Content List Available at ThaiJo
Khon Kaen Agriculture Journal
Journal Home Page : https://li01.tci-thaijo.org/index.php/agkasetkaj

การถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมความต้านทานโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกในพริกเผ็ด

Inheritance of resistance to *pepper yellow leaf curl virus* (PepYLCV) in hot pepper (*Capsicum annuum* L.)

มณียา ตันเปาว์[1], เพชรรัตน์ ธรรมเบญจพล[3], ธัญญารัตน์ ตาอินต๊ะ[2] และสุชีลา เตชะวงค์เสถียร[2]*

Maneeya Tanpao[1], Petcharat Thummabenjapone[3], Tanyarat Tarinta[2] and Suchila Techawongstien[2]*

[1] สาขาพืชสวน คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น จังหวัดขอนแก่น 40002
[1] Horticulture section, Faculty of Agriculture, Khon Kaen University 40002
[2] ศูนย์วิจัยปรับปรุงพันธุ์พืชเพื่อการเกษตรที่ยั่งยืน มหาวิทยาลัยขอนแก่น จังหวัดขอนแก่น 40002
[2] Plant Breeding Research Center for Sustainable, Faculty of Agriculture, Khon Kaen University 40002
[3] สาขากีฏวิทยาและโรคพืชวิทยา คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น จังหวัดขอนแก่น 40002
[3] Division of Entomology and Plant pathology, Faculty of Agriculture, Khon Kaen University 40002

บทคัดย่อ: ข้อมูลความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก (*Pepper yellow leaf curl virus*, PepYLCV) มีความสำคัญต่อการพัฒนาพันธุ์ที่ต้านทานต่อโรคนี้ การศึกษานี้มีจุดมุ่งหมายเพื่อศึกษาความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมความต้านทานต่อเชื้อ PepYLCV ในประชากรพริก 2 คู่ผสม (101/203 และ 103/203) ที่มาจากแหล่งความต้านทานแตกต่างกัน คือ Tiwari (101) และ PSP-11 (102) ผสมกับพันธุ์พริกที่มีลักษณะที่ดีทางการเกษตรแต่อ่อนแอต่อ PepYLCV (YTP18; 203) โดยสร้างประชากร 6 ประชากร ได้แก่ P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1P_1 และ BC_1P_2 ปลูกทดสอบ 2 ฤดู ผลการวิเคราะห์ค่าเฉลี่ย ในคู่ผสม 101/203 พบอิทธิพลของยีนที่ควบคุมความต้านทานเป็นแบบบวกสะสม x แบบข่ม มี h^2_n ต่ำทั้ง 2 ฤดู และควบคุมด้วยยีนหลายคู่ อิทธิพลของยีนควบคุมผลผลิตเป็นแบบ บวกสะสม x บวกสะสม มี h^2_n ต่ำทั้ง 2 ฤดู และอิทธิพลของยีนควบคุมลักษณะปริมาณสารแคปไซซินอยด์เป็นแบบข่ม x แบบข่ม ในฤดูแล้ง มี h^2_n สูงในฤดูแล้ง ส่วนในพริกคู่ผสม 103/203 พบอิทธิพลของยีนต้านทานเป็นแบบบวกสะสม x บวกสะสม และมี h^2_n ต่ำทั้ง 2 ฤดู และควบคุมด้วยยีนหลักที่เป็นยีนเด่น 1 คู่ อิทธิพลของยีนผลผลิตเป็นแบบข่ม x แบบข่ม มี h^2_n สูงทั้ง 2 ฤดู และอิทธิพลควบคุมลักษณะสารแคปไซซินอยด์เป็นแบบข่ม x แบบข่ม ในฤดูแล้ง และมี h^2_n สูงในฤดูฝน เนื่องจากลักษณะผลผลิตและสารแคปไซซินอยด์ควบคุมด้วยยีนหลายคู่ ดังนั้นในการพัฒนาพันธุ์พริกให้ต้านทานต่อ PepYLCV และมีลักษณะทางการเกษตรที่ดีจึงควรใช้วิธีคัดเลือกแบบบันทึกประวัติ และผสมกลับ
คำสำคัญ: ค่าเฉลี่ยระหว่างชั่วรุ่น; บีโกโมไวรัส; โรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก; พริกพันธุ์ต้านทาน

ABSTRACT: The inheritance information of *Pepper yellow leaf curl virus* (PepYLCV) is very important to improve the resistance to PepYLCV in hot pepper. The objective of this study was to investigate the inheritance of PepYLCV resistance Two crosses (101/203 and 103/203) derived from different genetic resistance resources, Tiwari (101) and PSP-11 (103). '203' or YTP18' had good agronomic characteristics, but it is susceptible to the PepYLCV. Six populations (P_1, P_2, F_1, F_2, BC_1P_1, and BC_1P_2) were produced and evaluated under two seasons. Using the generation mean analysis for disease resistance of the first cross (101/203), additive x dominance was the main effect, their

* Corresponding author: suctec.kku@gmail.com

Received: date; August 25, 2020 Accepted: date; October 9, 2020 Published: date April 15, 2021

narrow sense heritability was low and χ^2 test indicated that their gene segregation was not fitted for one gene controlling. The gene segregations of their progenies were controlled by polygenic genes for both seasons. Meanwhile, additive x additive was the gene effect for fruit yield and its narrow sense heritability was low in both seasons. In addition, dominance x dominance was the main effect for capsaicinoids content, and its narrow sense heritability was high in dry season. For the generation mean analysis for disease resistance of the second cross of hot pepper (103/203), additive x additive was the main effect, its narrow sense heritability was lowม and χ^2 test indicated their gene segregation was fitted for one gene controlling. Meanwhile, dominance x dominance was the gene effect for fruit yield and its narrow sense heritability was high. Additionally, dominance x dominance was the main effect for capsaicinoids content in dry season, and its narrow sense heritability was high in rainy season. Due to their polygenic genes controlling in fruit yield and capsaicinoids traits, the pedigree and backcross can be utilized for hot pepper breeding to increase the resistant to PepYLCV and good agronomic traits.
Keywords: generation mean analysis; *Begomovirus*, PepYLCV; hot pepper; resistant varieties

บทนำ

ประเทศไทยมีลักษณะภูมิประเทศที่เหมาะกับการปลูกและการเจริญเติบโตของพริก จึงสามารถปลูกได้ทั่วทุกภาค ซึ่งผลผลิตพริกถูกนำมาใช้ประโยชน์ทั้งในรูปพริกสด พริกแห้ง รวมถึงผลิตภัณฑ์ต่าง ๆ นอกจากนี้ยังมีการนำสารเผ็ดในพริกมาใช้ประโยชน์ในด้านอาหารเพื่อสุขภาพ และอุตสาหกรรมยา (สุชีลา, 2557) อย่างไรก็ตามพื้นที่ปลูกพริกของประเทศไทยในปัจจุบันลดลงจากอดีตเป็นอย่างมาก เนื่องด้วยปัญหาหลายด้าน อาทิ ภูมิอากาศเปลี่ยน ฝน แล้ง น้ำท่วม ความไม่สม่ำเสมอของสายพันธุ์ นอกจากนั้นพริกยังเป็นพืชที่มีการเข้าทำลายของโรคและแมลงหลายชนิด ทำให้ต้องใช้สารเคมีกำจัดแมลงตลอดระยะเวลาการผลิต นำมาซึ่งการมีปริมาณสารตกค้างในผลผลิต (วิลาวัลย์ และคณะ, 2558) โดยโรคที่มีความสำคัญโรคหนึ่งที่ส่งผลต่อการผลิตพริกคือโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก (*Pepper yellow leaf curl virus*) ที่เกิดจากเชื้อไวรัสในวงศ์ Geminivirus จีนัส *Begomovirus* ส่งผลให้ใบพริกมีลักษณะหงิกงอ เป็นสีเหลือง ชะงักการเจริญเติบโตทำให้ต้นพริกแคระแกร็น สร้างความเสียหายต่อผลผลิตพริกทั่วโลก 80-100% (Prakash and Singh, 2006) โดยมีแมลงหวี่ขาวยาสูบ (*Bemisia tabaci* Genn.) เป็นพาหะของโรคไวรัสใบหงิกเหลืองในพืช (Chomdej et al., 2012) การเลือกใช้พันธุ์พริกที่เป็นพันธุ์ต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกเป็นวิธีการหนึ่งที่สามารถป้องกันและควบคุมการแพร่ระบาดของโรคได้อย่างมีประสิทธิภาพ

การพัฒนาพันธุ์พริกต้านทานไวรัสให้ประสบความสำเร็จจำเป็นต้องเริ่มต้นจากเชื้อพันธุกรรมที่ดีและทราบข้อมูลการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของความต้านทานและผลผลิตของประชากรพริกซึ่งเป็นข้อมูลที่สำคัญและจำเป็นสำหรับงานปรับปรุงพันธุ์ให้ต้านทานโรคไวรัสและมีลักษณะทางการเกษตรที่ดี โดยเฉพาะข้อมูลของพริกในกลุ่ม *C. annuum* L. ซึ่งยังเป็นที่ต้องการของนักปรับปรุงพันธุ์ต้านทานไวรัสอีกจำนวนมาก พบว่าพริกพันธุ์ PBC459, 0937-7618-1117-20, PP0735-5696-1 และ PBC535 (C05618) มีความต้านทานต่อการเข้าทำลายของไวรัสใบหงิกเหลืองพริกได้ดี (นครินทร์ และคณะ, 2016) ขณะที่มีรายงานการประเมินพันธุ์ต้านทานจำนวน 27 สายพันธุ์ โดยการถ่ายทอดเชื้อด้วยแมลงหวี่ขาวยาสูบ พบว่าสายพันธุ์ IPBC12 มีความต้านทานต่อเชื้อ *Begomovirus* ‘Segunung’ isolate ซึ่งพริกสายพันธุ์นี้จัดอยู่ในกลุ่ม *C. annuum* (Ganefianti, 2008) และยังมีงานทดลองที่ทำการประเมินพันธุ์ต้านทานต่อเชื้อ PepYLCV-TH พบว่าพริกพันธุ์ Perennial HDV มีความต้านทานต่อเชื้อในระดับ HR (Highly resistant) พันธุ์ Tiwari, PSP-11 และ KR-B (res BW)/NP-46-A มีความต้านทานต่อเชื้อในระดับ R (Resistant) (ญาณิศา, 2561) นอกจากนี้ยังมีการพัฒนาสายพันธุ์พริกที่ต้านทานต่อไวรัส *Pepper leaf curl virus* (PepLCV) ได้แก่ GKC-29, BS-35 และ Bhut Jolokia (Rai et al., 2014) และการผสมข้ามระหว่างสายพันธุ์ IPBC10 และ IPBC12 ให้ลูกผสมที่มีคุณสมบัติต้านทาน *Begomovirus* แต่มีลักษณะทางการเกษตรต่ำ (Ganefiant et al., 2015)

เชื้อพันธุกรรมพันธุ์พริกที่ต้านทานต่อเชื้อส่วนใหญ่มีลักษณะทางการเกษตรที่ไม่ตรงกับความต้องการของตลาด ทำให้มีความต้องการพริกพันธุ์ใหม่ที่มีลักษณะทางการเกษตรดีและต้านทานต่อไวรัส ดังนั้นการศึกษาอิทธิพลของยีนจากการวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยระหว่างชั่วรุ่น (generation mean analysis; GMA) การคำนวณอัตราพันธุกรรม และ χ^2 เป็นวิธีการที่ใช้ทดสอบและสามารถอธิบายความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมความต้านทานโรคและผลผลิตได้ มีรายงานการแสดงออกของยีนต้านทานต่อเชื้อ *Begomovirus* ในพืชหลายชนิด อย่างเช่นในมะเขือเทศนั้นการแสดงออกของยีนเป็นแบบบวกสะสม และในบางประชากรพบการ

แสดงออกของยีนเป็นแบบบวกสะสม แบบข่ม และปฏิกิริยาสัมพันธ์ของยีนแบบบวกสะสม x แบบบวกสะสม และในเชื้อ TYLCV (Singh et al., 2015) และการศึกษาพันธุกรรมความต้านทานของพริกต่อเชื้อ *Begomovirus* โดยการวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยระหว่างชั่วรุ่นพบว่าอิทธิพลหลักของยีนต้านทานเป็นแบบข่ม และมีปฏิกิริยาสัมพันธ์ของยีนแบบบวกสะสม x แบบบวกสะสม ในกลุ่มประชากร IPBC12 x UNIB C GTS1 ส่วนในกลุ่มประชากร IPBC10 x IPBC14 มีอิทธิพลหลักของยีนต้านทานเป็นแบบข่ม และมีปฏิกิริยาสัมพันธ์ของยีนแบบข่ม x แบบข่ม (Ganefianti et al., 2015) จากการประเมินระดับความรุนแรงของโรคมีค่าอัตราพันธุกรรมในระดับสูง (52.52-64.16 เปอร์เซ็นต์) ซึ่งจากการรายงานดังกล่าวแสดงให้เห็นว่ายีนต้านทานต่อเชื้อกลุ่ม *Begomovirus* มีความหลากหลายขึ้นอยู่กับแหล่งเชื้อพันธุกรรมความต้านทานและชนิดของเชื้อสาเหตุ และยังพบว่าลักษณะความต้านทานต่อจีนัส *Begomovirus* ถูกควบคุมด้วย dominant gene ในคู่ผสม FL201 x S-343 (Jindal et al., 2018) ขณะที่ในคู่ผสม IPBC12 x UNIB C GTS1 ถูกควบคุมด้วย polygenic genes และในคู่ผสม IPBC10 x IPBC14 ถูกควบคุมโดย two recessive genes (Ganefiant et al., 2015) นอกจากนี้ยังมีรายงานว่า พันธุ์ GKC-29, BS-35 และ Bhut Jolokia ซึ่งมีความต้านทานต่อเชื้อ PepLCV (Rai et al., 2014) และพันธุ์ Perennial HDV, Tiwari, PSP-11 และ KR-B (res BW)/NP-46-A ที่มีรายงานความต้านทานต่อเชื้อ *Pepper yellow leaf curl virus-Thailand* (PepYLCV-TH) มีลักษณะความต้านทานที่ถูกควบคุมด้วย recessives gene (ญาณิศา, 2561) อีกด้วย ซึ่งความสามารถในการถ่ายทอดลักลักษณะทางพันธุกรรมนั้นอยู่ในระดับต่ำถึงสูง (Ganefiant et al., 2015) นอกจากนี้พบว่าอิทธิพลของยีนที่ควบคุมลักษณะผลผลิตและปริมาณสารเผ็ดถูกควบคุมด้วยยีนหลายคู่ มีอิทธิพลของยีนแบบบวกสะสม แบบข่ม และยังพบปฏิกิริยาสัมพันธ์ของยีนทั้งสามแบบ (Murthy and Deshpande, 1997; Tempeetikul et al., 2013) ดังนั้นการทดลองครั้งนี้ได้มีการสร้างประชากร 6 ประชากร จำนวน 2 คู่ผสม ที่ได้รับยีนต้านทานที่มีฐานพันธุกรรมแตกต่างกันจากพันธุ์ Tiwari (101) และพันธุ์ PSP-11 (103) โดยมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมของลักษณะความต้านทานต่อเชื้อไวรัสใบหงิกเหลืองในพริก (*Pepper yellow leaf curl virus*) โดยใช้การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยระหว่างชั่วรุ่น คำนวณอัตราพันธุกรรม และการหายีนที่ควบคุมลักษณะความต้านทาน เพื่อนำข้อมูลมาใช้ประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์พริกต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกต่อไป

วิธีการศึกษา

ประชากรที่ใช้ในการศึกษา

คัดเลือกพันธุ์ที่ให้ผลผลิตสูงและมีลักษณะความต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก จำนวน 2 คู่ผสม ที่มาจากการศึกษาของญาณิศา (2561) คือ 101/203 และ 103/203 (**Figure 1)** ทั้ง 2 คู่ผสม มีพันธุ์แม่ที่มาจากแหล่งความต้านทานที่แตกต่างกัน (Tiwari: 101; PSP-11: 103) และพ่อพันธุ์เดียวกัน (YTP18: 203) ซึ่งมีลักษณะที่ดีทางการเกษตร จากนั้นได้สร้างประชากร 6 ประชากร คือ พันธุ์พ่อ (P_1) และพันธุ์แม่ (P_2) ลูกผสมชั่วที่ 1 (F_1), ลูกผสมชั่วรุ่นที่ 2 (F_2), ลูกผสมกลับหาแม่ (BC_1P_1) และลูกผสมกลับหาพ่อ (BC_1P_2) ตามขั้นตอนการพัฒนาพันธุ์พริกต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกใน **Figure 1** และทำการทดสอบ 2 ฤดูปลูก ในช่วงฤดูฝน เดือนพฤษภาคม-ตุลาคม 2561 และในช่วงฤดูแล้ง เดือนพฤศจิกายน พ.ศ. 2561 – เมษายน พ.ศ. 2562

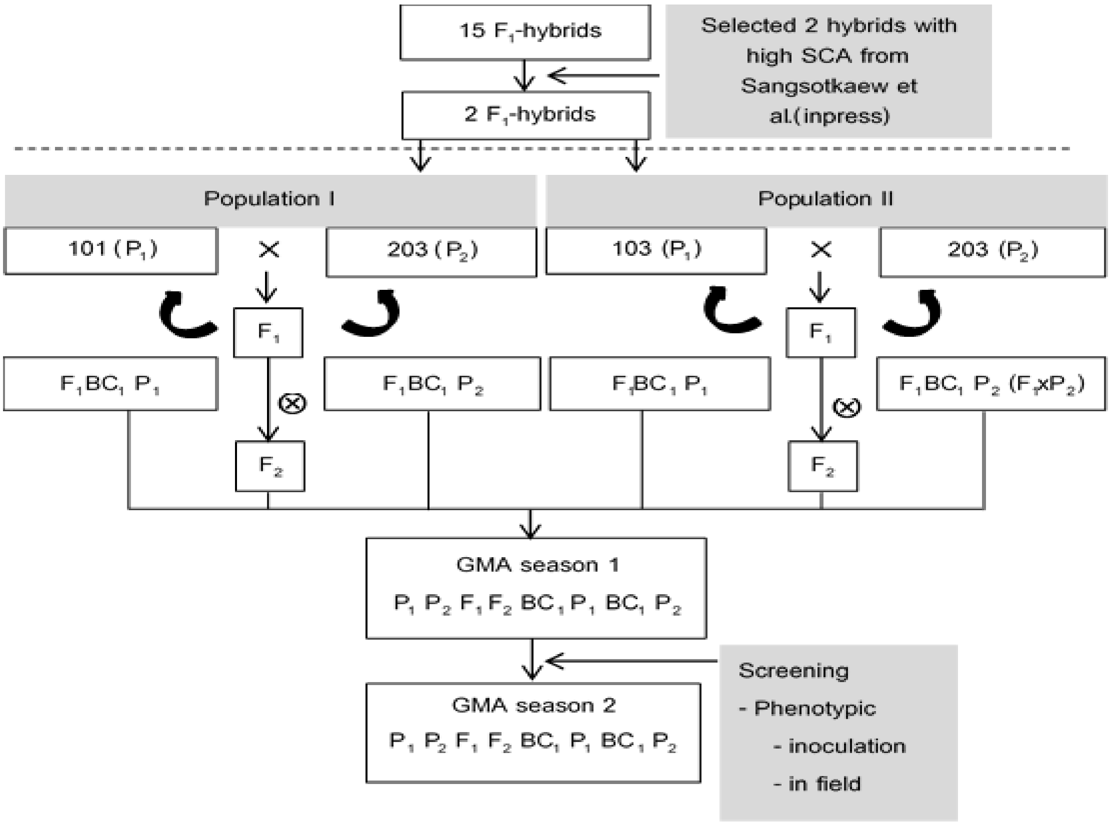

Figure 1 The schematic improvement of hot pepper resistance to PepYLCV

**: SCA and GMA are, specific combining ability and generation mean analysis, respectively

การประเมินความต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก

การเตรียมเชื้อ PepYLCV และการเตรียมแมลงหวี่ขาวยาสูบปลอดเชื้อไวรัส

ทำการเพิ่มปริมาณเชื้อไวรัส *Pepper yellow leaf curl Thailand virus* isolate KON-KG5B ด้วยวิธีการเสียบกิ่งที่เป็นโรคกับต้นพริกพันธุ์อ่อนแอที่ไม่เป็นโรค (Kumar et al., 2009) และเลี้ยงแมลงหวี่ขาวยาสูบบนต้นมะเขือเปราะภายในกรงเลี้ยงแมลงที่มีตาข่ายขนาดความถี่ 40 mesh (วิภาลัย, 2555) อย่างน้อยระยะเวลา 2 ชั่วอายุของแมลงหวี่ขาวยาสูบ เพื่อให้แมลงหวี่ขาวยาสูบปลอดจากเชื้อไวรัสใบหงิกเหลือง (Rubinstein and Czosnek, 1997)

การปลูกเชื้อ PepYLCV

นำแมลงหวี่ขาวยาสูบที่ปลอดเชื้อไวรัสในระยะตัวเต็มวัยมาปล่อยในกรงที่มีต้นพริกที่มีเชื้อไวรัส เพื่อให้แมลงดูดกินน้ำเลี้ยงและรับเชื้อไวรัสใบหงิกเหลืองเข้าไปในตัว เป็นเวลานาน 24 ชั่วโมง แล้วนำแมลงหวี่ขาวยาสูบที่ได้รับเชื้อ จำนวน 1,000 ตัวต่อกรง มาปล่อยในต้นกล้าพริก อายุ 1 เดือน ที่เตรียมไว้สำหรับประเมินความต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองในพริก ภายใต้สภาพโรงเรือน เป็นเวลา 48 ชั่วโมง จากนั้นพ่น 0.15% เอนโดซัลแฟน เพื่อกำจัดแมลงหวี่ขาวยาสูบ (Kumar et al., 2009) วางแผนการทดลองแบบสุ่มสมบูรณ์ (completely randomized design: CRD) โดยสุ่มสมบูรณ์ลงในถาดเพาะในโรงเรือน ซึ่งมีความสม่ำเสมอของปัจจัย โดยแต่ละคู่ผสมมีจำนวนต้น ดังที่แสดงใน **Table 1**

Table 1 Number of plants in 101/203 and Number of plants in 103/203 for analyze in CRD

Populations	Number of plant in 101/203	Number of plant in 103/203
P_1	61	63
P_2	69	67
F_1	65	64
F_2	200	207
BC_1P_1	130	106
BC_1P_2	117	118

การประเมินการเกิดโรค

บันทึกข้อมูลการเกิดโรคทุกสัปดาห์เป็นระยะเวลา 6 สัปดาห์ หลังจากการถ่ายทอดเชื้อ โดยประเมินค่าคะแนนระดับความรุนแรงการเกิดโรค หรือจำนวนต้นที่แสดงลักษณะใบหงิกเหลือง และให้คะแนนระดับการเกิดโรค 6 ระดับ (0, 1, 2, 3, 4, 5) ตามวิธี Rai และคณะ (2014) ดังที่แสดงใน **Table 2** และ **Figure 2**

Table 2 Score for classifying leaf curl disease reactions caused by PepYLCV in *Capsicum*

Score	Symptom	Disease reaction
0	No symptom	Immunity
1	0–5% curling, slight yellowing, chlorotic spot or mosaic	Highly resistant (HR)
2	6-25% curling, clear yellowing, mosaic, vein yellowing, blistering	Resistant (R)
3	26–50% curling puckering and yellowing of leaves and swelling of veins	Moderately resistant (MS)
4	51–75% leaf curling and yellowing, plant stunting, and blistering of internodes	Susceptible (S)
5	More than 75% curling and deformed small leaves, stunted plant growth with small flowers and no or small fruit set	Highly susceptible (HS)

Source; Adapted from Rai et al. (2014)

Figure 2 PepYLCV disease symptom (0-5) for evaluation hot pepper

**: 0 = Immunity, 1 = 0–5% curling, slight yellowing, chlorotic spot or mosaic, 2 = 6-25% curling, clear yellowing, mosaic, vein yellowing, blistering, 3 = 26–50% curling puckering and yellowing of leaves and swelling of veins, 4 = 51–75% leaf curling and yellowing, plant stunting, and blistering of internodes, 5 = More than 75% curling and deformed small leaves, stunted plant growth with small flowers and no or small fruit set

การประเมินผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิต

ทำการปลูกทดสอบประชากรทั้ง 6 ประชากร 2 คู่ผสม ในสภาพแปลงทดลองเพื่อประเมินผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิตที่มีศักยภาพที่ดี โดยบันทึกข้อมูล น้ำหนักผลผลิตสดต่อต้น ทำการบันทึกทั้งหมด 3 ครั้ง โดยบันทึกข้อมูลของแต่ละประชากรทุกต้น และวิเคราะห์ปริมาณสารแคปไซซินอยด์ ด้วยเทคนิค HPLC ตามวิธีการของ Collin และคณะ (1995)

การวิเคราะห์ข้อมูล

วิเคราะห์ความแปรปรวนของระดับความรุนแรงการเกิดโรคตามแผนการทดลองแบบ CRD และวิเคราะห์ความแปรปรวนของผลผลิตและปริมาณสารสารแคปไซซินอยด์ตามแผนการทดลองแบบ RCBD และเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยโดยวิธี LSD (Least Significant Difference) โดยใช้โปรแกรมสถิติสำเร็จรูป Statistix 10

การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยของประชากร

คำนวณอิทธิพลของยีนโดยใช้วิธีของ Mather and Jinks (1971) โดยใช้ scaling test เพื่อทดสอบโมเดลที่เหมาะสมในการวิเคราะห์อิทธิพลของยีน ก่อนการทดสอบ โดยใช้ พารามิเตอร์จาก generation mean analysis และค่า genetic parameters ต่าง ๆ (m,d,h,i,j,l) ได้ทดสอบโดยวิธี t-test

$$m = \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_1}} + \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_2}} + 4\overline{\mathrm{F_2}} - 2\overline{\mathrm{BC_1P_1}} - 2\overline{\mathrm{BC_1P_2}}$$

$$d = \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_1}} - \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_2}}$$

$$h = 6\overline{\mathrm{BC_1P_1}} + 6\overline{\mathrm{BC_1P_2}} - \overline{\mathrm{F_1}} - 8\overline{\mathrm{F_2}} - \frac{3}{2}\overline{\mathrm{P_1}} - \frac{3}{2}\overline{\mathrm{P_2}}$$

$$i = 2\overline{\mathrm{BC_1P_1}} + 2\overline{\mathrm{BC_1P_2}} - 4\overline{\mathrm{F_2}}$$

$$j = 2\overline{\mathrm{BC_1P_1}} - 2\overline{\mathrm{BC_1P_2}} - \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_1}} + \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_2}}$$

$$l = \overline{\mathrm{P_1}} + \frac{1}{2}\overline{\mathrm{P_2}} + 4\overline{\mathrm{F_2}} - 4\overline{\mathrm{BC_1P_1}} - 4\overline{\mathrm{BC_1P_2}}$$

เมื่อ m คือ ค่ากึ่งกลางระหว่าง homozygous recessiveness กับ homozygous dominance

d คือ การแสดงผลของยีนแบบบวก (additive gene effects)

h คือ การแสดงผลของยีนแบบข่ม (dominance gene effects)

i คือ ปฏิกิริยาระหว่างยีนแบบบวกกับแบบบวก (additive x additive interaction)

j คือ ปฏิกิริยาระหว่างยีนแบบบวกกับแบบข่ม (additive x dominance interaction)

l คือ ปฏิกิริยาระหว่างยีนแบบข่มกับแบบข่ม (dominance x dominance interaction)

การวิเคราะห์อัตราพันธุกรรม

การหาค่าอัตราพันธุกรรมโดยใช้วิธีการหาค่าอัตราพันธุกรรมแบบแคบตามวิธีของ Mather and Jinks (1982) ซึ่งมีสูตรดังนี้

$h^2_n = [((VF_2-(VBC_1P_1+VBC_1P_2)/2)/ VF_2] \times 100$

เมื่อ h^2_n คือ อัตราพันธุกรรมแบบแคบ

V คือ ความแปรปรวนในแต่ละชั่วรุ่น

การวิเคราะห์การกระจายตัวของลักษณะการเกิดโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกในประชากรพริก

การศึกษาการกระจายตัวของลูกชั่วรุ่นที่ 1, 2 และลูกผสมกลับ โดยคำนวณจากโดยศึกษาจากการแสดงออกทางกายภาพ (phenotype) และข้อมูล genotypes โดยใช้หลักการทดสอบทางสถิติ chi-square เป็นตัวทดสอบโดยตั้ง
สมมุติฐานว่าค่าการกระจายตัวที่ได้จากงานทดลองนั้นแตกต่างจากค่าคาดหวังทางทฤษฎี โดยใช้สูตร

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{k} \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$$

O = observed frequency E = expected frequency

ผลการศึกษาและวิจารณ์

ค่าเฉลี่ยของประชากร

การประเมินการเกิดโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกในแต่ละประชากรเป็นเวลา 6 สัปดาห์ หลังการถ่ายทอดเชื้อโดยแมลงหวี่ขาวยาสูบ ผลการทดทองพบว่า อิทธิพลของยีนในลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษา มีความแตกต่างกันทั้ง 2 ฤดู (**Table 3**; **Figure 3**) การศึกษาอิทธิพลของยีนที่ควบคุมความต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก ในคู่ผสม 101/203 มีลักษณะแบบบวกสะสม x แบบข่ม (-1.1 และ -1.6 ตามลำดับ) จึงทำให้แต่ละชั่วรุ่น (F_1 F_2 BC_1P_1 และ BC_1P_2) มีปฏิกิริยาการตอบสนองต่อเชื้อไวรัสใบหงิกเหลืองพริกในระดับต้านทาน (R) ส่วนในคู่ผสม 103/203 ทั้ง 2 ฤดู พบอิทธิพลของยีนที่ควบคุมลักษณะความต้านทานเป็นแบบบวกสะสม x บวกสะสม (1.3 และ 1.5 ตามลำดับ) เป็นหลัก ส่งผลให้ลักษณะความต้านทานที่ถ่ายทอดไปยัง BC_1P_2 ในประชากรนี้มีน้อยกว่า จึงทำให้แสดงปฏิกิริยาการตอบสนองต่อเชื้อไวรัสในลักษณะค่อนข้างอ่อนแอ การแสดงออกของอิทธิพลของยีนที่แตกต่างกันนั้น อาจเนื่องมาจากลักษณะการถ่ายทอดทางพันธุกรรมการต้านทานต่อโรคไวรัสในพริกนั้น มีความหลากหลายแตกต่างกันตามชนิดของเชื้อไวรัสและพันธุ์พริกที่เป็นแหล่งที่มาของยีน นอกจากนี้ยังพบรายงานการแสดงออกของยีนต้านทานในเชื้อไวรัสจีนัส *Begomovirus* มีอิทธิพลขอลยีนแบบบวกสะสม และแบบข่ม และมีปฏิกิริยาสัมพันธ์ระหว่างยีนต่างตำแหน่งแบบบวกสะสม x บวกสะสม และแบบข่ม x แบบข่ม (Ganefianti et al., 2015) ดังนั้นคู่ผสมที่แตกต่างกันอาจจะแสดงลักษณะความต้านทานและปฏิกิริยาของยีนควบคุมแตกต่างกันได้ ซึ่งจากการศึกษาโรคขอบใบแห้งในข้าวมีรายงานการแสดงออกของยีนต้านทานเป็นแบบบวกสะสม การคัดเลือกแบบบันทึกประวัติและการคัดเลือกแบบผสมกลับจึงเป็นการคัดเลือกพันธุ์ต้านทานที่เหมาะสม (สิทธิวุฒิ และคณะ, 2560)

อิทธิพลของยีนที่ควบคุมลักษณะผลผลิตสดและปริมาณสารแคปไซซินอยด์ของคู่ผสม 101/203 ในทั้ง 2 ฤดูปลูกเป็นแบบบวกสะสม x แบบบวกสะสม (327.5 และ 413.0 ตามลำดับ) เป็นหลัก และปริมาณสารแคปไซซินอยด์ ในฤดูฝนมีอิทธิพลของยีนแบบบวกสะสม x แบบบวกสะสม (49,552.1) เป็นหลัก ส่วนฤดูแล้ง พบว่าปริมาณสารแคปไซซินอยด์ ในฤดูฝนมีอิทธิพลของยีนแบบข่ม x แบบข่ม (-93,678.2) เป็นหลัก และคู่ผสม 103/203 มีอิทธิพลของยีนที่ควบคุมลักษณะผลผลิตสดแบบข่ม x แบบข่ม (651.5 และ 405.6) ในทั้ง 2 ฤดู และปริมาณสารแคปไซซินอยด์ ในฤดูฝนพบเพียงอิทธิพลของยีนแบบบวกสะสม (16,114.4) ส่วนในฤดูแล้งอิทธิพลของยีนที่ควบคุมเป็นแบบข่ม x แบบข่ม (99,684.6) เป็นหลัก จากผลการทดลองแสดงให้เห็นว่า อิทธิพลการแสดงออกของยีนมีความแตกต่างกันเมื่อสภาพแวดล้อมมีการเปลี่ยนแปลง เนื่องจากลักษณะดังกล่าวเป็นลักษณะเชิงปริมาณ (Quantitative trait) ซึ่งควบคุมด้วยยีนหลายคู่ จึงส่งผลให้การแสดงออกของลักษณะมีการตอบสนองแตกต่างกันในแต่ละสภาพแวดล้อม (Zewdie and Bosland, 2000)

อัตราพันธุกรรม

อัตราพันธุกรรมแบบแคบของ คู่ผสม 101/203 ในฤดูฝนและฤดูแล้ง มีค่า h^2_n ที่ควบคุมความต้านทานโรคต่ำ (**Figure 3; Table 4**) (8.33 และ 16.05 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ) และลักษณะผลผลิตต่อต้นมีค่า h^2_n ต่ำ (2.15 และ 5.31 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ) เช่นเดียวกัน ขณะที่ปริมาณสารแคปไซซินอยด์กลับมีค่า h^2_n สูง (53.30 เปอร์เซ็นต์) ในฤดูแล้ง ส่วนคู่ผสม 103/203 ในฤดูฝนและฤดูแล้ง มีค่า h^2_n ที่ควบคุมความต้านทานโรคต่ำ (0.71 และ 0.62 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ) แต่ลักษณะผลผลิตต่อต้นมีค่า h^2_n สูง (48.94 และ 44.48 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ) ในทั้ง 2 ฤดู ขณะที่ปริมาณสารเผ็ดกลับมีค่า h^2_n สูง (40.91 เปอร์เซ็นต์) ในฤดูฝน (**Table 4**) ซึ่งค่าอัตราพันธุกรรมสูง แสดงว่ายีนควบคุมดังกล่าวสามารถถ่ายทอดสู่รุ่นลูกได้ง่ายและเร็ว หรืออีกนัยหนึ่งคือน่าจะความคุมโดยยีนหลักเพียงไม่กี่คู่ จึงสามารถแสดงออกมาได้ตั้งแต่ในชั่วรุ่นแรกๆ ทำให้สามารถคัดเลือกได้เร็ว ดังนั้นค่าอัตราพันธุกรรมสามารถนำไปใช้ช่วยตัดสินใจในการคัดเลือกว่าควรคัดเลือกในชั่วรุ่นใดของการปรับปรุงพันธุ์ (Nyquist, 1991) จากผลการทดลองแสดงให้เห็นว่า คู่ผสม 101/203 มีอัตราพันธุกรรมของยีนต้านทานโรคต่ำ (h^2_n = 0-20 เปอร์เซ็นต์) จากการศึกษาของ Ganefiant และคณะ (2015) การคัดเลือกสามารถทำได้ในชั่วรุ่นหลัง ๆ เช่นเดียวกับลักษณะของผลผลิต ขณะที่ปริมาณสารแคปไซซินอยด์สามารถคัดเลือกได้ในชั่วรุ่นต้น ๆ และต้องคัดเลือกในฤดูแล้ง และคู่ผสม 103/203 มีอัตราพันธุกรรมของยีนต้านทานต่ำสามารถทำได้ในชั่วรุ่นหลัง ๆ ขณะที่ลักษณะผลผลิตจะสามารถคัดเลือกได้ในชั่วรุ่นต้น ๆ ในทั้ง 2 ฤดู เนื่องจากมีค่าอัตราพันธุกรรมแบบแคบสูง ซึ่งสอดคล้องกับ Chakrabarty and Aminul Islam (2017) ที่รายงานว่า ผลผลิตผลต่อต้นมีความสามารถในการถ่ายทอดทางพันธุกรรมที่สูง เนื่องจากปริมาณสารแคปไซซินอยด์มีค่าอัตราพันธุกรรมสูงจึงสามารถคัดเลือกได้ในชั่วรุ่นต้น ๆ และจากผลการทดลองค่าสารแคปไซซินอยด์มีค่าเฉลี่ยสูงในฤดูฝนมากกว่า

ฤดูหนาวดังนั้นการคัดเลือกพริกให้มีสารแคปไซซินอยด์สูงจึงเหมาะสมที่จะคัดเลือกในฤดูฝน ซึ่งมีการศึกษาที่คล้ายกันระบุว่า การถ่ายทอดทางพันธุกรรมแคบอยู่ในระดับปานกลาง (h^2_n > 20-40 เปอร์เซ็นต์) ถึงสูง (h^2_n = 40-100 เปอร์เซ็นต์) สำหรับปริมาณสารแคปไซซินอยด์ (Tempeetikul et al., 2013)

การกระจายตัวของลักษณะการเกิดโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริกในประชากรพริก

เมื่อพิจารณาค่าการกระจายตัวของลักษณะการเกิดโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก โดยมีระดับการเกิดโรค 5 ระดับ โดยประเมินจากระดับความด่างเหลืองของพริก ตามวิธีการของ Rai et al. (2014) ดังแสดงในตารางที่ 2 หน้าที่ 6 พบว่า คู่ผสม 101/203 ในฤดูฝนและฤดูแล้งพบว่าการกระจายตัวของต้นต้านทานและต้นอ่อนแอไม่สอดคล้องกับลักษณะที่ควบคุมด้วยยีนเด่น 1 คู่ (ต้นต้านทาน:ต้นอ่อนแอ=3:1) และไม่สอดคล้องกับอัตราส่วนการกระจายตัวตามทฤษฎีที่ควบคุมด้วยยีนเด่น 2 คู่ (อัตราส่วนต้นต้านทาน:ต้นอ่อนแอ = 15:1) ซึ่งไม่เป็นไปตามกฎของเมนเดล แสดงให้เห็นว่าการแสดงออกของยีนต้านทานจาก Tiwari ควบคุมด้วยยีนหลายคู่ (polygenic genes) ส่วนคู่ผสม 103/203 ในฤดูฝน และฤดูหนาว พบว่า ประชากรชั่วรุ่น F_2 ที่ได้รับยีนต้านทานจากพันธุ์ PSP-11 มีการกระจายตัวของต้นต้านทานและต้นอ่อนแอสอดคล้องกับลักษณะที่ควบคุมด้วยยีนเด่น 1 คู่ อัตราส่วนต้นต้านทาน:ต้นอ่อนแอสอดคล้องกับสัดส่วน 3:1 (162 : 45; χ^2= 1.147ns และ 153 : 50; χ^2= 0.015ns) ซึ่งเป็นไปตามกฎของเมนเดล แสดงให้เห็นว่าการแสดงออกของยีนต้านทานจาก PSP-11 มียีนหลักที่ควบคุมด้วยยีนเด่น 1 คู่ (**Table 5)** ซึ่งในปัจจุบันมีรายงานการศึกษาการยีนที่ควบคุมลักษณะความต้านทานต่อการเข้าทำลายของโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก (leaf curl virus disease) ความต้านทานควบคุมด้วยยีนเด่น 1 คู่ (Jindal et al., 2018) และลักษณะความต้านทานต่อจีนัส *Begomovirus* ถูกควบคุมด้วยยีนด้อย 2 คู่ และ ถูกควบคุมด้วยหลายยีนอีกด้วย (Ganefiant et al., 2015)

Table 3 Estimates of gene effects for disease score of PepYLCV, fruit yield and capsaiciniods contents *Capsicum annuum* in two seasons during rainy season (May to September 2018) and dry season (October 2018 to March 2019)

Parameter[1/]	5 Disease score		5 Yield		5 Capsaiciniods	
	rainy	dry	rainy	dry	Rainy	dry
Cross I (101/203)						
m	1.6± 0.5$^{**2/}$	2.8±0.8**	189.6± 46.9**	125.2±43.6**	28,253.4± 20,732.0 ^{ns}	-18,866.6±21,576.6 ^{ns}
d	-0.5± 0.2**	-0.8±0.2**	-13.3± 7.6*	-20.5±10.7*	24,330.3± 43,74.8**	1,0897.9±1,975.7**
h	-0.1± 1.4^{ns}	-2.2±1.9 ^{ns}	436.0± 118.3**	687.0±116.4**	84,311.1± 56,246.2 ^{ns}	167,636.4±52,935.9**
i	0.6± 0.5^{ns}	-0.1±0.7 ^{ns}	327.5± 46.3**	413.0±42.3**	49,552.1± 20,265.2**	69,422.5±21,485.9**
j	-1.1± 0.5**	-1.6±0.6**	298.2± 34.6**	329.5±38.5**	28,069.4± 18,448.7 ^{ns}	20,409.4±14,085.5 ^{ns}
l	-0.1± 0.9^{ns}	1.3±1.2 ^{ns}	-29.3± 75.3^{ns}	-162.4±79.8**	-42,791.7± 37,380.7 ^{ns}	-93,678.2±32,432.8**
Cross II (103/203)						
m	0.8±0.6^{ns}	0.7±0.7 ^{ns}	590.6± 67.5**	384.3±41.7 **	64,320.6± 14,644.0**	64,092.6±11,469.9**
d	-1.0±0.1**	-1.1±0.1**	-150.4± 9.04**	-136.6±8.2 **	16,114.4± 3,148.7**	21,592.9±2,803.1**
h	2.6±1.5*	3.2±1.8*	-697.4± 169.9**	-223.3±104.4 **	-37,835.4± 36,764.3^{ns}	-89,841.2±30,396.8**
i	1.3±0.6*	1.5±0.7*	-152.2± 66.9*	78.6±40.9 *	988.4± 14,301.5^{ns}	-5,733.4±11,122.1 ^{ns}
j	-0.9±0.5*	-1.4±0.6**	162.4± 48.3**	151.9±30.8**	-8,497.1± 11,249.4^{ns}	-35,687.4±9,904.9**
l	-1.3±1.0^{ns}	-1.5±1.2 ^{ns}	651.5± 107.2**	405.6±69.8 **	37,554.3± 23,324.4^{ns}	99,684.6±21,339.9**

[1/] m = mean, d = sum of additive effects, h = sum of dominance effects, i = Sum of additive x additive epistatic effects, j=sum of additive x dominance epistatic effects, l = sum of dominance x dominance epistatic effect

*, ** Significant from zero at p<0.05 and p<0.01, respectively

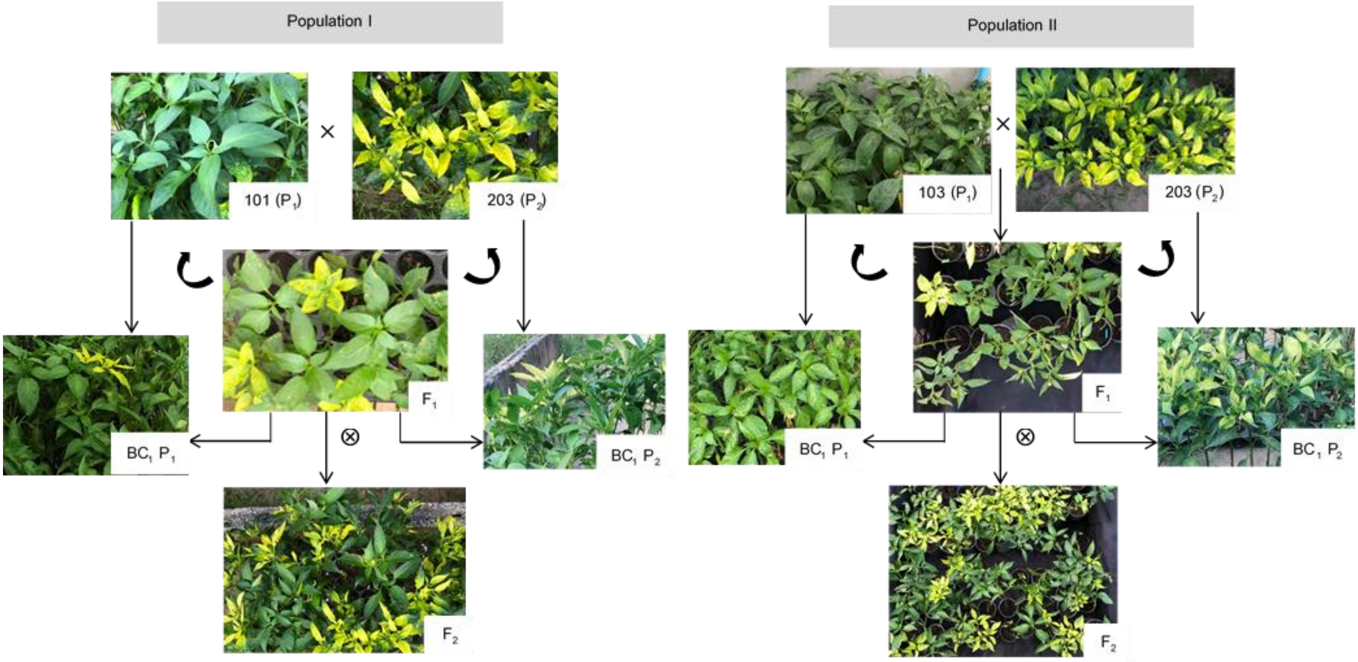

Figure 3 Six populations derived from the cross 101x/203 and 103/203 after infection with whitefly transmission for 6 weeks

**: P_1, P_2, BC_1P_1, and BC_1P_2 means resistant variety, susceptible variety, backcross to resistant variety and backcross to susceptible variety

Table 4 Heritability for PepYLCV scores, fruit yield and capsaiciniods contents in hot pepper populations

Trait	Narrow sense heritability (h^2_n) (%)			
	Cross I (101/203)		Cross II (103/203)	
	rainy	dry	rainy	dry
PepYLCV score	8.33	16.05	0.71	0.62
Yield	2.15	5.31	48.94	44.48
Capsaiciniods contents	1.42	53.30	40.91	6.46

สรุป

พันธุกรรมความต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก ในคู่ผสม 101/203 พบอิทธิพลของยีนที่ควบคุมความต้านทานเป็นแบบบวกสะสม x แบบข่มและมี h^2_n ต่ำทั้ง 2 ฤดู และเป็นลักษณะที่ควบคุมด้วยยีนหลายคู่ ส่วนอิทธิพลของยีนที่ควบคุมผลผลิตเป็นแบบบวกสะสม x แบบบวกสะสม และมีค่า h^2_n ต่ำทั้ง 2 ฤดู ขณะที่อิทธิพลของยีนที่ควบคุมปริมาณสารแคปไซซินอยด์เป็นแบบข่ม x แบบข่มเป็นหลักในฤดูแล้ง และมีค่า h^2_n สูงในฤดูแล้ง ในพริกคู่ผสม 103/203 พบอิทธิพลของยีนต้านทานเป็นแบบบวกสะสม x แบบบวกสะสม และมี h^2_n ต่ำทั้ง 2 ฤดู และพันธุกรรมความต้านทานถูกควบคุมด้วยยีนเด่น 1 คู่ ซึ่งเป็นยีนหลัก ส่วนอิทธิพลของยีนผลผลิตเป็นแบบข่ม x แบบข่ม และมีค่า h^2_n สูงทั้ง 2 ฤดู ขณะที่อิทธิพลที่ควบคุมปริมาณสารแคปไซซินอยด์เป็นแบบข่ม x แบบข่มเป็นหลักในฤดูแล้ง และมีค่า h^2_n สูงในฤดูฝน ดังนั้นในการพัฒนาพันธุ์พริกให้ต้านทานต่อ PepYLCV และมีลักษณะทางการเกษตรที่ดีควรใช้วิธีคัดเลือกแบบบันทึกประวัติ หรือทำการผสมกลับเพื่อเพิ่มลักษณะความต้านทานและลักษณะทางการเกษตรที่ดี

Table 5 Estimates of χ^2 and their probability based on a monogenic dominance control of PepYLCV resistance in the two crosses (101/203 and 103/203) six populations

Expected ratio[1/]		Rainy					Dry				
		Total	Observed number		χ^2	*P -value*	Total	Observed number		χ^2	*P -value*
			R[1]	S				R[1]	S		
Cross I (101/203)											
P_1	1:0	61	52	9	-		62	48	9	-	
P_2	0:1	69	41	28	-		70	34	28	-	
F_1	1:0	65	57	8	-		64	48	8	-	
F_2	3:1	200	174	26	15.36	0.00	200	157	26	11.85	0.00
F_2	15:1	200	174	26	12.89	0.00	200	157	26	16.75	0.00
BC_1P_1	3:1	135	129	6	30.42	0.00	130	123	7	26.68	0.00
BC_1P_2	0:1	113	85	28	-	-	117	74	28	-	-
Cross II (103/203)											
P_1	1:0	63	63	0	-		60	58	2	-	
P_2	0:1	67	27	40	-		65	27	38	-	
F_1	1:0	64	49	15	-		66	44	22	-	
F_2	3:1	207	162	45	1.15	0.28	203	153	50	0.02	0.90
F_2	3:1	106	97	9	15.41	0.00	105	95	10	13.41	0.00
BC_1P_1	0:1	118	70	48	-	-	121	60	61		-

1: R = resistant (0-2), S = susceptible (3-5)

คำขอบคุณ

ขอขอบคุณโครงการพัฒนานักวิจัยเพื่ออุตสาหกรรม บริษัท เอชเอ็ม. โคลส (ประเทศไทย) จำกัด ซึ่งเป็นผู้ร่วมให้ทุนอุดหนุนใน รหัสโครงการ 61-2-1086 สำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ (สวทช.) รวมทั้งศูนย์วิจัยปรับปรุงพันธุ์พืชเพื่อการเกษตรที่ยั่งยืน คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น ที่ให้ทุนอุดหนุนการวิจัยนี้

เอกสารอ้างอิง

ญาณิศา แสงสอดแก้ว. 2561. สมรรถนะการรวมตัวของพริกเผ็ด (*Capsicum annuum* L.) ต้านทานต่อโรคไวรัสใบหงิกเหลืองพริก. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาพืชสวน มหาวิทยาลัยขอนแก่น, ขอนแก่น.

นครินทร์ จี้อาทิตย์ ธัญญารัตน์ ตาอินต๊ะ ญาณิศา แสงสอดแก้ว พัชราภรณ์ สุวอ Sanjeet Kumar, Wen-Shi Tsai และสุชีลา เตชะวงค์เสถียร. 2016. การประเมินความต้านทานโรคใบหงิกเหลืองของพริก (*Capsicum spp.*). วารสารพืชศาสตร์สงขลานครินทร์. 3: 26-31.

วิภาลัย พุตจันทึก. 2555. ผลของชนิดพืชอาหารต่อชีววิทยาของแมลงหวี่ขาวยาสูบ *Bemisia tabaci* และประสิทธิภาพของด้วงเต่าตัวห้ำ *Serangium sp.* และแตนเบียน *Encarsia sophia.* วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิตมหาวิทยาลัยขอนแก่น, ขอนแก่น.

วิลาวัณย์ ใคร่ครวญ รักชัย คุรุบรรเจิดจิต ศัลยมล นิเทศพัฒนพงษ์ และอำไพ ประเสริฐสุข. 2558. การปรับปรุงพันธุ์เพื่อเพิ่มมูลค่าผลผลิตพริก. รายงานชุดโครงการวิจัยและพัฒนาพริก. กรมวิชาการเกษตร.

สุชีลา เตชะวงค์เสถียร. 2557. พริก: นวัตกรรมจากทฤษฎีการปรับปรุงพันธุ์พืชสู่การใช้ประโยชน์. โรงพิมพ์คลังนานาวิทยา. ขอนแก่น.

สิทธิวุฒ เมธาสิริปกรณ์ สมพงศ์ จันทร์แก้ว เพชรรัตน์ ธรรมเบญจพล และ จิรวัฒน์ สนิทชน. 2560. การวิเคราะห์ค่าเฉลี่ยระหว่างชั่วของลักษณะความต้านทานต่อโรคขอบใบแห้งในข้าวพื้นเมืองพันธุ์ผาลาดำ. แก่นเกษตร. 45: 7-14.

Chomdej, O., U. Pongpayaklers, and J. Chunwongse. 2012. Resistance to tomato yellow leaf curl virus- Thailand isolate (TYLCTHV-[2]) and markers loci association in BC 2 F 1 population from a cross between Seedathip 3 and a wild tomato, *Solanum habrochaites*' L06112'clone no. 1. Songklanakarin Journal of Science & Technology. 34: 31-36.

Collins, M., and K. J. Moore. 1995. Postharvest processing of forages. The Science of Grassland Agriculture. 2: 147–161.

Ganefianti, D. W., S. Sujiprihati, S. H. Hidayat, and D. M. Syuku. 2008. Infection methods and resistance of pepper genotypes to *Begomovirus*. Journal Akta Agrosia. 2: 162-169.

Ganefianti, D. W., S. H. Hidayat, and M. Syukur. 2015. Genetic study of resistance to *Begomovirus* on Chili pepper by Hayman's diallel analysis. International Journal on Advanced Science, Engineering and Information Technology. 5: 426-432.

Jindal, S.K., M. S. Dhaliwal, A. Sharma, and H. Thakur. 2018. Inheritance studies for resistance to leaf curlvirus disease in chilli (*Capsicum annuum* L.). Agricultural Research Journal. 55: 757-760.

Kumar, S., R. Kumar, S. Kumar, M. Singh, A. B. Rai, and M. Rai. 2009. Reaction of pepper leaf curl virus field resistance of chilli (*Capsicum annuum* L.) genotypes under challenged condition. Vegetable Science. 36: 230-232.

Mather, K., and J. L. Jinks. 1971. Components of means: additive and dominance effects. In Biometrical Genetics (pp. 65-82). Springer, Boston, MA.

Mather, B. S. K., and J. L. Jinks. 1982. Biometrical genetics. Ed ke-3. New York: Chapman and Hall. 396 hal.

Murthy, H. M. K., and A. A. Deshpande. 1997. Genetics of yield attributes in chilli (*Capsicum annuum* L.). Vegetable Science. 24: 118-122.

Nyquist, W. E., and R. J. Baker. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. Critical reviews in plant sciences. 10: 235-322.

Prakash, S., and S. J. Singh. 2006. Insect transmitted virus of pepper: Vegetation Science. 33: 109-116.

Rai, V. P., R. Kumar, S. P. Singh, S. Kumar, M. Singh, and M. Rai. 2014. Monogenic recessive resistance to Pepper leaf curl virus in an interspecific cross of *Capsicum*. Scientia Horticulturae. 172: 34-38.

Rubinstein, G., and H. Czosnek. 1997. Long-term association of tomato yellow leaf curl virus with its whitefly vector *Bemisia tabaci*: effect on the insect transmission capacity, longevity and fecundity. Journal of General Virology. 78: 2683-2689.

Singh, R. K., N. Rai, M. Singh, S. Saha, and S. N. Singh. 2015. Detection of tomato leaf curl virus resistance and inheritance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). The Journal of Agricultural Science. 153: 78.

Tempeetikul, V., S. Techawongstien., K. Lertrat, and S. Techawongstien. 2013. Inheritance of pungency in Thai hot pepper (*Capsicum annuum* L.). SABRAO Journal of Breeding & Genetics. 45: 248-254.

Zewdie, Y., and P.W. Bosland. 2000. Capsaiciniods inheritance in an interspecific hybridization of *Capsicum annuum x Capsicum. chinense*, Journal American Society Science. 125: 448-453.