

วิชาสัมมนา (1201-480)

ยีนต้านทานโรคไหม้และการใช้ประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว
Rice Blast Resistance Genes and their Utilization in Rice Breeding

โดย

ศิริอร ฤทธิ์ทักษ์

รหัส 61120041474

อาจารย์ที่ปรึกษา: รองศาสตราจารย์ ดร. สุรีพร เกตุงาม

ภาควิชาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์

มหาวิทยาลัยอุบลราชธานี

ภาคการศึกษา 1/2564

วันที่ 15 เดือน ตุลาคม พ.ศ. 2564

เรื่อง : ยีนต้านทานโรคไหม้และการใช้ประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว
Rice Blast Resistance Genes and their Utilization in Rice
Breeding

ชื่อนักศึกษา : นางสาวศิริอร ฤทธิทักษ์

ชื่อปริญญา : วิทยาศาสตร์บัณฑิต

สาขาวิชา : ภาควิชาพืชไร่

ชื่ออาจารย์ที่ปรึกษา: รองศาสตราจารย์ ดร. สุรียพร เกตุงาม

บทคัดย่อ

โรคไหม้เป็นปัญหาสำคัญที่เกิดขึ้นในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝน มีการระบาดในทุกช่วงอายุการเจริญเติบโตของข้าว ส่งผลให้ผลผลิตของข้าวลดลง การป้องกันกำจัดโรคไหม้มีหลายวิธี เช่น การใส่ปุ๋ยไนโตรเจนในอัตราที่เหมาะสม หรือการใช้สารเคมีฉีดป้องกัน แต่วิธีการดังกล่าวเป็นการเพิ่มต้นทุนแรงงานและยังมีสารพิษตกค้างในดิน การใช้พันธุ์ต้านทานโดยปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้มียีนต้านทานโรคไหม้จึงเป็นวิธีที่มีประสิทธิภาพและเป็นมิตรต่อสิ่งแวดล้อม ดังนั้นบทความนี้จะอภิปรายเกี่ยวกับแหล่งที่มาของยีนต้านทานโรคไหม้ การสืบค้นยีนต้านทานโรคไหม้ และการใช้ประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้ต้านทานโรคไหม้ จากความก้าวหน้าทางด้านเทคโนโลยีชีวภาพ ปัจจุบันมีรายงานการค้นพบยีนต้านทานโรคไหม้กว่า 100 ยีน ซึ่งมียีนต้านทานโรคไหม้ที่มีการโคลนแล้วมากกว่า 30 ยีน กระจายตัวอยู่ทั้ง 11 โครโมโซม ยกเว้นโครโมโซมที่ 3 โดยแหล่งที่มาของยีนต้านทานโรคไหม้มีแหล่งพันธุกรรมมาจากข้าวจาปอนิกา และข้าวอินดิกาเป็นส่วนใหญ่ นอกจากนี้ยังพบอยู่ในข้าวพันธุ์ป่าและข้าวพันธุ์พื้นเมือง ปัจจุบันมีการรายงานการพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่จำเพาะต่อยีนต้านทานโรคไหม้จำนวนมาก องค์ความรู้ดังกล่าวสามารถนำมาใช้ประโยชน์ในการสืบค้นยีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวพื้นเมืองตลอดจนใช้ประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้ต้านทานโรคไหม้ โดยพบว่ายีนต้านทานโรคไหม้ที่มีการนำมาใช้ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้ต้านทานโรคไหม้ที่สำคัญในประเทศไทย ได้แก่ *qBL1* และ *qBL11* เป็นต้น โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยคัดเลือกมาเป็นเครื่องมือช่วยในการปรับปรุงพันธุ์ให้มีความแม่นยำ และรวดเร็วขึ้น ตัวอย่างความสำเร็จ เช่น พันธุ์ธัญสิริน และ พันธุ์ กข75 เป็นต้น

คำสำคัญ: ข้าว, โรคไหม้, ยีนต้านทานโรคไหม้, เครื่องหมายดีเอ็นเอ, การปรับปรุงพันธุ์ข้าว

ยีนต้านทานโรคไหม้และการใช้ประโยชน์ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว

บทนำ

ข้าว (*Oryza sativa*) จัดเป็นพืชที่สำคัญทางเศรษฐกิจ อีกทั้งยังมีศัตรูข้าวที่สำคัญและสร้างความเสียหายต่อผลผลิต โดยเฉพาะในพื้นที่ปลูกข้าวอาศัยน้ำฝน ได้แก่ โรคไหม้ ซึ่งเกิดขึ้นได้ตลอดอายุการเจริญเติบโตของข้าว ทำให้การเจริญเติบโตและผลผลิตของข้าวลดลง ในประเทศไทยพบการระบาดของโรคไหม้ทำให้ผลผลิตข้าวเสียหาย 60 เปอร์เซ็นต์ และในแต่ละปีผลผลิตของข้าวขาวดอกมะลิ 105 ที่เป็นพันธุ์อ่อนแอต่อโรคไหม้จะสูญเสียไปเนื่องจากโรคนี้ประมาณ 5 - 10 เปอร์เซ็นต์ของผลผลิตทั้งหมด (ศูนย์วิทยาศาสตร์ข้าว, 2563) สาเหตุของโรคไหม้เกิดจากเชื้อ *Pyricularia oryzae*. ซึ่งเชื้อการกระจายอย่างกว้างขวางในภาคต่างๆของประเทศไทย โดยเฉพาะในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝนในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ และในพื้นที่ภาคเหนือของประเทศไทย

การป้องกันกำจัดโรคไหม้มีหลายวิธี ได้แก่ การปลูกพืชหมุนเวียน การให้ปุ๋ยไนโตรเจนในข้าวแต่ละพันธุ์ในอัตราที่เหมาะสม การรักษาระดับน้ำให้อยู่ในระดับน้ำที่เหมาะสมเพื่อให้ข้าวเจริญเติบโต เนื่องจากหากรักษาระดับน้ำให้อยู่ต่ำกว่าระดับที่แนะนำจะส่งผลให้เกิดความรุนแรงของโรคไหม้เพิ่มขึ้น การใช้เมล็ดพันธุ์คุณภาพสูงปราศจากโรคเพื่อลดการระบาดของเชื้อที่ติดมากับเมล็ด การคลุกเมล็ดด้วยสารป้องกันกำจัดเชื้อรา การหว่านเมล็ดพันธุ์ในอัตราที่เหมาะสมคือ 15-20 กิโลกรัมต่อไร่ แต่การป้องกันกำจัดที่ได้ประสิทธิภาพและค่าใช้จ่ายต่ำอีกวิธีคือ การใช้พันธุ์ต้านทาน โดยปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้มียีนต้านทานโรคไหม้ (พูนศักดิ์, 2559)

ลักษณะต้านทานโรคไหม้จะถูกควบคุมด้วยยีนหลัก และยีนรองซึ่งจะแสดงความต้านทานแบบเฉพาะเจาะจงและไม่เฉพาะเจาะจงต่อเชื้อสาเหตุโรคไหม้ ยีนต้านทานโรคไหม้เป็นหัวใจสำคัญในการจะสร้างสายพันธุ์ที่มีความต้านทานต่อเชื้อก่อโรคในอนาคต การปรับปรุงพันธุ์ให้ข้าวมียีนต้านทานโรคไหม้เพียงยีนเดียวไม่อาจต้านทานเชื้อก่อโรคไหม้ได้นาน เนื่องจากปัจจุบันเชื้อราโรคไหม้มีความหลากหลายมีการปรับตัวและมีความรุนแรงมากขึ้น ประกอบกับยีนต้านทานโรคไหม้มีความจำเพาะต่อเชื้อโรคน้อยสายพันธุ์ ทำให้เชื่อนั้นปรับตัวและสามารถต้านทานต่อยีนต้านทานโรคไหม้นั้นได้ (Boman et al., 1992) การพรีมิตให้ข้าวมียีนต้านทานหลักและยีนต้านทานรองเข้าด้วยกันจึงเป็นกลยุทธ์ในการพัฒนาพันธุ์ต้านทานให้มีความคงทนยั่งยืน เพื่อบรรเทาภัยกับเชื้อก่อโรคที่มีการปรับตัวและเอาชนะพันธุ์ต้านทานทางพันธุกรรมของพืช (จิราพร, 2563) ดังนั้นวัตถุประสงค์ของบทความนี้

เพื่ออธิบายเกี่ยวกับยีนต้านทานโรค แหล่งที่มา และ การใช้ประโยชน์ของยีนต้านทานโรคใหม่ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว

โรคไหม้ (Blast Disease)

โรคไหม้เป็นโรคที่ก่อความเสียหายและมีการระบาดทั่วโลก โดยมีเชื้อสาเหตุจากเชื้อรา *Pyricularia oryzae*. มีการเข้าทำลายตั้งแต่ระยะกล้าจนถึงระยะออกรวง เชื้อสามารถเข้าทำลายได้ทุกส่วนของข้าวตั้งแต่ ใบ ลำต้น ช่อ จนถึง คอรวง ซึ่งพบว่าโรคไหม้สร้างความเสียหายทำให้การเจริญเติบโตของข้าวลดลง 10-20 เปอร์เซ็นต์ ผลผลิตของข้าวลดลง 10-30 เปอร์เซ็นต์ หรือเกิดความเสียหาย 100 เปอร์เซ็นต์ในพื้นที่ที่เกิดความรุนแรงของโรคมักและมีสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมแก่การเข้าทำลาย (Skamnioti and Gurr, 2009)

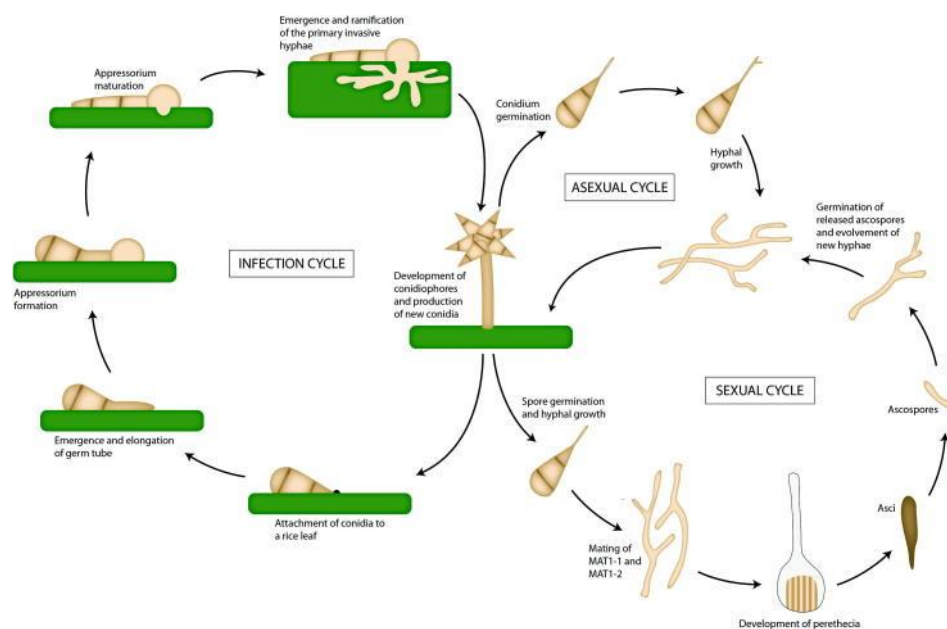
อาการโรคไหม้ของข้าว ในระยะกล้า ใบจะมีแผลและจุดสีน้ำตาลคล้ายรูปตา มีสีเทาตรงกลางแผล ความกว้างของแผลประมาณ 2-5 มิลลิเมตร ความยาวประมาณ 10-15 มิลลิเมตร แผลสามารถขยายลุกลามและกระจายทั่วบริเวณใบ หากมีอาการรุนแรงกล้าจะแห้งพุบตาย อาการคล้ายถูกไฟไหม้ ในระยะแตกกอ จะพบอาการในบริเวณข้อต่อของใบและข้อต่อของลำต้นขนาดแผลจะใหญ่กว่าที่พบในระยะกล้า แผลลุกลามติดต่อกันได้ที่บริเวณข้อต่อ ใบจะมีลักษณะแผลเข้าสีน้ำตาลดำและมักหลุดจากกาบใบเสมอ ระยะออกรวง (โรคไหม้คอรวง หรือ โรคเน่าคอรวง) เมื่อข้าวออกรวงใหม่หากถูกเชื้อราเข้าทำลายเมล็ดจะลีบแห้งและหากเชื้อโรคเข้าทำลายในช่วงรวงข้าวแก่ใกล้เก็บเกี่ยวจะแสดงรอยแผลเข้าสีน้ำตาลที่บริเวณคอรวง ทำให้คอรวงหักรวงข้าวหล่นเสียหาย (กรมการข้าว, 2559)

การแพร่ระบาดจะเกิดจากสภาพแวดล้อมที่เอื้อต่อการเกิดโรคไหม้มักเกิดในแปลงข้าวที่ต้นข้าวหนาแน่น มีการใส่ไนโตรเจนสูง ไม่มีน้ำท่วมขังในแปลงข้าว อากาศเย็นมีความชื้นในตอนกลางคืน อุณหภูมิประมาณ 22 -25 องศาเซลเซียส การแพร่ระบาดของโรคขึ้นอยู่กับปริมาณของเชื้อที่รุนแรงเริ่มต้น พันธุ์ข้าวที่อ่อนแอ และสภาพอากาศที่เอื้ออำนวยให้เกิดโรคซึ่งเป็นปัจจัยหลักในการแพร่ระบาดของโรคไหม้จากจุดหนึ่งไปยังจุดใกล้เคียงในระยะเวลาหนึ่งๆ (Teng *et al.*, 1991)

วัฏจักรการเข้าทำลายของเชื้อรา *Pyricularia oryzae*. เริ่มเมื่อ conidia ตกลงบนผิวใบต้นข้าวเมื่อได้รับปัจจัยที่เหมาะสม conidia จะสร้าง spore tip mucilage (STM) เป็นสารที่เหนียวอยู่ด้านปลายของ conidia เป็นโครงสร้างพิเศษที่ใช้ยึดเกาะกับผิวใบ จากนั้นจะสร้าง single germ tube และขยายตัวจนมีรูปร่างคล้ายตะขอ โดยบริเวณดังกล่าวจะมีการปล่อยสารเคมีออกมาเพื่อ

ย่อยผนังผิวใบ แล้วมีการสร้าง penetration peg มีลักษณะคล้ายเข็มโดยจะทำลายชั้น cuticle และ ผนังเซลล์จากนั้นจะมีการสร้างเส้นใยและเพิ่มปริมาณมากขึ้นจนปรากฏให้เป็นแผล และมีการสร้าง conidia ซึ่งมีการเพิ่มปริมาณสัมพันธ์กับความชื้น (Perez *et al.*, 2014) (ภาพที่ 1)

การป้องกันกำจัด ได้แก่ การปลูกพืชหมุนเวียน การให้ปุ๋ยไนโตรเจนในข้าวแต่ละพันธุ์ในอัตราที่เหมาะสม เนื่องจากการใส่ปุ๋ยไนโตรเจนที่มากเกินไป จะทำให้การเกิดโรคไหม้เพิ่มขึ้นและทำให้ผลผลิตลดลง นอกจากนี้ควรรักษาระดับน้ำให้อยู่ในระดับที่เหมาะสมเพื่อให้ข้าวเจริญเติบโต หากรักษาระดับให้อยู่ต่ำกว่าที่แนะนำจะทำให้เกิดความรุนแรงของโรคไหม้เพิ่มขึ้น การใช้เมล็ดพันธุ์คุณภาพสูง ปราศจากโรคเพื่อลดการระบาดของเชื้อที่ติดมากับเมล็ด การคลุมเมล็ดด้วยสารป้องกันกำจัดเชื้อรา หวานเมล็ดพันธุ์ในอัตราที่เหมาะสมคือ 15-20 กิโลกรัมต่อไร่ (พูนศักดิ์, 2559)



ที่มา: Perez-Nadales *et al.* (2014)

ภาพที่ 1 วงจรการเข้าทำลายของเชื้อรา *Pyricularia oryzae*.

แหล่งที่มาของยีนต้านทานโรคไหม้

ความต้านทานโรคไหม้ แบ่งออกได้เป็นสองประเภทใหญ่ๆ คือ ความต้านทานแบบสมบูรณ์ (Complete resistance) และ ความต้านทานแบบบางส่วน (partial resistance) โดยความต้านทานแบบสมบูรณ์จะถูกควบคุมด้วยยีนหลัก (major gene) มีการแสดงออกของความต้านทานต่อเชื้ออย่างชัดเจน ซึ่งจะถูกควบคุมด้วยยีนน้อยคู่ เช่น *Pi-a*, *Pi-l*, *Pi-k* หรือเรียกว่าลักษณะคุณภาพ ซึ่งมีความจำเพาะต่อสายพันธุ์ของเชื้อราสาเหตุโรคไหม้ ยีนจะยับยั้งการแสดงออกของเชื้อได้อย่างสมบูรณ์ ข้าวจะแสดงความต้านทานต่อโรคอย่างชัดเจน และ ความต้านทานแบบบางส่วน เป็นความต้านทานที่ถูกควบคุมด้วยยีนรอง (minor resistance) ถูกควบคุมด้วยยีนหลายคู่ ซึ่งเรียกว่าความต้านทานในเชิงปริมาณ เชื้อของโรคจะไม่จำเพาะต่อยีนต้านทานใดยีนหนึ่ง เนื่องจากเชื้อสามารถเข้าทำลายข้าวได้แต่ไม่สามารถสร้างความเสียหายได้อย่างสิ้นเชิง กล่าวคือ ไม่ได้หยุดยั้งเชื้อโรคแต่ช่วยลดการเพิ่มจำนวนและความรุนแรงของเชื้อ ยีนต้านทานแต่ละคู่ทำหน้าที่ในการลดความรุนแรงของเชื้อแต่ละระดับ (พูนศักดิ์, 2559)

จากความก้าวหน้าในการสร้างแผนที่พันธุกรรมในปัจจุบันมีค้นพบ *QTLs* ควบคุมลักษณะต้านทานโรคไหม้กว่า 500 *QTLs* (Li *et al.*, 2019) และค้นพบยีนต้านทานโรคไหม้มากกว่า 100 ยีน ซึ่งกระจายอยู่ทั้ง 11 โครโมโซมของข้าวยกเว้นโครโมโซมที่ 3 โดยพบว่ายีนต้านทานกว่าร้อยละ 64 จะกระจายอยู่บนโครโมโซมที่ 6, 11 และ 12 คิดเป็นร้อยละ 18, 25 และ 21 ตามลำดับ ปัจจุบันพบว่ามียีนต้านทานโรคไหม้กว่า 31 ยีนที่มีการโคลนสำเร็จ ได้แก่ *Pi37*, *Pit*, *Pish*, *Pi35*, *Pi64*, *Pib*, *pi21*, *Pi63/Pikahei-1(t)*, *Pi-d2*, *Pi9*, *Pi2*, *Piz-t*, *Pi-d3*, *Pi25*, *Pi50*, *Pigm*, *Pid3-l1*, *Pi36*, *Pi5*, *Pii*, *Pikm*, *Pb1*, *Pi54*, *Pia*, *Pik-p*, *Pik*, *Pi1*, *Pi-CO39*, *Pike*, *Pi-ta* และ *Ptr* (Xiao *et al.*, 2020) (ตารางที่ 1) จากงานของ Wang *et al.* (2014) รายงานว่าแหล่งพันธุกรรมของยีนต้านทานโรคไหม้ ร้อยละ 51 มาจากข้าวสายพันธุ์ อินเดียกา (Indica) ร้อยละ 45 มาจากข้าวสายพันธุ์จาปอนิกา (Japonica) และร้อยละ 4 มาจากข้าวสายพันธุ์ป่า โดยยีน *Pi9*, *Pi54rh*, *Pi40(t)* และ *Pirf2-1* ได้มาจากข้าวป่า *Oryza minuta*, *Oryza rhizomatis*, *Oryza australiensis*, และ *Oryza rufipogon* (ตารางที่ 2) ซึ่งในประเทศไทยได้มีการสืบค้นยีนต้านทานในข้าวพื้นเมืองเป็นจำนวนมาก พบว่าข้าวพื้นเมืองพันธุ์อูบง (Gs.3327) มียีนต้านทานโรคไหม้จำนวนมากถึง 9 ยีน ได้แก่ *Pi1(t)*, *Pi2(t)*, *Pi9*, *Pi36*, *Pi-d2*, *Pid3*, *Pi-ta* *Pib* และ *Pigm(t)* (สุริพร และ ชัชวาล, 2555)

ตารางที่ 1 ยีนต้านทานโรคไหม้ที่โคลนแล้ว

Gene name	Chromosome	Donor	Encoding protein	Refernce
<i>Pi37</i>	1	st. No.1	NBS-LRR	Jiang <i>et al.</i> , 2015
<i>Pit</i>	1	K59	CC-NBS-LRR	Tian <i>et al.</i> , 2016
<i>Pish</i>	1	Shin-2	NBS-LRR	Dai <i>et al.</i> , 2018
<i>Pi35</i>	1	Hokkai 188	NBS-LRR	Zou <i>et al.</i> , 2017
<i>Pi64</i>	1	Yangmaogu	NBS-LRR	Xing <i>et al.</i> , 2016
<i>Pib</i>	2	Tohoku IL9	NBS-LRR	Huang <i>et al.</i> , 2018
<i>pi21</i>	4	Owarihatamochi	Proline-rich metal binding protein	Beser <i>et al.</i> , 2016
<i>Pi63/Pikahei-1(t)</i>	4	Kahei	NBS-LRR	Xu <i>et al.</i> , 2014
<i>Pi-d2</i>	6	Digu	B-lectin receptor kinase	Chen <i>et al.</i> , 2006
<i>Pi9</i>	6	75-1-127	NBS-LRR	Qu <i>et al.</i> , 2006
<i>Pi2</i>	6	C101A51	NBS-LRR	Zhou <i>et al.</i> , 2006
<i>Piz-t</i>	6	Toride 1	NBS-LRR	Zhou <i>et al.</i> , 2006
<i>Pi-d3</i>	6	Digu	CC-NBS-LRR	Shang <i>et al.</i> , 2009
<i>Pi25</i>	6	Gumei 2	CC-NBS-LRR	Chen <i>et al.</i> , 2011
<i>Pi50</i>	6	Er-Ba-zhan (EBZ)	NBS-LRR	Su <i>et al.</i> , 2015
<i>Pigm</i>	6	Gumei 4	NBS-LRR	Deng <i>et al.</i> , 2017
<i>Pid3-11</i>	6	MC276	CC-NBS-LRR	Inukai <i>et al.</i> , 2019
<i>Pi36</i>	8	Q61	CC-NBS-LRR	Liu <i>et al.</i> , 2007
<i>Pi5</i>	9	Moroberekan	CC-NBS-LRR	Lee <i>et al.</i> , 2009
<i>Pij</i>	9	Hitomebore	NBS-LRR	Takagi <i>et al.</i> , 2013
<i>Pikm</i>	11	Tsuyuake	NBS-LRR	Ashikawa <i>et al.</i> , 2008
<i>Pb1</i>	11	Modan	CC-NBS-LRR	Hayashi <i>et al.</i> , 2010
<i>Pi54</i>	11	Tetep	NBS-LRR	Sharma <i>et al.</i> , 2010
<i>Pia</i>	11	Aichi Asahi	CC-NBS-LRR	Okuyama <i>et al.</i> , 2011
<i>Pik-p</i>	11	K60	CC-NBS-LRR	Yuan <i>et al.</i> , 2011
<i>Pik</i>	11	Kusabue	CC-NBS-LRR	Zhai <i>et al.</i> , 2011
<i>Pi1</i>	11	C101LAC	NBS-LRR	Hua <i>et al.</i> , 2012
<i>Pi-CO39</i>	11	CO39	CC-NBS-LRR	Cesari <i>et al.</i> , 2013
<i>Pike</i>	11	Xiangzao 143	NBS-LRR	Chen <i>et al.</i> , 2015
<i>Pi-ta</i>	12	Yashiro-mochi	NBS-LRR	Bryan <i>et al.</i> , 2000
<i>Ptr</i>	12	Katy	Atypical protein with an armadillo repeat	Zhao <i>et al.</i> , 2018

ที่มา: Xiao *et al.* (2020)

ตารางที่ 2 แหล่งพันธุกรรมยืนต้นทานโรคไหม้

Source	Genes	Chr.	Reference
Wild cultivar			
<i>Oryza australiensis</i>	<i>Pi40(t)</i>	6	Jeung <i>et al.</i> 2007
<i>Oryza minuta</i>	<i>Pi9</i>	6	Qu <i>et al.</i> 2006
<i>Oryza rhizomatis</i>	<i>Pi54rh</i>		
<i>Oryza rufipogon</i>	<i>Pirf2-1</i>		
Indica			
	<i>Pitp(t)</i>	1	Nguyen <i>et al.</i> 2006
	<i>Pig(t)</i>	2	Zhou <i>et al.</i> 2004
	<i>Pi25(T)</i>	2	Sallaud <i>et al.</i> 2003
	<i>Pi10</i>	5	Naqbi <i>et al.</i> 1995, Naqbi and Chatto 1996
	<i>Pi8</i>	6	Pan <i>et al.</i> 1995, Pan <i>et al.</i> 1996
	<i>Pi36</i>	8	Liu <i>et al.</i> 2000
	<i>Pik-h</i>	11	Sharma <i>et al.</i> 2005
	<i>Pi24(t)</i>	12	Zhang <i>et al.</i> 1997, Koizumi <i>et al.</i> 2007
Japonica			
	<i>Pi39(t)</i>	12	Liu <i>et al.</i> 2007
	<i>Pi37</i>	1	Lin <i>et al.</i> 2007
			Hayasaka <i>et al.</i> 1995, Wang <i>et al.</i> 1999
	<i>Pib</i>	2	Fjellstrom <i>et al.</i> 2004
	<i>Pi39(t)</i>	4	Terashima <i>et al.</i> 2008
	<i>Pi26(t)</i>	5	Sallaud <i>et al.</i> 2003
	<i>Pi22(t)</i>	6	Ahn <i>et al.</i> 1997
	<i>Pi5(t)</i>	9	Jeon <i>et al.</i> 2003
	<i>Pi28(t)</i>	10	Sallaud <i>et al.</i> 2003
	<i>Pik-m</i>	11	Li <i>et al.</i> 2007
	<i>Pita-2</i>	12	Nakamura <i>et al.</i> 1997, Hayashi <i>et al.</i> 2006

ที่มา: ดัดแปลงจาก พูนศักดิ์ (2559)

การพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่ใช้ติดตามยีนต้านทานโรคไหม้

การพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่จำเพาะเจาะจงต่อยีนต้านทานโรคไหม้เป็นขั้นตอนสำคัญของการสร้างเครื่องมือเพื่อนำไปใช้ในการช่วยคัดเลือก การปรับปรุงพันธุ์ข้าวต้านทานโรคไหม้ รวมถึงการสืบค้นยีนดังกล่าวในข้าวพื้นเมืองเพื่อใช้ประโยชน์ในการอนุรักษ์พันธุ์ข้าวและเป็นแหล่งพันธุกรรมที่สำคัญในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวในอนาคต โรคไหม้เป็นโรคที่สร้างความเสียหายและมีการแพร่กระจายอย่างกว้างขวางในหลายประเทศ ในปัจจุบันมีการค้นพบยีนต้านทานโรคไหม้กว่า 100 ยีน ซึ่งมี 31 ยีนที่มีการโคลนสำเร็จ จากความก้าวหน้าของการโคลนยีนต้านทานโรคไหม้ นักวิจัยสามารถพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่ใช้ติดตามยีนต้านทานโรคไหม้มากมาย โดยตัวอย่างเครื่องหมายที่ใช้ติดตามยีนต้านทานโรคไหม้แสดงใน (ตารางที่ 3) ในปัจจุบันมีการพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่จำเพาะกับยีนต้านทานโรคไหม้เป็นจำนวนมาก (ตารางที่ 4) ตัวอย่างเช่น ภัทรพร และคณะ (2560) ได้พัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอในการแยกแอสลีสต้านทานและแอสลีสไม่ต้านทานของยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi37* โดยการเปรียบเทียบลำดับนิวคลีโอไทด์ระหว่างแอสลีสต้านทานในข้าวพันธุ์ St. No. 1 กับแอสลีสไม่ต้านทานในข้าวพันธุ์นิปอนบาเรย์พบว่าลำดับนิวคลีโอไทด์ที่ต่างกัน 34 ตำแหน่ง โดยมี 21 ตำแหน่ง ที่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของกรดอะมิโน และมี 10 ตำแหน่งที่ตรงกับตำแหน่งจดจำของเอนไซม์ตัดจำเพาะ จากนั้นผู้วิจัยจึงได้ออกแบบไพรเมอร์ที่ครอบคลุมนิวคลีโอไทด์ ลำดับที่ 741 (SNP741) ซึ่งเป็นตำแหน่งจดจำของเอนไซม์ FokI แล้วนำไปตรวจสอบยีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวพื้นเมืองพบว่าสามารถแยกแอสลีสต้านทานและแอสลีสไม่ต้านทานโรคไหม้ *Pi37* ได้

ตารางที่ 3 ตัวอย่างเครื่องหมายดีเอ็นเอที่ใช้ติดตามยีนต้านทานโรคไหม้

Genes	Chromosome	Type of marker	Marker	Reference
<i>Pi37</i>	1	SSR	RM302	Chen <i>et al.</i> 2005
	1	SSR	RM212	Chen <i>et al.</i> 2005
<i>Pit</i>	1	SNP	T311	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pid1(t)</i>	2	SSR	RM262	Chen <i>et al.</i> 2004
<i>Pib</i>	2	SNP	B213**	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pit</i>	1	SNP	T311	Hayashi <i>et al.</i> 2001
<i>Pib</i>	2	SNP	b28	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Piz</i>	6	SNP	z60510	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Piz-t</i>	6	SNP	z5765	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pi5(t)</i>	9	SNP	JJ817*	Kwon <i>et al.</i> 2008
<i>Pik-p</i>	11	SNP	K3957	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pita-2</i>	12	SNP	Ta642	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pi5(t)</i>	9	CAPS	94A20r	Jeon <i>et al.</i> 2003
<i>Pik</i>	11	SNP	k6438	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pik-m</i>	11	SNP	k7237	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pita</i>	12	SNP	ta642	Hayashi <i>et al.</i> 2006
<i>Pi39</i>	12	CAPS	39M6	Liu <i>et al.</i> 2007

ที่มา: ดัดแปลงจาก พูนศักดิ์ (2559)

ตารางที่ 4 ตัวอย่างเครื่องหมายดีเอ็นเอที่เฉพาะเจาะจงต่อยีนต้านทานโรคไหม้

Gene name	Chromosome	Marker name
<i>Pi54</i>	11	Pi54 indel
<i>Pi-d2</i>	6	Pi-d2
<i>Pi9</i>	6	pB8Pi9
	6	NBS2-Pi9-195-1
<i>Pid3</i>	6	Pid3-d- CAPS1
		Pid3-d- CAPS2
<i>Pi-ta</i>	12	Pi-td
<i>Pib</i>	2	Pibdom
<i>Pik</i>	11	k6438
<i>Piz-t</i>	6	z5765
<i>Pi39</i>	12	39M6
<i>Pik-p</i>	11	K3957

การใช้ประโยชน์ของยีนต้านทานโรคไหม้

การสืบค้นยีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวในข้าวพื้นเมือง

ในประเทศไทยนั้นว่ามีความหลากหลายของข้าวเป็นอย่างมาก ข้าวป่า และ ข้าวพื้นเมือง มีลักษณะเด่น คือ มีความต้านทานต่อโรคและแมลงสามารถปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมได้เป็นอย่างดี การได้สืบค้นยีนต้านทานจากแหล่งพันธุกรรมและมีการเก็บรักษา จึงถือเป็นวิธีที่มีประสิทธิภาพในการรักษาแหล่งพันธุกรรมของข้าวเป็นอย่างมาก ซึ่งในประเทศไทย

ศรีสวัสดิ์ (2552) ได้สืบค้นยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi-ta* และ *Pi-b* ในข้าวพื้นเมืองไทย จำนวน 244 พันธุ์ โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอที่จำเพาะกับยีนต้านทานโรคไหม้ ซึ่งพบข้าวที่มียีนต้านทานโรคไหม้ *Pi-ta* และ *Pi-b* จำนวน 69 และ 81 พันธุ์ตามลำดับ และมีข้าวจำนวน 19 พันธุ์ที่มียีนต้านทานโรคไหม้ทั้งสองยีน

อิงออน และคณะ (2554) ได้ตรวจสอบยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi-d2* ในข้าวพื้นเมืองภาคเหนือ และภาคตะวันออกเฉียงเหนือรวม 69 พันธุ์โดยใช้เครื่องหมายโมเลกุลดีเอ็นเอที่จำเพาะต่อยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi-d2* (*Pi-d2* ConF2/C6n2R) การตรวจสอบยีนพบว่า มี 39 พันธุ์ที่มีอัลลีลที่ต้านทานโรคไหม้ *Pi-d2* โดยพบในข้าวไร่ในเขตภาคเหนือ คิดเป็นประมาณร้อยละ 10.1 และข้าวนาสวนของภาคตะวันออกเฉียงเหนือ คิดเป็นประมาณร้อยละ 46.4 ต่อมาได้สืบค้นยีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวพันธุ์เมืองจำนวน 203 พันธุ์ ซึ่งได้จากข้าวพื้นเมืองภาคเหนือ ภาคใต้ และภาคตะวันออกเฉียงเหนือ จำนวน 19, 40 และ 99 พันธุ์ ตามลำดับ โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอที่จำเพาะต่อยีนต้านทานโรคไหม้ 3 ตำแหน่ง คือ ยีน *Pi9*, *Pi36* และ *Pid2* ผลการตรวจสอบพบว่าข้าวพื้นเมืองที่นำมาตรวจสอบมียีนต้านทานโรคไหม้ *Pi9*, *Pi36* และ *Pid2* จำนวน 64, 17 และ 143 พันธุ์ตามลำดับ

กฤตกิตติศักดิ์ และคณะ (2554) ได้สำรวจยีนต้านทานโรคไหม้ *Pid3*, *Pigm(t)*, และ *Pi54* โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอที่มีความจำเพาะต่อยีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวพื้นเมืองจำนวน 203 พันธุ์ พบว่า ข้าวพื้นเมืองของไทยส่วนใหญ่ (จำนวน 159 พันธุ์จาก 203 พันธุ์) มียีนต้านทานโรคไหม้อย่างน้อยหนึ่งตำแหน่งและพบว่ามีข้าวพื้นเมืองจำนวน 4 พันธุ์มียีนต้านทานทั้ง 3 ตำแหน่ง คือ ข้าวป๊อเกษตร ข้าวเหลืองหอม ข้าวลายซาน และข้าวเหนียวกล่ำหอมแสงสีขอ โดยทั้ง 4 พันธุ์เป็นข้าวไร่พื้นเมืองของภาคเหนือ

สุริพร และ ชัชวาลย์ (2555) ได้สำรวจและค้นหายีนต้านทานโรคไหม้ จำนวน 10 ยีน ประกอบด้วยยีน *Pi9*, *Pi-d2*, *Pi36*, *Pi-ta*, *Pib*, *Pi1(t)*, *Pid3*, *Pi2(t)*, *Pi54*, และ *Pigm(t)* ในข้าวพื้นเมืองในประเทศไทย 201 พันธุ์ ประกอบด้วย พันธุ์ข้าวพื้นเมืองภาคเหนือ จำนวน 19 พันธุ์ พันธุ์ข้าวพื้นเมืองภาคใต้ จำนวน 38 พันธุ์ พันธุ์ข้าวพื้นเมืองภาคตะวันออกเฉียงเหนือ 144 พันธุ์ (ข้าวนาสวนพื้นเมือง และข้าวขึ้นน้ำพื้นเมือง จำนวน 99 และ 45 ตามลำดับ) โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอที่พัฒนาตรงตำแหน่งยีนต้านทานโรคไหม้ (gene specific markers) จำนวน 8 เครื่องหมาย ได้แก่ เครื่องหมาย pB8-Pi9(*Pi9*), NBS2-Pi9(*Pi9*), *Pi-d2*, *Pi-ta*, *Pibdom* (*Pib*), *Pi-d3Cap1* (*Pi-d3*, *Pi-dCap2* (*Pi-d3*) และ *Pi54indel* (*Pi54*) และเครื่องหมายดีเอ็นเอที่ใกล้ชิดกับยีนต้านทานโรคไหม้ 6 เครื่องหมาย ได้แก่ R36STS (*Pi36*), RM1233 (*Pi1(t)*), SSR140 (*Pi2(t)*), *Pi54SSR* (*Pi54*), *Pigm(t)C5483*, และ *Pigm(t)S29742* (*Pigm(t)*) พบว่าพันธุ์ข้าวพื้นเมืองส่วนใหญ่มียีนต้านทานโรคไหม้ *Pigm(t)* คิดเป็นร้อยละ 98.51 ของข้าวพันธุ์พื้นเมืองทั้งหมด รองลงมา ได้แก่ ยีนต้านทานโรค

ไหม้ *Pid3*, *Pi-d2*, *Pi-2(t)*, *Pi36*, *Pib*, *Pi9*, *Pi-ta*, *Pi-1(t)*, และ *Pi54* คิดเป็นร้อยละ 77.11, 68.16, 65.17, 59.70, 37.31, 28.36, 28.36, 17.91, และ 4.98 ของข้าวพื้นเมืองที่ทำการศึกษาทั้งหมด ตามลำดับ โดยพบว่าในข้าวไร่พื้นเมืองภาคเหนือ พบยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi1(t)*, *Pi36*, *Pi9* และ *Pi54* มากที่สุดคิดเป็นร้อยละ 94.74, 8.21, 52.63 และ 52.63 ตามลำดับ แต่ไม่พบยีน *Pi-ta* ในข้าวพื้นเมืองภาคตะวันออกเฉียงเหนือ พบยีนต้านทานโรคไหม้ *Pigm(t)*, *Pi2(t)* และ *Pib* มากที่สุดคิดเป็นร้อยละ 100, 84.72, และ 42.36 แต่ไม่พบยีน *Pi54* และในข้าวพื้นเมืองภาคใต้ พบยีนต้านทานโรคไหม้ *Pid3* และ *Pigm(t)* ในข้าวทุกพันธุ์ที่ทำการตรวจสอบ และยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi-d2* และ *Pi-ta* รองลงมา คิดเป็นร้อยละ 97.37 และ 50.00 ตามลำดับ แต่ไม่พบยีน *Pi9* และ *Pi54* โดยจากการตรวจค้นจีโนมยีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวพื้นเมืองไทยจำนวน 10 ยีน พบว่าข้าวพื้นเมืองพันธุ์อู๊ปง (Gs.3372) เป็นข้าวนาสวนพื้นเมืองภาคตะวันออกเฉียงเหนือมียีนต้านทานโรคไหม้มากที่สุดจำนวน 9 ยีน ได้แก่ *Pi1(t)*, *Pi2(t)*, *Pi9*, *Pi36*, *Pi-d2*, *Pi-d3*, *Pi-ta*, *Pib* และ *Pigm(t)* จากการตรวจสอบยีนต้านทานโรคไหม้ในแหล่งพันธุ์กรรมข้าวพื้นเมือง พบว่าข้าวพื้นเมืองมียีนต้านทานโรคไหม้ ซึ่งแสดงให้เห็นว่าข้าวพื้นเมืองเป็นแหล่งพันธุ์กรรมที่สำคัญในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว เพื่อให้ได้ข้าวที่มีคุณภาพดีและต้านทานโรคไหม้ต่อไปในอนาคต

การพัฒนาสายพันธุ์ข้าวต้านทานโรคไหม้

การปรับปรุงพันธุ์ข้าวแบบดั้งเดิมโดยการใช้การสังเกตลักษณะสัญญาณวิทยาไม่เพียงพอที่ใช้บ่งความแตกต่างการได้อย่างสมบูรณ์ (Conventional breeding) เนื่องจากมีปัจจัยสิ่งแวดล้อมเข้ามาเกี่ยวข้อง การใช้พันธุ์ต้านทานเป็นวิธีป้องกันโรคที่มีประสิทธิภาพอีกหนึ่ง เนื่องจากเป็นวิธีที่สะดวกและง่ายต่อการปฏิบัติของเกษตรกร จากความก้าวหน้าของเทคโนโลยีชีวภาพมีการพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่จำเพาะต่อยีนต้านทานโรคไหม้จึงมีการนำมาใช้เป็นเครื่องมือช่วยในการพัฒนาพันธุ์ข้าวให้ต้านทานต่อโรคไหม้ ซึ่งเรียกเทคนิคนี้ว่าการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยคัดเลือก (marker assisted selection: MAS) ซึ่งเป็นวิธีที่นิยมในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวในปัจจุบัน ดังนั้น การใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยคัดเลือกจึงถือเป็นวิธีการที่เหมาะสมโดยช่วยในการลดระยะเวลา และค่าใช้จ่าย เป็นวิธีการที่มีความแม่นยำและมีความน่าเชื่อถือ โดยในประเทศไทยมีการใช้เครื่องหมายโมเลกุลดีเอ็นเอช่วยคัดเลือกในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวอย่างแพร่หลายซึ่งในประเทศไทย

Wongsaprom *et al.* (2010) ได้ผนวกตำแหน่งที่ควบคุมลักษณะต้านทานต่อโรคไหม้

แบบกว้าง 2 ตำแหน่ง คือ *qBl1* และ *qBl11* มีตำแหน่งอยู่บนโครโมโซมที่ 1 และ 11 ตามลำดับ ซึ่งมีการระบุในพันธุ์เจ้าหอมนิล (JHN) ไปยังข้าว กข6 โดยใช้วิธีผสมกลับและใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยคัดลอก พบว่าสายพันธุ์ข้าวที่ได้รับการผนวกตำแหน่งที่ควบคุมลักษณะต้านทานต่อโรคไหม้ทั้งสองตำแหน่งแสดงความต้านทานโรคไหม้ได้แบบกว้าง และยังคงลักษณะทางการเกษตรเหมือน กข6 ทุกประการ เช่น มีกลิ่นหอมข้าวมีคุณภาพการหุงต้มดี เป็นต้น โดยในปัจจุบันเป็นที่รู้จักในชื่อพันธุ์ กข6 ต้นเตี้ย และ ธีรสิน

กรมการข้าว (2559) รายงานว่าข้าวพันธุ์ กข75 เป็นข้าวที่ได้จากการผสมพันธุ์ระหว่างสายพันธุ์ IR77955-24-75-284 ซึ่งมีคุณภาพการหุงต้มใกล้เคียงกับข้าวขาวดอกมะลิ105 กับพันธุ์ DHL279 (ลูกผสมระหว่างเจ้าหอมนิล กับข้าวหอมมะลิ105) ที่มียืนต้านทานโรคไหม้บนโครโมโซมที่ 1 และ 11 โดยใช้เครื่องหมายโมเลกุลช่วยคัดเลือктันที่มียืนต้านทานร่วมกับการปรับปรุงพันธุ์แบบวิธีมาตรฐาน โดยลักษณะเด่นของข้าวพันธุ์ กข75 คือ ต้านทานโรคไหม้ระยะกล้า ให้ผลผลิตสูงและอายุการเก็บเกี่ยวสั้นกว่าข้าว กข15 ลักษณะของคุณภาพหุงต้มดีมีกลิ่นหอม เหมาะสำหรับปลูกในพื้นที่น้ำฝนสภาพพื้นที่ตอนในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ

เขาวเลิศ (2551) ได้ปรับปรุงข้าวพันธุ์ กข6 ที่มีคุณสมบัติในการหุงต้มดีคุณภาพข้าวสุกเหนียวนุ่ม และมีกลิ่นหอม ให้มีลักษณะต้านทานโรคไหม้ โดยผนวก *QTL* ควบคุมความต้านทานโรคไหม้บนโครโมโซมที่ 2 และ 12 จากสายพันธุ์ P0489 (สายพันธุ์ไห้) ด้วยวิธีผสมกลับร่วมกับการใช้เครื่องหมายโมเลกุล flanking marker 2 ชุด คือ RM47/RM207 และ RM277/RM313 ช่วยในการคัดเลือก พบว่า สายพันธุ์ BC₄F_{2:3} 78-25-5-4-3 และ BC₄F_{2:4} 78-25-5-23-8 มี *QTL* ต้านทานโรคไหม้ทั้ง 2 โครโมโซมซึ่งแสดงลักษณะต้านทานโรคไหม้แบบกว้าง

สรุป

โรคไหม้เป็นโรคที่มีความสำคัญเป็นอย่างมาก สามารถเข้าทำลายได้ดีในสภาพอากาศที่เย็น และมีความชื้นสูงทำให้การเจริญเติบโตของข้าวลดลง 10-20 เปอร์เซ็นต์ ผลผลิตของข้าวลดลง 10-30 เปอร์เซ็นต์ หรือเกิดความเสียหาย 100 เปอร์เซ็นต์ ในพื้นที่ที่เกิดความรุนแรงของโรคมามากและมีสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมแก่การเข้าทำลาย ปัจจุบันมีการค้นพบยีนต้านทานโรคไหม้มากกว่า 100 ยีน ซึ่งมีแหล่งพันธุกรรมจาก ข้าวอินดิกา ข้าวจาปอนิกา ข้าวพันธุ์ป่า และข้าวพันธุ์พื้นเมือง จากความก้าวหน้าทางด้านเทคโนโลยีชีวภาพ สามารถพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่มีความจำเพาะเจาะจงกับยีนต้านทานโรคไหม้ และสามารถนำมาใช้ในการสืบหายีนต้านทานโรคไหม้ในข้าวพื้นเมือง และใช้เป็นเครื่องมือช่วยคัดเลือกในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวได้อย่างมีประสิทธิภาพ เนื่องจากไม่ต้องรอจนกว่าพืชจะโตเพื่อให้แสดงลักษณะนั้นออกมา ทั้งนี้การคัดเลือกด้วยเครื่องหมายดีเอ็นเอ เป็นการคัดเลือกโดยตรงที่จีโนมไทป์ สภาพแวดล้อมไม่มีอิทธิพลต่อการแสดงออกของเครื่องหมายดีเอ็นเอ สามารถใช้ตรวจสอบได้ในทุกระยะเวลาของการเจริญเติบโต ทำให้ลดระยะเวลา ลดค่าใช้จ่าย ตัวอย่างพันธุ์ข้าวที่มีการปรับปรุงโดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยคัดเลือก (marker assisted selection: MAS) ได้แก่ พันธุ์ข6 ต้นเตี้ย หรือ พันธุ์ธัญสิริน และ พันธุ์ข75

เอกสารอ้างอิง

- กรมการข้าว. 2559. โรคไหม้และการป้องกันกำจัด . (<http://webold.ricethailand.go.th/rkb3/tile-index.php-file=content.php&id=112-1.htm>). 24 สิงหาคม 2564.
- กรมการข้าว. 2559. กข75 ในองค์ความรู้เรื่องข้าว. (<http://webold.ricethailand.go.th/rkb3/tile-index.php-file=content.php&id=143.htm>). 25 กันยายน 2564.
- กฤตกิตติศักดิ์ ไพตรีจิตต์, อิงออน สีแก้ว, ชัชวาล จันทราสุริยารัตน์, ธาณี ศรีวงศ์ชัย และ สุริพร เกตุงาม. 2554. การค้นหายีนต้านทานโรคไหม้ *Pi9, Pi36, Pigm(t)* ในข้าวพื้นเมืองโดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ. Thai Journal of Science and Technology. 4(1): 52-62.
- จิราพร แก่นทรัพย์, ประเสริฐ วงศ์วัฒนารัตน์ และ ขนิษฐา วงศ์วัฒนารัตน์. 2563. เครื่องหมายดีเอ็นเอสำหรับคัดเลือกพันธุ์ต้านทานโรค. วารสารวิชาการเกษตร. 38(2): 207-222
- เชาวเลิศ ธีรอำพน. 2551. การปรับปรุงพันธุ์ข้าว กข 6 เพื่อเพิ่มความต้านทานต่อโรคไหม้ โดยใช้เครื่องหมายโมเลกุลช่วยในการคัดเลือก. วิทยานิพนธ์วิทยาศาตรมหาบัณฑิต (พันธุศาสตร์) มหาวิทยาลัยขอนแก่น. จังหวัดขอนแก่น.
- พูนศักดิ์ เมฆาวัฒนกาญจน์. 2559. โรคไหม้ของข้าว. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยอุบลราชธานี. อุบลราชธานี. 168 หน้า.
- ภัทรพร มูลทรัพย์, ธนากรณ ศรีรัตน์, ชัชวาล จันทราสุริยารัตน์ และ สุริพร เกตุงาม. 2560. การพัฒนาเครื่องหมายดีเอ็นเอสำหรับแยกแอสลิตต้านทานกับแอสลิตอ่อนแอของยีนต้านทานโรคไหม้ *Pi37*. Thai Journal of Science and Technology. 6(2) : 122 – 128.
- ศรีสวัสดิ์ ชันทอง, ชัชวาล จันทรา สุริยารัตน์ และ สุริพร เกตุงาม. 2553. การตรวจหาข้าวพื้นเมืองไทยที่มียีนต้านทานโรคไหม้แบบกว้าง *Pi-b* โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ. การประชุมวิชาการข้าวแห่งชาติ ครั้งที่ ๑๖ ประจำปี ๒๕๕๓: ขับเคลื่อนงานวิจัยข้าวไทยสู่นวัตกรรม. วันที่ 15-17 ธันวาคม 2553 ณ อาคารสารนิเทศ 50 ปี มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตบางเขน กรุงเทพมหานคร. หน้า 146-196.
- ศูนย์วิทยาศาสตร์ข้าว. 2563. อนาคตข้าวขาวดอกมะลิ. (<https://dna.kps.ku.ac.th/index.php/article-rice-rsc-rgdu/44-thai-jasmine-rice>). 13 ตุลาคม 2564.

- สุริพร เกตุงาม และ ชัชวาล จันทราสุริยารัตน์. 2555. การตรวจค้นจีโนมข้าวพันธุ์พื้นเมืองไทยเพื่อยืนยันต้านทานโรคเชื้อราใบไหม้และปฏิกิริยาการตอบสนองของข้าวที่มียืนยันต้านทานต่อเชื้อราใบไหม้สายพันธุ์ต่างๆ ในประเทศไทย. รายงานวิจัย. มหาวิทยาลัยอุบลราชธานี. อุบลราชธานี.
- อิงออน สีแก้ว. 2554. การค้นหายีนที่ควบคุมลักษณะความต้านทานต่อเชื้อราโรคไหม้ ของข้าวพันธุ์พื้นเมืองไทยโดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ. วิทยานิพนธ์วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (พันธุศาสตร์) มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. กรุงเทพมหานคร.
- Bonman, J. M., G. S. Khush and R. J. Nesion. 1992. Breeding rice for resistance to pests. *Annual Review of Phytopathology*. 30: 507-528
- Li, W., M. Chern, J. Yin, J. Wang and X. Chen. 2019. Recent advances in broad-spectrum resistance to the rice blast disease. *Current Opinion in Plant biology*. 50: 114–120.
- Xiao, N., W. Yunyu and L. Aihong. 2020. Strategy for use of rice blast resistance genes in rice molecular breeding. *Rice science*. 27(4): 263–277.
- Pere-Nadales, E., F. Maria, N. Almeida, B. Clara, C. Sonia, E.G. Mennat, G. Elisabeth, L. M. Vikram, N. Miriam, OR. Therese, O. Katia, S. Lisa, W. Axel, A.B. Neil A.R. G. Regine, K. Marc-Henri, L. Jose, PM. Antonio, D.P. Nicholas, J.T. Valenrie, T. Andrea, W. and Jurgen, W. 2014. Fungl model systems and the elucidation of pathogenicity determinants. *Fungal Genetics and Biology*. 70(100): 42-67.
- Skamnioti P., S.J. Gurr. 2009. Against grain: safeguarding rice from rice blast disease. *Trends Biotechol*. 27: 141-150
- Teng, P.S., H. Klein-Gebbinck and H. Pinnschmidt. 1991. Analysis of blast pathosystem to guide modeling and forecasting. *In: Blast modeling and forecasting* . IRRI, Los Banos, The Philippines. 1-30.
- Wongsaporn, C., P. Sirithunya, A. Vanavichit and G. Pantuwan. 2010. Two introgressed quantitative trait loci confer a broad-spectrum resistance to blast disease in genetic background of the cultivar RD6 a Thai glutinous jasmine rice. *Field Crops Research*. 199(2): 245-251.

Wang, X., L. Seonghee, W. Jichun, M. Jianbing, B. Tracy and J. Yulin 2014. Current advances on genetic resistance to rice blast disease *In* Rice – germplasm, genetics and improvement (ed. W. Yan and B. Jinsong) Intechopen. pp. 195-217.