

วิชาสัมมนา (1201-480)

พันธุกรรมควบคุมการออกดอกของข้าว
Genetic Control Flowering of Rice

โดย

อนุสรณ์ ธนะศรี

รหัส 61120041753

อาจารย์ที่ปรึกษา: รองศาสตราจารย์ ดร. สุรพร เกตุงาม

ภาควิชาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์

มหาวิทยาลัยอุบลราชธานี

ภาคการศึกษาที่ 1/2564

วันที่ 15 เดือน ตุลาคม พ.ศ. 2564

เรื่อง : พันธุกรรมควบคุมการออกดอกของข้าว
Genetic Control Flowering of Rice

ผู้สัมมนา : นายอนุสรณ์ ณะศรี

ชื่อปริญญา : วิทยาศาสตร์บัณฑิต

สาขาวิชา : ภาควิชาพืชไร่

ชื่ออาจารย์ที่ปรึกษา: รองศาสตราจารย์ ดร. สุรพร เกตุงาม

บทคัดย่อ

ข้าวเป็นพืชวันสั้น เมื่อได้รับช่วงแสงน้อยกว่า 12 ชั่วโมงต่อวันจะส่งเสริมการออกดอก แต่จะยับยั้งการออกดอกในสภาพวันยาวที่มีช่วงแสงมากกว่า 12 ชั่วโมงต่อวัน วันออกดอกของข้าว ถือว่าเป็นลักษณะทางการเกษตรที่สำคัญ หากข้าวมีวันออกดอกที่เหมาะสมก็จะสามารถเพิ่มผลผลิตของ ข้าวให้สูงขึ้นได้ ดังนั้นบทความสมมนานี้จะอภิปรายเกี่ยวกับการออกดอกของข้าว อิทธิพลของช่วงแสง ต่อการออกดอก ยีนที่ควบคุมวันออกดอก ปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอก และการใช้ประโยชน์ ของยีนควบคุมวันออกดอกในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว ข้าวสามารถจำแนกตามลักษณะการตอบสนองต่อช่วง แสงได้ 3 ประเภทใหญ่ ๆ คือ ข้าวชนิดไม่ไวต่อช่วงแสง ข้าวไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อนและข้าวไวต่อช่วงแสง โดยข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงจะมีพื้นที่ปลูกมากในเขตชลประทานภาคกลาง และข้าวชนิดไวต่อช่วงแสงจะมี พื้นที่ปลูกมากในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝนภาคเหนือและภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทย ปัจจุบันมีรายงาน การโคลนยีนที่เกี่ยวข้องกับลักษณะการออกดอกมากกว่า 70 ยีน ยีนควบคุมวันออกดอกแต่ละยีนมีการ แสดงออกในสภาพวันสั้นและวันยาว ยีนที่มีบทบาทต่อการออกดอกของข้าวมีหลายยีนในวิถีพันธุกรรม (Genetic pathway) ยีนดังกล่าวมีปฏิสัมพันธ์ซึ่งเกี่ยวข้องกับการควบคุมการออกดอกของข้าว ในสภาพวันสั้นจะเร่งการออกดอกโดยส่งเสริมการแสดงออกของยีน *Hd3a* ผ่าน *Hd1* และ *Ehd1* ในสภาพวันยาวยีน *Hd1* จะทำหน้าที่ยับยั้งการออกดอก การแสดงออกของยีนดังกล่าวถูกควบคุมโดย ปัจจัยต่าง ๆ เช่น ยีน *Ghd7* และ *DTH8* และโปรตีนต่าง ๆ จะมีการทำงานที่มีปฏิสัมพันธ์กัน นอกจากนี้ ปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอกมีผลต่อระดับความไวต่อช่วงแสงของข้าวไวต่อช่วงแสง ซึ่งจะมี การแสดงออกที่แตกต่างกัน การออกดอกของข้าวจะเกิดขึ้นเมื่อ florigen protein ที่ได้จากยีน *Hd3a* และ *RFT1* ถูกกระตุ้นบริเวณใบข้าวก่อนจะส่งไปที่ shoot apical meristem ซึ่งจะเกิดการออกดอก จากการค้นพบยีนควบคุมวันออกดอกที่หลากหลาย องค์ความรู้เกี่ยวกับการทำงานของยีนดังกล่าว นำมาสู่การประยุกต์ใช้ในงานปรับปรุงพันธุ์ข้าวโดยมีเทคนิคที่สำคัญ 3 เทคนิค ได้แก่ การผนวกรวม พันธุ์วิศวกรรม และการปรับแต่งยีน ซึ่งเปิดโอกาสให้นักปรับปรุงพันธุ์ได้ออกแบบพันธุ์ข้าวให้สามารถ รวมยีนควบคุมวันออกดอก ทำให้ข้าวสามารถปรับตัวและออกดอกในสภาพแวดล้อมที่จำเพาะได้

คำสำคัญ: ข้าว, ช่วงแสง, ยีนควบคุมวันออกดอก, การออกดอกของข้าว

พันธูกรรมควบคุมการออกดอกของข้าว

บทนำ

วันออกดอก (Heading date) เป็นลักษณะทางการเกษตรที่สำคัญ ซึ่งบ่งชี้ถึงการปรับตัวต่อสภาพพื้นที่ และฤดูกาลของการปลูกข้าว วันออกดอกของข้าวเป็นผลมาจากอิทธิพลของปัจจัยภายนอก เช่น ช่วงแสง อุณหภูมิ และความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหาร โดยเฉพาะช่วงแสง เป็นปัจจัยที่สำคัญที่สุดที่มีอิทธิพลต่อการออกดอกของข้าวไวต่อช่วงแสง เนื่องจากสามารถเกิดขึ้นได้ในทุกระยะการเจริญเติบโตของข้าว มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงระยะการเจริญเติบโตของข้าวจากระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ ไปสู่การออกดอกและการให้ผลผลิต

พันธุ์ข้าวที่ใช้ปลูกในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝนส่วนใหญ่เป็นข้าวไวต่อช่วงแสง ซึ่งจะมีการออกดอกเมื่อได้รับช่วงแสงน้อยกว่าช่วงแสงวิกฤต (12 ชั่วโมงต่อวัน) ปัจจุบันการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศเป็นปัจจัยที่ทำให้วันเริ่มต้นและสิ้นสุดฤดูฝนมีความแปรปรวนสูง ส่งผลให้ผลผลิตข้าวนาฝนลดลง 30 ถึง 100 เปอร์เซ็นต์ การเปลี่ยนแปลงวันเริ่มต้นและสิ้นสุดฤดูฝน ส่งผลต่อการพัฒนาทางด้านการเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตของข้าว กล่าวคือ ปริมาณน้ำฝนจะเป็นตัวบ่งบอกวันปลูกของข้าวนาอาศัยน้ำฝนซึ่งการปลูกล่าช้า จะส่งผลให้ข้าวมีระยะเวลาการสะสมอาหารที่สั้นและจะออกดอกเร็วเกินไป เนื่องจากได้รับช่วงแสงในการกระตุ้นการออกดอกที่เหมาะสม ส่งผลให้ผลผลิตต่ำกว่าปกติ ในขณะเดียวกัน การปลูกเร็วเกินไปก็จะส่งผลให้ข้าวมีระยะการเจริญเติบโตจนถึงระยะเก็บเกี่ยวยาวนานเกินไป ทำให้มีความเสี่ยงจากภัยพิบัติในช่วงเวลาการปลูก (Zhou *et al.*, 2019) ลักษณะการตอบสนองต่อช่วงแสงของข้าวจึงเป็นลักษณะที่สำคัญในกระบวนการผลิตข้าวนาอาศัยน้ำฝนมาก การออกดอกของข้าวเป็นลักษณะทางปริมาณที่ถูกควบคุมด้วยพันธูกรรม และสามารถผันแปรขึ้นกับสภาพแวดล้อม โดยเฉพาะช่วงแสงเข้ามาเกี่ยวข้อง ดังนั้นวัตถุประสงค์ของสัมมนานี้คือ การอภิปรายการออกดอกของข้าว อิทธิพลของช่วงแสงที่มีผลต่อการออกดอก ยีนที่ควบคุมการออกดอก ปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอกและการใช้ประโยชน์จากยีนควบคุมวันออกดอกของข้าว

การออกดอกของข้าว

การเจริญเติบโตของข้าว สามารถแบ่งออกเป็น 3 ระยะใหญ่ ๆ ได้แก่ 1) ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ ที่เริ่มตั้งแต่เมล็ดงอกไปจนถึงการแตกกอสูงสุด 2) ระยะสีบพันธุ์ โดยเริ่มตั้งแต่การออกดอกและการผสมเกสรของข้าว และ 3) ระยะสุกแก่ ที่เริ่มตั้งแต่การสะสมน้ำหนักในเมล็ด ตั้งแต่ระยะการสร้างนํ้านม ไปจนถึงระยะเก็บเกี่ยว การออกดอกของข้าว จะผันแปรขึ้นอยู่กับพันธุกรรม (พันธุ์ข้าว) และช่วงแสง (สิ่งแวดล้อม) ซึ่งการตอบสนองต่อช่วงแสงของข้าว จะนำไปสู่การพัฒนาตาดอก และการออกดอกต่อไป

ข้าว (*Oryza zativa*) จัดเป็นพืชวันสั้น สามารถแบ่งตามการตอบสนองต่อช่วงแสงได้ 3 ประเภทได้แก่ 1) ข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง (non-photosensitive) 2) ข้าวไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อน (weakly photosensitive) 3) ข้าวไวต่อช่วงแสง (photosensitive) โดยในข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง การเข้าสู่ระยะสีบพันธุ์ ช่วงแสงไม่มีอิทธิพลในการกระตุ้นการออกดอก กล่าวคือ ข้าวจะออกดอกตามอายุ และความสมบูรณ์พันธุ์ ส่วนการออกดอกของข้าวไวต่อช่วงแสงนั้น ข้าวจะต้องได้รับช่วงแสงน้อยกว่าช่วงแสงวิกฤต (น้อยกว่า 12 ชั่วโมงต่อวัน) ส่วนข้าวไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อน ข้าวจะมีการเจริญเติบโตทางลำต้นอยู่ในช่วง 30-60 วัน และจะมีการสร้างตาดอกก่อนที่จะมีช่วงแสงน้อยกว่า 12 ชั่วโมง (Vergard and Chang, 1985) ในประเทศไทยนิยมปลูกข้าวไวต่อช่วงแสง ส่วนใหญ่อยู่ในภาคเหนือและภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ซึ่งมีพื้นที่การปลูกข้าวอาศัยน้ำฝนประมาณ 14 และ 37 ล้านไร่ ตามลำดับ คิดเป็น 22 เปอร์เซ็นต์ และ 60 เปอร์เซ็นต์ ของพื้นที่ปลูกข้าวนาอาศัยน้ำฝนทั้งหมดตามลำดับ ส่วนในภาคกลางนิยมปลูกข้าวพันธุ์ไม่ไวต่อช่วงแสง เช่น พันธุ์ชัยนาท 1 สุพรรณบุรี 1 สุพรรณบุรี 60 และ 90 พิษณุโลก 2 พิษณุโลก 60-2 หอมสุพรรณบุรี ปทุมธานี 1 และ กข 10 เป็นต้น (สำนักเศรษฐกิจการเกษตร, 2562) การปลูกข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงจะสามารถปลูกได้ 3-4 รอบต่อปี เนื่องจากมีระบบชลประทานที่เอื้อต่อการเพาะปลูก ข้าวสายพันธุ์ปรับปรุงของกรมการข้าวแสดงในตารางที่ 1 จะเห็นว่าสัดส่วนของข้าวพันธุ์ไม่ไวต่อช่วงแสงจะมีมากกว่าข้าวพันธุ์ไวต่อช่วงแสง เนื่องจากต้องการเพิ่มปริมาณผลผลิตข้าวต่อปีให้มากขึ้น และสามารถปลูกได้หลายครั้งใน 1 ปี ข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง จึงถูกพัฒนาและส่งเสริมในเขตชลประทานภาคกลางเป็นส่วนใหญ่

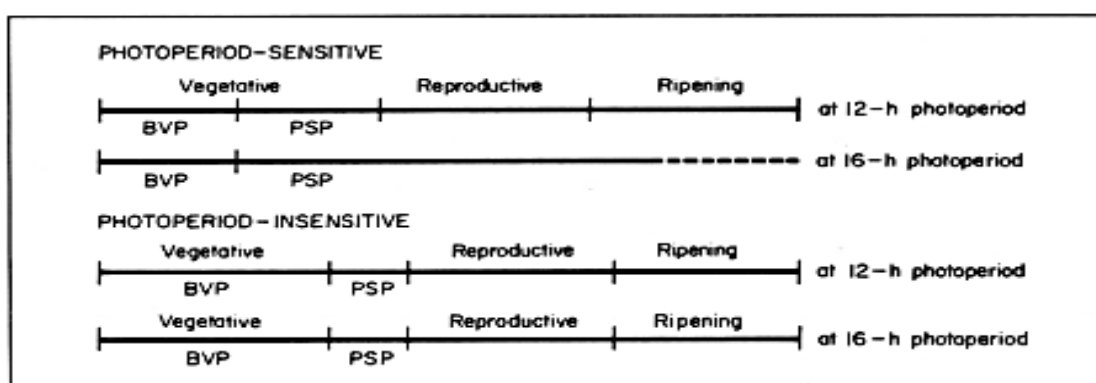
ชนานาท และคณะ (2562) ศึกษาอิทธิพลของวันปลูกที่แตกต่างกันของข้าวขาวดอกมะลิ 105 และ กข6 ที่เป็นข้าวไวต่อช่วงแสง นิยมปลูกในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝนภาคเหนือและภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทย พบว่า ข้าวทั้งสองพันธุ์ ถึงแม้จะมีวันปลูกที่แตกต่างกัน แต่ก็จะมีการออกดอกในช่วงวันที่ 10 ตุลาคม – 25 ตุลาคม โดยช่วงระยะเวลาดังกล่าวเป็นช่วงสิ้นสุดของมรสุม และมีความยาวช่วงแสงต่อวันสั้นกว่าช่วงแสงวิกฤต ซึ่งบ่งบอกว่าข้าวไวต่อช่วงแสงเป็นลักษณะของพันธุ์ข้าวที่เหมาะสมสำหรับนาอาศัยน้ำฝน เพราะลักษณะการตอบสนองต่อช่วงแสง

เป็นการปรับตัวของข้าวให้เข้ากับสภาพภูมิสมในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝน และการสิ้นสุดของฤดูฝน เป็นต้น

ตารางที่ 1 การจำแนกพันธุ์ข้าวปรับปรุงในประเทศไทย โดยอาศัยการตอบสนองต่อช่วงแสง

ข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง	กข1, กข3, กข7, กข9, กข11, กข21, กข23, กข25, กข29 (ชัยนาท 80), กข31 (ปทุมธานี 80), กข33 (หอมอุบล 80), กข37, กข39, กข41, กข43, กข47, กข49, กข53, กข55, กข57, กข61, กข63, กข65, กข69, กข71, กข77, กข79, กข81, กข83, กข2, กข4, กข10, กข22, กข14, กข17, หอมสุพรรณบุรี, สุพรรณบุรี 1, สุพรรณบุรี 60, สุพรรณบุรี 90, หอมคลองหลวง 1, ชัยนาท 1, ชัยนาท 2, พิษณุโลก 2, พิษณุโลก 60-2, หอมคลองหลวง 1
ไวต่อช่วงแสง	กข5, กข20
อย่างอ่อน	
ไวต่อช่วงแสง	กข13, กข15, กข27, กข35, กข51, กข59, กข67, กข73, กข75, กข79, กข6, กข8, กข12, กข16, กข18, ขาวดอกมะลิ 105, ขาวตาแห้ง 17, ชุมแพ60, เขียวงู 8974, เหนียวสันป่าตอง, เหนียวอุบล 1, เหนียวอุบล 2

ที่มา: กรมการข้าว (2559)



ที่มา: ดัดแปลงจาก Vergard and Chang. (1985)

ภาพที่ 1 ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นที่แตกต่างกันของข้าวไวต่อช่วงแสง และข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง ที่ได้รับช่วงแสง 12 และ 16 ชั่วโมงต่อวัน

การจำแนกชนิดของข้าวตามการตอบสนองต่อช่วงแสง จะใช้ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นที่แบ่งเป็น 2 ส่วน ได้แก่ 1) basic vegetative phase (BVP) และ 2) photoperiod-sensitive phase (PSP) มาใช้จำแนกชนิดของข้าวไวต่อช่วงแสงและข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง ในข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง จะมีระยะ BVP และ PSP ที่มีความคงที่ตามลักษณะจีโนไทป์ของพันธุ์ ช่วงแสงไม่มีอิทธิพลต่อการออกดอก แม้ว่าจะอยู่ในสภาพวันยาวหรือวันสั้น ส่วนข้าวไวต่อช่วงแสงนั้น หากปลูกในสภาพวันสั้น การเปลี่ยนแปลงจากระยะการเจริญเติบโตทางใบและลำต้นไปสู่ระยะสืบพันธุ์จะถูกกระตุ้นเมื่อได้รับช่วงแสงที่น้อยกว่า 12 ชั่วโมงต่อวัน แต่ถ้าหากปลูกในสภาพวันยาว จะมีการเจริญเติบโตทางด้านลำต้นและใบไปเรื่อย ๆ ไม่มีการออกดอก จนกว่าจะได้รับช่วงแสงที่น้อยกว่าช่วงแสงวิกฤต

การจำแนกระดับความไวต่อช่วงแสงของข้าว สามารถทดสอบโดยการปลูกข้าวโดยการปลูกข้าวในสภาพวันสั้นและวันยาว จากนั้นบันทึกวันออกดอกของข้าวโดยนับตั้งแต่วันปลูกจนถึงวันข้าวออกดอก ในสภาพวันสั้นและวันยาวแล้วนำมาคำนวณระดับความไวต่อช่วงแสง (photoperiod sensitive index, PSI) โดยใช้สูตร

$$PSI = (1 - (F1 - F2)) / (SD2 - SD1)$$

โดย F1 และ F2 คือช่วงระยะเวลาวันออกดอกที่ 50 เปอร์เซ็นต์ ของวันปลูกที่ 1 และ 2 ตามลำดับ SD1 และ SD2 คือ วันที่ตกกล้าของวันปลูกที่ 1 และ 2 ตามลำดับ

จากค่า PSI สามารถนำมาจัดจำแนกระดับความไวต่อช่วงแสงได้ 3 กลุ่มใหญ่ ๆ คือ 1) ระหว่าง 0.00-0.30 เป็นกลุ่มไม่ไวต่อช่วงแสง 2) 0.30-0.70 เป็นกลุ่มไวต่อช่วงแสงแบบอ่อน 3) 0.07-1.00 เป็นกลุ่มไวต่อช่วงแสง

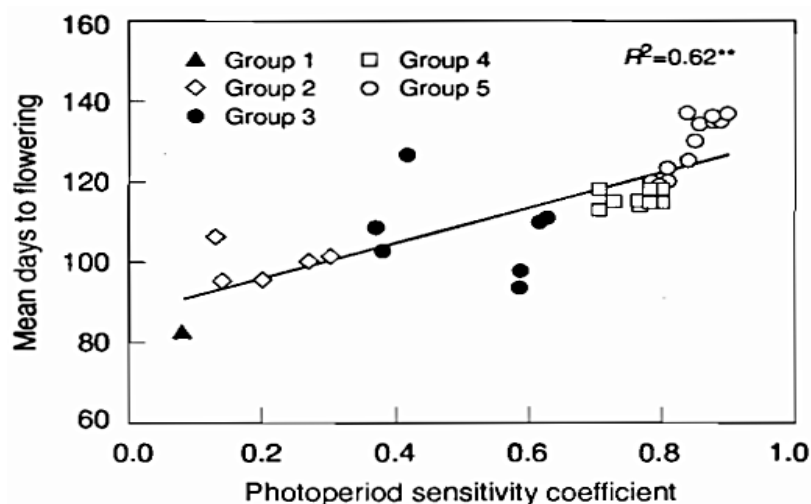
Immark *et al.* (1996) ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างวันปลูกและวันออกดอกของข้าวที่ปลูกในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝนภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทยและลาวจำนวน 35 พันธุ์ แล้วคำนวณออกมาเป็นระดับความไวต่อช่วงแสง (PSI) พบว่าสามารถจัดกลุ่มข้าวได้ 5 กลุ่ม ได้แก่ 1) ไม่ไวต่อช่วงแสง (insensitive) ที่มีระดับความไวต่อช่วงแสงตั้งแต่ 0.0-0.1 เช่น พันธุ์ Lemont 2) ไม่ไวต่อช่วงแสง (insensitive) ที่มีระดับความไวต่อช่วงแสงตั้งแต่ 0.1-0.3 เช่น พันธุ์ กข23 และ กข10 เป็นต้น 3) ไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อน (weakly sensitive) มีระดับความไวต่อช่วงแสงตั้งแต่ 0.3-0.7 เช่นสายพันธุ์ IR57514-PMI-5-B-1-2 และเหลืองบุญมา เป็นต้น 4) ไวต่อช่วงแสง (strongly sensitive) มีระดับความไวต่อช่วงแสงตั้งแต่ 0.7-0.8 เช่นพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 และ กข6 เป็นต้น 5) ไวต่อช่วงแสง (strongly sensitive) มีค่าระดับความไวต่อช่วงแสงตั้งแต่ 0.8-0.9 เช่น พันธุ์เชียงใหม่, ขาวหลวง, อีเหนียว และจำปาทอง เป็นต้น (ตารางที่ 2) ระดับความไวต่อ

ช่วงแสงมีผลทำให้วันออกดอกของข้าวแตกต่างกัน โดยข้าวในกลุ่มไม่ไวต่อช่วงแสง (Group 1 และ Group 2) จะมีวันออกดอกอยู่ในช่วงตั้งแต่ 80 – 110 วันหลังปลูก ข้าวในกลุ่มไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อน (Group 3) จะมีวันออกดอกอยู่ในช่วงตั้งแต่ 100 – 130 วันหลังปลูก และข้าวในกลุ่มไวต่อช่วงแสงอย่างมาก (Group 4 และ Group 5) จะมีวันออกดอกอยู่ในช่วงตั้งแต่ 130 – 140 วันหลังปลูก เป็นต้น (ภาพที่ 2)

ตารางที่ 2 การจำแนกชนิดของข้าวตามความไวต่อช่วงแสง

Group	Photoperiod sensitivity	Coefficient	Cultivar
1	Insensitive	0.0-0.1	Lemont
2	Insensitive	0.1-0.3	RD23, RD10, IR43450-SKN-506-2-2-1-1, IR49766-KKN-54-B-B-6-1, IR43049-CPA-510-3-3-1-1
3	Weakly sensitive	0.3-0.7	NSG19, Leuang Bun-ma, Khao Strok, IR57514-PMI-5-B-1-2, IR43062-PMI-B-15-1-2-2, BKNBR82027-NSR-8-1
4	Strongly sensitive	0.7-0.8	KDML105, RD6, Lum Narai, Puang Suwan, E-Nawn, Leuang Samer, Jumpah Tawng, IR52532-SKN-23-B-1-2, IR57546-PMI-1-B-2-2, IR43506-UBN-520-2-1-1
5	Strongly sensitive	0.8-0.9	KPM148, LPT123, Chiangsaen, Khao Luang, Tah Tae, E-Pad, Leum Dem, Leang Dawk Koon, Khao Yai, Daeng Noi, Chabah Sarahn, Taw Chaw Daw

ที่มา: ดัดแปลงจาก Immark *et al.* (1996)



ที่มา: ดัดแปลงจาก Immark *et al.* (1996)

ภาพที่ 2 แสดงความสัมพันธ์ระหว่างความไวต่อช่วงแสง และวันออกดอกซึ่งสามารถจำแนกได้เป็น 3 กลุ่มใหญ่ ๆ คือ ไม่ไวต่อช่วงแสง (Group 1 และ Group 2) ไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อน (Group 3) และไวต่อช่วงแสง (Group 4 และ Group 5)

อิทธิพลของช่วงแสงต่อการออกดอกของข้าว

ช่วงแสงเป็นปัจจัยภายนอกที่เป็นปัจจัยสำคัญในการออกดอกของข้าวการตอบสนองต่อช่วงแสงของข้าวแบ่งได้เป็น 4 ขั้นตอน ได้แก่ 1) การรับช่วงแสง (light receptor) 2) สัญญาณจาก light receptor ผ่านไปยัง circadian clock 3) สัญญาณผ่านไปยังยีนควบคุมวันออกดอกโดยตรง และ 4) สัญญาณทำงานร่วมกับยีนที่อยู่ใน flower meristem (Cao *et al.*, 2021)

นันทยา (2554) รายงานการศึกษาผลของช่วงแสงต่อการกำเนิดช่อดอกของข้าวขาวดอกมะลิ 105 อายุ 20 วันหลังปลูก นำไปเข้าสู่วิธีการทดลองโดยใช้ช่วงแสง 10, 11, 12 และ 12.40 ชั่วโมงต่อวัน พบว่า เมื่อข้าวได้รับช่วงแสง 10 และ 11 ชั่วโมงต่อวัน ข้าวจะมีการกำเนิดช่อดอกเมื่อข้าวมีอายุ 37 วันหลังปลูก และข้าวที่ได้รับช่วงแสง 12 และ 12.40 ชั่วโมงต่อวัน ข้าวจะมีการกำเนิดช่อดอกเมื่อข้าวมีอายุ 82 วันหลังปลูก นอกจากนี้ยังพบว่าข้าวขาวดอกมะลิ 105 จะมีการกำเนิดช่อดอกเมื่อได้รับช่วงแสงที่สั้นกว่าช่วงแสงวิกฤต (11.52 ชั่วโมงต่อวัน) ทั้งนี้เนื่องจากข้าวขาวดอกมะลิ 105 เป็นพืชไวต่อช่วงแสง จะมีการออกดอกเมื่อได้รับช่วงแสงที่น้อยกว่า 12 ชั่วโมงต่อวัน

ข้าวแต่ละพันธุ์มีการตอบสนองต่อช่วงแสงที่แตกต่างกัน ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากมีพื้นฐานทางพันธุกรรมของยีนที่ควบคุมลักษณะวันออกดอกที่แตกต่างกัน จึงส่งผลให้วันออกดอกของข้าวแต่ละสายพันธุ์แตกต่างกันออกไป

ยีนที่ควบคุมลักษณะวันออกดอกในข้าว

การออกดอกของข้าวถูกควบคุมโดยพันธุกรรม หรือยีนควบคุมวันออกดอก (heading date) และมีความผันแปรมากน้อยตามสภาพแวดล้อม โดยเฉพาะอย่างยิ่งช่วงแสง ในปัจจุบันมีรายงานการโคลนยีนที่เกี่ยวข้องกับวันออกดอกในข้าว 75 ยีน (ตารางที่ 3) (Zhou *et al.*, 2021) ยีนควบคุมวันออกดอกในข้าวถือว่าเป็นปัจจัยภายใน (endogenous factor) ที่ทำให้เกิดการออกดอกของข้าว Yano *et al.* (2001) ค้นหาตำแหน่งวันออกดอก โดยใช้ประชากร F_2 BC_1F_5 และ BC_4F_2 ที่ได้จากคู่ผสม Nipponbare X Kasalath พบว่ามียีนควบคุมวันออกดอกของข้าวอยู่ทั่วโครโมโซมของข้าวยกเว้น โครโมโซมที่ 1, 5, 9 และ 11 โดยมียีน *Heading date* (*Hd1*) บนโครโมโซม 6 เป็นยีนหลัก ยีนควบคุมลักษณะวันออกดอกของข้าว มีการทำงานทั้งยับยั้งและส่งเสริมการออกดอก เช่น ยีนที่ยับยั้งการออกดอกในวันยาว อาทิ *Photoperiod sensitivity 5* (*SE5*), (*Grains number Plant height and Heading date 7* (*Ghd7*) และ *Day to heading 7* (*DTH7*) ส่วนยีนที่ส่งเสริมการออกดอกในวันยาว เช่น *Early heading date 3* (*Ehd3*), *Day to heading 2* (*DTH2*) และ *Rice flowering locus T 1* (*RFT1*) ยีนที่ส่งเสริมการออกดอกทั้งในวันสั้นและวันยาวเช่น *Heading date 18* (*Hd18*) และยีนที่ยับยั้งการออกดอกในวันยาวและส่งเสริมการออกดอกในวันสั้นเช่น *Heading date 1* (*Hd1*) เป็นต้น

การศึกษายีนควบคุมลักษณะวันออกดอกของข้าวในระดับโมเลกุล พบว่า ข้าวไวต่อช่วงแสงและข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงมีการแสดงออกแตกต่างกัน เจนจิรา และคณะ (2560) เปรียบเทียบลักษณะเชิงโมเลกุลของยีน *AP2* ซึ่งกำหนดโปรตีน *APETALA 2* ที่มีบทบาทสำคัญในการควบคุมการออกดอกของข้าวไวต่อช่วงแสง ซึ่ง *AP2* เป็นยีนที่มีวิวัฒนาการที่แยกจากกันระหว่างข้าวไวต่อช่วงแสงและข้าวไม่ไวต่อช่วงแสง โดยทำการโคลนยีนกำหนดโปรตีน *AP2* ในข้าวที่ไวต่อช่วงแสง ได้แก่ ข้าวดอกมะลิ 105 และเหลืองใหญ่ และข้าวที่ไม่ไวต่อช่วงแสง ได้แก่ กข7 และ สุพรรณบุรี 1 แล้วนำมาเปรียบเทียบลักษณะเชิงโมเลกุลของยีนกำหนดโปรตีน *AP2* พบว่าในข้าวไวต่อช่วงแสงจะเป็น อะลานีน ซึ่งเป็นกรดอะมิโนที่ไม่มีซัลฟ์และไม่วิต่อการเกิดปฏิกิริยา แต่ในข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงจะเป็น ทรีโอนีน ซึ่งเป็นกรดอะมิโนที่มีซัลฟ์และไวต่อการเข้าทำปฏิกิริยากับโปรตีนอื่น เมื่อตรวจสอบการแสดงออกของยีน *AP2* ในการตอบสนองต่อช่วงแสง โดยเปรียบเทียบระหว่างข้าวดอกมะลิ 105 และ กข7 ในสภาพวันสั้นและวันยาว ด้วยวิธี RT-PCR พบว่า

การแสดงออกของยีน *AP2* นั้นมีการตอบสนองต่อช่วงแสงทั้งในข้าวที่ไวต่อช่วงแสงและไม่ไวต่อช่วงแสง ซึ่งชี้ให้เห็นว่าการแสดงออกของยีน *AP2* ในระดับ mRNA ของข้าวทั้ง 2 พันธุ์มีการตอบสนองต่อช่วงแสงเหมือนกัน แต่โปรตีนที่ได้จากการแปลรหัสมีความไวในการทำงานต่างกัน

ยุพเยาว์ และคณะ (2557) รายงานลำดับเบสของยีน *Hd1* ในข้าวไทยที่ไม่ไวต่อช่วงแสงได้แก่ พิชณุโลก 2 แพร่ 1 กข21 และสุรินทร์ 1 พบว่า มีการขาดหายไปของดีเอ็นเอความยาว 4 คู่เบส บนตำแหน่งเอกซอน 2 จึงทำให้เกิดการเลื่อนของรหัสพันธุกรรม เป็นผลทำให้ยีน *Hd1* สูญเสียการทำงาน จึงทำให้ข้าวไม่ตอบสนองต่อช่วงแสง

Roongsattham *et al.* (2006) ใช้เครื่องหมาย AFLP ตรวจสอบความแตกต่างของยีน *Hd1*, *Hd3a* และ *Hd6* โดยใช้เอนไซม์ตัดจำเพาะ *HpaII* และ *MspI* พบว่า ทั้งในสภาพวันสั้นและวันยาว ไม่พบความแตกต่างของขนาดแถบดีเอ็นเอ ซึ่งบ่งบอกว่า ยีนดังกล่าวแปลรหัสได้เป็นโปรตีน *Hd1*, *Hd3a* และ *Hd6* ธรรมดา ทั้งนี้ความแตกต่างของข้าวไวต่อช่วงแสงและไม่ไวต่อช่วงแสงอาจเนื่องมาจากลำดับนิวคลีโอไทด์ที่แตกต่างกันบนตำแหน่ง 5' region

ปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอกต่อการออกดอกในข้าว

เนื่องจากยีนที่ควบคุมการออกดอกของข้าวมีหลายยีน และแต่ละยีนมีการตอบสนองต่อช่วงแสงที่ต่างกัน การทราบปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอกจะช่วยทำให้ทราบถึงกลไกการออกดอกของข้าวมากขึ้น

Wang *et al.* (2019) ศึกษาปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีน *Ghd8* และ *Ghd7* โดยใช้ประชากร near isogenic line (NLD) และประชากรข้าวพันธุ์พื้นเมือง พบว่า *Ghd8* ควบคุมการแสดงออกของยีน *Ghd7* ผ่าน *GHD8-OsHAP5b-HD1* regulatory complex ส่งผลให้ *Ghd7* ยับยั้งการแสดงออกของยีน *Ehd1* จึงเกิดการกระตุ้นการทำงานของยีน *Hd3a* ดังนั้นจึงส่งผลให้ข้าวออกดอกช้ากว่าปกติ

Zhang *et al.* (2021) ศึกษาปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีน *Ghd7*, *Ghd8*, *PRR37* และ *Hd1* ในประชากร NLD ในสภาพวันสั้นและวันยาว พบว่า วันออกดอกในประชากรที่มีการกระจายตัวมีความแปรปรวนสูงมากตั้งแต่ 95 วันในสภาพวันยาว และ 42 วันในสภาพวันสั้น โดยพบว่าในสภาพวันสั้นจะมีปฏิสัมพันธ์ระหว่าง ยีน *Ghd7*, *Ghd8* และ *PRR37* ที่มียีน *Hd1* เป็นยีนพื้นฐาน (background)

ตารางที่ 3 การโคลนยีนที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกของข้าว

Gene symbol	Effect	Description	Reference
<i>SE13</i>	LD promotion	Encodes phytochromobilin synthase, an orthologue of Arabidopsis HY2, a key enzyme in phytochrome chromophore biosynthesis	Saito <i>et al.</i> (2011)
<i>DTH2</i>	LD promotion	Encodes a CONSTANS-like protein that probably acts independently of Hd1 and Ehd1	Wu <i>et al.</i> (2013)
<i>HDR1</i>	LD repression	Encodes a homologue of the ligand of the SNF1/AMPK/SnRK1 kinase PpSKI in moss	Sun <i>et al.</i> (2016)
<i>Ehd4</i>	SD/LD promotion	Encodes an Oryza-genus-specific CCCH-type zinc finger protein	Gao <i>et al.</i> (2013)
<i>DTH3</i>	SD/LD promotion	Encodes a typical MIKC-type MADS-box protein OsMADS50, the putative SOC1/AGL20 orthologue in rice	Lee <i>et al.</i> (2004), Bian <i>et al.</i> (2011)
<i>SE14</i>	LD repression	Encodes a JmjC domain-containing protein that functions in demethylation of H3K4me3 in RFT1	Yokoo <i>et al.</i> (2014)
<i>PHYA</i>	LD repression	Encodes photoreceptor phytochrome A	Takano <i>et al.</i> (2005)
<i>Hd6</i>	LD repression	Encodes the alpha subunit of protein kinase CK2	Takahashi <i>et al.</i> (2001)
<i>Hd16</i>	LD repression	Encodes a casein kinase-I protein	Dai & Xue (2010), Hori <i>et al.</i> (2013)
<i>HAF1</i>	SD/LD promotion	Encodes a RING-finger ubiquitin ligase	Yang <i>et al.</i> (2015)
<i>Hd17</i>	SD/LD promotion	Encodes a homologue of Arabidopsis ELF3 protein	Matsubara <i>et al.</i> (2012), Saito <i>et al.</i> (2012)
<i>RFT1</i>	LD promotion	Encodes a rice florigen	Komiya <i>et al.</i> (2008)

ที่มา: ดัดแปลงจาก Zhou *et al.* (2021)

ตารางที่ 3 การโคลนยีนที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกของข้าว (ต่อ)

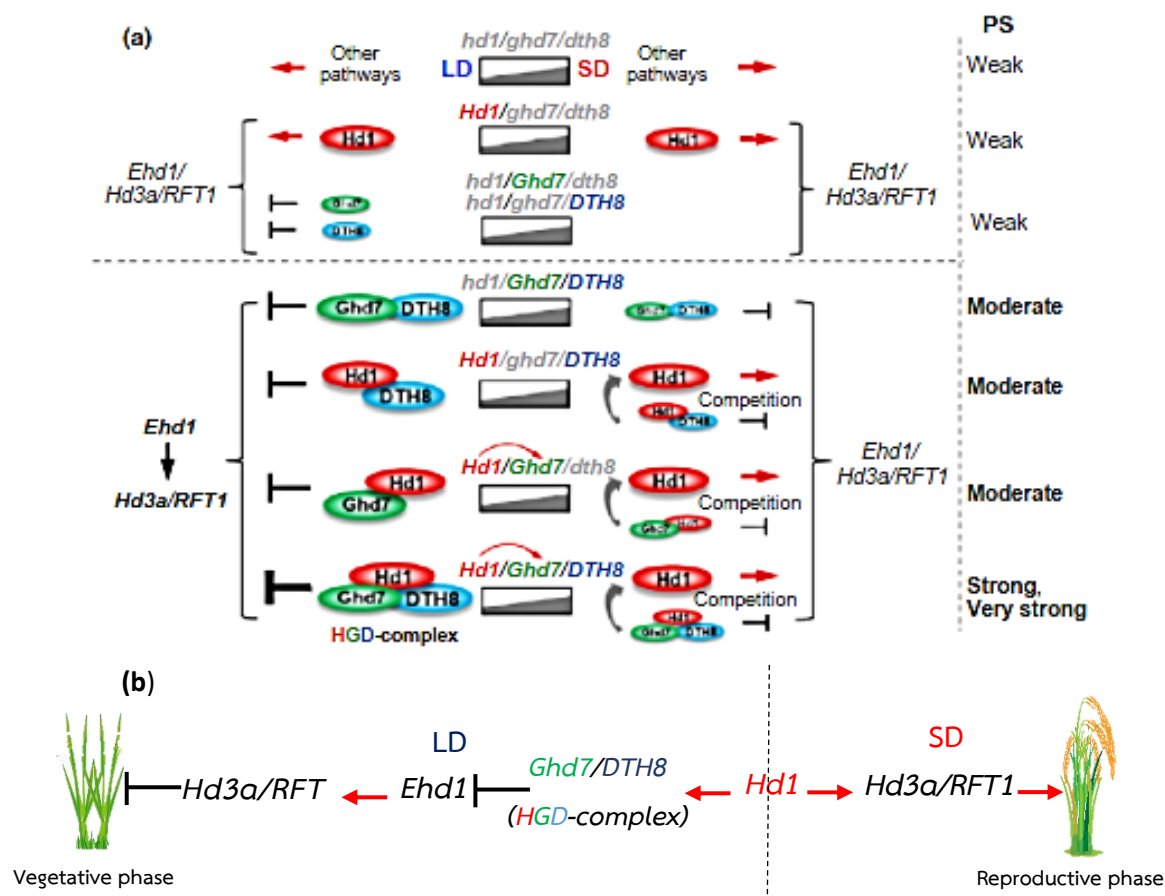
Gene symbol	Effect	Description	Reference
<i>Hd3a</i>	SD promotion	Encodes a florigen that is an orthologue of Arabidopsis FT	Kojima <i>et al.</i> (2002)
<i>Hd1</i>	SD promotion/LD repression	Encodes the homologue of Arabidopsis CONSTANS	Yano <i>et al.</i> (2000)
<i>SE5</i>	SD/LD repression	Encodes an enzyme implicated in phytochrome chromophore biosynthesis	Andrés <i>et al.</i> (2009)
<i>Ghd7</i>	LD repression	Encodes a CCT domain protein	Xue <i>et al.</i> (2008)
<i>DTH7</i>	LD repression	Encodes pseudoresponse regulator protein OsPRR37	Koo <i>et al.</i> (2013), Yan <i>et al.</i> (2013), Gao <i>et al.</i> (2014)
<i>Ehd3</i>	LD promotion	Encodes a plant homeodomain finger-containing protein	Matsubara <i>et al.</i> (2011)
<i>Hd18</i>	SD/LD promotion	Encodes a histone acetylase related to Arabidopsis FLOWERING LOCUS D	Shibaya <i>et al.</i> (2016)
<i>DTH8</i>	SD promotion/LD repression	Encodes the AP3 subunit of heme activator protein (HAP) complex	Wei <i>et al.</i> (2010), Yan <i>et al.</i> (2011)
<i>Ehd2</i>	SD/LD promotion	Encodes the Cys2/His2-type zinc finger transcription factor, an orthologue of maize INDETERMINATE1	Matsubara <i>et al.</i> (2008), Wu <i>et al.</i> (2008)
<i>Ehd1</i>	SD/LD promotion	Encodes a B-type response regulator	Doi <i>et al.</i> (2004)
<i>DHD1</i>	SD/LD repression	Encodes a GRAS family protein	Zhang <i>et al.</i> (2019)

ที่มา: ดัดแปลงจาก Zhou *et al.* (2021)

Cai *et al.* (2019) ศึกษาปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีน *EH7* และ *DTH8* ในสภาพวันยาวพบว่า *EH7* ร่วมกับยีน *DTH8* และ *Hd1* ลดการแสดงออกของยีน *Ehd1* ทำให้เกิดการกระตุ้นการทำให้แสดงออกของยีน *RFT1/Hd3a* ทำให้ข้าวออกดอก นอกจากนี้ยังพบว่า ในสภาพวันยาว ยีน *Hd1* จะถูกยับยั้งการแสดงออกโดยมียีน *Ghd7/DTH8* (*HGD-complex*) ทำให้เกิดการยับยั้งการแสดงออกของยีน *Ehd1* ซึ่งจะไปกระตุ้นการทำงานของยีน *Hd3a/RFT1* จึงทำให้ข้าวออกดอก ส่วนในสภาพวันสั้น ยีน *Hd1* จะส่งเสริมการทำงานของยีน *Hd3a/RFT1* โดยตรง

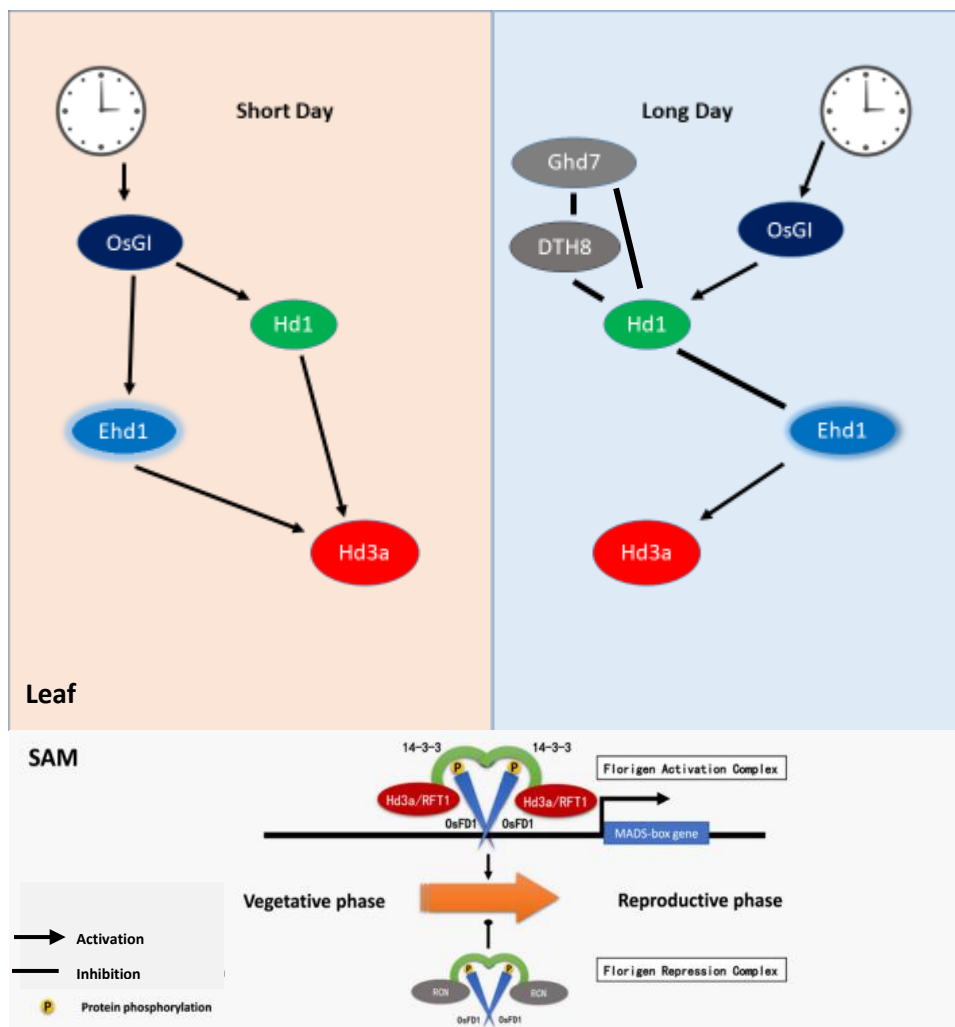
ในขณะเดียวกัน Zong *et al.* (2021) พบว่า ปฏิสัมพันธ์ของยีน *Ghd7*, *DTH8* และ *Hd1* ส่งผลให้ข้าวมีความไวต่อช่วงแสง (photosensitive index ; PI) (ภาพที่ 2) ที่แตกต่างกัน ยกตัวอย่างเช่น สายพันธุ์ข้าวที่มีระดับความไวต่อช่วงแสงอย่างอ่อน (weakly photosensitive) ยีนควบคุมวันออกดอกสามารถอยู่ในรูป *Hd1/ghd7/dth8*, *hd1/Ghd7/dth8* และ *hd1/ghd7/DTH8* เป็นต้น สายพันธุ์ข้าวที่มีระดับความไวต่อช่วงแสงปานกลาง (moderate) ยีนควบคุมวันออกดอกจะอยู่ในรูปแบบ *hd1/Ghd7/DTH8*, *Hd1/ghd7/DTH8* และ *Hd1/Ghd7/dth8* สายพันธุ์ข้าวที่มีระดับความไวต่อช่วงแสงอย่างมาก (strong, very strong) ยีนควบคุมวันออกดอกจะอยู่ในรูปแบบ *Hd1/Ghd7/DTH8* ทั้งนี้จะพบว่ายีน *Hd1* มีบทบาทสำคัญในการจะกระตุ้นการทำงานของยีน *Ehd1/Hd3a/RFT1* ในสภาพวันสั้นทำให้ข้าวออกดอกได้

จากการศึกษาปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอกที่ตอบสนองต่อช่วงแสงในสภาพวันสั้นและวันยาว จะพบว่ามียีนควบคุมวันออกดอกที่หลากหลายมาก และมีการตอบสนองต่อช่วงแสงในสภาพวันสั้นและวันยาวที่ต่างกัน Zhou *et al.* (2021) รายงานว่าในขั้นตอนสุดท้ายของโครงข่ายของยีนควบคุมวันออกดอกจะพบว่า กลุ่มยีนที่เป็นตัวกระตุ้นให้เกิดการออกดอกจะมีเพียง 2 ยีน คือ *Ehd3/FRT1* (ภาพที่ 3) ซึ่งมีการสร้าง florigen protein ของยีน *Ehd3* และ *FRT1* ที่บริเวณใบข้าว ก่อนจะส่งสัญญาณไปที่ shoot apical meristem (SAM) ทำให้เกิดการออกดอกที่สมบูรณ์ จากนั้น *MADS-box transcription factor family genes* จะเข้ามาควบคุมการเปลี่ยนแปลงจากระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นไปสู่ระยะสืบพันธุ์ต่อไป



ที่มา: ดัดแปลงจาก Zong *et al.* (2021)

ภาพที่ 3 (a) แสดงปฏิสัมพันธ์ระหว่างยีนควบคุมวันออกดอก *Hd1*, *Ghd7* และ *DTH8* ที่ส่งผลต่อการออกดอกและความไวต่อช่วงแสง (PI) (b) เส้นทางการทำงานของยีน *Hd1* อย่างง่าย ทั้งในสภาพวันสั้นและวันยาว



ที่มา: ดัดแปลงจาก Zhou *et al.* (2021)

ภาพที่ 3 แสดงการเส้นทางการทำงานของยีนควบคุมวันออกดอกในข้าว โดยเริ่มจาก Circadian clock (รูปนาฬิกา) ในวงรี คือ ยีนควบคุมวันออกดอกที่สำคัญ ลูกศร หมายถึงการกระตุ้นการแสดงออก เส้นปลายทู่หมายถึงยับยั้งการแสดงออก ข้าวมี *florigen genes* 2 ชนิด ได้แก่ *Hd3a* และ *RFT1* ในสภาพวันสั้น การออกดอกของข้าว เป็นผลมาจากการแสดงออกของยีน *Hd3a* ผ่านยีน *Hd1* และ *Ehd1* ซึ่งถูกยับยั้งหรือกระตุ้นการแสดงออกด้วยยีนที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกหลายตำแหน่ง ในสภาพวันสั้น *Hd1* สามารถถูกกระตุ้นการทำงานโดย *OsGI* ในสภาพวันยาว ยีน *Hd1* จะเป็นยีนยับยั้งการออกดอก ซึ่งการเปลี่ยนจากการกระตุ้นการแสดงออกมาเป็นการยับยั้งการแสดงออก เป็นผลเนื่องจากถูกควบคุมด้วยหลายปัจจัย เช่น *Ghd7* และ *DTH8* รวมไปถึงโปรตีนต่างๆ florigen protein *Hd3a* และ *RFT1* ถูกส่งถ่ายไปยัง shoot apical meristem (SAM) หลังจากที่ถูกกระตุ้นให้สร้างขึ้นในใบ ใน SAM จะมีการสร้าง florigen activation complex (FAC) และกระตุ้นการแสดงออกของ *MADS-box transcription factor family genes* ซึ่งเป็นยีนที่ควบคุมให้มีการเปลี่ยนจากระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ไปสู่การระยะสืบพันธุ์ ซึ่งนำไปสู่การออกดอก

การประยุกต์ใช้ในงานปรับปรุงพันธุ์ข้าว

การปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้มีวันออกดอกที่เหมาะสม สามารถเพิ่มผลผลิตของข้าวให้สูงขึ้นได้ ประเทศไทยเป็นประเทศที่ตั้งอยู่บนเส้นศูนย์สูตร ช่วงแสงที่มีผลต่อการออกดอกของข้าวไวต่อช่วงแสงจะเริ่มในช่วงต้นเดือนตุลาคม ซึ่งเป็นระยะเวลาที่มีช่วงแสงสั้นกว่าช่วงแสงวิกฤตน้อยกว่า 12 ชั่วโมงต่อวัน การพัฒนาสายพันธุ์ข้าวในปัจจุบันพบว่า มีการมุ่งเน้นไปที่การพัฒนาพันธุ์ข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงเป็นส่วนใหญ่ เนื่องจากสามารถกำหนดและวางแผนการผลิตได้ดีกว่าข้าวไวต่อช่วงแสง ข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงจึงถูกพัฒนาขึ้นเพื่อใช้ส่งเสริมในพื้นที่นาชลประทานภาคกลางเป็นส่วนใหญ่

วรภรณ์ และคณะ (2551) อ้างโดย สุพรรณษา (2553) รายงานการพัฒนาข้าว กข6 ซึ่งเป็นข้าวไวต่อช่วงแสงที่ปลูกในพื้นที่นาอาศัยน้ำฝนภาคเหนือและภาคตะวันออกเฉียงเหนือของไทย ให้มีลักษณะไม่ไวต่อช่วงแสง โดยมีสายพันธุ์ให้คือ Taichung 65 มียีน *hd1* ที่มีการหายไปของลำดับเบสจำนวน 4 คู่เบส บนตำแหน่งเอกซอน 2 ควบคุมลักษณะไม่ไวต่อช่วงแสง และมีสายพันธุ์รับคือ กข6 ที่มียีน *Hd1* ควบคุมลักษณะการออกดอกในวันสั้น และยับยั้งการออกดอกในวันยาว ใช้วิธีการปรับปรุงพันธุ์แบบผสมกลับ และใช้เครื่องหมายโมเลกุลช่วยคัดเลือกยีน *hd1* จนได้พันธุ์ แม่โจ้ 2 ซึ่งเป็นข้าวเหนียวต้นเตี้ยไม่ไวต่อช่วงแสง สามารถปลูกในฤดูนาปรังได้

สำหรับในต่างประเทศนั้นพบว่ามีการใช้ประโยชน์จากยีนควบคุมวันออกดอกในการพัฒนาสายพันธุ์ข้าวลูกผสม 3 สายทาง โดยนิยมใช้ยีน *Hd3a* ในการพัฒนาพันธุ์ลูกผสม 3 สายทาง ซึ่งยีน *Hd3a* ทำให้เพิ่มความดีเด่นของพันธุ์ลูกผสมได้ดีมาก ซึ่งอาจเนื่องมาจากยีนดังกล่าวทำให้ข้าวลูกผสมมีวันออกดอกที่เหมาะสม และมีลักษณะทางการเกษตรที่ดี นอกจากนี้การแสดงออกดอกของยีนควบคุมวันออกดอก *Hd3a* มีความเกี่ยวข้องกับลักษณะทางการเกษตรอื่น ๆ ในข้าว แต่อย่างไรก็ตามการศึกษาทางด้านนี้ยังคงไม่แพร่หลายนัก (Zhou *et al.*, 2021)

ปัจจุบันการพัฒนาสายพันธุ์ข้าวให้มีวันออกดอกที่เหมาะสมในประเทศไทยยังมีไม่มากนัก อาจเนื่องมาจากไม่ได้มีพื้นที่ทางภูมิศาสตร์ที่แตกต่างกันมาก แต่สำหรับในต่างประเทศ เช่น ประเทศจีน ที่มีพื้นที่ทางภูมิศาสตร์แตกต่างกัน บางพื้นที่อยู่ในละติจูดที่สูงไม่เหมาะสมสำหรับการปลูกข้าว ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้สามารถปลูกได้ในทุกพื้นที่ มีวันออกดอกที่เหมาะสมจึงได้มีการเสนอ 3 เทคโนโลยีได้แก่ 1) การผนวกรวม และการใช้เครื่องหมายโมเลกุลช่วยในการคัดเลือก (gene pyramiding) 2) การใช้พันธุวิศวกรรม (genetic engineering) และ 3) การปรับแต่งยีน (CRISPR-cas gene editing) โดยในปัจจุบันได้มีการนำ CRISPR-cas9 มาใช้ศึกษาการแสดงออกของยีนควบคุมวันออกดอกเป็นจำนวนมาก ซึ่งเทคนิค CRISPR-cas9 มีความแตกต่างจากเทคนิคพันธุวิศวกรรมคือ พันธุวิศวกรรมจะใช้นิวคลีโอไทด์จากสิ่งมีชีวิตอื่นและถ่ายเข้าไปในข้าวโดยใช้ T-DNA แต่สำหรับ CRISPR-cas9 เป็นการเปลี่ยนแปลงลำดับนิวคลีโอไทด์ของยีนเป้าหมายในข้าว เช่น

การหยุดการแสดงออกของยีนเป้าหมาย (targeted gene knockout) การเพิ่มยีนเป้าหมาย (targeted insertion) หรือการแทนที่ของลำดับนิวคลีโอไทด์ (base replacement) จึงเป็นการกลายในระดับนิวคลีโอไทด์ของยีนเป้าหมายในข้าว ซึ่งสามารถถ่ายทอดพันธุกรรมไปยังชั่วรุ่นถัดไปได้ (Zhou *et al.*, 2021) ตัวอย่างงานวิจัยที่มีการใช้ประโยชน์จากองค์ความรู้ของยีนควบคุมวันออกดอกแสดงในตารางที่ 4 ดังนั้นความก้าวหน้าของเทคโนโลยีชีวภาพในอนาคตจะช่วยให้นักปรับปรุงพันธุ์ข้าวได้ทราบถึงกระบวนการทาง Metabolomics ของยีนควบคุมวันออกดอกที่มีความหลากหลายและซับซ้อน การทราบและเข้าใจถึงกลไกการทำงานของยีนควบคุมวันออกดอกจะสามารถลดข้อจำกัดของการปรับปรุงพันธุ์ข้าว เปิดโอกาสให้นักปรับปรุงพันธุ์ข้าวได้ออกแบบพันธุ์ข้าวให้สามารถมีวันออกดอกที่เหมาะสมกับสภาพแวดล้อมจำเพาะ โดยการผนวกยีนควบคุมวันออกดอกต่าง ๆ ให้สามารถปลูกและปรับตัวได้ทุกสภาพภูมิศาสตร์ทั่วโลก รวมไปถึงได้เห็นลักษณะที่แปลกใหม่ของข้าวที่แตกต่างจากปัจจุบัน โดยลักษณะที่แปลกใหม่นี้จะต้องเป็นลักษณะที่สร้างความมั่นคงทางอาหารให้แก่มนุษยชาติในอนาคตอันใกล้

ตารางที่ 4 ตัวอย่างงานวิจัยที่มีการใช้ประโยชน์จากองค์ความรู้ยีนควบคุมวันออกดอกในข้าว

Gene	Chro.	Function	Marker/Vector	Reference
<i>hd1</i>	6	photo-insensitive	RM8225	วัชรินทร์ และคณะ (2559)
<i>hd1</i>	6	photo-insensitive	Hd1exon2F+Hd1exon2R +DoT65hd1exon2R	สุพรรณษา (2553)
<i>qDTH-2</i>	2	later heading date	M2-7	Wei <i>et al.</i> (2010)
<i>qDTH-3b</i>	3	later heading date	M3-3	Wei <i>et al.</i> (2010)
<i>qDTH-6</i>	6	earlier heading date	M6-3	Wei <i>et al.</i> (2010)
<i>qDTH-8</i>	8	earlier heading date	M8-2	Wei <i>et al.</i> (2010)
<i>Hd1</i>	6	flowering in short day and delay flowering in long day	HC20, HC27	Zhou <i>et al.</i> (2018)
<i>Hd-6-2</i>	6	delay heading under long day and short daay	PSM677-RM204	Hua <i>et al.</i> (2018)
<i>dth8</i> mutant	8	earlier flowering in long day	pCXUN-Cas9, pYLCRISPR/Cas9Pubi-H	Zhou <i>et al.</i> (2018)
<i>dhd4</i> mutant	2	slightly earlier flowering	dhd4-crispr-2, dhd4-crispr6	Cai <i>et al.</i> (2020)

สรุป

ข้าวเป็นพืชวันสั้นที่จะมีการเปลี่ยนแปลงระยะการเจริญเติบโตทางใบและลำต้นไปสู่ระยะสีบพันธุ์ โดยการออกดอกของข้าวไวต่อช่วงแสงจะต้องได้รับช่วงแสงที่น้อยกว่า 12 ชั่วโมงต่อวัน ลักษณะการออกดอกของข้าวเป็นลักษณะทางปริมาณที่มีอิทธิพลของช่วงแสงมาเป็นตัวกระตุ้นการทำงานของยีนควบคุมวันออกดอกของข้าวซึ่งมีโครงข่ายที่ซับซ้อนในสภาพวันสั้น การออกดอกของข้าวถูกกระตุ้นโดยยีน *Hd1* และ *Ehd1* ในสภาพวันยาว ยีน *Hd1* จะเปลี่ยนแปลงการทำงานไปเป็นยับยั้งการออกดอกของข้าว โดยมียีน *Ghd7* *DTH8* และโปรตีนอื่น ๆ ส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงการทำงานของยีน *Hd1* การออกดอกของข้าวจะเกิดขึ้นเมื่อ florigen protein ที่ได้จากยีน *Hd3a* และ *RFT1* ถูกสร้างขึ้นบริเวณใบข้าว ก่อนจะส่งไปที่ shoot apical meristem ซึ่งจะทำให้เกิดการออกดอก จากนั้น *MADS-box transcription factor family genes* จะเข้ามามีบทบาทในการเปลี่ยนระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบไปสู่ระยะสีบพันธุ์ จากองค์ความรู้เรื่องยีนควบคุมวันออกดอกและความก้าวหน้าทางด้านเทคโนโลยีชีวภาพ มีการนำเสนอเทคโนโลยีในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้มีวันออกดอกที่เหมาะสม 3 เทคโนโลยี ได้แก่ 1) การผนวกยีนและการใช้เครื่องหมายช่วยคัดเลือก (gene pyramiding) 2) พันธุวิศวกรรม (genetic engineering) และ 3) การปรับแต่งยีน (CRISPR-cas gene editing) โดยเทคโนโลยีดังกล่าวจะเปิดโอกาสให้นักปรับปรุงพันธุ์ข้าวได้ออกแบบสายพันธุ์ข้าวให้มีวันออกดอกที่เหมาะสมและปลูกในพื้นที่ต่าง ๆ ที่มีลักษณะทางภูมิศาสตร์ที่หลากหลายได้มากขึ้น

เอกสารอ้างอิง

- กรมการข้าว. 2559. องค์ความรู้เรื่องข้าว. (กรมการข้าว - องค์ความรู้เรื่องข้าว (ricethailand.go.th). 7 กันยายน 2564.
- เจนจิรา มาหา, อมรทิพย์ เมืองพรหม, สุรินทร์ ปิยะโชคณากุล และ M. Jenjira. 2560. ลักษณะเชิงโมเลกุลของยีนกำหนดรหัสโปรตีน *APETALA 2* ที่ตอบสนองต่อช่วงแสงในข้าว (*Oryza sativa* L.) ที่ไวและไม่ไวต่อช่วงแสง. วารสารวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี 25(2): 288-301.
- ชนานาถ ชนะอักษร, ธาณี ชื่นบาน, วราภรณ์ วงศบุญ, กัลยา สานเสน, ชนะ ศรีสมภาร และ สมหมาย เลิศนา. 2562. วันปลูกที่เหมาะสมสำหรับข้าวขาวดอกมะลิ 105 และ กข6 ที่ปลูกโดยวิธีการหว่านข้าวแห้งในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ. ใน *ประชุมวิชาการข้าวและธัญพืชเมืองหนาว กลุ่มศูนย์วิจัยข้าวภาคตะวันออกเฉียงเหนือ* วันที่ 5-7 มีนาคม 2562. ณ โรงแรมเมืองทองธานี รีสอร์ทโคราช อำเภอโนนสูง จังหวัดนครราชสีมา. หน้า 280-291.
- นันทิยา คำบุญเรือง. 2554. ผลของช่วงแสงต่อการกำเนิดช่อดอก และประโยชน์ของการใช้ช่วงแสงสั้นในการปลูกข้าวนอกฤดู ของข้าวขาวดอกมะลิ 105. วิทยานิพนธ์ วิทยาศาสตร์มหาบัณฑิต สาขาวิชาพืชศาสตร์ มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีสุรนารี. จังหวัดนครราชสีมา.
- ยุพเยาว์ คบพิมาย, ศรีณย์ จินะเจริญ, ศรีกาญจนา คล้ายเรือง และวราภรณ์ แสงทอง. 2557. ความแตกต่างทางพันธุกรรมระหว่างข้าวไทยที่ไวต่อช่วงแสงและไม่ไวต่อช่วงแสง. *Thai Journal of Genetic* 7(2): 97-103.
- สำนักเศรษฐกิจการเกษตร. 2562. พันธุ์ข้าวนาปี: เนื้อที่เพาะปลูก ผลผลิต และผลผลิตต่อไร่ รายจังหวัด ปีเพาะปลูก 2561/62. (<http://www.oae.go.th/assets/portals/1/fileups/prcaidata/files/varieties%20major%20rice%2061.pdf>). 7 กันยายน 2564.
- สุพรรณษา เพชรหิน. 2553. ผลผลิต และการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของยีนไม่ไวต่อช่วงแสงและต้นเตี้ยโดยใช้เครื่องหมายโมเลกุลของข้าวเหนียวสายพันธุ์ กข6. วิทยาศาสตร์มหาบัณฑิต สาขาวิชาพืชไร่ มหาวิทยาลัยแม่โจ้. จังหวัดเชียงใหม่.
- Cai, M., C. Saihua, W. Mingming, Z. Tianhui, Z. Liang, L. Chaonan, Z. Huan, W. Jiachang, X. Xinyang, C. Juntao, R. Yulong, G. Xiuping, Z. Xin, L. Cailin, C. Zhijun, W. Jie, J. Ling, Z. Huqu, W. Haiyang, Z. Shanshan and W. Jiamin. 2019. *Early heading 7* interacts with *DTH8*, and regulates flowering time in rice. *Plant Cell Reports* 38(5): 521-532.
- Immark, S., J. H. Michell, J. Boonat, C. Boonwite, B. Somrith, a. Polvatana and S. Fukai. 1996. Determination of phenology development in rainfed lowland rice in Thailand and Lao PDR. International workshop on breeding strategies for rainfed lowland

- rice in drought-prone environments, Ubon Ratchathani, Thailand, 5-8 November 1996. Australian Centre Institute Agricultural Research.
- Roongsattham, P., P. Pradit, T. Amara, K. Lily, H. Poontariga and P. Surin. 2006. *Hd1*, *Hd3a*, and *Hd6* genes: possible DNA methylation roles in photoperiod sensitive gene regulation of rice KDML 105 (*Oryza sativa* L.) Kasetsart Journal (Natural Science) 40: 462 - 471.
- Vergard, B. S. and T. T. Chang. 1985. The flowering response of the rice plant to photoperiod a review of the literature. 4th edition. The International Rice Research Institute, Los Banos Laguna, Philippines. 38 pp.
- Wang, P., R. Gong, Y. Yang and S. Yu. 2019. *Ghd8* controls rice photoperiod sensitivity by forming a complex that interacts with *Ghd7*. BMC Plant Biology, 19(1): 462.
- Yano, M., K. Shoko, T. Yuji, L. Hongxuan and S. Takuji. 2001. Genetic control of flowering time in rice, a short-day plant. Journal of Plant Physiology. 127(4): 1425-1429.
- Zhang, B., H. Liu, F. Qi, Z. Zhang, Q. Li, Z. Han and Y. Xing. 2019. Genetic interactions among *Ghd7*, *Ghd8*, *OsPRR37* and *Hd1* contribute to large variation in heading date in rice. Rice 12(1): 48.
- Zhou, S., Z. Shanshan, C. Song, H. Haigang, W. Haoqin, H. Benyuan, C. Liang, Xu. Zhuang, L. Linglong, J. Ling, W. Haiyang and W. Jianmin. 2021. Transcriptional and post-transcriptional regulation of heading date in rice. New Phytologist 230(3): 943-956.
- Zong, W., R. Ding, H. Minghui, S. Kangli, F. Jinglei, Z. Jing, X. Dongdong, X. Wenhao, L. Shiqi, Z. Han, Q. Rong, T. Wenjing, Y. Ruqi, C. Hongyi, X. Xianrong, C. Letian, L. G. Yao, and G. Jingxin. 2021. Strong photoperiod sensitive is controlled by cooperation and competition among *Hd1*, *Ghd7* and *DTH8* in rice heading. New Phytologist 229(3): 1635-1649.