วารสารแก่นเกษตร THAIJO

Content List Available at ThaiJo

Khon Kaen Agriculture Journal

Journal Home Page : https://li01.tci-thaijo.org/index.php/agkasetkaj



การประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในเชื้อพันธุกรรมข้าวนาสวนพื้นเมืองไทย ในระยะต้นกล้า และระยะเติมเต็มเมล็ด

Evaluation of heat tolerance in Thai lowland indigenous rice germplasm in seedling and grain filling stages

กฤษณาพร เทิดกิจเจริญ[1], สมพงศ์ จันทร์แก้ว[1], ธิดารัตน์ มอญขาม[1]* และ จิรวัฒน์ สนิทชน[1]

Christnapaul Therdkitcharoen[1], Sompong Chankaew[1], Tidarat Monkham[1]* and Jirawat Sanitchon[1]

[1] *สาขาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น 123 ต. ในเมือง อ. เมือง จ. ขอนแก่น 40002 ประเทศไทย*
[1] *Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Khon Kaen University, 123, Ni-Muang, Muang, Khon Kaen, 40002, THAILAND*

บทคัดย่อ: ความเครียดเนื่องจากอุณหภูมิสูงในข้าวมีโอกาสเกิดขึ้นในทุกระบบการปลูกข้าวในประเทศไทย ในฤดูนาปีที่มีการเพาะปลูกโดยการหว่านรอฝนช่วงเดือนปลายเมษายนถึงต้นเดือนพฤษภาคม จะได้รับผลกระทบกับอุณหภูมิสูงในระยะต้นกล้า ส่วนในฤดูนาปรังข้าวจะได้รับผลกระทบกับอุณหภูมิสูงในระยะการเติมเต็มเมล็ดในช่วงเดือนมีนาคมถึงเมษายน การประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในเชื้อพันธุกรรมจำนวน 132 พันธุ์ ทำการประเมินความทนร้อนในเชื้อพันธุกรรมข้าวนาสวนพื้นเมืองในระยะกล้า และระยะเติมเต็มเมล็ด ที่อุณหภูมิ 45±3°C ในช่วงเวลา 11.00 - 14.00 น. เป็นเวลา 14 และ 30 วันในระยะต้นกล้า และระยะเติมเต็มเมล็ด ตามลำดับ ผลการทดลอง พบว่า ในระยะต้นกล้าสามารถจัดกลุ่มได้ 3 กลุ่ม ตามค่าคะแนนการตายของใบ และการลดลงของน้ำหนักแห้ง โดยกลุ่ม 1 (G1) จำนวน 31 พันธุ์ มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงเทียบเท่ากับพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐาน (N22) และมีการลดลงของน้ำหนักแห้ง 40.8% – 59.7% โดยพันธุ์ LLR-072 LLR-146 และ LLR-232 มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในระยะกล้า ส่วนในระยะเติมเต็มเมล็ด สามารถจัดกลุ่มได้ 7 กลุ่ม โดยกลุ่ม 1 จำนวน 49 พันธุ์ มีน้ำหนักเมล็ดลดลงเฉลี่ย 65% - 68% น้ำหนักเมล็ดดีต่อต้นสูง น้ำหนัก 100 เมล็ดสูง และในกลุ่มนี้มีการลดลงของจำนวนเมล็ดเต็ม 100% สูง แต่จำนวนของเมล็ดเต็ม 75% และ 50% มีมากกว่าพันธุ์ทนทานมาตรฐาน จึงทำให้มีการรักษาน้ำหนักเมล็ดดีรวมได้ดีกว่ากลุ่มอื่นๆ พันธุ์ LLR-230 LLR-232 และ LLR-262 มีการลดลงของน้ำหนักเมล็ดดี เมล็ดดีต่อรวง และน้ำหนัก 100 เมล็ดที่ต่ำเมื่อเปรียบเทียบกับพันธุ์อื่นๆ ภายในกลุ่มเดียวกัน และพบว่าพันธุ์ LLR-232 มีความทนทานทั้งระยะต้นกล้า และระยะเติมเต็มเมล็ด

คำสำคัญ: อุณหภูมิสูง; การคัดเลือกข้าว; *Oryza sativa* L.; จำนวนเมล็ดดี; การแบ่งสัดส่วนของเมล็ด

ABSTRACT: High temperature stress in rice is likely to occur in all rice growing systems in Thailand. In wet season, rice cultivated by broadcasting at the late of April to early May would be affected by high temperature in the seedling stage. In the dry season, rice will be affected by high temperatures during the grain filling stage in March to April. The experiment was high temperature tolerance evaluation in 132 lowland rice varieties at seedling and grain filling stages. Heat stress treatment was set at 45±3°C during 11:00 a.m. to 2:00 p.m. for 14 and 30 days in seedling and grain filling stages, respectively. The result showed that three groups of varieties based on leaf dead and dry weight reduction percentage included of 30 cultivars in group 1 (G1) had high temperature tolerance comparable to the standard check (N22). There was a decrease in dry weight of 40.8% – 59.7%. In conclusion, LLR-072, LLR-146 and LLR-232 were resistance to high temperatures at seedling stage due to the slow leaf death. At grain filling stage, group 1 (49 cultivars) showed low seed weight reduction by 65% - 68%, high filled seeds per plant, 100 seed weight

* Corresponding author: tidamo@kku.ac.th

Received: date; March 27, 2023 Accepted: date; June 9, 2023 Published: date; September 28, 2023

and 100% seed number. However, in G1 at grain filling stage, there was a high reduction in 100% filled seed number, but low reduction in 75% and 50% filled seed number. The result showed that this group maintained higher seed weight than other groups. At the grain filling stage, LLR-230, LLR-232 and LLR-262 showed low decreasing in seed weight, filled seeds per plant and 100 seed weight. Interestingly, LLR-232 was high resistance at both seedling and grain filling stages.
Keywords: high temperature; rice screening; *Oryza sativa* L.; filled seed number; seed partitioning

บทนำ

ข้าวเป็นหนึ่งในธัญพืชอาหารที่มีความสำคัญของโลก ประชากรมากกว่าครึ่งหนึ่งของโลกมีการบริโภคข้าวเป็นอาหารหลัก โดยประเทศไทยมีพื้นที่เพาะปลูกข้าวประมาณ 71 ล้านไร่ มีผลผลิตข้าวประมาณ 32 ล้านตัน โดยผลผลิตข้าวปริมาณ 26.8 ล้านตัน ได้จากข้าวที่ปลูกในนาปี และ 5.3 ล้านตัน ได้จากผลผลิตข้าวนาปรัง (สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2566) ประเทศไทยเป็นผู้ส่งออกข้าวที่สำคัญอันดับสองของโลกรองจากอินเดีย ในปี พ.ศ. 2565 ประเทศไทยส่งออกข้าวประมาณ 4.9 ล้านตัน คิดเป็นมูลค่ากว่า 126,125 ล้านบาท (FAOstat, 2565) ปัจจุบันปัญหาโลกร้อนมีผลทำให้อุณหภูมิเฉลี่ยทั้งปีของประเทศไทยสูงขึ้นกว่าปกติ 1 องศาเซลเซียส ตั้งแต่ พ.ศ. 2494-2559 และอุณหภูมิเฉลี่ยสูงสุดในเดือนมีนาคมถึงเดือนมิถุนายน สูงกว่า 35°C (กรมอุตุนิยมวิทยา, 2566) อุณหภูมิที่เพิ่มขึ้นส่งผลทำให้ผลผลิตข้าวลดลง 10% ซึ่งอุณหภูมิสูงกว่า 35°C เป็นช่วงวิกฤติที่ส่งผลกระทบต่อข้าวในทุกระยะการเจริญเติบโต ตั้งแต่ระยะการงอกของเมล็ดไปจนถึงระยะการเติมเต็มเมล็ด โดยพบว่าเมล็ดข้าวที่ได้รับอุณหภูมิสูงมากกว่า 35 องศาเซลเซียส มีผลทำให้อัตราการงอกและความแข็งแรงของเมล็ดลดลงมากกว่า 70% (Xu et al., 2021) ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น อุณหภูมิสูงส่งผลให้ต้นกล้าข้าวเกิดอาการผิดปกติ ใบซีดเหลือง สูญเสียน้ำในต้น รากไม่เจริญเติบโต การแตกกอลดลง ใบไหม้ และตายในที่สุด (Kilasi et al., 2018) และเมื่อกระทบอุณหภูมิสูงในระยะดอกบานมีผลทำให้ละอองเกสรของข้าวเป็นหมันหรือตาย ความมีชีวิตของละอองเกสรลดลง มีผลทำให้การผสมเกสรลดลง ความสมบูรณ์ของดอกย่อยลดลงเหลือเพียง 20 % (Matsui et al., 2000) นอกจากนี้ต้นข้าวที่ได้รับอุณหภูมิสูงในระยะเติมเต็มเมล็ด พบว่า จำนวนเมล็ดลีบเพิ่มขึ้น การพัฒนาของเมล็ดเกิดขึ้นช้า และผลผลิตลดลง (Cheabu et al., 2018) ซึ่งประเทศไทยมีระบบการปลูกข้าวทั้งในฤดูนาปี และนาปรัง ทำให้ข้าวได้รับผลกระทบทั้งในช่วงระยะต้นกล้าเมื่อเพาะปลูกในฤดูนาปีที่มีการหว่านรอฝน ต้นกล้าข้าวที่หว่านในช่วงปลายเดือนเมษายน ถึงต้นเดือนพฤษภาคม จะได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิสูง จากรายงานของ Sarsu (2018) พบว่าผลกระทบจากอุณหภูมิสูงในระยะต้นกล้าทำให้ผลผลิตลดลง 10-20% โดยพื้นที่ผลิตข้าวนาปีของประเทศไทยมีพื้นที่ 63 ล้านไร่ และพื้นที่การทำนาปรัง 8.3 ล้านไร่ (สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2564) เมื่อเกษตรทำการเพาะปลูกในฤดูนาปรัง ในช่วงเดือนมกราคม ในระยะการบานของดอก หรือระยะเติมเต็มเมล็ด ข้าวจะได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิสูงในระหว่างเดือนมีนาคมถึงเมษายน จากรายงานของ Xu et al. (2020) พบว่าเมื่อข้าวได้รับผลกระทบเนื่องจากอุณหภูมิสูงในระยะดอกบานจะทำให้ข้าวเป็นหมัน เนื่องจากเกสรตัวเมีย และละอองเกสรตัวผู้ถูกทำลาย ทำให้ผลผลิตลดลงสูงถึง 80% และหากกระทบร้อนในระยะการเติมเต็มเมล็ดทำให้ผลผลิตลดลง 30-40% (Begcy et al., 2018) ทำให้ข้าวที่เพาะปลูกในประเทศไทยมีโอกาสได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิสูงในทั้งระยะต้นกล้า ระยะดอกบาน และระยะการเติมเต็มเมล็ด

จากปัญหาดังกล่าวมีแนวทางการแก้ไขหลายวิธี เช่น การเลื่อนระยะเวลาการปลูกข้าวออกไปเพื่อหลีกเลี่ยงการกระทบต่ออุณหภูมิสูง อย่างไรก็ตาม การทำนาในพื้นที่ภาคตะวันออกเฉียงเหนือและภาคเหนือของประเทศไทยส่วนใหญ่ยังอาศัยน้ำฝน ซึ่งการเลื่อนระยะเวลาปลูกอาจทำให้ปริมาณน้ำฝนไม่เพียงพอต่อความต้องการของพืช (กรมการข้าว, 2560) ทำให้สูญเสียผลผลิตได้ ในฤดูนาปี การเลื่อนเวลาในการเพาะปลูกจะมีผลต่อระยะการเจริญเติบโต เนื่องจากข้าวนาปีส่วนใหญ่ที่เพาะปลูกในภาคเหนือและภาคตะวันออกเฉียงเหนือเป็นข้าวไวต่อช่วงแสง หรืออีกวิธีการหนึ่ง คือ การใช้พันธุ์ข้าวที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง ซึ่งสถาบันวิจัยข้าวนานาชาติ หรือ IRRI ได้แนะนำข้าวพันธุ์ N22 ซึ่งเป็นพันธุ์ข้าวจากประเทศอินเดียที่ผ่านการรับรองพันธุ์ว่าสามารถทนทานต่ออุณหภูมิสูงได้ อย่างไรก็ตาม เมื่อนำมาเพาะปลูกในประเทศไทยพบว่ามีคุณภาพเมล็ดที่ไม่เป็นที่ต้องการ และมีปัญหาเรื่องการปรับตัวในระบบการปลูก รวมไปถึงลักษณะทางการเกษตรที่ไม่ตรงกับความต้องการของเกษตรกรในประเทศ และยังมีผลกับการรับซื้อของโรงสีข้าวอีกด้วย จึงไม่เหมาะในการนำมาใช้ในการเพาะปลูกในประเทศไทย แต่สามารถนำมาใช้เป็นแหล่งของความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในกระบวนการปรับปรุงพันธุ์ได้ หรือเป็นกลุ่มพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐานได้ ดังนั้น การปรับปรุงพันธุ์ข้าวจึงเป็นอีกแนวทางหนึ่งที่ช่วยให้พันธุ์ข้าวใน

ประเทศไทยมีความสามารถในการทนทานต่ออุณหภูมิสูงได้ดีขึ้น อย่างไรก็ตามการปรับปรุงพันธุ์ข้าวจำเป็นต้องหาแหล่งของความต้านทาน และหากแหล่งของความต้านทานนั้นเป็นพันธุ์ที่มีการปรับตัวในพื้นที่การผลิตอยู่แล้ว จะเป็นการดีในแง่ของการปรับตัวและลักษณะทางการเกษตรที่มีความเหมาะสมต่อความต้องการของเกษตรกร ซึ่งในประเทศไทยมีเชื้อพันธุกรรมข้าวมากกว่า 17,000 พันธุ์ จึงกล่าวได้ว่าประเทศไทยมีความหลากหลายทางพันธุกรรมของข้าวสูง หากนำเชื้อพันธุกรรมข้าวภายในประเทศมาทำการประเมินและคัดเลือกในลักษณะความทนทานต่ออุณหภูมิสูง จะเป็นการเพิ่มโอกาสในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้ประสบความสำเร็จ และได้พันธุ์ข้าวพันธุ์ใหม่ที่มีความสามารถในการปรับตัวที่ดี และมีลักษณะทางการเกษตรตรงตามความต้องการของผู้บริโภคมากที่สุด อย่างไรก็ตามมีการปรับปรุงพันธุ์เพื่อความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในประเทศไทย และได้พันธุ์ที่มีรายงานว่ามีความทนทาน ได้แก่ พันธุ์คิมหันต์ ที่ใช้แหล่งความต้านทานจากสายพันธุ์ M9962 (พันธุ์ผู้ให้ ทนร้อน : พ่อ) ที่ได้จากประชากรข้าวหอมนิลพันธุ์กลาย (ชเนษฎ, 2564) จึงเป็นเพียงพันธุ์เดียวในขณะนี้ และยังไม่มีการประเมินในเชื้อพันธุกรรมพื้นเมืองไทย เพื่อหาแหล่งของความทนทานเพิ่มเติม ดังนั้นจึงควรมีการประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในเชื้อพันธุกรรมข้าวนาสวนพื้นเมืองไทย และค้นหาพันธุ์ข้าวที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงใช้เป็นแหล่งของความทนทานในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวและพัฒนาพันธุ์ หรือเพื่อใช้ในการส่งเสริมการปลูกต่อไปในอนาคต

วิธีการศึกษา

พันธุ์ข้าวและพื้นที่ทำการทดลอง

เชื้อพันธุกรรมข้าวนาสวนพื้นเมือง จำนวน 132 พันธุ์ ที่ได้จากการประเมินศักยภาพในการให้ผลผลิตที่ดีจากการศึกษาของอาทิตย์ (2561) และพันธุ์ N22 (ทนทานมาตรฐาน) วางแผนการทดลองแบบสุ่มสมบูรณ์ (completely randomized design, CRD) จำนวน 2 ซ้ำ โดยแยกทำการประเมินในสภาพอุณหภูมิสูง (heat stress) และสภาพควบคุม (control) ภายใต้สภาพโรงเรือนปิด ทำการทดลองระหว่างเดือน มีนาคม-เมษายน พ.ศ. 2565 ในระยะต้นกล้า และระหว่างเดือนธันวาคม 2565 - มีนาคม 2566 ในระยะเติมเต็มเมล็ด

การปลูกและการดูแลรักษา

การทดสอบในระยะกล้า

ใช้แผนการทดลอง CRD โดยแยกแต่ละสภาพ ได้แก่ สภาพอุณหภูมิสูง และสภาพควบคุม แล้วทำการประเมินการลดลงของลักษณะต่างๆ ในแต่ละพันธุ์เพื่อเปรียบเทียบอิทธิพลของความเครียดร้อน ไม่ทำการเปรียบเทียบระหว่างสภาพแวดล้อม เนื่องจากมีความแตกต่างของพันธุ์เข้ามาเกี่ยวข้องจำนวนมาก ทำให้ไม่มีความจำเป็นต้องเปรียบเทียบความแตกต่างของสภาพแวดล้อม ทำการทดลองจำนวน 2 ซ้ำ ซ้ำละ 5 ต้น ระหว่างเดือน มีนาคม-เมษายน พ.ศ. 2565 เพาะเมล็ดโดยการแช่เมล็ดในน้ำ 24 ชม. หลังจากนั้นทำการบ่ม 24 ชม. ปลูกเมล็ดข้าวหลังจากการบ่มลงในถาดเพาะขนาด 10 X 20 หลุม ปลูก 1 เมล็ด/หลุม จำนวน 14 ถาด/ซ้ำ ภายในบรรจุดินและแช่น้ำไว้ตลอดเวลาในระหว่างการทดสอบ ปลูกข้าวจนครบทุกพันธุ์จำนวน 132 พันธุ์ และพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐาน (N22) โดยทำการปลูกแทรกตามแถวของพันธุ์ทดสอบทุกๆ 1 แถว เพื่อใช้ในการประเมินความสม่ำเสมอของอุณหภูมิ และเปรียบเทียบการแสดงออกของข้าว เมื่อต้นข้าวมีอายุ 21 วัน จึงย้ายถาดเพาะของสภาพอุณหภูมิสูงเข้าสู่โรงเรือนควบคุมอุณหภูมิ โดยให้อุณหภูมิ 45±3 °C ตามวิธีการของ Sarsu et al. (2018) ตั้งแต่เวลา 11.00 น. ถึง 14.00 น. ทุกวัน เป็นเวลา 14 วัน ส่วนสภาพอุณหภูมิปกติ (control) วางในโรงเรือนแยกที่มีอุณหภูมิตามสภาพแวดล้อมภายนอก ทำการดูแลรักษาโดยให้ปุ๋ยเคมีสูตร 15-15-15 (N-P_2O_5-K_2O) ในอัตรา 25 กก./ไร่ และฉีดพ่นสารเคมีกำจัดโรคและแมลงตามความเหมาะสม

การทดสอบในระยะเติมเต็มเมล็ด

ทำการเพาะเมล็ดและปลูกเช่นเดียวกับการทดสอบในระยะกล้าจำนวน 132 พันธุ์ และพันธ์เปรียบเทียบมาตรฐาน (N22) ปลูกเมล็ดข้าวลงในกระถางขนาด 15x15 ซม. บรรจุดิน 5 กก./กระถาง ปลูก 1 ต้น/กระถาง จำนวน 3 กระถางต่อ 1 พันธุ์ ทำการดูแลรักษาโดยให้ปุ๋ยเคมีสูตร 15-15-15 (N-P_2O_5-K_2O) ในอัตรา 25 กิโลกรัม/ไร่ และฉีดพ่นสารเคมีกำจัดโรคและแมลงตามความเหมาะสม เมื่อข้าวอายุ 60 วัน นำข้าวเข้าห้องมืดเพื่อกระตุ้นการออกดอกของข้าว เมื่อต้นข้าวออกดอก 100 เปอร์เซ็นต์ จึงย้ายต้นข้าวของสภาพ

อุณหภูมิสูงเข้าสู่โรงเรือนควบคุมอุณหภูมิ โดยทำการย้ายพันธุ์ที่เจริญเติบโตถึงระยะที่กำหนด และให้อุณหภูมิ 45±3 องศาเซลเซียส ตั้งแต่เวลา 11.00 น. ถึง 14.00 น. ทุกวัน จนถึงระยะเก็บเกี่ยว (Sarsu et al., 2018) ส่วนสภาพอุณหภูมิปกติ (control) วางในโรงเรือนแยกที่มีอุณหภูมิตามสภาพแวดล้อมภายนอก

การบันทึกข้อมูล

การเก็บข้อมูลในการทดสอบในระยะต้นกล้า

อุณหภูมิในการทดลอง

ทำการบันทึกอุณหภูมิภายในโรงเรือนควบคุมอุณหภูมิทุกวัน และเก็บข้อมูลอุณหภูมิในช่วงที่ให้อุณหภูมิสูงทุกชั่วโมง

ค่าคะแนนใบตาย

การประเมินระดับความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในข้าวระยะต้นกล้า จากค่าคะแนนการตายของใบ โดยให้คะแนนเป็นรายต้นทุกต้น ตามการประเมินของ Sarsu et al. (2018) โดย ค่าคะแนน 1 คือ ต้นข้าวเจริญเติบโตปกติ ปลายใบม้วนเล็กน้อย ค่าคะแนน 3 ข้าวโตช้า ใบข้าวม้วนและซีดเหลือง ค่าคะแนน 5 คือ ใบข้าวแห้งและบางส่วนตาย และค่าคะแนน 7 คือ ต้นข้าวแห้งตายทั้งต้น ทำการบันทึกข้อมูลช่วงเวลา 11.00-14.00 น. ของทุกวัน

ความสูงต้น น้ำหนักสด และน้ำหนักแห้งต้น หลังจากย้ายต้นกล้าออกจากห้องควบคุมอุณหภูมิสูง นำมาไว้ที่อุณหภูมิปกติ 2 วัน หลังจากนั้นให้บันทึกข้อมูลความสูงต้น น้ำหนักสด และน้ำหนักแห้งของต้นข้าวทั้งสองสภาพ จากนั้นนำข้อมูลที่ได้คำนวณหาเปอร์เซ็นต์การลดลงจากสูตร

$$\text{Reduction (\%)} = \frac{(\text{ค่าการประเมินจากชุดควบคุม} - \text{ค่าการประเมินจากสภาพอุณหภูมิสูง})}{\text{ค่าการประเมินจากชุดควบคุม}} \text{x } 100$$

การเก็บข้อมูลในการทดสอบในระยะการเติมเต็มเมล็ด

ข้อมูลอุณหภูมิ ทำการเก็บข้อมูลเช่นเดียวกับการทดสอบในระยะต้นกล้า

เมล็ดดี เมล็ดลีบ เก็บข้อมูลเมล็ดดี และเมล็ดลีบต่อต้นโดยการเก็บทุกรวง นับจำนวนเมล็ดดี และเมล็ดลีบ นำไปคำนวณหาเปอร์เซ็นต์เมล็ดดี และเมล็ดลีบต่อต้นจากสูตร

$$\text{Filled grain (\%)} = \frac{\text{filled grain weight}}{\text{total grain weight}} \text{x } 100$$

น้ำหนัก 100 เมล็ด นับเมล็ดดี 100 เมล็ด แล้วชั่งน้ำหนักเมล็ดในแต่ละซ้ำ และแต่ละสภาพแวดล้อม

การเติมเต็มเมล็ด แยกเมล็ดจากแต่ละต้นตามเปอร์เซ็นต์การเติมเต็มเมล็ด โดยแยกเป็นเติมเต็มได้ 100% ของเมล็ด 75% 50% และ 0% (เมล็ดลีบ) นับจำนวนเมล็ดแล้วคำนวณเป็นเปอร์เซ็นต์ต่อต้น

การวิเคราะห์ข้อมูล

ทำการวิเคราะห์ความแปรปรวนตามแผนการทดลอง CRD และเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Duncan’s multiple rang test (DMRT) โดยใช้โปรแกรม Statistix10 และทำการจัดกลุ่มพันธุ์จากลักษณะค่าคะแนนการม้วนใบ การลดลงของน้ำหนักแห้งในระยะต้นกล้า และระยะเติมเต็มเมล็ดใช้การจัดกลุ่มจากลักษณะการลดลงของการเติมเต็มเมล็ด การลดลงของน้ำหนักเมล็ด เปอร์เซ็นต์เมล็ดดี ด้วยวิธี Ward’s method โดยโปรแกรม MEGA7.0

ผลการศึกษาและวิจารณ์

การประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในระยะต้นกล้า

อุณหภูมิในการทดลอง

อุณหภูมิภายในโรงเรือนควบคุมอุณหภูมิมีค่าเฉลี่ยในแต่ละวันที่สูงกว่าอุณหภูมิภายนอกโรงเรือนตลอดระยะเวลา 14 วัน เนื่องจากมีช่วงที่กำหนดให้มีอุณหภูมิสูงในช่วงเวลา 11.00-14.00 น. **(Figure 1A)** และพบว่าอุณหภูมิระหว่างเวลา 11.00 - 14.00 น. ภายในโรงเรือนควบคุมอุณหภูมิสูงมีอุณหภูมิเฉลี่ย 46.1°C และมีการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิได้ตามที่กำหนดในช่วงเวลาดังกล่าว และเป็นช่วงเวลาที่อุณหภูมิภายนอกเพิ่มขึ้นเช่นเดียวกัน **(Figure 1B)** การควบคุมอุณหภูมิสูงในช่วงเวลาดังกล่าวเป็นการจำลองการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิของสภาพแวดล้อมธรรมชาติ โดยในช่วงที่อุณหภูมิสูงในระหว่างวันจะเป็นช่วงหลัง 11.00 น. ดังนั้น ในการทดสอบความทนทานต่ออุณหภูมิสูงจึงทำการควบคุมการให้อุณหภูมิในช่วงเวลาดังกล่าว อย่างไรก็ตาม การควบคุมอุณหภูมิในการทดลองความทนร้อนจะมีความแตกต่างกันไปตามภูมิภาค การเพาะปลูก ชนิดของพืช และระยะการเจริญเติบโตที่จะกระทบต่อความร้อน จากการศึกษาได้มีการควบคุมอุณหภูมิที่ 45°C ได้ตลอดการทดลอง และมีค่าอุณหภูมิที่สูงกว่าในสภาพอุณหภูมิปกติ หรือสภาพควบคุม ซึ่งมีการศึกษาก่อนหน้าที่มีการประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงมีการควบคุมอุณหภูมิที่ 43 °C /30 °C (กลางวัน/กลางคืน และ 14/10 ชม.) ที่ต้นกล้าอายุ 15 วัน เป็นเวลา 7 วัน และทำการประเมินลักษณะต่างๆ เมื่อได้รับผลกระทบจากความร้อน (Weihun et al., 2012) หรือในการทดสอบของ Sarsu (2018) ในข้าว โดยการให้อุณหภูมิ 45 °C /28 °C (กลางวัน/กลางคืน) 6/18 ชม. เป็นเวลา 4–6 วัน ขึ้นอยู่กับความทนทานของต้นกล้า บางพันธุ์จะตายเมื่อได้รับอุณหภูมิสูงเพียง 4 วัน ดังนั้น การจัดการอุณหภูมิจึงต้องยึดตามอายุพืช ระยะเวลาในการให้อุณหภูมิสูง และระยะการเจริญเติบโตของพืช

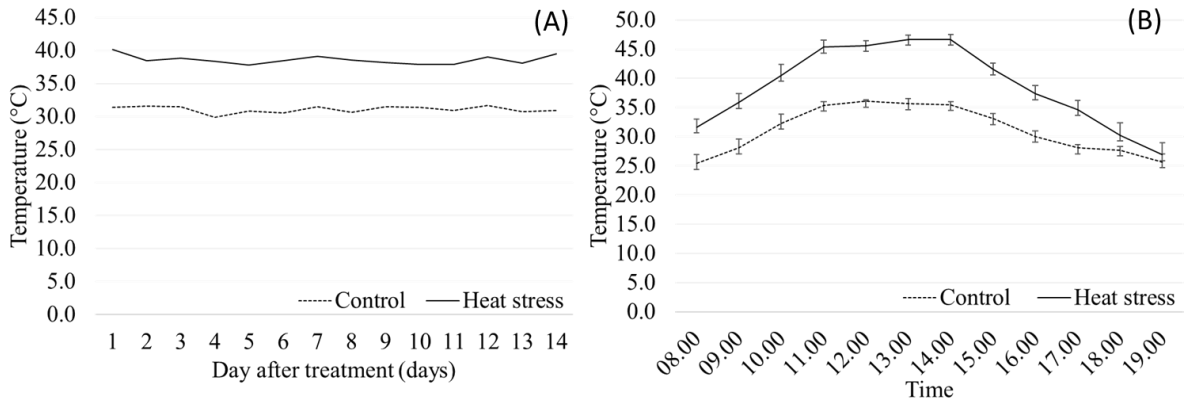


Figure 1 Temperature throughout 14 days of treatment under control and heat stress conditions (A) and average temperature each hour during daytime (08.00 – 19.00) (B)

ค่าคะแนนใบตายของข้าวเมื่อได้รับอุณหภูมิสูง

ค่าเฉลี่ยของค่าคะแนนใบตายของข้าว 132 พันธุ์ ในสภาพอุณหภูมิสูง (45±3°C) และสภาพควบคุม (30±5°C) ต้นข้าวแสดงอาการใบตายโดยปรากฏลักษณะดังกล่าวเมื่อต้นข้าวได้รับอุณหภูมิสูงในวันที่ 4 และพบอาการเหี่ยวและใบตายเพิ่มขึ้นตามระยะเวลาที่ได้รับอุณหภูมิสูง จนกระทั่งวันที่ 11 ต้นข้าวแห้งตายทั้งหมดและมีคะแนนใบตายสูงที่สุด **(Figure 2)** แสดงให้เห็นว่าอุณหภูมิสูงมีผลต่อการตายของใบข้าวในระยะต้นกล้าอย่างมากตามค่าคะแนนการตายของใบ โดยมีการเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วหลังจากเริ่มแสดงอาการ จากการศึกษาของ Wei et al. (2012) พบว่าข้าวจะแสดงอาการใบตายหลังจากให้อุณหภูมิสูงเป็นเวลา 4 วัน ในพันธุ์ที่อ่อนแอ โดยจะพบอาการใบซีดเหลือง และตายในที่สุด

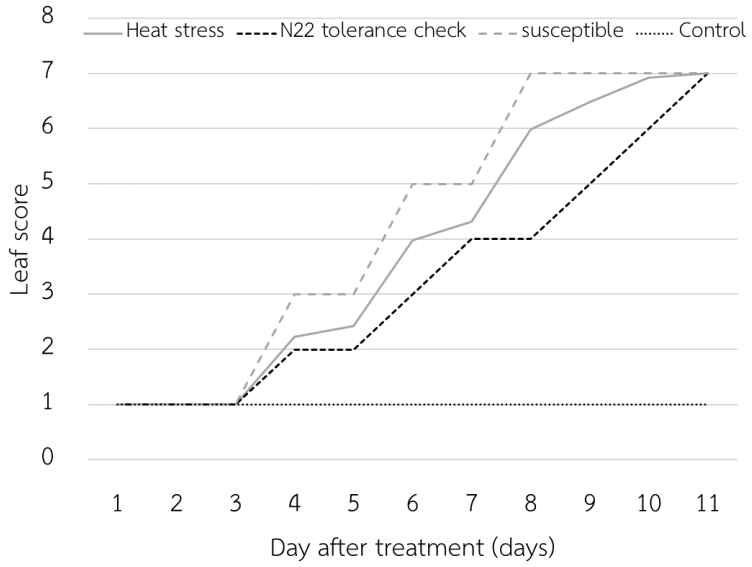


Figure 2 Average leaf score of 132 variety under heat and control conditions, N22 as tolerance check and ULR218 as susceptible during heat stress at seedling stage.

การจัดกลุ่มพันธุ์เมื่อได้รับอุณหภูมิสูงในระยะต้นกล้า

ข้าวนาสวนพื้นเมืองถูกจำแนกออกเป็น 3 กลุ่ม โดยพิจารณาจากค่าคะแนนใบตายในการเก็บข้อมูล 11 วัน และเปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้ง พบว่า กลุ่มที่ 1 (G1) เป็นกลุ่มที่มีค่าเฉลี่ยของเปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้ง 52.1% (40.8-59.7%) และเป็นกลุ่มที่มีค่าเฉลี่ยการตายของใบ และเปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้งน้อยที่สุด พันธุ์ข้าวนาสวนพื้นเมืองที่ถูกจัดอยู่ในกลุ่มนี้มีจำนวน 31 พันธุ์ รวมทั้งพันธุ์ N22 ซึ่งเป็นพันธุ์ทนทานมาตรฐาน ที่มีการศึกษาว่ามีลักษณะความทนทานในทุกระยะการเจริญเติบโต (Sarsu, 2018) และยังใช้เป็นสายพันธุ์ผู้ให้ในการสร้างลูกผสมเพื่อให้มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงด้วย (Aryan et al., 2022) ถัดมา คือ กลุ่ม 3 (G3) จำนวน 75 พันธุ์ มีค่าเฉลี่ยของเปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้ง 66.0% (61.4 - 69.7%) และสุดท้าย คือ กลุ่ม 2 (G2) จำนวน 27 พันธุ์ เป็นกลุ่มที่มีค่าเฉลี่ยของเปอร์เซ็นต์น้ำหนักแห้งลดลง 73.2% (69.9-78.0%) **(Table 1)** ซึ่งกลุ่มนี้มีค่าเฉลี่ยการตายของใบและเปอร์เซ็นต์การลดลงมากที่สุด **(Figure 3)** จากการจัดกลุ่มจะเห็นได้ว่า การใช้ค่าคะแนนใบตาย และการลดลงของน้ำหนักแห้ง สามารถจัดกลุ่มพันธุ์ข้าวพื้นเมืองนาสวนได้ โดยใช้ค่าคะแนนใบตายในการเก็บข้อมูล 11 วัน และ เปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้ง **(Figure 3)** พบว่าเชื้อพันธุกรรมข้าวพื้นเมืองไทยมีความหลากหลายในความทนทานต่ออุณหภูมิสูง โดยแบ่งได้เป็นกลุ่มที่มีความทนทาน และอ่อนแอตามค่าคะแนนประเมินการตายของใบ และการลดลงของน้ำหนักแห้ง จากการประเมินเชื้อพันธุกรรมข้าวในกลุ่มที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง พบว่ามีการกระจายตัวอย่างมากสามารถแบ่งได้เป็น 4 กลุ่ม ตามยีนที่สัมพันธ์กับความทนร้อนในกลุ่มข้าวของประเทศอินเดีย และข้าวของประเทศในเขตร้อน โดยเป็นยีนที่สัมพันธ์กับค่าคะแนนการตายของใบ การรักษาน้ำในต้น และรักษาการสังเคราะห์ด้วยแสง เป็นต้น (Manjunatha et al., 2020) ซึ่งความหลากหลายของเชื้อพันธุกรรมเป็นสิ่งที่ดีในการใช้ประโยชน์โดยเฉพาะการศึกษาเรื่องการถ่ายทอดทางพันธุกรรมในยีนที่เกี่ยวข้องกับความสามารถต่างๆ เช่น ความทนทานต่อความแห้งแล้ง (Beena et al., 2021) ทนเค็ม (Zhang et al., 2021) ทนร้อน (Ravikiran et al., 2022) ดังนั้น ถึงแม้ว่าข้าวพื้นเมืองไทยจะมีถิ่นกำเหนิดในพื้นที่เขตร้อน แต่ก็ยังมีความหลากหลายในความทนทาน จึงสามารถคัดเลือกกลุ่มที่จะนำมาใช้ในการศึกษาต่อไปได้

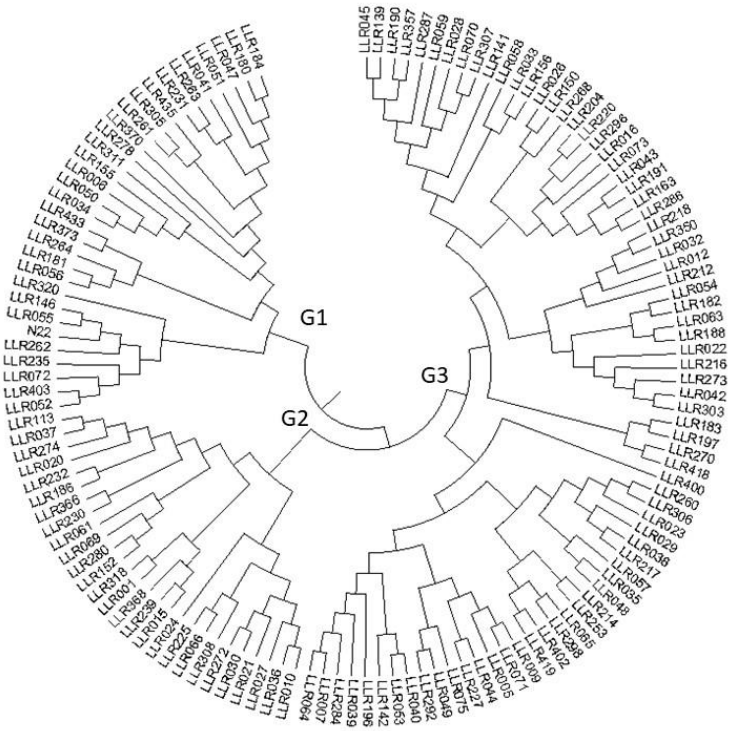


Figure 3 Cluster of lowland rice germplasm under heat stress based on leaf score and dry weight reduction using Ward's method with 70% of similarity index.

การแสดงออกของลักษณะใบตาย การลดลงของความสูง และน้ำหนักแห้ง ตามการจัดกลุ่ม

การเปรียบเทียบค่าคะแนนประเมินใบตายในแต่ละกลุ่มของข้าวนาสวน เปรียบเทียบกับพันธุ์ทนทานมาตรฐาน N22 พบว่าพันธุ์ในกลุ่ม 1 (G1) มีค่าคะแนนการตายของใบที่ต่ำกว่ากลุ่มอื่น ๆ และมีความใกล้เคียงกับพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐานในช่วงวันที่ 1 ถึงวันที่ 7 **(Figure 4)** มีจำนวน 30 พันธุ์ ได้แก่ LLR-006, LLR-034, LLR-041, LLR-047, LLR-050, LLR-051, LLR-052, LLR-055, LLR-056, LLR-072, LLR-146, LLR-155, LLR-180, LLR-181, LLR-184, LLR-231, LLR-235, LLR-261, LLR-262, LLR-263, LLR-264, LLR-278, LLR-305, LLR-311, LLR-320, LLR-370, LLR-373, LLR-403 และ LLR-433 และพบว่า มีค่าการลดลงของน้ำหนักแห้ง และความสูงต้นที่น้อยกว่ากลุ่ม 2 (G2) และ 3 (G3) **(Table 1)** และเมื่อพิจารณาศักยภาพในเรื่องความสูงต้น และน้ำหนักแห้งของต้น ในกลุ่ม 1 พบว่า พันธุ์ LLR055 LLR072 และ LLR403 มีความสูงที่มาก และมีการลดลงของความสูงที่น้อย และพันธุ์ LLR041 LLR050 LLR072 และ LLR146 มีการลดลงของน้ำหนักแห้งที่น้อย และมีศักยภาพของการให้น้ำหนักแห้งที่สูง โดยพบว่าพันธุ์ LLR072 มีการลดลงของความสูง และน้ำหนักแห้งน้อย และมีศักยภาพในเรื่องความสูง และน้ำหนักแห้งที่ดีกว่าพันธุ์อื่นๆ **(Table 2)** ในการประเมินการตายของใบในสภาพที่มีอุณหภูมิสูงจะมีพัฒนาการของการตายที่เพิ่มขึ้นจากวันแรกจนถึงวันสุดท้ายของการประเมิน โดยในระหว่างวันที่ 7 พบว่าพันธุ์ทนทาน N22 มีการตายของใบที่ต่ำกว่าทุกกลุ่ม เนื่องจากการชะลอการตายของใบเป็นอีกหนึ่งกลไกในการทนทานต่อความร้อน โดยพันธุ์ N22 มีกลไกและยีนที่สัมพันธ์กับความทนทาน ได้แก่ QTL *qHTSF4.1* บนโครโมโซมที่ 4 และพบความสัมพันธ์ของเครื่องหมายโมเลกุล RM423 การตายของใบ ในการทดสอบความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในประชากรที่ได้จากพันธุ์กลาย N22 (Poli et al., 2013) แต่พันธุ์ข้าวพื้นเมืองในกลุ่มที่ศึกษาอาจจะมีกลไกที่แตกต่างกัน ถึงแม้ว่าในกลุ่ม 1 จะมีความทนทานช่วง 1-7 วันแรก เทียบเท่ากับพันธุ์ N22 จึงอาจจะต้องทำการศึกษาในลำดับต่อไป

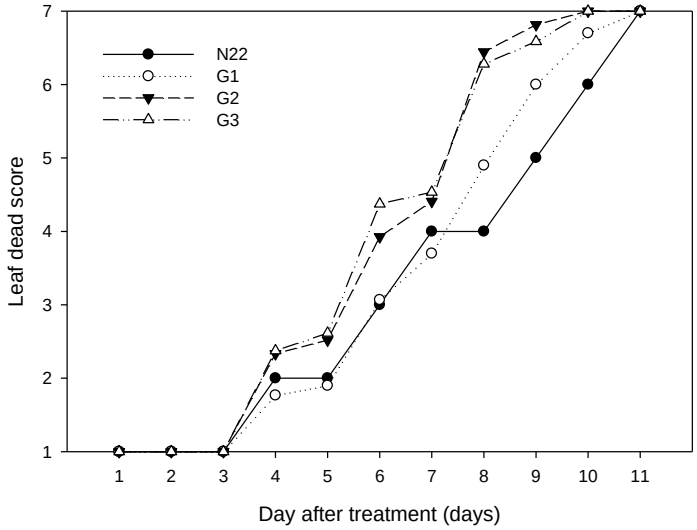


Figure 4 Leaf score in each group of genotypes based on cluster analysis and tolerance check (N22).

Table 1 Mean, maximum, and minimum of plant height, fresh weight, and dry weight reduction percentage in each group and tolerance check (N22) at seedling stage

		Reduction (%)		
Group	Value in each group	Plant height	Fresh weight	Dry weight
N22	Tolerance check	13.8	45.4	45.4
Group 1 (G1)	Mean	21.7	43.1	52.1
(30 varieties)	Maximum	27.6	51.6	59.7
	Minimum	13.8	25.1	40.8
Group 2 (G2)	Mean	34.9	72.4	73.2
(27 varieties)	Maximum	39.3	79.9	78.0
	Minimum	31.3	60.6	69.9
Group 3 (G3)	Mean	33.3	65.4	66.0
(75 varieties)	Maximum	38.5	74.1	69.7
	Minimum	30.0	60.9	61.4

Table 2 Shoot length, dry weight and reduction percentage of varieties in group 1 were cluster based on leaf score and dry weight reduction at seedling stage

	Shoot length (cm)			Dry weight (g)		
Group 1	Control	Heat stress	Reduction(%)	Control	Heat stress	Reduction(%)
LLR-006	77.50	58.95	23.94	43.45	21.00	51.67
LLR-034	75.25	57.60	23.46	56.16	27.00	51.92
LLR-041	76.50	58.30	23.79	73.63	33.00	55.18
LLR-047	63.25	48.75	22.92	35.77	16.00	55.27
LLR-050	54.00	42.00	22.22	67.92	33.00	51.41
LLR-051	73.25	56.15	23.34	46.47	21.00	54.81
LLR-052	56.50	46.50	17.70	37.52	21.00	44.03
LLR-055	75.50	63.85	15.43	45.79	24.00	47.59
LLR-056	55.00	43.00	21.82	16.66	7.00	57.97
LLR-072	69.50	59.00	15.11	47.30	27.00	42.92
LLR-146	71.25	57.75	18.95	49.41	26.00	47.38
LLR-155	60.50	47.50	21.49	38.03	18.00	52.66
LLR-180	75.00	58.00	22.67	63.15	28.00	55.66
LLR-181	42.00	31.00	26.19	43.84	18.00	58.94
LLR-184	73.75	56.30	23.66	40.11	18.00	55.12
LLR-231	72.25	54.75	24.22	47.83	22.00	54.01
LLR-235	72.25	58.25	19.38	28.71	17.00	40.79
LLR-261	71.50	53.50	25.17	30.56	14.00	54.19
LLR-262	67.25	56.25	16.36	41.92	22.00	47.52
LLR-263	70.25	53.65	23.63	56.74	26.00	54.18
LLR-264	74.00	53.60	27.57	51.57	21.00	59.28
LLR-278	66.25	49.75	24.91	48.29	21.00	56.51
LLR-305	52.75	40.75	22.75	49.53	23.00	53.56
LLR-311	60.00	46.00	23.33	42.40	21.00	50.47
LLR-320	49.25	40.25	18.27	31.35	18.00	42.57
LLR-370	74.25	56.40	24.04	55.39	24.00	56.67
LLR-373	56.25	42.25	24.89	26.80	11.00	58.95
LLR-403	74.00	63.50	14.19	32.61	18.00	44.80
LLR-433	77.75	56.60	27.20	37.24	15.00	59.73
LLR-435	74.25	58.00	21.89	52.86	25.00	52.71
N22 (tolerance check)	69.57	60.00	13.76	49.44	27.00	45.39

การประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในระยะเติมเต็มเมล็ด

อุณหภูมิในระหว่างการทดสอบและการลดลงของเมล็ดดี และน้ำหนัก 1000 เมล็ด

ภายในโรงเรือนควบคุมอุณหภูมิมีอุณหภูมิเฉลี่ย 46.1°C ในขณะที่อุณหภูมิในสภาพธรรมชาติ ณ เวลาเดียวกัน มีอุณหภูมิเฉลี่ยอยู่ที่ 31.8°C **(Figure 5A)** จากข้อมูลสภาพอุณหภูมิอากาศข้างต้น พบว่าอุณหภูมิกลางวันของในสภาพอุณหภูมิสูงและในสภาพอุณหภูมิปกติแตกต่างกัน 14.3°C และค่าเฉลี่ยของสภาพอุณหภูมิสูงเป็นไปตามช่วงอุณหภูมิที่กำหนดไว้ในการทดลอง **(Figure 5B)** อุณหภูมิอากาศเฉลี่ยตอนกลางวันภายใต้โรงเรือนควบคุมอุณหภูมิ และสภาพธรรมชาติมีค่าเฉลี่ย คือ 38.6°C และ 30.3°C ตามลำดับ และนอกจากนี้ในสภาพอุณหภูมิสูงมีค่าสูงกว่าในสภาพธรรมชาติ 8.3°C เช่นเดียวกับการทดสอบในระยะกล้าการจัดการอุณหภูมิจะขึ้นอยู่กับหลายปัจจัย เช่น การศึกษาของ Sarsu (2018) ได้แนะนำอุณหภูมิที่จะใช้ในการทดสอบความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในระยะดอกบาน ซึ่งจะมีค่าตั้งแต่ 35°C – 39°C และจะมีความแตกต่างกันของช่วงเวลาที่ใช้ในแต่ละอุณหภูมิ เช่น หากใช้ 35°C จะใช้เวลา 6 วัน 6 ชม./วัน หรือ 39°C 4 วัน 6 ชม./วัน เป็นต้น แต่ในการศึกษานี้ต้องการประเมินเพื่อหาพันธุ์ที่มีความทนทานในระดับสูง (extreme) จึงใช้ช่วงเวลาที่นาน และอุณหภูมิที่สูงกว่า และเลือกให้อุณหภูมิสูงในระยะเติมเต็มเมล็ด เนื่องจากอุณหภูมิมีผลต่อความมีชีวิตของละอองเกสรและเกสรเพศเมียด้วยทำให้ผลผลิตลดลงสูงถึง 52.4% ดังนั้นการให้อุณหภูมิสูงในระยะดอกบานจะทำให้สูญเสียผลผลิตมากกว่าในระยะการเติมเต็มเมล็ด จะเห็นได้ว่า อุณหภูมิ ระยะเวลา และความเข้มในแต่ละวันมีผลต่อการแสดงออกของพืช ซึ่งจะต้องพิจารณาจากพื้นที่การผลิต และระยะการเจริญเติบโตด้วย

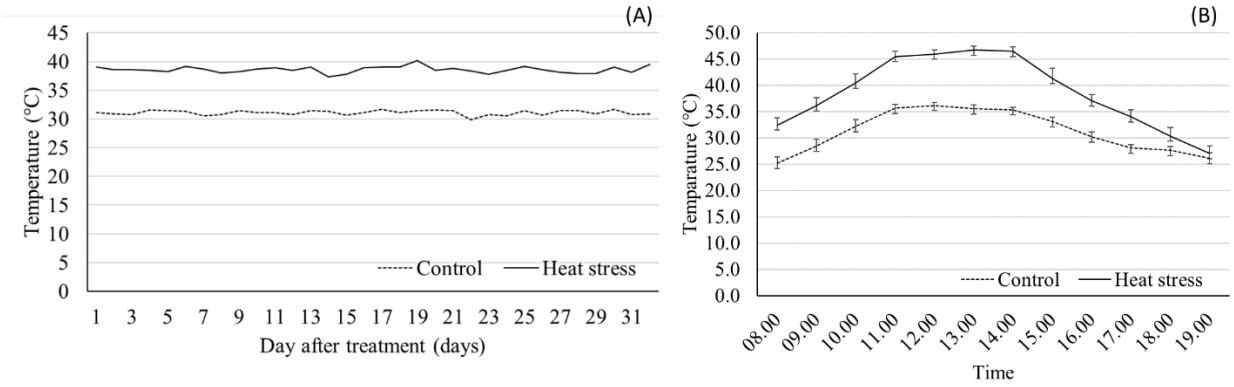


Figure 5 Temperature during treatment under control and heat stress (A) and temperature in each hour during the day (08.00-19.00) in grain filling stage screening.

จากการประเมินพันธุ์ข้าวในสภาพอุณหภูมิสูง ที่มีผลต่อการลดลงของน้ำหนัก 100 เมล็ด เมล็ดดี/ต้น เมล็ดดี/รวง น้ำหนักเมล็ดดี และการเต็มเมล็ด (100%) พบว่า เมื่อได้รับอุณหภูมิสูงน้ำหนักเมล็ดดี/ต้น และเมล็ดดี/รวง รวมทั้งน้ำหนัก 100 เมล็ด มีการลดลงที่สูงโดยเฉลี่ย 67-68% และมีความแตกต่างของพันธุ์ ทั้งพันธุ์ที่ไม่มีการลดลง จนกระทั้งลดลง 100% **(Table 3)** การติดเมล็ดจะมีการลดลงอย่างมากเมื่อได้รับอุณหภูมิสูงในระยะดอกบาน หรือผสมเกสร ซึ่งจะมีการลดลงมากกว่าในระยะการเติมเต็มเมล็ด (Cao et al., 2009) เนื่องจากการเป็นหมันของเกสรตัวผู้ หรือการลดการกระจายของละอองเกสรลงบนเกสรตัวเมีย ส่งผลต่อผลผลิต หรือจำนวนเมล็ด และเมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้นจะทำให้เมล็ดดีลดลง และเมื่อได้รับอุณหภูมิสูงเป็นระยะเวลานานจะทำให้ผลผลิตลดลงมากกว่า 50% (Wang et al., 2019) อย่างไรก็ตามจากการทดลองพบว่าพันธุ์ข้าวส่วนใหญ่มีการลดลงของผลผลิตที่สูงถึงแม้ว่าจะได้รับอุณหภูมิในช่วงการเติมเต็มเมล็ด เนื่องจากเป็นกลุ่มพันธุ์ที่มีความอ่อนแอ และมีปัจจัยต่างๆ ที่ส่งผลต่อการลดลงของผลผลิต เช่น อุณหภูมิ และระยะเวลาหรือความยาวนาน ทำให้มีการแสดงออกของพันธุ์ที่แตกต่างกัน

Table 3 The reduction percentage of filled grain per plant, filled grain per panicle and 100 seed weight under heat stress condition

Variety	filled grain/plant (no.)		Reduction (%)		
	Control	Heat stress	filled grain/plant	filled grain/panicle	100 seed weight
N22 (Tolerance check)	17.37	16.19	6.83	1.73	1.98
Mean[1]	16.17	5.50	68.58	67.81	68.31
Maximum	27.50	20.40	100.00	100.00	100.00
Minimum	7.50	0.00	-4.35	1.73	1.98
F-test	**	**	**	**	**
C.V.	17.45	22.32	20.67	10.65	10.17

[1]The value from 132 varieties, ** significant different at P<0.01.

การจัดกลุ่มพันธุ์ และผลกระทบจากอุณหภูมิสูง

การจัดกลุ่มพันธุ์ข้าวนาสวนตามลักษณะเปอร์เซ็นต์การลดลงของเมล็ดดี/ต้น น้ำหนักเมล็ดดี น้ำหนัก 100 เมล็ด และจำนวนเมล็ดดี (เต็ม 100%) พบว่า สามารถแยกกลุ่มของพันธุ์ได้เป็น 7 กลุ่ม **(Figure 6)** และพบว่าพันธุ์ N22 ซึ่งเป็นพันธุ์ทนทานเปรียบเทียบจัดอยู่ในกลุ่ม 1 (G1) โดยกลุ่มที่ 3 และ 4 มีจำนวนพันธุ์ 1 พันธุ์ คือ LLR-180 และ LLR-260 ตามลำดับ

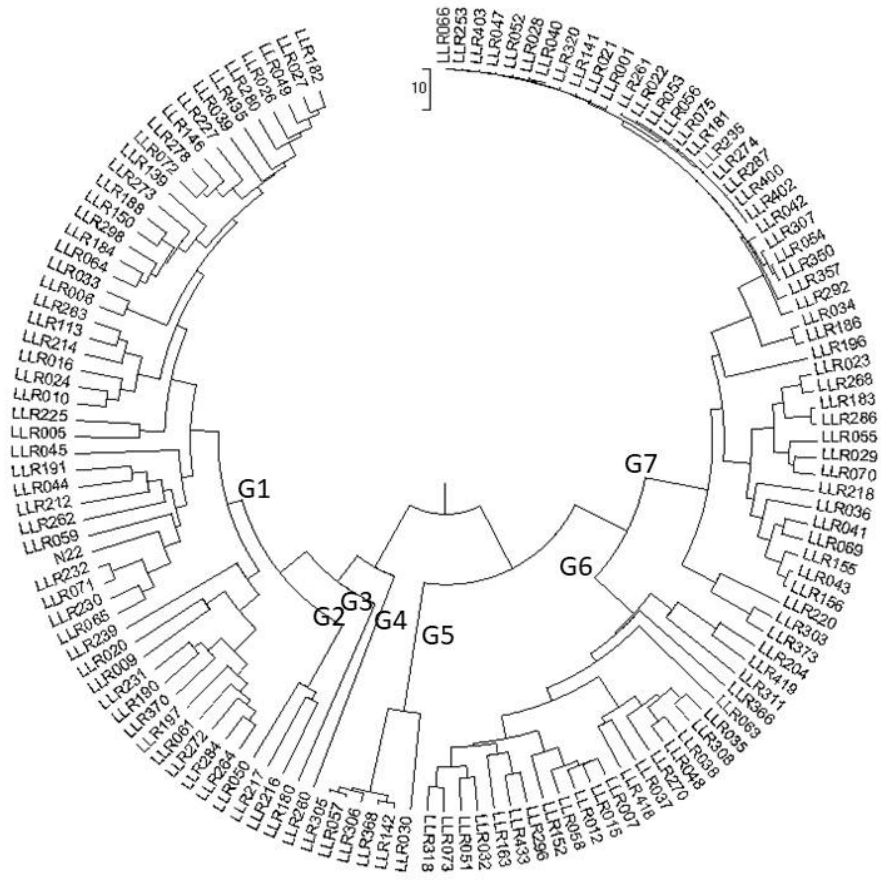


Figure 6 Cluster analysis of lowland rice varieties based on reduction percentage of tiller per plant, fill grain per plant, 100 seed weight and 100% filled grain under heat stage at grain filling stage using Ward's method with 70% of similarity index.

จากการจัดกลุ่มของพันธุ์ตามลักษณะเปอร์เซ็นต์การลดลงของเมล็ดดี/ต้น น้ำหนักเมล็ดดี น้ำหนัก 100 เมล็ด และจำนวนเมล็ดดีที่เติมเต็ม 100 เปอร์เซ็นต์ พบว่า กลุ่มที่มีการลดลงของน้ำหนักเล็ดดี/ต้นน้อย ได้แก่ กลุ่ม 1 (G1), กลุ่ม 3 (G3) และ กลุ่ม 4 (G4) โดยมีการลดลงเฉลี่ยของเมล็ดดี/ต้น เท่ากับ 29.0, 9.3 และ -71.1% ตามลำดับ **(Table 4)** อย่างไรก็ตามยังมีความแปรปรวนของลักษณะอื่นๆ ที่แตกต่างกันในแต่ละกลุ่ม แสดงให้เห็นว่า การจัดกลุ่มสามารถแยกกลุ่มของพันธุ์ได้ตามลักษณะที่มีความคล้ายคลึงกันภายในกลุ่มและมีความแตกต่างกันระหว่างกลุ่มได้ โดยการจัดกลุ่มพันธุ์ในการประเมินในประชากรหรือจำนวนพันธุ์ที่มีจำนวนมากเป็นการวิเคราะห์เบื้องต้นเพื่อศึกษาในรายละเอียดของลักษณะที่สัมพันธ์ หรือใช้เป็นกลุ่มพันธุ์ทดสอบต่อไป เช่นเดียวกับการจัดกลุ่มเพื่อสร้าง core collection ของเชื้อพันธุกรรมข้าว (Kojima et al., 2005) ถั่วเหลือง (Kaga et al., 2012) ล้วนใช้การจัดกลุ่ม ดังนั้นการจัดกลุ่มจึงมักจะเป็นขั้นตอนแรกของการวิเคราะห์ผลของกลุ่มประชากรหรือพันธุ์ที่มีจำนวนมาก จากการศึกษา พบว่า เชื้อพันธุกรรมมีความหลากหลาย สามารถใช้เป็นแหล่งของความทนทานได้ โดยเฉพาะในกลุ่มที่จัดอยู่กับพันธุ์ N22 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง จากการศึกษาที่ผ่านมามีการใช้ความหลากหลายของเชื้อพันธุกรรมในท้องถิ่น เพื่อใช้เป็นแหล่งของผู้ให้ในเรื่องความทนทานต่ออุณหภูมิสูง และสามารถพัฒนาพันธุ์ได้ เช่น การศึกษาในกลุ่มเชื้อพันธุกรรมของประเทศจีน การประเมินและค้นหายีนที่มีความสัมพันธ์กับความทนทานต่ออุณหภูมิสูง และได้ *Oryza meridionalis* Ng ซึ่งเป็นพันธุ์ป่า จึงนำมาใช้ในการปรับปรุงพันธุ์ เช่น พันธุ์ Guodao 6 ให้มีความทนทานมากขึ้น ทำให้สายพันธุ์ลูกผสมส่วนใหญ่ในจีนมีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงมากยิ่งขึ้น (Scafaro et al., 2010) เช่นเดียวกับในแอฟริกาที่มีการพัฒนาพันธุ์ใหม่ line 44 (NERICA-L-44) ซึ่งมีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น และระยะสืบพันธุ์ (Bahuguna et al., 2015) ซึ่งเป็นข้อดีของการประเมินในเชื้อพันธุกรรม

Table 4 Reduction percentage of filled grain per plant, filled seed weight, 100 grain weight and number of 100 fill grain per plant under heat stress at grain filling stage

		Reduction (%)			
Group		filled grain /plant	filled seed weight	100 seed weight	No. 100 filled grain
N22	Tolerance check	6.7	-12.7	34.6	1.3
G1	Mean	29.0	8.3	8.6	6.3
(49)	Maximum	71.5	38.4	43.2	76.0
	Minimum	-33.0	-18.8	-29.8	-30.4
G2	Mean	77.9	48.6	21.3	-2.0
(3)	Maximum	91.0	59.2	31.9	9.3
	Minimum	66.8	39.5	1.6	-22.2
G3	Mean	9.3	85.1	41.2	-6.3
(1)	Maximum	9.3	85.1	41.2	-6.3
	Minimum	9.3	85.1	41.2	-6.3
G4	Mean	-71.1	26.4	10.0	2.1
(1)	Maximum	-71.1	26.4	10.0	2.1
	Minimum	-71.1	26.4	10.0	2.1
G5	Mean	95.6	97.7	91.8	-11.3
(6)	Maximum	100.0	99.2	98.9	-1.8
	Minimum	75.3	94.8	60.0	-17.2
G6	Mean	77.1	62.0	28.5	69.1
(24)	Maximum	100.0	93.0	55.4	100.0
	Minimum	38.4	31.7	-6.5	31.9
G7	Mean	96.9	95.1	86.7	92.9
(48)	Maximum	100.0	100.0	100.0	100.0
	Minimum	58.9	82.7	30.5	33.3

Letter in the basket is the number of varieties in each group.

จำนวนเมล็ดเต็มในการประเมินความทนร้อน ได้แบ่งกลุ่มออกเป็นเมล็ดเต็ม 100%, 75% และ 50% โดยเมล็ดที่เติมเต็มได้น้อยกว่า 50% จัดว่าเป็นกลุ่มเมล็ดลีบ จากผลการศึกษา พบว่าเมล็ดเต็มในแต่ละกลุ่มจะมีสัดส่วนที่แตกต่างกัน โดยเมล็ดเต็ม 100% ในกลุ่ม 3 และ 4 จะมีสัดส่วนของเมล็ดเต็ม 100% สูงที่สุดในสภาพอุณหภูมิสูง รองลงมา คือ กลุ่ม 5 6 7 และ 1 ตามลำดับ ในสภาพอุณหภูมิปกติในแต่ละกลุ่มก็มีสัดส่วนของเมล็ดทั้งเมล็ดเต็ม 100% 75% และ 50% **(Figure 7A)** เช่นเดียวกับในสภาพอุณหภูมิสูง **(Figure 7B)** แต่เมื่อพิจารณาการลดลงของจำนวนเมล็ดดีเมื่อได้รับอุณหภูมิสูง พบว่า กลุ่ม 1 2 5 6 และ 7 มีการลดลงของเปอร์เซ็นต์เมล็ดที่เต็ม 100% แต่ไม่มีการลดลงของเมล็ดที่เต็ม 75% และ 50% **(Figure 7C)** แสดงให้เห็นว่าเมื่อได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิสูงในระยะการเติมเต็มเมล็ด จะทำให้เมล็ดไม่สามารถเติมเติมเมล็ดได้ 100 เปอร์เซ็นต์ แต่อาจจะสามารถเติมเต็มได้ในสัดส่วน 50%-75% ขึ้นอยู่กับพันธุ์ ซึ่งอุณหภูมิสูงมีผลต่อเซลล์พืช ซึ่งเกิดจากอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ลดลง มีผลต่อการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้อง

กระบวนการเมตาบอลิซึมของแป้ง การสะสมแป้ง ปริมาณอะไมโลส เมื่อกระทบต่อความร้อนข้าวจะส่งอาหารสะสมจากแป้งเพื่อเปลี่ยนเป็นพลังงาน น้ำตาล เพื่อช่วยในการต่อต้านสภาวะเครียดดังกล่าว เพื่อให้ข้าวสามารถทนทานต่อสภาพเครียดได้ (Goswami et al., 2022) จึงมีผลต่อการพัฒนาการของเมล็ด ทำให้การเติมเต็มเมล็ดลดลง รวมทั้งน้ำหนัก และคุณภาพของเมล็ด (Barnabas et al., 2008) รวมถึงขนาดของเมล็ดด้วย (Yamakawa et al., 2007) จากรายงานของ Li et al. (2015) พบว่ามียีนที่สัมพันธ์กับการขนส่งน้ำตาล คือ *MST8* และ *INV4* ที่มีการแสดงออกเมื่อข้าวได้รับความเครียดเนื่องจากความร้อน ซึ่งสัมพันธ์กับการขาดแคลนน้ำตาลส่งผลให้เมล็ดลีบในข้าว

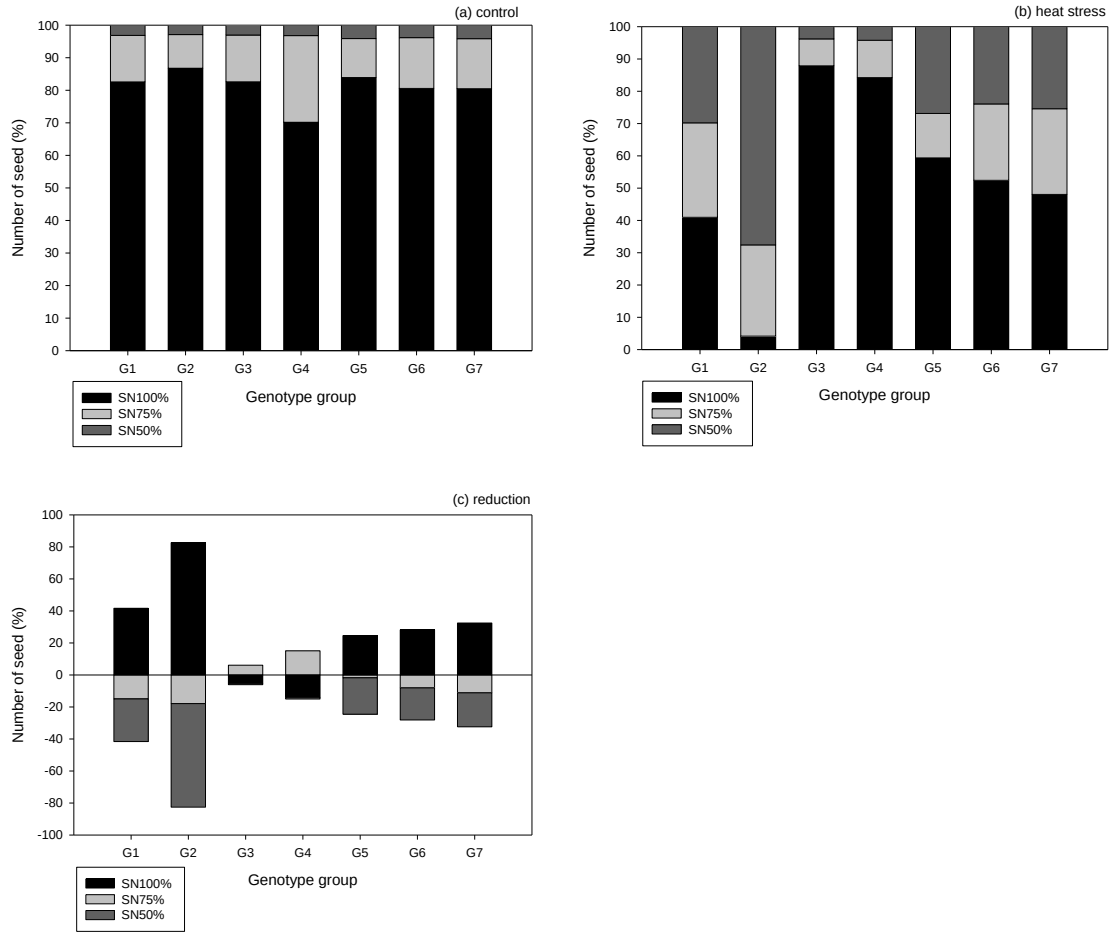


Figure 7 Percentage of 100 (blue), 75 (orange) and 50 (gray) filled seed number in each group, under control condition (A), heat stress condition (B) and reduction percentage (C). SN100%=number of 100% filled seed, SN75%=number of 75% filled seed, SN50%=number of 50% filled seed.

เมื่อประเมินจากการจัดกลุ่มของพันธุ์ในแต่ละระยะ พบว่ามีพันธุ์ที่แสดงความทนทานในทั้งระยะต้นกล้าและระยะเติมเต็มเมล็ด ได้แก่ LLR-006 LLR-072 LLR-146 LLR-230 LLR-232 LLR-262 LLR-263 LLR-278 LLR-370 LLR-435 LLR-180 และ LLR-260 ซึ่งมีความทนทานเทียบเท่ากับ N22 **(Table 5)** เมื่อพิจารณาจากค่าการตายของใบในระยะต้นกล้าพันธุ์ที่มีการตายของใบช้าคล้ายกับพันธุ์ N22 ได้แก่ LLR-072 LLR-146 และ LLR-232 ซึ่งแสดงอาการใบตายเมื่อได้รับอุณหภูมิสูงแล้วเป็นเวลา 4 – 5 วัน และมีค่าคะแนนการตายที่ระดับ 6 เมื่อผ่านไป 11 วัน เช่นเดียวกับพันธุ์ทนทานมาตรฐาน (N22) อย่างไรก็ตามมีบางพันธุ์ที่มีค่าคะแนนการตายของใบที่ 5 – 6 วันหลังจากได้รับอุณหภูมิสูง แต่ก็มีค่าการตายของใบที่สูงเมื่อผ่านไป 11 วัน ดังนั้นพันธุ์ที่สามารถทนทานต่ออุณหภูมิสูงได้เป็นระยะเวลานานกว่าจึงเป็นพันธุ์ที่เหมาะกับระบบการเพาะปลูกมากกว่า เนื่องจากความมีชีวิตของละอองเกสรตัวผู้มีผลต่อการติดเมล็ด และผลผลิต โดยความมีชีวิตของละอองเกสรตัวผู้ลดลงถึง 48% เมื่อเปรียบเทียบกับสภาพปกติ (30°C) หากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 40°C เป็น

เวลา 10 วันในระยะออกดอก (Feng et al., 2018) หรือจะทำให้เกิดเมล็ดลีบได้หากได้รับอุณหภูมิ 39°C ในช่วงกลางวัน เป็นเวลา 7 วัน (Endo et al., 2009) ในการศึกษาครั้งนี้ได้ประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงที่อุณหภูมิ 45°C เนื่องจากอ้างอิงจากอุณหภูมิในเขตร้อน ตามรายงานของ Sarsu (2018) ที่การเพาะปลูกข้าวในเขตร้อนจะมีโอกาสได้รับอุณหภูมิสูงในช่วง 35-45°C และจากการประเมินในระยะเติมเต็มเมล็ด พบว่า พันธุ์ LLR-230 LLR-232 และ LLR-262 เป็นกลุ่มพันธุ์ที่มีค่าการลดลงของจำนวนเมล็ดดี/ต้น น้ำหนักเมล็ดดี และจำนวนเมล็ดที่เติม 100% ที่ต่ำใกล้เคียงกับพันธุ์ทนทานมาตรฐาน ซึ่งการเติมเต็มเมล็ดถือได้ว่าเป็นลักษณะที่มีความสำคัญกับผลผลิต และยังเป็นลักษณะที่บอกถึงความสามารถในการขนย้ายอาหารจาก source ไปยัง sink ของข้าวภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง นอกจากนี้อุณหภูมิสูงมีผลต่อการพัฒนาการของเมล็ด ขนาดเมล็ด และน้ำหนักเมล็ด (Begcy et al., 2018) โดยพบว่าเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิ 38°C ในช่วงกลางวัน เป็นเวลา 20 วันในระยะเติมเต็มเมล็ดจะทำให้น้ำหนักเมล็ดลดลง 39.1% ในพันธุ์อ่อนแอ และ 24.6 เปอร์เซ็นต์ ในพันธุ์ทนทาน เมื่อเทียบกับสภาพอุณหภูมิ 30°C (Shi et al., 2017) จะเห็นได้ว่าการลดลงของผลผลิต หรือการติดเมล็ดได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิสูงโดยมีการลดลงของเมล็ดดีสูงถึง 70% ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิ ระยะเวลาหรือความยาวนาน และระยะการเจริญเติบโตของพืชด้วย นอกจากนั้นการเติมเต็มเมล็ดที่ไม่สมบูรณ์เนื่องจากอุณหภูมิสูงทำให้เปอร์เซ็นต์เมล็ดเต็ม 100% ลดลง และมีเมล็ดที่เติมเต็มได้ไม่สมบูรณ์เพิ่มมากขึ้น (50% - 70%) เนื่องจากพืชมีการปรับตัวเพื่อรักษาผลผลิต (Goswami et al., 2022)

สรุป

จากการประเมินความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในเชื้อพันธุกรรมข้าวนาสวนพื้นเมืองไทยจำนวน 132 พันธุ์ พบว่าสามารถจัดกลุ่มตามลักษณะการตายของใบ และเปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้งในระยะกล้าได้ 3 กลุ่ม โดยกลุ่มที่ 1 (G1) จำนวน 30 พันธุ์ มีค่าการตายของใบที่ช้า และมีเปอร์เซ็นต์การลดลงของน้ำหนักแห้งต้นที่ต่ำเทียบเท่ากับพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐาน (N22) ส่วนในระยะการเติมเต็มเมล็ด ได้มีการจัดกลุ่มตามลักษณะการลดลงของเมล็ดดี/รวง น้ำหนักเมล็ดดี น้ำหนัก 100 เมล็ด และจำนวนเมล็ดที่เติมเต็ม 100 เปอร์เซ็นต์ ได้ 7 กลุ่ม โดยในกลุ่มที่ 1 (G1) จำนวน 49 พันธุ์ มีการลดลงของลักษณะดังกล่าวที่น้อย และเทียบเท่ากับพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐาน (N22) และกลุ่มพันธุ์ที่มีความทนทานทั้งระยะกล้า และระยะเติมเต็มเมล็ด มีจำนวน 12 พันธุ์ ได้แก่ พันธุ์ LLR-230 LLR-232 และ LLR-262 ซึ่งสามารถนำไปใช้ในการศึกษาผลกระทบจากความร้อนต่อการเป็นหมันของละอองเกสร การเติมเต็มเมล็ด และความสามารถในการขนย้ายอาหารจาก source ไปยัง sink เพื่อนำมาใช้พัฒนาเป็นพันธุ์พ่อแม่ต่อไปได้

Table 5 Leaf dead score from 4 to 10 days after treatment, dry weight reduction, number of filled grain per plant, filled grain weight and 100 filled seed number of varieties that tolerance under both seedling and grain filling stages

Acc. No.	Group seedling	Group grain filling	LD4	LD5	LD6	LD7	LD8	LD9	LD10	Reduction (%)			
										Dry weight	No. filled grain/plant	Filled grain weight	SN100%
LLR-006	1	1	2	3	3	4	5	6	7	51.7	32.5	-18.8	5.3
LLR-072	1	1	1	2	2	3	4	6	6	42.9	43.4	-3.9	-20.0
LLR-146	1	1	1	2	3	3	4	6	6	47.4	49.3	-15.5	-12.5
LLR-230	1	1	2	3	4	4	5	6	7	54.0	-0.9	-6.3	-14.1
LLR-232	1	1	2	2	2	3	4	6	6	40.8	2.5	-7.8	-7.6
LLR-262	1	1	2	2	4	5	5	6	7	54.2	-26.0	11.9	-30.2
LLR-263	1	1	2	2	3	4	5	5	7	59.3	37.0	13.2	9.0
LLR-278	1	1	3	3	4	5	5	6	7	56.5	49.4	-2.2	-13.0
LLR-370	1	1	1	1	3	4	5	7	7	56.7	15.5	26.1	54.8
LLR-435	1	1	1	1	3	4	5	7	7	52.7	48.4	-10.2	14.1
LLR-180	1	3	1	1	3	4	5	5	7	58.9	9.3	85.1	-6.3
LLR-260	1	4	1	1	3	4	5	6	7	54.2	-71.1	26.4	2.1
N22	1	1	2	2	3	4	4	5	6	45.4	6.7	-12.7	1.3

LD=Leaf dead score, SN100%= 100% filled seed number

คำขอบคุณ

ขอขอบคุณทุนสนับสนุนการวิจัยจากศูนย์วิจัยปรับปรุงพันธุ์พืชเพื่อการเกษตรที่ยั่งยืน โครงการอนุรักษ์และใช้ประโยชน์จากเชื้อพันธุกรรมข้าวพื้นเมือง คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น ประเทศไทย

เอกสารอ้างอิง

กรมการข้าว. 2560. ข้อมูลพันธุ์ข้าวไทย. แหล่งข้อมูล: https://www.ricethailand.go.th. ค้นเมื่อ 17 มีนาคม 2566.

กรมอุตุนิยมวิทยา. 2566. ข้อมูลฟ้าอากาศประเทศไทย. แหล่งข้อมูล: https://www.tmd.go.th. ค้นเมื่อ 17 มีนาคม 2566.

ชเนษฎ์ ม้าลำพอง. 2564. พันธุ์ข้าวทนทานต่ออุณหภูมิสูง พันธุ์แรกของประเทศไทย พันธุ์คิมหันต์. เกษตรอภิรมย์. 32: 16-19.

สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร. 2566. สถิติการเกษตรของประเทศไทย. แหล่งข้อมูล: http://www.oae.go.th. ค้นเมื่อ 17 มีนาคม 2566.

อาทิตย์ ผาภุมมา. 2561. การประเมินศักยภาพการให้ผลผลิตข้าวไร่ และข้าวนาสวนพันธุ์พื้นเมืองในพื้นที่ปลูก จังหวัดขอนแก่น. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต. มหาวิทยาลัยขอนแก่น. ขอนแก่น, ประเทศไทย. 102 หน้า.

Aryan, S., G. Gulab, N. Habibi, K. Kakar, M.I. Sadat, T. Zahid, and R.A. Rashid. 2022. Phenological and physiological responses of hybrid rice under different high-temperature at seedling stage. Bulletin of the National Research Centre. 46: 45.

Bahuguna, R.N., J. Jha, P. Madan, D. Shah, M.L. Lawas, S. Khetarpal, and S. Jagadish. 2015. Physiological and biochemical characterization of NERICA-L 44: a novel source of heat tolerance at the vegetative and reproductive stages in rice. Physiologia Plantarum. 154: 543–559.

Barnabas, B., K. Jager, and A. Feher. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. Plant, Cell and Environment. 31: 11–38.

Begcy, K., J. Sandhu, and H. Walia. 2018. Transient heat stress during early seed development primes germination and seedling establishment in rice. Frontiers in Plant Science. 1768.

Beena, R., S. Kirubakaran, N. Nithya, A. Manickavelu, R.P. Sah, P.S. Abida, J. Sreekumar, P.M. Jaslam, R. Rejeth, V.G. Jayalekshmy, S. Roy, R.V. Manju, M.M. Viji, and K.H.M. Siddique. 2021. Association mapping of drought tolerance and agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.) landraces. BMC Plant Biology. 21: 484.

Cao, Y., H. Duan, L. Yang, Z. Wang, L. Liu, and J. Yang. 2009. Effect of high temperature during heading and early filling on grain yield and physiological characteristics in Indica rice. Acta Agronomica Sinica. 35: 512-521.

Cheabu, S., P. Moung-ngam, A. Arikit, A. Vanavichit, and C. Malumpong. 2018. Effects of heat stress at vegetative and reproductive stages on spikelet fertility. Rice Science. 25: 218-226.

Endo, M., T. Tsuchiya, K. Hamada, S. Kawamura, K. Yano, M. Ohshima, A. Higashitani, M. Watanabe, and M. Kawagishi-Kobayashi. 2009. High temperatures cause male sterility in rice plants with transcriptional alterations during pollen development. Cell Physiology. 50: 1911-1922.

FAOstat. 2023. Rice export data. Available: https://www.fao.org/faostat/. Accessed Mar. 14, 2023.

Feng, B., C. Zhang, T. Chen, X. Zhang, L. Tao, and G. Fu. 2018. Salicylic acid reverses pollen abortion of rice caused by heat stress. BMC Plant Biology. 18: 245.

Goswami, S., R.R. Kumar, S. Bakshi, and S. Praveen. 2022. Starch metabolism under heat stress. In: Kumar, R.R., Praveen, S., Rai, G.K. (eds). Thermotolerance in Crop Plants. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-19-3800-9_9.

Kaga, A., T. Shimizu, S. Watanabe, Y. Tsubokura, Y. Katayose, K. Harada, D.A. Vaughan, and N. Tomooka. 2012. Evaluation of soybean germplasm conserved in NIAS genebank and development of mini core collections. Breeding Science. 61(5): 566-92.

Kilasi, N.L., J. Singh, C.E. Vallejos, C. Ye, S.V.K. Jagadish, P. Kusolwa, and B. Rathinasabapathi. 2018. Heat stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): Identification of quantitative trait loci and candidate genes for seedling growth under heat stress. Frontiers in Plant Science. 9: 1578.

Kojima, Y., K. Ebana, S. Fukuoka, T. Nagamine, and M. Kawase. 2005. Development of an RFLP-based rice diversity research set of germplasm. Breeding Science. 55: 431-440.

Li, X., L.M.F. Lawas, R. Malo, U. Glaubitz, A. Erban, R. Mauleon, S. Heuer, E. Zuther, J. Kopka, D.K. Hincha, and K.S.V. Jagadish. 2015. Metabolic and transcriptomic signatures of rice floral organs reveal sugar starvation as a factor in reproductive failure under heat and drought stress. Plant, Cell & Environment. 38: 2171-2192.

Manjunatha, P.B., N. Sinha, H. Krishna, D. Chauhan, P. Kumar, R.R. Kumar, N. Jain, P.K. Singh, and G.P. Singh. 2020. Exploration of heat stress-responsive markers in understanding trait associations in wheat. Journal of Plant Biology. 64: 167–179.

Matsui, T., K. Omasa, and T. Horie. 1997. High temperature induced spikelet sterility of japonica rice at flowering in relation to air humidity and wind velocity conditions. Japanese Journal of Crop Science. 66: 449-455.

Ravikiran, R.T., S. G. Krishnan, K.P. Abhijith, H. Bollinedi, M. Nagarajan, K.K. Vinod, P.K. Bhowmick, M. Pal, R.K. Ellur, and A. K. Singh. 2022. Genome-wide association mapping reveals novel putative gene candidates governing reproductive stage heat stress tolerance in rice. Frontiers in Genetics. 13: 876522.

Sarsu, F. 2018. Screening protocols for heat tolerance in rice at the seedling and reproductive stages. In: Pre-Field Screening Protocols for Heat-Tolerant Mutants in Rice. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77338-4_2.

Scafaro, A.P., P.A. Haynes, and B. Atwell. 2010. Physiological and molecular changes in *Oryza meridionalis* Ng., a heat-tolerant species of wild rice. Journal of Experimental Botany. 61: 191–202.

Shi, W., X. Yin, P.C. Struik, C. Solis, F. Xie, R.C. Schmidt, M. Huang, Y. Zou, C. Ye, and S.V.K. Jagadish. 2017. High day- and night-time temperatures affect grain growth dynamics in contrasting rice genotypes. Journal of Experimental Botany. 68: 5233-5245.

Wang, Y., L. Wang, J. Zhou, S. Hu, H. Chen, J. Xiang, Y. Zhang, Y. Zeng, Q. Shi, D. Zhu, and Y. Zhang. 2019. Research progress on heat stress of rice at flowering stage. Rice Science. 26: 1-10.

Wei, H., J. Liu, Y. Wang, N. Huang, X. Zhang, L. Wang, J. Zhang, J. Tu, and X. Zhong. 2012. A dominant major locus in chromosome 9 of rice (*Oryza sativa* L.) confers tolerance to 48 °C high temperature at seedling stage. Journal of Heredity. 104: 287-294.

Weihun, Z., X. Dawie, and Z. Guoping. 2012. Identification and physiological characterization of thermo-tolerant rice genotypes. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences). 38: 1–9.

Xu, J., A. Henry, and N. Sreenivasulu. 2020. Rice yield formation under high day and night temperatures-A prerequisite to ensure future food security. Plant, Cell & Environment. 43: 1595-1608.

Xu, Y., C. Chu, and S. Yao. 2021. The impact of high-temperature stress on rice: Challenges and solutions. The Crop Journal. 9: 963-976.

Yamakawa, H., T. Hirose, M. Kuroda, and T. Yamaguchi. 2007. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray. Plant Physiology. 144: 258–277.

Ye, C., M. Argayoso, E. Redoña, S. Sierra, M. Laza, C. Dilla, Y. Mo, M. Thomson, J. Chin, C. Delaviña, G. Diaz, and J. Hernandez. 2012. Mapping QTL for heat tolerance at flowering stage in rice using SNP markers. Plant Breeding. 131: 33–41.

Zhang, R., S. Hussain, Y. Wang, Y. Liu, Q. Li, Y. Chen, H. Wei, P. Gao, and Q. Dai. 2021. Comprehensive evaluation of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) germplasm at the germination stage. Agronomy. 11: 1569.