การถ่ายทอดลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันและการประเมินเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 และ RM23887 สำหรับการจำแนกลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันในข้าว

Inheritance of Submergence Tolerance Trait and Evaluation of ART5 and RM23887 DNA Marker for Identification of Submergence Tolerance in Rice

เอกกฤษณ์ ขุนศรี, ธานี ศรีวงศ์ชัย*, รัตติกาน เกิดผล และประภา ศรีพิจิตต์

ภาควิชาพืชไร่นา คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตบางเขน

แขวงลาดยาว เขตจตุจักร กรุงเทพมหานคร 10900

Eakkrid Khunsri, Tanee Sreewongchai*, Rattikarn Kerdphol and Prapa Sripichitt

Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Kasetsart University, Bangkhen Campus,

Ladyao, Chatuchak, Bangkok, 10900

บทคัดย่อ

ความสามารถของการทนน้ำท่วมฉับพลันเป็นอีกลักษณะที่ควรมีไว้ในข้าวที่ปลูกในที่ลุ่ม การประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ที่ทนน้ำท่วมฉับพลันกับข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 ที่ไม่ทนน้ำท่วมฉับพลัน จำนวน 200 ต้น โดยทดสอบการทนน้ำท่วมฉับพลันเป็นระยะเวลา 14 วันในระยะต้นกล้า พบว่ามีต้นข้าวที่ตายจำนวน 135 ต้น และต้นที่รอดชีวิตจำนวน 65 ต้น ซึ่งมีการกระจายตัวในอัตราส่วนระหว่างต้นที่ตายกับต้นที่รอดชีวิตเป็น 3 : 1 แสดงว่าลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันถูกควบคุมด้วยยีน 1 ตำแหน่ง ซึ่งเป็นยีนด้อย และจากการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 และ ART5 กับต้นข้าวที่รอดชีวิตทั้ง 65 ต้น เพื่อประเมินประสิทธิภาพในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ พบว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 สามารถจำแนกต้นข้าวได้จำนวน 57 ต้น และเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 สามารถจำแนกต้นข้าวได้เพียง 20 ต้น แสดงให้เห็นว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 มีประสิทธิภาพและมีความแม่นยำในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ได้มากกว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5

คำสำคัญ : การถ่ายทอดลักษณะ; ลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลัน; การใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยคัดเลือก

Abstract

Submergence tolerance ability is one of necessary trait for low land rice varieties. The evaluation of submergence tolerance trait was done in 200 BC_1F_2 progenies of cross between the tolerance

**Corresponding author: taneesree@yahoo.com* *DOI: 10.14456/tjst.2017.8*

variety, Homchonlasit and susceptible variety, CNT1. The result showed 135 plants died (susceptible) and 65 plants survivor (tolerance). The ratio of segregation showed 3 : 1 (died plants : survivor plants) indicating that a single gene controlled this trait. A submergence tolerance allele was recessive. The evaluation of RM23887 and ART5 marker for selecting of submergence tolerance lines similar to Homchonlasit variety was done in 65 submergence tolerant plants The result showed that 57 plants were selected by RM23887 marker and while 20 plants were selected by ART5 marker. Thus RM23887 have more accuracy for submergence tolerance selection than ART5 marker.

Keywords: inheritance; submergence tolerant trait; marker assisted selection (MAS)

1. คำนำ

น้ำท่วมฉับพลัน หมายถึง สภาวะที่น้ำหลากท่วมอย่างรวดเร็วภายใน 1-2 วัน อาจมีระดับความสูงถึง 1-3 เมตร และน้ำเหล่านี้จะแห้งลงในระยะเวลาอันสั้นประมาณ 1-2 สัปดาห์ ซึ่งน้ำท่วมฉับพลันมักพบในเขตพื้นที่การผลิตข้าวที่ลุ่มต่ำ (ธีรยุทธ, 2554; Septiningsih *et al*., 2009) ลักษณะการท่วมแบบนี้ได้สร้างความเสียหายต่อผลผลิตข้าวในระยะเวลาอันสั้น และมีโอกาสเกิดขึ้นได้ทุกท้องที่โดยไม่อาจคาดหมายได้ (อภิชาติ, 2540) โดยความเสียหายต่อการเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตข้าว เกิดขึ้นได้ทุกระยะการเจริญเติบโตของข้าว ตั้งแต่ระยะกล้าจนถึงระยะออกรวง ทำให้ต้นข้าวเสียหายได้ เช่น ระยะต้นกล้าทำให้ต้นกล้าตายเป็นจำนวนมาก ระยะแตกกอทำให้ชะงักการแตกแขนง ระยะกำเนิดช่อดอกทำให้รวงโผล่ไม่พ้นกาบใบ ระยะออกดอกทำให้เมล็ดลีบ และระยะก่อนเก็บเกี่ยวทำให้รวงเน่าและเมล็ดงอกคาต้น (วิไลลักษณ์, 2544) หนึ่งในวิธีลดความเสี่ยงจากการเกิดน้ำท่วมฉับพลันคือการพัฒนาพันธุ์ข้าวทนน้ำท่วมเพื่อลดความเสียหายและรักษาเสถียรภาพของข้าวในเขตพื้นที่การผลิตข้าวที่ลุ่มต่ำ การปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้ทนต่อน้ำท่วมฉับพลันนั้นใช้แหล่งพันธุกรรมของยีนทนน้ำท่วมจากข้าวสายพันธุ์ FRI3A ซึ่งเป็นข้าวพื้นเมืองของประเทศอินเดีย ที่มีความสามารถทนน้ำท่วมขังได้นาน 2-3 สัปดาห์ ซึ่งต่อมาได้มีการศึกษาจนพบว่ายีนที่ควบคุมลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันในข้าวเป็นยีนด้อยที่เรียกว่า *Sub1* ซึ่งอยู่บนโครโมโซมที่ 9 (Nandi *et al*., 1997; Xu *et al*., 2000; Toojinda *et al*., 2003) การทำงานของยีนดังกล่าวช่วยให้ข้าวสามารถอยู่รอดได้ในสภาพน้ำท่วมขังโดยลดการเจริญเติบโตของต้นข้าวเพื่อเก็บพลังงานไว้หลังน้ำลด และยังลดการเกิด chlorosis ของเนื้อเยื่อต่าง ๆ ต่อมาพิสูจน์ทราบว่ายีนดังกล่าวเป็น transcripttion factor ประกอบด้วย *Sub1A, Sub1B* และ *Sub1C* (Xu and Mackill 1996; Xu *et al*., 2006; Fukao *et al*., 2006) โดยที่การแสดงออกของ *Sub1A* นั้นมีความเกี่ยวพันธ์กับยีนที่เกี่ยวข้องกับ ethanolic fermentation และ carbohydrate catabolism การพบยีน *Sub1* นั้นส่งผลให้มีการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้ทนต่อน้ำท่วมฉับพลันในโครงการปรับปรุงพันธุ์ของสถาบันต่าง ๆ ทั่วโลกจนประสบความสำเร็จ สำหรับในประเทศไทยก็ได้นำยีนดังกล่าวมาใช้ในการปรับปรุงพันธุ์ร่วมกับการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยในการคัดเลือกจนได้พันธุ์ข้าวที่ทนน้ำท่วมฉับพลันหลายพันธุ์ เช่น พันธุ์หอมมะลิ 80 พันธุ์หอมชลสิทธิ์ และพันธุ์ กข 51 งานวิจัยนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาการถ่ายทอดลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์กับข้าวพันธุ์ชัยนาท 1

รวมถึงประเมินประสิทธิภาพในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ ซึ่งเครื่องหมายดีเอ็นเอที่สัมพันธ์กับลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันซึ่งในประเทศไทยมีหลายเครื่องหมาย เช่น RM285, R1164, RB0783, RM219 และ RM105 อย่างไรก็ตาม Khanh และคณะ (2013) และ Luo และ Yin (2013) รายงานว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 และ RM23887 เป็นเครื่องหมายที่มีตำแหน่งใกล้ยีนทนน้ำท่วมฉับพลัน มีประสิทธิภาพและความแม่นยำในการประเมินลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลัน โดยจากฐานข้อมูล NCBI พบว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 มีระยะห่างจากยีน *Sub1* 434 Kb และ RM23887 มีระยะห่างจากยีน *Sub1* 232 Kb ซึ่งวางตัวอยู่บนโครโมโซมที่ 9 ดังนั้นในการศึกษานี้จึงเลือกใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 และ RM23887 ในการประเมินลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันซึ่งจากการวิจัยในครั้งนี้จะได้ข้าวสายพันธุ์ใหม่ที่ทนน้ำท่วม และเป็นประโยชน์ในโครงการปรับปรุงพันธุ์ข้าวทนน้ำท่วมฉับพลันต่อไป

2. อุปกรณ์และวิธีการ

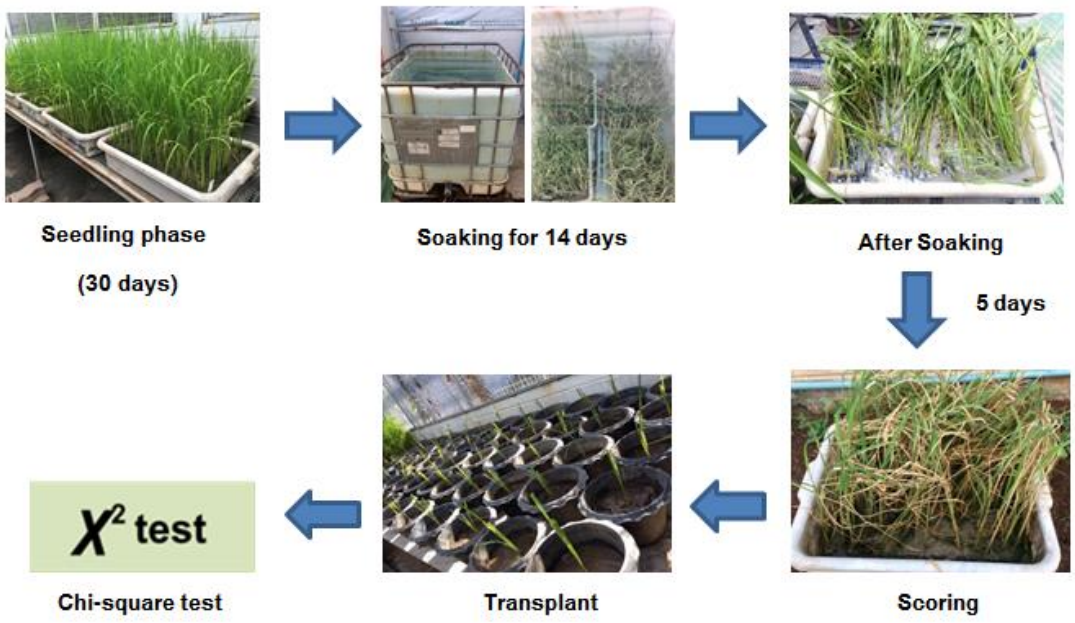
2.1 อุปกรณ์

2.1.1 สายพันธุ์ข้าวที่ใช้ในการวิจัย คือ ประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์กับข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 จำนวน 200 ต้น

2.1.2 ถังบรรจุน้ำขนาดใหญ่สำหรับแช่ต้นข้าวเพื่อทดสอบการทนน้ำท่วมฉับพลัน

2.1.3 เครื่องวัดค่าออกซิเจนที่ละลายในน้ำ (dissolved oxygen meter, DO meter)

2.1.4 เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 (Khanh *et al*., 2013) และ RM23877 (Luo and Yin 2013) สำหรับใช้ประเมินและจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์



รูปที่ 1 การประเมินการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยสายตาของข้าวประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 กับพันธุ์หอมชลสิทธิ์

2.2 วิธีการ

2.2.1 การประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยสายตา

2.2.2 นำประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์กับพันธุ์ชัยนาท 1 มาเพาะลงในกระบะจำนวน 200 ต้น

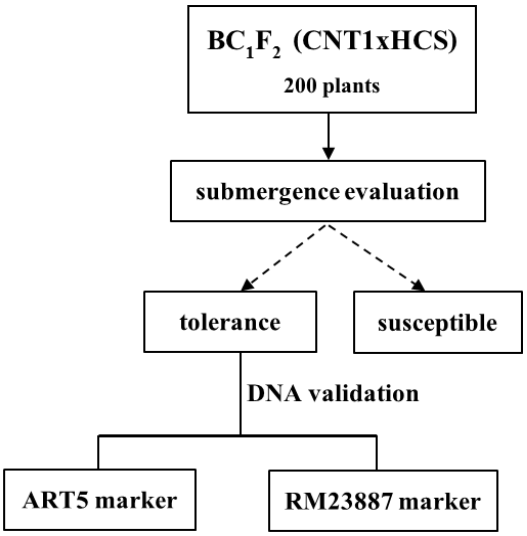
2.2.3 เมื่อต้นกล้าข้าวมีอายุ 30 วัน จึงนำไปทดสอบการทนน้ำท่วมฉับพลันในสภาพจำลองเป็นระยะเวลา 12 วัน โดยการนำกระบะต้นข้าวแช่ลงไปในถังบรรจุน้ำให้มีระดับของน้ำสูงกว่าปลายยอดของต้นข้าวประมาณ 15 เซนติเมตร ในระหว่างที่ทดสอบต้องเปิดน้ำให้ไหลผ่านจนล้นออกจากถังตลอดเวลาเพื่อเป็นการจำลองสถานการณ์น้ำท่วมฉับพลัน

2.2.4 ใช้เครื่อง DO meter วัดค่าออกซิเจนที่ละลายในน้ำ (dissolved oxygen, DO) เพื่อตรวจสอบคุณภาพของน้ำในระหว่างที่มีการทดสอบ โดยน้ำในสภาพตามธรรมชาติควรมีค่า DO อยู่ระหว่าง 5-7 มิลลิกรัม/ลิตร

2.2.5 นำกระบะข้าวขึ้นจากน้ำแล้วปล่อยไว้ 14 วัน เพื่อให้ต้นข้าวฟื้นตัว จากนั้นนำมาประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยสายตา โดยดูลักษณะของใบข้าวที่ยังมีสีเขียวอยู่ และนำต้นข้าวที่รอดชีวิตย้ายปลูกลงในกระถาง (รูปที่ 1)

2.2.6 วิเคราะห์หาอัตราส่วนการกระจายตัวระหว่างต้นข้าวที่รอดชีวิตกับต้นข้าวที่ตายด้วยการทดสอบค่าไคสแควร์ (Chi-square test)

2.2.7 การเปรียบเทียบและประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยเครื่องหมายดีเอ็นเอ โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 และ RM23887 ช่วยประเมินและจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ในต้นข้าวประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ที่รอดชีวิต และเปรียบเทียบประสิทธิภาพในการจำแนกลักษณะดังกล่าวระหว่างเครื่องหมายดีเอ็นเอทั้ง 2 ชนิด โดยการคำนวณหาเปอร์เซ็นต์การคัดเลือก (รูปที่ 2)



รูปที่ 2 ขั้นตอนการประเมินการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยสายตาและการประเมินด้วยเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 และ RM23887 ในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 กับพันธุ์หอมชลสิทธิ์

3. ผลการวิจัยและวิจารณ์

3.1 การประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยสายตา

การนำประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ของคู่ผสมระหว่างข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 และ พันธุ์หอมชลสิทธิ์จำนวน 200 ต้น ไปทดสอบการทนน้ำท่วมฉับพลันในสภาพจำลองและประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยสายตา พบว่าสามารถคัดเลือกต้นข้าวที่ทนน้ำท่วมฉับพลัน (รอดชีวิต) ได้จำนวน 65 ต้น และต้นข้าวที่ไม่ทนน้ำท่วมฉับพลัน (ตาย) จำนวน 135 ต้น และเมื่อนำข้อมูลที่ได้มาวิเคราะห์หาอัตราส่วนระหว่างต้นที่ตายกับต้นที่รอดชีวิต พบว่ามีอัตราส่วนเท่ากับ 3:1 โดยมีค่า $p >$

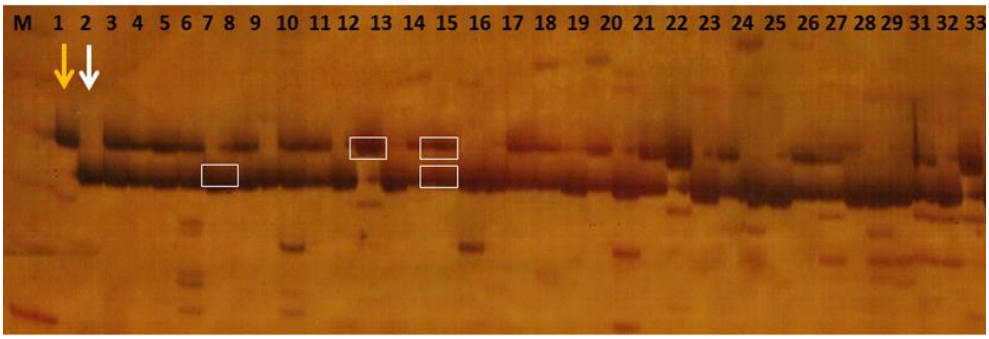
0.05 ซึ่งไม่มีความแตกต่างทางสถิติ จึงยอมรับอัตราส่วนดังกล่าว ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของ Nandi และคณะ (1997), Xu และคณะ (2000) และ Toojinda และคณะ (2003) ที่พบว่าพันธุกรรมที่ควบคุมลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันถูกควบคุมด้วยยีน 1 ตำแหน่ง ซึ่งเป็นยีนด้อย โดยยีนดังกล่าวคือยีน *Sub1* อยู่บนโครโมโซมที่ 9

3.2 การเปรียบเทียบและประเมินลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันด้วยเครื่องหมายดีเอ็นเอ

การใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 ในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ที่รอดชีวิตจำนวน 65 ต้น พบว่าสามารถจำแนกลักษณะทางพันธุกรรมของลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ได้เป็น 3 กลุ่ม (รูปที่ 3) คือ กลุ่มที่มีลักษณะทางพันธุกรรมเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์จำนวน 20 ต้น กลุ่มที่มีลักษณะทางพันธุกรรมแบบเฮเทอโรไซกัสจำนวน 19 ต้น และกลุ่มที่มีลักษณะทางพันธุกรรมเหมือนข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 จำนวน 26 ต้น และเมื่อนำจำนวนต้นที่คัดเลือกได้มาคำนวณหาเปอร์เซ็นต์ความแม่นยำในการคัดเลือก พบว่ามีค่าเท่ากับ 30.76 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 1) และจากงานทดลองของ Khanh cและคณะ (2013) โดยใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 ช่วยในการประเมินลักษณะทนน้ำท่วมในลูกผสมกลับชั่วที่ BC_2F_1 พบว่าสามารถจำแนกต้นที่มียีนทนน้ำท่วมได้ และเมื่อใช้ เครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 พบว่ามีค่าเท่ากับ 87.69 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งมีประสิทธิภาพสูงกว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5

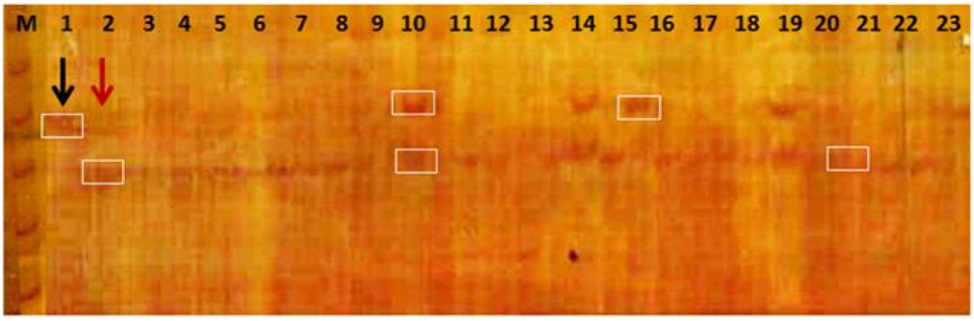
ตารางที่ 1 ลักษณะทางพันธุกรรมที่คัดเลือกได้จากการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 และ RM23887 ในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ที่รอดชีวิตจำนวน 65 ต้น

เครื่องหมายดีเอ็นเอ	ลักษณะพันธุกรรม (genotype)			รวม	เปอร์เซ็นต์ในการคัดเลือก
	โฮโมไซกัส (หอมชลสิทธิ์)	เฮทเทอโรไซกัส	โฮโมไซกัส (ชัยนาท 1)		
ART5	20	19	26	65	30.76
RM23887	57	7	1	65	87.69



รูปที่ 3 ตัวอย่างแถบดีเอ็นเอที่ใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 ในการประเมินต้นข้าวที่ทนน้ำท่วมฉับพลัน (M = marker, 1 = ข้าวพันธุ์ชัยนาท 1, 2 = ข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์, 3-33 = ลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2)

การใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 ในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ที่รอดชีวิตจำนวน 65 ต้น พบว่าสามารถจำแนกลักษณะทางพันธุกรรมของลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 ได้เป็น 3 กลุ่ม (รูปที่ 4) คือ กลุ่มที่มีลักษณะทางพันธุกรรมเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์จำนวน 57 ต้น กลุ่มที่มีลักษณะทางพันธุกรรมแบบเฮเทอโรไซกัสจำนวน 7 ต้น และกลุ่มที่มีลักษณะทางพันธุกรรมเหมือนข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 จำนวน 1 ต้น และเมื่อนำจำนวนต้นที่คัดเลือกได้มาคำนวณหาเปอร์เซ็นต์ความแม่นยำในการคัดเลือก พบว่ามีค่าเท่ากับ 87.69 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 1) แสดงให้เห็นว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 มีประสิทธิภาพและมีความแม่นยำในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ได้มากกว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 เช่นเดียวกับการทดลองของ Luo และ Yin (2013) ที่ใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 มาจำแนกต้นที่มียีนทนน้ำท่วมในลูกชั่วที่ 2 พบว่ามีความแม่นยำสูง โดยจากฐานข้อมูล NCBI พบว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5 มีระยะห่างจากยีน *Sub1* 434 kb และ RM23887 มีระยะห่างจากยีน *Sub1* 232 kb



รูปที่ 4 ตัวอย่างแถบดีเอ็นเอที่ใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 ในการประเมินต้นข้าวที่ทนน้ำท่วมฉับพลัน (M = marker, 1 = ข้าวพันธุ์ชัยนาท 1, 2 = ข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์, 3-33 = ลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2)

4. สรุป

ลักษณะการทนน้ำท่วมฉับพลันถูกควบคุมด้วยยีน 1 ตำแหน่ง ซึ่งเป็นยีนด้อย และจากการประเมินประสิทธิภาพในการจำแนกพันธุกรรมที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ในประชากรลูกผสมกลับชั่วที่ BC_1F_2 จำนวน 65 ต้น พบว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ RM23887 มีประสิทธิภาพในจำแนกพันธุกรรมของต้นข้าวที่มีลักษณะทนน้ำท่วมฉับพลันเหมือนข้าวพันธุ์หอมชลสิทธิ์ได้มากกว่าเครื่องหมายดีเอ็นเอ ART5

5. กิตติกรรมประกาศ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนงบประมาณจากโครงการปรับปรุงพันธุ์ข้าวลูกผสมเพื่อเพิ่มผลผลิตและการแปรรูปเชิงอุตสาหกรรม

6. รายการอ้างอิง

ธีรยุทธ ตู้จินดา, 2554, การพัฒนาพันธุ์ข้าวทนน้ำท่วมฉับพลันในประเทศไทย, ข่าวสารเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร 3(4): 13-16.

วิไลลักษณ์ สมมุติ, 2544, การปรับปรุงพันธุ์ข้าวขึ้นน้ำ, ศูนย์วิจัยข้าวปราจีนบุรี สถาบันวิจัยข้าว กรมวิชาการเกษตร กระทรวงเกษตรและสหกรณ์, 147 น.

อภิชาติ วรรณวิจิตร, 2540, แนวทางการวิจัยจีโนมทางการเกษตร, เอกสารประกอบการประชุมสัมมนา เรื่อง โครงการวิจัยจีโนมของไทย, สำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ, กรุงเทพฯ.

Fukao, T., Xu, K.N., Ronald, P.C. and Bailey, S.J., 2006, A variable of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice, Plant Cell 18: 2021-2034.

Khanh, T.D., Linh, L.H., Linh, T.H., Ham, L.H. and Xuan, T.D., 2013, Rapid and high-precision marker assisted backcrossing to introgress the *SUB1* QTL into the Vietnamese eliterice variety, J. Plant Breed. Crop Sci. 5: 26-33.

Yanchang, L. and Yin, Z., 2013, Marker-assisted breeding of Thai fragrance rice for semi-dwarf phenotype, submergence tolerance and disease resistance to rice blast and bacterial blight, Mol. Breeding 32: 709-721.

Nandi, S., Subudhi, P.K., Senadhira, D., Manigbas, N.L., Sen-Mandi, S. and Huang, N., 1997, Mapping QTLs for submergence tolerance in rice by AFLP analysis and selective genotyping, Mol. Gen. Genet. 255: 1-8.

Septiningsih, E.M., Pamplona, A.M., Sanchez, D.L., Neeraja, C.N., Vergara, G.V., Heuer, S., Ismail, A.M. and Mackill, D.J., 2009, Development of submergence tolerant rice cultivars: the *Sub1* locus and beyond, Ann. Bot. 103: 151-160.

Toojinda, T., Siangliw, M., Tragoonrung, S. and Vanavichit, A., 2003, Molecular genetics of submergence tolerance in rice: QTL analysis of key traits, Ann. Bot. 91: 243-253.

Xu, K. and Mackill, D.J., 1996, A major locus for submergence tolerance mapped on rice chromosome 9, Mol. Breeding 2: 219-224.

Xu, K., Xu, X., Fukao, T., Canlas, P., Maghirang, R.R., Heuer, S., Ismail, A.M., Bailey-Serres, J., Ronald, P.C. and Mackill, D.J., 2006, Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice, Nature 442: 706-708.

Xu, K., Xu, X., Ronald, P.C. and Mackill, D.J., 2000, A high-resolution linkage map of the vicinity of the rice submergence tolerance locus Sub1, Mol. Gen. Genet. 263: 681-689.