

ข้อมูลสายพันธุ์เชื้อ *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* ในนิเวศการปลูกข้าว
ในจังหวัดเชียงราย

Physiological Race Profile of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Isolated from
the Rice Ecosystem in Chiang Rai Province

ไพเราะ ขวัญงาม^{1/} ลูกศร ทুমอะริยะ^{2/} ธิติมา จินตกานนท์^{2/} Dany Thongkham^{1/}
จุกาเทพ วัชรไชยคุปต์^{2/,3/} สุจินต์ ภัทรภูวดล^{1/*}
Pairoh Khwanngam^{1/} Luksorn Tumariya^{2/} Thitima Chintaganon^{2/} Dany Thongkham^{1/}
Jutatape Watcharachaiyakup^{2/,3/} Sujin Patarapuwadol^{1/*}

Received 13 Jul. 2023/Revised 26 Jul. 2023/Accepted 31 Jul. 2023

ABSTRACT

This study investigated the diversity and distribution of the bacterial leaf blight (BLB) pathogen, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (XOO) population in the diverse rice ecosystem of Chiang Rai province, Thailand. A total 274 XOO isolates were collected during 2016 to 2019 from 18 surveyed districts in the province. Representative isolates of each district were selected and physiological race analysis conducted on 11 near isogenic lines (NILs) with single BLB resistance genes. A total of 47 physiological races of XOO were identified, with the highest number of races found in Phan (26 races) and Chiang Saen (20 races). Rice with the *xa5* resistance gene had broad-spectrum resistance to the pathogen population (76.3%), followed by *Xa7* (62.4%), *Xa21* (33.6%), and *Xa11* (31.4%). Most of the isolates were in race 8 (SSRRSSSSSS) (27.37%), followed by race 27 (SSRRSSSSSR) (12.41%), and race 17 (SSSSSSRRSS) (10.22%). Sixteen races were found to be able to infect NILs with the *xa5* gene, and these isolates were isolated from rice varieties RD6 and KDML 105 in Phan and Chiang Saen districts. The 47 races were grouped into three clusters based on the similarity

Keywords: bacterial leaf blight; *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*; physiological race; diversity

^{1/} ภาควิชาโรคพืช คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน นครปฐม 73140

^{1/} Department of Plant Pathology, Faculty of Agriculture at Kamphaeng Saen, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom 73140, Thailand

^{2/} ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กำแพงแสน นครปฐม 73140

^{2/} Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom 73140, Thailand

^{3/} ศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักงานพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา กรุงเทพฯ 10900

^{3/} Center of Excellence on Agricultural Biotechnology (AG-BIO/PERDO-CHE), Bangkok 10900, Thailand

* Corresponding author: agrsujp@ku.ac.th

coefficient of the reaction response on rice with BLB resistance genes. The number of isolates and the effective controlling gene in cluster 1, 2, and 3 were 74 (*xa5*), 170 (*xa5*), and 30 (*xa5* and *Xa7*) isolates, respectively. This study provides valuable information on the diversity and distribution of XOO races in Chiang Rai province, which can be used to manage new rice resistant cultivars for a sustainable controlling of BLB.

บทคัดย่อ

ศึกษาความหลากหลายและการกระจายตัวของสายพันธุ์ (physiological race) เชื้อสาเหตุโรคขอบใบแห้งในข้าวที่เกิดจาก *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (XOO) ใน จ. เชียงราย ซึ่งมีความหลากหลายของนิเวศการปลูกข้าว ดำเนินการสำรวจและแยกเชื้อ XOO ระหว่างปี พ.ศ. 2559 ถึง 2562 คัดเลือกตัวแทนเชื้อจากทุกอำเภอ และบันทึกพันธุ์ข้าวที่พบโรค จากการสำรวจทั้งหมด 18 อำเภอ ได้ตัวแทนเชื้อจำนวน 274 ไอโซเลท แล้วนำไปทดสอบปฏิกิริยาการเกิดโรคกับสายพันธุ์ข้าวคู่แฝดที่มียืนต้านทานเดี่ยวต่อโรคขอบใบแห้ง (near isogenic lines, NILs) จำนวน 11 พันธุ์ เพื่อจำแนก race ของเชื้อ XOO ผลการศึกษาพบว่าสามารถจำแนกสายพันธุ์เชื้อได้จำนวนทั้งสิ้น 47 races โดยอำเภอที่พบว่ามีจำนวน race ของเชื้อมากที่สุด คือ อ. พาน (26 races) รองลงมา คือ อ. เชียงแสน (20 races) นอกจากนี้ยังพบว่า ข้าวที่มียืนต้านทาน *xa5* มีความต้านทานแบบกว้างต่อประชากรเชื้อ XOO (76.3%) รองลงมา ได้แก่ *Xa7* (62.4%) *Xa21* (33.6%) และ *Xa11* (31.4%) ตามลำดับ เชื้อที่พบเป็นกลุ่มใหญ่ที่สุดจัดอยู่ใน race 8 (SSRRSSSSSS) 27.37% รองลงมา คือ race 27

(SSRRSSSSSS) 12.41% และ race17 (SSSSSSRRSS) 10.22% โดยพบว่า เชื้อจำนวน 16 races ที่สามารถเข้าทำลายข้าว NIL ที่มียืน *xa5* ได้ ซึ่งเชื่อดังกล่าวแยกได้จากข้าวพันธุ์ กข6 และขาวดอกมะลิ105 ที่ อ. พาน และ อ. เชียงแสน เมื่อทำการจัดกลุ่มเชื้อที่พบใน จ. เชียงราย ทั้ง 47 races โดยใช้ค่าสัมประสิทธิ์ความเหมือนของปฏิกิริยาตอบสนองบนข้าวที่มียืนต้านทาน สามารถแบ่งกลุ่มเชื้อได้เป็น 3 กลุ่ม ซึ่งแต่ละกลุ่มมีจำนวนเชื้อและมีการตอบสนองต่อข้าวที่มียืนควบคุมเชื้อในกลุ่ม 1 กลุ่ม 2 และกลุ่ม 3 เป็น 74 (*xa5*) 170 (*xa5*) และ 30 (*xa5* และ *Xa7*) ไอโซเลท ตามลำดับ ผลการศึกษานี้แสดงให้เห็นถึงภาพรวมของความหลากหลายและการกระจายตัวของ physiological races ต่าง ๆ ของประชากรเชื้อ XOO ที่พบในระบบนิเวศการปลูกข้าวใน จ. เชียงราย ซึ่งข้อมูลนี้สามารถนำไปใช้ประโยชน์ในการบริหารจัดการพันธุ์ข้าวต้านทานโรคที่เหมาะสมกับพื้นที่ จ. เชียงราย เพื่อลดการเข้าทำลายของโรคได้อย่างยั่งยืน

คำสำคัญ: โรคขอบใบแห้งของข้าว; *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*; กลุ่มเชื้อตามปฏิกิริยาการเกิดโรคบนข้าวที่มียืนต้านทาน; ความหลากหลาย

บทนำ

โรคขอบใบแห้งเป็นโรคที่สำคัญของข้าว โรคนี้มีสาเหตุจากเชื้อ *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (XOO) สามารถเข้าทำลายข้าวได้ทุกระยะการเจริญเติบโต ทำให้ผลผลิตข้าวลดลง 10 - 20% หากเกิดโรคระบาดในระดับรุนแรงจะทำให้ผลผลิตข้าวลดลงมากถึง 50% (Mew, 1989) ในการควบคุมโรคขอบใบแห้งของข้าวนอกจากการใช้สารเคมีและใช้วิธีทางเขตกรรมแล้ว การใช้พันธุ์

ด้านทานก็เป็นอีกวิธีหนึ่งที่มีประสิทธิภาพในการควบคุมโรค ซึ่งมีความสะดวก ปลอดภัย และไม่ส่งผลกระทบต่อสิ่งแวดล้อม อย่างไรก็ตาม การใช้พันธุ์ข้าวด้านทานยังมีข้อจำกัด เนื่องจากพบว่า ข้าวพันธุ์ด้านทานมักมียีนที่ด้านทานต่อประชากรของเชื้อ XOO เพียงกลุ่มใดกลุ่มหนึ่งเท่านั้น (Ochiai et al., 2000) การที่เชื้อ XOO มีหลายกลุ่ม (race หรือ physiological race) เนื่องจากเชื้อมีความหลากหลายทางพันธุกรรม ทำให้มีความรุนแรงในการก่อโรคในข้าวแตกต่างกัน (ปริศนา และคณะ, 2558) ปัจจัยต่าง ๆ ที่ทำให้เชื้อมีหลาย race ได้แก่ การกลายพันธุ์ การรวมกันของยีน และการเคลื่อนย้ายของเชื้อ โดยมีผลมาจากสภาพแวดล้อมและพันธุ์ข้าว (Leach et al., 1995) เช่น การใช้พันธุ์ข้าวที่มียีนด้านทานเพียงยีนเดียว หรือการปลูกข้าวเพียงพันธุ์เดียวเป็นระยะเวลานาน จะทำให้เชื้อเกิดการปรับตัวและเกิดการกลายพันธุ์ได้ ทำให้ข้าวสูญเสียความต้านทานและเกิดโรคได้ (แสงชัย, 2552)

ในประเทศไทยมีการศึกษาความหลากหลายของเชื้อ XOO ในหลายพื้นที่ โดยการศึกษาจะใช้ความแตกต่างของรูปแบบปฏิกิริยาการตอบสนองต่อการเกิดโรคของเชื้อ XOO กับยีนด้านทานในชุดข้าวสายพันธุ์คู่แฝด (near isogenic lines; NILs) 9 สายพันธุ์ ที่มียีนด้านทาน *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa7*, *xa8*, *Xa10*, *xa13*, *Xa14* และ *Xa21* ผลการศึกษาความหลากหลายของเชื้อ XOO จำนวน 90 ไอโซเลท จากพื้นที่เพาะปลูกข้าวในภาคกลางเหนือ และ ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ พบว่า สามารถจัดแบ่งกลุ่มเชื้อได้ 25 กลุ่ม (race) และพบว่า ข้าว NILs ที่มียีนด้านทาน *xa5* สามารถต้านทานต่อเชื้อทุกกลุ่มได้ (แสงชัย, 2552) ต่อมา ปริศนา และคณะ (2558) ได้ศึกษาความหลากหลายในการก่อโรคของเชื้อ XOO จำนวน 60 ไอโซเลท ที่เก็บรวบรวมจากพื้นที่ปลูกข้าว

26 จังหวัด โดยทดสอบกับสายพันธุ์ข้าว NILs จำนวน 11 สายพันธุ์ที่มียีน *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa7*, *xa8*, *Xa10*, *Xa11*, *xa13*, *Xa14* และ *Xa21* สามารถจัดกลุ่มเชื้อได้ 13 race โดยพบว่า ข้าว NIL ที่มียีนด้านทาน *xa5* ยังคงมีความต้านทานต่อเชื้อเกือบทุก race ที่ทำการทดสอบ ยกเว้น race 11 และ 12 ที่เข้าทำลายข้าว NILs ที่มียีน *xa5* ได้

นอกจากนี้ยังมีการศึกษาความหลากหลายของเชื้อจากลำดับนิวคลีโอไทด์ทั้งจีโนม และศึกษาโครงสร้างประชากรของเชื้อ XOO ในประเทศไทย โดย ธิติมา และคณะ (2565) พบว่า ประชากรเชื้อ XOO ของไทยส่วนใหญ่มีความแตกต่างทางพันธุกรรมกับสายพันธุ์เชื้อต่างประเทศอย่างชัดเจน และพบว่าสายพันธุ์เชื้อ XOO จาก จ. สุโขทัย และสายพันธุ์เชื้อ 12 สายพันธุ์ จาก จ. เชียงราย สามารถเข้าทำลายข้าว NIL ที่มียีนด้านทานโรค *xa5* ได้ ซึ่งเชื่อดังกล่าวนี้มีความสัมพันธ์ทางพันธุกรรมที่ใกล้ชิดกับเชื้อ XOO สายพันธุ์ ITCCBB0002 จากอินเดีย จ. เชียงราย มีพื้นที่ปลูกข้าวกว่า 1 ล้านไร่ และมีระบบนิเวศการปลูกข้าวที่หลากหลาย รวมทั้งมีการใช้พันธุ์ข้าวปลูกที่หลากหลายด้วย (ศูนย์ความหลากหลายทางชีวภาพ, 2554) จึงอาจพบความหลากหลายของเชื้อ XOO มากในพื้นที่ของ จ. เชียงราย ดังนั้น การศึกษานี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาความหลากหลายและการกระจายตัวของสายพันธุ์ (physiological race) ของเชื้อ XOO ในพื้นที่ จ. เชียงราย ด้วยการประเมินปฏิกิริยาการเกิดโรคบนชุดข้าว NILs จำนวน 11 สายพันธุ์ เพื่อจัดทำข้อมูลความหลากหลาย และการกระจายตัวของประชากรเชื้อ XOO ในนิเวศการปลูกข้าวของ จ. เชียงราย เพื่อใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานในการพัฒนาปรับปรุงพันธุ์ข้าวหรือคัดเลือกพันธุ์ข้าวที่ต้านทานต่อโรคขอบใบแห้งในเขตภาคเหนือให้มีประสิทธิภาพ

อุปกรณ์และวิธีการ

1. การสำรวจ เก็บตัวอย่าง และการแยกเชื้อ XOO

ทำการสำรวจและเก็บตัวอย่างข้าวที่ปลูก ช่วงเดือนกันยายนถึงเดือนพฤศจิกายน ในปี พ.ศ. 2559 – 2562 จากแหล่งปลูกข้าวใน จ. เชียงราย จำนวน 18 อำเภอ ได้แก่ อ. เมือง พาน เถิง เชียงแสน เวียงชัย เวียงเชียงรุ้ง ขุนตาล พญาเม็งราย เวียงแก่น ดอยหลวง แม่ฟ้าหลวง เวียงป่าเป้า แม่สรวย แม่สาย แม่ลาว แม่ฟ้าหลวง แม่จัน และเชียงของ บันทึก ข้อมูลพันธุ์ข้าว และสถานที่เก็บตัวอย่าง โดยกำหนด พื้นที่สำรวจ และเก็บตัวอย่างแบบสุ่มเป็นจำนวน 10 จุดต่อแปลง โดยเดินในแปลงลักษณะตัวอักษร W ตามวิธีของ Delp et al. (1986)

นำตัวอย่างข้าวที่เก็บมาแยกเชื้อ โดยนำ ใบข้าวที่ผ่านการทำความสะอาดด้วยน้ำกลั่น และ แอลกอฮอล์ 70% ตัดเป็นชิ้นเล็ก ๆ ใส่ลงใน หลอดบรรจุน้ำนิ่งฆ่าเชื้อ ปริมาตร 500 ไมโครลิตร เขย่า และวางทิ้งไว้ 15 นาที ใช้ลูปแตะน้ำแช่ตัวอย่าง มา cross streak บนอาหาร nutrient agar (NA) บ่มไว้ที่อุณหภูมิ 30 °ซ. เป็นเวลา 2 วัน คัดเลือก โคลนีเดี่ยวที่มีลักษณะคล้ายเชื้อ XOO ซึ่งมี ลักษณะกลมมน สีเหลืองอ่อน ผิวเรียบ มีเมือก ขอบ เรียบเป็นมันวาว แล้วนำโคลนีเดี่ยวมาทำซ้ำ จนกระทั่งได้เชื้อบริสุทธิ์ จากนั้น เก็บรักษาเชื้อใน กลีเซอรอล 20% (วิชัย, 2549) คัดเลือกตัวแทนเชื้อ จากทุกอำเภอที่พบโรคได้จำนวน 274 ไอโซเลท ทำการตรวจสอบยืนยันเชื้อ XOO ด้วยการศึกษา ลักษณะสัณฐานบนอาหารเลี้ยงเชื้อ YDC (yeast dextrose calcium carbonate agar) ย้อมสีแกรม และตรวจสอบด้วยวิธี Bio-PCR โดยใช้ไพรเมอร์ XOR-F (5' GCATGACGTCATCGTCCTGT-3') และ ไพรเมอร์ XOR-R2 (5' CTCGGAGCTATATGCCGTGC-3')

ที่จำเพาะเจาะจงต่อเชื้อ XOO (Adachi and Oku, 2000)

2. การจำแนก physiological race ของเชื้อ XOO จากความรุนแรงในการเกิดโรคกับข้าวสายพันธุ์ คู่แฝด (near-isogenic lines, NILs)

นำตัวแทนเชื้อ XOO จำนวน 274 ไอโซเลท ที่เข้าทำลายข้าวทุกพันธุ์ที่เก็บตัวอย่างจากอำเภอ ต่าง ๆ มาประเมินความรุนแรงในการเกิดโรคบนข้าว NILs ที่มียืนต้นทานโรคเพียง 1 ยืน จำนวน 11 พันธุ์ ได้แก่ IRBB1 (*Xa1*) IRBB3 (*Xa3*) IRBB4 (*Xa4*) IRBB5 (*xa5*) IRBB7 (*Xa7*) IRBB8 (*xa8*) IRBB10 (*Xa10*) IRBB11 (*Xa11*) IRBB13 (*xa13*) IRBB14 (*Xa14*) และ IRBB21 (*Xa21*) รวมทั้งข้าวพันธุ์อ่อนแอ ได้แก่ IR24 และ TN1 โดยเตรียมเซลล์แขวนลอยเชื้อ แบคทีเรีย ที่เลี้ยงบนอาหาร NA บ่มที่อุณหภูมิ 30 °ซ. ประมาณ 48 ชม. ปรับความเข้มข้นโดยวัดค่า Optical Density (OD) ความยาวคลื่นแสง 600 นาโนเมตร เท่ากับ 0.2 (ความเข้มข้นเชื้อประมาณ 10⁸ CFU/ml) ทำการปลูกเชื้อด้วยวิธี clipping method (Kauffman et al., 1973) โดยใช้กรรไกร จุ่มเซลล์แขวนลอยเชื้อแบคทีเรีย ตัดปลายใบข้าวที่มี อายุ 30 วัน โดยตัดต้นละ 3 ใบจากส่วนยอด ประเมินผลหลังปลูกเชื้อแล้ว 10 วัน (ปริศนา และ คณะ, 2558) โดยวัดความยาวแผลของใบข้าวที่เกิดจากเชื้อเข้าทำลาย ความยาวแผลน้อยกว่าหรือ เท่ากับ 6 ซม. ปฏิกริยาที่เกิดจัดเป็นระดับต้านทาน (resistance; R) ต่อเชื้อ ถ้าความยาวแผลมากกว่า 6 ซม. จัดอยู่ในระดับอ่อนแอ (susceptible; S) ต่อเชื้อ จากนั้น นำผลการประเมินปฏิกริยาบนข้าวสายพันธุ์ คู่แฝดจำนวน 11 พันธุ์ ต่อเชื้อที่ทดสอบมาจัด physiological race หรือ race ของเชื้อตามวิธีของ Noda et al. (2001)

3. การจัดกลุ่มและศึกษาการกระจายตัวของ physiological race เชื้อ XOO

จัดกลุ่ม physiological race โดยการแปลงข้อมูลจากผลการประเมินความยาวแผลที่เกิดจากความรุนแรงของการเกิดโรคกับข้าว NILs ให้เป็นแบบ binary data หากความยาวแผล ≤ 6 ซม. แทนค่าเป็น 1 และความยาวแผล > 6 ซม. แทนค่าเป็น 0 (Tekete et al., 2020) ทำการวิเคราะห์จัดกลุ่มข้อมูลจากการประเมินความต้านทาน และอ่อนแอต่อโรคโดยหาค่าสัมประสิทธิ์ความเหมือน (similarity coefficient) ด้วยวิธี Jaccard coefficient ใช้โปรแกรม DARwin6 (version 6.0.21) (Perrier et al., 2003) จากนั้น สร้างแผนผังความสัมพันธ์ (phylogenetic tree) ตามวิธี neighbor joining (NJ) แสดงการจัดกลุ่มในรูปของ dendrogram โดยใช้โปรแกรม iTOL (<https://itol.embl.de/>) (Letunic and Bork, 2007)

ผลการทดลองและวิจารณ์

1. พันธุ์ข้าวที่แสดงอาการโรค และการแยกเชื้อ XOO

ตัวอย่างโรคขอบใบแห้งในพื้นที่ จ. เชียงราย ที่สำรวจ ปี พ.ศ. 2559 - 2562 จาก 18 อำเภอ ทั้งหมด 745 แปลง พบโรคขอบใบแห้ง 16 อำเภอ จำนวน 637 แปลง มาพบโรคในแปลงข้าวที่ อ. แม่ฟ้าหลวง และ อ. เวียงแก่น โดยแปลงที่สำรวจส่วนใหญ่ในสองอำเภอนี้มีลักษณะการปลูกข้าวเป็นข้าวไร่ และนาขั้นบันได

พันธุ์ข้าวที่พบแสดงอาการโรคขอบใบแห้งมีจำนวน 20 พันธุ์ ได้แก่ ขาวดอกมะลิ105 กข6 กข10 กข14 กข15 กข49 สันป่าตอง1 ข้าวญี่ปุ่นไรซ์เบอร์รี่ ปทุมธานี1 ข้าวเหนียว หอมนิล พิษณุโลก2 แม่โจ้2 ข้าวกำแหงเหนียวแดง เหนียวอุบล เหนียวเขี้ยว

ธัญสิรินทร์ และข้าวเจ้าพื้นเมือง สามารถแยกเชื้อสาเหตุได้จำนวน 5,788 ไอโซเลท (Table 1) ผลการตรวจสอบลักษณะเชื้อทุกไอโซเลท มีลักษณะเหมือนกัน คือ โคลนีนบนอาหาร YDC มีลักษณะกลมมน มันวาว ขอบเรียบ เยิ้ม สีเหลืองฟางขาว ผลการย้อมติดสีแกรม พบว่า ติดสีแดงเป็นแกรมลบ ผลการตรวจด้วยวิธี Bio-PCR ด้วยไพรเมอร์ที่จำเพาะกับเชื้อ XOO พบว่า เชื้อแบคทีเรียทุกไอโซเลทที่คัดเลือกสามารถเพิ่มปริมาณขึ้นดีเอ็นเอที่มีขนาด 470 คู่เบส สอดคล้องกับ รายงานของ Adachi and Oku (2000) (Figure 1) จากนั้น คัดเลือกตัวแทนเชื้อ XOO จากทุกอำเภอที่พบโรค และทุกพันธุ์ข้าวที่สำรวจพบโรค จำนวน 274 ไอโซเลท มาจำแนก race ด้วยการประเมินความรุนแรงในการเกิดโรคกับข้าว NILs ต่อไป

2. การจำแนก physiological race เชื้อ XOO จากความรุนแรงในการเกิดโรคกับข้าวสายพันธุ์คู่แฝด (near-isogenic lines, NILs)

ประเมินรูปแบบปฏิกิริยาการเกิดโรคของเชื้อ XOO (Figure 2) จำนวน 274 ไอโซเลท บนชุดข้าว NILs จัดกลุ่มเชื้อได้ 47 race ประชากรเชื้อส่วนใหญ่จัดอยู่ใน race 8 (SSSRSSSSSS) มีจำนวน 75 ไอโซเลท รองลงมา คือ race 27 (SSSRSSSSSR) จำนวน 34 ไอโซเลท และ race 17 (SSSSSSRRSS) จำนวน 28 ไอโซเลท (Table2) โดยเชื้อทุกไอโซเลทสามารถเข้าทำลายข้าวพันธุ์อ่อนแอมาตรฐาน คือ IR24 และ TN1 มีความยาวแผลเฉลี่ย 15.8 ซม. และ 18.8 ซม. ตามลำดับ

การกระจายตัวของ race ต่าง ๆ ของเชื้อ XOO ที่คัดเลือกมาจาก 16 อำเภอของ จ. เชียงราย พบว่า อ. พาน มีการกระจายตัวของกลุ่ม race สูงสุด จำนวน 26 race รองลงมา คือ อ. เชียงแสน มีจำนวน

Table 1 Infected rice varieties and XOO collection from 16 districts in Chiang Rai province, Thailand

Year (Isolates)	District (No. isolates collected)	Rice varieties showing XOO infection
2559 (1,198)	Chiang Sean (181)	RD6, RD14, RD15, RD49, San-pah-tawng 1
	Chiang Khong (83)	RD6, RD15, San-pah-tawng 1, Phitsanulok 2
	Doi Luang (29)	RD6, RD15
	Khun Tan (44)	RD6, RD15, Thunya-sirin
	Mae Chan (78)	RD6, RD10, RD14, Khao Yipun, Riceberry
	Mae Fah Luang (0)	na
	Mae Lao (22)	Khao Yipun
	Mae Sai (68)	RD6, RD14, Pathumthani 1, San-pah-tawng 1
	Mae Suai (62)	RD6, Khao Yipun, San-pah-tawng 1
	Mueang (123)	RD6, RD14, RD49, KDML105, Niaw Ubol, Riceberry
	Pa Daet (38)	RD6, RD14, RD15
	Phan (130)	RD6, RD15, Khao Yipun, Phitsanulok 2, KDML105, San-pah-tawng 1
	Phaya Mengrai (56)	RD6, Riceberry, San-pah-tawng 1
	Thoeng (86)	RD6, RD15, RD41
	Wiang Chai (79)	RD6, RD10, RD14, RD49, Red Glutinous rice, Mae Jo 2, Khao Yipun, Pathumthani 1, Phitsanulok 2
	Wiang Chiang Rung (94)	RD6, RD15, Khao Yipun
	Wiang kaen (0)	na
Wiang Pa Pao (25)	Khao Yipun	
2560 (1,535)	Chiang Sean (113)	RD6, RD15, Phitsanulok 2
	Chiang Khong (45)	RD6, RD15, San-pah-tawng 1
	Doi Luang (21)	RD6, RD15, KDML105
	Khun Tan (39)	RD6
	Mae Chan (104)	RD6, RD15, RD49, KDML105, San-pah-tawng 1, Rice berry, Pathumthani 1, DOA 2
	Mae Fah Luang (0)	na
	Mae Lao (31)	RD6, DOA 2
	Mae Sai (246)	RD6, RD49, San-pah-tawng 1, Pathumthani 1, Mae Jo 2, Phitsanulok 2, KDML105, Mali Dang
	Mae Suai (97)	RD6, RD15, San-pah-tawng 1, Rice berry, Thunya-sirin
	Mueang (105)	RD6, RD10, RD49, Mae Jo 2
	Pa Daet (141)	Niew Keiw Ngoo, RD6, RD15, San-pah-tawng 1, Phitsanulok 2, KDML105
	Phan (237)	RD6, RD15, RD10, Phitsanulok 2, KDML105, DOA 2, Rice berry, Hom Nil
	Phaya Mengrai (72)	Kaow Jao, RD6, RD15, San-pah-tawng 1, KDML105
	Thoeng (94)	RD6, RD15, San-pah-tawng 1
	Wiang Chai (75)	RD6, RD49, DOA 2, Rice berry, KDML105, Mae Jo 2
	Wiang Chiang Rung (81)	RD6, RD15, KDML105, Rice berry
	Wiang kaen (0)	na
Wiang Pa Pao (34)	RD6, DOA 2,	
2561 (2,843)	Chiang Sean (1593)	Pathumthani 1, RD6, RD15, KDML105
	Mae Sai (455)	Pathumthani 1, KDML105, RD6, Hom Nil, San-pah-tawng 1, Rice berry
	Mueang (186)	RD6, KDML105, Rice berry, Phitsanulok 2, Pathumthani 1
	Phan (436)	RD6, RD15, KDML105, DOA 2, San-pah-tawng 1
	Thoeng (173)	Rice berry, RD15, KDML105
2562 (212)	Chiang Sean (108)	KDML105, RD6, RD15, Mae Jo 2
	Mae Sai (20)	RD6
	Phan (84)	RD6, KDML105

na = not found *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*

20 race และ อ. แม่สาย มีจำนวน 8 race (Figure 3A; Table 2) ซึ่งความหลากหลายที่พบอาจเนื่องมาจาก ใน อ. พาน มีการปลูกข้าวทั้งข้าวญี่ปุ่นข้าวเหนียว และ ข้าวเจ้าที่มีหลากหลายสายพันธุ์ รวมทั้งเป็นที่ตั้งของ ศูนย์วิจัยข้าวเชียงรายที่มีการทดสอบพันธุ์ข้าวต่าง ๆ อยู่ตลอดเวลา ที่ อ. เชียงแสน เป็นอำเภอที่มีชายแดน เชื่อมต่อกับประเทศลาวและประเทศเมียนมา เป็น ศูนย์รวมกลุ่มชาติพันธุ์ที่หลากหลายซึ่งมีวิถีและพันธุ์ ข้าวปลูกแตกต่างกันในแต่ละชาติพันธุ์ มีข้าวหลากหลาย สายพันธุ์ที่เป็นพันธุ์ท้องถิ่นที่ยังมีการเพาะปลูก อยู่กว่า 36 ชนิดพันธุ์ และมีนิเวศการปลูกข้าวที่ หลากหลาย (ศูนย์ความหลากหลายทางชีวภาพ, 2554)

จากการทดสอบ พบว่า ข้าวที่มีถิ่นกำเนิดใน ตำนาน *xa5* มีความต้านทานแบบกว้างต่อประชากรเชื้อ XOO ส่วนใหญ่ที่ทำการทดสอบคิดเป็น 76.3% รองลงมา ได้แก่ *Xa7* (62.4%) *Xa21* (33.6%) และ *xa11* (31.4%) (Figure 3C) และข้าวที่มีถิ่น *Xa1* อ่อนแอ ต่อการเข้าทำลายของเชื้อทุกสายพันธุ์ รองลงมา

เป็น *Xa3* และ *Xa10* ที่อ่อนแอต่อการเข้าทำลาย ของเชื้อ XOO เกือบทุก race (Figure 3C) ซึ่งผล การศึกษาครั้งนี้พบว่า มีจำนวนถึง 16 race คือ race 11 - 21 23 24 25 26 และ 37 ที่สามารถเข้า ทำลายข้าวที่มีถิ่น *xa5* (IRBB5) ได้ (Table2) โดย พบว่า สามารถเข้าทำลายข้าวพันธุ์ กข6 ขาวดอกมะลิ 105 ที่ อ. พาน และเชียงแสน ซึ่งในอดีตพันธุ์ข้าว ที่มีถิ่นกำเนิดใน ตำนาน *xa5* สามารถต้านทานต่อเชื้อ XOO ในประเทศแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ รวมถึง ประเทศไทยได้ ดังรายงานโดย Eamchit and Mew (1982); นงรัตน์ (2551) และแสงชัย (2552) จะเห็น ได้ว่า ในปัจจุบันประชากรของเชื้อ XOO ใน จ. เชียงราย จำนวนหลาย race ที่กระจายตัวอยู่ใน สองอำเภอมีการปรับตัวให้สามารถเข้าทำลายถิ่น *xa5* ได้แล้ว ซึ่งสอดคล้องกับรายงานสายพันธุ์เชื้อที่ พบในประเทศเมียนมาที่ส่วนใหญ่พบว่า เชื้อ XOO มีประสิทธิภาพสูงในการเข้าทำลายข้าวที่มีถิ่น *xa5* (Seint et al., 2008)



Figure 1 Agarose gel electrophoresis of products from polymerase chain reaction (PCR) performed on DNA of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (XOO) with 16S-23S rDNA specific primers of XOR-F and XOR-R2. lane M = Middle range markers; lane 1 = *X. oryzae* pv. *orizicola* TS8203, lane 2 = positive control (XOO-DOA), lane 3 = non template control and lane 4-50 = amplification products at approximately 470 bp of XOO samples

59XOCRMS1-3

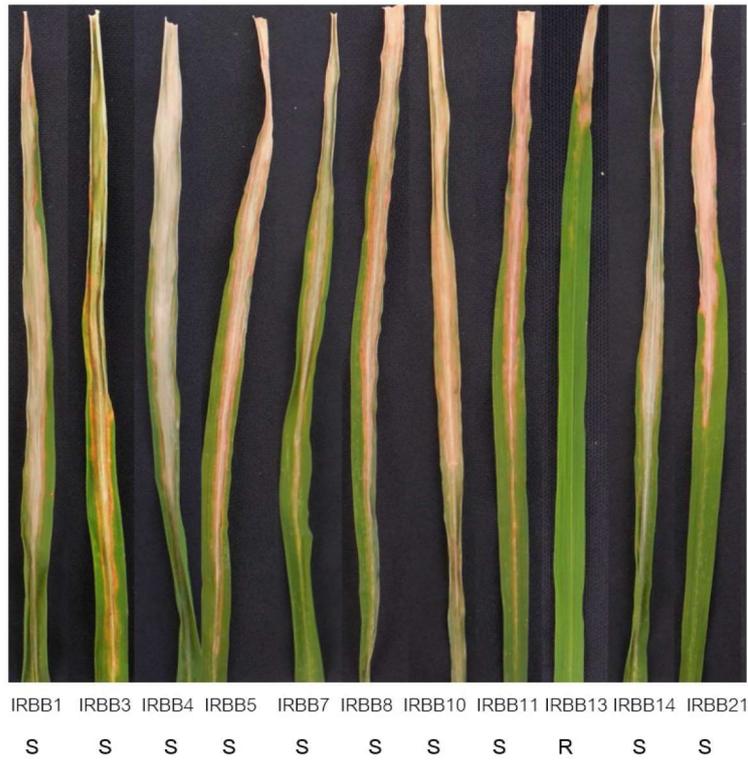


Figure 2 Examples of physiological race assessment based on XOO (59XOCRMS1-3) interactions with 11 near-isogenic lines (NILs) harboring XOO resistance genes *Xa1*(IRBB1), *Xa3* (IRBB3), *Xa4* (IRBB4), *xa5* (IRBB5), *Xa7* (IRBB7), *xa8* (IRBB8), *Xa10* (IRBB10), *Xa11* (IRBB11), *xa13* (IRBB13), *Xa14*

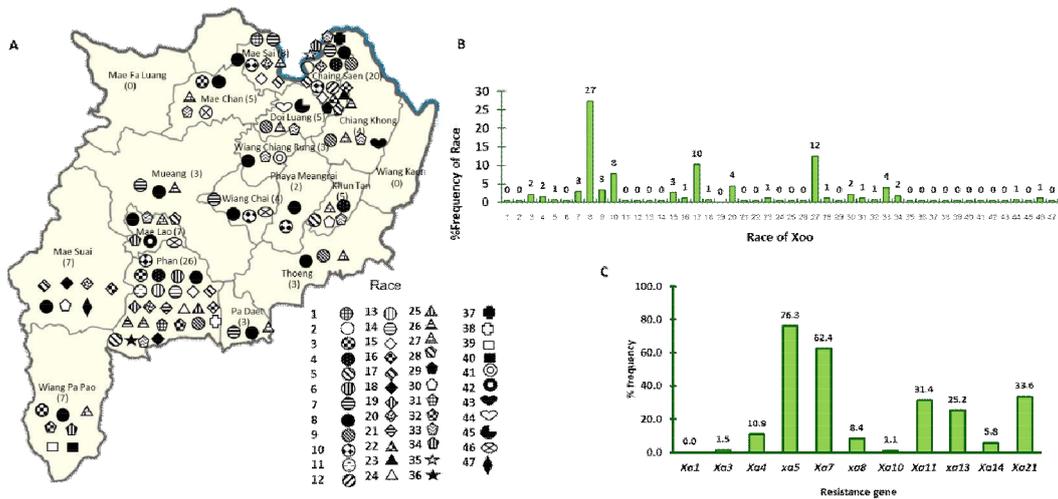


Figure 3 Frequency and distribution of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* races in Chaing Rai and effectiveness of each resistant gene. (A) Distribution mapping of XOO races, (B) The frequency of 47 races, (C) Effectiveness of each resistant gene against XOO

Table 2 Race distribution of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in each district in Chiang Rai province

Race ^{1/}	No. of isolate of each race / district																No. of isolate
	CS	CK	KT	DL	MJ	ML	MS	MSO	MU	PD	PA	PM	TE	WC	WR	WP	
Race 1 (SSRRSSRRRR)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 2 (SSRRSSRRSR)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 3 (SSRRSSRSSR)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	1	6
Race 4 (SSRRSSSSSR)	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	4
Race 5 (SSRRSSSSSS)	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
Race 6 (SSRRSSSSRR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 7 (SSRRSSSSRS)	2	-	-	-	-	-	3	-	1	1	-	-	-	1	-	-	8
Race 8 (SSRRSSSSSS)	20	-	-	-	3	1	6	4	7	2	6	5	3	6	9	3	75
Race 9 (SSRRSSSSSR)	5	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	9
Race 10 (SSRRSSSSSS)	16	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	2	-	1	-	-	21
Race 11 (SSRRSSRRSR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 12 (SSRRSSRRSS)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 13 (SSRRSSRSRS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 14 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 15 (SSRRSSRRSS)	5	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	7
Race 16 (SSRRSSRRSR)	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	3
Race 17 (SSRRSSRRSS)	7	-	-	-	-	-	1	11	-	-	9	-	-	-	-	-	28
Race 18 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	2
Race 19 (SSRRSSRRSR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 20 (SSRRSSRRSS)	1	-	-	-	-	-	3	2	-	-	6	-	-	-	-	-	12
Race 21 (SSRRSSSSSS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 22 (SSRRSSRRSR)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 23 (SSRRSSRRSR)	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Race 24 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 25 (SSRRSSRRRS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 26 (SSRRSSRRRR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 27 (SSRRSSSSSR)	10	5	2	1	4	2	2	-	1	1	2	-	3	-	-	1	34
Race 28 (SSRRSSSSSR)	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Race 29 (SSRRSSRRSR)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 30 (SSRRSSSSSS)	-	-	5	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	6
Race 31 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	3
Race 32 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	2
Race 33 (SSRRSSRRSR)	1	2	1	1	1	1	-	-	-	-	2	-	-	-	2	-	11
Race 34 (SSRRSSRRSS)	2	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5
Race 35 (SSRRSSRRSS)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 36 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 37 (SSRRSSRRRS)	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 38 (SSRRSSRRSR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
Race 39 (SSRRSSSSSR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Race 40 (SSRRSSSSSR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Race 41 (SSRRSSRRSR)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Race 42 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 43 (SSRRSSRRSR)	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 44 (SSRRSSRRSR)	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Race 45 (SSRRSSRRSR)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Race 46 (SSRRSSSSSR)	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	3
Race 47 (SSRRSSRRSS)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Total race no. in each district	20	4	5	5	5	7	8	7	3	3	26	2	3	4	3	7	
Total XOO isolates in each district	82	9	11	6	10	9	18	21	9	4	51	7	7	9	12	9	

^{1/} Physiological race based on XOO interactions with 11 near-isogenic lines (NILs) harboring XOO resistance genes *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa7*, *xa8*, *Xa10*, *Xa11*, *xa13*, *Xa14*, and *Xa21*

R = Resistance reaction, S = Susceptible reaction, CK = Chiang Khong, CS = Chiang Saen, DL = Doi Luang, KT = Khun Tan, MJ = Mae Chan, ML = Mae Lao, MS = Mae Sai, MSO = Mae Suai, MU = Mueang, PA = Phan, PD = Pa Daet, PM = Phaya Mengrai, TE = Thoeng, WC = Wiang Chai, WP = Wiang Pa Pao and WR = Wiang Chiang Rung

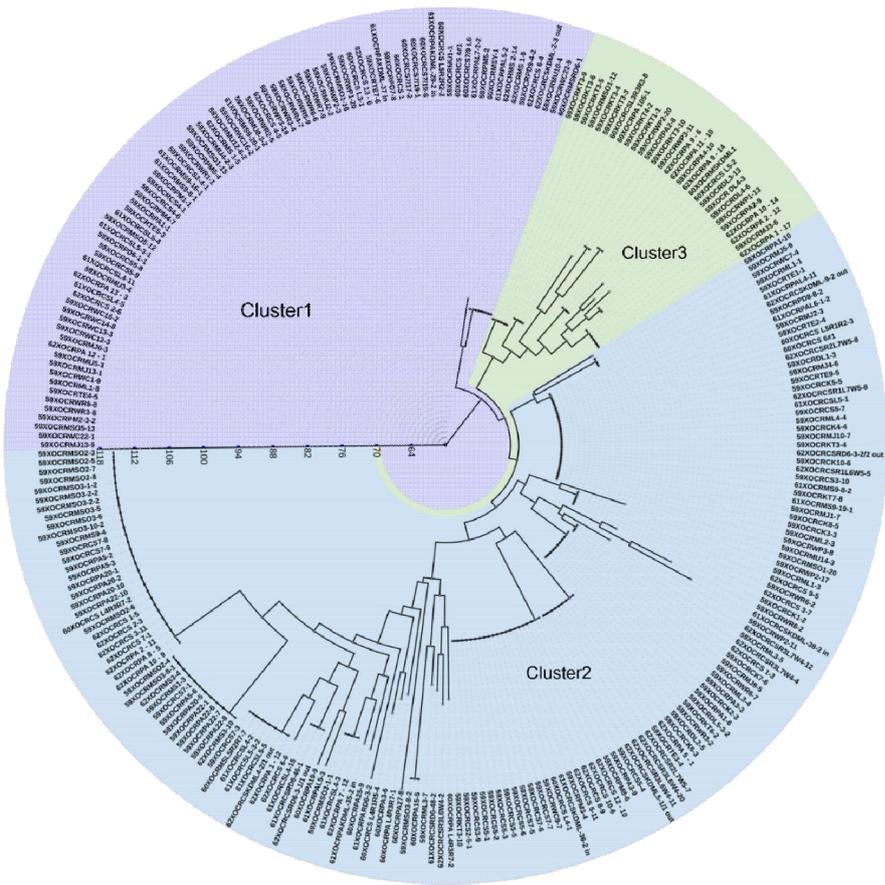


Figure 4 Dendrogram showing the similarity and clustering of 274 isolates of *X. oryzae* pv. *oryzae*, based on their virulence on 11 NILs rice lines. The dendrogram calculated by Jaccard similarity coefficient and clustering with neighbor joining method with DARwin6 program

3. การจัดกลุ่มเชื้อตามปฏิกิริยาความสัมพันธ์ระหว่างยีนต้านทานโรคขอบใบแห้งของข้าวต่อเชื้อ *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*

เมื่อนำข้อมูลเชื้อ XOO ทั้ง 274 ไอโซเลทจำนวน 47 race มาวิเคราะห์จัดกลุ่มด้วยโปรแกรม DARwin6 โดยการหาค่าสัมประสิทธิ์ความเหมือน (similarity coefficient) ด้วยวิธี Jaccard coefficient และจัดกลุ่มโดยวิธี NJ จากความสัมพันธ์ที่ใกล้ชิดกันของปฏิกิริยาตอบสนองบนข้าวที่มียีนต้านทาน (Figure 4) สามารถจัดกลุ่มของ race ได้เป็น 3 กลุ่มใหญ่ (cluster) คือ

เชื้อกลุ่มที่ I ประกอบด้วย race 12 13 14 15 16 17 19 20 21 22 23 24 25 26 29 35 36 37 38 41 42 43 46 และ 47 มีจำนวนเชื้อ 74 ไอโซเลท (27%) โดยเชื้อในกลุ่มนี้มียีนในข้าวที่ต้านทานเชื้อได้อย่างมีประสิทธิภาพ คือ ยีน *xa13* และเชื้อกลุ่มนี้ส่วนใหญ่สามารถเข้าทำลายข้าวที่มียีน *xa5* ซึ่งในอดีตมีประสิทธิภาพในการต้านทานเชื้อ XOO ของไทยได้ดี ในขณะที่เชื้อ XOO ไอโซเลท 59XOCRWR6-2 59XOCRML3-7 59XOCRCK1-2 59XOCRML5-9 59XOCRML1-1 59XOCRWC7-4 และ 59XOCRMSO1-20 สามารถเข้าทำลายพันธุ์ข้าว

ที่มียีน *xa13* ได้ แต่ไม่สามารถเข้าทำลายพันธุ์ข้าวที่มียีน *xa5* *Xa7* *Xa21* และในการทดสอบนี้ ยังพบเชื้อใน race 21 จำนวน 1 ไอโซเลท ที่แยกได้จากข้าวพันธุ์ กข6 ใน อ. พาน เข้าทำลายข้าวทุกสายพันธุ์

เชื้อกลุ่มที่ II ประกอบด้วย race 1 2 3 4 5 6 7 8 11 18 27 28 30 31 32 33 34 39 40 44 และ 45 มีเชื้อในกลุ่มจำนวน 170 ไอโซเลท (62%) โดยเชื้อในกลุ่มนี้มียีนในข้าวที่ต้านทานเชื้อได้อย่างมีประสิทธิภาพ คือ ยีน *xa5* ที่สามารถต้านทานเชื้อได้ทุกไอโซเลท

เชื้อกลุ่มที่ III ประกอบด้วย race 9 และ 10 จำนวน 30 ไอโซเลท (11%) โดยเชื้อในกลุ่มนี้มียีนในข้าวที่ต้านทานเชื้อได้อย่างมีประสิทธิภาพ คือ *xa5* และ *Xa7* ที่ต้านทานเชื้อได้มากกว่า 95% ของประชากรเชื้อในกลุ่มนี้

จากผลการจัดกลุ่มเชื้อใน Figure 4 จะเห็นได้ว่าเชื้อส่วนใหญ่อยู่ในกลุ่มที่ II และ III ซึ่งมียีนในข้าวที่ต้านทานเชื้อได้อย่างมีประสิทธิภาพ คือ ยีน *xa5* และ *Xa7* สอดคล้องกับการศึกษาของ ธิติมา และคณะ (2565) พบว่า โครงสร้างประชากรเชื้อ XOO ของประเทศไทย มีความสัมพันธ์โดยตรงกับพื้นที่ที่แยกเชื้อได้ แสดงให้เห็นว่าระบบนิเวศที่แตกต่างกันมีผลต่อความหลากหลายของเชื้อ XOO ดังนั้นการปรับปรุงพันธุ์ข้าวที่เหมาะสมเพื่อต้านทานต่อโรคขอบใบแห้งในอนาคต อาจจำเป็นต้องมีการผนวกยีนต้านทานเข้าด้วยกันเพื่อรองรับความหลากหลายของเชื้อ ดังรายงานของ กนกอรและคณะ (2560) ที่ปรับปรุงพันธุ์ให้ข้าวมียีนต้านทานมากกว่าหนึ่งยีนช่วยเพิ่มความสามารถในการต้านทานโรคขอบใบแห้งในแบบกว้าง (broad spectrum) ได้

สรุปผลการทดลอง

ได้จำแนก physiological race ของเชื้อสาเหตุโรคขอบใบแห้งในข้าวที่เกิดจาก *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (XOO) จากพื้นที่ต่าง ๆ ใน จ. เชียงราย ช่วงเดือนกันยายนถึงเดือนพฤศจิกายน พ.ศ. 2559 – 2562 พบข้าวที่เป็นโรค 16 จาก 18 อำเภอ ยกเว้น อ. เวียงแก่น และแม่ฟ้าหลวง คัดเลือก เชื้อที่พบจำนวน 274 ไอโซเลท สามารถจำแนก race ของเชื้อ XOO ได้ 47 race โดยเชื้อกลุ่มใหญ่จัดอยู่ใน race 8 (SSRRSSSSSS) race 27 (SSRRSSSSSR) และ race 17 (SSSSSSRRSS) ตามลำดับ อำเภอที่พบความหลากหลายของ race มากที่สุด คือ อ. พาน เชียงแสน และแม่สาย และพบว่า ข้าวที่มียีนต้านทาน *xa5* (76.3%) มีความต้านทานแบบกว้างต่อประชากรเชื้อ XOO ส่วนใหญ่ รองลงมา ได้แก่ *Xa7* (62.4%) *Xa21* (33.6%) และ *Xa11* (31.4%) เมื่อวิเคราะห์ความสัมพันธ์ที่ใกล้ชิดกันของปฏิกิริยาตอบสนองบนข้าวที่มียีนต้านทาน สามารถจัดกลุ่มของเชื้อทั้ง 47 race ที่ได้เป็น 3 กลุ่ม เชื้อกลุ่มที่ I มีจำนวน 74 ไอโซเลท โดยข้าว NIL ที่มียีน *xa13* สามารถต้านทานต่อเชื้อในกลุ่มนี้ได้มีประสิทธิภาพ และเป็นประชากรเชื้อกลุ่มใหญ่ที่ทำลายข้าวที่มียีน *xa5* ได้ ส่วนเชื้อกลุ่มที่ II มีจำนวนเชื้อ 170 ไอโซเลท โดยข้าว NIL ที่มียีน *xa5* สามารถต้านทานต่อเชื้อในกลุ่มนี้ได้ อย่างมีประสิทธิภาพ และเชื้อกลุ่มที่ III มีจำนวน 30 ไอโซเลท ข้าว NIL ที่มียีน *xa5* และ *Xa7* สามารถต้านทานต่อเชื้อในกลุ่มนี้ได้ อย่างมีประสิทธิภาพ ข้อมูลที่ได้จากการทดลองนี้สามารถนำไปใช้ในการพัฒนาปรับปรุงพันธุ์ข้าว หรือคัดเลือกพันธุ์ข้าวที่ต้านทานต่อเชื้อ XOO race ต่าง ๆ ใน

เขตพื้นที่ จ. เชียงราย ซึ่งจะทำให้สามารถควบคุมโรคขอบใบแห้งของข้าวได้อย่างมีประสิทธิภาพและยั่งยืน

คำขอบคุณ

งานวิจัยนี้ได้รับเงินทุนสนับสนุนโครงการ Real Time deployment of pathogen resistance genes in rice (รหัสโครงการ P-16-50284) ซึ่งได้รับทุนอุดหนุนจาก สวทช. และ Newton Fund (Grant Ref: BB/N01362X) และ ทุนสนับสนุนการศึกษาของ Miss Dany Thongkham จากบริษัท ช.การช่าง จำกัด (มหาชน)

เอกสารอ้างอิง

กนกอร เขียวดำ ประภา ศรีพิจิตต์ ธานี ศรีวงศ์ชัย และ สุภาพร จันทร์บัวทอง. 2560. การพัฒนาสายพันธุ์ข้าวต้านทานโรคขอบใบแห้งโดยวิธีการผสมกลับและคัดเลือกด้วยเครื่องหมายดีเอ็นเอ. วารสารวิทยาศาสตร์ มช. 3: 595-604.

อิตติมา จินตกานนท์ จุฑาทเทพ วัชรไชยคุปต์ ภัสสร วรรณพินิจ ภูมิพัฒน์ ทองอยู่ และสุจินต์ ภัทรภูวดล. 2565. ลำดับนิวคลีโอไทด์ทั้งจีโนมและโครงสร้างประชากรของเชื้อ *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* สาเหตุโรคขอบใบแห้งของข้าวในประเทศไทย. วารสารวิชาการเกษตร. 40(1): 45 - 85

นงรัตน์ นิลพานิชย์. 2551. โรคที่เกิดจากแบคทีเรีย. สำนักวิจัยและพัฒนาข้าว กรมการข้าว กระทรวงเกษตรและสหกรณ์, กรุงเทพฯ.

ปริศนา วงศ์ล้อม จุฑาทเทพ วัชรไชยคุปต์ สุจินต์ ภัทรภูวดล และวิชัย โฆสิตรัตน. 2558. การประเมินความหลากหลายในการก่อโรคของสายพันธุ์เชื้อ *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* ในประเทศไทย. วารสารวิทยาศาสตร์เกษตร. 46: 165-175.

วิชัย โฆสิตรัตน. 2549. โรคพืชที่เกิดจากแบคทีเรีย: บทปฏิบัติการ. ภาควิชาโรคพืช มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน. 174 หน้า.

ศูนย์ความหลากหลายทางชีวภาพ. 2554. ข้าวกับวิถีกับวิถีชีวิตคนเจียงฮาย จากนวัตกรรมข้าวสู่คุณข้าวผลิตภัณฑ์ชุมชน. มหาวิทยาลัยราชภัฏเชียงราย. บริษัท เชียงใหม่ ดอกคิวนวนทาร์ตไอซ์ จำกัด. 32 หน้า.

แสงชัย ศรีประโคน. 2552. การจำแนกและจัดกลุ่มเชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรคขอบใบแห้ง (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) และการบ่งชี้ตำแหน่งยีนต้านทานในข้าวพื้นเมืองพันธุ์เชียงราย (*Oryza sativa* L.). วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

Adachi, N. and T. Oku. 2000. PCR mediated detection of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* by amplification of the 16S-23S rDNA spacer region sequence. Journal of General Plant Pathology. 66: 303-309.

Delp, B.R., L.J. Stowell and J.J. Marois. 1986. Evaluation of field sampling techniques for estimation of disease incidence. Phytopathology. 76: 1299-1305.

Eamchit, S. and T.W. Mew. 1982. Comparison of virulence of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* in Thailand and the Philippines. Plant Disease. 66: 556-559.

Kauffman, H.E., A.P.K. Reddy, S.P.Y. Hsieh and S.D. Merca. 1973. An improved technique of evaluation of resistance of rice varieties to *Xanthomonas oryzae*. Plant Disease Report. 57: 537-541.

Leach, J.E., H. Leung, R.J. Nelson and T.W. Mew. 1995. Population biology of *Xanthomonas oryzae* and approaches to its control. Current Opinion in Biotechnology. 6: 298-304.

- Letunic, I. and P. Bork. 2007. Interactive Tree of Life (iTOL): an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Bioinformatics*. 23: 127-128.
- Mew, T.W. 1989. An overview of the world bacterial blight situation, pp. 7-12. In: Proceedings of the International Workshop on Bacterial Blight of Rice. The International Rice Research Institute. Manila, Philippines.
- Noda, T., C. Li, H. Ochiai, K. Ise and H. Kaku. 2001. Pathogenic diversity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* strain from Yunnan Province, China. *Japan Agricultural Research Quarterly*. 35: 97 -103.
- Ochiai, H., O. Horino and K.H. Miyajima. 2000. Genetic diversity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Strain form Sri Lanka. *Phytopathology*. 90: 415-421.
- Perrier, X., A. Flori and F. Bonnot. 2003. Data analysis methods. pp. 43 – 76. In: Hamon, P., M. Seguin, X. Perrier and J.C. Glaszmann (Eds.), Genetic diversity of cultivated tropical plants. Science Publishers. Enfield, Montpellier.
- Seint San, A., M. Matsumoto, M.H. Kaku, T. Goto, N. Furuya and A. Yoshimura. 2008. Evaluation of resistance in rice plants to Myanmar isolates of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 52(1), 17-21.
- Tekete, C., S. Cunnac, H. Doucouré, M. Dembele, I. Keita, S. Sarra, K. Dagno, O. Koita, and V. Verdier. 2020. Characterization of new races of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Mali informs resistance gene deployment. *Phytopathology*. 110: 267-277.