

ความก้าวหน้าการพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลด้วยอนุพันธุศาสตร์ Recent Progress of Molecular Breeding of Brown Planthopper Resistance in Rice

จิรพงศ์ ไจรินทร์^{1,*}

Jirapong Jairin^{1,*}

¹ กองวิจัยและพัฒนาข้าว กรมการข้าว กรุงเทพฯ 10900

¹ Division of Rice Research and Development, Rice Department, Bangkok 10900

รับเรื่อง: 25 พฤษภาคม 2565 Received: 25 May 2022

ปรับแก้ไข: 6 สิงหาคม 2565 Revised: 6 August 2022

รับตีพิมพ์: 10 สิงหาคม 2565 Accepted: 10 August 2022

* Corresponding author: jirapong.j@rice.mail.go.th

ABSTRACT: The brown planthopper (BPH) *Nilaparvata lugens* (Stål) is a rice insect pest that causes severe damage in irrigated and rainfed rice-growing areas. The utilization of resistant varieties is an effective tool in BPH management. The strategy is environmentally friendly and safe for farmers. However, the development of BPH biotypes made the resistant varieties susceptible. Biotypes are, therefore, a barrier to the deployment of resistant varieties. Scientists are constantly trying to accelerate searching for new resistance genes and improve approaches to develop resistant varieties against diverse biotypes with durable resistance. Therefore, an understanding of BPH resistance genes and biotypes of BPH are necessary to deploy resistance genes for controlling BPH populations in epidemic areas. Advances in next-generation sequencing and genome editing technologies enable faster and easier discovery and exploitation of BPH resistance genes. It can also increase efficiency and reduce rice breeding development time and cost. This review provides an update on the utilization of resistance genetic resources, identification of resistance genes, and improvement of resistant rice varieties for durable and broad-spectrum resistance against BPH.

Keywords: Rice, brown planthopper, resistance gene, biotype, resistant variety, molecular breeding

Agricultural Sci. J. (2022) Vol. 53(2): 94–115

ว. วิทย์. กษ. (2565) 53(2): 94–115

บทคัดย่อ

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล *Nilaparvata lugens* (Stål) เป็นแมลงศัตรูข้าวที่สร้างความเสียหายในพื้นที่ปลูกข้าวนาชลประทานและนาข้าวฝอยอย่างมาก แนวทางการควบคุมเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลด้วยการปลูกพันธุ์ข้าวต้านทานเป็นวิธีที่ดีที่สุดวิธีหนึ่ง เป็นกลยุทธ์ที่เป็นมิตรต่อสิ่งแวดล้อมและปลอดภัยต่อเกษตรกร อย่างไรก็ตาม การปรับเปลี่ยนไปโอไฮป์ของประชากรเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลทำให้พันธุ์ต้านทานกลับกลายเป็นพันธุ์อ่อนแอได้ไปโอไฮป์จึงเป็นอุปสรรคของการใช้พันธุ์ต้านทาน การเร่งค้นหายีนต้านทานใหม่และพัฒนาแนวทางการสร้างพันธุ์ข้าวต่อสู้กับความหลากหลายของไปโอไฮป์และต้านทานได้ยาวนานเป็นสิ่งที่น่าสนใจพยายามดำเนินการอย่างต่อเนื่อง องค์ความรู้ทางพันธุกรรมความต้านทานและไปโอไฮป์จึงมีความสำคัญสำหรับเป็นข้อมูลสนับสนุนการตัดสินใจเลือกและใช้ประโยชน์ยีนต้านทานอย่างมีประสิทธิภาพ ความก้าวหน้าด้านเทคโนโลยีการถอดรหัสพันธุกรรมและการปรับแต่งจีโนม เปิดโอกาสให้การค้นพบและใช้ประโยชน์ยีนต้านทานทำได้ง่ายและรวดเร็วขึ้น อีกทั้งยังสามารถเพิ่มประสิทธิภาพ ลดระยะเวลา และค่าใช้จ่ายในการพัฒนาพันธุ์ข้าว เนื้อหาในบทความได้กล่าวถึงความก้าวหน้าของการใช้ประโยชน์แหล่งพันธุกรรมความต้านทาน การค้นหาตำแหน่งยีนต้านทาน และแนวทางการพัฒนาพันธุ์ข้าวให้ต้านทานได้ยาวนานและครอบคลุมความหลากหลายของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

คำสำคัญ: ข้าว, เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล, ยีนต้านทาน, ไปโอไฮป์, พันธุ์ต้านทาน, อนุพันธุศาสตร์

บทนำ

ข้าวเป็นพืชเศรษฐกิจที่มีความสำคัญต่อการดำรงชีพ วัฒนธรรม และวิถีชีวิตของผู้คนในทวีปเอเชีย ความเสียหายของผลผลิตข้าวจากการระบาดทำลาย

ของศัตรูข้าวมักเกิดขึ้นเป็นประจำ เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นหนึ่งในศัตรูข้าวที่สร้างความเสียหายอย่างมากในพื้นที่ปลูกข้าวหลายนิเวศน์ในเอเชีย (Jena and Kim, 2010; Haliru *et al.*, 2020) เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเริ่มระบาดทำลายข้าว นับตั้งแต่เริ่มมีการปลูกข้าวต้นเดี่ยว ไม่ไวต่อช่วงแสง (เช่น IR8 เป็นต้น) และเริ่มมีการใช้สารเคมีทางการเกษตร (Sogawa, 2015) จากอิทธิพลของการปฏิวัติเขียว (ในช่วงปี พ.ศ. 2500–2510) กระทั่งในปัจจุบันเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลยังคงเป็นศัตรูข้าวที่สำคัญในพื้นที่ปลูกข้าวนาชลประทานและนาข้าวฝอย (Dyck and Thomas, 1979; Claridge and Den Hollander, 1983; Farmer, 1986; Heong and Hardy, 2009; Bottrell and Schoenly, 2012; Jairin *et al.*, 2017; Du *et al.*, 2020) การปลูกพันธุ์ข้าวอ่อนแอผลผลิตสูง การใช้ปุ๋ยไนโตรเจนเพิ่มขึ้น การใช้สารกำจัดศัตรูข้าวไม่ถูกต้องและเกินความจำเป็น ความหนาแน่นของต้นข้าวในแปลงนา และการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศเป็นปัจจัยที่ก่อให้เกิดการระบาดที่รุนแรงขึ้น (Wang *et al.*, 2008; Matsumura and Sanada-Morimura, 2010; Ali *et al.*, 2014; Rashid *et al.*, 2017; Guru Pirasanna Pandi *et al.*, 2018; Khan *et al.*, 2020) ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์และอุณหภูมิที่เพิ่มขึ้นส่งผลต่อการสูญเสียระดับความต้านทานในพันธุ์ข้าว (Horgan *et al.*, 2021; Kuang *et al.*, 2021) อีกทั้งเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลมีลักษณะของปีกสองแบบ (ปีกสั้นและปีกยาว) ซึ่งถูกควบคุมโดยยีน *insulin receptor* (Xu *et al.*, 2015) ที่เอื้อต่อการแพร่ระบาด ส่งผลให้เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นศัตรูข้าวที่สร้างความเสียหายได้รุนแรงและพื้นที่เสียหายขยายวงกว้างอย่างรวดเร็วจากการอพยพเคลื่อนย้ายของตัวเต็มวัยปีกยาว (Otuka *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2020b)

ปัจจุบันวิธีการควบคุมการระบาดของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลที่เกษตรกรนิยมใช้คือการฉีดพ่นสารกำจัดแมลง เนื่องจากเป็นวิธีที่ง่ายและได้ผลทันที ในกรณีที่มีการแพร่ระบาดการใช้สารเคมีกำจัดแมลงอาจ

ช่วยควบคุมการระบาดได้ทันการณ์และลดความเสียหายได้ อย่างไรก็ตาม เกษตรกรมักใช้สารเคมีอย่างไม่ถูกต้องและเกินความจำเป็น โดยฉีดพ่นเพื่อป้องกันไม่ให้เกิดโรค จึงเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่ทำให้ประชากรเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลต้านทานต่อสารเคมีกำจัดแมลง (Lakshmi *et al.*, 2010) ด้วยเหตุนี้ การเร่งรัดวิจัยและปรับปรุงพันธุ์ข้าวใหม่ ๆ ให้มีความต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล เพื่อรักษาเสถียรภาพการผลิตจึงเป็นสิ่งจำเป็น (Khush and Virk, 2005; Jena *et al.*, 2006) มีงานวิจัยและบทความมากมายที่ให้ความสำคัญเกี่ยวกับการใช้ยีนต้านทานและการพัฒนาพันธุ์ต้านทาน (Brar *et al.*, 2009; Fujita *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2016; Du *et al.*, 2020; Haliru *et al.*, 2020; Kumar *et al.*, 2020; Bentur *et al.*, 2021) ชี้ให้เห็นว่า แนวทางการควบคุมเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลโดยการปลูกพันธุ์ข้าวต้านทานเป็นวิธีที่ดีที่สุดวิธีหนึ่งในปัจจุบัน ความรู้ทางพันธุกรรมเกี่ยวกับความต้านทานและประชากรเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล (Jairin, 2021) จึงมีความสำคัญสำหรับนักวิจัยและนักปรับปรุงพันธุ์ข้าวเพื่อตัดสินใจเลือกยีนต้านทานที่เหมาะสมกับประชากรที่ระบาดในพื้นที่

ความหลากหลายและการเปลี่ยนแปลงไปโอไทป์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นสาเหตุทำให้พันธุ์ต้านทานกลับกลายเป็นพันธุ์อ่อนแอ ดังนั้น ไปโอไทป์จึงเป็นอุปสรรคของการใช้พันธุ์ต้านทาน ตั้งแต่ปี พ.ศ. 2518 จนถึงปัจจุบัน มีพันธุ์ข้าวต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลแนะนำให้ชาวนาปลูกไม่น้อยกว่า 30 พันธุ์ ส่วนใหญ่มีการใช้แหล่งพันธุกรรมจากพันธุ์ข้าวของสถาบันวิจัยข้าวระหว่างประเทศ (International Rice Research Institute; IRRI) (Khush and Virk, 2005) ที่มียีนต้านทาน *Bph1* (กข21, สุพรรณบุรี 90, ชัยนาท 1 และ กข31) *bph2* (กข23, สุพรรณบุรี 60, ปทุมธานี 1, พิษณุโลก 1, กข41 และ กข31) และ *Bph3* (พิษณุโลก 2, กข29 และ ชัยนาท 2) (Jairin *et al.*, 2014) โดยพันธุ์ข้าวที่นำมาใช้เป็นแหล่งพันธุกรรมความต้านทานระยะแรก ได้แก่ W1252 (*Bph1*),

W1256 (*Bph1*), IR26 (*Bph1*), IR32 (*Bph2*), IR72 (*Bph3*) และ PTB33 (*Bph3*) แต่เมื่อปลูกไปไม่นาน ประชากรแมลงสามารถเอาชนะและเข้าทำลายพันธุ์ต้านทานเหล่านั้นได้ เช่นเดียวกับที่เกิดขึ้นกับยีนต้านทาน *Bph1* ในพันธุ์ข้าว IR26 ซึ่งเป็นพันธุ์ต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลพันธุ์แรก ๆ ที่ถูกพัฒนาขึ้นในปี พ.ศ. 2516 (Khush, 1971; 1979) กลับกลายเป็นพันธุ์อ่อนแอในระยะเวลาเพียงไม่กี่ปีที่เราเริ่มมีการปลูกอย่างกว้างขวาง เนื่องจากการปรับเปลี่ยนไปโอไทป์ของประชากรเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล (Kobayashi *et al.*, 2014) ด้วยเหตุนี้ การเร่งค้นหายีนต้านทานใหม่และพัฒนาแนวทางการสร้างพันธุ์ข้าวให้ต้านทานต่อความหลากหลายไปโอไทป์และต้านทานได้คงทนยาวนานขึ้นจึงเป็นสิ่งที่นักวิจัยและนักปรับปรุงพันธุ์พยายามดำเนินการอย่างต่อเนื่อง

ความก้าวหน้าด้านเทคโนโลยีการถอดรหัสพันธุกรรมยุคใหม่ ทำให้มีข้อมูลลำดับนิวคลีโอไทด์ของจีโนมข้าวจำนวนมาก ที่เหมาะสำหรับการวิจัยค้นหาและใช้ประโยชน์จากยีนต้านทาน เปิดโอกาสให้การค้นพบและโคลนยีนที่เกี่ยวข้องกับลักษณะความต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลทำได้ง่ายและรวดเร็วขึ้น (Hu *et al.*, 2018; Kumar *et al.*, 2018; Yuxiong *et al.*, 2020) ยีนต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในข้าว (Figure 1) ส่วนใหญ่มีตำแหน่งกระจุกตัวอยู่บนโครโมโซมคู่ที่ 3 (จำนวน 5 ยีน) โครโมโซมคู่ที่ 4 (จำนวน 15 ยีน) โครโมโซมคู่ที่ 6 (จำนวน 5 ยีน) และโครโมโซมคู่ที่ 12 (จำนวน 8 ยีน) (Jairin *et al.*, 2007; Jena and Kim, 2010; Kumar *et al.*, 2020) ตำแหน่งยีนต้านทานเหล่านี้ได้ถูกนำไปพัฒนาเป็นเครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยในการคัดเลือก ซึ่งสามารถเพิ่มประสิทธิภาพ ลดระยะเวลา และค่าใช้จ่ายในการพัฒนาพันธุ์ข้าว (Jaganathan *et al.*, 2020; Bentur *et al.*, 2021) นอกจากนี้ ความก้าวหน้าด้านเทคโนโลยีชีวภาพสมัยใหม่ยังช่วยเพิ่มโอกาสในการพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล เช่น การปรับแต่งจีโนม (Lu *et al.*, 2018; Schenke and Cai, 2020)

เป็นต้น เนื้อหาในบทนี้พยายามรวบรวมและบูรณาการ รายงานความก้าวหน้าและความสำเร็จของการค้นหา และใช้ประโยชน์ด้านงานด้านเทคโนโลยีจีโนมิกส์ รวมถึงแนวทางการพัฒนาพันธุ์ข้าวให้ต้านทานต่อ เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลได้ยาวนานและครอบคลุม ความหลากหลายของไบโอไทป์ที่พบในธรรมชาติ

การใช้ประโยชน์จากแหล่งพันธุกรรมความต้านทาน เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

การใช้พันธุ์ต้านทานเป็นวิธีที่จะรักษา เสถียรภาพผลผลิตและลดความสูญเสียจากการแพร่ ระบาดทำลายข้าวของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล การพัฒนา พันธุ์ต้านทานในประเทศไทยเริ่มต้นจากการใช้แหล่ง พันธุกรรมจากสถาบันวิจัยข้าวระหว่างประเทศที่มีถิ่น ด้านทาน *Bph1*, *bph2* และ *Bph3* เช่น พันธุ์ W1252, W1256, IR32, IR56 และ IR60 เป็นต้น พันธุ์ต้านทาน เหล่านี้ส่วนใหญ่มีถิ่นด้านทานจากพันธุ์ข้าวที่มีถิ่นกำเนิด ในประเทศแถบเอเชียใต้ (Heinrichs *et al.*, 1985; Khush and Virk, 2005) พันธุ์ต้านทานของไทยที่ถูก พัฒนาขึ้นในช่วงแรกของการปรับปรุงพันธุ์ข้าว มีการ ชักนำถิ่นด้านทาน *Bph1*, *bph2*, *Bph3* และ *bph4* เข้าสู่พันธุ์ข้าวไทย อย่างไรก็ตาม ปัจจุบันพันธุ์ข้าวเหล่านี้

ส่วนใหญ่อ่อนแอต่อประชากรเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล ที่พบในประเทศไทย โดยเฉพาะพันธุ์ข้าวที่มีถิ่นด้านทาน *Bph1* และ *bph2* แสดงให้เห็นว่าไบโอไทป์ของประชากร เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลมีการเปลี่ยนแปลงเมื่อมีการปลูก ข้าวพันธุ์ต้านทานอย่างต่อเนื่อง (Jairin, 2021) ยังไม่มี พันธุ์ต้านทานใดที่สามารถต้านทานต่อทุกไบโอไทป์ ที่พบในประเทศไทย มีโอกาสอย่างมากที่พันธุ์ต้านทาน ใหม่ ๆ จะอ่อนแอเมื่อมีการปลูกอย่างกว้างขวาง และปลูก ติดต่อกันหลายปี ดังนั้น จึงมีความจำเป็นต้องค้นหาแหล่ง พันธุกรรมด้านทานใหม่ ๆ ร่วมกับการจัดการใช้ประโยชน์ จากถิ่นด้านทานที่มีอยู่เพื่อรับมือกับการเปลี่ยนแปลงของ ไบโอไทป์ ปัจจุบันมีการค้นพบถิ่นด้านทานเพลี้ยกระโดด สีน้ำตาลอย่างน้อย 43 ถิ่น แหล่งพันธุกรรมความต้านทาน ส่วนใหญ่มาจากข้าว *Indica* ที่มีถิ่นกำเนิดในประเทศแถบ เอเชียใต้และข้าวป่า จากการศึกษาเพื่อค้นหาแหล่ง พันธุกรรมความต้านทานในข้าวพื้นเมืองของไทย พบว่า ส่วนใหญ่พันธุ์ข้าวพื้นเมืองที่พบในประเทศไทยอ่อนแอ ต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล มีส่วนน้อยมากที่แสดงความ ต้านทานในระดับค่อนข้างต้านทาน (Moderately resistant; MR) (Jairin, unpublished data) ดังนั้น พันธุ์ ด้านทานส่วนใหญ่ที่พัฒนาโดยกรมการข้าวจึงได้รับยีน ด้านทานจากข้าวที่มีถิ่นกำเนิดในเอเชียใต้

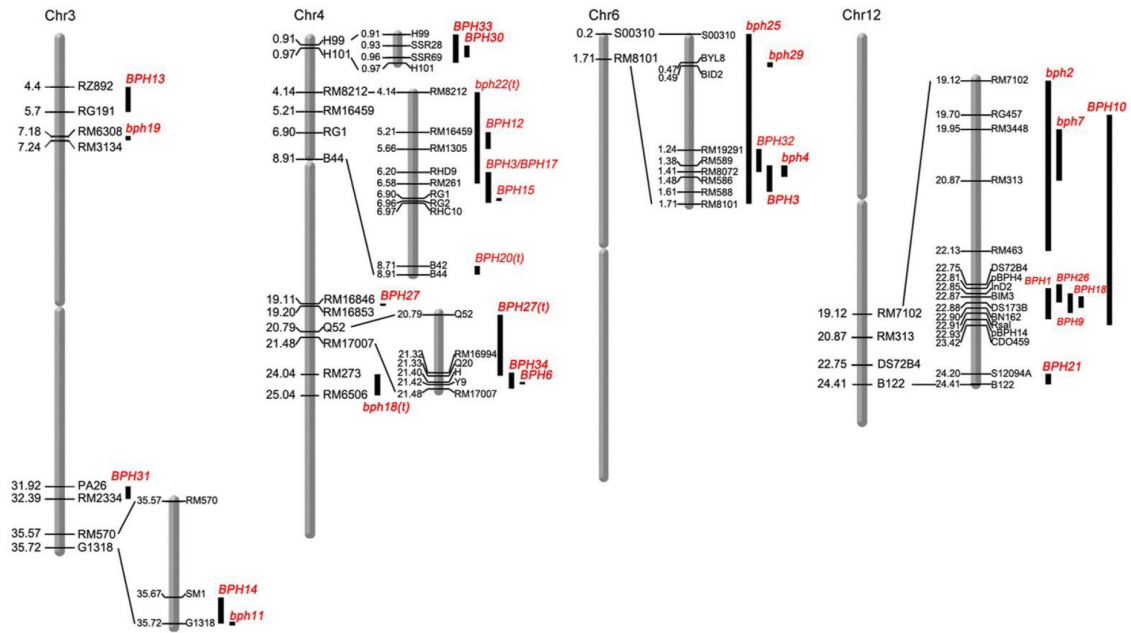


Figure 1 Cluster of loci for BPH resistance genes on rice chromosomes 3, 4, 6, and 12. The black bars indicate the locations of BPH resistance genes

Source: Du et al. (2020)

ข้าวป่าเป็นอีกแหล่งพันธุกรรมความต้านทานที่พบได้ในประเทศไทย จึงนับเป็นแหล่งพันธุกรรมความต้านทานที่มีประโยชน์ (Brar and Khush, 2018) การใช้ประโยชน์จากข้าวป่าในงานปรับปรุงพันธุ์ข้าวต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในประเทศไทยยังมีค่อนข้างน้อย ซึ่งอาจเนื่องจากการใช้ประโยชน์จากข้าวป่าที่มีจีโนมแตกต่างจากข้าวปลูกค่อนข้างยุ่งยากและมีลักษณะที่ไม่ต้องการถูกถ่ายทอดไปด้วย การใช้แหล่งพันธุกรรมอื่นที่ง่ายกว่าจึงเป็นทางเลือกของนักปรับปรุงพันธุ์ข้าว ข้าวป่าหลายชนิดที่ต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลได้ดี เช่น *Oryza nivara*, *O. rufipogon*, *O. glumaepatula*, *O. officinalis*, *O. australiensis*, *O. punctata*, *O. minuta* และ *O. latifolia* เป็นต้น (Jena, 2010; Hu et al., 2016; Sarao et al., 2016) ข้าวป่า *O. nivara*, *O. rufipogon* และ *O. officinalis* สามารถพบได้ในประเทศไทย ข้าวป่า *O. rufipogon*

ที่พบในไทยมากกว่าร้อยละ 40 ต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล ในขณะที่พบว่า เกือบทุก accession ของข้าวป่า *O. officinalis* ต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในประเทศไทย (Samanwong et al., 2005) นอกจากนั้น ยังพบว่า ร้อยละ 13–14 ของข้าวป่า (Accession) *O. nivara* และ *O. rufipogon* ต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในประเทศอินเดีย (Sarao et al., 2016) จนถึงปัจจุบันมีการค้นพบและใช้ประโยชน์ยีนต้านทานจากข้าวป่าเพื่อพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานแล้ว ได้แก่ *O. nivara* (Kumar et al., 2018), *O. rufipogon* (Li et al., 2019; Yang et al., 2020a), *O. glumaepatula* (Jena, 2010), *O. officinalis* (Huang et al., 2001), *O. australiensis* (Jena et al., 2006), *O. punctata* (Kim et al., 2007), *O. minuta* (Rahman et al., 2009) และ *O. latifolia* (Yang et al., 2002)

การค้นหายีนต้านทานในยุคเทคโนโลยีจีโนมิกส์

การค้นหาลำดับยีนโดยเทคนิค QTL-seq หรือ BSA-seq

Bulked-segregant analysis (BSA) เป็นวิธีการที่มีประสิทธิภาพในการค้นหาเครื่องหมายดีเอ็นเอที่เชื่อมโยงกับยีนที่ควบคุมลักษณะที่ต้องการศึกษา (Michelmore *et al.*, 1991) จากประชากรข้าวพันธุ์ผสมระหว่างพันธุ์ที่มีลักษณะแตกต่างกัน BSA ถูกใช้ในการค้นหาลำดับยีนและ QTL (Quantitative trait loci) ที่เกี่ยวข้องกับลักษณะที่ต้องการศึกษา (Mansur *et al.*, 1993; Darvasi and Solter, 1994) ซึ่งสามารถค้นหาลำดับยีนจากประชากรข้าว F_2 โดยจัดกลุ่มดีเอ็นเอสองกลุ่มที่ได้จากต้นต้านทานและอ่อนแอ เครื่องหมายดีเอ็นเอที่แสดงความแตกต่างระหว่างกลุ่มทั้งสองจะถูกคัดกรองและยืนยันผลโดยการสร้างแผนที่พันธุกรรม ดังนั้น ความสำเร็จของการค้นหาลำดับยีนจึงขึ้นอยู่กับความแม่นยำของข้อมูลการทดสอบความต้านทาน เนื่องจากต้องประเมินความต้านทานของประชากรข้าวในระยะต้น ๆ เช่น F_2 หรือ F_3 เป็นต้น (Leelagud *et al.*, 2020)

ในยุคของการถอดรหัสจีโนมด้วยเครื่องถอดรหัสพันธุกรรมยุคใหม่ ทำให้ประสิทธิภาพของ BSA เพิ่มขึ้น เริ่มจากความสำเร็จในการค้นหา QTL ในยีสต์ (Wenger *et al.*, 2010; Parts *et al.*, 2011; Swinnen *et al.*, 2012) ซึ่งมีจีโนมขนาดเล็ก จากนั้นมีการพัฒนาเพื่อใช้ค้นหายีนในข้าวที่มีจีโนมใหญ่กว่าและประสบความสำเร็จ (Takagi *et al.*, 2013; Zheng *et al.*, 2016; Qi *et al.*, 2018; Sun *et al.*, 2018) ทำให้การค้นหาลำดับยีนเป้าหมายในข้าวมีความก้าวหน้าอย่างมาก เทคนิค QTL-seq (Figure 2) จึงนับเป็นวิธีที่สามารถค้นหาลำดับยีนและ QTL ได้รวดเร็วและประหยัด (Takagi *et al.*, 2013) การใช้ QTL-seq เป็นการผนวกเอาวิธีการ BSA วิเคราะห์ร่วมกับข้อมูลตำแหน่งยีนที่ได้จากเครื่องถอดรหัสพันธุกรรมยุคใหม่ จึงทำให้การค้นพบตำแหน่งยีนบนโครโมโซมทำได้ง่ายและรวดเร็วขึ้น ปัจจุบันมีการค้นพบยีนต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในข้าวโดยใช้เทคนิคดังกล่าว ได้แก่ ยีน *Bph33* (Hu *et al.*, 2018) *Bph34* (Kumar *et al.*, 2018) และ *Bph35* (Yuxiong *et al.*, 2020)

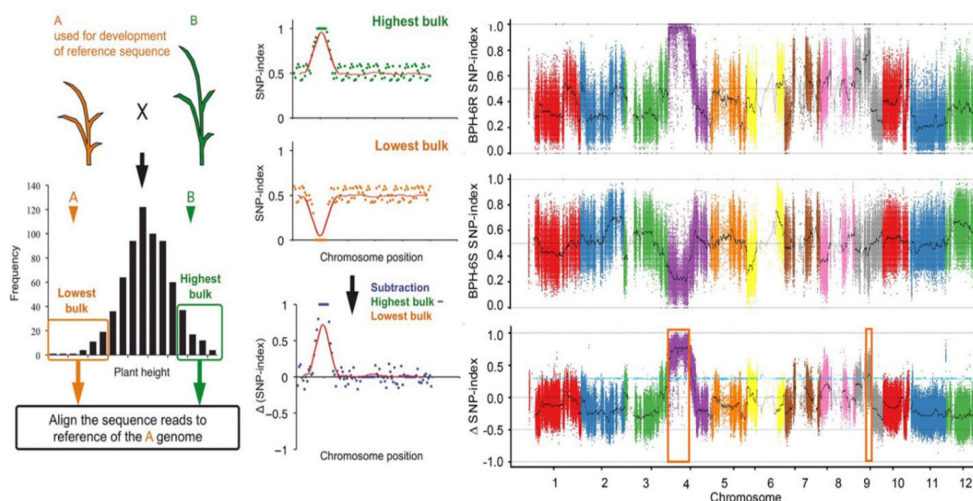


Figure 2 A simplified scheme of QTL-seq applies to detect QTLs involved in the target trait and SNP related to SNP-index graphs of BPH-6R bulk (A), BPH-6S bulk (B), and SNP-index (C) from BSA-seq analysis

Source: Modified from Takagi *et al.* (2013) and Yuxiong *et al.* (2020)

การวิเคราะห์รูปแบบความเชื่อมโยงในจีโนมเพื่อค้นหาตำแหน่งยีนต้านทาน

การวิเคราะห์รูปแบบความเชื่อมโยงในจีโนม (Genome-wide association study; GWAS) เริ่มใช้ในการศึกษาและวิเคราะห์จีโนมของมนุษย์ (Ohnishi *et al.*, 2001) ต่อมา GWAS ได้ถูกนำมาใช้วิเคราะห์หาตำแหน่งยีนและ QTL ในงานวิจัยข้าวอย่างแพร่หลาย เริ่มมีรายงานการใช้เทคนิคดังกล่าวในการค้นหาตำแหน่งยีนที่เกี่ยวข้องกับลักษณะความต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล โดย Pan *et al.* (2019) ได้ค้นพบยีนต้านทานบนโครโมโซมคู่ที่ 6 (Figure 3) ในประชากรข้าว F₂ จากคู่ผสมระหว่างสายพันธุ์ต้านทาน 14CF2426 และพันธุ์อ่อนแอ TN1 จำนวน 83 สายพันธุ์ ในตำแหน่งเดียวกันกับยีนต้านทาน *Bph32* (Ren *et al.*, 2016) Satturu *et al.* (2020) วิเคราะห์หาตำแหน่ง QTL ที่สัมพันธ์กับลักษณะความต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสี

น้ำตาลโดยการวิเคราะห์ GWAS โดยใช้ประชากร MAGIC ซึ่งประกอบด้วยสายพันธุ์ข้าวที่ได้จากการผสมระหว่างพันธุ์/สายพันธุ์ Fedearroz 50, Sanhuangzhan-2, IR64633-87-2-2-3-3, IR4630-22-2-5-1-3, IR45427-2B-2-2B-1-1, Samba Mahsuri + Sub1, IR77298-14-1-2-10 และ IR77186-122-2-2-3 สามารถค้นพบตำแหน่ง QTL จำนวน 31 ตำแหน่ง โดยมีตำแหน่ง QTL ที่สำคัญบนโครโมโซมคู่ที่ 1, 5, 6 และ 7 ประเทศไทยมีแหล่งพันธุ์กรรมข้าวที่หลากหลาย (Vejchasarn *et al.*, 2021) การใช้เทคนิค GWAS จึงเป็นแนวทางหนึ่งในการค้นหาและใช้ประโยชน์พันธุ์กรรมความต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในแหล่งพันธุ์กรรมของข้าวไทยที่เก็บรวบรวมในธนาคารเชื้อพันธุ์ ซึ่งวิธีการดังกล่าวสามารถลดค่าใช้จ่ายและลดระยะเวลาในการค้นหาพันธุ์ที่มีตำแหน่งใกล้เคียงกับยีนต้านทานในข้าวได้

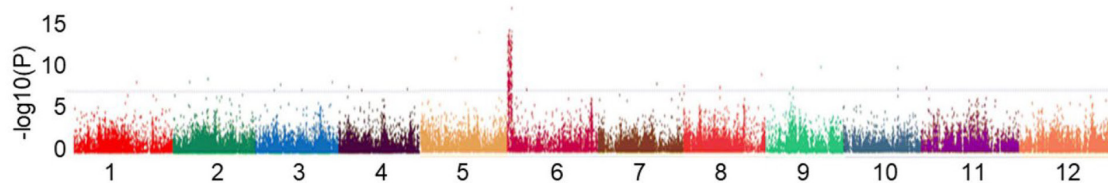


Figure 3 Manhattan plot of genome-wide association analysis of BPH resistance on chromosome 6 of rice

Source: Modified from Pan *et al.* (2019)

แนวทางการพัฒนาพันธุ์ต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล เครื่องหมายดีเอ็นเอกับการพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทาน

ปัจจุบันการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอได้กลายมาเป็นเครื่องมือที่จำเป็นในการพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล (Haliru *et al.*, 2020) เครื่องหมายดีเอ็นเอจึงมีความสำคัญสำหรับใช้ติดตามยีนเป้าหมายและคัดเลือกฐานพันธุ์กรรม ซึ่งจะช่วยลดระยะเวลาในการพัฒนาพันธุ์ข้าว (Cheng *et al.*, 2017) และช่วยในการผนวกรวมยีนต้านทานหลายยีนขณะที่ วิธีปรกติอาจจะทำไม่ได้ จึงมีการพัฒนา

เครื่องหมายดีเอ็นเอหลายชนิดที่สามารถใช้ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลจากอดีตจนถึงปัจจุบัน เช่น เครื่องหมายดีเอ็นเอชนิด restriction fragment length polymorphism (RFLP; Murata *et al.*, 1998), sequence-tagged site (STS; Qiu *et al.*, 2010), simple sequence repeat (SSR; Jairin *et al.*, 2010; Shabanimofoad *et al.*, 2015), amplified fragment length polymorphism (AFLP; Jairin *et al.*, 2005), single nucleotide polymorphism (SNP; Balachiranjeevi *et al.*, 2019; Jairin *et al.*, 2019), rapid amplified

polymorphic DNA (RAPD; Jeon *et al.*, 1999), และ insertion deletions (InDels; Wu *et al.*, 2014) เป็นต้น Bentur *et al.* (2021) ได้รวบรวมเครื่องหมายดีเอ็นเอเพื่อใช้ในการคัดเลือกยีนต้านทานเพี้ยกระโดดสีน้ำตาลในข้าว นักปรับปรุงพันธุ์ข้าวสามารถคัดเลือกและนำไปใช้ประโยชน์ในโครงการปรับปรุงพันธุ์ข้าวได้ การเพิ่มลักษณะหนึ่งลักษณะเข้าไปในฐานพันธุกรรมของข้าวพันธุ์ที่ต้องการโดยวิธีการผสมกลับ สามารถใช้ระยะเวลาเพียงสองปีโดยการผสมกลับเพียงแค่สองครั้งก็สามารถได้พันธุ์ข้าวที่ต้องการได้ (Cheng *et al.*, 2017) มีความสำเร็จมากมายในการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยพัฒนาพันธุ์หรือสายพันธุ์ข้าวให้ต้านทานต่อเพี้ยกระโดดสีน้ำตาล (Jairin *et al.*, 2009; Hu *et al.*, 2016; Jena *et al.*, 2017) การเพิ่มยีนต้านทานเข้าไปในพันธุ์ข้าวที่เคยต้านทานมาก่อน เช่น ชัยนาท 1 และ ปทุมธานี 1 ซึ่งมียีน *Bph1* และ *bph2* เป็นต้น ให้กลับมาต้านทานเพี้ยกระโดดสีน้ำตาลอีกครั้งหนึ่งโดยการเพิ่มยีนต้านทาน *Bph3* เข้าไปในพันธุ์ชัยนาท 1 และ ปทุมธานี 1 (Kotcharerk *et al.*, 2011; 2015) การผนวกยีนต้านทานจึงเป็นอีกทางเลือกในการพัฒนาพันธุ์ข้าวที่ตลาดต้องการและเกษตรกรนิยมปลูก

การปรับแต่งจีโนม

การเพิ่มขึ้นของประชากรและการลดลงของพื้นที่ปลูกข้าว จำเป็นที่จะต้องพัฒนาพันธุ์ข้าวผลผลิตสูง ต้านทานต่อศัตรูข้าว และปรับตัวได้ดีในสภาพแวดล้อมที่เกิดการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศ การปรับปรุงพันธุ์ข้าวโดยทั่วไปเป็นการคัดเลือกลักษณะที่ต้องการที่เกิดจากการกลายพันธุ์ที่เกิดขึ้นเองในธรรมชาติ หรือการทำให้เกิดการกลายพันธุ์โดยมนุษย์ ซึ่งจะเกิดขึ้นแบบสุ่มในประชากร การคัดเลือกลักษณะที่ต้องการจากประชากรอาจทำได้ไม่ถนัดนัก และมักจะมีลักษณะที่เราไม่ต้องการติดมาเสมอ (Jairin *et al.*, 2009) การใช้เทคโนโลยีชีวภาพสามารถแก้ไขปัญหานี้ได้ โดยการนำยีนที่สนใจเข้าไปในพันธุ์ที่

ต้องการ แต่กรรมวิธียังไม่เป็นที่ยอมรับเนื่องจากพันธุ์พืชที่ได้จัดเป็นพืชตัดแปรพันธุกรรม การปรับแต่งจีโนมจึงน่าจะเป็นทางเลือกและแนวทางในการพัฒนาพันธุ์ข้าวในอนาคต เทคโนโลยีการปรับแต่งจีโนมทำให้เกิดการกลายพันธุ์เฉพาะตำแหน่ง ซึ่งแตกต่างจากการพัฒนาพันธุ์ข้าวโดยการกลายพันธุ์แบบสุ่มที่คุ้นเคยเนื่องจากข้าวมีจีโนมขนาดเล็ก มีข้อมูลจีโนมที่สมบูรณ์ และมีการศึกษาและโคลนยีนที่สำคัญจำนวนมาก ทำให้การนำเทคโนโลยีการปรับแต่งจีโนมมาพัฒนาพันธุ์ข้าวมีความก้าวหน้าอย่างมาก และมีผลงานวิจัยเผยแพร่สู่สาธารณะเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่อง (Shimatani *et al.*, 2017; Zong *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018; Endo *et al.*, 2019) ถึงแม้ว่าการปรับแต่งจีโนมส่วนใหญ่จะทำให้เกิดการสูญเสียการทำงานของยีน แต่ยังคงมีงานวิจัยที่สามารถปรับแต่งยีนให้ทำงานเพิ่มขึ้น เช่น การพัฒนาสายพันธุ์ข้าวที่สามารถเพิ่ม beta-carotene (Endo *et al.*, 2019) และ gamma-aminobutyric acid (Akama *et al.*, 2020) ในเมล็ดได้ การปรับแต่งจีโนมเพื่อหยุดการทำงานของยีน cytochrome P450 (*CYP71A1*) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยน tryptamine ให้เป็น serotonin (Fujiwara *et al.*, 2010) การดุดกินของเพี้ยกระโดดสีน้ำตาลบนข้าวพันธุ์อ่อนแอ จะกระตุ้นให้ข้าวสังเคราะห์ serotonin และกรด salicylic ดังนั้น การหยุดการทำงานของยีน *CYP71A1* ทำให้ไม่มีการผลิต serotonin และปริมาณของกรด salicylic เพิ่มขึ้น ทำให้ข้าวต้านทานต่อเพี้ยกระโดดสีน้ำตาล (Lu *et al.*, 2018) นอกจากนี้ ยังสามารถใช้เทคโนโลยีการปรับแต่งจีโนมในเพี้ยกระโดดสีน้ำตาลเพื่อประโยชน์ในการป้องกันกำจัดได้เช่นกัน (Xue *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2019) ยีนต้านทานเพี้ยกระโดดสีน้ำตาลที่เกี่ยวข้องกับการสร้างสารประกอบอินทรีย์ระเหยง่ายที่มีผลต่อกลไกความต้านทานแบบ antixenosis (Kamolksukyeunyong *et al.*, 2021) เป็นอีกยีนเป้าหมายที่สามารถใช้เทคนิคการปรับแต่งจีโนมเพื่อพัฒนาพันธุ์อ่อนแอให้ต้านทานได้

การผนวกรวมยีนต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

กว่าทศวรรษที่ผ่านมา การพัฒนาพันธุ์ข้าวโดยวิธีการผสมกลับร่วมกับการใช้เครื่องหมายดีเอ็นเอในการคัดเลือกเพื่อชักนำยีนต้านทานเข้าสู่พันธุ์อ่อนแอที่มีลักษณะที่ต้องการ (Jairin *et al.*, 2007) และมีการใช้ประโยชน์จากเครื่องหมายดีเอ็นเอในการผนวกรวมยีนต้านทานเพื่อสร้างสายพันธุ์ข้าวที่สามารถต้านทานได้ดีกว่า (Sharma *et al.*, 2004; Qiu *et al.*, 2012) คงทนกว่า (Joshi and Nayak, 2010) และครอบคลุมใบไ้โตมากกว่า (Jairin *et al.*, 2014; Kamolsukyeunyoung *et al.*, 2019) เครื่องหมายดีเอ็นเอช่วยให้นักปรับปรุงพันธุ์สามารถผนวกรวมยีนต้านทานที่มีกลไกความต้านทานแตกต่างกันเข้าสู่พันธุ์ข้าวเพื่อสร้างสายพันธุ์ต้านทานที่คงทนและครอบคลุมความแตกต่างของใบไ้โต ยีนต้านทานที่มีกลไกความต้านทานไม่เจาะจงกับใบไ้โตที่น่าจะเป็นยีนเป้าหมายที่ควรนำมาใช้ในการผนวกรวมการผนวกลักษณะดังกล่าวร่วมกับยีนต้านทานที่เกี่ยวข้องกับกลไกความต้านทานแบบ antibiosis น่าจะส่งเสริมให้พันธุ์ข้าวต้านทานได้ดี งานวิจัยที่ผ่านมาพบว่า เมื่อผนวกรวมยีนต้านทานอย่างน้อยสองยีนทำให้พันธุ์ข้าวต้านทานได้ดีขึ้น (Sharma *et al.*, 2004; Hu *et al.*, 2012; Qiu *et al.*, 2012) อย่างไรก็ตาม การผนวกรวมยีนต้านทานอาจไม่เพียงพอสำหรับการจัดการกับความหลากหลายของใบไ้โตและความยั่งยืนของความต้านทาน แนวทางหนึ่งคือการจัดการใช้พันธุ์ต้านทาน (Du *et al.*, 2020) โดยไม่ปลูกพันธุ์ต้านทานเดิมอย่างต่อเนื่อง

แนวทางการพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานต่อความหลากหลายของใบไ้โต

การพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในอดีตที่ผ่านมา มีการคัดเลือกแหล่งพันธุ์กรรมจากการประเมินความต้านทานในระยะกล้าเท่านั้น ทำให้ลักษณะต้านทานที่แสดงออกในข้าวระยะอื่นไม่ได้ถูกนำมาใช้ประโยชน์ (Pan *et al.*, 2019; Akula

et al., 2020) และยีนต้านทานที่ถูกถ่ายทอดสู่พันธุ์ข้าวเหล่านั้น มักถูกทำลายโดยเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลใบไ้โตใหม่เมื่อปลูกอย่างต่อเนื่อง ปัจจุบันยังไม่มีพันธุ์ข้าวใดที่ต้านทานต่อแมลงทุกใบไ้โตที่พบในประเทศไทย และมีเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลบางประชากรสามารถทำลายพันธุ์ต้านทานทั้งหมดที่ถูกพัฒนาและใช้กันอยู่ในปัจจุบัน (Jairin, 2021) การพัฒนาพันธุ์ข้าวให้ต้านทานครอบคลุมใบไ้โตของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลและต้านทานได้ยาวนาน เป็นความท้าทายสำหรับนักปรับปรุงพันธุ์ข้าว แนวความคิดที่นำเอาลักษณะความต้านทานที่เกิดจากการทำลายไข่เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล (Ovicidal response; Yamasaki *et al.*, 2003) ที่สามารถลดจำนวนไข่ที่ฟักได้ร้อยละ 60–100 ที่พบในข้าววัชพืช (Jairin *et al.*, 2014) ผนวกกับยีนต้านทานที่ยับยั้งการกินอาหาร (Feeding inhibition; Du *et al.*, 2009) เข้าไปในพันธุ์ข้าว ซึ่งเป็นการผนวกลักษณะที่มีความแตกต่างของกลไกความต้านทาน เป็นอีกหนึ่งแนวความคิดที่น่าจะเป็นแนวทางใหม่สำหรับการพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานต่อความหลากหลายใบไ้โต ทั้งนี้ เนื่องจากลักษณะการทำลายไข่ของพันธุ์ข้าวสามารถทำลายไข่เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลโดยไม่เจาะจงใบไ้โต สามารถลดจำนวนเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลที่จะเกิดขึ้นในรุ่นต่อไป (Jairin *et al.*, 2014)

ข้อควรคำนึงเมื่อใช้ประโยชน์จากพันธุ์ต้านทานเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

ความหลากหลายของใบไ้โต

ใบไ้โตของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นลักษณะที่ถูกควบคุมโดยพันธุกรรม ปัจจุบันมีการค้นพบตำแหน่งยีนที่เกี่ยวข้องกับใบไ้โตบนโครโมโซมคู่ที่ 3, 5, 7, 10 และ 14 (Kobayashi *et al.*, 2014; Jairin, 2021; Guan *et al.*, 2022) ประชากรเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในสภาพธรรมชาติมีความหลากหลายของใบไ้โตภายในประชากร (Claridge and Den Hollander, 1980; Tanaka, 1999; Thanyasirawat

et al., 2009; Jairin, 2021) จึงมักพบเสมอว่า เมื่อปลูกพันธุ์ข้าวต้านทานอย่างต่อเนื่องจะกระตุ้นให้ใบโอโทป์ของเพื่อยกระโดดสีน้ำตาลเปลี่ยนแปลงไปจนสามารถทำลายพันธุ์ต้านทานนั้น ๆ ได้ ซึ่งอาจเกิดจากการคัดเลือกใบโอโทป์ที่มีความรุนแรงในการเข้าทำลายพันธุ์ข้าว ซึ่งเป็นส่วนน้อยภายในประชากรและสามารถมีชีวิตอยู่บนพันธุ์ต้านทานได้ ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงใบโอโทป์ของประชากรเมื่อเกษตรกรปลูกข้าวพันธุ์เดิมอย่างต่อเนื่อง (Ketipearachchi *et al.*, 1998; Kobayashi, 2016) การศึกษาใบโอโทป์ภายในประชากรเพื่อยกระโดดสีน้ำตาลที่เก็บในแปลงนาเกษตรกร สามารถแยกความแตกต่างของใบโอโทป์ได้ถึง 7 ใบโอโทป์ (Thanyasiriwat *et al.*, 2009) นอกจากนี้ ยังพบว่าในแต่ละประชากรแมลงที่เก็บจากจังหวัดต่าง ๆ ของประเทศไทย มีอัตราส่วนของใบโอโทป์ที่สามารถทำลายพันธุ์ต้านทานแตกต่างกัน ร้อยละ 5–80 (Jairin, 2021) ซึ่งอาจเป็นหนึ่งในเหตุผลที่ทำให้เพื่อยกระโดดสีน้ำตาลสามารถเอาชนะพันธุ์ต้านทานที่พัฒนาขึ้นมาใหม่ได้ในระยะเวลาเพียงไม่กี่ปี เมื่อมีการปลูกอย่างต่อเนื่อง (Ketipearachchi *et al.*, 1998) ด้วยเหตุนี้ การใช้พันธุ์ต้านทานในการแก้ปัญหาเพื่อยกระโดดสีน้ำตาล จึงต้องวางแผนการพัฒนาพันธุ์ต้านทานและการจัดการใช้พันธุ์ต้านทานให้ได้อย่างยาวนานที่สุด

ไนโตรเจนกับความต้านทานในพันธุ์ข้าว

กลไกความต้านทานของพืชต่อแมลงปากดูดมักเกี่ยวข้องกับคุณสมบัติของกรดอะมิโนในท่อลำเลียงอาหาร (Douglas, 1993; Fu *et al.*, 2001) ซึ่งส่งผลต่อคุณภาพของไนโตรเจนสำหรับแมลงปากดูด (Douglas, 1993; Sandstrom, 2000; Fu *et al.*, 2001) ที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตและความแข็งแรงของแมลง (Karley *et al.*, 2002) ในต้นข้าวก็พบเช่นกันว่าเพื่อยกระโดดสีน้ำตาลและเพื่อยกระโดดหลังขาว

สามารถดูดกินน้ำเลี้ยงจากคอรวงในระยะข้าวออกรวงบนพันธุ์ต้านทานได้ แต่ไม่สามารถดูดกินบริเวณลำต้นหรือกาบใบ (Jairin *et al.*, 2007; 2019) ซึ่งน่าจะเกี่ยวข้องกับคุณภาพของสารอาหารเช่นกัน เนื่องจากต้นข้าวต้องลำเลียงสารอาหารจากใบล่างไปสร้างเมล็ดข้าวที่รวง (Mae and Ohira, 1981; Weibull, 1988; Hayakawa *et al.*, 1993) ซึ่งส่งผลต่อการแสดงออกของยีนต้านทานลดลง (Jairin *et al.*, 2019) ในลักษณะที่คล้ายกันกับการใส่ปุ๋ยไนโตรเจนซึ่งจะไปเพิ่มปริมาณของสารประกอบไนโตรเจนและกรดอะมิโนในท่อลำเลียงอาหาร (Yamaya *et al.*, 2002) โดยเฉพาะ glutamine และ asparagine (Hayashi *et al.*, 1993; Tobin and Yamaya, 2001) ซึ่งช่วยกระตุ้นการดูดกินของเพื่อยกระโดดสีน้ำตาล (Shigematsu *et al.*, 1982) การประเมินความต้านทานของพันธุ์ข้าวต่อเพื่อยกระโดดสีน้ำตาลเมื่อใส่และไม่ใส่ปุ๋ยไนโตรเจนในข้าวระยะกล้าและแตกกอ ทำให้ความต้านทานของพันธุ์ต้านทาน Rathu Heenati และ PTB33 ลดลง (Table 1, Figure 4) แสดงให้เห็นว่า การใส่ปุ๋ยไนโตรเจนทำให้ระดับความต้านทานในพันธุ์ต้านทานลดลง (Jairin, 2008) และทำให้ระดับความต้านทานของข้าวพันธุ์ Luoyou9348 ซึ่งมียีนต้านทาน *Bph14* ลดลงเช่นกัน อีกทั้งการเพิ่มอัตราการใช้ปุ๋ยทำให้เพื่อยกระโดดสีน้ำตาลวางไข่และอัตราการฟักไข่เพิ่มขึ้น และการเพิ่มขึ้นของอัตราปุ๋ยไนโตรเจนยังทำให้การแสดงออกของยีน *Bph14* ลดลง (Sun *et al.*, 2020) การทดลองโดยลดการใช้ปุ๋ยไนโตรเจนลง พบว่า ทำให้ความต้านทานในข้าวเพิ่มขึ้น ส่งผลกระทบด้านลบต่อการกินอาหารและการเจริญเติบโตของเพื่อยกระโดดสีน้ำตาล (Yang *et al.*, 2021) ดังนั้น การจัดการใช้พันธุ์ต้านทานร่วมและการจัดการใส่ปุ๋ยไนโตรเจนที่เหมาะสม น่าจะช่วยลดความเสียหายจากการระบาดของข้าวของเพื่อยกระโดดสีน้ำตาลได้ระดับหนึ่ง

Table 1 Effect of nitrogen applications on BPH resistance in rice at the seedling and tillering stages

Cultivar	Seedling				Tillering			
	With N		Without N		With N		Without N	
	7 DAI	14 DAI	7 DAI	14 DAI	7 DAI	23 DAI	7 DAI	23 DAI
Rathu Heenati	MR	MS	R	R	R	MS	R	R
PTB33	MR	S	R	R	MR	S	R	R
KDML105	MS	S	MS	S	MS	S	MS	S
TN1	MS	S	MS	S	MS	S	MS	S

DAI = days after infestation; damage score: R = resistant, MR = moderately resistant, MS = moderately susceptible, S = susceptible; Rathu Heenati and PTB33 are resistant varieties, and KDML105 and TN1 are susceptible varieties

Source: Jairin (2008)

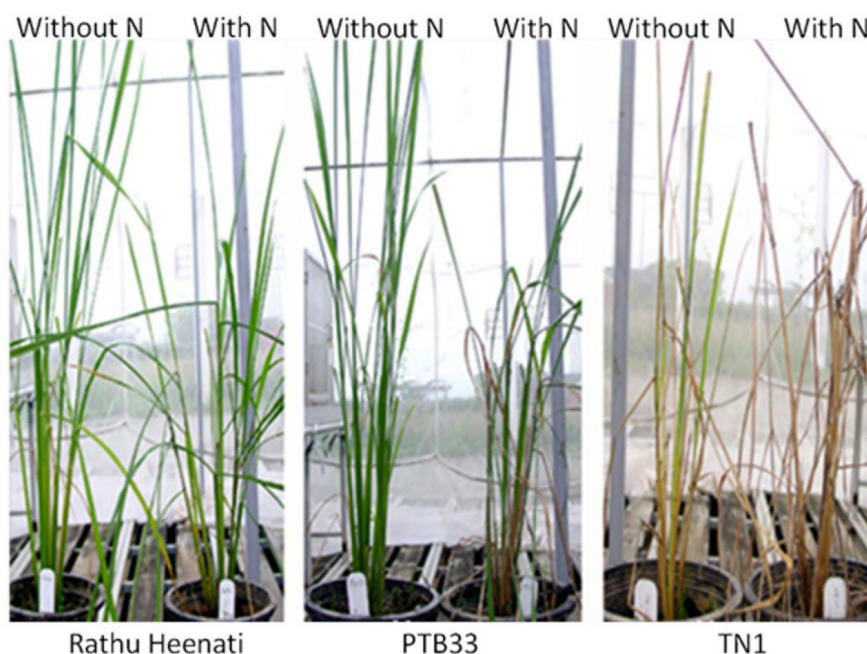


Figure 4 Effect of nitrogen on BPH resistance in Rathu Heenati, PTB33, and TN1 at the tillering stage
Source: Jairin (2008)

สรุป

การผลิตข้าวมักประสบกับภัยคุกคามที่ทำให้ผลผลิตข้าวเสียหาย เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นหนึ่งในภัยคุกคามที่สร้างความเสียหายจากการแพร่ระบาดทำลายข้าวที่มีความรุนแรงและบ่อยครั้งขึ้น การใช้พันธุ์ต้านทานยังคงเป็นกลยุทธ์ที่ประหยัด เป็นมิตรต่อสิ่งแวดล้อม และปลอดภัยต่อเกษตรกร ยีนต้านทานในข้าวส่วนใหญ่ไม่สามารถต้านทานครอบคลุมความหลากหลายของใบโอไทป์เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล ดังนั้น

การพัฒนาพันธุ์ข้าวต้านทานสามารถทำได้โดยการผนวกยีนต้านทานที่มีกลไกความต้านทานที่หลากหลายซึ่งจะทำให้ต้านทานได้ครอบคลุมใบโอไทป์และต้านทานได้ยาวนานขึ้น ความก้าวหน้าด้านเทคโนโลยีการถอดรหัสพันธุกรรมและการปรับแต่งจีโนมเปิดโอกาสให้การค้นพบและใช้ประโยชน์ยีนต้านทานทำได้ง่ายและรวดเร็วขึ้น ทั้งยังสามารถเพิ่มประสิทธิภาพลดระยะเวลา และค่าใช้จ่ายในการพัฒนาพันธุ์ข้าว อย่างไรก็ตาม เพื่อป้องกันการสูญเสียความต้านทานที่เร็วเกินไป การจัดการใช้ประโยชน์ยีนต้านทานจึงเป็นสิ่งจำเป็น

เอกสารอ้างอิง

- Akama, K., N. Akter, H. Endo, M. Kanesaki, M. Endo and S. Toki. 2020. An *in vivo* targeted deletion of the calmodulin-binding domain from rice glutamate decarboxylase 3 (OsGAD3) increases γ -aminobutyric acid content in grains. *Rice* 13: 20.
- Akula, S.H., M.A. Dass, S.K. Surapaneni and P. Balaravi. 2020. Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to brown planthopper in background of Swarna from a traditional variety PTB33. *Euphytica* 216: 114.
- Ali, M.P., D. Huang, G. Nachman, N. Ahmed, M.A. Begum and M.F. Rabbi. 2014. Will climate change affect outbreak patterns of plant hoppers in Bangladesh? *PLoS ONE* 9: e91678.
- Balachiranjeevi, C.H., G.D. Prahalada, A. Mahender, M. Jamaloddin, M.A.L. Sevilla, C.M. Marfori-Nazarea, R. Vinarao, U. Sushanto, S.E. Baehaki, Z.K. Li and J. Ali. 2019. Identification of a novel locus, *BPH38(t)*, conferring resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal.) using early backcross population in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica* 215: 185.
- Bentur, J.S., R.M. Sundaram, S.K. Mangrauthia and S. Nair. 2021. Molecular approaches for insect pest management in rice. pp. 379–424. *In*: J. Ali and S.H. Wani, eds. *Rice Improvement Physiological, Molecular Breeding and Genetic Perspectives*. Springer, Switzerland.
- Bottrell, D.G. and K.G. Schoenly. 2012. Resurrecting the ghost of green revolutions past: the brown planthopper as a recurring threat to high-yielding rice production in tropical Asia. *J. Asia-Pac. Entomol.* 15: 122–140.
- Brar, D.S. and G.S. Khush. 2018. Wild relatives of rice: a valuable genetic resource for genomics and breeding research, pp. 1–25. *In*: T.K. Mondal and R.J. Henry, eds. *The Wild Oryza Genomes. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Switzerland.

- Brar, D.S., P.S. Virk, K.K. Jena and G.S. Khush. 2009. Breeding for resistance to planthoppers in rice, pp. 401–427. *In*: K.L. Heong and B. Hardy, eds. Planthopper: New Threats to the Sustainability of Intensive Rice Production Systems in Asia. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines.
- Cheng, A., I. Ismail, M. Osman, H. Hashim and N.S. Mohd Zainual. 2017. Rapid and targeted introgression of *fgr* gene through marker-assisted backcrossing in rice (*Oryza sativa* L.). *Genome* 60(12): 1045–1050.
- Claridge, M.F. and J. Den Hollander. 1980. The “biotypes” of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.* 27(1): 23–30.
- Claridge, M.F. and J. Den Hollander. 1983. The biotype concept and its application to insect pests of agriculture. *Crop Prot.* 2(1): 85–95.
- Darvasi, A. and M. Soller. 1994. Selective DNA pooling for determination of linkage between a molecular marker and a quantitative trait locus. *Genetics* 138(4): 1365–1373.
- Douglas, A.E. 1993. The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecol. Entomol.* 18(1): 31–38.
- Du, B., R. Chen, J. Guo and G. He. 2020. Current understanding of the genomic, genetic, and molecular control of insect resistance in rice. *Mol. Breeding* 40: 24.
- Du, B., W. Zhang, B. Liu, J. Hu, Z. Wei, Z. Shi, R. He, L. Zhu, R. Chen, B. Han and G. He. 2009. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106(52): 22163–22168.
- Dyck, V.A. and B. Thomas. 1979. The brown planthopper problem, pp. 3–17. *In*: Brown Planthopper: Threat to Rice Production in Asia. International Rice Research Institute, Los Baños, The Philippines.
- Endo, M., M. Mikami, A. Endo, H. Kaya, T. Itoh, H. Nishimasu, O. Nureki and S. Toki. 2019. Genome editing in plants by engineered CRISPR–Cas9 recognizing NG PAM. *Nat. Plants* 5: 14–17.
- Farmer, B.H. 1986. Perspectives on the ‘green revolution’ in South Asia. *Mod. Asian Stud.* 20(1): 175–199.
- Fu, Q., Z. Zhang, C. Hu, F. Lai and Z. Sun. 2001. A chemically defined diet enables continuous rearing of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* 36(1): 111–116.
- Fujita, D., A. Kohli and F.G. Horgan. 2013. Rice resistance to planthoppers and leafhoppers. *Crit. Rev. Plant Sci.* 32(3): 162–191.

- Fujiwara, T., S. Maisonneuve, M. Isshiki, M. Mizutani, L. Chen, H.L. Wong, T. Kawasaki and K. Shimamoto. 2010. Sekiguchi lesion gene encodes a cytochrome P450 monooxygenase that catalyzes conversion of tryptamine to serotonin in rice. *J. Biol. Chem.* 285(15): 11308–11313.
- Guan, W., J. Shan, M. Gao, J. Guo, D. Wu, Q. Zhang, J. Wang, R. Chen, B. Du, L. Zhu and G. He. 2022. Bulk segregant RNA sequencing revealed difference between virulent and avirulent brown planthoppers. *Front. Plant Sci.* 13: 843227.
- Guru Pirasanna Pandi, G., S. Chander, M.P. Singh and H. Pathak. 2018. Impact of elevated CO₂ and temperature on brown planthopper population in rice ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B Biol. Sci.* 88(1): 57–64.
- Haliru, B.S., M.Y. Rafii, N. Mazlan, S.I. Ramlee, I. Muhammad, I.S. Akos, J. Halidu, S. Swaray and Y.R. Bashir. 2020. Recent strategies for detection and improvement of brown planthopper resistance genes in rice: a review. *Plants* 9(9): 1202.
- Hayakawa, T., T. Yamaya, T. Mae and K. Ojima. 1993. Changes in the content of two glutamate synthase proteins in spikelets of rice (*Oryza sativa*) plants during ripening. *Plant Physiol.* 101(4): 1257–1262.
- Hayashi, H., S. Nakamura, Y. Ishiwatari, S. Mori and M. Chino. 1993. Changes in the amino acid composition and protein modification in phloem sap of rice. *Plant Soil.* 155: 171–174.
- Heinrichs, E.A., F.G. Medrano and H.R. Rapusas. 1985. Genetic Evaluation for Insect Resistance in Rice. International Rice Research Institute, Los Baños, The Philippines. 356 pp.
- Heong, K.L. and B. Hardy. 2009. Planthoppers: New Threats to the Sustainability of Intensive Rice Production Systems in Asia. International Rice Research Institute, Los Baños, The Philippines. 460 pp.
- Horgan, F.G., A. Arida, G. Ardestani and M.L.P. Almazan. 2021. Elevated temperatures diminish the effects of a highly resistant rice variety on the brown planthopper. *Sci. Rep.* 11: 262.
- Hu, J., C. Xiao and Y. He. 2016. Recent progress on the genetics and molecular breeding of brown planthopper resistance in rice. *Rice* 9: 30.
- Hu, J., X. Chang, L. Zou, W. Tang and W. Wu. 2018. Identification and fine mapping of *Bph33*, a new brown planthopper resistance gene in rice (*Oryza sativa* L.). *Rice* 11: 55.
- Hu, J., X. Li, C. Wu, C. Yang, H. Hua, G. Gao, J. Xiao and Y. He. 2012. Pyramiding and evaluation of the brown planthopper resistance genes *Bph14* and *Bph15* in hybrid rice. *Mol. Breeding* 29: 61–69.

- Huang, Z., G. He, L. Shu, X. Li and Q. Zhang. 2001. Identification and mapping of two brown planthopper resistance genes in rice. *Theor. Appl. Genet.* 102: 929–934.
- Jaganathan, D., A. Bohra, M. Thudi and R.K. Varshney. 2020. Fine mapping and gene cloning in the post-NGS era: advances and prospects. *Theor. Appl. Genet.* 133: 1791–1810.
- Jairin, J. 2008. High-resolution Mapping of a Brown Planthopper (BPH) Resistance Gene, *Bph3*, and Marker-assisted Selection for BPH Resistance in Rice. PhD Thesis, Kasetsart University, Bangkok.
- Jairin, J. 2021. Towards understanding biotypes of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Thai Rice Res. J.* 12(1): 97–118. (in Thai)
- Jairin, J., K. Sansen, W. Wongboon and J. Kothcharerk. 2010. Detection of a brown planthopper resistance gene *bph4* at the same chromosomal position of *Bph3* using two different genetic backgrounds of rice. *Breed. Sci.* 60: 71–75.
- Jairin, J., P. Pattawatang, V. Chamarerk, P. Leelakud and W. Khunnsut. 2014. Development of rice lines resistance to multiple biotypes of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål), pp. 179–197. *In Proc. the 31st Rice and Temperate Cereal Crops Annual Conference*, 23–24 May 2014. (in Thai)
- Jairin, J., P. Vejchasarn, T. Somjai, K. Srivilai, K. Darwell, P. Leelagud, R. Kawichai, J. Kothcharerk, A. Suthanthangjai, N. Popa, S. Lachanthuek and V. Chamarerk. 2019. Identification of QTLs for blast, bacterial blight, and planthopper resistance using SNP-based linkage maps from two recombinant inbred rice lines. *Am. J. Plant Sci.* 10: 760–779.
- Jairin, J., S. Teangdeerith, P. Leelagud, J. Kothcharerk, K. Sansen, M. Yi, A. Vanavichit and T. Toojinda. 2009. Development of rice introgression lines with brown planthopper resistance and KDML105 grain quality characteristics through marker-assisted selection. *Field Crop Res.* 110: 263–271.
- Jairin, J., S. Teangdeerith, P. Leelagud, K. Phengrat, A. Vanavichit and T. Toojinda. 2007. Detection of brown planthopper resistance genes from different rice mapping populations in the same genomic location. *ScienceAsia* 33: 347–352.
- Jairin, J., T. Toojinda, S. Tragoonrungrb, S. Tayapatc and A. Vanavichit. 2005. Multiple genes determining brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal) resistance in backcross introgressed lines of Thai jasmine rice ‘KDML105’. *ScienceAsia* 31: 129–135.
- Jairin, J., U. Kotchasatit, S. Saleeto, S. Jearakongman, K. Srivilai, V. Chamarerk, J. Kothcharerk, P. Pattawatang, S. Korinsak, C. Wongsaprom and T. Toojinda. 2017. Application of marker-assisted breeding to improve biotic stress resistance for rainfed lowland rice in northeast Thailand. *SABRAO J. Breed. Genet.* 49(2): 168–178.

- Jena, K.K. 2010. The species of the genus *Oryza* and transfer of useful genes from wild species into cultivated rice, *O. sativa*. Breed. Sci. 60: 518–523.
- Jena, K.K. and S.M. Kim. 2010. Current status of brown planthopper (BPH) resistance and genetics. Rice 3: 161–171.
- Jena, K.K., J.U. Jeung, J.H. Lee, H.C. Choi and D.S. Brar. 2006. High-resolution mapping of a new brown planthopper (BPH) resistance gene, *Bph18(t)*, and marker-assisted selection for BPH resistance in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 112(2): 288–297.
- Jena, K.K., S.L. Hechanova, H. Verdeprado, H. Verdeprado, G.D. Prahalada and S.M. Kim. 2017. Development of 25 near-isogenic lines (NILs) with ten BPH resistance genes in rice (*Oryza sativa* L.): production, resistance spectrum, and molecular analysis. Theor. Appl. Genet. 130: 2345–2360.
- Jeon, Y.H., S.N. Ahn, H.C. Choi, T.R. Hahn and H.P. Moon. 1999. Identification of a RAPD marker linked to a brown planthopper resistance gene in rice. Euphytica 107: 23–28.
- Joshi, R.K. and S. Nayak. 2010. Gene pyramiding-a broad spectrum technique for developing durable stress resistance in crops. Biotechnol. Mol. Biol. Rev. 5(3): 51–60.
- Kamolsukyeunyong, W., S. Ruengphayak, P. Chumwong, L. Kusumawati, E. Chaichoompu, W. Jamboonsri, C. Saensuk, K. Phoonsiri, T. Toojinda and A. Vanavichit. 2019. Identification of spontaneous mutation for broad-spectrum brown planthopper resistance in a large, long-term fast neutron mutagenized rice population. Rice 12: 16.
- Kamolsukyeunyong, W., W. Sukhaket, K. Pitija, P. Thorngkham, S. Mahatheeranont, T. Toojinda and A. Vanavichit. 2021. Rice sesquiterpene plays important roles in antixenosis against brown planthopper in rice. Plants. 10: 1049.
- Karley, A.J., A.E. Douglas and W.E. Parker. 2002. Amino acid composition and nutritional quality of potato leaf phloem sap for aphids. J. Exp. Biol. 205: 3009–3018.
- Ketipearachchi, Y., C. Kaneda and C. Nakamura. 1998. Adaptation of the brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae), to BPH resistant rice cultivars carrying *bph8* or *Bph9*. Appl. Entomol. Zool. 33(4): 497–505.
- Khan, M.M., R.M. Kaleem-Ullah, J.A. Siddiqui and S. Ali. 2020. Insecticide resistance and detoxification enzymes activity in *Nilaparvata lugens* Stål against neonicotinoids. J. Agric. Sci. 12(5): 24–36.
- Khush, G.S. 1971. Rice breeding for disease and insect resistance at IRRI. Oryza 8: 111–119.

- Khush, G.S. 1979. Genetics of and breeding for resistance to the brown planthopper, pp. 321–332. *In* Brown Planthopper: Threat to Rice Production in Asia. International Rice Research Institute, Los Baños, The Philippines.
- Khush, G.S. and P.S. Virk. 2005. IR Varieties and Their Impact. International Rice Research Institute, Los Baños, The Philippines.
- Kim, H., P.S. Miguel, W. Nelson, K. Collura, M. Wissotski, J.G. Walling, J.P. Kim, S.A. Jackson, C. Soderlund and R.A. Wing. 2007. Comparative physical mapping between *Oryza sativa* (AA genome type) and *O. punctata* (BB genome type). *Genetics* 176: 379–390.
- Kobayashi, T. 2016. Evolving ideas about genetics underlying insect virulence to plant resistance in rice-brown planthopper interactions. *J. Insect Physiol.* 84: 32–39.
- Kobayashi, T., K. Yamamoto, S. Kuwazaki, Y. Suetsugu, M. Hattori, J. Jairin, S. Sanada-morimura and M. Matsumura. 2014. Genetic mapping of the rice-resistance-breaking gene of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Proc. R. Soc. B.* 281: 20140726.
- Kotcharek, J., P. Pattawatang, S. Palawisut and J. Jairin. 2015. Development of Pathum Thani 1 rice to resist brown planthopper using marker assisted selection, pp. 17–27. *In* Proc. the 8th Rice Research Symposium 2015: Rice Research Center Groups in Upper and Lower Northern Region, 25–27 February 2015, Chiang Rai, Thailand. (in Thai)
- Kotcharek, J., W. Prongprasert, T. Toojinda and S. Palawisut 2011. Development of brown planthopper resistance in rice variety Chainat 1 using marker assisted selection, pp. 374–375. *In* Proc. the 2nd Rice and Temperate Cereal Crops Annual Conference 2011: Rice and National Farmers’ Day, 3–4 June 2011, Bangkok, Thailand. (in Thai)
- Kuang, Y.H., Y.F Fang, S.C. Lin, S.F. Tsai, Z.W. Yang, C.P. Li, S.H. Huang, S.L. Hechanova, K.K. Jena and W.P. Chuang. 2021. The impact of climate change on the resistance of rice near-isogenic lines with resistance genes against brown planthopper. *Rice* 2: 64.
- Kumar, K., P. Kaur, A. Kishore, Y. Vikal, K. Singh and K. Neelam. 2020. Recent advances in genomics-assisted breeding of brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) resistance in rice (*Oryza sativa*). *Plant Breed.* 139: 1052–1066.
- Kumar, K., P.S. Sarao, D. Bhatia, K. Neelam, A. Kaur, G.S. Mangat, D.S. Brar and K. Singh. 2018. High-resolution genetic mapping of a novel brown planthopper resistance locus, *Bph34* in *Oryza sativa* L. X *Oryza nivara* (Sharma & Shastri) derived interspecific F₂ population. *Theor. Appl. Genet.* 131: 1163–1171.

- Lakshmi, V.J., N.V. Krishnaiah, G. Katti, I.C. Pasalu and K. Bhanu. 2010. Development of insecticide resistance in rice brown planthopper and whitebacked planthopper in Godavari Delta of Andhra Pradesh. *Indian J. Plant Prot.* 38: 35–40.
- Leelagud, P., S. Kongsila, P. Vejchasarn, K. Darwell, Y. Phansenee, A. Suthanthangjai, C. Uparang, R. Kawichai, P. Yajai, K. Boonsa-Nga, V. Chamarek and J. Jairin. 2020. Genetic diversity of Asian rice gall midge based on mtCOI gene sequences and identification of a novel resistance locus *gm12* in rice cultivar MN62M. *Mol. Biol. Rep.* 47: 4273–4283.
- Li, S., X. Zhang, W. Wang, X. Guo, Z. Wu, W. Du, Y. Zhao and L. Xia. 2018. Expanding the scope of CRISPR/Cpf1-mediated genome editing in rice. *Mol. Plant* 11: 995–998.
- Li, Z., Y. Xue, H. Zhou, Y. Li, B. Usman, X. Jiao, X. Wang, F. Liu, B. Qin, R. Li and Y. Qiu. 2019. High-resolution mapping and breeding application of a novel brown planthopper resistance gene derived from wild rice (*Oryza. rufipogon* Griff). *Rice* 12: 41.
- Lu, H., T. Luo, H. Fu, L. Wang, Y. Tan, J. Huang, Q. Wang, G. Ye, A.M.R. Gatehouse, Y. Lou and Q. Shu. 2018. Resistance of rice to insect pests mediated by suppression of serotonin biosynthesis. *Nat. Plants* 4: 338–344.
- Mae, T. and K. Ohira. 1981. The remobilization of nitrogen related to leaf growth and senescence in rice plants (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol.* 22(6): 1067–1074.
- Mansur, L.M., J. Orf and K.G. Lark. 1993. Determining the linkage of quantitative trait loci to RFLP markers using extreme phenotypes of recombinant inbreds of soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Theor. Appl. Genet.* 86: 914–918.
- Matsumura, M. and S. Sanada-Morimura. 2010. Recent status of insecticide resistance in Asian rice planthopper. *Jpn. Agric. Res. Q.* 44(3): 225–230.
- Michelmore, R.W., I. Paran and R.V. Kesseli. 1991. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 88: 9828–9832.
- Murata, K., M. Fujiwara, C. Kaneda, S. Takumi, N. Mori and C. Nakamura. 1998. RFLP mapping of a brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *bph2* of *indica* rice introgressed into a *japonica* breeding line ‘Norin-PL4’. *Genes Genet. Syst.* 73(6): 359–364.
- Ohnishi, Y., T. Tanaka, K. Ozaki, R. Yamada, H. Suzuki and Y. Nakamura. 2001. A high-throughput SNP typing system for genome-wide association studies. *J. Hum. Genet.* 46: 471–477.

- Otuka, A., S. Huang, S. Sanada-Morimura and M. Matsumura. 2012. Migration analysis of *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) from the Philippines to Taiwan under typhoon-induced windy conditions. *Appl. Entomol. Zool.* 47: 263–271.
- Pan, Y., L. Huang, S. Song, M. Hu, S. Chang, Q. Lv, Y. Li, T. Wang, X. Ouyang, Y. Xiao and X. Fu. 2019. Identification of brown planthopper resistance gene *Bph32* in the progeny of a rice dominant genic male sterile recurrent population using genome-wide association study and RNA-seq analysis. *Mol. Breeding* 39: 72.
- Parts, L., A.F. Cubillos, J. Warringer, K. Jain, F. Salinas, S.J. Bumpstead, M. Molin, A. Zia, J.T. Simpson, M.A. Quail, A. Moses, E.J. Louis, R. Durbin and G. Liti. 2011. Revealing the genetic structure of a trait by sequencing a population under selection. *Genome Res.* 21: 1131–1138.
- Qi, L., Y.B. Ding, X.M. Zheng, R. Xu, L.Z. Zhang, Y.Y. Wang, X.N. Wang, L.F. Zhang, Y.L. Cheng, W.H. Qiao and Q.W. Yang. 2018. Fine mapping and identification of a novel locus *qGL12.2* control grain length in wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Theor. Appl. Genet.* 131: 1497–1508.
- Qiu, Y., J. Guo, S. Jing, L. Zhu and G. He. 2010. High-resolution mapping of the brown planthopper resistance gene *Bph6* in rice and characterizing its resistance in the 9311 and Nipponbare near isogenic backgrounds. *Theor. Appl. Genet.* 121: 1601–1611.
- Qiu, Y., J. Guo, S. Jing, L. Zhu and G. He. 2012. Development and characterization of *Japonica* rice lines carrying the brown planthopper resistance genes *BPH12* and *BPH6*. *Theor. Appl. Genet.* 124: 485–494.
- Rahman, M.L., W. Jiang, S.H. Chu, Y. Qiao, T. Ham, M. Woo, J. Lee, M.S. Khanam, J. Chin, J. Jeung, D.S. Brar, K.K. Jena and H. Koh. 2009. High-resolution mapping of two rice brown planthopper resistance genes, *Bph20(t)* and *Bph21(t)*, originating from *Oryza minuta*. *Theor. Appl. Genet.* 119: 1237–1246.
- Rashid, M.M., M. Jahan, K.S. Islam and M.A. Latif. 2017. Ecological fitness of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), to rice nutrient management. *Ecol. Process.* 6: 15.
- Ren, J., F. Gao, X. Wu, X. Lu, L. Zeng, J. Lv, X. Su, H. Luo and G. Ren. 2016. *Bph32*, a novel gene encoding an unknown SCR domain-containing protein, confers resistance against the brown planthopper in rice. *Sci. Rep.* 6: 37645.
- Samanwong, S., S. Tanasinchakul, S. Tantakom and S. Chitrakon. 2005. Brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance from Thai wild and weedy rice, pp. 137–143. *In* Proc. the Weedy Rice Symposium, 21 October 2005. Bangkok, Thailand. (in Thai).

- Sandstrom, J. 2000. Nutritional quality of phloem sap in relation to host plant-alternation in the bird cherry-oat aphid. *Chemoecology* 10: 17–24.
- Sarao, P.S., G.K. Sahi, K. Neelam, G.S. Mangat, B.C. Patra and K. Singh. 2016. Donors for resistance to brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) from wild rice species. *Rice Sci.* 23: 219–224.
- Satturu, V., J.L. Vattikuti, D.S. J, A. Kumar, R.K. Singh, S.P. M, H. Zaw, M.L. Jubay, L. Satish, A. Rathore, S. Mulinti, I.L. Vg, R. Abdul Fiyaz, A. Chakraborty and N. Thirunavukkarasu. 2020. Multiple genome wide association mapping models identify quantitative trait nucleotides for brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) resistance in MAGIC *Indica* population of rice. *Vaccines* 8: 608.
- Schenke, D. and D. Cai. 2020. Applications of CRISPR/Cas to improve crop disease resistance: beyond inactivation of susceptibility factors. *iScience* 23: 101478.
- Shabanimofrad, M., M.Y. Rafii, S. Ashkani, M.M. Hanafi, N.A. Adam, M.A. Latif, A.R. Harun and M. Sahebi. 2015. Analysis of SSR markers linked with brown planthopper resistance genes (*Bph*) using high-resolution melting (HRM) in rice. *Plant Omics*. 8(3): 212–219.
- Sharma, P.N., A. Torii, S. Takumi, N. Mori and C. Nakamura. 2004. Marker-assisted pyramiding of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance genes *Bph1* and *Bph2* on rice chromosome 12. *Hereditas* 140(1): 61–69.
- Shigematsu, Y., N. Murofushi, K. Ito, C. Kaneda and S. Kawabe. 1982. Sterols and asparagine in the rice plant, endogenous factors related to resistance against the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). *Agric. Biol. Chem.* 46(11): 2877–2879.
- Shimatani, Z., S. Kashojiya, M. Takayama, R. Terada, T. Arazoe, H. Ishii, H. Teramura, T. Yamamoto, H. Komatsu, K. Miura, H. Ezura, K. Nishida, T. Ariizumi and A. Kondo. 2017. Targeted base editing in rice and tomato using a CRISPR-Cas9 cytidine deaminase fusion. *Nat. Biotechnol.* 35: 441–443.
- Sogawa, K. 2015. Planthopper outbreaks in different paddy ecosystems in Asia: man-made hopper plagues that threatened the green revolution in rice, pp. 33–63. *In*: K. Heong, J. Cheng and M. Escalada, eds. *Rice Planthoppers*. Springer, Dordrecht.
- Sun, L., L. Yang, J. Wang, H. Liu, H. Zheng, D. Xie, M. Zhang, M. Feng, Y. Jia, H. Zhao and D. Zou. 2018. Identification of a cold-tolerant locus in rice (*Oryza sativa* L.) using bulked segregant analysis with a next-generation sequencing strategy. *Rice* 11: 24.
- Sun, Z., J.H. Shi, T. Fan, C. Wang, L. Liu, H. Jin, C.N. Foba and M.Q. Wang. 2020. The control of the brown planthopper by the rice *Bph14* gene is affected by nitrogen. *Pest Manag. Sci.* 76(11): 3649–3656.

- Swinnen, S., K. Schaerlaekens, T. Pais, J. Claesen, G. Hubmann, Y. Yang, M. Demeke, M.R. Foulquié-Moreno, A. Goovaerts, K. Souverein, L. Clement, F. Dumortier and J.M. Thevelein. 2012. Identification of novel causative genes determining the complex trait of high ethanol tolerance in yeast using pooled-segregant whole-genome sequence analysis. *Genome Res.* 22: 975–984.
- Takagi, H., A. Abe, K. Yoshida, S. Kosugi, S. Natsume, C. Mitsuoka, A. Uemura, H. Utsushi, M. Tamiru, S. Takuno, H. Innan, L.M. Cano, S. Kamoun and R. Terauchi. 2013. QTL-seq: rapid mapping of quantitative trait loci in rice by whole genome resequencing of DNA from two bulked populations. *Plant J.* 74: 174–183.
- Tanaka, K. 1999. Quantitative genetic analysis of biotypes of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: heritability of virulence to resistant rice varieties. *Entomol. Exp. Appl.* 90: 279–287.
- Thanyasiriwat, T., P. Pattawatang and E.R. Angeles. 2009. New biotypes of brown planthopper in Thailand. *In Proc. the 6th International IPM Symposium*, 24–26 March 2009. Portland, Oregon, USA.
- Tobin, A.K. and T. Yamaya. 2001. Cellular compartmentation of ammonium assimilation in rice and barley. *J. Exp. Bot.* 52: 591–604.
- Vejchasarn, P., J.R. Shearman, U. Chaiprom, Y. Phansene, T. Tulyananda, J. Jairin and C. Amornbunchornvej. 2021. Population structure of nation-wide rice in Thailand. *Rice* 14: 88.
- Wang, H.Y., Y. Yang, J.Y. Su, J.L. Shen, C.F. Gao and Y.C. Zhu. 2008. Assessment of the impact of insecticides on *Anagrus nilaparvatae* (Pang et Wang) (Hymenoptera: Mymaridae), an egg parasitoid of the rice planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Crop Prot.* 27: 514–522.
- Weibull, J.H.W. 1988. Free amino acids in the phloem sap from oats and barley resistant to *Rhopalosiphum padi*. *Phytochem.* 27: 2069–2072.
- Wenger, W.J., K. Schwartz and G. Sherlock. 2010. Bulk segregant analysis by high-throughput sequencing reveals a novel xylose utilization gene from *Saccharomyces cerevisiae*. *PLOS Genet.* 6: e1000942.
- Wu, H., Y. Liu, J. He, Y. Liu, L. Jiang, L. Liu, C. Wang, X. Cheng and J. Wan. 2014. Fine mapping of brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene *Bph28(t)* in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Breeding* 33: 909–918.
- Xu, H.J., J. Xue, B. Lu, X.C. Zhang, J.C. Zhuo, S.F. He, X.F. Ma, Y.Q. Jiang, H.W. Fan, J.Y. Xu, Y.X. Ye, P.L. Pan, Q. Li, Y.Y. Bao, H.F. Nijhout and C.X. Zhang. 2015. Two insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature* 519: 464–467.

- Xue, W., N. Xu, X. Yuan, H. Chen, J. Zhang, S. Fu, C. Zhang and H. Xu. 2018. CRISPR/Cas9-mediated knockout of two eye pigmentation genes in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.* 93: 19–26.
- Yamasaki, M., A. Yoshimura and H. Yasui. 2003. Genetic basis of ovicidal response to whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Horváth) in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Breeding* 12: 133–143.
- Yamaya, T., M. Obara, H. Nakajima, S. Sasaki, T. Hayakawa and T. Sato. 2002. Genetic manipulation and quantitative-trait loci mapping for nitrogen recycling in rice. *J. Exp. Bot.* 53: 917–925.
- Yang, H., X. Ren, Q. Weng, L. Zhu and G. He. 2002. Molecular mapping and genetic analysis of a rice brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) resistance gene. *Hereditas* 136: 39–43.
- Yang, M., J. Lin, L. Cheng, H. Zhou, S. Chen, F. Liu, R. Li and Y. Qiu. 2020a. Identification of a novel planthopper resistance gene from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). *Crop J.* 8: 1057–1070.
- Yang, M., W. He, Y. Li, J. Qiu, F. Liu, R. Li and Y. Qiu. 2021. Effects of low levels of nitrogen or phosphorus provided in hydroponic culture on brown planthopper feeding and survival. *Int. J. Pest Manag.* 67: 89–98.
- Yang, S., Y. Bao, C. Chen, M. Lu, W. Liu and S. Hong. 2020b. Analysis of atmospheric circulation situation and source areas for brown planthopper immigration to Korea: a case study. *Ecosphere* 11: e03079.
- Yuexiong, Z., Q. Gang, M. Qianqian, W. Minyi, Y. Xinghai, M. Zengfeng, L. Haifu, L. Chi, L. Zhenjing, L. Fang, H. Dahui and L. Rongbai. 2020. Identification of major locus *Bph35* resistance to brown planthopper in rice. *Rice Sci.* 27: 237–245.
- Zhao, Y., G. Huang and W. Zhang. 2019. Mutations in *NlnR1* affect normal growth and lifespan in the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 115: 103246.
- Zheng, W.J., Y. Wang, L.L. Wang, Z.B. Ma, J.M. Zhao, P. Wang, L.X. Zhang, Z.H. Liu and X.C. Lu. 2016. Genetic mapping and molecular marker development for *Pi65(t)*, a novel broad-spectrum resistance gene to rice blast using next-generation sequencing. *Theor. Appl. Genet.* 129: 1035–1044.
- Zong, Y., Y. Wang, C. Li, R. Zhang, K. Chen, Y. Ran, J.L. Qiu, D. Wang and C. Gao. 2017. Precise base editing in rice, wheat and maize with a Cas9-cytidine deaminase fusion. *Nat. Biotechnol.* 35: 438–440.