

ชีววิทยาและพฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

Biology and mating behavior of the brown planthopper

ฐานัน ณ พัทลุง^{1*}

Thanat Na Phatthalung^{1*}

¹ สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ศูนย์รังสิต ปทุมธานี 12120

¹ Department of Biotechnology, Faculty of Science and Technology, Thammasat University, Rangsit Campus, Pathum Thani 12120

บทคัดย่อ: เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นแมลงศัตรูข้าวที่มีความสำคัญในกระบวนการปลูกข้าวระบบนาชลประทานของประเทศไทย เนื่องจากเป็นแมลงที่มีการอพยพเคลื่อนย้ายในระหว่างฤดูและสิ้นสุดการปลูกข้าว เพื่อหาแหล่งอาหารและถิ่นที่อยู่ในการดำรงเผ่าพันธุ์ เมื่อมีการเพิ่มจำนวนประชากรในปริมาณมากจะส่งผลให้ผลผลิตถูกทำลายได้รับความเสียหายทั้งทางตรงและทางอ้อม พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของแมลงมีบทบาทสำคัญต่อรูปแบบการแพร่ระบาดของแมลงภายใต้อิทธิพลของปฏิสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยทางกายภาพ ปัจจัยทางชีวภาพ และปัจจัยทางเคมี พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลประกอบด้วยขั้นตอน ดังนี้ 1) การเคลื่อนที่ของแมลงเพื่อตอบสนองต่อสิ่งเร้า; 2) พฤติกรรมการเกี้ยวพาราสีและการสื่อสารด้วยสัญญาณเสียงในการเรียกหาคู่; 3) การเคาะสัมผัสและการจัดตำแหน่งทางเพศเพื่อเตรียมความพร้อมในการผสมพันธุ์; 4) ความพยายามในการผสมพันธุ์และปลดปล่อยพฤติกรรมตามสัญญาณ; 5) การผสมพันธุ์และการลดความล้มเหลวในการผสมพันธุ์; 6) ความสำเร็จของการผสมพันธุ์; 7) การยุติการผสมพันธุ์ การผลออก และความพยายามขยายระยะเวลาการผสมพันธุ์ และ 8) พฤติกรรมการเลือกตำแหน่งและการวางไข่บนพืชอาศัย ตามลำดับ ดังนั้นความเข้าใจเกี่ยวกับพฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลจะมีประโยชน์อย่างยิ่งต่อการกำหนดยุทธศาสตร์และแนวทางปฏิบัติเพื่อการบริหารจัดการศัตรูพืชและการอารักขาพืชอย่างมีประสิทธิภาพและเกิดประสิทธิผลสูงส่งอย่างยั่งยืน ตลอดจนมีความสอดคล้องกับระบบนิเวศวิทยาของแมลง ระบบนิเวศเกษตร และระบบเกษตรกรรมยั่งยืน

คำสำคัญ: เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล; พฤติกรรมการผสมพันธุ์; พฤติกรรมการเกี้ยวพาราสี; สัญญาณเสียง; การวางไข่

ABSTRACT: The brown planthopper (BPH) is a significant pest in irrigated rice cultivation in Thailand, representing migrated insect vectors at the start and end of the rice-growing season to find food sources and natural habitats for population increase, leading to direct and indirect crop destruction. Insect mating behavior plays a key role in spreading patterns, influencing physical, biological, and chemical interaction factors. Mating behaviors include 1) insect movement in response to stimuli; 2) courtship song and acoustic signal communication dating behavior; 3) physiological tapping and sexual positioning for mating preparation; 4) attempted copulation and instinctual behavior release; 5) copulation and reduced mating failures; 6) mating success; 7) mating prevention, abandonment, and attempts to increase mating; and 8) positioning behavior and egg-laying on host plants, respectively. Therefore, understanding BPH mating behaviors should benefit strategic planning and guidelines for achieving the most efficient and sustainable pest management and plant protection consistent with insect ecology, agroecosystem and sustainable agriculture.

Keywords: brown planthopper; mating behaviors; courtship behavior; acoustic signals; oviposition

* Corresponding author: naphatthalung_thanat@hotmail.com

Received: date; May 5, 2021 Accepted: date; July 19, 2021 Published: date; December 29, 2021

บทนำ

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นแมลงศัตรูข้าวที่สำคัญที่สุดของกระบวนการปลูกข้าวในระบบนาชลประทาน (irrigated rice field) ในบริเวณพื้นที่ราบภาคกลางและภาคเหนือตอนล่างของประเทศไทยรวมทั้งพื้นที่ปลูกข้าวเอเชียอื่น ๆ ครอบคลุมพื้นที่บริเวณเขตอบอุ่น เขตกึ่งร้อน และเขตร้อน ตั้งแต่เอเชียใต้จนถึงเอเชียตะวันออก (Na Phatthalung and Tangkananond, 2017) แม้ว่าจะมีการปรับปรุงพันธุ์ข้าวเพื่อให้มีความต้านทานต่อแมลงอย่างต่อเนื่อง แต่ไม่สามารถที่จะหยุดยั้งการแพร่ระบาดได้ เนื่องจากเป็นแมลงที่มีการอพยพย้ายที่ (displacement) ในระหว่างฤดูและสิ้นฤดูการปลูกข้าว จึงสามารถรวมตัวเพื่อการขยายพันธุ์และแพร่ระบาดไปได้อย่างกว้างขวางและรวดเร็ว สิ่งมีชีวิตแต่ละชนิดเมื่อเจริญเติบโตเข้าสู่ระยะวัยเจริญพันธุ์ (reproductive age) จะเริ่มกระบวนการสืบพันธุ์เพื่อผลิตลูกหลานและดำรงเผ่าพันธุ์ต่อไป พฤติกรรมดังกล่าวนี้เป็นสาเหตุสำคัญในการสืบพันธุ์ที่อาศัยปัจจัยทางกายภาพ ชีวภาพ และเคมี รวมทั้งการปรับตัวของสิ่งมีชีวิตทางด้านรูปร่างและพฤติกรรม ดังนั้นบทความวิชาการฉบับนี้จึงมุ่งเน้นอธิบายข้อมูลชีววิทยาและพฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล ซึ่งจะเป็นข้อมูลพื้นฐานสำคัญสำหรับการศึกษารูปแบบและพฤติกรรมของแมลงเพื่อการดำรงเผ่าพันธุ์ การประเมินการอพยพเข้าและการอพยพออกทั้งในช่วงระยะสั้นและระยะยาว อัตราการเกิดและอัตราการตาย ความสามารถในการอยู่รอดและการเปลี่ยนแปลงประชากรแมลง เพื่อเป็นกำลังทางชีววิทยาในการระบาดและการแพร่กระจายของประชากรแมลง รวมทั้งการประยุกต์ใช้องค์ความรู้เพื่อการวางแผนยุทธศาสตร์ในการบริหารจัดการด้านการอารักขาข้าวในทุกระดับอย่างเป็นรูปธรรมที่ยั่งยืน

1. เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล มีชื่อสามัญว่า brown planthopper (BPH) (หรือ brown-backed rice plant hopper และ Asian rice brown planthopper) และมีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Nilaparvata lugens* (Stål, 1854) จัดเป็นแมลงศัตรูข้าว (rice insect pests) กลุ่มแมลงที่กินพืชสดเป็นอาหาร (phytophagy หรือ herbivory หรือ phytophagous insects) จำพวกดูดกินน้ำเลี้ยง (juice sucker หรือ sap-feeding pests) ที่มีปากแบบเจาะดูด (piercing-sucking mouthparts) (Jung and Im, 2005) ชาวนาไทยภาคกลางบริเวณลุ่มแม่น้ำเจ้าพระยามักจะเรียกว่า “เพลี้ยกระโดด เพลี้ยจักจั่น เพลี้ยจักจั่นสีน้ำตาล เพลี้ยจักจั่นสีเทา เพลี้ยหลุม และเพลี้ย” และมีชื่อเรียกในภาษาท้องถิ่นว่า bena perang (มาเลเซีย) (Hashim, 1989), wereng batang coklat หรือ wereng padi coklat (WCK) (อินโดนีเซีย) (Chaerani et al., 2016) และ Tobiiro-unka (ญี่ปุ่น) (Wada and Munakata, 1967) เป็นต้น

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นแมลงที่อยู่ในอันดับ (order) Hemiptera ซึ่งเป็นอันดับเดียวกับเพลี้ยชนิดต่าง ๆ ได้แก่ เพลี้ยกระโดด (planthopper) เพลี้ยจักจั่น (leafhopper) แมลงหวีขาว (whitefly) และเพลี้ยแป้ง (mealybug) เป็นต้น และอยู่ในวงศ์ (family) Delphacidae ซึ่งจัดเป็นกลุ่มแมลงที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ โดยลักษณะที่สำคัญของเพลี้ยในวงศ์นี้ คือ ที่ปลายของแข้งขาหลัง (hind tibia) ตำแหน่งปล้องที่ 3 ต่อกับปล้องที่ 4 จะมีหนามแข็งที่เคลื่อนไหวได้ (mobile spur) ยื่นออกมา และด้านตรงข้ามกับหนามแข็งจะมีหนามเล็ก ๆ (small spur) (Capinera, 2008; Burrows, 2010) ลักษณะของขาแมลงนี้มีบทบาทสำคัญต่อการกระตุ้น (excitation) การรับรู้ของแมลงในระหว่างผสมพันธุ์ โดยแมลงตัวเต็มวัยเพศผู้จะใช้ขาเคาะ (tapping) บริเวณลำตัวเพศเมียในตำแหน่งที่เหมาะสม ซึ่งความพร้อมในการผสมพันธุ์ของแมลงนั้นสัมพันธ์กับระยะการเจริญเติบโตที่มีการเจริญพันธุ์สมบูรณ์เต็มที่ (sexual maturity) ทั้งนี้ลักษณะการสืบพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นแบบอาศัยเพศ โดยแมลงตัวเต็มวัยเพศเมียเมื่อได้รับการผสมพันธุ์จากแมลงตัวเต็มวัยเพศผู้แล้วจะออกไข่เป็นไข่ (oviparous) และวางไข่เป็นฟองเดี่ยว (single egg) หรือเป็นกลุ่ม (egg mass) ตามบริเวณแผ่นใบและกาบใบของต้นข้าว

1.1 ระบบสืบพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล (BPH reproductive system)

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นแมลงที่มีศักยภาพทางชีวภาพ (biotic potential) ซึ่งเป็นความสามารถในการขยายพันธุ์ภายใต้สภาวะแวดล้อมที่เหมาะสม โดยเป็นแมลงที่มีเพศแยก มีการปฏิสนธิภายใน (internal fertilization) และออกไข่เป็นไข่ อวัยวะสืบพันธุ์ของแมลงมักพบบริเวณส่วนท้อง (Figure 1) ซึ่งอวัยวะสืบพันธุ์เพศผู้ไม่สามารถมองเห็นได้ชัดเจนเหมือนอวัยวะสืบพันธุ์เพศเมีย แมลง

เพศผู้จะผลิตอสุจิจากอัณฑะ (testis, T) ที่มีจำนวน 1 คู่ อัณฑะแต่ละข้างถูกห่อหุ้มด้วยเยื่อบาง ๆ (sheath หรือ peritoneal sheath) (Pham et al., 2005) ภายในมีหลอดสร้างอสุจิ (sperm tubes) ขนาดเล็กจำนวนมาก ซึ่งส่วนปลายของหลอดสร้างอสุจิจะทำหน้าที่ผลิตอสุจิ จากนั้นจึงลำเลียงไปยังท่อนำอสุจิ (vas efferens, VE) ซึ่งเป็นท่อที่เชื่อมกับหลอดสร้างอสุจิ ทำหน้าที่รองรับอสุจิที่มีการพัฒนาเจริญเติบโตเต็มที่แล้ว และท่อนำอสุจิรวม (vas deferens, VD) ซึ่งทำหน้าที่บีบไล่เพื่อลำเลียงอสุจิมาเก็บไว้ที่ต่อมสร้างน้ำเลี้ยงอสุจิ (seminal vesicle, SV) ตามลำดับ (Ge et al., 2016) แผลงเพศผู้จะหลั่งอสุจิที่เก็บไว้ผ่านท่อฉีคอสุจิ (ejaculatory duct, ED) ที่มีลักษณะเป็นท่อรวม ซึ่งเกิดจากการบรรจบกันของท่อรวมอสุจิแต่ละท่อ พร้อมกับการทำงานร่วมของต่อมเสริมพิเศษหรือต่อมเกือกุลเพศในแมลงเพศผู้ [accessory glands (AG) หรือ mushroom glands] ทำหน้าที่ผลิตสารอาหารเลี้ยงอสุจิและผลิตสารเหนียว (เมือก) สำหรับหล่อลื่นอสุจิ แล้วจึงถูกลำเลียงผ่านอวัยวะสืบพันธุ์เพศผู้ (penis หรือ aedeagus) ทางรูเปิดอวัยวะเพศ (gonopore) เพื่อผสมกับไข่ของแมลงเพศเมีย (Ge et al., 2019)

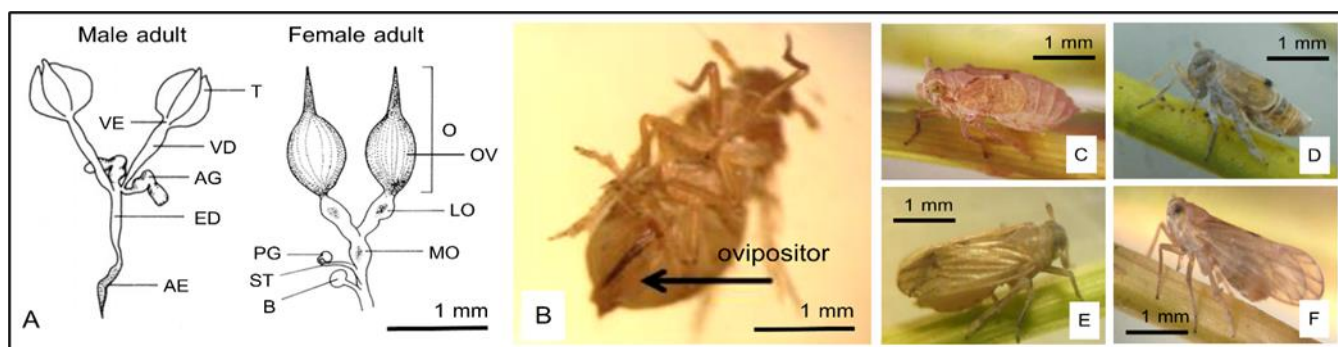


Figure 1 The reproductive organs of adult BPH (*N. lugens*) (A) The internal reproductive organs of male and female adults, (B) Ovipositor organ of female adult, the wing dimorphism of BPH-adult stages: the short-winged (SW) brachypterous form of female (C) and male (D), and the long-winged (LW) macropterous form of female (E) and male (F), respectively [Abbreviations: AG = accessory gland; AE = aedeagus; ED = ejaculatory duct; T = testicular tubule; VD = vas deferens; VE = vas efferens; B = bursa copulatrix; LO = lateral oviduct; MO = median oviduct; O = ovary; OV = ovarioles; PG = pouched gland; ST = spermatheca; Figure A was modified and reproduced from Mochida and Okada (1979)]

อสุจิที่หลั่งออกมาจะผ่านช่องคลอด (vagina หรือ genital chamber) ของเพศเมีย และผสมกับเซลล์ไข่ที่ผลิตขึ้นจากรังไข่ (ovary, O) ตรงบริเวณท่อนำไข่ (oviduct) โดยรังไข่มีจำนวน 1 คู่ วางขนานไปกับความยาวลำตัวข้างละ 1 อัน ประกอบด้วยรังไข่ย่อย ๆ (ovarioles, OV) จำนวนมาก ทำหน้าที่สร้างเซลล์ไข่ (oogenesis) (Zhang et al., 2015) ทั้งนี้บริเวณส่วนปลายของท่อไข่แต่ละท่อนี้มีลักษณะเรียวยาวคล้ายเส้นด้าย เรียกว่า เทอร์มินัลฟิลาเมนต์ (terminal filament) ที่กระจุกรวมกันเป็นส่วนปลายของรังไข่ เรียกว่า ซัสเพนซอรี ลิกกาเมนต์ (suspensory ligament) ส่วนฐานของท่อไข่ เรียกว่า เพดดิเคิล (pedicel) และแต่ละท่อจะรวมกันเรียกว่า เคลิกซ์ (calyx) ไข่ที่ถูกผลิตภายในท่อไข่แต่ละท่อนั้นส่วนด้านบนจะเป็นไข่ที่ผลิตใหม่ (immature eggs) และด้านล่างจะเป็นไข่ที่สุก (mature eggs) ซึ่งจะเคลื่อนออกทางส่วนฐานของท่อไข่และส่งผ่านไปยังส่วนเคลิกซ์ ซึ่งเชื่อมต่อกับท่อนำไข่ที่มีลักษณะเป็นรูปตัววาย (Y-shape) ที่ประกอบด้วยท่อนำไข่ด้านข้าง (lateral oviduct, LO) จำนวน 2 ท่อ โดยรังไข่แต่ละข้างจะมีท่อนำไข่ด้านข้างเพียง 1 ท่อ ทำหน้าที่เคลื่อนย้ายไข่ที่สุกแล้วจากรังไข่แต่ละข้างมารวมกันที่ท่อนำไข่รวมหรือท่อกกลาง (median oviduct หรือ common oviduct) และเคลื่อนออกผ่านช่องคลอด ซึ่งเป็นส่วนขยายของท่อนำไข่รวมที่เป็นถุงเบอร์ชาคอปูลาทริกซ์ (bursa copulatrix) ทำหน้าที่เป็นตัวรับอวัยวะสืบพันธุ์ในแมลงเพศเมีย จากนั้นจะเคลื่อนผ่านทางรูเปิดอวัยวะเพศ ตามลำดับ (Noda et al., 2008; Zhu et al., 2017)

แมลงเพศเมียจะมีถุงเก็บอสุจิ (spermatheca, ST) เพื่อเก็บอสุจิเป็นระยะเวลาสั้น ๆ ทำให้ประหยัดอสุจิและช่วยลดความเสี่ยงต่อการสูญเสียอสุจิและเพิ่มประสิทธิภาพของการปฏิสนธิ โดยอสุจิจะถูกปลดปล่อยออกจากถุงเพื่อผสมกับเซลล์ไข่ เมื่อเซลล์ไข่เจริญเต็มที่

พร้อมรับการผสมพันธุ์ (Pascini and Martins, 2017) บริเวณส่วนปลายของถุงเก็บอสุจิจะมีต่อมขนาดเล็กเพื่อผลิตน้ำเลี้ยงอสุจิให้มีชีวิต ยืดยาวสำหรับการผสมพันธุ์ (spermathecal gland หรือ poached gland) ซึ่งจะถูกส่งผ่านท่อน้ำเลี้ยงอสุจิ (spermathecal duct) ไปผสมกับไข่ และจะเคลื่อนตัวผ่านท่อนำไข่ก่อนที่จะเคลื่อนไปยังอวัยวะวางไข่ (ovipositor) ของเพศเมียผ่านทางช่องคลอดนั้น ทั้งนี้การเคลื่อนตัวของไข่ผ่านท่อนำไข่จะกระตุ้นให้แมลงหลังฮอริโมนที่ช่วยควบคุมการทำงานของท่อที่อยู่ภายในถุงเก็บอสุจินั้น ทำให้อสุจิที่อยู่ภายในถุงถูกปลดปล่อยออกสู่ภายนอกในปริมาณที่เหมาะสม อวัยวะวางไข่ของเพศเมีย ประกอบด้วยอวัยวะแผ่นแข็ง เรียกว่า valvulae (VL) จำนวน 3 คู่ประกบกัน และอวัยวะทรงแบน เรียกว่า valvifers (VLF) จำนวน 2 คู่ ทำหน้าที่เป็นแผ่นฐานรวม โดยอวัยวะแผ่นแข็งคู่ที่หนึ่ง (1st-VL) อยู่ทางด้านล่างของปล้องท้องปล้องที่ 8 (8th segment) ที่ติดกับอวัยวะทรงแบนคู่ที่หนึ่ง (1st-VLF) และอวัยวะแผ่นแข็งคู่ที่สอง (2nd-VL) และคู่ที่สาม (3rd-VL) จะอยู่ทางด้านล่างของปล้องท้องปล้องที่ 9 (9th segment) ที่ติดกับอวัยวะทรงแบนคู่ที่สอง (2nd-VLF) ตามลำดับ ทั้งนี้ไข่ของแมลงจะถูกห่อหุ้มด้วยสารที่มีลักษณะเหนียวซึ่งหลังจากต่อมเสริมพิเศษหรือต่อมเก็บอสุจิในเพศเมีย (AG หรือ collectorial gland หรือ cement gland) ที่มีลักษณะเป็นถุงยาว จำนวน 1 คู่ ซึ่งอยู่ใต้ถุงเก็บอสุจิ โดยสารเหนียวที่หลังมานี้ จะทำหน้าที่ปกป้องไข่และยึดไข่ให้เป็นกลุ่มก่อนบวสตัววางไข่ (Lou et al., 2019)

1.2 พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นระบบที่เพศใดเพศหนึ่งสามารถผสมพันธุ์และอยู่ร่วมกับต่างเพศได้หลายตัว (polygamy) ภายในระยะเวลาอันสั้น ทั้งนี้เพศผู้ 1 ตัว สามารถผสมพันธุ์กับเพศเมียได้หลายตัว (polygyny) และในทางกลับกันแมลงเพศเมีย 1 ตัว สามารถผสมพันธุ์กับเพศผู้ได้หลายตัว (polyandry) (Gowaty, 2012) รูปแบบการผสมพันธุ์ของแมลงในลักษณะนี้แมลงเพศผู้จะได้รับประโยชน์จากการถ่ายโอนอสุจิไปยังเพศเมียจำนวนมาก (Wiklund, 2003) และในขณะเดียวกันนั้นแมลงเพศเมียจะได้รับประโยชน์จากการเลือกคู่ผสมพันธุ์ และสามารถเพิ่มความหลากหลายทางพันธุกรรมของประชากรแมลงในรุ่นถัดไปด้วยการเลือกใช้อสุจิที่เพศผู้หลั่งออกมา (Wedell, 2003) และเพศเมียจะไม่สนใจเพศผู้ที่เพิ่งผสมพันธุ์เสร็จสิ้นกับเพศเมียตัวอื่น เนื่องจากมีปริมาณอสุจิเหลือไม่เพียงพอในการผสมพันธุ์ครั้งใหม่ทันที (Qvarnström and Forsgren, 1998) แมลงเพศผู้ที่มีคู่ผสมพันธุ์หลายตัวมักมีแนวโน้มในการเพิ่มประสิทธิภาพของการผสมพันธุ์ ซึ่งเป็นการตอบสนองต่อสิ่งเร้าภายนอก (external stimulus) และสิ่งเร้าภายใน (internal stimulus) ทั้งด้านปัจจัยทางกายภาพ ชีวภาพ และเคมี (Zhang et al., 2018) โดยเพศผู้จะลดพฤติกรรมทางเพศ เมื่อต้องผสมพันธุ์กับเพศเมียที่เคยผ่านการผสมพันธุ์มาก่อน (McNamara and Elgar, 2008) โดยทั่วไปแมลงเพศเมียจะเลือกผสมพันธุ์กับเพศผู้ที่อยู่ในลำดับทางสังคมสูงสุด คือ เพศผู้คู่ผสมพันธุ์นั้นสามารถต่อสู้ชนะคู่แข่งได้ ซึ่งเป็นพฤติกรรมการจูงใจของเพศผู้ (persuasion) เพื่อเกลี้ยกล่อมหรือลดพฤติกรรมการขัดขืนทางเพศของเพศเมีย (reluctance) ให้ยินยอมในการผสมพันธุ์ และในกรณีที่เพศผู้สามารถผสมพันธุ์ได้สำเร็จเพศผู้จะพยายามขยายระยะเวลาในการผสมพันธุ์ด้วยการสร้างสภาพบังคับให้เกิดขึ้นต่อเพศเมีย (male coercion) ทั้งพฤติกรรมทางตรงด้วยการใช้กำลังเพื่อรักษาสภาวะการสอดใส่อวัยวะสืบพันธุ์เข้าไปในรูเปิดอวัยวะสืบพันธุ์ของเพศเมีย (direct coercion หรือ intromission by genitalic force) และพฤติกรรมทางอ้อมด้วยการเบี่ยงเบนความสนใจหรือทำร้ายเพศเมีย (indirect coercion หรือ intromission by imposition) เพื่อให้สามารถผสมพันธุ์ได้อีกครั้ง (Eberhard, 2002)

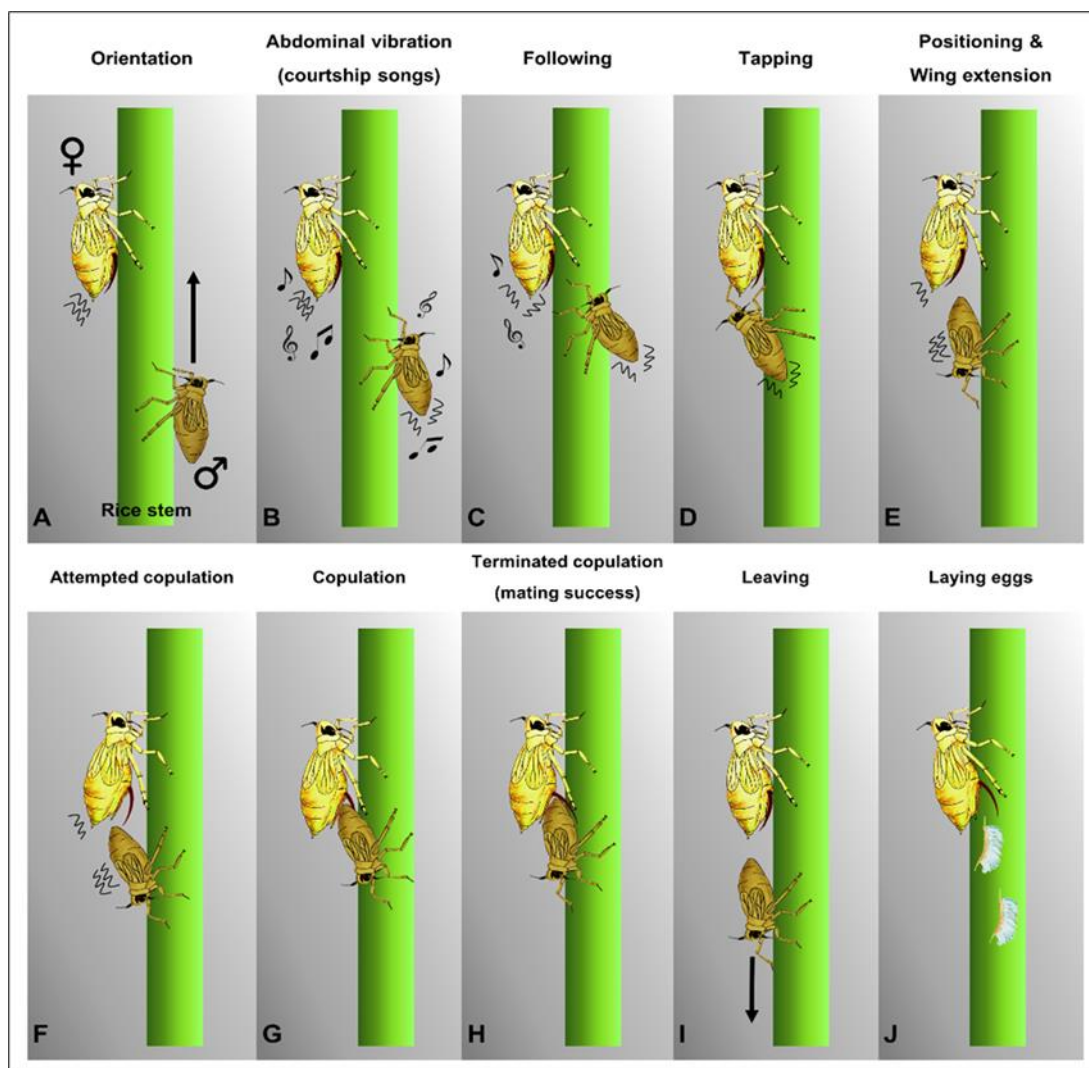


Figure 2 The process of mating behaviors of brown planthopper on rice plant includes a series of steps (A to J): (A) Orientation; (B) Abdominal vibration (courtship songs); (C) Following; (D) Tapping; (E) Positioning and wing extension; (F) Attempted copulation; (G) Copulation; (H) Terminated copulation (mating success); (I) Leaving; and (J) Laying eggs, respectively [Modified figures from Zhang et al. (2018), and Wang et al. (2020)]

รูปแบบการใช้ประโยชน์ของแมลงจากพฤติกรรมกรรมการผสมพันธุ์ดังกล่าวนี้ จัดเป็นพฤติกรรมทางสังคมของแมลง (insect social behavior) ที่มีปฏิสัมพันธ์กับนิเวศวิทยาและวิวัฒนาการ เนื่องจากเป็นพฤติกรรมกรรมการสืบพันธุ์ที่เฉพาะเจาะจงเพื่อการดำรงเผ่าพันธุ์ที่ทำให้เกิดสิ่งมีชีวิตรุ่นใหม่ที่มีลักษณะเหมือนพ่อแม่เพื่อทดแทนสิ่งมีชีวิตรุ่นเก่าที่ตายไป ดังนั้นการสืบพันธุ์จึงเป็นสมบัติที่สำคัญที่สุดของสิ่งมีชีวิต (Sakai and Ishida, 2001) พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล ประกอบด้วย 8 ขั้นตอนหลัก (Figure 2) ดังต่อไปนี้

1.2.1 พฤติกรรมการเคลื่อนที่

แมลงจะเคลื่อนที่ในลักษณะโอเรียนเตชัน (orientation) จัดเป็นพฤติกรรมที่มีมาแต่กำเนิด (inherited behavior หรือ innated behavior) ซึ่งเป็นรูปแบบการเคลื่อนที่เพื่อตอบสนองต่อสิ่งเร้าในทิศทางที่สัมพันธ์กับสิ่งเร้า โดยอาศัยหลักการสะท้อนกลับของเสียง (phonotaxis) ทำให้เกิดการวางตัวที่สอดคล้องและเหมาะสมกับสภาพแวดล้อมต่อพฤติกรรมที่แสดงออก แมลงเพศเมียที่พร้อมผสมพันธุ์จะเป็นฝ่ายส่งสัญญาณเสียงเพื่อสื่อสารถึงตำแหน่งที่อยู่และดึงดูดแมลงเพศผู้ให้เคลื่อนที่เข้ามาหา และแมลงเพศผู้จะ

ตอบสนองต่อสัญญาณเสียงที่ได้รับจากเพศเมียเป็นระยะ ๆ จนกว่าจะเคลื่อนที่มาถึงตำแหน่งที่เพศเมียอยู่ โดยแมลงจะมีการสื่อสารและตอบสนองต่อสัญญาณซึ่งกันและกันเพื่อให้ต่างฝ่ายต่างยอมรับและตัดสินใจในการเลือกคู่เพื่อผสมพันธุ์ (Figure 2A)

1.2.2 การทำเสียงเพื่อเกี้ยวพาราสี (courtship songs) และการติดตาม (following)

การเกี้ยวพาราสีจัดเป็นพฤติกรรมร่วมประโยชน์ของแมลง โดยแมลงเพศผู้และเพศเมียต่างใช้ประโยชน์จากพฤติกรรมและการตอบสนองต่อพฤติกรรมของแต่ละฝ่ายเพื่อบรรลุวัตถุประสงค์เดียวกัน ด้วยการสื่อสารระหว่างกันและกัน (insect communication) เพื่อให้แต่ละฝ่ายได้แนวทางในการตัดสินใจต่อการตอบสนอง ทำให้เกิดความกลมกลืนในการรื้อทางเพศ ซึ่งเป็นลักษณะของการมีปฏิสัมพันธ์ทางร่างกายที่จะช่วยสร้างการรับรู้และเพิ่มแรงกระตุ้นทางเพศ อันจะนำไปสู่การประสบความสำเร็จในการผสมพันธุ์ (Figure 2B and 2C) แมลงเพศผู้จะเคลื่อนเข้าหาเพศเมีย (male dancing, MD) เมื่อได้รับสัญญาณเสียง (acoustic signals) จากเพศเมีย ซึ่งเป็นสัญญาณเสียงในรูปแบบของการสั่นสะเทือนและเกิดเป็นคลื่นเสียงที่มีความถี่สูง [vibrational signals (VS) หรือ mate-location signals] จึงเรียกสัญญาณที่ส่งนี้ว่า สัญญาณเรียกหา (calling signals, CS) สัญญาณดังกล่าวนี้จัดเป็นการสื่อสารของสิ่งมีชีวิตชนิดพันธุ์เดียวกัน (intraspecific communication channel) (Tishechkin and Vedenina, 2016) ที่เป็นช่องทางการสื่อสารจำเพาะ (private channel) (Cocroft and Rodríguez, 2005) ต่อพฤติกรรมแบบกิริยาสนองฉับพลันต่อเนื่อง (chain of reflex) หรือสัญชาตญาณ ซึ่งเป็นพฤติกรรมที่ประกอบด้วยหน่วยการตอบสนองต่อสิ่งเร้าแบบฉับพลันหลายหน่วยที่มีความสัมพันธ์กันในการแสดงพฤติกรรม (Hoy, 1989)

สัญญาณเรียกหานี้เกิดจากอวัยวะที่สร้างสัญญาณพิเศษของแมลง (insect specialized signal-producing organ) จากกระบวนการทำงานร่วมกันของการแทรกส่วนของปากแมลงที่มีลักษณะเป็นท่อยาวปลายแหลม (stylet) เข้าไปในเนื้อเยื่อพืช และการสั่นสะเทือนของเยื่อทิมบาล (tymbal membrane) ภายในลำตัวส่วนช่องท้องของแมลง (abdomen) การสั่นสะเทือนของเยื่อทิมบาลเกิดจากการทำงานร่วมกันในลักษณะหดตัว (contraction) และคลายตัว (relaxation) ทำให้อากาศสามารถผ่านเข้าไปยังบริเวณส่วนอกปล้องใหญ่ของแมลง (pterothorax) ซึ่งเป็นกล้ามเนื้อตามยาวจากส่วนหัวถึงส่วนปลายท้อง (dorsal longitudinal muscles) กับบริเวณช่องท้องของเพศเมีย (female abdomen) ซึ่งเป็นกล้ามเนื้อที่ยึดตั้งแต่ด้านหลังถึงด้านท้อง (dorso-ventral muscles) ประกอบด้วย sclerotizing coxata และ petal-like sclerite ซึ่งยึดระหว่างส่วนบนกับส่วนล่างของลำตัวแมลง (dorso-ventral direction) โดยแผ่นแข็งบริเวณช่องท้อง (abdominal sclerite) เสียดสีกับส่วนบนของ coxata ทำให้เกิดแรงเสียดทาน (friction) ระหว่าง abdominal stridulating surface และ coxatal stridulating surface ทำให้ coxata เกิดการสั่นสะเทือน จึงเกิดการส่งสัญญาณเสียงจากการสั่นสะเทือนบริเวณช่องท้องของเพศเมีย [dorso-ventral abdominal variation (DVAV) หรือ female abdominal vibration (FAV)] (Yin et al., 1989) ทั้งนี้สัญญาณ FAV จากแมลงเพศเมีย เป็นสัญญาณมอดูเลตชนิดเปลี่ยนความสูงของคลื่นนำ (amplitude modulated waves) ซึ่งเป็นการรวมสัญญาณเรียกหาของแมลงที่เกิดจากการเสียดสีของอวัยวะ (stridulation) กับสัญญาณคลื่นนำ (carrier wave) ที่เรียกว่า stridulatory sound ซึ่งเป็นชนิด quasiperiodic sinusoid ทำให้สามารถถ่ายทอดสัญญาณผลดังกล่าวไปยังเป้าหมายได้ในระยะทางที่ไกลด้วยการสั่นสะเทือนผ่านไปยังเนื้อเยื่อพืชซึ่งทำหน้าที่เป็นสื่อกลาง (plant-borne vibrational signals หรือ substrate-transmitted acoustic signals) (Virant-Doberlet and Cokl, 2004) โดยสัญญาณที่เกิดขึ้นนี้สามารถเดินทางได้ในระยะทางประมาณ 80 ซม. (Ichikawa, 1976)

แมลงเพศผู้สามารถรับรู้และเข้าใจสัญญาณเรียกหาของเพศเมียได้ (mate recognition) โดยเพศผู้จะตอบสนองด้วยการกางปีก (wing extension) และกระพือปีกขึ้นลง (flapping wing) ในรูปแบบสัญญาณพัลส์ (sound pulses) ซึ่งเป็นระบบของสัญญาณในระดับสูงและต่ำสลับกัน จึงทำให้การเปลี่ยนระดับสัญญาณการขยับปีกของแมลงเพศผู้มีความไม่ต่อเนื่องกัน (discrete pulse signal) และเรียกกลไกการตอบสนองต่อสัญญาณเพื่อหาคู่ด้วยการขยับปีกนี้ว่า click mechanism (Claridge, 1985) โดยทั่วไปสัญญาณการสั่นสะเทือนที่ผลิตโดยแมลงหลายชนิดหรือในกรณีเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลจะไม่สามารถได้ยินโดยหูของมนุษย์ เพราะเป็นเสียงที่มีความถี่ต่ำ (low frequency) และถูกส่งผ่านพื้นผิวเนื้อเยื่อพืชไม่ใช่ผ่านทางอากาศ (Goula, 2008) จากการรายงานของ Yin et al. (1989) พบว่า ความถี่การซ้ำของพัลส์ (pulse repetition frequency, PRF) จากสัญญาณพัลส์ที่แมลงเพศผู้สร้างขึ้นเพื่อตอบสนองต่อสัญญาณจากเพศเมียมี 2 ประเภท ได้แก่ (1) สัญญาณเริ่มต้น (beginning, 3-10 sound pulses) และสัญญาณต่อเนื่องในระยะเริ่มต้นและระยะ

สิ้นสุด และ (2) สัญญาณระยะสิ้นสุด (end, 2-3 sound pulses) โดยมีค่าเฉลี่ยของจังหวะเสียง (sound rhythm period, T_0) ในรูปคลื่นสัญญาณ (signal waveform) ที่ระดับ 4-6 และ 0.5-0.7 วินาทีในวินาที ตามลำดับ จากผลการทดลองดังกล่าวจะใช้ Fast Fourier Transform (FFT) ซึ่งหมายถึง อัลกอริทึมที่ใช้ในการคำนวณ Discrete Fourier Transform (DFT) เพื่อประเมินความถี่ของ quasiperiodic sinusoid พบว่า ความถี่ที่มีกำลังสูงสุด คือ ความถี่การสั่นสะเทือนหลัก (main vibration frequency) โดยสัญญาณจากเพศเมียและเพศผู้อยู่ที่ระดับ 196.4-333.9 และ 209-388.7 เฮิร์ตซ์ (Hz) ตามลำดับ

แมลงเพศเมียจะปล่อยสัญญาณเพื่อเรียกหาคู่ออกมาเป็นระยะ ๆ (intermittent vibrational signals) ซึ่งมีลักษณะจำเพาะในเพศเมียแต่ละชนิด (female signals หรือ species-specific substrate vibrations) (Ichikawa, 1976) สัญญาณเสียงที่เพศเมียปล่อยออกมาจะมีจังหวะที่แน่นอน (stable pitch period modes) ในขณะที่สัญญาณที่ปล่อยออกมาจากเพศผู้จะมีจังหวะไม่แน่นอน (unstable pitch period modes) เพศผู้จะหยุดเคลื่อนที่เมื่อเพศเมียหยุดปล่อยสัญญาณดังกล่าว และเมื่อเพศเมียปล่อยสัญญาณออกมา แมลงเพศผู้จะเกิดการแข่งขันระหว่างกัน (male-male competition) หรือพยายามเข้าหาเพศเมีย (Claridge et al., 1984) ด้วยการตอบสนองสัญญาณจากเพศเมียในการผสมพันธุ์ (aggressive signals, AS) จนสามารถเคลื่อนที่ไปผสมพันธุ์กับเพศเมีย (male arrival, MA) โดยอาศัยอวัยวะรับสัญญาณบริเวณขาแมลง (tibia) ที่เรียกว่า sub-genaal organs หรือ insect hearing organs จนสามารถผสมพันธุ์ได้สำเร็จ (successful mating, SM) (Greenfield, 2016) และจากการศึกษาของ Ichikawa (1982) พบว่า ความถี่ของสัญญาณ VS จากแมลงเพศเมียนั้น ส่งผลต่อพฤติกรรมการตอบสนองต่อความถี่สัญญาณดังกล่าวของแมลงเพศผู้ปีกสั้น (brachypterous form) และปีกยาว (macropterous form) ในการตอบสนองต่อความถี่ของสัญญาณ CS ที่ระดับ 96.9 ± 23.9 และ 141.6 ± 23.3 วินาที ตามลำดับ และความถี่ AS ที่ระดับ 676.7 ± 165.1 และ 627.2 ± 163.1 วินาที ตามลำดับ

พฤติกรรมดังกล่าวนี้เป็นความสำเร็จของขั้นตอนการพึ่งพาซึ่งกันและกันระหว่างสิ่งมีชีวิตและสิ่งแวดล้อม โดยทั่วไปรูปแบบของการถ่ายทอดสัญญาณในขั้นตอนการผสมพันธุ์นั้นประกอบด้วย ผู้ส่งสัญญาณ (signalers) ผู้รับสัญญาณ (receivers) และสัญญาณ (signals) ตามลำดับ ซึ่งแสดงออกในรูปแบบต่าง ๆ อาจเป็นการสื่อสารที่ใช้สัญญาณหลายแบบผสมกันทั้งรูปแบบรวม เช่น สัญญาณการสั่นสะเทือน (vibrational signals) ร่วมกับสัญญาณกลอื่น ๆ (mechanical signals) หรือใช้สัญญาณการสั่นสะเทือนอย่างเดียวในระดับ 80% และ 74% ตามลำดับ (Cocroft and Rodriguez, 2005) รูปแบบการถ่ายทอดสัญญาณดังกล่าวของแมลงทั่วไปและเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลนั้นสามารถเกิดขึ้นได้ในช่วงวินาทีถึงนาที่ โดยประสิทธิภาพถ่ายทอดความถี่สัญญาณจะอยู่ในช่วงระดับ 5-30 เฮิร์ตซ์ และเมื่อมีการเพิ่มระดับความเร็วลมจะทำให้สามารถขยายความถี่สัญญาณได้เพิ่มขึ้นถึงระดับ 200 เฮิร์ตซ์ (Barth et al., 1988) ซึ่งสามารถถ่ายทอดสัญญาณได้ในระยะใกล้ (short-distance transmission) ช่วงระยะ 0.30-2 เมตร (Henry and Wells, 1990) หรือระยะไกล (long-distance transmission) ช่วงระยะ 2-4 เมตร (McVean and Field, 1996) เมื่อผ่านการสั่นสะเทือนของเนื้อเยื่อพืชซึ่งเป็นตัวกรองสัญญาณ และถ่ายทอดสัญญาณที่สำคัญจากบริเวณเดียวกันหรือต่างบริเวณทั้งพืชชนิดเดียวกันหรือต่างชนิด เป็นต้น ซึ่งสามารถตรวจจับสัญญาณได้อย่างชัดเจนบริเวณก้านใบ (leaf petioles) และลำต้นอ่อนของพืช เนื่องจากเป็นส่วนของพืชที่มีลักษณะอวบน้ำและอยู่ใกล้ระดับน้ำ เป็นต้น (Magal et al., 2000)

1.2.3 การเคาะสัมผัส (tapping) การจัดตำแหน่งทางเพศ (sexual position) และการกางปีก (wing extension)

แมลงทั้งเพศผู้และเพศเมียจะสื่อสารและตอบสนองต่อสัญญาณเสียงระหว่างกัน ซึ่งเกิดจากการเสียดสีของอวัยวะร่างกายและถ่ายทอดสัญญาณผ่านตัวกลาง โดยสัญญาณ FAV จากเพศเมีย จะกระตุ้นให้เพศผู้ตอบสนองด้วยการประสานงานร่วมกัน (synchronous pattern) ในรูปแบบการสั่นของกล้ามเนื้อ (muscle vibration) บริเวณเยื่อทึบกล้ามเนื้อในลำตัวส่วนช่องท้อง (Ishii and Ichikawa, 1975) และการกางปีกและขยับปีกขึ้นลง (wing movement) พร้อมกับใช้ส่วนของขาหน้ายึดเกาะต้นพืช และใช้ขาหลังสัมผัสและเคาะเป็นจังหวะที่ช่องท้องของเพศเมียเพื่อกระตุ้นการรับรู้ของเพศเมียในการผสมพันธุ์ (Shen et al., 2019) (Figure 2D and 2E) โดยทั่วไปขาของแมลงมีลักษณะเป็นข้อปล้องยึดติดต่อกันด้วย intersegmental membrane ได้แก่ (1) ขาปล้องแรกหรือฐานขาที่ยึดติดกับส่วนอก (coxa หรือ coxae) โดยระหว่างขาปล้องแรกและขาปล้องที่สองจะมีข้อต่อเชื่อมต่อกันขนาดเล็ก (trochanter) (Long et al., 2012) (2) ขาปล้องที่สองหรือต้นขา (femur) จะมีขนาดยาว ใหญ่ และแข็งแรงที่สุด และมีปุ่มขนาดเล็กเรียงกันเป็นแถว (stridulatory pegs) (3) ขาปล้องที่สามหรือหน้าแข้ง (tibia) จะต่อกับขาปล้องที่สี่หรือฝ่าเท้า (tarsi หรือ tarsus) มักจะมีหนามแข็งที่

เคลื่อนไหวได้ยื่นออกมา และด้านตรงข้ามกับหนามแข็งจะมีหนามเล็ก ๆ และ (4) ขาปล้องที่สี่จะเป็นชุดของปล้องขา (tarsal formulation) ที่ประกอบด้วยปล้องขาย่อยเรียงกันเป็นแถว (tarsomere หรือ leg segment) จำนวน 3 ปล้อง ตามลำดับ

กล้ามเนื้อต้นขาและหน้าแข้งของแมลงนี้จะทำงานร่วมกัน (femur-tibia joints) ซึ่งบริเวณนี้จะมีอวัยวะรับสัมผัสที่สำคัญ ได้แก่ (1) รูรับความรู้สึก (campaniform sensilla) ทำหน้าที่เป็นตัวรับความรู้สึกต่อสิ่งเร้าทางกลภายนอก (mechanoreceptor) และ สิ่งเร้าทางกลภายใน (proprioceptor) จากการเคลื่อนไหวของกล้ามเนื้อ และ (2) อวัยวะรับความรู้สึกที่กระจายทั่วลำตัวแมลง (chordotonal organ) ทำหน้าที่เป็นตัวรับยืดหยุ่น (stretch receptor) และประสานงานเกี่ยวกับการเคลื่อนไหวของลำตัวแมลง ดังนั้น กล้ามเนื้อส่วนขาแมลงจึงมีความสำคัญในการรับสัญญาณเรียกหา (acoustic signal receptor หรือ vibration receptor) เพื่อช่วยในการรับรู้ตำแหน่งและการมาถึงของกลุ่มผสมพันธุ์ และช่วยในการวางตำแหน่งของลำตัวแมลงให้เหมาะสมต่อการผสมพันธุ์ (Ausborn et al., 2005; Fu et al., 2012; Wang et al. 2019)

1.2.4 การพยายามผสมพันธุ์ (attempted copulation)

เมื่อแมลงเพศเมียได้รับสัญญาณการผสมพันธุ์นั้นมิได้หมายความว่าพร้อมสำหรับการผสมพันธุ์เสมอไป หากแมลงเพศเมียพร้อมสำหรับการผสมพันธุ์จะวางตัวในตำแหน่งที่เหมาะสมเพื่อเตรียมรับการผสมพันธุ์จากแมลงเพศผู้ โดยเพศผู้จะทำหน้าที่สองอย่างในเวลาเดียวกันทั้งการล่อใจ (ดึงดูดเพศเมีย) และขับไล่แมลงเพศผู้คู่แข่งตัวอื่นให้ออกห่างจากพื้นที่ (Oh, 1979) (Figure 2F) พฤติกรรมดังกล่าวนี้จะเกิดได้ต่อเมื่อมีสิ่งเร้าทางเพศมากระตุ้น ประกอบด้วย (1) ตัวกระตุ้นที่เหมาะสมสำหรับความพร้อมภายในร่างกายของสัตว์และทำให้สามารถปลดปล่อยพฤติกรรมออกมาเรียกว่า ตัวกระตุ้นปลดปล่อย (releasing stimulus) (2) กลไกการปลดปล่อยพฤติกรรม (releasing mechanism) ซึ่งเป็นวงจรกระแสประสาทที่ไวต่อตัวกระตุ้นปลดปล่อย และ (3) ตัวรับความรู้สึก (sensory receptor) ที่สามารถรับการกระตุ้นจากสิ่งเร้านั้น ๆ ได้ ตามลำดับ (Williams, 2019) สิ่งมีชีวิตแต่ละชนิดจะมีข้อจำกัดของตัวรับและปลดปล่อยความรู้สึกที่แตกต่างกัน ดังนั้นพฤติกรรมที่แตกต่างกันนี้จึงขึ้นอยู่กับวิวัฒนาการ ความสามารถของระบบรับรู้ความรู้สึก (sensory system) ระบบควบคุม (control system) และหน่วยปฏิบัติงาน (effector) ของสัตว์ชนิดนั้น ตามลำดับ (Bruce, 2015)

1.2.5 การผสมพันธุ์ (copulation)

เมื่อแมลงเพศเมียและเพศผู้วางตัวในตำแหน่งที่พร้อมจะผสมพันธุ์ แมลงเพศผู้จะกางและหุบปีกสลับกันไปมาในแนวนอนอย่างรวดเร็ว ก่อให้เกิดสัญญาณและกระแสอากาศเพื่อกระตุ้นเพศเมีย ในขณะเดียวกันเพศผู้จะใช้ขาหลังสัมผัสกับช่องท้องของเพศเมียเป็นจังหวะเพื่อกระตุ้นการรับรู้ของเพศเมียในการผสมพันธุ์ และเมื่อเพศเมียมีความพร้อมและต้องการผสมพันธุ์จะเปิดแผ่นอวัยวะสืบพันธุ์เพื่อให้เพศผู้สามารถสอดใส่อวัยวะสืบพันธุ์ได้ (Figure 2G) ทั้งนี้จะเห็นได้ว่า การวางตำแหน่งและการเคาะสัมผัสนั้นเป็นเครื่องชี้ว่าที่สำคัญเพื่อการผสมพันธุ์ Ichikawa (1976) รายงานว่า ระยะเวลาของการผสมพันธุ์ (mating duration, MTD) ของแมลงเพศผู้ปีกยาว [male-macropterous form, male-MF] กับเพศเมียปีกสั้น [female-brachypterous form, female-BF] และเพศผู้ปีกยาวกับเพศเมียปีกยาว [female-macropterous form, female-MF] นาน 90.6 ± 23.4 และ 97.5 ± 20.4 วินาที ตามลำดับ ทั้งนี้ Oh (1979) รายงานเพิ่มเติมว่า การผสมพันธุ์ครั้งที่สองหรือสามจะมีระยะเวลารวดเร็วกว่าการผสมพันธุ์ครั้งแรก นอกจากนี้ประสิทธิภาพของเพศผู้ในการตอบสนองต่อสัญญาณ VC จากเพศเมีย และการผสมพันธุ์จะมีเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่บนพืชอาศัยต่างต้นกันแต่อยู่ใกล้ชิดติดกัน (Ichikawa and Ishii, 1974; Ahmed et al., 2016b)

1.2.6 การผสมพันธุ์เสร็จสิ้น (terminated copulation หรือ mating success)

แมลงตัวเต็มวัยเพศเมียจะได้รับการผสมพันธุ์ตามพฤติกรรมที่ได้บรรยายข้างต้นก่อนที่จะมีการพัฒนาได้อย่างสมบูรณ์ (Figure 2H) พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของแมลงได้รับการพัฒนาเพื่อให้สามารถบรรลุความแตกต่างทางเพศ (sexual differentiation) โดยอาศัยอิทธิพลและปฏิสัมพันธ์ร่วมของปัจจัยทางกายภาพ ชีวภาพ และเคมี (Zhuo et al., 2019) ทั้งนี้แมลงเพศเมียและเพศผู้จะมีการปรับตัวทางสรีรวิทยาในการจัดตำแหน่งและพฤติกรรมในขณะร่วมเพศเพื่อลดความล้มเหลวในการผสมพันธุ์ โดยอัตราการผสมพันธุ์และความพยายามในการผสมพันธุ์ซ้ำของแมลงเพศเมียปีกสั้นจะสูงกว่าเพศเมียปีกยาว (Mishiro et al., 1994) และความสำเร็จในการผสมพันธุ์ของแมลงเพศเมียจะแปรผันตามอัตราส่วนประชากรแมลงเพศผู้ (Ahmed et al., 2016a)

1.2.7 การผลออก (leaving)

พฤติกรรมการสืบพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลแสดงให้เห็นถึงความขัดแย้งทางเพศ (sexual conflict) แมลงเพศเมียเริ่มปฏิเสธและขับไล่แมลงเพศผู้ภายหลังการผสมพันธุ์เสร็จสิ้น ในขณะที่เพศผู้จะแสดงพฤติกรรมการปกป้องคู่ผสมพันธุ์ (extended mate guarding) และหักเหความสนใจของเพศเมีย (mating refractoriness) เพื่อลดโอกาสที่เพศเมียจะถูกผสมพันธุ์ซ้ำซ้อนโดยเพศผู้ตัวอื่น โดยจะพยายามขยายระยะเวลาการผสมพันธุ์ให้ยาวนานขึ้นเพื่อปกป้องอวัยวะสืบพันธุ์ของเพศเมีย ด้วยเหตุนี้โดยปกติแล้วแมลงเพศเมียจะไม่ผสมพันธุ์ซ้ำทันที แต่หลังจากยุติการวางไข่แล้ว แมลงเพศเมียจะเริ่มผสมพันธุ์อีกครั้งก่อนที่จะผลิตไข่ที่ปฏิสนธิได้มากขึ้น (Oh, 1979) (Figure 2I)

1.2.8 การวางไข่ (oviposition)

ภายหลังการผสมพันธุ์เพศเมียจะมีระยะก่อนการวางไข่ (pre-ovipositional period) เพื่อเตรียมวางไข่ อย่างไรก็ตามจำนวนไข่ที่ปฏิสนธิจะแปรผันตามอัตราการวางไข่ (Figure 2J) อัตราการวางไข่จะเพิ่มขึ้นอีกครั้งทันทีภายหลังการผสมพันธุ์ครั้งใหม่ การผสมพันธุ์ซ้ำเกี่ยวข้องกับอัตราการเพิ่มขึ้นของประชากรแมลง ซึ่งค่าประมาณของอัตราการสืบพันธุ์สุทธิ (net reproductive rate, R_0) ในแมลงเพศเมียปีกลัน ครั้งที่ 1-3 ได้แก่ 287.7, 88.3 และ 7.2 ตามลำดับ และแมลงเพศเมียปีกยาว ได้แก่ 286.8, 120.6 และ 3.6 ตามลำดับ (Oh, 1979) แมลงจะมีการเลือกตำแหน่งและอาณาเขตในการวางไข่ (oviposition-site selection) อย่างเฉพาะเจาะจง (nonrandom choice) โดยขั้นตอนการวางไข่นั้น เพศเมียจะใช้อวัยวะวางไข่ที่มีลักษณะคล้ายเลื่อยแทงขึ้นลงด้วยการยืดและหดสลับไปมา ประมาณ 8-47 ครั้ง ในเวลา 23-62 วินาที (Manjunath, 1977) เข้าไปบริเวณเนื้อเยื่อพาเรงคิมา (parenchymatous tissue) ตามบริเวณแผ่นใบส่วนบน (upper blade surface) แผ่นใบส่วนล่าง (under blade surface) และกาบใบเหนือหรือใกล้ระดับน้ำ ในระดับ 88.6%, 11.6% และ 1.6% ตามลำดับ (Mochida, 1964)

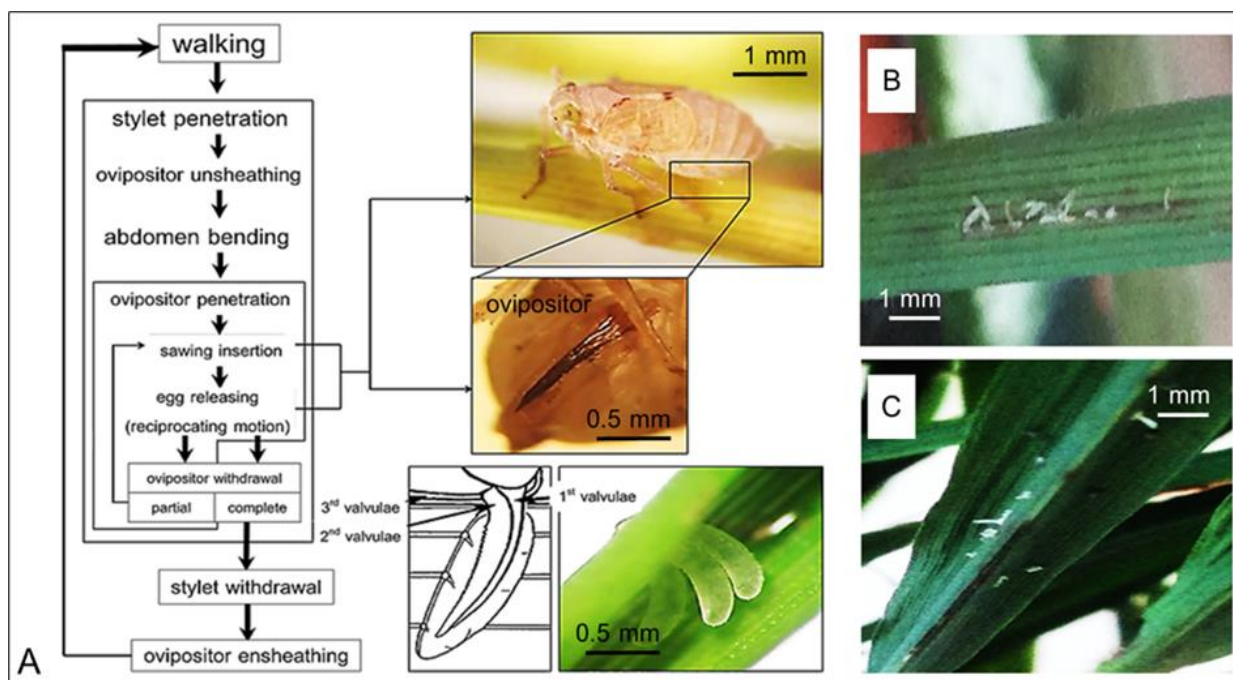


Figure 3 The oviposition behavior of BPH vector (A), and the inserted BPH-eggs into the midrib of rice-leaf on the ventral side (B and C), respectively. [Figure A was modified form Hattori and Sogawa (2002) and Figure B and C were photographed by the researcher under the stereomicroscope at the greenhouse of Division of Rice Research and Development, Rice Department, Bangkok]

2. วงจรชีวิตของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล (BPH-life cycle)

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลมีการเจริญเติบโตด้วยการเปลี่ยนแปลงรูปร่างหรือการถอดรูปแบบไม่สมบูรณ์ (hemimetabolous หรือ incomplete metamorphosis) โดยมีวงจรชีวิต แบ่งได้เป็น 3 ระยะ ดังนี้

2.1 ระยะไข่ (egg stage)

ไข่ของแมลงจะถูกวางแบบเดี่ยวหรือเรียงแถวเป็นกลุ่มประมาณ 2-90 ฟอง ตามแนวตั้งฉากกับกาบใบ มีลักษณะรูปกระสวย โค้งยาว (cylindrical) คล้ายกล้วยหอม (banana shape) ขนาดความกว้างและยาวเฉลี่ย 0.16 ± 0.02 และ 0.84 ± 0.06 มม. ตามลำดับ (Rajendram and Daniel, 1986) ซึ่งบริเวณวางไข่จะมีรอยขีดสีน้ำตาล มีระยะไข่ประมาณ 9.60 ± 2.30 วัน นอกจากนี้ Manjunath (1977) รายงานว่า ตัวเต็มวัยเพศเมียปักยาวและปักสั้นจะวางไข่ประมาณ 305-574 (เฉลี่ย 421.8) และ 374-667 (เฉลี่ย 485.8) ฟอง ตามลำดับ ในช่วงระยะวางไข่ (oviposition period) ประมาณ 5-11 (เฉลี่ย 8.4) และ 7-14 (เฉลี่ย 9.2) วัน ตามลำดับ (Figure 3)

ไข่ของแมลงจะมีฝาปิดไข่ (egg caps หรือ operculum) ยื่นออกมาจากเนื้อเยื่อของผิวกาบใบ ซึ่งจะถูกปิดคลุมด้วยเปลือกรูปห่มวกครึ่งวงกลมสกัดมาจากเพศเมีย เมื่อใกล้ฟักเป็นตัวอ่อนส่วนปลายของหัวที่เป็นตาจะเป็นจุดสีส้มแดง (orange-red eye spot) ไข่ที่วางใหม่ ๆ จะมีสีขาว (whitish) ในระยะแรกและมีสีเข้มขึ้นเมื่อใกล้ฟักเป็นตัวอ่อน และบางครั้งเมื่อประชากรของแมลงมีความหนาแน่นสูงจะมีการวางไข่บริเวณส่วนบนของลำต้นข้าว ในสภาพธรรมชาติไข่จะฟักออกเป็นตัวอ่อนมากกว่า 90% และประสิทธิภาพของไข่ในการฟักเป็นตัวอ่อนนั้นจะมีความผันผวนตามระดับอุณหภูมิ (temperature fluctuation)

2.2 ระยะตัวอ่อน (nymph stage)

ตัวอ่อนของแมลงจะมีระยะของแมลงที่อยู่ระหว่างการลอกคราบแต่ละครั้ง (instar) จำนวน 5 ระยะ (Figure 4) โดยระยะ (วัน) เฉลี่ยประมาณ 3.40 ± 0.49 , 2.80 ± 0.69 , 2.80 ± 0.64 , 2.50 ± 0.57 และ 4.00 ± 0.54 ตามลำดับ ซึ่งจะมีขนาดความกว้าง (มม.) ของลำตัวเฉลี่ยประมาณ 0.24 ± 0.03 , 0.42 ± 0.03 , 0.60 ± 0.05 , 0.85 ± 0.06 และ 0.92 ± 0.05 ตามลำดับ และยาว (มม.) เฉลี่ยประมาณ 0.70 ± 0.07 , 1.00 ± 0.07 , 1.40 ± 0.14 , 1.90 ± 0.12 และ 2.40 ± 0.10 ตามลำดับ (Rajendram and Daniel, 1986) และสามารถเจริญเติบโตได้อย่างมีนัยสำคัญในช่วงอุณหภูมิ 11.6-27 องศาเซลเซียส

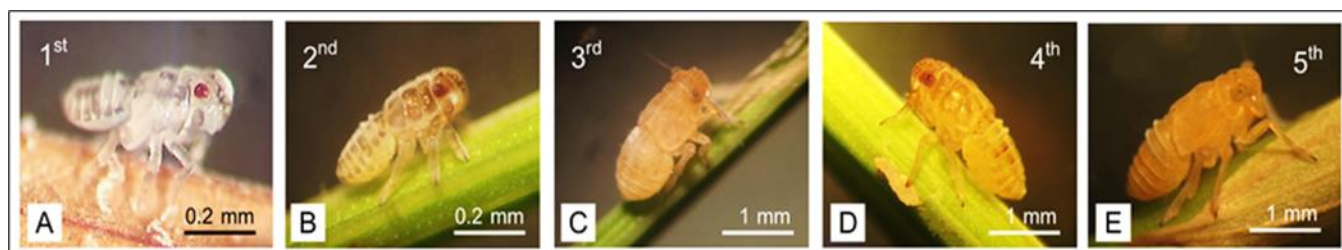


Figure 4 The development of BPH-instar nymph stages

(A) the first instar nymph (1 days after hatching, DAH), (B) the second instar nymph (5-7 DAH), (C) the third instar nymph (8 DAH), (D) the fourth instar nymph (11-14 DAH) with red and pale-brown eye spot, and (E) the final, fifth instar nymph (16-18 DAH) with brown body of cuticle-colored layer, respectively. [Photographed by the researcher under the stereo microscope at the greenhouse of Division of Rice Research and Development, Rice Department, Bangkok]

ลักษณะแผ่นปีกของตัวอ่อนระยะสุดท้ายจะมีสีน้ำตาลอ่อนและทึบแสง แมลงทั้งระยะตัวอ่อนและระยะตัวเต็มวัยนั้นจะเคลื่อนย้ายตัวไปทางด้านข้างของต้นข้าวเมื่อถูกรบกวน ตัวอ่อนจะอาศัยดูดกินบนต้นข้าวเดิมที่ฟักออกจากไข่ซึ่งจะไม่เหมือนกับเพลี้ยชนิดอื่น จึงทำให้สามารถรวมตัวกันได้เป็นจำนวนมาก (Manjunath, 1977) ระยะการเจริญเติบโตของตัวอ่อนแมลงจะมีความสามารถในการเป็นแมลงพาหะนำโรคข้าวที่แตกต่างกัน โดยเฉพาะอย่างยิ่งโรคข้าวที่มีสาเหตุจากไวรัส ได้แก่ ไวรัสใบหงิกข้าว (*Rice ragged stunt virus*, RRSV) และไวรัสเขียวเตี้ยข้าว (*Rice grassy stunt virus*, RGSV) ซึ่งพบว่าระยะตัวอ่อนของแมลงในวัยที่ 4 และวัยที่ 5 จะเป็นแมลงพาหะสำคัญในการถ่ายทอดโรคไปสู่ต้นข้าวได้มากกว่าตัวอ่อนในวัยอื่น ๆ และขณะที่เป็นตัวเต็มวัยด้วย (Na Phatthalung and

Tangkananond, 2017) ตัวอ่อนที่ลอกคราบใหม่ ๆ จะอ่อนแอ ไม่ค่อยจะเคลื่อนไหว และจะอาศัยดูดกินน้ำเลี้ยงและเจริญเติบโตบริเวณ กาบใบเหนือผิวน้ำซึ่งมีร่มเงาและความชื้นสูง (Morinaka et al., 1983) และจากการศึกษาของ Chen and Cheng (1978) พบว่า ความหนาแน่นของประชากรตัวอ่อนแมลง (จำนวนตัวอ่อน/กอ) ที่ระดับ 5-15, 30-40 และ 40-160 ตามลำดับ จะก่อให้เกิดความเสียหายแก่ ผลผลิตข้าวในระดับ 62%, 48% และ 28% ตามลำดับ ภายหลังระยะการบุกรุกเพื่อทำลายต้นข้าว (infestation) ที่ 14 วัน และ Mathur and Chaturvedi (1980) รายงานว่า ตัวอ่อนวัยที่ 1-5 สามารถเคลื่อนที่ได้ระยะ 4.80, 10.00, 18.50, 20.70 และ 21.10 ซม. ตามลำดับ

2.3 ระยะตัวเต็มวัย (adult stage)

ระยะตัวเต็มวัยของแมลงจะมีรูปร่าง 2 แบบ คือ แบบปีกสั้น [brachypterous form หรือ short winged form (SW, non-migratory) หรือ half-developed wings] และแบบปีกยาว [macropterous form หรือ long winged form (LW, migratory) หรือ fully-developed wings] โดยตัวเต็มวัยเพศเมียปีกยาวและปีกสั้นมีช่วงชีวิตเฉลี่ย 16.40 ± 5.90 และ 11.60 ± 4.00 วัน ตามลำดับ และ ตัวเต็มวัยเพศผู้ปีกยาวและปีกสั้นมีช่วงชีวิตเฉลี่ย 13.20 ± 4.90 และ 11.20 ± 3.20 วัน ตามลำดับ (Rajendram and Daniel, 1986) ซึ่ง การเจริญเติบโตนี้จะใช้วิธีการลอกคราบ (molting) ทั้งนี้ลักษณะของตัวอ่อนและตัวเต็มวัยจะมีรูปร่างโดยทั่ว ๆ ไปเหมือนกัน (Pathak and Khan, 1994) แต่จะต่างกันที่ลักษณะบางอย่าง โดยเฉพาะอย่างยิ่งพัฒนาการทางด้านเม็ดสี (pigment) ชนิดเมลานิน (melanin) ของลำตัวแมลง (body coloration) และรูปแบบของแผ่นปีก (wing dimorphism) เป็นต้น (Barrion and Saxena, 1987) (Figure 1C-1F) นอกจากนี้แมลงเพศเมียปีกสั้นจะมีขาและอวัยวะวางไข่ขนาดใหญ่กว่าเพศเมียปีกยาว และมีช่วงระยะเวลาก่อนวางไข่สั้นกว่า ชนิดปีกยาว เพศผู้ปีกสั้นและปีกยาวสามารถผสมพันธุ์ได้ทันทีหลังจากการลอกคราบครั้งสุดท้ายเพื่อเข้าสู่ระยะตัวเต็มวัย โดยผสมพันธุ์ได้ สูงสุดเฉลี่ย 6 ครั้ง/วัน และตลอดทั้งชีวิตสามารถผสมพันธุ์ได้เฉลี่ยประมาณ 21 ครั้ง (Butlin, 1993)

3. ปัจจัยที่ส่งผลต่อพฤติกรรมการผสมพันธุ์และการระบาดของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล

3.1 พืชอาศัยและพืชอาหาร

ความสมบูรณ์ของพืชอาศัย (host plant หรือ alternative host) และพืชอาหารของแมลง โดยเฉพาะอย่างยิ่งข้าว (*Oryza spp.*) ซึ่งเป็นพืชที่เฉพาะเจาะจงของแมลง (monophagous rice herbivore) (Cheng et al., 2013) และเป็นแหล่งพลังงานปฐมภูมิ (primary source of energy) (Figure 5) จากการศึกษาของ Ahmed et al. (2016b) พบว่า ระยะการเจริญเติบโตของต้นข้าวใน ระยะแตกกอ (tillering stage, ช่วง 25-30 วัน) ระยะการสร้างช่อดอก (panicle stage, ช่วง 50-60 วัน) และระยะการเจริญเติบโตของ เมล็ดและการให้ผลผลิต (ripening stage, ช่วง 80-90 วัน) มีอิทธิพลอย่างมีนัยสำคัญต่อประสิทธิภาพการผสมพันธุ์ของแมลงที่ระดับ $93.3 \pm 6.7\%$, $86.6 \pm 9.1\%$ และ $46.7 \pm 13.3\%$ ตามลำดับ ซึ่งในขณะที่อายุของต้นข้าวเพิ่มมากขึ้นประสิทธิภาพของพฤติกรรมแมลง ด้าน FAV, MD และ MA อยู่ที่ระดับ $66.7 \pm 12.5\%$, $66.7 \pm 12.5\%$ และ $53.3 \pm 13.3\%$ ตามลำดับ เปรียบเทียบกับประสิทธิภาพของ พฤติกรรมแมลงด้าน MTD บนต้นข้าวในระยะแตกกอ และระยะการเจริญเติบโตของเมล็ดและการให้ผลผลิต อยู่ที่ระดับ 80.8 ± 6.4 และ 36.8 ± 10.7 วินาที ตามลำดับ

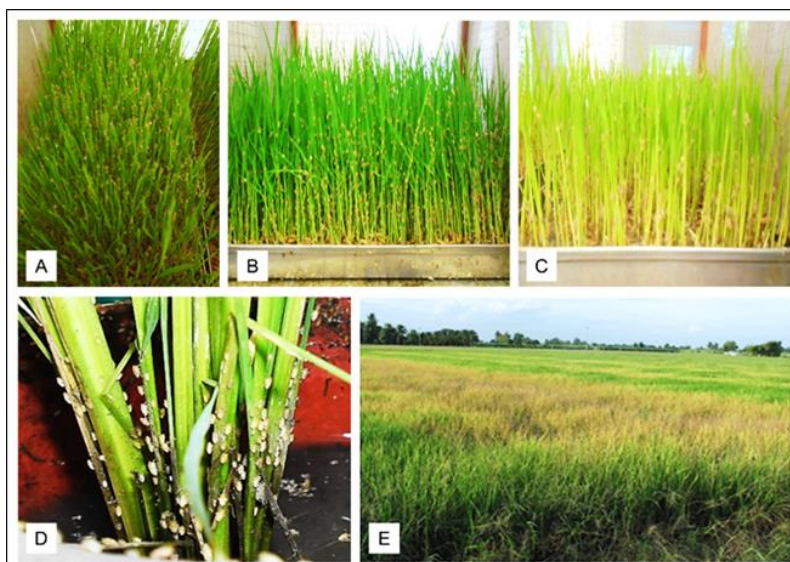


Figure 5 The BPH-feeding pattern and heavy hopperburn in rice fields

(A-C) BPH feeding on the rice plant seedlings (1 and 4 days), (D) The large numbers of BPH at the base of rice plants at water level, and (E) Heavy hopperburn in the rice fields respectively. [Figures of A to D were photographed by the researcher at the greenhouse of Division of Rice Research and Development, Rice Department, Bangkok, and Figure E was modified from Thongdeethae and Heong (2009), respectively]

เกษตรกรมักเลือกปลูกข้าวพันธุ์ไม่ต้านทานต่อการทำลายของแมลงซึ่งเป็นพันธุ์ข้าวที่ให้ผลผลิตสูง เนื่องจากจะมีการแตกกอสูง ลักษณะกอแน่น ทรงพุ่มไม่สูง รวมทั้งมีการใช้ปุ๋ยเคมีในอัตราที่สูง และต้นข้าวสามารถตอบสนองต่อปุ๋ยเคมีได้ดี โดยเฉพาะอย่างยิ่งปุ๋ยไนโตรเจน จะทำให้วงจรชีวิตของแมลงสามารถพัฒนาได้อย่างมีประสิทธิภาพ การระบาดของแมลงจึงเพิ่มมากขึ้น ซึ่งสอดคล้องกับการรายงานของ Chen and Cheng (1978) และ Win (2011) ปุ๋ยไนโตรเจนมีผลต่อการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบของต้นข้าว ทำให้ต้นข้าวมีใบเขียว ลักษณะหนาแน่น และเซลล์ของต้นข้าวมีสภาพอวบหนา เหมาะแก่การดูดกิน ทำลาย และขยายพันธุ์ของแมลง เมื่อพิจารณาองค์ประกอบทางเคมี (phytochemicals) ของน้ำเลี้ยงต้นข้าว พบว่า ในระยะเริ่มต้นของการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative growth phase, ช่วง 10-40 วัน) ต้นข้าวจะมีปริมาณน้ำตาล ธาตุไนโตรเจน และกรดอะมิโนอิสระสูง (free amino acid) ได้แก่ กรดแอสปาร์ติก (aspartic acid, Asp) กรดกลูตามิก (glutamic acid, Glu) เซอรีน (serine, Ser) อะลานีน (alanine, Ala) ลิวซีน (leucine, Leu) วาลีน (valine, Val) และฟีนิลอะลานีน (phenylalanine, Phe) เป็นต้น (Ghasemzadeh et al., 2018; Horgan et al., 2018) เพื่อเตรียมสารอาหารสำหรับใช้ในกระบวนการเจริญเติบโตและการสืบพันธุ์ก่อนระยะการกำเนิดช่อดอก และระยะ การเจริญเติบโตทางด้านการสืบพันธุ์ (reproductive growth phase, ช่วง 50-70 วัน) ซึ่งองค์ประกอบทางเคมีของต้นข้าวนี้จะกระตุ้นให้แมลงเข้ามาดูดกินน้ำเลี้ยงจากต้นข้าว (feeding stimulant) จากนั้นต้นข้าวจะเข้าสู่ระยะออกรวงใกล้จะเก็บเกี่ยว (ripening growth phase, ช่วง 80-90 วัน) เริ่มตั้งแต่ระยะดอกบาน การพัฒนาการของเมล็ดและการสุกแก่ของเมล็ด ซึ่งในระยะนี้องค์ประกอบของน้ำเลี้ยงต้นข้าวจะถูกใช้เพื่อการสร้างเมล็ด ทำให้เนื้อเยื่อต้นข้าวมีลักษณะแข็ง ไม่เหมาะต่อการดูดกินน้ำเลี้ยงของแมลง (Rashid et al., 2017) และมีปริมาณธาตุอาหารไม่เพียงพอสำหรับกระบวนการทางสรีรวิทยาและพัฒนาการด้านการเจริญเติบโต และการเผาผลาญสารอาหารภายในแมลง นอกจากระยะพัฒนาการและความสมบูรณ์ของต้นข้าวแล้ว วิธีการปลูกข้าวแบบนาหว่านน้ำตม (pre-germinated broadcasting) จะทำให้แมลงเกิดการระบาดมากกว่านาดำ เพราะความหนาแน่นของต้นข้าวจะมากกว่า ซึ่งการปลูกข้าวแบบนาหว่านส่งผลให้มีอุณหภูมิและความชื้นในแปลงนาเหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของแมลง และแมลงสามารถเริ่มทำลายต้นข้าวได้อย่างต่อเนื่องตั้งแต่เริ่มหว่านข้าว เพราะไม่มีการถอนย้ายกล้า อีกทั้งมีการปลูกเป็นพื้นที่กว้างติดต่อกันหลายปีอย่างต่อเนื่อง จึงส่งผลต่อประสิทธิภาพของแมลงด้านการผสมพันธุ์และเพิ่มปริมาณजनยากที่จะควบคุมได้ (Na Phatthalung and Tangkananond, 2017)

3.2 อุณหภูมิ

เพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลจะมีอุณหภูมิของลำตัวแปรผันตามอุณหภูมิของสภาวะแวดล้อม (poikilothermic animal) การศึกษาของ Long et al. (2012) พบว่า ประสิทธิภาพการปล่อยสัญญาณ VC ของแมลงเพศเมีย และการตอบรับสัญญาณ AS ของแมลงเพศผู้ ลดลงอย่างมีนัยสำคัญในช่วงระดับอุณหภูมิ 20-32 (> 28) องศาเซลเซียส ซึ่งสอดคล้องกับการรายงานของ Yu and Wu (1991) ดังนั้น ระดับอุณหภูมิที่สูงขึ้นของสภาพแวดล้อมโดยรอบ (ambient thermal conditions) ซึ่งส่งผลโดยตรงต่อระดับอุณหภูมิของทรวงอกแมลง (thoracic temperature) จะยับยั้งความถี่ของการปล่อยสัญญาณ VC จากเพศเมีย (abdominal vibration inhibition) ส่งผลให้เกิดการเสื่อมสภาพของคลื่นสัญญาณที่ปล่อยออกมา (signal degradation) และการตอบรับสัญญาณ AS ของแมลงเพศผู้ เนื่องจากการเปลี่ยนแปลงระดับอุณหภูมิที่สูงขึ้นนี้ส่งผลต่อพฤติกรรมในการส่งสัญญาณต่อการทำงานของระบบประสาทและกล้ามเนื้อ (Miklas et al., 2001) ซึ่งตั้งอยู่ทางด้านท้องของลำตัว (ventral) ซึ่งเป็นระบบการส่งงานจากระบบประสาทส่วนกลางของแมลง

การประเมินความสัมพันธ์ของระดับอุณหภูมิช่วง 22 ± 2 , 27 ± 2 และ 32 ± 2 องศาเซลเซียสต่อประสิทธิภาพของพฤติกรรมแมลงด้าน FAV อยู่ในระดับ $73.3 \pm 11.8\%$, $93.3 \pm 6.6\%$ และ $53.3 \pm 13.3\%$ ตามลำดับ พฤติกรรมด้าน MD อยู่ในระดับ $73.3 \pm 11.8\%$ ถึง $53.3 \pm 13.3\%$, $93.3 \pm 6.6\%$ และ $53.3 \pm 3.3\%$ ถึง $46.6 \pm 13.3\%$ ตามลำดับ พฤติกรรมด้าน MA อยู่ในระดับ $46.6 \pm 13.3\%$, $93.3 \pm 6.6\%$ และ $26.6 \pm 11.8\%$ ตามลำดับ และพฤติกรรมด้าน SM อยู่ในระดับ $46.6 \pm 13.3\%$, $93.3 \pm 6.6\%$ และ $26.6 \pm 11.8\%$ ตามลำดับ เปรียบเทียบกับประสิทธิภาพของพฤติกรรมด้าน MTD อยู่ในระดับ 41.4 ± 12.0 , 83.4 ± 7.4 และ 24.0 ± 10.8 วินาที ตามลำดับ (Ahmed et al., 2016b) การเปลี่ยนแปลงระดับอุณหภูมิของสภาพแวดล้อมที่สูงขึ้นนี้จะส่งผลต่อการกระตุ้นการเพิ่มปริมาณโปรตีนของต่อมเสริมเพศผู้ของแมลง (male accessory gland) เช่น seminal fluid proteins (SFPs) และ vitellogenin (VTG) ซึ่งโปรตีนเหล่านี้จะส่งผลต่อการเพิ่มความดกของไข่ในเพศเมีย (fecundity) และเพิ่มระยะพักฟื้น (refractory period) ของอวัยวะเพศให้กลับมาพร้อมผสมพันธุ์ได้ใหม่ โดยจะถูกกระตุ้นผ่านการผสมพันธุ์ (Wang et al., 2010)

3.3 เพศและวัยของแมลง

แมลงตัวเต็มวัยเพศเมียทั้งชนิดปีกสั้นและปีกยาว สามารถผสมพันธุ์ได้หลังจากเข้าสู่ระยะตัวเต็มวัยแล้วประมาณ 2-4 และ 3-6 วัน ตามลำดับ (Takeda, 1974) ซึ่งแมลงจะอาศัยดูดกินน้ำเลี้ยงจากต้นข้าวได้ตลอดทั้งกลางวันและกลางคืน และเจริญเติบโตอยู่บริเวณกาบใบข้าว (leaf sheath) เหนือหรือใกล้ระดับผิวน้ำ ซึ่งเป็นบริเวณที่มีร่มเงาและความชื้นสูง (Nagella, 2014; Na Phatthalung et al., 2017; Na Phatthalung and Tangkananond, 2017) นอกจากนี้การศึกษาของ Ahmed et al. (2016a) พบว่า อัตราส่วนระหว่างช่วงอายุของแมลงเพศผู้และเพศเมีย (sex ratio) ที่ 5:5 และ 5:7 วัน ส่งผลต่อประสิทธิภาพการผสมพันธุ์ของแมลงที่ระดับ 100%

Rajendram and Daniel (1986) รายงานว่า ขนาดเฉลี่ยของความกว้าง (width, W) และความยาว (length, L) ของแมลงตัวเต็มวัยเพศเมียจะมีขนาดใหญ่กว่าเพศผู้ ซึ่งแมลงกลุ่มปีกยาวจะมีลักษณะปีกส่วนหน้าและส่วนหลังปกติ ส่วนกลุ่มปีกสั้นจะมีลักษณะปีกส่วนหน้าและส่วนหลังหดสั้น ดังนี้ ขนาดตัวเต็มวัยเพศเมียปีกยาว [female-MF; 1.20 ± 0.05 (W) และ 3.30 ± 0.14 (L) มม.] และปีกสั้น [female-BF; 1.10 ± 0.04 (W) และ 3.70 ± 0.27 (L) มม.] และขนาดตัวเต็มวัยเพศผู้ปีกยาว [male-MF; 1.10 ± 0.07 (W) และ 2.90 ± 0.15 (L) มม.] และปีกสั้น [male-BF; 1.00 ± 0.03 (W) และ 2.90 ± 0.15 (L) มม.] จากการรายงานของ Mathur and Chaturvedi (1980) เพศผู้สามารถผสมพันธุ์กับเพศเมียได้มากถึง 9 ตัว ในเวลา 24 ชม. ในขณะที่ Oh (1979) รายงานว่า ภายหลังที่เพศเมียผสมพันธุ์ในครั้งแรกแล้วซึ่งใช้เวลาประมาณ 120 วินาที แมลงจะแสดงพฤติกรรมการขับไล่เพศผู้ (repelling behavior) ในหลายรูปแบบเป็นผลให้เพศเมียมักจะไม่ผสมพันธุ์ซ้ำอย่างรวดเร็วในพื้นที่ และสามารถเริ่มการผสมพันธุ์ได้อีกครั้ง ภายหลังจากการวางไข่ที่ปฏิสนธิเสร็จสิ้นแล้ว โดยการผสมพันธุ์ครั้งใหม่จะใช้ระยะเวลาที่สั้นลงประมาณ 60 วินาที นอกจากนี้การศึกษาของ Limohpasmanee et al. (2017) พบว่า การฉายรังสี (irradiation) ไม่มีผลต่อความสามารถในการผสมพันธุ์ของแมลง

3.4 ช่วงระยะเวลา

การประเมินความสัมพันธ์ของระยะเวลาในช่วง 08.00-11.00 น. (Phase-I), 12.00-15.00 น. (Phase-II) และ 18.00-21.00 น. (Phase-III) ต่อประสิทธิภาพของพฤติกรรมแมลงด้าน FAV อยู่ในระดับ $91.6 \pm 8.3\%$, $66.6 \pm 14.2\%$ และ 100% ตามลำดับ พฤติกรรมด้าน MD อยู่ในระดับ $75.0 \pm 13.1\%$, $50.0 \pm 15.1\%$ และ 100% ตามลำดับ และพฤติกรรมด้าน MA และ SM อยู่ในระดับ $58.3 \pm 14.9\%$, $25.0 \pm 13.1\%$ และ $83.3 \pm 11.2\%$ ตามลำดับ เปรียบเทียบกับประสิทธิภาพของพฤติกรรมด้าน MTD อยู่ในระดับ 48.0 ± 12.3 , 21.9 ± 11.5 และ 78.7 ± 11.2 วินาที ตามลำดับ (Ahmed et al., 2016b)

3.5 ความเร็วลม (wind velocity)

ความเร็วลมนั้นจัดเป็นปัจจัยขยายสัญญาณที่สำคัญทางด้านพฤติกรรมการผสมพันธุ์และการสื่อสารอื่น ๆ ให้สามารถถ่ายทอดไปได้ทั้งในระยะทางที่ใกล้และไกล (Gerhardt and Huber, 2002) ความสัมพันธ์ของระดับความเร็วลมช่วง 0.00-1.00 เมตร/วินาที ส่งผลต่อประสิทธิภาพของพฤติกรรมการผสมพันธุ์ของแมลงอย่างมีนัยสำคัญ โดยพฤติกรรมแมลงด้าน FAV และ MD เปรียบเทียบกับ MA และ SM อยู่ในระดับ 86.6 ± 9.1 และ 80.0 ± 10.0 ตามลำดับ และประสิทธิภาพของพฤติกรรมด้าน MTD อยู่ในระดับ 72.6 ± 11.4 วินาที ตามลำดับ (Ahmed et al., 2016b)

3.6 ความชื้น

Romadhon et al. (2017) รายงานว่า ความชื้นสัมพัทธ์ (relative humidity, RH) ที่ช่วงระดับ 70-90% เหมาะสมต่อการพัฒนาการและการเจริญเติบโตของแมลงในระยะไข่ ระยะตัวอ่อน และระยะตัวเต็มวัย นอกจากนี้ยังส่งผลต่อรูปแบบการถ่ายทอดสัญญาณในขั้นตอนการผสมพันธุ์ ซึ่งจะเกี่ยวข้องกับแหล่งที่มาทางกายภาพของความเร็วและการกระจายของกระแสลมโดยถ่ายทอดสัญญาณผ่านการสั่นสะเทือนของหยดน้ำบนเนื้อเยื่อพืช และแหล่งที่มาทางชีวภาพของการสั่นสะเทือนของน้ำในเนื้อเยื่อต้นพืช (cavitation in water-stressed plants) จากการดูดกินน้ำเลี้ยงของแมลง และการเคลื่อนที่ของแมลง (locomotion) เป็นต้น (Cocroft and Rodríguez, 2005)

3.7 การใช้สารฆ่าแมลง

ชาวนานิยมใช้สารฆ่าแมลงเพื่อกำจัดแมลงศัตรูข้าว ทั้งนี้ Reissig et al. (1982) รายงานว่า ในระยะตัวเต็มวัยของแมลงชนิดปักยวหรือในระยะที่มีการอพยพเข้ามาในแปลงนา (ประมาณ 30 วัน หลังการหว่าน) เกษตรกรมีการใช้สารฆ่าแมลงในอัตราสูง จึงส่งผลให้ศัตรูตามธรรมชาติของแมลงถูกทำลาย ในขณะที่ตัวอ่อนและตัวเต็มวัยของแมลงก็ไม่สามารถทำลายไข่ของแมลงได้อย่างมีประสิทธิภาพ ทำให้ไม่มีโอกาสฟักออกมาเป็นตัวอ่อนและรอดชีวิตเพื่อเข้าสู่พัฒนาการของวงจรชีวิต นอกจากนี้การใช้สารฆ่าแมลงที่ไม่ถูกต้องทั้งชนิดและวิธีการใช้ รวมถึงการใช้ในปริมาณที่ต่ำกว่าระดับที่จะทำให้แมลงนั้นตาย (sublethal dose) เป็นสาเหตุกระตุ้นให้แมลงเพศเมียนั้นเกิดการขยายพันธุ์ที่เพิ่มมากขึ้นอีกด้วย การระบาดของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลในระบบพื้นที่นาชลประทานภาคกลางและภาคเหนือตอนล่างของประเทศไทยนั้น ส่งผลให้เกิดความเสียหายแก่ผลผลิตข้าวในระดับ 10-100% เนื่องจากศักยภาพและความอุดมสมบูรณ์ รวมถึงลักษณะทางภูมิศาสตร์ของพื้นที่ราบลุ่มที่เป็นแหล่งเพาะปลูกข้าวที่สำคัญที่สุดของประเทศและสำคัญที่สุดแห่งหนึ่งของโลก การระบาดของแมลงเริ่มมีมากขึ้นภายหลังจากข้าวพันธุ์ กข1 ได้รับการส่งเสริมให้ชาวนาปลูกในปี พ.ศ. 2512 และต่อมาได้มีการระบาดของเพิ่มมากขึ้นในช่วงปี พ.ศ. 2516-2518 และระบาดเป็นระยะเรื่อยมาจนถึง พ.ศ. 2527, 2523-2524, 2530-2533, 2541-2542, 2552-2559 ทั้งการระบาดในระดับเศรษฐกิจ (economic threshold, ET) และระดับความเสียหายทางเศรษฐกิจ (economic injury level, EIL) ที่ความหนาแน่นของประชากรแมลง 10 ตัว/กอ และมากกว่า 10 ตัว/กอ ตามลำดับ (Na Phatthalung and Tangkananond, 2017)

ความสำเร็จที่สำคัญของกระบวนการและพฤติกรรมการผสมพันธุ์แบบอาศัยเพศของแมลงที่ส่งผลต่ออัตราการเพิ่มจำนวนของประชากรแมลง ซึ่งจะแตกต่างกันไปตามความจำเพาะของประชากรและลักษณะทางภูมิศาสตร์นั้น ประกอบด้วย (1) ช่วงสัญญาณที่ส่งผ่านพื้นผิวเพื่อการผสมพันธุ์ (substrate-transmitted signals prior to mating) ทั้งในลักษณะความถี่การซ้ำของพัลส์ จากสัญญาณพัลส์ในการหาเสียงเพื่อเกี้ยวพาราสี และการติดตามของแมลงเพศผู้ที่สร้างขึ้นเพื่อตอบสนองต่อสัญญาณจากแมลงเพศเมียในการจดจำคู่ผสมพันธุ์ (mate recognition) และสัญญาณจากบริเวณพื้นผิวเนื้อเยื่อพืชในลักษณะการสั่นสะเทือน ที่มีแนวโน้มแปรผันตามสมบัติทางกายภาพของชนิด ลักษณะพื้นผิว และสภาพแวดล้อม จากการรายงานของ Butlin (1993) พบว่า รูปแบบของสัญญาณในแมลงเพศ

ผู้ (male signal variation) มีค่าสัมประสิทธิ์ของความแปรปรวน (coefficient of variation, C.V.) น้อยกว่ารูปแบบของสัญญาณในแมลงเพศเมีย (female signal variation) ที่ระดับ 8% และ 15% ตามลำดับ (2) การฉีดอสุจิจากอวัยวะสืบพันธุ์เพศผู้เข้าสู่อวัยวะสืบพันธุ์เพศเมีย (insemination) (3) การปฏิสนธิ (fertilization) และ (4) อัตราการรอดชีวิตเพื่อเป็นกำลังทางชีววิทยาในการแพร่ระบาด ตามลำดับ ทั้งนี้ลักษณะโครงสร้างสัมผัสของอวัยวะสืบพันธุ์ของแมลงทั้งเพศผู้และเพศเมียจะถูกวิวัฒนาการให้สามารถยึดติดกันชั่วคราวในระหว่างกระบวนการผสมพันธุ์ที่อาจใช้ระยะเวลาในช่วงนาที่หรือชั่วโมง ซึ่งเป็นกลยุทธ์ที่แมลงเพศผู้ใช้เพื่อปรับตัวในการเอาชนะการขัดขวาง กระตุ้นความสำเร็จในการผสมพันธุ์ และลดความขัดแย้งทางเพศในกระบวนการผสมพันธุ์ของแมลงเพศเมีย (Zhong and Hua, 2013) อย่างไรก็ตามความสำเร็จของกระบวนการเหล่านี้ต้องอาศัยปัจจัยต่าง ๆ ซึ่งเป็นปฏิสัมพันธ์ทางสังคม (social interactions) ที่เอื้อต่อความพร้อมและโอกาสในการผสมพันธุ์ของแมลง อันจะส่งผลสืบเนื่องต่ออัตราการเพิ่มจำนวนประชากรและแพร่ระบาดที่จัดเป็นลักษณะเฉพาะของแมลงแต่ละชนิด

การเรียนรู้ธรรมชาติและพฤติกรรมผสมพันธุ์ของแมลงดังได้บรรยายข้างต้นนี้จะเปิดเผยข้อมูลที่สำคัญของปฏิสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยหลายประการทั้งทางกายภาพ ชีวภาพ และเคมี เพื่อความเข้าใจถึงวิวัฒนาการของการสื่อสารระหว่างแมลงในการผสมพันธุ์และเพิ่มจำนวนประชากรแมลง ซึ่งจะสามารถนำไปประยุกต์ใช้ในการกำหนดนโยบายและยุทธศาสตร์การบริหารจัดการด้านการอารักขาพืชได้อย่างมีประสิทธิภาพและเป็นมิตรต่อสิ่งแวดล้อม อันจะนำไปสู่การลดการใช้สารกำจัดศัตรูพืชที่ส่งผลกระทบต่อเกษตรกรและสภาพแวดล้อมในระยะสั้นและระยะยาว ซึ่งมีความสอดคล้องกับการศึกษาและวินิจฉัยโรคพืชและแมลงพาหะสาเหตุโรคพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ การบริหารจัดการศัตรูพืชและการส่งเสริมระบบเกษตรกรรมที่ยึดหลักการผลิตที่เหมาะสมกับระบบนิเวศวิทยา การวางแผนการผลิต การบริหารจัดการทรัพยากรทางการเกษตรอย่างคุ้มค่าและมีประสิทธิภาพ เพื่อลดต้นทุนและเพิ่มศักยภาพการผลิตทั้งปัจจัยด้านกายภาพ เทคนิควิธีการ เศรษฐกิจและสังคม และการส่งเสริมความร่วมมือระหว่างเกษตรกรกับนักวิชาการเพื่อปรับรูปแบบการผลิตสู่ระบบเกษตรกรรมยั่งยืน รวมทั้งการสร้างความมั่นคงทางด้านอาหารและเกษตรกรรมของประเทศ

สรุป

การผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเป็นพฤติกรรมตามสัญชาตญาณที่มีความสำคัญต่อการดำรงเผ่าพันธุ์ อัตราการเพิ่มจำนวนและอัตราการรอดชีวิตของประชากรแมลงในทุกช่วงเวลาและถิ่นอาศัย พฤติกรรมผสมพันธุ์ของแมลงที่จะนำไปสู่ความสำเร็จและลดความขัดแย้งระหว่างและเสร็จสิ้นกระบวนการผสมพันธุ์ เกิดจากการเกี้ยวพาราสีและการติดตามรูปแบบการสั่นสะเทือนของสัญญาณเสียงซึ่งเป็นช่องทางการสื่อสารในการเรียกหาคู่ของแมลง โดยเป็นกระบวนการทำงานร่วมกันของกล้ามเนื้อส่วนท้องของแมลงและการกางปีกที่ส่งผลต่อการสั่นสะเทือนบริเวณพื้นผิวของพืช เมื่อแมลงได้รับสัญญาณดังกล่าวจะมีการตอบสนองทางสรีรวิทยาด้วยการจัดตำแหน่งทางเพศให้เหมาะสมต่อการผสมพันธุ์ แมลงเพศผู้จะลำเลียงและหลั่งอสุจิทางรูเปิดอวัยวะเพศเพื่อผสมกับเซลล์ไข่ของแมลงเพศเมียที่เจริญเต็มที่พร้อมรับการผสม ซึ่งแมลงเพศเมียจะเก็บอสุจิไว้ในถุงเก็บอสุจิเพื่อลดความสูญเสียและเพิ่มประสิทธิภาพของการปฏิสนธิ เซลล์ไข่ของแมลงเพศเมียจะเคลื่อนตัวผ่านท่อไข่และกระตุ้นให้เกิดการหลั่งฮอร์โมนที่ควบคุมการหลั่งอสุจิจากถุงเก็บอสุจิเพื่อมาผสมกับเซลล์ไข่ ทั้งนี้ไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิจะถูกห่อหุ้มด้วยสารเหนียวที่ทำหน้าที่ปกป้องและยึดไข่ให้เป็นกลุ่มบริเวณตำแหน่งที่แมลงวางไข่ จากนั้นไข่ของแมลงจะเจริญและพัฒนารูปร่างเข้าสู่ระยะตัวอ่อนและระยะตัวเต็มวัย ตามลำดับ การเพิ่มขึ้นของประชากรแมลงจะส่งผลกระทบในรูปแบบทางตรงซึ่งเป็นการดูดกินน้ำเลี้ยงต้นข้าวทำให้ต้นข้าวแห้งตาย และผลกระทบทางอ้อมในการถ่ายทอดไวรัสโรคข้าว ดังนั้นพฤติกรรมการผสมพันธุ์ของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลจึงเป็นข้อมูลเชิงลึกที่สำคัญ เพื่อการอธิบายและทำความเข้าใจการตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมและสิ่งรบกวนภายในภายใต้อิทธิพลของปฏิสัมพันธ์ร่วมระหว่างปัจจัยทางกายภาพ ปัจจัยทางชีวภาพ และปัจจัยทางเคมี เพื่อที่จะเป็นพลังงานทางชีววิทยาในการทำลายผลผลิตข้าวและสร้างความต้านทานต่อสายพันธุ์ข้าวปลูกที่ได้มีการพัฒนาขึ้น นอกจากนี้ยังสามารถประยุกต์ใช้ข้อมูลเพื่อการบริหารจัดการศัตรูพืชและการอารักขาพืชในประเทศไทย ให้มีประสิทธิภาพและเกิดประสิทธิผลสูงสุดอย่างยั่งยืนต่อระบบเกษตรกรรม ห่วงโซ่อุปทานการผลิตและการค้าข้าว และความมั่นคงทางด้านอาหาร

คำขอบคุณ

บทความวิชาการนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากโครงการพัฒนานักวิจัยและงานวิจัยเพื่ออุตสาหกรรม (พวอ.) (Research and Researchers for Industries, RRI) ระดับปริญญาเอก เลขที่สัญญา PHD59I0061 รหัส 5911004 จากสำนักงานคณะกรรมการส่งเสริมวิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม (สกสว.) (Thailand Science Research and Innovation, TSRI) โดยมีบริษัท เจียไต๋ จำกัด เป็นบริษัทเอกชนร่วมสนับสนุนทุนวิจัย และขอขอบพระคุณกองวิจัยและพัฒนาข้าว กรมการข้าว กระทรวงเกษตรและสหกรณ์ ที่ได้เอื้อเฟื้อตัวอย่าง สถานที่ และอำนวยความสะดวกในการบันทึกภาพแมลงพาหะเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลเพื่อประกอบการเรียบเรียงบทความ

เอกสารอ้างอิง

- Ahmed, A.M., R. Muhamad, D. Omar, D.L. Majid, and M. Gnanasegaram. 2016a. Influence of male age on producing rival calls in brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae). *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 4(3): 163-166.
- Ahmed, A.M., R. Muhamad, D. Omar, I.V. Grozescu, D.L. Majid, and G. Manjeri. 2016 b. Mating behaviour of brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidea) under certain biological and environmental factors. *Pakistan Journal of Zoology*. 48(1): 11-23.
- Ausborn, J., H. Wolf, W. Mader, and H. Kayser. 2005. The insecticide pymetrozine selectively affects chordotonal mechanoreceptors. *Journal of Experimental Biology*. 208(Pt23): 4451-4466.
- Barrion, A.A., and R.C. Saxena. 1987. Inheritance of body color in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 43(3): 267-270.
- Barth, F.G., H. Bleckmann, J. Bohnenberger, and E.A. Seyfarth. 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae): II. On the vibratory environment of a wandering spider. *Oecologia*. 77(2): 194-201.
- Bruce, T.J.A. 2015. Interplay between insects and plants: Dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds. *Journal of Experimental Botany*. 66(2): 455-465.
- Burrows, M. 2010. Energy storage and synchronisation of hind leg movements during jumping in planthopper insects (Hemiptera, Issidae). *Journal of Experimental Biology*. 213(3): 469-478.
- Butlin, R.K. 1993. The variability of mating signals and preferences in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Journal of Insect Behavior*. 6(2): 125-140.
- Capinera, J.L. 2008. *Encyclopedia of Entomology*. 2nd Edition. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Chaerani, C., D. Damayanti, Trisnarningsih, S. Yuriyah, K. Kusumanegara, A. Dadang, and S. Bahagiawati. 2016. Virulence of brown planthopper and development of core collection of the pest. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan*. 35(2): 109-118.
- Chen, C.N., and C.C. Cheng. 1978. The population levels of *Nilaparvata lugens* (Stål) in relation to the yield loss of rice. *Plant Protection Bulletin*. 20(2): 197-209.
- Cheng, X., L. Zhu, and G. He. 2013. Towards understanding of molecular interactions between rice and the brown planthopper. *Molecular Plant*. 6(3): 621-634.
- Claridge, M., J.D. Hollander, and J.C. Morgan. 1984. Specificity of acoustic signals and mate choice in the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 35(3): 221-226.
- Claridge, M. 1985. Acoustic signals in the Homoptera: Behavior, taxonomy, and evolution. *Annual Review of Entomology*. 30(1): 297-317.

- Cocroft, R.B., and R.L. Rodríguez. 2005. The behavioral ecology of insect vibrational communication. *BioScience*. 55(4): 323-334.
- Eberhard, W.G. 2002. The function of female resistance behavior: Intromission by male coercion vs. female cooperation in sepsis flies (Diptera: Sepsidae). *Revista de Biología Tropical*. 50(2): 485-505.
- Fu, B.X., G.A. Bellis, J. Hong, J.R. Wang, Q. Wu, Q.Y. Tang, J.A. Cheng, and Z.R. Zhu. 2012. Morphology, distribution, and abundance of antennal sensilla of male and female macropterous and brachypterous small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae). *Microscopy Research and Technique*. 75(11): 1492-1512.
- Ge, L., Y. Zhou, H. Gu, Q. Wu, Z. Zhou, S. Zheng, D. Stanley, and Q. Song. 2019. Male selenoprotein F-Like (SPF-L) influences female reproduction and population growth in *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Frontiers in Physiology*. 10: 1196.
- Ge, L.Q., T. Xia, B. Huang, Q.S. Song, H.W. Zhang, D. Stanley, G.Q. Yang, and J.C. Wu. 2016. Suppressing male spermatogenesis-associated protein 5-like gene expression reduces vitellogenin gene expression and fecundity in *Nilaparvata lugens* Stål. *Scientific Reports*. 6(1): 28111.
- Gerhardt, H.C., and F. Huber. 2002. Acoustic communication in insects and anurans: Common problems and diverse solutions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, US.
- Ghasemzadeh, A., M.T. Karbalaii, H.Z.E. Jaafar, and A. Rahmat. 2018. Phytochemical constituents, antioxidant activity, and antiproliferative properties of black, red, and brown rice bran. *Chemistry Central Journal*. 12(1): 17.
- Goula, M. 2008. Acoustical communication in Heteroptera (Hemiptera: Heteroptera). P.23-33. In: J.L. Capinera (Ed.). *Encyclopedia of Entomology*. Springer Science+Business Media B.V., Dordrecht, Netherlands.
- Gowaty, P.A. 2012. The evolution of multiple mating: Costs and benefits of polyandry to females and of polygyny to males. *Fly (Austin)*. 6(1): 3-11.
- Greenfield, M. 2016. Evolution of acoustic communication in insects. P.17-47. In: G.S. Pollack, A.C. Mason, A. Popper and R.R. Fay (Eds.). *Insect Hearing*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Hashim, H. 1989. Variation of brown planthopper population from major rice regions of Peninsular Malaysia. *MARDI Research Journal (Malaysia)*. 17(2): 218-221.
- Hattori, M., and K. Sogawa. 2002. Oviposition behavior of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), and its electronic monitoring. *Journal of Insect Behavior*. 15(2): 283-293.
- Henry, C.S., and M.L.M. Wells. 1990. Sexual singing preceding copulation in *Chrysoperla plorabunda* green lacewings: Observations in a semi-natural environment (Neuroptera: Chrysopidae). *Florida Entomologist*. 73(2): 331-333.
- Horgan, F.G., A. Peñalver Cruz, C.C. Bernal, A.F. Ramal, M.L.P. Almazan, and A. Wilby. 2018. Resistance and tolerance to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), in rice infested at different growth stages across a gradient of nitrogen applications. *Field Crops Research*. 217: 53-65.
- Hoy, R.R. 1989. Startle, categorical response, and attention in acoustic behavior of insects. *Annual Review of Neuroscience*. 12(1): 355-375.
- Ichikawa, T., and S. Ishii. 1974. Mating signal of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae): vibration of the substrate. *Applied Entomology and Zoology*. 9(3): 196-198.

- Ichikawa, T. 1976. Mutual communication by substrate vibrations in the mating behavior of planthoppers (Homoptera: Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*. 11(1): 8-21.
- Ichikawa, T. 1982. Density-related changes in male-male competitive behavior in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*. 17(4): 439-452.
- Ishii, S., and T. Ichikawa. 1975. The tymbal organ of the male brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål and a simple method for listening the sound. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. 19(4): 295-296.
- Jung, J., and D. Im. 2005. Feeding inhibition of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) on a resistant rice variety. *Journal of Asia-Pacific Entomology*. 8(3): 301-308.
- Limohpasmanee, W., T. Kongratarnon, and T. Tannarin. 2017. The effect of gamma radiation on sterility and mating ability of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) in field cage. *Journal of Physics: Conference Series*. 860(1): 012004.
- Long, Y., C. Hu, B. Shi, X. Yang, and M. Hou. 2012. Effects of temperature on mate location in the planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Environmental Entomology*. 41(5): 1231-1238.
- Lou, Y.-H., J.-B. Lu, D.-T. Li, Y.-X. Ye, X.-M. Luo, and C.-X. Zhang. 2019. Amelogenin domain-containing NLChP38 is necessary for normal ovulation in the brown planthopper. *Insect Molecular Biology*. 28(5): 605-615.
- Magal, C., M. Schöller, J. Tautz, and J. Casas. 2000. The role of leaf structure in vibration propagation. *Journal of the Acoustical Society of America*. 108(5Pt1): 2412-2418.
- Manjunath, T. 1977. A note on oviposition in the macropterous and brachypterous forms of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera, Delphacidae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*. 86B(6): 405-408.
- Mathur, K.C., and D.P. Chaturvedi. 1980. Biology of leaf and planthoppers, the vectors of rice virus diseases in India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*. B46(6): 797-812.
- McNamara, K.B., M.A. Elgar, and T.M. Jones. 2008. A longevity cost of re-mating but no benefits of polyandry in the almond moth, *Cadra cautella*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62: 1433-1440.
- McVean, A., and L.H. Field. 1996. Communication by substratum vibration in the New Zealand tree weta, *Hemideina femorata* (Stenopelmidae: Orthoptera). *Journal of Zoology (London)*. 239: 101-122.
- Miklas, N., N. Stritih Peljhan, A. Cokl, M. Virant-Doberlet, and M. Renou. 2001. The influence of substrate on male responsiveness to the female calling song in *Nezara viridula*. *Journal of Insect Behavior*. 14(3): 313-332.
- Mishiro, K., K. Fujisaki, and F. Nakasuji. 1994. Comparison of female reproductive effort and male mating success between macropterous and brachypterous forms of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Applied Entomology and Zoology*. 29(2): 211-217.
- Mochida, O. 1964. Oviposition in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hom. Auchenorrhyncha). I. Oviposition and environmental factors with special reference to temperature and rice plant. *Bulletin of the Kyushu Agricultural Experiment Station*. 10: 257-285.
- Mochida, O., and T. Okada. 1979. Taxonomy and biology of *Nilaparvata lugens* (Hom., Delphacidae). P.21-43. In: K.L. Heong and B. Hardy (Eds.). *Planthoppers: New Threats to the Sustainability of Intensive Rice Production Systems in Asia*. International Rice Research Institute, Los Baños, the Philippines.
- Morinaka, T., M. Putta, D. Chettanachit, A. Parejarearn, and S. Disthaporn. 1983. Transmission of rice ragged stunt disease in Thailand. *Japan Agricultural Research Quarterly*. 17(2): 138-144.

- Na Phatthalung, T., W. Rattanakarn, and W. Tangkananond. 2017. The application of chlorophyll absorbents to enhance efficiency of *Rice ragged stunt virus* detection in plant sap by dot-immunobinding assay. *King Mongkut's Agricultural Journal*. 35(2): 104-115.
- Na Phatthalung, T., and W. Tangkananond. 2017. The feeding behavior on rice plants of brown planthopper in the central irrigated rice field of Thailand. *Thai Journal of Science and Technology*. 6(45): 369-391.
- Nagella, K. 2014. A global perspective of rice brown planthopper management II - after green revolution era. *Molecular Entomology*. 5(6): 46-55.
- Noda, H., S. Kawai, Y. Koizumi, K. Matsui, Q. Zhang, S. Furukawa, M. Shimomura, and K. Mita. 2008. Annotated ESTs from various tissues of the brown planthopper *Nilaparvata lugens*: A genomic resource for studying agricultural pests. *BMC Genomics*. 9(1): 117.
- Oh, R.J. 1979. Repeated copulation in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera; Delphacidae). *Ecological Entomology*. 4(4): 345-353.
- Qvarnström, A., and E. Forsgren. 1998. Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology & Evolution*. 13(12): 498-501.
- Pascini, T.V., and G.F. Martins. 2017. The insect spermatheca: An overview. *Zoology (Jena)*. 121: 56-71.
- Pathak, M.D., and Z.R. Khan. 1994. Insect pests of rice. International Rice Research Institute, Los Baños, the Philippines and International Centre of Insect Physiology and Ecology, Nairobi, Kenya.
- Pham, S.B., M.K. Hong, J.A. Teague, and J.M. Hutson. 2005. Is the testis intraperitoneal? *Pediatric Surgery International*. 21(4): 231-239.
- Rajendram, G.F., and D.J.E. Daniel. 1986. Observation on the biology of *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Vingnanam Journal of Science*. 1(1): 8-13.
- 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. *Ecological Processes*. 6(1): 15.
- Reissig, W.H., E. Heinrichs, and S.L. Valencia. 1982. Insecticide-induced resurgence of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, on rice varieties with different levels of resistance. *Environmental Entomology*. 11(1): 165-168.
- Romadhon, S., Y. Koesmaryono, and R. Hidayati. 2017. Influence of climate variability on brown planthopper population dynamics and development time. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 58: 1-7.
- Sakai, T., and N. Ishida. 2001. Circadian rhythms of female mating activity governed by clock genes in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98(16): 9221-9225.
- Shen, Y., Y.-Z. Chen, Y.-H. Lou, and C.-X. Zhang. 2019. Vitellogenin and vitellogenin-like genes in the brown planthopper. *Frontiers in Physiology*. 10: 1181.
- Takeda, M. 1974. Mating behavior of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*. 18: 43-51.
- Thongdeethae, S., and K.L. Heong. 2009. Hopperburn in Thailand's rice bowl. Available: <https://bit.ly/33SWe0I>. Accessed Oct. 23, 2019.
- Tishechkin, D.Y., and V.Y. Vedenina. 2016. Acoustic signals in insects: A reproductive barrier and a taxonomic character. *Entomological Review*. 96(9): 1127-1164.

- Virant-Doberlet, M., and A. Cokl. 2004. Vibrational communication in insects. *Neotropical Entomology*. 33(2): 121-134.
- Wada, K., and K. Munakata. 1967. An insecticidal alkaloid, cocculolidine from *Cocculus trilobus* DC. *Agricultural and Biological Chemistry*. 31(3): 336-339.
- Wang, B.-J., H.-X. Xu, X.-S. Zheng, Q. Fu, and Z.-X. Lu. 2010. High temperature modifies resistance performances of rice varieties to brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Rice Science*. 17(4): 334-338.
- Wang, L.-X., C.-D. Niu, Y. Zhang, Y.-L. Jia, Y.-J. Zhang, Y. Zhang, Y.-Q. Zhang, C.-F. Gao, and S.-F. Wu. 2019. The NompC channel regulates *Nilaparvata lugens* proprioception and gentle-touch response. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 106: 55-63.
- Wang, L.-X., Y.-C. Zhang, S. Tao, D. Guo, Y. Zhang, Y.-L. Jia, S. Zhang, C. Zheng, D. Khan, C.-F. Gao, and S.-F. Wu. 2020. Pymetrozine inhibits reproductive behavior of brown planthopper *Nilaparvata lugens* and fruit fly *Drosophila melanogaster*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*. 165: 104548.
- Wedell, N. 2003. Sperm competition in butterflies and moths. P.49-81. In: M.D.E. Fellowes, G.J. Holloway and J. Rolff (Eds.). *Insect Evolutionary Ecology, Proceedings of the Royal Entomological Society's 22nd Symposium*. CABI Publishing, Cambridge, UK.
- Wiklund, C. 2003. Sexual selection and evolution of butterfly mating systems. P.67-90. In: C. Boggs, W.B. Watt and P.R. Ehrlich (Eds.). *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, US.
- Williams, W.A. 2019. Innate releasing mechanism. P.1-6. In: J. Vonk and T.K. Shackelford (Eds.). *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham, Switzerland.
- Win, S.S. 2011. Life table and population parameters of *Nilaparvata lugens* Stål. (Homoptera: Delphacidae) on rice. *Tropical Life Sciences Research*. 22(1): 25-35.
- Yin, B.T., Z.T. Zhang, W.Z. Kong, and R.C. Saxena. 1989. Acoustic analysis of brown planthopper (BPH) courtship signals. *International Rice Research Newsletter*. 14(5): 28-29.
- Yu, X.P., and G.R. Wu. 1991. Influence of high temperature and humidity on reproduction and survival of the brown planthopper. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*. 5: 239-241.
- Zhang, B.X., H.J. Huang, B. Yu, Y.H. Lou, H.W. Fan, and C.X. Zhang. 2015. Bicaudal-C plays a vital role in oogenesis in *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Insect Physiology*. 79: 19-26.
- Zhang, J.L., X.B. Yuan, S.J. Chen, H.H. Chen, N. Xu, W.H. Xue, S.J. Fu, C.X. Zhang, and H.J. Xu. 2018. The histone deacetylase NHDAC1 regulates both female and male fertility in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Open Biology*. 8(12): 180158.
- Zhong, W., and B. Hua. 2013. Mating behaviour and copulatory mechanism in the scorpionfly *Neopanorpa longiprocessa* (Mecoptera: Panorpidae). *PLoS One*. 8(9): e74781.
- Zhu, J., P. Hao, C. Lu, Y. Ma, Y. Feng, and X. Yu. 2017. Expression and RNA interference of ribosomal protein L5 gene in *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Insect Science*. 17(3): 73.
- Zhuo, J.-C., H.-H. Zhang, Y.-C. Xie, H.-J. Li, Q.-L. Hu, and C.-X. Zhang. 2019. Identification of a female determinant gene for the sexual determination of a hemipteran insect, the brown planthopper. *bioRxiv*.