วารสารแก่นเกษตร THAIJO

Content List Available at ThaiJo

Khon Kaen Agriculture Journal

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



รูปแบบพฤติกรรมความเฉพาะเจาะจงของการกิน ปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและองค์ประกอบของเซลล์เจ้าบ้าน และกลไกการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยายและแพร่ขยายโดยแมลงพาหะ

The specific feeding behavior modes, interactions between virus and host components, and mechanisms of circulative non–propagative and circulative propagative plant viral disease transmission by insect vectors

ฐานัฏ ณ พัทลุง[1] และ วิภา ตังคนานนท์[1,2]*

Thanat Na Phatthalung[1] and Wipa Tangkananond[1,2]*

[1] สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ศูนย์รังสิต จังหวัดปทุมธานี 12120
[1] Department of Biotechnology, Faculty of Science and Technology, Thammasat University, Rangsit Campus, Pathum Thani 12120
[2] หน่วยวิจัยด้านเคมีทางยาแห่งมหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ศูนย์รังสิต จังหวัดปทุมธานี 12120
[2] Thammasat University Research Unit in Medicinal Chemistry, Thammasat University, Rangsit Campus, Pathum Thani 12120

บทคัดย่อ: บทความวิชาการฉบับนี้ได้ทบทวนวรรณกรรมและให้มุมมองที่มุ่งเน้นถึงกลไกการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไหลเวียนโดยแมลงพาหะ ซึ่งสามารถจำแนกออกเป็นสองรูปแบบหลัก ได้แก่ แบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยาย และแบบไหลเวียนชนิดแพร่ขยาย กลไกการถ่ายทอดไวรัสแบบไหลเวียนนี้ ไวรัสอาศัยกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของแมลงในลักษณะของกระบวนการนำเข้าและนำออกจากเซลล์แมลง ไวรัสจะเพิ่มจำนวนและแพร่กระจายไปยังอวัยวะภายในของแมลง โดยเฉพาะอย่างยิ่งอวัยวะในระบบทางเดินอาหาร กระแสโลหิต ช่องว่างกลางลำตัว และต่อมน้ำลายของแมลง ตามลำดับ กลไกนี้เกิดจากปฏิสัมพันธ์ที่จำเพาะระหว่างโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัส และโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณเซลล์ของอวัยวะภายในแมลงพาหะ ทั้งนี้ไวรัสที่มีการเพิ่มจำนวนในเซลล์แมลงพาหะจะแฝงตัวโดยไม่ก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพของแมลง แต่มีความคงทนในตัวแมลงได้ในช่วงวันถึงสัปดาห์ และตลอดชั่วอายุขัยของแมลง ดังนั้นการเรียนรู้และการเข้าใจถึงพฤติกรรมตามธรรมชาติ ความเฉพาะเจาะจงของบริเวณปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสกับเนื้อเยื่อของแมลงในการเพิ่มจำนวนของไวรัสภายในเซลล์ของแมลง และกลไกการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะนี้ จะสามารถนำไปประยุกต์ใช้ในการควบคุมและลดความเสียหายที่เกิดขึ้นจากการแพร่ระบาดของไวรัสโรคพืชและแมลงพาหะต่ออุตสาหกรรมการเกษตรของไทยได้อย่างมีประสิทธิภาพและเกิดประสิทธิผลอย่างยั่งยืน

คำสำคัญ: ไวรัสพืช; แมลงพาหะ; การถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไหลเวียน; การถ่ายทอดไวรัสพืชชนิดไม่แพร่ขยาย; การถ่ายทอดไวรัสพืชชนิดแพร่ขยาย

ABSTRACT: This article review is focused on the perspective of the circulative plant viral disease transmission mechanisms by insect vectors. These can be classified into two main types: circulative non–propagative and circulative propagative mechanisms. Both mechanisms relied on the viral–transcytosis mechanisms which were revealed by the endocytosis and exocytosis of insect cells. Viruses replicated and spread in internal insect organs, especially the digestive system, haemolymph, haemocoel, and salivary glands, respectively. These mechanisms caused by the specific interactions between protein receptors on viral particle surface areas and cells of the insect's internal organs. However, the replicated viruses that were latent within insect cells and their physical appearance did not change but stabled in insect vectors from days to weeks, and throughout their lifespans. The understandings

* Corresponding author: w_tangkananond@yahoo.com

Received: date; January 29, 2020 Accepted: date; March 25, 2021 Published: date; August 5, 2021

of natural behavior of insect vectors and specificity of viral pathogen replications and transmission processes may be applied to control the spread of plant viral diseases and their insect vectors, and sustainably to reduce the damage of Thai agricultural industries.
Keywords: plant viruses; insect vectors; circulative plant viral transmission; circulative non–propagative plant viral transmission; circulative propagative plant viral transmission

บทนำ

ปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและแมลงพาหะส่งผลต่อการดำรงอยู่ของไวรัสในเซลล์เจ้าบ้าน และกลไกการถ่ายทอดโรคในรูปแบบที่จำเพาะ ทั้งนี้แมลงจะเป็นตัวถ่ายทอดทางชีวภาพ (biological transmitter) โดยที่ไวรัสจะมีการเพิ่มจำนวนภายในอวัยวะภายในของแมลง ซึ่งมักเรียกแมลงนี้ว่า พาหะ (vector) องค์ประกอบของวงจรการก่อโรคไวรัสสาเหตุโรคพืชที่มีแมลงเป็นพาหะในการถ่ายทอดนี้ประกอบด้วย 4 องค์ประกอบสำคัญ ได้แก่ (1) เชื้อก่อโรค (pathogen) (2) แมลงพาหะ (insect vector) (3) เซลล์เจ้าบ้านหรือเซลล์สิ่งมีชีวิตให้อาศัย (host cell) และ (4) สภาพแวดล้อม (environment) ทั้งนี้เมื่อแมลงพาหะได้รับไวรัสจากการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชที่เป็นโรค ไวรัสจะอาศัยองค์ประกอบ (components) ของเซลล์แมลงที่เกี่ยวข้องและส่งผลต่อพฤติกรรมการรับรู้ของไวรัส (virus perceptive behavior) เพื่อเพิ่มจำนวนอนุภาคไวรัส และส่งเสริมการมีชีวิตรอดภายในเซลล์แมลง โดยก่อและไม่ก่อให้เกิดอันตรายหรือการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพของแมลงพาหะ และสามารถถ่ายทอดไวรัสไปยังเซลล์พืชเพื่อก่อโรคได้ ดังนั้นบทความวิชาการฉบับนี้จึงนำเสนอรูปแบบและปฏิสัมพันธ์ของกลไกการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียน (circulative transmission) ทั้งชนิดไม่แพร่ขยาย (circulative non–propagative) และชนิดแพร่ขยาย (circulative propagative) ข้อมูลดังกล่าวนี้จะทำให้เข้าใจปฏิสัมพันธ์และกลไกของการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะมากยิ่งขึ้น นำไปสู่แนวทางการปฏิบัติเพื่อการป้องกัน ควบคุม กำจัดแมลงพาหะและไวรัสโรคพืชอย่างมีประสิทธิภาพต่อไป

1. ความสำคัญของกลไก และรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะ

การถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะสามารถพบได้ในแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน (aphid หรือ plant lice) เพลี้ยไฟ (thrips) เพลี้ยแป้ง (mealybug) แมลงหวี่ขาว (whitefly) ไร (mite) ตัวด้วง (beetle) เพลี้ยกระโดด (planthopper) และเพลี้ยจักจั่น (leafhopper) เป็นต้น ความสำคัญของกลไกการถ่ายทอดนี้ สืบเนื่องจากการระบาดสร้างความเสียหายของแมลงพาหะและไวรัสนั้นมีอุบัติการณ์ของการระบาดที่เพิ่มขึ้นช่วงหลังสงครามโลกครั้งที่ 2 (World War II; พ.ศ. 2482–2488) ซึ่งเป็นยุคแรกของการปฏิวัติเขียว (green revolution) ในการนำความก้าวหน้าทางวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพและเร่งรัดผลผลิตทางการเกษตรในช่วงประมาณปี พ.ศ. 2503 (Cullather, 2004) โดยเฉพาะอย่างยิ่งการนำสารเคมีมาใช้กับการปลูกพืชเชิงเดี่ยว (monoculture) เป็นผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของระบบนิเวศ ซึ่งสามารถที่จะทำลายแมลงศัตรูพืชเป้าหมายได้อย่างมีประสิทธิภาพ ในขณะเดียวกันก็ส่งผลกระทบโดยตรงต่อแมลงศัตรูธรรมชาติของแมลงศัตรูพืชเป้าหมายอีกด้วย

แมลงพาหะและไวรัสก่อโรคพืชจะมีการปรับตัวเพื่อความอยู่รอดในถิ่นธรรมชาติเดิม และดำรงอยู่เพื่อเป็นกำลังหรือพลังงานทางชีววิทยา (inoculum potential) ในการเข้าทำลายพืช ดังนั้นแมลงพาหะและไวรัสจะมีปฏิสัมพันธ์โดยตรงซึ่งกันและกันในการถ่ายทอดโรคเพื่อเข้าทำลายพืช ไวรัสจะอาศัยแมลงพาหะซึ่งเป็นแหล่งฟักตัวและเพิ่มจำนวน และเมื่อแมลงพาหะดูดกินน้ำเลี้ยงจากพืช ไวรัสจึงสามารถที่จะถ่ายทอดจากแมลงพาหะไปยังพืชได้ รูปแบบการเพิ่มจำนวนและการเคลื่อนย้ายของไวรัสในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ สามารถแบ่งได้เป็น 2 ลักษณะ ได้แก่ (1) แบบไม่ไหลเวียน หรือไม่มีการเคลื่อนย้ายของไวรัสเข้าสู่อวัยวะภายในของแมลงพาหะ (non–circulative) และ (2) แบบไหลเวียน หรือมีการเคลื่อนย้ายของไวรัสเข้าสู่อวัยวะภายในของแมลงพาหะ (circulative หรือ persistent) จากรายงานการศึกษาซึ่งมีอยู่มากมายในฐานข้อมูลงานวิจัยทางวิชาการถึงกระบวนการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียน และปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและเนื้อเยื่ออวัยวะภายในของแมลงพาหะ (Whitfield et al., 2015) ซึ่งสามารถสรุปประเด็นสำคัญได้ดังนี้

1.1 กระบวนการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชโดยแมลงพาหะ

พืชมีผนังเซลล์ (cell wall) ที่หนาและแข็งแรง ประกอบด้วยสารพวกเซลลูโลสเป็นส่วนใหญ่ ทำหน้าที่ในการห่อหุ้มองค์ประกอบของเซลล์และช่วยให้เซลล์พืชสามารถคงรูปอยู่ได้ ลักษณะผนังเซลล์ที่หนาและมีความแข็งแรงเช่นนี้เป็นอุปสรรคต่อการบุกรุก (invasion) ของไวรัส เพื่อเข้าทำลายเซลล์พืช (Buchmann et al., 2015) ดังนั้นจึงต้องอาศัยแมลงพาหะในการถ่ายทอดไวรัส โดยแมลงพาหะจะใช้ส่วนของปากที่มีลักษณะแบบเจาะดูด (piercing–sucking mouthparts) ซึ่งเป็นรยางค์แหลมและเล็กคล้ายเข็ม (stylet) ประกอบด้วยช่องปากส่วนรับอาหารเข้า (maxillary stylet food canal) และช่องปากส่วนปล่อยน้ำลาย (maxillary stylet salivary canal) (Dietzgen et al., 2016) แทงเจาะเข้าไปในเนื้อเยื่อพืชเพื่อทำการสำรวจ (probe หรือ stylet penetration) ความเหมาะสมของพืช (host-plant suitability) ก่อนเริ่มกระบวนการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชจากท่อลำเลียงน้ำและแร่ธาตุ (xylem) และท่อลำเลียงอาหาร (phloem) กระบวนการรับและถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนโดยทั่วไป มีความคล้ายคลึงกับกระบวนการรับและถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน (non–circulative transmission) แต่มีข้อแตกต่างที่สำคัญ คือ เมื่อแมลงพาหะดูดกินน้ำเลี้ยงจากต้นพืชที่มีไวรัส (viral infected plants) ไวรัสสามารถไหลเวียน (circulation) และเพิ่มจำนวนภายในตัวแมลงได้ตลอดชั่วอายุขัยของแมลง สามารถถ่ายทอดไวรัสได้ภายหลังการลอกคราบ (molting) รวมทั้งมีระยะเวลารับไวรัส (acquisition period) ระยะฟักตัวของไวรัส (incubation period) ระยะแฝงตัวของไวรัส (lalent period) และระยะเวลาถ่ายทอดไวรัส (transmission period) ภายหลังจากการได้รับไวรัสจากน้ำเลี้ยงพืชที่ยาวนานเพิ่มขึ้นในช่วงระยะชั่วโมงถึงวัน ตามลำดับ (Na Phatthalung et al., 2017b)

1.2 กลไกการไหลเวียนของไวรัสภายในอวัยวะภายในของแมลงพาหะเพื่อการถ่ายทอดโรค

เมื่อแมลงพาหะได้รับไวรัสจากพืชผ่านกระบวนการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชแล้ว ไวรัสจะไหลเวียนภายในระบบทางเดินอาหารของแมลงพาหะ โดยจะเคลื่อนเข้าสู่หลอดอาหาร (esophagus) ผ่านทางช่องปากส่วนรับอาหารเข้า และเคลื่อนเข้าสู่บริเวณทางเดินอาหารส่วนหน้า (foregut หรือ stomodeum) ส่วนกลาง (midgut หรือ mesenteron หรือ ventriculus) และส่วนท้าย (hindgut หรือ proctodeum) ตามลำดับ (Jia et al., 2012b) ซึ่งในขณะที่ไวรัสมีการเคลื่อนย้ายและเพิ่มจำนวนภายในอวัยวะภายในของแมลง ไวรัสสามารถเคลื่อนย้ายและไหลเวียนเข้าสู่กระแสโลหิตของแมลง ซึ่งเป็นระบบหมุนเวียนโลหิตแบบเปิด (open circulatory system) และจะไหลเวียนออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลง (haemocoel หรือ vector body cavity) จากนั้นจะไหลเวียนเข้าสู่ต่อมน้ำลายของแมลง (salivary gland) ตามลำดับ ลักษณะการไหลเวียนดังกล่าวข้างต้นนี้จะอาศัยกระบวนการทรานไซโตซิส (transcytosis) ซึ่งเป็นกระบวนการที่ไวรัสเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ (tissue associated membrane) ดังนั้นบริเวณเยื่อบุผิวเซลล์ของระบบทางเดินอาหารและต่อมน้ำลายของแมลงพาหะนี้ จึงเปรียบเสมือนปราการสำคัญ (barrier) ที่ส่งผลต่อกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัส (Tamborindeguy et al., 2010)

ต่อมน้ำลายของแมลงประกอบด้วยอวัยวะ 3 ส่วน ได้แก่ (1) principal salivary gland (PSG) จำนวน 1 คู่ (2) accessory salivary gland (ASG) จำนวน 1 คู่ และ (3) ท่อน้ำลาย (salivary duct) ตามลำดับ เมื่อไวรัสไหลเวียนเข้าสู่ต่อมน้ำลายของแมลงและเข้าปะปนกับน้ำลายแล้ว หลังจากที่แมลงดูดกินน้ำเลี้ยงพืชจะมีการหลั่งน้ำลาย (salivation) จากต่อมน้ำลายเพื่อย่อยเซลล์พืชผ่านทางท่อน้ำลายและช่องปากส่วนปล่อยน้ำลาย ตามลำดับ ในขณะที่แมลงหลั่งน้ำลายเพื่อย่อยเซลล์พืช ไวรัสจะถูกสำรอก (egestion) ออกมาพร้อมกับการหลั่งน้ำลาย ซึ่งน้ำลายนี้จะมีไวรัสปะปนอยู่ ทำให้ไวรัสสามารถที่จะถ่ายทอดจากแมลงพาหะไปยังต้นพืชอื่น ๆ ได้ (Gildow et al., 1980; Wang et al., 2015)

1.3 การไหลเวียนของไวรัสภายในอวัยวะภายในของแมลงพาหะด้วยกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ และปฏิสัมพันธ์ระหว่างบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสและตัวรับสัญญาณบริเวณเยื่อบุผิวเซลล์ของแมลงพาหะ

กระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัส ซึ่งเป็นกระบวนการที่ไวรัสถูกนำเข้าสู่เซลล์ด้วยกระบวนการเอนโดไซโทซิส (endocytosis) จากด้านหนึ่งของเซลล์ในลักษณะการนำเข้าสู่เซลล์โดยอาศัยตัวรับ (receptor mediated endocytosis, RME) และถูก

นำออกสู่อีกด้านหนึ่งของเซลล์ด้วยกระบวนการเอกโซไซโทซิส (exocytosis) ตามลำดับ (Mao et al., 2017) ลักษณะการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสดังกล่าวนี้ ต้องอาศัยลักษณะความจำเพาะของเซลล์ที่ไวรัสสามารถเคลื่อนผ่านได้ (permissive cell) โดยบริเวณเยื่อบุผิวเซลล์ดังกล่าวจะต้องมีตัวรับที่จำเพาะ (specific receptor) ที่สามารถเกิดปฏิสัมพันธ์กับบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสได้อย่างจำเพาะ หรืออาศัยตัวรับร่วม (co–receptor หรือ helper receptor) (Webster et al., 2018) ทั้งนี้ปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นระหว่างตัวรับที่จำเพาะและบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสนี้จะส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง (conformational changes) ของบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัส และทำให้สามารถเกิดปฏิสัมพันธ์กับตัวรับร่วมได้ เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ และกระบวนการถ่ายทอดโรคได้ เป็นต้น ทั้งนี้บริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสจะเกิดปฏิสัมพันธ์กับตัวรับบริเวณเยื่อบุผิวเซลล์ของอวัยวะภายในของแมลงพาหะด้วยพันธะไฮโดรเจน แรงแวนเดอวาลล์ หรือเกิดจากแรงดึงดูดระหว่างประจุบนพื้นผิว ด้วยกระบวนการโดยสังเขป (Liu et al., 2009) ดังนี้

1.3.1 กระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสจากระบบทางเดินอาหารออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะ

ไวรัสจะมีการไหลเวียนและเพิ่มจำนวนภายในอวัยวะของระบบทางเดินอาหารของแมลง เมื่อจะมีการเคลื่อนย้ายจากอวัยวะของระบบทางเดินอาหารออกสู่ช่องว่างกลางลำตัว (midgut– หรือ hindgut–hemolymph) ไวรัสจะถูกนำเข้าสู่เซลล์ของอวัยวะระบบทางเดินอาหารด้วยกระบวนการเอนโดไซโทซิสในลักษณะการนำเข้าสู่เซลล์โดยอาศัยตัวรับ (Haupt et al., 2005) โดยขั้นตอนดังนี้ (1) เกิดการสะสมตัวของไวรัสรวมกันทางด้านบนบริเวณเยื่อบุผิวเซลล์ (apical plasmalemma, APL) (2) ไวรัสจะจับกับตัวรับที่จำเพาะบริเวณ APL ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของ APL ที่มีลักษณะหนาและเว้าลงไป (coated–pit formation, CPF) (3) ไวรัสจะถูกนำเข้าสู่ไซโทพลาสซึม (cytoplasm) ของเซลล์ด้วยการเว้าผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ (plasmalemma invagination, PLI) และการห่อหุ้มหรือโอบล้อมไวรัสเข้าเป็นถุงขนาดเล็ก (coated vesicle, CV) สำหรับไวรัสที่มีเปลือกหุ้มอนุภาค (envelope) จะอาศัยกระบวนการสร้างความเป็นกรด (acidification) เพื่อกระตุ้นให้เปลือกหุ้มอนุภาคนี้สามารถรวมตัวเข้ากับถุงขนาดเล็กนี้ได้ (4) ไวรัสที่บรรจุในถุงขนาดเล็กจะเคลื่อนที่มายังบริเวณด้านฐานเยื่อบุผิวเซลล์ (basal plasmalemma, BPL) และ basal laminar (BL) ตามลำดับ ซึ่งเป็นชั้นเนื้อเยื่อรองรับฐาน (basement membrane) ที่สร้างจากเนื้อเยื่อบุผิวเซลล์ และ (5) ถุงขนาดเล็ก (coated vesicle) จะรวมตัวเข้ากับ BL ทำให้เกิดการปลดปล่อยอนุภาคไวรัสออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะด้วยกระบวนการนำออกหรือเอกโซไซโทซิส ตามลำดับ (Garret et al., 1993; Gray et al., 2003)

กระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสจากระบบทางเดินอาหารออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะนี้สามารถพบได้ในการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนทั้งชนิดไม่แพร่ขยายและชนิดแพร่ขยาย ไวรัสจะไหลเวียนและเพิ่มปริมาณภายในช่องว่างกลางลำตัว ซึ่งลักษณะนี้เองที่ทำให้สามารถจำแนกรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไหลเวียนโดยแมลงพาหะทั้งชนิดไม่แพร่ขยายและแพร่ขยายได้ หากไวรัสไม่สามารถเพิ่มปริมาณได้ภายในช่องว่างกลางลำตัวของแมลงจัดเป็นรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยาย ในทางกลับกันหากไวรัสสามารถเพิ่มปริมาณได้ภายในช่องว่างกลางลำตัวของแมลงจะจัดเป็นรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไหลเวียนชนิดแพร่ขยาย ตามลำดับ

1.3.2 กระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสจากช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะเข้าสู่ต่อมน้ำลายเพื่อการถ่ายทอดโรค

ภายหลังจากที่ไวรัสถูกปลดปล่อยออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะแล้ว ไวรัสจะไหลเวียนภายในช่องว่างกลางลำตัวของแมลง จากนั้นจึงเคลื่อนเข้าสู่ต่อมน้ำลายของแมลง (hemolymph–salivary glands) (Froissart et al., 2010) ในลักษณะเช่นเดียวกับกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสจากระบบทางเดินอาหารออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะด้วยกระบวนการเอนโดไซโทซิสในลักษณะการนำเข้าสู่เซลล์โดยอาศัยตัวรับ โดยขั้นตอนดังนี้ (1) เกิดการสะสมตัวของไวรัสรวมกันทางด้านบน (apical side) บริเวณ basal laminar (BL) ของต่อมน้ำลาย (salivary basal laminar, SBL) (2) เกิดการแทรกผ่าน (penetration) ของไวรัสเข้าสู่บริเวณ SBL และเกิดการสะสมตัวของไวรัสรวมกันทางด้านบนเยื่อบุผิวเซลล์ของต่อมน้ำลาย (salivary basal plasmalemma, SBPL) (3) ไวรัสจะจับกับตัวรับที่จำเพาะบน SBPL (4) เกิดการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของบริเวณ SBPL ทำให้มี

ลักษณะหนาและเว้าลึก (coated–pit formation, CPF) ไวรัสจึงถูกนำเข้าหรือเอนโดไซโทซิสเข้าสู่เซลล์ด้วยการเว้าผ่านเยื่อหุ้มเซลล์และการห่อหุ้มหรือโอบล้อมไวรัสเข้าเป็นถุงขนาดเล็ก (coated vesicle, CV) ที่มีรูปร่างคล้ายท่อ (tubular vesicle, TV) ซึ่งภายในบรรจุกลุ่มของไวรัสเสมือนเป็นแหล่งผลิตไวรัส (virus factory) และโครงสร้างของ TV นี้จะไหลเวียนอยู่ในไซโทพลาสซึมของเซลล์ (5) เมื่อเกิดกระบวนการเคลื่อนของไวรัสไปยังท่อน้ำลายของแมลง [salivary duct (SD) หรือ salivary canal] ด้วยกระบวนการผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ อนุภาคไวรัสจะถูกปลดปล่อยออกจากโครงสร้างของ TV ด้วยการเว้าของท่อ (CPF) กลายเป็นถุงเล็ก ๆ (CV) ที่ภายในบรรจุอนุภาคไวรัสเพียงหนึ่งอนุภาค (6) เกิดการสะสมตัวของไวรัสรวมกันทางด้านบนของเยื่อบุผิวเซลล์ของต่อมน้ำลาย (apical salivary plasmalemma, ASPL) และ (7) ไวรัสจะจับกับตัวรับที่จำเพาะบน ASPL ถุงขนาดเล็กจะรวมตัวเข้ากับ ASPL ทำให้ไวรัสถูกนำเข้าสู่ช่องว่างภายในเนื้อเยื่อด้านในของท่อน้ำลายด้วยกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ จากนั้นจึงเคลื่อนเข้าสู่ท่อน้ำลายและช่องปากส่วนปล่อยน้ำลาย ตามลำดับ (Gray et al., 2014; Pinheiro et al., 2017; Qiao et al., 2017)

2. รูปแบบของการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียน และปฏิสัมพันธ์ระดับชีวโมเลกุลระหว่างแมลงพาหะไวรัส และพืชอาศัย

รูปแบบการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนหรือมีการเคลื่อนย้ายของไวรัสเข้าสู่อวัยวะภายในของแมลงพาหะนี้สามารถแบ่งย่อยได้เป็น 2 ลักษณะ ได้แก่ (1) แบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยาย หรือไม่มีการเพิ่มปริมาณของไวรัสภายในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ (circulative, persistent, non–propagative transmission หรือ persistent, circulative transmission) และ (2) แบบไหลเวียนชนิดแพร่ขยาย หรือมีการเพิ่มปริมาณของไวรัสภายในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ (circulative, persistent, propagative transmission) ตามลำดับ (Andret-Link et al., 2005; Hohn, 2007)

2.1 การถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยาย

การถ่ายทอดไวรัสแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยาย ซึ่งตัวอย่างการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะในลักษณะนี้ สามารถพบได้ในไวรัสสกุล *Enamovirus*, *Geminivirus*, *Luteovirus*, *Nanavirus*, *Umbravirus*, *Bromovirus*, *Carmovirus*, *Comovirus*, *Sobemovirus*, *Tymovirus* และ *Rymovirus* เป็นต้น โดยแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน แมลงหวี่ขาว เพลี้ยจักจั่น ตัวไร จักจั่นเขา และตัวด้วง เป็นต้น และมีช่วงระยะเวลาภายหลังจากการดูดกินน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำและท่ออาหารพืชของแมลงพาหะ ได้แก่ ระยะการได้รับไวรัสจากพืชที่เป็นโรค ระยะแฝงตัวของไวรัสในแมลงพาหะ และระยะการถ่ายทอดโรค ในช่วงระยะเวลาที่สั้นระหว่างชั่วโมงถึงวัน ในขณะที่ความคงทนของไวรัสในตัวแมลง (retention period) มีระยะเวลานานในช่วงวันถึงสัปดาห์ และไวรัสมีการดำรงอยู่ในช่องว่างกลางลำตัวของแมลง แต่ไม่สามารถเพิ่มปริมาณในช่องว่างกลางลำตัวของแมลงได้ ซึ่งโดยทั่วไปแมลงที่อาศัยกระบวนการนี้ในการถ่ายทอดไวรัสส่วนใหญ่จะไม่สามารถถ่ายทอดไวรัสผ่านทางไข่ (transovarial transmission) (Whitfield et al., 2015)

ตัวอย่างของไวรัสสาเหตุโรคพืชที่ถ่ายทอดโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยายนี้ เช่น *Barley yellow dwarf virus*–PAV (BYDV–PAV) สกุล (genus) *Luteovirus* วงศ์ (family) *Luteoviridae* ลักษณะอนุภาครูปร่างหลายเหลี่ยม (icosahedron) ที่มีขนาดเท่ากันทั้งสามมิติ (isometric particles, *T*=3 icosahedral symmetry) ขนาดอนุภาคประมาณ 25 – 30 นาโนเมตร สารพันธุกรรมเป็นชนิด (+)ssRNA ที่มีขนาดจีโนมประมาณ 5.3 – 5.7 กิโลเบส และถ่ายทอดได้โดยแมลงจำพวกเพลี้ย (Balaji et al., 2003; Mustafayev et al., 2013) องค์ประกอบสำคัญของอนุภาคไวรัสในกระบวนการถ่ายทอดโดยแมลงพาหะ ได้แก่ โปรตีนห่อหุ้มอนุภาคไวรัส (capsid protein, CP) และโปรตีนองค์ประกอบอื่น ๆ [minor component protein หรือ CP–readthrough protein (CP–RTP)] ซึ่ง CP–RTP เป็นองค์ประกอบของโปรตีนห่อหุ้มอนุภาคไวรัสที่มีประมาณ 3% – 7% ซึ่งเกิดจากกระบวนการแปลรหัส (translation) ของไรโบโซมที่จะต้องอ่านและแปลรหัสจากยีนที่ควบคุมการสร้างโปรตีนห่อหุ้มอนุภาคไวรัส (coat protein gene) ไปจนถึงส่วนของดีเอ็นเอที่อยู่ระหว่างยีน (intergenic–region หรือ non–coding sequence หรือ intergenic DNA spacers)

กระบวนการดังกล่าวนี้เกิดจากไรโบโซมไม่ได้ยุติกระบวนการแปลรหัสและสังเคราะห์โปรตีนที่รหัสหยุดการสังเคราะห์โปรตีน (stop codon) ที่ตำแหน่ง UGA แต่กลับนำกรดอะมิโนทริปโตเฟน (Tryptophan, Trp) เข้ามาแทนที่ในตำแหน่งดังกล่าว ส่งผลให้

กระบวนการแปลรหัสและสังเคราะห์โปรตีนของไรโบโซมสามารถดำเนินต่อไปได้ (Cheng et al., 1994; Chay et al., 1996) ทั้งนี้ส่วนโปรตีนห่อหุ้มอนุภาค BYDV–PAV (BYDV–PAV–CP) และโปรตีนประกอบอื่น ๆ (BYDV–PAV–CP–RTP) เป็นองค์ประกอบที่สำคัญโดยตรงในกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัส โดยที่ BYDV–PAV–CP จะเกี่ยวข้องในกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสจากระบบทางเดินอาหารออกสู่ช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะ ในขณะที่ BYDV–PAV–CP–RTP จะเกี่ยวข้องในกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัสจากช่องว่างกลางลำตัวของแมลงพาหะเข้าสู่ต่อมน้ำลายเพื่อการถ่ายทอดโรค โดยปลายทางด้าน N–terminal ของ BYDV–PAV–CP–RTP จะเป็นส่วนที่เกิดปฏิสัมพันธ์กับบริเวณ basal laminar (BL) ของต่อมน้ำลาย (salivary basal laminar, SBL) และปลายทางด้าน C–terminal ของ BYDV–PAV–CP–RTP จากการศึกษาพบว่า ไม่มีบทบาทเกี่ยวข้องในกระบวนการถ่ายทอดโรค แต่มีบทบาทสำคัญต่อพยาธิกำเนิดของโรคในพืช (tissue tropism) (Bruyere et al., 1997; Brault et al., 2000)

2.2 การถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนชนิดแพร่ขยาย

การถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไหลเวียนชนิดแพร่ขยาย ซึ่งตัวอย่างการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะในลักษณะนี้ สามารถพบได้ในไวรัสสกุล *Tospovirus*, *Marafivirus*, *Phytoveovirus*, *Fijivirus*, *Oryzavirus*, *Phytorhabdovirus*, *Cytorhabdovirus*, *Nucleorhabdovirus* และ *Tenuivirus* เป็นต้น โดยแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน เพลี้ยจักจั่น ตัวไร จักจั่นเขา เพลี้ยกระโดด และเพลี้ยไฟ เป็นต้น ลักษณะการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนชนิดแพร่ขยายนี้ มีความคล้ายคลึงกับการถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยายเป็นส่วนใหญ่ โดยมีช่วงระยะเวลาที่แมลงพาหะได้รับไวรัสจากพืชที่เป็นโรคและระยะการถ่ายทอดโรค โดยใช้ระยะเวลาที่ยาวนานขึ้นระหว่างชั่วโมงถึงวัน และมีระยะแฝงตัวของไวรัสในแมลงพาหะภายหลังการดูดกินน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำและท่ออาหารพืช โดยใช้ระยะเวลายาวนานเพิ่มขึ้นระหว่างวันถึงสัปดาห์ นอกจากนี้ไวรัสจะมีความคงทนในตัวแมลง ซึ่งสามารถดำรงอยู่ได้ตลอดชั่วอายุขัยของแมลง และสามารถเพิ่มปริมาณในช่องว่างกลางลำตัวของแมลงได้ โดยไม่ก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพของแมลง แมลงที่อาศัยกระบวนการนี้ในการถ่ายทอดไวรัสมีทั้งชนิดที่สามารถถ่ายทอดไวรัสผ่านทางไข่ ซึ่งไวรัสที่สามารถถ่ายทอดผ่านทางไข่ได้นั้นจะต้องสามารถเกิดปฏิสัมพันธ์กับโปรตีน vitellogenin (Vg) ซึ่งเป็นสารตั้งต้น (precursor) ของโปรตีนที่เป็นองค์ประกอบหลักของเซลล์ไข่แมลง (major yolk protein, MYP) (Liao et al., 2017) และสามารถเคลื่อนผ่านและเพิ่มจำนวนได้ภายในไซโทพลาสซึมของเซลล์ไข่แมลงพาหะ (oocyte) โดยการเคลื่อนผ่านชั้น follicular cell ซึ่งห่อหุ้มเซลล์ไข่อยู่ เช่น *Rice stripe virus* (RSV) (Li et al., 2011; Wu et al., 2014) และชนิดที่ไม่สามารถถ่ายทอดไวรัสผ่านทางไข่ (non–transovarial transmission) เช่น ไวรัสใบหงิกข้าว (*Rice ragged stunt virus*, RRSV) เป็นต้น (Na Phatthalung et al., 2017a; 2018a)

Rice stripe virus (RSV) ซึ่งสามารถถ่ายทอดโดยแมลงพาหะเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลขนาดเล็ก [small brown planthopper (SBPH), *Laodelphax striatellus* Fallén] และสามารถถ่ายทอดไวรัสผ่านทางไข่ได้ (Huo et al., 2014) RSV เป็นไวรัสในสกุล *Luteovirus* วงศ์ *Luteoviridae* ลักษณะอนุภาครูปร่างเป็นเส้นสาย (filamentous) ขนาดความยาวและความกว้างอนุภาคประมาณ 500 – 2,000 และ 3 – 10 นาโนเมตร ตามลำดับ สารพันธุกรรมเป็นชนิด (+)ssRNA ที่มีขนาดจีโนมประมาณ 16 กิโลเบส การถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะเกิดจากปฏิสัมพันธ์ระหว่างโปรตีน 5 ชนิด ซึ่งเป็นโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณผิวเซลล์ของแมลงพาหะ (insect vector receptor, IVR) และโปรตีนห่อหุ้มอนุภาคไวรัส ได้แก่ receptor for activated protein kinase C (RACK) และ glyceraldehyde–3–phosphate dehydrogenase (GAPDH3) ซึ่งจะเกี่ยวข้องในกระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของไวรัส (Pedersen, 1991; Ron et al., 1995) และ ribosomal protein 3 ชนิด ได้แก่ 60 S ribosomal protein (r–protein) L5 (RPL5), 60 S r–protein L7a (RPL7a) และ 60 S r–protein L8 (RPL8) จะเกี่ยวข้องในกระบวนการไหลเวียนและเพิ่มจำนวนของไวรัสภายในเซลล์ของแมลงพาหะ ตามลำดับ (Dardick, 2007; Li et al., 2018)

ไวรัสใบหงิกข้าว (*Rice ragged stunt virus*, RRSV) เป็นไวรัสในสกุล *Oryzavirus* วงศ์ *Reoviridae* ลักษณะอนุภาคเป็นทรงกลมหลายเหลี่ยม (icosahedral shape) ไม่มีเปลือกหุ้ม (non–envelope) ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางประมาณ 75 – 80 นาโนเมตร สามารถถ่ายทอดโดยแมลงพาหะเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล [brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* Stål] และไม่สามารถ

ถ่ายทอดไวรัสผ่านทางไข่ (Na Phatthalung et al., 2017c; Na Phatthalung et al., 2018b) ทั้งนี้ไวรัสในวงศ์ *Reoviridae* ที่ก่อโรคในพืช ประกอบด้วย 3 สกุล ได้แก่ *Fijivirus*, *Phytoreovirus* และ *Oryzavirus* จากการศึกษาชนิดของโปรตีนที่สำคัญและรูปแบบการเพิ่มจำนวนของไวรัสในแมลงพาหะ พบว่า องค์ประกอบที่สำคัญในกระบวนการเคลื่อนผ่านของไวรัสไปยังอวัยวะภายในต่าง ๆ ของแมลงพาหะ คือ โปรตีนห่อหุ้มอนุภาคไวรัสทั้งชนิดที่เป็นโปรตีนที่ไม่ใช่โครงสร้างของไวรัส (viral non–structural protein, Pns) และโปรตีนที่เป็นโครงสร้างของไวรัส (viral structural protein, Ps) ตัวอย่างเช่น โปรตีน P9–1 ของไวรัสในสกุล *Fijivirus* เช่น *Rice black–streaked dwarf virus* (RBSDV), *Southern rice black–streaked dwarf virus* (SRBSDV) และ *Mal de Rio Cuarto virus* (MRCV) โปรตีน Pns10, Pns12 และ Ps2 ของ *Rice dwarf virus* (RDV) และ Pns9 ของ *Rice gall dwarf virus* (RGDV) ซึ่งเป็นไวรัสในสกุล *Phytoreovirus* (Wei et al., 2006a; Wei et al., 2006b; Jia et al., 2012a) และสำหรับ RRSV จากการศึกษาพบว่า องค์ประกอบที่สำคัญในกระบวนการเคลื่อนผ่านของไวรัสไปยังอวัยวะภายในต่าง ๆ ของแมลงพาหะ คือ Pns10 โดยสามารถตรวจพบไวรัสได้ในอวัยวะภายในของแมลงที่ระยะเวลาน้อยที่สุดภายหลังจากการถ่ายทอดไวรัสจากต้นข้าวสู่แมลงพาหะที่ช่วงระยะเวลา (วัน) ได้แก่ หลอดอาหาร (esophagus, 1 วัน) เนื้อเยื่อบุผิวทางเดินอาหารส่วนกลาง (midgut epithelium, 3 วัน) กล้ามเนื้อเรียบทางเดินอาหารส่วนกลาง [smooth muscle หรือ visceral muscle (midgut), 3 – 4 วัน] กล้ามเนื้อเรียบทางเดินอาหารส่วนท้าย [smooth muscle หรือ visceral muscle (hindgut), 6 วัน] และต่อมน้ำลาย (6 วัน) ตามลำดับ (Jia et al., 2012b) ดังนั้นเมื่อพิจารณาการเพิ่มจำนวนและการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะ พบว่า แมลงจะได้รับไวรัสจากการดูดกินน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำและท่ออาหารในเนื้อเยื่อพืช ธาตุอาหารพืชและไวรัสพืชจะถูกส่งต่อสู่การลำเลียงอาหารในระบบทางเดินอาหารของแมลง หลังจากนั้นจึงเคลื่อนที่ไปยังระบบหมุนเวียนโลหิตของแมลงและหมุนเวียนเข้าสู่ช่องว่างกลางลำตัว และสุดท้ายจะสะสมไปที่ต่อมน้ำลายของแมลงพาหะ ตามลำดับ

2.3 ปฏิสัมพันธ์ระดับชีวโมเลกุลระหว่างแมลงพาหะ ไวรัส และพืชอาศัย

กระบวนการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชแบบไหลเวียนชนิดไม่แพร่ขยายและแพร่ขยายโดยแมลงพาหะดังกล่าวข้างต้นนี้ จะเห็นได้ว่า มีรูปแบบและปฏิสัมพันธ์ที่ความซับซ้อนและจำเพาะเจาะจงในระดับชีวโมเลกุลระหว่างแมลงพาหะ ไวรัสพืช และพืชอาศัย กล่าวโดยสรุป คือ แมลงจะได้รับไวรัสและสารประกอบต่าง ๆ ของพืชจากการดูดกินน้ำเลี้ยงพืช โดยอาศัยโปรตีนที่จำเพาะของแมลงและโปรตีนของพืชช่วยในการเคลื่อนที่ของไวรัสผ่านไปยังอวัยวะภายในของแมลง และมีกระบวนการเพิ่มจำนวนของไวรัส รวมทั้งการเคลื่อนย้ายไวรัสจากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์หนึ่ง และเคลื่อนย้ายผ่านช่องว่างกลางลำตัวของแมลงไปยังต่อมน้ำลายของแมลงพาหะ เมื่อแมลงไปดูดกินต้นพืชต้นใหม่ก็จะเกิดกระบวนการถ่ายทอดไวรัสจากการดูดกินน้ำเลี้ยงของแมลงไปสู่ต้นพืชได้ต่อไป **(Figure 1)**

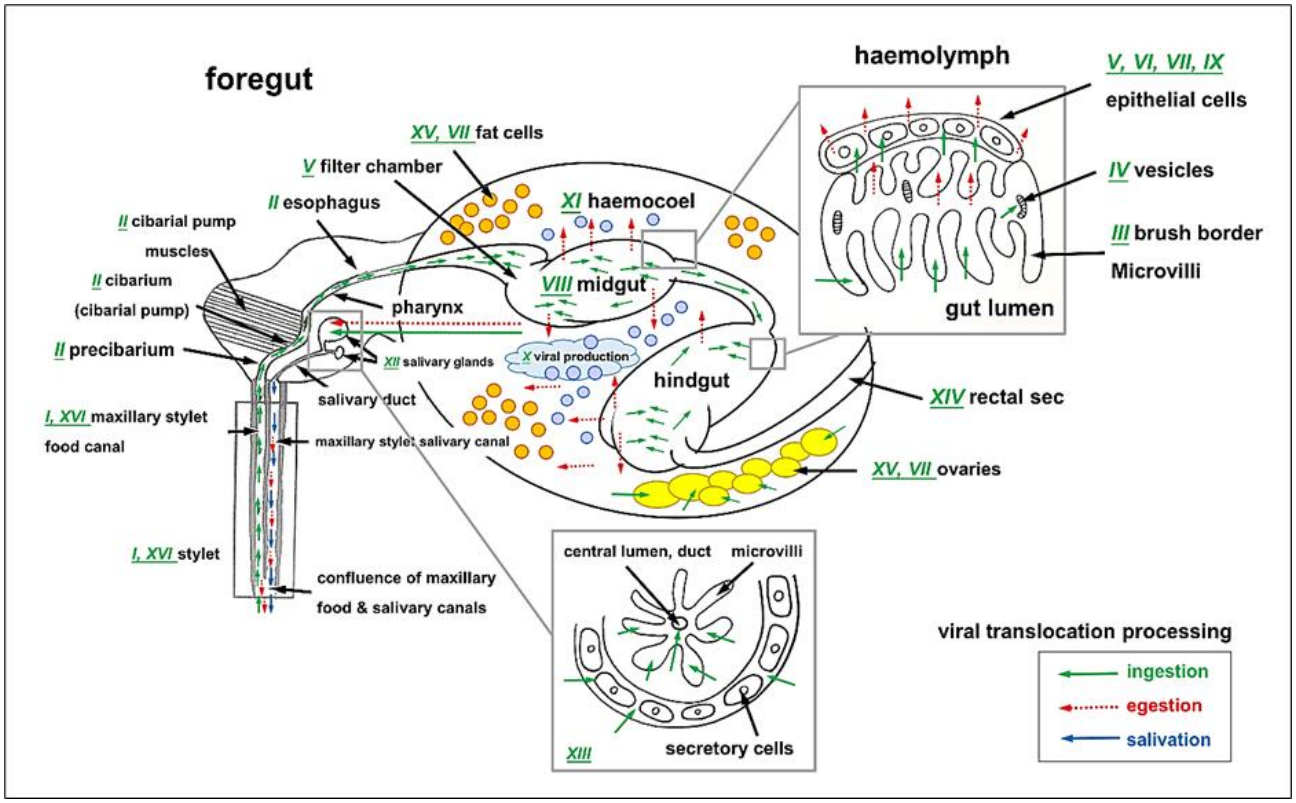


Figure 1 The mechanisms of plant viral circulative transmission by insect vectors

[Modified figure from Ng et al. (2015) and Whitfield et al. (2015)]

[Processes: I. virus ingestion→ II. cibarium: discrimination non–circulative and circulative viruses→ III. entry of virus via microvilli→ IV. endocytosis→ V. virus accumulation→ VI. transcription, replication, virion formation→ VII. autophagy→ VIII. interactions virus CP–insect proteins→ IX. virus aggregation→ X. virus production→ XI. interaction endosymbiotic virus–CP→ XII. release of virion from primary salivary glands→ XIII. secretion of virus in primary salivary glands, from secretory cells into central lumen→ XIV. virus excretion with honeydew→ XV. virus invasion of fat cells and/or ovaries→ XVI. virus egestion and transmission to plants, respectively. (Zhou et al., 2014; Kim et al., 2016; Perilla-Henao et al., 2016)

3. ศักยภาพของแมลงพาหะในการถ่ายทอดไวรัสสาเหตุโรคพืชแบบไหลเวียน

รูปแบบการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนทั้งชนิดไม่แพร่ขยายและชนิดแพร่ขยายจะมีความจำเพาะและแตกต่างกันในแต่ละชนิดของแมลงพาหะ และมีประสิทธิภาพของการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแต่ละชนิดในระดับ 20% – 40% ลักษณะการเพิ่มจำนวนของไวรัสในแมลงพาหะดังกล่าวนี้ไม่ได้ส่งผลต่อลักษณะทางกายภาพของแมลง อีกทั้งกระบวนการเพิ่มจำนวนของไวรัสสามารถเกิดขึ้นได้อย่างรวดเร็วในช่วงระยะเริ่มต้นของการได้รับเชื้อ และสามารถที่จะดำรงอยู่ในเซลล์แมลงพาหะได้ตลอดวงจรชีวิตของแมลงที่มีช่วงอายุขัยที่สั้นเฉลี่ย 30 – 45 วัน การระบาดของแมลงพาหะและไวรัสสาเหตุโรคพืชได้กลายเป็นปัญหาที่สำคัญในกระบวนการปลูกพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งในระดับอุตสาหกรรมทั้งขนาดเล็กและขนาดใหญ่ ซึ่งต้องมีการปลูกพืชซ้ำในพื้นที่เกษตรกรรมเดิมเป็นจำนวนมาก และปลูกติดต่อกันเป็นระยะเวลานาน หากเกษตรกรขาดการบริหารจัดการที่เหมาะสมจะเป็นสาเหตุให้แมลงพาหะและไวรัสสาเหตุโรคพืชสามารถอาศัยและแฝงตัวในพืชอาศัยทั้งในบริเวณเกษตรกรรมเดิมและพื้นที่ใกล้เคียง และสามารถเพิ่มความรุนแรงขึ้นซึ่งส่งผลต่อปริมาณและคุณภาพของผลผลิต จนกระทั่งไม่สามารถที่จะเก็บเกี่ยวผลผลิตได้ในแหล่งพื้นที่การระบาดเดิมและแพร่กระจายไปยังแหล่งใหม่ ดังนั้นเมื่อพิจารณาถึงความรุนแรงและลักษณะของการระบาดจะเกี่ยวข้องกับความอุดมสมบูรณ์ของพืชอาหารและพืชอาศัย ปริมาณความหนาแน่นของประชากรแมลง ระดับอุณหภูมิ ความเข้มแสง ความชื้น รวมทั้งทิศทาง ระยะเวลา และ

อิทธิพลของลมมรสุม (monsoon) หรือลมประจำฤดู (seasonal wind) ซึ่งเป็นกระแสลมที่ช่วยในการอพยพเข้าและอพยพออกของแมลงจากแหล่งเพาะปลูก เป็นต้น (Ling, 1972; Otuka, 2013)

Table 1 Characteristics of the different circulative and non–circulative plant viral transmission strategies by vectors

Transmission modes	Circulative (persistent transmission)		Non–circulative (Non–persistent transmission)
	Persistent non–propagative	Persistent propagative	
Acquisition period	minutes to days	hours to days	seconds to hours
Retention period	days to lifetime	lifetime	minutes to day
Mechanical transmission	no	no	no
Latent period	hours to days	days to week	no
Transmission period	hours to days	hours to days	seconds to hours
Transstadial transmission	days to lifetime	lifetime	no
Transmission after molt	yes	yes	lost after molting
Transovarial transmission	no	specific in vectors	no
Replicate in haemocoel	no	yes	no (brief)
Retention in haemocoel	yes	yes	no (brief)
Insect species specificity	yes	yes	low to moderate
Replication in insect cells	no	yes	no
Virus interaction sites	hindgut, salivary gland	internal insect organs	Insect mouthparts
Acquisition from (plant tissue)	phloem	phloem	phloem
Cellular barriers	yes	yes	no
Helper component (HC)	no	no	yes

Modified table from Berger et al. (1986); Powell (1991); Ng et al. (2006); Perilla-Henao et al. (2016); Czosnek et al. (2017); Dader et al. (2017)

ไวรัสสาเหตุโรคพืชมีปฏิสัมพันธ์ในระดับโมเลกุลและมีความจำเพาะเจาะจง (specificity) ต่อแมลงพาหะแต่ละชนิด อีกทั้งส่งผลต่อการสูญเสียผลผลิตทางการเกษตร เนื่องจากการเข้าทำลายของแมลงศัตรูพืช ซึ่งลักษณะอาการของโรคพืชในระดับแปลงเพาะปลูกในพื้นที่เกษตรกรรมนั้นมักเป็นลักษณะอาการร่วมกันในหลาย ๆ ลักษณะ และมีความไม่แน่นอนขึ้นอยู่กับระดับความรุนแรง ทำให้ยากในการจำแนกและวินิจฉัยโรคในเบื้องต้น ดังนั้นความรู้และความเข้าใจเกี่ยวกับรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนทั้งชนิดไม่แพร่ขยายและชนิดแพร่ขยาย **(Table 1 and 2)** จึงมีความสำคัญอย่างยิ่งในระบบการบริหารจัดการแมลงพาหะและพื้นที่เกษตรกรรมอย่างมีประสิทธิภาพ เพื่อให้เกิดประสิทธิผลสูงสุดในการพยากรณ์การระบาด ความเข้าใจถึงกระบวนการเข้าทำลายพืชของแมลงพาหะและไวรัสก่อโรค ตลอดจนสามารถที่จะวางแผนเพื่อการป้องกันหรือลดความเสียหายที่อาจจะเกิดขึ้นได้

Table 2 Examples of potential insect vectors for circulative plant viral transmission

Characteristics	Circulative (persistent transmission)									
	Persistent non–propagative					Persistent propagative				
Plant viruses	TYLCV	ACMV	BYDV	CLCuV	PEMV	RRSV	RGSV	RSV	RDV	TSWV
Nucleic acid	ssDNA	ssDNA	ssRNA	ssDNA	ssRNA	dsRNA	ssRNA	ssRNA	dsRNA	ssRNA
Vector	whitefly	whitefly	aphid	whitefly	aphid	BPH	BPH	SBPH	GLH	thrips
Acquisition period (hr/d)	10–20 min.	3.5 hr.	≥1 d	≥1 d	≥1 d	≥1–3 hr.	≥1–3 hr.	≥1 hr.	24 hr.	≥1 hr.
Latent period (hr/d)	8–24 hr.	8 hr.	1–2 d	1–3 hr.	1–3 hr.	5–8 d	4–15 d	5–21 d	12–25 d	3–10 d
Transmission period (hr/d)	10–20 min.	10–20 min.	1–2 d	10 min–1 hr.	1–2 d	≥3 hr.	≥3 hr.	≥ 1 hr.	5–30 min.	1–2 hr.
Longevity *in vitro* (°C/d)	—	—	—	—	20/4	4/7; 15–20/6	0.5 d/12 hr.	8–12 m/4°C	4/2–3	25/2–5
Plant sap dilution end point	~10^3–10^4	~10^3	~10^3	~10^3–10^4	~10^4	~10^5–10^6	~10^2–10^3	~10^3–10^4	~10^3–10^6	~10^3–10^4
Insect sap dilution end point	—	—	—	—	—	~10^6–10^7	~10^3–10^6	~10^4–10^5	~10^4–10^5	—
Thermal inactivation point (°C/min)	65	45–50/10	65–70/10	—	65/10	50–60/10	50–60/10	50–55/5	45–50/10	40–46/10
Days of expression	15–25	21–45	14–20	14–20	14–25	25–30	7–15	10–25	20–25	7–14
%Transmission	80–100	95	63–94	50–100	50–100	40	—	20–30	20–30	—
%Damage	20–100	60–80	20–40	30–35	50–100	10–100	10–100	50–100	50–100	50–100

Notes: plant viruses; TYLCV = *Tomato yellow leaf curl virus*; ACMV = *African cassava mosaic virus*; BYDV = *Barley yellow dwarf virus*; CLCuV = *Cotton leaf curl virus*; PEMV = *Pea enation mosaic virus*; RRSV = *Rice ragged stunt virus*; RGSV = *Rice grassy stunt virus*; RSV = *Rice stripe virus*; RDV = *Rice dwarf virus*; TSWV = *Tomato spotted wilt virus*; BPH = brown planthopper (*Nilaparvata lugens*); SBPH = small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*); GLH = green rice leafhopper (*Nephotettix cincticeps*); hr = hour; min = minute; d = day

4. แนวทางการบริหารจัดการไวรัสสาเหตุโรคพืชและแมลงพาหะอย่างยั่งยืน

4.1 การควบคุมโดยชีววิธีหรือวิธีชีวภาพ (Biological control)

การควบคุมโรคพืชและแมลงพาหะด้วยวิธีชีวภาพเป็นการเลียนแบบธรรมชาติ เช่น การใช้ศัตรูธรรมชาติมาควบคุมศัตรูพืช รวมทั้งการรักษาสภาพแวดล้อมให้เหมาะสมต่อการอยู่อาศัยและแพร่กระจายของศัตรูธรรมชาติ และการใช้โปรตีนพืชต้านการติดเชื้อไวรัส (antiviral phytoproteins) ซึ่งเป็นโปรตีนที่พืชสร้างขึ้นและมีฤทธิ์ยับยั้งการทำงานของไรโบโซม (ribosome inactivating protein, RIP) โดยโปรตีนชนิดนี้มีสมบัติเป็นเอนไซม์ RNA N–glycosidase ซึ่งทำหน้าที่สลายพันธะ N–glycosidic ในสาย RNA และส่งผลต่อกระบวนการยับยั้งการทำงานของไรโบโซม ทำให้ไม่สามารถต่อสายกรดอะมิโนและสังเคราะห์โปรตีนที่จำเป็นต่อกระบวนการเพิ่มจำนวนของไวรัสได้ (Domashevskiy et al., 2017)

4.2 การใช้พันธุ์พืชต้านทาน (Plant resistance)

การใช้พันธุ์พืชต้านทานเป็นการนำพืชที่ปรับปรุงพันธุ์ให้ต้านทานต่อศัตรูพืชแล้ว (pest–resistant crop variety) ซึ่งอาจเกิดจากการชักนำ (induction) ให้เกิดขึ้น หรือโดยการปรับปรุงพันธุ์ตามวิธีการผสมพันธุ์ตามปกติ หรือเกิดจากการผสมพันธุ์พืชโดยใช้วิธีการทางพันธุวิศวกรรม (genetic engineering) มาใช้ในแหล่งเพาะปลูกที่ประสบปัญหาการระบาดของศัตรูพืช ร่วมกับการบริหารจัดการที่เหมาะสม โดยไม่ก่อให้เกิดมลพิษต่อสิ่งแวดล้อมและไม่เป็นพิษต่อสิ่งมีชีวิตนอกเป้าหมาย และในพื้นที่เพาะปลูกเดียวกันให้ปลูกพืชหลากหลายเพื่อชะลอการปรับตัวของแมลง และควรปลูกสลับระหว่างพันธุ์ต้านทานสูงกับพันธุ์ทนทานหรือพันธุ์อ่อนแอปานกลาง โดยพิจารณาอายุเก็บเกี่ยวผลผลิตให้ใกล้เคียงกัน เพื่อลดความเสียหายในกรณีที่อาจจะเกิดการระบาดที่รุนแรง (Pitija et al., 2014; Han et al., 2018)

4.3 การใช้วิธีเขตกรรม (Cultural practice)

วิธีเขตกรรมเป็นการเลือกวิธีการที่ปฏิบัติต่อพืชปลูกตามปกติมาใช้เพื่อส่งเสริมการอารักขาพืช (plant protection) เช่น การกำจัดพืชอาศัย (host eradication) การปลูกพืชคลุมดิน (cover crops) การปลูกพืชแซม (intercropping) และการปลูกพืชหมุนเวียน (crop rotation) เป็นต้น ทั้งนี้เพื่อเป็นการควบคุมวัชพืชและตัดวงจรชีวิตของศัตรูพืช อีกทั้งยังเป็นการส่งเสริมระบบนิเวศบริเวณแปลงเพาะปลูกให้มีความสมบูรณ์อีกด้วย (Mousavi et al., 2011; Smith et al., 2012)

4.4 การใช้วิธีกลและวิธีกายภาพ (Mechanical and physical control)

วิธีกลและวิธีกายภาพเป็นการเข้าควบคุมและทำลายต้นตอของโรคพืชในทุกกลุ่ม ได้แก่ การทำลายพืชหลักและพืชอาศัยของไวรัสสาเหตุโรคพืชและแมลงพาหะในกรณีที่ตรวจพบการแพร่ระบาด การทำลายแหล่งอาศัยของไวรัสซึ่งทำให้เกิดการแพร่ระบาดข้ามฤดูกาลอย่างต่อเนื่อง ทั้งนี้เกษตรกรควรทิ้งแปลงเพาะปลูกให้ว่างเปล่าเป็นระยะเวลาพอสมควรเพื่อตัดวงจรชีวิตของแมลง หรืออาจปลูกพืชแบบสลับแทนที่จะปลูกพืชเชิงเดี่ยวตลอดทั้งปี และควรดูแลกำจัดวัชพืชอย่างสม่ำเสมอ โดยเฉพาะอย่างยิ่งวัชพืชใกล้แหล่งน้ำที่เป็นพืชอาศัยของไวรัสสาเหตุโรคพืชและพืชอาหารสำหรับการขยายพันธุ์ของแมลงพาหะ (Weintraub et al., 2004)

4.5 การควบคุมโดยกฎหมาย (Legal control)

การควบคุมโดยกฎหมายเป็นการแก้ปัญหาการระบาดของโรคพืชที่ใช้หลักการป้องกันโดยผ่านกฎระเบียบที่กำหนดขึ้นในระดับชาติ ได้แก่ มาตรฐานความปลอดภัยด้านสินค้าเกษตรและอาหาร ตามพระราชบัญญัติมาตรฐานสินค้าเกษตร พ.ศ. 2551 พระราชบัญญัติกักพืช พ.ศ. 2507 และที่แก้ไขเพิ่มเติม (Na Phatthalung et al., 2015a; 2015b) พระราชบัญญัติวัตถุอันตราย พ.ศ. 2535 และที่แก้ไขเพิ่มเติม และมาตรฐานการอารักขาพืชและกักกันพืชระดับนานาชาติ (International plant protection and quarantine) (Schrader et al., 2003) เป็นต้น ซึ่งบัญญัติขึ้นเพื่อควบคุมคุณภาพผลผลิตทางการเกษตรให้ได้มาตรฐานเป็นที่ยอมรับ อีกทั้งยังสามารถป้องกันการแพร่ระบาดของศัตรูพืชได้อย่างมีประสิทธิภาพอีกด้วย

4.6 การใช้สารเคมี (Chemical control)

การใช้สารเคมีเป็นการใช้สารฆ่าหรือควบคุมศัตรูพืช (pesticides หรือ agropesticides) ซึ่งสามารถใช้ได้อย่างมีประสิทธิภาพ ทั้งสารเคมีสังเคราะห์ (chemical pesticides) เช่น Abamectin, Cyfluthrin, Fipronil และ Permethrin เป็นต้น (DoMyOwn; Castle et al., 2009) และสารสกัดจากพืช (botanical pesticides) เช่น Azadirachtin จากสะเดา (*Azadirachta indica*), Asimicin จากน้อยหน่า (*Annona squamosa*), Nicotine จากพืชตระกูลยาสูบ (*Nicotiana* spp.) เป็นต้น (El-Wakeil, 2013) อย่างไรก็ตาม สารเคมีสังเคราะห์และสารสกัดจากพืชจะต้องใช้ให้ถูกชนิด ปริมาณและวิธีการ เพื่อลดความเสียหายหรือป้องกันการแพร่ระบาดของศัตรูพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งสารเคมีสังเคราะห์ซึ่งมีผลเสียต่อระบบนิเวศ ควรใช้ในกรณีที่มีความจำเป็นและเกิดการระบาดอย่างรุนแรงเท่านั้น

4.7 การควบคุมศัตรูพืชแบบผสมผสาน (Integrated pest control)

วิธีผสมผสานเป็นการควบคุมศัตรูพืชที่อาศัยมาตรการต่าง ๆ ที่กล่าวมาข้างต้นร่วมกันในการบริหารจัดการศัตรูพืช (integrated pest management, IPM) ซึ่งมีเป้าหมายในการลดการใช้สารเคมีเพื่อสร้างความปลอดภัยให้กับสภาวะแวดล้อมอย่างยั่งยืน โดยตั้งอยู่บนพื้นฐานที่สำคัญ 4 ประการ ได้แก่ (1) นิเวศวิทยา (ecology) ซึ่งจะต้องศึกษาความเหมาะสมของระบบนิเวศกับศัตรูพืช ตลอดจนสิ่งแวดล้อมที่มีความสัมพันธ์กับศัตรูพืชชนิดนั้น (2) การควบคุมศัตรูพืชโดยทางธรรมชาติ (natural control) จะต้องศึกษาปัจจัยที่ส่งเสริม ควบคุม หรือกำจัดการแพร่ระบาดของศัตรูพืช เช่น อุณหภูมิ ความชื้น แสงแดด น้ำฝน ลม ตลอดจนตัวห้ำ ตัวเบียน และเชื้อจุลินทรีย์ที่มีประโยชน์ในการกำจัดศัตรูพืช (3) การควบคุมศัตรูพืชโดยคำนึงถึงพื้นฐานทางเศรษฐกิจและสังคม (economic and social control) ของเกษตรกร ซึ่งจะต้องมีการศึกษาและวิเคราะห์ในแต่ละพื้นที่ เพื่อให้เกิดการบริหารจัดการที่เหมาะสมและให้ใช้ระดับเศรษฐกิจ (economic threshold, ET) เป็นตัวชี้วัดในการตัดสินใจ และ (4) การเก็บข้อมูลและวิเคราะห์ข้อมูลจากการสำรวจและติดตามสถานการณ์ศัตรูพืช (pest surveillance) และข้อมูลประจำแปลงหรือท้องถิ่นนั้น ๆ (agronomic data) ตามลำดับ ทั้งนี้เพื่อให้การควบคุมศัตรูพืชบรรลุเป้าหมายสูงสุด คือ เป็นวิธีที่มีประสิทธิภาพ ปลอดภัย มีความคุ้มค่าทางเศรษฐกิจ และไม่เกิดผลเสียต่อสภาพแวดล้อมหรือระบบนิเวศ เป็นต้น (Thorburn, 2015; Alam et al., 2016)

4.8 การใช้วิธีเกษตรแบบธรรมชาติหรือเกษตรอินทรีย์ (Natural or organic farming)

วิธีเกษตรอินทรีย์เป็นการบริหารจัดการทางการเกษตรแบบองค์รวมที่อาศัยความเข้าใจในหลักของความสัมพันธ์ตามธรรมชาติระหว่างสิ่งมีชีวิตที่มีอยู่อย่างหลากหลายเพื่อความยั่งยืนทางสิ่งแวดล้อม สังคม และเศรษฐกิจ นอกจากนี้ยังมุ่งหวังที่จะสร้างความมั่นคงในการทำการเกษตรสำหรับเกษตรกร ตลอดจนอนุรักษ์และฟื้นฟูวิถีชีวิตของชุมชนเกษตรกรรม โดยเน้นกระบวนการผลิตมากกว่าผลผลิต ผลของการปฏิบัติจะทำให้ปัญหาศัตรูพืชลดลงและมีศัตรูธรรมชาติเพิ่มมากขึ้น (Tsvetkov et al., 2018) วิธีเกษตรอินทรีย์หรือการเกษตรแบบธรรมชาตินี้นับว่าได้อิงหลักความสมดุลของธรรมชาติมากกว่ามาตรการใด ๆ ที่กล่าวมาในข้างต้นทั้งหมด

สรุป

ปฏิสัมพันธ์และกลไกการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนทั้งชนิดไม่แพร่ขยายและแพร่ขยาย สามารถพบได้ในแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน เพลี้ยไฟ แมลงหวี่ขาว และเพลี้ยจักจั่น โดยมีความจำเพาะเจาะจงในการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างองค์ประกอบของไวรัสและเซลล์แมลงพาหะ และมีความคงทนของไวรัสในแมลงได้ในช่วงระยะเวลาตั้งแต่วันถึงสัปดาห์ และตลอดชั่วอายุขัยของแมลงตามลำดับ แมลงจะได้รับไวรัสจากการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชผ่านทางช่องปากส่วนรับอาหารเข้า ทำให้ไวรัสสามารถบุกรุกเซลล์แมลงและเกิดการแพร่กระจายภายในเซลล์ของอวัยวะในระบบทางเดินอาหารของแมลง จากนั้นจึงแพร่กระจายเข้าสู่กระแสโลหิตของแมลง ช่องว่างกลางลำตัวแมลง และต่อมน้ำลาย ตามลำดับ และเมื่อแมลงไปดูดกินน้ำเลี้ยงพืชจะมีการขับน้ำลายออกผ่านช่องปากส่วนปล่อยน้ำลายเพื่อย่อยเซลล์พืช ไวรัสที่เพิ่มจำนวนและแฝงตัวในแมลงนี้จึงสามารถถ่ายทอดไปยังต้นพืชเพื่อก่อโรคได้ กลไกดังกล่าวนี้ไวรัสจะอาศัย

กระบวนการเคลื่อนผ่านเยื่อบุผิวเซลล์ของอวัยวะภายในแมลงด้วยกระบวนการนำเข้าสู่เซลล์และนำออกจากเซลล์ โดยอาศัยโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณพื้นผิวเซลล์ที่จำเพาะเจาะจงระหว่างไวรัสและแมลงพาหะแต่ละชนิด โดยไม่ก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพของแมลง ทั้งนี้ลักษณะของกระบวนการถ่ายทอดไวรัสจากแมลงพาหะไปยังพืชอาศัยนั้น มีความไม่แน่นอนขึ้นอยู่กับจำนวนครั้งและระยะเวลาในการดูดกินน้ำเลี้ยงพืช รวมทั้งระยะฟักตัวและระยะแฝงตัว ซึ่งส่งผลต่อปริมาณไวรัสภายในแมลงพาหะ ดังนั้นการเรียนรู้และการเข้าใจถึงพฤติกรรมตามธรรมชาติ ปฏิสัมพันธ์ และกระบวนการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไหลเวียนนี้ จึงเป็นองค์ความรู้และยุทธศาสตร์ทางการเกษตรที่สำคัญเพื่อการบริหารจัดการทางการเกษตร อันนำไปสู่มาตรการเพื่อการป้องกันและควบคุมการระบาดของไวรัสพืชและแมลงพาหะในวิถีเกษตรกรรมได้ในทุกระดับอย่างมีประสิทธิภาพ และเกิดประสิทธิผลสูงสุดอย่างเป็นรูปธรรมที่ยั่งยืน

คำขอบคุณ

บทความวิชาการนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากโครงการพัฒนานักวิจัยและงานวิจัยเพื่ออุตสาหกรรม (พวอ.) (Research and Researchers for Industries, RRI) ระดับปริญญาเอก สัญญาเลขที่ PHD59I0061 รหัส 5911004 จากสำนักงานคณะกรรมการส่งเสริมวิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม (สกสว.) (Thailand Science Research and Innovation, TSRI) โดยมีบริษัท เจียไต๋ จำกัด เป็นบริษัทเอกชนร่วมสนับสนุนทุนวิจัย อีกทั้งได้รับการสนับสนุนการตีพิมพ์บทความจากหน่วยวิจัยด้านเคมีทางยาแห่งมหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ศูนย์รังสิต

เอกสารอ้างอิง

Alam, M.Z., A.R. Crump, M.M. Haque, M.S. Islam, E. Hossain, S.B. Hasan, S.B. Hasan, and M.S. Hossain. 2016. Effects of integrated pest management on pest damage and yield components in a rice agro-ecosystem in the Barisal region of Bangladesh. Frontiers in Environmental Science. 4(22): 1-10.

Andret-Link, P., and M. Fuchs. 2005. Transmission specificity of plant viruses by vectors. Journal of Plant Pathology. 83(7): 153-165.

Balaji, B., D.B. Bucholtz, and J.M. Anderson. 2003. *Barley yellow dwarf virus* and *Cereal yellow dwarf virus* quantification by real-time polymerase chain reaction in resistant and susceptible plants. Phytopathology. 93(11): 1386-1392.

Berger, P.H., and T.P. Pirone. 1986. The effect of helper component on the uptake and localization of potyviruses in *Myzus persicae*. Virology. 153(2): 256-261.

Brault, V., J. Mutterer, D. Scheidecker, M.T. Simonis, E. Herrbach, K. Richards, and V. Ziegler-Graff. 2000. Effects of point mutations in the readthrough domain of the *Beet western yellows virus* minor capsid protein on virus accumulation in planta and on transmission by aphids. Journal of Virology. 74(3): 1140-1148.

Bruyere, A., V. Brault, V. Ziegler-Graff, M.T. Simonis, J.F. Van den Heuvel, K. Richards, H. Guilley, G. Jonard, and E. Herrbach. 1997. Effects of mutations in the *Beet western yellows virus* readthrough protein on its expression and packaging and on virus accumulation, symptoms, and aphid transmission. Virology. 230(2): 323-334.

Buchmann, J.P., and E.C. Holmes. 2015. Cell walls and the convergent evolution of the viral envelope. Microbiology and Molecular Biology Reviews. 79(4): 403-418.

Castle, S., J. Palumbo, and N. Prabhaker. 2009. Newer insecticides for plant virus disease management. Virus Research. 141(2): 131-139.

Chay, C.A., U.B. Gunasinge, S.P. Dinesh-Kumar, W.A. Miller, and S.M. Gray. 1996. Aphid transmission and systemic plant infection determinants of *Barley yellow dwarf luteovirus*-PAV are contained in the coat protein readthrough domain and 17-kDa protein, respectively. Virology. 219(1): 57-65.

Cheng, S.L., L.L. Domier, and C.J. D'Arcy. 1994. Detection of the readthrough protein of *Barley yellow dwarf virus*. Virology. 202(2): 1003-1006.

Cullather, N. 2004. Miracles of modernization: The green revolution and the apotheosis of technology. Diplomatic History. 28(2): 227-254.

Czosnek, H., A. Hariton-Shalev, I. Sobol, R. Gorovits, and M. Ghanim. 2017. The incredible journey of Begomoviruses in their whitefly vector. Viruses. 9: pii: E273.

Dader, B., C. Then, E. Berthelot, M. Ducousso, J.C.K. Ng, and M. Drucker. 2017. Insect transmission of plant viruses: Multilayered interactions optimize viral propagation. Insect Science. 24(6): 929-946.

Dardick, C. 2007. Comparative expression profiling of *Nicotiana benthamiana* leaves systemically infected with three fruit tree viruses. Molecular Plant-Microbe Interactions. 20(8): 1004-1017.

Dietzgen, R.G., K.S. Mann, and K.N. Johnson. 2016. Plant virus-insect vector interactions: Current and potential future research directions. Viruses. 8(11): 303.

Domashevskiy, A.V., S. Williams, C. Kluge, and S.-Y. Cheng. 2017. Plant translation initiation complex eIF*iso*4F directs pokeweed antiviral protein to selectively depurinate uncapped *Tobacco etch virus* RNA. Biochemistry. 56(45): 5980-5990.

DoMyOwn. Pest control chemicals. Available: https://www.domyown.com/pest-control-chemicals-a-318.html. Accessed Feb.27, 2021.

El-Wakeil, N. 2013. Botanical pesticides and their mode of action. Gesunde Pflanzen. 65(4): 125-149.

Froissart, R., J. Doumayrou, F. Vuillaume, S. Alizon, and Y. Michalakis. 2010. The virulence-transmission trade-off in vector-borne plant viruses: a review of (non-)existing studies. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 365(1548): 1907-1918.

Garret, A., C. Kerlan, and D. Thomas. 1993. The intestine is a site of passage for *Potato leafroll virus* from the gut lumen into the haemocoel in the aphid vector, *Myzus persicae* Sulz. Archives of Virology. 131(3-4): 377-392.

Gildow, F.E., and W.F. Rochow. 1980. Role of accessory salivary glands in aphid transmission of *Barley yellow dwarf virus*. Virology. 104(1): 97-108.

Gray, S., and F.E. Gildow. 2003. Luteovirus-aphid interactions. Annual Review of Phytopathology. 41: 539-566.

Gray, S., M. Cilia, and M. Ghanim. 2014. Circulative, "nonpropagative" virus transmission: An orchestra of virus-, insect-, and plant-derived instruments. Advances in Virus Research. 89: 141-199.

Han, Y., C. Wu, L. Yang, D. Zhang, and Y. Xiao. 2018. Resistance to *Nilaparvata lugens* in rice lines introgressed with the resistance genes *Bph14* and *Bph15* and related resistance types. PLoS One. 13(6): e0198630.

Haupt, S., G.H. Cowan, A. Ziegler, A.G. Roberts, K.J. Oparka, and L. Torrance. 2005. Two plant-viral movement proteins traffic in the endocytic recycling pathway. Plant Cell. 17(1): 164-181.

Hohn, T. 2007. Plant virus transmission from the insect point of view. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 104(46): 17905-17906.

Huo, Y., W. Liu, F. Zhang, X. Chen, L. Li, Q. Liu, Y. Zhou, T. Wei, R. Fang, and X. Wang. 2014. Transovarial transmission of a plant virus is mediated by vitellogenin of its insect vector. PLoS Pathogens. 10(3): e1003949.

Jia, D., H. Chen, A. Zheng, Q. Chen, Q. Liu, L. Xie, Z. Wu, and T. Wei. 2012a. Development of an insect vector cell culture and RNA interference system to investigate the functional role of *Fijivirus* replication protein. Journal of Virology. 86(10): 5800-5807.

Jia, D., N. Guo, H. Chen, F. Akita, L. Xie, T. Omura, and T. Wei. 2012b. Assembly of the viroplasm by viral non-structural protein Pns10 is essential for persistent infection of *Rice ragged stunt virus* in its insect vector. Journal of General Virology. 93(Pt10): 2299-2309.

Kim, D., M.W. Thairu, and A.K. Hansen. 2016. Novel insights into insect-microbe interactions-role of epigenomics and small RNAs. Frontiers in Plant Science. 7: 1164.

Li, S., R. Xiong, X. Wang, and Y. Zhou. 2011. Five proteins of *Laodelphax striatellus* are potentially involved in the interactions between *Rice stripe virus* and vector. PLoS One. 6(10): e26585.

Li, S., X. Li, and Y. Zhou. 2018. Ribosomal protein L18 is an essential factor that promote *Rice stripe virus* accumulation in small brown planthopper. Virus Research. 247: 15-20.

Liao, Z., Q. Mao, J. Li, C. Lu, W. Wu, H. Chen, Q. Chen, D. Jia, and T. Wei. 2017. Virus-induced tubules: A vehicle for spread of virions into ovary oocyte cells of an insect vector. Frontiers in Microbiology. 8: 475.

Ling, K.C. 1972. Rice virus diseases. International Rice Research Institute (IRRI). Los Baños, the Philippines.

Liu, S., S. Sivakumar, Z. Wang, B.C. Bonning, and W.A. Miller. 2009. The readthrough domain of *Pea enation mosaic virus* coat protein is not essential for virus stability in the hemolymph of the pea aphid. Archives of Virology. 154(3): 469-479.

Mao, Q., Z. Liao, J. Li, Y. Liu, W. Wu, H. Chen, Q. Chen, D. Jia, and T. Wei. 2017. Filamentous structures induced by a *Phytoreovirus* mediate viral release from salivary glands in its insect vector. Journal of Virology. 91(12): e00265-00217.

Mousavi, S.R., and H. Eskandari. 2011. A general overview on intercropping and its advantages in sustainable agriculture. Journal of Applied Environmental and Biological Sciences. 1(11): 482-486.

Mustafayev, E.S., L. Svanella-Dumas, S.G. Kumari, Z.I. Akparov, and T. Candresse. 2013. First report of *Barley yellow dwarf virus* and *Cereal yellow dwarf virus* affecting cereal crops in Azerbaijan. Plant Disease. 97(6): 849.

Na Phatthalung, T., W. Tangkananond, and W. Rattanakarn. 2015a. Plant quarantine of the kingdom of Thailand. Science (Journal of the Science Society of Thailand under the Patronage of His Majesty the King). 69(5): 85-91.

Na Phatthalung, T., W. Tangkananond, and W. Rattanakarn. 2015b. Plant quarantine of the kingdom of Thailand. Science (Journal of the Science Society of Thailand under the Patronage of His Majesty the King). 69(6): 84-91.

Na Phatthalung, T., W. Rattanakarn, and W. Tangkananond. 2017a. 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. 2017b. The feeding behavior on rice plants of brown planthopper in the central irrigated rice field of Thailand. Thai Journal of Science and Technology. 6(4): 369-391.

Na Phatthalung, T., W. Tangkananond, and W. Rattanakarn. 2017c. The efficiency of *Rice ragged stunt virus* detection in the brown planthoppers by dot-immunobinding assay. Thai Journal of Science and Technology. 6(3): 236-246.

Na Phatthalung, T., W. Rattanakarn, and W. Tangkananond. 2018a. Efficiency of an indirect NCM-ELISA for assessment of infectivity survival and *Rice ragged stunt virus* transmission from frozen rice plant tissue samples by an insect vectors, the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål), pp. 88-95. In: Proceeding of the 56th Kasetsart University Annual Conference, Jan 30th-Feb 2nd 2018, Kasetsart University, Bangkok, Thailand.

Na Phatthalung, T., and W. Tangkananond. 2018b. Interaction and transmission efficiency of *Rice ragged stunt virus* from frozen rice plant tissue by the brown planthopper. Paper presented at the RRi progress IV: Unshelving research works with innovation tactics, July 23rd 2018, Queen Sirikit National Convention Center (QSNCC), Bangkok, Thailand.

Ng, J.C., and B.W. Falk. 2006. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. Annual Review of Phytopathology. 44: 183-212.

Ng, J.C., and J.S. Zhou. 2015. Insect vector-plant virus interactions associated with non-circulative, semi-persistent transmission: Current perspectives and future challenges. Current Opinion in Virology. 15: 48-55.

Otuka, A. 2013. Migration of rice planthoppers and their vectored re-emerging and novel rice viruses in East Asia. Frontiers in Microbiology. 4: 309.

Pedersen, K.J. 1991. Invited review: Structure and composition of basement membranes and other basal matrix systems in selected invertebrates. Acta Zoologica. 72(4): 181-201.

Perilla-Henao, L.M., and C.L. Casteel. 2016. Vector-borne bacterial plant pathogens: Interactions with hemipteran insects and plants. Frontiers in Plant Science. 7: 1163.

Pinheiro, P.V., M. Ghanim, M. Alexander, A.R. Rebelo, R.S. Santos, B.C. Orsburn, S. Gray, and M. Cilia. 2017. Host plants indirectly influence plant virus transmission by altering gut cysteine protease activity of aphid vectors. Molecular & Cellular Proteomics. 16(4 Suppl 1): S230-S243.

Pitija, K., W. Kamolsukyumyong, A. Vanavichit, P. Sookwong, and S. Mahatheeranont. 2014. Monoterpenoid allelochemicals in resistance rice varieties against brown planthoppers, *Nilaparvata lugens* (Stål). Journal of Advanced Agricultural Technologies. 1(2): 82-88.

Powell, G. 1991. Cell membrane punctures during epidermal penetrations by aphids: Consequences for the transmission of two potyviruses. Annals of Applied Biology. 119(2): 313-321.

Qiao, W., V. Medina, and B.W. Falk. 2017. Inspirations on virus replication and cell-to-cell movement from studies examining the cytopathology induced by *Lettuce infectious yellows virus* in plant cells. Frontiers in Plant Science. 8: 1672.

Ron, D., and D. Mochly-Rosen. 1995. An autoregulatory region in protein kinase C: The pseudoanchoring site. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 92(2): 492-496.

Schrader, G., and J.-G. Unger. 2003. Plant quarantine as a measure against invasive alien species: The framework of the international plant protection convention and the plant health regulations in the European Union. Biological Invasions. 5: 357-364.

Smith, H.A., and O.E. Liburd. 2012. Intercropping, crop diversity and pest management. Entomology and Nematology Department, UF/IFAS Extension. 1-7.

Tamborindeguy, C., B. Monsion, V. Brault, L. Hunnicutt, H.J. Ju, A. Nakabachi, and E. Van Fleet. 2010. A genomic analysis of transcytosis in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, a mechanism involved in virus transmission. Insect Molecular Biology. 19(Suppl 2): 259-272.

Thorburn, C. 2015. The rise and demise of integrated pest management in rice in Indonesia. Insects. 6(2): 381-408.

Tsvetkov, I., A. Atanassov, M. Vlahova, L. Carlier, N. Christov, F. Lefort, K. Rusanov, I. Badjakov, I. Dincheva, M. Tchamitchian, G. Rakleova, L. Georgieva, L. Tamm, A. Iantcheva, J. Herforth-Rahmé, E. Paplomatas, and I. Atanassov. 2018. Plant organic farming research – current status and opportunities for future development. Biotechnology & Biotechnological Equipment. 32(2): 241-260.

Wang, H., K. Wu, Y. Liu, Y. Wu, and X. Wang. 2015. Integrative proteomics to understand the transmission mechanism of *Barley yellow dwarf virus*-GPV by its insect vector *Rhopalosiphum padi*. Scientific Reports. 5: 10971.

Webster, C.G., E. Pichon, M. van Munster, B. Monsion, M. Deshoux, D. Gargani, F. Calevro, J. Jimenez, A. Moreno, B. Krenz, J.R. Thompson, K.L. Perry, A. Fereres, S. Blanc, and M. Uzest. 2018. Identification of plant virus receptor candidates in the stylets of their aphid vectors. Journal of Virology. 92(14): e00432-00418.

Wei, T., A. Kikuchi, Y. Moriyasu, N. Suzuki, T. Shimizu, K. Hagiwara, H. Chen, M. Takahashi, T. Ichiki-Uehara, and T. Omura. 2006a. The spread of *Rice dwarf virus* among cells of its insect vector exploits virus-induced tubular structures. Journal of Virology. 80(17): 8593-8602.

Wei, T., T. Shimizu, K. Hagiwara, A. Kikuchi, Y. Moriyasu, N. Suzuki, H. Chen, and T. Omura. 2006b. Pns12 protein of *Rice dwarf virus* is essential for formation of viroplasms and nucleation of viral-assembly complexes. Journal of General Virology. 87(Pt2): 429-438.

Weintraub, P.G., and M.J. Berlinger. 2004. Physical control in greenhouses and field crops. pp. 301-318. In: A.R. Horowitz and I. Ishaaya (Eds.). Insect Pest Management: Field and Protected Crops. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany.

Whitfield, A.E., B.W. Falk, and D. Rotenberg. 2015. Insect vector-mediated transmission of plant viruses. Virology. 479-480: 278-289.

Wu, W., L. Zheng, H. Chen, D. Jia, F. Li, and T. Wei. 2014. Nonstructural protein NS4 of *Rice stripe virus* plays a critical role in viral spread in the body of vector insects. PLoS One. 9(2): e88636.

Zhou, G., T. Wang, Y. Lou, J. Cheng, H. Zhang, and J.H. Xu. 2014. Identification and characterization of microRNAs in small brown planthopper (*Laodephax striatellus*) by next-generation sequencing. PLoS One. 9(7): e103041.