

รูปแบบพฤติกรรมความเฉพาะเจาะจงของการกิน และกลวิธานการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไม่ไหลเวียนชนิดไม่ถาวรและกึ่งถาวรของแมลงพาหะ

Specific feeding behavior modes and mechanisms of Non-Circulative phytopathogenic virus transmission in Non-Persistent and Semi-Persistent types of transmission of insect vectors

ฐานัญ ณ พัทลุง^{1*}

Thanat Na Phatthalung^{1*}

Received: 10 November 2020 ; Revised: 25 January 2021 ; Accepted: 2 March 2021

บทคัดย่อ

การระบาดและการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะนับเป็นปัญหาสำคัญของกระบวนการบริหารจัดการทางการเกษตร เนื่องจากแมลงพาหะมีวงจรชีวิตสั้น สามารถอพยพเคลื่อนย้ายตามลมมรสุมได้ในระยะทางที่ไกลและไกล นอกจากนี้พฤติกรรมของแมลงพาหะสามารถปรับเปลี่ยนเพื่อความอยู่รอดได้ตามถิ่นอาศัยและสภาพแวดล้อม จึงสามารถผลิตประชากรได้ในระยะเวลาอันรวดเร็ว ซึ่งส่งผลกระทบต่อและก่อให้เกิดความเสียหายเป็นวงกว้างต่อผลผลิตเพื่อการบริโภคภายในประเทศและการส่งออก บทความฉบับนี้จึงได้ทบทวนวรรณกรรมและให้มุมมองที่มุ่งเน้นถึงรูปแบบและกลวิธานในการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนซึ่งสามารถจำแนกได้เป็นสองรูปแบบหลัก ได้แก่ แบบไม่ไหลเวียนชนิดไม่ถาวรและแบบไม่ไหลเวียนชนิดกึ่งถาวร ตามลำดับ รูปแบบการถ่ายทอดไวรัสแบบไม่ไหลเวียนนี้จะอาศัยปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นระหว่างโปรตีนตัวสื่อสัญญาณบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสและโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณอวัยวะส่วนปากของแมลงพาหะที่มีความสอดคล้องกับช่วงระยะเวลาการได้รับไวรัสของแมลงพาหะจากพืช การถ่ายทอดไวรัสไปสู่อุปกรณ์โดยแมลงพาหะ และขอบเขตที่จำกัดของการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสพืชและแมลงพาหะ ได้แก่ ช่วงวินาทีถึงนาที และช่วงนาทีถึงชั่วโมง ตามลำดับ โดยเฉพาะขอบเขตของการเกิดปฏิสัมพันธ์บริเวณส่วนปลายปาก และบริเวณทางเดินอาหารส่วนหน้าของแมลงพาหะเท่านั้น ทั้งนี้ไวรัสพืชจะไม่มีเพิ่มจำนวนและเคลื่อนย้ายเข้าสู่กระแสโลหิตของแมลง ไม่มีการไหลเวียนเข้าสู่ช่องว่างกลางลำตัว ไม่สามารถถ่ายทอดไวรัสได้ภายหลังจากการลอกคราบของแมลงพาหะ และไม่สามารถถ่ายทอดไวรัสผ่านทางไข่ การเรียนรู้และการเข้าใจถึงพฤติกรรมตามธรรมชาติและความเฉพาะเจาะจงของกระบวนการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะจะนำไปสู่การวางยุทธศาสตร์ในระเบียบวิธีและการถ่ายทอดองค์ความรู้ และการปฏิบัติที่มีประสิทธิภาพและเกิดประสิทธิผลสูงสุดอย่างเป็นรูปธรรมที่ยั่งยืน เพื่อการควบคุมการแพร่ระบาดของไวรัสโรคพืชและแมลงพาหะ และป้องกันผลกระทบเชิงลบต่ออุตสาหกรรมเกษตรทั้งในระดับจุลภาคและมหภาค

คำสำคัญ: ไวรัสพืช แมลงพาหะ การถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไม่ไหลเวียน การถ่ายทอดไวรัสพืชชนิดไม่ถาวร การถ่ายทอดไวรัสพืชชนิดกึ่งถาวร

¹ นักศึกษาปริญญาเอก สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ศูนย์รังสิต อำเภอคลองหลวง จังหวัดปทุมธานี 12120

¹ Ph.D. student, Department of Biotechnology, Faculty of Science and Technology, Thammasat University, Rangsit Campus, Khlong Luang, Pathum Thani 12120 Thailand

* Corresponding author. E-mail: naphatthalung_thanat@hotmail.com

Abstract

The outbreak and transmission of plant viruses by insect vectors present major problems in agricultural management processes. Insects have short reproductive life cycles and both short- and long-distance migrations on monsoon winds. In addition, insect behavior may alter for survival according to habitat and environment, producing populations relatively quickly. This causes widespread damage to agricultural yields for domestic consumption and export. This article reviews the literature, focusing on the perspective of feeding behavior modes and mechanisms of non-circulative plant viral disease transmission by insect vectors. These can be classified into two main types: non-persistent and semi-persistent. Types of transmission may be distinguished by interaction between signaling proteins on viral particle surface areas and receptor proteins in vector mouthparts. These interactions were reported as consistent with feeding periods for vector acquisition and inoculation periods in plants, and with limiting plant viral-vector interaction from seconds to minutes, and minutes to hours respectively. In particular, limiting interaction of the tip and foregut of the vector mouth resulted in plant viruses not multiplying or moving into the circulatory system hemolymph, hemocoel, post-molt transmission, or transovarial transmission. Study and understanding natural behavior and specificity of plant viral diseases transmitted by vectors may lead to strategic planning for methodological knowledge and knowledge transfer. Efficient and effective techniques in practical sustainability should therefore be developed, controlling the spread of plant viral diseases and vectors and preventing negative effects on the agricultural industry at both micro and macro levels.

Keywords: Plant viruses, Insect vectors, Non-circulative plant virus transmission, Non-persistent plant virus transmission, Semi-persistent plant virus transmission

บทนำ

ชนิดของไวรัสพืชและแมลงพาหะมีรูปแบบและกลไกหรือกระบวนการถ่ายทอดเพื่อการก่อโรคที่จำเพาะและหลากหลาย ซึ่งมีการศึกษามายาวนาน ผลจากการศึกษารูปแบบและกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะนี้ถูกใช้เป็นหนึ่งในหลักเกณฑ์สำคัญหลาย ๆ หลักเกณฑ์เพื่อการจัดอนุกรมวิธานของไวรัสพืช (plant virus taxonomy) ผนวกกับการมีเทคโนโลยีการวิเคราะห์ลำดับเบส (sequencing technologies) จึงทำให้สามารถที่จะพิสูจน์ (identification) และทวนสอบ (verification) ความถูกต้องของทฤษฎีต่างๆ ที่มีการนำเสนอเกี่ยวกับรูปแบบและกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะได้ ทั้งนี้เนื่องจากมีปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและแมลงพาหะในรูปแบบที่เป็นเอกลักษณ์จำเพาะ (unique relationship) ทั้งปฏิสัมพันธ์เชิงเดี่ยว (single-relationship) และปฏิสัมพันธ์ร่วมกัน (co-relationship) ในรูปแบบที่เป็นปฏิปักษ์ (antagonistic) และเสริมฤทธิ์ (synergistic) (Syller, 2012) การจัดรูปแบบของการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะจึงมีความสำคัญในการศึกษาเพื่ออธิบายถึงกระบวนการและปฏิสัมพันธ์ของกระบวนการในระดับชีวโมเลกุลเพื่อการถ่ายทอดโรค

ดังนั้น บทความวิชาการฉบับนี้จึงนำเสนอรูปแบบและปฏิสัมพันธ์ของกระบวนการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไม่ไหลเวียนโดยแมลงพาหะ ซึ่งจะต้องมีการพัฒนาร่วมกันระหว่างจากไวรัสสาเหตุโรคพืชและแมลงพาหะ (co-evolution)

การรับรู้และการเข้าใจถึงกระบวนการในการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชโดยแมลงพาหะนี้ มีส่วนสำคัญอย่างยิ่งที่จะนำไปสู่การต่อยอดทางความคิดในทางทฤษฎีเพื่อที่จะเข้าใจการพัฒนาการและปฏิสัมพันธ์ระหว่างแมลงพาหะและไวรัสโรคพืช และนำไปสู่การปฏิบัติอย่างเป็นรูปธรรมมากยิ่งขึ้น เพื่อป้องกัน ควบคุม และกำจัดแมลงพาหะและไวรัสโรคพืชได้อย่างมีประสิทธิภาพ

แมลงพาหะและความสำคัญของการถ่ายทอดไวรัสพืช

กระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะได้รับการศึกษาวิจัยเป็นวงกว้าง เนื่องจากมีจำนวนสมาชิก ความหลากหลาย และความจำเพาะของไวรัสพืชและแมลงพาหะมากที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับกระบวนการถ่ายทอดไวรัสในรูปแบบอื่นๆ ผนวกกับผลกระทบเชิงลบที่ส่งผลกระทบต่อผลิตผลทางการเกษตรและสภาพรวมในระดับเศรษฐกิจ ซึ่งสามารถพบได้ทั่วทุกภูมิภาคของโลกทั้งพื้นที่เขตอบอุ่น (temperate zone) เขตกึ่งร้อน (subtropical zone) และเขตร้อน (tropical zone) ตัวอย่างของแมลงพาหะที่ถ่ายทอดไวรัสพืช ได้แก่ แมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน (aphid หรือ plant lice) เพลี้ยไฟ (thrips) เพลี้ยแป้ง (mealybug) แมลงหี่ขาว (whitefly) ไร (mite) ตัวด้วง (beetle) เพลี้ยกระโดด (planthopper) และเพลี้ยจักจั่น (leafhopper) เป็นต้น (Stafford *et al.*, 2012)

ความสำคัญของการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะนี้ สืบเนื่องจากการระบาดสร้างความเสียหายของแมลงพาหะและไวรัสพืช ซึ่งมีสาเหตุจากกระบวนการและเทคโนโลยีทางการเกษตรแบบสำเร็จรูป (package of technology) ในระดับอุตสาหกรรมทั้งจุลภาคและมหภาคเพื่อผลิตพืชให้ได้ปริมาณมากในบริเวณใดบริเวณหนึ่ง (monoculture) ทำให้มีปริมาณพืชอาหารและพืชอาศัยของแมลงที่มากเกินไป แมลงจึงมีศักยภาพที่จะปรับตัวตามธรรมชาติเพื่อเพิ่มปริมาณได้อย่างรวดเร็วและมหาศาล ซึ่งแมลงพาหะมีช่วงอายุขัยที่สั้นและมีการอพยพเคลื่อนที่หรือการอยู่ข้ามฤดูปลูกในพื้นที่เกษตรกรรม เป็นเหตุให้ยากต่อการป้องกัน ควบคุม และกำจัด เมื่อเกิดอุบัติการณ์การระบาดขึ้นจึงนำมาซึ่งกระบวนการผลิตซ้ำเป็นวงจรลูกโซ่อย่างต่อเนื่องของความเสียหายและลักษณะทางกายภาพที่ปรากฏบนพืชอาศัย ได้แก่ ความเสียหายทางตรงจากการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชเพื่อทำลายพืชของแมลงพาหะ ความเสียหายทางอ้อมจากไวรัสก่อโรคพืชที่ถ่ายทอดโดยแมลงพาหะ และลักษณะทางกายภาพบนพืชอาศัยแต่ละชนิดที่ปรากฏความแตกต่างกันอย่างจำเพาะเนื่องมาจากการเข้าทำลายของไวรัสพืชและแมลงพาหะ ลักษณะเช่นนี้ไม่สามารถที่จะเกิดขึ้นได้หากขาดการพัฒนาร่วมกัน (coevolution) ของพืชอาศัย แมลงพาหะ และไวรัสก่อโรคเป็นต้น (MacDiarmid *et al.*, 2013)

กระบวนการและรูปแบบของถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะ

กระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะ (plant viral transmission) ประกอบด้วย 3 ขั้นตอนหลักที่สำคัญ ได้แก่ (1) การรับไวรัส (acquisition) จากพืชที่เป็นโรค (viral infected plants) (2) ความสามารถในการเพิ่มจำนวน (replication) และการฟักตัว (incubation) ของไวรัสพืชในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ และ (3) การเคลื่อนย้าย (translocation) ไวรัสพืชไปยังส่วนที่จะทำให้เกิดโรค (inoculation) ตามลำดับ (Drucker & Then, 2015) รูปแบบการเพิ่มจำนวนและการเคลื่อนย้ายของไวรัสพืชในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ สามารถแบ่งได้เป็น 2 ลักษณะ ได้แก่ (1) แบบไม่ไหลเวียน หรือไม่มีการเคลื่อนย้ายของไวรัสเข้าสู่อวัยวะภายในของแมลงพาหะ (non-circulative) และ (2) แบบไหลเวียน หรือมีการเคลื่อนย้ายของไวรัสเข้าสู่อวัยวะภายในของแมลงพาหะ (circulative หรือ persistent) โดยมีปัจจัยที่ส่งผลต่อลักษณะทั้งสองดังกล่าวนี้ ได้แก่ (1) ลักษณะอวัยวะเพื่อการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชของแมลงพาหะ (2) ความถี่และช่วงระยะเวลาปฏิสัมพันธ์ที่แมลงพาหะดูดกินน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำและท่ออาหารของพืช (frequency and duration of relationship) และ (3) กระบวนการเคลื่อนย้ายของไวรัสพืช

ไปสู่อวัยวะเป้าหมายภายในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ (Dietzgen *et al.*, 2016 ; Gray *et al.*, 2014 ; Ng & Falk, 2006 ; Whitfield *et al.*, 2015) จากรายงานการศึกษาซึ่งมีอยู่มากมายในฐานข้อมูลงานวิจัยทางวิชาการถึงกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน และปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและเนื้อเยื่ออวัยวะภายในของแมลงพาหะนี้สามารถสรุปประเด็นสำคัญได้ดังนี้

1. การถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน

การเคลื่อนย้ายและการเพิ่มจำนวนของไวรัสพืชในอวัยวะภายในของแมลงพาหะเพื่อการถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไม่ไหลเวียน (non-circulative transmission หรือ cuticle associated) เกิดจากปฏิสัมพันธ์ระหว่างแมลงพาหะและพืชโดยตรง (direct physical contact หรือ mechanical transmission) โดยกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชนี้ แมลงจะใช้ส่วนปาก (mouthparts หรือ oral cavity) ที่มีลักษณะแบบเจาะดูด (piercing-sucking type) (Drucker & Then, 2015) ซึ่งอยู่ทางด้านล่างของส่วนหัว และเป็นบริเวณช่องทางเดินอาหารส่วนหน้า (anterior alimentary canal) ที่ประกบกันเป็นหลอดยาว (stylet) จากรยางค์แหลมและเล็กคล้ายเข็ม (needle) ของกราม (mandible) และฟัน (maxilla) แทะเจาะเข้าไปในเนื้อเยื่อพืชเพื่อการดูดกินน้ำเลี้ยง โดยโครงสร้างภายในส่วนปากประกอบด้วยช่องปากส่วนรับอาหารเข้า (maxillary stylet food canal) และช่องปากส่วนปล่อยน้ำลาย (maxillary stylet salivary canal) (Powell, 2005) ซึ่งในขณะที่แมลงพาหะใช้ปากแทงเจาะเข้าไปในเนื้อเยื่อพืชเพื่อการดูดกินน้ำเลี้ยงนี้ ปากของแมลงจะแทงเจาะเซลล์พืชหลายๆ เซลล์ เพื่อทำการสำรวจ (probe หรือ stylet penetration) ความเหมาะสมของพืช (host-plant suitability) ก่อนเริ่มกระบวนการดูดกิน ดังนั้น เซลล์พืชที่ถูกแทงเจาะด้วยปากของแมลงแม้จะไม่มี การดูดกินน้ำเลี้ยงจึงสามารถที่จะได้รับไวรัสจากแมลงพาหะได้ ในขณะที่เดียวกันแมลงก็สามารถได้รับไวรัสจากเซลล์พืชที่เป็นโรคเช่นเดียวกัน หลังจากแมลงได้รับไวรัสจากการแทงเจาะเซลล์พืชของปากแล้ว ไวรัสพืชจะเกิดปฏิสัมพันธ์เฉพาะบริเวณชั้นเยื่อคิวติเคิล (cuticular lining) ของช่องอาหาร (food canal) และ/หรือช่องน้ำลาย (salivary canal) จากนั้นจึงสามารถไหลเวียน (circulation) และเคลื่อนเข้าสู่หลอดอาหาร (esophagus) และบริเวณทางเดินอาหารส่วนหน้า (foregut หรือ stomodeum) เท่านั้น โดยไวรัสพืชไม่มีการเคลื่อนย้ายเข้าสู่กระแสโลหิตของแมลงที่มีระบบหมุนเวียนโลหิตแบบเปิด (open circulatory system) ซึ่งเป็นระบบที่กระแสโลหิตไม่ได้ไหลเวียนไปตามเส้นเลือดตลอดเวลา และไม่มีการไหลเวียนเข้าสู่ช่องว่างกลางลำตัว (haemocoel หรือ vector body cavity) (Haine *et al.*, 2007 ; Viteri & Gordillo, 2009) โดยสามารถแบ่งย่อยได้เป็น

2 ลักษณะ ได้แก่ (1) แบบไม่ถาวร หรือไวรัสไม่คงอยู่ในตัวแมลงพาหะ (non-persistent หรือ stylet-borne transmission) และ (2) แบบกึ่งถาวร หรือไวรัสคงอยู่ในตัวแมลงพาหะเพียงชั่วคราว (semi-persistent หรือ foregut-borne transmission) ตามลำดับ (Pirone & Blanc, 1996 ; Powell, 1991)

1.1 การถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนชนิดไม่ถาวร

การถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไม่ไหลเวียนชนิดไม่ถาวรโดยแมลงพาหะ (non-circulative หรือ non-persistent หรือ stylet-borne transmission) จะมีช่วงระยะเวลาที่แมลงพาหะได้รับไวรัส (acquisition period) โดยใช้อวัยวะส่วนปาก (stylet) แบบเจาะดูดแทงเจาะเข้าไปในเนื้อเยื่อพืช และพร้อมที่จะถ่ายทอดไวรัส (inoculation) ได้ทันทีอย่างรวดเร็ว (Ammar *et al.*, 1994 ; Berger & Pirone, 1986 ; Brunt *et al.*, 1996 ; Martin *et al.*, 2007 ; Powell, 2005) ภายหลังจากดูดกินน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำและท่ออาหารจากพืชที่เป็นโรคเพียงครั้งเดียว ซึ่งไม่มีระยะแฝงตัว (latent period) ของไวรัสในแมลงพาหะ และใช้ระยะเวลาสั้นในช่วงวินาทีถึงนาที (Palacios *et al.*, 2002) อีกทั้งลักษณะขอบเขตที่จำกัดของการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและแมลงพาหะ สามารถพบได้เฉพาะบริเวณส่วนปาก ทำให้เรียกลักษณะดังกล่าวเช่นนี้ว่า stylet-borne transmission นอกจากนี้ลักษณะช่วงระยะเวลาและบริเวณที่จำกัดนี้ ทำให้กระบวนการถ่ายทอดไวรัสถูกยับยั้งโดยสารเคมีที่เป็นองค์ประกอบของน้ำลายแมลง ส่งผลให้สูญเสียความสามารถในการคงอยู่ภายในอวัยวะภายในและประสิทธิภาพในการถ่ายทอดไวรัสของแมลงพาหะ ทำให้เรียกลักษณะดังกล่าวเช่นนี้ว่า non-persistent ตามลำดับ (Whitfield *et al.*, 2015)

ตัวอย่างการถ่ายทอดไวรัสในลักษณะนี้สามารถพบได้ในไวรัสกลุ่ม double-stranded DNA-reverse transcriptase (dsDNA-RT) สกุล Caulimovirus และไวรัสกลุ่ม positive-sense (+) single-stranded RNA (ssRNA) สกุล Fabavirus, Potyvirus, Carlavirus, Cucumovirus, Potexvirus, Alfamovirus, Machlomovirus และ Macluravirus เป็นต้น (van Bekkum *et al.*, 2014) โดยแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อนและเพลี้ยไฟ ได้แก่ เพลี้ยอ่อนยาสูบ (peach-potato aphid) หรือเพลี้ยอ่อนลูกท้อ (green peach aphid) ชนิด Myzus persicae (Sulzer, 1776) เพลี้ยอ่อนฝ้าย (cotton aphid) หรือเพลี้ยอ่อนแตง (melon aphid) ชนิด Aphis gossypii (Glover, 1877) เพลี้ยอ่อนถั่ว (pea aphid) ชนิด Acyrthosiphon pisum (Harris, 1776) เพลี้ยอ่อนกะหล่ำปลี (cabbage aphid) ชนิด Brevycoryne brassicae (Linnaeus, 1758) (Uzest *et al.*, 2010) และเพลี้ยไฟข้าวโพด (corn thrips) ชนิด Frankliniella williamsi (Hood, 1915) (Cabanas *et al.*, 2013)

1.2 การถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนชนิดกึ่งถาวร

การถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไม่ไหลเวียนชนิดกึ่งถาวรโดยแมลงพาหะ (non-circulative หรือ semi-persistent หรือ foregut-borne transmission) ในบางกรณีสามารถพบได้ในไส้เดือนฝอย (nematode) ตัวอย่างการถ่ายทอดไวรัสในลักษณะนี้สามารถพบได้ในไวรัสกลุ่ม dsDNA-RT สกุล Badnavirus และไวรัสกลุ่ม ssRNA สกุล Closterovirus, Sequivirus, Trichovirus และ Waikavirus เป็นต้น โดยแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน เพลี้ยแป้ง แมลงหริ่งขาว และเพลี้ยจักจั่น (Ng & Falk, 2006) เป็นต้น

โดยทั่วไปกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนชนิดกึ่งถาวรนี้จะมีลักษณะที่คล้ายกับกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนชนิดไม่ถาวร แต่จะมีช่วงระยะเวลาที่แมลงพาหะได้รับไวรัสจากพืชที่เป็นโรค (acquisition period) ภายหลังจากดูดกินน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำและท่ออาหารพืช โดยใช้ระยะเวลาที่ยาวนานขึ้น จัดอยู่ในช่วงระดับปานกลางอยู่ระหว่าง ชั่วโมงถึงวัน แต่ในบางกรณีอาจยาวนานตั้งแต่วันถึงสัปดาห์ และไม่มีระยะแฝงตัว (latent period) ของไวรัสในแมลงพาหะเช่นเดียวกัน ประสิทธิภาพของการถ่ายทอดไวรัสจะเพิ่มขึ้นหากแมลงมีระยะเวลาในการถ่ายทอดไวรัสติดต่อกันตั้งแต่ 12-24 ชั่วโมง (หรือมากกว่า) เนื่องมาจากมีขอบเขตที่จำกัดของการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสและแมลงพาหะบริเวณอวัยวะส่วนปากของแมลงและบริเวณทางเดินอาหารส่วนหน้าเท่านั้น จึงทำให้เรียกลักษณะดังกล่าวเช่นนี้ว่า foregut-borne transmission ในทางกลับกันจะมีประสิทธิภาพที่ลดลงหรือสูญเสียความสามารถในการถ่ายทอดโรค เนื่องมาจากการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชจากพืชปกตินานประมาณ 2 วัน หรือเกิดจากกระบวนการเผาผลาญสารอาหารของแมลง (Blanc *et al.*, 2014)

2. ปัจจัยที่เกี่ยวข้องและกรณีตัวอย่างของรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน

ลักษณะการถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไม่ไหลเวียนทั้งชนิดชนิดไม่ถาวรและกึ่งถาวรดังกล่าวข้างต้นนี้ ไม่สามารถที่จะถ่ายทอดในแบบเชิงกล (mechanical transmission) แต่ต้องอาศัยกระบวนการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชโดยแมลงพาหะ โดยมีปัจจัยที่ส่งเสริมการเกิดปฏิสัมพันธ์ที่จำเพาะต่อกันระหว่างองค์ประกอบดังนี้ (1) สารประกอบของแมลงพาหะ (vector-associated compounds) ที่เกี่ยวข้องและส่งผลกระทบต่อกระบวนการและพฤติกรรมรับรู้ของไวรัส (virus perceptive behavior) โดยเฉพาะบริเวณส่วนปลายปากของแมลง (specific stylet region) ซึ่งมีโปรตีนตัวรับสัญญาณที่ก่อโรคได้อยู่ (specific

protein receptor) (2) ความเฉพาะเจาะจงกับชนิดของแมลงบริเวณดูดกิน และกระบวนการดูดกินน้ำเลี้ยงพืชของแมลงพาหะ (3) พลวัตของเซลล์พืช (dynamic plant cell) (4) การเคลื่อนที่ของไวรัสในเซลล์สิ่งมีชีวิตให้อาศัย (host cell) จากเซลล์หนึ่งไปอีกเซลล์หนึ่ง (cell-to-cell movement protein) และการแสดงอาการของโรค (symptoms expression) (5) องค์ประกอบของอนุภาคไวรัสพืช และ (6) บริเวณเนื้อเยื่อของพืชที่เป็นโรค (Bak *et al.*, 2013 ; Martinieri *et al.*, 2013)

กระบวนการและพฤติกรรมกรรมกรรับรู้อาหารไวรัส เป็นผลสืบเนื่องจากการแปรผันของรหัสพันธุกรรมของไวรัสที่สามารถแปลรหัสได้เป็นโปรตีน ซึ่งส่งผลต่อลักษณะทางกายภาพของอนุภาคไวรัส (Drucker & Then, 2015 ; Lucas *et al.*, 2002 ; Perry *et al.*, 1998 ; Smith *et al.*, 2000) รวมทั้งความรุนแรงของลักษณะทางสัณฐานวิทยาที่เกิดขึ้นบนพืชอาศัย ได้แก่ (1) โปรตีนโครงสร้างของไวรัส (structural protein, SP) ที่ทำหน้าที่ป้องกันสารพันธุกรรมของไวรัสจากสิ่งแวดล้อม และช่วยในกระบวนการเกาะติดบริเวณผิวเซลล์สิ่งมีชีวิตให้อาศัยของไวรัส (viral attachment หรือ transportation) และ (2) โปรตีนที่ไม่ใช่โครงสร้างของไวรัส (non-structural protein, NSP) ทำหน้าที่ช่วยในกระบวนการเพิ่มจำนวนไวรัสในเซลล์สิ่งมีชีวิตให้อาศัย เช่น reverse transcriptase (RNA-dependent-DNA polymerase), neuraminidase และ lysozyme เป็นต้น (Govier & Kassanis, 1974) นอกจากนี้หากโปรตีนดังกล่าวข้างต้นนี้เกิดการผสมผสาน (combination) ทั้งระหว่างยีนที่คล้ายคลึงกัน (homologous) และต่างกัน (heterologous) จะพบว่าลักษณะการผสมผสานระหว่างยีนที่ต่างกัน (heterologous combination) อาจนำไปสู่การเปลี่ยนแปลงความสามารถในการถ่ายทอดไวรัสได้มากกว่า 1 ชนิด (Pirone & Blanc, 1996)

3. กรณีตัวอย่างของรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน

ตัวอย่างของรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสพืชทั้งชนิด DNA และ RNA โดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน สามารถอธิบายได้อย่างชัดเจนผ่านกลไกและการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างองค์ประกอบของอนุภาคไวรัสและบริเวณรับสัญญาณของแมลงพาหะเพื่อการถ่ายทอดโรค ในลักษณะของโปรตีนโครงสร้างและโปรตีนที่ไม่ใช่โครงสร้างของไวรัสซึ่งทำหน้าที่หลักเพื่อเป็นตัวเชื่อมโมเลกุล (molecular linker) และตัวกลางในการเกิดปฏิสัมพันธ์ (mediates binding) ระหว่างไวรัสและเซลล์สิ่งมีชีวิตให้อาศัย (Blanc *et al.*, 2014 ; Ng & Falk, 2006) หรือเรียกว่าโมเลกุลสองหน้าที่ (bi-functional molecules) (Pirone & Blanc, 1996) ซึ่งสามารถเกิดได้กับรูปแบบการถ่ายทอดไวรัสพืชแบบไม่ไหลเวียนทั้งชนิดชนิดไม่ถาวรและกึ่งถาวร และมีความเฉพาะเจาะจงกับชนิดของแมลง โดยสามารถแบ่งได้สองลักษณะ ได้แก่

3.1 Capsid protein strategy (CPS)

CPS เป็นรูปแบบของการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสกับเซลล์สิ่งมีชีวิตให้อาศัยโดยตรง (direct interaction) โดยอาศัยกลไกและความจำเพาะของโปรตีนหน่วยย่อยบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัส (viral capsid protein, VCP) ร่วมกับโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณอวัยวะส่วนปากของแมลง (insect protein receptor, IPR) ที่จำเพาะในการถ่ายทอดไวรัส ซึ่งแบ่งได้สองลักษณะย่อย ได้แก่

(1) อาศัยกลไกและความจำเพาะระหว่างตำแหน่งและชนิดของกรดอะมิโนบน VCP ของอนุภาคไวรัสและ IPR ของแมลงพาหะ ซึ่งหากเกิดการเปลี่ยนแปลงตำแหน่งและชนิดของกรดอะมิโนบน VCP ไป จะส่งผลต่อกระบวนการและความจำเพาะของแมลงในการถ่ายทอดโรค ได้แก่ ไวรัสในสกุล Cucumovirus เช่น ไวรัสใบด่างแตง (Cucumber mosaic virus, CMV) จากการรายงานของ Perry *et al.*, (1998) ได้ศึกษาความสัมพันธ์ของตำแหน่งกรดอะมิโนบน VCP ของ CMV ที่มีผลต่อประสิทธิภาพในการถ่ายทอดโรคโดยเพลี้ยอ่อน ด้วยการเปลี่ยนแปลงชนิดของกรดอะมิโนบน VCP ของ CMV-M ซึ่งเป็นสายพันธุ์ของ CMV ที่ไม่สามารถถ่ายทอดไวรัสได้ด้วยเพลี้ยอ่อนชนิดใดเลยในตำแหน่งที่ 25, 129, 162, 168 และ 214 ตามลำดับ และพบว่า CMV-M สามารถถ่ายทอดโรคได้ด้วยเพลี้ยอ่อน *M. persicae* (Sulzer, 1776) ได้ และเมื่อเปลี่ยนกรดอะมิโนในตำแหน่งที่ 129, 162 และ 168 แล้ว ทำให้ CMV-M สามารถถ่ายทอดโรคได้ด้วยเพลี้ยอ่อน *A. gossypii* (Glover, 1877) ดังนั้นกระบวนการถ่ายทอด CMV ด้วยเพลี้ยอ่อนจึงขึ้นกับตำแหน่งและชนิดของกรดอะมิโนบน VCP เป็นสำคัญ (Liu *et al.*, 2002) (Figure 1A)

(2) อาศัยกลไกและความจำเพาะระหว่าง VCP ของอนุภาคไวรัสและ IPR ของแมลงพาหะ ได้แก่ ไวรัสในสกุล Closterovirus เช่น Lettuce infectious yellows virus (LIYV) ที่มีโปรตีนหน่วยย่อยบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสทั้งโปรตีนหน่วยย่อยชนิดหลัก (major capsid protein, CP) และโปรตีนหน่วยย่อยชนิดรอง (minor capsid protein, CPm) โดย LIYV จะอาศัยบริเวณจำเพาะของ CPm ในการเกิดปฏิสัมพันธ์กับ IPR ของแมลงพาหะ (Stewart *et al.*, 2010 ; Tian *et al.*, 1999) (Figure 1C)

3.2 Helper protein strategy (HPS)

HPS เป็นรูปแบบของการเกิดปฏิสัมพันธ์ที่อาศัยโมเลกุลตัวกลางในการสื่อสารสัญญาณระหว่างไวรัสกับแมลงพาหะ (indirect interaction) โดยอาศัยกลไกและความจำเพาะระหว่าง VCP ของอนุภาคไวรัสในลักษณะปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นของลำดับของกรดอะมิโนของโปรตีนทางด้านปลาย

C-terminus และ N-terminus ร่วมกับโปรตีนตัวช่วย [viral helper component protein (HC) หรือ virus-induced factor หรือ virus-encoded nonstructural accessory factor] และ IRP ที่จำเพาะของแมลงพาหะในการถ่ายทอดไวรัส โดยตำแหน่งของกรดอะมิโนของ VCP ของอนุภาคไวรัสทางด้านปลาย C-terminus จะทำหน้าที่หลักเพื่อการจับ (binding) ของอนุภาคไวรัส ในขณะที่กรดอะมิโนทางด้านปลาย N-terminus จะทำหน้าที่หลักในการจับกับ IPR บริเวณปากของแมลงพาหะ ซึ่งแบ่งได้สองลักษณะย่อย ได้แก่

(1) อาศัยกลไกและความจำเพาะในการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่าง VCP ของอนุภาคไวรัสกับ IRP บริเวณอวัยวะส่วนปากของแมลง ที่เกิดปฏิสัมพันธ์ของโครงสร้างระดับทุติยภูมิ (secondary structure) ที่ทำหน้าที่ในตำแหน่งของปฏิริยาทางชีวเคมี (motif) ที่จำเพาะเป็นโมเลกุลตัวกลาง โดยมีโมเลกุลของ HC ร่วมในกลไก ซึ่ง HC อาจทำหน้าที่เป็นโมเลกุลตัวกลางโดยตรงในลักษณะโมเลกุลเดี่ยวและสองโมเลกุล หรือ HC อาจทำหน้าที่เป็นโมเลกุลตัวกลางโดยตรงในลักษณะของการรวมกันของโมเลกุลที่ประกอบด้วยหน่วยย่อย (monomer) ซึ่งอาจจะเหมือนกัน (homomer) หรือไม่เหมือนกัน (heteromer) ก็ได้ 2 หน่วย (dimer) ที่เรียกว่า dimerization ได้แก่ ไวรัสในสกุล Potyvirus เช่น ไวรัสใบด่างของยาสูบ (Tobacco vein mottling virus, TMV) โดยมีกลไกของปฏิสัมพันธ์ในการถ่ายทอดโรค ดังนี้ ลำดับของกรดอะมิโนทางด้านปลาย N-terminus ของ VCP ของอนุภาคไวรัสมีส่วนอนุรักษณ์ที่เรียกว่า DAG (Asp-Ala-Gly)-amino acid motif (Lopez-Moya *et al.*, 1999) ซึ่งเป็น aphid transmission factor (ATF) ของไวรัสจะจับกับโมเลกุล HC ของ IRP ของแมลง โดย N-terminus-DAG motif ของ VCP นี้จะจับกับบริเวณทางด้านปลาย C-terminus ที่มีส่วนอนุรักษณ์ที่เรียกว่า PTK (Phe-Thr-Lys) box ของ HC และ บริเวณทางด้านปลาย N-terminus ที่มีส่วนอนุรักษณ์ที่เรียกว่า KITC (Lys-Ile-Thr-Cys) box ของ HC จะจับกับ IRP ของแมลง ตามลำดับ (Chen *et al.*, 2011 ; Peng *et al.*, 1998) ดังนั้นเมื่อเกิดปฏิสัมพันธ์ขององค์ประกอบต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกันนี้แมลงพาหะจึงสามารถถ่ายทอดโรคได้ (Figure 1B)

(2) อาศัยกลไกและความจำเพาะในการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่าง VCP ของอนุภาคไวรัสกับ IRP บริเวณอวัยวะส่วนปากของแมลง โดยมี HC ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลตัวกลาง ได้แก่ ไวรัสในสกุล Caulimovirus เช่น ไวรัสใบด่างของดอกกะหล่ำ (Cauliflower mosaic virus, CaMV) โดยมีกลไกของปฏิสัมพันธ์ในการถ่ายทอดโรค ดังนี้ ลำดับของกรดอะมิโนของ VCP ทางด้านปลาย N-terminus ของโปรตีน P2 ซึ่งเป็น aphid transmission factor (ATF) หรือ HC ของไวรัส ซึ่งได้รับจาก mesophyll ของพืชที่มีไวรัสจะจับกับโมเลกุล

HC ของ IRP ของแมลง ในขณะที่เดียวกัน VCP ทางด้านปลาย C-terminus ของโปรตีน P2 จะจับอยู่กับโปรตีน P3 ของไวรัส ซึ่งเป็น virion-associated packaging protein (VAP) ที่ได้รับจากอนุภาคของไวรัสที่ปะปนมากับ mesophyll หรือ phloem ของพืช และทำหน้าที่จับกับอนุภาคของไวรัส (Espinoza *et al.*, 1991 ; Martiniere *et al.*, 2009 ; Woolston *et al.*, 1983) ดังนั้นเมื่อเกิดปฏิสัมพันธ์ขององค์ประกอบต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกันนี้แมลงพาหะจึงสามารถถ่ายทอดโรคได้ (Figure 1D)

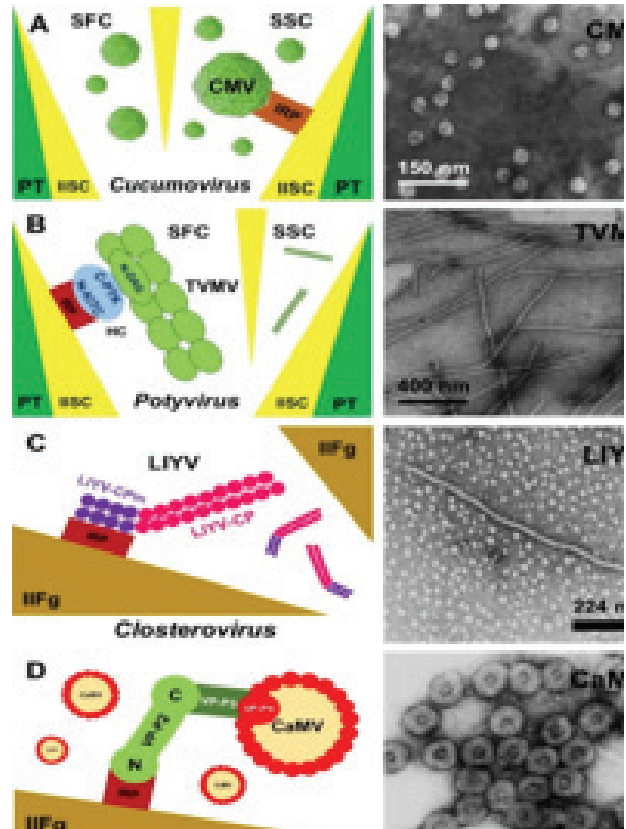


Figure 1 The transmission strategies of non-circulative plant viruses in insect vectors of (A) CMV (El-Borollosy & Waziri, 2013), (B) TVMV (Vincelli, 1994), (C) LIYV (Tian *et al.*, 1999), and (D) CaMV (Gnutova *et al.*, 2002), respectively.

Notes: stylet salivary canal (SSC) ; stylet food canal (SFC) ; plant tissue (PT) ; internal insect stylet canal (IISC) ; internal receptor protein (IRP) ; Cucumber mosaic virus (CMV) ; Lettuce infectious yellows virus (LIYV) ; Tobacco vein mottling virus (TVMV) ; Cauliflower mosaic virus (CaMV) ; major capsid protein (CP) ; minor capsid protein (CPm) ; internal insect foregut (IIFg) ; viral helper component protein (HC) ; DAG (Asp-Ala-Gly)-amino acid motif ; PTK (Phe-Thr-Lys) box ; KITC (Lys-Ile-Thr-Cys) box ; C-terminal viral protein-2 (VP-P2-C) ; N-terminal viral protein-2 (VP-P2-N) ; viral protein-3 (VP-P3) ; viral protein-4 (VP-P4)

กระบวนการถ่ายทอดโดยแมลงพาหะเป็นขั้นตอนสำคัญของวงจรการก่อโรคของไวรัสพืช จากกระบวนการในการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน จะเห็นได้ว่ารูปแบบและปฏิสัมพันธ์ของกระบวนการระหว่างไวรัสพืชและแมลงพาหะนี้มีความจำเพาะและแตกต่างกันในแต่ละชนิดของไวรัสพืชและแมลงพาหะ (Whitfield, Falk, & Rotenberg, 2015) รูปแบบและกระบวนการที่ได้มีการนำเสนอตั้งกล่าวข้างต้นนี้ขึ้นอยู่กับช่วงระยะเวลาการได้รับไวรัสจากพืชสู่แมลงพาหะและการถ่ายทอดไวรัสจากแมลงพาหะสู่พืช การเพิ่มจำนวนของไวรัสพืชภายในอวัยวะภายในของแมลงพาหะ รูปแบบและตำแหน่งที่เกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสพืชและแมลงพาหะ สมบัติทางชีวโมเลกุลของอนุภาคไวรัส และองค์ประกอบที่จำเพาะของการสื่อสารสัญญาณระหว่างไวรัสพืชและแมลงพาหะ เป็นต้น

หนึ่งในองค์ประกอบที่สำคัญที่ทำให้เกิดความแตกต่างของกระบวนการและปฏิสัมพันธ์ของไวรัสพืชและแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียน คือ ความจำเพาะของ VCP ของอนุภาคไวรัสที่เกิดปฏิสัมพันธ์กับ IPR บริเวณพื้นผิวอวัยวะภายในของแมลงพาหะทั้งชนิด CPS และ HPS ซึ่งส่งผลต่อกระบวนการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนที่แตกต่างกันทั้งแบบไม่ถาวรและแบบกึ่งถาวร ดังนั้นความจำเพาะของกระบวนการถ่ายทอดโรคนี้จึงมีความหลากหลายทั้งชนิดของไวรัสและแมลงพาหะ (Table 1)

ทิศทางและแนวโน้มการศึกษาวิจัยเพื่อแก้ปัญหาการระบาดและการถ่ายทอดไวรัสพืชโดยแมลงพาหะแบบไม่ไหลเวียนโดยการศึกษากระบวนการและปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสพืชและแมลงพาหะตามธรรมชาตินี้จึงมีความสำคัญอย่างยิ่ง

สืบเนื่องจากการใช้พันธุ์พืชที่ต้านทานหรือค่อนข้างต้านทานต่อการทำลายของไวรัสและแมลงพาหะในสภาพธรรมชาติ ยังมีประสิทธิภาพไม่ดีเท่าที่ควร เกษตรกรจึงต้องใช้สารเคมีเพื่อการกำจัดแมลงศัตรูพืชในการควบคุมและป้องกันการแพร่ระบาด ในขณะที่เดียวกับการใช้สารเคมีเพื่อการกำจัดแมลงศัตรูพืชไม่สามารถตอบโจทย์ของการแก้ปัญหาการระบาดและสร้างความเสียหายให้แก่ผลผลิตทางการเกษตรของไวรัสพืชและแมลงพาหะอย่างเป็นทางการที่ยั่งยืนได้ ทั้งยังส่งผลกระทบต่อระบบนิเวศทางการเกษตร

ดังนั้นการศึกษาวิจัยเพื่อเข้าใจกระบวนการตามธรรมชาติของการถ่ายทอดโรคจึงเป็นกุญแจสำคัญที่จะไขความลับของธรรมชาติ เมื่อศึกษาและเข้าใจกระบวนการดังกล่าวนี้แล้ว จึงบูรณาการศาสตร์และศิลป์หลากหลายแขนงเพื่อแก้ปัญหาการระบาดของไวรัสและแมลงพาหะ เช่น การนำศาสตร์ทางด้านพันธุวิศวกรรม (genetic engineering) เพื่อปรับปรุงพันธุ์พืชให้ต้านทานต่อการเข้าทำลายของไวรัสและแมลงพาหะ และการวิเคราะห์ความสัมพันธ์ในระดับชีวโมเลกุลเพื่อการศึกษาชีววิทยาระบบ (systems biology) ด้วยเทคโนโลยีทางด้านชีวสารสนเทศ (bioinformatics) เป็นต้น และเมื่อมีองค์ความรู้แล้วจึงกำหนดยุทธศาสตร์เพื่อการเผยแพร่ความรู้สู่เกษตรกร การพยากรณ์ และการแก้ไขปัญหาการระบาดของโรคและแมลงพาหะด้วยเทคโนโลยีและนวัตกรรมที่เป็นมิตรต่อสิ่งแวดล้อมอย่างยั่งยืน และนำไปสู่การปฏิบัติอย่างเป็นทางการ รวมทั้งมีการติดตาม ประเมินผล และปรับปรุงกระบวนการให้มีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้นต่อไป ตามลำดับ

Table 1 Transmission characteristics of non-circulative plant viruses transmitted by insects

Biological characteristic	Non-circulative	
	Non-persistent (NP)	Semi-persistent (SP)
Acquisition period	Seconds to minutes (Brief)	Minutes to hours
Fasting period*	Increase the rate of transmission	No
Retention period	Minutes to hours	Minutes to day
Mechanical transmission	No	
Latent period	None	
Transmission period	Seconds to minutes (Brief)	Minutes to hours
Retention time in lifespan of vector	No	
Transmission after molting	Lost after molting	
Transovarial transmission	No	
Multiplication in vector	No	
Presence in vector's hemolymph	No (Brief)	

Table 1 Transmission characteristics of non-circulative plant viruses transmitted by insects (cont.)

Biological characteristic	Non-circulative	
	Non-persistent (NP)	Semi-persistent (SP)
Specificity of vector for virus	Low	Moderate
Zone of transmitting tissue	Epidermis	Phloem
Region of virus-vector interactions	Mouthparts	Anterior alimentary canal
Cellular barriers	No	
Transmission strategies in vectors	CPS/HPS	

Note: *Pre-acquisition fasting effect on vector/virus/plant combinations

(Berger & Pirone, 1986 ; Ng & Falk, 2006 ; Palacios, Drucker, Blanc *et al.*, 2002 ; Powell, 1991)

สรุป

ชนิดของแมลงพาหะที่อาศัยรูปแบบและกระบวนการในการถ่ายทอดไวรัสโรคพืชแบบไม่ไหลเวียนทั้งชนิดไม่ถาวรและกึ่งถาวรมีปริมาณมากที่สุด และสามารถพบได้บ่อยในแมลงจำพวกเพลี้ยอ่อน เพลี้ยไฟ แมลงหริ่ง และเพลี้ยจักจั่น โดยอาศัยปฏิสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นระหว่างโปรตีนตัวต่อสัญญาณบริเวณพื้นผิวอนุภาคไวรัสและโปรตีนตัวรับสัญญาณบริเวณอวัยวะส่วนปากของแมลงพาหะอย่างจำเพาะเจาะจง ซึ่งส่งผลต่อช่วงระยะเวลาการรับและถ่ายทอดโรคในช่วงระยะเวลาอันสั้นตั้งแต่วินาทีถึงชั่วโมง เนื่องจากลักษณะที่จำเพาะของโครงสร้างระดับอนุภาคของไวรัสและขอบเขตที่จำกัดของบริเวณการเกิดปฏิสัมพันธ์ระหว่างไวรัสพืชและแมลงพาหะ จึงส่งผลให้ไวรัสไม่สามารถเพิ่มจำนวนและเคลื่อนย้ายเข้าสู่กระแสโลหิตของแมลงและต่อมน้ำลาย แต่จะจำกัดขอบเขตของการเกิดปฏิสัมพันธ์เฉพาะส่วนปากและลำไส้ส่วนหน้าเท่านั้น ดังนั้นการเรียนรู้ธรรมชาติของปฏิสัมพันธ์ในกระบวนการก่อโรคของไวรัสโรคพืชและแมลงพาหะจะนำไปสู่องค์ความรู้และยุทธศาสตร์ทางการเกษตร ที่จะทำให้สามารถบริหารจัดการทางการเกษตรเพื่อการป้องกันและควบคุมระดับความเสียหายของผลผลิตทางการเกษตรและผลกระทบที่อาจเกิดขึ้นจากการระบาดและการทำลายของไวรัสพืชและแมลงพาหะได้ทั้งในระดับจุลภาคและมหภาคอย่างมีประสิทธิภาพและเกิดประสิทธิผลอย่างเป็นรูปธรรมที่ยั่งยืน

เอกสารอ้างอิง

Ammar, E.D., Jarlfors, U., & Pirone, T.P. (1994). Association of Potyvirus helper component protein with virions and the cuticle lining the maxillary food canal and foregut of an aphid vector. *Phytopathology*, 84, 1054-1060.

Bak, A., Gargani, D., Macia, J.L., Malouvet, E., Vernerey, M.S., Blanc, S., & Drucker, M. (2013). Virus factories of Cauliflower mosaic virus are virion reservoirs that engage actively in vector transmission. *Journal of Virology*, 87(22), 12207-12215.

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

Blanc, S., Drucker, M., & Uzeit, M. (2014). Localizing viruses in their insect vectors. *Annual Review of Phytopathology*, 52, 403-425.

Brunt, A.A., Crabtree, K., Dallwitz, M.J., Gibbs, A.J., & Watson, L. (1996). *Viruses of plants: CAB International, Cambridge*.

Cabanas, D., Watanabe, S., Higashi, C.H., & Bressan, A. (2013). Dissecting the mode of Maize chlorotic mottle virus transmission (Tomoviridae: Machlomovirus) by *Frankliniella williamsi* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 106(1), 16-24.

Chen, A.Y.S., Walker, G.P., Carter, D., & Ng, J.C.K. (2011). A virus capsid component mediates virion retention and transmission by its insect vector. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(40), 16777-16782.

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

Drucker, M., & Then, C. (2015). Transmission activation in non-circulative virus transmission: a general concept?. *Current Opinion in Virology*, 15, 63-68.

- El-Borollosy, A.M., & Waziri, H.M.A. (2013). Molecular characterization of a Cucumber mosaic cucumovirus isolated from lettuce in Egypt. *Annals of Agricultural Sciences*, 58(1), 105-109.
- Espinoza, A.M., Medina, V., Hull, R., & Markham, P.G. (1991). Cauliflower mosaic virus gene II product forms distinct inclusion bodies in infected plant cells. *Virology*, 185(1), 337-344.
- Gnutova, R.V., Tolkach, V. F., & Bogunov, J. V. (2002). Criteria for identification of Cauliflower mosaic virus's of the far eastern strains. *Plant Protection Science*, 38(2), 258-260.
- Govier, D.A., & Kassanis, B. (1974). Evidence that a component other than the virus particle is needed for aphid transmission of Potato virus Y. *Virology*, 57(1), 285-286.
- Gray, S., Cilia, M., & Ghanim, M. (2014). Circulative, "nonpropagative" virus transmission: an orchestra of virus-, insect-, and plant-derived instruments. *Advances in Virus Research*, 89, 141-199.
- Haine, E.R., Rolff, J., & Siva-Jothy, M.T. (2007). Functional consequences of blood clotting in insects. *Developmental & Comparative Immunology*, 31(5), 456-464.
- Liu, S., He, X., Park, G., Josefsson, C., & Perry, K.L. (2002). A conserved capsid protein surface domain of Cucumber mosaic virus is essential for efficient aphid vector transmission. *Journal of Virology*, 76(19), 9756-9762.
- Lopez-Moya, J.J., Wang, R.Y., & Pirone, T.P. (1999). Context of the coat protein DAG motif affects potyvirus transmissibility by aphids. *Journal of General Virology*, 80(Pt 12), 3281-3288.
- Lucas, R.W., Larson, S.B., Canady, M.A., & McPherson, A. (2002). The structure of Tomato aspermy virus by X-ray crystallography. *Journal of Structural Biology*, 139(2), 90-102.
- MacDiarmid, R., Rodoni, B., Melcher, U., Ochoa-Corona, F., & Roossinck, M. (2013). Biosecurity implications of new technology and discovery in plant virus research. *PLoS Pathog*, 9(8), e1003337.
- Martin, B., Collar, J.L., Tjallingii, W.F., & Fereres, A. (2007). Intracellular ingestion and salivation by aphids may cause the acquisition and inoculation of non-persistently transmitted plant viruses. *Journal of General Virology*, 78(10), 2701-2705.
- Martiniere, A., Bak, A., Macia, J.L., Lautredou, N., Gargani, D., Doumayrou, J., Garzo, E., Moreno, A., Fereres, A., Blanc, S., & Drucker, M. (2013). A virus responds instantly to the presence of the vector on the host and forms transmission morphs. *Elife*, 2, e00183.
- Martiniere, A., Zancarani, A., & Drucker, M. (2009). Aphid transmission of Cauliflower mosaic virus: the role of the host plant. *Plant Signaling & Behavior*, 4(6), 548-550.
- Ng, J.C., & Falk, B.W. (2006). Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 44, 183-212.
- Palacios, I., Drucker, M., Blanc, S., Leite, S., Moreno, A., & Fereres, A. (2002). Cauliflower mosaic virus is preferentially acquired from the phloem by its aphid vectors. *Journal of General Virology*, 83(12), 3163-3171.
- Peng, Y.H., Kadoury, D., Gal-On, A., Huet, H., Wang, Y., & Raccach, B. (1998). Mutations in the HC-Pro gene of Zucchini yellow mosaic potyvirus: effects on aphid transmission and binding to purified virions. *Journal of General Virology*, 79(4), 897-904.
- Perry, K.L., Zhang, L., & Palukaitis, P. (1998). Amino acid changes in the coat protein of Cucumber mosaic virus differentially affect transmission by the aphids *Myzus persicae* and *Aphis gossypii*. *Virology*, 242(1), 204-210.
- Pirone, T.P., & Blanc, S. (1996). Helper-dependent vector transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology*, 34, 227-247.
- 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.
- Powell, G. (2005). Intracellular salivation is the aphid activity associated with inoculation of non-persistently transmitted viruses. *Journal of General Virology*, 86(2), 469-472.

- Smith, T.J., Chase, E., Schmidt, T., & Perry, K.L. (2000). The structure of Cucumber mosaic virus and comparison to Cowpea chlorotic mottle virus. *Journal of Virology*, 74(16), 7578-7586.
- Stafford, C.A., Walker, G.P., & Ullman, D.E. (2012). Vector feeding and virus transmission. *Communicative & Integrative Biology*, 5(1), 43-49.
- Stewart, L.R., Medina, V., Tian, T., Turina, M., Falk, B.W., & Ng, J.C. (2010). A mutation in the Lettuce infectious yellows virus minor coat protein disrupts whitefly transmission but not in planta systemic movement. *Journal of Virology*, 84(23), 12165-12173.
- Syller, J. (2012). Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections. *Molecular Plant Pathology*, 13(2), 204-216.
- Tian, T., Rubio, L., Yeh, H.H., Crawford, B., & Falk, B.W. (1999). Lettuce infectious yellows virus: in vitro acquisition analysis using partially purified virions and the whitefly *Bemisia tabaci*. *Journal of General Virology*, 80(5), 1111-1117.
- Uzest, M., Gargani, D., Dombrovsky, A., Cazevieville, C., Cot, D., & Blanc, S. (2010). The "acrostyle": a newly described anatomical structure in aphid stylets. *Arthropod Structure & Development*, 39(4), 221-229.
- Verbeek, M., van Bekkum, P.J., Dullemans, A.M., & van der Vlugt, R.A. (2014). Torradoviruses are transmitted in a semi-persistent and stylet-borne manner by three whitefly vectors. *Virus Research*, 186, 55-60.
- Vincelli, P.C. (1994). Fundamental principles of plant pathology for agricultural producers. *Agriculture and Natural Resources Publications*, 77, 1-7.
- Viteri, D., & Gordillo, L. (2009). Modelling and control of non-persistent plant virus transmission for annual production cycles. *European Journal of Plant Pathology*, 125(3), 435-444.
- Whitfield, A.E., Falk, B.W., & Rotenberg, D. (2015). Insect vector-mediated transmission of plant viruses. *Virology*, 479-480, 278-289.
- Woolston, C.J., Covey, S.N., Penswick, J.R., & Davies, J.W. (1983). Aphid transmission and a polypeptide are specified by a defined region of the Cauliflower mosaic virus genome. *Gene*, 23(1), 15-23.