



ระยะพักตัวของหนอนเยื่อไผ่

Dormancy of Bamboo Borer

ละม้าย จันทะขาว*

Lamay Junthakhao

ศุภวรรณ ทรวง*

Suphawan Suang

วิไลลักษณ์ สวนมะลิ*

Wlailak Suanmali

ทิพวรรณ สิงห์ไธสง*

Tippawan Singtripong

มนพร มาบุญ*

Manaporn Manaboon

คำย่อ

ระยะพัก (dormancy) เป็นระยะที่สิ่งมีชีวิตหยุดพักการเจริญเติบโต สามารถพบได้ทั้งในพืชและในสัตว์ ในแมลงระยะพักการเจริญเติบโต เรียกว่า ไดอะพอส (diapause) ซึ่งหนอนเยื่อไผ่เป็นแมลงชนิดหนึ่งที่มียาวจรชีวิตแตกต่างจากแมลงชนิดอื่นๆ กล่าวคือ มีวงจรชีวิตยาวนานถึง 3 ปี และมีการเข้าสู่ระยะไดอะพอสที่ยาวนานกว่าแมลงทั่วไป ซึ่งพบได้น้อยในกลุ่มแมลงชนิดเดียวกัน จากจุดเด่นของวงจรชีวิตที่ยาวนานของหนอนเยื่อไผ่ดังกล่าว ทำให้นักวิทยาศาสตร์ที่ศึกษาสรีรวิทยาของแมลงให้ความสนใจเป็นอย่างมากเพราะหาแมลงตัวอย่างที่มีระยะไดอะพอสที่ยาวนานได้ยาก

คำสำคัญ : หนอนเยื่อไผ่ / ระยะพัก / ไดอะพอส

ABSTRACT

Dormancy is occurred in an organism's life cycle when growth, development, and (in animals) physical activity is temporarily stopped that is occurred in both plants and animals. Life cycle of bamboo borer differ from other insects, which is one year life cycle and enters longest diapause stage. Highlights of the long life cycle of the bamboo borer is affect scientists who study the physiology of insects have been a lot of attention because insect sample is longest diapause stage that it can find difficult.

Keywords : Bamboo / Borer Dormancy / Diapause

*อาจารย์ประจำสาขาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่

**อาจารย์ประจำคณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยราชภัฏกำแพงเพชร

***อาจารย์ประจำสาขาวิชาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีสิ่งแวดล้อม คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยราชภัฏลำปาง

บทนำ

หนอนเยื่อไผ่เป็นระยะตัวหนอน (larva) ของผีเสื้อกลางคืน (moth) มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Omphisa fuscidentalis* (Hampson, 1896) ซึ่งจัดอยู่ในวงศ์ Pyralidae อันดับ Lepidoptera มีการกระจายมากที่สุดบริเวณภาคเหนือตอนบนของประเทศไทยและพบได้ในประเทศใกล้เคียง ได้แก่ พม่า ลาว จีน และมาเลเซีย จากการที่พบหนอนเยื่อไผ่ได้ในหลายพื้นที่ ทำให้มีชื่อเรียกแตกต่างกันออกไป เช่น คนพื้นเมืองในภาคเหนือส่วนมากเรียก เน้นหรือมะ บางกลุ่มเรียก แด้ หรือด้วงไม้ไผ่ อีกชื่อเรียก ฮาโบลัว กะเห... เรียก คลีเคิ้ลละ พม่าเรียก วาโป้ว ส่วนจีนฮ่อเรียก จูซุง (ไพฑูรย์, 2538) หนอนเยื่อไผ่จัดอยู่ในแมลงกลุ่ม Holometabolus ที่มีการเจริญเติบโตแบบสมบูรณ์ (complete metamorphosis) กล่าวคือมีระยะ ตัวเต็มวัย... หนอน และ... ได้จากการศึกษา... ระยะการเจริญของหนอนพบว่าระยะการเจริญของหนอนมี 2 ระยะ ได้แก่ ระยะการเจริญขึ้นต้นและระยะลาร์วัลไดอะพอส (larval diapause) ระยะการเจริญขึ้นต้นมีตัวอ่อน 5 ระยะ หรืออินสตาร์ (instars) (Singtripop., et al., 1999) พบในเดือนสิงหาคมหลังจากแม่ผีเสื้อวางไข่ 4 ถึง 6 วัน หนอนมีขนาด... ตัวและความกว้างของกะโหลกหัว (head capsule) แตกต่างกัน โดยมีกะโหลกหัว... สำหรับระยะไดอะพอสพบตั้งแต่เดือนกันยายนถึงพฤษภาคม ในระยะนี้ไม่มีความแตกต่างของขนาดลำตัว และ... ความกว้างของกะโหลก ตัวหนอนเยื่อไผ่ไม่กินอาหารและมีกระบวนการเมแทบอลิซึมต่ำ

จากการศึกษาการดำรงชีวิตและลักษณะการดำรงชีวิตพบว่า... ผีเสื้อ... ไข่ที่โคนกาบหน่อไผ่ในช่วงประมาณเดือนสิงหาคม เมื่อไข่ฟักออกมาเป็นตัวหนอนๆ... หนอนย้ายและเจาะรูเข้าไปอาศัยอยู่ในหน่อไผ่และกัดกินเยื่อไผ่อ่อนซึ่งอยู่ภายในปล้องไม้ไผ่เป็นอ... หนอนจะ... และลุผ่านข้อปล้องไม้ไผ่เพื่อกินอาหารขึ้นไปจนเกือบถึงยอดไผ่ ในช่วงนี้หนอนจะมีการเจริญเติบโต... ตามลำดับ... เจริญเต็มที่แล้วหนอนจะกลับลงมาอยู่รวมกันที่ปล้องที่ 1 หรือปล้องที่ 2 ถัดจากปล้องล่างที่เคย... ในครั้งแรก ระยะตัวหนอนอาศัยอยู่ในลำต้นไผ่ระหว่างเดือนกันยายนถึงพฤษภาคม รวม... 280-304 วัน จากนั้นหนอนจะเข้าดักแด้ภายในกระบอกไม้ไผ่ในช่วงเดือนมิถุนายนถึงกรกฎาคม ซึ่งกินเวลาประมาณ 30 ถึง 40 วัน และกลายเป็นตัวเต็มวัยของผีเสื้อกลางคืนในเดือนสิงหาคม ผีเสื้อกลางคืนมี... ประมาณ 15 ถึง 20 วัน ตัวเต็มวัยผีเสื้อกลางคืนตัวเมียมีสีน้ำตาลส้ม ปีกคู่หน้ามีรอยหยักสี... วาง... หนอน... เส้นด้าย (filiform) ตัวเมียมีขนาดใหญ่กว่าตัวผู้ (เดชา, 2535 และไพฑูรย์, 2538) จะเห็นได้ว่าหนอนเยื่อไผ่มี วงชีวิตยาวนานถึง 1 ปี ซึ่งแตกต่างจากแมลงในกลุ่มเดียวกันเป็นอย่างมาก... ระยะที่ใช้... ระยะตัวหนอนที่พบได้ระหว่างเดือนกันยายนถึงพฤษภาคมของปีถัดไป เรียกระยะ... ระยะไดอะพอส (diapause stage) เกิดในแมลงบางชนิดและสามารถพบได้ในช่วงใดช่วงหนึ่งของวงจรชีวิต เช่น... ในระยะไข่เรียกว่า egg diapause ในระยะตัวหนอนเรียกว่า larval diapause ในระยะดักแด้เรียกว่า pupal diapause และในระยะตัวเต็มวัยเรียกว่า adult diapause สำหรับหนอนเยื่อไผ่ไดอะพอสเกิดในระยะตัวหนอนจึงเรียกหนอนเยื่อไผ่ในระยะนี้ว่า ลาร์วัลไดอะพอส (larval diapause) โดยทั่วไปเมื่อแมลงเข้าสู่ระยะไดอะพอสจะมีผลทำให้เกิดอัตราเมแทบอลิซึมในร่างกายลดต่ำลง ไม่เคลื่อนไหว หยุดกินอาหารและหยุดการเจริญเติบโตของร่างกาย ปัจจัยที่มีผลทำให้เกิดไดอะพอสได้แก่ การเปลี่ยนแปลงปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมที่รุนแรง เช่นการขาดแคลนน้ำ การเปลี่ยนแปลงของฤดูกาล ทำให้อุณหภูมิลดต่ำลงจนถึงจุดเยือกแข็งในฤดูหนาว เป็นต้น นอกจากนี้ไดอะพอสอาจเกิดจากการควบคุมกลไกการทำงานต่างๆ ของระบบประสาทและฮอร์โมนภายในร่างกาย ของแมลงเอง แต่ในหนอนเยื่อไผ่สามารถเกิดไดอะพอสได้ทุกรุ่นและเกิดในระยะเวลาใกล้เคียงกันทุกปี ดังนั้นปัจจัยที่สำคัญที่นำไปสู่การเกิดไดอะพอสในหนอนเยื่อไผ่อาจเป็นการควบคุมโดยระบบประสาทและฮอร์โมน โดยทั่วไปแล้วแมลงจะมีกระบวนการเจริญเติบโตโดยการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของร่างกาย ตั้งแต่ระยะตัวหนอน ระยะดักแด้ และตัวเต็มวัย เรียกการเปลี่ยนแปลงรูปร่างในระหว่างการเจริญเติบโตนี้ว่า เมตามอร์โฟซิส

(metamorphosis) ฮอโมนที่มีบทบาทสำคัญต่อการเกิดเมตามอร์ฟอซิสได้แก่ ฮอโมนยูวีโนล (juvenile hormone) ที่ผลิตจากต่อมคอร์ปัส อัลเลตัม (corpus allatum) และฮอโมนเอกไดโซน (ecdysone) ที่ผลิตจากต่อมโปรทอแรคซิก (prothoracic glands) โดยกลไกที่ควบคุมการเปลี่ยนแปลงของระยะตัวหนอนเข้าสู่ดักแด้ในแมลงเริ่มมาจากการทำงานของสมอง สมองจะหลั่งโปรทอแรคซิโคโทรปิกฮอโมน (prothoracicotropic hormone หรือ PTTH) ไปกระตุ้นการทำงานของต่อมโปรทอแรคซิก ทำให้ต่อมโปรทอแรคซิกหลั่งฮอโมนเอกไดโซนซึ่งฮอโมนนี้มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงของสัณฐานและการสร้างผนังลำตัว คือ ผลิตคิวติเคิลใหม่ (new cuticle) ของตัวหนอน ทำให้หนอนเกิดการเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ระยะดักแด้ ส่วนฮอโมนยูวีโนล มีบทบาทในทางตรงกันข้ามกับฮอโมนเอกไดโซน กล่าวคือฮอโมนยูวีโนลมีหน้าที่ในการรักษารูปร่างของตัวหนอนไม่ให้เจริญเป็นตัวเต็มวัย การเกิดไดอะพอสในระยะเวลาต่างๆ กันของวงจรชีวิตของแมลงสืบเนื่องมาจากการควบคุมโดยระบบฮอโมน เช่นเดียวกันโดย egg diapause เกิดจากการหลั่งของไดอะพอสฮอโมน (diapause hormone) ในระยะต้นๆ ของดักแด้เพศเมียมีผลต่อตัวอ่อนที่อยู่ในไข่ ทำให้หยุดการเจริญเติบโต ส่วน pupal diapause เกิดเนื่องจากการขาดโปรทอแรคซิโคโทรปิกฮอโมนจากสมอง และความสามารถในการตอบสนองของต่อมโปรทอแรคซิกต่อโปรทอแรคซิโคโทรปิกฮอโมนลดต่ำลง แต่ adult diapause เกิดเนื่องจากการขาดฮอโมนยูวีโนล ลาร์วัลไดอะพอสสามารถเกิดได้ในอินสแตร์ต่างๆ โดยทั่วไปจะพบในอินสแตร์สุดท้ายเนื่องจากการมีฮอโมนยูวีโนลในร่างกายสูง ซึ่งการมีฮอโมนยูวีโนลในร่างกายสูงนั้นจะยับยั้ง (suppress) การทำงานของต่อมโปรทอแรคซิกและการหลั่งฮอโมนโปรทอแรคซิโคโทรปิกฮอโมนจากสมองผ่านทางปมประสาทใต้หลอดอาหาร (subesophageal ganglion)

วงชีวิตและการดำรงชีวิตของหนอนเยื่อไผ่

เดชา (2535) ได้กล่าวถึงวงจรชีวิตของหนอนเยื่อไผ่รวมทั้งปัจจัยที่มีผลต่อการกระจายตัวของหนอนเยื่อไผ่ซึ่งพบได้มากทางภาคเหนือตอนบนของประเทศไทยและประเทศใกล้เคียง ได้แก่ ประเทศพม่า ลาว จีน และมาเลเซีย เนื่องจากบริเวณนี้สภาพพื้นที่และลักษณะภูมิอากาศคล้ายคลึงกันเพราะปัจจัยที่มีผลต่อการกำหนดถิ่นอาศัยของหนอนเยื่อไผ่ทางอากาศ กล่าวคือ ต้องเป็นบริเวณที่มีความชื้นสูงและมีปริมาณน้ำฝนแต่ละปีประมาณ 1,500 มิลลิเมตร ขึ้นไป และพืชที่อาศัยต้องมีขนาดพุ่มและมีความหนาแน่นพุ่มและมีความชื้นสูงเนื่องจากหนอนเยื่อไผ่เป็นแมลงที่ชอบแสง (ภาพที่ 1) ลักษณะของไผ่จะต้องเป็นไผ่ที่มีเนื้อหนาและมีช่องว่างภายในใหญ่พอควร เพราะหนอนเยื่อไผ่กินใบและยอดของพืชที่นิยมหาของป่าจะเลือกตัดต้นไผ่ที่มีหนอนเยื่อไผ่และนำมาเป็นอาหารหรือมดบัง (ภาพที่ 2) ต่อมาในปี พ.ศ. 2538 ไพฑูรย์ ได้ศึกษาวงชีวิตของหนอนเยื่อไผ่ โดยพบว่าผีเสื้อตัวเมียวางไข่ลงบนใบที่บริเวณโคนหน่อไผ่ที่โผล่พ้นดินแล้วประมาณ 10 ถึง 15 วัน (ภาพที่ 3) ซึ่งสามารถพบได้ในช่วงต้นเดือนสิงหาคม ระยะไข่ใช้เวลาประมาณ 4 ถึง 6 วัน เมื่อไข่ฟักเป็นตัวหนอนแล้วจะเจาะทะลุหน่อไผ่เป็นรูเพื่อเข้าไปอาศัยอยู่ภายในปล้องไผ่ ลักษณะไผ่ที่ถูกหนอนกัดกินจากภายนอกอาจสังเกตได้จากปลายยอดที่หักเห็นได้อย่างชัดเจน ด้านข้างปล้องมีรูขนาดเล็กรูปรังผึ้งเพื่อให้อากาศถ่ายเทและเป็นทางออกของตัวเต็มวัย (ภาพที่ 4) ตัวหนอนใช้เวลาเจริญเติบโตภายในกระบอกไผ่โดยรวมกันอยู่เป็นกลุ่มและกัดกินเยื่อของไผ่ที่บุอยู่ภายในปล้องไผ่เป็นอาหาร ระหว่างที่หนอนเจริญเติบโตพร้อมกันนั้นต้นไผ่ที่สูงขึ้นเรื่อยๆ หนอนจะเจาะทะลุระหว่างปล้องไผ่แล้วเคลื่อนย้ายกัดกินเยื่อของไผ่ขึ้นไปยังปล้องถัดไปเป็นลำดับเพราะหนอนจะกินเฉพาะเยื่อไผ่ที่ยังอ่อนเท่านั้น โดยมากหนอนจะกินบริเวณโคนปล้องก่อนเรื่อยไปจนถึงกลางปล้อง หลังจากตัวหนอนย้ายขึ้นไปอยู่ปล้องอื่นแล้วจะพบว่าผีเสื้อตัวเต็มวัยมีลักษณะเหมือนฟองน้ำสีน้ำตาลติดอยู่ตามผนังของปล้อง นอกจากนั้นสีผิวภายในปล้องจะเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลเข้มออกดำแดงซึ่งแตกต่างจากลักษณะภายในปล้องที่ไม่มี

หนอนอาศัยอยู่อย่างชัดเจนในไผ่ลำหนึ่งจะพบหนอนอาศัยอยู่ประมาณ 100 ถึง 250 ตัว ระยะตัวหนอนนี้ใช้เวลาประมาณ 280 ถึง 304 วัน โดยพบตัวหนอนระหว่างเดือนกันยายนถึงปลายพฤษภาคม (ภาพที่ 3)

เมื่อหนอนเจริญเติบโตเต็มที่แล้วจึงเคลื่อนย้ายผ่านรูระหว่างปล้องที่เคยเจาะไว้ในตอนต้นลงมาอยู่รวมกันใกล้ปล้องไผ่ด้านล่างที่เจาะรูเข้ามาในตอนแรกและรอเข้าดักแด้ในปล้องนั้น (ภาพที่ 5 ก, ข) ระหว่างที่รอเข้าดักแด้หนอนจะสร้างเยื่อหนาสีน้ำตาลล้อมรอบบริเวณที่รวมกลุ่มกันอยู่ เพื่อป้องกันการรบกวนจากศัตรูธรรมชาติ เช่น มด ส่วนรูทะลุระหว่างปล้องจะถูกปิดไว้เพื่อป้องกันศัตรูเช่นกัน (ภาพที่ 5 ค, ง)

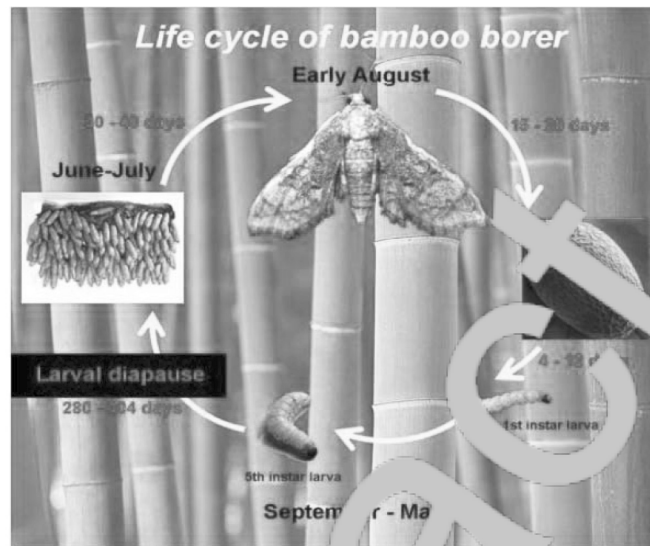
ในช่วงปลายเดือนพฤษภาคม หนอนสร้างใยสีขาวขนาดเล็ก จำนวนมากเพื่อปิดแนวขวางของปล้อง จากนั้นหนอนห้อยหัวลงโดยมีส่วนท้ายของลำตัวยึดกับผนังของปล้องไผ่ หนอนใยดังกล่าวจะทยอยลอกคราบกลายเป็นดักแด้ ดักแด้มีสีน้ำตาลอ่อนในระยะแรกและค่อย ๆ เข้มขึ้นในเวลาต่อมา ระยะดักแด้ใช้เวลาประมาณ 30 ถึง 40 วัน โดยจะพบดักแด้ได้ในช่วงเดือนมิถุนายนถึงกรกฎาคม การเข้าดักแด้ของดักแด้มีประโยชน์ในการลอกคราบกลายเป็นตัวเต็มวัยซึ่งอาศัยแรงดึงตดของโลกช่วยในการงอปีกและหลุดจากคราบเดิมแล้วเคลื่อนที่ออกจากรูที่เตรียมได้ไว้ก่อนสู่ภายนอก (ภาพที่ 6 ก) สำหรับตัวเต็มวัยสามารถพบได้ในช่วงต้นเดือนสิงหาคมซึ่งเป็นช่วงเวลาที่สอดคล้องกับหนอนไผ่ที่กำลังทยอยตาย ตัวเต็มวัยของหนอนเยื่อไผ่เป็นผีเสื้อกลางคืนขนาดเล็กมีสีน้ำตาลเข้มทั้งตัว ลักษณะเด่นคือปีกปกคลุมลำตัวมีรอยหยักเป็นเส้นโค้งสีดำสามารถเห็นได้อย่างชัดเจน ความกว้างเมื่อกางปีกวัดได้ 30 ถึง 60 มิลลิเมตร ซึ่งเล็กกว่าผีเสื้อ โดยตัวเมียมีขนาดใหญ่กว่าตัวผู้ ระยะตัวเต็มวัยของผีเสื้อใช้เวลาเพียง 15 ถึง 20 วันเท่านั้น (ภาพที่ 6 ค)



ภาพที่ 1 สภาพป่าไผ่ที่พบหนอนเยื่อไผ่ อ.แม่วาง จ.เชียงใหม่



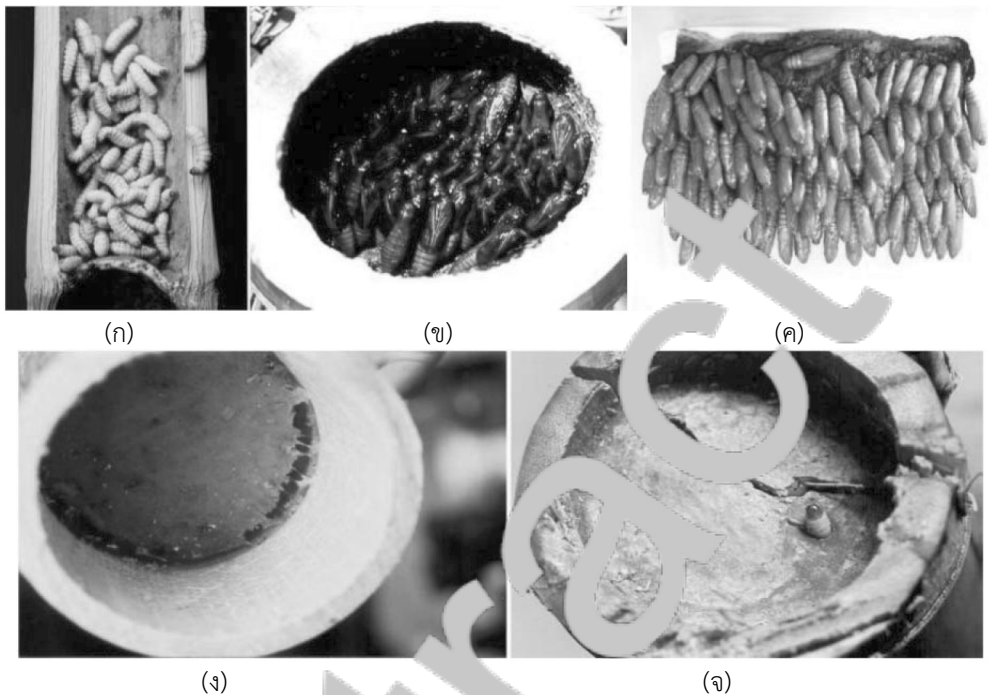
ภาพที่ 2 หนอนเยื่อไผ่หรือ “รด่วนทอด” ที่นำมาขายเป็นเมนูเด็ดของทางภาคเหนือ



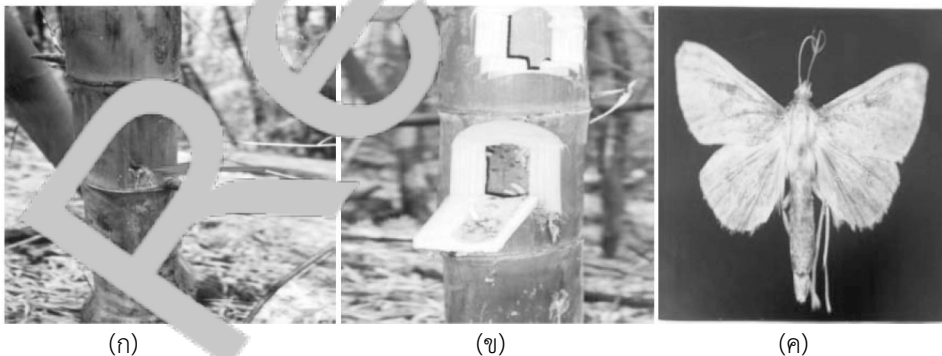
ภาพที่ 3 วงจรชีวิตหนอนเจาะลำไผ่



ภาพที่ 4 (ก) หนอนเจาะลำไผ่ (ข) ลักษณะกอไผ่ที่พบหนอนเจาะลำไผ่ (ค) ตำแหน่งที่พบหนอนระยะ
ลาร์วาลไดอะพอสัมกับอยู่ในปล้องไผ่ปล้องที่ 1 และ 2



ภาพที่ 5 หนอนเหื่อไผ่ในกระบอกลูกไม้ไผ่ การลอกคราบในปล้องไม้ไผ่โดยตัดแต่ง (ข, ค) โดยตัดแต่งจะยึดส่วนท้ายของลำตัวติดกับเยื่อถักปล่อย และห้อยหัวลง (ง) ลักษณะเยื่อถักปล้องที่หนอนสร้างมีสีน้ำตาล (จ) หนอนที่ขยับผ่านรูระหว่างปล้อง (จ)



ภาพที่ 6 (ก, ข) กระบอกลูกไม้ไผ่ที่มีหนอนเหื่อไผ่อาศัยอยู่ภายในแสดงร่องรอยของรูที่เตรียมไว้ออกสู่ภายนอกของตัวเต็มวัย (ค) ตัวเต็มวัยของหนอนเหื่อไผ่เป็นผีเสื้อกลางคืนขนาดเล็กมีสีน้ำตาลเข้มทั้งตัว ลักษณะเด่นคือปลายปีกคู่หน้ามีรอยหยักเป็นเส้นโค้งสีดำสามารถเห็นได้อย่างชัดเจน

สารวัลดไอะพอสและหนอนเหื่อไผ่

1. การเข้าไอะพอสของหนอนเหื่อไผ่

จากที่ได้กล่าวมาแล้วว่า หนอนเหื่อไผ่มีวงจรชีวิตที่ไม่เหมือนกับแมลงอื่นๆ โดยมีการเข้าระยะสารวัลดไอะพอส นานประมาณ 9 เดือน คือตั้งแต่เดือนกันยายนถึงเดือนพฤษภาคมของปีถัดไปซึ่งนับว่ายาวนานมาก โดยระยะสารวัลดไอะพอสสามารถเกิดขึ้นได้ทุกรุ่นและเกิดในระยะเวลาใกล้เคียงกันทุกปี โดยหนอนจะเริ่มเข้า

สู่ระยะดังกล่าวในช่วงสุดท้ายของระยะการกินอาหาร (feeding period) ตัวหนอนชั้นสุดท้าย (อินสตาร์ที่ 5) เมื่อกินอาหารและเติบโตเต็มที่แล้วจึงเริ่มเข้าสู่ระยะ wandering ซึ่งเป็นระยะที่เกิดขึ้นสั้นๆ ก่อนเข้าดักแด้ (prepupa) ในระยะ wandering นี้เองเซลล์อิมิเตอร์มิส ของหนอนจะมีความพร้อมที่จะตอบสนองต่อฮอร์โมน เพื่อเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ระยะดักแด้ที่เรียกว่า pupal commitment ในระยะนี้หนอนจะหยุดการกินอาหาร หยุดการเคลื่อนไหว เตรียมพร้อมร่างกายเพื่อการลอกคราบเข้าสู่ระยะดักแด้ แต่กรณีหนอนเยื่อไผ่ได้ผ่านระยะการกินอาหารตามปกติแล้วจึงเข้าสู่ระยะลาร์วัลโตอะพอสแตยังมีการเคลื่อนไหว จึงเห็นหนอนเยื่อไผ่ในระยะลาร์วัลโตอะพอสแตยังไม่เข้าสู่ระยะก่อนเข้าดักแด้ (Singtripop, et al., 1999)

จากการตรวจวัดปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิฟของหนอนเยื่อไผ่แต่ละระยะพบว่า ก่อนที่หนอนจะเข้าสู่ระยะดักแด้พบว่า ในช่วงเวลาดังกล่าวมีปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนต่างมาก ก็อยู่ในช่วงระหว่าง 3 ถึง 20 นาโนกรัมต่อมิลลิลิตร โดยในช่วงเดือนกันยายนถึงเดือนพฤศจิกายน สามารถวัดปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนได้เพียง 3 นาโนกรัมต่อมิลลิลิตร และเมื่อหนอนเข้าสู่เดือนธันวาคมปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนเพิ่มสูงที่สุดเป็น 22 นาโนกรัมต่อมิลลิลิตร หลังจากนั้นจึงพบว่าปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนลดลงอย่างต่อเนื่องและเพิ่มสูงขึ้นอีกครั้งในเดือนเมษายนและลดลงในเดือนพฤษภาคมซึ่งเป็นเดือนสุดท้ายก่อนที่หนอนจะเข้าสู่ระยะดักแด้ และเมื่อตัวหนอนเข้าสู่ระยะดักแด้พบว่า ปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนกลับเพิ่มสูงเป็น 1,700 นาโนกรัมต่อมิลลิลิตร ในเดือนมิถุนายน และลดลงเหลือ 770 นาโนกรัมต่อมิลลิลิตร ในเดือนกรกฎาคมก่อนที่จะดักแด้จะเข้าเป็นตัวเต็มวัย ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงของปริมาณฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิฟสามารถบ่งบอกถึงการพัฒนาการของหนอนเยื่อไผ่ได้ (Singtripop, et al., 1999)

สำหรับปัจจัยที่ทำให้หนอนเยื่อไผ่เกิดไดอะพอสแตเป็นสิ่งที่หลายคนสนใจแต่ยังไม่ทราบแน่ชัดและกำลังอยู่ในระหว่างการศึกษาวิจัย อย่างไรก็ตามไดอะพอสแตมีหลายรูปแบบและมีปัจจัยที่เกี่ยวข้องแตกต่างกัน

2. รูปแบบไดอะพอสแต (Diapause type)

ไดอะพอสแตเป็นระยะพักการเจริญเติบโตของหนอนที่แมลงจะเผชิญกับสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม ทั้งนี้แมลงไม่สามารถกลับคืนสู่สภาพเจริญเติบโตที่ทันในสภาพแวดล้อมเป็นปกติและต้องอาศัยระยะเวลาหนึ่ง แมลงจึงมีกิจกรรมตามปกติได้ เมื่อแมลงกลับสู่สภาวะไดอะพอสแตจะมีผลทำให้อัตราเมแทบอลิซึมในร่างกายลดต่ำลง ไม่เคลื่อนไหว หยุดกินอาหาร และหยุดการเจริญเติบโตของร่างกาย การเกิดไดอะพอสแตพบได้ในแมลงบางชนิดและสามารถพบได้ในช่วงใดก็ได้ของชีวิตของแมลง ทั้งนี้เป็นผลมาจากการควบคุมกลไกการทำงานต่างๆ ของระบบประสาทและฮอร์โมนภายในร่างกาย สามารถแบ่งไดอะพอสแตได้เป็น 2 แบบคือ

1) Obligate diapause

เป็นการหยุดพักการเจริญเติบโตที่เกิดขึ้นกับแมลงทุกรุ่นและทุกตัวโดยไม่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม โดยแมลงชนิดนั้นๆ มักมีการเจริญของเอ็มบริโอในช่วงที่ยาวนาน และไดอะพอสแตเกิดในระยะที่แมลงอยู่ในขั้นที่ยังไม่เติบโตเต็มที่ (immature) โดยมากแมลงที่มีไดอะพอสแตแบบนี้จะให้ลูกเพียง 1 ครั้งใน 1 ปี จัดเป็นพวกยูนิโวลไทน์ (univoltine)

2) Facultative diapause

เป็นการหยุดพักการเจริญเติบโตที่ขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมเป็นหลัก และไม่เกิดกับแมลงทุกรุ่น เกิดกับแมลงเพียงบางรุ่นหรือบางตัวที่ประสบกับสภาพแวดล้อมอันไม่เหมาะสมกับการเจริญเติบโต ไดอะพอสแตแบบนี้ส่วนมากเกิดกับพวกไบโวลไทน์ (bivoltine) หรือมัลติโวลไทน์ (multivoltine) คือแมลงที่ให้ลูก 2 ครั้งต่อปีหรือมากกว่า ไดอะพอสแตสามารถเกิดขึ้นในระยะต่างๆ ของการเจริญเติบโต

(1) ไดอะพอสระยะไข่ (Egg diapause)

การพักการเจริญในระยะไข่ถือว่าเป็นการเกิดการพักการเจริญในระยะเอ็มบริโอ (embryonic diapause) โดยอาจเกิดในขณะที่กำลังสร้างเยื่อกำเนิดตัวอ่อน (germ band) หรือการหมุนตัวของตัวอ่อนคัพภะภายในไข่ (blastokinesis) หรือในระยะที่เริ่มมีการเจริญเพื่อเข้าสู่ระยะตัวหนอนก่อนที่จะฟักออกมาจากไข่ มีการศึกษาไดอะพอสระยะไข่ในหนอนไหม (Silk worm, *Bombyx mori*) ซึ่งจัดว่าเป็นแมลงพวกไบโวลไทน์ โดยพบว่าการพัฒนาของระยะไข่ขึ้นอยู่กับช่วงแสง (photoperiod) ที่ตัวแม่ได้รับในขณะตัวแม่เจริญอยู่ในระยะตัวหนอน พบว่าตัวเมียที่ได้รับช่วงแสงสั้นจะวางไข่ที่ไม่มีการเข้าไดอะพอส (nondiapausing egg) ในขณะที่ตัวเมียที่ได้รับช่วงแสงยาวจะวางไข่ที่เข้าไดอะพอส (diapausing egg) สาเหตุที่เข้าไดอะพอสนั้นเกิดจากบริเวณปมประสาทใต้หลอดอาหารของตัวเมียมีการหลั่งไดอะพอสฮอร์โมน (diapause hormone หรือ DH) ที่มีผลโดยตรงต่อไข่อ่อนที่กำลังพัฒนา จึงทำให้ตัวอ่อนในไข่หยุดการเจริญ ต่อมาพบว่าการหยุดการเจริญดังกล่าวเป็นผลเนื่องมาจากการเพิ่มการทำงานของเอนไซม์หรือ (trehalase) ซึ่งเป็นเอนไซม์สำคัญที่ทำให้เกิดการชักนำการเข้าสู่ระยะไดอะพอส โดยเอนไซม์นี้จะเพิ่มการสังเคราะห์ไกลโคเจนเพื่อสะสมในถุงไข่อ่อน (oocyte) มากขึ้น นอกจากนี้ไดอะพอสฮอร์โมนยังมีผลต่อการเพิ่มขึ้นของการสะสมของฮอร์โมนเอกโดโซนในรังไข่ ถ้าการสะสมไกลโคเจนในรังไข่ขัดขวางโดยการให้สารยับยั้งเอนไซม์หรือ (trehalase inhibitor) เช่น สารพวก validoxylan ในไข่ นั้นจึงไม่เข้าสู่ระยะไดอะพอส นอกจากไดอะพอสฮอร์โมนจะมีผลต่อการเกิดไดอะพอสของไข่แล้ว โดปามีน (dopamine หรือ DA) เป็นสารซึ่งถือว่าเป็นปัจจัยสำคัญที่ทำให้เกิดไดอะพอสของไข่ โดยการทำงานของ โดปามีนมีผลเพิ่มการแสดงออกของ mRNA ของไดอะพอสฮอร์โมนให้มากขึ้น

(2) ไดอะพอสระยะตัวหนอน (Larval diapause)

เป็นการพักการเจริญในระยะตัวหนอนเรียกว่า ลาร์วัลไดอะพอสที่สามารถเกิดขึ้นได้ในอินสตาร์ต่างๆ ของตัวหนอน เช่น ในผีเสื้อ (Lymantria dispar) เกิดไดอะพอสในตัวหนอนระยะ pharate first instar แต่โดยทั่วไปแล้วการเกิดลาร์วัลไดอะพอสในอินสตาร์สุดท้ายและพบมากในแมลงอันดับ Lepidoptera (ผีเสื้อและผีเสื้อกลางคืน) ซึ่งพบว่าการมีปริมาณฮอร์โมนจูวีไนลในฮีโมลิฟสูงทำให้เกิดลาร์วัลไดอะพอส สำหรับงานที่นิยมใช้ในการศึกษาเรื่องลาร์วัลไดอะพอสในอินสตาร์สุดท้าย ได้แก่ ผีเสื้อกินไขผึ้ง (wax moth, *Galleria mellonella*) บทบาทของฮอร์โมนที่มีส่วนเกี่ยวข้องกับการควบคุมระยะไดอะพอสในอินสตาร์สุดท้ายของผีเสื้อกินไขผึ้งสามารถอธิบายได้โดยอาศัยการควบคุมการหลั่งฮอร์โมนจูวีไนลผ่านทางระบบประสาทที่ เกี่ยวข้องกับนิวโรเปปไทด์ฮอร์โมนจากสมอง 2 ชนิดคือ allatotropin (AT) ซึ่งมีฤทธิ์ในการกระตุ้นการหลั่งฮอร์โมนจูวีไนลและ allatostatin ซึ่งมีฤทธิ์ในการยับยั้งการหลั่งฮอร์โมนจูวีไนล ความสัมพันธ์ของนิวโรเปปไทด์ฮอร์โมนทั้ง 2 ชนิดสามารถอธิบายได้ดังนี้ ในระยะก่อนเข้าสู่ลาร์วัลไดอะพอสระบบประสาทจะทำหน้าที่ในการรักษาระดับของ allatostatin และระดับของเอนไซม์จูวีไนลเอสเทอเรส (juvenile hormone esterase) ให้ต่ำทำให้มีปริมาณของฮอร์โมนจูวีไนลในฮีโมลิฟสูง และเกิดการยับยั้งการหลั่งโปรทอแรคซิคโคโทรปิคฮอร์โมน ซึ่งมีผลโดยตรงต่อการสังเคราะห์ฮอร์โมนเอกโดโซน ทำให้ตัวหนอนคงสภาพเป็นตัวหนอนไม่เกิดการเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ระยะดักแด้ เช่นเดียวกับในหนอนเจาะลำต้นข้าวโพด (Southwestern corn borer, ชื่อวิทยาศาสตร์ *Diatrea grandiosella*) ที่พบลาร์วัลไดอะพอสซึ่งเกิดเนื่องจากมีฮอร์โมนจูวีไนลในฮีโมลิฟในปริมาณสูง (Chippendale & Yin, 1976) เมื่อศึกษาถึงการทำงานของต่อมโปรทอแรคซิคในระยะนี้พบว่าต่อมโปรทอแรคซิคมีความสามารถในการตอบสนองต่อฮอร์โมน PTH น้อยลงเนื่องมาจากการยับยั้งของระบบประสาทผ่านทางปมประสาทใต้หลอดอาหาร

3) ไตอะพอสระยะดักแด้ (Pupal diapause)

เป็นการพักการเจริญเติบโตในระยะดักแด้โดยมากพบในกลุ่มแมลงวัน (flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*) และในแมลงอันดับ Lepidoptera เช่น ผีเสื้อ (*Hyalophora cecropia*) การเกิดไตอะพอสในแมลงทั้งสองชนิดดังกล่าวเกิดเนื่องมาจากการขาดโปรทอแรคซิโคโทรปิคฮอร์โมนจากสมองมีผลไปยังการทำงานของต่อมโปรทอแรคซิโคโทรปิคฮอร์โมนและเกิดเนื่องมาจากความสามารถในการตอบสนองของต่อมโปรทอแรคซิโคโทรปิคฮอร์โมนที่ลดลง นอกจากนี้ยังพบว่าใน pupal diapause มักมีองค์ประกอบของกลีเซอรอล (glycerol) ในปริมาณที่สูง เพื่อป้องกันแมลงจากอุณหภูมิที่หนาวเย็น ทำให้สามารถทนทานอยู่ได้ในสภาพอุณหภูมิต่ำและยังมีความเกี่ยวข้องกับช่วงพักยาวของวัยโดยการเกิด pupal diapause ในแมลงหลายชนิดจะเป็นผลเนื่องมาจากสภาพแวดล้อมที่ตัวหนอนได้รับหรือได้รับขณะอยู่ในระยะเอ็มบริโอ แต่ปัจจัยหลักที่มีผลมากที่สุดที่ทำให้เกิด pupal diapause คือช่วงแสงยาวมากในระยะตัวหนอนหรือระยะเอ็มบริโอได้รับช่วงแสงยาวจะทำให้เกิดการพัฒนาย่างปกติ แต่ได้รับช่วงแสงสั้นจะทำให้ตัวหนอนหรือเอ็มบริโอนั้นเกิดไตอะพอสเมื่อเจริญเป็นตัวเต็มวัย โดยสภาพแวดล้อมของแมลงวันถูกนำไปไว้ในที่ๆ มีอุณหภูมิต่ำและมีช่วงแสงสั้นจะสามารถชักนำให้เกิด pupal diapause (Denlinger, 1972, 1985)

นอกจากฮอร์โมนและสิ่งแวดล้อมภายนอกจะมีผลต่อการชักนำให้เกิด pupal diapause ดังกล่าวแล้ว ปัจจุบันพบว่าสารโดปามีนมีบทบาทต่อการเกิด pupal diapause โดย Suguchi และ Hayakawa (1997) ได้ศึกษาเปรียบเทียบระดับของโดปามีนในเนื้อเยื่อของดักแด้ของหนอนเจาะกะหล่ำ (cabbage armyworm, *Mamestra brassicae*) พบว่าดักแด้มีระดับของโดปามีนในฮิโมลิฟ ผิวหนัง และระบบประสาทสูงกว่าในดักแด้ที่ไม่เกิดไตอะพอส พบว่าการเพิ่มของระดับโดปามีนในผิวหนังสัมพันธ์กับการเพิ่มการทำงานของเอนไซม์ DOPA-decarboxylase และการเพิ่มขึ้นของปริมาณโดปามีนในฮิโมลิฟภายใต้สภาพช่วงแสงยาว มีส่วนชักนำให้เกิด pupal diapause ได้เป็นจำนวน 50% ของดักแด้ทั้งหมด แต่ในหนอนไหมจีน (Chinese oak silk moth, *Antheraea pernyi*) พบว่าการอยู่ภายใต้สภาพช่วงแสงยาวมีผลโดยตรงต่อสมองทำให้เกิดการหลั่งโปรทอแรคซิโคโทรปิคฮอร์โมน และพบว่าภายใต้สภาพช่วงแสงสั้นสมองมีการสร้างและเก็บสะสมโปรทอแรคซิโคโทรปิคฮอร์โมนไปยังสมองส่วนหลังออกมา

4) ไตอะพอสระยะตัวเต็มวัย (Adult diapause)

เป็นการพักการเจริญเติบโตระยะตัวเต็มวัยหรืออาจเรียกว่าเป็น reproductive diapause เนื่องมาจากความหยุดชะงักของไข่ในตัวเต็มวัยเพศเมีย ซึ่งมีสาเหตุสำคัญเนื่องมาจากการขาดฮอร์โมนจูวีไนล์ (Riddiford & Threlkeld 1978) พบในด้วงมันฝรั่ง (Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*) ซึ่งถูกใช้ในการศึกษาเรื่อง adult diapause มากที่สุด เริ่มตั้งแต่ปี 1959 โดย de Wilde และคณะพบว่าภายใต้อุณหภูมิและอาหารที่เหมาะสมภายใต้สภาพช่วงแสงยาว ตัวเต็มวัยของด้วงชนิดนี้จะคลานออกมาจากดินและเริ่มกินอาหาร เมื่อโตเต็มที่เป็นด้วงเพศเมียจะเกิดกระบวนการสร้างไข่ (oogenesis) และเกิดพัฒนาการของกล้ามเนื้อที่ใช้ในการบิน แต่ในด้วงเพศเมียที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ขาดแคลนอาหาร ภายใต้สภาพช่วงแสงสั้น เมื่อโตเต็มที่ด้วงจะขุดดินกลับเข้าไปอยู่ในโพรงอีกครั้ง และไม่เกิดพัฒนาการของกล้ามเนื้อที่ใช้ในการบินและไม่มีการสร้างไข่ จึงถือว่าได้เข้าสู่ระยะไตอะพอสนั่นเองต่อมาในปี 1989 Lefevre ได้ศึกษาถึงผลของฮอร์โมนที่มีต่อการสิ้นสุดไตอะพอสในด้วงชนิดนี้ โดยให้ JH-III และฮอร์โมนเอกไดโซนในความเข้มข้นต่างๆ กัน พบว่าการให้ JH-III และฮอร์โมนเอกไดโซนในความเข้มข้นที่เหมาะสมมีผลทำให้เกิดการสิ้นสุดของระยะไตอะพอส แต่การให้ JH-III เพียงอย่างเดียวทำให้การสิ้นสุดของระยะไตอะพอสเกิดได้เพียงชั่วคราว สำหรับการให้ฮอร์โมนเอกไดโซนเพียงอย่างเดียวมีผลยับยั้งกระบวนการสังเคราะห์เอนไซม์ยูวีไนล์ฮอร์โมนเอสเทอร์

ทำให้การสร้างฮอร์โมนจูว์โนลลดลง นอกจากนี้ยังได้ศึกษาถึงการทำงานของต่อมคอร์ปัสอัลเลตัมโดยการตรวจวัดปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลที่สังเคราะห์ได้ด้วยวิธี radiochemical assay พบว่าต่อมคอร์ปัส อัลเลตัมในด้วงที่อยู่ภายใต้สภาพช่วงแสงยาวจะมีปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลสูง ในขณะที่ต่อมคอร์ปัส อัลเลตัมของด้วงที่อยู่ภายใต้สภาพช่วงแสงสั้นนั้นมีปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลต่ำ นอกจากนี้ยังพบว่าการควบคุมปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลดังกล่าวเป็นการควบคุมแบบการยับยั้งย้อนกลับ (negative feedback หรือ feedback inhibition) กล่าวคือ เมื่อปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลในฮีโมลิฟท์ที่เพิ่มสูงขึ้นจะไปยับยั้งไม่ให้เกิดการหลั่งฮอร์โมนจูว์โนลออกมา ทำให้มีปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลลดต่ำลง (de Kort & Granger, 1981)

สรุป

จากที่กล่าวมาแล้วว่าสาเหตุของการเกิดโคอะพอสในแมลงต่างๆ มีปัจจัยและกลไกควบคุมต่างกัน Chippendale & Yin (1976) ได้ศึกษาถึงกลไกของฮอร์โมนที่มีผลต่อการเข้าสู่สภาพพักเป็นโคอะพอสในระยะตัวหนอน และศึกษาตามออร์ฟอสในผีเสื้อกลางคืน (*Diatraea nondiopa*) โดยติดตามการเปลี่ยนแปลงของระดับฮอร์โมนจูว์โนลในฮีโมลิฟท์ พบว่า ในหนอนระยะก่อนอินคิวชันสุดท้าย ที่ไม่เข้าโคอะพอส (penultimate nondiapaue) มีปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลในฮีโมลิฟท์สูงที่สุด เป็น 3,000 Galleria unit (GU)/ml ในขณะที่ปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลลดลงเป็น 140 GU/ml ภายใน 1 ชั่วโมง หลังการลอกคราบและมีปริมาณต่ำอย่างคงที่ นอกจากนี้ยังพบว่า ต่อมคอร์ปัสอัลเลตัมในหนอนระยะอินคิวชันสุดท้ายที่ไม่พักตัว (last-stage nondiapaue) นั้นอยู่ในสภาพไม่ทำงาน และพบว่า ตัวหนอนที่เข้าสู่ระยะโคอะพอสใหม่ๆ มีปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลในฮีโมลิฟท์เป็น 1,500 GU/ml และเมื่อให้ตัวหนอนลอกเลียนแบบฮอร์โมนจูว์โนล (JH-mimic) แก่ตัวหนอนที่เข้าสู่ระยะสุดท้ายที่ไม่เข้าโคอะพอส ทำให้ตัวหนอนระยะดังกล่าวมีสภาพเป็น immaculate larval morph อีกทั้งยังพบว่า สารลอกเลียนแบบฮอร์โมนจูว์โนลดังกล่าวไม่มีผลต่อการกระตุ้นการทำงานของต่อมคอร์ปัสอัลเลตัม แต่มีผลเพียงแค่เพิ่มปริมาณฮอร์โมนจูว์โนลในฮีโมลิฟท์เท่านั้น

เอกสารอ้างอิง

- เดชา วิวัฒน์วิทยา. (2535). **ชีววิทยาของหนอนกินเยื่อไม้ไผ่ (Biology of Bamboo Borer : Caterpillar).** กรุงเทพฯ : กรมป่าไม้.
- ไพฑูรย์ เล็กสวัสดิ์. (2538). ชีวประวัติและศัตรูธรรมชาติของหนอนเยื่อไม้ (*Omphispa* sp., Pyralidae : Lepidoptera). ใน การอารักขาพืชแห่งชาติ ครั้งที่ 2 เล่มที่ 1 สมาคมกีฏและสัตววิทยาแห่งประเทศไทย ฯลฯ. (หน้า 96-102). กรุงเทพฯ : สมาคมนักโรคพืชแห่งประเทศไทย.
- Chippendale, G.M. & Yin, C.M. (1976). Diapause of the Southern corn borer, *Diatraea grandiosella* Dyar (Lepidoptera: Pyralidae). Effect of juvenile hormone mimic. **Bull Entomol Res**, **66**, 75-79.
- _____. (1979). Larval diapause of the European corn, *Ostrinia Nubilalis*. Further experiments examining its hormonal control. **J. Insect Physiology**, **25**, 53-58.
- De Kort, C.A.D. (1981). Hormonal and metabolic regulation of adult diapause in the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Entomol Gen**, **7**, 261-271.
- De Wilde, J., Duintjer, C.S. & Mook L. (1959). Physiology of diapause in the adult Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). The photoperiod as controlling factor. **J. Insect Physiology**, **7**, 85.
- Denlinger, D.L. (1972). Induction and termination of pupal diapause in Sarcophaga (Diptera : Sarcophagidae). **Biol. Bull. London's Hole**, **142**, 11-24.
- _____. (1985). Hormonal control of diapause. In **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology**, ed. G. A. Kerkut and L. I. Gilbert. New York : Pergamon.
- Hampson, G.F. (1996). **Moths**. The fauna of British India, including Ceylon and Burma 4: 328.
- Lefevre, André (1989). **Metabolic profiling of urinary organic acids by single and multicolumn ion exchange chromatography**. Theory of Literature. In Lawrence V. Gatti (ed.), 233-249.
- Noguchi, H. & Nishikawa, Y. (1997). Role of dopamine at the onset of pupal diapause in the cabbage armyworm, *Manestra brassicae*. **FEBS Lett**, **413**(1), 157-161.
- Riddiford, L.M. & Truman, J.W. (1978). **Biochemistry of insect hormones and insect growth regulation**. In **Biochemistry of Insects**, ed. M. Rockstein, pp.307-357. Academic Press, New York.
- Singtripop, T., et al. (1999). Larval growth and diapause in atropical moth, *Omphispa fuscidentalis*. **Hampson. Zoological Sci**, **16**, 725-733.