บทที่ 2
ทบทวนเอกสาร

ลักษณะทั่วไปของหนอนเยื่อไผ่

หนอนเยื่อไผ่ คือ ระยะตัวหนอน (larvae) ของผีเสื้อกลางคืน (moth) จัดอยู่ใน อันดับ Lepidoptera วงศ์ Pyralidae มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Omphisa fuscidentalis* Hampson (Robinson *et al.*, 1994) (ภาพ 1) วนิดา (2539) ได้ทำการศึกษาลักษณะโดยทั่วไปของหนอนเยื่อไผ่ พบว่า ลักษณะตัวหนอนเป็นแบบ eruciform โดยมีส่วนหัวเจริญดี มีปากแบบกัด (chewing type) มีหนวด (antennae) สั้นมาก 1 คู่ ลำตัวแบ่งออกเป็นทั้งหมด 13 ปล้อง ส่วนอก 3 ปล้อง และส่วนท้อง 10 ปล้อง ปล้องอกแต่ละปล้อง มีขาจริง (true legs) ปล้องละ 1 คู่ ส่วนขาเทียม (prolegs) จะพบที่ส่วนท้อง ปล้องที่ 6 7 8 9 และ 10 ปล้องละ 1 คู่ โดยขาเทียมต่างจากขาจริง คือ มีกล้ามเนื้อมากกว่าและตรงปลายขามีตะขอเล็กๆ เรียงเป็นวง เรียก crochets ทางเดินอาหารมีลักษณะเป็นท่อตรงยาวตลอดตัว แบ่งเป็นทางเดินอาหารส่วนต้น (foregut) ส่วนกลาง (mid gut) และส่วนท้อง (hind gut) มีช่องขับถ่าย (anus) เปิดออกสู่ภายนอกที่ปล้องท้ายสุดของลำตัว ระบบหายใจ ประกอบด้วยท่อลม (trachea) และรูหายใจ (spiracle) ระบบหมุนเวียนโลหิต พบมี dorsal blood vessel อยู่ทางกึ่งกลางด้านบนของลำตัว ส่วนระบบประสาท มีสมอง 1 คู่ บริเวณส่วนหัว และมีเส้นประสาทอยู่กึ่งกลางด้านล่างตลอดความยาวลำตัว

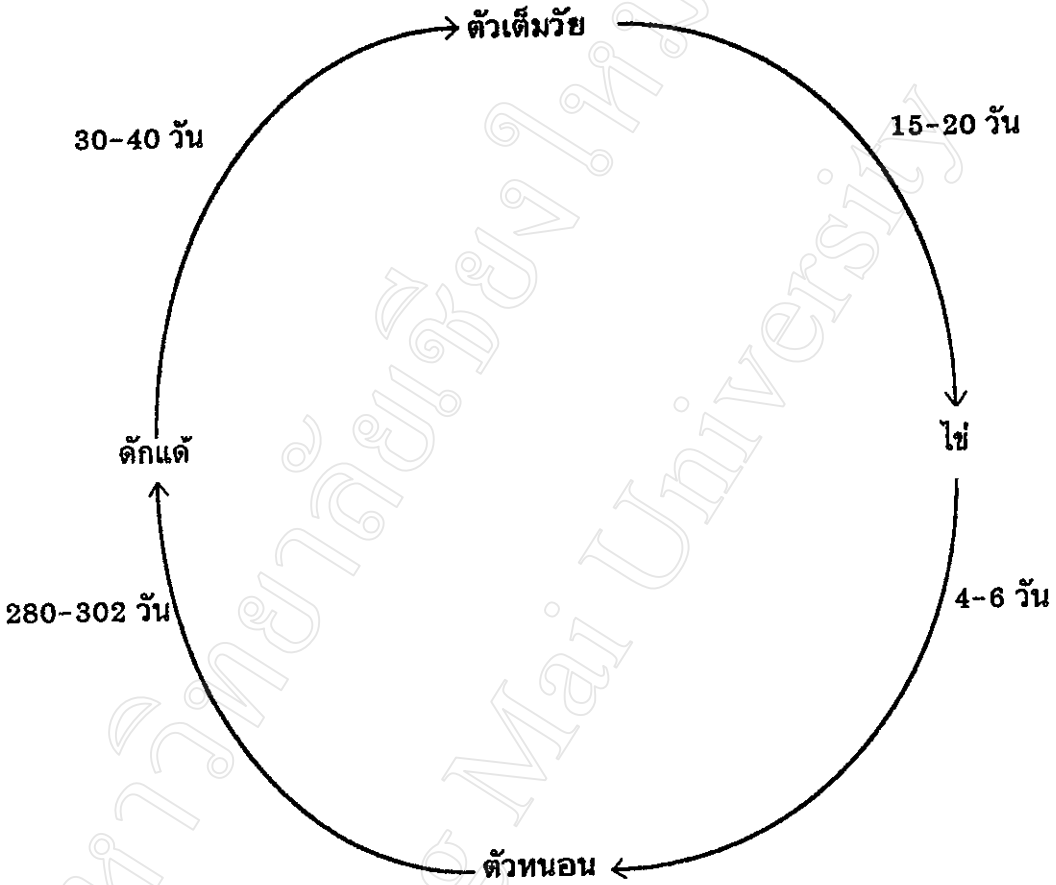
วงชีวิตและการดำรงชีวิตของหนอนเยื่อไผ่

หนอนเยื่อไผ่ พบได้มากตามป่าไผ่บนภูเขาในเขตภาคเหนือตอนบนของประเทศไทย หนอนเยื่อไผ่เป็นศัตรูไม้ไผ่อีกชนิดหนึ่ง (เดชา, 2535) จากการศึกษาวงชีวิตของหนอนเยื่อไผ่ (ภาพ 2) โดยไพฑูรย์ (2538) ได้รายงานว่า แม่ผีเสื้อจะวางไข่ไว้ที่บริเวณโคนหน่อไผ่ที่โผล่พ้นดินแล้วประมาณ 10-15 วัน ซึ่งสามารถพบได้ในช่วงต้นเดือนสิงหาคม ไข่มีสีขาว ระยะไข่ใช้เวลาประมาณ 4-6 วัน จากนั้นฟักเป็นตัวหนอนแล้วพากันเจาะทะลุหน่อไผ่เป็นรูเพื่อเข้าไปอาศัยอยู่ภายใน ลักษณะไม้ไผ่ที่ถูกหนอนกัดกินจากภายนอก อาจสังเกตได้จากปลายยอดหักเห็นได้อย่างชัดเจน ด้านข้างของปล้องมีรูเล็กๆรูปวงรีเพื่อให้อากาศถ่ายเทและเป็นทางออกของตัวเต็มวัย ตัวหนอนใช้เวลาเจริญเติบโตภายในกระบอกไม้ไผ่เป็นกลุ่มโดยการกัดกินเยื่อของไม้ไผ่ที่บุอยู่ภายในเป็นอาหาร ระหว่างที่หนอนเจริญเติบโตและพร้อมกันนั้นต้นไผ่ก็เจริญสูงขึ้นเรื่อยๆ

หนอนจะพากันเจาะทะลุระหว่างปล้องแล้วเคลื่อนย้ายกัดกินเยื่อไผ่ขึ้นไปเรื่อย ๆ ส่วนใหญ่หนอนจะกินบริเวณโคนปล้องก่อนเรื่อยไปจนถึงกลางปล้อง หลังจากตัวหนอนย้ายขึ้นไปอยู่ปล้องอื่นแล้วจะพบว่า สิ่งขับถ่ายลักษณะเหมือนฟองน้ำ สีน้ำตาล ติดอยู่ตามผนังของปล้อง นอกจากนั้นสีผิวไม้ภายในปล้องจะเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลเข้มออกดำซึ่งแตกต่างจากลักษณะภายในปล้องที่ไม่มีหนอนอาศัยอยู่อย่างชัดเจน ในไผ่ลำหนึ่งจะพบหนอนอาศัยอยู่ประมาณ 100-250 ตัว ตัวหนอนไม่ชอบแสงสว่าง สังเกตได้จากเวลานำหนอนออกจากกระบอกไม้ไผ่แล้วหนอนจะพากันเคลื่อนย้ายเข้าใต้ที่กำบัง ระยะตัวหนอนนี้ใช้เวลานานถึงประมาณ 280-304 วัน โดยพบในช่วงเดือนกันยายนถึงปลายพฤษภาคม

ภาพ 1 หนอนเยื่อไผ่ (*Omphisa fuscidentalis* Hampson)

เมื่อหนอนเจริญเติบโตเต็มที่แล้วจึงเคลื่อนย้ายลงมาผ่านรูทะลุระหว่างปล้องที่เคยเจาะไว้ตอนต้น โดยเคลื่อนย้ายลงมารวมกันใกล้ปล้องด้านล่างที่เจาะรูเข้ามาในตอนแรกและรอเข้าดักแด้ภายในปล้องนั้น ระหว่างที่รอเข้าดักแด้นั้นหนอนจะพากันสร้างเยื่อหนาสีน้ำตาลกั้นระหว่างบริเวณที่รวมกลุ่มกันอยู่ (ภาพ 3) เพื่อป้องกันการรบกวนจากศัตรูตามธรรมชาติ เช่น มด ส่วนรูทะลุระหว่างปล้องก็จะถูกปิดไว้เพื่อกันศัตรูเช่นกัน



ภาพ 2 วงชีวิตของหนอนเยื่อไผ่

มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ Chiang Mai University

ภาพ 3 ลักษณะเยื่อหนาสีน้ำตาลภายในกระบอกไม้ไผ่

ในช่วงปลายเดือนพฤษภาคมก่อนที่ดักแด้จะออกเป็นตัวเต็มวัยนั้น เยื่อหนาสีน้ำตาลดังกล่าวจะฉีกขาดและหนอนจะทำการสร้างใยสีขาวเล็ก ๆจำนวนมากพาดขวางตามปล้องขึ้นมาแทน ตัวหนอนจะเริ่มห้อยหัวลงแล้วทยอยลอกคราบติดที่โคนเส้นใยที่ตัวหนอนเกาะยึดอยู่แล้วกลายเป็นดักแด้ ดักแด้จะมีสีน้ำตาลอ่อนในระยะแรกและค่อย ๆเข้มขึ้นในเวลาต่อมา ระยะดักแด้ใช้เวลาประมาณ 30-40 วันโดยจะพบในช่วงเดือนมิถุนายนถึงกรกฎาคม (ภาพ 4ก) การแขวนตัวของดักแด้ มีประโยชน์ในการออกเป็นตัวเต็มวัยโดยอาศัยแรงดึงดูดของโลกช่วยในการออกและกางปีกแล้วคลานออกจากรูที่เตรียมไว้สู่ภายนอก (ไพฑูรย์, 2538) เราจะพบตัวเต็มวัยในช่วงต้นเดือนสิงหาคมซึ่งจะพอดีกับช่วงที่หน่อไผ่อ่อนกำลังแทงยอดจึงทยอยวางไข่ได้ต่อไป ตัวเต็มวัยของหนอนเยื่อไผ่ เป็นผีเสื้อกลางคืนขนาดเล็กมีสีน้ำตาลเข้มทั้งตัว ลักษณะเด่นคือปลายปีกคู่หน้ามีรอยหยักเป็นเส้นโค้งสีดำสามารถเห็นได้อย่างชัดเจน ตัวเมียมีขนาดใหญ่กว่าตัวผู้ ระยะผีเสื้อใช้เวลาเพียง 15-20 วันเท่านั้น (ภาพ 4ข)

ก

ข

ภาพ 4 ลักษณะดักแด้และตัวเต็มวัยของหนอนเยื่อไผ่
ก ; ดักแด้ ข ; ตัวเต็มวัย

งานวิจัยเกี่ยวกับหนอนเยื่อไผ่

หนอนเยื่อไผ่ยังไม่เป็นที่รู้จักกันแพร่หลายสำหรับคนไทย แต่หนอนชนิดนี้ค่อนข้างเป็นที่คุ้นเคยของชาวบ้านท้องถิ่น โดยเฉพาะอย่างยิ่งชาวเขาที่อาศัยอยู่บนภูเขาสูงต่างรู้จักและใช้ประโยชน์จากหนอนชนิดนี้กันมาช้านาน โดยใช้เป็นอาหารชนิดหนึ่งที่สามารถหาได้ง่ายตามป่าไผ่ มีรสชาติมัน อร่อย นำมาปรุงเป็นอาหารได้หลายชนิด อย่างไรก็ตามปัจจุบันนี้จึงได้เล็งเห็นความสำคัญของหนอนชนิดนี้กันมากขึ้น โดยเฉพาะการนำมารับประทานเป็นอาหาร ซึ่งในขณะนี้เมนูตัวหนอนทอดกรอบถือว่าได้รับความนิยมค่อนข้างสูงในกลุ่มคนเมืองและคนต่างถิ่น เนื่องจากแหล่งที่อยู่ของหนอนอยู่ตามภูเขาในป่า การเดินทางเข้าไปถึงแหล่งค่อนข้างลำบาก จึงทำให้ผู้ที่มีอาชีพหาหนอนขายมีรายได้ที่ดี แต่หากสภาพเหตุการณ์ยังคงเป็นอยู่เช่นนี้ เชื่อว่าอีกไม่กี่ปีจำนวนของหนอนเยื่อไผ่ก็จะลดลงจากธรรมชาติ การสืบเสาะหาแหล่งที่อยู่ก็จะยากขึ้น ปัจจุบันจึงมีนักวิจัยได้มองเห็นปัญหาและแนวโน้มของความเป็นไปได้ที่จะทำการทดลองเพาะเลี้ยงหนอนเยื่อไผ่ในบริเวณป่าไผ่ที่กำหนดขึ้นในธรรมชาติ (ลีลา, 2540)

เนื่องจากการรับประทานหนอนชนิดนี้เป็นที่นิยมในหมู่ประชาชน การวิจัยในระยะแรกจึงเน้นในแง่การศึกษาหาปริมาณสารอาหารของหนอนเยื่อไผ่ โดยประพาศและคณะ (2532) ได้วิเคราะห์หาคุณค่าทางอาหารของหนอนเยื่อไผ่ที่คั่วและทอดกรอบแล้ว โดยการสุ่มซื้อจากตลาดในจังหวัดเชียงราย ตาก และแถบชายแดนที่ติดกับประเทศพม่า พบว่า ในหนอนเยื่อไผ่ 100 กรัม จะให้พลังงาน 643.7 กิโลแคลอรี่ สามารถแบ่งประเภทสารอาหารได้ดังนี้

ไขมัน	55.3 กรัม	โปแทสเซียม	674.4 มิลลิกรัม
แคลเซียม	41.1 กรัม	โซเดียม	609.2 มิลลิกรัม
โปรตีน	25.5 กรัม	ฟอสฟอรัส	356.0 มิลลิกรัม
คาร์โบไฮเดรต	11.0 กรัม	เหล็ก	2.7 มิลลิกรัม

โดยมี เถ้า 55.3 กรัม และ ความชื้น 4.5 กรัม

ส่วนปริมาณกรดอะมิโนนั้น แบ่งเป็นกรดอะมิโนที่จำเป็นพบมากที่สุด คือ leucine รองลงมาได้แก่ tyrosine และ lysine ตามลำดับ ส่วนกรดอะมิโนที่ไม่จำเป็นนั้น พบ glutamic acid และ aspartic acid เป็นจำนวนมาก เมื่อนำ amino acid score ของหนอนเยื่อไผ่คิดเทียบกับค่า reference protein ของ FAO/WHO 1973 พบว่า เท่ากับ 92.1 และมี limiting amino acid คือ threonine ต่อมา วนิดา (2539) ได้ตรวจหาปริมาณโปรตีนในหนอนเยื่อไผ่สด เป็นประจำทุกเดือน ทั้งหมด 9 เดือน คือ ตั้งแต่เดือนมกราคมถึงพฤษภาคมและกันยายนถึงธันวาคม โดยเว้นเดือนมิถุนายนถึงกรกฎาคม ซึ่งเป็นช่วงที่หนอนเริ่มเข้าดักแด้ และเดือนสิงหาคมซึ่งหนอนเจริญเป็นตัวหนอนขนาดเล็กอยู่ ผลการศึกษาพบว่า เดือนพฤษภาคมมีเปอร์เซ็นต์โปรตีนต่อน้ำหนักตัวมากที่สุด เท่ากับ 18.21% ส่วนเปอร์เซ็นต์น้อยสุดพบในเดือนกันยายนคือเท่ากับ 11.73%

จะสังเกตได้ว่าหนอนเยื่อไผ่มีเปอร์เซนต์โปรตีนต่อน้ำหนักตัวมากที่สุดในช่วงก่อนเข้าดักแด้และน้อยที่สุดในช่วงตัวหนอนระยะแรกๆ นอกจากนี้ยังได้ศึกษาเพิ่มเติมถึงขนาดของลำตัวและ head capsule สามารถแบ่งหนอนเยื่อไผ่ออกเป็น 2 ระยะ กล่าวคือ ในเดือนสิงหาคมเป็นระยะหนอนที่ 1 มีขนาดลำตัวและ head capsule เล็กมาก ส่วนในเดือนอื่นๆ คือ เดือนกันยายนจนถึงพฤษภาคม จัดเป็นระยะที่ 2 ซึ่งหนอนมีขนาดลำตัวและ head capsule ใหญ่กว่าหนอนในระยะที่ 1 มาก และมีขนาดใกล้เคียงกันในแต่ละเดือน ดังนั้น ตัวหนอนในระยะที่ 1 จึงจัดเป็นการเจริญขั้นต้น โดยในการเจริญขั้นต้นนี้สามารถแบ่งตัวหนอนออกได้เป็นหลายระยะ เรียกแต่ละระยะว่าอินสตาร์ จากการศึกษาการเจริญขั้นต้นของหนอนเยื่อไผ่ โดยการวัดขนาดความกว้างของ head capsule พบว่า หนอนเยื่อไผ่มีระยะอินสตาร์ 5 ชั้น คือ อินสตาร์ที่ 1 อินสตาร์ที่ 2 อินสตาร์ที่ 3 อินสตาร์ที่ 4 และอินสตาร์ที่ 5 (Singtripop *et al.* in press) (มนพร, 2542) ส่วนหนอนในระยะที่ 2 คือพบตั้งแต่เดือนกันยายนถึงพฤษภาคมนั้น ไม่มีความแตกต่างกันของขนาดตัวและ head capsule แสดงว่าหนอนในระยะนี้ไม่มีการเจริญเติบโต ในแง่ของสรีรวิทยาของแมลงนั้นถือว่าในช่วงนี้หนอนได้เข้าสู่ระยะหยุดการเจริญของแมลง เรียกหนอนในระยะนี้ว่า ลาร์วาลไดอะพอส และเรียกช่วงที่หนอนหยุดการเจริญว่า ไดอะพอสซิ่งสเตท การเข้าสู่ไดอะพอส ของแมลงถือเป็นกลไกการทำงานที่ละเอียดอ่อนอย่างหนึ่งภายในร่างกายแมลง มีปัจจัยเสริมหลายๆอย่างทั้งภายนอกและภายในที่ทำให้เกิดไดอะพอส โดยเฉพาะอย่างยิ่งในหนอนเยื่อไผ่ระยะไดอะพอสใช้เวลานานถึง 9 เดือน จึงนับว่าเป็นจุดที่น่าสนใจศึกษาซึ่งจะกล่าวถึงต่อไป

บทบาทของฮอร์โมนต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาการของแมลง

การเจริญเติบโตของแมลงในช่วงที่ฟักออกจากไข่แล้ว เรียกว่า การเจริญระยะหลังเอมบริโอ (post embryonic development) ในการเติบโตจะมีทั้งการลอกคราบและมีการเปลี่ยนรูปร่างหรือที่เรียกว่า กระบวนการเมตามอร์ฟอซิส (Schneiderman and Gilbert, 1964) การลอกคราบเป็นผลของการปรับตัวทางสรีรวิทยาโดยมีการขยายขนาดผิวหนังและอวัยวะภายใน กระบวนการการลอกคราบนั้นเกิดเป็นช่วงๆ จึงทำให้แมลงมีการเจริญเป็นช่วงๆเช่นเดียวกัน ก่อนการลอกคราบแต่ละครั้ง แมลงจะหยุดกินอาหารและพักตัวอยู่เฉยๆ เรียกช่วงนี้ว่า ระยะวิกฤต (critical period) ซึ่งจะเกิดเพียงระยะเวลาสั้นๆเท่านั้น จากนั้นชั้นอีพิเดอร์มิส (epidermis) จะเจริญขึ้นโดยการแบ่งตัวและการขยายขนาดของเซลล์ แล้วเริ่มแยกตัวออกจากชั้นคิวติเคิล หลังจากนั้นชั้นอีพิเดอร์มิสจะค่อยๆสร้างชั้นคิวติเคิลใหม่ขึ้นมา ซึ่งมีความยืดหยุ่นได้ดี เมื่อการสร้างชั้นคิวติเคิลใหม่เสร็จสมบูรณ์ เซลล์อีพิเดอร์มิสจะสร้างและหลั่งเอนไซม์ที่สามารถย่อยผนังชั้นในของชั้นคิวติเคิลเก่า เมื่อชั้นคิวติเคิลใหม่ขยายตัวขึ้นมาแทนที่ชั้นคิวติเคิลเก่าก็ถูกสลัดทิ้งไป โดยแมลงจะหดตัวที่กล้ามเนื้อท้องและเพิ่มความดันเลือดในส่วนหัวและอก จนทำให้ตำแหน่งอ่อนแอที่สุดบนคราบ

เก่าแตกออก ตำแหน่งดังกล่าวมักอยู่ที่ส่วนหัวและเส้นกลางอก (ecdysis line) ถ้าเป็นแมลงที่แขวนตัวเองแล้วห้อยหัวลงมา เวลาลอกคราบจะอาศัยแรงโน้มถ่วงของโลกด้วย หลังการลอกคราบใหม่ๆ ชั้นคิวติเคิลยังคงนุ่มนิ่ม ย่นยู่ยี่ สีซีด หลังจากเวลาผ่านไป 1-2 ชั่วโมง คิวติเคิลจะเริ่มแข็ง และอวัยวะภายในขยายตัวเต็มที่ สีผิวลำตัวเข้มขึ้นซึ่งขั้นตอนดังกล่าวก็อยู่ภายใต้การควบคุมของฮอร์โมนด้วยเช่นกัน แมลงมีจำนวนครั้งการลอกคราบแตกต่างกันไปขึ้นกับชนิดของแมลง ในแต่ละขั้นของการเจริญแมลงจะลอกคราบเพื่อเปลี่ยนแปลงรูปร่าง หรือที่เรียก เมตามอร์ฟอซิส ดังนั้นเมตามอร์โฟซิสจึงเป็นการเปลี่ยนรูปร่างและสรีรวิทยาในร่างกายเพื่อการมีชีวิตรอดในสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกัน (Wigglesworth, 1972) เมตามอร์ฟอซิส สามารถเกิดได้ทั้งแบบสมบูรณ์และไม่สมบูรณ์ การเกิดเมตามอร์ฟอซิสแบบไม่สมบูรณ์ (incomplete metamorphosis) ทั้งตัวอ่อนและตัวเต็มวัยจะคล้ายกันมาก มีเพียงขนาดตัวเท่านั้นที่แตกต่างกัน ส่วนเมตามอร์ฟอซิสแบบสมบูรณ์ (complete metamorphosis) ตัวอ่อนและตัวเต็มวัยแตกต่างกันมากทั้งการดำรงชีวิตและรูปร่าง (เสาวภา, 2536) ส่วนหนอนเยื่อไผ่นั้น พบว่ามีเมตามอร์ฟอซิสแบบสมบูรณ์

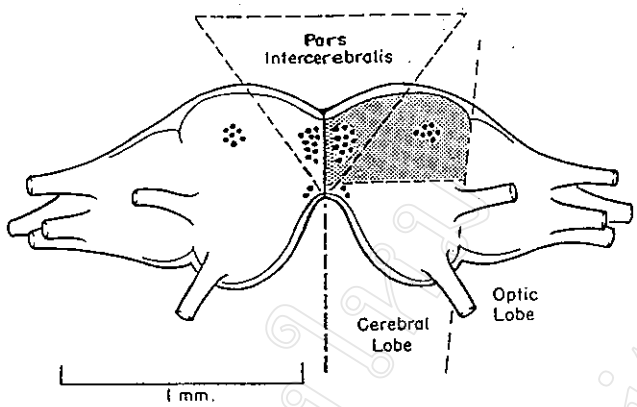
การลอกคราบและการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของแมลงมีความเกี่ยวข้องกับฮอร์โมนที่สำคัญ 3 ชนิดด้วยกัน คือ สองชนิดแรกเป็นฮอร์โมนที่ผลิตมาจากเซลล์นิวโรซีครีตอรีในสมองและจากต่อมโปรทอแรกซิก เรียกฮอร์โมนจากสมองว่า PTTH ซึ่งมีฤทธิ์กระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิก ต่อมโปรทอแรกซิกก็ตอบสนองการกระตุ้นโดยการสร้างและหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน (ecdysone) ฮอร์โมนเอกไดโซนออกฤทธิ์ต่อเซลล์หลายแห่งทำให้เซลล์เหล่านั้นเจริญเติบโต ส่วนในแมลงฮอร์โมนเอกไดโซนจะไปกระตุ้นให้เซลล์อีพิเดอร์มิสเกิดการแบ่งตัวเพื่อสร้างชั้นคิวติเคิลใหม่และสลัดชั้นคิวติเคิลเก่าทิ้งไป มีการทดลองฉีดฮอร์โมนเอกไดโซนปริมาณเล็กน้อยเข้าไปในส่วนท้องของแมลงทำให้บริเวณนั้นเกิดการลอกคราบได้ จึงนับได้ว่าฮอร์โมนเอกไดโซนเป็นโกรทฮอร์โมน (growth hormone) และโมลติงฮอร์โมน (molting hormone) ของแมลงโดยแท้จริง ฮอร์โมนชนิดที่สาม คือ ฮอร์โมนจูวีไนล์ ผลิตจากต่อมไร้ท่อที่ชื่อ คอร์พัส อัลเลตัม พบอยู่ใกล้สมอง ฮอร์โมนชนิดนี้มีฤทธิ์กระตุ้นให้ตัวอ่อนเกิดพัฒนาการแต่ป้องกันการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง การที่ยังคงมีระดับของฮอร์โมนจูวีไนล์ในตัวอ่อนแมลง แสดงว่าหากตัวอ่อนเกิดการลอกคราบก็ยังคงความเป็นตัวอ่อนของมันไว้ ยังไม่มีการเปลี่ยนแปลงไปเป็นตัวเต็มวัยหรืออีกนัยหนึ่งฮอร์โมนจูวีไนล์เป็นสารออกฤทธิ์ให้มีการเจริญเติบโตแต่ป้องกันการเกิดลักษณะตัวเต็มวัย เมื่อฮอร์โมนเอกไดโซนไปกระตุ้นให้เซลล์ของตัวอ่อนมีการเจริญและลอกคราบ ระดับความเข้มข้นที่สูงของฮอร์โมนจูวีไนล์จะช่วยเสริมการทำงานของเซลล์ในการสร้างชั้นคิวติเคิลใหม่ของตัวอ่อน หากความเข้มข้นของฮอร์โมนจูวีไนล์ลดลงจะส่งผลให้เซลล์เหล่านั้นสร้างชั้นคิวติเคิลของระยะดักแด้ และหากไม่มีฮอร์โมนจูวีไนล์ในกระแสเลือดเลยเซลล์เหล่านั้นก็อาจสร้างชั้นคิวติเคิลของตัวเต็มวัยได้โดยตรงหรือโดยผ่านการลอกคราบของดักแด้ (Slama, 1995) อาจกล่าวได้ว่ากลไกควบคุมการลอก

คราบเป็นผลของ PTTH ส่วนการควบคุมลักษณะตัวเต็มวัยอยู่ภายใต้กลไกการหลั่งฮอร์โมนจูวีไนล์ (Schneiderman and Gilbert, 1964)

โปรทอแรกซิกโคโทรปิก ฮอร์โมน (Prothoracicotropic Hormone : PTTH)

PTTH ถูกค้นพบครั้งแรก โดย Kopec (1922) มีรายงานว่าสมองเป็นแหล่งของปัจจัยที่สำคัญของการเข้าดักแด้ แหล่งผลิต PTTH คือ กลุ่มเซลล์นิวโรซีครีตอรีที่ตั้งอยู่บริเวณ พาร์ส อินเตอร์ซีรีบลาลิส (pars intercerebralis) ใกล้กับกึ่งกลางสมองจัดเป็นกลุ่มเซลล์พิเศษ เพราะตัวเซลล์มีแอกซอนคล้ายเซลล์ประสาท กลุ่มเซลล์นิวโรซีครีตอรีประกอบด้วยกลุ่มเซลล์หลายชนิด สามารถแยกความแตกต่างได้ด้วยการย้อมสีพิเศษเช่น พาราลดีไฮด์ฟูซิน (paraldehyde fuchsin) หรือหลังจากมีเปอร์แมงกาเนตออกซิเดชัน (permanganate oxidation) แล้วย้อมด้วยสีโครมฮีมาท็อกซิลิน (chromehaematoxylin) จะเห็นได้ชัด (Takeda, 1976) ส่วน Wigglesworth (1940) ได้ทดลองให้เห็นถึงผลของฮอร์โมนชนิดนี้ ในระยะตัวหนอนของ kissing bug (*Rhodnius prolixus*) โดยทำการตัดตำแหน่ง พาร์ส อินเตอร์ซีรีบลาลิส ของสมองจากระยะตัวหนอนที่ได้รับอาหารมาก่อนหน้านี้ 2-3 วัน (ในช่วง critical period) แล้วนำไปฝังลงในระยะตัวหนอนของอีกตัวหนึ่งที่ถูกตัดสมองออกในทันทีที่ให้อาหารเสร็จ (ก่อนช่วง critical period) ตัวหนอนที่ตัดสมองออกจะอยู่ได้นานถึง 6-10 เดือนแต่จะไม่มีการลอกคราบ แต่เมื่อนำสมองที่มีเซลล์นิวโรซีครีทอรีที่กำลังออกฤทธิ์อยู่ไปฝังให้จะสามารถชักนำให้เกิดการลอกคราบได้ การทดลองนี้จึงเป็นการทดลองแรกที่พิสูจน์ให้เห็นถึงกลไกต่อมไร้ท่อของเซลล์นิวโรซีครีทอรีในแมลง

ต่อมา Herman และ Gilbert (1965) ได้ทำการศึกษาสมองในระยะดักแด้ของหนอนไหม (*Hyalophora cecropia*) พบตำแหน่งของเซลล์นิวโรซีครีทอรี บริเวณกึ่งกลางพบทั้งหมด 22 เซลล์ แบ่งออกได้เป็น 4 ชนิดบริเวณด้านข้างพบ 14 เซลล์ แบ่งได้ 2 ชนิดและบริเวณท้ายพบ 4 เซลล์เป็นชนิดเดียวกันทั้งหมด (ภาพ 5) คุณสมบัติทางเคมีของ PTTH เป็นสารละลายน้ำได้ น้ำหนักโมเลกุลประมาณ 10,000 กิโลดาลตัน โครงสร้างเป็นโพลีเปปไทด์ มีสารตั้งต้นคือโคเลสเตอรอล (cholesterol) (Williams, 1969) PTTH จะถูกสังเคราะห์ขึ้นในตัวเซลล์ของนิวโรซีครีทอรีผ่านออกจากด้านหลังสมองไปตามแอกซอน แอกซอนจะไขว้กันผ่านไปยังฝั่งตรงข้ามแล้วออกจากสมองในรูปเส้นประสาทซึ่งจะวกกลับไปยังคอร์พัสคาร์ดิเอคัม (corpus cardiacum) PTTH ที่ถูกส่งมาจะถูกเก็บสะสมไว้ที่คอร์พัสคาร์ดิเอคัมจนกว่าจะถูกปล่อยออกสู่กระแสเลือด คอร์พัส คาร์ดิเอคัมจึงเปรียบเป็นนิวโรฮีมอล ออร์แกน (neurohaemal organ) คือเป็นอวัยวะที่เก็บสะสมและปล่อยฮอร์โมนที่ผลิตมาจากเซลล์นิวโรซีครีทอรี เมื่อ PTTH ถูกหลั่งออกสู่กระแสเลือด อวัยวะเป้าหมายคือต่อมโปรทอแรกซิก (Wigglesworth, 1972)



ภาพ 5 ตำแหน่งเซลล์นิวโรซีครีทอรีของสมองระยะดักแด้ของ H. *cecropia* (จาก Williams, 1964)

Williams (1947) เป็นคนแรกที่แสดงให้เห็นว่า PTTH กระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกให้เกิดการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน Oberlander และ Schneiderman (1963) ได้อธิบายการกระตุ้นของ PTTH ในเชิงของชีวเคมีในหนอนไหม โดยใช้เทคนิคทาง autoradiography โดยดูผลของ PTTH ต่อต่อมโปรทอแรกซิก พบว่า PTTH มีผลทำให้เกิดการสังเคราะห์ RNA ขึ้นภายในนิวคลีไอของเซลล์โปรทอแรกซิก พบ cytoplasmic RNA และการสังเคราะห์โปรตีนเพิ่มขึ้น เหตุการณ์นี้อาจส่งผลถึงการสังเคราะห์เอนไซม์ที่จำเป็นต่อการผลิตฮอร์โมนเอกไดโซนและตามมาด้วยการหลั่งของฮอร์โมนจนทำให้เกิดการลอกคราบ เป็นที่แน่ชัดว่า PTTH จัดเป็นโกรทฮอร์โมนและกระตุ้นเซลล์ของโปรทอแรกซิกให้หลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนและไปมีผลกระตุ้นเซลล์อีพิเดอร์มิสให้เกิดกระบวนการลอกคราบ (Schneiderman and Gilbert, 1964) ดังนั้นจึงนับได้ว่า PTTH มีผลต่อการลอกคราบโดยทางอ้อม และในบางครั้งก็มีผลต่อการสิ้นสุดระยะไดอะพอสด้วยเช่นกัน

ปัจจัยที่ช่วยส่งผลต่อการทำงานของเซลล์นิวโรซีครีทอรีนั้นมีหลายปัจจัย เช่น ปัจจัยของสิ่งแวดล้อมในแง่ของอุณหภูมิและช่วงของแสงก็มีผลโดยตรงต่อเซลล์นิวโรซีครีทอรี หรือระบบฮอร์โมนภายในตัวแมลงเองก็เป็นปัจจัยที่สำคัญอีกประการหนึ่ง

ฮอร์โมนเอกไดโซน (Ecdysone)

Butenandt และ Karlson (1954) สามารถสกัดผลึกของ แอลฟา-เอกไดโซน ออกมาได้จากดักแด้ของหนอนไหม น้ำหนัก 1 กิโลกรัม และเชื่อว่าสารสกัดที่ได้มานี้ คือ ฮอร์โมนที่หลั่งออกมาจากต่อมโปรทอแรกซิก ฮอร์โมนเอกไดโซนเป็นสเตอรอยด์ฮอร์โมน มีสูตรทางเคมี คือ $C_{27}H_{11}O_6$ โดยโครงสร้างคล้ายกับโคเลสเตอรอล Warren และคณะ (1988) ทดลองฉีดโคเลส--เตอรอลติดฉลากรังสีเข้า ไปในตัวหนอนของ *Manduca sexta* พบว่าบางส่วนของโคเลสเตอรอลกลายเป็นโมเลกุลของเอกไดโซน แมลงนั้นไม่สามารถสังเคราะห์โคเลสเตอรอลได้โดยตรงแต่มี

แมลงกินพืชบางจำพวกสามารถเปลี่ยนสเตอรอลในพืชให้กลายเป็นโคเลสเตอรอลได้ แมลงกินเนื้อส่วนมากจึงได้รับโคเลสเตอรอลหรือสเตอรอยด์จากอาหาร (Turner and Bagnara, 1976) ฮอร์โมนเอกไดโซนมีอยู่หลายชนิดแต่ละตัวมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับสปีชีส์และขั้นตอนการเจริญของแมลง ในแมลงทั่วไปส่วนมากพบ แอลฟา-เอกไดโซน (α-ecdysone) และ เบต้า-เอกไดโซน (β-ecdysone) (Schneiderman and Gilbert, 1964) โครงสร้างที่แตกต่างกันของฮอร์โมนเอกไดโซนทั้งสองคือ เบต้า-เอกไดโซน พบไฮดรอกซีกรุ๊ป (hydroxy group) ที่คาร์บอนอะตอมตำแหน่งที่ 20 (Hampshire and Horn, 1966) แอลฟา-เอกไดโซน อาจถูกไฮโดรไลซ์ต่อไปจนได้เป็นเอกไดสเตอรอยด์ (ecdysteroid) หรือ 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซน (20-hydroxyecdysone) ซึ่งจัดว่าเป็นชนิดที่ออกฤทธิ์ได้ดีตัวหนึ่งในกลุ่มเอกไดโซน (Smith, 1985) เมื่อฮอร์โมนเอกไดโซนถูกหลั่งออกมาจะไปกระตุ้นให้เกิดพัฒนาการ โดยมีการกระตุ้นการทำงานของยีนใหม่และการหยุดทำงานของยีนเก่า ผลที่ได้คือเซลล์ในระยะตัวหนอนเกิดการลอกคราบเข้าดักแด้และต่อจากนั้นเซลล์ในระยะดักแด้จึงเกิดการเปลี่ยนแปลงเป็นของตัวเต็มวัย Frederik (1976) ได้ทำการศึกษาบทบาทของ 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนต่อการชักนำให้เข้าเกิดการลอกคราบในระยะตัวหนอนของ M. *sexta* โดยฉีด 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนความเข้มข้น 0.1 0.5 และ 1 ไมโครกรัม/5 ไมโครลิตรแก่ตัวหนอน พบว่า ระยะเวลาในการชักนำให้หนอนเข้าดักแด้ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของฮอร์โมน โดยกลุ่มที่ให้ฮอร์โมนความเข้มข้นต่ำจะใช้เวลาในการเกิดการลอกคราบนานกว่ากลุ่มที่ให้ฮอร์โมนความเข้มข้นสูง ดังนั้นกล่าวได้ว่า ฮอร์โมนเอกไดโซนออกฤทธิ์โดยตรงต่อยีนโดยผลลัพธ์จากการทำงานของยีนนั้นจะเกิดขึ้นได้กับเนื้อเยื่อหลายชนิดในช่วงของพัฒนาการที่แตกต่างกันของแมลง

ต่อมโปรทอแรกซิก ถือเป็นต่อมไร้ท่อที่สำคัญอีกต่อมหนึ่งของร่างกายแมลง เพราะเป็นแหล่งสังเคราะห์ฮอร์โมนเอกไดโซน ซึ่งเป็นฮอร์โมนสำคัญต่อกระบวนการลอกคราบ (Sehnal *et al.*, 1988) ต่อมนี้อยู่เป็นคู่ พบบริเวณส่วนอกปล้องแรก ทาบอยู่บนท่อลม (trachea) ขนาดใหญ่ ลักษณะเนื้อต่อมประกอบด้วยโพลีพลอยด์ นิวคลีไอ (polyploid nuclei) มีท่อลมและเส้นประสาทแทรกอยู่เป็นจำนวนมาก เมื่อศึกษาถึงระดับเซลล์ พบว่า เซลล์มีลักษณะเหมือนเซลล์ที่ผลิตสเตอรอยด์ของสัตว์มีกระดูกสันหลังมาก ในไซโตพลาสซึมมีสารต่าง ๆกัน มีอะกรานูลาร์เอนโดพลาสมิก เรติคิวลัม (agranular endoplasmic reticulum)บาง ๆ ที่บริเวณกอลจิ (golgi) ชัดมาก มีไรโบโซม (ribosome) อิสระ ไมโครทิวบูลส์ (microtubule) มากมาย ไมโตคอนเดรีย (mitochondria) และอินคลูชัน (inclusion) เหมือนไลโซโซม (lysosome) ไหลเวียนชัดเจน ทั้งนิวเคลียส ไมโตคอนเดรียและไลโซโซมมีการเปลี่ยนแปลงดูเหมือนว่าไปสัมพันธ์กับระยะที่มีการลอกคราบ และหายไปหมดเมื่อเป็นตัวเต็มวัย กล่าวคือ ต่อมโปรทอแรกซิก แสดงวงจรการเจริญที่สัมพันธ์กับการหลั่งสาร ในขณะพักไม่มีการหลั่งสาร นิวเคลียสมีขนาดเล็กและมีรูปไข่

แต่เมื่อต่อมมีการสังเคราะห์ฮอร์โมน นิวเคลียสก็ขยายใหญ่มีรูปร่างเป็นพู และเซลล์ยืดยาวออก ไซโตพลาสซึมย้อมติดสีชัดเจน จำนวนไมโตคอนเดรียที่ล้อมรอบนิวเคลียสก็เพิ่มมากขึ้น และ เอนโดพลาสมิก เรติคิวลัมยืดยาวออกมาเพื่อสังเคราะห์โปรตีน สิ่งเหล่านี้สะท้อนให้เห็นว่ามีการ ผลิตเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ฮอร์โมนเอกไดโซน เมื่อสิ้นสุดวงจรการหลั่งสาร นิวเคลียสก็มีขนาดเล็กดังเดิม (เสาวภา, 2536) แต่มีการทดลองของ Tanaka และคณะ (1994) กล่าวว่า เมื่อให้อาหารที่เสริมด้วยฮอร์โมนเอกไดโซนแก่หนอนไหม จะสามารถเกิดการลอกคราบ ในระยะตัวหนอนได้มากกว่าช่วงอินสตาร์ปกติ (supernumerary larval ecdyses) ได้ โดยในขณะ นั้น ต่อมโปรทอแรกซิกอยู่ในช่วงพักการหลั่งสาร ส่วน Maroy (1978) ได้รายงานถึงระดับ ฮอร์โมนเอกไดโซนในตัวหนอนระยะอินสตาร์สุดท้ายของ *Galleria mellonella* ว่าระดับฮอร์โมน เอกไดโซนจะเพิ่มสูงขึ้น 2 ช่วง ได้แก่ ช่วงที่หนอนเริ่มสร้างเส้นใย (spinning) และช่วงก่อนการ ลอกคราบซึ่งจะมีปริมาณสูงกว่า แสดงให้เห็นว่าฮอร์โมนเอกไดโซนจำเป็นต่อกระบวนการลอก คราบ

ความสัมพันธ์ระหว่างฮอร์โมนจากสมองและต่อมโปรทอแรกซิก

PTTH ถือเป็นฮอร์โมนตัวแรกที่ใช้ในการควบคุมการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของแมลง ถูกหลั่ง ออกมาจากเซลล์นิวโรซีครีทอรีในสมอง เมื่อไปมีผลกระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกให้เกิดการหลั่ง ฮอร์โมนเอกไดโซน ต่อจากนั้นฮอร์โมนเอกไดโซนจะเกิดการเปลี่ยนแปลงรูปแบบโมเลกุลกลาย เป็น 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซน ซึ่งถือว่าเป็นตัวที่ออกฤทธิ์ต่อการลอกคราบได้ดี (Gilbert, 1989)

กลไกการหลั่ง PTTH นั้นยังมีผู้ที่ทำการศึกษากันน้อยมาก เช่น Carrow และคณะ (1981) และ Agui (1986) สรุปว่า ขั้นตอนดีโพลาร์ไรซ์เซชั่น (depolarization) ที่ ความเข้มข้นที่สูงของ โพแทสเซียม ร่วมกับการมีแคลเซียมไอออน (Ca^{2+} ion) สามารถชักนำให้มีการหลั่งของ PTTH ได้ หรือระบบของโคลิเนอจิก (cholinergic system) อาจมีความเกี่ยวข้องต่อการหลั่งของ PTTH ใน M. *sexta* และ *Mamestra brassicae* (Agui, 1989 ; Gilbert, 1989)

Agui และ Hiruma (1977) ได้ทดลองฉีดเบต้า-เอกไดโซนเข้าไปในตัวอ่อนของ M. *brassicae* ที่ถูกตัดต่อมโปรทอแรกซิกออกในวันที่ 6 หลังจากเข้าสู่ขั้นอินสตาร์สุดท้าย พบว่า ฮอร์โมนเอกไดโซนสามารถกระตุ้นให้เซลล์นิวโรซีครีทอรี (type II) มีการสังเคราะห์ PTTH ขึ้น ซึ่งสังเกตได้จากการย้อมติดสี ดังนั้นฮอร์โมนเอกไดโซนอาจมีกลไกเป็น positive feedback ต่อ การสังเคราะห์และปล่อย PTTH ในหนอนชนิดนี้ Shirai และคณะ (1993) กล่าวว่า ในหนอน ไหม ขั้นอินสตาร์ที่ 5 พบว่าปริมาณ PTTH ในฮีโมลิมพ์สูงขึ้นถึง 5 ช่วง ได้แก่ ช่วงแรก พบใน ช่วงต้นของขั้นอินสตาร์ที่ 5 ช่วงที่ 2 และ 3 พบก่อนหน้าระยะ wandering เป็นเวลา 3 และ 1

วัน ตามลำดับ ช่วงที่ 4 พบในระยะ prepupal และช่วงสุดท้ายพบก่อนหน้าที่ระดับฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิมพ์จะเพิ่มสูงที่สุด และยังได้ข้อสรุปว่า การเปลี่ยนแปลงวงจรการหลั่งสารของต่อมโปรทอแรกซิกในระยะนี้มีความสัมพันธ์กับกลไกการหลั่ง PTTH ดังกล่าวด้วย

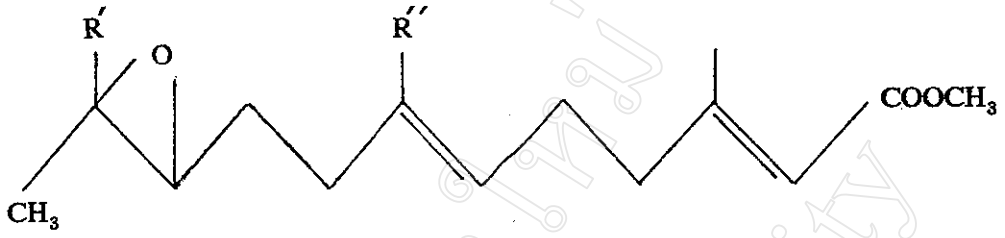
การทำงานที่สัมพันธ์กันระหว่างสมองและต่อมโปรทอแรกซิกต่อกระบวนการลอกคราบนั้นมีผู้ที่ศึกษาและยอมรับกันอย่างมาก แต่ก็มีบางการทดลองที่รายงานว่า ในหนอนบางชนิดนั้นการกระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกนั้นอาจไม่ขึ้นอยู่กับสมองเพียงแหล่งเดียวก็เป็นได้ Mala และคณะ (1977) กล่าวว่า ในหนอนที่ถูกตัดสมองออก ต่อมโปรทอแรกซิกยังคงมีการทำงาน โดยมีการสร้างชั้นคิวติเคิลใหม่ขึ้นมา ผลที่ได้แสดงให้เห็นว่าต่อมโปรทอแรกซิกนั้นอาจมีความเกี่ยวข้องกับการกระตุ้นจากระบบประสาทส่วนอื่นก็เป็นได้

ฮอร์โมนจูวีไนล์ (Juvenile Hormone)

ผลิตได้จากต่อมคอร์พัส อัลเลตัม ซึ่งเป็นต่อมไร้ท่อ ลักษณะเป็นก้อนพบอยู่ทั้งสองข้างของสมองใกล้กับคอร์พัส คาร์ดิเอคัม Williams (1956) เป็นคนแรกที่สามารถสกัดฮอร์โมนจูวีไนล์ออกมาจากส่วนร่างกายแมลง โดยสกัดได้จากส่วนท้องในระยะตัวเต็มวัยของ H. *cecropia* เพศผู้ หากนำสารสกัดนี้ฉีดเข้าในระยะดักแด้ ดักแด้จะลอกคราบกลายเป็นดักแด้ระยะที่สอง (second pupae) แทนที่มันจะกลายเป็นตัวเต็มวัย เพราะเซลล์ของอีพิเดอร์มิสมีการผลิตชั้นคิวติเคิลของดักแด้ระยะที่สองขึ้นมาแทน (Turner and Bagnara, 1976) แต่ Yin และคณะ (1987) ได้ผลว่าเมื่อหยดฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์ (methoprene) แก่ระยะดักแด้ของ D. *grandiosella* พบว่าดักแด้เกิดการลอกคราบไปเป็นตัวเต็มวัย (eclosion) ได้โดยมีผลต่อการควบคุม circadian system และพบว่าการให้ methoprene ปริมาณสูง จะชักนำให้เกิดการลอกคราบได้เร็วขึ้น

ฮอร์โมนจูวีไนล์มีองค์ประกอบเป็นพวกสารเทอร์พีนอยด์ (terpeniod) โดยเฉพาะ ฟาร์นีโซล(farnesol) และฟาร์นีซัล (farnesal) แต่อย่างไรก็ตาม สารสกัดฮอร์โมนจูวีไนล์บริสุทธิ์ก็ยังคงมีฤทธิ์มากกว่าฟาร์นีโซลหรือ derivatives ทั้งหลายในการทดลองทางชีววิทยา หากมีการตัดต่อมคอร์พัส อัลเลตัม ออกในระยะดักแด้ของหนอนไหม พบว่า ระดับฮอร์โมนจูวีไนล์จะลดลงในช่วงเป็นตัวเต็มวัย แต่องค์ประกอบฟาร์นีโซลในส่วนของฮอร์โมนกลับคงที่ ดังนั้น จึงดูเหมือนว่าพวกสารประกอบเทอร์พีนอยด์สามารถเลียนแบบการออกฤทธิ์ของฮอร์โมนจูวีไนล์ได้ โดยขึ้นกับชนิดของแมลง แต่ยังไม่จัดว่าเป็นฮอร์โมน (Turner and Bagnara, 1976)

ฮอร์โมนจูวีไนล์ที่สกัดจากตัวแมลงมีสูตรโครงสร้างทั่วไป ดังนี้



ถ้า R และ R เป็น C_2H_5 จะเป็นชนิด JH-I
R เป็น C_2H_5 และ R เป็น CH_3 จะเป็นชนิด JH-II
R และ R เป็น CH_3 จะเป็นชนิด JH-III

ปัจจุบันนี้ในกลุ่ม Lepidoptera สามารถพบฮอร์โมนจูวีไนล์ ได้ถึง 5 ชนิด คือ ฮอร์โมนจูวีไนล์ 0 ถึง IV (Schooley *et al.*, 1984) โครงสร้างเป็น sesquiterpenes (Bolander, 1994) พบว่า สารที่มีโครงสร้างเหมือนฮอร์โมนจูวีไนล์ เช่น retinoic acid สามารถกระตุ้นให้แมลงเพศเมียวางไข่และมีการผลิตโปรตีน vitellogenins ขึ้นมาได้ (Laufer, 1988 และ Nemec *et al.*, 1993) ฮอร์โมนจูวีไนล์ถูกทำลายได้ง่ายโดยเอนไซม์ คอร์พัส อัลลาร์ตัมจะอยู่ติดกับคอร์พัส คาร์ดิเอคัมที่อยู่ข้างเดียวกัน และอาศัยเส้นประสาทที่มาจากคอร์พัส คาร์ดิเอคัมมาควบคุมการทำงาน ลักษณะเซลล์ของต่อมจะแตกต่างกันในแมลงต่างชนิดและมีรูปร่างไม่แน่นอน ในกลุ่ม Lepidoptera ลักษณะของต่อมจะสัมพันธ์กับวงจรการหลั่งสารเช่นเดียวกับต่อมโปรทอแรกซิก นั่นคือ ถ้าต่อมอยู่ในช่วงพัก เซลล์จะมีรูปแฉกเหมือนดาว แต่ถ้าต่อมกำลังทำงานเซลล์จะพองเต่งส่วนขนาดของต่อมจะมีขนาดใหญ่ขึ้นตามระยะการเจริญเติบโตจากนั้นจะลดขนาดลงเมื่อเจริญเป็นตัวเต็มวัย ส่วนออร์แกเนลในไซโตพลาสซึมจะคล้ายกัน คือมีไมโตคอนเดรียมาก มักพบไมโครทิวบูลส์และไรโบโซมอิสระมาก แต่มีกรานูลาร์เอนโดพลาสมิกเรติคิวลัมน้อย เมื่อคอร์พัส อัลลาร์ตัมมีการทำงาน หยดไขมัน (lipid droplet) จะสร้างอะกรานูลาร์เอนโดพลาสมิกเรติคิวลัมออกสู่ไซโตพลาสซึมมากมาย ดังนั้นการตรวจสอบว่าต่อมกำลังมีการสร้างฮอร์โมนหรือไม่ จึงดูได้จากหยดไขมันได้ด้วย (Schneiderman and Gilbert, 1964) ฮอร์โมนจูวีไนล์มีบทบาทในด้านการควบคุมกระบวนการทางสรีรวิทยาภายในร่างกายแมลงหลายประการ เช่นการพัฒนาระบบสืบพันธุ์ในตัวเต็มวัย การควบคุมระยะไดอะพอส การควบคุมการผลิตฟีโรโมน (Edwards *et al.*, 1995) แต่บทบาทที่สำคัญ ได้แก่ การควบคุมรูปร่างของแมลงในระยะตัวหนอนหรือดักแด้ให้คงอยู่ ซึ่งเป็นขั้นตอนหนึ่งของการเกิดเมตามอร์ฟอซิส

การเกิดเมตามอร์ฟอซิสในแมลงทั่วไป ต้องมีการทำงานของฮอร์โมนให้สัมพันธ์กันอย่างน้อย 3 ชนิด คือ PTTH ฮอร์โมนเอกไดโซนและฮอร์โมนจูวีไนล์ โดยฮอร์โมนจูวีไนล์มีหน้าที่รักษารูปร่างลักษณะของตัวหนอนเอาไว้ไม่ให้เปลี่ยนแปลงเป็นตัวเต็มวัย โดยทั่วไป ถ้าร่างกายมีฮอร์โมนจูวีไนล์สูง แมลงจะยังคงอยู่ในสภาพตัวหนอน แต่ถ้าระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ลดต่ำลงจะมีการกระตุ้นให้ลอกคราบได้เป็นดักแด้ และถ้าฮอร์โมนจูวีไนล์ลดต่ำลงมาก ๆ แมลงก็จะลอกคราบเป็นตัวเต็มวัย (Schneiderman and Gilbert, 1964 ; Gilbert and King, 1973) Riddiford (1980) และ Sehnal (1985) กล่าวว่า ในระยะตัวหนอนชั้นอินสตาร์สุดท้ายของแมลงในกลุ่ม holometabolous ทั้งหลาย เช่น ในกลุ่ม Lepidoptera นั้น การที่ระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ลดระดับลงถือเป็นสิ่งกระตุ้นที่จำเป็นต่อการเริ่มต้นของเมตามอร์ฟอซิส การที่ระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ลดลงเป็นลำดับตั้งแต่ระยะตัวหนอนชั้นอินสตาร์ต้น ๆ จนลดลงมากที่สุดในชั้นอินสตาร์สุดท้ายนั้น Hammock (1985) และ Riddiford (1994) กล่าวไว้ว่า เป็นผลมาจากการมีเอนไซม์จูวีไนล์เอสเทอเรส (juvenile-esterase) ที่สามารถไฮโดรไลซ์สารตั้งต้นของการสังเคราะห์ฮอร์โมนจูวีไนล์เพิ่มมากขึ้น ส่งผลให้คอร์พัสอัลเลตัมมีอัตราการสังเคราะห์ฮอร์โมนจูวีไนล์ลดลง หรือเป็นไปได้ว่า ระดับฮอร์โมนเอกไดโซน มีผลต่อการสังเคราะห์ฮอร์โมนจูวีไนล์ของคอร์พัสอัลเลตัม (Gu and Chow, 1996) โดยในชั้นอินสตาร์สุดท้าย ระดับฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิมพ์ที่ต่ำลง จะส่งผลให้คอร์พัสอัลเลตัมเริ่มหยุดการทำงาน

มีการทดลองให้ฮอร์โมนจูวีไนล์แก่ตัวหนอนชั้นอินสตาร์ต้น ๆ ปรากฏว่า ทำให้ช่วงการลอกคราบนั้นช้าออกไปจากเดิม (Safranek *et al.*, 1980 ; Sakurai, 1984) Hatakoshi และคณะ (1988) รายงานว่าฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์ชิ้นใหม่ที่เรียกว่า 2-[1-methyl-2-(4-phenoxyphenoxy) ethoxy] pyridine (S-31183) ออกฤทธิ์ได้ดีกว่า methoprene ถึง 320 เท่า โดยทดลองหยดให้แก่ตัวหนอนของ M. *sexta* ทำให้ตัวหนอนสามารถลอกคราบเป็นตัวหนอนได้มากกว่าชั้นอินสตาร์ปกติ (supernumerary larva) ได้

ความสัมพันธ์ของฮอร์โมนจูวีไนล์และฮอร์โมนเอกไดโซนในระยะตัวหนอนของแมลงนั้นถือเป็นการทำงานร่วมกันอย่างมีระบบเพื่อทำให้ตัวหนอนมีการพัฒนาเข้าสู่ระยะถัดไป โดยฮอร์โมนเอกไดโซนควบคุมกระบวนการและช่วงเวลาการลอกคราบ ส่วนฮอร์โมนจูวีไนล์ควบคุมผลจากการลอกคราบแต่ละครั้งให้มีประสิทธิภาพ (Riddiford, 1985, 1994 ; Sehnal, 1985) มีรายงานของ Hsiao และ Hsiao (1977) สรุปว่า ใน greater wax moth (*Galleria mellonella*) ปริมาณของฮอร์โมนเอกไดโซนและฮอร์โมนจูวีไนล์ที่พบมีความสัมพันธ์กันกับระยะการเจริญ โดยพบระดับฮอร์โมนจูวีไนล์สูงขึ้น 3 ระยะ คือ ช่วงการลอกคราบของชั้นอินสตาร์ที่ 6 ก่อนการลอกคราบของชั้นอินสตาร์ที่ 7 เป็นเวลา 1 วัน และ ช่วงการลอกคราบเป็นตัวเต็มวัย ส่วนระดับฮอร์โมนเอกไดโซน ก็พบ 3 ระยะเช่นเดียวกัน คือ ก่อนการลอกคราบของชั้นอินสตาร์ที่ 6 เป็น

เวลา 1 วัน ก่อนการลอกคราบของขั้นอินสตาร์ที่ 7 เป็นเวลา 1 วัน และ หลังจากเกิดการลอกคราบแล้ว 2 วัน

ส่วน PTTH นั้น ถึงแม้ว่ามันจะถูกยอมรับว่าเป็นตัวกระตุ้นหลักของต่อมโปรทอแรกซิกให้หลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน แต่ก็มีหลายการทดลองที่ได้ตีพิมพ์ออกมาแล้วว่า หากไม่มีการหลั่ง PTTH ตัวหนอนของแมลงก็สามารถลอกคราบไปเป็นตัวเต็มวัยได้ เช่น Williams (1959) ทดลองตัดสมองดักแด้ของ H. *cecropia* ออก พบว่า ดักแด้ยังสามารถลอกคราบเป็นตัวเต็มวัยได้ เขาจึงสรุปว่าฮอร์โมนจูวีไนล์จากคอร์พัสอัลเลตัมมีฤทธิ์กระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิก และ Gilbert และ Schneiderman (1959) ทดลองหยดสารสกัดฮอร์โมนจูวีไนล์แก่ดักแด้ของ saturniid ที่ตัดสมองออก พบว่า ดักแด้ยังคงมีพัฒนาการต่าง ๆเพิ่มขึ้น แสดงว่า สารสกัดนี้ออกฤทธิ์กระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกได้ในสภาพที่ร่างกายแมลงยังคงมีระดับฮอร์โมนจูวีไนล์อยู่ Cymborowski และ Stolarz (1979) และ Hiruma และ Agui (1982) สนับสนุนว่า การที่ฮอร์โมนจูวีไนล์ออกฤทธิ์กระตุ้นหรือยับยั้งต่อมโปรทอแรกซิกได้นั้นต้องขึ้นอยู่กับการเจริญในแต่ละระยะด้วย กล่าวคือ ในระยะตัวหนอนขั้นอินสตาร์ต้น ๆ ฮอร์โมนจูวีไนล์ออกฤทธิ์ยับยั้งต่อมโปรทอแรกซิก แต่ถ้าเข้าสู่ช่วงปลายของขั้นอินสตาร์สุดท้ายฮอร์โมนจูวีไนล์จะไปกระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิก Gruetzmacher และคณะ (1984) ทดลองหยดฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์ที่เรียก hydroprene (ZR 512) แก่ตัวหนอนขั้นอินสตาร์ที่ 5 ที่ใช้เชือกผูกบริเวณ head capsule กับปล้องที่ 1 (neck ligation) พบว่าตัวหนอนสามารถเกิดการลอกคราบได้เร็วกว่ากลุ่มควบคุม โดยฮอร์โมนจูวีไนล์ออกฤทธิ์กระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกได้โดยทางอ้อม

ไดอะพอส (Diapause)

การหยุดการเจริญของแมลงมีความเกี่ยวข้องกับการหยุดพักกิจกรรมเมตาบอลิซึม จะเกิดขึ้นเป็นช่วง ๆและมีชื่อเรียกแตกต่างกันไป เช่น ไควเอสเซนส์ (quiescence) เป็นการหยุดการเจริญเนื่องจากสิ่งแวดล้อมไม่ดี โดยแมลงจะหยุดกิจกรรมต่าง ๆในทันทีที่เจอสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม เป็นการหยุดการเจริญในเวลาสั้น ๆ แล้วแมลงจะกลับสู่สภาพเดิมทันทีที่สภาพแวดล้อมเป็นปกติ เอสติเวชั่น (estivation) เป็นการหยุดการเจริญเนื่องจากความแห้งแล้ง การขาดแคลนอาหาร แต่ถ้ามีสาเหตุจากการมีอุณหภูมิต่ำเกินไปเรียก ไฮเบอร์เนชั่น (hybernation) (เสาวภา, 2536)

ส่วนไดอะพอส (diapause) เป็นการหยุดกิจกรรมเมตาบอลิซึมภายในร่างกายแมลงก่อนหน้าที่สภาพแวดล้อมนั้นจะกลับคืนเป็นปกติ ซึ่งแมลงต้องใช้เวลาระยะหนึ่งร่างกายจึงมีกิจกรรมเป็นปกติได้ ดังนั้นไดอะพอสจึงไม่ใช่การตอบสนองหรือเป็นผลของสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนไป แต่เป็นผลจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมที่กำลังจะมาถึงและอาจเกิดขึ้นได้โดยไม่ขึ้นอยู่

กับการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลอีกด้วย โดยมากแล้วแมลงที่เกิดไดอะพอสจะเกิดขึ้นเพียงช่วงหนึ่งช่วงใดของวงชีวิตเท่านั้น ส่วนขั้นตอนใดของวงชีวิตที่จะเกิดไดอะพอสได้ขึ้นอยู่กับกรรมพันธุ์ แต่การจะเกิดไดอะพอสได้หรือไม่นั้นขึ้นอยู่กับสิ่งกระตุ้นจากสภาพแวดล้อมด้วย (Nijhout, 1994) ถ้าแมลงเกิดไดอะพอสในขณะที่ยังเป็นเอมบริโอ เรียกว่า เอมบริโอนิกไดอะพอส (embryonic diapause) หรือเกิดไดอะพอสในขณะเป็นตัวหนอน เรียก ลาร์วาลไดอะพอส สาเหตุสำคัญของการเกิดไดอะพอสแบบนี้ ได้แก่ การยับยั้งการหลั่ง PTTH จากสมอง หรือเกิดไดอะพอสในระยะดักแด่ เรียก ปิวปัลไดอะพอส (pupal diapause) เกิดจากการที่สมองไม่สามารถหลั่ง PTTH ออกมาทำให้ต่อมโปรทอแรกซิกไม่หลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนออกมาเช่นกัน ทั้งนี้สมองอาจหลั่ง PTTH ไปกระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกไม่สำเร็จหรือต่อมโปรทอแรกซิกไม่สามารถหลั่งสารได้ก็เป็นได้ ส่วนการเกิดไดอะพอสในระยะตัวเต็มวัยจะเรียกว่า อะดัลท์ไดอะพอส (adult diapause) เป็นการหยุดการเจริญของระบบสืบพันธุ์หรือในตัวเมียรังไข่จะมีการพัฒนาช้า เซลล์ไข่ไม่พร้อมสำหรับการปฏิสนธิ ซึ่งเป็นผลของฮอร์โมนจูวีไนล์ ไดอะพอสมีอยู่ 2 ชนิด คือ (สมร, 2535 ; เสาวภา,2536)

1) ออบลิเกตไดอะพอส (obligatory diapause) เป็นการหยุดการเจริญที่เกิดขึ้นโดยไม่เกี่ยวกับสภาพแวดล้อม แมลงจะเข้าสู่ไดอะพอสชนิดนี้ทุกครั้งไม่ว่ารุ่นใด ๆ โดยมากแมลงที่มีไดอะพอสแบบนี้จะให้ลูกเพียง 1 ครั้งใน 1 ปี จัดเป็นพวกยูนิโวลไทน์ (univoltine)

2) ฟะคัลเททีฟไดอะพอส (facultative diapause) เป็นการหยุดการเจริญที่เกิดขึ้นโดยขึ้นกับสภาพแวดล้อม เกิดขึ้นกับแมลงบางรุ่นเท่านั้นที่เจอกับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมต่อการเจริญ ไดอะพอสชนิดนี้เกิดกับพวกไบโวลไทน์ (bivoltine) หรือมัลติโวลไทน์ (multivoltine) คือให้ลูกได้มากกว่า 2 ครั้งต่อปี

เมื่อแมลงเข้าสู่ระยะไดอะพอสมันจะเกิดการปรับตัวทางสรีรวิทยามากมายภายในตัวแมลง รวมทั้งการปรับเปลี่ยนพฤติกรรมภายนอก เพื่อการอยู่รอดในสภาพแวดล้อมที่ผันแปร Tauber (1986) กล่าวว่า ตัวหนอนในระยะไดอะพอส จะมีกิจกรรมเมตาบอลิซึมลดลง ไม่เคลื่อนไหว มีพฤติกรรมการหยุดกินอาหารและหยุดการเจริญของร่างกาย แต่ในลาร์วาลไดอะพอสของแมลงบางชนิดยังคงมีการเคลื่อนไหวและบางครั้งยังคงมีพฤติกรรมการกินอาหารร่วมอยู่ด้วย (Nijhout, 1994) ซึ่งก็สอดคล้องกับงานของ Fields และ McNeil (1988) ที่ได้ศึกษาลักษณะของลาร์วาลไดอะพอสของ *Ctenucha virginica* พบว่า ทั้งการกินอาหาร การเคลื่อนไหวและการใช้ออกซิเจนในช่วงกลางวันรวมทั้งอัตราการเจริญเติบโตนั้นลดลงเมื่อเทียบกับหนอนที่ไม่ใช่ระยะไดอะพอส (non-diapause) เช่นเดียวกับการทดลองของ Kostal และคณะ (1998) ที่ได้ศึกษาลักษณะทางสรีรวิทยาบางประการของ mediterranean tiger moth (*Cymbalophora pudica*) ที่เข้าสู่ระยะไดอะพอส พบว่า ไดอะพอสของหนอนชนิดนี้ถูกควบคุมโดยช่วงการได้รับแสง (photoperiod) อัตราเมตาบอลิซึมลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อเริ่มเข้าสู่ไดอะพอสและมีระดับต่ำตลอดช่วงไดอะพอส

แต่ปริมาณน้ำตาลและอัลกอฮอล์ (polyols) ที่สะสมในฮีโมลิมพ์มีการเปลี่ยนแปลงน้อยมากโดยหนอนมีการสะสมไกลโคเจนเป็นจำนวนมากเพื่อใช้เป็นแหล่งพลังงานตลอดระยะของการเกิดไดอะพอส แต่เมื่อใกล้ถึงช่วงลอกคราบอัตราการหายใจจะเพิ่มขึ้นโดยอัตโนมัติ ส่วนการปรับตัวทางพฤติกรรมอื่น ๆที่เห็นได้เด่นชัด คือ ช่วงที่แมลงเข้าสู่ไดอะพอสนั้นมันจะมีที่หลบภัยอยู่ภายในหรือใต้ที่กำบัง เช่น ลาร์วาลไดอะพอสของ *Chilo partellus* และ *C. orichalcocilliela* ในกลุ่ม Pyralidae ซึ่งอยู่ในกลุ่มเดียวกับหนอนเยื่อไผ่ จะอาศัยอยู่ภายในลำต้นไม้และมีการสร้างเส้นใยหนาปิดกั้นบริเวณที่มันอาศัยอยู่ (Schelter, 1978) ในที่ ๆหนอนอาศัยอยู่นั้นจะมีปริมาณความชื้นและระดับอุณหภูมิที่พอเหมาะต่อการดำรงชีวิตของมัน ในขณะที่สภาพแวดล้อมภายนอกกำลังผันแปร

ส่วนการศึกษาปัจจัยควบคุมให้เกิดไดอะพอสนั้น พบว่า สภาพแวดล้อมมีส่วนสำคัญต่อการควบคุมการเกิดไดอะพอสเป็นอย่างมาก โดยในแง่ของการชักนำแล้วสภาพสิ่งแวดล้อมนั้น ๆไม่จำเป็นต้องรุนแรง เพียงแต่เป็นสัญญาณกระตุ้นสภาพรุนแรงกำลังจะมาถึงแล้วเท่านั้น (เสาวภา, 2536) ปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่สำคัญที่สุด ได้แก่ ช่วงแสงหรือความยาวของวัน ปัจจัยนี้สามารถบอกความแตกต่างของความยาวของวันระหว่างระยะไดอะพอสกับไม่ใช่ระยะไดอะพอสได้อย่างชัดเจน อุณหภูมิก็เป็นปัจจัยที่สำคัญอีกอย่างหนึ่ง อุณหภูมิมักมีปฏิกิริยาร่วมไปกับช่วงแสงในการชักนำให้เกิดไดอะพอส (Denlinger, 1986) ถ้าแมลงอยู่ในฤดูหนาวมีอุณหภูมิต่ำและช่วงแสงสั้น ผลลัพธ์จึงเหมือนที่แมลงอยู่ในช่วงแสงนั้น ถ้าแมลงอยู่ในที่มีอุณหภูมิสูงและช่วงแสงยาวผลลัพธ์ก็จะตรงข้ามกัน ส่วนอุณหภูมิสูงหรือต่ำจะเป็นสิ่งชักนำให้เข้าไดอะพอสนั้นก็ขึ้นอยู่กับสปีชีส์ของแมลงนั้น เช่น ถ้านำ *O. nubilalis* ไปไว้ในที่ช่วงแสงสั้นและอุณหภูมิต่ำ จะชักนำให้เข้าสู่ไดอะพอสได้ (Gelman and Hayes, 1984) ใน sunflower moth (*Cochylis hospes*) พบว่า ช่วงแสง 9 ชั่วโมงเป็นตัวกระตุ้นให้เกิดระยะไดอะพอสแต่ถ้าเพิ่มช่วงแสงเป็น 15 ชั่วโมงแล้ว กลับไปยับยั้งระยะไดอะพอส เมื่อทดลองผลของอุณหภูมิร่วมด้วย พบว่า ในช่วงแสง 15 ชั่วโมง-แสง: 9 ชั่วโมง-มืด หนอนที่เลี้ยงในอุณหภูมิ 28 องศาเซลเซียส จะไม่เกิดไดอะพอส แต่ถ้าย้ายไปที่ 20 องศาเซลเซียส หนอนสามารถเกิดไดอะพอสได้ถึง 96.6% ในทางกลับกัน หากเปลี่ยนช่วงแสงเป็น 9 ชั่วโมง-แสง: 15 ชั่วโมง-มืด มีผลทำให้หนอนที่เลี้ยงในอุณหภูมิ 20 22 และ 25 องศาเซลเซียส สามารถเกิดไดอะพอสได้ 100% ขณะที่ใน 28 องศาเซลเซียส เกิดไดอะพอสได้เพียง 30% (Barker, 1992) เช่นเดียวกับงานของ Eizaguirre และคณะ (1994) ที่ศึกษาผลของช่วงแสง ช่วงอุณหภูมิและขั้นอินสตาร์ที่ไวต่อการชักนำให้เกิดไดอะพอสใน *Sesamia nonagrioides* พบว่า เมื่อเลี้ยงในสภาพ 30 องศาเซลเซียส -13 ชั่วโมง(แสง): 18 องศาเซลเซียส -11 ชั่วโมง (มืด) เกิดการชักนำเข้าสู่ลาร์วาลไดอะพอสได้ถึง 50% ในขณะที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส หนอนไม่เกิดไดอะพอส และช่วงแสงมีความไวต่อการชักนำให้เกิดไดอะพอสในตัวหนอนขั้นอินสตาร์ที่ 1 และ 2 มากที่สุด ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงช่วงแสงและอุณหภูมิจึงเป็นปัจจัยสิ่งแวดล้อม

ที่สำคัญต่อการชักนำให้เกิดไดอะพอส หรือปัจจัยทางด้านความชื้นหรือแม้แต่อาหารก็เป็นสาเหตุที่ทำให้แมลงบางชนิดเข้าสู่ระยะไดอะพอสได้เช่นกัน

ส่วนระยะเวลาของการเกิดไดอะพอสนั้นมีความแตกต่างกัน โดยขึ้นอยู่กับการเปลี่ยนแปลงฤดูกาลในสภาพแวดล้อมและการเจริญขึ้นของไดอะพอส (diapause development) ของแมลงชนิดนั้นๆ ถึงแม้ว่าช่วงที่แมลงเข้าสู่ไดอะพอส การเจริญตามปกติจะหยุดนิ่งก็ตามแต่กระบวนการทางสรีรวิทยาภายในต้องมีการดำเนินไป เพราะทันทีที่แมลงสิ้นสุดระยะไดอะพอส สมองจะทำงานทันที จึงแสดงให้เห็นว่ากระบวนการทางสรีรวิทยาภายในต้องเสร็จสมบูรณ์ก่อนหน้านั้น ปัจจัยของการยับยั้งไดอะพอสนั้น พบว่าสภาพแวดล้อมทั้งหลายที่กล่าวมาก็เป็นสาเหตุที่ทำให้ไดอะพอสสิ้นสุดได้เช่นกัน ใน zygaenid moth (*Elcysma westwoodii*) พบว่าความยาวนานของไดอะพอสขึ้นอยู่กับช่วงแสง เช่น ถ้าจำนวนชั่วโมงของช่วงแสงเพิ่มขึ้นมีผลทำให้ระยะไดอะพอสยาวนานขึ้น (Ishii and Johki , 1977) ซึ่งก็สอดคล้องกับงานของ Gomi และ Takeda (1992) ที่ทดลองใช้การตอบสนองต่อช่วงแสงต่อการสิ้นสุดระยะพรีปิวปัลไดอะพอสใน zygaenid moth เช่นกัน พบว่าช่วงแสงยาว (16 ชั่วโมง-แสง: 8 ชั่วโมง-มืด) มีผลทำให้การเจริญของไดอะพอสดำเนินไปด้วยดีแต่หากนำหนอนเลี้ยงไว้ในที่ช่วงยาวแล้วต่อด้วยช่วงแสงสั้น (12 ชั่วโมง-แสง: 12 ชั่วโมง-มืด) จะเกิดการเจริญต่อระยะไดอะพอสต่อโดยการลอกคราบกลายเป็นตัวเต็มวัยได้ แต่จากปัจจัยควบคุมทั้งหลายที่กล่าวมา ควรมีการพิจารณาถึงกลไกของระบบฮอร์โมนร่วมด้วยเพราะสภาพแวดล้อมจะมีผลต่อระบบประสาทและเซลล์นิวโรซีครีทอรีโดยตรง

บทบาทของฮอร์โมนต่อการควบคุมระยะไดอะพอส

ดังที่กล่าวมาแล้วข้างต้นจะเห็นว่า ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมซึ่งถือเป็นปัจจัยภายนอกนั้นสามารถชักนำหรือทำให้ระยะไดอะพอสสิ้นสุดลงได้ โดยไปมีผลต่อปัจจัยภายใน นั่นคือ ระบบประสาทและฮอร์โมนทำให้เกิดสภาวะการณ์หนึ่ง ส่งผลให้แมลงในระยะนั้นเข้าสู่ไดอะพอส การศึกษากลไกของไดอะพอสนั้นได้มีผู้ศึกษาเสนอเป็นทฤษฎีไว้หลายทฤษฎี โดยทฤษฎีที่เกี่ยวกับการควบคุมด้วยระบบออร์โมนนั้น เป็นที่ยอมรับกันมากที่สุด เสาวภา (2536) กล่าวว่า ไดอะพอสไม่ใช่ผลลัพธ์ของการขาดฮอร์โมนเมตามอร์ฟอซิส แต่เป็นกลไกการทำงานของของฮอร์โมนสามารถแบ่งได้เป็น 3 รูปแบบ ดังนี้

1) ไดอะพอสที่เกิดจากการขาด PTTH และฮอร์โมนเอกไดโซน พบได้ในกรณีของลาร์วาลและปิวปัลไดอะพอส ซึ่งเป็นแบบที่พบมากที่สุด

2) ไดอะพอสที่เกิดจากการขาด PTTH และฮอร์โมนจูวีไนส์ จะเกิดกับอะดัลท์ไดอะพอส

3) ไดอะพอสที่เกิดจากการได้รับฮอร์โมนไดอะพอส (diapause hormone : DH) ที่ผลิตโดยปมประสาทซับอีโซพาเจียล (subesophageal ganglion) ของตัวเมียไปมีผลต่อการเจริญของไข่เกิดเป็นเอมบริโอไดอะพอส

ส่วนมากลาร์วาลไดอะพอสของพวก Lepidoptera จะเกิดในขั้นอินสตาร์สุดท้ายมากที่สุด (Tauber, 1986) สาเหตุหลักของการเข้าไดอะพอสในระยะนี้ก็คือ การยับยั้งการหลั่ง PTTH และฮอร์โมนเอกไดโซน (Tauber, 1986 ; Denlinger, 1986) เพราะ PTTH จากสมองถือเป็นสิ่งกระตุ้นหลักของต่อมโปรทอแรกซิกให้เกิดการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน นอกจากนี้ยังมีอีกหลายปัจจัยที่พบว่าสามารถกระตุ้นการผลิตและการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนจากต่อมโปรทอแรกซิก ได้แก่ สิ่งกระตุ้นจากระบบประสาทรูปแบบอื่น (Mala *et al.*, 1977 ; Richter and Gersch, 1983) สารบางอย่างในฮีโมลิมพ์ซึ่งถูกสร้างจากก้อนไขมัน (fat body) (Watson *et al.*,1985 ; Gray *et al.*, 1987) ระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ (Nijhout and Williams, 1974 ; Rountree *et al.*, 1987 ; Bollenbacher, 1988) หรือแม้แต่ระดับความเข้มข้นของฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิมพ์ของตัวมันเอง (Siew and Gilbert, 1971 ; Sakurai and Williams, 1989) เมื่อไม่มีฮอร์โมนเอกไดโซนหลั่งออกมา การลอกคราบจากระยะตัวหนอนไปเป็นดักแด้จึงไม่เกิดขึ้น ดังนั้นเราสามารถแบ่งสาเหตุของการเข้าไดอะพอสได้อีกว่าเกิดการยับยั้งการหลั่งPTTHที่สมองโดยตรงหรือ PTTH ไปกระตุ้นการทำงานของต่อมโปรทอแรกซิกแต่ไม่สำเร็จหรือเพราะต่อมโปรทอแรกซิกถูกยังยั้งโดยตัวมันเอง ต่อมามีการศึกษาถึงระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ที่สูงขึ้นว่าไปมีผลยับยั้งการหลั่ง PTTH

Denlinger (1986) กล่าวว่าระดับฮอร์โมนจูวีไนล์จะสูงขึ้นในช่วงเริ่มเข้าสู่ระยะไดอะพอส เริ่มลดลงในระดับปานกลางในช่วงที่ไดอะพอสยังคงดำเนินอยู่ และจะลดต่ำลงอย่างรวดเร็วในช่วงสิ้นสุดไดอะพอส มีการทดลองของ Yagi และ Fukaya (1974) กล่าวไว้ว่า ในระยะตัวหนอนที่ไม่ใช่ไดอะพอสของ C. *suppressalis* และ D. *grandiosella* สามารถถูกชักนำให้เข้าสู่ระยะที่เหมือนไดอะพอสได้ โดยการหยดฮอร์โมนจูวีไนล์ในช่วงต้นของขั้นอินสตาร์สุดท้าย และการทดลองของ Yin และ Chippendale (1976) ที่ได้สรุปว่าหากตัดต่อมคอร์พัสอัลเลตัมซึ่งเป็นแหล่งผลิตฮอร์โมนจูวีไนล์ในตัวหนอนระยะไดอะพอสออกไปจะทำให้หนอนเกิดการลอกคราบไปเป็นดักแด้ได้ แต่การลอกคราบของตัวหนอนที่ถูกตัดคอร์พัสอัลเลตัมออกนี้จะถูกยังยั้งได้โดยการให้ฮอร์โมนจูวีไนล์ ในทำนองเดียวกัน การหยดฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์แก่ระยะตัวหนอนขั้นอินสตาร์สุดท้ายของ M. *brassicae* จะสามารถช่วยป้องกันการเข้าสู่ระยะปิวปัลไดอะพอสในหนอนชนิดนี้ได้ (Hiruma, 1979) จากที่กล่าวมาได้แสดงให้เห็นว่า การเพิ่มขึ้นของระดับฮอร์โมนจูวีไนล์เป็นสาเหตุหลักของการเข้าไดอะพอส ในช่วงที่ไม่มีการหลั่ง PTTH จากสมองมากระตุ้นที่ต่อมโปรทอแรกซิกนั้น ถือว่าต่อมโปรทอแรกซิกอยู่ในช่วงพัก ไม่มีการสร้างฮอร์โมน นอกจากนั้นได้มีการศึกษาถึงโครงสร้างระดับเซลล์ของต่อมโปรทอแรกซิกในช่วงลาร์วาลไดอะพอสของ slug moth (*Monema flavescens*) ว่าตลอดระยะไดอะพอสต่อมโปรทอแรกซิกจะไม่มีการหลั่งสาร

นิวคลีไอมีขนาดเล็ก นิวเคลียสกลมแบนอยู่ชิดขอบเนื้อเยื่อ ตัวเซลล์กลมแบน มีขอบเขตไม่ชัดเจน ไม่พบกรานูลาร์เอนโดพลาสมิกแต่พบไรโบโซมอิสระจำนวนมาก แต่เมื่อระยะไดอะพอสใกล้สิ้นสุดลงต่อมโปรทอแรกซิกเริ่มทำงาน นิวเคลียสและเซลล์ต่าง ๆเพิ่มปริมาตรขึ้นโดยการเจริญขยายขนาดอะกรานูลาร์เอนโดพลาสมิกและพบไมโตคอนเดรียจำนวนมากแสดงให้เห็นว่าต่อมกำลังมีการทำงาน (Takeda, 1976)

นอกจากกลไกการทำงานของปัจจัยภายในร่างกายแมลงทำให้เกิดไดอะพอสแล้ว ปัจจัยภายนอกที่มีความสัมพันธ์กันซึ่งก็ได้แก่ สภาพแวดล้อมต่าง ๆกับระบบประสาทและฮอร์โมนภายในตัวแมลงนั้นมีผู้ทำการศึกษาเป็นจำนวนมาก Meola และ Adkisson (1977) ศึกษาระยะปิวปัลไดอะพอสของ bollworm (*Heliothis zea*) ซึ่งถูกควบคุมโดยอุณหภูมิ หากนำปิวปัลไดอะพอสไปไว้ในอุณหภูมิ 21 องศาเซลเซียส การสิ้นสุดระยะไดอะพอส (diapause termination) จะถูกยับยั้ง นั่นคือสมองจะไม่หลั่ง PTTH ทำให้ต่อมโปรทอแรกซิกไม่หลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน แต่หากมีการฉีดฮอร์โมนเอกไดโซนหรือฝังต่อมโปรทอแรกซิกลงไปจะทำให้มีการหลั่งของฮอร์โมนเอกไดโซน พัฒนาการต่าง ๆของตัวเต็มวัยก็จะเริ่มขึ้น ต่อมา Meola และ Gray (1984) ได้ศึกษาเพิ่มเติมในทำนองเดียวกัน สรุปไว้ว่าการควบคุมปิวปัลไดอะพอสโดยปัจจัยของอุณหภูมิในหนอนชนิดนี้นั้นต้องมีการทำงานที่สัมพันธ์กันระหว่างปัจจัยของสมองต่อการกระตุ้นต่อมโปรทอแรกซิกให้มีการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน ส่วน Sieber และ Benz (1980) กล่าวถึง เหตุการณ์ในระยะไดอะพอสของ colding moth (*Laspeyresia pomonella*) ว่า แบ่งออกได้ 4 ระยะ คือ 1) ในตัวหนอนชั้นอินสตาร์ต้น ๆ สภาพของช่วงแสงสั้นมีผลชักนำให้เกิดไดอะพอส 2) เมื่อระดับฮอร์โมนจูวีไนล์เพิ่มสูงขึ้นในช่วงต้นของระยะตัวหนอนชั้นอินสตาร์สุดท้ายเป็นผลทำให้ระยะไดอะพอสเริ่มต้นขึ้น 3) การทำงานของระบบประสาทและฮอร์โมนจะหยุดพักในช่วงเวลาของการเกิดไดอะพอส 4) เมื่อหยด 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนแก่ลาร์วาลไดอะพอส จะทำให้ระยะไดอะพอสนั้นสิ้นสุดลง

ดังที่กล่าวมาแล้วว่าการเกิดไดอะพอสนั้นเป็นผลลัพธ์ของการยังยั้งการหลั่ง PTTH ส่งผลให้ไม่มีการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนจากต่อมโปรทอแรกซิก ดังนั้นในการยังยั้งระยะไดอะพอสจึงทำได้โดยการให้ 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนหรือสารเคมีอื่น (Suzuki *et al.*, 1990)ที่มีฤทธิ์ไปกระตุ้นการหลั่ง PTTH ที่สมองหรือให้หลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนที่ต่อมโปรทอแรกซิก เพื่อที่หนอนจะสามารถเกิดกระบวนการลอกคราบเข้าสู่ระยะอื่นได้ต่อไป ซึ่งเมื่อใดที่การลอกคราบเกิดขึ้นย่อมแสดงว่าระยะไดอะพอสสิ้นสุดแล้ว (Denlinger, 1986) Peypelut และคณะ (1990) ได้รายงานว่า 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซน สามารถชักนำให้เกิดการเจริญของปุ่มปีก (wing disc) ขึ้นมาใหม่หลังจากพ้นระยะไดอะพอส ประมาณ 2-3 วัน ใน O. *nubilalis* และพบว่า หลังพ้นระยะไดอะพอส ระดับฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิมพ์จะสูงขึ้นก่อนการเจริญของปุ่มปีกอีกครั้ง ดังนั้นการที่ปุ่มปีกเริ่มมีการเจริญขึ้นมาใหม่ก็เนื่องจากการถูกชักนำโดยฮอร์โมนเอกไดโซน จากการศึกษาของ Gadenne และคณะ (1990) ที่ใช้ฮอร์โมนเอกไดโซน (5849) ในตัวหนอนของ

O. *nubilalis* ทั้งในระยะไดอะพอสและระยะที่ไม่ใช่ไดอะพอส พบว่า เมื่อให้ฮอร์โมนเอกไดโซนแก่หนอนที่ไม่ใช้ระยะไดอะพอสที่เข้าสู่ขั้นอินสตาร์สุดท้ายแล้ว 2 วัน หนอนจะสามารถลอกคราบเข้าสู่ระยะดักแด้ได้อย่างปกติ ในขณะที่ตัวหนอนระยะไดอะพอสต้องให้หลังจากนั้น 5-6 วันจึงสามารถลอกคราบเข้าสู่ระยะดักแด้ได้ สรุปได้ว่า ฮอร์โมนเอกไดโซน สามารถยับยั้งระยะไดอะพอสและชักนำให้ตัวหนอนเข้าสู่ระยะดักแด้ได้

ผลของฮอร์โมนจูวีไนล์ต่อการควบคุมระยะลาร์วาลไดอะพอส

จากการค้นพบฮอร์โมนจูวีไนล์ในแมลงเมื่อ 40 กว่าปีที่ผ่านมา ส่วนใหญ่บทบาทที่สำคัญของมันอยู่ในช่วงตัวเต็มวัย ในการเจริญหลังระยะเอมบริโอระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ช่วยคงสภาพระยะอิมแมทัวของแมลง และจะเริ่มลดลงไปเกือบจนหมดในช่วงที่ดักแด้ลอกคราบเป็นตัวเต็มวัย (Slama, 1995) เมื่อแมลงโตเต็มวัยต่อมคอร์พัส อัลเลตัมจึงมีการสร้างและหลั่งฮอร์โมนจูวีไนล์อีกครั้ง ฮอร์โมนจูวีไนล์ออกฤทธิ์ทำให้ระบบสืบพันธุ์ของทั้งเพศผู้และเพศเมียมีการเจริญพัฒนาจนถึงขั้นสามารถผสมพันธุ์ให้ลูกหลานสืบไปได้ (Novak, 1975) แต่ถ้าเป็นในระยะลาร์วาลไดอะพอสแล้วบทบาทของฮอร์โมนจูวีไนล์ส่วนใหญ่จึงเป็นการเริ่มและควบคุมไดอะพอสไว้ (Yin and Chippendale, 1973) นั่นคือถ้าระดับฮอร์โมนจูวีไนล์สูงขึ้นเมื่อใดจะมีผลไปยับยั้งการหลั่ง PTTH จากสมอง ทำให้ต่อมโปรทอแรกซิกไม่ได้รับการกระตุ้นจึงไม่มีการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซน Nijhout และ Williams (1974) ศึกษากลไกของฮอร์โมนจูวีไนล์ในตัวหนอนของ M. *sexta* พบว่าถ้าระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ลดลงจะส่งผลให้เกิดการหลั่ง PTTH ไปกระตุ้นให้มีการหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนออกมาทำให้ตัวหนอนเกิดการลอกคราบไปเป็นดักแด้ได้ ซึ่งการศึกษาครั้งนี้ก็ได้ผลเหมือนกันในหนอนของ M. *brassicae* (Hiruma *et al.*, 1978) และ Yagi และ Akaike (1976) ได้ข้อสรุปจากผลของฮอร์โมนจูวีไนล์ที่มีต่อลาร์วาลไดอะพอสของ european corn borer ว่า หากมีการตัด คอร์พัสอัลเลตัม ซึ่งเป็นแหล่งผลิตฮอร์โมนจูวีไนล์ออก ลาร์วาลไดอะพอสนั้นสามารถลอกคราบเข้าดักแด้ได้ ดังนั้นระยะไดอะพอส จึงถูกควบคุมโดยฮอร์โมนจูวีไนล์ ที่กล่าวมาส่วนใหญ่จะเห็นว่าฮอร์โมนจูวีไนล์ไปมีผลยับยั้ง PTTH ที่สมองโดยตรง แต่อย่างไรก็ตาม Sehnal และคณะ (1981) เสนอความคิดว่าการที่สมองถูกยับยั้งการทำงานนั้นเป็นผลจากฮอร์โมนจูวีไนล์ไปควบคุมระดับฮอร์โมนเอกไดโซน โดยอัตราการผลิตฮอร์โมนเอกไดโซนนั้นขึ้นอยู่กับความสมดุลย์ระหว่าง PTTH และ ฮอร์โมนจูวีไนล์ จึงเป็นไปได้ว่าฮอร์โมนจูวีไนล์อาจออกฤทธิ์กระตุ้นการทำงานของต่อมโปรทอแรกซิกขึ้นมาใหม่ก็เป็นได้ นอกจากนี้ระดับฮอร์โมนจูวีไนล์ที่แตกต่างกันยังสามารถใช้เป็นตัวบ่งชี้ได้ถึงการพบสารเมตาบอไรซ์ที่แตกต่างกันในระยะไดอะพอสได้อีกด้วย (Tauber, 1986)

ถ้าพิจารณาในแง่การใช้ฮอร์โมนตัวนี้เพื่อทำให้ระยะลาร์วาลไดอะพอสสิ้นสุดนั้นยังไม่เคยมีรายงานมาก่อน เพียงแต่มีการทดลองผสมฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์ลงในอาหารให้แก่ khapra beetle (*Trogoderma granarium*) พบว่า ฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์จะช่วยเสริมฤทธิ์การทำงานของ 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนในการยับยั้งลาร์วาลไดอะพอส (Bhatnagar and Thomas, 1976) จึงเป็นไปได้ว่าฮอร์โมนจูวีไนล์อาจมีบทบาทในการสิ้นสุดระยะไดอะพอสในด้วงชนิดนี้ก็เป็นได้ เช่นเดียวกับในหนอนเยื่อไผ่กลับพบว่าฮอร์โมนจูวีไนล์สามารถชักนำให้หนอนเข้าดักแด้ได้โดยตรง โดยการหยดฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์ลงบนตัวหนอน (Singtripop *et al.* submitted) นับเป็นการค้นพบครั้งแรกของการใช้ฮอร์โมนจูวีไนล์ในการทำให้ระยะไดอะพอสของแมลงสิ้นสุดลง แต่กลไกการทำงานภายในยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดอาจมีความเกี่ยวข้องกับกลไก switchover ของต่อมโปรทอแรกซิก โดย Sakurai (1990) ได้รายงานว่า การหยดฮอร์โมนจูวีไนล์แก่ตัวหนอนของ M. *sexta* ในระยะ wandering ที่ใช้เชือกผูกบริเวณ head capsule กับโปรทอแรกซ์ (prothorax) นั้น ทำให้ต่อมโปรทอแรกซิกสามารถหลั่งฮอร์โมนเอกไดโซนออกมาได้มากกว่ากลุ่มควบคุมแสดงว่า ต่อมโปรทอแรกซิกสามารถตอบสนองต่อการกระตุ้นของฮอร์โมนจูวีไนล์ได้โดยตรงโดยไม่ต้องอาศัยการกระตุ้นจาก PTTH ตามที่เคยศึกษากันมา

ชนิดโปรตีนสะสมในฮีโมลิมพ์ (Storage Protein in Hemolymph)

ฮีโมลิมพ์เป็นตัวกลางที่เป็นของเหลวทำหน้าที่ขนถ่ายสารอาหารและของเสียจากกระบวนการเมตาบอลิซึมเพียงแหล่งเดียวในร่ายกายของแมลง ในฮีโมลิมพ์จะประกอบไปด้วยเม็ดเลือด เกลือ โปรตีน กรดอะมิโน และน้ำ ระบบเลือดของแมลงเป็นระบบที่ไม่มีท่อให้เลือดไหลผ่านจึงเป็นระบบหมุนเวียนเลือดแบบเปิด (open circular system) โดยของเหลวจะไหลเวียนผ่านช่องว่างลำตัวไปตามส่วนต่าง ๆของร่างกาย (Firling, 1977) ส่วนองค์ประกอบทางเคมีจะมีความแตกต่างกันโดยขึ้นอยู่กับสปีชีส์ของแมลงและระบบการเจริญที่แตกต่างกันด้วย (Florkin and Jeuniaux, 1974)

ปริมาณโปรตีนที่สะสมในฮีโมลิมพ์ พบว่ามีความผันแปรไปตามชนิดของแมลง เพศ และช่วงการเจริญของลาร์วาในแมลงหลายชนิด (Chen, 1971) de Bianchi และ Terra (1976) ศึกษาโปรตีนในฮีโมลิมพ์ของ *Rhynchosciara americana* ในระยะการเจริญเติบต่าง ๆโดยใช้อะคริละไมด์เจลอิเลคโตรโฟเรซิสในการวิเคราะห์ พบว่า ระยะตัวหนอนที่แมทัว มี 14 protein fractions เป็นพวก lipoprotein และ glycoprotein ในระยะที่หนอนมีการสร้างเส้นใย พบว่า protein fraction ที่มีค่า Migration ratio (Rm) เท่ากับ 0.25 ซึ่งลดลงอย่างเห็นได้ชัด คาดว่า protein fraction นี้จะถูกใช้ในการสร้าง cocoon ระหว่างการสร้างเส้นใย เพราะมีการศึกษาก่อนหน้านี้ได้เสนอว่า โปรตีนในฮีโมลิมพ์เป็น precursors ที่สำคัญของโปรตีนใน cocoon และพบว่า

protein fraction ในต่อมน้ำลายมีความคล้ายคลึงกับ protein fractions ในฮีโมลิมพ์ที่มีค่า Rm เท่ากับ 0.25 Firling (1977) ได้สังเกตการเปลี่ยนแปลงของโปรตีนในตัวหนอนระยะอินสตาร์ที่ 4 ของ *Chironomus tentans* พบว่า ปริมาณของโปรตีนจะค่อย ๆเพิ่มขึ้นจากช่วงต้นจนสูงสุดในช่วงท้ายของขั้นอินสตาร์ที่ 4 แต่พอถึงระยะดักแด้ ปริมาณโปรตีนจะลดลง

โปรตีนสะสมมีด้วยกันหลายชนิด เช่น arylphorins เป็นเฮกซาเมอร์ โปรตีน (hexameric protein) ขนาดใหญ่ น้ำหนักโมเลกุลประมาณ 500,000 ดาลตัน ส่วนมากประกอบด้วย aromatic amino acid ชนิด phenylalanine และ tyrosine (Riddiford and Law, 1983) ในกลุ่ม Lepidoptera จะพบการสังเคราะห์ arylphorins ในตัวหนอนขั้นอินสตาร์สุดท้าย โดยระดับการแสดงออกของโปรตีนชนิดนี้ขึ้นอยู่กับปริมาณสารอาหารในร่างกายแมลง (Tojo *et al.*, 1981) อีกชนิดหนึ่งคือ female-specific proteins (FSP) ส่วนมากประกอบด้วย methionine และพบเด่นในเพศเมีย (Ryan *et al.*, 1985) ส่วนการสังเคราะห์ FSP นั้นมีความแตกต่างกันใน Lepidopterans หลายชนิด เช่น ในหนอนไหมสามารถพบได้ทั้งในของทั้งเพศผู้และเมีย แต่เมื่อเข้าสู่ขั้นอินสตาร์สุดท้ายแล้วกลับพบเฉพาะในเพศเมียเท่านั้น (Tojo *et al.*, 1980) แต่ใน M. *sexta* พบว่ามีการสังเคราะห์ FSP ในขั้นอินสตาร์สุดท้ายเท่านั้น โดยพบในช่วงวันที่ 2 ของเพศเมียก่อนต่อจากนั้น จึงพบในเพศผู้จนถึงระยะ wandering (Ryan *et al.*, 1985)

Mine และคณะ (1983) ศึกษาการแสดงออกของ storage protein (SP-1) ในหนอนไหมทั้งสองเพศ โดย Tojo และคณะ (1980) รายงานว่า SP-1 เป็น FSP ในระยะตัวหนอนของหนอนไหมนั่นเอง พบว่า การสังเคราะห์ SP-1 สามารถพบได้ในฮีโมลิมพ์ของทั้ง 2 เพศจนถึงระยะตัวหนอนขั้นอินสตาร์ที่ 4 แต่พอเข้าสู่ขั้นอินสตาร์สุดท้าย ปริมาณ SP-1 ในฮีโมลิมพ์ของเพศเมียเพิ่มสูงขึ้นอย่างมาก แต่ในเพศผู้กลับลดลงอย่างชัดเจน ส่วน Webb และ Riddiford (1988) ได้ศึกษาถึงการสังเคราะห์และการสะสมโปรตีน arylphorins และ FSP ในระยะตัวหนอน ของ M. *sexta* ได้ผลว่า พบการสังเคราะห์ของ arylphorins ได้ทั้งสองเพศแต่จะหยุดสังเคราะห์เมื่อเข้าสู่ช่วงการลอกคราบ ช่วงอดอาหารและระยะ wandering และหลังจากนั้นจะกลับมาสังเคราะห์ได้ใหม่หลังจากเริ่มกินอาหารแล้วภายใน 24 ชั่วโมง ส่วนการสังเคราะห์ FSP จะเกิดขึ้นในวันที่ 2 ของขั้นอินสตาร์สุดท้ายของเพศเมียก่อน จากนั้นจึงพบในเพศผู้ในระยะ wandering และมีการสังเคราะห์ต่อไปเรื่อย ๆจนเข้าสู่ระยะ prepupa

การสังเคราะห์โปรตีนโดยทั่วไปเกิดขึ้นในก้อนไขมันในตัวหนอนขั้นอินสตาร์สุดท้าย จากนั้นถูกหลั่งเข้าสู่ฮีโมลิมพ์ในช่วงก่อนเข้าสู่ระยะดักแด้เล็กน้อย ปริมาณโปรตีนสะสมจะถูกดึงกลับเข้าไปสะสมที่ก้อนไขมันอีกครั้งในรูปของโปรตีนกรานูลาร์ เพื่อรอนำไปใช้ในการสังเคราะห์เนื้อเยื่อโครงสร้างของตัวเต็มวัยในระยะต่อไป (Levenbook, 1985) Mine และคณะ (1983) กล่าวว่า ในการสังเคราะห์โปรตีน SP-1 ใน M. *sexta* สามารถใช้ระดับของ fat body mRNA เป็นตัวบ่งถึงการเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของ SP-1 ในฮีโมลิมพ์ของช่วงพัฒนาการในแต่ละ

เพศได้ จะสังเกตได้ว่า กลไกการสังเคราะห์โปรตีนมีความสัมพันธ์กับการเกิดเมตามอร์ฟอซิส ซึ่งเมตามอร์ฟอซิสนั้นมีความเกี่ยวข้องกับระบบประสาทและฮอร์โมนโดยตรง จึงเป็นไปได้ว่า กลไกของระบบประสาทและฮอร์โมนที่ควบคุมเมตามอร์ฟอซิสนั้นมีส่วนควบคุมกลไกการสังเคราะห์โปรตีนในร่างกายแมลงด้วยเช่นกัน มีการทดลองหยด 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนแก่หนอนที่ผูกเชือกบริเวณ head capsule กับโปรทอแรกซ์ พบว่า การสังเคราะห์ FSP ถูกยับยั้งตลอดระยะ prepupa จึงสรุปได้ว่า การสังเคราะห์ FSP นั้นถูกควบคุมโดยระดับฮอร์โมนเอกไดโซนที่เพิ่มสูงขึ้น (Webb and Riddiford, 1988)

โปรตีนสะสมที่สำคัญอีกชนิดหนึ่งคือ vitellogenin (Vg) เป็นโปรตีนหลักของไข่แดง ถูกสังเคราะห์ขึ้นในช่วงที่ใกล้เป็นตัวเต็มวัย เช่น ในหนอนไหม H. *cecropia* จะพบในระยะ prepupa (Pan, 1977) แต่ใน B. *mori* จะเริ่มสังเคราะห์ในช่วงต้นของระยะดักแด้ (Tsuchida *et al.*, 1987) ส่วนใน corn earworm (*Helicoverpa zea*) จะพบในระยะของตัวเต็มวัยแล้วเท่านั้น (Satyanarayana *et al.*, 1992)

กล่าวกันว่า การผลิต Vg นี้ ถูกควบคุมโดยฮอร์โมนจูวีไนล์ (Engelmann, 1983) Hiremath และ Jones (1992) ทดลองหยดฮอร์โมนจูวีไนล์สังเคราะห์ (methoprene) แก่ตัวหนอนของ H. *zea* พบว่า การผลิต Vg ถูกยับยั้ง แต่ใน L. *dispar* กลับพบว่า ปริมาณฮอร์โมนจูวีไนล์ที่ต่ำหรือลดระดับลงจะเป็นสิ่งจำเป็นสำหรับการกระตุ้นให้มีการสะสม Vg แต่มีการทดลองของ Cusson และคณะ (1993) รายงานว่า จะไม่พบการสังเคราะห์ Vg ใน armyworm moth (*Pseudaletia unipuncta*) ที่ผูกเชือกบริเวณ head capsule กับโปรทอแรกซ์แก่ผีเสื้อเพศเมียในทันทีที่ออกเป็นตัวเต็มวัย แต่หากมีการหยดฮอร์โมนจูวีไนล์แก่ตัวเต็มวัยนี้ พบว่า ฮอร์โมนสามารถกระตุ้นให้เกิดการสังเคราะห์ Vg ขึ้นมาได้ โดยจะสังเคราะห์ได้มากน้อยเพียงใดก็ขึ้นกับความเข้มข้นของฮอร์โมนจูวีไนล์ด้วย ส่วนฮอร์โมนเอกไดโซนนั้น พบว่า มีผลควบคุมการสังเคราะห์ Vg ด้วยเช่นกัน เช่น Tsuchida และคณะ (1987) พบว่า การสังเคราะห์ Vg ในหนอนไหมจะเริ่มขึ้นภายใน 2-3 วันหลังจากเข้าสู่ระยะดักแด้ซึ่งเกิดขึ้นพร้อมกับระดับฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิมพ์สูงขึ้น และเมื่อทดลองฉีด 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนแก่ดักแด้ที่ตัดสมองออก จะสามารถกระตุ้นให้มีการผลิต Vg ขึ้นได้ ในทางกลับกัน หากฉีด 20-ไฮดรอกซีเอกไดโซนแก่ P. *interpunctella* แล้วจะมีผลไปยับยั้งการสังเคราะห์ Vg ซึ่งการสังเคราะห์ Vg ในแมลงชนิดนี้นั้นจะเกิดขึ้นในช่วง pharate adult ควบคู่ไปกับระดับฮอร์โมนเอกไดโซนในฮีโมลิมพ์ที่ลดลง (Shirk *et al.*, 1990) จากการทดลองที่ได้กล่าวมา ถึงแม้ฮอร์โมนจะมีบทบาทสำคัญในการควบคุมการผลิตโปรตีนก็ตาม แต่ปัจจัยหลักของการพบหรือไม่พบโปรตีนชนิดนั้น ๆก็ขึ้นอยู่กับสปีชีส์และระยะการเจริญต่าง ๆของแมลงเป็นสำคัญ (Beament *et al.*, 1966)