

โครโมโซม: สัญญาณเบื้องต้นในการกำหนดเพศแมลง Chromosomes: Primary Signals of Insect Sex Determination

ธนเสฏฐ์ ทองใสเกลี้ยง
Thanaset Thongsaiklaing

บทคัดย่อ

การกำหนดเพศในแมลงมีความหลากหลายสูงมาก ในบทความนี้จะกล่าวถึงกระบวนการกำหนดเพศขั้นต้นที่ทำให้แมลงพัฒนาเป็นเพศผู้และเพศเมีย มีหลายรูปแบบส่วนมากเกิดจากการมีโครโมโซมเพศที่แตกต่างกัน ในแมลงที่เพศผู้โครโมโซมเพศสองแท่งไม่เหมือนกัน แต่ในเพศเมียมีโครโมโซมเพศสองแท่งเหมือนกัน เรียกรูปแบบโครโมโซมเพศแบบนี้ว่า Male heterogametic sex แต่ถ้าโครโมโซมเพศของเพศเมียแตกต่างกัน ส่วนในเพศผู้โครโมโซมเพศเหมือนกัน จะเรียกโครโมโซมเพศแบบนี้ว่า Female heterogametic sex แมลงบางชนิดแม้เพศผู้กับเพศเมียจะมีโครโมโซมเพศแตกต่างกัน แต่การกำหนดเพศกับขึ้นอยู่กับอัตราส่วนระหว่างจำนวนโครโมโซม X กับจำนวนชุดของโครโมโซมร่างกาย เรียกการกำหนดเพศแบบนี้ว่า Genetic balance ในแมลงส่วนใหญ่ของอันดับ Hymenoptera เพศผู้กับเพศเมียมีจำนวนชุดของโครโมโซมแตกต่างกัน เรียกว่า Haplodiploidy โดยเพศเมียมีโครโมโซม 2 ชุด (diploid, 2n) ส่วนเพศผู้มีโครโมโซมเพียงชุดเดียว (haploid, n) พัฒนามาจากไข่ที่ไม่ได้รับการผสม นอกจากนี้ในแมลงหายากบางชนิดเพศเมียสามารถให้กำเนิดลูก จากไข่ที่ไม่ได้รับการผสม และลูกทั้งหมดจะเป็นเพศเมียที่มีโครโมโซมเป็น diploid (2n) เรียกแบบนี้ว่า Thelytokous parthenogenesis เกิดจากกระบวนการทางเซลล์ และอิทธิพลของแบคทีเรีย Wolbachia

คำสำคัญ: โครโมโซม สัญญาณเบื้องต้น การกำหนดเพศ แมลง

ห้องปฏิบัติการเทคโนโลยีชีวภาพและอนุชีววิทยา กลุ่มสัตวศาสตร์ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยนราธิวาสราชนครินทร์
Biotechnology and Molecular Biology Laboratory (BMBL), Division of Animal Science, Faculty of Agriculture
Princess of Naradhiwas University
Corresponding author: thanasetfdr@gmail.com

Abstract

Sex determination of insects is really high diversity. Here, only primary signals for determining insects developing into females and males are addressed. The primary signals are also diverse mechanisms. Most mechanisms are depended on the difference in sex chromosomes. Male heterogametic sex refers to insects with heterogametic sex chromosomes in males whereas females have homogametic sex chromosomes. On the contrary, in female heterogametic sex, females enclose heterogametic sex chromosomes whereas males comprise homogametic sex chromosomes. In some species, even if their sex chromosomes are male heterogametic sex but their sex is determined by the ratio between the number of X chromosome and the set of autosome, called genetic balance. In most of Hymenopteran insects, male and female insects harbor different chromosome set, called haplodiploidy. Female insects have two sets of chromosomes (diploid, $2n$) while male insects contain only one set of chromosomes (haploid, n), developing from unfertilized eggs. This sex determination is called haplodiploidy. Moreover, some rare insects can produce offspring from unfertilized eggs and all offspring are diploid ($2n$) females, called thelytokous parthenogenesis, caused by cytogenetic mechanism and the influence of Wolbachia bacteria.

Keyword: Chromosome, Primary signal, Sex determination, Insect

บทนำ (Introduction)

แมลงเป็นกลุ่มสิ่งมีชีวิตชั้นสูงที่มีจำนวนมากที่สุด มีความหลากหลายในจำนวนชนิดมากที่สุด การกำหนดเพศในแมลงก็มีความหลากหลายมากเช่นกัน ส่วนใหญ่แมลงแต่ละชนิดมีสองเพศคือ เพศผู้กับเพศเมีย จากการศึกษาการกำหนดเพศในแมลงหลากหลายชนิดพบว่า กระบวนการกำหนดเพศจะแบ่งเป็นสองขั้นตอนใหญ่ๆ ขั้นตอนแรก (Primary signals) ส่วนใหญ่จะเกี่ยวข้องกับโครโมโซมเพศ ที่แตกต่างกันระหว่างเพศ (Kaiser & Bachtrog 2010; Blackmon et al., 2017) ขั้นตอนต่อมาจะเป็นการศึกษาในระดับโมเลกุล ในบทความนี้จะกล่าวถึงเฉพาะกระบวนการกำหนดเพศขั้นแรกเท่านั้น

การกำหนดเพศด้วยความแตกต่างของโครโมโซมเพศ

สิ่งมีชีวิตพวกยูแคริโอตส่วนใหญ่รวมทั้งแมลงจะมีโครโมโซมเป็นเลขคู่ โดยโครโมโซมจะเหมือนกันเป็นคู่ ๆ ยกเว้นโครโมโซมเพศ โดยในเพศผู้กับเพศเมียจะมีโครโมโซมร่างกาย (autosome) เหมือนกัน แต่มีโครโมโซมเพศแตกต่างกัน สามารถแบ่งออกได้เป็น 2 กลุ่ม ดังนี้

1. **Male heterogametic sex** รูปแบบนี้เพศผู้จะมีโครโมโซมเพศแตกต่างกัน ส่วนเพศเมียจะมีโครโมโซมเพศเหมือนกัน ในรูปแบบนี้โครโมโซมเพศจะใช้ X และ Y แทนโครโมโซมเพศ รูปแบบโครโมโซมเพศแบบนี้ มี 3 แบบ คือ

1.1 แบบ XX – XY เพศเมียมีโครโมโซมเพศเป็น XX ส่วนเพศผู้มีโครโมโซมเพศเป็น XY โครโมโซมเพศแบบนี้พบในแมลงหลายชนิด เช่น แมลงในอันดับ Diptera ได้แก่ แมลงวัน แมลงวันทอง ยุง (*Anopheles indefinites*) (Figure 1) (Intarajaroensak, 1981) แมลงบางชนิดในอันดับ Hemiptera เช่น มวน แมลงดานา (*Lethocerus indicus*) โครโมโซมเพศของแมลงดานาในประเทศไทยจะแตกต่างจากแมลงดานาของแถบอเมริกา คือโครโมโซมเพศจะเกิดการเชื่อมต่อกับโครโมโซมร่างกายคู่หนึ่ง เรียกโครโมโซมเพศแบบนี้ว่า neo-XX ในเพศเมีย และเรียกโครโมโซมเพศผู้ว่า neo-XY (Wisorum et al., 2013) (Figure 2)

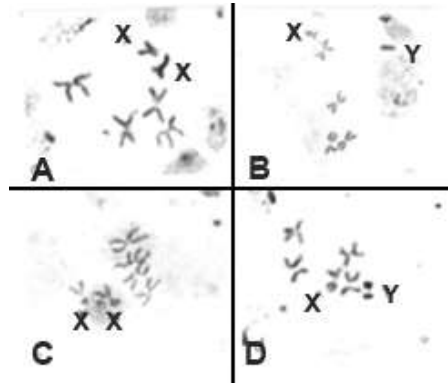


Figure 1 Chromosome of mosquito (A-B) Chromosome of *A. indefinites* (2n = 6) (A) Female chromosome (2n = 4A + XX) (B) Male chromosome (2n = 4A + XY) (C-D) Chromosome of *A. vagans* (2n = 6) (C) Female chromosome (2n = 4A + XX) (D) Male chromosome (2n = 4A + XY)
Source: Intarajaroensak (1981)

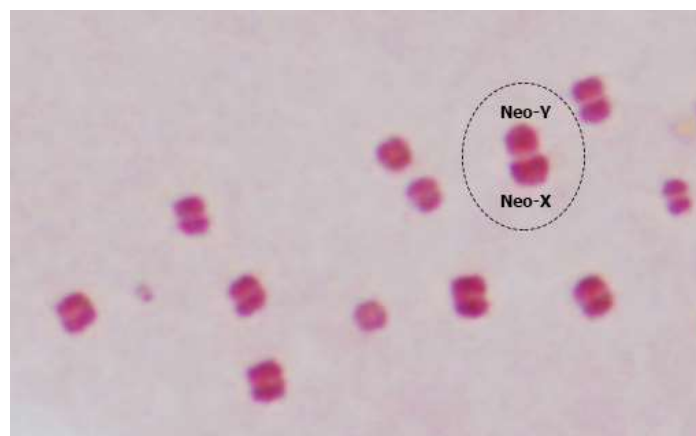


Figure 2 Male chromosome of *L. indicus* in bivalent metaphase 1, neo-X chromosome and neo-Y chromosome (circle)

Source: Wisorum et al. (2013)

1.2 แบบ XX–XO โครโมโซมเพศแบบนี้ พบในแมลงอันดับ Hemiptera ได้แก่ มวนบางชนิด และแมลงในอันดับ Orthoptera ได้แก่ แมลงสาบ ตั๊กแตน จิ้งหรีด โดยเพศเมียมีโครโมโซมเพศเป็น XX ส่วนเพศผู้มีโครโมโซมเพศเป็น XO คือ มีโครโมโซม X เพียงแท่งเดียว ดังนั้นในแมลงเหล่านี้เพศผู้มีจำนวนโครโมโซมน้อยกว่าเพศเมีย 1 แท่งเช่น ตั๊กแตนกลุ่ม *Schistocerca* โดยเพศเมียมีโครโมโซม 2n = 24 เพศผู้มีโครโมโซม 2n = 23 (Husemann et al., 2022) ตัวอย่างเช่น ตั๊กแตนหนวดยักษ์ไฮโรไกลฟัส (*Hieroglyphus banian*) (Figure 3)



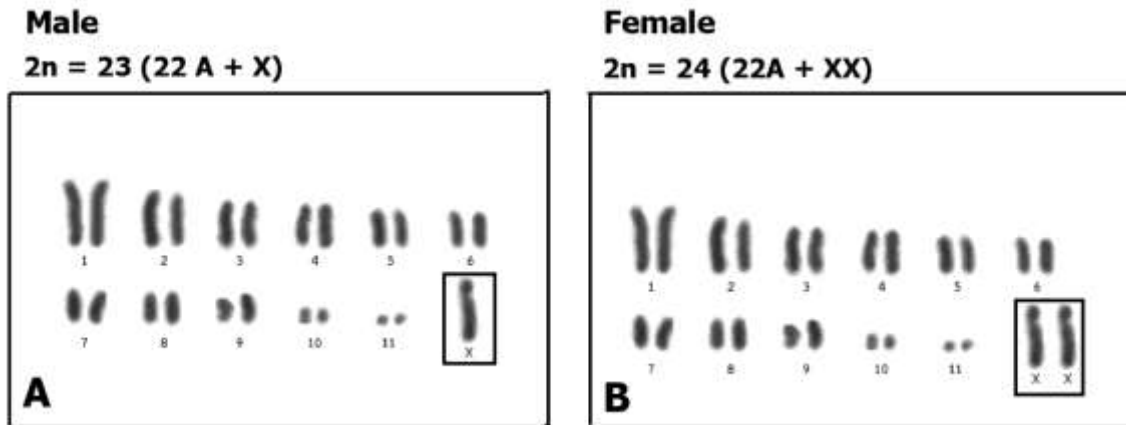


Figure 3 Karyotype of *H. banian* (A) Male karyotype ($2n = 23$) consist of 22 autosomes and 1 sex chromosome (X) (B) Female karyotype ($2n = 24$) consist of 22 autosomes and 2 sexes chromosomes (XX)

Source: Phimphan & Aiumsumang (2022)

1.3 แบบ ข Multiple sex chromosome (X_nX_n/X_nY , XX/XY_n , X_nX_n/X_nO , X_nY_n) โครโมโซมเพศแบบนี้ โครโมโซม X หรือ โครโมโซม Y มีมากกว่า 1 แห่ง พบในแมลงบางชนิดในอันดับ Hemiptera เช่น Assassin bug (*Fitchia spinulosa*) เพศเมียมีโครโมโซมเพศเป็น $X_1X_1X_2X_2$ ส่วนเพศผู้เป็น X_1X_2Y ในกลุ่มมวน Coreidae โครโมโซมในเพศเมียเป็น $X_1X_1X_2X_2$ ในเพศผู้เป็น X_1X_2O ใน *Cryptostemma pusillinum* โครโมโซมเพศเมียเป็น XX เพศผู้เป็น XY_1Y_2 และ ในอันดับ Orthoptera เช่น ตั๊กแตนตำข้าว ยุโรป (*Mantis religiosa siedleckii* (Linnaeus, 1758) เพศเมียมีโครโมโซมเพศเป็น $X_1X_1X_2X_2$ ในเพศผู้เป็น X_1X_2Y (Patawang & Tanomtong, 2019) (Figure 4)

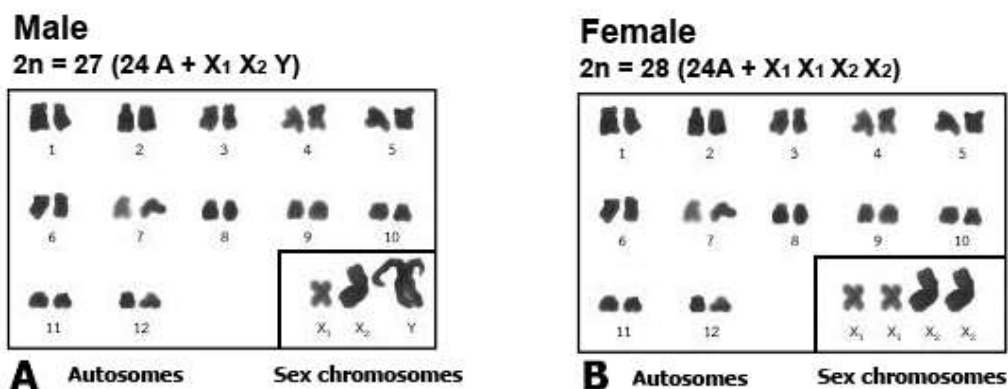


Figure 4 karyotype of *M. religiosa siedleckii* (A) Male chromosome ($2n = 27$) consist of 24 autosomes and 3 sex chromosomes (two X chromosome (X_1 , X_2) and Y chromosome) (B) Female karyotype ($2n = 28$) consist of 24 autosomes and 4 sex chromosomes ($X_1 X_1 X_2 X_2$)

Source: Patawang & Tanomtong (2019)



2. **Female heterogametic sex** รูปแบบนี้เพศเมียจะมีโครโมโซมเพศแตกต่างกัน ส่วนเพศผู้มีโครโมโซมเพศเหมือนกัน โดยใช้ Z แทนโครโมโซมเพศที่พบในทั้งสองเพศ และใช้ W แทนโครโมโซมเพศที่พบเฉพาะในเพศเมีย การกำหนดเพศรูปแบบนี้มี 3 แบบ ดังนี้

2.1 แบบ ZZ – ZW พบในแมลงอันดับ Lepidoptera ได้แก่ ไหม ผีเสื้อ เพศเมียมีโครโมโซมเพศเป็น ZW ส่วนเพศผู้มีโครโมโซมเพศเป็น ZZ

2.2 แบบ ZZ-ZO เพศผู้มีโครโมโซมเพศเป็น ZZ ส่วนเพศเมียมีโครโมโซมเพศ ZO การกำหนดเพศแบบนี้พบในแมลงอันดับ Lepidoptera เช่น ไหมป่า *Antheraea asama* และ แมลงอันดับ Trichoptera (Traut et al., 2008, Sahara et al., 2012)

2.3 แบบ multiple sex chromosome ($Z_1Z_1Z_2Z_2/W$ Z_1Z_2 , ZZ/W_1W_2Z) โครโมโซมเพศแบบนี้พบในแมลงอันดับ Lepidoptera บางชนิด ตัวอย่างเช่น *Samia cynthia* เพศเมียมีโครโมโซม $2n = 25$ ประกอบด้วยโครโมโซมร่างกาย 22 แท่ง และมีโครโมโซมเพศ W/Z_1Z_2 ส่วนเพศผู้มีโครโมโซม $2n = 26$ ประกอบด้วยโครโมโซมร่างกาย 22 แท่ง และมีโครโมโซมเพศ $Z_1Z_1Z_2Z_2$ ในแมลง *Orgyia thyellina* เพศเมียมีโครโมโซม $2n = 23$ ประกอบด้วยโครโมโซมร่างกาย 20 แท่ง โครโมโซมเพศ W_1W_2Z ส่วนเพศผู้มีโครโมโซม $2n = 22$ ประกอบด้วยโครโมโซมร่างกาย 20 แท่งและมีโครโมโซมเพศเป็น ZZ (Traut et al., 2008; Sahara et al., 2012)

การกำหนดเพศด้วยจำนวนชุดของโครโมโซม (Haplodiploidy)

ความแตกต่างของจำนวนชุดโครโมโซมทำให้เกิดเพศแตกต่างกันสามารถเกิดขึ้นได้ในหลายกรณี

1. เกิดจากเซลล์สืบพันธุ์ได้รับปฏิสนธิหรือไม่ โครโมโซมเพศแบบนี้พบในแมลงอันดับ Hymenoptera เช่น ผึ้ง ต่อ แตน มด แมลงในกลุ่มนี้ เพศเมียเกิดจากไข่ที่ได้รับการผสมกับสเปิร์ม ได้ไซโกตที่มีโครโมโซมเป็น 2 ชุด (diploid, $2n$) และพัฒนาเป็นเพศเมีย ส่วนเพศผู้มีโครโมโซมเพียงชุดเดียว (haploid, n) เกิดจากเซลล์สืบพันธุ์ไม่ได้รับการปฏิสนธิกับสเปิร์ม (Figure 5) ตัวอย่าง โครโมโซมของมดแดง (Figure 6)



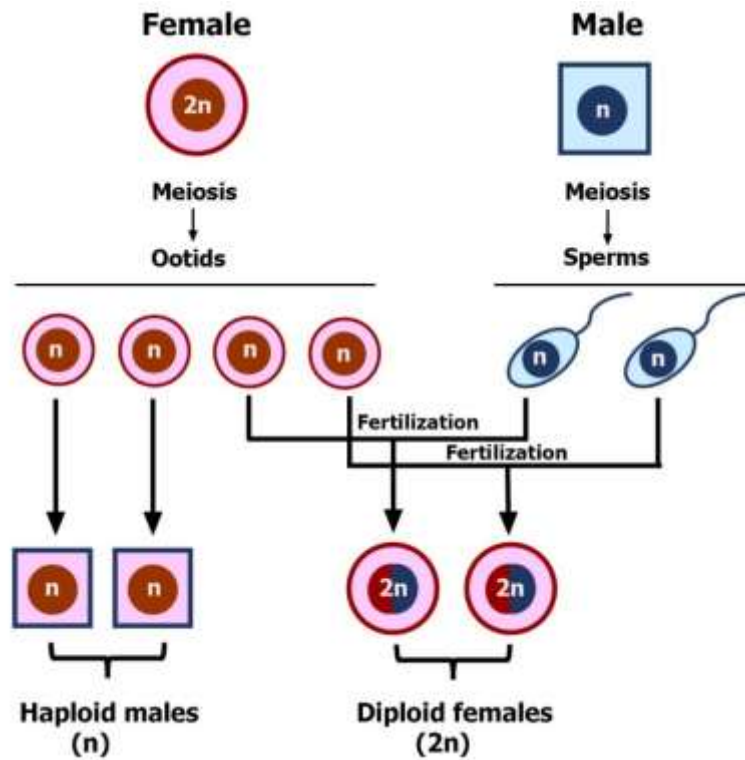


Figure 5 Sex determination of chromosome number (Haplodiploidy), In male develop from unfertilized egg (Haploid, n) and female develop from fertilized egg (Diploid, $2n$)

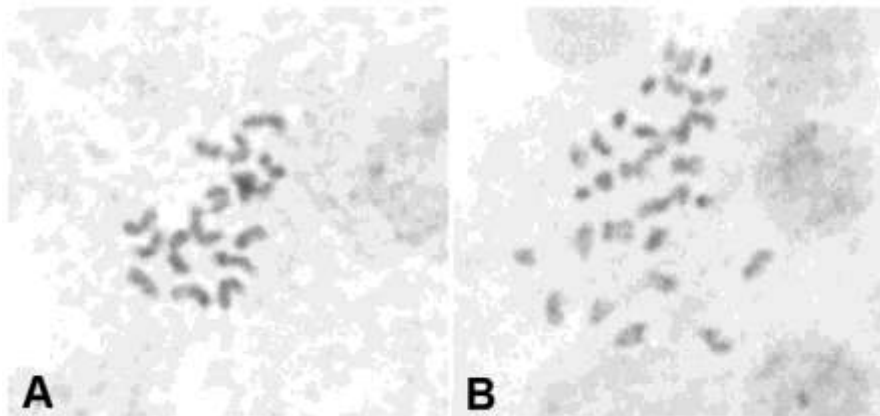


Figure 6 Chromosome of red ant (A) Male chromosome ($n = 16$) (B) Female chromosome ($2n=32$)



2. Paternal genome elimination (PGE) การกำหนดเพศที่แตกต่างกันเกิดจากการกำจัดโครโมโซมที่จากพ่อทิ้งไปทั้งหมดหรือโครโมโซมที่มาจากพ่อทั้งหมดเกิดการหดตัวเป็น เฮเทโรโครมาทิน (Heterochromatin) ไม่สามารถทำหน้าที่ได้ เรียกว่าวิธีการแบบนี้ว่า Paternal genome elimination การกำหนดเพศแบบนี้ พบในแมลงกลุ่ม coccids (scale insects) เช่น เพลี้ยแป้ง เพลี้ยหอย จัดอยู่ในอันดับย่อย Homoptera ของอันดับ Hemiptera ส่วนใหญ่โครโมโซมเพศในแมลงกลุ่มนี้เป็นแบบ XX-XO ในแมลงกลุ่ม เพลี้ยแป้ง (Lecanoid) เช่น *Planococcus citri*, *Pseudococcus nipae*, แมลงครั่ง (lac insect, *Kerria lacca*) เมื่อเกิดการปฏิสนธิระหว่างไข่กับสเปิร์มแล้ว ไซโกตได้รับโครโมโซมมาจากพ่อและแม่ ถ้าโครโมโซมที่ได้รับมาจากพ่อเป็นยูโครโมติน (Euchromatin) ทั้งหมด นั่นคือโครโมโซมทั้งหมดสามารถทำงานได้ ไซโกตจะเจริญไปเป็นเพศเมีย แต่ถ้าโครโมโซมที่มาจากพ่อทั้งหมดเกิดการหดตัวไม่ทำงานกลายเป็นเฮเทโรโครมาทิน จะทำให้ไซโกตนี้จะเจริญไปเป็นเพศผู้ ดังนั้นในเพศเมียจะมีโครโมโซมที่ทำงานได้ 2 ชุด ส่วนในเพศผู้แม้จะมีจำนวนโครโมโซม 2 ชุด แต่มีโครโมโซมที่ทำงานได้เพียงชุดเดียว (Figure 7) ตัวอย่าง โครโมโซมของเพลี้ยแป้ง มะเขือ (Figure 8) ส่วนในแมลงพวกเพลี้ยหอย (Diaspidiod coccids) แม้การกำหนดเพศเป็นแบบ Haplodiploidy เมื่อเกิดการปฏิสนธิได้ไซโกต ถ้าโครโมโซมที่ได้รับมาจากพ่อและแม่ สามารถทำงานได้ทั้งหมด จะทำให้ไซโกตนี้พัฒนาเป็นเพศเมีย ขณะที่ในตัวอ่อนที่จะพัฒนาไปเป็นเพศผู้ โครโมโซมที่ได้รับมาจากพ่อ (Paternal genome) จะถูกกำจัดทิ้งไปทั้งหมด ส่วนโครโมโซมที่มาจากแม่ทั้งชุดยังคงทำงานได้ (Figure 9)

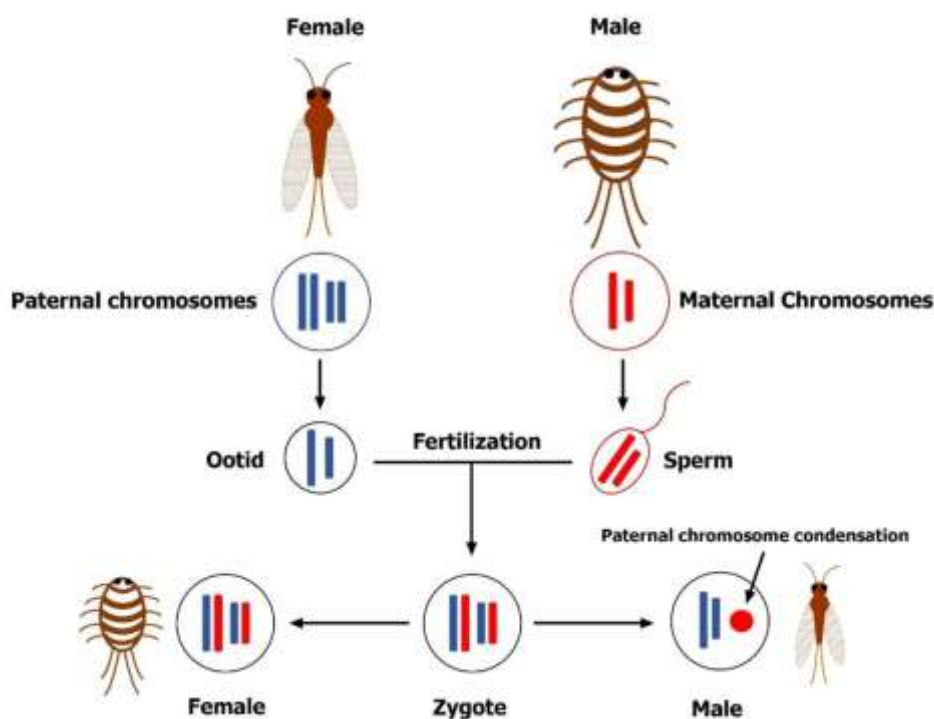


Figure 7 Sex determination of lecanoid

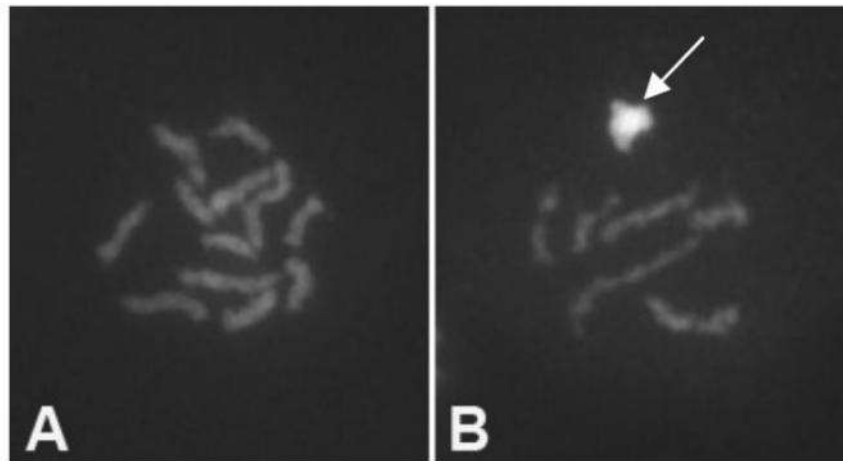


Figure 8 Chromosome of *Coccidohystrix insolota* (A) 12 Heterochromatin chromosomes of female (B) 6 Euchromatin chromosomes and 6 Heterochromatin chromosomes (arrow)

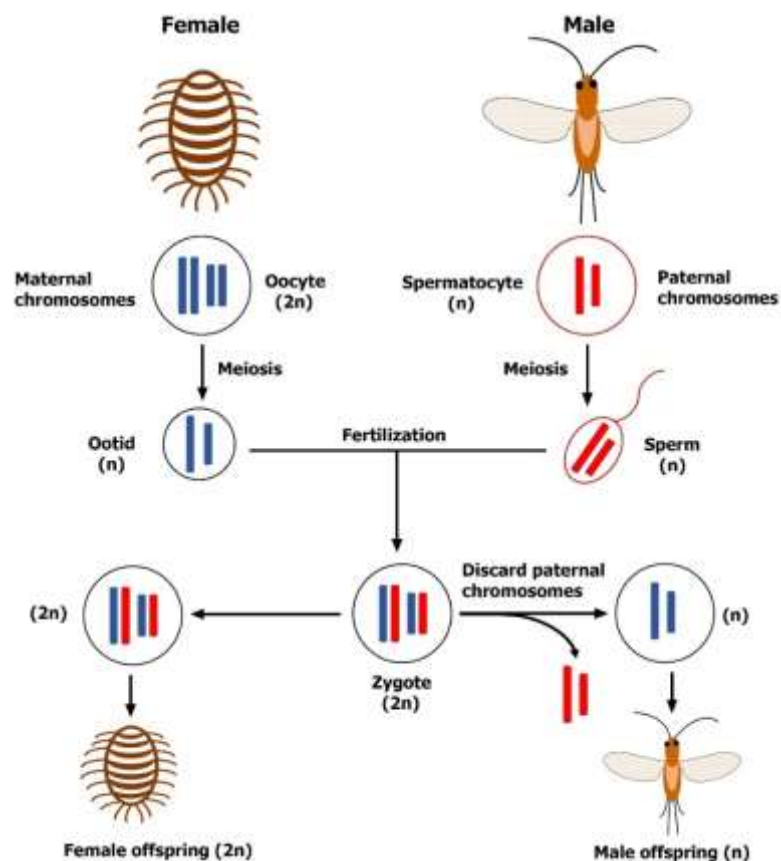


Figure 9 Sex determination of Diaspidiod coccids, All normal zygotic chromosome develop to female offspring, While paternal chromosome is elimination develop to male offspring (Female chromosome – blue colour, Male chromosome – red colour)



การกำหนดเพศด้วยอัตราระหว่างจำนวนโครโมโซม X ต่อจำนวนชุดของโครโมโซม

ในแมลงหวี่ *Drosophila melanogaster* แม้จะมีโครโมโซมเพศแบบ male heterogametic sex แต่การกำหนดเพศก็ขึ้นอยู่กับอัตราส่วนระหว่างจำนวนโครโมโซม X กับจำนวนชุดของออโทโครโซม (X/A) ถ้าอัตราส่วนระหว่าง X/A เท่ากับ 1 แมลงจะเป็นเพศเมีย แต่ถ้าอัตราส่วน X/A เท่ากับ 0.5 แมลงจะเป็นเพศผู้ แมลงหวี่จะมีลักษณะของเพศผู้และเพศเมียปนกันเรียกว่า intersex ถ้าอัตราส่วนมากกว่า 1 จะเป็นตัวเมียและเป็นหมัน เรียกว่า superfemale แต่ถ้าน้อยกว่า 0.5 จะเป็นตัวผู้และเป็นหมันเรียกว่า supermale (Table 1) จะเห็นว่าโครโมโซม Y ของแมลงหวี่ไม่มีความสำคัญในการกำหนดเพศ แต่จะเกี่ยวกับความสมบูรณ์พันธุ์ของตัวผู้ เช่น แมลงหวี่ที่มีโครโมโซมเป็น AAXO จะพัฒนาไปเป็นเพศผู้แต่จะเป็นหมัน

Table 1 X/A ratio of sex determination in insect

Sex chromosome	X:A ratio	Sex
AAXXX	$3X/2A = 1.5$	superfemale
AAAXX	$3X/3A = 1.0$	infertile female
AAXXY	$2X/2A = 1.0$	female
AAXX	$2X/2A = 1.0$	female
AAAX	$3X/2A = 0.6$	intersex
AAAXY	$3X/2A = 0.6$	intersex
AAXY	$1X/2A = 0.5$	male
AAXO	$1X/2A = 0.5$	infertile male
AAAXY	$1X/3A = 0.3$	supermale

Thelytokous parthenogenesis

Thelytokous parthenogenesis แม้จะไม่ใช้การกำหนดเพศโดยตรง แต่ผลจากกระบวนการนี้ทำให้ลูกที่ได้ทั้งหมดเป็นเพศเมียและมีโครโมโซมเป็น diploid (2n) Parthenogenesis เป็นการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ โดยเพศเมียสร้างเซลล์ไข่ (Ootid) ที่มีโครโมโซมเพียงชุดเดียว (haploid, n) ถ้าเซลล์ไข่สามารถพัฒนาไปเป็นตัวเต็มวัยโดยไม่ได้รับการปฏิสนธิกับสเปิร์ม เซลล์ไข่นี้จะเจริญไปเป็นเพศผู้ แต่ถ้าเซลล์ไข่ได้รับการปฏิสนธิกับสเปิร์มจะพัฒนาไปเป็นเพศเมีย ส่วนใหญ่จะพบในแมลงอันดับ Hymenoptera เช่น ผึ้ง ต่อ แตน มด โดยเซลล์ไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิกับสเปิร์มจะพัฒนาไปเป็นเพศเมียที่มีโครโมโซมเป็น diploid, 2n ส่วนเซลล์ไข่ที่ไม่ได้รับการผสมจะเจริญเป็นเพศผู้ที่มีโครโมโซมเพียงชุดเดียว (n) เรียก การเกิด Parthenogenesis แบบนี้ว่า Arrhenotokous parthenogenesis (Figure 10) ส่วน parthenogenesis ที่สมบูรณ์ ที่เรียกว่า Thelytokous parthenogenesis กระบวนการนี้เซลล์ไข่ที่ไม่ได้รับการปฏิสนธิ จะเจริญไปเป็นเพศเมียที่มีโครโมโซมเป็น diploid (2n) แม้จะเป็นกระบวนการที่พบยากแต่ก็พบในสัตว์ประมาณ 1,500 ชนิด รวมทั้งในแมลงด้วย โดยเฉพาะแมลงในอันดับ Hymenoptera พบมากที่สุด การเกิด Thelytokous parthenogenesis เกิดจาก 2 กระบวนการ ได้แก่ กระบวนการทางเซลล์ (Cytoplasmic mechanism) และเกิดจากอิทธิพลของ



แบคทีเรียที่อาศัยอยู่ในไซโทพลาสซึมของแมลง (Endosymbiotic bacteria) (Stouthamer & Kazmer 1994; Rabeling & Kronauer 2013)

กระบวนการทางเซลล์ (Cytoplasmic mechanism) ในแมลงสายพันธุ์ที่มีเกิดการสืบพันธุ์แบบ Thelytokous parthenogenesis เมื่อเซลล์ Oocyte แต่ละเซลล์ในเพศเมียแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสได้เซลล์ไข่ 4 เซลล์ แต่ละเซลล์มีโครโมโซมเป็น haploid (n) จากนั้น เซลล์ไข่ 2 เซลล์จะเกิดการรวมกัน (fusion) ได้เซลล์ที่มีโครโมโซมเป็น diploid (2n) และพัฒนาไปเป็นลูกเพศเมีย โดยไม่ได้รับการปฏิสนธิกับสเปิร์ม การรวมกันของเซลล์ไข่ สามารถเกิดได้ 3 แบบ คือ Central fusion, Terminal fusion และ Random fusion (Figure 10) ตัวอย่างเช่นในผึ้ง *Apis mellifera capensis* การเกิด Thelytokous parthenogenesis เกิดจาก Central fusion (Oldroyd et al., 2008) นอกจากนี้ Thelytokous parthenogenesis ยังเกิดจากเซลล์ไข่เกิด gamete duplication โดยเกิดจากความผิดปกติในกระบวนการแบ่งเซลล์ระยะไมโอซิส 1 หรือเกิดความผิดปกติในการแบ่งเซลล์ระยะไมโอซิส 2 เมื่อสิ้นสุดการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิส จะได้เซลล์ไข่ที่มีจำนวนโครโมโซมเป็น 2n และพัฒนาไปเป็นลูกเพศเมีย (Figure 11) (Percy et al., 2006; Rabeling & Kronauer 2013)

อิทธิพลของแบคทีเรียที่อาศัยในไซโทพลาสซึมของแมลง แบคทีเรียที่ทำให้เกิดการสืบพันธุ์แบบ Thelytokous parthenogenesis ในแมลงเท่าที่รายงานการศึกษามี 3 ชนิด ได้แก่ *Wolbachia*, *Cardinium* และ *Rickettsia* และส่วนใหญ่เป็นแมลงที่กำหนดเพศแบบ Haplodiploidy (Duron et al., 2008; Kageyama et al., 2012) แต่ที่พบมากที่สุดคือแบคทีเรีย *Wolbachia* ที่อาศัยอยู่ในไซโทพลาสซึมของแม่และถ่ายทอดไปยังลูก *Wolbachia* เข้าไปมีอิทธิพลต่อพฤติกรรมของโครโมโซมในการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสของเซลล์ไข่ส่วนใหญ่ทำให้เกิด Gamete duplication ทำให้ได้เซลล์ไข่ที่มีโครโมโซมเป็น diploid (2n) (Stouthamer & Kazmer 1994; Heimpel & de Boer 2008) พบในแตนเบียนไข่ Genus *Trichogramma* เช่น *Trichogramma cacoeciae* (Vavre et al., 2004) แม้จะพบว่า *Wolbachia* ในแมลงสังคมที่แท้จริง (Eusocial insects) เช่น มด ผึ้ง แต่ยังไม่มียางานว่า *Wolbachia* ทำให้เกิด Thelytokous parthenogenesis ในแมลงกลุ่มนี้ (Percy et al., 2006; Rabeling & Kronauer 2013; Masuko, 2013)



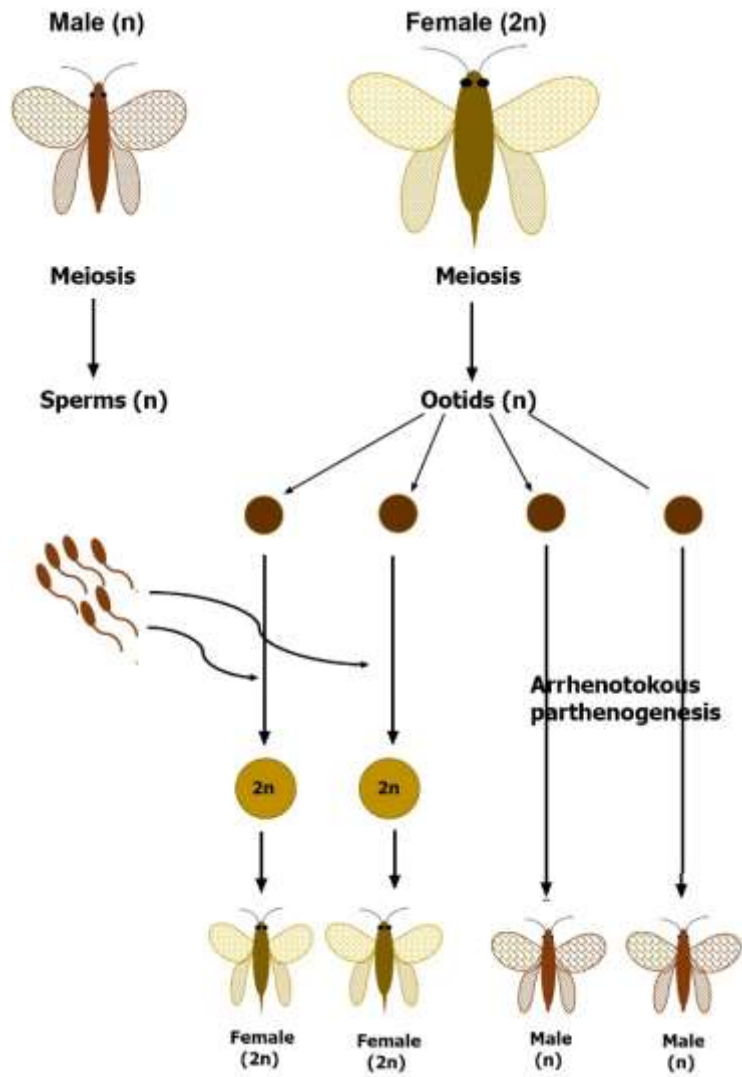


Figure 10 Diploid female develop from fertilized egg, while haploid male develop from Unfertilized egg, called arrhenotokous parthenogenesis



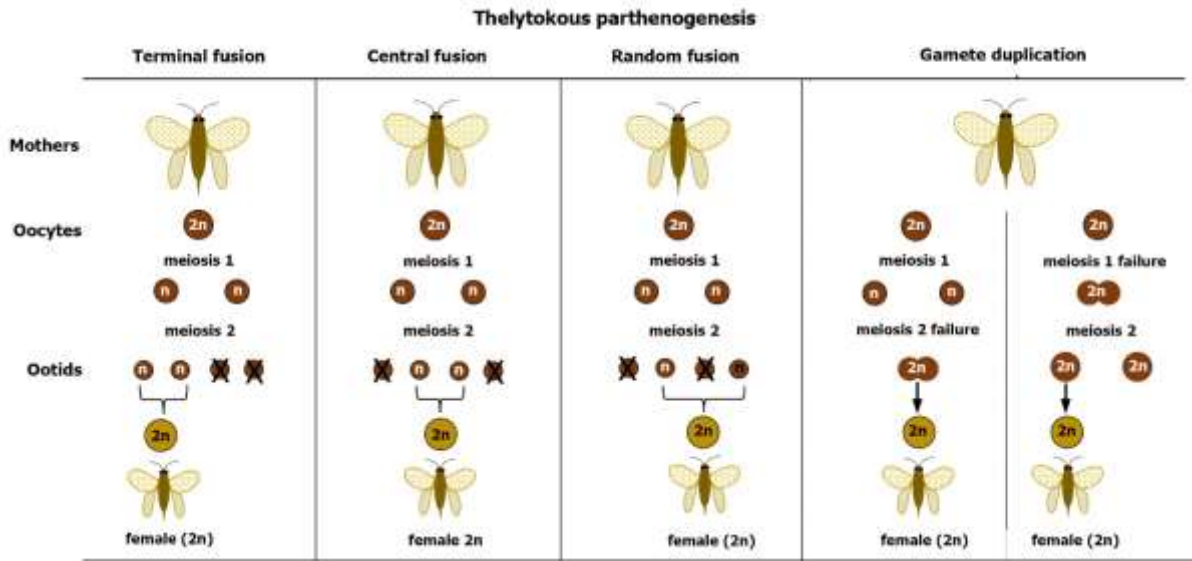


Figure 11 Cytoplasmic mechanisms cause thyletokous parthenogenesis

สรุป (Conclusion)

แมลงเป็นสิ่งมีชีวิตพวกยูคาริโอตที่มีทั้งจำนวนมากและชนิดที่สุดในโลก แมลงหลายชนิดมีความเกี่ยวข้องกับมนุษย์ทั้งในทางตรงและทางอ้อม หลายชนิดก่อความรำคาญ หลายชนิดเป็นพาหะนำโรคมานุษย์ ทำให้เกิดการสูญเสียชีวิตปีละหลายพันคน บางชนิดสร้างอาหารหรือเป็นโปรตีนทดแทนแก่มนุษย์โดยตรง แมลงหลายชนิดมีความสำคัญมากทางการเกษตรทั้งก่อให้เกิดความเสียหายต่อผลผลิตทางการเกษตรจำนวนมาก แต่บางชนิดจำเป็นต่อการผสมเกสรเพื่อเพิ่มผลผลิตทางการเกษตร ดังนั้นความรู้พื้นฐานที่เกี่ยวข้องกับการสืบพันธุ์เพิ่มจำนวนและการกำหนดเพศของแมลงจะช่วยให้เราคิดค้นวิธีและวางแผนการควบคุมจำนวนแมลงศัตรูพืช รวมทั้งการกำจัดแมลงที่ก่อให้เกิดโรค โดยไม่ก่อให้เกิดผลเสียกับสิ่งแวดล้อมเหมือนการใช้สารเคมี (Marec & Vreysen 2019) การที่แมลงเพศเมียสามารถให้กำเนิดลูกเพศเมียจากไข่โดยไม่ต้องเกิดการปฏิสนธิกับสเปิร์มนั้นเป็นประโยชน์มากในการควบคุมแมลงศัตรูพืช เช่น แตนเบียนไข่ *Trichogramma* นิยมนำมาใช้ควบคุมแมลงศัตรูพืชพวกพืชหนอนผีเสื้อหลายชนิด ถ้าผลิตแตนเบียนไข่โดยใช้สายพันธุ์ที่เกิด Thelytokous parthenogenesis จะลดค่าใช้จ่ายค่าอาหารในการผลิตแมลง เนื่องจากไม่ต้องเลี้ยงเพศผู้ซึ่งไม่สามารถทำลายไข่แมลงศัตรูพืชได้

เอกสารอ้างอิง (References)

Blackmon H., Ross L., & Bachtrong D. (2017). Sex determination, sex chromosomes, and karyotype evolution in insects. *J. Hered.* 2017, 78-93. doi:10.1093/jhered/esw047

Duron O., Bouchon D., Boutin S., Bellamy L., & Zhou L. (2008). The diversity of reproductive parasites among arthropods: Wolbachia do not walk alone. *BMC Biol.* 6, 27. doi:10.1186/1741-7007-6-27

Heimpel G. E., & de Boer L. G. (2008). Sex determination in the Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 53: 209-230. doi:10.1146/annurev.ento.53.103106.093441



- Huesmann M., Dey L., Sadilek D., Ueshima N., Hawlitsschek O., Song H., & Weissman D. B. (2022). Evolution of chromosome number in grasshoppers (Orthoptera: Caelifera:Acrididae). *Org. Divers. Evol.* 22, 649-657. doi.org/10.1007/s13127-022-00543-1
- Intarajaroensak, N. (1981). Study of the Polytene Chromosome of *Anopheles (cellia) indifinitus* Ludlow and *Anopheles (cellia) vagus* Donitz. Master Thesis. Kasetsart University.
- Kageyama D., Narita S., & Watanabe M. (2012). Insect sex determination manipulated by their endosymbionts: Incidences, mechanisms and implication. *Insects*, 3, 161-199. doi:10.3390/insects3010161
- Kaiser V. B., & Bachtrog D. (2010). Evolution of sex chromosome in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 44, 91-112. doi:10.1146/annurev-genet-102209-163600
- Marec F., & Vreysen M. J. B. (2019). Advances and challenges of using the sterile insect technique for the management of pest Lepidoptera. *Insects*, 10, 371. doi:10.3390/insects10110371
- Masuko K. (2013). Thelytokous parthenogenesis in the ant *Strumigenys hexamera* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 106, 479-484. doi.org/10.1603/AN12144
- Nguyen D., Spooner-Hart R., & Riegler M. (2015). Polyploidy versus endosymbionts in obligately thelytokous thrips. *BMC Evol. Biol.* 15, 23. doi:10.1186/s12862-015-0304-6
- Oldroyd B. P., Allsopp M. H., Gloag R. S., Lim J., Jordan L. A., & Beekman M. (2008). Thelytokous parthenogenesis in unmated queen honeybees (*Apis mellifera capensis*): Central fusion and high recombination rates. *Genetics*, 180, 359-366. doi:10.1534/genetics.108.090415
- Patawang I., & Tanomtong A. (2019). The study of karyotype, meiotic cell and sex chromosome behavior in male religious mantis (*Mantis religiosa siedleckii* (Linnaeus, 1758)). *KKU Sci. J.* 47(3), 427-435.
- Pearcy M., Hardy O., & Aron S. (2006). Thelytokous parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity*, 96, 377-382. doi:10.1038/sj.hdy.6800813
- Phimphan S., & Aiumsumang S. (2022). Chromosome study and cell division in bluish-green rice grasshopper (*Hieroglyphus banian*). *Journal of Science and Technology CRRU*, 1(1), 23-28.
- Rabeling C., & Kronauer D. J. C. (2012). Thelytokous parthenogenesis in Eusocial hymenoptera. *The Annual Review of Entomology*, 58, 273-292. doi:10.1146/annurev-ento-120811-153710



- Sahara K., Yoshida A., & Traut W. (2012). Sex chromosome evolution in moths and butterflies. *Chromosome Res.* 20, 83- 94. doi:10.1007/s10577-011-9262-z
- Stouthamer R., & Kazmer D. (1994). Cytogenetics of microbe-associated parthenogenesis and its consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps. *Heredity*, 73, 317-327. doi.org/10.1038/hdy.1994.139
- Traut W., Sahara K., & Marec F. (2008). Sex chromosome and sex determination in Lepidoptera. *Sex. Dev.* 1, 332-346. doi.10.1159/000111765
- Vavre F., de Jong J. H., & Stouthamer R. (2004). Cytogenetic mechanism and genetic consequences of thelytoky in the wasp *Trichogramma cacoeciae*. *Heredity*, 93, 592-596. doi.10.1038/sj.hdy.6800565
- Wisorum W., Sangthong P., & Ngernsiri L. (2013). Meiotic chromosome analysis of the giant water bug, *Lethocerus indicus*. *J. Insect Sci.* 13, 39. doi.10.1673/031.3901
- Traut W., Sahara K., & Marec F. (2008). Sex chromosome and sex determination in Lepidoptera. *Sexual Development* 1, 332-346. doi.10.1159/000111765
- Vavre F., de Jong J. H., & Stouthamer R. (2004). Cytogenetic mechanism and genetic consequences of thelytoky in the wasp *Trichogramma cacoeciae*. *Heredity*, 93, 592-596. doi.10.1038/sj.hdy.6800565
- Wisorum W., Sangthong P., & Ngernsiri L. (2013). Meiotic chromosome analysis of the giant water bug, *Lethocerus indicus*. *J. Insect Sci.* 13: 39. doi.10.1673/031.3901

