บทบาทของเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้ (Diptera: Tephritidae)

The roles of gut bacteria in fruit flies (Diptera: Tephritidae)

นริศ ท้าวจันทร์*

Narit Thaochan*

บทนำ

ความสัมพันธ์ระหว่างเชื้อแบคทีเรียกับแมลงอาศัยมีทั้งภาวะแบบพึ่งพาอาศัยกัน (symbiosis) และภาวะที่เป็นโทษต่อกัน (parasitism) (Dillon and Dillon, 2004) สำหรับภาวะแบบพึ่งพาอาศัยกันนั้น แมลงทำหน้าที่เป็นที่พักอาศัยให้กับเชื้อแบคทีเรีย และเชื้อแบคทีเรียสร้างประโยชน์ให้กับแมลงโดยการสร้างสารอาหารเป็นการตอบแทน (Bronstein, 1994) นอกจากนั้นเชื้อแบคทีเรียเหล่านี้ยังสามารถถ่ายทอดไปสู่ลูกหลานรุ่นต่อไปได้อีกด้วย (Lauzon et al., 2009) ส่วนภาวะที่เป็นโทษต่อกันพบว่า เชื้อแบคทีเรียบางชนิดทำให้เกิดโรค หรือมีผลต่อการเจริญเติบโตของแมลง (Lauzon et al., 2003a)

ชนิดของเชื้อแบคทีเรียที่พบในทางเดินอาหารของแมลง มีความเกี่ยวข้องกับสรีรวิทยาของแมลงอาศัย (Douglas, 1995) โดยเฉพาะอย่างยิ่งบทบาทต่อภาวะโภชนาการของแมลง การเจริญเติบโต การต้านทานต่อเชื้อโรค และการสืบพันธุ์ (Brune, 2003; Dillon and Dillon, 2004; Moran et al., 2005) หากในทางเดินอาหารของแมลงไม่มีเชื้อแบคทีเรียดังกล่าว อาจส่งผลกระทบทางลบต่อแมลงได้ เช่น เกิดความผิดปกติต่างๆ ของการพัฒนาการเจริญเติบโต รวมไปถึงการลดอัตราการอยู่รอดของแมลง (Fukatsu and Hosokawa, 2002) เช่น เชื้อแบคทีเรีย *Buchnera* sp. ที่พบในแมลงอันดับ Homoptera มีหน้าที่ผลิตสารอาหารที่จำเป็นต่อกระบวนการเจริญเติบโตของแมลง ถ้าแมลงขาดเชื้อแบคทีเรียชนิดนี้อาจส่งผลให้การเจริญเติบโตของแมลงผิดปกติได้ (Douglas, 1998)

นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารบางชนิด สามารถตรึงไนโตรเจนช่วยย่อยอาหาร และกำจัดสารพิษในพืชอาหารให้กับแมลงได้ เช่น สาร monoterpenes, diterpene acids และ phenolics (Lewinsohn et al., 1991) วัตถุประสงค์ในการเรียบเรียงบทความครั้งนี้ เพื่อให้ทราบถึงบทบาทของเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้ (Diptera: Tephritidae) ต่อคุณลักษณะต่างๆ ของแมลง ทั้งการส่งเสริมการเจริญเติบโต การสืบพันธุ์ รวมถึงพฤติกรรมต่างๆ ของแมลง เพื่อนำองค์ความรู้ไปประยุกต์ใช้ ในการควบคุมแมลงวันผลไม้

ความหลากหลายของเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้

ทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้มีเชื้อแบคทีเรียหลากหลายกลุ่มอาศัยอยู่ร่วมกันภายในทางเดินทางอาหารของแมลงและสามารถพบได้ทุกระยะการเจริญของแมลง (Figure 1A-D) เช่น Alphaproteobacteria, Betaproteobacteria, Deltaproteobacteria, Gammaproteobacteria, Firmicutes, Flavobacteria, Actinobacteria และ Bacteroidetes (Thaochan

[1] ภาควิชาการจัดการศัตรูพืช คณะทรัพยากรธรรมชาติ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อ.หาดใหญ่ จ.สงขลา 90112
Department of Pest Management, Faculty of Natural Resources, Prince of Songkla University, Hat Yai, Songkhla, 90112 Thailand

* Corresponding author: narit_taochan@yahoo.com

et al., 2010a, b; Wang et al., 2011) ซึ่งเชื้อแบคทีเรียดังกล่าวมีจำนวนชนิดและปริมาณในทางเดินอาหารที่แตกต่างกันออกไปตามชนิดของแมลงวันผลไม้ (Table 1) สำหรับชนิดของเชื้อแบคทีเรียกลุ่มหลักที่พบอยู่ในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้ คือ Enterobacteriaceae ที่อยู่ในชั้น Betaproteobacteria (Behar et al., 2008) เช่น *Enterobacter cloacae, E. agglomerans, Klebsiella oxytoca* และ *Citobacter freundii* เป็นต้น

บทบาทของแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อการสร้างสารอาหารที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของแมลงวันผลไม้

เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้มีความจำเพาะเจาะจงต่อทางเดินอาหารของแมลง (obligate mutualistic symbionts) และมีหน้าที่สร้างกรดอะมิโนที่จำเป็นให้แก่แมลงวันผลไม้ (Miyazaki et al., 1968; Girolami, 1983) โดยพบว่าเชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารมีความสัมพันธ์กับแมลงวันผลไม้ทุกระยะการเจริญ หลังจากแมลงวันผลไม้เพศเมียเข้าไปวางไข่ (Figure 1B) ไข่ที่แมลงวางนั้นพบว่ามีเชื้อแบคทีเรียติดอยู่รอบนอกของเปลือกไข่ด้วย รวมทั้งบริเวณของเนื้อเยื่อพืชอาหารรอบๆ ที่วางไข่ หลังจากที่ตัวหนอนฟักออกจากไข่ ตัวหนอนกัดกินเปลือกไข่ที่มีเชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารที่อยู่บริเวณรอบนอกเข้าไป และเชื้อแบคทีเรียดังกล่าวเข้าไปเจริญและตั้งรกรากอยู่ภายในทางเดินอาหารของแมลงในระยะตัวหนอน นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารที่อยู่บริเวณเนื้อเยื่อพืชยังช่วยย่อยสลายโครงสร้างพืชให้ง่ายต่อการกินอาหารของตัวหนอนอีกด้วย (Figure 1C) สำหรับในระยะดักแด้และตัวเต็มวัยพบว่าเชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารช่วยส่งเสริมสารอาหารกรดอะมิโน และวิตามินที่จำเป็นต่อการพัฒนาการของแมลงให้สมบูรณ์ (Lloyd et al., 1986)

เชื้อแบคทีเรียบางชนิด เช่น *E. cloacae* สามารถสร้างสารอาหาร วิตามิน และธาตุอาหารที่สำคัญให้กับแมลงได้ (Fitt and O'Brien, 1985) โดยแมลงวันผลไม้สามารถใช้เชื้อแบคทีเรียที่อยู่ในทางเดินอาหารเพียงอย่างเดียวเป็นแหล่งโปรตีนในการสร้างไข่ (Drew et al., 1983) นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารที่พบในแมลงที่กินผลไม้ (frugivorous insects) เช่น แมลงวันผลไม้ *Bactrocera oleae* (Gmelin) (Lüthy et al., 1983) และ *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Miyazaki et al., 1968) สามารถสร้างกรดอะมิโนที่ไม่พบในพืชปกติ เช่น อาร์จินีน (arginine) และเมทไธโอนีน (methionine) เพื่อเป็นแหล่งอาหารที่จำเป็นของแมลง Koveos and Tzanakakis (1993) ได้ศึกษาการเจริญพันธุ์ของแมลงวันผลไม้ *B. oleae* ที่ได้รับอาหารผสมสารปฏิชีวนะเพื่อฆ่าและลดปริมาณเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารเทียบกับกลุ่มที่ได้รับอาหารที่มีเชื้อแบคทีเรียโดยไม่ผสมสารปฏิชีวนะ พบว่าแมลงวันผลไม้ที่ได้รับอาหารผสมสารปฏิชีวนะมีการเจริญเติบโตที่ช้าลง ซึ่งแสดงให้เห็นว่าเชื้อแบคทีเรียมีบทบาทที่สำคัญต่อกระบวนการพัฒนาการเจริญเติบโตของแมลงวันผลไม้

นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรีย *E. agglomerans* และ *K. oxytoca* ที่แยกจากทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้ *R. pomonella* มีบทบาทสำคัญต่อการพัฒนาวงจรชีวิตของแมลงวันผลไม้ให้สมบูรณ์ เชื้อแบคทีเรียเหล่านี้มีหน้าที่สร้างแหล่งไนโตรเจนให้แก่แมลง โดยทำหน้าที่ย่อยสลายพิวรีน (purines) และอนุพันธ์ของพิวรีน (purine derivatives) ให้กลายเป็นแหล่งไนโตรเจนที่สำคัญเพื่อให้แมลงนำมาใช้ประโยชน์ได้ (Lauzon et al., 2000)

บทบาทของแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อการลดความเป็นพิษของพืชอาหาร

พืชอาหารของแมลงบางชนิดมีสารทุติยภูมิ (secondary metabolite) ที่เป็นอันตรายต่อแมลง แต่แมลงมีกลไกบางอย่างที่สามารถทนทานหรือลดความเป็นพิษของสารดังกล่าวในพืชอาหารได้ เช่น แอปเปิ้ลมีสาร phloridzin ซึ่งมีคุณสมบัติเป็นพิษต่อหนอนของแมลงวันผลไม้ *R. pomonella* แต่แมลงดังกล่าว สามารถทนทานต่อสาร phloridzin ได้ เพราะมีเชื้อแบคทีเรีย *E. agglomerans* ในทางเดินอาหารซึ่งสามารถย่อยสลายความเป็นพิษของสารดังกล่าวไม่ให้เกิดอันตรายต่อหนอนของแมลงวันผลไม้ (Lauzon et al., 2003b)

บทบาทของแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อการเกิดโรคและการป้องกันเชื้อโรคของแมลง

เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้มีทั้งกลุ่มที่มีประโยชน์และกลุ่มที่ให้โทษ สำหรับกลุ่ม

เชื้อแบคทีเรียที่เป็นโทษส่วนมากคือเชื้อแบคทีเรียสาเหตุโรคในแมลงวันผลไม้ เช่น เชื้อแบคทีเรีย *Serratia marcescens* ในแมลงวันผลไม้ *R. pomonella* (Lauzon et al., 2003a) ซึ่งเชื้อแบคทีเรียดังกล่าว มีผลต่ออัตราการตายของแมลงโดยการสร้างสารพิษหรือเอนไซม์ protease และเชื้อแบคทีเรีย *Pseudomonas* spp. ในแมลงวันผลไม้ *C. capitata* (Wiedemann) (Behar et al., 2008) มีผลกระทบต่ออายุขัยของแมลงวันผลไม้ ทำให้แมลงมีช่วงอายุขัยที่สั้นลง นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรียทั้งสองชนิดนี้ยังเป็นสาเหตุของโรคในแมลงชนิดอื่นๆ ได้อีกด้วย (Padmanabhan et al., 2005)

สำหรับแมลงวันผลไม้โดยทั่วไปนั้นพบว่าเชื้อแบคทีเรียกลุ่ม Enterobacteriaceae นั้นเป็นเชื้อแบคทีเรียกลุ่มหลักที่พบในทางเดินอาหารของแมลง (Thaochan et al., 2010a,b) และเชื้อแบคทีเรียกลุ่มดังกล่าวมีหน้าที่ในการต่อต้านเชื้อจุลินทรีย์ก่อโรคชนิดต่างๆ ให้กับแมลงอาศัย เช่น เชื้อแบคทีเรีย *P. aeruginosa* ซึ่งเป็นเชื้อแบคทีเรียที่ก่อให้เกิดโรคกับแมลงวันผลไม้ *C. capitata* (Behar et al., 2008)

บทบาทของแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อพฤติกรรมการดึงดูดแมลงวันผลไม้

Gow (1954) เป็นคนแรกที่พบว่าเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารสามารถสร้างกลิ่นดึงดูดแมลงวันผลไม้ได้ **(Figure 2)** โดยรายงานว่า แมลงวันผลไม้ *Bactrocera dorsalis* (Hendel) มีการตอบสนองต่อสารละลายที่มีเชื้อแบคทีเรีย *Proteus* sp. นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรียที่เจริญอยู่ในอาหารเทียม (yeast extract agar) หรือเชื้อแบคทีเรียที่เจริญอยู่ในสารละลายโปรตีนสามารถดึงดูดแมลงวันผลไม้ได้เป็นอย่างดีเช่นกัน (Drew et al., 1983; Drew and Fay, 1988) สารเคมีที่เป็นองค์ประกอบสำคัญที่เชื้อแบคทีเรียสร้างคือ 2-butanone ที่ไปกระตุ้นการเข้ามากินอาหารของแมลงวันผลไม้เพศเมีย รวมทั้งการดึงดูดแมลงวันผลไม้เพศผู้ให้เข้ามาผสมพันธุ์กับเพศเมีย (Drew, 1987) เชื้อแบคทีเรียที่พบบนพืชอาหารของแมลงนั้น มีความสัมพันธ์ต่อการเข้ามาของแมลงวันผลไม้ด้วยเช่นกัน ถ้าบนผิวของผลไม้มีปริมาณเชื้อแบคทีเรียเป็นจำนวนมาก พบว่าผลไม้ดังกล่าวสามารถดึงดูดแมลงให้เข้ามาได้มาก (Drew and Lloyd, 1987) มีผู้ตั้งข้อสันนิษฐานว่าเชื้อแบคทีเรียเหล่านี้มาจากการที่แมลงวันผลไม้ปล่อยของเหลวลงบนพืชอาหารขณะที่เกาะอยู่บนพืชอาหาร **(Figure 3)** โดยเชื้อแบคทีเรียที่พบอยู่บนพืชอาหารเป็นชนิดเดียวกันกับเชื้อแบคทีเรียที่พบในของเหลวที่แมลงวันผลไม้ปล่อยออกมาจากทางเดินอาหาร (Drew and Lloyd, 1987)

โดยทั่วไปแมลงวันผลไม้มักอยู่รวมกลุ่มกันในบริเวณที่มีการปล่อยของเหลวออกมา ซึ่งอาจเป็นไปได้ว่าของเหลวเหล่านั้นมีเชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารของแมลง และเชื้อแบคทีเรียเหล่านั้นมีคุณสมบัติในการกระตุ้นให้แมลงเข้ามารวมตัวกันเพื่อกินอาหาร หรือวางไข่ **(Figure 2)** จากการทดลองในห้องปฏิบัติการพบว่าแมลงวันผลไม้จะบินกลับมาที่จุดเดิมเพื่อปล่อยของเหลวที่มีเชื้อแบคทีเรียทางเดินอาหารออกมาอีกครั้ง (Lloyd, 1988) จึงอาจสรุปได้ว่าพฤติกรรมดังกล่าวนี้เกี่ยวข้องกับเชื้อแบคทีเรียที่แมลงปล่อยออกมาพร้อมกับของเหลวที่อยู่ในระบบทางเดินอาหารและสามารถสร้างกลิ่นที่ดึงดูดแมลงให้เข้ามาหาได้ โดยเฉพาะแมลงวันผลไม้ที่ต้องการแหล่งโปรตีน (Prokopy et al., 1991; Robacker and Moreno, 1995; Thaochan and Chinajariyawong, 2011)

บทบาทของแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อความสำเร็จของการผสมพันธุ์และการสร้างไข่ของแมลงวันผลไม้

ในอาหารปกติของแมลงวันผลไม้พบว่า ส่วนมากมีคุณค่าของสารอาหารที่ไม่เพียงพอต่อการเจริญของแมลง ดังนั้นแมลงจึงจำเป็นต้องอาศัยเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารช่วยสังเคราะห์สารอาหารบางชนิดที่แมลงไม่สามารถสังเคราะห์เองได้ หรือเป็นสารอาหารที่ไม่พบได้ในพืชอาหารปกติ นอกจากนี้เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารยังส่งผลต่อประสิทธิภาพการเจริญพันธุ์ของแมลงอาศัยได้อีกด้วย มีการนำสารปฏิชีวนะให้แมลงวันผลไม้เพศผู้กินเพื่อกำจัดเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหาร พบว่าแมลงวันผลไม้เพศผู้ที่ได้รับสารปฏิชีวนะใช้ระยะเวลาในการจับคู่ผสมพันธุ์นานกว่าแมลงวันผลไม้เพศผู้ที่ไม่ได้รับสารปฏิชีวนะ (Ben-Yosef et al., 2008b)

นอกจากนี้ในแมลงวันผลไม้เพศเมียที่ได้รับอาหารที่ผสมเชื้อแบคทีเรีย สามารถสร้างไข่ได้มากกว่าแมลง

ที่ได้รับอาหารที่ไม่ผสมเชื้อแบคทีเรีย (Ben-Ami et al., 2010) ทั้งนี้เพราะเชื้อแบคทีเรียสามารถสร้างสารทดแทนองค์ประกอบของกรดอะมิโนที่สำคัญให้กับแมลงวันผลไม้ได้ ซึ่งในธรรมชาติแมลงวันผลไม้ได้รับอาหารที่มีปริมาณไนโตรเจนน้อย เช่น น้ำหวาน (honey dew) จากเพลี้ยอ่อน โดยส่วนมากเป็นแหล่งคาร์โบไฮเดรต ซึ่งไม่เพียงพอต่อกระบวนการสร้างไข่ ดังนั้นแมลงจึงต้องอาศัยเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารเป็นแหล่งสารอาหารที่สำคัญโดยเฉพาะกรดอะมิโนที่จำเป็น เพื่อใช้ในกระบวนการสร้างไข่ของแมลง (Drew et al., 1983) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารนั้น มีผลต่อทั้งสมรรถภาพการจับคู่ผสมพันธุ์และการสร้างไข่ของแมลงวันผลไม้

บทบาทของแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อความยืนยาวอายุของแมลงวันผลไม้

เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้สามารถช่วยยืดอายุขัยของแมลงวันผลไม้ให้ยืนยาวขึ้น Ben-Yosef et al. (2008a) ทดลองกำจัดเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้โดยการให้สารปฏิชีวนะซึ่งไปฆ่าหรือลดปริมาณเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลง และพบว่าแมลงวันผลไม้ที่ได้รับสารปฏิชีวนะมีอายุขัยสั้นกว่าแมลงวันผลไม้ที่ไม่ได้รับสารปฏิชีวนะ เพราะเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลงมีบทบาทที่สำคัญต่อการสร้างสารอาหารที่จำเป็นต่อกระบวนการเมตาบอลิซึมของแมลง ทำให้แมลงได้รับสารอาหารที่จำเป็นบางชนิด เช่น กรดอะมิโนที่ไม่สามารถสร้างเองได้ จึงต้องอาศัยเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารช่วยสร้างสารอาหารต่างๆ เหล่านี้ ยิ่งไปกว่านั้นชนิดของอาหารที่แมลงได้รับเข้าไปยังส่งผลต่อชนิดหรือกลุ่มประชากรของเชื้อแบคทีเรียที่มีอยู่ในทางเดินอาหารของแมลงด้วย ชนิดของอาหารที่ได้รับนี้ อาจทำให้เชื้อแบคทีเรียที่มีประโยชน์ได้รับผลกระทบโดยลดจำนวนลง และทำให้เชื้อแบคทีเรียชนิดอื่นๆ ที่อาจเป็นกลุ่มเชื้อโรคเพิ่มจำนวนขึ้นมาแทน ซึ่งส่งผลให้อายุขัยหรือความสามารถในการอยู่รอดของแมลงลดลงได้ เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารอาจเป็นกลุ่มที่มีประโยชน์ หรือกลุ่มที่เป็นโทษ ขึ้นอยู่กับชนิดของอาหารที่แมลงวันผลไม้รับเข้าไป (Yuval et al., 2010)

บทบาทของการประยุกต์ใช้เชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารต่อการควบคุมแมลงวันผลไม้

การควบคุมแมลงวันผลไม้โดยใช้แมลงเพศผู้ที่เป็นหมัน เป็นเทคนิคที่ใช้ควบคุมแมลงวันผลไม้ในพื้นที่ขนาดใหญ่ และประสบความสำเร็จในการควบคุมประชากรของแมลงวันผลไม้ศัตรูพืชหลายชนิด แต่การฉายรังสีให้แก่แมลงเพื่อทำให้แมลงเป็นหมันนั้นมีผลกระทบต่อโครงสร้างประชากรของเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารของแมลง (Ben-Ami et al., 2010; Yuval et al., 2010) เพราะหลังจากแมลงได้รับการฉายรังสีแล้ว โครงสร้างของประชากรเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารจะเปลี่ยนแปลงไป เช่น เชื้อแบคทีเรีย *Klebsiella* spp. มีปริมาณลดลง (Behar et al., 2005) นอกจากนี้การฉายรังสียังส่งผลต่อการเพิ่มขึ้นของกลุ่มเชื้อแบคทีเรีย *Pseudomonas* spp. ที่ก่อโรคให้กับแมลงหลายชนิด เช่น เชื้อแบคทีเรีย *P. fluorescens* ที่เป็นสาเหตุการตายในยุงและแมลงวันบ้าน (Padmanabhan *et al*., 2005) และ *P. aeruginosa* ที่เป็นเชื้อสาเหตุโรคในแมลงหลายชนิด (Osborn et al., 2002; Apidianakis et al., 2005) โดยเฉพาะเชื้อแบคทีเรีย *P. aeruginosa* มีผลต่อการลดความยืนยาวของอายุขัยของแมลงวันผลไม้อย่างเห็นได้ชัด (Behar et al., 2008) ดังนั้น การควบคุมแมลงวันผลไม้โดยใช้แมลงวันผลไม้เพศผู้ที่เป็นหมันต้องมีการตรวจสอบสมรรถนะของตัวแมลงก่อนนำออกไปใช้ในธรรมชาติ (Estes et al., 2012) เนื่องจากแมลงวันผลไม้เพศผู้ที่ฉายรังสีต้องออกไปแข่งขันกับแมลงวันผลไม้เพศผู้ในธรรมชาติ ในการจับคู่ผสมพันธุ์กับแมลงวันผลไม้เพศเมีย

หลังจากแมลงวันผลไม้ที่ผ่านการฉายรังสีแล้วลอกคราบเป็นตัวเต็มวัย จะมีประชากรของเชื้อแบคทีเรีย *Klebsiella* spp. ในทางเดินอาหารลดลง (Ben-Ami et al., 2010) เชื้อแบคทีเรียชนิดนี้ช่วยตรึงไนโตรเจนในอากาศให้กับแมลง (Behar et al., 2005) และเกี่ยวข้องกับความสำเร็จในการจับคู่ผสมพันธุ์ของแมลง (Ben-Yosef et al., 2008b) ดังนั้นจึงมีการเตรียมเชื้อแบคทีเรีย *K. oxytoca* ผสมลงในอาหารให้กับแมลง เพื่อเพิ่มจำนวนประชากรของเชื้อแบคทีเรียชนิดนี้หลังจากการฉายรังสี ซึ่งเมื่อประชากรของเชื้อแบคทีเรียชนิดนี้เพิ่มมากขึ้น ทำให้ประชากรของ

เชื้อแบคทีเรียที่เป็นโทษ เช่น *Pseudomonas* spp. มีประชากรลดลง สำหรับแมลงวันผลไม้เพศผู้ที่ฉายรังสีและได้รับเชื้อแบคทีเรีย *K. oxytoca* เพิ่มเข้าไปจะมีประสิทธิภาพในการจับคู่ผสมพันธุ์ดีขึ้น โดยใช้เวลาในการเกี้ยวพาราสีและจับคู่ผสมพันธุ์น้อยลง (Ben-Ami et al., 2010) และมีเปอร์เซ็นต์การจับคู่ผสมพันธุ์เพิ่มสูงขึ้น (Gavriel et al., 2011) ซึ่งเห็นได้ว่า การให้เชื้อแบคทีเรียแก่แมลงวันผลไม้เพศผู้หลังจากการฉายรังสี เป็นการเพิ่มสมรรถนะของแมลงที่ฉายรังสีให้มีความสามารถในการแข่งขันกับแมลงวันผลไม้เพศผู้ที่มีอยู่ในธรรมชาติในด้านการจับคู่ผสมพันธุ์มากขึ้น

Table 1 Tephritid fruit flies (Diptera: Tephritidae) and their gut bacterial community

Fruit fly	Gut bacteria	References
Bactrocera dorsalis	Alphaproteobacteria	Wang et al., 2011
	Deltaproteobacteria	
	Gammaproteobacteria	
	Bacteriodetes	
	Firmicutes	
	Flavobacteria	
	Actinobacteria	
B. cucurbitae	Alphaproteobacteria	Thaochan et al., 2010a
	Betaproteobacteria	
	Gammaproteobacteria	
	Firmicutes	
	Actinobacteria	
B. cacuminata	Alphaproteobacteria	Thaochan et al., 2010b
	Betaproteobacteria	
	Gammaproteobacteria	
	Firmicutes	
B. tryoni	Gammaproteobacteria	Thaochan et al., 2010b
	Deltaproteobacteria	
	Firmicutes	
Cerratitis capitata	Gammaproteobacteria	Ami et al., 2010
	Betaproteobacteria	
	Firmicutes	

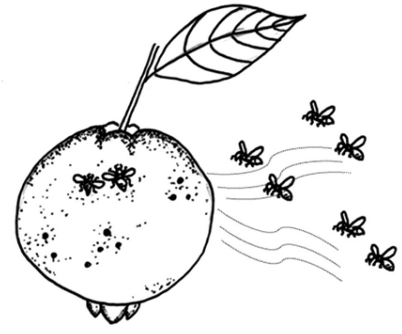

Figure 1 Relevance of gut bacteria and their tephritid host (Diptera: Tephritidae) life cycle; (A) alimentary tract of fruit fly harboring with various gut bacteria; (B) alimentary tract bacteria are inoculated onto host fruit surface by gravid female provided a source of inoculums for introduction into the fruit during oviposition; (C) alimentary tract bacteria in host fruit during larvae infestation. The bacteria provide essential nutrient absent from the host fruit in larval utilization of host tissue; (D) alimentary tract bacteria transferring from larval to pupal stages.

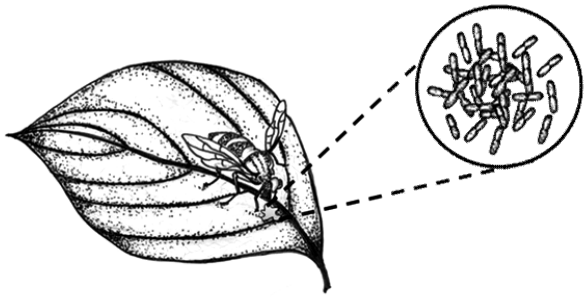

Figure 2 Alimentary tract bacteria on fruit surface produce odors attractant to adult fruit fly. The bacterial odors serve as both feeding and ovipositional stimulants to the insects.

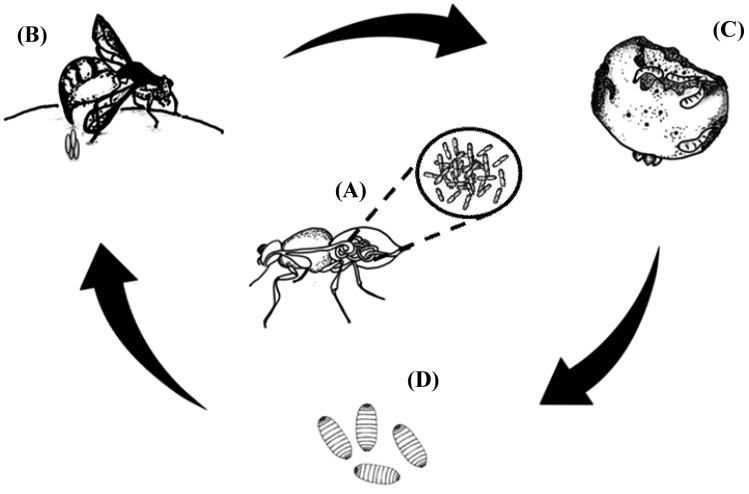

Figure 3 Adult fruit fly regurgitates alimentary tract bacteria deposition on leaf surfaces.

สรุป

เชื้อแบคทีเรียในกลุ่ม Enterobacteriaceae เป็นกลุ่มหลักที่พบในทางเดินอาหารของแมลงวันผลไม้ และมีบทบาทที่สำคัญต่อกระบวนการเจริญเติบโตทุกระยะของแมลง ตั้งแต่ระยะไข่ ตัวหนอน ดักแด้ ไปจนถึงตัวเต็มวัย รวมถึงการแสดงพฤติกรรมต่างๆ ของแมลง เช่น การบินเข้ามาหาพืชอาหารโดยอาศัยกลิ่นของเชื้อแบคทีเรีย และเชื้อแบคทีเรียเหล่านี้ยังสามารถสร้างกรดอะมิโนที่จำเป็น รวมถึงการตรึงไนโตรเจน เพื่อให้แมลงนำไปใช้ในกระบวนการเจริญเติบโตของแมลง และในกรณีที่แมลงขาดแหล่งอาหารโปรตีนปกติ เชื้อแบคทีเรียเหล่านี้สามารถเป็นแหล่งอาหารหรือแหล่งโปรตีนที่สำคัญให้กับแมลงได้

เชื้อแบคทีเรียเหล่านี้ไม่ได้พบเฉพาะในทางเดินอาหารของแมลงเท่านั้น ยังพบได้ในพืชอาหารของแมลงอีกด้วย โดยแมลงวันผลไม้สามารถแพร่กระจายเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารไปสู่ต้นพืช ด้วยการคายของเหลวจากกระเพาะอาหารลงบนพืชอาหาร ดังนั้นการศึกษาความสัมพันธ์ของแมลงวันผลไม้กับเชื้อแบคทีเรียจึงไม่ควรพิจารณาเพียงตัวแมลงกับเชื้อแบคทีเรียเท่านั้น แต่ควรพิจารณาถึงพืชอาหารของแมลงร่วมไปด้วย เพื่อให้เกิดความเข้าใจในความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นในแต่ละส่วนนั้นว่ามีอิทธิพลต่อกันอย่างไรในลำดับชั้นอาหาร และเกิดความเข้าใจในธรรมชาติของแมลงวันผลไม้ จึงจะสามารถนำไป

ประยุกต์ใช้หรือพัฒนาวิธีการควบคุมแมลงวันผลไม้ให้เกิดประสิทธิภาพสูงสุด

สำหรับในประเทศไทยการควบคุมแมลงวันผลไม้โดยใช้แมลงวันผลไม้เพศผู้ที่เป็นหมันด้วยการฉายรังสีนั้น จะมีผลต่อโครงสร้างของประชากรเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารเช่นกัน ซึ่งส่งผลต่อความยืนยาวของอายุขัยและความสามารถในการแข่งขันด้านการผสมพันธุ์กับแมลงวันผลไม้ในธรรมชาติ ดังนั้นการปล่อยแมลงที่ถูกฉายรังสีออกไปสู่สภาพธรรมชาติจึงต้องคำนึงถึงบทบาทของความสัมพันธ์ของเชื้อแบคทีเรียในทางเดินอาหารกับแมลงด้วย จึงจะช่วยให้การควบคุมประชากรของแมลงวันผลไม้เกิดประสิทธิภาพมากที่สุด

คำขอบคุณ

ขอขอบคุณ คุณกิตติชัย ทองเติม ที่ได้กรุณาวาดภาพประกอบ ช่วยให้บทความนี้มีความสมบูรณ์ยิ่งขึ้น

เอกสารอ้างอิง

Ami E.B., B.Yuval, and E. Jurkevitch. 2010. Manipulation of the microbiota of mass-reared Mediterranean fruit flies *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) improves sterile male sexual performance. International Society for Microbial Ecology. 4: 28-37.

Apidianakis Y., M.N. Mindrinos, W.Z. Xiao, G.W. Lau, R.L. Baldini, R.W. Davis, and L.G. Rahme. 2005. Profiling early infection responses: *Pseudomonas aeroginosa* eludes host defenses by suppressing antimicrobial peptide gene expression. Proceedings of the National of Academy of Sciences of the United States of America. 102: 2573-2578.

Behar, A., B. Yuval, and E. Jurkevitch. 2005. Enterobacteria mediated nitrogen fixation in natural populations of the fruit fly *Ceratitis capitata*. Molecular Ecology. 14: 2637-2643.

Behar, A., B. Yuval, and E. Jurkevitch. 2008. Gut bacterial communities in the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*) and their impact on host longevity. Journal of Insect Physiology. 54: 1377-1383.

Ben-Ami E., B. Yuval, and E. Jurkevitch. 2010. Manipulation of the mocrobiota of mass-reared Mediterranean fruit flies *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) improves sterile male sexual performance. International for Microbial Ecology. 4: 28-37.

Ben-Yosef M., A. Behar, E. Jurkevitch, and B. Yoval. 2008a. Bacteria-diet interactions affect longevity in the medfly *Ceratitis capitata*. Journal of Applied Entomology. 132: 690-694.

Ben-Yosef M., E. Jurkevitch, and B. Yuval. 2008b. Effect of bacteria on nutritional status and reproductive success of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. Physiological Entomology. 33: 145-154.

Bronstein J.L. 1994. Conditional outcomes of mutualistic interactions. Trends in Ecology and Evolution. 9: 214-217.

Brune A. 2003. Symbionts aiding digestion *In:* Cardé, R. T. and Resh, V. H., (eds.) *Encyclopedia of Insects*, pp. 1102-1107. Academic Press, New York.

Dillon R.J., and V.M. Dillon. 2004. The gut bacteria of insects: Nonpathogenic interaction. Annual Review of Entomology. 49: 71-92.

Douglas A.E. 1995. The ecology of symbiotic micro-organisms. Advances in Ecological Research 26: 69-103.

Douglas A.E.1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. Annual Review of Entomology. 43: 17-37.

Drew R.A.I. 1987. Behavioural strategies of fruit flies of the genus *Dacus* (Diptera: Tephritidae) significant in mating and host-plant relationships. Bulletin of Entomological Research. 77: 73-81.

Drew R.A.I., and H.A.C. Fay. 1988. Comparison of the roles of ammonia and bacteria in the attraction of *Dacus tryoni* (Froggatt) (Queensland fruit fly) to proteinaceous suspensions. Journal of Plant Protection in the Tropics. 5: 127-130.

Drew R.A.I., and A.C. Lloyd. 1987. Relationship of fruit flies (Diptera: Tephritidae) and their bacteria to host plants. Annals of the Entomological Society of America. 80: 629-636.

Drew R.A.I., A.C. Courtice, and D.S. Teakle. 1983. Bacteria as a natural source of food for adult fruit flies (Diptera: Tephritidae). Oecologia (Berlin). 60: 279-284.

Estes A.M., D. Nestel, A. Belcari, A. Jessup, P. Rempoulakis, and A.P. Economopoulos. 2012. A basis for the renewal of sterile insect technique for the olive fly, *Bactrocera oleae* (Rossi). Journal of Applied Entomology. 136: 1-16.

Fitt G.P., and R.W. O'Brien. 1985. Bacteria associated with four species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) and their role in the nutrition of the larvae. Oecologia. 85: 447-454.

Fukatsu T., and T. Hosokawa. 2002. Capsule-transmitted gut symbiotic bacterium of the Japanese common plataspid stinkbug, *Megacopta punctatissima*. Applied and Environmental Microbiology. 68: 389-396.

Gavriel S., E. Jurkevitch, Y. Gazit, and B. Yuval. 2011. Bacterially enriched diet improves sexual performance of sterile male Mediterranean fruit flies. Journal of Applied Entomology. 135: 564-573.

Girolami V. 1983. Fruit fly symbiosis and adult survival: Gerneral aspects. *In*: Cavalloro, R. (eds.). Fruit Flies of Economic Importance, pp. 74-76. Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium, 16-19 November 1982, Athens.

Gow P.L. 1954. Proteinaceous bait for the Oriental fruit fly. Journal of Economic Entomology 47: 153-160.

Koveos D.S., and M.E. Tzanakakis. 1993. Diapause aversion in the adult olive fruit fly through effects of the host fruit, bacteria, and adult diet. Annals of the Entomological Society of America. 86: 668-673.

Lauzon C.R., T.G. Bussert, R.E. Sjogren, and R.J. Prokopy. 2003a. *Serratia marcescens* as a bacterial pathogen *Rhagoletis pomonella* flies (Diptera: Tephritidae). European Journal of Entomology. 100: 87-92.

Lauzon C.R., S.D. McCombs, S.E. Potter, and N.C. Peabody. 2009. Establishment and vertical passage of *Enterobacter* (*Pantoea*) *agglomerans* and *Klebsiella pneumoniae* through all life stages of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America. 102: 85-95.

Lauzon C.R., S.E. Potter, and N.C. Peabody. 2003b. Degradation and detoxification of the dihydrochalcone phloridzin by *Enterobacter agglomerans*, a bacterium associated with the apple pest, *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Diptera: Tephritidae). Environmental Entomology. 32: 953-962.

Lauzon C.R., R.E. Sjogren, and R.J. Prokopy. 2000. Enzymatic capabilities of bacteria associated with apple maggot flies: a postulated role in attraction. Journal of Chemical Ecology. 26: 953-967.

Lewinsohn E., M. Gijzen, T.J. Savage, and R. Croteau. 1991. Defense mechanisms of conifers: relationship of monoterpene cyclase activity to anatomical specialization and oleoresin monoterpene content. Plant Physiology. 96: 38-43.

Lloyd A.C. 1988. The distribution of alimentary tract bacteria in the host tree by *Dacus tryoni*. First International Symposium on Fruit Flies in the Tropics, 14-16 March 1988. Kuala Lumpur. Malaysia. P. 289-295.

Lloyd A.C., R.A.I. Drew, D.S. Teakle, and A.C. Hayward. 1986. Bacteria associated with some *Dacus* species (Diptera: Tephritidae) and their host fruit in Queensland. Australia Journal of Biology Science. 39: 361-368.

Lüthy P., D. Struder, F. Jaquet, and C. Yamvrias. 1983. Morphology and *in vitro* cultivation of the bacterial symbiote of *Dacus oleae*. Mitteilungen der Schweizerische Entomologische Gesellschaft. 56: 67-72.

Miyazaki S., G.M. Boush, and R.J. Baerwald. 1968. Amino acid synthesis by *Pseudomonas melophthora* symbiote of *Rhagoletis pomonella* (Diptera). Journal of Insect Physiology. 14: 513-518.

Moran N.A., P. Tran, and N.M. Gerardo. 2005. Symbiosis and insect diversification: an ancient symbiont of sap-feeding insects from the bacterial phylum *Bacteroidetes*. Applied and Environmental Microbiology. 71: 8802-8810.

Osborn F., L. Berlioz, J. Vitelli-Flores, W. Monsalve, B. Dorta, and V.R. Lemoine. 2002. Pathogenic effects of bacteria isolated from larvae of *Hylesia metabus* Crammer (Lepidoptera: Saturniidae). Journal of Invertebrate Pathology. 80: 7-12.

Padmanabhan V., G. Prabakaran, K.P. Paily, and K. Balaraman. 2005. Toxicity of a mosquitocidal metabolite of *Pseudomonas fluorescens* on larvae and pupae of the house fly *Musca domestica*. Indian Journal of Medical Research. 121: 116-119.

Prokopy R.J., R.A.I. Drew, B.N.E. Sabine, A.C. Lloyd, and E. Hamacek. 1991. Effect of physiological and experiential state of *Bactrocera tryoni* flies on intra-tree foraging behavior for food (bacteria) and host fruit. Oecologia. 87: 394-400.

Robacker D.C., and D.S. Moreno. 1995. Protein feeding attenuates attraction of Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) to volatile bacteria metabolites. Florida Entomologist. 78: 62-69.

Thaochan N., and A. Chinajariyawong. 2011. Attraction of *Bactrocera cucurbitae* and *B. papayae* (Diptera: Tephritidae) to the odor of the bacterium *Enterobacter cloacae*. Philippine Agricultural Scientist. 94 (1): 1-6.

Thaochan N., A. Chinajariyawong, and R.A.I. Drew. 2010a. Classical and molecular study of gut bacterial community structure in alimentary tract of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett). Proceeding 8th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance, 26 Sep - 1 Oct 2010 Valencia, Spain. P. 57-79.

Thaochan N., R.A.I. Drew, J.M. Hughes, S. Vijaysegaran, and A. Chinajariyawong. 2010b. Alimentary tract bacteria isolated and identified with API-20E and molecular cloning techniques from Australian tropical fruit flies, *Bactrocera cacuminata* and *B. tryoni*. Journal of Insect Science. 10: 1-16.

Wang H., L. Jin, and H. Zhang. 2011. Comparison of the diversity of the bacterial communities in the intestinal tract of adult *Bactrocera dorsalis* from three different populations. Journal of Applied Microbiology. 110: 1390-1401.

Yuval B., E. Ben-Ami, A. Behar, M. Ben-Yosef, and E. Jurkevitch. 2010. The Mediterranean fruit fly and its bacteria-potential for improving sterile insect technique operations. Journal of Applied Entomology. doi: 10.1111/j.1439-0418.2010.01555.x.