บทที่ 7
การสืบพันธุ์ระดับเซลล์

เค้าโครงเรื่อง

7.1 การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ

7.1.1 วัฏจักรของโพรแคริโอทิกเซลล์

7.1.2 วัฏจักรของยูแคริโอทิกเซลล์

7.1.3 การแบ่งเซลล์ของพวกยูแคริโอท

(1) ยูแคริโอทิกโครโมโซม

(2) ไมโทซิส

(3) ไซโทไคเนซิส

(4) การควบคุมการแบ่งเซลล์และความผิดปกติ

7.2 การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ

7.2.1 ไมโอซิส

(1) ไมโอซิสวัน

(2) ไมโอซิสทู

7.2.2 การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของสัตว์

7.2.3 การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของพืช

7.2.4 ความสำคัญของโครโมโซมคู่

ความสามารถในการสืบพันธุ์เป็นเอกลักษณ์อย่างหนึ่งของสิ่งมีชีวิตและเป็นความจำเป็นขั้นพื้นฐานของการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมจากชั่วรุ่นหนึ่งไปยังชั่วรุ่นถัดไป สิ่งมีชีวิตแต่ละเซลล์และแต่ละชนิดจำเป็นต้องถ่ายทอดความจำเป็นพื้นฐาน 2 ประการคือ (1) สารควบคุมลักษณะทางพันธุกรรมที่จำเป็นต่อกระบวนการดำรงชีพ (DNA) และ (2) ชนิดและปริมาณของสารอื่นที่พอเหมาะและสัมพันธ์กับการใช้ประโยชน์ร่วมกับสารควบคุมลักษณะทางพันธุกรรมเพื่อการมีชีวิตรอดได้

หลักการศึกษาเรื่องการสืบพันธุ์เริ่มจากระดับเซลล์เนื่องจากเซลล์เป็นหน่วยเล็กที่สมบูรณ์ของชีวิตและสามารถนำไปอธิบายและประยุกต์ใช้ในระดับที่สูงขึ้นมา สิ่งมีชีวิตแรกเริ่มเมื่อประมาณ 2 พันล้านปีมาแล้ว อาจสืบพันธุ์โดยการแบ่งสารอินทรีย์ออกไป เมื่อมีวิวัฒนาการมากขึ้นจนมีกรดนิวคลีอิก โปรตีนและสารอื่น ก็มีการแบ่งสารเหล่านี้ออกไปด้วยกลไกแบบง่าย เรียกว่าเป็น **การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ (asexual reproduction)** เมื่อสภาพแวดล้อมเปลี่ยนแปลงมากขึ้น ความต้องการสารพันธุกรรมเพื่อควบคุมกลไกการทำงานให้มีชีวิตรอดอยู่ได้มีมากขึ้นจึงจำเป็นต้องมีการแลกเปลี่ยนสารพันธุกรรมซึ่งเรียกว่าเป็น **การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ (sexual reproduction)**

7.1 การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ

สิ่งมีชีวิตเมื่อเจริญเต็มที่แล้วต้องสืบพันธุ์ก่อนที่จะต้องตาย เป็นการดำรงลักษณะทางพันธุกรรมของแต่ละชนิดไว้ การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศเป็นรูปแบบอย่างง่ายที่สิ่งมีชีวิตแรกเริ่มและสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวหลายชนิดในอาณาจักรโมเนรา โปรติสตา แอลจี และฟังไจบางชนิดใช้เพื่อการดำรงพันธุ์ เพื่อให้เข้าใจการสืบพันธุ์แบบนี้ได้อย่างสมบูรณ์จึงควรทราบวัฏจักรของการแบ่งเซลล์

7.1.1 **วัฏจักรของโพรแคริโอทิกเซลล์** สารพันธุกรรมของสิ่งมีชีวิตพวกโพรแคริโอท (อาณาจักรโมเนรา) เมื่อดูด้วยกล้องจุลทัศน์อิเล็กตรอนกำลังขยายสูงพบว่า มีลักษณะเป็นโครโมโซมเส้นเดี่ยวที่ขดเป็นวงโดยมีจุดเชื่อมต่ออยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์ (รูป 7-1) วัฏจักรเริ่มต้นที่วงโครโมโซมถ่ายแบบเป็น 2 วง แล้วแยกไปต่อกับเยื่อหุ้มเซลล์พร้อมกับดันเยื่อหุ้มเซลล์ให้ห่างออกไป และโครโมโซมก็ห่างตามออกไปด้วย จนเยื่อหุ้มเซลล์คอดมาบรรจบกันสิ้นสุดการแบ่งได้เซลล์ลูก (daughter cell) 2 เซลล์

สิ่งมีชีวิตที่สืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ มีรูปแบบการสืบพันธุ์หลายลักษณะคือ

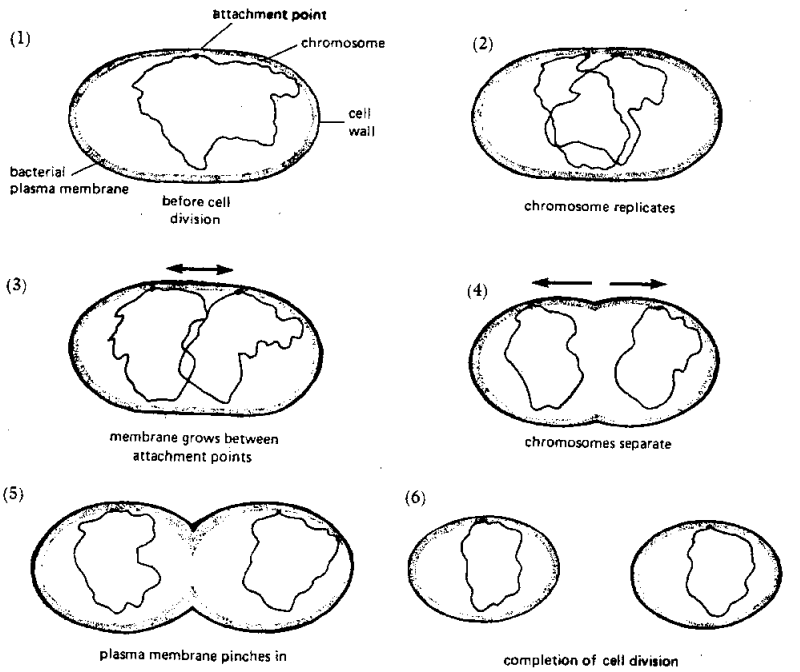
(1) **พวกที่อยู่ในอาณาจักรโมเนรา โปรติสตา แอลจี และฟังไจบางชนิด**

ก. **binary fission** เป็นการแบ่งจากหนึ่งเป็นสองเซลล์อย่างง่ายโดยการคอดกิ่วเยื่อหุ้มเซลล์เข้ามาระหว่างโครโมโซมที่แยกออกจากกันแล้ว เมื่อเยื่อหุ้มเซลล์มาบรรจบกัน จึงหักหลุดออกไป พบในแบคทีเรีย และไซแอโนแบคทีเรีย ถ้าคอดกิ่วตามแนวขวาง

ความยาวของเซลล์ เรียก **transverse binary fission** ถ้าเซลล์แบ่งแล้วยังต่อกันเป็นเส้นยาวต่อมาจึงหลุดออกไปทีละเซลล์หรือหลายเซลล์ เรียกว่า **การหัก (fragmentation)** โปรติสท์บางชนิด (ซึ่งเป็นยูแคริโอท) มีการแบ่งแบบนี้ได้ เช่น *Amoeba proteus* (รูป 7-2 ก)

รูป 7-1 วัฏจักรของโพรแคริโอทิกเซลล์ (แบคทีเรีย) โครโมโซมเป็นเส้นเดี่ยวขดเป็นวงมีความยาวประมาณ 1000 ไมโครมิเตอร์ ให้สังเกตจุดเชื่อมต่อกับเยื่อหุ้มเซลล์ ซึ่งเป็นแหล่งเริ่มต้นของการแบ่ง

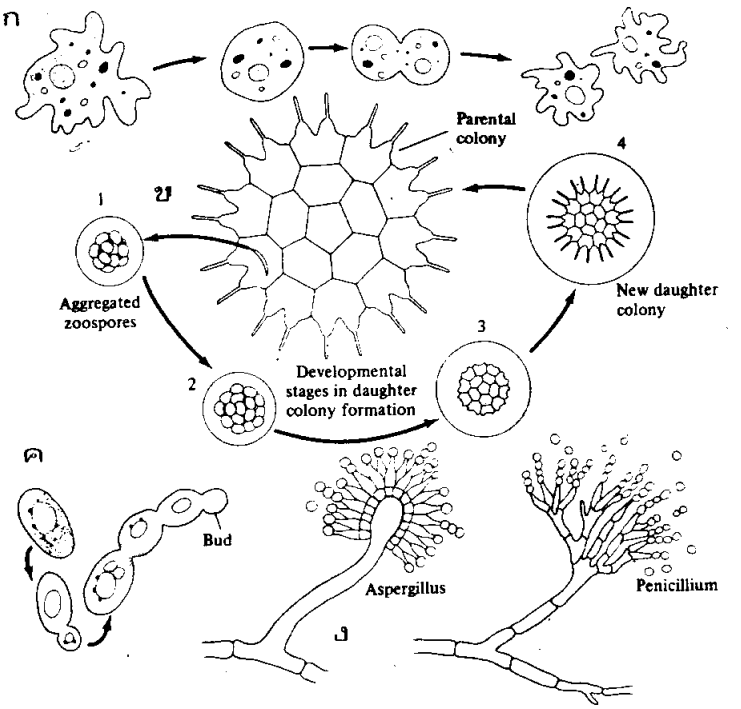
จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986



ข. **การสร้างสปอร์** เป็นการแบ่งเซลล์ครั้งเดียวจำนวนมากโดยแบ่งที่ปลายด้านใดด้านหนึ่งของเซลล์ พบในพวกฟังไจ (รูป 7-2 ง) และในพวกสาหร่ายบางชนิด เช่น สาหร่ายสีเขียวสกุล *Pediastrum* สืบพันธุ์โดยแบ่งเซลล์จำนวนมากมีแส้เคลื่อนที่ได้เรียก zoospore (รูป 7-2 ข)

ค. **budding** เป็นการสืบพันธุ์โดยแบ่งส่วนของเซลล์ออกไปทีละน้อยเช่น การสืบพันธุ์ของยีสต์ (รูป 7-2 ค)

รูป 7-2 การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศหลายลักษณะของสิ่งมีชีวิตชั้นต่ำ ก. ในพวกโปรโตซัวบางชนิด ข. ในพวกสาหร่ายบางชนิด ค. ในพวกยีสต์ และ ง. ในพวกฟังไจ



จาก Barrett, James M., et al. 1986

(2) **พวกพืช** พืชมากชนิดสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศทั้ง ๆ ที่สามารถสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศได้อยู่แล้ว การวิวัฒนาการมาสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศจนเป็นลักษณะปกติทำให้พืชบางชนิดหมดความสามารถในการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศทั้งที่ยังคงมีดอกผลและเมล็ดอยู่ แต่เอ็มบริโอในเมล็ดสูญเสียความสามารถในการออก เช่น พืชพวกกล้วยที่โครโมโซม เป็นเทตราพลอยด์ (tetraploid) นิยมเรียกการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศของพืชว่า **การขยายพันธุ์ (propagation)** มีหลายลักษณะ คือ

ก. **การสร้างเจมมา (gemmule formation)** เป็นโครงสร้างลักษณะคล้ายถ้วยบนผิวของโครงสร้างพืช ภายในมีเจมมาเล็ก ๆ หลายอัน เมื่อฝนตกลงบนเจมมาจะล้างเจมมาหลุดปนไปกับน้ำสู่ดินเจริญเป็นโครงสร้างใหม่เหมือนโครงสร้างเดิมของพืชชนิดนั้น พบในพืชพวกไม่มีระบบท่อลำเลียง พวกลิเวอร์เวิร์ท

ข. **การสร้างต้นเล็ก ๆ (plantlet formation)** พืชมีระบบท่อลำเลียงหลายชนิดสร้างต้นเล็ก ๆ ขึ้นที่ปลายใบหรือขอบใบ เช่นพวกต้นตายใบเป็น (*Kalanchoe*) บางชนิดแตก **หน่อ** ขึ้นมาแล้วทอดตัวไปบนดินเรียก **runner** ซึ่งเมื่อปลายรันเนอร์สัมผัสดินจะมีการสร้างต้นเล็ก ๆ ขึ้น งอกรากแล้วเจริญเป็นต้นใหม่ต่อไป พบในพวกสตรอร์เบอร์รี่

ค. **หน่อ (shoot)** คือชิ้นส่วนของตาที่เจริญออกมาจากด้านข้างของลำต้น ต้นใหม่เจริญโผล่พ้นดินในแนวขนานกับต้นเดิม พบในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวหลายชนิด เช่น อ้อย ไผ่ กล้วย และหญ้าประเภทเป็นกอ (sedge) ถ้าเจริญทอดตามแนวยาวใต้ดินเรียก ไรโซม (rhizome) แล้วงอกเป็นต้นใหม่ พบในพืชพวกหญ้า

ง. **หัว (bulb และ corm)** คือหน่ออ้วนสั้นอยู่ใต้ดินที่เจริญมาจากตาด้านข้างของลำต้น หัวแบบบัลบ์ คือ ตาที่ประกอบด้วยใบเกล็ดซ้อนกันแน่นสะสมอาหารไว้ เช่น หอม กระเทียม พลับพลึง หัวแบบคอร์ม เป็นตายอดที่มีใบเกล็ดหุ้มอาหารสะสมไว้ในลำต้นอ้วนสั้น เช่น เผือก แห้ว

พืชเป็นสิ่งมีชีวิตที่มีวิวัฒนาการเพื่อการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศได้หลายรูปแบบ จึงนำมาประยุกต์ใช้เพื่อการขยายพันธุ์ที่มีคุณลักษณะเป็นประโยชน์ต่อมนุษย์ เช่น การติดตา ต่อหรือทาบกิ่ง การเสียบยอด การปักชำ การกราฟทิง ตลอดจนการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ ซึ่งเป็นสาขาของพฤกษศาสตร์ประยุกต์

(3) **พวกสัตว์ชั้นต่ำ** สัตว์ชั้นต่ำที่สืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศมีหลายกลุ่ม เช่น ฟองน้ำ สัตว์พวกแมงกระพรุน หนอนตัวแบน หนอนปล้อง และสัตว์มีกระดูกสันหลังแรกเริ่มบางชนิด ลักษณะการสืบพันธุ์แบบนี้มาจากคุณสมบัติ **การงอกขึ้นมาใหม่ (regeneration)** แต่สัตว์ชาปล้องหรือสัตว์มีกระดูกสันหลังบางชนิดที่มีคุณสมบัติงอกส่วนของอวัยวะได้ไม่สามารถสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ อวัยวะที่งอกมาเป็นเพียงสิ่งทดแทนการสึกหรอของร่างกายไม่สามารถงอกเจริญเป็นตัวใหม่ได้

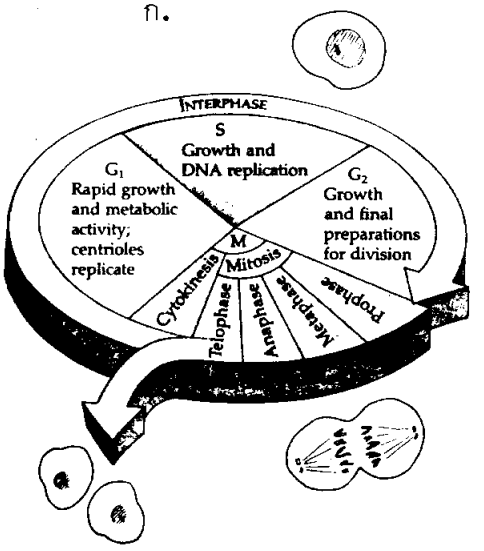
7.1.2 **วัฏจักรของยูแคริโอทิกเซลล์** คือ ลำดับเหตุการณ์เริ่มตั้งแต่เซลล์แม่แบ่งออกเป็นเซลล์ลูก 2 เซลล์และพร้อมสำหรับการแบ่งต่อไป แบ่งได้เป็น 2 ขั้นตอนหลักคือ (1) **อินเทอร์เฟส (interphase)** และ (2) **การแบ่งเซลล์** (รูป 7-3) แต่ละขั้นตอนมีรายละเอียดดังนี้

(1) **อินเทอร์เฟส หรือ synthetic phase** ใช้สัญลักษณ์ย่อว่า **S** เซลล์ที่ได้รับอาหารอุดมสมบูรณ์ จะมีเมแทบอลิซึมสูงขึ้น มีการถ่ายแบบและเพิ่มจำนวนเซลล์ออร์แกเนลล์มากขึ้น เพื่อพร้อมต่อการถ่ายแบบ DNA ในช่วงแรกเป็นช่วงเวลาที่นานกว่าช่วงเวลาอื่นจึงเรียกว่า **gap (G)** และเรียกช่วงแรกนี้ว่า **G1 phase** แล้วเข้าสู่ขั้นตอนการถ่ายแบบ DNA เรียกว่า **S phase** ช่วงถัดมาเรียก **G2 phase** เนื่องจาก DNA ที่ถ่ายแบบแล้วต้องใช้เวลาในการจัดตัวและสร้างสารอื่นที่จำเป็นต่อการแบ่งเซลล์ โดยเฉพาะต้องมีการรวบรวมโมโนเมอร์ไว้รอบบริเวณศูนย์กลางของการเกิดไมโครทิวบุล

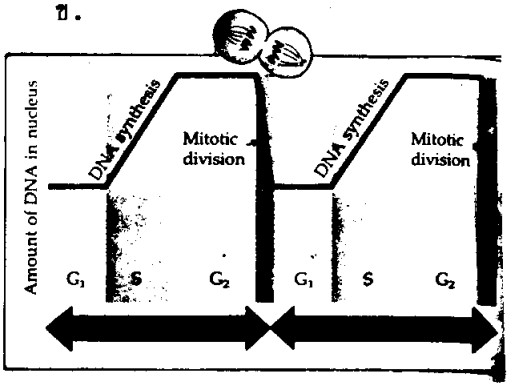
(2) เมื่อเซลล์พร้อมแล้วจึงเข้าสู่ขั้นตอน **ไมโททิกเฟส (mitotic หรือ M phase)** หรือขั้นตอนการแบ่งเซลล์ (ซึ่งจะกล่าวโดยละเอียดในข้อ 7.1.3) ระยะเวลาของการแบ่งเซลล์ค่อนข้างสั้นเมื่อเทียบกับช่วงอินเทอร์เฟส โดยทั่วไปอินเทอร์เฟสใช้เวลาประมาณร้อยละ 90 ของวัฏจักรการแบ่งเซลล์

รูป 7-3 วัฏจักรของยูแคริโอทิกเซลล์ ก. รายละเอียดขั้นตอนต่าง ๆ ของหนึ่งวัฏจักร ข. ปริมาณของ DNA ในแต่ละวัฏจักร

ก.



ข.



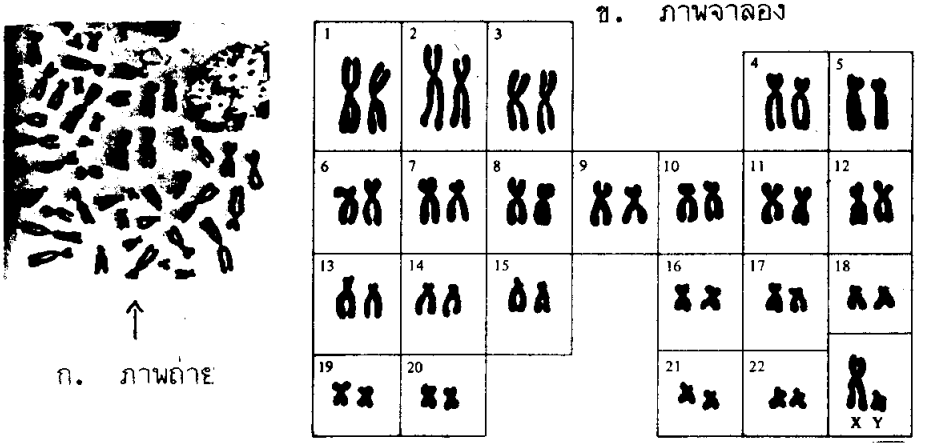
จาก Campbell, Neil A. 1990

7.1.3 **การแบ่งเซลล์ของพวกยูแคริโอท** มีความซับซ้อนมากกว่าพวกโพรแคริโอท เนื่องจากยูแคริโอทมีสารพันธุกรรมและจำนวนยีนอยู่บนโครโมโซมมากกว่า ถ้านำโครโมโซมของมนุษย์มาต่อกันจะมีความยาวถึง 2 ล้านไมโครมิเตอร์ (แบคทีเรียยาวเพียง 1000 ไมโคร

มิเตอร์) พวกยูแคโรโอทอัดแน่นสารพันธุกรรมไว้กับโปรตีนบนเส้นโครโมโซมหลายเส้น กล่าวโดยรวม แต่ละเส้นของโครโมโซมก็ยังยาวกว่าของแบคทีเรีย เมื่อจะมีการแบ่งเซลล์โครโมโซมแต่ละเส้นจะถ่ายแบบตัวเองไว้เพื่อที่โครโมโซมในเซลล์ลูกจะได้รับลักษณะทางพันธุกรรมจากเซลล์แม่ไว้ทุกประการ

(1) **ยูแคริโอทิกโครโมโซม** สารย้อมติดสีเข้มในนิวเคลียสของยูแคริโอทิกเซลล์ขณะยังไม่มีการแบ่งเซลล์เรียกว่า **โครมาทิน (chromatin)** เมื่อเซลล์พร้อมจะแบ่งตัว สารย้อมติดสีเข้มนี้ปรากฏเห็นเป็นเส้น เรียก **โครโมโซม** การที่เป็นเช่นนี้เนื่องจากโครโมโซมแต่ละเส้นจะบิดพันกันจึงไม่สามารถเห็นเด่นชัดเมื่อคลายตัวออกเห็นเป็นเส้นเด่นชัดก็เพื่อจะสามารถถ่ายทอดระหัสทางพันธุกรรมและแยกระหัสทางพันธุกรรมจากเส้นเดิม (หลังจากมีการถ่ายแบบ) ไปยังเซลล์ใหม่ได้ จำนวนลักษณะยีนตลอดจนชุดของโครโมโซมในสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิดจะต่างกัน ลักษณะของโครโมโซมเรียก **แคริโอไทป์ (karyotype)** โครโมโซมที่มีลักษณะคล้ายคลึงกันเรียก โฮโมโลกัส (homologous) โครโมโซม ซึ่งไม่จำเป็นว่ายีนที่อยู่บนโฮโมโลกัสโครโมโซมจะต้องเหมือนกันทุกประการ โดยทั่วไปยีนที่อยู่บนโฮโมโลกัสโครโมโซมมักจะเป็น **คู่เหมือนของยีน (allelles)** ซึ่งจะควบคุมลักษณะที่สัมพันธ์กัน เซลล์ที่มีจำนวนชุดของโครโมโซมเป็นคู่เรียก ดิพลอยด์ (diploid) เช่นมนุษย์มีโครโมโซม 46 เส้น มีลักษณะเป็นโฮโมโลกัสโครโมโซม 22 คู่ ซึ่งเรียกว่า **ออโทโซม (autosome)** กับโครโมโซมกำหนดเพศอีก 1 คู่ เรียก **โครโมโซมเพศ (sex chromosome)** (รูป 7-4) การมีโฮโมโลกัสโครโมโซมมีความสำคัญต่อการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมและวิวัฒนาการ เพราะเมื่อมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศเซลล์แบ่งตัวแบบไมโอซิส คู่เหมือนของโครโมโซมแยกออกจากกันไปอยู่คนละเซลล์ ดังนั้นลักษณะทางพันธุกรรมที่มีอยู่ในเซลล์สืบพันธุ์ที่มีจำนวนโครโมโซมเพียงชุดเดียวคือ **แฮพลอยด์ (haploid)** เมื่อได้รับการปฏิสนธิแล้วจะได้รับอิทธิพลจากลักษณะทางพันธุกรรมของเซลล์สืบพันธุ์ที่เป็นคู่สม ซึ่งจะกล่าวถึงต่อไป

รูป 7-4 แผนภาพโครโมโซมของบุรุษในระยะเมทาเฟส แสดงคู่เหมือน 22 คู่ และโครโมโซมเพศ 1 คู่



จาก Barrett, James M., et al. 1986

โดยทั่วไปนิยมเรียกชุดของโครโมโซมเริ่มจากชุดเดียวคือ แฮพลอยด์ (n) โครโมโซมไม่เหมือนกันเลย เมื่อมีจำนวนโครโมโซมเพิ่มขึ้น และเป็นโฮโมโลกัสโครโมโซมจำนวนเท่ากับชุดเดิมโดยเพิ่มขึ้นเป็นชุด ถ้า 2 ชุดเรียก ดิพลอยด์ ถ้า 4 ชุดเรียก เทตราพลอยด์ (tetraploid) การเพิ่มจะเพิ่มเป็นจำนวนเท่าของจำนวนเดิม คือจาก n เป็น 2n, 3n, 4n และต่อ ๆ ไป จำนวนชุดของโครโมโซมที่เพิ่มขึ้นจะมีบทบาทต่อการสืบพันธุ์และลักษณะปรากฏ เช่นถ้าผสมพันธุ์แตงโมให้มีจำนวนโครโมโซมเป็น 3n แตงโมไม่มีเมล็ดก็สืบพันธุ์ไม่ได้

ก่อนการแบ่งเซลล์โครโมโซมจะถ่ายแบบตนเองจากเส้นเดียวเป็นเส้นคู่ แต่ละเส้นเรียก**โครมาทิด(chromatid)** โดยมีจุดเชื่อมต่อตรงตำแหน่งที่มีโปรตีนเป็นส่วนประกอบ ไม่มี DNA และยีน ตำแหน่งนี้เรียกว่า **เซนโทรเมียร์ (centromere)** ซึ่งจะอยู่ที่ส่วนใดส่วนหนึ่งของเส้นโครโมโซม ทำให้โครโมโซมมีลักษณะต่างกันออกไป

(2) **ไมโทซิส** การแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสเป็นลักษณะเอกลักษณ์ของพวกยูแคริโอท อาจมีรายละเอียดต่างกันในแต่ละชนิด โดยทั่วไปเป็นเหตุการณ์ต่อเนื่องซึ่งเกิดขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อเทียบกับระยะอินเทอร์เฟสในวัฏจักรของเซลล์ เพื่อง่ายต่อการศึกษาจึงแบ่งออกเป็นระยะตามการเปลี่ยนแปลงต่อเนื่องได้ 4 ระยะ คือ (รูป 7-5)

ก. **โพรเฟส (prophase)** โครโมโซมที่ถ่ายแบบแล้วหดเป็นเกลียวเห็นได้ด้วยกล้องจุลทัศน์ธรรมดา เยื่อหุ้มนิวเคลียสคลายตัว โมโนเมอร์ของไมโครทิวบูล (ซึ่งต่อไปจะ

สร้างเป็นพอลิเมอร์) เริ่มมารวมกันที่รอบบริเวณศูนย์รวมไมโครทิวบุล (microtubule organizing center ใช้คำย่อว่า **MTOC**) ในกรณีของเซลล์สัตว์ เซนทริโอล ที่ถ่ายแบบตัวเองแล้ว จะทำหน้าที่เป็น MTOC สำหรับให้ **สปินเดิลไฟเบอร์** (ซึ่งเกลทไมโครทิวบุล) มาเกาะ โดยเรียงเข้าหาเซนทริโอลโดยรอบลักษณะแผ่เป็นเส้นในแนวรัศมีเรียก **แอสเทอร์ (aster)** ปลายด้านตรงข้ามเซนทริโอลจะมาเกาะกับ **ไคเนโทคอร์ (kinetochore)** ของโครโมโซม ไคเนโทคอร์คือบริเวณเซนโทรเมียร์ของโครโมโซมที่เปลี่ยนแปลงมามีลักษณะแผ่นกลมเพื่อใช้ดึงโครโมโซมให้เคลื่อนที่ได้

โปรโตซัวที่มีซิเลียหรือแฟลเจลลา เบซัลบอดีทำหน้าที่เช่นเดียวกับเซนทริโอล

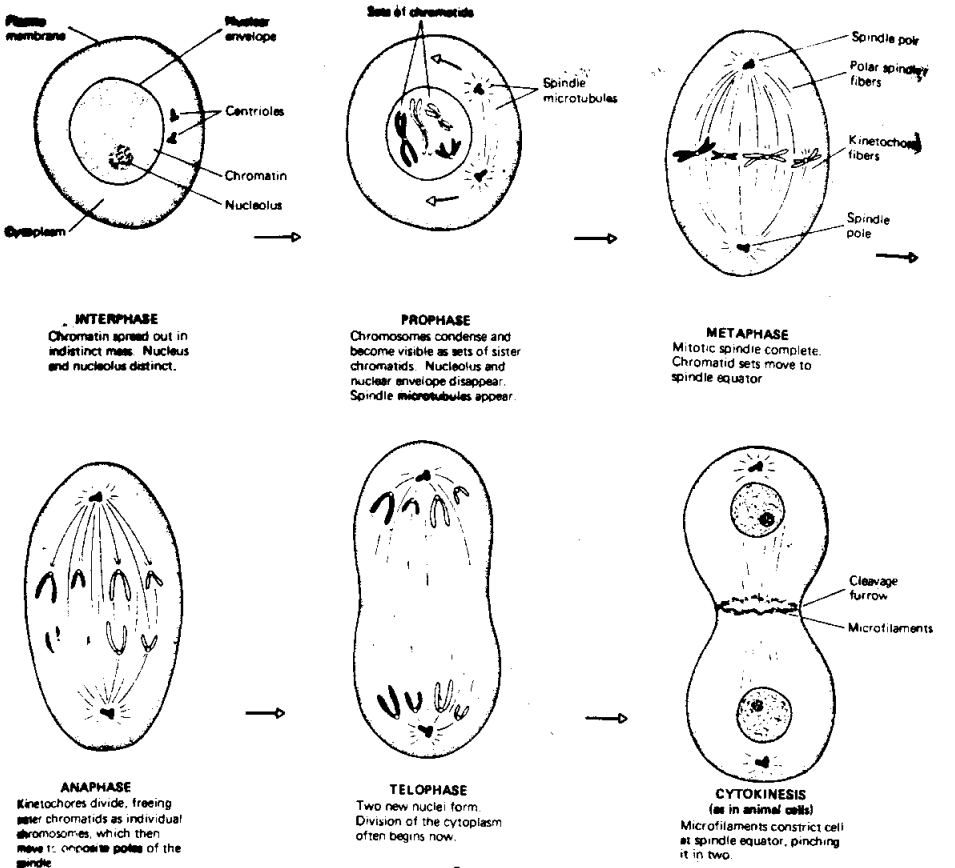
เซลล์พืชไม่มีเซนทริโอล แต่การเกิดเส้นใยสปินเดิล ก็เช่นเดียวกับเซลล์สัตว์ MTOC ไม่สามารถแสดงให้เห็นได้ด้วยเทคนิคทางจุลทัศน์อิเล็กตรอน

ข. **เมทาเฟส (metaphase)** โครโมโซมเคลื่อนมาเรียงกันบริเวณกลางเซลล์ในระนาบเดียวกัน ยังไม่ปรากฏชัดว่าทำไมจึงมาเรียงกันเช่นนั้น อาจเป็นเพราะเส้นใยสปินเดิลที่สมบูรณ์มากขึ้นดึงมา เมื่อถึงปลายระยะเมทาเฟส ไคเนโทคอร์ของแต่ละโครมาทิดจะหมุนเข้าหาทิศทางของขั้ว (MTOC) ซึ่งอยู่ด้านตรงข้ามของโครโมโซมแต่ละคู่โดยมีเส้นใยสปินเดิลยึดไคเนโทคอร์ไว้ในทิศทางเดียวกันกับขั้วของแต่ละโครมาทิด

ค. **แอนาเฟส (anaphase)** โครมาทิดแต่ละคู่ถูกดึงแยกออกจากกันเข้าสู่ขั้วของตนโดยหลุดจากเซนโทรเมียร์ โครมาทิดแต่ละเส้นมียีนซึ่งเป็นเอกลักษณ์กับโครโมโซมเส้นเดิม การถูกดึงออกจากกันเชื่อว่าเป็นกลไกการทำงานของเส้นใยสปินเดิลคลายตัวเป็นโมโนเมอร์ได้พลังงานดันโครโมโซมไปสู่ขั้ว (รูป 7-6)

ง. **เทโลเฟส (telophase)** โครมาทิดถูกดึงไปสู่ขั้วตรงข้ามแยกจากกันเห็นชัด เส้นใยสปินเดิลคลายตัว (เป็นโมโนเมอร์) จนหมด โครมาทิดยืดยาวออกเป็นโครโมโซมซึ่งเริ่มติดสีไม่ชัด DNA ในระยะนี้จะเท่ากับในระยะ G1 (รูป 7-3 ข)

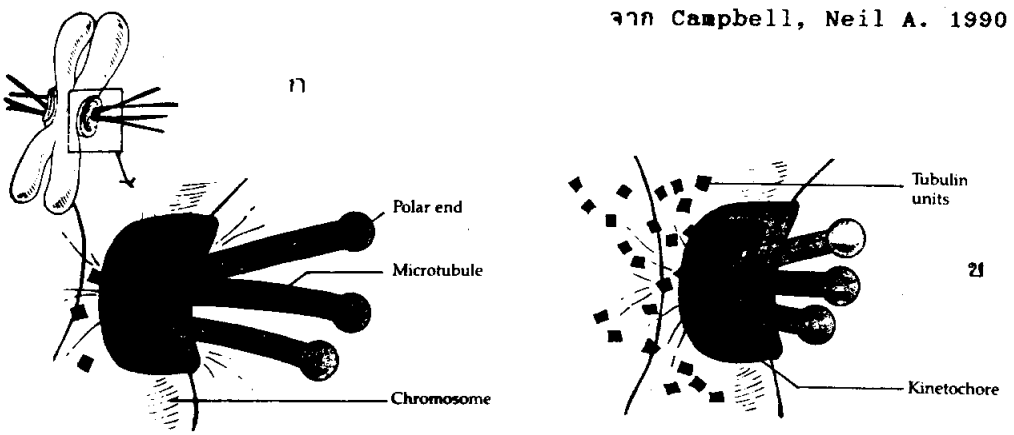
รูป 7-5 แผนภาพการแบ่งเซลล์สัตว์แบบไมโทซิส



จาก Arms, K. & Pamela S. Camp. 1988

รูป 7-6 ภาพจำลองกลไกการเคลื่อนที่ของโครโมโซมไปสู่ขั้วของเซลล์ ให้สังเกตการคลายตัวของไมโครทิวบุล (สปินเดิลไฟเบอร์) เป็นโมโนเมอร์ (ทิวบุลิน) ทำให้เกิดพลังงานดันโครโมโซมไปสู่ขั้ว

จาก Campbell, Neil A. 1990



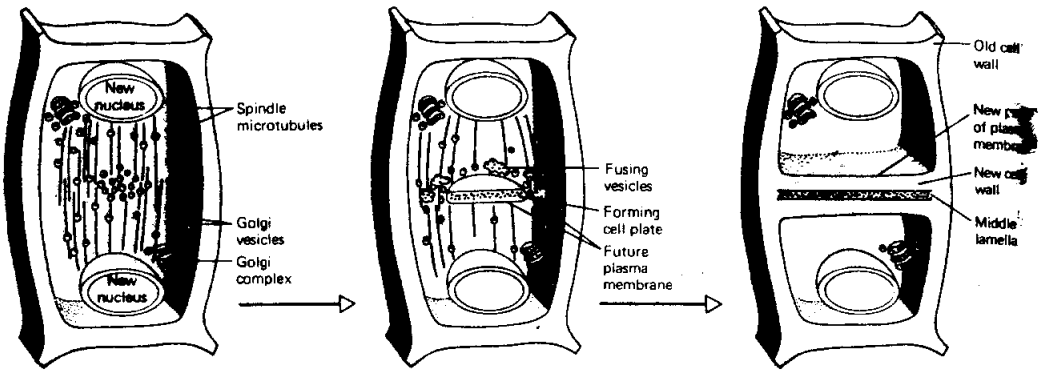
(3) **ไซโทไคเนซิส (cytokinesis)** การแบ่งไซโทพลาซึมเริ่มตั้งแต่ระยะปลายแอนนาเฟสต่อเนื่องมาจนถึงระยะเทโลเฟส

ในเซลล์สัตว์ เมื่อไซโทพลาซึมไปล้อมรอบนิวเคลียสที่เกิดใหม่มากขึ้น ทำให้บริเวณกลางคอดกิ่วเรียก **cleavage furrow** ด้วยการทำงานของไมโครฟิลาเมนท์ จนทำให้เซลล์หลุดออกจากกันเรียก **cleavage** แบ่งออกเป็น 2 เซลล์

ในเซลล์พืชไม่มีคลีเวจเฟอร์โรว์ แต่จะมี **เซลล์เพลท (cell plate)** เกิดขึ้นคั่นระหว่าง 2 นิวเคลียสที่เกิดขึ้นใหม่ เซลล์เพลทเป็นผลผลิตของโกลจิคอมเพลกซ์ (รูป 7-7) ซึ่งต่อไปเปลี่ยนเป็นมิดเดิลลาเมลา (middle lamella) คั่นเซลล์แม่ออกเป็นเซลล์ลูก 2 เซลล์โดยสมบูรณ์ แล้วจึงจะมีผนังเซลล์มาเสริมต่อไป

รูป 7-7 ภาพจำลองไซโทไคเนซิสของเซลล์พืช ให้สังเกตเซลล์เพลทมาจากโกลจิเวสซิเคิล

จาก Arms, K. & Pamela S. Camp. 1988



(4) **การควบคุมการแบ่งเซลล์และความผิดปกติ** อัตราการแบ่งเซลล์ในส่วนต่าง ๆ ของสิ่งมีชีวิตต่างกัน เซลล์ของผิวหนังจะแบ่งตัวตลอดเวลา เป็นการชดเชยเซลล์เก่าที่ตายและหลุดออกไป เซลล์ตับรักษาความสามารถในการแบ่งตัวไว้ตลอดชีวิต แต่ไม่แบ่งจนกว่าจะถึงคราวจำเป็นเช่นเมื่อเกิดการบาดเจ็บ เซลล์ที่มีหน้าที่พิเศษมาก เช่น เซลล์ประสาทและเซลล์กล้ามเนื้อ เมื่อเจริญเต็มที่แล้วจะไม่มีการแบ่งตัวอีกเลย ถ้ามีบาดแผลเกิดขึ้นจะมีเซลล์ชนิดอื่นมาทำหน้าที่ซ่อมแซมส่วนที่เกิดบาดแผลนั้น

การศึกษาว่าสิ่งใดควบคุมการแบ่งเซลล์นิยมศึกษาด้วยวิธี **การเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ (tissue culture)** ตามสภาพความเป็นจริงคือการเพาะเลี้ยงเซลล์ (ซึ่งเอามาจาก

เซลล์ของเนื้อเยื่อ) ในมีเดียเพาะเลี้ยง (growth medium) ประกอบด้วย กลูโคส กรดอะมิโน วิตามิน เกลือ ซีรัม (ถ้าใช้เพาะเลี้ยงเซลล์สัตว์) และสารปฏิชีวนะ (เพื่อป้องกันการปนเปื้อน) และควบคุมสภาวะแวดล้อมให้เหมาะสม เช่น อุณหภูมิ pH และปัจจัยอื่นตามลักษณะประเภทของเซลล์ โดยทั่วไปเซลล์จะเจริญเกาะติดภาชนะเพาะเลี้ยงด้วยอัตราการเจริญตามสภาพแวดล้อมที่ทำการควบคุมไว้

ปัจจัยที่ควบคุมการเจริญของเซลล์มีหลายอย่าง คือ (1) ฮอร์โมนและสารอื่น ควบคุมให้เจริญตามปกติ (2) สารยับยั้งการสังเคราะห์โปรตีน จะยับยั้งการแบ่งเซลล์ด้วย แต่ถ้ามีการยับยั้งสารอาหารบางอย่างจะทำให้เซลล์รวมกันแน่น ก็ทำให้เซลล์หยุดการแบ่งได้เช่นเดียวกัน ในกรณีนี้ ศึกษาจากการเพาะเลี้ยงเซลล์สัตว์มีกระดูกสันหลัง เซลล์จะแบ่งตัวจนกระทั่งเยื่อหุ้มเซลล์แต่ละเซลล์มาสัมผัสกัน เซลล์จะหยุดการแบ่งทั้ง ๆ ที่อาหารเพาะเลี้ยงและสภาพแวดล้อมที่ควบคุมไว้อยู่ในสภาวะที่อำนวยต่อการแบ่งเซลล์ได้ เรียกปรากฏการณ์นี้ว่า **การยับยั้งโดยสัมผัส (contact inhibition)** ถ้านำเซลล์จำนวนหนึ่งออกเพื่อให้มีที่ว่าง เซลล์สามารถแบ่งตัวได้อีกจนที่ว่างหมดไป

โดยทั่วไป G1 phase ของวัฏจักรเซลล์มีบทบาทสำคัญต่อการควบคุมการแบ่งเซลล์ เพราะเป็นช่วงเวลาที่เซลล์มีการถ่ายแบบ DNA นักวิทยาศาสตร์ศึกษาได้ว่า เซลล์จะแบ่งตัวหรือไม่แบ่งตัว (เรียก Go) โดยดูจากช่วงสุดท้ายของ G1 phase เรียกว่า **จุดจำกัด (restrict point)** ซึ่งเป็นช่วงที่จะทำให้เซลล์ผ่านเข้าสู่ S, G2 และ M phase ของวัฏจักรเซลล์ ปัจจุบันพบว่า มียีนที่ควบคุมการแบ่งเซลล์จะให้เซลล์สามารถผ่านจุดจำกัดได้หรือไม่ โดยยีนชนิดนี้คล้ายคลึงแม้ในสิ่งมีชีวิตต่างชนิดกัน แต่กลไกการทำงานในรายละเอียดยังคงทำการศึกษากันอยู่

บางครั้งเซลล์แบ่งตัวนอกเหนืออำนาจการควบคุมของร่างกาย เช่น เซลล์มะเร็งแบ่งตัวรวดเร็วและเป็นจำนวนมาก แถมยังกระจายไปยังเนื้อเยื่ออื่น ทำให้ขัดขวางการทำงานตามปกติของเนื้อเยื่อเหล่านั้น จนถึงขั้นเสียชีวิต

จากการศึกษาเซลล์มะเร็งพบว่า การยับยั้งสัมผัส ไม่สามารถหยุดยั้งการแบ่งเซลล์มะเร็งได้ เซลล์จะแบ่งตัวอัดแน่นและอาจซ้อนกันหลายชั้นจนอาหารในมีเดียที่ใช้เพาะเลี้ยงหมด เซลล์มะเร็งสามารถผ่านจุดจำกัดของ G1 ได้และแบ่งตัวไม่มีที่สิ้นสุด ถ้าอาหารในมีเดียยังคงมี

อยู่ จึงถือว่าเซลล์มะเร็งเป็น **อมตะ** แต่เป็นสาเหตุได้เซลล์ธรรมดาตาย สำหรับเซลล์ปกติของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม ถ้านำมาเพาะเลี้ยงในอาหารเพาะเลี้ยงจะสามารถแบ่งเซลล์ได้ 20-50 ครั้งแล้วตาย อย่างไรก็ตามยังไม่ทราบแน่ชัดว่ากลไกใดจึงควบคุมการแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสของเซลล์ปกติได้แต่ไม่สามารถควบคุมเซลล์มะเร็ง ความรู้ที่มีอยู่ในปัจจุบันทราบเพียงว่ามียีนควบคุมการทำงาน

7.2 การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ

การแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสเป็นการแบ่งเพื่อการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศสำหรับสิ่งมีชีวิตชั้นต่ำหรือชั้นสูงบางชนิด (โดยเฉพาะพืช) โดยที่เซลล์ลูกจะได้ยีนที่เป็นเอกลักษณ์ไปจากเซลล์แม่ ในกรณีเช่นนี้ได้ประโยชน์เพียงเฉพาะเมื่อไม่มีการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม แต่เป็นสิ่งที่เป็นไปไม่ได้ที่สภาพแวดล้อมจะไม่มีการเปลี่ยนแปลง การได้มาซึ่งยีนใหม่ ๆ เพื่อให้เหมาะกับการมีชีวิตรอดในสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงจึงจำเป็นอย่างยิ่งที่สิ่งมีชีวิตมีกลไกการปรับเปลี่ยนและวิวัฒน์วิธีการแสวงหายีนใหม่ให้ผู้สืบทอดด้วยการผสมพันธุ์แบบอาศัยเพศ โดยได้รับยีนและโครโมโซมจากเซลล์เดิม (เซลล์แม่) มาเพียงครึ่งเดียว แล้วรวมกับยีนและโครโมโซมเพียงครึ่งเดียวจากเซลล์แม่อีกเซลล์หนึ่ง กล่าวคือเป็นการ**ปฏิสนธิ (fertilization)** ของเซลล์เพศที่มียีน (โครโมโซม) มาจากเซลล์พ่อครึ่งหนึ่ง (n) และมาจากเซลล์แม่ครึ่งหนึ่ง (n) คำว่า **เซลล์สืบพันธุ์เพศผู้หรือเพศเมีย** เป็นคำทั่วไปที่ประยุกต์ใช้ได้ทั้งเซลล์สัตว์และเซลล์พืช ยูแคริโอทที่สามารถสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศได้จำเป็นต้องอาศัยวิธีการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสเพื่อให้ได้จำนวนโครโมโซมในเซลล์เพศเป็นแฮพลอยด์ (n)

7.2.1 **ไมโอซิส** เป็นการแบ่งเซลล์เพื่อให้ได้**เซลล์สืบพันธุ์ (gamete)** โดยลดจำนวนโครโมโซมลงครึ่งหนึ่งเหลือเป็นจำนวนแฮพลอยด์ เซลล์สืบพันธุ์ของสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิดมีขั้นตอนเจริญเปลี่ยนแปลงขนาดรูปร่างจนเป็นเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้หรือเพศเมียต่างกัน ขั้นตอนการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิส มี 2 ขั้นตอนหลัก คือ

(1) ไมโอซิสวัน (meiosis I) แต่ละขั้นตอนการแบ่งก็เช่นเดียวกับการแบ่งแบบไมโทซิส คือ ช่วงอินเทอร์เฟสใช้เวลานานและช่วง M phase ใช้เวลาเร็วกว่า ระยะ prophase I โครโมโซมเห็นได้ชัดขึ้น เยื่อหุ้มนิวเคลียสคลายตัว โฮโมโลกัสโครโมโซมเข้า

คู่กัน และบ่อยครั้งที่โครมาทิดจะไขว้กันเรียก **ไคแอสมา (chiasma)** ถ้ามีการแลกเปลี่ยนส่วนของโครโมโซมด้านปลายจากจุดที่ไขว้กันเรียกว่ามี **การไขว้เปลี่ยน (crossing over)** ซึ่งจะมีผลต่อการแสดงออกของยีนในชั้นลูก ในช่วงเข้าสู่ระยะ **metaphase I** เส้นใยสปินเดิลจะเข้ามาต่อที่ไคเนโทคอร์ของโฮโมโลกัสโครโมโซมในทิศทางตรงกันข้าม (รูป 7-8 ข) ซึ่งต่างจากไมโทซิสที่เส้นใยสปินเดิลเข้ามาต่อกับไคเนโทคอร์ของโครมาทิด (รูป 7-8 ก) ดังนั้นเมื่อโครโมโซมถูกดึงไปยังขั้วของเซลล์ในระยะ **anaphase I** และจนถึงระยะ **telophase I** โครมาทิดไม่ได้ถูกแยกจากโครโมโซม ยังผลให้จำนวนโครโมโซมลดลงครึ่งหนึ่งได้เป็นจำนวนแฮพลอยด์ (n) เมื่อถึงระยะ **telophase I** เส้นใยสปินเดิลคลายตัวหมดไป แต่เยื่อหุ้มเซลล์อาจไม่ปรากฏให้เห็น และไซโทไคเนซิสอาจไม่ปรากฏโดยเฉพาะในเซลล์พืช โดยทั่วไปการแบ่งเซลล์จะดำเนินต่อไปทันทีเข้าสู่**ไมโอซิสทู (miosis II)** ยกเว้นในกรณีของการแบ่งเพื่อสร้างเซลล์ไข่

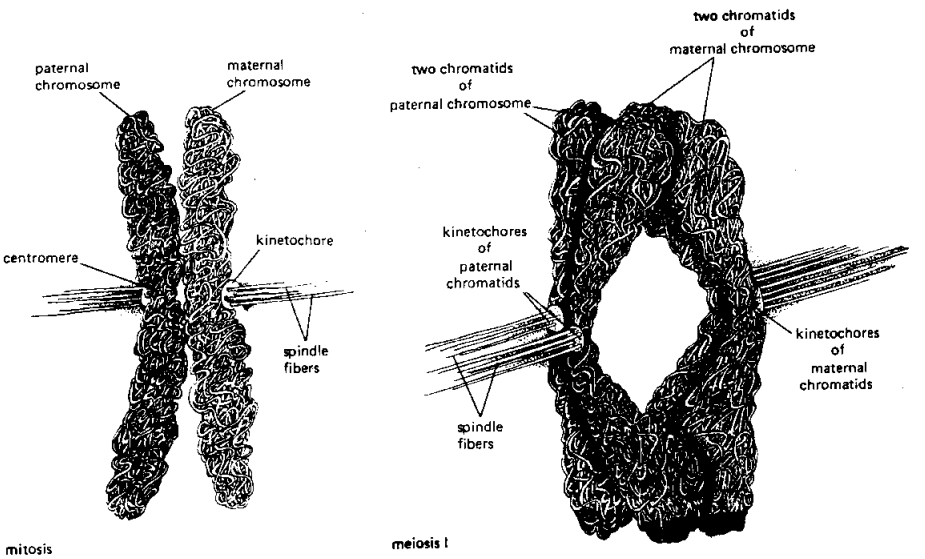
(2) **ไมโอซิส ทู** การเข้าสู่ระยะแรกของไมโอซิสทู คือ **prophase II** โดยไม่ต้องผ่านระยะอินเทอร์เฟส เนื่องจากโครโมโซมได้ถ่ายแบบไว้แล้วตั้งแต่ระยะอินเทอร์เฟสวันระยะโปรเฟสทู ต่างจากเทโลเฟสวันที่การเริ่มปรากฏขึ้นอีกครั้งหนึ่งของเส้นใยสปินเดิลโดยมาจับที่ไคเนโทคอร์ ขั้นตอนต่อไปจนถึงระยะเทโลเฟสทู ดำเนินไปเช่นเดียวกันกับการแบ่งแบบไมโทซิส (รูป 7-9)

7.2.2 **การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของเซลล์สัตว์** อวัยวะเพศของสัตว์มีเซลล์พิเศษอยู่ในโครงสร้างพิเศษซึ่งมีชื่อเรียกต่างกันบ้างในสัตว์และละกลุ่ม เซลล์เหล่านี้เมื่อแบ่งแบบไมโอซิสแล้วจะมีการปรับเปลี่ยนแปลงไปเป็นเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้หรือเพศเมีย ตามเพศเดิมของสัตว์ชนิดนั้น

(1) **การสร้างอสุจิ (spermatogenesis)** เซลล์แม่ที่ต่อไปจะแบ่งแบบไมโอซิสเรียกว่า **สเปอร์มาโทโกเนียม (spermatogonium)** ซึ่งอยู่ภายในหลอดสร้างอสุจิของ **อัณฑะ (testis)** ในช่วงยังไม่ถึงวัยเจริญพันธุ์ สเปอร์มาโทโกเนียมยังไม่มีการแบ่ง เมื่อถึงวัยเจริญพันธุ์ฮอร์โมนเพศชายกระตุ้นให้เจริญเป็น **primary spermatocyte (2n)** เข้าสู่ไมโอซิสวันได้ 2 **secondary spermatocyte (n)** เข้าสู่ไมโอซิสทู ได้ 4 **spermatid** แล้วจึงมีหางเปลี่ยนรูปร่างเป็น **ตัวอสุจิ (spermatozoa)** (รูป 7-10 ก.)

รูป 7-8 ภาพจำลองเปรียบเทียบการเข้าจับของเส้นใยสปินเดิลที่ไคเนโทคอร์ของการแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสและไมโอซิส ก. ไมโทซิส : เส้นใยสปินเดิลเข้าไปจับไคเนโทคอรในทิศทางตรงกันข้ามของโครมาทิด ข. ไมโอซิส: เส้นใยสปินเดิลเข้าจับในทิศทางเดียวกับของโครมาทิด แต่ในทิศทางตรงกันข้ามของคู่เหมือนของโครโมโซม

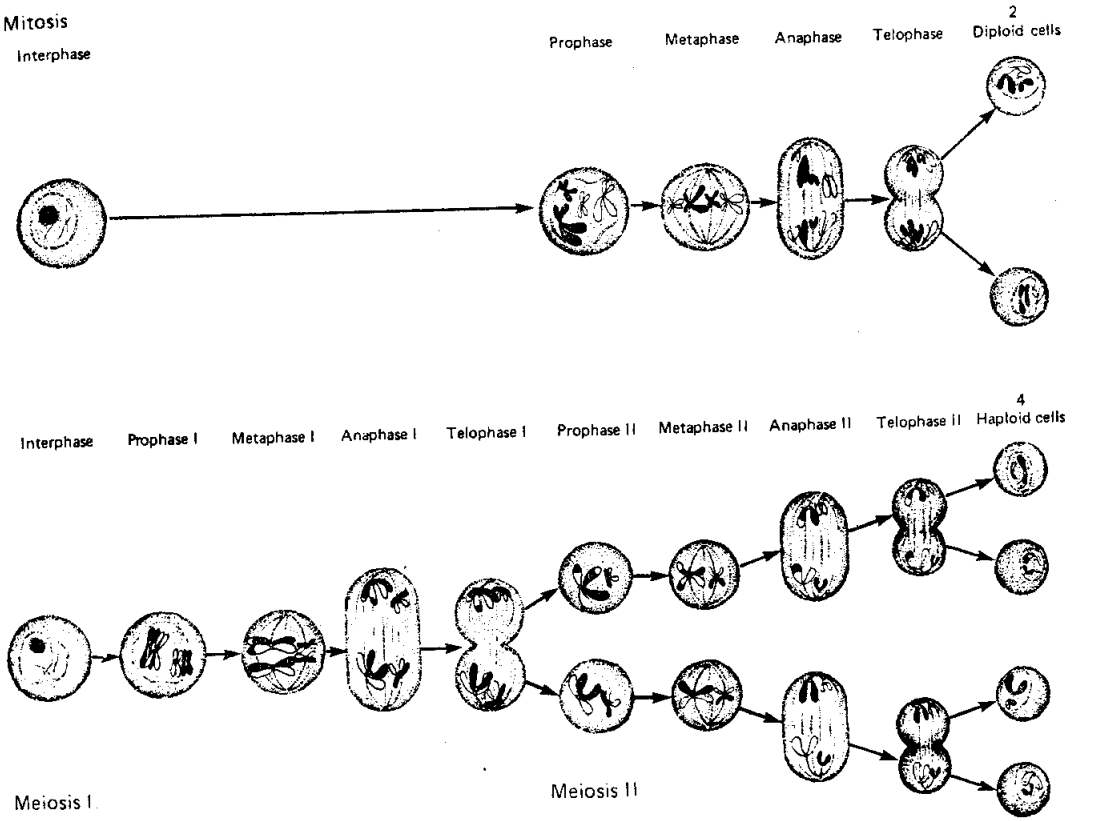
ก. ข.



จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

(2) **การสร้างไข่ (oogenesis)** เซลล์แม่สำหรับสร้างไข่เรียก **โอโอโกเนียม (oogonium)** อยู่ภายใน **รังไข่ (ovary)** เซลล์โอโอโกเนียมเจริญขนาดใหญ่ขึ้นเป็น **primary oocyte (2n)** ตั้งแต่ทารกเพศหญิงเริ่มคลอดออกมาจากครรภ์ โอโอไซท์มีการถ่ายแบบโครโมโซมตัวเองมาตั้งแต่ช่วงที่มีการเจริญอยู่ในครรภ์ ฮอร์โมนเพศหญิงกระตุ้นให้เซลล์ไพรแมรีโอโอไซท์บางเซลล์เท่านั้นเจริญขั้นแบ่งแบบไมโอซิสต่อไปจนได้ 4 เซลล์ และมีเพียงเซลล์เดียวเท่านั้นที่เจริญเป็น **เซลล์ไข่ (ovum)** ส่วนเซลล์ที่เรียก โพลาร์บอดี (polar body) มีไซโทพลาซึมน้อยจึงหมดหน้าที่ (รูป 7-10 ข)

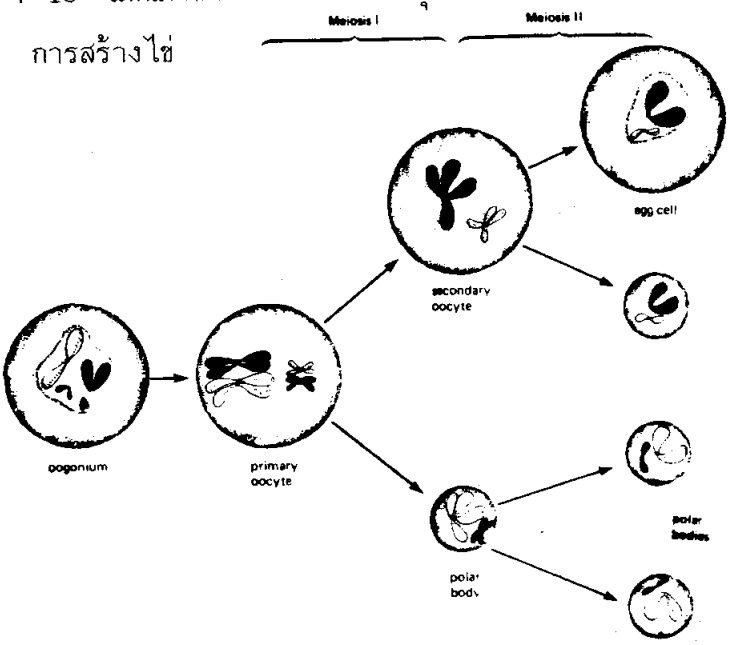
รูป 7-9 เปรียบเทียบขั้นตอนการแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสและไมโอซิส



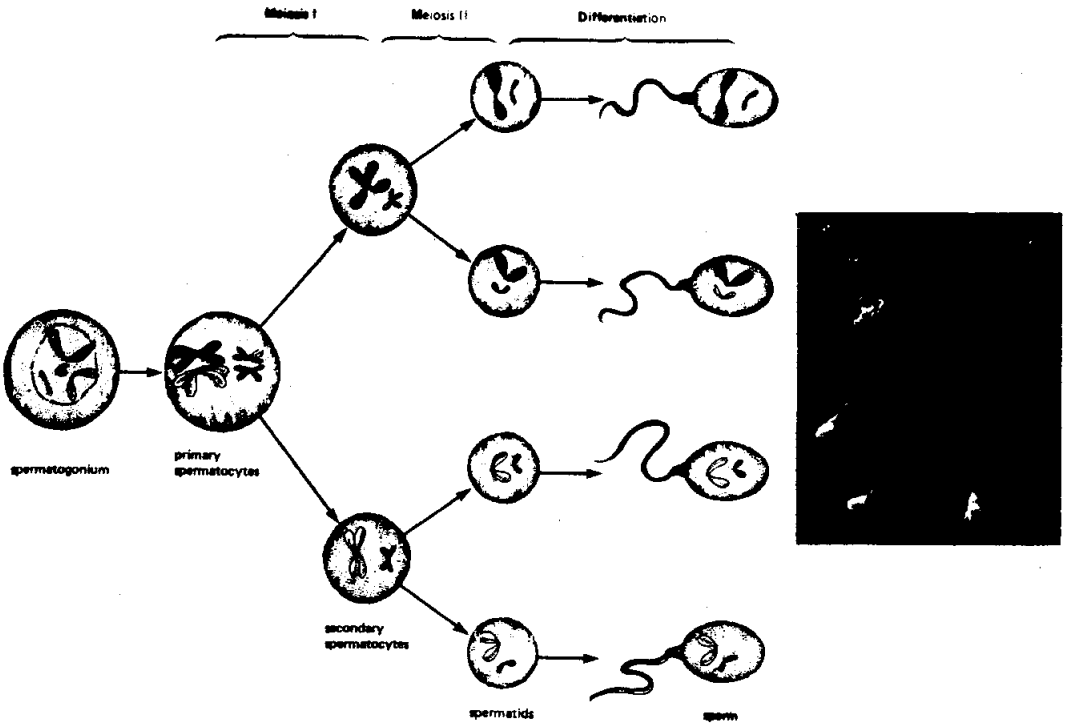
จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

รูป 7-10 แผนภาพการสร้างไข่และอสุจิ

ก. การสร้างไข่



ข. การสร้างอสุจิ



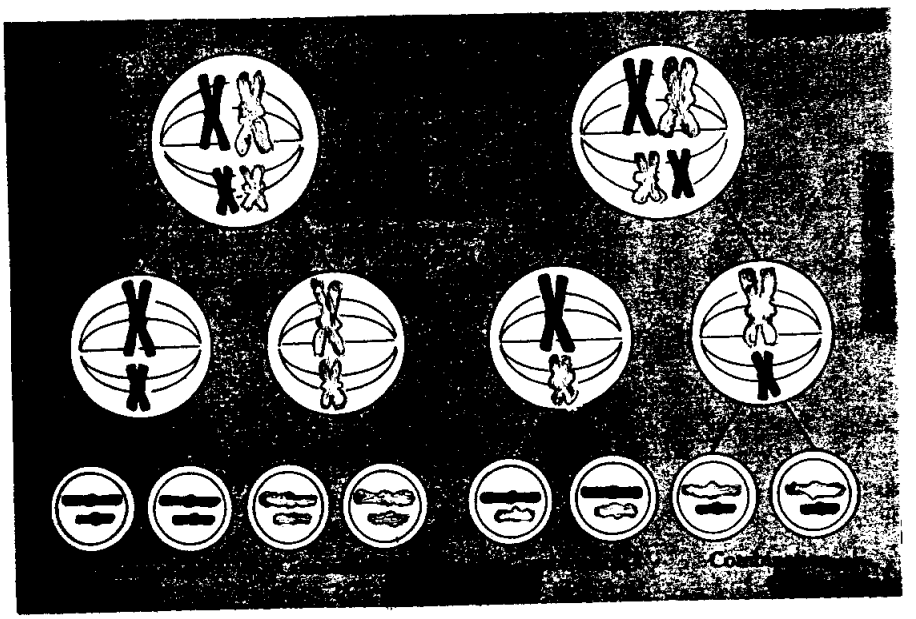
จาก Audesirk, G. & Teresa Audesirk 1986

7.2.3 **การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของพืช** โครงสร้างสำหรับใช้สร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้เรียกว่า **แอนเทอริเดียม (antheridium)** ซึ่งจะมีเซลล์พิเศษสำหรับสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้โดยการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสจนได้**สเปอร์ม (n)** เช่นเดียวกันกับของสัตว์ แต่สเปอร์มของพืชลักษณะต่างจากของเซลล์สัตว์จึงไม่เรียกตัวอสุจิ โครงสร้างสำหรับสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศเมียเรียกว่า **อาร์คีโกเนียม (archegonium)** ซึ่งมีเซลล์พิเศษทำหน้าที่แบ่งแบบไมโอซิสได้ **เซลล์ไข่ (n)** รายละเอียดการสร้างสเปิร์มและไข่ของพืชต่างกัน

7.2.4 **ความสำคัญของโครโมโซมคู่** พวกยูแคริโอทโดยทั่วไปมักมีคู่เหมือนของโครโมโซม แต่ยีนที่อยู่บนคู่เหมือนของโครโมโซมไม่จำเป็นต้องเป็นคู่ของยีนหรือเป็นเอกลักษณ์กัน ที่เป็นเช่นนี้ก็เนื่องจากสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์มีวิวัฒนาการมาเพื่อเพิ่มการอยู่รอดให้กับลูกที่จะเกิดมาในชั่วรุ่นถัดไป เช่น ถ้ามีโครโมโซม 4 เส้น คือมี 2 คู่เหมือน ในระยะ metaphase I การเรียงตัวของคู่เหมือนที่แนวกลางของเซลล์เรียงได้ 2 แบบ (รูป 7-11) เมื่อเข้าสู่ระยะ metaphase II การเรียงตัวของโครโมโซมจึงได้ออกมา 4 แบบ และเมื่อสิ้นสุดการแบ่ง

เซลล์แบบไมโอซิสได้เซลล์ 4 เซลล์ โครโมโซมที่ถูกแยกออกมาจึงเป็น 2 เส้นที่ต่างกันได้ 4 แบบ ซึ่งถ้าพิจารณาว่ายีนที่อยู่บนโครโมโซมทั้ง 4 เส้นต่างกันเพียงเส้นละหนึ่งยีน ก็จะทำให้เซลล์สืบพันธุ์ทั้ง 4 เซลล์ต่างกัน 4 ยีน ตามมาด้วย เมื่อมีการปฏิสนธิ ลักษณะต่าง ๆ ที่ยีนเป็นตัวกำหนดจะปรากฏให้ต่างกันในชั่วรุ่นถัดไป ลักษณะใดที่ดีปรับตัวเพื่อการมีชีวิตรอดได้ก็ยังคงอยู่ ลักษณะใดที่ด้อยก็จะตายไป หลักการนี้เป็นที่มาของวิวัฒนาการและความหลากหลายของลักษณะตลอดจนชนิดของสิ่งมีชีวิตที่มีอยู่เป็นจำนวนมากในปัจจุบัน

รูป 7-11 ความเป็นไปได้ในการจัดตัวของโครโมโซมในระยะ metaphase I เป็นผลให้ได้เซลล์สืบพันธุ์ที่ต่างกัน 4 แบบ



จาก Campbell, Neil A. 1990