

บทที่ 3

นิวเคลียส

เค้าโครงเรื่อง

3.1 นิวเคลียสและโครโมโซม

3.1.1 ลักษณะทั่วไปของนิวเคลียส

- (1) เยื่อหุ้มนิวเคลียส
- (2) แคริโอพลาซึม
- (3) นิวคลีโอลัส
- (4) โครโมโซม

3.1.2 ลักษณะทั่วไปของโครโมโซม

3.2 การแบ่งนิวเคลียส

3.2.1 การแบ่งแบบไมโทซิส

- (1) โพรไมโทซิส
- (2) เมไซไมโทซิส
- (3) เมทาไมโทซิส
- (4) เพลอโรไมโทซิส
- (5) ออร์โทไมโทซิส

3.2.2 การแบ่งแบบไมโอซิส

- (1) ไชกอทิกไมโอซิส
- (2) แกเมทิกไมโอซิส
- (3) อินเทอร์มีเดียรีไมโอซิส

3.3 ความหลากหลายรูปร่างของนิวเคลียสและภาวะพอลิจีโนม

3.3.1 แกรนิวลอเรทิกิวลอลซา

3.3.2 ซิลิโอพอร่า

- (1) แบบปฐมภูมิ
- (2) แบบทุติยภูมิ

3.3.3 แอกทีโนพอดา

- (1) พอลิซิสทีนา
- (2) ฟีออแดเรีย

สาระสำคัญ

1. นิวเคลียสเป็นองค์ประกอบหลักของเซลล์เช่นเดียวกับเยื่อหุ้มเซลล์และไซโทพลาซึม เป็นแหล่งสะสมสารพันธุกรรม คือ DNA และ RNA ทำหน้าที่สืบทอดลักษณะทางพันธุกรรมและควบคุมกลไกการทำงานของเซลล์ นิวเคลียสประกอบด้วย 4 ส่วนหลัก คือ เยื่อหุ้มนิวเคลียส นิวคลีโอลัส นิวคลีโอลัส และโครโมโซม มีกลไกการทำงานซับซ้อนหลากหลายตามลักษณะการดำรงชีพของโปรโตซัว
2. โปรโตซัวที่ได้รับอาหารสมบูรณ์เจริญเต็มที่ มักมีการแบ่งเซลล์โดยไม่อาศัยเพศเป็นแบบไมโทซิส เมื่ออาหารขาดแคลนหรือสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม จำเป็นต้องได้ลักษณะพิเศษเพื่อการอยู่รอด จึงต้องมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศด้วยการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิส เพื่อที่ลักษณะพิเศษจะได้ถูกถ่ายทอดมาภายในเซลล์สืบพันธุ์ โดยมีรายละเอียดขั้นตอนการแบ่งต่างกันตามชนิด หรือลำดับตามอนุกรมวิธานของโปรโตซัว แคริโอไคเนซิส หรือการแบ่งนิวเคลียส โดยทั่วไปเป็นแบบไมโทซิส มีรายละเอียดต่างกันในแต่ละกลุ่มของโปรโตซัว ลักษณะมาตรฐานที่พบในพวกเมตาซัว คือ เมทาไมโทซิส ซึ่งพบในพวกเกรการิน รูปแบบอื่นคือ โปรไมโทซิส เมโซไมโทซิส เพลโรไมโทซิส และออร์โทไมโทซิส ซึ่งอาจเป็นแบบลักษณะปิด คือไม่มีการสลายของเยื่อหุ้มนิวเคลียส หรือเป็นแบบเปิดที่มีการสลายของเยื่อหุ้มนิวเคลียสก็ได้ การแบ่งแบบไมโอซิสก็มีความหลากหลายเช่นเดียวกัน คือ อาจเป็นแบบไซกอทิกไมโอซิส แกมิทิกไมโอซิสซึ่งเป็นแบบที่พบในสัตว์พวกเมตาซัวด้วย หรือเป็นแบบอินเทอร์มีเดียรีไมโอซิส ซึ่งพบในพวกสาหร่ายและพืชด้วยก็ได้
3. ความหลากหลายรูปร่างของนิวเคลียสมีเพียงสองลักษณะ และพบในเพียงบางชนิดของโปรโตซัวในไฟลัมแกรนิวโลเรทิกิวลอลาและซิลิโอฟอรา กล่าวคือ เป็นแบบเจเนเรทีฟ นิวคลีโอลทำหน้าที่ถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม และแบบโซมาทิกนิวคลีโอลซึ่งมีความหลากหลายของโครโมโซม ทำหน้าที่อื่นที่ไม่เกี่ยวข้องกับการสืบพันธุ์ ภาวะพอลิจีโนมพบเพียงบางชนิดของไฟลัมแอกทิโนพอดาเท่านั้น

จุดประสงค์ของการเรียนรู้

เมื่อศึกษาจบบทนี้แล้ว

1. นักศึกษาสามารถบอกได้ว่า นิวเคลียสประกอบด้วยเยื่อหุ้มนิวเคลียส นิวคลีโอลัส นิวคลีโอลัส และโครโมโซม หน้าที่หลักของนิวเคลียสคือ การถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม และควบคุมการทำงานของเซลล์ออร์แกเนลล์
2. นักศึกษาสามารถทราบรายละเอียดการแบ่งนิวเคลียสทั้งแบบไมโทซิสและไมโอซิสว่ามีรูปแบบใด พบในโปรโตซัวกลุ่มใด และในสภาวะแวดล้อมใดจึงจะมีการแบ่งเช่นนั้น พร้อมทั้งสามารถเปรียบเทียบความแตกต่างและคล้ายคลึงการแบ่งนิวเคลียสของโปรโตซัวกับการแบ่งนิวเคลียสของเมตาซัวได้ด้วย
3. นักศึกษาสามารถทราบถึงความหลากหลายของนิวเคลียสว่าเป็นแบบเจเนเรทีฟนิวคลีโอลและโซมาทิกนิวคลีโอลซึ่งมีความหลากหลายของโครโมโซม ตลอดจนภาวะพอลิจีโนมว่าพบได้ในชนิดใด และในโปรโตซัวกลุ่มใดบ้าง
4. นักศึกษาสามารถตอบคำถามท้ายบทได้เกินกว่าร้อยละ 80 ในเวลาหนึ่งสัปดาห์

นิวเคลียสเป็นองค์ประกอบหนึ่งใน 3 องค์ประกอบหลักของเซลล์ ดังกล่าวแล้วในบทที่ 1 และบทที่ 2 นิวเคลียสเป็นแหล่งรวมของสารพันธุกรรม ทำหน้าที่ถ่ายทอดลักษณะรวมทั้งควบคุมกลไกการทำงานของเซลล์ กลไกการทำงานของนิวเคลียสมีผู้ศึกษากันมาก หน้าที่อันซับซ้อนของนิวเคลียสหลากหลายตามลักษณะการดำรงชีพของโปรโตซัว ถ้าใช้ปิเปตดูดนิวเคลียสของ *Amoeba proteus* (Phylum Rhizopoda) ออก อะมีบาจะมีชีวิตต่อไปได้ประมาณหนึ่งสัปดาห์ สามารถตอบสนองต่อการกระตุ้นได้ตามปกติ แต่การเคลื่อนที่เลือนลอย อัตราการหายใจลดลง อาหารที่กินเข้าไปจะไม่ถูกย่อย แล้วจะตายโดยไม่มีการแบ่งเซลล์ ในสายพันธุ์ที่มีนิวเคลียสหลายอัน ถ้าดูดนิวเคลียสออกเพียงอันเดียว การดำรงชีพของอะมีบาจะดำเนินตามปกติ และถ้ามีการนำนิวเคลียสของอะมีบาเซลล์อื่นมาใส่ในเซลล์ที่นิวเคลียสถูกดูดออกภายในเวลาเหมาะสม(1-2 วัน) อะมีบาเซลล์ดังกล่าว จะสามารถดำรงชีพต่อไปได้ตามปกติ

บทบาทนิวเคลียสของ *Trichonympha* (Class Parabasalia, Phylum Zoomastigina) ต่างไปจากของอะมีบา ซูโอแมสทิจิตพวกนี้ อาศัยแบบพึ่งพาทอยู่ในระบบทางเดินอาหารของแมลงสาบ(และหลายชนิดอยู่ในพวกปลวก)ชนิด *Cryptocercus punctulatus* เมื่อนำมาเลี้ยงและให้ได้รับออกซิเจนมากกว่าปกติ สารในนิวเคลียสถูกทำลาย แต่เยื่อหุ้ม

นิวเคลียสและไซโทพลาซึมยังเป็นปกติ การแบ่งเซลล์ยังคงดำเนินต่อไปโดยมีสปินเดิลไฟเบอร์(ซึ่งเกลทไมโครทิวบูล)มาดึงเยื่อหุ้มนิวเคลียสจนได้แกมัท(เซลล์สืบพันธุ์) 2 เซลล์ แต่จะตายในที่สุด เซลล์ที่สารในนิวเคลียสถูกทำลายนี้ไม่สามารถเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ระยะซิสต์ จะเห็นได้ว่า รายละเอียดกลไกการทำงานของนิวเคลียส มีความหลากหลายตามลักษณะการดำรงชีพของโปรโตซัวในแต่ละกลุ่ม อย่างไรก็ตาม จาก 2 ตัวอย่างข้างต้น ชี้ให้เห็นบทบาทที่สำคัญอย่างหนึ่งคือ ถ้าปราศจากนิวเคลียส แม้ออกไปบางอย่างจะดำเนินต่อไปได้ แต่เซลล์ก็จะไม่รอดชีวิตเพื่อการสืบทอดสายพันธุ์

3.1 นิวเคลียสและโครโมโซม

นิวเคลียสของโปรโตซัวและยูแคริโอททั่วไประยะที่ยังไม่มีการแบ่งเซลล์ ประกอบด้วย 4 โครงสร้างหลัก คือ (1) เยื่อหุ้มนิวเคลียส(*nuclear membrane or nuclear envelope*) (2) แคโรโอพลาซึม(*karyoplasm*) (3) นิวคลีโอลัส และ (4) โครโมโซม

3.1.1 ลักษณะทั่วไปของนิวเคลียส โดยทั่วไป นิวเคลียสมีลักษณะทรงกลม มีตำแหน่งประจำอยู่บริเวณกลางเซลล์ ที่เป็นเช่นนี้ก็เพื่อให้สามารถส่งสารและควบคุมกลไกการทำงานของเซลล์ออร์แกเนลล์จากศูนย์กลางไปยังส่วนต่าง ๆ ตามแนวรัศมีได้ ทำให้เกิดประสิทธิภาพสูงสุดของการทำงาน เพราะระยะทางจากนิวเคลียสไปยังออร์แกเนลล์ต่าง ๆ ที่รายล้อมอยู่ จะไม่ต่างกันมากนัก นอกจากนี้ เซลล์ยังมีระบบท่อของเวคิวโอลาร์ซิสเต็มที่ต่อเนื่องอยู่กับเยื่อหุ้มนิวเคลียส และยังมีระบบท่ออื่น เช่นกรณีของไมโครทิวบูลที่อาจมีการถ่ายทอดข้อมูลหรือสารไปยังส่วนอื่นของเซลล์ได้ การศึกษารายละเอียดของนิวเคลียสช่วงก่อนทศวรรษ 1950 ได้จากการใช้เทคนิคการสีย้อมด้วยสีเบสิก ปัจจุบันเทคนิคด้านกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพัฒนามาก จึงเห็นรายละเอียดของนิวเคลียสได้ดีขึ้น

ความหลากหลายรูปร่างลักษณะนิวเคลียสของโปรโตซัวสืบเนื่องมาจากความซับซ้อนของการขดเป็นเกลียวของโครโมโซม และเนื่องจากความแตกต่างสัดส่วนของสารที่อยู่ในนิวเคลียส คือ โปรตีน DNA และ RNA ยิ่งไปกว่านั้น จำนวนนิวเคลียสยังเปลี่ยนแปลงแม้แต่ภายในเซลล์ของชนิดเดียวกัน ถ้าต่างระยะการเจริญ ก็อาจมีจำนวนนิวเคลียสเพิ่มขึ้นพร้อมกับขนาดเล็กลง เช่นกรณีระยะซิสต์ของ *Entamoeba histolytica* (Phylum Rhizopoda) ที่มีถึง 4 นิวคลีโอล(รูป 2-9 ก.) ขณะที่ระยะกินอาหาร(ระยะโทรโพซอยท์ หรือ เวเจเททิฟเซลล์)มีนิวเคลียสเพียงอันเดียว *Pelomyxa* (Phylum

Karyoblastea*)* มีหลายนิวเคลียส อาจเกิดเนื่องจากการแตกหน่อของนิวเคลียสก็ได้ ประกอบกับลักษณะอื่นอีก จึงทำให้นักโปรโตชีววิทยา เห็นห้องแยกสกุลนี้ออกมาจากกลุ่มของอะมีบา *Paramecium* และสกุลอื่นในไฟลัมซลิโอพอร่า แสดงลักษณะ ไดแคริออน(dikaryon) ซึ่งหมายถึงการมีนิวเคลียส 2 อัน แยกกันทำหน้าที่ อันใหญ่คือ แมโครนิวเคลียส(macronucleus) ทำหน้าที่ควบคุมกลไกการทำงานของเซลล์ออร์แกเนลล์ อันเล็กคือ ไมโครนิวเคลียส(micronucleus) ทำหน้าที่ถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม โดยทั่วไป นิวเคลียสทั้ง 2 อันจะมาจากการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ ซึ่งทำให้ทราบลักษณะที่มาของสายพันธุ์ต้นตอเดิมได้ ใช้ศัพท์เทคนิคว่า เฮเทโรแคริออน(heterokaryon) โปรโตชีวในไฟลัมอื่น เช่น สกุล *Rotaliella* (Phylum Granuloreticulosa) มีลักษณะความต่างต้นตอของนิวเคลียสเช่นเดียวกัน เรียกว่ามี เฮเทโรแคริโอซิส(heterokaryosis) กล่าวคือ หนึ่งเซลล์มีนิวเคลียสอันใหญ่หนึ่งอันเรียกว่า โซมาติกนิวเคลียส(somatic nucleus) และมี เจเนเรทีฟนิวเคลียส(generative nuclei) 3 อัน พวกไดโนแอสทิจิต มีนิวเคลียสแบบเฮเทโรแคริออนพิเศษ มีชื่อเฉพาะว่า ไดโนแคริออน(dinokaryon) นิวเคลียสของพวกไดโนแอสทิจิตนี้ ต่างจากโปรโตชีวและโปรติสท์อื่น กล่าวคือ มีนิวเคลียสใหญ่ แต่โครโมโซมเล็ก เนื่องจาก DNA ซึ่งจับอยู่กับเส้นใยโปรตีนที่ประกอบกันเป็นโครโมโซมนั้น ไม่มีโปรตีนฮิสโตน(histone)เป็นส่วนประกอบ อย่างไรก็ตาม ถึงแม้จะมีความหลากหลายในรายละเอียด แต่นิวเคลียสก็ต้องมี 4 ส่วนประกอบหลัก คือ

(1) เยื่อหุ้มนิวเคลียส มีลักษณะเป็นลิพิดไบแลเยอร์ แทรกด้วยกลอบบูลลาร์โปรตีนเช่นเดียวกับเยื่อหุ้มเซลล์ เรียงซ้อนกัน 2 ชั้นล้อมรอบมวลของนิวเคลียส มีความหนาประมาณ 7-8 นาโนเมตร ระหว่างชั้นนอกและชั้นในอาจมีช่องเรียก เพรินิวเคลียร์แควิตี(perinuclear cavity) ทำหน้าที่สร้าง ขนของอันดูลิปอดเลีย(undulipodial hair or flagella hair) ในโปรโตชีวบางชนิด เยื่อหุ้มนิวเคลียสมี รู(pore)จำนวนมาก รูเหล่านี้มีการจัดเรียงไม่เป็นระเบียบ(รูป 2-1 และ 2-9 จ.) ผลผลิตจากนิวเคลียส เช่น เมสเซนเจอร์อาร์เอ็นเอ(mRNA) ทรานสเฟอร์อาร์เอ็นเอ(tRNA) และไรโบโซมถูกส่งออก

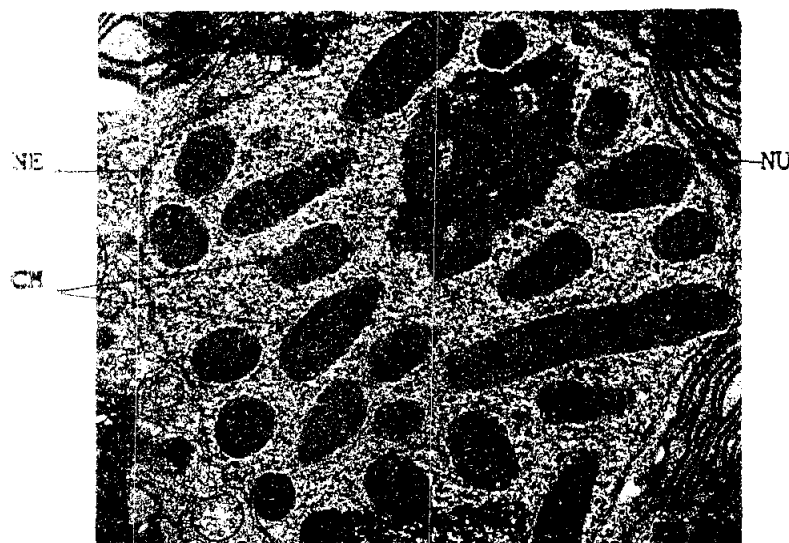
* Phylum Karyoblastea ไม่ได้นำเสนออนุกรมวิธานไว้ในตำราเล่มนี้ ดูชื่อค้นเคยคือ Giant amoeba ได้จากภาคผนวก 6

สู่ไซโทพลาซึมโดยผ่านทางรู เยื่อหุ้มชั้นนอกของนิวเคลียส เป็นแหล่งกำเนิดของ เอนโดพลาสมิกเรติคูลัม เพื่อการขนส่งสารผ่านทางระบบแควคิวโอลาร์ซิสเทม(รูป 2-9 จ.)

(2) แคริโอพลาซึม หรือ นิวคลีโอพลาซึม(nucleoplasm) เป็นของเหลวทำหน้าที่เป็นสารพื้นของนิวเคลียส มีโปรตีนเป็นส่วนประกอบหลัก เป็นส่วนไม่มีสีฐานจึงปรากฏเป็นเนื้อเดียวกันไม่ทึบแสงอยู่ในนิวเคลียส ประกอบด้วยเอนไซม์มากชนิด ทั้งที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการแบ่งนิวเคลียส และ กระบวนการถ่ายแบบ(replication)* DNA และ RNA ชนิดต่าง ๆ

(3) นิวคลีโอไลต์ หรือ เอนโดโซม(endosome) หรือ แคริโอโซม(karyosome) เป็นโครงสร้างที่มี RNA และโปรตีนเป็นส่วนประกอบหลัก จึงมีลักษณะทึบแสงเมื่อดูด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน นิวคลีโอไลต์เป็นแหล่งผลิตไรโบโซม

รูป 3-1 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแสดงลักษณะโครโมโซมในนิวเคลียสระยะอินเทอร์เฟสของ *Heterocapsa* (Phylum Dinomastigota) ให้สังเกต DNA ที่ขดเป็นเกลียวแน่น จึงมีลักษณะคล้ายสายขวางอยู่บนโครโมโซม(CH), NE-nuclear envelope, NU-nucleolus (จาก South & Whittick, 1987)



* เพื่อความกระจ่างเรื่องการถ่ายแบบของ DNA ควรอ่านเรื่องเซลล์ไซเคิลและขั้นตอนการแบ่งเซลล์เพิ่มเติมจากบทที่ 7 ในคู่มือหลักชีววิทยา (BI 115 H) หรือตำราชีววิทยาเล่มอื่นในหัวข้อเรื่องเดียวกัน

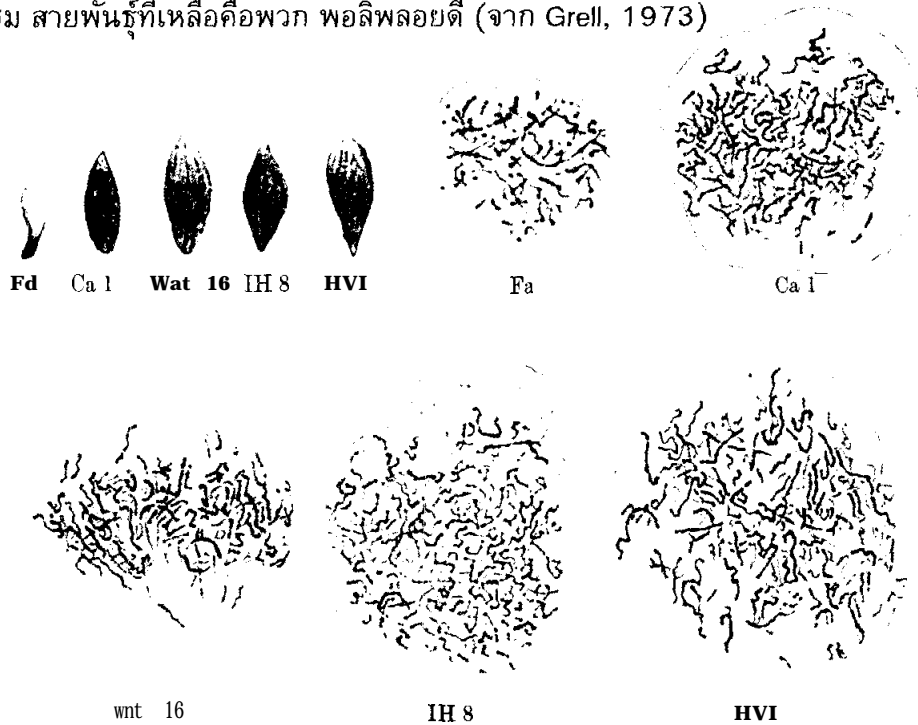
(4) โครโมโซม DNA ในนิวเคลียสประกอบเป็นสารเชิงซ้อนอยู่กับโปรตีน ฮิสโตนและโปรตีนอื่นเรียกว่า โครมาทิน(chromatin) ก่อนการแบ่งเซลล์ โครมาทินจะบิดเกลียวอัดแน่นย้อมสีติด หรือดูด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนเห็นเป็นแถบมีลายขวาง (รูป 3-1) เรียกว่า โครโมโซม เป็นแหล่งที่อยู่ของยีน(ชุดของนิวคลีโอไทด์) ที่กำหนดลักษณะถ่ายทอดทางพันธุกรรมต่าง ๆ จำนวนโครโมโซมในโปรโตซัวแบบที่เป็น แฮพลอยด์(haploid)มีความหลากหลายมาก แม้กระทั่งสกุลที่อยู่ภายในอันดับเดียวกัน เช่น *Spirotrichonympha polygyra* มีเพียง 2 โครโมโซม แต่ *Spirotrichosoma magnum* มีถึง 60 โครโมโซม(ตาราง 3-1) จำนวนโครโมโซมมักสัมพันธ์กับขนาดของนิวเคลียส ซึ่งสามารถสังเกตเห็นชัดในการแบ่งเซลล์ระยะเมทาเฟส โดยทั่วไปถ้ามีจำนวนโครโมโซมมากจะทำให้ขนาดของนิวเคลียสใหญ่ขึ้น จากการศึกษา *Paramecium bursaria* หลายสายพันธุ์พบว่า ไมโครนิวเคลียสสายพันธุ์ Fd มีจำนวนโครโมโซมปกติประมาณ 70 โครโมโซม แต่สายพันธุ์อื่นเช่น IH8, HVI ซึ่งมีลักษณะเป็น พอลิพลอยดี(polyplody) คือ มีโครโมโซมหลายชุด จะมีนิวเคลียสที่ใหญ่กว่า (รูป 3-2)

3.1.2 ลักษณะทั่วไปของโครโมโซม ในเซลล์ปกติที่มีการกินอาหาร(vegetative cell) โครโมโซมยังไม่ชิดอัดแน่น จึงยากต่อการตรวจสอบด้วยกล้องจุลทรรศน์ธรรมดาหรือการใช้สีย้อม เนื่องจากส่วนประกอบของโครโมโซม คือ DNA และโปรตีนฮิสโตนและโปรตีนอื่นนั้น มีคุณสมบัติคล้ายคลึงกับโปรตีนที่ประกอบเป็นสารพื้น(นิวคลีโอพลาซิม) ของนิวเคลียส แม้กระทั่งเมื่อมีการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาเกิดกระบวนการถ่ายแบบของ DNA ในช่วง S phase ของเซลล์ไซเคิลแล้วก็ตาม โครโมโซมจะใช้เวลาจัดตัวขดเป็นเกลียวแน่นขึ้น เมื่อเข้าสู่ระยะโพรเฟสของการแบ่งเซลล์ จึงจะปรากฏให้เห็นชัด

โครโมโซมของไดโนแฟสติกอทแปลกกว่าโปรโตซัวอื่น กล่าวคือ สามารถเห็นได้ตลอดช่วงของวงชีวิต เนื่องจากมีฮิสโตนน้อยหรือแทบไม่มีเลยในองค์ประกอบ จึงทำให้ DNA เด่นชัด พันธะกับสีย้อมได้ง่าย และตรวจสอบเห็นชัดด้วยเทคนิคทางกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน(รูป 3-1) โครโมโซมในระยะโพรเฟสที่ปรากฏเห็นชัด มีลักษณะเป็นเส้นคู่ของเกลียวอัดแน่น ระหว่าง DNA และโปรตีน เกลียวแต่ละเส้นนี้ ได้มาจากการถ่ายแบบในช่วง S phase ของระยะอินเทอร์เฟส เรียกชื่อแต่ละเส้นของเส้นคู่โครโมโซมว่า โครมาทิด(chromatid) คู่ของยีน(alleles) อยู่บนโครมาทิดแต่ละเส้น ณ ตำแหน่งที่ตรงกัน

โครมาทิดถูกยึดไว้ด้วยกันด้วยโปรตีนซึ่งบริเวณนี้จะไม่มียีน DNA เป็นส่วนประกอบ และไม่มียื่นด้วย เรียกบริเวณดังกล่าวว่า เซนโทรเมียร์(centromere) หรือ ไคเนโทคอร์ (kinetochore) เป็นบริเวณที่จะมีไมโครทิวบูลมาจับ เพื่อดึงให้โครมาทิดแยกออกจากกันไปสู่ขั้วตรงข้าม เมื่อมีการแบ่งเซลล์ ถือเป็นโครงสร้างหนึ่งของ ไมโททิกแอปพาราทัส (mitotic apparatus) (รูป 3-5) บางครั้งเซนโทรเมียร์และไคเนโทคอร์เป็นโครงสร้างที่ต่างกัน เมื่อศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน เช่น โปรโตซัวบางชนิดในชั้นพาราเบซาลเลีย(ไฟลัมซูโอแมสทิจินา) มีเซนโทรเมียร์ฝังอยู่ในเยื่อหุ้มนิวเคลียส โครโมโซมของสาหร่ายและพืชโดยทั่วไปไม่มีไคเนโทคอร์และเซนทริโอล เป็นเครื่องบ่งชี้ความสัมพันธ์ของสาหร่ายและพืชที่แยกต่างจากเซลล์ของโปรโตซัวและเซลล์สัตว์

รูป 3-2 เปรียบเทียบขนาดไมโครนิวคลีโอ(ย้อมด้วยสีไอออนฮีมาทอกซิลิน) 5 สายพันธุ์ที่สามารถผสมพันธุ์กันได้ของ *Paramecium bursaria* (Order Peniculida, Class Nassophorea, Phylum Ciliophora) แถวบนจากซ้าย เป็นขนาดในช่วงยังไม่มีการแบ่งเซลล์ จาก Fa แถวบนขวามาตลอดแถวล่าง เป็นขนาดในช่วงการแบ่งเซลล์ระยะโพรเฟสของการแบ่งช่วงแรก เพื่อให้ได้เซลล์สืบพันธุ์ Fd(Fa) คือสายพันธุ์ปกติที่มีประมาณ 70 โครโมโซม สายพันธุ์ที่เหลือคือพวก พอลิพลอยดี (จาก Grell, 1973)



ตาราง 3-1 จำนวนโครโมโซมในโปรโตซัวบางชนิด

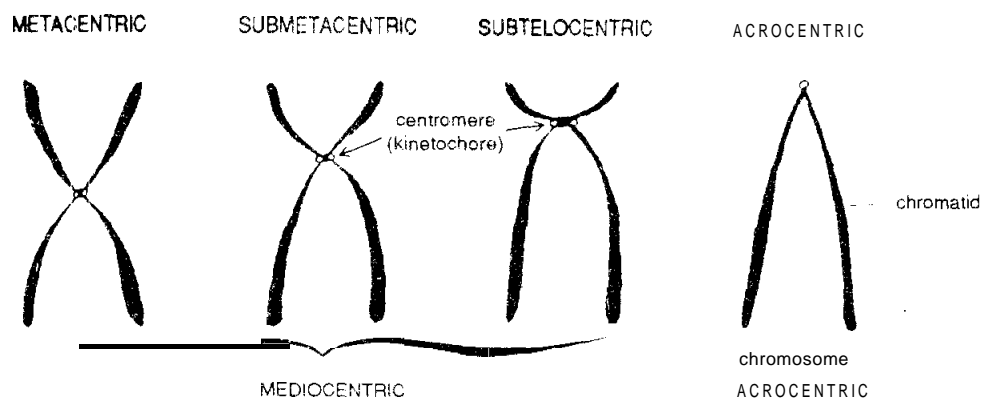
ชนิด	จำนวน แฮ พลอยด์	อันดับ/ไฟลัม (วงศ์)
<i>Spirotrichonympha polygyra</i>	2	Hypermastigotes/Zoomastigina
<i>Hblomastigotoides tusitala</i>	2	Hypermastigotes/Zoomastigina
<i>Trypanosoma lewisi</i>	3	Trypanosomatina/Zoomastigina
<i>Diplocystis schneideri</i>	3	Eugregarinida/Apicomplexa
<i>Gregarina blattarum</i>	3	Eugregarinida/Apicomplexa
<i>Actinocephalus parvus</i>	4	Eugregarinida/Apicomplexa
<i>Klossia loosei</i>	4	Adeleida/Apicomplexa
<i>Echninomera hispida</i>	5	Eugregarinida/Apicomplexa
<i>Tetrahymena pyriformis</i>	5	Hymenostomatida/Ciliophora
<i>Entamoeba histolytica</i>	6	Amoebida/Rhizopoda
<i>Discorbis vilardeboanus</i>	6	Rotaliida/Granuloreticulosa
<i>Rotaliella roscoffensis</i>	9	Rotaliida/Granuloreticulosa
<i>Allogromia laticollaris</i>	10	Allogromida/Granuloreticulosa
<i>Zelleriella intermedia</i>	12	Opalinida/Zoomastigina
<i>Spirotrichosoma normum</i>	12	Hypermastigotes/Zoomastigina
<i>Notila proteus</i>	14	Pyrsonymphidae/Zoomastigina
<i>Chlamydomonas reinhardi</i> *	16	Chlamydomonadales/Chlorophyta
<i>Tracheloraphis phoenicopteris</i>	17	Protoetomatida/Ciliophora
<i>Rotaliella heterocaryotica</i>	18	Rotaliida/Granuloreticulosa
<i>Actinophris sol</i>	22	Cryptaxohelida/Actinopoda
<i>Patellina corrugata</i>	24	Spirillinida/Granuloreticulosa
<i>Trichonympha okolona</i>	24	Hypermastigotes/Zoomastigina

* คู่มือเลขหน้า 86

ชนิด	จำนวน แฮ พลอยด์	อันดับ/ไฟลัม (วงศ์)
<i>Spirotrichosoma promagnum</i>	24	Hypermastigotes/Zoomastigina
<i>Barbulanympha ufatula</i>	26	Hypermastigotes/Zoomastigina
<i>Trachelonema sulcata</i>	28	Protostomatida/Ciliophora
<i>Spirotrichosoma paramagnum</i>	48	Hypermastigotes/Zoomastigina
<i>Spirotrichosoma magnum</i>	60	Hypermastigotes/Zoomastigina

ตำแหน่งของเซนโทรเมียร์บนโครโมโซม มีความหลากหลาย จำแนกได้ 2 แบบหลักคือ (รูป 3-3) (1) เซนโทรเมียร์อยู่ที่ปลายสุดของโครมาทิดเรียกว่า อะโครเซนทริก(acrocentric) โครโมโซม (2) เซนโทรเมียร์อยู่ระหว่างปลายทั้งสองข้างของความยาวเส้นโครโมโซมเรียกว่า เมดิโอเซนทริก(mediocentric) โครโมโซม ซึ่งถูกแบ่งย่อยลงไปอีก ถ้าเซนโทรเมียร์อยู่ที่กึ่งกลางความยาวของโครโมโซมเรียกว่า เมทาเซนทริก(metacentric) ถ้าเคลื่อนไปทางปลายด้านใดด้านหนึ่งเรียกว่า ซับเมทาเซนทริก(submetacentric) และถ้าเคลื่อนจนเกือบถึงปลายด้านใดด้านหนึ่งเรียกว่า ซับเทโลเซนทริก(subtelocentric)

รูป 3-3 แผนภาพโครงสร้างและลักษณะของโครโมโซม (จาก Margulis et al., 1993)



3.2 การแบ่งนิวเคลียส

โปรโตซัวก็เช่นเดียวกับสิ่งมีชีวิตอื่นทั่วไป เมื่อเจริญเต็มที่ก็ย่อมต้องมีการสืบพันธุ์ ในสภาวะแวดล้อมปกติที่อาหารอุดมสมบูรณ์ โปรโตซัวแบ่งเซลล์แบบไมโทซิส ในสภาวะอาหารขาดแคลนหรือสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม โปรโตซัวอาจเข้าสู่ระยะซิสต์ หรืออาจแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสเพื่อให้ได้เซลล์สืบพันธุ์ที่นำลักษณะถ่ายทอดทางพันธุกรรมที่ทนทานต่อสภาพแวดล้อมสืบทอดต่อไปยังชั่วรุ่นถัดไปด้วยการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ การแบ่งเซลล์มี 2 ขั้นตอน คือ (1) การแบ่งนิวเคลียส(karyokinesis) และ (2) การแบ่งไซโทพลาซึม(cytokinesis)

3.2.1 การแบ่งแบบไมโทซิส ลักษณะพื้นฐานการแบ่งแบบไมโทซิส คือ มีการถ่ายแบบ DNA จึงทำให้โครโมโซมมี 2 โครมาทิด แล้วโครมาทิดถูกดึงแยกออกไปสู่เซลล์ลูกด้วยเส้นใยสปินเดิล(ซิงเกิลไมโครทิวบูล) ในโปรโตซัวก็เช่นเดียวกัน แต่มีรายละเอียดต่างกันออกไปตามลักษณะการจัดเรียงของเส้นใยสปินเดิล การคงอยู่หรือสลายของเยื่อหุ้มนิวเคลียสและนิวคลีโอลัส และลักษณะของโครโมโซม ซึ่งมีหลายรูปแบบ คือ

(1) โปรไมโทซิส(promitosis) เป็นการแบ่งนิวเคลียสโดยที่เยื่อหุ้มนิวเคลียสไม่สลาย ยังคงมีอยู่ตลอดช่วงระยะของการแบ่ง(รูป 3-4 ก.) จึงสามารถเรียกได้ว่าเป็นแบบ ปิด(closed) นิวคลีโอลัสไม่สลายแต่แบ่งออกเป็น 2 อัน แล้วแยกไปอยู่ข้างตรงข้ามตามการเคลื่อนย้ายของเซนทริโอล พบในโปรโตซัวหลายชนิดของพวก amebae และ mastigote

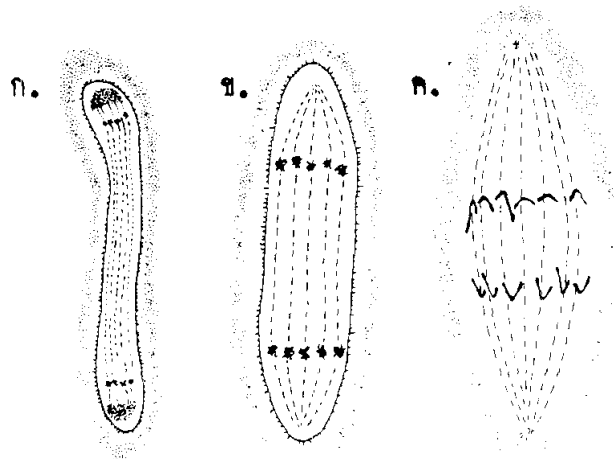
(2) เมโซไมโทซิส(mesomitosis) เยื่อหุ้มนิวเคลียสไม่สลาย จึงถือว่าเป็นแบบปิดเช่นเดียวกับในกรณีของโปรไมโทซิส แต่แบบนี้ลักษณะของโครโมโซมจะอัดแน่นและยึดติดอยู่กับเยื่อหุ้มนิวเคลียส ต่อมาเยื่อหุ้มนิวเคลียสจะสลายไปพร้อมกับนิวคลีโอลัส โครโมโซมจะถูกดึงไปยังขั้วตรงข้ามในระยะแอนาเฟสโดยที่ไม่มีเซนทริโอล จึงเรียกแบบนี้ว่า closed acentric (รูป 3-4 ข.) พบในการแบ่งเซลล์ของพวกไดโนแฟลเจลลัต

(3) เมทาไมโทซิส(metamitosis) เป็นลักษณะการแบ่งนิวเคลียสที่คุ้นเคยและพบในสัตว์พวกเมตาซัวทั่วไป กล่าวคือ มีการสลายของเยื่อหุ้มนิวเคลียสและนิวคลีโอลัส จึงเรียกแบบนี้ว่าเป็นแบบ เปิด(open)(รูป 3-4 ค.) เซนทริโอลแยกไปอยู่ที่ขั้วตรงกันข้าม แล้วจึงจะมีการดึงโครโมโซมแยกออกจากกันด้วยเส้นใยสปินเดิล พบในโปรโตซัวพวกเกรกาเรียน ของไฟลัมเอพิกอมเพลกซา

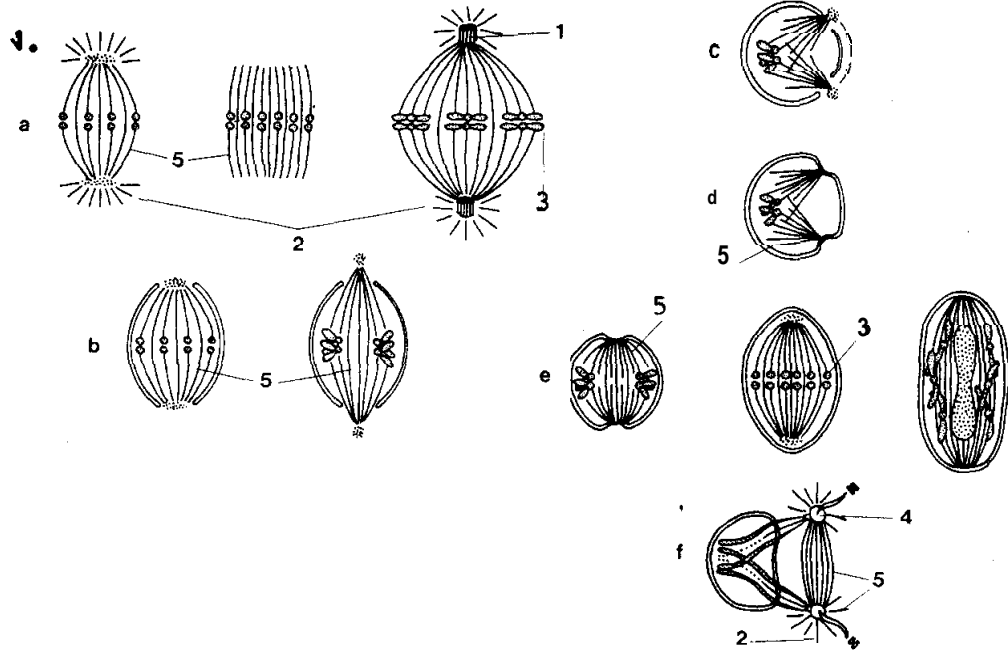
(4) **เพลอโรไมโทซิส(pleuromitosis)** เยื่อหุ้มนิวเคลียสยังคงมีอยู่ตลอดการแบ่ง โดยมีขั้วการแบ่งอยู่ด้านข้าง เส้นใยสปินเดิลยื่นออกไปนอกนิวเคลียสขั้วของการแบ่ง จึงเรียกแบบนี้ได้ว่าเป็นแบบ **closed extranuclear** (รูป 3-4 ง. d & f) ไม่มีแนวแกนกลางสำหรับการเรียงตัวของโครโมโซมในระยะเมทาเฟส

(5) **ออร์โทไมโทซิส(orthomitosis)** เป็นลักษณะการแบ่งนิวเคลียสที่ยึดลักษณะของเส้นใยสปินเดิลเป็นเกณฑ์ กล่าวคือ ต้องมีลักษณะเรียงขนานกันโดยไม่คำนึงถึงว่า เยื่อหุ้มนิวเคลียสจะคงอยู่หรือสลายและเซลล์จะมีเซนทริโอลหรือไม่ จึงพบว่าเป็นลักษณะที่ผสมผสานอยู่กับการแบ่งนิวเคลียสแบบเปิด(รูป 3-4 ง. a) หรือแบบกึ่งเปิดคือ นิวเคลียสสลายเฉพาะบริเวณขั้วทั้งสองของการแบ่ง(รูป 3-4 ง. b และ c) หรือเป็นแบบปิด โดยที่แบบปิดนี้ อาจเป็นแบบปิดโดยเส้นใยสปินเดิลอยู่ในนิวเคลียสเรียกว่าเป็น **closed intracellular** (รูป 3-4 ง. d และ e) หรือเป็นแบบเส้นใยสปินเดิลอยู่นอกนิวเคลียสที่เรียกว่า **closed extracellular** (รูป 3-4 ง. f) ก็ได้

รูป 3-4 แผนภาพลักษณะนิวเคลียสของการแบ่งแบบไมโทซิส ก. โพรไมโทซิส ข. เมโซไมโทซิส ค. เมทาไมโทซิส ทั้ง 3 ภาพในระยะแอนาเฟส



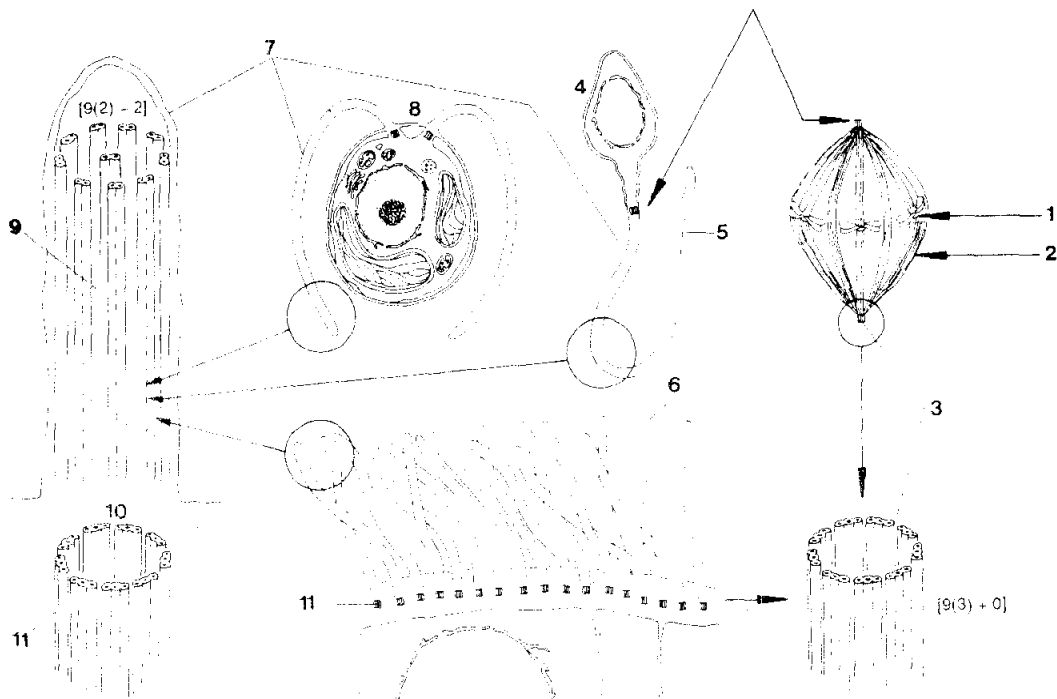
รูป 3-4 ง. ในระยะเมทาเฟส a. ออร์โทไมโทซิสแบบเปิด b. ออร์โทไมโทซิสแบบกึ่งเปิด c. เพลโลโรไมโทซิสแบบกึ่งเปิด d. เพลโลโรไมโทซิสแบบปิดภายในเซลล์ e. ออร์โทไมโทซิสแบบปิดภายในเซลล์ f. เพลโลโรไมโทซิสแบบปิดภายนอกเซลล์ 1- centriole, 2-aster, 3-chromosome on metaphase plate(equatorial), 4-division center, 5-microtubule(spindle fiber) (จาก Margulis et al., 1993)



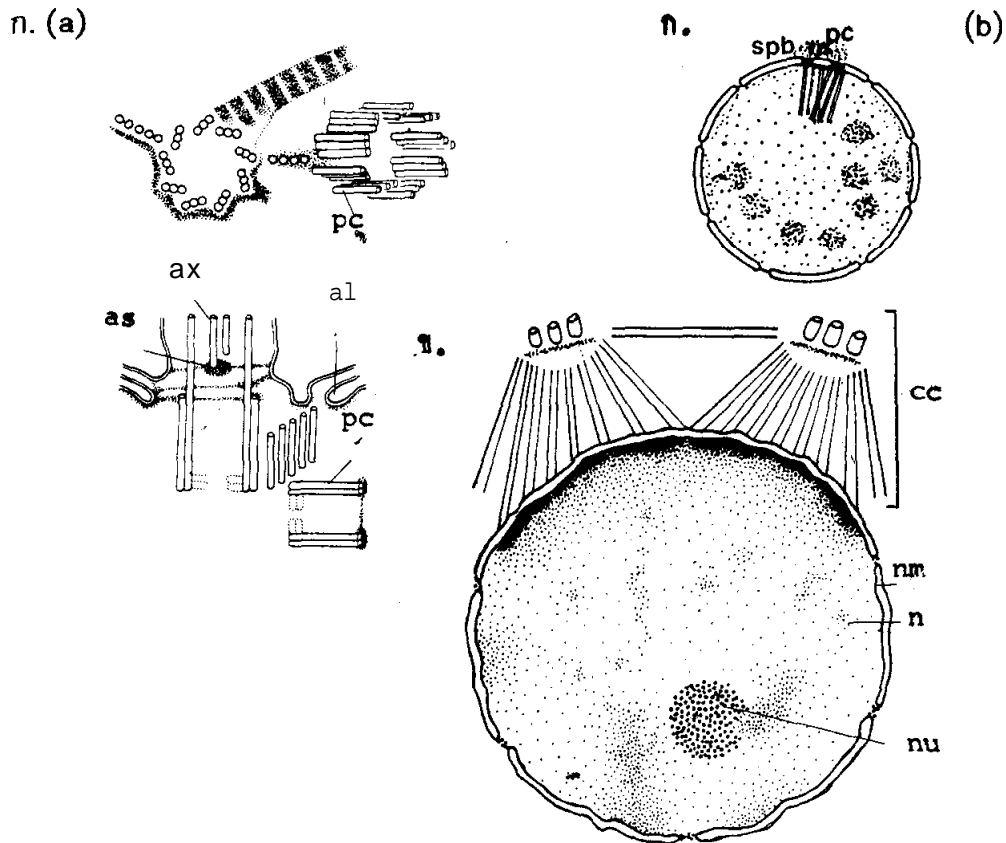
โครงสร้างที่มีบทบาทสำคัญทำให้มีการแบ่งโครโมโซมและนิวเคลียส คือ เซนทริโอล และเส้นใยสปินเดิล ซึ่งถือเป็นส่วนหนึ่งของ ไมโทติกแอปพาราตัส(mitotic apparatus)(รูป 3-5) ซึ่งมีธรรมชาติเป็นไมโครทิวบูล โดยเซนทริโอลเป็นทริเพลทไมโครทิวบูล มีสูตรการเรียงตัวเป็นแบบ $9(3)+0$ เช่นเดียวกับโคเนโทโซม และเส้นใยสปินเดิลเป็นซิงเกิลทมิโครทิวบูล เกิดขึ้นและสลายไปด้วยกลไกดังกล่าวแล้วในข้อ 2.2.1(1) การแบ่งนิวเคลียสจะเริ่มต้นจากการถ่างแบบตัวเองของเซนทริโอลได้โปรเซนทริโอล (procentriole)(รูป 3-6 ก. a. และ b.)ซึ่งจะเกิดขึ้นในช่วงต้นของระยะโพรเฟส เมื่อเซนทริโอลใหม่ที่สร้างขึ้นนี้แยกออกไปอยู่ขั้วตรงกันข้าม เส้นใยสปินเดิลที่ปลายด้านหนึ่งต่อเนื่องอยู่กับเซนทริโอล ปลายอีกด้านหนึ่งยึดติดกับโคเนโทคอร์จะทำหน้าที่ดึงโครมาทิดออกจากกันไปยังขั้วตรงกันข้าม เริ่มจากระยะเมทาเฟสไปจนถึงเทโลเฟส ในกรณีที่เซน

ทริโอสมีสูตรการเรียงตัวต่างจากแบบมาตรฐาน เช่น ในพวกเอพิคอมเพลกซันชนิด *Grebnickiella gracilis* มีขั้วของการแบ่งเป็นเซนทริโอลแบบ $9(1)+1$ กล่าวคือ ชิงเกลทไมโครทิวบูลเรียงเป็นวง 9 เส้น ล้อมรอบชิงเกลทไมโครทิวบูลที่เป็นแกนกลางหนึ่งเส้น เรียกบริเวณนี้ว่า เซนโทรโคน(centrocone) (รูป 3-6 ข.)

รูป 3-5 แผนภาพโครงสร้างไมโททิกแอปพาราทัสที่มีธรรมชาติเป็นไมโครทิวบูล ซึ่งได้แก่โครงสร้างอันดูลิพอดีเย ซิเลีย แอกโซนิม และเส้นใยสปินเดิล ที่มีสูตรการเรียงตัวแบบ $9(2)+2$ ให้สังเกตว่า โครงสร้างการเรียงตัวของเซนทริโอลและไคนโทโซมมีสูตรการเรียงตัวแบบ $9(3)+0$ เช่นเดียวกัน 1-kinetochore(centromere), 2-mitotic spindle, 3-centriole, 4-sperm, 5-sperm tail, 6-cilia, 7-undulipodia, 8-alga, 9-axoneme, 10-transition zone, 11-kinetosome (จาก Margulis et al., 1993)



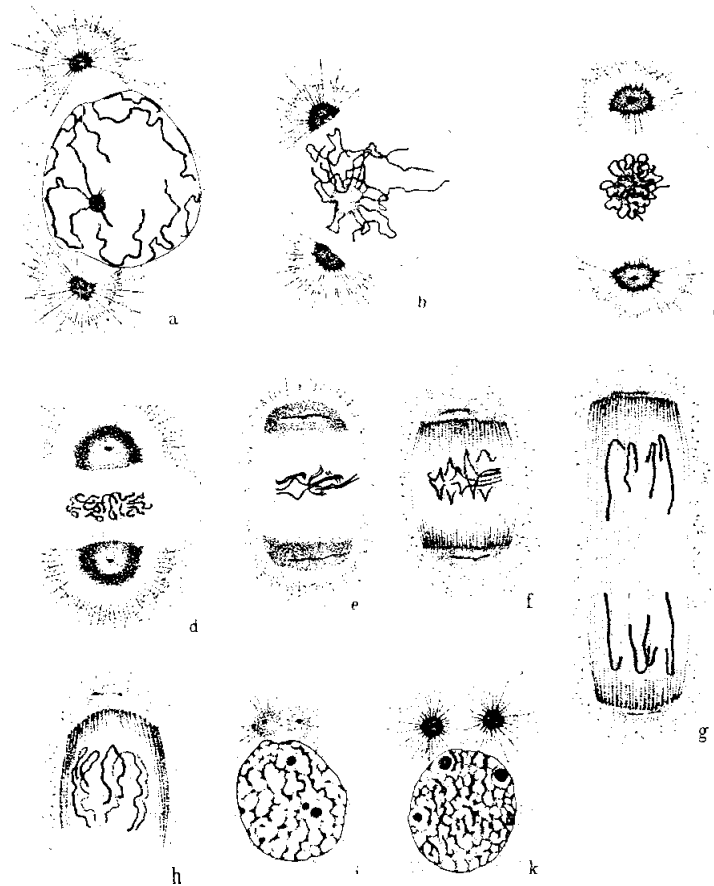
รูป 3-6 แผนภาพโครงสร้างเซนทริโอลและโครงสร้างอื่นที่เกี่ยวข้องเมื่อมีการแบ่งนิวเคลียส ก. โพรเซนทริโอลในช่วงต้นของระยะโพรเฟส a. ในพวกซิลิเอท โพรเซนทริโอล คือ โพรโคเนโทโซม b. ในพวกอะแคนแทเรียน(ไฟลัม แอกทีโนพอดา) al-alveolar sac, as-axosome, ax-axoneme, pc-procentriole(prokinetosome), spb-sindle pole body ข. เซนโทรโคนของ *Grebnickiella gracilis* (Phylum Apicomplexa) cc-centrocone, nm-nuclear membrane, n-nucleus, nu-nucleolus.



รูปแบบการแบ่งนิวเคลียสแบบไมโทซิสของโปรโตซัวจะชักตัวอย่างพอสังเขปคือ ในพวกเกรการีน(Class Gregarina, Phylum Apicomplexa) เช่น *Monocystis magna* (รูป 3-7) เป็นพวกที่มีเซนทริโอล จึงมีรูปแบบการแบ่งเซลล์คล้ายกับสัตว์พวกเมตาซัว เซนทริโอลรายล้อมด้วยบริเวณติดสีจางที่เรียกว่า เซนโทรโซม(centrosome) ขั้วทั้งสองเกาะติดอยู่กับเยื่อหุ้มนิวเคลียส(b)ซึ่งค่อย ๆ สลายและรัศมีของขั้วยาวยื่นเข้าไปในนิวเคลียส(c) แล้วเชื่อมต่อกันเป็นเส้นใยสปินเดิลรูปทรงถังเบียร์(d) เข้าสู่ระยะเม

ทาเฟส โครโมโซมเรียงกันที่แนวกลางเซลล์(e และ f) เมื่อโครมาทิดถูกดึงแยกออกจากกันด้วยเส้นใยสปินเดิลในระยะแอนาเฟส(g) เส้นใยสปินเดิลจะยืดยาวทำมุมฉากกับแนวแกนกลางของเซลล์ ต่อจากนั้นเซนทริโอลมีการถ่ายแบบขึ้นมาใหม่พร้อมกับถูกรายล้อมด้วยรัศมีขึ้นที่ขั้วของเซลล์ลูกในระยะเทโลเฟส (h, i และ k)

รูป 3-7 แผนภาพการแบ่งนิวเคลียสแบบเมทาไมโทซิสของการแบ่งเซลล์สืบพันธุ์ระยะแรก(progametic division) ของ *Monocystis magna* ซึ่งมีรูปแบบหลักเช่นเดียวกับเซลล์สัตว์พวกเมตาซัว a,b-prophase, c-transition to metaphase, d-metaphase, e,g-anaphase, h,i, and k-telophase (จาก Grell, 1973)

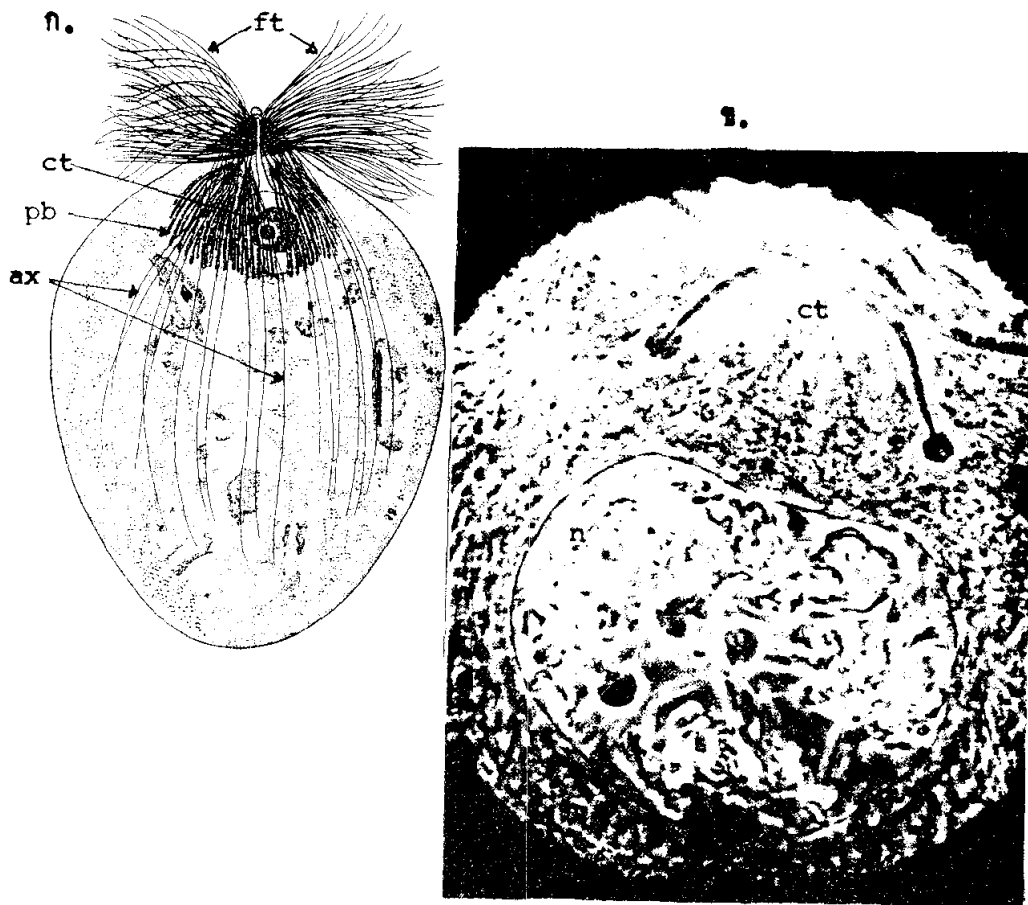


ใน *Stylocephalus longicollis* ซึ่งเป็นเกรการีนอีกชนิดหนึ่ง รายละเอียดโครงสร้างของเส้นใยสปินเดิลต่างออกไป กล่าวคือ มีลักษณะเป็นรูปหลอดแทนที่จะเป็นรูปถังเบียร์ และเมื่อยืดยาวขึ้นในระยะแอนาเฟสหลอดจะคอดโค้งที่ส่วนกลาง แต่ลักษณะอื่นคล้ายคลึงกับแบบมาตรฐานของเมทาไมโทซิสทั่วไป

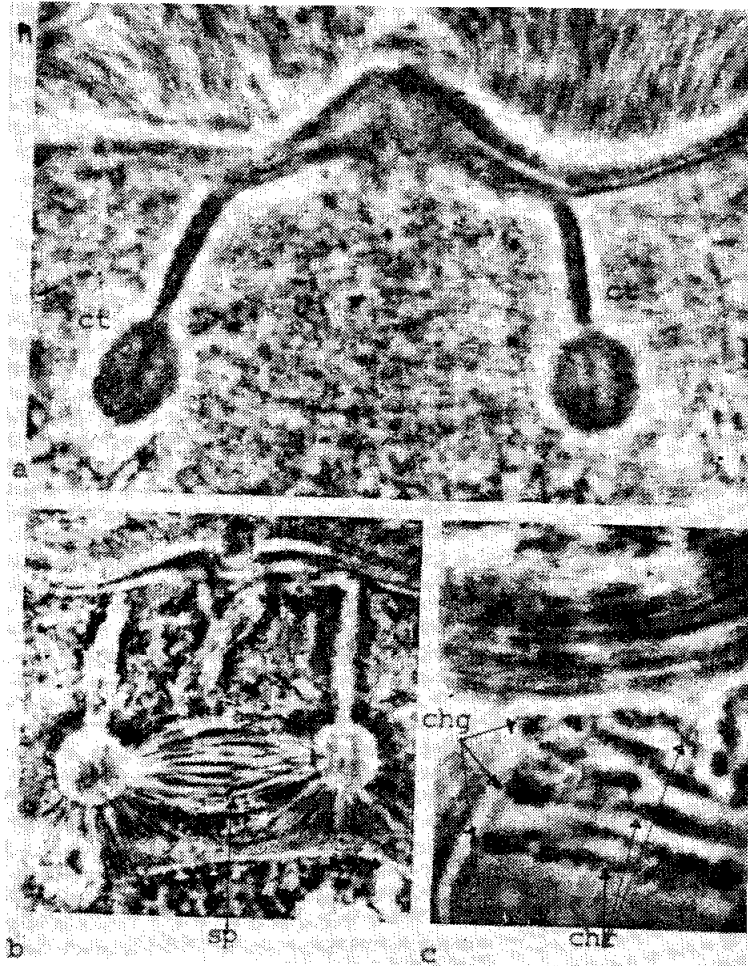
ในไฟลัมซูโอแมสทีจิना การแบ่งนิวเคลียสมีความหลากหลายตามลักษณะซ้ำของการแบ่ง(nucleating site) ซึ่งเป็นศูนย์รวมการสร้างเส้นใยสปินเดิล(center of spindle formation) โดยบางกลุ่มอาจมีลักษณะเป็นเซนทริโอลมาตรฐานที่พบในเซลล์สัตว์พวกเมตาซัว แต่บางกลุ่มไม่ปรากฏชัด นอกจากนี้ยังมีรายละเอียดปลีกย่อยตามลักษณะของออร์แกเนลล์พิเศษต่าง ๆ ในแต่ละวงศ์ด้วย และบางวงศ์ยังไม่เป็นที่ปรากฏชัด ข้อมูลในปัจจุบันมีความหลากหลายของลักษณะมาก กล่าวคือ ในชั้น Amoebozoa เป็นแบบไมโทซิส ชั้น Bicosoecids และ Choanomastigotes ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด ชั้น Diplomonadid (เช่น Giardia) นิวคลีไอสองอันแบ่งพร้อมกัน เยื่อหุ้มนิวเคลียสเป็นแบบกึ่งเปิด ชั้น Pseudociliata ซึ่งมีนิวคลีไอตั้งแต่ 2-16 อัน แต่ละอันมีเอนโดโซม(endosome)หนึ่งอันนั้น จะมีการแบ่งนิวเคลียสเป็นแบบปิด และเส้นใยเป็นเดิลอยู่ภายในนิวเคลียส ศูนย์การแบ่งอยู่ด้านข้าง ในชั้นอื่น ๆ คือ Kinetoplastida, Opalinata, Proteromonadida, Retortomonadida และ Pyronomastigota เป็นแบบปิด เส้นใยสปินเดิลอยู่ภายในนิวเคลียส ศูนย์การแบ่งอาจอยู่ด้านข้างหรือไม่ปรากฏชัด มีเพียงชั้น Parabasalia เท่านั้นที่เป็นแบบปิด และเส้นใยสปินเดิลอยู่นอกนิวเคลียสไปยังเซนทริโอลขนาดเล็กละเอียดซึ่งเรียกว่า **atractophore** เฉพาะในชั้นนี้ ก็ยังมีความหลากหลายมาก ที่น่าสนใจเป็นพิเศษคือพวกที่อยู่ในอันดับ Hypermastigotes (Class Parabasalia) ซึ่งมีโครงสร้างของเซนทริโอลถาวรอยู่ในตำแหน่งที่แน่นอน ด้านหน้าของเซลล์สามารถเห็นได้ชัดแม้กระทั่งในช่วงที่ยังไม่มีการแบ่งนิวเคลียส เช่นสกุล *Barbulanympha* (Family Hoplonymphidae) (รูป 3-8 ก.) ที่มีเซนทริโอลขนาดใหญ่ 2 อันอยู่ใต้กระจกแฟลเจลลารายล้อมด้วย พาราเบซิลบอดีส์ และแอกโซสโกลจำนวนมาก เซนทริโอลมีลักษณะเป็นแท่งกลมโค้งขึ้นไปทางด้านหลังเซลล์ มีมวลของเซนโทรโซมลักษณะทรงกลมล้อมรอบ(รูป 3-8 ข.) แอสเทอร์(aster) เริ่มเกิดขึ้นรอบเซนโทรโซมในช่วงปลายของระยะโพรเฟส(รูป 3-8 ค. a.) ควบคู่ไปกับการเกิดเส้นใยสปินเดิลระหว่างเซนทริโอล(รูป 3-8 ค. b.) ซึ่งบางส่วนจะไปยึดติดกับแกรนูลของโครมาทิด(รูป 3-8 ค. c.) โดยแทงทะลุเยื่อหุ้มนิวเคลียสเข้าไป สามารถเห็นได้ชัดด้วยภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน(รูป 3-8 ง.)

เยื่อหุ้มนิวเคลียสจะยึดยาวออก ขณะที่มีการจัดตัวใหม่ของนิวคลีโอในระยะแอนาเฟส(รูป 3-8 ง.) เยื่อหุ้มนิวเคลียสจะยังคงอยู่ตลอดการแบ่งนิวเคลียส(รูป 3-8 จ.)

รูป 3-8 เพลอโรไมโทซิสของ *Barbulanympha ufalula* ก. แผนภาพโครงสร้างทั่วไปของเซลล์ให้สังเกตเซนทริโอล(ct) อยู่ใต้กระดูกแฟลเจลลา(ft) ข. และ ค. ภาพถ่ายจากกล้องจุลทัศน์เฟสคอนทราสต์ ข. ระยะโพรเฟสช่วงต้น ให้สังเกตเซนทริโอล(ct)รูปแท่งโค้ง และยังไม่ปรากฏแอสเทอร์ โครโมโซมในนิวเคลียส(n)แบ่งเป็น 2 โครมาทิดแล้ว ax-axostyle, pb-parabasal bodies

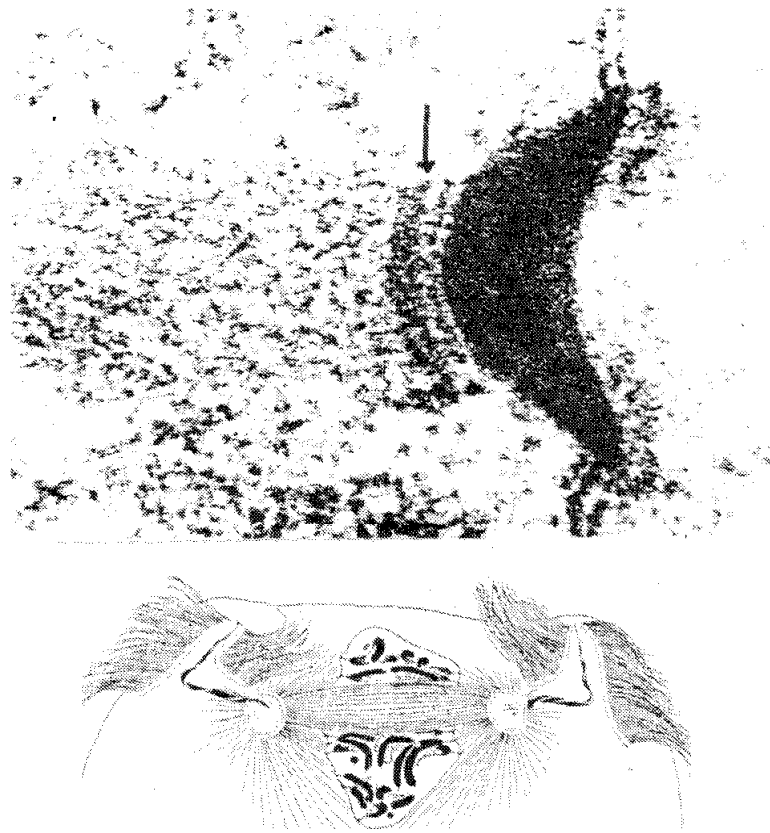


รูป 3-8 ค. a. ระยะโพรเฟส ขยายให้เห็นเส้นใยสปินเดิล(sp) เห็นเป็นเส้นดำจาก
 อยู่ระหว่างเซนทริโอล(ct) b. ระยะโพรเฟสช่วงปลาย เส้นใยสปินเดิล(sp)เห็นได้ชัด
 และบางส่วนแทงผ่านเข้าไปในนิวเคลียส c. โครโมโซม(chr) 3 อันต่อกับสปินเดิล
 แกรนูลของโครมาทิด(chg)ที่เยื่อหุ้มนิวเคลียส



รูป 3-8 ง. ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแสดงจุดต่อ(ลูกศร)ของเส้นใยสปินเดิลกับโครมาทิน จ. ระยะแอนาเฟส (จาก Grell, 1973)

ง.



ความหลากหลายมีใช้มีเพียงในแต่ละชั้นแต่ละวงศ์เท่านั้น แม้กระทั่งภายในชนิดเดียวกันเอง เมื่ออยู่ในสภาพแวดล้อมต่างกัน หรือรูปร่าง(form)ต่างกัน ก็ปรากฏความหลากหลายได้ เช่น กรณีของ *Trypanosoma rhodesiense* (Order Trypanosomatina, Class Kinetoplastida) ซึ่งดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ในกระแสโลหิตของสัตว์ และเป็นสาเหตุของโรคเหงาหลับ มีไมโทซิสเป็นแบบปิด เยื่อหุ้มนิวเคลียสคงมีอยู่ตลอดการแบ่งโดยยึดยาวควบคู่ไปกับการยึดยาวของเอนโดโซม จนแบ่งออกเป็นท่อน ๆ โดยมีเส้นใยสปินเดิลที่มีศูนย์รวมการแบ่งอยู่ด้านข้างมาหุ้มไว้(รูป 3-9 ก. และ ข.) สำหรับฟอร์มที่อยู่ในกระแสโลหิต โครมาทินปรากฏชัดและสัมพันธ์กับเยื่อหุ้มนิวเคลียสในช่วงที่มีการยึดยาวตัว แต่จะหลุดห่างออกมาเมื่อเมื่อนิวเคลียสเริ่มคอดตัวพร้อมที่จะหลุดออกจากกัน ในฟอร์มที่นำมาเพาะเลี้ยงในมีเดีย มักพบโครมาทินน้อย และสังเกตเห็นยาก แม้จะใช้

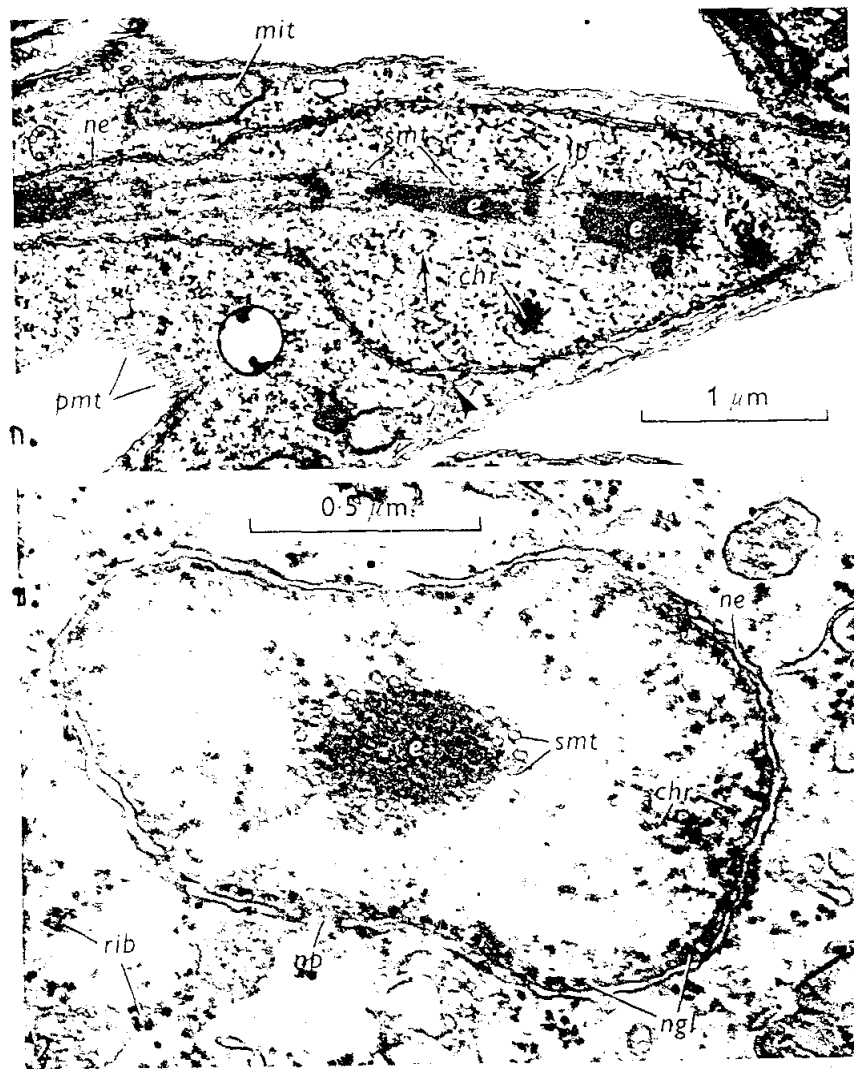
เทคนิคทางกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนมาประยุกต์ใช้ตรวจสอบ ในฟอร์มนี้ เส้นใยสปินเดิลเห็นต่อเนื่อง ทำให้คาดว่า น่าจะมีบทบาทในการดันแอนโดโซมและนิวเคลียสออกจากกัน และเยื่อหุ้มนิวเคลียสของแต่ละซีก ซึ่งมีศูนย์การแบ่งอยู่ด้านข้างบนเยื่อหุ้มนิวเคลียสนั้น ทำหน้าที่ดึงสารพันธุกรรม(โครมาทิน)ของนิวเคลียสออกจากกัน

ในพวกซิลิเอท ซึ่งมีนิวเคลียสสองลักษณะ แมโครนิวเคลียสจะแบ่งแบบไมโทซิส ส่วนไมโครนิวเคลียสแบ่งแบบไมโอซิสเพื่อใช้สำหรับการแลกเปลี่ยนสารพันธุกรรมเมื่อมีการผสมพันธุ์แบบสังยุค บางชนิดไมโครนิวเคลียสอาจแบ่งแบบไมโทซิส ในกลุ่มของซิลิเอทก็มีความหลากหลายมาก และกลุ่มอื่นที่ข้อมูลไม่เด่นชัดจะไม่กล่าวถึงในตำราเล่มนี้

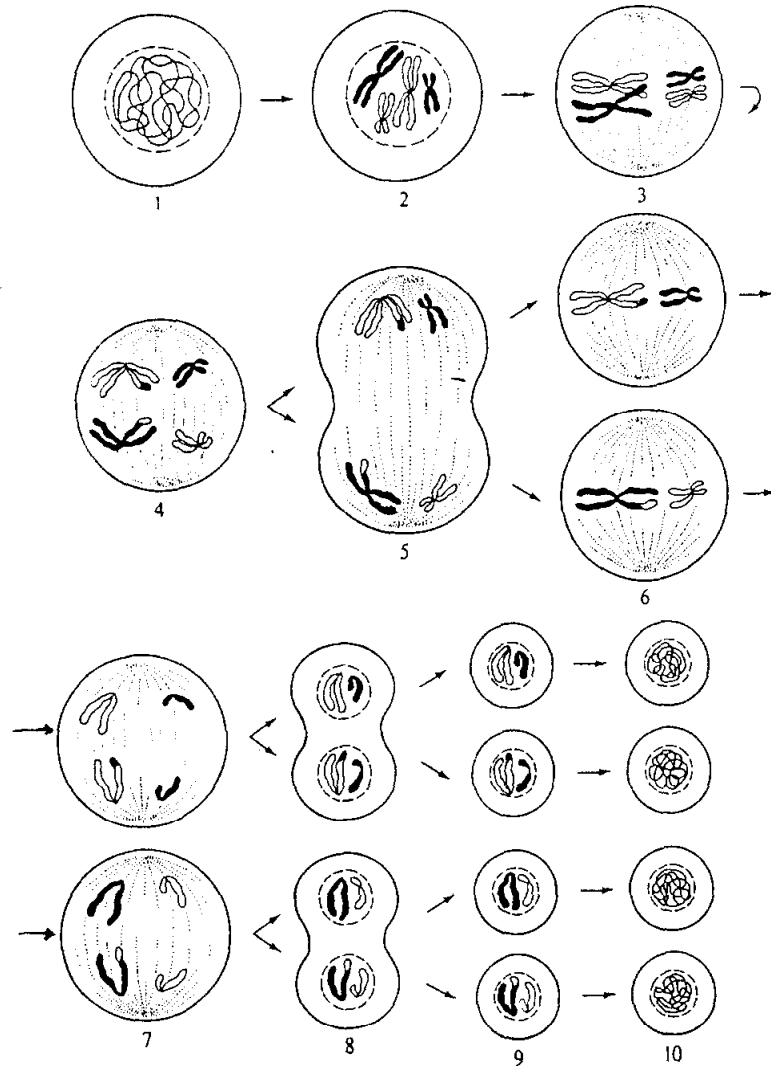
ภายหลังแคริโอไคเนซิสแล้ว การเข้าสู่ขั้นตอนไซโทไคเนซิส โดยทั่วไปเป็นแบบคอคกลาง อาจตามแนวยาว ถ้าเซลล์มีลักษณะทรงกระบอกหรือรูปกระสวย เช่น กรณีของทริพาโนโซม หรืออาจตามแนวขวาง ถ้าเซลล์ลักษณะทรงกลม เช่น กรณีของอะมีบา ในกลุ่มเซลล์ที่มีเปลือกหุ้ม การเข้าสู่ไซโทไคเนซิสมีความหลากหลาย พวกมีลอรिका เช่น กรณีของอันดับ Testaceafilosida (Class Filosea, Phylum Rhizopoda) นิวเคลียสที่ถูกแบ่งจะไหลออกมาจากช่องเปิด ตามด้วยไซโทพลาซึม แล้วจึงจะมีการสร้างแผ่นเปลือกมาหุ้ม ก่อนที่จะคอคหลุดออกจากกัน พวกที่มีลอรिका มักแบ่งเซลล์โดยการสร้างซูโอสปอร์ รายละเอียดจะกล่าวถึงในเรื่องการสืบพันธุ์

3.2.2 การแบ่งแบบไมโอซิส โดยทั่วไป เมื่อสิ่งมีชีวิตมีความจำเป็นต้องสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ จำเป็นต้องลดจำนวนโครโมโซมในเซลล์สืบพันธุ์ลงมาเป็นจำนวนแฮพลอยด์ เพื่อที่จะได้รับสารพันธุกรรมจากเซลล์สืบพันธุ์ของพ่อหรือแม่ตัวอื่นมาปฏิสนธิได้ ลูกที่มีจำนวนโครโมโซมปกติเป็นดิพลอยด์ ในโปรโตซัว การแบ่งแบบไมโอซิสเพื่อให้ได้เซลล์สืบพันธุ์มิได้เกิดขึ้นทุกชนิด หรือในช่วงที่แน่นอนในระดับหนึ่งของวงจรชีวิตเหมือนในสัตว์พวกเมตาซัวซึ่งมี 2 ขั้นตอน คือ ไมโอซิสวัน(meiosis I)ซึ่งเป็นขั้นตอนการลดจำนวนโครโมโซมจากดิพลอยด์ลงมาเป็นแฮพลอยด์ ตามด้วยขั้นตอน ไมโอซิสทุ (meiosis II) ซึ่งเป็นขั้นตอนที่โครโมโซมที่จำลองแบบไว้แล้วเป็น 2 โครมาทิดตั้งแต่ในระยะอินเทอร์เฟสของไมโอซิสวัน ถูกดึงด้วยเส้นใยสปินเดิลให้โครมาทิดแยกจากกันออกมาเป็นเซลล์ลูก 4 เซลล์ โดยยังคงจำนวนโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์ และมีรูปแบบของการแบ่งเซลล์ทำนองเดียวกันกับการแบ่งแบบไมโทซิส เซลล์ลูกทั้ง 4 เซลล์ที่ได้ คือ เซลล์สืบพันธุ์(sex cell)(รูป 3-10) รายละเอียดควรรศึกษาเพิ่มเติมได้จากตำราเซลล์วิทยาและตำราชีววิทยาพื้นฐานทั่วไป

รูป 3 - 9 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนของ *Trypanosoma rhodesiense* แสดงการแบ่งนิวเคลียสแบบปิด n. ภาคตัดยาว ให้สังเกตเห็นเยื่อหุ้มนิวเคลียส(ne)ที่ยึดยาวตามการยึดยาวและขาดเป็นท่อนของเอนโดโซม(e) โดยมีเส้นใยสปินเดิล(smt)เรียงล้อมขนานอยู่โดยรอบ ข. ภาคตัดขวาง ให้สังเกตโครมาทิน(chr)ที่สัมพันธ์อยู่กับเยื่อหุ้มนิวเคลียส chr-chromatin-like material, e-endosome(nucleolus-like material), lp-laminated plaque, mit-mitochondria, ne-nuclear envelope, ngl-granular layer inside nuclear envelope, np-nuclear pore, pmt-subpellicular microtubule, rib-ribosome, smt-spindle microtubule (จาก Vickerman & Preston, 1970)



รูป 3-10 แผนภาพการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสของสิ่งมีชีวิตทั่วไป รวมถึงพวกโปรติสต์ด้วย ที่มีรูปแบบเป็น 2 ขั้นตอน คือ ไมโอซิสวัน(1-5) และไมโอซิสทุ(6-10) เซลล์แมมีจำนวนโครโมโซมเป็นดิพลอยด์ เซลล์ลูก(เซลล์สืบพันธุ์)มีจำนวนโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์ (จาก Margulis et al., 1993)



Meiosis
 1. Interphase (diploid cell). 2. Prophase I. 3. Metaphase I. 4. Anaphase I. 5. Late anaphase I. 6. Metaphase II. 7. Anaphase II. 8. Telophase II. 9. Cytokinesis. 10. Interphase (haploid cells).

สำหรับโปรโตซัวมีการแบ่งแบบไมโอซิส 3 รูปแบบคือ

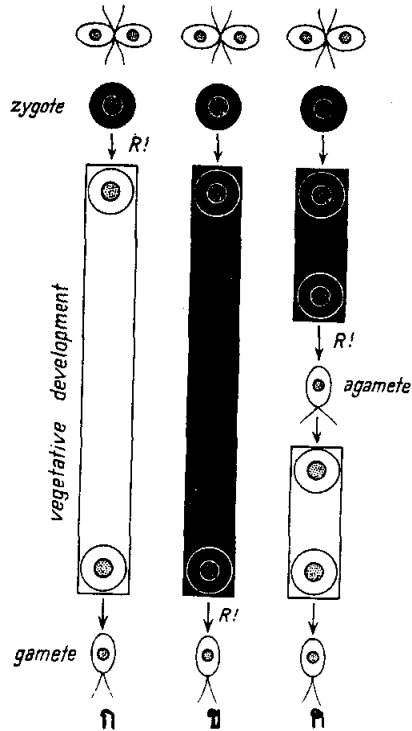
(1) **ไซกอทิกไมโอซิส(zygotic meiosis)** การแบ่งแบบไมโอซิสเกิดขึ้นในทันทีภายหลังการปฏิสนธิเป็นไซโกท ดังนั้น เซลล์ที่เป็นดิพลอยด์ จึงมีเพียงเฉพาะไซโกท เซลล์ 2 เซลล์ที่ได้จากไซโกท ถูกแบ่งแบบไมโอซิส จึงมีจำนวนโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์ รวมถึงเซลล์อื่น ๆ ต่อจากนั้นจนตลอดวงจรชีวิต(รูป 3-11 ก.) รูปแบบนี้ ถือเป็นรูปแบบง่ายที่สุด พบในโปรโตซัวพวกเอพิกอมเพลกซันทั้งหมด บางชนิดในพวกซูโอแมสทีจิงนา ได้แก่ชั้น พาราเบซาลเลีย (*Trichonympha, Eucomonympha, Barbulanympha*) และชั้น ไพรโซนิมฟิดา (*Oxymonas, Saccinobaculus*) นอกจากนี้ยังพบในโปรติสต์อื่น เช่น ไฟโทแฟลเจลเลท(ดูอนุเฉกหน้า 86)ของไฟลัมคลอโรไฟทา(สาหร่ายสีเขียว) และในเกือบทุกชนิดในอาณาจักรฟังไจอีกด้วย

(2) **แกเมติกไมโอซิส(gametic meiosis)** การแบ่งแบบไมโอซิสเกิดขึ้นในช่วงสั้น คือ ระยะเวลาที่มีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ ช่วงอื่นของวงจรชีวิตมีจำนวนโครโมโซมเป็นดิพลอยด์(รูป 3-11 ข.) ดังนั้นช่วงที่ดำรงชีพหากิน(vegetative form)จึงเป็นดิพลอยด์ เฉพาะเซลล์สืบพันธุ์เท่านั้นเป็นแฮพลอยด์ รูปแบบนี้ ระยะเวลาโพเฟสของไมโอซิสยาวนานกว่าระยะเวลาโพเฟสของการแบ่งแบบไมโทซิส กล่าวคือ ปรากฏให้เห็นเป็นช่วงระยะย่อยต่อเนื่อง คือ เลปทอเนมา ไซกอนเนมา แพคิเนมา ไดพลอนเนมา และไดเอโคเนซิส ตามลำดับ แกเมติกไมโอซิสพบในโปรโตซัวส่วนใหญ่ ได้แก่ พวกซิลิเอท พวกเบซิลลารีโอไฟทา(ไดอะตอม)บางชนิด(*Actinosphaerium, Actinophrys*) ในชั้นเฮลิโอซัวของไฟลัมแอกทิโนพอดาบางชนิด(*Notila, Urinympha*) ในชั้นไพรโซนิมฟิดา และบางชนิด(*Rhynchonympha, Macrospironympha*)ในชั้นพาราเบซาลเลียของไฟลัมซูโอแมสทีจิงนา รวมถึงหลายชนิดในชั้นโอพาลินาตาของไฟลัมซูโอแมสทีจิงนาด้วย แกเมติกไมโอซิส นอกจากจะพบในโปรโตซัวส่วนใหญ่แล้ว ยังเป็นลักษณะที่พบในสาหร่ายสีเขียวพวกวอลวอคเลี่ยน(volvocalean algae) และเป็นลักษณะมาตรฐานของเซลล์สืบพันธุ์ในวงจรชีวิตของสัตว์พวกเมตาซัวทุกชนิดด้วย

(3) **อินเทอร์มีเดียรีไมโอซิส(intermediary meiosis)** การแบ่งแบบไมโอซิสเกิดขึ้นในช่วงกลางของชีวิตที่มี การสืบพันธุ์แบบสลับ(**heterophasic alternation of generation**) กล่าวคือ ช่วงแรกของการสืบพันธุ์เป็นแบบไม่อาศัยเพศ ตามมาด้วยการแบ่งแบบไมโอซิสได้ เอแกมอนท์(**agamont**) มีจำนวนโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์ เอแก

มอนท์เจริญต่อไปสร้างเซลล์สืบพันธุ์ คือ แกมมอนท์(gamont)(รูป 3-11 ค.) ต่อจากนั้น แกมมอนท์ปฏิสนธิกันได้ ไชโกท(ดิพลอยด์)ซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวต้นของวงชีวิตที่จะสืบพันธุ์ แบบไม่อาศัยเพศต่อไป อินเทอร์มีเดียรีไมโอซิส พบในโปรโตซัวพวกฟอแรมินิเฟอราน(ฟิล์มแกรนิวโลอเทรทิวลอลชา)เพียงกลุ่มเดียว แต่พบในสาหร่าย รวมทั้งในพืชทุกชนิดด้วย

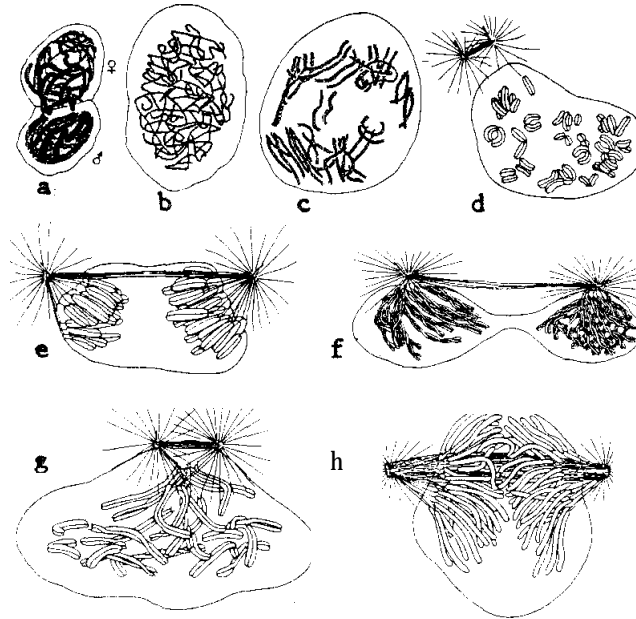
รูป 3-11 แผนภาพการแบ่งแบบไมโอซิสในวงชีวิตของโปรโตซัวและสิ่งมีชีวิต



ชนิดอื่น โดยสลับระหว่าง ระยะแฮพลอยด์(แท่งโปร่งแสง) และระยะดิพลอยด์(แท่งทึบแสง) (จาก Grell, 1973) R! คือ ช่วงที่มีการแบ่งแบบไมโอซิส
 ก. ไชโกทิกไมโอซิส
 ข. แกเมติกไมโอซิส และ
 ค. อินเทอร์มีเดียรีไมโอซิส

โปรโตซัวที่ถูกนำมาศึกษาเกี่ยวกับเรื่องไมโอซิสมาก คือ ซูโอแมสทีจินาพวกที่อยู่ในชั้นพาราเบซาลเลีย และชั้นไฟร์ซอนิมฟิดา ในสกุล *Trichonympha*, *Barbulanympha* และ *Eucomonympha* การแบ่งแบบไมโอซิสมมาตรฐาน 2 ขั้นตอน(two-step meiosis) เกิดขึ้นภายในไชโกท(รูป3-12) หลังการปฏิสนธิ โฮโมโลกัสโครโมโซม ถ่ายแบบตัวเอง ซึ่งจะสังเกตเห็นได้ก็ต่อเมื่อมีการจับคู่กันแล้ว(รูป3-12 c.) ในระยะโพรเฟส คู่โครมาทิด ม้วนพันกันเอง(รูป 3-12 d.) เข้าคู่กันเป็นเทแทรกต(tetrad) แต่ไม่มีระยะที่พอจะเทียบได้กับระยะไซกอนีนของการแบ่งแบบไมโอซิสมาตรฐาน ต่อจากนั้น จึงมีการแบ่งตามขั้นตอนมาตรฐานต่อไป

รูป 3-12 แผนภาพการแบ่งแบบไมโอซิสของสกุล *Trichonympha* (Class Parabasalia, Phylum Zoomastigina) first step(meiosis I) a. karyogamy, b. synkaryon มีการถ่ายแบบโครโมโซมเป็น 2 โครมาทิด c. โฮโมโลกัสโครโมโซมจับคู่แล้ว d. ม้วนตัวเป็นเทแทรด, e. anaphase I, f. telophase I second step(meiosis II) g. prophase II h. anaphase II (จาก Grell, 1973)



สกุลอื่นอาจมีการแบ่งแบบไมโอซิสต่างออกไป เช่น *Oxymonas*, *Leptospiromyxa*, และ *Saccinobaculus* มีไซโกทิกไมโอซิสเพียงขั้นตอนเดียว(one step meiosis) กล่าวคือ ไม่มีการถ่ายแบบโครโมโซมและไม่มีโคเนโทคอร์ ดังนั้น จึงไม่มี เทแทรด และไม่มี การไขว้เปลี่ยน(chiasma)ระหว่างแขนของโครมาทิด การเข้าคู่กันของโครโมโซมในระยะเมทาเฟสจึงเป็นไปแบบสุ่ม

3.3 ความหลากหลายรูปร่างของนิวเคลียสและภาวะพอลิจีโนม

นิวเคลียสที่อยู่ภายในเซลล์หนึ่งเซลล์ใดของสิ่งมีชีวิตชนิดเดียวกันเมื่อมีการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง ย่อมมีการเปลี่ยนแปลงของจำนวนโครโมโซมสาร ที่เป็นส่วนประกอบของนิวคลีโอไลต์เปลี่ยนแปลง ตลอดจนแคโรโอพลาซึมเปลี่ยนแปลงไปตามขั้นตอนการเจริญในวงชีวิต เช่น กรณีของการแบ่งนิวเคลียส ถือว่าเป็น ความหลากหลายรูปร่างต่อเนื่อง(successive nuclear differentiation) แต่ถ้ามีนิวเคลียสหลายลักษณะอยู่ภายในเซลล์เดียวกัน

และในขณะเดียวกัน ถือว่าเป็น ความหลากหลายรูปร่างพร้อมกัน(simultaneous nuclear differentiation) ในกรณีของโปรโตซัว ความหลากหลายรูปร่างพร้อมกันปรากฏเพียง สอง ลักษณะ(dimorphism) คือ ลักษณะ (1) เจเนเรทีฟนิวคลีไอ(generative nuclei) ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม และ (2) โซมาติกนิวคลีไอ(somatic nuclei) ทำหน้าที่อื่นที่ไม่เกี่ยวข้องกับการสืบพันธุ์ แต่อาจเกี่ยวข้องกับการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมเป็นครั้งคราวได้

นิวเคลียสสองลักษณะที่พบในโปรโตซัว จำกัดอยู่เพียงกลุ่มของแกรนิวโลเรทิกิวโลซาและซิลิเอทเท่านั้น การมีหลายชุดของโครโมโซมส่วนใหญ่ก็จำกัดอยู่เพียงในแมโครนิวเคลียสของซิลิเอท และในแอกทีโนพอด ภาวะพอลิจีโนม(polygenomic state) หมายถึงการมีลักษณะปรากฏที่ต่างกันบ้างในกลุ่มประชากรของชนิดเดียวกันสืบเนื่องมาจากการมีหลายยีนมาควบคุมลักษณะนั้น จึงทำให้ลูกหลานที่มาจากต่างพ่อแม่และต่างสายพันธุ์ มีลักษณะบางอย่างต่างกัน พบเพียงบางชนิดในพวกซิลิเอท และพวกแอกทีโนพอด

3.3.1 แกรนิวโลเรทิกิวโลซา นิวเคลียสสองลักษณะในโปรโตซัวกลุ่มนี้อยู่ในรูปความต่างของเซลล์ในวงจรชีวิตที่สลับกัน ระหว่างวงจรชีวิตที่เป็นแฮพลอยด์ โดยการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของ แกมมอนท์(gamont) และวงจรชีวิตที่เป็นดิพลอยด์ โดยการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศของ เอแกมมอนท์(agamont) พบลักษณะ เฮเทโรแครีโอซิส(heterokaryosis) เพียงบางสกุลของชั้นฟอรามิเนเฟราเท่านั้น โซมาติกนิวคลีไอขนาดใหญ่เพียง 1 อัน และเจเนเรทีฟนิวคลีไอขนาดเล็ก 3 อัน ลักษณะการแบ่งนิวคลีไอมีความหลากหลายมากที่ศึกษากันมาก คือสกุล *Rotalliella* (Family Rotalliellidae, Order Rotalliida)(รูป 3-13) และ *Allogromia* (Family Allogromiidae, Order Allogromida)(รูป 3-14) ชนิดแรกที่ถูกค้นพบว่ามีนิวเคลียสสองลักษณะ คือ *Rotalliella heterocaryotica* (รูป 3-13) การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ(gamogony)ของวงจรชีวิตมีการสร้างแกมีทนิวคลีไอคล้ายอะมีบาจำนวนมากภายในเปลือกของแกมมอนท์(2) แกมีทนิวคลีไอเหล่านี้ ปฏิสนธิกันเอง(auto-gamy)(3)เป็นไซโกท(4) การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ(agamogony)ของวงจรชีวิตในช่วงแรกก็เกิดขึ้นภายในเปลือกเดิมของแกมมอนท์(5-6) ประกอบด้วยการแบ่งนิวคลีไอสองครั้ง ครั้งแรกได้เอแกมมอนท์ที่มี 2 นิวคลีไอ(5) ครั้งที่สองได้เอแกมมอนท์ที่มี 4 นิวคลีไอแล้วเปลี่ยนแปลงมาเป็นเจเนเรทีฟนิวคลีไอ 3 อันมีขนาดเล็กดั้งเดิม อีกอันหนึ่งจะเปลี่ยนแปลงมาเป็นโซมาติกนิวคลีไอมีขนาดใหญ่ขึ้นถึงแม้จะมี DNA เท่ากับเจเนเรทีฟนิวคลีไอ

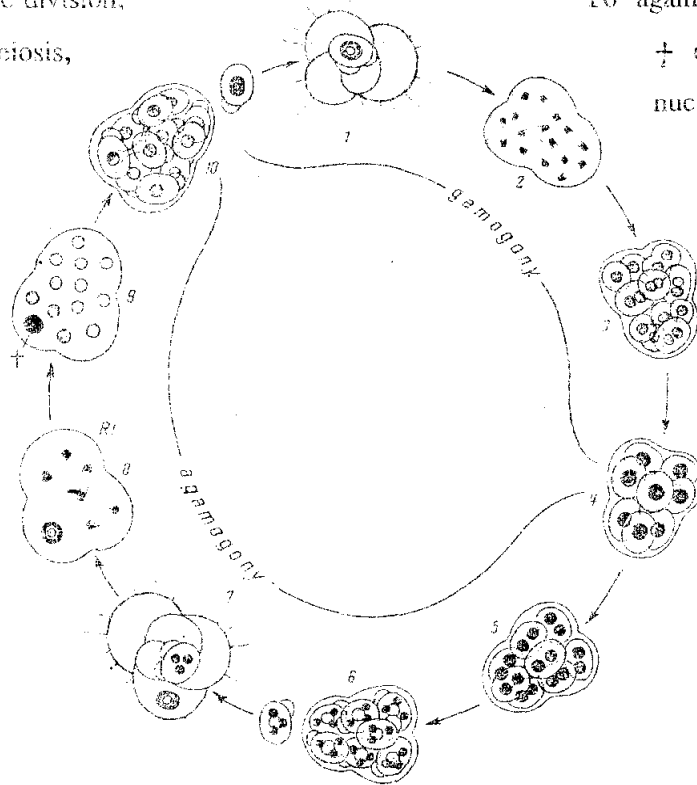
แต่จะมี RNA มากกว่าเจเนเรทีฟนิวคลีโอถึง 3 เท่า ลักษณะปรากฏจึงมีขนาดใหญ่ ต่อมาจะเปลี่ยนแปลงไปเป็นนิวคลีโอลัสตามการเจริญของเอแกมอนท์ ทั้ง 3 เจเนเรทีฟนิวคลีโอยังคงอยู่ในห้องเดิมของเปลือก แต่โซมาติกนิวคลีโอเคลื่อนเข้าไปอยู่ในห้องที่ถูกสร้างขึ้นใหม่(7) ต่อมาทั้ง 3 เจเนเรทีฟนิวคลีโอแบ่งแบบไมโอซิส(8) ส่วนโซมาติกนิวคลีโอถึงแม้ว่าจะมีการถ่ายแบบ DNA ได้เช่นเดียวกันกับเจเนเรทีฟนิวคลีโอ แต่ไม่มีการแบ่ง แล้วจะสลายเมื่อสิ้นสุดขั้นตอนการแบ่งแบบไมโอซิส(9)ขณะเดียวกันกับที่มีการแบ่งไซโทพลาซึมมาล้อมนิวคลีโอ ได้เอแกมีทขนาดเล็ก(10) แล้วหลุดออกจากเปลือกของแกมอนท์เดิมเจริญไปเป็นแกมอนท์ใหม่(1) เข้าสู่ช่วงวงจรชีวิตแกมอนท์ต่อไป

รูป 3-13 แผนภาพวงจรชีวิตการสืบพันธุ์สลับ ระหว่างช่วงอาศัยเพศ(gamogony) กับช่วงไม่อาศัยเพศ(agamogony) ให้สังเกตนิวเคลียสสองลักษณะ คือ 3 เจเนเรทีฟนิวคลีโอ กับ 1 โซมาติกนิวคลีโอในเอแกมอนท์(5 & 7) 1-adult gamont, 2-last meiosis of gamogony, 3-autogamic fusion of gametes, 4-zygotes, 5-binucleated agamonts, 6-agamonts with four nuclei, 7-adult agamont, 8-first meiotic division, 9-end of 2 nd meiotic division,

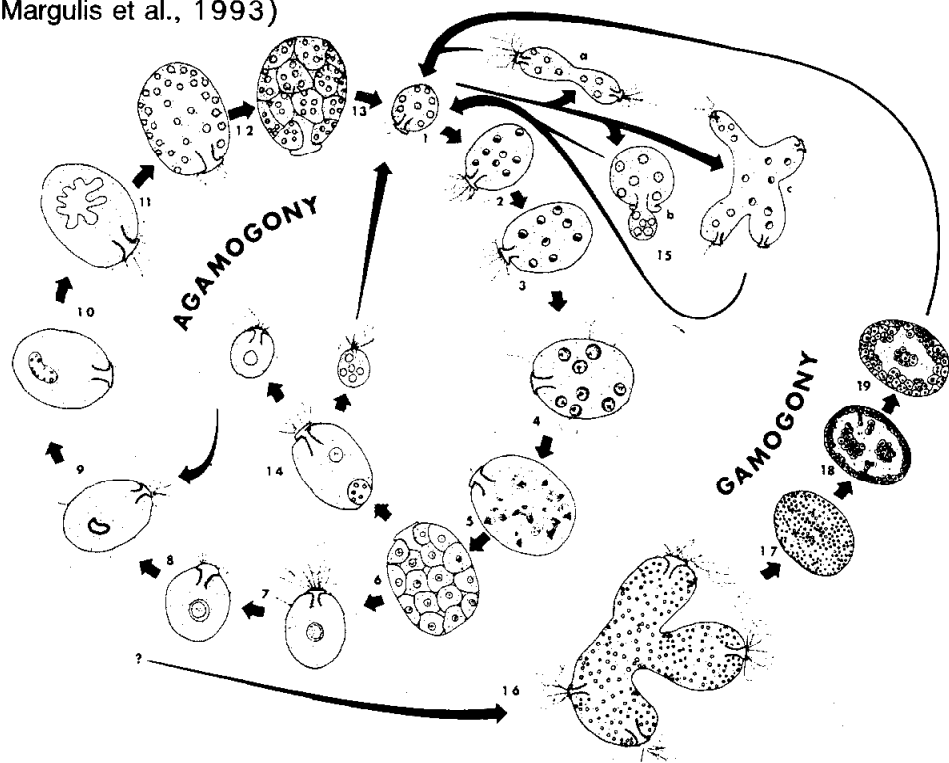
R1-meiosis,

10-agametes(=young gamonts)

+ degenerating somatic nuclei (จาก Grell, 1973)



รูป 3-14 แผนภาพวงจรชีวิตของ *Allogromia laticollaris* 1-15 คือวงจรชีวิตการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ (agamogony) 16-19 คือวงจรชีวิตการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ (gamogony) ระยะ 1-6 และ 15 คือ multinucleate agamont ระยะ 7-12 คือ uninucleate agamont 1 -juvenile agamont, 2-young agamont, 3-growing agamont, 4- mature agamont, 5-karyokinesis, 6-cytokinesis (schizogony), 7-young agamont, 8-growing agamont, 9-mature agamont, 10-early "ameba-form" nucleus, 11-giant ameba-form nucleus, 12-break up of giant nucleus, 13-schizogony, 14-budding gives rise to multinucleate agamont, 15 a.-binary fission, 15 b.-budding, 15 c.-cytotomy, 16-giant gametocytotomont, 17-multinucleate gamont, 18-gamont with gametes, 19-gamont with zygotes and some gametes (จาก Margulis et al., 1993)



สำหรับ *Allogromia* ต่างออกไปโดยสิ้นเชิง ช่วงที่เซลล์มีนิวคลีไอหลายอัน คือ ช่วงที่เป็นเอแกมอนท์ (1-6 และ 15 a, b, c) โดยตัวอ่อนเอแกมอนท์ (juvenile agamont) ที่มีหลายนิวคลีไอ (1) เจริญมาเป็นเอแกมอนท์โตเต็มวัย (mature agamont) (4) แล้วมีการ

แบ่งนิวคลีไอแบบไม่อาศัยเพศ(5) ได้เอแกมมอนท์ขนาดเล็ก(6) อยู่ภายในเปลือกของเอแกมมอนท์แม่ เอแกมมอนท์ใหม่นี้ ส่วนหนึ่งเป็นเอแกมมอนท์มีนิวเคลียสเดี่ยว(uninucleate agamont)(7-12) บางส่วนอาจมีการแตกหน่อ(budding)เจริญเป็นเอแกมมอนท์ตัวอ่อนที่มีหลายนิวคลีไอ(14และ15b) ลักษณะที่ไม่พบบ่อยนักนี้ รวมถึงการแบ่งคอดตัว(binary fission)(15a) และการแบ่งไซโทพลาซึมออกพร้อมกันได้หลายเซลล์(cytotomy)(15c) ด้วย เอแกมมอนท์ตัวอ่อนเจริญเป็นเอแกมมอนท์โตเต็มวัย(7-9) โดยนิวเคลียสเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่างคล้ายอะมีบา(ameba-form)(10-11) แล้วแบ่งแบบไม่อาศัยเพศ ได้ นิวคลีไอขนาดเล็กจำนวนมากอยู่ภายในเปลือกของเอแกมมอนท์เดิม(12) จากนั้นจึงมีการแบ่งไซโทพลาซึม ได้เอแกมมอนท์ขนาดเล็กหลายเซลล์(13) เอแกมมอนท์ลูกเซลล์ใหม่เหล่านี้ จะหลุดออกไปจากเปลือกเอแกมมอนท์แม่ ครบวงจรชีวิตการเจริญสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ(agamogony) การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ เริ่มจาก ไซโทโทมอนท์ (cytotomont)ขนาดใหญ่(16) เจริญเป็นแกมมอนท์หลายนิวคลีไอ(17)ก่อนการแบ่งแบบอาศัยเพศ ได้แกมีทนิวคลีไออยู่ภายในเปลือกของแกมมอนท์(18) แกมีทนิวคลีไอเหล่านี้ จะจับคู่ปฏิสนธิเป็นไซโกท(19)ก่อนมีการเจริญหลุดออกจากเปลือกของแกมมอนท์ แล้วเจริญไปเป็นตัวอ่อนเอแกมมอนท์ต่อไป

พอรามินิเฟรานที่มีนิวเคลียสเป็นแบบโฮโมแคริโอติก(homokaryotic)* คือนิวคลีไอของแกมมอนท์มีลักษณะเหมือนกันหมด มีรายละเอียดต่างไปจากสองสกุลดังกล่าวข้างต้น กล่าวคือ นิวคลีไอทุกอันแบ่งแบบไมโอซิสโดยมีลักษณะเหมือนกันหมด ทั้งปริมาณของ DNA, RNA และโปรตีนก็เท่ากันด้วย สกุลที่ได้รับการศึกษาวงชีวิตแล้ว คือ *Spirillum* (Family Spirillinidae, Order Spirillinida) และสกุล *Patellina* (Family Patellinidae, Order Spirillinida) รายละเอียดของทั้งสองสกุลจะไม่นำเสนอในตำราเล่มนี้

3.3.2 ซิลิโอฟอรา โปรโตซัวในฟิล์มนี้มีนิวเคลียสสองลักษณะ คือ แมโครนิวเคลียส ทำหน้าที่เป็นไซมาทิกนิวเคลียส และไมโครนิวเคลียส ทำหน้าที่เป็นเจเนเรทีฟนิวเคลียส ลักษณะดังกล่าวจำแนกออกเป็น 2 แบบ คือ แบบปฐมภูมิ(primary type)

* Grell, 1973 อ้างถึง สกุล *Stephanopogon* จากเอกสารอ้างอิงของ Lwoff, A., 1936 ว่าเป็นซิลิเอทที่มีนิวเคลียสเป็นแบบ homokaryotic แต่ Margulis et al., 1993 ไม่ได้รวมสกุลนี้ไว้ในพวกซิลิเอท

และแบบทุติยภูมิ(secondary type)

(1) แบบปฐมภูมิ ซิลิเอทที่มีซิลิเลียดรอบเซลล์ * ยกเว้นสกุล *Loxodes* มีนิวเคลียสสองลักษณะคล้ายคลึงกับที่พบในพวกพอรานิมิเฟอราน แมโครนิวคลีโอหลายอันมีชุดโครโมโซมเป็นแบบดิพลอยด์ สังเกตเห็นต่างจากไมโครนิวคลีโอได้ง่ายจากขนาดที่ใหญ่กว่าและไม่อัดแน่นภายในมีนิวคลีโอลัสตั้งแต่หนึ่งอันขึ้นไป ยิ่งไปกว่านั้นแมโครนิวคลีโอยังขาดคุณสมบัติการแบ่งตัว ถึงแม้ว่าจะสามารถสร้าง RNA ได้ แมโครนิวคลีโอของเซลล์ลูกเปลี่ยนแปลงมาจากการแบ่งนิวคลีโอของไมโครนิวคลีโอ

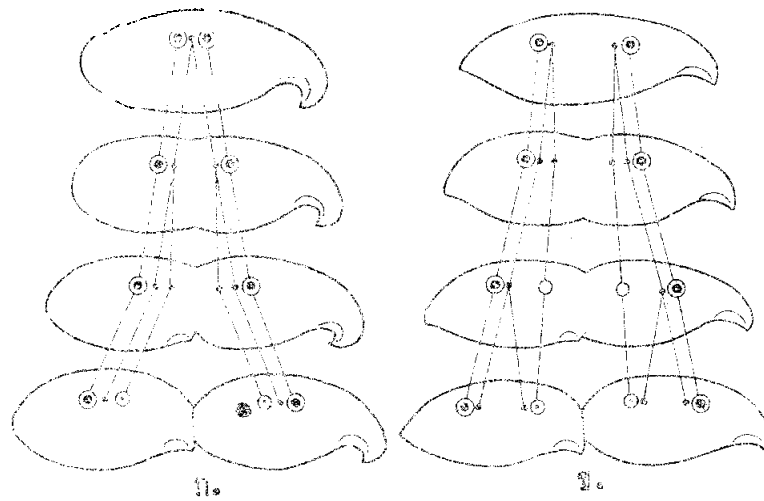
ชนิดที่มีนิวคลีโอน้อยจำนวนนิวคลีโอจะคงที่ เนื่องจากมีขั้นตอนการแบ่งที่แน่นอน (รูป 3-15) ในกรณีของ *Loxodes rostrum* (Order Loxodida, Class Karyorelictea, Subphylum Postciliodesmatophora)(รูป 3-15 ก.) เซลล์แม่มี 2 แมโครนิวคลีโอ และ 1 ไมโครนิวคลีโอ นิวคลีโอเหล่านี้แบ่ง 2 ครั้ง เซลล์ลูกแต่ละเซลล์ได้รับแมโครนิวคลีโอมาจากเซลล์แม่เซลล์ละหนึ่งอัน และไมโครนิวคลีโอ 2 อัน หนึ่งในจำนวนนี้เปลี่ยนแปลงมาเป็นแมโครนิวคลีโอ ดังนั้นเซลล์ลูกแต่ละเซลล์จึงมี 2 แมโครนิวคลีโอ และ 1 ไมโครนิวคลีโอเท่ากับเซลล์แม่ ชนิดอื่น(*Geleia nigriceps*, *G. orbis*, *Romanella rugosa*) ซึ่งมีจำนวนนิวคลีโอเท่ากันกับ *Loxodes rostrum* มีรูปแบบการแบ่งและการคงที่ของนิวคลีโอทำนองเดียวกัน ในกรณีของ *Loxodes striatus* (รูป 3-15 ข.) เซลล์แม่มี 2 แมโครนิวคลีโอ และ 2 ไมโครนิวคลีโอ ขั้นตอนการแบ่งต่างออกไป กล่าวคือ ไมโครนิวคลีโอทั้ง 2 อันมีการถ่ายแบบก่อนการแบ่งขั้นแรก แล้วไมโครนิวคลีโอลูกอันหนึ่งในจำนวน 2 อันนั้นถ่ายแบบแล้วแบ่งอีกครั้งหนึ่งได้มาอีก 2 ไมโครนิวคลีโอ ส่วนไมโครนิวคลีโอที่ไม่มีการแบ่งจะเปลี่ยนแปลงมาเป็นแมโครนิวคลีโอ ดังนั้นเซลล์ลูกจึงมี 2 แมโครนิวคลีโอ และ 2 ไมโครนิวคลีโอเท่าเซลล์แม่

ในชนิดที่มีแมโครและไมโครนิวคลีโอจำนวนมาก ขั้นตอนการแบ่งไม่ตายตัว เซลล์ลูกจึงมีจำนวนนิวคลีโอที่ต่างจากเซลล์แม่ได้ ขึ้นอยู่กับว่านิวคลีโอเหล่านั้น ผ่านการแบ่ง

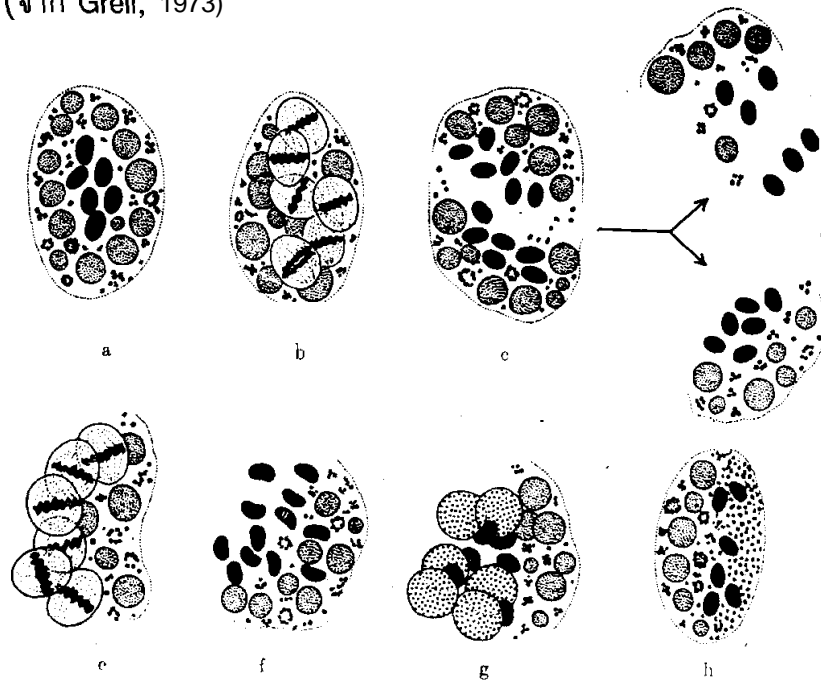
* Grell, 1973 จัดพวกที่มีซิลิเลียดรอบเซลล์ไว้ในอันดับ Holotricha และแบ่งย่อยออกเป็น 6 อันดับ เมื่อซิลิโอฟอรา มีฐานะเป็นไฟลัม Margulis et al., 1993 จัดพวกที่มีซิลิเลียดรอบเซลล์ตามอนุกรมวิธานของ Corliss, 1979 ไว้ใน 3 อันดับไฟลัมคือ Postciliodesmatophora, Rhabdophora และ Cyrtophora ดูรายละเอียดจากภาคผนวก 9 ข้อ 9.7

มาก็ขึ้นตอนที่มีลักษณะแปลกคือชนิดที่อยู่ในวงศ์ Trachelocercidae เช่น *Tracheloraphis phoenicopterus* (Order Protostomatida, Class Karyorelictea, Subphylum Post-ciliodesmatophora) (รูป 3-16) แสดงลักษณะการหลอมรวมกันของแม่โครและไมโครนิวคลีโอเป็นคอมปาวานต์(compound nucleus) เริ่มต้นจากการที่แม่โครนิวคลีโอมาโอบล้อมไมโครนิวคลีโอ 6 อัน ได้ 6 แม่โครนิวเคลียร์แอนลาเจน(macronuclear anlagen) (a) ในการแบ่งแบบไมโทซิสขั้นแรก เฉพาะ 6 ไมโครนิวคลีโอเท่านั้นที่มีการแบ่ง(b) ทำให้ได้ 12 ไมโครนิวคลีโอ(c) จากนั้นคอมปาวานต์นิวเคลียสถูกแบ่งออกเป็นสองส่วน แต่ละส่วนมี 6 ไมโครนิวคลีโอ(d) แล้วจึงเข้าสู่การแบ่งแบบไมโทซิสขั้นที่สอง(e) ได้ 12 ไมโครนิวคลีโอ(f) เพียง 6 ไมโครนิวคลีโอเท่านั้นที่คงสภาพเป็นไมโครนิวคลีโอ ส่วนอีก 6 ไมโครนิวคลีโอเปลี่ยนเป็น 6 ไมโครนิวเคลียร์แอนลาเจน(g) หลังจากที่แม่โครนิวเคลียสเต็มของเซลล์แม่ถูกสลายกลืนเข้าไปภายในไซโทพลาซึมแล้ว แม่โครนิวเคลียร์แอนลาเจนจะรวมกันกับมาโอบล้อม 6 ไมโครนิวคลีโอเป็นคอมปาวานต์นิวเคลียสใหม่(h)

รูป 3-15 แผนภาพแสดงขั้นตอนการแบ่งนิวคลีโอของ ก. *Loxodes rostrum* และ ข. *Loxoces striatus* สัตว์ยูคิโอซัววงใหญ่แทนแม่โครนิวเคลียสที่มีนิวคลีโอลัสหนึ่งอันอยู่ตรงกลาง วงเล็กเข้มแทนไมโครนิวคลีโอ (จาก Grell, 1973)



รูป 3-1 6 แผนภาพการโอบล้อมไมโครนิวคลีไอเป็นคอมปาวนด์นิวเคลียสในการแบ่งนิวเคลียสของ *Tracheloraphis phoenicopterus* โครงสร้างรูปไข่สี่เข็มแทนไมโครนิวคลีไอ ทรงกลมมีจุดประแทนแมโครนิวคลีไอ a-compound nucleus, b- 1 st mitotic division of micronuclei, c & d-division of compound nucleus, e-h การสร้างนิวคลีไอในเซลล์ลูก e-2nd mitotic division of micronuclei, f-l 2 daughter micronuclei, g-6 daughter micronuclei and 6 macronuclear antigen, h-reconstructed compound nucleus (จาก Grell, 1973)



ชนิดอื่นในวงศ์ Trachelocercidae มีรายละเอียดของการแบ่งต่างออกไป เช่น *Trachelocerca coluber* มีเพียง 1 คอมปาวนด์นิวเคลียส และ 2 ไมโครนิวคลีไอ *Tracheloraphis dicaryon* มี 2 คอมปาวนด์นิวเคลียส และ 4 ไมโครนิวคลีไอ แต่ *Trachelonema poljanskyi* ไม่มีคอมปาวนด์นิวเคลียสแต่มีหลายแมโครและไมโครนิวคลีไอ สำหรับสารที่เป็นมวลของนิวคลีโอลัสที่ได้จากแมโครนิวคลีไอนั้น จะถูกกลืนเข้าไปในไซโทพลาซึม ในกรณีของ *Geleia nigriceps* (Family Geleiidae, Order Protoheterotrichida, Class Karyorelictea) นั้น นิวคลีโอลัสทั้งอันบางครั้งถูกปล่อยออกไปอยู่ในไซโทพลาซึม แมโครนิวคลีไอที่เป็นดิพลอยด์ของซิลิเอท ทำหน้าที่เช่นเดียวกับไซมาทิกนิว

คลีโอของพวกฟอเรนนิเฟราน กล่าวคือ เกี่ยวข้องกับกระบวนการเมแทบอลิซึม และไม่สามารถกลับคืนมาเป็นแม่โครนิวเคลียสได้อีก ดังนั้น หน้าที่หลักของไมโครนิวเคลีโอจึงเกี่ยวข้องกับการสืบทอดลักษณะทางพันธุกรรม และยังทำหน้าที่เป็นแหล่งผลิตแม่โครนิวเคลีโออีกด้วย

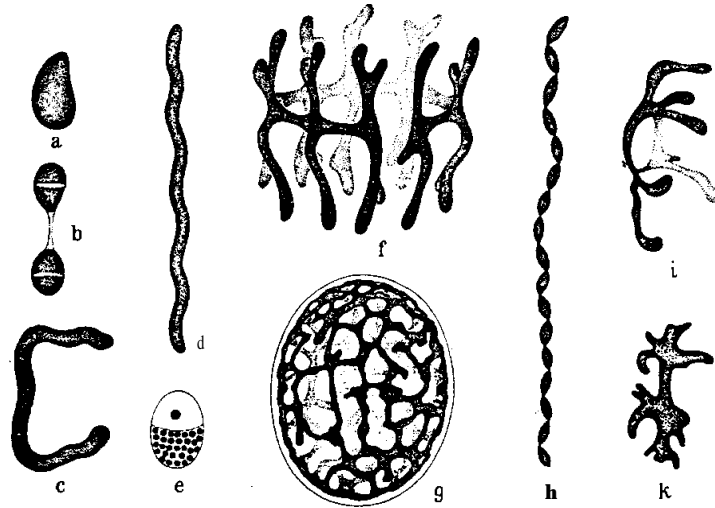
(2) แบบทุติยภูมิ เป็นแบบมาตรฐานของโปรโตซัวพวกซิลิเอทส่วนใหญ่ แม่โครนิวเคลียสมีเพียงอันเดียว เป็นแบบพอลิพลอยด์(polyploid) และแบ่งตัวไม่ได้ แต่ก็มักถูกทำให้สลายไปในขั้นตอนการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ แม่โครนิวเคลียสจะสลายเฉพาะในช่วงที่มีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ เช่น การสังยุค หรือ ออโทแกมี(autogamy) แล้วจะถูกสร้างขึ้นใหม่ภายหลังการรวมกันของแกมีทอนิวเคลีโอ ถึงแม้ว่าจะมีความสามารถในการแบ่งตัวได้ แต่ก็ถือว่าเป็นไซมาทิกนิวเคลียส

รูปแบบปฐมภูมิที่พบเพียงบางชนิดของซิลิเอทเท่านั้น ชี้นำเชิงวิวัฒนาการว่า แบบทุติยภูมิเปลี่ยนแปลงมาจากแบบปฐมภูมิ เป็นที่น่าสังเกตว่า ตามอนุกรมวิธานของซิลิเอทฟอราปัจจุบัน แบบปฐมภูมิจำกัดอยู่เพียงชั้น Karyoblastea ของอนูไฟลัม Postciliodesmatophora ซึ่งต่างอนูไฟลัมกับพวกที่เป็นแบบทุติยภูมิซึ่งอยู่ในอนูไฟลัม Rhadophora และ Cyrtophora ซึ่งแม่โครนิวเคลียสมีเพียงอันเดียวและเป็นแบบพอลิพลอยด์ ลักษณะการเป็นดิพลอยด์ของแม่โครนิวเคลียส จึงถือเป็นตำนานของนิวเคลียสโบราณที่ยังคงปรากฏให้เห็นในปัจจุบัน

รูปแบบทุติยภูมิที่ต่างจากแบบปฐมภูมิอีกประการหนึ่งคือ ความหลากหลายรูปร่างของแม่โครนิวเคลียส(รูป3-17) รูปทรงแบบง่ายที่พบทั่วไปคือ รูปกลม รูปไข่ หรือรูปหยดน้ำ(a) ซึ่งบางครั้งอาจแบ่งออกเป็นสองส่วน(b) โค้งเป็นรูปเกือกม้า(c) รูปทรงกระบอกยาว(d) หรือแยกแขนงต่อเนื่องคล้ายรั้วกลม(f) บางครั้งปรากฏเป็นร่างแหอยู่ใต้ชั้นเพลลิเดิล(g) หรือเป็นรูปสายลูกประคำ(h) บางชนิดรูปทรงขยุกขยิกไม่สามารถเปรียบเทียบกับสิ่งที่คุ้นเคย(i และ k)

แม่โครนิวเคลียสสังเกตเห็นต่างจากไมโครนิวเคลียสได้ง่ายโดยดูจากขนาดที่ใหญ่กว่า ย้อมติดสีเฟลลาเจนเข้มกว่าเนื่องจากมี DNA มากกว่าซึ่งสนับสนุนความจริงที่ว่าแม่โครนิวเคลียสเป็นพอลิพลอยด์ ปริมาณ DNA ต่างกันในแต่ละชนิดขึ้นอยู่กับจำนวนเท่าของการเป็นพอลิพลอยด์โดยใช้ไมโครนิวเคลียสซึ่งเป็นดิพลอยด์เป็นหลัก เช่น *Stylonychia mytilus* (Order Euplotina, Subclass Hypotrichia, Class Nassophorea) มีประมาณ 64 เท่า *Nassula ornata* (Order Nassulina, Subclass Nassophoria, Class

รูป 3 - 1 7 ภาพจำลองความหลากหลายลักษณะแมโครนิวเคลียสในซีลิเอทบางชนิด a. *Paramecium*, b. *Stylonychia mytilus*, c. *Vorticella*, d. *Stentor roeseli*, e. *Spirochona gemmipara*, f. *Ephelota gemmipara*, g. *Metaphrya sagittae*(เส้นสีจางรอบนอกคือเพลลิดีล), h. *Spirostomum ambiguum*, i. *Ophiodendron porcellanum*, k. ***Conchophthirius caryoclada*** (จาก Grell, 1973)



Nassophorea) มีประมาณ 230 เท่า *Paramecium aurelia* (Order Peniculida, Subclass Nassophoria) มีประมาณ 860 เท่า และ *Bursalia truncatella* (Order Bursariomorphida, Class Colpodea) มีประมาณ 5,000 เท่า แม้แต่ภายในชนิดเดียวกันเอง ปริมาณของ DNA ก็ยังไม่เท่ากัน ขึ้นอยู่กับลักษณะของเซลล์ เช่นกรณีของ *Zoothamnium* (Order Sessilida, Subclass Peritrichia, Class Oligohymenophorea) เซลล์ช่วงที่เป็น ไมโครซออยด์ (microzooides) มีแมโครนิวเคลียสเล็กเพราะมีปริมาณ DNA น้อยกว่าเซลล์ที่เป็น แมโครซออยด์ (macrozooides) ในทำนองเดียวกัน เซลล์ของชนิดเดียวกัน แต่ต่างขั้นตอนการเจริญ ปริมาณ DNA ในแมโครนิวเคลียสก็ต่างกันด้วย เช่นกรณีของชักทอเรียนสกุล *Tokophrya* (Order Endogenida, Subclass Suctoria, Class Phyllopharyngea) เซลล์ขณะยังเป็นตัวอ่อนมีปริมาณ DNA ในแมโครนิวเคลียสน้อยกว่าเซลล์ที่โตเต็มวัย จะเห็นได้ว่า แมโครนิวเคลียสแบบทุติยภูมิมีความหลากหลายมากกว่ากลุ่มที่เป็นแบบปฐมภูมิ

เนื่องจากแมโครนิวเคลียสเจริญเปลี่ยนแปลงมาจากไมโครนิวเคลียสภายหลังการสังยุค หรือ การปฏิสนธิกันเองของไมโครแกมีทนิวคลีไอ จนได้ไซโทพลาซึมที่มีจำนวนโครโมโซมเป็นดิพลอยด์ การมีจำนวนโครโมโซมเป็นพอลิพลอยด์ ทำให้มีความหลากหลายของปริมาณ DNA ในแมโครนิวเคลียส เหตุหนึ่งในบรรดาหลายสาเหตุที่สำคัญ คือ การสังเคราะห์ DNA อย่างต่อเนื่องในขั้นตอนการเจริญ ศึกษาพบได้ในซิลิเอทส่วนใหญ่ ยกเว้นพวกที่อยู่ในอนุชั้น Hypotricha (เช่น *Euplotes*, *Uronychia*) ที่เป็นเช่นนั้นก็เพราะมีการแบ่งโครโมโซมโดยอ้อมที่เรียกว่า เอนโดไมโทซิส(endomitosis)แบบที่พบในไซมาทิกนิวคลีไอของสัตว์และพืช กลไกที่ควบคุมการเกิดพอลิพลอยด์ ยังไม่เป็นที่ยุติว่าควบคุมโดยยีน หรือควบคุมโดยการถูกจำกัดพื้นที่ภายในเซลล์

รูปแบบการแบ่งแมโครนิวเคลียสแบบทุติยภูมิของซิลิเอท ส่วนใหญ่จะแบ่งออกเป็นสองส่วนเท่ากัน กล่าวคือ ยืดยาว แล้วคอดกลาง ในกรณีแมโครนิวเคลียสเป็นเส้นลูกประคำ ก็จะหลอมรวมเป็นเนื้อเดียวกันหลังจากอัดแน่น แล้วจึงจะยืดยาวแบ่งเป็นสองนิวคลีไอลูกขนาดเท่ากัน ต่อจากนั้นจึงจะแยกออกเป็นเส้นลูกประคำดั้งเดิม ในกรณีที่มีหลายแมโครนิวคลีไอ ก็จะมีการหลอมรวมเป็นเนื้อเดียวกัน ดำเนินขั้นตอนเช่นเดียวกันกับกรณีของแมโครนิวเคลียสแบบเส้นลูกประคำ

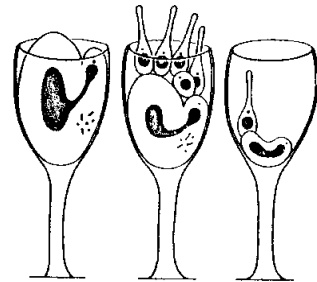
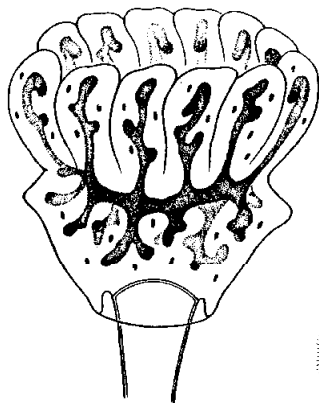
ซิลิเอทหลายชนิด แบ่งแมโครนิวเคลียสหลายครั้งและขนาดไม่เท่ากัน แมโครนิวคลีไอลูก ขนาดเล็กกว่าแมโครนิวคลีไอแม่ ลักษณะเช่นนี้ เป็นเอกลักษณ์ของพวกที่อยู่ในอนุชั้น Suctoria เมื่อสิ้นสุดการแบ่งจะได้เซลล์ขนาดเล็กเรียกว่า สวอร์เมอร์(swamer) เคลื่อนที่ได้จำนวนมาก ใน *Ephelota gemmipara* (Order Exogenida) แมโครนิวเคลียสแตกแขนงเป็นรูปรั้วกลม(รูป3-17 f.) จะหลอมรวมเป็นเนื้อเดียวกันก่อนการแบ่ง ตามมาด้วยการแตกหน่อของเซลล์แม่เป็นเซลล์ลูกขนาดเล็กติดอยู่กับเซลล์แม่ และมีแมโครนิวเคลียสของเซลล์แม่ตามเข้ามาในไซโทพลาซึมในหน่อของเซลล์ลูกด้วย(รูป3-18 ก.) เมื่อหน่อเจริญขึ้น แมโครนิวเคลียสจึงจะมีการแตกแขนงแล้วหลุดออกไปเป็นสวอร์เมอร์ การแบ่งแบบนี้ได้เซลล์ลูกออกมาพร้อมกัน ในกรณีของปรสิตซัคทอเรียน ชนิด *Tachyblaston ephelotensis* (Order Exogenida)(รูป3-18ข.)* มีการแตกหน่อออกเป็นระยะแตกไทลอฟรา(dactylophrya)ลักษณะคล้ายนี้เกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง โดยที่แมโครนิวคลีไอลูกยังไม่มีขนาดเท่าของแม่ ก็มีการทะยอยแบ่งออกมาอีก จนกระทั่งได้เซลล์ลูก

* ดูรายละเอียดเพิ่มเติมจาก รูป 4-12 ก. และ ข.

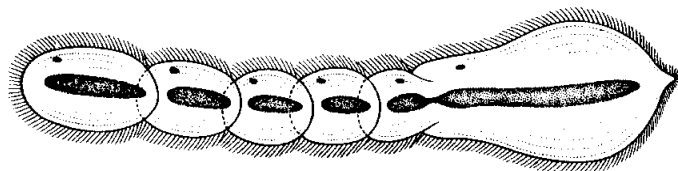
ออกมาทั้งหมด 16 เซลล์ ชักท่อเรียนทั่วไป เมื่อมีการแบ่งแบบขนาดไม่เท่ากัน จะแตก
 หน่อออกมาเพียงหน่อเดียว แม่โครนิวเคลียสของเซลล์ลูกจะเจริญเท่าขนาดของเซลล์แม่
 หลังจากเซลล์หน่อหลุดออกไปเป็นสวอร์เมอร์แล้ว การแบ่งหลายครั้งและขนาดไม่เท่ากัน
 พบในซีลิเอทบางชนิด เช่น สกุล *Anoplophrya* (Order Astomatida, Subclass Asto-
 matia) การแตกหน่อเริ่มจากการคอดด้านปลายเซลล์ หน่อจะไม่หลุดออกไปทันที แต่จะ
 ติดอยู่กับเซลล์แม่ หน่อแต่ละหน่อ จะทยอยได้รับการแบ่งแม่โครนิวเคลียสมาจากเซลล์
 แม่ แล้วจึงจะทยอยเจริญหลุดออกเป็นระยะสวอร์เมอร์(รูป3-18 ค.)ต่อไป

แม่โครนิวเคลียส เป็นนิวเคลียสแบบเดี่ยวเท่านั้น ที่มีความสามารถสร้างขึ้นใหม่
 (regenerate) โดยการแบ่งตามธรรมชาติแบบ ไบแนรีฟิชชัน(binary fission) หรือบาง
 กรณี ถ้าถูกตัดแบ่ง ก็สามารถสร้างส่วนที่ขาดไปขึ้นมาใหม่ได้ เช่น กรณีของ *Stentor*
roeseli (Order Sessilida, Subclass Peritrichia) เมื่อถูกนำมาตัดเป็นท่อน(รูป3-19)
 แต่ละท่อน สามารถเจริญมาเป็นตัวใหม่ได้ ถ้าท่อนใดท่อนหนึ่งได้รับส่วนหนึ่งของแม่โคร
 นิวเคลียสไปด้วย ส่วนของแม่โครนิวเคลียสเหล่านั้น ต่อไปจะเจริญขึ้นมาจนเท่าขนาด
 ของเซลล์แม่ ส่วนที่ไม่ได้รับแม่โครนิวเคลียสเลยจะตาย

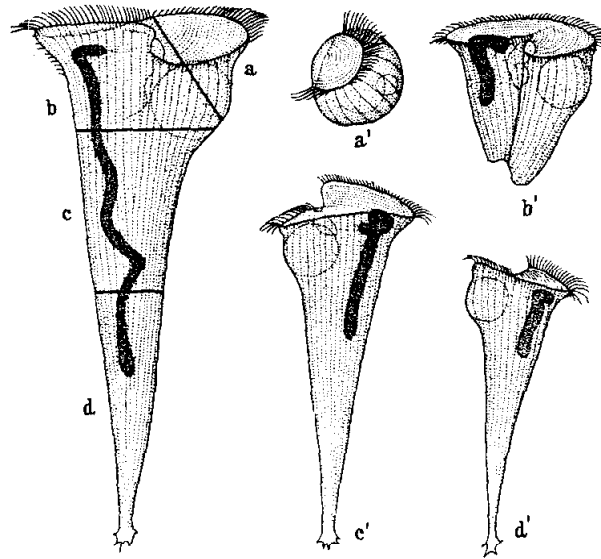
รูป3-18 แผนภาพการแบ่งแม่โครนิวเคลียสแบบขนาดไม่เท่ากันหลายครั้ง ก.
 การแบ่งหลายครั้งพร้อมกันของ *Ephelota gemmipara* ข. การแบ่งหลายครั้งต่อเนื่อง
 ของ *Tachyblaston ephelotensis* ได้เซลล์ลูกระยะแตกไทรอไฟรอา ค. การแบ่งแบบ
 ขนาดไม่เท่ากันของ *Anoplophrya* (จาก Grell, 1973) ก.



n.



รูป 3-19 แผนภาพการทดลองตัด *Stentor roeseli* ออกเป็น 4 ส่วน ให้สังเกต ส่วน a ซึ่งไม่สามารถเจริญเป็นตัวใหม่ได้ ขณะที่ส่วน b, c และ d เจริญเป็นตัวใหม่ (จาก Grell, 1973)



ส่วนของแมโครนิวเคลียสนี้ แม้จะมีการสลายเข้าไปในไซโทพลาซึมขณะผสมพันธุ์แบบสังยุค ภายใต้สภาวะที่เหมาะสม ก็สามารถสร้างขึ้นใหม่ได้อีก จากการศึกษาใน *Paramecium aurelia* พบว่ามีส่วนของแมโครนิวเคลียสประมาณ 30-40 อัน การเจริญเป็นแมโครนิวเคลียสแอนลาเจนใหม่ภายหลังการสังยุค ถูกควบคุมไว้โดยอุณหภูมิที่สูงกว่าภาวะปกติ ในกรณีนี้ ส่วนของแมโครนิวเคลียสทุกชิ้น เจริญเป็นแมโครนิวเคลียสปกติได้ และถูกแบ่งต่อไปยังเซลล์ลูกทั้งหลายของพารามีเซียมสายพันธุ์ที่ผ่านการถูกควบคุมควบคุมให้นี้จนกระทั่งเซลล์ลูกทุก ๆ เซลล์ มีแมโครนิวเคลียสสร้างใหม่เซลล์ละหนึ่งอัน แมโครนิวเคลียสสร้างใหม่เหล่านี้ มีลักษณะถ่ายทอดทางพันธุกรรมเช่นเดียวกับแมโครนิวเคลียสปกติเดิม ภายใต้เงื่อนไขที่ว่า ส่วนของแมโครนิวเคลียสที่แยกมาจากของเซลล์ปกติเดิมนั้น ต้องมีชุดของยีนที่สำคัญอยู่ครบ รูปแบบการสร้างแมโครนิวเคลียสใหม่เช่นนี้ ศึกษาพบได้ในสายพันธุ์อื่นของ *Paramecium aurelia* ที่ไม่ได้ผ่านการถูกควบคุมอุณหภูมิ แต่เป็นสายพันธุ์ที่มียีนโฮโมโลกัสกับยีนของสายพันธุ์ที่ถูกควบคุมด้วยอุณหภูมิ สายพันธุ์หลังนี้สามารถผสมพันธุ์แบบออโทแกมีได้

ชัดไม่เพียงแต่ในนิวคลีไอที่เป็นดิพลอยด์เท่านั้น แต่ยังรวมถึงนิวคลีไอที่เป็นพอลิพลอยด์ด้วย ดังนั้นพอลิพลอยด์จึงมีลักษณะพิเศษและถูกเรียกว่า“พอลิจีโนมิก” ซึ่งศึกษาพบในซีลีเอทหลายชนิดในอนุชั้น Hypotricha เช่น *Aspidisca lynceus*, *Euplotes eurytomus* ซึ่งจะไม่แสดงรายละเอียดในตำราเล่มนี้ จะช้กตัวอย่างเฉพาะในกลุ่มของพวก เรดิโอแลเรียน(ไฟลัมแอกทิโนพอดา)พอสังเขป

3.3.3 แอกทิโนพอดา แมโครนิวคลีไอของแอกทิโนพอดเพียงอีกกลุ่มเดียวเท่านั้นที่แสดงลักษณะพอลิพลอยด์แบบที่พบในพวกซีลีเอท แอกทิโนพอดมีการสร้างสวอร์เมอร์ได้เช่นเดียวกัน โดยการสลายแมโครนิวเคลียสเดิมที่เรียกว่า ไพรแมรีนิวเคลียส ให้แตกออกมาเป็น เซคันแดรีนิวเคลียส ขนาดเล็กจำนวนมาก ก่อนการสร้างสวอร์เมอร์ที่สมบูรณ์ต่อไป สวอร์เมอร์เหล่านี้มีเอกลักษณ์ที่สารภายในเซลล์หักเหแสงได้ดี จึงถูกเรียกว่า คริสตัลสวอร์เมอร์(*crystal swarmer*)(รูป3-20) สวอร์เมอร์เหล่านี้เจริญต่อไปจนเป็นแอกทิโนพอดที่สมบูรณ์ได้อย่างไรนั้นยังไม่ทราบชัด* มีการศึกษาพบระยะการเจริญที่มีแมโครนิวคลีไอขนาดยังไม่สมบูรณ์บ้าง จึงคาดว่ากาการเจริญเป็นไพรแมรีนิวคลีไอที่สมบูรณ์ น่าจะเป็นผลเนื่องมาจากการแบ่งแบบเอนโดไมโทซิสต่อเนื่องจนเป็นพอลิพลอยด์

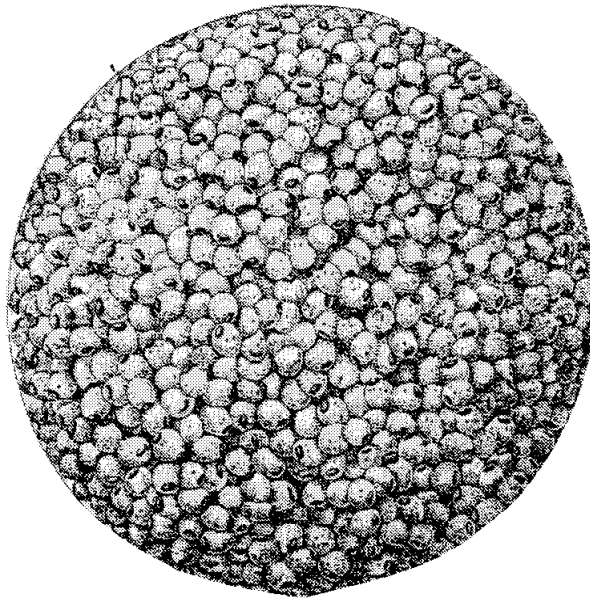
(1) พอลิซิสทีนา แอกทิโนพอดในชั้นนี้ที่ได้รับการศึกษาแล้ว ส่วนใหญ่อยู่ในสกุล *Collodaria*, *Thalassicolla*, *Thalassophysa* (Order Spumellarida)(รูป3-20) และ *Tripylea* ในสามสกุลแรก ไพรแมรีนิวเคลียส มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 180 ไมครอน ย้อมติดสีฟิวล์เจนค่อนข้างจาง ภายในมีนิวคลีโอลัสรูปไส้กรอกขนาดใหญ่ ซึ่งจะสลายไปก่อนการสร้างสวอร์เมอร์ ไพรแมรีนิวเคลียสสลายเป็นเส้นใยเล็ก ๆ กระจายอยู่ภายในเซนทรัลแคปซูล แล้วจึงมีการรวมกลุ่มของโครโมโซมเข้าด้วยกันเป็นกลุ่มเล็ก ๆ หลายกลุ่ม เปลี่ยนแปลงมาเป็นหลายเซคันแดรีนิวคลีไอ สกุล *Tripylea* ต่างจากสามสกุลแรก กล่าวคือ ไพรแมรีนิวเคลียสย้อมติดสีฟิวล์เจนเข้ม เท่าที่ศึกษามีเพียง 2 ชนิด และก้พบเพียงระยะสุดท้าย คือ เป็นสวอร์เมอร์แล้วเท่านั้น

* แอกทิโนพอดมากชนิด มีถิ่นที่อยู่อาศัยบริเวณกันทะเลลึก และมากชนิด ยังมีประวัติไดโนแฟลเจลเลทอาศัยอยู่ในเซนทรัลแคปซูลด้วย โดยประวัติเหล่านี้ลอกเลียนการสร้างสวอร์เมอร์ได้เช่นเดียวกับโฮสต์เซลล์ จึงทำให้รายละเอียดต่าง ๆ ไม่ปรากฏชัด

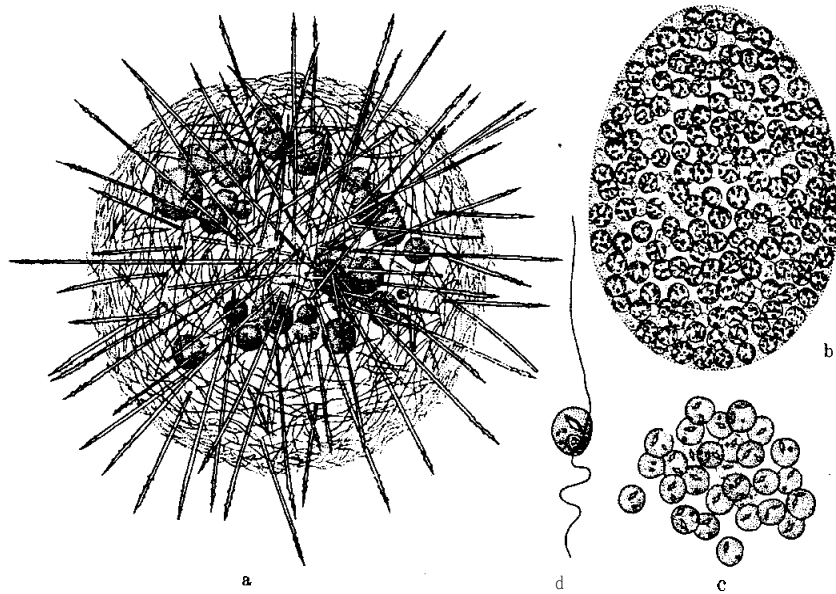
(2) ฟีออดีเรีย แอกทีโนพอดในชั้นนี้ที่ได้รับการศึกษาแล้วมีน้อยชนิดเช่นเดียวกัน คือเพียงชนิด *Coelodendrum ramosissimum* (Order Phaeodendrida) และ *Aulacantha scolymantha* (Order Phaeocystida)(รูป3-21) เริ่มต้นจากมวลสีน้ำตาลที่เรียกว่า ฟีออดีียม(*phaeodeum*) สลายพร้อมกับเซนทรัลแคปซูล แล้วเปลี่ยนแปลงเป็นโครงสร้าง พลาสเมติกสเฟียร์(*plasmatic sphere*)(รูป3-21a) หลายขนาดจำนวนมาก อยู่ในไซโทพลาซึม ภายในพลาสเมติกสเฟียร์เหล่านี้ มีเซนคันเดรีนิวคลีโอไรยะอินเทอร์เฟสบรรจุอยู่เป็นจำนวนมาก(รูป 3-21 b) ต่อมาพลาสเมติกสเฟียร์แตกออก ปลอยเซลล์ที่มีมวลหักเหแสงออกสู่ภายนอก(รูป 3-21 c) ช่วงแรกยังเคลื่อนที่ไม่ได้ ต่อมาจึงงอกแฟลเจลลาออกมา 2 เส้นว่ายน้ำอิสระเป็นคริสทัลลอสวอร์เมอร์(รูป 3-21 d)

เป็นที่คาดเดาว่า ไฮโมโลกัสโครโมโซม จะถูกกระจายออกไปอยู่ในหน่วยย่อยของมวลที่จะสร้างขึ้นมาเป็นเซนคันเดรีนิวคลีโอ ดังนั้น ลักษณะทางพันธุกรรมจึงถูกกระจายออกไปด้วย ความเชื่อเช่นนั้นมาจากเหตุผลที่ว่า ไม่พบโครมาทิด และไม่ปรากฏแนวการแบ่งนิวเคลียสตลอดช่วงของการเจริญเปลี่ยนแปลงเป็นสวอร์เมอร์ จึงอาจกล่าวได้ว่า การแบ่งนิวเคลียสแบบนี้ มิใช่การแบ่งแบบไมโทซิสที่แท้จริง แต่เป็น การแยกลักษณะถ่ายทอดทางพันธุกรรม(*genome segregation*)

รูป 3-20 แผนภาพแสดงคริสทัลลอสวอร์เมอร์ ภายในเซนทรัลแคปซูลของ *Thalassophysa sanguinolenta* (จาก Grell, 1973)

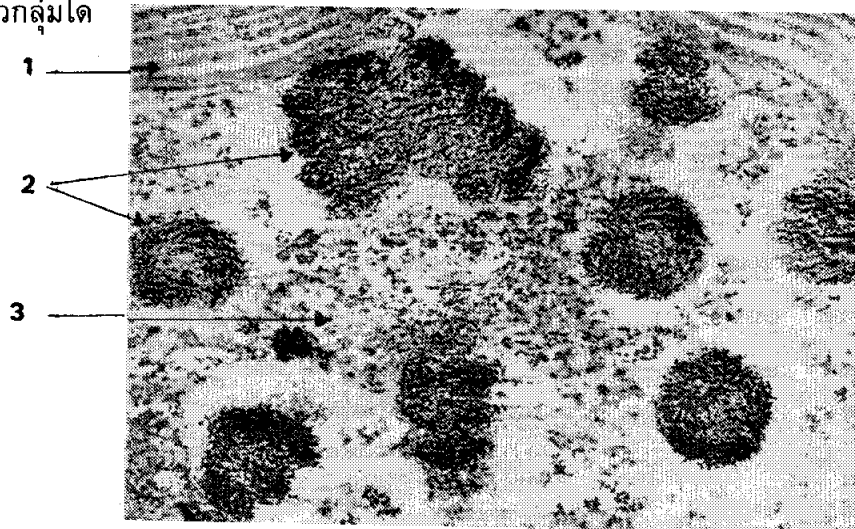


รูป 3-21 แผนภาพขั้นตอนการสร้างคริสตัลสวอร์เมอร์ของ *Aulacantha scolymantha* a-plasmatic spheres in cytoplasm, b-numerous nuclei in plasmatic sphere, c-nonmotile swarmer, d-crystal swarmer (จาก Grell, 1973)



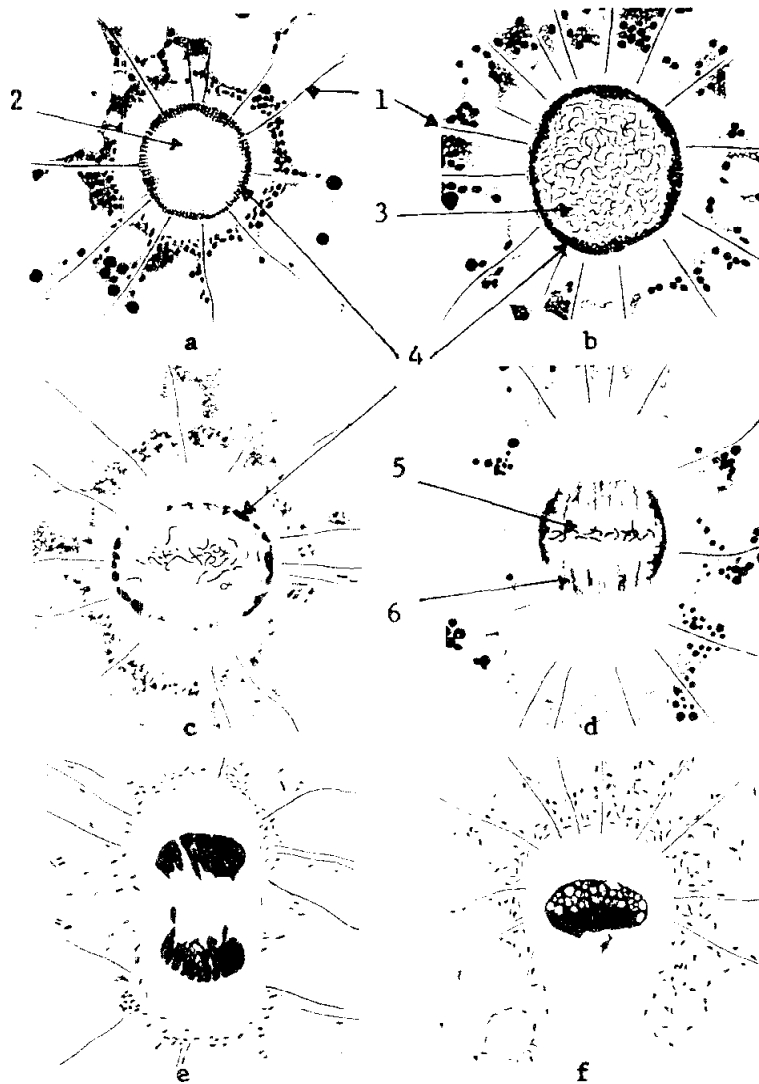
กิจกรรม 3.1

จงเขียนแผนภาพจากภาพอิเล็กตรอนไมโครกราฟ พร้อมทั้ง label ประกอบตามหมายเลขด้วย ท่านสามารถบอกได้หรือไม่ว่า เซลล์ในภาพอยู่ในระยะใด และเป็นของโปรโตซัวกลุ่มใด



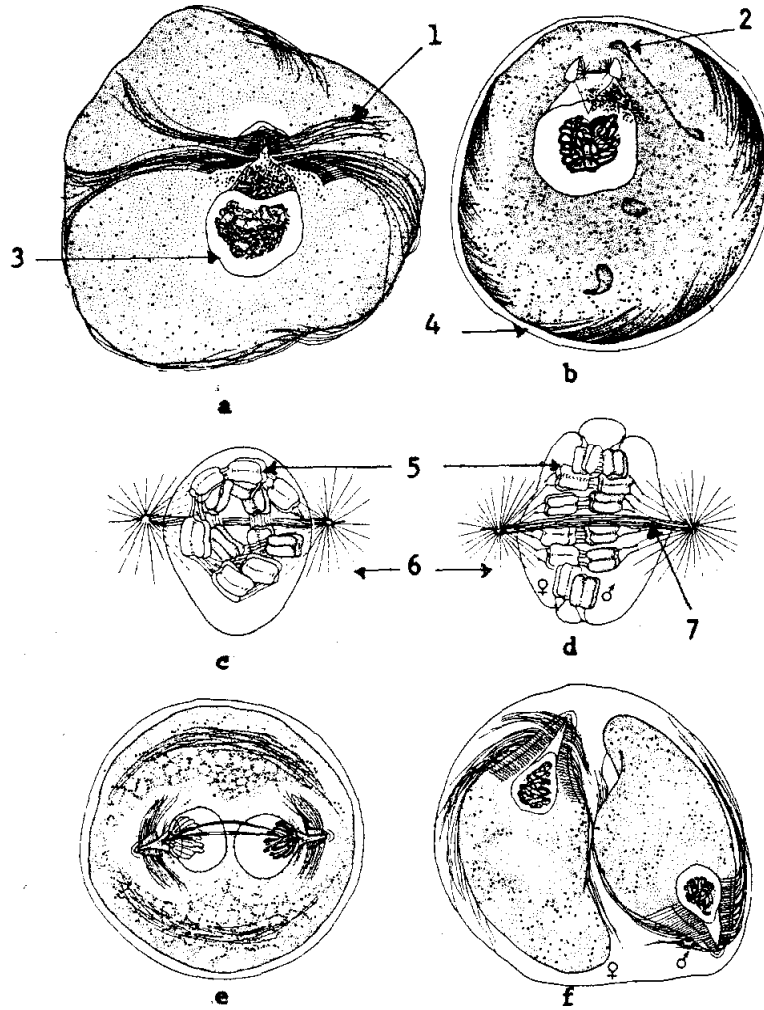
กิจกรรม 3.2

หมายเลขในแผนภาพ คือออร์แกเนลล์อะไร a,b,c,d,e,f คือระยะใดของขั้นตอนการแบ่งเซลล์ และเป็นการแบ่งเซลล์แบบใด ท่านสามารถบอกได้หรือไม่ว่า แผนภาพนี้เป็นของโปรโตซัวกลุ่มใด



กิจกรรม 3.3

หมายเลขในแผนภาพ คือออร์แกเนลล์ใด a,b,c,d,e,f คือระยะใดของขั้นตอนการแบ่งเซลล์แบบไมโทซิส ท่านสามารถบอกได้หรือไม่ว่า โปรโตซัวในแผนภาพนี้อยู่ในกลุ่มใด



สรุป

นิวเคลียสประกอบด้วย 4 ส่วนหลัก คือ เยื่อหุ้มนิวเคลียส นิวคลีโอพลาซึ่ม นิวคลีโอไลต์ และโครโมโซม โดยมีสารประกอบหลัก คือ DNA อยู่ที่โครโมโซม RNA อยู่ที่นิวคลีโอไลต์ และโปรตีนเป็นส่วนประกอบของนิวคลีโอพลาซึ่ม การแบ่งนิวเคลียสแบบไมโทซิส มีรายละเอียดต่างกันในโปรโตซัวแต่ละกลุ่ม เริ่มตั้งแต่แบบง่ายและดั้งเดิม คือ โพรไมโทซิส แล้วพัฒนามาเป็นแบบเมโซไมโทซิส และเมทาไมโทซิส ซึ่งเป็นแบบที่พบในสิ่งมีชีวิตยูแคริโอตอื่นรวมทั้งสัตว์และพืชด้วย แบบเพลอรอไมโทซิส และออร์โทไมโทซิส ถือเป็นแบบที่จำกัดกลุ่มอยู่เฉพาะในพวกโปรโตซัวบางชนิดและสาหร่าย การแบ่งแบบไมโอซิสที่พบในโปรโตซัวบางชนิด คือ ไซกอนติกไมโอซิส สำหรับแกมีติกไมโอซิสพบได้ทั้งในโปรโตซัวและสัตว์พวกเมตาซัว ส่วนแบบอินเทอร์มีดิยรีไมโอซิสนั้น พบได้ทั้งในโปรโตซัวสาหร่ายและพืช ความหลากหลายรูปร่างของนิวเคลียสมีเพียงสองลักษณะ คือ เจเนเรทีฟนิวเคลียส หรือไมโครนิวเคลียส อาจมีอันเดียว หรือหลายอัน ทำหน้าที่ถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม สำหรับไซมาติกนิวเคลียส หรือแมโครนิวเคลียสนั้น ส่วนใหญ่มีอันเดียว ทำหน้าที่อื่นที่ไม่เกี่ยวข้องกับการสืบพันธุ์ และมักสลายถูกกลืนเข้าไปในไซโทพลาซึ่มเมื่อมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ การสร้างขึ้นมาใหม่จะสร้างขึ้นมาจากการแบ่งของไมโครนิวเคลียส ความหลากหลายของโครโมโซมภายในแมโครนิวเคลียสยังผลให้เกิดภาวะพอลิจีโนมขึ้นภายในชนิดเดียวกันเองของโปรโตซัว

แบบฝึกหัดบทที่ 3

I จงตอบคำถามต่อไปนี้

1. สารที่เป็นส่วนประกอบหลักของนิวเคลียส มีการจัดระเบียบอย่างไร จึงทำให้นิวเคลียสมีกลไกการทำงานที่สมบูรณ์ได้
2. ออร์แกเนลล์ใดที่มีบทบาทสำคัญเหนี่ยวนำให้มีการแบ่งนิวเคลียส ทั้งแบบไมโทซิสและแบบไมโอซิส
3. ภาวะพอลิจีโนมมีกลไกเป็นอย่างไร

II จงเติมศัพท์เทคนิคลงในช่องว่างเพื่อให้ได้ข้อความสมบูรณ์

4. ถือเป็น การแบ่งนิวเคลียสแบบง่ายที่สุด พบในโปรโตซัวพวก amebomastigote ลักษณะสำคัญ คือ ไม่มีการสลายของเยื่อหุ้มนิวเคลียส เรียกว่าเป็นแบบ แต่ถ้าเป็นแบบ mesomitosis โครโมโซมจะยึดติดอยู่กับเยื่อหุ้มนิวเคลียส แล้วจึงจะสลายภายหลังพร้อมกับ และเนื่องจากโปรโตซัวกลุ่มนี้ คือ ไดโนแฟลกเจลเลตที่ไม่มี จึงเรียกว่าเป็นแบบ closed แบบที่เป็นสากลพบได้ในยูแคริโอททั่วไป คือ มีการสลายของนิวเคลียส และนิวคลีโอลัส เรียกว่าเป็นแบบ open สำหรับ นั้น มีลักษณะพิเศษต่างจาก 3 แบบข้างต้น กล่าวคือ ยื่นทะลุเยื่อหุ้มนิวเคลียสออกสู่ขั้วของการแบ่ง ไม่มีแนวแกนกลางของการแบ่ง จึงเรียกแบบนี้ได้ว่าเป็นแบบ closed รูปแบบที่ใช้รูปร่างของเส้นใยสปินเดิลเป็นเกณฑ์ คือ รูปแบบนี้จึงมีทั้งแบบเปิด กึ่งเปิด หรือแบบปิด
5. ข้อแตกต่างสำคัญระหว่างไมโทซิสและไมโอซิสคือ ไมโทซิสเป็น division ขณะที่ไมโอซิสเป็น division แม้ว่าการแบ่งของทั้งสองแบบจะมีการ ของ DNA ในโครโมโซมได้ 2 แล้วตั้งแตอยู่ในช่วง S phase ของระยะ แล้วก็ตาม ข้อแตกต่างที่สำคัญอีกประการหนึ่งคือเส้นใยสปินเดิลมาจับที่ ของโคเนโทคอร์ ขณะที่ไมโอซิสจับที่ จึงทำให้จำนวนโครโมโซมของการแบ่งแบบไมโอซิสลดลงเป็นจำนวน ตั้งแต่เข้าสู่ระยะ ของ division
6. รูปแบบง่ายสุดของการแบ่งแบบไมโอซิส คือ จึงพบได้ในโปรโตซัวหลายชนิด เช่น พวก ทั้งหมด บางชนิดในชั้นพาราเบซาลเลีย และไฟรีซอนิมฟิดา นอกจากนี้ยังพบในพวก รวมถึงแทบทุกชนิดของฟังไจด้วย ลักษณะมาตรฐานของพวกเมตาซัวที่ปรากฏในโปรโตซัวส่วนใหญ่ด้วย คือ การแบ่งแบบ ได้แก่พวก , diatom, etc. แบบที่พบในพวกสาหร่ายและพวกพืชแต่พบในโปรโตซัวพวก เพียงกลุ่มเดียว คือ แบบที่เรียกว่า
7. นิวเคลียสสองลักษณะของพวกซิลิเอท คือ ทำหน้าที่เป็นโซมาติกนิวเคลียส และ ทำหน้าที่เป็น nucleus สำหรับการถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรม โดยทั่วไป โซมาติกนิวเคลียสจะสลายเมื่อมีการสืบพันธุ์

แบบ หรือ autogamy แล้วจะถูกสร้างขึ้นใหม่จากการแบ่งและเปลี่ยนแปลงของไมโครนิวเคลียส อย่างไรก็ตาม ถ้ามีการสืบพันธุ์แบบ แมโครนิวเคลียสก็สามารถแบ่งได้ ความหลากหลายของโครโมโซมจนทำให้แมโครนิวเคลียสเป็น นั้น ส่วนใหญ่มาจากการแบ่งแบบไมโทซิสต่อเนื่องของ nucleus ที่สร้างขึ้นใหม่ทดแทนของเก่าที่สลายไปในไซโทพลาซึม