

## ตอนที่ 2

### การสืบพันธุ์และพันธุกรรม

โปรโตซัวสามารถสืบพันธุ์ได้ทั้งแบบไม่อาศัยเพศและแบบอาศัยเพศ โดยมีความหลากหลายรูปแบบการสืบพันธุ์ตามความเหมาะสมของแต่ละชนิดแต่ละกลุ่มให้สอดคล้องกับสภาวะแวดล้อม ความจำเป็นของการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศสืบเนื่องมาจากความต้องการกลไกปรับตัวให้มีชีวิตรอด จึงต้องการยีนลักษณะเด่นที่มีอยู่ในเซลล์ต่างสายพันธุ์เข้ามารวมกัน ยังผลให้โปรโตซัวมากชนิดสามารถมีชีวิตรอดพ้นจากความเปลี่ยนแปลงอย่างรุนแรงของสภาพแวดล้อม สืบทอดสายพันธุ์ต่อเนื่องมานานนับพันล้านปีจนถึงยุคปัจจุบัน รายละเอียดของกลไกเหล่านั้นนำเสนอไว้ในบทที่ 4 และบทที่ 5

## บทที่ 4

### การสืบพันธุ์

#### เค้าโครงเรื่อง

- 4.1 การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ
  - 4.1.1 ไบแนรีฟิชชัน
  - 4.1.2 มัลติเฟลฟิชชัน
  - 4.1.3 การแตกหน่อ
- 4.2 การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ
  - 4.2.1 แกมีโทแกมี
  - 4.2.2 ออโทแกมี
  - 4.2.3 แกมอโนโทแกมี
    - (1) แกมอโนโทแกมีที่มีการสร้างแกมีท
    - (2) แกมอโนโทแกมีที่ไม่มีการสร้างแกมีท
    - (3) การสังยุค
      - ก. ไอโซแกมอโนที
      - ข. แอนไอโซแกมอโนที
      - ค. เมทีงไทป์
      - ง. สรีรวิทยาของการสังยุค
  - 4.2.4 การหวนกลับ
- 4.3 การสืบพันธุ์แบบสลัป
  - 4.3.1 แอปโล-โฮโมเฟลิก
  - 4.3.2 ดิพลอ-โฮโมเฟลิก
  - 4.3.3 เฮเทโรเฟลิก

#### สาระสำคัญ

1. การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศมี 3 แบบหลัก คือ ไบแนรีฟิชชัน เป็นลักษณะปกติของเกือบทุกไฟลัม มิลติเฟลฟิชชันพบจำกัดอยู่เพียงในบางไฟลัม โดยเฉพาะกลุ่มที่ดำรงชีพแบบปรสิตของไฟลัม ไรโซพอดา เอพิคอมเพลกซา และ ซูโอแมสทีจิงา หรือ

เป็นพวกที่อาศัยอยู่ในสภาพแวดล้อมที่รุนแรงในทะเล ดังกรณีของพวกเรดิโอแลเรียน และฟอแรมินิเฟอราน การแตกหน่อ มักจำกัดอยู่ในพวกยึดติดอยู่กับที่ดังกรณีของซิลิเอทบางชนิด

2. การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศมี 3 แบบหลัก คือ แกมีโทแกมี พบในพวกฟอแรมินิเฟอรานบางชนิด พวกพอลิแมสทีจิงา และพวกเอพิคอมเพลกซานที่ดำรงชีพแบบฟิงพาหรือปรสิต แบบออโทแกมี พบในพวกเฮลิโอซวนและฟอแรมินิเฟอรานบางชนิดเท่านั้น สำหรับแบบแกมอนโทแกมี มีรายละเอียดมาก อาจมีการสร้างแกมีทหรือไม่มีการสร้างแกมีทหรือใช้วิธีการสังยุค ซึ่งวิธีหลังนี้มีรายละเอียดปลีกย่อยตามสกุลและเมทิงไทป์ของแต่ละชนิดของพวกซิลิเอทอีกด้วย
3. การสืบพันธุ์แบบสลักระหว่างช่วงไม่อาศัยเพศและช่วงอาศัยเพศส่วนใหญ่สืบเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงของสภาวะแวดล้อม มีเพียงบางกรณีเท่านั้นที่สืบเนื่องมาจากกลไกภายในเซลล์ โดยทั่วไปแบ่งเป็น 3 รูปแบบ คือ แสพลอ-โฮโมเฟลิก พบในพวกเอพิคอมเพลกซานดิพลอ-โฮโมเฟลิก พบในพวกเฮลิโอซัวและซิลิเอท และเฮเทโรเฟลิก พบในพวกฟอแรมินิเฟอราน

### จุดประสงค์ของการเรียนรู้

เมื่อศึกษาจบบทนี้แล้ว นักศึกษาสามารถบอกได้ว่า

1. การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ มีกี่รูปแบบ ขั้นตอนเป็นอย่างไร และพบในโปรโตซัวพวกใดบ้าง
2. การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศทั้ง 3 แบบหลัก คืออะไร แบบใดเป็นแบบง่ายที่สุด พบได้ในโปรโตซัวกลุ่มใด ในทำนองเดียวกัน แบบใดเป็นแบบที่ยุ่งยากซับซ้อน โดยเฉพาะในกลุ่มที่มีการสังยุค
3. การสืบพันธุ์แบบสลักระหว่างช่วงไม่อาศัยเพศและช่วงอาศัยเพศมีรูปแบบเป็นอย่างไร พบได้ในโปรโตซัวกลุ่มใด
4. นักศึกษาสามารถตอบคำถามในแบบฝึกหัดท้ายบทได้เกินกว่าร้อยละ 80 ในเวลาหนึ่งสัปดาห์

ความสามารถในการสืบพันธุ์ถือเป็นคุณสมบัติพื้นฐานประการหนึ่งของสิ่งมีชีวิตทุกชนิด เมื่อมีการเจริญมาถึงระยะหรือขนาดที่สามารถสืบพันธุ์ได้ ถ้านำอะมีบามาตัดส่วนใดส่วนหนึ่งของเซลล์ออกไปอย่างต่อเนื่อง ถึงแม้จะมีการสร้างส่วนที่ถูกตัดออกไปนั้นขึ้นมา

ใหม่ได้ แต่ถ้าถูกตัดบ่อยครั้งก็มีผลกระทบทำให้อะมีบาไม่สามารถเจริญจนมีขนาดเข้าสู่  
ระยะการแบ่งเซลล์เพื่อสืบพันธุ์ จึงเป็นที่น่าสังเกตว่า ความสามารถในการสืบพันธุ์ได้รับ  
การกระตุ้นจากปัจจัยภายในเซลล์เมื่อเซลล์เจริญถึงขนาดหรือระยะที่แน่นอน

การสืบพันธุ์ของโปรโตซัวส่วนใหญ่เป็นการแบ่งเซลล์อย่างง่าย เซลล์ลูกที่ได้รับจาก  
การแบ่งอาจมีขนาดเท่ากันหรือต่างกันตามแต่กรณี จำนวนเซลล์ลูกอาจมีเพียง 2 เซลล์  
จากการแบ่งแบบ ไบนารีฟิชชัน(binary fission) หรือมีหลายเซลล์จากการแบ่งแบบ  
มัลติเพิลฟิชชัน(multiple fission) หรืออาจมีขนาดไม่เท่ากันเป็นผลเนื่องจากการ แดก  
หน่อ(budding)

นอกจากการแบ่งเซลล์แบบง่ายแล้ว โปรโตซัวหลายชนิดยังสามารถใช้เซลล์ลูกทำ  
หน้าที่เป็น เซลล์สืบพันธุ์(แกมีท) เพื่อให้มีการจับคู่รวมนิวเคลียสเข้าด้วยกัน ตาม  
ลักษณะการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศได้ด้วย เป็นที่น่าสังเกตว่า ผลของการสืบพันธุ์ คือการ  
เพิ่มจำนวนให้ได้มากขึ้นนั่นเอง อย่างไรก็ตาม การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศนั้นการเพิ่ม  
จำนวนอาจถูกจำกัดอยู่เพียงการแบ่งอย่างง่ายแต่ไม่ได้จำนวนเพิ่มขึ้นเนื่องจากการรวม  
กันของแกมีท

#### 4.1 การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ

ในสภาพแวดล้อมปกติและมีอาหารอุดมสมบูรณ์โปรโตซัวส่วนใหญ่สืบพันธุ์แบบไม่  
อาศัยเพศ โดยมีรูปแบบหลัก 3 แบบ คือ ไบนารีฟิชชัน มัลติเพิลฟิชชัน และการแดกหน่อ

4.1.1 ไบนารีฟิชชัน เป็นรูปแบบพื้นฐานที่ง่ายที่สุดและพบได้ในการสืบพันธุ์ของ  
โปรโตซัวแทบทุกไฟลัม ในกรณีที่มิวนิวเคลียสเพียงอันเดียว ระนาบของการแบ่งเซลล์จะ  
ทำมุมฉากกับแกนของการแบ่งนิวเคลียส

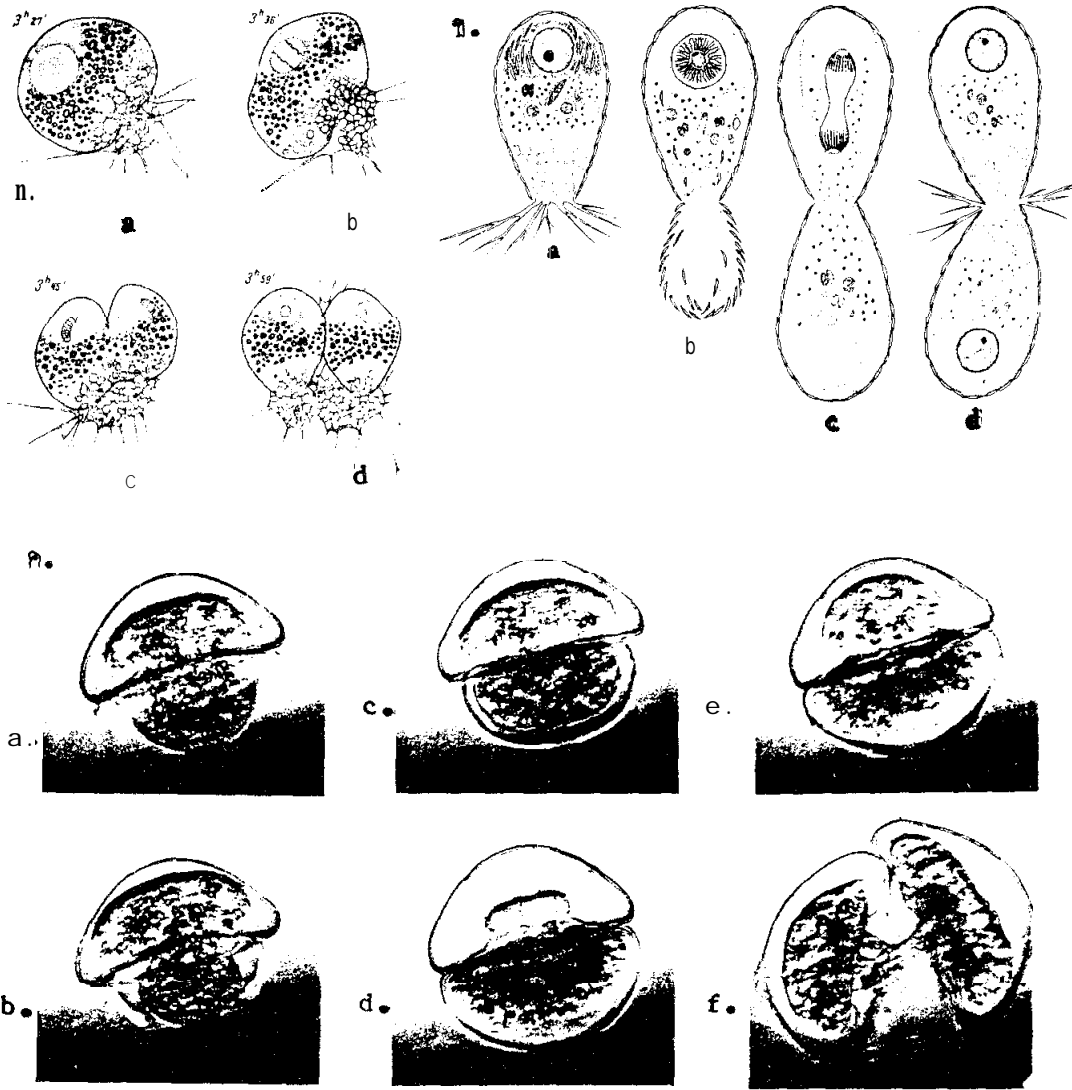
ในอะมีบา เช่น *Amoeba proteus* ก่อนการแบ่งเซลล์ ซูโดพอดเดียวหดจนทำให้เซลล์  
เป็นรูปกลมแบน ภายในไซโทพลาซึมซึ่มซูน แวคิวโอลขนาดคงที่ แล้วจึงเข้าสู่ขั้นตอนปกติ  
ของการแบ่งแบบไมโทซิส เมื่อเข้าสู่ระยะเทโลเฟสช่วงต้น เซลล์จะคอดกลาง พอเข้าสู่  
ระยะเทโลเฟสช่วงปลาย จะมีการยื่นซูโดพอดเดียวออกไปจากเซลล์ลูกทางด้านซ้ายของการ  
แบ่ง จึงทำให้เป็นการช่วยดึงเซลล์ลูกออกจากกันในทิศทางตรงกันข้าม อะมีบาที่มีเอก  
ไซโทพลาซึมมันคง เช่น *Amoeba sphaeronucleolus* ซูโดพอดเดียวกว้างสั้นยื่นออกไป  
เพียงเล็กน้อย การหลุดออกจากกันเกิดจากแรงบีบของซูโดพอดเดียว

พวกเฮลิโอซัวที่มีรูปทรงกลมแน่นอน การแบ่งเซลล์ดำเนินแบบเดียวกับอะมีบา แต่ระนาบของการแบ่งไม่ได้ถูกกำหนดไว้ก่อนเช่นอะมีบา เพราะพวกเฮลิโอซัวมีลักษณะสมมาตรตามแนวรัศมี แต่เรดิโอแลเรียนที่มีลักษณะสมมาตรตามแนวรัศมี กลับกำหนดระนาบการแบ่งเซลล์ไว้ล่วงหน้า เช่นกรณีของสกุล *Tripylea* (Class Phaeodaria) ซึ่งเซนทรัลแคปซูลมีรูเปิด แอสโทรไพล์(*astropyle*) 1 รู และรูเปิด พาราไพล์(*parapyles*) 2 รู นั้น กำหนดระนาบของการแบ่งเซลล์ไว้แล้วโดยสมมาตรพาดผ่านรูแอสโทรไพล์ แบ่งเซลล์ออกเป็น 2 เซลล์ลูก แต่ละเซลล์ลูกได้พาราไพล์มาเพียง 1 รู แล้วจึงมีการสร้างขึ้นใหม่ภายหลัง ส่วนของเปลือกและมวลสีน้ำตาลรอบรูแอสโทรไพล์ได้รับการจัดแบ่งไปยังเซลล์ลูกเท่า ๆ กัน

โปรโตซัวส่วนใหญ่มีโครงสร้างเป็นแบบสองขั้วต่างกัน กล่าวคือ เซลล์ยึดตามแกนยาว ด้านหน้าต่างจากด้านหลัง ทิศทางการแบ่งเซลล์จึงสัมพันธ์กับแนวแกนของเซลล์ด้วย

ในพวกเทสทาเซียฟิลอซิदान ขั้วของเซลล์กำหนดโดยช่องเปิดของเปลือก ซึ่งเป็นส่วนที่มีชูโคพอเดียยื่นออกมา วิธีการแบ่งเซลล์จึงขึ้นอยู่กับความแข็งของเปลือก ถ้าเปลือกอ่อน เช่น *Pamphagus hyalinus* (Order Testaceafilosida, Class Filosea) (รูป 4-1 ก.) เปลือกอ่อนใสมีการแบ่งตามแนวยาว เปลือกถูกแบ่งครึ่งโดยคอดกลาง บางชนิดถ้ามีเปลือกแข็ง เซลล์ที่ถูกแบ่งจะไหลออกมาจากเปลือก แล้วสร้างเปลือกใหม่ขึ้นมาหุ้ม ในกรณีที่เปลือกเป็นแผ่นแข็งซ้อนกัน เช่น *Euglypha alveolata* (Order Testaceafilosida, Class Filosea) (รูป 4-1 ข.) เปลือกสำรองถูกสร้างขึ้นมาเก็บไว้ในไซโทพลาซึมก่อนการแบ่งเซลล์ หลังจากนั้นจึงไหลออกมาทางช่องเปิด ตามด้วยไซโทพลาซึมและนิวเคลียสใหม่ แล้วจึงหลุดออกเป็นเซลล์ใหม่ *Arcella vulgaris* (Order Arcellinidae, Subclass Testacealobosa, Class Lobosea) (รูป 4-1 ค.) มีลักษณะการแบ่งเซลล์ในทำนองเดียวกัน ไซโทพลาซึมไหลออกมาทางช่องเปิดด้านล่างของเปลือก เห็นเป็นช่องใส(a) ทำให้ยกเซลล์ขึ้นจากชั้นสเตรท ต่อมามีการสร้างโครงสร้างไปเป็นรูปถ้วยหุ้มมวลของไซโทพลาซึม(b,c) ไซโทพลาซึมแบ่งเป็นสองส่วนอย่างรวดเร็ว(d) จากนั้นมีการเพิ่มมวลไซโทพลาซึมขึ้นในเซลล์แม่ เหลือช่องระหว่างเซลล์แม่และเซลล์ลูกเพียงเล็กน้อย(e) ตามมาด้วยการสร้างเปลือกให้กับเซลล์ลูก แล้วหลุดออกเป็นสองเซลล์ขนาดเท่ากัน(f) จะเห็นได้ว่า ลักษณะของเปลือกหุ้มเซลล์มีอิทธิพลต่อขั้นตอนการแบ่งเซลล์ของแต่ละชนิดให้มีลักษณะต่างกันด้วย

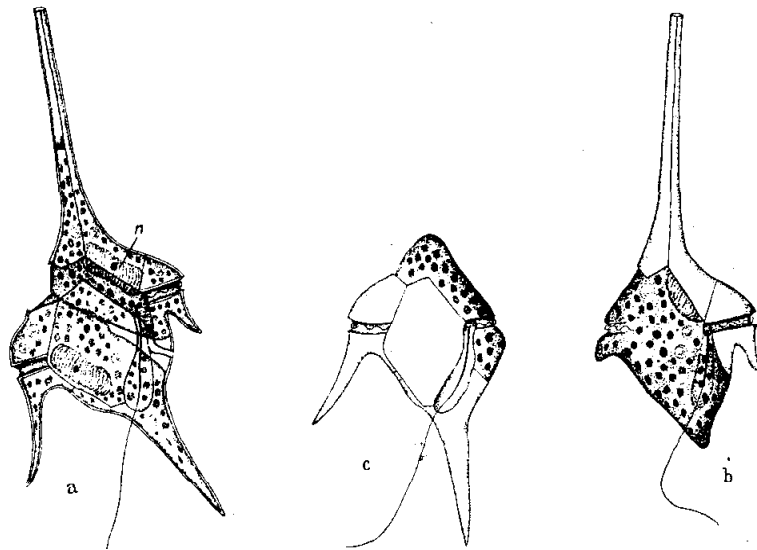
รูป 4-1 แผนภาพการแบ่งเซลล์แบบไบเนรีฟิชชันของไรโซพอดาที่มีเปลือกหุ้ม  
 ก. *Pamphagus hyalinus* ข. *Eughypha alveolata* ค. *Arcella vulgaris* ให้สังเกต  
 ลักษณะการแบ่งที่ต่างกันของทั้ง 3 ชนิด เป็นผลเนื่องมาจากอิทธิพลความแข็ง และ  
 ลักษณะของเปลือก (จาก Grell, 1973)



ในพวกซูโอแมสทิจินา ซึ่งเซลล์มีลักษณะเป็นสองขั้วเด่นชัด การแบ่งเซลล์ดำเนินตามแนวยาว ขั้นตอนการแบ่งต่างกัน ขึ้นอยู่กับจำนวนและการจัดเรียงแฟลเจลลา รวมทั้งเซลล์ออร์แกเนลล์อื่นที่สัมพันธ์กันด้วย เนื่องจากแฟลเจลลาแบ่งตัวเองไม่ได้ แต่เจริญออกมาจากการแบ่งของโคเนโทโซม ดังนั้นจะเห็นการแบ่งของโคเนโทโซมแล้วมีการงอกของแฟลเจลลาออกมาก่อนการแบ่งเซลล์ เช่นกรณีของ *Trypanosoma* (รูป 2-14 ข.) พวกที่มีแฟลเจลลาหลายเส้น เซลล์แม่จะได้แฟลเจลลาเดิมและออร์แกเนลล์เดิม เซลล์ลูกจะได้ออร์แกเนลล์ที่สร้างขึ้นใหม่

ในพวกยูกลีโนยด์ ซึ่งปกติมีแฟลเจลลา 2 อัน อันหนึ่งยาวอีกอันหนึ่งสั้น ไม่โผล่พ้นออกมาจากร่องด้านหน้าของเซลล์ แฟลเจลลาเหล่านี้มีการเจริญมาจากโคเนโทโซมก่อนมีการแบ่งเซลล์ แล้วจึงจะเจริญออกมาเป็นอันยาวและอันสั้นต่อไป

รูป 4-2 แผนภาพลักษณะการแบ่งเซลล์ตามแนวทะแยงของไดโนแมสทิกอทที่มีเปลือกลักษณะไม่สมมาตร a. เซลล์แม่และเซลล์ลูกในช่วงสุดท้ายของการแบ่ง b. และ c. เซลล์ลูกที่ได้จากการแบ่ง ให้สังเกตส่วนปลดลวดลาย คือส่วนเปลือกหุ้มเซลล์ที่ได้มาไม่เท่ากัน ระยะเวลาของการแบ่งทะแยงมุมกับระยะเวลาของแฟลเจลลา (จาก Grell, 1973)



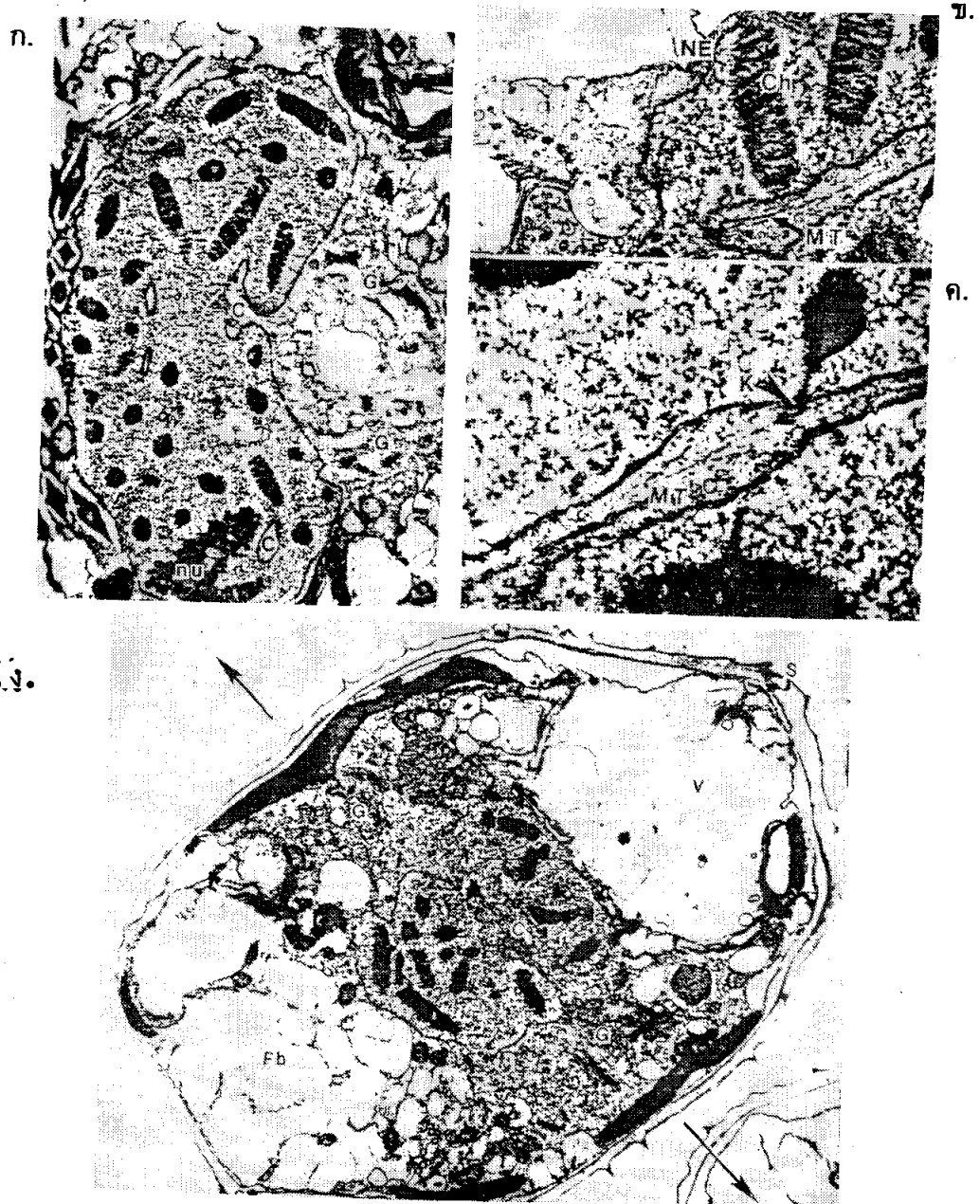
การแบ่งเซลล์ของพวกไดโนแมสทิกอทมักมีมุมของการแบ่งเป็นมุมฉากกับแนวแกนของเซลล์ เนื่องจากแฟลเจลลาซึ่งกำหนดระยะเวลาของการแบ่งมีตำแหน่งอยู่ด้านข้าง (ไม่ใช่ด้านหน้า) ของเซลล์ ยกเว้นสกุล *Exuviaella* (Family Adinomonas, Order Desmo-

monadales) ซึ่งมีแฟลเจลลาอยู่ด้านหน้าเซลล์ จึงมีระนาบของการแบ่งตามแนวยาว ชนิดอื่นที่มีเกราะลักษณะไม่สมมาตรหุ้มเซลล์และมีแฟลเจลลาอยู่ด้านข้าง ระนาบของการแบ่งจะเป็นไปตามแนวทะแยงตามแนวรอยต่อของแผ่นเปลือกหุ้มเซลล์ เช่นกรณีของสกุล *Ceratium* (รูป 4-2 a.) เซลล์ลูกที่ได้จากการแบ่งจะได้รับแผ่นเปลือกมาไม่เท่ากัน(รูป 4-2 b.&c.) แล้วจึงจะมีการสร้างแผ่นเปลือกที่ขาดไปมาทดแทนภายหลัง บางชนิดเซลล์ลูกไม่แยกจากกัน อาจเรียงต่อกันเป็นเส้นยาว จากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนในไดโนแอสทิกอททะเลบางชนิดของสกุล *Prorocentrum* (Order Prorocentrales) พบว่า ขั้นตอนการแบ่งภายในเซลล์ช่วงต้น(รูป 4-3 ก.) เริ่มจากการยุบตัวของเยื่อหุ้มนิวเคลียสบริเวณโกลจิคอมเพลกซ์ซึ่งแบ่งก่อนแล้ว ทำให้เกิดเป็นช่อง(c)เข้าไปภายในนิวเคลียส ตามมาด้วยการสร้างไมโครทิวบูล(MT)ขึ้นภายในช่อง(รูป 4-3 ข. และ ค.) โดยที่ปลายด้านหนึ่งของไมโครทิวบูลไปสิ้นสุดลงที่โครงสร้างคล้ายโคเนโทคอร์(kineto chore-like structure ในภาพใช้สัญลักษณ์ K และลูกศร)ซึ่งมีลักษณะที่บ่งแสงอยู่บนเยื่อหุ้มนิวเคลียส(NE) และโครโมโซม(Ch)ก็มาต่อกับโครงสร้างคล้ายโคเนโทคอร์ นี้ด้วยเส้นโครมาทิน เมื่อเข้าสู่ช่วงกลางของการแบ่ง โกลจิคอมเพลกซ์แยกไปอยู่แต่ละขั้วตรงข้ามของเซลล์โดยมีช่องอยู่ในระนาบเดียวกันกับระนาบของการแบ่ง(ลูกศร) และมีโครโมโซมมาเรียงตั้งฉากกับระนาบของการแบ่ง(รูป 4-3 ง.) ต่อจากนั้นจึงมีไมโครทิวบูลอีกชุดหนึ่งทำหน้าที่เป็นเส้นใยสปินเดิลปลายด้านหนึ่งอยู่บริเวณเบซัลบอดีส์พาดผ่านโกลจิคอมเพลกซ์มาสิ้นสุดลงที่บริเวณนิวเคลียส เส้นใยชุดนี้ทำมุมฉากกับเส้นใยไมโครทิวบูลชุดแรกและขนานกับระนาบของการแบ่ง(ทะแยงตามแนวรอยต่อของแผ่นเปลือก) เมื่อเข้าสู่ช่วงปลายของการแบ่ง นิวเคลียสหดหลุดออกจากกัน เซลล์ลูกทั้งสองเซลล์ถูกแยกจากกันตามแนวทะแยงรอยต่อของเปลือก

รูป 4-3 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบทะลุผ่าน แสดงการแบ่งแบบไบเนรีฟิชชัน(ไมโทซิส)ของไดโนแอสทิกอททะเลชนิด *Prorocentrum minimum* ก. ช่วงต้นของการแบ่ง ให้สังเกตช่องของการแบ่ง(C)ที่เว้าเข้าไปในนิวเคลียสบริเวณโกลจิคอมเพลกซ์(G) ข. ในระยะโพรเฟส ให้สังเกตไมโครทิวบูล(MT)ในช่องของการแบ่งและโครโมโซม(Ch)ในแนวตั้งฉากกับช่องของการแบ่ง ค. ในระยะโพรเฟส ให้สังเกตไมโครทิวบูลไปสิ้นสุดที่เยื่อหุ้มนิวเคลียสซึ่งทำหน้าที่บุช่องของการแบ่ง ฉ. บริเวณที่เรียกว่าโครงสร้างคล้ายโคเนโทคอร์(K และลูกศร) โดยมีโครโมโซม(ก้อนที่บ่งแสง)มาต่อ ณ บริเวณนี้ด้วยเส้นโครมาทิน ง. ช่วงกลางของการแบ่ง ลูกศรแสดงระนาบของการแบ่งซึ่ง



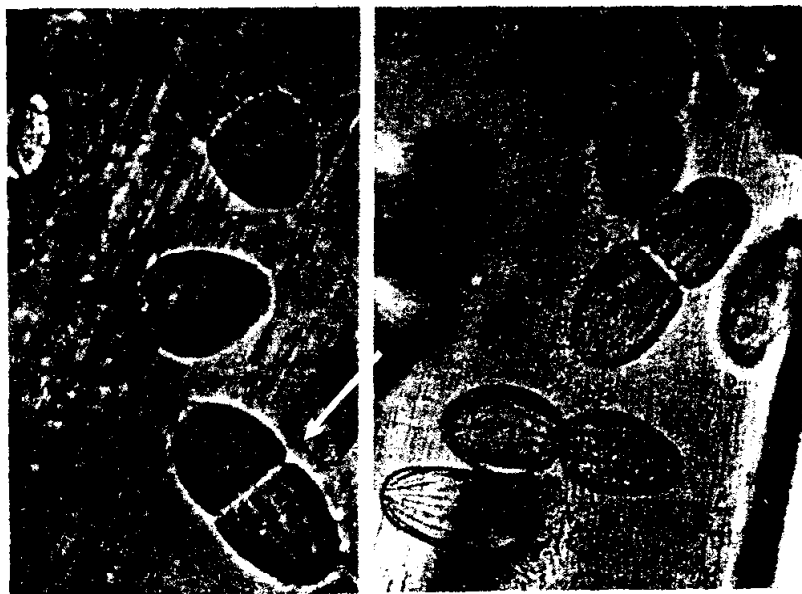
ขนานอยู่กับแนวยาวของช่อง ให้สังเกตโกลจิคอมเพลกซ์ที่อยู่ข้างตรงกันข้าม และสังเกตรังโครโมโซมที่อยู่ในแนวตั้งฉากกับระนาบของการแบ่ง C-mitotic channel, Ch-chromosome, Fb-fibrillar body, G-Golgi complex, K-kinetochore-like structure, MT-microtubule, NE-nuclear envelope, nu-nucleolus, V-vacuole (จาก Fritz & Triemer, 1983)



พวกที่มีเซลล์ออร์แกเนลล์พิเศษ เช่น แอกโซสไทล์ พาราเบซิลบอดีส์ เซลล์ออร์แกเนลล์เหล่านี้จะสลายไปก่อนการแบ่ง แล้วจึงจะมีการสร้างขึ้นใหม่เมื่อการแบ่งสิ้นสุดลง พวกที่มีโครงสร้างซับซ้อนมีรายละเอียดขั้นตอนการแบ่งยุ่งยากและต่างกันไป ซึ่งจะไม่กล่าวถึงในตำราเล่มนี้

การแบ่งแบบไบแนรีฟิชชัน นอกจากจะดำเนินตามแนวแกนยาวของเซลล์แล้วยังแบ่งตามแนวขวางได้ ซึ่งเป็นลักษณะเฉพาะของพวก เพริทริช(peritrich)\* ในไฟลัมซีลิโอพอร่า ยกเว้นการแบ่งตามแนวยาว ถือเป็นการปรับเปลี่ยนของกลุ่มที่ดำรงชีพ เกาะติดอยู่กับที่(sessile form) โดยเซลล์ที่ถูกแบ่งมีขนาดไม่เท่ากัน ยกเว้นในกลุ่มที่ดำรงชีพเกาะติดกันเป็นโคโลนี จะมีเซลล์ลูกขนาดเท่ากัน(ดูข้อ 4.1.3) การแบ่งตามแนวขวางแบบง่ายที่สุด เช่น ในสกุล *Metaphrya* (รูป 4-4) เริ่มที่การมีร่องขวางเซลล์ ร่องลึก

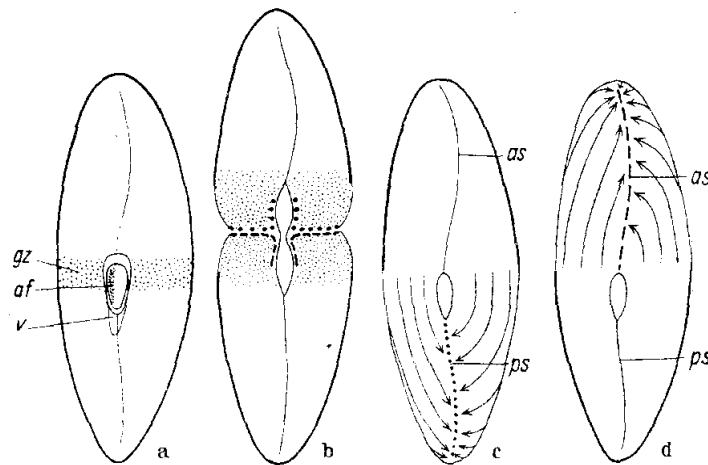
รูป 4-4 ภาพถ่ายจากกล้องจุลทรรศน์ธรรมดา แสดงขั้นตอนการแบ่งระยะต่าง ๆ ตามแนวขวางเซลล์ของ *Metaphrya sagittae* ให้สังเกตร่องของการแบ่ง(ลูกศร)ที่เรียกว่าเบลท์โซน (จาก Grell, 1973)



\* เพริทริชปัจจุบันได้รับการจัดหมวดหมู่ไว้ใน Subphylum Cyrtophora, Class Oligohymenophorea, Subclass Peritrichia (เช่น *Vorticella*) ดูรายละเอียดในภาคผนวก 9 ข้อ 9.7

มากจนคอดกิ่ว แล้วหลุดออกจากกัน แบ่งเซลล์ลูกออกเป็นสองส่วน ทั้งส่วนหน้าและส่วนหลังลักษณะคล้ายคลึงกัน การเปลี่ยนแปลงของออร์แกเนลล์บางอย่างเกิดขึ้นก่อนการแบ่ง กลุ่มที่มีการสลายก็จะสลายก่อนการแบ่ง หลังจากแบ่งแล้วจึงมีการสร้างกลับขึ้นมาใหม่ รายละเอียดของแต่ละกลุ่มต่างกัน โดยทั่วไปจะมีการเพิ่มจำนวนโคเนโทโซมบริเวณร่องของการแบ่งเรียกว่า **เบลท์โซน(belt zone)** เมื่อเซลล์ลูกแต่ละเซลล์ถูกแบ่งแล้ว โคเนโทโซมที่สร้างขึ้นมานี้จะทำหน้าที่สร้างซีเลียส่วนที่ขาดไปของเซลล์ลูกแต่ละเซลล์ขึ้นมาใหม่ ลวดลายต่าง ๆ ของแต่ละซีเลียรีฟิลด์ถูกควบคุมโดยบริเวณเฉพาะบนคอร์เทกซ์ ซึ่งได้รับการศึกษาแล้วว่า เนื่องมาจากกลไกของสรีรวิทยา เรียกบริเวณดังกล่าวว่า **ไพรมอร์เดียมล หรือ แอนลาเจน ฟิลด์(primordial or anlagen field)** (รูป 4-5 a.)

รูป 4-5 แผนภาพการแบ่งเซลล์ตามขวางของ *Paramecium* เริ่มจากเซลล์แม่(a.) แบ่งออกเป็น 2 เซลล์ลูก(b.) ตามแนวเบลท์โซน เซลล์ลูก(c. และ d.) จะสร้างคอร์เทกซ์ของส่วนที่ขาดไปจากแนวร่องตามยาวเดิม(as และ ps) ของเซลล์แม่ โดยมีทิศทางการสร้างตามแนวลูกศร as-anterior suture, ps-posterior suture, af-anlagen field, gz-growth zone, v-vestibulum (จาก Grell, 1973)



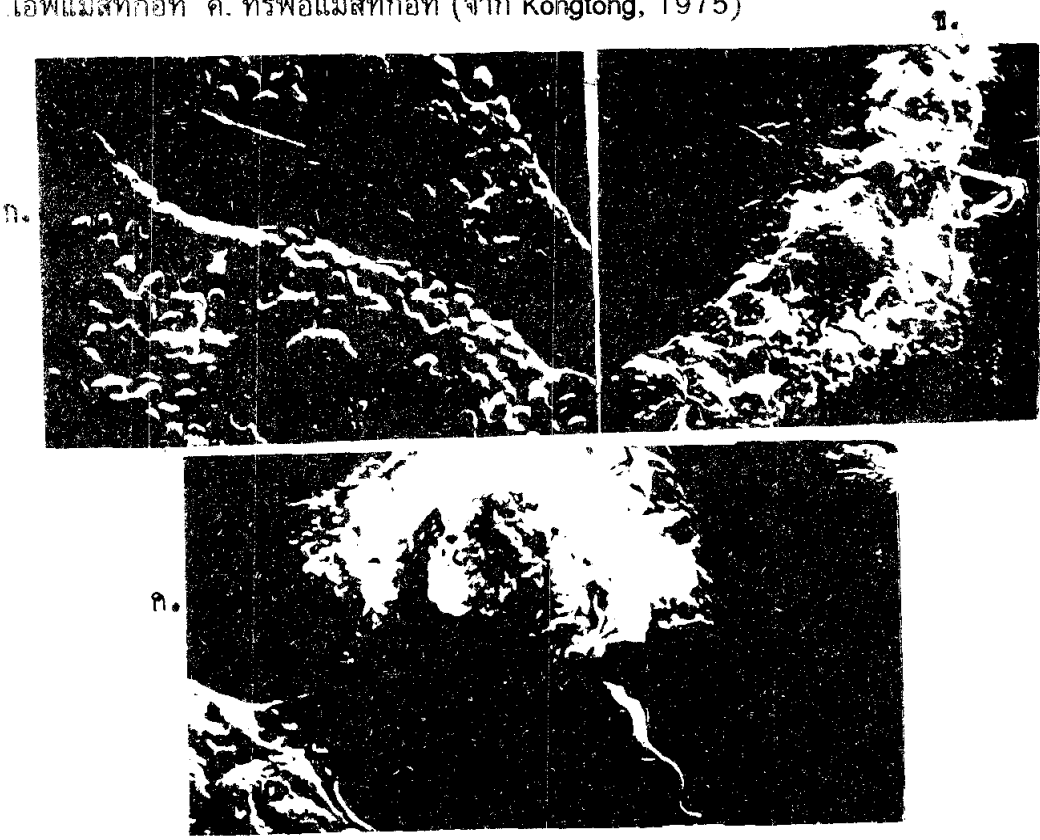
ใน *Paramecium* มีการสร้างร่องปากขึ้นมาใหม่ที่บริเวณเบลท์โซน เช่นเดียวกับ การสร้างแอนลาเจนฟิลด์(รูป 4-5 a.) ต่อจากนั้นจึงมีการแบ่งออกเป็น 2 เซลล์ลูก(รูป 4-5 b.) เซลล์ลูกแต่ละเซลล์(รูป 4-5 c. และ d.) คือ เซลล์ลูกที่ได้ส่วนหน้าไปสร้างส่วน

คอร์เทกซ์ของเซลล์ส่วนหลัง ในทำนองเดียวกันเซลล์ลูกที่ได้ส่วนหลังไปก็สร้างคอร์เทกซ์ของเซลล์ส่วนหน้าขึ้นมาใหม่ โดยเริ่มจากร่องตามแนวยาวของเซลล์เดิม แล้วจึงมีการสร้างลวดลายอื่นตามมาภายหลัง

4.1.2 มัลติเฟลฟิชชัน ลักษณะการแบ่งเซลล์แบบนี้เริ่มจากมีการแบ่งนิวเคลียสเป็นนิวคลีโอลเล็ก ๆ จำนวนมากภายในเซลล์แม่เซลล์เดียว แล้วตัดแบ่งออกเป็นเซลล์ลูกจำนวนมากพร้อมกัน

มัลติเฟลฟิชชันในไฟลัมซูโอแอสทิจินาพบเพียงไม่กี่ชนิด เช่นสกุล *Trypanosoma* เมื่อเข้าไปเป็นปรสิตอยู่ในโฮสต์ เซลล์จะมีการแบ่งแบบมัลติเฟลฟิชชัน โดยมีการแบ่งทั้งนิวเคลียส ไคเนโทพลาสท์ และไคเนทิดพร้อมกัน ได้เซลล์ลูกจำนวนมากในรูปของ เอแอสทิกอท(amastigote)(รูป 4-6 ก.)ไม่มีแฟลเจลลาไหล่ออกมาให้เห็น หลัง

รูป 4-6 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราดแสดงการแบ่งแบบมัลติเฟลฟิชชันของ *Trypanosoma cruzi* ในไฟโบรบลาสต์เซลล์ ก. เอแอสทิกอท ข. เอพิมาสทิกอท ค. ทริพอแอสทิกอท (จาก Kongtong, 1975)

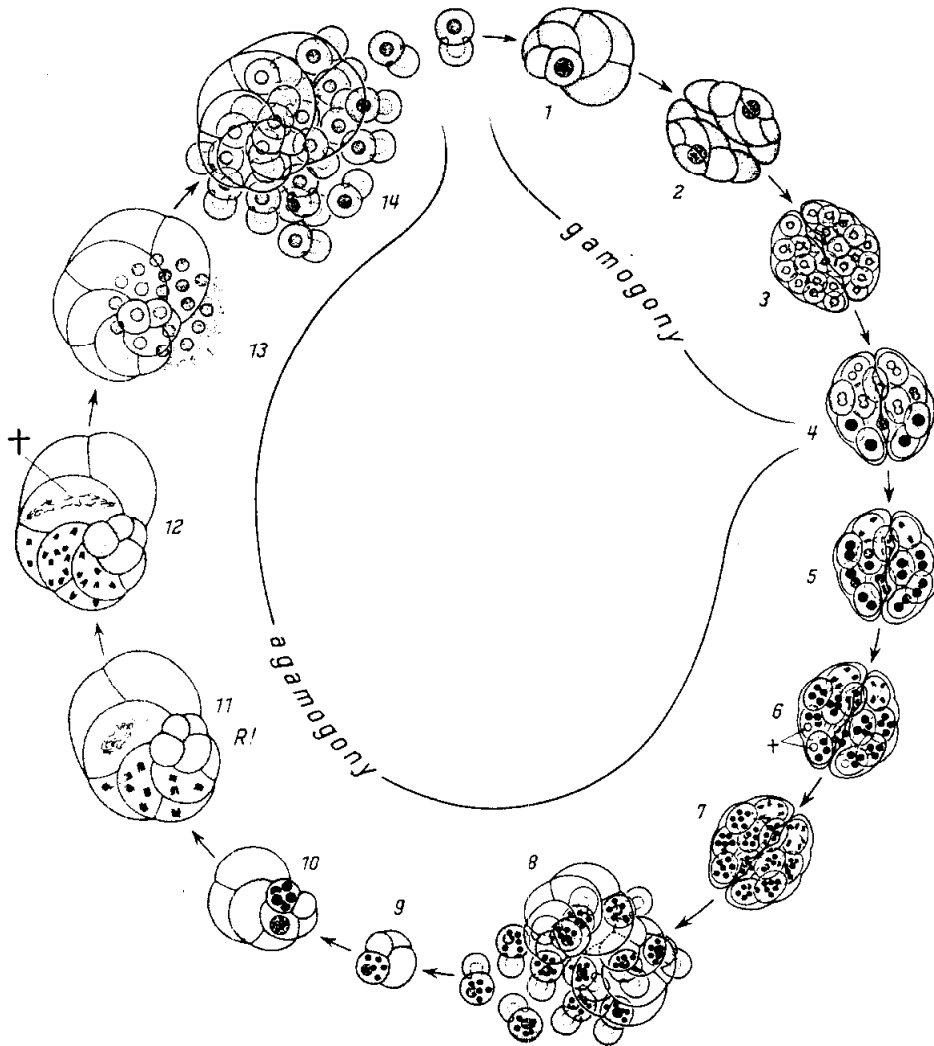


จากนั้นจึงเปลี่ยนแปลงมาเป็นเอพิแมสติกอท(epimastigote)(รูป 4-6 ข.)ที่มีการเจริญของแฟลเจลลาร์ยื่นออกมาจากเซลล์ ต่อมาจึงเจริญมาเป็นทริพอแมสติกอท(trypomastigote)(รูป 4-6 ค.) โดยการเลื่อนไคเนโทพลาสท์และไคเนทิดมาอยู่ที่ศตรงข้ามกับแฟลเจลลา เยื่อหุ้มแฟลเจลลาร์ส่วนที่พาดขนานต่อเนื่องกับตัวเซลล์นี้เรียกว่า อันคูลีติงเมมเบรน(undulating membrane) ทริพอแมสติกอทหลุดเป็นอิสระออกจากโฮสต์เซลล์ ดังนั้นในกลุ่มของทริพาโนโซมจึงสามารถแบ่งเซลล์ได้ทั้งแบบไบนารีและมัลติเฟลฟิชชัน สกูลอื่นที่พบมัลติเฟลฟิชชันได้ คือ *Noctiluca* ที่แบ่งได้สัวร์เมอร์จำนวนมาก แต่การเจริญในระยะถัดไปยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด

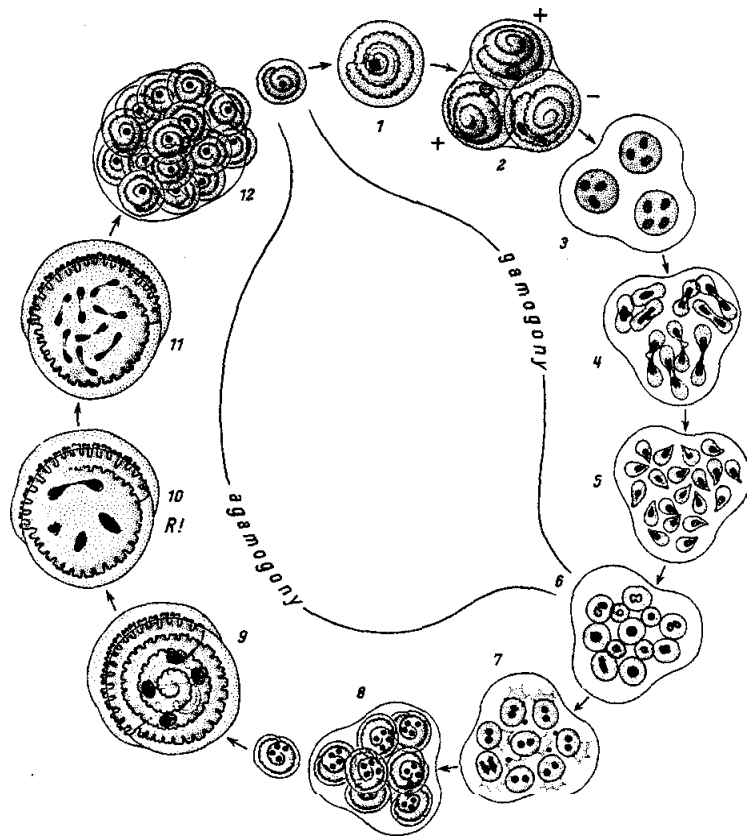
มัลติเฟลฟิชชันในพวกโรโซพอดมักพบในกลุ่มที่ดำรงชีพแบบปรสิต เช่น ในระยะซิสท์ของ *Entamoeba histolytica* (รูป 2-9 ก.) ในพวกเฮลิโอซวน(ไฟลัมแอกทิโนพอดา)ก็พบการแบ่งแบบมัลติเฟลฟิชชันควบคู่ไปกับแบบไบนารีฟิชชัน เช่นกรณีของ *Actinosharium arachnoideum* (Order Cryptaxohelida, Class Heliozoa) ในพวกเรติโอแลเรียน มัลติเฟลฟิชชันถือเป็นกรณีปกติของการสืบพันธุ์ เช่นกรณีของสกุล *Thalassophysa* (Order Spumellarida, Class Polycystina, Phylum Actinopoda)(รูป 3-20) มีการแบ่งได้สัวร์เมอร์พร้อมกันจำนวนมาก แต่ขั้นตอนการเจริญถัดไปยังไม่ทราบแน่ชัด เช่นเดียวกับกรณีของ *Noctiluca* ในพวกฟอรัมินิเฟอราน(ไฟลัมแกรนิวโลเรทิวโลซา) ซึ่งมีวงชีวิตการสืบพันธุ์แบบสลับ เอแกมอนท์(หลังการแบ่งแบบไมโอซิส) และแกมอนท์ มีการแบ่งเซลล์แบบมัลติเฟลฟิชชัน โดยทั่วไป โปรโทพลาสท์(protoplast)จะออกมาจากเปลือกก่อน แล้วจึงจะแบ่งอีกครั้งเพื่อให้ได้แกมอนท์ตัวอ่อน(เอแกมอนท์) เช่นกรณีของ *Rubratella intermedia* (Superfamily Robertinacea, Order Robertinida, Class Foraminifera)(รูป 4-7 ก.) หรือให้ได้แกมีท(แกมอนท์) เช่นกรณีของ *Patellina corrugata* (Order Spirillinida, Class Foraminifera)(รูป 4-7 ข.)

รูป 4-7 ก. แผนภาพการสืบพันธุ์แบบสลับในวงชีวิตของฟอรัมินิเฟอราน *Rubratella intermedia* ระยะ 1-4 เป็นช่วง gamogony, ระยะ 5-14 เป็นช่วง agamogony 1-gamont, 2-mating of two gamonts, 3-formation of the gametes, 4-zytots, 5-binucleate agamonts, 6-agamont with four nuclei, 7-agamont with six nuclei, 8-hatch.

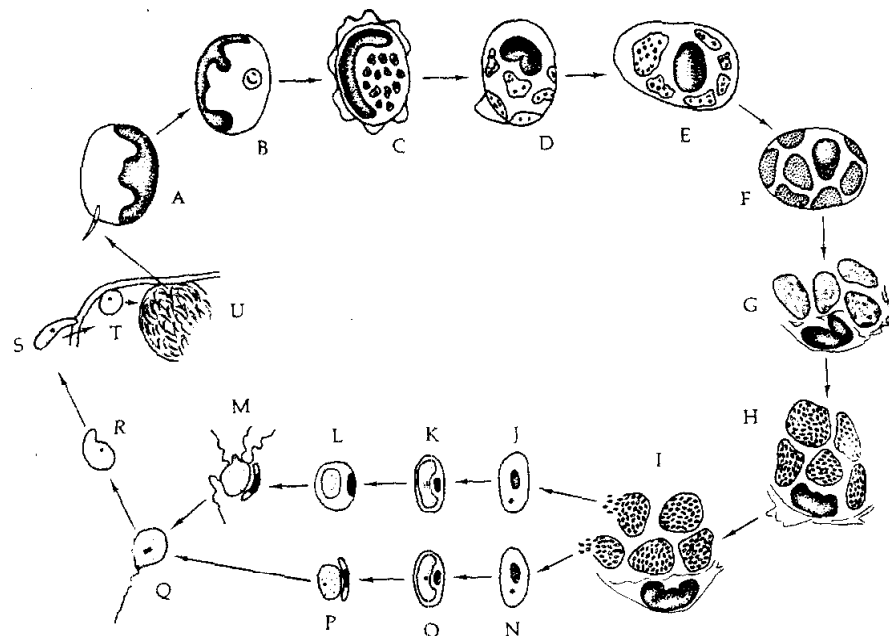
นิวคลีโอ), 9,1 O-growth stages of agamonts, 1 1 -first meiotic division, 1 2-second meiotic division(โซมาติกนิวเคลียสยืดยาวตัว), 1 3,1d-formations of agametes



รูป 4-7 ข. แผนภาพการสืบพันธุ์แบบสลับในวงจรชีวิตของ *Patellina corrugata* ระยะ 1-5 เป็นช่วง gamogony, ระยะ 6-12 เป็นช่วง agamogony 1-gamont, 2-การจับกลุ่มของสามแกมมอนท์(สองเซลล์มาจากเพศ + หนึ่งเซลล์มาจากเพศ -), 3-โพรโทพลาสต์ของแกมมอนท์บนส่วนล่างของช่องที่คลุมด้วยเปลือก, 4-last gamogony mitosis & gamete formation, 5-gametes(หกแกมมีทจากเพศ + แปดแกมมีทจากเพศ -), 6-แปดไซโกตและสี่แกมมีทที่เหลือจากการปฏิสนธิ (ซึ่งมาจากเพศ +), 7-binucleate agamont (ภายหลังไมโทซิสครั้งแรก), 8-young agamonts(four nuclei), O-adult agamont(four nuclei), 1 O-meiosis I, 1 1 -meiosis II, 12-formation of agametes แกมมอนท์และแกมมีทที่มาจากเพศ + แสดงโดยจุดประหมักกว่าพวกที่มาจากเพศ - (oIn Grell, 1973)



รูป 4-8 แผนภาพวงจรชีวิตของ *Haemoproteus columbae* (Order Haemosporida, Class Hematozoa) ซึ่งดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ในนกพิลาป (*Columba livia*) และแมลงดูดเลือด A- สปอโรซอइटที่เข้าสู่เซลล์บุผนังหลอดเลือดด้วยภาวะภายใน B-schizont, C-multinucleate schizont(เกิดจากมัลติเฟลฟิชชัน) สร้างไซโทเมียร์, D-I ไซโทเมียร์เจริญเป็นแมโรซอइट, J-M การเจริญเป็นไมโครแกมีท, N-P การเจริญเป็นแมโครแกมีท, Q-fertilization forming zygote, R<sup>s</sup>-ookinete, T-young oocyst, U-mature oocyst. (จาก Cheng, 1973)



ในพวกเอพิคอมเพลกซัน การแบ่งแบบมัลติเฟลฟิชชัน เกิดขึ้นในวงจรชีวิตหลังจากเซลล์เจริญถึงขนาดที่แน่นอน คือ **ไซซอนท์(schizont)** แกมอนท์ หรือ สปอโรนท์ (**sporont**) เช่น พวกเฮแมโทซวน(Class Hematozoa ได้แก่ *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Plasmodium*) ซึ่งส่วนใหญ่ดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ในเซลล์เม็ดเลือดหรือเซลล์เยื่อบุผิวอวัยวะภายในของสัตว์มีกระดูกสันหลัง วงชีวิตเริ่มต้นจากรยะ สปอโรซอइट (**sporozoite**)ในแมลงดูดเลือดหลายสกุล(*Lynchia*, *Pseudolynchia*, *Microlynychia*) ปล่อยระยะติดต่อนี้เข้าสู่โฮสต์(รูป 4-8) สปอโรซอइटเข้าสู่กระแสโลหิตไปจนถึงผนังเซลล์บุ



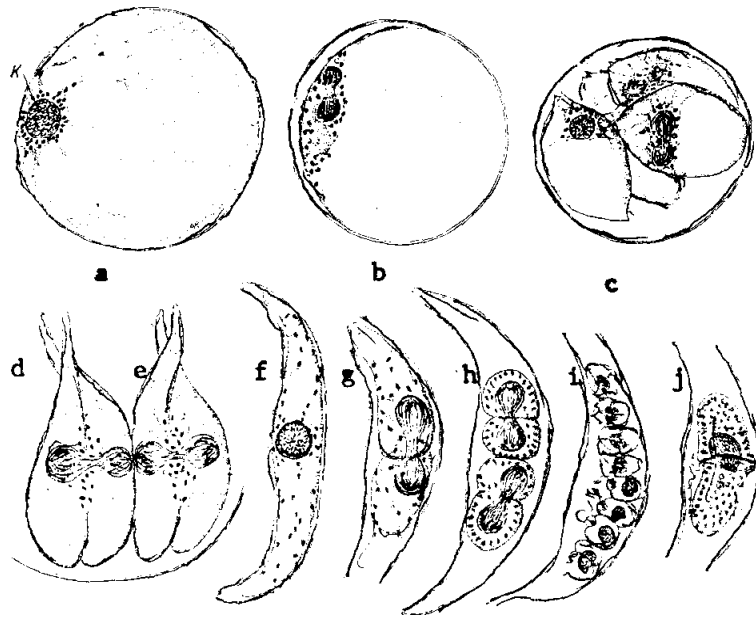
หลอดเลือดของอวัยวะภายในจะเข้าไปเจริญเป็นไซซอนที่มีการแบ่งนิวเคลียสอย่างรวดเร็วได้นิวคลีโอไซขนาดเล็กจำนวนมาก แยกออกเป็น ไซโทเมียร์(cytomere)ที่มีเพียงหนึ่งนิวเคลียส ต่อมาไซโทเมียร์มีขนาดใหญ่ขึ้น นิวเคลียสแบ่งหลายครั้งจนโฮสต์เซลล์แตกพร้อมกับการแตกของไซโทเมียร์ได้ เมโรซอท์(merozoite)ที่มีหนึ่งนิวเคลียสจำนวนมาก เมโรซอท์อาจกลับเข้าสู่โฮสต์เซลล์อีกแล้วดำเนินวงจรชีวิตแบ่งแบบมลติเฟิลิซัน(ในกรณีนี้เรียกว่าไซโซกอนี) หรืออาจเข้าสู่เซลล์เม็ดเลือดแดงเจริญไปเป็นแมโคร- หรือไมโคร-แกมีโทไซท์ แมลงดูดเลือด ดูดเลือดติดเชื้อที่มีแมโคร-และไมโคร-แกมีโทไซท์เข้าไปจึงจะมีการเจริญต่อไปเป็นแมโคร-และไมโคร-แกมีทในกระเพาะอาหารของแมลง หลังการปฏิสนธิ ไซโกตไซผ่านเซลล์บุผนังกระเพาะอาหาร เจริญเป็น โอโอโคเนทอยู่ระหว่างเซลล์บุผนังและชั้นเบสเมนท์เมมเบรน สร้างซิสท์หุ้มเป็น โอโอซิสท์ซึ่งจะมีการแบ่งแบบไมโอซิสได้หลายโอโอซิสท์ แต่ละโอโอซิสท์มีการแบ่งแบบไมโทซิส ได้นิวคลีโอไซจำนวนมาก เมื่อมีไซโทพลาซึมมาล้อมจึงเจริญเป็นสปอโรซอท์แตกออกจากโอโอซิสท์เข้าสู่โมซิล แล้วไปอยู่ที่ต่อมน้ำลายพร้อมที่จะเข้าสู่โฮสต์ใหม่เมื่อมีแมลงไปดูดเลือด

เอพิคอมเพลกซันในชั้นอื่นมีวงจรชีวิตแบบเดียวกัน ต่างกันที่รายละเอียดของช่วงไซโซกอนี(มลติเฟิลิซัน ไม่อาศัยเพศ) และโอโอคอนี(อาศัยเพศ)

การแบ่งแบบมลติเฟิลิซันบางครั้งมีขั้นตอนตามแบบมาตรฐานการเจริญแบ่งเซลล์ของไซโกต\* พบได้ในพวกไดโนแมสติกอกทอนิด *Dissodinium lunula* (Order Blastodinales)(รูป 4-9)ซึ่งเป็นแพลงตอนลอยตามกระแสในทะเล ลักษณะของเซลล์ใหญ่ มีรอยแตกปริซึ่งจะแบ่งต่อเนื่องจนได้ 16 เซลล์ แต่ละเซลล์รูปร่างคล้ายจันทร์เสี้ยว (sickle-shaped cell ) และภายในแต่ละเซลล์เหล่านี้จะมีการแบ่งอย่างต่อเนื่องอีก จนได้สวอร์เมอร์จำนวนมากที่มีลักษณะคล้ายจิมโนไดเนียม(*Gymnodinium-like swarmer*) ไดโนแมสติกอกทอนิดอื่นมีรูปแบบการแบ่งยุ่งยากซับซ้อนกว่า ซึ่งจะไม่นำเสนอในตำราเล่มนี้

\* ขั้นตอนการเจริญของไซโกต ศึกษาได้จากตำราหลักชีววิทยา หรือคัพภวิทยา  
ลักษณะการแบ่งมลติเฟิลิซันแบบนี้ พบได้ในสาหร่ายพวกไฟโทแฟลเจลเลทซึ่งปัจจุบันถูกจัดไว้ในอันดับ Chlamydomonales และ Volvocales ของชั้น Chlorophyceae ในดิวิชัน Chlorophyta

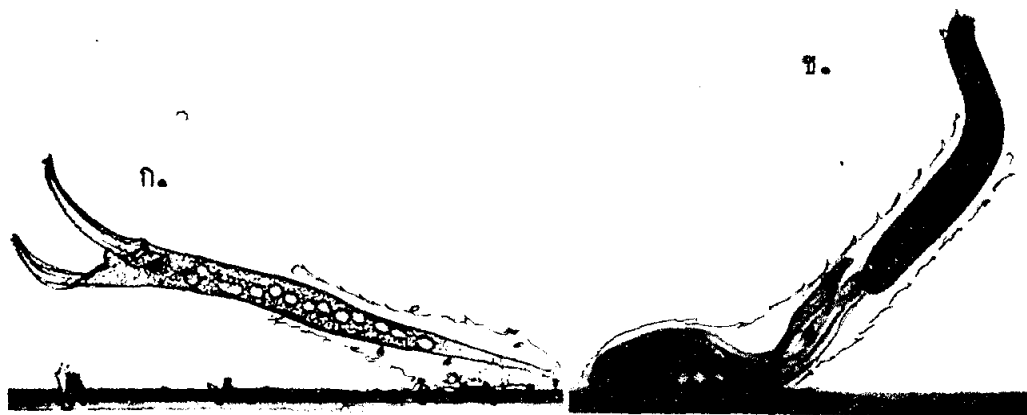
รูป 4-9 แผนภาพขั้นตอนการแบ่งแบบมัลติเฟลิกชันของ *Dissodinium lunula*  
 a.-c. การแบ่งครั้งแรกในระนาบเดียวกัน 2 ครั้งได้ 4 เซลล์ แต่ละเซลล์มีซิสทีลล้อมรอบ  
 d. การแบ่งครั้งที่ 3 ได้ 8 เซลล์ ซึ่งจะแบ่งต่อไป(ในภาพแสดงเซลล์ที่กำลังแบ่งเพียง  
 เพียง 2 เซลล์) e. sickle- shaped cell (แสดงเพียงเซลล์เดียวจาก 16 เซลล์) f.-h.  
 การแบ่งภายในเซลล์จันทรเสี้ยว i. บางครั้งการแบ่งในเซลล์จันทรเสี้ยวได้สวอร์เมอร์จำ  
 นวนมาก (จาก Grell, 1973)



4.1.3 การแตกหน่อ หมายถึงการแบ่งเซลล์ที่มีขนาดไม่เท่ากัน รวมถึงการแบ่ง  
 เซลล์ของกลุ่มที่เซลล์แม่ดำรงชีพเกาะติดอยู่กับที่แล้วปล่อยเซลล์ลูกที่เรียกว่า สวอร์เมอร์  
 ออกไปว่ายน้ำเป็นอิสระด้วย เนื่องจากเซลล์ลูกมีลักษณะต่างจากเซลล์แม่ ทั้งในแง่ที่มี  
 การเจริญยังไม่อยู่ในระดับเดียวกับเซลล์แม่(ขาดบางออร์แกเนลล์ที่เหมือนเซลล์แม่ทุก  
 ประการ)เนื่องจากมีออร์แกเนลล์พิเศษเพิ่มขึ้นสำหรับว่ายน้ำเพื่อแสวงหาที่ยึดเกาะที่  
 เหมาะสม จึงเรียกการเจริญเปลี่ยนแปลงมาเป็นเซลล์ที่เหมือนเซลล์แม่ทุกประการว่า มี  
 การเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่าง(metamorphosis)ที่สมบูรณ์ เซลล์ออร์แกเนลล์พิเศษ  
 สำหรับว่ายน้ำในเซลล์ลูกจะค่อยๆ สลายไปเมื่อหาที่ยึดเกาะที่เหมาะสมได้ พร้อมทั้งมีการ  
 สร้างเซลล์ออร์แกเนลล์ที่ควรมีขึ้นมาใหม่จนเหมือนของเซลล์แม่ การแตกหน่อและการ  
 เจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่างสามารถพบได้ในพวกซีลิเอทส่วนใหญ่ พวกฟอลลิคูลินิดส์ เช่น

*Metafolliculina* (Suborder Coliophorina, Order Heterotrichina, Class Spirotrichea) ซึ่งมีลอริการูปเหยือกน้ำคลุมเซลล์(รูป 4-10 ก.) และบริเวณรอบร่องปากมีส่วนยื่นคล้ายปีกอยู่ด้วย โครงสร้างนี้จะหดเข้าไปในเซลล์ก่อนการแบ่ง สารสีที่กระจายสม่ำเสมอซึ่งเซลล์จะมารวมกันที่ด้านหน้า ซึ่งจะถูกปลิดออกเป็นหน่อเรียกว่าสวอร์เมอร์ลักษณะคล้ายตัวหนอน(รูป 4-10 ข.) ส่วนหลังยังคงอยู่ในลอริกาแล้ววงโครงสร้าคล้ายปีกขึ้นมาใหม่ เมื่อสวอร์เมอร์พบซับสเตรทที่เหมาะสมจึงจะคัดหลั่งลอริกาออกมาคลุมเซลล์ควบคุมไปกับการสร้างออร์แกเนลล์อื่น

รูป 4-10 ภาพถ่ายซีลีเอทชนิด *Metafolliculina andrewsi* แสดง ก. ลอริกาใสทรงแจกัน และโครงสร้าคล้ายปีกปลายเซลล์ด้านหน้า(ซ้ายมือของภาพ) ข. แสดงสวอร์เมอร์รูปร่างคล้ายหนอน(ทึบแสง)กำลังถูกปล่อยออกจากช่องเปิดของลอริกา เซลล์แม่อยู่ที่ส่วนท้าย(กัน)ของลอริกายังดำรงโครงสร้าคล้ายปีกไว้ (จาก Grell, 1973)



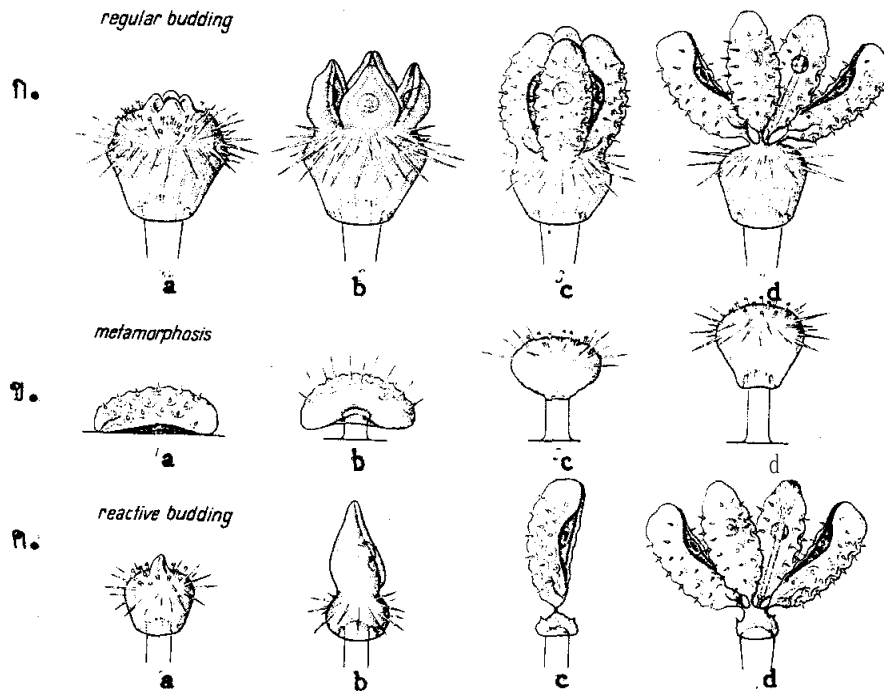
พวกเพริทริชที่ดำรงชีพอย่างโดดเดี่ยว ภายหลังกการแตกหน่อ เซลล์หนึ่งยังคงเกาะติดอยู่กับก้านยึดซับสเตรท อีกเซลล์หนึ่งสร้างวงซีเลียขนาดเล็กขึ้นด้านปลายเซลล์แล้วว่ายน้ำอิสระเรียกเซลล์นี้ว่า **เทลอทรอค(telotroch)** การสร้างแกมมอนท์ขนาดไม่เท่ากันที่เรียกว่าแอนไอโซแกมมอนท์เพื่อใช้สำหรับการสืบพันธุ์แบบสังยุคก็มีการแตกหน่อขนาดไม่เท่ากันในทำนองเดียวกันนี้ซึ่งจะกล่าวถึงต่อไป การสร้างสวอร์เมอร์ขนาดเล็กที่มีซีเลียสำหรับว่ายน้ำอิสระ ถือเป็นลักษณะเฉพาะอย่างหนึ่งของซีลีเอทในพวก **คอนอทริช (Subclass Chonotrichia, Class Phyllopharyngea, Subphylum Cyrtophora)**

ในพวกชัคทอเรียน เซลล์หน่อที่แยกมาจากเซลล์แม่เพื่อเจริญเป็นสวอร์เมอร์มีลักษณะและขนาดต่างจากเซลล์แม่อย่างเห็นได้ชัด ยกเว้น *Paracineta limbata* (Order

Exogenida, Subclass Suctoria, Class Phyllopharyngea) ที่มีหน่อขนาดใหญ่เท่าเซลล์แม่ แต่เมื่อหลุดออกไปแล้วจึงจะมีลักษณะต่างเห็นได้ชัด โดยทั่วไป การแตกหน่อของซัคทอเรียนเป็นแบบโป่งออกสู่ภายนอกแบบที่เรียกว่า เอกโซจีนัส บัดดิ้ง(**exogenous budding**)ซึ่งถือได้ว่าเป็นแบบพื้นฐานแรกเริ่ม เช่นกรณีของ *Ephelota gemmipara* (Order Exogenida, Subclass Suctoria) มีการแตกหน่อสร้างหลายสวอร์เมอร์ขึ้นมาพร้อมกัน(รูป 4-11 ก. และ ค.) โดยเริ่มนับจากการโป่งขึ้นเป็นปุ่มขนาดเล็กบริเวณส่วนยอดของเซลล์แล้วเจริญเป็นหน่อลักษณะคล้ายใบหู ด้านโค้งออกข้างนอกมีซิเลียเรียงเป็นแถวล้อมบริเวณปุ่มกลมเรียกว่า **สกอปิวลา(scopula** ซึ่งต่อไปจะเจริญเปลี่ยนแปลงเป็นก้านอันใหม่) เมื่อหน่อยืดยาวลักษณะคล้ายเมล็ดกาแฟก็พร้อมที่จะหลุดออกไปเป็นสวอร์เมอร์ เมื่อสวอร์เมอร์พบชั้นสเตรทที่เหมาะสม จะใช้ส่วนสกอปิวลายึดแน่นกับชั้นสเตรท สร้างก้านเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่าง สลายโครงสร้างซิเลีย แล้วสร้างโครงสร้างเทเนเทคิลขึ้นมาแทน จนเป็นเซลล์เต็มวัยต่อไป(รูป 4-11 ข. a → d.) ปกติ *Ephelota* จะแตกหน่อต่อเมื่อมีขนาดใหญ่พอเหมาะเท่านั้น ในกรณีนี้เรียกว่าเรกูลาร์บัดดิ้ง(**regular budding**) (รูป 4-11 ก. a → d.) บางครั้งภายใต้ภาวะไม่เหมาะสม เช่น น้ำมีปริมาณออกซิเจนน้อย แม้เซลล์จะมีขนาดเล็ก แต่ก็ถูกกระตุ้นให้แตกหน่อได้เรียกว่า รีแอกทิฟบัดดิ้ง(**reactive budding**) (รูป 4-11 ค. a → c.) แต่ถ้าเซลล์มีขนาดใหญ่เมื่อถูกกระตุ้นก็สร้างสวอร์เมอร์พร้อมกันหลายเซลล์ได้เช่นกันกรณีปกติ

การแตกหน่อลักษณะพิเศษพบในวงจรชีวิตของ *Tachyblaston ephelotensis* (Order Exogenida, Subclass Suctoria) ซึ่งมีวงจรชีวิตสองช่วง ช่วงหนึ่งดำรงชีพแบบอิสระเรียกว่า แดกไทลอปไฟรอา(**dactylophrya stage**) หรือ แดกไทลอลซอยท์(**dactylozoite**) สลับกับอีกช่วงหนึ่งดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ใน *Ephelota gemmipara* (รูป 4-12 ก. และ ข.) ช่วงที่ดำรงชีพแบบอิสระ เริ่มจากสวอร์เมอร์เข้าไปเกาะติดกับชั้นสเตรทที่เหมาะสม(เช่น ส่วนก้านของ *Ephelota*) เจริญจนมีขนาดใหญ่พอจะแตกหน่อได้อยู่ภายในเปลือกใสรูปถ้วย เซลล์แม่เริ่มแตกหน่อประมาณ 16 เซลล์ออกสู่ภายนอก แต่ละเซลล์ไม่มีซิเลีย แต่มีเทเนเทคิลเพียงอันเดียว(รูป 4-12 ก. และ ข. ระยะ 8-12) เซลล์หน่อเรียกว่า แดกไทลอลซอยท์ ถูกปล่อยออกสู่ภายนอกจนหมดเหลือเพียงเปลือก(รูป 4-12 ข. ระยะ 13-15) แดกไทลอลซอยท์ถูกน้ำพัดเข้าไปติดอยู่ตามซอกของเทเนเทคิลของ *Ephelota* แล้วใช้เทเนเทคิลของตนไซเข้าไปในโฮสต์เซลล์ เป็นการเริ่มต้นวงจรชีวิตแบบปรสิต(รูป 4-12

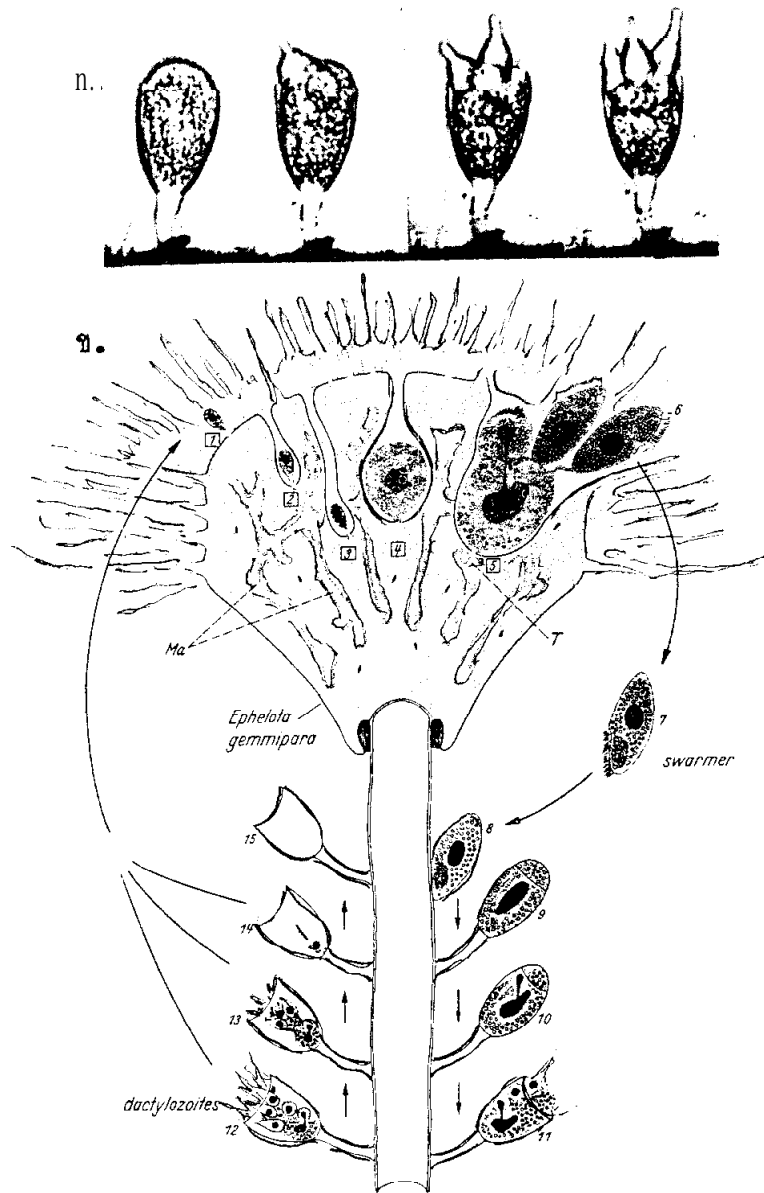
รูป 4-11 แผนภาพขั้นตอนเอกโซจีเนสส์บัตติงของ *Ephelota gemmipara* ก. a.-d. ขั้นตอนการแตกหน่อแบบเร็กิวลาร์บัตติง ข. a.-d. ขั้นตอนการเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่าง ค. a.-d. ขั้นตอนการแตกหน่อแบบรีแอกทีฟบัตติง (จาก Grell, 1973)



ข. ระยะ 1-6) ซึ่งเริ่มต้นจากการสร้างหลอดซอนไซเข้าไปในไซโทพลาซึม(Ma ในรูป 4-12 ข.) แดกไทลอคอยท์ได้อาหารจากโฮสต์โดยการดูดผ่านเข้าทางเทนเทคิล(T) เมื่อเจริญเต็มที่จึงแบ่งนิวเคลียสแตกหน่อออกเป็นสวอร์เมอร์(รูป 4-12 ข. ระยะที่ 7) ไปแสวงหาซัพสเตรทที่เหมาะสม พร้อมทั้งจะเข้าสู่ช่วงชีวิตดำรงชีพแบบอิสระต่อไป

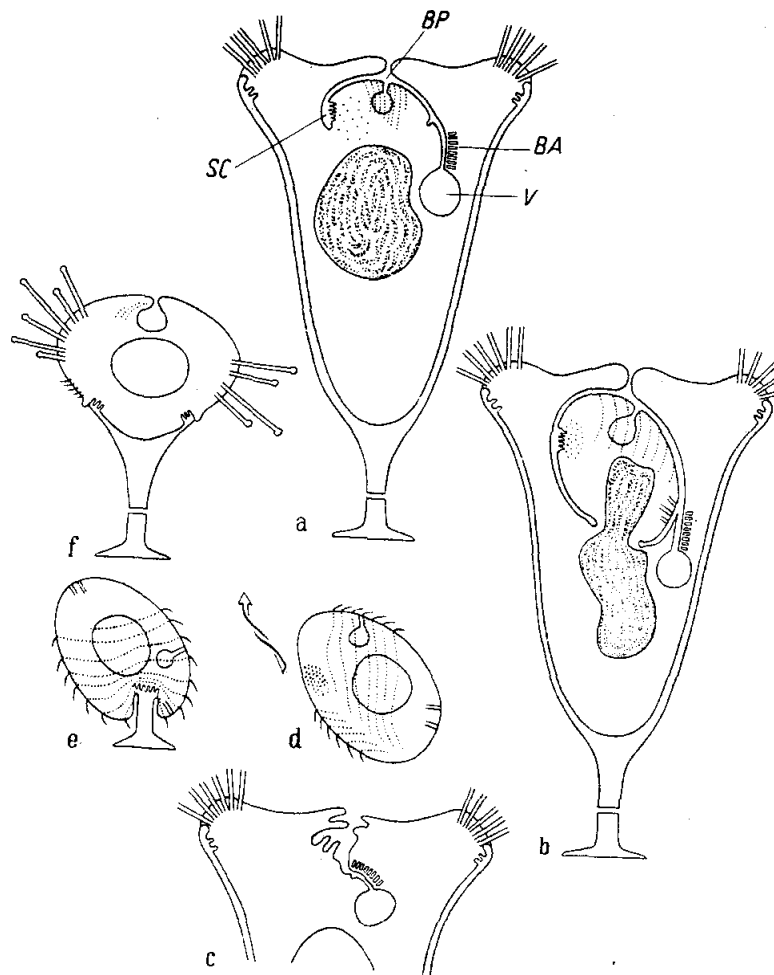
ซัคทอเรียนส่วนใหญ่สร้างหน่อขึ้นภายในเซลล์แม่เรียกว่าเอนโดจีเนสส์บัตติง(endogenous budding) อาจมีการสร้างหน่อขึ้นพร้อมกันหลายอันเพื่อให้เจริญเป็นสวอร์เมอร์ เช่นกรณีของ *Tokophrya quadripartita* (Order Endogenida, Subclass Suctorina) ในกรณีของ *Acineta tuberosa* (Order Endogenida, Subclass Suctorina) มีการสร้างหน่อเพียงอันเดียว เมื่อหน่อหลุดออกไปเป็นสวอร์เมอร์(รูป 4-13 d.) เซลล์แม่ไม่ปรากฏรอยแยกเนื่องจากหน่อถูกสร้างขึ้นภายใน บรูคเพาซ(brood pouch) (รูป 4-13 a.) ซึ่งต่อเนื่องอยู่กับช่องเปิดออกสู่ภายนอก ในกรณีที่สร้างหน่อครั้งละเซลล์นี้ แม่โครนิวเคลียสถูก

รูป 4-12 เอกโซจีสต์ดิงของ *Tachyblaston ephelotensis* ก. ภาพถ่ายแสดง  
 ขั้นตอนการเจริญเป็นแตกไหลอชอยทีในวงชีวิตดำรงชีพแบบอิสระ ข. แผนภาพวงชีวิต  
 การสืบพันธุ์แบบสลับระหว่างช่วงดำรงชีพแบบปรสิตใน *Ephelota gemmipara* (ระยะ 1-  
 6) และช่วงดำรงชีพแบบอิสระ(ระยะ 8-12) (จาก Grell, 1973)



แบ่งขนาดไม่เท่ากัน โดยส่วนที่จะเป็นนิวเคลียสของเซลล์หน่อ มีขนาดเล็กกว่าส่วนที่ยังคงอยู่ในเซลล์แม่

รูป 4-13 แผนภาพเอนโดจีนัสบัคคิง และการเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่างของ *Acineta tuberosa* a. เซลล์แม่ b. การแบ่งแม่โครนิวเคลียสขนาดไม่เท่ากัน c. ส่วนบนของเซลล์แม่หลังจากเซลล์หน่อหลุดออกไปเป็น d. สอว์เมอร์ e. และ f. การเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่างจนมีลักษณะเหมือนเซลล์แม่ BP- brood pouch, BA-barren basal bodies, SC-scopula, V-vesicle (จาก Grell, 1973)



## 4.2 การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ

เซลล์ที่ทำหน้าที่จับคู่ผสมพันธุ์โดยมีการรวมนิวเคลียสปฏิสนธิได้ไซโกตเรียกเซลล์นั้นว่า แกมีท ซึ่งส่วนใหญ่ได้มาจากการแบ่งนิวเคลียสแบบไมโอซิส ในพวกเมตาซัว แกมีทที่จะมาจับคู่ปฏิสนธิมีลักษณะต่างกันปรากฏชัดจึงเรียกว่า ไข่ และสเปิร์มาโตซัวตามลำดับ ไข่ถูกสร้างขึ้นโดยสัตว์เพศเมีย ในทำนองเดียวกันสเปิร์มาโตซัวก็ถูกสร้างขึ้นโดยสัตว์เพศผู้ ยกเว้นกรณีที่สัตว์มีโครงสร้างสืบพันธุ์เพศเมียและเพศผู้อยู่ในตัวเดียวกันที่เรียกว่า **กระเทย(hermaphrodite)** ปรากฏการณ์ที่มีความแตกต่างของแกมีทปรากฏชัดเรียกว่า **การมีเพศ(sexuality)** แกมีทของพวกเมตาซัวจึงมีการเจริญเปลี่ยนแปลงต่อเนื่องมาจากโครงสร้างสืบพันธุ์ของแต่ละเพศ จึงเรียกแกมีทว่า **เซลล์สืบพันธุ์(sex cell)** เนื่องด้วยโปรโตซัวเป็นสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียว รูปแบบการเปลี่ยนแปลงจากเซลล์ปกติเป็นเซลล์สืบพันธุ์ในทำนองเดียวกันกับพวกเมตาซัวจึงไม่ปรากฏชัดในทุกกลุ่ม ในกลุ่มที่เซลล์สืบพันธุ์ไม่มีลักษณะต่างกันเรียกว่า **ไอโซแกเมที(isogamety)** ถ้าเซลล์สืบพันธุ์มีลักษณะหรือขนาดต่างกันเรียกว่า **แอนไอโซแกเมที(anisogamety)** เซลล์สืบพันธุ์ขนาดใหญ่เรียกว่า **แมโครแกมีท(macrogamete)** ขนาดเล็กเรียกว่า **ไมโครแกมีท(microgamete)** ซึ่งเทียบได้กับไข่และสเปิร์มาโตซัวของพวกเมตาซัว ในกรณีเช่นนี้ แอนไอโซแกเมที ถูกเรียกว่า **โอโอแกเมที(oogamety)**

โปรโตซัวบางชนิด เมื่ออยู่ภายใต้สภาวะแวดล้อมเฉพาะแบบใดแบบหนึ่ง จะทำให้ทุกเซลล์เปลี่ยนแปลงเป็นแกมีทได้ รูปแบบโดยทั่วไปจะมีการเปลี่ยนแปลงจากเซลล์ปกติมาเป็นเซลล์ที่เรียกว่า **แกมอนท์(gamont)** ซึ่งจะทำหน้าที่สร้างแกมีท เรียกขั้นตอนนี้ว่า **แกมมอกอนี(gamogony)** กระบวนการในขั้นตอนสร้างแกมีทนั้น อาจแบ่งแบบไมแนรีฟิชชัน หรือมีลทิเฟิลฟิชชันแล้วแต่กรณี

ถ้าแกมีทมาจาก **โคลน(clone)** เดียวกัน หรือมาจากแกมอนท์เดียวกัน แล้วสามารถมารวมกันได้ โปรโตซัวที่มีคุณสมบัติสร้างแกมีทประเภทนี้ถูกเรียกว่า **โมนออีเซียส(monoecious)** ในทำนองตรงกันข้าม ถ้าแกมีทมาจากต่างโคลน หรือต่างแกมอนท์ และไม่สามารถรวมกัน โปรโตซัวที่มีคุณสมบัติเช่นนั้นก็ถูกเรียกว่า **ไดอีเซียส(dioecious)**

การพิจารณาการมีเพศเป็นเรื่องซับซ้อน ใช้เกณฑ์ได้หลายเกณฑ์ อาจจากไซยีนหรือลักษณะปรากฏเป็นเกณฑ์ แต่อย่างไรก็ตาม แนวโน้มของการมีเพศเป็นผลเนื่องมา



จากยีนเสมอ และผลที่ทำให้ปรากฏลักษณะของแกมีทต่างกันที่สำคัญสืบเนื่องมาจากกระบวนการแบ่งนิวคลีโอและการแบ่งเซลล์ต่างกัน

การปฏิสนธิไม่สามารถศึกษาได้ในทุกกลุ่มของโปรโตซัว ในแต่ละไฟลัม มีเพียงบางกลุ่มเท่านั้นที่พอศึกษาพบได้ เช่น พวก โอพาลินิด(opalinid), เฮลิโอซัว, ฟอแรมินิเฟอราน กลุ่มที่มีการปฏิสนธิปรากฏชัดถือเป็นลักษณะเด่นประจำไฟลัมได้ คือ พวก เอพิคอมเพลกซัน และซิลิโอฟอร์าน การปฏิสนธิใช้ความสัมพันธ์ระหว่างแกมีทและแกม่อนท์เป็นเกณฑ์ มี 3 รูปแบบ คือ แกมีโทแกมี(gametogamy), ออโทแกมี(autogamy) และแกมมอนโทแกมี(gamontogamy)

4.2.1 แกมีโทแกมี เป็นรูปแบบง่ายที่สุด แกมีทถูกสร้างขึ้นโดยแกม่อนท์แล้วถูกปล่อยว่ายน้ำอิสระมาปฏิสนธิกันภายนอก พบในโปรโตซัวหากินอิสระ คือ ฟอแรมินิเฟอราน และในพวกสาหร่ายชั้น Chlorophyceae (ดูอนุเลขหน้า 86) และพบในพวกดำรงชีพแบบพึ่งพาหรือแบบปรสิต คือ พอลิแมสทีจินา และ เอพิคอมเพลกซา(สปอโรซัว)

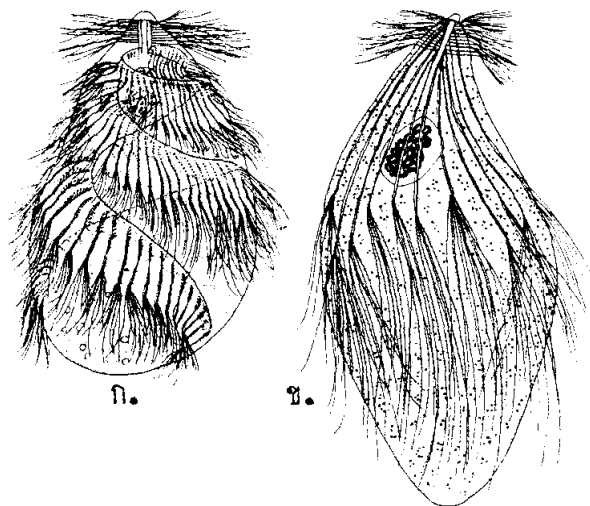
ฟอแรมินิเฟอราน เป็นโปรโตซัวที่มีวงชีวิตการสืบพันธุ์แบบสลับระหว่างอาศัยเพศและไม่อาศัยเพศ การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศเกิดขึ้นในวงชีวิตช่วงแกมมอนท์(รูป 3-13 และ 3-14) โดยมีแกม่อนท์เป็นเซลล์ทำหน้าที่สร้างแกมีทด้วยการกระตุ้นการแบ่งเซลล์แบบมัลติเฟลพิซชันของเอแกมมอนท์ในช่วงเอแกมมอนท์ ต่อเนื่องมาจนถึงแกมมอนท์เอง เมื่อเจริญถึงขนาดที่เหมาะสม ก็แบ่งแบบมัลติเฟลพิซชันเช่นเดียวกับช่วงแรก ไซโทพลาซึมมาล้อมนิวคลีโอไอดีแกมีทจำนวนมาก แกมีทจับคู่ปฏิสนธิกันเป็นไซโกทออกไปจากเปลือกเดิมเพื่อเจริญเป็นแกมมอนท์ต่อไป

แกมีทว่ายน้ำอิสระถูกศึกษาพบเป็นครั้งแรกใน *Elphidium crispum* (Order Rotaliida) ซึ่งเป็นชนิดที่อยู่ในสกุลของพวกที่เปลือกมีหลายห้อง ตามมาด้วยการพบในสกุลอื่น เช่น *Peneroplis* (Order Miliolida), *Planorbulina* (Order Rotaliida), *Discorbis* (Order Rotaliida), รวมถึงพวกที่มีเปลือกห้องเดียวด้วย เช่น สกุล *Myxotheca*, *Pridia* (Order Allogromida)

พวกพอลิแมสทีจินิด เป็นโปรโตซัวอีกกลุ่มหนึ่งที่ได้รับการศึกษาเรื่องแกมีโทแกมี โดยเฉพาะในกลุ่มที่ดำรงชีพแบบพึ่งพาอยู่ในระบบทางเดินอาหารของแมลงสาบกินเนื้อไม้ชนิด *Cryptococcus punctulatus* ซึ่งมีมากกว่า 30 ชนิดของ 12 สกุล การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศถูกเหนี่ยวนำโดย เอกไดซอน(ecdyson) ซึ่งเป็นฮอร์โมนกระตุ้นการลอกคราบในต่อมทอเรียกของโฮสต์ ตามปกติแมลงสาบลอกคราบปีละครั้ง การปฏิสนธิของ

พอลิแมสทีจินิตจึงถูกจำกัดเวลาอยู่ในช่วงสั้นของการลอกคราบเท่านั้น อย่างไรก็ตาม เอกไดซอนฮอริโมนของโฮสต์ก็ถูกปล่อยต่อเนื่องในช่วงเวลาหนึ่งก่อนการลอกคราบ จึงเพียงพอกระตุ้นให้มีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศได้ แต่ละสกุลของพอลิแมสทีจินิต ใช้ช่วงเวลาการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศต่างกัน *Barbulanympha* ใช้เวลาถึง 50 วันก่อนการลอกคราบของโฮสต์ แต่ *Trichonympha* ใช้เวลาเพียง 5 วันเท่านั้น เชื่อกันว่าปริมาณของฮอริโมนกระตุ้นการเกิดการสืบพันธุ์ของพอลิแมสทีจินิตแต่ละสกุลต่างกัน และยังมีความสัมพันธ์เกี่ยวเนื่องถึงจำนวนชุดของโครโมโซมด้วยว่าเป็นแบบแฮพลอยด์หรือดิพลอยด์ ยังผลให้มีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศรูปแบบอื่น คือ ออโทแกมี หรือแกมมอนโทแกมีได้ด้วย(ตาราง 4-1) ในทุกกรณี เอกไดซอนช่วยกำหนดการสร้างแกมมอนท์ หรือโพรแกมมอนท์แทบทุกสกุล มักไม่เห็นลักษณะความแตกต่างของทั้งสองระยะ ยกเว้นในสกุล *Leptospironympha* (Order Hypermastigotes, Class Parabasalia) เท่านั้นที่ลักษณะของแกมมอนท์ปรากฏชัดเจนต่างจากโพรแกมมอนท์(รูป 4-14) กล่าวคือ เซลล์ปกติ แถบแฟลเจลลาจากบริเวณส่วนหน้าของเซลล์จะเรียงวนรอบเซลล์ในแนวเฉียง(รูป 4-14 ก.) แต่ในระยะแกมมอนท์ แถบแฟลเจลลาเรียงจากส่วนหน้าของเซลล์ขนานกันลงมาตามแนวยาว(รูป 4-14 ข.) ในสกุล *Trichonympha* แกมมอนท์เปลี่ยนเป็นรูปทรงกลม มีซิสทีลล้อมรอบ ในช่วงนี้ เซลล์ออร์แกเนลล์หลายอย่างสลายไป(แฟลเจลลา, พาราเบซัลบอดีส์) เหลือ

รูป 4-14 แผนภาพลักษณะปรากฏของ *Leptospironympha wachula* ก. เซลล์ปกติ ข. แกมมอนท์ (จากGrell, 1973)



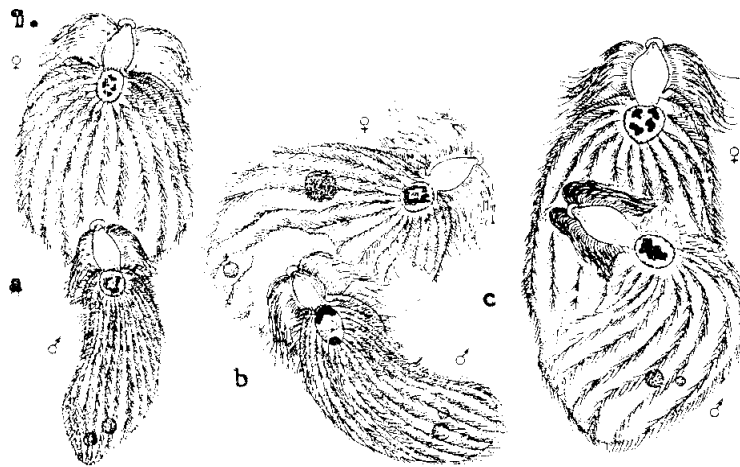
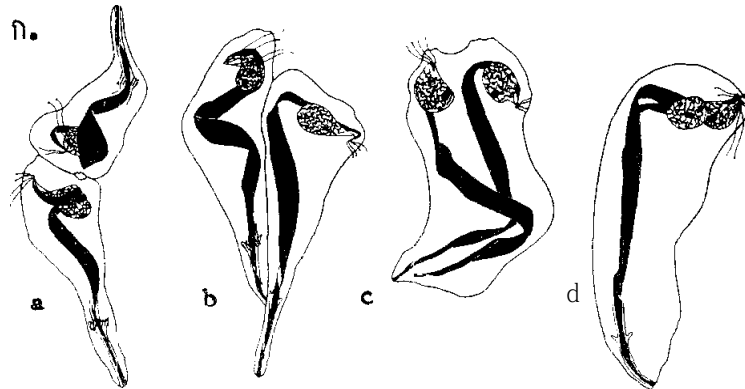
เพียง เซนทริโอล นิวเคลียร์แคป และส่วนของโรสทรม(รูปกิจกรรม 3.3 a.) ในสกุล *Saccinobaculus* และ *Oxymonas* (Class Pyrsonymphida) นอกจากแฟลเจลลาและพาราเบซิลบอดีส์จะสลายไปแล้ว แอคโนโซไทล์ก็ถูกสลายตามไปด้วย

ตาราง 4-1 รูปแบบการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของพอลิแมสทิจินิดหลายสกุลที่อาศัยแบบพืงพายอยู่ในแมลงสาบชนิด *Cryptocercus punctulatus* ลูกครีซทีศทางการเปลี่ยนรูปแบบการสืบพันธุ์เมื่อมีการเปลี่ยนแปลงปริมาณของฮอร์โมน

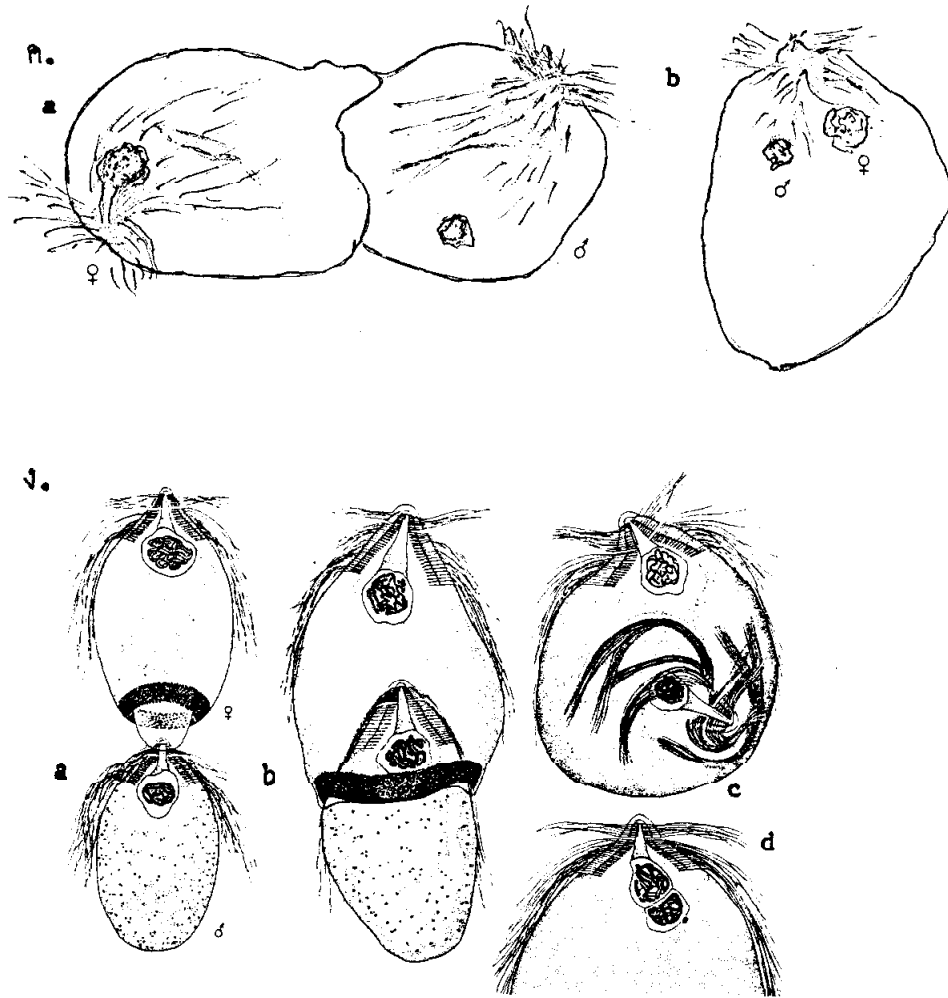
	gametogamy	autogamy	g a m o n t o g a m y
Haploid	<i>Saccinobaculus</i> →		
	<i>Oxymonas</i> →		
	<i>Barbulanympha</i> →		
	<i>Eucomonympha</i>		
	<i>Leptospirolympha</i>		
	<i>Trichonympha</i>		
Diploid	<i>Macrospironympha</i>	<i>Rhynchonympha</i> <i>Urinympa</i>	← <i>Notifa</i>

ขั้นตอนการปฏิสนธิของแต่ละสกุลมีความแตกต่าง *Saccinobaculus* (รูป 4-15 ก.) *Oxymonas*, *Eucomonympha* (รูป 4-15 ข.) และ *Barbulanympha* (รูป 4-15 ค.) สามารถใช้ทุกส่วนของเซลล์มาจับคู่เพื่อให้เกิดการรวมกันของนิวคลีไอ ใน 2 สกุลแรก หลังจากการรวมกันของนิวคลีไอแล้วจึงมีการรวมกันของแอคโนโซไทล์(รูป 4-15 ก. d.) ถือเป็นลักษณะเฉพาะของทั้งสองสกุล สำหรับ *Eucomonympha* แกมีทขนาดเล็กเมื่อจับคู่กับแกมีทขนาดใหญ่แล้ว จะทำหน้าที่สลายเพลลิวเคลของแกมีทขนาดใหญ่ เพื่อให้มีการรวมกันของนิวคลีไอได้ *Leptospirolympha* และ *Trichonympha* (รูป 4-15 ง.) ต่างจาก 4 สกุลแรก กล่าวคือ มีตำแหน่งเฉพาะบนเพลลิวเคลเพื่อการจับคู่ แกมีทขนาดเล็กใช้ส่วนโรสทรมเกาะที่ส่วนท้ายของแกมีทขนาดใหญ่ ซึ่งมีโครงสร้างพิเศษเรียกว่า **เฟอร์ติไลเซชันโคน(fertilization cone)** ซึ่งทำหน้าที่ช่วยดึงแกมีทขนาดเล็กเข้าสู่ภายในเซลล์ของแกมีทขนาดใหญ่ ตามด้วยการรวมนิวคลีไอของทั้งสองแกมีท

รูป 4-15 แผนภาพความหลากหลายขั้นตอนการปฏิสนธิของแต่ละสกุลของพวกไฮเพอร์แมสติกอเทส ก. *Saccinobaculus ambloaxostylus* a. ใช้ด้านหน้าเซลล์สัมผัสกัน b. ใช้ด้านข้างเซลล์สัมผัสกัน c. การรวมกันสมบูรณ์ d. การรวมกันของนิวคลีโอและเอกไซสโทลส์ ข. *Eucomonympha imla* a. ด้านหน้าของไมโครแกมีทสัมผัสส่วนท้ายของแมโครแกมีท b. ไมโครแกมีทไขเข้าไปในแมโครแกมีท c. การรวมกันสมบูรณ์



รูป 4-15 ค. *Barbulanympha* a. นิวเคลียสของแกมีทเพศผู้ลอยห่างจากบริเวณไรสทริม b. การรวมกันสมบูรณ ง. *Trichonympha* a. ไรสทริมของแกมีทเพศผู้สัมผัสกับส่วนยื่นของเฟอร์ทิลไลเซชันโคนของแกมีทเพศเมีย b. เฟอร์ทิลไลเซชันโคนถูกดึงเข้าสู่เซลล์ช่วยให้แกมีทเพศผู้เข้าสู่แกมีทเพศเมีย c. การรวมกันสมบูรณของทั้งสองแกมีท แกมีทเพศผู้เริ่มสลายเซลล์ออร์แกเนลล์ d. การรวมกันของทั้งสองนิวคลีไอ (จาก Grell, 1973)



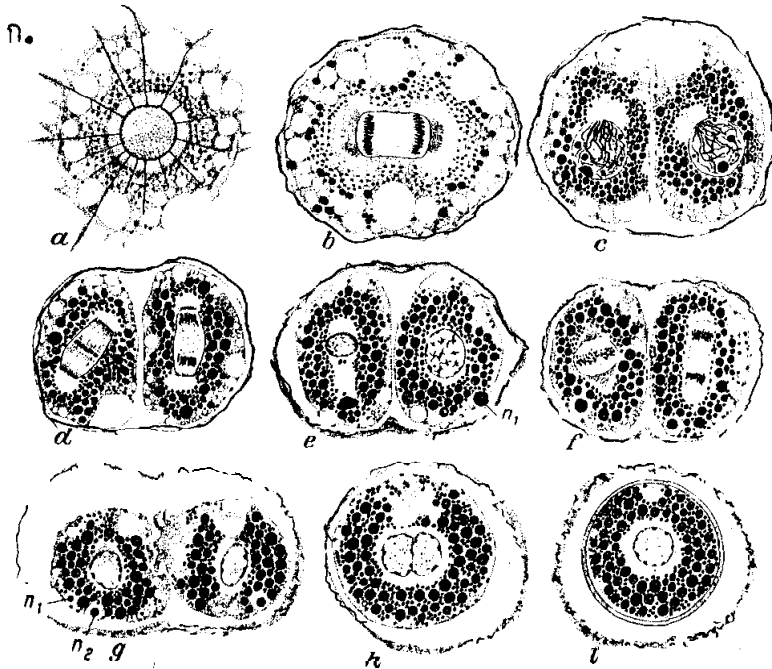
เอพิกอมเพลกซานในชั้น Coccidia (ยกเว้นในอันดับ Adeleida) สร้างแกมีทที่มีลักษณะว่ายน้ำอิสระได้ แกมมอนท์เจริญมาจากสปอโรซอยท์ หรือเจริญมาจากเมโรซอยท์ของวงชีวิตไซโซกอนีช่วงแรก แกมมอนท์ขนาดใหญ่คือ แมโครแกมมอนท์เจริญเปลี่ยนแปลงเป็นแมโครแกมีทขนาดใหญ่เคลื่อนที่ไม่ได้ แกมมอนท์ขนาดเล็กคือ ไมโครแกมมอนท์แบ่งแบบมัลติเฟิลฟิชชันในเวลาเดียวกันได้ไมโครแกมีทขนาดเล็กจำนวนมาก จึงเข้าข่ายความหมายของการมีโอโอแกเมทีซึ่งถือเป็นลักษณะเฉพาะของโปรโตซัวในชั้นนี้ ลักษณะและขนาดของแกมมอนท์ที่แตกต่างแสดงการมีเพศแบบแอนไอโซแกมอนท์พบได้ในคอกชิเดียนหลายสกุล เช่น *Coelotropha*, *Eimeria* และ *Eucoccidium* การเจริญเปลี่ยนแปลงสู่การมีเพศเหนี่ยวนำโดยสภาพแวดล้อมภายนอก ไม่ได้กำหนดโดยยีน ที่เชื่อเช่นนั้นเนื่องจากพบว่า สปอโรซอยท์เซลล์เดี่ยวสามารถสร้างได้ทั้งแมโครและไมโครแกมีท

4.2.2 ออโทแกมี เป็นกระบวนการปฏิสนธิที่แกมีท หรือนิวเคลิโอของแกมีทมาจากแกมมอนท์เดียวกันแล้วกลับมารวมกันเอง จึงเข้าข่ายลักษณะของการเป็น โมโนอียซี (monoecy) ที่แท้จริง แกมีท หรือกามีทนิวเคลิโอมีลักษณะต่างพอจะบ่งชี้เพศได้หรือไม่จำเป็นต้องอาศัยการทดลองตรวจสอบแต่ละชนิด โปรโตซัวที่แสดงคุณสมบัติเช่นนี้ได้พบเพียงบางชนิดของพวกเฮลิโอซัว และฟอรัมมิเนเฟราน

เฮลิโอซัวที่มีผู้ศึกษาและรายงานไว้เป็นกลุ่มที่อาศัยอยู่ในน้ำจืดมีเพียง 2 ชนิด คือ *Actinosphaerium eichhorni* และ *Actinophrys sol* ปัจจัยกระตุ้นให้เกิดออโทแกมี คือ การขาดแคลนอาหารหลังจากเริ่มการแบ่งแบบมัลติเฟิลฟิชชันมาแล้วช่วงหนึ่ง เนื่องจาก *Actinosphaerium* เป็นชนิดที่มีหลายนิวเคลียส สังเกตการเปลี่ยนแปลงได้ยาก ในที่นี้จะชักตัวอย่าง *Actinophrys* ซึ่งมีนิวเคลียสเพียงอันเดียวศึกษาได้ง่ายกว่า การสืบพันธุ์แบบออโทแกมีเริ่มต้นจากเซลล์แม่สร้างซิสท์แล้วแบ่งได้เซลล์ลูก 2 เซลล์ แต่ละเซลล์เรียกว่าแกมมอนท์(รูป 4-16 ก. a. และ b.) นิวเคลียสของแต่ละแกมมอนท์แบ่งแบบไมโอซิสทั้งขั้นแรกและขั้นที่สองของการแบ่ง มวลของหนึ่งนิวเคลียสควบแน่นและสลาย(c--g) จึงทำให้แต่ละแกมมอนท์เหลือนิวเคลียสอยู่เพียงเซลล์ละหนึ่งอันเท่านั้น เมื่อถึงระยะนี้แกมมอนท์เดิมจึงเปลี่ยนฐานะมาเป็นแกมีท(เพราะนิวเคลียสมีการลดจำนวนโครโมโซมเป็นจำนวนแฮพลอยด์)(g) แต่ละแกมีทมีลักษณะเหมือนกัน(ไอโซแกเมที) แต่มีบทบาทต่างกัน อันหนึ่งสร้างซูดอพอเดียมขึ้นมา อีกอันหนึ่งหดไซโทพลาซึมเข้าไป ณ ตำแหน่งที่ตรงกัน ทำให้มีการไหลรวมกันของนิวเคลิโอและไซโทพลาซึม(h) ได้ไซโกต(i) การสร้างซูดอพอเดียมเป็นลักษณะเฉพาะที่ถูกกำหนดไว้ให้มีความแตกต่างเพื่อทำหน้าที่เป็นแกมีทเพศผู้มา

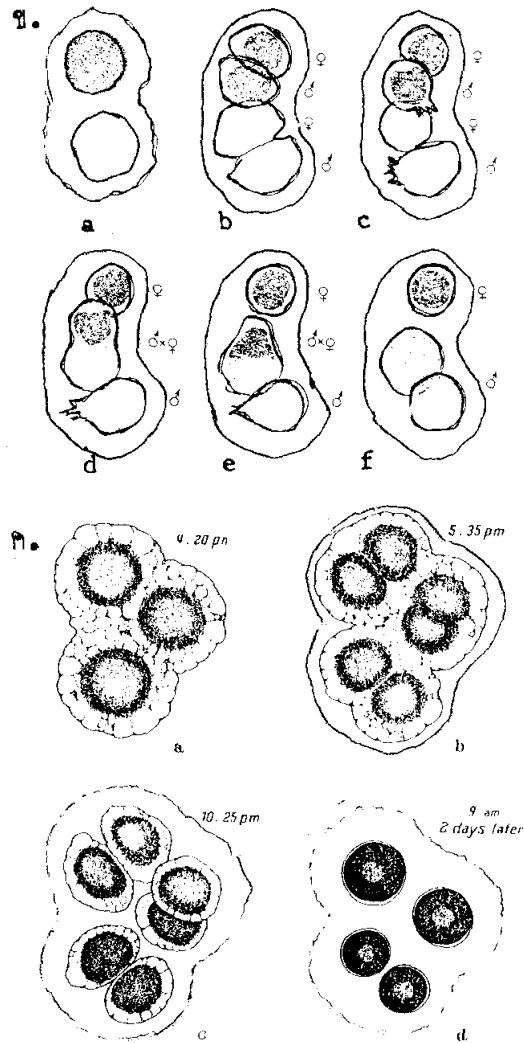
รวมกับแกมีทเพศเมียโดยได้มาจากต่างเซลล์แม่(แกมออนท์) ถ้าชูโดพอเดียหันไม่ตรงทิศ  
 ททางกับส่วนเว้าของแกมีทที่เป็นคู่กัน ก็จะมีการจัดหมุนเซลล์ให้ตรงกันเพื่อให้เกิดการรวม  
 กันได้ บางครั้งมี 2 เซลล์มาสัมผัสกันร่วมกันสร้างซิสทีขึ้นแล้วอยู่ร่วมกันภายในซิสทีนั้น  
 ตั้งแต่ก่อนเริ่มการสืบพันธุ์แบบออโทแกมี ดังนั้นการสร้างแกมีทจึงเป็นลักษณะ อัลโลแก  
 มี(allogamy)(รูป 4-16 ข.) ภายหลังจากปฏิสนธิแล้วได้เพียงไซโกตเดี่ยว และจะเหลือ  
 แกมีทที่ยังไม่ได้ปฏิสนธิ ในกรณีที่แกมีทพลาดโอกาสพบคู่ที่เหมาะสม ไม่สามารถรวม  
 เป็นไซโกต แกมีทเหล่านี้จะสร้างผนังซิสทีขึ้นมาหุ้มเซลล์(รูป 4-16 ค. d.) ซิสทีแกมีท  
 เหล่านี้บางเซลล์สามารถเจริญต่อไปโดยพาร์เทโนเจเนซิส(parthenogenesis) ส่วนใหญ่  
 จะตาย เซลล์ที่รอดมีการปรับจำนวนโครโมโซมให้เป็นดิพลอยด์

รูป 4-16 แผนภาพการสืบพันธุ์แบบออโทแกมีของ *Actinophrys sol* ก. การ  
 สร้างแกมีทจากเซลล์เดี่ยว a. เซลล์แม่ b. สร้างซิสทีและแบ่งเป็น 2 เซลล์ลูก c.- e. การ  
 แบ่งชั้นแรกของไมโอซิส นิวคลีไอ( $n_1$ )หนึ่งอันสลายไป f, g. การแบ่งไมโอซิสชั้นที่สอง  
 นิวคลีไอ( $n_2$ )หนึ่งอันสลายไป พร้อมทั้งมีการแสดงลักษณะเพศให้ปรากฏ(มีชูโดพอเดีย)  
 h. การรวมนิวคลีไอ i. ไซโกต



รูป 4-16 ข. การสร้างแกมิตจากสองเซลล์ภายในซิสต์เดียวกัน แกมิตที่มีซูโดพอดเดียวทำหน้าที่เป็นแกมิตเพศผู้ จุดประทีบและจุดประโปร่งแสดงถึงต้นตอเซลล์แม่ต่างกัน

ค. การสร้างแกมิตโดยมีสามเซลล์มารวมกันด้วยการสร้างสารมาหุ้มไว้นอกเซลล์(a) แต่ละเซลล์สร้างเซลล์ลูก 2 เซลล์(b) แล้วมีการแบ่งแบบไมโอซิสจนได้แกมิตที่มาจากเซลล์ลูกแต่ละเซลล์(c) แกมิตเข้าคู่กันได้สองคู่รวมกันเป็น 2 ไชโกต(เซลล์ใหญ่) ส่วนแกมิตไม่สามารถมีคู่ที่เหมาะสม(เซลล์เล็ก)รวมกันไม่ได้ แต่สามารถสร้างซิสต์ได้เช่นเดียวกับ ไชโกต(d) (จาก Grell, 1973)



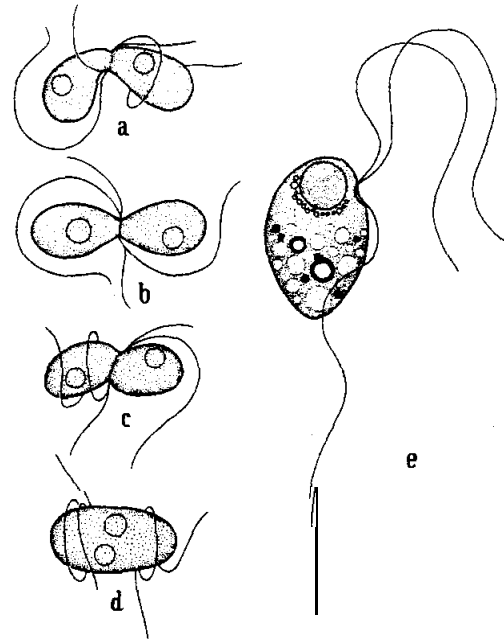


พวกฟอแรมนิเฟอรานที่เปลือกมีห้องเดียวถึงแม้จะพบว่าการสืบพันธุ์แบบอโทแกมี แต่ไม่ปรากฏรายละเอียดมากนัก พวกที่เปลือกมีหลายห้องศึกษาพบได้หลายชนิดในสกุล *Rotaliella* มีรายละเอียดซับซ้อนคล้ายกับการแบ่งแบบไมโทซิสก่อนการสร้างแกมีทของพวกพอลิเมสทีจิงา และเฮลิโอซัว ซึ่งจะไม่นำเสนอในที่นี้

4.2.3 แกมมอนโทแกมี เป็นการสืบพันธุ์ที่สืบเนื่องมาจากการรวมกันของแกมมอนท์ อาจเป็นการสร้างแกมีทโดยวิธีมีลทิเฟิลพิชชันขึ้นมาก่อนมีการปฏิสนธิ หรือเป็นการรวมกันของแกมมอนท์โดยตรงแล้วสร้างเพียงแกมีท หรือแกมีทนิวคลีไอแล้วแต่กรณี เป็นเรื่องน่าคิดว่า การมีเพศได้เกิดขึ้นในระดับใด แกมมอนโทแกมี มี 3 รูปแบบ คือ (1) แกมมอนโทแกมีที่มีการสร้างแกมีท (2) แกมมอนโทแกมีที่ไม่มีการสร้างแกมีท และ (3) การสังยุค

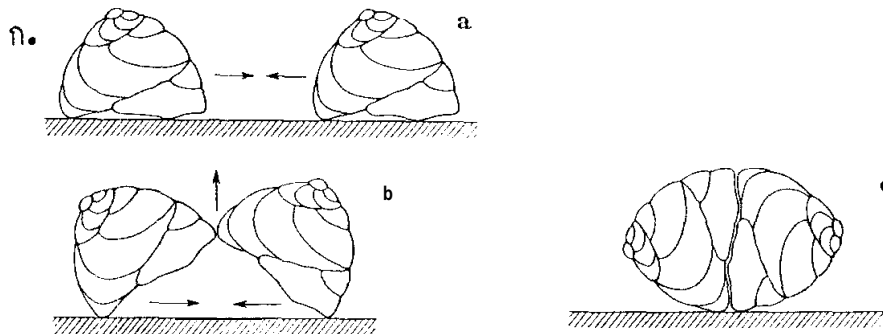
(1) แกมมอนโทแกมีที่มีการสร้างแกมีท พบมากในพวกฟอแรมนิเฟอรานที่เปลือกมีหลายห้อง โดยทั่วไปเริ่มจากถูกกระตุ้นด้วยการรวมกันของแกมมอนท์มากกว่า 2 เซลล์ขึ้นไป ได้กลุ่มเซลล์เรียกว่า แอกริเกท(**aggregate**) ภายหลังช่วงวงชีวิตแกมมอนท์ แกมีทรวมกันภายในเปลือกที่ร่วมกันสร้างขึ้นมา เชื่อกันว่า แกมมอนโทแกมีพัฒนา

รูป 4-17 แผนภาพแสดงลักษณะแกมีทของฟอแรมนิเฟอรานชนิด *Iridia lucida* (a - d.) ขั้นตอนการรวมกันเป็นไซโกต e. ชนิด *Discorbis mediterraneensis* ได้สังเกตว่าแกมีทของชนิดนี้มี 3 แพลเจลลา ซึ่งเป็นลักษณะเฉพาะของพวกที่ดำเนินการสืบพันธุ์แบบแกมมอนโทแกมี (จาก Grell, 1973)



มาจากแกมีโทแกมี ในสกุลเดียวกันเอง ก็มีความแตกต่างของขั้นตอนการสืบพันธุ์ เช่น สกุล *Discorbis* (Superfamily Discorbacea, Order Rotallida) ซึ่งมีทั้งแบบ แกมีโทแกมี (gametogamous) ได้แก่ *D. vilardeboanus* และแบบ แกมอนโทแกมี (gamontogamous) ได้แก่ *D. opercularis*, *D. patelliformis*, *D. mediterraneis* ซึ่งชนิดหลังนี้ สร้างแกมีทที่มี 3 แฟลเจลลาขึ้นมาเป็นจำนวนมาก(รูป 4-17 e.)ว่ายวณอยู่ภายในเปลือกของแกมอนท์ แกมีทลักษณะนี้ ถือเป็นลักษณะมาตรฐานของฟอแรมินิเฟอรานชนิดที่สร้างแกมีทอยู่ภายในแกมอนท์(แกมอนโทแกมี) สกุลอื่นที่ลักษณะคล้ายคลึงกับ *Discorbis* คือสกุล *Glabrattella* (Superfamily Glabrattellacea, Order Rotallida) ก็มีการสร้างแกมีทลักษณะ 3 แฟลเจลลาเช่นเดียวกัน แกมอนโทแกมีของพวกฟอแรมินิเฟอรานสกุลอื่นเท่าที่ศึกษาพบ มีการสร้างแกมีทขึ้นภายในแกมอนท์ แต่แกมีทมีลักษณะคล้ายอะมีบา(ไม่มีแฟลเจลลา) ไม่เห็นลักษณะความแตกต่าง แล้วเข้ารวมกันเองเป็นไซโกตภายในช่องของเปลือกกร่วม เข้าข่ายลักษณะการสืบพันธุ์แบบออโทแกมีเช่นกรณีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของ *Patellina corrugata* (Family Patellinidae, Order Spirillinida) (รูป 4-7 ข.), *Spirillina vivipara* (Family Spirillinidae, Order Spirillinida), *Metarotaliella* (Superfamily Discorbacea, Order Rotallida), และ *Rubratella intermedia* (Superfamily Robertinacea, Order Robertinida) (รูป 4-7 ก.)

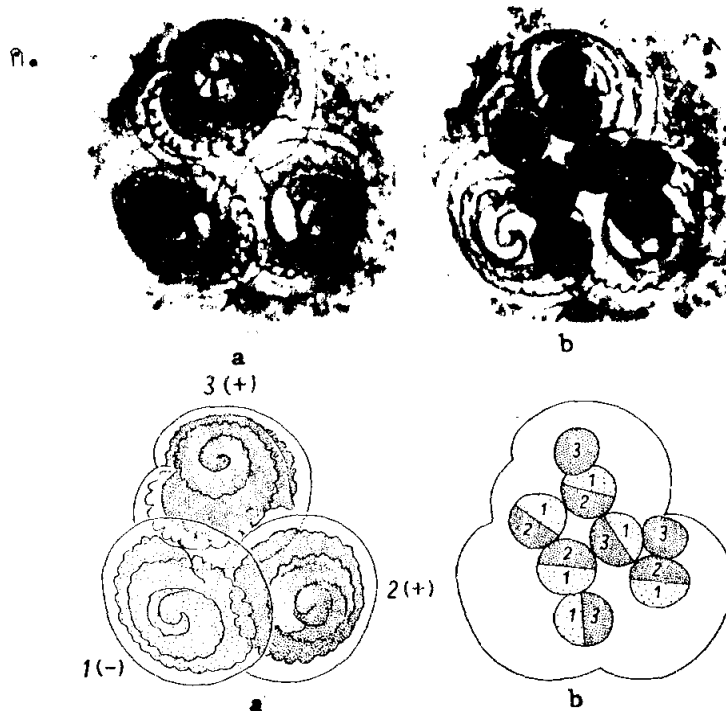
รูป 4-18 ก. แผนภาพแกมอนท์จับคู่กันเป็นแอกกรีเกทของฟอแรมินิเฟอรานชนิด *Discorbis mediterraneis*



รูปแบบที่ง่ายที่สุดคือการผสมพันธุ์กันระหว่างสองแแกมอนท์ที่ตีบคลานเข้าหากัน เมื่อสัมผัสกันแล้วจะมีการยกเปลือกด้านล่างให้เหยียดขึ้นเหนือพื้นเพื่อเปิดโอกาสให้ไซโทพลาซึมของทั้งสองเซลล์สัมผัสกันสนิทแล้วสร้างสารเหนียว(รูป 4-18 ก. และ ข.)มาเชื่อม ขณะเดียวกันก็จะปล่อยเอนไซม์ออกมาย่อยผนังกันห้องจึงมีที่ว่างมากพอสำหรับการจับคู่ของแกมีท ถ้าเป็นชนิดอื่นที่แอกกรีเกทมีหลายแแกมอนท์(2-4 แแกมอนท์) กระบวนการหลักก็ดำเนินไปเช่นเดียวกันกับกรณีของสองแแกมอนท์(รูป 4-18 ค.)

รูป 4-18 ภาพถ่ายแแกมอนท์ของฟอแรมินิเฟอรานชนิด *Glabratella sulcata* จับคู่กันเป็นแอกกรีเกท a. แแกมอนท์จับคู่กันหลายคู่ b. และ c. แแกมอนท์(ที่เจริญต่อมาหลังการแบ่งเซลล์ของไซโกท)ออกมาจากเปลือกของแอกกรีเกท ค. *Patella corrugata* a. แอกกรีเกทของ 3 แแกมอนท์ b. การรวมกันของแกมีทได้ 6 ไซโกท แต่เหลือ 2 แกมีทซึ่งไม่มีคู่ที่เหมาะสม a' และ b' คือแผนภาพแสดงการจับคู่ของแกมีทที่อยู่ในภาพถ่าย a และ b (จาก Grell, 1973) ข.

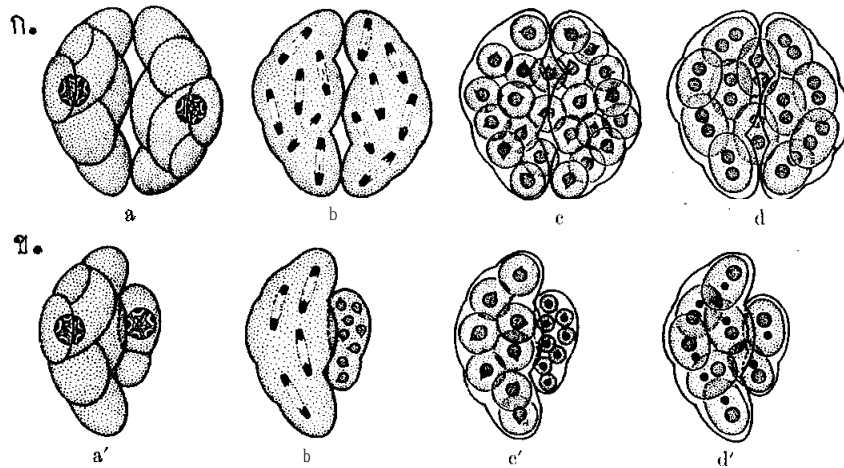




เป็นที่น่าสังเกตว่าทุกเซลล์ของแกมมอนท์และแกมมีทของพวกฟอแรมินิเฟอราไม่มีลักษณะแตกต่างปรากฏให้เห็นว่าเซลล์ใดจะทำหน้าที่เป็นเพศใด การมีเพศของโปรโตซัวในกลุ่มนี้จึงต้องศึกษาทางอ้อม โดยการทดลองนำแกมมอนท์แต่ละเซลล์มาใส่ในจานเพาะเลี้ยง แล้วสังเกตดูว่า เซลล์ใดเคลื่อนเข้าหากัน หรือเซลล์ใดเคลื่อนหนีออกจากกัน เซลล์ที่เคลื่อนออกจากกันจัดอยู่ในประเภทเพศเดียวกัน คือ อาจเป็น + หรือ - เซลล์ที่เคลื่อนที่เข้าหากันจัดอยู่ในประเภทต่างเพศกัน คือ เป็น + และ - จากนั้นจึงนำเซลล์ที่เคลื่อนเข้าหากันแยกมาใส่ในจานเพาะเลี้ยงอีกชุดหนึ่ง แล้วสังเกตดูว่า มีการเคลื่อนที่จับคู่กันเป็นแอกกรีเกตจนถึงขั้นมีการสร้างแกมมีทรวมกันเป็นไซโกตจริงหรือไม่ ด้วยวิธีการเช่นนี้ ทำให้สามารถทราบได้ว่า การมีเพศได้ถูกกำหนดไว้แล้วในระดับของแกมมอนท์ ปัญหาที่ตามมาคือ ทำไมจึงเหลือแกมมีทอยู่อีก เนื่องจากไม่สามารถหาคู่ที่เหมาะสมได้ เช่นกรณีของ *Patellina corrugata* (รูป 4-18 ค.) จากการศึกษาด้วยภาพถ่ายที่ทิ้งช่วงเวลาไว้ต่อเนื่อง ทำให้ทราบว่า แกมมอนท์ 1 สร้างแกมมีท 6 เซลล์ แกมมอนท์ 2 และแกมมอนท์ 3 แต่ละตัวสร้างแกมมีทเพียง 4 เซลล์ ดังนั้นถ้าแกมมอนท์ 1 มีเพศ - แกมมอนท์ 2 และแกมมอนท์ 3 จึงต้องมีเพศ + และบนพื้นฐานการรวมกันของแกมมีทต่างเพศ แกมมีทที่ไม่สามารถรวมกันได้ในกรณีนี้ 2 แกมมีทคือ แกมมีทเพศ - (ซึ่งมาจากแกมมอนท์ 1) ในกรณีที่แอกกรีเกต

มีเพียง 2 แกมมอนท์ ถ้านำแอกกรีเกทนั้นมาแยกจากกันด้วยเส้นใยแก้ว แล้วปล่อยให้มีการสร้างแกมิตต่อไป แกมิตที่ได้หลังการนำใยแก้วออก ไม่ว่าจะเป็แกมิตจากในแกมมอนท์เดียวกันเอง หรือของคู่แอกกรีเกท ก็ไม่สามารถจับคู่รวมกัน แต่จะคลานวนเวียนอยู่ภายในช่องว่างของเปลือก แล้วรวมกันเป็นเซลล์ลักษณะหลายนิวเคลียสแบบพลาสโมเดียม ในที่สุดก็จะตาย เนื่องจาก *Patellina corrugata* เป็นชนิดที่เซลล์แม่ให้กำเนิดเซลล์ลูกที่เป็นแกมมอนท์ได้ทั้งเพศ + และเพศ - (ไดอิจีซิส) การมีเพศจึงอาจกำหนดไว้โดยยีน ในกรณีของ *Rubratella intermedia* ซึ่งมีเพียง 2 แกมมอนท์เท่านั้นที่มารวมกันเป็นแอกกรีเกท แต่แกมิตทุกเซลล์ก็ไม่สามารถรวมได้แม้จะมีจำนวนเท่ากันก็ตาม แกมมอนท์ของชนิดนี้มีทั้งแบบที่มีขนาดเท่ากัน(รูป 4-19 ก.) และขนาดต่างกัน(รูป 4-19 ข.) ในกรณีที่แกมมอนท์ขนาดเท่ากัน แกมิตและแกมิตนิวคลีโอก็จะมีขนาดเท่ากันด้วย(a.-d.) การรวมกันของแกมิตที่มาจากต่างแกมมอนท์ของแอกกรีเกทจึงสังเกตเห็นได้ยาก แต่ในกรณีที่แกมมอนท์มีขนาดต่างกัน นิวคลีโอของแกมิตที่มาจากแกมมอนท์ขนาดเล็กมีลักษณะควบแน่นมากกว่านิวคลีโอของแกมิตที่มาจากแกมมอนท์ขนาดใหญ่ นิวคลีโอขนาดเล็กรวมกันกับนิวคลีโอขนาดใหญ่(a'-d') ซึ่งให้เห็นชัดว่า การจับคู่ผสมพันธุ์กันนั้น เกิดขึ้นจากการรวมกันของแกมิตที่มาจากต่างแกมมอนท์

รูป 4-19 แผนภาพการสืบพันธุ์แบบแกมมอนโทแกมิตที่มีการสร้างแกมิตของ *Rubratella intermedia* ก. การจับคู่กันของแกมมอนท์ที่มีขนาดเท่ากัน(a) แล้วมีการสร้างแกมิต(b) แกมิตจับคู่กัน(c) เป็นไซโกต(d) ข. การจับคู่กันของแกมมอนท์ที่มีขนาดต่างกันและขั้นตอนการสร้างแกมิตและไซโกต(a'-d')เช่นเดียวกับภาพ ก. (จาก Grell, 1973)

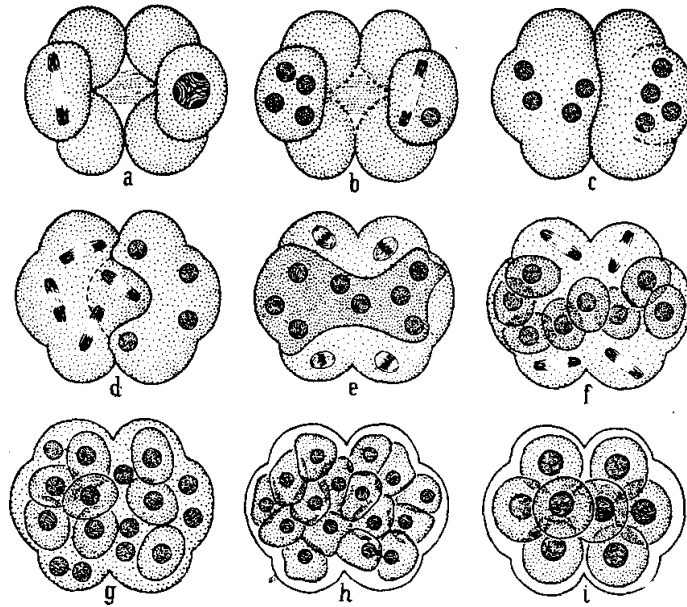


การมีเพศของ *Metarotalliella parva* (Superfamily Discorbacea, Order Rotaliellida) ไม่ได้มีข้อบ่งชี้ว่ากำหนดโดยยีนเช่นกรณีของ *Patellina* หรือ *Rubratella* จากการทดลองนำแกมมอนท์มาใส่ในจานเพาะเลี้ยงพบว่า ทุกแกมมอนท์มีโอกาสจับคู่กันเป็นแอกรีกเทท ดังนั้นการกำหนดเพศจึงไม่ได้เริ่มต้นขึ้นตั้งแต่ระดับแกมมอนท์(ซึ่งกำหนดโดยยีน) คำถามต่อมาคือ ทุกแกมมีทสามารถจับคู่รวมกันได้หรือไม่ ข้อมูลทางสถิติจากการทดลองหลายครั้งทำให้ทราบว่า แกมมีทที่มาจากต่างแกมมอนท์เท่านั้นที่สามารถรวมกันเป็นไซโกตได้(รูป 4-20) และยังคงเหลือแกมมีทจากแกมมอนท์เดียวกันที่ไม่สามารถหาคู่ที่เหมาะสม เมื่อนำแกมมอนท์ที่มีขนาดต่างกันมาจับคู่กันเป็นแอกรีกเทท การจับคู่เหนี่ยวนำโดยแกมมอนท์ขนาดเล็ก และถ้านำแกมมอนท์ขนาดใหญ่ที่มีความแตกต่างของขนาดให้มาจับคู่กับแกมมอนท์ธรรมดาที่มีขนาดเล็กกว่า ผลของการจับคู่ได้ไซโกตจะออกมาทำนองเดียวกันคือ ได้จำนวนไซโกตเท่าเดิม และยังมีแกมมีทที่หาคู่เหมาะสมไม่ได้อยู่อีก ผลการทดลองชี้ให้เห็นว่า แม้จะไม่มีกำหนดเพศมาก่อนการจับคู่ผสมพันธุ์ แต่การจับคู่ของแกมมีทจนถึงขั้นได้ไซโกต แกมมีทเหล่านั้นต้องมาจากต่างแกมมอนท์ ซึ่งเรียกกระบวนการจับคู่ปฏิสนธิแบบนี้ว่า อัลโลแกมี(allogamy) การมีเพศของ *Metarotalliella parva* จึงอาจเนื่องมาจาก 2 กลไกคือ (i) แกมมีททุกเซลล์ของแกมมอนท์หนึ่งมีเพศ + แกมมีทจากแกมมอนท์อื่นมีเพศ - ซึ่งชี้ให้เห็นลักษณะไดอัสไซซของแกมมอนท์ การมีเพศเหนี่ยวนำให้เกิดขึ้นหลังจากการจับคู่กันเป็นแอกรีกเทท (ii) แต่ละแกมมอนท์สร้างแกมมีท + และแกมมีท - แกมมีทของแกมมอนท์เดียวกันเองผสมกันเองไม่ได้ จึงต้องมีการรวมกันของแกมมีทที่มาจากต่างแกมมอนท์ ในกรณีนี้บ่งชี้ลักษณะไมโนอัสไซซของแกมมอนท์ การมีเพศอาจสืบเนื่องมาจากการแบ่งแบบไมโทซิสของช่วงวงชีวิตแกมมอกอนี ซึ่งได้กล่าวถึงแล้วในเรื่องของออโทแกมี(ข้อ 4.2.2) เมื่อมีผู้ทำการศึกษาทดลองในรูปแบบอื่นต่อมาได้ข้อสรุปว่า การมีเพศกลไกเป็นแบบที่ (ii)

แกมมอนโทแกมมีทที่มีการสร้างแกมมีท นอกจากพบในพวกฟอแรมินิเฟอรานแล้ว ยังพบในพวกเอพิคอมเพลกซานซึ่งไม่น่าเสนอในตำราเล่มนี้

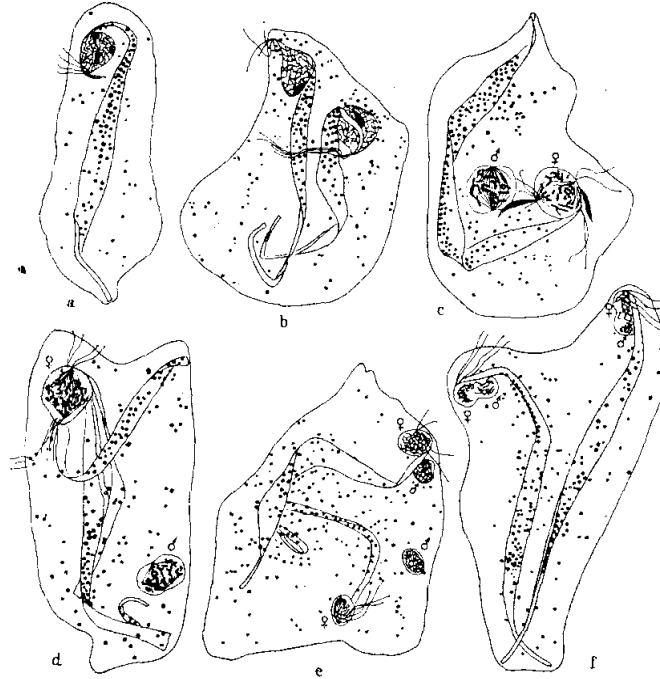
(2) แกมมอนโทแกมมีทที่ไม่มีการสร้างแกมมีท เป็นการสืบพันธุ์ที่แปลกกว่ารูปแบบอื่น แกมมอนท์ที่จับคู่ผสมพันธุ์กันไม่สร้างแกมมีท สร้างเพียงแกมมีทนิวคลีโอไซท์ขึ้นมาเพื่อใช้สำหรับการปฏิสนธิ เท่าที่ทราบในปัจจุบันพบในดิพลอยด์ ซูโอแมสทีจินิดชนิด *Notila proteus* (Family Pyrsonymphidae, Class Pyrsonymphida) (รูป 4-21) แกมมอนท์เจริญมาจาก โพรแกมมอนท์(progamont) ซึ่งถูกกำหนดเพศไว้ล่วงหน้า(a) แต่ลักษณะ

รูป 4-20 แผนภาพการจับคู่ของแกมมอนท์เพื่อผสมพันธุ์กันแบบแกมมอนโทแกมีทีที่มีการสร้างแกมีทของ *Metarotialiella parva* ให้สังเกตการจับคู่ของแกมีทที่มาจากต่างแกมมอนท์(e) ได้ไซโกต(f) และแกมีทไร้คู่ที่เหมาะสม ทั้งไซโกตและแกมีทที่เหลือสร้างซิสทีขึ้นมาหุ้มเซลล์ (i) (จาก Grell, 1973)



โดยทั่วไปเหมือนเซลล์ปกติ การมีเพศจะแสดงออกในส่วนของนิวคลีไอเท่านั้น เมื่อแกมมอนท์เพศผู้รวมเป็นเซลล์เดียวกันกับแกมมอนท์เพศเมียแล้ว(b) แอกโซสไทล์จะรวมเป็นอันเดียวกัน(c)ทำนองเดียวกับกรณีของ *Oxymonas* และ *Saccinobaculus* (รูป 4-15 ก.) ขณะเดียวกัน นิวเคลียสของแกมมอนท์เพศผู้ก็หลุดแยกจากออร์แกเนลล์อื่น(แอกโซสไทล์, แฟลเจลลา) ออร์แกเนลล์ชุดใหม่สร้างขึ้นมาจากเซนทริโอลของแกมมอนท์เพศเมีย แอกโซสไทล์เดิมที่รวมกันแล้วนั้นจะสลายไปในไซโทพลาซึม นิวคลีไอของแกมมอนท์แต่ละเพศแบ่งเพียงไมโอซิสขั้นแรกลดจำนวนโครโมโซมจากดิพลอยด์(d) ได้แกมีทนิวคลีไอเพศเมีย 2 อัน ติดอยู่กับแอกโซสไทล์และแฟลเจลลาที่สร้างขึ้นใหม่ ขณะเดียวกันก็ได้แกมีทนิวคลีไอเพศผู้ 2 อันเคลื่อนที่ได้(e) ว่ายเข้าหาแกมีทนิวคลีไอเพศเมีย รวมกันเป็นไซโกต 2 อัน(f) ต่อไปจึงจะมีการแบ่งออกเป็น 2 เซลล์เจริญเป็นเซลล์ดิพลอยด์ปกติ

รูป 4-21 แผนภาพการสืบพันธุ์แบบแกมมอนโทแกมีที่ไม่มีการสร้างแกมีทของ *Notula proteus* a. เซลล์ดีพลอยด์ปกติ b. การรวมกันของ 2 แกมมอนท์ c. นิวเคลียสของแกมมอนท์เพศผู้หลุดจากเซลล์ออร์แกเนลล์ d. เริ่มการแบ่งแบบไมโอซิสขั้นตอนเดียว และการแบ่งเซลล์ออร์แกเนลล์ e. แกมีทนิวคลีไอรวมกัน f. ไซโกตนิวคลีไอ 2 อันภายในไซโทพลาซึมเติมของแกมมอนท์ (จาก Grell, 1973)



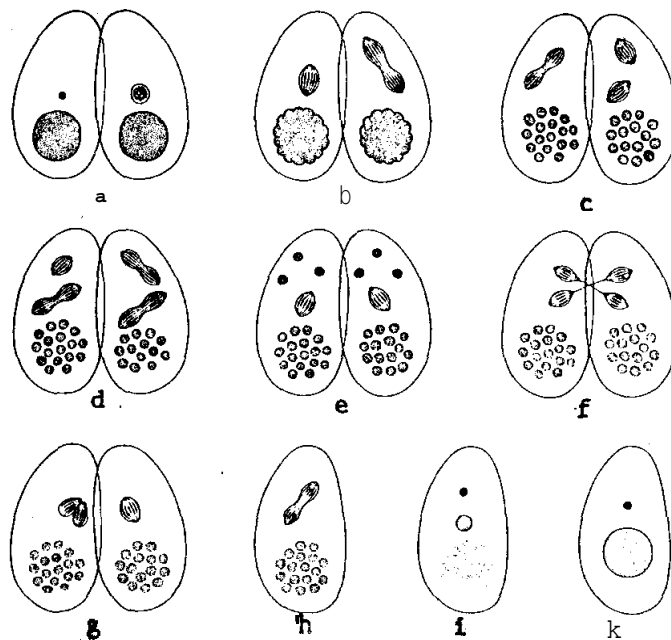
(3) การสังยุค เป็นคำที่นิยมใช้เรียกกระบวนการสืบพันธุ์ของพวกซีลิเอททั้งในกรณีที่แกมมอนท์มีลักษณะเหมือนกัน(ไอโซแกมมอนท์) และแกมมอนท์มีลักษณะต่างกัน(แอนไอโซแกมมอนท์) อาจต่างกันตั้งแต่แรก หรือมาต่างกันในช่วงหลังของกระบวนการผสมพันธุ์แล้วแต่กรณี

ก. ไอโซแกมมอนท์ เซลล์ของซีลิเอทส่วนใหญ่ที่มีการสังยุคมักมีลักษณะเหมือนกันทุกประการ(รูป 4-22) เริ่มต้นที่ส่วนหน้าของเซลล์สัมผัสกันแล้วยึดกันตามแนวยาว เรียกเซลล์ที่จับคู่กันนี้ว่า **คอนจูแวนท์(conjugant)** ไมโครนิวคลีไอขยายตัว (a.) ปริมาตรของนิวเคลียสเพิ่มขึ้น(ดูเปรียบเทียบกับรูป 3-2) โครโมโซมดำเนินขั้นตอนระยะโพรเฟสของการแบ่งแบบไมโอซิส แล้วเข้าสู่กระบวนการแบ่งแบบไมโอซิสสอง



ขั้นตอนอย่างรวดเร็ว(b.-d.) ได้ 4 นิวคลีไอที่มีจำนวนโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์ แมโครนิวเคลียสเริ่มสลายมากขึ้น ต่อมา 3 นิวคลีไอเริ่มควบแน่นขึ้น(e) แล้วสลายไปในไซโทพลาซึม นิวคลีไอที่เหลือแบ่งอีกครั้งหนึ่งได้ 2 นิวคลีไอเป็นการสิ้นสุดขั้นตอนการแบ่งแบบไมโอซิส ใน 2 นิวคลีไอนี้ อันหนึ่งอยู่กับที่ เรียกว่า สเทชันแนรีนิวเคลียส(stationary nucleus) อีกอันหนึ่งเคลื่อนที่ได้ เรียกว่า ไมเกรทอรีนิวเคลียส(migratory nucleus) ซึ่งจะเคลื่อนที่ข้ามไปรวมกับสเทชันแนรีนิวเคลียสของคู่ที่เป็นคอนจูกันท์ (f, g.) การสังยุคจึงเป็นการปฏิสนธิซึ่งกันและกันของคอนจูกันท์ คอนจูกันท์แยกจากกันแต่ละเซลล์เรียกว่า เอกซ์คอนจูกันท์(exconjugant) เริ่มแบ่งนิวเคลียสใหม่(h) ได้ นิวคลีไอ(i) อันหนึ่งเจริญเป็นไมโครนิวคลีไอ(เจนเรทีฟนิวคลีไอ) อีกอันหนึ่งเจริญเป็นแมโครนิวคลีไอ(โซมาติกนิวคลีไอ) แทนแมโครนิวคลีไอเดิมที่สลายไป

รูป 4-22 แผนภาพกระบวนการสังยุคของพวกซีลิเอท a. conjugants, b.- e. 2 steps meiosis, f. mutual fertilization, g. synkaryon, h. nucleus of exconjugant divides, i. young new ciliate, k. complete ciliate (จาก Grell, 1973)

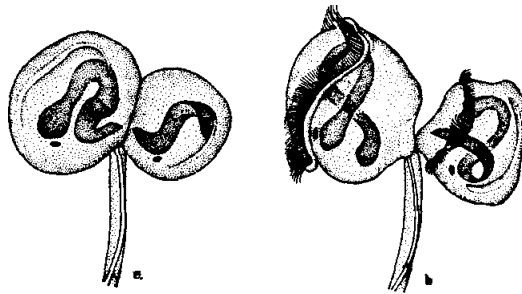


เมื่อพิจารณาเปรียบเทียบกับกรณีของ *Notula proteus* (รูป 4-21) จะเห็นความแตกต่างได้เพราะมีแกมีทนิวคลีโอเพคต์ 2 อันไปปฏิสนธิกับแกมีทนิวคลีโอเพคต์เมีย 2 อัน แต่ของซิลิเอท ในแต่ละคอนจิวแกนท์ มีทั้งสเทชันแนรีนิวคลีโอทำหน้าที่เป็นแกมีทนิวคลีโอเพคต์เมีย และไมเกรทอรีนิวคลีโอทำหน้าที่เป็นแกมีทนิวคลีโอเพสผู้ จึงมีแกมีทนิวคลีโอต่างเพศอยู่ในเซลล์เดียวกัน ถือได้ว่าไอโซแกมมอนทิกซิลิเอทมีลักษณะเป็นโมโนอียเซียส ยังมีขั้นตอนก่อนการปฏิสนธิและหลังการปฏิสนธิมีรายละเอียดต่างจากแบบมาตรฐานดังกล่าว เนื่องจากหลายชนิด เช่น *Paramecium aurelia* มีจำนวนไมโครนิวคลีโอมากกว่าหนึ่งอัน แต่ละอันก็สามารถแบ่งตามขั้นตอนของไมโอซิสได้จึงได้นิวคลีโอจำนวนมาก อย่างไรก็ตาม จะมีเพียงหนึ่งนิวคลีโอเท่านั้นที่เหลือสำหรับการแบ่งเป็นสเทชันแนรีและไมเกรทอรีนิวคลีโออันอื่นๆจะสลายหมด การปฏิสนธิอาจเป็นแบบมาตรฐานหรือเป็นแบบอโทแกมีถ้าเซลล์ต้องรังสีก่อนการกลาย ซึ่งจะกล่าวถึงในข้อ 5.1

ข. แอนไอโซแกมมอนที ซิลิเอทบางชนิดเซลล์ที่มาจับคู่สังยุคกันมักมีขนาดต่างกันเห็นได้ชัดตั้งแต่ก่อนการจับคู่ หรือในขั้นตอนของช่วงการจับคู่ เซลล์ที่มีขนาดใหญ่เรียกว่า แมโครแกมอนท์(*macrogamont*) เซลล์ที่มีขนาดเล็กเรียกว่า ไมโครแกมอนท์(*microgamont*) โดยทั่วไป ไมโครแกมอนท์ถูกกลืนเข้าไปในแมโครแกมอนท์แล้วมีการรวมกันของนิวคลีโอ การปฏิสนธิมิได้เป็นแบบแลกเปลี่ยนนิวคลีโอซึ่งกันและกันตามแบบมาตรฐาน แต่เกิดขึ้นในแมโครแกมอนท์เพียงฝ่ายเดียว ลักษณะเช่นนี้เป็นลักษณะเด่นในพวกเพริทริซ ซึ่งไมโครแกมอนท์ได้มาจากสืบพันธุ์แบบพิเศษ 2 กรณี คือ (i) สกุลที่อยู่โดดเดี่ยว เช่น *Vorticella*, *Opercularia*, *Urceolaria*, *Opisthonecta*, *Lagenophrys* แกมมอนท์ของสกุลเหล่านี้ได้มาจากการแบ่งเซลล์ไม่เท่ากัน(รูป 4-23) เซลล์ขนาดใหญ่เป็นแมโครแกมอนท์ เซลล์ขนาดเล็กเจริญเปลี่ยนแปลงเป็นไมโครแกมอนท์ ส่วนท้ายของเซลล์มีวงซีเลียขนาดเล็กเรียกว่า เทโลทรอก(*telotroch*) ถ้าแยกคอนจิวแกนท์ออกจากกันเพื่อป้องกันการสังยุค ไมโครแกมอนท์จะตาย ขณะที่แมโครแกมอนท์เจริญกลับมาเป็นเซลล์ปกติสามารถแบ่งเซลล์แบบปกติได้ แต่เซลล์ลูกในช่วงถัดมาหมดความสามารถสืบพันธุ์แบบสังยุค ต้องมีการเหนี่ยวนำให้มีการแบ่งเซลล์เป็นแมโครและไมโครแกมอนท์ขึ้นมาใหม่จึงจะสามารถเรียกคืนคุณสมบัติการสืบพันธุ์แบบสังยุคได้ (ii) สกุลที่อยู่รวมกันเป็นโคโลนี เช่น *Epistylis*, *Corchesium*, *Zoothamnium* มีการแบ่งเซลล์ตั้งแต่หนึ่งถึงสามครั้งจึงจะได้ไมโครแกมอนท์ ขณะที่แมโครแกมอนท์ยึดติดอยู่กับก้านของเซลล์แม่ในโคโลนี ไมโครแกมอนท์ก็ว่ายน้ำออกไปหาแมโครแกมอนท์ที่เหมาะสม

แล้วเกาะติดอยู่ใกล้บริเวณก้านของแมโครแกมมอนท์(รูป 4-24 ก.) การแบ่งนิวเคลียสก่อนการสร้างแกมมีทโดยทั่วไปเริ่มต้นจากการสลายของแมโครนิวคลีไอ(b.) ไมโครนิวเคลียสในแมโครแกมมอนท์แบ่ง 2 ครั้ง แต่ในไมโครแกมมอนท์แบ่ง 3 ครั้ง(a.-c.) 3 นิวคลีไอลูกในแมโครแกมมอนท์ และ 7 นิวคลีไอลูกในไมโครแกมมอนท์สลายไป ดังนั้นแต่ละแกมมอนท์จึงมีนิวคลีไอเหลือเพียง 1 อัน(d.) โดยทั่วไปนิวคลีไอที่เหลือนี้ไม่แบ่งอีกต่อไปเมื่อเพลลิเคิลที่กั้นระหว่างแกมมอนท์ถูกสลายไป นิวเคลียสของไมโครแกมมอนท์ก็เข้าไปรวมกับของแมโครแกมมอนท์(e) ได้เป็นไซโกตนิวเคลียสซึ่งจะแบ่งอีก 3 ครั้งได้นิวคลีไอลูกออกมา 8 อัน(f.-i.) อันหนึ่งเปลี่ยนแปลงเป็นไมโครนิวเคลียส อีก 7 อันที่เหลือรวมกันเป็นแมโครนิวเคลียสแอนลาเจน เมื่อมีการแบ่งเซลล์ต่อไปเซลล์ลูกจะได้รับแมโครนิวเคลียสแอนลาเจนไปเซลล์ละหนึ่งอัน(รูป 4-24 ข.)

รูป 4-23 แผนภาพการแบ่งเซลล์ขนาดไม่เท่ากันของ *Vorticella campanula* (a) แล้วมีการเจริญเปลี่ยนแปลงเป็น แมโครคอนจิวแกนท์(เซลล์ซ้าย) และไมโครคอนจิวแกนท์(เซลล์ขวา)(b) ให้สังเกตวงขลิบขนาดเล็กด้านข้างของเซลล์ (จาก Grell, 1973)



การสังยุคแบบไอโซแกมมอนท์อาจถือได้ว่าเป็นการปรับเปลี่ยนลักษณะการปฏิสนธิของกลุ่มเพริทริชเพื่อให้เหมาะสมกับการดำรงชีพแบบเกาะติดอยู่กับที่ อย่างไรก็ตามบางชนิดของซิลิเอทในสกุล *Metopus* และ *Urostyla* (Order Armophorida, Subclass Heterotricha) ซึ่งคอนจิวแกนท์มีขนาดและรูปร่างเหมือนกันก็สามารถสังยุคกันแบบแอนไอโซแกมมอนท์ได้ หลังการสัมผัส คอนจิวแกนท์เซลล์ใดเซลล์หนึ่งจะถูกดูดสลายเข้าไปใน

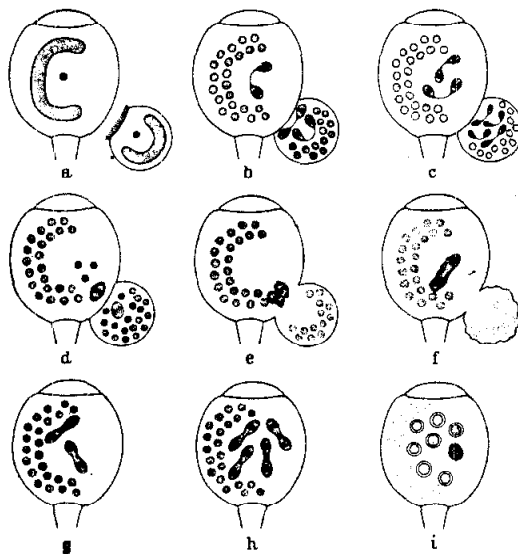
\* การแบ่งเซลล์ปกติของพวกเพริทริชที่อยู่โดดเดี่ยวสามารถสร้างเทโลทรอกได้จากการบัดดิง

คู่ของตน ในกรณีของ *Metopus sygmoides* ส่วนที่เหลือของคอนจิวแกนท์ที่ถูกดูดจะหลุดออกไป และตายในที่สุด แต่ในกรณีของ *Urostyla weissei* syn. *hologama* ภายหลังจากการดูดเข้าไปในเซลล์ใดเซลล์หนึ่งแล้ว ทั้งสองเซลล์เข้าไปสร้างซิสท์หุ้ม แล้วจึงดำเนินขั้นตอนของกระบวนการสืบพันธุ์ต่อไป

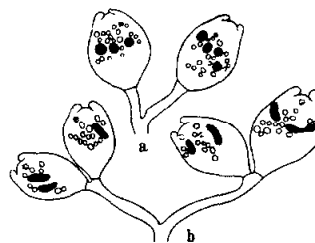
ในพวกซัคทอเรียนที่ดำรงชีพแบบเกาะติดอยู่กับที่ การสังยุคไม่ต่างไปจากซิลิเอทกลุ่มอื่นที่ว่ายน้ำหากินอิสระ เซลล์ที่เกาะอยู่ใกล้กันจะโน้มเข้ามาสังยุคกัน ภายหลังจากแลกเปลี่ยนนิวคลีโอและปฏิสนธิกันแล้ว เอกซ์คอนจิวแกนท์ก็จะแยกออกจากกัน มีเพียง 3 ชนิด คือ *Tokophrya cyclopum*, *Choanophrya infundibulifera* (Order Endogenida) และ *Ephelota gemmipara* (Order Exogenida) ซึ่งชนิดหลังนี้อาจมีขนาดเท่ากันหรือต่างกันแล้วแต่กรณี หลังจากสัมผัสกันแล้วคอนจิวแกนท์หนึ่งจะดึงคู่ของตนหลุดออกจากก้าน ถูกดูดกลืนเข้าสู่ขั้นตอนการผสมพันธุ์ต่อไป

รูป 4-24 ก. แผนภาพการสืบพันธุ์แบบสังยุคลักษณะแอนไอโซแกมมอนท์ในพวกเพริทริซ a.- e. การแบ่งนิวเคลียสก่อนการปฏิสนธิ (progamic nuclear division) e. fertilization, f.- i. การแบ่งนิวเคลียสหลังการปฏิสนธิ (metagamic nuclear division) ข. การแบ่งนิวเคลียสหลังการปฏิสนธิของเอกซ์คอนจิวแกนท์ของ *Epistylis articulata* a. หลังการแบ่งครั้งแรก b. หลังการแบ่งครั้งที่สอง ให้สังเกตว่า เซลล์ลูกจะได้รับนิวเคลียสแอนลาเจน (สีดำ) ไปอย่างน้อยเซลล์ละหนึ่งอัน (จาก Grell, 1973)

ก.



ข.



ก. เมทิงไทป์(mating type) ในกรณีของไอโซแกมมอนท์ ไม่สามารถบอก ลักษณะความแตกต่างของคอนจิวแกนท์ และมีพฤติกรรมการสังยุคเช่นเดียวกันตลอด กระบวนการสืบพันธุ์ แต่หลายชนิดมีพฤติกรรมการสืบพันธุ์ที่ต่างออกไป กล่าวคือ แกมมอนท์ที่มีความต่างเมทิงไทป์เท่ากันนั้นจึงจะสามารถจับคู่สังยุคกันได้ ความต่างเมทิงไทป์ ได้รับการพิสูจน์ทำนองเดียวกับการมีเพศในกรณีของไอโซแกมมอนท์ วิธีการคือ นำประชากรของซีลีเอทที่ต้องการศึกษามาเลี้ยงในจานเพาะเลี้ยง ทำให้ทราบว่าเซลล์ของ โคลนเดียวกันสังยุคกันไม่ได้ แต่ถ้านำเซลล์จากต่างโคลนมาเลี้ยงรวมกัน การสังยุคเกิดขึ้นได้ตามความเหมาะสม แสดงว่า ต่างโคลนกันมีเมทิงไทป์ต่างกัน

ระเบียบวิธีศึกษาเรียกว่า สปลิทแพร์(split pair) นำซีลีเอทที่ต้องการศึกษามาใส่ ในจานเพาะเลี้ยงเปิดโอกาสให้สังยุคกัน หลังการปฏิสนธิ แยกคู่เอกซ์คอนจิวแกนท์มา ใส่ในจานเพาะเลี้ยงจานใหม่ เซลล์ลูกในช่วงต่อ ๆ มาของแต่ละจานเพาะเลี้ยงไม่สามารถ สังยุคกันเพราะแต่ละเซลล์ในแต่ละจานมาจากเอกซ์คอนจิวแกนท์เซลล์เดียวกันจึงอยู่ภายใน โคลนเดียวกัน แต่ถ้านำเซลล์จากของทั้งสองโคลนที่เคยเป็นคู่คอนจิวแกนท์กันมาเลี้ยง รวมกัน การสังยุคเกิดขึ้นได้เสมอ ในกรณีที่ระเบียบวิธีสปลิทแพร์ไม่ได้ผลเป็นที่น่าพอใจ อาจใช้วิธีอื่นเสริมเช่น วิธี มาร์คิง(marking) โคลนเพื่อให้เซลล์ลูกช่วงต่อ ๆ ไปของโคลนมี ลักษณะพิเศษ เช่น ขนาดต่างจากโคลนที่ไม่ได้มาร์คิง ถ้ายังไม่เห็นขนาดแตกต่างก็อาจ ใช้วิธีเลเบล(label) โคลนด้วยอาหารพิเศษ หรือสีย้อมประเภทไวทัลดาเย(vital dyes) เช่น นิวทราลเรด หรือไนล์บลูซัลเฟต ตามความเหมาะสม

คำว่า ชนิด หมายถึงแต่ละเซลล์(หรือแต่ละตัว)ของประชากรที่สามารถผสมพันธุ์ กัน และสืบทอดสายพันธุ์ต่อไปได้ ในกลุ่มของซีลีเอท(รวมถึงไฟโตไมแนด)บางชนิด ประชากรของชนิดเดียวกันไม่สามารถผสมพันธุ์กันได้หมด กลุ่มใหญ่ของประชากรเรียกว่า วาไรตี้(variety) ซึ่งควรที่จะเรียกว่าเป็นชนิดใหม่ หรือชนิดที่แตกต่าง แต่เนื่องจาก ลักษณะทางสัณฐานวิทยาไม่ต่างไปจากลักษณะมาตรฐานของชนิด และบางชนิดวาไรตี้ มีคุณสมบัติของการผสมพันธุ์กับประชากรภายในชนิดเดิมของตน จึงมีการนำคำว่า ซิน เจน(singen) มาใช้แทนวาไรตี้ โดยหมายถึงกลุ่มของแต่ละเซลล์ที่สามารถแลกเปลี่ยนยีน กันได้ จำนวนเมทิงไทป์ภายในซินเจนอาจต่างกัน โดยทั่วไปมี 2 ระบบคือ (i) ระบบไบ โพลาร์(bipolar system) หมายถึงการมีเพียงสองเมทิงไทป์ในแต่ละซินเจน พบในหลาย ชนิดของสกุล *Paramecium* เช่น *P. aurelia*, *P. multimicronucleatum*, *P. caudatum*. (ii)

มัลติโพลาร์ซิสเต็ม(multipolar system) หมายถึงทุกซิงเจนมีมากกว่าสองเมทิงไทป์ขึ้นไป พบในซิติโอทหลายชนิดเช่น *P. bursaria*, *Tetrahymena pyriformis* และในสกุล *Oxytricha*, *Stylotrichia*, *Euplotes* อย่างไรก็ตาม กฎทุกกฎย่อมมีข้อยกเว้น ภายใต้สภาวะเฉพาะเจาะจงบางอย่างสามารถเหนี่ยวนำให้มีการสังยุคภายในโคลนเดียวกันได้ เรียกปรากฏการณ์นี้ว่า เซลฟิง(selfing) พบได้ในบางสเตรน(strain)ของ *P. aurelia* กลไกของเมทิงไทป์จะกล่าวถึงในบทที่ 5

ง. สรีรวิทยาของการสังยุค บางครั้งเมื่อนำโคลนของเมทิงไทป์ที่เหมาะสมกันมาเลี้ยงรวมกัน การสังยุคไม่เกิดขึ้น จำเป็นต้องมีปัจจัยอื่นมาประกอบ เพื่อเสริมให้มีการผสมพันธุ์กันได้ ปัจจัยภายนอกหลายประการเช่น แสง อุณหภูมิ ช่วงเวลาของวัน สภาวะของอาหารต้องเหมาะสม คือ ไม่อด หรือไม่เหลือเพื่อ ปัจจัยเหล่านี้ล้วนมีบทบาทต่อการเหนี่ยวนำให้มีความพร้อมต่อการสังยุคได้ทั้งสิ้น ปัจจัยอื่นที่มีความจำเป็นเช่นเดียวกัน คือ ช่วงเวลาของการเจริญเต็มวัย(period of maturity) ถ้าช่วงเวลาก่อนการเจริญเต็มวัย(immaturity period) ถูกทำให้หดสั้น หรือยืดยาวออกไป จะมีผลกระทบต่อความพร้อมของการสังยุค กล่าวคือ ลูกหลานของเอกซ์คอนจิวแกนท์ยังไม่มีความพร้อมต่อการสังยุคในทันที จำเป็นต้องผ่านการแบ่งเซลล์ปกติตามช่วงเวลา หรือจำนวนช่วงของการแบ่งเซลล์ที่แน่นอนเสียก่อน จึงจะเข้าสู่การเจริญเต็มวัยได้ เช่นกรณีของ *P. aurelia* ช่วงเวลาก่อนการเจริญเต็มวัยสั้น มีบางสเตรนหรือซิงเจนที่นิวเคลียสของเอกซ์คอนจิวแกนท์ปรากฏชัดก็มีความพร้อมต่อการสังยุคครั้งใหม่ได้ แต่ *P. bursaria* ช่วงเวลาก่อนการเจริญเต็มวัยยาว อาจนานนับสัปดาห์หรือนับเดือน ความพร้อมต่อการสังยุคจึงนานตามไปด้วย

4.2.4 การทวนกลับ(retrospect) เมื่อนำลักษณะการสังยุคของแบคทีเรียซึ่งเป็นโปรแคริโอท มาเปรียบเทียบกับโปรโตซัวซึ่งเป็นยูแคริโอท จะพบความแตกต่างอย่างเห็นได้ชัด กล่าวคือ การสังยุคของแบคทีเรียเป็นเพียงการแลกเปลี่ยนส่วนของโครโมโซมระหว่างคู่คอนจิวแกนท์ เอกซ์คอนจิวแกนท์จึงได้ลักษณะทางพันธุกรรมมาเฉพาะส่วนของโครโมโซมที่แลกเปลี่ยนกันเรียกว่าเป็น เมโรไซโกต(merozygote) แต่ในโปรโตซัวนั้น เป็นการแลกเปลี่ยนชุดของโครโมโซมแล้วรวมกันเป็นจำนวนดิพลอยด์ การแลกเปลี่ยนส่วนของโครโมโซมเกิดขึ้นในช่วงการแบ่งนิวเคลียสของคู่คอนจิวแกนท์ก่อนที่จะมีการลดจำนวนโครโมโซมลงมาเป็นจำนวนแฮพลอยด์ ดังนั้นไซโกตที่ได้จากการสังยุค

ของโปรโตซัว จึงเป็นไซโกตที่มีจำนวนโครโมโซมครบชุด ได้ลักษณะทางพันธุกรรมทั้งหมดมาจากคู่ของคอนจูแกันท์เรียกไซโกตนี้ว่า โฮโลไซโกต(holozygote) ยังผลให้มีการปรับเปลี่ยนให้เหมาะสมกับการมีชีวิตรอดในสภาพแวดล้อมที่แตกต่างและเป็นการนำสู่วิวัฒนาการ อย่างไรก็ตาม การผสมพันธุ์แลกเปลี่ยนชุดโครโมโซมและมีการปฏิสนธิกันได้นั้น มิได้อธิบายความหมายของการมีเพศซึ่งโดยทั่วไปยังไม่พบว่ามีเกินกว่าสองเพศคือ เป็นไบโพลาริตี(bipolarity)ของกลุ่มที่เป็นแบบไอโซแกเมทีได้ แม้กระทั่งกลุ่มที่เป็นแบบแอนไอโซแกเมที และโอโอแกเมที แกมีทที่มีขนาดแตกต่างก็ยังมีโครโมโซมลักษณะโฮโมโลกัสการ ยืมคำว่าเพศผู้ หรือเพศเมียมาใช้ เป็นเรื่องน่าคิดว่า เบี่ยงเบนความหมายของคำนี้ที่ใช้สำหรับสัตว์ที่มีเพศที่แท้จริงจะเป็นการเหมาะสมหรือไม่

การสืบพันธุ์รูปแบบต่างๆในหัวข้อข้างต้นของบทนี้ ชี้ให้เห็นความแตกต่างที่สังเกตเห็นได้ว่า แกมีทแสดงลักษณะการมีเพศ แต่ในระดับแกม่อนที่ไม่ปรากฏชัด ขึ้นอยู่กับว่าจะ เป็นโมโนอัสซี หรือไดอัสซี

ในกรณีโมโนอัสซี แกม่อนที่อาจพัฒนามาสู่การสืบพันธุ์แบบออโทแกมีหรือแกม่อนโทแกมี ฟอรัมมิเฟรานบางชนิด เช่น *Rotalliella heterocaryotica* พบลักษณะการสืบพันธุ์ทั้งสองแบบควบคู่กัน อัลโลแกมีพบในกรณีที่แกม่อนที่ผสมพันธุ์กันนั้นเป็นหมัน (ถ้าแกมีทหรือแกมีทนิวคลีโอจากแกม่อนที่หนึ่งสามารถรวมได้กับจากแกม่อนที่อื่น ไม่ใช่รวมกันเอง) การมีลักษณะเปลี่ยนแปลงกลับไปกลับมาของการสืบพันธุ์เรียกว่า การหวนกลับ

ในกรณีไดอัสซี การมีเพศปรากฏในระดับแกมีท และมีย้อนกลับขึ้นมาถึงระดับแกม่อนท์ เช่น พวกคอกซิเดียนในฟิล์มเอพิคอมเพลกซา การหวนกลับจึงไม่ปรากฏ

ในกรณีของเมทิงไทป์ ตามหลักการแล้ว เซลล์ลูกหลานของโคลนที่ต่างเมทิงไทป์เท่านั้นจึงจะสามารถสังยุคกันได้ แต่จากตัวอย่างในข้อ 4.2.3 (3) ค. มีกรณีที่เซลล์จากโคลนของเมทิงไทป์เดียวกันสามารถสังยุคกันได้ จึงเข้าข่ายการหวนกลับ ปรากฏการณ์เหล่านี้มีผู้ศึกษากันอย่างต่อเนื่องและยากที่จะหาข้อสรุปที่ชัดเจนได้

#### 4.3 การสืบพันธุ์แบบสลับ

สิ่งมีชีวิตชนิดหนึ่งชนิดใด มีกระบวนการสืบพันธุ์ของวงชีวิตในแต่ละชั่วรุ่นต่างกัน มากกว่าสองกระบวนการขึ้นไป ถือว่ามีการสืบพันธุ์แบบสลับ

สิ่งมีชีวิตชั้นสูง เจริญโดยการแบ่งเซลล์ให้มีจำนวนเพิ่มขึ้น แต่การแบ่งเซลล์แต่ละเซลล์ของโปรโตซัวเป็นการสืบพันธุ์ ดังนั้น การสืบพันธุ์แบบสลับของโปรโตซัวจึงถือว่าเป็นแบบปฐมภูมิ การสร้างแกมีโทกัมพัทธ์เกี่ยวข้องกับกระบวนการสืบพันธุ์แบบพิเศษ ซึ่งส่วนใหญ่เกิดขึ้นในช่วงของการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ(แกมมอกอนี) สลับกับช่วงของการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ(เอแกมมอกอนี) ลักษณะเช่นนี้เป็นกรณีปกติ การสืบพันธุ์สลับระหว่างการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศที่ต่างรูปแบบกัน ถือเป็นกรณียกเว้น การสืบพันธุ์แบบสลับไม่จำเป็นต้องสลับระหว่างช่วงช่วงหนึ่งไม่อาศัยเพศช่วงรุ่นถัดไปอาศัยเพศต่อเนื่องกันตายตัว แต่อาจมีการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศต่อเนื่องกันหลายชั่วรุ่นโดยไม่มีข้อจำกัด จนสภาวะแวดล้อมเปลี่ยนแปลงทำให้มีชั่วรุ่นหนึ่งต้องมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ ก็ถือว่ามึลักษณะการสืบพันธุ์แบบสลับได้ รูปแบบนี้เรียกว่า **แฟคัลเททีฟ (facultative)** โดยทั่วไป สภาวะแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง เหนี่ยวนำให้เกิดการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศมักเกิดขึ้นโดยอัตโนมัติ เช่น กระบวนการสืบพันธุ์รูปแบบหนึ่งเหนี่ยวนำให้เกิดการสืบพันธุ์อีกรูปแบบที่ต่างออกไป ในพวกเอพิดอิมเพลกซาน การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ(ไซโซกอนี) ถูกกำหนดโดยธรรมชาติ คือ ขนาดของโฮสต์(เซลล์ เนื้อเยื่อ หรืออวัยวะ) หลังจากเข้าไปเป็นปรสิตอยู่ในโฮสต์และมีการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศในช่วงเวลาที่แน่นอนแล้ว จะมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศเป็นวงจรที่แน่นอนภายในโฮสต์แต่ละชนิด มีข้อยกเว้นบางกรณีที่จังหวะการสลับรูปแบบการสืบพันธุ์ถูกกำหนดโดยสภาพแวดล้อมภายใน เกิดขึ้นในช่วงการเจริญของเซลล์ ทำให้เซลล์ลูกที่ได้รับจำเป็นต้องมีรูปแบบการสืบพันธุ์ต่างไปจากรูปแบบเดิม รูปแบบนี้เรียกว่า **ออบลิเกทอรี(obligatory)**

นอกจากรูปแบบการสืบพันธุ์ที่สลับกันแล้ว จำนวนโครโมโซมที่ลดลงสัมพันธ์กับรูปแบบการสืบพันธุ์ในวงชีวิต ก็นำมาพิจารณาว่า เป็นลักษณะการสืบพันธุ์แบบสลับได้(รูป 4-25) ถ้าการเปลี่ยนแปลงรูปแบบการสืบพันธุ์ไม่สัมพันธ์กับการลดจำนวนโครโมโซม เช่น ทั้งสองรูปแบบการสืบพันธุ์เกิดขึ้นในช่วงเดียวกันของสภาวะนิวเคลียส(ดิพลอยด์หรือแฮพลอยด์) เรียกว่า **การสืบพันธุ์แบบสลับโฮโมเฟสิค(homophasic alternation of generation)** ถ้าชั่วรุ่นหนึ่งมีโครโมโซมเป็นดิพลอยด์ ชั่วรุ่นอื่นมีโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์ เรียกว่า **การสืบพันธุ์แบบสลับเฮเทโรเฟสิค(heterophasic alternation of generation)** โดยทั่วไปการสืบพันธุ์แบบสลับถูกจำแนกไว้ 3 แบบ คือ

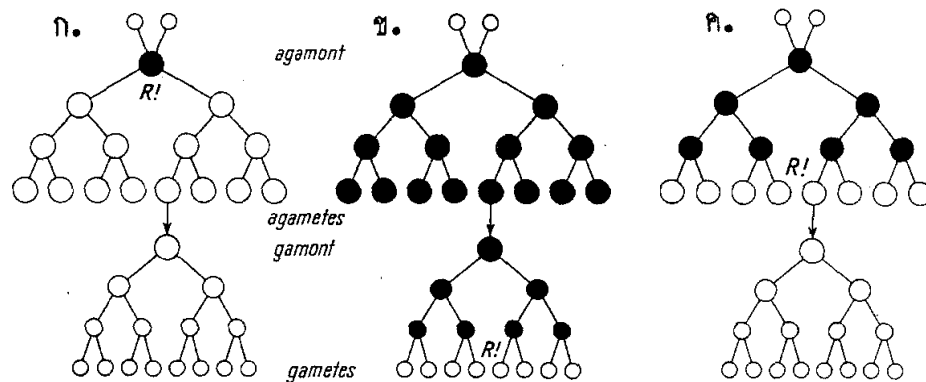


4.3.1 แสพลอ-โฮโมเฟสิก (รูป 4-25 ก.) เป็นการสืบพันธุ์แบบสลับที่มีเพียงไซโกตเท่านั้นเป็นดิพลอยด์ ช่วงอื่นของรูปแบบการสืบพันธุ์ทั้งหมดเป็นแฮพลอยด์ พบในพวกไฟโทโมนาดินา(ดูอนุกรมหน้า 86) และเอพิคอมเพลกซา

การสืบพันธุ์แบบสลับในเอพิคอมเพลกซาถูกกำหนดโดยสภาพการเป็นปรสิต ช่วงการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ(สปอโรโกนี) มีการแบ่งนิวเคลียสแบบมัลติเฟลิกชัน แล้วเจริญต่อไปเป็นสปอโรซอຍท์ ซึ่งพร้อมที่จะเข้าสู่โฮสต์ชนิดอื่น หลายชนิดในอันดับ Eimeriida และ Haemosporida มีการแบ่งนิวเคลียสแบบมัลติเฟลิกชันที่เรียกว่า ไซโซโกนี ดังนั้น ชนิดหนึ่งจึงมีรูปแบบการสืบพันธุ์ในวงชีวิตได้ถึง 3 รูปแบบ คือ สปอโรโกนี ไซโซโกนี และแกมมอกอนี การเปลี่ยนจากไซโซโกนีอยู่ในลักษณะแฟคัลเททีฟ แต่การเปลี่ยนจากแกมมอกอนีมาเป็นสปอโรโกนีอยู่ในลักษณะออบลิเกทอรี

4.3.2 ดิพลอ-โฮโมเฟสิก (รูป 4-25 ข.) เป็นการสืบพันธุ์แบบสลับที่มีเพียงแกมีทเท่านั้นเป็นแฮพลอยด์ ช่วงอื่นของรูปแบบการสืบพันธุ์ทั้งหมดเป็นดิพลอยด์ และยังเข้าข่ายลักษณะการสืบพันธุ์แบบสลับแฟคัลเททีฟ พบในพวกเฮลิโอฟริส (*Actinophrys*, *Actinosphaerium*) และในพวกซิลิเอท ช่วงที่มีการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศมีการแบ่งนิวเคลียสแบบไบเนรีฟิชชัน

รูป 4-25 แผนภาพรูปแบบการสืบพันธุ์แบบสลับ ก. haplo-homophasic ข. diplo-homophasic ค. heterophasic R!-ช่วงที่มีการแบ่งนิวเคลียสแบบไมโอซิส, วงกลมโปร่งแทนแฮพลอยด์เซลล์, วงกลมทึบ(ดำ)แทนดิพลอยด์เซลล์ (จาก Grell, 1973)



4.3.3 เฮเทโรเฟสิก (รูป 4-25 ค.) เป็นการสืบพันธุ์แบบสลับที่เอแกมมอนท์เป็นดิพลอยด์ และแกมมอนท์เป็นแฮพลอยด์ ถือเป็นการสืบพันธุ์แบบสลับที่เป็นลักษณะมาตรฐานของสิ่งมีชีวิตในอาณาจักรพืช แกมีโทไฟท์มีจำนวนโครโมโซมเป็นแฮพลอยด์และอยู่ในช่วงการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ สปอโรไฟท์มีจำนวนโครโมโซมเป็นดิพลอยด์อยู่ในช่วงการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ การสืบพันธุ์แบบสลับประเภทนี้พบในโปรโตซัวเพียงไฟลัมแกนีวอลเวทิกิวลอลชา และเข้าข่ายลักษณะออบลิเทอริ การแบ่งนิวเคลียสทั้งในเอแกมมอกอนีและแกมมอกอนีเป็นแบบมัลติเฟลฟิชชัน

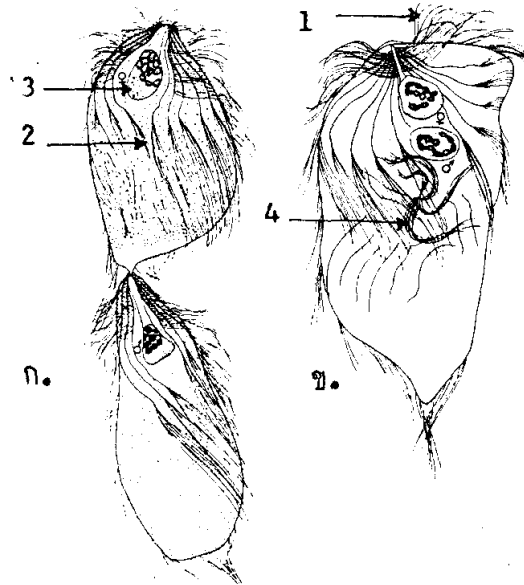
โดยทั่วไปการสืบพันธุ์แบบสลับยึดหลักที่ว่า ต้องมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศอย่างน้อยที่สุดช่วงหนึ่งของวงจรชีวิต จึงอาจเป็นไปได้ว่า การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศมีได้มากกว่าหนึ่งรูปแบบ เช่นกรณีของ *Tachyblaston ephelotensis* (รูป 4-12 ข.) มีการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ 2 รูปแบบ คือช่วงที่ดำรงชีพแบบปรสิต และช่วงที่ดำรงชีพแบบอิสระ(แตกไหลอไฟรอา) กรณีนี้เป็นที่น่าสนใจเพราะให้แง่คิดว่า การสืบพันธุ์แบบสลับเกิดขึ้นได้อย่างไร ถ้าพิจารณาให้ช่วงที่ดำรงชีพแบบอิสระเป็นจุดเริ่มต้น ช่วงที่ดำรงชีพแบบปรสิตเกิดขึ้นเนื่องจากสวอร์เมอร์เข้าไปอาศัยอยู่ในเซลล์และมีการแบ่งเซลล์เพิ่มขึ้น จึงต้องดำรงชีพแบบปรสิตที่อาหารเป็นปัจจัยจำกัด เมื่อหลุดออกมาดำรงชีพแบบอิสระไม่มีอาหารเป็นปัจจัยจำกัด การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศจึงใช้วิธีแตกหน่อ(บัคคิง)อย่างต่อเนื่องได้ เป็นที่น่าสนใจที่ว่าการสืบพันธุ์แบบสลับของพวกเมตาซัวต่างออกไป โดยทั่วไปเกิดขึ้นเนื่องมาจาก การเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่าง(**metamorphosis**) เช่นกรณีของสัตว์พวกแมงกะพรุน และพยาธิใบไม้

กิจกรรม 4.1

จง label หมายเลข (1,2,.....) ในภาพ ก. และ ข. ทำนทราบหรือไม่ว่าเซลล์บนและเซลล์ล่างในภาพ ก. คืออะไร มีบทบาทเป็นอย่างไร จึงได้ภาพผลลัพธ์ออกมาเป็นเซลล์เดียวในภาพ ข. โปรโตซัวในภาพควรอยู่ในฟิล์มใด

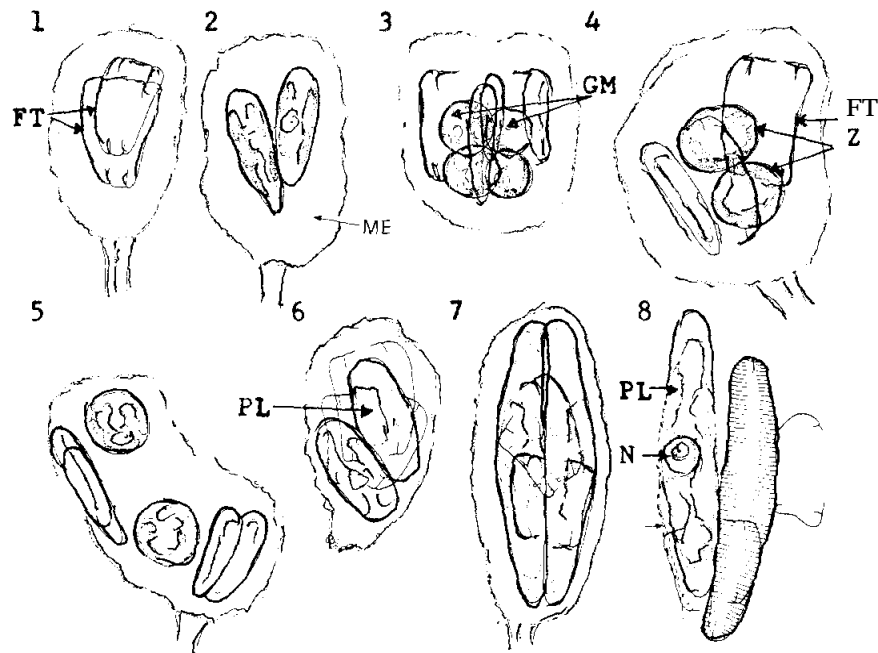
ก.

ข.



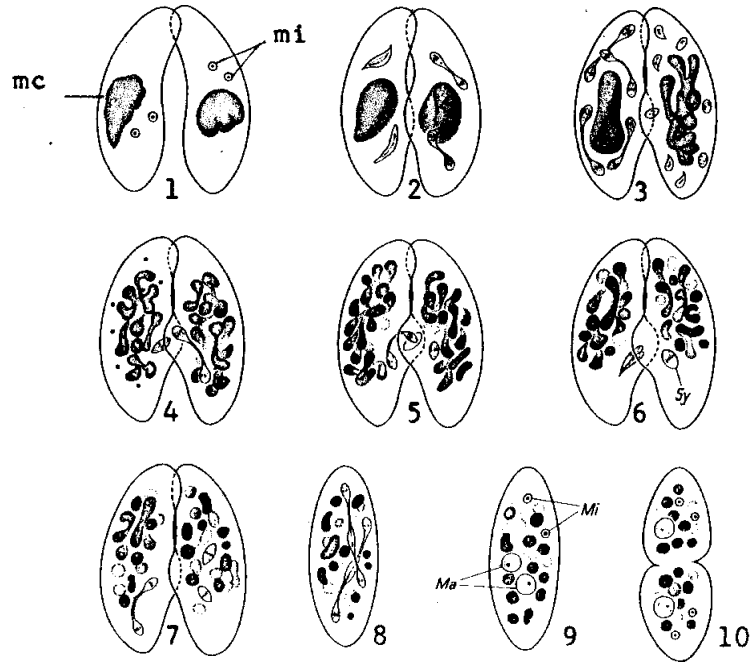
กิจกรรม 4.2

จง label อักษรย่อ (GM, ME, ..... )ในภาพ พร้อมทั้งให้ชื่อขั้นตอน (1,2,3,.....) ว่าอยู่ในขั้นตอนใดของการสืบพันธุ์รูปแบบใด และของโปรโตซัวในฟิล์มใด



### กิจกรรม 4.3

จง label อักษรย่อ (ma, mc, mi) ในภาพ พร้อมทั้งให้ชื่อขั้นตอน (1,2,3,.....) การสืบพันธุ์ว่าเป็นแบบใด และของโปรโตซัวในฟิล์มใด



## สรุป

การสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ ถือเป็นรูปแบบการสืบพันธุ์ทั่วไปของโปรโตซัวใน  
ทุกไฟลัม ด้วยวิธีไบแนรีฟิชชัน มัลติเฟลฟิชชัน หรือแตกหน่อแล้วแต่กรณี การสืบพันธุ์  
แบบอาศัยเพศ พบเพียงโปรโตซัวบางกลุ่มในบางไฟลัม โดยทั่วไปสืบเนื่องมาจากข้อ  
จำกัดของสภาพแวดล้อม น้อยกรณีที่จะยืนยันได้ว่าเนื่องมาจากการควบคุมภายในเซลล์  
(ฮอร์โมน) หรือควบคุมโดยยีน เมื่อมีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ การสร้างแกมีโทกัมเป็น  
แบบไอโซแกมีท กลุ่มที่สร้างแอนไอโซแกมีทมักเป็นพวกที่ดำรงชีพเกาะติดอยู่กับที่ บาง  
ชนิดไม่สร้างแกมีโทกัมออกมาผสมกันภายนอกแต่จะผสมพันธุ์กันโดยแกมมอนท์แล้วสร้างแก  
มีโทนิวคลีไอส์ขึ้นภายในแกมมอนท์เพื่อให้มีโอกาสได้ปฏิสนธิกับแกมีโทนิวคลีไอส์มาจากคู่  
เซลล์ที่มาผสมพันธุ์ เป็นการรับลักษณะที่ดีเพื่อความสามารถดำรงชีพอยู่รอดในสภาพ  
แวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงได้ โดยมีขั้นตอนรายละเอียดของการปฏิสนธิหลากหลายตามแต่  
ชนิดแต่ละสกุล การสืบพันธุ์แบบสลับของชนิดเดียวกัน โดยทั่วไป สลับระหว่างช่วงไม่  
อาศัยเพศที่มีอาหารอุดมสมบูรณ์โดยไม่มีขีดจำกัดว่าจะสืบพันธุ์เช่นนี้กี่ชั่วรุ่น เมื่อสภาพ  
แวดล้อมเปลี่ยนแปลง ซึ่งจะเป็นกลไกหลักที่ทำให้สลับการสืบพันธุ์มาเป็นแบบอาศัยเพศ  
น้อยชนิดที่มีการสืบพันธุ์สลับเพียงชั่วรุ่นเดียวระหว่างการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศและ  
อาศัยเพศ

### แบบฝึกหัดบทที่ 4

#### I. จงตอบคำถามต่อไปนี้

1. จงบรรยายรูปแบบการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศว่ามีอะไรบ้าง พร้อมทั้งชักตัวอย่างว่า  
พบในสกุล หรือชั้นใดของโปรโตซัว
2. การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ 3 แบบหลัก มีข้อแตกต่างกันอย่างไร
3. การสืบพันธุ์แบบสลับทั้ง 3 ประเภท ใช้เกณฑ์ใดมาจำแนก และมีกลไกใดมาควบคุม  
เหนี่ยวนำ

#### II. จงเติมศัพท์เทคนิคลงในช่องว่างเพื่อให้ได้ข้อความสมบูรณ์

4. .... ถือเป็นรูปแบบง่ายที่สุดของการสืบพันธุ์แบบไม่อาศัยเพศ อาจโดย  
วิธีคอดกลางในกรณีที่เซลล์มีลักษณะทรงกลมหรือกลมแบน ถ้าเซลล์ทรงกระบอกหรือ  
ยาวรี จะแบ่งทางแนว ..... กับความยาวของเซลล์ ยกเว้นในกลุ่มที่มีเปลือก

- หุ้ม จะแบ่งตามแนว ..... ตามรอยต่อของแผ่นเปลือกหุ้มเซลล์ เช่น ในไฟ  
 ลัม ..... มีเพียงพวก ..... ของซิลิเอทเท่านั้น ที่แบ่งตามแนว  
 ..... กับความยาวของเซลล์
5. .... พบในไรโซพอดาที่ดำรงชีพแบบปรสิต และในไฟลัม .....  
 ที่ทุกชนิดดำรงชีพแบบปรสิต นอกจากนี้ยังพบในบางชนิดของพวก actinopodan,  
 granuloreticulosan (.....) เมื่อโปรโตซัวเหล่านั้นมีการดำรงชีพสืบพันธุ์  
 แบบ ..... of generation การแบ่งให้ได้หลายนิวคลีโอหรือหลายเซลล์ อาจเป็น  
 แบบ ..... ได้เซลล์ลูกที่เรียกว่า ..... ออกมาพร้อมกันจำนวนมาก  
 ในกรณีที่เป็นแบบ ..... ได้เซลล์ลูกที่ทยอยต่อเนื่องออกมาเรียกว่า .....
6. เซลล์สืบพันธุ์ของโปรโตซัวส่วนใหญ่ที่มีการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ มักมีขนาด และ  
 ลักษณะเหมือนกัน ไม่สามารถแยกได้ว่า เซลล์ใดทำหน้าที่เพศใด ยิ่งไปกว่านั้นยัง  
 เหมือนกับเซลล์ปกติที่ดำรงชีพหากินอิสระที่เรียกว่า ..... cell ด้วย โปรโตซัว  
 ที่มีเซลล์สืบพันธุ์ลักษณะไม่ต่างกันนี้ เรียกว่า ..... ในกรณีที่บางชนิดสร้าง  
 เซลล์สืบพันธุ์ขนาดต่างกัน เรียกว่า ..... เซลล์สืบพันธุ์ขนาดใหญ่เรียกว่า  
 ..... โดยปกติทำหน้าที่เทียบได้กับ ..... หรือ ova ของสัตว์  
 พวกเมตาซัว ในทำนองเดียวกัน เซลล์เล็กก็ทำหน้าที่ male gamete หรือ .....
7. .... ถือเป็นลักษณะพิเศษของการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศแบบ .....  
 ที่ไม่มีการสร้างแกมีท พบในพวกซิลิเอทเท่านั้น(ที่พบในแบคทีเรียมีลักษณะต่างออก  
 ไป) โดยทั่วไปมีขั้นตอนหลักเริ่มจากการจับคู่กันของ ..... ที่ต่าง .....  
 type กัน หลังจากไมโครนิวคลีโอแบ่งแบบไมโอซิสแล้ว แต่ละเซลล์มี 2 gamete  
 nuclei อันหนึ่งเคลื่อนที่ได้เรียกว่า ..... nucleus ซึ่งจะเคลื่อนเข้าไปปฏิ  
 สนธิกับอันที่เคลื่อนที่ไม่ได้ที่เรียกว่า ..... nucleus ของคู่สังยุค ผลลัพธ์คือ  
 zygote nucleus หนึ่งอันในแต่ละเซลล์ของคู่สังยุค หลังจากนั้นเซลล์จะแยกออกจาก  
 กัน เรียกแต่ละเซลล์ว่า ..... ซึ่งจะเจริญเป็นเซลล์หากินปกติต่อไป