

ตอนที่ 3

สรีรวิทยา วิวัฒนาการ และนิเวศวิทยา

การเคลื่อนที่ การกินอาหาร และพฤติกรรม เป็นกระบวนการที่สืบเนื่องมาจากกลไกทางสรีรวิทยาที่ช่วยเสริมกลไกอื่น เพื่อให้โปรโตซัวสามารถมีชีวิตรอดอยู่ในสภาพแวดล้อมที่แตกต่าง ยังผลให้มีวิวัฒนาการสู่ความหลากหลายของชนิดสืบทอดจากยุคแรกเริ่มของสิ่งมีชีวิตมาจนถึงยุคปัจจุบัน จึงสามารถพบโปรโตซัวได้ในแทบทุกระบบนิเวศรวมทั้งสามารถดำรงชีพแบบพึ่งพาหรือปรสิตได้ด้วย

บทที่ 6

การเคลื่อนที่และการกินอาหาร

เค้าโครงเรื่อง

6.1 การเคลื่อนที่

6.1.1 การเคลื่อนที่โดยใช้โครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่

- (1) ชูโดพอเดีย
- (2) แอกทีโนพอเดีย
- (3) แฟลเจลลา
- (4) ซีเลีย

6.1.2 การเคลื่อนที่โดยไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่

6.1.3 การเปลี่ยนรูปร่าง

6.1.4 กลไกการเคลื่อนที่

- (1) กลไกการเคลื่อนที่ที่สัมพันธ์กับแอนโดไซทอกซิส
- (2) กลไกการเคลื่อนที่ของไมโครทิวบูล

6.2 การกินอาหาร

6.2.1 สภาวะซึมผ่านได้

6.2.2 เอนโดไซทอกซิส

- (1) ไพนอไซทอกซิส
- (2) ฟากอไซทอกซิส

สาระสำคัญ

1. ชูโดพอเดีย เป็นโครงสร้างที่ใช้สำหรับการเคลื่อนที่ของพวกไรโซพอด แอกทีโนพอเดียเป็นโครงสร้างที่ใช้สำหรับการเคลื่อนที่ของพวกแอกทีโนพอด แฟลเจลลาเป็นโครงสร้างที่ใช้สำหรับการเคลื่อนที่ของพวกชูโอแมสทีจينا ยูกลีนิด ไดโนแมสทีกอท รวมถึงไฟโทแฟลเจลเลทอื่น และระยะชูโอสปอร์ของพวกสาหร่ายด้วย สำหรับซีเลีย นั้นเป็นโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ซึ่งถือเป็นเอกลักษณ์ของพวกซีลิเอท พวกที่ไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ เช่น พวกเอพิคอมเพลกซาน บางระยะของวงชีวิต

สามารถเคลื่อนที่ได้โดยใช้ไมโครทิวบูลภายในเซลล์ เป็นเครื่องช่วยเช่นเดียวกับ การเปลี่ยนแปลงรูปร่างของพวกยูกลีนา

2. กลไกของการเคลื่อนที่ในกรณีของซูโดพอดีเย สืบเนื่องมาจากพลังงานภายในเซลล์ที่ สัมพันธ์กับความเป็นไดนามิกส์ของเยื่อหุ้มเซลล์ ในกรณีของ แอคโนพอดีเย แพลเจลลา และซีเลีย พลังงานทำให้เกิดการสั่นไหวของไมโครทิวบูล จึงทำให้มีการ โบกพัดของโครงสร้างดังกล่าว การเปลี่ยนแปลงรูปร่างสืบเนื่องจากพลังงานกระตุ้น การก่อกอตัวของเอนไซม์ทำให้มีการหดตัวของเส้นใยที่ค้ำจุนโครงสร้างจึงทำให้เซลล์ เปลี่ยนรูปร่างได้
3. อาหารที่มีโมเลกุลขนาดเล็กสามารถเข้าสู่โปรโตซัวได้โดยการซึมผ่าน โดยทั่วไป อาหารที่เป็นของเหลวมักถูกกินโดยวิธีฟาโกไซโทซิส ส่วนอาหารที่เป็นของแข็งมัก ถูกกินโดยวิธีฟากอไซโทซิส

จุดประสงค์ของการเรียนรู้

เมื่อศึกษาจบบทนี้แล้ว นักศึกษาสามารถบอกได้ว่า

1. โครงสร้างหลักสำหรับการเคลื่อนที่ประกอบด้วย ซูโดพอดีเย แอคโนพอดีเย แพลเจลลา และซีเลีย พบในโปรโตซัวกลุ่มใด รูปแบบของการเคลื่อนที่เป็นแบบใดบ้าง ในทำนองเดียวกัน โปรโตซัวที่ไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่สามารถเคลื่อนที่ได้ หรือไม่ ด้วยกลไกเป็นอย่างไร การเปลี่ยนรูปร่างสัมพันธ์กับโครงสร้างสำหรับการ เคลื่อนที่หรือไม่และอย่างไร
2. กลไกของการเคลื่อนที่เนื่องจากพลังงานในเซลล์มีบทบาททำให้โครงสร้างสำหรับการ เคลื่อนที่ หรือค้ำจุนโครงสร้างของเซลล์ทำงานได้อย่างไร
3. โปรโตซัวมีรูปแบบการกินอาหารหลักสองประเภทคือ สภาวะซึมผ่านได้ และ เอนโดไซโทซิส พบรูปแบบเหล่านี้ในกลุ่มใด และมีกลไกเป็นอย่างไร
4. นักศึกษาสามารถตอบคำถามในแบบฝึกหัดท้ายบทได้เกินกว่าร้อยละ 80 ในเวลา หนึ่งสัปดาห์

ความสามารถเคลื่อนที่ได้ (motility) ถือเป็นพฤติกรรมแบบหนึ่งของสิ่งมีชีวิตที่ดำรง ชีพแบบสัตว์ เพื่อการกินอาหาร หากผู้ผสมพันธุ์ ย้ายถิ่นที่อยู่อาศัย ไล่ล่าเหยื่อ หรือหลบ หลีกศัตรู โปรโตซัวเคยได้รับการจัดหมวดหมู่ไว้ว่าดำรงชีพแบบสัตว์เนื่องจากส่วนใหญ่มี

โครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ แม้ในกลุ่มที่ไม่มีโครงสร้างนี้ ก็ยังสามารถเคลื่อนที่ หรือเปลี่ยนรูปร่างได้ ความสามารถเคลื่อนที่ได้ของโปรโตซัวโดยทั่วไปเป็นคุณสมบัติทางสรีรวิทยาอย่างหนึ่งของไซโทพลาซึมที่ทำให้เกิด การไหลของไซโทพลาซึม(**cytoplasmic streaming**)ภายในเซลล์ ศึกษาได้ง่ายโดยใช้กล้องถ่ายภาพนิ่งที่ตั้งช่วงเวลาการถ่ายภาพต่อเนื่อง(**time-lapse cinematography**) หรือใช้เทคนิคทางกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน การไหลของไซโทพลาซึมมีทิศทางที่เฉพาะ และอาจสัมพันธ์กับเวลาที่เฉพาะของการสืบพันธุ์ด้วย ความสามารถเคลื่อนที่จะสังเกตได้ด้วยตาเปล่าได้ง่ายถ้ามี การเคลื่อนที่ (**locomotion**) หรือมี การเปลี่ยนรูปร่าง(**change of the shape**)ของเซลล์

6.1 การเคลื่อนที่

การเคลื่อนที่ ถือเป็นคุณสมบัติที่สำคัญอย่างหนึ่งของโปรโตซัว แม้ในพวกเอพicomplexans ที่ไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ก็ยังมีช่วงหนึ่งในวงจรชีวิตที่สามารถเคลื่อนที่ได้ โดยทั่วไป โปรโตซัวมีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่โดยอาจสร้างขึ้นชั่วคราว เช่น ชูโดพอดเดียว หรือมีอยู่อย่างถาวร เช่น แอกโซพอดเดียว แฟลเจลลลา และซีเลีย มีข้อยกเว้นบางกรณีที่มีการเคลื่อนที่แบบร่อนถลา(**gliding**) โดยไม่ต้องใช้โครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่

6.1.1 การเคลื่อนที่โดยใช้โครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่

(1) ชูโดพอดเดียว หมายถึงโครงสร้างที่ยื่นออกไปจากเซลล์โดยยื่นออกไปจากส่วนใดส่วนหนึ่ง หรือมีจุดเฉพาะ แล้วสามารถกลับคืนสู่สภาพเดิมได้โดยไม่จำกัดเวลา ถือเป็นลักษณะเด่นประจำไฟลัมโรซิพอดา อาจพบชูโดพอดเดียวในกลุ่มที่เรียกว่าไฟโท แฟลเจลเลท สกุล *Cercomonas* และ *Chromulina* (Phylum Chrysophyta)

ชูโดพอดเดียวมีลักษณะต่างกันชัด 2 แบบ คือ แบบที่เรียกว่า **lobopodia** ส่วนที่ยื่นรูปทรงกระบอกอ้วน อีกแบบหนึ่งเรียกว่า **filopodia** ส่วนที่ยื่นรูปหลอดยาว* อาจมีการแตกแขนงคล้ายเส้นด้าย ลักษณะดังกล่าวใช้เป็นหลัก

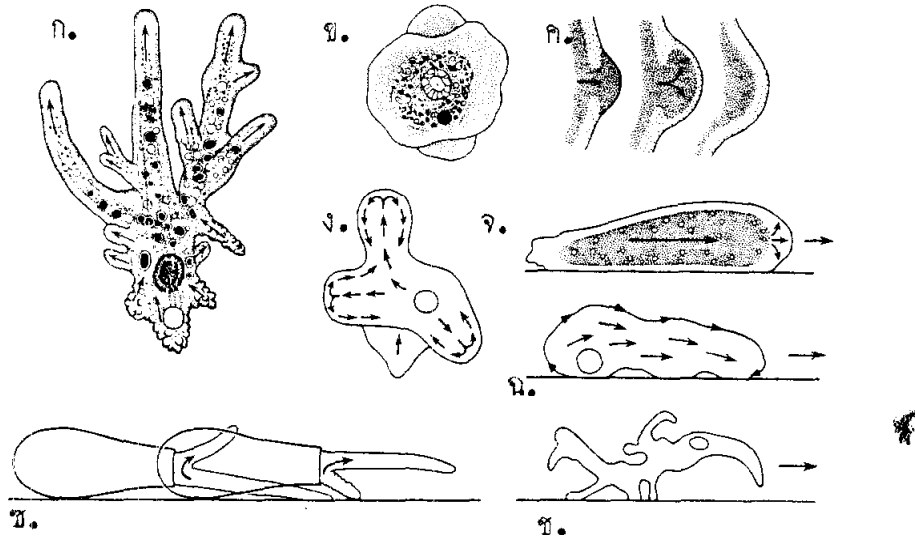
* ส่วนที่ยื่นเป็นรูปหลอดยาว ภายในเสริมด้วยแกนไมโครทิวบูลที่จัดเรียงกันเป็นมัดอย่างมีระเบียบ เรียกว่า แอกโซพอดเดียว เนื่องจากมีโครงสร้างต่างจากชูโดพอดเดียวทั่วไปที่ภายในไม่มีแกนเป็นไมโครทิวบูล จึงเป็นเหตุผลหนึ่งที่แยกกลุ่มของเฮลิโอซัวออกจากโรซิพอดาที่อยู่ในไฟลัมแอกทิโนพอดา

สำหรับการจัดหมวดหมู่โปรโตซัวในไฟลัมไรโซพอดาออกเป็นสองชั้นคือ Class Lobosea และ Class Filosea ลอพอเดียถือเป็นลักษณะสำคัญของพวกอะมีบา ซึ่งมีตั้งแต่หนึ่งอันขึ้นไปเรียกว่า **ไลแมกซ์ไทป์(limax type)** เช่น *Naegleria gruberi* ไปจนถึงหลายอันซึ่งเป็นลักษณะเด่นของ *Amoeba proteus* ซูโดพอดเดียมีทิศทางเคลื่อนที่ที่แน่นอน บางชนิดมีส่วนยื่นในทิศทางตรงกันข้าม จึงทำหน้าที่คล้ายหางเรียกส่วนนี้ว่า **ยูรอยด์(uroid)** เช่น สกุล *Trichamoeba*

ซูโดพอดเดียมีรูปร่างลักษณะต่างกันในระยะเยียด เช่น *Amoeba proteus* มีรูปทรงคล้ายหลอดแตกแขนงเรียกว่า **ทิวบิวลาร์ซูโดพอดเดีย(tubular pseudopodia)**(รูป 6.1 ก.) *Entamoeba histolytica* ลักษณะของซูโดพอดเดียเป็น**พูอ้วนสั้น(lobose)**(รูป 6.1 ข.) ไม่ว่าจะมียูรอยด์ก็ตาม การสร้างซูโดพอดเดียสัมพันธ์กับการไหลของเอนโดพลาซึมที่เรียกว่า **แอกเซียลสตรีม(axial stream)** ซึ่งจะไหลเข้าไปในส่วนของเอกโทพลาซึม ดันเยื่อหุ้มเซลล์ให้ยื่นออกไปเป็น **เอกโท-เอนโดพลาสมิคโพรเซส(ecto-endoplasmic process)** ซึ่งก็คือซูโดพอดเดียนั่นเอง(รูป 6-1 ค.) กลไกที่ทำให้เกิดการไหลเช่นนี้ได้จะกล่าวถึงในข้อ 6.1.4 บางครั้งการไหลมีทิศทางคล้ายการพุ่งของน้ำพุ(รูป 6-1 ง.) ส่งผลให้มีการเคลื่อนที่ได้หลายรูปแบบ อาจเป็นแบบ**คืบคลาน(creeping)**(รูป 6-1 จ.) แบบ**เขยิบ(rolling)**(รูป 6-1 ฉ.) แบบเดินตีลังกา(รูป 6-1 ช.) หรือแบบเดินคล้ายตัวหนอนอิน์เวิร์ม(รูป 6-1 ซ.) เช่นในสกุล *Diffugia*

(2) แอกโซพอดเดีย เป็นโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ของโปรโตซัวในไฟลัมแอกทิโนพอดา ลักษณะเป็นหลอดผอมยาวปลายเรียว ส่วนโคนเริ่มมาจากเอนโดพลาซึมภายในเซนทรัลแคปซูล ยื่นยาวโผล่พ้นเซลล์ออกมาจึงทำให้มีลักษณะคล้ายรัศมีของดวงอาทิตย์ จึงเป็นที่มาของชื่อเฮลิโอซัว ภายในแอกโซพอดเดียมีมัดซิงเกิลไมโครทิวบูลทำหน้าที่เป็นแกนค้ำจุน เรียกว่า แอกโซนิม จุดเริ่มต้นของแอกโซนิมต่างกันในแต่ละสกุล *Actinosphaerium* เริ่มต้นจากส่วนในของไซโทพลาซึม *Actinophrys* เริ่มต้นจากบริเวณนิวเคลียส ส่วน *Acanthocystis* เริ่มต้นจากบริเวณเซนทรัลแกรนูล สกุล *Echinospaerium* มีจุดเริ่มต้นพิเศษกว่ากลุ่มอื่น คือ เริ่มต้นจากบริเวณ **นิวคลีโอฟิลัม(nucleofilum)** ซึ่งเป็นส่วนเยื่อหุ้มนิวเคลียสที่เว้าลึกลงไปใ้ในเนื้อนิวเคลียส เมื่อศึกษารายละเอียดของแอกโซนิมด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพบว่า ประกอบด้วยแผ่นซิงเกิลไมโครทิวบูลเรียงสองแถวชิดกันม้วนเป็นวงกลมเหมือนม้วนแผ่นกระดาษ(รูป 2-11) โดยส่วน

รูป 6- 1 แผนภาพรูปแบบขูดพืดและรูปแบบการเคลื่อนที่ ก. ทิวบิวลาร์ขูดพืด, ข. ลอบบอส, ค. แอ็กเซียลสตรีม, ง. fountain stream, จ. creeping motion, ฉ. rolling motion, ช. walking motion, “ll. inchworm motion (จาก Grell, 1973)



โคนมีจำนวนมากถึง 500 เส้น แล้วค่อย ๆ ลดลงจนส่วนปลายเหลือเพียงไม่กี่เส้น แอ็กโซพอดเทียมนอกจากจะใช้สำหรับการเคลื่อนที่แล้ว ยังมีส่วนช่วยหยิบจับอาหารที่ลอยผ่านมา เพื่อให้แอ็กทิโนพอดหาอาหารกินได้ง่ายขึ้น ในพวกแกรนิวโลเรทิคิวโลซาน ซึ่งมีเปลือกแข็งหนาหุ้มเซลล์จึงทำให้จำกัดการเคลื่อนไหวของแอ็กโซพอดเทียม แต่ก็มีการวิวัฒนาการโดยมีการแตกแขนงออกมาติดกันเป็นร่างแห ทำให้อาหารที่ลอยผ่านมาถูกดักกรองไว้สำหรับถูกจับกินได้ง่ายขึ้น

(3) แฟลเจลลา เป็นโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ที่มีอยู่อย่างถาวรในโปรโตซัวและโปรติสต์พวกสาหร่าย ถือเป็นโครงสร้างหนึ่งของโครงสร้างประเภทไมโททิก แอปพาราตัสมีธรรมชาติเป็นกลุ่มของไมโครทิวบูลและโครงสร้างอื่นที่สัมพันธ์กันดังกล่าวแล้วในข้อ 2.2.3 การมีโครงสร้างพื้นฐานเป็นไมโครทิวบูลเช่นเดียวกับโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ในหางสเปิร์มาโทซัวของสัตว์เมตาซัว บ่งชี้ไม่เพียงความสัมพันธ์ของสายวิวัฒนาการเท่านั้น แม้แต่รูปแบบการทำงานก็คล้ายคลึงกันด้วย ปัจจุบันโครงสร้างทั้งสองประเภทนี้รวมเรียกว่า อันคิลิพอดเทียม(ดูบทหน้า) สำหรับอันคิลิพอดเทียมของพวกทริพาโนโซมนั้น ถือเป็นแฟลเจลลาแบบหนึ่งที่มีลักษณะเป็นแผ่นเรียบยื่นยึดติดอยู่กับตัว

เซลล์ด้วยเยื่อหุ้มเซลล์ แฟลเจลลามีต้นกำเนิดมาจากโคเนโทโซม อาจมีจำนวนตั้งแต่หนึ่งเส้น ไปจนถึงหลายเส้นที่มีความยาวต่างกันกระจายอยู่ทั่วเซลล์ โดยมีการจัดเรียงอย่างมีระเบียบ หรือเป็นกระจุกอยู่ด้านใดด้านหนึ่ง(ส่วนใหญ่อยู่ด้านหน้า)ของเซลล์ซึ่งจะมีผลต่อการทำให้มีรูปแบบการเคลื่อนที่ต่างกันตามชนิดหรือสกุลของโปรโตซัวที่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่แต่ละประเภท นอกจากนี้แฟลเจลลายังมีการแตกแขนงคล้ายแผ่นของขนนก เช่น ในสกุล *Ochromonas* (Phylum Chrysophyta) เรียกแขนงเหล่านี้ว่า แฮร์เลท(hairlet) หรือ แมสติกอนิเม(mastigoneme) ส่วนใหญ่แฟลเจลลางอกออกมาจากโคเนโทโซมซึ่งอยู่ใต้เพลลิกูลที่เว้าลงไปไซโทพลาซึมทางด้านหน้าของเซลล์ที่เรียกว่า แฟลเจลลาแซก* (flagellar sac) ในพวกพอลิมัสติกอท(ชั้น พาราเบซาลเลีย) ซึ่งมีแฟลเจลลาจำนวนมาก โคเนโทโซมเชื่อมต่อกันเป็นโครงสร้างพิเศษ สร้างแฟลเจลลาออกมาเป็นแถบเรียกว่า แฟลเจลลาแบนด์(flagellar band)ยาวลู่โค้งมาจากส่วนหน้า ส่วนหลังของเซลล์ในลักษณะเกลียว ลักษณะของแฟลเจลลาใช้เป็นเกณฑ์หนึ่งสำหรับการจำแนกชนิดได้ โดยทั่วไปโครงสร้างหลักของแฟลเจลลาไม่มีความแตกต่างจากซีเลีย สิ่งที่จะต่างกันคือโครงสร้างที่มาสัมพันธ์กับโครงสร้างหลัก ด้วยเหตุนี้จึงมีการบัญญัติคำอันดูลิพอดีมขึ้นมาใช้เรียกโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ในกลุ่มพวกโปรติสท์ การที่จะทราบว่าโครงสร้างใดเป็นแฟลเจลลาหรือซีเลียนั้น สามารถสังเกตได้จากความยาวและจำนวน ถ้าเป็นแฟลเจลลา ส่วนใหญ่มีความยาวและจำนวนน้อย มีอยู่ที่ส่วนใดส่วนหนึ่งของเซลล์ และถือเป็นโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ในโปรโตซัวไฟลัมซูโอแมสทิจินา และไฟโทแฟลเจลเลทไฟลัมอื่น ส่วนซีเลียนั้นขนาดสั้นมีจำนวนมาก และมักมีอยู่รอบทั่วเซลล์ ถือเป็นโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่เฉพาะในโปรโตซัวไฟลัมซิลิโอฟอร่าเท่านั้น อาจอนุโลมเรียกโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ที่มีอยู่ชั่วคราวในเซลล์สืบพันธุ์ของโปรติสท์และสัตว์พวกเมตาซัวได้ เนื่องจากมีลักษณะคล้ายซีเลีย

แฟลเจลลามีรูปแบบการเคลื่อนที่ต่างกัน แม้ภายในชนิดเดียวกันเองก็ยังไม่มียูนิฟอร์มที่ถือเป็นมาตรฐานร่วม มักมีการปรับเปลี่ยนได้หลายแบบ บ่อยครั้งที่การเคลื่อนไหวไม่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ การพัดโบกของแฟลเจลลานำไปสู่การเคลื่อนที่ เช่น การ

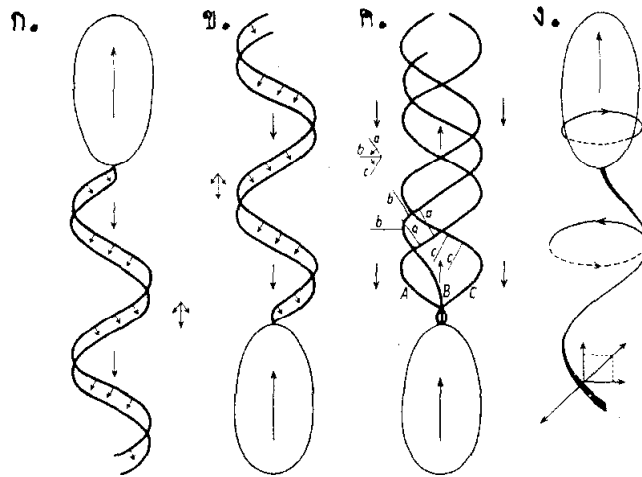
* ดูรูปกิจกรรม 2.1 หมายเลข 1 เปรียบเทียบกับ parasomal sac ที่โคนของซีเลีย รูป 1-22 และอ่านคำอธิบายในหน้า 43

ว่ายน้ำทำได้รวดเร็วมาก จนยากจะสังเกตเห็นด้วยตาเปล่า จำเป็นต้องอาศัยเทคนิคการถ่ายภาพยนต์ด้วยความเร็วสูง หรือใช้เครื่องสโทรโบสโคปช่วย ข้อมูลที่ได้รับทำให้ทราบว่า การเคลื่อนไหวกว้างของแฟลเจลลาส่วนใหญ่เป็นแบบโบกพัด อาจอยู่ในระนาบเดียวกัน (uniplanar) หรือเป็นแบบเกลียว (helicoidal) แรงดันของน้ำที่ผลักดันเซลล์เกิดจากคลื่นแบบไซน์ (sinusoidal) หรือแบบเกลียว (helicoidal) (รูป 6-2) ถ้าแฟลเจลลาอยู่ที่ส่วนท้ายของเซลล์ การพัดโบกจะเริ่มจากส่วนโคนไปยังส่วนปลาย (รูป 6-2 ก.) เช่น การเคลื่อนที่ไปข้างหน้าของ *Ceratium* และสเปอร์มาโทซัว ถ้าแฟลเจลลาอยู่ที่ส่วนหน้าของเซลล์ การพัดโบกจะเริ่มจากส่วนปลายมายังส่วนโคน (รูป 6-2 ข.) ทำให้เซลล์เคลื่อนที่ไปข้างหน้า เช่น การเคลื่อนที่ของ *Mastigamoeba* และ *Trypanosoma* ความเชื่อที่ว่า ส่วนโค้งของคลื่นเริ่มต้นมาจากโคนโทโซมเป็นความเข้าใจผิด บางครั้ง แม้ว่าแฟลเจลลาจะอยู่ที่ส่วนหน้าของเซลล์ แต่ก็มีโบกพัดจากส่วนโคนไปยังส่วนปลายได้ พบในการเคลื่อนที่ของสกุล *Ochromonas* และ *Chromulina* (Phylum Chrysophyta) เนื่องจากแมสทิกอนีมพัดโบกถอยหลังกลับทิศทางการพัดโบกของแฟลเจลลาคลายกับใบพายของเรือกรรเชียง ทำให้ด้านขณะแรงหนีตของน้ำเคลื่อนที่ไปข้างหน้า (รูป 6-2 ค.) พวกแฟลเจลเลทที่เกาะติดอยู่กับที่ เช่น สกุล *Actinomonas*, *Monas*, *Poteriodendron* พัดโบกแฟลเจลลาจากส่วนโคนไปยังส่วนปลายถึงแม้ว่ากระแสที่นำอาหารจะไหลเข้าหาเซลล์ อาจเป็นผลเนื่องมาจากการพัดโบกของแมสทิกอนีมที่เป็นแขนงของแฟลเจลลามาเป็นเครื่องช่วย ในกรณีของ *Euglena* คลื่นของการพัดโบกเริ่มจากส่วนโคนไปยังส่วนปลาย ส่งผลให้เซลล์เคลื่อนที่ถอยหลัง การเคลื่อนที่เป็นคลื่นแบบไซน์ หรือคลื่นแบบเกลียว บางครั้งยากที่จะวินิจฉัย เพราะแฟลเจลลาพัดโบกผ่านน้ำเป็นแบบเกลียวส่ว (รูป 6-2 ง.)

การเคลื่อนที่ของโปรโตซัวในฟิล์มไดโนแมสทิกอทา ใช้แฟลเจลลาที่ทอดยาวตามแนวยาวของเซลล์ที่ยื่นเลยไปทางด้านหลังเป็นหลัก จากการศึกษาหลายชนิดในสกุล *Ceratium* ด้วยวิธีสโทรโบสโคปพบว่า การพัดโบกเป็นคลื่นแบบไซน์ระนาบเดียว การพัดโบกเป็นคลื่นแบบเกลียวอาจพบได้บ้าง แฟลเจลลาเส้นที่โอบล้อมเซลล์ตามแนวร่องของเกอร์เดิลช่วยให้เซลล์หมุนพร้อมไปกับการเคลื่อนที่ ซึ่งมีทิศทางหมุนเป็นเกลียวกับแกนของเซลล์ ขณะกำลังว่ายน้ำทิศทางการหมุนเปลี่ยนแปลงได้ด้วยแฟลเจลลาเส้นตามแนวยาว ในทำนองเดียวกัน ทิศทางของการหมุนก็เปลี่ยนแปลงได้ด้วยแฟลเจลลาเส้นล้อมรอบเซลล์

พวกที่มีแฟลเจลลามาก(ชั้นพาราเบซาเลีย)มีความหลากหลายของการเคลื่อนไหวมาก เนื่องจากได้รับอิทธิพลจากการจัดเรียงและจำนวนแฟลเจลลาที่มีอยู่มากและมีความหลากหลายในแต่ละกลุ่มด้วย *Pyrsonympha* มีอันดูละติงเมมเบรน 4 อัน คลื่นของการพัดโบกไม่พร้อมกัน *Trichomonas* มีอันดูละติงเมมเบรนยื่นยาวเลยเซลล์ไปทางด้านหลัง การเคลื่อนที่ผสมผสานด้วยคลื่นการเคลื่อนไหวของแอกโซสไทล์และคอสตา(costa) ด้วย พวกไฮเพอร์แมสติกอท มีแฟลเจลลาเป็นกระจุกอยู่ที่ส่วนหน้าของเซลล์ โดยมีจุดกำเนิดมาจากไคเนโทโซมที่รวมเป็นแถบเกลียวหรือร่องยาวลึกลงไปไซโทพลาซึมด้านหน้าเซลล์ โดยทั่วไป การเคลื่อนไหวมีลักษณะแบบพัดโบกเป็นคลื่น แฟลเจลลาที่จัดเรียงอยู่ในระดับเดียวกัน พัดโบกพร้อมกัน ส่วนชุดที่เรียงอยู่ถัดไปตามแนวยาวจะพัดโบกตามมาในช่วงเวลาที่เหมาะสม เรียกว่าเป็นการพัดโบกแบบ เมทาโครนี(metachrony) คลื่นการพัดโบกแบบเมทาโครนีจะเริ่มจากด้านหน้าต่อเนื่องไปยังด้านหลัง ความถี่และแอม

รูป 6-2 แผนภาพรูปแบบการพัดโบกแฟลเจลลาและทิศทางการเคลื่อนที่ของโปรโตซัว ก. ข. และ ค. การพัดโบกเป็นคลื่นแบบไซน์ระนาบเดียว ก. แฟลเจลลาอยู่ด้านท้ายเซลล์ ทิศทางเคลื่อนที่ไปข้างหน้า ข. แฟลเจลลาอยู่ด้านหน้าเซลล์ ทิศทางเคลื่อนที่ไปข้างหน้า ค. แฟลเจลลามีแมสติกอนิม(แสดงเพียงสองเส้น)อยู่ด้านหน้าเซลล์ A. B. C. คือคลื่นแบบไซน์ต่างระยะกัน ทิศทางเคลื่อนที่ไปข้างหน้า ง. แฟลเจลลาอยู่ด้านท้ายเซลล์ การพัดโบกเป็นคลื่นแบบเกลียวสวน ทิศทางเคลื่อนที่ไปข้างหน้า (จาก Grell, 1973)



พลีจูดของคลื่น บ่งชี้ความเร็วของการขับเคลื่อน ในกรณีของ *Trichonympha acuta* (รูป 6-3) แพลเจลลลาเริ่มต้นถัดจากส่วนโรสทริัมที่อยู่หน้าสุดของเซลล์ แถวหน้าจะสั้นกว่า แถวหลังๆ ซึ่งจะมีความยาวเพิ่มมากขึ้นลู่มาทางด้านท้ายเซลล์ การพัดโบกแบบเมทาโครนี ช่วยให้โปรโตซัวเปลี่ยนทิศทางไปพร้อมกับการเคลื่อนที่ได้ด้วย

รูป 6-3 ภาพถ่ายของ *Trichonympha acuta* ส่วนบนสุดของเซลล์ คือ โรสทริัม (R) ที่มีเพลลิดีลเหนือกักคลุมด้วยโครงสร้างที่เรียกว่า แคป แพลเจลลลา(F) เริ่มจาก



ส่วนท้ายของโรสทริัม พาราเบซิลบอดี (P) เห็นเป็นกลุ่มเส้นหนา ทึบแสงรอบนิวเคลียส (N) ส่วนท้ายของเซลล์เต็มไปด้วยขนไม้เล็ก ๆ (W) ที่ถูกกินเข้าไป (จาก Grell, 1973)

(4) ซิเลีย ดังได้กล่าวแล้วว่า แพลเจลลลาและซิเลียไม่มีความแตกต่างของ โครงสร้างหลักทั้งในระดับที่มองเห็นด้วยกล้องจุลทรรศน์ธรรมดา หรือในระดับกล้องจุลทรรศน์ อีเล็กตรอน สิ่งที่จะอยุ่เป็นหลักอย่างง่าย คือ แพลเจลลลามีจำนวนน้อยและความยาว ส่วนซิเลียมีจำนวนมากและสั้น ในเชิงวิวัฒนาการถือว่า ซิเลียเป็นแพลเจลลาพิเศษที่มี จำนวนมากและมีหน้าที่หลากหลาย เป็นเอกลักษณ์ของไฟลัมซิลิโอฟอรา ซิเลียมีลักษณะ ต่างจากแพลเจลลาเด่นชัด คือ รูปแบบการพัดโบกที่ซับซ้อนมากกว่า

ซิลิเอทที่มีซิเลียรอบเซลล์ได้รับการจัดหมวดหมู่ไว้ในชั้น *Holotricha* ถือเป็นกลุ่มที่เก่าแก่ที่สุด ชนิดที่มีจำนวนซิเลียมากที่สุดประมาณ 12,000 เส้น คือ *Prorodon teres* การจัดเรียงซิเลียและการรวมซิเลียแอร์ฟีลด์ เพื่อให้เป็นโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ที่ซับซ้อน มีความหลากหลายในแต่ละชั้นและแต่ละอันดับ พวกโฮโลทริช(อยู่ในอันดับโฮโลแมสติกอเทส ในชั้นพาราเบซาลิเย) จัดเรียงซิเลียตามแนวที่อาจถูกเบี่ยงเบนตามรูปทรงของเซลล์โดยเฉพาะบริเวณร่องปากที่เรียกว่า **เพอริสโทม(peristome)** และบริเวณที่เริ่มมีการเจริญของเพลลิดเซลล์ขึ้นมาใหม่ ไคเนโทโซมเป็นจุดกำเนิดของซิเลียทำนองเดียวกันกับของแฟลเจลลา การจัดเรียงและระยะห่างมีความหลากหลายมากรวมถึงเส้นใยอื่นที่มากเกี่ยวข้องด้วย เส้นใยไคเนทอเดสมัลไฟบริล ซึ่งมีลักษณะเป็นแถบมีลายขวาง เมื่อศึกษาคูด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน(รูป 1-22 ก. และรูป 1-20) มีจุดเริ่มมาจากด้านขวาของไคเนโทโซม* ในกรณีของ *Paramecium* ไคเนทอเดสมัลไฟบริลจากแต่ละไคเนโทโซมจะพาดย้อนกลับไปทางด้านหน้า(รูปกิจกรรม 1-3) ด้านปลายเรียวเล็กลงและสิ้นสุดที่ใต้ซิเลียแอร์ฟีลด์อันที่ 4 หรือ 5 ถัดไปข้างหน้าของแถวเดียวกัน(แถวตามแนวยาวนับจากด้านหน้าเซลล์) ทำให้มีการเกยทับกันแบบกระเบื้องมุงหลังคา มีลักษณะคล้ายเส้นใยยาวต่อเนื่องกัน เรียกว่า **ไคเนทอเดสมา(kinetodesma)** การจัดเรียงเช่นนี้ นอกจากพบใน *Paramecium* แล้วยังเป็นลักษณะที่พบในพวกที่มีซิเลียตลอดรอบเซลล์(Subphylum Postciliodesmatophora, Rhabdophora, Cyrtophora)กลุ่มอื่นด้วย ส่วนปลายของไคเนโทโซม อาจทำหน้าที่เป็นที่ยึดของเส้นใยที่เรียกว่า **เนมาเดสมัลไฟบริล(nemadesmal fibril)** ซึ่งต่างจากไคเนทอเดสมัลไฟบริล คือ ปราศจากลายขวาง มีธรรมชาติเป็นมัดซิงเกิลทไมโครทิวบูลเช่นเดียวกับแอกโซสไทล์ของพวกพอลิแมสติกออด(ชั้นพาราเบซาลิเย) บางครั้งอาจยึดอยู่กับโครงสร้างพิเศษลักษณะเป็นแผ่นอยู่ที่ปลายของไคเนโทโซม ในซิลิเอทที่อาศัยอยู่ในกระเพาะอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง เนมาเดสมัลไฟบริล ฟุ้งตรงไปยังหลอดของร่องปาก(cytopharynx) หรือไม่ก็ฟุ้งตรงไปยังโครงสร้างที่เรียกว่า **คอนกรีเมนต์แควิวโอล**** ซึ่งเชื่อว่า ทำหน้าที่เป็นโครงสร้างรับการกระตุ้นเชิงกล นอก

* การพิจารณาว่าด้านใดเป็นด้านซ้ายหรือด้านขวา พิจารณาจากด้านหน้าของเซลล์ ถือเป็นหลักใช้สำหรับศึกษาโปรโตซัว เรียกว่า **rule of desmodexy**

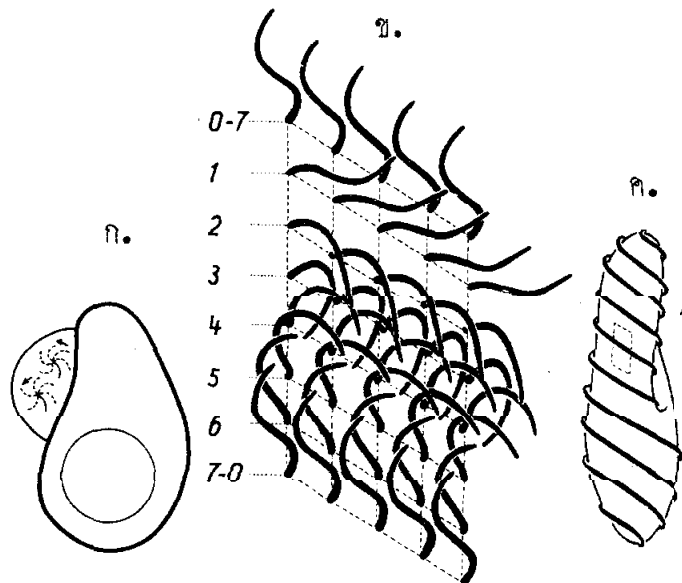
** อ่านรายละเอียดของ คอนกรีเมนต์แควิวโอล จากหน้า 63 และรูป 2-9 ข.

จากนี้ยังมีมัดไมโครทิวบูลอื่น ณ บริเวณโคเนโทโซม ซึ่งบางครั้งจะยื่นไปยึดติดอยู่กับเพลลิวเคลิล เนื่องจากการมีไฟบริลพิเศษรวมทั้งการยึดติดตามตำแหน่งต่างๆ ของเซลล์มีความหลากหลาย จึงยากที่จะกล่าวถึงหน้าที่ที่แน่นอนของโครงสร้างเหล่านี้ได้ สิ่งที่จะอนุมานได้ คือ ไฟบริลเหล่านี้ทำหน้าที่ยึดขีเลียให้อยู่กับที่ทำให้เซลล์คงรูปร่าง และอาจมีส่วนช่วยให้เซลล์เปลี่ยนรูปร่างได้

ขีเลียมีระบบการทำงานน่าประทับใจมาก การพัดโบกที่ผสมผสานต่อเนื่องช่วยให้มีความนุ่มนวลในการเคลื่อนที่มากกว่าการพัดโบกของแฟลเจลลาของพวกไฮเพอร์แมสทิกอท(ชั้นพาราเบซาลเลีย) หรือโคโลนีของพวกไฟโทโมแนด(สาหร่ายสีเขียวในชั้นคลอโรไฟซีอี) ขีเลียมีความพิเศษมาก แม้ถูกแยกออกมาจากแถวที่เคยถูกจัดเรียงอยู่ตามธรรมชาติ ก็ยังสามารถพัดโบกได้ ขีเลียบางสกุล เช่น *Colpidium* (Order Hymenostomatida, Class Oligohymenophorea) เมื่อถูกนำมาสัมผัสกับไอแอมโมเนีย จะทำให้เพลลิวเคลิลพองเป็นตุ่มโปร่งแสง ขีเลียที่อยู่บนตุ่มพองโปร่งแสงนี้จึงถูกตัดขาดจากส่วนล่างของเพลลิวเคลิล แต่ยังคงสภาพการพัดโบกต่อเนื่องเป็นรูปร่างกลมหมุนทิศทางทวนเข็มนาฬิกา(รูป 6-4 ก.) เมื่อนำไปสัมผัสไอของคลอโรฟอร์ม ก็มีการพัดโบกเป็นรูปร่างกลมเช่นเดียวกัน แต่ถ้านำไปสัมผัสกับแมกนีเซียมไอออนจะทำให้เซลล์เปลี่ยนจนเกือบตาย การเคลื่อนไหวของขีเลียที่มีอยู่รอบเซลล์ ดูเหมือนจะเป็นแบบอัตโนมัติไม่อยู่ใต้อิทธิพลของปัจจัยที่ควบคุมผลานการพัดโบก ในกรณีของ *Paramecium* การพัดโบกต่างออกไปโดยสิ้นเชิง คือ มีทิศทางและจังหวะที่แน่นอน **จังหวะพัด(effective stroke)** รวดเร็ว **จังหวะคืนตัว(recovery stroke)** ช้ากว่าจังหวะพัด โดยมีอัตราส่วนอยู่ระหว่าง 1:6 - 1:2.5 เนื่องจากจังหวะพัดลักษณะค่อนข้างตรงคล้ายใบพาย ความเร็วได้รับการขยายให้เพิ่มขึ้นจากการพัดขีเลียจำนวนมากพร้อมกัน ทำให้เกิดแรงดันเซลล์ไปในทิศทางตรงกันข้ามกับทิศทางการพัดได้เร็วขึ้น ทั้งจังหวะพัดและจังหวะคืนตัวมีได้อยู่ในระนาบเดียวกันเหมือนขีเลียของพวกเมตาซัว แต่เป็นการพัดและคืนตัวต่อเนื่อง ทราบได้โดยวิธีนำพารามีเซียมมาตรึงทันทีด้วยสารคงสภาพ จึงทำให้เห็นแต่ละแถวของขีเลียอยู่ในระยะต่างๆ ของจังหวะพัดและจังหวะคืนตัวต่อเนื่องกัน(รูป 6-4 ข.) ขีเลียจะบิดงอจากโคนเบี่ยงเบนจากระนาบเดิม(ของจังหวะพัด) เมื่อเข้าสู่จังหวะคืนตัวจะเคลื่อนไหวแบบอัตโนมัติในทิศทางทวนเข็มนาฬิกา การพัดโบกของขีเลียแต่ละเส้นผสมผสานกันตามจังหวะเวลาและมีทิศทางที่แน่นอน ความต่อเนื่องของจังหวะการพัดของขีเลียแถวหน้าจะสัมพันธ์กับจังหวะ

การพัดของซิเลียแถวถัดไป เรียกว่า เมทาโครนี(metachrony) ทิศทางของการที่ซิเลียพัดโบกเป็นคลื่นต่อเนื่องไปตลอดความยาวของเซลล์เรียกว่า เมทาโครนัลเวฟ(metachronal wave) (รูป 6-4 ค.)

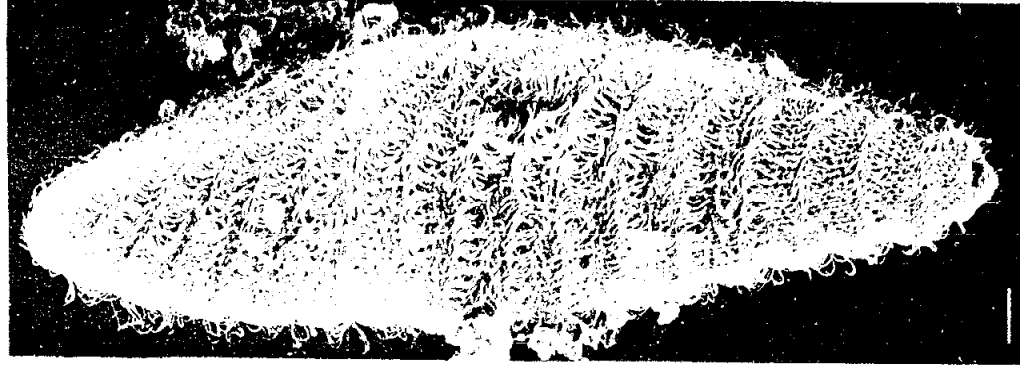
รูป 6-4 แผนภาพความสัมพันธ์การพัดโบกของซิเลีย ก. ใน *Colpidium* ซิเลีย (แสดงเพียง 2 เส้น) ถูกดึงให้ขาดหลุดลอยอยู่บนผิวของตุ่มพองใสหลังจากถูกสัมผัสด้วย ไอแอมโมเนีย ยังคงคุณสมบัติเคลื่อนไหวเป็นวงกลมทวนเข็มนาฬิกา แต่ระยะเวลาการเคลื่อนไหวไม่สัมพันธ์กัน ข. และ ค. รูปแบบการพัดโบกและเมทาโครนีของ *Paramecium* ข. แผนภาพระยะต่างๆ ของการพัดโบกของซิเลียเมื่อถูกตรึงด้วยสารทำให้คงสภาพในทันที แถว 0-2 ระยะของจังหวะพัด ต่อเนื่องกับระยะของจังหวะคืนตัวคือแถว 2-7 ค. แผนภาพทิศทางเมทาโครนัลเวฟ พุ่งไปด้านตรงข้ามกับทิศทางของจังหวะพัด ในรูป ข. เส้นประรูปสี่เหลี่ยมผืนผ้า คือ ส่วนที่นำมาขยายในภาพ ข. (จาก Grell, 1973)



ความต่อเนื่องของจังหวะพัดของซิเลียแต่ละแถวในลักษณะเมทาโครนี สามารถแสดงให้เห็นได้ด้วยภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด โดยการเตรียมตัวอย่างด้วยวิธีตรึงทันทีด้วยสารทำให้คงสภาพ(รูป 6-5) ซิเลียของ *Paramecium multinucleatum* (รูป 6-5 ก.) พัดโบกเร็วมากเมื่อเทียบกับแฟลเจลลาของ *Opalina ranarum* (รูป 6-5 ข. และ ค.) จังหวะความเร็วสามารถแสดงให้เห็นได้โดยนำพารามีเซียม มาใส่

ในมีเดียที่มีความหนืด แล้วถ่ายภาพด้วยกล้องอิเล็กโทรนิกส์แฟลช ในกรณีของ *Opalina* การตัดโบทสามารถสังเกตเห็นได้ง่ายจากกล้องจุลทรรศน์ธรรมดา

รูป 6-5 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด แสดงรูปแบบเมทาโครนิลเวร์ ก. *Paramecium multivacuolatum* ถูกตั้งหินที่ขณะเคลื่อนที่ไปข้างหน้า ให้สังเกตขีตยแต่ละแถวทางด้านหน้าเซลล์ว่าอยู่ในระยะต่างๆต่อเนื่องกันของจังหวะคีนตัวสัมพันธ์กับขีตยแถวทางด้านท้ายของเซลล์ว่าอยู่ในระยะคีนตัวระยะสุดท้ายแล้วเริ่มเข้าสู่จังหวะพัค(เปรียบเทียบกับแผนภาพในรูป 6-4 ข.) ข. *Opalina ranarum* ด้านล่างของเซลล์กรอที่เหลี่ยมมีนิ้วคือภาพที่ขยายใหญ่ขึ้น ในสภาพ ค. ให้สังเกตว่า แฟลเจลลลาในแต่ละแถวอยู่ในระยะต่างๆต่อเนื่องกันของจังหวะคีนตัว (จาก Grell, 1973)



ก.

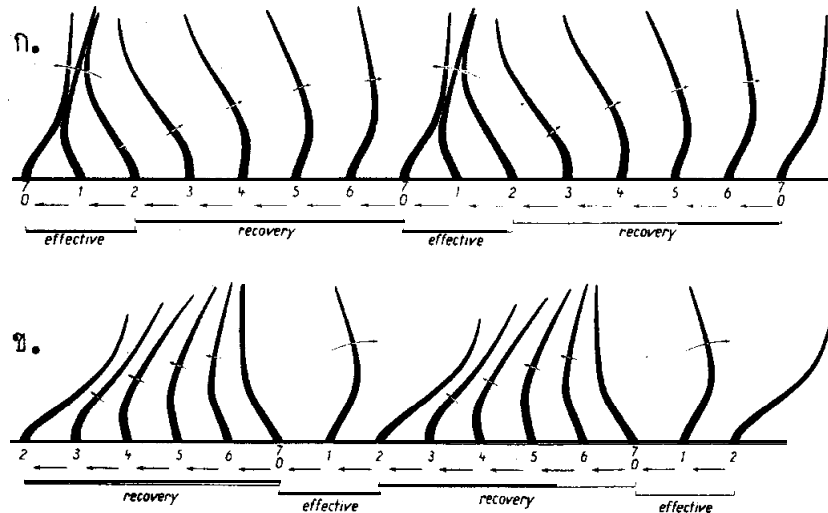


ข.



ค.

รูป 6-6 แผนภาพแสดงซิมเพลกติก(ก.) และแอนทิเพลกติก(ข.) เมทาโครนี ชิเลียในแถวที่ 0-2 เป็นของจังหวะพัด และจากแถวที่ 2-7 เป็นของจังหวะคีนตัว ให้สังเกตว่า ทิศทางของจังหวะพัดในซิมเพลกติกสัมพันธ์ในทิศทางเดียวกันกับเมทาโครนัลเวฟร์ แต่ทิศทางของจังหวะพัดในแอนทิเพลกติกสวนทางกับทิศทางของเมทาโครนัลเวฟร์ (จาก Grell, 1973)



ทิศทางของเมทาโครนัลเวฟร์ ผันแปรสัมพันธ์กับทิศทางของจังหวะพัด(รูป 6-5) ถ้าทิศทางของจังหวะพัดและจังหวะคีนตัวในแถวของชิเลียชุดแรกมาบรรจบกับทิศทางของจังหวะพัดและจังหวะคีนตัวในแถวของชิเลียชุดถัดไป(รูป 6-6 ก.) ทิศทางของจังหวะพัดจะสัมพันธ์ในทางเดียวกันกับทิศทางของเมทาโครนัลเวฟร์ เรียกทิศทางเมทาโครนัลเวฟร์แบบนี้ว่า ซิมเพลกติกเมทาโครนี(symplectic metachrony) ในทางกลับกัน ทิศทางของจังหวะพัดกลับทิศกับจังหวะคีนตัวในแถวของชิเลียในชุดเดียวกัน ทำให้ทิศทางของจังหวะพัดกลับทิศกับทิศทางของเมทาโครนัลเวฟร์ เรียกทิศทางเมทาโครนัลเวฟร์แบบนี้ว่า แอนทิเพลกติกเมทาโครนี(antiplectic metachrony) (รูป 6-6 ข.)

ในกรณีที่จังหวะพัดต่างระนาบกับจังหวะคีนตัวเรียกว่า ไดเอเพลกติกเมทาโครนี (diaplectic metachrony) ระนาบที่ต่างไปนี้ อาจทำมุมฉากไปทางด้านขวา หรือทางด้านซ้ายของจังหวะคีนตัว เรียกว่า เดกซิอเพลกติก หรือ ลีอเพลกติก(dexiolectic or laeoplectic)ตามลำดับ ลักษณะซิมเพลกติก พบในพวกซูโอแมสทีจินิก โดยเฉพาะใน

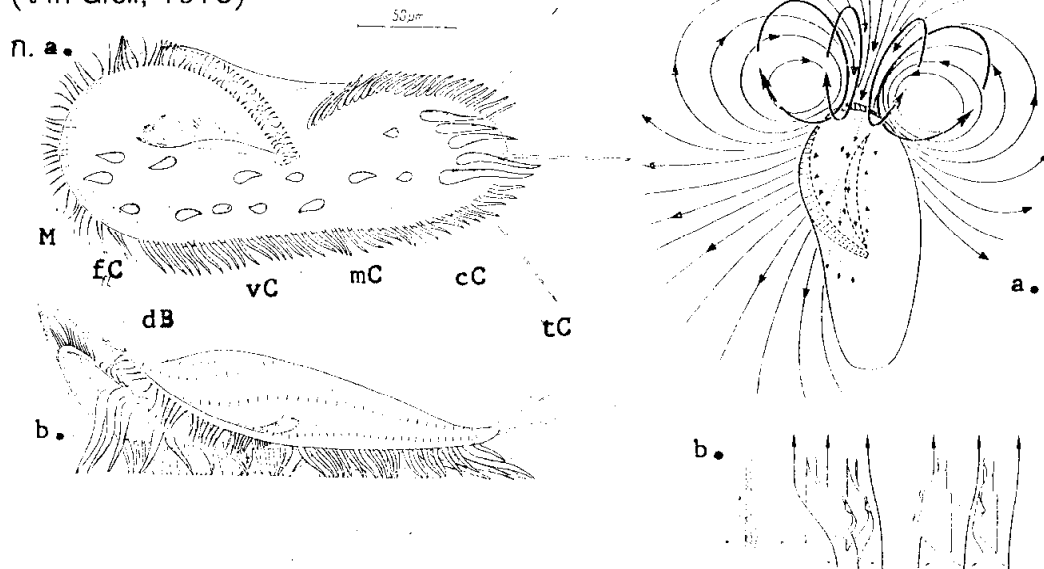
สกุล *Opalina* สำหรับในพวกซีลิเอทมีทั้งแบบ ซิมเพลกติก และเดกซื่อเพลกติก หรือ บางครั้งก็กำลังอยู่ระหว่างสองลักษณะดังกล่าว เช่นในสกุล *Paramecium* สกุลนี้เมื่อ เคลื่อนที่ไปข้างหน้า เมทาโครนัลเวฟว์เริ่มจากด้านท้ายมาสู่ด้านหน้าของเซลล์ มากกว่าที่จะเริ่มพาดผ่านเป็นมุมฉากกับแนวแกนของเซลล์ แนวหน้าคลื่นถูกแทนที่ต่อเนื่องเบนไปทางขวาเป็นมุมประมาณ 20-40 องศา กับแนวแกน(รูป 6-4 ค.) จังหวะพัคมีทิศทาง เดียวกับแนวหน้าคลื่นและเบนไปทางขวา กับแนวแกนของเซลล์ จึงเป็นแบบที่เรียกว่า เดกซื่อเพลกติก การพัคโบกของซีเลียผลักดันให้เซลล์เคลื่อนที่ไปข้างหน้าในลักษณะ เกลียวบิดซ้ายมากกว่าจะเป็นแนวตรง แต่ละรอบของเกลียวจะหมุนสัมพันธ์กับรอบการ หมุนของเซลล์รอบแนวแกน ดันให้ร่องปากหันไปตามแนวของเกลียวด้วย ในกรณีของการ เคลื่อนที่ถอยหลัง เช่น ปฏิกริยาหลบหลีก(**avoiding reaction**) (รูป 7-4) จะมีทิศทาง เป็นแนวตรงโดยเซลล์บิดเกลียววนทางขวา กับทิศทางของการหลบหลีก ที่เป็นเช่นนี้ เนื่องจากจังหวะพัคเริ่มจากด้านหน้าและมีแนวหน้าคลื่นบิดไปทางขวาของแนวแกนเซลล์ การถอยหลังมิได้เกิดขึ้นอย่างง่ายจากการกลับทิศจังหวะพัค แต่เป็นการเปลี่ยนระนาบ จังหวะพัคให้เป็นมุมป้าน ทำให้เมทาโครนัลเวฟว์เคลื่อนจากด้านหน้าข้างซ้ายของเซลล์ มาสู่ด้านท้ายข้างขวาของเซลล์ แต่ทิศทางเป็นแนวตรงมากกว่าเมื่อเทียบกับการเคลื่อนที่ ไปข้างหน้า รูปแบบของคลื่นเปลี่ยนแปลงตอบสนองต่อต่างสิ่งเร้าของเซลล์ บางครั้งพารา มิ เชียมเคลื่อนที่ไปข้างหน้าตามแนวเกลียวบิดขวา จังหวะพัคมีทิศทางไปทางด้านท้าย ข้างซ้ายของเซลล์ แนวหน้าคลื่นก็เอียงตามไปด้วย จึงเคยเชื่อว่า จังหวะพัคที่มีทิศทาง ตามแนวแกนจากด้านหน้าไปสู่ด้านท้ายของเซลล์เป็นรูปแบบปกติ ไม่เพียงทิศทางของ จังหวะพัคจะแสดงให้เห็นในรูปของการเปลี่ยนแปลงรูปแบบคลื่น แต่ความเข้มของจังหวะ ก็เปลี่ยนแปลงได้ด้วย ใน *Paramecium multimicronucleatum* (เซลล์ยาวประมาณ 200 ไมโครมิเตอร์) เคลื่อนที่ด้วยความเร็วปกติประมาณ 1,300 ไมโครมิเตอร์/วินาที และสามารถเพิ่มความเร็วขึ้นมาจนถึง 3,500 ไมโครมิเตอร์/วินาที ได้ด้วยการเพิ่มความถี่ ของจังหวะพัค โดยที่ซีเลียในแต่ละส่วนของเซลล์อาจมีความถี่ต่างกัน การเพิ่มความถี่ ของจังหวะพัคเป็นการปรับเปลี่ยนทิศทางและมักออกมาในแนวโค้ง(**arched course**)

ซีเลียที่เปลี่ยนแปลงรวมกันเป็นกลุ่มทำหน้าที่คล้ายอันดูลิทิงเมมเบรน และ เมมเบรนเนลล์(**membranelle**)ซึ่งเป็นโครงสร้างในร่องปากใช้สำหรับพัคโบกอาหารเข้าสู่เซลล์ พบในซีลิเอทหลายอันดับ(Hymenostomatida, Parameciina, Sessilida, Heterotrichida,

Stichotrichida) หรือหลายอนุอันดับ สามารถมีส่วนร่วมในการเคลื่อนที่ได้ด้วย โดยมีรูปแบบการพัดโบกที่ซับซ้อนหลายรูปแบบต่างกัน ใน *Stylonychia mytilus* (Suborder Sporadotrichina, Order Stichotrichida, Class Spirotrichia) เมมเบรเนลล์ที่มีอยู่ด้านหน้าสองข้างของเซลล์(รูป 6-7 ก.) พัดโบกจากด้านหน้ามายังด้านหลังซึ่งทำให้น้ำถูกพัดในลักษณะวังน้ำวนสองวงหมุนเข้าหากัน(รูป 6-7 ข. a) ผลักให้น้ำเข้าสู่ร่องปากในแนวเฉียง การพัดโบกของเมมเบรเนลล์มีได้อยู่ในรูปแบบแข็งทื่อ แต่จะเป็นแบบคลื่นต่อเนื่องคล้ายการหมุนของใบพัดเรือ(รูป 6-7 ข. b)

รูป 6-7 แผนภาพลักษณะเซลล์และการพัดโบกเมมเบรเนลล์ของ *Stylonychia mytilus* ก. ลักษณะส่วนประกอบหลักของเซลล์ด้านล่าง(a) และด้านข้าง(b) M-membranelle, fC, vC, mC, cC, tC - frontal, ventral, marginal, caudal, terminal cirri ตามลำดับ, dB-dorsal tactile bristles ข. การพัดโบกของเมมเบรเนลล์ a. ทิศทางของน้ำที่ถูกพัดเป็นวังวนหมุนเข้าหากัน ดันให้น้ำเข้าสู่ร่องปากตามแนวเฉียง (ภาพมองจากด้านบน) b. ลักษณะคลื่นของเมมเบรเนลล์

(จาก Grell, 1973)



เซอร์ไร(cirri) เป็นโครงสร้างซับซ้อน ประกอบด้วยซิเลียเส้นยาวจำนวนมากรวมกันเป็นมัดทรงกระบอกหรือรูปหกเหลี่ยมเมื่อดูจากภาคตัดขวาง ปลายเรียวยแหลม มักอยู่รวมกันหลายเส้นโดยมีจำนวนและตำแหน่งที่แน่นอน การเคลื่อนไหวต่างจากซิเลียและเมมเบรเนลล์ ใช้สำหรับการเดินบนซับสเตอร์ทในลักษณะกระตุก บางครั้งอาจเคลื่อนไหว

พร้อมกันทุกเส้นหรือต่อเนื่องแบบเมทาโครนี กลุ่มของเซอร์ไรหรือแม้แต่เซอร์ไรเส้นเดียวสามารถเคลื่อนไหวแยกเป็นอิสระ รูปแบบของการเคลื่อนที่ซึ่งต้องการการประสานงานอย่างดี ยังอยู่ในขั้นตอนการศึกษาในรายละเอียด

การศึกษาทางด้านอิเล็กโทรฟิสิออลอจี ทำให้ทราบว่า ไฟฟ้ามียบทบาทเกี่ยวข้องกับการทำงานของเมทาโครนี เนื่องจากปัจจุบันสามารถวัดศักย์ไฟฟ้าของเยื่อหุ้มเซลล์ได้ด้วย ไมโครอิเล็กโทรด จึงสามารถแสดงให้เห็นได้ว่า ในสกุล *Paramecium* และ *Opalina* การปรับเปลี่ยนทิศทางและความเร็วของจังหวะพัดปกติ มีความสัมพันธ์กับการเปลี่ยนศักย์ไฟฟ้าที่เยื่อหุ้มเซลล์

6.1.2 การเคลื่อนที่โดยไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ ในพวกเอพิคอมเพลกซัน เฉพาะระยะไมโครแกมิตเท่านั้น ที่มีโครงสร้างแบบแฟลเจลลาสำหรับการเคลื่อนที่ แต่ไม่มีในระยะสปอโรซอยท์ อย่างไรก็ตาม สปอโรซอยท์ก็สามารถออกจากสปอร์(โอโอซิสท์) เพื่อแสวงหาแหล่งที่เหมาะสมสำหรับการดำรงชีพแบบปรสิตต่อไปได้ โดยเดินทางผ่านเนื้อเยื่อ เช่น ผนังของระบบทางเดินอาหารจนถึงต่อมน้ำลายของยุง ไชโกดของวงศ์ Haemosporidae (Class Hematozoa) เมื่อเปลี่ยนรูปร่างมาเป็น โอโอไคโนท(ookinete) สามารถเคลื่อนที่ผ่านเยื่อหุ้มผนังลำไส้เข้าสู่เซลล์เยื่อบุผนังลำไส้(ของยุง)ได้ด้วยการบิดเซลล์เป็นเกลียว แกมมอนท์ของพวกยูเกรแกริน(Class Gregarinia) เคลื่อนที่ผ่านของเหลวภายในระบบทางเดินอาหารของโฮสต์ด้วยการบิดเซลล์เป็นเกลียวเช่นเดียวกัน สกุล *Selenidium* (Order Archigregarinida, Class Gregarinia) เคลื่อนที่อยู่ในระบบทางเดินอาหารของโฮสต์พวกพอลิคิท(polychaete) โดยมีรูปแบบการเคลื่อนที่คล้ายงูเลื้อย

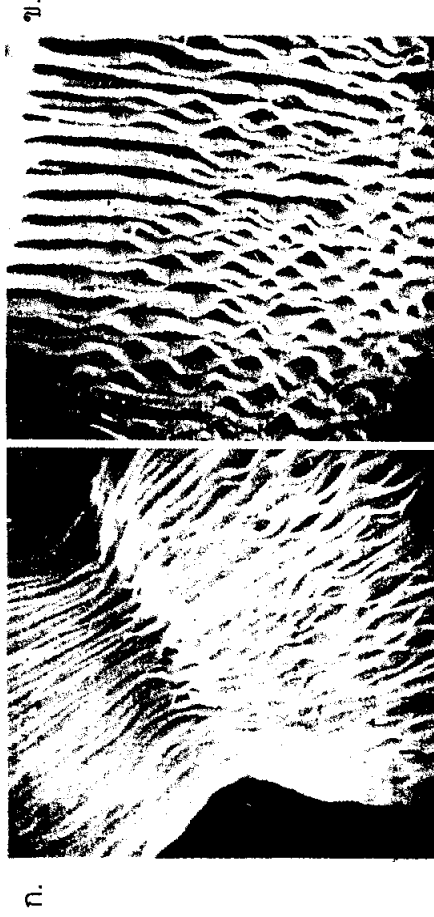
การเคลื่อนที่เปลี่ยนแปลงตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม โดยเฉพาะในกลุ่มของพวกยูเกรแกริน(Order Eugregarinida, Class Gregarinia) ถ้าหยุดสารละลายนอร์มัลเซโรลิ่งลงไปนั้นมีเดียปกติของพวกยูเกรแกริน การเคลื่อนที่จะเปลี่ยนจากบิดเกลียวเป็นแบบร่อนถลา และหยุดเป็นช่วง การหยุดแต่ละช่วงสัมพันธ์กับการเปลี่ยนทิศทางด้วย บางครั้งแกมมอนท์จะงอเซลล์แล้วเหยียดคืนตัวอย่างรวดเร็ว ภาพขยายจากการถ่ายภาพยนต์แสดงให้เห็นการเคลื่อนไหวในลักษณะคลื่นบนส่วนผิว โดยเฉพาะส่วนท้ายของบริเวณ โปรโตเมไรท์(protomerite)* ของเซลล์ และไม่มีความสัมพันธ์กับการไหว

* ดูอภิธานศัพท์

ของไซโทพลาซึม อนุภาคที่ติดอยู่บนผิวจะถูกดันให้เลื่อนไปทางส่วนท้ายอยู่ตลอดเวลา แม้ว่าจะใช้ไมโครเมทริเวลเทอร์มากันไม่ให้เซลล์เคลื่อนที่ก็ตาม ความเร็วของอนุภาคบนผิวที่ถูกดันเลื่อนไปนั้นสัมพันธ์กับความเร็วของการเคลื่อนที่แบบร่อนถลา

เพลลิเคิลของพวกยูเกรแกรีนมีลักษณะเป็นรอยย่นตามแนวยาวต่อเนื่องตลอดระยะเวลา เริ่มจากส่วนหน้าไปยังส่วนท้าย และต่อเนื่องแม้กระทั่งส่วนต่อระหว่าง โพรโทเมไรท์ และ ดิวเทโรเมไรท์(*deuteromerte*)* ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด(รูป 6-8) เผยให้เห็นสันยาวคล้ายสันเขาในกลุ่มเทือกเขา และมีลักษณะเป็นคลื่น จึงเชื่อว่าการเคลื่อนที่แบบร่อนถลาคืบเนื่องมาจากการโบกเป็นคลื่นของรอยย่นของเพลลิเคิล ที่เชื่อเช่นนั้นก็เนื่องจากว่า เกรนไกรีนบางชนิด เช่น บางชนิดในสกุล *Nematocystis* เพลลิเคิลไม่มีรอยย่น บางชนิดมีรอยย่นแต่ปลายเชื่อมติดกันจึงโบกเป็นคลื่นไม่ได้

รูป 6-8 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราดเผยให้เห็นรอยย่นของเพลลิเคิลตามแนวยาว *n. Gregarina steini* ให้สังเกตรอยย่นต่อเนื่องจากบริเวณโพรโทเมไรท์มายังดิวเทโรเมไรท์ *x. Gregarina cuneata* ให้สังเกตคลื่นตามแนวยาวตามสันของรอยย่น (จาก Grell, 1973)



6.1.3 การเปลี่ยนรูปร่าง โปรโตซัวส่วนใหญ่มีรูปทรงคงที่ ยกเว้นอะมีบาที่เปลี่ยนรูปร่างอยู่ตลอดเวลาในขณะที่เซลล์มีการก่อกอฤทธิ์และเคลื่อนที่หาอาหารโดยใช้ชุดพอดียอย่างไรก็ตาม ในบรรดาโปรโตซัวที่รูปร่างคงที่เหล่านั้น หลายชนิดเปลี่ยนรูปร่างได้ด้วยความช่วยเหลือของมัดเส้นใยที่เรียกว่า ไมโอนิม(myoneme)**

* ดูอภิธานศัพท์ ** ดูข้อ 2.2.2 หน้า 70

พวกยูกลีนาอยด์(ไฟลัมยูกลีนาไฟทา) และ โมโนซิสทิด(ไฟลัมเอพิคอมเพลกซา) เปลี่ยนรูปร่างของเซลล์ให้มีลักษณะอ้วนหรือพอมเป็นจังหวะคล้ายกับจังหวะการพองและบีบตัวของกระเพาะอาหาร การเปลี่ยนรูปร่างแบบนี้เรียกว่า เมตาบอสิ* นี้ ยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดว่า ทำไมเซลล์จึงต้องมีพฤติกรรมเช่นนั้น ในทางตรงกันข้าม การเปลี่ยนรูปร่างของพวกซิลิเอทมีความหมายต่อชีวิต เพราะเป็นการดิ้นรนเพื่อหลีกเลี่ยงอันตราย เช่นกรณีของ *Spirostomum* (Order Heterotrichida, Class Spirotrichea) ขณะกำลังว่ายน้ำอิสระ ถ้าถูกกระตุ้น เซลล์จะหดตัวทันที เหลือเพียงครึ่งหนึ่งของความยาวปกติ พวกที่เกาะติดอยู่กับที่ เช่น *Stenter* (Order Heterotrichida, Class Spirotrichea) เมื่อถูกกระตุ้นก้านที่ยึดเซลล์ติดอยู่กับซับสเตรทจะหดตัวภายในหนึ่งวินาทีเหลือความยาวเพียงหนึ่งในสามของความยาวปกติ ขณะเดียวกัน เซลล์เปลี่ยนจากรูปทรงแจกันมาเป็นรูปทรงกลมสกุล *Folliculina* (Suborder Coliphorida, Order Heterotrichida), สกุล *Tintinnidium* (Suborder Tintinnina, Order Choreotrichida, Class Spirotrichea) และพวกเพริทริช (Subclass Peritrichia, Class Oligohymenophorea) เซลล์จะหดเข้าไปซ่อนอยู่ภายในเปลือกใส การหดและยืดเซลล์ ถือเป็นลักษณะปกติที่พบได้ง่ายในพวกซิลิเอท บางสกุลซับซ้อนยิ่งขึ้น เช่น *Dileptus anser* (Order Pharyngophorida, Class Litostomatea, Subphylum Rhabdophora)(รูป 6-19 ก. และ ข.) ใช้ส่วนที่เรียกว่า งวง(**proboscis**)ซึ่งมีทอักษิซิสที่อยู่ด้วย แกว่งไปถูกเหยื่อให้เป็นอัมพาต เพื่อจะจับกินเป็นอาหารได้ง่ายขึ้น ยังไม่ทราบถึงความสัมพันธ์ของกลไกการเปลี่ยนแปลงรูปร่างและการเคลื่อนไหวเหล่านี้

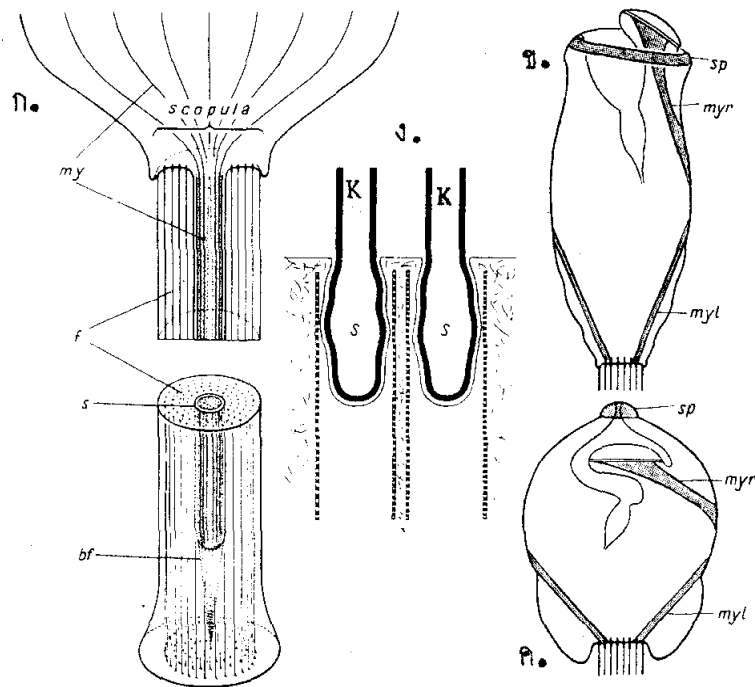
เส้นใยที่มีอยู่ในเซลล์ ทั้งที่เห็นได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์ธรรมดาและกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน ไม่สามารถบอกได้ว่า เป็นไมโอโนมทั้งหมด เส้นใยที่แสดงคุณสมบัติหดตัวได้ของไมโอโนม คือ ที่พบอยู่ในก้านของพวกที่เกาะติดอยู่กับที่ในวงศ์ Vorticellidae (Order Sessilida, Subclass Peritrichia, Class Oligohymenophorea) เรียกเส้นใยนี้ว่า **สปาสมอนีม(spasmoneme)** การหดของก้าน มีได้หลายแบบ ในสกุล *Zoothamnium* หดโค้งแบบซิกแซก สกุล *Vorticella* หดบิดเป็นเกลียว ชนิดที่อยู่รวมกันเป็นโคโลนีลอยอยู่ในทะเล คือ *Zoothamnium pelagicum* แต่ละเซลล์ใช้ก้านร่วมกันคล้ายมัดช่อดอกไม้ เมื่อก้านหดตัว จึงมีลักษณะคล้ายช่อดอกไม้เหี่ยว

* ดูข้อ 1.1.1(3) หน้า 16 และ รูป 1-5 หน้า 17

ในวงศ์ Vorticellidae สปาสมอนีมในก้านทำหน้าที่เป็นกล้ามเนื้อ คือ ส่วนที่เว้าลึกลงไปในก้าน(รูป 6-9 ก.) ล้อมรอบโดยโครงสร้างหุ้มเซลล์(s)ที่ยื่นตามเข้ามา มีเส้นใยไมโอเนิม(my) ยาวตลอดอยู่ภายในเข้าไปจนถึงภายในตัวเซลล์ ช่วยให้การหดตัวของเซลล์สัมพันธ์กับการหดตัวของก้าน

ในวงศ์ Epistylidae (รูป 6-9 ข. และ ค.) มีก้านแข็งเคลื่อนไหวไม่ได้ ไม่มีเส้นใยยึดหยุ่นตัวอยู่ในก้าน แต่มีไมโอเนิม(my)อยู่ภายในตัวเซลล์ ปลายด้านหนึ่งเริ่มต้นมาจากซอกในก้าน จึงทำให้เซลล์หดตัวเปลี่ยนรูปร่างได้ ยิ่งไปกว่านั้น หลายชนิดยังมีเส้นใยที่เรียกว่า รีแทรกเตอร์(retractor-my) ทำหน้าที่ดึงแผ่นเหนื่อร่อนปากให้หดเข้ามาภายในตัวเซลล์และมีกลุ่มเส้นใยที่เรียกว่าสฟิงค์เตอร์(sphinctor-sp)ทำหน้าที่รัดปิดร่อนปาก

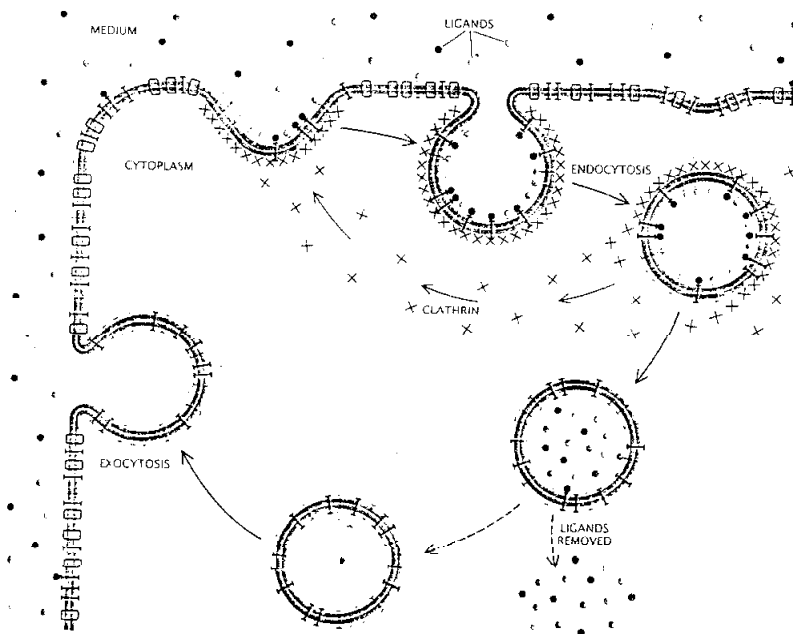
รูป 6-9 แผนภาพระบบเส้นใยในพวกเพริทริซ ก. ก้านของเพริทริซในวงศ์ Vorticellidae bf-fibrillar bundle, f-stalk fibers, my-myonemes, s-sheath of the stalk muscle(spasmonemes) ข. และ ค. *Epistylis anastatica* รูป ข. ขณะยึดตัว รูป ค. ขณะหดตัว myl-lateral myonemes, myr-retractor, sp-sphinctor ง. ภาพบริเวณสคอพิวลาจำลองจากภาพถ่ายโดยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนของ *Epistylis plicatilia* K-kinetid, S-shaft (จาก Grell, 1973)



ส่วนที่เป็นก้านเป็นสารคัดหลั่งออกสู่ภายนอกจากส่วนของเซลล์ที่เรียกว่า **สคอพิวลา (scopula)** ประกอบด้วยระบบเส้นใยเรียงเป็นท่อนกลวง(f) ล้อมรอบด้วยผนัง ก้านมีคุณสมบัติแข็งหรือยืดหยุ่นได้แล้วแต่ชนิด ในพวกวอร์ทีเซลลิด เส้นใยในก้านเรียงเป็นรูปทรงกระบอกล้อมรอบ สปาสมोनีม และเชื่อมต่อกัน(bf) ณ บริเวณใกล้ฐาน ในเอพิสไทลิด เส้นใยอาจเรียงเป็นรูปทรงกระบอกล้อมรอบช่องกลวง ซึ่งอาจเคยเป็นที่อยู่ของสปาสมोनีม สามารถพบร่องรอยได้ในสกุล *Opercularia* และ *Campanella* ในสกุล *Epistylis* ก้านเต็มไปด้วยเส้นใยไม่มีช่องกลวง

เมื่อศึกษาส่วนของสคอพิลาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพบว่า ประกอบด้วยกลุ่มของซิเลียที่ลักษณะเปลี่ยนแปลงไป(รูป 6-9 ง.) ส่วนของไคนโทโซม(K) ยังคงลักษณะเดิมแต่ส่วน **แกน (shaft - S)** หดสั้นลง เนื่องจากเส้นใยในก้านมีหลายขวางและเริ่มมาจากบริเวณแกน จึงเชื่อว่า แกนเป็นจุดเริ่มต้นของเส้นใย ที่เชื่อเช่นนั้น เพราะผนังก้านของ *Epistylis anastatica* ประกอบด้วยเส้นใย 9 เส้น

รูป 6-10 แผนภาพกลไกการเกิด เอนโดไซโทซิส ให้สังเกตบริเวณที่เกิดเอนโดไซโทซิสเป็นแหล่งสะสม เคลทรีน รายละเอียดอยู่ในตำรา (จาก Bretscher, 1987)



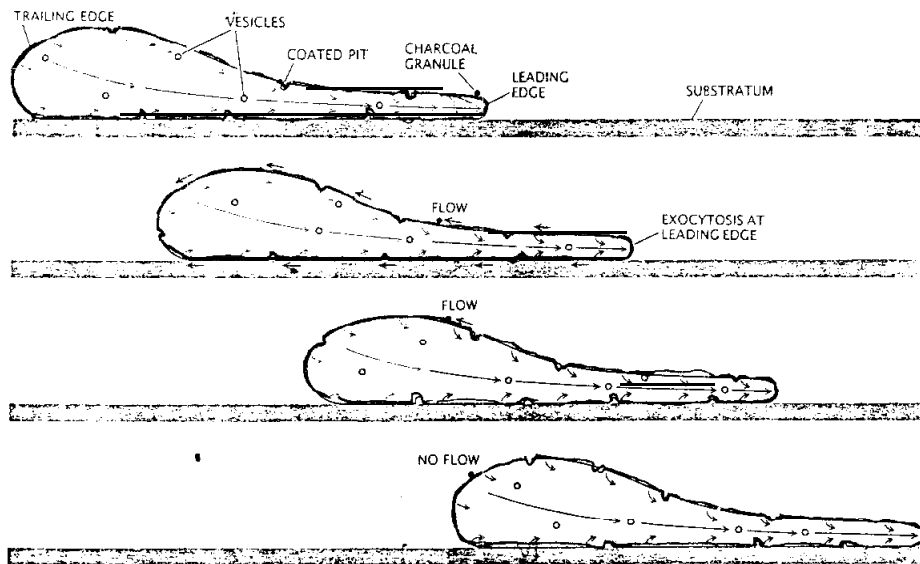
6.1.4 กลไกการเคลื่อนที่ พลังงานภายในเซลล์ถูกนำมาใช้สำหรับเป็นกลไกให้มีการเคลื่อนที่สองรูปแบบหลัก คือ (1) แบบที่สัมพันธ์กับ เอนโดไซโทซิส(endocytosis) ถือเป็นแบบที่พบในโปรโตซัวที่ไม่มีไมโครทิวบูลค้ำจุนโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ ซึ่งเป็นแบบที่พบได้ในเซลล์ไฟโบรบลาสต์ของสัตว์เมตาซัวด้วย (2) แบบที่ไม่สัมพันธ์กับ เอนโดไซโทซิส เป็นแบบที่พบในโปรโตซัวที่มีไมโครทิวบูลค้ำจุนโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่

(1) กลไกการเคลื่อนที่ที่สัมพันธ์กับเอนโดไซโทซิส กลไกการเคลื่อนที่สัมพันธ์เกี่ยวข้องกับสรีรวิทยาของเซลล์และเอนโดไซโทซิส โดยเฉพาะกรณีการเคลื่อนที่ของเซลล์แบบที่ใช้ชูโดพอดเดียว หรือเซลล์ที่ไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่ ข้อมูลจากบทความของ เบรทเชอร์(Bretscher,1987) ทำให้ทราบว่า กลไกการเคลื่อนที่ของเซลล์สัตว์ ซึ่งมีลักษณะการเคลื่อนที่ แบบคืบคลานไปตามซัพสเตรท จะดำเนินไปในการทำงานเดียวกันกับการเคลื่อนที่ของอะมีบา ยกเว้นสเปอริมาโทซัวที่มีโครงสร้างเช่นเดียวกับอัญชิวเดียของโปรโตซัวมีกลไกที่แตกต่าง ข้อมูลจากการศึกษาการเคลื่อนที่ของไฟโบรบลาสต์เซลล์ของสัตว์ทำให้ทราบว่า คุณสมบัติสำคัญสองประการในหลายคุณสมบัติของเยื่อหุ้มเซลล์ คือ (1) ความเป็นไดนามิกส์ และ (2) เอนโดไซโทซิส เป็นกลไกทำให้เซลล์เคลื่อนที่ได้

เอนโดไซโทซิส(รูป 6-10) เริ่มจากโมเลกุลสารอาหารเข้ามามีพันธะกับโมเลกุลของโปรตีนที่เยื่อหุ้มเซลล์ ซึ่งมีคุณสมบัติเป็นตัวรับ เรียกว่า รีเซปเตอร์ (receptor) สำหรับไฟโบรบลาสต์มีมากกว่า 50 รีเซปเตอร์ โดยทำหน้าที่พันธะเฉพาะกับแต่ละโมเลกุลสารอาหารที่เรียกว่า ลิแกนด์(ligand) แล้วรวมกันเป็นก้อนกลมใหญ่ขึ้น วัฏจักรลงไปเยื่อหุ้มเซลล์เป็นหลุมเรียกว่า โคทด์พิต(coated pit) แล้วหลุดเป็น ถุงกลม(coated vesicle)เข้าไปในไซโทพลาซึม ทำให้ลิแกนด์เข้าสู่เซลล์ได้ เยื่อหุ้มเซลล์บริเวณโคทด์พิตและเวซิเคิลประกอบด้วยโปรตีนสอดก่ายกันคล้ายตะกร้าสานเรียกว่าเคลทริน(clathrin) ทำหน้าที่เป็นที่บรรจุโปรตีนทั้งที่เป็นรีเซปเตอร์และลิแกนด์ การมีพันธะระหว่างรีเซปเตอร์และลิแกนด์ที่ว่างเป็นการเริ่มให้มีการหมุนเวียนวงจรเอนโดไซโทซิสขึ้นมาใหม่ เมื่อเวซิเคิลเข้าไปอยู่ภายในไซโทพลาซึมแล้ว จะสลัดเคลทรินออกทันที เปิดโอกาสให้เคลทริน เคลื่อนไปสู่เยื่อหุ้มเซลล์เพื่อเริ่มต้นเอนโดไซโทซิสได้ใหม่ เวซิเคิลที่ไม่มีเคลทริน จะรวมตัวกับเซลล์ออร์แกเนลล์ที่เรียกว่า เอนโดโซม(endosome)ซึ่งทำหน้าที่ปล่อยลิแกนด์

ให้หลุดออกจากรีเซปเตอร์และโมเลกุลของลิพิดที่สัมพันธ์กัน เคลื่อนต่อไปชิดกับเยื่อหุ้มเซลล์ ณ ตำแหน่งที่ห่างจากตำแหน่งเดิม เพื่อให้เกิดกระบวนการ เอกโซไซโทซิส (exocytosis) ทำให้เยื่อหุ้มเซลล์มีรีเซปเตอร์เฉพาะกลับคืนมา การเคลื่อนเช่นนี้ ยังไม่ทราบเหตุผลที่แน่ชัด อย่างไรก็ตาม ลักษณะการหมุนเวียนเช่นนี้ ทำให้เกิดการไหลของไซโทพลาซึมเช่นเดียวกันกับการไหลของไซโทพลาซึมในอะมีบา ดันให้มีการเคลื่อนที่ของเยื่อหุ้มเซลล์ออกไปข้างหน้าด้วย ขณะเดียวกัน เยื่อหุ้มเซลล์ที่อยู่ในทางตรงกันข้ามก็ถูกดึงตามมาด้วย การเคลื่อนที่ของไฟโบรบลาสต์ช้ามากเมื่อเทียบกับของอะมีบา การเกิดเอนโดไซโทซิสและเอกโซไซโทซิสในเซลล์ที่ไม่มีการเคลื่อนที่เป็นแบบส้อม จึงไม่ทำให้มีการไหลของไซโทพลาซึม แต่การเกิดเอกโซไซโทซิสในเซลล์ที่มีการเคลื่อนที่โดยเฉพาะมีทิศทางที่แน่นอนนั้น สำหรับไฟโบรบลาสต์เซลล์ เอกโซไซโทซิสจะเกิดขึ้นที่ตำแหน่งปลายหน้าสุดของเซลล์(รูป 6-11) รีเซปเตอร์จึงเข้าไปแทนที่เยื่อหุ้มเซลล์ทำให้เกิดการไหลของเยื่อหุ้มเซลล์(membrane flow)ไปในทิศทางตรงกันข้าม ขณะเดียวกันเอนโดไซโทซิส ก็นำเวซิเคิลเข้ามาเพื่อส่งต่อไปข้างหน้าให้เกิดเอกโซไซโทซิส วนเวียนเป็นวัฏจักร จึงทำให้เซลล์เคลื่อนมีทิศทางตามตำแหน่งที่มีเอกโซไซโทซิส จะเห็นได้ว่าการเคลื่อนที่สัมพันธ์กับการนำอาหารเข้าสู่เซลล์

รูป 6-11 แผนภาพการไหลของเยื่อหุ้มเซลล์ทำให้การเคลื่อนที่มีทิศทาง ให้สังเกตเอกโซไซโทซิสซึ่งอยู่ปลายหน้าสุดของทิศทางการเคลื่อนที่(จาก Bretscher, 1987)



(2) กลไกการเคลื่อนที่ของไมโครทิวบูล แพลเจลลาและซิเลีย มีโครงสร้าง
ค้ำจุนเป็นชุดของไมโครทิวบูลจัดเรียงในลักษณะ $9(2)+2$ ดังกล่าวแล้วในข้อ 2.2.1
นอกจากทำหน้าที่ค้ำจุนแล้ว ยังทำหน้าที่ช่วยให้โครงสร้างทั้งหมดเคลื่อนไหวเพื่อให้โปร
โตซัวเคลื่อนที่ได้ด้วยพลังงานจาก ATP การศึกษากลไกการเคลื่อนที่ในระยะแรก มีผู้
ทดลองใช้สารลดความตึงผิว Triton X-100 ใส่ลงในมีเดียที่ใช้เพาะเลี้ยง *Paramecium*
ทำให้ซิเลียและแฟลเจลลัมแยกออกจากส่วนของไซโทพลาซึม หลังจากนั้นจึงถ่าย
เปลี่ยนพารามีเซียมไปเลี้ยงในมีเดียที่มี ATP และ Mg^{2+} พารามีเซียมสามารถกลับคืน
เซลล์ตามปกติและเคลื่อนที่ได้ และมีคลื่นเป็นแบบเมทาโครนัลเวฟเช่นเซลล์ปกติ ต่อมา
มีผู้ศึกษาบทบาทของ Ca^{2+} ต่อทิศทางการพัดโบกของซิเลีย พบว่า เมื่อความเข้มข้นของ
 Ca^{2+} น้อยกว่า 10^{-6} โมลาร์/ลิตร ซิเลียพัดโบกตามปกติ คือจากส่วนหน้าไปยังส่วนท้าย
เบื้องขวา แต่ถ้าความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนมากกว่าระดับดังกล่าว จะส่งผลให้ซิ
เลียโบกกลับทิศจากส่วนท้ายไปยังส่วนหน้าเบื้องขวา และเมื่อความเข้มข้นของแคลเซียม
ไอออนอยู่ที่ 10^{-6} โมลาร์/ลิตรพอดี พารามีเซียมจะหมุนวนอยู่กับที่ ไม่มีการเคลื่อนที่ไป
ข้างหน้าหรือถอยหลัง เนื่องจากจังหวะพัดของซิเลียอยู่ที่กึ่งกลางระหว่างสองทิศทาง ในแ่ง
ศักย์ไฟฟ้าของเยื่อหุ้มเซลล์ การลดความถี่ของเยื่อหุ้มเซลล์เป็นการเพิ่มความสามารถ
นำแคลเซียมไอออนผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ได้ดีขึ้น ทำให้แคลเซียมไอออนจากนอกเซลล์ไหล
ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปสะสมอยู่ในช่องระหว่างคอร์เทกซ์และไซโทพลาซึม จนมากพอ
กระตุ้นให้เกิดการเปลี่ยนทิศทางของจังหวะพัด ผลจากการทดลองเปลี่ยนความเข้มข้น
ของแคลเซียมไอออนทำให้อนุมานได้ว่า การกลับทิศการพัดของซิเลียขณะพารามีเซียม
ยังมีชีวิตอยู่ ถูกกำหนดโดยการเพิ่มความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนในไซโทพลาซึม
บริเวณระบบซิเลียผ่านทางคุณสมบัติการตอบสนองต่อสิ่งเร้าที่ขึ้นอยู่กับแคลเซียมไอออน
ของเยื่อหุ้มเซลล์ มีหลักฐานจากการทดลองหลายครั้งถึงบทบาทของ Mg^{2+} ที่จำเป็นต่อ
การก่อกำเนิดการทำงานของซิเลียควบคู่ไปกับความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนที่กำหนด
ทิศทางการพัดโบก แม้กระทั่งในมิวแทนท์ของ *Paramecium aurelia* ที่เรียกว่า “pawg”
ซึ่งมีพฤติกรรมต่างจากเซลล์ปกติในแง่ที่ว่า ไม่สามารถว่ายน้ำถอยหลังเมื่อชนสิ่งกีดขวาง
หรือเมื่ออยู่ในมีเดียที่มีความเข้มข้นของพอสเซียมไอออนสูง แต่ถ้าเพิ่มความเข้มข้น
ของแคลเซียมไอออนให้มากกว่า 10^{-6} โมลาร์/ลิตร จะทำให้มิวแทนท์เซลล์ว่ายน้ำถอย
หลังได้เหมือนเซลล์ปกติ แสดงว่า ความผิดปกติของมิวแทนท์ มิได้เกิดจากความบก
พร่องของซิเลีย แต่อาจเนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงคุณสมบัติยอมให้แคลเซียมไอออน

ผ่านได้ของเยื่อหุ้มเซลล์ ซึ่งสามารถแก้ไขได้โดยการเพิ่มความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนให้มากขึ้น จนสามารถผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปสะสมอยู่ในไซโทพลาซึมบริเวณโคนของซีเลีย ยังผลทำให้การพัดโบกกลับเป็นปกติ

โดยทั่วไปถือว่า ซีเลียมีคุณสมบัติไวต่อการตอบรับการกระตุ้นที่มากกระทบเยื่อหุ้มเซลล์ เรียกคุณสมบัตินี้ว่า **เอฟเฟกเตอร์(effector)** ซึ่งเป็นกลไกซับซ้อนของระบบการรับและตอบรับการกระตุ้น นักวิทยาศาสตร์หลายท่านนิยมเรียกระบบนี้ว่า **เอกไซเททอรีอิมพัลส์(excitatory impulse)** ส่งผลให้ซีเลียเริ่มมีจังหวะพัด ตามมาด้วยจังหวะคืนตัวต่อเนื่องไปทั่วเซลล์ ในกรณีที่ไม่มีเอกไซเทท การพัดโบกจะมีลักษณะวนเป็นวงกลม บางครั้งเอกไซเททอรีอิมพัลส์มีทิศทางที่แน่นอน กำหนดโดยการจัดระเบียบโครงสร้างของซิลิแอรีแอปพาราทัส เช่นในกรณีของสกุล *Stentor* มีจุดเริ่มของเอกไซเททอรีอิมพัลส์อยู่ที่ส่วนในของร่องปาก ซีเลียบริเวณนี้สั้น เรียงประกอบกันเป็นแถบเมมเบรเนลล์ มีขนาดเล็กเรียงเป็นแถวชิดกัน คลื่นของการพัดโบกเป็นช่วงสั้น ความเร็วต่ำกว่าแถบของเมมเบรเนลล์ที่ต่อเนื่องออกไปวนอยู่รอบร่องปาก ถ้าตัดส่วนใดส่วนหนึ่งของแถบเมมเบรเนลล์ ส่วนถัดไปยังคงมีเมทาโครนัลเวฟว์ แต่ความเร็วของคลื่นอาจมากกว่าหรือน้อยกว่าส่วนหน้าของการตัดก็ได้ จึงทำให้สันนิษฐานว่าเมมเบรเนลล์มีคุณสมบัติกระตุ้น(excitation)อยู่ในตัวในระดับหนึ่ง ซึ่งสามารถเพิ่มขึ้นจนถึงระดับที่พัดโบกได้เองโดยอัตโนมัติ และมีอิมพัลส์เหนี่ยวนำซีเลียใกล้เคียงให้พัดโบกสัมพันธ์กัน การที่อิมพัลส์ถูกหน่วงเหนี่ยวให้ช้าลง เนื่องจากต้องคอยให้ซีเลียแต่ละเส้นสะสมคุณสมบัติกระตุ้นให้มากขึ้นจนถึงระดับที่ต้องการเสียก่อน ซึ่งหมายความว่า ความเร็วของเมทาโครนัลเวฟว์ที่เคลื่อนไปตามแถวของซีเลีย สัมพันธ์โดยตรงกับจำนวนของซีเลีย ซีเลียแต่ละเส้นต่างทำหน้าที่เป็นตัวกระตุ้นจังหวะ(pace maker)ของซีเลียเส้นถัดไป จะเห็นได้ว่า ภายหลังจากตัดซีเลีย(เมมเบรเนลล์) ณ บริเวณใดบริเวณหนึ่ง ซีเลียถัดไปต้องใช้ระยะเวลาหนึ่งสะสมให้มีคุณสมบัติกระตุ้นจนถึงระดับที่ต้องการ และทำหน้าที่เป็นตัวกระตุ้นจังหวะของซีเลียแถวถัดๆ ไปขึ้นมาใหม่ จึงทำให้มีความถี่และความเร็วต่างจากแถวหน้าก่อนการตัด

นอกจากการศึกษาบทบาทของ ATP และแคลเซียมไอออนแล้ว นักวิทยาศาสตร์หลายท่าน ยังศึกษาถึงบทบาทของปัจจัยอื่นที่จะส่งผลกระทบต่อกลไกการทำงานของไมโครทิวบูลที่เป็นแกนของแฟลเจลลาและซีเลีย ปัจจัยที่ศึกษากันมากอย่างหนึ่งคือเอนไซม์ที่กระตุ้นการสร้างพลังงาน ATP เอนไซม์กระตุ้นการสร้างพลังงานดังกล่าวเพื่อให้เกิด

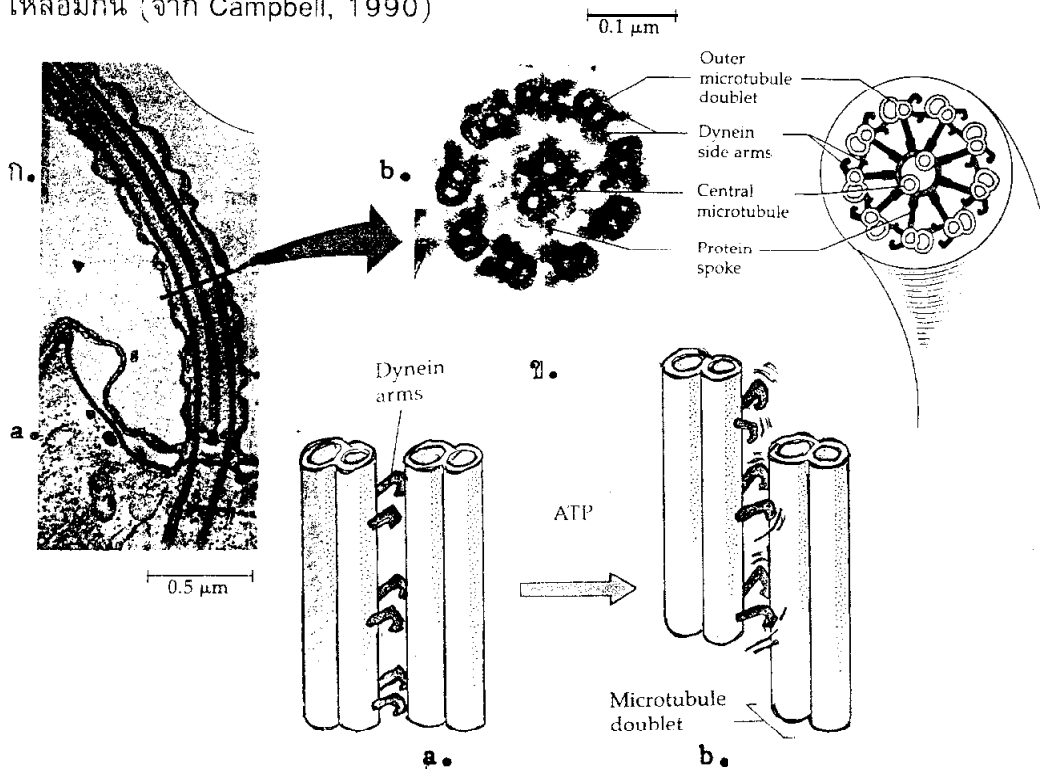
การเคลื่อนไหวของแฟลเจลลาและซิเลียมีหลายชนิด โคโรเนลและผู้ร่วมงาน(Coronel, et. al., 1981) เกอเรช เดอ เบอร์กอสและผู้ร่วมงาน(Gerez de Burgos, et. al., 1976) รายงานบทบาทของเอนไซม์ α -hydroxyacid dehydrogenase (HADH)ว่า ทำหน้าที่กระตุ้นการสร้างพลังงานเพื่อให้แฟลเจลลาของ *Trypanosoma cruzi* เคลื่อนไหวเช่นเดียวกับการทำงานของเอนไซม์ lactate dehydrogenase isozyme X (LDHX) ซึ่งกระตุ้นการสร้างพลังงานให้เกิดการเคลื่อนไหวที่หางของสเปอร์มาโทซัว บลังโกและผู้ร่วมงาน(Blanco, et. al., 1983)ยืนยันบทบาทของเอนไซม์ HADH โดยใส่ กอสซิพอล* (gossypol) ลงในมีเดียที่ใช้เพาะเลี้ยง *T. cruzi* ผลที่ได้คือ ไม่มีการเคลื่อนไหวของแฟลเจลลา ทำให้ทริพาโนโซมหยุดการเคลื่อนที่

ปัจจุบันเป็นที่ทราบกันดีว่าการโค้งงอของไมโครทิวบูลที่ทำให้แฟลเจลลาและซิเลียพัดโบกได้หลายรูปแบบนั้น สืบเนื่องมาจากพลังงาน ATP ไปทำให้เกิดการเปลี่ยนรูปร่างโมเลกุลของโปรตีน ไดเนอิน(dynein) ซึ่งติดอยู่กับท่อนำในของดับเบลทไมโครทิวบูล (รูป 6-12 ก.) ไดเนอินที่เปลี่ยนรูปร่างไปนี้ทำหน้าที่คล้ายขาที่มีนิ้วเป็นกรงเล็บเกี่ยวติดกับท่อนำนอกของดับเบลทไมโครทิวบูลที่อยู่ใกล้เคียงกัน แล้วดึงตัวเองให้เลื่อนไปข้างหน้า(รูป 6-12 ข.) ทำให้ดับเบลทไมโครทิวบูลทั้งสองเส้นเลื่อนหลวมกันตามแนวยาว ส่งผลให้แฟลเจลลาและซิเลียที่จัดเรียงอยู่ในลักษณะ $9(2)+2$ เกิดการโค้งงอไปในทิศทางตรงกันข้ามกับดับเบลทคู่ที่มีการหลวมกัน สไปคมมีหน้าที่ยึดดับเบลทไมโครทิวบูลอื่นให้ยึดหยุ่นอยู่ในลักษณะการจัดเรียงแบบเดิม จึงทำให้การพัดโบกของแฟลเจลลาและซิเลียมีลักษณะยึดหยุ่นผสมผสาน วงจรการเกี่ยวและดึงให้ดับเบลทไมโครทิวบูลหลวมกันแล้วปล่อยนี้เกิดขึ้นอย่างรวดเร็วมาก เสริมด้วยการทำงานของเอนไซม์หลายชนิด ถ้าแยกเฉพาะดับเบลทไมโครทิวบูลออกจากเซลล์ แล้วใส่ลงในมีเดียที่มี ATP และเอนไซม์ที่

* กอสซิพอล เป็นสารสีเหลืองสกัดมาจากเมล็ดและต้นนุ่น จัดอยู่ในประเภท polyphe-nolic มีชื่อทางเคมีว่า 1,1',6,6',7,7'-hexahydroxy, 5,5'-diisopropyl-3,3'-dimethyl-8,8'-dicarboxaldehyde ชาวจีนใช้กินเพื่อทำหมันชาย ปัจจุบันทดลองใช้เป็นยาคุมกำเนิดในเพศชาย ปฏิบัติการทำงานยังไม่เป็นที่แน่ชัด มีคุณสมบัติเด่นคือ ยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ LDHX และ HADH เช่นเดียวกับเอนไซม์อื่นของมนุษย์ที่เป็นพวก NAD-linked oxidoreductase

เหมาะสม ไดเนอินยังคงคุณสมบัติเกี่ยวข้องทำให้ไมโครทิวบูลเชื่อมกันตามแนวยาวได้ แต่ไม่มีการโค้งงอ เนื่องจากไม่มีสไปคามากำกับการจัดเรียงให้อยู่ในลักษณะ $9(2) + 2$

รูป 6-12 ก. ภาพแฟลเจลลัมถ่ายโดยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน a. ภาคตัดตามยาว b. ภาคตัดขวาง ด้านขวาคือภาพจำลองแสดงรายละเอียดของภาคตัดขวาง ให้สังเกตตำแหน่งของไดเนอินที่เกาะติดอยู่ด้านในของท่อด้านในของดับเบลทไมโครทิวบูล ข. แผนภาพแสดงการทำงานของดับเบลทไมโครทิวบูล a. เมื่อยังไม่ได้รับพลังงาน ATP b. เมื่อได้รับพลังงาน ATP แล้ว ให้สังเกตไดเนอินเกี่ยวข้องจนทำให้ไมโครทิวบูลทั้งสองเส้นเชื่อมกัน (จาก Campbell, 1990)



6.2 การกินอาหาร

อาหารเป็นวัตถุดิบสำคัญที่สิ่งมีชีวิตทุกชนิด จำเป็นต้องกินเข้าไปเพื่อใช้สร้างพลังงาน ATP ในกระบวนการเมแทบอลิซึม สำหรับใช้สร้างสารอาหารและสารประกอบอื่นที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิต สิ่งมีชีวิตที่สร้างสารอาหารได้เอง คือพวก ออโตโทรฟ (autotroph) มีสองประเภท คือ พวกที่ใช้พลังงานจากสารเคมี เรียกว่า เคโมออโตโทรฟ

(chemoautotroph) และพวกที่ใช้พลังงานแสงจากดวงอาทิตย์ เรียกว่า โฟโตออโทโทรฟ (photoautotroph) ต้องการวัตถุดิบที่เป็นสารประกอบอินทรีย์เพียงบางชนิดสำหรับใช้เป็นแหล่งธาตุคาร์บอน ซึ่งเป็นหนึ่งในบรรดาธาตุหลัก(C,H,O,N,P,S)ของสารอาหารและสารที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิต แบคทีเรียโบราณ* บางชนิดเท่านั้น ที่ดำรงชีพแบบสร้างสารอาหารได้เองโดยใช้พลังงานจากสารเคมี โปรโตซัวพวกที่มีพลาสทิด สาหร่าย และพืช สร้างสารอาหารได้เองโดยใช้พลังงานแสงจากดวงอาทิตย์ วัตถุดิบที่เป็นแหล่งธาตุคาร์บอนที่หาง่ายที่สุด คือ กรดคาร์บอนิก เมื่อนำมารวมกับ น้ำ สารสี(คลอโรฟิลล์) และ เอนไซม์ในพลาสทิด ก็สามารถสังเคราะห์สารอาหาร(คาร์โบไฮเดรต)ได้ด้วยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ต่อจากนั้น จึงมีกระบวนการสร้างสารอาหารและสารที่จำเป็นต่อการดำรงชีวิตอื่น โดยใช้คาร์โบไฮเดรตเป็นสารต้น

การนำโปรโตซัวกลุ่มไฟโทแฟลเจลเลทซึ่งสามารถสังเคราะห์ด้วยแสงเองตามธรรมชาติได้ มาเพาะเลี้ยงในมีเดียที่มีสารอาหารจำเป็นพื้นฐาน ทำให้ทราบว่า โปรโตซัวกลุ่มนี้ต้องการสารอินทรีย์บางอย่างอีกเพียงปริมาณน้อย เพื่อเสริมสร้างให้กระบวนการชีวเคมีและการเจริญดำเนินตามปกติ ถ้าขาดสารดังกล่าว จะทำให้โปรโตซัวเหล่านั้นไม่เจริญ โดยเฉพาะพวกที่อยู่ในไฟลัม ยูกลีนิดา ไดโนแฟลทิกอทา และคริปทอไฟทา จึงเรียกสารอินทรีย์ที่ต้องการใช้เพียงเล็กน้อยนี้ว่า โกรทแฟกเตอร์(growth factors) ซึ่งได้แก่ ไทเอมีน(thiamine) หรือวิตามินบี 1, โคบาลามิน(cobalamin) หรือวิตามินบี 12, และ ไบโอทิน(biotin) อย่างไรก็ตาม ไฟโทแฟลเจลเลทมากชนิด สามารถเจริญได้ตามปกติโดยไม่จำเป็นต้องใช้กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงมาช่วยดำรงชีวิต เพราะมีความสามารถดูดกลืนสารอินทรีย์ที่เป็นแหล่งธาตุคาร์บอนและไนโตรเจนที่มีอยู่ในดินที่อยู่อาศัยตามธรรมชาติ หรือในมีเดียที่ใช้เพาะเลี้ยง จึงอาจพบไฟโทแฟลเจลเลทได้ในที่มีดหรือสามารถเพาะเลี้ยงได้ในที่มีดเช่นเดียวกัน เรียกไฟโทแฟลเจลเลทกลุ่มนี้ว่า มิกโซโทรฟิค(mixotrophic) เมื่อไม่มีแสง การดำรงชีพจะเปลี่ยนจาก ออโท-หรือมิกโซโทรฟิคมาเป็นแบบ เฮเทโรโทรฟิค จึงอาจเรียกได้ว่า ดำรงชีพแบบ แอมฟีโทรฟิค(amphitrophic) บางครั้งไม่ทราบชนิดของพลาสทิดในไฟโทแฟลเจลเลทเหล่านี้ จึงนิยมใช้คำ

* ดู อาร์คีแบคทีเรีย ข้อ 7.2.1 หน้า 292

ศัพท์ทั่วไปว่า โฟโตโทรฟิกร์ เรียกพวกแฟลเจลเลททุกชนิดที่ดำรงชีพได้ด้วยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง

โปรโตซัวส่วนใหญ่ ดำรงชีพแบบ เฮเทโรโทรฟิกร์ สร้างสารอาหารเองไม่ได้ จำเป็นต้องกินอาหาร จึงมีการดำรงชีพแบบสัตว์ แม้ว่าบางครั้งจะสามารถเพาะเลี้ยงโปรโตซัวได้ในมีเดียที่มีเพียงสารละลายสารอาหารที่จำเป็นโดยไม่มีสิ่งมีชีวิตอื่น(แบคทีเรีย)เพื่อใช้เป็นอาหารหลักก็ตาม การเพาะเลี้ยงแบบนี้เรียกว่า การเพาะเลี้ยงแบบเอเซนิกร์(axenic culture) วิธีการนี้ ช่วยให้ทราบรายละเอียดความต้องการอาหารที่แตกต่าง แม้ในสกุลเดียวกัน แต่ต่างชนิดกัน เช่น *Euglena gracilis* สามารถเพาะเลี้ยงได้ในที่มีดถ้ามีเดียมีโซเดียมอะซีเตทเป็นแหล่งธาตุคาร์บอน แต่ *Euglena pisciformis* ไม่สามารถนำโซเดียมอะซีเตทมาเพื่อใช้สร้างสารอาหาร และถ้าอยู่ในที่มีดจะตาย

ซิลิเอทบางชนิด กินแบคทีเรียที่มีอยู่ในดินที่อยู่อาศัยตามธรรมชาติเป็นอาหารหลัก แต่สามารถนำมาฝึกให้กินอาหารสังเคราะห์ในมีเดียได้ เช่น *Tetrahymena pyriformis* ถูกนำมาเพาะเลี้ยงในมีเดียปราศจากเชื้อที่ประกอบด้วยกรดอะมิโน 10 ชนิด(รวมทั้ง วิตามินบี 6)* กัวนีน ยูเรซิล และเกลือของสารอินทรีย์ แต่ *Tetrahymena vorax* มีคุณสมบัติต่างเพียงเล็กน้อย คือ ไม่จำเป็นต้องใส่วิตามินบี 6 ลงไปในมีเดียก็สามารถเพาะเลี้ยงได้

การกินอาหารของโปรโตซัว ไม่มีลักษณะเด่นชัดว่า กลุ่มใดควรมีลักษณะเฉพาะ เนื่องจากโปรโตซัวเป็นยูแคริโอทเริ่มแรกที่มีการดำรงชีพเป็นแบบง่าย จึงมีการกินอาหารแบบง่ายด้วย อาหารถูกนำเข้าสู่เซลล์สองลักษณะหลัก คือ (1) สภาพซึมผ่านได้(permeation) (2) เอนโดไซโทซิส

6.2.1 สภาพซึมผ่านได้ เยื่อหุ้มเซลล์ของโปรโตซัวมีคุณสมบัติทั่วไปเช่นเดียวกับกับเยื่อหุ้มเซลล์ของยูแคริโอททั้งหลายทั้งที่เป็นสัตว์และพืช หนึ่งในคุณสมบัติสำคัญ คือ การยอมให้สารบางอย่าง เช่น น้ำ ไอออนของธาตุ กรดอะมิโน โมโนแซ็กคาไรด์ ยูเรีย และลิพิดบางชนิด ผ่านเข้าสู่เซลล์ได้โดยใช้หลายกระบวนการ** มาช่วย การยอมให้สารผ่านเยื่อหุ้มเซลล์โดยเฉพาะสารอาหารนั้น มีข้อจำกัดมากในโปรโตซัว เนื่องจากส่วนใหญ่

* ไพรดอกซินมิวแทนท์ของ *Tetrahymena pyriformis* นำมาเพาะเลี้ยงในมีเดียที่ไม่มี วิตามินบี 6 ได้

** ศึกษาเรื่อง passive, facilitated, และ active transport จากตำราหลักชีววิทยา

มีเพลลิเคิลหนาหรือมีเปลือกหุ้ม ตำแหน่งที่พอจะเป็นทางผ่านของสารได้ คือ โปรตีน แชนเนลที่เยื่อหุ้มเซลล์โดยอาศัยกลไกของแอกทีฟทรานสปอร์ต ยิ่งในกลุ่มที่มีเปลือกหุ้ม โอกาสนำสารเข้าสู่เซลล์โดยผ่านทางคุณสมบัติสภาพซึมผ่านได้มีน้อยมาก โปรโตซัวในกลุ่มนี้ จึงมักมีพลาสมิดเพื่อการดำรงชีพแบบอโทโทรฟ โดยอาศัยน้ำที่ออสโมซิสเข้าสู่เซลล์ได้ร่วมกับสารอินทรีย์ที่เป็นแหล่งธาตุคาร์บอน กลไกการนำอาหารเข้าสู่เซลล์จึงอาศัยวิธีเอนโดไซโทซิสเป็นหลัก และใช้วิธีสภาพซึมผ่านได้เป็นส่วนประกอบ

6.2.2 เอนโดไซโทซิส ถือเป็นกระบวนการหลักในการนำสารทั้งที่เป็นอาหารและสารอื่นเข้าสู่เซลล์ ในกรณีสารที่ถูกนำเข้าไปเป็นของเหลว นิยมเรียกว่า **ไพโนไซโทซิส (pinocytosis)** ในกรณีสารที่ถูกนำเข้าไปมีลักษณะเป็นมวลสารหรือเซลล์(แบคทีเรีย หรือ โปรติสต์) นิยมเรียกว่า **ฟาโกไซโทซิส(phagocytosis)**

(1) ไพโนไซโทซิส มีความหมายว่า การดื่ม สารที่ถูกนำเข้าไปส่วนใหญ่เป็นโมเลกุลของสารอินทรีย์ที่ละลายน้ำได้ รวมถึงโมเลกุลที่มีขนาดใหญ่ ศึกษาพบครั้งแรกในหลายสกุลของพวกอะมีบา(*Amoeba, Chaos, Pelomyxa*) ต่อมาศึกษาพบในโปรโตซัวกลุ่มอื่นที่มีเพลลิเคิลยึดหยุ่นได้ จากการศึกษาใน *Amoeba proteus* พบว่า เยื่อหุ้มเซลล์บริเวณปลายชูโดพอดเดียวจะเว้าเป็นหลอดเข้าไปในไซโทพลาซึม ดูดของเหลวตามเข้าไป แล้วจึงคอดเป็นถุงหลุดเข้าไป ถุงอาจมีขนาดใหญ่(2 ไมครอน) สังเกตเห็นได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์ธรรมดา หรือมีขนาดเล็กมาก(0.01 ไมครอน) ซึ่งตรวจสอบได้โดยอาศัยเทคนิคของกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน อาจพบหลอดไพโนไซโทติกที่เยื่อหุ้มเซลล์บริเวณอื่นที่ไม่ใช่ปลายของชูโดพอดเดียวได้บ้าง เมื่อถุงเข้าสู่ไซโทพลาซึมแล้ว เยื่อหุ้มถุง(ซึ่งหลุดมาจากเยื่อหุ้มเซลล์)จะมีสภาพซึมผ่านได้มากขึ้น เปิดโอกาสให้โมเลกุลของสารออกไปจากถุงสู่ไซโทพลาซึม การนำสารเข้าสู่เซลล์โดยวิธีไพโนไซโทซิสมีจุดอิมิตัว กล่าวคือเมื่อหลอดเพิ่มมากขึ้นจนถึงระดับหนึ่ง(ประมาณ 100 หลอด) กระบวนการไพโนไซโทซิสจะหยุดพัก 3-4 ชั่วโมงแล้วจึงจะเริ่มใหม่ ถ้านำ *Amoeba proteus* มาเพาะเลี้ยงโดยให้กินพวกซิลิเอทเป็นอาหาร ต่อจากนั้นจึงเปลี่ยนไปเลี้ยงในมีเดียที่มีสารอาหาร กระบวนการไพโนไซโทซิสจะลดลงจากปกติถึงหนึ่งในสิบ ในทางตรงกันข้าม ถ้านำ *Amoeba proteus* ที่มีกระบวนการไพโนไซโทซิสสมบูรณ์จนอิมิตัวแล้วเปลี่ยนไปเพาะเลี้ยงโดยให้ซิลิเอทเป็นอาหารแทนมีเดียสารอาหาร อะมีบาจะไม่กินซิลิเอท ผลการทดลองชี้ให้เห็นว่ากระบวนการไพโนไซโทซิส ถูกควบคุมโดยกลไกการทำงานของเซลล์ มิใช่ปรากฏการณ์ที่เกิด

จากการว่าเป็นผลเองของเยื่อหุ้มเซลล์โดยอัตโนมัติ ไพนอไซโทซิสพบได้ในโปรโตซัวหลายกลุ่ม ซึ่งอาหารที่พอจะหาได้ตามธรรมชาติเป็นของเหลวที่เกือบจะมีคุณสมบัติของการเป็นสารออสโมติก เช่น การพบไพนอไซโทซิสขนาดเล็กที่ส่วนกันของรอยพับบนผิวเพลลิเคิลของ *Cepedea diminuta* (Class Opalinata, Phylum Zoomastigina)

การศึกษาเรื่องไพนอไซโทซิส(เอนโดไซโทซิส) นิยมใช้เฟอร์ริทิน* (ferritin) เป็นสารบ่งชี้ เนื่องจากสามารถทำเครื่องหมาย(label)เฟอร์ริทินให้เป็นสารไอโซโทปง่าย และเฟอร์ริทินพันธะกับเยื่อหุ้มเซลล์ได้ดี จึงสามารถติดตามการเดินทางเข้าสู่เซลล์ของเฟอร์ริทินได้ ยิ่งไปกว่านั้น เฟอร์ริทินยังสามารถพันธะกับสารอินทรีย์อื่น(เช่นสารอาหาร)ได้ดี ด้วยจึงทำหน้าที่พาสารหลายประเภทเข้าสู่เซลล์ วิลเลียมส์(Williams, 1983) ศึกษาการนำเฟอร์ริทินเข้าสู่เซลล์ *Tetrahymena thermophila* (Order Hymenostomatida, Class Oligohymenophorea) พบว่า ถ้าเฟอร์ริทินพันธะแอนติบอดี การเข้าสู่เซลล์โดยวิธีเอนโดไซโทซิสเร็วกว่าเฟอร์ริทินอย่างเดียวหรือเฟอร์ริทินประจุบวก ข้อมูลนี้อำนวยประโยชน์ต่อการศึกษาเรื่องเอนโดไซโทซิสและการไหลของเยื่อหุ้มเซลล์ในโปรโตซัวกลุ่มอื่น

(2) ฟากอไซโทซิส กระบวนการนี้ไม่มีลักษณะต่างจากไพนอไซโทซิสเด่นชัดนัก ถือเป็น การนำของแข็งหรือมวลของสาร(รวมถึงเซลล์ด้วย)เข้าสู่เซลล์โดยวิธีเอนโดไซโทซิสเช่นเดียวกัน การนำของแข็งเข้าสู่เซลล์ ก็ย่อมต้องมีของเหลวตามติดเข้ามาด้วย เพราะโปรโตซัวจำเป็นต้องอาศัยอยู่ในสภาพแวดล้อมที่เป็นของเหลวเสมอ แม้ในกลุ่มที่ดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ภายในไซโทพลาซึมของโฮสต์เซลล์

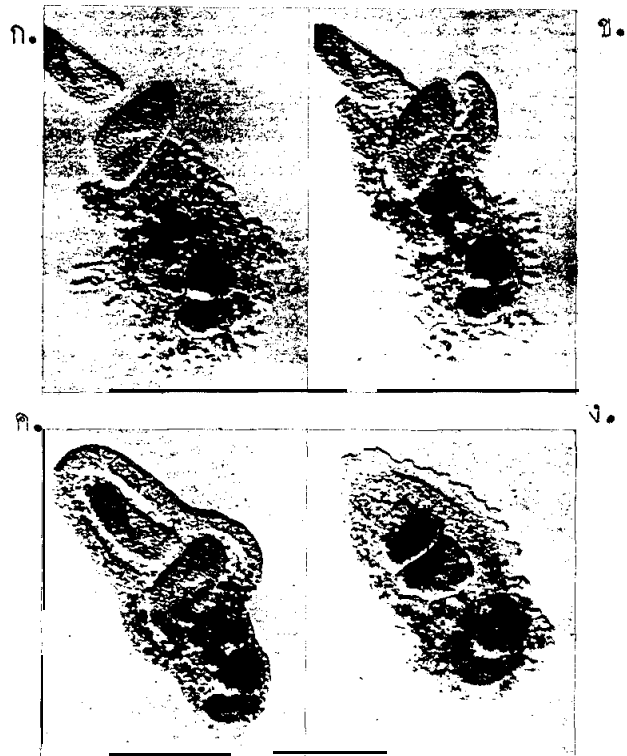
โปรโตซัวส่วนใหญ่ไม่มีโครงสร้างพิเศษเพื่อการกินอาหาร ยกเว้นพวกซิลิเอทที่มีส่วนเว้าของเพลลิเคิลที่เรียกว่า ช่องปาก(cytostome) ดังนั้นอาหารจึงถูกนำเข้าสู่เซลล์ ณ จุดใดจุดหนึ่งของเยื่อหุ้มเซลล์ วิธีการกินอาหารง่ายมากโดยเฉพาะในกลุ่มของพวกอะมีบาโดยใช้ชูโดพอดเดียวโอบล้อมแบคทีเรีย(รวมถึงมวลหรือโปรติสท์อื่นด้วย) จนเยื่อหุ้มเซลล์ด้านที่ชิดกับแบคทีเรียมาบรรจบกันเป็น ฟุตแควิวอล เข้าไปอยู่ในไซโทพลาซึม ต่อ

* เฟอร์ริทิน เป็นสารประกอบโปรตีนเชิงซ้อน มี Fe และ P เป็นองค์ประกอบ Fe มีปริมาณมากถึงร้อยละ 23 สร้างขึ้นโดยเซลล์ในชั้นมีวคอกซาของลำไส้เล็ก โดย Fe เข้ามาพันธะกับโปรตีน apoferritin พบสะสมอยู่ในเซลล์ของระบบเลือดน้ำเหลือง โดยเฉพาะใน ตับ ม้าม ไชกระดูก

จากนั้นจึงมีเอนไซม์จากไลโซโซม ซึมผ่านเยื่อหุ้มพุดแควิวโอลเข้าไปย่อยแบคทีเรียให้มี
 กระบวนการทางชีวเคมีมาเป็นสารอาหารที่ต้องการ จนทำให้พุดแควิวโอลเล็กลงเรื่อยๆ
 เหลือเพียงกากที่ย่อยไม่ได้ค้างอยู่ภายใน ซึ่งสามารถจัดออกจากเซลล์ได้โดยวิธีเอกโซ
 ไชทอซิส การที่อะมีบาค้นหาแบคทีเรีย(หรืออาหารอื่น)ได้นั้น เป็นเรื่องยากที่จะอธิบาย
 เชื่อกันว่า สารเคมีจากแบคทีเรีย* มีส่วนช่วยให้อะมีบาหาอาหารจนพบ

การกินอาหาร โดยเฉพาะที่มีลักษณะเป็นเซลล์ขนาดใหญ่ ดำเนินไปในทำนอง
 เดียวกันกับอาหารที่เป็นของเหลว เมื่อซูโดพอดเดียวของ *Amoeba proteus* สัมผัสเซลล์
Paramecium bursaria (รูป 6-13) การสัมผัสส่งผลให้พารามีเซียมหยุดการเคลื่อนที่

รูป 6-13 ภาพถ่ายจากกล้องจุลทรรศน์แสดงขั้นตอนฟาโกไซโทซิสของ *Amoeba proteus* กิน *Paramecium bursaria* เป็นอาหาร เริ่มต้นจากการสัมผัสเซลล์พารามีเซียม
 (ก.) โอบล้อม(ข.)จนพารามีเซียมหลุดเข้าไปอยู่ในพุดแควิวโอล(ค. และ ง.) (จาก Grell,
 1973)



* ดู เคโมโทรพิซึม ข้อ 7.1.3 หน้า 285

เปิดโอกาสให้อะมีบาโอบล้อมพารามีเซียมไว้ได้ทั้งหมดพร้อมทั้งเปลี่ยนรูปร่างของตัวเองมาเป็นเซลล์ลักษณะวงรี พารามีเซียมจึงตกอยู่ในฟุตแควิวโอล อาจดีนรนเพียง 2-3 ครั้งในระยะแรก ต่อมาฟุตแควิวโอลจะแข็งขึ้นจนเป็นรูปทรงกลมเข้าสู่ขั้นตอนการถูกย่อยโดยเอนไซม์ต่อไป

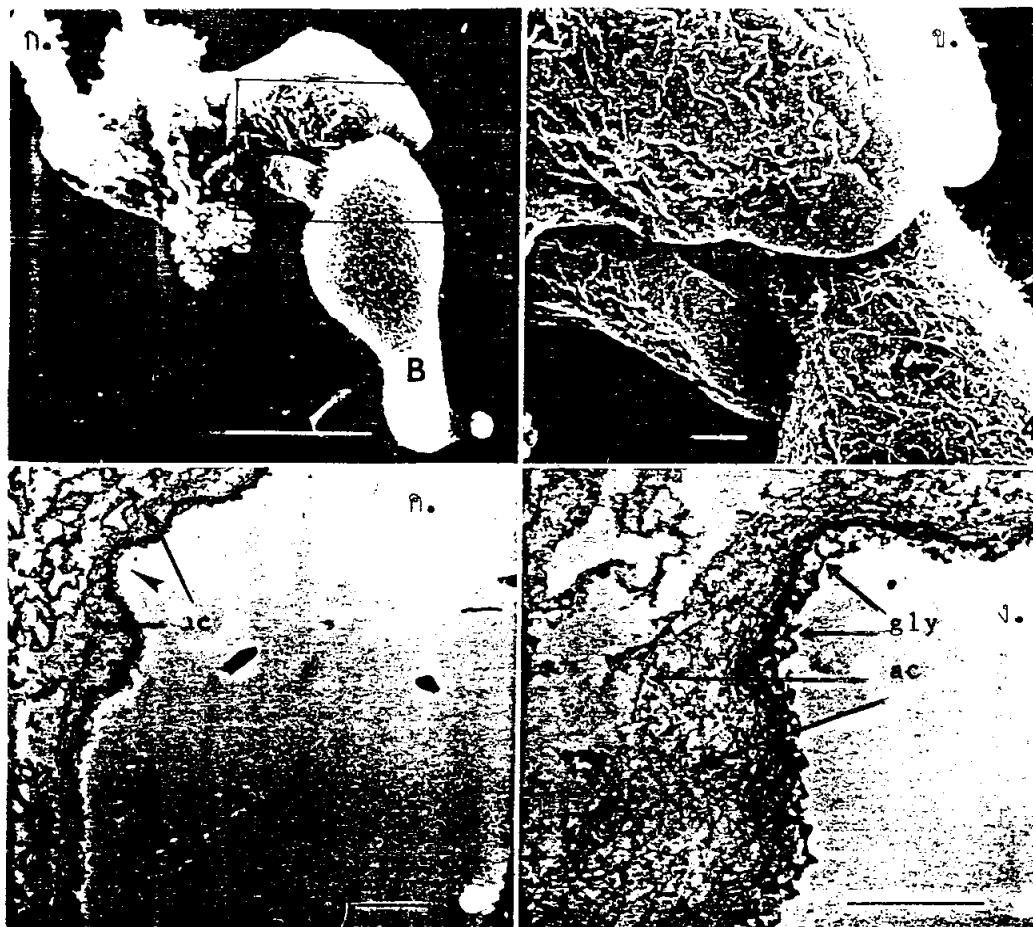
การจับเหยื่อมีชีวิตที่เป็นเซลล์ขนาดใหญ่ เช่น ซิลิเอท หรือ เนมาโทด เชื่อว่าสืบเนื่องมาจากแรงเชิงกล โดยมีผู้ศึกษาพบเหยื่อดีนรนอยู่ในฟุตแควิวโอลของ *Amoeba proteus* และ *Chaos carolinensis* แต่ยังไม่ทราบแน่นอนว่า แรงเชิงกลมาจากแหล่งใด เชื่อกันว่า อาจเนื่องมาจากร่างแหแอกทินที่ค้ำจุนโครงสร้างของเซลล์และมีส่วนร่วมในการเปลี่ยนรูปร่างและการเคลื่อนที่ การศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนขณะอะมีบา กำลังจับเหยื่อกินโดยวิธีฟาโกไซโทซิส (รูป 6-14 ก. และ ข.) สนับสนุนแนวคิดนี้ เนื่องจากพบว่า ใต้เยื่อหุ้มเซลล์บริเวณที่ใช้จับเหยื่อซึ่งเรียกว่า ฟูดคัพ (food cup) เต็มไปด้วยเส้นใยสอดก่ายเป็นร่างแหหนากว่าบริเวณอื่น (รูป 6-14 ค.) ยิ่งไปกว่านั้น ไกลคอคเคลิทซ์ (glycocalyx) ที่คลุมเยื่อหุ้มเซลล์บริเวณนี้ก็หนากว่าบริเวณอื่นอีกด้วย (รูป 6-14 ง)

อะมีบาชนิดอื่น เช่น *Thecamoeba verrucosa* (Suborder Thecina, Order Amoebida) สามารถกินไซแอนแบคทีเรียสกุล *Oscillatoria* ที่เซลล์ต่อกันเป็นเส้นยาวหลายไมครอนได้โดยใช้ชูโดพอดียหลายอันช่วยกันม้วนสายไซแอนแบคทีเรียให้เป็นขดคล้ายขดเชือกก่อนกินเข้าไป

พวกที่มีเปลือกหุ้ม เช่น *Diffugia* เมื่อเข้าใกล้อาหารจะยื่นชูโดพอดียออกมาจากช่องเปิดของเปลือก โอบล้อมแล้วดึงกลับเข้ามา พวกแอกทิโนพอดาน (เฮลิโอซวาน, เรติโอแลเรียน) แอกโซพอดียยาวยืดหยุ่นได้ในระดับหนึ่ง* นอกจากนี้ใช้เพื่อการเคลื่อนที่แล้วยังใช้จับอาหารแล้วดึงเข้ามาจนชิดเซลล์ด้วยความช่วยเหลือของไมโครทิวบูลที่ค้ำจุนอยู่ภายใน แล้วจะส่งเอนไซม์ออกไปย่อยขณะอาหารยังอยู่นอกเซลล์ อาหารที่ถูกย่อยแล้วจะถูกดูดกลืนกลับเข้ามาภายหลัง แล้วปล่อยกากทิ้งไป

* แอกโซพอดียของแอกทิโนพอดานและแกรนิวโลเรทิกิวโลซวาน เดิมเคยเรียกว่า **rhi-zopodia** ปัจจุบันเรียกว่า **reticulopodia** ซึ่งถ้าสอดก่ายกันเป็นร่างแหเรียกว่า **reticulopodial network** โครงสร้างนี้ในไฟลัม Granuloreticulosa และ Chlorarachnida ไม่ได้ใช้สำหรับการเคลื่อนที่ แต่ใช้สำหรับกรองจับอาหารที่ไหลปนมากับน้ำ

รูป 6-14 ก. และ ข. ภาพถ่ายจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราดแสดง
 ขั้นตอนที่ *Amoeba proteus* ใช้พืดักของซูโดพอดเดี่ยวโอบล้อม ซิลิเอทสกุล *Blepharisma*
 (B) ภาพ ข. คือส่วนขยายบริเวณสี่เหลี่ยมในภาพ ก. ให้สังเกตเยื่อหุ้มเซลล์บริเวณพืดัก
 ด้มีรอยย่นน้อยกว่าส่วนโคนของซูโดพอดเดี่ยว ค. และ ง. ภาพถ่ายจากกล้องจุลทรรศน์
 อิเล็กตรอนแบบทะลุผ่านแสดงเยื่อหุ้มเซลล์บริเวณพืดัก(ลูกศร)ของ *Chaos carolinensis*
 ส่วนของเซลล์ *Blepharisma* ปรากฏอยู่ทางมุมล่างขวาของภาพ ค. ภาพ ง. คือส่วน
 ขยายบริเวณลูกศร ให้สังเกตการหนาตัวของร่างแหเส้นใยแอกทิน(ac) และ ไกลคอเด
 ลิกซ์(glc) (จาก Jeon and Jeon, 1983)



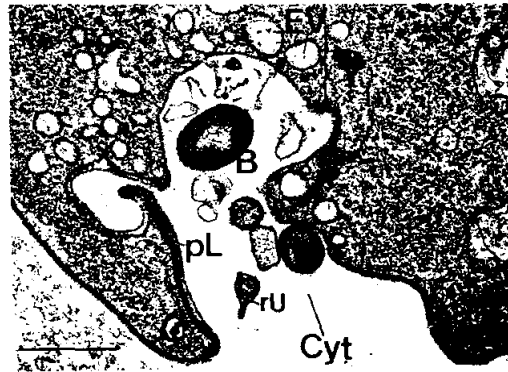
รูป 6-15 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนตัดขวางเซลล์ *Chilomestix caulleryi* ผ่านบริเวณร่องปาก(Cyt) เพื่อแสดงฟาโกไซโทซิส ให้สังเกตแบคทีเรีย(B) กำลังถูกกิน อยู่ในช่องปาก B-bacterium, Cyt-cytostomal ventral pouch, EV-endocytotic vesicle (phagocytosis),

pL-striped lamina,

rU-recurrent undulipodium

(lattero-ventral flagellum)

(จาก Margulis, et al., 1993)



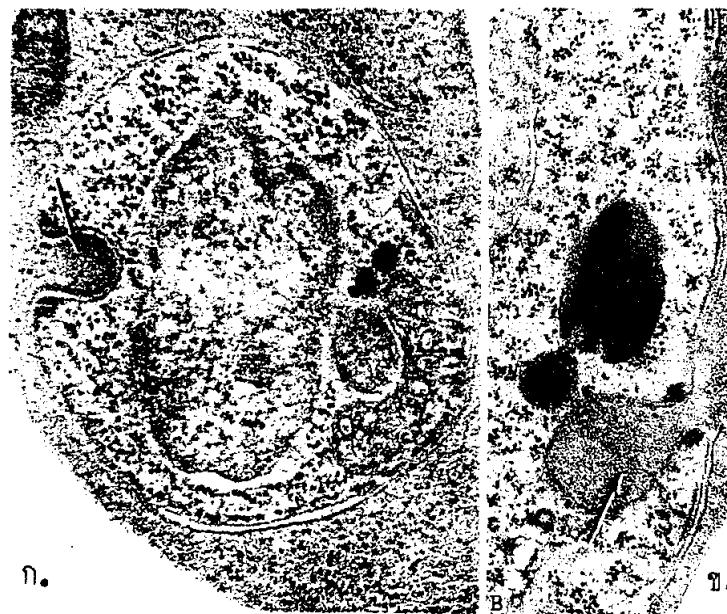
โปรโตซัวที่รูปร่างของเซลล์แบ่งเป็นส่วนหน้าส่วนท้ายชัดเจน มักกินอาหารผ่านทางเยื่อหุ้มเซลล์ ณ ตำแหน่งเฉพาะ พบในพวก แฟลเจลเลท ไฟโทแฟลเจลเลท และซิลิเอท โคแอนโนแฟลเจลเลท(Class Choanomastigotes) (รูป 10-3 ถึง 10-5) ซึ่งส่วนหน้าของเซลล์มีเทเคิลลักษณะคล้ายปลอก(collar) เรียงล้อมรอบแฟลเจลลาเส้นเดียว เทเคิลทำหน้าที่จับอาหารส่งเข้าสู่เซลล์ทางด้านหน้า *Ichthyobodo necator* (syn. *Costia necatrix*) (Order Bodonina, Class Kinetoplastida) ขณะดำรงชีพหากินอิสระ มีโครงสร้างพิเศษทำหน้าที่คล้ายปากเรียกว่า ไซโทสโตม(cytostome) อยู่ทางด้านข้างก่อนไปทางด้านหน้าของเซลล์ โครงสร้างนี้เป็นหลอดยาวลึกเข้าไปในไซโทพลาซึมทางด้านหน้า แฟลเจลเลทวงศ์ Trypanosomatidae (Order Trypanosomatina, Class Kinetoplastida) ซึ่งดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ในของเหลวในเนื้อเยื่อของโฮสต์ กินอาหารโดยวิธีเอนโดไซโทซิส* โดยการเว้าเป็นถุงบริเวณซอกร่องโคนแฟลเจลลา แต่พวกไฮเพอร์แมสติกอทที่อาศัยแบบพึ่งพาอยู่ในลำไส้ของปลวกต่างจากแฟลเจลเลทกลุ่มอื่น โดยกินชิ้นไม้ขนาดจิ๋วผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ทางส่วนท้ายของเซลล์

* ทราบโดยการ label ferritin แล้วติดตามการเคลื่อนที่ของเฟอร์ริทินด้วยเทคนิคทางอิเล็กตรอนไมโครสโคป

Chilomestix (Family Retortamonadidae, Class Retortamonadida) ดำรงชีพแบบพึ่งพาอยู่ในระบบทางเดินอาหารของสัตว์ทั้งพวกไม่มีกระดูกสันหลัง(แมลง)และมีกระดูกสันหลัง(สัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำ, สัตว์เลื้อยคลาน, สัตว์ฟันแทะ และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม) มีไซโทสโทมอยู่ด้านข้างคล้ายกับ *Ichthyobodo* แต่มีแฟลเจลลา(rU)ควบคู่อยู่กับช่องปากเพิ่มขึ้นมาหนึ่งเส้น(รูป 6-15) อาหาร(แบคทีเรีย)ถูกนำเข้าสู่เซลล์ผ่านทางช่องปาก

Plasmodium (Order Haemosporida, Class Hematozoa, Phylum Apicomplexa) ทุกชนิด ขณะดำรงชีพแบบปรสิตอยู่ในเซลล์เม็ดเลือดแดงของโฮสต์ กินฮีโมโกลบินของโฮสต์เป็นอาหาร โดยการเว้าเยื่อหุ้มเซลล์ลักษณะคล้ายหยดน้ำเข้าสู่ไซโทพลาซึมของตนเอง(รูป 6-16 ก. และ ข.) เรียกโครงสร้างคล้ายหยดน้ำนี้ว่า ไมโครพอร์(micropore) แล้วจึงคอดหลุดเป็นถุงฟูตแควิวโอลเข้าไปในไซโทพลาซึม ไมโครพอร์ต่างจากหลอดไฟ

รูป 6-16 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนของ *Plasmodium cathemerium** ก. ระยะไซซอนท์ภายในเซลล์เม็ดเลือดแดงของนก ข. ระยะแกมีโทไซท์ ให้สังเกตฮีโมโกลบินที่ไหลตามส่วนเว้าเป็นถุงของไมโครพอร์(ลูกศร) ได้เยื่อหุ้มเซลล์บริเวณปากรูไมโครพอร์ถูกเสริมด้วยโครงสร้างวงกลมทึบแสง ให้สังเกตกากฮีโมโกลินลักษณะเป็นก้อนทึบแสงทั้งขนาดเล็กและขนาดใหญ่ในทั้งสองภาพ (จาก Aikawa, et al., 1968)



* เป็นพลาสโมเดียมชนิดที่พบได้ง่ายในเม็ดเลือดแดงของสัตว์พวกนกแทบทุกชนิด

นอไซทอทิก คือ บริเวณส่วนคอที่จะคอดหลุดนั้น มีโครงสร้างที่บแสงมาเสริมเป็นวงอยู่ใต้เยื่อหุ้มเซลล์ ทำหน้าที่คล้ายเส้นใยหุ้รูดรอบช่องปากที่จะช่วยบีบฮีโมโกลบินให้หลุดเข้าไปอยู่ในถุงเข้าเพื่อถูกส่งเข้าสู่เซลล์ต่อไป การย่อยเกิดขึ้นในพุดแควิวโอล อาหารที่ย่อยแล้วซึมผ่านเยื่อหุ้มแควิวโอลออกไปอยู่ในไซโทพลาซึม จึงเหลือกากฮีโมโซอิน(hemo-zoin)ตกค้างอยู่ในพุดแควิวโอลปรากฏในลักษณะที่บแสง(รูป 6-16 ข.)

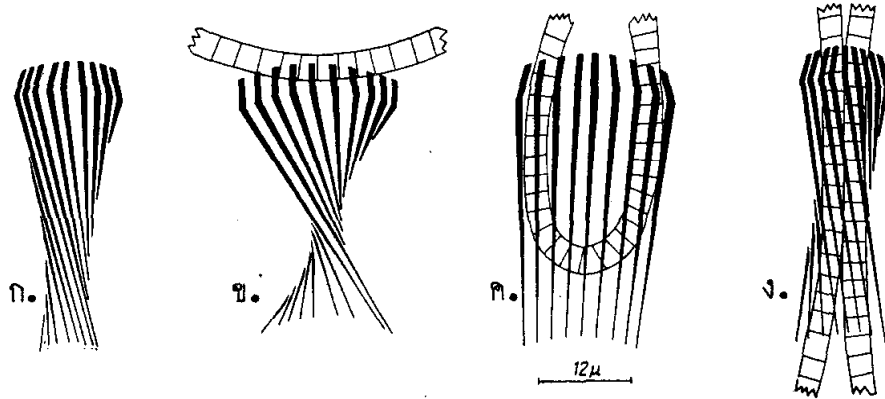
ซิลิเอทส่วนใหญ่มีช่องปาก ช่องนี้ในบางชนิดยาวลึกลงไปในเซลล์ เรียกว่า **ไซโทฟาริงซ์(cytopharynx)** มักมีเส้นใยหลากหลายลักษณะและการจัดเรียงมาเสริมความแข็งแรง ตำแหน่งของช่องปากและโครงสร้างอื่นที่สัมพันธ์กันมีลักษณะต่างกันในแต่ละกลุ่ม ส่วนใหญ่อยู่ที่ส่วนหน้าของเซลล์และมักอยู่ลึกลงไปใน **ปาก(buccal cavity)** ลักษณะการกินอาหารจึงสัมพันธ์กับลักษณะของโครงสร้างเหล่านี้ด้วย ที่สังเกตเห็นต่างกันเด่นชัด คือ การกินอาหารแบบ **กลืน(gulper)** และแบบ **หมุนวน(swirler)**

พวกกินอาหารแบบกลืนมักกินเหยื่อขนาดใหญ่ โดยกลืนผ่านช่องปากซึ่งอาจอยู่ที่ส่วนหน้าหรือด้านข้างของเซลล์ ช่องปากขยายได้กว้างและบีบให้แคบได้ด้วยความช่วยเหลือของโครงสร้างเส้นใยรูปแท่งที่ล้อมรอบเรียงบิดขานมาตามความยาวของช่องปาก (รูป 6-17) เรียกโครงสร้างซับซ้อนนี้ว่า **ไซโทฟาริงเจียลบาสเกต(cytopharyngeal basket)** เมื่ออาหาร(ไซแอนโนแบคทีเรียที่เรียงต่อกันเป็นเส้นยาว)มาถึงช่องปาก ไซโทฟาริงเจียลบาสเกตจะขยายตัวกลืนสายไซแอนโนแบคทีเรียลงไปบางส่วน ต่อจากนั้นจึงบิดกลับสู่ตำแหน่งเดิม เด็ดสายไซแอนโนแบคทีเรียให้ขาดออกจากส่วนที่อยู่นอกช่องปาก แล้วกลืนส่วนที่อยู่ภายในช่องปากเข้าสู่เซลล์ พวกกินอาหารแบบกลืนส่วนใหญ่จับเหยื่อแล้วกินขณะเหยื่อยังมีชีวิต* และมักเลือกเหยื่อเฉพาะชนิดด้วย เช่น *Didinium nasutum* (Order Haptorida, Class Litostomatea) ชอบกินเฉพาะพารามีเซียมโดยไม่จำเป็นต้องว่ายน้ำไล่จับ พารามีเซียมว่ายน้ำมาพบกันโดยบังเอิญ จึงถูกไดดีเนียมใช้เพกซิซิสท์แทงจนเป็นอัมพาต(รูป 6-18 ก. a.) แม้ว่าพารามีเซียมจะปล่อยไทรคอซิสท์ออกมาป้องกันตัวจนทำให้ไดดีเนียมถอยห่างออกไป แต่เพกซิซิสท์ยังคงติดอยู่กับพารามีเซียมและโยงติดอยู่กับออร์ลิโคนของไดดีเนียมด้วยเส้นใยเหนียว(รูป 6-18 ก. b.) ต่อจากนั้นจะเริ่ม

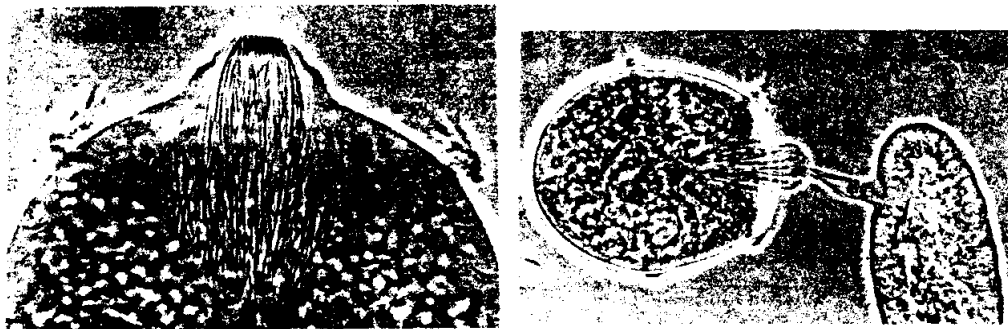
* ยกเว้น *Coleps hirtus* (Order Prorodontida, Class Prostomatea) กลืนกินเซลล์ที่ตายแล้ว การหาอาหารถูกเหนี่ยวนำโดยกระบวนการเคโมโทรพิซึม

ขยายออร์แกเนลล์ให้กว้างขึ้น แล้วกลืนพารามีเซียมเข้าไปทั้งเซลล์(รูป 6-18 ข.)

รูป 6-17 แผนภาพจำลองจากภาพถ่ายด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแสดงการจัดเรียงเส้นใยรูปแท่งบริเวณ ไซโทพลาซึมเจียลลาสเกตของ *Nassula* (Order Nassulida, Class Nassophorea) ก. เมื่อยังไม่พบอาหาร ข. เมื่อพบสายไซแอนแบคทีเรีย ค. กลืนส่วนหนึ่งของไซแอนแบคทีเรียเข้าไป ง. ปิดกลับสภาพเดิม เต็ดสายไซแอนแบคทีเรียจนขาด (oIn Grell, 1973)



รูป 6-18 ภาพถ่ายแสดงขั้นตอน *Didinium nasutum* จับ *Paramecium* กินเป็นอาหาร a. เพกซิซิสต์บริเวณออร์แกเนลล์ เส้นยาวเรียงถัดลงมาคือ ทอกซิซิสต์ b. ไดดีเนียมใช้เพกซิซิสต์แทงพารามีเซียมและยึดติดไว้ด้วยเส้นใยเหนียวเหนื่อออร์แกเนลล์(จาก Grell, 1973) ข. ภาพถ่ายจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด a. ขณะที่ไดดีเนียมจับพารามีเซียม b. กลืนพารามีเซียมเข้าไปจนเกือบหมดทั้งเซลล์(จาก Vilee, et.al., 1990)



ข.

a.

b.

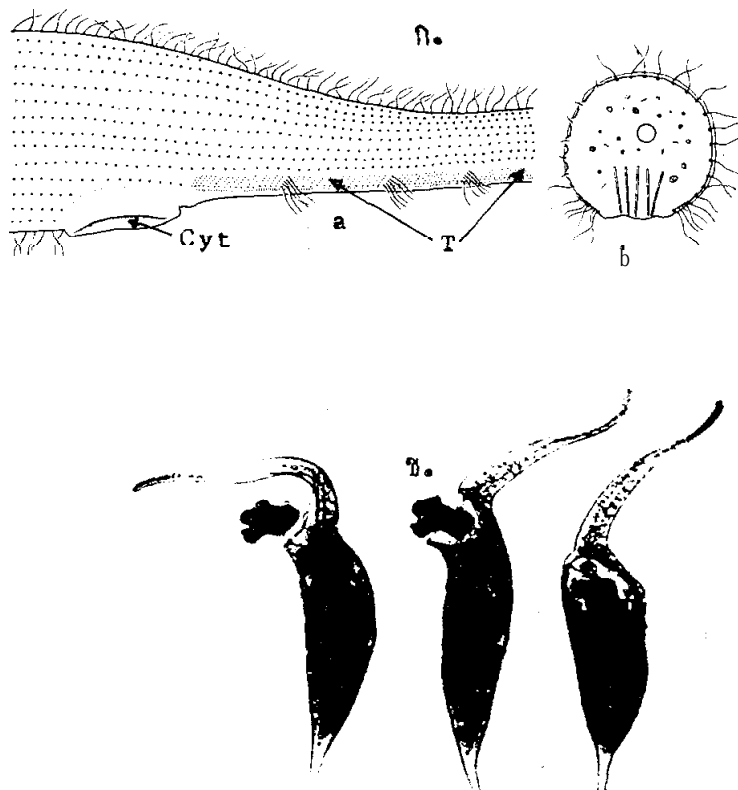


พวกที่มีช่องปากอยู่ด้านข้างของเซลล์มีวิธจับและกลืนเหยื่อต่างออกไปเช่น *Dileptus anser* (Order Pharyngophorida, Class Lithostomatea) ด้านหน้าของเซลล์ส่วนที่เลยช่องปากขึ้นไปเรียวยาวลักษณะคล้าย งวง(proboscis) เคลื่อนไหวได้(รูป 6-19 ก.) ภายในวงด้านเดียวกันกับช่องปากเต็มไปด้วยแถวของทอกซิซิสต์ซึ่งสามารถใช้ฆ่าเหยื่อได้ถึง 70 เซลล์ เมื่อวงสัมผัสเหยื่อ(*Colpidium*, Order Hymenostomatida, Class Oligohymenophorea) จะปล่อยทอกซิซิสต์ออกมาทันทีทำให้เหยื่อตาย ต่อจากนั้นจึงเริ่มต้นกลืนด้วยความช่วยเหลือของการขยับงวง(รูป 6-19 ข.) และเส้นใยหูดที่บริเวณรอบช่องปาก บางครั้งไคเลปทัสฆ่าเหยื่อมากเกินไปจนความจำเป็นโดยไม่กลืนกินเหยื่อที่ถูกฆ่า ในกรณีที่ทอกซิซิสต์ถูกใช้จนหมด สามารถสร้างคืนขึ้นมาใหม่ได้ แต่ต้องใช้เวลาประมาณ 2-3 ชั่วโมง

พวกที่กินอาหารแบบวังวน คือพวกที่มีเมมเบรนเซลล์พัดน้ำให้เป็นคลื่นไหลวนพาอาหารเข้าสู่ช่องปาก ดังนั้นช่องปากของซิลิเอทกลุ่มนี้จึงล้อมรอบด้วยออร์แกเนลล์พิเศษบริเวณรอบช่องปากที่เรียกว่า บัคคัลฟิลด์ หรือเพอริสโทม(buccal field or peristome) มีขนาดรูปร่างและตำแหน่งสัมพันธ์กับขนาดของเซลล์แต่ละชนิด โดยทั่วไปเพอริสโทม มี

ลักษณะเป็นร่องแคบทรงกรวยก่อนถึงช่องปาก จึงมีชื่ออื่นได้อีก คือ ออรัลฟันเนล หรือ เวสทิบิวลัม(oral funnel or vestibulum) ขี้เลียในเพอริสโทมทำหน้าที่พิเศษ คือ สร้าง การไหลวนของน้ำให้พัดอาหารเข้าหาเซลล์ การพัดโบกเป็นไปโดยอัตโนมัติแยกต่างหาก จากขี้เลียที่ใช้ว่ายน้ำ วิธีการกินอาหารมีความหลากหลายในแต่ละกลุ่ม จะชักรัดตัวอย่างพอสังเขป

รูป 6-19 ก. แผนภาพโครงสร้างบริเวณงวงของ *Dileptus anser* a. ช่องปากรูปถ้วย(Cyt)อยู่ทางด้านซ้ายของภาพ ทอกซิซิสท์(T)เรียงเป็นแถวอยู่ด้านเดียวกัน b. ภาคตัดขวางผ่านงวง ข. ภาพถ่ายขั้นตอนการกลืนเหยื่อ(จากซ้ายไปขวา) (จาก Grell, 1973)



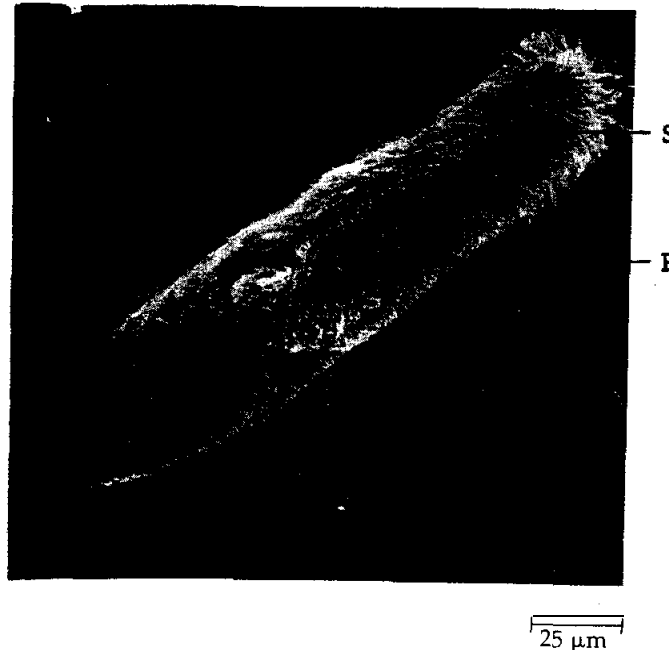
ซิวลิเอทในอนุชั้น Hymenostomatia ของชั้น Oligohymenophorea ทุกสกุล มีออร์แกเนลล์พิเศษที่เพอริสโทม เช่น *Tetrahymena* มีออร์แกเนลล์ที่ขนาดเล็กอยู่ถัดจากส่วนหน้าของเซลล์มาเล็กน้อย ภายในช่องมีอันดูละติงเมมเบรน* หนึ่งแถบ และ 3 เมมเบรนเนลล์ *Pleuronema* มีอันดูละติงเมมเบรนลักษณะคล้ายใบเรือขนาดใหญ่ ยื่นออกมาจากเพอริสโทมที่อยู่ด้านข้างของเซลล์ แต่ซิวลิเอทในอนุชั้น Peritrichia มีลักษณะต่างออกไป ด้านหน้าของเซลล์ขยายแบนกว้างเป็นรูปถ้วย มีช่องปากอยู่ตรงกลางของโครงสร้างรูปถ้วย(เพอริสโทม) มีซิเลียเรียงเป็นแถวมันวอนทวนเข็มนาฬิกาเข้าไปสู่ช่องปาก ซิวเลียรอบนอกสุดทำหน้าที่เป็นอันดูละติงเมมเบรนพัดโบกน้ำให้ไหลวนเข้าสู่ช่องปาก ซิวลิเอทในชั้น Spirotrichea (เช่น *Spirostomum*, *Stentor*, *Metafolliculina*) มีลักษณะต่างจากสองอนุชั้นข้างต้น คือ มีแถบเมมเบรนเนลล์ล้อมรอบช่องเปิดขนาดใหญ่ของช่องปาก เมมเบรนเนลล์พัดโบกตามเข็มนาฬิกา ทำให้น้ำไหลวนพาอาหารเข้าสู่ช่องปาก

ซิวลิเอทในอนุชั้น Suctoria ของชั้น Phyllopharyngea มีวิถีกินอาหารต่างจากกลุ่มอื่น ส่วนใหญ่มีเทนเทเคิลจำนวนมากรวมกันเป็นมัด ลักษณะคล้ายเข็มหมุดยื่นออกมาจากผิวเซลล์ มีตั้งแต่ 2 มัดขึ้นไป เทนเทเคิลยึดหดได้ อาจมีการแตกออกเป็นแขนง ทำหน้าที่จับและกินอาหารแทนการกินผ่านทางช่องปาก เช่น *Ephelota gemmipara* (รูป 4-11 และ 4-12 ข.) มีเทนเทเคิลยาวมันงอได้(prehensile tentacle) กระจายสม่ำเสมออยู่บนส่วนบนของเซลล์ และมีเทนเทเคิลสั้น(feeding tentacle) ใช้สำหรับกินอาหารอยู่ตรงกลาง เมื่ออาหารไหลมากับน้ำ เทนเทเคิลอันยาวจะจับอาหารมันงอส่งต่อสู่เทนเทเคิลอันสั้นซึ่งทำหน้าที่ดูดกินอาหารจนหมด แล้วปล่อยากทิ้งไป เหี่ยวที่ถูกจับกินส่วนใหญ่เป็นพวกซิวลิเอท ซึ่งถ้ามีขนาดใหญ่ก็มีโอกาสหลุดหนีจากการถูกจับกินได้ จากการศึกษาโดยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนทำให้ทราบว่า แสพทอซิสท์ที่เทนเทเคิล มีส่วนช่วยให้เหี่ยวเป็นอัมพาต เป็นการช่วยให้การหนีรอดของเหี่ยวน้อยลง อย่างไรก็ตาม หน้าที่ของแสพทอซิสท์ยังไม่ทราบแน่ชัด เพราะโครงสร้างนี้พบในพวกที่ดำรงชีพแบบปรสิต(*Podophrya paramecium*) ซึ่งไม่มีความจำเป็นต้องทำให้โฮสต์เป็นอัมพาต

* อันดูละติงเมมเบรนของซิวลิเอทต่างจากของแฟลเจลเลทในแง่ส่วนประกอบของโครงสร้าง กล่าวคือ เป็นแถวของซิเลียขนาดเล็กจำนวนมากเรียงติดกันเป็นแถบ แต่ทั้งสองกลุ่มมีลักษณะการพัดโบกเหมือนกัน คือเป็นคลื่นคล้ายงูเลื้อย

กิจกรรม 6.1

จากภาพถ่ายโดยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด จง label สัญญลักษณ์ P, S ทำนทราบหรือไม่ว่า โปรโตซัวในภาพอยู่ในสกุลใด ส่วนป้านและส่วนเรียวของเซลล์ หมายถึงส่วนใดของเซลล์ เส้นสั้นๆจำนวนมากรอบเซลล์ สื่อความหมายทางด้านการเคลื่อนที่อย่างไร



กิจกรรม 6.2

ปฏิบัติเช่นเดียวกับกิจกรรม 5.1 หลังเริ่มเพาะเลี้ยงประมาณ 3-4 วัน ใช้ ปิเปตดูดตะกอนจากกันหลอดเพาะเลี้ยง ซึ่งอาจมีเศษท่อนฟางเล็กๆอยู่ด้วย แล้วใส่ลงบนสไลด์ปิดด้วยกระจกปิด ตรวจสอบหาโปรโตซัวด้วยกล้องจุลทรรศน์ พยายามทำซ้ำหลายๆครั้ง ท่านมีโอกาสพบและศึกษาอะไรได้บ้างจากกิจกรรมนี้

สรุป

โปรโตซัวส่วนใหญ่ใช้ ซูโดพอดีย แอกลีโนพอดีย หรือ อังคูลีพอดีย(แฟลเจลลา และ ซีเลีย) สำหรับช่วยให้เซลล์เคลื่อนที่ได้หลายลักษณะ เช่น แบบ คีบคลาน เดิน ร่อน ถลา หรือ ควงสว่าง พวกที่ไม่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่บางระยะของวงจรชีวิตก็สามารถเคลื่อนที่ได้ เช่น ระยะสปอโรซอยท์ของเฮมาทอซoon เคลื่อนที่โดยอาศัยการขยับเป็นคลื่นของรอยพับบนผิวเพลลิเคิล พวกที่เกาะติดอยู่กับที่ก็เคลื่อนไหวได้โดยอาศัย

การยึดหดเส้นใยไมโอซิมในส่วนที่เรียกว่า ก้าน หรือในส่วนที่เป็นตัวเซลล์ ซึ่งจะช่วยให้เซลล์เปลี่ยนรูปร่างได้ด้วย กลไกการเคลื่อนที่ของกลุ่มที่ไม่มีไมโครทิวบูลค้ำจุนโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่อาศัยพลังงาน ATP ก่อให้เกิดเอนโดไซโทซิส จนมีการไหลของเยื่อหุ้มเซลล์ทำให้เซลล์บีบคลานได้ กลุ่มที่มีไมโครทิวบูลค้ำจุนโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่อาศัยพลังงาน ATP ที่ไดเนอินของดับเบลทไมโครทิวบูล เกี่ยวข้องกับของไมโครทิวบูลเหลื่อมกัน ทำให้โครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่งอพับโปกจนเกิดการเคลื่อนที่ได้

การกินอาหารส่วนใหญ่ใช้วิธีเอนโดไซโทซิสเป็นหลัก อาจเสริมด้วยวิธีสภาพซึมผ่านได้ในโปรโตซัวบางกลุ่มที่ดำรงชีพแบบปรสิตรหรือถูกเพาะเลี้ยงไว้ในมีเดียที่มีสารอาหาร การกินอาหารโดยวิธีเอนโดไซโทซิสพบน้อยกว่าวิธีฟาโกไซโทซิส ซึ่งมีความหลากหลายมาก โดยเฉพาะในกลุ่มที่กินอาหารที่เป็นเซลล์มีชีวิต พบในพวกอะมีบาและซีเลียท ในพวกหลังยังมีวิธีกินที่ต่างกัน คือ จับเหยื่อก่อนโดยทำให้เป็นอัมพาตหรือตายด้วยเอกซโทซิม แล้วจึงกลืนเหยื่อผ่านช่องปากเข้าไปทั้งตัว พวกที่กินอาหารขนาดเล็กมีซีเลียที่เปลี่ยนแปลงเป็นโครงสร้างพิเศษ เรียกว่า เมมเบรเนลล์ หรืออีกแบบหนึ่งคือ อันดูลิงเมมเบรเม เรียงราย หรือรายล้อมอยู่บริเวณเพอริสโทม ทำหน้าที่พัดวนน้ำให้พาอาหารเข้าสู่ช่องปาก

แบบฝึกหัดบทที่ 6

I จงตอบคำถามต่อไปนี้

1. จงเปรียบเทียบกลไกการเคลื่อนที่ของโปรโตซัว ระหว่างกลุ่มที่ไม่มีและกลุ่มที่มีไมโครทิวบูลค้ำจุนโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่
2. จงให้เหตุผลว่า ทำไมพวกซัคทอเรียนจึงไม่กินอาหารผ่านทางช่องปากเหมือนพวกเพริทริช

II จงเติมศัพท์เทคนิคลงในช่องว่างเพื่อให้ได้ข้อความถูกต้องสมบูรณ์

3. กลุ่มที่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่แบบแฟลเจลลา อาศัยการพับโปกเป็นคลื่นแบบ หรือแบบ โดยการพับโปกนั้นอาจอยู่ในระนาบเดียวกัน (uni-planar) หรือต่างระนาบเป็นแบบเกลียว กลุ่มที่มีโครงสร้างสำหรับการเคลื่อนที่เป็นแบบซีเลียมีความซับซ้อนมากขึ้น การพับโปกมีจังหวะพัดเรียกว่า ที่เกิดขึ้นอย่างรวดเร็ว และจังหวะคืนตัวที่เรียกว่า เกิดขึ้นช้ากว่า

- ทั้งจังหวะพัดและจังหวะคืนตัวมีทิศทางและความเร็วแน่นอนต่อเนื่องกันตามแถวของ
 ซิเลียจากส่วนหน้าสู่ส่วนท้ายของเซลล์ ทำให้มีลักษณะเป็นคลื่นเรียกว่า
 wave สำหรับพวกที่มีซิเลียขนาดเล็กเรียงติดกันเป็นแถบที่เรียกว่า อยู่
 บริเวณ peristome มีลักษณะการพัดโบกเป็นแบบ คล้ายของพวก
 Trypanosome และการควบคุมการพัดโบกแตกต่างหากจากซิเลียรอบเซลล์
4. การเปลี่ยนรูปร่าง มักพบในโปรโตซัวพวกเกาะติดอยู่กับที่ โดยอาศัยเส้นใยที่ไม่ใช่
 ในส่วนก้าน(stalk) ซึ่งสร้างขึ้นมาจากการคัดหลั่งสารออกมาจากบริเวณ
 ที่เรียกว่า ที่ส่วนท้ายของเซลล์ เส้นใยที่เป็นแกนกลางของก้าน เรียกว่า
 และเส้นใยที่อยู่ภายในตัวเซลล์ทำหน้าที่เป็น และ
 muscle ซึ่งชนิดหลังนี้อยู่ที่บริเวณส่วนหน้าสุดของเซลล์
5. การกินอาหารของโปรโตซัวใช้กระบวนการ เป็นหลัก กลุ่มที่ดำรงชีพ
 แบบปรสิตหรือกลุ่มที่สามารถนำมาเพาะเลี้ยงในมีเดียได้อาจนำอาหารบางอย่างเข้าสู่
 เซลล์ผ่านทางกระบวนการ รูปแบบหลักของการกินอาหารจำแนกย่อย
 ออกเป็นแบบ 2 คือ และ ซึ่งเป็นกลไกหลักในโปรโตซัว
 ทุกกลุ่มแม้ในกลุ่มที่ดำรงชีพแบบปรสิต ข้อแตกต่างที่พอจะสังเกตเห็น คือ แบบแรก
 เป็นการนำอาหารที่เป็นของเหลวเข้าสู่เซลล์ แบบหลังเป็นการนำอาหารที่เป็นก้อน
 รวมทั้งเซลล์ของ และโปรติสต์อื่นด้วยเข้าสู่เซลล์ ข้อแตกต่างอีกประการ
 หนึ่งคือ แบบแรกเยื่อหุ้มเซลล์ส่วนที่เว้าเข้ามาในไซโทพลาซึมลักษณะเป็นหลอด
 แบบหลังลักษณะเป็น เสริมด้วยโปรตีน สอดก่ายกันคล้าย
 ตะกร้า และที่ขอบคอดของรู ยังมีสารที่บดแสงอิเล็กทรอนิกส์มาเสริม ทำหน้าที่
 คล้ายหลอดผลิตอาหาร(จากมวลก้อนใหญ่)เข้าสู่เซลล์