

บทที่ 7

พฤติกรรมและวิวัฒนาการ

เค้าโครงเรื่อง

7.1 พฤติกรรม

- 7.1.1 โฟโทโทรฟิซึ่ม
- 7.1.2 เมคาโนโทรฟิซึ่ม
- 7.1.3 เคมีโทรฟิซึ่ม
- 7.1.4 จีโอโทรฟิซึ่ม
- 7.1.5 เอนโดจีนัสริทึ่มส์
- 7.1.6 การเปลี่ยนพฤติกรรม

7.2 วิวัฒนาการ

- 7.2.1 กำเนิดของโพรแคริโอทและโฟโตออโทโทรฟ
- 7.2.2 กำเนิดของยูแคริโอท
- 7.2.3 ฟิลอเจนีของโปรติสท์
- 7.2.4 วิวัฒนาการของไมโอซิส ซินแกมี และการสืบพันธุ์แบบสลับ
- 7.2.5 ซากดึกดำบรรพ์ของโปรโตซัว

สาระสำคัญ

1. โปรโตซัวมีพฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นทางกายภาพได้หลายแบบคือ โฟโตโทรฟิซึ่ม เมคาโนโทรฟิซึ่ม เคมีโทรฟิซึ่ม และจีโอโทรฟิซึ่ม การตอบสนองมีทั้งแบบเข้าหาและหนีจากสิ่งกระตุ้นนั้น บางชนิดมีพฤติกรรมที่ถูกควบคุมจากภายในเซลล์เป็นแบบเอนโดจีนัสริทึ่มส์ บางชนิดสามารถเปลี่ยนพฤติกรรมได้
2. สันนิษฐานว่า โปรโตซัวมีวิวัฒนาการมาจากโพรแคริโอท เป็นกลุ่มที่มีวิวัฒนาการสืบทอดมาจากยูแคริโอทแรกเริ่มเนื่องจากเซลล์มีความสมบูรณ์ปรับเปลี่ยนเพื่อการดำรงชีพอย่างง่ายในสภาพแวดล้อมที่แตกต่าง กลุ่มที่มีการกลายและมีชีวิตรอดก็มีวิวัฒนาการเป็นต้นกำเนิดของพวกยูแคริโอทที่เปลี่ยนแปลงต่อไปเป็นสัตว์และพืช หลักฐานสนับสนุนวิวัฒนาการส่วนใหญ่ได้จากซากดึกดำบรรพ์ของโปรโตซัวหลายกลุ่ม โดยเฉพาะกลุ่มที่มีเปลือกหุ้มเซลล์ซึ่งมีลักษณะคล้ายคลึงกับพวกที่มีชีวิตอยู่ในปัจจุบัน

จุดประสงค์ของการเรียนรู้

เมื่อศึกษาจบบทนี้แล้ว นักศึกษาสามารถบอกได้ว่า

1. โปรโตซัวมีพฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นทางกายภาพประเภทใดบ้าง และโปรโตซัวกลุ่มใดตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นได้มากกว่าหนึ่งสิ่ง พร้อมทั้งสามารถบอกกลุ่มของโปรโตซัวที่มีพฤติกรรมเหล่านั้นได้ รวมถึงทราบปัจจัยที่เป็นกลไกให้มีการเปลี่ยนแปลงพฤติกรรม
2. โปรโตซัวมีวิวัฒนาการสืบเนื่องมาจากโพรแคริโอท กลไกใดที่ช่วยให้โปรโตซัวมีชีวิตรอดสืบทอดความหลากหลายมาจนถึงยุคปัจจุบัน มีเหตุผล หรือหลักฐานใด ที่สนับสนุนต้นกำเนิดของโปรโตซัวว่ามาจากโพรแคริโอท และโปรโตซัวเป็นยูแคริโอทเริ่มแรก พร้อมทั้งสามารถบอกสายวิวัฒนาการของโปรโตซัวกลุ่มที่คุณเคยได้
3. นักศึกษาสามารถตอบคำถามในแบบฝึกหัดท้ายบทได้เกินกว่าร้อยละ 80 ในเวลาหนึ่งสัปดาห์

การที่สิ่งมีชีวิตสามารถรับรู้ถึงความเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมได้ ถือว่ามี พฤติกรรม สิ่งกระตุ้นเฉพาะบางอย่างเป็นแรงกระตุ้นให้เกิดการตอบสนองลักษณะเฉพาะเรียกว่า พฤติกรรมแบบรีแอกทีฟ(reactive behavior) ถ้าสิ่งกระตุ้นเป็นประเภทเดียวกันกับสิ่งมีชีวิตนั้นสัมผัสอยู่แล้วตามธรรมชาติ ปฏิกริยาตอบสนองจะเป็นสิ่งอำนวยความสะดวกต่อสิ่งมีชีวิตนั้นในการปรับเปลี่ยนให้เหมาะสมต่อสถานการณ์ดำรงชีพ สิ่งกระตุ้นคือ การเปลี่ยนแปลงพลังงานที่เกิดขึ้นในสภาพแวดล้อมตามธรรมชาติที่สิ่งมีชีวิตอาศัยอยู่ พลังงานอาจอยู่ในรูปของ พลังงานกล พลังงานเคมี หรือ พลังงานแม่เหล็ก-ไฟฟ้า พลังงานจะทำให้เกิดปฏิกริยาตอบสนองได้ต่อเมื่อปริมาณเกิน ระดับการกระตุ้น(threshold of stimulation) ซึ่งมีความเฉพาะในแต่ละประเภทของสิ่งกระตุ้น ถ้าทำการกระตุ้นซ้ำหลายครั้งในปริมาณต่ำกว่าระดับการกระตุ้น(subthreshold stimuli) ก็สามารถเหนี่ยวนำให้เกิดปฏิกริยาตอบสนองได้ เนื่องจากมีการสะสมพลังงานการกระตุ้นไว้ สิ่งมีชีวิตใดจะตอบสนองการกระตุ้นแบบนี้ได้หรือไม่ ขึ้นอยู่กับสภาวะทางสรีรวิทยาของตัวที่มีความง่าย(susceptibility)ต่อแรงกระตุ้นหรือไม่ ความง่ายต้องได้รับการพัฒนามาจากแรงกระตุ้นประเภทเดียวกันมาก่อน และถือว่าเป็นลักษณะเฉพาะตัว

สิ่งกระตุ้นหนึ่งยวนำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาขึ้นภายในสิ่งมีชีวิต เรียกว่า เป็นการเอกไซเทชัน(excitation) ซึ่งจะเริ่มจากจุดรับการกระตุ้น ส่งต่อไปยังจุดเกิดปฏิกิริยา กระบวนการส่งต่อพลังงานระหว่างสองจุดนี้ยังไม่เป็นที่ทราบ

7.1 พฤติกรรม

สำหรับโปรโตซัวการรับแรงกระตุ้นและปฏิกิริยาตอบสนองเกิดขึ้นภายในเซลล์เดียวกัน อาจเกิดขึ้นที่ส่วนใดส่วนหนึ่งของเซลล์ เซลล์ออร์แกเนลล์ หรือตัวเซลล์ทั้งหมด ทำหน้าที่รับแรงกระตุ้น โดยทั่วไปการตอบสนองออกมาในรูปแบบของการเคลื่อนที่ หรือแทกซิส(taxis) ถ้าสิ่งกระตุ้นเป็นสารเคมี การตอบสนองเรียกว่า เคโมแทกซิส(chemotaxis) การเรียกชื่อปฏิกิริยาตอบสนอง นิยมเรียกตามธรรมชาติทางกายภาพของสิ่งกระตุ้น อย่างไรก็ตาม แม้มีธรรมชาติของสิ่งกระตุ้นต่างกัน แต่อาจก่อให้เกิดปฏิกิริยาตอบสนองแบบเดียวกันได้ การตอบสนองมีสองแบบ คือ ฟอโบแทกซิส(phobotaxis) ไม่มีทิศทางตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้น ถือเป็นปฏิกิริยาซ็อก อีกแบบหนึ่งคือ ทอพอแทกซิส(topotaxis) เป็นปฏิกิริยาตอบสนองต่อทิศทางของสิ่งกระตุ้น เซลล์อาจเคลื่อนที่ เข้าหาสิ่งกระตุ้น(positive topotaxis) หรือ ถอยหนีจากสิ่งกระตุ้น(negative topotaxis) โดยทั่วไป โปรโตซัวมีพฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งเร้าน้อยประเภท เท่าที่ศึกษากัน คือ การตอบสนองต่อการกระตุ้นของแสง เรียกว่า โฟโตโทรพิซึม(phototropism) ตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นเชิงกล เรียกว่า เมคาโนโทรพิซึม(mechanotropism) ตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นที่เป็นสารเคมี เรียกว่า เคโมโทรพิซึม(chemotropism) ตอบสนองต่อแรงโน้มถ่วงของโลก เรียกว่า จีโอโทรพิซึม(geotropism)

7.1.1 โฟโตโทรพิซึม ไม่เพียงแต่กลุ่มไฟโทแฟลเจลเลทเท่านั้นที่มีพฤติกรรมตอบสนองต่อการกระตุ้นของแสง เพราะจำเป็นต้องนำพลังงานแสงมาใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง โปรโตซัวที่ดำรงชีพแบบเฮเทโรโทรฟิกในฟิล์มซูโอแอสทิจินา ไรโซพอดดา และซิลิโอฟอร่า ก็มีพฤติกรรมตอบสนองต่อการกระตุ้นของแสงด้วย

แฟลเจลเลทมีความสามารถตอบสนองต่อการเพิ่มความเข้มของแสงอย่างมีทิศทาง โดยการเคลื่อนที่เข้าหาแหล่งกำเนิดแสง ซึ่งเป็นพฤติกรรมต่างจากแบคทีเรียสีม่วงและไซแอนแบคทีเรียที่ตอบสนองแบบไร้ทิศทาง ถ้าจัดให้แสงส่องที่จานเพาะเลี้ยงแฟลเจลเลทเพียงด้านเดียว ทุกเซลล์จะเคลื่อนที่ไปรวมกันอยู่ด้านที่เป็นแหล่งกำเนิดแสง ในกรณีนี้จึงเป็นพฤติกรรมแบบเคลื่อนที่เข้าหาแสง(positive phototaxis) พฤติกรรมจะเปลี่ยนเป็น

ตรงกันข้าม ถ้าลดความเข้มของแสงลง แพลเจลเลทอาจว่ายน้ำออกไปในทิศทางตรงข้ามกับแหล่งกำเนิดแสงเป็น การเคลื่อนที่หนีแสง(negative phototaxis) หรือถอยออกมาในลักษณะไรทิศทาง

ไม่เพียงแต่ความเข้มของแสงเท่านั้นที่มีบทบาทต่อการตอบสนอง คุณภาพของแสงก็มีบทบาทสำคัญด้วย หลักการทั่วไปคือ ช่วงคลื่นที่น่าจะกระตุ้นให้มีการตอบสนองได้ดีควรเป็นช่วงคลื่นที่ทำให้มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด คือ ช่วงคลื่นแสงสีแดง* แต่ความจริงไม่เป็นเช่นนั้น ช่วงคลื่นสั้นของแสงสีน้ำเงิน(430-450 นาโนเมตร) เป็นช่วงคลื่นที่ดีที่สุดสำหรับการกระตุ้นให้เกิดการเคลื่อนที่เข้าหาแสง บักเกิลน์(Buggeln, 1981) ยืนยันผลการกระตุ้นของแสงช่วงคลื่นสีน้ำเงินว่า มีการตอบสนองแบบโฟโตโทรพิซึมได้ดีที่สุดเมื่อทดลองกับสาหร่ายดิวิชัน Xanthophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae และ Rhodophyceae ที่เป็นเช่นนั้นอาจเนื่องมาจากสารสี แคโรทีนอยด์ หรือ ไรโบเฟลวิน ทำหน้าที่รับโฟตอนในช่วงคลื่นดังกล่าวได้ดีที่สุด เพราะตามหลักการในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ปฏิกิริยาที่จำเป็นต้องใช้พลังงานแสง(light-dependent reaction) ให้ประสิทธิภาพสูงสุดในช่วงคลื่นสีน้ำเงิน สารสีที่ใช้ดูดกลืนพลังงานแสงต้องเป็นสีเหลือง(คือสีของแคโรทีนอยด์)

นอกจากความเข้มและช่วงคลื่นของแสงเข้ามามีบทบาทต่อการเกิดปฏิกิริยาตอบสนองแล้ว ยังมีอีกปัจจัยหนึ่งเข้ามาเกี่ยวข้อง คือ เซลล์ต้องมีความสามารถรับรู้ความแตกต่างความเข้มของการแผ่รังสีด้วย

ไฟโทแพลเจลเลทส่วนใหญ่มี สติกมา หรือ อายสปอต แม้ว่าจะไม่ใช่ออร์แกเนลล์ทำหน้าที่รับแสงโดยตรง แต่ก็สามารถรับรู้พลังงานของแสงได้ โดยทั่วไป สติกมาเปลี่ยนแปลงมาจากคลอโรพลาสต์ ถูกจัดเรียงอยู่ใต้เยื่อหุ้มเซลล์ด้านหน้า(รูป 2-15) หรือแยกออกจากคลอโรพลาสต์มาชิดกับผนังของโคนแพลเจลลาที่ว่าเป็นถุง(รูปกิจกรรม 2.1) เช่น ในยูกลีนา สติกมามีสีเหลืองหรือสีแดง เนื่องจากมีแกรนูลของสารสีขนาดเท่าๆกันมาเรียงต่อกันเป็นแผ่นเดี่ยวหรือซ้อนทับกันหลายแผ่น เมื่อสกัดออกมาจากเซลล์แล้วนำมาวิเคราะห์คุณสมบัติทางเคมีพบว่า เป็นสารพวกแคโรทีนอยด์ ดังนั้นจึงไม่มีหน้าที่เกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ แต่น่าจะเกี่ยวข้องกับการรับรู้พลังงานของแสง ความสำคัญของสติก

* สาหร่ายและพืชดูดกลืนพลังงานโฟตอนเพื่อใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ดีที่สุดในช่วงคลื่น 450 และ 680 นาโนเมตร

มาที่เกี่ยวข้องกับการรับรู้พลังงานแสงต่างกันในแต่ละชนิด แพลเจลเลทที่ไม่มีสติกมา เช่น สกุล *Chilomonas* และ *Bodo* (Phylum Cryptophyta) มีพฤติกรรมตอบสนองต่อแสงได้ มีวแทนท์ของ *Chlamydomonas reinhardi** (สาหร่ายสีเขียว) ไม่มีสติกมา แต่ก็มีพฤติกรรมตอบสนองต่อแสงแม้ว่าจะไม่ดีเท่าเซลล์ปกติ ในกรณีของ *Euglena* สติกมาทำหน้าที่เพียงเสริมบทบาทการมีพฤติกรรมตอบสนองต่อแสง ซึ่งจะกล่าวโดยละเอียดต่อไป ในทางตรงกันข้าม สติกมาจำเป็นสำหรับพฤติกรรมตอบสนองต่อแสงในกลุ่มของไฟโตไมแนดที่รวมกันอยู่เป็นโคโลนี เช่น โขมาทิกเซลล์ของ *Eudorina californica** มีสติกมาและตอบสนองต่อแสงได้ แต่เจเนเรทีฟเซลล์ซึ่งไม่มีสติกมา ไม่มีการตอบสนองต่อแสง การตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงความส่องสว่าง(สว่าง/สลัว)ของโขมาทิกเซลล์ ออกมาในรูปของการลดความถี่การพัดโบกของแพลเจลลา การตอบสนองเกิดขึ้นทันทีที่ความเข้มของแสงเปลี่ยนแปลง แต่ความถี่การพัดโบกที่ลดลงนั้นจะกลับคืนสู่ปกติภายในเวลาเพียง 2-3 วินาที แม้ว่าจะคงความเข้มของแสง(หลังการเปลี่ยน)ไว้ก็ตาม ถ้าเพิ่มความเข้มของแสงมากถึงระดับหนึ่ง จะขัดขวางการตอบสนอง แพลเจลลากระตุกแล้วหยุดการพัดโบก โคโลนีที่เคยตอบสนองด้วยการเคลื่อนที่เข้าหาแสงในระดับความเข้มต่ำ ถ้าเพิ่มความเข้มแสงมากขึ้น การตอบสนองจะถูกขัดขวาง ในทำนองเดียวกัน โคโลนีที่เคยเคลื่อนที่หนีแสงในระดับความเข้มสูง ถ้าลดความเข้มแสงลงมา การตอบสนองจะถูกขัดขวาง เพื่อให้ได้ข้อมูลมากขึ้น จึงแยกแต่ละเซลล์ของโคโลนีมาใส่ในหลอดไมโครแคพิลลารี แล้วศึกษาการตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงความเข้มของแสงต่อไป ไฟโตแพลเจลเลทที่ใช้ทดลอง คือ *Eudorina californica** และ *Volvox aureus** วิธีการเปลี่ยนแปลงความเข้มของแสง คือ นำฟิลเตอร์สีส้มมาบังลำแสงจะทำให้ความส่องสว่างลดลง ในกลุ่มที่เคยตอบสนองด้วยการเคลื่อนที่เข้าหาแสง เมื่อใช้ฟิลเตอร์ชั้นแสงสลัวลง ความเร็วในการว่ายน้ำของแต่ละเซลล์ลดลงเล็กน้อย ในกลุ่มที่เคยเคลื่อนที่หนีแสง เมื่อแสงสลัวลงความเร็วในการว่ายน้ำของแต่ละเซลล์ก็ลดลงเล็กน้อยด้วย ฟังระลึกว่า การพัดโบกของแพลเจลลามีทิศทางและระนาบเฉพาะเมื่อแต่ละเซลล์มารวมกันเป็นโคโลนีรูปทรงกลม โดยใช้ด้านข้างของเซลล์ติดกันหันแพลเจลลาออกสู่ด้านนอก แสงตกกระทบมาจากทิศทางเดียว แต่ละเซลล์ต้องการโอกาสลับให้ตนเองมีโอกาสสัมผัสแสง ทำให้โคโลนีเคลื่อนที่ในลักษณะหมุนวน ในโคโลนีของกลุ่มที่เคยตอบสนองด้วยการเคลื่อนที่เข้าหา

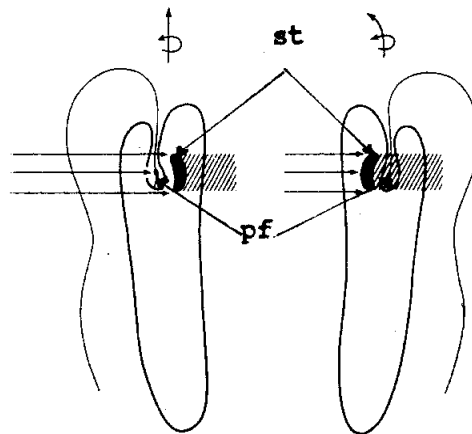
* ปัจจุบันทั้งสองชนิดถูกจัดเป็นสาหร่ายสีเขียวในไฟลัม Chlorophyta

แสง(ที่ความเข้มต่ำ) เมื่อเพิ่มความเข้มแสงมากขึ้น แฟลเจลลาของเซลล์(ในโคโลนี)ด้านที่สัมผัสกับทิศทางตกกระทบของแสงจะลดความเร็วของการพัดโบก หรืออาจถึงขั้นหยุด เซลล์ด้านตรงข้ามยังคงทำงานตามปกติ จึงทำให้โคโลนีหมุนเข้าหาแสง ในทำนองเดียวกันสำหรับโคโลนีของกลุ่มที่เคยตอบสนองด้วยการเคลื่อนที่หนีแสง(ที่ความเข้มสูง) เมื่อลดความเข้มแสงให้สลัวลง แฟลเจลลาของเซลล์(ในโคโลนี)ด้านที่สัมผัสกับทิศทางตกกระทบของแสงจะลดความเร็วของการพัดโบกลงเช่นเดียวกัน เซลล์ด้านตรงข้ามยังทำงานตามปกติจึงทำให้โคโลนีหมุนหนีแสง

ใน *Euglena* สติกมาไม่ปรากฏบทบาทด้านการตอบสนองต่อแสงเด่นชัดเหมือนเช่น *Eudorina* และ *Volvox* การดูดกลืนแสงเพื่อให้เกิดปฏิกิริยาตอบสนองเกิดขึ้นนอก สติกมา อาจที่บริเวณโคนของแฟลเจลลาที่หน้าตัวขึ้น เรียกโครงสร้างนี้ว่า พาราแฟลเจลลาบอดี(paraflagella body) ในการเคลื่อนที่เข้าหาแสง ยูกลีนาจะหมุนเซลล์ตามแนวแกนยาว เมื่อแสงตกกระทบบนด้านข้างของเซลล์ เงามของสติกมามีโอกาสพาดผ่านพาราแฟลเจลลาบอดีเป็นครั้งคราว เซลล์มีปฏิกิริยาตอบสนองในลักษณะเปลี่ยนทิศทางการเคลื่อนที่ เมื่อพันสภาวะกระตุ้นเป็นครั้งคราวแล้ว จะกลับมาเคลื่อนที่ในทิศทางปกติอีกครั้ง(รูป 7-1)

และเนื่องจากการเปลี่ยนจังหวะการพัดโบกเป็นครั้งคราวเพื่อปรับทิศทาง การเคลื่อนที่ที่ไม่มีความสัมพันธ์กับทิศทางของลำแสงที่มาตกกระทบ จึงจัดประเภทปฏิกิริยาตอบสนองต่อแสงแบบนี้ว่า ไร้ทิศทาง การกระตุ้นซ้ำหลายครั้งจนมีการสะสมการกระตุ้น จะเหนี่ยวนำให้เกิดการตอบสนองแบบ มีทิศทาง ขึ้นได้

รูป 7-1 แผนภาพแสดงบทบาทของสติกมาต่อพฤติกรรมเคลื่อนที่เข้าหาแสงของ *Euglena* แหล่งกำเนิดแสง(ลูกศร)อยู่ทางด้านซ้าย ภาพซ้ายเมื่อเงาของสติกมา(st) ไม่ทอดผ่านพาราแฟลเจลลาบอดี(pf)ที่โคนของแฟลเจลลา การเคลื่อนที่หมุนรอบแกนยาวของเซลล์มีทิศทางปกติ(ลูกศรตรงและลูกศรวง แสดงทิศทางและการหมุน) ภาพขวาเมื่อเงาของสติกมาทอดผ่านพาราแฟลเจลลาบอดี ทิศทางการเคลื่อนที่เปลี่ยนไปจากเดิม (จาก Grell, 1973)



ในทางตรงกันข้าม ยูกลีนาที่มีคุณสมบัติเคลื่อนที่หนีแสง จะแสดงการตอบสนองต่อการกระตุ้นด้วยแสงเป็นแบบไร้ทิศทางอย่างแท้จริง เมื่อนำเซลล์ของยูกลีนาประเภทนี้มาใส่ลงในสไลด์ ปิดด้วยกระจกปิด แล้วศึกษาดูด้วยกล้องจุลทรรศน์ เมื่อยูกลีนาเคลื่อนที่เข้ามาในจอภาพ(visual field)ของกล้องซึ่งความเข้มของแสงสูงมาก เซลล์จะตระตุก แต่ไม่มีการเคลื่อนที่หนีแสง ดังนั้นการเคลื่อนที่หนีแสง จึงไม่จำเป็นต้องอาศัยความช่วยเหลือของสติกมา พฤติกรรมแบบเดียวกันนี้ ศึกษาพบได้ในสต็อกของยูกลีนาที่ไม่มีสติกมาด้วย สำหรับสต็อกของยูกลีนาที่ไม่มีพาราแฟลเจลลาบอดี ก็ไม่สามารถตอบสนองต่อการกระตุ้นของแสงเลย จึงสรุปได้ว่า พาราแฟลเจลลาบอดีทำหน้าที่รับการกระตุ้นของแสงอย่างแท้จริง โครงสร้างนี้จึงควรมีสารสีดูดกลืนช่วงคลื่นแสงที่จำเป็นต่อโฟโทแทกซิส อย่างไรก็ตาม ยังไม่มีข้อมูลยืนยันว่า มีสารสีประเภทใดในพาราแฟลเจลลาบอดี อาจเป็นไปได้ว่า แคโรทีนอยด์ที่อยู่ในโครงสร้างนี้ มีโครงสร้างทางเคมีต่างจากแคโรทีนอยด์ที่พบในสติกมา

การเคลื่อนที่ตอบสนองต่อแสงของยูกลีนา ถูกควบคุมโดย เวลาทางชีววิทยา(biological clock) ที่เป็นอิสระจากการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิ สืบเนื่องมาจาก เอนโดจีนัสริทึมส์(endogenous rhythms) ซึ่งมีอยู่ภายในเซลล์เมื่อเซลล์อยู่ในที่มีมืดต่อเนื่องกันเป็นเวลานาน

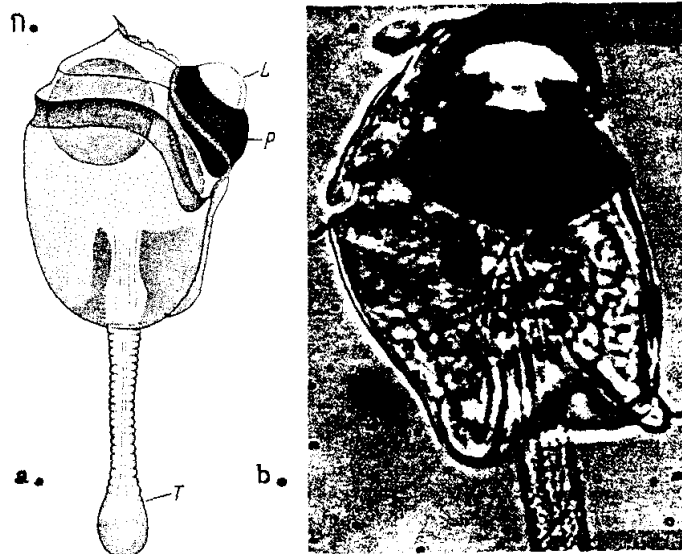
ไดโนแมสติกอท วงศ์ Warnowiaceae มีถิ่นที่อยู่อาศัยในทะเล มีออร์แกเนลล์พิเศษทำหน้าที่รับแสงคล้ายกับ โอเซลไล(ocelli) ของสัตว์พวกเมตาซัว แต่เนื่องจากไดโนแมสติกอทเป็นโปรโตซัว คำว่า โอเซลไล ไม่เหมาะสม จึงใช้คำว่า โอเซลลอยด์(ocelloid) แทน

Erythropis(Erythropidinium) pavillardi (Order Gymnodiniales) เป็นไดโนแมสติกอทที่พิเศษกว่าชนิดอื่น เซลล์มีเทนเทเคิลยึดติดได้ดี มีโอเซลลอยด์ขนาดใหญ่ประมาณ 40 ไมครอน(รูป 7-2 ก.) มีโครงสร้างรูปดอกเห็ดลักษณะคล้ายเลนส์ โผล่พ้นเซลล์ออกมาเพียงบางส่วน และมีสารสีน้ำตาลเข้มอยู่มากพอที่จะสังเกตเห็นได้ชัด โอเซลลอยด์ทำหน้าที่เป็นอุปกรณ์รับแสง(dioptric apparatus) เมื่อศึกษารายละเอียดโครงสร้างของโอเซลลอยด์ด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน(รูป 7-2 ข.) ทำให้ทราบว่า มีรายละเอียดของโครงสร้างที่ซับซ้อนอยู่ภายใน ส่วนที่โผล่พ้นผิวเซลล์ออกมาเรียกว่า คอร์เนีย(cornea) ภายในมีไมโทคอนเดรียเรียงต่อกันเป็นแผ่น ใต้ชั้นคอร์เนีย คือ คริสทัลไลนบอดี(crys-

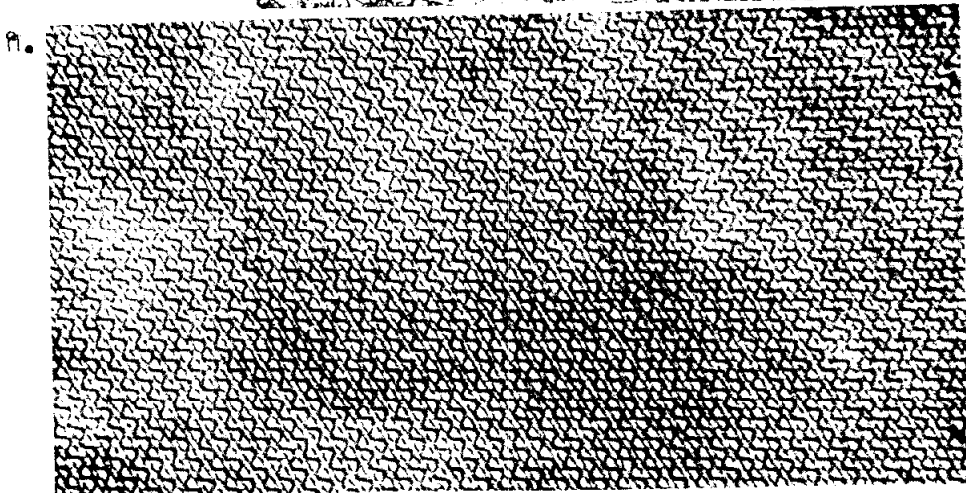
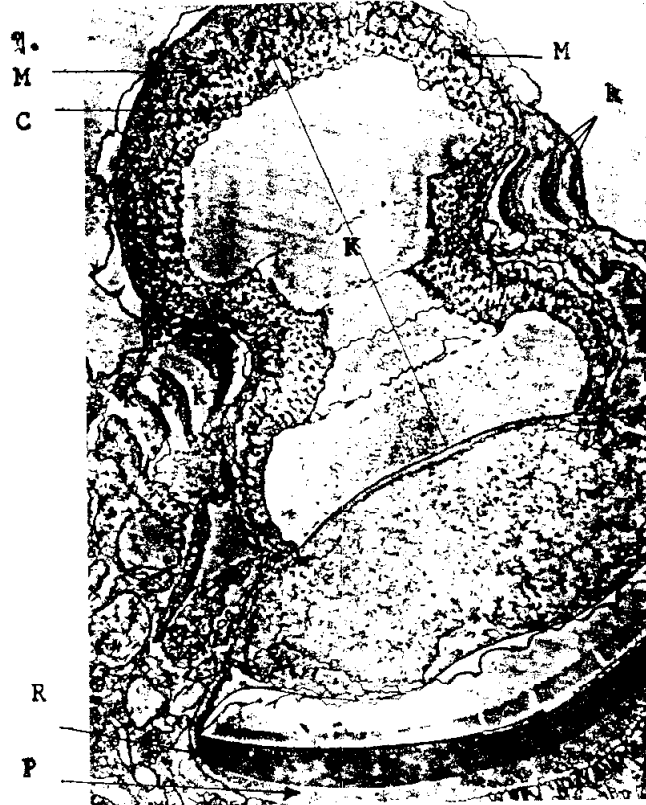
talline body) ซึ่งประกอบด้วยเวซิเคิล 5 คู่ซ้อนกัน ส่วนกลางล้อมรอบด้วยโครงสร้างลักษณะเป็นแถบคล้ายเทป 3 ชั้นเรียกว่า **คอนสทริกเตอร์(constrictor)** ภายในเวซิเคิลมีสารประกอบโปรรงแสงที่ทำหน้าที่หักเหแสงได้คืออยู่ด้วย คริสตัลไลนบอดีจึงทำหน้าที่เป็นอุปกรณ์รับแสง ได้คริสตัลไลนบอดีลงมาประกอบด้วยชั้นหนาสองชั้น โค้งเป็นรูปถ้วย ชั้นนอกสุดที่ชิดกับไซโทพลาซึมของเซลล์ เต็มไปด้วยแกรนูลของสารสีพวกแคโรทีนอยด์ปรากฏชัด ต่างจากชั้นในซึ่งมีลักษณะเป็นมวลเนื้อละเอียดอัดแน่น ทำหน้าที่รับการกระตุ้นของแสง จึงเรียกชั้นนี้ว่า **เรตินา(retina)** เมื่อศึกษารายละเอียดของเรตินาโดยการเจียนแผ่นบางทำมุมจากกับแนวแกนยาวของไอเซลล์อยด์ พบว่า ประกอบด้วยแผ่นเยื่อบางติดกันสองชั้น เรียงสลับกับเยื่อหนาชั้นเดียวที่พับเป็นคลื่นสม่ำเสมอ (รูป 7-2 ค.) เรียกโครงสร้างภายในเรตินาว่า **พาราคริสตัลไลน(paracrystalline)**

ไดโนแมสติกอทกลุ่มที่มีไอเซลล์อยด์พบเพียงน้อยชนิดและตายง่ายเมื่อสภาพแวดล้อมเปลี่ยนแปลง จึงไม่ทราบถิ่นที่อยู่อาศัยที่แท้จริง อาจอาศัยอยู่บริเวณส่วนลึกของท้องทะเลที่มีแสงเล็กน้อยเพียงพอจะดำรงชีวิตอยู่ได้ และเนื่องจากการดำรงชีพเป็นแบบเฮเทโรโทรฟิก แสงจึงมีบทบาทเป็นเพียงเครื่องนำทาง เช่น พาไปถึงแหล่งอาหารที่เป็นพวกโฟโตโทรฟิก

รูป 7-2 ก. แผนภาพ(a) และภาพถ่าย(b)ของ *Erythropis parvillardi* ให้สังเกตไอเซลล์อยด์มุมขวาบนของภาพ L-lens, P-pigment, T-tentacle



รูป 7-2 ข. ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนตัดผ่านไอเซลล์อยด์(ของรูป 7-2 ก.)ตามแนวยาว C-cornea, k-constrictor, K-crystalline body, M-mitochondria, P-pigment layer, R-retina ค. ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนภาคตัดขวางเรตินา(ของรูป 7-2 ข.) ให้สังเกตแผ่นลักษณะเยื่อบางหนาพบบ่อยอยู่ระหว่างเยื่อบางคู่ขนาน (จาก Grell, 1973)



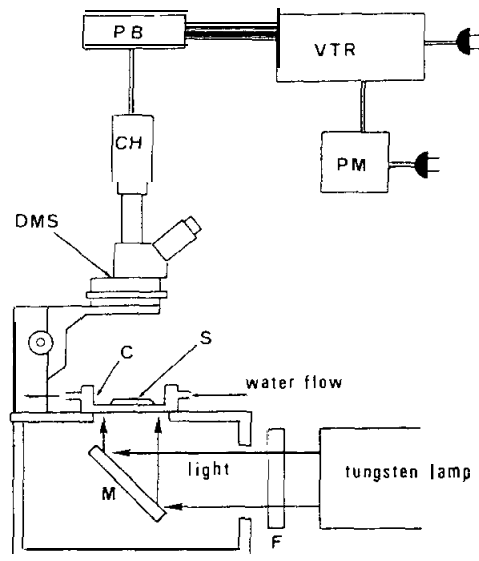
โปรโตซัวในฟิล์มไรโซพอดา และซิลิโอฟอรา โดยทั่วไปเป็นกลุ่มที่ตอบสนองต่อการกระตุ้นของแสงแบบเคลื่อนที่หนีแสง ยกเว้นกลุ่มที่มีสิ่งมีชีวิตโฟโตโทรฟิกรูปแบบพึ่งพาอยู่ในเซลล์ด้วยซึ่งอาจเคลื่อนที่เข้าหาแสง *Amoeba proteus* คืบคลานหนีแสงและอ่อนไหวอย่างมากต่อช่วงคลื่นสีเขียวของแสง ถ้าให้อะมีบาถูกสัมผัสด้วยแสงที่มีความเข้มเท่ากันจากสองแหล่งในทิศทางตรงกันข้าม การตอบสนองด้วยการเคลื่อนที่หนีแสงจะมีเพียงทิศทางเดียว และมักจะหนีในทิศทางเดียวกับทิศทางการเคลื่อนที่เดิม เท่าที่ศึกษากันในปัจจุบัน *Stentor coeruleus* เป็นซิลิเอทเพียงชนิดเดียวที่ตอบสนองต่อการกระตุ้นของแสงด้วยการเคลื่อนที่หนีแสง ถ้านำสเทนท์มาใส่ในจานเพาะเลี้ยง แล้วให้สัมผัสแสงด้วยความเข้มต่างกัน ทุกเซลล์จะเคลื่อนที่หนีแสงไปรวมกัน ณ บริเวณที่มีแสงน้อยที่สุด ซิลิเอทกลุ่มที่ไม่มีปฏิกิริยาตอบสนองต่อแสง เช่น พารามีเซียมบางชนิด ถูกกระตุ้นให้มีปฏิกิริยาตอบสนองต่อแสงได้ ด้วยสีย้อมฟลูออเรสเซนซ์(เช่น อีโอซิน อีริทรอซิน) เมื่อพารามีเซียมกินอนุภาคของสีย้อมเข้าไปในระดับหนึ่ง แล้วให้สัมผัสกับแหล่งกำเนิดแสงจากทิศทางเดียว พารามีเซียมจะมีปฏิกิริยาตอบสนองด้วยการเคลื่อนที่หนีแสง เรียกว่าปฏิกิริยาตอบสนองต่อแสงแบบนี้ว่า อินดิวิส โฟโตแทกซิส(induced phototaxis) อย่างไรก็ตาม แสงมีบทบาทน้อยที่จะก่อให้เกิดปฏิกิริยาตอบสนองขึ้นในโปรโตซัวกลุ่มที่ดำรงชีพแบบเฮเทโรโทรฟิกรูป ส่วนใหญ่จะตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นชนิดอื่น

นับตั้งแต่ทศวรรษ 1970 เป็นต้นมา มีผู้ศึกษา โฟโตแทกซิส ในกลุ่มของพวกแฟลเจลเลท(*Euglena, Chlamydomonas*) และซิลิเอท(*Paramecium*) มากขึ้น จากข้อมูลเหล่านั้นทำให้ทราบว่า *Paramecium* ถูกเหนี่ยวนำให้หนีแสงถ้าเพาะเลี้ยงพารามีเซียมไว้ในที่มืด ซึ่งยืนยันผลการศึกษานักวิทยาศาสตร์ในยุคต้น โดยเฉพาะ *P. bursaria* เมื่อให้สัมผัสแสงที่ถูกลดความเข้มลงร้อยละ 15 จากความเข้มเดิม พารามีเซียมจะตอบสนองโดยการเคลื่อนที่หนีแสง ช่วงคลื่นที่ให้ผลดีที่สุด คือ 450 และ 680 ไมครอน จึงเชื่อว่าน่าจะมีโฟตรีเซปเตอร์ที่ต่างกัน 2 ประเภท อาจเป็นไปได้ว่า ปัจจัยที่ทำให้มีการเคลื่อนที่มารวมกันเมื่อถูกสัมผัสด้วยแสงมาจากการกระตุ้นให้ตอบสนองด้วยการไหลของอากาศ (ซึ่งทำให้น้ำไหลด้วย) และการกระตุ้นด้วยแสง

การศึกษาเรื่องโฟโตแทกซิส โดยทั่วไป จำเป็นต้องเลือกสิ่งมีชีวิต(ในที่นี้คือ โปรโตซัว)ที่มีคุณสมบัติสังเคราะห์แสงได้มาทดลอง มัทสุโอกะ(Matsuoka, 1983)เลือกซิลิเอทชนิด *Blepharisma japonica* (Order Heterotrichina, Class Spirotrichea) ซึ่งไม่มีคลอโรฟิลล์แต่มีสารสีเรียกว่า เบลเฟริสมิน(blepharismIn) เบลเฟริสมาอ่อนไหวต่อแสง

ที่มีความเข้มสูงเมื่อถูกสัมผัสจะตาย จึงเป็นชนิดที่มีพฤติกรรมเคลื่อนที่หนีแสง มีทสุโอกะต้องการทราบว่า พฤติกรรมเคลื่อนที่หนีแสงเนื่องมาจากการตอบสนองต่อการกระตุ้นด้วยแสงในรูปแบบใดบ้าง จึงนำเบลเฟริสมาใส่ลงในจานเพาะเลี้ยง แล้วให้สัมผัสกับแสงฟลูออเรสเซนซ์ความเข้มต่ำ (ประมาณ 10-20 ลักซ์) แล้วติดตั้งอุปกรณ์สำหรับตรวจวัดข้อมูลต่างๆ ที่ต้องการ (รูป 7-3) ผลปรากฏว่า ที่แสงความเข้มต่ำ เบลเฟริสมาไม่แสดงพฤติกรรมหนีแสง แต่กลับว่ายน้ำในแสงสว่างได้เร็วกว่าเมื่อเทียบกับขณะอยู่ในที่มืด และมีการเปลี่ยนรูปร่างให้เรียวยาวเพื่อการว่ายน้ำได้เร็วขึ้น เมื่อเพิ่มความเข้มแสงขึ้นทันที ซีเลียของเบลเฟริสมาจะพัดโบกกลับทิศตอบสนองต่อการกระตุ้นภายใน 1-2 วินาที นอกจากจะเคลื่อนที่หนีแสงแล้ว ความเร็วของการว่ายน้ำก็ยังสัมพันธ์โดยตรงกับความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้นด้วย พฤติกรรมหนีแสงมีประโยชน์ต่อเบลเฟริสมาเพื่อการรอดชีวิต เพราะถ้าถูกสัมผัสด้วยแสงความเข้มสูงแม้ช่วงเวลาสั้นก็จะทำให้ถึงตาย

รูป 7-3 แผนภาพการติดตั้งอุปกรณ์เพื่อตรวจวัดความเร็วของการว่ายน้ำ อัตราการตอบสนองด้วยการหนีแสง และการเปลี่ยนรูปร่าง (สั้น-ยาว) ของ *Blepharisma japonica* เมื่อนำมาศึกษาทดลองหาพฤติกรรมการตอบสนองต่อแสงที่มีความเข้มต่างกัน C-glass chamber, CH-camera head, DMS-dissecting microscope, F-infrared-absorbing filter, M-mirror, PB-power box, PM-picture monitor, S-cell (*Blepharisma*) suspension, VTR-video cassette recorder (จาก Matsuoka, 1983)



7.1.2 เมคาโนโทรพิซึม สิ่งกระตุ้นเชิงกลที่ทำให้โปรโตซัวมีปฏิกิริยาตอบสนองได้ คือ การสัมผัส และกระแสน้ำ ปฏิกิริยาตอบสนองต่อการสัมผัสจนทำให้เกิดการเคลื่อนที่ เรียกว่า การตอบสนองสิ่งกระตุ้นเชิงกลแบบ ทิกมอแทกติก(thigmotactic) ในทำนองเดียวกันถ้าสิ่งกระตุ้นเชิงกลเป็นกระแสน้ำ ก็เรียกการตอบสนองว่าเป็นแบบรีอแทกติก (rheotactic) การตอบสนองแบบนี้เป็นเพียงการเปลี่ยนรูปร่าง เช่น มีการหดตัวของเซลล์ โดยเฉพาะกลุ่มที่เกาะอยู่กับซับสเตรทเพียงครั้งคราว หรือกลุ่มที่เกาะติดอยู่กับที่อย่างถาวร

แฟลเจลเลทและซีลีเอท เป็นกลุ่มที่อ่อนไหวต่อสิ่งกระตุ้นเชิงกลมาก ถ้าถูกสัมผัส* ซีเลียของ *Paramecium* ณ จุดสัมผัสจะหยุดการพัดโบกทันที ต่อมาจะหยุดหมดทั้งเซลล์ ยกเว้นซีเลียบริเวณเพอริสโทม เนื่องจากพารามีเซียมมีวิถีชีวิตว่ายน้ำหากินอิสระ การตอบสนองเชิงกลจึงออกมาในรูปแบบของการหยุดเคลื่อนที่ แต่ *Dileptus cygnus* (รูป 6-18 ข.) ซึ่งมีวิถีชีวิตจมตัวนิ่งอยู่กับแหล่งน้ำ มีการเคลื่อนไหวเพียงพัดโบกแทนเทคิลจากส่วนโคนใกล้ช่องปากมายังส่วนปลาย มีจุดตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นเชิงกลสองบริเวณ ถ้าใช้ไมโครนีเดิลแทงส่วนหน้าของเซลล์ ปฏิกิริยาตอบสนองจะถูกส่งต่อไปยังส่วนท้าย ทำให้ส่วนท้ายหดตัว แต่ถ้ากระตุ้นที่ส่วนท้าย ปฏิกิริยาตอบสนองจะถูกส่งมายังส่วนหน้า ทำให้เซลล์พุ่งไปข้างหน้า ถ้าตัดส่วนกลางเซลล์ออก ทั้งส่วนหน้าและส่วนท้ายยังคงมีปฏิกิริยาตอบสนองตามปกติ ส่วนที่ถูกตัดออกจะได้รับการซ่อมแซมโดยงอกออกมาเชื่อมติดกันใหม่

บางครั้งซีเลียไม่ทำหน้าที่พัดโบก แต่เปลี่ยนมามีลักษณะเป็นขนละเอียด อาจทำหน้าที่เพื่อรับการสัมผัส เรียกซีเลียลักษณะนี้ว่า แทกไทล์บริสเทิล(tactile bristle) ขนละเอียดดังกล่าว อยู่ที่ผิวเพลลิเคิลทางด้านบนของตัวเซลล์ซีลีเอทพวกไฮพอทริช (Sub-class Hypotrichia, Class Nassophorea) หน้าที่รับความแตกต่างของแรงดันนี้ จำเป็นต้องทำการทดลองศึกษาต่อไป บริเวณที่อ่อนไหวต่อการเพิ่มแรงดันอาจมีส่วนช่วยกระตุ้นระยะเคลื่อนที่ได้ของพวกเขาที่เกาะติดอยู่กับที่** เพื่อแสวงหาซับสเตรทที่เหมาะสม อย่าง

* สิ่งที่ใช้สำหรับการสัมผัสมีหลายชนิดเช่น ไมโครนีเดิล ไมโครแมนนิฟิวเลเทอร์ และวัสดุลักษณะเป็นเส้นขนาดเล็กมากชนิดอื่น

** เช่น ระยะเทโลทรอคของซีลีเอทในอนุชั้น Peritrichia (Class Oligohymenophorea) และ ระยะสวอร์เมอร์ของซีลีเอทในอนุชั้น Suctoria (Class Phyllopharyngea)

ไรก็ตาม กลไกเหล่านี้ อาจเนื่องจากแรงดัน(เชิงกล)เพียงสิ่งเดียว หรืออาจมีการเสริมด้วยการกระตุ้นของสารเคมี

7.1.3 เคโมโทรพิซึม พฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นที่เป็นสารเคมีส่วนใหญ่ ยากจะสังเกตเห็นปฏิกิริยาตอบสนองออกมาในรูปแบบการเคลื่อนที่ขณะที่โปรโตซัวอยู่ในสภาพแวดล้อมตามธรรมชาติ และเป็นการยากที่จะแยกความแตกต่างของปฏิกิริยาว่าเป็นผลเนื่องมาจากสิ่งกระตุ้นโดยการสัมผัส หรือ โดยสารเคมี เช่น กรณีที่อะมีบามีขนชูโดพอเดียไปทางพารามีเซียมทันทีที่ถูกสัมผัส แต่การสัมผัสนั้นย่อมต้องมีสิ่งกระตุ้นทางเคมีจากเอกซ์โทโซมของพารามีเซียมด้วย ยกเว้นกรณีที่อะมีบาสัมผัสกับสิ่งกระตุ้นอื่นที่มีแรงสัมผัสเท่ากับของพารามีเซียมแล้วอะมีบายอหนี จึงจะสามารถตัดสินได้ว่า ปฏิกิริยาตอบสนองเนื่องจากสิ่งกระตุ้นที่เป็นสารเคมีจากพารามีเซียมโดยตรง ไม่ใช่ความแตกต่างแรงดัน(สัมผัส)

พฤติกรรมการตอบสนองจะเข้าข่ายความหมายของคำว่า เคโมแทกซิส(chemotaxis) ก็ต่อเมื่อการตอบสนองนั้นเกี่ยวข้องกับเคลื่อนที่ เมื่อโปรโตซัวอยู่ในสารละลายที่มีการแพร่กระจายของสารเกินขอบเขตความสามารถจะรับได้ ปฏิกิริยาตอบสนองมีทั้งแบบไม่ชอบ(phobic) เช่น การม้วนงอเซลล์ หรือ เป็นแบบ เฉพาะที่(topic) ซึ่งนำสู่การเคลื่อนที่ที่มีทิศทางสัมพันธ์กับศูนย์กลางของการแพร่กระจายสาร บางครั้งปฏิกิริยาตอบสนองทั้งสองแบบเกิดขึ้นต่อเนื่องกัน

เมื่อศึกษาเคโมแทกซิสในโปรโตซัวหลายชนิดพบว่า การตอบสนองต่อสารเคมีบางอย่างมีได้ทั้งแบบเข้าหาและหนี วิธีการศึกษาทำโดย ใส่สารเคมีที่ต้องการลงในหลอดแก้วขนาดเล็ก(capillary pipette) แล้วค่อยๆ หยดสารเคมีลงในของเหลวที่มีโปรโตซัวที่ต้องการทดสอบ(เช่นหยดลงข้างกระจกปิดสไลด์) แล้วศึกษาปฏิกิริยาตอบสนองผ่านทางกล้องจุลทรรศน์

เคโมแทกซิสของ *Paramecium caudatum* มิได้เกิดจากสิ่งกระตุ้นที่เป็นสารเคมีเฉพาะอย่าง แต่เกิดจากการเปลี่ยนแปลง pH พารามีเซียมว่ายน้ำด้วยความเร็วสูงสุดเมื่อ pH อยู่ระหว่าง 5.4 ถึง 6.4 สารเคมีพวกแอลกอฮอล์กระตุ้นให้พารามีเซียมมีพฤติกรรมตอบสนองเป็นแบบเนกาทีฟเคโมแทกซิส(ถอยหนี) แอลกอฮอล์ชนิดที่มีน้ำหนักโมเลกุลเพิ่มขึ้นจะกระตุ้นให้เกิดปฏิกิริยาตอบสนองเพิ่มขึ้นด้วย

นับตั้งแต่ทศวรรษ 1970 เป็นต้นมา มีผู้ศึกษากลไกของเคโมแทกซิสมากขึ้นโดย

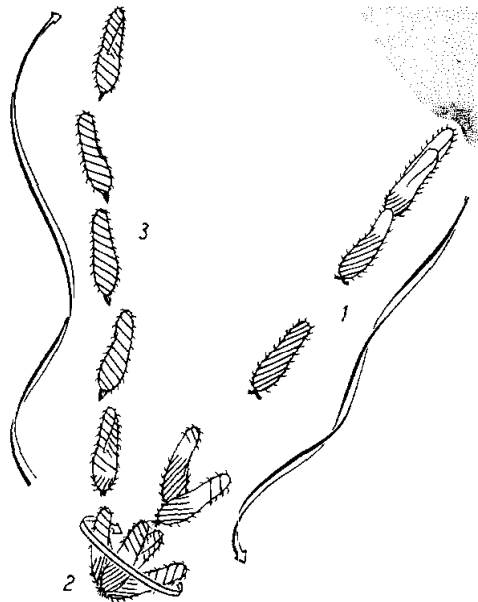
อาศัยความรู้จากการศึกษาเคโมแทกซิสของแบคทีเรีย*ซึ่งมีการส่งสารเคมีออกไปเพื่อหาอาหาร เรียกว่า แบคทีเรียลแฟกเตอร์(bacterial factor)** คุณสมบัติที่สำคัญประการหนึ่งของแบคทีเรียลแฟกเตอร์ คือ สามารถเหนี่ยวนำให้เกิดเคโมแทกซิสขึ้นในซิลิเอทหลายชนิด รวมถึงซีเลนเทเรท(ในแคเรียน)บางชนิด และเม็ดเลือดขาวของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมด้วย นักวิทยาศาสตร์หลายท่าน (เช่น Martin, et al.,1982; Servin, et al., 1979; Levandowsky, et al.,1982 และ Van Houten, et al.,1981) รายงานว่าซิลิเอทหลายชนิดมีเคโมรีเซปเตอร์ใช้ตรวจจับแบคทีเรียลแฟกเตอร์ทำให้สามารถทราบตำแหน่งของอาหารได้ ดัฟที(Doughty,1979) อธิบายกลไกของการรับรู้ตำแหน่งของอาหารว่า เยื่อหุ้มเซลล์ของซิลิเอท(พารามีเซียม) มีตำแหน่งพิเศษสำหรับพันธะกับลิแกนด์ที่เป็นไอออน หรือ ลิแกนด์ที่มีโคลิ้นเป็นองค์ประกอบ ซึ่งมีอยู่ในแบคทีเรียลแฟกเตอร์ ส่งผลให้มีการปรับเปลี่ยนจังหวะและทิศทางการพัดโบกของซิเลีย จึงทำให้พารามีเซียมมีเคโมแทกซิสแบบเข้าหาสิ่งกระตุ้น การศึกษาส่วนใหญ่ มุ่งประเด็นประยุกต์เคโมแทกซิสเพื่อการศึกษาด้านพันธุศาสตร์ เช่น แวนฮูเทน(Van Houten,1978) ใช้เคโมแทกซิสแยกชนิดมิวแทนท์ของพารามีเซียม หรือประยุกต์เพื่อการศึกษากลไกการออกฤทธิ์ของสารมีคุณสมบัติทางยา(เช่น Doughty,1979; Levandowsky, et al.,1982) ผู้ที่เริ่มศึกษาบทบาทของเคโมแทกซิสที่อาจเกี่ยวข้องกับระบบนิเวศ คือ แอนทิปาและผู้ร่วมงาน(Antipa, et al., 1983) ซึ่งจะกล่าวถึงในข้อ 8.3

อุณหภูมิ มีบทบาทสำคัญต่อการดำรงชีพของโปรโตซัว แต่บทบาทด้านการเป็นสัญญาณให้เกิดการเคลื่อนที่ยังไม่ทราบแน่ชัด ผลการทดลองศึกษา พบทั้งแบบเคลื่อนที่เข้าหาและเคลื่อนที่หนีสิ่งกระตุ้นที่เป็นการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ โดยขึ้นอยู่กับชนิดของโปรโตซัว ซึ่งแต่ละชนิดมีช่วงอุณหภูมิที่เหมาะสมต่างกัน ในกรณีของ *Paramecium* อุณหภูมิที่เหมาะสมอยู่ในช่วง 24-28 องศาเซลเซียส

- * Adler, J. ศึกษาพบว่า *Escherichia coli* มีคุณสมบัติรับรู้สารเคมีที่เป็นสารอาหารจำเป็นบางอย่าง เช่น น้ำตาล กรดอะมิโน และเคลื่อนที่เข้าหาสารอาหารเหล่านั้น
- ** เป็นโปรตีนในกลุ่ม signal peptide น้ำหนักโมเลกุลอยู่ในช่วง 500-1000 dalton เตรียมมาจากแบคทีเรียหลายชนิด(*Enterobius aerogenes, Escherichia coli, Bacillus subtilis*)ที่เพาะเลี้ยงไว้ใน Cheophyl หรือ Soldo's medium

สิ่งที่น่าสนใจอย่างหนึ่งในพฤติกรรมของพวกซีเลียเอทคือ เมื่อสัมผัสสิ่งกระตุ้นเชิงกล สารเคมี หรืออุณหภูมิ จะให้การตอบสนองออกมาในรูปแบบเดียวกันที่เรียกว่า พฤติกรรม หรือ ปฏิกริยาหลีกเลี่ยง(avoiding reaction) ใน *Paramecium* การเคลื่อนที่ไปข้างหน้า ถือเป็นลักษณะปกติตามธรรมชาติ เมื่อพารามีเซียมเคลื่อนที่ไปพบสิ่งกีดขวาง (ได้รับการกระตุ้นเชิงกล) หรือ ว่ายน้ำเข้าไปในแหล่งที่มีสารเคมี หรือ อุณหภูมิสูงกว่าระดับความสามารถที่จะทนได้ พฤติกรรมตอบสนองที่ออกมา มี 3 ขั้นตอนต่อเนื่องกัน (รูป 7-4) เริ่มต้นจาก (1) การถอยหลังทันที โดยการเริ่มกลับทิศการพัดโบกของซีเลีย จากแถวหน้าต่อเนื่องไปจนถึงส่วนท้ายของเซลล์ ตามมาด้วย (2) การหมุนเซลล์ไถนงนเป็นรูปทรงกรวย(cone swinging) แล้วจึง (3) เริ่มต้นเคลื่อนที่ไปข้างหน้าใหม่ ดังนั้นทิศทางการหลีกเลี่ยง หรือ เบี่ยงเบนไปจากสิ่งกระตุ้น การหมุนเป็นรูปทรงกรวยอาจเป็นไปตามทฤษฎีลองผิดลองถูกของระบบสรีรวิทยา เพื่อการทดสอบทิศทางของตัวอย่างน้ำที่เหมาะสม พฤติกรรมหลีกเลี่ยงไม่จำเป็นต้องดำเนินต่อเนื่อง 3 ขั้นตอนดังกล่าว บางครั้งอาจถอยหนีโดยไม่มีการหมุนเป็นรูปทรงกรวย ทิศทางการหนีไม่มีขีดจำกัด และอาจมี

รูป 7-4 แผนภาพแสดงขั้นตอนพฤติกรรมหลีกเลี่ยงเมื่อ *Paramecium caudatum* สัมผัสสิ่งกระตุ้น (1) backward motion phase (2) cone swinging phase (3) forward motion phase (จาก Grell, 1973)



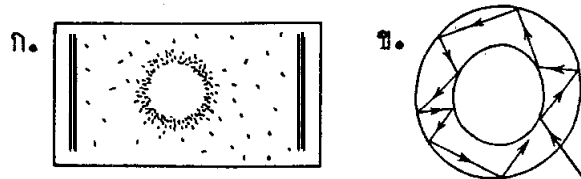
การหมุนเซลล์มากขึ้นกว่าเดิม พฤติกรรมหมุนรูปทรงกรวยพบได้ในกรณีของการเคลื่อนที่ปกติด้วย

พฤติกรรมหลีกเลี่ยงปรากฏเด่นชัด เมื่อถูกกระตุ้นด้วยสิ่งกระตุ้นที่มีความเข้มข้นต่างกัน นั่นคือ ความเข้มข้นที่สูง หรือ ต่ำกว่าความเข้มข้นที่สามารถทนทานได้ (ที่ความเข้มข้นช่วงนี้ไม่มีการตอบสนอง) ถ้านำประชากรพารามีเซียมมาใส่ลงรอบหยดสารละลายที่มีช่วง pH อยู่ระหว่าง 5.4-6.4 พารามีเซียมจะมารวมกลุ่มรอบหยดสารละลายนั้น (รูป 7-5 ก.) การร่ายมาครั้งแรกจะไม่มีปฏิกิริยาตอบสนองแต่อย่างใด เมื่อสัมผัสหยดสารละลายที่เป็นศูนย์กลางของการแพร่ แต่ละเซลล์จะเคลื่อนที่หลีกเลี่ยงออกไปจากจุดสัมผัส หมุนเคลื่อนที่ต่อไปข้างหน้า เมื่อออกไปสัมผัสกับบริเวณความเข้มข้นต่ำ ก็วกกลับเข้ามาหาศูนย์กลางใหม่ จึงมีลักษณะซิกแซกอยู่รอบศูนย์กลางของการแพร่ (รูป 7-5 ข.) ทำให้ประชากรของพารามีเซียมว่ายวนเป็นแถบกลมล้อมรอบศูนย์กลางของการแพร่ พฤติกรรมหลีกเลี่ยงเช่นนี้ ถูกเหนี่ยวนำโดยการสัมผัสกับความเข้มข้นสูงสุดและต่ำสุด (โดยใช้ pH 5.4-6.4 เป็นมาตรฐาน)

รูป 7-5 แผนภาพพฤติกรรมหลีกเลี่ยงเมื่อ *Paramecium* สัมผัสสิ่งกระตุ้นที่มีความเข้มข้นสูงและต่ำกว่าระดับความเข้มข้นที่สามารถทนทานได้ ก. ประชากรของพารามีเซียมเคลื่อนที่วนเป็นแถบล้อมรอบบริเวณศูนย์กลางการแพร่ (ความเข้มข้นสูง) ข. รายละเอียดการเคลื่อนที่ที่ลักษณะ

ซิกแซกของแต่ละเซลล์

(จาก Grell, 1973)



7.1.4 จีโอโทรพิซึม แรงดึงดูดของโลกมีบทบาทเป็นสิ่งกระตุ้นสำหรับโปรโตซัวน้อยและไม่เด่นชัดเมื่อเทียบกับโปรติสท์กลุ่มสาหร่ายสีน้ำตาลและสีแดงซึ่งส่วนของไฮลด์แพลสท์จะเจริญเข้าหาแรงดึงดูดของโลกเช่นเดียวกับรากของพืช

เมื่อนำ *Paramecium* มาใส่ในหลอดแท่งแก้วที่บรรจุน้ำอัดด้วยแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์* ตั้งหลอดแก้วไว้ในแนวตั้ง พารามีเซียมจะเคลื่อนที่ขึ้นไปรวมกันอยู่ด้านบนสุด

* คาร์บอนไดออกไซด์เมื่อละลายน้ำ อยู่ในรูปของกรดคาร์บอนิก มีคุณสมบัติเพิ่มแรงดันของอินคลูชันในแควคิวโอล เทียบได้กับแรงดันที่เพิ่มขึ้นในระดับความลึกต่ำกว่าผิวน้ำ เป็นการสร้างลักษณะแรงดึงดูดเทียมของโลกขึ้น

ปฏิกิริยานี้แสดง การเคลื่อนที่หนีแรงดึงดูดของโลก(negative geotaxis) มีผู้ศึกษาบทบาทสนามแม่เหล็กโลก โดยให้ *Paramecium* กินอาหารที่มี Fe^{2+} ในปริมาณมาก แล้วนำจานเพาะเลี้ยงมาวางบนสนามแม่เหล็กที่ทำเทียมขึ้น พารามีเซียมจะว่ายน้ำหนีขั้วของสนามแม่เหล็ก แต่ในธรรมชาติ ไม่สามารถบอกได้ว่า แรงดึงดูดของโลก หรือ สนามแม่เหล็กโลก มีบทบาทต่อพฤติกรรมเคลื่อนที่ของโปรโตซัวหรือไม่

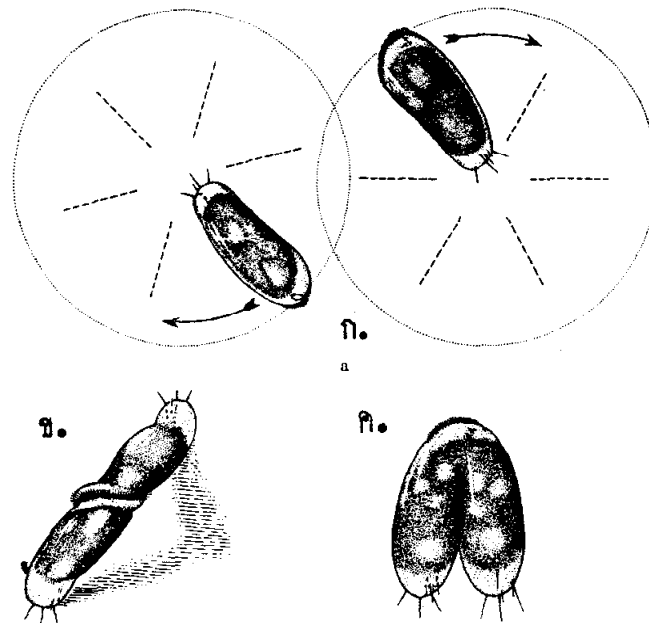
7.1.5 เอนโดจีนัสริทึม โปรโตซัวมิได้มีพฤติกรรมจำกัดด้วยการแสดงปฏิกิริยาตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นภายนอกเท่านั้น สภาพภายในเซลล์ มีบทบาทต่อการแสดงพฤติกรรมได้ด้วย อาจแสดงออกในช่วงใดช่วงหนึ่งของการเจริญในวงชีวิต หรือ ในระยะที่โคลนมีการเจริญเต็มที่ พฤติกรรมเหล่านี้ มักมีรูปแบบและลำดับแน่ชัด โดยเฉพาะในกลุ่มของพวกซิลิเอท เช่น *Metafolliculina andrewsi* (รูป 4-10 ข.) เมื่อแตกหน่อเป็นสวอร์เมอร์ออกมาจากลอรिकाของเซลล์แม่แล้ว จะว่ายน้ำไปหาซีสเตรทที่เหมาะสมด้วยความช่วยเหลือของบริเวณรับการสัมผัสเชิงกลของซิลิเอท สวอร์เมอร์จะหมุนวนบริเวณที่จะยึดเกาะ 2-3 รอบ แล้วจึงเกาะนิ่ง เปลี่ยนรูปร่างแบนราบ คัดหลังสารเหนียวจากส่วนท้ายเซลล์มายึดแน่นกับซีสเตรท แล้วจึงเปลี่ยนรูปร่างเป็นทรงแจกัน สร้างลอรिकाหุ้มเซลล์มีช่องเปิดเฉพาะส่วนหน้า ต่อจากนั้นจึงยกเซลล์ส่วนหน้าขึ้นทำมุม 45 องศากับซีสเตรทพร้อมทั้งหมุนเซลล์วนซ้าย มีการคัดหลังสารออกมาจากบริเวณพิเศษที่มีสารสีซึ่งอยู่ใกล้กับส่วนหน้าของเซลล์ จึงทำให้ลอรिकाบริเวณนี้คอดแคบคล้ายคอของขวด หรือคอของแจกัน เมื่อสร้างลอรिकाเสร็จแล้ว จึงมีการงอกโครงสร้างคล้ายปีก 2 อันออกมาจากบริเวณข้างเพอริสโทม

พวกไฮพอทริช (Class Nassophorea) เช่น *Stylonychia mytilus* มีพฤติกรรมค่อนข้างพิเศษที่เรียกว่า เมทิงเพลย์(mating play) (รูป 7-6) เริ่มต้นจาก (ก) แต่ละเซลล์ที่จะมาเป็นคู่คอนจูวกันที่จะหมุนตัวเป็นวงกลมตามเข็มนาฬิกา โดยหันเพอริสโทมลงล่างทำมุม 40-60 องศากับศูนย์กลางของวงหมุน ต่อจากนั้น (ข) จึงใช้ส่วนเพอริสโทมสัมผัสกัน การหมุนและการสัมผัสทำซ้ำหลายครั้ง จนในที่สุด (ค) ส่วนเพอริสโทมเชื่อมติดกัน แล้วเข้าสู่ขั้นตอนกระบวนการสังยุคต่อไป

ไฟโทแพลเจลเลท ก็เช่นเดียวกันกับพวกสาหร่าย ที่ต้องการช่วงระยะเวลากลางวันสำหรับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง การดำเนินชีวิตจึงเป็นไปตามธรรมชาติที่จะได้รับแสงและไม่ได้รับแสง(มืด) สลับกันทุกวัน(24 ชั่วโมง)เป็นวัฏจักร เรียกจังหวะสลับกันระหว่างสว่างและมีมืดว่า เซอร์เคเดียนริทึม(circadian rhythms) ทำให้แต่ละเซลล์ของ

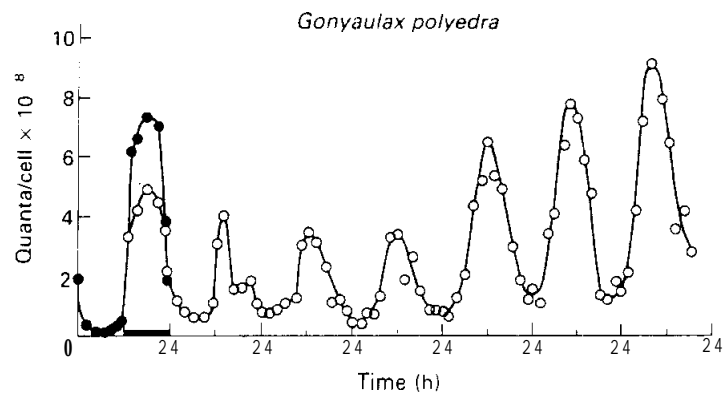
แต่ละชนิด มีการปรับระบบสรีระและระบบนิเวศของตน ให้สอดคล้องกับจังหวะช่วงเวลาดังกล่าว ชนิดที่นำมาศึกษากันมาก คือ *Euglena gracilis* (Phylum Euglenophyta) และ *Gonyaulax polyedra* (Phylum Dinomastigota) สวีนี่(Sweeney,1979,1983) ศึกษาการเรืองแสงในที่มืด(bioluminescence) ของ *Gonyaulax* พบว่า กลไกควบคุมการเรืองแสง คือ เซอร์เคเดียนริทึมส์ที่กอนิแลกซ์มีอยู่ภายในเซลล์ โดยการได้รับแสง 12 ชั่วโมง ไม่ได้รับแสง 12 ชั่วโมง กลไกนี้ยังคงอยู่แม้ว่าจะใช้แสงส่องไว้ตลอดเวลา 24 ชั่วโมงก็ตาม การเรืองแสงจะเกิดขึ้นในทุกช่วง 12 ชั่วโมงหลังจาก 12 ชั่วโมงแรกของการเริ่มต้นรับแสง(รูป 7-7) จอห์นสันและผู้ร่วมงาน(Johnson, et al.,1984) รายงานว่าการเรืองแสง สัมพันธ์ตรงกับจังหวะการเพิ่มความเข้มข้นของเอนไซม์ลูซิเฟอเรส(luciferase)ด้วย

รูป 7-6 แผนภาพแสดงการเมทิงเพลย์ ก่อนการสังยุคของ *Stylonychia mytilus*
 ก. การเมทิงเพลย์ ข. การใช้เพอริสโทมสัมผัส ค. การเริ่มต้นสังยุค (จาก Grell, 1973)



รูป 7-7 กราฟแสดงเซอร์เคเดียนริทึมส์ของการเรืองแสงใน *Gonyaulax polyedra* ที่ได้รับแสงต่อเนื่องตลอดเวลา แนวแกนตั้งคือ ปริมาณแสง มีหน่วยเป็นแควนทัมต่อเซลล์ แนวแกนนอนคือ จำนวนชั่วโมง ให้สังเกตว่า 12 ชั่วโมงแรกไม่มีการเรืองแสง 12

ชั่วโมงถัดไปมีการเรืองแสง และเป็นจังหวะเช่นนี้ต่อไปด้วยกลไกของเซอร์เคเดียนริทึมส์ (จาก Sweeney, 1979)



7.1.6 การเปลี่ยนพฤติกรรม โปรโตชีวบางชนิดสามารถปรับเปลี่ยนพฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นตามสถานะแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงได้ เช่น *Stentor roeseli* ถ้าใช้ปิเปตพ่นน้ำให้ไหลผ่านเซลล์ เซลล์จะหดตัวทันทีเข้าไปอยู่ในหลอดเมือก เมื่อหมดแรงกระตุ้นของกระแส น้ำ เซลล์จะค่อยๆ ปล่อยออกมาพ้นหลอดเมือก และซีเลียจะเริ่มพัดโบกให้น้ำไหลวนพาอาหารเข้าสู่ช่องปากดั้งเดิม ถ้าใช้ปิเปตพ่นน้ำเข้าไปใส่สแทนเทอร์เซลล์เดิมหลายๆ ครั้ง สแทนเทอร์จะไม่ตอบสนองด้วยการหดเซลล์เข้าไปอยู่ในหลอด พฤติกรรมที่เปลี่ยนแปลงไปนี้เนื่องจากการปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อม ดังนั้นสิ่งกระตุ้นจึงกลายเป็นความเคยชิน (*habituat*ion)

บางครั้งพฤติกรรมไม่แสดงออกมาในรูปของความเคยชินแต่จะเปลี่ยนรูปแบบจากเดิมโดยสิ้นเชิง ถ้าใช้สีย้อมอินเดียนอิงค์ หรือ สีย้อมคาร์มีน พ่นใส่สแทนเทอร์ พฤติกรรมจะเปลี่ยนโดยการหันด้านหน้าเซลล์ให้หนีพ้นสีย้อมแทนการหดเซลล์ ถ้าทำซ้ำหลายๆ ครั้ง ซีเลียรอบเพอริสโทมจะพัดโบกกลับทิศทำให้น้ำไหลวนออกดันอาหารหลุดพ้นออกไปจากช่องปาก (เป็นการป้องกันไม่ให้สีย้อมเข้าปาก) และถ้ายังพ่นสีย้อมเข้าใส่อย่างต่อเนื่อง สแทนเทอร์จะโน้มเซลล์หนีจนกระทั่งส่วนท้ายของเซลล์หลุดจากซบสเตรทแล้วไปแสวงหาซบสเตรทแห่งใหม่ ในกรณีนี้จะเห็นได้ว่า เซลล์เปลี่ยนแปลงพฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นอย่างเดียวกันได้ถึง 4 รูปแบบ

ปัจจุบัน ยังไม่เป็นที่ยอมรับชัดว่า โปรโตชีวสามารถสะสมเอคไซเทชันจนมีพฤติกรรมตอบสนองเป็นแบบเรียนรู้ (*learned*) เช่นที่มีในสัตว์ชั้นสูง ลักษณะการตอบสนอง

แบบเคยชินเป็นเพียงลดหรือเพิ่มระดับความสามารถรับสิ่งกระตุ้นจากระดับที่เคยรับได้เพียงครั้งคราวเท่านั้น มีเพียง *Tetrahymena* ที่มีความสามารถสะสมเอ็กโซเทกซ์แทนได้ โดยทราบจากการศึกษาชนิดที่เคยมีพฤติกรรมตอบสนองด้วยการหลีกเลี่ยงสิ่งกระตุ้นที่เป็นกระแสไฟฟ้าและแสงวาบจากไฟฉาย เมื่อให้เทตราไฮเมนาชนิดดังกล่าวได้รับการกระตุ้นด้วยแสงวาบจากไฟฉายด้วยความเข้มปกติ จะไม่มีพฤติกรรมตอบสนอง แต่ถ้ากระตุ้นด้วยความเข้มในระดับที่จะทำให้เกิดพฤติกรรมหลีกเลี่ยงสลับกับระดับที่ไม่มีพฤติกรรมตอบสนองต่อเนื่องกันหลายครั้ง ในที่สุด เทตราไฮเมนาจะมีพฤติกรรมตอบสนองแบบหลีกเลี่ยงแม้ว่าจะไม่ได้รับการกระตุ้นด้วยกระแสไฟฟ้าก็ตาม คุณสมบัตินี้ยังคงถ่ายทอดได้ในระดับหนึ่ง คือในเซลล์ลูก แต่จะถ่ายทอดถึงระดับใดได้อีกจำเป็นต้องศึกษากันต่อไป

7.2 วิวัฒนาการ

นับตั้งแต่โลกถือกำเนิดขึ้นในสุริยจักรวาล มีการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง ทั้งแบบกะทันหันรุนแรงและแบบที่ละเล็กละน้อย จนมีสภาวะเหมาะสมที่ทำให้เกิดสิ่งมีชีวิตอย่างง่ายที่เปลี่ยนแปลงมาจากการรวมตัวกันของสารเคมีขึ้นในน้ำที่เรียกว่า โปรโตไบออนท์(*protobiont*) จนเปลี่ยนแปลงมาเป็นสิ่งมีชีวิตที่แท้จริง ดำรงชีพอย่างง่ายด้วยการใช้พลังงานเคมีมาใช้ในกระบวนการดำรงชีวิต ปัจจุบันเป็นที่ทราบกันในชื่อ อาร์คีแบคทีเรีย(*archaeobacteria*) ซึ่งถือเป็นโพรแคริโอทเริ่มแรก การเปลี่ยนแปลงที่ละเล็กละน้อยโดยใช้เวลายาวนานนับล้านปีเหล่านี้เรียกว่า วิวัฒนาการ(*evolution*) ซึ่งเป็นกระบวนการที่เกิดขึ้นทั้งทางกายภาพและชีวภาพ ในทางชีวภาพ สิ่งมีชีวิตเริ่มแรกที่มีวิวัฒนาการมาเป็นพวกโพรแคริโอท(ทั้งกลุ่มที่ดำรงชีพจากกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงและกลุ่มที่ดำรงชีพแบบเฮเทโรโทรฟ) ต่อมาจึงวิวัฒนาการมาเป็นพวกยูแคริโอท เริ่มมีโครงสร้างซับซ้อนมากขึ้น ควบคู่กับการสืบพันธุ์อย่างง่ายแบบไม่อาศัยเพศ และมีการสืบพันธุ์ที่ซับซ้อนแบบอาศัยเพศหรือการสืบพันธุ์แบบสลับ จนวิวัฒนาการมาเป็นสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์ ปรับเปลี่ยนถิ่นที่อยู่อาศัยจากน้ำขึ้นมายอยู่บนบก มีความหลากหลายของชนิดทั้งกลุ่มที่เป็นสัตว์และพืชเช่นในปัจจุบัน

7.2.1 กำเนิดของโพรแคริโอท เชื่อกันว่า โพรแคริโอทเริ่มแรก คือ กลุ่มอาร์คีแบคทีเรีย ที่วิวัฒนาการมาจากสิ่งมีชีวิตเริ่มแรก มีกำเนิดมาเมื่อประมาณ 5 พันล้านปีมาแล้ว อาร์คีแบคทีเรียดำรงชีพด้วยการสังเคราะห์พลังงานจากสารเคมี(*chemosynthesis*) เมื่อสภาพแวดล้อมของโลกเปลี่ยนแปลง อาร์คีแบคทีเรียจำเป็นต้องมีวิวัฒนาการปรับเปลี่ยน

ให้เหมาะสมต่อการมีชีวิตรอดเป็นสิ่งมีชีวิตกลุ่มอื่นที่ดำรงชีพอยู่ได้ด้วยการสังเคราะห์พลังงานจากแสงอาทิตย์ คือ กลุ่มของไซแอนแบคทีเรีย หรือวิวัฒนาการมาดำรงชีพด้วยการกินอาหารจากสารอินทรีย์ คือ กลุ่มของยูแบคทีเรีย เมื่อสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสมต่ออาร์คีแบคทีเรีย จึงทำให้กลุ่มนี้สูญพันธุ์จนเกือบหมด เหลือเพียงบางแห่งในแหล่งที่มีสภาพแวดล้อมรุนแรงและมีความเข้มข้นของสารประกอบเคมีที่เคยเป็นแหล่งให้พลังงาน เช่น บริเวณน้ำพุร้อนที่มีสารประกอบของซัลเฟอร์สูง ทั้งที่อยู่บนผิวโลก และที่อยู่ใต้มหาสมุทร

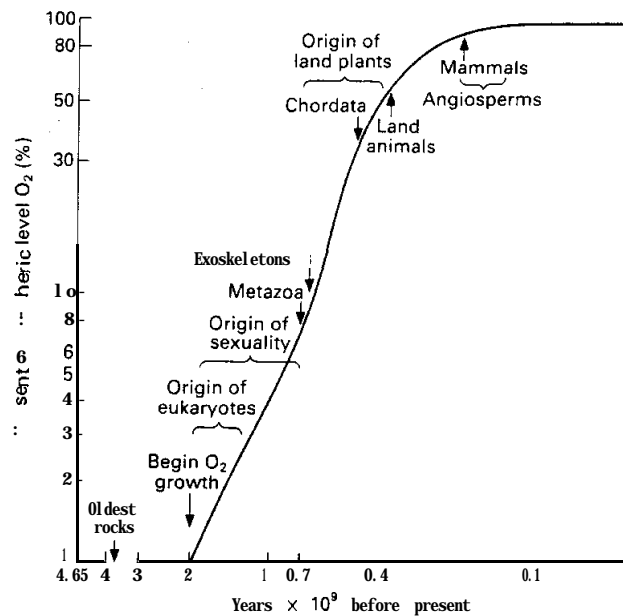
โพรแคริโอทที่พอจะพบหลักฐานได้ว่า มีความเป็นมาเคียงคู่กับการเริ่มต้นของบันทึกการเปลี่ยนแปลงทางธรณีวิทยา เมื่อ 3.8 พันล้านปีมาแล้ว(รูป 7-8) คือ ไซแอนแบคทีเรีย ถือเป็นโพรแคริโอทกลุ่มแรกที่ดำรงชีพด้วยการสังเคราะห์ด้วยแสงเริ่มต้นจากสมัยอาร์เคียน*(Archaean) ที่เชื่อเช่นนั้นเพราะมีหลักฐานการทับถมของสารประเภทหินปูนที่คัดหลังออกมาโดยไซแอนแบคทีเรียอยู่ในชั้นหินในลักษณะซากดึกดำบรรพ์หลายแห่งทั่วโลกมาตั้งแต่สมัยโพรเทโรซอิก(Proterozoic)(รูป 7-9) ซากดึกดำบรรพ์เหล่านี้มักอยู่ในบริเวณที่แสงอาทิตย์ส่องถึง มีการเจริญทับถมกันมากขึ้นเคียงคู่มากับการเพิ่มขึ้นของปริมาณออกซิเจนในชั้นบรรยากาศ(รูป7-8) ซอर्फและวอลเทอร์ (Schopf & Walter, 1982a.) สันนิษฐานว่า ไซแอนแบคทีเรียเป็นต้นกำเนิดของยูแคริโอทเริ่มแรก**(ทั้งกลุ่มที่มีเปลือกหินปูนหุ้มและกลุ่มที่ไม่มีเปลือกหินปูนหุ้ม)โดยเริ่มมีมาตั้งแต่ช่วงปลายสมัยโพรเทโรซอิกของ **มหายุคพรีแคมเบรียน(Precambrian Era)** ยูแคริโอทมีวิวัฒนาการมาเป็นพวกเมตาซัวที่อาศัยอยู่ในรูและพวกที่สืบคลานหาอาหารเมื่อปริมาณออกซิเจนเพิ่มมากขึ้นไม่เหมาะต่อการดำรงชีพของไซแอนแบคทีเรียโบราณ

* มหายุค Precambrian ประกอบด้วยสมัย Archaen (4.5-2.5 พันล้านปีมาแล้ว) และสมัย Proterozoic (2.5-0.5 พันล้านปีมาแล้ว) มหายุคถัดมาคือ Paleozoic โดยมี Cambrian เป็นสมัยแรก(ดูตาราง 7- 1) สมัย Proterozoic ถูกแบ่งย่อยออกเป็น Early, Middle, และ Late(รูป 7-9) มหายุค Precambrian อาจแบ่งออกเป็นสมัย Lower Precambrian(Archaean) และสมัย Proterozoic ถูกแบ่งโดยใช้คำว่า Middle Precambrian และ Upper Precambrian

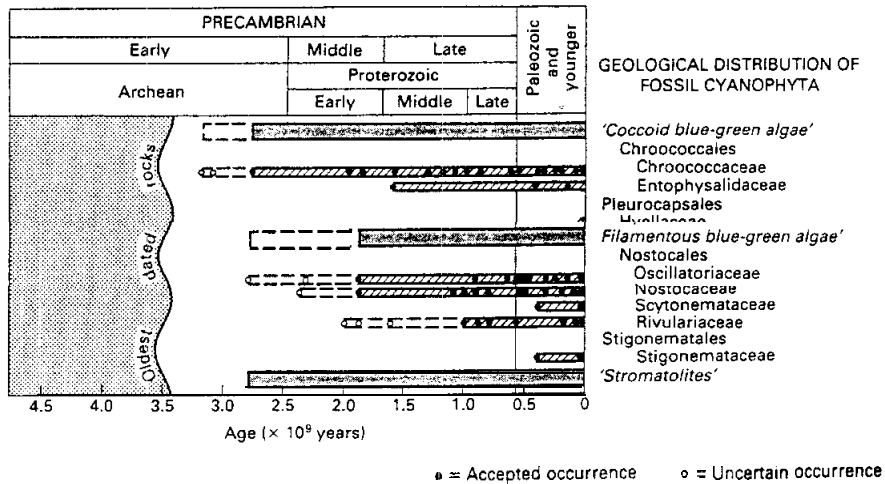
** อ่านรายละเอียดเพิ่มเติมในข้อ 7.2.3

จึงนำสู่การสิ้นสุดสมัยการครอบครองพื้นผิวโลกของไซแอนแบคที่เรียเมื่อเข้าสู่ช่วงต้นของ สมัย แคมเบรียน(Cambrian) สโตรมาโทไลท(stromatolites) เป็นไซแอนแบคที่เรียโบราณเพียงกลุ่มเดียวที่ถือกำเนิดมาตั้งแต่สมัยอาร์เคียน(รูป 7-9) และยังคงดำรงสายพันธุ์ลักษณะโบราณสืบทอดมาจนถึงปัจจุบัน(รูป 7-10 ก.) ส่วนใหญ่สูญพันธุ์หมด พวกที่มีชีวิตรอดต่อมามีวิวัฒนาการมาเป็นไซแอนแบคที่เรียยุคใหม่ ชนิดที่ถือเป็นบรรพบุรุษของไซแอนแบคที่เรียกลุ่มอื่น(กลุ่มสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน)ที่มีชีวิตรอดอยู่ในปัจจุบัน(รูป 7-9) คือ *Aphanothece* sp. ถือกำเนิดมาเมื่อประมาณ 3.8-2.6 พันล้านปีมาแล้ว ปัจจุบันยังสามารถสร้างชั้นรูปโดมทับถมกันคล้ายกับสโตรมาโทไลท(รูป 7-10 ข.)

รูป 7-8 แผนภาพวิวัฒนาการโลกของสิ่งมีชีวิตที่สัมพันธ์กับระดับออกซิเจนในบรรยากาศ ตัวเลขที่ปรากฏทั้งสองแกนเป็นสเกลแบบทวีคูณ เส้นโค้งแสดงลักษณะเปรียบเทียบเท่านั้น ไม่ใช่เส้นโค้งจริงเชิงคณิตศาสตร์ (จาก South & Wittick, 1987)



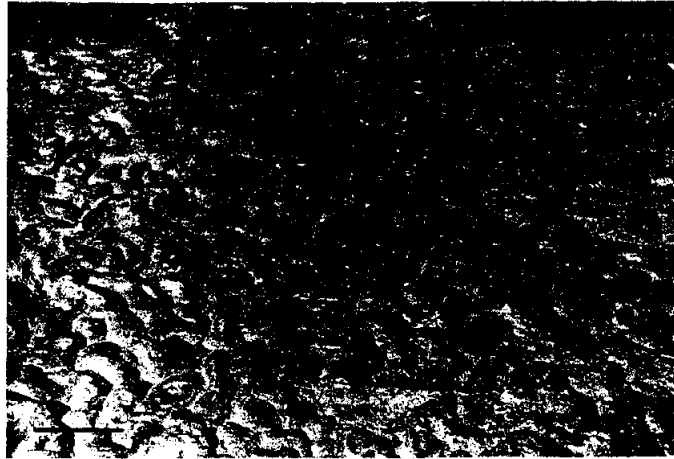
รูป 7-9 แผนภาพแสดงชื่อกลุ่มซากดึกดำบรรพ์ของไซแอนแบคทีเรียในมหายุค Precambrian ให้สังเกตความคาบเกี่ยวของไซแอนแบคทีเรีย ตั้งแต่สมัย Archaean มาจนถึงสมัย Proterozoic ซึ่งเป็นสมัยเริ่มต้นของโปรโตชีวโบราณ stromatolites ปัจจุบันเหลืออยู่เพียงกลุ่มเดียว(รูป 7-10 ก.) coccoid filamentous blue-green algae สืบทอดสายพันธุ์ต่อมาหลายวงศ์ในปัจจุบัน สัญลักษณ์ ● หมายถึงหลักฐานที่ได้รับการพิสูจน์ 0 หมายถึงการคาดคะเน (จาก South & Whittick, 1987)



รูป 7-10 ก. ภาพถ่าย coccoid stromatolites ที่มีชีวิตอยู่ในปัจจุบัน คัดหลังสารหินปูนออกมาทับถมกันเป็นก้อน บริเวณชายฝั่ง Shark Bay ประเทศออสเตรเลีย (จาก Barrett, et al., 1986)



รูป 7-10 ข. ภาพถ่าย algal mat ณ บริเวณชายฝั่งอ่าว Aqaba ใกล้เมือง Elat ประเทศอิสราเอล ซึ่งประกอบด้วยชั้นของไซแอนแบคทีเรียมีชีวิตชนิด *Aphanothece* sp. ทับถมกันเป็นรูปคลื่นสมองคล้ายการทับถมจากซากดึกดำบรรพ์ของ stromatolites (จาก Potts, 1980)

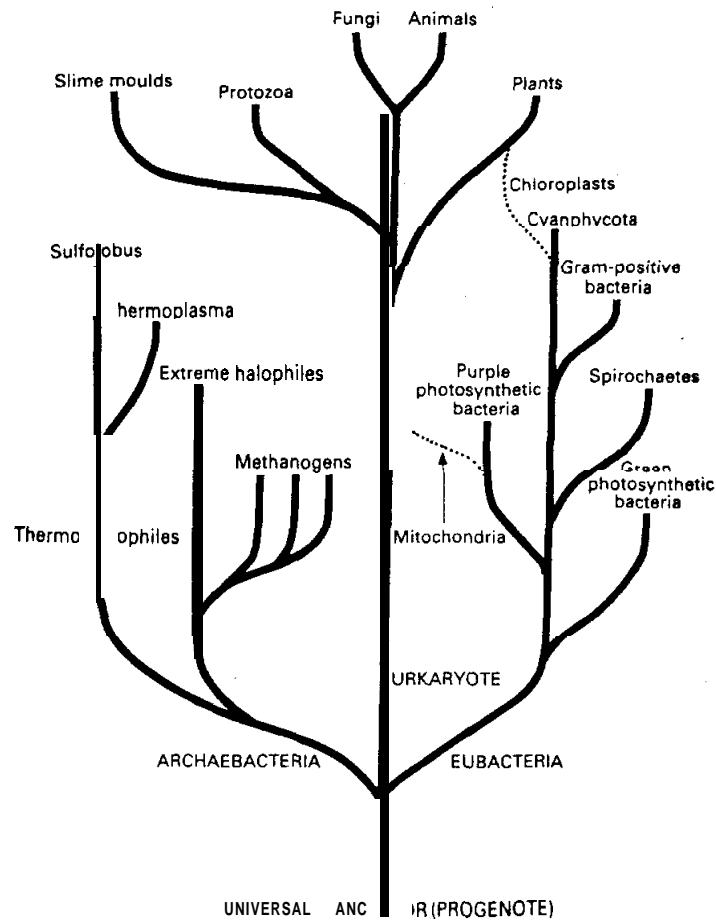


ไซแอนแบคทีเรียเป็นโพรแคริโอทที่ถูกจัดไว้ในอาณาจักรโมเนรา(Monera) เนื่องจากเป็นเซลล์ที่มีลักษณะต่างจากพวกยูแคริโอทอย่างเด่นชัด คือ เป็นเซลล์ที่มีโครงสร้างเริ่มแรกอย่างง่าย ไม่มีเยื่อหุ้มนิวเคลียส โครโมโซมเป็นวงเส้นเดี่ยวขดอยู่บริเวณหนึ่งในไซโทพลาซึม ไม่มีไมโครทิวบูลค้ำจุนโครงสร้าง เซลล์คงรูปร่างอยู่ได้ด้วยเปลือกหุ้มเซลล์ที่มีส่วนประกอบทางเคมีต่างจากเปลือกหุ้มเซลล์ที่พบในยูแคริโอทพวกโปรโตซัวหรือโปรติสท์อื่น และเนื่องจากไม่มีไมโครทิวบูล การแบ่งเซลล์เพื่อการสืบพันธุ์ส่วนใหญ่จึงเป็นไปได้อย่างรวดเร็วโดยไม่อาศัยเพศ และแบ่งส่วนของ DNA ในโครโมโซมแบบเอไมโทซิส อาจเท่ากันหรือไม่เท่ากัน จึงทำให้มีโอกาสกลายพันธุ์สูงกว่ากลุ่มของพวกยูแคริโอท ซึ่งถือเป็นสิ่งที่ดีเพราะทำให้โพรแคริโอทซึ่งเป็นสิ่งมีชีวิตระดับเซลล์เริ่มแรก สามารถมีวิวัฒนาการมีชีวิตรอดอยู่ในสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงมาตลอดระยะเวลาอันยาวนานนับพันล้านปีมาแล้วได้ กลุ่มของไซแอนแบคทีเรียที่มีสารสีคลอโรฟิลล์อยู่ในแผ่นไทลาคอยด์(แต่ยังไม่เป็นออร์แกเนลล์แบบพลาสติด) เป็นกลุ่มที่มีวิวัฒนาการแยกจากกลุ่มของยูแบคทีเรียในแง่ที่ดำรงชีพอยู่ได้ด้วยการสังเคราะห์ด้วยแสง นับเป็นกลุ่มที่มีบทบาทสำคัญต่อการเปลี่ยนแปลงบรรยากาศของโลก โดยเพิ่มปริมาณออกซิเจนสู่ชั้นบรรยากาศของโลกมานับ 2 พันล้านปี จนมีความเหมาะสมต่อการดำรงชีวิตของกลุ่มยูแคริโอท

ในสมัย Proterozoic ช่วงต้น คือ พวกโปรโตซัวเริ่มแรกเมื่อประมาณ 2.8-1.8 พันล้านปี (รูป 7-9) แล้ววิวัฒนาการเข้าสู่ Proterozoic ช่วงกลางและช่วงปลายตามลำดับ

โพรแคริโอทที่มีจำนวนชนิดมากในปัจจุบันมีเพียงสองกลุ่ม คือ ยูแบคทีเรีย และไซแอนแบคทีเรีย มีต้นกำเนิดมาอย่างไรไม่เป็นที่ปรากฏชัด เชื่อกันว่า น่าจะเกิดควบคู่มา กับสโตรมาทอลิท เวส(Woese,1981) ตั้งสมมติฐานว่า อาร์คีแบคทีเรีย เออร์แคริโอท (urkaryote) และยูแบคทีเรีย มีบรรพบุรุษร่วมกันจากสิ่งมีชีวิตเริ่มแรกที่เรียกว่า โพรจีโนท(progenote) (รูป 7-11) สาขาอาร์คีแบคทีเรียสิ้นสุดลงเหลือเพียงไม่กี่ชนิด สาขาเออร์แคริโอทมีวิวัฒนาการมาเป็นยูแคริโอทซึ่งจะมีวิวัฒนาการต่อไปเป็นกลุ่มของราเมือก โปรโตซัว ฟังไจ สัตว์ และพืช สาขายูแบคทีเรียมีวิวัฒนาการมาเป็นโฟโตออโตโทรฟ (photoautotroph)แบคทีเรีย ได้แก่ แบคทีเรียสีเขียว แบคทีเรียสีม่วง และ ไซแอนโนแบคทีเรีย โดยยังคงมีกลุ่มที่ดำรงสภาพเป็นยูแบคทีเรียอยู่ คือ พวกสไปโรคีท และพวกแกรมบวก การที่เออร์แคริโอทมีวิวัฒนาการมาเป็นยูแคริโอทได้ก็อาจเนื่องมาจากมีแบคทีเรียสีม่วงเข้าไปอาศัยแบบพึ่งพาทำให้มีวิวัฒนาการมาเป็นไมโทคอนเดรีย ในทำนองเดียวกัน สาขาที่จะวิวัฒนาการเป็นพืชก็มีไซแอนโนแบคทีเรียเข้าไปอาศัยแบบพึ่งพาอยู่ในยูแคริโอทที่เพิ่งวิวัฒนาการมาจากเออร์แคริโอทใหม่ๆ จนเปลี่ยนแปลงมาเป็นคลอโรพลาสต์ การที่สันนิษฐานว่า ไซแอนโนแบคทีเรียถือกำเนิดมาตั้งแต่ 3.5 พันล้านปี นั้น ไม่มีหลักฐานทางด้านซากดึกดำบรรพ์มาสนับสนุน หลักฐานเท่าที่พบและเก่าที่สุดคือ ซากหินปูนที่สโตรมาทอลิทสร้างขึ้นมากับถมกันเรียกว่า Insuzi stromatolites จากแอฟริกาใต้ มีอายุเก่าถึง 3.1 พันล้านปี ซึ่งมีลักษณะใกล้เคียงกับซากหินปูนที่ไซแอนโนแบคทีเรียเพิ่งสร้างขึ้นมากับถมกันในสมัยปัจจุบัน ณ อุทยานแห่งชาติเยลโลว์สโตน (สหรัฐอเมริกา) ซากไซแอนโนแบคทีเรียที่เซลล์ต่อกันมีลักษณะเป็นเส้นที่เก่าที่สุด อยู่ในสมัยอาร์เคียน(เพียง 2.8-2.5 พันล้านปีมาแล้ว) พบที่ออสเตรเลียตะวันตก มีลักษณะทั่วไปคล้ายสกุล *Oscillatoria* และ *Lyngbya* ดังนั้นเรื่องของวิวัฒนาการจึงเปลี่ยนแปลงอยู่เสมอตามหลักฐานใหม่ที่จะพบบ่อย อาจกล่าวได้ว่า ยุคของไซแอนโนแบคทีเรียมีความเก่าแก่มากกว่า 2 พันล้านปี และมีบทบาทสำคัญต่อการเปลี่ยนแปลงของผิวโลกจากการไม่มีออกซิเจนที่หุ้ม จนมีออกซิเจนที่หุ้มอันเป็นผลเนื่องมาจากกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ดังกล่าวแล้วในช่วงต้น ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงครั้งใหญ่ตามมาจนถึงยุคปัจจุบัน ที่โลกเหมาะสำหรับสิ่งมีชีวิตที่จำเป็นต้องใช้ออกซิเจนเพื่อการดำรงชีพ

รูป 7-11 แผนภาพสมมติฐานสายวิวัฒนาการของโพรแคริโอทโบราณ 3 กลุ่มซึ่งมีบรรพบุรุษที่มาจากสิ่งมีชีวิตเริ่มแรกพวกโพรจีโนท(รายละเอียดในตำรา)(จาก Woese, 1981)



7.2.2 กำเนิดของยูแคริโอท ข้อแตกต่างที่สำคัญระหว่างโพรแคริโอทและยูแคริโอท คือ การที่โพรแคริโอทไม่มีเยื่อหุ้มนิวเคลียสและเซลล์ออร์แกเนลล์ รวมถึงการไม่มีการจัดเรียงไมโครทิวบูลในลักษณะ $9(2)+2$ เช่นในพวกยูแคริโอท (ยกเว้นสาหร่ายสีแดง) นอกจากนี้ข้อแตกต่างทางสัณฐานวิทยาแล้ว ยังมีข้อแตกต่างทางชีวเคมีอีกด้วย กลุ่มที่มีแนวโน้มว่าจะเป็นจุดเชื่อมโยงสายวิวัฒนาการจากโพรแคริโอทมายังยูแคริโอท มีเพียงกลุ่มเดียวคือ *Prochloron** (รูป 7-12) ซึ่งเป็นไซแอนแบคทีเรียที่มีคลอโรฟิลล์บี

* Chapman & Trench(1982) และ Lewin(1984) จัดหมวดหมู่ โพรคลอรอน เป็นไซแอนแบคทีเรียในดิวิชัน Prochlorophyta

เหมือนในยูแคริโอทพวกสาหร่ายบางกลุ่ม นักวิทยาศาสตร์หลายท่านได้พยายามศึกษาค้นคว้าอย่างจริงจังถึงที่มาของยูแคริโอท คลาวด์(Cloud,1976) ให้ข้อคิดว่า ยูแคริโอทน่าจะถือกำเนิดขึ้นเมื่อก่อน 2 พันล้านปีมาแล้ว หรือ ในช่วงเวลาหนึ่งก่อนหน้านั้นที่โลกมีออกซิเจนห่อหุ้มมากพอเหมาะสำหรับการดำรงชีพ วอลเทอร์และผู้ร่วมงาน(Walter, et al.,1976) ได้ศึกษาซากดึกดำบรรพ์ของสาหร่ายลักษณะคล้ายยูแคริโอทซึ่งพบในชั้นหินเกรย์สโตนเซลในมลรัฐมอนทานา พบว่า หลายสกุล(เช่น *Proterotainia*, *Lanceoforma*) มีอายุเก่าแก่ถึง 1.3 พันล้านปี โดยมีเซลล์ออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้ม เริ่มจาก นิวเคลียส คลอโรพลาสต์ ไมโทคอนเดรีย และไมโครทิวบูลลักษณะ $9(2)+2$ รวมถึงไมโครทิวบูลที่มีลักษณะแบบสปินเดิลไฟเบอร์ด้วย จึงเชื่อว่า ยูแคริโอทน่าจะถือกำเนิดขึ้นมาก่อนหน้าอายุของซากดึกดำบรรพ์ที่ค้นพบ

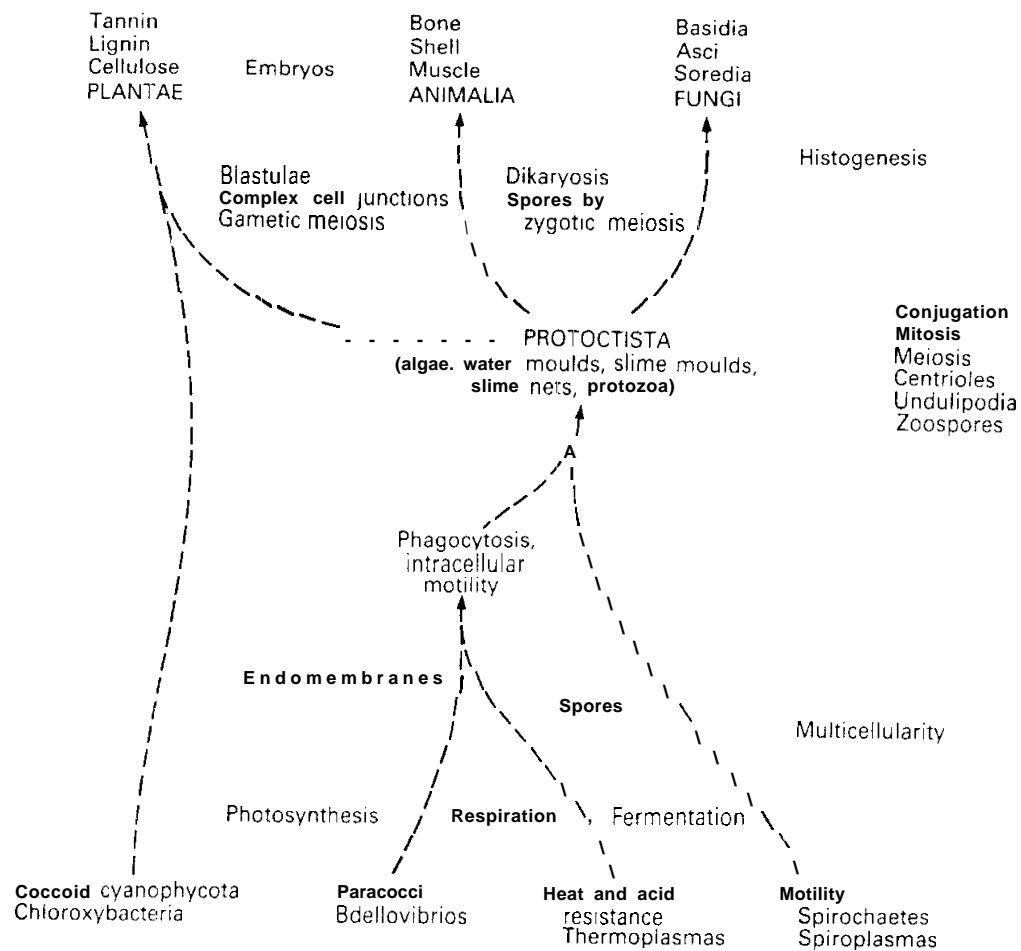
รูป 7-12 ภาพถ่ายจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนด้วยเทคนิคการเตรียมตัวอย่างแบบ ฟริช-แฟรกเจอร์ ของไซแอนแบคทีเรีย *Prochloron* sp. แสดงโครงสร้างทั่วไปภายในเซลล์ เส้นยาวพัวพันซ้อนกัน คือ ไทลาคอยด์ ทำหน้าที่แบ่งสัดส่วนให้เกิดช่อง(ดูออกจันท์) แยกต่างหากจากไซโทพลาซึม(C) (จาก Giddings, et al., 1980)



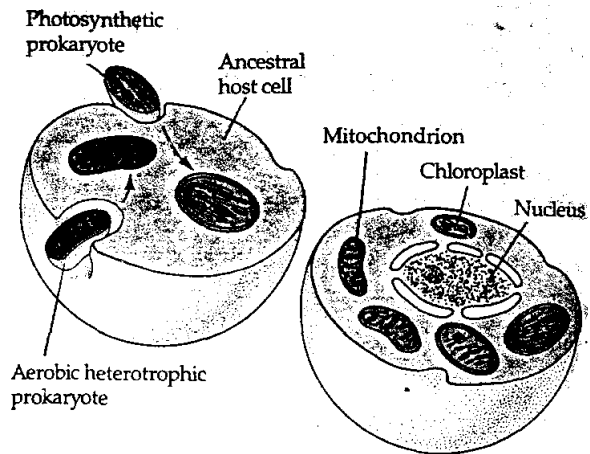
แนวคิดกำเนิดของยูแคริโอทแยกเป็น 2 กลุ่ม กลุ่มหนึ่ง(Margulis,1970,1981) เชื่อว่า เซลล์ออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้ม น่าจะมาจากสิ่งมีชีวิตอื่นที่เข้ามาอาศัยอยู่ภายใน เซลล์ในลักษณะฟิงพา กล่าวคือ ไมโทคอนเดรียมาจากแบคทีเรีย คลอโรพลาสต์มาจากไซแอนโนแบคทีเรีย และแฟลเจลลามาจากสไปโรคิต(รูป 7-13 ก. และ ข.) เรียกสมมติฐานนี้ว่า เอนโดซิมไบออติก หรือ เอกโซจีนัส(endosymbiotic or exogenous) ความน่าเป็นไปได้ของสมมติฐานนี้อยู่ที่รายงานของ เทเลอร์(Taylor,1973) พบโปรโตซัวไฟลัม Dinomastigota และ ไซแอนโนแบคทีเรียซิมไบออนท์ เสริมด้วยรายงานของ พาร์เคอร์(Parker,1982) พบการดำรงชีพแบบฟิงพาระหว่างสาหร่ายดิวิชัน Glaucophyta และ ไซแอนโนแบคทีเรียซิมไบออนท์ นอกจากนี้ยังพบการดำรงชีพแบบฟิงพาสาหร่ายและสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังด้วย แมคควอด(Mcquade,1983) ให้ข้อคิดว่า กระบวนการดำรงชีพแบบฟิงพานี้น่าจะเกิดขึ้นโดยบังเอิญ และจำเป็นต้องมีหลายขั้นตอนต่อเนื่องกัน จึงจะทำให้กลไกการทำงานของ ไมโทคอนเดรีย แฟลเจลลา และการสืบพันธุ์ ทำงานประสานกันได้ สมมติฐานเอนโดซิมไบออติก มีข้อบกพร่องที่ไม่สามารถให้ความกระจ่าง การกำเนิดของเยื่อหุ้มนิวเคลียส และการมีโครงสร้างไมโครทิวบูลลักษณะ $9(2)+2$ ซึ่งอธิบายได้ดีกว่า โดยสมมติฐานอีกกลุ่มหนึ่ง เสนอโดย คาวาเลียร์-สมิท(Cavalier-Smith,1975,1978) เรียกว่า สมมติฐาน ออโตจีนัส หรือ เอนโดจีนัส(autogenous or endogenous) มีหลักการว่า ออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้ม มีวิวัฒนาการมาจากเยื่อหุ้มเซลล์ของบรรพบุรุษโพรแคริโอท ซึ่งต่างหลักการกับกลุ่มแรกโดยสิ้นเชิง แนวคิดนี้ได้มาจากกระบวนการเอนโดไซโทซิสที่พบในโปรโตซัวและโปรติสท์ส่วนใหญ่(รูป 7-14 ก. และ ข.) ทำให้ไซโทพลาซึมถูกแบ่งออกเป็นส่วนย่อยโดยเยื่อบางภายในเซลล์ กลุ่มนี้ให้ความเห็นโต้แย้งกลุ่มแรกว่า เอนโดซิมไบออนท์นั้นความจริงเป็นผลลัพธ์ของเอนโดไซโทซิสนั่นเอง เอนโดไซโทซิสอำนวยความสะดวกให้ สิ่งมีชีวิตก่อนกลุ่มสาหร่าย(pre-alga หรือ uralga) สามารถสังเคราะห์ด้วยแสงได้ในช่วงเวลามีแสง และกินอาหารได้ในช่วงเวลาไม่มีแสง จึงพัฒนามากกว่ากลุ่มไซแอนโนแบคทีเรียเดิม สมมติฐานนี้ ยังให้แนวคิดการถือกำเนิดของ นิวเคลียส ไมโทคอนเดรีย ไมโครทิวบูล การแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสและไมโอซิส ตลอดจนเส้นใยสปินเดิลด้วยว่า มีวิวัฒนาการมาโดยไม่จำเป็นต้องอาศัยเอนโดซิมไบออนท์ อย่างไรก็ตาม สมมติฐานนี้ เปิดโอกาสความน่าจะเป็นไปได้ของสมมติฐานเอนโดซิมไบออติก ในแง่ของการมีวิวัฒนาการร่วมของการถือกำเนิด ไมโทคอนเดรีย

และคลอโรพลาสต์ขึ้นภายหลัง เมื่อประมาณ 700 ล้านปี แทนที่จะเป็น 1400 ล้านปีมาแล้วเมื่อเริ่มต้นมีพวุกยูแคริโอตขึ้นมาในช่วงต้น(รูป 7-15) คาวาเลียร์-สมิท ไม่เห็นด้วยอย่างยิ่งกับสมมติฐานเอนโดซิมไบโอติก ที่ไม่สามารถอธิบายกำเนิดของ นิวเคลียส ไมโททิกแอปพาราทัส และแฟลเจลลาให้เป็นที่น่าพอใจได้ อย่างไรก็ตาม ทั้งสองสมมติฐานก็มีความน่าเป็นไปได้ แต่สิ่งที่เกิดขึ้นเป็นจริงนั้นยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัด

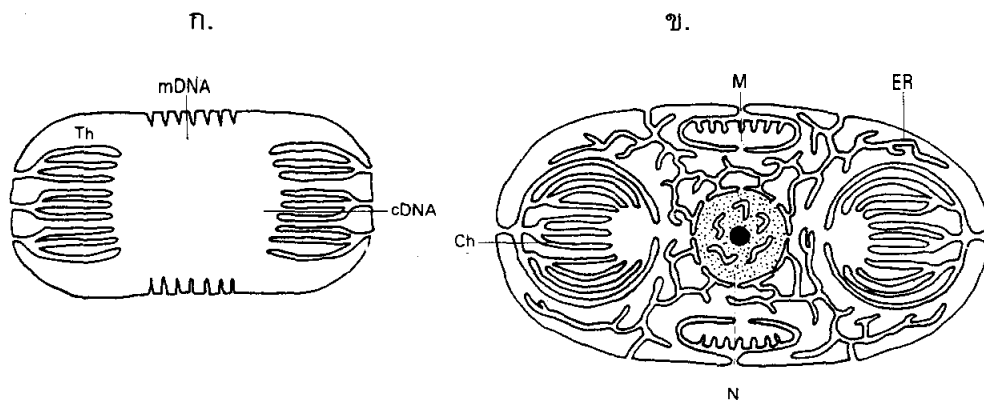
รูป 7-13 ก. แผนผังกำเนิดของยูแคริโอตตามสมมติฐานเอนโดซิมไบโอติก(หรือเอกโซจีนัส) โดยมีกำเนิดมาจากแบคทีเรียหลายกลุ่ม(ด้านล่างของผัง) แนวคิดที่ว่า แฟลเจลลามาจากสไปโรคิต ยังไม่เป็นที่ยอมรับ ให้สังเกตความสัมพันธ์ต่อเนื่องจากโปรติสท์ที่จะวิวัฒนาการต่อไปเป็นพืช สัตว์ และฟังไจด้วย (จาก Margulis, 1981)



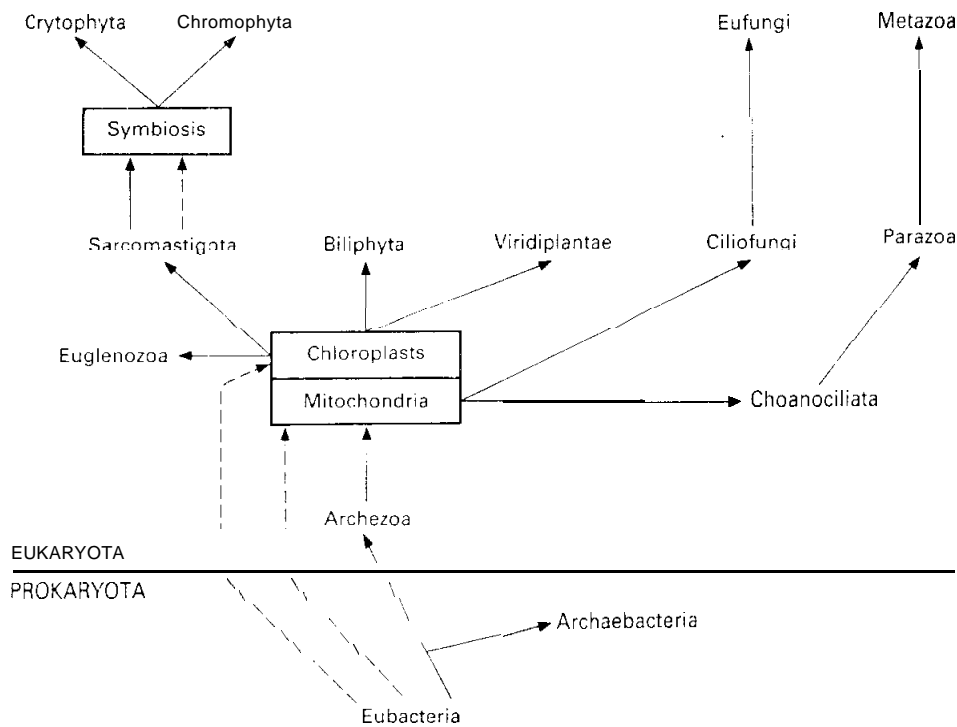
รูป 7-13 ข. แผนภาพกำเนิดของยูแคริโอตตามสมมติฐานเอนโดซิมไบโอติก แสดงความน่าจะเป็นของการเกิด ออร์แกเนลล์มีเยื่อหุ้มพวก ไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ (จาก Campbell, 1990)



รูป 7-14 แผนภาพกำเนิดของยูแคริโอตตามสมมติฐานอพอโทจีนีส เกิดเอนโดไซทอซิสสองขั้นตอน ก. ขั้นตอนแรก เยื่อหุ้มเซลล์เข้าเข้ามาในไซโทพลาซึม ข. ขั้นตอนที่สองเยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปล้อม DNA ที่อยู่ภายในไซโทพลาซึม จนเป็นออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้มกลุ่มของ พลาสทิด(คลอโรพลาสต์) ไมโทคอนเดรีย นิวเคลียส ส่วนที่ยังต่อเนื่องอยู่กับเยื่อหุ้มเซลล์ คือ เอนโดพลาสมิกเรติคูลัม สมมติฐานนี้ ไม่ได้แสดงกำเนิดของแฟลเจลลา Ch-chloroplast, DNA-deoxy ribonucleic acid, cDNA-plastid DNA, mDNA-mitochondrial DNA, E-endoplasmic reticulum, N-nucleus, M-mitochondria, Th-thylakoids (จาก Chadeaud, 1974)



รูป 7-15 แผนผังความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิตใน 14 อนุอาณาจักร ซึ่งเริ่มต้นจาก ยูแบคทีเรีย(โพรแคริโอท) มาสู่ ยูแคริโอท ให้สังเกตกลุ่มของ **Archezoa** (ยูแคริโอท)ซึ่งเป็นบรรพบุรุษของโปรโตซัว มีกำเนิดแยกต่างหากจากโปรติสท์กลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์ สมมติฐานนี้ เสนอกำเนิดของไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ ที่เกิดขึ้น ภายหลังจากที่มียูแคริโอทเริ่มแรกแล้ว ให้สังเกตการแยกออกเป็นสาขาโปรโตซัว(Choanociliate) และสาขาอาณาจักร สัตว์ ฟังไจ และ สาหร่าย (จาก Cavalier-Smith, 1983)



7.2.3 ฟิโลเจนีของโปรติสท์ ไคลน์และครอนควิสท์(Klein & Cronquist, 1967) ตั้งสมมติฐานว่า ไชแอโนแบคทีเรียโบราณมีรูปร่างรวมกันเป็น ก้อนกลม(cocoid) ถือกำเนิดควบคู่กับบรรพบุรุษของยูแบคทีเรีย โดยมีบรรพบุรุษร่วมกัน คือ อาร์คีแบคทีเรีย เนื่องจากไชแอโนแบคทีเรียและยูแบคทีเรียมีลักษณะสำคัญร่วมกันหลายอย่างดังกล่าวแล้วในข้อ 7.2.2 ฟอกซ์และผู้ร่วมงาน(Fox, et al., 1980) และเวิส(Woese, 1981) มีความเห็นสอดคล้องกันว่า โปรจีโนท(progenote) เป็นต้นกำเนิดของสิ่งมีชีวิตเริ่มแรก 3 กลุ่ม คือ อาร์คีแบคทีเรีย ยูแบคทีเรีย และยูแคริโอท ตามแนวคิดนี้ ไชแอโนแบคทีเรียจึง

มีกำเนิดมาจากยูแบคทีเรีย โครงสร้างพื้นฐานบางอย่าง* ที่ต่างจากแบคทีเรียให้ข้อคิดว่าไซแอนโนแบคทีเรียแยกกลุ่มออกมาจากแบคทีเรียตั้งแต่ยุคเริ่มแรก วิวัฒนาการของไซแอนโนแบคทีเรียมีหลักฐานยืนยันจากซากดึกดำบรรพ์ที่ย้อนไปถึง 1.7 พันล้านปีว่า ในช่วงแรกปรากฏในลักษณะรวมกันเป็นก้อนกลม(รูป 7-9) หลายวงศ์สูญพันธุ์ไป หลายวงศ์ยังคงสืบทอดสายพันธุ์มาจนถึงปัจจุบัน

โพรคลอโรไฟทามีลักษณะคาบเกี่ยวอยู่ระหว่างไซแอนโนไฟทาและคลอโรไฟทา ทำให้คาดคิดการถือกำเนิดและแยกออกเป็นสาขาของโปรติสท์ได้ว่า (1) ถ้าใช้สมมติฐานเอกโซจีนัสเป็นหลัก โพรคลอโรไฟทามีบรรพบุรุษร่วมกันกับบรรพบุรุษของกลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์ (2) ถ้าใช้สมมติฐานเอนโดจีนัสเป็นหลัก โพรคลอโรไฟทา อาจมีบรรพบุรุษร่วมกันกับบรรพบุรุษของคลอโรไฟทา ถ้าโพรคลอโรไฟทามีวิวัฒนาการมาจากไซแอนโนไฟทาจริง ก็น่าจะต้องมีวิวัฒนาการสูญเสียสารสีไฟโคไซอาโนิน(phyococyanin) แล้วสังเคราะห์สารสีคลอโรฟิลล์ขึ้นมาแทน อย่างไรก็ตาม ฟอสซิลของโปรติสท์ก็ยังไม่เป็นที่ยุติ จะต้องมีกำรปรับเปลี่ยนใหม่ตามหลักฐานใหม่ที่พึงจะได้รับ

7.2.4 วิวัฒนาการของ ไมโอซิส ซินแกมี และการสืบพันธุ์แบบสลับ คาวาเลียร์-สมิท(Cavalier-Smith,1975) ให้ข้อคิดว่า การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ(ไมโอซิสและซินแกมี) อาจมีขึ้นทีละเล็กทีละน้อย หรือเกิดขึ้นพร้อมกันกับวิวัฒนาการมาเป็นยูแคริโอต การมีวิวัฒนาการสู่ความหลากหลายของยูแคริโอต อาจเป็นผลเนื่องมาจากกระบวนการแยก(segregation) กระบวนการรวม(recombination) และ การคัดเลือกโดยธรรมชาติ หลักฐานที่ชัดเจนยังไม่ปรากฏ มีเพียงหลักฐานทางชีวเคมีของคลาวด์(Cloud,1976) ที่พบซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์พวกเมตาซัวในชั้นหินที่มีอายุเก่าแก่กว่า 700 ล้านปี ทำให้มีการนำสมมติฐานการถือกำเนิดของยูแคริโอตว่า เป็นแบบเอกโซจีนัส หรือ เป็นแบบเอนโดจีนัส มาพิจารณากันอีก จากหลักฐานซากดึกดำบรรพ์ผนวกกับความรู้ใหม่เรื่องเซลล์ โมเลกุล และ สรีรวิทยา จึงทำให้คลาวด์สนับสนุนแนวคิดของคาวาเลียร์-สมิท (Cavalier-Smith,1975,1978)ที่ว่า ไมโอซิส และการมีเพศ ถือกำเนิดขึ้นมาพร้อมกัน

* เช่น การมี ไทลาคอยด์ เซลล์รวมกันเป็นทาลัส เป็นเส้นแยกแขนง หรือเป็นโคโลนี ไม่มีเอนโดสปอร์แต่มีเฮเทโรซิสท์ ไม่มีแบคทีเรียลแฟลเจลลา นอกจากนี้ยังมีคุณสมบัติทางสรีรวิทยาอีกหลายประการต่างกันด้วย

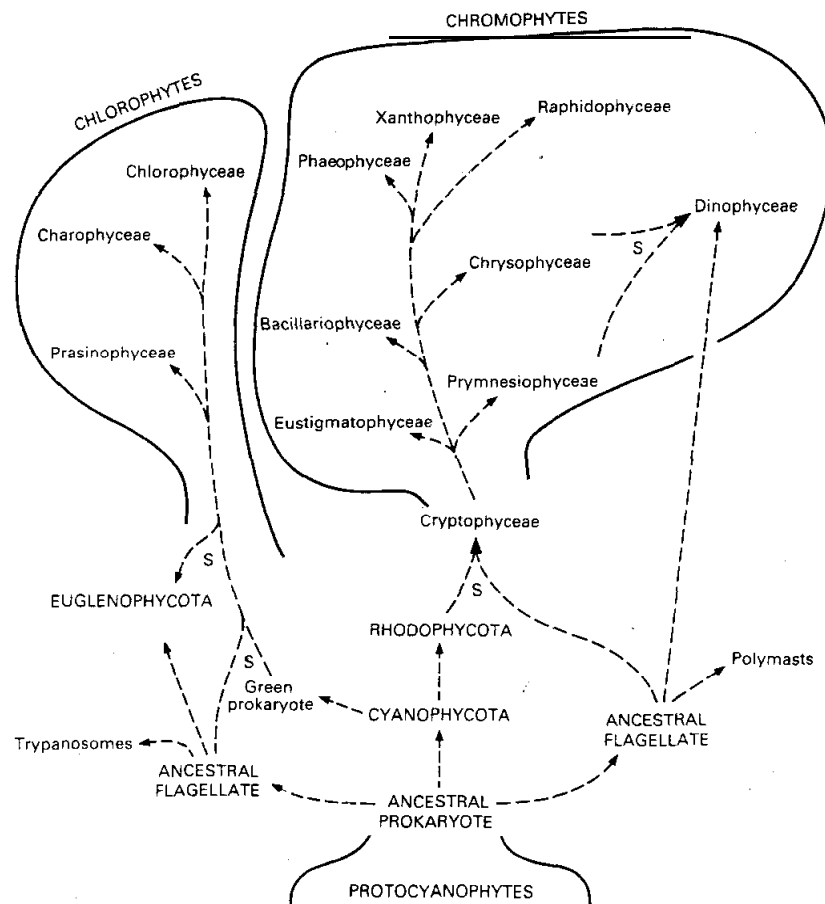
หรือในเวลาใกล้เคียงกัน แนวคิดนี้สอดคล้องกับหลักฐานทางชีวธรณีวิทยาโดย วอลเทอร์และผู้ร่วมงาน(Walter, et al.,1976)ที่ว่า ไมโทซิส และไมโอซิส มีมาตั้งแต่ก่อน 1.3 พันล้านปีมาแล้ว ซอर्फ(Schopf,1974 b) มีแนวคิดทำนองเดียวกันว่า การมีเพศอาจมีมาก่อนพันล้านปี

การมีเพศของยูแคริโอท เป็นการเปิดทางสู่ความก้าวหน้าของการวิวัฒนาการจากเซลล์เดี่ยวมาเป็นเนื้อเยื่อของร่างกาย และเนื้อเยื่อสืบพันธุ์ของสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์ เนื่องจากหลักฐานทางธรณีวิทยามีน้อยไม่เพียงพอจะให้ข้อสรุปได้ว่า โปรติสท์กลุ่มหลักต่างๆ มีวิวัฒนาการแยกสาขาากันก่อนหรือภายหลังการมีเพศ ฟิลัมยูกลีนาไม่มี การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ จึงน่าจะมีการแยกกลุ่มออกมาก่อนการมีเพศของยูแคริโอทเริ่มแรก และอาจเป็นไปได้ว่า อาจมีการแยกกลุ่มภายหลังแล้วสูญเสียคุณสมบัติการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศ ถือเป็นกลไกสำคัญที่ทำให้เกิดความหลากหลายของสิ่งมีชีวิต และเป็นปัจจัยอำนาจให้กระบวนการวิวัฒนาการดำเนินไปได้เร็วขึ้นด้วย ผลลัพธ์จากการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศอีกอย่างหนึ่ง คือ การมีเซลล์ในวงชีวิตเป็นแบบดิพลอยด์และแฮพลอยด์ สคาเกลและผู้ร่วมงาน(Scagel, et al.,1982) เชื่อว่า ดิพลอยด์และแฮพลอยด์เริ่มต้นมาจากช่วงที่ยังเป็นเซลล์เดี่ยว เมื่อมีวิวัฒนาการต่อมาจึงทำให้สิ่งมีชีวิตทั้งโปรโตซัวและสาหร่ายมีวงชีวิตเป็นแบบดิพลอยด์หรือแฮพลอยด์ หรือช่วงใดช่วงหนึ่งของวงชีวิตเป็นทั้งดิพลอยด์และแฮพลอยด์ คือ มีการสืบพันธุ์แบบสลับ(ดังกล่าวแล้วในบทที่ 4) ซึ่งพบมากในโปรโตซัวกลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์ ในสาหร่ายแทบทุกชนิด และวิวัฒนาการสืบเนื่องต่อมาในกลุ่มของพืชทุกชนิด

7.2.5 ซากดึกดำบรรพ์ของโปรโตซัว ดอดจ์(Dodge,1979) ตั้งสมมติฐานว่า โปรโตซัวและโปรติสท์อื่นมีบรรพบุรุษร่วมกัน คือ โพรแคริโอทโบราณ(ancestral prokaryote) แล้วมีวิวัฒนาการแยกออกมา 3 สาขาหลัก คือ แฟลเจลเลทโบราณ(ancestral flagellate) 2 สาขา และไซแอนโอไฟคอตา(Cyanophycota) หนึ่งสาขา(รูป 7-16) แฟลเจลเลทโบราณสาขาหนึ่งวิวัฒนาการต่อไปเป็นกลุ่มของแฟลเจลเลทแท้ เช่น พวกทริพาโนโซม กลุ่มหนึ่งเป็นพวก ยูกลีโนไฟคอตา(Euglenophycota) และอีกกลุ่มหนึ่งมีวิวัฒนาการร่วมกับไซแอนโอไฟคอตาทันทั้งมีซิมีไบออนท์ วิวัฒน์เข้ามาอยู่ด้วยสองช่วง โดยอาจกลับมาเป็นยูกลีโนไฟคอตา และส่วนหนึ่งวิวัฒนาการต่อไปเป็นกลุ่มสาหร่ายสีเขียว(Chlorophyte) แฟลเจลเลทโบราณอีกสาขาหนึ่งมีวิวัฒนาการไปเป็นพวกที่มีแฟลเจลลามาก(polymasts) แล้วมีวิวัฒนาการร่วมกับสาหร่ายสีแดง โดยมีซิมีไบออนท์วิวัฒน์

เข้ามาอยู่ด้วย เป็นโปรโตซัวกลุ่มที่มีทั้งแฟลเจลลาและคลอโรพลาสต์ คือ **คริปโตไฟทา (Cryptophyta หรือ Cryptophyceae)** ซึ่งถือเป็นต้นกำเนิดสายวิวัฒนาการของโปรติสท์พวกโครโมไฟท์(**Chromophytes**) คือ มีพลาสต์ที่ประกอบด้วยสารสีหลายชนิด กำเนิดของไดโนแมสติกอกทา(หรือ **Dinophyceae**) ยังไม่มีหลักฐานพอจะตั้งสมมติฐาน อาจเป็นได้ว่า วิวัฒนาการโดยตรงมาจากแฟลเจลเลทโบราณ หรือมาจากบรรพบุรุษร่วมของ **คริซอไฟทา(หรือ Chrysophyceae)** และ **พริมเนซิอไฟทา(หรือ Prymnesiophyceae)** โดยมีซิมไบออนท์วิวัฒน์เข้ามาอยู่ด้วย

รูป 7-16 แผนผังสมมติฐานสายวิวัฒนาการของโปรติสท์ 3 สาขาหลัก คือ ancestral flagellate 2 สาขา และ Cyanophycota หนึ่งสาขา ให้สังเกตความสัมพันธ์ของทั้ง 3 สาขาผ่านทางบรรพบุรุษร่วมโดยมี green prokaryote ซึ่งอาจมีลักษณะคล้าย *Prochloron* เป็นซิมไบออนท์เข้ามาอาศัยอยู่ด้วย(ใช้สัญลักษณ์ S) (จาก Dodge, 1979)

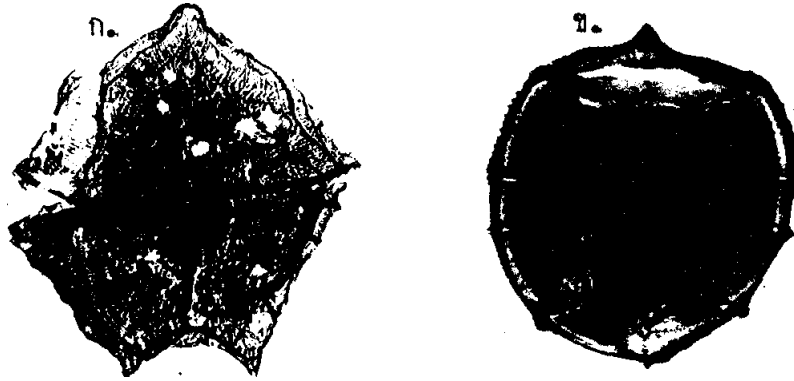


วิวัฒนาการของโปรโตซัว ทั้งกลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์และกลุ่มที่ไม่มีคลอโรพลาสต์ เท่าที่ปรากฏหลักฐานทางซากดึกดำบรรพ์ มักเป็นพวกถูกปกคลุมด้วยผนัง หรือเปลือกหุ้ม กลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์* ที่เก่าแก่ที่สุดเท่าที่เคยพบ คือ สาหร่ายในอันดับ Dasy-cladales และ Caulerpales ของชั้น Ulvophyceae พบในชั้นหินของมหายุคพรีแคมเบรียน(Margulis, et al.,1993) ชั้นอื่นที่เคยพบในมหายุคนี้คือชั้น Chlorophyceae โดยเฉพาะชนิด *Botryococcus braunii* พบในสมัย Carboniferous เป็นส่วนประกอบของถ่านหินชนิดหนึ่ง และเป็นแหล่งกำเนิดของน้ำมันปิโตรเลียมชนิดหนึ่งด้วย โอโอสปอร์ของสาหร่ายในชั้น Charales กลายเป็นซากดึกดำบรรพ์ที่เรียกว่า gyrogonite มีอายุเก่าแก่ตั้งแต่ปลายสมัย Silurian ถึงต้นสมัย Devonian สกุล *Cymatiosphaera* ของชั้น Prasinophyceae เคยมีชีวิตอยู่ในสมัย Silurian (Colbath,1983) สกุล *Tasmanites* ซึ่งคล้ายกับระยะ phycoma ของชั้นนี้(Prasiniphyceae)ในยุคปัจจุบัน ก็เคยมีชีวิตมาตั้งแต่สมัย Ordovician กลุ่มของไฟโทแฟลเจลเลทที่ถือว่าเป็นโปรโตซัว คือ ไฟลัม Dinomastigota ที่เก่าแก่ที่สุดพบตั้งแต่สมัย Silurian ขึ้นมาจนถึง Triassic พวกที่พบในสมัยถัดมาที่ค่อนข้างใหม่ในทางธรณีวิทยา คือ อนุสมัย(epoch) Paleocene และ Oligocene** ได้แก่ *Palaeoperidinium pyrophorum* และ *Phthanoperidinium amoenum* ตามลำดับ(รูป 7-17) เปลือกของทั้งสองชนิดนี้มีลักษณะคล้ายกับไดโนแอสทิกอกทที่มีชีวิตอยู่ในปัจจุบัน พวก **Acritarchs** ซึ่งอาจเป็นไดโนแอสทิกอกทโบราณ พบตั้งแต่มหายุคพรีแคมเบรียน(ดูตาราง 7-1 ประกอบ) ไฟลัมที่เก่าแก่ถัดมา คือ ไฟลัม Prymnesiophyta(Haptophyta) ซากดึกดำบรรพ์พบมากในต้นสมัย Jurassic เปลือกของเซลล์เป็นสารประกอบแคลเซียมทับถมกันเรียกว่า calcareous nanofossil แทรกอยู่ในชั้นหิน calcareous clays, marls, chalks, limestones ตัวอย่างที่พบมักสะสมเป็นก้อนเรียกว่า **คอกโคสเฟียร์(coccosphere)** (รูป 7-18)

* รวมถึงกลุ่มไฟโทแฟลเจลเลทที่หลายชนิดในปัจจุบันถูกจัดหมวดหมู่ไว้ในไฟลัม Chlorophyta

** Paleocene และ Oligocene เป็น 2 ใน 5 epochs(Paleocene, Eocene, Oligocene, Miocene, Pliocene)ของสมัย Tertiary Period ในมหายุค Cenozoic โดยอยู่ในช่วง 65-53 และ 38-25 ล้านปีมาแล้วตามลำดับ

รูป 7- 17 ซากดึกดำบรรพ์ของไดโนแอสทีกอท n . *Palaeoperidinium pyrophorum* จากชั้นหินอนุสมัย Paleocene รัฐ Alabama กำลังขยาย 540 เท่า (จาก Drugg, 1969) ข. *Phfhanoperidinium amoenum* จากชั้นหินอนุสมัย Oligocene รัฐ Mississippi มองจากด้านบนของเซลล์ กำลังขยาย 1280 เท่า (จาก Drugg & Loeblich, 1967)



รูป 7- 18 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราดของซากดึกดำบรรพ์กลุ่ม coccolithophorid (Prymnesiophyta) ชนิด *Bidiscus ignotus* เปลือกของเซลล์สะสมกันเป็นก้อน coccosphere อยู่ในชั้นหินสมัย Cretaceous ประเทศสเปน กำลังขยาย 7000 เท่า (จาก Grun & Allemann, 1975)



ไฟลัมอื่นที่อายุน้อยทางธรณีวิทยา ได้แก่ ไฟลัม Bacillariophyta พบตั้งแต่ต้นสมัย Cretaceous เพิ่มมากขึ้นมาจนถึงสมัย Tertiary พวกที่อาศัยในน้ำจืดเชื่อว่า มีวิวัฒนาการขึ้นมาภายหลัง เนื่องจากไม่เคยพบในชั้นหินที่มีอายุอยู่ในรุ่นเดียวกับพวกที่อาศัยอยู่ในน้ำทะเล และเนื่องจากเปลือกของพวกที่อยู่ในน้ำจืดเปลี่ยนจากสารประกอบซิลิกามาเป็น porcelanite และ chert

ไฟลัม Chrysophyta ลักษณะเป็นซิสท์ของพวก Silicoflagellates พบครั้งแรกกลางสมัย Cretaceous และมีวิวัฒนาการสูงสุดในอนุสมัย miocene ใช้ประโยชน์เป็นเครื่องบ่ง

ชี้ทาง การแบ่งชั้นของสิ่งมีชีวิต(biostratigraphy) และทาง นิเวศวิทยาโบราณ(paleo-ecology)

ตาราง 7-1 ตารางเปรียบเทียบความเก่าแก่ของโปรติสท์โดยใช้หลักฐานการค้นพบซากดึกดำบรรพ์ของ โปรโตซัว แบคทีเรีย ไซแอนโอแบคทีเรีย และคลอโรไฟทา(กลุ่มของไฟโทแฟลเจลเลท)ในชั้นหินตามสมัยทางชีวธรณีเป็นหลัก พวก Acritarchs แสดงรวมไว้ในกลุ่มของไดโนแมสติกอกทา MaBP-จำนวนล้านปีก่อนถึงยุคปัจจุบัน เส้นประและ ? หมายถึงหลักฐานไม่เด่นชัด (ดัดแปลงจากข้อมูลของ Scagel, et al., 1982 และ Margulis, et al., 1993)

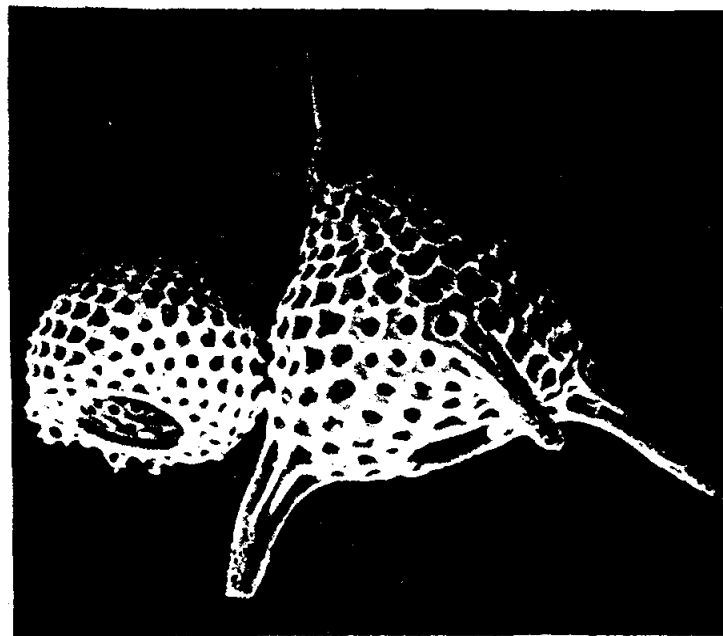
Ma BP		Bacteria	Cyanophyta	Chlorophyta	Prymnesiophyta	Actinopoda	Chrysophyta	Dinomastigota	Ciliophora	Euglenida	Granuloreticulosa	Bacillariophyta
PHANEROZOIC	Tertiary											
	65											
	Cretaceous											
	141											
	Jurassic											
	195											
	Triassic											
	230											
	Permian											
	280											
Carboniferous												
345												
Devonian												
395												
Silurian												
435												
Ordovician												
500												
570												
PROTEROZOIC	Upper precambrian											
	1600											
Middle precambrian												
2600												
CRYPTOZOIC (ARCHEAN)	Lower precambrian											
	4200											

ไฟลัม Euglenida พบได้น้อย ไม่มีการสะสม ที่เก่าที่สุดพบในอนุสมัย Eocene พวกที่อยู่ในน้ำจืดกลายเป็นซากดึกดำบรรพ์ได้ไม่ดีเท่าพวกที่อยู่ในน้ำทะเล

พวกที่ไม่มีคลอโรพลาสต์ที่เก่าแก่ที่สุด คือ ไฟลัม Actinopoda ทั้งในชั้น Polycystina และ Phaeodaria (Radiolaria) พบตั้งแต่ปลายมหายุคพรีแคมเบรียน ขึ้นมาถึงมหายุค Paleozoic ซากดึกดำบรรพ์ของกลุ่มนี้ ที่พบสะสมอยู่เป็นส่วนประกอบของพื้นท้องมหาสมุทร เป็นส่วนประกอบของชั้นหิน radiolarite และ chert เนื้อชั้นหินเรียกว่า **radiolarian oozes** (รูป 7-19)

พวกที่เก่าแก่รองลงมา คือ ไฟลัม Granuloreticulosa อาจมีกำเนิดมาตั้งแต่สมัย Proterozoic ในมหายุคพรีแคมเบรียน แต่ซากดึกดำบรรพ์ถูกพบในสมัยที่เก่าแก่น้อยกว่า คือสมัย Cambrian ซากดึกดำบรรพ์ที่พบมากทั้งในสมัย Cambrian และ Ordovician ส่วนใหญ่เปลือกมีห้องเดี่ยว ลักษณะทั่วไปคล้ายคลึงกับพวกที่มีชีวิตอยู่ในยุคปัจจุบัน

รูป 7-19 ภาพจากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราดของตัวอย่างเนื้อหิน radiolarian oozes จากเกาะ Barbados แสดงเปลือกลักษณะรูพรุนของพวกแอกทีโนพอด ซึ่งเคยมีชีวิตอยู่ในช่วงปลายอนุสมัย Eocene กำลังขยาย 450 เท่า (จาก Grell, 1973)



ไฟลัม Ciliophora พบซากดึกดำบรรพ์น้อย ลอริดาของพวก tintinnids พบอยู่ในสมัย Ordovician ความหลากหลายชนิดมีมากขึ้นในสมัย Jurassic และ Cretaceous พวก chitinozoa(มีสารไคตินหุ้มเซลล์)ที่พบในสมัย Proterozoic อาจเป็นชีสท์ของพวก tintinnids

ไฟลัม Rhizopoda พบซากดึกดำบรรพ์เฉพาะในกลุ่มที่มีลอริดาหุ้ม และพบน้อยชนิด ไม่มีข้อมูลเพียงพอสรุปได้ว่า เริ่มมีมาตั้งแต่สมัยใด สำหรับไฟลัม Zoomastigina นั้นไม่พบซากดึกดำบรรพ์โดยตรง แต่เชื่อว่า มีกำเนิดควบคู่มา กับแมลงที่กินเนื้อไม้เป็นอาหาร จึงน่าจะมียู่ในซากดึกดำบรรพ์ของแมลงเหล่านั้น

กิจกรรม 7.1

ปฏิบัติการเพาะเลี้ยง *Paramecium* ตามวิธีในกิจกรรม 5.1 หลังเพาะเลี้ยง 1 สัปดาห์ ใช้ปิเปตดูดตะกอนจากกันหลอดเพาะเลี้ยงมาใส่ในหลอดเพาะเลี้ยงใหม่ที่มีน้ำต้มฟาง เพาะเลี้ยงต่อไปโดยเก็บไว้ในที่มืด ทำการเปลี่ยนถ่ายน้ำต้มฟางด้วยวิธีเดิมทุกสัปดาห์ต่อเนื่องกัน 4 สัปดาห์ หลังจากนั้นจึงใช้ปิเปตดูดซัสเพนชัน(suspension)จากกันหลอดที่มีพารามีเซียมมาหยดลงบนกระจกสไลด์ ปิดด้วยกระจกปิด ศึกษาพฤติกรรมของพารามีเซียมที่เคลื่อนที่เข้ามาในจอภาพ(microscopic field)ของกล้องจุลทรรศน์ จงสังเกตว่าพารามีเซียมเปลี่ยนทิศทางการเคลื่อนที่เมื่อเข้ามาสัมผัสลำแสงจากแหล่งกำเนิดแสงของกล้องจุลทรรศน์หรือไม่ ต่อไปใช้สีย้อมคริสทัลไวโอเลทหยดลงที่ขอบข้างใดข้างหนึ่งของกระจกปิด(ซ้ายหรือขวา) ใช้สำลีหรือกระดาษกรองและที่ขอบกระจกปิดด้านตรงข้ามกับที่หยดสีย้อม ให้สังเกตอนุภาคสีที่แพร่กระจายเข้าไปแทนที่มีเดีย ผ่านทางเลนส์ลูกตาของกล้องจุลทรรศน์ ศึกษาพฤติกรรมการเคลื่อนที่ รายงานและวิจารณ์ผล

สรุป

โปรโตซัวมีพฤติกรรมตอบสนองต่อสิ่งกระตุ้นทางกายภาพหลายแบบ คือ โฟโตโทรพิซึม เมคาโนโทรพิซึม เคโมโทรพิซึม และจีโอโทรพิซึม การตอบสนองมีทั้งแบบไร้ทิศทางและมีทิศทาง ถ้ามีทิศทาง อาจเข้าหา หรือ หนีสิ่งกระตุ้นนั้น บางชนิด เช่น ยูกลีนา มีโครงสร้างพิเศษ คือ สติกมารับการกระตุ้นของแสง และพฤติกรรมก็ถูกควบคุมโดยเอนโดจีนส์ริทึมส์ด้วย ไดโนแอสทีกอทบางชนิด มีโอเซลลอยด์รับการกระตุ้นของแสงได้เช่นเดียวกัน โดยทั่วไป การรับแรงกระตุ้นไม่มีการสะสมเอกไซเทชันจนก่อให้เกิดพฤติกรรมแบบเรียนรู้ หรือมีพฤติกรรมต่างรูปแบบ ยกเว้นในซีลีเอทบางชนิด

เชื่อกันว่า โปรโตซัว รวมถึงโปรติสท์อื่น มีวิวัฒนาการมาจากโพรแคริโอทซึ่งมีบรรพบุรุษร่วมกันจากสิ่งมีชีวิตเริ่มแรกโพรจีโนท แล้วแยกเป็น 3 สาขาหลัก คือ อาร์คีแบคทีเรีย ยูแบคทีเรีย และเออร์แคริโอท สาขาที่จะวิวัฒนาการมาเป็นโปรโตซัว มาจากยูแบคทีเรีย ผ่านทางโพรโทไซแอนโอฟา โดยมีสมมติฐานการเป็นยูแคริโอทได้ 2 แบบ คือ แบบเอกโซจีนัสมาเป็นโปรโตซัวกลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์ รวมถึงวิวัฒนาการต่อมาเป็นสาหร่ายและพืชด้วย อีกแบบหนึ่งคือ เอนโดจีนัส วิวัฒนาการมาเป็นโปรโตซัวที่มีออร์แกเนลล์มีเยื่อหุ้ม ทั้งสองสมมติฐานมีความน่าจะเป็นไปได้ อย่างไรก็ตาม หลักฐานทางชีวธรณีจากซากดึกดำบรรพ์ของโพรแคริโอทและโปรโตซัว ยังไม่เพียงพอให้ข้อสรุปอย่างใดได้ ทราบเพียงโดยประมาณว่า โปรโตซัวบางชนิดมีกำเนิดมาตั้งแต่สมัยโพรเทโรซออีกในมหายุคพรีแคมเบรียน เมื่อกว่า 570 ล้านปีมาแล้ว กลุ่มที่พอจะมีหลักฐานยืนยันว่าเก่าแก่ที่สุด คือ ไดโนแฟสติกอท แอกทีโนพอด และแกรนิวโลเรทิกิวลอสซาน

แบบฝึกหัดบทที่ 7

I. จงตอบคำถามต่อไปนี้

1. โปรโตซัวมีพฤติกรรมเป็นแบบใด เมื่อเปรียบเทียบกับพฤติกรรมของสัตว์พวกเมตาซัว
2. ท่านมีความคิดเห็นอย่างไร ต่อสมมติฐานเอกโซจีนัส และเอนโดจีนัส อันเป็นสมมติฐานที่เกี่ยวข้องกับกำเนิดของยูแคริโอท

II. จงเติมศัพท์เทคนิคลงในช่องว่างเพื่อให้ได้ข้อความถูกต้องสมบูรณ์

3. เป็นพฤติกรรมที่มีผู้ศึกษา มากที่สุดในโปรโตซัวหลายกลุ่ม รวมถึงไฟโทแฟลเจลเลตด้วย การตอบสนองเป็นทั้งแบบ *negative* และ ขึ้นอยู่กับชนิดของโปรโตซัว พวกที่มีเซลล์ออร์แกเนลล์ซับซ้อน เช่น หรือ ocelloid ยังมีความแตกต่างกันในรายละเอียด ขึ้นอยู่กับชนิดของสารสี หรือโครงสร้างที่เป็นส่วนประกอบของออร์แกเนลล์เหล่านั้น
4. และ เป็นโปรโตซัวกลุ่มที่ไม่มีคลอโรพลาสต์ที่มีความอ่อนไหวต่อสิ่งกระตุ้นเชิงกลตามธรรมชาติมาก เนื่องจากบางชนิด เช่น พวก มี bristle อยู่ที่เพลลิกูลด้านบนของตัวเซลล์ ในทางตรงกันข้าม สิ่งกระตุ้นที่เป็นสารเคมียากจะสังเกตเห็นในธรรมชาติ การตอบสนองจะเป็น chemotaxis ได้ต่อ

- เมื่อมีพฤติกรรมตอบสนองแบบ หรือ จนมีการเคลื่อนที่ที่มีทิศทางสัมพันธ์กับศูนย์กลางของการแพร่กระจายของสารเคมีนั้น
5. หลักฐานจากซากดึกดำบรรพ์เท่าที่มีอยู่ในปัจจุบัน นักวิทยาศาสตร์สันนิษฐานว่า สิ่งมีชีวิตเริ่มแรกคือพวก ซึ่งเป็นต้นกำเนิดของสิ่งมีชีวิตต่อมาที่มีวิวัฒนาการแยกออกมาเป็นโพรแคริโอต 3 สาขา ตามสมมติฐานของ Woese คือ สาขา (1), (2) และ (3) สาขาแรกสูญพันธุ์จนเกือบหมด สาขา (2) และ (3) มีวิวัฒนาการร่วมกันมาเป็นยูแคริโอตเริ่มแรก แล้วแยกสาขาออกมาเป็นสิ่งมีชีวิตกลุ่มที่เป็นยูแคริโอตเซลล์เดี่ยวและหลายเซลล์ในภายหลัง Margulis มีความเห็นในทำนองเดียวกันว่า ยูแคริโอตเริ่มแรก มีวิวัฒนาการมาจากยูแบคทีเรียผ่านทางโพรแคริโอตกลุ่ม
6. ไม่ว่าจะใช้สมมติฐาน หรือ endogenous เป็นหลัก นักวิทยาศาสตร์มีความเห็นสอดคล้องกันว่า prokaryote ได้ถือกำเนิดขึ้นในสมัย ของมหายุค Precambrian แล้ววิวัฒนาการมาเป็น eukaryote เริ่มแรกในสมัย ของมหายุคเดียวกัน โดยมีชนิด sp. เป็นตัวเชื่อมโยง เนื่องจากมีโครงสร้างภายในคาบเกี่ยวอยู่ระหว่างโพรแคริโอตและยูแคริโอตกลุ่มสาหร่าย แล้วจึงวิวัฒนาการต่อมาเป็นโปรโตซัว กลุ่มที่มีคลอโรพลาสต์ที่เก่าแก่ที่สุด คือ แล้วมีการสูญเสียคลอโรพลาสต์ภายหลังมาเป็นกลุ่มที่ไม่มีคลอโรพลาสต์ ที่เก่าแก่ที่สุด คือ และ เนื่องจากโปรโตซัวเหล่านั้นมีเปลือกหุ้มยังคงสภาพเป็นซากดึกดำบรรพ์ นำมาเป็นหลักฐานอ้างอิงได้