

บทที่ 14

เอ็มบริโอและต้นกล้า (Embryo and seedling)

เอ็มบริโอเป็นส่วนที่พัฒนามาจากไซโกต ในระยะแรกๆ ของการเจริญ เอ็มบริโอจะพักตัวอยู่ในเมล็ด (ดังนั้นเมล็ดพืชจึงมักจะมีเปลือกแข็งเพื่อทำหน้าที่ป้องกันเอ็มบริโอ) เมื่อเมล็ดผ่านระยะพักตัวหรือมีการงอก เอ็มบริโอจะหลุดออกมาจากเมล็ดและจะเจริญเติบโตเป็นต้นใหม่ต่อไป

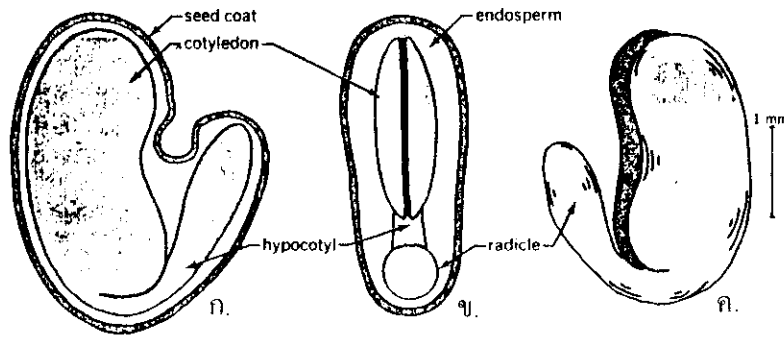
14.1 ลักษณะของเอ็มบริโอ

เอ็มบริโอที่เจริญเต็มที่แล้วประกอบด้วย 3 ส่วน (ภาพที่ 14.1) ได้แก่ **ใบเลี้ยง** (cotyledon หรือ seed leaf) **ส่วนเหนือใบเลี้ยง** (epicotyl) และ**รากแรกเกิด** (radicle) ใบเลี้ยงของพืชใบเลี้ยงคู่มี 2 ใบ ส่วนในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมีเพียงใบเดียวและมักเรียกว่า scutellum หน้าที่สำคัญของใบเลี้ยงคือย่อยและดูดซึมอาหารจากเอนโดสเปิร์ม และนำอาหารมาเก็บไว้ในส่วนของใบเลี้ยง ในเมล็ดแบบ albuminous seed อาหารจากเอนโดสเปิร์มจะถูกย่อยและดูดซึมไม่หมด ทำให้มีอาหารเหลืออยู่ในเอนโดสเปิร์ม ดังนั้นเอนโดสเปิร์มจึงมีขนาดใหญ่ แต่ใบเลี้ยงมีขนาดเล็ก ในเมล็ดพืชบางชนิดอาจมีส่วนของ nucellus เหลืออยู่ เรียกว่า perisperm ในเมล็ดแบบ exalbuminous seed อาหารจากเอนโดสเปิร์มจะถูกใช้จนหมด โดยจะเปลี่ยนมาสะสมในส่วนของใบเลี้ยง ทำให้ส่วนของใบเลี้ยงมีขนาดใหญ่ ส่วนหน้าที่อื่นๆ ได้แก่ ห่อหุ้มต้นอ่อน รวมทั้งช่วยในการสังเคราะห์แสงในระยะแรกๆ ของการงอกอีกด้วย

ส่วนเหนือใบเลี้ยงเป็นส่วนของลำต้น (embryonic stem) ที่อยู่เหนือใบเลี้ยงขึ้นไป ประกอบด้วยส่วนปลายคือยอดแรกเกิด (plumule) เมื่อเมล็ดงอก ส่วนนี้จะเจริญเป็น apical meristem ดังนั้นอาจเรียกส่วนเหนือใบเลี้ยงว่า shoot apex

ส่วนใต้ใบเลี้ยงเป็นส่วนของลำต้นที่อยู่ใต้ใบเลี้ยงลงไป ประกอบด้วยส่วนของลำต้น และส่วนปลายคือ รากแรกเกิดซึ่งจะเจริญต่อไปเป็นรากแก้ว (primary root)

ทั้งส่วนเหนือใบเลี้ยงและส่วนใต้ใบเลี้ยงเป็นส่วนของลำต้น อาจเรียกสองส่วนนี้รวมกันว่าลำต้นอ่อน (caulicle)

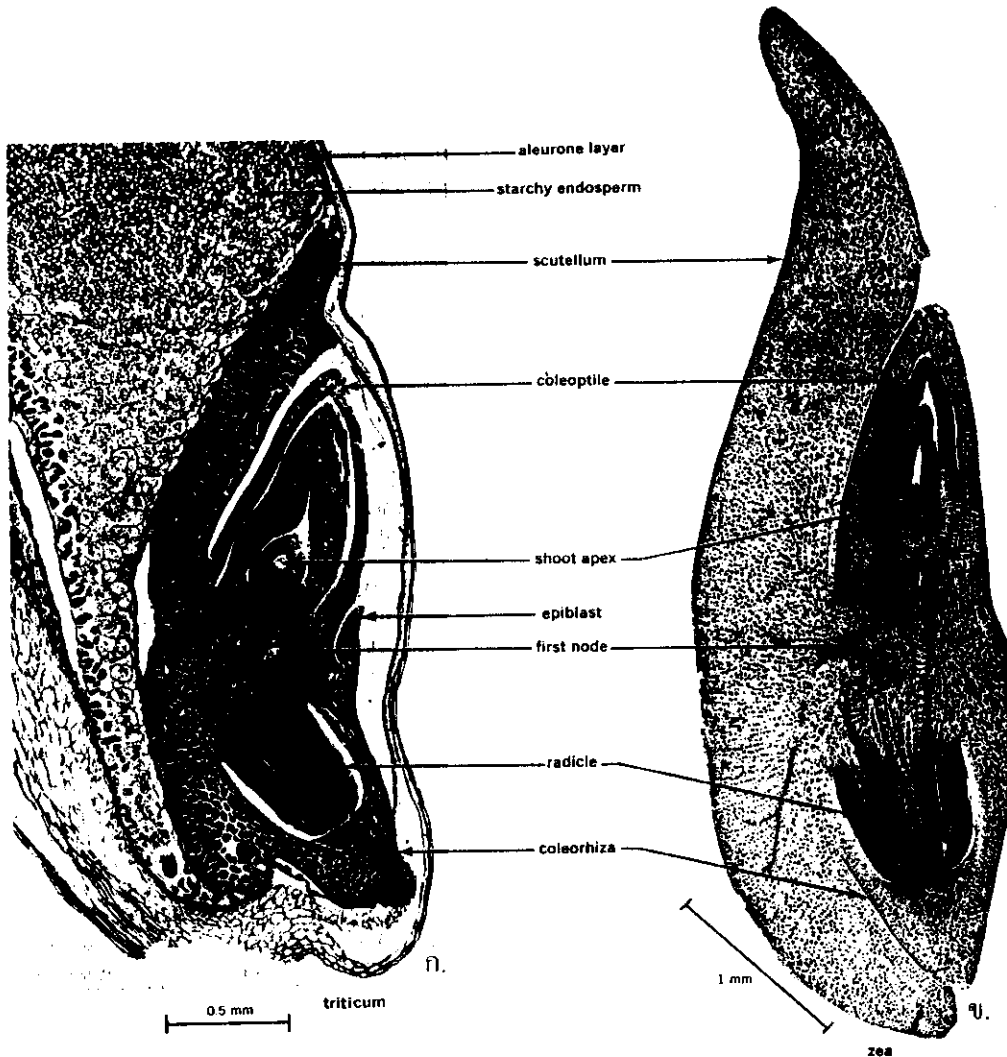


ภาพที่ 14.1 แสดงส่วนประกอบของเอ็มบริโอของถั่ว (*Crotalaria*)
 ก. ผ่านตามยาว ข. ผ่านแนวตั้ง ค. เอ็มบริโอที่ไม่มีเปลือกหุ้มเมล็ด
 (จาก Esau, 1977)

ในพืชวงศ์ถั่วจะมีเอ็มบริโอที่ต่างจากพืชกลุ่มอื่นๆ คือนอกจากจะมีใบเลี้ยงเพียงใบเดียวแล้ว ส่วนของเอ็มบริโอจะติดอยู่ทางด้านข้างของใบเลี้ยงนี้ ส่วนล่างของเอ็มบริโอเป็นที่เกิดของรากแรกเกิด ปลายสุดคือ apical meristem และหุ้มราก โดยมี coleorhiza หุ้มอยู่อีกชั้นหนึ่ง (ภาพที่ 14.2) ในเอ็มบริโอที่ยังไม่เจริญเต็มที่ จะอยู่ติดกับ suspensor เนื้อรกแรกเกิดขึ้นไปคือ scutellar node (ไม่มีส่วนใต้ใบเลี้ยงให้เห็น) ถัดไปคือส่วนเนื้อใบเลี้ยงซึ่งประกอบด้วยจุดเริ่มต้นของใบจำนวนมาก นอกสุดคือ coleoptile ส่วนที่อยู่ระหว่าง scutella node และ coleoptile คือส่วนที่มีลักษณะคล้ายปล้อง แต่ไม่ใช่ส่วนของลำต้น เรียกว่า mesocotyl นอกจากนี้ในพืชพวกถั่วยังมีส่วนที่เจริญออกมาภายนอก เรียกว่า epiblast เกิดขึ้นตรงข้ามกับ scutellum อีกด้วย (ภาพที่ 14.2 ก.) ระหว่างลำต้นและรากจะมี procambium เกิดติดต่อกัน และแตกสาขาเข้าไปใน scutellum ด้วย ภายในเอ็มบริโอรวมทั้งในใบเลี้ยงจะมีสารอาหารสะสมอยู่

Scutellum ทำหน้าที่ห่อหุ้มและบดบังเอ็มบริโอและส่วนใต้ใบเลี้ยงไว้ ในระหว่างที่เมล็ดงอก scutellum จะเป็นแหล่งของเอ็นไซม์ที่จะช่วยย่อยเอนโดสเปิร์มและเป็นแหล่งของฮอร์โมนจิบเบอเรลลินด้วย epidermis ที่อยู่ด้านล่างของ scutellum จะขับเอ็นไซม์และฮอร์โมนออกมาที่เอนโดสเปิร์ม และจะดูดสารอาหารต่างๆ ไปจากเอนโดสเปิร์ม ในเมล็ดข้าวที่กำลังงอก พบว่ากลูโคสได้มาจากแป้งที่เก็บไว้ในเอนโดสเปิร์มและจะเปลี่ยนกลับเป็นซูโครสใน scutellum จากนั้นจะลำเลียงต่อไปยังเอ็มบริโอ

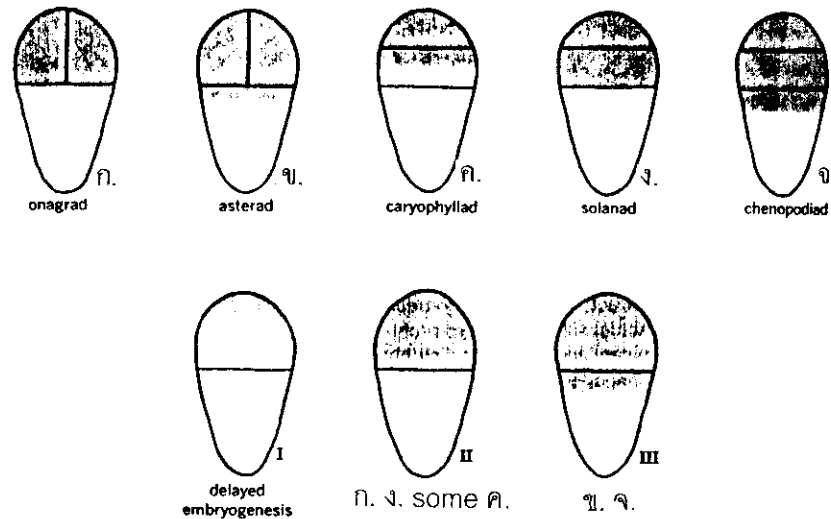
Coleoptile ในพืชพวกหญ้า จะเป็นรูปกรวย ตรงกลางกลวง ตอนเกือบปลายสุดจะเปิด เป็นทางให้ปลายยอดโผล่ออกมา บริเวณรอยเปิดจะมีรอยแตกเล็กๆ ซึ่ง epidermis ชั้นนอกและ ชั้นในจะติดต่อกัน ทั้งสองชั้นจะมีปากใบซึ่งบางอันจะเป็นช่องของรูหยาดน้ำ (hydathode) ส่วนของ coleoptile จะหุ้มส่วนยอดของลำต้นไว้ เป็นส่วนที่มีความไวต่อแสงสูง จึงเป็นส่วนที่ ช่วยให้ลำต้นโผล่ขึ้นมาจากดินได้เร็วขึ้น นอกจากนี้ยังทำหน้าที่ห่อหุ้มยอดอ่อนอีกด้วย



ภาพที่ 14.2 แสดงเอ็มบริโอฝัตามยาวของพืชวงศ์หญ้า
 ก. ข้าวสาลี ข. ข้าวโพด (จาก Esau, 1977)

14.2 ชนิดของเอ็มบริโอ

เนื่องจากเอ็มบริโอมีความแตกต่างกันอย่างมากนับตั้งแต่การมีแบ่งเซลล์ของไซโกต ในพืชใบเลี้ยงคู่ การจำแนกชนิดของเอ็มบริโอจะใช้ชนิดของสารที่พบในเซลล์ (cellular material) ของเอ็มบริโอเท่านั้น (ไม่นับส่วนของ suspensor) ขณะที่เอ็มบริโอกำลังเจริญ และถือว่าเอ็มบริโอเกิดจาก apical cell (ภาพที่ 14.3 ก., ง.) หรือจาก apical cell และบางส่วนของ basal cell (ภาพที่ 14.3 ข., จ.) หรือจากเพียงบางส่วนของ apical cell (ภาพที่ 14.3 ค.) นอกจากนี้อาจจำแนกโดยใช้แนวการแบ่งเซลล์ที่เกิดขึ้นในการแบ่งเซลล์ครั้งที่สองได้ด้วย โดยแบ่งเป็นการแบ่งเซลล์ในแนวตั้ง (ภาพที่ 14.3 ก., ข.) หรือแบ่งเซลล์ในแนวขนาน (ภาพที่ 14.3 ค., ง., จ.) จากการใช้เกณฑ์ทั้งสองแบบแบ่งชนิดของเอ็มบริโอได้เป็น 5 ชนิดและเรียกชื่อตามพืชวงศ์แรกที่พบ คือ Onagrad, Asterad, Caryophyllad, Solanad และ Chenopodiad



ภาพที่ 14.3 ไดอะแกรมแสดงการจำแนกชนิดของเอ็มบริโอ
 ก. - จ. การจำแนกโดยในเกณฑ์การเจริญของเซลล์เอ็มบริโอ (ส่วนที่มีจุดปะ) I. - III. การจำแนกโดยใช้สารประกอบที่พบ
 ภายในเซลล์ของเอ็มบริโอเพียงอย่างเดียว (จาก Esau, 1977)

ต่อมามีผู้เสนอวิธีการจำแนกที่ง่ายขึ้นและมีประโยชน์เพิ่มมากขึ้น โดยพิจารณาเฉพาะจำนวนของสารที่พบภายในเซลล์เท่านั้น และเพิ่ม delayed embryogeny จากเกณฑ์ดังกล่าวสามารถแบ่งชนิดของเอ็มบริโอได้เป็น 3 พวกคือ 1. พวก delayed embryogeny (ภาพที่ 14.3

1.) 2. พวกที่ประกอบด้วย Onagrad, Solanad และ Caryophyllad บางชนิด (ภาพที่ 14.3 II.) และ 3. พวกที่รวมเอา Asterad และ Chenopodiad ไว้ด้วยกัน (ภาพที่ 14.3 III.) กลุ่ม Caryophyllad ถูกจัดแบ่งไว้ในพวกที่ I. และพวกที่ II. ก็ได้ การจัดจำแนกแบบนี้มีข้อดีคือไม่มีข้อจำกัดมาก และใช้ได้ทั้งเอ็มบริโอที่เกิดขึ้นเองตามธรรมชาติและเอ็มบริโอที่เกิดจากการเพาะเลี้ยงในสารอาหารด้วย

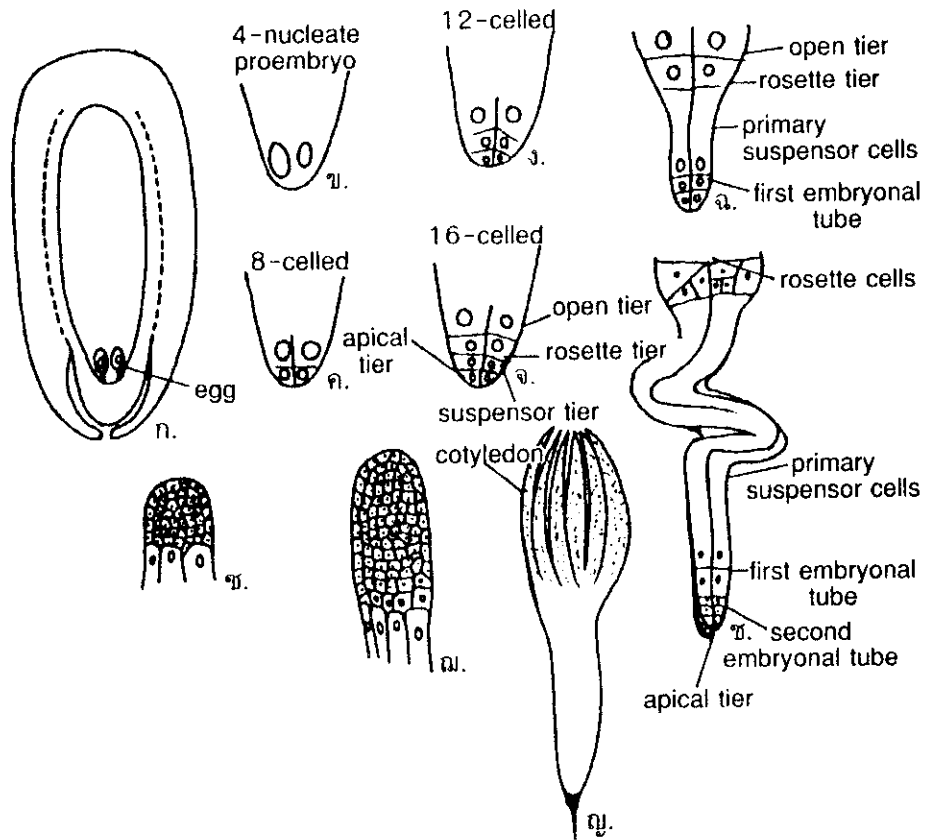
14.3 พัฒนาการของเอ็มบริโอ

พัฒนาการของเอ็มบริโอในพืชแต่ละกลุ่มจะมีแบบแผนหลักๆ คล้ายกัน แต่รายละเอียดปลีกย่อยจะต่างกันในพืชแต่ละชนิด พืชใบเลี้ยงคู่ส่วนใหญ่จะมีสถานะที่มีขั้ว (polarity) กล่าวคือ ในขณะที่ไซโกตมี 2 เซลล์ เซลล์ที่อยู่ใกล้กับไมโครไพล์จะถูกกำหนดให้เจริญไปเป็นส่วนล่างของเอ็มบริโอ ส่วนอีกเซลล์หนึ่งจะถูกกำหนดให้เจริญเป็นส่วนบนของเอ็มบริโอ บางครั้งการเกิดสถานะมีขั้วนี้อาจถูกกำหนดก่อนมีการปฏิสนธิ โดยส่วนล่างของไข่จะมีแวกคิวโอลใหญ่ ส่วนทางด้านบนของไข่จะมีไซโทพลาสซึมและมีนิวเคลียสอยู่หนาแน่น

14.3.1 เอ็มบริโอของสนภูเข

เอ็มบริโอของสนภูเขเจริญอยู่ภายในอวุลเช่นเดียวกับพืชมีดอก แต่เมื่อมีการแบ่งนิวเคลียสครั้งแรกๆ จะยังไม่มีการสร้างผนังเซลล์ขึ้นมาล้อมรอบ จึงจัดเป็นพวก coenocytic embryo แต่ระยะที่ไม่มีการสร้างผนังเซลล์จะสั้น โดยผนังเซลล์จะเริ่มเกิดขึ้นเมื่อเอ็มบริโอมี 4 นิวเคลียส (ภาพที่ 14.4 ข.) นิวเคลียสทั้ง 4 นี้จะอยู่ที่ปลายข้างหนึ่งของเซลล์ไข่ ขณะเดียวกันจะมีการแบ่งนิวเคลียสต่อไปอีก 2 ครั้ง ได้เป็น 16 เซลล์ และมีการแบ่งเป็น 4 ชั้นๆ ละ 4 เซลล์ เท่าๆ กัน (ภาพที่ 14.4 จ.) ชั้นบนสุดเรียกว่า open tier เป็นชั้นที่เปิดติดต่อกับไซโทพลาสซึมของไข่ มีหน้าที่ลำเลียงอาหารที่เก็บสะสมไว้ผ่านไปยังเซลล์ในชั้นล่างๆ ของ proembryo อยู่ชั่วระยะหนึ่ง จากนั้นเซลล์ชั้นนี้จะหายไป ชั้นถัดมาเรียกว่า rosette tier ซึ่งในระยะแรกอาจเป็นที่เกิดของเอ็มบริโอเล็กๆ ที่มักบิดหรือโค้ง เซลล์ในชั้นนี้จะสลายตัวเร็ว ส่วนที่จะเจริญต่อไปเป็นเอ็มบริโอที่แท้จริงคือชั้นปลายสุด เรียกว่า apical tier (หรือ terminal tier) กับชั้นที่อยู่ถัดมาเรียกว่า suspensor tier โดยก่อนที่เซลล์ในชั้น rosette tier จะเจริญเป็นเอ็มบริโอเล็กๆ ไม่นานนัก เซลล์ในชั้นถัดลงไปจะยืดขยายออกอย่างมาก (ภาพที่ 14.4 ฉ.) เรียกว่า primary suspensor cells และดันทั้งชั้น suspensor tier และชั้น apical tier ให้เข้าไปอยู่ในแกมโทไฟต์เพตเมีย ซึ่งต่อไปจะเจริญเป็นเอนโดสเปิร์ม หลังจากนั้นไม่นาน primary suspensor จะโค้งไปมา (ภาพที่ 14.4 ข.) ในระหว่างที่ primary suspensor ยืดออกนี้ apical cell จะแบ่งตัวตาม

แนวขวางอีกหลายครั้งได้เซลล์ใหม่เพิ่มมากขึ้น เซลล์เหล่านี้จะขยายตัวออกเช่นเดียวกับ primary suspensor ที่อยู่ใกล้กัน เรียกว่า embryonal tube และช่วยดันให้ส่วนของเอ็มบริโอเข้าไปในแกมีโทไฟต์เพศเมียมากขึ้น จากนั้นเซลล์ส่วนล่างจะแยกออกเป็น 4 ชุดด้วยกัน แต่ละชุดประกอบด้วย apical cell 1 เซลล์ embryonal tube 2 เซลล์หรือมากกว่า และ primary suspensor 1 เซลล์ ก่อนที่เซลล์จะยืดยาวออก embryonal tube อาจแบ่งตัวตามขวางได้ เซลล์เพิ่มขึ้น ส่วน primary suspensor cell จะไม่แบ่งตัวอีก แต่จะค่อยๆ หักพับและสลายไป



ภาพที่ 14.4 แสดงพัฒนาการของเอ็มบริโอของสนภูเขา (*Pinus*) ก. ออวูล ก่อนที่จะได้รับการผสม ภายในมีไข่ 2 ใบ ข.-จ. เอ็มบริโอหลังจากการปฏิสนธิ มีการแบ่งนิวเคลียสได้ 16 เซลล์ และแบ่งเป็น 4 ชั้นๆ ละ 4 เซลล์ ฉ.,ช. Apical tier และ suspensor tier มีการเจริญต่อไปเป็นเอ็มบริโอที่แท้จริง ช. - ฅ. เซลล์ของเอ็มบริโอจะมีการแบ่งเซลล์ต่อไปจนเป็นเอ็มบริโอที่มีใบเลี้ยงหลายใบ (จาก เทียมใจ, 2541)

เซลล์ของหนึ่งในสี่ซุตซึ่งโดยมากจะเป็นซุตที่อยู่ต่ำสุดและแข็งแรงที่สุด จะเจริญต่อไปเป็นเอ็มบริโออยู่ภายในเมล็ด ส่วนเซลล์ซุตอื่นๆ จะตายและเมื่อเมล็ดเจริญเต็มที่จะไม่มีร่องรอยเหลืออยู่ ในระยะแรกของการเจริญของเซลล์ซุตที่จะเจริญเป็นเอ็มบริโอนี้ เซลล์ที่ปลายสุดจะมีรูปเป็นรูปกรวยคล้ายกับ apical cell ของพวกเฟิน ซึ่งถือว่าลักษณะเช่นนี้เป็นลักษณะที่ยังไม่เจริญมากนัก ต่อมาเมื่อเอ็มบริโอประกอบด้วยเซลล์หลายร้อยเซลล์ apical cell นี้จะมองเห็นได้ไม่ชัด และส่วนปลายสุดของเอ็มบริโอจะประกอบด้วยกลุ่มของ apical cell แทนที่จะมีเพียงเซลล์เดียว ต่อจากนั้นเซลล์ที่ปลายของ suspensor เซลล์เริ่มต้นของปลายราก และเซลล์ที่เป็นจุดกำเนิดของใบเลี้ยงจากส่วนปลายยอดจะมีการเปลี่ยนแปลงสภาพไป

เมื่อเอ็มบริโอของสนภูเขาเจริญเต็มที่จะประกอบด้วยใบเลี้ยงหลายใบอยู่ล้อมรอบปลายยอดกับส่วนใต้ใบเลี้ยงสั้นๆ และรากแรกเกิด โดยเอ็มบริโอจะฝังอยู่ในแกมีโทไฟต์เพศเมีย ซึ่งเจริญเป็นเอนโดสเปิร์มโดยมีเปลือกหุ้มเมล็ดล้อมรอบอีกชั้นหนึ่ง เปลือกหุ้มเมล็ดนี้มีเปลือกนอกแข็ง เจริญมาจากชั้นที่มีผนังหนาของ integument ที่มีอยู่ชั้นเดียว เนื้อเยื่อชั้นในที่นุ่มของ integument จะค่อยๆ หายไปในระหว่างที่เมล็ดกำลังพัฒนา โดยเมื่อเมล็ดเจริญเต็มที่จะเหลือเป็นเยื่อบางๆ เท่านั้น ส่วน nucellus ถ้าเหลือจะอยู่ตรงไมโครไพล์ของแกมีโทไฟต์เพศเมีย

14.3.2 เอ็มบริโอของ *Capsella*

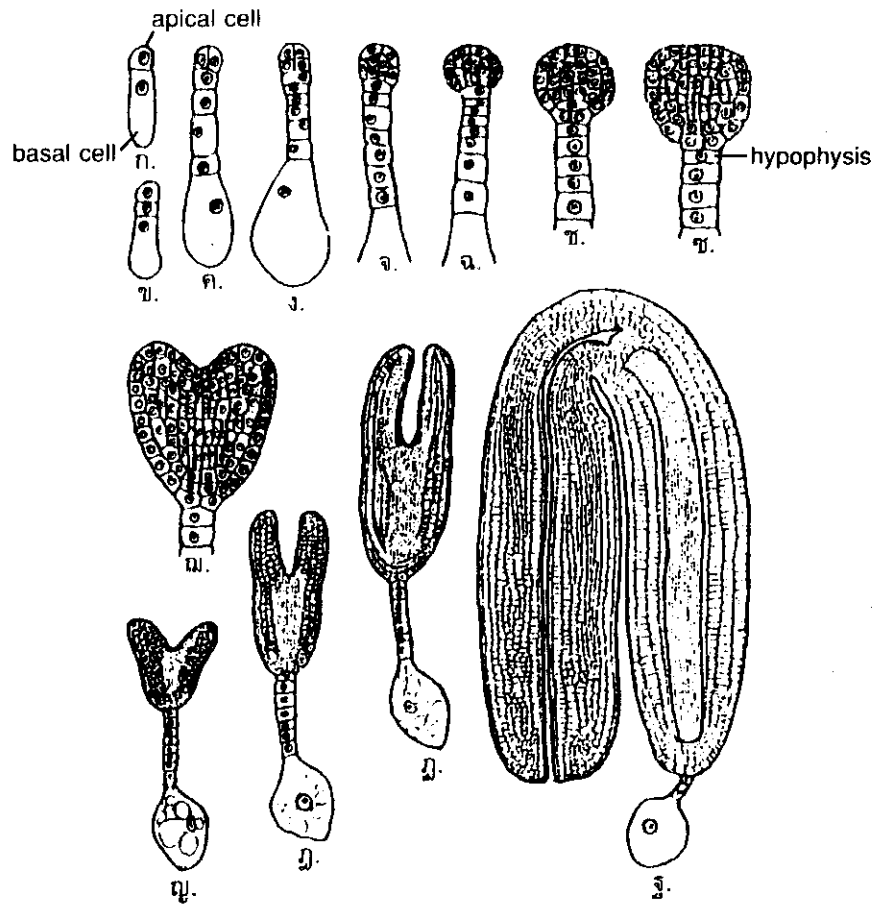
Capsella จัดเป็นพืชใบเลี้ยงคู่ การพัฒนาของเอ็มบริโอเริ่มจากไซโกตแบ่งเซลล์ตามขวางได้เป็น 2 เซลล์ที่มีขนาดไม่เท่ากัน คือ apical cell และ basal cell โดยที่ basal cell มีขนาดใหญ่กว่า จากนั้น basal cell จะแบ่งตัวตามขวางอีกหลายครั้งเกิดเป็น proembryo รูปยาว ส่วน apical cell จะเจริญต่อไปเป็นส่วนของเอ็มบริโอที่แท้จริง โดยมีการแบ่งเซลล์แบบตั้งฉากกับผิวก่อน (ภาพที่ 14.5 ค.) จากนั้นจะมีการแบ่งทั้งแบบตั้งฉากกับผิวและแบบขนานกับผิวจนเกิดเป็นเอ็มบริโอมีรูปร่างค่อนข้างกลม ประกอบด้วยเซลล์ทั้งหมด 64 เซลล์ และแบ่งกลุ่มเซลล์เป็น 2 กลุ่ม โดยเซลล์กลุ่มบนจะเจริญไปเป็นใบเลี้ยง โดยมี apical meristem เป็นส่วนเหนือใบเลี้ยง กลุ่มเซลล์ที่เหลือจะเจริญเป็นส่วนใต้ใบเลี้ยง ในขณะที่มีการแบ่งเซลล์ขนาดของเซลล์จะลดลง แต่จำนวนของ ไรโบโซมและความหนาแน่นของโปรโทพลาสต์จะเพิ่มขึ้น ขณะเดียวกันจะมีการแบ่งเซลล์แบบขนานกับผิวเกิดเป็น protoderm และแบ่งแบบตั้งฉากกับผิวได้เป็น procambium ส่วนที่เหลือจะเป็น ground meristem (ภาพที่ 14.5 ข.) ที่มีแวกคิวโอลขนาดใหญ่

ต่อมาส่วนของเอ็มบริโอรูปกลมจะเปลี่ยนรูปไป โดยเริ่มแผ่แบนออกทั้งสองข้าง ทำให้มีรูปคล้ายหัวใจ (ภาพที่ 14.5 ฉ.) จากการแบ่งเซลล์ทั้งแบบขนานและตั้งฉากกับผิวทั้งในชั้น

protoderm และไตชั้น protoderm ทำให้เกิดเป็นใบเลี้ยงสูงขึ้นมาทั้งสองข้าง เอ็มบริโอจะมีสีเขียวและพลาสติดจะมีโทลาคอยด์เกิดขึ้น จากนั้นทั้งใบเลี้ยงและส่วนไตใบเลี้ยงจะยาวออกมีรูปคล้ายตอร์ปิโด (ภาพที่ 14.5 ก.) ต่อมาเอ็มบริโอจะโค้งลงโดยใบเลี้ยงจะโค้งลงมาจนถึงส่วนที่เป็น chalaza (ภาพที่ 14.5 ข.) apical meristem ที่อยู่ระหว่างใบเลี้ยงทั้งสองจะนูนออก ส่วน procambium จะเห็นเป็นแกนยาวลงไปถึงรากและแยกไปยังใบเลี้ยงด้วย ในขณะที่เอ็มบริโอกำลังเจริญนี้ เอนโดสเปิร์มจะเปลี่ยนสภาพจากสภาพที่มีนิวเคลียสอยู่อย่างอิสระเป็นมีนิวเคลียสที่มีผนังเซลล์ล้อมรอบและ nucellus จะถูกย่อยสลายไป

ทางด้าน basal cell เซลล์อนุพันธ์ที่เกิดขึ้นจะเจริญเป็นรูปยาว เรียกว่า suspensor (ภาพที่ 14.5 ค.) เซลล์บนสุดของ suspensor จะแบ่งตัวตามขวาง เซลล์บนสองเซลล์ที่ได้ซึ่งอยู่ตรงรอยต่อระหว่างตัวเอ็มบริโอจริงๆ (embryo body) กับ suspensor เรียกว่า hypophysis ซึ่งจากการแบ่งทั้งตามขวางและตามยาวจะเป็นจุดเริ่มต้นของการเกิดรากและหมวกรากต่อไป

ส่วน suspensor ของ *Capsella* จะมีลักษณะเป็นสันสายยาว ยกเว้นเซลล์ล่างที่ขยายใหญ่ขึ้น (ภาพที่ 14.5 ง.) ซึ่งเพื่อความสะดวกจะเรียกเซลล์ล่างสุดนี้ว่า basal cell ส่วนเซลล์อื่นๆ จะเรียกว่า chalazal suspensor cell จากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพบว่า เซลล์ของ chalazal suspensor จะมีแวคคิวโอลใหญ่กว่า มี endoplasmic reticulum และ dictyosome มากกว่าเซลล์เอ็มบริโอ แต่จะมีไรโบโซมน้อยกว่า และโปรตีนกับกรดนิวคลีอิกจะมีความสามารถในการติดสีน้อยกว่า แต่ละเซลล์รวมทั้ง basal cell จะติดต่อกันทาง plasmodesmata แต่ในผนังเซลล์ด้านที่ติดกับถุงเอ็มบริโอจะไม่มี plasmodesmata ใน basal cell จะมีแวคคิวโอลใหญ่และมีส่วนยื่นของผนังเซลล์เกิดขึ้นมาทั้งทางด้านไมโครไฟล์และผนังด้านข้าง basal cell และ chalazal suspensor cell ที่อยู่ทางด้านล่างจะรวมกับผนังของถุงเอ็มบริโอ และในขณะที่ basal cell ขยายใหญ่ขึ้นจะไปเบียดกับ integument เมื่อเอ็มบริโอมีรูปคล้ายหัวใจ chalazal suspensor cell จะค่อยๆ หายไปและในที่สุดจะถูกเอ็มบริโอที่กำลังเจริญเบียดจนหายไป ส่วน basal cell จะอยู่ได้นานกว่า จากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพบว่า ส่วนของ suspensor เป็นส่วนที่มีเมแทบอลิซึมเกิดขึ้นมาก และทำหน้าที่เป็นที่ดูดซึมและลำเลียงอาหารไปยังเอ็มบริโอที่กำลังเจริญ

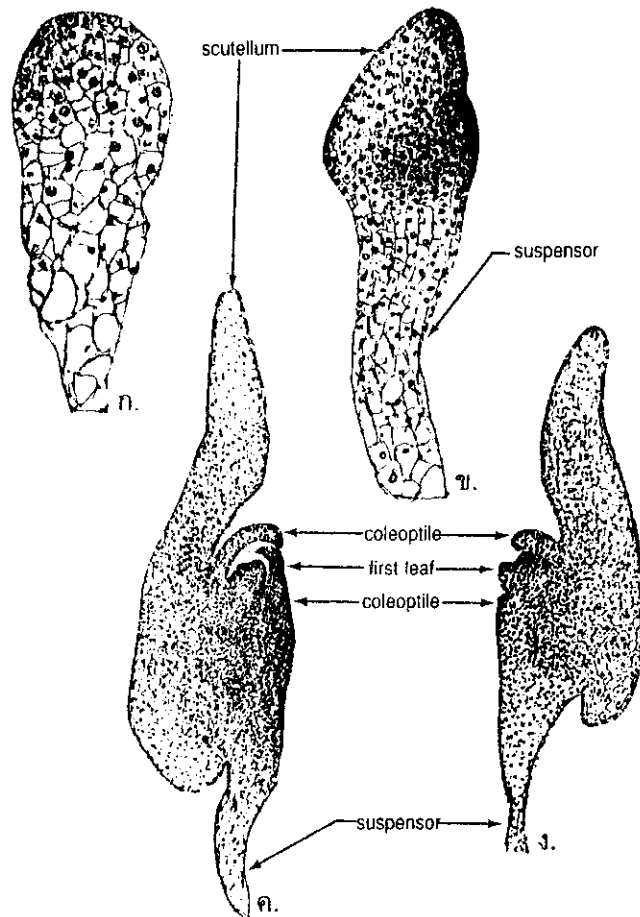


ภาพที่ 14.5 แสดงการเจริญของเอ็มบริโอของ *Capsella* ในระยะต่างๆ
 ก. ระยะไซโกต จ. ระยะที่เจริญเต็มที่ (จาก เทียมใจ, 2541)

14.3.3 เอ็มบริโอของข้าวโพด

การพัฒนาของเอ็มบริโอของข้าวโพดซึ่งเป็นพืชใบเลี้ยงเดี่ยว มีลักษณะคล้ายกับ *Capsella* ที่ประกอบด้วย apical cell และ basal cell หลังการปฏิสนธิแล้ว 5 วัน เอ็มบริโอจะมีลักษณะคล้ายกระบอง (ภาพที่ 14.6 ก.) คือมีส่วนบนขยายใหญ่เป็นส่วนของเอ็มบริโอ และส่วนล่างเป็น suspensor เมื่อมีอายุได้ 10 วัน เอ็มบริโอจะยาวขึ้น ด้านที่จะเจริญเป็น scutellum จะหนากว่าอีกด้านหนึ่ง (ภาพที่ 14.6 ข.) ตรงข้ามกับ scutellum คือส่วนของ epicotyl apex ที่มีรูปกลมขนาดเล็กๆ เห็นชัด ล้อมรอบด้วยส่วนที่เป็นจุดเริ่มต้นของ coleoptile

ในขณะที่ coleoptile เจริญจะเริ่มเห็นจุดเริ่มต้นของใบ และส่วนเหนือใบเลี้ยงจะเปลี่ยนจากที่เจริญในแนวข้างเป็นแนวตั้ง (ภาพที่ 14.6 ค., ง.) Scutellum จะขยายใหญ่ขึ้นและเจริญล้อมรอบเอ็มบริโอไว้ หลังจากที่ scutellum ยาวขึ้นมากและ coleoptile ล้อม apical meristem ไปบางส่วน epiblast จึงจะเจริญออกมา



ภาพที่ 14.6 แสดงพัฒนาการของเอ็มบริโอของข้าวโพดในระยะต่างๆ หลังการปฏิสนธิ ก. 5 วัน ข. 10 วัน และ ค., ง. 15 วัน (จาก Esau, 1977)

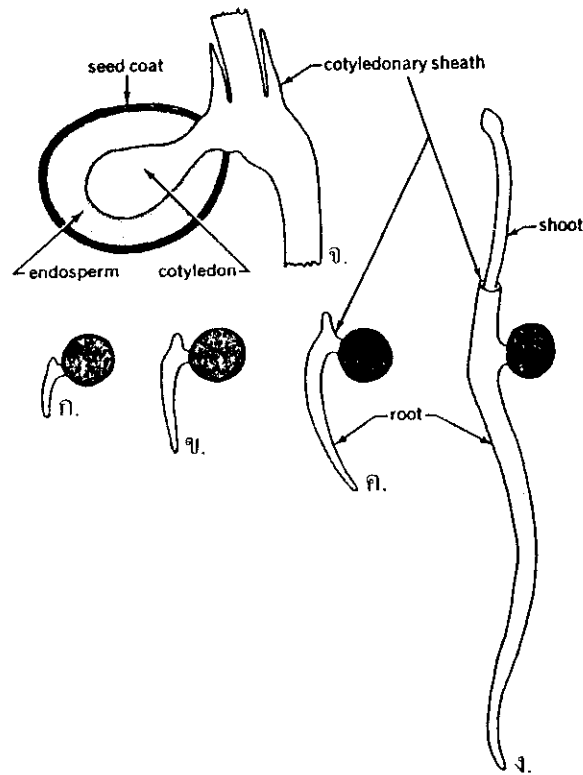
14.4 การงอกและต้นกล้า (Germination and seedling)

การพักตัวของเมล็ด (dormancy) มีหลายสาเหตุ เช่นการที่เอ็มบริโอยังไม่เจริญเต็มที่ น้ำผ่านเข้าสู่เมล็ดได้ยาก หรือเมล็ดมีสารที่ยับยั้งการงอก ระยะเวลาในการพักตัวของเมล็ดแต่ละชนิดจึงต่างกัน เมื่อเมล็ดผ่านการงอกและมีสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมโดยเฉพาะน้ำหรือความชื้น น้ำจะถูกดูดซึมน้ำเข้าสู่เมล็ด ทำให้ปริมาณน้ำภายในเมล็ดเพิ่มขึ้น โดยในระยะแรกๆ จะเพิ่มขึ้นมากแต่จะค่อยๆ ลดลง เนื้อเยื่อที่อยู่สภาพปกติจะเริ่มมีกิจกรรมเกิดขึ้น เอนไซม์จะถูกทำให้ตื่นตัว มีโปรตีนชนิดใหม่เกิดขึ้น พร้อมทั้งมีเอนไซม์เฉพาะอย่างที่ใช้ย่อยสารอาหารที่เก็บสะสมไว้ หรือเริ่มนำสารที่เก็บไว้ไปใช้ประโยชน์ รวมทั้งเริ่มมีการแบ่งเซลล์และขยายขนาดของเซลล์ตามแผนที่ควรจะเป็น ซึ่งในการนี้ต้องการน้ำและอาหารเพิ่มขึ้น ดังนั้น ก่อนที่เอ็มบริโอจะเจริญเป็นต้นกล้าที่พึ่งตัวเองได้ จึงต้องใช้อาหารที่เก็บไว้ในเอนโดสเปิร์มหรือใบเลี้ยง

ภายในใบเลี้ยงก็มีการเปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกัน เช่นใบเลี้ยงของ *Cucurbita maxima* จะมีการเปลี่ยนสภาพจากส่วนที่เก็บอาหารไปเป็นใบที่สังเคราะห์แสงได้ และมีขนาดใหญ่ขึ้น แสดงว่ามีความร่วมมือกันระหว่าง Thymidine-¹⁴C กับการเจริญของคลอโรพลาสต์ ในใบเลี้ยงของทานตะวัน ช่วงต่อระหว่างการลดปริมาณไขมันกับการสังเคราะห์แสง พบว่า peroxisomal function จะเกิดขึ้นแทน glyoxysomal function ใน microbodies ส่วนในใบเลี้ยงของถั่วลิสง เต้านิวเคลียสจะมีขนาดใหญ่ขึ้นและมีจำนวนรอยหยักเพิ่มขึ้น ใน scutellum ของข้าวสาลี เม็ดแป้งจะเพิ่มจำนวนขึ้น โปรตีนถูก hydrolyse ต่อไป แวคคิวโอลที่เหลืออยู่จะรวมกัน และ epithelial cell จะมีความยาวเพิ่มขึ้นเป็นสองเท่า นอกจากนี้ในช่วงแรกของการงอก จะมีเซลล์ที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการลำเลียงเกิดขึ้นใน procambium จากการศึกษานี้ในพืชหลายชนิด พบว่าช่วงเวลาของการเปลี่ยนสภาพของเซลล์เหล่านี้ขึ้นอยู่กับปรากฏการณ์ทางสรีรวิทยาหลายประการ

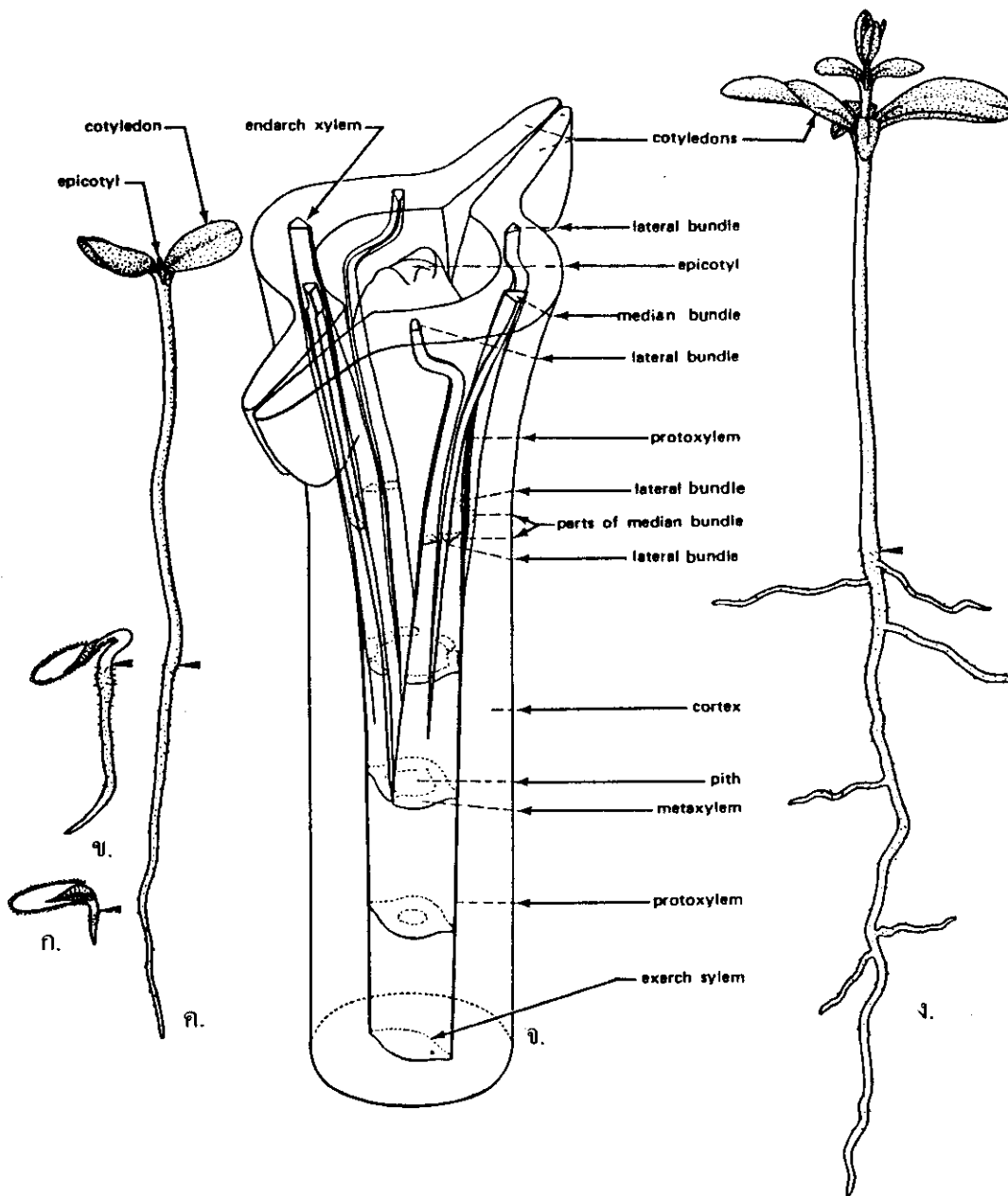
รูปแบบในการงอกของเมล็ดและการเปลี่ยนไปเป็นต้นกล้าในพืชแต่ละชนิดจะต่างกัน โดยทั่วไป แบ่งการงอกของเมล็ดออกเป็น 2 แบบคือ hypogeal และ epigeal

การงอกแบบ hypogeal คือการงอกมีใบเลี้ยงอยู่ใต้ดิน พบในพืชที่มีเมล็ดแบบ albuminous seed เช่น พวกรัศมีพืชชนิดต่างๆ การงอกแบบ hypogeal ในหน่อไม้ฝรั่ง (asparagus) เริ่มจากการมีส่วนโคนของใบเลี้ยงยืดยาวออกและดันให้เอ็มบริโอออกจากเมล็ด (ภาพที่ 14.7 ก.) จากนั้นส่วนของรากและส่วนเหนือใบเลี้ยงจะยาวออก (ภาพที่ 14.7 ข., ค.) ส่วนเหนือใบเลี้ยงจะเจริญผ่านกาบของใบเลี้ยงออกมาและโผล่ขึ้นมาเหนือดิน แต่ใบเลี้ยงจะยังคงฝังอยู่ในเอนโดสเปิร์ม (ภาพที่ 14.7 ง., จ.) ส่วนเหนือใบเลี้ยงจะสร้างยอดและตาข้าง ส่วนใต้ใบเลี้ยงจะสร้างไรโซมสั้นๆ ที่แตกแขนงได้อีก



ภาพที่ 14.7 แสดงการงอกของหน่อไม้ฝรั่ง (*Asparagus*) ในระยะต่างๆ
 ก. - ค. เมล็ดและใบเลี้ยงยังอยู่ภายในเมล็ดและอยู่ใต้พื้นดิน ง. - จ.
 ลำต้นจะเจริญโผล่ออกมาจากกาบของใบเลี้ยง (จาก Esau, 1977)

การงอกอีกแบบหนึ่งคือ epigeal คือมีส่วนของเอ็มบริโอโผล่พื้นดินขึ้นมา พบในพืชที่มีเมล็ดแบบ exalbuminous seed เช่นมะขาม ถั่วเขียว เป็นต้น การงอกแบบ epigeal ในป่านแฟลกซ์ (*Linum usitatissimum*) จะมีรากแรกเกิดโผล่ออกมาทางไมโครไพล์ก่อน (ภาพที่ 14.8 ก.) ทำหน้าที่เป็นแกนของรากแก้ว จากนั้นส่วนล่างของส่วนใต้ใบเลี้ยงจะโค้งและยืดยาวออก (ภาพที่ 14.8 ข.) ผลจากแรงดึงที่เกิดขึ้นจะดันให้ใบเลี้ยงกับเปลือกหุ้มเมล็ดที่หุ้มใบเลี้ยงขึ้นไปเหนือพื้นดิน ส่วนใต้ใบเลี้ยงจะยืดยาวออก เปลือกหุ้มเมล็ดหลุดไป ใบเลี้ยงแยกออกจากกันและแผ่นแบนออก (ภาพที่ 14.8 ค.) จากนั้นส่วนปลายของส่วนเหนือใบเลี้ยงจะเริ่มสร้างใบข้อและปล้องต่อไป โดยปล้องแรกๆ จะยังไม่ยาวมาก (ภาพที่ 14.8 ง.)



ภาพที่ 14.8 แสดงการงอกของต้นป่านแฟลกซ์ (*Linum usitatissimum*)
 ก.-ง. การงอกและพัฒนาการของต้นกล้าในระยะต่างๆ ส่วนที่อยู่ใต้ครี
 จะพัฒนาเป็นรากแก้วและรากแขนง และส่วนที่อยู่เหนือครีจะพัฒนาเป็น
 ลำต้นและใบ จ. เนื้อเยื่อลำเลียงน้ำในส่วนต่างๆ ของต้นกล้า (จาก Esau,
 1977)

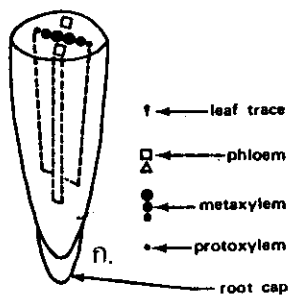
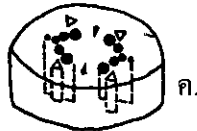
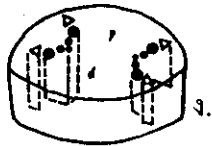
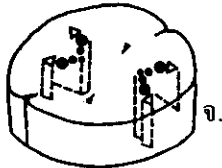
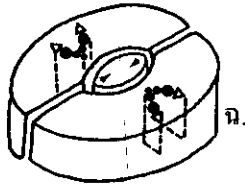
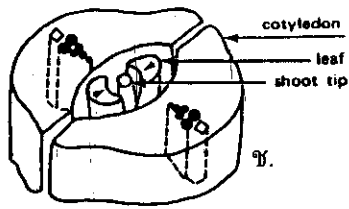
14.5 Transition region

เนื้อเยื่อของเอ็มบริโอประกอบด้วย protoderm, procambium และ ground meristem โดยจะพบทั้งในส่วนของปลายรากและปลายยอด แต่โครงสร้างและกิจกรรมทางสรีรวิทยาของเนื้อเยื่อเหล่านี้ในทั้งสองตำแหน่งจะต่างกัน ส่วนที่เป็นจุดเริ่มต้นของรากจะมีการเรียงตัวของท่อลำเลียงเป็นแบบที่พบในรากทั่วไป ส่วนที่เป็นจุดเริ่มต้นของปลายยอด (หรือลำต้น) จะเป็นแบบที่พบในปลายยอดของพืชมีดอกทั่วไป คือมีความเกี่ยวเนื่องกันระหว่างกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงของลำต้นกับใบ ซึ่งในขณะที่เป็นต้นกล้า ส่วนไตใบเลียงและใบเลียงจะเกี่ยวเนื่องกัน (ภาพที่ 14.8 จ.)

เมื่อศึกษาจากลักษณะภายนอกจะเห็นว่าบริเวณรอยต่อระหว่างรากและลำต้นจะไม่เห็นความแตกต่างมากนัก แต่ลักษณะภายในมีการเปลี่ยนแปลงอย่างชัดเจน โดยเฉพาะระบบเนื้อเยื่อลำเลียง ทั้งนี้เพราะระบบเนื้อเยื่อของลำต้นกับระบบเนื้อเยื่อลำเลียงของรากไม่เหมือนกัน กล่าวคือเนื้อเยื่อลำเลียงในแบบของรากจะค่อยๆ เปลี่ยนมาเป็นเนื้อเยื่อลำเลียงในแบบของลำต้น เรียกบริเวณรอยต่อระหว่างรากและลำต้นนี้เรียกว่า **transition region**

พืชแต่ละกลุ่มอาจมีแบบแผนของการเจริญที่ซับซ้อนมากน้อยแตกต่างกัน โดยเฉพาะในพืชใบเลียงคู่ ส่วนในพืชใบเลียงเดี่ยวที่มีใบเลียงเพียงใบเดียวจะมี transition region เป็นแบบไม่มีสมมาตร (asymmetry) ในพืชพวก Gymnosperm ที่มีใบเลียงมากกว่าสองใบ บริเวณ transition region จะยิ่งซับซ้อนมากขึ้น

ในพืชใบเลียงคู่ เนื้อเยื่อลำเลียงบริเวณ transition zone จะมีการเปลี่ยนแปลงแบบค่อยเป็นค่อยไป ถ้าดูจากรากขึ้นมา จะพบว่าเนื้อเยื่อลำเลียงจะค่อยๆ เปลี่ยนแปลงจากเนื้อเยื่อลำเลียงในแบบของรากไปเป็นเนื้อเยื่อลำเลียงในแบบของลำต้น โดยจากการที่เนื้อเยื่อเรียงกันค่อนข้างแน่นจะค่อยๆ เปลี่ยนเป็นอยู่ห่างกันมากขึ้น ถ้าเป็นรากที่ไม่มีไส้ใน (pith) เมื่อถึงระดับสูงขึ้นไปจะเริ่มมีไส้ในเกิดขึ้น และเมื่อสูงขึ้นไปอีก กลุ่มท่อลำเลียงจะแยกออกไปสู่ใบเลียงทั้งสองข้าง (ภาพที่ 14.8 จ.) ส่วนเนื้อเยื่อไซเลม (xylem) จะมีทิศทางของการเจริญซับซ้อนมากยิ่งขึ้น protoxylem ของรากจะเกิดในตำแหน่งที่อยู่รอบนอก ส่วน metaxylem จะเกิดในตำแหน่งในกลาง การจัดเรียงตัวเป็นแบบ exarch xylem คือมีการเจริญเข้าสู่ใจกลางหรือ **centripetal growth** (ภาพที่ 14.9 ก.) ส่วนในใบเลียงและส่วนเหนือใบเลียง การเรียงตัวของไซเลมจะเป็นแบบตรงกันข้าม คือมี protoxylem จะเกิดในตำแหน่งใจกลาง ส่วน metaxylem จะเกิดในตำแหน่งด้านนอก การจัดเรียงตัวเป็นแบบ endarch xylem คือมีการเจริญออกจากใจกลางหรือ **centrifugal growth** (ภาพที่ 14.9 ข.) ดังนั้นไซเลมที่อยู่ระหว่าง exarch และ endarch xylem จึงมีการเปลี่ยนแปลงไปตามลำดับ (ภาพที่ 14.9 ก. - ข.)



ส่วนเนื้อเยื่อโฟลเอ็ม (phloem) จะมีการเจริญเป็นแบบ centripetal ในทุกๆ ตำแหน่งของรากและลำต้น โดยในส่วนของรากจะมีการเรียงสลับกับไซเลม (ภาพที่ 14.9 ก.) ในส่วนของลำต้นจะเรียงตัวแบบ collateral bundle (ภาพที่ 14.9 ข.) โดยมีการเปลี่ยนแปลงแบบค่อยเป็นค่อยไปเหมือนกันในไซเลม

ภาพที่ 14.9 ไดอะแกรมแสดงการเปลี่ยนแปลงของไซเลมและโฟลเอ็มบริเวณ transition region ของรากและใบเลี้ยงของต้นกล้าที่มีไซเลมของรากเป็นแบบ diarch (จาก Esau, 1977)



