

บทที่ 4

เนื้อเยื่อป้องกัน (Protective tissue)

พืชหรือสัตว์จะต้องมีเนื้อเยื่อส่วนที่อยู่นอกสุดของโครงสร้างสำหรับทำหน้าที่เหมือนกัน คือห่อหุ้มและป้องกันเนื้อเยื่อหรืออวัยวะที่อยู่ภายใน เนื่องจากเป็นเนื้อเยื่อส่วนที่อยู่นอกสุดทำให้เซลล์สัมผัสกับสิ่งแวดล้อมอยู่ตลอดเวลา ดังนั้นเนื้อเยื่อป้องกันจึงมีคุณสมบัติเฉพาะตัว กล่าวคือนอกจากจะมีคุณสมบัติในการตอบสนองและทนทานต่อสิ่งแวดล้อมภายนอกแล้ว ยังต้องตอบสนองต่อเนื้อเยื่อภายในของพืชเองด้วย เนื้อเยื่อป้องกันในพืชประกอบด้วย epidermis และ periderm

4.1 Epidermis

Epidermis เป็นเนื้อเยื่อส่วนที่อยู่อกสุดของโครงสร้าง พบในของพืชที่มีการเจริญในระยะปฐมภูมิ (primary growth) เช่นในส่วนของลำต้นอ่อนหรือรากอ่อน ใบ กลีบดอก ผลหรือเมล็ด ในพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีการเจริญในระยะทุติยภูมิ (secondary growth) epidermis จะหายไปและมี periderm เจริญขึ้นมาแทน ในขณะที่พืชใบเดี่ยวส่วนใหญ่จะมี epidermis ตลอดชีวิต

4.1.1 แหล่งกำเนิด

เซลล์ epidermis เจริญและเปลี่ยนแปลงมาจาก protoderm ยกเว้น epidermis บริเวณปลายยอดที่เปลี่ยนแปลงมาจากชั้น tunica ของเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลาย (apical meristem) ส่วนของพืชที่ไม่มีการเจริญในระยะทุติยภูมิมักจะมี epidermis อยู่ตลอดชีวิต ในพืชที่มีการเจริญในระยะทุติยภูมิ (หรือมีการสร้าง secondary xylem และ secondary phloem) จะมีการสร้าง periderm ขึ้นมาแทน epidermis

4.1.2 หน้าที่

Epidermis มีหน้าที่หลักคือห่อหุ้มและป้องกันเนื้อเยื่อส่วนที่อยู่ภายใน ป้องกันการระเหยของน้ำ แลกเปลี่ยนก๊าซ และอาจช่วยให้ความแข็งแรงแก่พืช epidermis ของราก

อ่อนจะช่วยขนรากในการดูดซึมน้ำได้เพราะมีผนังเซลล์และชั้นคิวทิเคิล (cuticle) บาง นอกจากนี้ อาจทำหน้าที่อื่นๆ เช่น สังเคราะห์แสง ขับสารต่างๆ รับสิ่งที่มากระตุ้น เกี่ยวกับการเคลื่อนไหวและอาจเปลี่ยนเป็นเนื้อเยื่อเจริญได้ เช่น การเกิด phellogen และภายหลังจากที่มีบาดแผลเกิดขึ้น

โดยทั่วไป epidermis มีความหนาเพียงชั้นเดียว แต่พืชบางชนิดอาจมีหลายชั้นได้ โดยจะอยู่ถัดจากเซลล์ผิวเข้าไป ชั้นเหล่านี้อาจเกิดจากเนื้อเยื่อเจริญที่แตกต่างกัน 2 ชนิด คือ ground meristem และ protoderm ถ้าเกิดจาก ground meristem จะเรียกว่า **hypodermis** แต่ถ้าเกิดจาก protoderm จะเรียกว่า **multiple epidermis** (หรือ multiseriate epidermis) multiple epidermis เกิดจากการแบ่งตัวแบบขนานกับผิวหน้าของ protoderm และเซลล์อนุพันธ์จะแบ่งตัวต่อไปอีก ซึ่งมักเกิดขึ้นซ้ำและเกิดในระยะหลังๆ ของการเจริญเติบโต เช่น ใบยางอินเดียจะมี epidermis ชั้นเดียว จนกระทั่งใบที่อยู่ในดาใบขยายใหญ่และ หูใบ (stipule) หลุดร่วงไปจึงมี multiple epidermis เกิดขึ้น ในรากอากาศของกล้วยไม้ไม่มี multiple epidermis ที่เรียกว่า **velamen** ทำหน้าที่ดูดซึมน้ำ กักเก็บน้ำหรืออากาศ พืชที่มี multiple epidermis ได้แก่ พืชในวงศ์ Moraceae และพืชบางชนิดในวงศ์ Begoniaceae, Piperaceae ใน multiple epidermis ของใบ เซลล์ชั้นนอกสุดจะทำหน้าที่เป็น epidermis ส่วนเซลล์ที่อยู่ใต้ลงมาจะมีคลอโรพลาสต์น้อยหรือไม่มี เซลล์ที่ทำหน้าที่กักเก็บน้ำจัดเป็น water storage cells และมักจะมีสารเมือกอยู่ด้วย พืชบางชนิดมีเซลล์เก็บน้ำที่พัฒนามาจาก ground meristem

4.1.3 รูปร่าง

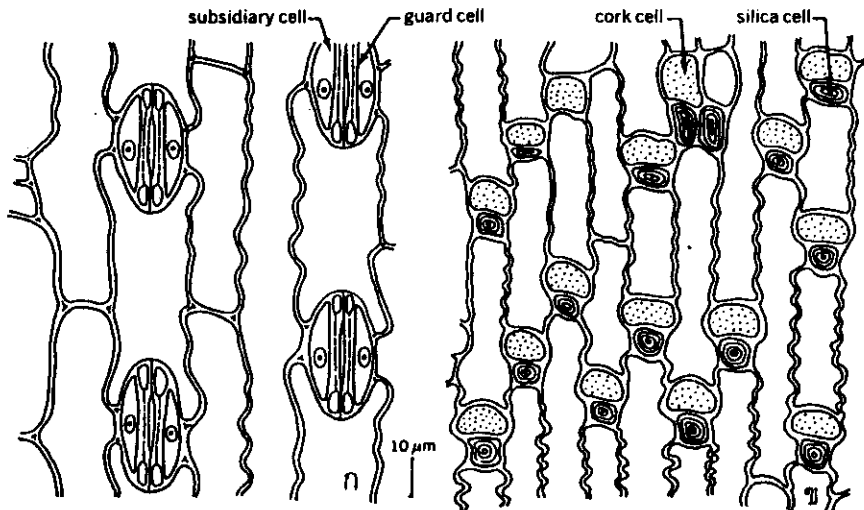
รูปร่างของเซลล์ epidermis ไม่เปลี่ยนแปลงไปจากเซลล์ต้นกำเนิดมากนัก (ภาพที่ 3.6 ก.) โดยมากจะมีรูปเป็นรูปแบน แต่ความยาวไม่ค่อยเท่ากัน ในโครงสร้างบางส่วนของพืช เช่น ลำต้น เส้นใบ และใบของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวหลายชนิด เซลล์มีรูปร่างยาว (ภาพที่ 4.1 ก.,ข.) ในใบ กีบดอก รังไข่และออวูล (ovule) จะมีผนังเป็นรอยหยัก เช่นในกีบดอกพุระหง เป็นต้น และอาจมีเซลล์รูปยาวเป็นหลอด ถ้ามี air space มักมีคิวทิเคิลปกคลุม ในแผ่นใบของพืชใบเลี้ยงคู่ ผนังเซลล์ด้านตั้งมักจะไม่ตรง ส่วนมากจะหักงอ epidermis ของเมล็ดบางชนิด เช่นในพืชวงศ์ถั่วและทับทิม เซลล์จะค่อนข้างยาวและเป็นรูปแท่ง ในใบว่านหางจระเข้ ถ้ามองจากด้านผิวจะเห็นเซลล์เป็นรูปหกเหลี่ยม ผนังด้านนอกของ epidermis ของใบและกีบดอก ในพืชบางชนิดจะมีส่วนยื่นออกมาคล้ายลิ้น (papilla) แต่ในพืชหลายชนิดจะมีส่วนยื่นนี้หันเข้าหาด้าน mesophyll

4.1.4 ผนังเซลล์

ผนังเซลล์ของ epidermis จะมีความหนาแตกต่างกัน บางเซลล์ผนังบาง บางเซลล์ผนังด้านนอกจะหนากว่าด้านอื่นๆ ในเมล็ด ใบเกล็ดและใบพืชบางชนิด เช่น สนภูเขา ผนังของ epidermis จะหนามากเนื่องจากมี lignin มาสะสม ผนังเซลล์ด้านในทั้ง 3 ด้านมักมี primary pit fields เกิดขึ้น แต่จะไม่พบในผนังด้านนอก ส่วน plasmodesmata จะพบได้ทั้ง 4 ด้าน

เซลล์ของ epidermis ที่สัมผัสกับอากาศ บนผนังชั้นนอกจะมีสารคิวทิน (cutin) ในปริมาณแตกต่างกัน ถ้ามีสารคิวทินปริมาณมากและเกิดเป็นชั้นปกคลุม epidermis เรียกว่าชั้นคิวทิเคิล (cuticle) ในระยะแรกๆ ของการเจริญเติบโตของ epidermis ชั้นคิวทิเคิลของแต่ละเซลล์จะยังไม่เชื่อมต่อกัน และเชื่อมต่อกันในเวลาต่อมา เรียกขบวนการเกิดสารคิวทินบนผนังเซลล์ว่า **cutinization** และเรียกขบวนการเกิดชั้นคิวทิเคิลว่า **cuticularization**

ความหนาของชั้นคิวทิเคิลในพืชต่างชนิดจะต่างกัน พืชที่เจริญในที่แห้งแล้งมักมีชั้นคิวทิเคิลหนาเพราะจะต้องทำหน้าที่ป้องกันการระเหยของน้ำจากใบพืช นอกจากนี้ยังมีส่วนในการสะท้อนแสงที่มีมากเกินไป ทำให้ลดอันตรายจากแสงแดดและอุณหภูมิที่สูงมากๆ ได้ อย่างไรก็ตาม การมีคิวทิเคิลที่หนาจะทำให้การผ่านเข้า - ออกของน้ำหรือสารอื่นๆ เป็นไปได้ยาก



ภาพที่ 4.1 แสดง Epidermis ของอ้อย ก. จากผิวใบด้านล่าง ข. จากลำต้น มี cork cells และ silica cells (จาก Esau, 1977)

4.1.5 ส่วนประกอบภายในเซลล์

ในเซลล์ epidermis ที่มีชีวิต ภายในโพรโทพลาสต์อาจมี leucoplast ขนาดเล็กมักพบคลอโรพลาสต์เฉพาะในเซลล์คุม (guard cells) จากใบและลำต้นอ่อน อาจพบคลอโรพลาสต์ในโพรโทพลาสต์ของเฟินหรือพืชน้ำบางชนิด ภายในแวคิวโอลของกลีบดอกในพืชหลายชนิด เช่นดอกพุทธรักษา ชบา มักมี anthocyanin ละลายอยู่ใน cell sap รวมทั้งในใบและลำต้นที่มีสี เช่นว่านกาบหอย หัวใจสีม่วง ลำต้นละหุ่ง ฤๅษีผสม เป็นต้น อาจพบ tannin สารเมือกและผลึกด้วย นอกจากนี้ยังมีเซลล์ epidermis ที่มีรูปร่างและหน้าที่ต่างไปจากที่กล่าวมา เรียก epidermis ที่มีรูปร่างและหน้าที่เปลี่ยนไปนี้ว่า **modified epidermis**

Epidermis ที่เปลี่ยนแปลงไปมากที่สุดคือเซลล์คุมของปากใบ นอกจากนี้ยังมีอีกหลายชนิดที่เปลี่ยนสภาพไปและมีส่วนประกอบภายในแตกต่างกันไป ในพืชวงศ์หญ้า เช่น ใบอ้อย ระหว่างเซลล์ epidermis รูปร่างยาวจะมีเซลล์สั้น 2 ชนิด คือ silica cells ซึ่งเป็นเซลล์ที่เต็มไปด้วยซิลิกาและเซลล์คอร์คที่มีผนังเซลล์ปกคลุมด้วย suberin เกิดปะปนอยู่ด้วย (ภาพที่ 4.1 ข.) นอกจากนี้ในใบพืชวงศ์หญ้าและพืชใบเลี้ยงเดี่ยวอื่นๆ จะมีเซลล์ขนาดใหญ่กว่าเซลล์ epidermis อื่นๆ เรียกว่า **bulliform cells** (หรือ motor cells) bulliform cells มีผนังบาง มีแวคิวโอลขนาดใหญ่ อาจพบ bulliform cells เฉพาะผิวใบด้านบนหรือพบที่ผิวใบทั้งสองด้าน ถ้ามองทางด้านตัดขวางของใบจะเห็นเซลล์เหล่านี้เรียงกันคล้ายพัด โดยมีเซลล์ตรงกลางยาวที่สุด (ภาพที่ 10.9) บางครั้งอาจเกิดกับเซลล์ของ mesophyll ที่อยู่ติดกัน ภายในเซลล์ส่วนใหญ่เป็นน้ำ ไม่ค่อยมีส่วนที่เป็นของแข็ง อาจมี tannin คลอโรพลาสต์หรือมีผลึกด้วย มีผนังเซลล์ด้านในบาง แต่ด้านนอกอาจหนา บางครั้งอาจหนากว่าเซลล์ epidermis ที่อยู่ใกล้เคียง

พืชหลายชนิดอาจมีเซลล์ที่มีรูปร่างเหมือนเซลล์เส้นใยอยู่ด้วย เรียก **epidermal fibers** เช่นในพืชวงศ์หญ้าจะมีเซลล์พวกนี้ยาวมากกว่า 300 ไมครอน นอกจากนี้ยังอาจพบเซลล์ที่มี tannin น้ำมัน ผลึก เอนไซม์ และสารอื่นๆ กระจัดกระจายเป็น idioblast อยู่ในชั้น epidermis รวมทั้งมี trichome เช่นขนหรือต่อมต่างๆ อีกด้วย

4.1.6 ปากใบ (stomata)

ใน epidermis จะมีช่องเปิด (stomatal pore หรือ stomata aperture) เล็กๆ ช่องเปิดนี้เกิดจากเซลล์ epidermis พิเศษที่เปลี่ยนรูปไป 2 เซลล์มาประกบกันคือเซลล์คุม (guard cells) ทั้งเซลล์คุมและช่องเปิดนี้รวมกันเรียกว่าปากใบ (stoma) และในพืชหลายชนิดจะมี subsidiary cells (หรือ accessory cells) ซึ่งเป็นเซลล์ที่มีรูปร่างหรือบางครั้งมีส่วนประกอบภายในต่างไป

จากเซลล์ epidermis อื่นๆ subsidiary cells มีจุดกำเนิดจาก protoderm ที่อยู่ติดกับ stomatal mother cells

จากการใช้ subsidiary cells เป็นเกณฑ์ ทำให้แบ่งปากใบออกเป็นหลายชนิด ในสมัยก่อนมีผู้แยกชนิดของปากใบของพืชใบเลี้ยงคู่ออกเป็น 4 ชนิด คือ ranunculaceous, cruciferous, caryophyllaceous และ rubiaceous ต่อมา Metcalf and Chalk (1972) ได้ตั้งชื่อใหม่และนิยมใช้กันทั่วไปคือใช้ anomocytic แทน ranunculaceous, anisocytic แทน cruciferous, diacytic แทน caryophyllaceous และ paracytic แทน rubiaceous จากนั้นจึงมีการแบ่งชนิดของปากใบโดยอาศัยความสัมพันธ์ระหว่างเซลล์คุม, epidermal cells และ subsidiary cells เป็นเกณฑ์ ในพืชใบเลี้ยงคู่แบ่งชนิดของปากใบได้เป็นหลายชนิด ได้แก่

1. **Anomocytic type** (หรือ irregular-celled type) เป็นพวกที่ไม่มี subsidiary cells เซลล์คุมถูกล้อมรอบด้วย epidermis ธรรมดา (ภาพที่ 4.2 ก.) พบในพืชวงศ์ Malvaceae, Geraniaceae, Ranunculaceae, Capparidaceae, Cucurbitaceae, Scrophulariaceae, Tamaricaceae และ Papaveraceae

2. **Anisocytic type** (หรือ unequal-celled type) เป็นพวกที่มี subsidiary cells 3 เซลล์ที่ขนาดไม่เท่ากันล้อมรอบเซลล์คุม (ภาพที่ 4.2 ค.-จ.) พบในพืชวงศ์ Brassicaceae ในยาสูบ มะเขือ เป็นต้น

3. **Paracytic type** หรือ parallel-celled type เป็นพวกที่มี subsidiary cells 1 เซลล์หรือมากกว่า ขนานกับความยาวของเซลล์คุมและช่องเปิด (ภาพที่ 4.2 ผ.-พ.) พบมากในพืชวงศ์ Rubiaceae, Magnoliaceae, Convolvulaceae และ Mimosaceae

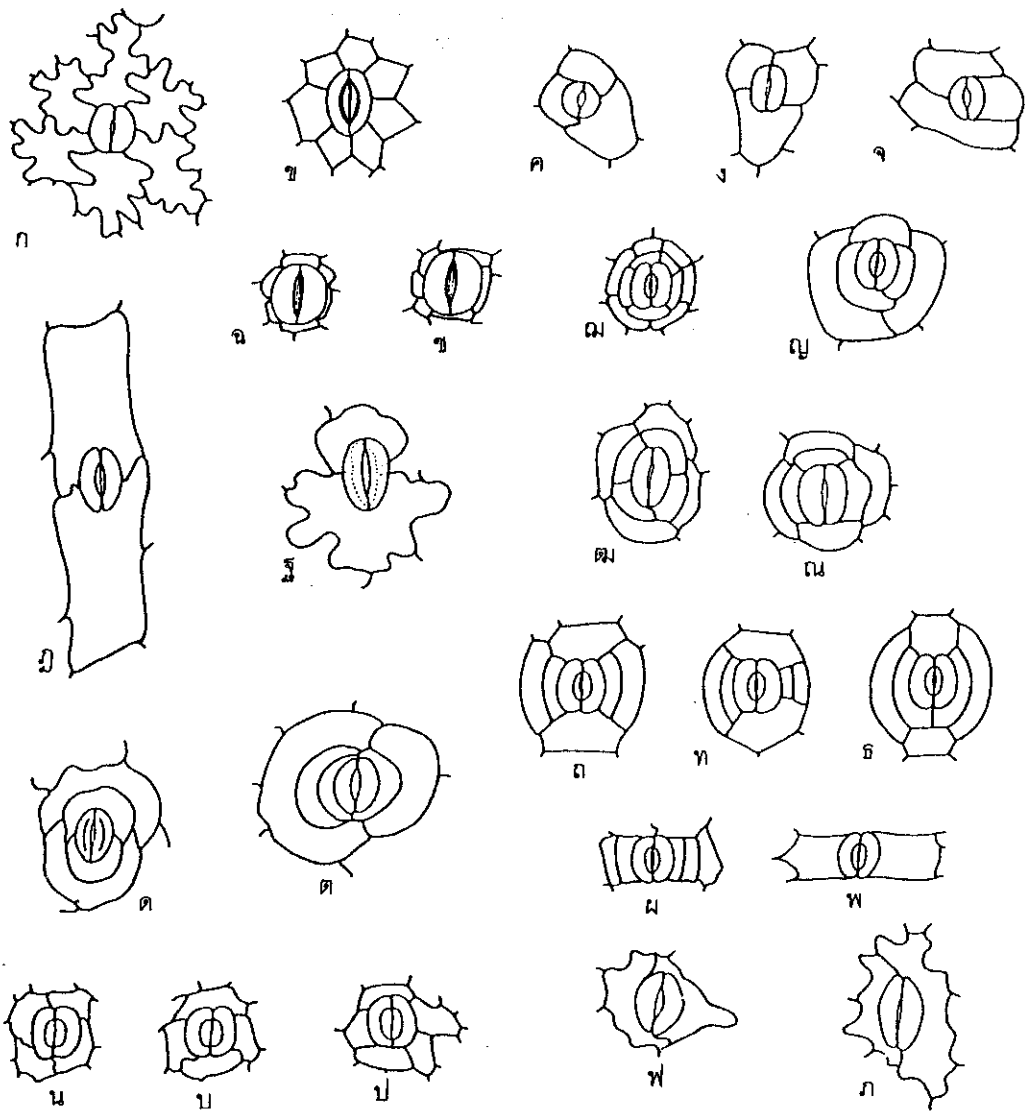
4. **Diacytic type** (หรือ cross-celled type) เป็นพวกที่มี subsidiary cells 2 เซลล์ล้อมรอบเซลล์คุม โดยมีผนังเซลล์วางตั้งฉากกับช่องเปิด (ภาพที่ 4.2 ฉ.-ฐ.) พบในพืชวงศ์ Caryophyllaceae, Acanthaceae

5. **Actinocytic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cells จำนวนมากล้อมรอบเซลล์คุมเป็นรัศมีออกไป (ภาพที่ 4.2 ข.)

6. **Cyclocytic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cells 4 เซลล์หรือมากกว่าเกิดเป็นวงรอบๆ เซลล์คุม (ภาพที่ 4.2 ฉ.-ฉ.)

7. **Tetracytic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cell 4 เซลล์ล้อมรอบเซลล์คุมโดยอยู่ทางด้านข้างขนานกับเซลล์คุม 2 เซลล์และอยู่ที่หัวท้ายของเซลล์คุมอีก 2 เซลล์ (ภาพที่ 4.2 ฉ.)

8. **Hexacytic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cells ที่มีลักษณะคล้าย Paracytic type และ Tetracytic type โดยมี subsidiary cells เกิดขึ้นทางด้านข้างอีก 2 เซลล์ (ภาพที่ 4.2 ฉ.-ช.)



ภาพที่ 4.2 แสดงชนิดของปากใบแบบต่างๆ ก. Anomocytic type ข. Actinocytic type ค.-จ. Anisocytic type ฉ.-ฅ. Cyclocytic ญ. Helicocytic type ฎ.-ฐ. Diacytic type ฑ. Cyclocytic and Staurocytic type ณ. Cyclocytic and tetracytic type ด. Diallelocytic type ต. Parallelocytic type ถ.-ท. Hexacytic type ฑ.-ป. Staurocytic type ผ.-พ. Paracytic type ฟ.-ภ. Laterocyclic type (จาก Metcalf and Chalk, 1972)

9. **Laterocyclic type** มีลักษณะคล้าย Paracytic type ที่ subsidiary cells เกิดล้อมรอบเซลล์ค้อมอย่างสมบูรณ์ โดยหุ้มทางด้านข้างและหุ้มเลยมาจนถึงด้านหัว-ท้ายของเซลล์ค้อมด้วย (ภาพที่ 4.2 ฟ.-ภ.)

10. **Parallelocyclic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cells เป็นรูปตัว C ขนาดต่างๆ กัน 3 เซลล์หรือมากกว่า ขนานกับเซลล์ค้อม (ภาพที่ 4.2 ต.) เดิมจัดเป็นแบบ Paracytic type

11. **Staurocyclic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cells 3-5 เซลล์ที่มีรูปร่างคล้ายกัน โดยมีผนังเซลล์ด้านตั้งอยู่ขวางกับเซลล์ค้อม (ภาพที่ 4.2 น.-ป.) หรืออีกแบบหนึ่งเรียกว่า Anomotetracytic type มี subsidiary cells เรียงแบบไม่คงที่

12. **Brachyparacytic type** เป็นพวกที่มี subsidiary cells 2 เซลล์อยู่ทางด้านข้าง ขนานกับเซลล์ค้อม แต่ล้อมรอบเซลล์ค้อมไม่หมด

นอกจากนี้ยังอาจแบ่งย่อยได้อีกหลายแบบเช่น Polycyclic type โดยมี subsidiary cells ล้อมเป็นวงหลายวง หรือเป็น Polycyclic type ที่มี subsidiary cells 5 เซลล์หรือมากกว่า ล้อมรอบเซลล์ค้อมเป็นต้น บางครั้งจัด anisocyclic type, tetracytic type และ staurocyclic type เป็นแบบ Cyclocyclic type ทั้งหมด

ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมีความยุ่งยากและสับสนมากพืชใบเลี้ยงคู่ ได้มีความพยายามจำแนก เป็นชนิดต่างๆ ดังนี้

1. ชนิดที่มี subsidiary cells 4-6 เซลล์ล้อมรอบเซลล์ค้อม พบในพืชวงศ์ Araceae, Commelinaceae, Musaceae, Strelitziaceae, Cannaceae และ Zingiberaceae หลายชนิด

2. ชนิดที่มี subsidiary cells 4-6 เซลล์ล้อมรอบเซลล์ค้อม โดยมี 2 เซลล์รูปกลมเล็กกว่า เซลล์ที่เหลือ และอยู่ที่ปลายทั้งสองข้างของเซลล์ค้อม พบในพืชวงศ์ Pandanaceae, Arecaceae และ Cyperaceae หลายชนิด

3. ชนิดที่มี subsidiary cells 2 เซลล์ โดยแต่ละเซลล์จะอยู่ด้านข้างของเซลล์ค้อม พบใน Pontederiaceae, Flagellariaceae, Butomales, Alismatales, Potamogetonales, Cyperales, Xyridales, Juncals, Graminales เป็นต้น

4. ชนิดที่ไม่มี subsidiary cells พบในอันดับ Dioscoreales, Amaryllidales, Liliales (ยกเว้นพืชใน Pontederiaceae, Iridales และ Orchidales)

เซลล์ค้อมของพืชส่วนมาก ยกเว้นวงศ์ Poaceae, Cyperaceae จะมีรูปร่างคล้ายรูปไต (kidney shape) ขนาดของช่องเปิดระหว่างเซลล์ค้อมเพิ่มขึ้นหรือลดลงได้ตามผลการเปลี่ยนแปลงของแรงตึงในแวคิวโอลของเซลล์ค้อม

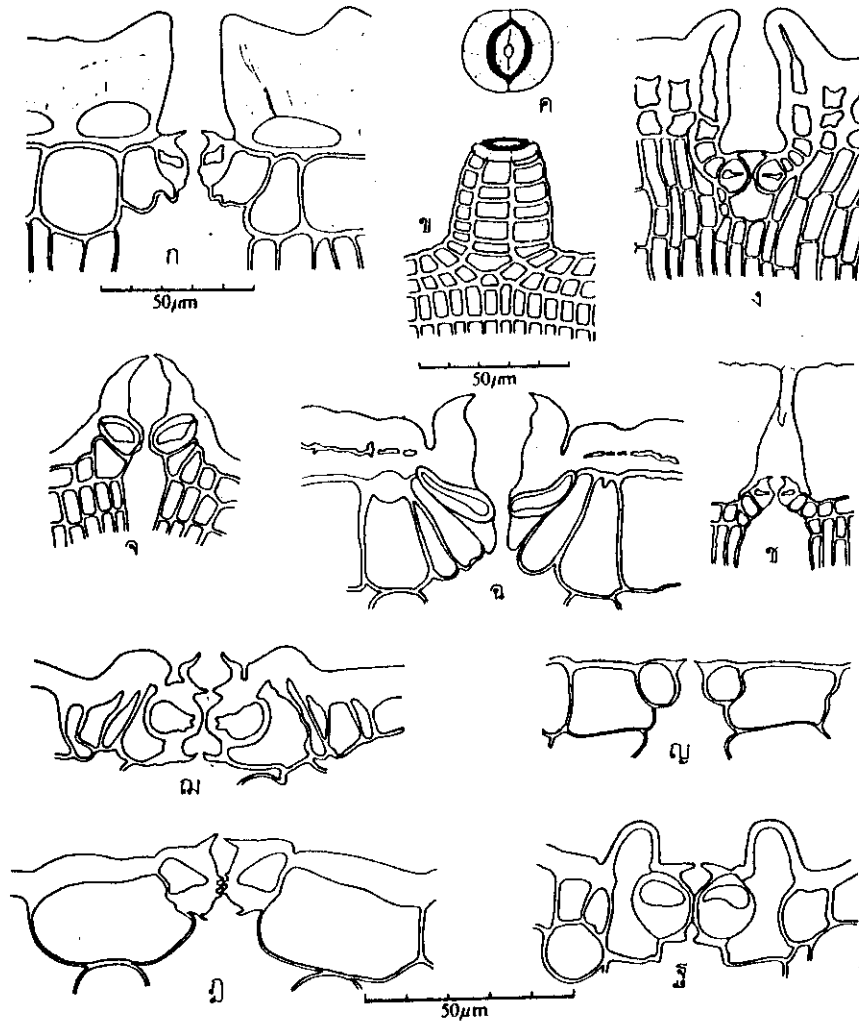
เซลล์คุมของพืชในวงศ์ Poaceae และ Cyperaceae จะมีรูปร่างต่างจากพืชกลุ่มอื่น โดยจะมีรูปยาวคล้ายกระดูก ปลายเซลล์ขยายแบนออกและมีผนังบาง ในขณะที่ส่วนกลางยาวและผนังหนา มี lumen แคบ (ภาพที่ 4.1) เมื่อมีแรงเต่งเพิ่มขึ้นในเซลล์คุม ส่วนปลายที่แบนจะพองออกทำให้ส่วนกลางที่ยาวแยกออกจากกัน นิวเคลียสของเซลล์คุมของพืชในกลุ่มนี้จึงมีรูปร่างเป็นรูปไข่ 2 รูปเชื่อมติดกันด้วยเส้นเล็กๆ แคบๆ ซึ่งอาจแยกออกจากกันได้โดยสมบูรณ์

ปากใบจะพบมากใน epidermis ของใบพืช ในลำต้นอาจจะพบบ้าง แต่จะไม่พบในราก และลำต้นที่เป็นปรสิตบางชนิดที่ไม่มีคลอโรฟิลล์ รวมทั้งในพืชที่เจริญอยู่ใต้น้ำ (submerged plants) อาจพบปากใบในกลีบดอก ก้านชูเกสรตัวผู้ เกสรตัวเมีย และเมล็ดบ้างแต่ไม่ทำหน้าที่เหมือนปากใบทั่วๆ ไป

ในใบที่ทำหน้าที่สังเคราะห์แสง อาจพบปากใบได้ทั้งสองด้าน หรือพบเฉพาะด้านล่างเท่านั้น ในพืชน้ำบางชนิดที่มีแผ่นใบลอยเหนือน้ำ เช่นบัว จะมีปากใบเฉพาะด้านบนของใบที่ติดกับบรรยากาศเท่านั้น ใบพืชที่มีปากใบทั้งสองด้านเรียกว่า **amphistomatic leaf** ใบที่มีปากใบเฉพาะด้านบน (adaxial) เรียกว่า **epistomatic leaf** ส่วนใบที่มีปากใบทางด้านล่าง (abaxial) ของใบเพียงด้านเดียว เรียกว่า **hypostomatic leaf** ในขณะที่ใบที่มีจำนวนปากใบทางด้านบนมากกว่าทางด้านล่างมากๆ เรียกว่า **epiamphistomatic leaf**

ในใบที่มีเส้นใบเป็นแบบร่างแห โดยเฉพาะในพืชใบเลี้ยงคู่ การกระจายของปากใบบนแผ่นใบจะเป็นไปอย่างไม่มีระเบียบ แต่ใบที่มีเส้นใบเป็นแบบขนานเช่นในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ปากใบจะเรียงเป็นระเบียบและเรียงเป็นแถวขนานกัน

จากการใช้ตำแหน่งของเซลล์คุมของปากใบ แบ่งชนิดของปากใบได้เป็น 3 ชนิดคือ **normal stomata** เป็นปากใบที่มีเซลล์คุมอยู่ในระดับเดียวกับเซลล์ epidermis (ภาพที่ 4.3 ญ.) พบในปากใบของพืชทั่วๆ ไป **sunken stomata** เป็นปากใบที่มีเซลล์คุมอยู่ในระดับต่ำกว่าเซลล์ epidermis ที่อยู่ติดกัน (ภาพที่ 4.3 ก., ง., ฉ., ช.) พบในพืชหลายชนิดโดยเฉพาะพืชที่เจริญในบริเวณที่มีน้ำน้อยหรือพืชที่เจริญในป่าเลนน้ำเค็มบางชนิด เช่นในใบของโกกวางใบใหญ่ ลำพูโปร่งแดง สนสองใบ เป็นต้น และ **raised stomata** เป็นปากใบที่มีเซลล์คุมชูสูงขึ้นมาเหนือระดับของเซลล์ epidermis ที่อยู่ติดกัน (ภาพที่ 4.3 ข., จ., ฎ.) พบในใบของพืชบางชนิด เช่นหงอนไก่ทะเล แสมดำ เป็นต้น

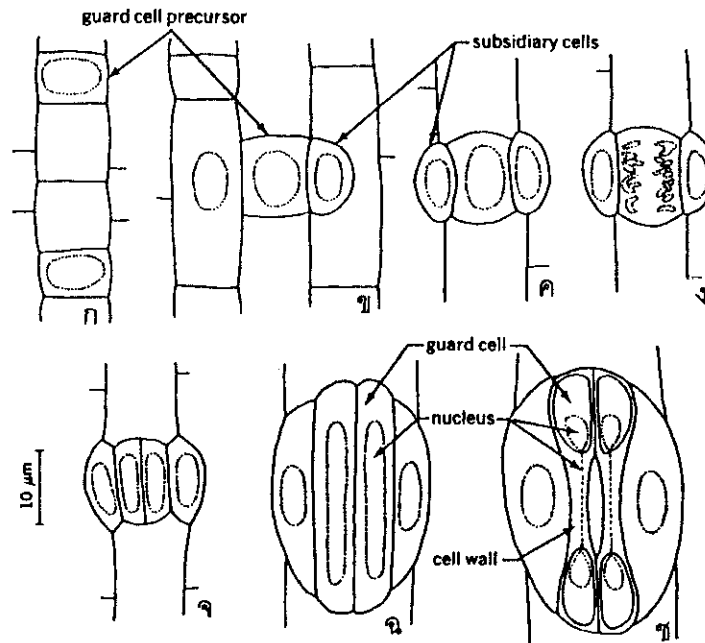


ภาพที่ 4.3 ชนิดของปากใบ ก. Normal stomata; ข., ง., ฉ., ช. sunken stomata และ ฅ., ฎ., ฐ. raised stomata (จาก Metcalf and Chalk, 1972)

4.1.7 การเกิดปากใบ

ปากใบเกิดมาจาก protoderm โดยในขั้นแรก เซลล์ protoderm จะแบ่งตัวได้เซลล์ที่มีขนาดไม่เท่ากัน เซลล์ที่มีขนาดเล็กกว่า มีโพทโทพลาสต์เข้มข้นจะทำหน้าที่เป็นเป็นเซลล์แม่ของเซลล์คุม (guard cell mother cells) ต่อมาเซลล์แม่นี้จะแบ่งตัวแบบตั้งฉากกับผิวอีกครั้ง ได้เซลล์เล็กๆ สองเซลล์ที่ในระยะแรกๆ จะมีรูปร่างปกติ ต่อมาเซลล์จะมีขนาดใหญ่ขึ้นและมีรูปร่างเปลี่ยนไป โดยชั้น middle lamella ระหว่างเซลล์ทั้งสองจะพองออกและมีรูปลักษณ์

ก่อนที่จะหายไปและกลายเป็นช่องเปิด (ภาพที่ 4.4) ในกรณีของ sunken stomata หรือ raised stomata การพัฒนาของเซลล์คุมจะมีลักษณะเหมือน normal stomata แต่การยกสูงขึ้นหรือลดต่ำลงของเซลล์คุมจะเกิดขึ้นหลังจากที่เซลล์คุมเจริญเต็มที่แล้ว



ภาพที่ 4.4 แสดงขั้นตอนการเกิดปากใบจากบริเวณปล้องของข้าวโอ๊ต (*Avena sativa*) ก.-ข. guard cell mother cell ข.-ค. แบ่งเซลล์ได้เป็น 2 subsidiary cells และคงสภาพ guard cell mother cell ไว้ ง.-จ. guard cell mother cell แบ่งตัว ฉ.-ช. guard cell พัฒนาเป็น guard cell ที่สมบูรณ์ (จาก Esau, 1977)

ใน Gymnosperm ปากใบจะอยู่ต่ำกว่าระดับของเซลล์ปกติมาก subsidiary cells ของพืชกลุ่มนี้อาจแบ่งได้เป็น 2 พวก คือ **haplocheilic type** เป็นพวกที่ subsidiary cells มีการเจริญและพัฒนาไม่มีความสัมพันธ์กับเซลล์คุม พบในปรง สน กุหลาบ และแป๊ะก๊วย ส่วน **syndetocheilic type** เป็นพวกที่มีเซลล์คุมและ subsidiary cells เจริญมาจากเซลล์แม่ของเซลล์คุมเดียวกัน พบใน *Gnetum* และ *Welwitschia* เป็นต้น

ในใบพืชที่มีเส้นใบขนาน เช่นพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ปากใบจะเกิดขึ้นในตำแหน่งปลายใบก่อน และค่อยๆ ขยายลงมาที่โคนใบ ส่วนพืชที่มีเส้นใบแบบร่างแห ปากใบจะเกิดในตำแหน่งปลายใบเหมือนกัน จากนั้นจะค่อยๆ แยกออกจากบริเวณเส้นกลางใบ ขยายออกไปทาง

ด้านข้างของเส้นใบทั้งสองด้าน หรืออาจเกิดหลายแบบสลับกันเป็นลวดลายต่างๆ

4.1.8 Trichome

Trichome คือส่วนของ epidermis ที่ยื่นออกไปภายนอก อาจประกอบด้วยเซลล์เพียงเซลล์เดียวหรือหลายเซลล์ trichome บางชนิดอาจไม่มีโพทโทพลาสต์และอาจมีผนังเซลล์ทุติยภูมิ (secondary wall) แบ่งชนิดของ trichome ได้เป็น 2 กลุ่มใหญ่ๆ ได้แก่

1. ขน (non-glandular trichome) ประกอบด้วย

1.1 ขนที่เกิดจากเซลล์เพียงเซลล์เดียวหรือหลายเซลล์ เรียงตัวเป็นแถวเดี่ยว ไม่มีลักษณะแบน (ภาพที่ 4.5 ก.-ข., ต.-ธ.) พบในพืชต่างๆ ไป เช่น ในลำต้นและก้านใบผักกาดรองก้านใบจามจุรี เป็นต้น นอกจากนี้ยังรวมถึงเส้นใยที่เกิดจากเปลือกหุ้มเมล็ด เช่น เส้นใยฝ้าย ที่เป็น unicellular trichome

1.2 ขนที่มีลักษณะเป็นเกล็ดแบนและมีเซลล์หลายเซลล์ อาจมีก้านหรือไม่มีก็ได้ ถ้ามีก้านมักเรียกว่า peltate hair (ภาพที่ 4.5 ฉ.-ญ.) แต่ถ้าไม่มีก้านจะเรียกว่า scale เช่น trichome ที่เป็นรูปดาว (stellate scale)

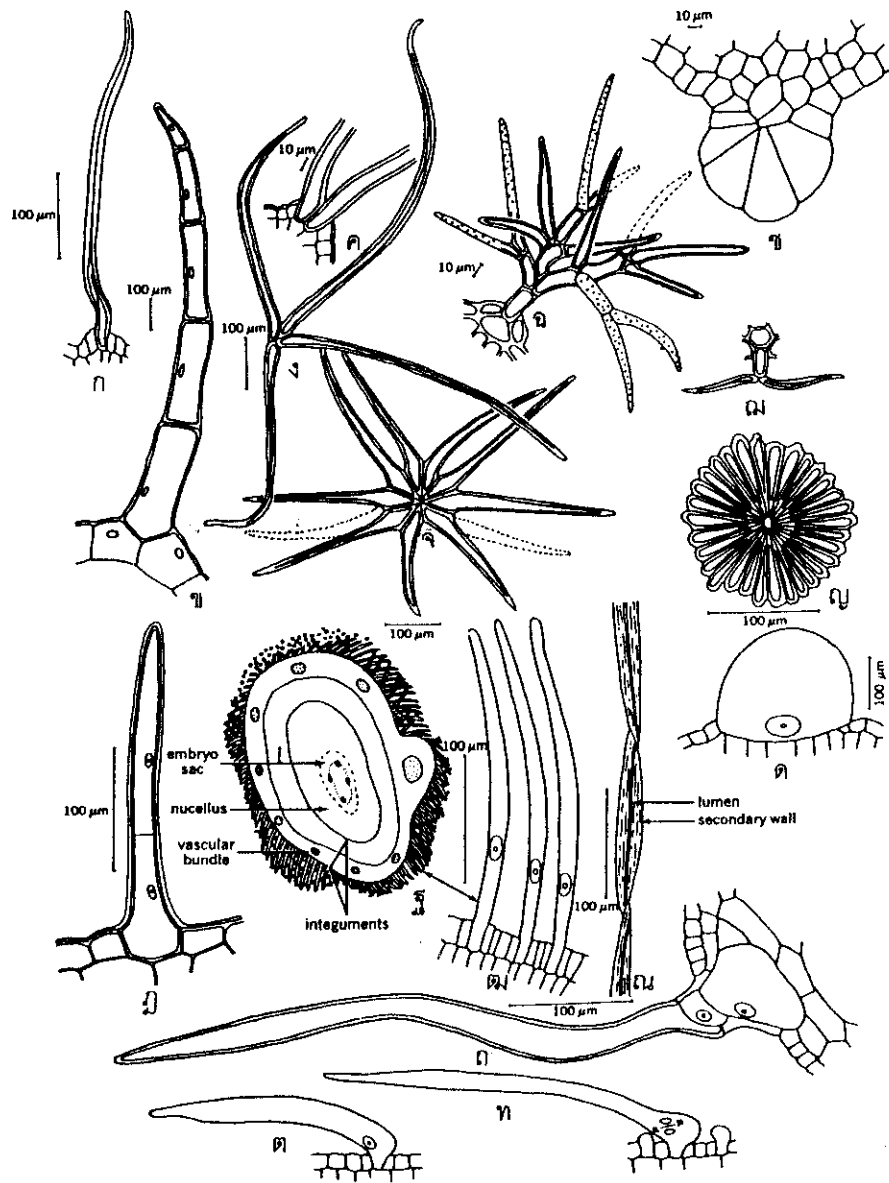
1.3 ขนที่มีหลายเซลล์และแตกกิ่งก้านได้ เช่นเป็นขนรูปดาว (stellate hair) เช่นขนที่พบในใบของตะขบฝรั่ง

1.4 ขนที่มีจำนวนมาก ประกอบด้วยเซลล์อย่างน้อย 2 แถวหรือมากกว่า เช่นพบในโคนก้านใบของพืชในวงศ์ Asteraceae

2. ต่อม (glandular trichome) เป็น trichome ที่ทำหน้าที่ขับหรือเก็บสารชนิดต่างๆ ประกอบด้วย

2.1 ต่อมที่ทำหน้าที่ขับกรดอินทรีย์ (trichome hydrathode) เป็นต่อมที่ทำหน้าที่ขับสารละลายที่เป็นกรดอินทรีย์ เช่นพบในใบอ่อนและลำต้นของแก้วหัวช้าง (*Cicer arietinum*) ที่ประกอบด้วยก้านที่มีเซลล์แถวเดี่ยวและมีส่วนต่อมเป็นกลุ่มเซลล์

2.2 ต่อมที่ทำหน้าที่ขับเกลือ (salt-secreting gland) มีลักษณะแตกต่างกัน 2 แบบ คือมีลักษณะเป็นถุงขนาดใหญ่อยู่บนก้านเล็กๆ ประกอบด้วยเซลล์เพียงเซลล์เดียวหรือ 2 – 3 เซลล์ ไฮโทพลาสซึมจะขับเกลือเข้าไปเก็บในแวคิวโอลที่มีขนาดใหญ่ (ภาพที่ 4.6 ก.) เมื่อมีอายุมากขึ้น เซลล์จะแห้ง เกลือที่อยู่ภายในเซลล์จะตกค้างอยู่บนผิวใบเป็นผงสีขาว ส่วนอีกแบบหนึ่งเป็นต่อมที่ประกอบด้วยเซลล์หลายเซลล์ อาจมีหรือไม่มีก้านก็ได้ เช่นพบในต่อมเกลือของแสมขาว เป็นต้น ต่อมแบบนี้จะมีไฮโทพลาสซึมเข้มข้น มี mitochondria, endoplasmic reticulum และ Dictyosome จำนวนมาก

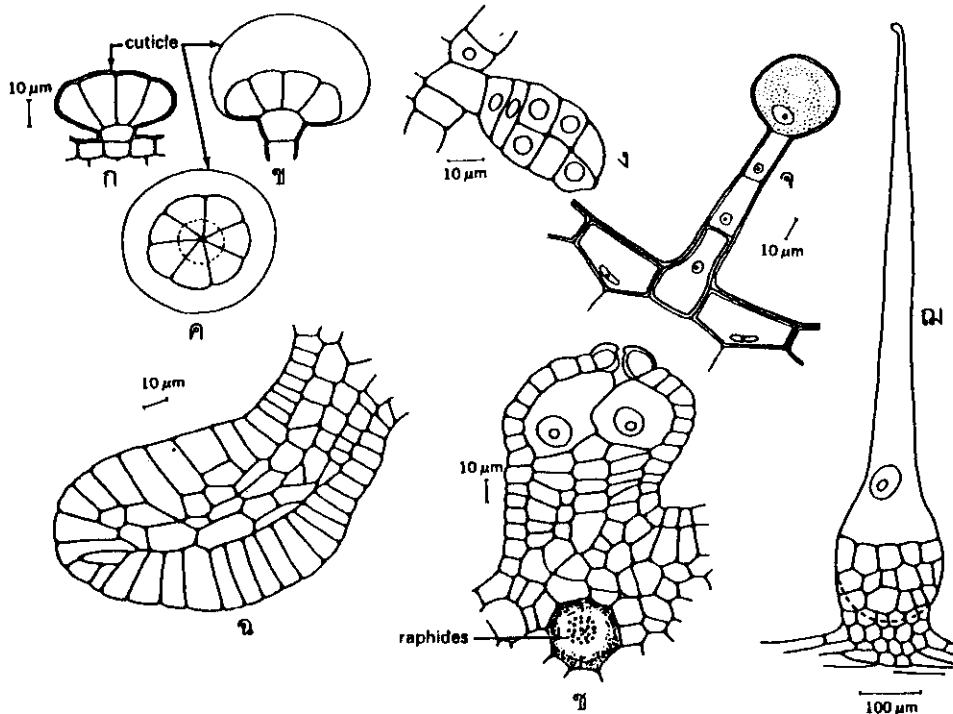


ภาพที่ 4.5 แสดง trichomes ชนิดต่างๆ ก. จากใบของ *Cistrus* ข. จากใบของ *Salitpaulia* ค.-ง. จากใบของฝ้าย (*Gossypium*) จ. จากใบของ *Sida* ฉ. จากใบของ *Lavandula* ช. จากใบมันฝรั่ง (*Potato*) ฉ., ญ. จากในมะกอก (*Olea*) ฎ. จากลำต้นของ *Pelargonium* ชู.-ฉ. จากเมล็ดอ่อนและแก่ของฝ้าย ต. กระเปาะน้ำจาก *Mesembryanthemum* ต.-ถ. ขนในระหว่างการเจริญที่ต่างกันจากใบของถั่วลิสง (*Glycine*) (จาก Esau, 1977)

2.3 ต่อมในพืชกินสัตว์ (gland of carnivorous plants) เป็นต่อมที่ทำหน้าที่จับสัตว์ของพืชกินแมลง ในการจับและย่อยเหยื่อ พืชพวกนี้จะมี glandular trichome ที่มีลักษณะเป็นไก (trigger hair) สำหรับกระตุ้นให้เหยื่อมีการหุบเพื่อจับเหยื่อ (ภาพที่ 4.6 ข.-ค.) นอกจากนี้จะมีต่อมที่ทำหน้าที่ผลิตน้ำย่อยสำหรับย่อยสัตว์ที่จับได้

2.4 ต่อมที่ผลิตสารเมือก (mucilage-secreting gland) เป็นต่อมที่ทำหน้าที่ผลิตสารเมือก สารเมือกจะถูกขับออกมาอยู่ระหว่างผนังเซลล์และชั้นคิวทิเคิลเมื่อชั้นคิวทิเคิลแตก สารเมือกจะถูกขับออกมาภายนอก เช่นพบที่ฐานใบของ *Rumex* sp.

2.5 ต่อมที่ผลิตเทอร์พีน (terpene-secreting gland) เป็นต่อมที่ทำหน้าที่ผลิตเทอร์พีน มีลักษณะเป็นต่อมที่ประกอบด้วยเซลล์ที่ฐาน มีก้านเรียงตัวแถวเดียวหรือหลายแถว ส่วนปลายอาจมีเซลล์เดียวหรือหลายเซลล์ พบในใบของพืชวงศ์ Lamiaceae (Labiatae)



ภาพที่ 4.6 แสดงต่อมบางชนิด ก. ต่อมเกลือของต้น saltbush (*Atriplex*) ประกอบด้วยก้าน (stalk cell) และเซลล์สะสม (bladder cell) ที่มีแวคิวโอลขนาดใหญ่ ข., ค. ต่อมของพืชกินแมลง (*Urtica dioica*) ที่เซลล์ประกอบด้วยกระเปาะและส่วนที่เป็นกับดัก ง., จ. ต่อมที่ผลิตน้ำหวานบริเวณฐานกลีบดอกในตำแหน่งที่ต่างกัน (จาก Esau, 1977)

2.6 ต่อมที่ทำหน้าที่ผลิตสารเหนียว (collector) ประกอบด้วยเซลล์หลายเซลล์ อาจมีก้านหรือไม่มีก็ได้ มักพบอยู่ใน bud scale เช่นพบในโคนก้านใบของยี่โถ ใบกุหลาบ กาแฟ เป็นต้น ต่อมชนิดนี้จะทำหน้าที่สร้างสารเมือกหรือสารเทอร์พีนสำหรับเคลือบตาอ่อนในขณะพักตัว เมื่อตาเปิดและขยายออกเป็นใบ ต่อมนี้จะแห้งและหมดหน้าที่

2.7 ต่อมที่ผลิตน้ำหวาน (nectar-secreting gland) เป็นต่อมที่ทำหน้าที่ผลิตน้ำหวาน ประกอบด้วยเซลล์เดี่ยวๆ มักพบในส่วนฐานของกลีบดอก (ภาพที่ 4.6 ง.-จ.)

2.8 ต่อมที่เปลี่ยนรูปไป (modified gland) เป็นต่อมที่เปลี่ยนไปทำหน้าที่เฉพาะ เช่น ขนของตำแย (stinging hair) ประกอบด้วยเซลล์เดี่ยวยาว มีฐานลักษณะเป็นถุง ส่วนปลายมีลักษณะคล้ายเข็ม ประกอบด้วย ซิลิกาทางด้านบน ต่ำลงมาเป็นพวกแคลเซียม ปลายสุดมีลักษณะกลม แต่จะหักเป็นแนวเฉียงลงมาเมื่อชนไปสัมผัสสิ่งใดสิ่งหนึ่ง ปลายที่แตกออกนี้จะมีลักษณะคล้ายเข็มฉีดยา จึงแทงเข้าไปในผิวหนังได้ จากนั้นจะปล่อยสารจำพวก histamine และ acetylcholine ซึ่งจะทำให้แสบและคัน

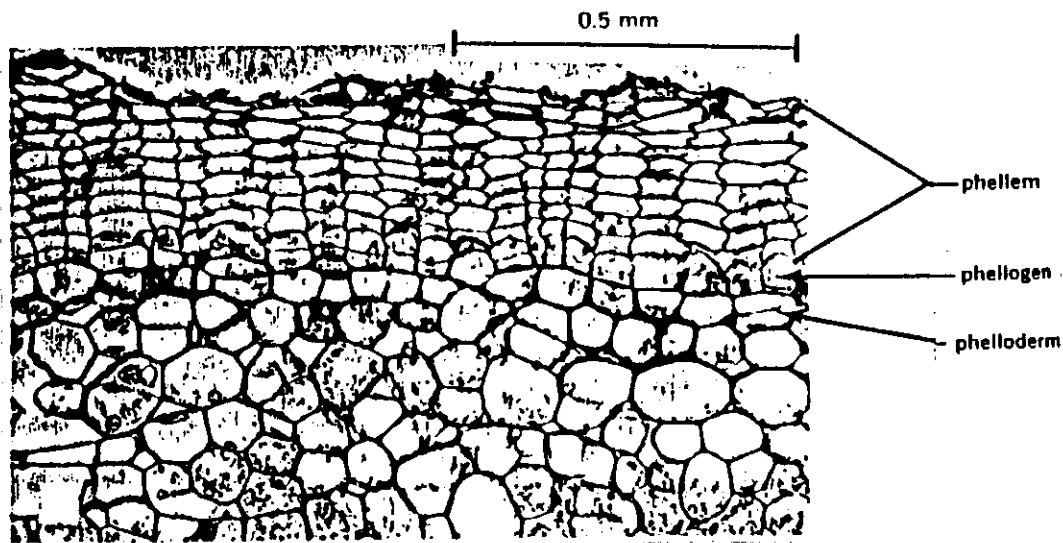
2.9 ขนราก (root hair) จัดเป็น trichome ที่เกิดที่ผิวของ epidermis บริเวณ maturation zone ของปลายราก ขนรากเกิดจากเซลล์ epidermis ยื่นยาวออก มีผนังเซลล์บาง ภายในมีแวคิวโอลขนาดใหญ่ ในพืชบางชนิดจะมีเซลล์ที่ทำหน้าที่สำหรับเจริญเป็นขนราก โดยเฉพาะ เรียก **trichoblast cells** (หรือ piliferous cells)

4.2 Periderm

Periderm เป็นเนื้อเยื่อที่เกิดขึ้นมาแทน epidermis จะพบเมื่อพืชมีการเจริญในระยะทุติยภูมิ(ระยะที่สอง) พบได้ทั้งในลำต้นและรากของพืชใบเลี้ยงคู่และ Gymnosperm และอาจพบ periderm ในโครงสร้างที่มีอายุมากๆ ของพืชใบเลี้ยงคู่ที่ไม่มีเนื้อไม้

พืชใบเลี้ยงเดี่ยวส่วนใหญ่รวมทั้งที่มีท่อลำเลียงชั้นต่ำจะไม่พบ periderm แม้จะไม่มี periderm เมื่อพืชมีอายุมากๆ พืชเหล่านี้จะมีการเปลี่ยนแปลงชั้นของ epidermis โดยมีผนังเซลล์หนาหรือมีการสะสมสาร suberin ซึ่งจะทำให้ส่วนของ epidermis มีความหนาและแข็งแรงมากขึ้น พืชบางชนิดมีการเปลี่ยนแปลงเนื้อเยื่อพื้นที่เป็นพาเรงคิมา (ground parenchyma) ชั้นนอกๆ ให้เป็นเนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่ป้องกันโดยมี suberin เกิดขึ้น หรืออาจเปลี่ยนไปเป็นสเกลอเรนคิมา ในพืชวงศ์ปาล์มจะมีการสร้าง periderm ที่มีลักษณะคล้ายกับพืชใบเลี้ยงคู่ทุกๆ ไป แต่ periderm ที่สร้างขึ้นมักสร้างขึ้นครั้งแรกเพียงครั้งเดียวและจะคงอยู่ตลอดชีวิต ดังนั้นพืชพวกนี้จึงไม่มีการหลุดลอกของเปลือกไม้เหมือนกับพืชใบเลี้ยงคู่ทุกๆ ไป

Periderm เป็นคำรวมๆ ประกอบด้วยส่วนของเนื้อเยื่อ 3 ชั้นคือ **phellem** หรือคอร์ค, **phellogen** (cork cambium) และ **phelloderm** (ภาพที่ 4.7) ส่วนเปลือกไม้ (bark) หมายถึง ส่วนของเนื้อเยื่อที่อยู่ถัดออกมาจากส่วนของแคมเบียมทั้งหมด ซึ่งอาจจะประกอบด้วย primary phloem, secondary phloem, เซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์และ periderm ถ้าแบ่งเปลือกไม้ออกเป็น เปลือกไม้ชั้นนอก (outer bark) และเปลือกไม้ชั้นใน (inner bark) ส่วนของเปลือกไม้ชั้นนอก ได้แก่ periderm และเนื้อเยื่อที่เหลือจะเป็นส่วนของเปลือกไม้ชั้นใน



ภาพที่ 4.7 แสดงส่วนประกอบของ periderm ประกอบด้วยชั้นนอกสุด คือ phellem (cork) phellogen (cork cambium) และ phelloderm (จาก Esau, 1977)

4.2.1 การเกิด periderm

การเกิด periderm เริ่มจากสร้างการมี phellogen ซึ่งเป็นการเจริญย้อนกลับของเนื้อเยื่อหลายชนิด เช่น epidermis, เซลล์ที่อยู่ต่ำกว่า epidermis เช่นคอลเลงคิมา, พาเรงคิมา, primary phloem รวมทั้ง phloem ray ถ้าเซลล์เหล่านี้มีคลอโรพลาสต์, tannin, เม็ดแป้งหรือสารอื่นๆ เมื่อมีการแบ่งตัว สารเหล่านี้จะค่อยๆ เล็กลงและหายไป ในการเจริญย้อนกลับนั้น เซลล์เหล่านี้จะแบ่งตัวในแนวขนานกับผิว (periclinal division) ได้เป็นเซลล์ใหม่ 2 เซลล์ที่เหมือนกัน จากนั้นเซลล์ที่อยู่ด้านในอาจจะแบ่งตัวต่อไป แต่ปกติแล้วมักไม่มีการแบ่งเซลล์แต่จะเปลี่ยนรูป

ไปเป็น phelloderm ในขณะที่เซลล์ที่อยู่ด้านนอกจะแบ่งตัวขนานกับผิวอีกครั้งหนึ่ง ได้เซลล์ใหม่ 2 เซลล์ ใน 2 เซลล์นี้ เซลล์ที่อยู่ด้านนอกจะพัฒนาไปเป็น phellem ส่วนเซลล์ที่อยู่ด้านในจะทำหน้าที่เป็น phellogen (phellogen initial) และเริ่มแบ่งตัวใหม่ (ภาพที่ 3.12) ในพืชบางชนิด เซลล์ที่เกิดจากการแบ่งเซลล์ในแนวขนานกับผิวจะเปลี่ยนรูปไปเป็น phellogen และ phellem ได้เลย ทำให้พืชชนิดนั้นไม่มีเนื้อเยื่อ phelloderm จำนวนชั้นของ phelloderm แตกต่างกันไป ตามชนิดของพืช หรือในพืชชนิดเดียวกันอาจมีจำนวนชั้นต่างกันได้

ในส่วนของราก phellogen มีจุดกำเนิดมาจากเซลล์ในชั้นเพริไซเคิล นอกจากนี้อาจเกิดจากเซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์ เช่นในรากพืชที่ทำหน้าที่เก็บอาหาร

4.2.2 Phellogen

Phellogen เป็น secondary meristem ที่แบ่งตัวด้านนอกได้เป็น phellem และแบ่งตัวด้านในได้เป็น phelloderm

4.2.3 Phellem

Phellem หรือคอร์ค ประกอบด้วยเซลล์รูปหลายเหลี่ยม ถ้าดูจากด้านตัดขวางจะเห็นเป็นรูปสี่เหลี่ยมแบน ค่อนข้างยาว ขนานกับเส้นแกนของลำต้น มีผนังด้านตั้งสั้นกว่าผนังด้านนอน เซลล์เรียงตัวหนาแน่นจนไม่มีช่องว่างระหว่างเซลล์ (ภาพที่ 4.7) และมักจะไม่พบ pit ถ้ามี pit จะอยู่ทางผนังเซลล์ด้านในหรือด้านที่ติดกับ lumen เมื่อมีอายุมากขึ้นจะเป็นเซลล์ที่ไม่มีชีวิต แต่ภายในเซลล์อาจมีสารที่เป็นของเหลวหรือของแข็งอยู่ อาจมีหรือไม่มีสารสีก็ได้

เซลล์คอร์คที่พบส่วนใหญ่มี 2 ลักษณะคือ ชนิดที่มีผนังเซลล์บาง ภายในกลวง มีรูปร่างยาว ได้แก่ชนิดที่ใช้ทำจุกคอร์ค ส่วนอีกชนิดหนึ่งเป็นเซลล์ที่มีผนังหนาและมีสีเข้ม เนื่องจากมีสารพวก resin และ tannin อยู่ด้วย เซลล์ทั้งสองชนิดนี้อาจพบในลำต้นของพืชชนิดเดียวกันหรืออาจพบในพืชแต่ละชนิดก็ได้

ผนังของเซลล์คอร์คเป็นผนังเซลล์ชั้นแรก ประกอบด้วยเซลลูโลส บางครั้งอาจมี lignin หรือ suberin อยู่ด้วย ภายในผนังเซลล์ชั้นแรกจะมี suberin เป็นชั้นหนาบอยู่ภายใน เรียกชั้น **suberin lamella** ทั้งนี้เพราะเกิดจากการสลับกันระหว่างชั้นของ suberin และชั้น wax ภายในชั้น suberin นี้ อาจมีชั้นเซลลูโลสบางๆ ซึ่งบางชนิดอาจมี lignin อีกชั้นหนึ่ง ถ้าเป็นเซลล์ชนิดที่มีผนังบาง จะไม่มีชั้น suberin และบนผนังเซลล์ยังมีรูขนาดเล็กๆ ที่เกิดจาก plasmodesmata และมีสารต่างๆ อุดไว้ ชั้น suberin จะไม่ยอมให้น้ำและก๊าซผ่านได้ และทนต่อการเกิดปฏิกิริยากับกรด หลังจากที่มีชั้นดังกล่าวเกิดขึ้นหลายชั้น โปรโทพลาสต์จะหายไป

และมีสารต่างๆ เกิดขึ้นมาแทน ด้วยเหตุนี้เราจึงเห็นสีของคอร์คเป็นสีน้ำตาลหรือเหลือง

คอร์คที่ใช้ในทางการค้าเป็นจุกคอร์คที่มีผนังเซลล์บางและภายใน lumen มีอากาศอยู่เต็ม ทำให้มีน้ำหนักเบา ไม่ยอมให้น้ำผ่านได้ ทนทานต่อน้ำมัน และเนื่องจาก suberin เป็นกรดไขมันที่ไม่อิ่มตัว จึงอาจทำให้น้ำผ่านได้บ้าง แต่ wax จะไม่ยอมให้น้ำผ่านเลย นอกจากจุกคอร์คจะมีน้ำหนักเบาแล้ว ยังมีคุณสมบัติเป็นฉนวนกันความร้อนได้ และเมื่อเซลล์มีอายุมากจะอัดตัวติดกันแน่นและยืดหยุ่นได้ จากคุณสมบัติดังกล่าว ทำให้เซลล์คอร์คทนทานต่อสภาพแวดล้อมได้ดี แม้แต่ fossil ก็มีเซลล์คอร์คที่ค่อนข้างสมบูรณ์

ในพืชที่มีอายุมากขึ้น periderm จะเกิดลึกลงไปเรื่อยๆ ทำให้มีเนื้อเยื่อที่ตายและสะสมอยู่ทางด้านนอกของรากและลำต้น ส่วนของเนื้อเยื่อที่ตายนี้จะถูก periderm แยกออกจากเนื้อเยื่อส่วนอื่นๆ และไปรวมกับชั้นของ periderm ที่หยุดเจริญเติบโต รวมเรียกว่า **rhytidome** มักพบ rhytidome ในส่วนของเปลือกไม้ที่มีอายุมาก ๆ

4.2.4 Phelloderm

Phelloderm เป็นเซลล์ที่มีชีวิตที่มีผนังเซลล์เป็นเซลลูโลส ไม่มี suberin มักจะเรียงตัวค่อนข้างหลวมและมีรูปร่างเหมือนกับเซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์ ในพืชบางชนิดทำหน้าที่สังเคราะห์แสงและเก็บแป้ง มี pit เหมือนกับเซลล์พาเรงคิมา

4.2.5 Periderm ที่บาดแผล (wound periderm)

Periderm ที่เกิดบริเวณที่มีบาดแผลของพืชจะมีลักษณะคล้ายกับ periderm ธรรมดาทั่วไป ทั้งลักษณะการเกิด การเจริญและส่วนประกอบภายใน การมีบาดแผลจะมีผลต่อเมแทบอลิซึมและการตอบสนองของเซลล์ โดยในสภาพที่เหมาะสมเซลล์จะสามารถสมานแผลได้

Periderm ธรรมดาจะเกิดได้ชั้นผิว epidermis แต่ periderm ที่เกิดบาดแผลจะเกิดภายหลังที่มีแผลเป็น (cicatrice) รอยแผลเป็นนี้ประกอบด้วยเซลล์ที่ตายแล้ว (necrose) อยู่ภายนอกและเซลล์ที่มีชีวิตซึ่งมี suberin และ lignin เกิดอยู่ภายใน รวมกันเรียกว่า **closing layer** จากนั้นจะมี wound phellogen เกิดได้ closing layer นี้ เมื่อมีคอร์คเกิดขึ้น เซลล์ของรอยแผลเป็นที่ตายจะถูกดันออกไปทางด้านนอก ชั้นของคอร์คนี้จะป้องกันการสูญเสียน้ำทางบาดแผลและป้องกันพืชจากการถูกเชื้อราและแบคทีเรียเข้าทำลาย สภาพแวดล้อมมีผลต่อการเกิด wound periderm มาก นอกจากนี้พืชต่างชนิดกันก็มีการตอบสนองต่อการเกิดบาดแผลต่างกัน

ถ้าลอก periderm ออกจนกระทั่งถึงเซลล์มีชีวิตที่อยู่ข้างใต้จะทำให้มีบาดแผลและมีปฏิกิริยาโตตอบเกิดขึ้น โดยเซลล์อยู่ทางด้านนอกจะตายและมีการสร้าง periderm ใหม่ การเกิดปฏิกิริยาเช่นนี้นำมาใช้ประโยชน์ในด้านการผลิตคอร์คเพื่อการค้า โดยเนื้อเยื่อคอร์คชั้นนอกซึ่งมีคุณภาพต่ำจะถูกลอกออกและ phellogen ใหม่ที่เกิดขึ้นจะสร้างคอร์คที่มีคุณภาพดีกว่ามาแทนที่ คอร์คที่ใช้ในการค้ามักผลิตจากชนิดหนึ่ง (*Quercus suber*) พืชชนิดนี้ phellogen ชุดแรกสุดจะเกิดใน epidermis และสามารถอยู่ได้นานไม่มีกำหนด ถ้าต้องการนำคอร์คไปใช้ เมื่อต้นพืชมีอายุประมาณ 20 ปี และมีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 40 ซม. จะต้องลอกเอา periderm ชุดแรกออก จะทำให้เซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์และ phelloderm ที่อยู่ทางด้านนอกจะแห้งและตาย และมีการสร้าง phellogen ใหม่เกิดขึ้น phellogen ชุดใหม่นี้จะสร้างคอร์คที่มีคุณภาพดี

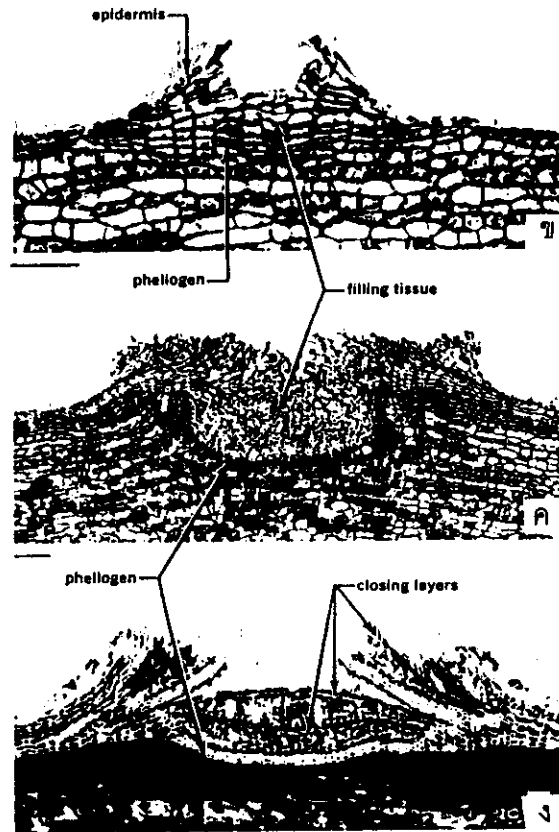
4.2.6 เลนทิเซล (Lenticel)

เลนทิเซลคือส่วนของ periderm บริเวณที่ phellogen มีประสิทธิภาพมากที่สุดและมีเนื้อเยื่อต่างจาก phellem ทั่วไป คือมีช่องว่างระหว่างเซลล์จำนวนมาก โดยที่ phellogen ของเลนทิเซลเองก็มีช่องว่างระหว่างเซลล์ด้วย จากการที่มีช่องเปิดนี้เองจึงเป็นส่วนหนึ่งของ periderm ที่เป็นทางให้ก๊าซผ่านเข้าออกได้ พบได้ทั้งในรากและลำต้น ถ้าดูจากภายนอกจะเป็นเป็นรอยแผลแตกเป็นทางยาวตามขวางหรือตามยาวของลำต้น

เลนทิเซลมักเกิดในตำแหน่งใต้ปากใบหรือกลุ่มของปากใบ อาจเกิดตั้งแต่ลำต้นเริ่มหยุดการเจริญในระยะปฐมภูมิและก่อนการเกิด periderm หรือเกิดในระยะใกล้เคียงกันในช่วงปลายของการเจริญในระยะปฐมภูมิก็ได้ โดยพาเรงคิมาที่อยู่ใต้ substomatal pore จะแบ่งตัวในแนวต่างๆ กัน คลอโรฟิลล์ในเซลล์จะหายไป เกิดเป็นเซลล์ที่มีสีเขียวปนทนมๆ การแบ่งเซลล์ในคอร์เทกซ์นี้จะแบ่งเข้าไปข้างในตลอดเวลา และแนวการแบ่งเซลล์จะค่อยๆ ขนานกับผิวมากขึ้น จะกระทั่งมี phellogen ของเลนทิเซลเกิดขึ้น phellogen นี้จะแบ่งตัวต่อไปอีก เซลล์ที่เกิดจากการแบ่งตัวออกไปทางด้านนอก เรียกว่า **complementary tissue** (filling tissue) ส่วนเนื้อเยื่อที่เกิดด้านในจะเป็น phelloderm

เซลล์ของ complementary tissue จะเรียงตัวทนมๆ มีช่องว่างระหว่างเซลล์มาก (ภาพที่ 4.8) จึงทำให้มีการแลกเปลี่ยนก๊าซได้ง่าย เซลล์ส่วนมากมีผนังบางและไม่มี suberin เมื่อฝนตก น้ำจะซึมเข้าไปในเซลล์ได้ง่าย และจะทำให้เซลล์ขยายตัวออกดันเซลล์ที่อยู่ในชั้นคอร์เทกซ์ จนดัน epidermis ให้แตกออก เกิดเป็นรอยแตกหรือเลนทิเซล เลนทิเซลในพืชใบเลี้ยงคู่มี 3 แบบ ได้แก่

1. พวกที่มี complementary tissue ประกอบด้วยเซลล์ที่มี suberin เซลล์เรียงตัวค่อนข้างแน่น แม้จะมีช่องว่างระหว่างเซลล์ก็ตาม พบในสาส์ แอปเปิล เป็นต้น
2. พวกที่มี complementary tissue ประกอบด้วยเซลล์ที่ไม่มี suberin เซลล์เรียงตัวค่อนข้างหลวม แต่จะมีเซลล์ที่มี suberin เกิดขึ้นในปลายฤดูฝน เช่น พบในก้อ เป็นต้น
3. พวกที่มี complementary tissue เป็นชั้นๆ โดยมีเซลล์ที่ไม่มี suberin เรียงตัวหลวมๆ สลับกับเซลล์ที่มี suberin และเรียงตัวแน่น เซลล์ที่เรียงตัวแน่นนี้จะเกิดเป็น closing layer แต่ละชั้นหรือหลายชั้น และจะรวมกับพวกที่เรียงตัวหลวมๆ หลายชั้นหนาถึกลงไป เซลล์แต่ละกลุ่มนี้จะสร้างขึ้นใหม่ทุกๆ ปี และ closing layer จะแตกออกเมื่อมีเซลล์ใหม่เกิดขึ้น



ภาพที่ 4.8 แสดงเลนทิเซล ก. ลักษณะเลนทิเซลบนเปลือกไม้ ข.-ง. ส่วนประกอบของเลนทิเซล มี complementary tissue ประกอบด้วยเซลล์ขนาดใหญ่ เรียงตัวหลวมๆ (ก. จาก Mauseth, 1995; ข.-ง. จาก Esau, 1977)

~~~~~

