

บทที่ 6

ไซเลม (Xylem)

ลักษณะสำคัญอย่างหนึ่งของพืชที่มีการปรับตัวเพื่อเจริญบนบกคือการมีเนื้อเยื่อลำเลียง (vascular tissue) ซึ่งประกอบด้วยไซเลม (xylem) และโฟลเอ็ม (phloem) เนื้อเยื่อทั้งสองชนิดนี้มักพบอยู่ด้วยกันเสมอ โดยพบต่อเนื่องตลอดความยาวของโครงสร้างตั้งแต่ส่วนของราก ลำต้น ใบหรือส่วนอื่นๆ ของพืช ทั้งไซเลมและโฟลเอ็มจัดเป็น **complex tissue** เพราะประกอบด้วยเซลล์มากกว่าหนึ่งชนิดมาอยู่รวมกันและทำงานร่วมกัน

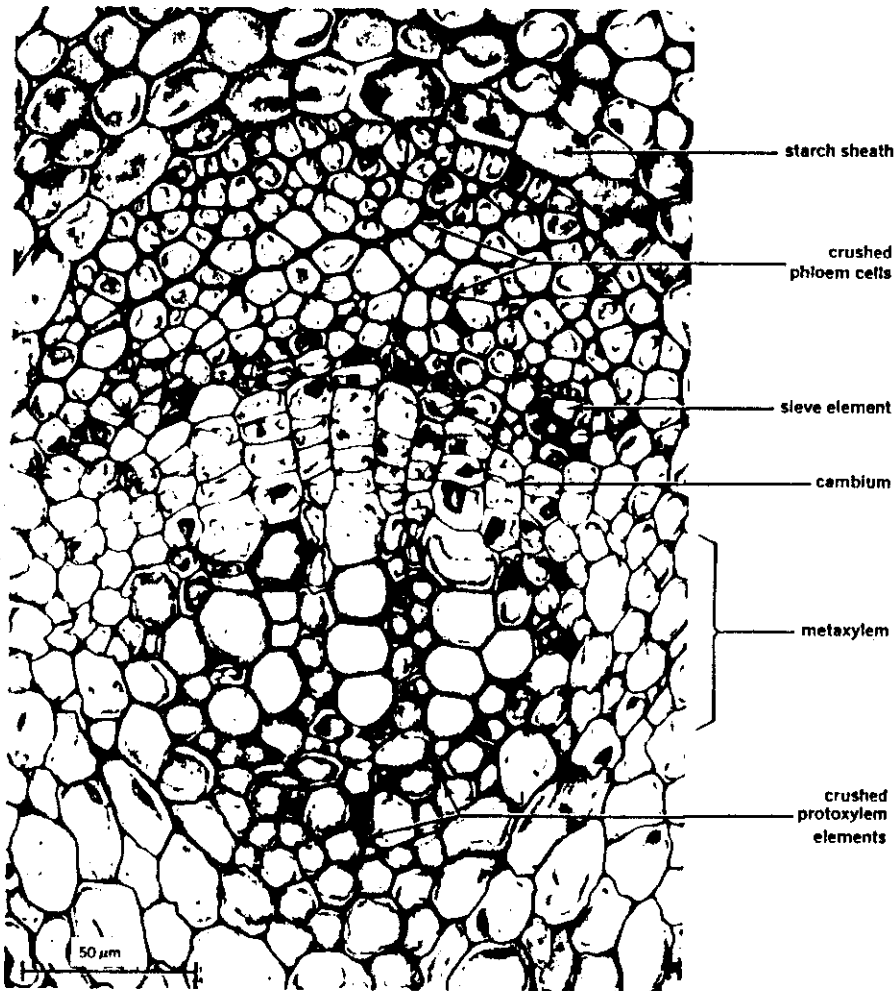
ไซเลมเป็นเซลล์หรือกลุ่มเซลล์ที่ทำหน้าที่ลำเลียงน้ำและแร่ธาตุจากรากไปยังส่วนของใบหรือส่วนที่ทำหน้าที่สังเคราะห์แสง โดยจะลำเลียงในแนวตั้งหรือเป็นการลำเลียงขึ้น เรียกการลำเลียงในลักษณะนี้ว่า **conduction** และอาจเรียกเนื้อเยื่อลำเลียงน้ำว่า **conductive tissue**

6.1 แหล่งกำเนิด

ไซเลมที่เจริญมาจาก procambium จัดเป็น primary xylem ส่วนไซเลมที่เจริญมาจาก vascular cambium และเนื้อเยื่อพื้น (ground tissue) ในส่วนของ medullary rays (pith ray) จัดเป็น secondary xylem หรือเนื้อไม้ (wood) ซึ่งเป็นส่วนที่ทำให้โครงสร้างของพืชขยายขนาดออกในแนวรัศมี นอกจากนี้ยังทำให้โครงสร้างแข็งแรงอีกด้วย ทั้ง primary xylem และ secondary xylem ประกอบด้วยเซลล์เหมือนกันๆ ได้แก่ tracheary elements, พาเรงคิมา (parenchyma) และเซลล์เส้นใย (fiber) แต่ primary xylem จะไม่มี ray cells

Primary xylem ประกอบด้วยส่วนที่เจริญก่อน เรียกว่า **protoxylem** และส่วนที่เจริญตอนหลัง เรียกว่า **metaxylem** (ภาพที่ 6.1) ซึ่งทั้งสองส่วนนี้แยกจากกันได้ยาก โดยปกติแล้ว protoxylem ประกอบด้วยเซลล์ขนาดเล็ก เกิดขึ้นเมื่อพืชกำลังเจริญ เซลล์กำลังเปลี่ยนสภาพ แต่ยังคงมีการขยายตัวทางด้านยาวอยู่ มักจะเจริญเต็มที่ก่อนที่โครงสร้างส่วนนั้นๆ ของพืชจะขยายตัวได้โดยสมบูรณ์ ทำให้บางครั้ง tracheary elements จะยืดยาวออกและอาจถูกทำลายได้ง่าย ส่วน metaxylem ประกอบด้วยเซลล์ขนาดใหญ่ (ภาพที่ 6.1) เกิดขึ้นในระหว่างที่พืชกำลังเจริญเหมือนกัน แต่มักจะเจริญเต็มที่ เมื่อพืชหยุดการเจริญทางด้านยาวแล้ว จึงไม่ได้รับการกระทบกระเทือนจากการยืดตัวของเซลล์ใกล้เคียงเหมือน protoxylem โดยปกติแล้วแม้ว่า

การเจริญในระยะปฐมภูมิ (primary growth) จะสิ้นสุดลง แต่ tracheary elements ของ metaxylem จะยังคงมีชีวิตอยู่ แต่จะหยุดทำหน้าที่เมื่อมี secondary xylem เกิดขึ้น ในพืชที่ไม่มีการเจริญในระยะทุติยภูมิ (secondary growth) metaxylem จะทำหน้าที่ตลอดไป



ภาพที่ 6.1 ภาพกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงจากการตัดตามขวางของลำต้น *Medicago sativa* (alfalfa) แสดง protoxylem และ protophloem ที่เกิดใหม่ ยังไม่ทำหน้าที่ เนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่คือ metaxylem และ metaphloem (จาก Esau, 1977)

Secondary xylem เป็นเนื้อเยื่อที่มีจำนวนชนิดของเซลล์มากและมีความซับซ้อนมากกว่า primary xylem เพราะประกอบด้วย tracheary elements, พาเรงคิมาที่เป็นทั้ง axial parenchyma ทำหน้าที่ช่วยลำเลียงในแนวตั้งและ ray parenchyma (ray cells) ทำหน้าที่ลำเลียงในแนวรัศมี ในขณะที่เซลล์เส้นใยจะเป็น fiber-tracheid และ libriform fibers ทำหน้าที่ให้ความแข็งแรงและอาจเก็บสะสมอาหารได้ด้วย

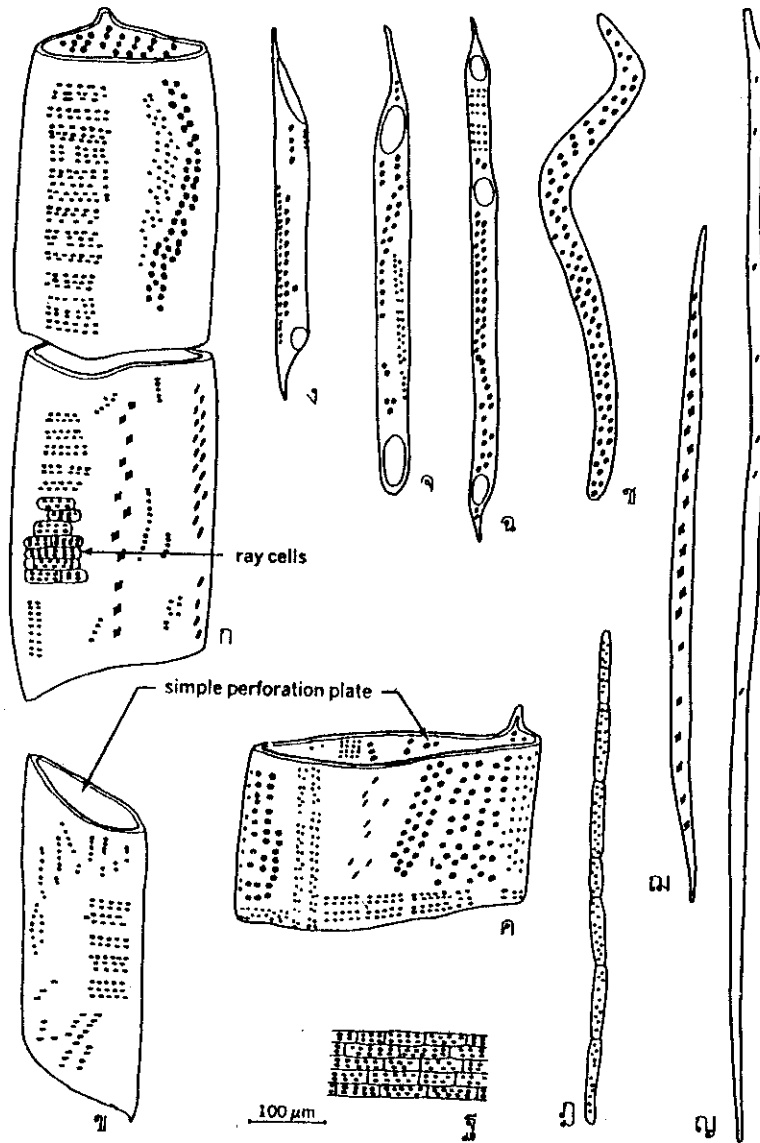
6.2 Tracheary elements

Tracheary elements เป็นเซลล์หลักที่ทำหน้าที่ลำเลียงน้ำและแร่ธาตุ ประกอบด้วย vessel member (vessel element หรือ vessel unit) และเทรคีต (tracheid) เมื่อเจริญเต็มที่จะมีรูปร่างยาว มี secondary wall ที่ประกอบด้วย lignin ไม่มีโพรโทพลาสต์ และมี lumen กว้าง

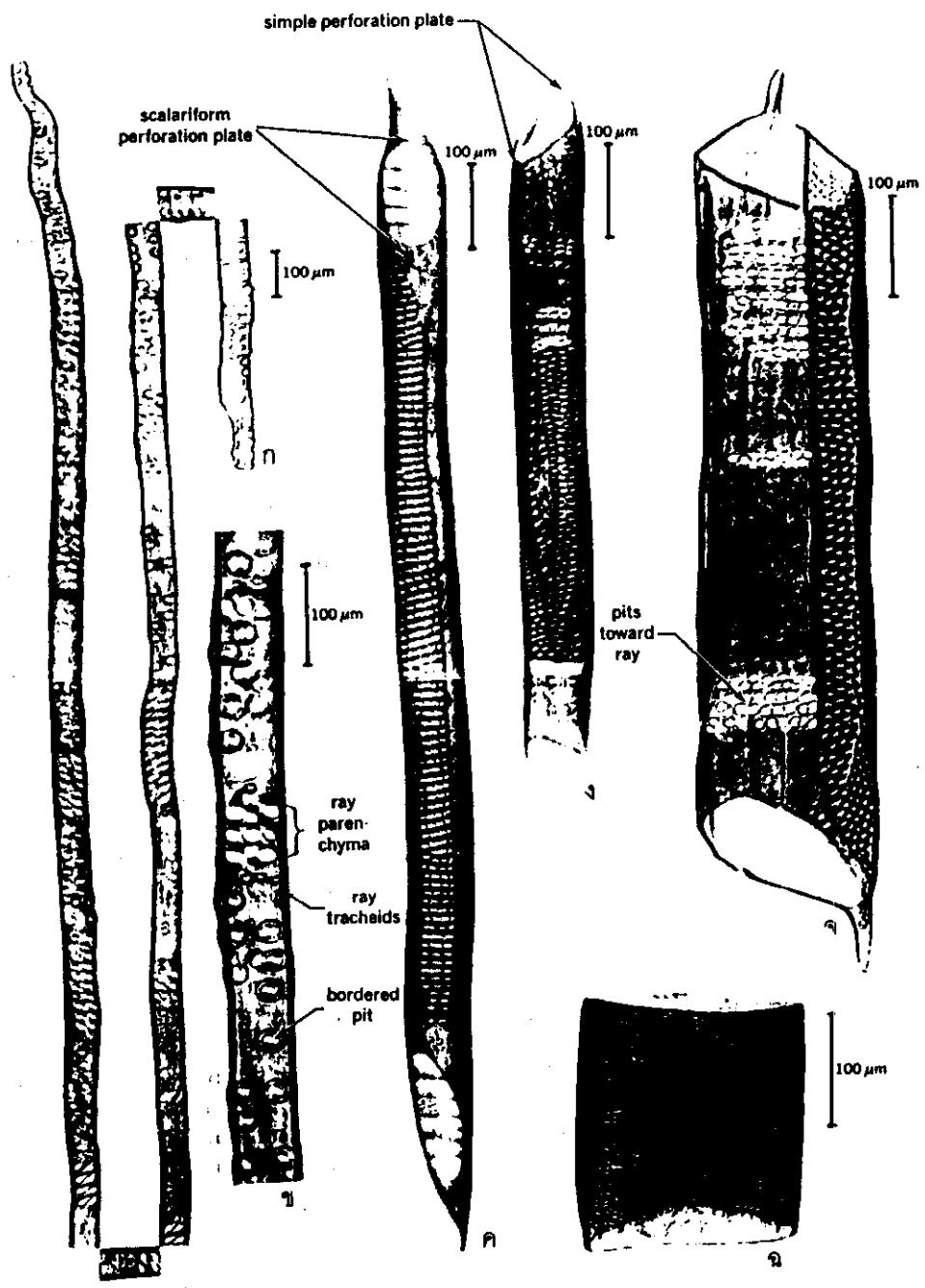
เทรคีตมีรูปร่างกลมหรือเป็นเหลี่ยมยาว ปลายทั้งสองข้างค่อนข้างแหลม ไม่มีรอยปรุหรือ perforation ที่ผนังด้านปลาย (end wall) pits ที่พบมักเป็น bordered pits พบมากในพืชที่มีวิวัฒนาการน้อย เช่น เฟินและ Gymnosperm

Vessel member มีรูปร่างของเซลล์คล้ายกับเทรคีต แต่มีผนังด้านปลายชัดเจนและมีรอยปรุที่ผนังด้านปลายด้วย เรียกบริเวณที่มีรอยปรุว่า perforation plate (ภาพที่ 6.2 ก.-จ., 6.3 ค.-ฉ.) ซึ่งอาจเป็นรอยปรุที่มีรูตรงกลางเพียงรูเดียว (simple perforation plate, ภาพที่ 6.2 ก.-ค., ภาพที่ 6.3 ง. -ฉ.) หรือมีรูตรงกลางหลายรู (compound or multiple perforation plate) ที่อาจเป็นรอยปรุที่มีรูหลายอันเรียงขนานกัน (scalariform perforation plate) มีรูหลายอันเรียงประสานกันคล้ายร่างแห (reticulate perforation plate) หรือมีรูเป็นรูปกลมหลายอัน (foraminate perforation plate) (ภาพที่ 6.3 ค.)

บริเวณรอยปรุที่ผนังด้านปลายเป็นตำแหน่งที่ทำให้แต่ละ vessel member มาต่อกันเป็นท่อยาวหรือเวสเซล (vessel) ซึ่งในพืชแต่ละชนิดจะมีความยาวของท่อแตกต่างกันเช่นในเมเปิ้ล (*Acer*) มีความยาว 60 เซนติเมตร ส่วนใน *Fraxinus* มีความยาวถึง 3 เมตร การมีรอยปรุที่ผนังด้านปลายทำให้น้ำและสารละลายต่างๆ ไหลผ่านได้สะดวก



ภาพที่ 6.2 แสดงเซลล์ชนิดต่างๆ ของ secondary xylem ของก้อ (*Quercus*)
 ก.-ค. เซลล์เวสเซลขนาดใหญ่ ง.-ฉ. เซลล์เวสเซลที่เรียวยาวเล็ก ข. เซลล์ tracheid
 ฅ. fiber-tracheid ญ. libriform fiber ฐ. ray parenchyma ฎ. axial
 parenchyma (จาก Esau, 1977)



ภาพที่ 6.3 แสดงเซลล์ชนิดต่างๆ ของไซเลม ก. tracheid ของสน (*Pinus lambertiana*)
 ข. เซลล์ในภาพ ก. ที่ขยายมากขึ้น ค.-จ. เซลล์เวสเซลของพืชชนิดต่างๆ
 (จาก Esau, 1977)

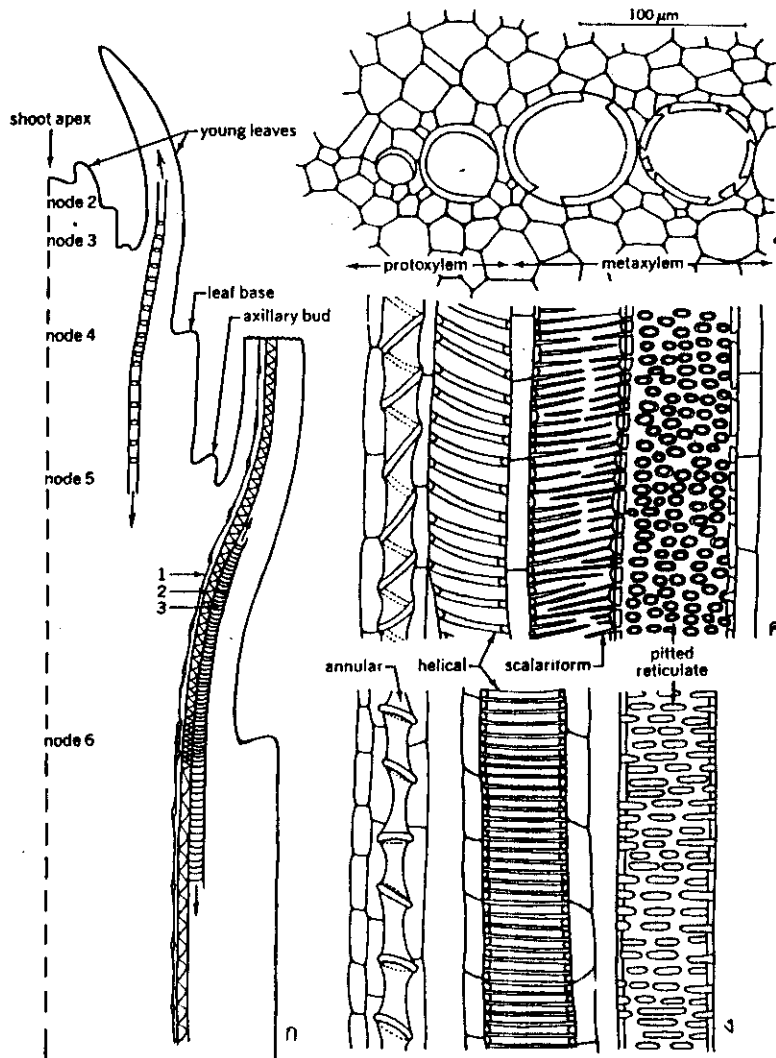
Esau และ Hewitt (Esau, 1977) ได้ศึกษาการเกิดรอยปรุชนิดที่มีรูเปิดรูเดียวในลำต้นอ่อน พบว่า vessel member ที่อายุน้อยจะมีผนังเซลล์ปฐมภูมิเกิดขึ้นตลอดความยาวของผนังเซลล์ด้านปลาย เมื่อเจริญเต็มที่จะมีผนังเซลล์ทุติยภูมิเกิดขึ้น โดยตำแหน่งที่จะเกิดเป็นรอยปรุ นั้นจะไม่มีการสะสมสารต่างๆ ของผนังเซลล์ทุติยภูมิ แต่จะหนาขึ้นเท่าๆ กับส่วนอื่นที่มีผนังเซลล์ทุติยภูมิ ส่วนที่หนาขึ้นนี้เกิดจากการพองของชั้น middle lamella ต่อมาส่วนที่พองนี้จะหายไป แต่จะมีขอบซึ่งเป็นส่วนของผนังเซลล์ทุติยภูมิเหลืออยู่ เมื่อมีรอยปรุเกิดขึ้น ส่วนของโปรโทพลาสต์จะตาย และเกิดเป็นชั้น warty layer ของผนังเซลล์ทุติยภูมิ Pristley quote in เทียมใจ (2542) พบว่าการเกิดรอยปรุบน vessel member ของไม้ยืนต้นเป็นการเกิดอย่างรวดเร็ว โดยขณะที่ผนังเซลล์ยังบางอยู่นั้น ผนังส่วนปลายของเซลล์จะหดลงทันทีและเกิดเป็นรอยปรุขึ้น

Pit pairs ที่พบบนผนังเซลล์ทุติยภูมิของ vessel member และเทรคีตจะมีทั้ง simple และ bordered pit pairs โดยมีจำนวนและลักษณะการเรียงตัวแตกต่างกันไป แม้แต่บนผนังของเซลล์เดียวกันก็อาจแตกต่างกันได้ ขึ้นอยู่กับชนิดของเซลล์ที่อยู่ติดกับ tracheary elements นั้นๆ โดยทั่วไปแล้ว ถ้าผนังด้านที่ติดกับ tracheary elements เหมือนกันจะเป็น bordered pit pairs ถ้า tracheary elements อยู่ติดกับเซลล์เส้นใยอาจจะมีหรือไม่มี pit pairs ก็ได้ ถ้า tracheary elements อยู่ติดกับเซลล์พาเรงคิมาจะเป็น simple pit pairs หรือ half-bordered pit pairs โดยที่ด้านที่ติดกับเซลล์พาเรงคิมาจะเป็น simple pits ในขณะที่ด้านที่ติดกับ tracheary elements จะเป็น bordered pits

6.2.1 ผนังเซลล์ของ tracheary elements

ผนังเซลล์ของ tracheary elements เป็นผนังเซลล์ทุติยภูมิที่แตกต่างกัน ขึ้นกับอายุของ tracheary elements โดยเรียงลักษณะของ thickening ตามอายุ จากน้อยสุดไปหาอายุมากที่สุด ได้เป็น annular thickening, spiral (helical) thickening, scalariform thickening, reticulate thickening และ pitted thickening (ภาพที่ 6.4) ตามลำดับ ใน protoxylem มักจะมี thickening เป็นแบบ annular thickening หรือ spiral thickening ส่วนใน metaxylem จะมี thickening เป็นแบบ spiral, scalariform, reticulate และ pitted thickening อย่างไรก็ตาม ในหนึ่ง tracheary elements อาจมี thickening มากกว่าหนึ่งแบบก็ได้ เช่นอาจพบ annular กับ spiral thickening บนเซลล์เดียวกันได้ บางครั้งอาจแยก scalariform กับ reticulate thickening ออกจากกันได้ยาก จึงเรียกรวมๆ ว่า **scalariform reticulate thickening** ลักษณะของ thickening นอกจากจะบอกถึงอายุของเซลล์แล้ว ยังบอกถึงความแข็งแรงของผนังเซลล์หรือ

ความแข็งแรงของเนื้อไม้ เพราะการมีผนังเซลล์ทุติยภูมิแบบ pitted thickening เป็นการสร้างผนังเซลล์ทุติยภูมิเกือบเต็มเซลล์ ทำให้เซลล์แข็งแรง ทนทานต่อการแฟบในภาวะที่ไม่มีน้ำภายใน lumen ได้ดี



ภาพที่ 6.4 แสดงระยะการพัฒนาของ primary xylem และ thickening แบบต่างๆ ก. ระยะการพัฒนาของเซลล์ที่ปลายยอด ข.-ง. Primary xylem ของต้นละหุ่ง (*Ricinus*) (ข. จากการตัดตามขวาง, ค.-ง.จากการตัดตามยาว) (จาก Esau, 1977)

6.3 เซลล์เส้นใย (Fibers)

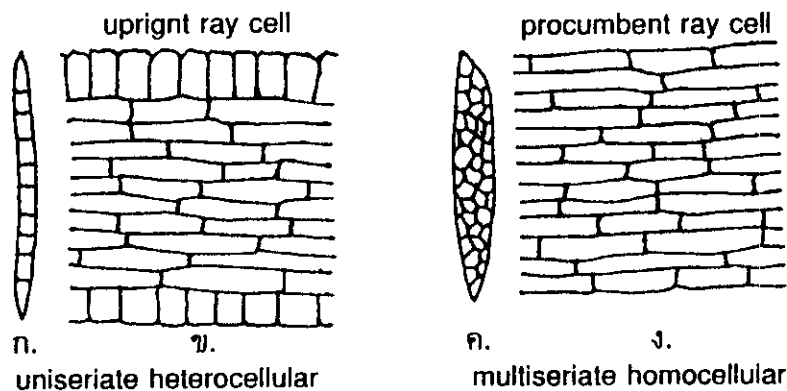
เซลล์เส้นใยที่พบในกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงจัดเป็น xylary fibers เป็นเซลล์ที่มีลักษณะคล้ายเซลล์เส้นใยที่เป็นเนื้อเยื่อพื้น เช่นมีผนังเซลล์ทุติยภูมิที่ประกอบด้วยสาร lignin เหมือนกันแต่ xylary fibers มีเซลล์สั้นกว่า ปลายไม่แหลมมากและมีผนังหนากว่ามาก ในทางวิวัฒนาการเชื่อว่า xylary fibers เปลี่ยนแปลงมาจากเทรคีตเพื่อทำหน้าที่ให้ความแข็งแรงแก่ tracheary elements แบ่งชนิดของเซลล์เส้นใยออกเป็นสองชนิดคือ **fiber-tracheid** และ **libriform fibers** (ภาพที่ 6.2 ฉ., ฉ.) โดย fiber-tracheid มี pits เป็นแบบ bordered pits ที่มี pit cavity ค่อนข้างเล็กเมื่อเทียบกับเทรคีตหรือเวสเซลของพีชชนิดเดียวกัน ส่วน libriform fibers มี pits เป็นแบบ simple pits นอกจากนี้ในพีชชนิดเดียวกันผนังเซลล์ของ libriform fibers จะมีความหนามากกว่า fiber tracheid อย่างชัดเจน อย่างไรก็ตาม เป็นการยากที่จะแยก fiber-tracheid, libriform fibers และเทรคีตออกจากกันได้ชัดเจน อาจเรียกเซลล์ทั้งสามชนิดนี้รวมๆ กันว่า **imperforate tracheary elements** เซลล์เส้นใยทั้งสองชนิดนี้อาจเป็น septate fibers ได้ โดยมากมักจะมีโพรโทพลาสต์และทำหน้าที่เก็บแป้ง น้ำมัน เรซินหรือ ผลึก เป็นต้น

6.4 พาเรงคิมา (Parenchyma)

พาเรงคิมาหรือ xylem parenchyma ใน secondary xylem มี 2 ชนิดคือ **axial parenchyma** และ **ray parenchyma** axial parenchyma มีรูปร่างยาวเพราะเกิดจากการแบ่งตัวตามยาวของ fusiform initial ในกรณีที่ fusiform initial แบ่งตัวตามขวางหรือแบ่งเฉียง จะเกิดเป็น parenchyma strand (ภาพที่ 6.2 ก.) ส่วน ray parenchyma มีรูปร่างได้สองแบบ คือเซลล์ในแนวนอน (procumbent ray) และเซลล์ในแนวตั้ง (upright ray) การเรียงตัวของเซลล์ทั้งสองชนิดอาจอยู่ใน ray เดียวกัน เรียก **heterocellular ray** (ภาพที่ 6.5 ก., ข.) แต่ถ้าเป็นประกอบด้วยเซลล์ชนิดเดียวกันล้วน เรียก **homocellular ray** (ภาพที่ 6.5 ค., ง.) ซึ่งอาจเรียงเป็นแถวเดียว (uniseriate) หรือหลายแถว (multiseriate) ก็ได้ หน้าที่ของ ray parenchyma คือทำหน้าที่ลำเลียงน้ำในแนวรัศมี

ทั้ง axial parenchyma และ ray parenchyma อาจมีลักษณะของเซลล์และส่วนประกอบภายในเหมือนกันหรือต่างกันได้ ทำหน้าที่เก็บแป้ง น้ำมัน tannin ผลึกและสารอื่นๆ ชนิดและการเรียงตัวของผลึกใช้ช่วยในการจำแนกชนิดของเนื้อไม้ได้ ผนังเซลล์ของพาเรงคิมาอาจมีหรือไม่มีผนังเซลล์ทุติยภูมิก็ได้ ถ้ามีมักเป็นผนังที่มี lignin pit pairs ที่เกิดขึ้นระหว่างเซลล์

พาเรงคิมาและ tracheary elements อาจเป็น simple pit, bordered หรือ half-bordered pit pairs แต่ถ้าเป็นเซลล์พาเรงคิมาที่อยู่ติดกันเองจะมีเฉพาะ simple pit pairs เท่านั้น



ภาพที่ 6.5 แสดงชนิดของ rays ก.-ข. จาก *Fagus grandifolia*
ค.-ง. จาก *Acer sacharum* ก.-ค. ตัดแบบ tangential sections
ข.-ง. ตัดแบบ radial sections (จาก Esau, 1977)

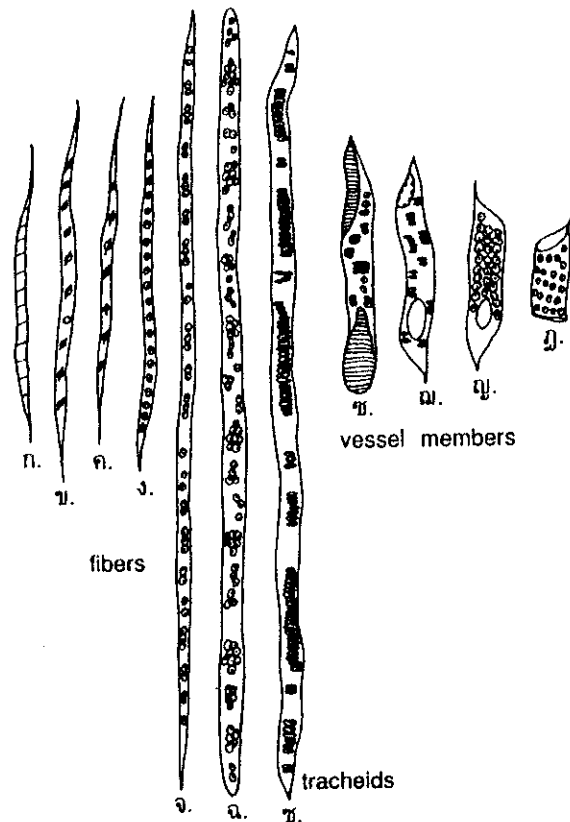
6.5 วิวัฒนาการของ tracheary elements และเซลล์เส้นใย

จากการศึกษาเกี่ยวกับวิวัฒนาการของไซเลม พบว่าเทรคิตเกิดขึ้นก่อนเวลเซลเพราะมีการพบเทรคิตในฟอสซิลของเฟินที่มีเมล็ด (Pteridosperm) พบในพืชมีท่อลำเลียงชั้นต่ำ รวมทั้งพบใน Gymnosperm ส่วนเวลเซลเจริญและเปลี่ยนแปลงมาจากเทรคิต เพราะพบเวลเซลใน Gymnosperm ที่มีวิวัฒนาการสูง เช่นพบใน Gnetales พบในพืชใบเลี้ยงคู่ (ยกเว้นพวกที่มีวิวัฒนาการต่ำ) ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ในเฟินบางชนิด Selaginella และ Equisetum

ในด้านวิวัฒนาการพบว่า ในพืชใบเลี้ยงคู่ เวลเซลจะเริ่มเกิดและเปลี่ยนแปลงไป เริ่มจาก secondary xylem ก่อนแล้วจึงเป็นพวก metaxylem และ protoxylem ตามลำดับ เหมือนกับใน primary xylem ของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่เริ่มเปลี่ยนแปลงไปจาก metaxylem ก่อนแล้วจึงไปถึง protoxylem นอกจากนี้ยังพบว่าเวลเซลมีในรากก่อนแล้วจึงค่อยพบสูงๆ ขึ้นไป ในขณะที่ดอกและต้นกล้าเป็นส่วนที่มีวิวัฒนาการช้ากว่าส่วนอื่นๆ

วิวัฒนาการของเวลเซลอาจเป็นไปได้ในต้นสกุญเสียวก็ได้ เช่นในพืชน้ำ พืชที่เป็นปรสิตและพืชอาบน้ำบางชนิด พืชเหล่านี้จะไม่พบเวลเซลแม้ว่าจะเป็นพืชที่มีวิวัฒนาการสูงก็ตาม ส่วนพืชที่มีวิวัฒนาการสูงมากๆ เช่นพืชในวงศ์ Cactaceae และ Asteraceae ขนาดของ tracheary elements จะกว้างขึ้นและไม่มียอดปรุ มี pits เหมือน vessel member อื่นๆ เรียก tracheary elements ลักษณะนี้ว่า vascular tracheid

ส่วนการเกิดรอยปรุบนเวลเซลนั้นเปลี่ยนแปลงจาก scalariform pitted tracheid ซึ่งมี bordered pits จำนวนมากไปเป็น scalariform perforation plate และเป็น simple perforation ตามลำดับ ในขณะที่รูปร่างของเวลเซลจะค่อยๆ เปลี่ยนจากรูปร่างเรียวยาวมีปลายแหลมมาเป็นรูปร่างสั้นและกว้างขึ้นๆ จนกระทั่งเกือบมีผนังด้านปลาย ส่วน pits บนผนังของเวลเซลจะเปลี่ยนจาก scalariform bordered pit pairs ไปเป็น opposite และ alternate pit pairs ตามลำดับ และชนิดของ pit pairs ก็เปลี่ยนจาก bordered มาเป็น half-bordered และ simple pit pairs ตามลำดับ (ภาพที่ 6.6 ข.-ง.)



ภาพที่ 6.6 แสดงวิวัฒนาการของ tracheary elements และ fiber ก., ข. Tracheid รูปร่างยาวจากไม้ที่มีวิวัฒนาการต่ำ จ., ฉ. Bordered pits รูปกลม ช. Border pits รูปยาว เรียงตัวแบบ scalariform ก.-ง. วิวัฒนาการของ fiber ที่เซลล์มีความยาวลดลง pit border มีขนาดลดลงและขนาดและรูปร่างของ pit apertures เปลี่ยนแปลง ช.-ง. วิวัฒนาการของ vessel members ที่ความยาวของเซลล์ลดลง ความลาดเอียงบริเวณปลายเซลล์ลดลง และเปลี่ยนจาก scalariform เป็น simple perforation plates รวมทั้งการเรียงตัวของ pits จากแบบตรงข้ามเป็นแบบสลับ (จาก เทียมใจ, 2541)

เทรคีดก็มีการเปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกัน แต่เปลี่ยนแปลงน้อยกว่าเวลเซลโดยรูปร่างจะไม่สั้นลงมากเหมือนกับเวลเซลและไม่ขยายกว้างขึ้น แต่มีการเปลี่ยนแปลงของ pits ในแบบเดียวกัน (ภาพที่ 6.6 จ.-ข.)

Fiber มีการเปลี่ยนแปลงโดยผนังเซลล์จะหนาขึ้น pits จะเปลี่ยนจากรูปร่างยาวริมา เป็นรูปกลมและ bordered pits จะน้อยลงและหายไปในที่สุด คือเปลี่ยนจากเทรคีดไปเป็น fiber-tracheid และ libriform fiber ตามลำดับ (ภาพที่ 6.6 ก.-ง.) ยิ่งไซเลมมีการเปลี่ยนแปลงมาก เซลล์เส้นใยก็จะยิ่งสั้นลง โดยพบว่าเทรคีดมักจะสั้นกว่าเซลล์เส้นใยและ libriform fiber ยาวที่สุด ทั้งนี้เพราะในระหว่างการเจริญ fiber จะมีการเจริญแบบ intrusive ได้มากกว่า

6.6 วงเจริญเติบโต (growth ring)

จากความแตกต่างของปริมาณน้ำในแต่ละฤดูทำให้การแบ่งตัวหรือการเจริญของแคมเบียมมีความแตกต่างกัน มีผลให้เนื้อไม้มีลักษณะต่างกันด้วย เมื่อดูเนื้อไม้จากการตัดตามขวางจะเห็นเนื้อไม้แบ่งเป็นชั้นๆ เรียกว่า วงเจริญเติบโต (growth ring) ถ้าวงเจริญเติบโตนี้เกิดสม่ำเสมอในแต่ละปี เรียกว่าวงปี (annual ring) ปกติแล้วในหนึ่งปีจะมีสองวง แต่อาจมีหลายวงได้ เรียกว่า **multiple annual ring** ในบางปีอาจมีปัจจัยภายนอก เช่นโรค แมลงหรือปัจจัยอื่นๆ ที่มีผลต่อการเจริญของแคมเบียม เมื่อสภาพต่างๆ เข้าสู่ภาวะปกติแล้วจะมีวงเจริญเติบโตอันที่สองเกิดขึ้นได้ ชั้นที่เกิดขึ้นนี้เรียกว่า **วงปีเทียม (false annual ring)** ในกรณีที่แคมเบียมส่วนหนึ่งไม่แบ่งตัวทำให้มีวงปีเกิดไม่เต็มวง ส่วนที่ไม่เต็มวงจะเกิดเป็นวงซ้อนกับวงเก่า เรียกว่าวงชะงัก (discontinuous ring)

วงเจริญเติบโตจะเห็นได้ชัดเจนในเนื้อไม้ของพืชในเขตหนาวเพราะมีความแตกต่างของฤดูกาลชัดเจนกว่าในเขตร้อน ในฤดูที่มีน้ำมากเช่นฤดูฝนหรือฤดูใบไม้ผลิ แคมเบียมมีการสร้างเนื้อไม้ได้มาก เซลล์ที่ได้มีขนาดใหญ่ ผนังเซลล์บาง เซลล์เรียงตัวหลวม มองเห็นได้ง่าย เรียกเนื้อไม้ลักษณะนี้ว่า **early wood** หรือ spring wood ส่วนในฤดูที่มีน้ำน้อยลักษณะของเนื้อไม้จะตรงกันข้าม คือเซลล์ขนาดเล็ก ผนังหนา เซลล์เรียงตัวหนาแน่น เรียกเนื้อไม้ในช่วงนี้ว่า **late wood** หรือ summer wood (ภาพที่ 6.7, 6.8 ก., ข.)

เนื้อไม้ที่เกิดก่อนและมีอายุมาก (อยู่ใกล้จุดศูนย์กลาง) จะหยุดทำหน้าที่ลำเลียงน้ำ เมื่อมีอายุมากจะสูญเสียน้ำ มีอาหารและสารอินทรีย์ต่างๆ เช่นน้ำมัน resin, tannin, gum หรือสารสีอื่นๆ มาสะสม สารเหล่านี้จะสะสมในส่วนของผนังเซลล์หรือส่วนของ lumen ทำให้เนื้อไม้ส่วนนี้มีสีเข้มและมีความแข็งแกร่งมาก ทนทานแมลงต่างๆ ได้ดี เหมาะสำหรับนำมาใช้ประโยชน์

เรียกเนื้อไม้ส่วนนี้ว่าแก่นไม้ (heart wood) ส่วนเนื้อไม้ที่เกิดตอนหลัง มีอายุน้อย มีสีจางกว่า เนื่องจากมีสารมาสะสมน้อย เซลล์ยังทำหน้าที่ในการลำเลียงน้ำและแร่ธาตุได้ เรียกเนื้อไม้ส่วนนี้ว่า กะพี้ไม้ (sap wood) ปัจจัยที่มีผลต่อการสร้างแก่นไม้ได้แก่ชนิดของพืช เชื้อโรคและสภาพแวดล้อม เป็นต้น

6.7 ลักษณะของเนื้อไม้

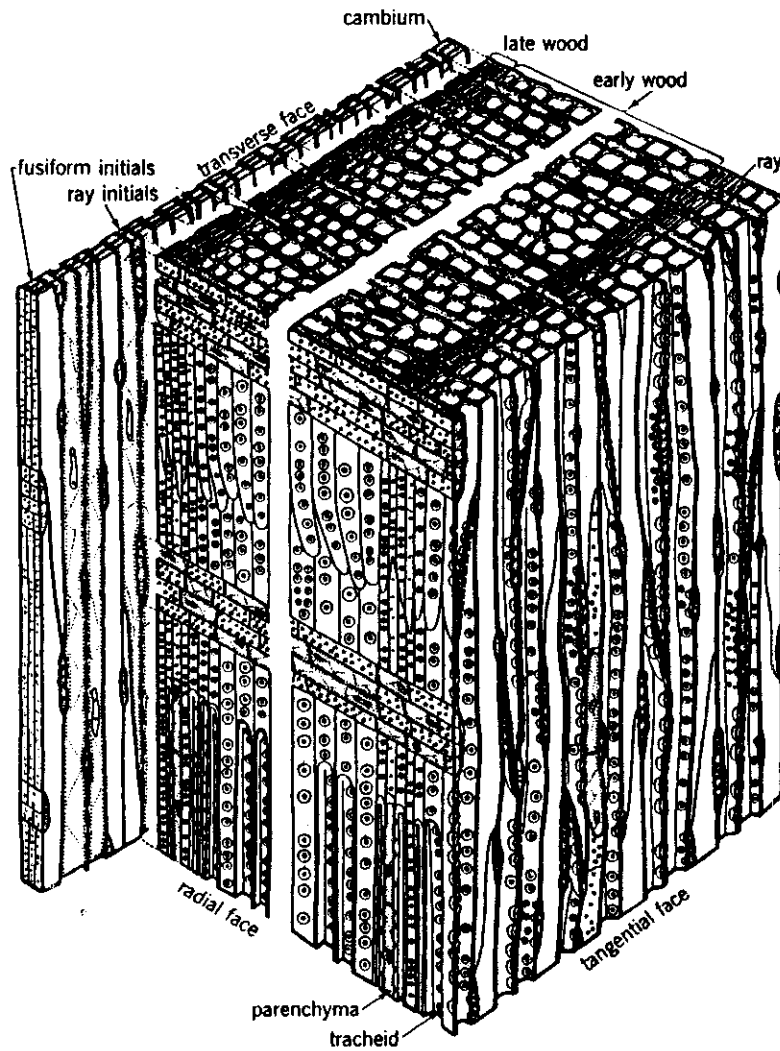
โดยทั่วไปแบ่งเนื้อไม้เป็น 2 กลุ่ม คือไม้เนื้ออ่อน (soft wood) และ ไม้เนื้อแข็ง (hard wood) ในทางกายวิภาคของพืช ไม้เนื้ออ่อน หมายถึงเนื้อไม้ของพืชพวก Gymnosperm ซึ่งได้แก่ไม้สนกุเขา ส่วนไม้เนื้อแข็งเป็นเนื้อไม้ของพืชใบเลี้ยงคู่ เช่นไม้เต็ง ไม้รัง ไม้แดง ไม้สัก ไม้มะค่าโมง เป็นต้น

6.7.1 ไม้เนื้ออ่อน

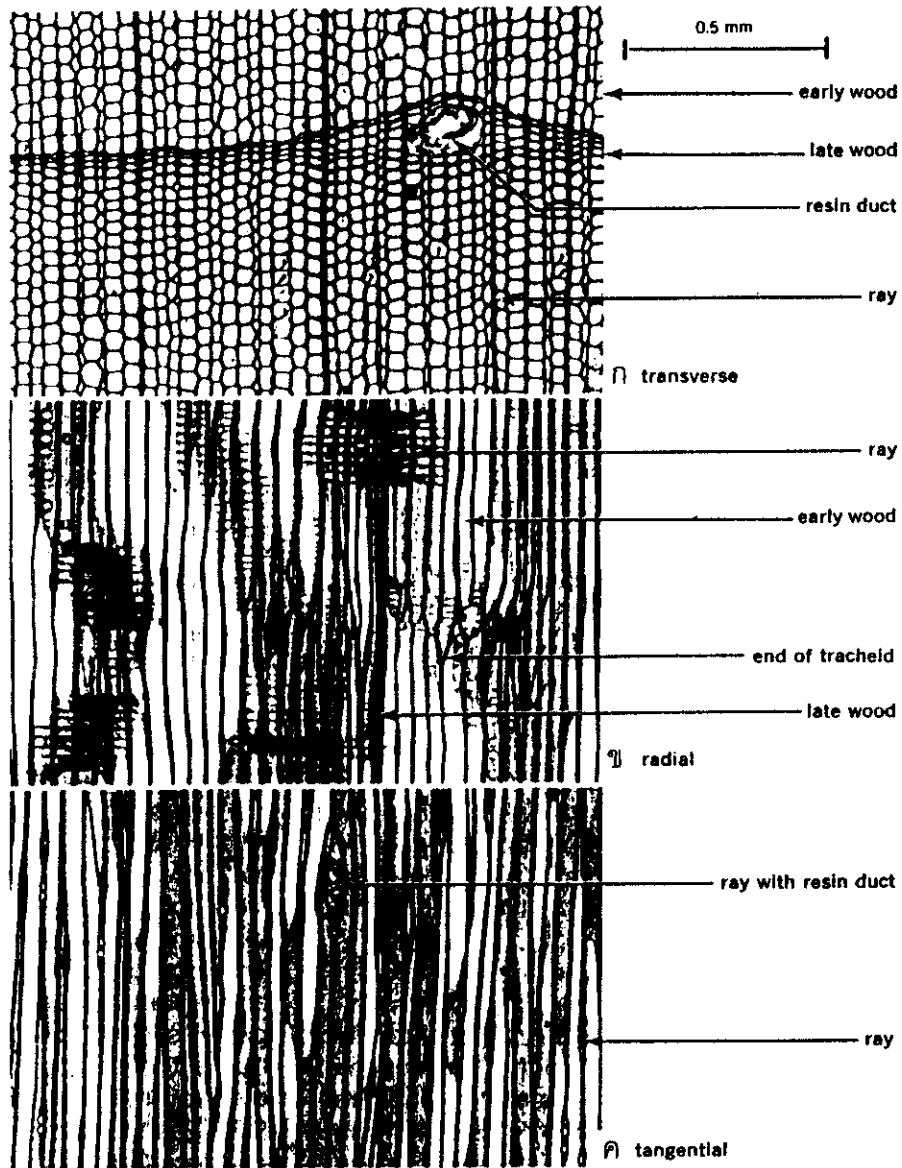
ไม้เนื้ออ่อนมีลักษณะเป็น homogenous wood (ภาพที่ 6.7, 6.8) เพราะประกอบด้วย เซลล์เพียงชนิดเดียว ซึ่งได้แก่ทเรทิด ที่ยาวและตรง มีพาเคจมีจำนวนน้อย อาจมี fiber-tracheid ในปลายฤดู แต่ไม่มี libriform fiber ในต้นฤดู เซลล์ทเรทิดจะมี bordered pits รูปกลมและมี aperture รูปกลมเหมือนกัน ส่วนในปลายฤดู เซลล์ทเรทิดหรือ fiber-tracheid จะมี bordered pits เล็กกว่าและมี aperture รูปรี ทั้งนี้เพราะไม้ปลายฤดูมีผนังหนามากขึ้น pit pairs ของทเรทิดมักมี torus เสมอ และมักพบในผนังด้านรัศมี ส่วนผนังด้านสัมผัสมักมี pits เพียงแถวเดียว ส่วนของไม้ในต้นฤดูอาจมี pits เรียงกัน 2 แถวหรือมากกว่า

Axial parenchyma ในพืชบางสกุล เช่น Pinus มักจะพบอยู่กับ resin duct (ภาพที่ 6.8 ก.) โดยที่เซลล์พาเรงคิมาแยกจากกันแบบ schizogenous ซึ่งหลังจากการแบ่งตัวจะมีเซลล์อยู่ชั้นใน เรียก epithelium และทำหน้าที่ผลิต resin ซึ่งเป็นพวกน้ำยางที่ไม่ละลายน้ำ เซลล์ epithelium มีผนังบางและทำงานได้หลายปี ทำให้ผลิต resin ได้มาก บางครั้ง epithelium อาจขยายใหญ่ขึ้นจนปิด resin duct

Ray (หรือ ray parenchyma) ประกอบด้วยเซลล์พาเรงคิมาเพียงอย่างเดียวหรืออาจมี ทเรทิด ด้วยก็ได้ ถ้าเป็นทเรทิดจะมี bordered pits และไม่มีโพรโทพลาสต์ โดยทั่วไปมักพบเป็นแถวเดียว แต่อาจมีความสูงหลายเซลล์ได้ ถ้ามี resin duct เกิดขึ้นใน ray จะทำให้ ray นั้นกว้างมากกว่าหนึ่งเซลล์ ยกเว้นตรงปลายทั้งสองข้าง ray cell จะมี pits เหมือนกัน ถ้า ray parenchyma อยู่ติดกับทเรทิด pit pairs ที่เกิดขึ้นมักเป็น half-bordered pit pairs โดยที่ bordered pits จะอยู่ด้านทเรทิด



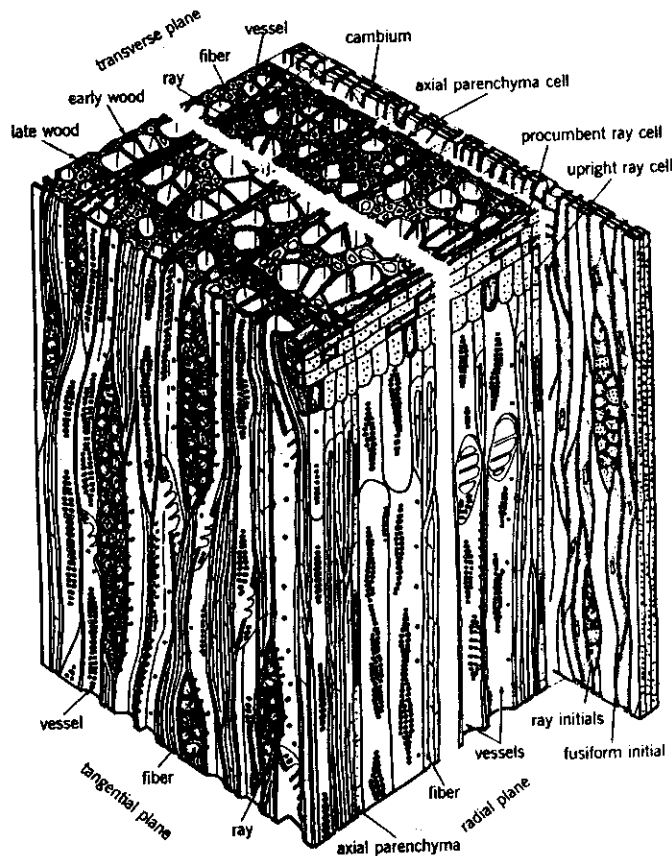
ภาพที่ 6.7 โดอะแกรมแสดง vascular cambium และเนื้อไม้ของพืชพวกสน white cedar (*Thuja occidentalis*) ด้าน axial ประกอบด้วยเทรคีดและเซลล์พาร์เอนคิมา ด้าน radial ประกอบด้วยเซลล์พาร์เอนคิมา (จาก Esau, 1977)



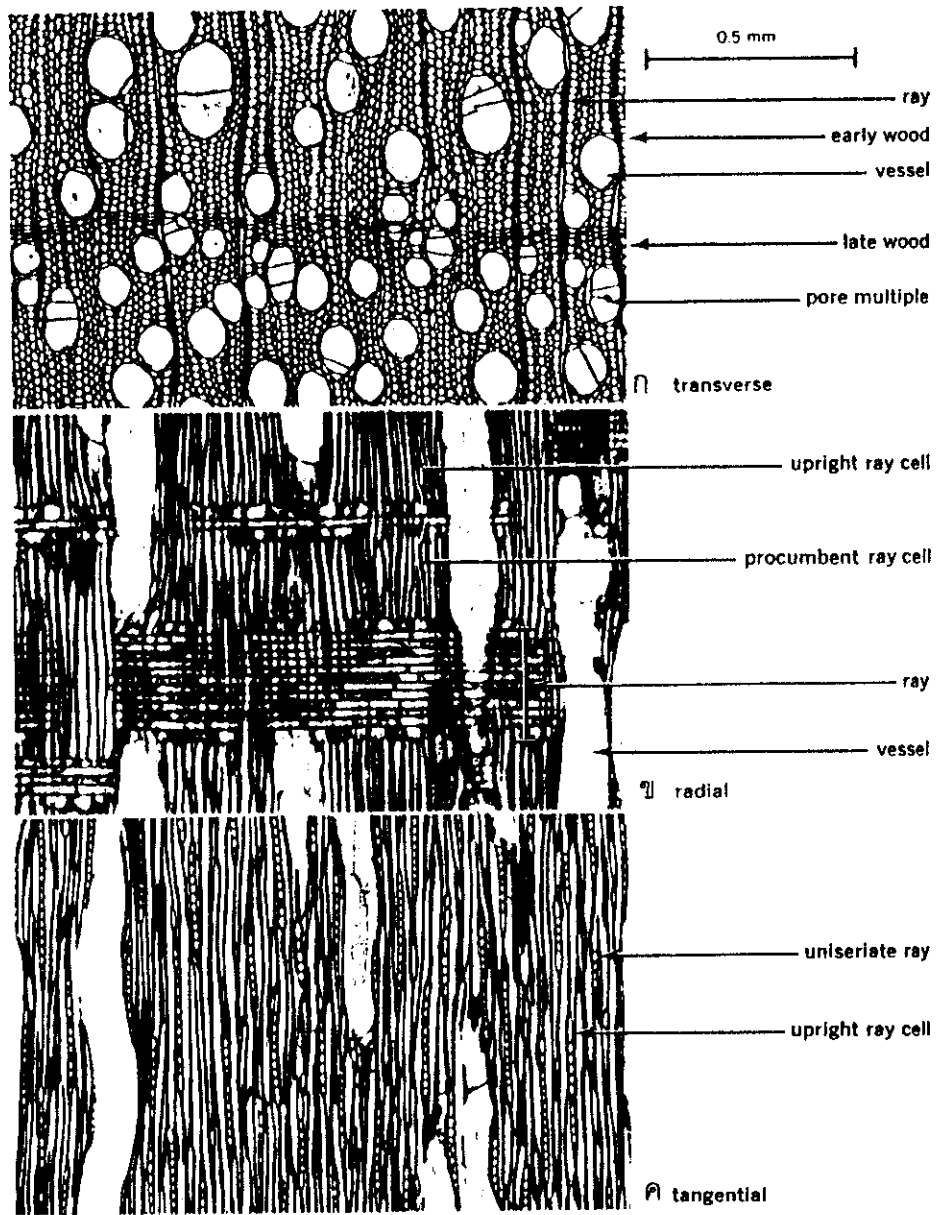
ภาพที่ 6.8 แสดงเนื้อไม้สนเขา (*Pinus strobus*) จากการตัดในแนวต่างๆ
 ก. ตัดตามขวาง ข. ตัดตามแนวรัศมี และ ค. ตัดตามแนวสัมผัส
 (จาก Esau, 1977)

6.7.2 ไม้เนื้อแข็ง

ไม้เนื้อแข็งหรือเนื้อไม้ของพืชใบเลี้ยงคู่มีความยุ่งยากกว่าไม้เนื้ออ่อน เพราะประกอบด้วยเซลล์ที่ประกอบเป็นเนื้อไม้มีความแตกต่างกันมากในเรื่องของ ชนิด ขนาด รูปร่าง และการจัดเรียงตัวของเซลล์ อาจมีทั้งเวลเซล, เทรคีด, fiber-tracheid, libriform fiber, พาเรงคิมาและ ray ขนาดต่าง ๆ กัน (ภาพที่ 6.9, 6.10) ในพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีวิวัฒนาการน้อยจะไม่มีเวลเซล ทำให้มีลักษณะของเนื้อไม้เหมือนกับพืชพวก Gymnosperm



ภาพที่ 6.9 ไดอะแกรมแสดง vascular cambium และเนื้อไม้ของพืชใบเลี้ยงคู่, tulip tree (*Liriodendron tulipifera*) ด้าน axial ประกอบด้วย vessel member ที่มี scalariform perforation plates, fiber-tracheids และแถบของ axial xylem parenchyma (จาก Esau, 1977)



ภาพที่ 6.10 แสดงเนื้อไม้ของพืชใบเลี้ยงคู่, ต้นหลิว (*Salix nigra*) จากการตัดในแนวต่างๆ ก. ตัดตามขวาง ข. ตัดตามแนวรัศมี และ ค. ตัดตามแนวสัมผัส (จาก Esau, 1977)

การกระจายของเวลเซล

ไม้เนื้อแข็งจะมีเวลเซลกระจายอยู่ทั่วไป ถ้าดูจากการตัดตามขวาง จะเห็นเซลล์เป็นวงกลม ในทางเนื้อไม้ อาจเรียกวงกลมๆ ของเวลเซลว่า **pore** แบ่งชนิดของเนื้อไม้ตามลักษณะของ pore ได้เป็น 2 พวกได้แก่

1. **Diffuse-porous wood** เป็นเนื้อไม้ที่ pore มีขนาดใกล้เคียงกัน กระจายอยู่ทั่วไป เช่นเนื้อไม้ของ นนทรี มะค่าแต้ กันเกรา เป็นต้น

2. **Ring-porous wood** เป็นเนื้อไม้ที่มี pore ขนาดใหญ่ในต้นฤดู และค่อยๆ ลดขนาดลงในปลายฤดู เชื่อว่าเป็นแบบที่มีวิวัฒนาการสูงกว่าแบบแรก พบในไม้เนื้อชนิดกึ่งวง เช่น เนื้อไม้ของสัก ตะแบกใหญ่ ประดู่ อินทนิลน้ำ เป็นต้น

นอกจากนี้ อาจมีเนื้อไม้ที่มีลักษณะของ pore กำกึ่งระหว่าง pore ที่กล่าวมาแล้ว เช่น อาจเป็น **ring-porous wood** หรือ **semi-ring porous wood** ก็ได้ ทั้งนี้ แม้ในพืชชนิดเดียวกัน อาจมีชนิดของ pore ต่างกันได้ ขึ้นอยู่กับอายุของเนื้อไม้และลักษณะของสภาพแวดล้อม เป็นต้น

การกระจายของ axial parenchyma

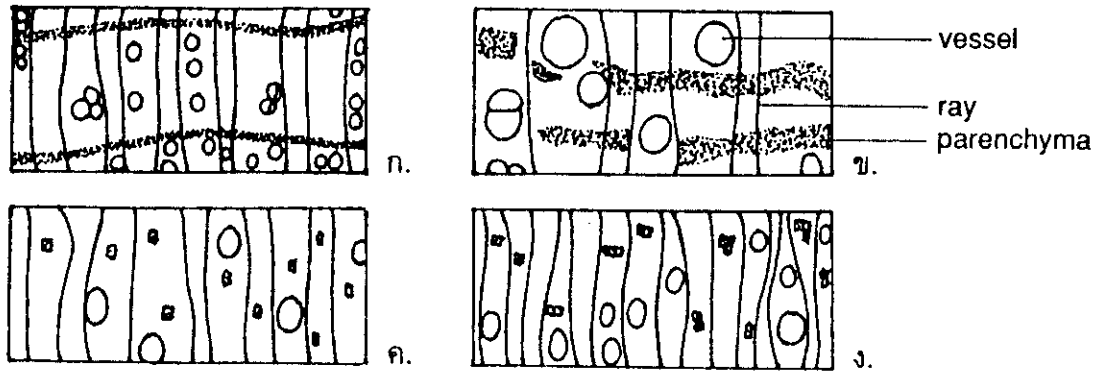
ลักษณะของพาเรงคิมาที่พบในเนื้อไม้ของพืชใบเลี้ยงคู่มีความหลากหลาย ตั้งแต่ไม่มีจนถึงมีจำนวนมาก อาจแบ่งพาเรงคิมาได้เป็น 2 พวกใหญ่ๆ ได้แก่

1. **Apotracheal parenchyma** เป็นพาเรงคิมาที่พบอยู่อย่างอิสระ ไม่ได้ล้อมรอบหรือไม่เกี่ยวข้องกับ pore อาจแบ่งย่อยได้เป็น

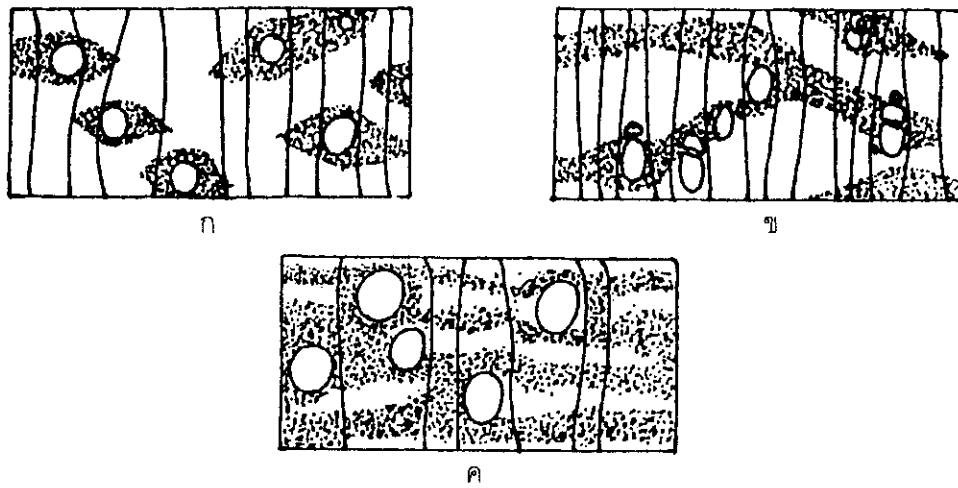
1.1 **Diffuse parenchyma** เป็นพาเรงคิมาที่พบกระจายอยู่ทั่วไปในเนื้อไม้ อาจอยู่เป็นเซลล์เดี่ยวๆ (ภาพที่ 6.11 ค., ง.) เช่นพบในเนื้อไม้กว้าว (*Adina cordifolia*) หรืออยู่เป็นกลุ่มตั้งแต่ 2 เซลล์ขึ้นไป เช่นพบในเนื้อไม้กระบาก (*Anisoptera* sp.)

1.2 **Banded parenchyma** เป็นพาเรงคิมาหลายเซลล์เกิดติดกันจนเห็นเป็นแถบขนาดใหญ่ (ภาพที่ 6.13 ข., 6.14 ค.) เช่นพบในเนื้อไม้กันเกรา (*Fagraea fragrans*)

1.3 **Boundary (marginal) parenchyma** เป็นพาเรงคิมาเซลล์เดี่ยวๆ หรือเป็นแถบติดต่อกัน (ภาพที่ 6.13 ก., 6.14 ข.) อาจเกิดตอนปลาย (terminal) ของวงเจริญเติบโต เช่นพบในเนื้อไม้ยมหอม (*Toona ciliata*) มะค่าโมง (*Azelia xylocarpa*) เป็นต้น หรือเกิดตอนต้น (initial) ของวงเจริญเติบโต เช่น ในเนื้อไม้สะเดา (*Azadirachta indica*) อินทนิลน้ำ (*Lagerstroemia speciosa*) เป็นต้น



ภาพที่ 6.11 แสดง apotracheal parenchyma แบบต่างๆ ก. boundary
 ข. Banded ค. Diffuse ที่พาเรงคิมาอยู่เป็นเซลล์เดี่ยวๆ ง. Diffuse ที่พาเรงคิมา
 อยู่เป็นกลุ่มตั้งแต่สองเซลล์ขึ้นไป (จากเทียมใจ, 2541)



ภาพที่ 6.12 แสดง paracheal parenchyma แบบต่างๆ ก. vasicentric
 aliform ข. Confluent ค. Banded confluent (จาก เทียมใจ, 2541)

2. **Paratracheal parenchyma** เป็นพาเรงคิมาที่อยู่ล้อมรอบหรืออยู่ติดกับ pore อาจแบ่งย่อยได้เป็น

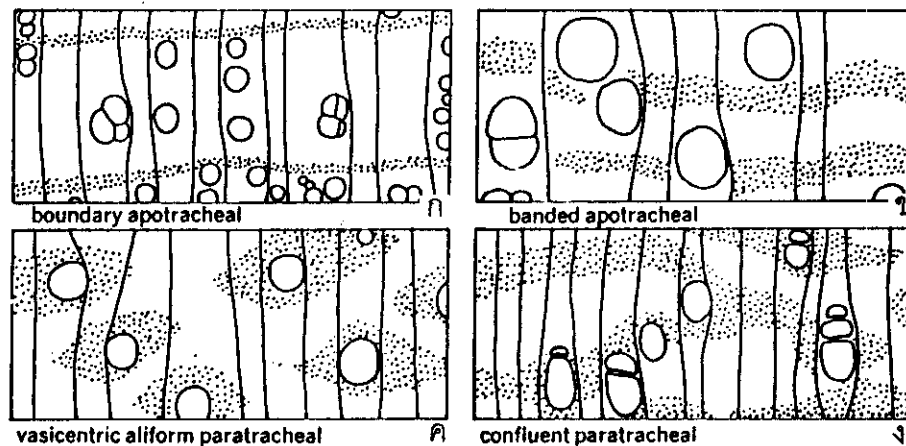
2.1 **Scanty parenchyma** เป็นกลุ่มเซลล์พาเรงคิมาที่ล้อมรอบ pore แต่ล้อมรอบไม่
 หมดหรือล้อมรอบเพียงบางส่วนเท่านั้น เช่นพบในไม้ซ้อ (*Gmelina arborea*)

2.2 Vasicentric parenchyma เป็นพาเรงคิมาที่เกิดล้อมรอบ pore เช่นพบในเนื้อไม้กระบาก (*Anisoptera glabra*)

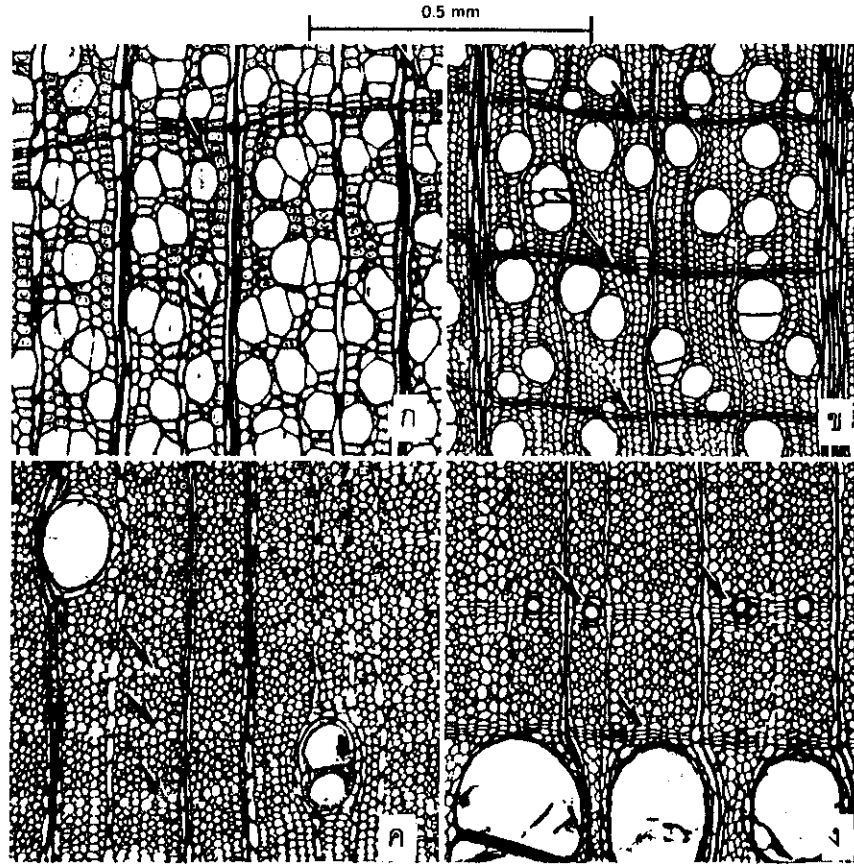
2.3 Aliform parenchyma เป็นแบบที่คล้าย vasicentric parenchyma แต่มีส่วนของพาเรงคิมายื่นออกคล้ายปีก (ภาพที่ 6.12 ก., 6.13 ค.) เช่นพบในเนื้อไม้มะค่าโมง (*Azelia xylocarpa*)

2.4 Confluent parenchyma เป็นแบบที่คล้ายกับแบบ aliform parenchyma แต่ confluent parenchyma มีส่วนปีกของพาเรงคิมาต่อกันอย่างไม่เป็นระเบียบ (ภาพที่ 6.12 ข., 6.13 ง.) มักพบปนอยู่กับแบบ aliform parenchyma เช่นพบในไม้ประดู่ (*Pterocarpus macrocarpus*)

2.5 Banded confluent parenchyma เป็นแบบที่มีพาเรงคิมาเกิดเป็นแถบกว้างคลุม pore และแถบนี้จะต่อกันยาวผ่าน ray จำนวนหลายอัน (ภาพที่ 6.12 ค.) เช่นพบในเนื้อไม้คูน (*Cassia fistula*)



ภาพที่ 6.13 แสดงการกระจายตัวของ axial parenchyma (จุด) ในเนื้อไม้
 ก. *Michelia* sp. ข. *Saccopetalum* sp. ค. พืชตระกูลถั่วชนิดหนึ่ง และ
 ง. *Taminalia* sp. (จาก Esau, 1977)



ภาพที่ 6.14 แสดงการกระจายตัวของ axial parenchyma (ครซี) ในเนื้อไม้จากการตัดตามขวาง ก. เนื้อไม้ของ *Liquidambar styraciflua* มีเซลล์พาเรงคิมาเรียงตัวหลวม ข. เนื้อไม้ของ *Acer saccharum* มี boundary parenchyma ค. เนื้อไม้ของ *Carya pecan* มี apotracheal parenchyma และ ง. เนื้อไม้ของ *Fraxinus* sp. มี paratracheal และ boundary parenchyma (จาก Esau, 1977)

โครงสร้างของ Ray

Ray เป็นกลุ่มเซลล์พาเรงคิมาที่เรียงตัวในแนวนอนหรือในแนวรัศมี อาจเป็นกลุ่มเซลล์ที่เรียงตัวแถวเดียว (uniseriate ray) หรือหลายแถว (multiseriate ray) ล้วนๆ จัดเป็น homogenous ray (ภาพที่ 6.5 ค., ง.) แต่ถ้าเป็น ray ที่มีทั้งเซลล์เรียงตัวแถวเดียวผสมกับเซลล์หลายแถว จัดเป็น heterogenous ray (ภาพที่ 6.5 ก., ข.) ray จะพุ่งออกจากส่วนใน

กลางของลำต้นหรือรากออกไปสู่ส่วนนอกของโครงสร้าง ในพืชพวก Gymnosperm มักมี ray เรียงตัวเป็นแถวเดี่ยวและเป็น homogenous ray ส่วนพืชมีดอกมักเป็น heterogenous ray ที่ประกอบด้วยเซลล์หลายแถว ในส่วนกลางและมีส่วนปลายเป็นเซลล์แถวเดี่ยว บางครั้ง ray เล็กๆ อาจเชื่อมรวมกันคล้ายกับเป็น ray ขนาดใหญ่ เรียก aggregate ray

ท่อกัม (gum duct)

ในเนื้อไม้ของพืชมีดอกบางชนิดอาจมีท่อกัม ลักษณะคล้าย resin duct ของพืชพวก Gymnosperm ภายในนอกจากจะมีกัมซึ่งเป็นน้ำยางที่ละลายน้ำได้แล้ว อาจมีสารอื่นๆ ปนอยู่ด้วย เช่น resin น้ำมัน หรือสารเมือกด้วยก็ได้ การเกิดท่อกัมอาจเกิดแบบ lysigenous หรือ schizogenous หรือทั้งสองแบบผสมกัน แต่ภายในท่อกัมจะไม่มี epithelium เหมือนกับ resin duct

ท่อกัมอาจเกิดจากการเกิดบาดแผล และมักเกิดขึ้นพร้อมๆ กับขบวนการสร้างกัม (gummosis) ขบวนการสร้างกัมเป็นการสลายตัวของเซลล์ พร้อมกับการสลายของคาร์โบไฮเดรต โดยเฉพาะอย่างยิ่งการรวมกันของแป้งกับคาร์โบไฮเดรตที่เกิดที่ผนังเซลล์ด้วยกัมที่เกิดขึ้นนอกจากจะสร้างจากท่อกัมแล้ว อาจเกิดจากการสร้างของ pore ด้วยก็ได้ การสร้างกัมในเนื้อไม้อาจมีสาเหตุจากการเกิดโรค แมลงหรือปัจจัยภายนอกอื่นๆ

~~~~~

