

บทที่ 7

โฟลเอ็ม (Phloem)

โฟลเอ็มเป็นเนื้อเยื่อที่มักพบอยู่กับไซเลมเสมอโดยพบเนื้อเยื่อทั้งสองชนิดนี้ต่อเนื่องตลอด โครงสร้างตั้งแต่ส่วนของราก ลำต้น ใบหรือส่วนอื่นๆ ของพืช ทั้งโฟลเอ็มและไซเลมจัดเป็น **complex tissue** เพราะประกอบด้วยเซลล์มากกว่าหนึ่งชนิดมาทำงานร่วมกัน

โฟลเอ็มเป็นเซลล์หรือกลุ่มเซลล์ที่ทำหน้าที่ลำเลียง phloem sap ซึ่งเป็นสารอาหารหรือสารอินทรีย์ที่เกิดจากขบวนการสังเคราะห์แสงไปยังส่วนต่างๆ ตั้งแต่ใบ ดอก ผล กิ่ง ลำต้นหรือส่วนอื่นๆ รวมทั้งส่วนของราก โดยจะลำเลียงในแนวตั้งหรือเป็นการลำเลียงลง เรียกการลำเลียงในลักษณะนี้ว่า **translocation** และอาจเรียกเนื้อเยื่อลำเลียงอาหารว่า **translocative tissue**

โฟลเอ็มมี 2 ชนิดคือ **primary phloem** (ประกอบด้วย protophloem และ metaphloem) และ **secondary phloem** โฟลเอ็มทั้งสองชนิดมีส่วนประกอบของเซลล์เหมือนกันได้แก่ sieve elements, companion cells, พาเรงคิมาและสเกลอเรงคิมา ทั้ง primary phloem และ secondary phloem มีผนังเซลล์บาง อายุการทำงานสั้นทำให้การศึกษาเกี่ยวกับโฟลเอ็มไม่ค่อยกว้างขวางเหมือนกับไซเลม

7.1 แหล่งกำเนิด

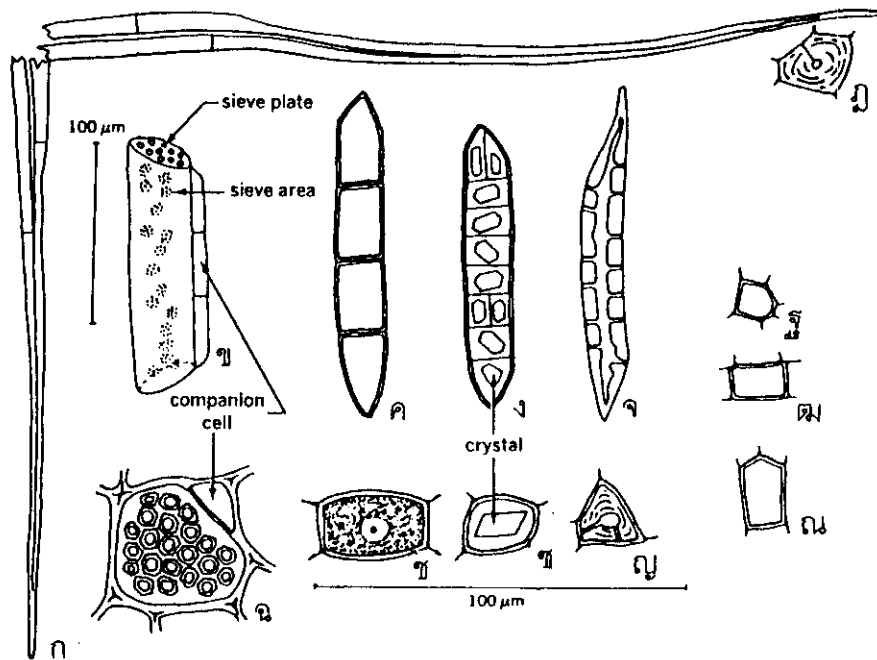
โฟลเอ็มมีแหล่งกำเนิดจาก 2 แห่งขึ้นกับชนิดของโฟลเอ็ม กล่าวคือ primary phloem มีจุดกำเนิดจาก procambium ในขณะที่ secondary phloem มีจุดกำเนิดจาก vascular cambium และเนื้อเยื่อพื้นในตำแหน่งของ medullary ray พืชใบเลี้ยงคู่บางชนิดมีโฟลเอ็มเกิดขึ้นทางด้านในของไซเลม เรียกว่า **intraxylary phloem** (หรือ internal phloem) เช่น พืชในวงศ์ Asclepiadaceae, Solanaceae, Apocynaceae, Myrtaceae, Asteraceae, Convolvulaceae และ Cucurbitaceae โฟลเอ็มกลุ่มนี้เกิดขึ้นโดยเกิดภายหลัง external phloem เล็กน้อย โดยมีจุดกำเนิดจาก procambium และบางส่วนของเนื้อเยื่อพื้นในชั้นไส้ในส่วนพืชบางชนิดในวงศ์ Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Nyctaginaceae, Salvadoraceae, Avicenniaceae และวงศ์อื่นๆ จะมีโฟลเอ็มเกิดอยู่ร่วมกับ secondary xylem

เรียกว่า **interxylary phloem** (หรือ **included phloem**) เนื้อเยื่อเหล่านี้อาจเกิดมาจากแคมเบียมปกติ แต่การเปลี่ยนรูปไปเป็นไซเลมและโฟลเอ็มกระจายไปในแนวที่ผิดปกติหรือมาจากเซลล์ผนังบางที่เกิดมาจากแคมเบียมปกติและเจริญเข้าสู่ใจกลางของโครงสร้างของพืช แต่ต่อมาแคมเบียมกลับมาเจริญในแบบเดิมคือ แบ่งเซลล์ด้านในได้เป็นไซเลม ทำให้มีกลุ่มของโฟลเอ็มแทรกอยู่ด้านใน

7.2 ชนิดของเซลล์

Primary phloem ประกอบด้วย protophloem และ metaphloem ที่มีรูปแบบการเจริญเหมือนกับ primary xylem โดย protophloem เกิดขึ้นก่อน ส่วน metaphloem เกิดขึ้นตอนหลังและมีอายุการทำงานนานโดยเฉพาะพืชที่ไม่มีการสร้าง secondary phloem protophloem จะมีจำนวนเซลล์น้อยกว่า อาจมีเฉพาะ sieve elements หรือมีเซลล์เส้นใย (fiber) ด้วยก็ได้ ส่วน metaphloem มีจำนวนเซลล์มากกว่า ประกอบด้วย sieve elements, companion cells, เซลล์เส้นใยและพาเรงคิมา โดยเมื่อโฟลเอ็มเจริญเต็มที่แล้วจะไม่มีการสร้างเซลล์เส้นใยเพิ่มขึ้น แต่เซลล์พาเรงคิมาจะเปลี่ยนไปเป็นเซลล์เส้นใย ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวจะมีเซลล์เส้นใยล้อมรอบกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียง เรียกว่า **bundle sheath**

Secondary phloem ประกอบด้วยเซลล์เหมือนกับ primary phloem แต่จะมีจำนวนและชนิดของเซลล์มากกว่า โดยมี phloem ray เกิดจาก ray initial เหมือนกับ xylem ray เรียก ray ที่พบทั้งในส่วนของไซเลมและโฟลเอ็มว่า **vascular ray** phloem ray อาจเป็น uniseriate, biseriate หรือ multiseriate ray ก็ได้ และอาจประกอบด้วยเซลล์ชนิดเดียว (homocellular cell) หรือหลายชนิดก็ได้ โดยทั่วไปแล้ว phloem ray มักสั้นกว่า xylem ray เพราะ vascular cambium แบ่งตัวเพื่อสร้างเป็น โฟลเอ็มได้น้อยกว่า นอกจากนี้ บางส่วนของโฟลเอ็มอาจถูกเบียดให้หายไปเนื่องจากการเจริญของ periderm บริเวณของทั้ง phloem ray และ xylem ray จะมีความกว้างเท่าๆ กันเพราะมีกำเนิดมาจาก ray initial เหมือนกัน แต่ในพืชหลายชนิด เมื่อโฟลเอ็มเจริญเต็มที่แล้ว ray จะกว้างมากขึ้น ซึ่งเกี่ยวข้องกับหน้าที่เส้นรอบวงของลำต้นเพิ่มขึ้น การขยายออกของ ray อาจเกิดจากการขยายตัวออกไปทางด้านข้างของเซลล์ที่มีอยู่เดิมหรือเกิดจากการแบ่งเซลล์ออกไปทางด้านรัศมีของเซลล์ที่อยู่รอบนอก บางครั้งจะมีเฉพาะบาง ray เท่านั้นที่ขยายใหญ่ ส่วน ray อื่นๆ จะไม่มีการเปลี่ยนแปลง เมื่อมี periderm เกิดขึ้น ส่วนนอกของ phloem ray จะถูกตัดขาดจากส่วนในและหยุดการทำหน้าที่ไป



ภาพที่ 7.1 แสดงชนิดของเซลล์ใน secondary phloem ของพืชใบเลี้ยงคู่, *Robinia pseudoacacia* ก.-จ. เซลล์ตามยาว ฉ.-ง. เซลล์จากการตัดตามขวาง ก., ฏ เซลล์เส้นใย ข. sieve-tube member ฉ. บริเวณ sieve plate ค., ช. เซลล์โฟลอมพาเรงคิมา ง., ฉ. ผลึกภายในเซลล์พาเรงคิมา จ., ญ. สเกลอริต (จาก Esau, 1977)

7.2.1 Sieve elements

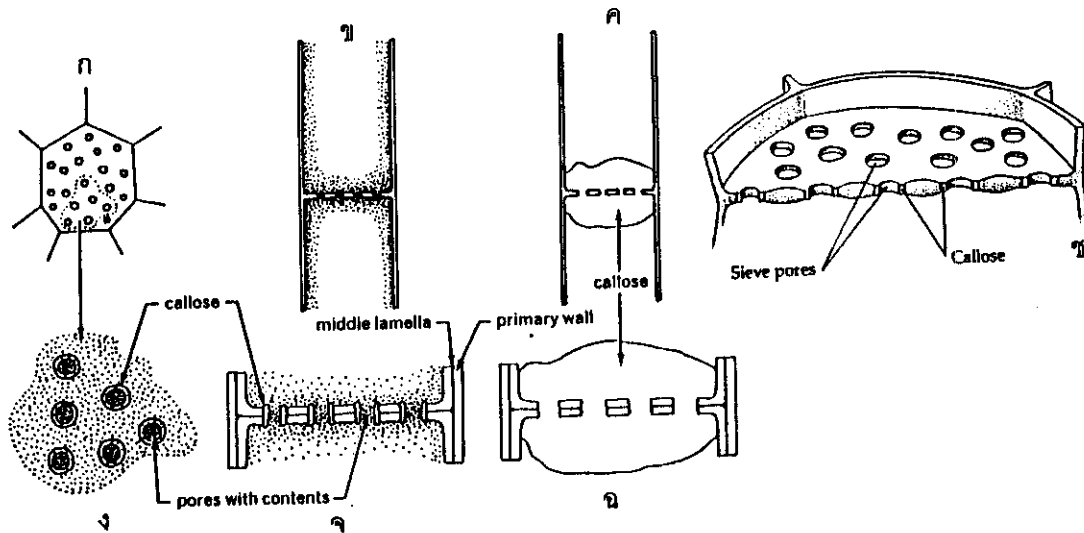
Sieve elements หรือเซลล์ลำเลียงอาหาร (conducting cells) ประกอบด้วย sieve cell, sieve tube member และ companion cell (ภาพที่ 7.1 ข.) ในพืชดอกจะมี sieve tube member และ companion cell ส่วนในพืชมีท่อลำเลียงชั้นต่ำและพืชพวก Gymnosperm หรือพืชไม่มีดอก (non-angiosperm) จะมีเฉพาะ sieve cell ส่วนในพืชพวกสนภูเขา (Conifer) และแปะก๊วย (*Ginkgo*) จะมีพาเรงคิมาอยู่ติดกับ sieve cell เสมอ เรียกพาเรงคิมานี้ว่า albuminous cell อย่างไรก็ตาม พาเรงคิมานี้ไม่ได้มีจุดกำเนิดมาร่วมกับ sieve cell เหมือนกับ companion cell และ sieve tube member ทั้ง companion cell และ albuminous cell เป็นเซลล์ที่มีความสัมพันธ์ใกล้ชิดกับ sieve elements มาก เช่นเมื่อ sieve elements ตาย companion cell และ albuminous cell ก็มักจะตายด้วย

Sieve cell มีลักษณะเป็นเซลล์เดี่ยวๆ มีการเปลี่ยนสภาพไปน้อยกว่า ส่วน sieve tube member พบในพืชมีดอก ลักษณะเป็นเซลล์รูปกลมหรือสี่เหลี่ยมยาว แต่ละ sieve tube member (ภาพที่ 7.1 ข.) จะมาต่อกันบริเวณปลายเซลล์ (end wall) เกิดเป็นท่อยาวๆ เรียกว่า **sieve tube** sieve elements มีลักษณะคล้ายพาเรงคิมาเพราะประกอบด้วยผนังเซลล์ปฐมภูมิที่ค่อนข้างหนา (ยกเว้นในพืชพวกสนกุเขาบางชนิดที่มีผนังเซลล์ทุติยภูมิ) เมื่อเจริญเต็มที่จะไม่มินิกเวเลียส ถ้าศึกษาจากตัวอย่างสดจะเห็นผนังเซลล์มีลักษณะมันเป็นประกายคล้ายมุก อาจเรียกผนังเซลล์นี้ว่า **nacreous wall** บนผนังเซลล์จะมี plasmodesmata ขนาดใหญ่กว่าปกติ นักวิทยาศาสตร์บางคนจัดเป็น pits ที่เปลี่ยนรูป (modified pits) plasmodesmata ขนาดใหญ่นี้คือ **sieve pore** และเรียกกลุ่มของ sieve pore ว่า **sieve area** พบ sieve pore เฉพาะในเซลล์ของ sieve elements แต่ถ้า sieve elements อยู่ติดกับพาเรงคิมาหรือ companion cell บนผนังของพาเรงคิมาจะเป็น pits ที่มีสายของ plasmodesmata ขนาดปกติ

Sieve area เป็นบริเวณผนังเซลล์ที่บางกว่าบริเวณอื่นและมีรอยปรุ (perforation) สำหรับเป็นทางผ่านของไซโทพลาสซึมระหว่างเซลล์สองเซลล์ที่อยู่ติดกัน เรียกสายของไซโทพลาสซึมนี้ว่า **cytoplasmic thread** (connecting strand) ขนาดของสายไซโทพลาสซึมจะแตกต่างกัน อาจมีขนาดเล็กเท่ากับ plasmodesmata ปกติหรืออาจมีเส้นผ่าศูนย์กลางหลายไมโครเมตร sieve area ของพืชไม่มีดอกจะพัฒนาไม่มาก คือมีรอยปรุขนาดเล็ก สายของไซโทพลาสซึมมีขนาดเล็กบางและมีขนาดเท่าๆกันในทุกด้านของเซลล์เดียวกัน ส่วนในพืชมีดอกสายของไซโทพลาสซึมนี้จะมีความหลากหลาย แม้แต่ในเซลล์เดียวกันก็มีความแตกต่างกันได้ บนผนังเซลล์ด้านปลายมักมีรอยปรุขนาดใหญ่กว่าบริเวณด้านข้าง เรียกรอยปรุขนาดใหญ่นี้ว่า **sieve plate** (หรือ perforate plate, ภาพที่ 7.1 ฉ., 7.2 ฉ., ข.) พบ sieve plate เฉพาะในพืชมีดอก sieve plate ที่พบมีหลายแบบ พืชที่มีวิวัฒนาการสูงมักเป็นพวกที่มี sieve tube member สั้นและปลายตรง มักมี simple sieve plate และ sieve area บริเวณผนังด้านปลายจะมีขนาดใหญ่กว่า sieve area บริเวณด้านข้างมากๆ (ภาพที่ 7.4 ฉ., ฉ.) เช่น ท่ออาหารของพืชวงศ์แตง (Cucurbitaceae) ส่วนพืชที่มีวิวัฒนาการน้อย sieve tube member มักมีเซลล์ยาวและปลายเฉียง มี compound sieve plate คือเป็น sieve plate ที่มี sieve area หลายอันเรียงกันแบบขั้นบันได (scalariform) หรืออาจเรียงตัวไม่เป็นระเบียบ (ภาพที่ 7.4 ง.) นอกจากนี้ sieve area บริเวณผนังด้านปลายและบริเวณด้านข้างมีขนาดไม่ต่างกันมาก

สายของไซโทพลาสซึมแต่ละอันมักจะมี callose ซึ่งเป็นคาร์โบไฮเดรตชนิดหนึ่งมาล้อมรอบ (ภาพที่ 7.2 ง., จ.) มีลักษณะเป็นแท่งหรือเป็นแผ่นๆ โดยในชั้นแรกจะเกิดเป็นเยื่อ

บางๆ ก่อน เมื่อ sieve elements มีอายุมากขึ้น จำนวนของ callose จะเพิ่มมากขึ้นเรื่อยๆ และสายของไซโทพลาสซึมจะค่อยๆ หดและหายไป โดยเฉพาะในฤดูพักตัวจะมี callose เกิดเป็นแผ่นคลุม sieve area ไว้ เมื่อถึงฤดูใบไม้ผลิ callose จะลดจำนวนลงทำให้เห็นรอยปรุสายของไซโทพลาสซึมจะค่อยๆ เชื่อมติดกันและทำหน้าที่ได้อีกครั้งหนึ่ง



ภาพที่ 7.2 แสดง sieve tube member, sieve plate และ การสะสม callose บริเวณ sieve plate ก., ง., ข. มองด้านบน ข.-ค., จ.-ด. มองด้านข้าง (จาก Mauseth, 1995)

โพรโทพลาสต์

ลักษณะที่สำคัญที่สุดของ sieve elements คือเมื่อเจริญเต็มที่แล้ว โพรโทพลาสต์จะไม่มี นิวเคลียส ยกเว้นในพืชบางชนิดที่ต้องลำเลียงอาหารในระยะไกลๆ เช่นองุ่น, *Sequoia* เป็นต้น sieve elements ในระยะแรกๆ จะมีลักษณะคล้ายกับเซลล์ต้นกำเนิดหรือคล้ายกับ procambium หรือ vascular cambium ภายในมีเวกคิวโอลและนิวเคลียสใหญ่ เมื่อเซลล์อายุมากขึ้น นิวเคลียสจะค่อยๆ สลายและหายไป ภายใน sieve elements มีสารที่ค่อนข้างข้นและย่อยติดสได้ง่าย เรียกว่า **slime** เป็นสารประกอบพวกโปรตีนและเรียกว่า **P-protein** (ภาพที่ 7.3 ข.) พบในเวกคิวโอล ในตัวอย่างพืชที่ตัดทิ้งไว้ P-protein มักสะสมในบริเวณใกล้ๆ กับ sieve plate การสะสมของ slime นี้เรียกว่า **slime plug** สารนี้ผลิตขึ้นในไซโทพลาสซึมในรูป

ของ slime bodies เล็กๆ ที่มีรูปร่างแตกต่างกัน เมื่อ sieve elements มีอายุมากขึ้น slime bodies จะเป็นของเหลวมากขึ้นและจะเข้าไปสะสมอยู่ภายใน แวกคิวโอล จากการศึกษพบว่า P-protein จะอยู่บริเวณขอบนอกของ sieve elements ที่เจริญเต็มที่และการกระจายของ slime bodies เกิดขึ้นในเวลาเดียวกับการสลายตัวของนิวเคลียส

จากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน มี P-protein สองชนิด ใน sieve elements ที่อ่อนของใบยาสูบ P-protein bodies ประกอบด้วยท่อเล็กๆ (tubule) ที่มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 230 อังสตรอม ในระหว่างการเจริญของ sieve elements นั้น P-protein bodies จะค่อยๆ กระจายออกไป ท่อเล็กๆ จะมีเส้นผ่าศูนย์กลางใหญ่ขึ้นและเปลี่ยนสภาพจากที่มีลักษณะเป็นท่อยกลายเป็น fibril ที่มีลักษณะเป็นริ้ว มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 150 อังสตรอม ส่วนใน sieve elements ที่เจริญเต็มที่ส่วนใหญ่ประกอบด้วย P-protein ที่เป็น fibril ในพวกเฟิน พืชใบเลี้ยงเดี่ยวและ Gymnosperm ภายใน sieve elements จะมีของเหลวและมี slime จำนวนน้อย

Sieve elements ของพืชหลายชนิดจะมีพลาสติกเล็กๆ สำหรับทำหน้าที่สังเคราะห์ คาร์โบไฮเดรต เม็ดเหล่านี้คล้ายกับเม็ดแป้งแต่เมื่อย้อมด้วยสารละลายไอโอดีนจะติดสีแดงและมีเปอร์เซ็นต์ของ dextrin สูง มักพบกลุ่มของเม็ดพลาสติกรวมอยู่กับ slime บริเวณใกล้ๆ กับ sieve area ในระหว่างที่ sieve elements กำลังเจริญ ภายในเซลล์จะไม่มีพวก matrix material เลย นอกจากพลาสติกและเม็ดแป้ง บางครั้งอาจมีหยดน้ำมันและสารที่มีรูปร่างแหวน ซึ่งเป็นพวกโปรตีน มีผู้คิดว่าพลาสติกจะแตกออกในระหว่างการเจริญของ sieve elements และกลายเป็นสารพวก fibril ของ slime bodies แต่บางท่านพบว่าพลาสติกเหล่านี้จะไม่สลายไปจนกว่า sieve tube จะหยุดการทำงาน ในขณะที่ slime fibril เกิดขึ้นเรียบร้อยแล้วในขณะที่ เซลล์ยังอ่อนอยู่

เรื่องราวเกี่ยวกับแถบไซโทพลาสซึมซึ่งผ่านรูของ sieve area นั้นนับว่าเป็นเรื่องที่น่าสนใจและศึกษากันมาก ภายในรูจะบุด้วย plasmalemma และภายในมีสิ่งมีลักษณะเป็นเส้นอยู่เต็ม บางคนเชื่อว่าสารในรูพรูนี้เป็นไซโทพลาสซึมที่มี tubular element ของ endoplasmic reticulum อยู่เต็ม บางคนพบว่าสารภายในรูพรูส่วนใหญ่มีส่วนประกอบและการกระจายคล้ายกับในไซโตพลาสซึมของ sieve tube ในรูพรูนี้มีผนังด้านในเป็น plasmalemma บางส่วนของ parietal network ของ ER และ P-protein แต่ไม่มีพลาสติกและไม่โครตอนเตรียมเหมือนในไซโตพลาสซึม

เกี่ยวกับกลไกการเคลื่อนที่ของ phloem sap ผ่าน sieve elements นี้มีหลายแนวความคิดด้วยกัน ที่สำคัญๆ ได้แก่ Munch's pressure flow hypothesis ที่เชื่อว่ารูพรุนเป็นท่อเปิด, ส่วน volume flow ของ Eschrich และ electro-osmotic mechanism hypothesis เชื่อว่ารูพรุนมี P-protein กันไว้ หลายคนเชื่อว่า P-protein เป็น contractile protein และมีบทบาทสำคัญในการลำเลียงของ sieve tube แต่บางท่านเห็นว่า P-protein แตกต่างไปจาก contractile protein ที่รู้จักกัน และที่สำคัญคือ sieve elements ในพืชหลายชนิดไม่มี P-protein

อย่างไรก็ตาม การเคลื่อนที่ของ phloem sap ผ่าน sieve elements เกิดได้เร็วกว่าในเซลล์ พาแรงคิมาธรรมดา ความเร็วในการลำเลียงของโฟลเอมอยู่ระหว่าง 10-100 ลบ. ซม./ชม. และอาจมีความเร็วถึง 300 ลบ. ซม./ชม. ในแดงบางชนิด ภายใน phloem sap ประกอบด้วยน้ำตาล 80-90 %, amino acid 20-80 %, ที่เหลือเป็น sugar alcohol, sugar phosphate, organic acid, organic phosphate, growth regulator, nucleic acid, vitamin และ inorganic substance

การเจริญของ sieve tube member

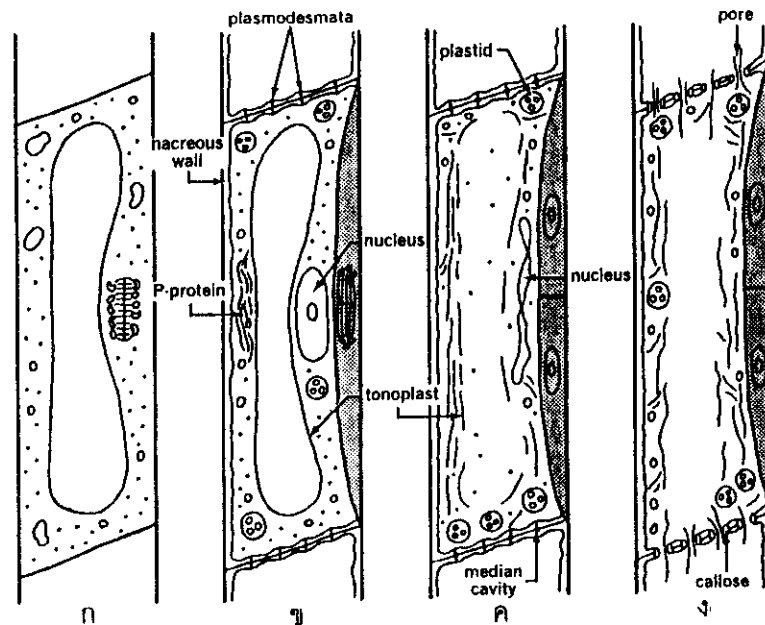
จาก procambium ที่มีแวกคิวโอลขนาดใหญ่ มีนิวเคลียสขนาดเล็ก เมื่อเจริญจะแบ่งตัวได้เป็น sieve tube member และ companion cell และเริ่มมี slime plug เกิดขึ้นภายใน sieve tube member เมื่อเซลล์มีอายุมากขึ้น P-protein bodies จะเกิดขึ้นจนเต็มเซลล์และนิวเคลียสสลายไป มี callose เกิดขึ้นรอบๆ sieve plate และค่อยๆ อุดช่องแถบไซโทพลาสซึมหมด ทำให้ sieve tube member และ companion cell ที่อยู่ติดกันตายด้วย แต่ถ้ามีพาแรงคิมาอยู่ถัดไป พาแรงคิมาจะยังมีชีวิตอยู่ จากการตายของทั้ง sieve tube และ companion cell แสดงให้เห็นว่าเซลล์ทั้งสองชนิดนี้มีความสัมพันธ์กันอย่างใกล้ชิด ทั้งด้านจุดกำเนิดและด้านสรีรวิทยาด้วย

เมื่อ procambium หรือ vascular cambium แบ่งตัวตามยาวหนึ่งครั้งหรือหลายๆ ครั้ง เซลล์ที่ได้จากการแบ่งตัวโดยเฉพาะเซลล์ขนาดใหญ่จะพัฒนาเป็น sieve tube member ส่วนเซลล์ที่เหลือจะเจริญต่อไปโดยตรงหรือโดยอ้อม โดยแบ่งตัวตามขวางหรือตามยาวเกิดเป็น companion cell ดังนั้นในหนึ่ง sieve tube member อาจมี companion cell หนึ่งเซลล์หรือมากกว่าก็ได้ (ภาพที่ 7.1 ข., 7.3 ข.-ง.) โดยอาจมีความยาวเท่ากับ sieve tube member ที่อยู่ติดกันหรือสั้นกว่า อาจเกิดบนทุกๆ ด้านของ sieve tube หรืออาจต่อกันเป็นแถวยาวอยู่เพียงด้านเดียวก็ได้ จะอยู่ติดแน่นกับ sieve tube member และมักแยกออกไม่ได้แม้ว่าโดยการทำเทคนิคการแยกเซลล์ (maceration) ก็ตาม ผังเซลล์ระหว่าง sieve tube member และ

companion cell จะบางหรือมีบริเวณที่บางหลายแห่งซึ่งก็คือบริเวณของ sieve area

โปรโทพลาสต์ของ companion cell ที่เจริญเต็มที่แล้วจะย้อมติดสีเข้มกว่าเซลล์พาเรงคิมาธรรมดา เชื่อกันว่าคุณสมบัตินี้ขึ้นอยู่กับสารที่คล้ายคลึงกับ slime ของ sieve tube member จากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนจะพบออร์แกเนลล์จำนวนมาก รวมทั้งระบบเมมเบรนต่างๆ และไรโบโซม ไมโทคอนเดรียจะมีการเจริญอย่างสมบูรณ์ ส่วนพลาสติดีมีเมมเบรนภายในค่อนข้างน้อย แต่มักมักจะไม่มีแบ่งโดยอาจพบบ้างโดยเฉพาะในเซลล์ที่มีอายุมากๆ

Albuminous cell ของพืชพวกสนภูเข่าและแปะก๋วยอาจแตกต่างจาก phloem parenchyma อื่นๆ โดยมีความเกี่ยวข้องกับ sieve cell และมักจะไม่มีแบ่ง อาจเรียกเซลล์นี้ว่า strasburger cell



ภาพที่ 7.3 ไดอะแกรมแสดงพัฒนาการของ sieve element ก. เซลล์เริ่มต้นที่กำลังแบ่งเซลล์ ข. sieve element ที่มีผนังหนาและมี P-protein body ค. นิวเคลียสเริ่มสลาย เยื่อหุ้มแวคิวโอลขาด P-protein ค่อยๆ หายไป และมี companion cell เจริญเต็มที่ ง. sieve element ที่เจริญเต็มที่ที่มีรูเปิดที่ sieve plates มีสายของ callose และ P-protein ให้เห็น (จาก Esau, 1977)

จากการวิจัยเกี่ยวกับการลำเลียงสารอาหารทำให้ทราบว่า การเคลื่อนย้ายของ phloem sap ขึ้นอยู่กับการทำงานร่วมกันในทางสรีรวิทยา ระหว่าง sieve elements กับพาราเรคิม่าที่อยู่ติดกัน ในเนื้อเยื่อที่มีน้ำตาลที่พร้อมจะเคลื่อนย้ายเช่นใน mesophyll ของใบ หรือเซลล์ที่ทำหน้าที่สะสมอาหาร น้ำตาลจะถูกลำเลียงไปยังท่อที่ทำหน้าที่ลำเลียงได้โดยพาราเรคิม่าที่อยู่ถัดไปและเมื่อไปถึงบริเวณที่จะต้องใช้อาหารนั้น เช่นบริเวณที่มีการเจริญเติบโตหรือบริเวณที่ต้องการเก็บสะสมอาหาร พาราเรคิม่าก็จะทำหน้าที่ลำเลียงสารอาหารออกจาก sieve elements ดังนั้น การทำงานของพาราเรคิม่าจึงเป็นการทำงานร่วมกับเซลล์ที่อยู่ข้างเคียง โดยเซลล์เหล่านั้นช่วยในการลำเลียงอาหารเข้าและออกจาก sieve elements การแลกเปลี่ยนน้ำตาลระหว่างเซลล์ที่เป็นท่อลำเลียงและเซลล์ข้างเคียงที่ยังมีนิวเคลียสอยู่นี้ทำให้มีระดับของน้ำตาลในเซลล์ไม่เท่ากันและเกี่ยวข้องไปถึงอัตราและทิศทางของการเคลื่อนที่ด้วย จึงอาจจะเป็นไปได้ว่าการที่เซลล์ข้างเคียงส่งอาหารเข้าไปใน sieve elements นี้เป็นแหล่งของพลังงานสำหรับกลไกเพื่อการเคลื่อนที่ของอาหารใน sieve elements ซึ่งยังไม่ทราบกันแน่ชัดว่าอาหารเคลื่อนไปได้อย่างไร

จากการศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนพบว่า โครงสร้างของ companion cell จะคล้ายกับเซลล์ขับสาร (secretory cell) มาก การที่สามารถขนส่งน้ำตาลเข้า - ออกจากท่อลำเลียงได้แสดงว่ามีความสามารถในการขับถ่ายได้ ในพืชใบเลี้ยงคู่บางชนิด companion cell จะสร้างผนังขึ้นภายใน (wall ingrowth) ซึ่งอาจสร้างมาจากผนังเซลล์เองหรือจาก plasmalemma ที่อยู่ติดกันด้วย จึงทำให้มีความใกล้ชิดกับโพโรโทพลาสต์มากขึ้น เรียกเซลล์ที่มีผนังภายในนี้ว่า **transfer cell** การเกิดผนังภายในของ companion cell แสดงให้เห็นว่าเซลล์เหล่านี้มีความเกี่ยวข้องในการนำอาหารเข้า - ออกจากท่อลำเลียงแน่นอน อย่างไรก็ตาม แม้ว่าบางเซลล์จะไม่มี การสร้างผนังภายในแต่เซลล์ก็ยังทำหน้าที่นี้ได้ การมีหรือไม่มี การสร้างผนังภายในจึงเป็นการแสดงให้เห็นถึงความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะและหน้าที่เกี่ยวกับการเคลื่อนย้ายของสารเท่านั้น

7.2.2 เซลล์เส้นใย (Fiber)

เซลล์เส้นใยจะพบได้ทั้งใน primary phloem และ secondary phloem มีลักษณะของเซลล์เหมือนกับเซลล์เส้นใยที่เป็น simple tissue คือเมื่อเจริญเต็มที่จะมีผนังเซลล์ทุกทิศทางที่หนา (ภาพที่ 7.1 ก., ข.) pits ที่พบบ่อยเป็น simple pits แต่อาจพบ bordered pits ได้ด้วย อาจมีทั้ง septate fiber และ mucilagenous fiber ถ้าเป็น septate fiber มักทำหน้าที่เก็บสะสม แป้ง เช่นในองุ่น เป็นต้น ใน primary phloem จะพบเซลล์เส้นใยในส่วนเกือบนอกสุดของลำต้น

ส่วนใน secondary phloem จะพบเซลล์เส้นใยอยู่ทั่วไป ในพืชบางชนิด secondary phloem fiber เจริญและเปลี่ยนไปทำหน้าที่ลำเลียงได้ ในพืชบางชนิดในโฟลเอ็มที่ยังทำหน้าที่ เซลล์เส้นใยจะมีผนังเซลล์ปฐมภูมิและมีโปรโทพลาสต์ที่เข้มข้นและเปลี่ยนไปเป็นเซลล์เส้นใยอย่างสมบูรณ์เมื่อ sieve elements หยุดทำงาน บางท่านจัดเซลล์เส้นใยพวกนี้เป็น **sclerotic phloem parenchyma** หรือสเกลอริด โดยสเกลอริดที่พบมักปนอยู่กับเซลล์เส้นใยหรือพบเดี่ยวๆ โดยเฉพาะในส่วนของโฟลเอ็มที่มีอายุมาก เชื่อว่าเปลี่ยนแปลงมาจากพาเรงคิมาอาจเป็น brachysclereid หรือสเกลอริดที่มีรูปร่างยาวก็ได้ ซึ่งจะช่วยให้แยกจากเซลล์เส้นใยได้ยาก และเรียกรวมๆ ว่า fiber-sclereid ในพืชหลายชนิด เช่น ป่าน ปอแก้ว ปอกระเจา เซลล์เส้นใยทั้งใน primary phloem และ secondary phloem เป็นเซลล์ยาว มีผนังบางและเป็นเส้นใยที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ

7.2.3 พาเรงคิมา (Parenchyma)

Phloem parenchyma จะไม่เหมือน companion cell หรือ albuminous cell เพราะภายในเซลล์มี ergastic substance หลายชนิด เช่น แป้ง ไขมัน ผลึก และ resin เป็นต้น พาเรงคิมาที่อยู่ติดกับ sieve elements ทำหน้าที่ช่วยลำเลียงสารอาหารไปยังส่วนของท่อลำเลียงและอาจช่วยลำเลียงได้เองด้วย โดยที่มีผนังเกิดขึ้นภายใน นอกจากนี้บางเซลล์อาจมีจุดกำเนิดมาร่วมกับ sieve elements ซึ่งจะมีลักษณะเหมือนกับ companion cell

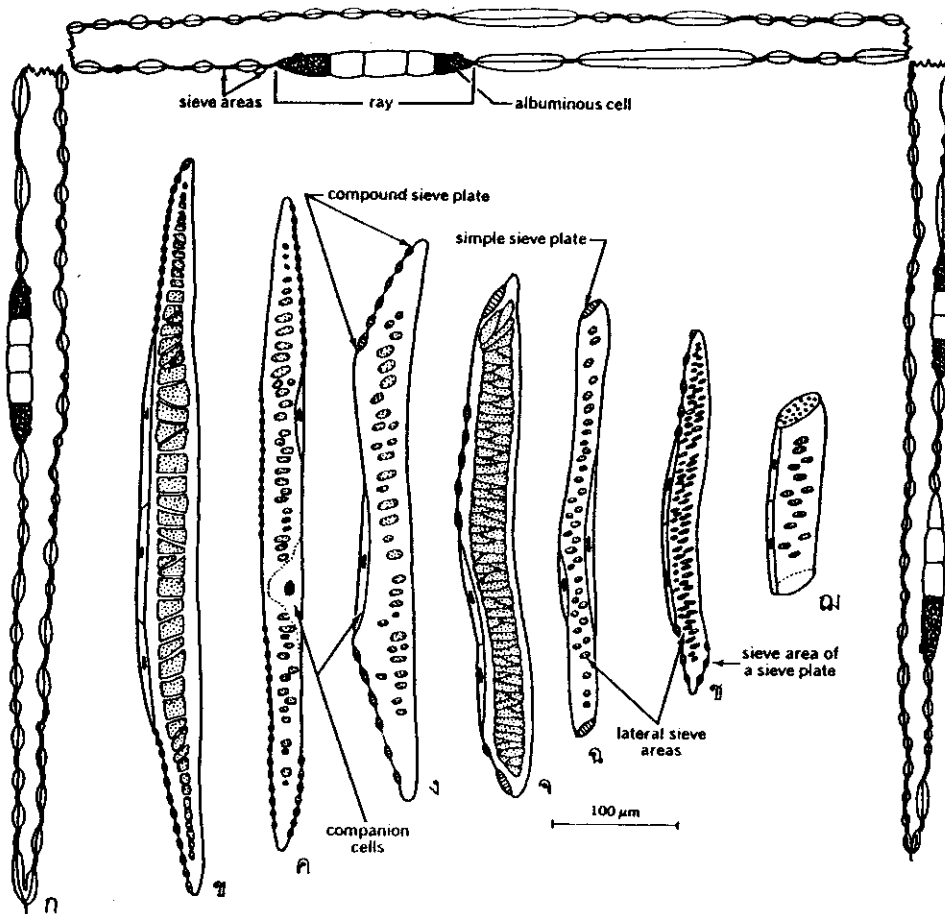
พาเรงคิมาใน primary phloem จะมีรูปร่างยาวและเกิดอยู่ในลักษณะเดียวกับ sieve elements ส่วนพาเรงคิมาใน secondary phloem จะเกิดเป็นสองแบบคือ axial parenchyma และ ray parenchyma โดยที่ axial parenchyma อาจเกิดเป็นเซลล์เดี่ยวๆ หรือหลายเซลล์ต่อกันเป็นแถวก็ได้ ในโฟลเอ็มที่ทำงานได้ดี ทั้ง axial parenchyma และ ray parenchyma จะมีผนังเซลล์ปฐมภูมิ แต่เมื่อโฟลเอ็มหยุดการทำงานที่ พาเรงคิมานี้ อาจไม่มีการเปลี่ยนแปลงหรือเปลี่ยนเป็นสเกลอริดก็ได้ ในพืชหลายชนิด phellogen เปลี่ยนแปลงมาจากส่วนของ phloem parenchyma

ผนังเซลล์ของ phloem parenchyma มี primary pit fields จำนวนมาก ทำหน้าที่ติดต่อระหว่างเซลล์พาเรงคิมาด้วยกันเองหรือติดต่อผ่าน sieve area ของทั้ง companion cell และ sieve elements

7.3 โพลเอมของพืชกลุ่มต่าง ๆ

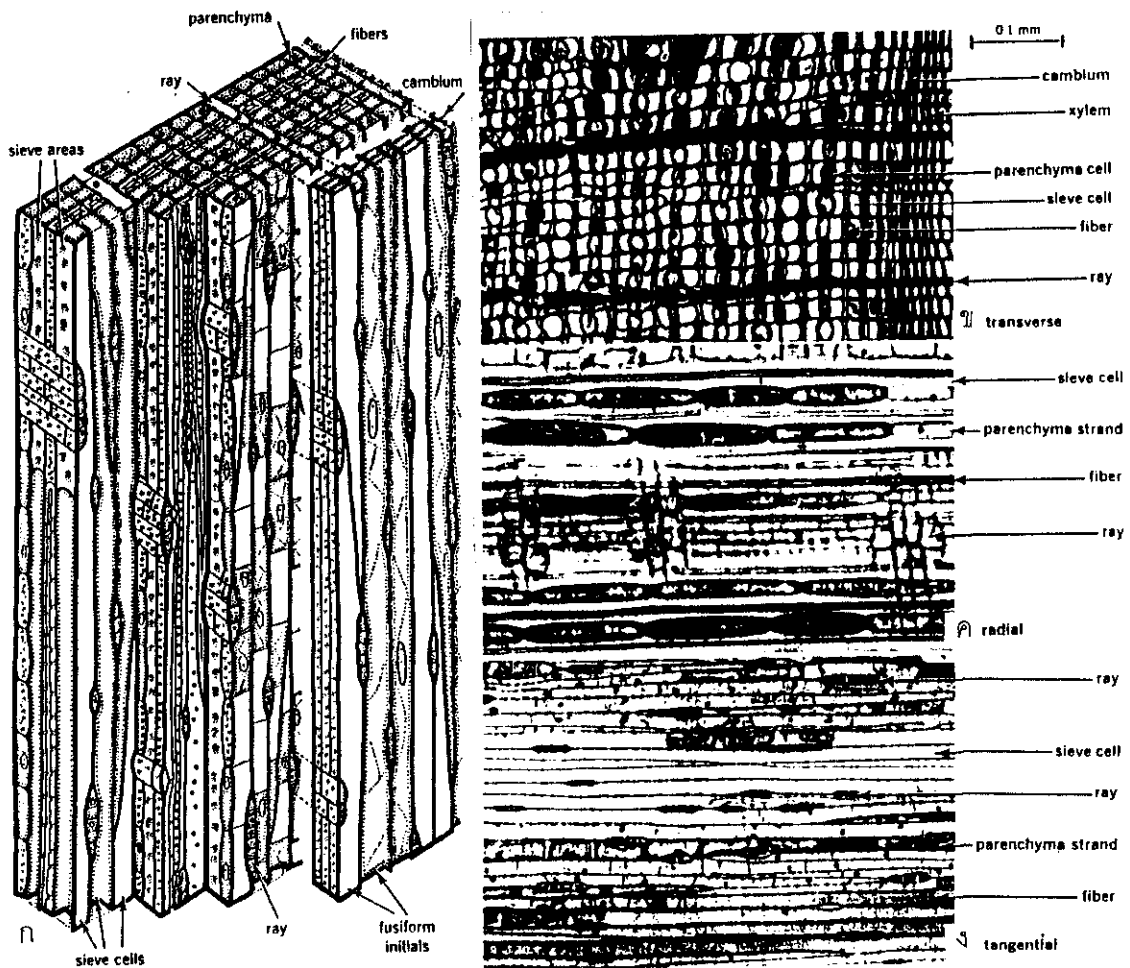
7.3.1 โพลเอมของพืชพวกสนกุเขา

โพลเอมของพืชพวกสนกุเขาประกอบด้วย sieve cell พาเรงคิมาและอาจมีเซลล์เส้นใย และสเกลอริตด้วยก็ได้ ray ที่พบบ่อยเป็น uniseriate ray ที่เกิดจากพาเรงคิมาเพียงชนิดเดียว หรืออาจมี albuminous cell ในส่วนของปลาย ray (ภาพที่ 7.4 ก.) และอาจมี resin duct ใน ส่วนของ ray ด้วยก็ได้



ภาพที่ 7.4 ไดอะแกรมแสดงความหลากหลายของ sieve elements ก. sieve cell ของ *Pinus pinea* ที่มี ray และ albuminous cells ในภาพอื่นจะประกอบด้วย sieve elements และ companion cells ข. *Juglans hindsii* ค. *Pyrus malus* ง. *Liriodendron tulipifera* จ. *Acer pseudoplatanus* ฉ. *Cryptocarya rubra* ช. *Fraxinus americana* ฉ. *Wisteris* sp. (จาก Esau, 1977)

Sieve cell มีรูปร่างยาว มี sieve area จำนวนมาก โดยมักเกิดในผนังเซลล์ด้านรัศมีมีแถบของไซโทพลาสซึมมีขนาดเล็กโดยโตกว่า plasmodesmata เพียงเล็กน้อย เซลล์พาเรงคิมาอาจพบเดี่ยวหรือต่อกันเป็นสายหรืออยู่เป็นแถบๆ (ภาพที่ 7.5) โดยทำหน้าที่เก็บแป้ง แต่บางครั้งอาจทำหน้าที่เก็บ resin หรือ tannin แทน ในสกุล *Pinus* มักไม่มีเซลล์เส้นใย แต่ในวงศ์ Taxodiaceae, Taxaceae และ Cupressaceae จะพบเซลล์เส้นใยเสมอ โดยเกิดเป็นแถวเดี่ยวๆ สลับกับพาเรงคิมาและ sieve cell ใน secondary phloem ของสนบางชนิด เช่น *Abies balsamea* จะมี resin duct จำนวนมาก นิยมสกัด resin นี้มาทำเป็น mountant ที่เรียกว่า Canada balsam



ภาพที่ 7.5 แสดงโฟลเอมของพืชพวกสน ก. ไดอะแกรมภาพสามมิติแสดง secondary phloem และ vascular cambium ของ white cedar, *Thuja occidentalis*
 ข. ภาพตัดตามขวาง ค. ตัดตามแนวรัศมี ง. ตัดตามแนวสัมผัส (จาก Esau, 1977)

ในสนภูเข (Pinus) เมื่อดูจากการตัดตามขวางจะเห็นโฟลเอ็มเป็นแถบแคบๆ มักเห็นเพียงช่วงเจริญเติบโตเดียวเท่านั้น ซึ่งเป็นเนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่ได้ดี นอกนั้นมักหยุดการทำงาน ถ้าไม่มี เซลล์เส้นใยอยู่ด้วย sieve cell มักมีรูปร่างโยเยไปมา ในโฟลเอ็มที่หยุดการทำงานแล้วพาเรงคิม่าจะขยายใหญ่ขึ้นและมีชีวิตอยู่จนกว่าจะถูก periderm ตัดให้ขาดออก

7.3.2 โฟลเอ็มของพืชใบเลี้ยงคู่

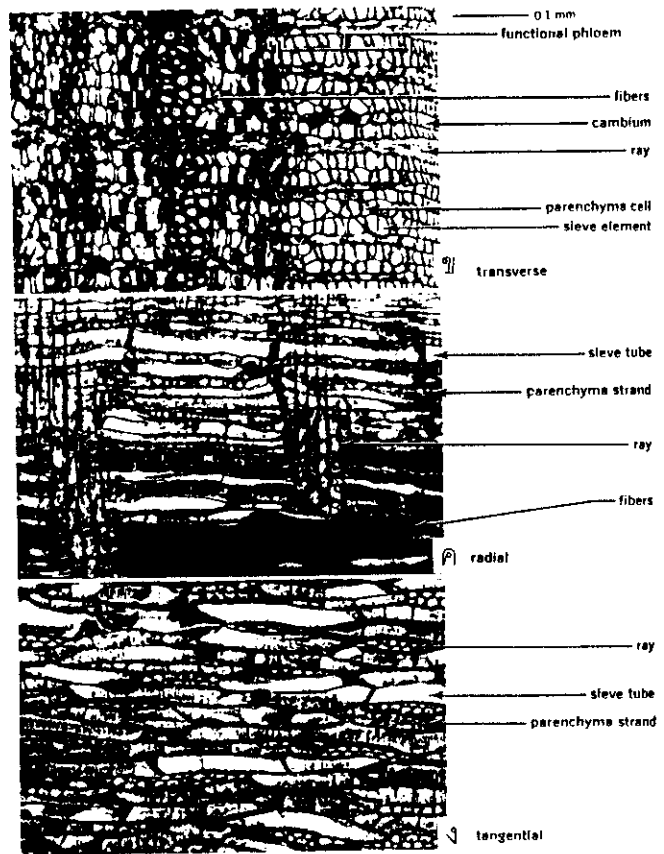
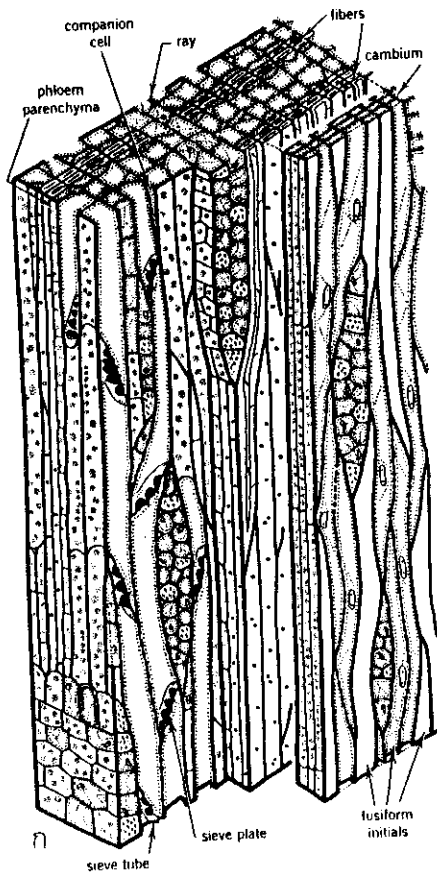
โฟลเอ็มประกอบด้วย sieve tube, companion cell, พาเรงคิม่าและ ray cell อาจมีหรือไม่มีเซลล์เส้นใยก็ได้ ถ้ามีอาจกระจายอยู่ทั่วไปหรือเกิดเป็นแถวๆ สลับกับเซลล์ชนิดอื่น และอาจเป็น septate fiber หรือทำหน้าที่ให้ความแข็งแรง ในพืชบางชนิด เซลล์สเกลอเรงคิม่าจะเกิดขึ้นหลังจากที่โฟลเอ็มหยุดการทำงานแล้ว

ใน secondary phloem อาจมี secretory structure ที่เป็นทั้งแบบ lysigenous หรือ schizogenous หรืออาจมีท่อน้ำยาง (laticifer) หรือเซลล์พิเศษอื่นๆ ray ที่พบมีหลายแบบ อาจเป็น uniseriate, biseriate หรือ multiseriate และอาจพบ ray หลายชนิดอยู่ด้วยกัน ray อาจประกอบด้วย พาเรงคิม่าล้วนๆ หรือมีสเกลอเรงคิม่าปนอยู่ด้วย ในส่วนของพืชที่มีอายุมากๆ ray มักจะขยายใหญ่ขึ้นเพราะเกิดจากการขยายขนาดในแนวรัศมีของลำต้น

โฟลเอ็มที่ทำหน้าที่ได้ดีคือ secondary phloem ที่เกิดขึ้นในปีล่าสุด จัดเป็น functional phloem (ภาพที่ 7.6 ก.) ในขณะที่โฟลเอ็มที่เกิดขึ้นในปีก่อนๆ จะหยุดทำหน้าที่ แต่ในพืชหลายชนิด sieve elements จะมีอายุการทำงานหลายปี เช่นองุ่นในเขตหนาว ในฤดูหนาวจะมี callose เกิดขึ้นหนาและ sieve elements จะพังกตัว เมื่อถึงฤดูใบไม้ผลิ callose จะหายไปก่อนที่แคมเบียมจะเริ่มทำงาน ในพืชที่มี included phloem (interxylary phloem) กลุ่มโฟลเอ็มจะทำหน้าที่ได้หลายปี ในพืชพวกสนภูเข โฟลเอ็มจะทำหน้าที่เพียงปีเดียว

โฟลเอ็มที่หยุดทำงาน เรียกส่วนของโฟลเอ็มที่หยุดทำหน้าที่ว่า **nonfunctioning phloem (inactive phloem)** sieve elements จะมี callose หนามาก เรียก **definite callose** เกิดคอลลุม sieve area ทำให้โปรโทพลาสต์ค่อยๆ หยุดทำงาน sieve tube มักถูกเบียดจากเซลล์อื่นจนเสียรูปหรือแตกออกและมีก้ำขบรจอยู่เต็ม ray และพาเรงคิม่าขยายขนาดขึ้นและเบียด sieve tube มากขึ้น ในพืชหลายชนิดพาเรงคิม่าในส่วนนี้ยังมีชีวิตและทำหน้าที่เก็บสะสม จนกว่าส่วนนี้จะถูกตัดออกด้วย periderm ในพืชบางชนิดแม้ว่าโฟลเอ็มจะหยุดการทำงานแล้ว แต่เซลล์ต่างๆ ยังมีอยู่ครบและมีรูปร่างปกติ แต่พืชบางชนิดจะเห็นเซลล์รวมกับเป็นแถบแคบๆ เท่านั้น จำนวนของโฟลเอ็มที่หยุดการทำงานแล้วจะมีมากหรือน้อยขึ้นอยู่กับวิธีการเกิด phellogen กล่าวคือ ถ้า phellogen เกิดใกล้กับผิวของลำต้นและไม่มี phellogen

ใหม่ที่เกิดลึกลงไปขึ้นมาแทนที่หลายๆ ปี ลำต้นนั้นจะมีโฟลเอ็มที่หยุดการทำงานแล้วเกิดขึ้น
 หนารอบลำต้น แต่ถ้า phellogen เกิดขึ้นภายในโฟลเอ็มทุกๆ ปีก็จะไม่เห็นว่ามีกลุ่มของ
 โฟลเอ็มที่หยุดการทำงานแล้ว



ภาพที่ 7.6 แสดงโฟลเอ็มของพืชใบเลี้ยงคู่ ก. ไดอะแกรมภาพสามมิติแสดง secondary phloem และ vascular cambium ของ tulip tree, *Liriodendron tulipifera*
 ข. ภาพตัดตามขวาง ค. ตัดตามแนวรัศมี ง. ตัดตามแนวสัมผัส (จาก Esau, 1977)

7.4 ลักษณะการทำงานของเนื้อเยื่อลำเลียง

เนื้อเยื่อลำเลียงประกอบด้วยไซเลมและโฟลเอ็มที่เป็นเนื้อเยื่อที่พบอยู่ด้วยกันเสมอ แต่เนื้อเยื่อทั้งสองชนิดนี้มีหน้าที่และลักษณะการทำงานแตกต่างกันอย่างชัดเจน (Mauseth, 1988) ดังนี้

1. ไซเลมทำหน้าที่ลำเลียงน้ำและสารอินทรีย์จากส่วนของรากขึ้นไปยังส่วนของพืชที่อยู่เหนือดิน (aerial parts) ส่วนโฟลเอ็มทำหน้าที่ลำเลียงสารอินทรีย์ที่เกิดจากขบวนการสังเคราะห์แสง ไปยังส่วนต่างๆ ของพืช

2. ไซเลมลำเลียงน้ำขึ้น (upward) เรียกว่า conduction และจัดไซเลมเป็น conductive tissue ส่วนโฟลเอ็มลำเลียงสารอาหารลง (downward) เรียก translocation และเรียกโฟลเอ็มเป็น translocative tissue

3. เซลล์ลำเลียงน้ำหรือ tracheary elements เป็นเซลล์ที่ไม่มีโปรโทพลาสต์ น้ำจะลำเลียงโดยปัจจัยอื่นๆ เช่น แรงดันราก, cohesion-adhesion pull, และแรงดึงจากการคายน้ำ จะเห็นได้ว่าเซลล์ลำเลียงน้ำมีบทบาทน้อยในการควบคุมการลำเลียงน้ำ ส่วนเซลล์ที่ทำหน้าที่ลำเลียงสารอาหารหรือ sieve elements ยังมีโปรโทพลาสต์ การลำเลียงสารอาหารเกิดจากแรงดึงและแรงบีบของเซลล์ลำเลียงสารอาหารเอง

4. เซลล์ลำเลียงน้ำมีอายุการทำงานนาน อาจเป็นเดือน เป็นปีหรือหลายปี ส่วนเซลล์ลำเลียงสารอาหารมีอายุการทำงานสั้น อาจเป็นวันหรือสัปดาห์ เท่านั้น

~~~~~

