

บทที่ 9

ลำต้น (Stem)

ลำต้นเป็นโครงสร้างที่มีทิศทางการเจริญตรงกันข้ามกับราก คือมีการเจริญหนีจากใจกลางของโลก (negative geotropism) มีหน้าที่หลักคือชูกิ่งก้านเพื่อให้ใบได้รับแสงเหมาะกับการสังเคราะห์แสง ทำให้ดอกเด่นชัดเพื่อให้แมลงมาช่วยในการผสมเกสร รวมทั้งทำหน้าที่ลำเลียงน้ำและอาหาร ส่วนหน้าที่อื่นๆ อาจแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช เช่นสะสมอาหาร ขยายพันธุ์ เป็นต้น

ลำต้นมีจุดกำเนิดจากส่วนลำต้นใต้ใบเลี้ยง (hypocotyl) ของเมล็ด หลังจากส่วนของรากแรกเกิดแทงทะลุเปลือกหุ้มเมล็ดออกมา ลำต้นใต้ใบเลี้ยงจะค่อยๆ เปลี่ยนไปเป็นลำต้น ลำต้นประกอบด้วยข้อและปล้อง ใบ และตา กิ่งหรือลำต้นที่มีใบติดอยู่อาจเรียกว่า **shoot**

9.1 โครงสร้างภายในของลำต้น (stem structure)

โครงสร้างภายในของลำต้นมีลักษณะคล้ายกับโครงสร้างภายในของราก คือประกอบด้วยโครงสร้างทั้งในระยะปฐมภูมิและระยะทุติยภูมิ โครงสร้างในระยะปฐมภูมิประกอบด้วยเนื้อเยื่อที่เจริญและพัฒนามาจากส่วนของปลายยอด เนื้อเยื่อส่วนใหญ่จะเป็น primary permanent tissue ส่วนในระยะทุติยภูมิจะมี lateral meristem เกิดขึ้นและจะทำหน้าที่แบ่งตัวเพื่อสร้างเป็น secondary permanent tissue

9.1.1 โครงสร้างในระยะปฐมภูมิ

โครงสร้างของลำต้นในระยะปฐมภูมิมิเนื้อเยื่อหลายชนิดได้แก่ epidermis คอรัเทกซ์ ไซโนและเนื้อเยื่อลำเลียง โดยมีส่วนของใบอ่อนทำหน้าที่ป้องกัน apical meristem

Apical meristem

เนื้อเยื่อเจริญของปลายยอดมีลักษณะต่างจากส่วนของปลายรากเพราะไม่มีอวัยวะพิเศษมาหุ้ม มีเพียงส่วนของใบอ่อนเท่านั้นที่ทำหน้าที่ห่อหุ้ม โดยใบอ่อนจะทำหน้าที่ป้องกันอันตรายให้กับเนื้อเยื่อเจริญ พืชบางชนิดอาจมีส่วนของใบพิเศษ เช่น scale leaf ทำหน้าที่หุ้มใบอ่อนอีก

ชั้นหนึ่ง ลักษณะและส่วนประกอบของเนื้อเยื่อเจริญที่ปลายยอดได้กล่าวไปแล้วในเรื่องของเนื้อเยื่อเจริญ

Epidermis

เซลล์ epidermis ของลำต้นมีลักษณะคล้ายกับที่พบในโครงสร้างอื่นๆ คือประกอบด้วยเซลล์เพียงชั้นเดียว มีคิวทิเคิลปกคลุม อาจมีปากใบด้วยก็ได้ แต่มักมีน้อยกว่าที่พบบนผิวใบ ยกเว้นพืชน้ำที่เจริญใต้น้ำ (submerged plants) ที่มีคิวทิเคิลบางและไม่มีปากใบ นอกจากนี้เซลล์ epidermis อาจเปลี่ยนรูปไปเป็น trichome ชนิดต่างๆ ได้ด้วย เนื้อเยื่อ epidermis ประกอบด้วยเซลล์ที่มีชีวิตที่สามารถแบ่งตัวเพื่อเพิ่มจำนวนได้ ซึ่งทำให้ลำต้นมีความกว้างเพิ่มขึ้นในการเจริญระยะปฐมภูมิ โดยที่ epidermis จะขยายตัวออกและแบ่งตัวทางด้านรัศมี ซึ่งมีประโยชน์มากโดยเฉพาะลำต้นที่มี periderm เกิดซ้ำ

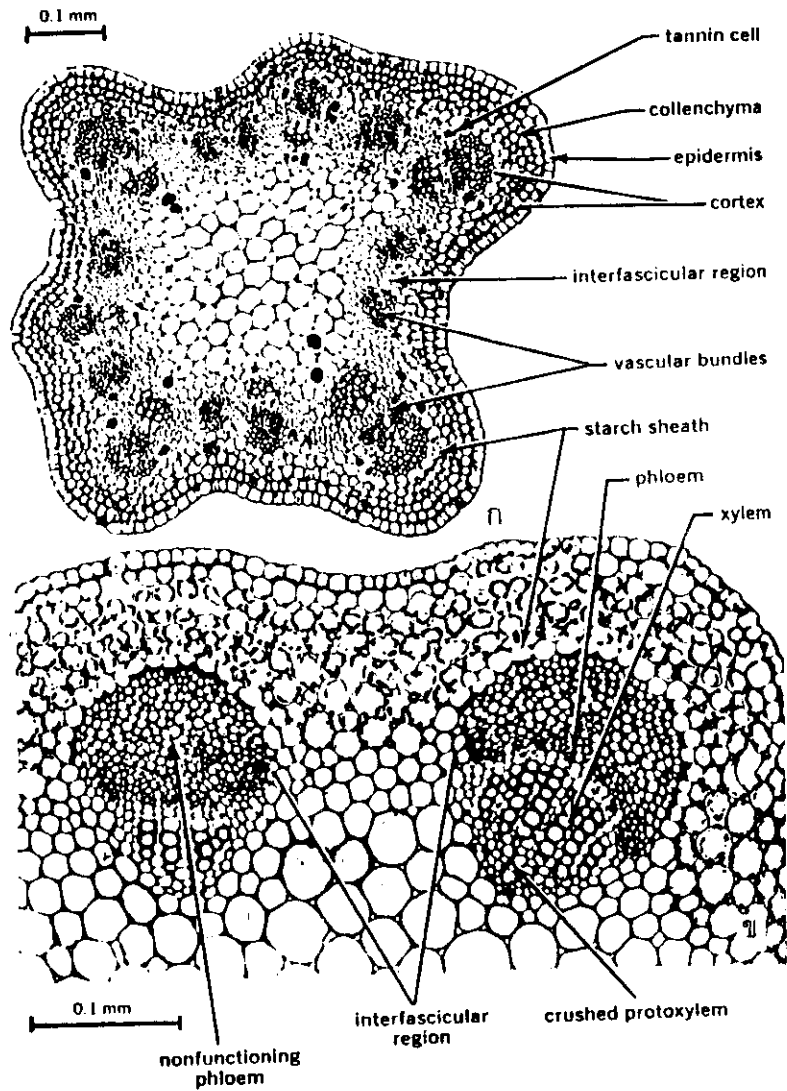
คอร์เทกซ์

ชั้นคอร์เทกซ์ของลำต้นเป็นชั้นของเซลล์ที่อยู่ระหว่าง epidermis กับเซลล์ชั้นนอกสุดของเนื้อเยื่อลำเลียง คอร์เทกซ์ของลำต้นมีความกว้างไม่มาก ยกเว้นพืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่เป็นพืชล้มลุกจะมีชั้นนี้กว้าง เซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์มักประกอบด้วย chlorenchyma หรือพาเรงคิมาล้วนๆ เซลล์จัดเรียงตัวค่อนข้างแน่น อาจมีคอลเลงคิมาและสเกลอเรนคิมาทำหน้าที่ให้ความแข็งแรง นอกจากนี้อาจมี idioblast cells แทรกอยู่ทั่วไป ในพืชพวกสนกุเขามักไม่มีเนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่ให้ความแข็งแรง แต่มี resin duct กระจายอยู่ทั่วไป รวมทั้งในชั้นไส้ในด้วย

เนื่องจากลำต้นของพืชใบเลี้ยงคู่และพวก Gymnosperm ไม่มีชั้นเอนโดเดอร์มิสเหมือนในราก ดังนั้นชั้นในสุดของคอร์เทกซ์มักเป็นชั้นเซลล์ที่มีแป้งอยู่เป็นจำนวนมาก เรียกว่า **starch sheath** (ภาพที่ 9.1) ในพืชใบเลี้ยงคู่บางชนิดอาจมี casparian strip ในเซลล์ชั้นในสุดนี้ด้วย ส่วนในพืชที่มีวิวัฒนาการต่ำ อาจพบมีเอนโดเดอร์มิสเห็นได้ชัดเจน แม้ว่าจะไม่มีเซลล์ที่กำหนดขอบเขตของชั้นคอร์เทกซ์และชั้น stele ได้ชัดเจน แต่ส่วนประกอบทางเคมีและสรีระวิทยาของทั้งสองชั้นนี้จะต่างกัน

ไส้ใน

ไส้ใน (เดิมเรียกว่า medullar) ของลำต้นพืชใบเลี้ยงคู่มักเห็นได้ชัดเจน เนื่องจากมีกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงเรียงตัวเป็นระเบียบ (ภาพที่ 9.1) ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักมีไส้ในไม่ชัดเจน เนื่องจากมีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงกระจายอย่างไม่เป็นระเบียบ (ภาพที่ 9.2) พืชใบเลี้ยงเดี่ยวบางชนิด บริเวณใจกลางของลำต้นในส่วนของปล้องมักมีกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงอยู่น้อย เมื่อมีอายุมากขึ้นเซลล์มักสลายไป เกิดเป็นช่องว่างขนาดใหญ่ เรียกว่า **pith cavity** (ภาพที่ 9.10 ก.)



ภาพที่ 9.1 แสดงโครงสร้างภายในลำต้นของพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีการเจริญ
 ในขั้นแรก ก. *Lotus corniculatus* ข. *Trifolium hybridum* แสดงกลุ่ม
 เนื้อเยื่อลำเลียงสองกลุ่ม (จาก Esau, 1977)

เซลล์ในชั้นไส้ในมักประกอบด้วยพาราเรงคิมาล้วนๆ มีการจัดเรียงตัวหลวมๆ มีช่องว่าง
 ระหว่างเซลล์ขนาดใหญ่ มักไม่มี chlorenchyma แต่อาจมี idioblast cells กระจายอยู่ทั่วไป
 เนื้อเยื่อด้านนอกของไส้ในอาจเห็นแตกต่างจากด้านในโดยเซลล์มีขนาดเล็กกว่า เรียงตัว
 ค่อนข้างแน่นและมีชีวิตยืนยาวกว่า เรียกว่า **perimedullary zone** (หรือ medullary sheath)

ส่วนเซลล์พาเรงคิมาที่อยู่ระหว่างกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียง เรียกว่า **medullary ray** (หรือ interfascicular region หรือ pith ray, ภาพที่ 9.1) พืชใบเลี้ยงคู่บางชนิดในวงศ์ Amaranthaceae, Cactaceae, Nyctaginaceae, Piperaceae, Polygonaceae นอกจากจะมีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงจัดเรียงตัวเป็นระเบียบแล้ว อาจมีกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงในส่วนของไส้ในอีกด้วย เรียกว่า **medullary bundle**

เนื้อเยื่อลำเลียง

เนื้อเยื่อลำเลียงของลำต้นเกิดเป็นกลุ่มๆ เรียกว่า **vascular bundle** ในระยะแรกๆ ของการเจริญในระยะทุติยภูมิ กลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงจะยังไม่เชื่อมต่อกัน จนกว่าส่วนของ fascicular cambium และ interfascicular cambium จะเชื่อมต่อกันเกิดเป็นแคมเบียมหรือ vascular cambium จากนั้นเนื้อเยื่อลำเลียงที่สร้างขึ้นใหม่จะค่อยๆ เชื่อมต่อกันตลอดโครงสร้าง

จากลักษณะการจัดเรียงตัวของไซเลมและโฟลเอ็ม แบ่งชนิดของเนื้อเยื่อลำเลียงในลำต้นพืชได้เป็น 4 แบบดังนี้

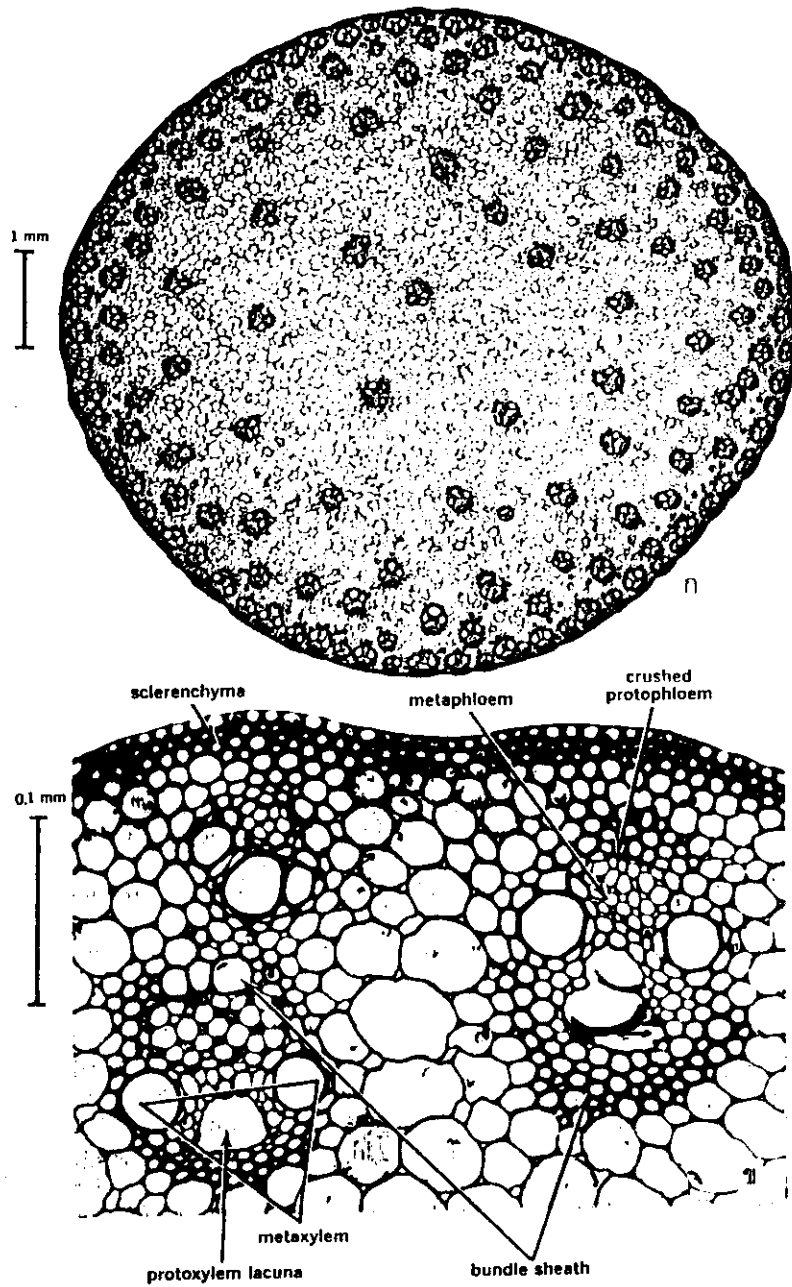
1. Collateral bundle เป็นกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีไซเลมและโฟลเอ็มอยู่ในรัศมีเดียวกัน โดยมีโฟลเอ็มอยู่ด้านนอกและไซเลมอยู่ด้านใน พบในลำต้นของพืชต่างๆ ไป รวมทั้งพวก Gymnosperm หลายชนิด ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักมีสเกลอเรงคิมาล้อมรอบ เรียกว่า bundle sheath เนื้อเยื่อลำเลียงของพืชใบเลี้ยงคู่และพวก Gymnosperm มักมี procambium กันระหว่างไซเลมและโฟลเอ็ม จัดเป็น open bundle ส่วนพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักไม่มี จัดเป็น closed bundle

2. Bicollateral bundle เป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีลักษณะเหมือน collateral bundle แต่มีส่วนของโฟลเอ็มเกิดทั้งด้านนอกและด้านใน เรียกว่า external และ internal phloem ตามลำดับ โดย internal phloem มักมีจำนวนเซลล์น้อยกว่า external phloem พบในลำต้นเฟินบางชนิด, พวงแดง, มันฝรั่ง, มะเขือเทศ เป็นต้น

3. Radial bundle (alternate bundle) เป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีไซเลมและโฟลเอ็มเรียงสลับกันไปตามแนวรัศมีจนรอบวงของลำต้นหรือราก พบในลำต้นของพืชมีท่อลำเลียงชั้นต่ำบางชนิดและรากของพืชดอกในระยะที่มีการเจริญปฐมภูมิ

4. Concentric bundle เป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีเนื้อเยื่อลำเลียงชนิดหนึ่งล้อมรอบเนื้อเยื่อลำเลียงอีกชนิดหนึ่งไว้ แบ่งได้เป็น 2 ชนิดคือ

4.1 Amphivasal bundle เป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีโฟลเอ็มอยู่กลาง มีไซเลมล้อมรอบเป็นวง พบในลำต้นใต้ดินบางตำแหน่งในพืชใบเลี้ยงคู่บางชนิด และพืชใบเลี้ยงเดี่ยวในวงศ์ Araceae, Liliaceae, Cyperaceae เป็นต้น



ภาพที่ 9.2 แสดงโครงสร้างภายในของลำต้นข้าวโพด ก. กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงกระจายตัวไม่เป็นระเบียบ ข. กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีกำลังขยายมากขึ้น (จาก Esau, 1977)

4.2 Amphicribal bundle เป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีไซเลมอยู่กลาง มีโฟลเอ็มล้อมรอบ เช่นพบในไรโซม (rhizome) ของเฟินบางชนิดและกลุ่มท่อลำเลียงขนาดเล็กของดอกและผล จัดเป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีวิวัฒนาการน้อยกว่าแบบแรก

Stele

Stele ของลำต้นประกอบด้วยเนื้อเยื่อในชั้นเพริไซเคิล โพลเอ็ม ไซเลมและไส้ใน (ถ้ามี) แต่ใน ลำต้นชั้นเพริไซเคิลจะไม่ชัดเจนเหมือนในราก ดังนั้นคำว่าเพริไซเคิลจึงหมายถึงเนื้อเยื่อชั้นนอกสุดของ โพลเอ็มซึ่ง sieve elements หยุดทำหน้าที่แล้ว ไบฟีชไบเลียงเดี่ยวที่มีสเกลอแรงคิมาล้อมรอบเพริไซเคิลคือชั้นนอกสุดของสเกลอแรงคิม

จากลักษณะการกำเนิดและตำแหน่งของเนื้อเยื่อลำเลียง แบ่งชนิดของ stele ในลำต้นได้เป็น 3 ชนิดดังนี้ (ภาพที่ 9.3)

1. **Protostele** เป็น stele ที่มีวิวัฒนาการต่ำเพราะไม่มีไส้ใน มีส่วนของไซเลมอยู่ตรงกลางและมีโฟลเอ็มล้อมรอบ พบในพีชมีท่อลำเลียงที่มีวิวัฒนาการต่ำและในรากของพีชมีดอก แบ่งได้เป็น 3 ชนิดได้แก่

1.1 Haplostele เป็นแบบที่มีไซเลมอยู่ตรงกลางและมีโฟลเอ็มล้อมรอบ พบในลำต้นของ *Rhynia*, *Selaginella* และเฟินบางชนิด

1.2 Actinostele (หรือ radial stele) เป็นแบบที่มีไซเลมแยกออกเป็นแฉกๆ และมี โพลเอ็มอยู่ระหว่างแฉก พบในลำต้นของพีชมีท่อลำเลียงชั้นต่ำบางชนิด เช่น *Lycopodium*, *Psilotum* และในรากของพีชไบเลียงคู่

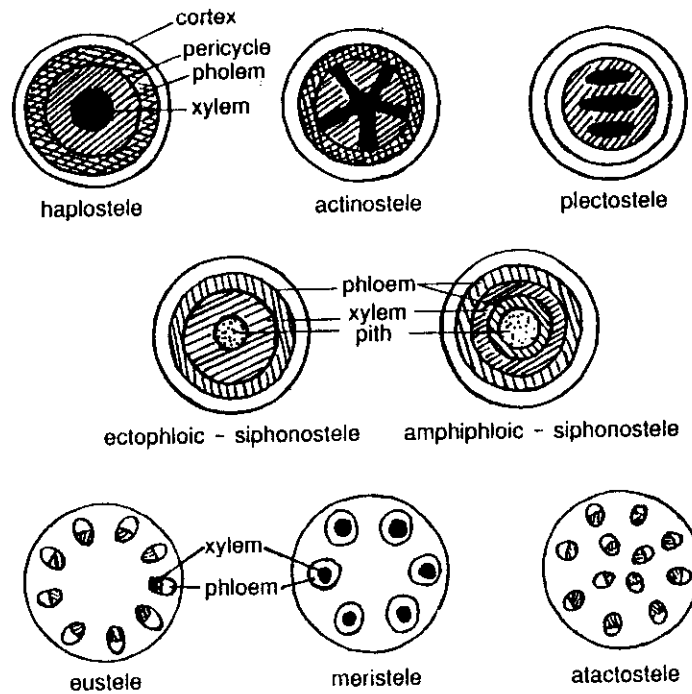
1.3 Plectostele เป็นแบบที่มีไซเลมและโฟลเอ็มอยู่สลับกันเป็นชั้นๆ พบในลำต้นของ *Lycopodium* บางชนิด

2. **Siphonostele** เป็นแบบที่มีไส้ใน โดยมีส่วนของไซเลมและโฟลเอ็มเกิดเป็นวงล้อมรอบไส้ในในลักษณะ concentric bundle แบ่งย่อยได้เป็น 2 ชนิด ได้แก่

2.1 Ectophloic siphonostele เป็นแบบที่มีไซเลมอยู่ติดกับไส้ในและมีโฟลเอ็มล้อมรอบ พบในลำต้นของพีชไบเลียงคู่และพวก Gymnosperm ในกรณีที่กลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงขาดเป็นช่วงๆ และมี intervacular region (pith ray) กั้น เรียกว่า **Eustele**

2.2 Amphiphloic siphonostele (endophloic siphonostele หรือ solenostele) เป็นแบบที่มีโฟลเอ็มอยู่ติดกับไส้ใน ถัดออกมาเป็นไซเลมและมีโฟลเอ็มอีกกลุ่มล้อมรอบไซเลมอยู่ด้านนอก ถ้าเนื้อเยื่อลำเลียงไม่เชื่อมต่อกัน เรียกว่า **dictyostele** บางครั้งอาจเรียกแต่ละกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงว่า **meristele** พบในลำต้นของเฟินบางชนิด เช่น ก้านดำ (*Adiantum*), ผักแว่น (*Marsilea*) เป็นต้น

3. **Atactostele** เป็นแบบที่มีกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงกระจายอยู่อย่างไม่เป็นระเบียบ เช่น ใน ลำต้นของพืชใบเลี้ยงเดี่ยว



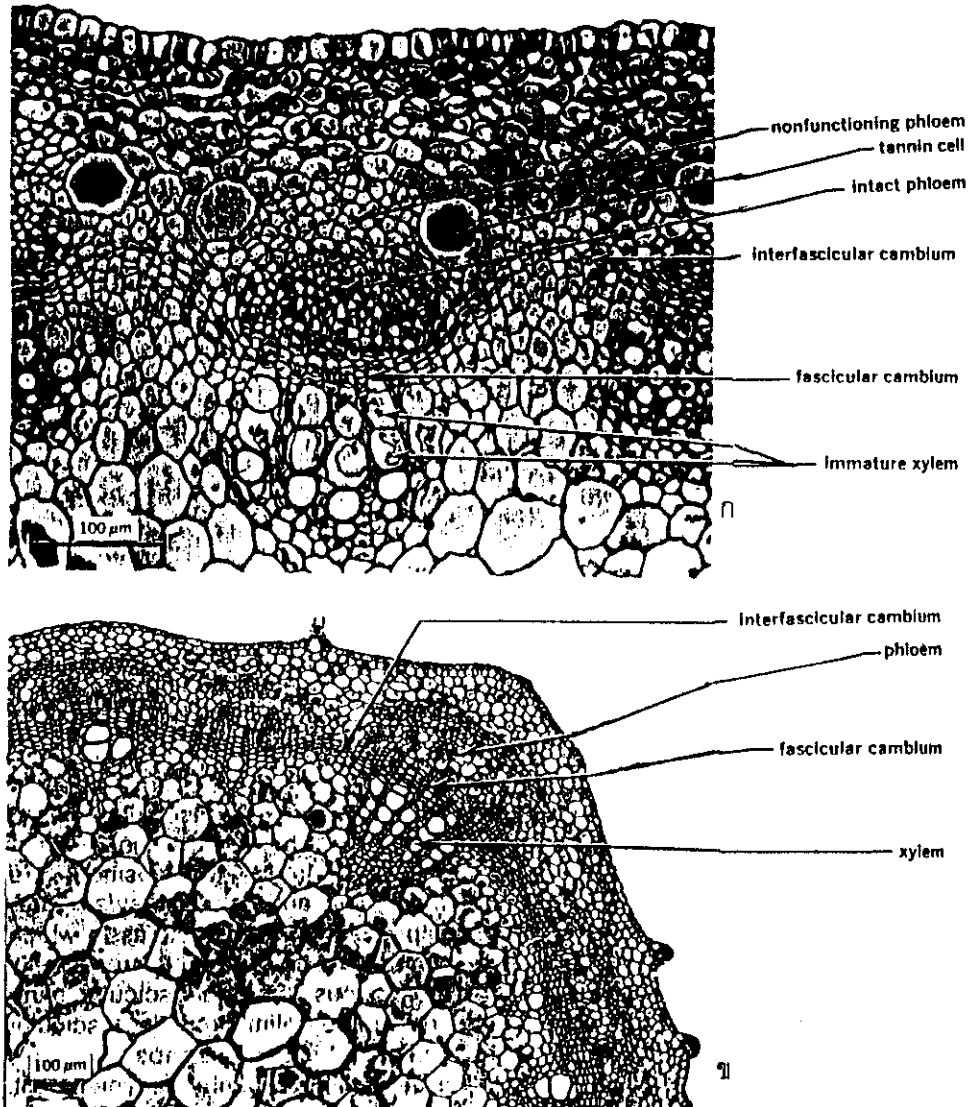
ภาพที่ 9.3 ไดอะแกรมแสดง stele ชนิดต่างๆ (จาก เทียมใจ, 2542)

9.2 โครงสร้างในระยะทุติยภูมิ

ในลำต้นพืชใบเลี้ยงคู่และพวก Gymnosperm มักมีโครงสร้างในระยะทุติยภูมิเกิดขึ้น แต่จะไม่พบในพืชใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้เนื้ออ่อนและพืชใบเลี้ยงเดี่ยว เริ่มจาก procambium ที่อยู่ระหว่าง primary xylem และ primary phloem เปลี่ยนเป็น fascicular cambium ขณะเดียวกันจะชักนำเซลล์พาเรงคิมาในชั้น medullary ray ที่อยู่ในแนวเดียวกันให้เจริญย้อนกลับ (redifferentiate) เป็น interfascicular cambium จากนั้นทั้ง fascicular cambium และ interfascicular cambium จะเชื่อมต่อกันเกิดเป็นแคมเบียมตลอดโครงสร้างของลำต้น (ภาพที่ 3.8, 8.4) จากนั้นแคมเบียมจะแบ่งตัวเพื่อสร้างเป็น secondary xylem และ secondary phloem ตามลำดับ ขณะเดียวกัน เนื้อเยื่อในชั้นคอร์เทกซ์จะมีการเจริญย้อนกลับเพื่อสร้างเป็น periderm ด้วย

Secondary xylem หรือเนื้อไม้ (wood) จะมีปริมาณมากกว่า secondary phloem และมีอายุการทำงานนาน เมื่อมี secondary xylem เกิดมากขึ้นจะค่อยๆ บีบให้ทั้ง primary xylem

(ด้านใน) และ primary phloem (ด้านนอก) ให้เสียรูปและสลายไป นอกจากนี้ยังเบียดให้ชั้นของไส้ในให้สลายไปด้วย ส่วน secondary phloem ที่มีปริมาณน้อยและมีอายุการทำงานสั้นกว่าจะถูก secondary xylem ดันออกด้านนอกด้วย แต่เซลล์ไม่เสียรูปเพราะมีเซลล์ที่ให้ความแข็งแรงโดยเฉพาะ phloem fiber ในปริมาณมาก ขณะเดียวกันจะมีการเพิ่มขนาดของลำต้น โดยการแบ่งตัวของ phloem ray และ phloem parenchyma รวมทั้งการมี periderm ด้วย (ภาพที่ 3.12)



ภาพที่ 8.4 แสดงโครงสร้างภายในลำต้นของพืชใบเลี้ยงคู่ ก. ลำต้นของ *Lotus corniculatus* ที่ vascular cambium เจริญในระยะแรกๆ ข. ลำต้นของ *Medicago sativa* ที่มีอายุมากขึ้น (จาก Esau, 1977)

9.3 ลำต้นของพืชกลุ่มต่าง ๆ

โดยทั่วไปแล้ว พืชใบเลี้ยงคู่และพืชพวก Gymnosperm จะมีการเจริญระยะปฐมภูมิและระยะทุติยภูมิคล้ายกัน และต่างจากพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและพืชใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้เนื้ออ่อน อย่างไรก็ตาม รูปแบบในการเจริญของพืชแต่ละกลุ่มอาจมีความแตกต่างกันในรายละเอียดดังนี้

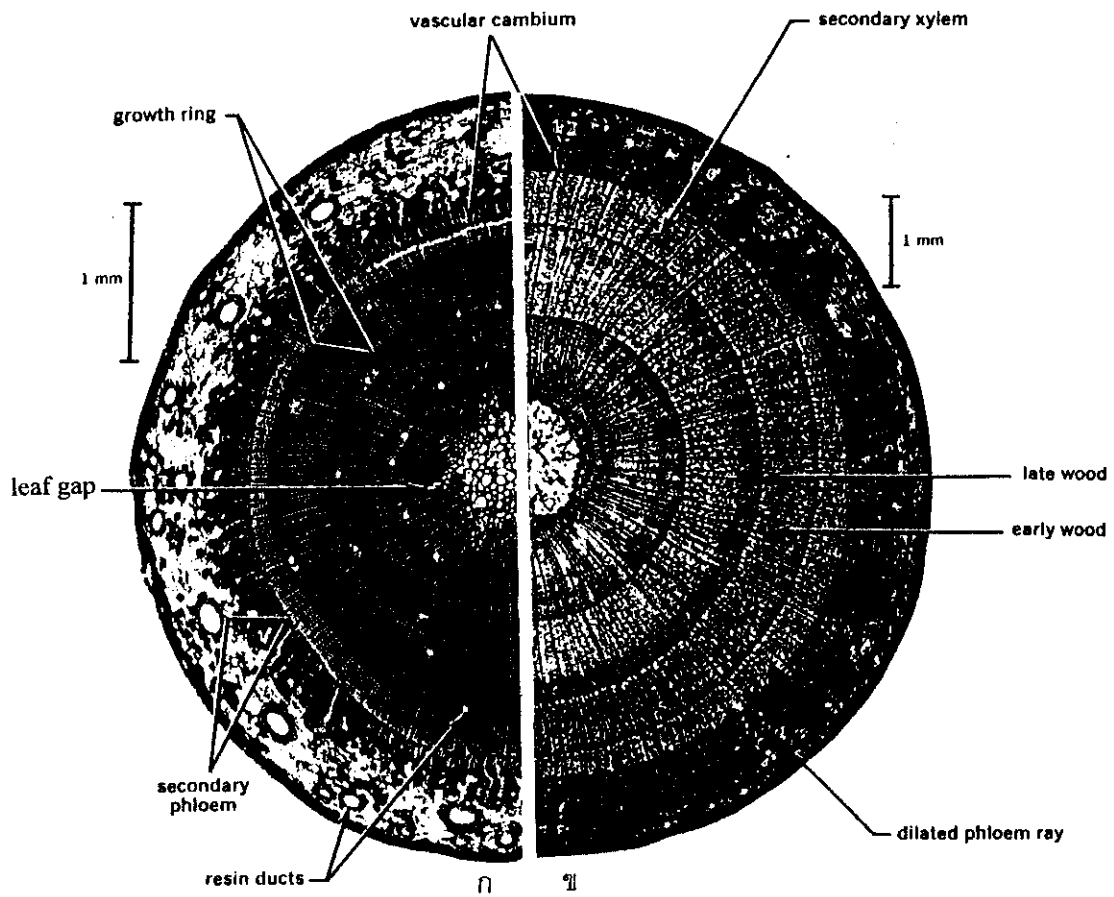
9.3.1 พืชพวกสนภูเขา (Conifers)

พืชพวกสนภูเขาเป็นพืชที่มีโครงสร้างทั้งการเจริญในระยะปฐมภูมิและระยะทุติยภูมิเหมือนกับพืชใบเลี้ยงคู่ทั่วไป แต่ในระยะทุติยภูมิมักไม่เห็น secondary phloem เพราะพืชพวกสนไม่มี phloem fiber ทำให้เซลล์ของโฟลเอ็มถูกเบียดและสลายไปได้ง่าย โดยเฉพาะ primary phloem นอกจากนี้ยังทำให้แยกชั้นคอร์เทกซ์ออกจากเนื้อเยื่อลำเลียงได้ยากด้วย ในชั้นคอร์เทกซ์มี resin duct (ภาพที่ 9.5 ก.) ซึ่งจะขยายใหญ่ขึ้นเมื่อลำต้นมีขนาดใหญ่ขึ้น ส่วน periderm มีจุดกำเนิดอยู่ที่ epidermis และใช้เวลาหลายปีกว่าจะมี periderm ที่สมบูรณ์

9.3.2 พืชใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้เนื้อแข็ง

พืชใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้เนื้อแข็งมีเซลล์ลำเลียงหลายชนิด มีสารสร้าง secondary xylem (ภาพที่ 9.5 ข., 9.6) จำนวนมากจนเบียดให้ primary xylem และใส่ในให้หายไป ขณะเดียวกันก็ดันให้ primary phloem และ secondary phloem ออกด้านนอก ในโฟลเอ็มมักมีเซลล์เส้นใยจำนวนมากและเกิดขึ้นหลายชั้น สลับกับชั้นของเนื้อเยื่ออื่นๆ ของโฟลเอ็ม ส่วน periderm มีจุดกำเนิดอยู่ที่ epidermis และอยู่ได้นานหลายปี ในระยะแรกๆ จะสามารถแยกชั้นคอร์เทกซ์กับชั้น primary phloem ได้เพราะ phloem fiber อยู่ด้านนอก

ใน secondary phloem มักมีส่วนของ phloem ray ขยายออก เรียกว่า **dilated ray** (ภาพที่ 9.6) ประกอบด้วยเซลล์พาเรงคิมาล้วนๆ ขณะเดียวกันส่วนอื่นๆ ของ secondary phloem จะค่อยๆ แคบเข้า ทั้งนี้เป็นผลมาจากการขยายขนาดของลำต้นในแนวรัศมี



ภาพที่ 9.5 แสดงโครงสร้างภายในของลำต้นที่มีเนื้อไม้ เปลือกไม้และ periderm ก. ต้นสนภูเขา (Pinus) ข. *Tilia* (จาก Esau, 1977)

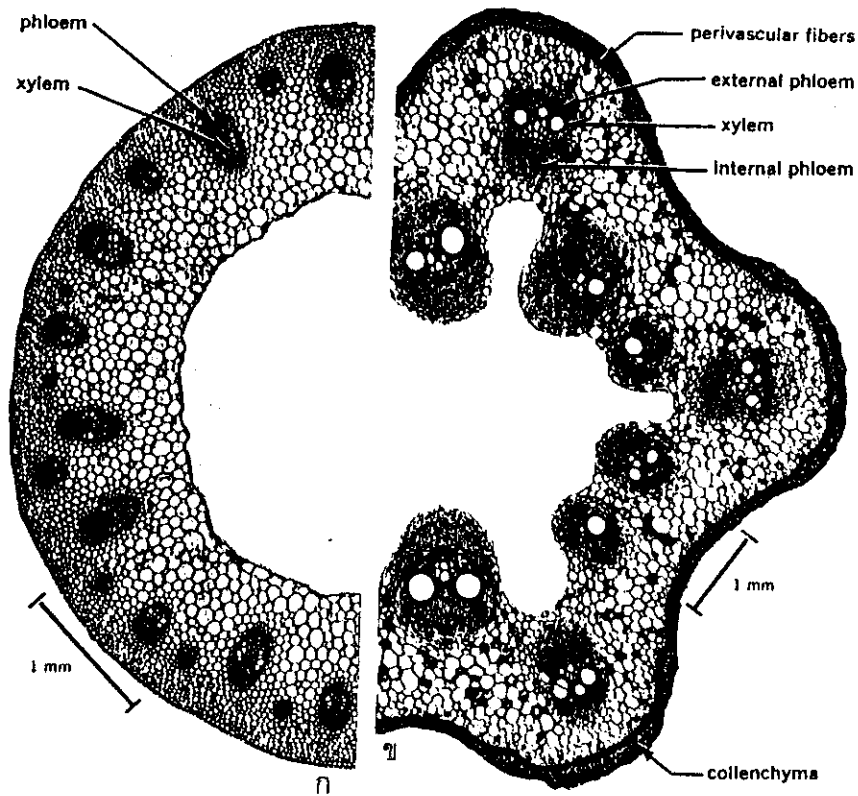


ภาพที่ 9.6 โครงสร้างภายในของลำต้น *Tilia* อายุ 4 ปี แสดงบริเวณ เปลือกไม้และ periderm (จาก Esau, 1977)

9.3.3 พืชใบเลี้ยงคู่ที่มีลำต้นอ่อน

พืชกลุ่มนี้หลายชนิดมีรูปแบบของการเจริญในระยะทุติยภูมิคล้ายกับพืชใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้เนื้อแข็ง พืชในวงศ์ Asteraceae บางชนิดมีเอนโดเดอริมิสและ casparian strip เกิดขึ้นในพีชวงศ์ Papilionaceae บางชนิดมี medullary ray กว้าง ทำให้กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงแยกจากกันได้ชัดเจน ในส่วนล่างๆ ของลำต้นอาจมีการเจริญในระยะทุติยภูมิเกิดขึ้น แต่จะสร้าง secondary phloem น้อยมากและมี secondary xylem fiber จำนวนมาก พืชใบเลี้ยงคู่บางชนิดจะไม่มี การเจริญระยะทุติยภูมิ โดยมีกลุ่มของท่อลำเลียงคล้ายกับพืชใบเลี้ยงเดี่ยวโดยมีกลุ่มท่อลำเลียงอยู่ห่างกันและเป็น closed bundle (ภาพที่ 9.7 ก.) เช่นพืชในวงศ์ Ranunculaceae, Nelumboaceae เป็นต้น

กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงของพืชบางชนิดในวงศ์ Solanaceae เช่นมันฝรั่ง ยาสูบและมะเขือเทศ มีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงเป็นแบบ bicollateral bundle โดยมี internal phloem อยู่ติดกับไส้ใน เมื่อมีการเจริญระยะทุติยภูมิ ส่วนของ vascular cambium จะเกิดอยู่ระหว่างโฟลเอ็มที่อยู่ด้านนอก (outer phloem) กับไซเลมเท่านั้น ส่วนพืชในวงศ์ Cucurbitaceae มีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงเป็นแบบ bicollateral bundle (ภาพที่ 9.7 ข.) แต่โฟลเอ็มที่อยู่ด้านใน (internal phloem) จะหายไปตั้งแต่ระยะแรกๆ ของการเจริญในระยะปฐมภูมิ



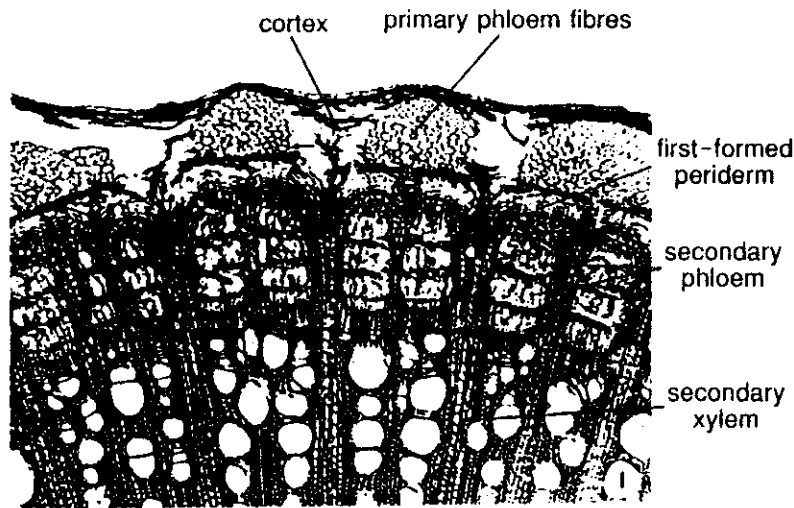
ภาพที่ 9.7 แสดงโครงสร้างภายในของพืชใบเลี้ยงคู่ที่ไม่มีเนื้อไม้
 ก. *Ranunculus* ข. *Cucurbita* (จาก Esau, 1977)

9.3.4 พืชใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้เลื้อย

ในลำต้นพืชที่เป็นไม้เลื้อยหรือไม้เถา เช่น องุ่น phloem ray จะมีความกว้างมากในระยะปฐมภูมิ กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงมีขนาดไม่เท่ากัน เมื่อมีแคมเบียม เนื้อเยื่อเจริญในตำแหน่ง interfascicular cambium จะสร้าง phloem ray ในปริมาณมาก มีลักษณะคล้ายลิ้มและอยู่ติดกับ interfascicular region อาจมี phloem ray เกิดขึ้นใหม่เป็นครั้งคราวแต่จะอยู่ภายในส่วนที่มีลักษณะคล้ายลิ้มนี้และไม่ติดกับ interfascicular region

Periderm มีจุดกำเนิดมาจากเซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์โดยเกิดจากพาเรงคิมาของ metaphloem และเกิดติดต่อกันได้โดยการเจริญย้อนกลับของ interfascicular parenchyma และส่วนนอกของโฟลเอม เมื่อ periderm เกิดเป็นวงตลอดโครงสร้างแล้วจะหลุดออกเป็นแผ่น

ติดต่อกัน (ภาพที่ 9.8) ในปีต่อไป periderm จะเกิดมาจากชั้น secondary phloem

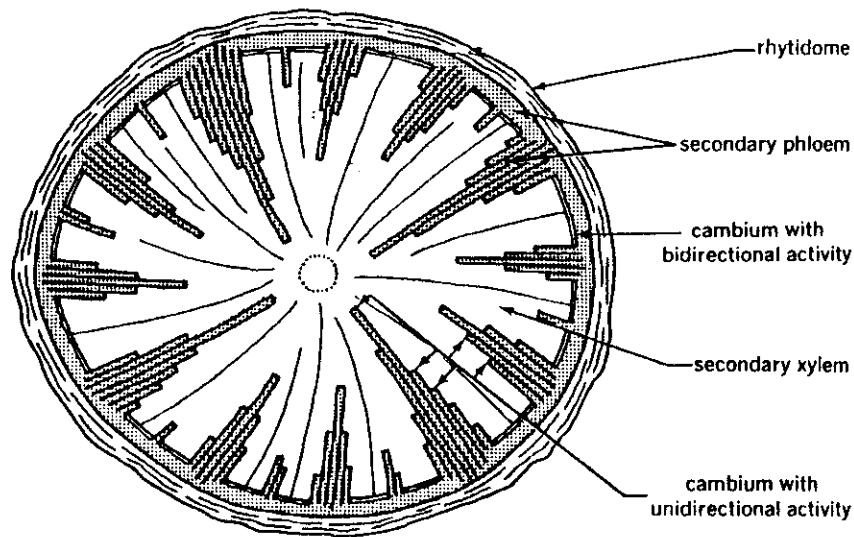


ภาพที่ 9.8 แสดงโครงสร้างภายในของลำต้นงุ่นในระยะทุติยภูมิ และการเกิด periderm (จากเทียมใจ, 2542)

9.3.5 พืชใบเลี้ยงคู่ที่มีการเจริญในระยะทุติยภูมิผิดปกติ

พืชใบเลี้ยงคู่และพืชพวก Gymnosperm ที่มีการเจริญในระยะทุติยภูมิผิดไปจากปกติ จัดเป็น **atypical growth** (หรือ **anomalous growth**) ซึ่งมีหลายแบบ เช่นพืชบางชนิดมีแคมเบียมเจริญในตำแหน่งปกติ แต่มีไซเลมและโฟลเอ็มในตำแหน่งที่ผิดปกติ พืชบางสกุล เช่น *Strychnos* (Loganiaceae), *Septadenia* (Asclepiadiaceae), *Thunbergia* (Acanthaceae) อาจมีการสร้างโฟลเอ็มเข้าไปข้างใน ทำให้มีโฟลเอ็มปนอยู่กับไซเลม เรียกว่า **included phloem** ส่วนพืชในวงศ์ Amaranthaceae, Aviciniaceae, Chenopodiaceae, Nyctaginaceae และ Menispermaceae จะมีแคมเบียมเกิดขึ้นเป็นชั้นๆ ห่างออกไปจากใจกลางของลำต้น แต่ละชั้นจะสร้างไซเลมเข้าด้านในและโฟลเอ็มออกด้านนอก ทำให้มี **included phloem** เกิดขึ้นด้วย ในแสม (*Avicinia*) แคมเบียมในระยะแรกจะเจริญปกติ เมื่อมีการสร้างไซเลมและโฟลเอ็มแล้วแคมเบียมจะหยุดทำหน้าที่ และจะมีแคมเบียมใหม่เกิดจากเซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์ แคมเบียมนี้จะสร้างไซเลมเข้าไปด้านในและสร้าง **phloem parenchyma** (หรือ **conjunctive tissue**) ออกไปด้านนอก จากนั้นแคมเบียมจะหยุดทำหน้าที่และมีการสร้างแคมเบียมจากเซลล์ในชั้นคอร์เทกซ์และ **phloem parenchyma** เกิดขึ้นแบบนี้ไปเรื่อยๆ จึงทำให้มีไซเลมเกิดสลับกับโฟลเอ็มเป็นชั้นๆ

พืชในวงศ์ Begoniaceae หลังจากมีแคมเบียมปกติเกิดขึ้นแล้ว แคมเบียมสีกลุ่มจะหยุดสร้างไซเลม แต่จะสร้างเซลล์อนุพันธ์ออกไปทางด้านนอกเจริญเป็นโฟลเอ็ม ทำให้เกิดมีแคมเบียม 2 ชนิดคือ **bidirectional activity** คือพวกที่มีการเจริญสองทิศทางกับ **unidirectional activity** คือพวกที่มีการเจริญทิศทางเดียว ดังนั้นจึงมีโฟลเอ็มเจริญผิดปกติเจริญแทรกเข้าไปในไซเลม การที่แคมเบียมปกติสร้างไซเลมขึ้นทั้งสองข้างของโฟลเอ็ม ทำให้โฟลเอ็มถูกสร้างและดันออกไปทางด้านนอกและเข้าไปแทรกอยู่ในไซเลมซึ่งอยู่กับที่ เมื่อลำต้นมีขนาดใหญ่ขึ้น แคมเบียมที่เกิดขึ้นใหม่จะเปลี่ยนจากที่เจริญสองทิศทางมาเป็นเจริญทิศทางเดียว โฟลเอ็มใหม่ที่เกิดขึ้นบางพวกจะเกิดต่อจากเดิมที่มีอยู่ก่อน ส่วนบางพวกจะแทรกเข้าไปในแถวของไซเลมใหม่ แต่ละแถวของโฟลเอ็มจะมี ray กว้างเป็นขอบ โดยที่ ray ยังคงขยายตัวออกไปได้ปกติ แต่เนื่องจากมีจำนวนแถวของโฟลเอ็มเพิ่มขึ้น กลุ่มของโฟลเอ็มจึงมีความกว้างเพิ่มมากขึ้นได้ (ภาพที่ 9.9) และไซเลมจะขยายออกช้าแล้วช้าอีกจากการสอดแทรกเข้าไปของโฟลเอ็มที่เกิดขึ้นใหม่



ภาพที่ 9.9 แสดงโครงสร้างภายในของลำต้นพืชในวงศ์ Bignoniaceae ที่มีการเจริญขึ้นสองทิศทาง โดยที่ secondary xylem หลายกลุ่มและเจริญแทรกอยู่ใน secondary phloem แต่ละกลุ่มของ secondary xylem เกิดจากแต่ละ vascular cambium (จาก Esau, 1977)

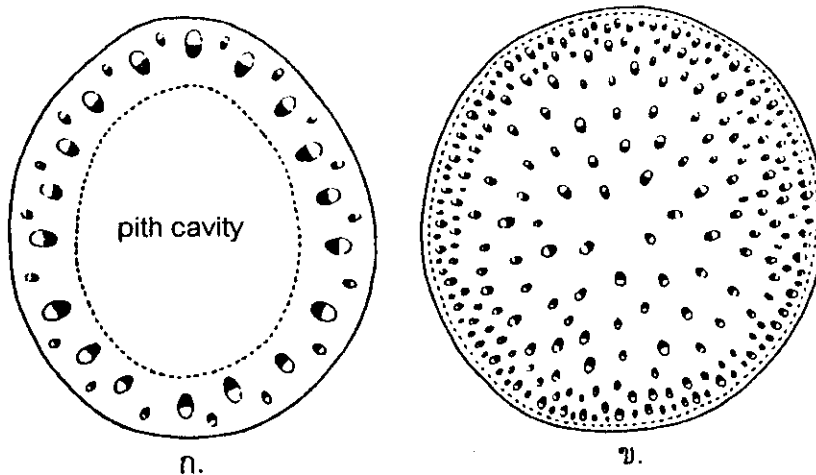
พืชในวงศ์ Piperaceae บางชนิด เช่นพริกไทย กะสัง และชะพลูจะมีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงกระจัดกระจายอยู่ในชั้นของไส้ใน ทำให้มีลักษณะคล้ายกับเนื้อเยื่อลำเลียงของพืชใบเลี้ยงเดี่ยว จัดเป็น **pseudomonocotyledon**

9.3.6 พืชใบเลี้ยงเดี่ยว

กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงในลำต้นของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักเรียงตัวกระจายอยู่ตลอดโครงสร้าง พืชใบเลี้ยงเดี่ยวหลายชนิดมักมีกาบใบหุ้มลำต้นไว้ บางครั้งอาจมีลักษณะคล้ายลำต้นหรือ **pseudostem** และมีส่วนของลำต้นที่แท้จริงอยู่ใต้ดิน อาจอยู่ในรูปของ bulb, corm, หรือ rhizome

พืชวงศ์หญ้า (Poaceae)

เนื้อเยื่อของพืชวงศ์หญ้าในตำแหน่งปล้องประกอบด้วยเนื้อเยื่อ 3 กลุ่มคือ epidermis, เนื้อเยื่อพื้นและเนื้อเยื่อลำเลียงแบบ collateral bundle โดยมี bundle sheath ล้อมรอบ กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงมีการจัดเรียงตัวสองแบบคือ แบบแรกมีกลุ่มของเนื้อเยื่อลำเลียงสองขนาด กลุ่มที่มีขนาดเล็กจะกระจายตัวอยู่ด้านนอกและมีกลุ่มที่มีขนาดใหญ่กระจายตัวสลับและอยู่ในตำแหน่งถัดเข้าไปด้านใน ส่วนใจกลางหรือไส้ในประกอบด้วยพาเรงคิมาล้วนๆ เมื่อมีอายุมากขึ้นจะสลายไป (ยกเว้นบริเวณข้อ) เกิดเป็น **pith cavity** (ภาพที่ 9.10 ก.) พืชที่มีระบบท่อลำเลียงแบบนี้ได้แก่ ข้าว ข้าวสาลี เดื่อย เป็นต้น



ภาพที่ 9.10 แสดงเนื้อเยื่อลำเลียงของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวสองชนิด
 ก. มี pith cavity ข. ไม่มี pith cavity สีดำคือกลุ่มท่อน้ำ สีขาวคือกลุ่มท่ออาหาร (จากเทียมใจ, 2542)

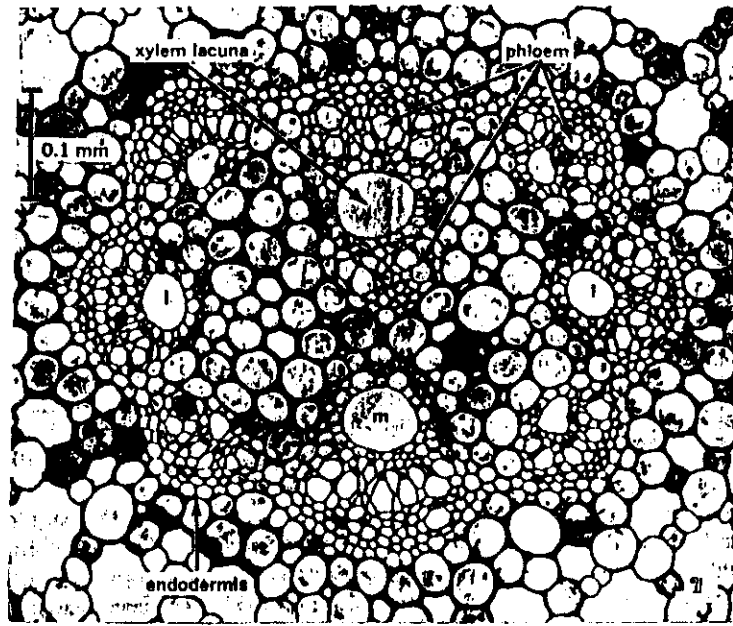
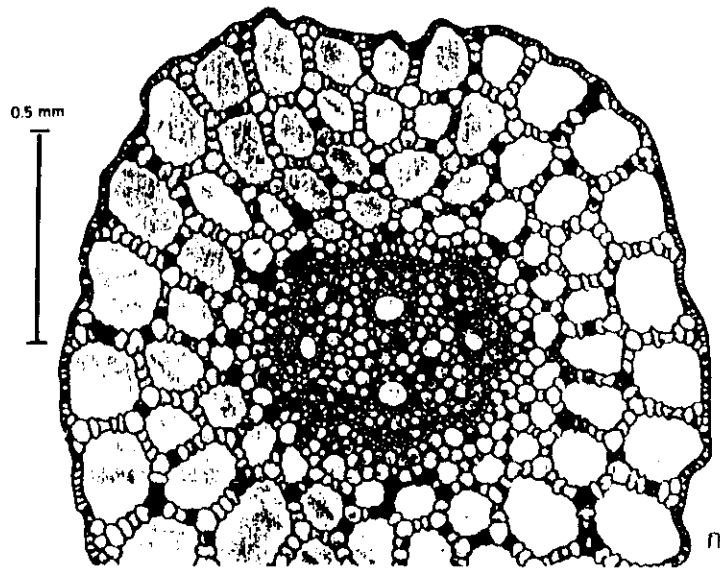
เนื้อเยื่อลำเลียงแบบที่สองประกอบด้วยกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงสองขนาดเช่นกัน กลุ่มที่มีขนาดเล็กจะกระจายตัวหนาแน่นอยู่ใกล้กับ epidermis ส่วนกลุ่มที่มีขนาดใหญ่จะกระจายตัวอยู่ด้านในอย่างสม่ำเสมอ (ภาพที่ 9.2 ก., 9.10 ข.) ดังนั้นพืชในกลุ่มนี้จึงไม่มี pith cavity เกิดขึ้น พบในข้าวโพด ข้าวฟ่าง เป็นต้น

9.3.7 พืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่เป็นพืชน้ำ

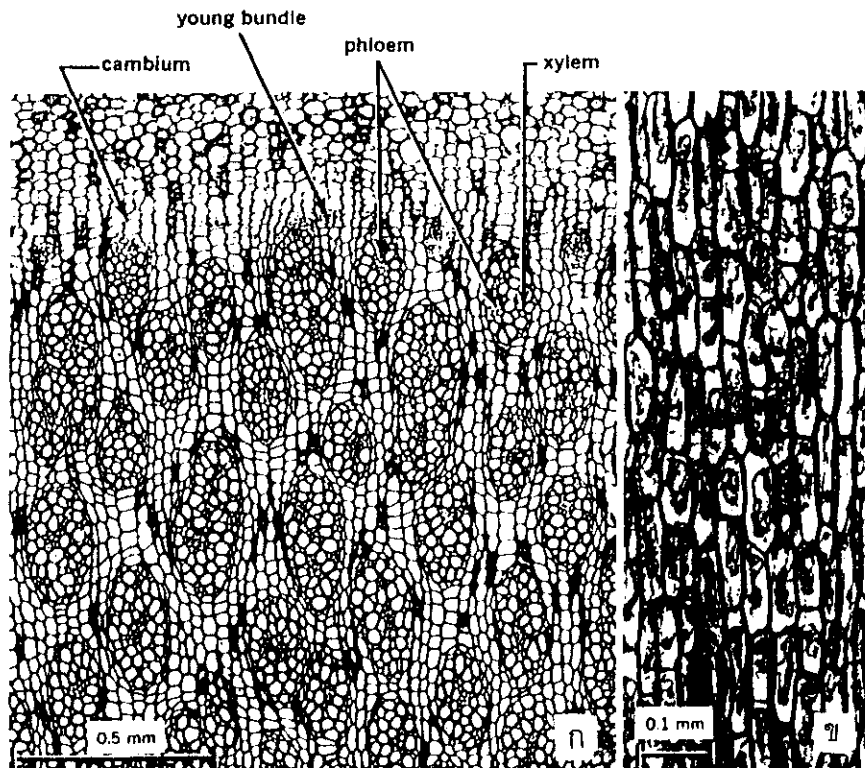
พืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่เป็นพืชน้ำมักมีชั้นคอร์เทกซ์กว้าง ประกอบด้วย aerenchyma และอาจมี เอนโดเดอริสเกิดขึ้นด้วย ชั้น stele ประกอบด้วยกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงและอาจมีไส้ในขนาดเล็กเกิดขึ้นด้วย กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงมักมี xylem lacuna ขนาดใหญ่ทำหน้าที่เก็บและลำเลียงอากาศ (ภาพที่ 9.11) ช่องว่างนี้เกิดจากการฉีกขาดของเซลล์เวลเซลในขณะที่ลำต้นยืดยาวออก ส่วนโฟลเอ็มยังคงสภาพสมบูรณ์

พืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่มีโครงสร้างระยะทุติยภูมิ

พืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักไม่มีการเจริญระยะทุติยภูมิ การขยายขนาดของลำต้นมักเกิดจากการเพิ่มจำนวนเซลล์และการขยายขนาดของพาเรงคิมาที่เป็นเนื้อเยื่อพื้น เรียกว่าการเจริญในลักษณะนี้ว่า **diffuse secondary growth** ในพืชบางชนิด เช่นหมากผู้หมากเมีย (*Cordyline*) ทรนารายณ์ จันทน์ผา เป็นต้น แคมเบียมเกิดมาจากเนื้อเยื่อเจริญในระยะปฐมภูมิ โดยเกิดในพาเรงคิมาทางด้านนอกของกลุ่มท่อลำเลียงพวกแรก และจะแบ่งตัวเพื่อสร้างเป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงใหม่ด้านใน (ภาพที่ 9.12)



ภาพที่ 9.11 แสดงโครงสร้างภายในของลำต้นเหง้าเพดมา (Potamogeton)
 ก. ชั้นคอร์เทกซ์มีเนื้อเยื่อ aerenchyma มาก ข. กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่
 ขยายมากขึ้น ช่องว่างขนาดใหญ่คือ xylem lacuna (จาก Esau, 1977)

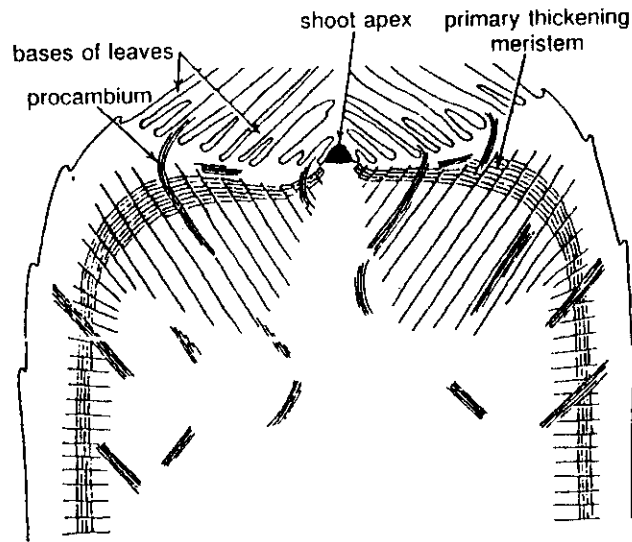


ภาพที่ 9.12 แสดงโครงสร้างภายในลำต้นของหมากผู้หมากเมีย (*Cordyline*)
 ก. ตัดตามขวางแสดง secondary vascular tissue ข. จากการตัดตามแนวสั้มผัส
 (จาก Esau, 1977)

ในมะพร้าวและปาล์มชนิดต่างๆ การเจริญในระยะทุติยภูมิอาจเกิดจากเนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่คล้ายแคมเบียมเรียกว่า **primary thickening meristem** (ภาพที่ 9.13) หรืออาจเกิดจากกลุ่มของแคมเบียมปกติ ในพืชที่มีทั้งแคมเบียมปกติและ primary thickening meristem เนื้อเยื่อทั้งสองชนิดนี้จะเจริญและเชื่อมต่อกันได้

บริเวณปลายยอดจะมี apical meristem ขนาดเล็ก ส่วน primary thickening meristem จะอยู่ใต้จุดกำเนิดใบ และจะทำหน้าที่คล้ายแคมเบียม โดยมีการแบ่งเซลล์และขยายขนาดออกไปตามแนวรัศมี เซลล์ใหม่จะเกิดเป็นแถวๆ จากการแบ่งเซลล์ขนานกับผิว เซลล์อนุพันธ์ที่เกิดขึ้นจะเปลี่ยนสภาพไปเป็นเนื้อเยื่อพื้นและมี procambium strand ตัดขวาง (ภาพที่ 9.13)

procambium นี้จะเจริญต่อไปเป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียง เมื่อส่วนของแกนของลำต้นมีความกว้างเพียงพอและแต่ละปล้องจะมีความยาวเพิ่มขึ้น เมื่อการเจริญทางด้านยาวสิ้นสุดลง ลำต้นจะกว้างขึ้นโดยการแบ่งตัวและขยายขนาดของเนื้อเยื่อพื้น



ภาพที่ 9.13 ไดอะแกรมแสดงการเจริญระยะทุติยภูมิบริเวณยอดของต้นมะพร้าวมีจุดกำเนิดมาจาก primary thickening meristem (จาก เทียมใจ, 2542)



