บทที่ 1
สัณฐานวิทยาของพืช
(The Science of Plant Morphology)

ก่อนที่จะพูดถึงสัณฐานวิทยาของพืช ควรจะรู้จักและเข้าใจถึงการจัดแบ่งหมวดหมู่ทางพฤกษศาสตร์เสียก่อน การแบ่งหมวดหมู่ทางพฤกษศาสตร์นั้น โดยทั่วไปแบ่งออกเป็น 2 กลุ่มใหญ่ ๆ คือ พฤกษศาสตร์บริสุทธิ์ (Pure Botany) และพฤกษศาสตร์เศรษฐกิจ (Applied Botany) สำหรับพฤกษศาสตร์เศรษฐกิจนั้น มีจุดมุ่งหมายไปทางด้านเทคนิคและผลประโยชน์ทางเศรษฐกิจเป็นสำคัญและแบ่งออกเป็นหลายวิชา คือ Agriculture, Horticulture, Floriculture, Plant breeding และ Forestry เป็นต้น ส่วนอีกกลุ่มหนึ่งคือพฤกษศาสตร์บริสุทธิ์นั้น จัดเป็นพื้นฐานของการศึกษาทางด้านพืช เป็นการศึกษาพืชโดยปราศจากความสนใจเกี่ยวกับเรื่องผลประโยชน์ในแง่เศรษฐกิจ แบ่งออกเป็นหลายสาขาเช่นกัน คือ สาขาวิชา Taxonomy, Morphology, Physiology, Ecology, Phytogeography และ Genetics เป็นต้น แต่อย่างไรก็ตาม ก็ยังไม่สามารถที่จะแยกวิชาทั้ง 2 กลุ่มออกจากกันได้เด็ดขาด พบว่าแม้แต่งานวิจัยที่จัดว่าเป็นวิทยาศาสตร์บริสุทธิ์ในปัจจุบันมักจะกลายเป็นพื้นฐานของวิทยาศาสตร์เศรษฐกิจในวันต่อไป

สำหรับวิชาสัณฐานวิทยาของพืชนั้น เป็นการยากที่จะอธิบายถึงธรรมชาติของการศึกษาวิชานี้ได้โดยชัดแจ้ง สรุปทั่ว ๆ ไป สัณฐานวิทยาของพืชคือวิชาที่ศึกษาเกี่ยวกับรูปร่างภายนอก (Form) และโครงสร้างภายใน (Structure) ของพืช โดยศึกษาหนักไปในแง่การเปรียบเทียบความแตกต่างและความคล้ายคลึงกันของอวัยวะของพืช ทั้งที่เป็นอวัยวะสืบพันธุ์และที่ไม่ใช่อวัยวะสืบพันธุ์ในเรื่องของการสืบพันธุ์ก็ศึกษาเกี่ยวกับวงชีวิต (Life cycle) ของพืช ทั้งแบบที่เกิดเป็นปกติในธรรมชาติ และแบบที่เบี่ยงเบนไปจากธรรมชาติ ทางด้านโครงสร้างและการจัดระเบียบของอวัยวะต่าง ๆ ของพืช (Organization) นั้นมีการศึกษาทั้งทาง Ultrastructure, Cytology Histology และ Anatomy ประกอบกัน วิชา Histology และ Anatomy นั้นเป็นวิชาที่ศึกษาเกี่ยวกับเซลล์หรือเนื้อเยื่อที่เป็นส่วนประกอบของอวัยวะนั้น ๆ วิชาที่กล่าวจึงมีความเกี่ยวข้องกับวิชาสัณฐานวิทยา นอกจากนี้ วิชาสัณฐานวิทยายังเป็นวิชาที่เกี่ยวข้องกับปฏิบัติการด้วย ตัวอย่างเช่นการศึกษาถึงการเจริญเติบโตของพืชจะต้องทดลองเลี้ยงพืชทั้งในห้องปฏิบัติการและในสนามและยังมีความเกี่ยวข้องกับปัจจัยอื่น ๆ อีกหลายอย่าง เช่นมีการนำวิธีการทางชีวเคมีและชีวฟิสิกส์มาใช้ ทำให้วิชาสัณฐานวิทยาเป็นวิชาที่มีปฏิบัติการมากขึ้น การศึกษาวิชาสัณฐานวิทยาของพืชตามที่กล่าวมาแล้วเป็นการศึกษาเกี่ยวกับรูปร่างและโครงสร้างของต้นพืชโดยทั่ว ๆ ไป ซึ่งในการศึกษานั้นจำเป็นที่จะต้องศึกษาในหลายด้านประกอบกันดังนี้คือ ศึกษาทางด้าน

Form and structure เป็นการศึกษาทางด้านรูปร่างภายนอกและโครงสร้างภายในของพืชโดยตรง ซึ่งมักจะเป็นรูปร่างลักษณะภายนอกที่สามารถมองเห็นได้ด้วยตาเปล่า อาจจะดูส่วนประกอบใหญ่ ๆ ภายในลำต้นประกอบด้วย

Development ได้แก่การศึกษาทางด้านการเปลี่ยนแปลงรูปร่างในขณะที่มีการเจริญเติบโตของต้นพืช เช่นการเปลี่ยนแปลงจากเซลล์เดียวจนกลายเป็นต้นไม้ทั้งต้น ในการศึกษาเกี่ยวกับการเจริญเปลี่ยนแปลงของรูปร่าง จึงจำเป็นต้องอาศัยพืชจำนวนมาก และมี Anatomy ของพืชมาเกี่ยวข้องด้วย

Phylogeny[1] เป็นการศึกษาเกี่ยวกับวิวัฒนาการเจริญเติบโตเปลี่ยนแปลงรูปร่างของพืชตั้งแต่โบราณมา จัดเป็นเรื่องที่ยากในการศึกษา เพราะต้องการหลักฐานและการรอบรู้อย่างกว้างขวาง รวมทั้งต้องอาศัยเอกสารอ้างอิงจำนวนมากด้วย

Interrelationship เป็นการศึกษาถึงความสัมพันธ์ของพืชแต่ละกลุ่มและความสัมพันธ์เกี่ยวโยงกับบรรพบุรุษของพืช ในการศึกษาเรื่องนี้จำเป็นต้องรู้จักรูปร่าง และโครงสร้างของพืชมาอย่างดี ความรู้ที่แท้จริงเกี่ยวกับบรรพบุรุษของพืชมักจะได้มาจากซากหิน จึงต้องอาศัยการศึกษาทาง Paleobotany ประกอบด้วย นอกจากนี้ จะต้องรู้ Ontogeny[2] และ Physiology ของพืชด้วยจึงจะสามารถบอกความสัมพันธ์ของพืชได้ถูกต้อง

Life cycle เป็นการศึกษาเกี่ยวกับวงชีวิตของพืชแต่ละชนิดซึ่งต่างกันไปในแต่ละวงชีวิต เราจะพบพืชมีรูปร่างต่างกันไปหลายอย่าง จึงเป็นเรื่องที่จะต้องศึกษากันโดยละเอียดและอาศัยการทดลองทั้งในห้องปฏิบัติการและการสังเกตจากในธรรมชาติประกอบกัน

นอกจากที่กล่าวมาแล้วในการศึกษาวิชาสัณฐานวิทยาของพืช ควรรู้จักความหมายของคำนิยามต่าง ๆ และทฤษฎีบางทฤษฎีที่เกี่ยวข้องกับพืชพอสมควร ดังจะได้กล่าวต่อไป

The Stelar[3] Theory

พืชที่มีเนื้อเยื่อลำเลียงนั้น จากการศึกษารูปร่างของระบบเนื้อเยื่อลำเลียง พบมีอยู่หลายแบบ ทำให้ลักษณะภายในของลำต้นมีความแตกต่างกัน ในปี ค.ศ. 1886 Van Tiegham และนักศึกษาของเขาได้ร่วมกันตั้งทฤษฎีเกี่ยวข้องกับลักษณะภายในของพืชขึ้น เรียก The Stelar Theory (Foster and Gifford, 1959) ทฤษฎีนี้กล่าวว่า ส่วนประกอบของต้นและรากจะคล้ายกัน คือ ประกอบด้วยแกนกลางที่เรียกว่าสติล (Stele) หุ้มด้วยเนื้อเยื่อพวกคอร์เทกซ์ (Cortex) ส่วนนอกสุดถัดจากชั้นคอร์เทกซ์ออกไปคือชั้นเอพิเดอร์มิส (Epidermis) คำว่าสติลในแง่ของ Van Tiegham นั้น ประกอบด้วยเนื้อเยื่อลำเลียงน้ำและอาหาร กับชั้นของเซลล์ที่อยู่ถัดออกมาภายนอกคือชั้นเพริไซเคิล[4] (Pericycle) และ Vascular ray ด้วย (ภาพที่ 1.1)

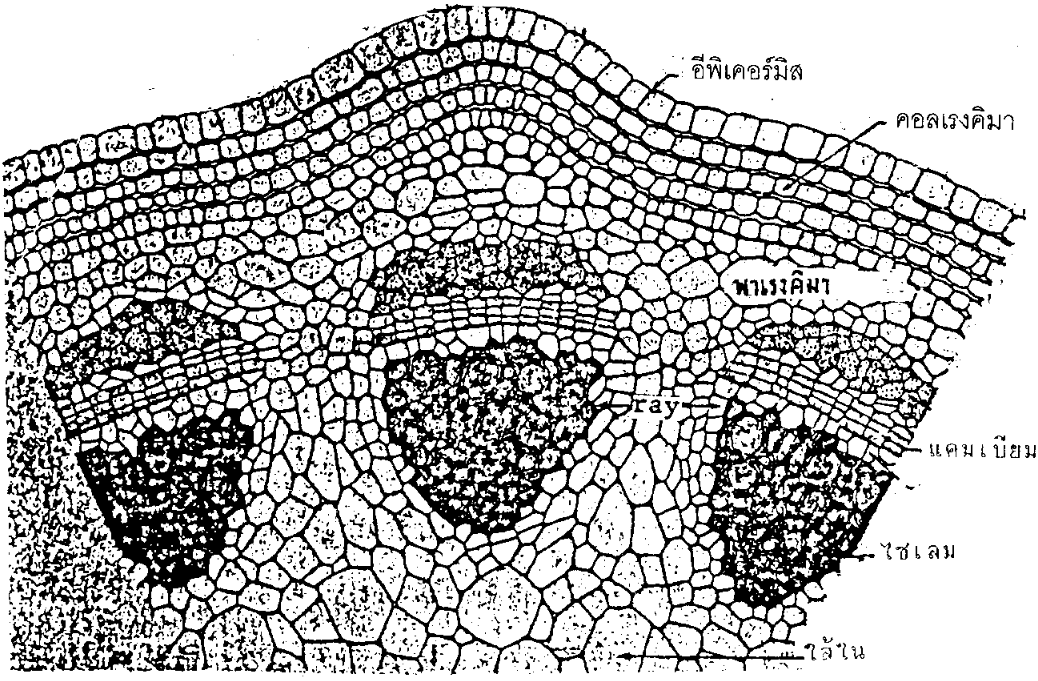
---

[1] Phylogeny ตามศัพท์หมายความว่า The ancestral or evolutionary history of a species or higher group

[2] Ontogeny การศึกษาการเจริญเติบโตภายหลังการปฏิสนธิต่อเนื่องกันไปจึงถึงโตเต็มวัย

[3] Stelar มาจากภาษาลาตินว่า Stela แปลว่า rod หรือ column

[4] Pericycle ปัจจุบันถือว่าไม่มีในต้น (ในรากยังมี) แท้จริงเป็นโฟเอมบางตอน



ภาพที่ 1:1 แผนภาพแสดงเนื้อเยื่อภายในของไม้เนื้อแข็งตรงบริเวณใกล้กับที่มี Primary growth จึงยังเห็นแคมเบียมชัด เห็น ray parenchyma อยู่ระหว่างเนื้อเยื่อลำเลียงแบ่งกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงออกจากกัน ส่วนชั้นคอร์เทกซ์ประกอบด้วยเซลล์พวกพาเรงคิมาและคอลเลงคิมา

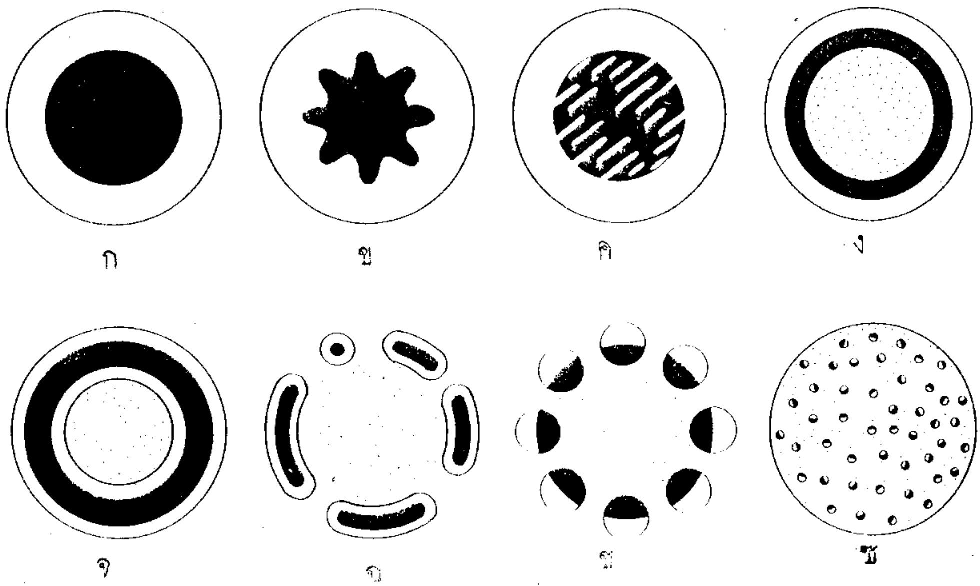
ในรากและต้นของพืชมีเนื้อเยื่อลำเลียงชั้นต่ำหลายชนิด จะมีเอนโดเดอร์มิส (Endodermis) เป็นเนื้อเยื่อที่กั้นระหว่างคอร์เทกซ์และสติล แต่เอนโดเดอร์มิสนี้ในพืชมีเมล็ด โดยเฉพาะพืชที่มีเนื้อไม้แข็งอาจไม่มี ดังนั้น ขอบเขตของคอร์เทกซ์และสติลจึงยากที่จะกำหนดได้

สติลปรากฏมีหลายแบบขึ้นกับการเรียงตัวของเนื้อเยื่อลำเลียงและการมีหรือไม่มีไส้ใน (Pith) สติลแบบที่จัดว่าโบราณที่สุด เป็นสติลที่พบในพืชสมัย Devonian Fossil บางชนิด เรียก **โพรโทสติล** (Protostele) สติลแบบนี้จะไม่มีไส้ใน มีแต่ไซเลม (Xylem) เป็นแกนกลางล้อมด้วยโฟเอม (Phloem) โดยทั่วไปจะพบในพืชที่มีเนื้อเยื่อลำเลียงชั้นต่ำ ในต้นอ่อนของเฟิน พวกพืชมีดอกมักพบในต้นไม้น้ำ และในรากของพืชใบเลี้ยงคู่ โพรโทสติล ยังแบ่งย่อยลงไปอีกตามลักษณะของสติล ที่ปรากฏคือ

แฮโพรสติล (Haprostele) สติลแบบนี้จะมีเนื้อเยื่อลำเลียงเรียงตัวเป็นวงกลมอยู่ตรงกลาง (ภาพที่ 1.2 ก) พบมากในลำต้นของพืชสกุล *Lycopodium* และ *Psilotum* บางชนิด

แอคทิโนสติล (Actinostele) เป็นสติลที่มีเนื้อเยื่อลำเลียงเรียงตัวเป็นพู ๆ ยื่นออกไปจากแกนกลาง (ภาพที่ 1.2 ข) พบในลำต้นของ *Lycopodium* บางชนิด

เพลคโทสติล (Plectostele) เป็นสติลที่มีเนื้อเยื่อพื้น (Ground Tissue) เกิดขึ้นระหว่างกลุ่มของไซเลมที่หุ้มด้วยโฟเอม (ภาพที่ 1.2 ค)



ภาพที่ 1.2 แสดงแผนภาพของสติลชนิดต่าง ๆ ตามขวาง (ไซเลมสีดำ โฟเอมสีขาว)

ก. แฮโพรสติล
ข. แอคทิโนสติล
ค. เพลคโทสติล
ง. เอคโทโฟอิคซิโฟโนสติล
จ. แอมฟิโฟอิคซิโฟโนสติล หรือ โซเลโนสติล
ฉ. แอคทิโนสติล
ช. ยูสติล
ซ. เอแทคโทสติล

(ภาพจาก Bold, 1967)

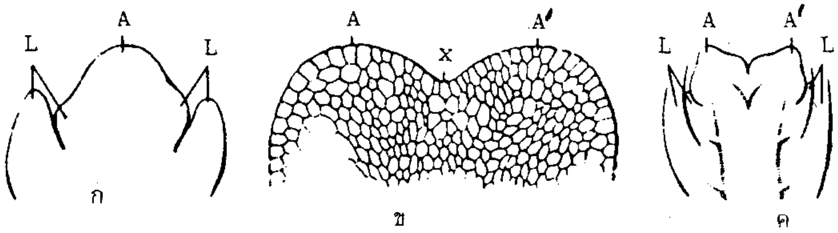
สติลอีกชนิดหนึ่ง เป็นแบบที่มีไส้ในเป็นแกนกลาง เรียก**ซิโฟโนสติล** (Siphonostele) จะพบมีเนื้อเยื่อลำเลียงเกิดอยู่เป็นวง หรือติดกันเป็นท่อรอบไส้ใน สติลชนิดนี้จะมีการเรียงตัวของไซเลมและโฟเอมในเนื้อเยื่อลำเลียงที่ต่างกันออกไปอีก ทำให้แบ่งออกเป็นแบบย่อย ๆ ลงไป เช่น อาจพบโฟเอมอยู่ล้อมรอบไซเลม หรือพบเรียงทั้งด้านนอกและด้านในของไซเลม เรียก โซเลโนสติล (Solenostele หรือ Amphiphloic siphonostele ภาพที่ 1.2 จ) พบในเฟินบางชนิด เช่น เฟินพวก *Adiantum, Marsilea* และ *Dennstaedtia* ในพืชชั้นต่ำบางชนิดมีเนื้อเยื่อลำเลียงแบบ Concentric คือมีโฟเอมล้อมรอบไซเลม เนื้อเยื่อลำเลียงดังกล่าวจะมีการเรียงตัวก่ายกันเป็นร่างแหโดยรอบต้น เรียกสติลแบบดิคไทโอสติล (Dictyostele จาก Brebner, 1902) พืชมีเมล็ดทั่วไปมักมีเนื้อเยื่อลำเลียงที่ประกอบด้วยโฟเอมอยู่ด้านนอกของไซเลมเรียก เอคโทโฟอิคซิโฟโนสติล (Ectophoic siphonostele) สติลแบบที่จัดว่าก้าวหน้าที่สุดเรียกยูสติล (Eustele ภาพที่ 1.2 ช และ 6.5 ขวา) เป็นแบบที่มีเนื้อลำเลียงรวมกันอยู่เป็นกลุ่มแบบ collateral หรือ bicollateral และมี leaf gaps พบในพืชชั้นสูงพวกจิมโนสเปิร์ม และพืชใบเลี้ยงคู่ (Brebner, 1902)

สติลแบบที่จัดว่าซับซ้อนที่สุด คือ **เอแทคโทสติล** (Atactostele) พบกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงอยู่กระจัดกระจายทั่วต้น (ภาพที่ 1.2 ซ. และ 6.5 ซ้าย) พบในพืชพวกใบเลี้ยงเดี่ยว

การแตกกิ่งของต้นไม้ (Types of branching หรือ Ramification type of branching)

ต้นพืชมีการแตกกิ่งก้านให้เห็นหลายอย่าง ซึ่งลักษณะการแตกกิ่งนั้นมีความสำคัญต่อการศึกษาพืชทั้งในแง่สัณฐานวิทยา และอนุกรมวิธาน (Taxonomy) โดยทั่วไปการแตกกิ่งของต้นไม้แบ่งออกเป็น 2 แบบใหญ่ ๆ คือ แบบ 2 กิ่ง (Dichotomous type หรือ Dichopodial type) และแบบกิ่งเดียว (Monopodial type)

แบบแรกคือ แบบ 2 กิ่ง นั้น เกิดจากการที่เซลล์เจริญบริเวณปลายยอดหรือปลายรากของต้นไม้ เป็นเซลล์เจริญที่แบ่งตัวตามแนวตั้งออกเป็น 2 ส่วนที่เท่ากันหรือเกือบเท่ากัน แล้วแต่ละส่วนจะเจริญต่อไปเป็นกิ่งที่ต่อมาก็จะแยกตัวออกเป็น 2 กิ่งอีก (ภาพที่ 1.3) ซึ่ง Troll เรียกการแตกกิ่งแบบนี้ว่า Dichotomously isotomous branching การแตกกิ่งแบบนี้ กิ่งแต่ละคู่อาจเกิดตั้งฉากซึ่งกันและกัน (ภาพที่ 1.4 ก) จัดเป็น cruciate system ตัวอย่างเช่นการแตกกิ่งของต้น *Psilotum* (ภาพที่ 4.1 ค) นอกจากนี้ พบบ่อย ๆ ที่การแตกกิ่งทุกคู่เกิดอยู่ในระนาบเดียวกัน ทำให้รูปร่างของพืชมีลักษณะแบนราบ จัดเป็น flabellate system ตัวอย่างที่พบในพืชพวก *Lycopodium* (ภาพที่ 4.3 ก) *Selaginella* เป็นต้น การแตกกิ่งแบบ 2 กิ่งจัดว่าเป็นแบบที่โบราณที่สุด ที่พบในต้นสปอโรไฟต์ของพืชที่มีระบบท่อลำเลียง และพบมากในพืชดิวิชั่น Psilophyta พบทั้งในส่วนของต้นและราก พืชที่กล่าวจัดว่าเป็นพืชที่โบราณมาก นอกจากนี้ พบในดิวิชั่น Microphyllophyta และเฟินบางชนิด (Species) ในพวกจิมโนสเปิร์มและพืชมีดอกพบน้อยมาก หรือไม่พบเลย



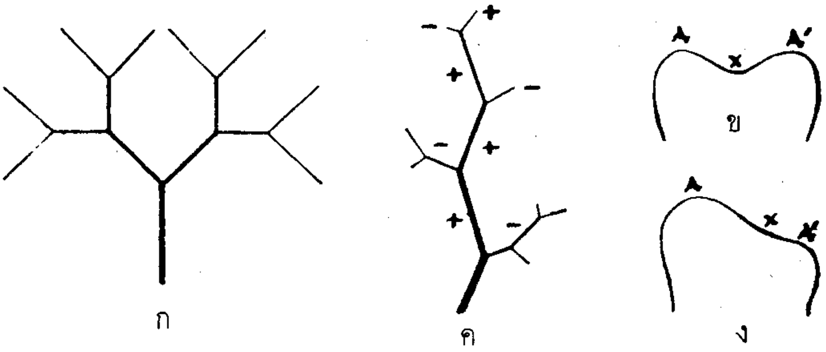
ภาพที่ 1.3 แสดงการแตกกิ่งแบบ 2 กิ่ง ใน *Lycopodium alpinum*

ก. ปลายยอดพร้อมใบแรก (L)

ข. ปลายยอดแบ่งตรงกลาง (X) ออกเป็นยอดใหม่ 2 ยอด (A และ A')

ค. ระยะสุดท้ายของการแบ่งแบบนี้

การแตกกิ่งแบบกิ่งเดียวนั้น กิ่งใหม่จะเจริญออกจากตา (Bud) ที่อยู่ข้าง ๆ ของกิ่งเดิม คือเป็นตาที่เกิดต่ำจากปลายยอดลงมา มักเกิดที่มุมของกิ่งและต้น แบบนี้พบทั่วไปในพืชมีเมล็ด ในพืชมีท่อลำเลียงชั้นต่ำพบบ้าง เช่น ในสกุล *Equisetum* หลายชนิดที่มีกิ่งเป็นวงรอบต้น พืชพวกนี้จะมีตาเกิดอยู่ในตำแหน่งที่สลับกัน



ภาพที่ 1.4 แสดงการแตกกิ่งแบบ 2 กิ่ง

ก-ข. กิ่งทั้งสองมีการเจริญเติบโตเท่ากัน เกิดจากบริเวณปลายยอด แบ่งออกเป็นสองส่วนที่เท่ากัน

ค-ง. กิ่งทั้งสองมีการเจริญเติบโตไม่เท่ากัน โดยกิ่งหนึ่งจะเจริญดีกว่าและแข็งแรง (+) อีกกิ่งหนึ่งอ่อนแอกว่า (-) แต่ยังมองเห็นเป็น 2 กิ่งอยู่

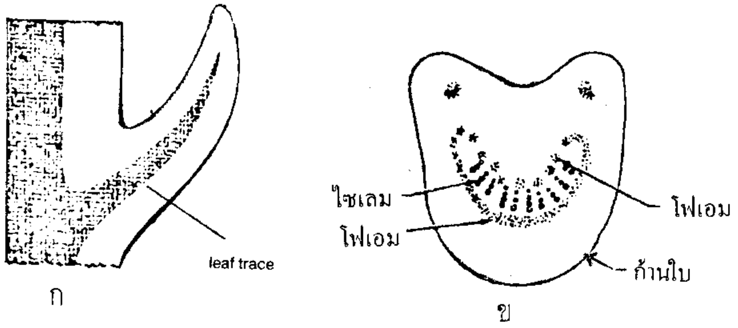
การแตกกิ่งทั้ง 2 แบบที่กล่าว อาจมีการเปลี่ยนแปลงไปในขณะที่กิ่งกำลังเจริญเติบโต ทำให้เกิดมีลักษณะที่ต่างกันออกไป เช่นแต่ละกิ่งอาจเจริญไม่เท่ากัน ตัวอย่างเช่น การแตกกิ่งแบบ 2 กิ่งนั้น กิ่งหนึ่งอาจเจริญเติบโตได้ดีกว่าอีกกิ่งหนึ่ง จนคลุมอีกกิ่งที่สั้น จนดูคล้ายกิ่งสั้นนั้นคือแขนงที่แตกออกด้านข้างของกิ่งยาวไป แบบที่กิ่งทั้ง 2 เจริญไม่เท่ากันนั้นจะดูคล้ายแบบกิ่งเดียว จัดเป็นแบบกิ่งเดียวเทียม (Pseudomonopodium หรือ Sympodium ภาพที่ 1.4 ค) พบใน *Lycopodium* และ *Selaginella* หลายชนิด

การจัดระเบียบของเนื้อเยื่อลำเลียงน้ำและอาหาร (Vascularization)

ต้นพืชมีโครงสร้างภายในที่มีเนื้อเยื่อลำเลียงเป็นส่วนประกอบที่สำคัญอย่างหนึ่งโดยจะมีเนื้อเยื่อลำเลียงรวมกันอยู่เป็นกลุ่ม ๆ เรียก Vascular bundle แต่ละกลุ่มประกอบด้วยโฟเอมและไซเลม พบว่าโฟเอมและไซเลมจะมีการเรียงตัวแตกต่างกัน ทำให้เกิดเป็น Vascular bundle หลายแบบคือ

1. Collateral vascular bundle เป็นกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีโฟเอมเกิดอยู่ด้านนอก (abaxial) ของไซเลม (ภาพที่ 1.1) การจัดระเบียบแบบนี้พบในเฟินบางชนิด ในพืชใบเลี้ยงคู่ส่วนใหญ่ ในพืชวงศ์ Apocyanaceae, Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Solanaceae และ Asteraceae เป็นต้น

2. Bicollateral vascular bundle คือกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่มีโฟเอมเกิดอยู่ทั้งด้านนอกและด้านใน (Adaxial) ของไซเลม (ภาพที่ 1.5 ข)



ภาพที่ 1.5 ก. *Arthrostigma microphyll* พร้อมด้วยเนื้อเยื่อลำเลียงที่แยกไปยังใบ (Leaf trace)
ข. Bicollateral vascular bundle ในก้านใบมันฝรั่ง *(Solanum tuberosum)*

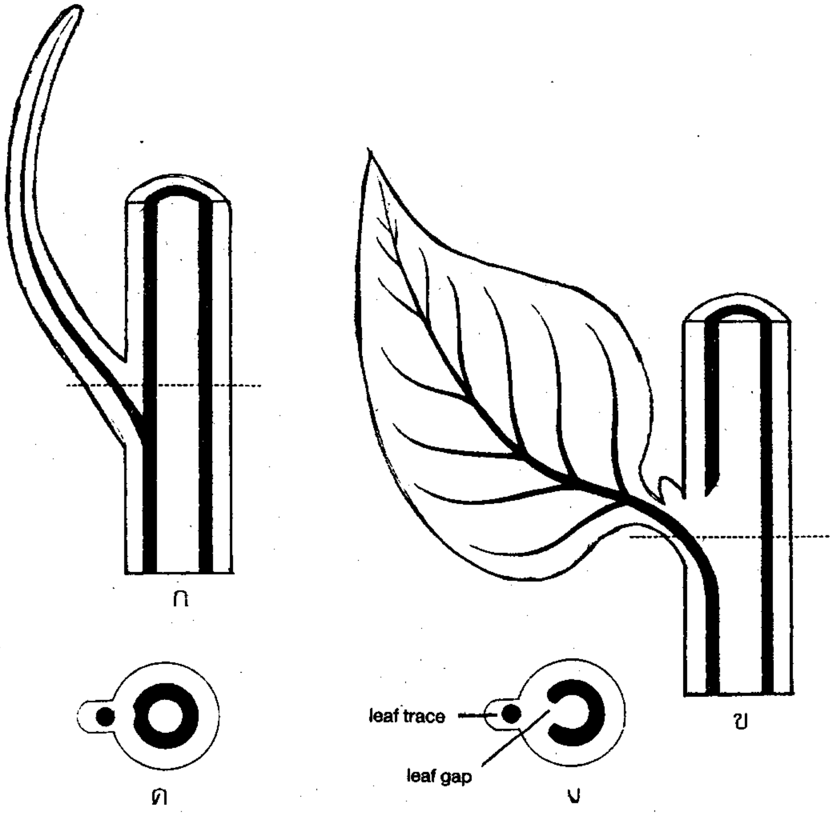
3. Concentric vascular bundle เป็นแบบที่โฟเอมหรือไซเลมล้อมรอบเนื้อเยื่ออีกชนิดหนึ่งซึ่งอาจเป็นโฟเอมล้อมรอบไซเลม เรียก Amphicribal bundle (ภาพที่ 1.2 จ) แบบนี้พบทั่วไปในพวกเฟิน ในไม้ดอกพบเป็นกลุ่มเล็ก ๆ เช่น ในส่วนของดอก ผล และไข่อ่อนเป็นต้น อีกแบบคือไซเลมล้อมโฟเอม เรียก Amphivasal bundle แบบหลังนี้ถ้าดูในแง่วิวัฒนาการจัดว่าค่อนข้างก้าวหน้ากว่า แบบนี้พบในบางส่วนของต้นพืช เช่นใน medullary bundles ของพืชใบเลี้ยงคู่พวก *Rhenum, Rumex, Mesembryanthemum, Begonia* และพืชใบเลี้ยงเดี่ยววงศ์ Araceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae

Leaf trace and Leaf gap

เนื้อเยื่อลำเลียงที่เกิดอยู่ในลำต้นส่วนที่เจริญเต็มที่นั้น จะมาเรียงติดกันจนเป็นท่อโดยรอบลำต้น เรียก Vascular cylinder ในบริเวณข้อซึ่งเป็นที่เกิดของใบ เนื้อเยื่อลำเลียงในต้นจะโค้งออกไปยังใบ เรียก leaf trace (ภาพที่ 1.5 ก) ในการโค้งออกของเนื้อเยื่อลำเลียงนั้นเกิดได้ 2 แบบ คือ แบบหนึ่ง leaf trace จะแยกออกไปโดยเนื้อเยื่อลำเลียงในต้นยังต่อกันเป็นท่อตรงขึ้นไป (ภาพที่ 1.6 ก และ ค) อีกแบบหนึ่งนั้น leaf trace ที่โค้งออกไปยังฐานใบนั้น ทำให้เนื้อเยื่อลำเลียงในต้นเว้นช่วง โดยจะมีเซลล์พวกพาเรงคิมาเกิดขึ้นแทน บริเวณที่มีพาเรงคิมาเกิดอยู่เหนือ leaf trace นี้เรียกว่า leaf gap (ภาพที่ 1.6 ข และ ง) ดังนั้น leaf gap คือเขตของเซลล์พาเรงคิมาในเนื้อเยื่อลำเลียงของต้น

จำนวนของ leaf traces และ leaf gaps จะต่างกันในพืชแต่ละชนิด และอาจต่างกันแม้ในพืชชนิดเดียวกันที่ข้อต่างระดับกัน ทำให้เห็นบริเวณข้อมีการเรียงตัวของเนื้อเยื่อลำเลียง

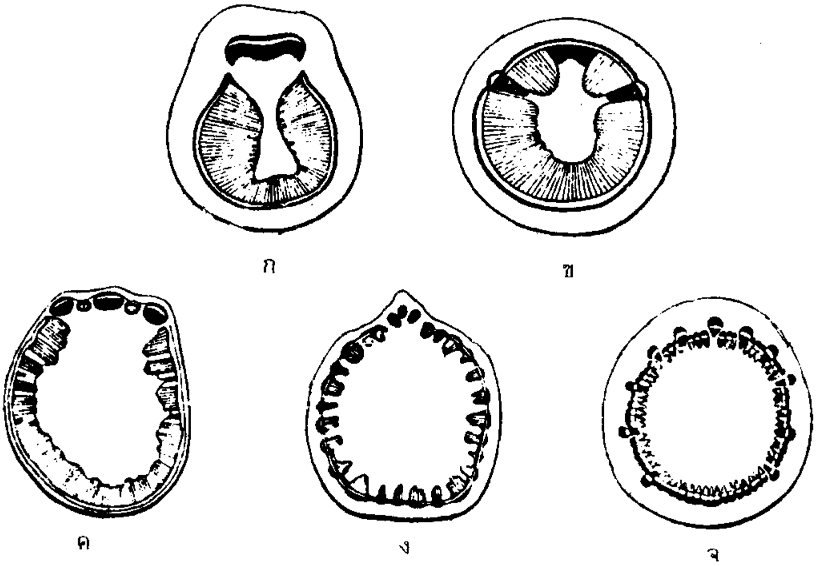
เป็นหลายแบบขึ้นกับว่าในแต่ละข้อนั้นจะมี leaf gap เป็นจำนวน 1, 3 หรือมากกว่า (ภาพที่ 1.7) ได้แก่ Unilacunar[5] มี 1 gap Trilacunar มี 3 gaps และ Multilacunar มีหลาย gaps ซึ่งในแต่ละ gap อาจจะมี trace เดียวหรือหลาย traces ก็ได้ ทั้งนี้ขึ้นกับชนิดของพืช ในจำนวนนี้ trilacunar node ที่มี 3 traces จัดเป็นแบบที่โบราณที่สุด



ภาพที่ 1.6 ต้นบริเวณข้อตัดตามยาวและตามขวางแสดงเนื้อเยื่อที่เข้าสู่ใบ
ก. และ ค. ใบชนิดไมโครฟิลล์ที่ไม่มี leaf gap
ข. และ ง. ใบชนิดเมกะฟิลล์ที่มี leaf gap
(Bold, 1967)

---

[5] Lacunar หมายถึง gap



ภาพที่ 1.7 ส่วนข้อของพืชใบเลี้ยงคู่ตัดขวางแสดงการเรียงตัวของเนื้อเยื่อลำเลียงแบบต่าง ๆ ก. Unilacunar node ของ *Eucalyptus* sp. ข. Trilacunar node ของ *Ilex opaca* ค. Trilacunar node ของ *Sysymbrium leiocarpum* (Cruciferae) ง. Unilacunar node ของ *Barbarea* sp. (Cruciferae) จ. Multilacunar node ของ *Acanthuus panax* (จาก Sinnot, Jour. Bot. 1: 303, 1914)

ไมโครฟิลล์และเมกะฟิลล์ (Microphyll and Megaphyll)

ในการศึกษาใบไม้นั้น มีการศึกษาได้จากหลายทาง เช่น ดูจากตำแหน่งที่ปรากฏตลอดจนโครงสร้าง ขนาด และรูปร่าง ใบเป็นอวัยวะที่เกิดข้าง ๆ ยอด เมื่อใบโตเต็มที่ จัดเป็นระยางค์ ของลำต้น การศึกษาใบถ้าดูจากการเจริญเติบโต ใบจัดเป็นอวัยวะที่มีการเจริญเติบโตจำกัด ส่วนการศึกษาเรื่องใบโดยดูจากรูปร่างและวิวัฒนาการของใบพืชที่เกี่ยวข้องกับเนื้อเยื่อลำเลียง นับว่ามีปัญหามาก

ต้นสปอโรไฟต์ของพืชบางชนิด เช่น *Rhynia* และ *Horneophyton* มีการแตกกิ่งแบ่งออกเป็น 2 กิ่ง แต่ไม่มีใบ ลักษณะดังกล่าวนี้ถือเป็นแบบเริ่มต้น (Prototypes) ของพืชมีใบในปัจจุบัน ต่อมาต้นจะสร้างใบขึ้น อย่างไรก็ตาม เป็นที่ยอมรับว่าใบแท้มี 2 ชนิด คือ ไมโครฟิลล์และเมกะฟิลล์ ซึ่งมีข้อแตกต่างกันดังจะกล่าวต่อไป

ไมโครฟิลล์ ใบชนิดนี้ดูจากชื่อ แสดงว่าจะต้องเป็นใบที่มีขนาดเล็ก ตัวอย่างของใบชนิดนี้ที่มีขนาดเล็ก คือใบของ *Lycopodium* และ *Selaginella* บางชนิด แต่ในพืชบางชนิด ใบนี้อาจมีขนาดยาว เช่นใบของ *Isoetes* (ภาพที่ 4.7 ก) ลักษณะสำคัญของใบชนิดนี้ที่ต่างจากใบชนิดเมกะฟิลล์ คือใบชนิดนี้จะมีระบบเนื้อเยื่อลำเลียงแบบง่าย ๆ เช่นมีเนื้อเยื่อลำเลียงอยู่กลุ่มเดียว มี leaf trace แยกออกจากสติลในบริเวณข้อโดยไม่มี leaf gap (ภาพที่ 1.6 ก และ ค) ใบมีเส้นใบเดี่ยว ๆ คือมีแต่เส้นกลางใบ ไม่มีแขนงของเส้นใบ ส่วนใหญ่มักพบมีสติลแบบโพรโทสติล

มักพบไมโครฟิลล์ในพืชดิวิชั่น Microphyllophyta และในดิวิชั่น Psilophyta บางสกุล ส่วนพืชพวก *Equisetum* และ *Psilotum* บางสกุล พบมีระยางค์ยื่นออกมาเล็ก ๆ มีลักษณะเป็นเกล็ด ไม่มีเส้นใบ จึงยากที่จะจัดเป็นใบได้ แต่ใน *Tmesipteris* มีส่วนที่คล้ายเป็นใบที่มีเส้นใบเดียว

พืชในดิวิชั่น Microphyllophyta บางสกุล เช่น *Selaginella* และ *Isoetes* พบมีอวัยวะลักษณะเป็นเกล็ดเล็ก ๆ เรียกลิกิวล์ (Ligule) เกิดใกล้ฐานของใบทั้งสองชนิดคือ ทั้งใบชนิดไมโครฟิลล์และสปอร์โรฟิลล์ (ภาพที่ 4.7 ค) ถูกเรียกว่า ligulate leaves และ liqulate sporophylls ส่วนพืชบางสกุล เช่น *Lycopodium* เป็น "Eligulate"

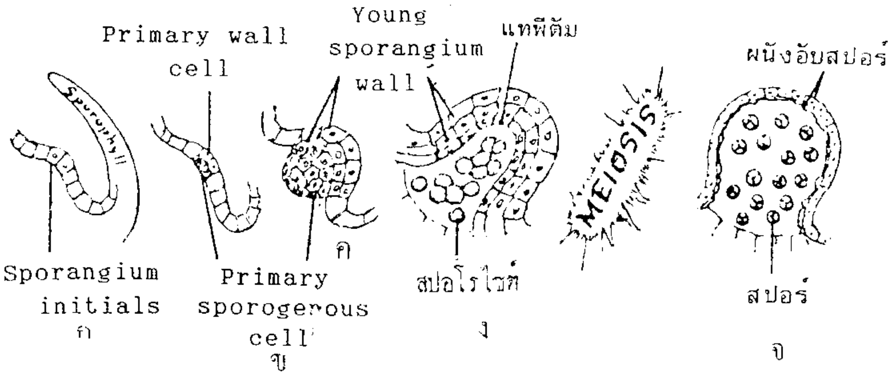
ลิกิวล์ จะเกิดขึ้นในระยะแรก ๆ ของการเจริญของไมโครฟิลล์ โดยเกิดจากเซลล์ที่ผิวใบที่อาจจะเกิดจากเซลล์เดียวเจริญมา เช่นใน *Isoetes* หรือเกิดจากเซลล์แถวสั้น ๆ เช่นใน *Selaginella* ลิกิวล์จะมีขนาดเล็ก อายุสั้น เมื่อแก่ฐานมักจะจมลงในเนื้อเยื่อของใบ และกลายเป็นส่วนประกอบของกาบใบ (Sheath)

เมกะฟิลล์ ใบชนิดนี้อาจเรียกว่า แมโครฟิลล์ (Macrophyll) มักมีขนาดใหญ่และต่างจากใบไมโครฟิลล์ โดยใบชนิดนี้จะมีเส้นใบซับซ้อน และ leaf trace ที่แยกออกจากสติลของต้นเป็นชนิดที่มี leaf gap (ภาพที่ 1.6 ข และ ง) ส่วนใหญ่พบในต้นที่มีสติลชนิด ซิโฟโนสติล คือเป็นต้นที่มีไส้ใน ปิดล้อมด้วยเนื้อเยื่อลำเลียง นอกจากนี้พบในเฟินบางชนิดที่มีสติลแบบโพรโทสติล พืชพวกนี้จะมีแขนงของเส้นใบแตกแยกออกจากเส้นกลางใบ ใบเฟินจัดว่าโบราณมาก เนื่องจากแขนงของเส้นใบจะแตกเป็น 2 กิ่ง ที่ปลายแขนงจะเป็นอิสระ ไม่ไปสานกันที่ริมใบ

อับสปอร์ (Sporangium)

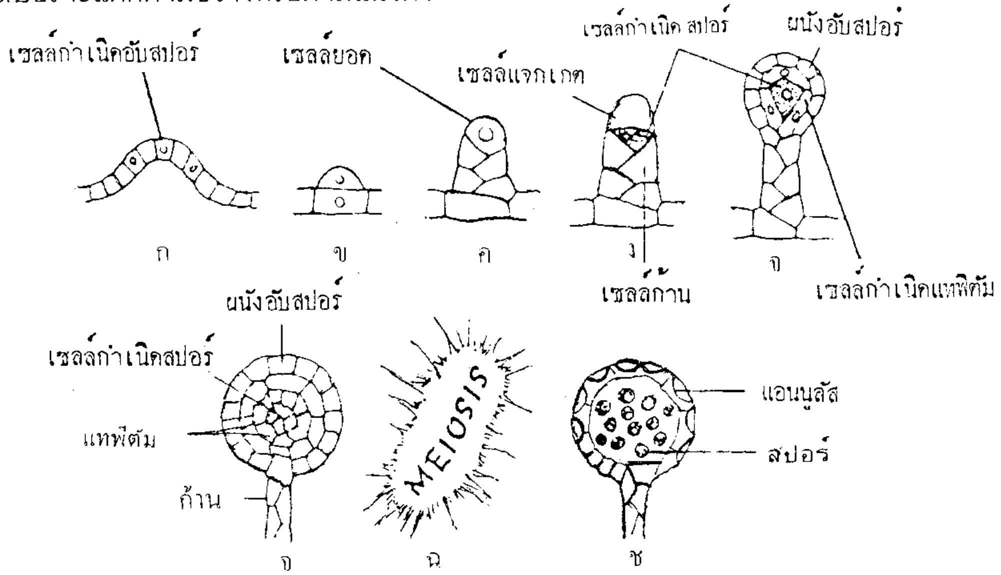
ลักษณะสำคัญอย่างหนึ่งของต้นพืชพวกสปอโรไฟต์ในหมู่พืชมีท่อลำเลียงคือการสร้างอับสปอร์ (Spore sac หรือ Sporangium) จากการศึกษาพบว่า พืชมีท่อลำเลียงจะมีการสร้างอับสปอร์ 2 ชนิดคือ Eusporangium และ Leptosporangium ซึ่งอับสปอร์ทั้ง 2 ชนิดจะมีความแตกต่างกันตรงจำนวนเซลล์ที่ให้กำเนิดอับสปอร์ การเจริญเติบโต โครงสร้างของผนังอับสปอร์และจำนวนสปอร์ที่ปล่อยออกมา

อับสปอร์ชนิดแรกคือ Eusporangium เป็นชนิดที่พบทั่วไปในพืชค่อนข้างต่ำ มีกำเนิดมาจากแถวของเซลล์ผิวชั้นนอก (ภาพที่ 1.8 ก) เซลล์แถวนี้จะเริ่มเจริญโดยการแบ่งตัวในแนวขนานกับผิวนอก (Periclinal division) เกิดเป็นเซลล์ที่จะเจริญไปเป็นชั้นของผนังสปอร์ และเซลล์กำเนิดสปอร์ (Primary sporogenous cells) เนื้อเยื่อชั้นในสุดของผนังอับสปอร์เรียกแทพิตัม (Tapitum) ทำหน้าที่สะสมอาหาร แทพีตัมเกิดจากเนื้อเยื่อสร้างสปอร์ อับสปอร์ที่เจริญเต็มที่จะมีผนังหุ้มหนา 2 ชั้น หรือมากกว่า มีการสร้างสปอร์จำนวนมาก ที่มีจำนวนสปอร์ไม่แน่นอน



ภาพที่ 1.8 Ontogeny และโครงสร้างของ Eusporangium ของพืชมีท่อลำเลียงน้ำและอาหาร

ส่วนอับสปอร์แบบ Leptosporangium นั้น มีกำเนิดมาจากเซลล์เดี่ยว ๆ เซลล์กำเนิดจะเจริญโดยสร้างส่วนก้านของอับสปอร์ขึ้นมาก่อน (ภาพที่ 1.9 ข, ค) แล้วจึงแบ่งเซลล์ขนานกับผิวนอก โค้งลงเป็นเซลล์แจกเกต (Jacket cell) หรือผนังอับสปอร์ ส่วนเซลล์ภายในถัดเข้าไปจะเจริญเป็นสปอร์ เซลล์ภายในนี้จะแบ่งตัวไปเป็นเซลล์กำเนิดแทพีตัม จำนวน 4 เซลล์กับสปอโรไซต์ (Sporocyte) จำนวนหนึ่ง อับสปอร์ชนิดนี้จะมีการสร้างสปอร์จำนวนไม่มาก อาจมีเพียง 2 สปอร์ อับสปอร์จะแตกตามขวางหรือตามแนวตั้ง

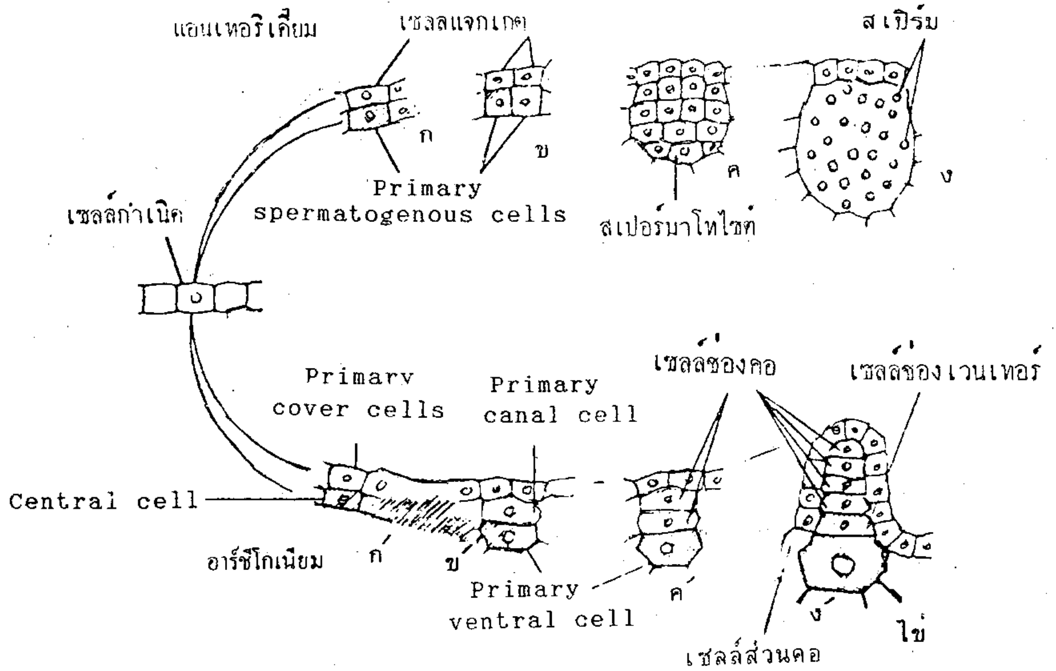


ภาพที่ 1.9 Ontogeny และโครงสร้างของ leptosporangium

อวัยวะเพศ (Gametangium)

การสืบพันธุ์ของพืชโดยทั่ว ๆ ไปนั้น จะมีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ 2 เพศที่มีลักษณะไม่เหมือนกัน พืชกลุ่มที่โบราณหน่อย เซลล์สืบพันธุ์เพศผู้มักเรียกว่าสเปิร์มหรือสเปอร์มาโทซอยด์ สเปิร์มได้แก่เซลล์ที่มีแส้ (Flagellum) หรือขน (Cilia) ทำให้เคลื่อนที่ได้ จึงต้องการของเหลวช่วยในการเคลื่อนที่ไปผสมกับไข่ที่เคลื่อนที่ไม่ได้ ตัวอย่างเช่น สเปิร์มของลิเวอร์เวิตและมอส (สเปิร์มที่เคลื่อนที่ได้นี้เป็นลักษณะเด่นในสิ่งที่มีชีวิตพวก Thallophyte ที่อาศัยอยู่ในน้ำ) นอกจากนี้พบในพืชมีเมล็ดบางชนิด เช่น แปะก๊วยและปรงหลายชนิด จึงจัดพืชมีเมล็ดเหล่านี้ว่าเป็นพืชที่ค่อนข้างต่ำกว่าพืชมีเมล็ดชนิดอื่นในแง่ของวิวัฒนาการ แต่พืชมีเมล็ดพวกนี้มีการกระจายของสเปิร์มผ่านหลอดเกสรตัวผู้ที่สร้างขึ้นโดยต้นแกมิโทไฟต์เพศผู้ โดยไม่ขึ้นกับน้ำในการเคลื่อนย้ายสเปิร์มเหมือนพืชกลุ่มที่โบราณ หลอดเกสรตัวผู้จะนำเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ตรงไปยังช่องไข่ (Archegonial chamber) ทันที ส่วนพืชมีเมล็ดชั้นสูงขึ้นมาได้แก่พวกจิมโนสเปิร์มอื่น ๆ และพืชมีดอกทั่ว ๆ ไปนั้นพบว่าเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้จะหลีกเลี่ยงการมีแส้

อวัยวะสร้างเซลล์เพศในพืชชั้นต่ำมักจะสร้างเซลล์เพศแยกกัน อวัยวะเพศผู้ เรียกแอนเทอริเดียม (Antheridium) ทำหน้าที่สร้างสเปิร์ม โดยจะสร้างสเปิร์มในจำนวนที่แตกต่างกัน อาจมีจำนวนน้อย เช่นใน *Isoetes* สร้างสเปิร์ม 4 ตัว อาจมีจำนวนหลายพัน เช่นที่พบใน Eusporangiate fern บางชนิด อวัยวะเพศเมีย เรียกอาร์ชีโกเนียม (Archegonium) จะสร้างไข่เพียง 1 ใบเคลื่อนที่ไม่ได้ มีรายงานบ้างที่ว่าอาร์ชีโกเนียมมีไข่หลายใบ แต่โดยทั่วไปถึงจะมีไข่หลายใบ จะมีเพียงใบเดียวที่ทำหน้าที่ในการผสมพันธุ์ ในขณะที่จะมีการผสมพันธุ์นั้นไข่จะอยู่ในตำแหน่งที่ฐานของช่องไข่ ช่องไข่จะเป็นช่องทางให้สเปิร์มผ่านเข้ามายังเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย พืชที่มีอาร์ชีโกเนียม พบตั้งแต่กลุ่ม Bryophyte ไปจนถึงพืชมีเนื้อเยื่อลำเลียงชั้นต่ำทั้งหมด รวมทั้งเฟินและจิมโนสเปิร์มส่วนใหญ่ด้วย ในพวกจิมโนสเปิร์มนั้น อาร์ชีโกเนียมจะมีส่วนประกอบที่ดัดแปลงไปบ้าง ส่วนในพืชมีดอกนั้น ไข่จะถูกสร้างในอวัยวะพิเศษที่เรียกว่า ถุงเอมบริโอ (Embryo sac) และไม่มีอาร์ชีโกเนียม



ภาพที่ 1.10 Ontogeny และโครงสร้างของอวัยวะสืบพันธุ์ของพืชมีเนื้อเยื่อลำเลียงชั้นต่ำ (พบมากในพวก Lepto Sporangiate fern)

ก.- ง. แอนเทอริเดียม

ก - ข. อาร์ชีโกเนียม

(Foster, 1959)

เซลล์ที่ให้กำเนิดอวัยวะเพศนั้น ในระยะแรกดูไม่ออกว่าจะเจริญเป็นอาร์ชีโกเนียมหรือแอนเทอริเดียม ทั้งแอนเทอริเดียมและอาร์ชีโกเนียมเป็นอวัยวะที่ซับซ้อน ประกอบด้วยเยื่อหุ้มอวัยวะที่ประกอบด้วยเซลล์ที่เป็นหมัน (Sterile cells) ซึ่งมักจะหนาชั้นเดียว ทำหน้าที่ปิดและกำบังเซลล์สืบพันธุ์ โครงสร้างของอวัยวะเพศดังกล่าวนี้ต่างจากอวัยวะเพศที่พบทั่วไปในพวก Thallophyteมาก พวก Thallophyte นั้น อวัยวะเพศมักจะประกอบด้วยเซลล์เดียวง่าย

ตำแหน่งของอวัยวะเพศ

ตำแหน่งของอวัยวะเพศในพืชพวกมีเนื้อเยื่อลำเลียงชั้นต่ำจะต่างกัน คือในพืชพวกที่มีสปอร์ขนาดเดียว (Homosporous) เช่นพวกเฟินนั้น ต้นแกมิโทไฟต์จะเกิดอยู่เป็นอิสระภายนอกสปอร์ (Exosporous) คือไม่ถูกปกปิดด้วยผนังสปอร์ ส่วนพืชที่มีสปอร์ต่างขนาด (Heterosporous) เช่นพวก *Selaginella* นั้น มีต้นแกมิโทไฟต์ทั้งเพศผู้และเพศเมียอยู่ภายในสปอร์ (Endosporous) โดยฝังอยู่ทั้งต้นหรือส่วนใหญ่ของต้นถูกหุ้มด้วยผนังสปอร์ จากตำแหน่งของอวัยวะเพศ 2 แบบที่กล่าวข้างบนนี้ แบบแรกจัดเป็นแบบโบราณกว่า จึงจะเริ่มกล่าวรายละเอียดเริ่มจากแบบนี้

พวกที่มีต้นแกมิโทไฟต์อยู่เป็นอิสระ มักจะเป็นพืชที่มีอวัยวะเพศผู้และอวัยวะเพศเมียร่วมต้นกัน (Monoecious plant) การสร้างอวัยวะเพศทั้ง 2 ชนิดในต้นเดียวกัน ทำให้เกิดเป็นสภาพที่ไม่เหมาะสม เช่น มีอวัยวะเพศผู้เกิดอยู่อัดแน่นจนเกินไปอาจไปยับยั้งการสร้างอาร์ชีโกเนียม ตัวอย่างเช่น ในพืชพวก *Equisetum* และ leptosporangiate fern บางชนิด เมื่อต้นอ่อนแอลงต้นแกมิโทไฟต์ก็จะสร้างเฉพาะแอนเทอริเดียม ปกติอวัยวะเพศมักจะฝังจมอยู่ในเนื้อเยื่อของแผ่นต้นแกมิโทไฟต์ โดยอาจมีเยื่อหุ้มโผล่เหนือผิวต้นเล็กน้อย เช่น ใน *Equisetum* และ eusporangiate fern บางชนิด แต่ในพวก Psilophytales และ leptosporangiate fern บางชนิด อวัยวะเพศจะโผล่ขึ้นมาเหนือผิวต้นทั้งหมด คือมีแอนเทอริเดียมชูสูงขึ้นมาและลดขนาดลง

พวกที่มีต้นแกมิโทไฟต์ฝังตัวอยู่ในสปอร์นั้น มักจะเป็นพืชที่มีอวัยวะเพศผู้และอวัยวะเพศเมียต่างต้นกัน (Dioecious plant) คือมีอวัยวะเพศแยกต้นกัน พืชพวกนี้มักจะมีต้นแกมิโทไฟต์เพศผู้ลดขนาดลงมาก เช่นที่พบใน *Selaginella* และ *Isoetes* ต้นแกมิโทไฟต์เพศผู้ประกอบด้วยเซลล์เพียง 1 เซลล์ กับแอนเทอริเดียมเดี่ยว ๆ ส่วนต้นแกมิโทไฟต์เพศเมียค่อนข้างแข็งแรงประกอบด้วยกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงและเมกะสปอร์ ตัวอย่างเช่น ที่พบใน *Selaginella* พวกนี้ผนังสปอร์จะแตกออกในแนวของสันสปอร์ (Triradiate ridge)

รูปร่างของอวัยวะเพศ

สำหรับพืชที่มีแอนเทอริเดียมชนิดที่ฝังอยู่ในต้นแกมิโทไฟต์ (Embeded Type) นั้นมักจะเห็นชั้นแจกเกตชัดเจนเนื่องจากชั้นแจกเกตจะมีความเกี่ยวข้องกับการปล่อยสเปิร์มของอวัยวะเพศ Goebal (Foster, 1959) เรียกชั้นแจกเกตนี้ว่า "Opercular layer" คำนี้เป็นคำที่เหมาะสม เพราะโดยทั่วไปชั้นนี้จะมีเซลล์พิเศษเรียก Opercular cell อยู่ตรงกลางจำนวนหนึ่ง ซึ่งอาจจะเป็นเซลล์เดียวหรือหลายเซลล์ก็ได้ ในพืชชั้นต่ำอาจพบถึง 12 เซลล์ เซลล์เหล่านี้จะแตกออกหรือแยกตัวออกทำให้สเปิร์มหลุดออกเป็นอิสระ ในพืชพวก *Lycopodium* หลายชนิดและพวก eusporanqiate fern มักจะเป็นเพียงเซลล์เดียวที่แตกออกเมื่อเซลล์แก่ พวก Opercular cell (บางทีเรียก cap cell) นี้มักจะมีรูปร่างเป็นสามเหลี่ยมเมื่อมองดูจากด้านบน แต่อาจมีรูปร่างสี่เหลี่ยมหรือรูปร่างไม่แน่นอน ในพืชพวก *Equisetum prantense* จะมี 2 เซลล์ ที่เซลล์ทั้งสองจะแยกออกจากกันตรงกลางคล้ายกับการแยกตัวของเซลล์คุม 2 ข้างของปากใบ การแยกออกจากกันของเซลล์อาจเกิดเนื่องจากการพองตัวของสารเมือกที่อยู่ภายในเซลล์ ส่วนใหญ่ชั้นแจกเกตของแอนเทอริเดียมมักจะหนาชั้นเดียวแต่ใน *Botrychium* หนาถึง 2 ชั้น ส่วนแอนเทอริเดียมชนิดที่โผล่ที่ผิวของต้น (Emergent type) จะมีชั้นแจกเกตหนาชั้นเดียว

การสร้างสเปิร์ม ในพืชชั้นต่ำหน่อยพบมีสเปิร์ม 2 ชนิดที่แตกต่างกันตรงจำนวนแส้ เช่นในพวก *Lycopodium* และ *Selaginella* สเปิร์มมีแส้ 2 เส้น แต่ในพวกต้นแปะก๊วยและปรง สเปิร์มมีแส้หลายเส้น จำนวนของสเปิร์มที่สร้างในแต่ละต้นก็แตกต่างกัน *Isoetes* 1 ต้น สร้างสเปิร์มเพียง 4 ตัว แต่ในเฟิน เช่นพวก *Gleichenia* สร้างสเปิร์มเป็นจำนวนร้อย และใน *Ophioglossum pendulum* สร้างจำนวนหลายพันตัว

สำหรับอาร์ชีโกเนียม โดยทั่วไปประกอบด้วยส่วนคอ (Neck) คือส่วนที่โผล่ขึ้นมาเหนือผิวของต้นแกมิโทไฟต์ ส่วนคอประกอบด้วยเซลล์ที่เรียงตัวเป็นแถวในแนวตั้ง อีกส่วนหนึ่งคือเวนเทอร์ (Venter) มีลักษณะเป็นกะเปาะฝังอยู่ในต้นแกมิโทไฟต์ (ภาพที่ 1.10 ง) เวนเทอร์ประกอบด้วยเซลล์ช่องเวนเทอร์ (Venter canal cells) และเซลล์ไข่ ในพืชพวกเฟินเวนเทอร์จะแยกจากเนื้อเยื่อของต้นแกมิโทไฟต์ด้วยเยื่อหุ้ม ส่วนในพืชที่มีท่อลำเลียง ส่วนใหญ่ของเซลล์ที่หุ้มด้านล่างของอาร์ชีโกเนียม จะมีรูปร่างไม่ต่างจากเซลล์อื่น ๆ ของเซลล์ในต้นแกมิโทไฟต์ ส่วนคอของอวัยวะเพศเมียนี้เมื่อดูจากรูปร่างหรือหน้าที่แล้วเทียบได้กับชั้นแจกเกตของแอนเทอริเดียม ส่วนคอจะมีโครงสร้างเป็นแบบเดียวกันหมด คือมักจะประกอบด้วยเซลล์ 4 แถว เรียงตัวตามแนวตั้ง จำนวนเซลล์ในแต่ละแถวก็จะคงที่ พืชที่มีส่วนคอยาวที่สุดที่พบคือ *Lycopodium* บางชนิด พืชที่มีส่วนคอสั้นมากได้แก่พืชพวก eusporangiate fern เซลล์ที่อยู่เหนือเซลล์ไข่คือเซลล์ช่องเวนเทอร์ ในบางกรณีเซลล์พวกนี้อาจทำหน้าที่เป็นเซลล์สืบพันธุ์ ส่วนเซลล์ที่เหลือในแนวแกนที่อยู่เหนือเซลล์ช่องเวนเทอร์เรียกเซลล์ช่องคอ อาจทำหน้าที่เป็นเซลล์สืบพันธุ์ได้เหมือนกัน

ในด้านวิวัฒนาการของอาร์ชีโกเนียมนั้น จะเริ่มจากการที่ส่วนคอประกอบด้วยเซลล์หลายเซลล์ (เช่นที่พบใน *Lycopodium*) ไปจนถึงประกอบด้วยเซลล์ ๆ เดียวที่มีนิวเคลียส 2 นิวเคลียส (เช่นใน Leptosporangiate fern) ในพืชพวกจิมโนสเปิร์มส่วนใหญ่นั้น เซลล์ช่องเวนเทอร์อาจมีนิวเคลียสที่อายุสั้น และไม่มีเซลล์ช่องคอ (Neck canal cell) ซึ่งเมื่อโตเต็มที่อาร์ชีโกเนียมประกอบด้วยส่วนของคอขนาดเล็กที่ประกอบด้วยเซลล์เล็ก ๆ เพียงเซลล์เดียวหรือมากกว่า และเซลล์ไข่ขนาดใหญ่