บทที่ 10
ใบ (leaves)

ใบเป็นโครงสร้างที่แยกมาจากส่วนของลำต้นหรือ phyllome อาจแบ่งชนิดของใบออกเป็นไมโครฟิลล์ (microphyll) และเมกะฟิลล์ (megaphyll) ใบแบบไมโครฟิลล์เป็นใบที่มีเส้นใบหรือกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงเพียงกลุ่มเดียวแยกออกมาจากกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงของลำต้นโดยตรงโดยไม่มีการขาดออกของกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงในลำต้นหรือไม่มี leaf gap พบได้ในพืชที่มีท่อลำเลียงชั้นต่ำบางชนิด เช่น *Lycopodium*, *Selaginella*, *Psilotum* เป็นต้น ส่วนใบแบบเมกะฟิลล์ เป็นใบที่มีลักษณะตรงข้ามกับใบแบบไมโครฟิลล์คือมีเส้นใบหลายเส้นและมี leaf gap พบในพืชที่มีวิวัฒนาการสูง เช่น พวกเฟิน พวก Gymnosperm และพืชมีดอก

ใบแท้หรือ foliage leaves ของพืชดอกมีหน้าที่หลักคือทำหน้าที่สังเคราะห์แสง ดังนั้นใบแท้จึงมักมีลักษณะเป็นแผ่นแบนและบางเพื่อให้เหมาะกับการสัมผัสกับแสงและอากาศ นอกจากพืชจะมีใบแท้แล้วยังมีใบชนิดอื่นๆ เช่น bud scales (หรือ cataphylls) floral buds (หรือ hypsophyll) sepals และใบเลี้ยง (cotyledons) เป็นต้น ใบแท้ของพืชแต่ละชนิดจะมีความแตกต่างกันโดยมีความหลากหลายในเรื่องของจุดกำเนิด ขนาด รูปร่าง หน้าที่ รวมทั้งโครงสร้างภายในของใบด้วย

ใบประกอบด้วยแผ่นใบ (blade) และก้านใบ (petiole) พืชบางชนิดอาจไม่มีก้านใบเรียกว่า **sessile leaves** ก้านใบของพืชบางชนิดมีการแผ่แบนออกลักษณะคล้ายแผ่นใบเรียกว่า **phyllode** เช่นก้านใบของกระถินณรงค์ พืชบางชนิดมีส่วนของก้านใบแผ่กางออกเป็น leaf sheath หุ้มส่วนของลำต้นไว้ พืชบางชนิดอาจมีหูใบ (stipule) ด้วยก็ได้ นอกจากนี้ใบอาจมีลักษณะเป็นใบเดี่ยว (simple leaves) หรือเป็นใบประกอบ (compound leaves) ที่เป็นได้ทั้งแบบนิ้วมือ (palmately compound leaves) และใบประกอบแบบขนนก (pinnately compound leaves)

10.1 โครงสร้างภายในของใบ

ใบของพืชมักมีการเจริญแบบปิดคือไม่มีเนื้อเยื่อเจริญ ยกเว้นบริเวณก้านใบอาจมีการเจริญระยะที่สอง แต่มักไม่มีการสร้าง periderm โครงสร้างภายในของแผ่นใบประกอบด้วยเนื้อเยื่อสำคัญๆ 3 ชนิดคือ epidermis เนื้อเยื่อพื้นและเนื้อเยื่อลำเลียง

Epidermis

Epidermis ของแผ่นใบทั่วๆ มีลักษณะคล้ายกับ epidermis ที่พบในส่วนอื่นๆ ของพืช คือเซลล์เรียงตัวหนาแน่น มีความหนาเพียงชั้นเดียวและไม่มีคลอโรพลาสต์ แต่ epidermis ของใบพืชมักมีชั้นคิวทิเคิล (cuticle) หนา เพื่อป้องกันความร้อนและป้องกันการสูญเสียน้ำ โดยเฉพาะพืชที่เจริญในสภาพแวดล้อมที่แห้งแล้ง (ภาพที่ 10.1) นอกจากนี้มักมีปากใบเป็นจำนวนมาก อาจพบบนผิวใบทั้งสองด้าน (amphistomatic leaves) พบเฉพาะผิวใบด้านบน (epistomatic leaves) หรือพบเฉพาะผิวใบด้านล่าง (hypostomatic leaves) ลักษณะของปากใบมีความหลากหลายในเรื่องของชนิด ตำแหน่ง รวมทั้งการจัดเรียงตัวของปากใบ ทั้งนี้ขึ้นกับชนิดของพืชและสภาพแวดล้อมที่พืชเจริญอยู่

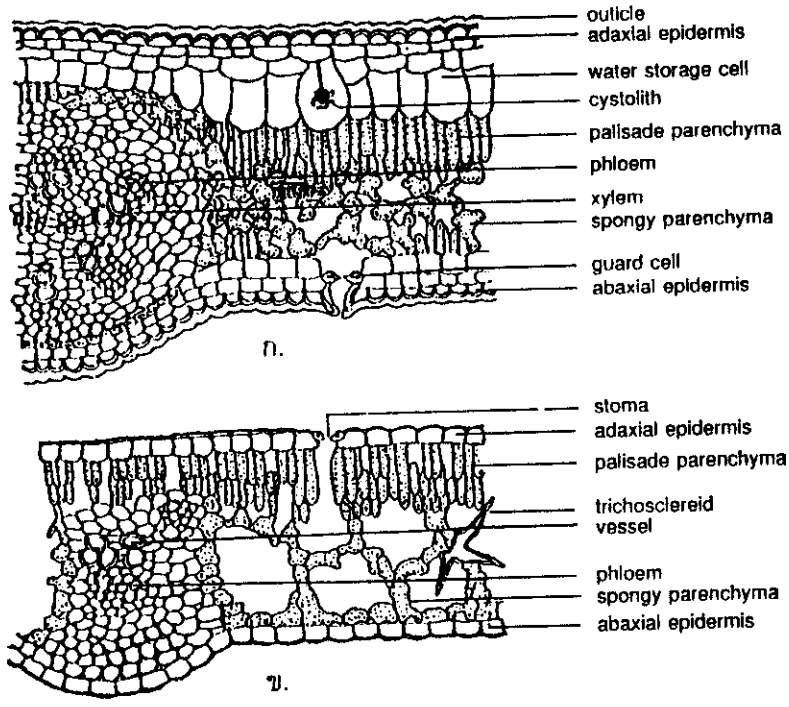
Epidermis ของใบพืชบางชนิด เช่นใบยางอินเดีย อาจเป็น multiple epidermis และมีเซลล์ขนาดใหญ่ เรียกว่า lithocyst cells ทำหน้าที่เก็บผลึกของ $CaCO_3$ ขนาดใหญ่ เรียกว่า cystolith โดยมีก้านที่ประกอบด้วยเซลลูโลสยื่นเข้าไปภายในเซลล์ (ภาพที่ 10.1 ก.)

มีโซฟิลล์ (mesophyll)

มีโซฟิลล์เป็นส่วนของเนื้อเยื่อพื้นที่อยู่ระหว่างผิวใบด้านบนและผิวใบด้านล่าง ประกอบด้วยเนื้อเยื่อพาเรงคิมาที่มีคลอโรพลาสต์จำนวนมากเรียกว่า chlorenchyma โดยปกติแล้ว พาเรงคิมามี 2 ชนิดคือ palisade parenchyma เป็นเซลล์ที่มีรูปร่างเป็นรูปสี่เหลี่ยมผืนผ้าหรือเป็นแท่งยาว เซลล์เรียงตัวค่อนข้างแน่น ภายในมีคลอโรพลาสต์จำนวนมาก มักพบในผิวใบด้านบน (upper surface) ส่วน spongy parenchyma เป็นเซลล์ที่มีรูปร่างค่อนข้างกลม เซลล์เรียงตัวหลามๆ เรียกใบของพืชแบบนี้ว่า bifacial leaves (หรือ dorsiventral leaves) พืชบางชนิดอาจมี palisade parenchyma ทั้งผิวใบด้านบนและผิวใบด้านล่าง (lower surface) โดยมี spongy parenchyma อยู่ในส่วนกลางของใบ เรียกใบแบบนี้ว่า unifacial leaves (หรือ isobilateral leaves)

เนื้อเยื่อลำเลียง

เนื้อเยื่อลำเลียงภายในใบคือส่วนของเส้นใบ (vein) การจัดระเบียบของเส้นใบ เรียกว่า venation เส้นใบของพืชใบเลี้ยงคู่มักเป็นแบบร่างแห (reticulate venation) ในขณะที่พืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักเป็นแบบขนาน (parallel venation)

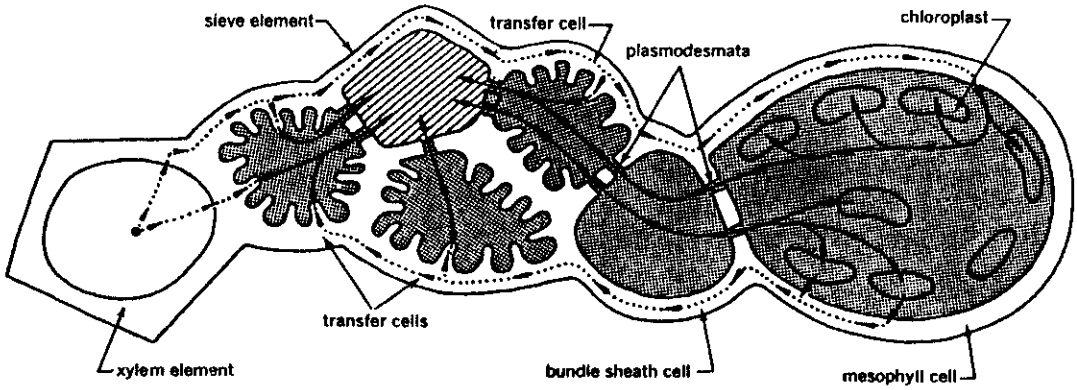


ภาพที่ 10.1 แสดงโครงสร้างภายในของใบ ก. ใบยางอินเดีย พืชที่เจริญในภาวะแห้งแล้งได้ดี ข. ใบบัว พืชที่เจริญในภาวะที่มีน้ำมากได้ดี (จากเทียมใจ, 2541)

เส้นใบเป็นส่วนของท่อลำเลียงที่ต่อมาจากส่วนของลำต้น ตำแหน่งที่ท่อลำเลียงแยกออกมาจากลำต้นมักมีท่อลำเลียงขาดออกเพื่อแยกไปที่ใบ เรียกบริเวณที่ขาดนี้ว่า leaf gap บริเวณนี้ประกอบด้วยเนื้อเยื่อพื้น และเรียกท่อลำเลียงที่แยกไปที่ใบว่า leaf trace เส้นใบของพืชใบเลี้ยงคู่มักมีขนาดใหญ่เพียงอันเดียว เรียกว่าเส้นกลางใบ (midrib หรือ central vein) จากนั้นจะแยกย่อยไปเรื่อยๆ เป็น secondary veins, tertiary veins และอื่นๆ ตามลำดับ ท่อลำเลียงที่อยู่ในชั้นมีโซฟิลล์มักมีพาเรงคิมาหรือสเกลอเรงคิมาล้อมรอบ เรียกว่า **bundle sheath** ผนังเซลล์ของ bundle sheath จะมีสาร suberin ซึ่งมีลักษณะคล้ายเอนโดเดอร์มิส ภายในเซลล์อาจมีหรือไม่มีคลอโรพลาสต์ก็ได้ และจะพบ bundle sheath จนถึงส่วนปลายของกลุ่มเซลล์ท่อลำเลียง ทำให้ไม่มีส่วนใดของเซลล์ลำเลียงติดต่อโดยตรงกับช่องว่างระหว่างเซลล์ ยกเว้นรูหยาดน้ำ (hydathode) ซึ่งเซลล์ลำเลียงน้ำจะปล่อยน้ำเข้าไปในช่องว่างระหว่างเซลล์ ใบของพืชหลายชนิดมี bundle sheath จะต่อไปจนถึง epidermis เรียกว่า **bundle sheath**

extension ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักมีทั้ง bundle sheath และ bundle sheath extension พืชบางชนิดอาจมี bundle sheath ชั้นเดียวหรือ 2 ชั้น ถ้ามี 2 ชั้น เซลล์ชั้นในมีผนังหนา มีคลอโรพลาสต์ขนาดเล็ก เรียกว่า mestome sheath ชั้นนอกผนังบางและมีคลอโรพลาสต์ขนาดใหญ่กว่าแต่มีขนาดเล็กกว่าที่พบในชั้นมีโซฟิลล์ พืชที่เป็นพืช C_4 เช่น ข้าวฟ่าง ข้าวโพด อ้อย เซลล์ในชั้น bundle sheath มีขนาดใหญ่ ภายในเซลล์มีคลอโรพลาสต์จำนวนมากและมีขนาดใหญ่เมื่อเทียบกับเซลล์ในชั้นมีโซฟิลล์ Haberlandt (1914) เป็นคนแรกที่เรียกโครงสร้างของใบแบบพืช C_4 ว่า Kranz anatomy

ในพืชใบเลี้ยงคู่ เส้นใบที่มีขนาดเล็กที่สุดเรียกว่า **areoles** ส่วนเส้นใบของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักมีเส้นใบที่สำคัญขนาดแตกต่างกัน และมักมีเส้นใบขนาดใหญ่สลับกับเส้นใบที่มีขนาดเล็ก areoles ประกอบด้วย phloem parenchyma หรืออาจมี companion cell ด้วย เซลล์เหล่านี้มีไซโทพลาสซึมหนาทึบและมี plasmodesmata ที่มีก้านสาขาจำนวนมากทำหน้าที่เป็นตัวกลางที่ติดต่อกับ sieve elements, tracheary elements และ mesophyll cells เรียกว่า **transfer cells** ทำหน้าที่เกี่ยวกับการรับสารต่างๆ จากไซเลมไปสู่ mesophyll cells และเคลื่อนย้ายสารต่างๆ จาก mesophyll cells ไปยัง tracheary elements การเคลื่อนย้ายของสารเกิดขึ้นทั้งแบบ apoplast และ symplast (ภาพที่ 10.2)



ภาพที่ 10.2 ไดอะแกรมแสดงทิศทางการเคลื่อนที่ของสารระหว่างกลุ่มเซลล์ภายในใบของพืชใบเลี้ยงคู่ เส้นทึบคือแนวการเคลื่อนที่แบบ symplast เส้นประคือแนวการเคลื่อนที่แบบ apoplast (จาก Esau, 1977)

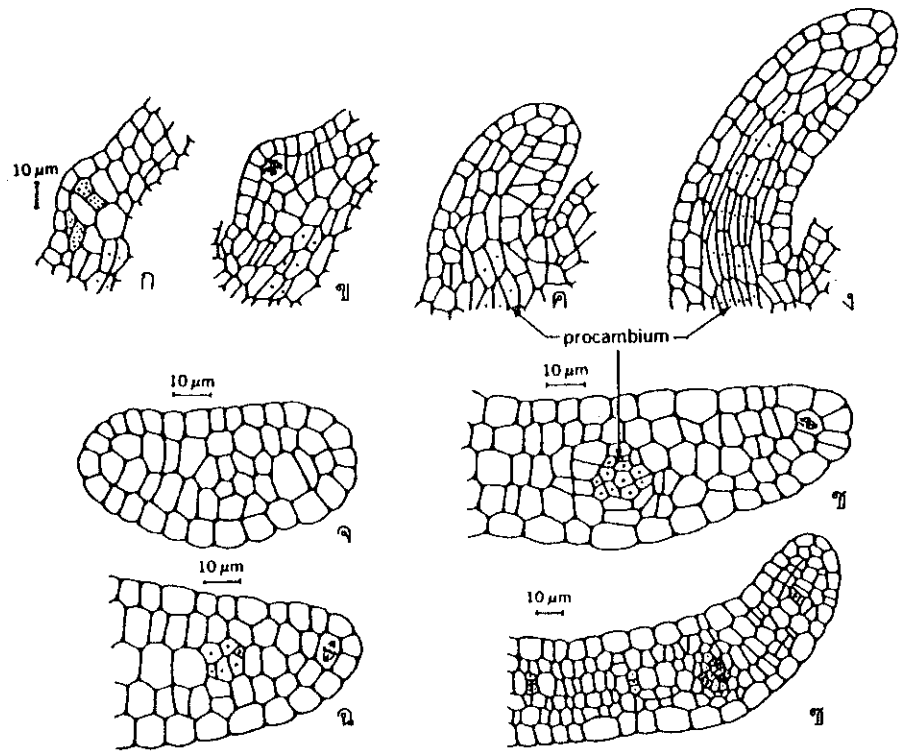
การเคลื่อนย้ายน้ำตาลเข้าไปในโฟลเอมจะเกิดขึ้นพร้อมกับการเข้ามาของน้ำจากสารละลายในที่ว่างที่เกิดขึ้นโดยผ่านทาง plasmodesmata ทำให้ hydrostatic pressure ภายใน sieve elements สูงขึ้นและเป็นปัจจัยสำคัญของการลำเลียงน้ำตาลในระยะไกลๆ การนำสารเข้าไปใน areoles จึงเป็นการกระตุ้นให้มีแรงผลักดันเกี่ยวกับการลำเลียงเกิดขึ้น อย่างไรก็ตาม การเคลื่อนย้ายในโฟลเอมยังขึ้นอยู่กับบริเวณที่ไม่มีสารซึ่งมี osmotic pressure ต่ำกว่าเซลล์ในเส้นใบ และทำให้มีการลำเลียงสารออกจาก sieve elements ด้วย

10.2 พัฒนาการของใบ

จุดกำเนิดของใบเกิดจากการแบ่งเซลล์ในบริเวณส่วนรอบนอกของปลายยอด โดยการแบ่งเซลล์ในครั้งแรกจะเกิดได้ protoderm 1 ชั้นหรือมากกว่า ครั้งแรกมีการแบ่งเซลล์ขนานกับผิว จากนั้นจึงมีการแบ่งเซลล์ทั้งแบบขนานและแบบตั้งฉากกับผิว ในพืชบางชนิด protoderm อาจมีการแบ่งเซลล์ได้ด้วย จากการแบ่งเซลล์ทำให้เกิดรอยโป่งเกิดขึ้นทางด้านข้างของปลายยอด เรียกว่า leaf buttress จากนั้น leaf buttress จะค่อยๆ ยืดยาวออกและโค้งเข้าหากิ่ง เนื่องจากมีส่วนล่างเจริญมากกว่าส่วนบน ส่วนนี้จะทำหน้าที่เป็นเส้นกลางใบ ต่อมาจะมีการขยายตัวทั้งด้านกว้างและด้านยาว (ภาพที่ 10.3)

ส่วนแกนกลางของใบจะมีการเจริญออกไปทั้งสองด้าน จากนั้นเซลล์จะเปลี่ยนสภาพโดยเหนือฐานใบขึ้นไปจะเป็นเส้นกลางใบและแผ่นใบทั้งสองด้าน เมื่อแผ่นใบกว้างมากขึ้นจะมีเส้นใบเกิดขึ้นโดยเกิดเป็น procambium ก่อน ในใบที่มีก้านใบ ก้านใบจะเกิดระหว่างแผ่นใบและฐานใบ แผ่นใบที่กำลังเจริญอาจแผ่ออกจากเส้นกลางใบทางด้านข้างหรือโค้งขึ้นหาด้านบนของใบ และโอบล้อม apical meristem กับจุดกำเนิดของใบใหม่ที่มีขนาดเล็กที่อยู่ถัดขึ้นไป

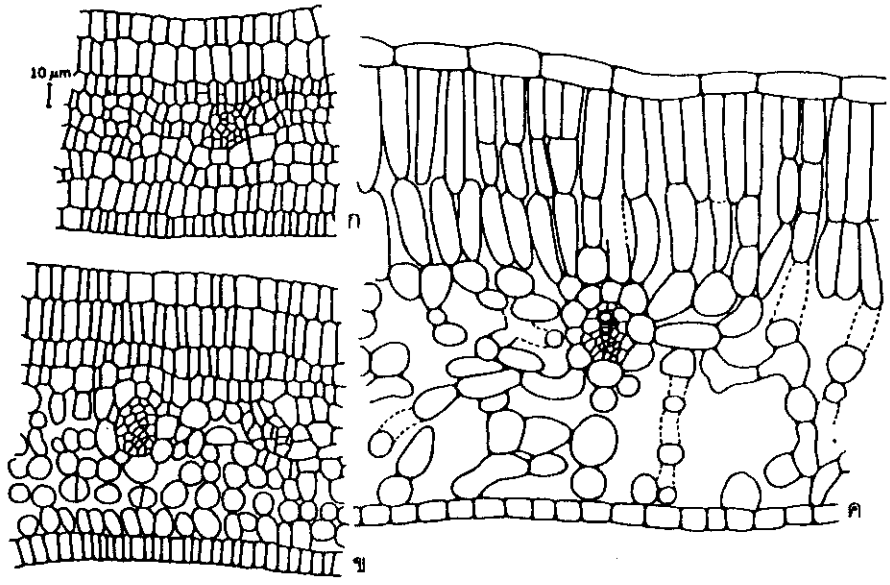
ในระยะแรกๆ ของการเจริญ แบ่งออกเป็น apical growth และ marginal growth โดย apical growth อยู่ในตำแหน่งปลายใบ ทำให้ส่วนของใบยาวขึ้น ในขณะที่ marginal growth จะอยู่ที่ขอบใบทั้งสองข้าง (ภาพที่ 10.5) ทำให้ส่วนของแผ่นใบขยายออกทั้งสองด้าน เนื้อเยื่อเจริญทั้งสองส่วนนี้ประกอบด้วยส่วนผิวคือ marginal layer ซึ่งจะเจริญเป็น protoderm และจะแบ่งเซลล์และเกิดเป็น adaxial epidermis และ abaxial epidermis ส่วน submarginal layer จะแบ่งเซลล์และพัฒนาไปเป็นชั้นมีโซฟิลล์และกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียง



ภาพที่ 10.3 แสดงพัฒนาการของแผ่นใบของ flax (*Linum*) ก.-ง. ตัดตามยาว จ-ช. ตัดตามขวาง ก.-ข. กลุ่มเซลล์ขยายขนาดจากแบ่งตัวแบบ periclinal division ค.-ง. ใบที่พัฒนาการมากขึ้น จ. จุดกำเนิดใบ ฉ.-ซ. แผ่นใบที่เจริญมากขึ้น (จาก Esau, 1977)

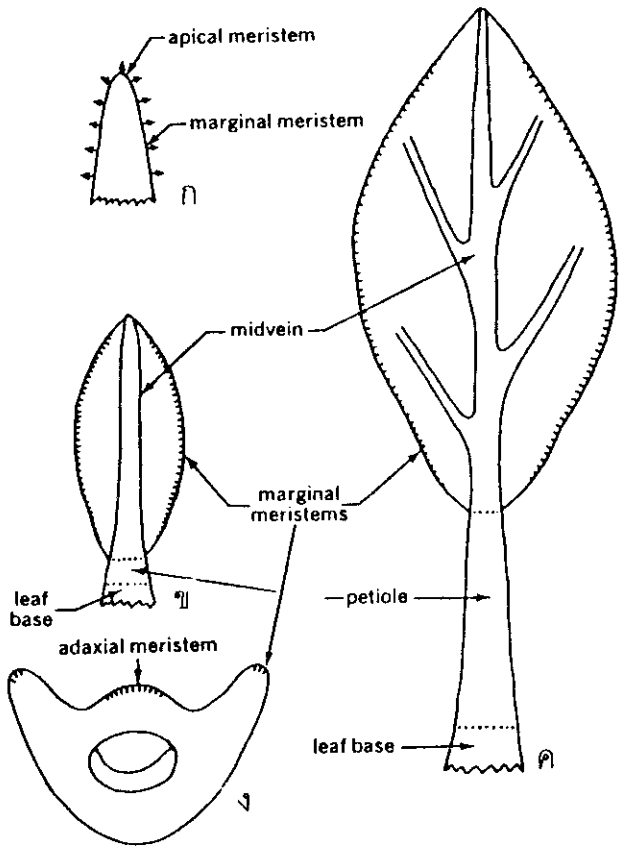
ในพืชที่มีใบแบบ bifacial leaf การเปลี่ยนรูปไปเป็น palisade mesophyllและ spongy mesophyll เริ่มจากเซลล์ที่จะพัฒนาเป็น palisade mesophyll มีการยืดยาวออกในแนวตั้งและแบ่งเซลล์แบบตั้งฉากกับผิว ส่วนเซลล์ที่จะพัฒนาเป็น spongy mesophyll เซลล์จะแบ่งตัวแบบตั้งฉากกับผิวเหมือนกันแต่เซลล์ไม่ค่อยยืดยาวทำให้มีรูปร่างไม่แน่นอน ในขณะที่เซลล์ palisade ยังคงแบ่งตัวอยู่นั้น epidermis ที่อยู่ติดกันจะหยุดแบ่งและขยายขนาดในแนวขนานกับผิวใบ การขยายขนาดนี้จะเกิดเร็วกว่าการขยายขนาดของเซลล์ palisade ดังนั้นจึงทำให้เซลล์ epidermis หนึ่งเซลล์จะมี palisade ติดอยู่หลายเซลล์ เมื่อเซลล์ palisade แบ่งตัวเสร็จแล้วเซลล์จะค่อยๆ แยกออกจากกันตามแนวตั้งของผนังเซลล์ ทำให้มีช่องว่างเกิดขึ้น ส่วนการพัฒนาของ spongy mesophyll จะมีลักษณะคล้ายกับการพัฒนาของ palisade mesophyll แต่มีพัฒนาการช้ากว่า 3-5 วัน และในระยะสุดท้ายมีการแยกตัวของผนัง

เซลล์มากกว่า ซึ่งจะทำให้มีช่องว่างระหว่างเซลล์มากกว่า ในพืชที่มีใบแบบ unifacial leaf การเกิดชั้น palisade mesophyll จะมีลักษณะคล้ายกับใบแบบ bifacial leaf แต่มี palisade mesophyll เกิดขึ้นที่ผิวใบทั้งด้าน (ภาพที่ 10.4)



ภาพที่ 10.4 ภาพตัดขวางแสดงพัฒนาการของชั้นมีโซฟิลล์ของใบ *Pyrus* ก. เซลล์ในชั้นมีโซฟิลล์ยังเจริญไม่เต็มที่ ข. ชั้น spongy mesophyll เริ่มพัฒนาให้เห็นชัดขึ้น ค. ชั้นมีโซฟิลล์ที่พัฒนาเต็มที่ (จาก Esau, 1977)

การเกิดเนื้อเยื่อลำเลียงในใบ เริ่มจากการมี procambium เกิดขึ้นโดยต่อมาจาก procambium ของลำต้น ขณะที่แผ่นใบขยายออกทั้งสองด้านของเส้นกลางใบ จะมีเส้นใบแตกออกจากเส้นกลางใบไปทางด้านข้าง เส้นใบที่มีขนาดใหญ่จะเกิดขึ้นก่อนและอยู่ใกล้กับ marginal meristem ส่วนเส้นใบขนาดเล็กจะเกิดระหว่างเส้นใบขนาดใหญ่และเกิดในตำแหน่งของปลายใบก่อนและค่อยๆ เกิดในส่วนล่างของใบซึ่งสอดคล้องกับการแก่ตัวของใบที่แก่ตัวจากส่วนปลายใบไปยังส่วนโคนใบ (ภาพที่ 10.3 ฉ.-ช.)



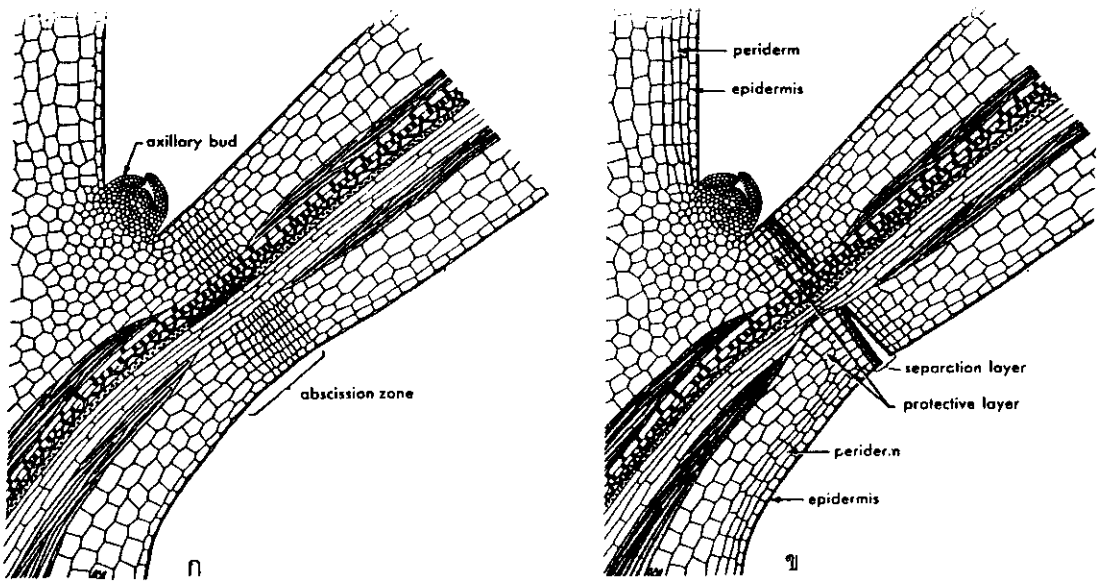
ภาพที่ 10.5 ไดอะแกรมแสดงทิศทางการเจริญของเนื้อเยื่อส่วนต่างๆ ของใบ ก. ใบที่ยังไม่พัฒนา ประกอบด้วย apical และ marginal meristem ข.-ค. พัฒนาการของเส้นกลางใบและก้านใบ ง. ภาพตัดตามขวางแสดงตำแหน่งของใบด้านบน (adaxial) และตำแหน่งของ marginal meristems (จาก Esau, 1977)

10.3 การร่วงของใบ (leaf abscission)

ลักษณะการร่วงของใบที่เกิดขึ้นเองตามธรรมชาติมีได้ 2 แบบคือใบมีการแก่และร่วงพร้อมกัน ทำให้มีการผลัดใบพร้อมๆ กันทั้งต้น พบในพืชพวก deciduous plants เช่น พืชในป่าเต็งรัง ส่วนอีกแบบหนึ่งใบของพืชจะร่วงไม่พร้อมกัน ใบที่แก่ก่อนจะร่วงก่อน พืชกลุ่มนี้จะมีใบเขียวตลอดปี จัดเป็น evergreen plants เช่นพืชในป่าดงดิบ สนภูเขา เป็นต้น

บริเวณที่ใบจะร่วงประกอบด้วยเซลล์ที่มีความอ่อนแอ เพราะมีสเกลอเรงคิมาน้อย มีเนื้อเยื่อลำเลียงในส่วนกลางของโคนใบ เรียกเนื้อเยื่อบริเวณนี้ว่า abscission region ก่อนที่ใบ

จะร่วง เซลล์ในตำแหน่ง abscission region จะมีการเปลี่ยนคุณสมบัติภายในเซลล์ และค่อยๆ แยกเป็น 2 ส่วนคือ separation layer เป็นบริเวณที่ใบจะหลุดออกไป กับ protection layer เป็นบริเวณที่ทำหน้าที่ป้องกันเนื้อเยื่อภายในหลังจากที่ใบร่วงไปแล้ว (ภาพที่ 10.6) ในดอก ผล และกิ่งของพืชบางชนิดจะมีรูปแบบในการร่วงเหมือนกับการร่วงของใบ



ภาพที่ 10.6 ไดอะแกรมแสดงการเกิด abscission zone ก. ระยะแรกๆ ของการเกิด abscission zone ข. เริ่มมีการแยกของบริเวณ separation zone (จาก Raven และคณะ, 1986)

การเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นในบริเวณ abscission region คือผนังเซลล์เปลี่ยนแปลงจาก calcium pectate ไปเป็น pectic acid และ pectin ซึ่งละลายน้ำได้ โดยที่เซลลูโลสจะยังคงอยู่ตามเดิม แต่ว่าจะมีคุณสมบัติยืดหยุ่นได้คล้ายสารพวกเจลาติน เซลล์จึงแยกออกจากกันและหลุดออกมาได้ ผนังเซลล์อาจแยกออกจากกันโดยที่ middle lamella ละลายไป หรือ middle lamella และ primary wall บางส่วนหรือทั้งหมดละลายไป ขณะเดียวกันเซลล์บริเวณแผ่นใบก็มีการเปลี่ยนสภาพโดยมีการลำเลียงสารที่จำเป็นออกจากใบ ทำให้มีการสะสม tylose ในเซลล์ลำเลียงน้ำและมี callose เกิดขึ้นในเซลล์ลำเลียงอาหาร คลอโรพลาสต์สลายตัวมากจนทำให้สีของใบค่อยๆ เปลี่ยนจากสีเขียวเป็นส้ม สีเหลืองหรือสีอื่นๆ

ในบริเวณ protective layer จะมีสารหลายชนิดเกิดขึ้นในผนังเซลล์และในช่องว่างระหว่างเซลล์ ที่เห็นได้ชัดคือ suberin และยางที่ใช้รักษาบาดแผล (wound gum) ในพวกที่มีเนื้อไม้แข็งจะมี periderm เกิดขึ้นแทนที่ protective layer โดยเกิดใต้ protective layer ลงไปและเกิดติดต่อไปถึงชั้น periderm ของกิ่ง

ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการร่วงของใบประกอบด้วยสภาพแวดล้อมภายนอก เช่นการมีศัตรูตามธรรมชาติรบกวน ความแห้งแล้ง หรือสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม ส่วนปัจจัยที่เกี่ยวกับพืชเองซึ่งเกี่ยวข้องกับฮอร์โมน 2 ชนิดคือ auxin และ acetylene auxin จะทำให้ใบของพืชร่วงช้าลงโดยยับยั้งการเกิด abscission region ในกรณีที่มี abscission region แล้วแต่เซลล์ยังไม่เปลี่ยนแปลงมาก เมื่อเติม auxin ลงไปจะทำให้การร่วงของใบเกิดช้าลง ส่วน acetylene เป็นฮอร์โมนที่ช่วยเร่งการหายใจของเซลล์ จึงทำให้การร่วงของใบเกิดเร็วขึ้นด้วย

10.4 โครงสร้างของใบกับสภาพแวดล้อม

ปัจจัยสำคัญประการหนึ่งที่ทำให้สภาพแวดล้อมเปลี่ยนไปคือความชื้นหรือปริมาณน้ำ แบ่งชนิดของพืชที่เจริญในบริเวณที่มีปริมาณน้ำแตกกันได้เป็น mesophytes, xerophytes และ hydrophytes พืชพวก hydrophytes เป็นพืชที่เจริญในสภาพที่มีน้ำมากหรือมีน้ำขังอยู่ตลอดเวลาได้ โครงสร้างภายในของใบพืชกลุ่มนี้แสดงในภาพที่ 10.1 ข.) พวก mesophytes เป็นพวกที่ต้องการน้ำในดินและน้ำในอากาศค่อนข้างมาก ในขณะที่พวก xerophytes เป็นพวกที่สามารถปรับตัวให้เจริญในพื้นที่แห้งแล้ง เช่นทะเลทราย หรือในพื้นที่ที่มีน้ำมากแต่ไม่สามารถนำน้ำมาใช้ได้ เช่นป่าชายเลน พืชกลุ่มนี้มีการเปลี่ยนแปลงทั้งด้านสรีรวิทยาและด้านรูปร่างเพื่อที่จะเจริญในภาวะที่ไม่เหมาะสมได้ เช่น มีระบบการสังเคราะห์แสงเป็นแบบ CAM ผิวใบมีคิวทิเคิลหนา มี sunken stomata มีแผ่นใบหนาและอวบน้ำ หรือมีแผ่นใบเปลี่ยนรูปไปเป็นหนาม เป็นต้น โครงสร้างภายในของใบพืชกลุ่มนี้แสดงในภาพที่ 10.1 ก.) จะเห็นได้ว่าใบเป็นส่วนที่สามารถปรับตัวให้เหมาะสมกับสภาพแวดล้อมได้มากที่สุด ลักษณะโครงสร้างภายในของพืชพวก hydrophytes และพืชพวก xerophyte แสดงในตารางด้านล่าง

ตารางแสดงลักษณะและโครงสร้างของใบพืชพวก hydrophytes และ xerophytes

Hydrophytes	Xerophytes
1. แผ่นใบกว้าง แบน ไม่หนามาก มีพื้นที่ผิวมาก	1. แผ่นใบแคบ หนา หรือเป็นรูปทรงกระบอก มีพื้นที่ผิวน้อย
2. มีจำนวน palisade cell น้อย	2. มี palisade cell มาก
3. เป็นใบแบบ bifacial	3. เป็นใบแบบ unifacial
4. มีช่องว่างระหว่างเซลล์ใหญ่และมีจำนวนมาก	4. มีช่องว่างระหว่างเซลล์เล็กและมีจำนวนน้อย
5. ไม่มี hypodermis	5. มี hypodermis
6. ไม่มี trichome	6. มี trichome
7. มีคิวทิเคิลบาง	7. มีคิวทีเคิลหนา
8. มีปากใบที่ผิวใบทั้งสองด้านหรือมีเฉพาะด้านบน ถ้าผิวใบแตะน้ำ	8. มีปากใบที่ผิวใบด้านล่างเท่านั้น
9. มีปากใบอยู่สูงหรือระดับเดียวกับ epidermis	9. มีปากใบแบบจม (sunken stomata) หรือมี stomatal crypt
10. มีสเกลอเรงคิมาจำนวนน้อย แต่มีสเกลอรีด กระจายอยู่ทั่วไป	10. มีสเกลอเรงคิมาจำนวนมาก

10.5 ใบของพืชกลุ่มต่าง ๆ

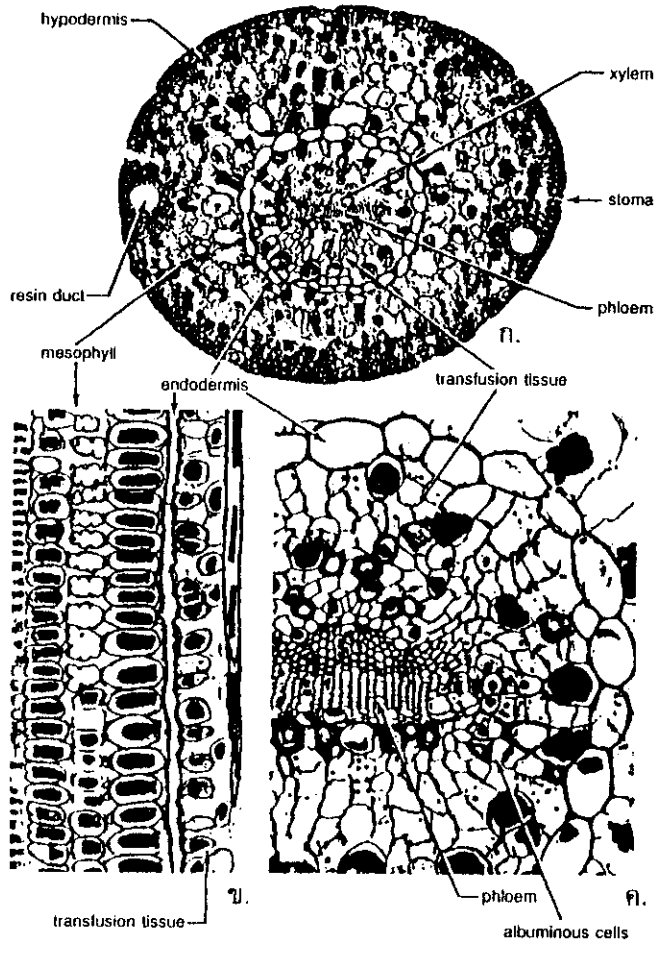
ใบของพืชแต่ละกลุ่มมีจุดกำเนิดมาจาก apical meristem เหมือนกัน มีสีเขียวเพื่อทำหน้าที่หลักคือการสังเคราะห์แสง มีแผ่นใบแบน อย่างไรก็ตามพืชแต่ละกลุ่มอาจมีลักษณะภายนอกและโครงสร้างภายในแตกต่างกัน ขึ้นกับพืชแต่ละกลุ่ม ดังนี้

10.5.1 ใบพืช Gymnosperm

ใบของ Gymnosperm มักไม่มีความหลากหลายเหมือนพืชกลุ่มอื่นๆ เพราะใบไม่ค่อยเปลี่ยนแปลงไปตามสภาพแวดล้อม

ใบของสนภูเขามีรูปยาวแบบเข็ม ชั้นนอกสุดเป็น epidermis ที่มีผนังหนา มีคิวทิเคิลหนา มี sunken stomata ที่จมลึกลงไปมาก โดยมี subsidiary cell โค้งยื่นออกมา ปากใบ

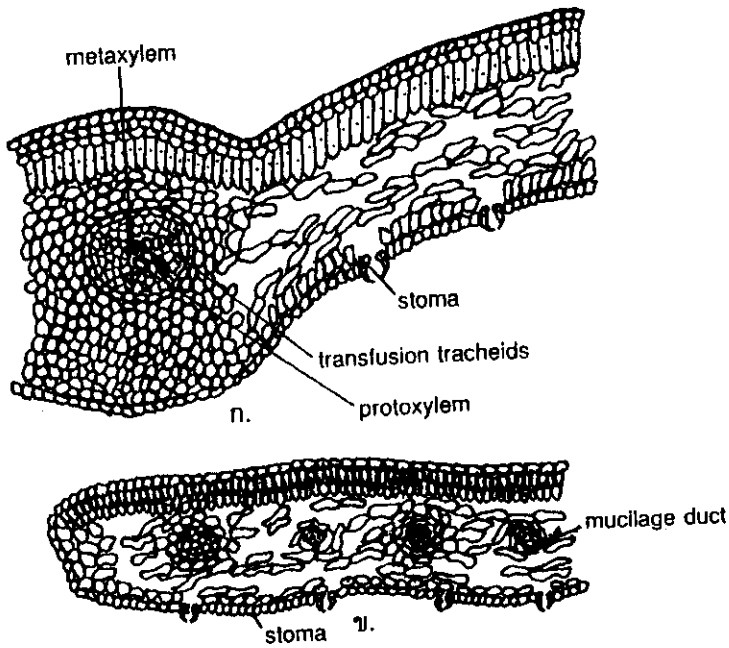
เกิดขึ้นทุกๆ ด้าน ใต้ epidermis เป็น hypodermis ที่ประกอบด้วยสเกลอเรงคิมาที่ไม่เปลี่ยนรูปเป็น palisade และ spongy cell มี lumen เป็นรอยหยัก เรียก plicate mesophyll ถัดเข้ามาเป็นชั้นมีโซฟิลล์ที่ประกอบด้วย palisade parenchyma และมี resin duct เกิดขึ้นด้วย ชั้นในสุดของชั้นมีโซฟิลล์เป็นชั้นเอนโดเดอร์มิสที่มี casparian strip ในระยะแรกๆ ต่อมาจะมีเฉพาะ suberin มีท่อลำเลียงอยู่ส่วนกลางของใบ อาจมีกลุ่มเดียวหรือสองกลุ่มติดกัน โดยมีไซเลมอยู่ด้านบน โฟลเอมอยู่ด้านล่าง รอบๆ กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงเป็น transfusion tissue ประกอบด้วยเซลล์เทรคีดและพาเรงคิมา เซลล์เทรคีดที่อยู่ติดกับท่อลำเลียงเป็นรูปยาว เมื่ออยู่ห่างออกไปจะมีลักษณะคล้ายเซลล์พาเรงคิมา มีผนังเซลล์ทุติยภูมิที่มี lignin น้อยจึงมักถูกเบียดให้เสียรูปได้ง่าย (ภาพที่ 10.7)



ภาพที่ 10.7 แสดงโครงสร้างภายในใบของพืชพวกสนเขา (*Pinus*) ก. ตัดตามขวาง ข. ตัดตามยาวผ่านชั้นมีโซฟิลล์และ transfusion ค. กลุ่มท่อลำเลียงตัดตามขวาง (จากเทียมใจ, 2541)

ใบของปรง เช่น ปรงญี่ปุ่น (*Cycas revoluta*) มีเซลล์ epidermis ผนังหนา มี cuticle หนา มี sunken stomata อยู่ทางผิวใบด้านล่าง ชั้นมีโซฟิลล์ประกอบด้วย palisade และ spongy parenchyma (ภาพที่ 10.8 ก.) ผิวใบด้านบนจะมี hypodermis เป็นพวกสเกลอเรงคิมา 1-2 ชั้น เอนโดเดอร์มิสมีผนังหนาและอยู่ติดกับท่อลำเลียง และมี transfusion tissue เหมือนกับใบของสนภูเขา

ใบของแป๊ะก๊วยมีเส้นใบแตกกิ่งแบบ dichotomous vein เป็นใบแบบ bifacial leaf ผิวใบมี epidermis ที่มีผนังบาง มีปากใบแบบ sunken stomata ที่มีปากใบอยู่ต่ำมากๆ และพบเฉพาะที่ผิวใบด้านล่างเท่านั้น ไม่มี hypodermis มี palisade parenchyma 1-2 ชั้น ชั้น spongy mesophyll มี mucilage duct เกิดสลับกับกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียง กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงมีหลายกลุ่มและมีเอนโดเดอร์มิสล้อมรอบ มี transfusion tissue จำนวนน้อย (ภาพที่ 10.8 ข.)



ภาพที่ 10.8 แสดงโครงสร้างภายในใบของพืชพวกจิมโนสเปิร์ม
ก. ปรงญี่ปุ่น (*Cycas revoluta*) ข. แป๊ะก๊วย (*Gingo biloba*)
(จาก เทียมใจ, 2541)

10.5.2 ใบพืชใบเลี้ยงคู่

โครงสร้างภายในใบของพืชใบเลี้ยงคู่มีความหลากหลาย ขึ้นกับชนิดของพืชและสภาพแวดล้อมที่พืชชนิดนั้นๆ เจริญอยู่ โดยทั่วไปแล้วโครงสร้างภายใบของพืชใบเลี้ยงคู่ทั่วๆ ไปหรือ typical leaf มีลักษณะเป็น bifacial leaf ผิวใบด้านบนประกอบด้วย upper epidermis ที่มีผนังเซลล์ค่อนข้างหนา มีคิวทีเคิลหนาหรือบางขึ้นกับชนิดของพืช พืชบางชนิดมี multiple epidermis ด้วย trichome อาจมีหรือไม่มีก็ได้และถ้ามีจะมีความแปรผันไปตามชนิดของพืช ชั้นมีโซฟิลล์ ประกอบด้วย palisade mesophyll และ spongy mesophyll ผิวใบด้านล่างเป็น lower epidermis ที่มีผนังเซลล์และคิวทิเคิลบาง (ภาพที่ 10.4 ค.) ปากใบพบได้ทั้ง lower และ upper epidermis ขึ้นกับชนิดของพืช เช่นบางชนิดพบปากใบเฉพาะผิวใบด้านล่าง หรือพบปากใบทั้งสองด้าน แต่มีมากทางผิวใบด้านล่าง กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่เป็นเส้นกลางใบมักมีคอลเลงคิมาหรือสเกลอเรงคิมาล้อมรอบ กลุ่มท่อลำเลียงประกอบด้วยไซเลมอยู่ด้านบนและมีโฟลเอมอยู่ด้านล่าง อาจพบ bundle cap, bundle sheath หรือ bundle sheath extension ด้วยก็ได้

พืชที่มีใบแบบ unifacial leaf มักมีแผ่นใบแคบ หรือเกือบจะกลม มี palisade parenchyma เกิดขึ้นที่ผิวใบทั้งสองด้าน ชั้น palisade อาจมีมากจนเกือบจะชนกันทั้งสองด้าน ชั้น spongy parenchyma อยู่ระหว่างชั้น palisade และมีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงเกิดในชั้นนี้

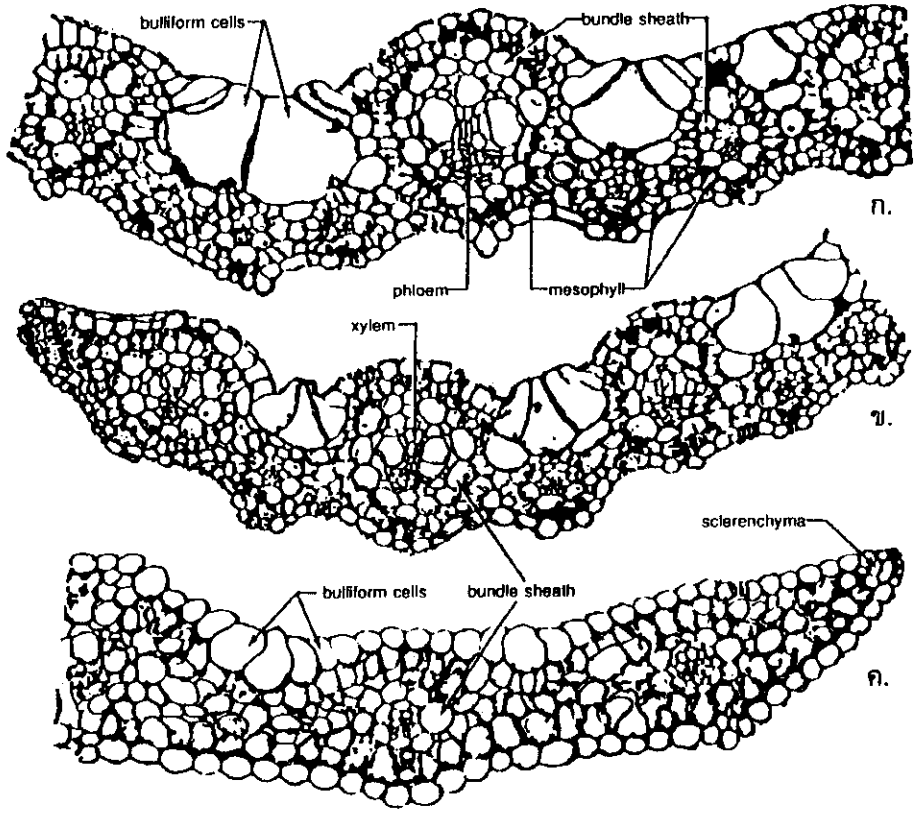
บริเวณโคนก้านใบของพืชหลายชนิดเช่น พวกไมยราบหรือพืชตระกูลถั่ว มีส่วนที่พองออกเล็กน้อยเรียกว่า pulvinus (pl. = pulvini) บริเวณ pulvinus ประกอบด้วยพาเรงคิมาขนาดใหญ่ ผนังบาง มีช่องว่างระหว่างเซลล์ใหญ่ เป็นบริเวณที่ทำให้มีการเคลื่อนไหวแบบ nyctinastic movement (sleep movement) การเคลื่อนไหวเกิดจากการสูญเสียความเต่งของเซลล์หรือน้ำเคลื่อนออกจากเซลล์อย่างรวดเร็ว ทำให้เซลล์แฟบ และส่วนของก้านใบพับลงด้วย เมื่อน้ำเคลื่อนกลับเข้าสู่เซลล์ ใบของพืชจะกางออกเหมือนเดิม

10.5.3 ใบพืชใบเลี้ยงเดี่ยว

ใบของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมีความหลากหลายเช่นเดียวกับพืชใบเลี้ยงคู่ พืชบางชนิดอาจมีลักษณะคล้ายกับพืชใบเลี้ยงคู่ เช่นมีก้านใบและแผ่นใบ ปกติแล้วใบพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมักมีแผ่นใบ และมีก้านใบแผ่แบนออกเป็นกาบใบหุ้มลำต้นไว้ มีเส้นใบแบบขนาน แผ่นใบมักแคบหรืออาจกลมเป็นทรงกระบอก โครงสร้างภายในใบอาจแตกต่างกันตามชนิดของพืชและสภาพแวดล้อมที่พืชเจริญอยู่

10.5.4 ใบของพืชวงศ์หญ้า

พืชวงศ์หญ้า (Poaceae) มักมีใบรูปยาวเรียว โครงสร้างภายในประกอบด้วย upper epidermis 1 ชั้น มี bulliform cells เป็นกลุ่มๆ กระจายอยู่ทั่วไป (ภาพที่ 10.9) ปากใบมักจะแคบ อาจมี subsidiary cells, silica cells, cork cells และ trichome อยู่ด้วย ชั้นมีโซฟิลล์ประกอบด้วย palisade cells สั้นๆ ทำให้มีลักษณะคล้าย spongy cells กลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงมี bundle sheath ล้อมรอบและมักมี bundle sheath extension เกิดขึ้น พืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่มีโครงสร้างของใบเป็นแบบ Kranz anatomy ชั้น bundle sheath มักมีเซลล์ขนาดใหญ่เห็นได้ชัดเจน ภายในเซลล์มีคลอโรพลาสต์จำนวนมากและมีขนาดใหญ่เมื่อเทียบกับเซลล์ในชั้นมีโซฟิลล์ ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่มีลักษณะเป็นพืช C3 เช่น ข้าว ชั้น bundle sheath อาจมี 1-2 ชั้น ทั้งสองชั้นเซลล์มีขนาดไม่ใหญ่มาก และที่สำคัญคือภายในเซลล์มีคลอโรพลาสต์ขนาดเล็กและมีจำนวนน้อยกว่าเซลล์ในชั้นมีโซฟิลล์ นอกจากนี้เซลล์ที่อยู่รอบนอกชั้น bundle sheath มักเรียงตัวไม่หนาแน่นเท่ากับพืช C4



ภาพที่ 10.9 แสดงโครงสร้างภายในใบของพืชพวกหญ้า
ก.-ข. ใบอ้อย ค. ใบข้าวโอ๊ต (จาก เทียมใจ, 2541)