

บทที่ 12

ผล (fruits)

ผลคือรังไข่ที่เจริญเต็มที่ (mature or ripen ovary) ในขณะที่ออวูลจะพัฒนาไปเป็น เมล็ด โดยมีเอมบริโออยู่ภายใน เรียกผลที่มีลักษณะแบบนี้ว่า true fruit พบในผลของพืชทั่วไป เช่นมะม่วง กระถินณรงค์ เป็นต้น ในพืชบางชนิดหลังจากการผสมแล้ว รังไข่อาจไม่พัฒนาหรือพัฒนาแต่ไม่มาก แต่มีเนื้อเยื่อส่วนอื่นๆ (accessory tissues) เช่นฐานรองดอกหรือส่วนอื่นๆ ที่ไม่ใช่รังไข่พัฒนามากกว่า เรียกผลลักษณะนี้ว่า false fruit เช่นผลของไทร (*Ficus*) ที่เกิดจากฐานรองดอกขยายมาหุ้มรังไข่ไว้

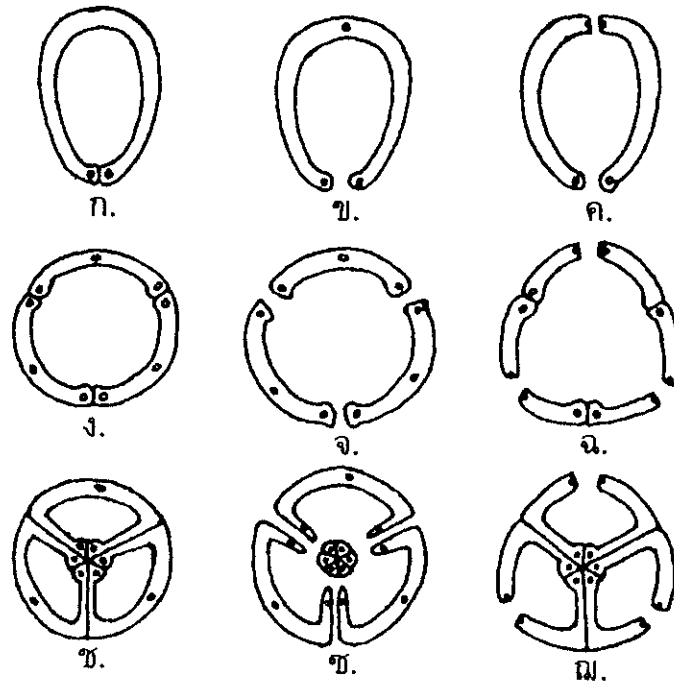
การแบ่งชนิดของผลอาจใช้จำนวนดอกและจำนวนรังไข่เป็นเกณฑ์ ซึ่งจะทำให้แบ่งชนิดของผลได้เป็นผลเดี่ยว (simple fruit), ผลกลุ่ม (aggregate fruit) หรือผลรวม (multiple fruit) แต่ถ้าใช้ลักษณะของเปลือกหุ้มผล (pericarp) เป็นเกณฑ์แบ่งชนิดของผลเป็น 2 แบบใหญ่ๆ คือ ผลแห้ง (dry fruit) กับผลสด (freshly fruit) ทั้งสองชนิดนี้สามารถแบ่งย่อยได้อีก เช่นผลแห้งอาจแบ่งได้เป็นผลแห้งแล้วแตกกับผลแห้งแล้วไม่แตก และยังสามารถแบ่งย่อยได้อีก เช่น achene, caryopsis, samara, follicle, legume เป็นต้น ส่วนผลสดมีเนื้อแบ่งย่อยได้เป็น berry, drupe, pome เป็นต้น

12.1 โครงสร้างภายในของผล

โครงสร้างภายในของผลประกอบด้วยเปลือกหุ้มผลซึ่งเปลี่ยนแปลงมาจากผนังของรังไข่ (ovary wall) อาจหมายถึงเปลือกหุ้มผลเพียงอย่างเดียวหรือมีส่วนอื่นๆ ของดอกรวมอยู่ด้วย ในขณะที่ดอกยังไม่เจริญเป็นผล ผนังรังไข่ประกอบด้วยเนื้อเยื่อพาเรงคิมาเป็นส่วนใหญ่ เมื่อไข่ได้รับการผสม เนื้อเยื่อพาเรงคิมาจะค่อยๆ เปลี่ยนไปเป็นเปลือกหุ้มผล แบ่งเปลือกหุ้มผลได้เป็น 3 ชั้นคือ epicarp (หรือ exocarp), mesocarp และ endocarp จากความแตกต่างของเปลือกหุ้มผล ทำให้โครงสร้างภายในของผลแห้งและผลสดจึงมีความแตกต่างกันอย่างชัดเจน

12.1.1 ผลแห้งและแตก (dehiscent dry fruit)

ผลแห้งและแตกเป็นผลที่มีเปลือกหุ้มผลบาง ทั้งนี้เป็นเพราะมีน้ำอยู่ในเซลล์น้อย อาจเป็นผลที่เกิดจาก carpel เดียวหรือหลาย carpel ก็ได้ ในผลที่เกิดจาก carpel เดียว ตำแหน่งที่ผลแตกอาจเกิดตามรอยของตะเข็บที่เกิดจากขอบของ carpel มาชนกันหรือแตกตรงด้านหลังของ carpel หรือทั้งสองตำแหน่งพร้อมกัน (ภาพที่ 12.1 ก. - ค.)



ภาพที่ 12.1 ไดอะแกรมแสดงผลแห้งและแตก 3 แบบ คือ เมื่อยังไม่แตก (ก. ง. ช.) และเมื่อผลแตก (ข., ค., จ. - ฉ., ซ. - ค.) ก. 1 carpel ง. 3 carpel – 1 locule
ข. 3 carpel – 3 locule (จากเทียมใจ, 2542)

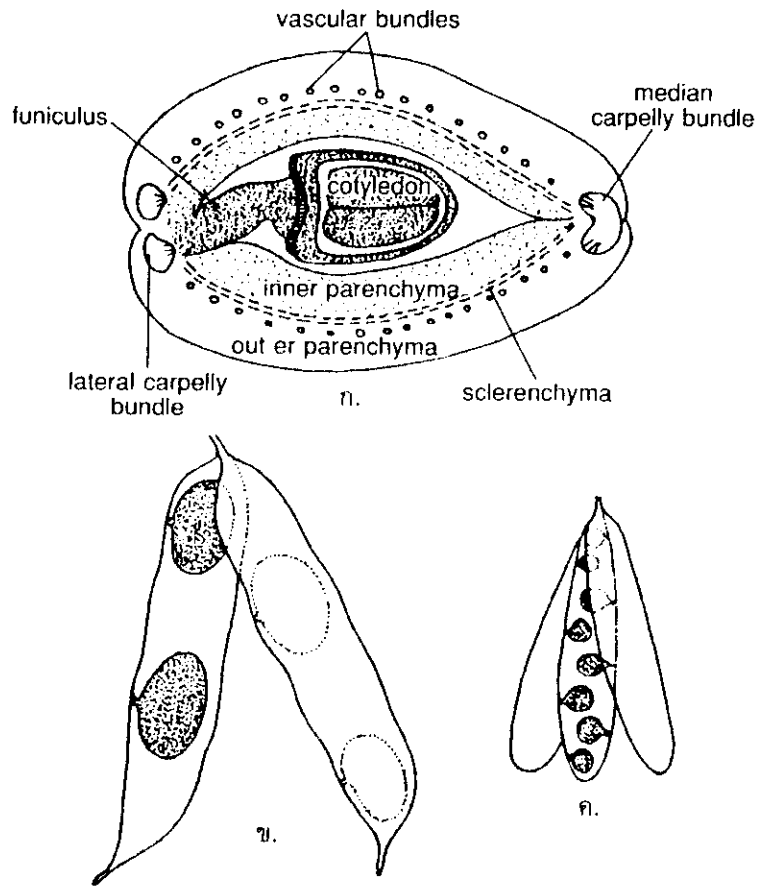
ในผลที่มีหลาย carpel ตำแหน่งที่แตกอาจเกิดระหว่างรอยต่อของแต่ละ carpel ที่เชื่อมกัน (ภาพที่ 12.1 ง. - ฉ.) เรียกการแตกในลักษณะนี้ว่า **septicidal dehiscent** หรือแตกที่ด้านหลังของ carpel เรียกการแตกในลักษณะนี้ว่า **loculicidal dehiscent** (ภาพที่ 12.1 ซ. - ค.) หรือแตกทั้งสองตำแหน่งพร้อมกัน ในพืชบางชนิดอาจมีตำแหน่งในการแตกต่างกันไป เช่นอาจแตกตามขวาง (circumscissile) หรือแตกตรงรูที่อยู่ด้านบน (pore) เป็นต้น โครงสร้าง

ภายในผลแบบแห้งและแตกในพืชแต่ละชนิดอาจมีส่วนประกอบในชั้น epicarp แตกต่างกันได้ เช่นในพืชพวงถั่ว (legume) epicarp ประกอบด้วย outer epidermis และ hypodermis ที่มีผนังหนาทั้งสองชั้น ชั้น mesocarp ประกอบด้วยเนื้อเยื่อพาเรงคิมา ส่วนชั้น endocarp ประกอบด้วยเนื้อเยื่อสเกลอเรงคิมากับ inner epidermis ทั้ง hypodermis และสเกลอเรงคิมาเป็นเซลล์ยาว แต่แกนยาวของเซลล์ทั้งสองนี้อยู่ในแนวตรงกันข้าม ทำให้ชั้นนอกและชั้นในของ pericarp หดตัวคนละทิศทาง ทำให้เปลือกหุ้มผลแตกออกจากกัน นอกจากนี้ การหดตัวของ pericarp ยังเกิดการเรียงตัวของ microfibril ในผนังเซลล์ของสเกลอเรงคิมาแตกต่างกันอีกด้วย แรงดึงซึ่งเกิดระหว่างที่ผลมีการสูญเสียน้ำมีมากจนทำให้เปลือกของผลแตกออก

ผลแบบ capsule เช่นที่พบในป่าน เป็นผลที่มีมากกว่า 1 carpel และแตกได้หลายแบบ (ภาพที่ 12.1 ง. - ฉ.) ชั้น epicarp แข็ง มีลิกนินมาก ส่วนชั้น mesocarp และ endocarp เป็นเนื้อเยื่อพาเรงคิมา ส่วนในยาสูบจะมี endocarp 2 – 3 ชั้น มีผนังหนา ส่วน epicarp และ mesocarp เป็นเนื้อเยื่อพาเรงคิมา

ผลของพืชพวงถั่วเป็นผลแบบ legume เป็นผลที่เกิดจากรังไข่ชนิด superior ovary ที่มี carpel เดี่ยว และแตกทั้งตรงตะเข็บที่ปลาย carpel มาชนกันและตรงด้านหลังของ carpel ด้วย (ภาพที่ 12.2 ก., ข.)

ผลแบบ silique เช่นผลของพืชวงศ์ Brassicaceae มี ประกอบด้วย 2 carpel ติดกันบริเวณขอบของแต่ละ carpel โดยมีผนังกัน (ภาพที่ 12.2 ค.) ชั้น epicarp และ mesocarp มีผนังบาง ส่วน endocarp เป็นเซลล์สเกลอเรงคิมา เมื่อผลแก่จะแตกแบบ longitudinal septicial dehiscent ทำให้แยกออกเป็น 2 ซีก โดยเหลือขอบของ carpel ทั้งสองซึ่งเป็นส่วนของพลาเซนตา สังเกตได้จากมีเมล็ดติดอยู่



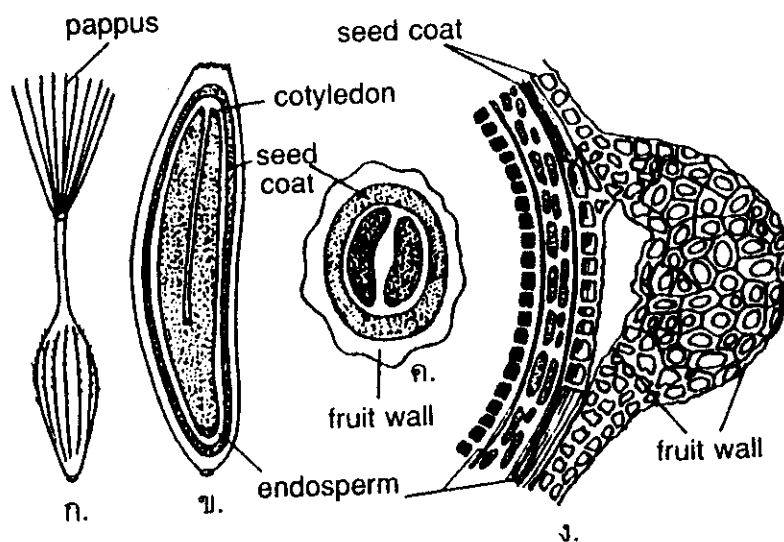
ภาพที่ 12.2 แสดงโครงสร้างของผล ก., ข. แบบ legume ของถั่ว
 ค. ผลแบบ siliqua ของฝักกาด ก. ภาพตัดขวางของผลถั่ว แสดง
 ระดับของใบเลี้ยงในเอมบริโอ ข. ผลถั่วที่มี carpel เดียวและผลแตก
 ตามรอยของกลุ่มท่อลำเลียงตรงกลางและด้านข้าง ค. ผลของฝักกาด
 ซึ่งมี 2 carpels และมีผนังกันตรงกลาง เมื่อผลแตกเมล็ดจะติดอยู่ที่ผนัง
 (จาก Esau, 1977)

12.1.2 ผลแห้งแต่ไม่แตก (indehiscent dry fruit)

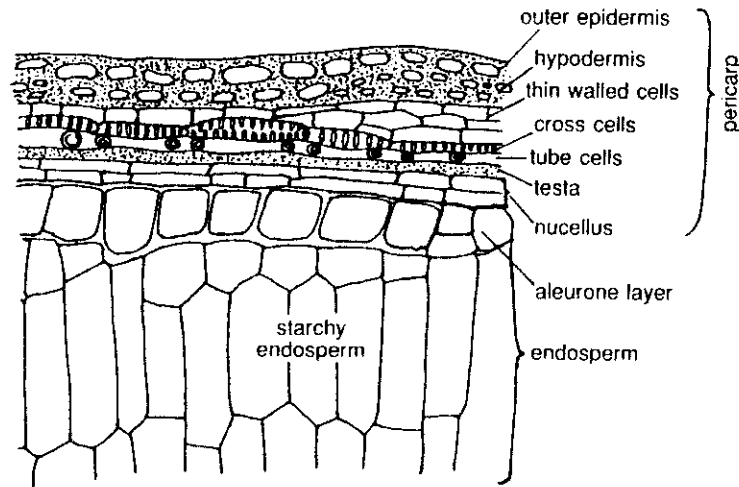
ผลแห้งแต่ไม่แตกมักเป็นผลที่มีเมล็ดเดียว ชั้น pericarp มักจะมีลักษณะเหมือนกับเปลือกหุ้มเมล็ด ในผลแบบ achene อาจมีส่วนของเปลือกหุ้มเมล็ดเหลืออยู่บ้าง ในขณะที่ผลแบบ caryopsis (หรือ grain) มีส่วนของ pericarp เชื่อมรวมกับส่วนของเปลือกหุ้มเมล็ด

ผลแบบ achene เช่นผลของพืชวงศ์ Asteraceae เกิดมาจากรังไข่แบบ inferior ovary และมี accessory part เจริญมาด้วย จัดเป็น false fruit แบบ cypsela ส่วนเปลือกหุ้มเมล็ด เจริญมาจาก integument ซึ่งมีเพียงชั้นเดียวและเซลล์มักเรียงตัวไม่เป็นระเบียบ ยกเว้น epidermis ชั้นนอกที่มีผนังหนา เซลล์ในชั้น pericarp เรียงตัวไม่เป็นระเบียบ และเหลือเพียงสเกลอเรจิมที่อยู่ชั้นนอก กับพาเรจิมอีกเล็กน้อย (ภาพที่ 12.3 ง.)

ผลแบบ caryopsis เช่นผลของพืชวงศ์หญ้า (Poaceae) ชั้น pericarp จะเชื่อมรวมกับเปลือกหุ้มเมล็ด (ภาพที่ 12.4) ภายใน caryopsis แบ่งได้เป็นส่วนเปลือก ประกอบด้วย 3 ชั้น คือ pericarp, nucellus และเปลือกหุ้มเมล็ด ถัดเข้าไปเป็นเอนโดสเปิร์มและเอ็มบริโอ ชั้น pericarp อาจแบ่งได้เป็นชั้น epicarp ประกอบด้วย outer epidermis และ hypodermis ชั้น mesocarp และ endocarp แยกจากกันได้ง่ายเพราะเซลล์เชื่อมรวมกัน และยังเชื่อมรวมติดแน่นกับเปลือกหุ้มเมล็ดด้วย pericarp ในชั้นนี้ประกอบด้วย thin walled layer, cross cell layer, tube cell layer และ testa ซึ่งเป็นเปลือกหุ้มเมล็ดที่มีชั้นเดียว ส่วนของเอนโดสเปิร์มประกอบด้วย ชั้นนอกสุดคือ aleurone layer ที่ประกอบด้วยโปรตีน ไขมันและเอนไซม์ที่จำเป็นในการงอกของเมล็ด ถัดเข้าไปเป็นเอนโดสเปิร์มและเอ็มบริโอ ในการกะเทาะเปลือกหรือการสีข้าว ชั้นที่ถูกกะเทาะออกประกอบด้วย pericarp, testa, aleurone layer และเอ็มบริโอ ส่วนที่เรานำมารับประทานมักประกอบด้วยแบ่ง



ภาพที่ 12.3 แสดงโครงสร้างของผลแบบ achene ของผักกาด ก. ผลที่ยังมี pappus ติดอยู่ ข. ผลเมื่อตัดตามยาว ค. เมื่อตัดตามขวาง ง. ส่วนของเปลือกของผลและเซลล์ชั้นที่อยู่ติดกัน (จากเทียมใจ, 2542)

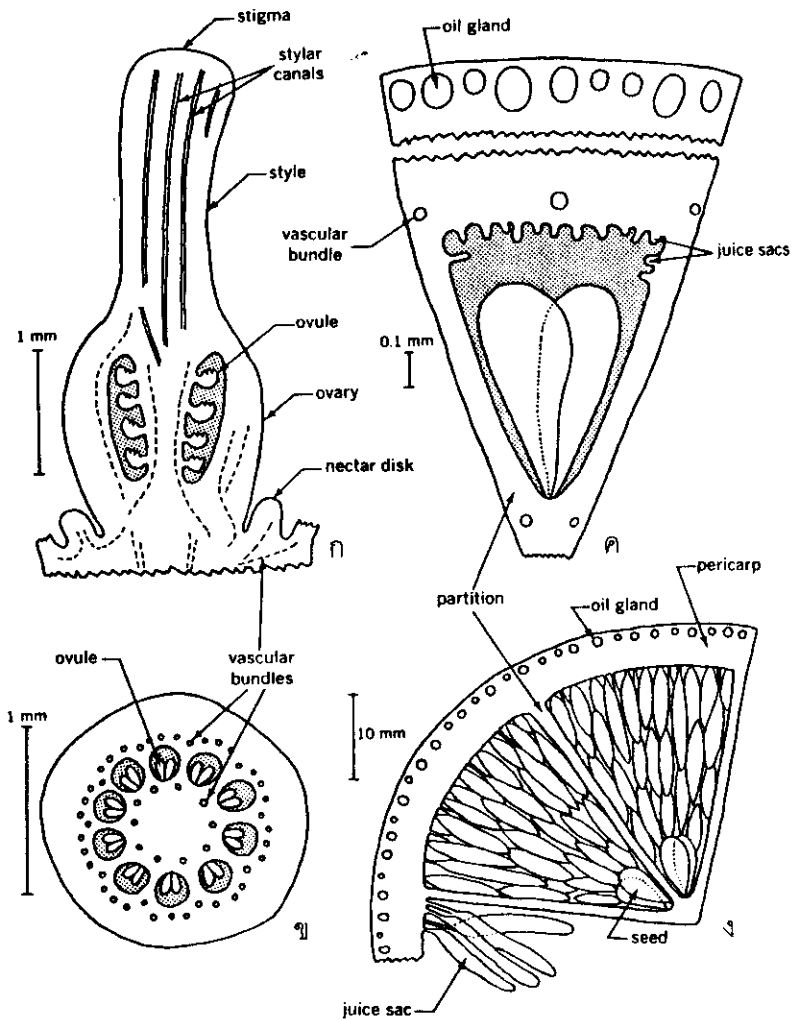


ภาพที่ 12.4 แสดงภาพตัดตามขวางของ pericarp ของผลแบบ caryopsis ของข้าวสาลี (จากเทียมใจ, 2542)

12.1.3 ผลสดมีเนื้อ

ผลสดมีเนื้อเป็นผลที่มีชั้นของ pericarp เชื่อมรวมกับเนื้อเยื่อส่วนอื่นๆ ที่ไม่ใช่ส่วนของรังไข่ ชั้น pericarp เป็นเนื้อนุ่มเพราะประกอบด้วยพาราเรงคิมา นอกจากนี้เนื้อเยื่อชั้นอื่นๆ ก็จะมีเนื้อนุ่มด้วย

ผลแบบ hesperidium เช่นผลของพืชพวกส้ม เป็นผลที่มีประมาณ 10 carpel (ภาพที่ 12.5 ก. - ค.) มี axile placentation ชั้น pericarp ประกอบด้วย flavedo (หรือ epicarp) ประกอบด้วย outer epidermis มีคิวทิเคิลปกคลุม ถัดไปเป็นชั้นพาราเรงคิมาที่เซลล์เรียงตัวแน่น มีต่อมน้ำมันและเซลล์ที่สะสมผลึก รวมทั้งเซลล์ที่มีเม็ดสีอยู่ด้วย ชั้น albedo (หรือ mesocarp) มีสีขาว ประกอบด้วยเนื้อเยื่อ aerenchyma และกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียง ชั้น endocarp ประกอบด้วย inner epidermis และพาราเรงคิมาที่เรียงติดกันแน่น 2 – 3 ชั้น inner epidermis ประกอบด้วยขนที่มีหลายเซลล์และจะเจริญเป็นถุง (juice sac) ในระยะแรกๆ ของการเจริญ ถุงนี้มีขนาดเล็กและอยู่ทางด้านล่างของ carpel (ภาพที่ 12.5 ข.-ง.) เมื่อผลมีอายุมากขึ้น ถุงนี้จะยื่นเข้าไปภายใน locule ภายในถุงมีของเหลวอยู่เต็ม

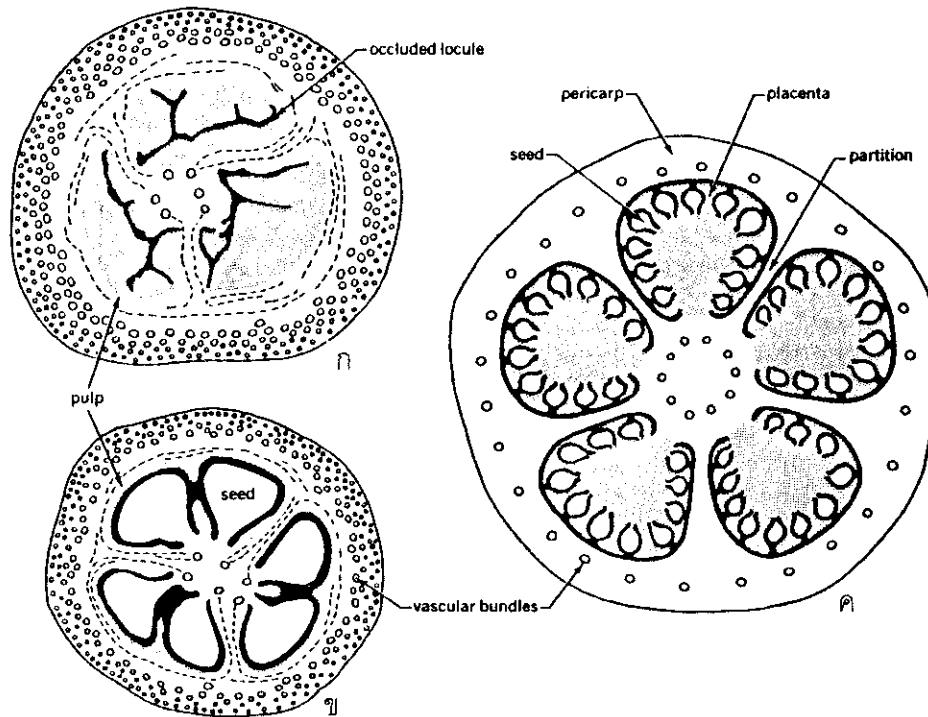


ภาพที่ 12.5 แสดงโครงสร้างผลของส้ม ก., ข. รังไข่ที่ยังอ่อนเมื่อยังอยู่ในดอก
 ก. ภาพตามยาว ข. ภาพตามขวาง ค. ส่วนของผลอ่อนที่มี 1 carpel และถุง
 น้ำหวานในระยะแรกๆ ของการเจริญ ง. ผลส้ม 2- carpel และภายในมีถุง
 น้ำหวาน (จาก Esau, 1977)

ผลแบบ berry เช่นผลของมะเขือเทศ ชั้น pericarp แบ่งเป็นชั้น epicarp ประกอบด้วย epidermis ที่มี trichome มากและจะหลุดออกหมดเมื่อผลแก่ ไม่มีปากใบ มีคอลเลงคิมา 3 - 4 ชั้นเซลล์ ชั้น mesocarp เป็นชั้นบางๆ ประกอบด้วยเซลล์ขนาดใหญ่ ผนังบาง ในระยะแรกมีช่องว่างระหว่างเซลล์มาก ในระหว่างที่ผลกำลังจะสุก เซลล์บางเซลล์ตรง

ส่วนในและส่วนกลางของ carpel จะหายไป ทางด้านการเจริญของเมล็ดนั้น หลังจากการผสมเกสรแล้ว พาวเรจิมมาของพลาเซนตาจะเจริญขึ้นรอบๆ ก้านของอวุลและจะเจริญต่อไปเรื่อยๆ จนล้อมรอบเมล็ดไว้ (ภาพที่ 12.6 ข.) เซลล์เหล่านี้จะมีผนังบางและจะเจริญเป็นเนื้อเดียวกัน ไม่รวมกับ pericarp แต่จะอยู่ติดกับทั้งเมล็ดและ pericarp ในระยะแรกๆ เนื้อเยื่อเหล่านี้จะติดแน่น เมื่อผลสุก ผนังเซลล์จะค่อยๆ บางลง และบางส่วนของเซลล์จะสลายไป

ผนังด้านในมีพลาเซนตาขนาดใหญ่ หรือเต็ม locule (ภาพที่ 12.6 ค.) การติดของเมล็ดเป็นแบบ axile placentation เมื่อผลแก่ ส่วนของพลาเซนตาจะลดลงและมีลักษณะเป็นวุ้น ภายในผลมีเม็ดสีที่เปลี่ยนสีได้ตามอายุของผล รวมทั้งปัจจัยอื่นๆ เช่นความเข้มของแสง, acetylene และปัจจัยอื่นๆ สารสีที่สำคัญและเป็นที่ยูจิกคือ β - carotene



ภาพที่ 12.6 แสดงโครงสร้างของผลแบบ berry ก., ข. ผลกล้วย ค. ผลมะเขือเทศเมื่อตัดตามขวาง ก. ผลแบบ parthenogenecapy ภายใน locule มีเนื้อของผล ข. ผลที่มีเมล็ด ภายใน locule มีเมล็ดอยู่มาก ค. พลาเซนตาขนาดใหญ่เกือบเต็ม locule เมื่อแก่จะมีขนาดเล็กลงและมีลักษณะคล้ายวุ้น (จาก Esau, 1977)

ผลแบบ drupe เช่นผลมะม่วง พุทรา pericarp มีชั้น epicarp บาง ประกอบด้วย epidermis ที่มีคิวทิเคิลหนาและอาจมี trichome อยู่ด้วย มีคอลเลงคิมาหลายชั้น ชั้น mesocarp ประกอบด้วยเซลล์พาเรงคิมาเรียงตัวหลวมๆ มักเป็นส่วนที่ใช้รับประทานได้ ชั้น endocarp ประกอบด้วยสเกลอเรงคิมาเรียงตัวแน่น ทำให้ส่วนนี้มีลักษณะแข็งและขรุขระ มีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงแทรกอยู่ในส่วนที่ขรุขระนี้ รวมทั้งแตกแขนงเข้าไปชั้น mesocarp ด้วย

12.2 พัฒนาการของผล

การศึกษาพัฒนาการของผลมักศึกษาในผลสดมีเนื้อเพราะเป็นผลที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ การพัฒนาของผลสังเกตจากจากการเพิ่มขนาดของผล การเพิ่มน้ำหนักของผลหรือเป็นการเพิ่มทั้งขนาดและน้ำหนัก การพัฒนาของผลสดมีเนื้อ มี 2 แบบ คือ การพัฒนาแบบ simple sigmoid growth curve คือ ขนาดหรือน้ำหนักของผลค่อยๆ เพิ่มขึ้น จากนั้นจะเพิ่มขนาดอย่างรวดเร็ว จนถึงระดับหนึ่ง ขนาดของผลจะเพิ่มน้อยลงและหยุดการขยายขนาด พบในผลของกล้วย ส้ม แดง มะเขือเทศ เป็นต้น ส่วนอีกแบบหนึ่งมีการพัฒนาแบบ double sigmoid growth curve เป็นแบบที่การเพิ่มขนาดมีลักษณะคล้ายกับแบบแรก แต่มีช่วงการพัฒนา 2 ครั้ง เช่นพบในผลของมะเดื่อ องุ่น มะกอก และพืชที่มีผลแบบ drupe

หลังจากมีการรวมกันของเซลล์สืบพันธุ์แล้ว รังไข่จะมีการขยายขนาดขึ้น ปัจจัยที่สำคัญในการเพิ่มขนาดและการพัฒนาการของรังไข่ไปเป็นผลคือ auxin ฮอร์โมนชนิดนี้เริ่มมีมากขึ้นหลังจากมีการงอกของ pollen tube เข้าไปในก้านเกสรตัวเมีย ฮอร์โมน auxin จะทำให้ผนังของรังไข่มีทั้งการเพิ่มจำนวนเซลล์ และการขยายขนาดของเซลล์ ซึ่งจะทำให้ผลมีขนาดเพิ่มขึ้น เซลล์ที่ถูกสร้างขึ้นส่วนใหญ่แล้วเป็นพาเรงคิมาที่มีผนังบาง มีสารสะสมอยู่มาก ในผลของพืชบางชนิด หลังจากเซลล์หยุดการขยายแล้ว ผนังเซลล์มีการแยกออกมาก ทำให้เกิดเป็นช่องว่างระหว่างเซลล์ขนาดใหญ่ เช่นในแอปเปิล พบว่ามีช่องว่างระหว่างเซลล์มากถึง 25% ของปริมาตรของผล ดังนั้นในช่วงหลังของการพัฒนา ขนาดของผลจะเพิ่มขึ้น แต่มีน้ำหนักค่อนข้างคงที่ แต่ในองุ่นน้ำหนักของผลจะเพิ่มมากขึ้นในขณะที่ขนาดของผลค่อนข้างคงที่ เมื่อผลสุก (ripe) เนื้อของผลจะนุ่มมากขึ้น โดยเกิดการเปลี่ยนแปลงในชั้น middle lamella ทำให้เซลล์แยกออกจากกัน และมีการร่วงหล่นเช่นเดียวกับการร่วงของใบ

~~~~~

