

---

**บทที่ 8**  
**TRANSLOCATION**

---

# TRANSLOCATION

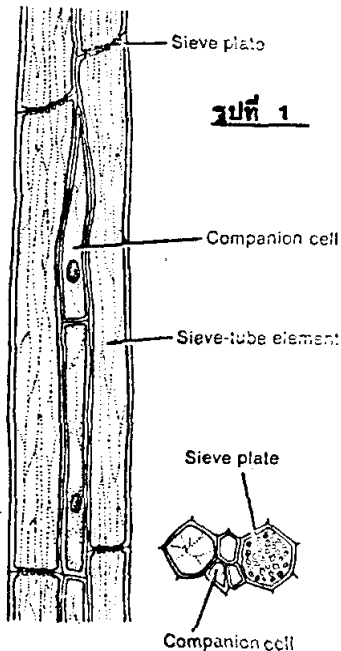
## 1. บทนำ

สารที่สร้างขึ้นในใบจะถูกลำเลียงไปยังส่วนต่าง ๆ ของต้นพืชด้วยความเร็วพอที่จะทำให้ส่วนต่าง ๆ ของพืชสามารถนำไปใช้ได้ตามความต้องการ เนื่องจากระยะทางระหว่างใบกับส่วนต่าง ๆ ของพืชไกลกันมาก ดังนั้นการเคลื่อนที่ของสารจากใบจึงเกิดขึ้นด้วยความเร็วสูงและต้องผ่านเซลล์ที่มีชีวิต ซึ่งแตกต่างจากการเคลื่อนของสารใน vessel หรือใน tracheid ที่ตายแล้ว ในปี 1837 Hartig ได้ค้นถึงพืชและนำเปลือกไม้ ออก ต่อมาพบว่าเปลือกไม้เมื่อรอยครั้นไปงอก จากการค้นคว้าในระยะต่อ ๆ มา นักวิทยาศาสตร์พบว่า ส่วนของเปลือกไม้เป็นส่วนที่ทำหน้าที่ในการลำเลียงสารจากใบไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของต้นพืช ซึ่งถ้าดูในระดับเซลล์ก็จะพบว่า sieve-tube element เป็นเซลล์ที่ทำหน้าที่ลำเลียง และเซลล์ชนิดนี้ต่อกันเป็นท่อนานไปกับ vessel จากใบไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของพืช

## 2. ลักษณะของ sieve-tube element

ขณะที่ sieve-tube elements ยังมีอายุน้อยอยู่จะมีลักษณะไม่ผิดจาก parenchyma cells เท่าใดนัก เพียงแต่รูปร่างของ sieve-tube elements ยาวเท่านั้น หลังจาก sieve-tube elements แก่ตัวเต็มที่ ลักษณะและส่วนประกอบของเซลล์ผิดไปจากเดิมมาก Vacuole และ golgi bodies จะแตกตัวและสูญหายไป ในที่สุด nucleus ก็เช่นเดียวกันจะแตกตัวขณะที่เซลล์แก่ แต่บางครั้งพบว่า nucleus ยังคงสภาพเดิมไว้ ส่วน mitochondria จะมีผนังด้านใน (cristae) ยื่นออกมาเล็กน้อย และขนาดก็เล็กลง พร้อมทั้งจำนวนต่อเซลล์ลดลงด้วย สำหรับ endoplasmic reticulum จะติดอยู่ตามผนังเซลล์และใกล้ ๆ กับ sieve plate สารภายใน cytoplasm จะรวมตัวกันแน่นที่บริเวณผนัง ทำให้ cytoplasm ที่เหลือส่วนมากเป็นของเหลวคล้ายน้ำซึ่งเราได้ชื่อว่า cytoplasm. Plasma membrane ที่อยู่ข้าง ๆ เซลล์ยังมีสภาพ permeability คงเดิม แต่ที่ปลายบนและล่างจะมี permeability สูง (ยอมให้สารชนิดต่าง ๆ ผ่านได้ง่าย) Cell wall มีความหนาขึ้นและที่ปลายเซลล์ด้านบนและ

ด้านล่างจะมี sieve plate เกิดขึ้น รูของ sieve plate (sieve pore) จะมีลักษณะคล้ายกับ plasmodesmata แต่ขนาดใหญ่กว่า sieve pore โดยทั่วไปมีขนาดตั้งแต่ 2-5  $\mu$  บางครั้งพบว่า sieve pore มีขนาดเล็กถึง 0.2  $\mu$  แต่มีน้อยมาก ส่วนเส้นผ่าศูนย์กลางกลางของ plasmodesmata มีขนาดเพียง 0.002-0.2  $\mu$  เท่านั้น ใน sieve-tube element ที่แก่เต็มที่จะมีสารโปรตีนชั้น ๆ อยู่มาก สารเหล่านี้ทำให้สารของ cytoplasm เหนียวและรวมตัวกันแน่น สารที่รวมตัวกันนี้เราเรียกว่า slime bodies โดยมากพบว่า slime bodies จะไปรวมตัวอยู่แถวตอนบนของ sieve plate อันล่าง ทำให้เกิด slime plug ขึ้น Sieve-tube element จะไม่มี chloroplast แต่จะมี leucoplast เพียงเล็กน้อย (รูปที่ 1 ประกอบ)



**รูปที่ 1** แสดงส่วนประกอบต่าง ๆ ของ sieve-tube element (ซ้าย) รูปตัดตามยาว (ขวา) รูปตัดตามขวางตรง sieve plate

จากลักษณะของ sieve-tube element ทำให้เราทราบว่า sieve-tube element ยังเป็นเซลล์ที่มีชีวิตอยู่ แต่ขบวนการทางสรีรวิทยาเกิดขึ้นได้ในขีดจำกัดที่ต่ำมาก ตัวอย่างเช่น ขบวนการหายใจยังมีอยู่บ้าง แต่เกิดขึ้นได้น้อย เพราะปริมาณและขนาดของ mitochondria น้อยและเล็กลง เป็นต้น แต่ลักษณะของ sieve-tube element ดังกล่าวจะทำให้การลำเลียงสารต่าง ๆ เกิดขึ้นได้สะดวกขึ้น เพราะ cytoplasm ส่วนมาก

มีลักษณะคล้ายน้ำอยู่ทางด้านบนของ เซลล์และสารสามารถผ่านจาก เซลล์หนึ่งไปสู่อีก เซลล์หนึ่งได้ง่าย โดยผ่านทาง sieve plate

### 3. Substances Translocated in the Phloem

เราทราบมาแล้วว่า สารที่สร้างขึ้นจากขบวนการสังเคราะห์แสงคือ glucose แต่จากการตรวจสอบของเหลวใน phloem พบว่ามีน้ำตาล glucose และน้ำตาล fructose ในปริมาณน้อยมาก แต่สารที่พบมากใน phloem คือน้ำตาล sucrose

ตารางที่ 1 แสดงชนิดของสารและปริมาณที่ตรวจพบในของเหลวจาก phloem

สารประกอบและแร่ธาตุ	ปริมาณสาร (mg/ml)
Ca.	0.72
Mg.	0.38
K.	0.95
Li.	Traces
Reducing sugars	0.57
Sucrose	199.94
Nitrogen compounds	0.69

จากข้อมูลในตารางที่ 1 เราอาจแบ่งสารประกอบหรือแร่ธาตุออกเป็น 3 พวก คือ พวกที่หนึ่งได้แก่แร่ธาตุ พวกที่สองได้แก่สารคาร์โบไฮเดรต และพวกที่สามได้แก่สารประกอบไนโตรเจนสำหรับการลำเลียงแร่ธาตุในพืช (ใน phloem) จะได้น้ำมากกว่าในขทอื่น ๆ ส่วนการลำเลียงสารคาร์โบไฮเดรตและสารประกอบไนโตรเจนใน phloem จะกล่าวโดยสรุปดังนี้

### 3.1 Carbohydrate

สารที่ลำเลียงอยู่ใน phloem เป็นพวก carbohydrate ประมาณ 90% หรือมากกว่า ถ้าเรานึกถึงส่วนประกอบของพืชจะเห็นว่าส่วนมากจะประกอบด้วยสารพวก carbohydrate ดังนั้นจึงไม่น่าแปลกใจเลยว่า phloem ลำเลียง carbohydrate ถึง 90% ของปริมาณสารที่ลำเลียงทั้งหมด เราได้ทราบมาแล้วว่าสารส่วนใหญ่ที่ phloem ลำเลียงนั้นไม่ใช่ glucose หรือ fructose แต่เป็นสาร sucrose. Zimmermann (1957) ได้ตรวจสอบส่วนประกอบของของเหลวจาก phloem ของพืชชนิดต่าง ๆ 16 ชนิด พบว่ามี sucrose ในปริมาณสูงสุด นอกจากนี้ยังพบว่ามี raffinose (trisaccharide), starchyose (tetrasaccharide) และ verbascose (pentasaccharide) เป็นส่วนผสมของเหลวใน phloem อีกด้วย

ดังนั้นเราอาจกล่าวได้ว่า carbohydrate ที่ลำเลียงใน phloem มากที่สุดได้แก่ sucrose และ เมื่อเปรียบเทียบกับสารชนิดอื่น ๆ ที่ไม่ใช่ carbohydrate ก็นับว่าเป็นสารที่พบในปริมาณมากที่สุดในของเหลวของที่เคลื่อนที่ใน phloem ส่วน glucose และ fructose ที่พบโดยทั่วไปส่วนมากมักจะอยู่ในเซลล์ของ phloem ที่ไม่มีหน้าที่ในการลำเลียง และ glucose และ fructose ที่พบในเซลล์ทั่วไปมักจะมีปริมาณใกล้เคียงกัน

### 3.2 Nitrogenous compound

สารประกอบไนโตรเจนหลายชนิดจะเคลื่อนที่ออกจากใบและดอกที่ใกล้จะร่วงจากต้นไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของต้นพืชที่มีอายุน้อยกว่า การเคลื่อนที่ของสารประกอบไนโตรเจนเกิดขึ้นใน phloem จากการตรวจของเหลวจาก phloem พบว่า amino acids และ amides เป็นสารประกอบไนโตรเจนที่สามารถตรวจพบได้เป็นส่วนมาก สารประกอบไนโตรเจนที่ตรวจพบมีหลายชนิด อาทิเช่น glutamic acid, aspartic acid, thiamine, alanine, serine, leucine, valine, asparagine และ glutamine สารประกอบไนโตรเจนที่ตรวจพบในของเหลวของ phloem มีปริมาณเล็กน้อย ปริมาณของ

สารประกอบไนโตรเจนที่ตรวจพบแตกต่างกันตามระยะของการเจริญ ในขณะที่ใบเจริญเติบโตอย่างรวดเร็วจะมีปริมาณสารประกอบไนโตรเจนสูงสุด และปริมาณสารประกอบไนโตรเจนจะต่ำสุดเมื่อใบแก่เต็มที่และใกล้จะร่วง ปริมาณสารประกอบไนโตรเจนที่ตรวจพบจากของเหลวของ phloem โดยทั่วไปจะมีความเข้มข้นไม่เกิน 0.001 Molar.

#### 4. Direction of movement

เราอาจแยกการเคลื่อนที่ของเหลวใน phloem ออกได้ดังนี้คือ  
bidirectional movement และ lateral movement

##### 4.1 Bidirectional movement

สารจากขบวนการสังเคราะห์แสงจะเคลื่อนที่ออกจากใบไปสู่รากและยอดของลำต้น เช่น ลำต้น ดอกและผล การเคลื่อนที่แบบนี้เกิดขึ้นพร้อมกันกล่าวคือ หลังจากที่สารออกจาก petiole ของใบส่วนหนึ่งก็จะขึ้นข้างบนและอีกส่วนหนึ่งก็จะเคลื่อนลงข้างล่าง การเคลื่อนที่ของสารแบบนี้เรียกว่า bidirectional movement โดยทั่วไปการเคลื่อนที่ของสารจากใบจะเป็นแบบ bidirectional แต่ในบางกรณีการเคลื่อนที่ของสารใน phloem จะเป็นแบบ Unidirectional อาทิเช่น การเคลื่อนที่ของสารที่สะสมอยู่ในรากสะสม, ลำต้นใต้ดิน, หรือการเคลื่อนที่ของสารจากใบใกล้จะร่วงจะเป็นแบบ Upward movement

Phettkongkam และคณะ (1970) ได้ทำการทดลองหาทิศทางการเคลื่อนที่ของสารที่สังเคราะห์จากขบวนการสังเคราะห์แสงในต้นถั่วเขียว โดยใช้  $^{14}\text{C}$ -urea ใส่ให้กับใบถั่ว ผลปรากฏว่าถ้าใส่  $^{14}\text{C}$ -urea ให้กับใบถั่วเขียวที่มีอายุน้อยที่สุด (ใบบนสุด) หลังจากปล่อยให้การสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นเป็นเวลา 30 นาที ( $^{14}\text{C}$ -urea จะเปลี่ยนเป็น  $^{14}\text{CO}_2$  ถูกใช้ไปในขบวนการสังเคราะห์แสง) และปล่อยให้มีการเคลื่อนที่ของสารจากการสังเคราะห์แสงเป็นเวลา 90 นาที พบว่าทิศทางการเคลื่อนที่ของสารที่ตรวจพบในต้นถั่วเขียวเป็นแบบ bidirectional movement, และถ้าใส่  $^{14}\text{C}$ -urea ให้กับใบถั่วเขียวที่อยู่กลางต้นหรือโคนต้น ทิศทางที่ตรวจพบเป็นแบบ bidirectional movement เช่นเดียวกัน แต่ถ้า

หลังจากนำ  $^{14}\text{C}$ -urea ให้กับใบผิวเขียว แล้วปล่อยให้สารจากขบวนการสังเคราะห์แสงเคลื่อนที่ออกจากใบเป็นเวลาเพียง 30 นาที ผลปรากฏว่าสารจากใบผิวเขียวที่อยู่ยอดจะขึ้นสู่ยอดเพียงอย่างเดียว และสารจากใบผิวเขียวที่อยู่โคนต้นจะเคลื่อนลงสู่เบื้องล่างเพียงทิศทางเดียว และสารที่ออกจากใบที่อยู่กลางต้นจะเคลื่อนที่ทั้งสองทาง คือทั้งขึ้นข้างบนและลงข้างล่าง จากผลการทดลองแสดงให้เห็นว่า สารที่ออกจากใบบนจะขึ้นข้างบนก่อน สารที่ออกจากใบล่างจะลงสู่เบื้องล่างก่อน ส่วนสารจะออกจากใบกลางต้นจะเคลื่อนที่ออกจาก petiole ขึ้นข้างบนและลงข้างล่างในเวลาเดียวกัน แต่ถ้าเวลาการเคลื่อนที่ของสารมีมากพอ สารที่ออกจากใบจะเคลื่อนที่แบบ bidirectional movement

#### 4.2 Lateral movement

การเคลื่อนที่ของสารใน phloem มักจะเป็นทางตรงคือ เมื่อสารเคลื่อนที่ออกจากใบไปสู่ลำต้นแล้ว สารก็จะเคลื่อนที่ขึ้นลงเป็นทางตรง ในกรณีที่ phloem ของพืชไม่ติดต่อกัน เป็นวงกลม สารจะเคลื่อนที่อยู่ใน phloem ที่ตัวอยู่ การเคลื่อนที่ของสารใน phloem ที่ต่อกัน เป็นวงกลมของต้นไม้ที่มีขนาดใหญ่ก็มีแนวโน้มที่จะเป็นแบบเดียวกัน กล่าวคือ เมื่อสารอยู่ใน sieve tube ใดก็มักจะเคลื่อนที่อยู่ใน sieve tube ตลอดไป ถ้าพิจารณา phloem ของต้นไม้ทั้งต้นเราจะพบว่าสารใน sieve tube ท่อหนึ่งอาจจะเคลื่อนไปสู่ sieve-tube ที่อยู่ข้าง ๆ ได้ แต่เกิดขึ้นในปริมาณที่น้อยมาก ขณะเดียวกันสารใน sieve tube ก็ยังคงเคลื่อนที่ขึ้นหรือลงตามปกติ ดังนั้นถ้ามองภาพการเคลื่อนที่ของสารใน phloem จะพบว่า สารเคลื่อนที่ขึ้นหรือลงตามผิวของทรงกระบอก แต่ไม่ครบเป็นวง ลักษณะ การเคลื่อนที่แบบนี้เราเรียกว่า tangential movement การที่สารใน phloem มีการเคลื่อนที่แบบ tangential นี้ทำให้สารจาก phloem ข้างหนึ่งของต้นไม้ไม่สามารถเคลื่อนที่ไปสู่อีกข้างหนึ่งของต้นไม้ได้ในเวลาอันรวดเร็ว ถึงแม้ว่าจะมีการเคลื่อนที่ของสารจาก sieve tube ท่อหนึ่งไปสู่ sieve tube อีกท่อหนึ่งที่อยู่ใกล้ ๆ การเคลื่อนที่ในลักษณะดังกล่าวก็เกิดขึ้นในอัตราที่ช้ามาก เมื่อเปรียบเทียบกับอัตราการเคลื่อนที่ขึ้นหรือลงเพื่อความเข้าใจในเรื่องนี้ เรวอาจสังเกตดูวงปีของลำต้นพืชที่มีกิ่งแตกแขนงจะกว้างกว่า

ส่วนของวงปีที่อยู่ตรงข้าม หรือลำต้นข้างที่มีใบน้อยจะมีขนาดเล็กกว่าข้างที่มีใบมาก แสดงให้เห็นว่าการเคลื่อนที่ของสารข้างหนึ่งของลำต้นไปสู่อีกข้างหนึ่งนั้นเกิดขึ้นได้น้อย เพราะการเคลื่อนที่ของสารใน phloem เป็นแบบ tangential movement

สารใน phloem สามารถเคลื่อนที่ไปสู่ xylem ได้ ลักษณะการเคลื่อนที่แบบนี้เรียกว่า radial movement สามารถตรวจพบได้ในพืชหลายชนิด จากการศึกษาในเรื่องนี้พบว่า สารใน phloem ของต้นกล้วยสามารถเคลื่อนไปสู่ xylem ได้ถึง 25% ของสารที่อยู่ใน phloem ทั้งหมด การเคลื่อนที่ในลักษณะนี้อาจเกิดขึ้นได้โดยตรงจาก phloem ผ่าน cambium ไปสู่ xylem หรืออาจจะเกิดขึ้นโดยผ่าน vascular ray cells ได้

##### 5. Translocation rates and velocities

Translocation rate (อัตราการเคลื่อนย้ายของสาร) หมายถึง น้ำหนักของสารในสารละลายที่ถูกลำเลียงในหนึ่งหน่วยเวลา (กรัม/ชม.) ส่วน translocation velocities (ความเร็วของการเคลื่อนย้ายของสาร) หมายถึง ระยะทางที่สารจำนวนหนึ่งเคลื่อนที่ในหนึ่งหน่วยเวลา (ชม./ชม.) ทั้ง rates และ velocities ของการลำเลียงสารใน phloem มีค่าสูง Cowell (1942) พบว่าอัตราการเคลื่อนที่ของสารใน phloem ของผลแดงขนาดสูงที่สุดมีค่าถึง 1.7 กรัม/ชม. และความเร็วของการเคลื่อนที่สารใน phloem มีค่าระหว่าง 20-155 ชม./ชม. ส่วน Craft และ Laurenz (1944) ได้คำนวณความเร็วของการเคลื่อนย้ายของสารใน phloem ของผลแดง โดยคิดจาก dry matter ที่เพิ่มขึ้นในผลแดง พบว่าความเร็วของการเคลื่อนที่ของสารมีดังนี้คือ ถ้าสารละลายมีความเข้มข้น 10% ความเร็วจะเป็น 110 ชม./ชม. และถ้าสารละลายมีความเข้มข้น 20% ความเร็วเป็น 55 ชม./ชม. ค่าความเร็วของการเคลื่อนย้ายที่คำนวณได้จากการทดลองอื่น ๆ มีค่าระหว่าง 10-500 ชม./ชม. โดยทั่วไปคาดว่าความเร็วจะอยู่ระหว่าง 50-150 ชม./ชม. ความเร็วของการเคลื่อนย้ายของสารใน phloem ของพืชชนิดต่าง ๆ ดูได้จากตารางที่ 2



ตารางที่ 2 ค่าความเร็วของการเคลื่อนย้ายสารใน phloem ของพืชชนิดต่าง ๆ

ชนิดพืช	ความเร็ว ชม./ชม.	ที่มา
Soybean	100	Vernon & Arnoff, 1952
Sugan beet	85-100	Kursanov ctal, 1953
red Kidney bean	107	Biddulh and cory 1957
pumpkin	40-60	pristupa & Kursanov 1957
" "	20-155	Cowell 1942
Concord grape'	60	Swanson & El-shishing'38
Sugar cane	270	Hatch & Glaszion 1964
" "	84	Hartt et al (1963)

ขณะที่ต้นพืชหรือส่วนต่าง ๆ ของต้นพืชมีการเจริญเติบโต โดยมากน้ำหนักแห้งของพืชส่วนนั้นจะเพิ่มขึ้น นั้นหมายถึงว่ามีการเคลื่อนย้ายสารจากแหล่งอื่นเข้ามาในส่วนนั้น อย่างน้อยก็จะเป็นสารขั้นมูลฐานที่จำเป็นต่อขบวนการต่าง ๆ สมมุติว่าแดงมีน้ำหนักแห้งเพิ่มขึ้น 2 กิโลกรัม โดยสมมุติต่อไปอีกว่าน้ำหนักแห้งที่เพิ่มขึ้นนั้นเกิดจากสาร sucrose ที่เคลื่อนที่เข้าไปในผลแดง sucrose ที่จะต้องเข้าไปในผลแดงมีจำนวนประมาณ  $4.5 \times 10^{24}$  โมเลกุล เรานำโมเลกุลของ sucrose มาต่อกันจะได้ระยะทางยาวถึง  $4 \times 10^9$  กิโลเมตร

โมเลกุลของสารที่เคลื่อนที่ไปใน phloem จากที่หนึ่งไปยังอีกที่หนึ่งจะต้องผ่าน sieve plate หลายพันแผ่น อย่างน้อย sieve plate ก็เป็นผนังที่ลดความเร็วของการเคลื่อนที่ของสารละลายภายใน sieve tube การเคลื่อนย้ายสารใน phloem จะเกิดขึ้นในเซลล์ที่ยังมีชีวิตอยู่ สารละลายภายใน sieve tube ยังมีความเข้มข้นสูงอีกด้วย

สิ่งเหล่านี้ทำให้ความเร็วของการเคลื่อนย้ายลดลง

สารชนิดต่าง ๆ ที่เคลื่อนย้ายอยู่ใน phloem มีความเร็วมากน้อยต่าง ๆ กัน ตามชนิดของสาร ถึงแม้ว่าจะเป็นสารประเภทเดียวกัน แต่ต่างชนิดกันความเร็วของการเคลื่อนย้ายใน phloem ก็ไม่เท่ากัน อาทิเช่น โปรตีนต่างชนิดกันเคลื่อนที่ใน phloem ด้วยความเร็วไม่เท่ากัน จากรายงานหนึ่งกล่าวว่า Sucrose มีความเร็วประมาณ 107 ซม./ชม. นอกจากนี้ยังพบอีกว่า ความเร็วของการเคลื่อนย้ายสารในเวลากลางวันมีค่าสูงกว่าในเวลา กลางคืน

#### 6. Mechanism of phloem translocation

เราได้ทราบมาแล้วว่าการลำเลียงสารใน phloem มีทั้งขึ้นและลง และเราได้ตั้งข้อสงสัย เกิดไว้ว่าการเคลื่อนที่ของสารจากใบจะเกิดขึ้นในทิศทางที่สารนั้นจะถูกนำไปใช้ เช่น ยอดอ่อน ผลอ่อน และราก เป็นต้น ทั้งการเคลื่อนที่ดังกล่าวเกิดขึ้นในอัตราที่สูงมาก นักสรีรวิทยาได้พยายามค้นหาคำอธิบายต่าง ๆ มาอธิบายการลำเลียงสารใน phloem อาทิ เช่น Cytoplasmic streaming hypothesis , pressure or mass or bulk flow hypothesis, Activated diffusing hypothesis, Interfacial flow hypothesis, Bioelectrical potential hypothesis แต่ทว่าปัจจุบันยังไม่มี hypothesis ใดที่สามารถอธิบายการลำเลียงสารในทุกกรณีได้อย่างมีเหตุผลสมควร

##### 6.1 Cytoplasmic streaming hypothesis

สมมุติฐานแรกที่ใช้้อธิบายการเคลื่อนที่ของสารละลายใน phloem คือ Cytoplasmic streaming hypothesis. De Vries ได้ตั้งสมมุติฐานนี้ในปี 1885 ในตอนนั้นนักสรีรวิทยาจำนวนหนึ่งได้ให้การสนับสนุนสมมุติฐานนี้ แต่ต่อมานักสรีรวิทยาส่วนมากไม่ยอมรับสมมุติฐานนี้

สมมุติฐานนี้กล่าวว่า ขณะที่สารละลายใน sieve-tube element เคลื่อนที่ผ่านจาก เซลหนึ่งไปสู่อีก เซลหนึ่งโดยการแพร่ กระจาย สมมุติฐานนี้สามารถนำไปอธิบายการเคลื่อนที่แบบ bidirectional ใน sieve-tube เดียวกันได้ นอกจากนี้ cytoplasmic

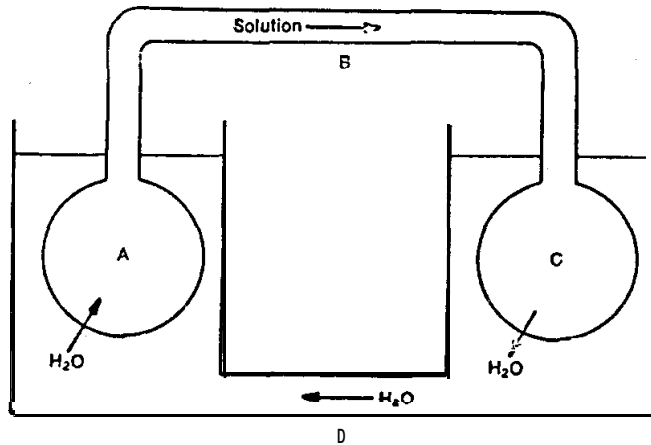
stream (cyclosis) ยังคงเกิดขึ้นในเซลล์ที่ยังมีชีวิตอยู่ และมีขบวนการ metabolism เกิดขึ้นอย่างปกติ ซึ่งตรงกับสภาพของ sieve-tube element จากการทดลองพบว่าถ้ามีเหตุที่ทำให้ขบวนการ metabolism ภายในเซลล์ลดลง การลำเลียงสารใน phloem ก็จะทำให้ขบวนการ metabolism ภายในเซลล์ลดลง การลำเลียงสารใน phloem ก็จะช้าลง นักสรีรวิทยาบางคนให้ความเห็นโต้แย้งเกี่ยวกับสมมุติฐานนี้ กล่าวคือถ้าสารละลายใน phloem ลำเลียงโดย cytoplasmic stream สารจะเคลื่อนที่ใน phloem ได้ช้ามาก ได้มีผู้คำนวณว่า ถ้าสารละลายใน phloem เคลื่อนที่ด้วย cytoplasmic stream สารละลายจะเคลื่อนที่จากที่หนึ่งไปสู่อีกที่หนึ่งด้วยความเร็วเพียง 12 ถึง 24 ซม./ชม. เท่านั้น แต่จากผลการทดลองหลาย ๆ ครั้ง เราพอจะทราบว่า ความเร็วของการลำเลียงสารละลายใน phloem มีค่าถึง 120-480 ซม./ชม. ดังนั้นจะเห็นได้ว่าการลำเลียงของสารละลายใน phloem เกิดขึ้นเร็วกว่าการเคลื่อนที่ของสารละลายด้วย cytoplasmic stream ประมาณ 10-400 เท่า นอกจากนี้ยังพบว่า cytoplasmic stream จะพบในเฉพาะเซลล์ที่มีอายุน้อย ๆ เท่านั้น ไม่พบในเซลล์แก่

## 6.2 Pressure flow hypothesis (Munch hypothesis)

Pressure flow hypothesis มีชื่อเรียกได้หลายชื่อ อาทิเช่น Munch hypothesis ซึ่งให้เกียรติแก่ Munch ผู้ตั้งสมมุติฐานนี้ขึ้นมา นอกจากนี้ยังมีอีกชื่อหนึ่งคือ Mass flow hypothesis แต่ชื่อนี้ไม่ค่อยมีความเหมาะสมเท่าใดนัก เพราะ cytoplasmic stream ก็เป็น mass flow เช่นเดียวกัน สมมุติฐานนี้ได้รับการสนับสนุนและการยอมรับมากที่สุดตั้งแต่ 1930 จนกระทั่งปัจจุบันถึงแม้ว่าสมมุติฐานนี้ก็ยังมีข้อโต้แย้งอยู่บ้างก็ตาม สมมุติฐานก็ยังสามารถอธิบายการลำเลียงสารละลายใน phloem ได้ดีกว่าและสมเหตุสมผลกว่าสมมุติฐานอื่น ๆ

Munch hypothesis เป็นสมมุติฐานที่มีความสลับซับซ้อนกว่า cytoplasmic streaming hypothesis เราหาความเข้าใจสมมุติฐานนี้ได้จากรูปที่ 2 จากรูป A&C เป็น osmometer 2 อัน ที่มีผนังที่ยอมให้เฉพาะน้ำผ่านได้ แต่ไม่ยอมให้ตัวละลาย (solute) ผ่านได้ Osmometer A แทนเซลล์ของใบหรือแทนเซลล์ที่สร้างสารที่จะเป็นตัวละลาย หรือ

เรียกอีกชื่อหนึ่งว่า source ส่วน osmometer C แทนเซลล์ของพืชที่ใช้สารที่เป็นตัวละลาย เช่น ราก, ยอด, ดอก, ผลหรือส่วนของพืชที่สะสมอาหาร ซึ่งเรียกอีกชื่อหนึ่งว่า sink B ในรูปเป็นหลอดแก้วเบรียบบเสมือน sieve tube ของพืชและ ในรูปเบรียบบเสมือน vessel ของพืช



### รูปที่ 2 แสดงส่วนประกอบของโมเดลของ Münch hypothesis

เพื่อให้เข้าใจง่ายขึ้นโปรดดูขั้วบนการประกอบอ่านหลัก Münch hypothesis ต่อไปนี้ สมมุติว่าใน osmometer A มีสารละลายที่มี Water potential = -20 bars และ osmometer C มีสารละลายที่มี water potential = -10 bars ถ้า osmometer A และ C จุ่มอยู่ในน้ำจะแพร่กระจาย เข้าใน osmometer ทั้งสองจนกระทั่งถึงจุดสมดุลนี้หมายความว่า osmometer A มี pressure potential = 26 bars และ osmometer C มี pressure potential = 10 bars

สมมุติว่าหลังจากที่ osmometer ถึงจุดสมดุลแล้ว เรานำหลอดแก้ว B มา เชื่อม osmometer ทั้งสองเข้าด้วยกัน สารละลายจาก osmometer A จะเคลื่อนไปสู่

osmometer C โดยผ่านหลอดแก้ว B ด้วยความแตกต่างระหว่าง pressure potential ของ osmometer ทั้งสอง ขณะที่สารละลายจาก osmometer A เคลื่อนไปหา osmometer C นั้น pressure potential ของ osmometer A จะค่อย ๆ ลดลง และ pressure potential ของ osmometer C ค่อย ๆ เพิ่มขึ้น จนกระทั่งทั้งระบบ (A,B,C) อยู่ในความสมดุล ซึ่งหมายความว่าทุกจุดในระบบ (A,B,C) มีค่าเท่ากันหมด ขณะที่ระบบอยู่ความสมดุล ค่า pressure potential ของทั้งระบบจะมีค่าระหว่าง 20 bars (เท่ากับ pressure potential ของออสโมมิเตอร์ A ในตอนแรก) กับ 10 bars (เท่ากับ pressure potential ของออสโมมิเตอร์ C) สมมติ pressure potential  $\psi_p$  ขณะที่ระบบอยู่ในความสมดุลมีค่าเท่ากับ 16 bars และถ้าเราสลับมาพิจารณา osmometer A จะพบว่า pressure potential := -20 bars ในขณะที่ระบบความสมดุล = 16 bars.

$$\begin{aligned}\psi \text{ ของ osmometer A} &= \psi_{\pi} + \psi_p \\ &= -20 + 16 \\ &= -4 \text{ bars}\end{aligned}$$

และ osmometer C จะมีค่า osmotic potential = -10 bars และ  $\psi_p = 16$  bars

$$\begin{aligned}\psi \text{ ของ osmometer C} &= \psi_{\pi} + \psi_{pC} \\ &= -10 + 16 \\ &= 6 \text{ bars}\end{aligned}$$

จากค่า water potential ของ osmometer ทั้งสองเราอาจให้ความเห็นได้ว่าถ้าออสโมมิเตอร์ ทั้ง A และ B อยู่ในอ่างน้ำเดียวกัน (ในรูปก็คือ D) และมีท่อหรือหลอดต่อเชื่อม osmometer ทั้งสอง เข้าด้วยกัน น้ำที่อยู่ในอ่าง เป็นน้ำบริสุทธิ์หรือมีตัวละลายอยู่น้อย น้ำจะเคลื่อนที่เข้าออสโมมิเตอร์ A เกิดแรงดันขึ้นในออสโมมิเตอร์ A คั้นน้ำให้ผ่านไปตามหลอด B เข้าไปในออสโมมิเตอร์ C และที่ osmometer C น้ำจะเคลื่อนที่ออกสู่อ่างเพราะ  $\psi$  ของ osmometer C (6 bars) มีสูงกว่าน้ำบริสุทธิ์ในอ่าง (0 bars) ระบบหมุนเวียนของน้ำก็จะเกิดขึ้นในอ่าง D และระบบหมุนเวียนของสารละ-

ลายก็จะเกิดขึ้นในหลอดแก้ว B

ถ้าเราสามารถเพิ่มตัวละลายลงในสารละลายที่อยู่ในออสโมมิเตอร์ A ได้เรื่อย ๆ และลดตัวละลายในสารละลายที่อยู่ในออสโมมิเตอร์ C ได้เรื่อย ๆ เช่นกัน การหมุนเวียนก็จะเกิดขึ้นเรื่อย ๆ และความแตกต่างระหว่าง osmotic potential ของออสโมมิเตอร์ทั้งสองมีมากเท่าใด การหมุนเวียนระหว่างออสโมมิเตอร์ก็จะยิ่งมีความเร็วเพิ่มขึ้นเท่านั้น

หลังจากที่เราเข้าใจหลักของ Munch hypothesis แล้วก็ไม่ว่าจะนำมาใช้กับการหมุนเวียนของสารละลายในต้นพืช กล่าวคือถ้าเราให้ออสโมมิเตอร์ A แทนเซลล์ของใบ หลอดแก้ว B แทน sieve tube ออสโมมิเตอร์ C แทนเซลล์ของรากและเซลล์ของส่วนต่าง ๆ ที่ใช้ตัวละลายในสารละลายที่เคลื่อนที่ไปถึงเช่น ยอด, ดอก และผล ฯลฯ และอ่างน้ำ D แทน vessel ขณะที่เกิดการสังเคราะห์แสงขึ้นในใบ ปริมาณน้ำตาลเพิ่มขึ้นในใบอย่างสม่ำเสมอ จึงทำให้ osmotic potential ของสารละลายในใบต่ำอยู่ตลอดเวลา ส่วนสารละลายในเซลล์ของรากและเซลล์อื่น ๆ ที่ต้องการใช้สารมีค่า osmotic potential สูงกว่าค่า osmotic potential ของสารละลายในใบ เพราะเมื่อสารละลายไปถึงเซลล์เหล่านี้ ตัวละลายในสารละลายจะถูกนำไปใช้ ทำให้สารละลายมีความเข้มข้นน้อย และ osmotic potential สูงขึ้น (ลมน้อยลง) ขณะที่ค่า osmotic potential ของสารละลายในใบลดลงเมื่อมีน้ำตาลเกิดขึ้น น้ำจาก vessel ก็จะแพร่กระจายเข้าสู่เซลล์ของใบ pressure potential  $\psi_p$  ของใบก็เพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ จนกระทั่งเกิดสมดุลขึ้นในใบ ในขณะที่เดียวกันน้ำจาก vessel ก็จะแพร่กระจายเข้าสู่เซลล์ของรากเช่นกัน และ pressure potential ของรากก็จะเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ จนกระทั่งเกิดความสมดุลหลังจากที่เซลล์ของใบและรากได้รับน้ำ เต็มที่แล้ว pressure potential ของใบจะมีค่าสูงกว่า pressure potential ของราก แรงดันที่เกิดขึ้นในใบจึงดันสารละลายที่อยู่ในเซลล์ของใบให้เคลื่อนที่ไปตาม sieve tubeสู่รากถ้าในเซลล์ของใบ, ของ sieve tube และเซลล์ของรากเกิดความสมดุลขึ้น นั้นหมายความว่า pressure potential

ของใบ, ของ sieve tube และของรากมีค่าเท่ากันหรือใกล้เคียงกัน pressure potential ของทั้งสามส่วนจะมีค่าน้อยกว่า pressure potential ของใบ แต่จะมีค่าสูงกว่า pressure potential ของราก (เดิม) ดังนั้นแรงดันที่เพิ่มขึ้นในรากจะทำให้ water potential ของรากสูงขึ้น น้ำจากรากจึงเคลื่อนที่เข้าสู่ vessel ของรากและเคลื่อนที่ขึ้นไปตาม water pressure gradient ไปสู่ใบ ดังนั้นจุดที่สำคัญของการลำเลียงสารละลายจากใบไปสู่ส่วนต่างของพืช ตามสมมุติฐานนี้คือ ในเซลล์ของใบมีสารละลายที่มีความเข้มข้นสูง ( $\psi_{\pi}$  ค่าตลอดเวลา) และในเซลล์ของรากหรือส่วนอื่น ๆ จะมีสารละลายที่มีความเข้มข้นน้อย ( $\psi_{\pi}$  สูงตลอดเวลา) หลังที่มีการออสโมซิสแล้ว สารละลายใน phloem ก็เคลื่อนที่จากที่มีแรงดันสูง ไปสู่ที่มีแรงดันต่ำนั่นเอง

ข้อสนับสนุนสมมุติฐานนี้มีดังต่อไปนี้คือ พบว่า เมื่อตัด sieve tube สารละลายใน sieve tube จะพุ่งออกมา แสดงว่าความดันใน sieve tube มีค่าเป็นบวก ซึ่งตรงกับความดันในหลอดแก้ว B ที่มีค่าเป็นบวกเช่นเดียวกัน สมมุติฐานนี้สามารถใช้อธิบาย bidirectional movement ของสารละลาย ใน phloem จากใบไปสู่ยอดและรากได้เป็นอย่างดีอีกด้วย ทั้งยังพบว่าเมื่อเราให้สารเข้าทางใบ สารเหล่านั้น อาทิเช่น 2,4-D, จะเคลื่อนที่ออกจากใบก็ต่อเมื่อมีการลำเลียงของน้ำตาลออกสู่ใบ

สมมุติฐานนี้มีข้อโต้แย้งดังนี้

1. ใน phloem ณ จุดใดจุดหนึ่งพบว่าการเคลื่อนที่แบบ bidirectional movement ถ้าการเคลื่อนที่ของสารละลายภายใน phloem เป็นไปโดยความแตกต่างของแรงดันแล้วก็จะไม่สามารถอธิบายการเคลื่อนที่ดังที่ได้กล่าวได้ ถึงแม้จะมีผู้ให้คำอธิบายว่าการเคลื่อนที่แบบ bidirectional movement ของ phloem ณ บริเวณใดบริเวณหนึ่งเกิดขึ้นใน sieve tube คนละอันก็ตาม
2. ขณะที่มีการลำเลียงสารละลายใน phloem cytoplasm มีส่วนเกี่ยวข้องในการลำเลียงนั้นด้วย กล่าวคือ ถ้ามีเหตุที่ทำให้ขบวนการ metabolism

ต่าง ๆ ภายในเซลล์คลอโรพลาสต์ เช่น ลด อุณหภูมิหรือให้สารยับยั้ง (inhibitors) กับเซลล์ พบว่าการลำเลียงสารใน phloem จะลดลง แสดงว่าขบวนการ metabolism ใน cytoplasm ของ sieve tube มีส่วนเกี่ยวข้องกับการลำเลียงสารใน phloem ด้วย แต่ Munch hypothesis เป็นสมมุติฐานที่ใช้หลักความแตกต่างของความดันโดยเฉพาะในการอธิบายการลำเลียงสารใน phloem

3. ในบางครั้งพบว่า น้ำตาลเคลื่อนที่ออกจากใบไปสู่ sieve tube ได้ ทั้ง ๆ ที่แรงดันของ sieve tube สูงกว่าแรงดันที่เกิดขึ้นในใบ
4. ATP เพิ่มการลำเลียงของน้ำตาลออกจากใบไปสู่ phloem
5. การที่น้ำตาลจะเคลื่อนที่ผ่านผนังเซลล์, plasmodesmata และ sieve plate จากใบไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของพืชนั้น จะต้องใช้แรงดันมากมายมหาศาลเกินที่เราจะคำนวณได้ใน phloem
6. แรงดันที่ดันสารละลายออกจาก sieve tube ขณะที่เราตัดท่อนของ sieve tube อาจเกิดขึ้นเฉพาะขณะที่ sieve tube ได้รับการกระตุ้นเหมือนอย่างหนักก็ได้

### 6.3 Activated diffusion hypothesis

สมมุติฐานนี้อาศัยหลักการ diffusion ธรรมดา แต่ที่แตกต่างออกไปก็คือสมมุติฐานนี้กล่าวว่าการเคลื่อนที่ของสารละลายใน phloem เกิดขึ้นโดยมีพลังงานจากแหล่งหนึ่งแหล่งใด เช่น พลังงานการหายใจ เป็นต้น สมมุติฐานยังอธิบายต่อไปว่า พลังงานที่ใช้ไปจะทำให้สารละลายเคลื่อนที่ด้วยความเร็วสูงขึ้น หรือไม่ก็พลังงานจะทำให้ความต้านทานของ sieve tube ลดน้อยลงจนอาจเท่ากับความต้านทานของอากาศ ผลทำให้สารละลายใน phloem เคลื่อนที่ได้เร็วขึ้น

สมมุติฐานนี้มีผู้สนับสนุนไม่มากนัก ผู้ที่สนับสนุนสมมุติฐานนี้ได้แก่ Mason, Maskell ฯลฯ ถ้าเราพิจารณาคำอธิบายของสมมุติฐานจะพบว่า การที่ความต้านทานของ sieve tube ที่มีต่อการเคลื่อนที่ผ่านของสาร ไม่น่าจะลดลงจนถึงหรือใกล้เคียงกับ



ความต้านทานของอากาศได้ และถึงแม้ว่าพลังงานอาจจะเพิ่ม kinetic energy ของสาร แต่ก็ไม่พอที่จะไปอธิบายความเร็วของการลำเลียงสารใน phloem ของต้นพืชได้

#### 6.4 Interfacial flow hypothesis

Van den Honert (1928) ได้ทดลองพบว่า potassium-oleate เคลื่อนที่ไประหว่างผิวหน้าของน้ำและผิวหน้าของ ether potassium oleate จะเคลื่อนที่ได้เร็วกว่าการแพร่กระจายในน้ำถึง 68,000 เท่า เขากล่าวต่อไปว่า น้ำตาลและสารอื่น ๆ อาจเคลื่อนที่ใน phloem โดยผ่าน Interface ได้เช่นเดียวกัน Interface ที่อาจพบได้ใน phloem ได้แก่ cytoplasm กับผนังของ sieve tube หรือ cytoplasm กับ vacuole สมมุติฐานนี้แตกต่างกับ Munch hypothesis ก็คือ การเคลื่อนที่ของสารไม่เกี่ยวข้องกับน้ำ สารสามารถเคลื่อนที่ไปตาม interface ในรูปของโมเลกุลของมันเอง แม้ว่าสมมุติฐานนี้สามารถอธิบายการเคลื่อนที่ของสารในความเร็วที่พบใน phloem ของพืชได้เป็นอย่างดี แต่ทว่าน้ำตาลและ amino acid ที่พืชลำเลียงไปตามส่วนต่าง ๆ นั้นละลายน้ำได้ อีกประการหนึ่ง interface ที่พบใน sieve tube นั้นไม่มากพอที่จะให้สารเคลื่อนที่ไปสู่ส่วนต่าง ๆ ในปริมาณที่พืชต้องการได้

#### 6.5 Bio electrical potential hypothesis

Fensom (1957) และ Spanner (1958) ได้อธิบายการเคลื่อนที่ของสารใน phloem ว่ามีผลสืบเนื่องความแตกต่างระหว่างประจุของสาร ตัวอย่างเช่น เมื่อมีการแตกตัวของกรด  $H^+$  จะผ่าน sieve tube ได้ดีกว่าอนุพลประจุลบ จึงเกิดความแตกต่างของประจุระหว่างสารละลายทั้งสองข้างของ sieve tube ขึ้น ต่อมาอนุพลประจุลบก็จะเคลื่อนที่ตาม  $H^+$  ผ่าน sieve plate

สมมุติฐานนี้ไม่เป็นที่ยอมรับ ไม่มีหลักฐานมาสนับสนุนเราจึงผ่านเรื่องไป

### 7. Factors affecting translocation

การลำเลียงสารละลายใน phloem มีปัจจัยหลายอย่างที่มีผลกระทบต่อ ทำให้ อัตราและความเร็วของการลำเลียงเปลี่ยนไป ปัจจัยที่สำคัญ ๆ ได้แก่ อุณหภูมิ, แสง, สภาพ

น้ำในพืช, และการควบคุมทาง metabolic

### 7.1 อุณหภูมิ

การเคลื่อนที่ของสารจากใบพืชได้รับผลจากระดับอุณหภูมิเป็นอันมาก การเคลื่อนที่ของสารจากใบพืชจะเกิดขึ้นได้ในอัตราสูงสุดเมื่ออุณหภูมิอยู่ระหว่าง 25-35 องศาเซลเซียส โดยทั่วไปในสภาพที่อุณหภูมิต่ำ การเคลื่อนที่ของสารจะเกิดในอัตราที่ช้าลง แต่ถ้ามีสารที่เคลื่อนที่ในปริมาณค่อนข้างสูง อัตราการเคลื่อนที่ของสารในสภาพอุณหภูมิต่ำจะสูงขึ้นมาก

### 7.2 แสง

การเคลื่อนที่ของสารจากใบพืชจะขึ้นอยู่กับพลังงานจากแสง Hartt และคณะพบว่า การเคลื่อนที่ของสารจากใบอ้อยจะลดลงประมาณร้อยละ 50 ในสภาพความมืด ในขณะที่เพิ่มความเข้มของแสง ขึ้น การเคลื่อนที่ของสารจะเกิดขึ้นในปริมาณสูงขึ้น แต่ความเข้มของแสงที่ทำให้การเคลื่อนที่ของสารจากใบอ้อยเกิดขึ้นได้สูงสุด, จะต่ำกว่าความเข้มของแสงที่ทำให้การสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นสูงสุด, มาก เนื่องจากการเคลื่อนที่ของสารเกิดขึ้นช้าในสภาพแสงมีความเข้มต่ำ ดังนั้นจึงทำให้การเจริญเติบโตของลำต้นและของราก เกิดขึ้นได้ด้วย

### 7.3 ปริมาณน้ำในพืช

การเคลื่อนที่ของสารออกจากใบขึ้นอยู่กับปริมาณน้ำในพืชมาก ถ้าพืชขาดน้ำจะทำให้การเคลื่อนที่ของสารในต้นพืชช้าลง, และการเคลื่อนที่ของสารออกจากใบพืชจะได้รับผล (ช้าลง) มากกว่าการเคลื่อนที่ของสารใน vascular tissue ในขณะที่ปริมาณน้ำในพืชลดลงจากระดับที่พอเหมาะ

### 7.4 การควบคุมทางเมทาบอลิซึม

พลังงานที่เกิดขึ้นในพืชจะช่วยให้การเคลื่อนที่ของใน sieve tube เกิดขึ้นได้ดี ดังนั้นการหายใจของพืชจึงมีผลต่อการเคลื่อนที่ของสารเป็นอย่างมาก ปัจจัยใดที่มีผลต่อการหายใจของพืชก็ย่อมมีผลต่อการเคลื่อนที่ของสารในพืชด้วย นอกจากนั้นยังพบว่าอัตราการเจริญเติบโตของพืช และปริมาณของสารฮอโมนมีผลต่อการเคลื่อนที่ของสารอีกด้วย และปัจจัยใดที่มีผลต่อการเจริญเติบโตและการสร้างสารฮอโมนก็ย่อมจะมีผลต่อการเคลื่อนที่ของสารในพืชเช่นเดียวกัน