

บทที่ 10

การดำรงชีวิตของพืช

Maintenance of Plant Life

วัตถุประสงค์การเรียนรู้

เมื่อศึกษาบทเรียนนี้แล้วนักศึกษาสามารถ

1. อธิบายกลไกการลำเลียงน้ำ แร่ธาตุ และสารอาหารของพืช
2. อธิบายกลไกการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช
3. บอกโครงสร้างของดอกและชนิดของดอก
4. อธิบายกระบวนการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ของพืช
5. อธิบายการถ่ายละอองเรณูและการผสมพันธุ์ของพืช
6. บอกส่วนประกอบและชนิดของผล
7. อธิบายการงอกและการเจริญเติบโตของพืช
8. อธิบายกลไกการตอบสนองของพืช
9. อธิบายการทำงานของสารเคมีต่อการตอบสนองของพืช

การดำรงชีวิตของพืชมีกระบวนการต่าง ๆ ได้แก่ การลำเลียงสาร พืชลำเลียงสารอินทรีย์พวกน้ำและแร่ธาตุจากดินโดยระบบท่อน้ำ (Xylem) แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เข้าทางปากใบ สารอินทรีย์เหล่านี้พืชนำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthesis) โดยการรวมกันทางเคมีของคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำมีพลังงานแสงเป็นตัวช่วย ได้เป็นคาร์โบไฮเดรต และผลพลอยได้ คือ ออกซิเจนและน้ำ สารอาหารที่พืชสร้างได้จะลำเลียงไปทางท่ออาหาร (Phloem) ไปยังส่วนต่าง ๆ ของพืช

กระบวนการเมแทบอลิซึม พืชมีการสลายโมเลกุลของสารอาหารคาร์โบไฮเดรตโดยการสันดาปด้วยออกซิเจน เพื่อนำพลังงานไปใช้ในกิจกรรมดำเนินชีวิตเช่นเดียวกับสัตว์ กระบวนการขับถ่ายของเสีย พืชมีการขับถ่ายของเสียในรูปแก๊สและไอน้ำเข้าสู่บรรยากาศทางปากใบเป็นส่วนใหญ่ พืชสามารถเคลื่อนไหวเพื่อตอบสนองต่อสิ่งเร้าได้ ทั้งสิ่งเร้าภายนอก เช่น แสงสว่าง และสิ่งเร้าภายใน คือ ฮอรโมน พืชมีกระบวนการสืบพันธุ์

ทั้งอาศัยเพศ และไม่อาศัยเพศ กระบวนการเจริญเติบโตอาศัยเนื้อเยื่อเจริญทำหน้าที่แบ่งตัวเพิ่มจำนวน และเปลี่ยนแปลงไปเป็นเนื้อเยื่อถาวร เพื่อเพิ่มขนาดของลำต้น

10.1 การลำเลียงในพืช

การลำเลียงน้ำของพืช (Water Conduction)

บริเวณที่มีการดูดน้ำมากที่สุด คือ บริเวณขนราก (Root Hair Zone) ซึ่งมีเซลล์ขนรากทำหน้าที่สำคัญ ในดินน้ำจะเคลื่อนที่มาที่ผิวรากโดยกระบวนการ Mass Flow ซึ่งเป็นการเคลื่อนที่ของน้ำที่ถูกผลักดันไปโดยความแตกต่างของความดันน้ำสองบริเวณ คือ น้ำบริเวณใกล้รากจะแพร่เข้าสู่เซลล์ของรากตลอดเวลา ทำให้ปริมาณน้ำบริเวณนี้ลดลง ความดันของน้ำจึงลดลงต่ำกว่าความดันของน้ำที่อยู่ห่างจากราก น้ำบริเวณนี้จึงไหลมาที่ผิวรากได้ โดยผ่านไปตามช่องว่างระหว่างอนุภาคดินที่ติดต่อกัน

น้ำในดินที่สัมผัสกับผิวรากจะเข้าสู่ท่อน้ำในรากโดยผ่านเซลล์ชั้นต่าง ๆ คือ เอพิเดอร์มิส คอร์เทกซ์ เอนโดเดอร์มิส และท่อน้ำ ด้วย 2 วิธีทาง

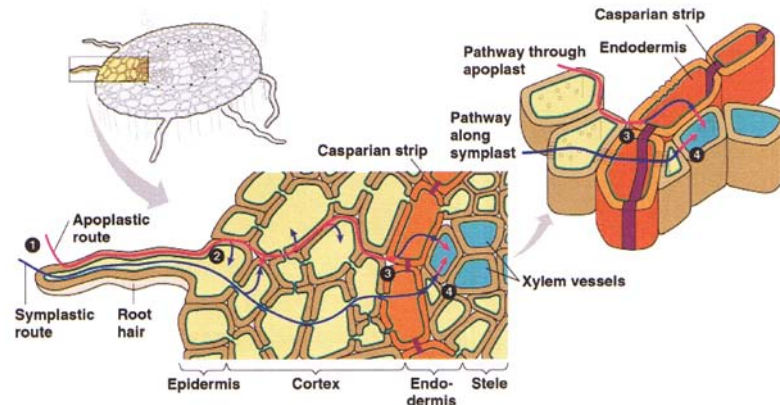
1. วิธีอะโปพลาสต์ (Apoplast Pathway) น้ำจะเคลื่อนที่จากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์ โดยทาง Membrane หรือทางช่องว่างระหว่างเซลล์ ซึ่งน้ำจะต้องเคลื่อนที่ข้ามผ่าน Membrane ในแต่ละเซลล์ 2 ครั้ง และขณะที่น้ำอยู่ในเซลล์น้ำอาจจะเข้าและออกจากแวคิวโอลได้ด้วย

2. วิธีซิมพลาสต์ (Symplast Pathway) น้ำเคลื่อนที่จากเซลล์หนึ่งไปอีกเซลล์ที่อยู่ข้างเคียง โดยผ่านทางรูผนังเซลล์ (Plasmodesma) ช่องทางนี้เป็นทางติดต่อของไซโตพลาสซึม ดังนั้น น้ำจึงเคลื่อนที่ผ่านไซโตพลาสซึมจากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์ วิธีซิมพลาสต์น้ำสามารถผ่านเซลล์เอพิเดอร์มิสเข้าสู่คอร์เทกซ์ เอนโดเดอร์มิส และไซเลมได้

การลำเลียงน้ำโดยวิธีอะโปพลาสต์ จะมาสิ้นสุดที่เซลล์เอนโดเดอร์มิสเนื่องจากเซลล์ชั้นนี้มีแถบไขมันพวกชูเบอร์ิน (Suberin) เคลือบผนังเซลล์ที่เรียกว่า แถบแคสปาเรียน (Casparian Stripe) ซึ่งไขมันไม่ละลายในน้ำ ทำให้น้ำผ่าน Membrane ไม่ได้ ดังนั้น น้ำที่ลำเลียงมาโดยวิธีอะโปพลาสต์จะเข้าสู่เอนโดเดอร์มิสได้ด้วยวิธีซิมพลาสต์ หรือช่องว่างของแถบแคสปาเรียนที่อาจเกิดขึ้นระหว่างการเกิดรากแขนง

อย่างไรก็ตาม พบว่า สารชูเบอร์ินจะมีเฉพาะในเอนโดเดอร์มิสของรากที่มีอายุน้อย ซึ่งหยุดการเจริญเติบโตแล้ว และเป็นบริเวณที่ห่างจากปลายราก ซึ่งมีการดูดน้ำน้อย

ส่วนปลายรากที่อายุน้อยยังไม่พบชูเบอร์ริน ดังนั้น น้ำจึงเคลื่อนที่ผ่านเซลล์บริเวณปลายรากในปริมาณที่มาก



รูปที่ 10.1.1 วิธีการลำเลียงน้ำทางรากพืชสองเส้นทาง คือ อะโปพลาสต์และซิมพลาสต์
(จาก George B. Johnson, 1997)

กระบวนการดูดน้ำของพืช พืชดูดน้ำเข้าสู่เซลล์ด้วย 2 วิธี ได้แก่

1. กระบวนการออสโมซิส (Osmosis) เป็นวิธีที่พืชดูดน้ำได้เป็นส่วนใหญ่โดยเริ่มจากเซลล์ขนราก ซึ่งมีสารละลายอยู่มากในไซโตพลาสซึมจึงมีแรงดันออสโมซิส (Osmotic Pressure) สูงกว่าน้ำในดิน น้ำจากดินจึงแพร่เข้าสู่เซลล์ได้ เมื่อน้ำเข้าสู่เซลล์ ขนรากจะให้ความเข้มข้นของสารละลายในเซลล์น้อยกว่าเซลล์ที่อยู่ถัดเข้าไป น้ำจากเซลล์ขนรากจึงแพร่เข้าสู่เซลล์ใกล้เคียงได้ และในทำนองเดียวกันนี้ น้ำจะสามารถแพร่ต่อไปยังเซลล์ถัดไปได้เรื่อย ๆ

2. กระบวนการแอกทีฟ แอพซอพชัน (Active Absorption) เป็นกระบวนการดูดน้ำที่พืชใช้พลังงานซึ่งได้จากขบวนการเมแทบอลิซึมของเซลล์ดึงน้ำจากบริเวณที่มีความเข้มข้นน้อยกว่าน้ำในเซลล์เข้าสู่เซลล์ได้ ซึ่งมักเกิดในบริเวณที่แห้งแล้ง น้ำในดินมีน้อย

กลไกการลำเลียงน้ำของพืช

การลำเลียงน้ำของพืชจากส่วนล่าง คือ ราก ขึ้นสู่ที่สูงคือ ลำต้นและใบของพืช ปัจจุบันเชื่อว่าพืชมีกลไกการลำเลียงหลายวิธีร่วมกัน ได้แก่

1. แรงดันราก (Root Pressure) คือ แรงดันให้น้ำเคลื่อนที่ต่อเนื่องกันจากรากเข้าสู่ไซเลมจนถึงปลายยอดของพืช แรงดันนี้เป็นกระบวนการ Active Absorption แรงดันรากมีเพียง 2-5 บรรยากาศเท่านั้น และเกิดเฉพาะกับพืชบางชนิดในสภาพพื้นดินที่มีความ

ชุ่มชื้นมาก ดังนั้นแรงดันรากเพียงอย่างเดียวจึงไม่น่าจะเพียงพอที่จะดันให้น้ำขึ้นไปถึงยอดที่มีความสูงมาก ๆ ได้ ต้องมีแรงดันอย่างอื่นมาช่วยดันให้น้ำขึ้นไปด้วย

2. คัพิลลารี แอคชัน (Capillary Action) คือ การเคลื่อนที่ของน้ำในหลอดขนาดเล็ก (Capillary Tube) ที่ถูกดันให้ขึ้นไปสูงกว่าระดับน้ำในบริเวณเดียวกัน ซึ่งเกิดจากแรงดึงดูดของโมเลกุลของน้ำกับผนังด้านข้างของหลอดที่มีแรงยึดเกาะกัน เรียกว่า Adhesion คัพิลลารี แอคชัน ใช้อธิบายการเคลื่อนที่ของน้ำในท่อเวสเซลที่ไหลต่อกันอย่างไม่ขาดสาย เป็นเพราะโมเลกุลของน้ำมีแรงดึงดูดซึ่งกันและกัน คือ แรงโคฮีชัน (Cohesion) และมีแรง Adhesion ยึดเกาะกับผิวของท่อเวสเซล น้ำจะลำเลียงขึ้นไปได้สูงมาก ๆ ท่อจะต้องมีขนาดเล็กมาก แต่ท่อน้ำของพืชยังมีขนาดเล็กไม่พอที่จะทำให้เกิดคัพิลลารี แอคชัน น้ำนำไปถึงยอดพืชที่สูงมาก ๆ ได้

3. ทรานส์ไพเรชัน พูล (Transpiration Pull) คือ แรงที่เกิดจากการคายน้ำของพืช ซึ่งเป็นวิธีลำเลียงน้ำได้ดีของพืชทุกชนิด ทุกขนาด ใบของพืชมีการคายน้ำตลอดเวลาทำให้เซลล์ของใบขาดน้ำจึงเกิดแรงดึงนำน้ำจากข้างล่างขึ้นมาทดแทนได้อย่างต่อเนื่อง

การคายน้ำที่ใบทำให้เซลล์ที่ใบขาดน้ำ จึงมีแรงดันออสโมซิสสูงขึ้น ส่วนแรงดันเต่ง (Turgor Pressure) จะลดลงเรื่อย ๆ จนมีค่าเป็นศูนย์ ใบจะเริ่มเหี่ยว แต่ยังคงคายน้ำได้อีก ถ้าสิ่งแวดล้อมอำนวยทำให้ค่า Turgor Pressure เป็นลบ ใบจะเหี่ยวจนเห็นได้ชัดเจน ขณะเดียวกัน Osmotic Pressure จะยิ่งเพิ่มมากขึ้น จึงมีแรงดัน (Tension) ดึงน้ำจากข้างล่างขึ้นมาด้านบน เซลล์ด้านล่างจะขาดน้ำจึงเหี่ยว ทำให้ดูดน้ำจากเซลล์ล่างถัดไปได้ อีกต่อเนื่องกันไป แสดงว่าการคายน้ำมากทำให้มีแรงดึงมากขึ้น น้ำจึงขึ้นสู่ที่สูงได้ พบว่าแรงดึงที่เกิดจากการคายน้ำของพืชมีมากถึง 200-300 บรรยากาศ

การดึงน้ำขึ้นสู่ที่สูงย่อมต้องใช้แรงมาก เนื่องจากมีการเสียดทานของเซลล์ต่าง ๆ แต่พบว่า สายน้ำไม่ขาดตอนเลย แสดงว่าโมเลกุลของน้ำมีแรงดึงดูดกัน (Cohesion) มาก ซึ่งพบว่า มีประมาณ 150 บรรยากาศ

แรงทั้งสามชนิด คือ แรงจากการคายน้ำ (Transpiration Pull) แรงดึงของน้ำ (Tension) และแรงยึดเกาะของโมเลกุลของน้ำ (Cohesion) ทำให้น้ำในลำต้นพืชสามารถลำเลียงน้ำจากด้านล่างขึ้นไปสู่ยอดสูง ๆ ได้ โดยไม่ขาดสาย

Dixon และ Joly ได้ตั้งทฤษฎี Transpiration Cohesion Tension Theory ในปี 1894 ซึ่งใช้อธิบายการลำเลียงน้ำของพืช และเชื่อถือกันมากที่สุดจนถึงปัจจุบัน

การลำเลียงธาตุอาหารของพืช (Translocation of Minerals)

พืชส่วนใหญ่ดูดเกลือแร่ในรูปของไอออน และเลือกดูดไอออนชนิดต่าง ๆ ด้วยอัตราเร็วไม่เท่ากัน และมีการแข่งขัน วิธีการดูดเกลือแร่ของพืชทำได้หลายวิธี

1. การแพร่ (Diffusion) ปกติในดินจะมีเกลือแร่มากกว่าในเซลล์เสมอ ดังนั้น เกลือแร่จากดินจึงแพร่เข้าสู่เซลล์ได้ เมื่อเซลล์หนึ่งรับเกลือแร่เข้ามาทำให้มีความเข้มข้นสูงกว่าเซลล์ถัดไป จึงแพร่ผ่านต่อกันไปได้อย่างต่อเนื่อง

2. การแลกเปลี่ยนไอออน (Ion Exchange) เป็นวิธีดูดเกลือแร่โดยมีการแลกเปลี่ยนไอออนกับผิวราก ที่รากจะมี H^+ เป็นส่วนใหญ่ ซึ่งได้มาจากคาร์บอนไดออกไซด์ในการหายใจของเซลล์ที่เข้ารวมกับน้ำเป็นกรดคาร์บอนิก (H_2CO_3) แล้วแตกตัวให้ H^+ ยึดเกาะกับผิวรากและเคลื่อนที่ในวงจำกัด บริเวณผิวรากจึงมีแรงดึงดูดระหว่างประจุบวกกับประจุลบ และสามารถแลกเปลี่ยนไอออนกันได้ เช่น ในสารละลายที่มี K^+ มาก แล้วเคลื่อนที่เข้าไปอยู่บริเวณราก K^+ ก็มีโอกาที่จะถูกจับไว้ที่ผิวรากได้เช่นเดียวกับ H^+ และโอกาสที่ H^+ และ K^+ จะหลุดออกจากรากก็มีเท่ากัน ถ้า H^+ หลุดออก K^+ ก็สามารที่จะเข้าไปแทนที่ได้เช่นกัน ส่วนการแลกเปลี่ยนโดยการดูดประจุลบ เกิดจากการเข้าแทนที่ OH^- หรือ HCO_3^- ซึ่งมีอยู่ในรากเป็นส่วนใหญ่ การแลกเปลี่ยนไอออนทำให้ pH ของน้ำในดินเปลี่ยนแปลงไป ด้วย ถ้ามีการแลกเปลี่ยนประจุบวกมาก pH ของน้ำในดินจะเป็นกรดมากขึ้น

3. กระบวนการแอกทีฟ แอพซอพชัน และการสะสมไอออน (Active Absorption and Ion Accumulation) การดูดเกลือแร่โดยวิธี Active Absorption ส่วนใหญ่เกิดที่บริเวณเนื้อเยื่อเจริญของราก ซึ่งเป็นบริเวณที่มีอัตราการหายใจสูง มีพลังงานมาก จึงดูดและสะสมเกลือแร่มาก

การลำเลียงสารอาหารของพืช (Translocation of Nutrients)

พืชทำการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ใบได้น้ำตาล แล้วเปลี่ยนเป็นแป้ง ส่งไปตามโฟลเอ็มไปเลี้ยงส่วนต่าง ๆ ของพืช

การทดลองที่แสดงว่าพืชลำเลียงอาหารไปตามท่อโฟลเอ็ม อาจทำได้โดยการควั่นและลอกเปลือกของลำต้นพืชใบเลี้ยงคู่ออก ทิ้งไว้ 2-3 สัปดาห์ จะสังเกตเห็นบริเวณรอยควั่นตอนบนโป่งออก เนื่องจากอาหารที่ลำเลียงลงมาจากยอดมาสะสมอยู่มาก

ราบีโดและเบอร์ (Rabideau & Burr) ทำการทดลองโดยให้ $C^{13}O_2$ กับใบพืช 4 กลุ่ม ที่ทำลายโพลเอมของลำต้นบริเวณต่าง ๆ ด้วยไอน้ำร้อนหรือซีฟิ่งร้อน ต้นที่ 1 ไม่ทำลายโพลเอม ต้นที่ 2 ทำลายโพลเอมบริเวณเหนือใบทดลอง ต้นที่ 3 ทำลายโพลเอมบริเวณใต้ใบทดลอง และต้นที่ 4 ทำลายโพลเอมบริเวณเหนือและใต้ใบทดลอง

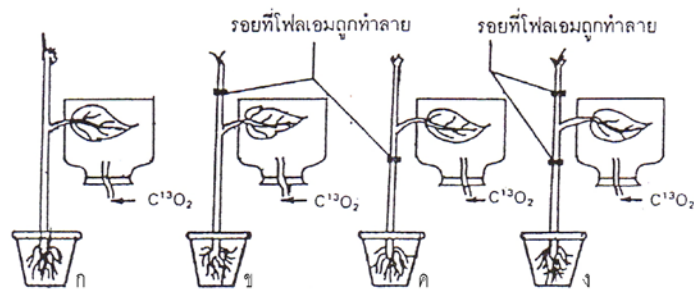
เมื่อให้ $C^{13}O_2$ กับใบพืชในระยะเวลาหนึ่ง แล้วตรวจหา C^{13} ในโมเลกุลของน้ำตาล ผลการทดลอง พบว่า

ต้นที่ 1 พบทุกส่วนของลำต้น

ต้นที่ 2 พบเฉพาะส่วนที่อยู่ใต้รอยโพลเอมที่ถูกทำลาย

ต้นที่ 3 พบเฉพาะลำต้นเหนือรอยโพลเอมที่ถูกทำลาย

ต้นที่ 4 พบเฉพาะบริเวณลำต้นที่อยู่ระหว่างรอยโพลเอมที่ถูกทำลาย แสดงว่า โพลเอมเป็นท่อสำหรับลำเลียงสารอาหารจากใบไปส่วนต่าง ๆ ของลำต้น



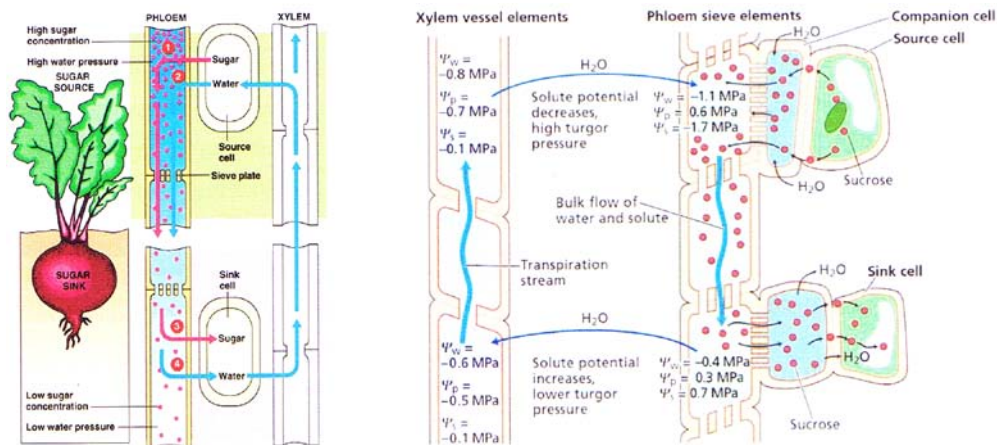
รูปที่ 10.1.2 การทดลองการลำเลียงน้ำตาลในท่อลำเลียงอาหารของพืช

กลไกการลำเลียงสารอาหารของพืช

สมมติฐานที่อธิบายกลไกการลำเลียงสารอาหารของพืชที่ยอมรับกันทั่วไปในปัจจุบัน คือ Mass Flow Hypothesis ซึ่งอธิบายว่าสารอาหารถูกลำเลียงไปในท่อโพลเอม เกิดจากการผลักดันโดยความแตกต่างของความดันภายในท่อ สมมติฐานนี้มีนักวิทยาศาสตร์ได้ทำการศึกษาวิจัยเพื่อสนับสนุน ดังเช่น M.H. Zimmerman ได้สังเกตการใช้ปากของเพลี้ยอ่อนเจาะเข้าไปในท่อโพลเอมของพืช เพื่อดูดของเหลวจากท่อจนล้นออกมาทางกัน (Honey dew) การวิเคราะห์องค์ประกอบทางเคมีของของเหลวที่ไม่ผ่านลำตัวของเพลี้ยน่าจะเป็นสิ่งที่น่าเชื่อถือมากกว่า เขาจึงตัดส่วนของลำตัวเพลี้ยโดยการทำให้สลบด้วยแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์และตัดตัวเพลี้ยด้วยแสงเลเซอร์ ของเหลวที่ได้จากปากเพลี้ยพบว่า ส่วนใหญ่เป็นน้ำตาลซูโครส ดังนั้นถ้าให้ $^{14}CO_2$ ทางใบกับพืชเพื่อทำการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งจะได้ซูโครสที่มี ^{14}C เป็นองค์ประกอบ และเมื่อให้เพลี้ยอ่อนแทง

ปากในโฟลเอ็มตำแหน่งต่าง ๆ ก็จะหาอัตราการเคลื่อนที่ของน้ำตาลในโฟลเอ็มได้ จากการทดลอง พบว่า น้ำตาลในโฟลเอ็มสามารถเคลื่อนที่ด้วยอัตราประมาณ 100 เซนติเมตร ต่อ ชั่วโมง จากผลการทดลองนี้ทำให้คิดได้ว่าการเคลื่อนที่ของน้ำตาลในโฟลเอ็มคงไม่ใช่ กระบวนการแพร่ธรรมดา ต้องมีพลังงานเข้ามาเกี่ยวข้องอยู่ด้วย

ในทฤษฎี Mass Flow ซึ่งเสนอโดย Ernst Munch ในปีค.ศ. 1930 อธิบายการไหลของของเหลวในเซลล์ลำเลียงอาหารว่ามีแรงผลักดันที่เกิดจากความแตกต่างของความดันระหว่างแหล่งสร้าง (Source) กับแหล่งเก็บ (Sink) ซึ่งความแตกต่างของความดันเกิดจากการลำเลียงอาหารเข้าสู่โฟลเอ็มที่แหล่งสร้าง และการลำเลียงอาหารออกจากโฟลเอ็มที่แหล่งเก็บ พืชจะใช้พลังงานในการลำเลียงอาหารเข้าสู่โฟลเอ็มที่แหล่งสร้าง ทำให้ความเข้มข้นของสารละลายในโฟลเอ็มเพิ่มมากขึ้น ความเข้มข้นของน้ำในเซลล์โฟลเอ็มจึงลดลง น้ำจากเซลล์ไซเลมข้างเคียงจึงแพร่เข้าสู่เซลล์โฟลเอ็ม ทำให้เซลล์มีแรงดันเต่ง (T.P) เพิ่มขึ้น ในขณะที่เดียวกันการลำเลียงอาหารออกจากโฟลเอ็มไปที่เซลล์แหล่งเก็บ (Sink Cell) ทำให้ความเข้มข้นของน้ำในเซลล์โฟลเอ็มเพิ่มมากขึ้น เนื่องจากสารละลายมีความเข้มข้นลดลง ทำให้น้ำแพร่ไปยังเซลล์ไซเลมที่อยู่ข้างเคียง แรงดันเต่งในโฟลเอ็มจึงลดลง แรงดันเต่งที่แหล่งสร้างกับที่แหล่งเก็บจึงแตกต่างกันทำให้เกิดการแพร่ของสารจากเซลล์แหล่งสร้างมายังเซลล์แหล่งเก็บได้ ซึ่งไม่ต้องใช้พลังงาน



รูปที่ 10.1.3 การลำเลียงสารอาหารจากแหล่งสร้างมายังแหล่งเก็บในโฟลเอ็ม
(จาก Campbell et al, 2003 และ Taiz and Zeiger, 2002)

แม้ว่าการลำเลียงอาหารจะใช้กลไกความแตกต่างของความดันเป็นแรงผลักดันให้สารละลายในโพลีเอม เคลื่อนที่เป็นระยะทางไกลแบบไม่ใช้พลังงาน (Passive) แต่พืชก็ยังต้องใช้พลังงาน (Active) ในการนำสารละลายเข้าและออกจากโพลีเอมในปริมาณมากเพื่อสร้างความแตกต่างของความดันที่จะเป็นแรงผลักดันในการลำเลียงจากใบที่เป็นแหล่งสร้างไปยังรากซึ่งเป็นแหล่งเก็บ

แต่มีข้อสงสัยว่าในโพลีเอมที่เป็น Sieve Tube เป็นเซลล์ที่มีชีวิตบริเวณแผ่นตะแกรง (Sieve Plate) ยังมีสายไซโตพลาสซึมที่จะขัดขวางการลำเลียงสาร จึงไม่น่าจะผ่านได้เร็ว นอกจากนี้ยังพบว่าบางครั้ง Turgor Pressure ในเซลล์รากก็ไม่ได้มีค่าน้อยไปกว่าใบ จึงไม่เป็นปัจจัยที่จะทำให้เกิดแรงผลักดันที่จะลำเลียงสารได้รวดเร็ว และยังอาจเป็นการลำเลียงจากรากไปทีใบก็ได้ เพราะพบว่าการลำเลียงสารอาหารของพืชมีทั้งสองทิศทาง คือ ลำเลียงขึ้นและลง

นักวิทยาศาสตร์ได้ศึกษาวิจัยเพื่ออธิบายข้อสงสัยเหล่านี้ เพื่อสนับสนุนทฤษฎี Mass Flow ดังนี้

1. Sieve Tube Member มีรูตะแกรง (Sieve Plate Pore) เป็นช่องเปิด ไม่ได้อุดตันในขณะที่เซลล์ยังมีชีวิต ซึ่งนักวิทยาศาสตร์ได้ทำการศึกษาโดยใช้กล้องจุลทรรศน์ชนิดพิเศษ (Confocal Laser Scanning Microscope) กับเทคนิคการให้สารสีเรืองแสงกับสารละลายในโพลีเอมเพื่อติดตามการเคลื่อนที่ของสารอาหาร ทำให้ทราบว่าสารอาหารสามารถลำเลียงผ่านรูตะแกรงของเซลล์ Sieve Tube Member ได้

2. ไม่พบการลำเลียงสองทิศทางที่เกิดในเซลล์ท่ออาหารเดียวกัน นักวิทยาศาสตร์ทำการทดลองโดยใช้สารเคมี 2 ชนิดทำเครื่องหมายกับ 2 ใบที่ติดกัน แต่ละใบมีสารเคมีที่ต่างกัน แล้วตรวจหาสารเคมีที่โพลีเอมของใบทั้งสอง อีกการทดลองหนึ่ง ผู้ทดลองทำเครื่องหมายด้วยสารเคมีที่ข้อ แล้วตรวจหาสารที่ด้านบนและล่าง จากผลการทดลองพบว่าพืชมีการลำเลียงสองทิศทางในโพลีเอมที่อยู่กันคนละมัดของท่อลำเลียง หรือในมัดเดียวกัน แต่ต่างเซลล์กัน

3. อัตราการลำเลียงสารอาหารในโพลีเอมไม่ตอบสนองต่อการใช้พลังงาน นักวิทยาศาสตร์ทำการทดลองโดยทำให้บางส่วนของก้านใบได้รับอุณหภูมิที่ต่ำลงถึง 1°C อย่างรวดเร็ว เพื่อให้เอนไซม์ไม่ทำงานจึงไม่มีการสร้างพลังงาน พบว่า การยับยั้งการลำเลียงสารอาหารออกจากใบเป็นเพียงระยะสั้น อัตราการลำเลียงจะค่อย ๆ กลับคืนสู่

ระดับปกติ แม้ว่าความเย็นนี้จะยังทำให้อัตราการหายใจที่ก้านใบยังคงลดลงน้อยกว่าปกติ 90 % ก็ตาม แสดงว่าการลำเลียงสารอาหารในโฟลเอ็มมีการใช้พลังงานน้อยมาก

4. ความแตกต่างของความดันมากพอที่จะผลักดันสารละลายให้เคลื่อนที่ได้ในระยะใกล้ นักวิทยาศาสตร์ทดลองความดันโดยใช้เครื่องมือ Micromano Meter หรือ Pressure Transducer ต่อเข้ากับปากเปลี้ยอ่อนที่เจาะเข้าไปในโฟลเอ็ม ซึ่งจะมีของเหลวไหลออกมา ค่าที่วัดได้ถือว่าใกล้เคียงความเป็นจริง เนื่องจากปากของเปลี้ยจะเจาะเซลล์เพียงเซลล์เดียวและรอบปากเปลี้ยจะไม่มีรอยรั่ว จากการทดลองวัดความดันที่บริเวณแหล่งสร้าง (Source) กับแหล่งเก็บ (Sink) พบว่า แรงดันในเซลล์ใกล้เคียงแหล่งสร้างมีมากกว่าเซลล์ใกล้เคียงแหล่งเก็บ ซึ่งจากการคำนวณแรงดันของบริเวณทั้งสอง นักวิทยาศาสตร์พบว่า มีความแตกต่างของแรงดันมากพอที่จะผลักดันให้มีการไหลของชีวมวลไปทางโฟลเอ็มได้

การคายน้ำของพืช (Transpiration)

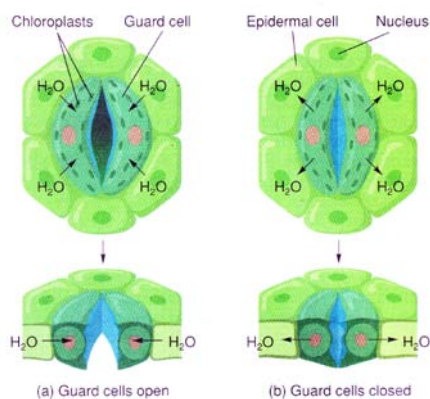
น้ำที่พืชดูดเข้าไปทางราก จะถูกลำเลียงผ่านลำต้นไปที่ใบเพื่อใช้ในกระบวนการเมแทบอลิซึมเพียงเล็กน้อยเท่านั้น น้ำส่วนใหญ่จะถูกกำจัดออกไปในรูปของไอน้ำทางปากใบ เรียกว่า การคายน้ำ ซึ่งจะเกิดในเวลากลางวันที่พืชมีการสังเคราะห์ด้วยแสง ส่วนในเวลากลางคืนเป็นเวลาที่ปากใบปิด พืชจะกำจัดน้ำออกทางท่อไฮดราโทด (Hydrathode) ที่บริเวณปลายใบในรูปของหยดน้ำ เรียกว่า กัตเตชัน (Guttation)

การคายน้ำของพืชส่วนใหญ่เป็นการแพร่ของไอน้ำ ซึ่งเกิดได้หลายบริเวณ ได้แก่

1. การคายน้ำทางปากใบ (Stomatal Transpiration) เกิดมากที่สุด
2. การคายน้ำทางผิวใบ (Cuticular Transpiration) เป็นการคายน้ำที่ผิวใบ ซึ่งมีคิวติเคิล ฉาบอยู่ที่ผิวเซลล์เอพิเดอร์มิส เป็นการคายน้ำได้น้อย เนื่องจากมีสารพอกไขมัน (Wax) เคลือบอยู่ ป้องกันการแพร่ของไอน้ำ
3. การคายน้ำทางรอยแตกของลำต้นที่เรียกว่า ตา (Lenticular Transpiration) เกิดขึ้นน้อยมาก เนื่องจาก Lenticel มีน้อย และเป็นส่วนของ Cork Cell ด้วย

กลไกการคายน้ำของพืช

เซลล์สปันจ์ (Spongy Cell) ในชั้น Mesophyl ของใบมีการจัดเรียงตัวอย่างหลวม ๆ ทำให้เกิดช่องว่างระหว่างเซลล์มากและมีช่องอากาศใหญ่ (Air Space) ที่อยู่ถัดจากเซลล์



รูปที่ 10.1.4 การเปิดปิดของปากใบ
(จาก George B. Johnson, 1997)

เอพิเดอร์มิสด้านล่าง ซึ่งตรงกับปากใบ เซลล์สปันจ์จะสัมผัสกับอากาศภายนอก ใอน้ำในช่องว่างจึงแพร่ออกมาข้างนอกได้ ในเวลากลางวันปากใบจะเปิด เนื่องจากเซลล์คุมมีการสังเคราะห์ด้วยแสงได้น้ำตาล ทำให้เซลล์คุมมีสารละลายเข้มข้นกว่าเซลล์ข้างเคียง จึงมีแรงดันออสโมซิส (O.P) เพิ่มขึ้น น้ำในเซลล์ข้างเคียงจึงแพร่เข้าสู่เซลล์คุมได้ ทำให้มีแรงดันเต่ง (T.P.) ในเซลล์สูงขึ้น ทำให้เซลล์เต่ง แต่เนื่องจากผนังด้านนอกของเซลล์บางกว่าด้านใน จึงดันให้ผนังด้านนอกโค้งออกมากกว่าด้าน

ใน ปากใบจึงเปิดกว้าง ใอน้ำในช่องอากาศจึงแพร่ออกมาด้านนอก ใบมีการคายน้ำมากก็ส่งผลให้รากดูดน้ำมากเพื่อชดเชยกับปริมาณน้ำที่เสียไป ใบจึงเต่งอยู่เสมอ

ปัจจัยที่ควบคุมการคายน้ำของพืช

การคายน้ำของพืชจะเกิดมากหรือน้อย เร็วหรือช้า ขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมของพืช ได้แก่

1. แสงสว่าง ในสภาพที่มีความเข้มของแสงมาก จะมีผลทำให้ปากใบเปิดกว้าง เนื่องจากเซลล์คุมมีการสังเคราะห์ด้วยแสงมากใบจึงคายน้ำมาก นอกจากนี้แสงสว่างยังมีผลทำให้อุณหภูมิของบรรยากาศรอบใบสูง ทำให้น้ำรอบ ๆ ใบกลายเป็นไอน้ำมากขึ้น ใบจึงคายน้ำมาก
2. อุณหภูมิ เมื่ออุณหภูมิของบรรยากาศรอบ ๆ ใบสูง จะทำให้อุณหภูมิของน้ำในใบสูงขึ้นด้วย น้ำจึงเปลี่ยนสภาพเป็นไอน้ำได้ง่ายและเร็ว ขณะเดียวกันอุณหภูมิของอากาศภายนอกใบสูง จะช่วยให้อากาศสะสมไอน้ำได้มาก ไอน้ำภายในใบจึงระเหยออกมาได้มาก
3. ความชื้น ในบรรยากาศที่มีความชื้นต่ำ ซึ่งหมายถึงอากาศแห้งมีไอน้ำน้อย เช่น เวลากลางวัน หรือฤดูร้อน ความแตกต่างของความชื้นในใบกับนอกใบจะมีมาก

ทำให้การคายน้ำเกิดได้เร็วและมาก ในทางกลับกันถ้าอากาศมีความชื้นสูง เช่น ขณะฝนตกใหม่ ๆ เช้ามืด หรือฤดูฝน ใบจะคายน้ำได้น้อยลง

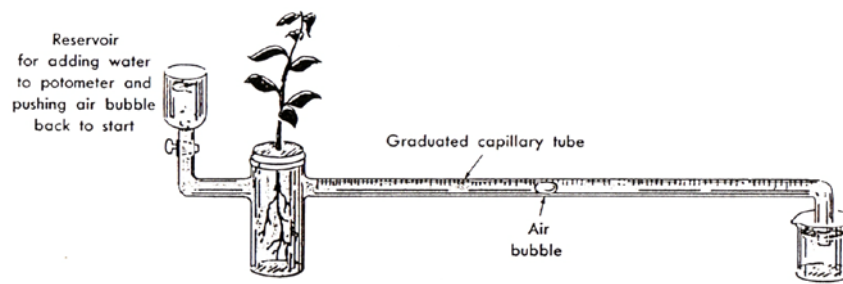
4. ลม ขณะที่ลมพัดแรง จะพัดพาไอน้ำไปจากบริเวณรอบใบ ทำให้เกิดความแห้งที่รอบใบ ไอน้ำจากใบจึงระเหยออกมาสะสมมาก แต่ถ้าลมพัดแรงมากจนเป็นพายุ ปากใบจะปิด การคายน้ำจะลดลง ถ้าลมสงบไอน้ำภายในกับภายนอกใบไม่แตกต่างกันมาก ใบจะคายน้ำได้ตลอดเวลา ในอัตราที่ต่ำกว่ามีลมพัด

5. ปริมาณน้ำในดิน ถ้าในดินมีน้ำมาก รากจะดูดน้ำมาก และลำเลียงไปที่ใบตลอดเวลา ทำให้ใบต้องคายน้ำมาก ในทางตรงข้ามกับสภาพดินที่แห้งแล้ง พืชดูดน้ำน้อย ใบก็จะคายน้ำได้น้อย

6. โครงสร้างของใบ พืชแต่ละชนิดมีลักษณะโครงสร้างของใบแตกต่างกัน ซึ่งมักจะเป็นการปรับตัวตามสภาพของแหล่งที่อยู่ด้วย เช่น พืชทะเลทราย (Xerophyte) มีการปรับตัวโดยการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของใบ เพื่อลดการคายน้ำ เช่น มีปากใบบุ๋มลึกเข้าไปในเนื้อใบ เพื่อทำให้เกิดแอ่งเล็ก ๆ ชื้นน้ำ เรียกว่า Shunken Stoma น้ำในแอ่งจะทำให้บรรยากาศรอบใบอึดตัวด้วยความชื้นและไอน้ำ ใบจึงคายน้ำได้ยาก เป็นการลดการคายน้ำ นอกจากนี้ยังมีการลดขนาดของใบ หรือดัดแปลงใบไปเป็นหนาม เพื่อลดปากใบให้น้อยลงหรือไม่มี ส่วนพืชที่อยู่ในที่ชุ่มชื้น (Hydrophyte) มักมีปากใบเรียบหรือหนุนขึ้น (Raised Stoma) และมีแผ่นใบขนาดใหญ่ ทำให้คายน้ำได้มาก พืชบกที่ขึ้นในที่ที่มีความชื้นปานกลาง (Mesophyte) มักมีแผ่นใบปานกลาง มีการคายน้ำแตกต่างกันขึ้นอยู่กับจำนวนปากใบของพืช

การวัดการคายน้ำของพืช

พืชแต่ละชนิดมีการคายน้ำที่แตกต่างกัน อัตราการคายน้ำจึงไม่เท่ากัน การคายน้ำของพืชคิดเป็นน้ำหนักหรือปริมาตรต่อหน่วยเวลา วิธีวัดทำได้หลายวิธี แต่วิธีที่ใช้กันมากคือ วัดด้วยโพโตมิเตอร์ (Potometer Method) ซึ่งเป็นเครื่องมือที่ประกอบด้วย หลอดแก้วบรรจุน้ำมีกิ่งไม้เสียบกับจุกยางที่ปากหลอด จากหลอดแก้วมีแขนยื่นออกไป 2 ข้าง แขนด้านซ้ายติดกับกรวยที่มีก๊อกปิดเปิด สำหรับเติมน้ำเข้าหลอดแก้ว แขนด้านขวาเป็นหลอดแก้วที่มีรูขนาดเล็กมาก (Capillary Tube) มีมาตราส่วนแบ่งเป็นปริมาตรที่มีความละเอียด ปลายหลอดจุ่มอยู่ในแก้วบรรจุน้ำสี



รูปที่ 10.1.5 โปโตมิเตอร์สำหรับวัดอัตราการคายน้ำของพืช (จาก John W. Kimball, 1965)

การทดลองหาอัตราการคายน้ำของพืช ก่อนทำการทดลองนำถ้วยบรรจุน้ำออกจากปลาย Capillary Tube ก่อน เพื่อให้เกิดฟองอากาศเข้าสู่หลอด เมื่อใบพืชคายน้ำ ฟองอากาศจะเคลื่อนที่ใช้เป็นตัวชี้วัดบนมาตราส่วน เพื่อบอกปริมาณของไอน้ำที่พืชคายออกไปทางใบ ต่อจากนี้จึงจุ่มปลายหลอด Capillary ลงไปในถ้วยน้ำสี ที่หลอดแก้วใหญ่ จะมีต้นไม้ทั้งต้นหรือเฉพาะกิ่ง เสียบแน่นทะลุแผ่นจุกยาง มีหลอดไฟฟ้าให้แสงสว่างอยู่ภายนอก เมื่อเตรียมเครื่องมือเสร็จเรียบร้อยแล้ว เริ่มจับเวลาที่ฟองอากาศ เคลื่อนที่ใน Capillary อ่านปริมาตรของน้ำที่ถูกดูดเข้าสู่ลำต้นแล้วระเหยออกทางใบ วัดพื้นที่ของใบพืชทั้งหมด นำมาคำนวณหาอัตราการคายน้ำของพืชต่อพื้นที่ผิวใบ 1 ตารางหน่วยในเวลา 1 หน่วย

ตัวอย่าง ทดลองการคายน้ำของพืชโดยใช้โปโตมิเตอร์ที่หลอดแคปพิลลารีมีเส้นผ่านศูนย์กลางของรูภายใน 0.8 มิลลิเมตร ยาว 30 เซนติเมตร จัดเตรียมเครื่องมือดังภาพในเวลา 1 นาที ฟองอากาศในหลอดเคลื่อนที่ไปเป็นระยะทาง 7 เซนติเมตร อัตราการคายน้ำของกิ่งไม้ที่ทดลองเป็นเท่าใด

$$\begin{aligned} \text{เส้นผ่านศูนย์กลางของรูหลอดแคปพิลลารี} &= 0.8 \text{ มิลลิเมตร} \\ &= 0.08 \text{ เซนติเมตร} \\ \text{พื้นที่หน้าตัดของรูภายในหลอด} &= \pi r^2 \\ &= \frac{22}{7} \times \left(\frac{0.08}{2}\right)^2 \text{ ตารางเซนติเมตร} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{ปริมาตรของน้ำในหลอดแคปพิลลารี} &= 7 \times \frac{22}{7} (0.04)^2 \text{ ลูกบาศก์เซนติเมตร} \\ &= 0.352 \text{ ลูกบาศก์เซนติเมตร} \end{aligned}$$

$$\therefore \text{อัตราการคายน้ำของกิ่งไม้ทดลอง} = 0.352 \text{ ลูกบาศก์เซนติเมตร / นาที}$$

การคายน้ำในรูปหยดน้ำของพืช (Guttation)

การคายน้ำของพืชที่ออกมาเป็นหยดน้ำ ส่วนใหญ่เกิดบริเวณปลายใบและขอบใบที่เป็นรอยหยักแหลม และมักเกิดเนื่องจากสภาพแวดล้อมภายนอกไม่เอื้ออำนวยให้เกิดการคายน้ำในรูปของไอน้ำ เช่น อากาศมีความชื้นสูง อิ่มตัวด้วยไอน้ำ ลมสงบ อุณหภูมิต่ำ และไม่มีแสงสว่าง ทำให้ปากใบไม่เปิด แต่รากมีการดูดน้ำตลอดเวลา น้ำที่ถูกดันขึ้นมาจะสิ้นสุดที่ปลายของท่อเทรคีด (Tracheid) ปลายเส้นใบ ซึ่งจะติดต่อกับเซลล์พารენไคมาที่จัดเรียงตัวอย่างหลวม ๆ บางช่วงบางตอนมีรูที่อาจต่อเนื่องไปถึงปลายใบที่มีปากใบอยู่ด้วย ดังนั้นในเวลากลางคืนที่ปากใบปิดก็ยังมีรูเล็ก ๆ เปิดอยู่ เรียกว่า ไฮดราโทด (Hydrathode) น้ำจะดันผ่านเซลล์พารენไคมามายังรูที่ปลายใบหรือขอบใบได้กลายเป็นหยดน้ำ

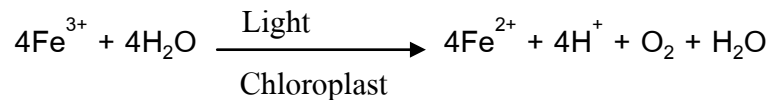
10.2 การสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthesis)

อาจกล่าวได้ว่าพลังของสิ่งมีชีวิต คือ แสงอาทิตย์ทั้งนี้เนื่องจากพลังงานที่สิ่งมีชีวิตใช้ในการดำรงชีวิตทั้งหมด ล้วนได้มาจากดวงอาทิตย์ที่จับไว้โดยพืชและสาหร่ายผ่านทางกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ทุกชีวิตจึงดำรงอยู่ได้ด้วยพลังงานแสงจากดวงอาทิตย์ในแต่ละวันพลังงานจากแสงอาทิตย์ที่ส่องลงมายังพื้นโลก มีจำนวนมหาศาล นักวิทยาศาสตร์ประมาณไว้ว่ามีถึง 1 ล้านเท่าของอะตอมมิกบอมบ์ ที่นำไปทิ้งที่เกาะฮิโรชิมา แต่พืชสีเขียวและสาหร่ายจับพลังงานนี้ไว้เพียง 1 เปอร์เซ็นต์เท่านั้นก็เพียงพอที่จะใช้สร้างอาหารแบ่งปันให้กับทุกชีวิตบนโลกสามารถดำรงชีพอยู่ได้

ภาพรวมของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง

กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเกิดขึ้นที่ใบของพืชเป็นส่วนใหญ่ ที่เซลล์ใบของพืชมีออร์แกเนลล์ที่เรียกว่า คลอโรพลาสต์ (Chloroplast) เป็นแหล่งสำคัญที่ทำให้กระบวนการดำเนินไปได้ตลอด ซึ่งไม่มีโครงสร้างใดในเซลล์พืชที่จะทดแทนได้ นักวิทยาศาสตร์ได้ทำการศึกษาค้นคว้าจนพบความจริงว่า กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงจะดำเนินไปใน 3 ขั้นตอน คือ 1) จับพลังงานจากแสงอาทิตย์ 2) ใช้พลังงานสร้างสารเก็บพลังงาน คือ ATP และ NADPH และ 3) ใช้ ATP เป็นพลังงานในการสร้างโมเลกุลของพืชจาก CO_2 ในอากาศ โดยมีการศึกษาปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสง ดังนี้

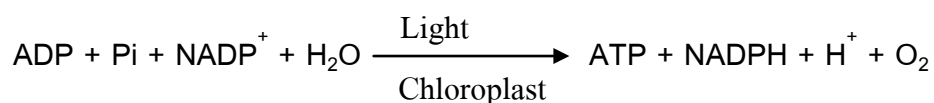
ในปี ค.ศ. 1932 Robin Hill ได้ทำการแยกคลอโรพลาสต์ออกจากเซลล์ผักโขมนำมาทดลองปฏิกิริยาการแตกตัวของน้ำด้วยแสง โดยผ่านแสงไปในของผสมของเกลือเฟอร์ริกและคลอโรพลาสต์ แล้วพบว่า เกลือเฟอร์ริกเปลี่ยนเป็นเกลือเฟอร์รัสกับ ออกซิเจน



และพบว่าในปฏิกิริยาที่ไม่มีเกลือเฟอร์ริกจะไม่เกิดออกซิเจน ในปฏิกิริยาที่เกลือเฟอร์ริกเปลี่ยนเป็นเกลือเฟอร์รัสได้ เนื่องจากได้รับอิเล็กตรอนจากน้ำที่แตกตัว เมื่อมีคลอโรพลาสต์และแสง ส่วนออกซิเจนที่เกิดขึ้นในปฏิกิริยาแสดงว่ามีเกลือเฟอร์ริกเป็นตัวออกซิไดซ์ หรือตัวรับไฮโดรเจน (Hydrogen Acceptor)

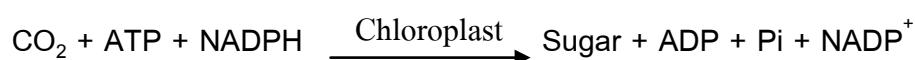
สารที่ทำหน้าที่เป็นตัวรับไฮโดรเจนอาจมีหลายชนิด เช่น Ferric Cyanide และ Methylene Blue เป็นต้น แต่ในพืชมี Nicotinamide Adenosine Dinucleotide Phosphate (NADP^+) ซึ่งอยู่ในรูปของออกซิแดนท์ เป็นตัวรับไฮโดรเจน เมื่อรับไฮโดรเจนเข้ามาจะเปลี่ยนรูปเป็น รีดักแตนท์ (Reductant) คือ NADPH

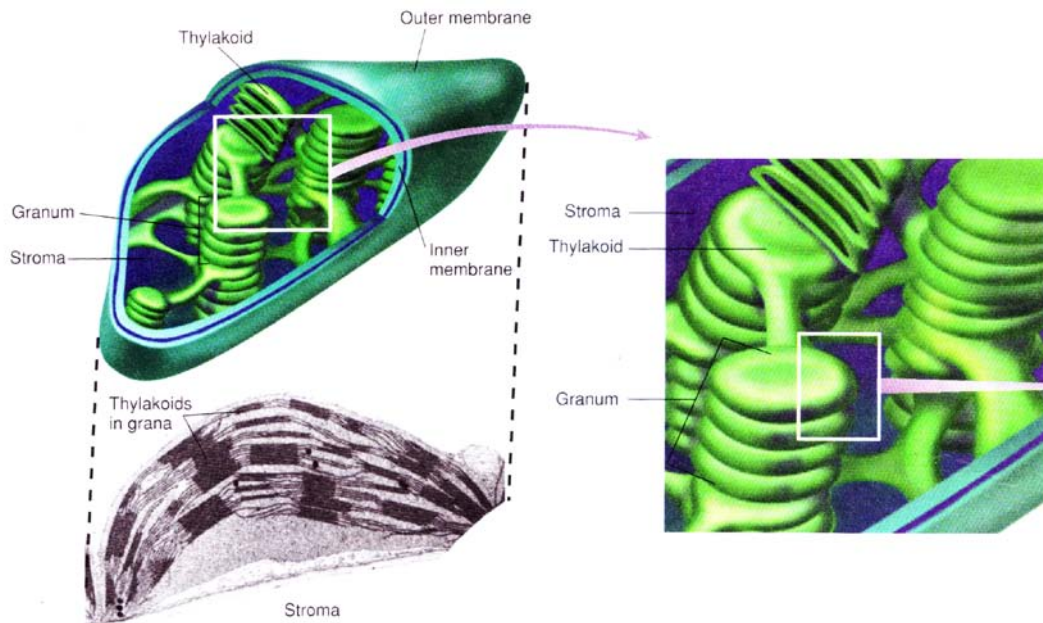
จากการทดลองนี้นักวิทยาศาสตร์จึงเกิดแนวคิดที่ว่าปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสงน่าจะมีขั้นตอนการปล่อยออกซิเจนและขั้นตอนที่เกี่ยวข้องกับการจับคาร์บอนไดออกไซด์ ดังที่ Danial Arnon และคณะ (ค.ศ. 1951) ได้ทำการทดลองเพื่อติดตามขั้นตอนการเกิดปฏิกิริยาโดยผ่านแสงลงไปในสารผสมของ ADP, Pi, NADP^+ , H_2O และ Chloroplast พบว่า สารเคมีที่เกิดขึ้น คือ ATP, NADPH และ O_2 ดังสมการ



และพบว่าถ้าผ่านแสงลงไปในของผสมที่มีเฉพาะ ADP, Pi และ H_2O ก็จะได้ ATP เพียงอย่างเดียว ซึ่งแสดงว่า การสร้าง ATP และ NADPH ย่อมขึ้นอยู่กับปัจจัยที่ให้กับคลอโรพลาสต์ในสภาพที่ต้องมีแสง

เมื่อทำการทดลองโดยให้ ATP, NADPH และ CO_2 แก่คลอโรพลาสต์โดยไม่มีแสงผลที่เกิดขึ้น คือ โมเลกุลน้ำตาล ดังสมการ





รูปที่ 10.2.1 โครงสร้างของคลอโรพลาสต์
(จาก George B. Johnson 1995 The Living World หน้า 92, 93)

สารสี (Pigment)

สารสี (Pigment) คือ โมเลกุลของสารที่สามารถดูดพลังงานแสงได้ มีหลายชนิด แต่ละชนิดมีความสามารถดูดพลังงานแสงในช่วงคลื่นที่แตกต่างกัน แสงที่ตาคนมองเห็น กับแสงที่สัตว์มองเห็นอาจเป็นแสงในช่วงคลื่นที่ต่างกัน เนื่องจากตาของคนและสัตว์มีสารสีที่ต่างกันนั่นเอง แสงที่ตาคนมองเห็น (Visible Light) คือ แสงที่มีความยาวคลื่นที่สารสีในตา คือ เรตินัล (Retinal) สามารถดูดได้ ซึ่งอยู่ระหว่าง 380 นาโนเมตร (สีม่วง) ถึง 750 นาโนเมตร (สีแดง) ในขณะที่สัตว์อื่น ๆ ใช้สารสีในการมองเห็น แถบสี (Spectrum) ที่แตกต่างกัน เช่น ตาแมลงมีสารสีที่ดูดแสงช่วงคลื่นสั้นกว่าเรตินัลของคน ซึ่งเป็นสาเหตุที่ทำให้ผึ้งสามารถมองเห็นแสง Ultraviolet (UV) ได้ในขณะที่ตาของคนมองไม่เห็น แต่แมลงก็ไม่สามารถมองเห็นแสงสีแดงเหมือนอย่างที่เราเห็น สารสีที่สำคัญที่พืชใช้ดูดพลังงานแสง คือ คลอโรฟิล เป็นสารสีที่แม้ว่าจะดูดชนิดของโฟตอนได้น้อยกว่าเรตินัลของคน แต่ก็มีประสิทธิภาพในการจับโฟตอนได้มากกว่า เนื่องจากโมเลกุลมีแมกนีเซียมเป็นองค์ประกอบ ซึ่งใช้จับกับโฟตอน

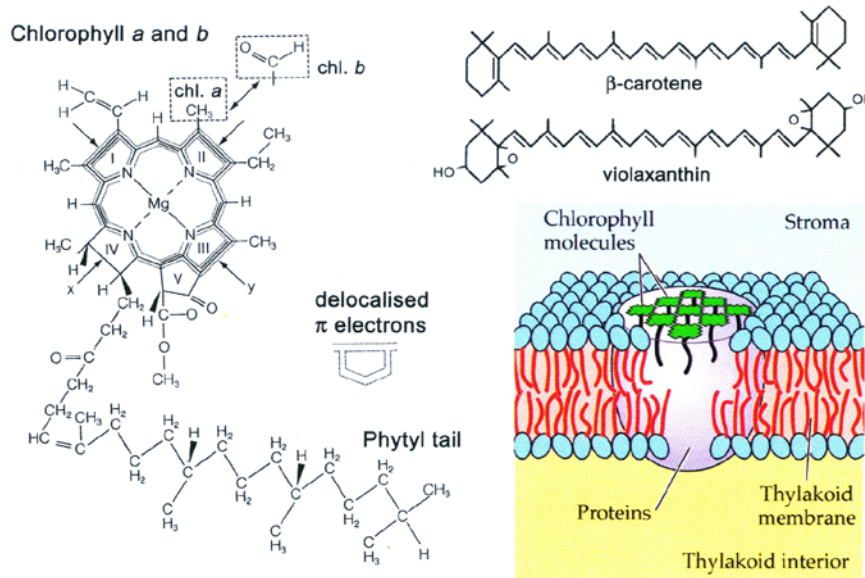
สารสีที่ใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงในสิ่งมีชีวิตชนิดต่าง ๆ มีหลายชนิด ดังตารางต่อไปนี้

ตารางที่ 10.2.1 สารสีในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของสิ่งมีชีวิต

ชนิดของสิ่งมีชีวิต	คลอโรฟิลล์				แบคทีเรียคลอโรฟิลล์					คาโรทีนอยด์	ไฟโคบิลิน
	a	b	c	d	a	b	c	d	e g		
ยูคาริโอต											
มอสส์ เฟิร์น											
พืชดอก	+	+	-	-						+	-
สาหร่ายสีเขียว	+	+	-	-						+	-
สาหร่ายสีน้ำตาล	+	-	+	-						+	-
สาหร่ายสีแดง	+	-	-	+						+	+
โปรคาริโอต											
สาหร่าย											
สีเขียวแกมน้ำเงิน	+	-	-	+						+	+
ซัลเฟอร์ เพอร์เฟิล											
แบคทีเรีย					+	หรือ	+	-	-	+	-
กรีน แบคทีเรีย					+		-	+	หรือ	+	-

คลอโรฟิลล์ (Chlorophyll)

คลอโรฟิลล์ (Chlorophyll) เป็นสารสีที่มีสีเขียว เปลี่ยนแปลงมาจากโปรโต-คลอโรฟิลล์ (Protochlorophyll) เมื่อถูกแสง โมเลกุลมีโลหะแมกนีเซียม (Mg) ที่จับอยู่กับไนโตรเจน อยู่กลางโมเลกุลที่เป็นวงแหวนคาร์บอน และมีส่วนหางที่เป็นสารประกอบคาร์บอนกับไฮโดรเจน (Hydrocarbon Tail) คลอโรฟิลล์มี 4 ชนิด คือ คลอโรฟิลล์ เอ บี ซี และดี แต่ละชนิดมีโครงสร้างเคมีต่างกันที่กลุ่มด้านข้างเท่านั้น และสามารถดูดแสงในช่วงคลื่นที่ต่างกัน โมเลกุลของคลอโรฟิลล์จะฝังตัวอยู่บนโมเลกุลโปรตีนที่เป็นองค์ประกอบของเยื่อไทลาคอยด์



รูปที่ 10.2.2 โครงสร้างโมเลกุลของคลอโรฟิล เอ และ บี (ก) และแบบจำลองตำแหน่งของคลอโรฟิลบนโปรตีนที่เยื่อไทลาคอยด์ (ข) (จาก Purves et al. , 2003. Life : The Science of Biology, 7th Edition ในโครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 2 หน้า 64)

แคโรทีนอยด์ (Carotenoid)

แคโรทีนอยด์ เป็นสารสีที่มีสีส้มแดง ไม่ละลายน้ำ มี 2 ชนิด คือ แคโรทีน (Carotene) มีสีส้ม และแซนโทฟิล (Xanthophyll) มีสีเหลือง ซึ่งมักอยู่รวมกันกับคลอโรฟิลในคลอโรพลาสต์ แต่พืชบางชนิดมีแคโรทีนอยด์อยู่ในโครโมพลาสต์ (Chromoplast) เช่น แครอท มะเขือเทศ และผลไม้ที่มีสีเหลือง เป็นต้น แคโรทีนอยด์เป็นสารสีประกอบ มีหน้าที่ช่วยดูดพลังงานแสงช่วงคลื่น 400-500 นาโนเมตร ส่งให้คลอโรฟิลเอ ซึ่งเป็นช่วงคลื่นที่แคโรทีนอยด์ดูดได้ดีที่สุดในขณะที่คลอโรฟิล เอ ดูดได้น้อย นอกจากนี้ยังช่วยป้องกันไม่ให้คลอโรฟิลถูกทำลายจากแสงในปฏิกิริยาโฟโตออกซิเดชัน (Photo Oxidation) อีกด้วย

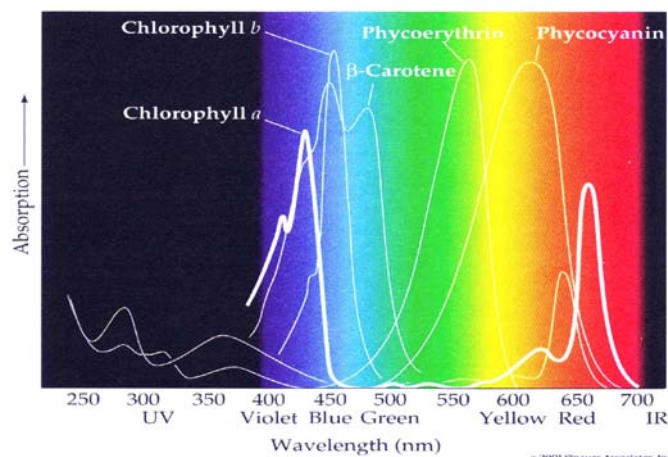
ไฟโคบิลิน (Phycobilin)

ไฟโคบิลิน เป็นสารสีที่พบเฉพาะในสาหร่ายสีแดงและสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน มี 2 ชนิด คือ ไฟโคอีรีทิน (Phycoerythrin) มีสีแดง ดูดแสงช่วงคลื่น 495-565 นาโนเมตร ซึ่งเป็นสีเขียว พบในสาหร่ายสีแดง อีกชนิดหนึ่ง คือ ไฟโคไซยานิน (Phycocyanin) เป็นสาร

สีน้ำเงิน ดูดแสงช่วงคลื่น 550-615 นาโนเมตร พบในสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน ไฟโคบิลิน เป็นสารสีประกอบโดยทำหน้าที่ดูดพลังงานแสงส่งให้กับคลอโรฟิล เอ

แบคทีริโอคลอโรฟิล (Bacteriochlorophyll)

แบคทีริโอคลอโรฟิล เป็นสารสีที่พบในแบคทีเรียที่สังเคราะห์ด้วยแสงได้เป็นสารสีที่ดูดพลังงานแสงได้ดีในช่วงคลื่น 358 ซึ่งเป็น Ultraviolet และ 772 นาโนเมตร ซึ่งเป็น Infrared นอกจากนี้แบคทีเรียพวก Green-Sulfur Bacteria เช่น คลอโรเบียม (Chlorobium) สามารถดูดพลังงานแสงได้ดีในช่วงคลื่น 650 นาโนเมตร และ 660 นาโนเมตร



รูปที่ 10.2.3 การดูดแสงของโมเลกุลสารสีชนิดต่าง ๆ ที่ความยาวคลื่นต่าง ๆ

(จาก Purves et al. , 2003. Life : The Science of Biology, 7th Edition ในโครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 2 หน้า 65)

การจับพลังงานจากแสงอาทิตย์

แสงมีคุณสมบัติเป็นทั้งคลื่นและอนุภาค พลังงานแสงอยู่ในรูปของอนุภาคที่เรียกว่า โฟตอน (Photon) แต่ละโฟตอนมีพลังงานที่เรียกว่า ควอนตัม (Quantum) ซึ่งแปรผกผันกับความยาวคลื่นแสง คือ เมื่อแสงมีความยาวคลื่นสั้นจะมีระดับพลังงานสูง พลังงานแสงคำนวณได้จากสมการ $E = hv$ (Quantum) เมื่อ h เป็นค่าคงที่ (Planck's Constant ; $h = 6.626 \times 10^{-34}$ Js)

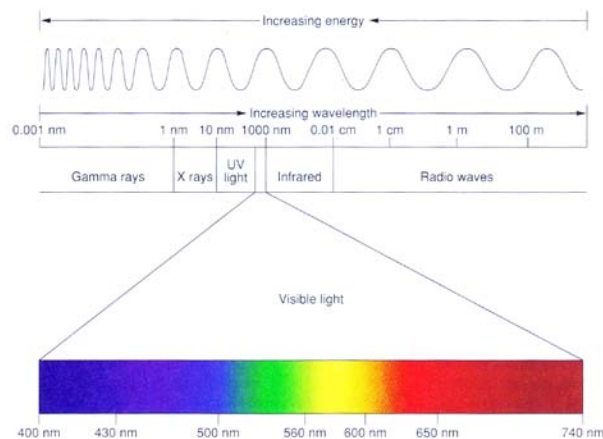
แสงอาทิตย์บางช่วงคลื่นมีโฟตอนมาก ทำให้มีระดับพลังงานสูงมาก เช่น รังสีเอกซ์ (x-rays) และแสงอัลตราไวโอเลต (UV) บางช่วงคลื่นที่มีโฟตอนน้อยจะมีระดับ

พลังงานต่ำ เช่น คลื่นวิทยุมีโฟตอนน้อยมาก โดยทั่วไปแสงที่มีพลังงานสูงจะมีความยาวคลื่นแสงสั้นกว่าแสงที่มีพลังงานต่ำ ตาของคนสามารถรับแสงที่มีโฟตอนอยู่ในระดับปานกลาง เรียกว่า แสงที่มองเห็น (Visible Light) เนื่องจากตาของคนสามารถดูดโฟตอนของแสงชนิดนั้น ๆ ได้ ในพืชแม้จะดูดโฟตอนของแสงได้มากชนิดกว่าตาของคน แต่ช่วงคลื่นที่พืชดูดเป็นหลัก คือ สีน้ำเงินและสีแดง และสะท้อนกลับสีเขียว การที่ตาของเราเห็นใบไม้เป็นสีเขียว เป็นเพราะใบของพืชจะดูดคลื่นแสงทั้งหมด ยกเว้นคลื่นแสง 500-600 นาโนเมตร ซึ่งเป็นสีเขียวจะสะท้อนกลับ และสารสีที่ตาจะดูดเอาไว้ ทำให้สมองรับรู้ว่าเป็นสีเขียว



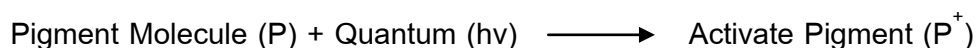
รูปที่ 10.2.4 สารสีของตาดูดแสงสีเขียวที่สะท้อนกลับจากใบพืช
(จาก George B. Johnson, 1995. The Living World หน้า 94)

แสงที่ตามองเห็นเป็นสัดส่วนที่น้อยมากของโฟตอนในแสงอาทิตย์ เรียกช่วง โฟตอนของแสงที่เห็นว่า Electromagnetic Spectrum แสงที่มีความยาวคลื่นสั้นที่สุด และโฟตอนมีพลังงานสูงที่สุด คือ รังสีแกมมา (Gamma-rays) มีช่วงคลื่นน้อยกว่า 1 นาโนเมตร และคลื่นแสงที่มีพลังงานต่ำที่สุดมีความยาวคลื่นเป็นพันเมตรได้แก่ คลื่นวิทยุ



รูปที่ 10.2.5 โฟตอนของพลังงานที่แตกต่างกัน : Electromagnetic Spectrum
(จาก George B. Johnson, 1995. The Living World หน้า 94)

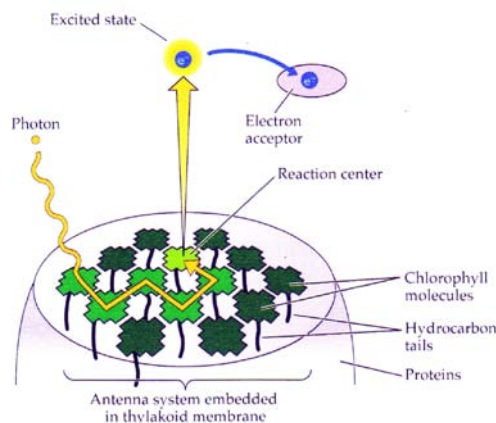
การจับพลังงานแสงของสารสีเกิดจากการเปลี่ยนแปลงระดับพลังงานของอิเล็กตรอนในโมเลกุลของสารสี เมื่อได้รับพลังงานแสง อิเล็กตรอนที่เคลื่อนที่ในวงโคจรรอบนิวเคลียสของอะตอม เป็นสิ่งบ่งบอกถึงระดับพลังงานในโมเลกุลของสาร กล่าวคือ ในสภาวะปกติ (Ground State) อิเล็กตรอนจะรักษาระยะห่างระหว่างนิวเคลียสกับอิเล็กตรอนให้คงที่ ซึ่งจะมีค่าพลังงานน้อย เมื่อโมเลกุลของสารสีได้รับแสงสว่างโฟตอนจะพุ่งชนอิเล็กตรอนพร้อมกับถ่ายทอดพลังงานให้ ทำให้อิเล็กตรอนเคลื่อนที่เร็วขึ้นและห่างออกจากวงโคจร โมเลกุลของสารสีอยู่ในภาวะตื่นตัว (Excited State) กลายเป็นสารสีที่ถูกกระตุ้น (Activate Pigment) และทำงานได้โดยมีพลังงานเพิ่มขึ้น



สารสีที่อยู่ในสภาวะตื่นตัวนี้ไม่อยู่ตัว จะกลับเข้าสู่สภาวะปกติโดยอิเล็กตรอนปลดปล่อยพลังงานที่ดูดไว้ ออก เพื่อเคลื่อนที่กลับเข้าสู่วงโคจรเดิม ซึ่งมีระดับพลังงานปกติ สารสีสามารถปลดปล่อยพลังงานที่ได้รับมาจากแสงโดยการเรืองแสง (Fluorescence) เช่น คลอโรฟิลล์ เอ ดูดแสงที่มีความยาวคลื่น 660 มิลลิไมโครเมตร จะเปล่งแสงในช่วงความยาวคลื่นมากกว่า 700 มิลลิไมโครเมตร ซึ่งเป็นช่วงคลื่นสีแดง ทั้งนี้เนื่องจากแสงที่ดูดไว้มีพลังงานสูงกว่าแสงที่เปล่งออกมา พลังงานบางส่วนสูญเสียไปในรูปของความร้อน แสงและกระบวนการทางเคมี นอกจากนี้อิเล็กตรอนที่อยู่ในภาวะตื่นตัว อาจหลุดออกจาก

โมเลกุลของสารสี ก่อนจะเข้าสู่วงโคจรเดิม โดยมีสารประกอบหลายชนิดเป็นตัวรับอิเล็กตรอนที่จะถ่ายทอดกันไปเป็นทอด ๆ เรียกว่า ตัวรับอิเล็กตรอน (Electron Acceptor) ซึ่งเป็นสารพวก Coenzyme ได้แก่ Ferridoxin NADP และ Cytochrome

สารสีส่วนใหญ่ทำหน้าที่รับพลังงานแสงและส่งต่อให้โมเลกุลอื่นถ่ายทอดกันเป็นทอด ๆ ไปจนถึงโมเลกุลที่เป็นศูนย์กลางการรับแสง (Reaction Center) ดังนั้น สารสีส่วนใหญ่จึงเปรียบเสมือนกับตัวรับสัญญาณ (Antenna) ของวิทยุโทรทัศน์ที่ส่งภาพและเสียงไปที่เครื่องรับ



รูปที่ 10.2.6 การรับและถ่ายทอดพลังงานของสารสีไปยังศูนย์กลางปฏิกิริยาเคมี

(จาก Purves et al. , 2003. Life : The Science of Biology, 7th Edition ในโครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 2 หน้า 67)

สารสีในคลอโรพลาสต์ จะรวมกันเป็นหน่วยสังเคราะห์แสง (Photosynthetic Unit หรือ Quantasome) ย่อย ๆ บนไทลาคอยด์ของกรานูมแต่ละหน่วยประกอบด้วยคลอโรฟิล 400-600 โมเลกุล มีศูนย์กลางการรับแสง (Reaction Center) 2 ระบบ คือ ระบบแสง I (Photosystem I, PS I) และระบบแสง II (Photosystem II, PS II)

PS I มีสารสีระบบ I (Pigment System I) เป็นตัวรับแสง ประกอบด้วย คลอโรฟิล เอ ชนิดที่ดูดพลังงานแสงความยาวคลื่น 683 นาโนเมตร กับ คลอโรฟิล เอพิเศษ ที่ดูดพลังงานแสงความยาวคลื่น 700 นาโนเมตร เรียกสารสีระบบ I ว่า P 700 ซึ่งหมายถึงโมเลกุลคลอโรฟิลที่ทำหน้าที่เป็นศูนย์กลางการรับแสงของระบบแสง I

PS II มีสารสีระบบ II (Pigment System II) เป็นตัวรับแสง ประกอบด้วย คลอโรฟิล เอ ชนิดที่ดูดพลังงานแสงความยาวคลื่น 673 นาโนเมตร กับคลอโรฟิล บี เป็นส่วนใหญ่ และสารสีอื่น ๆ เช่น แคโรทีนอยด์ และไฟโคบิลิน เรียกสารสีระบบ II ว่า P 680 ซึ่งหมายถึง

โมเลกุลคลอโรฟิลล์ที่ทำหน้าที่เป็นศูนย์กลางการรับแสง ของระบบแสง II (P เป็นอักษรย่อของ Pigment และใช้ค่าความยาวคลื่นแสงที่ดูดพลังงานแสงได้มากที่สุด เป็นค่าของระบบสารสี)

PS II ดูดพลังงานแสงคลื่นสั้นกว่า PS I ในแต่ละระบบแสงมีคลอโรฟิลล์ ประมาณ 200-300 โมเลกุล

ปฏิกิริยาเคมีในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง

กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง มีปฏิกิริยาเคมีแบ่งเป็น 2 ตอนที่เกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง คือ ปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง และปฏิกิริยาที่ไม่ต้องใช้แสง ดังนี้

ปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง (Light Dependent Reaction)

ปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง เป็นกระบวนการที่พืชตรึง (Fixation) พลังงาน เพื่อเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมีเก็บอยู่ในสารประกอบ ATP และ NADPH สำหรับใช้ในกระบวนการตรึง CO_2 ในปฏิกิริยาที่ไม่ต้องใช้แสง ATP เป็นสารที่มีพันธะเคมีพลังงานสูง (High Energy Bond) ที่เซลล์ใช้ในกิจกรรมสำคัญ 4 อย่าง ได้แก่ ในปฏิกิริยาเคมีตามที่เซลล์ต้องการ การขนส่งสารข้ามเยื่อเซลล์หรือออร์แกเนลล์ และการเคลื่อนที่ขององค์ประกอบภายในเซลล์ ส่วน NADPH เป็นสารที่พืชใช้ในการตรึงและรีดิวส์ CO_2 ในปฏิกิริยาที่ไม่ต้องใช้แสง

ปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง ประกอบด้วย 2 ปฏิกิริยา คือ Photolysis หรือ Hill Reaction เป็นปฏิกิริยาที่พลังงานแสงทำให้น้ำแตกตัว และมีการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนจากโมเลกุลของน้ำไปรีดิวส์ NADP^+ เพื่อสร้าง NADPH อีกปฏิกิริยา คือ Photophosphorylation เป็นปฏิกิริยาที่พืชนำพลังงานแสงไปใช้สร้าง ATP โดยการเพิ่มหมู่ฟอสเฟต (Pi) ให้กับ ADP

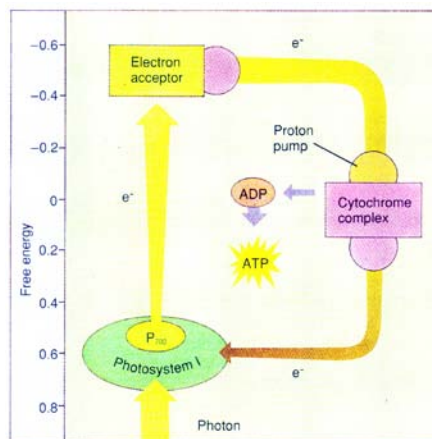
กระบวนการตรึงพลังงานแสงบนเยื่อไทลาคอยด์ต้องอาศัยสารที่ประกอบด้วยโปรตีน 4 กลุ่ม ได้แก่ ระบบแสง I ระบบแสง II ATP Synthase ซึ่งเป็นเอนไซม์ ในปฏิกิริยาการสร้าง ATP และสารที่ทำหน้าที่เป็นตัวรับและถ่ายทอดอิเล็กตรอน ได้แก่ Cytochrome b_6 Cytochrome f และ Plastocyanin

การถ่ายทอดอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง เกิดได้ 2 แบบ ได้แก่

1. การถ่ายทอดอิเล็กตรอนเป็นวัฏจักร (Cyclic Electron Transfer) เป็นการถ่ายทอดอิเล็กตรอนในระบบแสง I เพียงระบบเดียว เมื่อ P 700 ถูกกระตุ้นด้วยพลังงานแสง 2 โฟตอน ($h\nu$) 2 อิเล็กตรอนของสารสีจะอยู่ในภาวะตื่นตัว ทำให้ค่าศักย์ไฟฟ้าเปลี่ยน

จาก +0.4 eV ไปเป็น -0.6 eV ซึ่งเป็นค่าที่ใกล้เคียงกับสารรับอิเล็กตรอนชนิดแรกที่ไม่ทราบแน่ชัดว่าเป็นสารอะไร (x) คลอโรฟิลล์จึงถ่ายทอดอิเล็กตรอนให้สาร x ซึ่งจะมีสารตัวรับและถ่ายทอดกันเป็นทอด ๆ คือ Ferredoxin Cytochrome-b₆ Cytochrome-f และ Plastocyanin แล้วกลับไป P 700 การถ่ายทอดอิเล็กตรอนเป็นวัฏจักรพลังงานที่ปลดปล่อยจากอิเล็กตรอนนำไปสร้าง ATP ได้ 1 โมเลกุล และไม่มีการสร้าง NADPH เนื่องจากไม่มีการแตกตัวของน้ำจึงไม่มี O₂ เกิดขึ้นด้วย

การถ่ายทอดอิเล็กตรอนเป็นวัฏจักรเกิดจากระบบแสง II ไม่ทำงาน หรือขาดประสิทธิภาพ ซึ่งอาจเกิดจากการถูกยับยั้งด้วยสารเคมี หรือได้รับแสงช่วงคลื่นมากกว่า 690 นาโนเมตร การยับยั้งระบบแสง II ส่งผลให้ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงด้วย NADP⁺ จากปฏิกิริยาที่ไม่ใช้แสงลดลงไปด้วย จึงเป็นสาเหตุที่ทำให้อิเล็กตรอนบางส่วนจากระบบแสง I กลับมาที่ Cytochrome f และ ระบบแสง I ตามลำดับ

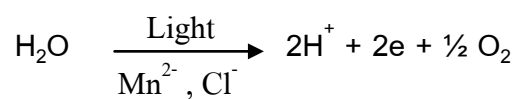


รูปที่ 10.2.7 การถ่ายทอดอิเล็กตรอนเป็นวัฏจักร
(จาก George B. Johnson, 1995. The Living World หน้า 96)

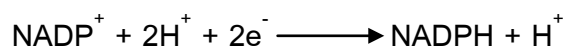
2. การถ่ายทอดอิเล็กตรอนไม่เป็นวัฏจักร (Non Cyclic Electron Transfer) เป็นการถ่ายทอดอิเล็กตรอนผ่านทั้ง PS-I และ PS-II และมีการแตกตัวของน้ำในปฏิกิริยา Photolysis โดยเริ่มจากสารสีใน PS-I และ PS-II ได้รับการกระตุ้นจากพลังงานแสง 2 โฟตอนพร้อมกัน P 700 ใน PS-I จะถ่ายทอดอิเล็กตรอนให้สาร x (Ferredoxin Reducing Substant) และถ่ายทอดให้กับ Ferredoxin และ NADP⁺ ทำ P 700 ขาดอิเล็กตรอนไป การที่จะคงสภาพเป็นโมเลกุลที่ให้อิเล็กตรอนของ P 700 ไว้ จึงต้องรับอิเล็กตรอนจากสารอื่นที่มีค่าความต่างศักย์ไฟฟ้าที่ต่ำกว่า สารดังกล่าวนี้คือ Plastocyanin (Pc) ขณะเดียวกัน

Pc ก็จะได้รับอิเล็กตรอนจาก PS-II มาทดแทนโดย P 680 ที่ได้รับการกระตุ้นจากพลังงานแสง 2 โฟตอน ถ่ายทอด 2 อิเล็กตรอนให้กับสาร Q (Plastoquinone Reducing Substant) และส่งต่อไปยังตัวรับอื่นตามลำดับ คือ Plastoquinone (Pq) Cytochrome b₅₅₉ Cytochrome-f และ Plastocyanin (Pc)

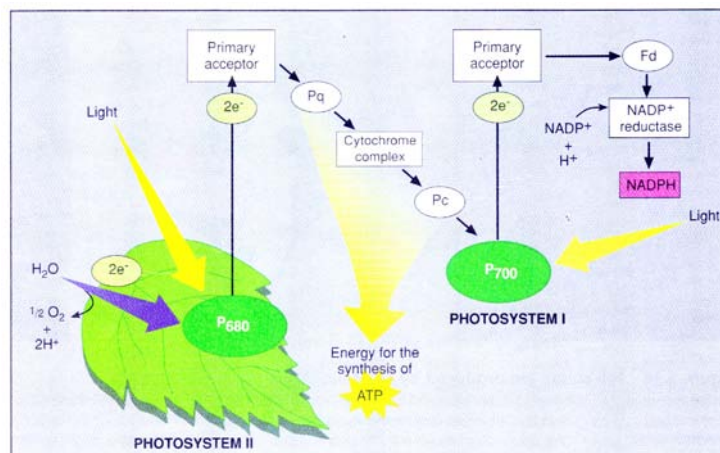
PS-II เมื่อสูญเสียอิเล็กตรอนไปแล้วจะคงสภาพของโมเลกุล ผู้ให้อิเล็กตรอนโดยรับอิเล็กตรอนจากการแตกตัวของน้ำใน PS-II ในปฏิกิริยา Photolysis ที่มี Mn²⁺ และ Cl⁻ เป็นตัวกระตุ้นโดยตรงและมีแสงเป็นตัวช่วยกระตุ้นทางอ้อม ดังสมการ



2H⁺ จะส่งผ่านไปยัง Pq และเข้าร่วมกับ NADP⁺ พร้อมกับรับอิเล็กตรอนมาจาก PS-I ได้เป็น NADPH + H⁺ ดังสมการ



2 อิเล็กตรอน จะไปทดแทนอิเล็กตรอนใน PS-I โดยถ่ายทอดไปทาง PS-II ซึ่งมีการปลดปล่อยพลังงานที่นำไปสร้าง ATP ได้ 2 โมเลกุล



รูปที่ 10.2.8 การถ่ายทอดอิเล็กตรอนไม่เป็นวัฏจักรในการสร้าง ATP (ก)
และการถ่ายทอดอิเล็กตรอนผ่านสารที่มีโปรตีนเป็นองค์ประกอบในการสร้าง ATP (ข)
(จาก George B. Johnson, 1995. The Living World หน้า 96, 97)

2. ปฏิกริยาที่ไม่ต้องใช้แสง (Light-Independent Reaction) เป็นปฏิกริยาตรึง CO₂ (CO₂ Fixation) สร้างสารประกอบคาร์โบไฮเดรต โดยใช้ ATP และ NADPH เป็นแหล่งพลังงาน ซึ่งกระบวนการเกิดเป็นวงจรเรียกว่า วัฏจักรคัลวิน (Calvin Cycle) ตามชื่อของผู้ค้นพบ คือ M. Calvin

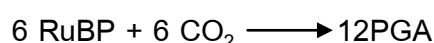
Calvin ทำการทดลองโดยใช้สาหร่าย Chlorella กับ ¹⁴C ในระยะเวลาต่างกัน และหยุดปฏิกริยาในเวลาที่ต้องการ เพื่อนำสารประกอบที่เกิดขึ้นไปตรวจหา ¹⁴C โดยวิธี Chromatography และ Radiogram

ผลการทดลอง ตรวจพบสารประกอบของ ¹⁴C ในปฏิกริยาการสังเคราะห์ด้วยแสงของสาหร่าย ดังนี้ ในเวลา 7 วินาที พบสาร 12 ชนิด เวลา 60 นาที พบมากชนิดขึ้น ซึ่งรวมถึงกรดอินทรีย์และกรดอะมิโน ที่เวลา 5 วินาที พบ Phosphoglyceric Acid (PGA) ซึ่งเป็นสารประกอบคาร์บอน 3 อะตอม (3C) แต่มีเพียงอะตอมเดียวที่เป็น ¹⁴C จึงน่าจะเชื่อว่าการคาร์บอนอีก 2 อะตอมมาจากสารประกอบชนิดอื่นที่เข้าร่วมกับ ¹⁴CO₂ และไม่พบว่าในเซลล์ของสาหร่ายมีสารประกอบที่มีคาร์บอน 2 อะตอม

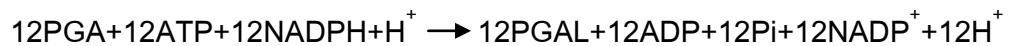
เมื่อให้ ¹⁴CO₂ กับสาหร่ายไประยะหนึ่งแล้วหยุดปฏิกริยา ตรวจพบสาร Ribulose 1, 5 Bisphosphate (RuBP) มี ¹⁴C เป็นองค์ประกอบในจำนวนมากกว่าปกติ จึงเชื่อว่า RuBP เป็นสารที่เข้าร่วมกับ ¹⁴CO₂ และพบว่าเมื่อ RuBP เพิ่มขึ้น PGA กลับลดลง และในสภาวะที่เหมาะสมกับการสังเคราะห์ด้วยแสง คือ มีแสง และ CO₂ ปริมาณ PGA และ RuBP จะคงที่ และแสงไม่มีผลต่อการสร้าง PGA เมื่อมี RuBP มากพอ แต่แสงทำให้ RuBP เปลี่ยนเป็น PGA ได้ จึงเชื่อว่า RuBP เป็นสารที่รวมกับ CO₂ ได้เป็น PGA และ PGA ก็สามารถเปลี่ยน RuBP ได้

วัฏจักรคัลวิน มี 3 ขั้นตอน ได้แก่

1. Carboxylation เป็นการตรึง CO₂ ด้วย RuBP เป็นสารประกอบคาร์บอน 6 อะตอม โดยเริ่มจาก RuBP ซึ่งเป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 5 อะตอมจับกับฟอสเฟต 2 หมู่ เข้าร่วมกับ CO₂ ได้สารประกอบคาร์บอน 6 อะตอมที่ไม่อยู่ตัว เมื่อถูก Hydrolysis ด้วยน้ำ จะเปลี่ยนเป็นสารประกอบคาร์บอน 3 อะตอม 2 โมเลกุล คือ Phosphoglycerate, (PGA) เป็นสารอินทรีย์ที่อยู่ตัวชนิดแรก การตรึง CO₂ เริ่มจาก RuBP 6 โมเลกุลรวมกับ CO₂ 6 โมเลกุล ดังนั้นจึงได้ PGA 12 โมเลกุล

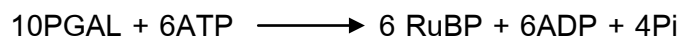


2. Reduction เป็นปฏิกิริยาที่มีการรีดิวส์ PGA ไปเป็นสารประกอบคาร์โบไฮเดรต ที่ประกอบด้วย คาร์บอน 3 อะตอมกับ 1 หมู่ฟอสเฟต คือ Phosphoglyceraldehyde (PGAL) โดยอาศัยพลังงานจาก ATP และ NADPH ที่สร้างมาจากปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง



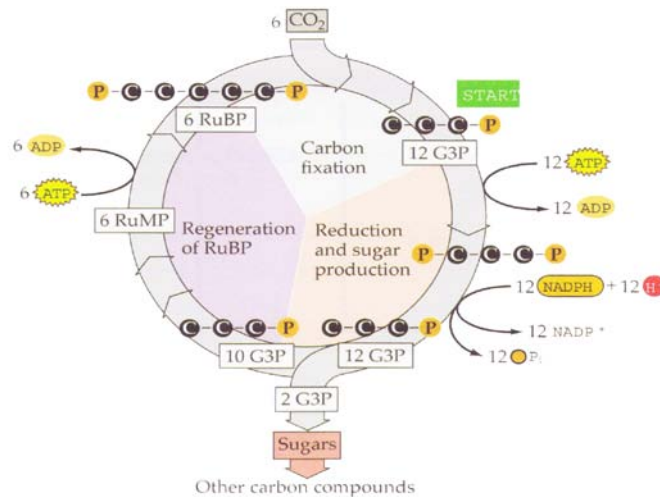
3. Regeneration and Synthesis เป็นขั้นที่ PGAL เปลี่ยนแปลงไป 2 ทาง

3.1 สร้างสารประกอบที่ใช้ตรึง CO_2 โดย PGAL 10 โมเลกุล เปลี่ยนกลับไปเป็น RuBP 6 โมเลกุลใหม่ โดยใช้พลังงานจาก ATP 6 โมเลกุล ซึ่งสลายให้ 6 ADP กับ 6 P_i หมู่ฟอสเฟต 2 หมู่ ถูกนำไปใช้สร้าง RuBP จึงเหลือ 4 P_i



กระบวนการในขั้นนี้ทำให้วัฏจักรคัลวินดำเนินต่อไปได้อย่างต่อเนื่อง

3.2 สร้างสารอินทรีย์ชนิดต่าง ๆ โดย PGAL 2 โมเลกุล อาจเปลี่ยนเป็นน้ำตาล กลูโคส และแป้ง เพื่อนำไปใช้ในกระบวนการเมแทบอลิซึมหรือเก็บสะสม



รูปที่ 10.2.9 วัฏจักรคัลวินที่ประกอบด้วย 3 ขั้นตอนสำคัญ

(จาก Purves et al. , 2003. Life : The Science of Biology, 7th Edition ในโครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 2 หน้า 77)

การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของพืช C₃, C₄ และ CAM

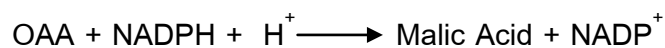
การตรึง CO₂ ในวัฏจักรคัลวินเกิดสารอินทรีย์ที่อยู่ตัวชนิดแรก คือ PGA ซึ่งประกอบด้วย คาร์บอน 3 อะตอม กับ 1 หมู่ฟอสเฟต จึงเรียกรวมการตรึง CO₂ โดยวิธีนี้ว่า วิธี C₃ (C₃- pathway) และเรียกพืชพวกนี้ว่า พืช C₃ (C₃- plant) ในปฏิกิริยาต้องใช้ เอนไซม์ Ribulose Biphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) เป็นสารเร่งปฏิกิริยา เอนไซม์นี้นอกจากเร่งปฏิกิริยาการตรึง CO₂ ด้วย RuBP แล้วยังสามารถเร่งปฏิกิริยาการตรึง O₂ ด้วย RuBP ได้ด้วย ทำให้การตรึง CO₂ ของพืช C₃ หลายชนิดลดลงเนื่องจากมี O₂ แข่งขันกับ CO₂ ในการเข้ารวมกับ RuBP อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชจึงลดลง พืช C₃ ได้แก่ ข้าวเจ้า ข้าวบาร์เลย์ ถั่วและพืชทั่วไป

พืชบางชนิดมีกลไกเพิ่มความเข้มข้นของ CO₂ ในสภาพแวดล้อมได้ด้วย 2 กลไกสำคัญ ได้แก่

1. กลไกการตรึงคาร์บอนด้วยการสังเคราะห์ด้วยแสงแบบ C₄ (C₄ Photosynthetic Carbon Fixation) ซึ่งพบในพืชเขตร้อนหลายชนิด ได้แก่ อ้อย ข้าวโพด ข้าวฟ่าง และพืชตระกูลหญ้า

จากการศึกษาของ Hatch และ Slack พบว่า พืชในกลุ่มดังกล่าวสามารถทำการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ดี แม้จะมี CO₂ น้อยมาก เขาคิดว่านอกจาก RuBP แล้ว น่าจะมีสารชนิดอื่นที่ใช้ตรึง CO₂ ได้ จึงทำให้พืชเหล่านี้สังเคราะห์ด้วยแสงได้ดีกว่าพืชชนิดอื่น ๆ จากการทดลองจนสามารถสรุปขั้นตอนการตรึง CO₂ ที่เรียกว่า Hatch-Slack Pathway หรือ C₄-dicarboxylic acid pathway ซึ่งเกิดในเซลล์มีโซฟิล (Mesophyll Cell) ดังนี้

เริ่มจากการตรึง CO₂ ด้วยสารประกอบคาร์บอน 3 อะตอมกับ 1 หมู่ฟอสเฟต คือ Phosphoenolpyruvic Acid (PEP) ได้เป็น Oxaloacetic Acid (OAA) ซึ่งมีคาร์บอน 4 อะตอม และเปลี่ยนต่อไปเป็น Malic Acid หรือ Aspartic Acid ขึ้นอยู่กับชนิดของพืช โดยใช้ NADPH + H⁺

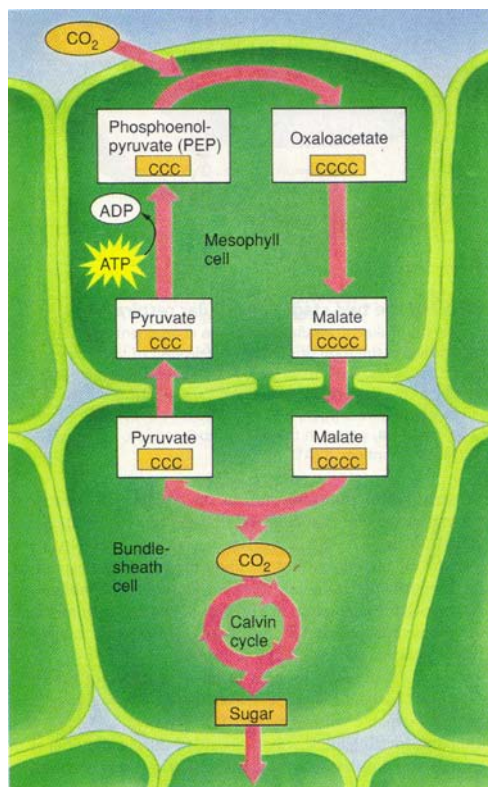


Malic Acid จะเปลี่ยนเป็น Pyruvic Acid และ CO₂



Pyruvic Acid จะเปลี่ยนเป็น PEP โดยใช้ ATP ส่วน CO_2 จะเข้ารวมกับ RuBP ใน Chloroplast ของเซลล์บันเดิลชีท (Bundle Sheath Cell) ในวัฏจักรคัลวินต่อไป

เนื่องจากสารชนิดแรกที่เกิดจากการตรึง CO_2 ด้วย PEP เป็นสารประกอบคาร์บอน 4 อะตอม คือ OAA จึงนิยมเรียกการตรึง CO_2 วิธีนี้ว่า C_4 - pathway และเรียกพืชพวกนี้ว่า พืช C_4 (C_4 - plant)



รูปที่ 10.2.10 Hatch - Slack Pathway ของพืช C_4

(จาก George B. Johnson, 1995. The Living World หน้า 99)

ข้อแตกต่างระหว่างพืช C_3 และ C_4

1. พืช C_4 สามารถตรึง CO_2 ได้ดีกว่าพืช C_3 มาก โดยเฉพาะในสภาพแวดล้อมที่มีอุณหภูมิสูงจะมี CO_2 ต่ำ พืช C_4 จะเพิ่มความเข้มข้นของ CO_2 ในเซลล์บันเดิลชีทได้
2. พืช C_4 สามารถสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาพความเข้มแสงมาก ๆ ได้ ในขณะที่พืช C_3 สังเคราะห์ด้วยแสงได้มากที่สุดที่ระดับความเข้มแสงที่จำกัด

3. พืช C_4 สังเคราะห์ด้วยแสงที่อุณหภูมิพอเหมาะ (Optimum) ค่อนข้างสูง คือ $30-40^{\circ}\text{C}$ ในขณะที่พืช C_3 อยู่ในระดับอุณหภูมิประมาณ 25°C

4. ปริมาณ O_2 ที่เพิ่มขึ้น (3-20 %) ไม่ทำให้ประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงของพืช C_4 ลดลง แต่มีผลในพืช C_3

5. ในสภาพที่มีแสงจ้าและอุณหภูมิสูงจะมีผลต่อการหายใจด้วยแสง (Photorespiration) ในพืช C_3 ทำให้มีการสลายคาร์โบไฮเดรต ซึ่งเป็นผลผลิตจากกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง กรณีเช่นนี้จะไม่เกิดขึ้นในพืช C_4

2. กลไก Crassulacean Acid Metabolism (CAM) Pathway พบในพืชทะเลทรายตระกูล Crassulaceae เช่น กุหลาบหินและพืชในสกุลอื่น ๆ เช่น กระบองเพชร สับปะรดวานิลา และอาคาเว่ เป็นต้น

พืชทะเลทรายมีการปรับตัวโดยการลดรูปของปากใบ เพื่อป้องกันการสูญเสียน้ำ และปากใบจะปิดในเวลากลางวัน เปิดเวลากลางคืน CO_2 จะเข้าสู่ใบทางปากใบไปที่เซลล์มีไซฟิล มีการตรึง CO_2 ด้วย Phosphoenolpyruvic Acid (PEP) ได้ Oxaloacetic Acid (OAA) และเปลี่ยนไปเป็นกรดมาลิก (Malic Acid) ไปเก็บสะสมไว้ในแวคิวโอล เมื่อเริ่มมีแสงในเวลากลางวันปากใบจะเปิดและมีการเคลื่อนย้ายกรดมาลิกออกจากแวคิวโอล เพื่อทำปฏิกิริยาปล่อย CO_2 ออกจากกรดมาลิก (Decarboxylation) เข้าสู่กระบวนการตรึง CO_2 ในวัฏจักรคัลวินตามปกติ

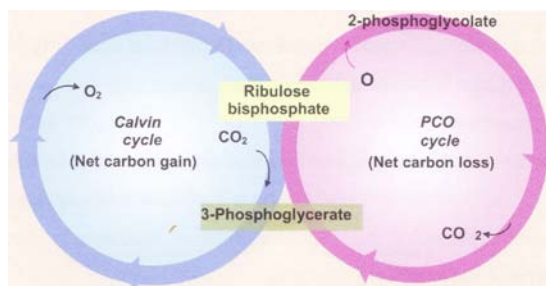
จะเห็นได้ว่ากระบวนการ CAM - pathway พืชจะปิดปากใบในเวลากลางวัน ทำให้มีความเข้มข้นของ CO_2 สูงมาก อัตราการหายใจด้วยแสงจึงลดลงต่ำมาก และการตรึง CO_2 ด้วย PEP เกิดในเวลากลางคืน เนื่องจากในเวลากลางวันมีแสง กรดมาลิกที่ปล่อยออกจากแวคิวโอลจะยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ที่กระตุ้นการตรึง CO_2 ด้วย PEP ส่วนในเวลากลางคืนไม่มีแสง กรดมาลิกจะไม่ยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ที่กระตุ้นการตรึง CO_2 ด้วย PEP จึงทำงานได้ตามปกติ

เนื่องจากการตรึง CO_2 ด้วย PEP ของพืชบริเวณแห้งแล้ง หรือทะเลทราย พบครั้งแรกในพืชตระกูล Crassulaceae จึงเรียกพืชพวกนี้ว่า Crassulacean Acid Metabolism Plant หรือ พืช CAM

ได้ถึง 75 % (3 อะตอมของ PGA 1 โมเลกุล จาก 4 อะตอม ของ Phosphoglycolate 2 โมเลกุล) โดยวัฏจักร PCO ต้องมีวัฏจักรคัลวินเป็นตัวนำ PGA ไปสร้าง RuBP

ในคลอโรพลาสต์ แม้ว่า O_2 และ CO_2 ในรูปของสารละลายจะแข่งขันกันในการเข้าจับกับเอนไซม์ Rubisco ในการทำปฏิกิริยากับ RuBP และสารละลายที่มีความเข้มข้นของ O_2 และ CO_2 เท่ากัน Rubisco จะจับกับ CO_2 ได้เร็วกว่าถึง 80 เท่าก็ตาม แต่เนื่องจากสารละลายในสภาวะสมดุลกับอากาศปกติที่อุณหภูมิ $25^\circ C$ จะมี O_2 มากกว่า คือ 24 เท่า จึงทำให้อัตราการตรึง CO_2 มากกว่าอัตราการตรึงของ O_2 ประมาณ 3 เท่า เท่านั้น

สรุปได้ว่าวัฏจักรคัลวินและวัฏจักร PCO มีความสำคัญในการรักษาสมดุลของคาร์บอนในพืช โดยวัฏจักรคัลวินมีการตรึง CO_2 และปล่อย O_2 พืชมีชีวมวล (Biomass) เพิ่มขึ้น ในขณะที่วัฏจักร PCO มีการตรึง O_2 และปล่อย CO_2 พืชมีชีวมวลลดลง วัฏจักรทั้ง 2 เกิดขึ้นในเซลล์เดียวกัน ในอัตราการตรึง CO_2 3 ส่วน และการตรึง O_2 1 ส่วน ทำให้การตรึงคาร์บอนกับการสูญเสียคาร์บอนมีความสมดุล



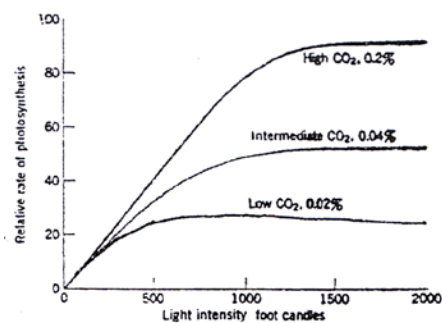
รูปที่ 10.2.12 สมดุลของคาร์บอนในวัฏจักรคัลวินและวัฏจักร PCO ของพืช C_3
(จาก โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มุลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 2 หน้า 85)

ปัจจัยที่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

1. แสงสว่าง (Light) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชขึ้นอยู่กับความเข้มของแสง ช่วงคลื่นแสง และระยะเวลาการได้รับแสง สภาพความเข้มของแสงน้อย แสงเป็นปัจจัยจำกัดของการสังเคราะห์ด้วยแสง การเพิ่มความเข้มของแสงจึงทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้น แต่ถ้าพืชได้รับแสงที่มีความเข้มมากเป็นเวลานานเกินไป จะทำให้การสังเคราะห์ด้วยแสงหยุดลงได้ เนื่องจากคลอโรฟิลล์ถูกกระตุ้นมากเกินไป และออกซิเจนที่เกิดขึ้นถูกใช้ไปในกระบวนการหายใจด้วยแสง (Photorespiration) ซึ่งมีการ

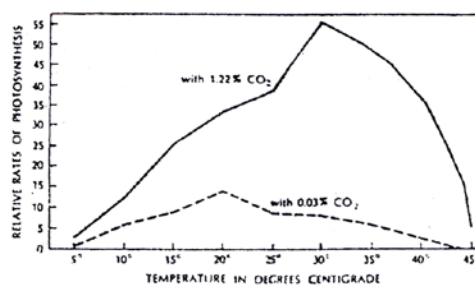
สลายโมเลกุลของคาร์โบไฮเดรต ทำให้สูญเสียคาร์บอน อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจึงไม่ตอบสนองต่อแสง

2. CO_2 ความเข้มข้นของ CO_2 ไม่เป็นปัจจัยจำกัดในเวลาที่แสงมาก ในสภาวะที่มี CO_2 แต่แสงน้อย อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะน้อย และทำให้ CO_2 มากในเวลานานเกินไป อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะสูงในตอนต้นของปฏิกิริยาต่อจากนั้นจะลดลง



รูปที่ 10.2.13 ความเข้มของแสงและปริมาณ CO_2 ที่มีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง

3. อุณหภูมิ (Temperature) พืชจะมีการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ดีที่อุณหภูมิพอเหมาะ (Optimum Temperature) คือ $30-35^\circ\text{C}$ ถ้าอุณหภูมิสูงเกินไป เช่น 60°C เอนไซม์จะไม่ทำงาน เนื่องจากโปรตีนเสียสภาพ ถ้าอุณหภูมิต่ำเกินไป เอนไซม์จะทำงานไม่ดีเท่าที่ควร การแพร่ของ CO_2 เข้าสู่ใบเกิดช้ามาก นอกจากนี้ยังมีผลทางอ้อม คือ อุณหภูมิสูงอัตราการหายใจเพิ่มสูงขึ้น อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะลดลง เพราะมีการสลายโมเลกุลคาร์โบไฮเดรตไปใช้ในการหายใจ



รูปที่ 10.2.14 กราฟแสดงปริมาณ CO_2 ในบรรยากาศปกติ และสูงกว่าปกติที่อุณหภูมิต่าง ๆ มีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงในพืชพวกมันฝรั่ง

4. เปลือแร่ ธาตุไนโตรเจน และแมกนีเซียม ของเกลือในดิน มีความสำคัญต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากเป็นองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์ ถ้าขาดจะมีผลต่อการสร้างคลอโรฟิลล์ ธาตุเหล็กแม้ไม่ใช่องค์ประกอบของคลอโรฟิลล์โดยตรงแต่ก็มีผลต่อการสร้างคลอโรฟิลล์ ซึ่งขาดไม่ได้เช่นกัน

5. โครงสร้างของใบ

1) ใบของพืช มีโครงสร้างที่เอื้อต่อการรับแสง และแลกเปลี่ยนแก๊ส เริ่มตั้งแต่เซลล์ชั้นนอกสุด คือ เอพิเดอร์มิส จะปล่อยให้แสงส่องผ่านไปในใบได้ โดยเฉพาะใบพืชพื้นป่าเขตร้อน เอพิเดอร์มิสจะมีลักษณะคล้ายเลนส์นูน ซึ่งรวมแสงให้มีความเข้ม แสงที่ผ่านไปที่คลอโรฟิลล์จึงมีความเข้มมากกว่าแสงนอกใบ

ชั้นมีโซฟิลล์ มีเซลล์พาลิเสด ลักษณะเป็นแท่งตั้ง จะดูดแสงส่วนหนึ่งโดยใช้สารสีต่าง ๆ ในคลอโรพลาสต์ แสงส่วนที่เหลือจะผ่านเข้าสู่ช่องว่างในเซลล์สไปนิจ ซึ่งมีรูปร่างหลายแบบ ในช่องว่างที่มีน้ำและอากาศจะช่วยให้แสงสะท้อนจากรอยต่อระหว่างน้ำกับอากาศไปหลายทิศทาง โอกาสการดูดแสงของเซลล์สไปนิจมีเพิ่มขึ้น

พืชที่อยู่บริเวณแสงมากจนอาจเป็นอันตราย จะมีโครงสร้างพิเศษ เพื่อป้องกันการได้รับแสงมาก เช่น มีขน มีชั้นไขมันเคลือบ ช่วยในการสะท้อนกลับของแสง เป็นต้น

2) ใบพืชควบคุม การรับแสงโดยการเคลื่อนที่ของคลอโรพลาสต์ในเซลล์ และการเคลื่อนไหวของใบ พืชพวกถั่วและฝ้าย สามารถเคลื่อนใบตามแสงอาทิตย์ทำให้ได้รับแสงมาก โดยเฉพาะช่วงเวลาเช้าและเย็น ซึ่งเป็นช่วงที่อากาศมีความชื้นและอุณหภูมิต่ำกว่าตอนเที่ยงวัน ในขณะที่พืชบางชนิดมีการเคลื่อนใบหลบหลีกเลี่ยงแสงอาทิตย์ เพื่อลดการได้รับแสงมาก ซึ่งมักเป็นกับพืชบริเวณขาดน้ำ

3) พืชมีการปรับตัว ทั้งเซลล์ใบและลำต้น โดยพืชที่อยู่ในที่มีแสงน้อย มักมีใบหนาเพื่อเพิ่มชั้นเซลล์

4) การจัดโครงสร้างของเรือนพุ่ม โดยจัดเรียงตัวของใบ ลำต้น กิ่ง และก้านใบ ให้สามารถแข่งขันเพื่อรับแสง เช่น ใบมะละกอ มีก้านใบยาว และจัดเรียงตัวรอบลำต้น จึงทำให้ใบทุกใบได้รับแสงเต็มที่

10.3 การสืบพันธุ์และการเจริญเติบโตของพืชดอก

(Flowering Plant Reproduction and Development)

การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของพืชดอก มีดอก (Flower) เป็นอวัยวะที่ทำหน้าที่สืบพันธุ์ โดยทำหน้าที่สร้างเซลล์สืบพันธุ์ คือ ละอองเรณู (Microspore) ซึ่งเป็นเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้และไข่ (Egg) ซึ่งเป็นเซลล์สืบพันธุ์เพศเมียขึ้นมาสวมพันธุกันเป็นเซลล์ไซโกต (Zygote) และเพิ่มจำนวนโดยการแบ่งเซลล์ (Cell Division) ที่จะเติบโตและเปลี่ยนแปลงเซลล์ไปทำหน้าที่เฉพาะ (Cell Growth and Differentiation) อย่างเป็นขั้นตอน สร้างรูปร่าง (Form) ที่เหมาะสมกับหน้าที่ (Function) เฉพาะของต้นพืชที่เรียกว่า การเจริญ (Development)

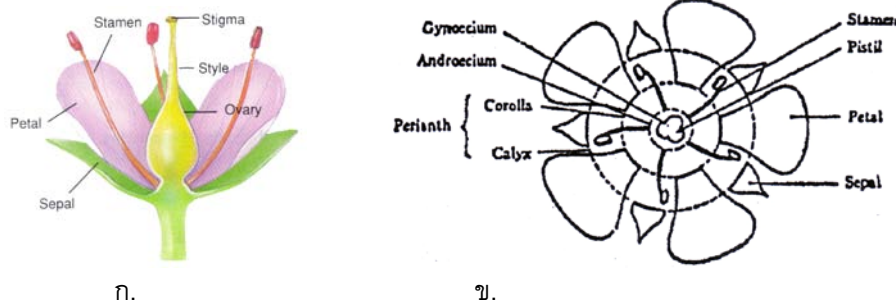
ดอกและส่วนประกอบของดอก

ดอก (Flower) คือ ส่วนที่เปลี่ยนแปลงมาจากกิ่งและใบเพื่อทำหน้าที่สืบพันธุ์และแพร่พันธุ์ เพื่อการดำรงพันธุ์มิให้สูญสิ้นไปจากโลก กิ่งที่เปลี่ยนมาเป็นดอกจะมีปล้องสั้นมาก ซึ่งแตกต่างจากกิ่งทั่วไปถือว่าเป็นกิ่งพิเศษ เป็นกิ่งที่การเจริญเติบโตมีขอบเขตจำกัด คือ จะไม่มีการเจริญที่ส่วนปลาย (Apical Growth) ต่อไปอีก ส่วนประกอบที่สำคัญของดอก ได้แก่ กลีบเลี้ยง (Sepal) กลีบดอก (Petal) เกสรตัวผู้ (Stamen) และเกสรตัวเมีย (Pistil) ทั้งหมดนี้เป็นส่วนที่เปลี่ยนแปลงมาจากใบ โดยกลีบเลี้ยงและกลีบดอกจัดเป็นอวัยวะช่วยสืบพันธุ์ (Accessory Organs) ส่วนเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมีย จัดเป็นอวัยวะสืบพันธุ์ (Reproductive Organs)

ตา (Bud) ที่ให้กำเนิดดอกอาจเป็นตาดอก (Flower Bud) ซึ่งจะเป็นดอกอย่างเดียวหรือตามผสม (Mixed Bud) คือ ตาที่เป็นทั้งกิ่งใบและดอกร่วมกัน เกิดได้ทั้งที่ปลายยอดหรือปลายกิ่งของลำต้น การพัฒนาตาไปเป็นดอกของพืชต้องอาศัยปัจจัยต่าง ๆ ทั้งภายนอกและภายในของพืช ปัจจัยภายนอก ได้แก่ แสงสว่าง อุณหภูมิ น้ำ แร่ธาตุ และสารอาหารที่พืชสร้างขึ้น ปัจจัยภายใน ได้แก่ อายุ พันธุกรรม และฮอร์โมนพืช

โครงสร้างของดอก (Structure of Flower)

ดอกที่มีส่วนประกอบครบ (Complete Flower) จะจัดเรียงตัวเป็นชั้นหรือวงติดกัน 4 ชั้น จากชั้นนอกเข้าไป ดังนี้



รูปที่ 10.3.1 ดอกไม้แสดงส่วนประกอบของดอกครบ (ก) และแผนภาพแสดงชั้นต่าง ๆ ของดอก (ข)

1. ชั้นกลีบเลี้ยง (Calyx) ประกอบด้วย กลีบเลี้ยง (Sepals) ดอกไม้ทั่วไป กลีบเลี้ยงมีสีเขียว แต่อาจมีสีอื่นได้ มีผิวเรียบ บางชนิดมีหนาม และขน ทำหน้าที่ห่อหุ้มส่วนที่อยู่ข้างในไว้ทั้งหมด จึงช่วยป้องกันอันตราย ได้แก่ อุณหภูมิ ความชื้น รวมถึงแมลงและศัตรูอื่น ๆ พืชแต่ละชนิดมีกลีบเลี้ยงจำนวนไม่เท่ากัน ดอกไม้บางอย่างมีกลีบเลี้ยงติดกันเป็นหลอดหุ้มดอก (Synsepalous Flower) บางชนิดมีกลีบเลี้ยงแยกกัน (Polysepalous Flower) ดอกบางชนิดมีกลีบสีเขียวเป็นเส้นเล็ก ๆ ที่ใต้กลีบเลี้ยง เรียกว่า ริวประดับ (Epicalyx)

2. ชั้นกลีบดอก (Corolla) ประกอบด้วย กลีบดอก (Petals) สีต่าง ๆ ซึ่งเกิดจากสารสีชนิดต่าง ๆ ที่อยู่ในเซลล์ บางชนิดมีกลิ่นหอมที่เกิดจากน้ำมันหอมระเหย (Essential Oil) ที่กลีบดอกสร้างขึ้น บางชนิดมีต่อมน้ำหวาน (Nectary Gland) ที่โคนกลีบสร้างน้ำหวาน (Nectar) ได้ ทั้งสี กลิ่น และน้ำหวาน เป็นสิ่งที่ช่วยล่อแมลงให้เข้ามาถ่ายละอองเรณู (Pollination) พืชแต่ละชนิดมีกลีบดอกจำนวนไม่เท่ากัน แต่มักจะเท่ากับหรือทวีคูณของกลีบเลี้ยง กลีบดอกอาจมีโคนกลีบเชื่อมติดกันหรือติดกันตลอดทั้งกลีบ (Sympetalous Flower) หรือแยกกันเป็นกลีบ ๆ หรือแยกเฉพาะปลายกลีบ (Polypetalous Flower)

3. ชั้นเกสรตัวผู้ (Androecium) ประกอบด้วย เกสรตัวผู้ (Stamen) ทำหน้าที่สร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ เกสรตัวผู้มีจำนวนแตกต่างกันในพืชแต่ละชนิด พวกที่มีหลายอันอาจติดกันหรือแยกกัน และอาจมีส่วนที่ไปเชื่อมติดกับส่วนอื่นของดอกก็ได้ เกสรตัวผู้แต่ละอันประกอบด้วย ก้านเกสรตัวผู้ (Filament) มีลักษณะเป็นเส้นเล็กยาว ตอนปลายมีอับเรณู

(Anther) ลักษณะเป็นทรงกระบอก กลมรี แบ่งเป็น 2 พูติดกัน ภายในแต่ละพู ประกอบด้วย ถุงเรณู (Pollen Sac) 2 ถุง อับเรณู 1 อัน จึงมีถุงเรณู 4 ถุง ภายในถุงมี Microspore Mother Cell ที่จะทำหน้าที่สร้างละอองเรณู (Microspore หรือ Pollen Grain) ซึ่งมีลักษณะเป็นเม็ดเล็ก ๆ จำนวนมาก ละอองเรณูทำหน้าที่เป็นเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ (Male Gametes) เมื่อละอองเรณูแก่ อับเรณูจะแตก ละอองเรณูจะปลิวออกมา และอาจตกลงบนยอดเกสรตัวเมีย ทำให้เกิดการผสมพันธุ์ได้

4. ชั้นเกสรตัวเมีย (Gynaecium) ประกอบด้วย เกสรตัวเมีย (Pistil or Carpel) เป็นส่วนที่อยู่ในส่วนสุดของดอก ทำหน้าที่สร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย ส่วนล่างสุดของเกสรตัวเมีย คือ รังไข่ (Ovary) มีลักษณะเป็นกระเปาะพองโต ถัดขึ้นมาเป็นก้านเกสรตัวเมีย (Style) ซึ่งอาจจะยาวหรือสั้นขึ้นอยู่กับชนิดของพืชที่ปลายสุดของก้านเกสรตัวเมีย คือ ยอดเกสรตัวเมีย (Stigma) มักมีน้ำเหนียว ๆ สำหรับยึดติดกับละอองเรณู ดอกบางชนิดไม่มีก้านเกสรตัวเมีย ยอดเกสรตัวเมียจึงติดอยู่บนรังไข่ (Sessile Stigma) พืชบางชนิดมีเกสรตัวเมียหลายอัน เช่น จำปี จำปา กุหลาบ เป็นต้น

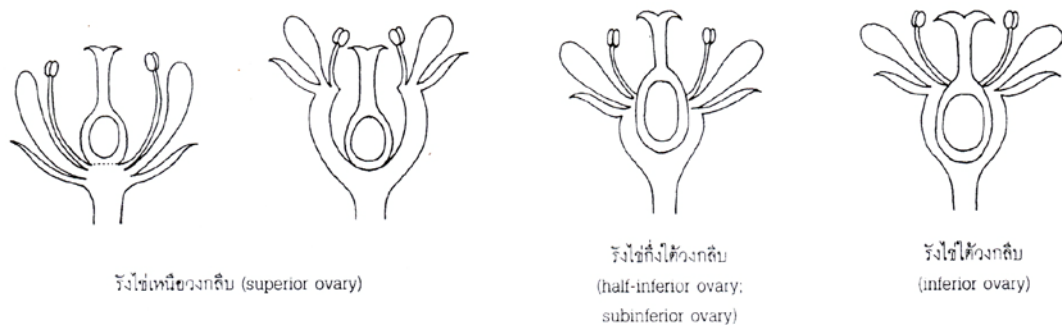
รังไข่ (Ovary) เป็นส่วนที่สร้างเซลล์สืบพันธุ์ของพืชโดยภายในรังไข่มีโอวูล (Ovule) ซึ่งภายในมี Megaspore Mother Cell ที่จะทำหน้าที่สร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย คือ เซลล์ไข่ (Egg Cell) โอวูล เป็นโครงสร้างที่ประกอบด้วยผนังโอวูล (Integument) 1-2 ชั้น โดยมีรูเปิดเล็ก ๆ เรียกว่า ไมโครไพล์ (Micropyle) อยู่ด้านตรงข้ามกับก้านโอวูล (Funiculus) ภายในมีกลุ่มเซลล์นิวเซลลัส (Nucellus) ซึ่งจะเจริญและพัฒนาเป็น Megaspore Mother Cell ที่จะสร้างเซลล์ไข่ ต่อไป

ส่วนประกอบของดอกทั้ง 4 ชั้นติดตั้งบนฐานรองดอก (Receptacle) ซึ่งติดต่อกับก้านดอก (Pedicel หรือ Peduncle) การติดตั้งของรังไข่บนฐานรองดอกมีแบบต่าง ๆ ได้แก่

1. Superior Ovary คือ รังไข่ที่อยู่บนฐานรองดอกในตำแหน่งที่สูงกว่าส่วนประกอบอื่น ๆ ของดอก คือ กลีบเลี้ยง กลีบดอกและเกสรตัวผู้

2. Inferior Ovary คือ รังไข่ที่อยู่บนฐานรองดอกในตำแหน่งที่ต่ำกว่ากลีบเลี้ยง กลีบดอกโดยมีผนังรังไข่ เชื่อมติดกับส่วนประกอบของดอก

3. Half Inferior หรือ Subinferior Ovary คือ รังไข่ที่ติดตั้งบนฐานรองดอกในลักษณะกึ่งได้ชั้นกลีบเลี้ยง กลีบดอก และเกสรตัวผู้ เนื่องจากลักษณะฐานรองดอกเป็นรูปถ้วย



รูปที่ 10.3.2 รังไข่ชนิดต่าง ๆ

(จาก โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มุลินธิ สอน. 2551, ชีววิทยา 1)

ประเภทของดอก (Type of Flower)

1. จำแนกตามส่วนประกอบของดอก แบ่งได้เป็น 2 ชนิด ได้แก่

ดอกสมบูรณ์ (Complete Flower) คือ ดอกที่มีส่วนประกอบครบทั้ง 4 ชั้น

ดอกไม่สมบูรณ์ (Incomplete Flower) คือ ดอกที่มีส่วนประกอบไม่ครบทั้ง 4 ชั้น

2. จำแนกตามลักษณะของเพศ แบ่งได้เป็น 2 ชนิด ได้แก่

ดอกสมบูรณ์เพศ (Perfect Flower) คือ ดอกที่มีทั้งเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมียอยู่ในดอกเดียวกัน เช่น พุระหง กุหลาบ บัว เฟื่องฟ้า เป็นต้น

ดอกไม่สมบูรณ์เพศ (Imperfect Flower) คือ ดอกที่มีเกสรตัวผู้หรือเกสรตัวเมียเพียงอย่างเดียว ดอกที่มีเกสรตัวผู้เรียกว่า ดอกเพศผู้ (Staminate Flower) ดอกที่มีเกสรตัวเมีย เรียกว่า ดอกเพศเมีย (Pistillate Flower)

พืชที่มีดอกเพศผู้ และดอกเพศเมียอยู่ในต้นเดียวกัน เรียกว่า พืชแยกเพศร่วมต้น (Monoecious Plant) เช่น หมาก มะพร้าว ข้าวโพด เป็นต้น ส่วนพืชที่มีดอกเพศผู้และดอกเพศเมีย อยู่กันคนละต้น เรียกว่า พืชแยกเพศต่างต้น (Dioecious Plant) เช่น พักทอง

3. จำแนกตามจำนวนดอก แบ่งได้เป็น 2 ชนิด ได้แก่

ดอกเดี่ยว (Solitary Flower) คือ ดอกเดี่ยวบนก้านดอกเดี่ยว

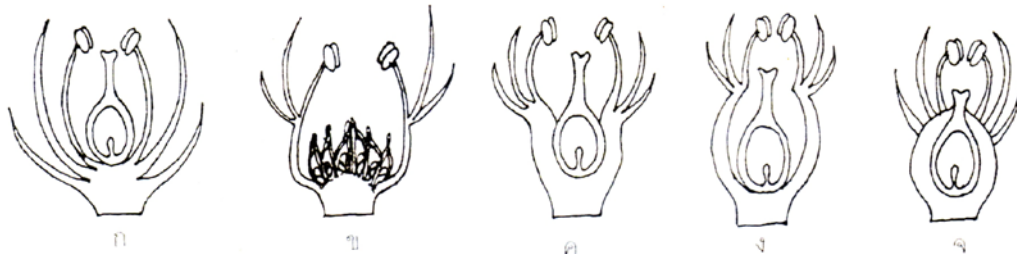
ดอกช่อ (Inflorescence Flower) คือ กลุ่มดอกบนก้านดอกเดียวกันแต่ละดอกย่อย (Floret) จะมีก้านดอกย่อย (Pedicel) ติดอยู่บนก้านของช่อดอก

4. จำแนกตามการติดตั้งบนฐานรองดอก แบ่งได้เป็น 3 ชนิด ได้แก่

Hypogenous Flower คือ ดอกที่มีฐานรองดอก หนุนสูง เกสรตัวเมียจึงอยู่สูงกว่า ส่วนของกลีบเลี้ยง กลีบดอกและเกสรตัวเมีย ดอกชนิดนี้จึงมีรังไข่ชนิด Superior Ovary

Epigynous Flower คือ ดอกที่ส่วนของกลีบเลี้ยง กลีบดอก และเกสรตัวผู้ติดบน ฐานรองดอกที่อยู่เหนือเกสรตัวเมีย เป็นดอกที่มีรังไข่ชนิด Inferior Ovary ได้แก่ แดงกวา บวบ ฟักทอง ชมพู เป็นต้น

Perigynous Flower คือ ดอกที่มีส่วนของกลีบเลี้ยง กลีบดอกและเกสรตัวผู้ อยู่ติดบนฐานรองดอกในระดับเดียวกับรังไข่ เพราะลักษณะที่โค้งรูปถ้วยของฐานรองดอก ดอกชนิดนี้รังไข่เป็นได้ 2 แบบ คือ Half Superior Ovary และ Half Inferior Ovary ขึ้นอยู่กับลักษณะของฐานรองดอก



รูปที่ 10.3.3 แผนภาพชนิดของดอกตามการติดตั้งบนฐานรองดอก Hypogynous Flower (ก)

Epigynous Flower (ข) Perigynous Flower (ค, ง และ จ)

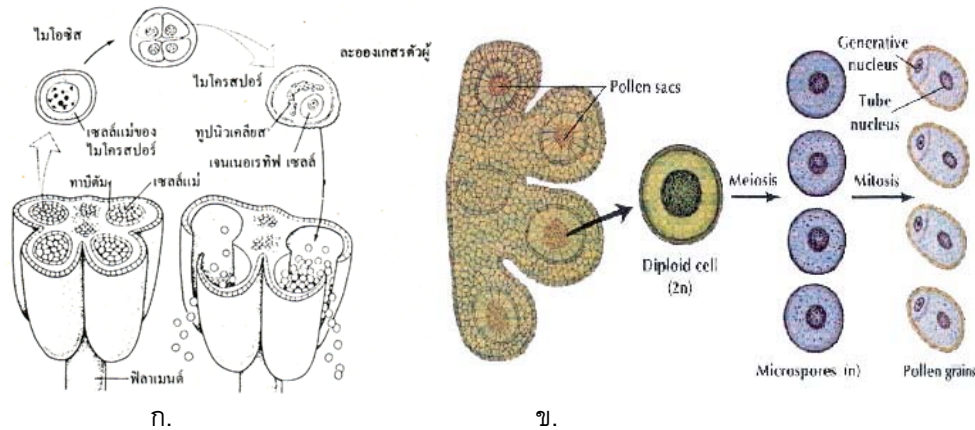
(จาก โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 1)

การสร้างเซลล์สืบพันธุ์ในพืชดอก

การสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้หรือไมโครสปอร์ (Microspore genesis)

การสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ของพืชดอก เกิดขึ้นภายใน Pollen Sac ของอับเรณู (Anther) โดยกลุ่มเซลล์ Microspore Mother Cell ซึ่งเป็นเซลล์เนื้อเยื่อเจริญ (Meristematic Cell) ที่มี $2n$ โครโมโซมจะแบ่งตัวแบบไมโอซิสได้ไมโครสปอร์ 4 เซลล์ (4 Microspore Cell) ที่เป็นเซลล์ n โครโมโซม แต่ละเซลล์จะแบ่งนิวเคลียสแบบไมโทซิส 1 ครั้ง ได้ 2 นิวเคลียสที่เป็น n โครโมโซม นิวเคลียสอันหนึ่ง คือ Generative Nucleus อีกนิวเคลียส คือ Tube Nucleus (ซึ่งต่อไป Generative Nucleus จะแบ่งไมโทซิสอีก 1 ครั้ง ได้เป็น 2 Sperm Nucleus เพื่อที่จะไปผสมกับไข่และโพลาร์นิวเคลียส ต่อไป) ในขณะเดียวกัน Microspore ก็สร้างผนังให้หนาขึ้น ผนังชั้นนอกอาจมีการพัฒนาไปเป็นลักษณะต่าง เช่น

เป็นหนามเล็ก ๆ Microspore ระยะนี้จะมีรูปร่างต่าง ๆ ตามชนิดของพืชและเรียกว่า ละอองเรณู (Pollen Grain)



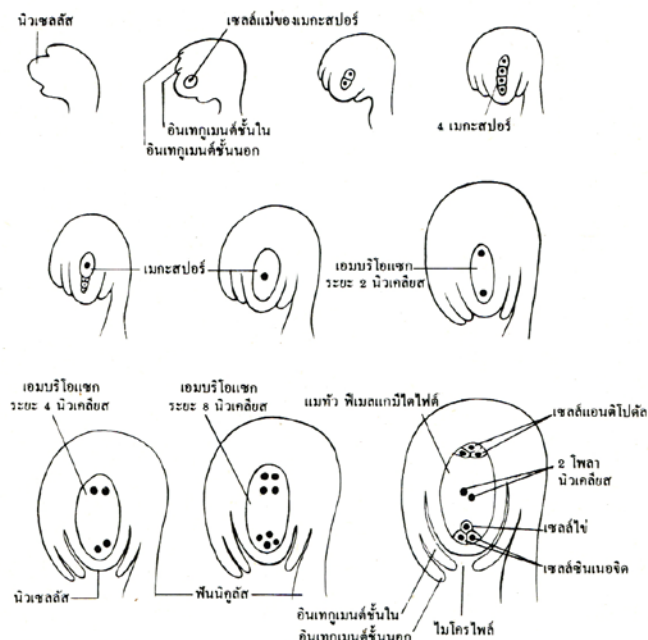
รูปที่ 10.3.4 การสร้าง Microspore ของอับเรณู (ก)

การแบ่งไมโอซิสของ Microspore (Pollen) Mother Cell และไมโทซิสของ Microspore (ข)

การสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย หรือเมกะสปอร์ (Megaspore genesis)

การสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย คือ เซลล์ไข่ของพืชดอก เกิดในโอวุลซึ่งอยู่ในรังไข่ กลุ่มเซลล์ในโอวุลที่เรียกนิวเคลียส (Nucellus) ที่อยู่ก่อนไปทางด้านไมโครไพล์ มีเซลล์ขนาดใหญ่ คือ Megaspore Mother Cell ($2n$) แบ่งตัวแบบไมโอซิสได้ 4 เซลล์ คือ Megaspore Cell (n) เรียงตัวในแนวตั้ง ต่อมา 3 เซลล์ ทางไมโครไพล์ สลายตัวไป 1 Megaspore ที่เหลือเจริญขึ้นและแบ่งนิวเคลียสแบบไมโทซิส 3 ครั้ง ได้ 8 นิวเคลียสที่ไม่มีผนังหุ้ม และจัดแบ่งเป็น 2 กลุ่ม ๆ ละ 4 นิวเคลียส แยกกันไปอยู่ทางด้านไมโครไพล์ กับด้านตรงข้ามไมโครไพล์ คือ คาลาซา (Chalaza) ต่อมานิวเคลียสของแต่ละกลุ่มจะมารวมกันบริเวณกลาง เกิดเป็นนิวเคลียส 3 กลุ่ม ระยะนี้ Megaspore จะมีสภาพเป็นถุงต้นอ่อน (Embryo Sac) กลุ่มนิวเคลียส 2 กลุ่มที่ไมโครไพล์และคาลาซา จะมีเยื่อบาง ๆ แบ่งไซโตพลาสซึม เกิดเป็นเซลล์ คือ 3 Anti Podal Cell อยู่ทางด้านคาลาซา ด้านไมโครไพล์ ประกอบด้วยเซลล์ไข่ (Egg Cell) ซึ่งมีขนาดใหญ่อยู่ตรงกลาง และ 2 Synergid Cell อยู่ 2 ข้างของเซลล์ไข่ 2 นิวเคลียสที่อยู่ตรงกลาง คือ Polar Nuclei ซึ่งต่อมาจะรวมกันเป็น $2n$ โครโมโซม และเปลี่ยนเป็น Endosperm Mother Cell ดังนั้นเมื่อสิ้นสุดกระบวนการสร้าง

เซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย ภายใน Embryo Sac จึงมีเซลล์ทั้งหมด 7 เซลล์ ที่เปลี่ยนแปลงมาก จาก 8 นิวเคลียส โดยมีเซลล์ไข่ (Egg Cell) เป็นเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย (Female Gamete)



รูปที่ 10.3.5 การสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศเมียของพืชดอก

การถ่ายละอองเรณู (Pollination)

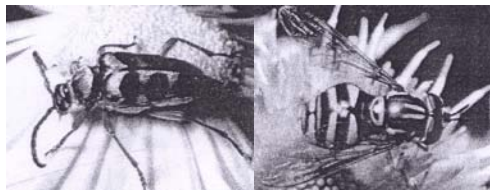
การถ่ายละอองเรณู คือ การที่ละอองเรณูตกลงบนยอดเกสรตัวเมีย โดยมีขนหรือสารเหนียวที่ยอดเกสรตัวเมีย เป็นตัวช่วยยึดจับเอาไว้

เมื่อละอองเรณูแก่เต็มที่ ผนังของ Pollen Sac จะฉีกขาดพร้อมกับอับเรณูแตกออก ทำให้ละอองเรณูปลิวออกมา การถ่ายละอองเรณูจำเป็นต้องอาศัยสื่อ (Pollinating Agent) พาไป ซึ่งมีหลายชนิด ได้แก่

ลม พืชที่ละอองเรณูต้องอาศัยลมพาไป มักมีดอกขนาดเล็ก กลีบดอกไม่สวย ไม่มีสี ไม่มีต่อมน้ำหวานที่จะดึงดูดแมลง ดอกพวกนี้ละอองเรณูแห้งและเบาบาง ชนิดมีปีกช่วยให้ปลิวไปได้ไกล ขณะเดียวกัน ยอดเกสรตัวเมียของพืชที่ต้องอาศัยลมในการถ่ายละอองเรณู มักจะมีโครงสร้างช่วยยึดเกาะ เช่น มีขนมาก มีก้านแตกเป็นแขนงเล็ก ๆ มีสารเหนียว เป็นต้น พืชพวกนี้ ได้แก่ หญ้า ข้าว

แมลง แมลงมากชนิดอาศัยน้ำหวานจากดอกไม้เป็นแหล่งอาหาร การเข้ามาดูดน้ำหวานทำให้ละอองเรณูติดตัวไปตกบนยอดเกสรตัวในดอกเดียวกันหรืออื่น ๆ ได้ แมลงที่เป็นสื่อมากที่สุด คือ ผึ้งและผีเสื้อ จึงได้ชื่อว่าเป็นแมลงนักผสมพันธุ์พืช

นอกจากนี้ ยังมีน้ำเป็นสื่อในการถ่ายละอองเรณูที่สำคัญของพืชน้ำ รวมถึงสัตว์อื่น ๆ เช่น นก หอยทาก ก็มีช่วยในการถ่ายละอองเรณู



รูปที่ 10.3.6 การถ่ายละอองเรณูโดยมีแมลงเป็นสื่อ

การถ่ายละอองเรณูของพืช เกิดได้ 2 แบบ คือ

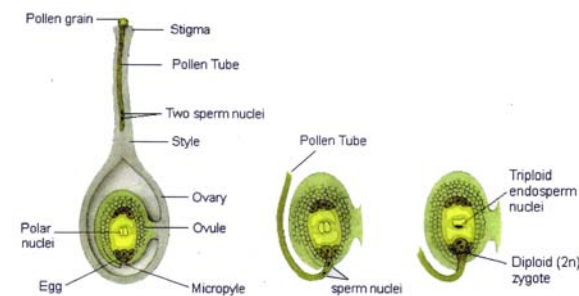
1. Self Pollination คือ การถ่ายละอองเรณูในดอกเดียวกัน หรือต่างดอกในต้นเดียวกัน หรือ ต่างดอกต่างต้นที่เป็นพันธุ์บริสุทธิ์ ในพืชที่เป็นสายพันธุ์เดียวกัน

2. Cross Pollination คือ การถ่ายละอองเรณูในพืชต่างต้นที่มีคุณสมบัติทางกรรมพันธุ์ต่างกัน โดยเป็น Species เดียวกัน หรือต่าง Species ต่าง Genus กันก็ได้

การปฏิสนธิ (Fertilization)

เมื่อละอองเรณูตกลงบนยอดเกสรเพศเมีย จะได้รับความชื้นและอาหารพวกน้ำตาลจากยอดเกสรเพศเมีย งอกหลอดเรณู (Pollen Tube) อัตราความเร็วในการงอกแตกต่างกันในพืชแต่ละชนิด ซึ่งอาจใช้เวลาเป็นวัน สัปดาห์ หรือเดือน หลังการถ่ายละอองเรณูก็ได้ หลอดเรณูจะแทงลงไปใ้เนื้อเยื่อของยอดเกสรเพศเมีย ผ่านไปตามก้านเกสรเพศเมีย เพื่อนำ Generative Nucleus ไปที่โอวุล เมื่อหลอดเรณูมาถึงโอวุล จะเข้าสู่ Embryo Sac ทางไมโครไพล์ Tube Nucleus จะสลายไปพร้อมกับปลายหลอดเรณูแตกออก ซึ่งก่อนหน้านี้ Generative Nucleus จะแบ่งตัวแบบไมโทซิส ได้เป็น 2 Nuclei ที่เรียกว่า Sperm Nucleus เมื่อปลายหลอดเรณูแตกออก Sperm Nucleus ทั้ง 2 จะเข้าสู่ Embryo Sac Sperm Nucleus หนึ่งจะผสมกับไข่ได้เป็นไซโกต (Zygote) (2n) Sperm Nucleus อีกอันหนึ่งจะผสมกับ Polar Nuclei ได้เป็น Primary Endosperm Cell (3n) ไซโกตจะเจริญต่อไปเป็น Embryo ในขณะที่ Primary Endosperm Cell เจริญต่อไปเป็น Endosperm Tissue ทำ

หน้าที่สะสมอาหารให้ Embryo ส่วน Antipodal และ Synergid Cell จะสลายตัวไป จะเห็นว่าการเกิดการผสม 2 ครั้ง เรียกการผสมพันธุ์นี้ว่า การปฏิสนธิซ้อน (Double Fertilization) ซึ่งจะเกิดขึ้นกับพืชดอกเท่านั้น



รูปที่ 10.3.7 การปฏิสนธิในพืชดอก

(จาก โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มุลินธิ สอน. 2551, ชีววิทยา 1)

การเจริญเติบโตของพืชหลังการปฏิสนธิ

หลังจากเกิดการปฏิสนธิแล้ว โอรุส หรือ ถุงเอ็มบริโอ (Embryo Sac) จะเจริญไปเป็นเมล็ด (Seed) โดยรังไข่เจริญไปเป็นผล (Fruit) ซึ่งมีเนื้อเยื่อรังไข่ที่ห่อหุ้มโอรุสเป็นเนื้อของผลหุ้มเมล็ด ไซโกตจะแบ่งเซลล์เติบโตและเปลี่ยนแปลงไปเป็นกลุ่มเนื้อเยื่อ สร้างรูปเป็นตัวอ่อน (Embryo) โดยมี Primary Endosperm เปลี่ยนแปลงเป็นเนื้อเยื่อเอนโดสเปิร์ม สะสมอาหารในเมล็ดเพื่อให้ตัวอ่อนใช้ในขณะงอกเป็นต้นกล้า

โครงสร้างของผล (Structure of Fruit)

รังไข่ที่เจริญมาเป็นผล จะมีผนังรังไข่ เจริญขึ้นมาเป็นผนังของผล หรือ เปลือกของผล (Pericarp) ซึ่งอาจมีความหนาแน่นต่างกันตามชนิดของผล บางชนิดอาจเป็นเนื้อเยื่อที่รับประทานได้ เปลือกของผลแบ่งเป็น 3 ชั้น ได้แก่

1. เปลือกชั้นนอก (Exocarp) ส่วนใหญ่เป็นเนื้อเยื่อเอพิเดอร์มิสเพียงชั้นเดียวเป็นชั้นบาง ๆ แต่ผลบางชนิดก็มีหลายชั้น ผลบางชนิดอาจมีหนาม ขน และบางชนิดมีต่อมน้ำมัน มีปากใบ

2. เปลือกชั้นกลาง (Mesocarp) เป็นเนื้อเยื่อบาง ๆ ประกอบด้วย Vascular Bundle บางชนิดเป็นเนื้อเยื่ออ่อนนุ่มรับประทานได้ แต่บางชนิดแข็งรับประทานไม่ได้

3. เปลือกชั้นใน (Endocarp) เป็นเนื้อเยื่อที่ประกอบด้วย เซลล์ชั้นเดียว หรือหลายชั้น บางชนิดเป็นเนื้อนุ่มรับประทานได้

Pericarp ของผลบางชนิด อาจแยกเป็นชั้นต่าง ๆ เห็นได้ชัด เช่น มะม่วง มะพร้าว พุทรา เป็นต้น แต่ผลบางชนิดชั้นทั้ง 3 ของ Pericarp เชื่อมติดกันจนแยกไม่ออก เช่น ข้าวโพด พริก Pericarp ของผลบางชนิดแห้งและแข็ง เช่น ถั่วลิสง ถั่วเหลือง บางชนิดแข็งและเหนียว เช่น เปลือกและกะลามะพร้าว

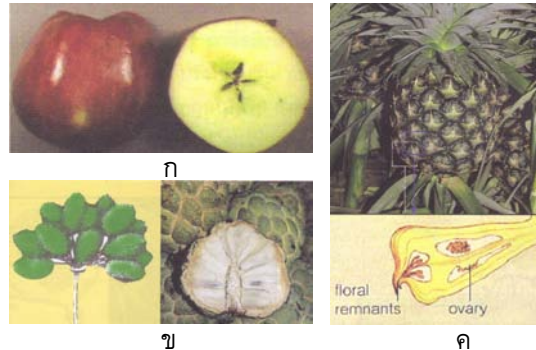
ชนิดของผล

ผลแบ่งได้เป็น 3 กลุ่มใหญ่ ๆ ได้แก่

1. ผลเดี่ยว (Simple Fruit) คือ ผลที่เปลี่ยนแปลงมาจากรังไข่เดียวของดอกเดี่ยวหรือดอกช่อ ใน 1 รังไข่นี้อาจประกอบด้วย คาร์เพล (Carpel) เดี่ยวหรือหลายคาร์เพลที่เชื่อมติดกัน เช่น มะเขือ องุ่น ละครุด กล้วย ฝรั่ง พัก แดง เป็นต้น ผลเดี่ยวจำแนกตามลักษณะของ Pericarp ได้เป็น 2 ชนิด คือ ผลสด (Fleshy Fruit) คือ ผลที่มี Pericarp ส่วนใหญ่หรือทั้งหมดเป็นเนื้ออ่อนนุ่ม และผลแห้ง (Dry Fruit) คือ ผลชนิดที่มีเปลือกแห้งเมื่อผลแก่ซึ่งเปลือกอาจจะแตกได้เองหรือไม่แตก

2. ผลกลุ่ม (Aggregate Fruit) คือ ผลที่เปลี่ยนแปลงมาจากกลุ่มของรังไข่ที่อยู่ในดอกเดี่ยวที่อยู่บนฐานรองดอกเดียวกัน รังไข่แต่ละอันเป็นผลย่อยหนึ่งผลอยู่อัดกันแน่นจนเห็นเป็นผลเดี่ยวขนาดใหญ่ เช่น น้อยหน่า ผลบางอย่างผลย่อยแยกกันเป็นผลเล็ก ๆ เช่น กระดังงา การะเวก บางชนิดผลคือส่วนของฐานรองดอก เช่น สตรอเบอร์รี่ ฐานรองดอกเติบโตขึ้นมากลายเป็นเนื้อรับประทานได้ โดยมีผลที่แท้จริงเป็นผลย่อย ๆ ติดอยู่ใกล้กับผิวนอก

3. ผลรวม (Multiple Fruit) คือ ผลที่เปลี่ยนแปลงมาจากกลุ่มรังไข่ของดอกทั้งช่อเชื่อมรวมกันแน่น รังไข่ที่เจริญเป็นผลย่อยจะเชื่อมรวมกันแน่นจนเป็นผลเดี่ยว ได้แก่ สับปะรด ขนุน สาเก ยอ หม่อน มะเดื่อ



รูปที่ 10.3.8 ชนิดของผล ผลเดี่ยว (ก) ผลกลุ่ม (ข) และผลรวม (ค)
(จาก โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 1)

เมล็ด (Seed)

เมล็ด คือ โอลูที่แก่แล้วเจริญเติบโตขึ้นหลังจากการปฏิสนธิ มีส่วนประกอบ ดังนี้

1. เปลือกเมล็ด (Seed Coat) เป็นส่วนที่อยู่ชั้นนอก เกิดจากผนังโอลู (Integument) ทำหน้าที่ป้องกันอันตรายและการสูญเสียความชื้นจากเนื้อเยื่อของเมล็ด ส่วนมากมี 2 ชั้น คือ ชั้นนอก (Testa) เปลี่ยนแปลงมาจาก Outer Integument มักหนา เหนียว และชั้นใน (Tegmen) เปลี่ยนแปลงมาจาก Inner Integument เป็นเยื่อบาง ๆ บนเปลือกเมล็ดมีรอยแผลเป็น (Hilum) ที่มีรูไมโครไพล์ ซึ่งเป็นทางผ่านของ Pollen Tube มาก่อน เปลือกเมล็ดอาจมีการเปลี่ยนแปลงไปในพืชบางอย่าง เช่น เปลือกเมล็ดชั้นนอกของทุเรียน ลิ้นจี่ ลำไยเงาะ เปลี่ยนเป็นเนื้อนุ่มหุ้มเมล็ด เป็นส่วนที่รับประทานได้ ในพวกแคสแต กระเทียมเถา เปลี่ยนแปลงเปลือกเมล็ดเป็นแผ่นบาง ๆ ติดกับเมล็ด ทำให้ปลิวไปได้ไกล ช่วยในการแพร่พันธุ์ เป็นต้น

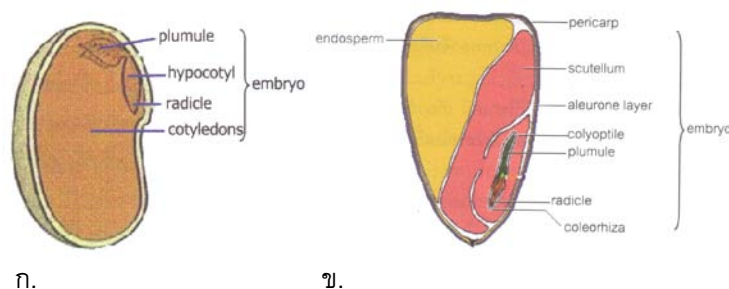
2. เอ็มบริโอ (Embryo) เป็นส่วนที่เจริญมาจากไซโกต ประกอบด้วย 3 ส่วน

1) ใบเลี้ยง (Cotyledon) มีหน้าที่สะสมอาหารไว้เลี้ยงต้นอ่อน โดยทำการย่อยและดูดซึมอาหารที่อยู่รอบ ๆ คือ เอนโดสเปิร์มมาเก็บไว้ พืชบางชนิดใบเลี้ยงสะสมอาหารไว้มาก ทำให้ใบเลี้ยงมีลักษณะหนา ในเมล็ดจึงไม่มีเอนโดสเปิร์มเหลืออยู่ พืชบางชนิดใบเลี้ยงสะสมอาหารมากใบจึงบาง เมล็ดจะมีเอนโดสเปิร์มมาก นอกจากนี้ใบ

เลี้ยงยังป้องกันยอดอ่อนและช่วยในการสังเคราะห์ด้วยแสง เพื่อเลี้ยงต้นกล้าในระยะที่ยังไม่มีใบแท้ เพราะใบเลี้ยงมีคลอโรฟิล

2) ลำต้นอ่อน (Caulicle) เป็นแกนกลางมี 2 บริเวณ คือ บริเวณที่อยู่เหนือใบเลี้ยงขึ้นไป เรียกว่า เอพิกอติล (Epicotyl) ซึ่งบริเวณปลายสุดเป็นส่วนของยอดแรกเกิด (Plumule) ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวจะมีเยื่อบาง ๆ หุ้ม เรียกว่า Coleoptile ส่วนบริเวณที่อยู่ใต้ใบเลี้ยงลงมา เรียกว่า ไฮโปคอติล (Hypocotyl) ซึ่งปลายสุดเป็นรากแรกเกิด (Radicle) ซึ่งจะเจริญไปเป็นรากแก้ว (Primary Root) ต่อไป ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวจะมีเยื่อบาง ๆ หุ้มรากแรกเกิด เรียกว่า Coleorhiza

3. เอนโดสเปิร์ม (Endosperm) เป็นเนื้อเยื่อของเมล็ดที่เจริญมาจาก Primary Endosperm Cell (3n) เพื่อสะสมอาหารไว้ให้ต้นอ่อนใช้ในระยะแรกของการงอก อาหารที่สะสมมีทั้งคาร์โบไฮเดรต ไขมัน โปรตีน และสารอื่น ๆ มีทั้งชนิดที่เป็นของเหลว (Liquid Endosperm) เช่น น้ามะพร้าว น้ำลูกตาล น้ำลูกหมาก และชนิดที่เป็นของแข็ง (Fleshy Endosperm) เช่น เนื้อมะพร้าว เนื้อลูกตาล เนื้อลูกหมาก เป็นต้น

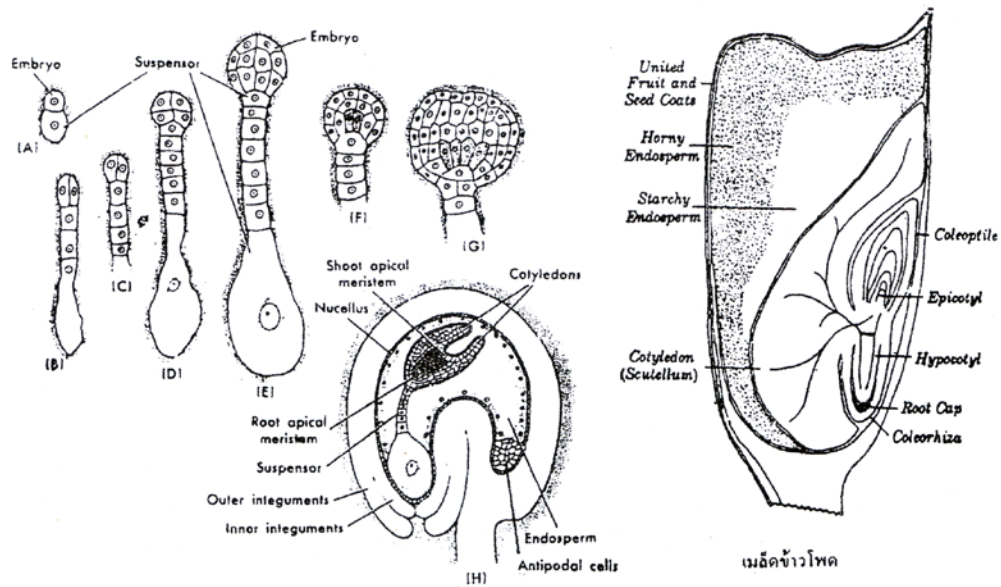


รูปที่ 10.3.9 ส่วนประกอบของเมล็ด : เมล็ดพืชใบเลี้ยงคู่ (ก) เมล็ดพืชใบเลี้ยงเดี่ยว (ข)

การเจริญระยะเอ็มบริโอของพืชดอก

การเติบโตของเอ็มบริโอเกิดอยู่ภายใน โดยเริ่มจากไซโกตแบ่งไมโทซิสครั้งแรกได้ 2 เซลล์ เซลล์ที่อยู่ติดไมโครไพล์เรียกว่า เบซัล (Basal Cell) และเซลล์ที่อยู่ห่างไมโครไพล์ คือ เทอร์มินัล (Terminal Cell) เซลล์เบซัลจะแบ่งไมโทซิสอีกหลายครั้งในแนวเดียว เซลล์เรียงตัวเป็นแถวเตี้ยยาว โดยเซลล์ล่างสุดขยายใหญ่กว่าเซลล์อื่น ๆ ที่แบ่งได้นี้เป็น ซัสเพนเซอร์ (Suspensor) สำหรับยึดเอ็มบริโอให้ติดกับ Embryo Sac ส่วนเซลล์เทอร์มินัลจะแบ่งตัวเป็น 2 แนวทาง คือ แนวตั้งและแนวนอน ทำให้ได้กลุ่มเซลล์เป็นรูปทรงกลม

(Globular) อยู่ทีปลายสุดของซัสเพนเซอร์ กลุ่มเซลล์นี้จะพัฒนาไปเป็นเอ็มบริโอ (Globular Embryo) โดยเซลล์จะเติบโตและจัดกลุ่มเป็นเนื้อต่าง ๆ สร้างรูปของต้นอ่อน ที่ประกอบด้วย ใบเลี้ยงและต้นอ่อน



ก.

ข.

รูปที่ 10.3.10 การเจริญของต้นอ่อนในเมล็ดพืชใบเลี้ยงคู่ (ก) และพืชใบเลี้ยงเดี่ยว (ข)

การงอกของเมล็ด (Seed Germination)

การงอกของเมล็ด คือ การกลับคืนสู่สภาพการเจริญเติบโตของเมล็ดโดยเอ็มบริโอพ้นจากระยะการพักตัว (Dormancy) เริ่มมีกิจกรรมของชีวิตเจริญงอกออกมาจากเมล็ดและเปลี่ยนแปลงเป็นต้นใหม่

การงอกของเมล็ดต้องการปัจจัยที่จำเป็น ได้แก่

1. น้ำ เมล็ดจะงอกได้ต้องอยู่ในสภาพที่มีความชื้นที่พอเหมาะ น้ำช่วยให้เปลือกเมล็ดอ่อนนุ่ม ทำให้ต้นอ่อนสามารถดันทะลุเปลือกออกมาได้ ช่วยให้ออกซิเจนผ่านเข้าสู่เมล็ดได้ง่าย น้ำที่เข้าสู่เมล็ดช่วยละลายสารในโปรโตพลาสซึมเพื่อจะส่งลงจนทำงานได้ และช่วยในการนำสารอาหารที่สะสมจากเอนโดสเปิร์มไปเลี้ยงส่วนต่าง ๆ ของเอ็มบริโอได้

2. ออกซิเจน การงอกของเมล็ดต้องใช้พลังงานเพื่อการแบ่งเซลล์ การเพิ่มขนาดของเซลล์จึงจำเป็นต้องใช้ออกซิเจนในการเผาผลาญอาหารที่สะสมอยู่ในเมล็ด พลังงาน

บางส่วนจะเปลี่ยนเป็นความร้อน ดังนั้นขณะเมล็ดงอกจึงเกิดความร้อนด้วย เมล็ดจะงอกได้ดีที่ปริมาณออกซิเจน 20 เปอร์เซ็นต์หรือมากกว่า สำหรับพืชน้ำที่มีปริมาณออกซิเจนต่ำ แต่สามารถงอกได้ดี เพราะเมล็ดหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (Anaerobic Respiration)

3. อุณหภูมิ พืชแต่ละชนิดต้องการอุณหภูมิสำหรับการงอกของเมล็ดที่ต่างกัน พืชเขตร้อนต้องการอุณหภูมิสูงกว่าพืชเขตหนาว แต่อุณหภูมิที่พอเหมาะ (Optimum Temperature) ของเมล็ดพืชทั่วไปอยู่ระหว่าง 20-30 องศาเซลเซียส

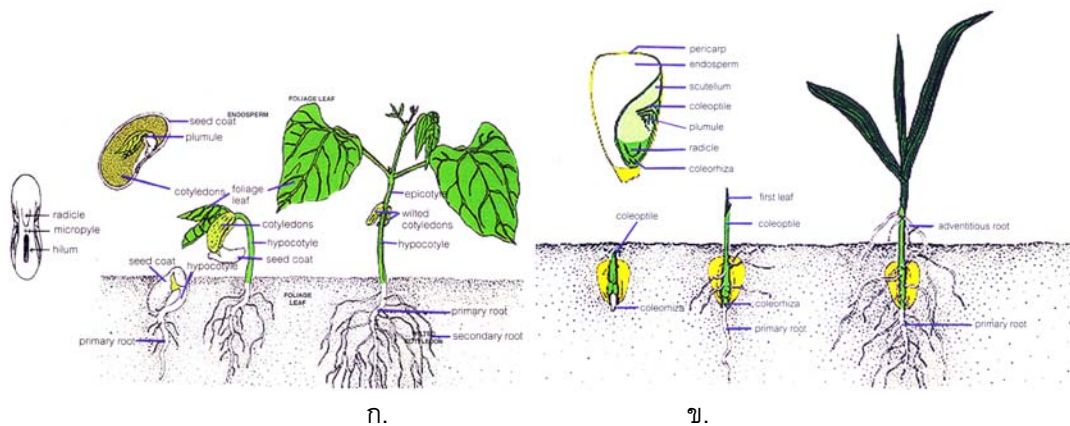
นอกจากนี้พืชบางชนิดอาจต้องการปัจจัยอย่างอื่นสำหรับการงอกของเมล็ด เช่น พืชพวกหญ้า และยาสูบ เมล็ดจะงอกได้ดีถ้าได้รับแสงสว่าง โดยทั่วไปแสงสว่างไม่เป็นปัจจัยสำหรับการงอกของเมล็ดพืชทั่วไป เนื่องจากยังไม่มีกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ยิ่งกว่านั้นแสงสว่างอาจเป็นปัจจัยยับยั้งการงอกของเมล็ด เช่น หอมใหญ่ เป็นต้น

ลักษณะการงอกของเมล็ด

การงอกของเมล็ดจำแนกได้ 2 ลักษณะ ได้แก่

1. Epigeal Germination เป็นการงอกโดยรากแรกเกิด (Radicle) จะงอกออกมา ก่อน กลายเป็นรากแก้ว จากนั้นส่วนของลำต้นใต้ใบเลี้ยง (Hypocotyl) จะเจริญและยืดตัวอย่างรวดเร็ว ดึงใบเลี้ยงและลำต้นเหนือใบเลี้ยง (Epicotyl) ออกจากเปลือกเมล็ดชูขึ้นเหนือดิน เมื่อใบเลี้ยงกางออก ลำต้นเหนือใบเลี้ยงจะยืดตัวตรงขึ้นสู่ส่วนยอดแรกเกิด (Plumule) เมื่อเกิดใบแท้ที่สังเคราะห์ด้วยแสงได้ ซึ่งเป็นเวลาเดียวกับใบเลี้ยงถูกใช้อาหารหมดไปจึงเหี่ยวและหลุดไป พืชที่มีการงอกในลักษณะนี้ ได้แก่ พืชใบเลี้ยงคู่ และพวกถั่ว เมล็ดยาว

2. Hypogeal Germination เป็นการงอกที่ส่วนของต้นอ่อนใต้ใบเลี้ยง (Hypocotyl) เจริญเติบโตช้ากว่าลำต้นเหนือใบเลี้ยง (Epicotyl) ดังนั้น ลำต้นเหนือใบเลี้ยงกับยอดแรกเกิดเท่านั้นที่งอกขึ้นมาเหนือพื้นดิน โดยมีส่วนลำต้นใต้ใบเลี้ยงจมอยู่ใต้ดิน ส่วนใหญ่เป็นการงอกของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวพวกข้าว ข้าวโพด หญ้า ส่วนพวกใบเลี้ยงคู่ เป็นพวกถั่วเมล็ดกลม (Pea) เช่น ถั่วลันเตา และพืชพวกส้ม



รูปที่ 10.3.11 การงอกของเมล็ดชนิดต่าง ๆ พืชใบเลี้ยงคู่ (ก) และพืชใบเลี้ยงเดี่ยว (ข)
(จาก โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มูลนิธิ สอวน. 2551, ชีววิทยา 1)

ระยะพักตัวของเมล็ด (Seed Dormancy)

ระยะพักตัว คือ ช่วงเวลาที่พืชหยุดการเจริญชั่วคราว ไม่มีกิจกรรมการดำรงชีพ ทั้งนี้เพื่อหลีกเลี่ยงสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม หรือเกิดจากสภาวะภายในของพืชที่ไม่พร้อมจะทำงาน เมล็ดพืชบางชนิดแม้จะแก่แล้วแต่ยังต้องรอเวลาที่จะงอก ซึ่งเกิดจากสภาพภายในของเมล็ด การพักตัวของเมล็ดมีหลายสาเหตุ ได้แก่

1. เปลือกเมล็ด เมล็ดพืชบางชนิดมีเปลือกแข็งและหนามาก เป็นอุปสรรคต่อการขยายตัวของ Embryo ทั้ง ๆ ที่น้ำและออกซิเจนสามารถซึมผ่านได้ดี ทำให้เมล็ดพักตัวอยู่ได้นานหลายสิบปี เช่น เมล็ดผักกาด และผักขมบางชนิด เมล็ดบางอย่างเปลือกเมล็ดไม่ยอมให้น้ำซึมผ่าน เช่น เมล็ดพืชตระกูลถั่ว และผักบุ้งฝรั่ง โดยเฉพาะอย่างยิ่งถ้าเก็บไว้ในที่แห้งน้ำจะซึมผ่านได้ช้ามาก แต่ถ้าอยู่ในธรรมชาติในดินมีจุลินทรีย์ช่วยย่อยทำให้น้ำซึมผ่านเปลือกเมล็ดได้ดีขึ้น ระยะพักตัวก็จะน้อยลง ทำให้งอกได้เร็วขึ้น

เมล็ดบางชนิดมีเยื่อหุ้ม Embryo ทำให้ Embryo ไม่ได้รับออกซิเจน การงอกจึงช้าลง เช่น เมล็ดกระเจี๊ยบ และหญ้าชนิดต่าง ๆ

2. การเจริญของเอมบริโอในเมล็ด ปกติเมล็ดเมื่อแก่จะแห้งและหลุดออกจากต้น เอมบริโอจะเจริญเต็มที่พร้อมที่จะงอก แต่เมล็ดบางอย่างเอมบริโอยังต้องใช้เวลาในการเจริญอีกระยะหนึ่งภายหลังเมล็ดแก่ ซึ่งอาจนานเป็นสัปดาห์หรือเป็นเดือน เช่น เมล็ดแป๊ะก๊วย (*Ginkgo biloba*) และกล้วยไม้บางชนิด

3. การพักตัวของเอมบริโอ (Dormant Embryo) เมล็ดพืชบางชนิดมีการพักตัวในระยะเอมบริโอ โดยต้องการระยะเวลาในการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของเนื้อเยื่อให้สมบูรณ์ ดังนั้นแม้ว่าเอมบริโอเจริญเต็มที่แล้วอยู่ในสภาพที่พร้อมจะงอก คือ มีความชื้นและออกซิเจน ปราศจากเปลือกเมล็ดแล้วก็ตาม เมล็ดก็จะยังไม่งอก เช่น แอปเปิ้ล ท้อ สบองใบ สบสามใบ ต้องการอุณหภูมิต่ำ ความชื้นสูง เป็นระยะยาวนานในการเปลี่ยนแปลงสรีรวิทยาของเนื้อเยื่อ เอมบริโอจึงมักพักตัวตลอดช่วงเวลาฤดูหนาว

4. สารเคมีที่ยับยั้งการงอก (Germination Inhibitor) เมล็ดของพืชบางชนิดมีสารยับยั้งการงอกของเมล็ด พวกกรดแอบไซซิก (ABA) เคลือบอยู่ เช่น มะเขือเทศ มะละกอ มีเมือกที่หุ้มเมล็ดเป็นสารยับยั้งการงอกของเมล็ด ดังนั้น ก่อนนำเมล็ดไปเพาะควรล้างเมือกหรือนำไปตากแดดให้แห้ง จะทำให้เมล็ดงอกเร็วขึ้น

นอกจากนี้ยังมีสาเหตุอื่น ๆ ที่ทำให้เกิดการพักตัว แต่ไม่ใช่สาเหตุที่เกิดโดยตรง เช่น แสง อาจเป็นตัวยับยั้งการงอกของเมล็ดบางชนิด ความชื้น พืชบางชนิดงอกได้ดีที่มีความชื้นสูง แต่พืชบางชนิดเมล็ดที่เก็บมาใหม่ ๆ ความชื้นสูงจะไม่งอกต้องรอให้เมล็ดแห้งจึงจะงอก และอุณหภูมิ พบว่า พืชเขตหนาว จะพักตัวในช่วงฤดูหนาว ส่วนพืชเขตร้อนจะพักตัวในฤดูร้อน

ความสามารถในการงอกของเมล็ด (Seed Viability)

ความสามารถในการงอกของเมล็ด (Seed Viability) คือ ความสามารถของเมล็ดในการมีชีวิตที่จะงอกเป็นต้นอ่อนหรือกล้า (Seedling) ได้ เมล็ดของพืชแต่ละชนิดมีความสามารถในการงอกในระยะที่แตกต่างกัน บางชนิดถ้าเก็บไว้นานเกินไปจะไม่งอก ความสามารถในการงอกของเมล็ดขึ้นอยู่กับปัจจัยต่าง ๆ ได้แก่

1. การเจริญเติบโตเต็มที่ของเมล็ด (Maturity of Seed) เมล็ดที่แก่จัดจะมีความสามารถในการงอกสูงกว่าเมล็ดที่ยังไม่แก่ และต้นอ่อนที่งอกออกมาจะแข็งแรงกว่า

2. ความแข็งแรงของต้นพันธุ์ ถ้าต้นพันธุ์มีความแข็งแรง ปราศจากโรค เมล็ดสะสมอาหารมาก เอมบริโอมีขนาดใหญ่ ต้นกล้าที่งอกออกมาก็จะแข็งแรง

3. การเก็บรักษาเมล็ดพืช วิธีการเก็บรักษาเมล็ดพืช ต้องเก็บในสภาพที่มีอุณหภูมิต่ำ ความชื้นน้อย จะทำให้รักษาความสามารถในการงอกของเมล็ดไว้ได้นาน ปกตินิยมเก็บที่อุณหภูมิประมาณ 5 องศาเซลเซียส

4. อายุของเมล็ด (Longevity) เมล็ดของพืชแต่ละชนิดมีอายุแตกต่างกันมาก เช่น เมล็ดบัวมีอายุถึง 400 ปี เมล็ดพืชตระกูลถั่วบางชนิดมีอายุถึง 75 ปี ในขณะที่เมล็ดกล้วยไม้มีอายุเพียง 2-3 สัปดาห์เท่านั้น

ความแข็งแรงของเมล็ด

ความแข็งแรงของเมล็ด หมายถึง เมล็ดที่มีความสามารถในการงอกได้รวดเร็ว สม่าเสมอ และต้นกล้าสามารถตั้งตัวเร็วเมื่อนำไปปลูก การตรวจสอบคุณภาพของเมล็ดพันธุ์พืช เพื่อพิจารณาความแข็งแรงของเมล็ดพันธุ์ ทำได้หลายวิธี ได้แก่

1. การเร่งอายุเมล็ด เป็นวิธีการตรวจสอบความแข็งแรงของเมล็ด เพื่อทำนายว่าเมื่อเมล็ดเก็บไว้เป็นเวลานาน ค่าการงอกของเมล็ดจะยังคงสูงอยู่หรือไม่ ทำโดยนำตัวอย่างเมล็ดจากแหล่งที่ต้องการตรวจสอบมาให้ความร้อนในตู้อบที่อุณหภูมิ 40-45 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ ร้อยละ 100 เป็นเวลา 2-3 วัน แล้วนำเมล็ดไปทำการเพาะหาค่าร้อยละของการงอก ถ้าพบว่ามีอัตราการงอกสูง แสดงว่าเมล็ดพันธุ์จากแหล่งนั้นมีความแข็งแรง ทำนายได้ว่าเมล็ดพันธุ์สามารถเก็บไว้ได้โดยไม่ต้องควบคุมอุณหภูมิ และความชื้นสัมพัทธ์เป็นเวลานาน 12-18 เดือน

การเร่งอายุ เมล็ดใช้หลักการที่ทำให้องค์ประกอบทางเคมีในเมล็ดเสื่อมสภาพอย่างรวดเร็ว เช่นเดียวกับเมล็ดที่เก็บในสภาพปกติเป็นเวลานาน การเร่งอายุเมล็ดจึงเป็นการทำให้เมล็ดเสื่อมสภาพ เสมือนว่าเมล็ดนั้นถูกเก็บไว้เป็นเวลานานนั่นเอง

2. การวัดดัชนีการงอกของเมล็ด เป็นวิธีที่ใช้หลักการความแข็งแรงของเมล็ด คือเมล็ดที่มีความแข็งแรงสูงย่อมจะงอกได้เร็วกว่าเมล็ดที่มีความแข็งแรงต่ำ โดยนำตัวอย่างเมล็ดพันธุ์แหล่งต่าง ๆ มาเพาะแล้วนับจำนวนเมล็ดที่งอกในแต่ละวันนำมาคำนวณหาค่าดัชนีการงอก ดังนี้

$$\text{ดัชนีการงอก} = \text{ผลบวกของ} \frac{\text{จำนวนเมล็ดที่งอกในแต่ละวัน}}{\text{จำนวนวันหลังเพาะ}}$$

ตัวอย่างเช่น เมล็ดถั่วเหลือง ตัวอย่างที่ 1 จำนวน 100 เมล็ด เริ่มทำการเพาะในวันที่ 1 บันทึกข้อมูลการงอกได้ดังนี้

วันที่เพาะ เมล็ด	จำนวนเมล็ดที่ งอก	ดัชนีการงอก
1	-	$= \frac{42}{3} + \frac{33}{4} + \frac{15}{5}$
2	-	$= 14 + 8.25 + 3$
3	42	$= 25.25$
4	33	นำค่าดัชนีการงอกของเมล็ดพันธุ์จากแหล่ง
5	15	ต่าง ๆ มาเปรียบเทียบกับ เมล็ดพันธุ์ที่มีค่าดัชนี
6	-	การงอกสูง แสดงว่าเมล็ดพันธุ์จากแหล่งนั้น
7	-	แข็งแรงกว่าแหล่งอื่น

10.4 การตอบสนองของพืช (Plant Response)

การตอบสนองของพืชต่อสิ่งแวดล้อม

พืชไม่สามารถเคลื่อนที่ได้อย่างสัตว์เนื่องจากพืชมีรากที่ยังลึกลงดินเพื่อยึดเหนี่ยวลำต้น แต่ก็สามารถเคลื่อนไหว (movement) เพื่อตอบสนองต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มากระตุ้นได้

การเคลื่อนไหวของพืชที่ตอบสนองต่อปัจจัยภายนอก

การตอบสนองต่อปัจจัยภายนอกของพืชช่วยให้พืชมีการเจริญเติบโตได้อย่างเหมาะสมกับสภาพแวดล้อมของพืช การเคลื่อนไหวของพืชแบ่งได้ 2 ประเภท

1. การตอบสนองอย่างมีทิศทางต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มากระตุ้น (tropic movement หรือ tropism) เป็นการเคลื่อนไหวของพืชที่เกิดจากการเจริญเติบโตอย่างมีทิศทางที่ตอบสนองต่อปัจจัยภายนอก ซึ่งเป็นตัวกำหนดทิศทางการเคลื่อนไหวของพืช เช่น การตอบสนองต่อแรงโน้มถ่วงของโลก (gravitropism) การตอบสนองต่อทิศทางของแสง (phototropism) ถ้าตอบสนองโดยการเคลื่อนไหวเข้าหาปัจจัยกระตุ้นเรียกว่า positive tropism ในกรณีที่พืชเคลื่อนไหวหนีออกจากปัจจัยกระตุ้นเรียกว่า negative tropism

2. การตอบสนองอย่างไม่มีทิศทางที่แน่นอนต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มากระตุ้น (nastic movement) เป็นการเคลื่อนไหวของพืชที่ไม่ถูกกำหนดด้วยทิศทางของปัจจัยภายนอกที่มากระตุ้น เช่น การหุบบานของดอก ซึ่งมีปัจจัยที่สำคัญ ได้แก่ แสง (Light) และอุณหภูมิ (Temperature) กลไกการตอบสนองของพืชอาจเกิดจากการเจริญเติบโตที่แตกต่างกันของส่วนต่าง ๆ หรือมีการเปลี่ยนแปลงความตึงของเซลล์พิเศษ

กลไกที่ทำให้เกิดการเคลื่อนไหวของพืชเชื่อว่าเป็นผลจาก

1. การเจริญเติบโตที่ไม่เท่าเทียมกัน (different growth) ของพืชซึ่งส่วนใหญ่จะไม่นย้อนกลับมาได้อีก

2. การเคลื่อนของน้ำเข้าไปในเซลล์พิเศษที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการเคลื่อนไหว คือ motor cells ที่รวมกันเป็นเนื้อเยื่อ พัลวินัส (pulvinus) กลุ่มเซลล์พวกนี้เป็นพวกเซลล์ parenchyma ที่มีหนึ่งบางและมีขนาดใหญ่ น้ำจะผ่านเข้าออกแต่ละเซลล์ไม่เท่ากัน เมื่อเซลล์มีน้ำก็จะเต่ง เซลล์ที่สูญเสียน้ำก็จะแฟบ ใบของพืชที่มีกลุ่มเซลล์ชนิดนี้จึงกางเมื่อเซลล์มีน้ำและหุบเมื่อ เซลล์สูญเสียน้ำ

กลไกการตอบสนองของพืชต่อการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยภายนอก มีกระบวนการดังนี้

การรับสัญญาณ (perception) นักวิทยาศาสตร์ทราบว่าพืชหรือส่วนของพืชมีความสามารถในการรับสัญญาณการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยภายนอกที่มากระตุ้นได้ เช่น มีสารสีที่ทำหน้าที่รับแสง (photo pigment) ที่กระตุ้นให้เกิดการตอบสนองอย่างมีทิศทางของพืชต่อแสง เป็นต้น แต่สิ่งที่เป็นปัญหา คือ ไม่ทราบว่าสารสีชนิดใดทำหน้าที่นี้ กลไกการตอบสนองต่อสิ่งเร้าชนิดอื่นก็เช่นกัน ทั้งนี้เพราะพืชไม่มีอวัยวะพิเศษที่ทำหน้าที่เฉพาะเจาะจงเพื่อรับรู้และตอบสนองต่อปัจจัยกระตุ้นจำเพาะเหมือนอย่างสัตว์

การส่งสัญญาณ (transduction) คือ กลไกการแปลงและส่งสัญญาณที่รับมาจากปัจจัยกระตุ้นไปยังเนื้อเยื่อส่วนที่ตอบสนองต่อปัจจัยชนิดนั้น ๆ ของพืช ในช่วงเวลาที่ผ่านมา รวมทั้งปัจจุบัน นักวิทยาศาสตร์ได้ศึกษารูปแบบของสัญญาณที่พืชส่งไปยังเนื้อเยื่อ โดยมุ่งเน้นที่สัญญาณไฟฟ้าและสารเคมี ได้แก่ ฮอโมนพืช

การตอบสนอง (response) คือ การเคลื่อนไหวของพืชซึ่งเกิดจากการเปลี่ยนแปลงส่วนต่าง ๆ ของพืชที่ตอบสนองต่อปัจจัยกระตุ้น ได้แก่

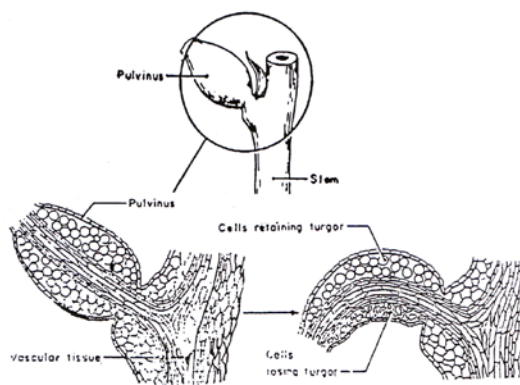
1) กลไกที่คล้ายคลึงกันในพืชชนิดเดียวกันอาจมีการตอบสนองที่แตกต่างกันได้ เช่น กลไกการเปลี่ยนแปลงปริมาตรของเซลล์ที่เกิดมาจากการเคลื่อนย้าย K^+ ทำให้มีการ

เคลื่อนที่ของน้ำเข้าหรือออกจากเซลล์ มีผลต่อการเปิดและปิดของปากใบ ขณะเดียวกันก็มีผลต่อการหุบของใบเมื่อมีการสัมผัส

2) กลไกที่แตกต่างกันมีผลต่อการตอบสนองที่คล้ายคลึงกันในพืชคนละชนิดหรือในเนื้อเยื่อส่วนที่ต่างกันของพืชชนิดเดียวกัน เช่น การโค้งเข้าหาแสงในพืชต่างชนิดกัน อาจเกิดจากกลไกของสารสีที่ต่างกัน

การตอบสนองของพืชมีการเปลี่ยนแปลงในหลายรูปแบบ ทั้งด้านชีวเคมี (biochemistry) สรีรวิทยา (physiology) และสัณฐานวิทยา (morphology) แต่การตอบสนองที่สังเกตได้ง่ายที่สุด คือ การเคลื่อนไหว

การเคลื่อนไหวของพืชที่ตอบสนองต่อสิ่งเร้าโดยมีทิศทางไม่สัมพันธ์กับทิศทางของสิ่งเร้า (Nasty หรือ Nastic Movement)



รูปที่ 10.4.1 กลุ่มเซลล์ใน pulvinus ของพืช

ใบ เกล็ดหุ้มตา และดอกของพืชบางชนิดมีการตอบสนองแบบ nastic movement คือ การบานหรือกางออกซึ่งเป็นการโค้งลงเรียกว่า epinasty และมีการหุบ คือ การโค้งขึ้นของกลีบดอกหรือใบ เรียกว่า hyponasty การเคลื่อนไหวโดยการโค้งงอของส่วนกลีบดอกและใบมักเกิดจากกลุ่มเซลล์ใน pulvinus บริเวณโคนใบ โคนก้านใบ หรือโคนใบย่อย แต่ในพืชบาง

ชนิดก็เกิดจากการเจริญเติบโตของเซลล์ด้านบนกับด้านล่างไม่เท่ากัน เช่น กลีบหรือใบที่เนื้อเยื่อด้านในเจริญเติบโตเร็วกว่าด้านนอก ทำให้กลีบดอกหรือใบกางออก ในทางตรงกันข้ามกันก็จะทำให้เกิดการหุบของกลีบดอกหรือใบ

1. Nyctinasty เป็นการเคลื่อนไหวโดยแผ่นใบกางออกรับแสงในเวลากลางวัน และหุบในเวลากลางคืน การบานของดอกในเวลาเช้าและหุบในเวลากลางคืน เช่น ดอกบัว จึงมีความสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยสิ่งแวดล้อมภายนอก และนาฬิกาชีวภาพภายในของพืช การหุบของใบพืชเกิดจากกลไกการเคลื่อนที่ของน้ำที่ตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของออสโมไนต์ในเซลล์ เช่น เมื่อ K^+ เคลื่อนออกจากเซลล์ทำให้สูญเสียน้ำ ลดความ

เต่งลง ในขณะที่ K^+ เคลื่อนเข้าสู่เซลล์ ทำให้เซลล์ได้รับน้ำจึงเต่งขึ้น การเปลี่ยนแปลงความเต่งของเซลล์ ทำให้ส่วนของพืชเคลื่อนไหวได้



รูปที่ 10.4.2 การบานของดอกที่มีแสงเป็นสิ่งที่เร่ง

แสงเป็นปัจจัยสำคัญที่กระตุ้นให้เกิดการหุบ พืชที่ใบตอบสนองต่อกลางวันและกลางคืน จะมีแสงเป็นตัวกระตุ้นให้เซลล์บางส่วนเพิ่มความเต่งและขยายขนาด ในขณะที่เซลล์บางส่วนสูญเสียความเต่ง โดยมีอิทธิพลของนาฬิกาชีวภาพภายในขอพืชร่วมด้วย ซึ่งพบว่าการกางและหุบของใบใกล้เคียง

กับเวลาเช้าและเย็น แม้พืชจะอยู่ในความมืดต่อเนื่องเป็นระยะเวลาหนึ่ง

2. Hydronasty เป็นการเคลื่อนไหวของพืชที่ตอบสนองโดยการพับหรือม้วนใบต่อการขาดน้ำ ซึ่งเป็นการช่วยลดการคายน้ำโดยการลดพื้นที่ของใบในการรับแสง การพับหรือม้วนของใบหญ้าเกิดจากการสูญเสียความเต่งใน bulliform cell ที่ผิวใบ ซึ่งเป็นเซลล์พิเศษที่มี Cuticle น้อยมาก จึงสูญเสียน้ำได้เร็วกว่าเซลล์ผิว (epidermis) อื่น ๆ เมื่อความเต่งในเซลล์ลดลง แรงเต่งของเซลล์ที่ผิวใบด้านล่างทำให้ใบพับลง

3. Thigmonasty เป็นการเคลื่อนไหวของพืชที่ตอบสนองต่อการสัมผัส พบในพืชต่าง ๆ โดยเฉพาะพืชตระกูลถั่ว เช่น ไมยราพ แม้ได้รับการสัมผัสเพียงใบย้อยใบเดียวอาจทำให้ใบหุบได้ทั้งต้น เกิดจากกลไกการเคลื่อนย้าย K^+ ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงความเต่งในเซลล์ การหุบอย่างรวดเร็วของใบช่วยไล่แมลงที่มาบกรวน

ใบของต้นกาบหอยแครง (Venus's-Flytrap) มีขนพิเศษที่ไวต่อการสัมผัส เมื่อแมลงสัมผัสกับขนจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงศักย์ไฟฟ้า (Action potential) เคลื่อนจากขนไปที่เนื้อเยื่อของใบกับดัก ซึ่งจะปิดลงเพียงครึ่งวินาทีเท่านั้น จากนั้น เอนไซม์จะถูกปล่อยออกมาย่อยแมลงซึ่งจะเป็นแหล่งอาหารพวกแร่ธาตุไนโตรเจน และฟอสเฟตของพืช

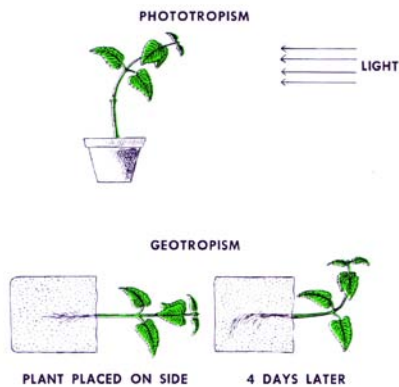


รูปที่ 4.4.3 การตอบสนองต่อการสัมผัสของใบพืช ใบไมยราพ (ก)
และใบกับดักแมลงของต้นกาบหอยแครง (ข)

4. Thigmomorphogenesis เป็นการตอบสนองต่ออิทธิพลกระตุ้นทางกายภาพที่มีผลต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช นักวิทยาศาสตร์ทดลองลบบริเวณลำต้นพืชเบา ๆ แล้วพบว่าพืชลดอัตราการยืดของลำต้นทำให้ลำต้นมีขนาดใหญ่ เตี้ยและแข็งแรงมากขึ้น หมดเป็นปัจจัยหนึ่งที่กระตุ้นให้พืชตอบสนองโดยมีลำต้นเตี้ยลง เช่น alfalfa ที่เจริญเติบโตในบริเวณที่มีลมแรงปานกลาง การโยกไหวของลำต้นทำให้มีความสูงลดลงถึง 36% เมื่อเทียบกับต้นที่ถูกจำกัดการเคลื่อนไหวของลำต้น

การเคลื่อนไหวของพืชที่ตอบสนองอย่างมีทิศทางต่อทิศทางของปัจจัยสิ่งเร้า (Tropic movement หรือ Tropism)

Tropism เป็นการเคลื่อนไหวของพืชโดยมีทิศทางเกี่ยวข้องสัมพันธ์กับทิศทางของสิ่งเร้า การเคลื่อนไหวนี้ทำให้ส่วนของพืชโค้งเข้าหา (positive) หรือหนี (negative) สิ่งเร้าที่มากระตุ้น ซึ่งเกิดจากสิ่งเร้าไปกระตุ้นฮอร์โมนแล้วฮอร์โมนไปกระตุ้นให้ส่วนต่าง ๆ เกิดการเจริญเติบโตไม่เท่ากัน ทำให้เกิดการโค้งงอของส่วนนั้นของพืช Tropism จำแนกตามชนิดของสิ่งเร้าได้ดังนี้



รูปที่ 10.4.4 การตอบสนองของพืชต่อแสงสว่าง

1. Phototropism เป็นการตอบสนองอย่างมีทิศทางต่อแสง ปลายยอดมีการเติบโตโดยเคลื่อนไหวก้าวหาแสงเป็น positive phototropism เนื่องจากปลายยอดด้านที่ไม่ได้รับแสงมีอัตราการยืดขยายของเซลล์มากกว่าด้านที่ได้รับแสง ทำให้เกิดการโค้งงอเข้าหาแสง ส่วนการงอกและการเจริญเติบโตของรากจะเคลื่อนไหวก้าวหนีแสงเป็น negative phototropism เกิดจาก

ปลายรากด้านรับแสงมีการยืดขยายของเซลล์มากกว่าด้านที่ไม่ได้รับแสง จึงทำให้เกิดการโค้งออกจากแสง

2. Gravitropism เป็นการตอบสนองอย่างมีทิศทางต่อแรงโน้มถ่วงของโลก การงอกและเจริญเติบโตของรากจะมีทิศทางเข้าหาแรงดึงดูดของโลกเป็น positive gravitropism ส่วนการงอกและเจริญเติบโตของยอดและลำต้น จะมีทิศทางหนีแรงดึงดูดของโลกเป็น negative gravitropism

3. Hydrotropism เป็นการตอบสนองอย่างมีทิศทางต่อความชื้น เมื่อรากมีอายุมากขึ้นจะมีการตอบสนองต่อแสง ความชื้น และการสัมผัส การตอบสนองต่อความชื้น รากจะเจริญเติบโตเข้าสู่บริเวณที่มีศักย์ของน้ำมาก ทำให้บางครั้งเป็นไปในทิศทางเดียวกับแรงโน้มถ่วงของโลก รากจะเติบโตเข้าหาน้ำหรือความชื้นส่วน hypocotyl จะเติบโตหนีน้ำหรือความชื้น

4. Thermotropism เป็นการเคลื่อนไหวก้าวของพืชโดยมีอุณหภูมิเป็นสิ่งที่เร้า เช่น การออกดอก และการงอกของเมล็ดพืชบางชนิดในอุณหภูมิต่ำ เป็นต้น

5. Chemotropism เป็นการเคลื่อนไหวก้าวของพืชโดยมีสารเคมีเป็นสิ่งที่เร้า เช่น รากจะงอกเข้าหา peptone และ asparagines ซึ่งมีอยู่ในอาหาร ละอองเกสรที่ตกลงบนยอดเกสรตัวเมีย จะงอกหลอดละอองเรณู (pollen tube) เข้าหาไกลูโคส หรือกรดมาลิก (malic acid) ในรังไข่

6. Thigmotropism เป็นการเคลื่อนไหวก้าวของพืช โดยมีการสัมผัสเป็นสิ่งที่เร้า พืชบางชนิดมีมือเกาะ (tendrils) ทำหน้าที่ยึดเกาะเพื่อพยุงลำต้น พืชหลายชนิดไม่มีมือเกาะแต่เจริญเติบโตโดยใช้ลำต้นเลื้อยพันกับสิ่งที่ยึดเกาะได้ การตอบสนองแบบนี้มีประโยชน์

สำหรับพืชมากเพราะช่วยให้พืชสามารถแข่งขันกับพืชชนิดอื่น ๆ ในการรับแสง รากของพืชสามารถตอบสนองอย่างมีประสิทธิภาพต่อการสัมผัสได้ด้วย

การเคลื่อนไหวที่เกิดจากปัจจัยภายในต้นพืช

การเคลื่อนไหวของพืชอันเนื่องมาจากปัจจัยหรือสิ่งเร้าภายใน คือ ฮอริโมนพืช เรียกว่า การเคลื่อนไหวอัตโนมัติ (Autonomic Movement) ได้แก่

1. Nutation หรือ Nutational Movement เป็นการเคลื่อนไหวแบบหมุนส่าย เนื่องจากการเจริญเติบโตของยอดไม่เท่ากันทำให้ปลายยอดเอนไปมาเมื่อพืชเจริญเติบโตขึ้นทีละน้อย

2. Spiral Movement เป็นการเคลื่อนไหวที่บิดเป็นเกลียวของยอดพืชเมื่อพืชเจริญเติบโตขึ้น แต่พืชบางชนิดปลายยอดจะบิดเป็นเกลียวรอบแกนตั้งตรงขึ้นไปซึ่งสังเกตได้ยาก ซึ่งความเป็นจริงซีกซ้ายและขวาจะเจริญไม่เท่ากัน จึงมีการบิดซ้ายขวาบ้างเล็กน้อย ซึ่งมักเรียกว่า Circumnutation



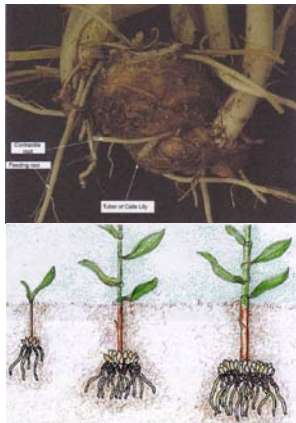
รูปที่ 10.4.5 การเจริญของไม้เลื้อยพันหลักเป็นเกลียวเพื่อพยุงลำต้น



รูปที่ 10.4.6 การงอกของเมล็ดถั่ว

3. Twining movement เป็นการเคลื่อนไหวที่ส่วนยอดของพืชบิดเป็นเกลียว โค้งอ้อมพันหลัก ขึ้นไปเรื่อย ๆ เพื่อพยุงลำต้นที่อ่อนและมีขนาดเล็ก

4. Nodding Movement เป็นการเคลื่อนไหวของพืชเพื่อชูส่วนใบเลี้ยงขึ้นมาเหนือดินขณะเมล็ดงอก เช่น เมล็ดถั่วบางชนิด ขณะเมล็ดงอกมีการสร้างเอธิลีน ที่ทำให้ลำต้นใต้ใบเลี้ยง (hypocotyl) โค้งงอ โผล่พ้นดินขึ้นมาพร้อมกับการโยกไปมา ช่วยให้ต้นกล้าดันดินโผล่ส่วนของใบเลี้ยงขึ้นมาเหนือดิน



รูปที่ 10.4.7 การเจริญของต้นลิลลี่

5. Contraction Movement เป็นการเคลื่อนไหวของพืชที่เกิดจากส่วนของพืชหดตัวแล้วไปมีผลต่อการดึงส่วนใดส่วนหนึ่งของพืช เช่น ต้นลิลลี่ ที่เพาะเมล็ดบนผิวดินมีรากหดตัว (Contractile root) ช่วยดึงให้ลำต้นเคลื่อนตัวลงไปในดินพร้อมกับสร้างหัวใต้ผิวดิน การเคลื่อนไหวแบบอัตโนมัติของพืชนี้จะไม่เกี่ยวข้องกับสิ่งแวดลอมแม้ว่าสิ่งแวดลอมภายนอกจะเปลี่ยนไป เช่น เวลากลางวันหรือกลางคืนแสงมากหรือแสงน้อย การเคลื่อนไหวของพืชก็ยังคงดำเนินต่อไป

การตอบสนองของพืชต่อสารควบคุมการเจริญเติบโต

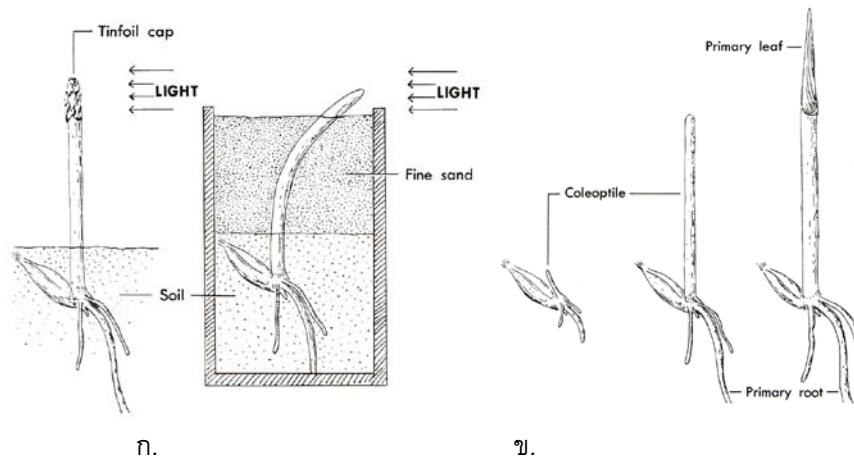
ฮอร์โมนพืช (Plant hormone or Phytohormone)

ฮอร์โมนพืชเป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช (Plant growth regulator) และเป็นปัจจัยภายในของพืชซึ่งต้องขึ้นอยู่กัปัจจัยพันธุกรรม (Genetic factor) และปัจจัยสิ่งแวดล้อม (Environment factor) เป็นตัวควบคุม แบ่งเป็น 5 กลุ่ม คือ Auxin Gibberellin Cytokinin Ethylene และ Abscisin แต่ในปัจจุบันนักวิทยาศาสตร์เชื่อว่าสารกลุ่ม Steroid ในพืชก็เป็นฮอร์โมนชนิดหนึ่งที่มีผลต่อการเจริญเปลี่ยนแปลงรูปร่างที่ชักนำด้วยแสง นอกจากนี้ยังพบสารอื่น ๆ เช่น jasmonic acid, Salicylic acid และ Systemin ซึ่งเป็นโปรตีน ก็อาจเป็นฮอร์โมนพืชด้วยเช่นกัน

ออกซิน (Auxin)

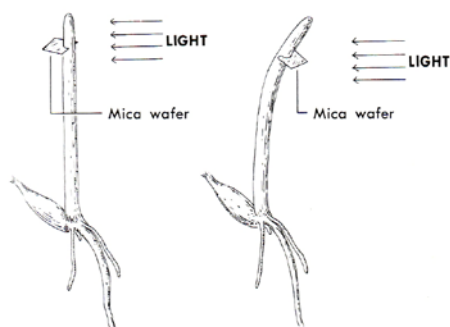
ออกซินเป็นฮอร์โมนพืชชนิดแรกที่นักวิทยาศาสตร์ค้นพบ ชนิดที่รู้จักกันดี คือ 3 Indoleacetic acid (IAA) ซึ่งพบโดย Charles Dawin ในปี ค.ศ. 1880 โดยเขาสังเกตเห็นว่าที่ส่วนปลายของแผ่นหุ้มใบเกิดใหม่ (coleoptile) ของต้นกล้า canary grass จะโค้งเข้าหาแสงเสมอ เขาทำการทดลองโดยใช้กระดาษตะกั่วปิดปลายยอดของต้นกล้าไม่ให้ได้รับแสง พบว่า ส่วนเนื้อเยื่อที่อยู่ต่ำกว่าปลายยอดลงมามีการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อต่างกัน และทำให้ coleoptiles เอนเข้าหาแสงและจากการทดลองโดยหุ้มส่วนที่อยู่ต่ำกว่า coleoptiles ด้วยกระดาษตะกั่วโดยปล่อยให้ปลายยอดได้รับแสง พบว่า ส่วนปลายนั้นโค้ง

เข้าหาแสงได้ ต่อมาเขาได้ทำการทดลองใหม่โดยการตัดปลาย coleoptiles ออกประมาณ 2.5-4.0 มิลลิเมตร ผลการทดลองพบว่าปลายยอดไม่โค้งเข้าหาแสง Darwin สรุปการทดลองว่า ที่ปลายยอดมีการสร้างสารสื่อสัญญาณ (Signal) เคลื่อนลงมาที่ส่วนเจริญเติบโต และทำให้ส่วนที่ไม่ถูกแสงเจริญเร็วกว่าส่วนที่ได้รับแสง ผลงานนี้ลงพิมพ์ใน The power of Movement in Plants' ซึ่งเป็นสิ่งพิมพ์ที่มีความสำคัญทางวิชาการในปลายทศวรรษที่ 18



รูปที่ 10.4.8 การทดลองของ Charles Darwin (ก) และขั้นของการงอกของเมล็ดโอ๊ต (ข)

Boysen-Jensen (1913) ทดลองตัดปลาย coleoptile ของต้นกล้า ข้าวโอ๊ต แล้ววางก้อนวุ้น (gelatin) ลงบน coleoptile ส่วนที่เหลือแล้วนำส่วนที่ตัดออกวางบนก้อนวุ้น ปรากฏว่ายอดข้าวโอ๊ตโค้งเข้าหาแสง นอกจากนี้ยังทดลองเงื่อนไข coleoptile ด้านที่ไม่ได้รับแสงตามขวาง แล้วสอดแผ่นไมก้าเข้าไปคั่นเอาไว้ พบว่ายอดข้าวโอ๊ตไม่โค้งเข้าหาแสง แต่ต้นที่เงื่อนไขและสอดไมก้าทางด้านที่ได้รับแสง ปรากฏว่ายอดข้าวโอ๊ตโค้งเข้าหาแสง



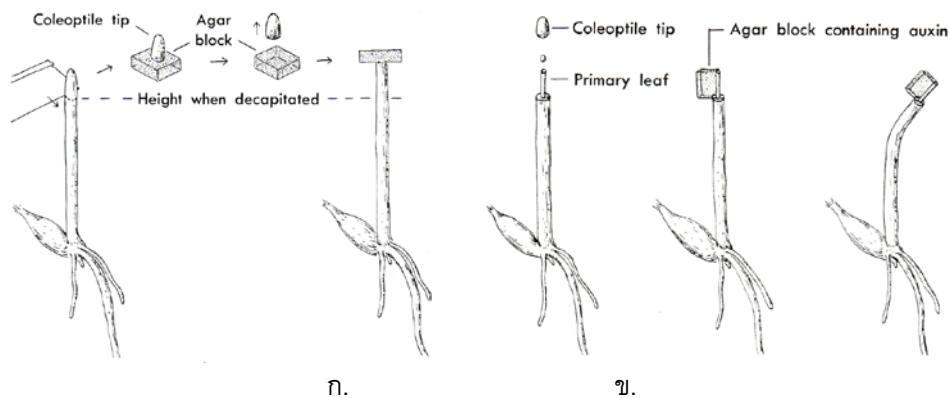
รูปที่ 10.4.9 การทดลองของ Boysen-Jensen

จากการทดลองของ Boysen-Jensen แสดงว่ามีการลำเลียงสารจากปลาย coleoptile ลงมาทางด้านล่าง สามารถแพร่ผ่านก้อนวุ้น แต่ไม่สามารถผ่านแผ่นไมก้า เมื่อด้านที่ไม่ได้รับแสงมีการเคลื่อนย้ายสารลงมาได้ จะกระตุ้นเนื้อเยื่อ coleoptile เติบโตเข้าหาแสงได้

Paal (1919) ทำการทดลองโดยตัดปลาย coleoptile ของกล้าข้าวโอ๊ตนำไปวาง

บน coleoptile ที่เหลือในตำแหน่งที่เลื่อนไปอยู่ข้างที่ไม่ได้รับแสง พบว่า ปลายยอดเอนโค้งเข้าหาแสง เขาสรุปว่าสื่อสัญญาณกระตุ้นการเจริญเติบโตนี้ น่าจะเป็นสารเคมี

Went (1926) นำแนวคิดที่สารซึมผ่านก้อนวุ้นได้ ก็น่าจะเก็บสะสมไว้ได้ เขาทำการทดลองโดยตัดปลาย coleoptile ของกล้าข้าวโอ๊ตมาวางบนก้อนวุ้นเป็นเวลา 1-2 ชั่วโมง แล้วนำก้อนวุ้นไปวางบน coleoptile ส่วนที่เหลือ ปรากฏว่า coleoptile เติบโตได้ตามปกติ และเมื่อทดลองนำก้อนวุ้นไปวางบนด้านใดด้านหนึ่งได้ แสดงว่ามีสารแพร่จากก้อนวุ้นไป ทำให้เนื้อเยื่อ coleoptile ขยายตัว ต่อมา F. Kogl และคนอื่น ๆ ได้ตั้งชื่อสารนี้ว่า auxin ซึ่งมีรากศัพท์มาจากภาษากรีก คือ Auxen ซึ่งมีความหมายว่า การเพิ่มขึ้นหรือเติบโต (to increase or to grow)

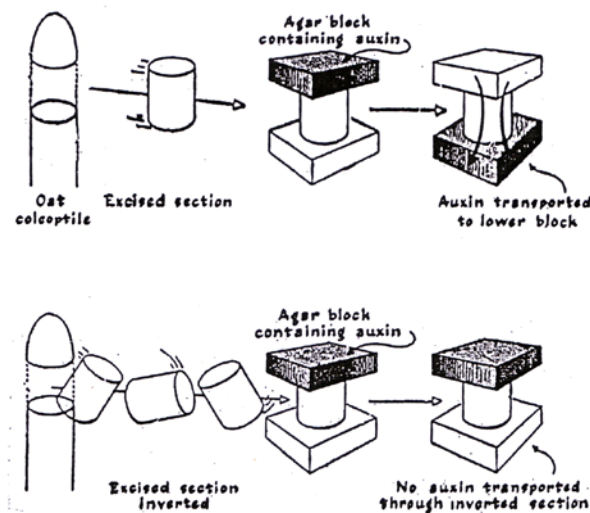


รูปที่ 10.4.10 การทดลองของ Went (ก) และทดสอบโดย Avena (ข)

ปี ค.ศ. 1930 F. Kogl และ A. J. Haagen-Smit ค้นพบ ออกซินในพืช คือ Indole-3-acetic acid (IAA) จากการแยกสารบางอย่างจากน้ำปัสสาวะของคน ซึ่งนำไปทดลองกับ coleoptile แล้วได้ผลเช่นเดียวกับสารที่ Went แยกออกมาจาก coleoptile จึงเชื่อว่าสารใน coleoptile ก็คือ IAA การศึกษาในเวลาต่อมาพบว่า IAA เป็น auxin ที่พบมากที่สุดที่สุดในพืช และมีฤทธิ์ทางชีววิทยา ต่อมานักวิทยาศาสตร์ได้สังเคราะห์ auxin ขึ้นมาอีกหลายชนิด ได้แก่ 3-Indole butyric acid (IBA) 2,4 Dichloro plonic acid (IPA) α - Naphthalene acetic acid (NAA) β - Naphthoxy acetic acid (NOA) 2,4 Dichlorophenoxy acetic acid (2,4-D) 2,4,5-Trichlorophenoxy acetic acid (2,4,5-T) และ 2-MeHuyI 4-chlorophenoxy acetic acid (MCPA)

คุณสมบัติของออกซิน

1. ออกซินสร้างที่ยอดและลำเลียงลงล่างเสมอ มีโพลาริตี (polarity) ซึ่งสามารถตรวจสอบได้จากการทดลองตัดปลาย coleoptile ของพืชมาวางบนก้อนวุ้นเป็นระยะเวลาหนึ่ง แล้วนำก้อนวุ้นที่มีออกซินไปวางบนท่อน coleoptile ที่ตัดออกมาจากต่อส่วนที่เหลือ นำไปวางบนก้อนวุ้นเปล่าอีกก้อนหนึ่ง ปรากฏว่าออกซินจากวุ้นก้อนบนจะแพร่ผ่านท่อน coleoptile ลงมาที่วุ้นก้อนล่างจนทำให้มีออกซินมากกว่าก้อนบน

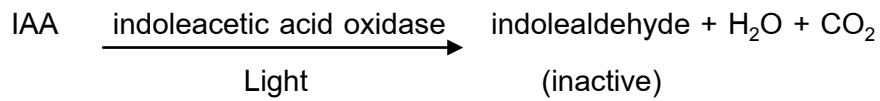


รูปที่ 10.4.11 การทดลอง polarity ของออกซิน

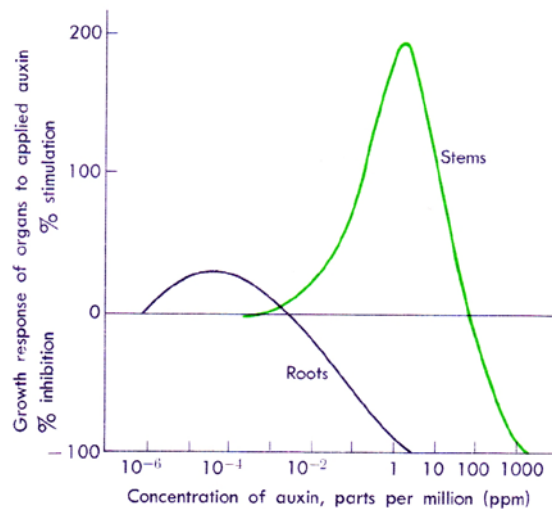
ต่อมาพลิกท่อน coleoptile กลับเอาด้านล่างขึ้นข้างบน พบว่า ออกซินจากวุ้นก้อนบนไม่แพร่ลงมาที่วุ้นก้อนล่าง

Polarity นี้พบมีเฉพาะในลำต้น ใบ ก้าน เท่านั้น ไม่พบในรากซึ่งออกซินสามารถลำเลียงได้ทั้งสองทาง

2. ออกซินไวต่อแสง ที่ยอดพืชมีการสร้างออกซินจึงมีปริมาณมาก เมื่อได้รับแสงสว่าง ออกซินจะถูกลำเลียงหนีแสง ดังนั้นด้านที่ไม่ได้รับแสงจึงมีออกซินปริมาณมากกว่าด้านที่ได้รับแสง นอกจากนี้แสงยังเป็นตัวทำลายออกซินโดยทำให้ออกซินเปลี่ยนเป็นสารชนิดอื่น ซึ่งนับว่าเป็นผลดีของพืช ทั้งนี้เนื่องจากฮอร์โมนตามธรรมชาติมีฤทธิ์รุนแรงมาก ถ้าพืชสร้างและสะสมมากอาจทำให้พืชได้รับอันตราย พืชจึงมีกลไกการรักษาระดับฮอร์โมนให้พอดี โดยแสงจะทำให้เกิด oxidation เปลี่ยน IAA ไปเป็น Indolealdehyde ซึ่งเป็นสารอินทรีย์ที่ไม่ทำงานจึงไม่ทำให้เกิดการยืดขยายตัวของเนื้อเยื่อ



3. ควบคุมการเจริญเติบโตของลำต้น ตา ใบ และราก ที่แตกต่างกัน คือ ที่ระดับความเข้มข้นของออกซินที่พอเหมาะกับการเจริญเติบโตดีที่สุดของลำต้น จะเข้มข้นเกินไปสำหรับการเจริญของตาและใบ จึงเป็นความเข้มข้นที่ยับยั้งการเจริญเติบโตของตาและใบ และการเจริญเติบโตของรากต้องการความเข้มข้นของออกซินที่ต่ำกว่าที่ตาและใบต้องการมาก



รูปที่ 10.4.12 ความเข้มข้นของออกซินที่มีผลต่อการเจริญของลำต้นและราก

พืชทุกชนิดสามารถสร้างออกซินได้ทั้งในลำต้น ราก ใบ ก้าน ดอก ผล เมล็ด และแม้แต่ในละอองเกสร ในปริมาณที่แตกต่างกัน ปลายยอด และปลาย coleoptile ในต้นอ่อนของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมีการสร้างมากที่สุด รองลงมาคือ ส่วนที่ยังอ่อน เช่น ใบอ่อน รากอ่อน จะมีการสร้างมากกว่า ใบและรากที่มีอายุมาก สารที่ใช้สร้าง IAA คือ Tryptophan และเอนไซม์หลายชนิดที่ตาและส่วนอื่น ๆ ของพืช นอกจากนี้ยังมีแร่ธาตุที่จำเป็นต่อการสร้าง Tryptophan คือ สังกะสีรวมอยู่ด้วย IAA ในเซลล์พืชมีทั้งที่อยู่ในไซโทซอลโดยจับอยู่กับสารอื่น และเป็น IAA อิสระ อยู่ในคลอโรพลาสต์ ซึ่งจะถูควบคุมปริมาณด้วย IAA ในไซโทซอลทำให้มีความสมดุล

อิทธิพลของออกซินต่อกระบวนการสรีรวิทยาของพืช

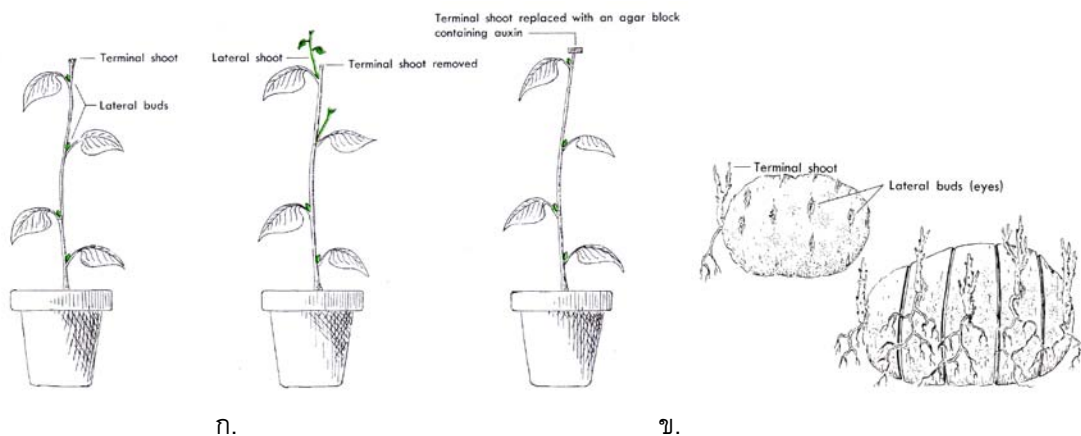
1. ควบคุมทิศทางการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช โดยตอบสนองอย่างมีทิศทางต่อปัจจัยภายนอก (Plant tropism) ในสองปัจจัยคือ แสง และแรงโน้มถ่วง

Phototropism เป็นปรากฏการณ์ที่พบในลำต้นของพืชทุกชนิดกับในรากของพืชหลายชนิด เป็นกระบวนการที่มีความสำคัญต่อการดำรงชีวิตและเผ่าพันธุ์ของพืช เพราะทำให้ใบของพืชเติบโตในทิศทางที่จะได้รับแสงเพื่อทำการสังเคราะห์ด้วยแสง ในการสร้างอาหาร ส่วน gravitropism เป็นกระบวนการที่ทำให้รากเจริญเติบโตในทิศทางที่ลงสู่พื้นดิน และลำต้นพืชเติบโตในทิศทางพุ่งตรงไปในอากาศ ซึ่งมีความสำคัญต่อการอยู่รอดของพืช

2. ควบคุมการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อและอวัยวะ ได้แก่ ตา แคมเบียม ราก และลำต้น โดยออกซินไปกระตุ้นเซลล์ให้มีการสร้างสารที่เป็นองค์ประกอบของผนังเซลล์สะสมไว้มากที่ปลายเซลล์ทั้ง 2 ข้าง ทำให้เซลล์ยืดขยายยาวขึ้น (cell elongation)

3. ควบคุมการแบ่งเซลล์แคมเบียมโดยออกซินเร่งการแบ่งตัวของเซลล์แคมเบียมในพืชใบเลี้ยงคู่ ทำให้ลำต้นขยายขนาดใหญ่ขึ้น

4. ควบคุมการเจริญของตาข้าง (Lateral bud) โดยตายอด (terminal bud) สร้างออกซินลำเลียงลงมาด้านล่าง ออกซินปริมาณมากจะยับยั้งการเติบโตของตาข้าง เรียกว่าการข่มของตายอด (Apical dominance)



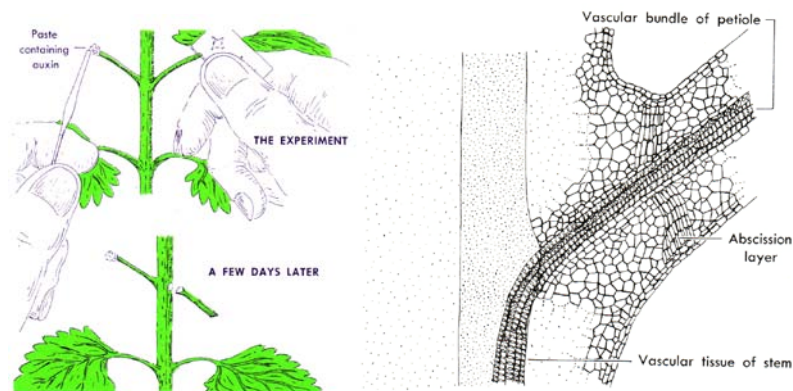
รูปที่ 10.4.13 การทดลองผลของออกซินที่ยอดยับยั้งการเจริญของตาข้าง (ก)
และออกซินจากยอดข่มตาข้างของมันฝรั่ง (ข)

5. ควบคุมการงอกรากของกิ่งตัดหรือกิ่งตอน การตอนกิ่งทำได้โดยการลอกเปลือกไม้ ออก ทำให้ออกซินที่ลำเลียงลงมาจากยอดจะมาสะสมอยู่ที่บริเวณรอยแผลด้านบน และ เซลล์ของเนื้อเยื่อเจริญสามารถแบ่งเซลล์เปลี่ยนแปลงเป็นรากได้

6. ควบคุมการมีดอกของพืช พืชที่เติบโตจนใกล้จะมีดอกถ้าได้รับออกซิน จะทำให้ ยืดระยะเวลาการออกดอก ทำให้ออกดอกช้า

7. ควบคุมการเจริญเติบโตของผล การเจริญเติบโตของผลต้องอาศัยปัจจัยการ เติบโต (Growth factor) จากต้นอ่อน (embryo) และอาหารเลี้ยงต้นอ่อน (endosperm) ภายในเมล็ด ถ้าโอวูล (ovule) ในรังไข่ไม่ถูกผสมเกสร โอวูลจะไม่เจริญเป็นเมล็ดและรังไข่ ไม่เจริญไปเป็นผลแต่เราสามารถทำให้ผลไม่บางชนิดเจริญเติบโตโดยไม่มีเมล็ดได้ เช่น สต อรเบอรี่ มะเขือเทศ องุ่น แดงโม บวบ และมะเดื่อ โดยใช้ ออกซิน เช่น IAA, 2, 4-D หรือ gibberellin ที่ความเข้มข้นพอเหมาะ พันหรือป้ายที่ด้านเกสรตัวเมียซึ่งยังไม่ได้รับการผสม รังไข่จะเจริญไปเป็นผลที่ไร้เมล็ดเรียกผลไม่ชนิดนี้ว่า Parthenocarpic fruit

8. ควบคุมการร่วงของใบ ดอก และผล กระบวนการร่วงของใบ ดอก และผล (abscission) เป็นการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาซึ่งเกิดในบริเวณก่อนการร่วง (abscission zone) ที่ใกล้กับโคน ก้าน ใบ ซึ่งแตกต่างจากการเสื่อมสลาย (senescence) ที่หมายถึง การเปลี่ยนแปลงที่นำไปสู่ความตายของพืชทั้งต้นหรือส่วนหนึ่งส่วนใด การหลุดร่วงของใบ พืชเริ่มจากการเปลี่ยนแปลง (differentiation) ของชั้นเนื้อเยื่อก่อนการร่วง โดยผนังเซลล์จะ ถูกย่อยด้วยเอนไซม์ cellulose และ pectinase ทำให้เซลล์อ่อนตัวและแยกออกจากกัน ปริมาณออกซินมีมากในใบอ่อน และจะค่อย ๆ ลดลงในใบแก่จนน้อยที่สุด เมื่อใบเริ่มเสื่อม เข้าสู่ความตาย IAA จะช่วยชะลอการหลุดร่วงของใบในระยะแรก แต่จะเร่งในระยะหลังทำ ให้ใบหลุดร่วงเร็วขึ้น ที่เป็นเช่นนี้เกิดจากการที่ใบมีการสร้างเอธิลีนมากขึ้นเมื่อปริมาณออก ซินลดลง เอธิลีนเป็นสารที่ช่วยในการหลุดร่วงของใบ โดยทำให้เนื้อเยื่อก่อนการร่วง (abscission layer) ที่โคนก้านเจริญเร็วเกินไปจนเกิดการแยกตัวของเซลล์ตามแนวนั้น ส่วนการร่วงของส่วนต่าง ๆ ของพืช เป็นผลทางอ้อมของออกซินโดยออกซินไปกระตุ้นให้ เกิดการสร้าง abscisin (abscisic acid)



รูปที่ 10.4.14 ออกซินควบคุมการร่วงของใบ

9. การใช้ออกซินสังเคราะห์เป็นยาฆ่าวัชพืช (Auxin as herbicide) การใช้ออกซินที่มีความเข้มข้นสูงกว่าธรรมชาติมาก ๆ กับวัชพืช ทำให้มีการเจริญที่ผิดปกติ เช่น เร่งให้มีการแบ่งเซลล์มาก แต่ไม่มีการยืดยาว เนื้อเยื่อถูกทำลาย เช่น phloem ถูกทำลายทำให้ลำเลียงอาหารไม่ได้ มีเมแทบอลิซึมผิดปกติ โดยเฉพาะการหายใจที่รวดเร็วเผาผลาญอาหารที่สะสมไว้ให้หมดไปทำให้พืชตาย

จิบเบอเรลลิน (Gibberellin)

จิบเบอเรลลิน เป็นฮอร์โมนพืชที่พบโดยนักพฤกษศาสตร์ชาวญี่ปุ่นชื่อ E. Kurosawa ที่พบว่า รา *Gibberella fujikuroi* ทำให้เกิดโรค foolish seedling หรือ bakanae คือต้นข้าวเตี้ยโตสูงผิดปกติ และไม่สร้างเมล็ด เนื่องจากราชนิดนี้ปล่อยสารชนิดหนึ่งออกมา ซึ่งภายหลังเมื่อมีการแยกสารชนิดนี้ได้จากเชื้อราจึงเรียกว่า Gibberellin ตามชื่อของเชื้อราในเวลานั้น นักวิทยาศาสตร์สามารถสกัดสารที่คล้ายคลึงกับ Gibberellin ได้จากพืชหลายชนิด และใช้ระบบการตั้งชื่อด้วยเลขหมาย เป็น Gibberellin A_x ตามลำดับการค้นพบ ปัจจุบันพบมากกว่า 40 ชนิด เช่น GA₁, GA₂, GA₃, ... แม้จะพบ Gibberellin มากชนิดในพืช แต่ก็ยังมีเพียงไม่กี่ชนิดที่สามารถมีกิจกรรมทางชีววิทยา และจัดอยู่ในกลุ่มฮอร์โมน ในพืชชั้นสูง Gibberellin สร้างมาจากใบอ่อนและผลที่ยังไม่แก่

อิทธิพลของ Gibberellin ต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช

1. กระตุ้นการเจริญเติบโตของลำต้นในพืชแควะ ให้มีความสูงเท่ากับพืชปกติ แต่ขนาดความหนาของลำต้นลดลง ใบเล็กและมีสีเขียวจาง
2. กระตุ้นการยืดยาวและการแบ่งเซลล์ของลำต้น ทำให้ลำต้นสูงขึ้น แต่ยับยั้งการยืดยาว และการเกิดรากใหม่

3. กระตุ้นการแบ่งเซลล์แคมเบียมทำให้เกิดโฟลเอ็มใหม่ ๆ (ออกซินกระตุ้นการแบ่งเซลล์แคมเบียมเพื่อการสร้างไซเลมใหม่ ๆ)

4. กระตุ้นให้พืชวันยาว (long-day plant) ให้ออกดอกเร็วขึ้น เช่น ผักกาดหอม และกะหล่ำปลี

5. กระตุ้นการงอกของเมล็ดและการเจริญเติบโตของต้นอ่อนรัฐพืชบางชนิด เช่น ข้าวบาร์เลย์ ข้าวสาลี และข้าวโอ๊ต

6. ยับยั้งการเจริญเติบโตของตาดอก (flower bud) และตาลำต้น (vegetative bud) และลดระยะพักตัวของเมล็ด พืชบางชนิดให้สั้นลงทำให้เมล็ดงอกได้เร็วขึ้น

7. ช่วยให้มีการติดผลหลังการถ่ายละอองเรณูและช่วยในการเจริญเติบโตของผล พืชบางชนิด เช่น แอปเปิ้ล

การใช้ประโยชน์จากจิบเบอเรลลิน

เกษตรกรใช้ประโยชน์จากจิบเบอเรลลินในด้านต่าง ๆ ได้แก่ การผลิตผลไม้ เช่น การใช้จิบเบอเรลลินช่วยให้ก้านผลอ่อนไม่มีเมล็ดยืดยาวขึ้นทำให้ผลไม้เบียดกันมาก อุ่น แต่ละผลเติบโตมีขนาดใหญ่ ใช้จิบเบอเรลลินช่วยเร่งการงอกของเมล็ดข้าวบาร์เลย์ในการทำข้าวมอลต์ในอุตสาหกรรมผลิตเบียร์ ใช้จิบเบอเรลลินในการทำให้อ้อยยืดขยายตัวของปล้องในช่วงฤดูหนาว ทำให้ได้ผลผลิตอ้อยเพิ่มขึ้น ใช้ในการปรับปรุงพันธุ์พืชโดยการลดช่วงระยะเวลาการเจริญก่อนการสืบพันธุ์ (juvenile) ให้สั้นลง เช่น กระตุ้นให้ต้นบีท ต้นกะหล่ำออกดอกได้ ทำให้ผลิตเมล็ดพันธุ์ได้ หรือปรับปรุงพันธุ์พืชให้มีลักษณะเตี้ย เพื่อเพิ่มผลผลิต และป้องกันการล้มของต้นในพวงรัฐพืช รวมถึงการใช้สารยับยั้งการสร้างจิบเบอเรลลิน เพื่อการผลิตไม้ดอกไม้ประดับให้มีต้นเตี้ยเป็นพุ่มสวยงาม

ไซโตไคนินหรือไฟโตไคนิน (cytokinin หรือ phytokinin)

ไซโตไคนินเป็นฮอร์โมนพืชที่ควบคุมการแบ่งเซลล์ของพืช ไคเนติน (Kinetin) เป็นไซโตไคนินชนิดแรกที่ค้นพบในธรรมชาติเมื่อปี ค.ศ. 1955 มีมากในน้ำมะพร้าว และซีติน (zeatin) เป็นไซโตไคนินที่มีมากที่สุดในธรรมชาติโดยเป็นองค์ประกอบในเอนโดสเปิร์มของข้าวโพด ไซโตไคนินในธรรมชาติอยู่ในรูปโมเลกุลอิสระมีอยู่ในพืชดอกทุกชนิด มีมากบริเวณปลายราก เนื้อเยื่อเจริญปลายยอด เมล็ดที่กำลังเจริญเติบโต และแคมเบียม นอกจากนี้ยังพบในสาหร่ายไดอะตอม มอส เฟิร์น สน และในแบคทีเรีย จุลินทรีย์บางชนิดสามารถควบคุมให้เซลล์พืชสร้างไซโตไคนินได้ เมื่อเข้าไปอยู่ในพืชจะชักนำให้เนื้อเยื่อพืช

แบ่งเซลล์ ในบางกรณีสามารถพัฒนาโครงสร้างพิเศษได้ เช่น mycorrhizae ที่อาศัยร่วมกับพืชหลายชนิด สามารถควบคุมให้พืชสร้างปมรากได้

อิทธิพลของไซโตไคนินต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช

ไซโตไคนินมีบทบาทต่อกระบวนการสรีรวิทยาและการเจริญเติบโตพัฒนาของพืช โดยทำงานร่วมกับออกซิน ช่วยเร่งให้พืชมีการแบ่งเซลล์อย่างรวดเร็ว ในขณะเดียวกันก็มีการทำงานตรงข้ามกับออกซินในบางเรื่อง เช่น กระตุ้นการเจริญของตาข้าง (Lateral bud) จากการศึกษางานของไซโตไคนินในพืชจำลองพันธุ์ สามารถสร้างรากได้ และพัฒนาในหลายเรื่อง เช่น

1. ตายอดสร้างใบจำนวนมาก
2. ใบมีคลอโรฟิลล์มีสีเขียวมากกว่าปกติ
3. ใบและก้านใบ อาจสร้างต้นพิเศษ (adventitious shoots) ได้ แม้ใบและก้านใบจะไม่มีบาดแผล
4. ใบชะลอการพัฒนาที่นำไปสู่การตาย (Leaf Senescence)
5. การข่มของตายอด (Apical dominance) ลดลงมาก
6. พืชสายพันธุ์ที่สร้างไซโตไคนินมากกว่าปกติจะชะงักการเจริญเติบโตและมีปล้องสั้น
7. ทำให้กิ่งช่อกออกรากน้อยและรากเจริญเติบโตช้ากว่าปกติ

แอบไซซิน หรือดอร์มิน (Abscisin or Dormin)

แอบไซซิน เป็นกรดแอบไซลิก (Abscisic acid หรือ ABA) เป็นฮอร์โมนพืชที่มีมากตามลำต้น ไโรโซม (Rhizome) ตา เมล็ด และผลไม้ทุกระยะ

อิทธิพลของแอบไซซินต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช

หน้าที่ส่วนใหญ่ของแอบไซซินเป็นสารยับยั้งการเจริญเติบโต (growth inhibitor) ดังนี้

1. ทำให้การเจริญเติบโตของพืชช้าลง แม้จะทำงานร่วมกับจิบเบอเรลลิน
2. ทำให้เมล็ดและตามีระยะการพักตัวยาวนานจึงมีชื่อว่า "Dormin"
3. ยับยั้งการทำงานของเอนไซม์อะไมเลส (α - amylase) ในเอนโดสเปิร์มของเมล็ดธัญพืช
4. กระตุ้นการแก่ของใบที่พัฒนาไปสู่ความตาย (leaf senescence)
5. กระตุ้นการร่วงของใบ ดอก และผล จึงมีชื่อว่า "Abscisin"

6. กระตุ้นการปิดของปากใบ

เอธิลีน (Ethylene)

เอธิลีน เป็นแก๊สที่พืชสร้างขึ้นมาในขณะที่เซลล์มีเมแทบอลิซึมตามปกติ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในกระบวนการสุกของผลไม้ นอกจากจะสร้างจากผลแล้วยังมีการสร้างที่ราก ลำต้น หัว ใบ ดอก และเมล็ด

อิทธิพลของเอธิลีนต่อการเจริญและพัฒนาของพืช

1. กระตุ้นการหายใจทำให้ผลไม้สุกเร็วขึ้น ผลไม้ที่แก่จะสะสมแป้งมาก เอธิลีนช่วยเร่งการหายใจทำให้ผลไม้สุก ซึ่งจะปล่อยแก๊สเอธิลีนออกมาและไปกระตุ้นผลไม้ที่อยู่ใกล้ๆ ให้สุกเร็วขึ้นด้วย
2. ทำให้เกิดการกางของใบ (leaf epinasty) โดยออกซินเป็นตัวยับยั้งให้พืชสร้างเอธิลีนไปเร่งให้เซลล์ยืดตัวที่แตกต่างกัน
3. ยับยั้งการพักตัวของเมล็ดและตาในพืชบางชนิด
4. กระตุ้นการยืดขยายตัวของลำต้น และก้านใบของพืชบางชนิด
5. กระตุ้นการเกิดรากฝอย (adventitious root) และขนราก (root hair)
6. กระตุ้นการร่วงของใบและผลโดยกระตุ้นการแกว่งของใบและพัฒนาไปสู่การตาย
7. ยับยั้งการเจริญเติบโตของตาข้าง (Lateral bud)

แบบฝึกหัดท้ายบท

1. เมื่อพืชดูดแร่ธาตุจากดินเข้าสู่ขนรากแล้วจะถูกลำเลียงผ่านเนื้อเยื่ออะไรบ้าง ก่อนจะถึงวาสคูลาร์บันเดิล
2. พืชใช้ CO_2 ในช่วงใดของปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสง
3. ออกซิเจนที่เกิดขึ้นในปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสง มาจากโมเลกุลของสารชนิดใด
4. ความหมายที่ถูกต้องที่สุดของ Dark reaction ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นอย่างไร
5. สารประกอบที่อยู่ตัวชนิดแรกในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช คืออะไร
6. กลไกการสังเคราะห์ด้วยแสง สารที่สร้างขึ้นในปฏิกิริยาใช้แสง (Light reaction) และถูกนำไปใช้ในปฏิกิริยาไม่ใช้แสง คืออะไร
7. น้ำตาลตัวแรกที่ได้รับจากการสังเคราะห์ด้วยแสง คืออะไร
8. ผลจากการเกิดปฏิสนธิซ้อนในพืชดอก ทำให้เกิดสิ่งใด
9. ผลไม้แบ่งเป็นกลุ่มใหญ่ 3 กลุ่ม ได้แก่ อะไรบ้าง
10. ในถุงเอ็มบริโอ (embryo sac) ของพืช มีนิวเคลียสกี่กลุ่ม อะไรบ้าง และนิวเคลียสที่เกี่ยวข้องกับการปฏิสนธิได้แก่อะไรบ้าง
11. การเคลื่อนไหวแบบ turgor movement สัมพันธ์กับขบวนการใด
12. ถ้าตัดส่วนแผ่นใบออกให้เหลือแต่ก้านใบ 2-3 วันต่อมา ก้านใบจะหลุดออกจากต้นที่เป็นเช่นนี้เกิดจากอะไร
13. การที่รากของพืชพยายามเบนหนีจากแสงสว่างอยู่ตลอดเวลา เนื่องจากอะไร
14. การที่ปลายยอดของพืชเอนเข้าหาแสงสว่างเป็นเพราะอะไร
15. ฮอร์โมนพืชที่ช่วยในการขยายตัวของเซลล์ลำต้นช่วงระหว่างข้อ ถ้าขาดฮอร์โมนนี้จะทำให้ลำต้นเตี้ย ราบางชนิดสร้างฮอร์โมนนี้ได้ ฮอร์โมนชนิดนี้คืออะไร