

บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

ลำไย (longan) อยู่ในตระกูล Sapindaceae มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Dimocarpus longan* Lour.; *Euphoria longana* Lam.; *Euphoria longan* Steud.; จัดอยู่วงศ์เดียวกับพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ ได้แก่ ลิ้นจี่ (lychee; *Litchi chinensis* Sonn.) (เกศินี, 2546; Subhadrabandhu, 1990) เงาะ (rambutan; *Nephelium lappaceum* L.) ลำไยป่า (*Paranephelium longifoliotum* Lec.) และ ลำไยเครือ หรือลำไยเถา (*Dimocarpus longan* var. *obtusum* Leenh. ; *Nephelium obvasum* L.; *Euphoria scandens* Winit Kerr.) (พาวิณ, มปป.) ลำไยจัดเป็นไม้ยืนต้นไม่ผลัดใบ สามารถปลูกได้ในพื้นที่ที่มีความสูง 300 ถึง 1,000 เมตร จากระดับน้ำทะเล (Menzel, 1983) จำนวนโครโมโซมของลำไย $2n = 30$ (พาวิณ, 2543)

2.1 ถิ่นกำเนิดและการแพร่กระจาย

ลำไยมีถิ่นกำเนิดที่ประเทศจีนตอนใต้ ปลูกกันอย่างแพร่หลายในมณฑลกวางตุ้ง (Kwangtung) ฟุกีเยน (Fukien) กวางสี (Guangxi) (นิพัทธ์และเฉลิม, 2542) และแพร่กระจายเข้าไปสู่อินเดีย ศรีลังกา พม่า ฟิลิปปินส์ ยุโรป สหรัฐอเมริกา (มลรัฐฮาวายและฟลอริดา) กิวบา หมู่เกาะอินดีสตะวันออก เกาะมาดากัสกา และไทย แหล่งปลูกลำไยในประเทศไทยที่สำคัญคือ จังหวัดที่อยู่ในเขตภาคเหนือ ได้แก่ เชียงใหม่ ลำพูน เชียงราย ลำปาง แพร่ น่าน และพะเยา นอกจากนี้ยังมีปลูกในภาคกลาง เช่น จังหวัดสมุทรสาคร สมุทรสงคราม ปัจจุบันลำไยได้แพร่กระจายไปในจังหวัดต่างๆ ของภาคตะวันออกเฉียงเหนือบางจังหวัด เช่น จังหวัดเลย หนองคาย (พิชัย, 2532) ภาคใต้ เช่น จังหวัดพัทลุง สงขลา และ นครศรีธรรมราช (พาวิณ, 2543) ภาคตะวันออก เช่น จันทบุรี และ ตราด

2.2 ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ของลำไย

2.2.1 ลำต้น มีลำต้นขนาดปานกลางถึงใหญ่ขึ้นอยู่กับพันธุ์ (นิพัทธ์, 2542) ถ้าเป็นลำต้นที่เกิดจากเมล็ดจะมีลำต้นลักษณะตรง เมื่อเจริญเติบโตเต็มที่มีความสูงประมาณ 30-40 ฟุต และถ้าเป็นลำต้นที่เกิดจากกิ่งตอนไม่ได้รับการตัดแต่งในขณะที่ต้นยังเล็กมักแตกลำต้นเทียมหลายต้น ต้นที่เกิดขึ้นไม่ค่อยเหยียดตรงมักเอนหรือโค้งงอ ลักษณะเปลือกลำต้นขรุขระไม่เรียบ มีสีเทาหรือสีเทาปนน้ำตาล แตกเป็นสะเก็ด (พงษ์ศักดิ์ และคณะ, 2542)

2.2.2 ใบ เป็นใบประกอบแบบขนนก (pinnately compound leaves) มีปลายใบเป็นคู่ มีใบย่อย 3-5 คู่ ความยาวใบ 20-30 เซนติเมตร ใบย่อยเรียงตัวสลับหรือเกือบตรงข้าม ใบย่อยกว้าง 3-6 เซนติเมตร ยาว 7-15 เซนติเมตร รูปร่างใบเป็นรูปรีหรือรูปหอก ส่วนปลายใบและฐานใบค่อนข้างป้าน (พงษ์ศักดิ์และคณะ, 2542) ใบด้านบนมีสีเขียวเข้มเป็นมัน ด้านล่างสาก ใบอ่อนที่แตกออกมามีสีน้ำตาลแดง (Subhadrabandhu, 1990) ขอบใบเรียบไม่มีหยัก ใบเป็นคลื่นเล็กน้อย และเส้นใบ (vein) แตกออกจากเส้นกลางใบชัดเจนและมีจำนวนมาก (พาวิณ, 2543)

2.2.3 ดอก ออกเป็นช่อ (panicle) มีช่อดอกแบบ compound dichasis ดอกออกตามปลายกิ่งทางด้านนอกของทรงพุ่ม ซึ่งเกิดเป็นช่อที่ชอกใบ ช่อดอกมีขนาดใหญ่ รูปทรงกรวย ก้านของช่อดอกอวบแข็งแรง เหยียดตรง แตกสาขาออกไปโดยรอบ ก้านที่แตกออกเหล่านี้เป็นที่เกิดของดอกเล็กๆ มากมาย มีสีขาวนวล (เกียรติเกษร และคณะ, 2530) ช่อดอกยาวประมาณ 15-60 เซนติเมตร ช่อดอกขนาดกลางมีดอกย่อยประมาณ 3,000 ดอก ช่อหนึ่งๆ มีดอก 3 ชนิด คือ ดอกตัวผู้ (staminate flower) ดอกตัวเมีย (pistillate flower) และดอกสมบูรณ์เพศ (perfect flower) ลักษณะที่คล้ายคลึงของดอกทั้ง 3 ชนิด คือ กลีบเลี้ยงหนาแข็ง 5 กลีบ สีเขียวปนน้ำตาล กลีบดอกบาง 5 กลีบ สีครีม (พงษ์ศักดิ์ และคณะ, 2542)

2.2.4 ผล เป็นผลเดี่ยวแบบ berry มีขนาดใหญ่ปานกลาง ผลออกเป็นช่อ แต่ละช่ออาจมีตั้งแต่ 2-30 ผล (เกศินี, 2546) ลำไยมีผลทรงกลมหรือทรงเบี้ยว เปลือกสีน้ำตาลปนเหลืองหรือปนเขียว ผลสุกมีเปลือกสีเหลืองหรือสีน้ำตาล อมแดง ผิวเปลือกเรียบหรือเกือบเรียบ มีตุ่มแบนๆ ปกคลุมที่ผิวเปลือกด้านนอก ผิวเปลือก (pericarp) เจริญมาจากผนังรังไข่ (ovary wall) (จงรักษ์, 2544)

2.2.5 เนื้อผล (aril) เป็นเนื้อเยื่อพารานโคมาที่เจริญล้อมรอบเมล็ด และอยู่ระหว่างเปลือกกับเมล็ด สีขาว คล้ายวุ้น สีขาวขุ่น ใสหรือสีชมพูเรื่อๆ กลิ่นหอม รสหวานและมีลักษณะเนื้อที่ฉะ แห้ง กรอบ หรือเหนียวแตกต่างกันไปตามพันธุ์ (พงษ์ศักดิ์และคณะ, 2542) เนื้อลำไยเกิดจากส่วนที่เจริญขึ้นมาจากก้านรังไข่ (funiculus) (นิพัฒน์, 2542)

2.2.6 เมล็ด ขนาดใหญ่ เปลือกหุ้มเมล็ดสีน้ำตาลเข้ม ผิวเป็นมัน รูปไตค่อนข้างยาว เมล็ดล่อนออกจากเนื้อผล (เกศินี, 2546)

2.3 พันธุ์ลำไยที่ปลูกในประเทศไทย

พันธุ์ลำไยที่พบในปัจจุบันอาจแบ่งได้ 2 ชนิด ตามลักษณะการเจริญเติบโต ลักษณะของผล เนื้อ เมล็ด และ รสชาติ (กรมวิชาการเกษตร, 2545; พาวิน, 2543; นพดลและคณะ, 2543; พิทยาและพาวิน, 2545) คือ

2.3.1 **ลำไยเครือหรือลำไยเถา** มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Euphoria scandens* Winit Kerr. หรือเรียกอีกชื่อหนึ่งว่า *Dimocarpus longan* var. *obtusus* Leenh. มีลำต้นเลื้อยคล้ายเถาวัลย์ ทรงพุ่มต้นคล้ายต้นเฟื่องฟ้า ลำต้นไม่มีแก่น (pith) ใบขนาดเล็กและสั้น ผลเล็ก ผิวผลสีชมพูปนน้ำตาล เนื้อผลบาง มีกลิ่นคล้ายกำมะถัน เมล็ดโต ปลูกไว้เป็นไม้ประดับมากกว่าที่จะใช้รับประทานผล

2.3.2 **ลำไยต้น** แบ่งออกเป็น 2 ชนิด คือ

2.3.2.1 **ลำไยพื้นเมืองหรือลำไยกระดุก** ออกดอกประมาณเดือนธันวาคมถึงต้นมกราคม เก็บผลได้ประมาณกลางเดือนกรกฎาคมถึงต้นเดือนสิงหาคม ให้ผลดก ผลมีขนาดเล็ก ขนาดของผลเฉลี่ยกว้าง 1.8 เซนติเมตร หนา 1.6 เซนติเมตร สูง 1.7 เซนติเมตร รูปร่างของผลค่อนข้างกลม ผิวสีน้ำตาล เปลือกหนา เนื้อบาง สีขาวใส ปริมาณน้ำตาล 19 เปอร์เซ็นต์ เมล็ดมีขนาดใหญ่ เปลือกลำต้นขรุขระมาก ต้นตั้งตรงสูงประมาณ 20-30 เมตร ใบขนาดเล็กกว่าลำไยกะโหลก มักพบตามป่าของจังหวัดเชียงใหม่ เชียงราย มีอายุยืนมาก ปัจจุบันไม่นิยมปลูก เนื่องจากผลมีขนาดเล็ก

2.3.2.2 **ลำไยกะโหลก** เป็นพันธุ์ที่นิยมปลูกกันมาก เพราะผลใหญ่ เนื้อหนา และมีรสหวาน ปริมาณน้ำตาล 16-24% มีอยู่ด้วยกันหลายพันธุ์ ลำไยที่มีการส่งเสริมให้มีการปลูกกันมากในปัจจุบันได้แก่ พันธุ์คอหรืออีคอ พันธุ์สีชมพู พันธุ์เหวหรืออีเหว และพันธุ์เขียว แต่ละพันธุ์มีลักษณะพิเศษแตกต่างกัน ดังนี้

2.3.2.2.1 **พันธุ์คอ** เป็นลำไยพันธุ์เบา คือออกดอก และเก็บเกี่ยวผลก่อนลำไยพันธุ์อื่น เกษตรกรนิยมปลูกมากที่สุดเพราะเก็บเกี่ยวได้ก่อน ตลาดต่างประเทศนิยมบริโภค สามารถจำหน่ายทั้งผลสดและแปรรูปทำลำไยกระป๋องและลำไยอบแห้ง เป็นพันธุ์ที่เจริญเติบโตดีโดยเฉพาะในดินอุดมสมบูรณ์และมีน้ำพอเพียง ทนแล้งและทนน้ำได้ดีปานกลาง พันธุ์คอแบ่งตามสีของยอดอ่อนได้เป็น 2 ชนิดคือ คอยอดแดง และคอยอดเขียว

คอยอดแดง เจริญเติบโตเร็วมาก เมื่อเปรียบเทียบกับคอยอดเขียว ลำต้นแข็งแรงไม่ฉีกหักได้ง่าย เปลือกลำต้นสีน้ำตาลปนแดง ใบอ่อนมีสีแดง ปัจจุบันคอยอดแดงไม่ค่อยนิยมปลูก เนื่องจากออกดอกติดผลไม่ดี และเมื่อผลเริ่มสุกถ้าเก็บไม่ทันผลจะร่วงเสียหายมาก

คอยอดเขียว มีลักษณะต้นคล้ายคอยอดแดงแต่ใบอ่อนเป็นสีเขียว ออก

ดอกติดผลง่าย ลำไยพันธุ์นี้อีดยังแบ่งตามลักษณะของก้านช่อผลได้เป็น 2 ชนิด คือคอก้านอ่อน และคอก้านแข็ง พันธุ์คอก้านอ่อน; มีก้านช่อผลอ่อน เปลือกผลบางแต่ผิวสวย พันธุ์คอก้านแข็ง; นิยมปลูกมากที่สุด มีก้านช่อผลแข็ง เปลือกผลหนา ขนาดผลค่อนข้างใหญ่ ทรงกลมแป้น เบี้ยวกบ่าข้างเดียว ผิวสีน้ำตาล มีกระหรือตาห่างสีน้ำตาลเข้ม เนื้อค่อนข้างเหนียว สีขาวขุ่น ปริมาณน้ำตาล 20 เปอร์เซ็นต์ เมล็ดขนาดใหญ่ปานกลาง

2.3.2.2.2 พันธุ์ชมพู เป็นลำไยพันธุ์กลาง ลำต้นสูงโปร่ง และแตกสาขา ไม่ทนแล้ง เปลือกลำต้นสีน้ำตาลอ่อน ใบมีลักษณะแคบและค่อนข้างยาว ปลายใบแหลม เกิดดอกติดผลง่ายปานกลาง การติดผลไม่สม่ำเสมอ ผลกลมแป้น เบี้ยวและมีขนาดผลปานกลาง ผิวเปลือกของผลมีสีน้ำตาลอ่อนปนเขียว เนื้อสีชมพู ล่อน และมีรสหวาน ปริมาณน้ำตาลประมาณ 21.9 เปอร์เซ็นต์ เมล็ดเล็กสีดำเข้ม

2.3.2.2.3 พันธุ์เบี้ยวเขียว ลักษณะผลแบนและเบี้ยว มองเห็นได้ชัดเจน กว้าง 3.0 เซนติเมตร หนา 2.6 เซนติเมตร ยาว 2.8 เซนติเมตร น้ำตาลอ่อนออกเขียวเล็กน้อย มีบ่าผลไม่เท่ากัน เนื้อกรอบสีขาวค่อนข้างใส รสหวานจัด กลิ่นหอม ปริมาณน้ำตาล 22 เปอร์เซ็นต์ ทนแล้งได้ดี เป็นพันธุ์หนักที่เก็บผลผลิตได้ช้ากว่าพันธุ์อื่น ลักษณะเด่นคือ ผลอ่อนมีสีเขียว แบ่งออกเป็น 2 สายพันธุ์คือ เบี้ยวเขียวก้านแข็งหรือเบี้ยวเขียวป่าเส้า และเบี้ยวเขียวก้านอ่อนหรือเบี้ยวเขียวเชียงใหม่

2.3.2.2.4 พันธุ์เหหัว ลำไยพันธุ์นี้ยังแบ่งออกได้ 2 ชนิด คือ เหหัวยอดแดง กับเหหัวยอดเขียว เกิดดอกและติดผลค่อนข้างยาก ก็อาจให้ผลปีเว้นปี ขนาดของผลปานกลางถึงใหญ่ กว้าง 2.8 เซนติเมตร หนาและสูง 2.6 เซนติเมตร ผลกลมและเบี้ยว ก้นผลนูน เนื้อหนาสีขาวขุ่น แห้งและกรอบ เมล็ดเล็ก รสชาติหอมหวาน ผิวเปลือกสีน้ำตาลคล้ำ เปลือกหนามาก เก็บได้นาน เป็นพันธุ์หนัก ทนแล้งได้ดี มีใบย่อย 4-5 คู่

2.3.2.2.5 พันธุ์ฟางทอง เป็นพันธุ์ที่มีช่อดอกขนาดใหญ่ ผลทรงค่อนข้างกลมและเบี้ยวเล็กน้อย กว้าง 18.6 เซนติเมตร ยาว 29.3 เซนติเมตร กว้าง 2.5 เซนติเมตร หนา 2.3 เซนติเมตร สูง 2.4 เซนติเมตร ผิวสีน้ำตาลมีกระสีน้ำตาล เนื้อหนากรอบ สีขาวครีม รสหวาน ปริมาณน้ำตาล 22 เปอร์เซ็นต์ เมล็ดขนาดปานกลางและแบน

2.3.2.2.6 พันธุ์เพชรสาครทวยาย จัดเป็นลำไยพันธุ์ทวยาย ออกดอกมากกว่าหนึ่งครั้งต่อปี ผลกลม เปลือกบาง ผลกว้าง 2.7 เซนติเมตร สูง 2.5 เซนติเมตร หนา 2.6 เซนติเมตร เนื้อมีสีขาว ปริมาณน้ำตาล 18-20 เปอร์เซ็นต์ เมล็ดกว้าง 1.3 เซนติเมตร ยาว 1.5 เซนติเมตร หนา 1.1 เซนติเมตร

2.3.2.2.7 พันธุ์เหลืองหรืออีเหลือง มีทรงพุ่มกลม ออกผลดกและผล

ค่อนข้างกลม กว้าง 2.4 เซนติเมตร หนา 2.3 เซนติเมตร ยาว 2.3 เซนติเมตร เนื้อสีขาวนวล มีปริมาณน้ำตาลประมาณ 20-21 เปอร์เซ็นต์

2.3.2.2.8 **พันธุ์แดงหรือสีแดง** เป็นลำไยพันธุ์กลาง ผลกลม และเนื้อมีกลิ่นคาวคล้ายกำมะถัน ทำให้คุณภาพผลไม่ค่อยดี เมื่ออยู่ในระยะออกดอก ใบที่บริเวณใกล้ช่อดอกมักเหลืองและร่วงหล่น ขนาดผลใหญ่ปานกลาง กว้าง 2.6 เซนติเมตร หนา 2.5 เซนติเมตร และยาว 2.5 เซนติเมตร ขนาดผลค่อนข้างสม่ำเสมอ ผิวสีน้ำตาลอมแดง ผิวเรียบ เปลือกบาง เนื้อหนาปานกลาง ปริมาณน้ำตาลประมาณ 17 เปอร์เซ็นต์ มีรกรใหญ่

2.3.2.2.9 **พันธุ์ใบดำหรือสีดำหรือกะโหลกใบดำ** เป็นลำไยพันธุ์เบา ออกดอกติดผลสม่ำเสมอ เจริญเติบโตดีมาก ทนแล้งและน้ำได้ดี แต่มีข้อเสียคือ ขณะที่ผลโตเต็มที่ ผลจะเล็กกว่าพันธุ์อื่นๆ ทั้งนี้เพราะความดกมาก ผลกว้าง 2.8 เซนติเมตร หนา 2.3 เซนติเมตร สูง 2.3 เซนติเมตร เมื่อผลแก่จัดมักมีเชื้อราติดที่เปลือก คุณภาพไม่ค่อยดี จำหน่ายได้ราคาต่ำ

2.3.2.2.10 **พันธุ์ดัลบันนาก** ผลใหญ่ค่อนข้างกลม ผิวเปลือกเรียบ เนื้อหนา สีขาวใส เมล็ดเล็ก รสไม่หวานจัด

2.3.2.2.11 **พันธุ์ปุมตืนโค้ง** ผลขนาดใหญ่สีเขียวให้ผลดก คุณภาพและรสชาติไม่ดี มีกลิ่นคาว อ่อนแอต่อโรคพุ่มไม้กวาด

นอกจากพันธุ์ดังกล่าวข้างต้นยังมีลำไยอีกหลายๆ พันธุ์ที่มีการสำรวจพบ แต่ยังไม่ได้ปลูกแพร่หลาย ได้แก่ พันธุ์ใบหยก อีสร้อย บ้านโส่ง 60 ดอกหลวง และดอกแก้ว เป็นต้น

2.4 สรีระวิทยาของลำไย

2.4.1 การเจริญเติบโตทางลำต้น

ลำไยที่อยู่ในระยะต้นกล้า และต้นลำไยที่ปลูกด้วยกิ่งตอนที่ยังไม่ให้ผลผลิต จะมีการผลิบา 3-5 ครั้งต่อปี ส่วนต้นที่ให้ผลผลิต และมีอายุมากจะมีการผลิบาก่อนออกดอก ประมาณ 1-2 ครั้ง คือหลังการเก็บเกี่ยวผลผลิตประมาณ 3-4 สัปดาห์ ลำไยจะเริ่มผลิบาช่วงฤดูฝน ในภาคเหนือช่วงเดือนกันยายน-ตุลาคม (วิรัตน์, 2543)

การผลิบาครั้งที่สองอาจเกิดขึ้นอีกครั้งในช่วงฤดูหนาว สภาพของอุณหภูมิ ทั้งในดินและอากาศต่ำ มีผลทำให้การเจริญเติบโตของยอดใหม่ใช้เวลานานกว่าครั้งแรก 2 เท่า สำหรับต้นลำไยอายุมากกว่า 30 ปี มีการผลิบาอ่อนเพียงครั้งเดียวก็สามารถออกดอกได้ แต่อย่างไรก็ตาม การผลิบาอาจเกิดได้ถึง 3 ครั้ง ในต้นที่มีอายุมากออกดอกเว้นปี (วิรัตน์, 2543)

2.4.2 การเจริญทางสืบพันธุ์

การออกดอกของลำไยที่มีสภาพต้นสมบูรณ์ จะเริ่มออกดอกในปีที่ 2 โดยการผลิซ่อดอกตรงส่วนยอด ต้นเดียวกันอาจผลิดอกไม่พร้อมกันทั้งต้น ในภาคเหนือจะเริ่มแทงซ่อดอกราวๆ ปลายเดือนธันวาคมถึงต้นเดือนกุมภาพันธ์ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับพันธุ์ พื้นที่ปลูก และสภาพแวดล้อม นิสัยการออกดอกของต้นลำไยมักจะออกดอกไม่สม่ำเสมอ (irregular bearing) บางปีออกดอกมาก (on year) บางปีออกดอกน้อย (off year) สาเหตุจากความสมบูรณ์ของต้น และปัจจัยภายนอก ได้แก่ ความหนาวเย็น ความชื้นในดิน น้ำฝน แสงแดด เป็นต้น (วิรัตน์, 2543)

2.4.3 การบานของดอกและการผสมเกสร

ระยะเวลาที่เริ่มเห็นซ่อดอกจนถึงดอกบานใช้เวลา 6-8 สัปดาห์ ลักษณะการบานของดอกบานจากโคนซ่อไปหาปลายซ่อ และการบานของซ่อแขนงย่อยจะบานจากโคนไปหาปลายดอกเช่นกัน ในระยะแรกของการบาน ดอกตัวผู้จะบานมากกว่าดอกตัวเมีย การบานของดอกลำไย 3 พันธุ์ คือ พันธุ์ดอแก้ว และเขียวเขียว มีเวลาการบานของดอกย่อยในซ่อใกล้เคียงกัน ลักษณะการพร้อมที่จะรับละอองเกสรของดอกตัวเมีย คือยอดเกสรตัวเมีย (stigma lobe) จะแยกออกเป็น 2 แฉก (bifurcation) และมีน้ำหวาน (nectar) ที่ฐานรองดอก และมีช่วงเวลาในการผสมเกสรอยู่ระหว่าง 07.00-10.30 น. อับละอองเกสรเริ่มแตกใช้เวลาประมาณ 4 ชั่วโมงหลังดอกบาน การผสมเกสรตามธรรมชาติเกิดได้ 2 กรณี คือผสมข้ามดอกภายในต้นเดียว (self-pollination) และการผสมข้าม (cross-pollination) การผสมทั้งสองกรณีสำเร็จได้โดยอาศัยแมลง โดยเฉพาะอย่างยิ่งผึ้ง ลม และแรงดึงดูดโลก การปฏิสนธิเกิดขึ้นใน embryo sac ประมาณ 4 วัน หลังจากมีการถ่ายละอองเกสร (วิรัตน์, 2543)

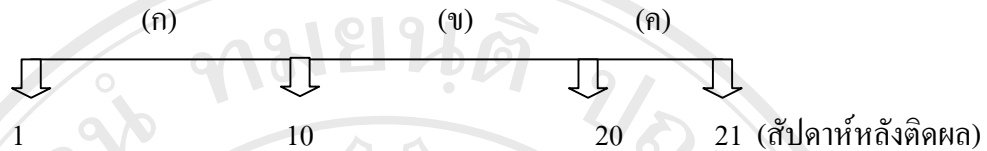
2.4.4 การติดผล

ภายหลังดอกบานได้ 2 สัปดาห์ จะเกิดการติดผล สังกะสีได้จากกลีบดอกของดอกตัวเมีย จะค่อยๆ มีสีซีดลงและเหี่ยวไปในระยะ 3-4 วันหลังถ่ายละอองเกสร (นพดลและคณะ, 2543)

2.4.5 การเจริญเติบโตของผล

โดยทั่วไปการเติบโตของผลช่วงแรกๆ เกิดจากการแบ่งเซลล์เป็นส่วนใหญ่ ขณะที่การขยายตัวของเซลล์จะเกิดขึ้นในช่วงหลังๆ ของการเติบโต ขึ้นอยู่กับผลไม้แต่ละชนิด ในไม้ผลส่วนใหญ่ขบวนการแบ่งเซลล์สัมพันธ์กับการเพิ่มขนาดของผล ขนาดของผลจะขึ้นอยู่กับจำนวนเซลล์ของผล และขบวนการเพิ่มปริมาตรของเซลล์ที่มีอยู่แล้ว ไม้ผลบางชนิดมีการแบ่งเซลล์เกิดขึ้นตลอดเวลาจนกระทั่งผลแก่ เกิดขึ้นในระยะเวลาต่างๆ กันในส่วนต่างๆ กันของผล (จินดา, 1970)

การเติบโตของผลลำไยใช้เวลาประมาณ 21 สัปดาห์ หลังติดผล จึงจะโตเต็มที่ แบ่งออกเป็น 3 ระยะ ดังนี้ (ภาพที่ 1)



ภาพที่ 1 ระยะการเจริญเติบโตของผลลำไยพันธุ์คอ ระยะที่ 1 (ก) ระยะที่ 2 (ข) และระยะที่ 3 (ค) โดยใช้เวลาประมาณ 21 สัปดาห์หลังติดผล (นพดลและคณะ, 2543)

ระยะที่ 1 ใช้เวลาตั้งแต่สัปดาห์ที่ติดผลจนถึงสัปดาห์ที่ 10 หลังติดผล มีการเจริญเติบโตอย่างช้าๆ เป็นการเจริญเติบโตของเปลือกและเมล็ด ส่วนเนื้อผลเริ่มเกิดเมื่อผลอายุประมาณ 6 สัปดาห์ และมีการเจริญเติบโตอย่างช้าๆ จนถึงสัปดาห์ที่ 10 ในขณะที่เมล็ดเติบโตอย่างช้าๆ จนถึงสัปดาห์ที่ 8

ระยะที่ 2 เริ่มตั้งแต่หลังสัปดาห์ที่ 10-21 หลังติดผล ระยะนี้ผลลำไยมีการเติบโตอย่างรวดเร็ว โดยเฉพาะอย่างยิ่งในส่วนเนื้อผลจะเจริญอย่างรวดเร็วตั้งแต่สัปดาห์ที่ 14 จนกระทั่งถึงสัปดาห์ที่ 21 การเจริญของเนื้อจะคงที่ ส่วนเมล็ดจะเจริญรวดเร็วในสัปดาห์ที่ 8-14 หลังจากนั้นขนาดของเมล็ดจะโตเกือบเต็มที่

ระยะที่ 3 ตั้งแต่สัปดาห์ที่ 21 หลังติดผลเป็นต้นไป เป็นระยะที่มีการเติบโตของผลช้าลง เนื่องจากส่วนเนื้อเมล็ดมีการเจริญเกือบคงที่

2.5 ปัจจัยที่เกี่ยวกับการเจริญเติบโตและการติดดอกออกผลของลำไย

การเจริญของผล (fruit development) การเจริญเติบโตของรังไข่และคัพภะ มีปัจจัยหลายอย่างมาเกี่ยวข้อง เช่น อาหาร พลังงาน และฮอร์โมน ภายในเซลล์ดอกมีปัจจัยทั้ง 3 อยู่อย่างจำกัด อาหารซึ่งรวมทั้งน้ำต้องมีเพียงพอเพื่อการเจริญเติบโตของผล พืชจะใช้น้ำและปุ๋ยเป็นแหล่งให้พลังงาน สำหรับฮอร์โมนจะถูกสร้างในเซลล์ของผลเอง โดยกรรมวิธีถ่ายละออง (pollination) และผสมพันธุ์ (fertilization) กล่าวคือ เมื่อละอองเกสรตัวผู้ (pollen) ตกลงบนยอดเกสรตัวเมีย (stigma) มีการผลิตฮอร์โมนออกมา และผลิตน้ำย่อยบางอย่างที่กระตุ้นให้เกิดการสร้างฮอร์โมนขึ้นในก้านเกสรตัวเมีย (style) และในรังไข่ (ovary) ฮอร์โมนที่เกิดจากการผสมเกสรมีจำนวนไม่มาก เมื่อรังไข่เจริญไประยะหนึ่งฮอร์โมนจะเริ่มขาดแคลนลงอีก พอเชื้อตัวผู้ (microgamete) ผสมกับเชื้อเพศ

เมีย (mega gamete) และ polar nuclei เกิดเป็นคัพพะ (embryo) และเอนโดสเปิร์ม (endosperm) ตามลำดับแล้วจะมีการสร้างฮอร์โมนขึ้นอีกเป็นจำนวนมาก เพียงพอในการเจริญของดอกไปเป็นผล (สุเมษ, 2537)

การเจริญเติบโตของผลลำไยเป็นขบวนการที่ซับซ้อน มีทั้งปัจจัยภายนอกและปัจจัยภายในของต้นเกี่ยวข้องมากมาย (Hammer and Langhans, 1978) ดังนี้

2.5.1 ปัจจัยภายนอก

2.5.1.1 ดิน ลำไยสามารถเจริญเติบโตได้ในดินทุกชนิด แม้กระทั่งดินลูกรัง แต่ดินที่เหมาะสมในการปลูกลำไยคือ ดินร่วนปนทราย และดินตะกอน ที่เกิดจากตะกอนกรวด หิน ดิน ทราย และอินทรีย์วัตถุที่น้ำพัดพามาทับถมกัน ควรมีหน้าดินลึก การระบายน้ำดี ค่าของความเป็นกรด-ด่าง (pH) ควรอยู่ระหว่าง 5.0-7.0 (พิทยา และพาวิณ, 2545)

2.5.1.2 แสง จำเป็นต่อการสร้างคลอโรฟิลล์ในใบพืช และมีบทบาทสำคัญกับขบวนการสังเคราะห์แสง (Treshow, 1970) ปริมาณแสงอาทิตย์ที่ตกลงมากระทบใบทั้งหมด ถ้าคิดเป็น 100% จะพบว่ามีประมาณ 80% ที่ใบพืชดูดเอาไว้ 10-15% สะท้อนออกไป และ 5% ทะลุลงใต้ใบ ปริมาณแสงที่นำไปใช้ในขบวนการสังเคราะห์แสงจะมีเพียง 0.5-3.5% ของปริมาณแสงทั้งหมดที่พืชดูดเอาไว้ได้ (พันทวี, 2529) แสงเป็นแหล่งพลังงานที่สำคัญในกระบวนการสร้างอาหารของพืช โดยทั่วไปพืชส่วนใหญ่ต้องการความเข้มของแสงในปริมาณสูงในการออกดอกของพืช โดยมีผลต่อการสะสมปริมาณสารอาหารในพืช (สมบุญ, 2544) ลำไยต้องการแสงแดดตลอดเวลา ถ้าอยู่ในที่ร่มหรือที่ที่บดบังแสง ลำไยจะแทงช่อดอกน้อย (วิรัตน์, 2543) ลำไยต้องการแดดจัดเพื่อการปรุงอาหารของใบอย่างเต็มที่ และเพื่อการติดผลซึ่งเป็นการติดดอกออกผลในปลายกิ่ง (พงษ์ศักดิ์และคณะ, 2542) นอกจากนี้แสงยังเกี่ยวข้องกับการลำเลียงอาหารภายในต้น ดังนั้นต้นที่ได้รับแสงไม่เพียงพอที่จะมีผลผลิตต่ำและผลโตไม่เต็มที่ (สรรมงคล, 2545)

2.5.1.3 น้ำและความชื้น จำเป็นต้องให้น้ำในช่วงหลังออกดอกและติดผลเล็ก ดินต้องมีความชื้นเพียงพอเพื่อละลายปุ๋ยให้รากได้ดูดซึมเข้าสู่ลำต้นไปยังใบ และผ่านขบวนการสังเคราะห์แสงแล้วส่งอาหารไปสู่ผลอ่อนได้ หลังจากนั้นมักอาศัยน้ำฝนจากเดือนพฤษภาคมจนถึงเดือนกรกฎาคมถึงสิงหาคม ในช่วงก่อนการออกดอกลำไยต้องการน้ำน้อยกว่าช่วงออกดอกติดผล ถ้าให้น้ำมากทำให้ตาดอกบริเวณส่วนยอดแตกเจริญกลายเป็นใบอ่อน ช่วงออกดอกต้องการน้ำ 1,200-1,400 มิลลิเมตรต่อปี และควรมีการกระจายตัวของฝน 100-150 วันต่อปีขึ้นไป ความชื้นสัมพัทธ์ควรเพิ่มขึ้นเรื่อยๆ ตั้งแต่ลำไยเริ่มติดผล (วิรัตน์, 2543) การขาดน้ำ มีผลต่อน้ำหนักผล ขนาดเซลล์ จำนวนเซลล์ และความหนาของเปลือก (cuticle) (ทิวา, 2544)

2.5.1.4 **วัฏจักรของลำไย** โดยธรรมชาติลำไยให้ผลไม่ค่อยสม่ำเสมอ บางพันธุ์ให้ปีเว้นปีหรือให้ปีเว้นไปสองปี ถ้าลำไยให้ผลผลิตติดต่อกันในช่วง 2 ปีแรกสูง ในปีที่ 3 จะให้ผลผลิตลดลง (กลุ่มเกษตรสัญจร, 2545)

2.5.1.5 **ฤดูกาล** จังหวะของการผลิใบอ่อนครั้งสุดท้าย ใบและยอดของลำไย ต้องแก่ทันอากาศหนาวเย็นที่จะมากระทบ (พาวัน, 2543) ต้นลำไยที่ผลิใบอ่อนในช่วงฤดูหนาวเป็นระยะที่ใกล้ช่วงเวลาของการออกดอกจะออกดอกได้น้อยและช้ากว่าต้นที่ไม่ผลิใบในช่วงเวลาดังกล่าว ถึงแม้ว่าจะได้รับอุณหภูมิต่ำก็ตาม (อนอก, 2539)

2.5.1.6 **อุณหภูมิ** อุณหภูมิเป็นปัจจัยที่ผันแปรไปตามฤดูกาล และภูมิประเทศ และมีอิทธิพลอย่างมากต่อการออกดอกของพืชส่วนใหญ่ (นิตย, 2541) ไม้ผลหลายชนิดต้องการอากาศเย็นช่วงหนึ่งก่อนการออกดอก เนื่องจากอุณหภูมิต่ำมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงระดับฮอร์โมนภายในพืชและทำให้พืชชะงักการเจริญเติบโตทางกิ่งใบจึงมีผลกระตุ้นการออกดอก (พีรเดช, 2537) อุณหภูมิต่ำช่วยสนับสนุนในการสร้างดอกของลิ้นจี่ (Menzel, 1983) โดยอุณหภูมิมิมีผลต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาต่างๆ เช่น การสังเคราะห์แสง (ซึ่งมีผลโดยตรงต่อปริมาณแห้ง) การสังเคราะห์และลำเลียงฮอร์โมนพืชและการควบน้ำและธาตุอาหาร ลำไยต้องการอุณหภูมิในการเจริญเติบโต 20-25 องศาเซลเซียส ระยะเวลาหนึ่งเพื่อกระตุ้นให้มีการพัฒนาตาดอก (พงษ์ศักดิ์และคณะ, 2542) จังหวัดลำพูนและเชียงใหม่มีสภาพภูมิอากาศที่เหมาะสมสำหรับการติดดอกออกผลของลำไย อุณหภูมิต่ำระหว่าง 4-30 องศาเซลเซียสก่อนการออกดอกในตุลาคมและต่ำสุดที่ 10-15 องศาเซลเซียสในเดือนมกราคม เป็นเวลานาน 10-15 วันเพื่อให้เกิดตาดอก (ทิวา, 2544)

2.5.1.7 **ธาตุอาหารในดิน** เป็นปัจจัยในกระบวนการเสริมสร้างการเจริญเติบโตของพืช วัฏจักรการดำรงชีพและกิจกรรมต่างๆของพืช เพื่อเป็นองค์ประกอบ เป็นวัตถุดิบ และเป็นสารเร่งในกระบวนการต่างๆ เช่น กระบวนการหายใจ กระบวนการสังเคราะห์แสง และการทำงานของเอนไซม์ เป็นต้น (มุกดา, 2543) ธาตุอาหารต่างๆ มีความสำคัญต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาของผลไม้น้ำตาลต่างๆ กัน เช่น แมกนีเซียมเป็นองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์ที่ใช้ในการสังเคราะห์แสง ฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบของทั้งโปรตีน ไขมันและโมเลกุลอื่นๆ ที่เกี่ยวข้องกับเมตาบอลิซึม (metabolism) แทบทุกกระบวนการ แคลเซียมสัมพันธ์กับโครงสร้างของผนังเซลล์รวมทั้งเมตาบอลิซึมต่างๆ การขาดธาตุอาหารจะทำให้การเจริญเติบโตและการพัฒนาไม่เป็นปกติ (สรพมงคล, 2545)

2.5.2 ปัจจัยภายใน

2.5.2.1 **พันธุ์ปลูก** เป็นปัจจัยสำคัญ ควรคัดเลือกพันธุ์ที่ออกดอกติดผลสม่ำเสมอ และปลอดจากโรคต่างๆโดยเฉพาะโรคพุ่มไม้กวาด ซึ่งถ่ายทอดเชื้อโรคไปกับกิ่งพันธุ์ได้ ข้อควรพิจารณาคือ ลำไยใช้เวลาในการติดดอกออกผลยาวนาน (วิรัตน์, 2543) พันธุ์ปลูกมีผลต่อการ

ตอบสนองต่อโพแทสเซียมคลอไรด์ (พิทยาและพาวิน, 2545) พันธุ์สีชมพูตอบสนองดีกว่าพันธุ์ดอกพีชต่างพันธุ์กันมีความสามารถในการออกดอกต่างกัน (พีรเดช, 2537) ลำไยมีทั้งพันธุ์หนักและพันธุ์เบา แต่ละพันธุ์มีความแตกต่างกันของขนาดผล ชนิดและพันธุ์พีชที่ต่างกันแม้ในสภาพแวดล้อมเดียวกันมีความสามารถในการเจริญเติบโตของผลต่างกัน (สมบุญ, 2544)

2.5.2.2 **ความสมบูรณ์ของต้น** ควรมีการแตกใบอ่อนอย่างน้อย 2 ครั้ง และอยู่ในระยะใบแก่ จะทำให้ลำไยมีการออกดอกสูงมีผลต่อการตอบสนองต่อโพแทสเซียมคลอไรด์และที่สำคัญ คือเมื่อเก็บเกี่ยวผลผลิตโดยหักช่อผล ใบลำไยส่วนหนึ่งก็จะติดไปกับช่อผลด้วย ใบที่เหลืออยู่กับต้นจึงมีปริมาณน้อย ทำให้ต้นฟื้นตัวได้ช้า หรืออาจทำให้ต้นทรุดโทรมได้ การสะสมอาหารบริเวณกิ่งที่แทงช่อหรือความสมบูรณ์ของต้น มีความสำคัญต่อการแทงช่อดอกและการเจริญเติบโตของผลในฤดูกาลต่อไป (พิทยาและพาวิน, 2545; ตระกูล, 2545)

2.5.2.3 **อายุพีช** โดยทั่วไปพีชต้องมีการเจริญเติบโตของส่วนที่ไม่เกี่ยวข้องกับการสืบพันธุ์ช่วงระยะเวลาหนึ่งก่อนจึงสามารถกระตุ้นให้ออกดอกได้ อายุเป็นปัจจัยหนึ่งที่บ่งถึงอาหารสะสมมีเพียงพอที่นำไปใช้ในการเจริญเติบโต พร้อมสังเคราะห์ฮอร์โมนแล้วตอบสนองต่อสารกระตุ้นที่ส่งมาควบคุมมากน้อยเพียงใด (นิศย์, 2541) โดยทั่วไปลำไยต้องมีการแตกใบอ่อน 2-3 รุ่น หลังจากการเก็บเกี่ยวผลผลิต ซึ่งทำให้มีโอกาสสะสมอาหารภายในต้นเพื่อติดดอกออกผลในปีต่อไป (พงษ์ศักดิ์และคณะ, 2542)

2.5.2.4 **ฮอร์โมน** ความสัมพันธ์ของระดับฮอร์โมนมีผลต่อการเจริญเติบโตในต้นพีชทุกชนิด เช่น จิบเบอเรลลิน (GA_3) มีผลต่อการเจริญทางลำต้นในด้านการแบ่งและขยายขนาดของเซลล์ (พีรเดช, 2529; Leopold and Kriedemann, 1975) ปัจจัยภายในและภายนอกมีผลต่อระดับฮอร์โมนและการสร้างฮอร์โมนของพีช (สมบุญ, 2544) ฮอร์โมนมีผลต่อปฏิกิริยาต่างๆในพีช โดยกระตุ้นการพัฒนา (development) ของยอด ผล ตลอดจนการหายใจ (Powell, 2004) การออกดอกของไม้ผลยืนต้นหลายชนิดควบคุมโดยปริมาณจิบเบอเรลลินและเอทิลีนที่พีชสร้างขึ้นในช่วงที่มีการออกดอก โดยปริมาณจิบเบอเรลลินลดลงและมีการสร้างเอทิลีนมากขึ้น ส่วนฮอร์โมนชนิดอื่น เช่น ออกซิน และไซโตไคนิน ชะลอการออกดอก (พีรเดช, 2537) Huang (1996) พบว่าระดับฮอร์โมนภายในต้นลำไยที่เอื้อต่อการชักนำให้เกิดการสร้างตาออก คือมีระดับของไซโตไคนินสูง แต่ระดับของจิบเบอเรลลิน กรดแอบไซซิก (ABA) ต่ำ นอกจากนี้ นพพร (2539) ได้ศึกษาปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินในยอดลำไยก่อนการออกดอก พบว่าในช่วงก่อนการออกดอก ปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินลดลงและลดต่ำสุดจนไม่สามารถตรวจพบในสัปดาห์ที่มีการออกดอก อย่างไรก็ตามมีผู้ทดลองใช้สารพาโคลบิวทราโซลซึ่งเป็นตัวยับยั้งการสร้างจิบเบอเรลลินกลับไม่สามารถชักนำให้ลำไยออกดอกได้ (ณัฐวดี, 2542) แสดงว่าการลดระดับของจิบเบอเรลลินเพียง

อย่างเดียวไม่สามารถชักนำให้ลำไยออกดอกได้เพราะการพัฒนาดอกและผลลำไยถูกควบคุมด้วยสมดุลย์ของฮอร์โมนหลายชนิด (พาวิน, 2543) ตัวอย่างในผล อะโวคาโด (*Persea americana* Mill. cv. Hass) มีผลผลิตไม่สม่ำเสมอ ผลขนาดเล็ก มีการเจริญเติบโตช้า เนื่องจากฮอร์โมนในผลส่งผลให้ระยะแรกๆของการพัฒนาผลเกิด fruit ontogeny และ seed coat เกิด senescence เร็ว เป็นผลมาจากปริมาณฮอร์โมนภายในผล มากกว่าสภาวะแวดล้อม (Bertling *et al.*, 2004)

2.6 ฮอร์โมนและสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช

ฮอร์โมนพืช (plant hormones) หมายถึง สารที่ผลิตขึ้นในพืช มีหน้าที่ควบคุม (regulators) การเจริญเติบโต กระตุ้นหรือยับยั้งขบวนการทางสรีรวิทยา สามารถเคลื่อนย้ายไปมีผลต่อเนื้อเยื่อต่างๆ หรือมีผลต่อบริเวณที่สร้างก็ได้ ทั้งนี้ต้องเป็นสารที่ทำงานได้ด้วยความเข้มข้นต่ำก็สามารถควบคุมขบวนการต่างๆ ในแง่สรีรวิทยาของพืชได้

สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช (plant growth regulators) คือ สารประกอบอินทรีย์ที่นอกเหนือไปจากธาตุอาหารต่างๆ ซึ่งเมื่อมีอยู่ในปริมาณเพียงเล็กน้อยจะช่วยเพิ่มหรือยับยั้ง หรืออีกนัยหนึ่ง ก่อให้เกิดความผันแปรแก่ขบวนการหนึ่งในแง่สรีรวิทยาของพืช

2.6.1 ข้อจำกัดของการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช

การใช้ประโยชน์จาก สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช มีอย่างกว้างขวาง ผู้ใช้สารควรมีความรู้เกี่ยวกับสารนั้นๆ เพื่อป้องกันความเสียหายที่อาจเกิดขึ้นโดยรู้เท่าไม่ถึงการณ์ การใช้สารเหล่านี้มีข้อจำกัดที่ต้องคำนึงถึงมากพอสมควร พบว่าการใช้สารชนิดเดียวกันกับพืชชนิดเดียวกัน แต่ต่างสถานที่ ทำให้ผลที่ได้รับแตกต่างกัน จากกรณีนี้เห็นได้ว่าสภาพแวดล้อมมีผลอย่างมาก แต่ไม่ใช่สภาพแวดล้อมเพียงอย่างเดียวเท่านั้นที่มีผลต่อการใช้สาร ยังมีปัจจัยอื่นๆ อีกที่เกี่ยวข้อง ดังนี้ (สุเมษ, 2537)

2.6.1.1 ชนิดของพืช พืชแต่ละชนิดมีระบบกลไกปฏิกิริยาตอบสนองแตกต่างกัน การใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช เป็นการทำให้กลไกภายในเปลี่ยนแปลงไป ดังนั้นพืชชนิดหนึ่งอาจตอบสนองต่อการใช้สารได้ดีถ้า สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช สามารถเข้าไปควบคุมกลไกนั้นๆ ในขณะที่สารชนิดเดียวกันนี้อาจใช้ไม่ได้ผลกับพืชอีกชนิดหนึ่ง หรือแม้กระทั่งพืชชนิดเดียวกันแต่ต่างพันธุ์ อาจตอบสนองไม่เหมือนกัน เช่น การทดลองใช้สาร ethephon สามารถเร่งการออกดอกของสับปะรดได้ แต่ไม่จำเป็นเสมอไปว่าสารดังกล่าวจะสามารถเร่งการออกดอกของไม้ผลชนิดอื่นได้ ดังนั้นผลที่เกิดขึ้นจากการใช้ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชกับพืชชนิดหนึ่งอาจใช้เป็นเพียงแนวทางในการทดลองกับพืชชนิดอื่นเท่านั้น โดยที่ผลที่เกิดขึ้นไม่จำเป็นต้องเหมือนกับที่คาดหวังไว้

2.6.1.2 **ชนิดของสาร** สารแต่ละชนิดมีความจำเพาะเจาะจงต่อพืชไม่เหมือนกันบางชนิดใช้ได้ผลดีกับพืชมากชนิดกว่า เช่น การทดลองใช้สาร ancymidol และ daminozide กับพืช 88 ชนิด พบว่ามีพืชถึง 68 ชนิดที่ตอบสนองต่อการให้สาร ancymidol แต่มีเพียง 44 ชนิดเท่านั้นที่ตอบสนองต่อการให้สาร daminozide ถึงแม้สารทั้ง 2 ชนิดนี้จัดอยู่ในกลุ่มสารชะลอการเจริญเติบโตเหมือนกันก็ตาม

2.6.1.3 **สภาพแวดล้อม** มีผลต่อการดูดซึมสาร การสลายตัว และการแสดงผลของสารต่อพืช ในสภาพที่มีอุณหภูมิสูง ความชื้นในอากาศสูง ทำให้การดูดซึมสารเป็นไปได้ดี และพืชจะตอบสนองต่อสารได้มากขึ้น การใช้สารบางชนิดอาจต้องลดความเข้มข้นลงจากปกติเมื่อใช้สารในขณะที่มี อากาศร้อนจัด เนื่องจากถ้าให้โดยความเข้มข้นปกติอาจก่อให้เกิดพิษขึ้นได้

2.6.1.4 **ความสมบูรณ์ของต้นพืช** ต้นพืชที่มีความสมบูรณ์สูงย่อมตอบสนองต่อ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ได้ดีกว่าพืชที่อ่อนแอ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ไม่ได้จัดว่าเป็นปุ๋ยหรืออาหารของพืช ดังนั้นจึงไม่สามารถใช้เพื่อฟื้นฟูสภาพของต้นไม้ที่โทรมหรืออ่อนแอให้กลับแข็งแรงขึ้นมาได้การใช้ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ให้ได้ผลดีจึงควรใช้กับต้นที่มีความสมบูรณ์สูง และอยู่ในสภาพพร้อมที่จะตอบสนองต่อสาร เช่น มีอายุมากพอหรือมีอายุที่เหมาะสม

2.6.1.5 **ช่วงอายุของพืชหรือช่วงเวลาของการใช้สาร** มีความสำคัญมาก และเป็นเรื่องยากที่จะกำหนดช่วงเวลาที่แน่นอนว่าเมื่อใดควรให้สาร งานทดลองหลายเรื่องประสบความสำเร็จ ความล้มเหลวเนื่องจากให้สารในช่วงอายุที่ไม่เหมาะสม มีผลทำให้พืชตอบสนองไปในทางที่ไม่ต้องการ ทำให้มีโอกาสสรุปผลผิดพลาดได้สูง

2.6.1.6 **วิธีการให้สาร** การให้สารแก่พืช ทำได้หลายวิธี เช่น การฉีด พ่น ทา จุ่ม หรือ แช่ การเลือกใช้วิธีใดนั้นต้องคำนึงถึงจุดประสงค์ที่ต้องการ ชนิดของสาร และความเข้มข้นของสารเป็นสำคัญ เหตุที่ต้องคำนึงถึงวิธีการให้สาร เนื่องจากสารแต่ละชนิดมีการดูดซึมและเคลื่อนย้ายภายในต้นพืชต่างกัน สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช จะแสดงผลต่อพืชได้ต่อเมื่อมีการเคลื่อนที่จากจุดที่ให้สารไปยังจุดที่จะแสดงผล เช่นสารบางชนิดเคลื่อนที่ได้ดีในท่อน้ำของพืชแต่ไม่เคลื่อนที่ในท่ออาหาร ดังนั้นวิธีการให้สารที่เหมาะสมคือการรดลงดินให้รากพืชดูดขึ้นไปพร้อมกับธาตุอาหารต่างๆ เพื่อขึ้นไปสู่ส่วนของลำต้น

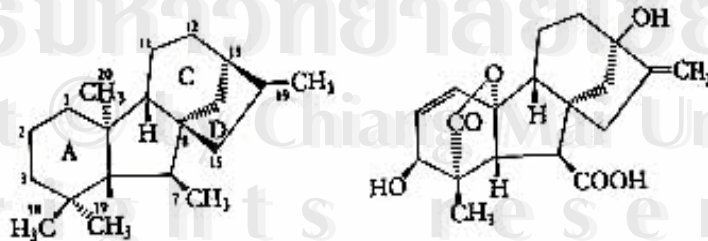
ปัจจัยทั้งหมดข้างต้นเป็นส่วนหนึ่งที่ต้องอธิบายได้ว่าเหตุใดการใช้ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช จึงยุ่งยากกว่าการใช้สารเคมีชนิดอื่นๆ และผลจากการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ก็ไม่คงที่แน่นอนเหมือนกันทุกครั้ง ดังนั้นการใช้ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ให้ได้ผลแน่นอนจำเป็นต้องอาศัยเวลาเพื่อศึกษาผลของสารและปัจจัยที่เกี่ยวข้องจนกระทั่งได้ข้อสรุป

หรือคำแนะนำที่เหมาะสม สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช มีนั้บร้อยชนิดแต่สามารถนำมาใช้ในเชิงพาณิชย์ได้เพียงไม่กี่ชนิดเท่านั้น และที่เหลือก็ยังคงอยู่ในขั้นทดลองหาความเหมาะสม ปัจจุบันมีแนวโน้มการใช้เพิ่มมากขึ้นทุกปี แต่เมื่อเปรียบเทียบปริมาณการใช้กับสารเคมีการเกษตรอื่นๆ เช่น สารฆ่าแมลง หรือสารกำจัดวัชพืช พบว่ามีสัดส่วนน้อยมาก ทั้งนี้อาจเป็นเพราะสาเหตุที่กล่าวมาข้างต้น และอีกประการหนึ่งคือ ปริมาณการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชแต่ละครั้งน้อยมาก เนื่องจากการใช้ได้ผลที่ความเข้มข้นต่ำๆ ก็แสดงผลต่อพืชได้นั่นเอง

ปัจจุบันมีการนำ สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช หลายชนิดมาใช้ในการเจริญเติบโตของต้นพืช โดยเฉพาะจิบเบอเรลลิน (gibberellins) และออกซิน (auxins) เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชที่มีผลต่อการพัฒนาคุณภาพผลผลิต นอกจากนี้ยังมี BRs ที่ช่วยเพิ่มผลผลิตได้ทั้งทางด้านปริมาณและคุณภาพ

2.7 จิบเบอเรลลิน (Gibberellins)

จิบเบอเรลลินพบครั้งแรกในประเทศญี่ปุ่น ในการศึกษาโรคของข้าวที่เจริญเป็นต้นที่สูงมาก ต้นปี ค.ศ. 1890 ญี่ปุ่นเรียกโรคนี้อีกว่า bakanae disease (foolish seedling disease) (นพดล, 2537) ต่อมาปี 1954 มีการศึกษาเกี่ยวกับโครงสร้างและส่วนประกอบทางเคมีของจิบเบอเรลลินโดยนักเคมีชาวอังกฤษ ซึ่งสามารถแยกสารบริสุทธิ์จากอาหารเลี้ยงเชื้อรา *Gibberella fujikuroi* และเรียกลักษณะนี้ว่า กรดจิบเบอเรลลิก (gibberellic acid) (คณัย, 2539) จิบเบอเรลลินมีมากกว่า 90 ชนิด แต่ละชนิดแตกต่างกันเพียงเล็กน้อยตรงจำนวน และตำแหน่งของพันธะคู่ของหมู่ไฮดรอกซิล (OH-) จิบเบอเรลลินแต่ละตัวมีชื่อเรียกโดยมีสัญลักษณ์ของตัวเอง เช่น GA_1 , GA_2 , GA_3 , GA_4 ,... เป็นต้น สำหรับ GA_3 จิบเบอเรลลินเป็นสารพวกไดเทอร์พินอยด์ (diterpenoid) ประกอบด้วยคาร์บอนเป็นองค์ประกอบ มีโครงสร้างแบบ *ent*-giberellane skeleton (สมบุญ, 2544) (ภาพที่ 2)



ภาพที่ 2 โครงสร้างเคมีแบบ *ent*-giberellane skeleton ของ GA_3 (William, 1999)

2.7.1 แหล่งสังเคราะห์และการเคลื่อนย้ายจิบเบอเรลลินในพืช

แหล่งสังเคราะห์จิบเบอเรลลินที่สำคัญคือ บริเวณใบอ่อน ผลอ่อน และ ต้นอ่อน รากพืชอาจสามารถสร้างจิบเบอเรลลินได้บ้าง แต่จิบเบอเรลลินมีผลต่อการเจริญเติบโตของรากน้อยมาก และอาจระงับการสร้างรากแขนง (lateral root) การเคลื่อนย้ายของจิบเบอเรลลินในพืชเป็นแบบไม่มีทิศทางที่แน่นอน (nonpolar transport) โดยเคลื่อนที่จากส่วนข้อของใบไปสู่ส่วนยอดและส่วนรากในเวลาเดียวกัน สามารถเคลื่อนที่ในท่อน้ำ (xylem) และท่ออาหาร (phloem) รวมทั้งเคลื่อนที่กลับไปตามท่ออาหารได้ (दनัย, 2539; สมบุญ, 2544)

2.7.2 การสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน

จิบเบอเรลลินมีกิจกรรมทางสรีรวิทยาอยู่ได้เป็นเวลานานในเนื้อเยื่อพืช จิบเบอเรลลินสามารถเปลี่ยนจากชนิดหนึ่งไปเป็นจิบเบอเรลลินอีกชนิดหนึ่งได้ในเนื้อเยื่อพืช ในเนื้อเยื่อพืชมีจิบเบอเรลลินในรูปของ glycosides ทำให้จิบเบอเรลลินไม่สามารถแสดงคุณสมบัติออกมา กรดจิบเบอเรลลิกซึ่งอยู่ในสภาพสารละลายสลายตัวได้โดยใช้ acid hydrolysis ที่อุณหภูมิสูงและได้ผลิตภัณฑ์ คือ กรดจิบเบอเรลลินิก (gibberellenic acid) และกรดจิบเบอเรริก (gibberic acid) ซึ่งได้จากการรวมตัวของอะเซทิล โคเอ (acetyl CoA) 2 โมเลกุล ผ่าน isoprenoid pathway เกิดสารตัวกลางหลายชนิดจนได้เคียวรีน (keurene) และมีการเปลี่ยนแปลงต่อไปเรื่อยๆ จนในที่สุดจะเปลี่ยนเป็น GA_{12} และ GA_4 ซึ่งจะมีการเปลี่ยนต่อไปเป็น GA รูปอื่นๆ รวมทั้ง GA_3 (สมบุญ, 2544)

2.7.3 คุณสมบัติของ GA_3 และวิธีการใช้

GA_3 เป็นสารที่รู้จักกันมากที่สุดในกลุ่มของจิบเบอเรลลิน และนำมาใช้ประโยชน์ทางการเกษตรอย่างมาก เป็นสารบริสุทธิ์ มีลักษณะเป็นผลึกสีขาว ละลายได้ดีในแอลกอฮอล์ แต่ไม่ละลายน้ำ มีอยู่ 3 รูป ที่ผลิตขึ้นมาใช้ทางการเกษตร คือ รูปสารบริสุทธิ์ รูปผงละลายน้ำ และสารละลายเข้มข้น การผลิตในรูปผงละลายน้ำหรือสารละลายเข้มข้น มักใช้ในรูปของเกลือโซเดียมหรือโปแตสเซียม (sodium และ potassium gibberellate) ซึ่งเกลือเหล่านี้ละลายน้ำได้ดี (สุเมธ, 2537) ความเป็นพิษต่อคนหรือสัตว์มีน้อยมากจัดได้ว่าไม่มีพิษ พืชสามารถสร้างจิบเบอเรลลินได้โดยธรรมชาติ ดังนั้นการใช้สารนี้กับพืชเพื่อนำมาใช้บริโภคนั้นจึงว่าปลอดภัย (สุเมธ, 2537)

เมื่อให้ GA_3 กับพืชทำให้การสร้างจิบเบอเรลลิน ในพืชตามปกติหยุดชะงักลง และมีการกำจัดส่วนที่เกินออกเพื่อให้เข้าสู่ระบบปกติ ดังนั้นการสูญเสียประสิทธิภาพของ GA_3 จะเป็นไปได้อย่างรวดเร็ว อีกทั้ง GA_3 เป็นสารที่สลายตัวได้ง่ายเมื่อถูกกับแสงแดด ดังนั้นจำเป็นที่จะต้องมีการให้สารซ้ำ เพื่อต้องการให้พืชมีการตอบสนองต่อสารเคมีได้อย่างชัดเจน ซึ่งอาจต้องให้สาร 3-4 ครั้ง โดยเว้นช่วง 3-14 วัน แล้วแต่ชนิดของพืช (พีรเดช, 2537)

2.7.4 ผลของจิบเบอเรลลินที่มีต่อการเจริญเติบโตของพืช

2.7.4.1 กระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช พืชตอบสนองต่อจิบเบอเรลลิน

โดยการยืดตัวของเซลล์และลำต้น (cell elongation) (สมบุญ, 2544) การยืดตัวของผนังเซลล์เนื่องจากจิบเบอเรลลินมีบทบาทส่งเสริมการแบ่งเซลล์ในส่วนของปลายยอด (shoot apex), ส่งเสริมการขยายขนาดของเซลล์โดยจิบเบอเรลลินไปเร่งปฏิกิริยาการแยกสลายด้วยน้ำ (hydrolysis) ทำให้มีการเปลี่ยนแปลงเป็นน้ำตาลทำให้ค่า water potential ในเซลล์ต่ำ น้ำจึงเข้าสู่เซลล์แล้วเกิดแรงดันต่ง (turgor pressure) เพิ่มขึ้น ทำให้เซลล์เกิดการยืดตัว และเพิ่มสภาพพลาสติก (plasticity) ของผนังเซลล์ (Salisbury and Ross, 1992) พืชที่มีลำต้นเป็นปล้องจิบเบอเรลลินทำให้ลำต้นสูงขึ้นโดยการยืดตัวและการแบ่งเซลล์ของปล้องมากขึ้น แต่ไม่ได้เพิ่มจำนวนปล้อง ซึ่งเกิดจากการยืดตัวมากกว่าการแบ่งเซลล์ พืชต่างชนิดกันมีการตอบสนองต่อจิบเบอเรลลินที่ต่างกัน (นิത്യ, 2541) ในสภาพวันสั้นคือได้รับแสง 8-12 ชั่วโมง การพ่น GA_3 ความเข้มข้น 250 มก/ล ทุกๆ อาทิตย์ ทำให้ต้นกล้า black current (*Ribes nigrum* L.) มีความยาวเพิ่มขึ้นจากกระบวนการยืดตัวของเซลล์ (cell elongation) และการแตกกิ่งแขนง (lateral branching) จำนวนมากขึ้น แต่ในสภาพวันยาวคือได้รับแสง 16-20 ชั่วโมง มีผลเพียงเล็กน้อย (Karnatz, 2004)

2.7.4.2 การงอกของเมล็ดและการทำลายการพักตัวของตา

เมล็ดหรือตาของพืชบางชนิดมีการพักตัวทำให้ไม่สามารถงอกได้ในสภาพปกติ โดยเฉพาะพืชที่มีถิ่นกำเนิดในเขตหนาว (พีรเดช, 2537) การพักตัวของเมล็ดและตาอันเนื่องมาจากการอุณหภูมิต่ำ วันยาว และต้องการแสงสีแดงจะหมดไปเมื่อได้รับจิบเบอเรลลิน (คณัย, 2539) ซึ่งจิบเบอเรลลินสามารถทำหน้าที่ทดแทนความต้องการดังกล่าวของเมล็ดช่วยให้เซลล์ภายในเมล็ดยืดตัวจึงทำให้รากสามารถดันผ่านเปลือกหรืออาหารสะสมออกมาได้ (นิത്യ, 2541) เช่น เมล็ดของ *Cercis canadensis* var. *canadensis* L. ที่แช่ใน GA_3 เข้มข้น 50 μM นาน 24 ชั่วโมงที่อุณหภูมิห้อง กระตุ้นการงอกของเมล็ด (Geneve, 1991)

2.7.4.3 การแสดงออกของเพศดอก พืชที่ตอบสนองต่อจิบเบอเรลลินได้ดี

ในกรณีนี้ คือพืชตระกูลแตง เช่น แตงกวา สควอช โดยมีผลทำให้เกิดดอกตัวผู้มากขึ้น ซึ่งเป็นประโยชน์สำหรับการปรับปรุงพันธุ์พืชและการผลิตเมล็ดพันธุ์ (พีรเดช, 2537; Ai Xin *et al.*, 2000 และ Kshirsagar *et al.*, 1996)

2.7.4.4 การเร่งการออกดอก จิบเบอเรลลินสามารถทดแทนความต้องการวัน

ยาวในพืชบางชนิดได้ (นอกจากนี้จิบเบอเรลลินยังแสดงปฏิกริยาร่วมกับแสง อีกทั้งจิบเบอเรลลินยังสามารถทดแทนความต้องการความหนาวเย็นในการกระตุ้นการออกดอก (vernalization) ในพืชบางชนิด (นพคล, 2537) ภายหลังจากให้สารจิบเบอเรลลินโดยเฉพาะพืชวันยาวที่มีลักษณะทรงพุ่มและ

ใบเป็นกระจุก (rosette) และในไม้ดอกบางชนิดที่ต้องการอุณหภูมิต่ำชักนำการออกดอกในสภาพอากาศที่เย็นไม่เพียงพอ จิบเบอเรลลินมีผลช่วยกระตุ้นการออกดอกของพืชได้ เช่น พืชตระกูลกะหล่ำ (สมบุญ, 2544) การศึกษาธรรมชาติการเกิดดอกของลำไยภายใต้การควบคุมสภาพแวดล้อมพบว่าลำไยต้องผ่านความหนาวเย็นช่วงระยะเวลาหนึ่งก่อนจึงจะออกดอกได้ (บุญแถม, 2535 และ รวี, 2540) นอกจากนี้ Chen *et al.* (1985) ศึกษาการเพิ่มช่อดอกและการควบคุมใบประกอบ ที่โคนช่อดอกลำไยพันธุ์ Dongoi โดยพ่น GA_3 เข้มข้น 50 และ 100 มก/ล พบว่า GA_3 ที่ 100 มก/ล ให้ผลดีที่สุด โดยทำให้ช่อดอกเพิ่มขึ้น 95 เปอร์เซ็นต์ แต่อย่างไรก็ตาม จงรักษ์ (2544) ได้ศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินในช่วงก่อนการแตกใบอ่อนและออกดอกในยอดลำไยพันธุ์ดอ พบว่าในช่วงก่อนการออกดอกมีปริมาณจิบเบอเรลลินลดต่ำลง ในส้มและไม้ผลยืนต้นบางชนิด พบว่าจิบเบอเรลลินเป็นปัจจัยในการเกิด juvenility และเป็นตัวหักล้าง (antagonists) การเกิดดอก ซึ่งมีปัจจัยอื่นร่วมด้วย คือ ปริมาณใบต่อดอก และเวลาในการเกิดดอก (Monselise, 2004) แต่ในพืชบางชนิดจิบเบอเรลลินมีผลยับยั้งการออกดอก โดยเฉพาะไม้ยืนต้นที่ต้องการอากาศเย็นในการออกดอก เช่น มะนาว ส้ม แอปเปิล (ชนะพงษ์, 2537) นอกจากนี้ต้น Cox's Orange Pippin และ Golden Delicious ที่ได้รับ GA_3 มีผลป้องกันหรือยับยั้ง ช่วงแรกของกระบวนการ flower formation (Tromp, 2004) ในส้ม Late Valencia (sweet orange) การพ่นจิบเบอเรลลินช่วยลดการออกดอกได้ 44-75 % ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นและช่วงการเจริญเติบโตที่ใช้สาร ให้ผลเช่นเดียวกันในพืช biennial บางชนิด (Moss and Bellamy, 2004)

แต่ไม่จำเป็นที่จิบเบอเรลลินทุกชนิดต้องเป็น strongly inhibit flowering พบว่าบางครั้งจิบเบอเรลลินสามารถกระตุ้น flower formation มีความสัมพันธ์แบบ antagonism ระหว่าง การเกิดดอกกับการยืดยาวของยอด ผลของจิบเบอเรลลินแสดงออกมาในลักษณะกระตุ้นหรือยับยั้งการออกดอก พบว่ามีสิ่งแวดล้อมเป็นปัจจัยสำคัญมาเกี่ยวข้อง (Goldschmidt *et al.*, 2004)

2.7.4.5 การกระตุ้นการลำเลียงอาหารและแร่ธาตุในเซลล์สะสมอาหาร

จิบเบอเรลลินสามารถกระตุ้นการเคลื่อนที่ของอาหารในเซลล์สะสมอาหารหลังจากที่เมล็ดงอกแล้ว เพราะรากและยอดที่ยังอ่อนตัวเริ่มใช้อาหาร เช่น ไขมัน แป้ง และโปรตีนจากเซลล์สะสมอาหาร จิบเบอเรลลินกระตุ้นให้มีการย่อยสลายสารโมเลกุลใหญ่ให้เป็นโมเลกุลเล็ก เช่น ซูโครส และกรดอะมิโน ซึ่งเกี่ยวข้องกับเอนไซม์หลายชนิด (दनัย, 2539) เพื่อให้โมเลกุลขนาดเล็กมีการเคลื่อนย้ายเมื่อโมเลกุลขนาดใหญ่ไม่สามารถลำเลียงได้ (นพดล, 2537)

2.7.4.6 การติดผลและการเจริญของผล จิบเบอเรลลินช่วยทำให้พืชบางชนิดมีการติดผลเพิ่มขึ้น จิบเบอเรลลินมีผลต่อพืชในการยืดตัวของเซลล์ การแบ่งเซลล์ การปลดปล่อยเอนไซม์ โดยเมล็ดอ่อนเป็นแหล่งผลิตจิบเบอเรลลิน เมล็ดของไม้ผลหลายชนิดพบว่าปริมาณจิบเบอเรลลินต่างๆสูงและสูงขึ้นในระยะที่เมล็ดกำลังเติบโตอย่างรวดเร็ว ในการศึกษาความสัมพันธ์ของปริมาณจิบเบอเรลลินกับการเติบโตของผลมักพบปัญหาความสัมพันธ์ของปริมาณจิบเบอเรลลิน ไม่เจาะจงกับระยะช่วงการเติบโต

2.7.5 การศึกษาผลของจิบเบอเรลลินในไม้ผลบางชนิด

น้อยหน่า

สายพันธ์ (2544) พบว่าการพ่น GA_3 ความเข้มข้น 100 มก/ล ให้น้อยหน่าฝ้ายขณะดอกบาน โดยพ่นซ้ำทุกสัปดาห์ ทำให้เปอร์เซ็นต์การติดผลสูง การพ่น GA_3 ความเข้มข้น 50-150 มก/ล ที่ดอกบาน และต้องพ่น GA_3 ความเข้มข้น 100 มก/ล ที่ดอกบานซ้ำทุกสัปดาห์ หลังจากดอกบาน 2 สัปดาห์ ให้น้อยหน่าติดผลได้ดีกว่าการไม่พ่นสารละลาย แต่มีขนาดผลไม่แตกต่างจากชุดควบคุม (ตระกูลและสิวาพร, 2543)

ลองกอง

GA_3 มีผลต่อการพัฒนาตาดอก และการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของดอก และช่อดอกของลองกองได้ผลดังนี้ GA_3 ไม่มีผลต่อการทำลายการพักตัวและเพิ่มเปอร์เซ็นต์การแทงช่อดอก การใช้ GA_3 ที่ระดับความเข้มข้น 0.1 มก/ล ในช่วงตาดอกระยะที่ 2 (ขนาดดอกประมาณ 1 เซนติเมตร) ให้ความยาวช่อดอกสูงสุด ให้เปอร์เซ็นต์การติดผล 93.35 เปอร์เซ็นต์ และมีความกว้างของผลเพิ่มขึ้น GA_3 ในความเข้มข้นที่เพิ่มขึ้นมีแนวโน้มทำให้ลองกองเกิดเมล็ดลีบ มีจำนวนเมล็ดสมบูรณ์ลดลง เปอร์เซ็นต์การติดผลสูง ลดการร่วงของผล เพิ่มน้ำหนักช่อดอก และเพิ่มขนาดของผลได้ (กานดา, 2535)

GA_{4+7} ความเข้มข้น 125 มก/ล กระตุ้นให้เกิดการยืดตัวของเซลล์ (cell elongation) ช่อดอกยาวขึ้นกว่าปกติ 3-3.5 เซนติเมตร เป็นแนวทางในการลดการสูญเสียอันเนื่องจากการเบียดเสียดของผลภายในช่อ ทั้งยังทำให้ช่อดอกมีคุณภาพดีขึ้น ตามความต้องการของตลาดและผลเรียงอยู่บนช่อดวยงาม (เกริกชัย และคณะ, 2539) เช่นเดียวกับเปรมปรี (2541) รายงานการใช้ GA_3 ในการผลิตลองกองให้มีคุณภาพ โดยพ่น GA_3 อัตรา 100 มก/ล ในระยะตุ่มตาดอกเริ่มยืดตัวเป็นช่อดอกขนาดสั้น

องุ่น

การใช้ GA₃ ในระยะการเจริญเติบโตของผลองุ่นทำให้ผลองุ่นเจริญได้เร็วขึ้น (จริงแท้, 2538) ในประเทศสหรัฐอเมริกาและออสเตรเลียใช้ GA₃ เพื่อปรับปรุงคุณภาพผลองุ่นใช้มานานแล้ว โดยเฉพาะองุ่นพันธุ์ที่ไม่มีเมล็ดที่มีขนาดผลโต ผลองุ่นพันธุ์มีเมล็ดมีปริมาณจิบเบอเรลลินมากกว่าพันธุ์ที่ไม่มีเมล็ด และเพิ่มการยืดช่อผลองุ่น (bunch elongation) โดยใช้ GA₃ 50 มก/ล พันธุ์ช่อคุดยาวเต็มที่ ใช้ GA₃ 5-15 มก/ล พันธุ์คอกระยะกำลังบาน องุ่นพันธุ์คาร์ดินัลและเคลตาเว ทำให้ผลส่วนหนึ่งร่วงไป (thinning) ได้ผลไม่มีเมล็ดและขยายผลให้มีขนาดใหญ่ขึ้น และผลองุ่นมีขนาดเพิ่มได้มากกว่า 16 มิลลิเมตร เมื่อใช้ GA₃ 40-50 มก/ล ใช้ GA₃ 20 มก/ล พันธุ์หรือจุ่มทั้งช่อระยะองุ่นติดผลขนาดเล็กทำเมล็ดถ่วงลึง เมื่อการพ่นในระยะดอกกำลังบานทำให้อองุ่นสุกแก่เร็วขึ้น แต่ถ้าพ่นหลังจากดอกบานเต็มที่แล้วทำให้อองุ่นแก่ช้าลง (นันทกร, 2544)

Pharis and King (1985) รายงานว่า GA₃ เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตที่สามารถใช้กระตุ้นการเกิด parthenocarpic fruit ในองุ่น และไม้ผลอื่นๆ ได้ เช่นเดียวกับรายงานของ Clore (1965) และ Ito *et al.* (1969) ที่รายงานว่า การจุ่มช่อดอกขององุ่นพันธุ์ 'Delaware' ใน GA₃ ความเข้มข้น 100 มก/ล ที่ประมาณ 10 วันก่อนระยะผสมเกสร และจุ่มอีกครั้งหลังระยะผสมเกสร 10 วัน จะให้ผลไม่มีเมล็ดเกือบ 100 เปอร์เซ็นต์ เช่นเดียวกับ Pratt and Shaulis (1961) ที่สามารถทำผลองุ่นพันธุ์ 'Frednis' ให้ไม่มีเมล็ดได้ในปริมาณสูง เช่นเดียวกับในประเทศญี่ปุ่นมีการใช้ GA₃ 100 มก/ล ช่วยเพิ่มผลผลิตขององุ่นไร้เมล็ดในญี่ปุ่นได้ (Motomura, 2004) การเพิ่มผลผลิตขององุ่นในปีที่ 2 สำหรับองุ่นที่ใช้ผลิตไวท์ (grapevines) ควรพ่น GA₃ ในความเข้มข้นที่ลดลงจากปีแรก (Robert, 2004)

Fellman *et al.* (1991) ได้ศึกษาผลของการใช้ GA₃ ในการชักนำให้เกิดการพัฒนาของผลไม่มีเมล็ดในองุ่นพันธุ์ 'Swenson Red' (ปกติมีเมล็ด) ในสภาพแปลง พบว่าปริมาณความเข้มข้นของ GA₃ ที่เหมาะสม คือ 60 มก/ล ในช่วงก่อนและหลังระยะผสมเกสร ได้ผลองุ่นไม่มีเมล็ดเกิดมากที่สุด ส่วนวิธีการใช้ GA₃ ทั้ง 2 วิธี คือ การพ่น และการจุ่มไม่มีผลต่อเปอร์เซ็นต์ผลไม่มีเมล็ด จำนวนผลต่อช่อ หรือจำนวนเมล็ดต่อผล (Robert, 2004) ในไทยใช้ GA₃ 10 มก/ล เพื่อยืดช่อองุ่น โดยพ่นให้ช่อองุ่นระยะก่อนดอกบานประมาณ 12 วัน เมื่อช่อยาวได้ 3 เซนติเมตร พ่นซ้ำอีกครั้ง จากนั้นอีก 10 วันพบว่าช่อยืดยาวและโปร่งขึ้น ลักษณะผลองุ่นมีผิวเต่งตึง เนื้อแข็งน่ารับประทานกว่าองุ่นที่ไม่ได้พ่น (กลุ่มเกษตรสัญจร, 2545)

เนื่องจากจิบเบอเรลลินเป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตพืช การใช้ให้ได้ผลจึงต้องใช้ด้วยความระมัดระวังและใช้ให้ถูกต้องเหมาะสมกับองุ่นแต่ละพันธุ์ การใช้จิบเบอเรลลินในแต่ละจุดประสงค์อาจทำซ้ำหลายๆ ครั้ง เช่น การยืดช่อ อาจทำต่อเนื่องกัน 3-4 ครั้ง ไม่ควรใช้ในปริมาณและความเข้มข้นสูง เพราะมีผลต่อตาดอกองุ่นให้เกิดความเสียหาย การใช้จิบเบอเรลลินให้ได้ผลดีมาน้อยเพียงใด ผู้ใช้ต้องมีการทดลองด้วยตนเองเพราะสภาพแวดล้อมของแต่ละสวนมีความแตกต่างกัน (นันทกร, 2544)

ลีนจี

การใช้ GA_3 เพื่อปรับปรุงคุณภาพผลในด้านขนาด และน้ำหนักของลีนจี มีการรายงานการเพิ่มขนาดผลโดยพ่น GA_3 50 มก/ล จำนวน 5 ครั้งในลีนจีพันธุ์ Purbi และ Deshi (Thakur *et al.*, 1991) เช่นเดียวกับรายงานของ Srivastava and Singh (1969) การพ่น GA_3 ความเข้มข้น 25 และ 50 มก/ล ในลีนจีระยะ 4 สัปดาห์หลังติดผลสามารถเพิ่มขนาดผลได้เช่นกัน การใช้ GA_3 50 มก/ล ระยะ 3 สัปดาห์หลังติดผล และการใช้ GA_3 50 มก/ล ระยะก่อนดอกบาน ทำให้ผลร่วงน้อยลง (วรินทร์และคณะ, 2546) พัทธินทร์ (2545) พบว่าการใช้ GA_3 50 มก/ล พ่น 2 ครั้ง ทำให้ความยาวของผลลีนจีเพิ่มขึ้นได้สูงสุด สอดคล้องกับการใช้ GA_3 50 มก/ล พ่นให้ผลลีนจีที่มีขนาดเท่ากับเมล็ดถั่ว (pea stage) และพ่นซ้ำอีกครั้งห่างกัน 21 วัน สามารถเพิ่มความยาวและเส้นผ่านศูนย์กลางของผลลีนจี และมีปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำสูงขึ้น

มะเขือเทศ

จิบเบอเรลลินสามารถกระตุ้นการเกิดผลของมะเขือเทศโดยไม่ต้องมีการผสมเกสร (กฤษณ์และอมรา, 2540) ทำให้ได้มะเขือเทศ parthenocarpic (กิตติพงษ์, 2545) นำไปใช้เพื่อเพิ่มขนาด และคุณภาพผลของมะเขือเทศ (Alam and Naqui, 2004) Shittu and Adeleke (1999) ศึกษาผลของการใช้ GA_3 (0, 10, 250 หรือ 500 มก/ล) โดยพ่นให้ทางใบของมะเขือเทศพันธุ์ 158-3 พบว่าความสูงของต้นและจำนวนใบ จำนวนตาและดอกต่อต้นเพิ่มขึ้น GA_3 250 มก/ล ทำให้มีความสูงของต้นและจำนวนใบมากที่สุด ต้นที่ได้รับ GA_3 10 มก/ล มีจำนวนตาและดอกมากที่สุด และ GA_3 500 มก/ล ทำให้จำนวนผลมากที่สุด

ชมพู่

เกษศิณี (2542) การศึกษาผลของ GA_3 ต่อการเจริญเติบโตและคุณภาพของผลชมพู่พันธุ์เพชรสามพราณ โดยใช้สารโปรจีบพลัส ความเข้มข้น 7.5 มก/ล และ 10.0 มก/ล พ่น 1-2 ครั้งให้กับดอก พบว่าผลที่ได้รับสาร GA_3 และไม่ได้รับสารมีรูปแบบการเจริญเติบโตเหมือนกันโดยผลที่ได้รับสาร ทุกระดับความเข้มข้นมีการเจริญเติบโตของผลทางด้านความกว้างและความยาวแตกต่างกัน นอกจากนี้ทำให้น้ำหนักผลและความหนาเนื้อเฉลี่ยแตกต่างกับผลที่ไม่ได้รับสาร การพ่น 2 ครั้งมีผลทำให้พืชแสดงการตอบสนองออกมาได้เด่นชัดยิ่งขึ้น เนื่องจาก GA_3 ที่ให้กับพืชจะทำให้การสร้าง GA_3 ภายในพืชตามปกติหยุดชะงักลงและจะเริ่มกระบวนการทำลาย GA_3 ส่วนเกินนั้นๆ เพื่อให้เข้าสู่ระดับปกติ ดังนั้นการสูญเสียประสิทธิภาพของ GA_3 ภายหลังจากให้กับพืชแล้วจึงเป็นไปอย่างรวดเร็วเมื่อทำการพ่นสารซ้ำ

พลับ

ในประเทศอิสราเอลมีการใช้ GA₃ ช่วยในพลับ (*Diospyros kaki* cv. Triumph) อายุ 4-5 ปี ซึ่งมีปัญหาผลผลิตต่ำเนื่องจากการที่ผลพลับเกิด pathenocarpic แล้วผลหลุดร่วง มีคุณภาพผลดีขึ้น การร่วงของผลลดลง เมื่อใช้ GA₃ 15-30 มก/ล ในช่วงบานเต็มที่ (full bloom) สามารถเพิ่มผลผลิตได้ 50-400 เปอร์เซ็นต์ (Blumenfeld, 2004) แต่พลับพันธุ์ Xichu ที่ปลูกในภาคเหนือของประเทศไทยพบว่าการใช้จิบเบอเรลลิน ไม่มีผลต่อการเพิ่มขนาดและความแน่นเนื้อของผล (Krisarapook *et al.*, 2004)

ส้ม

สำหรับส้มเกลี้ยงพันธุ์ Nova และ Niva พบว่าเมื่อพ่นสารจิบเบอเรลลินสามารถเพิ่มการติดผลได้ 2-3 เท่า (Goren *et al.*, 1995) El-Otmani *et al.* (1995) รายงานว่าส้มพันธุ์ Mandarin ที่มีการให้สาร GA₃ 100 มก/ล สามารถเพิ่มผลผลิตได้เป็น 2 เท่าเช่นกัน การใช้ GA₃ 40 มก/ล ระยะก่อนดอกตัวผู้พร้อมผสม 2 และ 6 สัปดาห์หลังติดผล, ระยะผลกำลังเจริญเติบโต และ 14 วันก่อนเก็บเกี่ยว ทำให้น้ำหนักผลและเนื้อเพิ่มขึ้น และยังช่วยลดการแตกของผลได้ (Zhang *et al.*, 1988) และเพิ่มการเกิด seedless (Alam and Naqui, 2004) ปริมาณจิบเบอเรลลินจะลดลงเมื่อผลส้มพัฒนาไปถึงจุดที่บริบูรณ์แล้ว (จริงแท้, 2538) ใน California มีการใช้ GA₃ เพื่อยืดอายุผลผลิตก่อนและหลังการเก็บเกี่ยวส้ม โดย GA₃ สามารถยืดอายุการสุกแก่ได้ โดยทั่วไปแล้ว GA₃ ไม่สามารถใช้ได้กับพืชทุกชนิด แต่ก็พบว่าสามารถเพิ่ม regreening ของ rind tissue ในส้มได้ (Conggins, 2004) Ponkan Mandarin (*Citrus reticulata* Blanco) เป็นส้มที่ให้ผลผลิตต่ำ แต่เมื่อใช้จิบเบอเรลลินพ่นให้แก่ผลในช่วงที่ผลมีขนาดเล็กๆ สามารถเพิ่มขนาดผลให้ใหญ่ขึ้น ช่วยปรับปรุงลักษณะผิวส้มให้ดีขึ้น โดยไม่มีผลต่อจำนวนและขนาดของเมล็ด (Tominaga, 2004)

เชอร์รี่

ผล sweet cherry ที่ได้รับการพ่น GA₃ ในระยะก่อนทำการเก็บเกี่ยว 3 สัปดาห์ สามารถยืดอายุการเก็บเกี่ยว (delay fruit maturity) ออกไป ได้ 3-7 วัน เพิ่มความหนาแน่นของผล (fruit firmness) และทำให้ผลมีขนาดใหญ่ขึ้น (Kathleen, 2004)

มะม่วง

การใช้ GA₃ 25 มก/ล ให้แก่มะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้ ในระยะ 20 วันหลังดอกบานเต็มที่ สามารถชะลอการร่วงของผลขนาดเล็กได้ โดยทำให้ผลขนาดเล็กมีปริมาณ GA-like activity ภายในผลเพิ่มขึ้น (วิมล และคณะ, 2546)

ฝรั่ง

อาทิตย์และรวี (2542) การใช้ GA_3 มีผลต่อการเจริญเติบโตของผลฝรั่งพันธุ์บางกอก แอปเปิล โดยทำให้น้ำหนักผลเพิ่มตามความเข้มข้นของ GA_3 ดังนี้ 25 50 75 และ 100 มก/ล พันหลังดอกบาน 3 และ 5 วัน โดยที่ความเข้มข้น 100 มก/ล พันระยะหลังดอกบาน 5 วัน สามารถเพิ่มขนาดผลได้ดีที่สุด โดยมีน้ำหนักผล ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางผล และความยาวผล เท่ากับ 810 กรัม 9.17 และ 13.98 ซม. ตามลำดับ นอกจากนี้ GA_3 สามารถช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์การติดผลของผลฝรั่งพันธุ์บางกอกแอปเปิลตามระดับความเข้มข้นที่เพิ่มสูงขึ้น อิทธิพลของ GA_3 ต่อการพัฒนาผลฝรั่งไร้เมล็ดพันธุ์เป็นสีทอง ที่ระดับความเข้มข้น 2,000, 4,000, 6,000, 8,000 และ 10,000 มก/ล โดยป้ายสารบนก้านชูกะสรตัวเมียของดอกที่ตัดกะสรตัวผู้ก่อนดอกบาน เปรียบเทียบกับดอกที่ไม่ตัดดอกตัวผู้หรือตัดแล้วไม่ป้าย พบว่า ทุกความเข้มข้นกระตุ้นการเจริญเติบโตของฐานรองดอกได้โดยไม่ต้องได้รับการผสมกะสร และทำให้ผลที่พัฒนาขึ้นมาเป็นผลฝรั่งที่ไม่มีเมล็ดได้ 100 เปอร์เซ็นต์ แต่การใช้สารในระดับความเข้มข้นที่สูงทำให้ลักษณะฐานผลภายนอกของผลขรุขระไม่น่ารับประทาน (ธีรนุช และ ธวัชชัย, 2546)

แอปปริคอต

ในผลแอปปริคอต (apricot) มีปริมาณของจิบเบอเรลลินสัมพันธ์กับอัตราการเติบโตของเมล็ด, endocarp และ mesocarp พบว่าในระยะตั้งแต่ดอกบานมีปริมาณสูงไปจนกระทั่งผลแก่ (Robert, 2004)

ลำไย

กิติโชติ (2537) พบว่าการให้ GA_3 ความเข้มข้น 50, 75 และ 100 มก/ล แก่ลำไยใน ระยะ 2 และ 4 สัปดาห์หลังดอกบาน ทำให้ขนาดและน้ำหนักของผลเพิ่มขึ้น โดยต้นที่ได้รับ GA_3 50 มก/ล ระยะหลังดอกบานมีแนวโน้มปรับปรุงคุณภาพผลลำไยได้ดีที่สุด เช่นเดียวกับการทดลองของ นพดลและคณะ (2543) พบว่าการพ่น GA_3 50 มก/ล ในสัปดาห์ที่ 2 หรือสัปดาห์ที่ 4 หลังดอกบาน สามารถเพิ่มขนาดของผลลำไยได้มากกว่าปกติ 17.7 เปอร์เซ็นต์

กมลวรรณ (2544) ได้ศึกษาผลของ GA_3 ที่มีผลต่อการเจริญเติบโตของผลลำไย พันธุ์ดอที่ระดับความเข้มข้น 0, 25, 50, 75, และ 100 มก/ล พ่นให้กับลำไยพันธุ์ดอ โดยเริ่มเมื่อ สัปดาห์ที่ 6 หลังติดผลจำนวน 3 ครั้ง แต่ละครั้งห่างกัน 5 วัน พบว่าลำไยพันธุ์ดอที่ได้รับ GA_3 50 มก/ล สามารถเพิ่มการเจริญเติบโตของผลได้มากกว่าผลที่ไม่ได้รับสาร ทำให้ผลมีขนาดใหญ่มากขึ้นทั้ง ด้านกว้างและด้านยาว, เพิ่มน้ำหนักผลและน้ำหนักเนื้อผลสด แต่การทดลองของคอน (2545) ที่พ่น

ด้วย GA_3 กล้วยปลาทู และโคโคซาน ไม่มีผลต่อการเจริญเติบโตและการพัฒนาของผล รวมทั้งคุณภาพผลของลำไยพันธุ์คอ

นอกจากนี้จิบเบอเรลลินใช้ได้ผลในการเพิ่มขนาด และคุณภาพผลของมะเขือยาว มะเดื่อ แดง (squash) และท้อ (peach) (Alam and Naqvi, 2004)

2.7.6 การใช้จิบเบอเรลลินร่วมกับสารควบคุมการเจริญเติบโตอื่นๆ

จากการทดลองของ Brian และ Hemming การให้ IAA แก่พืชทั้งต้น พืชจะไม่ตอบสนองต่อ IAA แต่จะตอบสนองต่อจิบเบอเรลลิน ซึ่งทำให้เกิด stem elongation เป็นผลลัพธ์ของการทำงานของจิบเบอเรลลิน ทั้งในแง่ cell division และ elongation โดยจิบเบอเรลลินมีผลต่อการแบ่งเซลล์ที่ subapical meristem ทำให้จำนวนเซลล์ที่จะเกิด elongation มากขึ้น จิบเบอเรลลินมีผลต่อ elongation ได้นั้น ต้องมีออกซินอยู่ด้วย H. Kazama และ M. Katsume ได้ทดลองใน stem segment ของ hypocotyle ของต้นแตง พบว่า การให้จิบเบอเรลลินแก่ segment ก่อนแล้วจึงให้ IAA ตาม จะทำให้เซลล์ยืดตัวได้มากกว่า IAA อย่างเดียว แต่การให้ IAA ก่อน แล้วจึงให้จิบเบอเรลลินมา จะไม่ได้ผล จึงมีสมมติฐานว่าจิบเบอเรลลินน่าจะเป็นตัวทำให้เนื้อเยื่อมีความไว (sensitization) ต่อออกซินมากขึ้น (จินดา, 2524) การได้รับจิบเบอเรลลินพร้อมๆ กับการได้รับออกซินจะทำให้ขนาดของผลองุ่นโตขึ้นกว่าเดิมถึง 2 เท่า ปรากฏการณ์ดังกล่าวมีผู้สันนิษฐานว่าจิบเบอเรลลินอาจกระตุ้นให้มีการสร้างออกซินเพิ่มขึ้นภายในรังไข่ (สัมพันธ์, 2525)

ธีรวิภา (2539) ศึกษาผลของจิบเบอเรลลินต่อการเจริญเติบโตของชมพู่พันธุ์ทูลเกล้า เพื่อศึกษาถึงชนิดของสาร ช่วงเวลาการใช้สาร และความเข้มข้นที่เหมาะสมต่อการเพิ่มขนาดผล โดยทดลองกับชมพู่อายุ 4 ปี ต้นชมพู่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางทรงพุ่ม 2.5-3.0 เมตร โดยใช้โปรจิบ พลัส (GA_3 เข้มข้น 10 %) โปรไรด์ (GA_{4+7} เข้มข้น 2%) และโปรมาลิน ($GA_{4+7}+BA$; 1.8 และ 1.8%) 5 ระดับ คือ 0, 2.5, 5.0, 7.5 และ 10 มก/ล พ่นให้กับช่อผลชมพู่ทูลเกล้าอายุ 3, 5 และ 7 วัน หลังดอกบาน พบว่าทุกความเข้มข้นสามารถเพิ่มขนาดผลทั้งด้านกว้างและด้านยาว โดยที่ระยะ 3 วัน หลังดอกบาน จะตอบสนองต่อสารได้ดีกว่าเนื่องจากผลอ่อนมีการแบ่งเซลล์ได้ดีกว่าผลอายุมากขึ้น ขณะเดียวกันสารจิบเบอเรลลินจะให้ผลดีเมื่อผลอยู่ในระยะแรกๆ ของการเจริญเติบโตเท่านั้น

ธีรวิภาและรวี (2537) รายงานการใช้ GA_3 , GA_{4+7} และ $GA_{4+7} + BA$ ในอัตราส่วน 0, 25, 50, 75 และ 100 มก/ล โดยพ่นให้กับช่อมะม่วงพันธุ์ฟ้าลั่นในระยะที่ดอกบานได้ 15 และ 20 วัน ทุกกรรมวิธีทำให้ผลมะม่วงมีการเจริญเติบโตดีกว่าชุดควบคุม เช่นเดียวกับการศึกษา มะม่วงแก้วที่ใช้ GA_3 50 มก/ล ทำให้มีเปอร์เซ็นต์การติดผลสูงขึ้น พบว่าการพ่นสารเพียงครั้งเดียวมีแนวโน้มทำให้ผลมีการเจริญทางด้านความกว้าง ความยาว และความหนามากกว่าการพ่นสาร 2 ครั้ง GA_3 ทำให้อัตราร่วงของ TSS/TA สูงกว่าชุดควบคุม (เปรมปรี, 2543)

Bartholomew และคณะ (1983) พบว่าการพ่นสาร โพรมาลินซึ่งเป็นสารที่มี GA_3 , GA_7 และ Cytokinin (6-Benzyl adenine) เป็นองค์ประกอบให้แก่ช่อดอกสับปะรดที่ระยะกลีบดอกแห้ง สามารถเพิ่มขนาดผลขึ้น 10 เปอร์เซ็นต์ และมีผลข้างเคียงน้อยมาก การใช้สารช่วยเพิ่มขนาดของผลนั้นทำให้มีขนาดผลและผลผลิตเพิ่มขึ้นแต่จะทำให้ความหวานลดลงได้ การเพิ่มขนาดผลเป็นการเพิ่มทั้งด้านกว้าง และความสูง บางครั้งการเพิ่มขนาดดังกล่าว อาจจะไม่ถึงระดับที่จะมีนัยสำคัญทางสถิติ อย่างไรก็ตามความสูงของผลที่เพิ่มขึ้นเพียงเล็กน้อย อาจจะสามารถช่วยเพิ่มประสิทธิภาพในช่วงการแปรรูปผลผลิตเป็นสับปะรดกระป๋องได้มากขึ้น

ในกิจกรรมและอัตราการเจริญเติบโตขององุ่นนั้นพบว่าการใช้ N-(2-chloro-4-pyridyl) N-phenylurea (CPPU) 5-10 g/acre ร่วมกับ GA_3 100 g/acre ทำงานในลักษณะ synergistic (Dan, 2001) Shikhamany (2004) มีการใช้ GA_3 จุ่มช่อผลองุ่นลงในส่วนผสม 10 มก/ล BA + 25 มก/ล GA_3 หรือ CPPU 2 มก/ล + GA_3 25 มก/ล หรือ BRs 1 มก/ล พบว่ามีการเพิ่มขนาดของผล

การใช้จิบเบอเรลลินกับส้มพันธุ์ Pera และ Hamlin เพื่อการยืดอายุในการเก็บเกี่ยว พบว่าการใช้ 5 มก/ล GA_3 + 0.05% silweHL-77, 10 มก/ล GA_3 + 0.05% silweHL-77, 20 มก/ล GA_3 + 0.1% Herbiterasil และชุดควบคุม ส้มทั้ง 2 พันธุ์ ผลมีอายุก่อนเก็บเกี่ยวได้นานถึง 120 วัน เมื่อเทียบกับชุดควบคุมการใช้ GA_3 เพิ่มความต้านทานให้ส้ม ปริมาณที่เหมาะสมคือ 5 มก/ล GA_3 + 0.05% silweHL-77 (Silva *et al.*, 2004)

ต้นเชอร์รี่ (*Prunus avium*) ที่ใช้จิบเบอเรลลิน GA_{4+7} ร่วมกับ promalin สามารถชักนำให้เกิดกิ่งกระโดงและ lateral shoot (Veinbrants and Miller, 2004)

การใช้จิบเบอเรลลิน ร่วมกับการทำ shoot pinching ช่วยเพิ่มการติดดอกติดผลของต้นสาถิ่ pear ที่มีสภาพต้นแก่ ซึ่งปกติจะให้ผลผลิตต่ำ (Sansavini, 2004) แต่มีการรายงานของ Huet (2004) ต้นสาถิ่ pear ที่มีกิ่งกระโดง (spurs) ได้รับการส่งเสริมโดยใบ ผลและเมล็ดจะไปยับยั้งการเกิดดอกของ terminal buds ซึ่งกิ่ง spurs ที่มีใบจำนวนน้อย พบว่าเมื่อใช้ chlomequat และ SADH สามารถกระตุ้นการเกิดดอกของ pear GA_3 การเกิดดอกของ pear จะถูกยับยั้ง เมื่อได้รับ GA_3 การศึกษาระดับฮอร์โมนต่างๆในการเจริญเติบโตของผลท้อ 2 พันธุ์ คือ

Sharbati และ Florda Sun ซึ่งแบ่งการเจริญเติบโตของผลออกเป็น 3 ระยะ พบว่าการเจริญเติบโตของผลพันธุ์ Florda Sun มีระดับไซโตไคนินและออกซินสูงกว่าจิบเบอเรลลินและABAในระยะที่ 1 และพบว่าเมล็ดเป็นแหล่งสำคัญในการผลิตไซโตไคนิน ในระยะที่ 3 มีระดับออกซินสูงกว่าระยะที่ 1 ในระยะที่ 3 ของพันธุ์ Sharbati มีระดับจิบเบอเรลลินสูงสุดขณะที่ ABA ต่ำสุด โดยพบว่าทั้ง 2 พันธุ์มีระดับของไซโตไคนินและออกซินไม่แตกต่างกัน (Dhillon, 2004)

2.8 ออกซิน (Auxins)

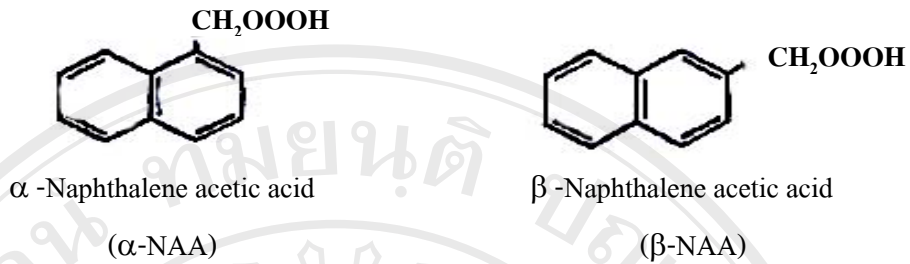
ออกซินเป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชที่ทำให้เกิดการขยายตัวของเซลล์ และทำให้เกิดการแบ่งเซลล์ได้ในบางกรณี (दनัย, 2539) โดยออกซินมีหน้าที่ชักนำให้เกิดการยึดตัวของเซลล์ในส่วนที่อยู่เหนือดินของพืช ออกซินมีผลต่อรูปร่างลักษณะของพืชหลายๆอย่าง และสามารถชักนำการสร้างเอ็นไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสร้าง carbohydrate (จินดา, 2524) ออกซินที่เกิดขึ้นในธรรมชาติมี 3 ชนิดคือ IAA (indoleacetic acid) เป็นสารที่พบในธรรมชาติมากที่สุด 4-chloro IAA (4-chloro-indoleacetic acid) และ PAA (phenylacetic acid) สำหรับออกซินสังเคราะห์มีอยู่ 6 กลุ่ม ดังนี้ (William, 1999) กัน

1. สารอนุพันธ์ของ indole (indole derivatives) ได้แก่ indole-3-acetic acid (IAA) indole-3-butyric acid (IBA)
2. Benzoic acids ได้แก่ 2,3,6-trichlorobenzoic acid; 2-methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid (Dicamba)
3. Naphthalene acid ได้แก่ α และ β -naphthaleneacetic acid (α and β -NAA)
4. Chlorophenoxyacetic acids
ได้แก่ 2,4,5- trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T); 2,4- dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D)
5. Naphthoxyacetic acids ได้แก่ α และ β -naphthaleneacetic acid (α and β -NOA)
Picolinic acids ได้แก่ 4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid (Tordon หรือ Pichloram)

2.8.1 1-naphthylacetic acid (NAA) (William, 1999)

NAA เป็นสารที่ใช้กันค่อนข้างกว้างขวางในประเทศไทย เช่น ใช้เร่งการเกิดราก กระตุ้นให้ระบบรากเจริญเติบโต ป้องกันการร่วงของผลไม้หลายชนิด เปลี่ยนเพศดอกเงาะ ใช้ทารอยแผลหลังตัดแต่งกิ่งเพื่อป้องกันการแตกหน่อ สาร NAA เป็นสารที่มีราคาค่อนข้างต่ำ ถ้าเป็นสารบริสุทธิ์จะเป็นผลึกสีขาว ละลายได้ดีในแอลกอฮอล์ แต่ละลายได้น้อยมากในน้ำ หรืออาจเรียกได้ว่าไม่ละลายน้ำ สาร NAA ที่นำมาใช้ทางการเกษตร มักจะอยู่ในรูปของเกลือโซเดียม (sodium naphthylacetate) สามารถละลายน้ำได้ดี และมีการผลิตออกมาจำหน่ายภายใต้ชื่อการค้าต่างๆ กัน มีโครงสร้างทางเคมีแสดงในภาพที่ 3

ความเป็นพิษของ NAA ที่มีผลต่อคนหรือสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจัดว่าอยู่ในระดับมีพิษปานกลาง ดังนั้นการใช้สาร NAA ควรทำด้วยความระมัดระวัง โดยยึดหลักความปลอดภัยเช่นเดียวกับการใช้สารฆ่าแมลง



ภาพที่ 3 โครงสร้างเคมีของ NAA; 1-naphthylacetic acid (William, 1999)

การใช้สาร NAA แก่พืชส่วนใหญ่มักใช้วิธีพ่นให้ทางใบ หรือให้สัมผัสกับดอกและผลโดยตรง NAA สามารถซึมผ่านเข้าไปในเนื้อเยื่อ ใบ ดอก หรือผลได้ดี และสามารถเคลื่อนย้ายเข้าไปภายในท่ออาหาร และเคลื่อนที่ผ่านไปยังส่วนต่างๆ ได้พร้อมกับอาหารที่พืชสร้างขึ้น สภาพที่มีอากาศชื้นและอุณหภูมิสูงจะช่วยส่งเสริมการดูดซึม และการเคลื่อนย้ายออกซินภายในลำต้น โดยอุณหภูมิสูงมีผลกระตุ้นให้เกิด การสังเคราะห์ออกซิน (auxin synthesis) และกระบวนการเปลี่ยนแปลงของออกซิน (auxin-mediated process)

2.8.2 ผลของออกซินต่อสรีรวิทยาของพืช

ออกซินมีผลทางสรีรวิทยาต่อพืชมากมาย ได้แก่ กระตุ้นการขยายขนาดของเซลล์ การยืดตัวของเซลล์ การโค้งงอเข้าหาแสง (phototropism) การตอบสนองต่อแรงโน้มถ่วงโลก (geotropism) การข่มตาข้าง (apical dominance) กระตุ้นการกำเนิดราก ชักนำการเกิดดอก เปลี่ยนเพศดอก การสร้างเอทิลีน (ethylene) เพิ่มการติดผล ป้องกันผลร่วง และมีผลต่อการพัฒนาของผล โดยเพิ่มขนาดของผล น้ำตาลในผลเพิ่มขึ้น รวมถึงกระบวนการเจริญเติบโตในส่วนต่างๆ ของพืช ออกซินมีส่วนในการควบคุมกระบวนการต่างๆ ด้วย ออกซินทุกชนิดถ้าใช้ความเข้มข้นสูง สามารถเป็นพิษต่อพืชได้ ดังนั้นจึงมีการนำสารออกซินมาใช้เป็นสารกำจัดวัชพืชอย่างกว้างขวาง สารที่นิยมใช้คือ 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) รองลงมาคือ 4-chlorophenoxy acetic acid (4-CPA) สารทั้ง 2 ชนิดมีฤทธิ์ของออกซินสูงมากจึงใช้ฆ่าวัชพืชได้ แม้จะใช้ความเข้มข้นไม่สูงมากนัก และนำไปใช้ในการป้องกันการงอกของเมล็ดได้ (Alam and Naqvi, 2004) การใช้ NAA สามารถช่วยขยายขนาดผลสับปะรด และป้องกันการร่วงก่อนเก็บเกี่ยวได้ใน มะม่วง ส้ม องุ่น และกลางสาด เช่นเดียวกับในลำไย การพ่น NAA ทำให้ขั้วผลลำไยเหนียวเนื่องจากออกซินช่วยยับยั้งไม่ให้เกิด abscission layer ขึ้น (จินดารัฐ, 2541) ในองุ่น (*Vitis vinifera* L.) cv. Clairette พบว่าการใช้ NAA ความเข้มข้นไม่เกิน 0.1 มก/ล ไม่มีผลต่อการเพิ่มจำนวนและการขยายพันธุ์ (Kebely *et al.*, 2004)

อย่างไรก็ตามการให้สารออกซินสังเคราะห์บางชนิดอาจให้ผลดีในบางพื้นที่แต่ในพื้นที่หรือประเทศอื่นๆอาจไม่มีผล ทั้งนี้เนื่องจากประสิทธิภาพของการใช้ออกซินยังขึ้นกับปัจจัยที่เกี่ยวข้องอื่นๆ อีกหลายปัจจัย โดยเฉพาะปัจจัยด้านสภาพแวดล้อม (วรินทร์และคณะ, 2546)

2.8.3 ขบวนการและกลไกการทำงานของออกซินต่อ cell elongation (Cleland, 1987)

2.8.3.1 ออกซินทำงานได้เร็ว คือ เซลล์ตอบสนองต่อออกซินโดยใช้เวลาเพียง 10 นาที และเมื่อเพิ่มอุณหภูมิสามารถลดช่วงเวลาการตอบสนองเหลือเพียงนาทีเดียว ดังนั้นกลไกการทำงานของออกซินน่าจะเกิดโดยตรงที่ผนังเซลล์ เนื่องจากเวลาประมาณ 10 นาทีนั้นไม่พอเพียงที่ออกซินจะไปทำงานในระดับการสร้างโปรตีนใหม่ โดยผ่านระดับการทำงานของยีน

2.8.3.2 ผนังเซลล์ลดความต้านทานลง เพื่อให้เกิดการยืดของผนังเซลล์ได้ เนื่องจากการแตกตัวของพันธะเคมีที่เป็น noncovalent bond ระหว่าง xyloglucans และ cellulose ในผนังเซลล์นั้นคือออกซินสามารถเพิ่ม plasticity ของผนังเซลล์เป็นผลให้ผนังเซลล์ยืดตัวได้ การทำงานของออกซินมีการสร้างกรดจากเซลล์ ออกซินและกรดช่วยปลดปล่อย xyloglucan จากผนังเซลล์ ชักนำการสร้างเอ็นไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสร้าง carbohydrate โดยเซลล์นั้นต้องอยู่ในสภาพมีชีวิต มีขบวนการหายใจและการสร้างเอทีเอ็นได้

2.8.3.3 เกิดการเปลี่ยนแปลงในด้านความสัมพันธ์ของน้ำภายในเซลล์ แม้ว่าค่าศักย์ออสโมติก (osmotic potential) ในเซลล์ไม่เปลี่ยนแปลง แต่ในเซลล์ที่ได้รับออกซินมีค่าศักย์น้ำ (water potential) ลดลง เนื่องจากการลดลงของค่าศักย์ความดัน (pressure potential)

2.8.3.4 การลดลงของค่าศักย์น้ำทำให้น้ำเคลื่อนที่เข้าสู่เซลล์และก่อให้เกิดแรงดันออกดันนอกบนผนังเซลล์ จึงเกิดการยืดยาว (elongation)

2.8.3.5 เมื่อการยืดยาวของเซลล์เสร็จ มีการสร้างพันธะเคมีแบบ noncovalent ระหว่าง cellulose และ polysaccharides ขึ้นใหม่ กระบวนการนี้เป็นแบบไม่ย้อนกลับ

2.8.4 ปัจจัยในการกระตุ้นให้เกิดการเจริญในขบวนการ cell elongation

2.8.4.1 ปริมาณความเข้มข้นของออกซิน โดยปริมาณออกซินที่สูงเกินไปจะทำงานในทางตรงข้ามคือจะยับยั้งการยืดตัวของเซลล์

2.8.4.2 ชนิดของเนื้อเยื่อ โดยชนิดของเนื้อเยื่อต่างๆ ของพืชตอบสนองต่อปริมาณของออกซินได้แตกต่างกันมาก ปริมาณออกซินที่พอเหมาะต่อการกระตุ้นการเกิดการยืดยาวในเซลล์รากต่ำเกินไปที่จะชักนำการเกิดการยืดยาวในเซลล์ของลำต้นและปริมาณที่เหมาะสมสำหรับเซลล์ลำต้นนั้นสูงเกินจนสามารถยับยั้งการเติบโตในรากได้

2.8.4.3 สมดุลของฮอร์โมนพืชภายในต้นพืชนั้น ในพืชบางชนิดการให้ออกซินจากภายนอกเป็นการยับยั้งการเกิดราก และในพืชบางชนิดจะมีข้อจำกัดในการเกิดรากอยู่ แม้จะให้ ออกซินหรือไม่ก็ตาม เช่นในแอปเปิล และสาละเป็นต้น

2.8.5 การลำเลียงออกซิน

การเคลื่อนที่ของออกซินในพืชเป็นแบบมีขั้ว (polar) โดยเคลื่อนที่แบบ basipetal (การเคลื่อนจากปลายยอดไปยังโคนต้น) เกิดใน coleoptile และในยอด ในลำต้นพบการเคลื่อนที่แบบ basipetal และแบบ acropetal (การเคลื่อนจากโคนไปสู่ยอด) ในอัตรา 1/3 ในรากเคลื่อนที่เกิดขึ้นแบบ basipetal (การเคลื่อนที่จากปลายรากไปยังโคนราก)

ระบบการเคลื่อนที่ของสารประกอบโดยใช้พลังงาน (active transport) มีดังนี้

1. สารประกอบต้องเคลื่อนที่โดยมีความเร็วกว่าการแพร่ (diffusion) เป็นจริงสำหรับออกซินเคลื่อนที่ด้วยความเร็ว 6-26 มิลลิเมตรต่อชั่วโมง

2. การเคลื่อนที่ของสารประกอบถูกขับด้วยแรงที่ได้จากขบวนการเมตาบอลิซึม (metabolic forces) เป็นจริงสำหรับออกซิน เพราะเมื่อให้สารยับยั้งขบวนการเมตาบอลิซึม หรืออยู่ในสภาพขาดออกซิเจนจะขัดขวางการเคลื่อนของออกซิน

3. สารประกอบต้องเคลื่อนที่ตามขั้นของความเข้มข้น (concentration gradient) ซึ่งออกซินสามารถเคลื่อนที่ได้อย่างรวดเร็ว และตามขั้นของความเข้มข้นในทิศทาง basipetal ได้

4. ระบบการลำเลียงต้องมีความเฉพาะเจาะจงต่อสารประกอบชนิดใดชนิดหนึ่ง ระบบการลำเลียงของออกซินแยกระหว่าง isomer ที่เป็นสมาชิกของ indole - α - propionic acid นอกจากนี้สารประกอบที่อยู่ในรูป positive (+) จะออกฤทธิ์และลำเลียงได้ดีกว่าสารนั้นในรูป negative (-) สารยับยั้งการลำเลียงออกซิน เช่น 2,3,5-triodobenzoic acid ซึ่งลอกแบบออกซินขัดขวางการลำเลียงออกซินได้

5. สารประกอบที่มีการลำเลียงต้องแสดงคุณสมบัติของการอิ่มตัว (saturation) เมื่อปลายทางการลำเลียงมีสารประกอบอยู่จนอิ่มตัว การเพิ่มสารควบคุมการเจริญเติบโตอีกต้องไม่ก่อให้เกิดผลใดๆ ซึ่งการลำเลียงออกซินมีคุณสมบัติของการอิ่มตัวนี้

การลำเลียงออกซิน (IAA) และธาตุอาหาร (K, Na, Rb, C, H, Cs) ที่เกิดขึ้นในสโตรมเบอร์รี่พบว่าออกซินมีการเคลื่อนย้ายแบบมีขั้วได้ใน vascular system ใน peduncle ธาตุอาหารลำเลียงโดย xylem และ phloem ใน xylem ออกซินเคลื่อนย้ายแบบ basipetally ซึ่งพบว่าการคุดน้ำไม่สอดคล้องกับการเคลื่อนย้ายแบบมีขั้วของออกซิน (Antoszewski, 2004)

2.8.6 บทบาทของออกซินต่อการติดผลและการเจริญเติบโตของผล

ความสำคัญของออกซินต่อการติดผลได้เริ่มเป็นที่ทราบกันตั้งแต่การทดลองทราบว่าเกสรและเมล็ดเป็นแหล่งผลิตออกซิน จากหลักฐานของ Gustafson (1936) พบว่าในส้มที่เป็น pathenocarpic และไม่มีเมล็ดจะมีปริมาณออกซินสูงกว่าส้มที่มีเมล็ดถึง 2 เท่า การเพิ่มขนาดของผลส่วนใหญ่เนื่องมาจากการขยายขนาดของเซลล์ ออกซินเกี่ยวข้องกับการขยายขนาดของเซลล์ และมีบทบาทอย่างมากในการควบคุมรูปแบบของการเจริญเติบโตของผล บทบาทของออกซินในการเจริญเติบโตของผลนั้นพบว่ามีความสัมพันธ์ระหว่างการพัฒนาของเมล็ดกับขนาดและรูปร่างเมื่อสิ้นสุดการเจริญเติบโตของผล นอกจากนี้การให้ออกซินจากภายนอกกับผลไม้ชนิดใดชนิดหนึ่งพบว่าเกิดการตอบสนองได้เมื่อผลนั้นอยู่ในระยะของการพัฒนาในระยะใดระยะหนึ่ง (จินดารัฐ, 2541)

ออกซินสังเคราะห์ทำให้เกิดสตรอเบอร์รี่ติดผลโดยเอนโดสเปิร์มและเอ็มบริโอในผลแห้งเมล็ดอ่อน (achene) สร้างออกซินได้ และเคลื่อนที่ออกไปกระตุ้นการเจริญเติบโต ตำแหน่งของ achene อยู่บริเวณด้านนอกของฐานรองดอก (receptacle) ที่เป็นเนื้อผล และเมื่อและ achene ทั้งหมดออกจากผล พบว่าผลไม้เจริญเติบโต แต่เมื่อให้ออกซินจากภายนอกไปยังผิวของฐานรองดอกพบว่า ผลมีการเจริญเติบโตเป็นปกติ หากปล่อยให้ achene อยู่บนฐานรองดอกบ้าง พบว่ามีการเจริญเติบโตตรงบริเวณเฉพาะส่วนที่มี achene อยู่เท่านั้น สำหรับบทบาทของออกซินกับการเติบโตของผลในการวิเคราะห์ปริมาณออกซินในผลของสตรอเบอร์รี่ที่ระยะการเติบโตต่างๆ พบว่า จะมีการเพิ่มของออกซินอย่างรวดเร็วในระยะแรกๆของการเติบโต แต่ความเข้มข้นของออกซินจะลดลงอย่างรวดเร็วในวันที่ 10 หลังจากการถ่ายละอองเกสร ในขณะที่การเติบโตของผลกำลังอยู่ในช่วงสูงสุด ผลการทดลองสรุปว่าออกซินมีผลต่อการเติบโต ซึ่งมีผลเป็นเพียงตัวกระตุ้นการเติบโตในระยะแรกเท่านั้น การเติบโตที่เกิดขึ้นหลัง 10 วัน ออกซินจะไม่เกี่ยวข้อง หลักฐานอีกการทดลองหนึ่งที่แสดงว่าออกซินมีความสัมพันธ์กับการเติบโตของผลคือในลูก current มีการเพิ่มปริมาณของออกซิน 2 ช่วง ซึ่งมีความสัมพันธ์กับการเติบโตของผล 2 ระยะ (จินดารัฐ, 2541)

อย่างไรก็ตามการใช้ออกซินกระตุ้นการติดผลได้ผลเฉพาะในผลไม้ ซึ่งมี ovule มากๆ เช่น มะเขือ สตรอเบอร์รี่ แตง เท่านั้น ส่วนในผลไม้อื่น ออกซินใช้ไม่ได้ผลแต่ได้ผลเมื่อใช้ร่วมกับจิบเบอเรลลิน ทำให้คาดว่าฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับขบวนการติดผล (fruit set) ในผลไม้แต่ละชนิดแตกต่างกัน และอาจมีฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องมากกว่าหนึ่งชนิด (จินดารัฐ, 2541)

2.8.7 การศึกษาผลของออกซินในไม้ผลบางชนิด ได้แก่

มะม่วง

การเพิ่มขนาดของผลและน้ำหนักของผลมะม่วงพันธุ์มหาชนกสอดคล้องกับการเจริญเติบโตของเมล็ดตลอดอายุการเจริญของผล ทั้งนี้อาจเกี่ยวข้องกับเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วของออกซิน (auxins) ที่ถูกสร้างขึ้นในส่วนเมล็ดของผลมะม่วง (สรรรพมงคล, 2545) โดยออกซินมีการเคลื่อนย้ายออกจากเมล็ดสู่เนื้อเยื่อของผล แล้วไปกระตุ้นเซลล์ใน pericarp ให้มีการแบ่งและขยายขนาดเพิ่มขึ้น (Saini *et al.*, 1972) และในช่วงท้ายของการเจริญเติบโตของผลพบว่าปริมาณออกซินทั้งที่เป็น acidic auxin และ non-acidic auxin และปริมาณออกซินทั้งหมดจะมีปริมาณลดลง ซึ่งส่งผลให้มีการเจริญเติบโตของผลค่อนข้างคงที่ ซึ่งออกซินในผลจะเป็นปัจจัยหลักของการเจริญเติบโตของผล โดยการเจริญเติบโตของผลจะช้าลงหลังจากเจริญเติบโตของเมล็ดสมบูรณ์แล้ว (สรรรพมงคล, 2545) ในมะม่วงการใช้ออกซินในระดับความเข้มข้น 10-40 มก/ล ฉีดพ่นเมื่อผลมีอายุประมาณ 5-6 สัปดาห์ จะลดการร่วงของผล

แอปเปิล

การใช้ NAA ความเข้มข้น 0.05-0.1 มก/ลสามารถควบคุม water sprout และ root sucker ของแอปเปิลและสตี้ pear ได้ แต่ต้องใช้ด้วยความระมัดระวัง เพราะการใช้ในความเข้มข้นที่สูงกว่านี้ทำให้กิ่ง ก้าน และลำต้นได้รับอันตรายจากแดดเผา (sunburn) (Kathleen, 2004)

ชมพู่

ในชมพู่การใช้ NAA เพื่อทำให้ขั้วเหนียว ป้องกันผลร่วง เนื่องจากฮอร์โมนกลุ่มออกซินนี้มีผลในการป้องกันการหลุดร่วงได้ค่อนข้างชัดเจนกว่าสารกลุ่มอื่นๆ วิธีการใช้นิยมพ่นทางใบให้สัมผัสกับดอกและผลโดยตรง เนื่องจาก NAA สามารถซึมผ่านเข้าไปในเนื้อเยื่อของใบ ดอก และผลได้ดี และมีการเคลื่อนที่ผ่านไปยังส่วนต่างๆ ได้ พร้อมกับอาหารที่พืชสร้างโดยเฉพาะช่วงที่อากาศชื้นและอุณหภูมิสูง การดูดซึมและการเคลื่อนย้ายภายในพืชจะดีขึ้น สำหรับช่วงเวลาที่เหมาะสมในการใช้ NAA กับชมพู่เพื่อป้องกันผลร่วง และทำให้ขั้วเหนียว คือนับตั้งแต่ช่วงติดผลไปจนถึงช่วงก่อนเก็บเกี่ยวประมาณ 2-3 ครั้งห่างกันประมาณ 15-20 วัน ในความเข้มข้น 20-60 มก/ล ไม่ควรใช้ในระดับความเข้มข้นสูงจะมีผลชักนำให้เกิดการร่วงได้มากขึ้น ซึ่งนำไปใช้ในการปลิดช่อดอกชมพู่ที่ออกมาในช่วงที่ไม่ต้องการโดยใช้อัตราความเข้มข้นที่ค่อนข้างสูงคือ 200 มก/ล (เปรมปรี, 2545)

ส้ม

Sung Geun *et al.* (1997) ศึกษาอิทธิพลของการใช้ออกซินพ่นที่ใบ ที่มีต่อการออกดอก การติดผล คุณภาพผล และการเจริญเติบโตของส้มแมนดารินพันธุ์ Satsumas พบว่าที่ความเข้มข้นของออกซินในช่วง 60-100 มก/ล ทำให้จำนวนผลที่ติดต่อต้นเพิ่มขึ้น ต้นที่ได้รับออกซิน 75 มก/ล ให้ผลผลิตต่อต้นมากที่สุดเท่ากับ 2.9 กิโลกรัม/เฮกตาร์ และยังช่วยเพิ่ม soluble solids content ในส้ม *Satsuma mandarin* (*Citrus unshiu* Mare.) พบว่าเมื่อใช้จิบเบอเรลลินและออกซินร่วมกัน มีผลโดยตรงต่อเนื้อเยื่อผลในระยะแรกของการติดผล สามารถเพิ่มการแบ่งเซลล์ในส่วนของผนังรังไข่ (ovary wall) จากการขยายขนาดเซลล์ (cell enlargement) ของ juice vesicles (Guardiola *et al.*, 1993)

ลางสาด

ในลางสาดมีการใช้ออกซินความเข้มข้น 100-400 มก/ล ฉีดพ่นช่อผลในระยะที่เริ่มเปลี่ยนเป็นสีเหลือง จะช่วยลดการหลุดร่วงของผลได้ (นพดล, 2537)

ลั่นจี่

ในประเทศอินเดีย พบว่า การใช้ออกซิน 20 มก/ล พ่นในสัปดาห์ที่ 2 จะทำให้ลั่นจี่พันธุ์ Bombai ติดผลดีที่สุด (Ghosh *et al.*, 1990) และ Bhat *et al.* (1997) รายงานว่า การใช้ออกซิน 40-50 มก/ล ฉีดพ่น จะส่งเสริมการติดผลและลดการร่วงของผลลั่นจี่พันธุ์ Dehradun ได้ ในรายงานศึกษาถึงปริมาณ IAA ในระยะการพัฒนาของผลลั่นจี่ พบว่า IAA จะลดลงเหลือ 300 มก/ล ของน้ำหนักผลสด ซึ่งเป็นระยะที่มีน้ำหนักเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วและมีการหลุดร่วงมากในระยะนี้ (วรินทร์ และคณะ, 2546) นอกจากนี้มีรายงานการใช้ NAA และ 2,4-D กับลั่นจี่สามารถเพิ่มการติดผลได้ (Zhang *et al.*, 1988) และการให้สารออกซินสังเคราะห์ภายนอกแก่ลั่นจี่อาจช่วยลดการร่วงของผลได้ จากการรายงานผลการวิจัยพบว่าการใช้ออกซินสังเคราะห์ คือ NAA และ 2,4-D ช่วยลดการร่วงของผลได้ (Prasad and Jauhari, 1963 และ Yuan and Huang, 1991) แต่มีรายงานที่พบว่าสารดังกล่าวไม่มีผลต่อการลดการร่วง ซึ่งให้ผลที่ขัดแย้งกัน (Misra *et al.*, 1973; Singh and Lal, 1980; Veera and Das, 1974; Verma *et al.*, 1981; Stern *et al.*, 1995) โดยระดับความเข้มข้นของ NAA ที่ใช้ในการพ่นคือ 10-20 มก/ล (Yuan and Hung, 1991; Stern *et al.*, 1995) ในระยะต่อมาได้มีการศึกษาผลของสาร 2,4,5-TP (2,4,5-trichlorophenoxypropionic acid) 50-100 มก/ล โดยการพ่นในระยะผลมีน้ำหนักประมาณ 2 กรัม พบว่าสามารถเพิ่มการติดผลและผลผลิตของลั่นจี่ได้อย่างชัดเจน (Stern *et al.*, 1995)

2.8.7 การใช้ออกซินร่วมกับสารควบคุมการเจริญเติบโตพืชอื่นๆ

Silveira and Drozdowicz (2004) พบว่าความสัมพันธ์ของออกซิน จิบเบอเรลลิน และไซโตไคนิน ในการแสดงผลร่วมกันใน *Azospirillum lipoferum* และ *A. brasilense* ขึ้นอยู่กับ สัณฐานวิทยา (morphology) อัตราการเจริญ และ uptake ออกซิเจน ในบางครั้งพบว่าจิบเบอเรลลิน ไซโตไคนิน และการใช้จิบเบอเรลลินร่วมกับไซโตไคนิน โดยไม่ต้องใช้ออกซินร่วมด้วย สามารถทำให้จำนวนเซลล์ที่มีชีวิตอยู่ได้ สำหรับการใช้ออกซินความเข้มข้น 100-1,000 มก/ล สามารถยับยั้งเอนไซม์ nitrogenase ของ *A. lipoferum* แต่ไม่มีผลใน *A. brasilense* สำหรับจิบเบอเรลลิน ไซโตไคนิน และออกซินทั้งสามร่วมกันไม่มีผลต่อ nitrogenase activity ในการทดลองกับเนื้อเยื่อของ *Solanum xanthocarpum* พบว่า steroid synthesis ถูกกระตุ้นได้โดยออกซินและการเปลี่ยนแปลงของสาร steroidal นั้นเป็นผลมาจากฮอร์โมนแต่ละตัวและการใช้ร่วมกัน (Heble *et al.*, 2001)

ในส้ม (*Satsuma mandarin*) พบว่าเมื่อใช้จิบเบอเรลลินและออกซินร่วมกัน มีผลโดยตรงต่อเนื้อเยื่อผลในระยะแรกของการติดผล สามารถเพิ่มการแบ่งเซลล์ในส่วนผนังรังไข่ (ovary wall) ได้ ซึ่งออกซินมีผลต่อการขยายขนาดเซลล์ (cell enlargement) ของ juice vesicles (Guardiola *et al.*, 1993) เช่นเดียวกับในแอปเปิลพันธุ์ Delicious พบว่าการใช้ฮอร์โมนทั้งสองร่วมกันได้ผลดีกว่าใช้เพียงฮอร์โมนใดฮอร์โมนหนึ่ง (Edgerton, 2004) นอกจากนั้นแล้วการใช้ฮอร์โมนทั้งสองร่วมกันในส้ม Valencia สามารถชะลอการเกิด degreening เพิ่มการเกิด regreening โดยการไปลดการเกิด carotenoid pigment (Rasmussen, 2004)

ออกซินและจิบเบอเรลลินมีผลกระตุ้นไซโตไคนินและ sterol ภายในพืชให้สามารถควบคุมการสังเคราะห์โปรตีนได้ การใช้ออกซินร่วมกับ TIBA พบว่าสามารถกระตุ้นการลำเลียงแคลเซียม ส่งผลให้พริกและแอปเปิลมีขนาดและคุณภาพผลดีขึ้น (Marcelle *et al.*, 2004)

การใช้ NAA ความเข้มข้นต่ำ ร่วมกับ carbaryl เป็นการส่งเสริมการทำงานซึ่งกันและกัน ทำให้ผลแอปเปิล พันธุ์ Summer red มีผลเดี่ยวขนาดใหญ่สมดุลกับช่อ แต่ถ้าความเข้มข้นสูง กลับจะไม่ส่งเสริมหรือมีผลร่วมกันลดลง (Grauslund, 2004)

การใช้ NAA 50 มก/ล ร่วมกับ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 0.5 เปอร์เซ็นต์ ฟน 2 ครั้ง ห่างกัน 1 สัปดาห์ ทำให้การติดผลของลำไยน้อยที่สุด และในด้านการเจริญเติบโตของผลและคุณภาพผลในทุกกรรมวิธีไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ (พัชรินทร์, 2545)

การใช้ NAA และ CPA (2,3-chlorophenoxypropionic acid) แก่ช่อดอก สับปะรดในระยะที่กำลังเจริญเติบโตและยังมีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางไม่เกิน 2.5 เซนติเมตร สามารถเพิ่มขนาดของผลขึ้นได้ถึง 25 % ซึ่งสามารถเพิ่มขึ้นตามระดับความเข้มข้นของสาร แต่มีผลข้างเคียงคือความยาวของผลลดลง อายุเก็บเกี่ยวของผลผลิตสั้น ต้นสับปะรดสร้างหน่อและตะเกียงลดลง

และเป็นพิษได้เมื่อใช้ความเข้มข้นสูงเกินไป (Clark and Kerns, 1942) นอกจากนี้แล้ว การใช้ NAA มักจะทำให้ก้านผลและแกนผลมีขนาดใหญ่ขึ้น สำหรับความหวานและกรดอาจเพิ่มขึ้น ลดลง หรือ ไม่มีการเปลี่ยนแปลงก็ได้ (Huang, 1977) – การกระตุ้นให้เกิดผลของมะเขือเทศพบว่าการใช้เจอร์มิเดบิตจากการใช้ออกซินดีกว่าการใช้จิบเบอเรลลิน (Sutisananchai, 1967)

อย่างไรก็ตามความสัมพันธ์ของระดับออกซินภายในผลกับการเติบโตของผลนั้นได้ผลออกมาไม่แน่นอน โดยเฉพาะในผลที่มีการเติบโตแบบ double sigmoid เช่นในองุ่น และผลมะเดื่อ (Fig) ซึ่งพบว่าออกซินมีความสัมพันธ์กับช่วงการเติบโตเฉพาะการเติบโตช่วงที่หนึ่ง (sigmoid ที่ 1) เท่านั้น ส่วนการเติบโตในช่วง sigmoid ที่ 2 นั้น ออกซินไม่เกี่ยวข้อง และในผลท้อ (peach) กลับไม่พบออกซินในช่วงแรกของการเติบโตแต่กลับพบช่วงสูงสุดของปริมาณออกซินในช่วงซึ่งไม่มีการเติบโตของผล คือช่วง stage II ผลการศึกษาในผลไม้่อีกหลายชนิดพบว่าความสัมพันธ์ของออกซินกับการเติบโตนั้นไม่แน่นอนและสรุปโดยทั่วไปไม่ได้ ทำให้คาดว่า การเติบโตของผลอาจเกี่ยวข้องกับฮอร์โมนอื่นๆด้วย อย่างไรก็ตามในไม้ผลส่วนใหญ่ที่ศึกษาพบว่าจะมีปริมาณออกซินเพิ่มขึ้นในผลที่แก่ แต่ออกซินในช่วงนี้จะเกี่ยวข้องกับขบวนการสุกและขบวนการร่วง (abscission) ของผลมากกว่า

2.9 บราสซิโนสเตียรอยด์ (Brassinosteroids; BRs)

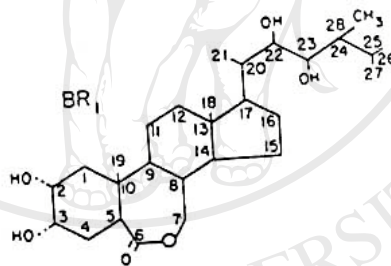
BRs เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตพืชได้จากการสกัด rape pollen สารที่สกัดได้ให้ชื่อว่า “brassins” โดย The Part of U.S. Department of Agriculture researchers (Mitchell *et al.*, 1970 และ Yokota, 1999) BRs เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตพืชกลุ่มใหม่ (Khrpach *et al.*, 1999; Sasse, 1997 และ Sasse, 1999) เนื่องจากเหตุผลต่อไปนี้ เหตุผลที่หนึ่งคือ สารนี้มีอยู่กระจายทั่วไปในอาณาจักรพืช เหตุผลที่สองคือ สารนี้ออกฤทธิ์ได้ในระดับความเข้มข้นต่ำมากๆ (nM- μ M) สามารถ active ได้ที่ความเข้มข้นต่ำมากคือ 10^{-8} (picomolar) และ 10^{-9} (nanomolar) ในขณะที่ฮอร์โมนอื่นๆอยู่ที่ 10^{-3} (micromolar) เหตุผลที่สามคือ การตอบสนองของพืชที่มีต่อสารกลุ่มนี้มีมากมาย ซึ่งแตกต่างจากสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชกลุ่มอื่นๆ และมีโครงสร้างเฉพาะจำเป็นต่อการออกฤทธิ์ในการส่งเสริมการตอบสนองทางสรีรวิทยาอย่างไรอย่างหนึ่ง เหตุผลที่สี่ คือ เมื่อให้สารนี้กับส่วนใดส่วนหนึ่งของพืช จะเกิดการลำเลียงไปยังตำแหน่งที่เกิดการตอบสนองทางชีววิทยาได้ในระดับความเข้มข้นที่ต่ำมาก

การศึกษากลไกการทำงานของ BRs แต่มีโดยใช้เทคโนโลยีระดับโมเลกุล พบว่า BRs มีความสามารถในการควบคุมการแสดงออกของยีนที่ก่อให้เกิดการยืดยาว (Clouse *et al.*, 1992 และ Zurek and Clouse, 1994) และการสร้าง ethylene (Arteca *et al.*, 1993) นอกจากนี้ ยังได้ค้นพบ

พืชที่กลายพันธุ์โดยไม่ตอบสนองต่อ BRs ซึ่งสามารถใช้ในการระบุชนิด และทำการจำลองยีนของตัวรับ BRs (BRs receptor) ในพืชได้ด้วย (Clouse *et al.*, 1992) อย่างไรก็ตาม จำเป็นต้องมีการศึกษาวิจัยอีกมากก่อนที่จะสามารถทราบกลไกการทำงานของ BR ได้อย่างชัดเจนกว่านี้

สำหรับ BRs ที่เกิดขึ้นตามธรรมชาตินั้นอยู่ในรูปอนุพันธ์ของ 5 α -cholestan การผันแปรของชนิดและตำแหน่งการเรียงตัวบนโครงสร้าง จะบ่งบอกถึงการออกฤทธิ์ได้ เพื่อเป็นการระบุถึงการออกฤทธิ์ของ BRs ส่วนประกอบของโครงสร้างต้องมีสิ่งต่อไปนี้ (ภาพที่ 4)

1. เป็นระบบ tran A/B ring (5 α -hydrogen)
2. เป็นระบบ 6-ketone หรือ 7-oxa-6-ketone ใน ring B
3. มี Cis α - oriented hydroxyl group อยู่ที่ตำแหน่ง C-2 และ C-3
4. มี Cis hydroxy group ที่ตำแหน่ง C-22 และ C-23 อีกทั้งมี methyl group หรือ ethyl group อยู่ที่ตำแหน่ง C-24
5. การเรียงตัวในแบบ α - oriented ที่ตำแหน่ง C-22 C-23 และ C-24 จะมีฤทธิ์มากกว่าสารประกอบที่มีการเรียงตัวแบบ β -oriented



ภาพที่ 4 โครงสร้างเคมีของ Brassinosteroids; BRs (William, 1999)

BRs เป็น bioactive เกี่ยวข้องกับ growth-promoting plant พบทั่วไปในธรรมชาติ BRs แต่ละชนิดต่างกันตรงตำแหน่ง C-3 position ที่จับกับ O₂, C 2, 6, 22, 23 การศึกษากระบวนการสังเคราะห์ (biosynthetic) และเมตาบอลิซึม (metabolic pathway) จากการทำงานของเอนไซม์ในระดับโมเลกุลของ BRs เป็นสิ่งที่น่าสนใจ (Bishop and Yokota, 2001; Friedrichsen and Chory, 2001; Mussig and Altmann, 2001; Schneider, 2002)

BRs ที่ค้นพบ 59 ชนิด พบว่าเป็น unconjugated BRs 54 ชนิด อีก 5 ชนิด เป็น conjugated BRs ซึ่งได้จากการสกัดพืช 58 ชนิด ดังนี้ พืชใบเลี้ยงเดี่ยว 12 ชนิด, พืชใบเลี้ยงคู่ 37 ชนิด, gymnosperms 6 ชนิด, pteridophyte (*Equisetum arvense*), bryophyte (*Marchantia polymorpha*)

และในสาหร่าย *Hydrodictyon reticulatum* ซึ่งพบได้โดยทั่วไปได้ทั้งในพืชชั้นสูงและพืชชั้นต่ำมาตั้งแต่ปี ค.ศ. 1979 ถึง 2001 (Andrzej and Andrzej, 2003; Grove *et al.* 1979; Fujioka, 1999)

BRs พบได้ในทุกส่วนของพืช เช่น pollen, anthers, seeds, leaves, stems, roots, flowers, grain และ young vegetative tissue ของพืชต่างๆ ไป (Andrzej and Andrzej, 2003) นอกจากนี้ยังพบได้ในเนื้อเยื่อของแมลง แต่ปริมาณ BRs ที่พบในพืชสูงกว่าในแมลง ละอองเกสร (pollen) และเมล็ดอ่อน (immature seeds) เป็นแหล่งที่มี BRs มากเป็นพิเศษถึง 1-100 ng.g⁻¹ fresh weight ส่วนยอดและใบพบเพียง 0.01-0.1 ng.g⁻¹ fresh weight ในส่วนอื่นๆนั้นอาจมีต่ำกว่าระดับ nanogram per gram fresh weight ซึ่งความเข้มข้นที่เคยพบสูงที่สุดคือ 6.4 mg/1 kg pollen นั้นพบใน *Cupressus arizonica* (Griffiths *et al.*, 1995; Clouse and Sasse, 1998; Fujioka, 1999) สาร BRs พวก brassinolide (BL) และ castasterone (CS) เป็น BRs ที่สำคัญอย่างมากในกระบวนการ biological activity (Kim, 1991; Fujioka, 1999) มีการศึกษาและวิเคราะห์ปริมาณความเข้มข้นของ BRs ที่พบในส่วนต่างๆ ของพืชแต่ละชนิด (Andrzej and Andrzej, 2003) (ตารางภาคผนวกที่ 2)

ในปี ค.ศ. 1980 ชาวญี่ปุ่นสังเคราะห์ BRs ได้ อย่างไรก็ตามการสังเคราะห์และการสกัดมีกระบวนการซับซ้อนและเสียค่าใช้จ่ายสูง ทำให้ไม่เพียงพอต่อความต้องการใช้ ในปี ค.ศ. 1988 Cheng Du New Son Biochemistry Company เป็นบริษัทแรกที่พบกระบวนการสกัด BRs จากธรรมชาติ จนสามารถผลิตในเชิงอุตสาหกรรมได้ ราคาจึงลดลงทำให้โอกาสนำไปใช้ในเกษตรมากขึ้น ใช้ได้ผลเมื่อละลายในน้ำที่อุณหภูมิ 50-60 องศาเซลเซียส ถ้ามีฝนตกหลังจากพ่น ให้พ่นซ้ำภายใน 6 ชั่วโมง (Chengdu Newsun Biochemistry, 2003)

ความเป็นพิษ พบว่ามีความปลอดภัยไม่มีผลข้างเคียงแต่ก็ควรปฏิบัติตามคำแนะนำ มี toxicity และ mutagenicity ต่อธรรมชาติต่ำมาก (Cutler *et al.*, 1991)

2.9.1 การลำเลียงและเมตาบอลิซึมของ brassinosteroids

Biosynthesis และ Metabolism ของ BRs ประกอบด้วย epimerization, oxidation และ conjugation (Fujioka and Yokota, 2003) ในปัจจุบันยังไม่ทราบแน่ชัดว่า brassinosteroids (BRs) มีการลำเลียงในลักษณะใด (Sclanhauer and Ateca, 1985) หลักฐานว่า BRs มีการลำเลียงจากรากไปยังต้นของพืชได้ เมื่อให้ BRs ที่รากของต้นมะเขือเทศ พบว่าเกิดการกระตุ้นให้สร้าง ethylene ขึ้นมาแล้วทำให้ใบหุบลง (epinasty) พบ ACC ได้น้อยมากหรือแทบจะไม่พบเลยใน xylem แสดงให้เห็นว่าอาจมีสัญญาณ (คาดว่า เป็น BRs) จากรากไปกระตุ้นการสร้าง ACC ในเนื้อเยื่อใบ นอกจากนี้ยังมีผู้เสนอว่า เมื่อให้ BRs จากภายนอกกับรากมะเขือเทศและ radish พบว่ามี petiole และ hypocotyl ยืดยาวเพิ่มขึ้น และเมื่อให้ BRs ไปที่ฐานของกิ่งถั่วเขียวที่ตัดออกมาปักชำพบว่าการส่งเสริมการยืดยาวของ epicotyls (Sasse, 1991)

ในการศึกษาของ Schlagnhauser และ Arteca (1991) ถึงการลำเลียงและเมตาโบลิซึมของ $[H^+]$ BRs ในมะเขือเทศโดยให้ $[H^+]$ BRs กับรากของมะเขือเทศเป็นเวลา 12 ชั่วโมงพบว่าจะมีการสร้างสาร metabolites ที่ไม่ทราบชนิดขึ้นมาหลายชนิด และเมื่อย้ายต้นมะเขือเทศไปเลี้ยงในสารละลายที่ไม่มี BRs เมื่อครบ 24 ชั่วโมง พบว่าปริมาณ ACC ในเนื้อเยื่อลดลง Yokota *et al.* (1991) ได้ศึกษาพบว่าพืชสามารถเปลี่ยนแปลง BRs ได้เช่นกัน โดยการใช้สาร castasterone หรือ brassinolide ที่มีสารกัมมันตภาพรังสี (radio labeled) ให้กับต้นกล้าถั่วเขียวหรือต้นกล้าข้าว แล้วพบว่าเกิดสาร metabolite ที่มีขั้ว (polar) เพิ่มขึ้น

การลำเลียง (transport) ของ BRs เคลื่อนที่แบบ short distance ใน pollen, seeds และมีการเคลื่อนที่แบบ long-distance transport ซึ่งมีความจำเป็นต่อการแสดงออก จากการศึกษา model systems ของข้าว แดงควา และธัญพืช ใช้ labelled BRs พบว่ามีการ translocated จากรากสู่ยอด ลำต้นมีการลำเลียงใน xylem บริเวณใบเกิดการลำเลียงเบาบาง ส่วน acropetal เกิดการลำเลียงอย่างมาก (Yokota *et al.*, 1992; Nishikawa *et al.*, 1994)

2.9.2 ผลทางสรีรวิทยาของ brassinosteroids

BRs มีผลต่อลักษณะทางสรีรวิทยาหลายอย่างดังนี้ การยืดและการขยายขนาดของเซลล์ (cell expansion and cell elongation) (Azpiruz *et al.*, 1998), การแบ่งเซลล์ (cell division) (Sala and Sala, 1985; Nakajima *et al.*, 1996), การพัฒนาของท่อน้ำท่ออาหาร (vascular differentiation and development) (Clouse and Zurek, 1991), เพิ่มการแก่ชรา (enhancement of senescence) (He *et al.*, 1996), การเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์ (changes in enzymatic activities), คุณสมบัติเยื่อหุ้มเซลล์ (membrane potential), การสังเคราะห์ DNA, RNA และโปรตีน, การสังเคราะห์แสง (photosynthesis), การพัฒนาทางลำต้นและดอก (floral and vegetative bud development) และเพิ่มความทนทานต่อความเครียดต่างๆ (stress) (Khrupach *et al.*, 1999; Mussig and Altmann, 1999)

2.9.2.1 บราลีนอสเตียรอยด์มีผลต่อการแบ่งเซลล์

การแบ่งเซลล์กระตุ้นให้เกิด expansion มาก โดยศึกษาจาก model system และกระบวนการยับยั้งการทำงานของ BRs (Gaudinova *et al.*, 1995; Wilen *et al.*, 1995) การศึกษาการใช้ BRs ในกะหล่ำปลี (chinese cabbage) พบว่าอัตราการแบ่งเซลล์เพิ่มขึ้น (Nakajima *et al.*, 1996)

2.9.2.2 บราลีนอสเตียรอยด์มีผลต่อการขยายขนาดและการยืดยาวของเซลล์

(Effect on Cell Expansion and Elongation) BRs ทำให้ xyloglucan endotransglycosylases ปรับให้ cell wall เกิดการขยาย (Cosgrove, 1996; Clouse, 1996) และทำให้เกิด wall relaxation (Wang *et al.*,

1993; Zurek *et al.*, 1994) และในส่วน inner tissue hypocotyls ของ squash (Tominaga *et al.*, 1994) โดยมีผลต่อความสามารถในการยืดยาวของ new wall component และตำแหน่งหรือการปรับสภาพของ microfibrils การใช้เฉพาะ BRs หรือการใช้ร่วมกับออกซินนั้นสามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ของ transversely oriented microtubules (Mayumi and Shibaoka, 1995) และยังทำให้มีความต่อเนื่องของ transverse orientation ที่ทำให้เกิด phosphorylation ของ proteins มีความเป็นไปได้ว่ามีความเชื่อมโยงจาก microtubule สู่ plasmalemma ที่ชักนำให้เกิดการขยายตัวได้โดยกระบวนการ proton extrusion และ hyperpolarization ของ cell membrane พบได้ในการขยายตัวในส่วนลำปล้องของข้าว (Cao and Chen, 1995) เร่งปฏิกิริยาของ vascular ATPase (Tominaga and Sakurai, 1996) และลดค่า water potential ของ vascuole ขณะเกิด sugar uptake มีการวิเคราะห์ระดับของ BL-sensitive zone และศึกษา BL-induced gene expression ในต้นถั่ว พบว่า BRs ที่อยู่ในพืช (endogenous BRs) มีผลโดยตรงในการควบคุมการยืดขยายของเนื้อเยื่อ (Clouse, 1997)

2.9.2.3 บราสซิโนสเตียรอยด์มีผลต่อการพัฒนา

มีการศึกษาเกี่ยวกับ BRs synthesis และ active and conjugated BRs ในการพัฒนา pollen ซึ่งพบว่าปริมาณของ BRs เพิ่มขึ้นในช่วง maturity (Clouse, 1997; Asakawa *et al.*, 1996) โดยมีความสำคัญสำหรับ fertilization ของพืช เช่นเดียวกับการศึกษาใน stigmas พบว่าการให้ BRs ชักนำให้เกิด haploid seeds ได้ (Kitani, 1994)

2.9.2.4 บราสซิโนสเตียรอยด์มีผลต่อความเครียด

มีการศึกษาผลของ BRs ต่อ chilling stress (Wilén *et al.*, 1995) และ Sasse (1997) พบว่าอากาศเย็น (cold) และ themotolerance เพิ่มขึ้นในการเลี้ยงเซลล์ของ *Bromus inermis* โดย heat shock tolerance มีผลต่อ germination ของ moth bean (Upadhyaya *et al.*, 1991) ในสภาพขาดน้ำ (drought stress) ของธัญพืชพบว่าการใช้ 28-homo BL มีผลเพิ่ม soluble protein และ relative water content มี ion leakage ลดลง (Sairam, 1994) เช่นเดียวกับใน *Cicer srietinum* (Singh *et al.*, 1993) ในข้าวฟ่าง (sorghum) พบว่ามี relative water content เพิ่มขึ้น แต่ stematal transpiration rate ลดลง (Xu *et al.*, 1994) และลดอันตรายจากเกลือ (salt tolerance) (Takeuchi, 1992) ซึ่งข้อมูลเกี่ยวกับสภาพเครียดต่างๆ ยังมีการศึกษาอยู่น้อยยังต้องมีการศึกษาต่อไป (Wilén *et al.* 1995) BRs สามารถป้องกันเซลล์ของใบธัญพืชจากความร้อนที่รุนแรง (heat shock) และความเครียดอันเนื่องมาจากเกลือ (salt stress) โดยแสดงให้เห็นว่า ในใบของข้าวสาลีที่ได้รับอุณหภูมิสูงถึง 40 องศาเซลเซียส เมื่อได้รับทั้ง 22S และ 23S-homobrassinolide และ 24-epibrassinolide จะเกิดการกระตุ้นการสร้างโปรตีนทั้งหมด และนำไปสู่การเริ่มต้นสังเคราะห์ polypeptides หลายชนิดในระดับอุณหภูมิที่สูงขึ้นได้เช่นเดียวกับที่อุณหภูมิปกติ สาร 22S และ 23S-homobrassinolide ยังกระตุ้นให้เกิด heat

shock granules ใน cytoplasm และเพิ่มความต้านทานอนุมูลอิสระสำหรับการสร้างโปรตีนทั้งหมดภายใต้ heat shock อีกด้วย สำหรับสาร 24-epibrassinolide จะปกป้องโครงสร้างย่อยของเซลล์ใบ ภายใต้สภาพเครียดอันเนื่องมาจากเกลือ และยังป้องกันการสลายตัวของ nuclei และ chloroplast อีกด้วย (Xu *et al.*, 1994)

2.9.3 การออกฤทธิ์ทางชีววิทยาของบราสซิโนสเตียรอยด์

การเปรียบเทียบกับสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชชนิดอื่นๆ โดยใช้การวัดปริมาณทางชีววิธีแบบต่างๆ ตั้งแต่ค้นพบ BRs และได้มีการศึกษาถึงการออกฤทธิ์ทางชีววิทยาของสารนี้ในระบบการวัดปริมาณทางชีววิธีต่างๆ ที่ใช้กับ auxins, gibberellins และ cytokinins พบว่าอิทธิพลหลักอย่างหนึ่งของ BRs คือการที่มีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับ IAA โดยเฉพาะอย่างยิ่งการออกฤทธิ์ที่เป็นไปในทำนองเดียวกัน แม้ว่าในหลายๆกรณี BRs จะออกฤทธิ์ในลักษณะเดียวกับ auxins, gibberellins หรือ cytokinins ก็ตาม แต่ในการวัดปริมาณโดยชีววิธีของ auxin ที่ใช้ในการเกิดรากแก้วเขียว การเจริญของตาข้างเมื่อมีการตัดยอดของกิ่งข้างแก้ว และการยืดยาวของรากในต้นกล้า cress จะพบว่า BRs และ IAA จะออกฤทธิ์ไม่เหมือนกัน สำหรับการวัดปริมาณโดยวิธีที่ใช้กับ gibberellin ซึ่งใช้การแก่ชราของ leaf disc ของต้น cock พบว่าส่งเสริมการแก่ชรา ในขณะที่ gibberellin ชะลอการแก่ชรา การวัดปริมาณโดยชีววิธีที่ใช้กับ cytokinin ซึ่งใช้ apical hook และการขยายตัวของยอดในต้นถั่ว (pea) แคระ การสร้าง betacyanin ใน pigweed และการตรวจวัดปริมาณโดยใช้การแก่ชราของ leaf disc ในต้น cockelbur สำหรับ BRs และ cytokinin พบว่ามีการออกฤทธิ์แตกต่างกัน (Yopp *et al.*, 1981)

2.9.4 การยืดยาวของลำต้น

BRs สามารถส่งเสริมการยืดยาวของเนื้อเยื่อพืชส่วนกิ่งใบของพืชหลายชนิดในระดับความเข้มข้นที่ต่ำ Wang และคณะ (1993) พบว่า BRs สามารถกระตุ้นส่วน hypocotyl ให้ยืดยาวออกได้โดยการเพิ่มการคลายตัวของผนังเซลล์ โดยไม่มีการเปลี่ยนแปลงที่เกี่ยวข้องกับคุณลักษณะทางกลในผักกาด (Pakchoi) งานวิจัยของ Zurek และคณะ (1994) แสดงให้เห็นว่า BRs กระตุ้นให้เกิดการคลายตัวของผนังเซลล์ในถั่วเหลือง มีการเปลี่ยนแปลงคุณลักษณะทางกลไกของผนังเซลล์ สืบเนื่องจากการเพิ่มขึ้นของความสามารถในการขยายตัวแบบ plastic extensibility ในการวัดอิทธิพลในการส่งเสริมการยืดยาวของ BRs นี้สามารถเห็นได้ภายใต้แสงสีแดง สีเขียว หรือแสงสีแดงอ่อน แต่จะไม่พบอิทธิพลดังกล่าวเมื่ออยู่ในความมืดสนิท ซึ่งสามารถอธิบายได้ว่าการทำงานของ brassinolide อาจเป็นผลเนื่องมาจากการหลุดพ้นจากอิทธิพลในทางยับยั้งของแสง (Mandava, 1988; Cutler *et al.*, 1991 and Kamuro and Inada, 1991)

ในการทดลองใช้ 0.1 M BRs พบว่า plastic, extensibility เพิ่มขึ้น ทำให้เกิด wall loosening และช่วยให้ยีน BRU1 แสดงออกเกิดการยืดยาวได้ (Zurek *et al.*, 1994) นอกจากนี้ BRs ยังมีความสามารถในการกระตุ้นการยืดยาวของ epicotyls ของถั่วเหลือง (Clouse *et al.*, 1992) และ peduncles ของ arabidopsis (Clouse *et al.*, 1997)

2.9.5 การส่งเสริมชีวสังเคราะห์ของ ethylene

ชิ้นส่วนของ hypocotyl ที่ชืดขาว (etiolated) ของถั่วเขียว เมื่อได้รับ BRs จากภายนอก ก่อให้เกิดการสร้าง ethylene ขึ้นในขั้นตอนระหว่าง S-Adenosyl-L-methionine (AdoMet) และ 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) โดยจะกระตุ้นการทำงานของ ACC synthase ซึ่ง ethylene ที่เกิดจากการกระตุ้นโดย BRs นี้ถูกยับยั้งได้โดย amino-oxyacetic acid (AOA), Co^{2+} , fusicocin (สารพิษที่เกิดจากเชื้อรา) และสารยับยั้งการลำเลียง auxins ได้แก่ 2,3,4-triiodobenzoic acid และ 2-(p-chlorophenoxy)-2-methylpropionic acid สาร BRs จะออกฤทธิ์ควบคู่ไปกับ auxins และ calcium ได้โดยที่มีอิทธิพลในทางเพิ่มประสิทธิภาพ เมื่อใช้ร่วมไปกับ cytokinins ในการกระตุ้นการสร้าง ethylene นอกจากนี้ยังพบว่า แสงจะยับยั้งการสร้าง ethylene ที่เกิดจากการกระตุ้นโดย BRs แต่แสงจะมีอิทธิพลน้อยมากต่อการสร้าง ethylene ที่เกิดจากการตอบสนองต่อ IAA (Arteca, 1993) การให้ BRs ที่รากของต้นมะเขือเทศที่เพาะเลี้ยงในสารละลาย พบว่ามีการส่งเสริมให้เกิดการเพิ่มขึ้นในขั้นตอนระหว่าง AdoMet และ ACC ซึ่งจะเกิดผลทำให้ ACC และ ethylene เพิ่มขึ้น และเกิดการโค้งงอของ petiole เพิ่มขึ้นด้วย (Schlaghhauser and Arteca, 1985) BRs มีอิทธิพลในการส่งเสริมการสร้าง ethylene ในส่วนต่างๆ ของพืช และในระบบต่างๆ ของพืชทั้งต้น ซึ่งไม่เหมือนกับ auxins ที่จะมียธิพลมากกว่าในส่วนของพืชที่แยกออกมาจากต้นแม่แล้วเท่านั้น

การศึกษาเกี่ยวกับ pleiotropic effects โดยใช้ BRs ในการสุกของมะเขือเทศ พบว่าระดับของ lycopene สูงขึ้นและปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลง ปริมาณ ascorbic acid ลดลง และเพิ่ม carbohydrate contents ส่งผลให้มีการเพิ่มขึ้นของเอทิลีน จึงเกิด senescence ขึ้น (Vidya and Seeta, 2001)

2.9.6 การเจริญเติบโตและพัฒนาของราก

BRs เป็นสารยับยั้งการเจริญเติบโตและพัฒนาของรากที่มีฤทธิ์มาก โดยทั่วไป การออกฤทธิ์ของ BRs และ IAA จะเหมือนกันมาก และจะแสดงอิทธิพลควบคู่กันไป แต่ในกรณีของการเกิดราก สารทั้งสองชนิดจะออกฤทธิ์ในลักษณะที่แตกต่างกัน โดยที่ IAA จะส่งเสริมการเกิดราก แต่ BRs จะยับยั้งการเกิดราก เหตุผลของความแตกต่างกันคือ BRs จะออกฤทธิ์ในรากได้โดยไม่ขึ้นอยู่กับ IAA หรือออกฤทธิ์ในลักษณะต่อต้าน IAA นอกจากนี้ยังเป็นที่ยอมรับกันว่า

ethylene มีอิทธิพลในด้านการยับยั้งการเจริญเติบโตของราก และ BRs ส่งเสริมการสร้าง ethylene ที่ได้รับกระตุ้นโดย BRs นั้นเอง พบว่า BRs เกี่ยวข้องกับ RNA synthesis ของการเกิดการยืดยาวและการเกิด lateral root (Roddick and Guan, 1991) อย่างไรก็ตามยังคงต้องการงานวิจัยอีกมากจึงจะได้คำตอบที่ชัดเจน อย่างไรก็ตามพบว่า brassinolide ทำหน้าที่ต่อต้านการทำงานของ anti-ecdysteroid ซึ่ง anti-ecdysteroid มีผลในการยับยั้งการเจริญเติบโตและพัฒนาของราก (นพดล, 2542)

2.9.7 การเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ

มีการค้นพบว่า 24-Epibrassinolide สามารถเลียนแบบปัจจัยของสภาพการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อได้และร่วมกับปัจจัย ในการส่งเสริมการเจริญเติบโตของเซลล์แคโรท แต่ในเซลล์ของยาสูบที่ได้รับการเปลี่ยนแปลงนั้น BRs ในระดับความเข้มข้นที่ต่ำมาก คือ 10^{-8} ยับยั้งการเจริญเติบโตของเซลล์อย่างชัดเจน กระตุ้นการเกิด cytodifferentiation ของเซลล์บางชิ้น (*Zinnia elibans* L. cv. Canary Bird) พบว่าระยะ early และ late C6-oxidation pathway ในระหว่าง tracheary element เกิด differentiation โดย BRs ที่จำเพาะ (specific brassinosteroids) (Iwasaki and Shibaoka, 1991)

2.9.8 ผลของบราสซิโนสเตอรอยด์ต่อแมลง

โครงสร้างของ BRs จะเหมือนกับ ecdysteroids มาก ซึ่ง ecdysteroids เป็นฮอร์โมนลอกคราบของแมลงและสัตว์ตระกูล arthropods อื่นๆ มีการค้นพบว่า BRs ขัดขวางการทำงานของ ecdysteroid อย่างแท้จริงเป็นครั้งแรก (anti-ecdysteroids) เนื่องจาก BRs เป็นผลผลิตตามธรรมชาติ จึงเป็นสารที่น่าจะปลอดภัยในการใช้ควบคุมแมลงศัตรูพืช

ผลของ BRs ต่อหนอนใยผ้า พบว่าที่ความเข้มข้นมากกว่า $10 \mu\text{M}$ เป็นพิษต่อหนอนใยผ้าระยะ last-instar larvae และที่ $10 \mu\text{g}$ เมื่อเทียบกับชุดควบคุมไม่มีความแตกต่างของการตาย แต่อัตราการตายจะสูงเมื่อพ้นระยะก่อน last instar (Smagghe *et al.*, 2002) อย่างไรก็ตามราคาของ BRs น่าจะลดลงก่อนที่จะสามารถนำไปใช้ให้เกิดประโยชน์ในเชิงเศรษฐกิจอย่างแท้จริง (Richter and Koolman, 1991)

2.9.9 อิทธิพลของ brassinolteroids ในด้านการสังเคราะห์ nucleic acid และโปรตีน

การกระตุ้นให้เกิดการเจริญเติบโตโดยฮอร์โมนพืชนั้นเป็นผลโดยการเกิด nucleic acid synthesis ขึ้น เมื่อให้สาร BRs กับต้นถั่ว (bean) พบว่ามีการเพิ่มขึ้นของกิจกรรมของ RNA polymerase และ DNA polymerase อย่างชัดเจน ตลอดจนมีการสังเคราะห์ RNA, DNA และโปรตีนเพิ่มขึ้น สารยับยั้งการสร้าง RNA และการสังเคราะห์โปรตีนจะไปขัดขวางการยืดยาวของ epicotyl ที่ได้รับการกระตุ้นโดย BRs ผลของการเจริญเติบโตที่กระตุ้นโดย BRs ขึ้นอยู่กับการสังเคราะห์ nucleic acid และโปรตีนต่างๆ ในระดับความเข้มข้นต่ำ (Mandava, 1988) BRs กระตุ้นการยืดยาวในถั่วเหลือง รูปแบบการแสดงออกของยีนจะถูกเปลี่ยนแปลงโดย BRs ไม่ว่าจะไม่มี IAA

ร่วมด้วยหรือไม่ก็ตาม แสดงให้เห็นว่า BRs สามารถออกฤทธิ์ได้โดยตัวของมันเอง แต่อาจเป็นไปได้ว่า BRs อาจจะทำออกฤทธิ์ร่วมกับ auxins ที่มีอยู่ภายในพืช งานวิจัยเพื่อให้ทราบถึงอิทธิพลของ BRs ที่มีต่ออินซูลินซึ่งควบคุมโดย auxins พบว่า กลไกการยับยั้งการยืดตัวของ BRs นั้นแตกต่างจากการยืดตัวของ BRs ที่ถูกกระตุ้นโดย auxins (Clouse *et al.*, 1992) ล่าสุดได้ค้นพบยีนที่ BRs ควบคุมและทราบโครงสร้างได้ จากการศึกษากายการยืดตัวของ epicotyls ของถั่วเหลือง (Zurek and Clouse, 1994) นอกจากนี้ เมื่อให้ BRs และ IAA ร่วมกันกับชิ้นส่วน hypocotyl ที่ยืดตัวของถั่วเขียว จะพบความสัมพันธ์ที่ร่วมกันกระตุ้น ACC synthase ปัจจุบันสามารถพบ cDNA (pAIM-1) ตลอดความยาวสำหรับการสังเคราะห์ ACC synthase ที่เกิดจากการกระตุ้นโดย IAA ซึ่งได้จากการศึกษาในเนื้อเยื่อถั่วเขียว การใช้ cDNA เป็น probe ได้แสดงให้เห็นว่า BRs สามารถทำให้ยีนสำหรับ ACC synthase ทำงานได้ (Arteca *et al.*, 1993)

เมื่อใช้ 24-epibrassinolide แก่ต้นถั่วเขียว (mung bean) พบว่ามี DNA, RNA เพิ่มขึ้น นอกจากนี้ยังมี activity ของ RNA polymerase เพิ่มขึ้น แต่พบว่า activity ของ RNAase และ DNAase ลดลง (Xu *et al.*, 1994) สำหรับในกะหล่ำปลี Chinese cabbage นั้นพบว่ามี การเพิ่มขึ้นของ soluble proteins (Nakajima *et al.*, 1996)

Vidya and Seeta (2001) ทำการศึกษาผล BRs ต่อการเจริญเติบโต อัตราของเมตาบอลิซึม และผลผลิตของถั่วลิสง (*Arachis hypogaea* L.) พบว่า BRs มีความสัมพันธ์กับการเพิ่มของปริมาณ DNA, RNA, soluble proteins และ carbohydrates ซึ่งนำไปสู่การเพิ่มขึ้นของผลผลิตและปริมาณน้ำมัน (fat)

2.9.10 อิทธิพลทางชีววิทยาอื่นๆ

จากการศึกษาเบื้องต้นพบว่า BRs มีอิทธิพลทางชีววิทยาอื่นๆ อีกหลายอย่าง เช่น การส่งเสริมการเปลี่ยนแปลงใน plasmalemma ในด้านการให้พลังงานและการลำเลียง การดูดซึมสารอาหารต่างๆ (assimilate uptake) เพิ่มการเกิดการเปลี่ยนแปลงรูปร่างไปเป็น xylem เพิ่มความต้านทานความหนาวเย็น โรค สารกำจัดวัชพืช และความเครียดอื่นเนื่องจากเกลือ ส่งเสริมการงอก และลดการตายและการหลุดร่วงของผล (Cutler *et al.*, 1991; Iwasaki and Shibaoka, 1991) TS303 เป็น BRs ชนิดหนึ่งที่ส่งผลให้มีการติดผลและเกิดรากในกิ่งตอนได้แล้วยังสามารถป้องกันการเกิดความเสียหายจากอุณหภูมิต่ำ (Watanabe *et al.*, 2004)

2.9.11 ประโยชน์จากการใช้บราสซิโนสเตียรอยด์

ช่วยเพิ่มผลผลิตของแตงโม (watermelon) ทั้งทางด้านปริมาณและคุณภาพ (Wang *et al.*, 1993) ลดการหลุดร่วงของดอกอ่อน และผลขององุ่น และทำให้เกิดการสุกแก่เร็วขึ้น (Xu *et al.*, 1994) ช่วยขัดขวางการงอกในมันฝรั่งก่อนเวลาที่เหมาะสมต่อการงอก (Plalonava and

Korableva, 1994) ช่วยลดการปนเปื้อนของพืชจากโลหะหนัก (heavy metal) ที่มาจากการใช้ปุ๋ยเคมี ช่วยลดการเกิดอาการ chlorosis จากการได้รับ magnesium ในปริมาณต่ำของต้นกล้า spruce ที่ปลูกโดยระบบ hydroponic มีผลทำให้เมล็ดพืชสูญเสียการงอก โดยเฉพาะถูกนำมาใช้กับเมล็ดของพืชต่าง ๆ ลดอาการเครียดเมื่อนำกิ่งตอนของสนเข็มโดยที่ (22S, 23S)-28-homoBL ทำให้เปอร์เซ็นต์รากที่เกิดเพิ่มขึ้น เช่นเดียวกับสน (*Pinus radi*) มีเปอร์เซ็นต์รากที่เกิดเพิ่มขึ้น แต่พบว่ายับยั้งการเกิดรากในยูคาลิปตัส (Sasse, 1997)

2.9.12 การศึกษาเกี่ยวกับ Brassinosteroids

ในช่วงต้นทศวรรษที่ 1980 นักวิทยาศาสตร์ของกระทรวงเกษตร แห่งสหรัฐอเมริกา (USDA) ได้แสดงให้เห็นว่า BRs สามารถเพิ่มผลผลิตของ radish, ผักกาดหอม (lettuce), ถั่ว (bean), พริกยักษ์ และมันฝรั่งได้ แต่ต่อมาพบว่า ผลการทดลองภายใต้สภาพในแปลงปลูกไม่เป็นที่พอใจ เนื่องจากได้ผลผลิตที่ไม่สม่ำเสมอ ด้วยเหตุผลนี้ ทำให้การทดลองหยุดลง ปัจจุบันมีการทดลองในแปลงปลูกขนาดใหญ่ของประเทศจีนและญี่ปุ่น พบว่า 24-epibrassinolide ซึ่งเป็นสารทดแทน brassinolide สามารถเพิ่มผลผลิตของพืชไร่และพืชสวนได้ ได้แก่ ข้าวสาลี ข้าวโพด ยาสูบ แดงโม และแดงกวา ซึ่งก็ต้องขึ้นอยู่กับสภาพการปฏิบัติดูแล วิธีการให้สารและปัจจัยอื่นๆ จึงทำให้บางครั้งได้ผลผลิตมากน่าตกใจแต่บางครั้งได้ผลผลิตเพิ่มขึ้นเพียงเล็กน้อยเท่านั้น ดังนั้นจะต้องศึกษาถึงการพัฒนาชนิดของสารที่จะใช้ วิธีการใช้สาร ระยะเวลา และอิทธิพลสิ่งแวดล้อม รวมทั้งปัจจัยประกอบอื่นๆ เพื่อใช้อธิบายความแปรปรวนของผลการทดลองต่างๆ เหล่านี้ และหาสาเหตุของความแปรปรวนที่เกิดขึ้น (Cutler *et al.*, 1991)

BRs เป็นสารกระตุ้นอัตราการขยายตัวของเซลล์ได้ในพืชหลายชนิด แต่ยังมีการศึกษาผลในการกระตุ้นการแบ่งเซลล์อยู่น้อย จากการศึกษาในพิวเนีย (*petunia*) โดยการใช้ BRs 10-100 nM ร่วมกับออกซินและไซโตไคนิน ปรากฏว่ามีผลในการช่วยลดเวลาการแบ่งเซลล์ในระยะ final division frequencies ให้สั้นลงได้ (Man-Hooh, 2003) นอกจากนี้ยังพบว่ามีผลกระตุ้นการแบ่งเซลล์ของ *Helianthus tuberosus* (Clouse and Zurek, 1991) BRs อีกชนิดหนึ่งที่สังเคราะห์ขึ้นคือ BB-6 และ BB-16 พบว่าสามารถเพิ่มผลผลิตของมะเขือเทศ หอมหัวใหญ่ มันฝรั่ง และข้าวโพด (Nunez *et al.*, 1995; Nunez *et al.*, 1994)

การใช้ 0.1% brassinolide 481 ในพืชพบว่ามีเพิ่มขึ้นของ activity of SOD ในใบ โดยกระตุ้นการเคลื่อนย้ายออกของ H^+ ลดการทำงานของ cell membrane เพื่อรักษา membrane ไว้ ทำให้ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงของคลอโรพิลล์เพิ่มขึ้น ป้องกันดอกและผลเพิ่มอัตราการติดผล เพิ่มขนาดได้ในพืชหลายชนิด ส่งเสริมคุณภาพของผลผลิต เพิ่มผลผลิตได้ เช่น ข้าวพบว่าในพื้นที่ 128 ลูกบาศก์ฟุต (8×4×4) มีผลผลิตเพิ่มได้ 15-20 % ผลไม้ 15-35 % ผัก 20-45 %

ฝ้ายและพีชน้ำมัน 10-20 % และในพืชอีกหลายๆชนิดผลผลิตสามารถเพิ่มได้เช่นกัน (Chengdu Newsun Biochemistry, 2003)

ในพีชน้ำมัน เช่น ถั่วเหลือง ถั่วลิสง และพืชอื่นๆ พบว่ามีความต้านทานโรคสูงขึ้นและยังเพิ่มปริมาณและคุณภาพของถั่วได้ด้วย Mandava (1988) รายงานว่าผลผลิตของ radish และผักกาดหอม (lettuce) เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญจากการใช้ BRs นอกจากนี้ BRs เพิ่มผลผลิตของผักต่างๆ เช่น พริก, bush bean, ข้าวบาร์เลย์ และมันฝรั่ง เป็นต้น นอกจากนี้ยังเกี่ยวข้องกับการเกิดการสุกแก่ (maturation) ของพืชด้วย

ไม้ผลที่ทำการพ่นก่อนมีดอกสามารถป้องกันการพักตัวของดอกในช่วงให้ดอก กระตุ้นการเจริญของผล และปรับปรุงลักษณะผิดปกติของผล ที่สำคัญคือเพิ่มขนาดของผล โดยทำให้มีผลผลิตเพิ่มขึ้น 15-50 % เช่น ลิ้นจี่ ลำไย สตรอเบอรี่ และกล้วย นอกจากนี้ยังช่วยให้แอปเปิล สาลี่ มีสีผิวสวยสว่างมันวาว ในส้ม “Monta” การใช้ BRs ช่วยกระตุ้นการติดผล ทำให้อัตราการติดผลเพิ่มขึ้นและทนสภาพอากาศหนาวเย็นทางใต้ของญี่ปุ่นได้ ทำให้มีขนาดผลใหญ่ขึ้น (Chengdu Newsun Biochemistry, 2003) การพ่น brassinolide 0.5, 0.75 และ 1.0 มก/ล ให้กับผลลิ้นจี่ พบว่า brassinolide ช่วยลดการแตกของผลลิ้นจี่ได้ และสามารถเพิ่มปริมาณผลผลิตให้มากขึ้น (Pang *et al.*, 2004) Pipattanawong *et al.* (1996) ศึกษา brassinolide ต่อการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่ พันธุ์ Miyoshi และ Enrai ที่ปลูกในสภาพปิด พบว่า brassinolide สามารถเพิ่มจำนวนใบ ความยาวของ petiole และจำนวนหน่อ (crowns) ได้ 110-140 เปอร์เซ็นต์ และเพิ่มพื้นที่ใบได้ถึง 150-180 เปอร์เซ็นต์ แต่ไม่มีผลต่อการเกิดไหล (runner) สำหรับน้ำหนักแห้งรวมของทุกส่วนที่ได้รับสารหนักกว่าชุดควบคุม นอกจากนี้ยังสามารถเพิ่มจำนวนดอกและช่อดอกต่อต้น แต่ไม่เพิ่มจำนวนดอกต่อช่อ และเพิ่มจำนวนผลผลิตทั้งหมดต่อต้นของพันธุ์ Miyoshi แต่ไม่พบว่ามีผลต่อผลผลิตของพันธุ์ Enrai

ในการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อพบว่าเนื้อเยื่อส่วนลำต้นของ cladodes ที่ได้รับ BRs มีการเจริญเติบโตอย่างมาก เช่นเดียวกับใน *Lilium japonicum* Thumb. ที่นำส่วนของ scale มาเพาะเลี้ยง พบว่ามีการเจริญทาง vegetative และ floral buds อย่างมาก (Nobel, 1996) นอกจากการศึกษาด้านโมเลกุลของ BRs แล้วมีการศึกษากระบวนการสังเคราะห์ (biosynthesis) และกระบวนการส่งสัญญาณ (signaling) เพิ่มมากขึ้น การศึกษาในสัตว์พบว่า steroid hormone ทำหน้าที่จับ (binding) กับนิวเคลียสที่ทำหน้าที่เป็น receptors แล้วได้ receptor complex ที่เข้าไปในนิวเคลียส ไปกระตุ้นโดย genomic signaling ให้เกิด trans cription โดยในพืชทำให้เกิด alteration ในช่วง transcription และ physiological response สรุปการทำงานของ BRs เกี่ยวข้องกับการรับรู้และการตอบสนองโดย gene ภายในพืชเอง (Li, 2003) พบว่าพืชและสัตว์มี mechanisms ของการรับรู้ steroids ในการเจริญ

เติบโตต่างกัน สัตว์รับรู้โดย intracellular steroid receptors ส่วนพืชรับรู้โดย cell-surface receptors ที่อยู่ใน transmembrane receptor (serine/threonine kinase) BRs จำเป็นต่อการทำงานของ gene *curl-3*, *dumpy* และ *dwarf 7* ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสุกและผลผลิตของมะเขือเทศ กระบวนการ cell division ของ arabidopsis เกิดโดย BRs ไปกระตุ้น *cycD3* gene ในกระบวนการ transcription (Hu *et al.*, 2000)

ฮอร์โมนสเตียรอยด์เป็นโมเลกุลสำคัญที่ส่งสัญญาณเพื่อให้พืชเจริญเติบโตทาง growth development และ differentiation เป็นไปอย่างปกติ เป็นกลุ่มของ polyhydroxylated steroids serine/threonine kinase ร่วมกับ leucine-rich บริเวณ membrane มีผลต่อกระบวนการยืดขยายและการแบ่งตัวของเซลล์ ในถั่ว chickpea ส่วนของ epicotyle มีระดับ transcript ของ beta-tubulin gene สูงขึ้นบริเวณที่เนื้อเยื่อที่เกิดการยืดขยาย เช่น etiolated epicotyls, roots และลำต้น โดย BRs กระตุ้นในส่วน of beta-tubulin gene coding ชักนำให้เกิดการเจริญเติบโตใน epicotyle ของ chickpea (Friedrichsen and Chory, 2001)

การศึกษาผลของ BRs ความเข้มข้น 0.00001 ถึง 10 มก/ล ใน cladodes (*Opuntia ficus indica* (L) Mill. var. lutea) พบว่ามีการกระตุ้นให้เกิดการเจริญเติบโตในระยะแรก ของ vegetative bud อย่างมาก นอกจากนั้นยังสามารถเพิ่มน้ำหนักสดและกระตุ้นให้เกิดการแก่ก่อนวัย (precocity) ซึ่งความเข้มข้นที่ทำให้เกิดการตอบสนองที่ดี คือ 0.001, 0.1 และ 10 มก/ล (Cortes *et al.*, 2002)

ในถั่ว *Distylium racemosum* เกิดการพอง (swelling) ของ adaxial cell ที่เชื่อมระหว่าง leaf blade กับ shelf of etiolated ของต้นกล้า ในข้อที่ 2, 3 ของถั่วที่มีการยืดขยายเมื่อทำการวิเคราะห์ BRs พบว่ามีมากกว่าส่วนอื่นของต้น ผลจากการใช้ BRs คือ เพิ่ม leaf bending, cell elongation, cell division, protein pumping และ membrane polarization (Cerana *et al.*, 1983, Romani *et al.*, 1983), เพิ่ม photosynthesis (Braun and Wild, 1984) และ stress responses จาก thermotolerance (Wilen *et al.*, 1995; Dhaubhadel *et al.*, 1999), มีผลต่อ source/sink relationships (Krizek and Mandava, 1983), ช่วยให้เกิดความทนทานต่อ senescence (Mandava *et al.*, 1981), กระตุ้นการเกิด differentiation ของ vascular (Iwasaki and Shibaoka, 1991) และเพิ่ม reorientation ของ microtubules (Mayumi and Shibaoka, 1995)

มีการนำสารคล้าย BRs มาใช้ในการกระตุ้นกิจกรรมในการเจริญเติบโตของ ส่วน rice lamina พบว่ามีผลต่อการกระตุ้นการเจริญเติบโตอย่างมาก (Brosa *et al.*, 1998) Yokota and Mori (1992) พบว่าเซลล์ที่ได้รับ BRs เกิด bending ได้โดย ส่วน adaxial ของ lamina ที่ติดกันระหว่าง leaf sheath ของ lamina มีการพองตัว (swollen) มากขึ้น

อาการของใบข้าวหรือธัญพืชอื่นๆ ที่กำลังเหลืองนั้น BRs ทำให้รากสามารถกระตุ้นการพัฒนาการเกิดรากใหม่ให้เพิ่มขึ้นได้ภายหลังจากใช้ 7 วัน ขณะเดียวกันก็เพิ่ม จำนวน chlorophyll ทำให้มี photosynthesis เพิ่มขึ้น เป็นการเพิ่มอาหารให้พืช ส่งผลให้ระดับของ คาร์โบไฮเดรตสูงขึ้น ทำให้พืชมีความทนทานต่อสภาพแห้งแล้งหรือน้ำขัง นอกจากนี้ยังทำให้พืช แข็งแรง ป้องกันโรคแมลง ป้องกันอาการเหี่ยว ต้นแคระ (Sairam, 1994)

การใช้BRsในการกระตุ้นการสุกแก่ของมะเขือเทศพบว่าสามารถชักนำให้เกิดการสุกได้โดยการไปเพิ่มเอทิลีน มีระดับของ lycopene และ chlorophyll ต่ำลง นอกจากนี้ยัง เพิ่มการลดลงของ ascorbic acid และเพิ่มปริมาณคาร์โบไฮเดรตด้วย (Vaidya and Seeta, 2001)

BRs 300 ng สามารถกระตุ้นการเจริญของ *Brassica chinensis* โดยทำให้เกิด biochemical processes เกิดได้มากขึ้น เป็นเหตุให้เกิด wall relaxation โดยไม่ทำให้ mechanical ของผนังเซลล์เปลี่ยนแปลงแต่อย่างใด (Wang *et al.*, 1993)

ฝ้ายที่ได้รับ BRs พบว่าเส้นใยถูกปรับปรุงให้มีคุณสมบัติและลักษณะที่ดีกว่าเดิม (Allen *et al.*, 2003)

การศึกษา gene analysis ที่มีความเกี่ยวข้องกับ photoreceptor signaling pathways (Fankhauser and Chory, 1997) พบว่าในยีนและแสงเป็นปัจจัยสำคัญในการตอบสนองของพืชต่อระดับของ BRs โดยยีนเป็นปัจจัยภายในต้นพืชเอง และแสงเป็นปัจจัยภายนอกที่สำคัญของกระบวนการสังเคราะห์แสง และการเจริญเติบโต โดยคุณภาพ คุณสมบัติ photoreceptor มีผลโดยตรงต่อความแปรผันของปริมาณแสง (Neff *et al.*, 1999) Cytochrome P450 เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ BRs ในพืชซึ่งมีการศึกษาว่าในมะเขือเทศและถั่วมีผลต่อการกระตุ้นหรือยับยั้งการปฏิกิริยาของเอนไซม์ภายใน (Kim *et al.*, 2004) นอกจากนี้ยังอาจเกี่ยวข้องกับฮอร์โมนภายในต้นพืชเช่น จิบเบอเรลลิน มีผลต่อกระบวนการ signal transduction systems (Chory, 1997)

2.9.13 ความสัมพันธ์ของบราสซิโนสเตียรอยด์กับสารควบคุมการเจริญเติบโตอื่นๆ

ผลของ BRs มีความสัมพันธ์กับ IAA โดยมีการออกฤทธิ์ไปในทำนองเดียวกัน ในหลายกรณีที่ BRs ออกฤทธิ์ในลักษณะเดียวกับ ออกซิน และ จิบเบอเรลลิน สำหรับการเกิดรากของถั่วเขียว การเจริญของตาข้างเมื่อมีการตัดยอดของต้นถั่ว การยืดยาวของรากต้นกล้า cress พบว่า BRs และ IAA ออกฤทธิ์ต่างกัน (Yopp *et al.*, 1981) โดย IAA ส่งเสริมการเกิดราก แต่ BRs ยับยั้งการเกิดราก ซึ่งการออกฤทธิ์ของ BRs ไม่ขึ้นอยู่กับ IAA และออกฤทธิ์ในลักษณะต่อต้าน IAA (Ruddick and Guan, 1999) ในระดับโมเลกุลพบว่ากลไกในการยืดยาวถูกกระตุ้นโดย BRs ซึ่งมีความแตกต่างจากการยืดยาวที่ถูกกระตุ้นจากออกซิน (Clouse *et al.*, 1992) พบความสัมพันธ์ของ

BRs กับ IAA เมื่อใช้ร่วมกันแก่ชิ้นส่วน hypocotyl ของถั่วเขียวและมะเขือทำให้ยืดยาวได้โดยสารทั้งสองร่วมกันกระตุ้น ACC synthase (Arteca *et al.*, 1993; Heble *et al.*, 2001)

ผลของ BRs ต่อการแพร่กระจายของออกซิน โดยกระตุ้นการเคลื่อนที่อย่างมีทิศทางของออกซิน (polar auxin transport) hypocotyls และยับยั้งการเกิดรากได้ (Clouse, 1998; Ephrotikihine *et al.*, 1999; Yin *et al.*, 2002) โดย BRs กระตุ้นการแสดงออกของ gene encoding auxin จากการกระตุ้น endogenous auxin ในส่วน middle part of primary root และยังกระตุ้นการพัฒนา lateral root และ cotyledon ของต้นกล้า และกระตุ้นให้เซลล์กลับมาเป็นเซลล์ที่สามารถทำหน้าที่ตอบสนองต่อ gravity และส่งสัญญาณใน transport mechanisms BRs ความเข้มข้นต่ำๆ มีผลในการเพิ่มความยาวของเซลล์ (cell elongation) แต่ที่ความเข้มข้นสูงๆ (100nM) สามารถยับยั้งการยืดตัวของเซลล์ (Xue *et al.*, 2003)

การศึกษากิจกรรมของ BRs ในส่วน rice lamina พบว่า BRs ออกซิน และจิบเบอเรลลิน โดยการใช้ IAA 5 μg และ BRs ความเข้มข้น 0.01 ng (Fujioka *et al.*, 2000) โดยเพิ่มการยืดตัวของต้น (stem elongation) และการใช้ BRs ร่วมกับออกซินได้ผลดีกว่าการใช้สารเพียงอย่างเดียวอย่างหนึ่ง ซึ่ง 6-oxobrassinosteroids ออกฤทธิ์ดีกว่า 6-deoxobrassinosteroids (Fujioka *et al.*, 1998; Mandava *et al.*, 1981; Yopp *et al.*, 1981) แต่จากการศึกษาเกี่ยวกับการควบคุมการแสดงออกของยีนโดยจิบเบอเรลลินและBRs พบว่าสารทั้งสองมีความสัมพันธ์แบบ antagonistically โดยเกิดขึ้นในกระบวนการ protein synthesis ระดับ transcriptional (Bouquin *et al.*, 2001)

เมื่อใช้ BRs ร่วมกับออกซินในข้าว (*Oryza sativa* var indica) cv. IR50 โดยพ่นให้ทั่วในช่วงการเจริญเติบโตทาง vegetative พบว่ามีจำนวนหน่อใหม่ต่อกอเพิ่มจาก 8 หน่อต่อกอเป็น 13.5 หน่อต่อกอ เมื่อใช้ร่วมกับ kinetin และ benzylaminopurine (BAP) จะไปยับยั้งผลของ BRs ซึ่งทำให้เกิดหน่อใหม่เพิ่มขึ้นได้เช่นกัน แต่ GA_3 ทำให้หน่อลดลง เมื่อใช้ GA_3 ร่วมกับ BRs พบว่ากระตุ้นช้อย่อยจาก 46% เป็น 63 % ได้ สำหรับเมล็ดพบว่า BRs ร่วมกับออกซินทำให้เมล็ดมีน้ำหนักเพิ่มขึ้นจาก 23.16 เป็น 31.19 มก/เมล็ด คิดเป็น 39 % ขนาดเมล็ดเพิ่มจาก $8.5 \times 2.7 \times 1.8$ มม เป็น $10.6 \times 3.1 \times 2.2$ ซึ่งทำให้เมล็ดมีขนาดใหญ่ขึ้นได้ชัดเจนถึง 40 % เมื่อศึกษาถึงระดับเซลล์พบว่า มีจำนวน aleurone cells เพิ่มจาก 202 เซลล์ เป็น 280 เซลล์ต่อ cross sectional area จำนวนเซลล์ทั้งหมดที่เพิ่มขึ้นคือ 75,000 เป็น 160,000 เซลล์ เมื่อศึกษาความสัมพันธ์ระหว่าง BRs ในความเข้มข้นต่ำ คือ 0.1 μM กับจิบเบอเรลลิน ออกซิน และเอทิลีน (100 μM) มีผลต่อการเจริญเติบโตของ *arabidopsis* BRs ชักนำให้มีการเจริญเติบโตอย่างมากโดยเป็นอิสระจากจิบเบอเรลลิน ออกซิน และเอทิลีน (Jeannette and Richard, 2001)

สำหรับปัญหาการพอกตัวของตาดอกในองุ่น พบว่าการใช้ BRs 1 มก/ล ร่วมกับ CPPU 2.5 มก/ล กระตุ้นและครอบคลุมการจัดการปัญหาดังกล่าวได้ผลดี ในลำใยการใช้ brassinolide 0.00002 มก/ล, NAA 2 มก/ล, GA 2 มก/ล, 6-BA 2 มก/ล และปุ๋ยทางใบ 5 มก/ล พบว่าการฉีดพ่นสารควบคุมการเจริญเติบโตสามารถเพิ่มขนาดผลและขนาดเมล็ดลำใยพันธุ์คอได้ดีกว่าการฉีดพ่นปุ๋ยทางใบ และสารควบคุมการเจริญเติบโตร่วมกับปุ๋ยทางใบ และน้ำ และยังสามารถเพิ่มจำนวนผลที่มีเส้นผ่าศูนย์กลางตั้งแต่ 27-31.9 มิลลิเมตร และ 22-26.9 มิลลิเมตร ได้มากขึ้น เมื่อเทียบกับน้ำ เช่นเดียวกับคุณภาพผลด้านสีเปลือก แต่การพ่นสารควบคุมการเจริญเติบโตและปุ๋ยทางใบไม่มีผลต่อน้ำหนักผล น้ำหนักเมล็ด เปอร์เซ็นต์น้ำหนักแห้งของผล และเปอร์เซ็นต์ส่วนที่บริโภคได้ของผลลำใยพันธุ์คอ สำหรับ NAA 50 มก/ล + GA₃ 50 มก/ล + BA2.0 มก/ล +Bassilide 0.002 มก/ล ทำให้ผลลำใยมีขนาดเพิ่มขึ้นมากกว่าชุดควบคุม (เสาวภา, 2547)

พรศุณี และคณะ (2542) พบว่าในมะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้และโชคอนันต์ การงอกของละอองเกสรจะสูงขึ้นเมื่อใช้ brassinolide 0.05 มก/ล ส่วนพันธุ์มันเดือนเก้าความเข้มข้นที่ดีคือ 0.1 มก/ล นอกจากนี้การงอกของละอองเกสรพันธุ์น้ำดอกไม้จะสูงขึ้นเมื่อใช้ไซโตไคนิน 0.5 มก/ล และมันเดือนเก้าการงอกของละอองเกสรจะสูงขึ้นเมื่อใช้ไซโตไคนิน 0.1 มก/ล ส่วนพันธุ์โชคอนันต์ใช้ 1 มก/ล

2.10 คาร์โบไฮเดรต (Carbohydrate)

คาร์โบไฮเดรตเป็นสารชีวโมเลกุลที่เป็นสารประกอบอินทรีย์จำพวกอัลดีไฮด์ (aldehyde) หรือคีโตน (ketone) ที่มีหมู่ไฮดรอกซิล (OH-) หลายหมู่ในโมเลกุล ธาตุที่เป็นองค์ประกอบของคาร์โบไฮเดรตได้แก่ คาร์บอน ไฮโดรเจน และออกซิเจน สูตรทั่วไปคือ $(CH_2O)_n$ คาร์โบไฮเดรตมีหลายชนิดทั่วไปในธรรมชาติ ส่วนใหญ่เป็นองค์ประกอบของพืช เช่น แป้ง น้ำตาล และเซลลูโลส ทำหน้าที่เหมือนเป็นเสบียงเก็บไว้ในยามต้องการ คาร์โบไฮเดรตบางชนิดทำหน้าที่เป็นโครงสร้างของผนังเซลล์พืช บางชนิดรวมอยู่กับชีวโมเลกุลอื่นๆ โปรตีน และไขมัน ได้แก่ ไกลโคโปรตีน ไกลโคลิปิด เป็นต้น (พนม, 2531)

สารพวกคาร์โบไฮเดรต เป็นสารประกอบที่สำคัญของพืชที่ให้ทั้งรสชาติ คุณค่าทางอาหาร และเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงหลังการเก็บเกี่ยวค่อนข้างมาก (จริงแท้, 2541) โดยทั่วไปพืชจะประกอบด้วยสารชนิดนี้มากกว่าครึ่งหนึ่งของน้ำหนักแห้งทั้งหมด คาร์โบไฮเดรตที่พบในพืชแบ่งออกเป็น 2 พวก คือ คาร์โบไฮเดรตที่พืชสะสมไว้เป็นอาหาร ได้แก่ แป้ง และอินูลิน และคาร์โบไฮเดรตที่ทำหน้าที่เป็นโครงสร้าง ได้แก่ เซลลูโลส ซึ่งเป็นสารที่ไม่ละลายน้ำ และเป็นส่วนประกอบที่สำคัญของผนังเซลล์ (สัมพันธ, 2525)

คาร์โบไฮเดรตเป็นสารประกอบทางเคมีที่มีมากเป็นที่สองรองจากน้ำ มีทั้งที่อยู่ในรูปของสารประกอบที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำเช่น น้ำตาลชนิดต่างๆ และพวกที่มีน้ำหนักโมเลกุลสูงเช่น โพลีแซคคาไรด์ต่างๆ ผักและผลไม้มีคาร์โบไฮเดรตอยู่ประมาณ 2-40 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักสด เนื้อเยื่อบางชนิดเช่น แดงกวา มีปริมาณคาร์โบไฮเดรตต่ำมาก ผลไม้ส่วนใหญ่มีปริมาณคาร์โบไฮเดรตทั้งหมดประมาณ 23 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักสด และจะเพิ่มขึ้นเมื่อผลไม้สุก ซึ่งส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของน้ำตาล (दन्य, 2540)

คาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสงของใบ จะเคลื่อนย้ายไปสู่ส่วนต่างๆ ของต้นทางท่ออาหาร (phloem) ในรูปของซูโครส (Burley, 1961; Wood, 1987) เพื่อลำเลียงไปยังแหล่งที่ต้องการใช้ (sink) พืชจะเปลี่ยนซูโครสเป็นกลูโคสหรือฟรุกโตสไปใช้ในกระบวนการเมตาโบลิซึมต่างๆ ต่อไป (สัมพันธ, 2525) ในช่วงที่พืชกำลังเจริญเติบโตทางกิ่งใบ การเคลื่อนย้ายอาหารจะไปสู่ส่วนยอดและราก อาหารที่เป็นส่วนเกินจะเก็บสะสมในกิ่งและลำต้น แต่เมื่อพืชอยู่ในระยะออกดอกติดผล ทิศทางการเคลื่อนย้ายของอาหารจะเปลี่ยนไป คือ เคลื่อนย้ายไปสู่ดอกหรือผลมากขึ้น (Davis and Sparks, 1974)

Hart (1988) กล่าวว่า แสงเป็นวัตถุดิบของการสังเคราะห์แสง ผลที่ได้จากการสังเคราะห์แสงรวมเรียกว่า photosynthate ซึ่งพืชใช้ photosynthate ส่วนหนึ่งในการหายใจ เพื่อให้ได้พลังงานในการมีชีวิต ส่วนที่เหลือจะส่งไปสะสมในส่วนสะสมอาหารของลำต้น Mataa and Tominaga (1998) ได้ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างการเจริญเติบโตทางกิ่งใบและการออกดอกกับปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่โครงสร้างในส้ม Ponkan พันธุ์ Yoshida พบว่า ถ้ามีการเจริญเติบโตของกิ่งใบน้อย จะส่งผลให้มีปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่โครงสร้างในใบมาก และยังส่งเสริมการออกดอกมากขึ้น อย่างไรก็ตาม ปริมาณคาร์โบไฮเดรตไม่ได้เป็นปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกเพียงอย่างเดียว ธาตุอาหารเป็นเพียงส่วนสนับสนุนการออกดอกเท่านั้น ไม่ได้เป็นตัวควบคุมการออกดอก เนื่องจากการสร้างดอกขึ้นอยู่กับหลายปัจจัยด้วยกัน (Bernier *et al.*, 1985)

ความต้องการคาร์โบไฮเดรตของพืชมีการเพิ่มขึ้นตามอายุ ดังนั้นผลต่างระหว่างการสังเคราะห์แสง กับการหายใจ เป็นตัวกำหนดปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ถูกสะสมไว้ การสังเคราะห์แสงหรือนัยหนึ่งก็คือ การสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต และการสังเคราะห์โปรตีนทำให้มีผลกระทบต่อคาร์โบไฮเดรต ในขณะที่พืชมีการสังเคราะห์โปรตีนพบว่า มีการสะสมคาร์โบไฮเดรตลดลง (สุรนนต์, 2526) นอกจากนี้ยังมีสมมติฐานเกี่ยวกับอัตราส่วนระหว่างสารประกอบคาร์โบไฮเดรต ต่อสารประกอบไนโตรเจนเป็นสัดส่วนที่บ่งบอกถึงปริมาณสารอาหารที่สะสมอยู่ในรูปคาร์โบไฮเดรตและปริมาณสารประกอบที่มีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบที่เหมาะสมต่อการออกดอก (จ้านงค์, 2539) ซึ่งจากการศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่

โครงสร้าง (TNC) ในใบ และยอดของลิ้นจี่พันธุ์สงฮวยในรอบปี พบว่ามีการสะสมปริมาณ TNC ในใบ หรือในยอดในช่วงก่อนการออกดอก หรือแตกใบอ่อนในลิ้นจี่ และปริมาณลดต่ำลงเมื่อมีการออกดอก หรือแตกใบอ่อน (Chaitrakulsup, 1981) ในส้มจีน (*Citrus reticulata* Blanco) พันธุ์ Yoshida พบว่าถ้ามีปริมาณ TNC ในใบมาก การเจริญทางด้านกิ่งใบจะน้อยแต่การติดดอกจะมากขึ้น (Maata and Tominaga, 1998) ซึ่งสอดคล้องกับ ศิริเพ็ญ (2544) ที่ได้ศึกษาปริมาณ TNC ในยอดลำไย พบว่ามีความเข้มข้นคงที่ตั้งแต่สัปดาห์ที่ 8-4 ก่อนการแตกใบอ่อน จากนั้นเพิ่มขึ้นจนถึงสัปดาห์ที่มีการแตกใบอ่อน นอกจากนี้ วันทนา (2543) รายงานว่าปริมาณ TNC ในยอดลำไยค่อนข้างคงที่ในสัปดาห์ที่ 8-6 ก่อนการออกดอก และเพิ่มขึ้นสูงสุดในสัปดาห์ที่ 4 ก่อนการออกดอก หลังจากนั้นจะลดลงในสัปดาห์ที่ 2 ก่อนการออกดอก ซึ่งเห็นได้ว่าปริมาณคาร์โบไฮเดรตไม่ได้เป็นปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกเพียงอย่างเดียว นอกจากนี้ Bernier *et al.* (1985) ได้กล่าวเน้นว่าธาตุอาหารเป็นเพียงส่วนสนับสนุนการออกดอกเท่านั้น ไม่ได้เป็นตัวควบคุมการออกดอก เนื่องจากการสร้างดอกขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายปัจจัยด้วยกัน ซึ่งความสัมพันธ์ต่างๆ ในการออกดอกนั้นพบว่าในไม้ผลหลายชนิดยังมีข้อมูลไม่ชัดเจน และบางครั้งขัดแย้งกับรายงานการทดลองก่อนๆ ทั้งนี้อาจเนื่องจากความแตกต่างของส่วนของพืชที่นำมาวิเคราะห์ และอายุของพืช (Suryanarayana, 1978)

TNC ในมะม่วงหนังกลางวันผลดิบช่วงอายุ 28-70 วันหลังจากติดผลพบว่าปริมาณ TNC ในเนื้อผลมีแนวโน้มเพิ่มขึ้นอย่างช้าๆ หลังจาก 70-98 วันหลังจากติดผล พบว่ามีการสะสม TNC ในปริมาณที่สูงคือ 174.35 มิลลิกรัมกลูโคสต่อกรัมน้ำหนักแห้ง เมื่อวันที่ 91 หลังจากการติดผล ซึ่งการเพิ่มของปริมาณ TNC จะมากขึ้นเมื่อเซลล์หยุดการแบ่งตัวขณะอายุของผลมากขึ้น ลักษณะการเปลี่ยนแปลงนี้คล้ายกับในมะม่วงพันธุ์อื่นๆ (ดวงตา, 2526; วุฒิกุล, 2530 และ Hulme, 1971) ส่วนในผลสับปะระระยะสุกแก่เต็มที่พบว่าไม่มีการสะสมของคาร์โบไฮเดรต น้ำตาลส่วนใหญ่คือ ซูโครส กลูโคส และฟรุกโตส โดยมีน้ำตาลซูโครสระดับสูงสุด (Gortner, 1965)

2.11 น้ำตาล

น้ำตาลในผักและผลไม้ที่สำคัญคือ น้ำตาลซูโครส กลูโคส และฟรุกโตส ซึ่งพบสะสมในแวคิวโอล (vacuole) เป็นส่วนใหญ่ สัดส่วนของน้ำตาลแต่ละชนิดในผลผลิตต่างๆ แตกต่างกัน น้ำตาลทั้ง 3 ชนิดนี้อาจเปลี่ยนรูปกันได้ด้วยเอนไซม์หลายชนิด เช่น invertase ซึ่งเร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนน้ำตาลซูโครสเป็นกลูโคสและฟรุกโตส ในการศึกษา มักจะรวมน้ำตาลกลูโคสและฟรุกโตสเข้าด้วยกันแล้วเรียกว่า น้ำตาลรีดิวซิง (reducing sugar) ในผลไม้ส่วนใหญ่ มักจะมีน้ำตาลกลูโคสมากกว่าฟรุกโตส ในบางกรณีอาจมีน้ำตาลกลูโคสมากกว่าเป็น 2 เท่าของน้ำตาลฟรุกโตส

ขณะที่ผลและเมล็ดกำลังเจริญเติบโตจะมีการเปลี่ยนแปลงหลายอย่างเกิดขึ้น ทั้งการเปลี่ยนแปลงทางกายวิภาคและสรีรวิทยาโดยมักจะเริ่มจากการสะสมน้ำตาลซูโครส กลูโคส ฟรุคโตส ในอวูล (ovule) ซึ่งน้ำตาลเหล่านี้จะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์ผนังเซลล์และแป้ง หรืออาจถูกเปลี่ยนไปเป็นน้ำมันหรือลิพิดชนิดอื่นๆ น้ำตาลถูกสังเคราะห์มาจากใบและถูกลำเลียงผ่านโฟลเอ็ม (phloem) มาสะสมที่ผลและเมล็ด ผลจัดเป็น strong sink มากกว่าส่วนอื่นๆ ในต้นเดียวกัน (นิตย์, 2541)

ปริมาณ reducing sugar (RS) ของผลมะม่วงพันธุ์หนังกลางวันผลดิบ ตลอดการเติบโตของผลมีค่าสูงสุดในวันที่ 49 หลังจากติดผล เท่ากับ 148.72 มิลลิกรัม กลูโคสต่อกรัมน้ำหนักแห้ง จากนั้นปริมาณ RS มีแนวโน้มลดลง การศึกษาปริมาณ RS ในมะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้พบว่าตลอดการเจริญเติบโตของผลมีการเปลี่ยนแปลงไม่คงที่เช่นกัน (ดวงตรา, 2526) และมะม่วงพันธุ์อัลฟองโซ่ มีปริมาณ RS ลดลงขณะที่ผลเติบโตขึ้น ซึ่งลักษณะนี้คล้ายกับมะม่วงอีกหลายพันธุ์ จากนั้นจะสูงขึ้น และค่อยๆ ลดลงเมื่อผลมีการหายใจสูงขึ้นและโตขึ้น (อัจฉรา, 2545)

น้ำตาลรีดิวซิง (reducing sugar) ในผลมะม่วงพบว่าปริมาณน้ำตาลรีดิวซิงลดลงตลอดการเติบโตตามการพัฒนาของผล (สรรพมงคล, 2545) และเมื่อผลแก่เต็มที่ปริมาณน้ำตาลรีดิวซิงจะเพิ่มขึ้นอย่างช้าๆ

สกุลตลา (2543) ทำการวิเคราะห์ปริมาณน้ำตาลในผลลำไย ที่เร่งด้วยโพรเทสเซียมคลอเรต เมื่อทำการวิเคราะห์น้ำตาลรีดิวซิงในลำไยกับสารละลายเบนดิคซ์ พบว่ามีน้ำตาลรีดิวซิง 16.62 มก/ก ต่อตัวอย่างเนื้อลำไย 1.1 มก/ml

2.12 สารประกอบฟีนอลิก (Phenolic compounds)

สารประกอบฟีนอล เป็นสารที่พบได้ในพืชทั่วไป อยู่ในกลุ่ม secondary metabolite ที่ถูกสร้างขึ้นเพื่อประโยชน์ในกระบวนการเจริญเติบโตและขยายพันธุ์ของพืชแต่ละชนิด ดังนั้นรูปแบบของสารประกอบฟีนอลในพืชแต่ละชนิดจึงมีความแตกต่างกันออกไป ปัจจุบันพบว่ามีสารประกอบฟีนอลที่ทราบโครงสร้างแน่นอนแล้วมากกว่า 8,000 ชนิด ตั้งแต่กลุ่มที่มีโครงสร้างอย่างง่าย เช่น กรดฟีนอลิก ไปจนถึงกลุ่มที่มีโครงสร้างเป็นพอลิเมอร์ เช่น แทนนิน (วิวัฒน์, 2545) สารประกอบกลุ่มนี้ที่พบในธรรมชาติกลุ่มใหญ่ที่สุดที่พบเป็นกลุ่มสารประกอบฟลาโวนอยด์ (flavonoids) นอกจากนี้ยังมีสารประกอบต่างๆ ดังนี้ คือ simple monocyclic phenols, phenyl propanoids, phenolic quinones และ polyphenolic ซึ่งได้แก่พวก lignins, melanins และ tannins รวมทั้งยังพบว่ามีสารประกอบที่มีกลุ่มฟีนอล (phenolic units) รวมอยู่ในโมเลกุลของโปรตีน (proteins) อัลคาลอยด์ (alkaloids) และ เทอร์ปีนอยด์ (terpenoids) เป็นต้น

คุณสมบัติเป็นสารอินทรีย์ที่มีสูตรโครงสร้างทางเคมีเป็น aromatic ring ที่มีจำนวน hydroxyl substituents อย่างน้อย 1 กลุ่มหรือมากกว่านั้น สามารถละลายได้ในน้ำ ที่พบในพืชมักจะรวมอยู่กับโมเลกุลของน้ำตาล (sugar) ในรูปของสารประกอบไกลโคไซด์ (glycosides) และพบได้ในส่วนของช่องว่างภายในเซลล์ (cell vacuole)

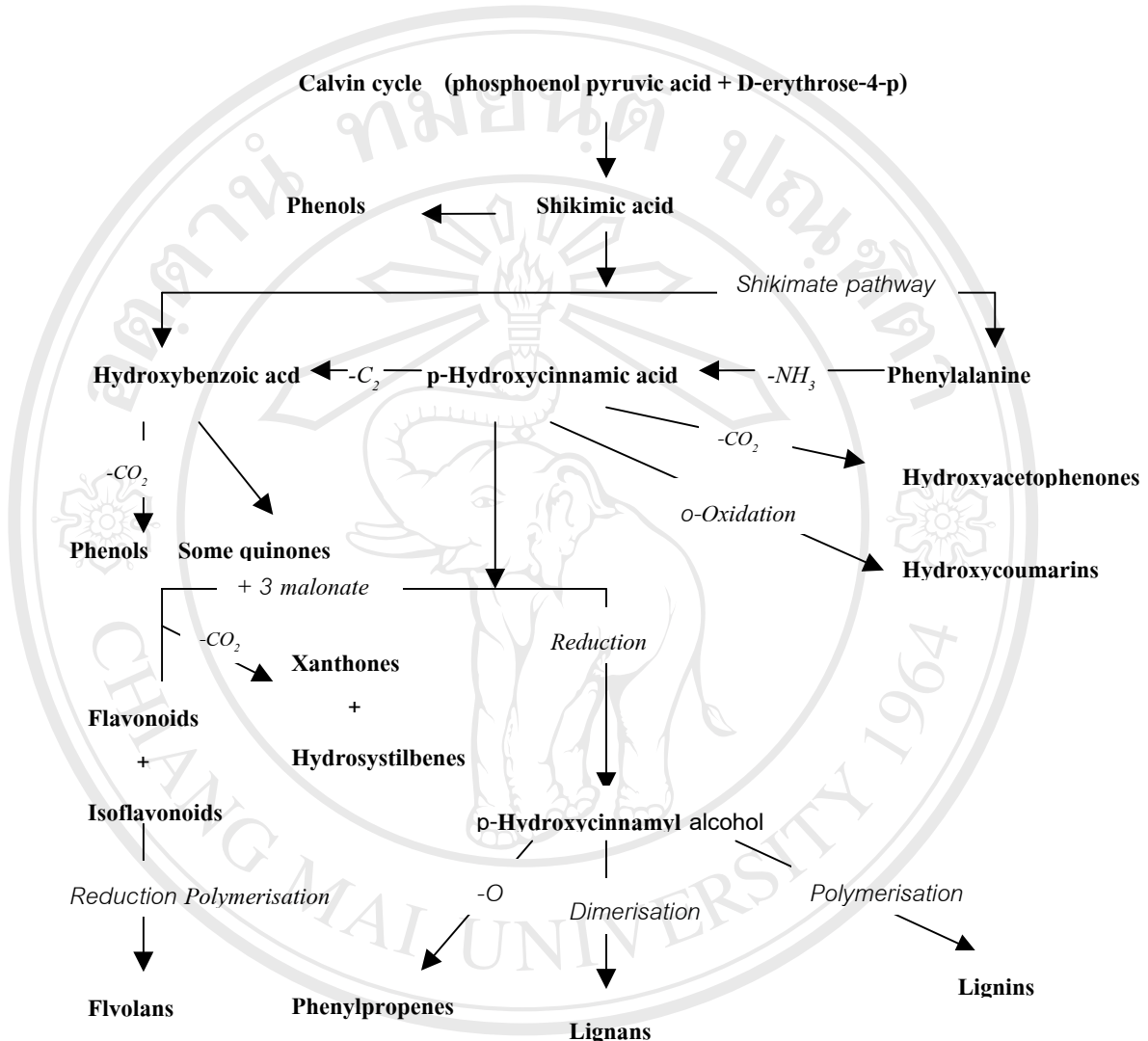
หน้าที่ของสารประกอบฟีนอล lignin ทำหน้าที่เป็นโครงสร้างให้ความแข็งแรงกับผนังเซลล์ สารกลุ่ม anthocyanin เป็นสารที่ให้สีในดอกไม้ (flower pigment) สารกลุ่ม flavonols พบว่ามีความสำคัญในการควบคุมการเจริญของพืชจำพวกถั่ว (pea plant) และพบใน spinach chloroplasts เกี่ยวข้องกับขบวนการสังเคราะห์แสง (photosynthesis)

สารประกอบฟีนอลที่พบในธรรมชาติทั่วไป สารที่น่าสนใจมีเพียงบางกลุ่มเท่านั้น โดยจัดจำแนกชนิดเป็นกลุ่มได้ดังนี้ คือ simple phenolic compounds ได้แก่ phenols phenylpropanoids; coumarins, polyphenolic compounds; tanins, stilbenes, xanthenes, minor flavonoids, flavonoid pigments, flavonols, flavonoids, quinone pigments, anthraquinone, naphthaquinones, anthocyanins และ miscellaneous phenols

สารประกอบฟีนอลเป็นสารที่มีหมู่ฟีนอลเป็นองค์ประกอบสำคัญ เช่น กรดซินนามิก กรดคาแฟอิก กรดคลอโรจินิก กรดแกแล็ก แแทนนิน และแอนโทไซยานิน เป็นต้น มีขั้นตอนการสังเคราะห์โดยผ่าน shikimic acid pathway จากการรวมตัวของโมเลกุล phosphoenol pyruvate ซึ่งได้จากกระบวนการ glycolysis ร่วมกับ erythrose-4-phosphate จาก Calvin cycle หรือ pentose phosphate pathway ซึ่งนำไปสู่การสังเคราะห์กรดอะมิโนที่สำคัญ ได้แก่ ฟีนิลอะลานีน ไทโรซีน และทริปโตเฟน โดยมีฟีนิลอะลานีนเป็นสารตั้งต้นของการสังเคราะห์สารประกอบฟีนอลอื่นๆ และมีเอนไซม์ฟีนิลอะลานีนแอมโมเนียไลเอส (phenylalanine ammonia-lyase; PAL) เป็นตัวเร่งปฏิกิริยาในขั้นตอนแรก โดยการดึงเอาหมู่อะมิโนออกจากฟีนิลอะลานีน เพื่อสร้างเป็นกรดซินนามิก (จริงแท้, 2541) (ภาพที่ 5)

การศึกษารายละเอียดของสารประกอบฟีนอลิกในพืช มักมีปัญหาทำได้ลำบาก ทั้งนี้เพราะฟีนอล มีคุณสมบัติที่สามารถจับกับโปรตีนได้ด้วย hydrogen bonding เกิดเป็นสารประกอบเชิงซ้อน (complex) ขึ้นในขณะที่ทำการแยกสกัด และจากการที่สามารถจับกับโปรตีนได้นี้ทำให้เกิดการขัดขวางการทำงานของเอนไซม์ (inhibition of enzymatic activity) ในน้ำยาสกัดขั้นต้น (crude extract) จากพืช นอกจากนี้สารประกอบฟีนอลิกเองยังสามารถถูกออกซิไดซ์ (oxidized) ได้ด้วย enzyme phenolase ที่พบอยู่ในพืชทั่วไป ทำให้สลายตัวไปในขณะทำการแยกสกัด ดังนั้นในการศึกษาสารประกอบฟีนอลิก จึงนิยมทำการสกัดโดยต้มให้เดือดกับแอลกอฮอล์ เพื่อป้องกันการเกิด enzyme oxidation

ขบวนการชีวสังเคราะห์ของสารประกอบฟีนอลิกจากพืช
(The Biosynthesis of Phenolic Plant Products)



ภาพที่ 5 ขบวนการชีวสังเคราะห์ของสารประกอบฟีนอลิกจากพืช (ศิริวรรณ และ สุวรรณ, 2527)

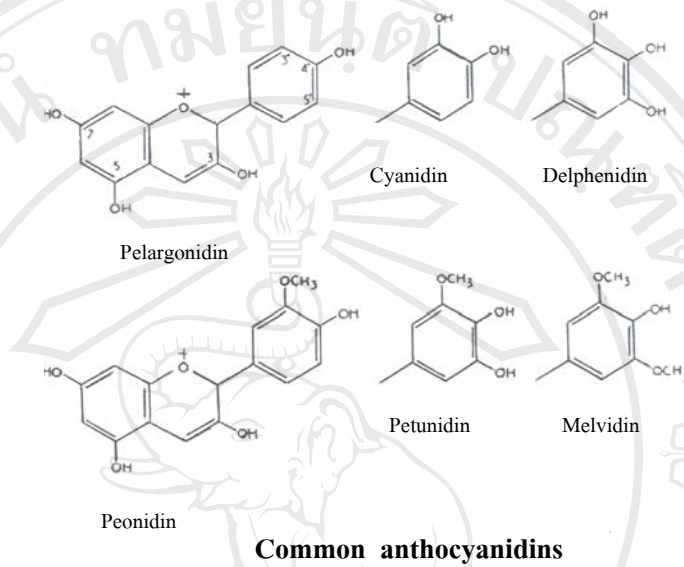
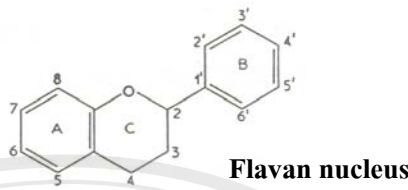
วัชร (2547) พบว่าการจุ่มผลลำไยพันธุ์ดอในน้ำร้อนอุณหภูมิ 45 และ 50 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 3, 5 และ 10 นาทีแล้วเก็บรักษาที่อุณหภูมิ 1 องศาเซลเซียส มีกิจกรรมของเอนไซม์โพลีฟีนอลออกซิเดสลดลงและมีปริมาณสารประกอบฟีนอลในเปลือกมากกว่าการเก็บรักษาที่ 5 องศาเซลเซียส การที่ปริมาณสารประกอบฟีนอลที่เปลือกของผลลำไยค่อนข้างคงที่ในช่วงวันแรกๆของการเก็บรักษาและหลังจากนั้นมีแนวโน้มเพิ่มขึ้น อาจเกิดจากการเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำมีผลทำให้เอนไซม์ PPO ทำงานได้ช้าลง ทำให้มีการใช้สารประกอบฟีนอลที่เป็นสารตั้งต้น

ในกระบวนการออกซิไดส์น้อยลง ปริมาณสารประกอบฟีนอลจึงมีปริมาณค่อนข้างคงที่และเพิ่มขึ้นในช่วงสุดท้ายของการเก็บรักษา ซึ่งแตกต่างจากผลงานวิจัยของ Noichinda *et al.* (2003) ที่รายงานว่า การเก็บรักษาผลลำไยพันธุ์ดอไว้ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ 85 เปอร์เซ็นต์ นาน 18 วัน โดยไม่ได้รับความร้อนก่อนนำมาเก็บรักษา พบว่าสารประกอบฟีนอลที่เปลือกของผลลำไยมีปริมาณลดลง ขณะที่กิจกรรมของเอนไซม์ PPO ที่เปลือกและเนื้อ และปริมาณสารประกอบฟีนอลที่เนื้อของผลลำไยเพิ่มขึ้นค่อนข้างคงที่ในช่วงวันแรกๆของการเก็บรักษาและหลังจากนั้นมีแนวโน้มเพิ่มขึ้น อาจเกิดจากการเก็บรักษาที่อุณหภูมิต่ำมีผลทำให้เอนไซม์ PPO ทำงานได้ช้าลง ทำให้มีการใช้สารประกอบฟีนอลที่เป็นสารตั้งต้นในกระบวนการออกซิไดส์น้อยลง ปริมาณสารประกอบฟีนอลจึงมีปริมาณค่อนข้างคงที่และเพิ่มขึ้นในช่วงสุดท้ายของการเก็บรักษา ซึ่งแตกต่างจากผลงานวิจัยของ Noichinda *et al.* (2003) ที่รายงานว่า การเก็บรักษาผลลำไยพันธุ์ดอไว้ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ 85 เปอร์เซ็นต์ นาน 18 วัน โดยไม่ได้รับความร้อนก่อนนำมาเก็บรักษา พบว่าสารประกอบฟีนอลที่เปลือกของผลลำไยมีปริมาณลดลง ขณะที่กิจกรรมของเอนไซม์ PPO ที่เปลือกและเนื้อ และปริมาณสารประกอบฟีนอลที่เนื้อของผลลำไยเพิ่มขึ้น

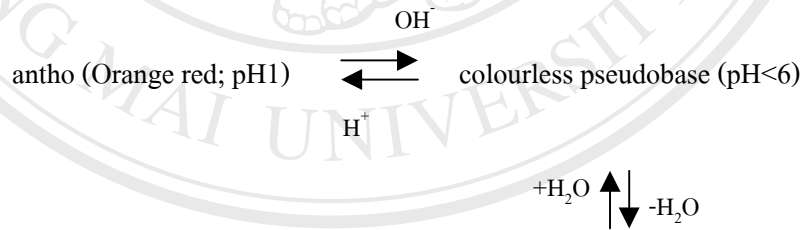
กรรมวิธีที่ดีที่สุดในการรักษาสีเปลือกผลและยืดอายุการเก็บรักษาผลลำไยพันธุ์สองฮวย คือการแช่ผลในสารละลายน้ำตาล 10 เปอร์เซ็นต์ ร่วมกับกรดแอสคอร์บิก 1 เปอร์เซ็นต์เป็นเวลา 15 นาที พบว่ามีปริมาณสารประกอบฟีนอลสูงกว่า โดยมีแอกติวิตีของเอนไซม์เปอร์ออกซิเดสและเอนไซม์โพลีฟีนอลออกซิเดสต่ำสุด (พรอนันต์, 2545)

2.13 แอนโทไซยานิน (anthocyanins)

แอนโทไซยานินเป็นกลุ่มของรงควัตถุที่มีสีแดงไปจนถึงสีม่วง สีม่วงเงิน ที่อยู่ในกลุ่มของรงควัตถุพวก flavonoids อยู่ในเนื้อเยื่อชั้น sub-epidermal เป็นสารที่ละลายได้ในน้ำ แอนโทไซยานินมี flavan nucleus ซึ่งพื้นฐานสำคัญประกอบด้วย วงแหวน A, วงแหวน B และวงแหวน C โดยวงแหวน A และ B เป็นวงแหวนสำคัญ (ภาพที่ 6) แอนโทไซยานินมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างไปตามความเป็นกรดเป็นด่างในแวคิวโอล (vacuole) ที่เปลี่ยนไป (ภาพที่ 7) ถ้าความเป็นกรดเป็นด่างต่ำจะมีสีแดง ถ้าความเป็นกรดเป็นด่างเข้าใกล้หรือมากกว่า 7 จะมีสีน้ำเงินหรือม่วง (दनัย, 2540) กระบวนการดังกล่าวมีเอนไซม์ phenylalanine ammonia-lyase; PAL เป็น key enzyme ซึ่งจะทำปฏิกิริยาต่างๆ บริเวณ membrane ติดกับผิวด้านใน (inner face) ของ tonoplast ในแวคิวโอล ชนิดของรงควัตถุแอนโทไซยานิน แบ่งออก 6 กลุ่มดังนี้ pelargonidin, cyanidin, delphinidin, peonidin, petunidin และ malvidin (อ้างโดยทองใหม่, 2541) พบครั้งแรกเมื่อปี ค.ศ. 1835 โดย Marquart เมื่อนำน้ำตาลมาจับ โมเลกุลจะมีค่า solubility และ stability สูง



ภาพที่ 6 โครงสร้างของแอนโทไซยานิน (Gross, 1987)



Destruction (strong alkali) ← Blue anhydrobase (mild alkali)

ภาพที่ 7 การเปลี่ยนแปลงของแอนโทไซยานินตามความเป็นกรดเป็นด่าง (Gross, 1987)

แอนโทไซยานินในผลไม้ส่วนใหญ่อยู่ในแวกคิวโอลของ epidermal และ sub-epidermal tissue เห็นชัดได้ในผลพลับ แอปเปิล สาลี่ และองุ่น ในผลไม้บางชนิดพบได้ทั้งในส่วนของผิวและเนื้อ ผลเช่น ส้ม เซอร์รี่ สตรอเบอรี่ ราสฟเบอรี่ ในผลเสาวรส (passion fruit) มีแอนโทไซยานินชนิดเดียว ในผลท้อมี 2 ชนิด สำหรับในผลสาลี่และองุ่นมีมากกว่า 20 ชนิด glycosidic 15 ชนิด สามารถทำให้เกิดแอนโทไซยานินต่างกันได้ถึง 200 ชนิด ซึ่งในผลมีน้อยชนิดและจำกัดกว่าในดอก ในผลไม้ชนิดต่างๆ มี

ปริมาณแอนโทไซยานินทั้งหมด (total anthocyanin content) ต่างกันไป (ตารางที่ 1) ความแตกต่างรูปแบบของแอนโทไซยานินที่แตกต่างใช้เป็น taxonomic markers โดยมีประโยชน์ในการทำข้อมูล cultivars based และปริมาณแอนโทไซยานินที่เปลี่ยนแปลงในระหว่างการสุกของผลไม้สามารถนำมาใช้เป็นดัชนีชี้วัดการสุกแก่ได้ ปริมาณแอนโทไซยานินชนิดต่างๆ บางชนิดเพิ่มขึ้นได้ บางชนิดลดลงเมื่อสุกแก่

ตารางที่ 1 ปริมาณแอนโทไซยานินทั้งหมด (total anthocyanin content) ในผลไม้บางชนิด

ผลไม้	มก (100 กรัม น้ำหนักสด) ¹
Apple	45-100
Cranberry	45-100
Currant, red	16
Cherry, sour	45
Grape, Muscadine	40-403
Raspberry	20-60
Strawberry	45-70

การเปลี่ยนแปลงของแอนโทไซยานินเกิดจากการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของแอนโทไซยานินในแวกคิวโอล และเกิดจากการเปลี่ยนแปลงระดับความเป็นกรดเป็นด่างภายในแวกคิวโอลโดยมีปริมาณน้ำตาลในเซลล์ อายุพืช แสง ปริมาณน้ำ บาดแผลและความเสียหายจากการเข้าทำลายของโรคและแมลง อุณหภูมิ ระดับฮอร์โมนภายใน และสารควบคุมการเจริญเติบโตหรือสารเคมีที่ทำให้จากภายนอกเป็นปัจจัยที่เกี่ยวข้อง มีการรายงานการศึกษาผลของสารควบคุมการเจริญเติบโตต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานินในพืชดังนี้

การให้ออกซินแก่ผลองุ่นพันธุ์ Doradillo มีผลชะลอการสุกของผลองุ่น อย่างไรก็ตาม สารในกลุ่มนี้อาจมีผลส่งเสริมหรือยับยั้งการสังเคราะห์แอนโทไซยานินได้ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นที่ใช้ ซึ่งกลไกนี้ยังไม่ทราบแน่ชัด (Hale *et al.*, 1970) ออกซินยังช่วยเพิ่มสีแดงขององุ่นและแอปเปิ้ลได้ โดยมีฮอร์โมนพืชอื่นมาเกี่ยวข้องโดยเฉพาะเอทิลีน การให้ ethephon (2-chloroethyl phosphonic acid) และ seniphos-like substance (SLS) เป็นเวลา 4 สัปดาห์ก่อนการเก็บเกี่ยวจะเพิ่มสีแดงและความเข้มข้นของสารประกอบ flavonoid บนเปลือกของแอปเปิ้ลพันธุ์ Fuji สำหรับในองุ่นที่ผ่าครึ่งผลในน้ำตาลและให้ abscisic acid (ABA) 1 กรัม/ลิตร ร่วมกับแสงสีขาว 68 mol/m².s พบ

ว่าสามารถเพิ่มการเกิดสีแดงแก่ผลเป็น 2.5 เท่าเมื่อเทียบกับชุดควบคุม (ใช้น้ำ) ในผลแอปเปิลพันธุ์ Delicious พบว่า amino oxyphenyl-propionic acid (AOPP) ยับยั้งแอกติวิตีของเอนไซม์ PAL ประมาณ 45 เปอร์เซ็นต์ ของผลที่แก่ และประมาณ 80 เปอร์เซ็นต์ใน skin disks ของผลแอปเปิล แต่ไม่เปลี่ยนแปลงปริมาณแอนโทไซยานินอย่างมีนัยสำคัญ เมื่อให้ AOPP แก่ผลแอปเปิลทันทีหลังจากเปิดดูจะยับยั้งแอกติวิตีของเอนไซม์ของ PAL และลดการสะสมแอนโทไซยานินในขณะที่การแกะดูปกติจะเพิ่มแอกติวิตีของเอนไซม์และแอนโทไซยานิน (ธนิต, 2547) นอกจากนี้ยังมีฤดูกาล สภาพแวดล้อม และพันธุ์ปลูกเกี่ยวข้องด้วย หน้าที่ของฮอร์โมนที่กระตุ้นให้เกิดการสุกได้ทำให้มีการสะสมของแอนโทไซยานิน ซึ่งเกี่ยวข้องกับกิจกรรมของเอนไซม์ฟีนิลอะลานีนแอมโมเนียไลเอส (PAL activity) (Gross, 1987)

Weiss and Halevy (1989) ศึกษาในดอก petunia (*Petunia hybrida*) พบว่าการตัดเอา ส่วนของเกสรตัวผู้ออกจากดอกในระยะแรกของการพัฒนาของกลีบดอกจะสามารถยับยั้งการสังเคราะห์ควัตถุแอนโทไซยานินและยับยั้งการพัฒนาของกลีบดอกได้ เมื่อทดลองให้จิบเบอเรลลิน ความเข้มข้น $3-10^{-3}$ M แก่ดอกดังกล่าว พบว่ามีผลส่งเสริมการเจริญเติบโตและการสังเคราะห์ควัตถุแอนโทไซยานินที่กลีบดอก รวมถึงช่วยกระตุ้นแอกติวิตีของเอนไซม์ฟีนิลอะลานีนแอมโมเนียไลเอส (phenylalanine ammonia-lyase; PAL) ในผล เชอร์รี่ (sweet cherry) และมะกอก (olives) ที่ได้รับจิบเบอเรลลินและไซโตไคนินมีผลต่อการสะสมของแอนโทไซยานินจากการชะลอการสุกแก่ทำให้ผลมีสีเขียว (Gross, 1987)