บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

สรีรวิทยาและกระบวนการออกดอกของพืช

เมื่อพืชเจริญเติบโตเต็มที่ในสภาวะแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจะมีการพัฒนาไปโดยมีการสร้างดอก ผล และเมล็ดเพื่อการขยายพันธุ์ต่อไป ซึ่งในขณะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงจากการเจริญทางด้านลำต้น และกิ่งใบ (vegetative phase) ไปเป็นการเจริญทางด้านการสืบพันธุ์ (reproductive phase) ซึ่งเป็นระยะที่พืชสร้างดอกนั้น พืชจะมีการเปลี่ยนแปลง ลักษณะทางสรีรวิทยาหลาย ๆ อย่าง โดยมีทั้งปัจจัยภายใน และปัจจัยภายนอก อาทิเช่น แสง อุณหภูมิ ธาตุอาหาร ฮอร์โมนพืช รวมทั้งอายุ และความพร้อมของพืช เมื่อสภาวะแวดล้อมทั้งภายใน และภายนอกเหมาะสม พืชจะมีการสร้างดอกได้ ซึ่งถือว่าดอกเป็นส่วนสำคัญของพืช เป็นจุดเริ่มต้นของการขยายพันธุ์และการพัฒนาเป็นผลและเมล็ด เพื่อประโยชน์ในการดำรงพันธุ์ และการขยายพันธุ์พืชให้สืบทอดและแพร่กระจายต่อไป กระบวนการเกิดดอกของพืชต้องอาศัยกระบวนการต่างๆ ทางสรีรวิทยาที่ซับซ้อน โดยมีปัจจัยทั้งทางด้านสภาพแวดล้อมภายนอก รวมทั้งอิทธิพลภายในต้นพืชเองเข้ามาเกี่ยวข้องในการเปลี่ยนแปลงพืชจากระยะเยาว์วัย (juvenile phase) ไปเป็นระยะเต็มวัย (mature phase) หากสิ่งแวดล้อมเหมาะสม พืชจะถูกกระตุ้นให้สร้างดอกได้ซึ่งเป็นระยะเจริญพันธุ์ อย่างไรก็ตามการชักนำการออกดอกของพืชจะถูกกำหนดโดยพันธุกรรม เช่นเดียวกับกระบวนการสรีรวิทยาอื่นๆในขณะที่สิ่งแวดล้อมจำเพาะจะทำปฏิกิริยาร่วมส่งผลให้พืชสร้างดอก (สมบุญ, 2548) โดย ทั่ว ๆ ไปกระบวนการเกิดและพัฒนาดอกของพืชแบ่งออกเป็นระยะต่างๆ ดังนี้ คือ

1. ระยะการเจริญเต็มวัย (maturation stage) พืชทั่วไปจะออกดอกได้เมื่อมีการเจริญเต็มวัย (mature) นั่นคือ ความพร้อมของอายุนอกเหนือจากอาหารสะสม และสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจึงตอบสนองต่อปัจจัยที่กระตุ้นให้เกิดดอกได้ ระยะที่พืชโตเต็มวัยจะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พันธุ์พืช ฤดูกาล และสภาพแวดล้อม ในไม้ยืนต้นซึ่งมีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบสลับกับการออกดอก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การเจริญเติบโตทางกิ่งใบมักมีระยะเวลานานก่อนออกดอก เช่น มะม่วงจะออกดอกหลังจากปลูกด้วยเมล็ด 3-5 ปี และลิ้นจี่ประมาณ 4-5 ปี (Menzel, 1983)

2. ระยะชักนำ (induction stage) เป็นระยะที่พืชเริ่มมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นหรือปัจจัยชักนำการออกดอก โดย พืชมีการเปลี่ยนแปลงกระบวนการสร้างเม ตาบอไลท์ต่างๆ ภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ สาร ที่กระตุ้นการออกดอก และลำเลียง สาร นี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อที่ตา หรือยอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก ในการชักนำพืชจะถูกกระตุ้นจากปัจจัยที่อาจเหมือนหรือแตกต่างกันออกไป เช่น สามารถกระตุ้นการออกดอก ในมะนาวได้ด้วยการ กักน้ำ (Chaikiattiyos *et al.*, 1994) อุณหภูมิต่ำสามารถกระตุ้นให้ลิ้นจี่ ลำไย และมะม่วง ออกดอกได้ (Batten and McConchie, 1995; Menzel, 1983)

3. ระยะการเกิดตาดอก (intiation of floral primordial) เป็นระยะที่เริ่มเห็นการเปลี่ยนแปลงของตาที่จะเจริญเป็นดอก (floral primordial) โดยเซลล์เนื้อเยื่อเจริญเริ่ม แบ่งตัวและขยายตัว ทำให้มีการพองตัวของตาดอก (floral bud) พร้อมกับมี การแบ่งตัวแบบ ไมโตซิสเพิ่มขึ้นโดยเฉพาะอย่างยิ่งเนื้อเยื่อบริเวณ central zone (ลิลลี่, 2549)

4. ระยะการพัฒนาของดอก (floral development หรือ organogenesis) เป็นระยะที่มีการเกิดส่วนอื่นๆ ที่ประกอบกันขึ้นเป็นดอก โดยตาดอกมีการพัฒนาเปลี่ยนรูปร่างจากรูปกรวยเป็นรูปร่างแบน และสร้างกลีบเลี้ยง (sepal) กลีบดอก (petal) เกสรเพศผู้ (stamen) เกสรเพศเมีย (carpel หรือ pistil) ฐานรองดอก (receptacle) โดยทั่วไปชั้นของกลีบเลี้ยง (calyx) จะเจริญขึ้นมาก่อนส่วนอื่น ตามด้วยชั้นของกลีบดอก (corolla) ชั้นเกสร เพศผู้ (androecium) และชั้นเกสร เพศเมีย(gynoecium) ส่วนประกอบต่างๆ ของดอกจะมีการเจริญและพัฒนาขึ้นมาจนถึงระยะเวลาดอกบาน (anthesis) ถือเป็นขั้นสุดท้ายของการพัฒนาของดอกในพืช ซึ่งระยะเวลาในการพัฒนาของตาดอกแตกต่างกันตามชนิดและขึ้นอยู่กับปัจจัยที่ควบคุมการออก (ลิลลี่, 2549)

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: ไม่มีสัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข, แท็บหยุด: 2.3", แท็บรายการ + ไม่ที่ 1"
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.81"
จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, ระดับ 1, การเยื้อง: ซ้าย: 0", บรรทัดแรก: 0.75", ลำดับเลข + ระดับ: 1 + ลักษณะลำดับเลข: 1, 2, 3, … + เริ่มที่: 1 + การจัดแนว: ซ้าย + จัดแนวที่: 2.05" + แท็บหลังจาก: 2.3" + เยื้องที่: 2.3", แท็บหยุด: 0.75", แท็บรายการ + ไม่ที่ 2.3"
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ไม่ ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ไม่ ตัวหนา
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, ระดับ 1

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สรีรวิทยาของการออกดอกของพืช

เมื่อพืชเจริญเติบโตเต็มที่ในสภาวะแวดล้อมที่เหมาะสม พืชหลายชนิดจะมีการพัฒนาไปโดยมีการสร้างดอก ผล และเมล็ดเพื่อการขยายพันธุ์

ในขณะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงพัฒนาจากการเจริญทางด้านลำต้น และกิ่งใบ (vegetative growth) ไปเป็นการเจริญทางด้านเจริญพันธุ์ (reproductive growth) หรือระยะที่พืชสร้างดอกนั้น พืชจะมีการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาหลายอย่าง โดยมีปัจจัยทั้งภายในและปัจจัยสิ่งแวดล้อมภายนอก ได้แก่ แสง อุณหภูมิ ธาตุอาหาร ฮอร์โมน รวมทั้งอายุ และความพร้อมของพืช ในสภาวะแวดล้อมทั้งภายในและภายนอกเหมาะสม พืชจะมีการสร้างดอกได้ ซึ่งถือว่าดอกเป็นส่วนสำคัญของพืช เป็นจุดเริ่มต้นของการขยายพันธุ์และการพัฒนาเป็นผลและเมล็ด เพื่อประโยชน์ในการดำรงสายพันธุ์ และการขยายพันธุ์พืชให้สืบทอดและแพร่กระจายต่อไป (สมบุญ, 2548)

กระบวนการเกิดดอก

การเกิดดอกของพืชต้องอาศัยกระบวนการต่างๆ ทางสรีรวิทยาที่ซับซ้อน โดยมีปัจจัยทั้งทางด้านสภาพแวดล้อมภายนอก ตลอดทั้งเกิดจากอิทธิพลภายในต้นพืชเองเข้ามาเกี่ยวข้องในการเปลี่ยนแปลงพืชจากระยะเยาวภาพ (juvenile phase) ไปเป็นระยะเต็มวัย (mature phase) เมื่อสิ่งแวดล้อมเหมาะสมพืชจะถูกกระตุ้นให้สร้างดอกได้ซึ่งเป็นระยะเจริญพันธุ์ อย่างไรก็ดีการชักนำในการออกดอกของพืชจะถูกกำหนดโดยพันธุกรรม เช่นเดียวกับกระบวนการสรีรวิทยาอื่นๆ

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, ระดับ 1

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, ระดับ 1

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.88"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.88"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในขณะที่สิ่งแวดล้อมจำเพาะจะทำปฏิกิริยาร่วมส่งผลให้พืชสร้างดอก โดยทั่ว ๆ ไปกระบวนการเกิดและพัฒนาของดอกแบ่งออกเป็นระยะต่างๆ ดังนี้ คือ

ระยะการเจริญเต็มวัย (maturation stage) พืชทั่วไปจะออกดอกได้เมื่อมีการเจริญเต็มวัย (mature) นั่นคือ ความพร้อมของอายุนอกเหนือจากอาหารสะสมและสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจึงตอบสนองต่อปัจจัยที่กระตุ้นให้เกิดดอกได้ ระยะที่พืชโตเต็มวัยจะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พันธุ์พืช ฤดูกาล และสภาพแวดล้อม ในไม้ยืนต้นซึ่งมีการเจริญเติบโตทางกิ่ง

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, แท็บหยุด: 1.13", แท็บรายการ + ไม่ที่ 1.25"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ใบสลับกับการออกดอก มักมีระยะเวลานานก่อนออกดอก เช่น มะม่วงจะออกดอกหลังจากปลูกด้วยเมล็ด 3-5 ปี และลิ้นจี่ประมาณ 4-5 ปี (Menzel, 1983)

ระยะชักนำ (induction stage) เป็นการเปลี่ยนแปลงขั้นแรกในการเกิดดอก พืชเริ่มมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นหรือชักนำจากปัจจัยต่างๆ ที่จะทำให้ระยะกิ่งใบเปลี่ยนเป็นระยะเจริญพันธุ์ เช่น แสง อุณหภูมิ อายุและ ความสมบูรณ์ของต้น เป็นระยะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงกระบวนการสร้างเมแทบอไลท์ต่างๆ ภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอก และลำเลียงฮอร์โมนนี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อที่ตาหรือยอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก ในการชักนำพืชจะถูกกระตุ้นจากปัจจัยที่อาจเหมือนหรือแตกต่างกันออกไป เช่น มะนาวสามารถกระตุ้นการออกดอกได้ด้วยการขาดน้ำ (Chaikiattiyos *et al*., 1994) ลิ้นจี่ ลำไยและมะม่วงสามารถกระตุ้นได้ด้วยอุณหภูมิต่ำ (Batten and McConchie, 1995; Menzel, 1983) ลำไย มะม่วงและสับปะรดสามารถกระตุ้นได้ด้วยสารเคมีบางชนิด เป็นต้น (Davenport and Nunez-Elisea, 1997; นพดล, 2537)

ระยะการเกิดตาดอก (intiation of floral primordial) เป็นระยะที่เริ่มเห็นการเปลี่ยนแปลงของตาที่จะเจริญเป็นดอก (floral primordial) โดยเซลล์เนื้อเยื่อเจริญเริ่มขยายตัว ทำให้มีการพองตัวของตาดอก (floral bud) พร้อมกับมีไมโตซิสเพิ่มขึ้นโดยเฉพาะอย่างยิ่งบริเวณ central zone ซึ่งเดิมมีกิจกรรมน้อยที่สุด (ลิลลี่, 2546)

ระยะการพัฒนาของดอก (floral development หรือ organogenesis) ระยะที่มีการเกิดส่วนอื่นๆ ที่ประกอบกันขึ้นเป็นดอก โดยตาดอกมีการพัฒนาเปลี่ยนรูปร่างจากรูปกรวยเป็นรูปร่างแบนและสร้างกลีบเลี้ยง (sepal) กลีบดอก (petal) เกสรตัวผู้ (stamen) เกสรตัวเมีย (carpel หรือ pistil) ฐานรองดอก (receptacle) โดยทั่วไปชั้นของกลีบเลี้ยง (calyx) จะเจริญขึ้นมาก่อนส่วนอื่นตามด้วยชั้นของกลีบดอก (corolla) ชั้นเกสรตัวผู้ (androecium) และชั้นเกสรตัวเมีย (gynoecium) ส่วนประกอบต่างๆ ของดอกจะมีการเจริญและพัฒนาขึ้นมาจนถึงระยะเวลาดอกบาน (anthesis) ถือเป็นขั้นสุดท้ายของการพัฒนาของดอกในพืช ซึ่งระยะเวลาในการพัฒนาของตาดอกแตกต่างกันตามชนิดและขึ้นอยู่กับปัจจัยที่ควบคุมการออกดอก เช่น ลิ้นจี่และมะม่วงที่ได้รับอุณหภูมิต่ำเพื่อกระตุ้นการออกดอก ลิ้นจี่สามารถสังเกตเห็นตุ่มตาดอกเมื่อ 39 วัน ในขณะที่มะม่วงใช้เวลา 30 วันหลังได้รับอุณหภูมิต่ำ (Batten and McConchie, 1995)

ที่จัดรูปแบบ: ซ้าย: 1.5", ขวา: 1", บน: 1.5", ระยะห่างของหัวกระดาษจากขอบ: 0.49", ระยะห่างของท้ายกระดาษจากขอบ: 0.49", ส่วนหัวของหน้าแรกต่างกัน

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, แท็บหยุด: 1", แท็บรายการ + ไม่ที่ 1.25"

ข้อคิดเห็น**[JW1]:**

ที่จัดรูปแบบ ...

ข้อคิดเห็น**[JW2]:**

ที่จัดรูปแบบ ...

ข้อคิดเห็น**[JW3]:**

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0"

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ปัจจัยที่มีผลต่อการชักนำการออกดอกของพืช

อุณหภูมิ

อุณหภูมิมีผลต่อการออกดอกของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งพืชเขตหนาวมักต้องการอุณหภูมิต่ำในการกระตุ้นการสร้างตาดอก หรือกำจัดการพักตัวของตาดอก (bud dormancy) ในพืชส่วนพืชเขตกึ่งร้อนหลายชนิด อาทิเช่น ลิ้นจี่ต้องการอุณหภูมิต่ำ ประมาณ 15 องศาเซลเซียส ในการชักนำการออกดอก (Menzel, 1983) ส่วนลำไยต้องการอุณหภูมิต่ำในช่วง 10-20 องศาเซลเซียส เพื่อกระตุ้นการสร้างตาดอก (พิทยาและพาวิน, 2545) นอกจากนี้ยังพบว่าการที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงหลังจากที่เกิดตาดอกจะมีผลทำให้การพัฒนาของตาดอกไม่สมบูรณ์ อาจเกิดลักษณะของช่อดอกปนใบได้ เช่น ลิ้นจี่ มะม่วง และลำไย (Menzel, 1983) นอกจากนี้ Eshghi *et al.* (2007) พบว่าอุณหภูมิ และช่วงความยาววันเป็นปัจจัยควบคุมการชักนำการเกิดดอกของสตรอเบอรี ซึ่งในช่วงระหว่างการชักนำการเกิดดอกจะพบการเปลี่ยนแปลงทางชีวเคมีและสรีรวิทยา ซึ่งปริมาณน้ำตาลอาจเป็นหนึ่งในการเปลี่ยนแปลงดังกล่าว (Bernier *et al.*, 1993) โดยจะพบปริมาณคาร์โบไฮเดรตสะสมมากในยอดสตรอเบอรีก่อนการเกิดดอก นอกจากนี้การที่น้ำตาลถูกส่งออกจากใบไปยังปลายยอด อาจมีความสัมพันธ์กับการเปลี่ยนไปเป็นดอก (floral transition) ของสตรอเบอรี แต่อย่างไรก็ตามพบว่าปรากฏการณ์นี้อาจเป็นตัวกระตุ้นการส่งสัญญาณปัจจัยหนึ่งที่จะทำให้เกิดความสมบูรณ์ในการเปลี่ยนเป็นดอกต่อไป

บทบาทของการเปลี่ยนแปลงโครมาติน

จากงานวิจัยพบว่า การเปลี่ยนแปลง ATP-dependent ของฮิสโตน (histone) ภายในนิวเคลียสมีอิทธิพลต่อการทำงานของ DNA ซึ่งทำหน้าที่จำลองตัวเอง (transcription) (Kouzarides, 2007; Nelissen *et al.*, 2007) ซึ่งฮิสโตนประกอบด้วยโปรตีน 4 ชนิดที่ทำให้ DNA ขดตัวแน่น (heterochromatin) ทำให้ DNA ไม่สามารถทำงาน และจำลองตัวเองไม่ได้ แต่การส่งสัญญาณในระยะไกล (LDS) ไปถึงระดับผิวเซลล์จะกระตุ้นกลไกการทำงานด้านสรีรวิทยาภายในเซลล์ โดยจะเกิดการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตนส่วนปลาย ทำให้ DNA สามารถจำลองตัวเองได้เป็นปกติ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

(Bangerth, 2009) ซึ่งการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตนส่วนปลายนี้จะมีอิทธิพลต่อการพัฒนาในไม้ผลยืนต้น รวมทั้งการชักนำการออกดอก (Nelissen *et al*., 2007) องค์ประกอบของกลไกการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยานี้ ได้แก่ methylation, acetylation, phosphorylation และ ubiquitination ที่จะทำหน้าที่เปลี่ยนกรดอะมิโนบริเวณส่วนปลายฮิสโตนให้เกิดการคลายตัว หรือการรวมตัวระหว่างฮิสโตน และ DNA จากการค้นพบครั้งใหม่ทำให้ทราบว่า การควบคุมการจำลองตัวเองของยีนที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกเกิดเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตนจึงทำให้ยีนสามารถทำงานได้อีกครั้ง เช่น ยีนที่ส่งเสริมการชักนำการออกดอก เป็นต้น และพบว่า กระบวนการ methylation บริเวณส่วนปลายของฮิสโตนจะระงับการจำลองตัวเองของ DNA ในขณะที่กระบวนการ acetylation จะส่งเสริม DNA จำลองตัวเองนอกจากนี้ vernalization เป็นอีกกระบวนการหนึ่งที่มีบทบาทต่อการเพิ่มกิจกรรมการทำงานของยีนเช่นกัน (Bäurle and Dean, 2006) โดยจะเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตน และกระตุ้นการชักนำการเกิดดอก เช่น ไม้ผลเขตกึ่งร้อนต้องการอุณหภูมิต่ำในการเกิดดอก ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตนอาจมีส่วนเกี่ยวข้องกับกระบวนการกำเนิดดอกเช่นกัน (Chen and Coleman, 2006) นอกจากนี้ยังพบว่า ใบเป็นอวัยวะสำคัญในไม้ผลยืนต้นที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการ vernalization โดยใบจะทำหน้าที่เป็นตัวรับสัญญาณที่มีอิทธิพลจากอุณหภูมิต่ำ และมีการรายงานว่า ช่วงเวลาการได้รับแสงมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตน และโครมาติน ทำให้ส่งผลต่อการกำเนิดดอกต่อไป อีกทั้งพบว่า ความเข้มแสง และการพรางแสงมีบทบาททำให้การกำเนิดดอกด้วยเช่นกัน (Jackson and Palmer, 1977; Tromp, 1984; Sringarm, 2008) คุณภาพของแสง เช่น แสงสีขาว หรือแสงสีแดง ก็มีอิทธิพลต่อการเกิด acetylation ของฮิสโตน รวมทั้งการเติบโต และโครงสร้างของพืช เช่นกัน (Benhamed *et al*., 2006) และสืบเนื่องจากการชักนำการเกิดดอกมีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับการเติบโตด้านกิ่งใบของไม้ผลในเขตกึ่งร้อน (Krajewski and Rabe, 1995) ดังนั้นจึงได้มีการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างยีนหรือเนื้อเยื่อเจริญที่ชะงักการทำงาน อันเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงของฮิสโตน กับผลของฮอร์โมนต่อการส่งสัญญาณในระยะไกล จากงานวิจัย พบว่าการชักนำการเกิดดอกใน *Arabidopsis* จะมีการใช้โครมาตินที่เกี่ยวข้องกับการแสดงออกของยีนเพื่อควบคุมการชักนำการเกิดดอก การเปลี่ยนแปลงของฮิสโตนนี้จะทำหน้าที่คล้ายกับเป็นตัวควบคุมให้ทำงาน หรือไม่ทำงาน แต่การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวอาจควบคุมวันในการออกดอก และการสร้างตาดอก (Takada and Goto, 2003)

คาร์โบไฮเดรต (Carbohydrate)

คาร์โบไฮเดรต เป็นผลิตภัณฑ์ที่ได้มาจากกระบวนการสังเคราะห์แสง ประกอบด้วย สารชีวเคมีที่เป็นสารอินทรีย์จำพวกอัลดีไฮด์ หรือคีโตน ที่มีหมู่ไฮดรอกซิล (OH) หลายหมู่ในโมเลกุล

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย
ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ธาตุที่เป็นองค์ประกอบของคาร์โบไฮเดรต ได้แก่ คาร์บอน ไฮโดรเจน และออกซิเจน (พนม, 2531) คาร์โบไฮเดรตแบ่งออกเป็น 2 ประเภท ได้แก่คาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้าง (structural carbohydrate) ได้แก่ เซลลูโลส (cellulose) เฮมิเซลลูโลส (hemicellulose) และลิกนิน (lignin) ถูกจัดอยู่ในประเภทคาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้าง ที่ไม่ได้ทำหน้าที่สะสมอาหาร (food reserve) และไม่สามารถเคลื่อนย้ายได้ และคาร์โบไฮเดรตที่ไม่อยู่ในรูปโครงสร้าง (total nonstructural carbohydrate; TNC) ได้แก่ แป้งซึ่งอยู่ในรูปอาหารสะสม และ กลูโคส ฟรุกโตส ซูโครสและเด็กซ์ตริน (dextrin) ซึ่งเป็นรูปที่เคลื่อนย้ายได้ (Davidson, 2000)

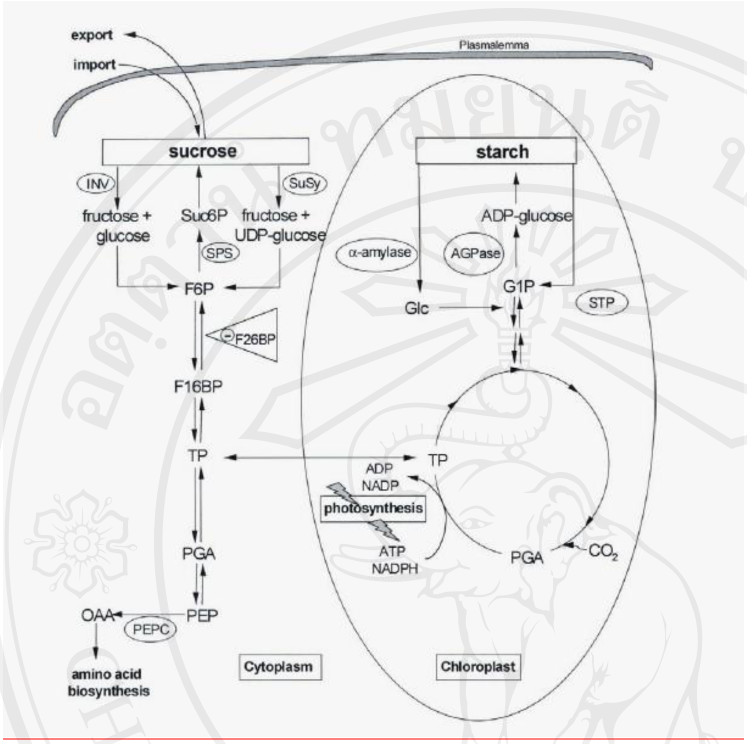
Magel *et al*. (2000) กล่าวถึงความสำคัญของ คาร์โบไฮเดรตภายในใบว่า แป้ง และซูโครสจัดเป็น TNC ที่พบมากภายในใบ ทำหน้าเป็นแหล่งเก็บสะสม และทำการเคลื่อนย้ายสารเมตา - บอไลท์ (metabolite) ต่างๆ ซึ่งแป้งและน้ำตาลซูโครสสามารถเปลี่ยนรูปกลับไปมาได้ แป้งที่ได้จากการสังเคราะห์แสงจะถูกเก็บสะสมไว้ภายในคลอโรพลาสต์ในรูปของสารประกอบที่ไม่ละลายน้ำ (insoluble compound) และอยู่ในรูปที่ทำงานไม่ได้ (inactive) โดยแป้งจะสะสม ในรูปคาร์โบไฮเดรตที่สำคัญภายในใบ และจะถูกเก็บอยู่ในรูปดังกล่าวเมื่ออัตราการสังเคราะห์แสงมากเกินความต้องการของการใช้ประโยชน์ภายในต้นพืช นอกจากนี้จะพบการสะสมแป้งมากภายในใบในช่วงการพัฒนา (ก่อนการแตกของตาดอก) และพบการสะสมแป้งเป็น ระยะเวลานานภายในต้นโอ๊คก่อนการแตกกิ่ง (sprouting) ซึ่งเอนไซม์สำคัญที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ และย่อยสลายแป้ง (ภาพ 1) ได้แก่ ADPglucose pyrophosphorylase (AGPase) และ α-amylase (starch phosphorylase) ตามลำดับ นอกจากนี้ยังพบว่าน้ำตาลซูโครสจะถูก สร้างขึ้นในไซโตซอล (cytosol) และจะเก็บสะสมไว้ภายในแวคิวโอล (vacuole) โดยน้ำตาลซูโครสเปรียบเสมือนพาหนะที่ทำหน้าที่สำคัญในการเคลื่อนย้ายสารที่ได้จากการสังเคราะห์แสง (photoassimilate) ไปยังส่วนต่างๆ ภายในต้น น้ำตาลในรูปของซูโครสมีเสถียรภาพในการทำงานค่อนข้างมากแม้ฤดูกาลจะเปลี่ยนแปลง แสดงให้เห็นว่ามีการความคุมการสร้าง และการสลายน้ำตาลภายในเซลล์ที่ค่อนข้างแน่นอน โดยมีเอนไซม์สำคัญ (key enzyme) ที่เกี่ยวข้องกับการ สังเคราะห์น้ำตาลซูโครส คือ fructose - 1,6 bisphosphatase (F1,6BP) และ sucrose-phosphate synthase (SPS) (ภาพ 1)

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพ 1 ความสัมพันธ์ระหว่างวิถีของน้ำตาลซูโครส แป้ง และการสังเคราะห์กรดอะมิโน (AGPase, ADP-glucose pyrophosphorylase; F26BP, Fructose-2,6 bisphosphase; INV, invertase; PEPC, phosphoenolpyruvate carboxylase; Susy, sucrose synthase; SPS, sucrose-P synthase; STP, starch phosphorylase)

พืชมีความต้องการคาร์โบไฮเดรตเพิ่ม มากขึ้นตามอายุ ทำให้ผลต่างระหว่างการสังเคราะห์แสง หรือการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตกับการหายใจ เป็นตัวกำหนดปริมาณ คาร์โบไฮเดรตที่ถูกสะสมไว้ นอกจากนี้พบว่า การสังเคราะห์โปรตีนมีผลกระทบต่อการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต ในขณะที่พืชมีการสังเคราะห์โปรตีน จะมีการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตลดลง (สุรนันต์, 2526) ณัฐวดี (2545) พบว่าหลังการได้รับสภาพชักนำให้ออกดอก ปริมาณ TNC ภายในยอดลำไยจะมากกว่ายอดลำไยกลุ่มที่ไม่ได้รับ สภาพชักนำให้ออกดอก ทั้งนี้ในระยะที่พืชมีการสร้างตาดอก พืช

Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

จะหยุดชะงักการเจริญเติบโตทางกิ่ง และใบ ซึ่งจะทำให้เกิดการสะสมคาร์โบไฮเดรต และธาตุอาหารมากพอที่จะใช้ในการออกดอกต่อไป วันทนา (2543) ได้ศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณ TNC ในช่วงก่อนการออกดอกของยอดลำไยพันธุ์ดอ ในระยะการกำเนิดดอก (flower initiation) ช่วง 8, 6 และ 4 สัปดาห์ก่อนการออกดอก พบว่าปริมาณ TNC จะเพิ่มขึ้น ในช่วงก่อนการออกดอก หลังจากนั้นปริมาณ TNC ลดลงหลังการพัฒนาตาดอกในลำไยพันธุ์ดอ (วันทนา, 2543) ในรายงานของ Chaitrakulsup (1981) พบว่าเมื่อต้นลิ้นจี่พันธุ์ ฮงฮวยมีการออกดอกทำให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตในใบลดต่ำลงด้วยเช่นกัน เนื่องจากคาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสงในช่วงที่มีการออกดอกจะใช้สำหรับการเจริญของช่อดอกเป็นส่วนใหญ่ ส่วน Menzel *et al.* (1995) ได้ศึกษาการสะสมอาหารในต้นลิ้นจี่ในระยะออกดอก พบว่ามีปริมาณแป้ง ภายในยอด ใบ ลำต้นและราก มากกว่าต้นที่อยู่ในระยะการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ ในขณะที่ Maata and Tominaga (1998) พบว่าส้มจีน (*Citrus reticulate* Blanco.) พันธุ์ Yoshida ที่มีปริมาณ TNC ในใบมากจะมีการออกดอกเพิ่มขึ้น แต่มีการเจริญทางกิ่งใบน้อย ลง ส่วน พรพันธ์และสุรนันต์ (2530) รายงานว่าปริมาณคาร์โบไฮเดรตในกิ่ง และยอดของส้มเขียวหวานมีแนวโน้มลดลงและลดต่ำสุดในระยะที่มีการแตกยอด และในระยะที่มีการแทงช่อดอกนั้นจะมีการเคลื่อนย้ายสารพวกคาร์โบไฮเดรตในกิ่งและใบลดลง อย่างไร ก็ตาม ปริมาณคาร์โบไฮเดรตอาจไม่ได้เป็นตัว ควบคุมการออกดอกของส้ม (Luis *et al.*, 1995) นอกจากนี้ Ito *et al.* (2002) พบว่ากระบวนการเมตาบอลิซึมของน้ำตาลเกี่ยวข้องกับการเติบโตของตาดอก ก่อนที่จะเกิดการเปลี่ยนแปลงจากใบไปเป็นดอกจะพบการสะสมของเม็ดแป้งภายในเซลล์บริเวณเนื้อเยื่อเจริญของต้นท้อ จากนั้นเมื่อเข้าสู่การ กำเนิดกลีบเลี้ยง (sepal primordial) จึงไม่พบการสะสมแป้งเป็นเพราะว่าคาร์โบไฮเดรตที่มีปริมาณมากถูกนำไปใช้ในระหว่างการชักนำและพัฒนาอวัยวะที่จะกลายเป็นดอกต่อไป ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงของระดับคาร์โบไฮเดรตนี้จึง อาจมีบทบาทสำคัญที่ทำให้เกิดการชักนำการเกิดดอกในพืชหลายชนิด

บทบาทของไนโตรเจนต่อกระบวนการเมตาบอลิซึมของคาร์โบไฮเดรต

Magel *et al.*, (2000) ทำการทดลองใน Norway spruce แสดงให้เห็นว่าการที่ปริมาณไนโตรเจนเพิ่มขึ้นจะทำให้เอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการเมตาบอลิซึมระหว่างคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจนทำงาน เอนไซม์ดังกล่าวคือ PEP-carboxylase (ภาพ 1) และ NADP-dependent isocitrate dehydrogenase ซึ่งกรดอินทรีย์หลายชนิดสร้างมาจากวิถีนี้ โดย 2-oxoglutarate เป็นสารตั้งต้น (substrate) สำคัญในกระบวนการ ใช้ประโยชน์ของไนโตรเจน (nitrogen assimilation) และการสังเคราะห์กรดอะมิโน ทำให้มีความต้องการใช้คาร์บอนเพิ่มขึ้นเพื่อสร้างกรดอะมิโน นำไปสู่การสังเคราะห์น้ำตาลซูโครสลดลง โดยพิจารณาจากการเพิ่มขึ้นของ fructose-2,6 bisphosphase

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

และปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่สะสมไว้ลดลง เป็นผลทำให้อัตราการเคลื่อนย้ายคาร์บอนลดลง ทำให้มีผลต่อการเป็นแหล่งใช้ (sink) ที่สำคัญ

นอกจากนี้ยังมีแนวความคิดที่ ว่าการออกดอกของพืชขึ้นอยู่กับอัตราส่วนของคาร์โบไฮเดรต และไนโตรเจน (C/N ratio) ในต้นพืช ถ้าปริมาณไนโตรเจนสูงจะส่งเสริมการสร้างใบ และกิ่ง ทำให้การสร้างดอกของพืชเกิดยากหรือช้า ในขณะที่ปริมาณคาร์โบไฮเดรต หรือสารประกอบคาร์บอนในพืช มีมาก หรือพืชอยู่ในสภาพที่ได้รับปุ๋ยฟอสฟอรัส และโพแทสเซียมสูงจะกระตุ้นการสร้างตาดอกของพืช (สมบุญ, 2548) ศศิธร (2533) พบว่าปริมาณ TNC และ TN (total nitrogen) มีผลต่อการออดอกของลิ้นจี่ โดยอัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN จะสูงในช่วงก่อนการออกดอกจะทำให้มีเปอร์เซ็นต์การออกดอก เพิ่มสูงขึ้น ให้ผลสอดคล้องกับ กวิศร์ และคณะ (2533) พบว่าการเปลี่ยนตาใบไปเป็นตาดอกของเงาะเกิดขึ้นเมื่ออัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN สูงเช่นเดียวกับ กิติโชติ (2537) รายงานว่าต้นลำไยที่มีการออกดอกมาก มีอัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN สูง ส่วนดารณี และตระกูล (2545) พบว่าปริมาณ TNC TN และ C/N ratio ในยอดลำไยที่ได้รับสาร $KClO_3$ มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับสาร แต่ปริมาณ TNC ในใบไม่มีความแตกต่างกันอาจเนื่องจากใบเป็นแหล่งสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตแล้วส่งออกไปยังส่วนอื่นๆ ของพืช ไม่ได้เก็บสะสมไว้ ทำให้ปริมาณ TNC ในใบมีน้อยกว่าในยอดและราก อย่างไรก็ตามพบว่าอัตราส่วนระหว่างคาร์โบไฮเดรต และไนโตรเจนไม่มีผลในการชักนำการออกดอกในมะกอก แต่มีบทบาทในการสร้างตาดอก และการพัฒนาของตาดอก รวมถึงผลผลิตในปีถัดไป (Ulger *et al*., 2004) และในอดีตอัตราส่วนของ C/N จะเป็นสมมติฐานหนึ่งที่ถูกใช้ในการอธิบายเกี่ยวกับ กระบวนการ ชักนำการออกดอกในพืชหลายชนิด โดยเชื่อว่าอัตราส่วนของ C/N เป็นตัวควบคุมการออกดอก แต่จากผลการศึกษาของ Wijarn (2008) พบว่าอัตราส่วนของ C/N ไม่มีความสัมพันธ์กับการชักนำการออกดอกของลำไยที่ได้รับสาร $KClO_3$ เนื่องจากไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญระหว่างต้นที่ออกดอก และไม่ออกดอก ดังนั้นอาจกล่าวได้ว่าธาตุอาหารไม่ได้เป็นตัวควบคุมการออกดอก แต่เป็นเพียงส่วนสนับสนุนการออกดอกเท่านั้น (Bernier *et al*., 1993)

ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ฮอร์โมนพืช (Plant hormone)

ฮอร์โมนพืชเป็นหนึ่งในปัจจัยหลักที่มีผลต่อการออกดอกในพืชไม้ผลหลายชนิด ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับความแตกต่างของสภาพภูมิประเทศ แหล่งกำเนิด ลักษณะทางพันธุกรรม ชนิด พันธุ์ และสารเคมีที่มีผลต่อกระบวนการพัฒนา และการเปลี่ยนแปลงทั้งภายใน และภายนอกของพืชแต่ละชนิด อาทิเช่น การสร้างดอกของ ไม้ผลพวกมะม่วง ส้ม สตรอเบอรี ท้อ แอปเปิล และเชอร์รีจะเกิดขึ้นเมื่อปริมาณของจิบเบอเรลลินในพืชมีน้อย ในไม้ยืนต้นส่วนใหญ่พบว่าจิบเบอเรลลินเป็นสารที่ส่งเสริมให้พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบเพิ่มขึ้น สอดคล้องกับรายงานของ กุลทินี (2542) พบว่า ลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวยจะมีปริมาณ สารคล้ายจิบเบอเรลลิน (gibberellin-like substance) ในยอดต่ำ และคงที่ในสัปดาห์ที่ 4 - 1 ก่อนการแตกใบอ่อน จากนั้นจะเพิ่มสูงขึ้นในสัปดาห์ที่แตกใบอ่อน เช่นเดียวกันกับ สุธาสินี (2544) รายงานว่า ปริมาณ สารคล้ายจิบเบอเรลลิน ในยอดมะปรางพันธุ์ทูลเกล้าลดต่ำลงตั้งแต่สัปดาห์ที่ 8 จนถึงสัปดาห์ที่ 2 ก่อนการออกดอก จิบเบอเรลลิน เป็นฮอร์โมนพืชที่เกี่ยวข้องกับระยะวัยเยาว์ของพืช และมีผลในการชะลอการสร้างดอก กในไม้ผล ฉะนั้นจึงมีการใช้สารชะลอการเจริญเติบโตบางชนิด เพื่อลดการสังเคราะห์จิบเบอเร ลลิน ได้แก่ ดามิ-โนไซด์ และพาโคลบิวทราโซล พ่นให้กับมะม่วงซึ่งสามารถ กระตุ้นการสร้างดอกของมะม่วงได้ Reig *et al*. (2006) พบว่าถ้าหากพ่นจิบเบอเรลลินในช่วงการชักนำการเกิดตาดอกของต้นท้อ จะทำให้การพัฒนาไปเป็นดอกหยุดชะงัก อีกทั้งพบว่าเมล็ดไม้ผล ที่มีเปลือกหุ้มเมล็ดแข็ง (stone fruit) เป็นแหล่งผลิตจิบเบอเรลลินที่สำคัญ และมีผลยับยั้งการเกิดดอก ในฤดูถัดไป (Hoad, 1978) นอกจากนี้การใช้จิบเบอเรลลินสามารถยังยั้งการเกิดดอกในอะโวกาโด เชอร์รีหวานและท้อ อีกทั้งการให้จิบเบอ -เรลลินแก่ต้นส้มก็สามารถลดการเกิดดอกได้ โดยจะไปทำให้จำนวนของตาดอกลดลง และยังมีผลต่อการเกิดยอดในแอปเปิลโดยจะไปลดอัตราการพัฒนาของข้อปล้อง และตาดอกที่จะเปลี่ยนเป็นดอกต่อไป (Wilkie *et al*., 2008)

เอทิลีนเป็นฮอร์โมนพืชอีกชนิดหนึ่งที่มีบทบาทต่อการออกดอกของพืช โดยพบว่าในช่วงที่พืชสร้างดอกจะมีการสร้างเอทิลีนเพิ่มขึ้น ดังนั้นการให้เอทิลีน หรือสารปลดปล่อยเอทิลีน เช่น เอทิฟอน จะส่งเสริมให้พืชเข้าสู่ระยะชราภาพ และกระตุ้นการสร้างดอกในพืชหลายชนิดได้แก่ การใช้เอทิฟอนกับมะม่วง สับปะรด เงาะ ลิ้นจี่ ลำไย และแอปเปิล ทำให้ชักนำให้เกิดตาดอกในกิ่งที่ไม่สร้างดอก และกิ่งที่สร้างดอกจะติดผลได้ดี (สมบุญ, 2548) นอกจากนี้ยังพบว่าเอทิลีนยังมีบทบาทต่อการเจริญทางกิ่งใบ ศิริเพ็ญ (2544) พบว่า ในยอดลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวย และมะปรางพันธุ์ทูลเกล้ามีความเข้มข้นของเอทิลีนในช่องว่างระหว่างเซลล์ลดลง ในช่วงสัปดาห์ที่ 8-6 ก่อนการแตกใบอ่อน จากนั้นจะเพิ่มขึ้นจนถึงสัปดาห์ที่มีการแตกใบอ่อน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ออกซินในรูปของ IAA จะพบมากในพืชชั้นสูง และมีบทบาทที่สำคัญในการเกิดปรากฏการณ์ตายอดข่มตาข้าง (apical dominance) (Devies, 1995) Potchanasin (2008) พบว่าในเนื้อเยื่อส่วนใต้ปลายยอด ของลำไย (sub-apical meristem) มีปริมาณ IAA เพิ่มขึ้นเมื่อ ได้รับอุณหภูมิสูง แต่จะมีปริมาณลดลงเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำ และสารโพแทสเซียมคลอเรต การลดลงของ IAA ดังกล่าวน่าจะมีผลต่อการชักนำการเกิดดอกต่อไป นอกจากนี้ พัชรินทร์ (2551) พบว่า การเปลี่ยนแปลง ปริมาณ diffusible IAA ในใบอ่อนของลำไย เมื่อราดสารโพแทสเซียมคลอเรตมีแนวโน้มต่ำลงเมื่อเปรียบเทียบกับการไม่ราดสาร และเช่นเดียวกัน กับการตัดใบอ่อนของลำไย ซึ่งทำให้ปริมาณ diffusible IAA ในใบลดลง เมื่อเปรียบเทียบกับใบ แก่จากยอดที่มีใบอ่อนอยู่ อาจเป็นไปได้ว่าสารโพแทสเซียมคลอเรตยับยั้งการสังเคราะห์ IAA ในใบอ่อน และปริมาณ IAA ในใบที่ลดลงอาจเป็นสภาวะที่เหมาะสมต่อการ ส่งสัญญาณ การสร้างตาดอก (floral signal) ในไม้ผล อุมาวดี (2550) พบว่าปริมาณ IAA shoot-diffusate จะสูงขึ้นในช่วงแตกใบอ่อนและลดลงเมื่อใบมีอายุมาก เนื่องจาก ในเนื้อเยื่ออ่อนที่กำลังมีการพัฒนาจะมีการสังเคราะห์ IAA เพิ่มขึ้น (Davies, 1995; Srivatava, 2001)

ไซโตไคนินเป็นฮอร์โมนที่มีบทบาทสำคัญในการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช อาทิเช่น การแบ่งเซลล์ การสร้างอวัยวะ การเพิ่มขนาดของเซลล์และอวัยวะ การป้องกันการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ การชะลอการแก่ชรา การเปิดปิดปากใบ และการพัฒนาของตา (นภดล, 2545) นอกจากนี้ ไซโตไคนิน ยังเกี่ยวข้องกับกระบวนการชักนำการเกิดดอกในต้นลำไย หลังจากที่ต้นลำไยได้รับ สภาพชักนำให้ออกดอก คือ สารโพแทสเซียมคลอเรต หรืออุณหภูมิต่ำ ซึ่งทำให้เกิดการเคลื่อนย้ายฮอร์โมนออกจากใบ โดยพบว่า อุณหภูมิต่ำจะเพิ่มการ เคลื่อนย้าย ของ *N6*(Δ2-isopentenyl) adenine / *N6*(Δ2- isopentenyl) adenosine (iP/iPA) ร่วมกับ IAA แต่การเคลื่อนย้าย Zeatin/Zeatin riboside (Z/ZR) และ gibberellins (GAs) จะมีปริมาณค่อนข้างต่ำ (<10 ng) การที่พบปริมาณ iP/iPA มากกว่า Z/ZR ใน exudate ของใบลำไยอาจเกิดจาก iP/iPA เคลื่อนย้ายออก จากใบไปทาง ท่ออาหาร เพื่อ ไปยัง ส่วน ปลายยอด (shoot apical) และเนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง (lateral meristem) (Sringarm, 2008) ในช่วงระหว่างการกำเนิดตาดอก (floral bud initiation) ทำให้ปริมาณ iP/iPA ในตายอดเพิ่มขึ้น (Chen *et al.*, 1997) จากการทดลองที่ผ่านมา อาจสรุปได้ว่าสารโพแทสเซียมคลอเรตมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงปริมาณความเข้มข้น และการเคลื่อนย้ายของฮอร์โมนในใบ ปลายยอด และเนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง อาทิเช่น ส่วนของใบ หลังจากที่ได้รับ สาร โพแทสเซียมคลอเรต แสดงให้เห็นถึงการลดลงของ diffusible IAA และ diffusible iP/iPA ในขณะที่อุณหภูมิต่ำจะไปกระตุ้น diffusible IAA และ diffusible iP/iPA มีงานวิจัยจำนวนมากที่ รายงาน ความสัมพันธ์ระหว่าง diffusible iP/iPA ในใบต่อการชักนำการเกิดดอก (Grayling and Hanke, 1992; Lejeune *et*

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

al., 1994; Corbesier *et al*., 2003) ที่มีความคล้ายคลึงกับผลของอุณหภูมิต่ำในลำไย ในทางตรงกันข้ามพบว่าสารโพแทสเซียมคลอเรต จะไปลด diffusible iP/iPA จากใบ โดยไม่มีผลในทางลบต่อปริมาณความเข้มข้นของฮอร์โมนดังกล่าวในเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลาย แต่มีความสัมพันธ์ในเชิงบวกกับกระบวนการชักนำการออกดอก แต่อย่างไรก็ตามยังพบว่าความสัมพันธ์กับกระบวนการชักนำการออกดอกเป็นผลจากการเพิ่มขึ้นของ diffusible iP/iPA ในยอด และการเพิ่มขึ้นของ Z/ZR ในใบ

ควบคุมการสร้างดอกในพืช

การสร้างดอกของพืชถูกควบคุมโดยปัจจัยต่าง ๆ ทั้งปัจจัยภายในพืชและสภาพแวดล้อมของพืช ได้แก่

ปัจจัยภายในพืช

1.1 ชนิดและพันธุ์พืช ชนิดและพันธุ์พืชที่แตกต่างกันจะถูกกำหนดโดยลักษณะพันธุกรรมของพืช แม้ในสภาพแวดล้อมเดียวกันจะมีความสามารถในการสร้างดอกโดยเฉพาะการออกดอกแรกต่างกันไปด้วย เช่น ลิ้นจี่ (Menzel, 1983) และพืชล้มลุกจะสร้างดอกได้เร็วกว่าพืชยืนต้น (สมบุญ, 2548)

1.2 อายุของพืช พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านกิ่ง ก้าน ใบ จากระยะเยาวภาพไปเป็นระยะเต็มวัยถึงช่วงอายุที่เหมาะสมจึงมีการสร้างดอก อายุพืชมีความสัมพันธ์กับขนาดของต้นพืช เช่น ลิ้นจี่ประมาณ 4-5 ปี (Menzel, 1983) และเกี่ยวข้องกับปริมาณอาหารในพืช เนื่องจากคาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสงและสะสมในพืชมีผลต่อการสร้างดอก เมื่อมีการสร้างตาดอกพืชจะสะสมคาร์โบไฮเดรตพวกแป้งและน้ำตาลซึ่งเป็นแหล่งพลังงาน (สมบุญ, 2548)

1.3 ปริมาณสารฮอร์โมนในพืช สารฮอร์โมนที่พืชสร้างขึ้นเกี่ยวข้องกับปัจจัยสิ่งแวดล้อมอื่นๆ ทั้งภายในและภายนอกของพืช เพราะปัจจัยต่างๆ เหล่านี้จะมีผลต่อระดับฮอร์โมนและการสร้างฮอร์โมนในพืช การสร้างดอกของพืช พวกมะม่วง ส้ม สตรอเบอรี่ ท้อ แอปเปิล เชอรี่ พืชจะสร้างดอกเมื่อปริมาณ GAas ในพืชมีน้อย ในไม้ยืนต้นส่วนใหญ่พบว่า GAs เป็นสารที่ส่งเสริมให้พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบเพิ่มขึ้น สอดคล้องกับรายงายของกุลทินี (2542) พบว่า gibberellin-like substances ในยอดมะปรางพันธุ์ทูลเกล้า และลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวยมีปริมาณต่ำและคงที่ในสัปดาห์ที่ 4-1 ก่อนการแตกใบอ่อน จากนั้นจะเพิ่มสูงขึ้นในสัปดาห์ที่แตกใบอ่อน

ในขณะที่ สุธาสินี (2544) รายงานว่า ปริมาณ gibberellin-like substances ในยอดมะปรางพันธุ์ทูลเกล้าลดต่ำลงตั้งแต่สัปดาห์ที่ 8 จนถึงสัปดาห์ที่ 2 ก่อนการออกดอก ฉะนั้น GAs เป็นฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับระยะเยาวภาพของพืช จึงมีผลในการชะลอการสร้างดอก วิธีการใดก็ตามที่มีผลลด GAs ในพืช ซึ่งทำได้โดยการให้สารชะลอการเจริญเติบโตบางชนิดแก่พืช เพื่อลดการสร้าง

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, ไม่มี, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย
จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

GAs จะมีผลกระตุ้นการสร้างดอกให้เร็วขึ้น สารชะลอการเจริญเติบโตของพืชที่นิยมใช้ได้แก่ คามิโนไซด์ พาโคลบิวทราโซล พ่นที่มะม่วงจะกระตุ้นการสร้างดอกของมะม่วงได้

สารอีกชนิดหนึ่งที่มีบทบาทต่อการสร้างดอกในพืชคือ เอทธีลีน พบว่าในช่วงที่พืชสร้างดอก พืชจะมีการสร้างเอทธีลีนเพิ่มขึ้น ดังนั้นการให้เอทธีลีน หรือสารปลดปล่อยเอทธีลีน เช่น อีทาฟอน จะส่งเสริมให้พืชเข้าสู่ระยะชราภาพ และกระตุ้นการสร้างดอกในพืชหลายชนิด ได้แก่ การใช้อีทาฟอนกับมะม่วง สับปะรด เงาะ ลิ้นจี่ ลำไย และแอปเปิ้ล ทำให้ชักนำให้เกิดตาดอกในกิ่งที่ไม่สร้างดอก และกิ่งที่สร้างดอกจะติดผลได้ดี (สมบุญ, 2548)

นอกจากนี้ยังพบว่าเอทธีลีนยังมีบทบาทต่อการเจริญทางกิ่งใบ (vegetative) ตามรายงานของ ศิริเพ็ญ (2544) พบว่า ในยอดลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวย และมะปรางพันธุ์ทูลเกล้ามีความเข้มข้นของเอทธีลีนในช่องว่างระหว่างเซลล์ลดลง ในช่วงสัปดาห์ที่ 8-6 ก่อนการแตกใบอ่อน จากนั้นจะเพิ่มขึ้นจนถึงสัปดาห์ที่มีการแตกใบอ่อน

ปัจจัยกับสิ่งแวดล้อมภายนอก

สภาพแวดล้อมภายนอกมีอิทธิพลต่อการเกิดตาดอกและการพัฒนาระยะเจริญพันธุ์ จะเห็นได้ว่าพืชบางชนิดสามารถออกดอกได้ทุกฤดู แต่มีพืชอีกหลายชนิดต้องผ่านสภาพแวดล้อมที่เฉพาะ เช่น การมีช่วงแสงที่เหมาะสม หรือต้องการอุณหภูมิต่ำ ตลอดทั้งการได้รับน้ำและแร่ธาตุจากดินในปริมาณที่เหมาะสม จึงทำให้พืชสามารถมีการเจริญและพัฒนาไปเป็นระยะเจริญพันธุ์ ปัจจัยต่างๆ ที่กล่าวมาข้างต้นได้แก่

2.1 แสง แสงเป็นแหล่งพลังงานที่สำคัญในกระบวนการสร้างอาหารของพืช โดยทั่วไปในพืชส่วนใหญ่ต้องการความเข้มของแสงในปริมาณที่สูงในการออกมีผลต่อการดอกของพืช โดยมีผลต่อปริมาณการสะสมสารอาหารในพืช และกระตุ้นการสร้างตาดอก จากรายงานของ Cartechini and Palliotti (1995) รายงานว่าต้นองุ่น (grapevines) ที่พรางแสง 60% และ 30% มีการออกดอกลดลง คือ 62% และ 54% ตามลำดับ เมื่อเปรียบเทียบกับการไม่พรางแสง และน้ำหนักแห้งของใบ คาร์โบไฮเดรต แป้ง ปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำ พื้นที่ใบ และจำนวนตาข้างลดลง ในขณะที่ปริมาณคลอโรฟิลล์เพิ่มมากขึ้น และเมื่อ พราง แสง 88 % ให้กับต้นส้มจะมีผลให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตในใบลดลง และมีการสร้างตาดอกลดลง รวมทั้งมีจำนวนของปลายยอดที่เป็นตาใบเพิ่มมากขึ้น (Garíca- Luis *et al.*,1995)

ช่วงแสงมีอิทธิพลต่อการสร้างดอกของพืชหลายชนิด พืชแต่ละชนิดต้องการความยาวของช่วงแสงต่างกันไป ทำให้สามารถแบ่งพืชตามการตอบสนองของช่วงแสงซึ่งมีผลในการออกดอกของพืชเป็น พืชวันสั้น พืชวันยาว และพืชที่ไม่ตอบสนองต่อช่วงแสง

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

2.2 อุณหภูมิ อุณหภูมิมีผลต่อการออกดอกของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งพืชเขตหนาวมักต้องการอุณหภูมิต่ำมีผลต่อการกระตุ้นการสร้างตาดอก หรือขจัดการพักตัวของตาดอกในพืช ส่วนพืชเขตร้อนหลายชนิด เช่น ลิ้นจี่ที่ต้องการอุณหภูมิต่ำในการชักนำการสร้างตาดอก ซึ่งในเขตหนาว (เส้นละติจูดที่ 15 ถึง 30 องศาเหนือ) อุณหภูมิที่เหมาะสมอยู่ระหว่าง -1.1 ถึง 4 องศาเซลเซียสและไม่มีน้ำแข็งในฤดูหนาว ในเขตร้อน (อินโดนีเซีย จีนตอนใต้ ฟิลิปปินส์ กัวเตมาลา และคิวบา) อุณหภูมิในฤดูหนาวไม่ต่ำกว่า 10 องศาเซลเซียสทำให้ลิ้นจี่สามารถเจริญเติบโตทางกิ่งใบได้ดี แต่ไม่มีการออกดอกและติดผล (Menzel, 1983) ในลำไยต้องการอุณหภูมิต่ำในช่วง 10-20 องศาเซลเซียส เพื่อกระตุ้นการสร้างตาดอก (พิทยาและพาวิน, 2545) พืชบางชนิดการสร้างตาดอกไม่ขึ้นกับอุณหภูมิ แต่จะขึ้นกับปัจจัยอื่นๆ เช่น ระดับฮอร์โมนและสารอาหารในพืช ตลอดจนน้ำในดิน (สมบุญ, 2548) นอกจากนี้ยังพบว่าการที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงหลังจากมีเกิดตาดอกจะมีผลทำให้การพัฒนาของตาดอกไม่สมบูรณ์ อาจเกิดลักษณะของช่อดอกปนใบได้ เช่น ลิ้นจี่ มะม่วง และลำไย (Menzel, 1983)

2.3 น้ำ ปริมาณน้ำในดินมีผลต่อการติดดอกของพืชในสภาพที่พืชขาดน้ำ หรือเกิดความเครียดในพืช จะมีตัวชักนำในการสร้างตาดอก เช่น อะโวคาโด มะนาว มะม่วง และลิ้นจี่ (Chaikiattiyos *et al*., 1994) ในลิ้นจี่ถ้าความชื้นในดินสูงในช่วงที่มีการสร้างตาดอก จะช่วยส่งเสริมการแตกใบอ่อน และยับยั้งการสร้างตาดอก (Menzel, 1983) แต่ในระยะการเจริญของตาดอกถ้าพืชเกิดการขาดน้ำมากเกินไปทำให้ตาดอกไม่สามารถเจริญต่อไปได้ กระบวนการสร้างตาดอกจะหยุดชะงักอยู่จนกว่าจะได้รับน้ำ เมื่อทำการงดน้ำกับ ส้ม (satsuma mandarin) เพื่อกระตุ้นการออกดอก พบว่า ต้นส้มที่ขาดน้ำระดับรุนแรงมีการออกดอกน้อยกว่าการขาดน้ำระดับกลาง แต่มีอัตราส่วนของช่อดอกล้วนเป็น 3 เท่าของช่อดอกปนใบ ในขณะที่การขาดน้ำระดับกลางมีช่อดอกปนใบเป็น 1.7 เท่าของช่อดอกล้วน ในขณะที่ปริมาณ IAA และ ABA เพิ่มสูงขึ้นเป็น 2 เท่าเมื่อส้มมีสภาวะเครียดจากนั้นจะลดต่ำลง แต่ไม่แตกต่างกันในระหว่างกรรมวิธี และการขาดน้ำระดับกลางมี GA_1 และ GA_3 เพิ่มสูงขึ้นในช่วงเครียด แต่ปริมาณ GA_4 และ GA_7 ไม่มีความแตกต่างกัน (Koshita and Takahara, 2004) นอกจากนี้ยังพบว่าการขาดน้ำยังสามารถกระตุ้นการออกดอกของ อะโวคาโดavocado และ มะนาว (Chaikiattiyos *et al*., 1994) ซึ่งเป็นการลดการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ การรดน้ำให้แก่ต้นพืชที่อยู่ในระยะการสร้างตาดอกอาจมีผลทำให้การสร้างตาดอกช้าลงได้เช่นกัน

2.4 ปริมาณอาหารในพืช เชื่อว่าการออกดอกของพืชขึ้นอยู่กับอัตราส่วนของคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจนในต้นพืช ถ้าปริมาณไนโตรเจนสูงจะส่งเสริมการสร้างใบ และกิ่งหรือการเจริญด้านกิ่งใบ ทำให้การสร้างดอกของพืชเกิดยากหรือช้า ในขณะที่ปริมาณ

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

~~คาร์โบไฮเดรต หรือสารประกอบคาร์บอนในพืชซึ่งสูงหรือในสภาพ ที่พืชได้รับปุ๋ยฟอสฟอรัสและโพแทสเซียมสูงจะกระตุ้นการสร้างตาดอกของพืช (สมบุญ, 2548)~~

~~การเจริญเติบโตทางกิ่งใบ (vegetative) มีผลลดการเจริญเติบโต ทางด้านสืบพันธุ์ (reproductive) ดังนั้น การยับยั้งการเจริญทางกิ่งใบจึงเป็นวิธีหนึ่งในการกระตุ้นการออกดอก เช่น การงดน้ำให้พืชเกิดสภาวะเครียด การให้อุณหภูมิต่ำ การควั่นกิ่ง และการให้สารเคมีในการลดการเจริญเติบโตของกิ่งใบ (Chaikiattiyos *et al*., 1994 , พาวิน และคณะ, 2543) เป็นต้น~~

~~ในทางตรงกันข้าม ใน มะกอก พบว่า อัตราส่วนระหว่างคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจนไม่มีผลในการชักนำการออกดอก แต่มีบทบาทในการสร้างตาดอก และการพัฒนาของตาดอก รวมถึงผลผลิตในปีถัดไป (Ulger *et al*., 2004)~~

~~ในขณะที่การขาดแคลนไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม ทำให้พืชเกิดการแคระแกร็น รวมถึงการกระทบต่อการสร้างตาดอก เช่น ลิ้นจี่ และการเพิ่มธาตุอาหารรองให้แก่พืช เช่น สังกะสี โบรอน และทองแดง จะช่วยเพิ่มการออกดอกและติดผล (Menzel, 1983)~~

~~**2.5 สารเคมี** สารเคมีหลายชนิดรวมทั้งสารควบคุมการเจริญเติบโตซึ่งพืชได้รับจากภายนอกสามารถชักนำให้เกิดดอกในพืชได้เช่นเดียวกับฮอร์โมนที่พืชสร้างขึ้น เช่น การใช้ Na-NAA (sodium naphthylene acetic acid) และ SADH (dimethylaminosuccinamic acid) กับลิ้นจี่เพื่อควบคุมการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ และส่งเสริมการออกดอก การใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตชักนำการสร้างดอกนอกฤดูในลำไย (สมบุญ, 2548)~~

~~การชักนำการออกดอก (Floral Induction; FI)~~

~~การชักนำการออกดอกเป็นกระบวนการสำคัญของพืชจะทำให้เกิดการเปลี่ยนจากการเติบโตทางกิ่งและใบ (vegetative growth) ไปเป็นการพัฒนาทางด้าน เจริญพันธุ์ (reproductive growth) นอกจากนี้เป็นปัจจัยที่สำคัญในทางเกษตรและทางพืชสวนเพราะเนื่องจากกลไกควบคุมการชักนำการเกิดดอกจะส่งผลต่อช่วงเวลาการเกิดดอกและการเก็บเกี่ยว. โดยทั่วไปแล้ว FI จะถูกควบคุมโดยปัจจัยภายในและภายนอก ซึ่งปัจจัยดังกล่าวส่งผลต่อการออกดอกในช่วงเวลาที่เหมาะสม ปัจจัยดังกล่าวได้แก่ แสง อุณหภูมิ GA และปัจจัยอิสระ(autonomous) อื่นๆ เป็นต้น (Bernier, 1998). นอกจากนี้ยังมีปัจจัยภายในอื่นที่เป็นตัวควบคุมหรือดัดแปลงกระบวนการ FI อาทิ เช่น ความเข้มข้นของฮอร์โมนชนิดต่างๆและการเคลื่อนย้าย เมตาบอไลท์ (metabolite)ที่สัมพันธ์กับคาร์โบไฮเดรตและปริมาณน้ำภายใน (water availability) เป็นต้น (Colasanti and Sundaresan, 2000)~~

ที่จัดรูปแบบ ... (×6)
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย
ที่จัดรูปแบบ ... (×32)
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

กลไกชักนำการเกิดดอก (Floral induction mechanisms)

การศึกษาทางสรีรวิทยาของพืชเป็นอีกปัจจัยที่ใช้อธิบายสมมติฐานของการควบคุมการออกดอก ซึ่งสามารถแบ่งออกเป็น 3 ประการดังนี้

- แนวความคิดเกี่ยวกับสาร florigen/antiflorigen
- แนวความคิดเกี่ยวกับ nutrient diversion
- รูปแบบการควบคุมจากหลายๆ ปัจจัย (Sachs, 1977; Luang; 1979; Bernier, 1988)

แนวความคิดเกี่ยวกับสาร florigen/antiflorigen

คำว่า florigen (flower-forming substance) ถูกใช้อธิบายว่าเป็นตัวส่งสัญญาณระยะไกล (long-distance signal) ที่เคลื่อนที่จากใบไปยัง SAM (shoot apical meristem) ซึ่ง SAM จะทำหน้าที่เป็นสัญญาณที่ชักนำการออกดอก (flower inducing signal) ซึ่งสัญญาณนี้สามารถที่จะส่งจาก donor ที่ได้รับการชักนำแล้วไปยังส่วน (graft union) ที่ยังไม่ได้ชักนำ (receptor) และอาจเป็นสัญญาณที่สามารถเปลี่ยน vegetative growing SAM ไปเป็น reproductive SAM Florigen คาดว่าน่าจะเป็นสารที่มีอยู่เพียงชนิดเดียวในโลก มีความจำเพาะเจาะจงน้อยและถูกบัญญัติขึ้นมาโดย Chailakhyan (1936) จากการศึกษาการออกดอกของถั่วพบว่าการออกดอกถูกยับยั้งด้วยสารยับยั้งการออกดอก (floral inhibitors) ที่สามารถส่งข้ามมาจากส่วน graft union (antiflorigen) (Weller et al., 1997) จากหลักฐานนี้ชี้ให้เห็นว่า พืชวันสั้นหรือวันยาวจะผลิต florigen ในใบที่ถูกชักนำด้วยแสงแล้ว จากนั้นจะสามรถส่งต่อไปยังพืชชนิดอื่น หรือพืชที่มิได้เป็นวันสั้นหรือวันยาว. แต่ในทางตรงกันข้ามพบว่า antiflorigen อาจจะผลิตในใบที่มิได้ถูกชักนำด้วยแสง ซึ่งการเคลื่อนที่ของสารเหล่านี้ (florigen and antiflorigen) อาจจะอยู่ภายในท่ออาหารไปตาม assimilated to competent SAM. (review in Bernier, 1988) การศึกษาลักษณะทางพันธุกรรมที่ควบคุมการออกดอกใน Arabidopsis ช่วยเพื่อความเข้าใจมากขึ้น พบว่าจำนวนของยีนเกี่ยวข้องกับกระบวนการชักนำการออกดอก การทำงานที่ต่อเนื่องของกลุ่มยีนทั้งสองกลุ่มเกี่ยวข้องกับการออกดอกโดยยีนกลุ่มแรกจะทำการเปลี่ยนเนื้อเยื่อจาก vegetative กลายเป็นดอก (floral meristem identity gene) และกลุ่มยีนที่ทำหน้าสร้างส่วนประกอบต่างๆของดอก (organ identity gene) ดังนั้นยีนที่ควบคุมการออกดอกที่ถูกคาดว่าไปทำปฏิกิริยากับยีน floral meristem identity ใน Arabidopsis ได้แก่ *LEAFY (LFY), APETALA1 (AP1), CAULIFLOWER (CAL), APECTALA2 และ UNUSUAL FLORAL ORGAN(UFO)* (Levy and Dean, 1998). การเกิด over-expression ของยีน *LFY* และ *AP1* เป็นสาเหตุทำให้เกิดการสร้างเนื้อเยื่อเจริญส่วนดอก (determinate floral meristem) เร็วกว่าปกติ ซึ่งยีนที่เป็นตัวควบคุมการออกดอกขั้นตอนสุดท้ายใน Arabidopsis คือยีน *LFY* ที่ทำหน้าที่ encode a transcription factor. อีกทั้งยังคาดว่าเป็น

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ตัวหนา

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ตัวหนา

จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

เป้าหมายของตัวควบคุมเวลาการออกดอกซึ่ง *LFY* จะทำงานที่ SAM และรอบๆ leaf primodia เพื่อที่กระตุ้นการทำงานของ *APETELAI (API)* (Weigel et al., 1992; Colasanti and Sundaresan, 2000)

แนวความคิดเกี่ยวกับ nutrient diversion

แนวความคิดนี้ได้รับการพิจารณาว่าอาจเป็นปัจจัยที่สองในการเป็นตัวส่งสัญญาณการออกดอกโดยกรรมวิธีที่ได้รับการชักนำสามารถที่จะทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของ assimilate ที่จะย้ายไปอยู่ส่วนของ SAM และจากนั้นจึงจะถูกชักนำให้เกิดออกดอก (Sachs, 1997) หลักการดังกล่าวคือ assimilate (คาร์โบไฮเดรต) จะเคลื่อนย้ายไปมาในระหว่างวงจรการเติบโตของแต่ละปี และจะสะสมระหว่างช่วงการเติบโตที่สำคัญภายใน SAM ซึ่งเป็นที่ที่จะนำไปสู่การเกิดการชักนำการออกดอก

รูปแบบการควบคุมจากหลายๆ ปัจจัย

จากสมมติฐานของปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการควบคุมการเกิดดอกได้แก่ promoter, ตัวยับยั้ง, ฮอร์โมนพืชและธาตุอาหาร และพบว่า FI จะเกิดขึ้นได้ถ้าหากปัจจัยเหล่านี้ไปอยู่ในตำแหน่ง (reach)ของ SAM ในเวลาและปริมาณความเข้มข้นที่เหมาะสม นอกจากนี้ปัจจัยดังกล่าวยังสามารถที่จะจำกัดการตอบสนองต่อการออกดอกอันเนื่องมาจากความแปรปรวนทางพันธุกรรมที่อาจเป็นผลมาจากพื้นฐานความแตกต่างของพันธุกรรมหรือเนื่องมาจากความปรวนแปรของสภาวะสิ่งแวดล้อม (Bernier, 1988; Coresier and Coupland, 2006)

ปัจจัยต่อการชักนำการออกดอก (Floral induction)

การชักนำการออกดอกเป็นกระบวนการที่สำคัญในขั้นตอนการเปลี่ยนจากการเติบโตทาง vegetative ไปสู่การพัฒนาทาง reproductive ซึ่งคือเป็นขั้นตอนแรกที่กระบวนการพัฒนาทางสรีรวิทยาภายในของส่วนเนื้อเยื่อเจริญและลักษณะทางสัณฐานวิทยาภายในเกิดการเปลี่ยนแปลงขั้นตอนนี้คาดว่าจะเกี่ยวข้องกับกลไกต่างๆภายในพืชรวมทั้งลักษณะทางสรีรวิทยา เมตาบอลิซึมและการแสดงออกของยีน (Bernier and Perilleux, 2005) การเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาภายในจะเริ่มเกิดขึ้นเมื่อสัญญาณที่คาดว่าน่าจะส่งมาจากใบหรือส่วนอื่นได้มาถึงส่วนของ SAM จากนั้นจึงทำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ตัวหนา

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: ตัวหนา

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ให้เกิดการเปลี่ยนจาก vegetative ไปเป็น reproductive (Hopkins and Huner, 2003) การเปลี่ยน (switch) ของเนื้อเยื่อเจริญจาก vegetative ไปเป็นดอกนั้นจะต้องถูกควบคุมการทำงานอย่างแม่นยำ อันเองมาจากทั้งปัจจัยภายนอกและภายใน

1. ปัจจัยภายนอกที่ส่งผลต่อ FI

ปัจจัยภายนอกประกอบด้วยสิ่งแวดล้อมและพืชไร่พืชสวน ปัจจัยทางด้านสิ่งแวดล้อมที่ส่งผลต่อ FI ได้แก่ ช่วงเวลาของแสง (ความยาววัน, photoperiod), คุณภาพแสง, ความเข้มแสง, อุณหภูมิต่ำ (vernalization), ธาตุอาหารและน้ำ อย่างไรก็ตามพบว่า photoperiod และ vernalization เป็นปัจจัยสำคัญที่จะกระตุ้นให้เกิด FI ในพืชปีเดียวหรือสองปีหลายๆชนิด พืชเขตร้อนบางชนิด เช่น ส้ม ต้องการสภาวะการขาดน้ำเพื่อกระตุ้นการเกิด FI (Koshita et al., 1999)

นอกจากนี้การใช้สารเคมีบางชนิด เช่น $KClO_3$ สามารถชักนำการเกิดดอกนอกฤดูในลำไย ได้ทดแทนความต้องการอุณหภูมิต่ำ ซึ่งการค้นพบดังกล่าวทำให้สามารถที่จะผลิตลำไยได้ตลอดทั้งปี (Manochai et al., 2005)

2. ปัจจัยภายในที่ส่งผลต่อ FI

ความเยาว์วัย (juvenility) ธาตุอาหารพืช และฮอร์โมนพืชเป็นปัจจัยส่วนหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อ FI โดยฮอร์โมนพืชเป็นปัจจัยหลักที่มีผลต่อการออกดอกในพืชไม้ผลหลายชนิด โดย GAs และ IAA สามารถทำงานแยกกันหรือพร้อมกันในสถานะเป็นตัวยับยั้ง FI แต่ cytokinin จะเป็นตัวกระตุ้นการเกิด FI (Bangert, 2006) Ito *et al.* (2001) รายงานว่าการใช้สารยับยั้งการเคลื่อนที่ออกซิน เช่น malic hydrazide (MH) และ 2,3,5-triiodobenzoic acid(TIBA) จะช่วยเพิ่มความเข้มข้นไซโตไคนินภายในบริเวณส่วนของตาข้าง ทำให้เกิดการสร้างตาดอกเพิ่มมากขึ้นในท้อญี่ปุ่น ซึ่งการยับยั้งการเคลื่อนที่ของออกซินจะเพิ่มความเข้มข้นของ CKs ในเนื้อเยื่อพืชหลายๆส่วน (Bangert, 1994 and 2006)

เพิ่มเติมเรื่อง "ความสำคัญของใบต่อการชักนำการเกิดดอก" ใบ

ใบเป็นแหล่งที่สำคัญ ในการสร้างสารกระตุ้นการออกดอก (florigen) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการควบคุมกระบวนการชักนำการเกิดดอก (Sachs, 1865; Chailakhyan, 1936) อายุของใบมีผลต่อการสร้างสารกระตุ้นหรือยับยั้งการชักนำการออกดอก ในการทดลองกับต้นลำไย พบว่า การใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตจะไม่มีประสิทธิภาพ ถ้าหากต้นลำไยปราศจากใบแก่ ในขณะที่ใบอ่อนมีผล

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน) ไทย

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: Default, การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, ไม่มี, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.38"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, ตัวหนา

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, ขีดเส้นใต้, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, ตัวหนา

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: ตัวหนา, สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, ตัวหนา

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

ยับยั้งการชักนำการเกิดดอก ของลำไย (Sringarm, 2008) อีกทั้งพบว่า ถ้าต้นลำไยมีใบติดอยู่ในระหว่างที่ได้รับสารโพแทสเซียมคลอเรต จะพบการเกิดดอกเป็น 100 % และปริมาณ Z/ZR จะเพิ่มขึ้นในเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอด และพบความแตกต่างระหว่างไซโตไคนินชนิด Z/ZR และ iP/iPA ในส่วนของเนื้อไม้และเปลือกไม้ โดยพบการสะสมของ iP/iPA ภายในเนื้อไม้และเปลือกไม้ของลำไยที่ไม่มีใบ (แม้จะไม่ได้รับ $KClO_3$ ก็ตาม) แต่จะพบการสะสมของ Z/ZR ในต้นที่มีใบและได้รับโพแทสเซียมคลอเรตเท่านั้น (Potchanasin, 2009) เมื่อเด็ดใบลิ้นจี่ทิ้ง หลังจากที่ลิ้นจี่ได้รับอุณหภูมิต่ำ พบว่าต้นลิ้นจี่ไม่สามารถออดดอกได้ ในขณะที่ต้นที่มีใบสามารถออกดอกได้ตามปกติ (Ying and Davenport, 2004) อาจกล่าวได้ว่าใบเป็นแหล่งสำคัญในการสร้าง สาร (florigen) ที่ชักนำการออกดอกในลิ้นจี่และมะม่วง อีกทั้งยังพบว่า florigen สามารถเคลื่อนที่ผ่านสลับไปมาได้ ณ ตำแหน่งที่ทาบกิ่งไว้ และ florigen นี้สามารถเคลื่อนย้ายแบบระยะไกลจากส่วนลำต้นที่มีใบไปยัง ลำต้นที่ไม่มีใบในมะม่วงๆ ได้ (Davenport and Ying, 2003; Nunez-Elisea *et al.*, 1996) นอกจากนี้พบว่าใบแก่เป็นแหล่งของสารกระตุ้นการออกดอกที่จำเป็นในมะม่วงหลังจากชักนำการออกดอกด้วยอุณหภูมิต่ำ แต่อย่างไรก็ตามถ้าอุณหภูมิที่รากสูงจะยับยั้งการกำเนิดดอกในลิ้นจี่ แม้ว่ายอดจะได้รับอุณหภูมิต่ำที่จะชักนำให้เกิดการออกดอกก็ตาม (Wilkie *et al.*, 2008) โดยไม่พบความแตกต่างระดับปริมาณคาร์โบไฮเดรตหรือไนโตรเจนในใบทั้งในลิ้นจี่และมะม่วง (Davenport and Nuñez-Elisea, 1997; Nunez-Elisea *et al.*, 1996; Reece et *al.*, 1949)

นอกจากนี้

สารโพแทสเซียมคลอเรต (Potassium chlorate; $KClO_3$)

ปัจจุบันเป็นที่ทราบดีว่าสารเคมีที่ใช้บังคับลำไยให้ออกดอกนอกฤดูได้ คือโพแทสเซียม - คลอเรต โดยคุณสมบัติของโพแทสเซียมคลอเรตเป็นผงสีขาวคล้ายแป้ง ไม่มีความมันวาว ไม่ดูดซับความชื้น มีมวลโมเลกุล 122.55 จุดหลอมเหลว 356 องศาเซลเซียส เมื่อละลายน้ำจะแตกตัวให้โพแทสเซียมอิออน (K^+) และคลอเรตอิออน (ClO_3^-) ซึ่งเชื่อว่าเป็นตัวกระตุ้นการออกดอกในลำไย (ธนะชัย, 2542) พืชสามารถดูดซึมคลอเรตได้ทั้งทางใบ และราก (Audus, 1976) เมื่อนำไปใช้ในรูปแบบของการผสมน้ำราดให้ทางดิน หรือโรยรอบโคนต้น รากสามารถลำเลียงคลอเรตเข้าสู่ลำต้นโดยการเคลื่อนที่แบบ apoplast ซึ่งมีผลทำให้ท่อน้ำถูกทำลาย (Ross and Lembi, 1985) ส่วนวิธีการพ่นให้ทางใบนั้นมีการเคลื่อนย้ายจากใบลงไปยังส่วนล่างของต้นโดยผ่านชั้น cuticle (Klingman, 1961) วิธีการให้สารทางใบจึงไม่มีผลทำให้รากพืชได้รับความเสียหาย (ยุทธนา และคณะ, 2547)

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

เมื่อคลอเรตถูกลำเลียงไปยังรากผ่านทางลำต้นนั้น ส่วนของอนุมูลคลอเร ตจะเกาะกับเอนไซม์ในเตรตรีดักเตสได้ด้วยเหตุผลที่คลอเรตเป็นอนุพันธ์ของ ไนเตรต หรือเป็นสารที่มีรูปร่างคล้ายกัน มีคุณสมบัติจับกับเอนไซม์ไนเตรตรีดักเตสในการทำปฏิกิริยารีดักชั่นได้ดีกว่าไนเตรต (NO_3^-) (LaBrie *et al.*, 1991) จากนั้นคลอเรตจะลดรูปเป็นคลอไ รท์ (ClO_2^-) ไปยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ ไน-เตรตรีดักเตส (ธนะชัย, 2542) เช่นเดียวกันกับ Matsumoto *et al.* (2007) ที่กล่าวว่าคลอเรตสามารถยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ ไนเตรต รีดักเตสในต้นลำไยที่ได้รับสาร ทำให้อัตราการทำงานของเอนไซม์ ไนเตรตรีดักเตสภายในต้นพืชลดลง ทำให้ปริมาณไนโตรเจนลดลงใน ขณะที่พืชยังสร้างคาร์โบไฮเดรต ได้ตามปกติ ทำให้อัตราส่วน C/N ห่างกันอย่างรวดเร็ว ส่งผลให้ พืชชะงักการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ และสามารถออกดอกได้ โดยปกติแล้วพืชจะใช้เอนไซม์ ไนเตรตรีดักเตสในการรีดิวซ์ไนเตรต (NO_3^-) ให้เป็นไนไตรท์ (NO_2^-) และเอนไซม์ไนเตรตรีดักเตสจะรีดิวซ์ไนไตรท์ต่อ กลายเป็นแอมโมเนียม (NH_4^+) ก่อนจะถ่ายทอดเข้าสู่การสร้างกรดอะมิโนและโปรตีนตามลำดับ ทำให้เกิดการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบ และยังพบว่าคลอไร ท์ (ClO_2^-) ที่เกิดจากการสลายคลอ - เรตโดยเอนไซม์ไนเตรตรีดักเตส สามารถยับยั้งขบวนการ DNA methylation โดยไปยับยั้งการสร้างกรดจิบเบอเรลลิน ทำให้กระตุ้นการออกดอกได้ Haper (1981) คาดว่าลักษณะอาการเป็นพิษเนื่องจากคลอเรตเป็นผลทำให้การเปลี่ยนจาก คลอเรต (ClO_3^-) เป็นคลอไร ท์ (ClO_2^-) โดยเอนไซม์ไนเตรต รีดักเตส ลดลง สืบเนื่องจากผลของ คลอ เร ต จึงทำให้เอนไซม์ได้รับความเสียหายและประสิทธิภาพในการทำงาน ลดลง ส่วนโพแทสเซียมที่เหลือจากการแตกตัวของ สาร โพแทสเซียม-คลอเรตเป็นธาตุอาหารหลักของพืช เพื่อใช้สร้างความแข็งแรงของกิ่งก้าน ลำต้น และช่วยในกระบวนการเจริญเติบโตหรือเม ตาบอลิซึม การให้โพแทสเซียมคลอเรตส่งผลให้ขบวนการใช้ไนโตรเจนของพืชในการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบถูกรบกวนอย่างรุนแรง ทำให้ต้นลำไยออกดอกได้หลังจากได้รับสารแล้ว 25 วัน (พิริยาพันธ์, 2545) ชิติและคณะ (2542) พบว่าการราดสารทางดิน และการพ่นสารทางใบสามารถชักนำให้ต้นลำไยแทงช่อดอกได้ภายในระยะเวลาประมาณ 25 – 35 วัน มีการดอก 98.75 และ 82.50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อพิจารณาผลของสารโพแทสเซียมคลอเรตต่อการสังเคราะห์แสง ในต้นลำไยพบว่า การพ่นและการราดสารโพแทสเซียมคลอเรตทำให้ค่าประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรฟิลล์ น้อยกว่ากรรมวิธีที่ไม่ให้สารโพแทสเซียมคลอเรตในช่วงก่อนการแทงช่อดอก ส่วน อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ พบว่าการพ่นสารโพแทสเซียมคลอเรต ทำให้ มีค่าเพิ่มขึ้นในช่วง 14 และ 21 วันหลังการให้สาร การ พ่น สารโพแทสเซียมคลอเรตทางใบ และการราดทางดินทำให้มีอัตราการยอมให้ก๊าซผ่านของปากใบสูงกว่าต้นที่ ไม่ให้สารโพแทสเซียมคลอเรต จากการทดลองการราดสาร 3 กรัม ต่อต้น มีผลทำให้ประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรฟิลล์ อัตราการคายน้ำ และการยอมให้ก๊าซผ่านของ ปาก ใบ

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ลดลงต่ำกว่าต้นที่ราดสาร 1.5 กรัม และต้นที่ไม่ให้สาร เมื่อให้สาร โพแทสเซียมคลอเรตใน ปริมาณที่มากมีผลทำให้ใบร่วง ซึ่งสารคลอเรต จะไปเร่งอัตราการหายใจของพืชชั่วขณะ และลด อัตราการสังเคราะห์แสงของพืช (Audus, 1976) จากรายงานของ Manochai *et al.* (2005) พบว่าการ ราดสารทางดิน อัตรา 8 กรัมต่อตารางเมตรในลำไยพันธุ์ดอ มีการออกดอกมากถึง 100 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเปรียบเทียบกับอัตรา 12 และ 4 กรัมต่อตารางเมตร ที่มีการ ออก ดอกเป็น 96 และ 86 เปอร์เซ็นต์ตามลำดับ ในขณะที่ไม่พบการออกดอกในต้นที่ไม่ได้รับสาร ในขณะเดียวกันพบว่าการ พ่นสารในอัตรา 1,000 และ 2,000 มิลลิกรัมต่อลิตร ทำให้มีเปอร์เซ็นต์การออกดอก (ในช่วงฤดู หนาว) เท่ากับ 96.7 และ 90.0 ตามลำดับ

~~Davenport TL and R Nuñez-Elisea 1997 Reproductive physiology. *In*: RE Litz (ed) The Mango: Botany, Production and Uses. CAB International Wallingford UK pp 69-146.~~

~~Davenport TL and Z Ying 2003 Further characterization of the mango florigenic promoter. Proc 30th Annu Meet Plant Growth Regulation Soc Amer p 26.~~

~~Nuñez-Elisea R, TL Davenport and ML Caldeira 1996 Control of bud morphogenesis in mango (*Mangifera indica* L.) by girdling, defoliation and temperature modification. J Hort Sci 71:25-40.~~

~~Reece PC, JR Furr and WC Cooper 1949 Further studies of floral induction in the Haden mango (*Mangifera indica* L.). Amer J Bot 36:734-740.~~

~~**Ying, Z. and T. L. Davenport (2004). "Leaves require for floral induction of Lychee." PGRSA 377: 132-137.**~~

~~Reig *et al.* (2006) พบว่า จิบเบอเรลลินส์ (GAs) เป็นฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับการยับยั้งการ ออกดอก โดยพบว่าถ้าหากพ่น GAs ในช่วงการชักนำการเกิดตาดอกของต้นท้อจะทำให้การพัฒนา เป็นดอกหยุดชะงัก อีกทั้งพบว่าเมล็ดในพืชไม้ผลชนิด stone fruit เป็นแหล่งผลิต GAs ที่สำคัญและ ทำให้ยับยั้งการเกิดดอกต่อไป (Hoad, 1978)~~

~~REIG *et al.* (2006) พบว่า ต้นไม้ที่มีปริมาณไนโตรเจนในรูปของไนเตรท (NO_3^-) สูงกว่า รูปแอมโมเนียม (NH_4^+) จะช่วยทำให้ผลผลิตติดอยู่บนต้นนานจนถึงระยะชราภาพ (senescence) แต่ ส่งผลทำให้การเกิดเป็นตาดอกในปีต่อไปมีปริมาณลดลง สอดคล้องกับผลของ Monselise *et al.* (1981) ซึ่งทำในต้นส้ม ซึ่ง Lovatt *et al.* (1988a) ตั้งสมมติฐานไว้ว่าหากมีการสะสมแอมโมเนียมไว้ มากจะมีผลต่อการควบคุมการชักนำการกำเนิดดอกในส้มและในไม้ผลเขตกึ่งร้อนชนิดอื่นๆ เช่น~~

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

มะม่วง เป็นต้น นอกจากนี้พบว่าการให้ปุ๋ยยูเรียหรือแอมโมเนียมแก่ ต้นส้มจะส่งเสริมการเพิ่มจำนวนดอกเช่นกัน (Lovatt *et al*.,1988b) และแอปเปิ้ล (Edwards, 1986)

EDWARDS, G. R. (1986). Ammonia, arginine, polyamines and flower initiation in apple. *Acta Horticulturae*, **179,** 363. Hoad, G. V. (1978). The role of seed derived hormones in the control of flowering in apple. *Acta Horticulturae*, **80,** 93–103.

EDWARDS, G. R. (1986). Ammonia, arginine, polyamines and flower initiation in apple. *Acta Horticulturae*, **179,** 363.

LOVATT, C. J., ZHENG, Y. and HAKE, K. D. (1988b). Demonstration of a change in nitrogen metabolism influencing flower initiation in *Citrus*. *Israel Journal of Botany*, **37,** 181–188.

Hoad, G. V. (1978). The role of seed derived hormones in the control of flowering in apple. *Acta Horticulturae*, **80,** 93–103.

สรีรวิทยาการเจริญเติบโตของลำไย (พาวิน และคณะ, 2546)

ลำไยเป็นไม้ผลที่มีการเจริญเติบโตได้ดีในเขตกึ่งร้อนและเขตร้อน โดยการเจริญเติบโตมีความแตกต่างกันไปตามสภาพพื้นที่ปลูก ซึ่งเกี่ยวข้องกับระดับอุณหภูมิ ปริมาณน้ำฝน ความชื้นสัมพัทธ์ แสง และความอุดมสมบูรณ์ของดิน โดยปัจจัยดังกล่าวมีผลต่อการเจริญเติบโตทั้งทางด้านกิ่งใบ การออกดอก การติดผล การพัฒนาของผล ตลอดจนคุณภาพของผลผลิต

การเจริญเติบโตด้านกิ่งใบ เป็นระยะต้นกล้าและต้นลำไยที่ปลูกด้วยกิ่งตอนที่ยังไม่ให้ผลผลิตจะมีการผลิใบ 3-5 ครั้งต่อปี ส่วนต้นที่ให้ผลผลิตและมีอายุมากจะมีการผลิใบก่อนการออกดอก ประมาณ 1-2 ครั้ง คือหลังการเก็บเกี่ยวผลผลิตประมาณ 3-4 สัปดาห์ ลำไยจะเริ่มผลิใบซึ่งจะตรงกับช่วงฤดูฝน (กันยายน- ตุลาคม) การผลิใบครั้งที่สองอาจเกิดขึ้นอีกครั้ง ในช่วงฤดูหนาว สภาพของอุณหภูมิทั้งในดินและอากาศต่ำ มีผลทำให้การเจริญของยอดใหม่ใช้เวลานานกว่าครั้ง

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: ซ้าย: 0", หน้าลอย: 0.63"

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New, 16 พ.

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แรกประมาณ 2 เท่า ส่วนต้นลำไยที่มีอายุมากกว่า 30 ปีสามารถออกดอกได้เมื่อมีการผลิใบเพียงครั้งเดียว ซึ่งโดยทั่วไปต้นลำไยที่มีอายุน้อยจะออกดอกได้เมื่อมีการผลิใบ 2 ครั้ง หรืออาจผลิใบถึง 3 ครั้งในต้นที่มีอายุมากขึ้น แต่มักพบในต้นที่มีการออกดอกเว้นปี

การออกดอก ลำไยที่ปลูกด้วยกิ่งตอนที่มีสภาพของต้นสมบูรณ์จะเริ่มออกดอกในปีที่สอง โดยช่อดอกส่วนใหญ่จะเกิดตรงส่วนปลายยอด ภายในต้นเดียวกันอาจผลิดอกไม่พร้อมกันทั้งต้น ลำไยตามฤดูกาลจะเริ่มแทงช่อดอกราว ๆ ปลายเดือนธันวาคมถึงต้นกุมภาพันธ์ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับพันธุ์ พื้นที่ปลูกและสภาพแวดล้อมในแต่ละปี ลำไยมีนิสัยการออกดอกเว้นปี (alternate bearing) บางปีออกดอกมา (on year) บางปีออกดอกน้อย (off year) หรือออกดอกปีเว้นปี ซึ่งคาดว่าน่าจะมีสาเหตุมาจากปัจจัยดังต่อไปนี้

1. ความสมบูรณ์ของต้น ลำไยเป็นพืชที่ใช้เวลาตั้งแต่ออกดอกถึงผลแก่นานประมาณ 6 ถึง 7 เดือน ในปีที่ผลดก อาหารจะถูกใช้ไปอย่างมากเพื่อการเจริญเติบโตของผล รวมทั้งต้นลำไยมีระยะในการพักฟื้นและสะสมอาหารสั้น หากการดูแลรักษาไม่ดีพออาจทำให้ต้นลำไยไม่สมบูรณ์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งเมื่อสภาพภูมิอากาศไม่เอื้ออำนวยจะส่งผลให้ออกดอกน้อยในปีถัดไป

2. พันธุ์ ลำไยแต่ละพันธุ์มีความยากง่ายของการออกดอกที่แตกต่างกัน เช่น พันธุ์ใบดำ และพันธุ์ดอ มีนิสัยการออกดอกค่อนข้างสม่ำเสมอ ส่วนพันธุ์เบี้ยวเขียวและแห้ว มักจะออกดอกเว้นปี ลำไยบางพันธุ์มีนิสัยออกดอกง่าย และออกดอกมากกว่าหนึ่งครั้งต่อปี เช่น พันธุ์เพชร-สาคร

3. การผลิใบอ่อน ต้นลำไยที่มีอายุน้อยอาจผลิใบใหม่ 2-3 ครั้ง ช่วงก่อนการออกดอกในฤดูกาลถัดไป แต่ต้นลำไยที่มีอายุมากอาจผลิใบใหม่เพียงหนึ่งครั้งก็สามารถออกดอกได้ แต่จังหวะของการผลิใบอ่อนครั้งสุดท้าย ใบและยอดของลำไยจะต้องแก่ทันก่อนที่อากาศหนาวเย็นจะมากระทบ

4. อุณหภูมิ เป็นปัจจัยที่มีความสำคัญอย่างยิ่งต่อการเกิดตาดอกของลำไย โดยสังเกตได้จากปีที่มีอากาศหนาวเย็นมากและยาวนาน สามารถชักนำให้ลำไยทั้งต้นที่สมบูรณ์และต้นที่ไม่สมบูรณ์ออกดอกได้ แต่ในทางตรงกันข้ามถ้าสภาพอุณหภูมิต่ำสลับกับอุณหภูมิสูง หรืออุณหภูมิไม่ต่ำพอลำไยจะออกดอกน้อย แม้ว่าทั้งที่ต้นมีความสมบูรณ์

5. การขาดน้ำ เชื่อกันว่าสภาพการขาดน้ำช่วยส่งเสริมการออกดอกของลำไย โดยช่วยลดการผลิใบที่อาจจะเกิดขึ้นในช่วงก่อนระยะการออกดอกตามปกติ (กลางเดือนพฤศจิกายน-ธันวาคม) ทั้งนี้เนื่องจากอุณหภูมิต่ำพืชดูดน้ำได้น้อยลง ทำให้ได้รับธาตุไนโตรเจนซึ่งละลายขึ้นไปกับน้ำลดลงตามไปด้วย เนื่องจากธาตุไนโตรเจนมีบทบาทช่วยส่งเสริมการเจริญเติบโตด้านกิ่งใบ

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New (×14)

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.8"

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.81"

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

ดังนั้นเมื่อระดับของไนโตรเจนลดต่ำลง การผลิใบจึงถูกชะลอหรือยับยั้ง จากนั้นเมื่อพืชได้รับอุณหภูมิต่ำเพียงพอก็สามารถออกดอกได้

6. ฮอร์โมนภายในต้น เนื่องจากฮอร์โมนภายในต้นมีผลต่อการออกดอกของลำไย จากการศึกษาถึงปริมาณฮอร์โมนที่คาดว่าจะเกี่ยวข้องกับการออกดอกรายงานว่า ปริมาณไซโตไค-นินในยอดลำไยในระยะผลิใบอ่อนจะต่ำ และจะสูงในระยะสร้างตาดอกโดยเฉพาะอย่างยิ่ง zeatin, zeatin riboside, isopentenyl adenosine และ isopentenyl adenine (Chen *et al*., 1997) และสุภาวดี (2545) รายงานว่า ในสภาพอุณหภูมิต่ำปลายยอดลำไยจะมีปริมาณ GAs ต่ำ 1-2 สัปดาห์ ก่อนการออกดอก และ Hegele *et al*. (2004a) ที่รายงานว่า ภายหลังราดสารโพแทสเซียมคลอเรตต้นลำไยมีออกดอกในวันที่ 17 ในขณะที่ปริมาณ cytokinin ในปลายยอดเพิ่มสูงขึ้น โดย iAdo/iAde เพิ่มสูงขึ้นในวันที่ 15 หลังการราดสาร และ zeatin/ zeatiriboside เพิ่มสูงขึ้นหลังจากนั้นอีก 4 วัน คือในวันที่ 19 ในขณะที่ IAA ในปลายยอดมีปริมาณต่ำที่สุดในช่วงออกดอก คือ ระหว่างวันที่ 15-19 หลังการราดสาร

การชักนำการออกดอกของลำไยโดยการใช้สารโพแทสเซียมคลอเรต

ปัจจุบันเป็นที่ทราบกันดีว่าสารเคมีที่ใช้บังคับลำไยให้ออกดอกนอกฤดูได้ คือสารโพแทสเซียมคลอเรต โซเดียมคลอเรต และโซเดียมไฮโปคลอคลอไรท์ โดยสารที่กระตุ้นให้ลำไยออกดอกได้นั้นเชื่อว่าน่าจะเกิดจากอนุมูลคลอเรต (ClO_3^-) มิใช่ส่วนของโซเดียมและโพแทสเซียม สำหรับสารเคมีที่ นิยมใช้บังคับให้ลำไยออกดอกที่นิยมมากที่สุด คือ สารโพแทสเซียมคลอเรต (พา-วิน และคณะ, 25477)

สารโพแทสเซียมคลอเรต (potassium chlorate : $KClO_3$) มีคุณสมบัติเป็นของแข็งถ้าอยู่ในรูปผลึกจะใสและไม่มีสี เมื่อนำมาบดเป็นผงจะมีสีขาว ละลายน้ำได้น้อย โดยสาร 1 กรัม ต้องใช้น้ำในการละลาย 16.5 มิลลิลิตร แต่ละลายได้ดีในน้ำเดือด โดยใช้น้ำเพียง 1.8 มิลลิลิตร สารนี้มีคุณสมบัติเป็นตัวออกซิไดซ์อย่างแรง คือเป็นสารที่ให้ออกซิเจนในปฏิกิริยาออกซิเดชั่น จึงมีการนำสารนี้มาใช้ในการทำพลุ ดอกไม้ไฟ ทำไม้ขีดไฟ ชนวนจุดระเบิด สีย้อม การฟอกหนัง ตลอดจนสารฆ่าเชื้อโรค สารนี้มีค่าจุดเดือดที่ 400 องศาเซลเซียส จุดหลอมเหลว 368 องศาเซลเซียส น้ำหนักโมเลกุล 122.55 และมีค่าความถ่วงจำเพาะ 2.32 (ธนะชัย, 2542)

เนื่องจากการใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตในการชักนำให้ลำไยออกดอกนอกฤดูนั้น เริ่มต้นที่ชาวสวนก่อน จากนั้นจึงเริ่มมีการศึกษาทดลอง และพบปัจจัยที่มีผลต่อการตอบสนองต่อสารโพแทสเซียมคลอเรต ดังนี้ (พาวิน และคณะ, 2547)

Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1. ระยะการพัฒนาของใบ การใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตกับใบลำไย 3 ระยะ คือ ระยะใบอ่อน (ใบอายุน้อยกว่า 10 วัน) ระยะใบเพสลาด (ใบอายุ 20-25 วัน) ระยะใบแก่ (ใบอายุประมาณ 45 วัน) ในอัตราที่เท่ากัน คือ 8 กรัมต่อตารางเมตร พบว่า ใบอายุ 45 วัน ออกดอกได้ดีที่สุด รองลงมา คือ ใบอายุ 20-25 วัน ส่วนใบอ่อนอายุน้อยกว่า 10 วัน ออกดอกได้น้อยที่สุด (พิทยา และคณะ, 254 76) ดังตาราง 1 แสดงว่า ต้นลำไยตอบสนองต่อสารได้ดีในระยะใบแก่ สาเหตุที่ต้นลำไยที่อยู่ในระยะใบอ่อนตอบสนองต่อสารโพแทสเซียมคลอเรตได้ไม่ดี คาดว่า ใบอ่อนมีสารยับยั้งการออกดอก ถ้าปลิดใบอ่อนออกและให้สารโพแทสเซียมคลอเรต พบว่า ลำไยสามารถออกดอกได้ดีเท่ากับใบแก่

ตาราง 1 ผลของการให้สารโพแทสเซียมคลอเรตอัตรา 8 กรัมต่อตารางเมตรของพื้นที่ทรงพุ่มกับต้นลำไยในระยะใบอ่อน ใบเพสลาด และใบแก่ต่อการออกดอกของลำไยพันธุ์ดอ

ระยะใบ	เปอร์เซ็นต์การออกดอกหลังการให้สาร (วัน)	
	45	60
ต้นไม่ให้สาร	0.0	0.0
ให้สารระยะใบอ่อน	5.0	6.7
ให้สารระยะใบเพสลาด	30..0	61.7
ให้สารในระยะใบแก่	85.0	100.0

ที่มา : พาวิน และคณะ, (2547)

2. อัตราของสาร ปัจจุบันเกษตรกรได้มีการใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตในปริมาณที่สูง ทั้งนี้เนื่องได้รับคำแนะนำที่ผิด หรือความไม่มั่นใจว่าการใช้สารในปริมาณน้อยจะสามารถชักนำการออกดอกได้ จากรายงานการทดลองของ พาวิน และคณะ (2547) พบว่าการให้สารกับต้นลำไยพันธุ์ดอใน เดือนพฤศจิกายนในอัตรา 8 กรัมต่อตารางเมตร สามารถชักนำให้ลำไยออกดอกได้ 100% ส่วนในอัตราที่ต่ำกว่านี้ คือ 4 กรัมต่อตารางเมตรออกดอกได้ 88% ส่วน

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.89"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.88"

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ลำไยพันธุ์สีชมพูใช้สารเพียง 1 กรัมต่อตารางเมตร สามารถชักนำให้ต้นลำไยออกดอกได้ 100% แต่อย่างไรก็ตามพบว่าในปีแรกต้นลำไยมีความสมบูรณ์จึงตอบสนองต่อสารได้ดี และการกำหนดอัตราการให้สารขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายอย่าง เช่น ฤดูกาลในการให้สาร และความสมบูรณ์ของต้น นอกจากนี้ยังมีข้อสังเกตว่าถ้าต้นลำไยที่มีทรงพุ่มทึบมักจะออกดอกได้น้อย ในขณะที่ต้นที่มีการตัดแต่งกิ่งจะตอบสนองต่อสารได้ดี

3. ฤดูกาลในการให้สาร ฤดูกาลมีผลต่อการตอบสนองของต้นลำไยต่อสารที่ให้ในช่วงเวลาตั้งแต่เดือนตุลาคมถึงธันวาคม ซึ่งเป็นช่วงที่มีอากาศหนาวเย็น ต้นลำไยสามารถตอบสนองต่อสารได้ดีแม้ใช้ในปริมาณน้อย แต่ในช่วงฤดูฝนโดยเฉพาะอย่างยิ่งเดือนกันยายนซึ่งเป็นเดือนที่ฝนตกชุกมากที่สุด จะออกดอกได้น้อยกว่าเดือนอื่น ๆ ที่ใช้สารในอัตราเท่ากัน การใช้สารในฤดูหนาวและในฤดูร้อนออกดอกได้มากกว่าการให้สารในฤดูฝน การใช้สารในฤดูฝนลำไยออกดอกได้น้อย สาเหตุหนึ่งเกิดจากปริมาณน้ำฝนที่ตกลงมาชะล้างสารบางส่วนไหลซึมเลยเขตรากทำให้ความเข้มข้นของสารลดลงทำให้การออกดอกน้อยลง ซึ่งสามารถยืนยันสมมุติฐานนี้ได้จากผลการศึกษาของสุภาวดี (2545) รายงานว่า ภายหลังจากให้สารโพแทสเซียมคลอเรตถ้าให้มากเกินไปต้นลำไยจะออกดอกได้น้อยกว่าต้นลำไยที่ให้น้ำพอดี

4. ความเข้มของแสง ผลของการพรางแสง 0, 50 และ 90% กับต้นลำไยที่ปลูกในกระถางแล้วให้สารโพแทสเซียมคลอเรตอัตรา 1 กรัมต่อกระถาง พบว่าเปอร์เซ็นต์การออกดอกของลำไยลดลงตามระดับการพรางแสงที่เพิ่มขึ้น (สุภาวดี, 2545) ความรู้ดังกล่าวสามารถนำไปประยุกต์ใช้ คือ ควรทำการตัดแต่งกิ่ง เพื่อให้ทรงพุ่มโปร่งแสงแดดสามารถส่อง ผ่านเข้าไปในทรงพุ่มได้ และควรหลีกเลี่ยงการให้สารโพแทสเซียมคลอเรตในช่วงที่ครึ้มฟ้าครึ้มฝน นอกจากนี้ยังพบว่าเมื่อให้สารโพแทสเซียมคลอเรตกับลำไยจะมีผลทำให้อัตราสังเคราะห์แสงลดลง (ชิติ และคณะ, 2548 และ สุภา-วดี, 2545)

5. พันธุ์ลำไย ลำไยแต่ละพันธุ์ตอบสนองต่อสารต่างกัน พันธุ์ที่ตอบสนองได้ดีคือ พันธุ์สีชมพู ส่วนพันธุ์อื่น ๆ เช่น แห้ว พวงทอง เบี้ยวเขียว ตลับนาก ใบดำ และพื้นเมืองมีการตอบสนองได้ดีเช่นกัน พันธุ์ที่ตอบสนองได้ดีที่สุดคือ พันธุ์สีชมพู

6. วิธีการให้สาร การให้สารโพแทสเซียมคลอเรตสามารถให้กับต้นลำไยได้ 3 วิธี คือ (พาวิน และคณะ, 2547)

การให้ทางดิน เป็นการผสมสารกับน้ำราดและการให้แบบหว่านบริเวณทรงพุ่ม การผสมน้ำราดมีข้อดี คือ มีการกระจายตัวของสารอย่างสม่ำเสมอเหมาะสำหรับช่วงเวลาที่ไม่มีฝนตกในทางตรงกันข้ามในช่วงที่มีฝนตกการให้สารแบบหว่านกลับได้ผลดีกว่า ทั้งนี้อาจเป็นเพราะการหว่านสารจะค่อยๆ ละลายออกมาไม่ถูกชะล้างไปกับน้ำฝน ในลักษณะเดียวหากให้น้ำ

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.86"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.89"

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.88"

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.86"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

มากเกินไปจะมีผลให้สารถูกชะเลยรากพืช จนไม่ดูดไปใช้ไม่ได้ ในทางปฏิบัติก่อนการให้สารควรทำความสะอาดบริเวณทรงพุ่ม โดยกำจัดวัชพืชและกวาดวัสดุคลุมดินออกจากโคนต้นก่อนหว่านสารหรือราดสารบริเวณชายพุ่มแล้วให้น้ำตามพอชุ่ม เพื่อให้รากดูดสารเข้าสู่ลำต้นให้มากที่สุด ในช่วง 15 วันแรกของการให้สารควรรักษาความชื้นอย่างสม่ำเสมอ

การให้ทางใบ การให้สารโพแทสเซียมคลอเรตทางใบสามารถทำให้ลำไยออกดอกได้แต่ต้องใช้ในความเข้มข้นที่ต่ำ การใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตความเข้มข้น 2,000 มิลลิกรัมต่อลิตรหรืออัตรา 400 กรัมต่อน้ำ 200 ลิตร สามารถชักนำให้ออกดอกได้ การให้สารวิธีนี้มีข้อจำกัด คือ ใบลำไยไหม้และบางส่วนจะร่วง การลดการร่วงของใบสามารถทำได้โดยการลดความเข้มข้นเหลือ 1,000 มิลลิกรัมต่อลิตร หรืออัตรา 200 กรัมต่อน้ำ 200 ลิตร พ่น 2 ครั้งห่างกัน 7 วัน การพ่น และควรพ่นให้โดนส่วนปลายยอดไม่ควรพ่นใบแก่ในทรงพุ่ม ถ้าใช้ความเข้มข้นมากกว่า 2,000 มิลลิกรัมต่อลิตรใบจะร่วง การฉีดพ่นในขณะที่แสงแดดจัด ใบก็จะร่วงได้เช่นกัน ดังนั้นจึงควรพ่นในช่วงที่อากาศเย็นเช่นในช่วงเช้าหรือช่วงเย็น นอกจากนี้ยังมีข้อสังเกตว่าการฉีดพ่นสารกับต้นลำไยที่ขาดน้ำมาก ๆ จะทำให้ใบร่วง การพ่นสารทางใบกับลำไยแต่ละพันธุ์ใช้ความเข้มข้นเท่ากัน ข้อควรระวังในการใช้สารโพแทสเซียมคลอเรตพ่นทางใบ ได้แก่

- ไม่ควรใช้สารในปริมาณสูงกว่าคำแนะนำ เพราะจะทำให้ใบลำไยไหม้และร่วงได้
- ควรพ่นในระยะใบเพสลาดถึงใบแก่ (ใบอายุ 45-60 วัน)
- ควรพ่นในตอนเช้าหรือเย็นในขณะที่อากาศไม่ร้อน
- ควรสวมชุดปกปิดร่างกาย และไม่ควรสูบบุหรี่ ในขณะฉีดพ่นสารและทำความสะอาดชุดที่สวมทันทีหลังจากฉีดพ่น
- ไม่ควรผสมสารใด ๆ ร่วมกับคลอเรต

การฉีดเข้าลำต้น การฉีดสารเข้าลำต้นโดยใช้สารอัตรา 0.25 กรัมต่อเส้นผ่าศูนย์กลางของกิ่งหนึ่งเซนติเมตรกับลำไยพันธุ์สีชมพูสามารถชักนำให้ลำไยออกดอกได้ถึง 80% การให้สารควรเลือกกิ่งที่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลาง 10-15 เซนติเมตร แล้วใช้สว่านเจาะเข้าไปในกิ่งลึกประมาณ 2-3 นิ้ว จากนั้น นำปลอกพลาสติกตอกลงไปในรูให้แน่นละลายสารคลอเรตในน้ำปริมาณน้อยๆ จากนั้นใช้หลอดฉีดยาชนิดพลาสติกขนาด 60 ซีซี ดูดสารละลายและดูดอากาศเข้าไปด้วยประมาณ 10 ซีซี เพื่อให้เกิดแรงดันสารละลายเข้าไปในกิ่งโดยผ่านทางปลอกพลาสติกที่ตอกไว้ ภายหลังจากฉีดสารเข้าไปในกิ่งต้องให้น้ำกับต้นลำไยเพื่อให้สารลำเลียงขึ้นสู่ยอดให้เร็วที่สุด

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในการให้สารทั้ง 3 วิธี วิธีที่นิยมมากและทำให้ลำไยออกดอกได้มากที่สุด คือ การให้ทางดิน โดยพบว่าเมื่อให้สารซ้ำที่เดิม การให้ทางดินทำให้ลำไยออกดอกได้มากกว่าการพ่นทางใบ (พา-วิน และคณะ, 2547)

ออกซิน (Auxins) (สมบุญ, 2548; ลิลลี่ และคณะ, 2549)

พื้นฐานในการศึกษาเกี่ยวกับออกซินได้เริ่มมาตั้งแต่สมัยของ Charles Darwin ในปี ค.ศ.1880 ได้สังเกตว่ายอดของต้นกล้าพืชโค้งเข้าหาแสง พบว่า บริเวณปลายยอดของต้นกล้าเป็นส่วนที่เกี่ยวข้องกับการรับแสงแล้วทำให้พืชเกิดการโค้งเข้าหาแสง เขาได้ตั้งสมมติฐานว่า เมื่อพืชได้รับแสงจากสารบางชนิดเกิดขึ้นที่ปลายยอด และสารนี้สามารถเคลื่อนที่จากปลายยอดลงมาสู่ด้านล่าง มีผลทำให้พืชโค้งเข้าหาแสง

การสังเคราะห์ออกซินในพืช

ออกซินเป็นสารที่พืชสังเคราะห์ได้เองตามธรรมชาติ มีผลกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช ในพืชส่วนที่มีการสร้างออกซิน ได้แก่ บริเวณเนื้อเยื่อเจริญ โดยเฉพาะอย่างยิ่งบริเวณปลายยอด ตาที่กำลังเจริญ ใบอ่อน และเอมบริโอที่กำลังเจริญก็จะมีการสร้างออกซินมาก นอกจากนี้พบว่าแบคทีเรียบางชนิดมีความสามารถสร้างออกซินได้เช่นกัน เนื่องจากออกซินที่พืชสร้างขึ้นส่วนใหญ่อยู่ในรูปสารเคมีที่เรียกว่า กรดอินโดล-3-แอซีติก (indole-3-acetic acid, IAA)

IAA สังเคราะห์ได้จากเส้นทางของ กรดอะมิโนทริปโทเฟน (tryptophan-dependent pathways) และเส้นทางที่เป็นอิสระจาก กรดอะมิโนทริปโทเฟน (tryptophan-independent pathways) (Srivastava, 2002)

tryptophan-dependent pathways เกิดจาก ทริปโทเฟน ซึ่งเป็นสารประกอบของการสังเคราะห์ IAA อาจเปลี่ยนเป็นอินโดลไพรูเวต (indolepyruvate) โดยกระบวนการดีอะมิ -เนชัน (deamination) หลังจากนั้นจะเกิดกระบวนการดีคาร์บอกซิเลชัน (decarboxylation) คือ คาร์บอนไดออกไซด์ออกจากอินโดลไพรูเวต ทำให้เกิดสารตัวกลางใหม่ คือ อินโดลอะเซทาลดี -ไฮด์ (indoleacetaldehyde) ซึ่งต่อมาหมู่อัลดีไฮด์ (aldehyde) ของอินโดลอะเซทาลดีไฮด์จะถูกออกซิไดซ์ให้กลายเป็น IAA (Srivastava, 2002; สมบุญ, 2548)

tryptophan-independent pathways ซึ่งเกิดจาก โครีสเมท (chorismate) และแอน-ทรานิเลท (antranilate) ซึ่งสามารถเปลี่ยนไปเป็นทริปเฟนและ IAA ได้โดยอาศัยการทำงานของเอนไซม์ต่าง ๆ ซึ่งคาดว่าเป็นกระบวนการการสังเคราะห์ IAA ที่สำคัญในพืช (Srivastava, 2002)

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.88"

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.86"

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

IAA เป็นออกซินที่เกิดที่เกิดขึ้นตามธรรมชาติซึ่งพืชสังเคราะห์ขึ้น เพื่อใช้ในการเจริญเติบโต ในปัจจุบันมีการค้นพบสารเคมีสังเคราะห์หลายชนิดที่มีคุณสมบัติเป็นออกซิน ได้แก่ สารที่มีอยู่ในกลุ่มกรดอินโดล (indole acid) กรดเบนโซอิก (benzoic acid) กรดฟีน็อก (phenoxy acid) และกรดแนฟทาลีน (naphthalene acid) เป็นต้น สารที่แสดงคุณสมบัติออกซินในปัจจุบันได้ถูกนำมาใช้ทางการเกษตร และนิยมใช้อย่างแพร่หลาย ได้แก่ กรดอินโดลบิวทิริก (indole bytyric acid, IBA) กรดแนฟทาลีนแอเซติก (naphthalene acetic acid, NAA) กรดอินโดลโพรพิโอนิก (indolepropionic acid, IBA) กรดแนฟทาลีนแอเซติก (2,4-dichloroactic acid, 2,4-D) กรด 4- คลอโรฟีน๊อกซิแอเซติก (4-chlorophenoxy acetic acid,4-CPA) และกรด 2,3,6-ไทรคลอโรเบน -โซอิก (2,3,6-tichlorobenzoic acid) เป็นต้น

IAA สามารถถูกทำลายได้โดยเอนไซม์ต่างๆ เช่น ไอเอเอ-ออกซิเดส (IAA-oxidase) เพอร์ออกซิเดส (peroxidase) ฟีนอลออกซิเดส(phenol oxidase) สารที่เกิดขึ้นไม่มีผลต่อการเร่งการเจริญเติบโตของพืช ซึ่งถือว่ามีบทบาทในการทำลาย IAA อย่างถาวร เพราะไม่สามารถนำ IAA ไอเอเอมาใช้ได้อีก สำหรับเอนไซม์ IAA-oxidase ที่ได้จากพืช พบว่ามีคุณสมบัติคล้ายเอนไซม์เพอร์ออกซิเดส ซึ่งต้องการ Mn^{+2} และฟีนอลเป็นโคแฟคเตอร์ นอกจากนี้ IAA-oxidase ได้แก่ ราก และลำต้น ในใบจะพบน้อย สำหรับบริเวณเนื้อเยื่อเจริญจะไม่พบเอนไซม์นี้

ในสภาพที่มีแสงมาก IAA ในพืชจะถูกออกซิไดส์มีผลทำให้ IAA เสื่อมสภาพ เรียกกระบวนการที่เกิดขึ้นนี้ว่า โฟโตออกซิเดชัน (photo oxidation) พืชที่มีรงควัตถุไรโบเฟลวิน และวิ -โอลาซานทีน ซึ่งมีประสิทธิภาพในการรับแสงช่วงสีน้ำเงินอยู่มาก พบว่าจะเกิดกระบวนการโฟ -โต-ออกซิเดชันมาก ดังนั้นช่วงแสงสีน้ำเงินจะมีประสิทธิภาพในการกระตุ้นการออกซิไดส์ IAA โดยกระบวนการโฟโตออกซิเดชัน

การเคลื่อนย้ายของออกซินในพืช

การเคลื่อนย้ายของออกซินในพืชเป็นแบบอย่างมีทิศทาง หรือโพลาแทรนสปอร์ต (polar transport) ในลำต้นออกซินจะถูกสร้างที่ปลายยอดเป็นส่วนใหญ่ จะเคลื่อนย้ายจากปลายยอดลงสู่ด้านฐาน เรียกว่า การเคลื่อนที่แบบเบซิเพทอล (basipetal movement) เป็นแบบมีทิศทาง นอกจากนี้ออกซินยังสามารถเคลื่อนที่จากที่ซึ่งมีความเข้มข้นของออกซินต่ำไปสู่ที่มีความเข้มข้นสูง หรือมีทิศทางสวนทางกับความเข้มข้น (against concentration gradient) ความเร็วในการเคลื่อนย้ายออกซินในลำต้นประมาณ 5-10 มิลลิเมตรต่อชั่วโมง ซึ่งสูงกว่าอัตราการแพร่ถึง 10 เท่า และจำเป็นต้องอาศัยพลังงานในการเคลื่อนย้ายออกซินในพืช ในสภาพที่มีออกซินอยู่น้อย หรืออุณหภูมิต่ำ อัตราการเคลื่อนย้ายออกซินจะลดลงเช่นกัน จะเห็นได้ว่าการเคลื่อนย้ายของออกซินอย่างมีทิศทาง หรือโพลาแทรนสปอร์ตเป็นการเคลื่อนที่แบบแอคทีฟ แทรนปอร์ต ซึ่งสามารถปั้ม

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สารเข้าออกนอกเซลล์ได้โดยผ่านทางเยื่อหุ้มเซลล์ อัตราเร็วของการเคลื่อนที่จะเกิดมากที่บริเวณใกล้ปลายยอดและจะลดต่ำลงมาสู่ด้านล่าง

แรงดึงดูดของโลกมีอิทธิพลต่อการเคลื่อนย้ายของออกซิน ซึ่งเมื่อวางส่วนของพืชในแนวราบ หรือกลับส่วนยอดของพืชสู่ด้านล่างในแนวดิ่ง มีผลทำให้อัตราเร็วของการเคลื่อนย้ายของออกซินแบบเบซิเพทอลลดลง ออกซินในพืชมีการเคลื่อนย้ายอย่างมีทิศทางด้วยอัตราเร็วประมาณ 5-15 มิลลิเมตรต่อชั่วโมง ส่วนสารละลายในท่ออาหารเคลื่อนที่ด้วยความเร็วประมาณ 100-1,000 มิลลิเมตรต่อชั่วโมง ซึ่งเร็วกว่าการเคลื่อนย้ายของออกซินมาก และการเคลื่อนที่ของสารละลายในท่ออาหารส่วนใหญ่มักมีทิศทางจากปลายรากสู่ยอดเป็นแบบอะโครเพทอล (acropetal) เช่นเดียวกับการเคลื่อนที่ของน้ำและเกลือแร่ในท่อน้ำ สำหรับองค์ประกอบของท่อน้ำเป็นกลุ่มเซลล์ที่ไม่มีชีวิต

ผลของออกซินที่มีต่อการเจริญเติบโตของพืช

กระตุ้นการแบ่งเซลล์ ออกซินสามารถเร่งการแบ่งเซลล์โดยส่งเสริมการสังเคราะห์กรดนิวคลีอิกและโปรตีน

เร่งการขยายตัวของเซลล์ ออกซินช่วยทำให้เกิดการขยายตัวของผนังเซลล์ โดยปกติผนังเซลล์ประกอบด้วยสารประกอบพอลิเมอร์ของสารพอลิแซ็กคาไรด์พวกเซลลูโลส ซึ่งเป็นสารที่มีความเหนียวและแข็ง และสารพวกเพคทิค สารต่างๆ เหล่านี้จะเรียงตัวซ้อนกันเป็นชั้นๆ เรียก ไมโครไฟบริล (microfibil) ออกซินมีผลทำให้ผนังเซลล์เปลี่ยนแปลง มีการยืดตัวอย่างถาวร (plasticity) มิใช่ยืดตัวแบบกลับไปกลับมา (elasticity) ซึ่งจะทำให้ผนังเซลล์ขยายตัวทั้งด้านยาวและด้านกว้าง การยืดตัวของผนังเซลล์จะต้องอาศัยเอนไซม์หลายชนิด ได้แก่ เซลลูเลสช่วยย่อยเซลลูโลส และไฮโดรลิทิก เอนไซม์เปลี่ยนสารประกอบเพคทิคเป็นเพคทิน เอนไซม์ต่างๆ เหล่านี้จะช่วยทำลายไมโครไฟบริลของผนังเซลล์ ทำให้ผนังเซลล์อ่อนตัวเกิดการยืดตัวของผนังเซลล์พร้อมทั้งมีการออสโมซิสของน้ำเข้าไปในเซลล์ แรงดันเทอร์เกอร์เพิ่มขึ้นทำให้เซลล์มีการขยายตัวขณะเดียวกันทำให้เกิดการจัดเรียงตัวของไมโครไฟบริลขึ้นใหม่ ซึ่งออกซินจะช่วยกระตุ้นกระบวนการเมทาบอลิซึมภายในเซลล์ เร่งการเคลื่อนย้ายสารต่างๆ และกระตุ้นการสังเคราะห์สารที่เป็นองค์ประกอบของผนังเซลล์เพื่อนำไปสร้างผนังเซลล์ใหม่ ทำให้เซลล์ขยายขนาดอย่างถาวรขึ้นได้ จากการแบ่งตัวและขยายขนาดของเซลล์ทำให้พืชมีการเจริญเติบโตเพิ่มขึ้น แต่อย่างไรก็ตามในแต่ละส่วนของพืชจะมีการตอบสนองต่อออกซินในปริมาณที่แตกต่างกันไป โดยส่วนของรากจะตอบสนองต่อออกซินในปริมาณค่อนข้างต่ำ ถ้าออกซิน ปริมาณสูงเกินไปจะยับยั้งการเจริญเติบโตของรากได้

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แท็บหยุด: 1.13", แท็บรายการ + ไม่ที่ 1.38"
จัดรูปแบบ: สัญลักษณ์แสดงหัวข้อย่อยและลำดับเลข
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การควบคุมการแตกของราก ออกซินช่วยให้ลำต้น กิ่งปักชำและกิ่งตอนเกิดรากได้ ในการแตกรากของพืชต้องประกอบด้วยปัจจัยต่างๆ ได้แก่ การมีอาหารสะสมอยู่ภายในอย่างเพียงพอ มีออกซินและโคแฟคเตอร์พวกฟีนอลในบริเวณที่จะเกิดราก โดยสารต่างๆ เหล่านี้จะทำปฏิกิริยาต่อเนื่อง กระตุ้นการเกิดรากขึ้นใหม่ได้ ออกซินที่นิยมใช้เร่งการแตกของรากคือ ไอบีเอ (IBA) และ เอ็นเอเอ (NAA) IBA ไอบีเอ เป็นสารที่มีฤทธิ์ของออกซินค่อนข้างต่ำ เคลื่อนย้ายได้ช้ามากและสลายตัวได้เร็วพอประมาณ มีคุณสมบัติที่เหมาะสมในการเร่งการเกิดรากได้ดี ส่วน NAA เอ็นเอเอมีฤทธิ์ออกซินสูงกว่า เคลื่อนที่ภายในกิ่งพืชได้ดีและสลายตัวช้า ในปริมาณความเข้มข้นที่พอเหมาะจะกระตุ้นการเกิดราก แต่ถ้าความเข้มข้นของ NAA เอ็นเอเอสูงเกินไป จะเป็นพิษต่อพืชได้ สำหรับ 2,4-D และ 4-CPA เป็นออกซินสังเคราะห์ที่มีฤทธิ์สูง ถ้าใช้ในปริมาณความเข้มข้นของสารสูงมีผลทำให้รากที่งอกมีลักษณะผิดปกติ รากสั้นหนา เกิดเป็นกระจุกและอาจมีผลทำให้กิ่งหรือต้นพืชตายได้ ในปริมาณความเข้มข้นที่ต่ำมาก ๆ ก็จะมีผลช่วยกระตุ้นการแตกของรากได้เช่นกัน โดยทั่วไปออกซิน ความเข้มข้นสูงตั้งแต่ 10^{-8} M จะยับยั้งการเจริญของรากพืช

การยับยั้งการเจริญของตาข้าง ออกซินในพืชจะสร้างขึ้นที่ปลายยอดเป็นส่วนใหญ่และเคลื่อนที่สู่ส่วนล่าง มีผลยับยั้งการเจริญของตาข้างมิให้งอกเป็นกิ่งและใบ ปรากฏการณ์นี้เรียกว่า การข่มของส่วนยอด หรือแอพิคัล โดมิแนนซ์ (apical dominance) เมื่อตัดยอดพืชส่วนที่สร้างออกซินออก พบว่าตาข้างเจริญแตกกิ่งก้านได้ และเมื่อนำชิ้นวุ้นที่มีออกซินไปวางบนส่วนปลายยอดที่ถูกตัดไปแล้วนั้น หรือป้ายออกซินโดยตรงที่ปลายยอดที่ถูกตัด พืชจะไม่เกิดการแตกกิ่งโดยตาข้างจะไม่งอก พืชบางชนิดเช่นทานตะวันมีตาข้างหรือกิ่งก้านน้อย แสดงว่าการข่มของส่วนยอดมีมาก การข่มของส่วนยอดต่อการเจริญของตาข้างจะลดลงตามระยะห่างจากส่วนยอดของพืชนั้น และผันแปรตามลักษณะทางพันธุกรรม อายุของพืช ธาตุอาหารและปัจจัยสิ่งแวดล้อมต่าง ๆ ในการเจริญเติบโตของพืช การให้ปุ๋ยแก่พืชมากมีผลทำให้การข่มของส่วนยอดลดลง ส่งเสริมการแตกกิ่ง ลักษณะการข่มของส่วนยอดต่อการเจริญของตาข้างเป็นปฏิกิริยาสัมพันธ์ระหว่างการเติบโตของส่วนของพืช 2 ส่วน หรือเรียกว่า สหสัมพันธ์ของการเติบโต (growth corelation)

ป้องกันการร่วงของใบ กิ่ง และผล เมื่อพืชอายุมากขึ้นส่วนของใบ ดอก ผลซึ่งแก่เต็มที่จะร่วง การร่วงนี้จะเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงต่างๆ ทั้งทางด้านสรีรวิทยาและด้านกายภาพภายในพืช โดยพืชจะสร้างสารไปกระตุ้นทำให้เกิดชั้นแอบซิสซัน (abscission layer) ออกซิน ในบริเวณปลายยอดปลายกิ่งจะยับยั้งการสร้างชั้นแอบซิสซัน ที่บริเวณโคนของก้านทำให้กิ่ง ใบ ดอก ผลไม่ร่วงจากต้น ถ้าต้นไม้สูงๆ ออกซินที่สร้างขึ้นที่บริเวณปลายยอดปลายกิ่งจะเคลื่อนที่ย้ายมาสู่บริเวณส่วนต่อของใบ กิ่ง ดอก ผล กับลำต้นที่อยู่ใกล้บริเวณโคนของลำต้นจะร่วงก่อนที่อยู่ใกล้ยอด

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เร่งการเกิดดอกของพืชบางชนิด ผลของออกซินในการเร่งการเกิดดอกในพืชยังไม่เด่นชัด ในสับปะรดที่ได้รับออกซินพวก NAA เอ็นเอเอและ ไอบีเอIBA สามารถเร่งการเกิดดอกของสับปะรดได้ แต่เชื่อกันว่าเป็นผลทางอ้อมที่เกิดจากออกซินไปกระตุ้นให้พืชสร้างเอทธีลีนขึ้นมา และเอทธีลีนเป็นตัวไปกระตุ้นให้สับปะรดเกิดดอกอีกทีหนึ่ง

การเปลี่ยนเพศดอก การพ่นออกซินที่ช่อดอกของพืชบางชนิด ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงเพศดอก ช่วยในการติดผล พืชที่มีต้นดอกตัวผู้และดอกตัวเมียอยู่ต่างดอกหรือต่างต้นหรือในช่อดอกที่มีปริมาณดอกตัวผู้และดอกตัวเมียต่างกันมาก โอกาสในการผสมระหว่างเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมียจะเกิดน้อย ถ้าเกสรตัวผู้มีน้อยหรือไม่แข็งแรงดอกตัวเมียจะขาดเกสรตัวผู้มาผสม การใช้ออกซิน เช่นเอ็นเอเอ์ NAA พ่นที่ช่อดอก ในพืชพวกเงาะพบว่าทำให้ดอกตัวผู้แข็งแรงขึ้นทำให้มีโอกาสเข้าไปผสมเกสรกับดอกตัวเมียมากขึ้น ส่วนในพืชตระกูลแตง เช่น แตงกวา และฟักทองถ้าฉีดพ่นด้วยออกซินจะช่วยทำให้ดอกตัวเมียเพิ่มมากขึ้น

เพิ่มการติดผลและการขยายขนาดของผล ในพืชที่มีเมล็ดมากพบว่าการใช้ 4-CPA กับมะเขือเทศ NAA กับพริก หรือ 2,4-D กับส้มเขียวหวาน ช่วยเพิ่มการติดผล สำหรับพืชที่มีเมล็ดเดียว เช่น มะม่วง ท้อ ไม่พบการตอบสนองของพืชต่อออกซินในด้านการติดผล ภายหลังการผสมเกสร พืชจะมีการสร้างออกซินเพื่อเร่งการเจริญเติบโตของผล ในสตรอเบอรี่การเจริญเติบโตของผลจะขึ้นอยู่กับออกซินที่ผลิตขึ้นภายในส่วนที่เรียกว่า เอคีน (achene) หรือผลย่อย ซึ่งถ้าแกะส่วนเอคีนนี้ออกจะทำให้ส่วนของผลสตรอเบอรี่ซึ่งเจริญมาจากฐานรองดอกไม่ขยายตัว

สารกำจัดวัชพืช ออกซินในความเข้มข้นที่สูงจะยับยั้งการเจริญเติบโตของพืช เช่น 2,4-D, 2,4,5T, MCPA และ picloram ความเข้มข้นสูงนิยมใช้เป็นสารกำจัดวัชพืชใบกว้าง

คาร์โบไฮเดรต (Carbohydrate)

คาร์โบไฮเดรตเป็นสารชีวเคมีที่เป็นสารอินทรีย์จำพวกอัลดีไฮด์ หรือคีโตน ที่มีหมู่ไฮดรอกซิล)OH) หลายหมู่ในโมเลกุล ธาตุที่เป็นองค์ประกอบของคาร์โบไฮเดรต ได้แก่ คาร์บอน ไฮโดรเจนและออกซิเจน โดยคาร์โบไฮเดรตมีหลายชนิดทั่วไปในธรรมชาติ ส่วนใหญ่เป็นองค์ประกอบของพืช เช่น แป้ง น้ำตาลและเซลลูโลส ทำหน้าที่เหมือนเป็นเสบียงเก็บไว้เมื่อต้องการ คาร์โบไฮเดรตบางชนิดทำหน้าที่เป็นโครงสร้างของผนังเซลล์พืช บางชนิดรวมกับชีวโมเลกุลอื่น เช่น โปรตีน และไขมัน ได้แก่ ไกลโคโปรตีน ไกลโคลิปิด เป็นต้น (พนม(2531 ,

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.84", แท็บหยุด: 1.13", แท็บรายการ + ไม่ที่ 1.38"

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: (ค่าเริ่มต้น) Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: Angsana New

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ ...

ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ

ที่จัดรูปแบบ ...

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ความต้องการคาร์โบไฮเดรตของพืชมีการเพิ่มขึ้นตามอายุ ทำให้ผลต่างระหว่างการสังเคราะห์แสงหรือการสังเคราะห์ คาร์โบไฮเดรตกับการหายใจ เป็นตัวกำหนดปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ถูกสะสมไว้ โดยการสังเคราะห์โปรตีนมีผลกระทบต่อการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต ซึ่งพบว่าในขณะที่พืชมีการสังเคราะห์โปรตีนมีการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตลดลง)สุรนันต์ (2526 ,นอกจากนี้ยังมีสมมติฐานเกี่ยวกับ C/N ratio เป็นสัดส่วนที่บ่งบอกถึงปริมาณสารอาหารที่สะสมอยู่ในรูปคาร์โบไฮเดรต และปริมาณสารประกอบที่มีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบที่เหมาะสมต่อการออกดอก)จำนง (2542 ,ซึ่งปริมาณคาร์โบไฮเดรต ที่ไม่ใช่โครงสร้าง (Total nonstructural carbohydrate, TNC) เป็นแหล่งของพลังงานที่พืชเก็บไว้ในส่วนของ vegetative organ และนำไปใช้ประโยชน์ในการเจริญเติบโต ประกอบด้วยน้ำตาล แป้ง dextrin fructosans เป็นต้น โดยไม่รวมคาร์โบไฮเดรตในรูปโครงสร้าง (structural carbohydrate)(Salisbury and Ross, 1992) เช่นในรายงานของ ศศิธร (2533)พบว่า ปริมาณ TNC และ TN (total nitrogen) มีผลต่อการออดอกของลิ้นจี่ โดยอัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN สูงในช่วงก่อนการออกดอกจะทำให้มีเปอร์เซ็นต์การออกดอกสูง ซึ่งให้ผลสอดคล้องกับ กวิศร์ และคณะ (2533)พบว่าการเปลี่ยนตาใบไปเป็นตากดอกของเงาะเกิดขึ้นเมื่ออัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN สูง เช่นเดียวกับ กิติโชติ (2537)รายงานว่าต้นลำไยที่มีการออกดอกมาก มีอัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN สูง เช่นในรายงานของ Chaitrakulsup (1981) ศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณ TNC ในใบและยอดช่วงก่อนการออกดอกเพิ่มขึ้นและลดต่ำลงในระยะออกดอก ให้ผลในทำนองเดียวกันกับ วันทนา (2543)ที่รายงานว่าปริมาณ TNC ในยอดลำไยเพิ่มขึ้นสูงสุดก่อนการออกดอก หลังจากนั้นลดลงในสัปดาห์ที่มีการสร้างดอกและในการศึกษาการสะสมอาหารในต้นลิ้นจี่ในระยะออกดอก พบว่ามีปริมาณแป้งในส่วนยอด ใบ ลำต้นและรากมากกว่าต้นที่อยู่ในระยะการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ (Menzel *et al.*, 1995) ในขณะที่ Maata and Tominaga (1998) ได้พบว่าในส้มจีน (Citrus reticulate Blanco.) พันธุ์ Yoshida ที่มีปริมาณ TNC ในใบมาก มีการออกดอกเพิ่มขึ้น โดยมรการเจริญทางกิ่งใบน้อย

บทบาทของไนโตรเจนที่มีต่อพืช

ไนโตรเจนรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืช มี 3 ประเภท ได้แก่ ไนเตรต (NO_3^-) แอมโมเนียม (NH_4^+) และยูเรีย [$CO(NH_2)_2$] โดยรากพืชจะใช้ประโยชน์ของไนโตรเจนใน รูปของไนเตรต และแอมโมเนียม สำหรับยูเรีย นั้น พืชจะ ดูดใช้มากเฉพาะในกรณีที่ใส่ปุ๋ยยูเรียสังเคราะห์เท่านั้น

นอกจากนี้ ภาย

ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, แท็บหยุด: 1.38", แท็บรายการ
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: Angsana New, 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.75"
ที่จัดรูปแบบ ...

Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

ในดินที่มีการระบายอากาศดี จะมีไนโตรเจนในรูปไนเตรต เป็นส่วนใหญ่ ซึ่งพืชสามารถเจริญเติบโตได้ดี เมื่อไนเตรตเข้าสู่รากพืชจะถูกรีดิวซ์จนได้แอมโมเนียม แล้วจึงเข้ารวมกับอินทรีย์สารบางชนิดสังเคราะห์เป็นกรดอะมิโน และเอไมด์ หากพืชดูดแอมโมเนียมเข้าไปในเซลล์ก็นำไปสังเคราะห์กรดอะมิโนและเอไมด์ได้ทันที ดังนั้นเมื่อพืชดูดแอมโมเนียมเข้าไป ในปริมาณมากก็จะมีความต้องการใช้คาร์โบไฮเดรต เพิ่มมากขึ้น หาก อัตราการสังเคราะห์แสงขณะนั้นไม่ เพียงพอ พืชอาจขาดแคลนคาร์โบไฮเดรต แต่ในกรณีที่พืชดูดไนเตรตเข้าไปจะยังไม่มีความจำเป็นต้องใช้คาร์โบไฮเดรตในทันที เนื่องจากไนเตรตต้องผ่านกระบวนการรีดักชันเป็นแอมโมเนียมเสียก่อน จึงจะเข้าสู่เมตาบอลิซึมขั้นต่อไป (ยงยุทธ, 2546)

การรีดิวซ์ไนเตรตตเป็นไนไทตรต์ท์

ขั้นตอนแรกสำหรับการใช้ประโยชน์ ของไนเตรต ในพืชชั้นสูง คือ การรีดิวซ์ ไนเตรตให้เป็นไนไตรท์ไทรต์โดยมีเอนไซห์ม์ไนเตรตตรีดักเตส (nitrate reductase; NR) เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา ดังนี้

$$NO_3^- + NAD(P)H + H^+ \xrightarrow{NR} NO_2^- + NAD(P)^+ + H_2O$$

เอนไซม์ไนเตรตตรีดักเตส มีโมลิบดีนัมเป็นองค์ประกอบที่สำคัญ การรีดิวซ์ ไนเตรตเป็นไนไตรท์ไนเตรตให้เป็นไนไทรต์เป็นปฏิกิริยาที่มีความซับซ้อนและประกอบด้วยหลายขั้นตอน (ภาพ 2) พบเอนไซม์ไนเตรตตรีดักเตส ทั้งในรากและส่วนเหนือดินของพืช สำหรับกิจกรรมของเอนไซม์ในรากขึ้นอยู่กับปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่มีอยู่ (Beevers and Hageman, 1980)

ที่จัดรูปแบบ

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0"

ที่จัดรูปแบบ: (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย

ที่จัดรูปแบบ: การเยื้อง: ซ้าย: 0.25", บรรทัดแรก: 0.5"

ที่จัดรูปแบบ

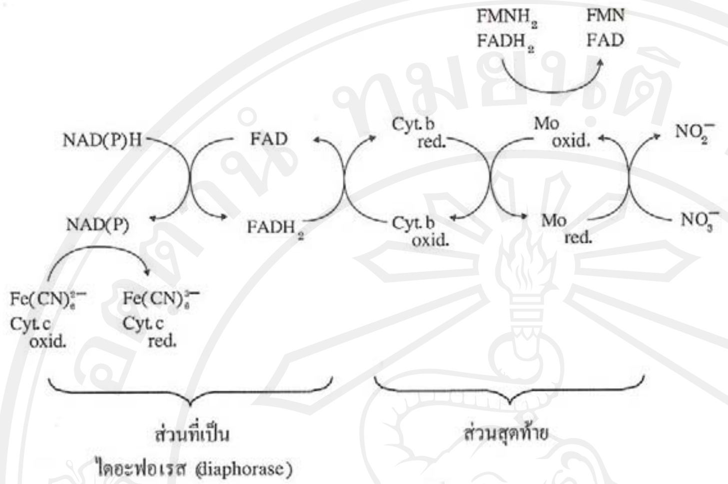
ที่จัดรูปแบบ

ที่จัดรูปแบบ: (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย

ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย

ที่จัดรูปแบบ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพ 2 โครงสร้างและบทบาทของไนเทตรตทรีดักเตสคอมเพล็ก

การรีดิวซ์ไนไทตรต์ท์ให้เป็นแอมโมเนียม

เอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยารีดักชันของไนไ ทตรต์ท์ให้เป็นแอมโมเนียมในเซลล์ที่มีการสังเคราะห์แสง คือ เฟอร์รีดอกซินไนไ ทตรต์ท์รีดักเตส (เฟอร์รีดอกซินมีไนโตรเจนและเหล็กเป็นองค์ประกอบสำคัญ) ดังปฏิกิริยาต่อไปนี้

$$NO_2^- + Fd_{red} + 8H^+ \xleftrightarrow{\text{ferredoxin nitrite reductase}} NH_4^+ + Fd_{ox} + 2H_2O$$

สำหรับ Fd_{red} และ Fd_{ox} คือ เฟอร์รีดอกซินซึ่งมีภาวะรีดักชันและออกซิเดชันตามลำดับ เอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยานี้มีในคลอโรพลาสต์ของเซลล์ใบและพลาสติด (plastid) ของเซลล์ราก

การสังเคราะห์ยูเรีย

นอกเหนือจากที่พืชได้รับยูเรียจากปุ๋ยแล้ว พืชยังสามารถสังเคราะห์ยูเรียได้จากการไฮโดรไลซ์อาร์จินินด้วยเอนไซม์อาจินเนส (arginase) ดังสมการ

arginase

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright by Chiang Mai University
All rights reserved

$$\text{agrinine} + H_2O \longleftrightarrow \text{ornithine} + \text{urea}$$

ยูเรียที่รากพืชดูดปุ๋ยยูเรีย หรือที่พืชสังเคราะห์ขึ้นเองตามสมการข้างต้น อาจมีการเปลี่ยนแปลงในเนื้อเยื่อพืชด้วยกระบวนการไฮดรอไลซีส (hydrolysis) โดยมีเอนไซม์ยูรีเอส (urease) เร่งปฏิกิริยาได้ CO_2 กับ NH_3 ดังนี้

$$CO(NH_2)_2 + H_2O \xrightarrow{\text{urease}} CO_2 + 2NH_3$$

เอนไซม์ยูรีเอสต้องการนิเกิล (Ni) เป็นตัวกระตุ้น (activator) เพื่อให้สามารถเร่งปฏิกิริยาได้ เอนไซม์ชนิดนี้พบในใบ ราก และเปลือกของพืชหลายชนิด โดยเนื้อเยื่ออ่อนจะมีมากกว่าเนื้อเยื่อแก่ที่ใกล้จะหมดอายุแล้ว เมื่อยูเรียเข้าไปในเซลล์จะกระตุ้นให้มีกิจกรรมของยูรีเอสเนื่องจากเอนไซม์นี้ถูกสารตั้งต้นกระตุ้นได้ (substrate-inducible enzyme) ดังนั้นการใช้ปุ๋ยยูเรียไม่ว่าทางดิน หรือทางใบจึงเป็นประโยชน์ต่อพืช

กระบวนการเปลี่ยนแปลงแอมโมเนียมภายในพืช (ammonium assimilation)

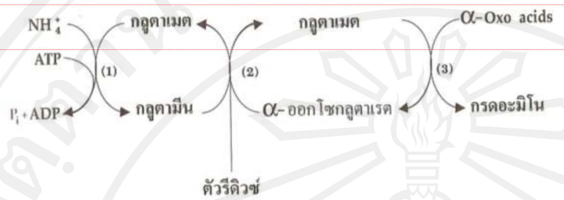
เป็นกระบวนการเมตาบอลิซึมของไนโตรเจน เนื่องจากแอมโมเนียมในพืชมาจาก 4 ทางด้วยกันคือ

1. พืชดูดทางราก หรือใบ
2. เป็นผลของการรีดิวซ์ไนเตรต
3. เป็นผลของการไฮโดรไลซ์ยูเรีย
4. มาจากการตรึงไนโตรเจน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แอมโมเนียมจะถูกนำไปสังเคราะห์กรดอะมิโน การใช้ประโยชน์แอมโมเนียมของพืชชั้นสูงทั่วไป เกี่ยวข้องกับ เอนไซม์ 3 ชนิด คือ glutamine systhetase, glutamate synthase และ transaminase (ภาพ 3)

~~2~~



ภาพ 3 ~~2~~ กระบวนการสังเคราะห์กรดอะมิโนซึ่งใช้เอนไซม์ 3 ชนิด คือ (1) glutamine synthetase, (2) glutamate synthase และ (3) transaminase

เอนไซม์ทั้ง 3 ชนิดนี้อยู่ในใบ และรากพืช ทำให้ใบและรากพืชสามารถสังเคราะห์กรดอะมิโนได้ สำหรับเอนไซม์ glutamine synthetase นั้นต้องการ Mg^{2+} เป็นโคแฟคเตอร์ แต่อย่างไรก็ตาม เอนไซม์ glutamine synthetase สามารถใช้ Mn^{2+} ทดแทนได้ กระบวนการสังเคราะห์กรดอะมิโน และเอไมด์เกิดขึ้นได้ทั้งในราก และส่วนเหนือดิน หากกระบวนการสังเคราะห์เกิดขึ้นในราก จะทำให้เกิดการเคลื่อนย้าย คาร์โบไฮเดรตจากใบ ไปยังราก เพื่อเป็นโครงสร้างคาร์บอน (carbon skeleton) และแหล่งพลังงาน เมื่อสิ้นสุดการสังเคราะห์กรดอะมิโน และเอไมด์ที่รากแล้ว กรดเหล่านี้จะถูกลำเลียงไปทาง~~xylem~~ท่อน้ำเพื่อนำ ไปเลี้ยงลำต้น และใบต่อไป (ยงยุทธ, 2546)

การศึกษาผลของไนโตรเจนต่อการเจริญเติบโตของลำไย

ปริมาณ ไนโตรเจนภายในพืช นอกจากจะ มีผลต่อกระบวนการเมตาบอลิซึมและการเคลื่อนย้ายสารควบคุมการเจริญเติบโตภายในพืช แล้ว ยังมีบทบาทในการสังเคราะห์โปรตีนซึ่งเป็นองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์ (ณัฐวดี, 2545) การที่ต้นลำไยมีปริมาณไนโตรเจน มากเกินไป จะทำให้คุณภาพและปริมาณผลผลิตของลำไยลดลง โดย ต้นลำไย ที่ได้รับไนโตรเจนในรูปของโพแทสเซียม ไนเตรต ในปริมาณมากจะ ส่งเสริมการแตกใบอ่อน จะทำให้ต้นลำไยตอบสนองต่อสารโพแทสเซียมคลอเรตในการผลิตลำไยนอกฤดูช้ากว่าต้นลำไยที่ได้รับไนโตรเจนอย่างเหมาะสม

ที่จัดรูปแบบ: (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.75"
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ
ที่จัดรูปแบบ
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.75"
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.75"
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: การจัดเต็มแนวที่กระจายแบบไทย, การเยื้อง: บรรทัดแรก: 0.5"
ที่จัดรูปแบบ ...

เป็นผลทำให้ลำไยออกดอกลดลง (สันติและคณะ, 2545) นอกจากนี้ปริมาณไนโตรเจนในใบสูงจะส่งเสริมการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ ในขณะที่ไนโตรเจนในใบต่ำมีบทบาทในการออกดอกของลำไยหลังจากได้รับสารโพแทสเซียมคลอเรต ต้นลำไยที่มีระดับไนโตรเจนในใบมากกว่าร้อยละ 1.7 ทำให้เปอร์เซ็นต์การออกดอกต่ำ (0-25 %) ในขณะที่ค่าไนโตรเจนต่ำกว่า 1.2% จะเพิ่มโอกาสการออกดอกเป็น 40-80% (Diczbalis and Drinnan, 2007) จากการศึกษาปริมาณไนโตรเจนในใบลำไยของ Diczbalis (2002) พบว่าค่าไนโตรเจนเฉลี่ยที่ตรวจพบในใบอยู่ในช่วง 1.68–1.82% ในขณะที่ Wang *et al.* (1992), Chen (1997) และ Wong and Kestsa (1991) พบว่าค่าไนโตรเจนอยู่ระหว่าง 1.79 – 1.47, 1.73 – 1.21 และมากกว่า 1.7% ตามลำดั

บ

ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: 16 พ., (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: 16 พ., (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: 16 พ., (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: แบบอักษร: 16 พ., สีแบบอักษร: ดำ, แบบอักษรภาษาที่ซับซ้อน: 16 พ., (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ, (ภาษาที่ซับซ้อน ไทย
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ ...
ที่จัดรูปแบบ: สีแบบอักษร: ดำ
ที่จัดรูปแบบ ...

CHIANG MAI UNIVERSITY
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved