บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

มะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้สีทอง เป็นพันธุ์ที่กลายจากพันธุ์น้ำดอกไม้ มีลักษณะพิเศษกว่า คือ เปลือกหนากว่า ทนทานต่อการขนส่งเพิ่มขึ้น ผิวเหลืองนวลสวยงามตั้งแต่ยังไม่สุกจัด เมื่อบ่มมีสีเหลืองสดใสมาก ผลทรงกลมยาวเรียว เนื้อละเอียด รสหวานน้อยกว่าน้ำดอกไม้เบอร์ 4 เล็กน้อย คือ มีความหวานประมาณ 17-18 เปอร์เซ็นต์ เมล็ดลีบ ทนทานต่อโรคแอนแทรกโนสดีกว่าพันธุ์น้ำดอกไม้เบอร์ 4 เป็นที่นิยมมากในประเทศญี่ปุ่น (ชูชาติและอรุณี, 2550)

สรีรวิทยาในการออกดอก

การเกิดดอกในไม้ผลทั่วๆ ไป จะมีส่วนสัมพันธ์กับลักษณะการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ (vegetative growth) กล่าวคือ เมื่อพืชมีการเจริญเติบโตเต็มที่ในสภาวะแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจะมีความพร้อมในการออกดอก เนื้อเยื่อเจริญซึ่งเป็นตาใบหรือตากิ่งจะเจริญไปเป็นตาดอก การเปลี่ยนแปลงนี้ แสดงว่าพืชเข้าสู่ระยะการเจริญเติบโตของส่วนที่ใช้สืบพันธุ์ (reproductive growth) (นิตย์, 2542) ซึ่งระยะที่พืชสร้างดอกนั้น พืชจะมีการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาหลายอย่าง โดยมีปัจจัยทั้งภายในและปัจจัยสิ่งแวดล้อมภายนอก ได้แก่ แสง อุณหภูมิ ธาตุอาหาร ฮอร์โมน รวมทั้งอายุ และความพร้อมของพืช ในสภาวะแวดล้อมทั้งภายในและภายนอกเหมาะสม พืชจะมีการสร้างดอกได้ ซึ่งถือว่าดอกเป็นส่วนสำคัญของพืช เป็นจุดเริ่มต้นของการขยายพันธุ์และการพัฒนาเป็นผลและเมล็ด เพื่อประโยชน์ในการดำรงสายพันธุ์ และการขยายพันธุ์พืชให้สืบทอดและแพร่กระจายต่อไป (สมบุญ, 2548)

ในไม้ผลประเภทผลัดใบจะสร้างตาดอกเมื่อใบเจริญเต็มที่และการเจริญเติบโตทางกิ่งใบหยุดลง แต่ตาดอกที่เกิดขึ้นนี้มักจะยังคงพักตัวอยู่จนถึงสภาวะที่เหมาะสมตาดอกจึงจะเจริญออกมา ส่วนมะม่วงซึ่งเป็นไม้ที่ไม่ผลัดใบ ตาดอกจะถูกสร้างขึ้นในช่วงที่การเจริญเติบโตหยุดชะงักหรือช่วงที่มีการเปลี่ยนแปลงอัตราการเจริญเติบโต ของต้นซึ่งเป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงของสภาวะแวดล้อม ที่เรียกว่า vernalization คือการที่พืชบางชนิดต้องการสภาพอุณหภูมิต่ำในการกระตุ้นการออกดอก การพัฒนาดอกจะไม่เกิดที่อุณหภูมิต่ำแต่จะเกิดหลังจากพืชนั้นได้รับอุณหภูมิสูงขึ้นซึ่งเหมาะแก่การเจริญเติบโต ในไม้ยืนต้นโดยทั่วไปจะต้องมีการเจริญเติบโตจนถึงระยะที่เหมาะสมเสียก่อนจึงจะตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำเพื่อกระตุ้นการออกดอก ในพืชชนิดใกล้เคียงกันหรือแม้แต่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ชนิดเดียวกัน อาจตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำแตกต่างกัน ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับระยะเวลาของการได้รับอุณหภูมิต่ำและอายุของพืช กระบวนการ vernalization เป็นกระบวนการที่เกิดขึ้นอย่างช้าๆ ช่วงเวลาที่ต้องการอุณหภูมิต่ำประมาณ 1-3 เดือน พืชในเขตอบอุ่นจะต้องการอุณหภูมิในช่วง 10-13 องศาเซลเซียส อย่างไรก็ตามการให้พืชได้รับอุณหภูมิต่ำนานเกินไป อาจทำให้พืชออกดอกได้ไม่ดี หรือไม่ออกดอกเลย ในช่วงที่พืชอยู่ในกระบวนการ vernalization ถ้าพืชได้รับอุณหภูมิสูงมากกว่า 30 องศาเซลเซียส พืชอาจสูญเสียผลของกระบวนการนี้ไป เรียกว่า devernalization แต่ก็อาจทำให้กลับมาอยู่ในสภาพ vernalization ได้อีก ถ้าให้อุณหภูมิต่ำแก่พืชต่อไป (สมบุญ, 2548)

กระบวนการเกิดดอก

การเกิดดอกของพืชต้องอาศัยกระบวนการต่างๆ ทางสรีรวิทยาที่ซับซ้อน โดยมีปัจจัยทั้งทางด้านสภาพแวดล้อมภายนอก ตลอดทั้งเกิดจากอิทธิพลภายในต้นพืชเองเข้ามาเกี่ยวข้องในการเปลี่ยนแปลงพืชจากระยะเยาวภาพ (juvenile phase) ไปเป็นระยะเต็มวัย (mature phase) เมื่อสิ่งแวดล้อมเหมาะสมพืชจะถูกกระตุ้นให้สร้างดอกได้ซึ่งเป็นระยะเจริญพันธุ์ อย่างไรก็ดีการชักนำในการออกดอกของพืชจะถูกกำหนดโดยพันธุกรรม เช่นเดียวกับกระบวนการสรีรวิทยาอื่นๆ ในขณะที่สิ่งแวดล้อมจำเพาะจะทำปฏิกิริยาร่วมส่งผลให้พืชสร้างดอก โดยทั่ว ๆ ไปกระบวนการเกิดและพัฒนาของดอกแบ่งออกเป็นระยะต่างๆ ดังนี้ คือ

1. ระยะการเจริญเต็มวัย (maturation stage) พืชทั่วไปจะออกดอกได้เมื่อมีการเจริญเต็มวัย (mature) นั่นคือ ความพร้อมของอายุนอกเหนือจากอาหารสะสมและสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจึงตอบสนองต่อปัจจัยที่กระตุ้นให้เกิดดอกได้ ระยะที่พืชโตเต็มวัยจะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พันธุ์พืช ฤดูกาล และสภาพแวดล้อม ในไม้ยืนต้นซึ่งมีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบสลับกับการออกดอก มักมีระยะเวลานานก่อนออกดอก เช่น มะม่วงจะออกดอกหลังจากปลูกด้วยเมล็ด 3-5 ปี และลิ้นจี่ประมาณ 4-5 ปี (Menzel, 1983)

2.ระยะชักนำ (induction stage) เป็นการเปลี่ยนแปลงขั้นแรกในการเกิดดอก พืชเริ่มมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นหรือชักนำจากปัจจัยต่างๆ ที่จะทำให้ระยะกิ่งใบเปลี่ยนเป็นระยะเจริญพันธุ์ เช่น แสง อุณหภูมิ อายุและความสมบูรณ์ของต้น เป็นระยะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงกระบวนการสร้างเมตาบอไลท์ต่างๆ ภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอกและลำเลียงฮอร์โมนนี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อที่ตาหรือยอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก ในการชักนำพืชจะถูกกระตุ้นจากปัจจัยที่อาจเหมือนหรือแตกต่างกันออกไป

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

3.ระยะการเกิดตาดอก (intiation of floral primordial) เป็นระยะที่เริ่มเห็นการเปลี่ยนแปลงของตาที่จะเจริญเป็นดอก (floral primordial) โดยเซลล์เนื้อเยื่อเจริญเริ่มขยายตัว ทำให้มีการพองตัวของตาดอก (floral bud)

4.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

ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกในพืช

การเกิดดอกของพืชถูกควบคุมโดยปัจจัยต่าง ๆ ทั้งปัจจัยภายในพืชและสภาพแวดล้อม ได้แก่

ปัจจัยภายนอก

สภาพแวดล้อมภายนอกมีอิทธิพลต่อการเกิดตาดอกและการพัฒนาระยะเจริญพันธุ์ จะเห็นได้ว่าพืชบางชนิดสามารถออกดอกได้ทุกฤดู แต่มีพืชอีกหลายชนิดต้องผ่านสภาพแวดล้อมที่เฉพาะ เช่น การมีช่วงแสงที่เหมาะสม หรือต้องการอุณหภูมิต่ำ ตลอดทั้งการได้รับน้ำและแร่ธาตุจากดินในปริมาณที่เหมาะสม จึงทำให้พืชสามารถมีการเจริญและพัฒนาไปเป็นระยะเจริญพันธุ์ ปัจจัยต่างๆ ได้แก่

แสง แสงเป็นแหล่งพลังงานที่สำคัญในกระบวนการสร้างอาหารของพืช โดยทั่วไปในพืชส่วนใหญ่ต้องการความเข้มของแสงในปริมาณที่สูง โดยมีผลต่อปริมาณการสะสมสารอาหารในพืช และกระตุ้นการสร้างตาดอก ช่วงแสงมีอิทธิพลต่อการสร้างดอกของพืชหลายชนิด พืชแต่ละชนิดต้องการความยาวของช่วงแสงต่างกันไป ทำให้สามารถแบ่งพืชตามการตอบสนองของช่วงแสงซึ่งมีผลในการออกดอกของพืชเป็น พืชวันสั้น พืชวันยาว และพืชที่ไม่ตอบสนองต่อช่วงแสง (สมบุญ, 2548) แสงมีผลต่อการออกดอกทั้งในแง่ของช่วงเวลาที่ได้รับแสง (photoperiod) คุณภาพแสง (wave length) และปริมาณพลังงานแสง (radiant energy) โดยแสงทั้งสามส่วนมักมีผลกระทบต่อการออกดอกอย่างมีปฏิสัมพันธ์กัน (interaction) (ดนัย, 2537)

อุณหภูมิ อุณหภูมิมีผลต่อการออกดอกของพืช ไม้ผลหลายชนิดต้องการอากาศเย็นช่วงหนึ่งก่อนการออกดอก โดยอุณหภูมิต่ำมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงระดับฮอร์โมนภายในพืช

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

และทำให้พืชชะงักการเจริญเติบโตทางกิ่งใบจึงมีผลกระตุ้นการออกดอกได้ เช่น มะม่วง ลิ้นจี่ ลำไย และเงาะ (พีรเดช, 2537) โดยเฉพาะอย่างยิ่งพืชเขตหนาวมักต้องการอุณหภูมิต่ำมีผลต่อการกระตุ้นการสร้างตาดอก หรือขจัดการพักตัวของตาดอกในพืช ซึ่งในเขตหนาว (เส้นละติจูดที่ 15 ถึง 30 องศาเหนือ) อุณหภูมิที่เหมาะสมที่ทำให้ลิ้นจี่ออกดอกได้อยู่ระหว่าง -1.1 ถึง 4 องศาเซลเซียส และไม่มีน้ำแข็งในฤดูหนาว ในเขตร้อน (อินโดนีเซีย จีนตอนใต้ ฟิลิปปินส์ กัวเตมาลา และคิวบา) อุณหภูมิในฤดูหนาวไม่ต่ำกว่า 10 องศาเซลเซียสทำให้ลิ้นจี่สามารถเจริญเติบโตทางกิ่งใบได้ดี แต่ไม่มีการออกดอกและติดผล (Menzel, 1983) พืชบางชนิดการสร้างตาดอกไม่ขึ้นกับอุณหภูมิ แต่จะขึ้นกับปัจจัยอื่นๆ เช่น ระดับฮอร์โมนและสารอาหารในพืช ตลอดจนน้ำในดิน (สมบุญ, 2548) นอกจากนี้ยังพบว่าการที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงหลังจากมีเกิดตาดอกจะมีผลทำให้การพัฒนาของตาดอกไม่สมบูรณ์ อาจเกิดลักษณะของช่อดอกปนใบได้ เช่น ลิ้นจี่ มะม่วง และลำไย (Menzel, 1983)

ความชื้นในดิน ไม้ผลหลายชนิดต้องการช่วงแล้งก่อนการออกดอก โดยเฉพาะอย่างยิ่งประกอบกับสภาพอากาศเย็น ก็จะช่วยกระตุ้นให้ออกดอกได้มากขึ้น ในสภาพแล้งดังกล่าวต้นพืชจะชะงักการเจริญเติบโตทางกิ่งใบและเกิดการสะสมอาหารมากขึ้น ซึ่งจะส่งเสริมการออกดอก (พีรเดช, 2537) ซึ่งปริมาณน้ำในดินมีผลต่อการติดดอกของพืชในสภาพที่พืชขาดน้ำ หรือเกิดความเครียดในพืช จะมีตัวชักนำในการสร้างตาดอก เช่น อะโวคาโด มะนาว มะม่วง และลิ้นจี่ (Chaikiattiyos *et al*., 1994) แต่ในระยะการเจริญของตาดอกถ้าพืชเกิดการขาดน้ำมากเกินไปทำให้ตาดอกไม่สามารถเจริญต่อไปได้กระบวนการสร้างตาดอกจะหยุดชะงักจนกว่าจะได้รับน้ำ การรดน้ำให้แก่ต้นพืชที่อยู่ในระยะการสร้างตาดอกอาจมีผลทำให้การสร้างตาดอกช้าลงได้เช่นกัน (สมบุญ , 2548)

การตัดแต่งกิ่ง เป็นการบังคับการออกดอกของไม้ผลบางชนิด เช่น น้อยหน่า ส้ม และองุ่น เป็นวิธีการลดการเจริญเติบโตทางกิ่งใบและยังมีผลทำให้ต้นพืชสร้างอาหารได้ดีขึ้น โดยมีการแตกใบใหม่ออกมา ซึ่งใบใหม่เหล่านี้มีประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงสูงกว่าใบแก่ นอกจากนี้ การตัดแต่งกิ่งที่ถูกต้องจะเป็นการลดการแก่งแย่งอาหารระหว่างกิ่งพืช จึงทำให้มีอาหารสะสมสำหรับการออกดอกมากขึ้น (พีรเดช, 2537)

ปริมาณธาตุอาหาร เชื่อว่าการออกดอกของพืชขึ้นอยู่กับอัตราส่วนของคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจนในต้นพืช ถ้าปริมาณไนโตรเจนสูงจะส่งเสริมการสร้างใบ และกิ่งหรือการเจริญด้านกิ่งใบ ทำให้การสร้างดอกของพืชเกิดยากหรือช้า ในขณะที่ปริมาณคาร์โบไฮเดรต หรือสารประกอบคาร์บอนในพืชซึ่งสูงหรือในสภาพ ที่พืชได้รับปุ๋ยฟอสฟอรัสและโพแทสเซียมสูงจะกระตุ้นการสร้างตาดอกของพืช (สมบุญ, 2548)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

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

ปัจจัยภายในพืช

ชนิดและพันธุ์พืช ชนิดและพันธุ์พืชที่แตกต่างกันจะถูกกำหนดโดยลักษณะพันธุกรรมของพืช แม้ในสภาพแวดล้อมเดียวกันจะมีความสามารถในการสร้างดอกโดยเฉพาะการออกดอกแรกต่างกันไป (Menzel, 1983)

อายุของพืช พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านกิ่ง ก้าน ใบ ไปเป็นระยะเต็มวัยถึงช่วงอายุที่เหมาะสมจึงมีการสร้างดอก อายุพืชมีความสัมพันธ์กับขนาดของต้นพืช และเกี่ยวข้องกับปริมาณอาหารในพืช เนื่องจากคาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสงและสะสมในพืชมีผลต่อการสร้างดอก เมื่อมีการสร้างตาดอกพืชจะสะสมคาร์โบไฮเดรตพวกแป้งและน้ำตาลซึ่งเป็นแหล่งพลังงาน (สมบุญ, 2548)

ปริมาณคาร์โบไฮเดรต คาร์โบไฮเดรตเป็นสารอินทรีย์ชนิดหนึ่ง ซึ่งเป็นส่วนประกอบของผนังเซลล์ และองค์ประกอบของเซลล์ ทั้งนี้ยังเป็นธาตุอาหารที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตและการออกดอกของพืช เนื่องจากพืชทั่วไปออกดอกได้เมื่อมีความพร้อม นั่นคือ อายุ อาหารสะสม สภาพแวดล้อมที่พอเหมาะและมีความสมดุลของฮอร์โมน(พีรเดช, 2537)

คาร์โบไฮเดรตเป็นผลิตภัณฑ์ที่ได้มาจากกระบวนการสังเคราะห์แสงประกอบด้วยสารชีวเคมีที่เป็นสารอินทรีย์จำพวกอัลดีไฮด์หรือคีโตน ที่มีหมู่ไฮดรอกซิล (OH-) หลายหมู่ในโมเลกุล ธาตุที่เป็นองค์ปกระกอบของคาร์โบไฮเดรต ได้แก่ คาร์บอน (C) ไฮโดรเจน (H) และออกซิเจน (O) คาร์โบไฮเดรตแบ่งออกเป็น 2 ประเภท ได้แก่ คาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้าง (structural carbohydrate) ได้แก่ เซลลูโลส (cellulose) เฮมิเซลลูโลส (hemicellulose) และลิกนิน (lignin) ถูกจัดอยู่ในประเภทคาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้างที่ไม่ได้ทำหน้าที่สะสมอาหารและไม่สามารถเคลื่อนย้ายได้ และคาร์โบไฮเดรตที่ไม่อยู่ในรูปโครงสร้าง (total nonstructural carbohydrate: TNC) ได้แก่ แป้ง ที่อยู่ในรูปอาหารสะสมและกลูโคส ฟรุกโตส ซูโครสและเด็กซ์ตริน (drextrin) ซึ่งเป็นรูปที่เคลื่อนย้ายได้ โดยคาร์โบไฮเดรตจะถูกออกซิไดซ์ระหว่างการหายใจ ซึ่งมันยังไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้หรือเก็บไว้ในพืชและบางทีอาจสูญเสียไประหว่างการเคลื่อนย้ายในใบหรือไปส่วนอื่นๆ ของต้น ซึ่งปริมาณ TNC ส่วนใหญ่จะใช้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เป็นตัวชี้วัดถึงหลังงานหรือสภาพความแข็งแรงของต้นพืชได้ (Davidson, 2000) โดยความต้องการคาร์โบไฮเดรตของพืชมีการเพิ่มขึ้นตามอายุ ดังนั้นผลต่างระหว่างการสังเคราะห์แสงกับการหายใจจะเป็นตัวกำหนดปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ถูกสะสมไว้ การสังเคราะห์แสงหรืออีกนัยหนึ่งก็คือการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต และการสังเคราะห์โปรตีนทำให้มีผลกระทบต่อการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต ในขณะที่พืชมีการสังเคราะห์โปรตีนพบว่ามีการสะสมคาร์โบไฮเดรตลดคลดลง (สุรนันต์, 2526) โดยทั่วไปพืชชะงักการเติบโตทางกิ่งใบและเกิดการสะสมอาหารมากขึ้น(พีรเดช, 2537) ซึ่ง Pongsomboon *et al*. (1997) พบว่า ปริมาณ TNC ของมะม่วงน้ำดอกไม้จะมีปริมาณต่ำในช่วงแรกของการพักตัวและหลังจากนั้นจะเพิ่มขึ้นจนในที่สุดก็จะลดลงต่ำอีกครั้งในระยะออกดอก เช่นเดียวกันกับ Lerslerwong (2002) ที่พบว่า TNC ในพลัมจะลดลงในสัปดาห์ที่สี่ในระยะแตกใบอ่อนและจะลดลงอย่างต่อเนื่องจนกระทั่งแตกใบอ่อนจนหมดรวมถึงในลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวยที่ปริมาณ TNC จะมีปริมาณสูงในระยะ 1 เดือนก่อนแตกใบอ่อนและจะลดลงในระยะสัปดาห์ที่สามและไม่มีการเปลี่ยนแปลงจนแตกใบอ่อนจนหมด (Lerslerwong, 2001) ซึ่ง รัชนีวรรณและมงคล (2548) พบว่า เมื่อพ่นสารพาโคลบิวทราโซล 1,000 และ 2,000 มิลลิกรัมต่อลิตร แก่ส้มจุกปริมาณคาร์โบไฮเดรตในใบมีแนวโน้มเพิ่มขึ้นก่อนการออกดอก เนื่องจากพาโคลบิวทราโซลจะชักนำให้เกิดการสะสมคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่โครงสร้างในระยะเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบ และปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่โครงสร้างในใบจะลดลงเมื่อนำไปใช้ในการออกดอกของมะม่วง (Lop *et al*.,2000) รวมทั้งการให้สารพาโคลบิวทราโซลในอัตราที่เข้มข้นขึ้นจะทำให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่โครงสร้างเพิ่มขึ้นตามความเข้มข้น (Teferi *et al*., 2004)

ปริมาณฮอร์โมนพืช ฮอร์โมนที่พืชสร้างขึ้นเกี่ยวข้องกับปัจจัยสิ่งแวดล้อมอื่นๆ ทั้งภายในและภายนอกของพืช เพราะปัจจัยต่างๆ เหล่านี้จะมีผลต่อระดับฮอร์โมนและการสร้างฮอร์โมนในพืช การสร้างดอกของพืช พวกมะม่วง ส้ม สตรอเบอรี ท้อ แอปเปิล เชอรี พืชจะสร้างดอกเมื่อปริมาณ GAs ในพืชมีน้อย ในไม้ยืนต้นส่วนใหญ่พบว่าจิบเบอเรลลินเป็นสารที่ส่งเสริมให้พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบเพิ่มขึ้น สารอีกชนิดหนึ่งที่มีบทบาทต่อการสร้างดอกในพืชคือ เอทิลีน พบว่าในช่วงที่พืชสร้างดอก พืชจะมีการสร้างเอทิลีนเพิ่มขึ้น ดังนั้นการให้เอทิลีน หรือสารปลดปล่อยเอทิลีน เช่น อีทาฟอน จะส่งเสริมให้พืชเข้าสู่ระยะชราภาพ และกระตุ้นการสร้างดอกในพืชหลายชนิ ดได้แก่ การใช้อีทาฟอนกับมะม่วง สับปะรด เงาะ ลิ้นจี่ ลำไย และแอปเปิล ทำให้ชักนำให้เกิดตาดอกในกิ่งที่ไม่สร้างดอก และกิ่งที่สร้างดอกจะติดผลได้ดี (สมบุญ, 2548)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ฮอร์โมนพืชที่มีผลต่อการออกดอก

ออกซิน (Auxin)

ออกซินมีลักษณะทางเคมีเป็นสาร indole – 3 – acetic acid หรือเรียกว่า IAA ซึ่งปัจจุบันเชื่อว่าออกซินส่วนใหญ่ที่พบในพืชและสภาพธรรมชาติอยู่ในรูป indole ทั้งสิ้น โดยที่ IAA เป็นสารที่สำคัญที่สุด นอกจากนั้นยังพบในรูปของ indole – 3 – acetaldehyde (IAAld) หรือ indole – 3 – pyruvic acid (IPA), indole – 3 – ethanol และ indole – 3 – acetonitrile (IAN) ซึ่งสารทั้ง 3 ชนิดนี้สามารถเปลี่ยนเป็น IAA ได้โดยพืชจะสังเคราะห์ออกซินที่ใบอ่อน จุดกำเนิดของใบและเมล็ดซึ่งกำลังเจริญเติบโต (Hopkins and Huner, 2004) โดยพืชจะสร้างออกซินที่ปลายยอด เคลื่อนย้ายลงมายังส่วนล่างของลำต้นอย่างต่อเนื่อง (พูนภิภพ, 2549) การเคลื่อนที่ของออกซินจะเป็นแบบมีขั้ว (polarized) คือ เคลื่อนที่ไปตามยาวของลำต้นโดยไปในทิศทางใดทิศทางหนึ่งมากกว่าทิศตรงกันข้าม ซึ่งการเคลื่อนที่แบบนี้จะเกี่ยวข้องกับการเจริญและการเปลี่ยนแปลงทางคุณภาพของพืชทั้งต้น เช่น การยืดยาว ซึ่งการเคลื่อนที่ของออกซินในส่วนที่อยู่เหนือดิน จะเป็นแบบเบสิพีตัล (basipetal) คือ จะเคลื่อนที่จากแหล่งผลิตที่ยอดไปสู่โคนต้น ด้วยความเร็วประมาณ 5-20 มิลลิเมตรต่อชั่วโมง ในยอดและเนื้อเยื่อที่หุ้มปลายยอด (coleoptiles) (Estelle, 1998) เอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ IAA นั่นมีอยู่ทั่วไป แต่จะเกิดกิจกรรมได้ดีในส่วนที่มีกิจกรรมเมทาบอลิกสูงๆ ในทางกลับกัน ในบริเวณที่มีเอนไซม์ IAA oxidase สูง ก็จะมีปริมาณของ IAA ต่ำ (ปรารถนา และคณะ, มปป.)

การสังเคราะห์ออกซินเกิดจาก 3 ขั้นตอน คือ เริ่มจาก tryptophan เปลี่ยนไปเป็น indole-3-pyruvic acid (IPA) โดยการคะตะไลส์ของ tryptophanamino transferase ขั้นที่สองเป็นการเอาหมู่คาร์บอกซิลออก จาก IPA ได้เป็น IAAld ด้วยเอนไซม์ indol-3-pyruvate decarboxylase และสุดท้ายเป็นการออกซิไดซ์ไปเป็น IAA โดยเอนไซม์ indol-3-acetaldehyde oxygenase ในพืชบางชนิด เช่น ข้าวโอ๊ต ยาสูบ มะเขือเทศ ทานตะวัน และข้าวบาร์เลย์ พบว่า tryphophan สามารถเปลี่ยนไปเป็น tryptamine ได้ ในพืชตระกูลกะหล่ำ tryptamine อาจจะเปลี่ยนไปเป็น Indole-3-acetaldoxime แล้วเปลี่ยนไปเป็น indole-3-acetonitrile (IAN) แล้วจึงเปลี่ยนเป็น IAA (Hopkins and Huner, 2004) ซึ่ง Bernier *et al*., (1993) พบว่าความสัมพันธ์ของฮอร์โมนในใบ และตาดอกที่กำลังพัฒนาของส้ม จะมีปริมาณ IAA จากใบเพิ่มสูงขึ้นในช่วงที่พืชมีใบอ่อน และจะลดลงในระยะที่มีการสร้างตาดอก

ออกซินจำเป็นต่อพัฒนาการของดอก ในระยะที่ดอกมีการเจริญพัฒนาหากพืชขาดออกซินจะทำให้อวัยวะในการสืบพันธุ์ของดอกไม่สมบูรณ์ เช่นการเกิดยอดเกสรตัวเมีย หรืออวัยวะของดอกเจริญไม่สมบูรณ์ โดยพบลักษณะดอกที่ผิดปกติ ในพืชที่เกิดความผิดปกติของยีนที่เกี่ยวข้องกับ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

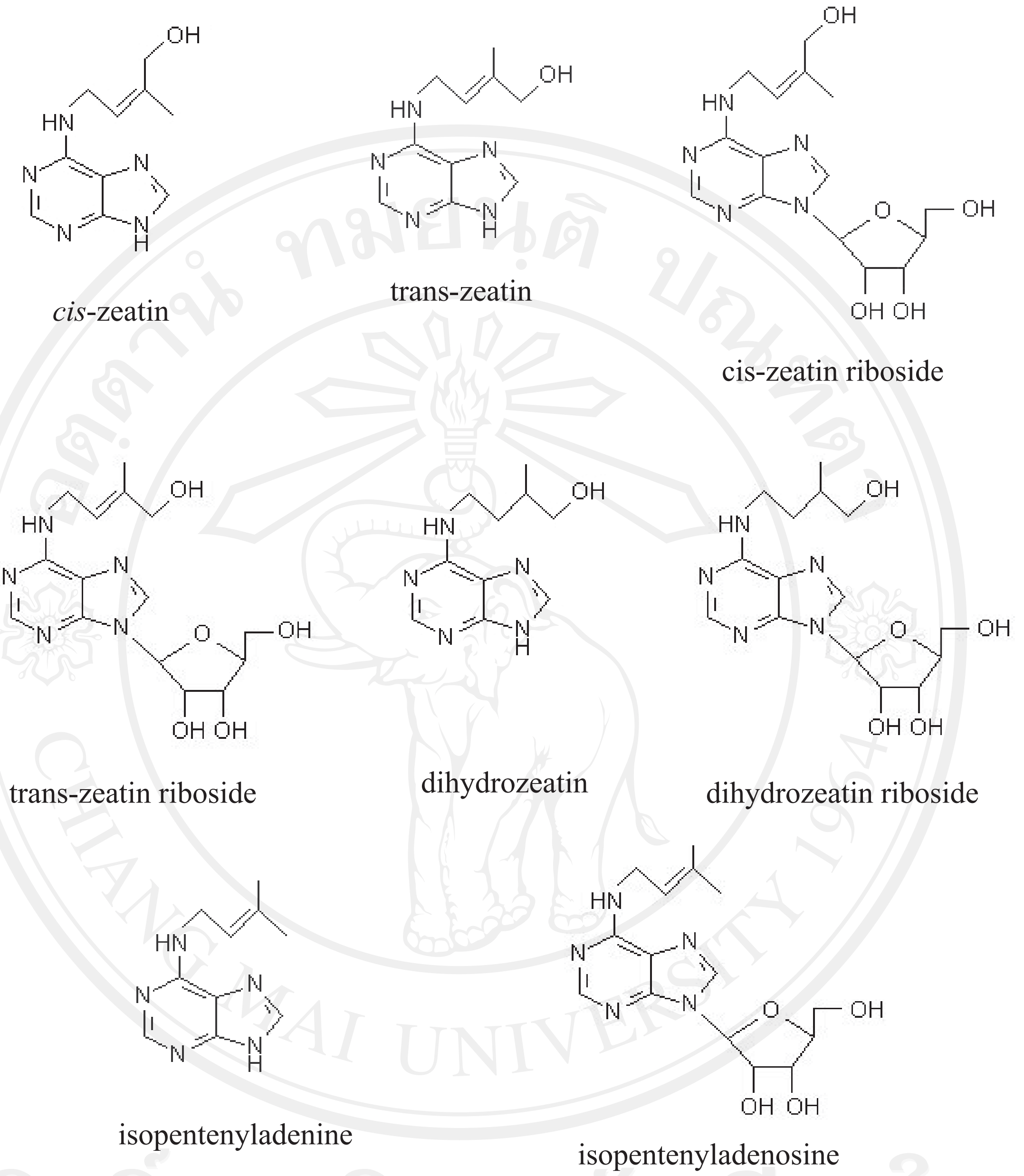
การสังเคราะห์ออกซิน (Cheng and Zhoa, 2007) ซึ่งสมดุลของออกซินต่อไซโตไคนินมีผลในการควบคุมลักษณะทางสรีรวิทยาการออกดอกของพืช (Bernier *et al*., 1993)

ไซโตไคนิน (Cytokinin)

การค้นพบฮอร์โมนกลุ่มนี้เริ่มจากการศึกษาการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ โดยในปี ค.ศ. 1940-1950 ได้แสดงให้เห็นว่ามีสารชนิดหนึ่งเกิดอยู่ในเนื้อเยื่อพืชและกระตุ้นให้เนื้อเยื่อพาร์เรนไคมาในหัวมันฝรั่งกลับกลายเป็นเนื้อเยื่อเจริญได้ ซึ่งแสดงว่าสารชนิดนี้สามารถกระตุ้นให้มีการแบ่งเซลล์ ต่อมามีการพบว่าน้ำมะพร้าวมีคุณสมบัติในการกระตุ้นการแบ่งเซลล์เนื้อเยื่อของหัวแครอท (Srivastava, 2001)ไซโตไคนินที่พบส่วนมากในธรรมชาติคือ ซีเอติน (zeatin) ซึ่งซีเอตินและไซโตไคนินในธรรมชาติจะเกิดจาก ribosides หรือ ribotides ซึ่งเป็นฮอร์โมนพืชที่จำเป็นต่อการแบ่งเซลล์และการเปลี่ยนแปลงทางคุณภาพของเนื้อเยื่อ ไซโตไคนินมักมีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงของยอดและรากในการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ การเจริญเติบโตของคลอโรพลาสต์ (Hopkins and Huner, 2004)

ในธรรมชาติโดยทั่วไป ไซโตไคนินจะประกอบด้วย วงแหวนอะดีนีนมี side chain ซึ่งมีคาร์บอน 5 อะตอมเกาะอยู่ที่ตำแหน่งที่ 6 ของวงแหวนอะดีนีน ไซโตไคนินในธรรมชาตินอกจากซีเอตินแล้ว ยังสามารถสร้าง ไอโซเพนทีนิล อะดีนีน และการลดรูปของซีเอตินได้เป็น ไดไฮโดร-ซีเอติน เนื่องจากส่วน side chain ของซีเอตินมีพันธะคู่ เกิดการเปลี่ยนรูปเป็นไอโซเมอร์ ได้เป็น ซิส-ซีเอติน (*cis*-zeatin) และ ทราน-ซีเอติน (*trans*-zeatin) ซึ่งโดยทั่วไปจะพบในรูปของ *trans*-zeatin มากกว่า *cis*-zeatin โครงสร้างของอะดีนีน หากมีน้ำตาลไรโบส (ribose) มาเกาะจะเป็นโครงสร้างของอะดีโนซีน และหากมีน้ำตาลไรโบสที่มีอนุพันธ์ของฟอสเฟสเกาะอยู่ ด้วย จะเป็นโครงสร้างของ อะดีโนซีน 5’ ฟอสเฟส ซึ่งเป็นโครงสร้างปกติที่พบในพืช โดยไรโบสมักจะจับกับ N ตำแหน่งที่ 9 ของวงแหวนอะดีนีน ดังนั้นในธรรมชาติจะพบอนุพันธ์ของน้ำตาลคือ N^9 riboside และ ribotide (น้ำตาลที่มีกลุ่มของฟอสเฟส) โดยทั่วไปแล้ว การเปลี่ยนสภาพของวงแหวนอะดีนีนจะเป็นผลให้เกิดการลดประสิทธิภาพของไซโตไคนิน ดังนั้นอนุพันธ์ที่เป็นไรโบไทด์หรือไรโบไซด์ (Ribotide หรือ Riboside) ของไซโตไคนินจึงมีประสิทธิภาพต่ำกว่าไซโตไคนินอิสระ(ภาพที่1) การมีสารอื่นไปเกาะโมเลกุลของอะดีนีนจะลดคุณสมบัติของไซโตไคนินลง (Srivastava, 2001)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 1 โครงสร้างทางเคมีของสารในกลุ่มไซโตไคนิน (Srivastava, 2001; Hopkins and Huner, 2004)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แหล่งที่มีการสังเคราะห์ไซโตไคนินในพืชที่สำคัญ คือ ราก ปริมาณไซโตไคนินจะพบมากที่ราก โดยเฉพาะปลายราก และใน xylem sap ของราก พืชจะลำเลียงไซโตไคนินขึ้นไปด้านบนผ่านทางท่อน้ำ จากการทดสอบโดยตัดใบจากพืชหลายๆ ชนิดไปเพาะในกระบะทรายเพื่อให้ใบเกิดรากฝอยออกมาที่ตรงส่วนของฐานใบ หากใบไม่เกิดรากหรือตัดรากทิ้งหลังจากงอกออกมาใบก็จะเกิดการแก่ชราอย่างรวดเร็ว การชะลอการแก่ชราของใบนั้นจะถูกกำหนดโดยไซโตไคนินซึ่งมีการสังเคราะห์ที่รากและเคลื่อนย้ายไปยังใบ โดยผ่านทางเนื้อเยื่อท่อลำเลียง การสังเคราะห์ไซโตไคนินเกิดขึ้นจากการลดลงของ isopentenyl group และ amino group ของ adenosine monophosphate โดยการ hydroxylate ต่อมาพบว่ากลุ่มของไซโตไคนิน เกิดขึ้นบน t-RNA ได้ และเมื่อใช้เมวาโลเนต (mevalonate หรือ MVA) ที่มีสารกัมมันตรังสี จะสามารถไปรวมกับกลุ่มอะดีนีนของ t-RNA เกิดเป็นไดเมทธิลอัลลิล (dimethylally side chain) เกาะด้านข้าง ในเชื้อรา Rhizopus นั้น dimethylallyl adenine สามารถเปลี่ยนไปเป็น zeatin ได้ จึงคาดกันว่า Zeatin อาจจะเกิดจากการออกซิไดซ์ dimethylallyl adenine (Hopkins and Huner, 2004) แต่ยังไม่มีหลักฐานแน่ชัดเกี่ยวกับการเคลื่อนย้ายไซโตไคนิน จากการทดลองพบว่าระบบรากเป็นส่วนสำคัญในการส่งไซโตไคนินไปยังใบ และช่วยป้องกันการเสื่อมสลายของใบก่อนระยะอันควร ซึ่งชี้ให้เห็นว่า ไซโตไคนินมีการเคลื่อนที่ไปสู่ยอด ยิ่งกว่านั้นยังพบไซโตไคนินในท่อน้ำ ซึ่งมาจากระบบรากด้วย ในทางตรงกันข้ามไซโตไคนินที่พบในผลที่กำลังเจริญเติบโตไม่เคลื่อนที่ไปส่วนอื่นเลย ในทำนองเดียวกันจากการศึกษาการใช้ไซโตไคนินจากภายนอก เช่นหากให้ไคเนติน พบว่าการเคลื่อนย้ายจะเกิดช้าหรือไม่เกิด แม้ว่าสารอื่นๆ จะเคลื่อนย้ายออกจากจุดนี้ก็ตาม (Neuman *et al*., 1990)

ซึ่ง Chen (1987) พบว่าไซโตไคนินในท่อน้ำเลี้ยงของมะม่วงจะมีปริมาณสูงในระยะที่ตาดอกเริ่มมีการพัฒนาและจะมีปริมาณสูงที่สุดในระยะที่มีดอกบานทั้งหมด อีกทั้งยังพบว่าปริมาณไซโตไคนินในยอดลำไยพบว่าปริมาณไซโตไคนินทั้ง ซีเอติน, ซีเอตินไรโบไซด์, ไอโซเพนทีนิล อะดีนีน และไอโซเพนทีนิล อะดีโนซีน เพิ่มสูงขึ้นในช่วงที่ลำไยเริ่มมีการสร้างตาดอก ซึ่งมากกว่าในช่วงที่มีการแตกใบอ่อน และระยะที่ตาพักตัว (Chen *et al*., 1997)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

จิบเบอเรลลิน (Gibberellins)

พืชที่อยู่ในระยะเยาว์วัย (juvenile) จะไม่สามารถออกดอกได้แม้จะได้รับการกระตุ้นอย่างไรก็ตาม พืชต้องเจริญเติบโตพัฒนาถึงระยะเจริญเต็มที่ (mature) จึงสามารถออกดอกได้ พืชหลายชนิดอาจมีลักษณะสัณฐานวิทยาแตกต่างกันระหว่างทั้งสองระยะนี้ เช่น รูปร่างและขนาดของใบ เป็นต้น จิบเบอเรลลินมีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงระยะ juvenile กับระยะ mature ของพืชหลายชนิด เช่น จิบเบอเรลลิก แอซิด (GA_3) ทำให้ English Ivy (*Hedera helix*) ในระยะ juvenile

เปลี่ยนกลับสู่ระยะ mature ในขณะที่จิบเบอเรลลินที่โมเลกุลไม่มีขั้ว (nonpolar) ได้แก่ GA_4 ร่วมกับ GA_7 ชักนำให้ต้นสน (conifer) พัฒนาเข้าสู่ระยะ mature ได้ อีกทั้งจิบเบอเรลลินสามารถทดแทนอุณหภูมิต่ำและความยาวช่วงวันยาวในพืชหลายชนิดที่ต้องการ vernalization หรือสภาพวันยาวเพื่อกระตุ้นในการออกดอก ดังนั้น จิบเบอเรลลินจึงอาจเป็นสารในธรรมชาติที่กระตุ้นให้พืชบางชนิดออกดอกได้ (พูนภิภพ, 2549)

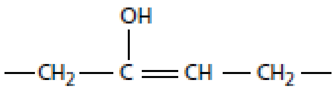
แหล่งสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน

ในพืชชั้นสูงพบว่าแหล่งสังเคราะห์จิบเบอเรลลินที่สำคัญคือบริเวณใบอ่อน ผลอ่อนและต้นอ่อน รากพืชอาจสามารถสร้างจิบเบอเรลลินได้บ้าง แต่จิบเบอเรลลินมีผลต่อการเจริญเติบโตของรากน้อยมากและอาจระงับการสร้างรากแขนง (lateral root) ด้วย ซึ่งการเคลื่อนย้ายของจิบเบอเรลลินในพืชเป็นแบบไม่มีทิศทางที่แน่นอน (nonpolar transport) โดยเคลื่อนที่จากส่วนข้อของใบเลี้ยงไปสู่ส่วนยอดและส่วนรากในเวลาเดียวกัน สามารถเคลื่อนที่ในท่อน้ำและท่ออาหาร รวมทั้งเคลื่อนที่กลับไปมาในท่ออาหารได้อีกด้วย (สมบุญ, 2548)

กระบวนการสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน

จิบเบอเรลลินเป็นชนิดหนึ่งของ deterpene acid และสร้างด้วยปฏิกิริยาเคมีที่แยกแขนงออกมาจาก terpenoid pathway ในการศึกษาขั้นตอนการสร้างจิบเบอเรลลิน นักวิทยาศาสตร์ใช้วิธีการสกัดเอนไซม์จากเมล็ดและเนื้อเยื่ออื่นๆ ที่มีการสร้างจิบเบอเรลลินในอัตราสูง เพื่อตรวจหาสารที่อยู่ระหว่างการสร้างและทำลาย (intermediates) ต่างๆ และขั้นตอนแยกแขนงที่มีในกระบวนการ ในช่วงเวลาที่ผ่านมา นักวิทยาศาสตร์สามารถสกัดและแยกเอนไซม์บริสุทธิ์ จากนั้นจึง clone ยีนของเอนไซม์เหล่านั้น และศึกษาการแสดงออกของยีนในเนื้อเยื่อต่างๆ นอกจากนี้นักวิทยาศาสตร์ยังใช้ประโยชน์จากพืชกลายพันธุ์ที่ยีนเดียว (single-gene mutant) ซึ่งมีข้อบกพร่องในขั้นตอนจำเพาะระหว่างกระบวนการสร้างจิบเบอเรลลิน เพื่อศึกษาการเรียงลำดับขั้นตอนปฏิกิริยาเคมีต่างๆ ในการสร้างจิบเบอเรลลินต่างๆ ที่มีฤทธิ์ทางชีววิทยา และเพื่อศึกษาบทบาทของจิบเบอเรลลินในการเติบโตพัฒนาของพืช

พืชสร้างจิบเบอเรลลินด้วย terpenoid pathway โดย terpenoid เป็นสารประกอบที่มีธาตุคาร์บอน 5 โมเลกุล (isoprene) (ภาพที่ 2) เป็นหน่วยพื้นฐาน จิบเบอเรลลินเป็น tetracyclic diterpenoids สร้างขึ้นด้วย isoprenoid สี่โมเลกุล (พูนภิภพ, 2549)



ภาพที่ 2 terpenoid

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โดยกระบวนการสร้างจิบเบอเรลลินประกอบด้วย 3 ระยะ คือ

ระยะที่ 1 : การสร้าง terpenoid และ *ent-kaurene* ในพลาสติด การสังเคราะห์ขั้นที่ 1 IPP จะเป็นตัวกลางในการสร้างของ geranyl diphosphate (คาร์บอน 10 อะตอม) farnesyl diphosphate (คาร์บอน 15 อะตอม) และ geranylgeranyl diphosphate, GGPP (คาร์บอน 20 อะตอม) โดย GGPP จะเป็นตัวตั้งต้นของสารประกอบ terpenoid หลายๆ ตัว รวมถึง แคโรทีนอยด์และองค์ประกอบของน้ำมันต่างๆ

โดยปฏิกิริยา cyclization reactions จะเปลี่ยน GGPP ไปเป็น *ent*-kaurene ซึ่งเป็นขั้นตอนแรกที่จำเพาะเจาะจงในการสร้างจิบเบอเรลลิน (ภาพ 2) ใช้เอนไซม์ 2 ชนิดไปเร่งปฏิกิริยาที่อยู่ใน proplastids ของเนื้อเยื่อเจริญของยอดแต่ไม่พบในคลอโรพลาสต์ที่เจริญเต็มที่แล้ว ดังนั้นในใบจะสูญเสียความสามารถในการสร้างจิบเบอเรลลินจาก IPP จากคลอโรพลาสต์ที่เจริญเต็มที่

สารประกอบ เช่น AMO-1618 Cycocel และ Phosphon D จะมีความจำเพาะเจาะจงในการยับยั้งในระยะแรกของกระบวนการสร้างจิบเบอเรลลินได้ (Taiz and Zeiger, 2002)

ระยะที่ 2 : การเกิด Oxidation reactions ใน endoplasmic reticulum (ER) ในรูป GA_{12} และ GA_{53} ในระยะที่สองของการสังเคราะห์จิบเบอเรลลินหมู่ จะมีการออกซิไดซ์หมู่ methyl ของ *ent*-kaurene ให้เป็นกลุ่ม carboxylic acid จากนั้นจะลดจำนวน B ring จากคาร์บอน 6 อะตอมให้เหลือ 5 อะตอม กลายเป็น GA_{12}-aldehyde ซึ่ง GA_{12}-aldehyde จะถูกออกซิไดซ์ให้เป็น GA_{12} ซึ่งเป็นจิบเบอเรลลินตัวแรกที่สร้างขึ้นในพืชทุกชนิด ดังนั้นจึงเป็นจิบเบอเรลลินตั้งต้นในการสร้างจิบเบอเรลลินชนิดอื่นๆ

จิบเบอเรลลินหลายๆ ชนิดในพืชจะ hydroxylated ให้มีคาร์บอน 13 อะตอม กระบวนการ hydroxylation ของคาร์บอน 13 อะตอม จะเกิดขึ้นถัดจากการสร้าง GA_{53} ที่มาจาก GA_{12} โดยเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องทั้งหมดจะอยู่ในกลุ่ม monooxygenases ซึ่งจะใช้ cytochrome P450 ในการเกิดปฏิกิริยา โดยเอนไซม์ P450 monooxygenases จะอยู่ใน endoplasmic reticulum แล้ว kaurene จะถูกส่งจากพลาสติดไปยัง endoplasmic reticulum และออกซิไดซ์ *en route* ไปเป็น kaurenoic acid โดยเอนไซม์ kaurene oxidase โดย paclobutrazol และ ตัวยับยั้งเอนไซม์ P450 monooxygenases จะมีความจำเพาะเจาะจงในการยับยั้งขั้นตอนการสร้างจิบเบอเรลลินก่อนกลายเป็น GA_{12}-aldehyde และส่วนใหญ่จะนำไปใช้เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตได้(Taiz and Zeiger, 2002)

ระยะที่ 3 : การเปลี่ยนรูปร่างไปเป็นจิบเบอเรลลินชนิดอื่นๆ ในไซโตซอลจาก GA_{12} หรือ GA_{53} กระบวนการในภายหลังทั้งหมดจะถูกส่งออกไปในไซโตซอลโดยกลุ่มเอนไซม์ dioxygenases โดยเอนไซม์เหล่านี้จะใช้ 2-oxoglutarate และโมเลกุลของออกซิเจนเป็น cosubstrate และจะใช้ Fe^{2+} และ ascorbate เป็นโคแฟกเตอร์ ขั้นตอนในการเปลี่ยนแปลง GA_{12} จะแตกต่างกัน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ขึ้นอยู่กับชนิดของพืชและส่วนต่างๆ ของพืชในต้นเดียวกัน โดยการเปลี่ยนแปลงขั้นพื้นฐานทางเคมีจะมีอยู่สองประเภท ได้แก่

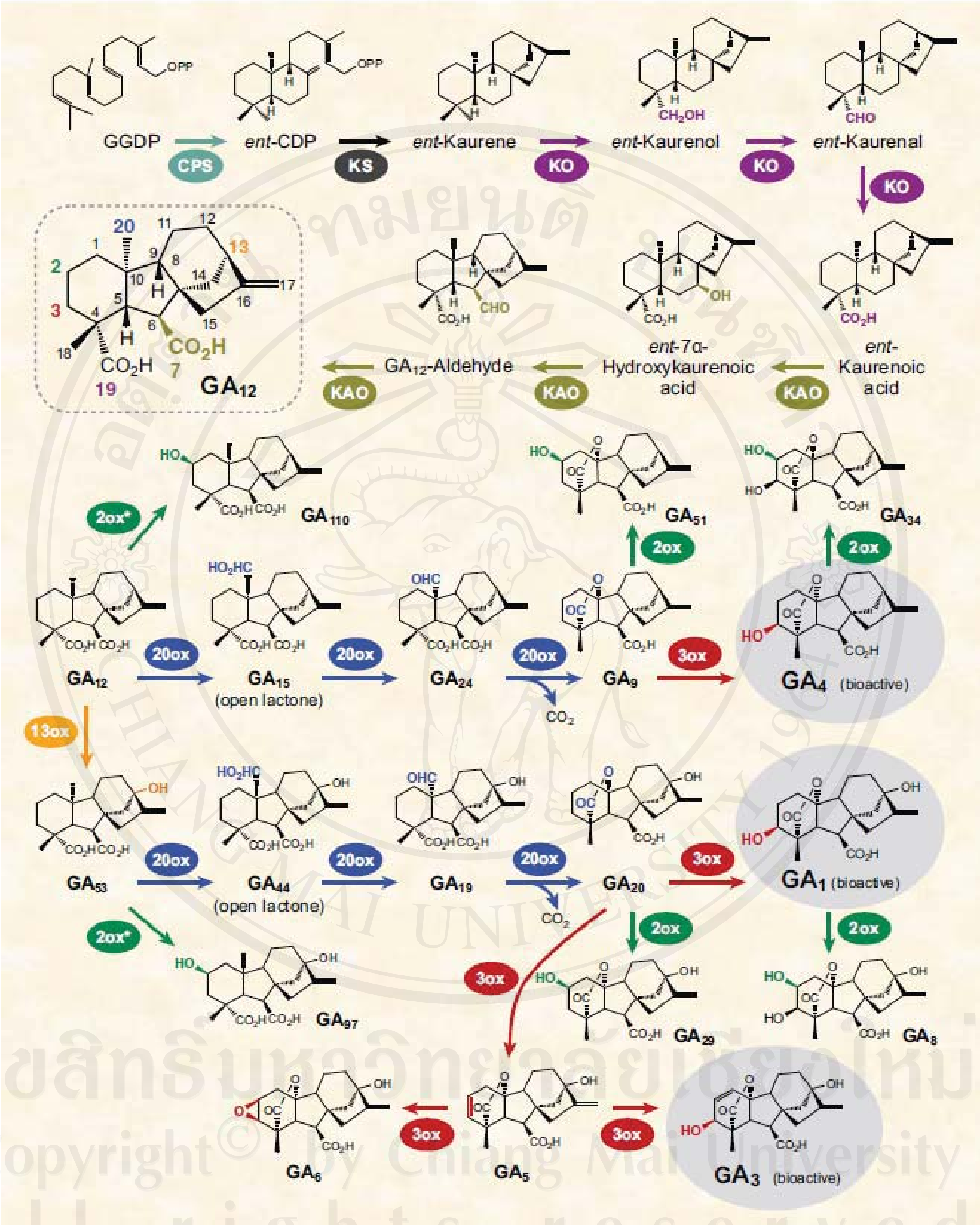
1. การ hydroxylation ที่คาร์บอนตำแหน่ง 13 (ใน endoplasmic reticulum) หรือคาร์บอนตำแหน่ง 3 หรือทั้งสองตำแหน่ง
2. การออกซิเดชันต่อเนื่องกันที่คาร์บอนตำแหน่ง 20 ($CH_2 \rightarrow CH_2OH \rightarrow CHO$) ในขั้นตอนสุดท้ายการออกซิเดชันนี้จะสูญเสียคาร์บอนที่ตำแหน่งนี้ไปในรูป CO_2

เมื่อเกิดกระบวนการเหล่านี้ก็จะเกี่ยวข้องกับการ hydroxylated ที่คาร์บอนตำแหน่ง 13 ในขั้นต้น ผลที่ตามมาก็คือเกิด GA_{20} โดย GA_{20} จะเกิดการเปลี่ยนแปลงให้อยู่ในรูป active form เป็น GA_1 โดยการ hydroxylation ของคาร์บอน 3 อะตอม ในที่สุด GA_1 จะหมดฤทธิ์เมื่อเปลี่ยนไปเป็น GA_8 โดยการ hydroxylation คาร์บอน 2 อะตอม ซึ่งการ hydroxylation นี้จะสามารถกำจัด GA_{20} ในกระบวนการสร้างทางชีววิทยาเมื่อมันเปลี่ยนไปเป็น GA_{29} (ภาพที่ 3)

ใน pathway ที่พบในพืชชั้นสูงทั่วไป เอนไซม์ GA_{20}-oxidase ทำหน้าที่เปลี่ยนรูป GA_{12} เป็น GA_{53} และจึงเป็น GA_{19} และ GA_{20} ตามลำดับ และเอนไซม์ 3ß-hydroxylase จึงเปลี่ยน GA_{20} ให้เป็น GA_1 ซึ่งมีฤทธิ์ทางสรีรวิทยาและปฏิกิริยา 3ß-hydroxylation สามารถทำให้ GA_1 หมดฤทธิ์ทางชีววิทยาได้โดยการเปลี่ยนรูปเป็น GA_8

สารยับยั้งในขั้นตอนที่สามในการสังเคราะห์จิบเบอเรลลินนี้จะเป็นการไปรบกวน 2-oxoglutarate ซึ่งเป็น cosubstrates ในจำพวกนี้ก็เช่น prohexadione (BX-112) ซึ่งมีประโยชน์ในการยับยั้งอย่างจำเพาะเจาะจงกับ GA_3-oxidase ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่เปลี่ยนแปลง GA_{20} ไปเป็น GA_1 ที่มีฤทธิ์ทางชีววิทยา (Taiz and Zeiger, 2002)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ภาพที่ 3 กระบวนการสังเคราะห์ จิบเบอเรลลิน (Yamaguchi, 2008)

สารชะลอการเจริญเติบโตของพืช (Plant Growth Retardants)

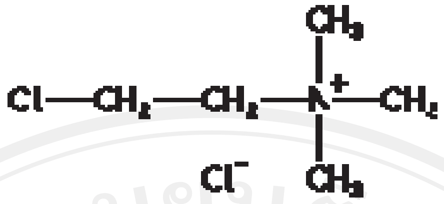
สารกลุ่มนี้ไม่ได้สร้างขึ้นมาในพืชตามธรรมชาติ แต่เป็นสารที่มนุษย์สังเคราะห์ขึ้นมาโดยเลียนแบบการทำงานของฮอร์โมนพืชเพื่อใช้ทางการเกษตร ในการชะลอการเจริญเติบโตของพืช สารกลุ่มนี้มีมากมายหลายชนิด แต่ที่รู้จักกันดีและใช้กันมากก็คือ กลุ่มที่ยับยั้งการสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน โดยสามารถแบ่งกลุ่มได้ ดังนี้

1. กลุ่มโอเนียม (Onium Compounds)

สารกลุ่มนี้มีหลายตัวได้แก่ Chlormequat chloride (Cycocel, CCC), mepiquat chloride, AMO-1618, phosphon D และ piperidium bromide ที่ใช้กันมากคือ Cycocel และ mepiquat chloride กลไกแรกของการเกิดปฏิกิริยาของสารกลุ่มโอเนียม คือ ยับยั้งการเกิด Cyclization ของ geranylgeranyl pyrophosphate ไปเป็น Copallyl pyrophosphate ทำให้เกิดการยับยั้งการสร้างจิบเบอเรลลิน พืชที่ได้รับสารกลุ่มโอเนียมจะมีปล้องสั้นและใบหนาสีเขียวเข้มกว่าปกติ มีรายงานว่าสารกลุ่มโอเนียมทำให้การสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้น เพิ่มการทนแล้ง แต่ก็ยังไม่ชัดเจน การทนแล้งอาจเกิดจากการลดพื้นที่ใบซึ่งเป็นผลจากสารโอเนียม ทำให้พื้นที่ผิวของการคายน้ำลดลง ส่งผลให้พืชเสียน้ำน้อยลง สาร CCC ยังสามารถชักนำการปิดปากใบ ซึ่งก็จะลดการคายน้ำลง นอกจากนั้นสารโอเนียมยังทำให้เกิดการสะสมของสาร เช่น กรดอะมิโน น้ำตาล ซึ่งเป็นตัวทำให้พืชรักษาความเต่งไว้ได้ (ปรารถนา และคณะ, มปป.)

คลอมีควอท มีชื่อสามัญของ ISO คือ 2-chloroethyltrimethylammonium $ClCH_2CH_2N^+(CH_3)_3$ (ภาพที่ 4) ซึ่งเป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตที่สำคัญชนิดหนึ่งที่มีสารจำพวกคลอไรด์สูง (รู้จักกันในชื่อคลอมีควอทคลอไรด์ CCC หรือ Cycocel)(Startin *et al*, 1999) โดย Passam *et al*. (2008) พบว่าการพ่นคลอมีควอทคลอไรด์แก่กะหล่ำที่ความเข้มข้น 500 มิลลิกรัมต่อลิตรจะไปลดความยาวของก้านช่อดอกเมื่อนำไปพ่นในระยะพุ่มแจ้ (rosette) แต่จะไปเพิ่มจำนวนก้านช่อดอกต่อต้นได้และเมื่อเพิ่มความเข้มข้นไปใช้ที่ 1,500 มิลลิกรัมต่อลิตรจะไปลดความยาวก้านช่อดอกมากที่สุดส่งผลให้ไปลดจำนวนของก้านช่อดอกต่อต้นไปด้วย ส่วน Nadia *et al*. (2005) ที่พบว่า การพ่นและราดคลอมีควอทคลอไรด์ ที่ความเข้มข้นต่ำทำให้ความสูงของต้น *Iris nigricans* Dinsm สูงกว่ากรรมวิธีควบคุม ยกเว้นกรรมวิธีที่ใช้ความเข้มข้นสูงสุดที่ทำให้ต้นเตี้ยกว่ากรรมวิธีควบคุม

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 4 โครงสร้างทางเคมีของคลอมีควอท คลอไรด์

2.กลุ่มไพริดีน (Pyridines)

สารกลุ่มนี้ตัวที่ใช้กันมาก คือ ancymidol และ flurprimidol กลไกการเกิดปฏิกิริยาอันแรกของสารกลุ่มนี้คือ ยับยั้ง Cytochrome P-450 ซึ่งควบคุมการเกิด oxidation ของ kaurenoic acid ในการสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน นอกจากนั้นยังรบกวนการสังเคราะห์ sterol และ Abscissic acid ด้วย สารกลุ่มนี้มีผลน้อยมาก หรือไม่มีเลยต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช

3.กลุ่มไตรอะโซล (Triazoles)

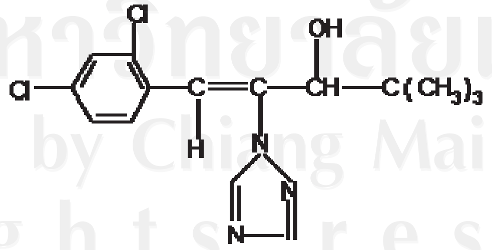
สารกลุ่มนี้มีความสามารถในการชะลอการเจริญเติบโตของพืชสูงมาก สารกลุ่มนี้ที่รู้จักกันดี ได้แก่ paclobutrazol, uniconazol, triapenthenol, BAS 111 และ LAB 150 978 สารไตรอะโซลชะลอการเจริญเติบโตของพืชโดยการยับยั้ง microsomal oxidation ของ kaurene, kaurenol และ kaurenal ซึ่งจะถูกกระตุ้นโดย kaurene oxidase (cytochrome P-450 oxidase) ในการสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน นอกจากนั้นยังยับยั้งการสังเคราะห์ sterol ลดปริมาณ Abscissic acid เอทิลีน และ IAA และเพิ่มปริมาณไซโตไคนิน ถึงแม้จะพบการเพิ่มจำนวนคลอโรฟิลล์ในพืชที่ได้รับสารไตรอะโซล แต่มันก็มีผลโดยตรงต่อการสังเคราะห์แสงเพียงเล็กน้อย พบว่ามันมีผลทางอ้อมต่อปฏิกิริยาสังเคราะห์แสง พืชที่ได้รับสารไตรอะโซลจะทนต่อความเครียดจากน้ำและซัลเฟอร์ไดออกไซด์ ซึ่งการชักนำความทนทานต่อความเครียดของสารกลุ่มไตรอะโซลนั้นเกิดจากการเพิ่มปริมาณหรือเพิ่มกิจกรรมของสารแอนติออกซิแดนท์ (antioxidant) ในต้นพืช (ปรารถนา และคณะ, มปป.)

พาโคลบิวทราโซล ([(2R, 3R+2S, 3S)-l-(4-chloro-phenyl) 4,4-dimethyl-2-(1,2,4-triazol-l-yl)-pentan-3-ol]) (ภาพที่ 5) เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชโดยมีชื่อทางการค้าหลายอย่าง เช่น Bonzi, Clipper, Cultar และ Parsley พาโคลบิวทราโซลในสภาพปกติเป็นผลึกของแข็งสีขาว และมีขนาดโมเลกุลเท่ากับ 293.5 มีจุดหลอมเหลวที่ 165-166 องศาเซลเซียส แต่จะมีความคงตัวที่ 50 องศาเซลเซียส ได้ไม่น้อยกว่า 6 เดือน และมีอรรถชีพ (half life) ในดินของเขตอบอุ่นนาน 6-12 เดือน พืชและจุลินทรีย์สลายสารนี้ได้น้อยมาก การให้พาโคลบิวทราโซลกับพืชสามารถที่จะให้ทางราก ทางลำต้น และการพ่นทางใบ การเคลื่อนที่ของพาโคลบิวทราโซลจะผ่านทางท่อน้ำไปที่ใบและ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตา แต่จะไม่เคลื่อนที่ทางท่ออาหาร การเคลื่อนที่ของพาโคลบิวทราโซลจากรากไปยอดจะเคลื่อนที่ไปอย่างช้าๆ พาโคลบิวทราโซลใช้ได้ผลกับพืชหลายชนิดโดยจะไปยับยั้งการสร้างจิบเบอเรลลินซึ่งทำให้ลดการเจริญทางด้านกิ่งใบและนำอาหารกลับไปช่วยในการเจริญทางด้านดอกและผล (ภาพที่ 7) ซึ่งมีผลทำให้ลดการเจริญเติบโตของพืชได้ (ICI, 1984)

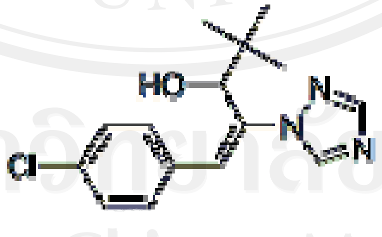
ซึ่ง Tongumpai *et al.* (1997) พบว่าการใช้สารพาโคลบิวทราโซลพ่นทางใบ 1,000-2,000 มิลลิกรัมต่อลิตร ไม่ว่าจะเป็นการพ่นครั้งเดียวหรือหลายครั้งก็สามารถชักนำให้มะม่วงออกดอกได้ ซึ่งนพดลและสัณห์ (2534) ศึกษาอิทธิพลของพาโคลบิวทราโซล โดยการพ่นทางใบ 700, 1,400 และ 2,800 มิลลิกรัมต่อลิตร พ่น 3 ครั้ง แต่ละครั้งห่างกัน 10 วัน ในลิ้นจี่ พบว่า การพ่นพาโคลบิวทราโซล1,400 มิลลิกรัมต่อลิตร ทำให้ต้นลิ้นจี่มีเปอร์เซ็นต์การออกดอกลดลงและการพ่นพาโคลบิวทราโซล 1,400 และ 2,800 มิลลิกรัมต่อลิตร โดยพ่น 1 และ 2 ครั้ง ทำให้จำนวนดอกตัวเมียต่อช่อมีจำนวนเพิ่มขึ้นเป็น 2 เท่า เมื่อเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับสาร โดย Chutichudet *et al.*(2006) พบว่า เมื่อพ่นพาโคลบิวทราโซลแก่มะม่วงพันธุ์แก้วที่ความเข้มข้นเพิ่มขึ้นในระยะที่ช่อดอกยืดออกประมาณ 1 เซนติเมตรจะช่วยลดการหลุดร่วงของผลแต่เมื่อพ่นในระยะที่ช่อดอกยืดออกประมาณ 5 เซนติเมตร เมื่อความเข้มข้นเพิ่มขึ้นจะทำให้การหลุดร่วงของผลเพิ่มมากขึ้น และยังพบว่าการพ่นพาโคลบิวทราโซลที่ความเข้มข้น 3,000 มิลลิกรัมต่อลิตร ในระยะที่ช่อดอกยืดออกประมาณ 5 เซนติเมตร จะให้ผลผลิตมากที่สุดคือ 48,281.25 กิโลกรัมต่อเฮกตาร์ ซึ่ง Teferi *et al.* (2004) พบว่าการให้พาโคลบิวทราโซลแก่มะม่วงพันธุ์ Tommy Atkins จะทำให้มีผลผลิตเพิ่มขึ้นตามความเข้มข้นของสารที่ให้ไป อีกทั้ง Yeshitela (2004) พบว่า การพ่นพาโคลบิวทราโซลจะช่วยเพิ่มจำนวนช่อดอกต่อต้น ตามความเข้มข้นที่เพิ่มขึ้น เมื่อเปรียบเทียบจากการพ่น 500 และ 2000 มิลลิกรัมต่อลิตร



ภาพที่ 5 โครงสร้างทางเคมีของพาโคลบิวทราโซล

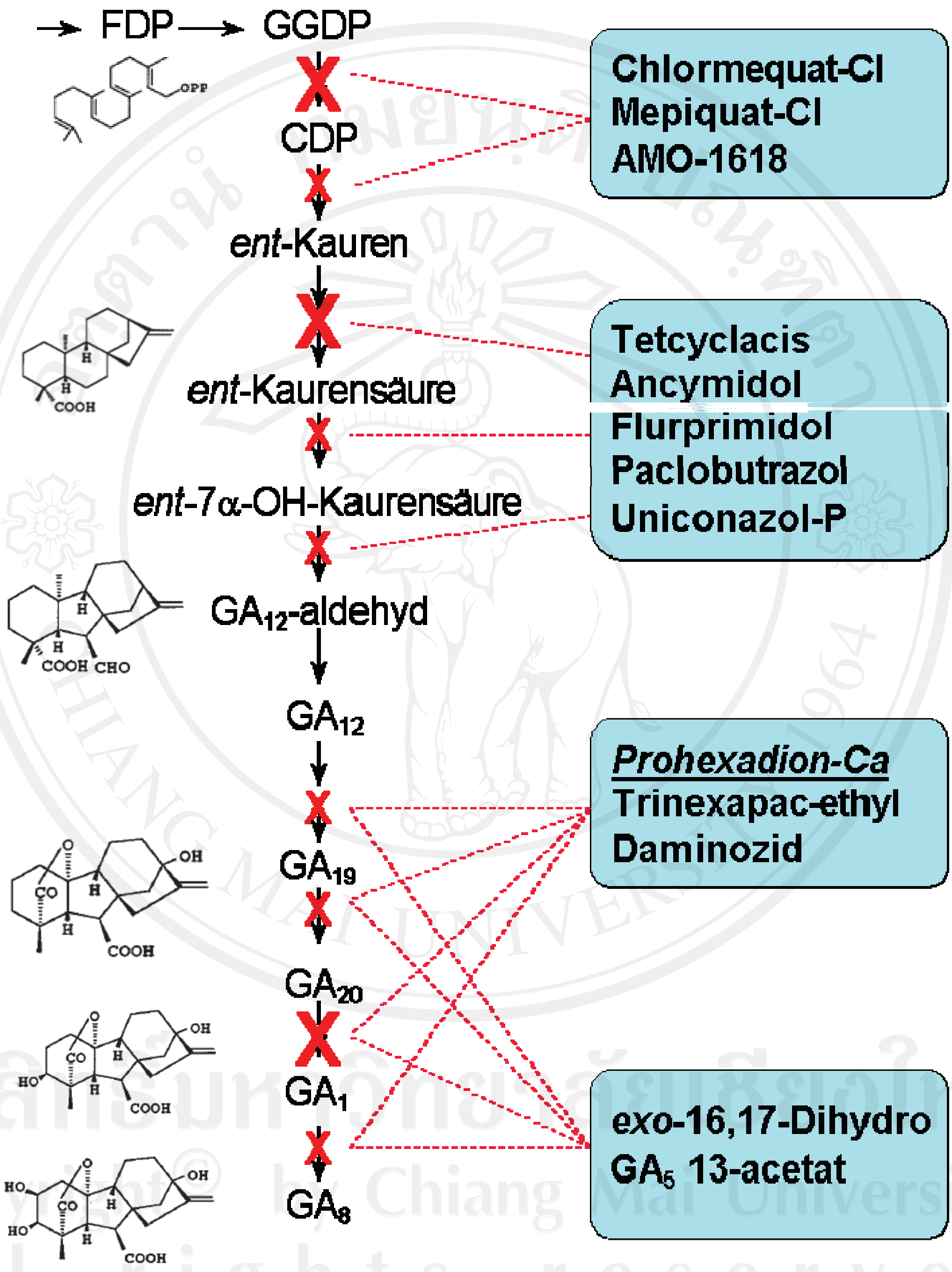
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ยูนิโคนาโซล [S-(+)-E-1-(4-chlorophenyl)-4,4-dimethyl-2-(1,2,4-triazo-1-yl)-1-penten-3-ol, UNI-OH] (ภาพที่ 6) มีการพัฒนาใช้เป็นสารชะลอการเจริญเติบโตของพืชตั้งแต่ปี ค.ศ. 1980 และนำไปใช้ในทางการเกษตรต่างๆ โดยยูนิโคนาโซลจะไปยับยั้งการสร้างฮอร์โมนจิบเบอเรลลิน (ภาพที่ 7) รวมถึงยังไปยับยั้งการสร้าง brassinosteroid (BR) และยังไปปรับระดับของฮอร์โมนพืชตัวอื่นๆ ด้วย เช่น ออกซิน ไซโตไคนิน เอทิลีน และ Abscisic acid (ABA) (Todoroki *et al*., 2008) อีกทั้ง ยูนิโคนาโซลจะไปเพิ่มผลผลิตของกิจกรรมของ photosystemand ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase ที่มีผลต่อความเครียดจากการขาดน้ำในพืช โดยความเครียดจากการขาดน้ำจะไปลดการดูดซึม ^{14}C จากใบไปสู่ส่วนอื่นๆ ของพืช ในทางตรงกันข้ามยูนิโคนาโซลจะไปเพิ่มการเคลื่อนย้าย ^{14}C ในใบไปสู่ส่วนอื่นๆ ของพืช ยกเว้นในลำต้น และภายใต้สภาพความเครียดจากการขาดน้ำยูนิโคนาโซลจะเพิ่มปริมาณโปรลีนและน้ำตาลและกิจกรรมของ superoxide dismutase และ peroxidase ในใบถั่วเหลืองแต่ไม่เพิ่มปริมาณ malondialdehyde หรือคุณสมบัติความนำไฟฟ้า ซึ่งแสดงให้เห็นว่ายูนิโคนาโซลชักนำให้ถั่วเหลืองเกิดความทนทานต่อการขาดน้ำซึ่งสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงระบบการสังเคราะห์แสง ฮอร์โมนและแอนติออกซิแดนท์ในใบถั่วเหลือง(Zhang *et al*., 2007) ซึ่ง Ehud *et al*.(2003) พบว่าการให้สารยูนิโคนาโซลแก่ *Globularia sarcophylla* จะทำให้ความยาวของช่อดอกสั้นลงความตามเข้มข้นที่เพิ่มขึ้น อีกทั้ง Jiang *et al*. (2008) ยังพบว่า ยูนิโคนาโซลจะไปทำการยับยั้งการโค้งงอตามแรงโน้มถ่วงของโลกของลำต้นในไม้เนื้อแข็งรวมทั้งยังไปยับยั้งการสร้างเนื้อไม้แต่ไม่ยับยั้งการแบ่งเซลล์ของชั้นเจลาตินในส่วนของไฟเบอร์ทางด้านบนของเนื้อไม้



ภาพที่ 6 โครงสร้างทางเคมีของยูนิโคนาโซล

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 7 ขั้นตอนการสังเคราะห์และการยับยั้งการสังเคราะห์จิบเบอเรลลินโดยสารชะลอการเจริญเติบโต

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved