บทที่ 2

บททบทวนเอกสาร

ตอนที่ 1 การศึกษาการออกดอกของสายพันธุ์แท้ที่ใช้ผลิตลูกผสม

พืชตระกูลกะหล่ำก็คล้ายกับพืช 2 ฤดู โดยทั่วไป คือ ไม่สามารถจะเจริญจนครบวงจรชีวิตได้ ถ้าไม่ได้รับอุณหภูมิต่ำ และช่วงความยาวแสงที่พอเหมาะในการกระตุ้นให้เกิดดอก ซึ่งการให้อุณหภูมิต่ำนี้สามารถให้กับต้นที่เจริญเต็มที่แล้วหรือกับต้นอ่อนก็ได้ ซึ่งขึ้นอยู่กับชนิดของพืชและพันธุ์ด้วย ปัจจัยที่สำคัญในการกระตุ้นหรือชักนำให้เกิดดอก มีดังนี้ คือ

1. อุณหภูมิ (Temperature)

Eguchi et al (1963) ได้ทำการทดลองในผักกาดยาวปลี พบว่า ถ้ามีการให้อุณหภูมิต่ำกว่า $10^{o}C$ แก่ต้นกล้าจะช่วยให้ออกดอกได้เร็วขึ้น ช่วงระยะเวลาที่ให้อุณหภูมิต่ำก็มีความสำคัญ คือ การให้อุณหภูมิต่ำนานเท่าไร ก็จะช่วยให้ต้นกล้าออกดอกได้เร็วขึ้นเท่านั้น นอกจากนั้นยังช่วยให้มีการออกดอกสม่ำเสมอ มีจำนวนดอกที่ผิดปกติน้อย และมีการติดฝักมากขึ้นด้วย การตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำในการออกดอกนี้ AVRDC (1976 , 1979) พบว่าจะแตกต่างกันไปตามพันธุ์ โดยพวกที่ไม่ทนร้อน จะต้องการช่วงอุณหภูมิต่ำเป็นเวลานานกว่าพวกที่ทนร้อน

ช่วงอุณหภูมิต่ำนี้ นอกจากจะมีผลต่อการออกดอกของผักกาดยาวปลีแล้ว ยังมีผลต่อจำนวนใบ ของต้นกล้าที่ได้รับอุณหภูมิต่ำด้วย Elers และ Wiebe (1983) พบว่า การให้อุณหภูมิต่ำ 0-$16^{o}C$ แก่ต้นกล้านั้น ถ้ายิ่งอุณหภูมิต่ำเท่าไร ต้นที่ออกดอกก็จะมีจำนวนใบลดลงเท่านั้น ช่วงระยะเวลาที่ได้รับก็จะมีผลต่อจำนวนใบด้วย โดยการให้อุณหภูมิต่ำนานขึ้น จำนวนใบก็ลดลงด้วย เมื่อมีการให้อุณหภูมิสูงขึ้น การยืดตัวของข้อดอกก็จะช้าลง และจำนวนที่ออกดอกก็น้อยลงด้วย นอกจากนั้น Elersและ Wiebe (1984) ยังพบว่าถ้าอุณหภูมิสูงกว่า $22^{o}C$ จะไม่ออกดอกเลย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในกะหล่ำปลี Romanova และ Boss (1981a) พบว่า ถ้าปลูกในที่ที่มีอุณหภูมิกลางคืนต่ำ ($6^{o}C$) เป็นเวลานาน 20 - 30 วัน จะมีการเพิ่มความสูงมากกว่าพวกที่ปลูกในที่มีอุณหภูมิกลางคืนสูง เนื่องจากว่าในช่วงอุณหภูมิกลางคืนต่ำนั้น จะมีการเพิ่มกิจกรรมของ GA_3 ขึ้นในใบและลำต้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งในพวกพันธุ์หนัก จะมีการตอบสนองมากกว่าพันธุ์เบา ซึ่งในการที่พืชจะเปลี่ยนจากสภาพการเจริญทางลำต้นมาเป็นการออกดอกนั้นจะเกี่ยวข้องกับการลดปริมาณของสารยับยั้งการเจริญเติบโต และการเพิ่มปริมาณของไซโตไคนินในลำต้นด้วย เมื่อมีการศึกษาต่อมาของ Romanova และ Boos (1981b) พบว่า การปลูกในสภาพที่มีอุณหภูมิกลางคืนต่ำ ($16^{o}C$) จะสามารถทำให้ออกดอกได้ แต่ในพวกที่ปลูกในสภาพที่มีอุณหภูมิคงที่ตลอดทั้งวัน ($20^{o}C$) จะไม่ออกดอก และเมื่อมีการย้ายพวกที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ($10-15^{o}C/5^{o}C$) มาไว้ในที่มีอุณหภูมิ $20^{o}C$ เป็นเวลานาน 1 สัปดาห์ ก่อนย้ายปลูก จะทำให้ต้นที่มีการแทงช่อดอกลดจำนวนลง

ในผักกาดหัว อุณหภูมิก็มีผลในการชักนำให้ออกดอกได้ แต่ละตอบสนองแตกต่างกันไปตามพันธุ์ Young et al (1976) พบว่าพวกที่เป็น Oriental type จะมีการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำมากกว่าช่วงความยาวของวันในขณะที่พวก European type จะมีการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำและช่วงความยาวของวัน เท่า ๆ กัน นอกจากนั้นระดับของอุณหภูมิต่ำก็จะมีความสำคัญเช่นกัน เช่น การทดลองของ Wiebe (1984) พบว่า ผักกาดหัวพันธุ์ Rex และ April Cross ถ้ามีการให้อุณหภูมิต่ำ $2^{o}C$ นาน 10 - 20 วัน จะไม่เกิดการยืดตัวของช่อดอกเลย และจะมีการยืดตัวของช่อดอกมากที่สุด เมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำ 5 - $10^{o}C$ เป็นเวลานาน 20 วัน

2. ช่วงความยาวของวัน (Photoperiod)

ช่วงความยาวของวันจะมีผลต่อการออกดอกของพืชตระกูลกะหล่ำมาก เพราะพืชตระกูลกะหล่ำส่วนมากจะเป็นพวกที่ต้องการสภาพวันยาวในการกระตุ้นให้เกิดการออกดอก Lorenz (1946) ได้ทำการทดลองในผักกาดขาวปลี พบว่า เมื่อมีการให้อุณหภูมิต่ำเท่า ๆ กัน พวกที่ปลูกภายใต้สภาพแสง 16 ชั่วโมง จะออกดอกได้เร็วกว่าพวกที่ปลูกในสภาพแสง 8 ชั่วโมง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

จากการทดลองของ Pressman และNegbi (1981) พบว่า ถ้านำผักกาดยาวปลีไปปลูกในสภาพวันสั้น จะเกิดการยืดตัวของข่อดอกเท่านั้น โดยไม่มีการออกดอก Elers และ Wiebe (1983, 1984) พบว่าในพืชที่ได้รับอุณหภูมิต่ำไม่เพียงพอในการจะชักนำให้เกิดดอกนั้น ถ้านำไปไว้ในสภาพวันยาว จะสามารถช่วยให้ออกดอกได้

Suge (1984) ได้ทำการทดลองใน *Brassica campestris* cv. Tsai Hsin ซึ่งเป็นพันธุ์ที่ไม่ตอบสนองต่อความยาวของวัน พบว่า จะสามารถออกดอกได้ทั้งในที่มีแสง 24 ชั่วโมง และ 8 ชั่วโมง แต่ในพันธุ์ Hong Tsai Tai ซึ่งเป็นพวกวันยาวนั้น ต้องปลูกในสภาพวันยาวจึงจะออกดอกได้ ซึ่งการต้องการสภาพวันยาวนี้สามารถทดแทนได้ด้วยการให้อุณหภูมิต่ำ

ในผักกาดหัว พันธุ์ Rex นั้น Wiebe (1985) พบว่า การให้สภาพวันสั้นแก่ต้นพืชหลังจากได้รับอุณหภูมิต่ำ จะทำให้มีการยืดตัวของดอกช้าลง แต่ถ้าตามด้วยสภาพวันยาวจะมีการยืดตัวได้เร็วขึ้น โดยช่วงความยาวแสงที่เหมาะคือ 14 - 16 ชั่วโมง ส่วนในผักกาดเขียวกวางตุ้ง Zee (1975) พบว่า การให้สภาพวันยาวตลอดเวลาจะช่วยให้เกิดการยืดตัวของข่อดอกได้เร็วขึ้นประมาณ 10 วัน โดยให้สภาพวันยาวเป็นเวลาอย่างน้อย 6 วัน หลังจากการย้ายปลูกประมาณ 20 วัน

3. สารควบคุมการเจริญ (Growth regulators)

การแทงข่อดอกและออกดอกของพืชตระกูลกะหล่ำนี้ สามารถชักนำให้เกิดได้โดยการใช้สารควบคุมการเจริญบางชนิด AVRDC (1976) พบว่าการให้ GA_3 จากภายนอกเข้าไปจะสามารถทำให้ผักกาดยาวปลีออกดอกได้ ทั้ง ๆ ที่อยู่ในสภาพวันสั้น หรืออุณหภูมิสูง นอกจากนั้น GA_3 ยังสามารถช่วยเร่งการออกดอกให้เร็วขึ้นอีกด้วย Lin (1981) พบว่าการให้ GA_3 จะมีผลเหมือนกับการให้อุณหภูมิต่ำ 10 - 13°C เป็นเวลานาน 10 วัน โดยที่ GA_3 ไม่มีผลกระทบกระเทือนต่อจำนวนใบ นอกจากนั้นอัตราการงอกของละอองเกสรตัวผู้ก็ไม่แตกต่างจากปกติ ดังนั้น GA_3 จึงไม่น่าจะมีผลต่อการติดฝักและผลผลิตของเมล็ด แต่จากการทดลองของ Peng (1979) พบว่า GA_3 นั้นสามารถทำให้ลำต้นพืชยาวออกจริง แต่ว่าจะไม่สามารถทำให้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ออกดอกได้ถ้าไม่ได้รับอุณหภูมิต่ำมาก่อน

De Guzmann และ Rosario (1982) ได้ใช้ GA_3 พ่นให้แก่กะหล่ำปลี โดยใช้ความเข้มข้น 1,000 p.p.m. พบว่า GA_3 ที่ให้เข้าไปจะไปทำให้ระดับของ GA_3 และออกซิน ภายในต้นและใบเพิ่มขึ้นอย่างมาก ซึ่งปริมาณของ GA_3 จะสูงสุดเมื่ออายุ 50 และ 90 วัน หลังจากเพาะเมล็ด ซึ่งการเพิ่มขึ้นของ GA_3 และไซโตไคนินที่ 90 วันนี้จะสามารถช่วยกระตุ้นให้กะหล่ำปลีออกดอกได้ Badawi และ El. Sahhar (1980) พบว่าการให้ GA_3 50 p.p.m. หลังจากย้ายปลูก 4 สัปดาห์ จะสามารถช่วยให้กะหล่ำปลียืดข้อดอกได้

ในผักกาดเขียวภวางตุ้งนั้น Zee และ Tsui (1975) พบว่า ถ้ามีการให้ GA_3 10 p.p.m. แก่ต้นกล้าที่มีใบจริง 4 - 6 ใบ จะช่วยเร่งให้เกิดการยืดยาวของข้อดอกได้เร็วขึ้น และ GA_3 ที่ให้นี้จะสามารถทดแทนสภาพวันยาวได้

GA_3 นอกจากจะช่วยกระตุ้นให้พืชบางชนิดออกดอกได้แล้ว Gowers และ Barchay (1981) พบว่า ในพืชตระกูลกะหล่ำที่ใช้เมล็ดสะกัดน้ำมัน การใช้ GA_3 100 p.p.m. ให้ในระหว่างการให้อุณหภูมิต่ำ หรือหลังจากการให้อุณหภูมิต่ำแล้ว จะช่วยให้ออกดอกได้มากขึ้น เพราะ GA_3 ที่ให้จะไปช่วยลดการเกิดการลบล้างอุณหภูมิต่ำ (devernalization) ที่เกิดเนื่องจากอุณหภูมิสูงเกินไปได้

ในผักกาดหัวมีการศึกษากันมากเกี่ยวกับผลของสารควบคุมการเจริญที่มีต่อการออกดอก Michniewicz et al (1981) ได้ทำการศึกษาระดับของสารควบคุมการเจริญภายในต้นของผักกาดหัว พบว่า การให้อุณหภูมิต่ำจะมีผลกระทบต่อปริมาณของสารควบคุมการเจริญทั้งในใบเลี้ยงและต้นอ่อน Kulwal et al (1975) ได้ทดลองให้อุณหภูมิต่ำร่วมกับการให้ GA_3 โดยการฉีดพ่น จะช่วยให้มีเปอร์เซ็นต์การออกดอกสูงสุดได้ นอกจากนั้น Pyo et al (1976) ได้ทำในผักกาดหัวพันธุ์ Takinashi โดยให้ GA_3 100 p.p.m. จะช่วยให้เกิดการแทงข้อดอกและออกดอกได้เร็วขึ้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

4. อายุของพืช (Age of plant)

อายุของพืชในขณะที่ได้รับอุณหภูมิต่ำนั้น จะมีความสำคัญต่อการออกดอกเช่นกัน Liao และSheen (1974) พบว่า ผักกาดขาวปลีที่มีอายุมากจะมีการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ดีกว่าพวกที่ยังเล็กอยู่ คือ จัดเป็นพวก "green plant vernalization " ไม่ใช่พวก " seed vernalization" แต่ในทางกลับกัน Permadi (1974) พบว่าเมล็ดที่เพิ่งงอก เมื่อนำไปไว้ในที่มีอุณหภูมิต่ำ (5 - 10^{o}C) เป็นเวลานาน 3 สัปดาห์ จะให้ต้นกล้าที่สมบูรณ์ และมีการออกดอกได้สูงสุด AVRDC (1976) ได้นำเมล็ดที่ขึ้นและเริ่มงอกได้ 1 วัน มาให้ได้รับอุณหภูมิต่ำ พบว่า สามารถทำให้ต้นพืชออกดอกได้ถึง 80 เปอร์เซ็นต์ของทั้งหมด Guttormsen และ Moe (1985) พบว่าถ้าเริ่มให้อุณหภูมิต่ำแก่ต้นกล้าอายุ 1 - 3 สัปดาห์ จะช่วยลดเวลาการยืดตัวของข้อดอกออกไป เมื่อเปรียบเทียบกับพวกที่ได้รับขณะที่เมล็ดเพิ่งงอก

จากการทดลองของ Nieuwhof และ Visser (1972) พบว่า ถ้าให้อุณหภูมิต่ำ (4^{o}C) แก่ต้นกล้าอายุ 122 วัน เป็นเวลานาน 8 - 10 สัปดาห์ จะได้ผลดีที่สุดในการกระตุ้นให้ออกดอก ส่วนกะหล่ำปลีนั้นต้องใช้เวลาถึง 10 - 14 สัปดาห์ จึงจะกระตุ้นให้ออกดอกได้ นอกจากนั้นการใช้ต้นกล้าอายุ 150 วัน จะต้องการช่วงระยะเวลาของอุณหภูมิต่ำสั้นกว่าพวกที่มีอายุ 88 วัน Thomas (1980) พบว่า กะหล่ำดาวนั้น พืชจะตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ ต้องมีใบจริงอย่างน้อย 15 ใบ และมีใบอ่อนที่เป็นจุดกำเนิดใบ (leaf initial) อีก 15 ใบ ส่วนระยะเวลาของอุณหภูมิต่ำที่ต้องการนั้นจะขึ้นอยู่กับพันธุ์

ในผักกาดหัว Wiebe และAlpers (1983) พบว่า การตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำนั้นจะคงที่ตั้งแต่เมล็ดเริ่มงอก จนถึงต้นกล้ามีอายุได้ 21 วัน แต่จะไม่ตอบสนองก่อนที่จะมีรากงอกออกจากเมล็ด ส่วนในกะหล่ำปม Kristof (1981) พบว่า การให้อุณหภูมิ 2 - 8^{o}C หรืออุณหภูมิสลับ 5 และ15^{o}C แก่ต้นกล้าอายุ 3 - 6 สัปดาห์ จะช่วยทำให้เกิดการยืดตัวของข้อดอกได้ภายใน 4 สัปดาห์

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตอนที่ 2 การศึกษาวิธีการลดการผสมตัวเองไม่ได้ในสายพันธุ์แท้

ผักกาดยาวปัส โดยปกติจะเป็นพืชผสมข้าม โดยอาศัยแมลงเป็นส่วนใหญ่ ดังนั้นจึงมีพันธุกรรมภายในต้นอยู่ในรูปเฮทเทอโรไซกัส (Heterozygous) ในเปอร์เซนต์ที่สูง และเมื่อมีการผสมตัวเองไปหลาย ๆ ชั่ว ความแข็งแรงของต้นพืชจะลดลง ทำให้ต้นมีขนาดเล็กลง ความต้านทานต่อโรค และสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมต่าง ๆ ลดลงด้วย การผสมตัวเองไม่ได้ (self - incompatibility) จึงเป็นกลไกอันหนึ่งในการควบคุมการผสมตัวเองในพืชตระกูลกะหล่ำ

Kanno และHinata (1969) พบว่า โดยทั่วไปแล้วยอดเกสรตัวเมีย (stigma) ของพืชตระกูลกะหล่ำ จะมีชั้นของเซลปาปิลลา (papilla) อยู่ที่ผิว ซึ่งผนังของเซลเหล่านี้จะประกอบด้วยชั้นของสารประกอบของเพคติน - เซลลูโลส (pection - cellulose) อยู่ด้านในและมีคิวติเคิล (cuticle) อยู่ด้านนอก โดยมีขี้ผึ้งเคลือบอยู่ ในกรณีที่มีการผสมข้ามท่อละอองเกสรตัวผู้ จะสามารถแทงทะลุผ่านชั้นคิวติเคิล และ เพคติน - เซลลูโลส ลงไปผสมกับไข่ได้ แต่ในการผสมตัวเองนั้นท่อละอองเกสรตัวผู้ จะมีการแทงทะลุผ่านชั้นคิวติเคิลลงไปได้ แต่จะไม่สามารถผ่านชั้นของเพคติน - เซลลูโลส ลงไปผสมกับไข่ได้ตามปกติ ซึ่งในพืชตระกูลกะหล่ำนี้ Tatebe (1945) เชื่อว่าการที่ผสมตัวเองไม่ได้นั้นจะเป็นผลมาจากปฏิกิริยาระหว่างเซลปาปิลลาของยอดเกสรตัวเมียกับละอองเกสรตัวผู้หรือท่อละอองเกสรตัวผู้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

พันธุกรรมที่ควบคุมการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้ (Genetical control of self incompatibility)

การผสมตัวเองไม่ได้ในพืชโดยทั่ว ๆ ไปนั้น จะถูกควบคุมโดย 2 ระบบ คือ gametophytic system และ sporophytic system ซึ่งการที่จะตัดสินว่า เป็นการควบคุมชนิดไหนนั้นขึ้นอยู่กับปฏิกิริยาของการผสมตัวเองไม่ได้ของละอองเกสรตัวผู้นั้นว่าถูกควบคุมโดยสารพันธุกรรมของละอองตัวผู้เอง (gametophytic) หรือถูกควบคุมโดยลักษณะทาง

พันธุกรรมของพ่อแม่ที่ให้กำเนิดละอองเกสรตัวผู้นั้น (sporophytic) แต่ทั้งสองระบบนี้จะถูกควบคุมด้วยสารพันธุกรรมเพียงตัวเดียว คือ "S" แต่มีหลายอัลลีล (multiple alleles) นอกจากการควบคุมของสารพันธุกรรมแล้วทั้งสองระบบนี้ ยังมีความแตกต่างกันหลายประการ Lewis (1954) พบว่า ในพืชตระกูลถั่วหลายชนิด การควบคุมการผสมตัวเองไม่ได้จะเป็นแบบ sporophytic system แทบทั้งหมด

ในการเรียกชื่อของ sporophytic system ที่ใช้แยกแต่ละอัลลีลออกจากกันนั้น จะใช้แทนด้วยตัวอักษร S1S2, S1S3,....S2S3, S2S4 ไปเรื่อย ๆ แล้วแต่ว่าพืชชนิดนั้นมีกี่อัลลีล ถ้าสมมุติว่ามี 2 อัลลีล ที่แสดงออกเป็นอิสระต่อกัน เมื่อละอองเกสรตัวผู้ตกลงบนยอดเกสรตัวเมียของต้นเดียวกัน หรือต้นที่มี "S - factor" เหมือนกัน จะติดเมล็ดน้อยมาก เช่น S1S2 ผสมกับ S1S2 หรือ S1S2 ผสมกับ S1S3 พืชที่ผสมกันได้ก็ต่อเมื่อต้นพ่อและแม่มี S - factor ที่ต่างกัน เช่น S1S2 ผสมกับ S3S4 หรือS1S3 ผสมกับ S2S4 เป็นต้น แต่อย่างไรก็ตามในสภาพความเป็นจริง มีข้อยกเว้นมากมาย เช่นการข่มกันของอัลลีลต่าง ๆ ซึ่งเป็นลักษณะโดยทั่วไปของ sporophytic system โดยที่การข่มกันแบบ Co-dominance จะเกิดขึ้นมากที่สุด นอกจากนั้นความสัมพันธ์ระหว่างอัลลีล S ในละอองเกสรตัวผู้ จะไม่เหมือนกับในยอดเกสรตัวเมีย เช่น ถ้า S3 ข่ม S1 การผสมระหว่าง S1S2 กับ S1S3 ซึ่งตอนแรกผสมไม่ได้ จะสามารถผสมกันได้ทันที

ถึงแม้ว่า อัลลีล S จะสามารถแยกเป็นลักษณะเด่นและลักษณะด้อยได้ก็ตาม แต่ก็มีความสลับซับซ้อนมาก Ockendon (1975) และLee และ Yoon (1981) พบว่า พฤติกรรมการแสดงออกที่แตกต่างกันของละอองเกสรตัวผู้และยอดเกสรตัวเมีย จะเกิดการข่มกันแบบไม่เป็นเส้นตรง (non - linear) ซึ่งระดับของลักษณะเด่นจะเปลี่ยนแปลงไปได้ เนื่องจากพื้นฐานทางพันธุกรรม สภาพทางสรีรวิทยาและสภาพแวดล้อมต่าง ๆ ด้วย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ปัจจัยที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้ (Factors affecting the expression of self - incompatibility)

Hinata (1981) ได้แบ่งปัจจัยสำคัญ ๆ ที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้ไว้ดังนี้ คือ

1. ระยะการพัฒนาของเกสรตัวเมีย (Stage of pistil development).

ความสามารถในการติดเมล็ดของพืชที่ผสมตัวเองและผสมข้าม จะเปลี่ยนไปตามระยะการพัฒนาของเกสรตัวเมีย เกสรตัวเมียที่อ่อนเกินไป เมื่อมีการผสมจะไม่ติดเมล็ด แต่เมื่อเกสรตัวเมียมีการพัฒนาขึ้น การผสมตัวเองและผสมข้ามก็จะมีการติดเมล็ดสูงขึ้น แต่ในช่วง 1 - 2 วันก่อนดอกบาน จนถึง 1 - 2 วัน หลังดอกบาน การผสมตัวเองจะติดเมล็ดน้อยลง ในขณะที่การผสมข้ามยังคงติดเมล็ดสูงอยู่ ซึ่งความแตกต่างของจำนวนเมล็ดที่ติดของการผสมตัวเองและผสมข้ามจะต่างกันมากที่สุดในช่วง 1 วัน ก่อนดอกบาน ถึง 1 วัน หลังดอกบาน ซึ่งความแตกต่างนี้จะเป็นตัวบอกถึงความสามารถในการผสมตัวเองได้ดีเพียงใด ในดอกที่ยังอ่อนอยู่จะไม่แสดงความแตกต่างของการติดเมล็ดในการผสมตัวเองและผสมข้ามมากนัก Kakizaki (1930) พบว่าการผสมตัวเองตั้งแต่ในระยะดอกตูมก็สามารถทำได้ เรียกว่า 'Juvenile compatibility' ส่วนในดอกที่แก่แล้วถ้ายังไม่ได้รับการผสม 2 - 3 วันหลังดอกบาน ก็ยังสามารถผสมได้อีกทั้งการผสมตัวเองและผสมข้าม เรียกว่า 'Senile compatibility' ซึ่ง Nieuwhof (1969) ได้ใช้ประโยชน์อันนี้ในการเพิ่มปริมาณสายพันธุ์แท้โดยอาศัยแมลง

Gonai (1969) และ Gonai และ Hinata (1971a) พบว่า ระยะของการพัฒนาเกสรตัวเมีย ที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้นั้น จะเกี่ยวข้องกับการเจริญของเซลปาปิลลาที่ยอดเกสรตัวเมีย เพราะจะเกี่ยวกับการสร้างสารพวกไกลโคโปรตีน (glycoprotein) ขึ้นที่เซลปาปิลลานี้ Nasrallah (1974) และ Nishio และ Hinata (1977) พบว่า สารนี้จะตรวจพบในระยะที่ยอดเกสรตัวเมียแก่พอดีเท่านั้น เมื่อ Shivanna et al (1978) ได้ทำการทดลองพบว่า จะไม่สามารถตรวจพบสารนี้ในเซลปาปิลลา

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในระยะที่ยังเป็นดอกตูมอยู่เลย ซึ่งก็แสดงให้เห็นว่าสารนี้จะมีความสัมพันธ์กับการงอกของละอองเกสรตัวผู้ลงไปผสมกับไข่

2. อุณหภูมิ (Temperature)

Nasrallah และWallace (1968) และ Gonai และ Hinata (1971a) พบว่า ในสภาพที่มีอุณหภูมิสูง (25 - 30°C) จะทำให้พวกที่ผสมตัวเองสามารถติดเมล็ดได้สูงกว่าในที่ที่มีอุณหภูมิต่ำ (15 - 20°C) ซึ่งการที่อุณหภูมิสูงทำให้มีการผสมตัวเองได้เพิ่มขึ้นนี้เนื่องมาจากการยุบตัวของเซลปาปิลลา และจะมีผลต่อการสังเคราะห์และคุณภาพของสารไกลโคโปรตีนที่เกี่ยวข้องกับการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้ Gonaiและ Hinata (1971b) ได้ทดลองในกะหล่ำปลีเช่นกัน พบว่าที่อุณหภูมิสูงจะช่วยเร่งการเจริญของเกสรตัวเมียและเซลปาปิลลาที่ผิวของยอดเกสรตัวเมีย ซึ่งการเร่งการเจริญนี้จะไปรบกวนการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้อีกทางหนึ่งด้วย

ฤดูกาลจะมีผลต่อการผสมตัวเองไม่ได้ของพืชตระกูลกะหล่ำด้วย ซึ่ง Richard และ Thurling (1973b) พบว่า ระดับของการผสมตัวเองได้ในฤดูร้อนจะสูงกว่าในฤดูหนาว และเมื่อมีการเพิ่มอุณหภูมิจาก 25°C ไปเป็น 30°C จะทำให้ระดับของการผสมตัวเองได้เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ Ockendon (1973) พบว่าการเพิ่มอุณหภูมิจาก 17°C ไปเป็น 26°C ก็สามารถเพิ่มการผสมตัวเองได้ด้วย Kryuchkov และ Mamonov (1975) พบว่า การผสมตัวเองไม่ได้ของกะหล่ำปลีจะสูงสุดที่อุณหภูมิ 18 - 20°C และเมื่อมีการเพิ่มอุณหภูมิเป็น 30 - 32°C จะมีการติดเมล็ดสูงขึ้นถึง 4 เท่า ส่วนในผักกาดหัว (*Raphanus sativus*) Matsubara (1980) พบว่าการให้อุณหภูมิสูง (50°C) แก่ยอดอกนาน 25 นาที จนถึงเวลาผสม จะทำให้ได้จำนวนเมล็ดต่อฝักสูงมาก นอกจากนั้น Matsubara (1984) ได้ทำการทดลองต่อไปพบว่า การให้อุณหภูมิสูง(60 - 70°C) แก่ละอองเกสรตัวผู้นาน 15 - 30 นาที ก่อนที่จะทำการผสม จะได้ผลดีที่สุด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

3. ความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศ (Relative humidity)

ในพืชพวก *Brassica* และ *Raphanus* Tatebe (1964) พบว่าในสภาพที่มีความชื้นสูง จะสามารถเพิ่มการงอกของท่อละอองเกสรตัวผู้ได้ Kanno (1973) พบว่าสภาพความชื้นสูง (98 % RH) จะทำให้เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเกสรตัวผู้เพิ่มขึ้น และยังช่วยเร่งการงอกของท่อละอองเกสรตัวผู้ด้วย ทั้งในการผสมตัวเองและผสมข้ามของกะหล่ำปลี เมื่อเปรียบเทียบกับที่มีความชื้นต่ำ (50 % RH) ในพวกที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างแรง ความชื้นจะไม่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้ แต่ในพวกที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างอ่อน ความชื้นจะสามารถช่วยให้ท่อละอองเกสรตัวผู้ สามารถแทงทะลุผ่านลงไปในก้านชูเกสรตัวเมีย และเกิดการผสมขึ้นได้

Carter และ Mc. Neilly (1975) ได้ทำการทดลองในกะหล่ำดาว พบว่าการเพิ่มความชื้นสัมพัทธ์ให้สูงขึ้น จะช่วยให้มีการผสมตัวเองของดอกบานได้ดีขึ้น แต่การตอบสนองต่อความชื้นสัมพัทธ์นี้จะแตกต่างกันไปตามสายพันธุ์ Ockendon (1978) พบว่า ในที่มีความชื้นสัมพัทธ์สูงนี้ จะสามารถเพิ่มการติดเมล็ดได้มากพอ ๆ กับการผสมด้วยมือยังดอกตูม (bud pollination) ทีเดียวในกะหล่ำปลี Kryuchkov และ Mamonov (1975) พบว่าการผสมตัวเองไม่ได้จะเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ในสภาพที่มีความชื้นต่ำเมื่อเปรียบเทียบกับสภาพที่มีความชื้นสูง แต่จากการทดลองของ Van Marrewijk และ Visser (1978) พบว่า ความชื้นไม่มีผลต่อการผสมตัวเองไม่ได้เลย นอกจากนั้นภายใต้สภาพความชื้นสัมพัทธ์สูง (95 % RH) จะทำให้ละอองเกสรตัวผู้มีเปอร์เซ็นต์ความงอกต่ำด้วย

4. ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ

Nakanishi et al (1969) พบว่า การให้ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ในปริมาณสูง ๆ (4%) จะสามารถลดการผสมตัวเองไม่ได้ลงได้ และการให้ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในช่วงระยะเวลาที่เหมาะสมจะช่วยให้ละอองเกสรตัวผู้งอกได้เร็วขึ้น และช่วยทำให้ท่อละอองเกสรตัวผู้แทงทะลุผ่านลงไปในก้านเกสรตัวเมียได้เร็วขึ้นด้วย Taylor (1982) ได้ทำการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ทดลองในคะน้าและกะหล่ำดาว โดยใช้กาซ่คาร์บอนไดออกไซด์ ความเข้มข้น 13 เปอร์เซ็นต์ ให้แก่ต้นพืชเป็นเวลา 4 ชั่วโมง พบว่าสามารถเพิ่มการติดเมล็ดขึ้นมาก แต่การตอบสนองของแต่ละสายพันธุ์จะแตกต่างกันไป ส่วนในกะหล่ำปลี Nakanishi และ Hinata (1975) ได้ให้คาร์บอนไดออกไซด์ความเข้มข้น 3.6 - 5.9% แก่ดอกบานเป็นเวลานาน 5 ชั่วโมง พบว่าสามารถเพิ่มจำนวนเมล็ดในสายพันธุ์ที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างแรงได้ ส่วนในสายพันธุ์ที่ผสมตัวเองไม่ได้อย่างอ่อน การให้คาร์บอนไดออกไซด์ ความเข้มข้น 1.4 เปอร์เซ็นต์ เป็นเวลานาน 4 ชั่วโมงก็เพียงพอแล้ว ส่วนผักกาดขาวปลี Lee (1981) พบว่า การให้คาร์บอนไดออกไซด์ ความเข้มข้น 5 เปอร์เซ็นต์ เป็นเวลานาน 2 ชั่วโมง เริ่มหลังจากผสมตัวเองแล้ว 5 ชั่วโมง จะได้ผลดี แต่การตอบสนองจะแปรผันไปตามสายพันธุ์ด้วย ในผักกาดหัว Ito (1981) พบว่า การให้คาร์บอนไดออกไซด์ 3 เปอร์เซ็นต์ เป็นเวลานาน 2 ชั่วโมง เริ่มหลังจากผสมแล้ว 2 ชั่วโมง จะมีประสิทธิภาพสูงที่สุด ส่วนในกะหล่ำปมนั้น Frydrych (1978) พบว่า ต้องใช้คาร์บอนไดออกไซด์ 4 เปอร์เซ็นต์ เป็นเวลานาน 4 ชั่วโมง จึงจะสามารถเพิ่มการผสมตัวเองได้มาก

ได้มีการศึกษาถึงผลของกาซ่คาร์บอนไดออกไซด์ ที่มีต่อขบวนการของการผสมตัวเองไม่ได้หลายประการ เช่น O'Niell et al (1984) พบว่า คาร์บอนไดออกไซด์จะไปยับยั้งการสร้างสารแคลโลส (callose) ที่ผิวของเซลปาปิลลา ทำให้ท่อละอองเกสรตัวผู้สามารถแทงทะลุลงไปในก้านยู่เกสรตัวเมียได้ Dhaliwal และ Malix (1982) พบว่า คาร์บอนไดออกไซด์ สามารถป้องกันการสร้างสารพวกไกลโคโปรตีนด้วย ซึ่งระยะเวลาที่เหมาะสมในการให้กาซ่คาร์บอนไดออกไซด์นั้น จะอยู่ในช่วงที่ละอองเกสรตัวผู้กำลังงอกบนยอดเกสรตัวเมีย นอกจากนั้นในที่ที่มีคาร์บอนไดออกไซด์สูง (4%) จะช่วยเร่งการปลดปล่อยเอนไซม์เอสเตอเรส (esterase) จากละอองเกสรตัวผู้ได้เร็วขึ้น โดยปกติแล้วกิจกรรมของเอนไซม์นี้จะสูงบนยอดเกสรตัวเมียของพวกผสมข้ามมากกว่าพวกผสมตัวเอง ดังนั้นเอนไซม์เอสเตอเรส จึงมีส่วนช่วยในการย่อยสลายสารคิวติเคิลบนยอดเกสรตัวเมียได้เร็วขึ้น ทำให้ท่อละอองเกสรตัวผู้สามารถแทงทะลุผ่านลงไปได้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

นอกจากปัจจัยต่าง ๆ ที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้แล้ว นักปรับปรุงพันธุ์พืชยังได้พยายามค้นหาวิธีการอื่น ๆ มาใช้ในการลดการผสมตัวเองไม่ได้ เพื่อประโยชน์ในการขยายเมล็ดลายพันธุ์แท้ ที่ใช้ในการผลิตลูกผสม ซึ่งมีวิธีการต่าง ๆ ดังนี้

1. การใช้สารที่สะกัดจากละอองเกสรตัวผู้ (pollen extract)

Roggen (1975, 1976b) ได้ทำการสะกัดสารจากเปลือกของละอองเกสรตัวผู้ของ *Brassica napus* L. ที่ยังสดอยู่ แล้วนำไปทาที่ยอดเกสรตัวเมียของกะหล่ำดาวก่อนที่จะทำการผสมตัวเอง พบว่าสามารถทำให้ติดเมล็ดได้ เช่นเดียวกับการผสมด้วยมือ ในฝักกาดหัว Tatebe (1979) ได้ใช้ละอองเกสรตัวผู้จากกะหล่ำปลี หรือบรอคโคลี่ทาบนยอดเกสรตัวเมีย แล้วทำการผสมตัวเองทันที พบว่า ละอองเกสรตัวผู้สามารถงอกบนยอดเกสรตัวเมียเพิ่มขึ้น และความยาวของท่อเกสรตัวผู้จะมากที่สุด เมื่อใช้สารสะกัดจากละอองเกสรตัวผู้ของบรอคโคลี่

2. การใช้กระแสไฟฟ้า (Electric aided pollination)

การผสมตัวเองไม่ได้สามารถกำจัดได้โดยการใช้กระแสไฟฟ้าอ่อน ๆ ช่วยในระหว่างการผสม ซึ่งแต่ละสายพันธุ์จะมีการตอบสนองแตกต่างกันไป เช่น Liao (1979) พบว่า กะหล่ำปลี พวกที่ผสมตัวเองไม่ได้อย่างอ่อน การใช้กระแสไฟฟ้าเพียง 0.4 มิลลิแอมแปร์ก็สามารถทำให้ติดเมล็ดได้ แต่ในพวกที่ผสมตัวเองไม่ได้อย่างแรง ต้องเพิ่มกระแสไฟฟ้าเป็น 0.6 - 0.7 มิลลิแอมแปร์ จึงจะสามารถติดเมล็ดได้ ซึ่งวิธีการนี้นับว่าดีกว่าการผสมด้วยมือ เพราะสามารถใช้ได้ทั้งดอกตูมและดอกบาน จากการทดลองใช้กระแสไฟฟ้านี้ Roggen (1976a) พบว่า ผลผลิตเมล็ดในพวกดอกที่บานแล้ว 1 - 2 วัน จะสูงกว่าดอกที่ยังตูมอยู่ แต่การใช้กระแสไฟฟ้านี้อาจจะเกิดการฝันกลับได้ ถ้าปล่อยเวลาไว้นานเกินไปโดยไม่ทำการผสม

ในกะหล่ำดาว Roggen et al (1972) ได้ทดลองใช้ความต่างศักย์ 100 โวลท์แก่ละอองเกสรตัวผู้ และยอดเกสรตัวเมียในระหว่างการผสม พบว่า ในพวกที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างอ่อน วิธีการนี้สามารถเพิ่มการติดเมล็ดต่อดอกได้ 2 เท่า แต่ในพวกที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างแรง จะสามารถผลิตเมล็ดได้มากกว่าเดิม 30 เท่า แต่วิธีการนี้จะไม่มีผล

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ต่อพวกที่ล่ามารถผล่มตัวเองได้

3. การใช้ความร้อน (Thermally aided pollination)

Roggen (1976b) และ Roggen และ van Dijk (1976) ได้ทดลองใช้อุณหภูมิสูงประมาณ 60 - 80°C ในการกำจัดการผล่มตัวเองไม่ได้ โดยใช้เครื่องมือที่เรียกว่า 'Soldering iron' ให้แก่ช่อดอกนาน 1 - 2 วินาที ในระหว่างการผล่มเกล่รของกะหล่ำดาว พบว่า อุณหภูมิที่เหมาะล่ม คือ 75 - 80°C ซึ่งวิธีการนี้จะใช้ได้ผลดีกับดอกที่บานแล้ว 1 - 2 วัน ซึ่งจะช่วยเพิ่มผลผลิตเมล็ดที่ผล่มตัวเองได้

4. การใช้ล่ารเคมี (Chemicals treatment)

ได้มีการทดลองใช้ล่ารเคมีหลายชนิดแก่ดอกที่ไม่ล่ามารถผล่มตัวเองได้ เช่น Gates และ Ockendon (1976) ได้ทดลองใช้ cyclohexamide (280 และ 1,000 p.p.m.) และ chloramphenicol (1,000 p.p.m.) แก่ดอกกะหล่ำปลี ทำให้มีการงอกของท่อเกล่รตัวผู้ผ่านยอดเกล่รตัวเมียได้ แต่ท่อเกล่รที่งอกลงไปนี้จะบิดเบี้ยว และไม่ล่ามารถเจริญผ่านก้านชูเกล่รตัวเมียได้ตลอด Ferrari และ Wallace (1977) ได้ใช้ cyclohexamide 10 ไมโครกรัม ให้แก่ละอองเกล่รตัวผู้ พบว่า ละอองเกล่รตัวผู้ล่ามารถงอกผ่านยอดเกล่รตัวเมียลงไปได้ แต่ไม่ล่ามารถลงไปผล่มกับไข่ได้

ใน *Brassica campestris* cv. *Lotni* ได้มีการทดลองให้ล่ารพวกเฟโวโนน (flavonones) คือ นารินจินิน (naringinin) ความเข้มข้น 5 - 10 p.p.m. แก่ยอดเกล่รตัวเมีย Prabha et al (1981) พบว่า จะล่ามารถช่วยให้มีการงอกของละอองเกล่รตัวผู้ผ่านยอดเกล่รตัวเมียลงไปได้ และปริมาณของแคลโลล่ที่ล่ร้างขึ้นมาจะแปรผันกลับกับจำนวนของท่อเกล่รตัวผู้ที่งอกลงไป โดยเชื่อว่าล่ารพวกนารินจินนี้ จะไปรบกวนขบวนการหายใจ และมีผลไปยังระบบที่ควบคุมการผล่มตัวเองไม่ได้ด้วย แต่ในกรณีนี้ท่อละอองเกล่รตัวผู้จะหยุดการเจริญแค่ฐานของยอดเกล่รตัวเมียเท่านั้น นอกจากนั้นล่ารพวกอัลเคน (alkanes) ต่าง ๆ ที่มีสูตรโครงล่ร้างโดยทั่ว ๆ ไปเป็น C_nH_{2n+2} (n = 6-15) ก็ล่ามารถเพิ่มปริมาณเมล็ดที่ผล่มตัวเองได้ Roggen (1979) พบว่าน้ำมันพาราฟิน เมื่อทาบนยอดเกล่รตัวเมียของ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

กะหล่ำดาวก่อนที่จะทำการผสมตัวเอง จะสามารถทำให้ติดเมล็ดดีกว่าการผสมด้วยมือ นอกจากนั้น Ockendon (1978) และ van Dijk (1981) ยังพบว่าสารพวกดีเคน (decanes) ต่าง ๆ ก็สามารถใช้ได้เช่นกัน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved