บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

สรีรวิทยาการออกดอก

การปลูกไม้ผลเพื่อให้ได้ผลผลิตสิ่งที่สำคัญคือการออกดอกและการติดผล การเกิดดอกในไม้ผลทั่วๆไป จะมีส่วนสัมพันธ์กับลักษณะการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ (vegetative growth) กล่าวคือเมื่อพืชมีการเจริญเติบโตเต็มที่ในสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจะมีความพร้อมในการออกดอก คือเนื้อเยื่อเจริญซึ่งเดิมจะเจริญไปเป็นตาใบหรือตากิ่งจะเจริญไปเป็นตาดอก การเปลี่ยนแปลงเช่นนี้แสดงว่าพืชเข้าสู่ระยะการเจริญเติบโตของส่วนที่ใช้สืบพันธุ์ (reproductive growth) (นิตย์, 2542) ในไม้ผลประเภทผลัดใบ (decidous fruit trees) จะสร้างตาดอกเมื่อใบเจริญเต็มที่และการเจริญเติบโตทางกิ่งใบหยุดลง แต่ตาดอกที่เกิดขึ้นมานี้มักจะยังคงพักตัวอยู่จนถึงสภาวะที่เหมาะสมตาดอกจึงจะเจริญออกมา ส่วนมะม่วงซึ่งเป็นไม้ผลที่ไม่ผลัดใบ (evergreen fruit tree) ตาดอกจะถูกสร้างขึ้นในช่วงที่การเจริญเติบโตหยุดชะงักหรือช่วงที่มีการเปลี่ยนแปลงอัตราการเจริญเติบโตของต้นซึ่งเป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงของสภาวะแวดล้อม ที่เรียกว่า vernalization คือการที่พืชบางชนิดต้องการสภาพอุณหภูมิต่ำ ในการกระตุ้นการออกดอก การพัฒนาดอกจะไม่เกิดที่อุณหภูมิต่ำ แต่จะเกิดหลังจากพืชนั้นได้รับอุณหภูมิสูงขึ้นซึ่งเหมาะแก่การเจริญเติบโต ในไม้ยืนต้นโดยทั่วไปจะต้องมีการเจริญเติบโตจนถึงระยะที่เหมาะสมเสียก่อนจึงจะตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำเพื่อกระตุ้นการออกดอก ในพืชชนิดใกล้เคียงกัน หรือแม้แต่ชนิดเดียวกัน อาจตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำแตกต่างกัน ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับระยะเวลาของการได้รับอุณหภูมิต่ำ และอายุของพืช กระบวนการ vernalization เป็นขบวนการที่เกิดขึ้นอย่างช้าๆ ช่วงเวลาที่ต้องการอุณหภูมิต่ำประมาณ 1-3 เดือน พืชในเขตอบอุ่นจะต้องการอุณหภูมิในช่วง 10-13 องศาเซลเซียส อย่างไรก็ตามการให้พืชได้รับอุณหภูมิต่ำนานเกินไป อาจทำให้พืชออกดอกได้ไม่ดี หรือไม่ออกดอกเลยก็ได้ ในช่วงที่พืชอยู่ในกระบวนการ vernalization ถ้าพืชได้รับอุณหภูมิสูงมากกว่า 30 องศาเซลเซียส พืชอาจสูญเสียผลของกระบวนการนี้ไป เรียกว่า devernalization แต่ก็อาจทำให้กลับมาอยู่ในสภาพ vernalization ได้อีก ถ้าให้อุณหภูมิต่ำแก่พืชต่อไป (สมบุญ, 2548) อุณหภูมิที่ทำให้เกิด devernalization โดยทั่วไปอยู่ในช่วง 20-40 องศาเซลเซียส แต่บางครั้งอุณหภูมิ 18-25 องศาเซลเซียส ก็มีอิทธิพลต่อการเกิด devernalization ขบวนการ vernalization ของพืชจะต้องมีสภาพแวดล้อมต่างๆ ที่เหมาะสม เป็นองค์ประกอบได้แก่ อายุพืช อุณหภูมิต่ำ ความชื้นสูง เป็นต้น อวัยวะของพืชที่ตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำของพืชคือเนื้อเยื่อเจริญ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

บริเวณปลายยอด (shoot apical meristem) เป็นส่วนที่เซลล์กำลังจะแบ่งตัว ซึ่งพบว่ามีการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ดี (Bernier *et al*., 1981) ในสภาพที่มีการกระตุ้นการออกดอกฮอร์โมนจะถูกสร้างขึ้นที่ใบและเคลื่อนที่ไปยังเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดแล้วเนื้อเยื่อเจริญบริเวณนี้มีการเปลี่ยนแปลงการเจริญเติบโตเป็นจุดกำเนิดดอก (flower primodia)

การพัฒนาของตาดอก

เกิดจาก 4 กระบวนการต่อเนื่องกันคือ

1.ระยะชักนำ (Induction stage) ขั้นตอนนี้เป็นการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาซึ่งมองไม่เห็น อันเป็นผลจากกระบวนการเมแทบอลิซึม (metabolism) ของเนื้อเยื่อเจริญ ในระยะนี้พืชเริ่มมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นจากปัจจัยสิ่งแวดล้อมต่างๆ เช่น แสง อุณหภูมิ ทำให้เกิดกระบวนการสร้างสารเมแทบอไลท์ต่างๆ ภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอก และลำเลียงฮอร์โมนไปยังส่วนเนื้อเยื่อเจริญบริเวณตายอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก (สมบุญ, 2548) ในระยะการชักนำพืชแต่ละชนิดจะถูกกระตุ้นจากปัจจัยที่อาจเหมือนกันหรือแตกต่างกันออกไป เช่น ลิ้นจี่ ลำไย และมะม่วงสามารถกระตุ้นได้ด้วยอุณหภูมิต่ำ โดยลิ้นจี่ ลำไย และมะม่วงที่โตเต็มที่แล้วการเจริญทางกิ่งใบจะหยุดชะงัก และอัตราการเจริญของรากลดลง ในขณะเดียวกันตาก็จะพัฒนาเข้าสู่สภาพที่พร้อมจะเป็นตาดอก (Menzel, 1983; Nunez-Elisea and Davenport,1995)

2. ระยะตื่นตัว (Evocation stage) ในระยะนี้บริเวณเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดจะเกิดการเปลี่ยนแปลงต่างๆ เช่นมีการสังเคราะห์สารพันธุกรรมเพิ่มขึ้น และเกิดการแบ่งเซลล์แบบไมโทซิส ทำให้มีจำนวนเซลล์มากขึ้น (Hopkins and Hüner, 2004)

3. ระยะการเกิดตาดอก (Initiation stage) เป็นระยะที่เริ่มเห็นการเปลี่ยนแปลงของตาที่จะเจริญเป็นตาดอก (floral primodial) โดยเซลล์เนื้อเยื่อเจริญเริ่มขยายมีลักษณะแบน และกว้างออก เนื่องจากเซลล์ใต้ชั้น epidermis แบ่งตัวแบบขนานกับผิว ทำให้เกิดปุ่มเล็กๆ เป็นจุดเริ่มต้นของการเกิดดอก (สมบุญ, 2548)

4. ระยะการพัฒนาของดอก (Development stage) เป็นระยะที่มีการเกิดส่วนประกอบของดอกหลังจากตาเปลี่ยนเป็นตาดอกแล้วได้แก่ กลีบเลี้ยง กลีบดอก เกสรตัวผู้ เกสรตัวเมีย และฐานรองดอก โดยทั่วไปชั้นของกลีบเลี้ยง (calyx) จะเจริญขึ้นมาก่อนส่วนอื่น ตามด้วยชั้นของกลีบดอก (corolla) ชั้นเกสรตัวผู้ (androecium) และชั้นเกสรตัวเมีย (gynoecium) ส่วนประกอบต่างๆ ของดอกจะมีการเจริญและพัฒนาขึ้นมาจนถึงระยะเวลาดอกบาน (anthesis) ถือเป็นขั้นสุดท้ายของการพัฒนาของดอกในพืช (สมบุญ, 2548)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

กระบวนการเกิดดอกของมะม่วง

การเกิดดอกของพืชต้องอาศัยกระบวนการต่างๆ ทางสรีรวิทยาที่สลับซับซ้อน โดยมีปัจจัยทั้งทางด้านสภาพแวดล้อมภายนอก ตลอดทั้งเกิดจากอิทธิพลภายในต้นพืชเองเข้ามาเกี่ยวข้องในการเปลี่ยนแปลงเนื้อเยื่อเจริญ (meristem) ซึ่งในกระบวนการนี้จะมีการเปลี่ยนตาใบเป็นตาดอก หากนำตายอดของพืชที่ยังอยู่ในสภาพเป็นตาใบ (vegetative bud) มาตัดตามยาว จะเห็นรูปของ meristem เป็นรูปโดม (dome shape) หรือรูปแบน (flat shape) แล้วแต่ชนิดของพืช พืชส่วนมากมักมี meristem เป็นรูปโดมซึ่งมักจะแตกเป็นใบ ซึ่งบริเวณฐานของเนื้อเยื่อเจริญและ meristem จะเจริญไปเรื่อยๆ เมื่อได้รับการกระตุ้นให้ออกดอกรูปร่างของ meristem ค่อยๆ เปลี่ยนเป็นรูปป้านพร้อมทั้งแตกเป็นส่วนต่างๆ ของดอก การแตกตัวจะเริ่มจากด้านนอกสู่ใจกลางโดยเริ่มจากกลีบเลี้ยง กลีบดอก เกสรตัวผู้ และเกสรตัวเมีย meristem ที่กลายเป็นตาดอกแล้วมักจะไม่สามารถกลับเป็นตาใบได้อีก (นิตย์, 2542) ไม้ผลแต่ละชนิดมีอุปนิสัยในการออกดอกแตกต่างกัน สำหรับมะม่วงโดยทั่วไปจะเกิดดอกบริเวณปลายกิ่ง การเปลี่ยนแปลงจากตาใบเป็นตาดอกของมะม่วงนั้นถูกควบคุมด้วยปัจจัยหลายๆ อย่าง เช่น อุณหภูมิ แสง อายุความสมบูรณ์ของต้น ซึ่งปัจจัยเหล่านี้จะส่งผลให้มะม่วงมีการเปลี่ยนแปลงกระบวนการสร้างสารเมแทบอไลท์ต่างๆ ภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอก และลำเลียงฮอร์โมนนี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อเจริญปลายยอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก (Bernier *et al*., 1981) ในระยะตาพักตัวจะไม่มีส่วนประกอบใดที่แสดงให้เห็นจากลักษณะภายนอกว่าพัฒนาไปเป็นตาใบ หรือตาดอก ซึ่งลักษณะภายในขณะตากำลังพักตัว bud scale จะโค้งไขว้สลับกันในลักษณะค่อนข้างแบนราบหุ้มส่วนของ apical meristem ที่มีลักษณะโค้งเป็นรูปโดม ประกอบด้วยเซลล์ชั้น tunica เรียงตัวเป็นแถวประมาณ 3-4 แถว โดยแต่ละเซลล์มี nucleus เห็นชัดเจน บริเวณตรงกลางของ apical meristem ประกอบด้วยกลุ่มเซลล์ชั้น corpus เมื่อตาเริ่มเจริญขึ้น bud scale จะค่อยๆ ยืดตัวตั้งตรงพร้อมกันนั้นเซลล์ในส่วนใจกลางยอด (central cell zone) จะเริ่มแบ่งตัวและขยายตัวออกดันให้ปลายยอดยืดตัวสูงขึ้น จากนั้นเซลล์บริเวณใจกลางของยอดจะแบ่งตัวและเพิ่มจำนวนเซลล์มากขึ้น ทำให้จุดกำเนิดใบเริ่มแยกตัวห่างออกจากกันและปลายยอดจะยืดตัวออกไปเรื่อยๆ ซึ่งถ้าหากตานี้เจริญไปเป็นตาใบ ส่วนของจุดกำเนิดใบจะไม่แผ่ขยายออกจากกัน เนื่องจากเนื้อเยื่อบริเวณฐานด้านในของ bud scale และจุดกำเนิดใบไม่ได้เจริญขึ้นเพียงแต่ทำให้ปลายยอดเล็กลง แต่ถ้าตานี้เป็นตาดอก บริเวณฐานด้านในของ bud scale เริ่มมีการแบ่งตัวเจริญขึ้นโดยมีลักษณะนูน ซึ่งเป็นระยะที่ตาเริ่มก่อตัวเป็นช่อดอก หลังจากเกิดจุดกำเนิดดอกโครงสร้างภายในมีการแบ่งเซลล์มากขึ้น ซึ่งในระยะนี้ปลายยอดยืดยาวออกกลายเป็นแกนกลางของช่อดอกต่อมาเกิดดอกย่อยขึ้นที่ปลายสุดของแกนกลางช่อดอก จากนั้นจุดกำเนิดดอกที่เกิดขึ้นบริเวณฐานด้านในของ bud scale และจุดกำเนิดใบจะขยายตัวและยืดยาวออกเจริญไปเป็น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แขนงดอกย่อยอันที่สอง (secondary branch) และสาม ตามลำดับ (โชตนา, 2544) Tongumpai *et al.* (1996) พบว่าการให้สารพาโคลบิวทราโซลในมะม่วงพันธุ์เขียวเสวย จะสามารถกระตุ้นการสร้างตาดอกได้ โดยในช่วงแรกลักษณะภายนอกของตาดอกและตาใบไม่มีความแตกต่างกัน ส่วนลักษณะโครงสร้างภายในของตาดอกจะมีจุดกำเนิดขึ้นบริเวณฐานของ bud scale โดยจะเริ่มเกิดจากฐานของตายอดขึ้นสู่ apical meristem ซึ่งภายหลังจากการให้สาร 91 วัน เซลล์บริเวณด้านในของฐาน bud scale มีการแบ่งตัวเจริญขึ้นเป็นจุดกำเนิดดอก (floral primodia) โดยมีลักษณะนูนขึ้น หลังจากนั้นจุดกำเนิดดอกจะค่อยๆ เกิดเพิ่มขึ้นบริเวณฐานของจุดกำเนิดใบไล่ขึ้นสู่ปลายยอด ขณะเดียวกัน floral primodia นี้จะเริ่มมีการเจริญแตกแขนงด้านข้างด้วย พบว่าเกิดตาดอกขึ้น 30, 30, 90 และ 100 เปอร์เซ็นต์ ภายหลังการให้สาร 91, 98, 105 และ 112 วัน ตามลำดับ

ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับการออกดอกของมะม่วง

1. ปัจจัยภายในต้น

1.1 ปริมาณคาร์โบไฮเดรตและปริมาณไนโตรเจน

การสร้างตาดอกในไม้ผลจะมีความสัมพันธ์กับปริมาณของคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจนในต้น (C/N ratio) ซึ่งในขณะที่เริ่มสร้างตาดอกยอดจะมีการสะสมคาร์โบไฮเดรท โพลีแซคคาไรด์ (polysaccharide) และโปรตีนไนโตรเจน (protein nitrogen) มาก แต่ปริมาณไนโตรเจนรวมลดลง (นิตย์, 2542) กล่าวคือระยะนี้พืชจะมีค่า C/N ratio สูง (Chandler, 1958) ในระยะการเกิดดอกและติดผล จะมีการนำขึ้นไปใช้อย่างรวดเร็วก่อนการเริ่มของระยะต่างๆ ส่วนระดับของรีดิวซิงชูการ์ (reducing sugar) และแป้งสูงก่อนออกดอกและลดลงระหว่างดอกกำลังบานและการเจริญของผล โดยอาหารต่างๆ เหล่านี้จะถูกใช้จากใบไปสูงสุดในช่วงระหว่างการเปลี่ยนแปลงของตาดอก (flower bud differentiation) และในระยะนี้ปริมาณนอนรีดิวซิง ชูการ์ (non-reducing sugar) จะเพิ่มขึ้นซึ่งแสดงว่าเป็นขั้นแรกของการสลายตัวของแป้ง (นิตย์, 2542) วันทนาและธนะชัย (2544) พบว่าปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ใช่โครงสร้าง (total nonstructural carbohydrate, TNC) ค่อนข้างคงที่ในสัปดาห์ที่ 8 และ 6 ก่อนการของออกดอก และจะเพิ่มขึ้นสูงสุดในสัปดาห์ที่ 4 ก่อนการออกดอก หลังจากนั้นจะลดลงในสัปดาห์ที่ 2 ก่อนการออกดอก

1.2 สารควบคุมการเจริญเติบโต

นอกจากปริมาณคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจนแล้วการออกดอกยังมีความสัมพันธ์กับปริมาณฮอร์โมนภายในต้นพืช ซึ่ง Levy and Dean (1998) เชื่อว่าการออกดอกของพืชต้องอาศัยสมดุลฮอร์โมนพืชที่เหมาะสมทั้งในกลุ่มกระตุ้นการเจริญเติบโตและยับยั้งการเจริญเติบโตเป็นตัวควบคุมการออกดอก และการเกิดตาดอกจะเริ่มเมื่อการแบ่งเซลล์ได้เริ่มแล้วเท่านั้น ถ้ามีปริมาณ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สมดุลฮอร์โมนที่เหมาะสมจะทำให้เนื้อเยื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก (วิจิตร, 2529) ซึ่งสารควบคุมการเจริญเติบโตที่เกี่ยวข้องในการออกดอกของพืชได้แก่

1.2.1 เอทิลีน ในอดีตพบว่าการสุมควันจากการเผาใบแก่ของมะม่วงช่วยกระตุ้นการออกดอกได้ โดยก๊าซที่ได้จากควันจะมีเอทิลีนเป็นส่วนประกอบ ซึ่งจะได้ผลเช่นเดียวกับการใช้เอทิ-ฟอนในการส่งเสริมการออกดอกในมะม่วง และพบว่าการใช้สารโพแทสเซียมไนเตรต (KNO_3) สามารถกระตุ้นการแตกตาดอกในมะม่วง โดยการเพิ่มระดับของเอทิลีนภายในเนื้อเยื่อพืช (Thuck-Thye, 1978) ส่วน Saidha *et al.* (1983) รายงานว่าจะมีการผลิตเอทิลีนในใบระหว่างที่เกิด floral initiation เพิ่มขึ้นเป็น 5 เท่าของยอดที่เจริญทางกิ่งใบ

1.2.2 ออกซิน ในอดีตเชื่อว่าออกซินน่าจะมีบทบาทเกี่ยวข้องกับการชักนำการเกิดดอก (floral induction) (Chadha and Pal, 1986) ต่อมาเริ่มมีการศึกษาปริมาณของออกซินภายในเนื้อเยื่อในระยะการออกดอกมากขึ้น โดยอาศัยปัจจัยที่สามารถกระตุ้นการออกดอกได้ เช่นเมื่อลิ้นจี่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ที่มีอุณหภูมิกลางวัน/กลางคืนเท่ากับ 15/10 องศาเซลเซียส จะทำให้ปริมาณ IAA ในตายอด ใบ เปลือก และ leaf diffusate จะเพิ่มขึ้นเล็กน้อยในวันที่ 28 หลังการทดลอง แต่เมื่อมีการเพิ่มอุณหภูมิให้สูงขึ้นภายหลังอุณหภูมิต่ำ ปริมาณ IAA จะมีแนวโน้มลดลงในทุกส่วนของพืช ซึ่งช่วงเวลาที่ตายอดของลิ้นจี่ปรากฏตุ่มตาดอก (Chattrakul , 2005) นอกจากนี้การราดสารโพแทสเซียมคลอเรตเพื่อบังคับให้ลำไยออกดอกนอกฤดู จะทำให้ diffusible IAA ในยอดและใบจะลดลงในระยะออกดอก (อุมาวดี, 2550) Callejas and Bangerth (1997) พบว่าการลำเลียง IAA จากยอดสู่โคนต้น น่าจะมีบทบาทสำคัญต่อขบวนการชักนำการเกิดดอกของแอปเปิล โดยที่การยับยั้งการเคลื่อนย้ายของไอเอเอจากยอดสู่รากจะส่งเสริมให้รากสังเคราะห์ไซโตไคนินเพิ่มขึ้น (Bangerth *et al*., 2000) ซึ่งสมดุลของออกซินต่อไซโตไคนินมีผลในการควบคุมลักษณะทางสรีรวิทยาการออกดอกของพืช (Bernier *et al*., 1993)

1.2.3 ไซโตไคนิน การสังเคราะห์ไซโตไคนินเกิดที่เนื้อเยื่อปลายรากและเคลื่อนผ่านไซเลมไปสู่ยอด ในช่วงที่มะม่วงเริ่มสร้างตาดอก และช่วงออกดอก จะพบไซโตไคนินใน xylem sap ของมะม่วงเพิ่มมากขึ้น (Chen, 1990) สอดคล้องกับ Paulas and Shanmugavelu (1988) พบว่าไซโตไคนินจะมีปริมาณสูงสุดในระยะออกดอก และช่วงติดผลในมะม่วง และจะพบน้อยที่สุดในช่วงตาพักตัว ในขณะที่ Chen (1987) ได้ทำการวัดปริมาณไซโตไคนินใน xylem sap ของรากมะม่วงและพบว่าปริมาณไซโตไคนินในช่วงก่อนการออกดอก และดอกบานมากกว่าในระยะการแตกใบอ่อนและระยะใบแก่ ส่วนในยอดลิ้นจี่จะพบไซโตไคนินมีระดับเพิ่มขึ้นเมื่อเกิดการสร้างตาดอก ในพืชบางชนิดการให้ไซโตไคนินจากภายนอกสามารถกระตุ้นการเกิดดอกได้ เช่น การพ่น BA (6-benzylaminopurine) ความเข้มข้น 100 ส่วนต่อล้านกับยอดมะม่วงในช่วงก่อนการออก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ดอกในเดือนตุลาคม จะทำให้ต้นมะม่วงออกดอกหลังการจากพ่นสารแล้ว 1 เดือน ส่วนต้นที่ไม่ได้พ่น BA จะออกดอกหลังจากนั้นอีก 3 เดือน (Chen, 1985) นอกจากนี้การพ่นด้วยไคเนตินจะช่วยให้เกิดการสร้างตาดอกมากขึ้น (Chen, 1991)

1.2.4 จิบเบอเรลลิน มีรายงานว่าสารควบคุมการเจริญเติบโตชนิดนี้สามารถยับยั้งการออกดอกในมะม่วง จากการใช้ gibberellic acid (GA_3) ในช่วงก่อนที่มะม่วงจะแตกตาพบว่าจะชะลอการออกดอกได้ (Kachru, 1971) การใช้ GA_3 ความเข้มข้นสูง (250 ppm) จะไปชะลอการแตกตาของกิ่งข้าง (Tomer, 1984) ผลการตอบสนองของ GA_3 จะขึ้นอยู่กับพันธุ์ สภาพการเจริญเติบโต และระยะเวลาในการใช้ (Tomer, 1984) รวมถึงปริมาณจิบเบอเรลลินภายในต้นในช่วงของการให้สารหรือช่วงที่มีการเปลี่ยนแปลงของตาดอก ตลอดจนตำแหน่งที่ให้และอายุของตาดอกด้วย (Nunez-Elisea and Davenport, 1991) ซึ่งในปีที่มะม่วงไม่ออกดอกพบว่าปริมาณจิบเบอเรลลินในระยะการเจริญเติบโตทางกิ่งใบมากกว่าในต้นที่ออกดอกในปีเดียวกัน (Pal and Ram, 1978) Chen (1987) พบว่าปริมาณจิบเบอเรลลินในท่อลำเลียงน้ำจะสูงที่สุดในช่วงที่มีการเปลี่ยนแปลงของใบมะม่วงจากใบอ่อนเป็นใบแก่เต็มที่ และจะต่ำสุดในช่วงที่แทงช่อดอกและดอกบาน ในขณะที่ Tongumpai *et al*. (1991) พบว่าปริมาณจิบเบอเรลลินในยอดมะม่วงจะเพิ่มขึ้นช่วง 16 สัปดาห์ก่อนการเจริญเติบโตทางกิ่งใบและจะค่อยๆ ลดลงก่อนมีการพัฒนาของตาดอก ส่วนในลิ้นจี่พบว่าปริมาณจิบเบอเรลลินจะลดลงต่ำ 30 วัน ก่อนระยะการสร้างตาดอกจนถึงช่วงสร้างตาดอก (Chen, 1990)

Tongumpai *et al.* (1991) วิเคราะห์หาปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินโดยวิธี rice secondary leaf sheath bioassay พบว่าในกิ่งยอดมะม่วงเขียวเสวยที่ออกดอกจะมีปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินสูงในสัปดาห์ที่ 14 ก่อนการออกดอก และจะลดลงจนไม่สามารถตรวจพบได้ในสัปดาห์ที่ 6 ก่อนการออกดอกจนถึงออกดอก ส่วนในต้นที่ไม่ออกดอกจะพบปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินสูงในช่วง 12 สัปดาห์ก่อนแตกใบอ่อน หลังจากนั้น ลดลง และหลังจาก 6 สัปดาห์ก่อนแตกใบอ่อนปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินจะเพิ่มขึ้นอีกครั้งหนึ่ง สอดคล้องกับรายงาน จงรักษ์และธนะชัย (2543) ซึ่งวิเคราะห์หาปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินโดยวิธี rice secondary leaf sheath bioassay พบว่าในช่วงก่อนลำไยแตกใบอ่อนจะมีปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินเพิ่มสูงขึ้น และปริมาณสารคล้ายจิบเบอเรลลินจะลดลงต่ำในช่วงก่อนการออกดอก

1.2.5 สารยับยั้งการเจริญเติบโต เป็นสารยับยั้งหรือชะลอกระบวนการทางสรีรวิทยาหรือกระบวนการการทางชีวเคมีของพืชโดยมีผลทำให้พืชชะงักการเจริญเติบโต ซึ่งสารที่มีความสำคัญมากในกลุ่มนี้ คือ abscisic acid (ABA) โดยปกติปริมาณ ABA จะเพิ่มมากขึ้นเมื่อพืชอยู่ในสภาพแห้งแล้ง พืชแก่จัด หรือช่วงที่มีการหลุดร่วงของใบ ดอก ผล โดยช่วงที่พืชมีการพักตัว ABA ในพืช

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

มีการสังเคราะห์ขึ้นมาโดยมี mevalonic acid เป็นสารตั้งต้น เหมือนกับการสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน (สมบุญ, 2548) ปริมาณสารคล้าย ABA ในปลายยอดของมะม่วงน้ำดอกไม้พบว่ามีการเปลี่ยนแปลงเพียงเล็กน้อยจาก 0.72-1.0 µg equivalent/gFW ในช่วงกลางถึงปลายเดือนพฤศจิกายน และจะลดลงถึง 0.55 µg equivalent/gFW ในต้นเดือนธันวาคม และจะคงที่ไปจนถึงปลายเดือนธันวาคม หลังจากนั้นจะค่อยๆ ลดลงในช่วงแทงช่อดอก ในขณะที่ช่วงการพักตัวของตาดอกท้อปริมาณ ABA จะเพิ่มขึ้นสูงสุดช่วง 2-4 สัปดาห์ก่อนดอกบาน ส่วนในตาดอกของมะม่วงพบว่าปริมาณ ABA จะเพิ่มขึ้นขณะเริ่มสร้างตาดอกและดอกบาน (Pongsomboon *et al*., 1997)

2. ปัจจัยภายนอก

2.1 แสง

แสงเป็นแหล่งพลังงานที่สำคัญในกระบวนการสร้างอาหารของพืช โดยทั่วไปในพืชส่วนใหญ่ต้องการความเข้มแสงในปริมาณที่สูง โดยมีผลต่อปริมาณการสะสมสารอาหารในพืช และการกระตุ้นการสร้างตาดอก จากรายงานของ Cartechini and Palliotti (1995) รายงานว่าต้นองุ่นที่พรางแสง 60 และ 30 เปอร์เซ็นต์ มีการออกดอกลดลง คือ 62 และ 54 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ เมื่อเปรียบเทียบกับการไม่พรางแสง และน้ำหนักของใบ คาร์โบไฮเดรต แป้ง ปริมาณของแข็งที่ละลายน้ำ พื้นที่ใบ และจำนวนตาข้างลดลง ในขณะที่ปริมาณคลอโรฟิลล์เพิ่มมากขึ้น และเมื่อพรางแสง 88 เปอร์เซ็นต์ ให้กับต้นส้มจะมีผลให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตในใบลดลง และมีการสร้างตาดอกลดลง รวมทั้งมีจำนวนของปลายยอดที่ใบเพิ่มมากขึ้น (Garica-Luis *et al*., 1995)

2.2 อุณหภูมิ

อุณหภูมิมีผลต่อการออกดอกของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งพืชเขตหนาวมักต้องการอุณหภูมิต่ำมีผลต่อการกระตุ้นการสร้างตาดอก หรือขจัดการพักตัวของตาดอกในพืช ส่วนพืชเขตกึ่งร้อนหลายชนิด เช่น ลิ้นจี่ที่ต้องการอุณหภูมิต่ำในการชักนำการสร้างตาดอก ซึ่งในเขตหนาว อุณหภูมิที่เหมาะสมอยู่ระหว่าง -1.1 ถึง 4 องศาเซลเซียส และไม่มีน้ำแข็งในฤดูหนาว ส่วนในเขตร้อน ลำไยต้องการอุณหภูมิต่ำในช่วง 10-20 องศาเซลเซียส เพื่อกระตุ้นการสร้างตาดอก (พิทยา และ พาวิน, 2545) ในขณะที่มะม่วงต้องการอุณหภูมิ 15-20 องศาเซลเซียส เพื่อชักนำการสร้างตาดอก (Chacko, 1991) ซึ่งสอดคล้องกับ Nunez-Elisea and Davenport (1995) ที่รายงานว่ามะม่วงพันธุ์ Tommy Atkins ต้องอยู่ในสภาพอุณหภูมิกลางวัน18 องศาเซลเซียส และกลางคืน 10 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 12 ชั่วโมง ติดต่อกันอย่างน้อย 3 สัปดาห์ จึงจะสามารถกระตุ้นการเกิดดอกได้ ส่วน Sukhvibul *et al.* (1999) พบว่าหากมะม่วงได้รับอุณหภูมิกลางวัน/กลางคืน เท่ากับ 15/5

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

องศาเซลเซียส สามารถกระตุ้นการสร้างเกิดตาดอกได้ แต่ช่อดอกจะไม่ยืดยาว แต่เมื่อได้รับอุณหภูมิในเวลากลางวัน/กลางคืนอุ่นขึ้น เท่ากับ 25/15 และ 30/20 องศาเซลเซียส จะสามารถเร่งการยืดยาวของช่อดอกได้เร็วขึ้น 15-20 วัน ถ้าได้รับอุณหภูมิในเวลากลางวัน/กลางคืน เท่ากับ 20/10 องศาเซลเซียส การยืดยาวของช่อดอกมะม่วงจะใช้เวลานานถึง 54 วัน การได้รับอุณหภูมิต่ำยังทำให้ก้านชูเกสรตัวผู้สั้น และมีเกสรตัวเมียขนาดเล็ก อีกทั้งจะมีผลต่อการติดผล โดยพบว่าจะมีเปอร์เซ็นต์การติดผลต่ำ

2.3 น้ำ หรือความชื้นในดิน

น้ำ หรือความชื้นในดินมีส่วนสำคัญในการออกดอกในไม้ผล การชักนำให้เกิดความเครียดด้วยการงดน้ำจะสามารถช่วยให้กระตุ้นการเกิดจุดกำเนิดดอกในมะม่วงได้ โดยเฉพาะการงดน้ำในช่วงก่อนการชักนำการเกิดดอกจะทำให้มะม่วงเกิดการเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ reproductive stage และเกิดการสร้างตาดอกได้ดี ในสภาพนี้พืชจะมีการเปลี่ยนแปลงหลายประการ เช่น การลดกิจกรรมของเอนไซม์ nitrate redutase ซึ่งทำหน้าที่เร่งปฏิกิริยาการรีดิวซ์ไนเตรท (NO_3^-) ไปเป็นไนไตทร์ (NO_2^-) ในขั้นตอนแรกของปฏิกิริยาการเปลี่ยนแปลง NO_3^- เป็น NH_4 เพื่อนำไปสร้างสารประกอบไนโตรเจนในเซลล์พืช และพบว่าในสภาพนี้ อัตราการคายน้ำของพืชจะมากกว่าอัตราการดูดน้ำเป็นผลให้ปริมาณน้ำในพืชลดลงจนมีผลต่อสรีรวิทยาเช่น การขยายขนาดและการแบ่งเซลล์ การเปิดปิดของปากใบ การสังเคราะห์แสง และสมดุลของฮอร์โมนพืช (Leopold and Kriedemann, 1975) ในลิ้นจี่ถ้าความชื้นในดินสูงในช่วงที่มีการสร้างตาดอก จะช่วยส่งเสริมการแตกใบอ่อน และยับยั้งการสร้างตาดอก (Menzel, 1983) ในสภาพดินแห้งก่อให้เกิดความเครียดน้ำในดินขึ้นซึ่งเป็นการลดความชื้นในดินให้ต่ำลง การดูดดึงไนโตรเจนที่ละลายขึ้นไปกับน้ำก็ลดน้อยลงไปด้วย เมื่อปริมาณไนโตรเจนน้อยลงพืชจะนำคาร์โบไฮเดรตไปใช้ในการสร้างใบน้อยลง อาหารสะสมจึงมีเหลือมากขึ้น สามารถกระตุ้นให้เกิดการออกดอกได้ ซึ่งเป็นการลดการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ

2.4 สารชะลอการเจริญเติบโตของพืช

สารกลุ่มนี้มีคุณสมบัติที่สำคัญคือ สามารถยับยั้งการสร้างจิบเบอเรลลินภายในพืชได้ ถ้าพืชได้รับจากภายนอกสามารถชักนำให้เกิดดอกได้ เช่น สารพาโคลบิวทราโซล (paclobutrazol) สารนี้สามารถบังคับให้มะม่วงออกดอกนอกฤดูได้ ซึ่งกลไกการส่งเสริมให้มะม่วงออกดอก คือ ชะลอการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งก้าน (vegetative growth) โดยจะไปขัดขวางการทำงานของเอนไซม์ kaurene oxidase และ P-450 oxidase ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่จำเป็นในกระบวนการสังเคราะห์จิบเบอเรลลินในช่วงที่มีการเปลี่ยนแปลงจาก *ent*-kaurene เป็น *ent*-kaurenoic acid (Rademacher, 2000) (ภาพที่ 1) นอกจากจะส่งผลต่อการสังเคราะห์จิบเบอเรลลินแล้วสารนี้ยังมีผลต่อกระบวนการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สังเคราะห์แสงอีกด้วย มีรายงานว่าสารชนิดนี้จะทำให้เอนไซม์ ribulose bisphosphate carboxylase ซึ่งเป็นเอนไซม์หลักในกระบวนการสังเคราะห์แสงมีกิจกรรมลดลง เป็นผลให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง ต้นส้มที่ได้รับสารพาโคลบิวทราโซลมีการสะสมคาร์ไฮเดรตประเภทน้ำตาลในใบน้อยลง แต่มีการสะสมแป้งเพิ่มมากขึ้น (Vu and Yelenosky, 1992) เช่นเดียวกับมะม่วงเมื่อได้รับสารนี้จะทำให้มีการสะสมคาร์โบไฮเดรตในกิ่งและใบยอดเร็วขึ้น

การชักนำการออกดอกของมะม่วงโดยการใช้สารพาโคลบิวทราโซล

ในปี 2527 เริ่มมีการศึกษาการใช้พาโคลบิวทราโซล โดยภาควิชาพืชสวน วิทยาเขตบางเขน มหาวิทยาเกษตรศาสตร์ พันธุ์ที่ใช้ทดลอง คือน้ำดอกไม้ ภายในเวลา 2-4 เดือนมะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้สามารถออกดอกได้ทุกต้น ต่อมาในปี 2528 จึงได้มีการทดลองใช้สารนี้กับมะม่วงพันธุ์หนังกลางวัน ผลปรากฏว่าสามารถเร่งการออกดอกภายใน 2 เดือนครึ่งถึง 3 เดือน และในช่วงเดียวกันได้ใช้สารนี้กับมะม่วงพันธุ์เขียวเสวย ก็ให้ผลในทำนองเดียวกันคือ มะม่วงเขียวเสวยที่ได้รับสารมีการออกดอกมากกว่าปกติ และตั้งแต่ปี 2529 เป็นต้นมาก็ได้มีการขยายงานทดลองออกไปอย่างกว้างขวางจนถึงปัจจุบัน (พีรเดช, 2541)

สารพาโคลบิวทราโซลมีชื่อทางเคมีว่า (2RS, 3Rs)-1-(4-chlorophenyl) 4, 4-dimethyl-2-(1H-1,2,4-triazol-1-yl) pentan-3-ol เป็นสารที่ไม่มีสี น้ำหนักโมเลกุล 293.8 มีจุดเดือดอยู่ช่วง 165-166 องศาเซลเซียส ไม่มีการระเหิดเนื่องจากมีความดันไอต่ำมาก โดยสารนี้จะคงสภาพได้ทุกอุณหภูมิจนถึง 50 องศาเซลเซียส เป็นเวลาอย่างน้อย 6 เดือน และมีความสามารถในการละลายน้ำต่ำ (35 ppm ในน้ำ) สารชนิดนี้จะเข้าสู่ต้นพืชทางราก เนื้อเยื่อของกิ่งที่ยังไม่แก่ และทางใบ และจะเคลื่อนเข้าสู่ท่อน้ำแล้วเคลื่อนย้ายไปยังใบและตายอด จะไม่มีการเคลื่อนย้ายผ่านทางท่ออาหาร เมื่อเข้าสู่ลำต้นจะไปยับยั้งการสังเคราะห์จิบเบอเรลลิน

การผลิตมะม่วงนอกฤดูด้วยการใช้พาโคลบิวทราโซลต้องอาศัยปัจจัยหลายอย่างเพื่อให้มะม่วงตอบสนองต่อสารพาโคลบิวทราโซล และสามารถควบคุมการเติบโตของมะม่วงให้เป็นไปในทิศทางที่ต้องการ ซึ่งปัจจัยต่างๆ มีดังนี้ (สัมฤทธิ์, 2547)

1. พันธุ์มะม่วง มะม่วงพันธุ์หนักมีนิสัยการออกดอกยากจะต้องใช้ความเข้มข้นของสารสูงกว่ามะม่วงพันธุ์เบาที่ออกดอกง่ายกว่า ในขณะที่มีขนาดของทรงพุ่มเท่าๆ กัน ส่วนพันธุ์ที่พฤติกรรมตอบสนองต่อสารนี้คือ น้ำดอกไม้ (สายพันธุ์ทะวายและไม่ทะวาย) ฟ้าลั่น เจ้าคุณทิพย์ ศาลายา หนองแซง อกร่อง แรด เขียวเสวย ทองดำ หนังกลางวัน แก้วลืมรัง เพชรบ้านลาด หัวช้าง มันแห้ว สายฝน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

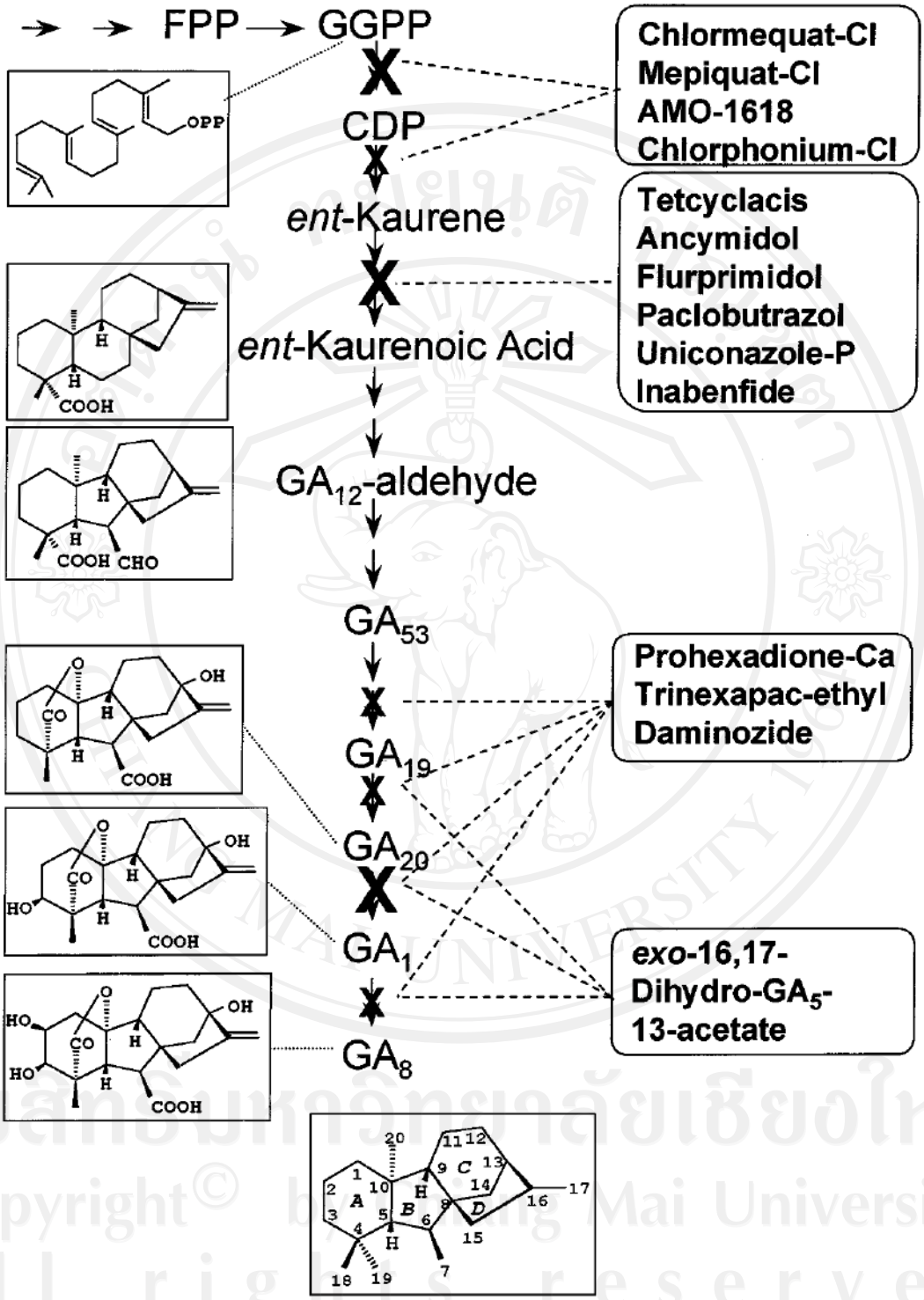
2. ความสมบูรณ์ของต้นมะม่วง กล่าวคือมะม่วงที่มีความสมบูรณ์สูง จะบังคับให้ออกดอกติดผลนอกฤดูได้ง่ายกว่าที่มีความสมบูรณ์ต่ำ โดยจะต้องบำรุงรักษาต้นโดยการตัดแต่งกิ่ง ใส่ปุ๋ย ให้น้ำ และดูแลรักษาใบให้อยู่ในสภาพที่สมบูรณ์ปราศจากโรคและแมลงเข้าทำลายเพื่อให้ต้นมะม่วงสมบูรณ์เต็มที่ หลังจากนั้นปล่อยให้มะม่วงแตกใบอ่อนอย่างน้อย 2 ชุด

3. ระยะเวลาที่ใช้สาร เมื่อใบยังอยู่ในระยะใบอ่อนหรือใบพวง เป็นระยะที่เหมาะต่อการให้สาร เพราะใบอ่อนมีการเจริญเติบโตที่รวดเร็ว อัตราการคายน้ำออกจากใบจะสูง ซึ่งจะช่วยให้ต้นมะม่วงสามารถดูดซึมสารขึ้นสู่ลำต้นได้ดียิ่งขึ้น (สัมฤทธิ์, 2547) การกระตุ้นให้มีการแตกใบอ่อนขึ้นมาใหม่ทำได้โดยการใช้ปุ๋ยที่มีไนโตรเจนสูงและการให้น้ำสม่ำเสมอ นอกจากนี้อาจใช้สารเคมีประเภทโปแตสเซียมไนเตรท 2.5% หรือ ไทโอยูเรีย 0.5% พ่นในระยะใบแก่จัดเพื่อกระตุ้นให้มีการแตกตาใหม่เมื่อมะม่วงมีการแตกใบอ่อนแล้วต้องดูแลใบอ่อนให้อยู่ในสภาพสมบูรณ์ จนกระทั่งใบอ่อนมีอายุ 15 วัน จึงใช้สารพาโคลบิวทราโซลเพื่อกระตุ้นการสร้างตาดอก

4. ขนาดของทรงพุ่ม ต้นมะม่วงที่มีขนาดทรงพุ่มใหญ่กว่าจะต้องการใช้สารที่มีความเข้มข้นมากกว่า ถ้าต้นมะม่วงที่มีขนาดเล็กไม่ควรใช้สารกระตุ้นการออกดอก โดยทั่วไปต้นมะม่วงที่จะกระตุ้นด้วยสารควรมีขนาดทรงพุ่มตั้งแต่ 2 เมตรขึ้นไปหรือมีอายุมากกว่า 3 ปี (ตารางที่ 1)

5. อัตราของการใช้สาร การใช้ความเข้มข้นมากเกินไปจะทำให้เกิดดอกแน่นมาก ช่อดอกสั้นเป็นกระจุกและทำให้ต้นชะงักการเจริญเติบโต ในขณะที่ถ้าใช้ความเข้มข้นน้อยเกินไปอาจไม่ได้ผลอย่างเต็มที่ Hasdiseve and Tongumpai (1986) พบว่าการให้สารพาโคลบิวทราโซล 1 กรัมต่อต้นแก่มะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้อายุ 2-3 ปี สามารถชักนำให้มะม่วงออกดอกได้ 63 เปอร์เซ็นต์ ต่อมา Tongumpai *et al.* (1989) ศึกษาการตอบสนองต่อสารกับมะม่วง 6 พันธุ์ โดยให้สารอัตรา 1 กรัมต่อตารางเมตรทรงพุ่ม พบว่าจะใช้เวลา 3-5 เดือน จึงจะสามารถชักนำให้ต้นมะม่วงออกดอกได้ถึง 20-85% โดยพันธุ์เขียวเสวยมีแนวโน้มการออกต่ำสุดคิดเป็น 21.5% และใช้เวลาในการออกดอกนานที่สุด คือ 5 เดือนหลังให้สาร ส่วนพันธุ์ที่มีแนวโน้มการออกดอกได้สูงคือพันธุ์น้ำดอกไม้ คือ 86 เปอร์เซ็นต์ ใช้เวลาออกดอกนาน 3 เดือนหลังให้สาร (ตารางที่ 2) ส่วนพันธุ์ที่ออกดอกยากอาจใช้สารกระตุ้นการแตกตา ร่วมด้วยโพแทสเซียมไนเตรท 2.5% หรือใช้ไทโอยูเรีย 0.5% จะทำให้เกิดการออกดอกได้พร้อมกันทั้งต้นภายใน 2 สัปดาห์ (สัมฤทธิ์, 2547) การใช้ไทโอยูเรียหลังจากให้สารพาโคล-บิวทราโซลกับมะม่วงพันธุ์เขียวเสวยแล้ว 120 วัน จะสามารถทำให้มีการแตกตา และออกดอกได้ 100 เปอร์เซ็นต์ หากพ่นไทโอยูเรียก่อน 90 วันหลังราดสาร ตายอดของมะม่วงจะแตกเป็นใบอ่อนแทนการออกดอก เนื่องจากการพัฒนาจุดกำเนิดดอกยังไม่เสร็จสมบูรณ์ จุดกำเนิดดอกจะพัฒนาอย่างสมบูรณ์หลังจากให้สารแล้ว 112 วัน (Tongumpai *et al.*, 1996)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 1 แผนภาพการยับยั้งการสังเคราะห์จิบเบอเรลลินโดยสารกลุ่มชะลอการเจริญเติบโตชนิดต่างๆ (Rademacher, 2000)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

6. วิธีการให้สาร การให้สารพาโคลบิวทราโซลให้กับต้นมะม่วงได้ 2 วิธี คือการให้ทางดิน และทางใบ (Hasdiseve and Tongumpai, 1986)

การให้ทางดิน เป็นการผสมสารกับน้ำแล้วราดสารบริเวณโคนต้นรอบทรงพุ่ม ให้สารกระจายอย่างสม่ำเสมอ ก่อนราดสารต้องให้น้ำแก่ต้นมะม่วงจนกระทั่งดินเปียกทั่วโคนต้น เมื่อราดสารลงดินแล้วให้รดน้ำตาม และต้องให้น้ำแก่ต้นมะม่วงอย่างสำเสมอติดต่อกันไปอีก 7 วัน และต้นมะม่วงที่จะราดสารควรได้รับแสงแดดอย่างเต็มที่ เพื่อให้การดูดซึมสารเข้าไปในลำต้นเป็นไปได้ดีขึ้น การราดสารนี้ทางดินเป็นวิธีที่เหมาะสมที่สุด เนื่องจากสารพาโคลบิวทราโซลสามารถเคลื่อนย้ายได้ดีโดยลำเลียงผ่านทางท่อลำเลียงน้ำ โดยการดูดซึมของรากเข้าสู่ท่อน้ำ แล้วลำเลียงผ่านทางท่อลำเลียงน้ำไปยังใบ และตาดอก ตลอดจนเนื้อเยื่อเจริญที่อยู่บริเวณปลายยอด ก่อนราดสารควรทำให้ความสะอาดบริเวณทรงพุ่ม และโคนต้นโดยการกำจัดวัชพืชและกวาดวัสดุคลุมดินออกจากโคนต้นก่อนการราดสาร เนื่องจากสิ่งเหล่านี้อาจดูดเอาสารเข้าไปทำให้มะม่วงได้รับสารในปริมาณน้อยเกินไป (สัมฤทธิ์, 2547)

การให้ทางใบ การให้สารพาโคลบิวทราโซลทางใบสามารถบังคับทำให้มะม่วงออกดอกนอกฤดูได้แต่ต้องใช้ในความเข้มข้นที่ต่ำ Tongumpai *et al.* (1997) พบว่าการใช้สารพาโคลบิวทราโซลความเข้มข้น 1,000-2,000 มิลลิกรัมต่อลิตร ไม่ว่าจะเป็นการพ่นครั้งเดียวหรือหลายครั้งก็สามารถชักนำให้ออกดอกได้ และใช้เวลาในการออกดอก 102-120 วันหลังราดสาร (ตารางที่ 3) การพ่นแต่ละครั้งควรพ่นห่างกัน 2 สัปดาห์ ซึ่งความเข้มข้น 1,000-2,000 มิลลิกรัมต่อลิตร จะไม่ส่งผลต่อความยาวของช่อดอก แต่การพ่นจะให้เปอร์เซ็นต์การออกดอกต่ำกว่าการราดสารทางดิน เนื่องจากสารนี้จะเคลื่อนย้ายผ่านทางท่อลำเลียงอาหารได้น้อย อีกทั้งการให้สารวิธีนี้มีข้อควรระวังคือ ควรพ่นสารนี้ในขณะที่อากาศไม่ร้อน เช่นในช่วงเช้าหรือช่วงเย็นของวัน และควรฉีดพ่นให้ถูกยอดและกิ่งมะม่วงส่วนที่เป็นสีเขียว หากพ่นสารที่มีความเข้มข้นมากกว่า 2,000 มิลลิกรัมต่อลิตร จะทำให้ใบร่วง อีกทั้งการพ่นสารในช่วงที่มีอากาศร้อน และมีแสงแดดจัดจะทำให้ใบมะม่วงไหม้ และร่วงในที่สุด ซึ่งจะเป็นอันตรายต่อต้นมะม่วง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตารางที่ 1 อัตราการใช้สารพาโคลบิวทราโซลบังคับการออกดอกที่เหมาะสมต่อขนาดของทรงพุ่ม และวิธีการใช้ ในมะม่วง

ทรงพุ่ม (เมตร)	อัตราสาร (มิลลิลิตร)[1/]	วิธีการใช้
2 - 4	20 - 40	รดชิดโคนต้น
4 - 6	40 - 80	รดทั่วบริเวณใต้พุ่ม
6 - 8	80 - 100	รดรอบชายพุ่ม
8 - 10	100 - 200	รดรอบชายพุ่ม

[1/] อัตราสารคิดจากสารในรูปผลิตภัณฑ์ ซึ่งมีเนื้อสาร พาโคลบิวทราโซล 10 เปอร์เซ็นต์

ที่มา : พีรเดช ทองอำไพ (2541)

ตารางที่ 2 ผลการตอบสนองของมะม่วง 7 พันธุ์ ต่อสารพาโคลบิวทราโซล โดยการราดสารทางดิน

พันธุ์	การออกดอก (%)	ระยะเวลาการออกดอก (เดือน)
เจ้าคุณทิพย์	73.8	3
ฟ้าลั่น	75.0	3
เขียวเสวย	21.5	5
น้ำดอกไม้	86.0	3
เพชรบ้านลาด	75.0	3
ศาลายา	84.8	3
โชคอนันต์	86.25	3½

ที่มา : Tongumpai *et al*. (1989)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

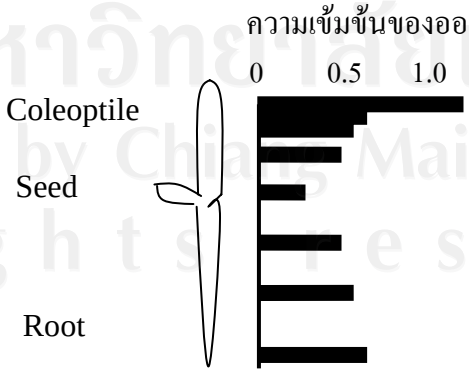
ตารางที่ 3 ผลของการใช้สารพาโคลบิวทราโซลทางใบต่อการตอบสนองการออกดอกของมะม่วงพันธุ์น้ำดอกไม้

กรรมวิธี	การออกดอก (%)	ระยะเวลาการออกดอก (วัน)
Control	0	0
PBZ 1,000 mg/l พ่น 1 ครั้ง	37.5	114.0
PBZ 1,000 mg/l พ่น 2 ครั้ง	50	102.4
PBZ 1,000 mg/l พ่น 3 ครั้ง	50	108.3
PBZ 2,000 mg/l พ่น 1 ครั้ง	50	111.0
PBZ 2,000 mg/l พ่น 2 ครั้ง	62.5	102.7

ที่มา : Tongumpai *et al*. (1997)

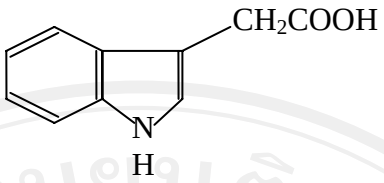
การสังเคราะห์ออกซินในพืช

ออกซินเป็นฮอร์โมนพืชชนิดหนึ่งที่พืชสามารถสังเคราะห์ได้เองตามธรรมชาติ มีผลกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช ในพืชส่วนที่มีการสังเคราะห์ออกซินได้แก่บริเวณเนื้อเยื่อเจริญโดยเฉพาะอย่างยิ่งบริเวณเนื้อเยื่อเจริญปลายยอดและปลายราก ตาที่กำลังเจริญ ใบอ่อน และเอมบริโอที่กำลังเจริญจะสังเคราะห์ออกซินมาก (ภาพที่ 2) และการสังเคราะห์ออกซินจะลดลงเมื่อเนื้อเยื่อเจริญดังกล่าวมีอายุมากขึ้น ออกซินที่พืชสังเคราะห์ได้ตามธรรมชาติ และมีบทบาทต่อการกระตุ้นการเจริญเติบโตของพืช ส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของกรดอินโดล-3-แอซีติก (indole-3-acetic acid, IAA) (ภาพที่ 3) (Hopkins and Hüner, 2004)



ภาพที่ 2 ความเข้มข้นของออกซินในอวัยวะต่างๆ ของต้นกล้าข้าวโอ๊ต (Hopkins and Hüner, 2004)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 3 สูตรโครงสร้างของกรดอินโดล-3-แอซีติก
(indole-3-acetic acid, IAA)

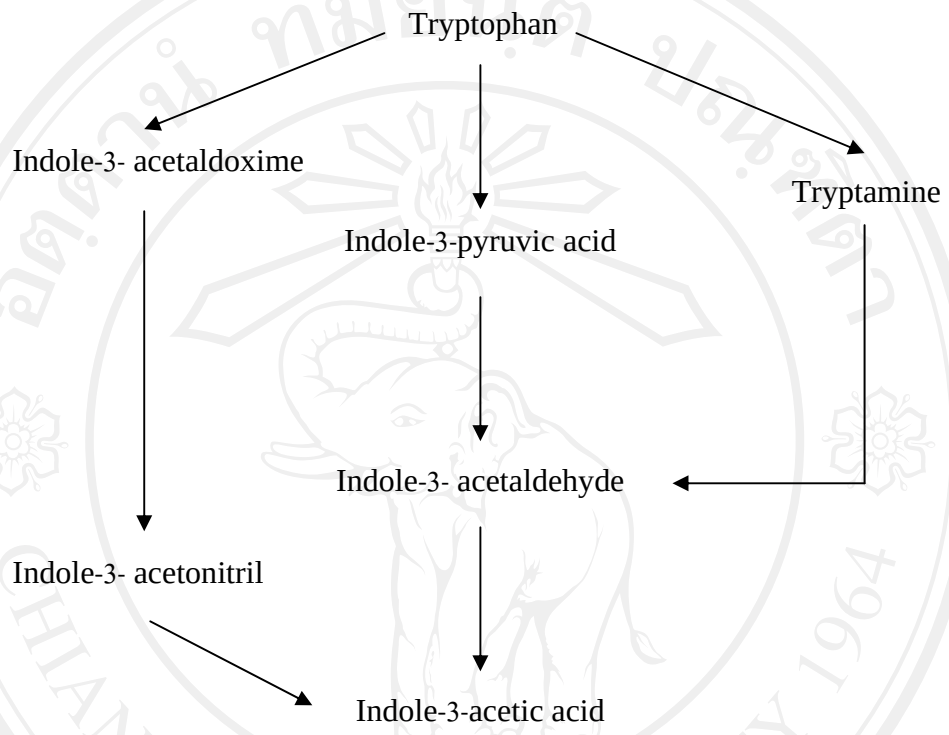
สารตั้งต้นของการสังเคราะห์ IAA คือ ทริปโทเฟน (Trytophan) ซึ่งเป็นกรดอะมิโนที่มีโครงสร้างโมเลกุลคล้ายกับ IAA (Srivastava, 2002) โดยทั่วไปวิถีการสังเคราะห์ IAA ของพืชชั้นสูงจะมี 3 ขั้นตอนคือ เริ่มต้นจาก trytophan เปลี่ยนเป็นกรดอินโดลไพรูเวต (indole-3-pyruvic acid, IPA) โดยอาศัยเอนไซม์ tryptophanamino transferase ดึงหมู่อะมิโนออกจากโมเลกุลของ Trytophan ซึ่งเรียกกระบวนการนี้ว่า ทรานอะมิเนชัน (transamination) หลังจากนั้นเกิดกระบวนการดีคาร์บอกซิเลชัน (decarboxylation) โดยอาศัยเอนไซม์ indole-3-pyruvate decarboxylase ดึงคาร์บอนไดออกไซด์ออกจากกรดอินโดลไพรูเวต ทำให้เกิดสารตัวกลางใหม่คืออินโดลอะเซทาลดีไฮด์ (indole-3-acetaldehyde, IAAld) ซึ่งต่อมาหมู่อัลดีไฮด์ (aldehyde) ของอินโดลอะเซทาลดีไฮด์จะถูกออกซิไดซ์ให้กลายเป็น IAA ด้วยเอนไซม์ indole-3-acetaldehyde oxygenase เรียกวิถีการสังเคราะห์ IAA แบบนี้ว่า tryptophan-dependent pathway (ภาพที่ 4) (Hopkins and Hüner, 2004)

สำหรับพืชบางชนิด เช่น ยาสูบ ข้าวโอ๊ต ข้าวบาร์เลย์ สามารถสังเคราะห์ IAA จาก trytophan แล้วเปลี่ยนเป็นสารตัวกลาง tryptamine ด้วยกระบวนการดีคาร์บอกซิเลชัน (decarboxylation) จากนั้น tryptamine จะเปลี่ยนเป็น IAAld โดยการดึงหมู่อะมิโนออกจากโมเลกุลของ tryptamine ก่อนแล้วจึงเปลี่ยนเป็น IAA โดยกระบวนการออกซิเดทีฟดีอะมิเนชัน (oxidative deamination) (สมบุญ, 2548) แต่ในพืชตระกูลกะหล่ำ (brassicaceae) อาจมีการสังเคราะห์ IAA ผ่านสารตัวกลาง อินโดลอะเซทาลโดซีม (indole-3-acetaldoxime) ต่อมาจะเปลี่ยนเป็นอินโดลอะซีโทไนทริล (indole-3-acetonitril) และในที่สุดจะเปลี่ยนเป็น IAA โดยอาศัยเอนไซม์ nitrilase (ภาพที่ 4) (Hopkins and Hüner, 2004)

แต่สำหรับพืชบางชนิดการสังเคราะห์ IAA จะมีวิถีการสังเคราะห์ที่เป็นอิสระจาก trytophan เรียกวิถีการสังเคราะห์แบบนี้ว่า tryptophan-independent pathway ซึ่งเกิดจากโครีสเมท (chorismate) และแอนทรานิเลท (antranilate) ซึ่งสามารถเปลี่ยนไปเป็น trytophan และ IAA ได้โดยอาศัยการทำงานเอนไซม์ต่างๆ ซึ่งคาดว่าเป็นวิถีการสังเคราะห์ IAA ที่สำคัญใน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

พืช และจากการศึกษาการสังเคราะห์ IAA ในข้าวโพดที่มีลักษณะผิดปกติทางพันธุกรรมพบว่าวิถีการสังเคราะห์จะเป็นแบบ tryptophan-independent pathway (Srivastava, 2002)



ภาพที่ 4 วิถีการสังเคราะห์ IAA แบบ Tryptophan-dependent

การควบคุมระดับออกซินในพืช

พืชมีวิธีการรักษาระดับออกซินไม่ให้มีมากเกินระดับที่ต้องการ เพื่อป้องกันอันตรายที่จะเกิดขึ้นกับพืช โดยวิธีการดังนี้

1. ยึดเกาะกับโมเลกุลของสารอื่นในไซโทพลาซึม การยึดเกาะระหว่างออกซินกับโมเลกุลสารอื่นถือเป็นการเก็บออกซินไว้ในรูปเฉื่อย (inactive) และเมื่อพืชมีความต้องการออกซินก็สามารถนำมาใช้ได้ เช่นพืชตระกูลถั่วโมเลกุลของ IAA ยึดเกาะกับโปรตีน เมื่อพืชต้องการใช้ไอเอเอก็อาจใช้เอนไซม์ประเภทโปรติโอลิทิก (proteolytic enzyme) ช่วยย่อยสลายโปรตีน และนำ IAA มาใช้ได้ (Srivastava, 2002) ส่วนในเมล็ดข้าวโพดจะเก็บรักษาออกซินโดยโมเลกุลของ IAA ยึดเกาะกับโมเลกุลน้ำตาล เมื่อเมล็ดข้าวโพดกำลังจะงอกจะใช้เอนไซม์ประเภท hydrolysis เพื่อสลายพันธะระหว่างโมเลกุลของ IAA กับโมเลกุลน้ำตาล (Hopkins and Hüner, 2004)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2. การสลายตัวด้วยแสง (Photo-oxidation) ไอเอเอที่อยู่ในสภาพสารละลายจะสลายตัวได้เมื่อได้รับแสง การเกิด photo-oxidation ของไอเอเอจะถูกเร่งโดยการปรากฏของรงควัตถุตามธรรมชาติ หรือที่สังเคราะห์ได้ จึงอาจเป็นไปได้ว่าที่รงควัตถุของพืชดูดซับพลังงานจากแสงแล้วทำให้เกิดการออกซิไดซ์ไอเอเอ รงควัตถุที่เกี่ยวข้องคือ ไรโบฟลาวินและไวโอลาแซนธิน (riboflavin และ violaxanthin) สารที่เกิดขึ้นเมื่อไอเอเอสลายตัวโดยแสงคือ 3-methyl-2-oxindole และ Indole-3-acetaldehyde (Srivastava, 2002)

3. การสลายตัวโดยเอนไซม์ (Enzymic oxidation of IAA) พบว่าในพืช IAA สามารถถูกทำลายได้โดยเอนไซม์ต่างๆ เช่น IAA oxidase, peroxidase และ phenol oxidase สารที่เกิดขึ้นไม่มีผลต่อการเร่งการเจริญเติบโตของพืช ซึ่งถือว่ามีบทบาทในการสลาย IAA อย่างถาวร เพราะไม่สามารถนำ IAA มาใช้ได้อีก สำหรับเอนไซม์ IAA oxidase ที่ได้จากพืชพบว่ามีคุณสมบัติคล้ายเอนไซม์ peroxidase ซึ่งต้องการ Mn^{+2} และฟีนอลเป็นโคแฟคเตอร์ นอกจากนี้เอนไซม์ IAA oxidase จะไม่ทำปฏิกิริยากับ quaiacol ซึ่งเป็นซับสเตรตของเอนไซม์ peroxidase แหล่งที่สำคัญของเอนไซม์ IAA oxidase ได้แก่ ราก ลำต้น ใบ (Srivastava, 2002)

การเคลื่อนที่ของออกซิน

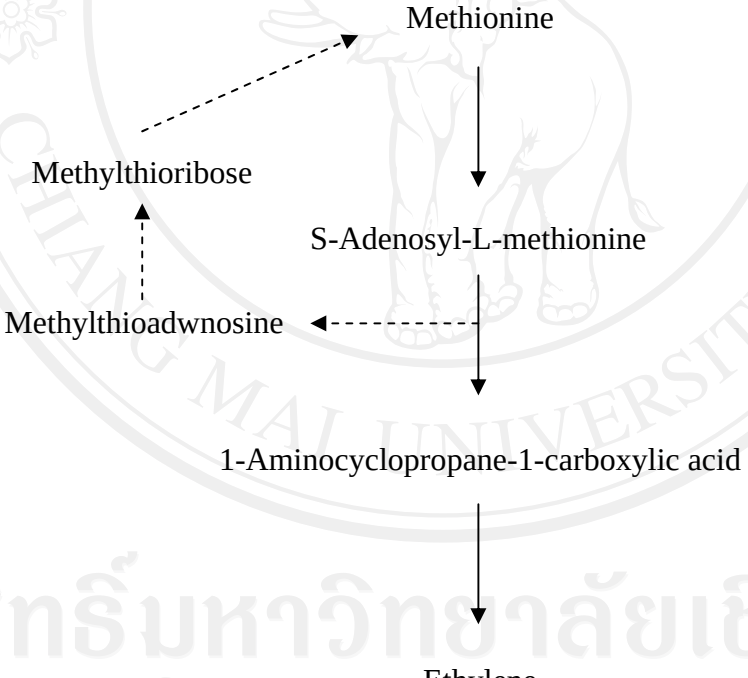
การเคลื่อนย้ายของ IAA ในพืชจะเป็นการเคลื่อนย้ายแบบมีทิศทาง (polar transport) คือ IAA ที่สังเคราะห์ได้จากบริเวณปลายยอดจะเคลื่อนย้าย IAA จากปลายยอดสู่รากแบบ basipetal ในขณะที่ IAA ที่สังเคราะห์ได้จากบริเวณปลายรากจะเคลื่อนย้ายจากปลายรากไปสู่ยอดแบบ acropetal ส่วนการลำเลียง IAA จะลำเลียงผ่านเซลล์พาเรงคิมา ที่เรียกว่า sieve elements ที่อยู่ติดกับท่อลำเลียง (vascular bundles) ซึ่งการลำเลียงของออกซินไปยังส่วนต่างจำเป็นต้องใช้พลังงาน (metabolic energy) หากให้สารยับยั้งการสร้างสารให้พลังงาน (ATP) หรือทำให้เกิดการขาดออกซิเจน จะทำให้ออกซินเคลื่อนที่ไม่ได้ (Srivastava, 2002) นอกจากนี้ปัจจัยสภาพแวดล้อม เช่นอุณหภูมิต่ำมีผลยับยั้งการเคลื่อนที่ของ IAA จากยอดสู่รากของต้นมะม่วงได้เช่นกัน (Naphrom *et al.* 2004) อีกทั้งสาร antiauxins ซึ่งเป็นสารที่ขัดขวางการลำเลียงออกซินได้แก่ 2,3,5-triiodobenzoic acid (TIBA) และ naphthythalamic acid (NPA) จะทำให้ออกซินเคลื่อนที่ไม่ได้ แต่สารทั้งสองไม่ได้เกี่ยวข้องกับขบวนการเมแทบอลิซึมที่ทำให้เกิดพลังงาน (สมบุญ, 2548)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การสังเคราะห์เอทิลีน

เอทิลีนเป็นฮอร์โมนพืชชนิดเดียวที่อยู่ในรูปก๊าซ มีสูตรโครงสร้างคือ $H_2C=CH_2$ มีโมเลกุลขนาดเล็ก เรียงตัวไม่ซับซ้อน พืชสามารถสังเคราะห์เอทิลีนได้ในส่วนต่างๆ ของพืช เช่น เมล็ด ราก ลำต้น ใบ และผล

วิถีการสังเคราะห์เอทิลีนในพืชชั้นสูงจะมี 3 ขั้นตอน คือ เริ่มต้นจาก เมทิโอนีน (Methionine) เปลี่ยนเป็นสารตัวกลาง S-adenosyl-methionine (SAM) โดยอาศัยเอนไซม์ SAM synthesis ในขั้นตอนนี้จะมีการใช้ ATP 1 โมเลกุล ต่อมาสารตัวกลางจะแตกตัวเป็น methylthioadenosine (MTA) และ 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) โดยอาศัยเอนไซม์ ACC synthase เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา จากนั้น ACC จะเปลี่ยนเป็นเอทิลีน โดยอาศัยเอนไซม์ ACC oxidase (ภาพที่ 5) (Srivastava, 2002)



ภาพที่ 5 วิถีการสังเคราะห์เอทิลีนในพืช

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ปัจจัยที่มีผลต่อการสังเคราะห์เอทิลีน (Srivastava, 2002)

การสร้างเอทิลีนในพืชขึ้นกับปัจจัยต่างๆ ดังนี้

1. ออกซิน กระตุ้นการสังเคราะห์เอนไซม์ ACC synthase มีผลทำให้ ACC มีปริมาณสูง ซึ่งกระตุ้นการสร้างเอทลีน

2. อุณหภูมิ อุณหภูมิสูงหรือต่ำเกินไปทำให้อัตราการสร้างเอทิลีนในพืชลดลง อุณหภูมิที่เหมาะสมในการสังเคราะห์เอทลีนอยู่ระหว่าง 25-30 องศาเซลเซียส

3. ออกซิเจน การสร้างเอทิลีนต้องอาศัยพลังงานจากกระบวนการหายใจ ดังนั้นสภาพที่ออกซิเจนสูงมีผลทำให้เร่งการสร้างเอทิลีน ในขณะที่การลดปริมาณออกซิเจนและเพิ่มคาร์บอนไดออกไซด์มีผลทำให้การสร้างเอทิลีนลดลง

4. สภาวะเครียด สภาวะเครียดของพืชอันเกิดจากการถูกทำลายด้วยโรค แมลง หรือสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงไป เช่น น้ำท่วม การขาดน้ำ การเกิดบาดแผลหรือการฉีกขาดของเนื้อเยื่อพืช กระตุ้นการสร้างเอทิลีนในพืช

5. อายุและสภาพของพืช เอทิลีนมีคุณสมบัติที่เรียกว่า autocatalytic (positive feed back) คือมีความสามารถในการกระตุ้นการสร้างเอทิลีนด้วยตัวของมันเอง ซึ่งจะเกิดขึ้นในอวัยวะหรือส่วนของพืชที่เสื่อมชรา เช่นใบ ดอก โดยเฉพาะอย่างยิ่งผลที่กำลังสุก เอทิลีนที่เกิดขึ้นจะกระตุ้นการสร้าง ACC synthase ทำให้ปริมาณการสร้างเอทิลีนในพืชสูงขึ้น

6. สารยับยั้งการสร้างเอทิลีน อะมิโนอิท๊อกซิไวนิล ไกลซีน (aminoethoxyvinyl glycine, AVG) และกรดอะมิโนออกซิอะซิเทต (aminooxyacetic acid, AOA) เป็นสารยับยั้งการสร้างเอทิลีนซึ่งมีผลขัดขวางการเปลี่ยน SAM ไปเป็น ACC

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved