บทที่ 2

บททบทวนเอกสาร

ผักกะหล่ำปลี (Brassica oleraceae var. capitata Linn.) เป็นพืชในตระกูลครูซิเฟอร์รี (Cruciferae) หรือ มัสตาร์ด เช่นเดียวกับ ผักกาดขาวปลี กะหล่ำดอก คะน้า และบร๊อคโคลี่ เป็นต้น มีชื่อสามัญภาษาอังกฤษว่า Cabbage, White cabbage, Common cabbage, Head cabbage มีถิ่นกำเนิดในยุโรปตอนใต้แถบเมดิเตอร์เรเนีย (Tindall, 1968)

กะหล่ำปลีเป็นผักที่ใช้ส่วนใบที่ห่อตัวเป็นหัวปลีแน่นมาบริโภค มีวิวัฒนาการมาจากพันธุ์ป่าที่มีเฉพาะใบ ไม่เข้าหัวปลี ซึ่งยังพบทั่วไปในยุโรปแถบชายฝั่งทะเลของประเทศอังกฤษ เดนมาร์กตะวันตกเฉียงเหนือของฝรั่งเศส และบางท้องที่ของกรีก กะหล่ำปลีเป็นผักที่เริ่มรู้จักกันราว 2,000 ปีก่อนคริสตกาล และเริ่มบริโภคกันอย่างกว้างขวางในยุโรปราว พ.ศ.1443 แต่พันธุ์กะหล่ำปลีที่เข้าหัวแล้วนี้เริ่มปรากฏในปี พ.ศ. 2079

กะหล่ำปลีแพร่หลายเข้าสู่ประเทศไทย ราวก่อน พ.ศ. 2470 เล็กน้อย ปลูกได้ดีเฉพาะฤดูหนาวทางภาคเหนือและอีสาน ต่อมาเริ่มเป็นที่นิยมและบริโภคกันทั่วไป ตั้งแต่ปี พ.ศ. 2505 ได้มีการปลูกกะหล่ำปลีนอกฤดูกันมากขึ้น ประกอบกับมีพันธุ์ทนร้อนเหมาะกับสภาพประเทศไทย จึงทำให้ปลูกกันได้ทุกฤดู และมีกะหล่ำปลีบริโภคได้ตลอดปี (เมืองทองและสุรีรัตน์, 2525)

1. ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ของกะหล่ำปลี

1.1 นิสัยการออกดอก เป็นผักที่มีอายุคล้ายกับพืชสองปีทั่ว ๆ ไป คือไม่สามารถจะเจริญครบวงจรของชีวิตได้ ถ้าไม่ได้รับอุณหภูมิต่ำ ที่พอเหมาะในการกระตุ้นให้เกิดดอก ซึ่งการให้อุณหภูมิต่ำนี้สามารถให้กับต้นที่เจริญเต็มที่แล้ว หรือกับต้นอ่อนก็ได้

1.2 ราก เป็นระบบรากแก้ว ประกอบด้วยรากฝอย และรากแขนงที่แผ่ขยายกว้างออกไปรอบตัวประมาณ 1 เมตร และอาจยาวกว่า 1.5 เมตร ขึ้นกับ อายุ พันธุ์ ความสมบูรณ์ของดินและฤดูกาล (Hawthorn and Pollard, 1954)

1.3 ใบ มีตั้งแต่สีเขียวจนถึงเขียวอ่อนมาก ห่อตัวเป็นหัวรูปร่างหลายแบบ ตั้งแต่หัวแหลมเป็นรูปหัวใจ จนถึงกลมแบบราบ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1.4 ช่อดอก ช่อดอกเป็นแบบ ราซีม (raceme) ซึ่งยืดยาวออกจากลำต้นใหญ่และแตกแขนงเป็นก้านช่อดอก ดอกจะเริ่มพัฒนาจากโคนก้านช่อดอกขึ้นไปสู่ปลายยอด ดังนั้นดอกจึงทยอยบานจากล่างขึ้นบน (Bailey, 1913)

1.5 ดอก ดอกกะหล่ำปลีเป็นดอกสมบูรณ์เพศ มีรังไข่อยู่เหนือกลีบรอง ก้านดอกขนาดเล็ก มีกลีบรอง 4 อัน กลีบดอกสีเหลือง 4 อัน มีเกสรผู้ 6 อัน เรียงเป็นวงสองชั้น ชั้นในมีเกสรผู้ก้านยาว 4 อัน ส่วนอีก 2 อันนั้นเรียงอยู่ชั้นนอก มีก้านสั้น ยอดเกสรเมียมีสองพูเชื่อมโยงมายังรังไข่ รังไข่มีไข่อยู่ภายใน (Free, 1970)

1.6 ผล เป็นฝักแบบมีตะเข็บสองข้าง (silique) สามารถแตกได้เองเมื่อฝักแก่ (Free, 1970) โดยจะแตกเป็นสองแฉกจากล่างขึ้นบน เมล็ดติดที่ septum เรียงเป็นแถวเดียว (Purseglove, 1968)

1.7 เมล็ด กลม ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 1.6 ม.ม. ผิวเรียบ จึงหมุนกลิ้งง่ายบนพื้นเรียบ สีเมล็ดระยะแรกน้ำตาลอ่อน แต่จะเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลเข้มตามอายุ ซึ่งจะต่างจากเมล็ดผักกาดขาวปลีและเทอร์นิป เพราะเมล็ดของกะหล่ำปลีจะมีขนาดโตกว่า ภายในประกอบด้วยคัพภะเป็นส่วนใหญ่ โดยส่วนของเอนโดสเปิร์มจะถูกดูดกลืนไปเป็นใบเลี้ยงแต่ละฝักจะมีเมล็ดประมาณ 12-20 เมล็ด ขึ้นกับวิธีการผสมข้าม และสภาพแวดล้อม

2. หลักการกำเนิดดอก

โดยทั่วไปการกำเนิดดอกอาจแบ่งได้เป็นสี่ขั้นตอน (Torrey, 1967) ดังนี้

2.1 ขั้นตอนการเจริญพันธุ์ (maturation) ระยะการเจริญเติบโตนี้จะใช้เวลานานเท่าใดขึ้นกับชนิดของพืช และการกระตุ้น พืชบางชนิดยังไม่อยู่ในวัยเจริญพันธุ์ จึงไม่สามารถชักนำให้เกิดการเจริญในด้านการสืบพันธุ์ได้ แต่เมื่อถึงวัยเจริญพันธุ์แล้วจึงจะสามารถตอบสนองต่อปัจจัยที่ชักนำให้เกิดดอกได้ ทั้งนี้ยกเว้นพืชล้มลุกบางชนิดที่สามารถตอบสนองต่อปัจจัยที่ชักนำให้เกิดดอกหลังจากมีใบเลี้ยงเพียงคู่เดียว

2.2 ขั้นตอนการชักนำ (induction stage) อุณหภูมิต่ำเป็นปัจจัยหนึ่ง ซึ่งทำให้พืชเปลี่ยนจาก การเจริญทางลำต้น เป็นการเจริญทางการสืบพันธุ์ ขณะที่พืชอยู่ระหว่างการชักนำนี้พืชมีการเปลี่ยนแปลงขบวนการเมตาโบลิซึมภายใน เพื่อสังเคราะห์สารหรือฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอก (flower stimuli) และลำเลียงสารกระตุ้นนี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อเจริญที่ตายอด หรือตาข้าง เพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2.3 ขั้นตอนการเกิดจุดกำเนิดของดอก (initiation of flower primodia) เป็นการเปลี่ยนแปลงทั้งสรีรวิทยา ชีวเคมีและโครงสร้างเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก (flower primodia)

2.4 ขั้นตอนของการพัฒนาของดอก (flower development) เป็นการเจริญตั้งแต่จุดกำเนิดของดอกจนถึงขั้นเจริญเป็นดอก

3. การชักนำให้ออกดอกด้วยอุณหภูมิต่ำ (Vernalization)

ความสามารถในการออกดอกได้ หลังจากได้รับอุณหภูมิต่ำ เรียกว่า เวอร์นาไลเซชั่น (vernalization) พืชสามารถตอบรับการชักนำให้ออกดอกด้วยอุณหภูมิต่ำ ตั้งแต่เมล็ดกำลังงอกจนถึงเป็นต้นอ่อนหรือเป็นต้นที่เจริญเต็มที่แล้ว ความสามารถในการออกดอกมักปรากฏให้เห็นหลังจากที่รับความเย็นพอเพียงแล้ว การตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำเป็นผลจากการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาอย่างหนึ่ง ปัจจัยที่มีผลต่อความสามารถแสดงออกของอุณหภูมิต่ำ ได้แก่ อุณหภูมิ แสง และธาตุอาหาร (Chouard, 1961)

ผลของอุณหภูมิต่ำชักนำให้เกิดดอก (vernalization) เป็นขบวนการชักนำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงเพื่อการเตรียมพร้อมสำหรับเกิดดอก แต่ไม่ใช่ขบวนการสร้างดอกโดยอุณหภูมิต่ำเอง เช่นเดียวกับผลของแสงชักนำ หรือกระตุ้นการออกดอกก็เป็นขบวนการเตรียมพร้อมอย่างหนึ่งสำหรับการเกิดดอก (Chouard, 1961)

ขณะที่อยู่ระหว่างการชักนำ (inductive stage) ด้วยอุณหภูมิต่ำนั้น จะมีการเปลี่ยนแปลงทางขบวนการเมตาโบลิซึมภายในเซลล์ มีการสังเคราะห์สาร หรือฮอร์โมน และลำเลียงไปยังเนื้อเยื่อเจริญหรือตา เพื่อเตรียมพร้อมสำหรับใช้เปลี่ยนแปลงหรือประกอบกับขบวนการทางชีวเคมี สรีรวิทยา และโครงสร้างของเซลล์จนเกิดตาดอกขึ้น จากนั้นจะเป็นขบวนการพัฒนาของกลุ่มเซลล์ของตาดอก เกิดเป็นส่วนประกอบของดอกให้เห็นจนกระทั่งดอกบาน ขบวนการเกิดดอกที่กล่าวมานี้ ระดับ และปริมาณของอุณหภูมิในแต่ละขั้นตอน อาจไม่เท่ากัน หลังจากที่เกิดผลการชักนำให้เกิดดอกด้วยอุณหภูมิต่ำแล้ว การได้รับอุณหภูมิต่ำมากหรือสูงเกินไปก็ไม่สามารถออกดอกหรือแสดงผลการชักนำนั้นได้ (Torrey, 1967)

ในกะหล่ำปลี กะหล่ำดาว ผักกาดหัว และหอมหัวใหญ่ ต้องได้รับอุณหภูมิต่ำเสียก่อนจึงจะสามารถกระตุ้นให้มีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอก พืชบางชนิดอาจต้องการอุณหภูมิต่ำแต่เพียงอย่างเดียว ก็มีปัจจัยภายในสมบูรณ์สามารถทำให้เกิดดอกได้แล้ว แต่พืชบางชนิดอาจต้องการอุณหภูมิต่ำเพียงปริมาณหนึ่งเพื่อร่วมกับขบวนการแสงกระตุ้น ทั้งนี้ขึ้นกับชนิด และพันธุ์ (Vince-Prue, 1975)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

3.1 ตำแหน่งรับรู้ผลของอุณหภูมิต่ำ (site of effect)

ส่วนของพืชที่ต้องการความเย็น เพื่อให้เกิดผลของอุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอกคือส่วนของยอด หรือปลายยอด สำหรับพืชอายุสองปี และพืชยืนต้นนั้น จุดที่ได้รับอุณหภูมิต่ำเพื่อการสร้างดอกจะเป็นส่วนที่กำลังเจริญ ซึ่งสัมผัสอุณหภูมิต่ำเท่านั้น ถ้าอยู่ในสภาพแวดล้อมหยุดการเจริญ จะไม่เกิดผลของอุณหภูมิต่ำ เช่น ในสภาพบรรยากาศที่ไม่มีอ๊อกซิเจน หรือไม่มีแสงเป็นต้น

การตอบสนองต่อความเย็นของปลายยอดในคื่นฉ่ายฝรั่ง (celery) บีท และต้นคริสมาสนั้นที่จริงหมายถึงเนื้อเยื่อหรือจุดที่กำลังเจริญ (Heckell and Kofranek , 1971) เช่นในราดิช เพื่อเฉือนเอาจุดเจริญของราดิชที่ได้รับความเย็นช่วงหนึ่งออก แล้วนำเอาจุดเจริญที่ไม่ได้รับความเย็นมาทาบแทนที่พบว่าไม่เกิดดอก (Vine-Prue, 1975) การมีใบแก่อยู่ด้วยช่วยให้ตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ดียิ่งขึ้น (Fontes and Ozbun,1972 และ Eltzroth Link,1970) จุดที่ตอบสนองความเย็นคือเนื้อเยื่อที่มีจุดเจริญ ปลายยอดลงมา 3 ซม. และการปักชำซ้ำกันหลายครั้งพบว่าจะทำให้ตอบสนองต่อผลของอุณหภูมิต่ำได้ช้าลง (Ito et al., 1966)

ไม่เพียงแต่เนื้อเยื่อเจริญปลายยอดเท่านั้นที่ตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำที่กำลังแบ่งตัวรวมทั้งของใบด้วยก็มีศักยภาพในการตอบรับผลของอุณหภูมิต่ำ เช่น เมื่อเด็ดใบของ <u>Lunaria annua</u> จากต้นที่ยังไม่ได้รับอุณหภูมิต่ำไปปักชำในที่ 5 ํซ.ต้นใหม่ที่เกิดจากใบนี้จะออกดอก ราวกับว่าต้นนั้นได้รับอุณหภูมิแล้ว ทั้ง ๆ ที่ส่วนที่เจริญออกมาจากส่วนก้านใบเท่านั้น และตรงก้านใบที่เคยได้รับอุณหภูมิต่ำ แต่ถ้าเด็ดเอาส่วนโคนก้านใบ ยาวประมาณ 5 ซม. ออกหลังจากได้รับอุณหภูมิต่ำ ปรากฏว่า ต้นใหม่ที่เกิดขึ้นจะไม่สามารถออกดอกได้เลย

3.2 ความสามารถของอุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอก (effective vernalization)

ปัจจัยที่มีผลต่อความสามารถของอุณหภูมิต่ำในการกระตุ้น หรือชักนำการเกิดดอกมีดังนี้ คือ

3.2.1 <u>อุณหภูมิ</u> (Temperature)

ความต้องการความเย็น ในขบวนการกระตุ้นการเกิดดอกโดยอุณหภูมิต่ำเป็นความต้องการทางปริมาณ ซึ่งสามารถเพื่อขึ้นหรือลดได้ทั้งระดับ และความยาวนาน จนทำให้พืชชนิดต่าง ๆ ตอบสนองได้ดีที่อุณหภูมิเหมาะสมสำหรับการเกิดดอกได้ดีที่สุด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

Hildrum (1967) ได้ทำการทดลองในกะหล่ำปลี พบว่า ถ้าให้อุณหภูมิต่ำ 4 หรือ 7 °ซ. และสูงไม่เกิน 12 °ซ. (Heide, 1970) แก่ต้นอ่อนจะทำให้เกิดการยืดช่อดอกได้ แต่ที่อุณหภูมิ 35 °ซ. จะไม่เกิดดอก และที่อุณหภูมิ 15-20 °ซ. จะเหมาะกับการเจริญทางลำต้น และเข้าปลีได้ดี ในบีทน้ำตาล (sugar beet) ผลของอุณหภูมิต่ำในช่วง 10 °ซ. ถึง -2 °ซ. หรือต่ำกว่านั้น พบว่าเกิดผลอุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอกสูงสุดที่ ประมาณ 7 °ซ. ในข้าวไรย์ (พันธุ์ Petkus) สามารถเกิดผลกระตุ้นได้ในช่วง -5 ถึง 15 °ซ.แต่ช่วงอุณหภูมิที่เกิดผลกระตุ้นโดยอุณหภูมิต่ำแก่เมล็ดได้ดีที่สุดคือ 1 °ซ.และ 7 °ซ. (Vinc-Prue, 1975) ในผักกาดหัว Wiebe (1985) พบว่า พันธุ์ Rex และ Aprill-Cross ได้รับอุณหภูมิต่ำ 5-10 °ซ. เป็นเวลานาน 20 วันจะมีการยืดตัวช่อดอกมากที่สุด แต่ถ้าให้อุณหภูมิต่ำ 20 °ซ. นาน 10-20 วัน จะไม่เกิดการยืดตัวช่อดอกเลย

ช่วงเวลาของการให้อุณหภูมิต่ำ (Duration of temperature) ก็มีความสำคัญคือ การให้อุณหภูมิต่ำนานเท่าไร จะช่วยให้ต้นอ่อนออกดอกได้เร็วเท่านั้น Guttormsen and Moe(1985) ทดลองกับผักกาดหัว พบว่าการให้อุณหภูมิต่ำ (12 °ซ.) สามารถเร่งการออกดอกได้เร็วขึ้นตามช่วงเวลาที่เพิ่มขึ้นจาก 1 ถึง 3 สัปดาห์ ช่วงยาวนานของอุณหภูมิต่ำที่เหมาะสมของกะหล่ำปลีแตกต่างกันตามพันธุ์ส่วนใหญ่ การรับอุณหภูมิต่ำ 10 °ซ. ควรได้รับนานตั้งแต่ 6 สัปดาห์ บางพันธุ์อาจถึง 8 สัปดาห์ ยิ่งได้รับนานจะช่วยให้เกิดดอกภายหลังกระตุ้นเสร็จได้เร็วเท่านั้น การได้รับน้อยหรือไม่พอเพียงมีผลต่อปริมาณการออกดอกคือออกดอกลดลง (Thompson and Kelly, 1957., Wright and Milbacker, 1979., Hiller and Kelly , 1979) ช่วงเวลาที่ยาวนานขณะที่รับอุณหภูมิต่ำ สามารถลดความมีผลกระตุ้น โดยช่วงแสงภายหลังการให้อุณหภูมิต่ำได้ ในไอริช (Tall Bearded Irise) Buxton and Mohr. (1969) ทดลองปลูกในสภาพอุณหภูมิต่ำ (-6 °ซ.) ของฤดูหนาว จากนั้นย้ายปลูกในอุณหภูมิควบคุมปานกลาง (15 และ 18 °ซ.) และสภาพความยาววันแตกต่างกัน พบว่า สามารถออกดอกได้ในแสงวันยาวแต่แสงวันสั้นเกิดดอกบางต้น เมื่อช่วงความเย็นนาน 8 สัปดาห์ แต่ถ้านาน 16 สัปดาห์ขึ้นไปสามารถออกดอกได้ทั้งในสภาพช่วงแสงวันยาวและวันสั้น ยังขึ้นกับพันธุ์ด้วย บางพันธุ์ในสภาพวันยาวช่วงเวลาของอุณหภูมิต่ำนาน 16 สัปดาห์ก็ไม่ออกดอก และถ้าเป็นวันสั้นอาจนานเกิน 20 สัปดาห์ จึงจะออกดอกได้

ช่วงอุณหภูมิต่ำ มีผลต่อการตอบสนองของอุณหภูมิภายหลังได้รับอุณหภูมิกระตุ้นออกดอกแล้ว Hiller and Kelly , 1979 ทดลองให้อุณหภูมิต่ำ (5 °ซ) แก่แครรอท หลังจากนั้นให้รับอุณหภูมิสูง 27/32 °ซ. (กลางคืน/กลางวัน) พบว่าการให้ช่วงอุณหภูมิต่ำนาน 5 สัปดาห์ ปรากฏว่าอุณหภูมิสูงลดการออกดอกแต่ถ้านาน 10 สัปดาห์ขึ้นไป อุณหภูมิสูงไม่มีผลลดการออกดอก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ช่วงเวลาของอุณหภูมิต่ำ มีผลต่อการเจริญของพืช ขณะที่รับอุณหภูมิต่ำนี้ Elers and Wiebe (1983) ทดลองการให้อุณหภูมิต่ำ 0-16 °ซ. แก่ต้นกล้าผักกาดขาวปลี พบว่าถ้ายิ่งให้อุณหภูมิต่ำนานเท่าไรต้นที่ออกดอกจะมีจำนวนใบลดลงเท่านั้น ในกะหล่ำปลีอุณหภูมิกลางคืนต่ำ (6 °ซ.) นาน 20-30 วันจะมีความสูง หรือยืดตัวได้มากกว่าปลูกในที่อุณหภูมิกลางคืนสูงกว่า เนื่องจากว่าในช่วงอุณหภูมิกลางคืนต่ำนั้น จะมีการเพิ่มกิจกรรมของ GA_3 ขึ้นในใบและลำต้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งพวกพันธุ์หนัก จะตอบสนองมากกว่าพันธุ์เบา ซึ่งในการเปลี่ยนจากสภาพการเจริญทางลำต้นมาเป็นการออกดอกอาจเกี่ยวกับการลดปริมาณสารยับยั้งการเจริญ และเพิ่มปริมาณไซโตไคนินในลำต้นด้วย

3.2.1 <u>ช่วงแสง</u> (Photoperiod)

มีหลายกรณี ที่การได้รับอุณหภูมิต่ำอย่างเดียวยังไม่เพียงพอสำหรับกระตุ้นให้เกิดดอกอย่างสมบูรณ์ จำเป็นต้องมีช่วงแสง และความเข้มที่เหมาะสม ทั้งนี้ขึ้นกับชนิด และพันธุ์ แสงไม่เพียงแต่จะมีผลร่วมขณะที่ให้อุณหภูมิต่ำเท่านั้นยังเกี่ยวข้องกับการกระตุ้นภายหลังให้อุณหภูมิต่ำด้วย

ขณะที่รับอุณหภูมิต่ำพืชส่วนใหญ่ต้องการแสงวันยาว แต่บางพันธุ์ก็ไม่ตอบสนองมากนักในกะหล่ำปลี แม้ว่าจัดเป็นพืชที่ไม่ขึ้นกับช่วงแสงสำหรับกระตุ้นให้เกิดดอก (day neutral plant) ก็ตาม Heide,(1970) พบว่าการเพิ่มความยาววัน โดยใช้แสงจากหลอดไฟฟ้าในระหว่างที่ให้อุณหภูมิต่ำจะมีผลน้อยหรือไม่มีผลต่อการออกดอก แต่การให้วันสั้นกลับชลอการยืดตัว และออกดอก (Thompson and Kelly, 1957) ในผักกาดขาวปลี Lorenz (1946) พบว่าการให้อุณหภูมิต่ำในสภาพเดียวกันนั้น พวกที่ให้แสง 16 ชั่วโมง/วัน จะออกดอกได้เร็วกว่าพวกที่ปลูกในช่วงแสง 8 ชั่วโมง/วัน ทำนองเดียวกัน Pressman and Negbi (1981) พบว่าการปลูกในวันสั้นจะเกิดเพียงยืดตัวเท่านั้นโดยไม่เกิดดอก ในพืชพวกเจริญแบบพุ่มแจ้ (Rosett) ก็พบเหมือนกันว่าการให้วันสั้นขณะที่รับอุณหภูมิต่ำแก่ คื่นฉ่ายฝรั่งจะช่วยให้ตอบสนองได้ดีเมื่อภายหลังให้ความเย็นแล้วได้รับวันยาว คือช่วยให้ยืดตัว และออกดอก แต่ถ้าให้วันสั้นจะยับยั้งการยืดตัว

การให้ช่วงแสงวันยาว สามารถลดช่วงเวลาของอุณหภูมิต่ำได้ Elers and Wiebe (1983,1984) พบว่าผักกาดขาวปลีที่ได้รับอุณหภูมิต่ำไม่เพียงพอ หากเพิ่มความยาววันขณะให้อุณหภูมิต่ำจะช่วยสามารถชักนำให้เกิดดอกได้ดี แต่อย่างไรก็ตาม พืชบางชนิดที่ความเย็นเป็นสิ่ง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

จำเป็นการเพิ่มความยาววันจนถึง 24 ชั่วโมงต่อวันก็ไม่สามารถเร่งการออกดอกถ้าไม่ผ่านอุณหภูมิต่ำสักช่วงหนึ่งก่อน (Weiler and Langhans, 1972)

พืชพวกวันยาว เช่น แครอท การให้วันยาวสามารถทดแทนความต้องการความเย็นในการกระตุ้นการเกิดดอกได้ก็ตาม หากให้วันยาวร่วมกับความเย็นจะช่วยกระตุ้นให้ออกดอกได้เร็วและสามารถสร้างดอก และผลิตเมล็ดได้มากกว่าแสงวันยาวเพียงอย่างเดียว

เกี่ยวกับคุณภาพของแสงมักจะมีผลขณะที่ให้อุณหภูมิต่ำ แต่จะมีผลน้อยหากให้ภายหลังที่ให้อุณหภูมิต่ำแล้ว Kruzilin and Svedskaja (1966) ทดลองในกะหล่ำปลีพบว่าแสงสีขาว หรือแดง จะกระตุ้นให้ออกดอกได้เร็วกว่าแสงสีน้ำเงิน หรือเขียว และขณะที่ชักนำนั้น ปริมาณน้ำตาลภายในต้นเพิ่มขึ้นในขณะที่ไนโตรเจนลดลง แต่ Heide (1970) พบว่าแสงสีต่าง ๆ ไม่แสดงผลต่างกัน เมื่อให้ภายหลังเกิดผลของอุณหภูมิต่ำแล้ว นอกจากนี้แหล่งกำเนิดแสง และความเข้มแสงก็ไม่มีผลต่อการออกดอกด้วยเหมือนกัน แต่จะกระตุ้นการออกดอกถ้าให้ขณะรับอุณหภูมิต่ำอย่างเช่นการออกดอกของเบญจมาศ ที่ได้รับความเย็นไม่พอเพียงที่จะกระตุ้นให้ออกดอกสูงสุด พบว่าแสงสีแดงสามารถช่วยเร่งการออกดอกได้ดีขึ้น แต่ถ้าเกิดผลของอุณหภูมิต่ำอย่างสมบูรณ์แล้วจะไม่เกิดผลของแสงสีแดง (Vince-Prue, 1975)

ผลของช่วงแสงภายหลังกระตุ้นด้วยอุณหภูมิต่ำแล้วนั้น พืชส่วนใหญ่ต้องการวันยาว ความต้องการช่วงแสงเป็นเพียงตัวประกอบให้สมบูรณ์ จะตอบสนองมากน้อยขึ้นกับพันธุ์ ในผักกาดหัวพันธุ์ Rex นั้น Wiebe (1985) พบว่าการให้สภาพวันสั้นแก่ต้นพืชภายหลังจากได้รับอุณหภูมิต่ำจะทำให้การยืดตัวของดอกช้าลง แต่ถ้าตามด้วยสภาพวันยาวจะมีการยืดตัวได้เร็วขึ้น โดยช่วงแสงที่เหมาะสมคือ 14-16 ชั่วโมง ส่วนในผักกาดเขียวปลีกวางตุ้ง Zee (1975) พบว่าการให้สภาพวันยาวตลอดเวลาจะช่วยให้เกิดการยืดตัวของช่อดอกได้เร็วขึ้นประมาณ 10 วัน โดยให้สภาพวันยาวอย่างน้อย 6 วัน หลังจากการย้ายปลูกประมาณ 20 วัน

แสงสีต่าง ๆ มีผลต่อการกระตุ้นการออกดอกเช่นกัน Kruzilin and Svedskaja,(1966) พบว่าหลังจากที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ การให้แสงสีแดงจะช่วยกระตุ้นการออกดอกในหอมหัวใหญ่ และแครอท แต่ในกะหล่ำปลีไม่เกิดผลของแสงสีแดง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

3.2.2 <u>อายุพืช</u> (Age of plant)

อายุพืชขณะที่ได้รับอุณหภูมิต่ำนั้นจะมีความสำคัญต่อการออกดอกเช่นกัน Liao and Sheen (1974) พบว่าผักกาดขาวปลีที่มีอายุมากจะมีการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ดีกว่าพวกที่

ยังเล็กอยู่ คือ จัดเป็นพวก "Plant vernaliztion" ไม่ใช่พวก "Seed vernalization" แต่ผลแย้งกับงานทดลองของ Permadi (1974) พบว่าระยะที่เมล็ดกำลังงอกเมื่อนำไปไว้ที่อุณหภูมิต่ำ (5-10 °ซ)เป็นเวลานาน 3 สัปดาห์ จะทำให้ต้นกล้าสมบูรณ์และมีการออกดอกสูงสุดแม้ให้อุณหภูมิต่ำระยะที่ต้นอายุมากขึ้น ก็ยังตอบสนองไม่ต่างจากผลของอุณหภูมิต่ำกระตุ้น ระยะเมล็ดกำลังงอก (Elers and Wiebe, 1984) เช่นเดียวกับผักกาดหัว Guttormsen and Moe (1985) พบว่าภายหลังเมล็ดงอกมีอายุตั้งแต่ 1 จนถึง 3 สัปดาห์ผลของอุณหภูมิต่ำที่จะกระตุ้นการออกดอกกลับช้าลง และยังขึ้นกับที่มาของเมล็ดด้วย Yoon et al., (1983) พบว่าเมล็ดที่ผ่านการเก็บรักษาไว้ระยะหนึ่ง จะสามารถตอบสนองต่อผลของอุณหภูมิต่ำคือ ยืดตัวได้เร็วกว่าเมล็ดซึ่งพึ่งเก็บใหม่ ในทำนองเดียวกัน Yoon et al., (1984) ทดลองให้อุณหภูมิต่ำแก่เมล็ด 4, 10 และ 15 °ซ. นานเท่ากันคือ 15 วัน พบว่าเมล็ดที่ผ่านการเก็บรักษาไว้นาน 1 ปี จะให้ต้นที่ยืดตัวมากกว่าต้น ซึ่งเกิดจากเมล็ดเก็บใหม่ และการตอบสนองนี้เป็นการตอบสนองต่ออุณหภูมิทุกระดับ และทุกพันธุ์ (13 พันธุ์) ต้นที่เจริญมาจากเมล็ดได้จากเก็บมาใหม่ อัตราการยืดช้า ขึ้นกับพันธุ์ นอกจากนี้สภาพดังกล่าวที่อุณหภูมิ 15 และ 10 °ซ. จะตอบสนองได้น้อยกว่าที่ 4 °ซ.

ในกะหล่ำปลี พบว่าอายุเป็นปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อการยืดตัวของยอด นอกจากปัจจัยอื่น เช่น วันหว่านเมล็ดปลูก ปริมาณไนโตรเจนในดิน แหล่งที่มาของเมล็ด และอุณหภูมิ (Ministry of Agriculture London, 1968) การให้อุณหภูมิต่ำแก่เมล็ดจะตอบสนองด้วยการออกดอกได้น้อยกว่า เมื่อให้กับต้นที่มีอายุมากขึ้น Patil (1970) ทดลองกับกะหล่ำปลีพันธุ์ Nasaki Nakata พบว่าต้นกล้า ซึ่งเจริญมาจากเมล็ดที่เคยผ่านอุณหภูมิต่ำ(3-5 °ซ.นาน 6 สัปดาห์) เมื่อให้อุณหภูมิ 8-12 °ซ. จะสามารถเร่งการยืดตัว และออกดอก ติดเมล็ดที่มีคุณภาพดี แต่การให้อุณหภูมิต่ำแก่เมล็ด ผลของอุณหภูมิต่ำลดลงอย่างชัดเจนคือสู้กับการให้กับต้นพืชไม่ได้ในสภาพธรรมชาติ ขณะที่ต้นกำลังเจริญ หากได้รับอุณหภูมิก่อนที่จะเข้าปลีสามารถยืดตัว และสร้างช่อดอกได้ หรือขณะที่หัวแก่แล้วอุณหภูมิต่ำยังสามารถช่วยสร้างดอกได้เช่นกัน ผลของอุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอกที่อายุต่างๆ จึงใช้เป็นตัวกำหนดวันออกดอกในพืชแต่ละพันธุ์ ซึ่งจะเป็นผลดีในแง่ปรับปรุงพันธุ์และประหยัดเวลาที่ใช้หลังปลูกจนออกดอก (Thompson and Kelly, 1957) ทั้งนี้ต้องสัมพันธ์กับระดับและช่วงเวลาของอุณหภูมิต่ำ (4 °ซ) แก่ต้นกระหล่ำปลี อายุ 150 วัน ใช้เวลาสั้นกว่าพวกที่ อายุ 88 วัน จึงจะออกดอกได้ บางพันธุ์อายุ 2 และ 3 สัปดาห์สามารถยืดตัวและออกดอกได้ภายหลังที่กระตุ้นด้วย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

อุณหภูมิต่ำ (5 °ซ.) นาน 6 และ 8 สัปดาห์ตามลำดับ (Heide, 1970) บางพันธุ์ที่ต้องการอุณหภูมิต่ำระยะหัวแก่ใช้เวลานาน 6-8 สัปดาห์นั้นถ้าเป็นต้นอ่อนจะต้องเพิ่มช่วงอุณหภูมิต่ำนานเพิ่มขึ้น 8-10 สัปดาห์ (FAO, 1961)

เกี่ยวกับอายุที่เหมาะสมสำหรับการกระตุ้นการออกดอกโดยอุณหภูมิต่ำนี้ อาจพิจารณาจากขนาดของลำต้นก็ได้ Thompson and Kelly (1957) รายงานว่าขนาดต้นที่เหมาะสมคือขนาดใหญ่ (ขึ้นกับหลายปัจจัย) ควรมีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 6 ม.ม. ขึ้นไปหรือ 1 ซ.ม. (FAO, 1961) จะออกดอกได้ดีและมีเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดสูง การเพิ่มขนาดของลำต้นอาจทำได้โดยการให้ปุ๋ยในระยะเจริญ (โดยเฉพาะไนโตรเจน) อย่างสมบูรณ์ก่อนที่จะรับอุณหภูมิต่ำ แต่การให้ปุ๋ย หลังให้อุณหภูมิต่ำไม่ค่อยมีผลต่อการออกดอกมากนัก ขณะที่รับอุณหภูมิต่ำอาจจะทำให้ใบร่วงและชงักการเจริญเติบโต จะเกิดมากถ้าช่วงเวลานานขึ้น การให้อุณหภูมิต่ำของกะหล่ำปลีระยะเข้าหัวแก่แล้วหากความเย็นไม่พอเพียงสำหรับการชักนำการออกดอกจะยังคงเจริญเข้าหัวได้เรื่อง ๆ อาจถึง 3 ปี เมื่อไรก็ตาม ถ้าได้รับอุณหภูมิต่ำและช่วงเวลานานพอก็ยังสามารถยืดช่อดอกและผลิตเมล็ดได้อีก ในกะหล่ำดาวสามารถชักนำการออกดอกได้ดีเมื่อผ่านการเจริญทางกิ่ง ใบ เต็มที่ ควรมีจำนวนข้อปล้อง 30 ข้อขึ้นไป พืชพวกที่มีข้อยอดสั้น เช่น แครรอท บีท อายุที่ตอบสนองนั้นได้ทั้งเมล็ดและขณะเป็นต้นอ่อน และจำเป็นต้องได้มีการเจริญทางรากหัวแล้ว จึงจะตอบสนองได้ดีสำหรับการกระตุ้นของต้นอ่อนซึ่งเข้าใจว่าให้น้ำตาล คล้ายกับส่วนของเอนโดสเปิร์มในการให้อุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอกของเมล็ดพืชล้มลุกพวกธัญญพืชเมืองหนาว

3.2.3 <u>สารควบคุมการเจริญ</u> (Plant growth regulator)

การแทงช่อดอกและออกดอกของพืชตระกูลกะหล่ำนี้สามารถชักนำให้เกิดดอกได้โดยการใช้สารควบคุมการเจริญบางชนิด จิบเบอเรลลินเป็นสารตัวหนึ่งที่มีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับผลของอุณหภูมิต่ำกระตุ้น การออกดอกของพืชหลายชนิด แต่ก็ยังไม่ทราบแน่ชัดว่ามีความสัมพันธ์กันอย่างไร มีหลายกรณีที่การให้สารนี้แก่พืชที่ต้องการความเย็นสำหรับการกระตุ้นการสร้างดอก แล้วไม่ทำให้เกิดดอกได้เลย ต้องผ่านความเย็นก่อนจึงจะออกดอกได้ AVRDC (1976) พบว่าการให้ GA_3 จากภายนอกเข้าไปจะสามารถทำให้ผักกาดขาวปลีออกดอกได้ทั้ง ๆ ที่อยู่ในสภาพวันสั้นหรืออุณหภูมิสูง นอกจากนี้ GA_3 ยังสามารถช่วยเร่งการออกดอกให้เร็วขึ้นอีกด้วย Liu (1981) พบว่า

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

การให้ GA_3 จะมีผลเหมือนกับการให้อุณหภูมิต่ำ 10 -13 °ซ. เป็นเวลานาน 10 วัน โดยที่ GA_3 ไม่มีผลกระทบกระเทือนต่อจำนวนใบ นอกจากนั้นอัตราการงอกของละอองเกสรผู้ก็ไม่แตกต่างจากปกติ ดังนั้น GA_3 จึงไม่น่าจะมีผลต่อการติดฝักและผลผลิตของเมล็ดและแม้ว่า GA_3 จะสามารถทำให้ลำต้นพืชยืดยาวได้จริง แต่ว่าบางครั้งก็ไม่สามารถทำให้ออกดอกได้ถ้าไม่ได้รับอุณหภูมิต่ำมาก่อน (Peng, 1979) ในคื่นฉ่ายฝรั่ง GA_3 เป็นเพียงช่วยให้ยืดตัวได้เร็ว (Pressman et al.,1978) ในหัวบีทถ้าให้ GA_3 จะชักนำให้แตกยอด แม้ว่าจะยืดยาวถึง 1 เมตรก็ไม่เกิดดอก เนื่องจากไม่ผ่านอุณหภูมิต่ำมาก่อน (Chouard, 1960) ในผักกาดหัว ได้ทดลองให้อุณหภูมิต่ำร่วมกับการให้ GA_3 โดยการฉีดพ่นจะช่วยให้มีเปอร์เซนต์การออกดอกสูงสุด และแทงช่อดอกและออกดอกได้เร็ว (Pyo et al., 1976)

โดยทั่วไปแล้วจิบเบอเรลลินจะเป็นสาเหตุของการยืดตัวของยอด(Kulwal et al., 1975) ซึ่งจะเกิดก่อนที่จะมีดอกเกิดขึ้นของต้นพืชที่ผ่านอุณหภูมิต่ำ และมักจะให้เป็นตัวการชักนำพืชวันยาวออกดอกได้โดยไม่ผ่านความเย็น ส่วนพืชที่ไม่ขึ้นกับวันสั้นหรือวันยาว แต่ต้องการความเย็นเพื่อกระตุ้นให้เกิดดอกนั้น การให้จิบเบอเรลลินก็สามารถกระตุ้นให้เกิดดอกโดยไม่ผ่านความเย็นได้ ในบางพันธุ์การทดลองของ De Guzman and Rosario(1982) ได้ใช้ GA_3 พ่นให้แก่กะหล่ำปลี โดยใช้ความเข้มข้น 1,000 สตล. พบว่า GA_3 เข้าไปเพิ่มระดับของ GA_3 และออกซินภายในต้นและใบเพิ่มขึ้นอย่างมาก และ GA_3 จะสูงสุดเมื่ออายุ 50 และ 90 วัน หลังจากเพาะเมล็ด การเพิ่มขึ้นของ GA_3 และไซโตไคนินที่ 90 วันนี้จะสามารถช่วยกระตุ้นให้กะหล่ำปลีออกดอกได้ Badawi and El- Sahhar (1980) พบว่าการให้ GA_3 50 สตล. หลังจากย้ายปลูก 4 สัปดาห์จะสามารถช่วยให้กะหล่ำปลียืดช่อดอกได้ และ GA_3 ยังช่วยให้ออกดอกได้มากขึ้นอาจเป็นเพราะ GA_3 ที่ให้ ระหว่างการให้อุณหภูมิต่ำ หรือหลังจากการให้อุณหภูมิต่ำแล้วไปช่วยลดการเกิดผลลบล้างอุหภูมิต่ำ (Devernalization) ที่เกิดเนื่องจากอุณหภูมิสูงเกินไปได้ (Gower and Barclay, 1981)

ปริมาณ GA_3 มักพบเสมอว่า เพิ่มขึ้นภายหลังจากการให้อุณหภูมิต่ำ อาจไม่ผลิตขึ้นขณะรับอุณหภูมิต่ำ Vinc-Prue (1975) รายงานว่า ใน <u>Lunaria ananua</u> ซึ่งเป็นพืชอายุ 2 ปี เจริญเป็นข้อยอดสั้น ไม่พบการสะสมปริมาณ GA_3 ขณะที่รับอุณหภูมิต่ำด้วยเหตุนี้ GA_3 ภายในต้นที่เพิ่มขึ้นไม่น่าจะมีผลโดยตรงต่อผลของอุณหภูมิกระตุ้นการออกดอกควรเป็นผล ซึ่งเกิดภายหลังของการให้ความเย็น เพื่อต้องการ GA_3 นำไปร่วมกับขบวนการเกิดดอก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

3.2.4 การถ่ายทอดทางพันธุกรรม

พืชแต่ละชนิดต้องการอุณหภูมิต่ำเพื่อกระตุ้นหรือชักนำให้เกิดดอกต่างกัน รวมทั้งอายุการเจริญต่างกันก็มีผลต่อการกระตุ้นต่างกันด้วย นอกจากนี้พืชบางชนิดยังต้องการช่วงแสงมาเกี่ยวข้องกับอุณหภูมิต่ำด้วย จึงจะเกิดผลกระตุ้นให้ออกดอกได้อย่างสมบูรณ์ และแม้แต่พืชพันธุ์เดียวกันหรือสายพันธุ์เดียวกัน ยังมีความสามารถในการตอบสนองแตกต่างกัน ตัวอย่างเช่น เบญจมาศ (Chrysanthemum morifolum) Vinc-Prue (1975) พบว่าแต่ละพันธุ์มีความแตกต่างกันในด้านปัจจัยสำหรับกระตุ้นให้เกิดดอกเช่น บางพันธุ์ต้องการอุณหภูมิต่ำเท่านั้นเพื่อกระตุ้นการออกดอก แต่บางพันธุ์อาจต้องการเพียงบางส่วน หรือไม่ต้องการเลย แต่ส่วนใหญ่ก็ยังต้องการความเย็นเพื่อการออกดอก Chouard (1960) รายงานว่าผักกาดหอม บางพันธุ์ที่สามารถเกิดดอกได้โดยไม่ขึ้นกับอุณหภูมิต่ำ แต่ความเย็นช่วยให้เจริญได้ดอกที่สมบูรณ์ และออกดอกได้เร็วกว่าการไม่ได้รับอุณหภูมิต่ำ

ความต้องการอุณหภูมิต่ำสำหรับกระตุ้นการออกดอก เป็นคุณสมบัติอย่างหนึ่งที่ถ่ายทอดทางพันธุกรรมได้รวมทั้งลักษณะการตอบสนองทางสรีรวิทยาด้วย เนื่องจากว่าแต่ละเมล็ดได้มาจากการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของพันธุ์พ่อแม่ และบรรพบุรุษที่แตกต่างกัน จึงแสดงความต้องการผลของอุณหภูมิต่ำให้เกิดดอกได้ต่างกัน (Ministry of Agriculture, 1968) พันธุ์พื้นเมืองหรือพันธุ์ป่าค่อนข้างจะตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ง่าย แต่อาจจะมีบางต้นที่กลายพันธุ์และตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ยาก และหากผสมข้ามกันจึงมีความแตกต่างกันมาก Thompson and Kelly (1957) พบว่ากะหล่ำปลีพันธุ์ที่มีหัวขนาดเล็ก เข้าปลีแน่นและสม่ำเสมอจะมีช่อดอกและผลิตเมล็ดได้น้อยกว่าพันธุ์ซึ่งเข้าปลีหลวม มีใบมาก

ระดับการแสดงออกทางพันธุกรรม ยังขึ้นกับสภาพแวดล้อมอีกด้วย และเนื่องจากการจับคู่ของยีน (allele) ที่ควบคุมลักษณะการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำมีความแตกต่างกันมาก การถ่ายทอดทางพันธุกรรม จึงไม่ค่อยเป็นไปตามกฎการถ่ายทอดตามหลักของเมนเดล Thompson and Kelly (1957) ได้ศึกษาลักษณะพันธุกรรมภายใน (genotype) ของพืชสกุลกะหล่ำ พบว่ายีนควบคุมการตอบสนองของพวก Diploid, Tetraploid และ Allotetraploid เหล่านี้มีผลต่อการตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำและสูงต่างกัน

ในเขตต่างๆ ของโลกจะมีช่วงของอุณหภูมิเย็นจัดไม่เท่ากัน พืชพันธุ์ที่ขึ้นอยู่ในเขตที่มีอุณหภูมต่ำนาน ๆ มักต้องการช่วงอุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอกช่วงนานกว่าพันธุ์ที่ขึ้นในเขตช่วงหนาว

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สั้นกว่า เช่น Evans(1971) ได้ทดลองในพืชตระกูลหญ้าเขตหนาวคือ หญ้าสกุล Lolium หลายพันธุ์ พบว่า Lolium perenne เป็นพืชชนิดที่ต้องการอุณหภูมิต่ำจึงจะออกดอก ส่วน Lolium multiflorum นั้นไม่ต้องการแต่ถ้านำเอาพืชทั้งสองชนิดมาผสมกัน พบว่าลูกผสมที่ได้ต้องการอุณหภูมิกระตุ้นช่วงสั้นกว่า L. perenne ทั้งนี้เพราะความสามารถในการแสดงออกของอุณหภูมิต่ำกระตุ้นการออกดอก อยู่ภายใต้การควบคุมของยีนหลายตัว

ในผักกาดขาวปลี Guttormsen and Moe (1985) พบว่าพันธุ์ไม่ทนร้อนสามารถยืดช่อดอกและออกดอกได้ ภายหลังที่ได้รับอุณหภูมิ 18 °ซ (นาน 4 สัปดาห์) ในขณะที่พันธุ์ทนร้อนจะยืดช่อดอก และออกดอกได้ภายหลังที่ให้อุณหภูมิสูงถึง 24 °ซ Thompson and Kelly (1957) รายงานว่าพันธุ์หนักจะผลิตช่อดอกและติดเมล็ดได้น้อยกว่าพันธุ์เบา หลังจากได้รับอุณหภูมิกระตุ้นสภาพเดียวกัน

เนื่องจากว่าพืชแต่ละพันธุ์ ได้มีพัฒนาการหรือผ่านการปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมต่างกัน ดังนั้นการศึกษาผลของอุณหภูมิต่ำที่มีต่อการชักนำการเกิดดอก ในพื้นที่หนึ่งควรรายงานเฉพาะในพื้นที่นั้น ผลอาจจะไม่เกิดซ้ำในอีกพื้นที่หนึ่ง นอกจากนี้พันธุ์ที่ใช้ศึกษาควรเป็นสายพันธุ์แท้ (Inbred line) ซึ่งมีโครงสร้างทางพันธุกรรมคล้ายกัน จะทำให้เปรียบเทียบผลได้ถูกต้องยิ่งขึ้น การแสดงออกจึงจะเป็นผลจากสภาพแวดล้อม

4. การลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำ (Devernalization)

ผลการชักนำให้ออกดอกด้วยอุณหภูมิต่ำนี้ สามารถลบได้โดยการให้อุณหภูมิสูง ปรากฏการณ์ที่อุณหภูมิสูงสามารถลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำ คือทำให้ไม่สามารถเกิดดอก หรือทำให้หยุดการพัฒนาของดอกเรียกว่า "Devernalization" ในข้าวไรย์ พบว่าพวกที่ได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นช่วงเวลาสั้น ๆ จะสามารถลบผลให้กลับคืนสู่สภาพเดิมได้ง่าย การได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นเวลานานๆ จะทำให้ผลจากอุณหภูมิต่ำมีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง เช่น การได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นเวลาถึง 8 สัปดาห์ก่อนจึงให้ได้รับอุณหภูมิสูง (35 °ซ) ก็จะไม่มีผลทำให้เปลี่ยนกลับคืนสู่สภาพเดิมได้อีก (Vince-Prue, 1975) ส่วนในอาติโชค จะเกิดผลลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำ (1-7 °ซ นาน 15 วัน) ได้ก็ต่อเมื่อให้อุณหภูมิสูง 18 °ซ ขึ้นไป (Gerakis et al., 1969)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ความยากง่ายในการลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำขึ้นอยู่กับระดับ และช่วงเวลาของอุณหภูมิต่ำที่ได้รับมาแล้ว Ito et al. (1969) ทดลองกับกะหล่ำปลีโดยให้อุณหภูมิต่ำจนเกิดการชักนำให้ออกดอกแล้วจึงให้อุณหภูมิสูงระดับต่าง ๆ ตั้งแต่ 5 °ซ จนถึง 30 °ซ พบว่าการออกดอกของกะหล่ำปลีลดลงตามอุณหภูมิที่เพิ่มขึ้น ในผักกาดหัว จากการทดลองลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำที่ให้แก่เมล็ด โดยใช้อุณหภูมิสูง (30 °ซ)พบว่าจะไม่สามารถลบล้างได้เลย เมื่อเมล็ดได้รับอุณหภูมิสูงต่ำเป็นเวลานานจนพอที่จะทำให้เกิดผลของอุณหภูมิต่ำที่สมบูรณ์แล้ว (Vince-Pure, 1975)

การให้อุณหภูมิสูง โดยการให้สลับกับการให้อุณหภูมิต่ำสามารถเกิดผลลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำได้เช่นกัน Heide (1970) ทดลองกับกะหล่ำปลี พบว่าการให้อุณหภูมิสูง 24 °ซ หรือ 28 °ซ โดยให้สลับกับการให้อุณหภูมิต่ำ 5 °ซ วันละ 8 ชั่วโมง เป็นเวลา 20 วัน พบว่าอุณหภูมิสูงที่ให้สลับกับอุณหภูมิต่ำนี้สามารถลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำได้ แต่ถ้าสลับด้วยอุณหภูมิปานกลาง 12 °ซ หรือ 15 °ซ จะชักนำให้เกิดช่อดอกได้บ้างเล็กน้อย

แสงความเข้มต่ำ ก็มีส่วนร่วมในการลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำได้ เช่น ในเบญจมาศพบว่าการลบล้างโดยอุณหภูมิสูงต้องอยู่ในสภาพความเข้มของแสงต่ำ (200 Lux) แต่ในพืชบางชนิดสีของแสงอาจชักนำให้เกิดผลของอุณหภูมิต่ำที่สมบูรณ์ได้เช่น ในข้าวไรย์ฤดูหนาวนั้นเมล็ดที่ได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นช่วงเวลาที่น้อยกว่าที่ควร (อย่างน้อย 9 สัปดาห์) แสงสีแดงจะช่วยให้ออกดอกเร็วขึ้นแต่ถ้าได้รับความเย็นเพียงพอแสงสีแดงก็จะไม่มีผลอย่างไร (Vince-Prue, 1975)

ความยาวช่วงแสงก็มีผลในการลบล้างผลของอุณหภูมิต่ำได้เช่นกัน เช่น บีท (beet) ซึ่งเป็นพืชที่ต้องการอุณหภูมิต่ำ เพื่อการชักนำให้เกิดตาดอก และต้องการวันยาวเพื่อการแทงช่อดอกต้นบีทที่ได้อุณหภูมิต่ำและมีลำต้นยืดตัวแล้วนี้หากย้ายไปอยู่ในสภาพวันสั้น มันจะสูญเสียผลของอุณหภูมิต่ำกลับมาเจริญทางกิ่ง ใบ โดยมีพุ่มแจ้อีก และจะไม่สามารถกระตุ้นให้ออกดอกได้อีก โดยการให้วันยาวเว้นไว้แต่จะกลับมาให้ได้รับอุณหภูมิต่ำอีกครั้งหนึ่ง แต่ก็เกิดผลของอุณหภูมิต่ำได้ยากกว่าคราวแรก (Chouard, 1960)

พืชอายุสองปีหรือพืชยืนต้นนั้น พบว่า ตาหรือยอดเท่านั้นที่ตอบสนองต่ออุณหภูมิต่ำได้ ในฤดูร้อนซึ่งเป็นฤดูที่จะออกดอก ตาบางตาอาจถูกลบล้างผลของอุณภูมิต่ำเมื่อได้รับอุณภูมิสูงเกินไปในฤดูร้อน และตาบางตาไม่เจริญเป็นช่อดอกเพราะได้รับอุณภูมิสูงต่ำในฤดูหนาวไม่เพียงพอ หรือเป็นเพราะเป็นตาแฝง (adventitious bud) ที่เกิดขึ้นใหม่ในฤดูร้อนถัดมาจึงยังไม่สามารถออกดอกได้ เว้นแต่จะได้อุณหภูมิต่ำในฤดูหนาวต่อมาเสียก่อนจึงจะสามารถเกิดดอกได้ (Chouard, 1960)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

5. การผสมตัวเองไม่ได้ (Self-incompatibility)

ปกติกะหล่ำปลี จะเป็นพืชผสมข้ามโดยอาศัยแมลงเป็นส่วนใหญ่ ดังนั้นจึงมีพันธุกรรมภายในต้นอยู่ในรูปเฮทเทอโรไซกัส (heterozygouse) ในอัตราค่อนข้างสูง และเมื่อมีการผสมตัวเองไปหลาย ๆ ชั่ว ความแข็งแรงของต้นพืชจะลดลง ทำให้ต้นมีขนาดเล็กลง ความต้านทานต่อโรค และสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมจะลดลงด้วย การผสมตัวเองไม่ได้ จึงเป็นกลไกอันหนึ่งในการป้องกันการผสมตัวเองในพืชสกุลกะหล่ำ (Brassica spp.)

การผสมตัวเองไม่ได้หมายถึง การไม่สามารถผลิตเมล็ดได้เนื่องจากขบวนการทางชีวเคมี ซึ่งมีผลก่อให้เกิดการกีดกันทางสรีรวิทยา (physiological hindrance) ทั้ง ๆ ที่ไข่และละอองเกสรสมบูรณ์เป็นปกติทุกอย่าง ทั้งนี้เนื่องจากละอองเกสรไม่สามารถงอกท่อนำละอองเกสร(pollen tube) ผ่านก้านเกสรเมีย (style) ไปยังไข่ได้ หรืออาจจะงอกได้แต่ช้ามาก ทำให้ทั้ง generative nucleus หรือไข่ตายเสียก่อนการผสม ลักษณะเช่นนี้อาจจะเกิดขึ้นตอนใดตอนหนึ่งก็ได้ในช่วงระหว่างขบวนการถ่ายละอองเกสรกับการปฏิสนธิ (Heslop-Harrison, 1975)

Ockendon and Gate (1975) พบว่าในกะหล่ำปลีละอองเกสรของพวกที่ผสมตัวเองได้กับพวกที่ผสมตัวเองไม่ได้นั้นจะมีอัตราการงอกท่อนำละอองเกสรไม่ต่างกัน แต่พวกที่ผสมกันไม่ได้นั้นมีจำนวนท่อนำละอองที่ตอนปลายก้านเกสรตัวเมีย (style) มากกว่าที่โคนก้าน แสดงว่า การงอกของท่อละอองเกสรจะเกิดขึ้นได้ช้าหรืออาจถึงกับหยุดการงอกไปเลยทำให้ไม่มีการผสม เพราะทั้งเซลล์ผู้ หรือไข่อ่อนอาจตายก่อนการผสม พวกที่งอกท่อนำละอองเกสรได้จะมีอัตราความเร็วสูงสุดประมาณ 0.4-0.7 ม.ม./ชม. หากเฉลี่ยทั้งหมดจะมีความเร็วประมาณ 0.14-0.34 ม.ม/ชม.

Kanno and Hinata (1969) พบว่า โดยทั่วไปแล้วยอดเกสรเมียของพืชตระกูลกะหล่ำจะมีชั้นของเซลปาปิลลา (papilla) อยู่ทั่วผิว ซึ่งผนังของเซลเหล่านี้ จะประกอบด้วยสารเพคติน - เซลลูโลส (pectin - cellulose) อยู่ด้านใน และมีคิวติเคิล อยู่ด้านนอก โดยมีขี้ผึ้งเคลือบอยู่ ในกรณีที่มีการผสมข้าม ท่อนำเกสรผู้จะสามารถแทงท่อนำละอองเกสรทะลุผ่านชั้นคิวติเคิล และเพคติน - เซลลูโลส ลงไปผสมกับไข่ได้ แต่ในการผสมตัวเองนั้นท่อนำละอองเกสรแม้จะสามารถแทงทะลุผ่านชั้นคิวติเคิลลงไปได้ แต่ก็จะไม่อาจผ่านชั้นของเพคติน-เซลลูโลส ลงไปผสมกับไข่ได้ Tatebe (1945) เชื่อว่าการที่ผสมตัวเองไม่ได้นั้นจะเป็นผลมาจากปฏิกิริยาระหว่างเซลปาปิลลาของยอดเกสรเมียกับละอองเกสรเอง Gaude and Dumas (1984) ตรวจพบโครงสร้างคล้ายแผ่น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เยื่อ (membrane-like structure) บนผิวของละอองเกสรผู้ที่แก่แล้วของ Brassica napus cv. Jetta และ B. oleraceae var. acalipa มีลักษณะเป็น (Frilamella structure) รอบ ๆ ส่วน exine ซึ่งเป็นชั้นเนื้อเยื่อภายนอก เข้าใจว่าชั้นของเนื้อเยื่อนี้ อาจจะเกี่ยวข้องกับการรับรู้ปฏิกิริยาการผสมได้หรือไม่ได้ของเกสรผู้กับเกสรเมีย

การผสมตัวเองไม่ได้อาจเกิดจากสารบางอย่าง ที่มีอยู่ในยอดเกสรตัวเมียที่สามารถยับยั้งการงอกของละอองเกสรผู้ Ferrari and Wallace (1975) ทดลองเลี้ยงละอองเกสรในสภาพปลอดเชื้อในสูตรอาหารที่ประกอบด้วย Sucrose+H_3BO_3+$CaCl_2$ และสารบริสุทธิ์ polyethylene glycol 20,000 (PGE) พบว่าการงอกของเกสรผู้ของกะหล่ำปลีถูกยับยั้ง เมื่ออาหารมีสารที่สกัดจากยอดเกสรเมียในต้นเดียวกัน แต่ในบร็อคโคลี่และ Collard ไม่เกิดผลยับยั้งเมื่อให้สารที่สกัดจากยอดเกสรเมียของต้นเดียวกัน

5.2 พันธุกรรมที่ควบคุมการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้

การผสมตัวเองไม่ได้ในพืชทั่ว ๆ ไป จะมีระบบควบคุมอยู่ 2 ระบบ คือ

1. ระบบพันธุกรรมของละอองเกสรผู้ (gametophytic system)
2. ระบบพันธุกรรมของต้นพืชให้กำเนิดละอองเกสรตัวผู้ (Sporophytic system)

ทั้งสองระบบนี้จะถูกควบคุมด้วยสารพันธุกรรมตัวเดียว คือ "S" locus แต่มีหลายอัลลีล (multiple alleles) ใน gametophytic incompatibility ถ้าพันธุกรรมภายในของละอองเกสรเหมือนกันกับของเนื้อเยื่อ ของก้านเกสรเมีย (style tissue) แล้วละอองเกสรจะไม่สามารถงอกลงไปผสมกับไข่ ได้ พืชที่แสดงลักษณะ gametophytic incompatibility ได้แก่ ยาสูบ ข้าวไรน์ บีทน้ำตาล และพวกผักตระกูลกะหล่ำ แต่ส่วนใหญ่ Lewis (1954) พบว่าในพืชตระกูลกะหล่ำนี้การควบคุมการผสมตัวเองไม่ได้จะเป็นแบบ Sporophytic system แทบทั้งหมด

ส่วนการผสมไม่ได้ เนื่องจากการควบคุมโดยพันธุกรรมของพ่อแม่ที่ให้กำเนิดละอองเกสรผู้(sporophytic incompatibility)คล้ายคลึงกับ gametophytic incompatibility โดยที่การผสมกันได้ หรือไม่ได้นั้นจะถูกควบคุมด้วยพันธุกรรมตัวเดียว (single gene) คือ "S" locus ที่มีหลายอัลลีลเหมือนกัน แต่จะต่างกันตรงที่ sporophytic incompatibility การผสมได้หรือไม่นั้นควบคุมโดย diploid nucleus ของเซลล์ลีบพันธุ์พ่อแม่ (sporophyte) ซึ่งคู่ของยีน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(alleles) จะแสดงปฏิกิริยาต่อกันตั้งแต่ระดับอิสระ (independence) จนถึงระดับข่มกันอย่างสมบูรณ์ (completedominance) (East and Magelsdorf, 1925)

ในการเรียกชื่อของ sporophytic system ที่ใช้แยกแต่ละอัลลีลออกจากกันนั้น จะใช้แทนด้วยตัวอักษร S_1S_2, S_1S_3,......S_2S_3, S_2S_4 ไปเรื่อย ๆ แล้วแต่ว่าพืชชนิดนั้นมีกี่อัลลีล ถ้าสมมุติว่ามี 2 อัลลีล ที่แสดงออกเป็นอิสระต่อกัน (independence) เมื่อละอองเกสรผู้ตกลงบนยอดเกสรเมียของต้นเดียวกัน หรือต้นที่มี "S - factor" เหมือนกันจะติดเมล็ดน้อยมาก เช่น S_1S_2 ผสมกับ S_1S_2 หรือ S_1S_2 ผสมกับ S_1S_3 พืชที่ผสมกันได้ก็ต่อเมื่อต้นพ่อและแม่มี S-factor ที่ต่างกัน เช่น S_1S_2 ผสมกับ S_3S_4 หรือ S_1S_3 ผสมกับ S_2S_4 เป็นต้น แต่อย่างไรก็ตามในสภาพความเป็นจริง มีข้อยกเว้นมากมาย เช่น การข่มกันของอัลลีลต่าง ๆ ซึ่งเป็นลักษณะโดยทั่วไปของ Sporophytic system โดยที่มีการข่มกันแบบข่มร่วมกัน (Co-dominace) จะเกิดขึ้นมากที่สุด นอกจากนั้นความสัมพันธ์ระหว่างอัลลีล S ในละอองเกสรผู้ (pollen) จะไม่เหมือนกับในยอดเกสรเมีย เช่น ถ้า S_3 ข่ม S_1 การผสมระหว่าง S_1S_2 กับ S_1S_3 ซึ่งตอนแรก (แสดงเป็นอิสระต่อกัน) ผสมไม่ได้ จะสามารถผสมกันได้ทันที

ถึงแม้ว่าอัลลีล S จะสามารถแยกเป็นลักษณะเด่นและลักษณะด้อยได้ก็ตาม แต่ก็มีความสลับซับซ้อน Ockendon (1978) และ Yoon et al. (1984) พบว่าพฤติกรรมการแสดงออกที่แตกต่างกันของละอองเกสรผู้และยอดเกสรตัวเมียจะเกิดข่มกันแบบไม่เป็นเส้นตรง (non-linear) คือไม่เป็นไปในทำนองเดียวกันเสมอไป ซึ่งลักษณะเด่นจะเปลี่ยนแปลงไปได้ เนื่องจากพื้นฐานทางพันธุกรรม สภาพทางสรีรวิทยา และสภาพแวดล้อมต่าง ๆ ด้วย

5.3 ปัจจัยที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้

(Factors affecting the expression of self-incompatibility)

Hinata (1981) ได้แบ่งปัจจัยสำคัญ ๆ ที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้ดังนี้คือ

5.3.1 <u>อันดับการพัฒนาของเกสรเมีย</u> (Stage of pistil development)

ความสามารถในการติดเมล็ดของพืชที่ผสมตัวเอง และผสมข้าม จะขึ้นอยู่กับอันดับการพัฒนาของเกสรเมีย เกสรเมียที่อ่อนเกินไป เมื่อมีการผสมจะไม่ติดเมล็ดแต่เมื่อเกสรเมีย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แก่ขึ้น ซึ่งเป็นช่วงดอกตูม การผสมตัวเองและผสมข้ามก็จะติดเมล็ดสูงขึ้น แต่ในช่วง 1-2 วันก่อนดอกบาน จนถึง 1-2 วัน หลังดอกบาน จะเป็นช่วงผสมตัวเองไม่ติดหรือติดน้อยมาก ในช่วงนี้การผสมข้ามจะติดเมล็ดสูงมาก ความแตกต่างของจำนวนเมล็ดที่ติดจากการผสมตัวเองและผสมข้าม ในช่วงดังกล่าวจะเป็นตัวบอกถึงความสามารถในการผสมตัวเองได้ดีเพียงใด ในดอกที่ยังอ่อนอยู่ คือดอกตูม จะไม่แสดงความแตกต่างของการติดเมล็ดในการ ผสมตัวเองและผสมข้ามมากนัก Free (1970) พบว่าในกะหล่ำปลี การงอกท่อนำละอองเกสรจากการผสมตัวเองจะช้ามาก และถ้าปล่อยให้งอกเป็นเวลานาน 5 วันขึ้นไปจะสามารถผสมกับไข่ได้ ซึ่งตามปกติแล้วยอดเกสรเมียมีความสามารถรับการผสมภายในเวลา 5 วัน หลังดอกบานและยังสามารถผสมตัวเองได้ก่อนที่ดอกจะบาน 4 วัน ในการผสมพันธุ์และปรับปรุงพันธุ์จึงใช้ประโยชน์จากวิธีการผสมตัวเอง ซึ่งทำได้ในระยะที่ดอกยังไม่บาน หรือช่วงดอกตูม มาผสมพันธุ์ (bud-stage) เพราะการสร้างท่อนำละอองเกสรมีเวลาพอที่จะผสมกับไข่อ่อนได้ก่อนที่ก้านเกสรตัวเมียจะเริ่มเหี่ยว แต่อย่างไรก็ตามการผสมตัวเองก็ยังติดเมล็ดได้น้อยกว่าการผสมข้าม Kakizaki (1930) พบว่าผสมตัวเองได้ตั้งแต่อยู่ในช่วงดอกตูมนี้ เรียกว่า "Juvenile compatibility" ส่วนดอกที่แก่แล้วถ้ายังสามารถผสมได้หลังจากดอกบาน 2-3 วัน ทั้งผสมตัวเองและผสมข้าม เรียกว่า "Senile compatibility" ซึ่ง Nieuwhof and Visser (1969) ได้ใช้ประโยชน์อันนี้ในการเพิ่มปริมาณสายพันธุ์แท้โดยอาศัยแมลง

Gonai and Hinata (1971) พบว่า อันดับการพัฒนาของเกสรเมีย ที่มีผลต่อการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้นั้น จะเกี่ยวข้องกับการเจริญของเซลปาปิลลาที่ยอดเกสรเมียเพราะเกี่ยวกับการสร้างสารพวกไกลโคโปรตีน (glycoprotein) ขึ้นที่เซลปาปิลลานี้ Nasrallah (1974) และ Nishio and Hinata (1977) พบว่า สารนี้จะตรวจพบที่ยอดเกสรเมียในระยะที่แก่พอดีเท่านั้น เมื่อ Shivanna et al. (1978) พบว่าไม่ตรวจพบสารนี้ในเซลปาปิลลา ในระยะที่ยังเป็นดอกตูมอยู่เลย แสดงว่าสารนี้จะมีความสัมพันธ์กับการงอกของละอองเกสรลงไปผสมกับไข่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

5.3.2 <u>อุณหภูมิ</u>

Kryuchkov and Mamonov (1975) พบว่า การผสมตัวเองไม่ได้ของกะหล่ำปลีจะเกิดสูงสุดเมื่อมีช่วงอุณหภูมิ 18-20 °ซ และมีการเพิ่มอุณหภูมิเป็น 30-32 °ซ จะมีการติดเมล็ดเพิ่มสูงขึ้นถึง 4 เท่า Gonai and Hinata (1971) พบว่าที่อุณหภูมิสูงจะช่วยเร่งการเจริญ

ของเกสรเมียและเซลปาปิลลาที่ผิวของยอดเกสรเมีย ซึ่งการเร่งการเจริญนี้จะไปรบกวนการแสดงออกของการผสมตัวเองไม่ได้

ช่วงฤดูกาล อาจมีผลต่อการผสมตัวเองไม่ได้ของพืชตระกูลกะหล่ำด้วย Richard and Thurling (1973) พบว่า ระดับของการผสมตัวเองได้ในช่วงฤดูร้อนจะสูงกว่าในช่วงฤดูหนาว และเมื่อมีการเพิ่มอุณหภูมิจาก 25 °ซ ไปเป็น 30 °ซ จะทำให้ระดับของการผสมตัวเองได้เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

5.3.3 ความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศ

Kanno (1973) พบว่าความชื้นสัมพัทธ์สูงกว่า (50%) จะทำให้จำนวนละอองเกสรงอกเพิ่มขึ้น และยังช่วยเร่งการงอกของท่อนำละอองเกสรผู้ด้วย ทั้งในการผสมตัวเองและผสมข้ามของกะหล่ำปลี เมื่อเปรียบเทียบกับพวกที่ได้รับความชื้นสัมพัทธ์ต่ำกว่า (50%) ในพวกที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างแรง ความชื้นจะไม่มีส่วนช่วยให้มีการผสมตัวเองให้ดีขึ้น แต่พวกที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างอ่อน ความชื้นจะสามารถช่วยให้ท่อนำละอองเกสรผู้ สามารถแทงผ่านลงไปในก้านชูเกสรเมีย และเกิดการผสมขึ้นได้

การตอบสนองต่อความชื้นสัมพัทธ์นี้จะแตกต่างกันไปตามสายพันธุ์ Ockendon (1978) พบว่าการผสมตัวเองของกะหล่ำดาว ในที่มีความชื้นสัมพัทธ์สูง จะสามารถเพิ่มการติดเมล็ดได้มากใกล้เคียงกับการผสมด้วยมือขณะดอกตูม ส่วนในกะหล่ำปลี Kryuchkov and mamonov (1975) พบว่าการผสมตัวเองไม่ได้จะเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ในสภาพที่มีความชื้นต่ำเมื่อเปรียบเทียบกับ สภาพที่มีความชื้นสูง แต่จากการทดลองของ Van Marreuwijk and Visser (1978) พบว่าความชื้นไม่มีผลต่อการผสมตัวเองไม่ได้เลย นอกจากนั้นภายใต้สภาพความชื้นสัมพัทธ์สูง 95% จะทำให้จำนวนละอองเกสรผู้งอกต่ำด้วย

5.3.4 ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ

Nakanishi et al. (1969) พบว่าการให้กาซคาร์บอนไดออกไซด์ ในปริมาณสูง ๆ (4%) แก่พืชที่ผสมตัวเองไม่ได้ จะสามารถผสมตัวเองได้เพิ่มขึ้น และการให้กาซคาร์บอนไดออกไซด์ใน ช่วงระยะเวลาที่เหมาะสมจะช่วยให้ละอองเกสรตัวผู้งอกได้เร็วขึ้น และช่วยทำ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ให้ท่อนำละอองเกสรผู้ แทงทะลุผ่านลงไปในก้านเกสรเมียได้เร็วขึ้นด้วย Nakanishi and Hinata (1975) ได้ให้คาร์บอนไดซ์ออกไซด์ความเข้ม 3.6 - 5.9% แก่ดอกบานเป็นเวลานาน 5 ชั่วโมงพบว่าสามารถเพิ่มจำนวนเมล็ดในสายพันธุ์ที่มีการผสมตัวเองไม่ได้อย่างแรงได้ ส่วนในสายพันธุ์ที่ผสมตัวเองไม่ได้อย่างอ่อน การให้คาร์บอนไดออกไซด์ ความเข้มข้น 1.4 เปอร์เซนต์ เป็นเวลานาน 4 ชั่วโมงก็เพียงพอแล้ว

ผลของคาร์บอนไดออกไซด์ ที่มีต่อขบวนการผสมตัวเองไม่ได้มีหลายประการ O'Niell et al. (1984) พบว่า คาร์บอนไดซ์ออกไซด์ไปยับยั้งการสร้างแคลโลส (callose) ที่ผิวของเซลปาปิลลา ทำให้ท่อละอองเกสรผู้สามารถแทงทะลุไปในก้านชูเกสรเมียได้ Dhaliwal and Malix (1982) พบว่า คาร์บอนไดซ์ออกไซด์ สามารถป้องกันการสร้างสารพวกไกลโคโปรตีนด้วย ซึ่งระยะเวลาที่เหมาะสมในการให้กาซคาร์บอนไดออกไซด์นั้น จะอยู่ในช่วงที่ละอองเกสรผู้กำลังงอกบนยอดเกสรเมีย นอกจากนั้นในที่ที่มีคาร์บอนไดออกไซด์สูง (4%) จะเร่งการปลดปล่อยเอนไซม์เอสเตอเรส จึงมีส่วนช่วยในการย่อยสลายสารคิวติเคิลบนยอดเกสรตัวเมียได้เร็วขึ้นทำให้ท่อนำละอองเกสรตัวผู้สามารถแทงทะลุลงไปได้เร็วขึ้น

6. สภาพแวดล้อมภูมิอากาศในที่สูง

ได้ศึกษาภูมิอากาศในที่สูงแถบเทือกเขาที่มีความลาดชัน และแบ่งสภาพภูมิอากาศที่สูง ไว้ดังนี้คือ

6.1 พลังงานแสงแดด

พลังงานแสงแดดจะเพิ่มขึ้นตามระดับความสูงที่เพิ่มขึ้น เนื่องจากความขุ่นมัวของบรรยากาศ การกระจายของแสง ตลอดจนการดูดซับแสงของชั้นบรรยากาศจะลดลงตามความสูงที่เพิ่มขึ้น ด้วยเหตุนี้ในช่วงที่ท้องฟ้าแจ่มใส จึงพบว่าการแพร่กระจายพลังงานจะเพิ่มขึ้นตามระดับความสูงที่เพิ่มขึ้นเนื่องจากความหนาของชั้นเมฆที่บดบังแสงแดดจะลดลงตามความสูงที่เพิ่มขึ้น

6.2 อุณหภูมิอากาศ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

ปกติอุณหภูมิอากาศจะวัดเหนือพื้นดิน 2 เมตร อุณหภูมิ จะลดลงตามระดับความสูงที่เพิ่มขึ้นคือประมาณ 0.5 ํซ. ต่อ 100 เมตร ดังนั้นในที่สูงของเขตหนาวและเขตชั้วโลกจึงมีอุณหภูมิต่ำกว่าในที่ราบและต่ำได้นานกว่า มีผลทำให้ฤดูกาลเพาะปลูกหรือช่วงการเจริญเติบโตสั้น เนื่องจากอุณหภูมิต่ำเกินไป จึงยับยั้งขบวนการต่าง ๆ ที่ต้องการอุณหภูมิที่เหมาะสม เช่น การสังเคราะห์แสง

6.3 อุณหภูมิของดินและพืช

การที่ที่สูงมาก ๆ มีพลังงานแสงแดดสูง แม้ว่าอุณหภูมิของอากาศจะต่ำก็ตามมีผลให้ผิวดินและต้นพืชมีอุณหภูมิสูงกว่าพวกที่อยู่ในที่ลุ่ม ในขณะเดียวกันอุณหภูมิที่ระดับลึกจากผิวดินจะลดลงตามระดับความสูงที่เพิ่มขึ้น ส่วนอุณหภูมิของพืชจะไม่สูงตามพลังงงานแสงแดดที่ได้รับ แม้จะไม่มีลมพัดเลยก็ตามเพราะมันสามารถระบายความร้อนด้วยการพาความร้อน (convect) อย่างมีประสิทธิภาพ อุณหภูมิที่สูงมากนี้ ก็ไม่เป็นอันตรายต่อส่วนโคนของต้นพืชเพราะมันทนต่ออุณหภูมิสูงได้ค่อนข้างดี

6.4 ลม

โดยทั่วไปความเร็วลมจะเพิ่มขึ้นตามระดับความสูง ปกติความเร็วลมที่เพิ่มขึ้นจนถึงระดับหนึ่งจะมีผลต่ออุณหภูมิของพืช การคายน้ำและการหายใจอยู่ช่วงหนึ่ง แต่ถ้าความเร็วลมเพิ่มมากขึ้นจะทำให้ใบคายน้ำมากขึ้นจนปากใบต้องลดขนาดลง มีผลทำให้ลดการดูดคาร์บอนไดออกไซด์ และการผลิตน้ำหนักแห้งลดลง

6.5 ความชื้นและการระเหย

เมื่อความสูงเพิ่มขึ้นความดันไอ (ความชื้นสัมบูรณ์) ของอากาศจะลดลงเช่น ที่ระดับความสูง 2,000 เมตร อากาศจะมีไอน้ำเพียงครึ่งเดียงของระดับน้ำทะเล ค่าความแตกต่างกันนี้พบว่ากลางคืนจะแตกต่างกันมาก ส่วนเวลากลางวันจะแตกต่างกันเพียงเล็กน้อย คือเมื่อระดับความสูงเพิ่มขึ้นอุณหภูมิอากาศจะลดลงเมื่ออุณหภูมิลดลงนั้นความดันไออิ่มตัวของน้ำจะลดลงอย่างมาก ดังนั้นแม้ว่าความชื้นสัมบูรณ์จะลดลงความชื้นสัมพัทธ์กลับเพิ่มขึ้นหรืออีกนัยหนึ่งคือ ค่าที่จะทำให้ไอน้ำอิ่มตัวจะลดลงตามระดับความสูง

6.7 ฝน

น้ำฝนจะเพิ่มขึ้นตามระดับความสูงจนถึงระดับหนึ่ง โดยเฉลี่ยนแล้วปริมาณน้ำฝนจะเพิ่มขึ้นเป็นสองเท่าเมื่อระดับความสูงเพิ่มจาก 700 เป็น 2,300 เมตร ค่าน้ำฝนที่วัดได้นี้ขึ้นอยู่กับทิศทางของลมที่พัดพาฝนมา ประกอบกับตำแหน่งที่ตั้งว่าภูเขาจะบดบังลม-ฝน หรือไม่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved