ใบรับรองวิทยานิพนธ์

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (พฤกษศาสตร์)

ปริญญา

พฤกษศาสตร์ | พฤกษศาสตร์

สาขา | **ภาควิชา**

เรื่อง ผลของบราสสิโนสเตียรอยด์ต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

Effects of Brassinosteroids on Photosynthesis, Pollen Germination and Seed Setting of Rice (*Oryza sativa* L.) cv. Pathum Thani 1 under Heat Stress

นามผู้วิจัย นางสาวจุติภรณ์ ทัสสกุลพนิช

ได้พิจารณาเห็นชอบโดย

อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก .....

(รองศาสตราจารย์คณพล จุฑามณี, D.Agr.)

อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ร่วม .....

(อาจารย์วิทิตร ใจอารีย์, Dr.rer.agr.)

อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ร่วม .....

(รองศาสตราจารย์ลิลลี่ กาวีต๊ะ, Ph.D.)

หัวหน้าภาควิชา .....

(รองศาสตราจารย์สรัญญา วัชโรทัย, Dr.rer.nat.)

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์รับรองแล้ว

.....

(รองศาสตราจารย์กัญจนา ธีระกุล, D.Agr.)

คณบดีบัณฑิตวิทยาลัย

วันที่ ..... **เดือน** ..... **พ.ศ.** .....

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วิทยานิพนธ์

เรื่อง

ผลของบราสสิโนสเตียรอยด์ต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

Effects of Brassinosteroids on Photosynthesis, Pollen Germination and Seed Setting of Rice (*Oryza sativa* L.) cv. Pathum Thani 1 under Heat Stress

โดย

นางสาวจุติภรณ์ ทัสสกุลพนิช

เสนอ

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์
เพื่อความสมบูรณ์แห่งปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (พฤกษศาสตร์)
พ.ศ. 2556

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

จุติภรณ์ ทัสสกุลพนิช 2556: ผลของบราสสิโนสเตียรอยด์ต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (พฤกษศาสตร์) สาขาวิชาพฤกษศาสตร์ ภาควิชาพฤกษศาสตร์ อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก: รองศาสตราจารย์คณพล จุฑามณี, D.Agr. 170 หน้า

บราสสิโนสเตียรอยด์เป็นฮอร์โมนพืชที่มีบทบาทในการบรรเทาความเครียดจากความร้อน การศึกษาการตอบสนองของบราสสิโนสเตียรอยด์ (24-epibrassinolide, EBR) และบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก (7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone, DHECD) ต่อการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะอุณหภูมิสูงพบว่า EBR ความเข้มข้น 0.01 μM และ DHECD ความเข้มข้น 0.1 μM ทำให้ข้าวทนทานต่ออุณหภูมิสูงวิกฤติที่ 47 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 2 ชั่วโมง การพ่น EBR และ DHECD สามารถเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าว ภายใต้อุณหภูมิสูง 40/30 องศาเซลเซียส ทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (V_7) และระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ (R_2) โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ ช่วยปรับปรุงประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง โดยการรักษาระดับประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m) ให้มีค่าสูง ลดค่า non-photochemical quenching (qN) และสามารถลดปริมาณ malondialdehyde สำหรับระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ พบว่าการใช้ EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.001 μM สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู เมื่อบ่มละอองเรณูของข้าวที่อุณหภูมิ 40 และ 50 องศาเซลเซียส นอกจากนี้พบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย และเพิ่มเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดในทุกส่วนของรวง แตกต่างกับชุดควบคุมที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และอยู่ภายใต้อุณหภูมิสูง 40/30 องศาเซลเซียส ดังนั้นผลการทดลองนี้จึงยืนยันว่า EBR และ DHECD สามารถบรรเทาความเครียดจากความร้อนของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ได้ โดยสามารถเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เพิ่มอัตราการงอกของละอองเรณู และเพิ่มการติดเมล็ดของข้าว ซึ่งทำให้ข้าวสามารถเจริญเติบโตและติดเมล็ดได้ในสภาวะอุณหภูมิสูง

_____ _____ ___ / ___ / ____

ลายมือชื่อนิสิต ลายมือชื่ออาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Jutiporn Thussagunpanit 2013: Effects of Brassinosteroids on Photosynthesis, Pollen Germination and Seed Setting of Rice (*Oryza sativa* L.) cv. Pathum Thani 1 under Heat Stress. Master of Science (Botany), Major Field: Botany, Department of Botany. Thesis Advisor: Associate Professor Kanapol Jutamanee, D.Agr. 170 pages.

Brassinosteroids are the plant hormone which has been reported to alleviate heat stress. This study investigated the effects of brassinosteroid (24-epibrassinolide; EBR) and brassinosteroid analogue (7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone; DHECD) on the changing of photosynthetic rate, pollen germination and seed setting of rice 'Pathum Thani 1' under heat stress. The results show that 0.01 µM EBR and 0.1 µM DHECD enabled rice to withstand under lethal temperature at 47 ^{o}C for 2 hours. EBR and DHECD spraying increased the photosynthetic efficiency of rice under 40/30 ºC in both vegetative stage (V_7) and reproductive stage (R_2). Two types of brassinosteroids could increase the net photosynthetic rate, improved the quantum yield efficiency of photosystem II by maintaining high value of the maximum quantum yield (F_v/F_m) and reducing non-photochemical quenching (*qN*). Furthermore, EBR and DHECD applications could decrease the malondialdehyde content. In the reproductive stage, the results demonstrated that 0.001 µM of EBR and DHECD had the most effective in increasing pollen viability when pollen were incubated at 40 and 50 ºC. Moreover, the plants treated with brassinosteroids were significant difference in increasing the percentage of pollen viability, the percentage of *in vivo* pollen germination and the percentage of seed setting in all part of panicle under 40/30 ºC. Consequently, these results confirmed that EBR and DHECD alleviate heat stress of rice 'Pathum Thani 1' by increasing the photosynthetic efficiency, pollen germination and seed setting which tolerated to high temperature stress.

_____ _____ ___ / ___ / ___

Student's signature Thesis Advisor's signature

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

กิตติกรรมประกาศ

ข้าพเจ้าขอขอบพระคุณ รองศาสตราจารย์ ดร.คณพล จุฑามณี ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก ที่ได้ช่วยเหลือในการวางแผนงานวิจัยในวิทยานิพนธ์ฉบับนี้ ตลอดจนการให้คำปรึกษา แนะนำ และตรวจแก้ไขข้อบกพร่องต่างๆ ขอขอบพระคุณ อาจารย์ ดร.วิทิตร ใจอารีย์ และรองศาสตราจารย์ ดร.ลิลลี่ กาวีต๊ะ อาจารย์ที่วิทยานิพนธ์ร่วม ที่ช่วยตรวจสอบความสมบูรณ์ของวิทยานิพนธ์ฉบับนี้ให้ถูกต้อง และสมบูรณ์ยิ่งขึ้น

ขอขอบพระคุณศาสตราจารย์ ดร. อภิชาต สุขสำราญ ภาควิชาเคมี คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง ที่อนุเคราะห์สารบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone ซึ่งใช้ในการทดลองครั้งนี้ และขอบพระคุณอาจารย์ ดร.สาพิศ ดิลกสัมพันธ์ ภาควิชาวนวัฒนวิทยา คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ที่ให้ความอนุเคราะห์เครื่องมือวัดอัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส (CO_2/H_2O-gas exchange prorometer) รุ่น LI6400

ขอขอบคุณสถาบันส่งเสริมการสอนวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี (สสวท.) และโครงการพัฒนาและส่งเสริมผู้มีความสามารถพิเศษทางวิทยาสตร์และเทคโนโลยี (พสวท.) ที่มอบทุนทรัพย์ในการศึกษา ขอขอบคุณทุนวิจัยระดับบัณฑิตศึกษา เพื่อการตีพิมพ์ในวารสารวิชาการระดับนานาชาติ บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ประจำปีงบประมาณ 2553 และทุนวิจัยจากสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย (สกว.) (RDG5490011) ที่ให้ทุนสนับสนุนงานวิจัยชิ้นนี้

สุดท้ายนี้ข้าพเจ้าขอขอบคุณสมาชิกภาควิชาพฤกษศาสตร์ ตลอดจนบิดา มารดา และญาติพี่น้อง ที่ให้กำลังใจ และสนับสนุนให้ข้าพเจ้าทำงานวิจัยและเขียนวิทยานิพนธ์ฉบับนี้จนสำเร็จ ประโยชน์อันเนื่องมาจากวิทยานิพนธ์ฉบับนี้ ขอมอบแด่คณาจารย์ทุกท่าน ที่ได้เมตตาอบรมสั่งสอนให้มีความรู้จนถึงปัจจุบัน

จุติภรณ์ ทัสสกุลพนิช

พฤษภาคม 2556

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญ

หน้า

สารบัญ	(1)
สารบัญตาราง	(2)
สารบัญภาพ	(8)
คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ	(11)
คำนำ	1
วัตถุประสงค์	3
การตรวจเอกสาร	4
อุปกรณ์และวิธีการ	39
อุปกรณ์	39
วิธีการ	40
ผลและวิจารณ์	49
ผล	49
วิจารณ์	129
สรุปผลการทดลอง	140
เอกสารและสิ่งอ้างอิง	142
ภาคผนวก	162
ภาคผนวก ก การคาดการณ์จำนวนวันที่ข้าวสามารถทดทานอุณหภูมิสูง	163
ภาคผนวก ข สัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้ง	167
ประวัติการศึกษา และการทำงาน	170

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญตาราง

ตารางที่ **หน้า**

1 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการเปลี่ยนแปลงของปริมาณ malondialdehyde (MDA) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) และดัชนีความเขียว (SPAD index) ที่อุณภูมิสูงวิกฤติ 53

2 ข้อมูลสภาพอากาศในแปลง ตั้งแต่วันที่ 26 พฤษภาคม 2554 ถึงวันที่ 15 มิถุนายน 2554 56

3 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 60

4 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่านำไหลปากใบของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 61

5 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการคายน้ำของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 62

6 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 63

7 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 67

8 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า non-photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 68

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่		หน้า
9	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	69
10	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	70
11	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	71
12	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อปริมาณ malondialdehyde (MDA) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	73
13	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อปริมาณน้ำสัมพัทธ์ของใบ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	75
14	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อดัชนีความเขียวของใบในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	77
15	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อน้ำหนักสดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	79
16	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อน้ำหนักแห้งของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	81
17	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อพื้นที่ใบของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	83

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่		หน้า
18	ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิห้อง	86
19	ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส	87
20	ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิ 50 องศาเซลเซียส	88
21	ข้อมูลสภาพอากาศในแปลง ตั้งแต่วันที่ 8 กรกฎาคม ถึง 26 กรกฎาคม 2554	91
22	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	95
23	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่านำไหลปากใบของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	96
24	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการคายน้ำของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	97
25	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	98

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่ **หน้า**

26 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 102

27 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า non-photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 103

28 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสงของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 104

29 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 105

30 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 106

31 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อดัชนีความเขียวของใบ ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 108

32 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวเฉลี่ยทั้งรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 112

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่ **หน้า**

33 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวบริเวณส่วนบนของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 114

34 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวบริเวณส่วนกลางของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 116

35 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวบริเวณส่วนล่างของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 118

36 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวเฉลี่ยทั้งรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 123

37 ผลของ24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวบริเวณส่วนบนของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 124

38 ผลของ24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวบริเวณส่วนกลางของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 125

39 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวบริเวณส่วนล่างของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 126

40 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์เมล็ดดีของข้าว ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 128

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางผนวกที่ **หน้า**

ก1 การคาดการณ์จำนวนวันสูงสุดที่ข้าวสามารถทนทานต่อความเครียดร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น 166

ก2 การคาดการณ์จำนวนวันสูงสุดที่ข้าวสามารถทนทานต่อความเครียดร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ 166

ข1 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อสัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้งของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน 169

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญภาพ

ภาพที่		หน้า
1	การเกิดปฏิกิริยา lipid peroxidation	30
2	การวิเคราะห์ปริมาณ malondialdehyde (MDA) โดย thiobarbituric acid (TBA)	31
3	โครงสร้างของบราสสิโนสเตียรอยด์ ได้แก่ brassinolide (ก) และ castasterone (ข)	32
4	สาร 24-epibrassinolide	33
5	บราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอกชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone	34
6	ชีวินสังเคราะห์ของบราสสิโนสเตียรอยด์ผ่านทาง mevalonate และ isoprenoid pathway	35
7	ชีวินสังเคราะห์ของบราสสิโนสเตียรอยด์ผ่านทาง early C_6 oxidative pathway (ซ้าย) และlate C_6 oxidative pathway (ขวา)	37
8	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่ความเข้มข้นต่างๆต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*)	50
9	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR, ก) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD, ข) ที่ความเข้มข้นต่างๆต่อการเปลี่ยนแปลงของใบ	51
10	สภาพอากาศในแปลงที่ทำการทดลองรายวันตั้งแต่วันที่ 26 พฤษภาคม 2554 ถึงวันที่ 15 มิถุนายน 2554 ความเข้มแสง (PPF, ก) อุณหภูมิอากาศ (ข) และ ความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศ (ค)	55
11	การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*, ก) ค่านำไหลปากใบ (g_s, ข) อัตราการคายน้ำ (*E*, ค) และอัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a, ง) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น	59
12	การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m, ก) non-photochemical quenching (*qN*, ข) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}, ค) photochemical quenching (*qP*, ง) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*, จ) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น	66

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่		หน้า
13	ละอองเรณูที่มีชีวิต (รูปร่างกลมและติดสีดำเข้ม) ละอองเรณูที่ไม่มีชีวิต (ไม่ติดสี) และละอองเรณูที่แตก (ผนังของละอองเรณูจะแตกออก) ที่กำลังขยาย 500 เท่า	85
14	สภาพอากาศในแปลงที่ทำการทดลองรายวัน ตั้งแต่วันที่ 8-26 กรกฎาคม 2554 ความเข้มแสง (PPF, ก) อุณหภูมิอากาศ (ข) และ ความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศ (ค)	90
15	การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (A, ก) ค่านำไหลปากใบ (g_s, ข) อัตราการคายน้ำ (E, ค) และอัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a, ง) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์	94
16	การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m, ก) non-photochemical quenching (qN, ข) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}, ค) photochemical quenching (qP, ง) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (ETR, จ) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์	101
17	ภาพเปรียบเทียบความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และละอองเรณูที่แตกของทุกสิ่งทดลอง หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง 3 วัน ที่กำลังขยาย 100 เท่า	111
18	ภาพเปรียบเทียบการงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมียของทุกสิ่งทดลอง หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง 3 วัน ที่กำลังขยาย 100 เท่า โดยย้อมด้วยสีอะนิลีนบลู และสังเกตการเรืองแสงของหลอดละอองเรณูภายใต้กล้องจุลทรรน์แบบฟลูออเรสเซนส์	121
19	เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูจากดอกข้าวบริเวณส่วนบนของรวง (ก) ดอกข้าวบริเวณส่วนกลางของรวง (ข) ดอกข้าวบริเวณส่วนล่างของรวง (ค) และดอกข้าวเฉลี่ยทั้งรวง (ง) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1	122
20	ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ของข้าวทั้งรวงภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน	127

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพผนวกที่ **หน้า**

ก1 กราฟความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) และจำนวนวันหลังได้รับอุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น 165

ก2 กราฟความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) และจำนวนวันหลังได้รับอุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ 165

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ

A	=	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ
A_{max}	=	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดสุทธิที่ความเข้มแสงอิ่มตัว
BRs	=	บราสสิโนสเตียรอยด์ (Brassinosteroids)
C_i/C_a	=	อัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ
DHECD	=	7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone
E	=	อัตราการคายน้ำ
EBR	=	24-epibrassinolide
ETR	=	อัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน
F_m	=	ค่าฟลูออเรสเซนส์สูงสุดที่วัดได้ขณะที่ใบพืชอยู่ในสภาพมืดเมื่อให้ความเข้มแสงสูงเต็มที่ (maximum fluorescence yield)
F_m'	=	ค่าฟลูออเรสเซนส์สูงสุดที่วัดได้ขณะที่ใบพืชได้รับแสง (maximum fluorescence in luminated leaves)
F_o	=	ค่าฟลูออเรสเซนส์ต่ำสุดที่เกิดขึ้นขณะที่ใบพืชอยู่ในสภาพมืดเมื่อให้ความเข้มแสงต่ำ (minimum fluorescence yield)
F_o'	=	ค่าฟลูออเรสเซนส์ต่ำสุดที่วัดได้ขณะที่ใบพืชได้รับแสง (minimum fluorescence in luminated leaves)
F_s	=	ค่าฟลูออเรสเซนส์ที่วัดได้ขณะที่ใบพืชได้รับแสง (steady-state fluorescence)
F_v/F_m	=	การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด
g_s	=	ค่านำไหลปากใบ
P_g	=	อัตราการสังเคราะห์แสงรวม
PPF	=	ความเข้มแสง
PSI	=	ระบบแสงหนึ่ง
PSII	=	ระบบแสงสอง
qN	=	non-photochemical quenching
qP	=	photochemical quenching
RCII	=	ศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงสอง
R_s	=	อัตราหายใจในความมืด

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ (ต่อ)

RWC = ปริมาณน้ำสัมพัทธ์

Φ_{dark} = ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง

Φ_{PSII} = ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง

Γ = จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ผลของบราสสิโนสเตียรอยด์ต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

Effects of Brassinosteroids on Photosynthesis, Pollen Germination and Seed Setting of Rice (*Oryza sativa* L.) cv. Pathum Thani 1 under Heat Stress

คำนำ

ข้าว (*Oryza sativa*) เป็นพืชที่มีความสำคัญต่อเศรษฐกิจของประเทศไทย เนื่องจากเป็นทั้งอาหารหลัก และสินค้าที่นำเงินตราเข้าสู่ประเทศ ในปี พ.ศ. 2554 ประเทศไทยผลิตข้าวส่งออก 10,706,229 ตัน นำเงินตราเข้าสู่ประเทศ 196,117 ล้านบาท ในจำนวนนี้เป็นข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 มูลค่า 4,964.6 ล้านบาท (สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2554) โดยข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 เป็นพันธุ์ข้าวที่ปลูกอย่างกว้างขวาง และสามารถปลูกหมุนเวียนได้ตลอดปี (กรมวิชาการเกษตร, 2546) ปัจจุบันได้เกิดปัญหาภาวะโลกร้อนซึ่งมีอุณหภูมิสูงขึ้นเฉลี่ย 0.2 องศาเซลเซียสต่อทศวรรษ ในทศวรรษที่ผ่านมาโลกมีอุณหภูมิสูงเพิ่มขึ้น 0.8 องศาเซลเซียส (Hansen *et al*., 2006) อุณหภูมิที่สูงกว่า 35 องศาเซลเซียสจะทำให้การงอกของละอองเรณู และอัตราการปฏิสนธิของข้าวลดลง (Matsui *et al*., 2001) และอุณหภูมิที่สูงขึ้น 1 องศาเซสเซียสจะทำให้การติดเมล็ดของข้าวลดลงประมาณ 10 เปอร์เซ็นต์ (Peng *et al*., 2004) จึงส่งผลให้ผลผลิตของข้าวตกต่ำ

ในปัจจุบันมีการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชอย่างกว้างขว้างเพื่อทำให้พืชมีผลผลิตและคุณภาพที่สูงขึ้นบราสสิโนสเตียรอยด์ (Brassinosteroids; BRs) เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชชนิดหนึ่งที่สามารถกระตุ้นให้เกิดการแบ่งเซลล์ การขยายขนาดของเซลล์ การสุกของผล ชักนำให้เกิดการงอกละอองเรณู เพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และทำให้พืชทนทานต่อความเครียดทั้งทางชีวภาพและกายภาพ (Mandava, 1988; Sasse, 1997; Clouse and Sasse, 1998) และจากการศึกษาของ Singh and Shono (2005) พบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณู ความยาวของหลอดละอองเรณู และลดการแตกของละอองเรณูในหลอดทดลอง และทำให้พืชทนต่ออุณหภูมิสูงได้ถึง 45 องศาเซลเซียส นอกจากนี้ยังพบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Yu *et al*., 2004) ทั้งนี้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เพิ่มขึ้นจะทำให้ผลผลิตของข้าวสูงขึ้น (Sharkey *et al*., 2000)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ในการทดลองครั้งนี้เป็นการศึกษาผลของบราสสิโนสเตียรอยด์ (24-epibrassinolide, EBR) และบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก (7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone, DHECD) ที่มีต่อความทนทานความเครียดจากความร้อน โดยศึกษาการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ประสิทธิภาพการใช้แสง ปริมาณ malondialdehyde (MDA) พื้นที่ใบ ความมีชีวิตของละอองเรณู การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ดังนั้นการใช้ EBR และ DHECD ในข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 จึงอาจเป็นแนวทางหนึ่งในการเพิ่มความทนทานต่อความเครียดจากความร้อนของข้าว และอาจนำมาประยุกต์ใช้เพื่อการเพิ่มผลผลิตข้าวในอนาคต

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วัตถุประสงค์

1. ให้ทราบความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่สามารถทำให้ข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ทนทานต่อความเครียดจากความร้อนได้ดีที่สุด

2. ให้ทราบผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ที่อยู่ภายใต้ความเครียดจากความร้อน

3. ให้ทราบผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อการเปลี่ยนแปลงของปริมาณ malondialdehyde (MDA) และการเปลี่ยนแปลงของปริมาณน้ำสัมพัทธ์ และมวลชีวภาพของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ที่อยู่ภายใต้ความเครียดจากความร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

4. ให้ทราบผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อความมีชีวิตของละอองเรณู การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ที่อยู่ภายใต้ความเครียดจากความร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การตรวจเอกสาร

1. ลักษณะทั่วไปของข้าว

ข้าวจัดอยู่ในวงศ์ Poaceae (Gramineae) วงศ์ย่อย Oryzoideae สกุล *Oryza* ข้าวเจริญเติบโตได้ดีในเขตร้อนและอบอุ่น มีการแพร่กระจายตั้งแต่เส้นรุ้งที่ 53 องศาเหนือถึง 35 องศาใต้ และสามารถขึ้นได้ดีตั้งแต่ระดับน้ำทะเลจนถึงระดับสูงกว่าน้ำทะเล 2,500 เมตร ในปัจจุบันพบข้าวทั้งหมด 23 ชนิด จัดเป็นข้าวป่า (wild rice) 21 ชนิด มีเพียง 2 ชนิด ที่จัดเป็นข้าวปลูก (cultivate rice) ได้แก่ *Oryza sativa* ปลูกในพื้นที่ปลูกทั่วไป และ *Oryza glaberrima* ปลูกเฉพาะในแถบแอฟริกาตะวันตก และกำลังถูกทดแทนด้วย *Oryza sativa* (สงกรานต์, 2544; Vaughan, 1989)

ข้าวเป็นพืชล้มลุกที่มีอายุปีเดียว (annual) ข้าว *Oryza sativa* โดยทั่วไปแบ่งออกเป็น 3 subspecies ดังนี้ (วาสนา, 2523; อรรควุฒิ, 2526)

1. อินดิคา (indica) เป็นข้าวที่มีลักษณะเมล็ดยาวเรียว มีขนาดกว้างประมาณ 2.8 มิลลิเมตร ยาว 9-11 มิลลิเมตร และหนาประมาณ 2 มิลลิเมตร ใบมีสีเขียวอ่อน ให้ผลผลิตค่อนข้างต่ำ มีการตอบสนองต่อปุ๋ยน้อย แต่สามารถปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมต่างๆได้ง่าย ปลูกมากในประเทศเขตร้อน เช่น ไทย ฟิลิปปินส์ อินโดนีเซีย มาเลเซีย อินเดีย ปากีสถาน บังคลาเทศ ศรีลังกา จีนตอนใต้และกลาง เวียดนาม และพม่า

2. จาปอนิคา (japonica) เป็นข้าวที่มีลักษณะเมล็ดป้อมสั้น มีขนาดกว้างประมาณ 3.5 มิลลิเมตร ยาวประมาณ 7 มิลลิเมตร และหนาประมาณ 2.5 มิลลิเมตร ใบมีสีเขียวเข้ม ให้ผลผลิตสูง รวงแน่น ทนต่ออากาศหนาว มีการตอบสนองต่อปุ๋ยดีมาก ปลูกมากในประเทศเขตอบอุ่น เช่น จีน เกาหลี ญี่ปุ่น รัสเซีย ยุโรป และสหรัฐอเมริกา

3. จาวานิคา (javanica) เป็นข้าวที่มีลักษณะเมล็ดใหญ่ป้อม โดยขนาดของเมล็ดอยู่ระหว่างอินดิคา และจาปอนิคา เมล็ดมีหาง รวงยาว ลำต้นแข็งและสูง ปลูกเฉพาะในประเทศอินโดนีเซีย และปลูกบ้างเล็กน้อยใน ฟิลิปปินส์ อินเดีย และมาดากัสกา เป็นข้าวที่ไม่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

2. ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ของข้าว

ข้าวเป็นพืชล้มลุกตระกูลหญ้าชนิดหนึ่ง เรียกว่า ธัญพืช มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Oryza sativa* ต้นข้าวประกอบด้วยส่วนสำคัญ 4 ส่วน ได้แก่ ราก ลำต้น ใบ และช่อดอกข้าว (วาสนา, 2523; อรรควุฒิ, 2526; Moldenhauer and Gibbons, 2003; Vaughan, 1989) โดยมีรายละเอียดดังต่อไปนี้

2.1 ราก รากแรกเกิด (radicle) งอกออกมาจากเอมบริโอ (embryo) ทำหน้าที่ดูดซึมธาตุอาหาร และพยุงลำต้นจนกระทั่งข้าวอยู่ในระยะที่มีใบ 7 ใบ รากชุดที่สองจะงอกออกจากโคนต้นเมื่อต้นกล้าอายุได้ประมาณ 2 สัปดาห์ โดยส่วนใหญ่จะแตกจากข้อในดินที่ใกล้ผิวดิน แต่อาจมีบ้างที่แตกออกที่ข้อเหนือน้ำซึ่งมักพบในข้าวขึ้นน้ำ รากข้าวส่วนใหญ่จะอยู่ระดับผิวดิน อย่างไรก็ตามรากข้าวสามารถหยั่งลึกลงไปในดินได้ถึง 18 เซนติเมตร

2.2 ลำต้น มีลักษณะเป็นทรงกระบอก (terete) ภายในกลวง (hollow) ประกอบด้วยข้อและปล้องสลับกันไป เมื่อข้าวมีอายุได้ 25-30 วัน หรือต้นข้าวมีใบ 5-7 ใบ ตาที่อยู่บริเวณข้อจะเจริญไปเป็นหน่อใหม่ ทำให้ข้าวหนึ่งต้นสามารถแตกกอได้หลายกอ ความสูงของลำต้นขึ้นกับพันธุ์และสิ่งแวดล้อม โดยทั่วไปต้นข้าวจะสูงประมาณ 30-150 เซนติเมตร สำหรับข้าวพันธุ์พื้นเมืองของไทยจะมีความสูงประมาณ 120-150 เซนนติเมตร แต่สำหรับข้าวขึ้นน้ำอาจสูงถึง 4-5 เมตร ลำต้นข้าวที่ดีจะต้องหนา และมีเปลือกแข็ง (ฟางแข็ง) เพราะจะทำให้ล้มยาก นอกจากนี้ยังช่วยป้องกันการเข้าทำลายของแมลงศัตรูข้าวได้อีกด้วย

2.3 ใบ มีลักษณะแบนบาง แคบ และยาว มีกำเนิดจากข้อในทิศทางสลับกันตรงกันข้ามมีหน้าที่หลักคือ สังเคราะห์ด้วยแสง (photosyntesis) และคายน้ำ (transpiration) ใบข้าวประกอบด้วยกาบใบ (leaf sheath) ซึ่งเป็นส่วนของก้านใบที่แผ่เป็นกาบหุ้มส่วนที่เป็นข้อปล้องซึ่งหนากว่าแผ่นใบ (leaf blade) รอยต่อระหว่างกาบใบและแผ่นใบ เรียกว่า ข้อต่อใบ (collar) ที่ข้อต่อใบมีอวัยวะที่มีลักษณะเป็นแผ่นบางใสแผ่นเดียว ส่วนใหญ่แยกเป็นสองแฉก เรียกว่า เยื่อกันฝน (ligule) และมีเขี้ยวใบ (aurical) มีลักษณะเป็นพู่เล็กๆคล้ายหางกระรอก

ตัวใบของพันธุ์ข้าวแต่ละพันธุ์มีความกว้าง และยาวไม่เท่ากัน ข้าวจะเกิดใบใหม่ทุกๆ 7 วันโดยประมาณ ใบข้าวที่อยู่สูงสุดถัดจากรวงลงมาเรียกว่า ใบธง (flag leaf) ข้าวที่ดีนั้นใบควรทำมุมกับลำต้นน้อย เพราะจะได้ใบที่ตั้งตรงซึ่งมีโอกาสที่ได้รับแสงมาก นอกจากนี้ใบธงควรอยู่สูงกว่ารวงข้าวจึงจะได้รับแสงมาใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสงดีที่สุด การรับแสงของใบธงมีอิทธิพลอย่าง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

มากในระยะที่ข้าวออกดอก ผสมเกสร และสร้างเมล็ด เนื่องจากหากใบธงรับแสงได้ตลอดทั้งวันก็จะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูง มีอาหารที่จะถูกส่งต่อไปยังช่อดอก ทำให้ช่อดอกสมบูรณ์ การติดเมล็ด และน้ำหนักเมล็ดดี

2.4 ช่อดอกข้าว (panicle, inflorescence) เกิดจากข้อสุดท้ายของลำต้น ประกอบด้วยดอกข้าว และเมื่อมีการผสมเกสรแล้วจะได้ ผลข้าว

ดอกข้าว (spikelet) ดอกข้าวประกอบด้วยดอกย่อย 3 ดอก แต่สองดอกล่างไม่เจริญ ดอกล่างสุดจึงเป็นตุ่มเล็กๆ (rudimentary glume) ดอกที่อยู่บนสุดเป็นดอกที่เจริญสมบูรณ์ มีความกว้างประมาณ 4.0 มิลลิเมตร และความยาวประมาณ 8.5 มิลลิเมตร ดอกข้าวเป็นดอกสมบูรณ์เพศ (perfect flower) ภายในดอกประกอบด้วย เกสรเพศผู้ (anther) 6 อัน และก้านชูเกสรเพศผู้ (filament) เกสรเพศเมีย (pistil) ซึ่งประกอบด้วยยอดเกสรเพศเมีย (stigma) 2 อัน และก้านชูเกสรเพสเมีย (style) ซึ่งมาเชื่อมกันที่รังไข่ (ovary) ที่โคนยอดเกสรเพศเมีย ประกอบด้วย กาบล่าง (lemma) และกาบบน (palea) ปลายสุดของกาบล่างบางพันธุ์มีหาง (awn) ยาว บางพันธุ์สั้นหรือไม่มี

ผลข้าว (rice fruit, rice grain, rice seed) หรือที่เรียกว่าเมล็ดข้าว เป็นผลแบบผลธัญพืช (caryopsis) ประกอบด้วย pericarp และเมล็ดแท้ (true seed) โดยมีเปลือกนอก (hull) ซึ่งคือ lemma และ palea หุ้มส่วนภายในที่เรียกว่า ข้าวกล้อง (brown rice หรือ rice caryopsis) โดยข้าวกล้องชั้นนอกสุดจะประกอบด้วยเยื่อหุ้มบางๆ (pericarp layer) ทำให้ข้าวกล้องมีสีน้ำตาลอ่อน ถัดเข้ามาคือเปลือกหุ้มเมล็ดชั้นใน (seed coat หรือ tegmen) และชั้นในสุดเป็นเยื่อบางๆ เรียกว่า aleurone layer หุ้มส่วนที่เป็นเอนโดสเปิร์ม (endosperm) และเอมบริโอ

3. พัฒนาการและการเติบโตของข้าว

การศึกษาพัฒนาการและการเติบโตของข้าวตั้งแต่เมล็ดเริ่มงอกจนถึงระยะเก็บเกี่ยว แบ่งได้ 3 ช่วง คือ การเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growth) การเจริญเติบโตทางด้านการสืบพันธุ์ (reproductive growth) และการเจริญเติบโตของเมล็ด (grain development) (อรรควุฒิ, 2526)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

3.1. การเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growth) มี 2 ระยะคือ

ระยะต้นกล้า (seedling stage) เป็นระยะจากข้าวงอกจนกระทั่งถึงข้าวแตกกอ ใช้ระยะเวลาประมาณ 20-30 วัน (ขึ้นอยู่กับพันธุ์) สิ้นสุดระยะนี้ต้นข้าวจะมีใบประมาณ 5-6 ใบ

ระยะแตกกอ (tillering stage) นับจากข้าวเริ่มแตกกอดังกล่าวจนถึงข้าวเริ่มสร้างช่อดอกอ่อน (panicle initiation) ใช้เวลาประมาณ 30-50 วันหลังจากระยะต้นกล้าขึ้นอยู่กับการตอบสนองต่อช่วงแสงของพันธุ์ข้าว

3.2. การเจริญเติบโตทางด้านการสืบพันธุ์ (reproductive growth) มี 3 ระยะ คือ

ระยะสร้างช่อดอก (panicle initiation stage) เริ่มตั้งแต่ข้าวสร้างจุดกำเนิดช่อดอกขึ้นที่ปล้องสุดท้าย ระยะนี้ต้นข้าวจะเปลี่ยนจากต้นที่มีลักษณะแบนเป็นต้นกลม และจะมีการยืดปล้อง (stem elongation) ในอัตราที่รวดเร็ว เมื่อผ่าลำต้นดูจะเห็นปุ่มกำเนิดช่อดอก (panicle primordium) ซึ่งจะเจริญเติบโตเป็นช่อดอก

ระยะตั้งท้อง (booting stage) เป็นระยะที่ดอกอ่อนของข้าวขยายตัวใหญ่ขึ้นจนเป็นช่อดอกที่สมบูรณ์ ใบข้าวใบสุดท้ายที่ติดอยู่กับกาบใบจะสั้นลง เรียกว่าใบธง (flag leaf)

ระยะออกดอกและผสมพันธุ์ (flowering and fertilized stage) ระยะที่รวงโผล่พ้นจากกาบใบ (heading) ดอกข้าวบาน (flowering) และผสมเกสร (fertilization) โดยดอกข้าวเกือบทุกชนิดจะบานในช่วงเช้า

3.3. การเจริญเติบโตของเมล็ด (grain development)

ระยะการเจริญเติบโตของเมล็ดเป็นระยะภายหลังการผสมเกสร ซึ่งรังไข่ที่ได้รับการผสมจะเจริญเติบโต อาหารที่ได้รับจากการสังเคราะห์ด้วยแสงจะถูกสะสมในเมล็ดเป็นลำดับ จะใช้เวลาการพัฒนาการของเมล็ดทั้งหมดประมาณ 25-30 วัน สำหรับข้าวที่ปลูกในเขตร้อน และ 45-60 วัน สำหรับข้าวที่ปลูกในเขตอบอุ่น

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การเจริญเติบโตของเมล็ดแบ่งออกเป็น 3 ระยะ คือ ระยะน้ำนม (milk stage) หลังจากดอกข้าวผสมติด ผลจะเริ่มเจริญเติบโตเป็นผลขนาดเล็ก จากนั้นผลจะสะสมแป้งมากขึ้น มีขนาดใหญ่ขึ้น เมื่อเข้าสู่การเจริญในระยะที่สอง คือ ระยะที่เมล็ดแข็งตัว (hard dough stage) ระยะนี้ผลยังสะสมแป้งมากขึ้น และเข้าสู่ระยะเมล็ดแก่ (mature) ซึ่งจะสะสมแป้งเต็มที่

Counce *et al.* (2000) แบ่งระยะพัฒนาการของข้าวเป็นระยะใหญ่ๆ 3 ระยะ คือ ระยะต้นอ่อนโผล่พ้นเมล็ด ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น และระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ซึ่งแต่ละระยะดังกล่าว แบ่งเป็นระยะย่อยๆ ดังนี้

ระยะการเติบโต	**ลักษณะพัฒนาการ**
1.ระยะต้นอ่อนโผล่พ้นเมล็ด (Seedling stage)	
S_0	เมล็ดแห้งยังไม่มีการดูดน้ำ
S_1	ส่วนของเยื่อหุ้มยอดแรกเกิด (coleoptile) โผล่พ้นเมล็ด หรือบางกรณีอาจพบรากแรกเกิด (radicle) โผล่พ้นเมล็ด
S_2	ส่วนของเยื่อหุ้มยอดแรกเกิด (coleoptile) และรากแรกเกิด (radicle) โผล่พ้นเมล็ด
S_3	ใบแรก (prophyll) ซึ่งมีเฉพาะกาบใบ แต่ไม่มีแผ่นใบโผล่จากเนื้อเยื่อหุ้มยอดแรกเกิด
2. ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (Vegetative stage)	
V_1	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ (มีทั้งกาบใบ แผ่นใบ และคอใบ) 1 ใบ
V_2	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 2 ใบ
V_3	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 3 ใบ
V_4	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 4 ใบ และเริ่มมีการแตกหน่อ
V_5	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 5 ใบ และมีการแตกหน่อระยะแรก
V_6	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 6 ใบ และมีการแตกหน่อเพิ่มขึ้น
V_7	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 7 ใบ และมีการแตกหน่อระยะกลาง
V_8	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 8 ใบ และมีการแตกหน่อระยะสุดท้าย
V_9	ปรากฏใบที่สมบูรณ์ 9 ใบ (ก่อนมีใบธง 4 ใบ)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

3. ระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ (Reproductive stage)

R_0	กำเนิดช่อดอก (panicle initiation) และมีใบ 9 ใบ (นับลงมาจากใบธง 4 ใบ)
R_1	เริ่มสร้างแกนช่อดอกย่อย สร้างกาบช่อย่อย (glume) กาบล่าง (lemma) และกาบบน (palea)
R_2	ระยะตั้งท้อง (blooting) มีพัฒนาของช่อดอก และสร้างไมโครสปอร์ (microspore)
R_3	ข้าวออกดอก 50% ช่อดอกโผล่พ้นกาบใบธง (50% heading)
R_4	เกิดการถ่ายละอองเกสร (pollination)
R_5	ช่อดอกย่อยมีการขยายขนาดทั้งด้านกว้างและด้านยาว
R_6	ระยะน้ำนม เมล็ดข้าวมีสีเขียว
R_7	เมล็ดมีการสะสมแป้ง (เป็นก้อนนิ่ม) เมล็ดสีเหลือง
R_8	เมล็ดมีการสะสมแป้ง (ก้อนแป้งแข็ง) เมล็ดสีน้ำตาล และสุกแก่ทางสรีรวิทยา
R_9	เมล็ดข้าวมีสีน้ำตาล และสุกแก่เต็มที่

4. ข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1

ข้าวเจ้าหอมพันธุ์ปทุมธานี 1 เป็นพันธุ์คัดเลือกมาจากลูกผสมเดี่ยวระหว่างข้าวหอมสายพันธุ์ BKNA6-18-3-2 และ PTT85061-86-3-2-1 ที่ได้ผสมพันธุ์ในฤดูนาปรัง พ.ศ. 2533 ที่ศูนย์วิจัยข้าวปทุมธานี ทั้งสายพันธุ์แม่และพ่อ มีเชื้อพันธุ์หอมจากพันธุ์ข้าว กข 15 และข้าวหอมมะลิจากจังหวัดร้อยเอ็ดที่ชนะการประกวด ดำเนินการคัดเลือกพันธุ์แบบสืบตระกูลจนถึงชั่วที่ 6 ระหว่างปี 2534-2536 จนได้สายพันธุ์ PTT90071-93-8-1-1 ได้นำมาศึกษาพันธุ์และเปรียบเทียบผลผลิตเบื้องต้นในปี พ.ศ. 2536 ถึง 2538 นำเข้ามาทดสอบผลผลิตเปรียบเทียบระหว่างสถานีการเปรียบเทียบผลผลิตในนา และผ่านการทดสอบความต้านทานต่อโรคและแมลงศัตรูข้าว ตลอดจนการตรวจสอบคุณภาพเมล็ดทางกายภาพและทางเคมี การตอบสนองต่อปุ๋ยไนโตรเจน และการศึกษาเสถียรภาพของผลผลิตระหว่างปี พ.ศ. 2539-2541 และได้รับการคัดเลือกให้เป็นหนึ่งในข้าวสายพันธุ์ดีเด่นของศูนย์วิจัยข้าวปทุมธานี จึงมีการปลูกขยายพันธุ์เป็นข้าวพันธุ์ดี กรมวิชาการเกษตรพิจารณารับรองพันธุ์เมื่อวันที่ 30 พฤษภาคม พ.ศ. 2543 (กรมวิชาการเกษตร, 2546)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 เป็นข้าวหอม สูงประมาณ 104-133 เซนติเมตร ไม่ไวต่อช่วงแสงจึงสามารถปลูกได้ตลอดทั้งปี อายุเก็บเกี่ยวประมาณ 104-126 วัน ทรงกอตั้ง ใบสีเขียวมีขน กาบใบและปล้องมีสีเขียว ใบธงยาว ทำมุม 45 องศากับลำต้น รวงอยู่ใต้ใบธง เมล็ดข้าวเปลือกมีสีฟาง มีขนส่วนมากมีหาง (awn) สั้น เมล็ดมีระยะพักตัวประมาณ 3-4 สัปดาห์ คุณภาพข้าวสุกนุ่ม ค่อนข้างเหนียว มีกลิ่นหอมอ่อน และมีปริมาณอะไมโลสประมาณ 17.8% พื้นที่แนะนำในการปลูก ได้แก่ พื้นที่นาชลประทานภาคกลาง (กรมวิชาการเกษตร, 2546)

4.1 ลักษณะดีเด่น

4.1.1. เป็นข้าวเจ้าหอมไม่ไวต่อช่วงแสง ลักษณะเมล็ดทางกายภาพมีเมล็ดเรียวยาว คล้ายพันธุ์ขาวดอกมะลิ105 เป็นข้าวหุงสุกง่าย เมื่อหุงสุกจะมีลักษณะนุ่มเหนียว เช่นเดียวกับ พันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

4.1.2. ต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล เพลี้ยกระโดดหลังขาว โรคไหม้ และโรคขอบใบแห้ง โดยมีความต้านทานต่อเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลดีกว่าข้าวเจ้าหอมคลองหลวง 1 ข้าวเจ้าหอมสุพรรณบุรีและข้าวเจ้าชัยนาท

4.1.3. ให้ผลผลิตค่อนข้างสูง ประมาณ 650-774 กิโลกรัมต่อไร่

4.2 ลักษณะด้อย

4.2.1. ไม่ต้านทานต่อเพลี้ยจักจั่นสีเขียว โรคใบหงิก และโรคใบสีส้ม

4.2.2. ไม่ควรใช้ปุ๋ยในอัตราสูงโดยเฉพาะปุ๋ยไนโตรเจน เช่น ยูเรีย ไม่ควรใช้เกิน 10-15 กิโลกรัมต่อไร่ เมื่อใช้ปุ๋ยนี้ปริมาณมากเกินไป จะทำให้ฟางอ่อน ต้นข้าวล้ม และผลผลิตลดลง

5. อัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส

อัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สเป็นตัวชี้วัดหนึ่งที่สามารถบอกถึงความสมบูรณ์ของพืช และสามารถใช้ในการทำนายโอกาสในการสร้างผลผลิต การวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในใบ ได้แก่ อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิและอัตราคายน้ำ สามารถใช้เครื่องมือวัดอัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส (CO_2/H_2O-gas exchange prorometer) (รุ่น LI6400, บริษัท LICOR ประเทศสหรัฐอเมริกา) ซึ่งสามารถควบคุมปัจจัยสภาพอากาศที่สัมผัสใบได้ คือ มีกล่องบรรจุใบ (leaf chamber) มีหลอด LED (light emitted diods) เป็นแหล่งให้กำเนิดแสงที่ปรับความเข้มแสงได้ มีถังบรรจุแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ที่สามารถปรับความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ให้ไหลผ่านยังภาชนะบรรจุใบ รวมทั้ง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สามารถควบคุมอุณหภูมิและความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศที่ผ่านใบได้ในระดับหนึ่ง (LI-COR, 2004)

5.1 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (net photosynthesis rate)

อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) เป็นผลต่างระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงรวม (P_g) กับอัตราการหายใจในความมืด (R_d) ต่อพื้นที่ใบหรือพื้นที่ปลูก (Hieke *et al.*, 2002; LI-COR, 2004; Nemali and van Iersel, 2004)

$$A = P_g - R_d$$

โดยที่อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิเป็นผลคูณของค่านำไหลกับแรงขับเคลื่อน ซึ่งในกรณีนี้ แรงขับเคลื่อนคือ ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ (C_a) กับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ (C_i) ส่วนค่านำไหลสะท้อนการแพร่ของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศเข้าสู่ช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ ดังสมการ

$$A = g_t^{CO2} (C_a - C_i)$$

เมื่อ A = อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (net photosynthesis rate, μmol $m^{-2} s^{-1}$)

g_t^{CO2} = ค่านำไหลรวมของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ (total conductance to CO_2)

C_a = ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ (air CO_2 concentration, μmolCO_2 mol^{-1})

C_i = ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ (intercellular CO_2 concentration, μmolCO_2 mol^{-1})

แรงขับเคลื่อนของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์จะแพร่ต่อเข้าไปในคลอโรพลาสต์ แรงขับเคลื่อนในกรณีนี้คือความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของคาร์บอน-ไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ (C_i) กับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในคลอโรพลาสต์ และค่านำไหลสะท้อนการแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์จากช่องว่างระหว่างเซลล์

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ภายในใบไปจนถึงจุดที่ตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในคลอโรพลาสต์ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิแสดงดังสมการ

$$A = g_m (C_i - \Gamma)$$

เมื่อ g_m = ค่านำไหลของ CO_2 ผ่านมีโซฟิลล์ (mesophyll conductance, $molCO_2\ m^{-2}s^{-1}$)

Γ = จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation point, $\mu molCO_2\ mol^{-1}$) หรือความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในคลอโรพลาสต์

ค่า g_m เป็นค่าความชันของสมการ โดยเรียกค่านำไหลของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านมีโซฟิลล์อีกชื่อหนึ่งว่า ประสิทธิภาพของกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์โดยเอนไซม์รูบิสโก ซึ่งบอกถึงอัตราเร็วในการแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์จากช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบผ่านผนังเซลล์ของมีโซฟิลล์ นถึงสโตรมาในคลอโรพลาสต์ที่คาร์บอนไดออกไซด์ถูกเปลี่ยนรูปเป็นสารประกอบ 3-phosphoglycerate (3-PGA) ค่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ต่ำสุด ที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงรวมเท่ากับอัตราการหายใจ หรือทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิเท่ากับศูนย์ (A=0) จะได้จุดชดเชยของคาร์บอนไดออกไซด์

5.2 อัตราการคายน้ำ (transpiration rate)

แรงขับเคลื่อนของกระบวนการคายน้ำ (E) คือ ความแตกต่างของความดันไอน้ำภายในใบที่สูงกว่าในอากาศทำให้น้ำไหลจากใบออกสู่อากาศ (สุนทรีและคณะ, 2544; LI-COR, 2004; Schulz *et al*., 2007)

$$E = F(W_s - W_r)/100S(1000 - W_s)$$

เมื่อ E = อัตราการคายน้ำ ($mmolH_2O\ m^{-2}s^{-1}$)

F = อัตราการไหลของอากาศ ($\mu mol\ s^{-1}$)

W_s = เศษส่วนโมลของน้ำในตัวอย่าง (sample water mole fractions, $mmolH_2O$)

W_r = เศษส่วนโมลของน้ำอ้างอิง (reference water mole fractions, $mmolH_2O$)

S = พื้นที่ใบ (m^{-2})

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

6. ประสิทธิภาพการใช้แสง (quantum yield effiency)

คลอโรฟิลล์ในใบพืชเป็นรงควัตถุที่อยู่ในคลอโรพลาสต์ สามารถดูดกลืนแสงได้ทั้งแสงสีแดง (640-700 nm) และแสงสีน้ำเงิน (400-450 nm) พลังงานแสงสีแดงจะกระตุ้นอิเลคตรอนในคลอโรฟิลล์ให้อยู่ในสภาวะเร้าขั้นที่หนึ่ง (first excited state) และแสงสีน้ำเงินสามารถทำให้อิเลคตรอนขึ้นไปอยู่ในสภาวะเร้าขั้นที่สอง (second excited state) เนื่องจากแสงสีน้ำเงินมีพลังงานมากกว่าแสงสีแดง (Taiz and Zeiger, 2002)

การกลับเข้าสู่สภาวะพื้นของอิเลคตรอนในคลอโรฟิลล์ (de-excitation) จะปลดปล่อยพลังงานออกมาได้ 3 รูปแบบ (Rosenqvist and Kooten, 2003) ได้แก่

1. พลังงานที่ใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสง (Photosynthetic photochemistry, P) คือ พลังงานที่ใช้กระตุ้นให้เกิดการถ่ายทอดอิเลคตรอนที่รับจากการแตกตัวของน้ำจากศูนย์กลางปฏิกิริยา (reaction centers) ของระบบแสงสอง (Photosystem II; PSII) ซึ่งคือ พลังงานแสงถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานเคมี โดยถ่ายทอดอิเลคตรอนผ่านระบบแสงสองไปยัง quinone A (QA), cytochrome b_6f, plastocyanin และต่อไปยังระบบแสงหนึ่ง (Photosystem I; PSI) โดยมี $NADP^+$ เป็นรับอิเลคตรอนตัวสุดท้าย ทำให้ได้ NADPH (reducing agent) และเกิดความแตกต่างของโปรตอน (proton gradient) ขึ้นระหว่างสโตรมา (stroma) กับช่องว่างระหว่างเยื่อหุ้มไทลาคอยด์ (thylakoid membrane space) จึงทำให้มีการผลิต ATP ขึ้น

2. พลังงานในรูปความร้อน (Thermal dissipation as heat, H) การคายพลังงานในรูปความร้อนที่ไม่มีประโยชน์ต่อการสังเคราะห์แสง

3. พลังงานที่ถ่ายเทในรูปแสงที่เรียกว่า คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนส์ (chlorophyll fluorescence, F) อยู่ในช่วงความยาวคลื่น 680-720 nm ซึ่งเป็นแสงสีแดงที่มีช่วงคลื่นยาวกว่าโดยมีพลังงานต่ำกว่าช่วงคลื่นที่คลอโรฟิลล์ดูดกลืน โดยปกติรังสีฟลูออเรสเซนส์ที่ปลดปล่อยออกมาจะไม่เกินร้อยละ 3 ของแสงทั้งหมดที่ส่องผ่านใบและเกิดจากคลอโรฟิลล์เอเกือบทั้งหมด

การกลับเข้าสู่ภาวะพื้นของอิเลคตรอนในรูปของพลังงานที่นำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง และพลังงานความร้อนจะเกิดขึ้นแข่งขันกับการเกิดฟลูออเรสเซนส์ หากคิดเป็นสัดส่วนของพลังงานที่ถ่ายเทจากการได้รับแสงของใบพืชจะได้ความสัมพันธ์ดังนี้

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

$$P + H + F = 1$$

เมื่อใบอยู่ในสภาพมืดนานระยะหนึ่ง และไม่มีการเคลื่อนย้ายอิเลคตรอน ตัวรับอิเลคตรอน (quinone acceptor) ที่ต่อกับ RCII จะอยู่ในสภาพเปิดรับอิเลคตรอนเต็มที่ (fully oxidized state) หรือ RCII อยู่ในสภาพเปิด เมื่อมีการให้ความเข้มแสงต่ำที่ไม่มีพลังงานสูงมากพอที่จะทำให้เกิดการแยกอิเลคตรอน (modulated measuring light) PSII จะมีการถ่ายเทพลังงานส่วนนี้ในรูปรังสีฟลูออเรสเซนส์ ค่าที่วัดได้เรียกว่าค่าฟลูออเรสเซนส์ต่ำสุด (F_o) และเมื่อให้ความเข้มแสงสูงมาก (saturation flash มากกว่า 4,000 μmolPPF $m^{-2}s^{-1}$) ประมาณ 0.5 ถึง 1 วินาที จะทำให้มีการปลดปล่อยอิเลคตรอนเข้าสู่ระบบขนย้ายอิเลคตรอน ทำให้กลุ่ม quinone acceptor อยู่ในสภาพรีดิวซ์เต็มที่ (fully reduced state) คือมีอิเลคตรอนเต็มระบบหรือ RCII อยู่ในสภาพปิด (Rosenqvist and Kooten, 2003) หากใบยังได้รับแสงอยู่ พลังงานแสงจะกลายเป็นพลังงานส่วนเกินที่ไม่สามารถใช้แยกอิเลคตรอนได้อีก ทำให้ใบพืชต้องถ่ายเทพลังงานในรูปรังสีฟลูออเรสเซนส์สูงสุด (F_m) ออกมา ผลต่างระหว่าง F_m กับ F_o จะแสดงถึงประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดที่พืชนำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (maximum quantum yield of PSII, Φ_{dark}) คำนวณดังนี้

$$\Phi_{dark} = F_m - F_o / F_m \quad \text{หรือ} \quad F_v / F_m$$

เมื่อ Φ_{dark} = ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (maximum quantum efficiency of PSII) เป็นสัดส่วนของปริมาณโฟตอนที่นำไปใช้ในกระบวนการ photochemistry เทียบกับปริมาณโฟตอนแสงทั้งหมดที่พืชดูดกลืนไว้

F_o = ค่าฟลูออเรสเซนส์ต่ำสุดที่เกิดขึ้นขณะที่ใบพืชอยู่ในสภาพมืดเมื่อให้ความเข้มแสงต่ำ (minimum fluorescence yield)

F_m = ค่าฟลูออเรสเซนส์สูงสุดที่วัดได้ขณะที่ใบพืชอยู่ในสภาพมืดเมื่อให้ความเข้มแสงสูงเต็มที่ (maximum fluorescence yield)

โดยปกติพืชที่ไม่ได้รับสภาพเครียด จะมีค่า Φ_{dark} สูงสุดอยู่ในช่วง 0.80 - 0.83 หากมีค่าต่ำกว่านี้แสดงว่าเกิดความเสียหายเกิดขึ้นกับ PSII (Björkman and Demmig, 1987)

กรณีที่ใบพืชอยู่ในสภาพได้รับแสง สามารถวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}) โดยการวัดค่ารังสีฟลูออเรสเซนส์ขณะที่ใบได้รับแสง ซึ่งเรียกค่า F_s และเมื่อให้ความเข้มแสงสูงมาก (ใช้ saturation flash เช่นเดียวกับการวัด Φ_{dark}) ใบพืชจะถ่ายเทพลังงานในรูป

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

รังสีฟลูออเรสเซนส์สูงสุด เรียกว่าค่า F_m' โดยค่า F_m' กับ F_s จะทำให้ได้ค่า Φ_{PSII} ซึ่งเป็นค่าที่สะท้อนถึงประสิทธิภาพการเคลื่อนย้ายอิเลคตรอนผ่าน PSII เพื่อใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง คำนวณได้ดังสมการ

$$\Phi_{PSII} = F_m' - F_s / F_m'$$

เมื่อ Φ_{PSII} = ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพมีแสง (effective quantum yield of PSII)

F_s = ค่าฟลูออเรสเซนส์ที่วัดได้ขณะที่ใบพืชได้รับแสง (steady-state fluorescence)

F_m' = ค่าฟลูออเรสเซนส์สูงสุดที่วัดได้ขณะที่ใบพืชได้รับแสง (maximum fluorescence in luminated leaves)

การที่ใบได้รับแสงอยู่ก่อนแล้วจะทำให้ quinone acceptor ส่วนหนึ่งอยู่ในสภาพรีดิวซ์ คือเปิดรับอิเลคตรอนไปแล้ว และส่วนหนึ่งอยู่ในสภาพออกซิไดซ์ คือยังสามารถเปิดรับอิเลคตรอนได้ จึงทำให้ค่า Φ_{PSII} มีค่าต่ำกว่า Φ_{dark}

ค่า Φ_{PSII} ใช้คำนวณอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลคตรอนในระบบแสงสอง (electron transport rate, *ETR,* μmolE m^{-2} s^{-1}) ได้ดังนี้

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PPF \times 0.5 \times \alpha_{leaf}$$

เมื่อ *PPF* = ความเข้มแสง (μmolE m^{-2} s^{-1})

α_{leaf} = สัดส่วนของแสงที่ส่องถูกใบแล้วถูกดูดกลืนโดยใบ (fraction of incident light absorbed by leaf มีค่าเท่ากับ 0.84) (Guo *et al*., 2005)

หลังจากการให้ความเข้มแสงสูงมากกับใบพืชจนทำให้ RCII ปิดหมดชั่วขณะและเกิดรังสีฟลูออเรสเซนส์สูงสุดแล้วนั้น ต่อมาเมื่อ RCII เคลื่อนย้ายอิเลคตรอนไปแล้วและอยู่ในสภาพที่เปิดรับอิเลคตรอนได้อีก จะทำให้รังสีฟลูออเรสเซนส์ลดระดับลง ซึ่งเป็นการลดระดับของรังสีฟลูออเรสเซนส์โดยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (photochemistry) จะเรียกว่า photochemical quenching (*qP*) ซึ่งบอกถึงสัดส่วนของ quinine pool ที่ยังเปิดรับอิเลคตรอนได้หลังจากเคลื่อนย้ายอิเลคตรอนต่อไปยังตัวรับอิเลคตรอนตัวอื่น (van Kooten and Snell, 1990) ค่า *qP* คำนวณได้จาก

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

$$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$$

เมื่อ F_o'= ค่าฟลูออเรสเซนส์ต่ำสุดที่วัดได้ขณะที่ใบพืชได้รับแสง (minimum fluorescence in luminated leaves)

ส่วนการลดระดับของรังสีฟลูออเรสเซนส์โดยวิธีอื่นเรียกว่า non-photochemical quenching เป็นการวัดพลังงานที่ไม่สูญเสียออกมาในรูปของรังสีฟลูออเรสเซนส์ซึ่งส่วนใหญ่เป็นการกระจายพลังงานแสงส่วนเกินในรูปความร้อน (Maxwell and Johnson, 2000) ประกอบด้วย 2 ปัจจัย คือ *qN* และ *NPQ* คำนวณจาก WINCONTROL software ดังนี้ (Genty *et al*, 1989)

$$qN = [(F_m - F_m')/(F_m - F_o)]-1$$

สำหรับอีกสมการหนึ่งของ non-photochemical quenching สามารถคำนวณโดยไม่ต้องใช้ F_o จาก WINCONTROL software ได้ดังนี้ (Genty *et al*, 1989)

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$$

7. การสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าว

7.1 การสังเคราะห์ด้วยแสงของใบ (single-leaf photosynthesis)

ข้าวเป็นพืช C_3 แต่มีลักษณะบางประการของพืช C_4 (Imaizumi *et al*., 1990) จากการศึกษาพบว่า อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาพที่เหมาะสมมีค่าสูงขึ้น เนื่องจากมีการพัฒนาเครื่องมือที่ใช้ในการวัดให้มีความถูกและแม่นยำมากขึ้น (Ishii, 1995) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดสุทธิที่ความเข้มแสงอิ่มตัว (maximum single-leaf net photosynthetic rate under saturated light, P_n หรือ A_{max}) ของใบข้าวในอดีตอยู่ในช่วง 25-32 $\mu molCO_2\ m^{-2}s^{-1}$ (Yoshida, 1981) และในปัจจุบันพันธุ์ข้าวของสถานีวิจัยข้าวนานานาชาติ (IRRI) มี A_{max} สูงถึง 40 $\mu molCO_2\ m^{-2}s^{-1}$ อย่างไรก็ตาม A_{max} ของใบข้าวยังผันแปรตามพันธุ์และระยะการเจริญเติบโต Murata (1965) ทำการศึกษาเปรียบเทียบ A_{max} ระหว่างข้าว 30 ชนิด พบว่า A_{max} จะมีค่าสูงที่สุดในระยะแตกกอ โดยจะมีค่าแตกต่างอย่างชัดเจนในระยะแทงรวง นอกจากนี้ยังพบว่าในชนิดย่อย (subspecies) *Oryza sativa*

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

พันธุ์ปลูกอินดิคา จะมี A_{max} มากกว่าจาปอนิคาในเขตอบอุ่น และมากกว่าจาปอนิคาในเขตร้อน ตามลำดับ (Cook and Evans, 1983) จากการรายงานของวรานนท์ (2545) พบว่า A_{max} เฉลี่ยของข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 และพันธุ์คลองหลวง 1 มีค่า 14.6 $\mu molCO_2\ m^{-2}s^{-1}$ และ 16.9 $\mu molCO_2\ m^{-2}s^{-1}$ ตามลำดับ

อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดของใบขึ้นอยู่กับปัจจัยทางสภาพแวดล้อม (environmental factor) ปัจจัยทางสัณฐานวิทยาของใบ (leaf morphological factor) และปัจจัยทางสรีรวิทยา (physiological factor) (Peng, 2000)

7.2 ปัจจัยที่มีผลต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบ

7.2.1 ปัจจัยทางสภาพแวดล้อม

7.2.1.1. ความเข้มแสง (photosynthetically active radiation, PAR) ความเข้มแสงระดับที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิมีค่าเท่ากับอัตราการหายใจเรียกว่า light compensation point (A = 0) สำหรับใบข้าวอยู่ในช่วง 8-20 $\mu molCO_2\ m^{-2}s^{-1}$ ภายใต้อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส และความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เท่ากับความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ (Peng, 2000) เมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้น อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะสูงขึ้น แต่เมื่อความเข้มแสงสูงมากเกินไปอัตราการสังเคราห์ด้วยแสงจะเข้าสู่ระยะอิ่มตัว (saturation) ความเข้มแสงที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงอิ่มตัวสุทธิ เรียกว่า light saturation point โดยที่จุดนี้การเพิ่มขึ้นของความเข้มแสงจะไม่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากเมื่ออัตราการดูดซับแสงมากกว่าอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลคตรอน (electron transport rate) จะเกิดการสะสมของอิเลคตรอนทำให้เกิด down-regulation เพื่อป้องกันการเกิดปฏิกิริยารีดักชันที่สูงเกินไป (overreduction) ของระบบแสงสอง อย่างไรก็ตามหากเกิด down-regulation เป็นระยะเวลานานจะทำให้เกิดปรากฏการณ์ photoinhibition ซึ่งจะทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงอย่างมีนัยสำคัญ ปรากฏการณ์ photoinhibition เกิดขึ้นได้จากหลายปัจจัย เช่น ในภาวะที่ความเข้มแสงสูง อุณหภูมิสูง และการขาดน้ำ นอกจากนี้การเกิด down-regulation ยังทำให้เกิดการสะสมของอิเลคตรอนที่สูงเป็นระยะเวลานานซึ่งนำมาสู่การเกิด photodamage (Peng, 2000)

7.2.1.2. ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ (carbon dioxide concentration) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์มีผลโดยตรงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วย

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

แสงสุทธิ เนื่องจากใช้เป็นสารตั้งต้นในปฏิกิริยามืด (dark reaction) ของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง นอกจากนี้ยังมีผลทางอ้อมโดยทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงขนาดของช่องปากใบ (stomatal apperture) และการแพร่ของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ เมื่อความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์มีค่ามากกว่า 300 ppm จะเพิ่มความต้านทานของปากใบ (Akita, 1980) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิมีค่าเท่ากับอัตราการหายใจ (carbon dioxide compensation point, CCP) ($A = 0$) ค่า CCP ของใบข้าวมีค่าประมาณ 55 μmolCO_2 $m^{-2}s^{-1}$ ที่ PAR 190 μmol $m^{-2}s^{-1}$ ซึ่งสูงกว่าพืช C_4 อย่างมีนัยสำคัญ (Ishii *et al*., 1977) ส่วนค่าความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงอิ่มตัวสุทธิ (carbon dioxide saturation point, CSP) ของข้าวมีค่าประมาณ 2,000 ppm และมีค่าสูงกว่าพืช C_4 (Akita, 1980) เมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้น ค่า CSP จะเพิ่มขึ้นด้วย การหายใจด้วยแสง (photorespiration) มีค่าสูงที่สุดเมื่อความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ประมาณ 300-500 ppm และจะลดลงเมื่อความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้น นอกจากนี้การหายใจด้วยแสงของข้าวจะไม่เกิดเมื่อความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์สูงประมาณ 1,500-2,000 ppm (Ishii, 1995) ในขณะที่การหายใจตอบจะสนองต่อความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์น้อยมาก (Peng, 2000)

7.2.1.3. อุณหภูมิ (temperature) ภายใต้สภาพความเข้มแสงสูง อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวอินดิคา อยู่ในช่วง 25-35 องศาเซลเซียส และ 20-33 องศาเซลเซียส ในข้าวจาปอนิคา ภายใต้ความเข้มแสงอิ่มตัว แม้ว่าอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง ของข้าวจะน้อยกว่าพืช C_4 แต่จะสูงกว่าพืช C_3 ทั่วไป (Vong and Murata, 1977) ภายใต้สภาพความเข้มแสงต่ำอิทธิพลของอุณหภูมิจะมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่มากนัก เนื่องจากอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในช่วงแรกถูกกำหนดโดยปฏิกิริยาแสง (photochemical reaction) ซึ่งจะไม่ตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิมากนัก เมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้นจะทำให้อัตราการหายใจด้วยแสง (photorespiration) เพิ่มขึ้น เนื่องจากความสามารถในการละลายน้ำของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จะลดลง และยังเพิ่มสัดส่วนในการละลายน้ำของแก๊สออกซิเจนต่อแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ (Edward and Walker, 1983) นอกจากนี้อุณหภูมิสูงยังส่งผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ เนื่องจากอุณหภูมิสูงทำให้ปากใบปิด ความต้านทานของปากใบเพิ่มขึ้น ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงในที่สุด นอกจากนี้อุณหภูมิสูงยังส่งผลทางอ้อมทำให้ความชื้นลดลง (Ishihara and Saito, 1987)

7.2.1.4. ความชื้น (humidity) จากรายงานของ Horie (1979) พบว่าการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิจะสูงสุดเมื่อความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศอยู่ในช่วง 60-80 เปอร์เซ็นต์ และ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิจะลดลงเมื่อความชื้นสัมพัทธ์ต่ำกว่า 60 เปอร์เซ็นต์ เนื่องจากความต้านทานของปากใบจะเพิ่มขึ้น การลดลงของความชื้นจะทำให้ปริมาณน้ำในใบ (leaf water content) ลดลง เพราะจะทำให้เกิดการคายน้ำที่รุนแรงส่งผลให้การสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงด้วย (Ishihara *et al*., 1971b) อย่างไรก็ตามความชื้นที่เหมาะสมสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสงจะขึ้นอยู่กับความสัมพันธ์ระหว่างการดูดน้ำและการคายน้ำของพืช (วรานนท์, 2545)

7.2.2. ปัจจัยทางสัณฐานวิทยาของใบ

7.2.2.1. ความหนาแน่นของปากใบ (stomatal density) ปากใบของข้าวพบบริเวณแผ่นใบ (leaf blade) กาบใบ (leaf sheath) แกนช่อดอก (rachis) แกนดอกย่อย (rachilla) กาบล่าง (lemma) และกาบบน (palea) ของดอกข้าว ปากใบของข้าวมีขนาดเล็กเมื่อเปรียบเทียบกับพืชชนิดอื่น แต่ข้าวจะมีความหนาแน่นของปากใบมากกว่า เมื่อเปรียบเทียบกับธัญพืชชนิดอื่น เช่น ข้าวโพด ข้าวสาลี และข้าวบาร์เลย์ (Chen *et al*., 1990) โดยจะมีความหนาแน่น 150-650 ปากใบต่อตารางมิลลิเมตร ขึ้นอยู่กับตำแหน่งใบบนลำต้น พันธุ์ปลูก และสภาพแวดล้อมที่ปลูก (Ishii, 1995) ความหนาแน่นของปากใบเพิ่มขึ้นตามตำแหน่งของใบ Peng (2000) รายงานว่าความหนาแน่นของปากใบของข้าวมีค่าเท่ากับ 330, 363, 399 และ 448 ปากใบต่อตารางมิลลิเมตร ในตำแหน่งใบที่ 9, 10, 11 และ 12 (ใบธง) ตามลำดับ นอกจากนี้ความหนาแน่นของปากใบในข้าวอินดิคา และลูกผสมระหว่างอินดิคาและจาปอนิคาจะมากกว่าข้าวจาปอนิคา ส่วนการกระจายของปากใบด้านหลังใบ (adaxial) หรือท้องใบ (abaxial) ขึ้นอยู่กับตำแหน่งของใบบนลำต้น และพันธุกรรม (Maruyama and Tajima, 1986)

7.2.2.2. ขนาดช่องปากใบ (stomatal aperture) ข้าวมีขนาดช่องปากใบเล็กมากเมื่อเปรียบเทียบกับพืชชนิดอื่น โดยมีขนาดช่องปากใบใหญ่ที่สุดเพียง 1.5 ไมโครเมตร ในขณะที่พืชอื่นๆจะมีขนาดเฉลี่ยประมาณ 6 ไมโครเมตร Ishihara *et al.* (1971a) ได้ตรวจสอบความกว้างของช่องปากใบ พบว่าข้าวมีขนาดช่องปากใบ 0.5-1.2 ไมโครเมตร ขนาดช่องปากใบและการนำไหล (diffusion conductance) ของใบจะเพิ่มขึ้นเมื่อปริมาณไนโตรเจนในใบเพิ่มขึ้น เมื่ออยู่ภายใต้ภาวะที่มีความ เข้มแสงสูง อุณหภูมิสูง และความชื้นในอากาศต่ำ จะทำให้ขนาดช่องปากใบลดลง ทั้งนี้เป็นผลมาจากศักย์ของน้ำในใบ (leaf water potential) น้อย เนื่องมาจากมีการคายน้ำสูงขึ้น (Ishihara and Saito, 1983) จึงกล่าวได้ว่าขนาดช่องปากใบมีความสัมพันธ์ใกล้ชิดกับค่านำไหลปากใบ (stomatal conductace)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

7.2.2.3. พื้นที่จำเพาะของใบและรูปร่างใบ (specific leaf area and leaf shape) สัดส่วนของพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้งของใบ (specific leaf area, SLA) มีหน่วยเป็นตารางเมตรต่อกรัมของน้ำหนักแห้งของใบ สามารถบอกถึงความหนาของใบ ใบที่หนาจะมีค่า SLA ต่ำ ซึ่งจะมีโอกาสที่จะมีปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบและเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสงต่อพื้นที่ใบมากกว่าใบที่บาง (SLA สูง) ความหนาของใบมีสหสัมพันธ์เชิงบวกกับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบ นักปรับปรุงพันธุ์พืชจึงสนใจลักษณะใบหนาในการเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิมากขึ้น นอกจากนั้นใบที่มีรูปร่างแคบ (narrow leaf) สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิมากถึง 30 เปอร์เซ็นต์ เนื่องจากความต้านทานชั้นบางติดผิวใบ (boundary layer) ลดลง (Peng, 2000)

7.2.3. ปัจจัยทางสรีรวิทยา

7.2.3.1. เอนไซม์รูบิสโก (Ribulose-1,5-bisphosphate Carboxylase Oxygenase; rubisCO) ประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ของปริมาณโปรตีนที่ละลายน้ำได้ทั้งหมด และ 25 เปอร์เซ็นต์ของไนโตรเจนในใบข้าวจะมีส่วนสัมพันธ์กับเอนไซม์รูบิสโก การลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบเนื่องจากใบมีอายุมากขึ้น เกิดขึ้นเนื่องจากเอนไซม์รูบิสโกลดลง แม้ว่า specific carboxylase activity ของเอนไซม์รูบิสโกยังคงเดิม (Makino *et al*.,1983) ข้าวมีสัดส่วนของเอมไซม์รูบิสโกต่อปริมาณโปรตีนที่ละลายน้ำได้ทั้งหมดใกล้เคียงกับพืช C_3 ทั่วไป โดยในพืชสกุล *Oryza* จะมีคุณสมบัติของเอนไซม์ (enzymatic property) ที่ใกล้เคียงกัน (Makino *et al*.,1983) ดังนั้นการปรับปรุงพันธุ์ข้าวที่มุ่งเพิ่มประสิทธิภาพการทำงานของเอมไซม์รูบิสโกจึงทำได้ยาก เนื่องจากความแปรปรวนทางพันธุกรรมของคุณสมบัติของเอมไซม์ (Peng, 2000)

7.2.3.2. คลอโรฟิลล์ (chlorophyll) ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบจะจำกัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบพืช เฉพาะในสภาพที่มีความเข้มแสงต่ำ เนื่องจากที่ภาวะความเข้มแสงต่ำนั้นจะมีปริมาณของ light reaction ที่จำกัด ซึ่งทำให้การสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Murata, 1965) สอดคล้องกับการศึกษาของ Paulsen (1972) ที่พบว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของข้าวกับปริมาณคลอโรฟิลล์มีความสัมพันธ์กันเมื่ออยู่ในภาวะที่ความเข้มแสงต่ำ และจะไม่มีความสัมพันธ์กันเมื่อได้รับความเข้มแสงสูง อย่างไรก็ตามหากความแปรปรวนของปริมาณคลอโรฟิลล์เป็นเหตุมาจากความแตกต่างทางพันธุกรรมหรือการขาดธาตุอาหาร เช่น ฟอสฟอรัสหรือโพแทสเซียมแล้ว ปริมาณคลอโรฟิลล์จะไม่มีความสัมพันธ์กับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบ (Yoshida *et al*.,1970)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบสามารถวัดได้โดยใช้เครื่องวัดดัชนีความเขียว Chlorophyll meter Coste *et al*. (2010) และ Loh *et al*. (2002) รายงานว่า ดัชนีความเขียวที่ได้จากเครื่อง SPAD มีสหสัมพันธ์ในเชิงบวกกับปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดของพืช นอกจากนี้ Miah *et al*. (1997) ยังพบสหสัมพันธ์ในเชิงบวกระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิกับดัชนีความเขียวของใบข้าวที่ได้จากเครื่อง chlorophyll meter โดยมีค่าสัมประสิทธิ์สหสัมพันธ์ (coefficient of correlation, r^2) เท่ากับ 0.857

7.2.3.3. ค่านำไหลปากใบ (stomatal conductance) ค่านำไหลปากใบ (g_s) แสดงถึงการเปิดปิดของปากใบว่ามีมากน้อยเพียงใด และมีผลต่อการแพร่ของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ เมื่อใบมีค่านำไหลปากใบมากทำให้แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์แพร่เข้าสู่ใบได้มากกว่าในข้าวมีความหนาแน่นของปากใบสูงซึ่งสามารถชดเชยกับขนาดช่องปากใบที่เล็ก ส่งผลให้ค่านำไหลปากใบมีค่าสูงกว่าพืชชนิดอื่น การเปรียบเทียบค่านำไหลปากใบในแต่ละงานทดลองทำได้ยาก เนื่องจากสภาพแวดล้อมที่ต่างกันขณะทำการวัด และการใช้เครื่องมือวัดที่แตกต่างกัน นอกจากนั้นความต้านทานของชั้นบางติดผิวใบ (boundary resistant layer) ที่นำมาใช้ในการคำนวณค่านำไหลปากใบมีความแตกต่างกันในแต่ละการทดลอง (Peng, 2000)

7.2.3.4. การจำกัดของ sink (sink limitation) อิทธิพลร่วมกันระหว่าง source และ sink มีผลต่อการอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบ (Peng, 2000) King *et al.* (1967) รายงานว่าการตัดรวงข้าวออกในช่วงระยะการสุกแก่ของเมล็ด (ripening stage) ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบลดลง เมื่อปริมาณ sink น้อยกว่า source แล้ว สารที่ได้จากการสังเคราะห์ด้วยแสงจะสะสมเก็บไว้ในใบและในเนื้อเยื่อลำเลียงซึ่งการสะสมเหล่านี้นำไปสู่อัตราการหายใจที่มากขึ้น และอาจยับยั้งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Peng, 2000)

7.2.3.5. การหายใจด้วยแสง (photorespiration) เป็นกระบวนการเมตาบอลิซึมที่เกิดจากการตรึงแก๊สออกซิเจนโดยเอนไซด์รูบิสโก จึงเป็นสาเหตุของการลดลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งสามารถตรวจสอบอัตราการหายใจด้วยแสงโดยวัดการเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาพที่มีแก๊สออกซิเจนต่ำประมาณ 2 เปอร์เซ็นต์ (Yu *et al*., 2004) ซึ่งภายใต้สภาพนี้การหายใจด้วยแสงถูกยับยั้งอย่างสมบูรณ์ และไม่มีผลกระทบจากการหายใจด้วย นอกจากนั้นยังไม่พบความแตกต่างของอัตราการหายใจด้วยแสงในใบข้าวแต่ละพันธุ์ปลูก (Akita *et al*., 1975)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

7.2.3.6. การหายใจ (respiration) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิประเมินได้จากอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงทั้งหมด (gross photosynthesis, P_g) ลบด้วยอัตราการหายใจในความมืด (dark respiration, R_d) ที่เกิดขึ้นพร้อมกัน ในสภาพที่มีอุณหภูมิเหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง อัตราการหายใจจะมีประมาณ 10 เปอร์เซ็นต์ของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ โดยทั่วไปเชื่อว่าอัตราการหายใจในสภาพที่มีแสงและสภาพไม่มีแสงมีค่าไม่แตกต่างกัน นอกจากนี้อัตราการหายใจยังแปรผันตามปริมาณไนโตรเจนในใบด้วย โดยพบว่าถ้าความเข้มข้นของไนโตรเจนลดลง 1 เปอร์เซ็นต์ การหายเพื่อการเจริญเติบโต (growth respiration) จะลดลงถึง 10 เปอร์เซ็นต์ อย่างไรก็ตามอัตราการหายใจของใบมีความแปรปรวนน้อยกว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบ (Peng, 2000)

7.3 การสังเคราะห์ด้วยแสงของเรือนพุ่ม (canopy photosynthesis)

การวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของเรือนพุ่มของข้าวให้ถูกต้องเป็นเรื่องที่ทำได้ยาก เนื่องจากการเคลื่อนที่ของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ (carbon dioxide flux) ผ่านทางเนื้อเยื่อ aerenchyma ของต้นข้าว และการเคลื่อนที่ของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากดินและน้ำ โดยทั่วไปค่าสูงสุดของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของเรือนพุ่มจะอยู่ในช่วงเวลา 10.00-11.00 น. และอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิสูงสุดของเรือนพุ่มของข้าวพันธุ์ที่ให้ผลผลิตสูงอาจมากถึง 45-50 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ โดยทำการวัดในวันที่ท้องฟ้าแจ่มใส และสภาพแวดล้อมเหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของพืช (Dingkuhn *et al*., 1990) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของเรือนพุ่มมีค่าสูงสุดอยู่ในระยะการสร้างรวงอ่อน (panicle initiation) และระยะตั้งท้อง (booting stage) ซึ่งเป็นระยะที่มีดัชนีพื้นที่ใบ (leaf area index, LAI) สูงที่สุดด้วย (Tanaka, 1972) ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของเรือนพุ่ม ได้แก่ ดัชนีพื้นที่ใบ ลักษณะเรือนพุ่ม อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบ และการหายใจของเรือนพุ่ม ซึ่งปัจจัยภายในต้นพืชนี้ ดัชนีพื้นที่ใบมีความสำคัญที่สุดในการกำหนดการรับแสงและมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของเรือนพุ่ม โดยลักษณะเรือนพุ่มเป็นปัจจัยที่สำคัญรองลงมา (Peng, 2000)

8. ละอองเรณู (pollen grain)

ละอองเรณู เป็นโครงสร้างของพืชที่สร้างขึ้นมาเพื่อการผสมพันธุ์ ส่วนที่สำคัญในการสร้างละอองเรณูคือเกสรเพศผู้ (stamen) ประกอบด้วยอับละอองเรณู (anther) และก้านชูอับละอองเรณู (filament) ภายในอับละอองเรณูประกอบด้วยถุงเก็บละอองเรณู (pollen sac) ซึ่งขณะที่ยังอ่อนอยู่

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ภายในถุงเก็บละอองเรณูจะประกอบด้วย microspore mother cell ซึ่งจะแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสเพื่อสร้าง microspore จากนั้นจึงแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสได้ละอองเรณู ก่อนที่ละอองเรณูจะถูกปล่อยออกสู่บรรยากาศ ละอองเรณูจะมีการแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสได้ generative cell และ vegetative cell (tube cell) ซึ่ง generative cell จะแบ่งเซลล์แบบไมโทซิสอีกครั้งได้ 2 สเปิร์มนิวคลีไอ ส่วน vegetative cell จะสร้างหลอดละอองเรณู ซึ่งจะนำสเปิร์มนิวคลีไอไปปฏิสนธิกับไข่และโพลาร์นิวคลีไอ (polar nuclei) ต่อไป (Öpik *et al*., 2005)

ละอองเรณูของพืชแต่ละชนิดมีขนาดแตกต่างกันไป ตั้งแต่ขนาดประมาณ 5-200 ไมโครเมตร บางชนิดอาจมีขนาดใหญ่มากถึง 2,000 ไมโครเมตร เช่น ละอองเรณูของพืชน้ำบางชนิด แต่ส่วนมากจะมีขนาดระหว่าง 20-50 ไมโครเมตร ละอองเรณูของพืชในวงศ์ Graminaceae จะมีผิวเรียบรูปร่างกลม มีช่องเปิด (aperture) 1 ช่อง (pore) และมี annulus สำหรับละอองเรณูของข้าวจะมีขนาด 30-32 ไมโครเมตร (ผ่องพรรณ, 2538)

8.1 องค์ประกอบของละอองเรณู ประกอบด้วย 3 ส่วน (Rudall, 2007) ดังนี้

8.1.1 exine เป็นเปลือกชั้นนอกสุด (outer wall) ประกอบด้วยสารประกอบพวกคาร์โรทีนอยด์เอสเทอร์โพลิเมอร์ (carotenoid ester polymer) ซึ่งเป็นชั้นที่แข็งแรงและทนทานต่อสภาพแวดล้อมได้ดีที่สุด ทำหน้าที่ปกป้องชั้นที่อยู่ถัดไปอีก 2 ชั้น

8.1.2 intine เป็นชั้นของผนังเซลล์ (cell wall) เดิม อยู่ชั้นกลาง ประกอบด้วยสารพวกเซลลูโลส เพคติน และแคลโลส โดยชั้นนี้จะถูกทำลายได้ง่าย

8.1.3 protoplasm เป็นส่วนที่อยู่ในสุด เป็นส่วนที่มีชีวิต ประกอบด้วย tube cell และ generative cell และเป็นชั้นที่ถูกทำลายได้ง่าย

8.2 กลไกการงอกและการเจริญของละอองเรณู

ในสภาพธรรมชาติละอองเรณูจะงอกหลังจากตกลงสู่ยอดเกสรเพศเมีย โดยบริเวณยอดเกสรเพศเมียจะมีสารประเภทลิปิด ฟีโนลิก น้ำตาล กรดอะมิโน และโปรตีนขับออกมา เรียกว่า exudates โดย exudates นี้จะช่วยให้ละอองเรณูจับกับยอดเกสรเพศเมีย และช่วยในการงอกของละอองเรณู ในพืชส่วนใหญ่ละอองเรณูจะงอกทันทีเมื่อตกลงบนยอดเกสรเพศเมีย ในข้าวโพดละอองเรณูจะงอกภายในเวลา 5 นาที และอัตราการเจริญของละอองเรณูยาวถึง 1 เซนติเมตรต่อชั่วโมง (Barnabus and Fridralszky, 1984) สำหรับในข้าวละอองเรณูสามารถงอกได้ภายในเวลา

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

2 นาที และหลังจากผ่านไป 4 นาที หลอดละอองเรณูจะมีความยาวมากกว่าเส้นผ่านศูนย์กลางของละอองเรณู โดยจะมีอัตราการเจริญของหลอดละอองเรณูอยู่ที่ 1,400-1,600 ไมโครเมตรต่อชั่วโมง ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิและสภาพแวดล้อม สำหรับอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการงอกของละอองเรณูข้าวคือ 30 องศาเซลเซียส (Shi-qiang *et al*., 2008)

หลอดละอองเรณูจะงอกออกมาทางช่องเปิด จากนั้นไซโทพลาสซึมจะไหลไปรวมอยู่ที่ส่วนปลายของหลอดละอองเรณู และจะมีการสร้างแคลโลส (callose plug) ซึ่งมีลักษณะคล้ายวงแหวนที่ขยายตัวขึ้นเรื่อยๆ ทำให้ lumen มีขนาดเล็กลง จนในที่สุดจะเชื่อมติดกันกลายเป็นผนังกั้นตามขวางอยู่ในหลอดละอองเรณู ส่วนไซโทพลาสซึมที่เคลื่อนที่ไปสู่ส่วนปลายไม่หมดจะสลายตัวไป หลังจากละอองเรณูงอกแล้ว หลอดละอองเรณูจะงอกแทงทะลุเข้าสู่คอเกสรเพศเมีย สำหรับคอเกสรเพศเมียนี้จะมีลักษณะที่แตกต่างกันแล้วแต่ชนิดของพืช หากคอเกสรเพศเมียทึบ หลอดละอองเรณูจะเจริญผ่านเนื้อเยื่อ transmitting tissue หรือ conducting tissue ส่วนคอเกสรเพศเมียที่กลวงหลอดละอองเรณูจะเจริญผ่านผิวนอกสุดของเซลล์ซึ่งบุท่อกลวง (canel cell) ไว้โดยเซลล์นี้จะสร้างสารคัดหลั่ง (secretion) แล้วปล่อยสารเมือก (mucillagenous substance) ออกมาอยู่บริเวณท่อกลวงซึ่งจะเป็นอาหารของหลอดละอองเรณูในขณะที่งอกต่อไป (Buchanan *et al*., 2000)

9. การตอบสนองของพืชต่ออุณหภูมิสูง

พืชมีกลไกในการปรับตัวเพื่ออาศัยในสภาพที่มีอุณหภูมิสูงหลายกระบวนการ ทั้งการปรับตัวในระดับพันธุกรรม (adaptation) หรือการปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อม (acclimilation) โดยการปรับตัวจะเกิดขึ้นในช่วงเวลาที่แตกต่างกัน การที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงนั้นจะส่งผลกระทบต่อพืชชั่วคราวหรือเรื้อรัง ขึ้นอยู่กับความร้อนที่พืชได้รับ โดยพืชทั่วไปมักได้รับความเสียหายรุนแรงเมื่อเผชิญกับอุณหภูมิสูงในรอบวันหรือในรอบฤดูกาล เนื้อเยื่อ โครงสร้าง และต้นพืชในระยะการเจริญเติบโตที่แตกต่างกันจะได้รับความเสียหายจากความร้อนในรูปแบบที่แตกต่างกัน ขึ้นอยู่กับความไวต่อความร้อนของกระบวนการภายในเซลล์ว่าสามารถดำเนินกิจกรรมได้เป็นปกติหรือไม่เมื่อได้รับความเครียด ดังนั้นโดยภาพรวมแล้วความเครียดจากความร้อน (heat stress) จึงหมายถึงภาวะอุณหภูมิสูงที่รบกวนต่อสภาวะคงที่ของสิ่งมีชีวิต โดยพืชจะเกิดกระบวนการที่ซับซ้อนขึ้นหลายกระบวนการ (Larkindale *et al*., 2005)

ความร้อนจะส่งผลกระทบอย่างมากต่อโครงสร้างและหน้าที่ภายในเซลล์ โดยอุณหภูมิสูงจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของลิปิด ทำให้เยื่อหุ้มเซลล์อยู่ในสภาพของไหล (fluid) มากขึ้นซึ่งจะ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

รบกวนการทำงานของเยื่อหุ้มเซลล์ นอกจากนี้โปรตีนทั้งหมดที่อยู่ภายในเซลล์ยังต้องการอุณหภูมิที่เหมาะสมในการทำงาน ดังนั้นเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นเอนไซม์ต่างๆจะเกิดการเปลี่ยนแปลง หรือทำให้เอนไซม์เสียสภาพ (denature) ส่งผลให้กระบวนการเมทาบอลิซึมอยู่ในภาวะไม่สมดุล ความเสียหายที่เกิดขึ้นกับเยื่อหุ้มต่างๆ และโปรตีนที่เกิดขึ้น จะส่งผลให้มีการผลิต reactive oxygen species (ROS) ซึ่งอาจเกิดจากการสูญเสียความสามารถในการสร้างสารต้านอนุมูลอิสระ (antioxydant) ทำให้เกิดความเสียหายจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน (oxidative stress) ซึ่งเป็นผลกระทบที่เกิดขึ้นจากความร้อน ในระดับสรีรวิทยา ความเสียหายที่เกิดขึ้นจากความร้อนจะทำให้ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง ส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงรูปของสารประกอบคาร์บอนที่ได้จากการสังเคราะห์ด้วยแสง (assimilate) และทำให้การได้รับสารประกอบคาร์บอนลดลง (Larkindale *et al*., 2005) ด้วยปัจจัยที่กล่าวมาข้างต้น การได้รับความเครียดจากความร้อนจึงทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงลักษณะภายนอกของพืช (phenotype) เกิดความล้มเหลวในการสืบพันธุ์ และกระตุ้นให้เข้าสู่ระยะชรา (senescence) รวดเร็วขึ้น (Hall, 2001)

กระบวนการที่พืชตอบสนองต่อความร้อนเป็นกระบวนการที่ซับซ้อน และตอบสนองแตกต่างกันในแต่ละชนิดของพืช ดังนั้นจึงมีการคาดการณ์ว่าการตอบสนองต่อความร้อนนี้ถูกควบคุมโดยยีนหลายตัว ในสภาพธรรมชาติพืชมักแสดงออกการเกิดความเครียดจากความร้อนร่วมกับความเครียดอื่นๆ ตัวอย่างเช่น การแสดงออกร่วมกันระหว่างการเกิดความเครียดจากความร้อนและความเครียดจากความแห้งแล้ง นอกจากนี้ยังพบเสมอว่า การเกิดความเครียดจากการได้รับความเข้มแสงสูงมักตามมาด้วยการเกิดความเครียดจากความร้อนเสมอ ดังนั้นจะพบว่าการเกิดความเครียดต่างๆ มักเกิดร่วมกัน โดยอาจเกิดตามกันหรือเกิดซ้อนทับกัน (Larkindale *et al*., 2005)

9.1 การตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืชต่ออุณหภูมิสูง

9.1.1 อุณหภูมิสูงจำกัดการแสดงออกที่เหมาะสมของพืช

พืชสามารถเผชิญกับอุณหภูมิที่ผันแปรในรอบวันหรือในรอบฤดูกาล ดังนั้นพืชจึงมีกลไกในการปรับตัวต่อได้รับอุณหภูมิต่างๆ แต่กลไกเหล่านั้นยังไม่สามารถอธิบายได้อย่างสมบูรณ์ (Patterson and Graham, 1987) โดยอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของพืชชนิดหนึ่งๆจะมีช่วงกว้างประมาณ 10 องศาเซลเซียส (Mahan *et al*., 1995) พืชสามารถเกิดความเครียดได้โดยไม่จำเป็นต้องได้รับอุณหภูมิวิกฤติ (lethal temperature)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

พืชจะมีความอ่อนไหวต่ออุณหภูมิสูงที่แตกต่างกัน ขึ้นอยู่กับความรุนแรงของอุณหภูมิ ระยะเวลา และช่วงของพัฒนาการของพืช ดังนั้นจึงเป็นเรื่องยากที่จะประเมินความเสียหายที่เกิดจากความเครียดจากความร้อน การเกิดความเครียดจากความร้อนมักมีความเชื่อมโยงกันระหว่างปริมาณน้ำในพืช โดยในสภาพแปลง ความเครียดจากความร้อนมักเกิดควบคู่กันกับความเครียดจากความแห้งแล้ง (Carlson, 1990) จากรายงานในข้าวโพดพบว่า อุณหภูมิในรอบวันที่สูงกว่า 32 องศาเซลเซียส ในช่วงที่เกิดการผสมเกสร และการติดเมล็ดจะส่งผลกระทบต่อข้าวโพดมากที่สุด (Dale, 1983) ในทำนองเดียวกันการให้ผลผลิตสูงสุดของถั่วเหลืองมีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิในระยะการเจริญด้านการสืบพันธุ์ (Martineau *et al*., 1979) และอุณหภูมิที่ธัญพืชให้ผลผลิตสูงจะอยู่ระหว่าง 20-30 องศาเซลเซียส สำหรับในข้าวพบว่า การได้รับอุณหภูมิที่สูงกว่า 33 องศาเซลเซียส ในระยะ microsporogenesis ระยะแทงรวง (heading) และระยะก่อนสร้างเมล็ดจะทำให้อับละอองเรณูแตก ละอองเรณูเป็นหมัน และผลผลิตของข้าวลดลง (Endo *et al*.,2009; Cao and Zhao, 2008; Cao *et al*., 2009) ไม่เพียงแต่ความร้อนระดับปานกลางในเวลาเที่ยงวันเท่านั้นที่จะสร้างความเสียหายต่อพืช แต่ความร้อนที่สูงในช่วงกลางคืนจะสร้างความเสียหายต่อพืช โดยจะเหนี่ยวนำให้เกิดการสูญเสียคาร์บอนจากการหายใจ ทำให้ผลผลิตลดลง เปลี่ยนแปลงเวลาการออกดอก และยับยั้งการสร้างและพัฒนาตาดอก (Hall, 1990) อย่างไรก็ตามพืชทุกชนิดมีโอกาสที่จะได้รับอุณหภูมิสูงในบางส่วนของวงจรชีวิต (Larkindale *et al*., 2005)

9.1.2 ความไวต่อความร้อนของการสังเคราะห์ด้วยแสง

มีหลายงานวิจัยที่ยืนยันว่า ความเครียดจากความร้อนเป็นปัจจัยจำกัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเริ่มลดลงก่อนที่อุณหภูมิจะสูงถึงอุณหภูมิวิกฤติ อย่างไรก็ตามข้อมูลบางส่วนยังรายงานขัดแย้งกัน ข้อมูลในปัจจุบันยังคงมีความแตกต่างกันว่าการลดลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่อุณหภูมิสูงเกิดจากกลไกใดบ้าง โดยปัจจัยที่คาดว่าเป็นอัตราจำกัดการสังเคราะห์ด้วยแสงที่สำคัญที่สุด คือ ระบบแสงสอง เนื่องจากเป็นโครงสร้างที่ไวต่อความร้อนมากที่สุด (Larkindale *et al*., 2005) นอกจากนี้ยังมีปัจจัยอื่นร่วมด้วย เช่น การแพร่ของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากช่องว่างระหว่างเซลล์ไปยังคลอโรพลาสต์ (Bernacchi *et al*., 2002) การเคลื่อนย้ายอิเลคตรอน (Wise *et al*., 2004) และการลดลงของอัตราการหมุนกลับของ ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) (Wise *et al*., 2004)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Salvucci and Crafts-Brandner (2004) เสนอว่าการเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง (photosynthetic component) เป็นเพียงปัจจัยรองที่ทำให้เกิดความล้มเหลวของเซลล์เพื่อที่จะรักษากิจกรรมของเอนไซน์รูบิสโกให้ทำงานอย่างปกติ โดยภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อนนั้นการลดลงของกิจกรรมของเอนไซน์รูบิสโกเกิดเนื่องมาจาก misfire product (XuBP) เข้าจับกับบริเวณเร่ง (active site) ของเอนไซน์ rubisCO activase ทำให้ไม่สามารถเปลี่ยนเอนไซม์รูบิสโกในรูปที่ไม่ทำงาน (inactive) เป็นรูปที่ทำงาน (active) ได้ มากกว่าอุณหภูมิสูงชักนำให้เอนไซม์รูบิสโกไม่ทำงานโดยตรง (Parry *et al*., 2008) ในปัจจุบันได้มีความสนใจผลกระทบจากการเพิ่มขึ้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากภาวะโลกร้อนต่อความไวต่อความร้อนของการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งมีผลทั้งเชิงบวกและเชิงลบ ตัวอย่างเช่น เมื่อระดับคาร์บอนไดออกไซด์สูงขึ้น การกระตุ้นการทำงานของเอนไซน์รูบิสโกจะลดลง เนื่องจากการเพิ่มขึ้นของคาร์บอนไดออกไซด์จะกระตุ้นให้มีการใช้ ATP ทำให้สัดส่วนของ ATP/ADP ลดลง ดังนั้นจึงมีการยับยั้งกิจกรรมของเอนไซม์ rubisCO activase (Crafts-Brandner and Salvucci, 2000) แต่ในทางตรงกันข้าม Taub *et al*. (2000) ได้รายงานว่าใบของแตงกวา (*Cucumis sativus*) และพืชชนิดอื่นอีกหลายชนิดจะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่สูงขึ้น เมื่อเพิ่มความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศเท่ากับ 750 ppm

9.1.3 ความไวต่อความร้อนของการสืบพันธุ์

จากการศึกษาพบว่า การได้รับอุณหภูมิสูงเรื้อรังจะส่งผลกระทบต่อผลผลิตพืช และเป็นที่ยอมรับว่า ช่วงที่พืชมีการปฏิสนธิ และติดเมล็ดเป็นช่วงที่ไวต่อความร้อนมากกว่าช่วงการเจริญเติบโตทางลำต้น โดยการลดลงของการปฏิสนธินั้นเกิดจากปัญหาในการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิสของเซลล์สืบพันธุเพศผู้ การงอกของละอองเรณู การเจริญของหลอดละอองเรณู หรือเกิดความบกพร่องของแกมีโตไฟต์เพศเมีย (megagametophyte) (Larkindale *et al*., 2005) ในปัจจุบันมีหลากหลายงานวิจัยที่ยืนยันว่า กลไกความไวต่อความร้อนของพืชแต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน อย่างไรก็ตามมีการสรุปว่า การที่พืชสามารถให้ผลผลิตของเมล็ดและน้ำหนักได้ตามปกติภายใต้ภาวะอุณหภูมิสูงนั้น จะต้องรักษาความสามารถของกิจกรรมในช่วงการสืบพันธุ์ต่อไปนี้ คือ การติดเมล็ด การแบ่งเซลล์เอนโดสเปิร์ม ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง และการเคลื่อนย้ายสารที่ได้จากการสังเคราะห์ด้วยแสงรวมถึงการแบ่งบันสาร (partitioning) เพื่อเก็บในรูปต่างๆ (Commuri and Jones, 2001; Kim *et al*., 2001; Sato *et al.,* 2002; Cross *et al*., 2003; Hurkman *et al*., 2003; Zahedi *et al*., 2003)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ในส่วนของการสะสมแป้งภายในเมล็ดพบว่า ปัจจัยที่จำกัดการสังเคราะห์แป้งที่อุณหภูมิสูงคือ การลดลงของการถอดรหัส (transcription) ของเอนไซม์ starch synthase แต่จากการศึกษาในเมล็ดข้าวสาลีพบว่า แม้ว่าระดับการถอดรหัสของเอนไซม์ starch synthase จะลดลง แต่ไม่ส่งผลต่ออัตราการสะสมแป้งภายในเมล็ด อย่างไรก็ตามจะมีการเปลี่ยนแปลงชนิดของเม็ดแป้ง (starch granule) (Hurkman *et al*., 2003)

9.2 อุณหภูมิสูงวิกฤติ (lethal temperature)

พืชส่วนใหญ่จะไม่สามารถทนทานต่ออุณหภูมิที่สูงเกิน 40 องศาเซลเซียสได้ พืชที่สามารถทนทานต่ออุณหภูมิที่สูงได้เรียกว่าพืชที่ชอบอุณหภูมิสูง (thermophile) ได้แก่ พืชทะเลทราย และพืชในป่าเขตร้อน จากรายงานพบว่า *Opuntia* sp. ซึ่งเป็นกระบองเพรชชนิดหนึ่งสามารถทนต่ออุณหภูมิสูงได้มากถึง 65 องศาเซลเซียส อย่างไรก็ตามพบว่าพืชที่ชอบอุณหภูมิสูงส่วนใหญ่ไม่สามารถเจริญเติบโตได้ในสภาพที่มีอุณหภูมิสูงเกิน 55 องศาเซลเซียส และพบว่าอุณหภูมิระหว่าง 44-55 องศาเซลเซียส จะทำให้พืชตายได้ถึง 50 เปอร์เซ็นต์ (Sutcliffe, 1977)

สิ่งสำคัญที่กำหนดความเสียหายของพืชเมื่อพืชได้รับความร้อน คือ ระยะเวลาที่พืชอยู่ภายใต้อุณหภูมิสูง ซึ่งจะส่งผลต่ออัตราการรอดชีวิตของพืช โดยอุณหภูมิสูงที่ทำให้พืชตายมากกว่า 90 เปอร์เซ็นต์จะเรียกว่า อุณหภูมิสูงวิกฤติ (Katiyar-Agarwal *et al*., 2002) โดยทั่วไปแล้วอุณหภูมิสูงวิกฤติจะแปรผันตามเวลาที่พืชสัมผัสความร้อนตามสมการต่อไปนี้ (Lepeschkin, 1912 cited Sutcliffe, 1977)

$$T = (a-b)\ logZ$$

เมื่อ T = อุณหภูมิสูงวิกฤติ

Z = ระยะเวลาที่พืชได้รับอุณหภูมิสูง (นาที)

a, b = ค่าคงที่ซึ่งเป็นค่าเฉพาะของพืชแต่ละชนิด

ในข้าวพบว่าอุณหภูมิสูงวิกฤติที่ทำให้ข้าวส่วนใหญ่ตายหรือไม่สามารถฟื้นตัวที่อุณหภูมิปกติได้มากกว่า 90% คืออุณหภูมิ 45, 47 และ 50 องศาเซลเซียส เมื่อพืชสัมผัสความร้อน 3 ชั่วโมง, 2 ชั่วโมง และ 40 นาทีตามลำดับ (Katiyar-Agarwal *et al*., 2002)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

10. ความเครียดจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน

ความเครียดจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน หรือ oxidative stress เป็นสภาพเครียดที่เกิดจาก reactive oxygen species (ROS) หรือ active oxygen species (AOS)

10.1 รูปแบบของ ROS ที่พบในพืช (Perl-Treves and Perl, 2002) ได้แก่

10.1.1 superoxide anion radical ($O_2^{\cdot-}$) เป็นอนุมูลอิสระที่ไม่เสถียร เกิดจากออกซิเจนในรูปที่เสถียร (O_2) เกิดกระบวนการ reduction โดย $O_2^{\cdot-}$ อาจเปลี่ยนเป็น hydrogen peroxide โดยเอนไซม์ superoxide dismutase หรือเกิดขึ้นเองตามธรรมชาติ (spontaneous)

10.1.2 hydrogen peroxide (H_2O_2) เป็นสารประกอบที่ไม่เป็นอนุมูลอิสระ เป็นสารประกอบหลักที่ทำหน้าเป็นตัวให้และรับอิเลคตรอนของกิจกรรมต่างๆภายในเซลล์ โดย H_2O_2 เป็นสารที่เสถียร และเป็น ROS ที่เป็นพิษน้อยกว่ารูปแบบอื่นๆ

10.1.3 hydroxyl radical ($HO^{\cdot}$) เป็นอนุมูลอิสระที่มีความสามารถในการแย่งรับอิเลคตรอนในกระบวนการต่างๆภายในเซลล์ได้ดี ไม่เสถียร และเป็นปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นไม่จำเพาะกับโมเลกุลของสารในเซลล์ สามารถแพร่ผ่านระหว่างเซลล์ได้ง่าย เช่นเดียวกับสารมีขั้ว (polar molecule)

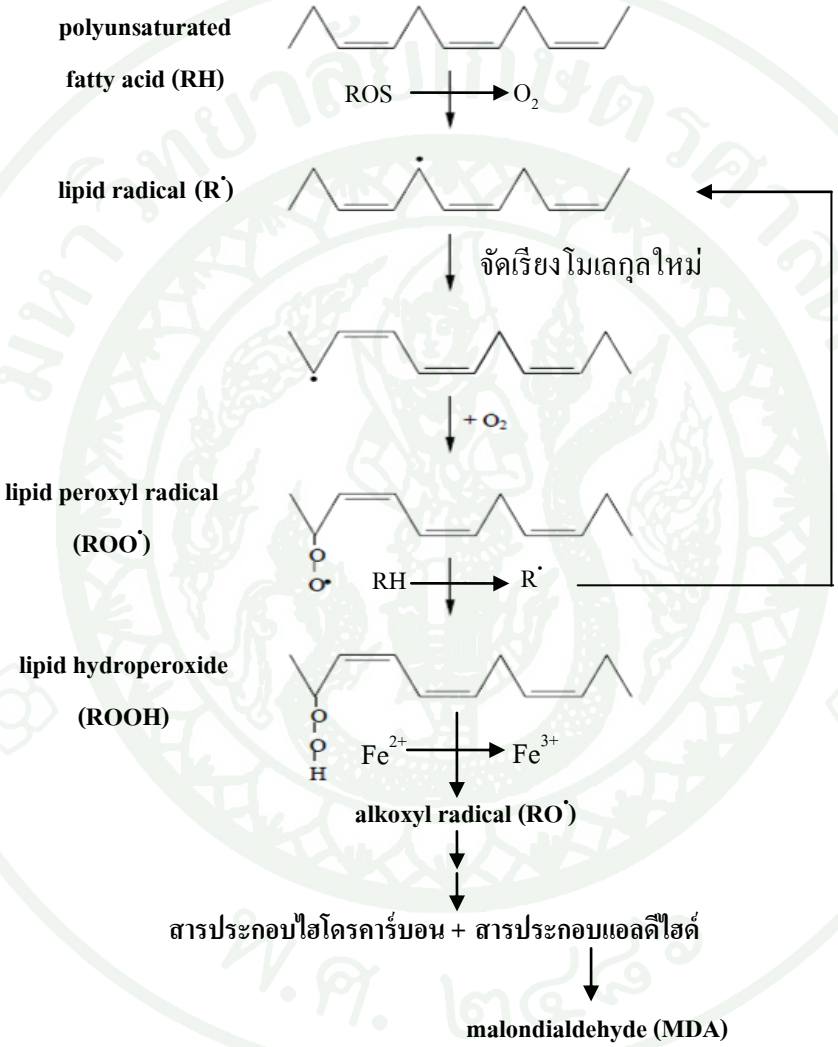
10.1.4 singlet oxygen ($^1O_2$) เป็นสารประกอบที่ไม่เป็นอนุมูลอิสระ $^1O_2$ เกิดจากออกซิเจนในรูปที่เสถียร (O_2) ได้รับพลังงานระหว่างที่รงควัตถุในสถานะเร่งเร้า (excited state) เปลี่ยนเป็นรงควัตถุในสถานะพื้น (ground state)

10.2 ผลกระทบของ oxidative stress ต่อพืช

เมื่อพืชเกิดความเครียดจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน ROS ในรูปแบบต่างๆ ที่เกิดขึ้นจะมีความเป็นพิษต่อเซลล์ และทำให้เกิดกระบวนการ lipid peroxidation ซึ่งเป็นสาเหตุให้เกิดการเสื่อมสภาพของเซลล์ และทำให้เซลล์ตาย (Inze and Montago, 2002) โดยกระบวนการนี้จะเกิดขึ้นเมื่อ ROS แย่งรับอิเลคตรอนจากกรดไขมันไม่อิ่มตัว (polyunsaturated fatty acid; RH) ทำให้ RH กลายเป็น lipid radical ($R^{\cdot}$) ซึ่งจะทำปฏิกิริยากับออกซิเจน กลายเป็น lipid peroxyl radical ($ROO^{\cdot}$) ซึ่งเป็นอนุมูลอิสระที่สามารถแย่งรับอิเลคตรอนบริเวณ RH ได้เป็น lipid peroxide (ROOH) ที่มีความเสถียรมากขึ้น แม้ว่า ROOH จะเป็นสารประกอบที่มีความเสถียร แต่ในสภาพที่มีไอออนของ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

โลหะ เช่น Fe^{2+} (ferrous) จะสามารถจ่ายอิเลกตรอนโดยทำปฏิกิริยากับ ROOH ได้เป็น Fe^{3+} (ferric) และ alkoxyl radical ($RO^{\cdot}$) จากนั้นจะเกิดปฏิกิริยาอีกหลายขั้นตอน จนได้ผลิตภัณฑ์สุดท้ายเป็นสารประกอบไฮโดรคาร์บอน สารประกอบแอลดีไฮด์ และ malondialdehyde (MDA) ในที่สุด (ภาพที่ 1) (Halliwell and Gutterridge, 1999; Södergren, 2000)

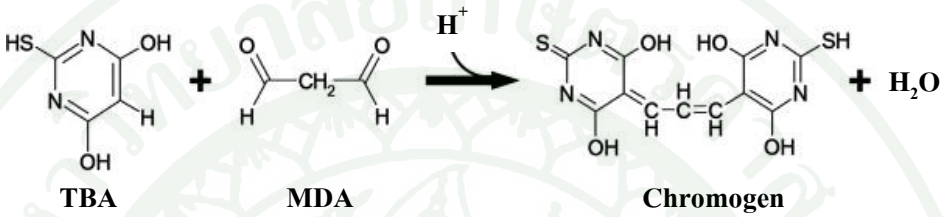


ภาพที่ 1 การเกิดปฏิกิริยา lipid peroxidation

ที่มา: ดัดแปลงจาก Halliwell and Gutterridge (1999); Södergren (2000)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ปริมาณ MDA ที่เกิดขึ้นสามารถบอกถึงความรุนแรงของการเกิด oxidative stress เนื่องจากถ้าพืชไม่สามารถกำจัด ROS ที่เกิดขึ้นได้ จะทำให้เกิดปฏิกิริยา lipid peroxidation ได้ผลผลิตที่มีความเสถียรคือ MDA (Navari-Izzo and Rascio, 1999) การวัดปริมาณ MDA สามารถทำได้ง่ายและไม่ซับซ้อนโดยวิธี thiobarbitulic acid (TBA) assay เมื่อ MDA กับ TBA จะได้สารประกอบเชิงซ้อนสีส้มแดง (chromogen) ที่สามารถสังเกตผลได้ง่ายโดยใช้เครื่องสเปกโตร-โฟโตมิเตอร์วัดความเข้มของสี สำหรับปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นแสดงในภาพที่ 2 (Bastos *et al.,* 2012)



ภาพที่ 2 การวิเคราะห์ปริมาณ malondialdehyde (MDA) โดย thiobarbitulic acid (TBA)

ที่มา: Bastos *et al.* (2012)

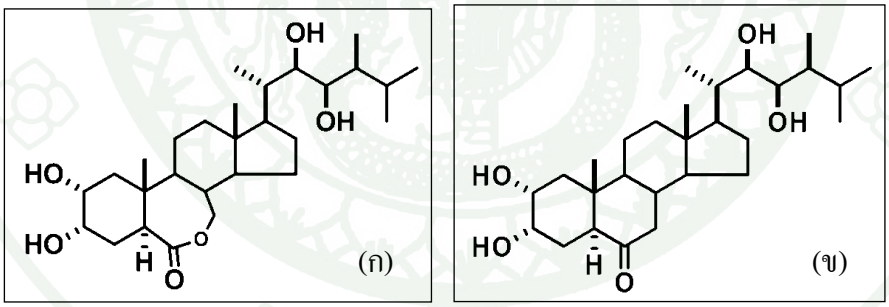
11. บราสสิโนสเตียรอยด์ (Brassinosteroids; BRs)

บราสสิโนสเตียรอยด์เป็นฮอร์โมนพืชชนิดแรกที่มีโครงสร้างเป็นสเตียรอยด์ที่เกิดขึ้นตามธรรมชาติ มีวงแหวน lactone ขนาดเจ็ดเหลี่ยมเป็นส่วนประกอบของระบบที่เชื่อมติดกัน (Clouse and Sasse, 1998) การผลิตบราสสิโนสเตียรอยด์พบว่า มีอยู่ในพืชหลายชนิดทั้งพืชใบเลี้ยงเดี่ยว พืชใบเลี้ยงคู่ และสาหร่าย ส่วนของพืชที่พบ ได้แก่ ละอองเกสร ใบ ดอก เมล็ด ยอด ราก และลำต้น (Sasse, 2003) บราสสิโนสเตียรอยด์ชนิดแรกที่พบในธรรมชาติ คือ brassinolide โดยได้จากการสกัดจากละอองเรณูของ *Brassica napus* ซึ่งพบว่าเป็นสารที่มีฤทธิ์กระตุ้นการยืดยาวของลำต้น และกระตุ้นการแบ่งเซลล์ของพืช (Mitchell *et al*., 1970; Grove *et al*., 1979) (ภาพที่ 3ก) ต่อมามีการค้นพบบราสสิโนสเตียรอยด์เพิ่มขึ้นอีกหนึ่งชนิด คือ castasterone ซึ่งสกัดได้จาก insect gall ของ chestnut (*Castanea crenata*) (Yokota *et al*., 1982) (ภาพที่ 3ข) ในปัจจุบันพบว่ามีบราสสิโน-สเตียรอยด์ที่สกัดได้จากพืชในธรรมชาติมากกว่า 50 ชนิด (Fujioka and Yokota, 2003)

บราสสิโนสเตียรอยด์ได้ถูกรายงานว่า สามารถช่วยป้องกันผลกระทบจากความเครียดในพืชหลายชนิด (Mandava, 1988; Sasse, 1997; Clouse and Sasse, 1998) ผลของการใช้บราสสิโน-

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สเตียรอยด์สามารถทำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูงด้วยสาเหตุหลัก 3 ประการ คือ ประการแรก บราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาพอุณหภูมิสูง (Singh and Shono, 2005; Ogweno *et al*., 2008) โดยการเพิ่มประสิทธิภาพการใช้แสง นำมาสู่การเพิ่มขึ้นของค่า photochemical quenching (Yu *et al*., 2004) การศึกษาในข้าวบาร์เลย์พบว่า การใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์ทำให้ระบบแสงสูงฟื้นตัวจากความเสียหายจากความร้อนเมื่อย้ายพืชมาที่อุณหภูมิปกติได้รวดเร็วขึ้น และยังพบว่าข้าวบาเลย์ที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์มีอัตราการหายใจมืดลดลงเมื่ออยู่ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน (Janeczko *et al*., 2011) นอกจากนี้ยังพบว่า บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถป้องกันการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ และลดความเสียหายของเยื่อหุ้มเซลล์เมื่อพืชอยู่ในภาวะเครียดจากความร้อน (Krishna, 2003) ประการที่สอง การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยเพิ่มความทนทานต่ออุณหภูมิสูงโดยการลดการเกิด Reactive Oxygen Species (ROS) ทำให้การเกิดปฏิกิริยา lipid peroxydation ลดลง (Janeczko *et al*., 2011) เนื่องจากบราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระหลายชนิด (Mazorra *et al*., 2002; Cao and Zhao, 2008) ประการที่สามบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถกระตุ้นให้พืชมีการแสดงออกของ Heat Shock Proteins (HSPs) จึงทำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูงวิกฤติได้ (Dhaubhadel *et al*., 1999; Singh and Shono, 2005; Mazorra *et al*., 2011)



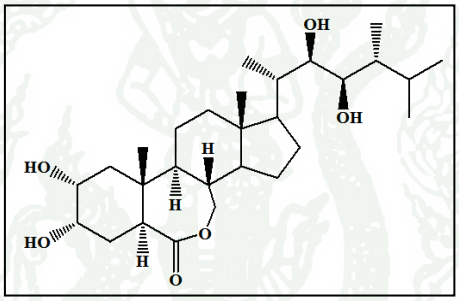
ภาพที่ 3 โครงสร้างของบราสสิโนสเตียรอยด์ ได้แก่ brassinolide (ก) และ castasterone (ข)

บราสสิโนสเตียรอยด์ 2 ชนิดที่ใช้ในการทดลอง ได้แก่ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

11.1 สาร 24-epibrassinolide (EBR)

สาร 24-epibrassinolide หรือ EBR เป็นบราสสิโนสเตียรอยด์ที่พบได้ในธรรมชาติ โดยเป็น C-24 epimer ของ brassinolide (Ikekawa *et al*., 1988) บราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด EBR มีรายงานการสกัดได้จากพืชหลายชนิด ตัวอย่างเช่น ละอองเรณูของ *Vicia faba* ที่เก็บได้จากผึ้ง (pollen bee) (Ikekawa *et al*., 1988) เมล็ดของ *Gypsophyta perfoliata* (Schmidt *et al*., 1996) และเมล็ดของ *Arabidopsis thaliana* (Schmidt *et al*., 1997) โดย EBR เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชที่นิยมนำมาใช้ในเชิงการเกษตร (Khripach *et al*., 2000; Zullo and Adam , 2002) มีลักษณะเป็นผลึกสีขาว มีสูตรโมเลกุล คือ $C_{28}H_{48}O_6$ และมีมวลโมเลกุลเท่ากับ 480.68 สามารถละลายได้ในเอทานอล เมทานอล และ DMSO โดยเมื่อละลายแล้วจะมี pH ประมาณ 5.4 (ภาพที่ 4) (Ruina international, 2010)



ภาพที่ 4 สาร 24-epibrassinolide

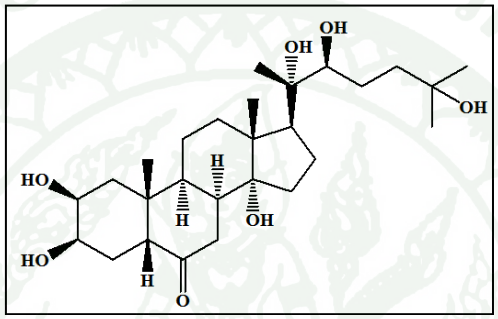
11.2 สาร 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD)

สาร 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) เป็นบราสสิโนสเตียรอยด์-แอนาลอก โดยบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอกเป็นสารที่มีโครงสร้าง และ/หรือการออกฤทธิ์คล้ายคลึงกับบราสสิโนสเตียรอยด์ตามธรรมชาติ (Zullo and Adam, 2003) บราสสิโนสเตียรอยด์-แอนาลอกถูกสังเคราะห์ขึ้น เนื่องจากปริมาณบราสสิโนสเตียรอยด์ที่ได้จากการสกัดจากพืช มักมีปริมาณน้อยมากเมื่อเทียบกับน้ำหนักของตัวอย่างพืช (Grove *et al*., 1979; Pachthong *et al*., 2005; Yokota *et al*., 1982) สาร DHECD ที่ใช้ในการทดลองครั้งนี้มาจากกระบวนการ catalytic hydrogenation ของ 20-hydroxyecdysone (Suksamrarn *et al*., 2002) ซึ่งแยกได้จากเปลือกต้นไข่เน่า (*Vitex glabrata*) (Werawattanametin *et al*. 1986) Homvisasevongsa (2006) ได้ทำการตรวจสอบ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ฤทธิ์ทางชีวภาพของบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก ด้วยวิธี rice lamina inclination test พบว่า 20-hydroxyecdysone ไม่แสดงฤทธิ์เร่งการเจริญเติบโตของพืช ส่วนสาร DHECD แสดงฤทธิ์เร่งการเจริญเติบโตของพืช โดยมีฤทธิ์คล้ายคลึงกับบราสสิโนสเตียรอยด์ อย่างไรก็ตามฤทธิ์ทางชีวภาพดังกล่าวยังต่ำกว่า brassinolide และ castasterone

สาร 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone มีลักษณะเป็นผลึกสีขาว มีมวลโมเลกุลเท่ากับ 482 สามารถละลายได้ในเอทานอล เมทานอล และ DMSO (ภาพที่ 5)



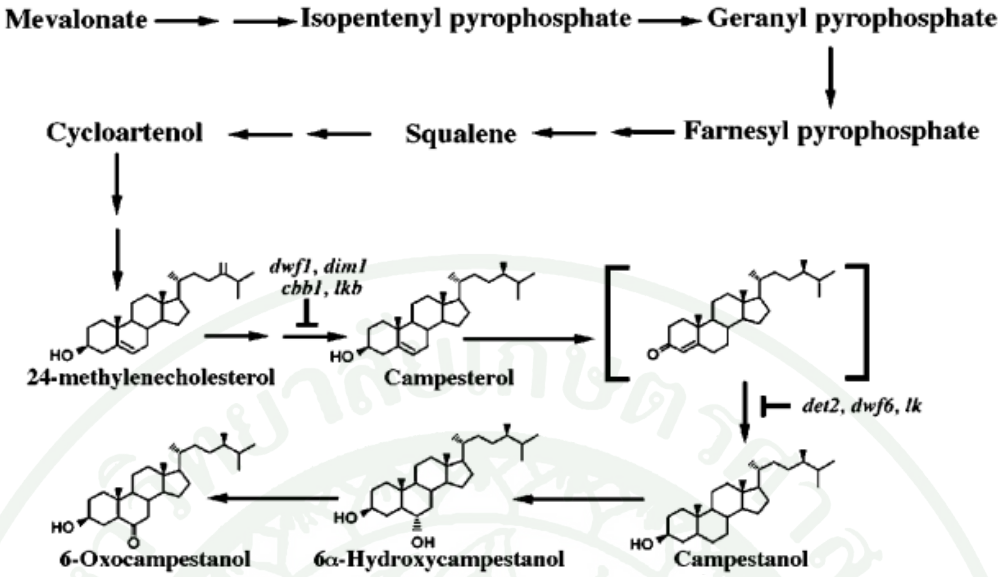
ภาพที่ 5 บราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอกชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone

11.3 ชีวินสังเคราะห์ของบราสสิโนสเตียรอยด์

จากการศึกษาพบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์สังเคราะห์ผ่าน mevalonate และ isoprenoid pathway ได้สารที่มีโครงสร้างเป็นสเตียรอยด์ชื่อว่า campesterol ต่อมา campesterol ถูกรีดิวซ์เป็น campestanol จากนั้น campestanol เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชัน กลายเป็น 6-oxocampestanol (ภาพที่ 6) (Clouse and Sasse, 1998)

6-oxocampestanol และ campestanol จะถูกสังเคราะห์ต่อผ่านทาง early C_6 oxidative pathway และ late C_6 oxidative pathway โดย early และ late C_6 oxidative pathway จะเกิดขึ้นพร้อมกัน ทั้งสองวิถีจะได้ผลผลิตเป็น castasterone ซึ่งสามารถเปลี่ยนโครงสร้างต่อไปได้ brassinolide (ภาพที่ 7) (Clouse and Sasse, 1998)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 6 ชีวินสังเคราะห์ของบราสสิโนสเตียรอยด์ผ่านทาง mevalonate และ isoprenoid pathway

ที่มา: Clouse and Sasse (1998)

11.4 ผลกระทบทางสรีรวิทยา

บราสสิโนสเตียรอยด์เป็นสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช โดยพืชมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นของสารในหลายด้าน ดังนี้

11.4.1. การแบ่งเซลล์และขยายขนาดของเซลล์

บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถส่งเสริมการแบ่งเซลล์และการยืดขยายขนาดของเซลล์ในพืชหลายชนิด การให้บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นต่ำระดับนาโนโมลาร์ (nM) หรือไมโครโมลาร์ (mM) แก่พืชจะกระตุ้นให้เกิดการยืดยาวของส่วนใต้ใบเลี้ยง (hypocotyls), ส่วนเหนือใบเลี้ยง (epicotyls) และก้านดอกของพืชใบเลี้ยงคู่ นอกจากนี้ใน *Arabidopsis* ที่ไม่สร้างบลาสสิโนสเตียรอยด์ (BRs mutant) จะแสดงลักษณะแคระแกร็น ขนาดของเซลล์เล็กลง และจำนวนเซลล์น้อยลง (Clouse *et al.,* 1996) และยังพบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์กระตุ้นการแบ่งเซลล์โดยการเพิ่มอัตราไมโทติก (mitotic rate) (Sasse, 2003)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

แม้ว่าบราสสิโนสเตียรอยด์จะส่งเสริมการแบ่งเซลล์และการยืดขยายของเซลล์เช่นเดียวกับออกซิน แต่พบว่ากลไกในการทำงานแตกต่างกัน เนื่องจากออกซินมีการทำงานที่รวดเร็ว โดยมี lag time เพียง 10-15 นาทีหลังจากการใช้ จากนั้นจึงเริ่มกระตุ้นการยืดยาวของเซลล์ภายใน 30-45 นาทีหลังจากได้รับออกซิน (Taiz, 1984) ในขณะที่บราสสิโนสเตียรอยด์มีการทำงานที่ช้ากว่าออกซิน โดยต้องมี lag time มากกว่า 45 นาทีจึงจะเริ่มทำงาน แต่พบว่ามีการออกฤทธิ์นานกว่าออกซิน (Zurek *et al.,* 1994)

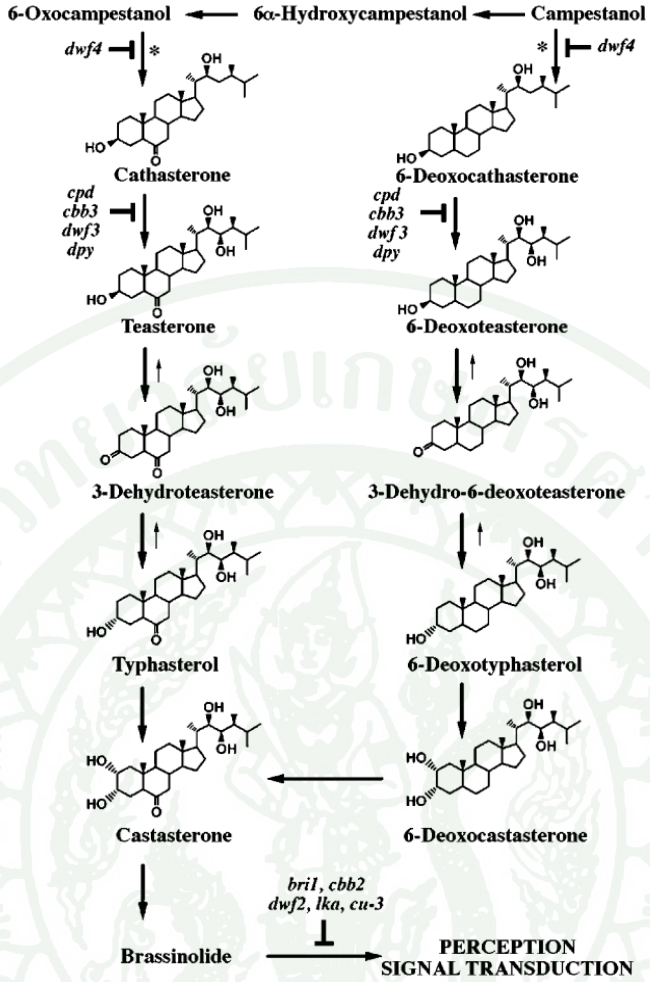
11.4.2. การพัฒนาของท่อลำเลียง

จากการศึกษาของ Clouse *et al.* (1996) พบว่านอกจากออกซินและไซโตไคนินจะเป็นฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับการพัฒนาของท่อลำเลียงน้ำแล้ว การใช้ brassinolide ที่ความเข้มข้นต่ำระดับนาโนโมลาร์ (nM) ในหลอดทดลองจะช่วยเพิ่มการพัฒนาของเนื้อเยื่อท่อลำเลียงของ *Helianthus tuberosus* นอกจากนี้จากการศึกษาใน *Zinnia elegans* พบว่าการใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์จะกระตุ้นการพัฒนาของท่อลำเลียงโดยเพิ่มการสะสมของลิกนิน (Fukuda, 1997)

11.4.3. การงอกของละอองเรณูและการพัฒนาด้านการสืบพันธุ์

การให้บราสสิโนสเตียรอยด์แก่ละอองเรณูในหลอดทดลองสามารถกระตุ้นการงอกของละอองเรณูและทำให้หลอดละอองเรณูยืดยาวขึ้น (Hewitt *et. al*, 1985) นอกจากนี้ในมะเขือเทศ บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณู ความยาวของหลอดละอองเรณู และลดการแตกของละอองเรณูของมะเขือเทศในหลอดทดลอง และทำให้พืชทนต่ออุณหภูมิสูงได้ถึง 45 องศาเซลเซียส (Singh and Shono, 2005)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 7 ชีวินสังเคราะห์ของบราสสิโนสเตียรอยด์ผ่านทาง early C_6 oxidative pathway (ซ้าย) และ late C_6 oxidative pathway (ขวา)

ที่มา: Clouse and Sasse (1998)

11.4.4. การเสื่อมชราและการสุกของผล

บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถกระตุ้นการเสื่อมชราและการสุกของผล เนื่องจากบราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยส่งเสริมชีวินสังเคราะห์ของเอธิลีน (ethylene) โดยต้องมีออกซินเป็นตัวกระตุ้น (Clouse and Sasse, 1998) จากการศึกษาของ Lisso *et al.* (2006) พบว่าการพ่น 24-epibrassinolide แก่ต้นมะเขือเทศจะทำให้ผลมะเขือเทศสุกเร็วขึ้น และมีสีแดงเข้มขึ้นกว่าเดิม เนื่องจากมีปริมาณ lycopene เพิ่มขึ้น

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

11.4.5. การเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

การพ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยให้พืชมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้น เนื่องจากบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มประสิทธิภาพของการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ โดยเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์รูบิสโกเริ่มต้น (initial RubisCO activity) เพิ่มประสิทธิภาพของระบบแสงสอง และลดการเกิดคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนส์ (Fariduddin *et al*., 2009; Hayat *et al*., 2010; Yu *et al*., 2004) จากการศึกษาของ Yu *et al*. (2004) พบว่าการพ่นสาร 24-epibrassinolide ทางใบ ทำให้แตงกวา (cucumber; *Cucumis sativus* L.) มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ

11.4.6 ช่วยบรรเทาความเครียด (stress)

การใช้สารในกลุ่มบราสสิโนสเตียรอยด์จะช่วยบรรเทาความเครียดในพืชหลายชนิดทั้งความเครียดทางชีวภาพ (biotic stress) และความเครียดทางกายภาพ (abiotic stress) ตัวอย่างเช่น ลดความเครียดจากโรคพืช (disease) ความเครียดจากความร้อน (heat stress) ความเครียดจากเกลือ (salt stress) ความเครียดจากอุณหภูมิ (temperature stress) ความเครียดจากความแห้งแล้ง (drought stress) เป็นต้น (Clouse and Sasse, 1998; Fujioka and Yokota, 2003; Krishna, 2003) จากการศึกษาพบว่าการพ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ทางใบทำให้พืชสามารถทนทานต่อความเครียดจากความร้อนได้มากขึ้น เนื่องจากบราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยการเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์รูบิสโก เพิ่มประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง และลดการเกิดคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนต์ (Fariduddin *et al*., 2009; Hayat *et al*., 2010; Yu *et al*., 2004) นอกจากนี้บราสสิโนสเตียรอยด์ยังช่วยลดการเกิด reactive oxygen species (Liu *et al*., 2009)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

อุปกรณ์และวิธีการ

อุปกรณ์

1. ข้าวพันธุ์ปทุมธานี1 (*Oryza sativa* L.) cv. Pathum Thani 1

2. สารเคมี ได้แก่

2.1 บราสสิโนสเตียรอยด์และตัวทำละลาย ได้แก่ 24-epibrassinolide (EBR), 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) และเอทานอล

2.2 สารเคมีสำหรับทดสอบการเกิด lipid peroxidation โดยการวิเคราะห์ปริมาณ malondialdehyde (MDA) ดัดแปลงจากวิธีของ Velikova *et al.* (2000) ได้แก่ กรดไตรคลอโร-อะซีติก (trichloroacetic acid; TCA), กรดไทโอบาร์บิทอลิก (thiobarbitulic acid; TBA), โซเดียมไฮดรอกไซด์ (NaOH) และไนโตรเจนเหลว

2.3 สารเคมีสำหรับเตรียมอาหารของละอองเรณูของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ดัดแปลงจากวิธีของ Singe and Shono (2003) ได้แก่ ซูโครส, กรดบอริก และแคลเซียมไนเตรท

2.4 สีย้อม ได้แก่ ไอโอดีน และอะนิลีนบลู 0.1% ในโปตัสเซียมฟอสเฟต 0.1 M

2.5 สารละลายที่ใช้ในการเก็บรักษาตัวอย่าง (fixing solution) ซึ่งประกอบด้วย ฟอร์มาลีน : เอทานอล ในอัตราส่วน 1:3 และ โซเดียมไฮดรอกไซด์ (NaOH) ความเข้มข้น 0.5 N

3. อุปกรณ์ต่างๆ ได้แก่ กระถางต้นไม้, ดิน, กล้องจุลทรรศน์ พร้อมสไลด์ และกระจกปิดสไลด์, เครื่องมือวัดอัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส (CO_2/H_2O-gas exchange prorometer รุ่น LI6400, บริษัท LICOR ประเทศสหรัฐอเมริกา), เครื่องวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (PAM 2100, บริษัท Heinz Walz GmbH ประเทศเยอรมัน), เครื่องวัดดัชนีความเขียว Chlorophyll meter (รุ่น SPAD-502 บริษัท Minolta Camera ประเทศญี่ปุ่น), เครื่องสเปกโตรโฟโตมิเตอร์ (spectrophotometer), ไมโครปิเปต (micrpipette), ตู้อบลมร้อน (hot air oven), อ่างควบคุมอุณหภูมิ (waterbath), เครื่องชั่ง, เครื่องปั่นเหวี่ยง (centrifuge) และเครื่องแก้วต่างๆ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วิธีการ

การเตรียมพันธุ์ข้าวและการปลูก

คัดเลือกเมล็ดพันธุ์ที่สมบูรณ์ โดยการใส่น้ำในภาชนะแช่เมล็ดพันธุ์แล้วคน 1-2 นาที เลือกเมล็ดที่ลอยน้ำซึ่งเป็นเมล็ดที่ไม่สมบูรณ์ทิ้ง นำเมล็ดที่จมน้ำแช่น้ำต่ออีก 1 คืน จากนั้นนำเมล็ดมาห่อด้วยผ้าขาวบางรดน้ำให้ชุ่มพักไว้อีก 2 คืน เมื่อปรากฏรากยาวประมาณ 3-5 มิลลิเมตร ให้นำเมล็ดไปปลูกในกระบะซึ่งบรรจุดิน 7 วัน จากนั้นย้ายต้นกล้าไปปลูกในกระถาง กระถางละ 1 ต้น รักษาระดับน้ำให้สูงประมาณ 5 เซนติเมตรตลอดการปลูก สำหรับดินที่ใช้มาจากชุดดินบางเขน (Bangkhen series) ซึ่งมีค่า pH 6.5 และเปอร์เซ็นต์สารประกอบอินทรีย์ 2.5%

การทดลองที่ 1 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สที่อุณหภูมิปกติ

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (complete randomized design; CRD) โดยมีปัจจัย คือ ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ 5 ระดับ ได้แก่ 0, 0.001, 0.01, 0.1 และ1 μM ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 ซ้ำ (replication) ซ้ำละ 1 กระถาง โดยพ่น 24-epibrassinolide (EBR) หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ V_7 (ข้าวมีใบสมบูรณ์ 7 ใบ) ปริมาณ 10 มิลลิลิตรต่อต้น โดยใช้ Tween-20 0.025% เป็นสารลดแรงตึงผิว หลังจากนั้น 1 วัน ทำการวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 โดยใช้เครื่องมือวัดอัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส (CO_2/H_2O-gas exchange prorometer รุ่น LI6400, บริษัท LICOR ประเทศสหรัฐอเมริกา) เพื่อวัดอัตราสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด (*A*) โดยใช้หัววัดความเข้มแสง (PPF) 1,000 μmolPPF $m^{-2}s^{-1}$ ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ 400 ppm และอุณหภูมิใบ 30 องศาเซลเซียส โดยทำการวัดในข้าวใบที่ 7

พิจารณาความเข้มข้นของ EBR และ DHECD ที่ทำให้ข้าวมีอัตราอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิสูงที่สุด เพื่อใช้ในการทดลองที่ 3 และ 4 ต่อไป

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 2 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20 hydroxyecdysone (DHECD) ที่เหมาะสมต่อความทนทานอุณหภูมิสูงวิกฤติ (lethal temperature)

วางแผนการทดลองแบบแฟคทอเรียลในแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (factorial experiment in complete randomized design) โดยมีปัจจัยที่หนึ่ง คือ ชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์ 2 ชนิด ได้แก่ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ปัจจัยที่สอง คือ ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ 5 ระดับ ได้แก่ 0, 0.001, 0.01, 0.1 และ1 µM ทำการทดลองความเข้มข้นละ 10 ซ้ำ (replication) ซ้ำละ 1 กระถาง พ่น EBR หรือ DHECD ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ V_7 ปริมาณ 10 มิลลิลิตรต่อต้น โดยใช้ Tween-20 0.025% เป็นสารลดแรงตึงผิว หลังจากนั้น 7 วันย้ายข้าวเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ (growth chamber) เพื่อให้ข้าวได้รับอุณหภูมิสูงวิกฤติที่ 47 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ 70 เปอร์เซ็นต์ และมีความเข้มแสง 300 µmolPPF $m^{-2}s^{-1}$ เป็นเวลา 2 ชั่วโมง (Katiyar-Agarwal *et al*., 2002) จากนั้นย้ายต้นข้าวออกจากตู้ควบคุมอุณหภูมิ ทำการวัดดัชนีความเขียวด้วยเครื่อง Chlorophyll meter (รุ่น SPAD-502 บริษัท Minolta Camera ประเทศญี่ปุ่น) แบ่งตัวอย่างพืชออกเป็น 2 ชุด ชุดละ 5 ซ้ำ เพื่อวิเคราะห์ปริมาณ malondialdehyde (MDA) และปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) ในใบดังนี้

การวิเคราะห์ปริมาณ malondialdehyde (MDA)

วัดปริมาณ MDA ดัดแปลงจากวิธีของ Velikova *et al.* (2000) โดยชั่งน้ำหนักสดของใบข้าวที่พ่นด้วย EBR หรือ DHECD อย่างละประมาณ 300 มิลลิกรัม บดตัวอย่างพืชในไนโตรเจนเหลวให้ละเอียดด้วยโกร่ง จากนั้นเติมสารละลาย trichloroacetic acid (TCA) ความเข้มข้น 0.1% (w/v) ลงให้ตัวอย่างที่บดจนละเอียดแล้ว 4 มิลลิลิตร ผสมให้เข้ากัน ทิ้งไว้ประมาณ 10 นาที แล้วจึงนำสารสกัดพืชมา ปั่นเหวี่ยง (centrifuge) ที่ความเร็วรอบ 10,000 xg เป็นเวลา 20 นาที จากนั้นปิเปตสารสกัดใสด้านบน (supernatant) มา 1 มิลลิลิตร มาเติมสารละลาย thiobarbituric acid (TBA) ความเข้มข้น 0.5% (w/v) ใน TCA ความเข้มข้น 20% (w/v) ปริมาตร 2 มิลลิลิตร จากนั้นนำมาบ่มใน water bath ที่อุณหภูมิ 98 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 30 นาที แล้วทำการหยุดปฏิกิริยาโดยนำสารสกัดไปแช่ในน้ำแข็งเป็นเวลา 5 นาที แล้วนำมาปั่นเหวี่ยงอีกครั้งที่ความเร็วรอบ 10,000 xg เป็นเวลา 5 นาที นำสารสกัดใสด้านบนมาวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 532 และ 600 นาโนเมตร นำค่าที่ได้มาคำนวณปริมาณ MDA โดยใช้สูตรดังนี้

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ปริมาณ MDA (µmol/g.F.W.) = $[((A_{532}-A_{600})/(155 \times 1)) \times V_f \times (V_e/V_a)] \div W$

เมื่อ A_{532} = ค่าดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 532 นาโนเมตร

A_{600} = ค่าดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 600 นาโนเมตร

V_f = ปริมาตรสุดท้าย (มิลลิลิตร)

V_e = ปริมาตร TCA ที่ใช้ในการสกัด (มิลลิลิตร)

V_a = ปริมาตรสารสกัดพืชที่ใช้ในการวิเคราะห์ (มิลลิลิตร)

W = น้ำหนักตัวอย่างพืช (กรัม)

การวิเคราะห์ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) ในใบ

ตัดใบข้าวเป็นชิ้น ยาวชิ้นละ 1 เซนติเมตร ประมาณ 20 ชิ้น นำมาชั่งน้ำหนักสดแล้วบันทึกผล จากนั้นจึงนำใบข้าวที่ตัดแล้วมาแช่น้ำกลั่นปริมาณ 20 มิลลิลิตร เป็นเวลา 24 ชั่วโมง แล้วจึงนำมาชั่งน้ำหนักขณะเซลล์เต่ง นำตัวอย่างใบทั้งหมดไปอบแห้งที่อุณหภูมิ 70 องศาเซลเซียส นาน 3 วัน แล้วนำมาชั่งนำหนักแห้ง คำนวณค่า RWC โดยใช้สูตรดังนี้

$$RWC\ (\%) = (FW-DW) / (TW-DW) \times 100$$

เมื่อ FW = น้ำหนักสด (fresh weight)

DW = น้ำหนักแห้ง (dry weight)

TW = น้ำหนักขณะเซลล์เต่ง (turgid weight)

ความเข้มข้นของ EBR และ DHECD ที่ทำให้ข้าวมีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงได้ดีที่สุด โดยพิจารณาจากความเข้มข้นที่มีค่าดัชนีความเขียวสูง มีปริมาณ MDA ต่ำ และมีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบสูงจะนำมาพิจารณาเพื่อใช้ในการทดลองที่ 3 และ 4 ต่อไป

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 3 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สและประสิทธิภาพการใช้แสงของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growth) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (complete randomized design; CRD) มีสิ่งทดลอง (treatment) 4 สิ่ง ดังนี้

1. ข้าวที่ไม่ได้พ่นด้วย EBR หรือ DHECD (ชุดควบคุม) และได้รับอุณหภูมิปกติ (CK1)
2. ข้าวที่ไม่ได้พ่นด้วย EBR หรือ DHECD (ชุดควบคุม) และได้รับอุณหภูมิสูง (CK2)
3. ข้าวที่พ่นด้วย EBR และได้รับอุณหภูมิสูง (EBR)
4. ข้าวที่พ่นด้วย DHECD และได้รับอุณหภูมิสูง (DHECD)

พ่น 24-epibrassinolide (EBR) หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ V_7 ปริมาณ 10 มิลลิลิตรต่อต้น และใช้ Tween-20 0.025% เป็นสารลดแรงตึงผิว โดยใช้ความเข้มข้นที่ทำให้ข้าวมีอัตราสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิสูงที่สุด (การทดลองที่ 1) และความเข้มข้นที่ทำให้ข้าวมีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงวิกฤติได้ดีที่สุด (การทดลองที่ 2) หลังจากนั้น 7 วัน ย้ายเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ ที่ควบคุมอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส 12 ชั่วโมง ความเข้มแสง 300 μmolPPF $m^{-2}s^{-1}$ ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียส 12 ชั่วโมง ในเวลากลางคืน และมีความชื้นสัมพัทธ์ 70 เปอร์เซ็นต์ ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 ซ้ำ (replication) ซ้ำละ 1 กระถาง ทำการวัดอัตราอัตราสังเคราห์ด้วยแสง ประสิทธิภาพการใช้แสง และวัดดัชนีความเขียวของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในช่วงเวลา 9.00-11.00 น.

เก็บข้อมูลต่างๆ ก่อนย้ายเข้าเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ (day 0) หลังย้ายเข้า ตู้ควบคุมอุณหภูมิ 1, 3, 5 และ 7 วัน (day 1, 3, 5 และ 7) และหลังจากฟื้นตัว 7 วัน (re-7)

การวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊ส

ทำการวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 โดยใช้เครื่องมือวัดอัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส (CO_2/H_2O-gas exchange prorometer รุ่น LI6400, บริษัท LICOR ประเทศ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สหรัฐอเมริกา) เพื่อวัดอัตราสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด (*A*) อัตราคายน้ำ (*E*) ปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ (C_i) และค่านำไหลปากใบ (g_s) โดยใช้หัววัดความเข้มแสง (PPF) 1,000 µmol $m^{-2}s^{-1}$ ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ 400 µmol mol^{-1} ทำการวัดในข้าวใบที่ 7

การวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสง

ทำการวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (PAM parameter) ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 โดยใช้เครื่องมือประเภท pulse amplitude modulation fluorometer (PAM 2100, บริษัท Heinz Walz GmbH ประเทศเยอรมัน) วัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m) โดยการหนีบใบให้มืดด้วย Dark leaf clip DLC-8 นาน 30 นาที เพื่อให้มีการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนผ่านระบบแสงที่สอง (PSII) เสร็จสิ้นแล้ว ศูนย์กลางของปฏิกิริยาจะอยู่ในสภาพเปิดเต็มที่ หลังจากนั้นเอา clip ออกเพื่อให้ใบได้รับแสงภายนอกประมาณ 2 นาที แล้วจึงวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}) ด้วย leaf-clip holder (2030-B) โดยใช้แสงจากหลอด LED (PPF) 500 µmol $m^{-2}s^{-1}$ นอกจากนี้ทำการวัดค่า photochemical quenching (*qP*), non-photochemical quenching (*qN*) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*) โดยทำการวัดในข้าวใบที่ 7

การทดลองที่ 4 ผลของ 24-epibrassinolide และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อปริมาณmalondialdehyde (MDA) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ (RWC) พื้นที่ใบ และมวลชีวภาพของข้าว ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (complete randomized design; CRD) มีสิ่งทดลอง (treatment) เช่นเดียวกับการทดลองที่ 3 พ่น 24-epibrassinolide (EBR) หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ V_7 (อายุ 35 วัน) หลังจากนั้น หลังจากนั้น 7 วัน ย้ายเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ ที่ควบคุมอุณหภูมิ ความเข้มแสง และความชื้นสัมพัทธ์เช่นเดียวกับการทดลองที่ 3 ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 ซ้ำ (replication) ซ้ำละ 1 กระถาง กระถางละ 2 ต้น

เก็บตัวอย่างข้าวทั้งต้นก่อนย้ายเข้าตู้ควบคุมอุณหภูมิ (day 0) หลังย้ายเข้าตู้ควบคุมอุณหภูมิ 1, 3, 5 และ 7 วัน (day 1, 3, 5 และ 7) และหลังจากฟื้นตัว 7 วัน (re-7) แยกตัวอย่างเป็นส่วนต้นและ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ราก ข้าวต้นแรกในกระถางนำมาวัดพื้นที่ใบโดยใช้โปรแกรมประเภท image processing (Pugpao Co., Ltd.)

จากนั้นชั่งน้ำหนักสดของลำต้นและราก นำตัวอย่างใบทั้งหมดไปอบแห้งที่อุณหภูมิ 70 องศาเซลเซียส นาน 3 วัน แล้วนำมาชั่งนำหนักแห้งของลำต้นและราก สำหรับข้าวต้นที่สองนำมาวิเคราะห์ปริมาณ malondialdehyde โดยใช้วิธีการเช่นเดียวกันกับการทดลองที่ 2

การทดลองที่ 5 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อความมีชีวิตของละอองเรณูในหลอดทดลอง

วางแผนการทดลองแบบแฟคทอเรียลในแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (factorial experiment in complete randomized design) โดยมีปัจจัยที่หนึ่ง คือ ชนิดของ brassinosteroids 2 ชนิด ได้แก่ EBR และ DHECD ปัจจัยที่สอง คือ ความเข้มข้นของ brassinosteroids 5 ระดับ ได้แก่ 0, 0.001, 0.01, 0.1 และ1 μM ทำการทดลองโดยใช้อุณหภูมิ 3 ระดับ คือ อุณหภูมิห้อง, 40 องศาเซลเซียส และ 50 องศาเซลเซียส

เก็บละอองเรณูจากดอกข้าวหลังจากช่อดอกโผล่พ้นใบธง 1 วัน โดยเก็บในช่วงเวลา 8.30-10.00 น. นำละอองเรณูเก็บในที่มืด อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เพื่อใช้ในการทดลองต่อไป ผสมละอองเรณูที่เก็บได้ให้มีความสม่ำเสมอ จากนั้นบ่มละอองเรณูในอาหารเลี้ยงละอองเรณูดัดแปลงจาก Singe and Shono (2005) ซึ่งประกอบด้วย ซูโครส 15%, กรดบอริก 250 มิลลิกรัมต่อลิตร และแคลเซียมไนเตรท 200 มิลลิกรัมต่อลิตร เติม EBR หรือ DHECD ลงในอาหารให้มีความเข้มข้นสุดท้าย 0, 0.001, 0.01, 0.1 และ 1 μM (ใช้เอทานอล 0.01% เป็นชุดควบคุม) ปิเปตอาหารลงใน eppendorf tube หลอดละ 1 มิลลิลิตร บ่มละอองเรณูในอาหารที่อุณหภูมิห้อง, 40 และ 50 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 6 ชั่วโมง จากนั้นตรวจสอบความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณู ภายใต้กล้องจุลทรรศน์กำลังขยาย 100 เท่า โดยดูดสารแขวนลอยของละอองเรณูในอาหารที่เติมบราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นต่างๆมามาหลอดละ 20 ไมโครลิตรแล้วย้อมสีด้วยไอโอดีน ละอองเรณูที่มีชีวิตจะติดสีเข้ม ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 สไสด์ สังเกตผลสไลด์ละ 10 บริเวณ (microscopic field) ความเข้มข้นของ EBR และ DHECD ที่ทำให้ละอองเรณูมีความมีชีวิตสูงที่สุดจะนำมาใช้ในการทดลองที่ 6 และ 7 ต่อไป บันทึกผลโดยสูตร

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

% ความมีชีวิตของละอองเรณู = จำนวนละอองเรณูที่ติดสีไอโอดีน/จำนวนละอองเรณูทั้งหมด x100

% ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู = จำนวนละอองเรณูที่ไม่ติดสีไอโอดีน/จำนวนละอองเรณูทั้งหมด x100

% การแตกของละอองเรณู = จำนวนละอองเรณูที่แตก/จำนวนละอองเรณูทั้งหมด x 100

การทดลองที่ 6 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สและประสิทธิภาพการใช้แสงของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ (reproductive growth) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (complete randomized design; CRD) มีสิ่งทดลอง (treatment) 4 สิ่ง ดังนี้

1. ข้าวที่ไม่ได้พ่นด้วย EBR หรือ DHECD (ชุดควบคุม) และได้รับอุณหภูมิปกติ (CK1)
2. ข้าวที่ไม่ได้พ่นด้วย EBR หรือ DHECD (ชุดควบคุม) และได้รับอุณหภูมิสูง (CK2)
3. ข้าวที่พ่นด้วย EBR และได้รับอุณหภูมิสูง (EBR)
4. ข้าวที่พ่นด้วย DHECD และได้รับอุณหภูมิสูง (DHECD)

พ่น EBR หรือ DHECD ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ R_2 ซึ่งเป็นระยะที่ข้าวสร้างไมโครสปอร์ (microspore) โดยสังเกตจากระยะห่างของเขี้ยวใบของใบธงและใบที่ถัดลงมา มีระยะประมาณ 1 เซนติเมตร (auricle distance = 1 cm) ปริมาณ 15 มิลลิลิตรต่อต้น โดยใช้ Tween-20 0.025% เป็นสารลดแรงตึงผิว ใช้ความเข้มข้นของ EBR หรือ DHECD ที่ทำให้ข้าวมีความมีชีวิตสูงที่สุด (การทดลองที่ 5) หลังจากข้าวเริ่มมีช่อดอกโผล่พ้นกาบใบธง 50 เปอร์เซ็นต์ (50% heading) ซึ่งใช้เวลาประมาณ 5 วัน ย้ายข้าวเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ ที่มีอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียสในเวลากลางคืน ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 ซ้ำ (replication) ซ้ำละ 1 กระถาง

ทำการวัดอัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส ประสิทธิภาพการใช้แสง และดัชนีความเขียวของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 โดยใช้เครื่องมือและวิธีการเช่นเดียวกันกับการทดลองที่ 3 โดยทำการวัดในใบธง (flag leaf) เก็บข้อมูลต่างๆก่อนย้ายเข้า ตู้ควบคุมอุณหภูมิ (day 0) หลังย้ายเข้าตู้ควบคุมอุณหภูมิ 1, 3, 5 และ 7 วัน (day 1, 3, 5 และ 7) และหลังจากฟื้นตัว 7 วัน (re-7)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 7 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อความมีชีวิตของละอองเรณู และ การงอกของละอองเรณู ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (complete randomized design; CRD) มีสิ่งทดลอง (treatment) เช่นเดียวกับการทดลองที่ 6 พ่น EBR หรือ DHECD ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ R_2 เมื่อข้าวเริ่มมีช่อดอกโผล่พ้นกาบใบธง 50 เปอร์เซ็นต์ (ประมาณ 5 วัน) ย้ายข้าวเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิที่มีอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียสในเวลากลางคืน

เก็บละอองเรณูจากช่อดอกข้าวในแต่ละสิ่งทดลองในช่วงเวลา 8.00-10.00 น. ซึ่งเป็นช่วงที่ดอกบาน โดยแบ่งเป็น 3 ส่วน คือส่วนบน ส่วนกลาง และส่วนล่างของช่อดอก ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 ซ้ำ ตรวจสอบความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูและการแตกของละอองเรณู ภายใต้กล้องจุลทรรศน์กำลังขยาย 100 เท่า โดยการย้อมสีด้วยไอโอดีน ละอองเรณูที่มีชีวิตจะติดสีดำเข้มของไอโอดีน ละอองเรณูที่ไม่มีชีวิตจะไม่ติดสีของไอโอดีน และละอองเรณูที่แตกพบการแตกของผนังละอองเรณู จากนั้นรอให้เกิดการผสมเกสร (pollination) ดอกข้าวจะปิด เก็บเกสรเพศเมียในช่วงเวลา 14.00-15.00 น. นำมาแช่ในน้ำยาเก็บรักษาตัวอย่าง โดยแบ่งเป็น 3 ส่วน คือ ส่วนบน ส่วนกลาง และส่วนล่างของช่อดอก ทำการทดลองสิ่งทดลองละ 5 ซ้ำ ตรวจสอบจำนวนละอองเรณูที่งอกบนยอดเกสรเพศเมียโดยใช้เทคนิคย้อมสีเรืองแสง ดัดแปลงจากวิธีของ Kho and Baër (1968) โดยมีขั้นตอน ดังต่อไปนี้

1. นำเกสรเพศเมียของข้าวที่เกิดการผสมเกสรแล้ว มาแช่ในน้ำยาเก็บรักษาตัวอย่าง ซึ่งประกอบด้วย ฟอร์มาลีน : เอทานอล ในอัตราส่วน 1:3 แช่เกสรเพศเมียในน้ำยาเก็บรักษาตัวอย่างอย่างน้อย 24 ชั่วโมง

2. นำเกสรเพศเมียของข้าวมาล้างด้วยน้ำกลั่น แล้วแช่ในสารละลายโซเดียมไฮดรอกไซด์เข้มข้น 0.5 N เป็นเวลา 2 ชั่วโมง เพื่อให้เนื้อเยื่ออ่อนนุ่ม

3. ย้ายเกสรเพศเมียจากสารละลายโซเดียมไฮดรอกไซด์ มาแช่ในน้ำกลั่นประมาณ 10 นาที โดยทำ 2-3 ครั้ง

4. ย้อมด้วยสีอะนิลีนบลู 0.1% ในโปตัสเซียมฟอสเฟต 0.1 M นาน 12 ชั่วโมง

5. นำเกสรเพศเมียมาวางบนสไลด์ หยดน้ำกลั่นลงไป 1 หยด จากนั้นปิดด้วยกระจกปิดสไลด์เบาๆ แล้วทำ squash technique เพื่อให้เนื้อเยื่อเกสรเพศเมียแยกออกจากกัน

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

6. ศึกษาตัวอย่างภายใต้กล้องจุลทรรศน์แบบฟลูออเรสเซนส์ หากมีการงอกของละอองเรณูจะสังเกตเห็นการเรืองแสงของแคลโลสในหลอดละอองเรณู

เก็บละอองเรณูและเกสรเพศเมียทุกวันตั้งแต่ดอกเริ่มบานจนกระทั่งดอกบานทั้งหมด โดยใช้เวลาทั้งหมด 8 วัน เป็นวันหลังจากย้ายเข้าตู้ควบคุมอุณหภูมิ 7 วัน และหลังจากฟื้นตัว 1 วัน

การทดลองที่ 8 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อการติดเมล็ดของข้าว ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (complete randomized design; CRD) มีสิ่งทดลอง (treatment) เช่นเดียวกับการทดลองที่ 6 พ่น EBR หรือ DHECD ทางใบเมื่อข้าวอยู่ในระยะ R_2 เมื่อข้าวเริ่มมีช่อดอกโผล่พ้นกาบใบธง 50 เปอร์เซ็นต์ ย้ายข้าวเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ ที่มีอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียสในเวลากลางคืน เป็นเวลา 7 วัน จากนั้นย้ายต้นข้าวออกมาปลูกในโรงเรือนซึ่งมีอุณหภูมิปกติ เก็บเกี่ยวข้าวเมื่อข้าวอายุ 124 วัน บันทึกข้อมูลการติดเมล็ดของข้าวโดยใช้สูตร

% การติดเมล็ด = จำนวนเมล็ดดี/จำนวนเมล็ดทั้งหมด x 100

การวิเคราะห์ผลการทดลอง

นำข้อมูลที่ได้จากการทดลองวิเคราะห์ความแปรปรวนทางสถิติโดยวิธี ANOVA และเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยโดยวิธี DMRT ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เพื่อตรวจสอบผลของ 24-epibrassinolind และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส ประสิทธิภาพการใช้แสง ความชีวิตของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ผลและวิจารณ์

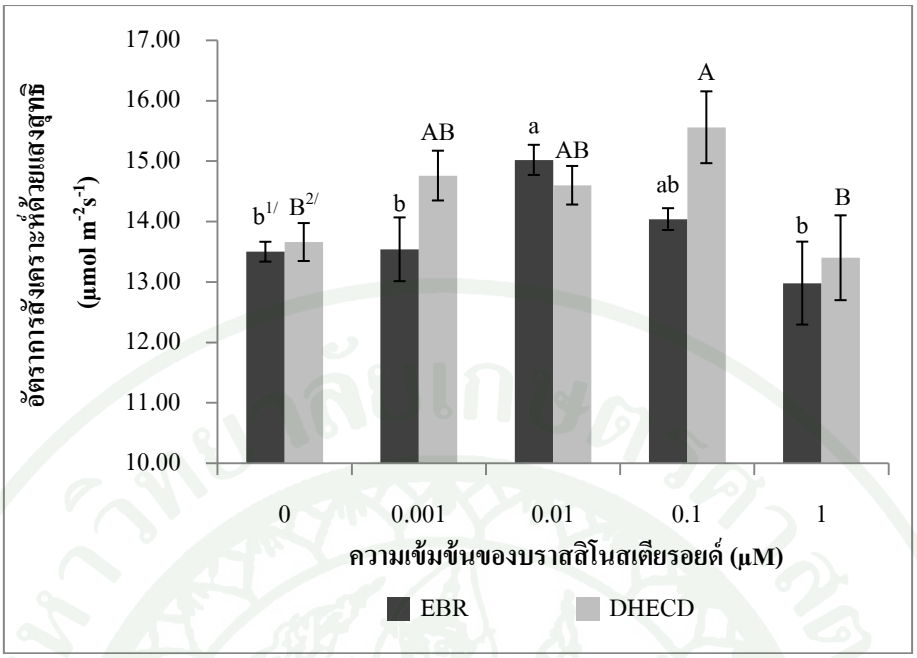
ผล

การทดลองที่ 1 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สที่อุณหภูมิปกติ

ผลการทดลองพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถช่วยเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีความสัมพันธ์กับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบ เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ไม่ใช้ EBR โดยพบว่าการพ่น EBR ความเข้มข้น 0.001 μM ทำให้ใบข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิไม่แตกต่างกับชุดควบคุม อย่างไรก็ตามเมื่อเพิ่มความเข้มข้นของ EBR เป็น 0.01 μM ทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิสูงที่สุด การเพิ่มความเข้มข้นของ EBR ที่สูงขึ้นทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวลดลง และลดลงต่ำสุดที่ความเข้มข้นของ EBR เท่ากับ 1 μM (ภาพที่ 8) ผลของการใช้ DHECD พบว่าการพ่น DHECD ที่ความเข้มข้น 0.001 และ 0.01 μM ทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้น และการพ่น DHECD ที่ความเข้มข้น 0.1 μM ทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิสูงที่สุด และหลังจากเพิ่มความเข้มข้นของ DHECD เป็น 1 μM พบว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ไม่ใช้ DHECD (ภาพที่ 8)

EBR ที่ความเข้มข้น 0.01 μM และ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.1 μM ทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงที่สุด จึงใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ระดับความเข้มข้นดังกล่าวเพื่อนำไปใช้ในการทดลองที่ 3 และ 4 ต่อไป

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 8 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่ความเข้มข้นต่างๆต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*)

หมายเหตุ $^{1/, 2/}$ = แผนภูมิค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในลำดับเดียวกัน (a, b…; A, B…) ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT ที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

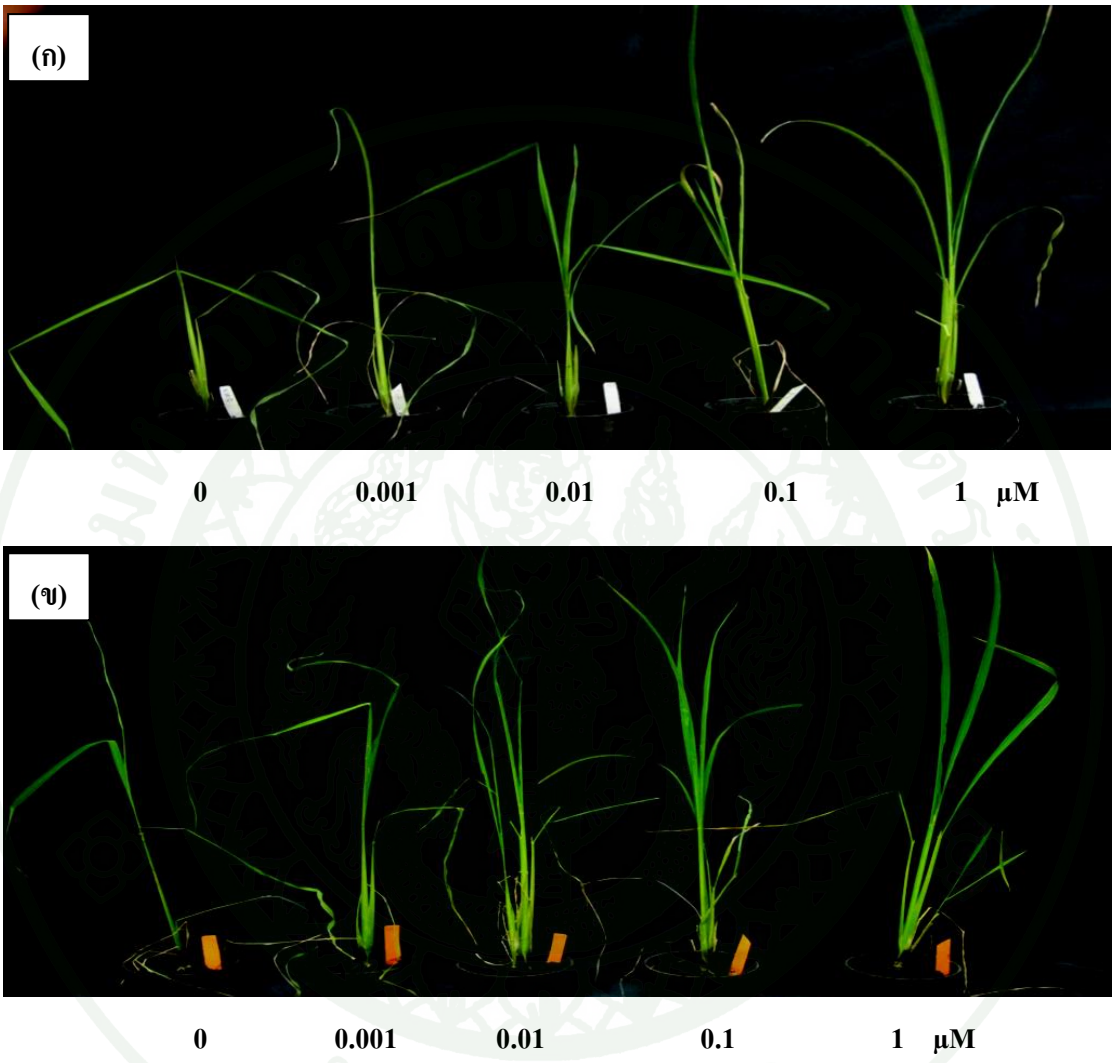
การทดลองที่ 2 ความเข้มข้นของความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่เหมาะสมต่อความทนทานอุณหภูมิสูงวิกฤติ (lethal temperature)

2.1 การเปลี่ยนแปลงของใบ

ผลการทดสอบความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด ที่เหมาะสมต่อความทนทานอุณหภูมิสูงวิกฤติ โดยพิจารณาจากการเปลี่ยนแปลงของใบ พบว่าเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูงวิกฤติที่ 47 องศาเซลเซียส นาน 2 ชั่วโมง ใบข้าวจะมีการสูญเสียน้ำ ทำให้เกิดอาการใบเหี่ยว (ภาพที่ 9) โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดทำให้ข้าวลดอาการใบเหี่ยวลงได้ สำหรับการพ่น EBR ทำให้พืชมีอาการใบเหี่ยวน้อยกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อพ่น EBR ที่ความเข้มข้น

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ระหว่าง 0.01-1 µM (ภาพที่ 9ก) และการพ่น DHECD ทำให้พืชมีอาการใบเหี่ยวน้อยกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อพ่น DHECD ที่ความเข้มข้น 0.1 และ 1 µM (ภาพที่ 9ข)



ภาพที่ 9 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR, ก) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD, ข) ที่ความเข้มข้นต่างๆต่อการเปลี่ยนแปลงของใบ

2.2 การเปลี่ยนแปลงของปริมาณ malondialdehyde (MDA) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) และดัชนีความเขียว (SPAD index)

ผลการทดสอบความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด ที่เหมาะสมต่อความทนทานอุณหภูมิสูงวิกฤติ โดยพิจารณาจากปริมาณ 1.) malondialdehyde (MDA) 2.) ปริมาณ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

น้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) และ 3.) ดัชนีความเขียว (SPAD index) ของใบ พบว่าความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดที่ระดับต่างๆส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงของปริมาณ MDA ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ และดัชนีความเขียวอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ แต่มีเฉพาะค่า RWC เท่านั้นที่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งระหว่างชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์ และมีปฏิสัมพันธ์ร่วมระหว่างชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์และระดับความเข้มข้น (ตารางที่ 1) ดังนั้นในการทดลองนี้จึงใช้การเปลี่ยนแปลงของ RWC เป็นตัวพิจารณาการเลือกใช้ความเข้มข้นของสารเป็นลำดับแรก จากค่า RWC พบว่าการใช้ DHECD มีค่า RWC มากกว่าการใช้ EBR อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (ตารางที่ 1) โดยความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่ทำให้ข้าวมีค่า RWC สูงสุดมีความเข้มข้นระหว่าง 0.01-1 μM ความเข้มข้นที่ทำให้ EBR มีค่า RWC สูงที่สุดเท่ากับ 0.01 μM (70.52%) และ 0.1 μM สำหรับ DHECD (77.39%) (ตารางที่ 1)

เมื่อพิจารณาจากปริมาณ MDA พบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดไม่มีความแตกต่างทางสถิติ แต่ระดับความเข้มข้นของสารมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยระดับความเข้มข้นที่ทำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูงวิกฤติได้ดีที่สุดสอดคล้องกับการพิจารณาความเข้มข้นของสารโดยการใช้ค่า RWC กล่าวคือความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่ทำให้ข้าวมีปริมาณ MDA ต่ำสุดมีความเข้มข้นระหว่าง 0.01-1 μM ความเข้มข้นที่ทำให้ EBR มีปริมาณ MDA ต่ำที่สุดเท่ากับ 0.01 μM (30.20 nmol/g.FW) และ 0.1 μM สำหรับ DHECD (31.18 nmol/g.FW) (ตารางที่ 1)

เมื่อพิจารณาจากดัชนีความเขียวพบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดไม่มีความแตกต่างทางสถิติ แต่ระดับความเข้มข้นของสารมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยระดับความเข้มข้นที่ทำให้พืชมีดัชนีความเขียวสูงที่สุดอยู่ระหว่าง 0.001-0.1 μM ความเข้มข้นที่ทำให้ EBR มีค่าดัชนีความเขียวสูงที่สุดเท่ากับ 0.01 μM (27.94) และ 0.001 μM สำหรับ DHECD (27.74) อย่างไรก็ตามพบว่า การเปลี่ยนแปลงของดัชนีความเขียวมีค่าใกล้เคียงกันมาก (ตารางที่ 1)

ดังนั้นระดับความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่สามารถทำให้พืชทนทานอุณหภูมิสูงวิกฤติได้ดีที่สุดพบว่า ความเข้มข้นของ EBR ที่ระดับ 0.01 μM และ DHECD ที่ระดับ 0.1 μM ทำให้พืชทนทานอุณหภูมิสูงวิกฤติได้ดีที่สุดเมื่อพิจารณาจากการรักษาระดับของค่า RWC การลดลงของปริมาณ MDA และการรักษาระดับของดัชนีความเขียวของใบเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูงวิกฤติ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 1 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการเปลี่ยนแปลงของปริมาณ malondialdehyde (MDA) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) และดัชนีความเขียว (SPAD index) ที่อุณภูมิสูงวิกฤติ

ความเข้มข้น (μM)	ปริมาณ MDA (nmol/g.FW)			ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (%)			ดัชนีความเขียว		
	ชนิดของ BRs			ชนิดของ BRs			ชนิดของ BRs		
	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย
0	45.88	42.22	44.05Z[1/]	54.85cd[2/]	53.40d	54.12X	25.12	25.30	25.21X
0.001	39.90	40.16	40.03ZY	62.19bc	63.31bc	62.75Y	26.02	27.74	26.90ZY
0.01	30.20	37.30	33.75X	70.52ab	66.81b	68.66Z	27.94	27.66	27.80Z
0.1	37.92	31.18	34.55YX	64.71b	77.39a	71.05Z	27.76	27.12	27.44ZY
1	35.16	33.44	34.30YX	63.20bc	78.22a	70.71Z	26.30	26.64	26.47Y
ค่าเฉลี่ย[3/]	37.81	36.86		63.09B[3/]	67.82A		26.64	26.89	
F-test									
BRs		ns			**			ns	
Conc.		**			*			**	
BRs x Conc.		ns			**			ns	
CV (%)		16.77			9.81			4.79	

หมายเหตุ [1/,2/,3/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในลำดับเดียวกัน (Z, Y…; a, b…; A, B…) ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns, **, * = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99%, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ระดับความเชื่อมั่น 95% ตามลำดับ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

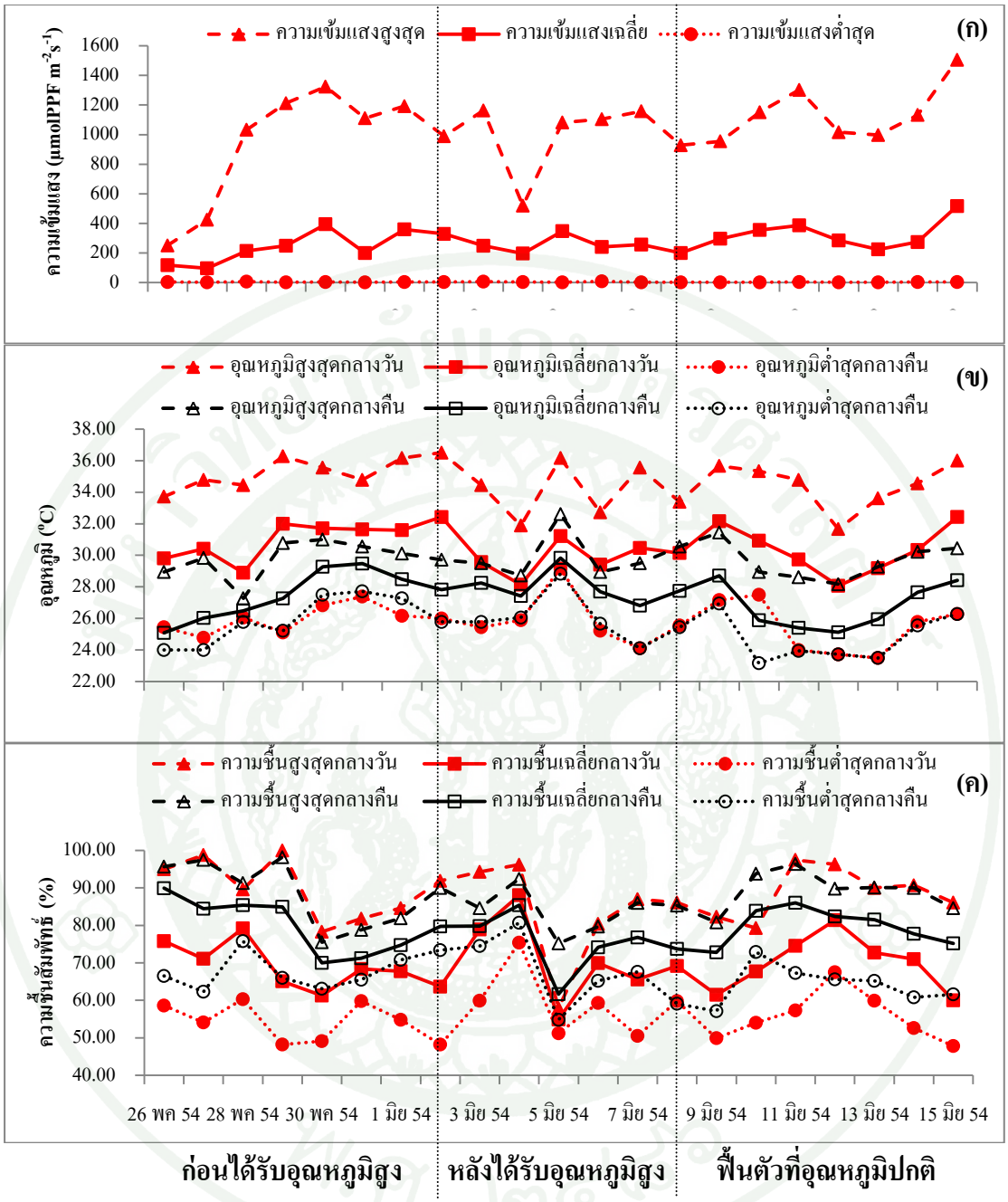
การทดลองที่ 3 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สและประสิทธิภาพการใช้แสงของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growth) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

เมื่อข้าวอยู่ในระยะ V_7 ทำการพ่น 24-epibrassinolide (EBR) ความเข้มข้น 0.01 μM หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ความเข้มข้น 0.1 μM ทางใบ หลังจากนั้น 7 วัน ย้ายเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิที่ควบคุมอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียส ในเวลากลางคืน ได้ผลการทดลองดังต่อไปนี้

3.1 สภาพอากาศในแปลงทดลอง

สภาพอากาศในแปลงทดลองพบว่า หลังจากพ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และก่อนข้าวได้รับอุณหภูมิสูง บริเวณแปลงมีอุณหภูมิอากาศเฉลี่ยประมาณ 30/27 องศาเซลเซียสในเวลากลางวัน และกลางคืนตามลำดับ (ภาพที่ 10ข) หลังจากย้ายข้าวในการทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูง 40/30 องศาเซลเซียส โดยให้ชุดควบคุม CK1 อยู่ในอุณหภูมิปกติในแปลงต่อไป พบว่าบริเวณแปลงมีอุณหภูมิอากาศเฉลี่ยประมาณ 30/28 องศาเซลเซียสในเวลากลางวันและกลางคืนตามลำดับ (ภาพที่ 10ข) และหลังจากย้ายข้าวทั้งหมดมาที่อุณหภูมิปกติเพื่อให้ข้าวฟื้นตัว พบว่าบริเวณแปลงมีอุณหภูมิอากาศเฉลี่ยประมาณ 30/26 องศาเซลเซียสในเวลากลางวันและกลางคืนตามลำดับ (ภาพที่ 10ข) สำหรับค่าเฉลี่ย ค่าสูงสุด และค่าต่ำสุดของสภาพอากาศในช่วงกลางวัน (สภาพมีแสง) และช่วงกลางคืน (สภาพไม่มีแสง) แสดงไว้ในภาพที่ 10 และตารางที่ 2

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 10 สภาพอากาศในแปลงที่ทำการทดลองรายวันตั้งแต่วันที่ 26 พฤษภาคม 2554 ถึงวันที่ 15 มิถุนายน 2554 ความเข้มแสง (PPF, ก) อุณหภูมิอากาศ (ข) และ ความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศ (ค)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 2 ข้อมูลสภาพอากาศในแปลง ตั้งแต่วันที่ 26 พฤษภาคม 2554 ถึงวันที่ 15 มิถุนายน 2554

พารามิเตอร์	ก่อนได้รับอุณหภูมิสูง (26 พ.ค 54 – 1 มิ.ย 54)		หลังได้รับอุณหภูมิสูง (2 มิ.ย 54 – 8 มิ.ย 54)		ฟื้นตัวที่อุณหภูมิปกติ (9 มิ.ย 54 – 15 มิ.ย 54)	
	กลางวัน (มีแสง)	กลางคืน (ไม่มีแสง)	กลางวัน (มีแสง)	กลางคืน (ไม่มีแสง)	กลางวัน (มีแสง)	กลางคืน (ไม่มีแสง)
ความเข้มแสงเฉลี่ย (PPF, μmolPPF $m^{-2}s^{-1}$)	233.29	0.00	264.75	0.00	334.43	0.00
ความเข้มแสงสูงสุด (PPF, μmolPPF $m^{-2}s^{-1}$)	1,324.00	0.00	1,163.00	0.00	1,505.00	0.00
ความเข้มแสงต่ำสุด (PPF, μmolPPF $m^{-2}s^{-1}$)	2.00	0.00	2.00	0.00	2.00	0.00
อุณหภูมิเฉลี่ย (^{o}C)	30.87	27.45	30.44	28.04	30.14	26.74
อุณหภูมิสูงสุด (^{o}C)	36.28	31.00	36.50	32.61	36.00	31.44
อุณหภูมิต่ำสุด (^{o}C)	24.78	24.00	24.11	24.11	23.50	23.17
ความชื้นสัมพัทธ์เฉลี่ย (%)	68.80	80.10	68.96	75.51	69.84	79.95
ความชื้นสัมพัทธ์สูงสุด (%)	100.00	98.20	96.20	92.40	97.50	96.40
ความชื้นสัมพัทธ์ต่ำสุด (%)	48.20	62.30	48.20	54.80	47.80	57.10

3.2 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงหลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูงพบว่าความเครียดจากความร้อนมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) ลดลง อย่างไรก็ตามการพ่นสารบราสสิโนสเตียรอยด์ในข้าวจะช่วยรักษาอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงให้อยู่ในระดับสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ไม่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์และอยู่ในภาวะเครียด (ภาพที่ 11ก) จากผลการทดลองพบว่า ก่อนที่ข้าวได้รับความเครียดจากความร้อน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงอย่างมีนัยสำคัยทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบกับกลุ่มพืชควบคุมที่ไม่ได้รับความเครียดจากความร้อน (CK1) และกลุ่มพืชควบคุมที่ได้รับความเครียดจากความร้อน (CK2) โดย

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การใช้ DHECD ทำให้พืชมีอัตราการสังเคาะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) เท่ากับ 14.58 μmol $m^{-2}s^{-1}$ รองลงมาคือการใช้ EBR มีค่า *A* เท่ากับ 12.98 μmol $m^{-2}s^{-1}$ สำหรับพืชควบคุมทั้งสองกลุ่มมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติโดยมีค่า 10.88 และ 10.68 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (ตารางที่ 3)

หลังจากข้าวได้รับความเครียดจากความร้อน 1 วัน พบว่าข้าวมีค่า *A* ลดลง แต่การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถป้องกันการลดลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 3 วัน พืชที่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถรักษาระดับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงให้ใกล้เคียงกับพืชควบคุม CK1 ในขณะที่พืชควบคุม CK2 มีค่า *A* ลดลงอย่างมีนัยสำคัญยิ่ง หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 5 วัน พบว่ามีเพียง DHECD เท่านั้นที่สามารถรักษาค่า *A* ให้ใกล้เคียงกับ CK1 สำหรับการใช้ EBR มีค่า *A* ต่ำกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ อย่างไรก็ตามการใช้ EBR ยังสามารถรักษาค่า *A* ให้สูงกว่า CK2 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีค่า *A* ที่ต่ำกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ แต่อย่างไรก็ตามยังสามารถรักษาค่า *A* มีค่าสูง เมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 และหลังจากย้ายพืชมาอยู่ในอุณหภูมิปกติเพื่อให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วัน พบว่าพืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสามารถเพิ่มค่า *A* ได้โดยการใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์ สามารถเพิ่มค่า *A* ได้ใกล้เคียงกับก่อนที่พืชได้รับความเครียดจากความร้อน สำหรับการใช้ DHECD มีค่า *A* สูงสุดเท่ากับ 12.96 μmol $m^{-2}s^{-1}$ รองลงมาคือ EBR มีค่า *A* เท่ากับ 11.02 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (ภาพที่ 11ก และตารางที่ 3)

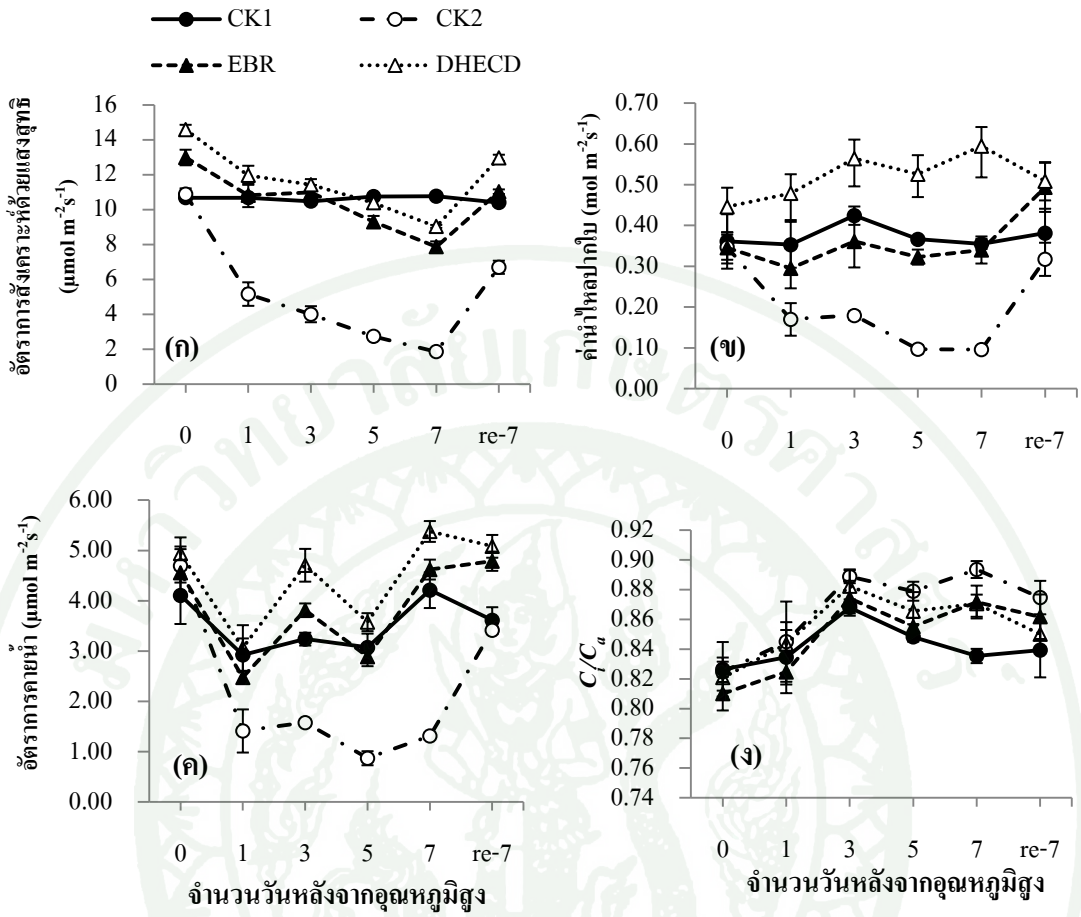
การเปลี่ยนแปลงของค่านำไหลปากใบ (g_s) พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีแนวโน้มทำให้ค่า g_s ของข้าวที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 โดยการใช้ EBR ทำให้พืชมีค่า g_s ใกล้เคียงกับ CK1 ส่วนการใช้ DHECD มีค่า g_s สูงกว่า CK1 ตลอดการทดลอง (ภาพที่ 11ข) ก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อน พบว่าค่า g_s ของข้าวในทุกทดลองมีค่าไม่แตกต่างกัน หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน ค่า g_s ของ CK2 มีแนวโน้มลดลง ในขณะที่หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 1 และ 3 วัน พบว่าการใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถรักษาค่า g_s ให้ใกล้เคียงกับ CK1 นอกจากนี้หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 5 และ 7 วัน พบว่าการใช้ EBR สามารถรักษาค่า g_s ให้ใกล้เคียงกับ CK1 แต่การใช้ DHECD สามารถเพิ่มค่า g_s ให้สูงกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ และหลังจากให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วัน พบว่าค่า g_s ของข้าวในทุกสิ่งทดลองที่ได้รับความเครียดมีค่าเพิ่มขึ้น และพืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์จะมีค่า g_s ที่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 (ตารางที่ 4)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การเปลี่ยนแปลงของอัตราการคายน้ำ *(E)* พบว่ามีทิศทางเดียวกับการเปลี่ยนแปลง g_s กล่าวคือการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีแนวโน้มทำให้ค่า *E* ของพืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสูงขึ้น โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีแนวโน้มทำให้ค่า *E* ของพืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 โดยการใช้ EBR ทำให้พืชมีค่า *E* ใกล้เคียงกับ CK1 ส่วนการใช้ DHECD มีค่า *E* สูงกว่า CK1 ตลอดการทดลอง (ภาพที่ 11ค) เมื่อพิจารณาจากการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์แต่ละชนิดพบว่า การใช้ EBR ช่วยเพิ่มค่า *E* หลังจากข้าวได้รับความเครียดอย่างมีนัยสำคัญยิ่งเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 ในวัน 3, 5 และ 7 หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง สำหรับการใช้ DHECD จะเพิ่มค่า *E* อย่างมีนัยสำคัญเปรียบเทียบกับ CK2 ในวันแรกหลังข้าวได้รับอุณหภูมิสูง และการใช้ DHECD จะเพิ่มค่า *E* อย่างมีนัยสำคัญยิ่งเมื่อได้รับอุณหภูมิสูงมากกว่า 1 วัน นอกจากนี้การใช้ DHECD ยังทำให้ข้าวมีค่า *E* สูงกว่าการใช้ EBR และ CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งตั้งแต่วันที่ 3 หลังได้รับอุณหภูมิสูง หลังจากย้ายข้าวมาที่อุณหภูมิปกติเพื่อให้ข้าวฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดจะเพิ่มค่า *E* อย่างมีนัยสำคัญยิ่งเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 และ CK2 (ภาพที่ 11ค ตารางที่ 5)

อัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) พบว่า ใน 3 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนพบว่าอัตราส่วนของ C_i/C_a ของทุกสิ่งทดลองมีแนวโน้มเพิ่มขึ้น (ภาพที่ 11ง) แต่เป็นการเพิ่มขึ้นอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ (ตารางที่ 6) แต่หลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 5 อัตราส่วนของ C_i/C_a ของ CK2 มีค่าสูงกว่า CK1 และหลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 7 วันอัตราส่วนของ C_i/C_a ของ CK2 มีค่าสูงกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีแนวโน้มลดอัตราส่วนของ C_i/C_a เมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 (ภาพที่ 11ง)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 11 การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (A, ก) ค่านำไหลปากใบ (g_s, ข) อัตราการคายน้ำ (E, ค) และอัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a, ง) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 3 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	10.88c[1/]	10.68a	10.48a	10.74a	10.76a	10.40b
CK2	10.68c	5.15b	4.00b	2.73c	1.85d	6.69c
EBR	12.98b	10.81a	10.99a	9.29b	7.87c	11.02b
DHECD	14.58a	11.96a	11.42a	10.39a	9.03b	12.96a
F-test	**	**	**	**	**	**
CV (%)	14.39	30.55	34.70	40.78	46.85	23.23

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 4 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่านำไหลปากใบของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ค่านำไหลปากใบ (g_s, mol $m^{-2}s^{-1}$)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.361	0.353a[1/]	0.424ab	0.366b	0.355b	0.381
CK2	0.347	0.170b	0.179c	0.499a	0.096c	0.317
EBR	0.346	0.295ab	0.361b	0.323b	0.372b	0.494
DHECD	0.446	0.433a	0.564a	0.499a	0.667a	0.476
F-test	ns	*	**	**	**	ns
CV (%)	30.65	47.09	54.86	50.08	60.32	31.33

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 5 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการคายน้ำของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	อัตราการคายน้ำ (E, μmol $m^{-2}s^{-1}$)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	4.11	2.92a[1/]	3.24c	3.07ab	4.21b	3.61b
CK2	4.70	1.41b	1.58d	0.87c	1.31c	3.41b
EBR	4.56	2.48ab	3.81b	2.89b	4.62b	4.79a
DHECD	4.94	3.06a	4.71a	3.58a	5.38a	5.08a
F-test	ns	*	**	**	**	**
CV (%)	21.28	40.17	37.05	43.68	42.53	20.10

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 6 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	C_i/C_a					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.826	0.835	0.868	0.848	0.835b[1/]	0.839
CK2	0.825	0.845	0.889	0.879	0.893a	0.875
EBR	0.810	0.825	0.874	0.855	0.872a	0.862
DHECD	0.821	0.843	0.882	0.866	0.871a	0.850
F-test	ns	ns	ns	ns	**	ns
CV (%)	3.38	4.82	2.23	2.32	3.01	3.67

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

3.3 ประสิทธิภาพการใช้แสง

การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m) CK1 สามารถรักษาค่า F_v/F_m อยู่ที่ประมาณ 0.81 ตลอดการทดลอง (ภาพที่ 12ก และตารางที่ 7) หลังจากข้าวได้รับความร้อนตั้งแต่ 3 วันขึ้นไป ค่า F_v/F_m ของ CK2 ลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยในวันที่ 7 หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง F_v/F_m ลดลงเหลือเพียง 0.753 (ภาพที่ 12ก และตารางที่ 7) เมื่อใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ พบว่าค่า F_v/F_m ของข้าวที่ได้รับความร้อนและพ่น EBR จะมีค่าระหว่าง 0.788-0.815 และข้าวที่พ่น DHECD มีค่าระหว่าง 0.781-0.815 นอกจากนี้การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีค่า F_v/F_m ไม่แตกต่างกันกับ CK1 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 1 วัน พบว่าทุกสิ่งทดลองยังคงมีค่า F_v/F_m ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 3 วัน พบว่าพืชที่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถรักษาระดับ F_v/F_m ให้ใกล้เคียงกับ CK1 ในขณะที่ CK2 มี F_v/F_m ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ เมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 5 และ 7 วันพบว่า F_v/F_m จะลดลงจนมีค่าต่ำกว่า CK 1 อย่างไรก็ตามข้าวที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์จะมีค่า F_v/F_m สูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ นอกจากนี้จะพบว่าหลังจากข้าวฟื้นตัว 7 วัน ค่า F_v/F_m จะเพิ่มขึ้นจนไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 ในขณะที่ CK2 เพิ่มขึ้นเพียงเล็กน้อย (ภาพที่ 12ก และตารางที่ 7)

การเปลี่ยนแปลงของค่า non-photochemical quenching (*qN*) พบว่าหลังพืชได้รับอุณหภูมิสูง ค่า *qN* มีแนวโน้มสูงขึ้น เมื่อเปรียบเทียบทั้ง 4 สิ่งทดลอง โดย CK2 จะมีค่า *qN* สูงที่สุด (ภาพที่ 12ข) ในวันที่ 7 หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง CK2 มีค่า *qN* เท่ากับ 0.133 (ตารางที่ 8) หลังจากพืชได้รับความเครียด 1 วันพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีค่า *qN* ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ โดยการใช้ DHECD สามารถลดค่า *qN* ได้มากกว่า EBR เนื่องจากการใช้ DHECD มีค่า *qN* ที่ใกล้เคียงกับ CK1 อย่างไรก็ตามหลังพืชได้รับความร้อน 5 และ 7 วัน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดจะช่วยลดค่า *qN* ให้ต่ำลงอย่างไม่แตกต่างกับ CK1 นอกจากนี้หลังจากให้พืชฟื้นตัว 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถลดค่า *qN* จนไม่แตกต่างอย่างกับ CK1 ในขณะที่ CK2 สามารถลดค่า *qN* ได้เพียงเล็กน้อยเท่านั้น (ตารางที่ 8)

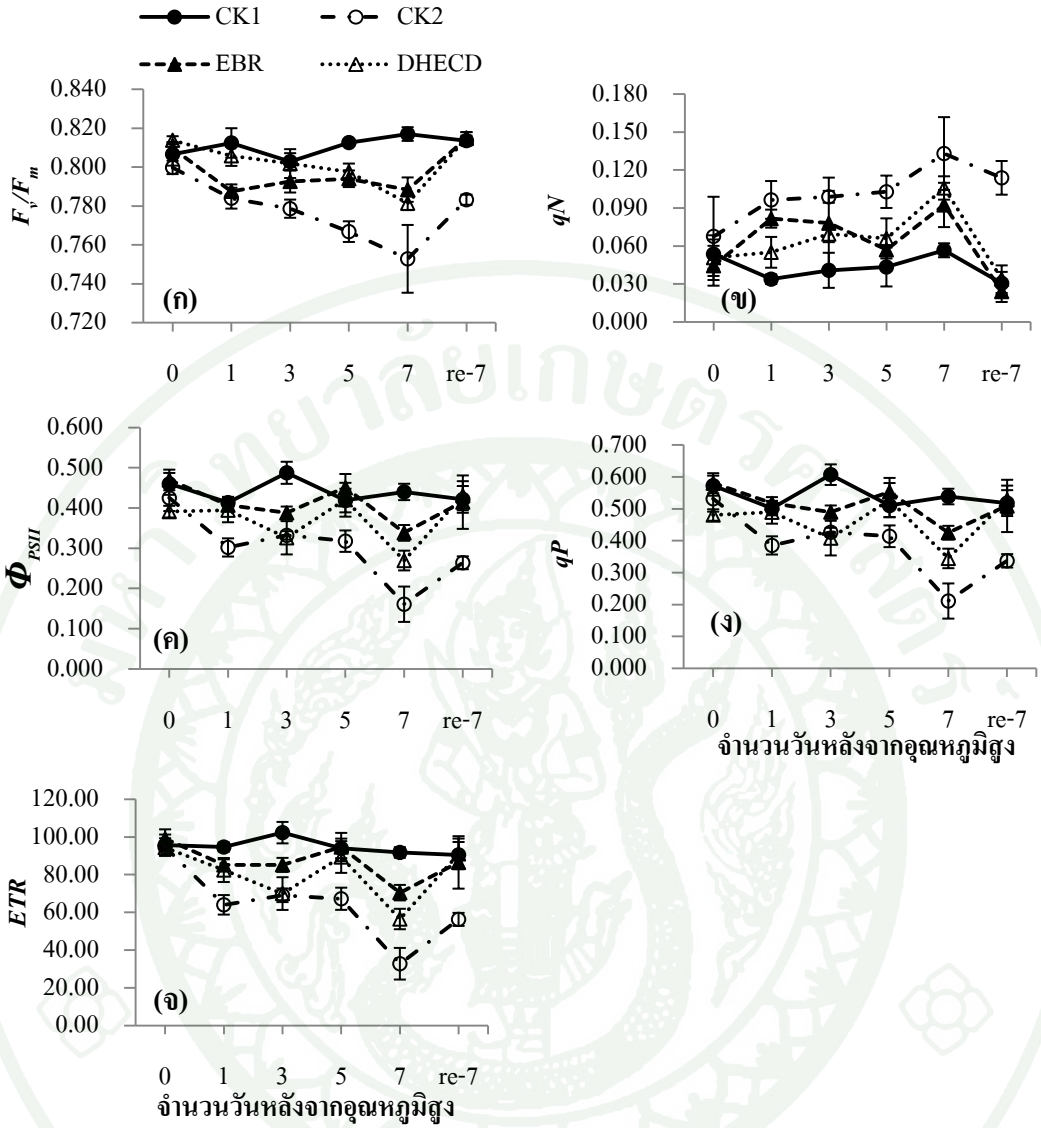
การเปลี่ยนแปลงของค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}) พบว่า CK2 มีค่า Φ_{PSII} ลดลงหลังได้รับอุณหภูมิสูง การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดจะช่วยรักษาค่า Φ_{PSII} ไม่ให้ลดต่ำลง โดยในวันที่ 1 และ 5 หลังได้รับอุณหภูมิสูงพบว่าข้าวที่พ่น EBR และ DHECD และชุดควบคุม CK1 มีค่า Φ_{PSII} ที่ไม่แตกต่างกัน แต่หากพืชได้รับความร้อน

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ต่อเนื่องถึง 7 วัน พบว่าค่า Φ_{PSII} ของการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดจะลดลง แต่ยังคงมีค่าสูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง (ภาพที่ 12ค และตารางที่ 9) หลังจากให้พืชฟื้นตัว 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ สามารถเพิ่มค่า Φ_{PSII} โดยมีค่า Φ_{PSII} ที่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 และมีค่าใกล้เคียงกับก่อนได้รับความเครียดจากความร้อน ในขณะที่ CK2 สามารถเพิ่มค่า Φ_{PSII} ได้เพียงเล็กน้อยเท่านั้นเมื่อเปรียบเทียบกับก่อนได้รับความเครียด (ตารางที่ 9)

การเปลี่ยนแปลงของค่า Φ_{PSII} พบว่ามีความเชื่อมโยงกับการเปลี่ยนแปลงของค่า photochemical quenching (*qP*) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*) ดังนั้นทั้งสามค่าดังกล่าวจึงมีกราฟในลักษณะเดียวกัน (ภาพที่ 12ค, ภาพที่ 12ง และภาพที่ 12จ) และเมื่อพิจารณาความสามารถของชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์ในการบรรเทาความเครียดจากความร้อน โดยพิจารณาจากการเปลี่ยนแปลงของค่า Φ_{PSII}, *qP* และ *ETR* พบว่าข้าวที่พ่น EBR และ DHECD สามารถบรรเทาความเครียดจากความร้อนได้ใกล้เคียงกัน (ตารางที่ 9, ตารางที่ 10 และตารางที่ 11)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 12 การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m, ก) non-photochemical quenching (*qN*, ข) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}, ค) photochemical quenching (*qP*, ง) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*, จ) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ, CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง, EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 µM และได้รับอุณหภูมิสูง และ DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 7 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.807	0.812a[1/]	0.803a	0.813a	0.817a	0.814a
CK2	0.802	0.784a	0.779b	0.767c	0.753c	0.783b
EBR	0.810	0.788a	0.793ab	0.794b	0.788ab	0.815a
DHECD	0.814	0.806a	0.802a	0.798b	0.781bc	0.815a
F-test	ns	**	*	**	**	**
CV (%)	1.23	2.11	1.93	2.39	3.90	1.87

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 8 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า non-photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	non-photochemical quenching (*qN*)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.054	0.034c[1/]	0.041	0.043b	0.057b	0.031a
CK2	0.068	0.096a	0.099	0.103a	0.133a	0.114b
EBR	0.044	0.082ab	0.078	0.057b	0.092ab	0.024a
DHECD	0.051	0.055bc	0.069	0.066ab	0.106ab	0.034a
F-test	ns	**	*	*	*	**
CV (%)	79.15	49.03	63.67	54.20	47.37	85.85

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 9 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII})					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.460	0.414a[1/]	0.488a	0.419ab	0.440a	0.422a
CK2	0.425	0.302b	0.332b	0.318b	0.161c	0.264b
EBR	0.470	0.407a	0.388b	0.057b	0.338b	0.415a
DHECD	0.391	0.395a	0.326a	0.066ab	0.270b	0.431a
F-test	ns	**	**	*	**	*
CV (%)	14.14	16.80	22.42	54.20	39.68	29.14

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 10 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	photochemical quenching (*qP*)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.570	0.489a[1/]	0.607a	0.516	0.539a	0.518
CK2	0.532	0.386b	0.427a	0.414	0.211c	0.337
EBR	0.581	0.517a	0.490a	0.568	0.429b	0.509
DHECD	0.481	0.489a	0.408a	0.528	0.345b	0.529
F-test	ns	*	**	ns	**	ns
CV (%)	14.00	16.35	21.93	20.74	37.49	28.25

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 11 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	อัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	95.64	94.64a[1/]	102.28a	93.92a	91.76a	90.48a
CK2	94.66	63.98b	69.06b	67.20b	32.74c	56.26b
EBR	99.02	85.14a	85.18ab	94.64a	70.44b	86.48a
DHECD	94.36	82.46a	69.96b	89.36a	56.46b	91.00a
F-test	ns	**	**	*	**	*
CV (%)	9.75	18.04	22.41	21.08	39.48	29.04

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 4 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อปริมาณmalondialdehyde (MDA) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ (RWC) ดัชนีความเขียว (SPAD index) พื้นที่ใบ และมวลชีวภาพของข้าว ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

เมื่อพ่นต้นข้าวด้วย 24-epibrassinolide (EBR) ความเข้มข้น 0.01 μM หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ความเข้มข้น 0.1 μM ทางใบในระยะ V_7 และให้ข้าวได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 7 วัน พบว่าข้าวมีการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยา ดังต่อไปนี้

4.1 ปริมาณ malondialdehyde (MDA)

การเกิดปฏิกิริยา lipid peroxidation หลังพืชได้รับความเครียดจากความร้อนสามารถพิจารณาได้จากปริมาณ malondialdehyde (MDA) จากการเปลี่ยนแปลงของปริมาณ MDA พบว่าความเครียดจากความร้อนเพิ่มปริมาณ MDA โดยก่อนที่พืชได้รับความเครียดจากความร้อน พืชมีปริมาณ MDA ที่ใกล้เคียงกัน ในชุดควบคุม CK2 พบว่าพืชมีปริมาณ MDA เพิ่มสูงขึ้นหลังจากได้รับความเครียดนานขึ้น ในขณะที่พืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถรักษาระดับของ MDA ค่อนข้างคงที่เมื่อได้รับความร้อนต่อเนื่อง (ตารางที่ 12) เมื่อพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 1 และ 3 วัน พบว่าปริมาณ MDA ของ CK2 เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยพืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถการเพิ่มขึ้นของ MDA โดยมีปริมาณ MDA ที่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 อย่างไรก็ตามพบว่าหลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงต่อเนื่องเป็นเวลา 5 และ 7 วัน พบว่าพืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์มีปริมาณ MDA เพิ่มขึ้นจนแตกต่างจาก CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง อย่างไรก็ตามปริมาณ MDA ของพืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ยังคงต่ำกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ นอกจากนี้พบว่า เมื่อให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วัน พืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์มีปริมาณ MDA ลดลงจนใกล้เคียงกับ CK1 ในขณะที่ CK2 สามารถลดปริมาณ MDA ได้เพียงเล็กน้อยเท่านั้น (ตารางที่ 12)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 12 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อปริมาณ malondialdehyde (MDA) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ปริมาณ malondialdehyde (nmol/g FW)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	8.56	10.70b[1/]	11.30b	13.37c	11.19c	13.76b
CK2	7.19	16.58a	21.52a	26.07a	27.34a	23.25a
EBR	7.77	13.94ab	14.66b	17.10b	18.39b	15.34b
DHECD	7.63	12.51b	12.22b	16.55b	18.39b	15.41b
F-test	ns	*	**	**	**	**
CV (%)	42.11	23.97	33.73	28.40	32.10	25.63

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

4.2 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ

การเปลี่ยนแปลงของปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ (RWC) พบว่า หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนพืชมีแนวโน้มลดค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ตามจำนวนวันในการได้รับความร้อน เมื่อพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 1 และ 3 วัน พบว่าทุกสิ่งทดลองมีเปอร์เซ็นต์ RWC ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ แต่ในพืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดพบว่า มีเปอร์เซ็นต์ RWC ที่สูงกว่า CK2 เล็กน้อย หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 5 วัน พบว่าการพ่น DHECD ทำให้พืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนมีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ที่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 สำหรับการพ่น EBR สามารถช่วยรักษาระดับปริมาณน้ำสัมพัทธ์ใกล้เคียงกับการพ่น DHECD แต่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถรักษาระดับเปอร์เซ็นต์ RWC ให้ใกล้เคียงกับ CK1 และหลังจากให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทำให้เปอร์เซ็นต์ RWC สูงขึ้นจนไม่แตกต่างจาก CK1 และมีค่าใกล้เคียงกับก่อนได้รับความเครียดจากความร้อน สำหรับ CK2 พบว่ามีเปอร์เซ็นต์ RWC เพิ่มขึ้นแต่ยังคงต่ำกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ตารางที่ 13)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 13 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อปริมาณน้ำสัมพัทธ์ของใบ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (%)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	92.94	90.90	91.41	92.87a[1/]	91.97a	93.86
CK2	92.13	87.32	86.40	86.29c	85.48b	90.37
EBR	91.63	91.63	88.99	88.72bc	89.28ab	93.30
DHECD	91.24	90.84	89.73	89.62ab	88.68a	91.50
F-test	ns	ns	ns	*	*	ns
CV (%)	3.95	4.33	4.01	4.01	4.04	2.85

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

4.3 ดัชนีความเขียว (SPAD index)

การเปลี่ยนแปลงของค่าดัชนีความเขียวของใบ พบว่าเมื่อย้ายข้าวเข้าสู่อุณหภูมิสูง ชุดควบคุม CK2 มีดัชนีความเขียวลดต่ำลงเมื่อจำนวนวันในการได้รับความร้อนเพิ่มขึ้น โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถช่วยป้องกันการลดลงของดัชนีความเขียวของใบได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง เมื่อพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 1 และ 3 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ มีดัชนีความเขียวที่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 5 และ 7 วันพืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถชะลอการลดลงของดัชนีความเขียว อย่างไรก็ตามพบว่าค่าดัชนีความเขียวของใบเมื่อใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีค่าต่ำกว่า CK1 แต่ยังคงสูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ นอกจากนี้พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีผลทำให้ดัชนีความเขียวหลังจากพืชฟื้นตัวจากความเครียดได้ดีกว่าชุดควบคุม CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง และมีค่าดัชนีความเขียวเพิ่มสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับก่อนได้รับความเครียดจากความร้อน โดยการพ่น EBR มีดัชนีความเขียวเพิ่มขึ้น 13.53% และการพ่น DHECD ทำให้ดัชนีความเขียวเพิ่มขึ้น 8.21% (ตารางที่ 14)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 14 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อดัชนีความเขียวของใบในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ดัชนีความเขียว (SPAD index)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	27.52	27.48a [1/]	27.72a	28.46a	28.04a	28.76b
CK2	27.04	25.46b	23.92b	22.30c	18.70c	20.24c
EBR	27.78	27.78a	26.86a	25.26b	23.26b	31.54a
DHECD	27.04	27.42a	27.04a	26.12b	23.00b	29.26b
F-test	ns	**	**	**	**	**
CV (%)	2.53	3.74	6.30	9.20	14.92	16.55

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

4.4 น้ำหนักสดของลำต้นและราก

การเปลี่ยนแปลงของน้ำหนักสดของลำต้นและราก พบว่าก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อน การใช้น้ำหนักสดของลำต้นและรากสามารถเพิ่มน้ำหนักสดของลำต้นได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุมทั้งสองกลุ่ม (CK1 และ CK2) (ตารางที่ 15) หลังจากให้พืชได้รับความเครียดจากความร้อนพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทำให้พืชมีน้ำหนักสดของลำต้นสูงกว่า CK1 และ CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งตลอดทั้ง 7 วันที่พืชได้รับความเครียด หลังจากให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วันพบว่า พืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนมีน้ำหนักสดของลำต้นเพิ่มขึ้น โดย CK2 มีน้ำหนักสดของลำต้นเพิ่มขึ้นสูงถึง 30.46 % เมื่อเปรียบเทียบกับวันที่ 7 หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง อย่างไรก็ตามการเพิ่มขึ้นของน้ำหนักสดของลำต้นใน CK2 ยังคงมีค่าใกล้เคียงกับ CK1 สำหรับข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์พบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มน้ำหนักสดของลำต้นได้อย่างไม่แตกต่างกัน โดยข้าวที่พ่น EBR มีน้ำหนักสดของลำต้นหลังจากฟื้นตัวสูงที่สุด เท่ากับ 3.17 กรัม รองลงมาคือข้าวที่พ่น DHECD มีน้ำหนักสดลำต้นเท่ากับ 3.11 กรัม (ตารางที่ 15)

การเปลี่ยนแปลงน้ำหนักสดของราก พบว่าก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อนและหลังจากพืชได้รับความเครียด 1 วัน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มน้ำหนักสดของรากได้อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 และ CK2 หลังจากข้าวได้รับความร้อนมากกว่า 1 วัน และหลังจากนำข้าวมาฟื้นตัวที่อุณหภูมิปกติพบว่า ทุกสิ่งทดลองมีน้ำหนักสดของรากที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ตารางที่ 15)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 15 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อน้ำหนักสดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ลำต้น (กรัม)						ราก (กรัม)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)						จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7วัน (re-7)	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	1.58b[1/]	1.83b	2.11b	2.35ab	2.21bc	2.54	1.56b[1/]	1.78ab	2.13	2.17	2.08	2.05
CK2	1.57b	1.72b	1.97b	1.91b	1.97c	2.57	1.56b	1.68b	1.69	1.90	1.76	1.76
EBR	2.12a	2.36a	2.53a	2.60a	2.69ab	3.17	1.96a	2.07a	1.95	2.14	2.07	2.08
DHECD	2.29a	2.51a	2.54a	2.81a	2.91a	3.11	1.98a	2.09a	2.04	2.21	2.15	2.07
F-test	**	**	**	**	**	ns	*	*	ns	ns	ns	ns
CV (%)	23.15	20.52	15.32	19.27	23.26	17.51	18.67	15.67	19.79	12.70	13.25	16.14

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns, **, * = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 % และแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ระดับความเชื่อมั่น 95 % ตามลำดับ

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ, CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง, EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง และ DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

4.5 น้ำหนักแห้งของลำต้นและราก

การเปลี่ยนแปลงของน้ำหนักแห้งของลำต้นและรากพบว่า ก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มน้ำหนักแห้งของลำต้นได้อย่างมีนัยยิ่งสำคัญทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 และ CK2 (ตารางที่ 16) หลังจากให้พืชได้รับความเครียดจากความร้อนพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทำให้พืชมีน้ำหนักแห้งของลำต้นสูงกว่า CK1 และ CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งใน 5 วันแรกที่พืชได้รับความเครียดจากความร้อน โดยในวันที่ 3 และ 5 หลังจากพืชได้รับความเครียดพบว่า พืชควบคุม CK1 มีน้ำหนักแห้งของลำต้นต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง 7 วันและย้ายมาที่อุณหภูมิปกติเพื่อให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วันพบว่าพืชทุกสิ่งทดลองมีน้ำหนักแห้งของลำต้นที่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 16)

การเปลี่ยนแปลงน้ำหนักแห้งของรากพบว่าก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มน้ำหนักแห้งของรากได้อย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 และ CK2 หลังจากพืชได้รับความร้อน และหลังจากให้พืชฟื้นตัวจากความเครียดพบว่า ทุกสิ่งทดลองมีน้ำหนักแห้งของรากที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ตารางที่ 16)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 16 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อน้ำหนักแห้งของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ลำต้น (กรัม)						ราก (กรัม)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)						จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7วัน (re-7)	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7วัน (re-7)
CK1	0.34b[1/]	0.38b	0.43c	0.53c	0.55	0.68	0.20b	0.25	0.33	0.37	0.36	0.35
CK2	0.36b	0.41b	0.53b	0.54bc	0.57	0.71	0.23b	0.26	0.31	0.31	0.33	0.32
EBR	0.46a	0.58a	0.64a	0.71a	0.72	0.85	0.29a	0.33	0.36	0.38	0.36	0.36
DHECD	0.48a	0.60a	0.60ab	0.65ab	0.64	0.78	0.32a	0.32	0.34	0.37	0.36	0.34
F-test	**	**	**	**	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns
CV (%)	20.24	23.83	17.65	18.19	21.46	16.89	24.63	19.84	15.69	21.10	11.47	16.26

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns, ** = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ และแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 % ตามลำดับ

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ, CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง, EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 µM และได้รับอุณหภูมิสูง และ DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

4.6 พื้นที่ใบ

การเปลี่ยนแปลงของพื้นที่ใบพบว่า ก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อนและหลังจากพืชได้รับความเครียด 1 วัน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มพื้นที่ใบได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 และ CK2 หลังพืชได้รับความเครียดจากความร้อนตั้งแต่ 3 วันขึ้นไปพบว่า พื้นที่ใบของ CK2 ลดลงต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น โดยในวันที่ 3 หลังจากพืชได้รับความเครียดการใช้ DHECD ทำให้ข้าวมีพื้นที่ใบสูงที่สุด และสูงกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง สำหรับการใช้ EBR ทำให้ข้าวมีพื้นที่ใบสูงรองลงมา แต่ค่าพื้นที่ใบดังกล่าวไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนเป็นเวลา 5 วัน และ 7 วัน และหลังจากพืชฟื้นตัวพบว่าการเปลี่ยนแปลงของพื้นที่ใบเป็นไปในทิศทางเดียวกัน กล่าวคือการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถรักษาระดับของพื้นที่ใบให้ใกล้เคียงกับ CK1 (ตารางที่ 17)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 17 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อพื้นที่ใบของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	พื้นที่ใบ					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	60.93b[1/]	62.07b	74.25bc	81.11a	83.77a	86.44ab
CK2	63.97b	68.92b	69.68c	70.06b	71.21b	76.92b
EBR	82.63a	85.30a	86.06ab	88.72a	88.72a	89.86a
DHECD	85.68a	87.20a	89.86a	90.63a	89.10a	94.05a
F-test	**	**	**	**	*	*
CV (%)	18.02	17.86	14.97	13.59	13.23	10.51

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 5 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อความมีชีวิตของละอองเรณู

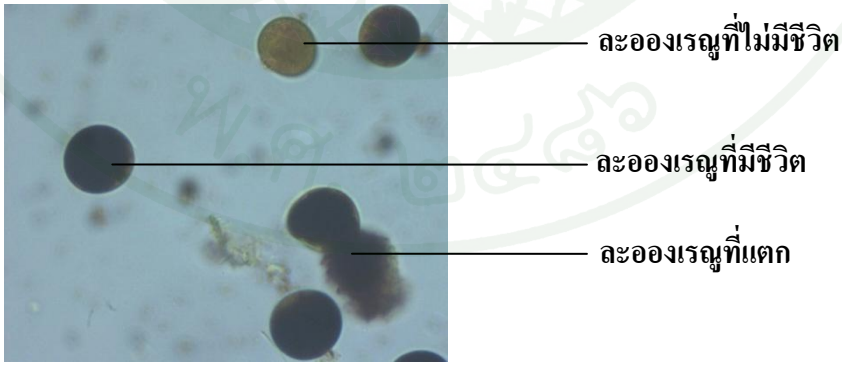
ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่เหมาะสมต่อการทนทานความร้อนของข้าวในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ตรวจสอบโดยการบ่มละอองเรณูของข้าวด้วยบราสสิโนสเตียรอยด์ 5 ความเข้มข้น ได้แก่ 0, 0.001, 0.01, 0.1, 1 μM ที่อุณหภูมิ 3 ระดับ คือ อุณหภูมิห้อง (29 ± 1 องศาเซลเซียส), 40 องศาเซลเซียส และ 50 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 6 ชั่วโมง การเลือกความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่เหมาะสมต่อการทนทานอุณหภูมิสูง พิจารณาการความเข้มข้นที่สามารถเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณู ลดความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และลดการแตกของละอองเรณูได้ดีที่สุด โดยละอองเรณูที่มีชีวิตมีลักษณะกลมและติดสีดำเข้มของไอโอดีน ละอองเรณูที่ไม่มีชีวิตจะไม่ติดสี และละอองเรณูที่แตก ผนังของละอองเรณูจะแตกออก (ภาพที่ 13) ผลการทดลองพบว่า ที่อุณหภูมิห้องการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ไม่สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุมที่ไม่มีบราสสิโนสเตียรอยด์ (0 μM) อย่างไรก็ตามเมื่อพิจารณาจากชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู พบว่าการใช้ DHECD มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูมากกว่าการใช้ EBR อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง โดยการใช้ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.001-0.1 μM ทำให้มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูสูงเท่ากับชุดควบคุมที่ไม่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ สำหรับการใช้ EBR พบว่ามีเฉพาะความเข้มข้น 0.001 μM ที่มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูเท่ากับชุดควบคุม นอกจากนี้ยังพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้น 1 μM ซึ่งเป็นความเข้มข้นที่สูงที่สุดจะทำให้เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูลดลงต่ำที่สุด เนื่องจากทำให้เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณูเพิ่มขึ้น (ตารางที่ 18)

เมื่อบ่มละอองเรณูที่อุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทุกความเข้มข้นมีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูไม่แตกต่างกัน โดยทุกความเข้มข้นสามารถเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณูได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุมที่ไม่มีบราสสิโนสเตียรอยด์ การเพิ่มขึ้นของความมีชีวิตของละอองเรณูเมื่อบ่มละอองเรณูด้วยบราสสิโนสเตียรอยด์นี้สอดคล้องกับการลดลงของเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิต และเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู เมื่อเปรียบเทียบชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์ในการเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณู พบว่า การใช้ DHECD ช่วยเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณูได้มากกว่าการใช้ EBR เนื่องจาก DHECD ช่วยลดการแตกของละอองเรณูได้มากกว่า EBR อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (ตารางที่ 19)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เมื่อบ่มละอองเรณูที่อุณหภูมิ 50 องศาเซลเซียส พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้น 0.001 และ 0.01 μM ทำให้มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูสูงที่สุด สำหรับการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ ที่ความเข้มข้น 0.1 และ 1 μM มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูไม่แตกต่างจากชุดควบคุม เมื่อพิจารณาจากความไม่มีชีวิตของละอองเรณูพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทุกความเข้มข้นสามารถลดเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูได้อย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม โดยการใช้ EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.01 และ 0.1 μM ทำให้มีเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูต่ำที่สุด เมื่อพิจารณาจากการแตกของละอองเรณู พบว่า ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด มีระดับความเข้มข้นที่ 0.001 μM ระดับเดียวเท่านั้นที่สามารถลดเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณูได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม ส่วนการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นอื่นมีเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณูเท่ากับชุดควบคุม เมื่อเปรียบเทียบชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์ในการเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณูพบว่า ที่อุณหภูมิ 50 องศาเซลเซียส การใช้ EBR ช่วยเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณูได้มากกว่าการใช้ DHECD เนื่องจาก EBR ช่วยลดการแตกของละอองเรณูได้มากกว่า DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ตารางที่ 20)

ดังนั้นจากผลการทดลองพบว่าควรเลือกใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดที่ความเข้มข้น 0.001 μM เนื่องจากเป็นความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่ต่ำที่สุด ที่ทำให้ข้าวมีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูสูงที่สุด เมื่อบ่มละอองเรณูในสภาพอุณหภูมิสูง 40 องศาเซลเซียส และ 50 องศาเซลเซียส (ตารางที่ 19 และตารางที่ 20)



ภาพที่ 13 ละอองเรณูที่มีชีวิต (รูปร่างกลมและติดสีดำเข้ม) ละอองเรณูที่ไม่มีชีวิต (ไม่ติดสี) และละอองเรณูที่แตก (ผนังของละอองเรณูจะแตกออก) ที่กำลังขยาย 500 เท่า

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 18 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิห้อง

ความเข้มข้น (μM)	เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู			เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู			เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู		
	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย
0	88.63a[1/]	90.48a	89.56Z[2/]	2.51b	1.06b	1.78Y	4.43bc	4.23bc	4.33XY
0.001	92.18a	91.98a	92.08Z	2.37b	1.62b	2.00Y	2.73c	3.19c	2.96X
0.01	76.62b	90.95a	83.78Y	2.83b	2.47b	2.65Y	10.27a	3.29c	6.78YZ
0.1	78.04b	88.93a	83.49Y	2.87b	2.29b	2.58Y	9.54a	4.39bc	6.97YZ
1	76.76b	76.16b	76.46X	1.54b	7.30a	4.42Z	10.85a	8.27ab	9.56Z
ค่าเฉลี่ย	82.45B[3/]	87.7A		2.42	2.95		7.56A	4.67B	
F-test									
บราสสิโนสเตียรอยด์ (BRs)		**			ns			**	
ความเข้มข้น (Conc.)		**			**			**	
BRs x Conc.		*			**			*	
CV (%)		7.33			59.98			47.90	

หมายเหตุ [1/,2/,3/]=ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในลำดับเดียวกัน (a, b…; Z, Y…; A, B…) ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns, **, * = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99%, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ระดับความเชื่อมั่น 95% ตามลำดับ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 19 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส

ความเข้มข้น (μM)	เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู			เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู			เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู		
	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย
0	83.11	86.08	84.60Y[1/]	4.05	3.46	3.76Z	12.84	10.46	11.65Z
0.001	93.19	94.86	94.02Z	2.30	1.87	2.09Y	4.51	3.27	3.89Y
0.01	89.97	93.06	91.52Z	3.18	1.75	2.46Y	6.85	5.19	6.02Y
0.1	89.94	93.14	91.54Z	1.38	2.40	1.89Y	8.68	4.46	6.57Y
1	90.60	92.56	91.58Z	2.13	2.06	2.10Y	7.26	5.38	6.32Y
ค่าเฉลี่ย	89.36B[2/]	91.94A		2.61	2.31		8.03A	5.75B	
F-test									
บราสสิโนสเตียรอยด์ (BRs)		**			ns			**	
ความเข้มข้น (Conc.)		**			*			**	
BRs x Conc.		ns			ns			ns	
CV (%)		3.28			49.93			40.22	

หมายเหตุ [1/,2/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในลำดับเดียวกัน (Z, Y …; A, B…) ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns, **, * = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99%, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ระดับความเชื่อมั่น 95% ตามลำดับ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 20 ความเข้มข้นของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิ 50 องศาเซลเซียส

ความเข้มข้น (μM)	เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู			เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู			เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู		
	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย	EBR	DHECD	ค่าเฉลี่ย
0	72.66	73.20	72.93Y[1/]	9.89a[3/]	8.43b	9.16Z	17.45	18.37	17.91Z
0.001	83.45	83.84	83.65Z	4.68c	4.06c	4.37Y	11.87	12.09	11.98Y
0.01	83.83	74.23	79.03YZ	0.20d	3.36cd	1.78X	15.98	22.41	19.19Z
0.1	80.17	68.39	74.28Y	0.32d	4.38c	2.35XY	19.5	27.22	23.37Z
1	74.63	72.94	73.78Y	5.77bc	3.48cd	4.62Y	19.6	23.59	21.60Z
ค่าเฉลี่ย	78.95A[2/]	74.52B		4.17	4.74		16.88B	20.74A	
F-test									
บราสสิโนสเตียรอยด์ (BRs)		*			ns			*	
ความเข้มข้น (Conc.)		**			**			**	
BRs x Conc.		ns			*			ns	
CV (%)		8.75			57.03			31.45	

หมายเหตุ [1/,2/,3/]=ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในลำดับเดียวกัน (Z, Y…; A, B…; a, b…) ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns, **, * = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99%, แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ระดับความเชื่อมั่น 95% ตามลำดับ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

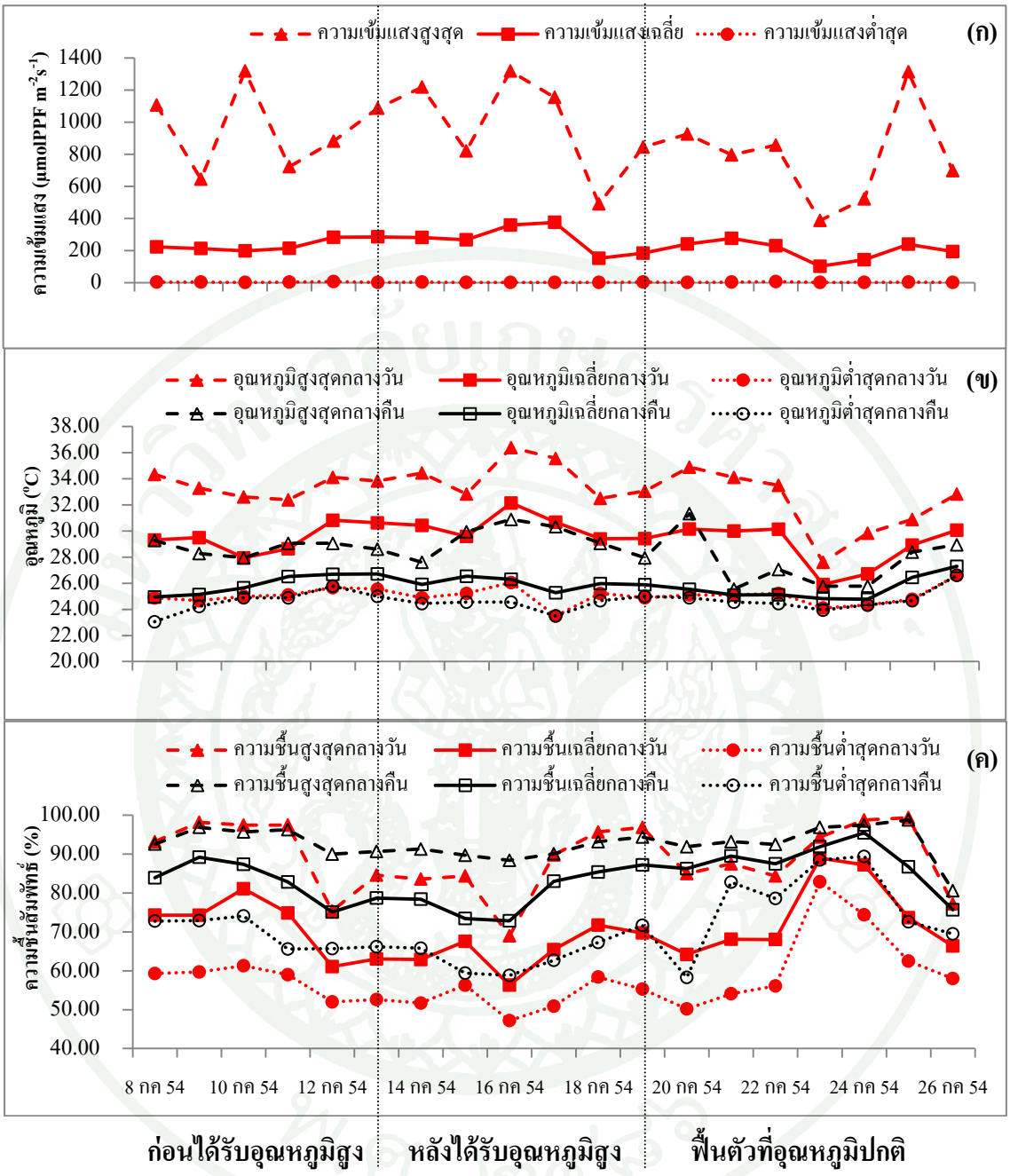
การทดลองที่ 6 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่ออัตราการแลกเปลี่ยนแก๊ส และประสิทธิภาพการใช้แสงของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ (reproductive growth) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

เมื่อข้าวอยู่ในระยะ R_2 ทำการพ่น 24-epibrassinolide (EBR) หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ความเข้มข้น 0.001 μM ทางใบ หลังจากนั้น 5 วันย้าย เมื่อข้าวแทงรวงจึงย้ายเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ ที่ควบคุมอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียส ในเวลากลางคืน ได้ผลการทดลองดังต่อไปนี้

6.1 สภาพอากาศในแปลงทดลอง

สภาพอากาศในแปลงทดลองพบว่า หลังจากพ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และก่อนข้าวได้รับอุณหภูมิสูง บริเวณแปลงมีอุณหภูมิอากาศเฉลี่ยประมาณ 29/25 องศาเซลเซียสในเวลากลางวันและกลางคืนตามลำดับ (ภาพที่ 14ข) หลังจากย้ายข้าวในการทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูง 40/30 องศา-เซลเซียส โดยให้ชุดควบคุม CK1 อยู่ในอุณหภูมิปกติในแปลงต่อไป พบว่าบริเวณแปลงมีอุณหภูมิอากาศเฉลี่ยประมาณ 30/26 องศาเซลเซียสในเวลากลางวันและกลางคืนตามลำดับ (ภาพที่ 14ข) และหลังจากย้ายข้าวทั้งหมดมาที่อุณหภูมิปกติเพื่อให้ข้าวฟื้นตัว พบว่าบริเวณแปลงมีอุณหภูมิอากาศเฉลี่ยประมาณ 28/25 องศาเซลเซียสในเวลากลางวันและกลางคืนตามลำดับ (ภาพที่ 14ข) สำหรับค่าเฉลี่ย ค่าสูงสุด และค่าต่ำสุดของสภาพอากาศในช่วงกลางวัน (สภาพมีแสง) และช่วงกลางคืน (สภาพไม่มีแสง) แสดงไว้ในตารางที่ 21 และภาพที่ 14

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 14 สภาพอากาศในแปลงที่ทำการทดลองรายวัน ตั้งแต่วันที่ 8-26 กรกฎาคม 2554 ความเข้มแสง (PPF, ก) อุณหภูมิอากาศ (ข) และ ความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศ (ค)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 21 ข้อมูลสภาพอากาศในแปลง ตั้งแต่วันที่ 8 กรกฎาคม ถึง 26 กรกฎาคม 2554

พารามิเตอร์	ก่อนได้รับอุณหภูมิสูง (8 ก.ค 54 – 12 ก.ค 54)		หลังได้รับอุณหภูมิสูง (13 ก.ค 54 – 19 ก.ค 54)		ฟื้นตัวที่อุณหภูมิปกติ (20 ก.ค 54 – 26 ก.ค 54)	
	กลางวัน (มีแสง)	กลางคืน (ไม่มีแสง)	กลางวัน (มีแสง)	กลางคืน (ไม่มีแสง)	กลางวัน (มีแสง)	กลางคืน (ไม่มีแสง)
ความเข้มแสงเฉลี่ย (PPF, µmolPPF $m^{-2}s^{-1}$)	226.20	0.00	272.29	0.00	203.00	0.00
ความเข้มแสงสูงสุด (PPF, µmolPPF $m^{-2}s^{-1}$)	1,319.00	0.00	1,319.00	0.00	1,314.00	0.00
ความเข้มแสงต่ำสุด (PPF, µmolPPF $m^{-2}s^{-1}$)	2.00	0.00	2.00	0.00	2.00	0.00
อุณหภูมิเฉลี่ย (^{o}C)	29.24	25.79	30.33	26.09	28.85	25.58
อุณหภูมิสูงสุด (^{o}C)	34.33	29.28	36.39	30.89	34.89	31.33
อุณหภูมิต่ำสุด (^{o}C)	26.67	23.06	23.50	23.50	24.11	23.94
ความชื้นสัมพัทธ์เฉลี่ย (%)	73.13	83.69	65.25	79.87	73.81	87.58
ความชื้นสัมพัทธ์สูงสุด (%)	98.20	96.90	96.90	94.40	99.40	98.80
ความชื้นสัมพัทธ์ต่ำสุด (%)	52.00	65.60	99.40	58.80	50.20	58.30

6.2 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงหลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์พบว่า อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงมีการเปลี่ยนแปลงที่คล้ายคลึงกับระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น กล่าวคือความเครียดจากความร้อนลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ อย่างไรก็ตามการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์จะช่วยรักษาอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงให้อยู่ในระดับสูง เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ไม่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์และอยู่ในภาวะเครียด (CK2) โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงใกล้เคียงกันตลอดการทดลอง (ภาพที่ 15ก) ก่อนพืชได้รับอุณหภูมิสูงพบว่า ทุกสิ่งทดลองมีอัตราการ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ หลังจากข้าวได้รับความเครียดจากความร้อน พบว่าข้าวมีค่า *A* ลดลง แต่การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถป้องกันการลดลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยตลอด 7 วันที่พืชได้รับอุณหภูมิสูง พืชที่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถรักษาระดับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงให้ใกล้เคียงกับพืชควบคุมที่ไม่ได้รับความเครียดจากความร้อน (CK1) ในขณะที่พืชควบคุมที่ได้รับความเครียดจากความร้อน (CK2) มีค่า *A* ลดลงอย่างมีนัยสำคัญยิ่งเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น โดยความสามารถของ EBR และ DHECD ในการรักษาระดับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิมีความใกล้เคียงกัน และเมื่อย้ายข้าวมาอยู่ในอุณหภูมิปกติเพื่อให้ข้าวฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วัน พบว่าพืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสามารถเพิ่มค่า *A* ได้ โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มค่า *A* ได้สูงกว่า CK2 แต่ต่ำกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ สำหรับ CK2 ซึ่งเป็นพืชควบคุมที่ไม่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์นั้นพบว่า อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นเพียงเล็กน้อยเท่านั้นเมื่อเปรียบเทียบกับก่อนได้รับความเครียด (ตารางที่ 22)

การเปลี่ยนแปลงของค่านำไหลปากใบ (g_s) พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีแนวโน้มทำให้ค่า g_s ของข้าวที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 (ภาพที่ 15ข) ก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อน และหลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง 1 วัน พบว่าค่า g_s ของทุกสิ่งทดลองไม่แตกต่างทางสถิติ หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนมากกว่า 1 วัน พบว่าค่า g_s ของทุกสิ่งทดลองที่ได้รับความเครียดมีแนวโน้มลดลงโดย CK2 มีค่า g_s ลดลงต่ำที่สุด (ภาพที่ 15ข) ในวันที่ 3 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถรักษาค่า g_s ให้ใกล้เคียงกับ CK1 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 5 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีค่า g_s ที่ใกล้เคียงกัน แต่มีเฉพาะข้าวที่พ่น EBR ที่สามารถรักษาค่า g_s ให้ใกล้เคียงกับ CK1 ในวันที่ 7 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีค่า g_s ใกล้เคียงกันและน้อยกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง เมื่อให้พืชฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วันพบว่า ค่า g_s ของทุกสิ่งทดลองที่ได้รับความเครียดมีค่าเพิ่มขึ้น แต่มีเฉพาะพืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ที่มีค่า g_s ที่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 ส่วน CK2 มีค่า g_s เพิ่มขึ้นเพียงเล็กน้อยเท่านั้นเมื่อเปรียบเทียบกับก่อนได้รับอุณหภูมิสูง (ตารางที่ 23)

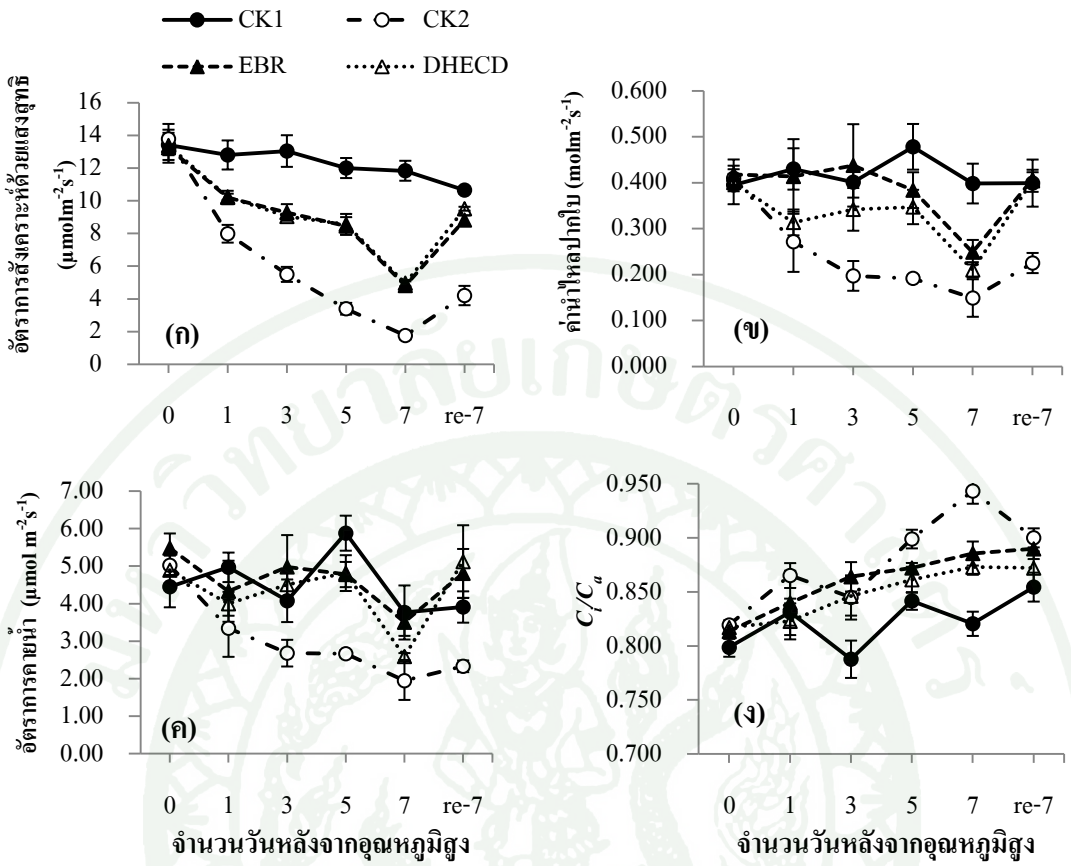
การเปลี่ยนแปลงของอัตราการคายน้ำ *(E)* พบว่ามีทิศทางเดียวกับการเปลี่ยนแปลงค่า g_s กล่าวคือ การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีแนวโน้มทำให้ค่า *E* ของพืชที่ได้รับความเครียดจากความร้อนสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 (ภาพที่ 15ค) ก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อน และ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง 1 วัน พบว่าค่า *E* ของทุกสิ่งทดลองไม่แตกต่างกันทางสถิติ หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนมากกว่า 1 วัน พบว่า CK2 มีค่า *E* ลดลงต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถรักษาค่า *E* ให้ใกล้เคียงกับ CK1 หลังจากย้ายข้าวมาที่อุณหภูมิปกติเพื่อให้ข้าวฟื้นตัวเป็นเวลา 7 วันพบว่า การใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์ทั้งสองชนิดจะเพิ่มค่า *E* อย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 (ภาพที่ 15ค และตารางที่ 24)

การเปลี่ยนแปลงของอัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) พบว่าใน 3 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนพบว่าอัตราส่วนของ C_i/C_a ของทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงมีแนวโน้มเพิ่มขึ้น (ภาพที่ 15ง) โดยในวันที่ 3 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง CK2 มีอัตราส่วนของ C_i/C_a สูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ ส่วนพืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์มีอัตราส่วนของ C_i/C_a ไม่แตกต่างจาก CK1 หลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 5 และ 7 วัน อัตราส่วนของ C_i/C_a ของ CK2 มีค่าสูงกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีอัตราส่วนของ C_i/C_a ลดลงอย่างมีนัยสำคัญยิ่งเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 และหลังจากให้พืชฟื้นตัวจากความเครียดพบว่าทุกสิ่งทดลองมีอัตราส่วนของ C_i/C_a ที่ไม่แตกต่างกันอีกครั้ง (ตารางที่ 25)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 15 การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (A, ก) ค่านำไหลปากใบ (g_s, ข) อัตราการคายน้ำ (E, ค) และอัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a, ง) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์

หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 22 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	13.42	12.80a[1/]	13.04a	12.00a	11.83a	10.65a
CK2	13.78	7.98c	5.49c	3.39c	1.75c	4.20c
EBR	13.24	10.20b	9.28b	8.46b	4.81b	8.82b
DHECD	13.38	10.24b	9.04b	8.56b	4.96b	9.51b
F-test	ns	**	**	**	**	**
CV (%)	13.05	20.40	32.59	41.28	66.12	31.52

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 23 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่านำไหลปากใบของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ค่านำไหลปากใบ (g_s, mol $m^{-2}s^{-1}$)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.395	0.430	0.401a[1/]	0.478a	0.398a	0.399a
CK2	0.409	0.271	0.197b	0.192c	0.149b	0.225b
EBR	0.418	0.413	0.488a	0.384ab	0.249b	0.407a
DHECD	0.400	0.313	0.342ab	0.347b	0.210b	0.404a
F-test	ns	ns	*	**	**	**
CV (%)	15.26	38.73	42.95	37.18	46.48	28.46

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 24 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการคายน้ำของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	อัตราการคายน้ำ (E, μmol $m^{-2}s^{-1}$)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	4.45	4.97	4.08	5.88a[1/]	3.77	3.91ab
CK2	5.02	3.35	2.68	2.67b	1.95	2.33b
EBR	5.48	4.33	4.98	4.78a	3.51	4.81a
DHECD	4.89	4.00	4.51	4.82a	2.59	5.12a
F-test	ns	ns	ns	**	ns	*
CV (%)	16.99	33.47	36.35	31.42	41.83	41.97

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 25 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	C_i/C_a					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.814	0.831	0.788b[1/]	0.842b	0.861b	0.855
CK2	0.819	0.865	0.845a	0.899a	0.943a	0.900
EBR	0.813	0.840	0.864a	0.869b	0.886b	0.890
DHECD	0.817	0.823	0.846a	0.861b	0.873b	0.872
F-test	ns	ns	*	**	**	ns
CV (%)	1.66	17.37	5.55	0.861b	5.64	3.48

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

6.3 ประสิทธิภาพการใช้แสง

การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m) พบว่าพืชควบคุม CK1 รักษาระดับ F_v/F_m อยู่ที่ประมาณ 0.81 ตลอดการทดลอง (ภาพที่ 16ก และตารางที่ 26) เช่นเดียวกับค่า F_v/F_m ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น หลังจากข้าวได้รับความร้อน F_v/F_m ของทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงลดลงอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยเฉพาะพืชควบคุม CK2 มีค่า F_v/F_m ที่ลดลงต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น โดยในวันที่ 7 หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง F_v/F_m ของ CK2 ลดลงเหลือเพียง 0.711 (ภาพที่ 16ก และตารางที่ 26) หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 1 และ 3 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ยังไม่สามารถรักษาระดับของ F_v/F_m ให้ใกล้เคียงกับ CK1 แต่หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 5 และ 7 วัน พบว่าข้าวที่พ่นบราสสิโน-สเตียรอยด์มีค่า F_v/F_m สูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ แต่ค่า F_v/F_m ยังคงต่ำกว่า CK1 โดยการใช้ DHECD ทำให้พืชมี F_v/F_m สูงกว่าการใช้ EBR อย่างมีนัยสำคัญยิ่งในวันที่ 7 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง (ตารางที่ 26) หลังจากข้าวฟื้นตัวที่อุณหภูมิปกติ 7 วันพบว่า F_v/F_m ของสิ่งทดลองที่ได้รับความเครียดจากความร้อนจะเพิ่มขึ้นจนไม่แตกต่างกัน แต่ยังมีค่าน้อยกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง (ตารางที่ 26)

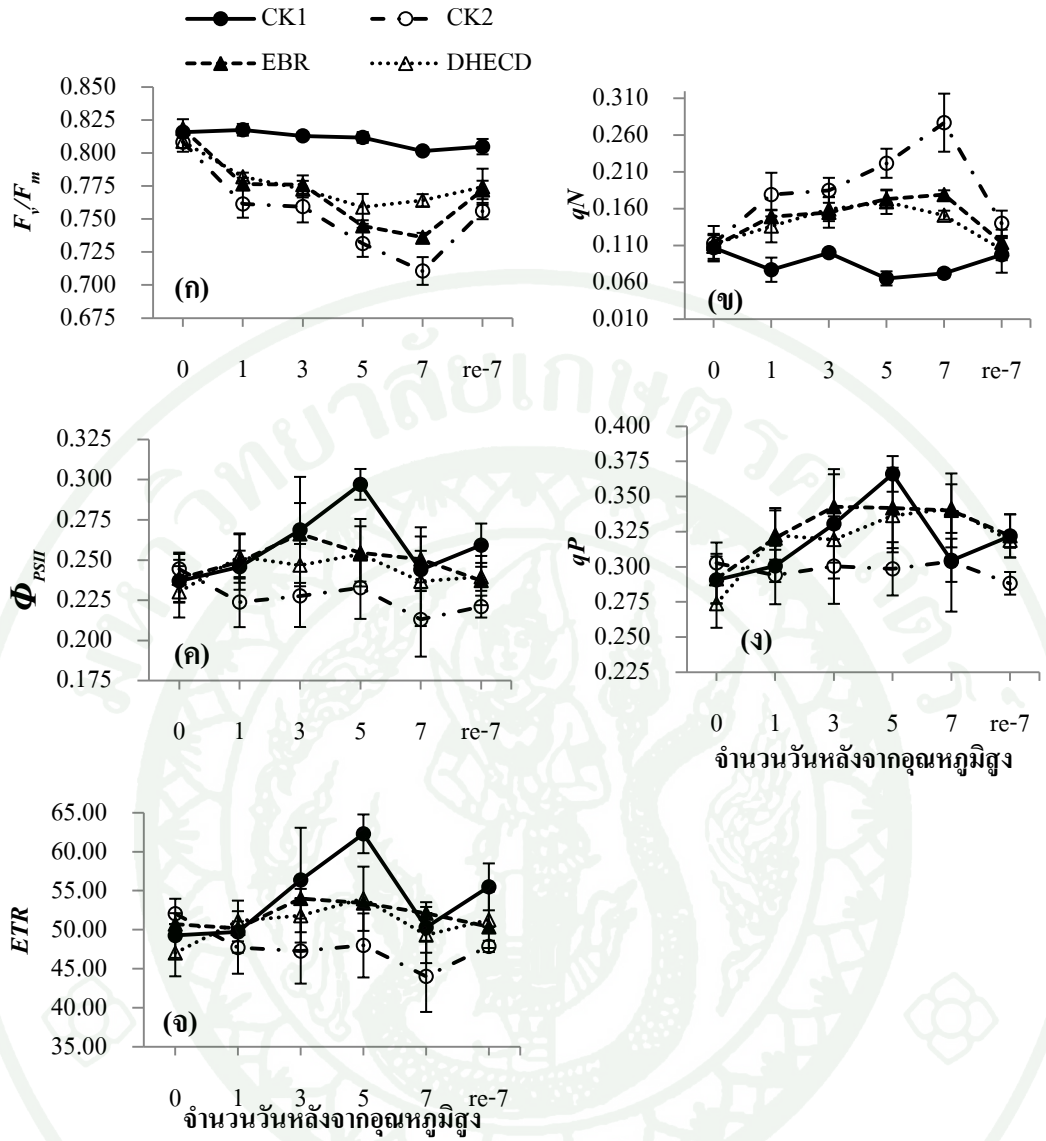
การเปลี่ยนแปลงของ non-photochemical quenching (*qN*) พบว่าหลังพืชได้รับอุณหภูมิสูงค่า *qN* มีแนวโน้มสูงขึ้น เมื่อเปรียบเทียบทั้ง 4 สิ่งทดลอง พืชควบคุม CK2 จะมีค่า *qN* สูงที่สุด (ภาพที่ 16ข) โดยในวันที่ 7 หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง CK2 มีค่า *qN* เท่ากับ 0.277 (ตารางที่ 27) หลังจากพืชได้รับความเครียด 1 และ 3 วันพบว่า ทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงมีค่า *qN* เพิ่มขึ้นสูงอย่างไม่แตกต่างกัน ในวันที่ 5 และ 7 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถลดค่า *qN* ให้ต่ำกว่า CK2 ได้อย่างมีนัยสำคัญ แต่ค่า *qN* ยังคงสูงกว่า CK1 นอกจากนี้หลังจากให้พืชฟื้นตัว 7 วัน พบว่าทุกสิ่งทดลองที่ได้รับความร้อนสามารถฟื้นตัวจนมีค่า *qN* ที่ไม่แตกต่างกันกับ CK1 (ตารางที่ 27)

การเปลี่ยนแปลงของค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}) พบว่า ตลอดการทดลองในทุกสิ่งทดลองจะมี Φ_{PSII} ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ภาพที่ 16ค และตารางที่ 28) หลังจากให้พืชฟื้นตัว 7 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มค่า Φ_{PSII} โดยมีค่า Φ_{PSII} ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 สำหรับ CK2 มีค่า Φ_{PSII} น้อยกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 28)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การเปลี่ยนแปลงของค่า Φ_{PSII} พบว่ามีความคล้ายคลึงกับการเปลี่ยนแปลงของค่า photochemical quenching (*qP*) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*) เนื่องจากทั้งสามค่าดังกล่าวมีกราฟในลักษณะเดียวกัน (ภาพที่ 16ค, ภาพที่ 16ง และภาพที่ 16จ) สำหรับการเปลี่ยนแปลงของ *qP* พบว่าตลอดการทดลองในทุกสิ่งทดลองมี *qP* ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ภาพที่ 16ค และตารางที่ 29) สำหรับการเปลี่ยนแปลงของ *ETR* พบว่า ตลอดการทดลองในทุกสิ่งทดลองจะมี Φ_{PSII} ไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ยกเว้นในวันที่ 5 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง พืชควบคุม CK2 มี *ETR* ที่ต่ำกว่า CK1 โดยข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีแนวโน้มในการเพิ่ม *ETR* ให้สูงกว่า CK2 และใกล้เคียงกับ CK1 (ตารางที่ 30)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 16 การเปลี่ยนแปลงของประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m, ก) non-photochemical quenching (*qN*, ข) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}, ค) photochemical quenching (*qP*, ง) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*, จ) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์

หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ, CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง, EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง และ DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 26 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.816	0.818a[1/]	0.813a	0.812a	0.802a	0.805a
CK2	0.808	0.761c	0.759b	0.731c	0.711d	0.756b
EBR	0.817	0.777bc	0.776b	0.745bc	0.736c	0.772b
DHECD	0.809	0.782b	0.773b	0.759b	0.764b	0.774b
F-test	ns	**	**	**	**	**
CV (%)	1.56	3.16	3.31	4.57	4.89	3.28

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 27 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า non-photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	non-photochemical quenching (*qN*)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.107	0.077b[1/]	0.100b	0.056c	0.072c	0.097
CK2	0.113	0.179a	0.185a	0.222a	0.277a	0.140
EBR	0.109	0.149a	0.155a	0.173b	0.179b	0.114
DHECD	0.112	0.136ab	0.159a	0.169b	0.151b	0.105
F-test	ns	*	*	**	**	ns
CV (%)	33.66	42.23	30.44	44.47	50.74	36.91

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 28 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสงของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII})					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.237	0.246	0.269	0.297	0.244	0.259
CK2	0.244	0.224	0.228	0.233	0.213	0.221
EBR	0.239	0.249	0.267	0.255	0.251	0.237
DHECD	0.230	0.252	0.247	0.254	0.237	0.240
F-test	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CV (%)	12.10	13.11	19.16	16.54	19.63	11.52

หมายเหตุ ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 29 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อค่า photochemical quenching ของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	photochemical quenching (*qP*)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	0.291	0.301	0.331	0.366	0.305	0.322
CK2	0.303	0.294	0.300	0.299	0.304	0.292
EBR	0.291	0.320	0.343	0.342	0.340	0.322
DHECD	0.274	0.323	0.319	0.336	0.341	0.319
F-test	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CV (%)	12.28	12.76	18.17	15.61	16.94	8.78

หมายเหตุ ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 30 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่ออัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนของใบข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	อัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	49.26	49.73	56.31	62.30	50.30	55.50
CK2	52.06	47.72	47.27	47.99	44.03	47.87
EBR	50.72	50.17	54.01	53.43	52.13	50.37
DHECD	47.03	51.13	51.80	53.98	49.33	51.28
F-test	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CV (%)	11.81	12.93	18.92	16.89	19.58	11.77

หมายเหตุ ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

6.4 ดัชนีความเขียว (SPAD index)

การเปลี่ยนแปลงของค่าดัชนีความเขียวของใบข้าวพบว่า หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน CK2 ซึ่งเป็นพืชควบคุมที่ได้รับอุณหภูมิสูง มีดัชนีความเขียวลดต่ำลงตามจำนวนวันที่ได้รับความร้อน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดช่วยป้องกันการลดลงของดัชนีความเขียวของใบได้อย่างมีนัยสำคัญ เมื่อพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 1 และ 3 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ มีดัชนีความเขียวที่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 โดยในวันที่ 1 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงนั้นพบว่าการใช้ EBR ทำให้พืชมีดัชนีความเขียวสูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญ ในขณะที่การใช้ DHECD พืชยังมีดัชนีความเขียวไม่แตกต่างจาก CK2 (ตารางที่ 31) หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลา 5 และ 7 วันพืชที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยชะลอการลดลงของดัชนีความเขียว อย่างไรก็ตามพบว่าค่าดัชนีความเขียวของใบเมื่อใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์มีค่าต่ำกว่า CK1 แต่ยังคงสูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ หลังจากให้พืชฟื้นตัวจากความเครียดพบว่า ทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงมีดัชนีความเขียวที่ไม่แตกต่างกัน และมีค่าน้อยกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (ตารางที่ 31)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 31 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อดัชนีความเขียวของใบ ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	ดัชนีความเขียว (SPAD index)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	24.18	24.16a[1/]	23.78a	23.82a	23.40a	20.75a
CK2	23.62	21.86b	20.33b	19.34c	18.00c	15.47b
EBR	24.42	24.42a	22.82a	21.88ab	19.80b	16.70b
DHECD	23.50	22.92ab	22.50a	20.43bc	19.30bc	16.26b
F-test	ns	*	**	**	**	**
CV (%)	4.99	6.81	7.91	10.45	11.48	15.56

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 7 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อความมีชีวิตของละอองเรณู และการงอกของละอองเรณู ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

เมื่อข้าวอยู่ในระยะ R_2 ทำการพ่น 24-epibrassinolide (EBR) หรือ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ความเข้มข้น 0.001 μM ทางใบ หลังจากนั้น 5 วันย้าย จึงย้ายเข้าสู่ตู้ควบคุมอุณหภูมิ ที่ควบคุมอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียส ในเวลากลางวัน และ 30 องศาเซลเซียสในเวลากลางคืน จากนั้นจึงเก็บละอองเรณูจากช่อดอกข้าวแบ่งเป็น ส่วนบน ส่วนกลาง และส่วนล่างของช่อดอก ได้ผลการทดลองดังต่อไปนี้

7.1 ความมีชีวิตของละอองเรณู

จากการตรวจสอบความมีชีวิตของละอองเรณูของข้าวโดยติดตามตลอดทั้ง 7 วัน หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน และหลังจากย้ายข้าวมาที่อุณหภูมิปกติเพื่อให้ฟื้นตัว 1 วัน พบว่าความเครียดจากความร้อนทำให้เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูเฉลี่ยทั้งรวงของข้าวลดลงอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดย CK2 ซึ่งเป็นพืชควบคุมที่ได้รับอุณหภูมิสูงมีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น (ตารางที่ 32) ตลอดระยะเวลา 7 วันที่ข้าวได้รับอุณหภูมิสูงพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีความสามารถใกล้เคียงกันในการคงความมีชีวิตของละอองเรณู โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูสูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง แต่ยังคงต่ำกว่า CK1 อย่างไรก็ตามพบว่าในวันที่ 1 และวันที่ 7 หลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดให้ผลการทดลองที่แตกต่างกัน กล่าวคือหลังได้รับอุณหภูมิสูง 1 วัน ข้าวที่พ่น DHECD มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูมากกว่าข้าวที่พ่น EBR แต่หลังได้รับอุณหภูมิสูง 7 วันผลการทดลองจะตรงกันข้ามกับวันที่ 1 นอกจากนี้หลังจากให้พืชฟื้นตัว 1 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีประสิทธิภาพเท่ากันในการคงความมีชีวิตของละอองเรณูเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 (ตารางที่ 32) การลดลงของความมีชีวิตของละอองเรณูสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และการแตกของละอองเรณู จากผลการทดลองพบว่าเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูของข้าวเฉลี่ยทั้งรวงจะสูงขึ้นเมื่อข้าวได้รับความเครียดจากความร้อน โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถลดเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งตลอดทั้งการทดลองเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 ในขณะที่การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถลดการแตกของ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ละอองเรณูได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งในช่วง 3 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน (ภาพที่ 17 และตารางที่ 32)

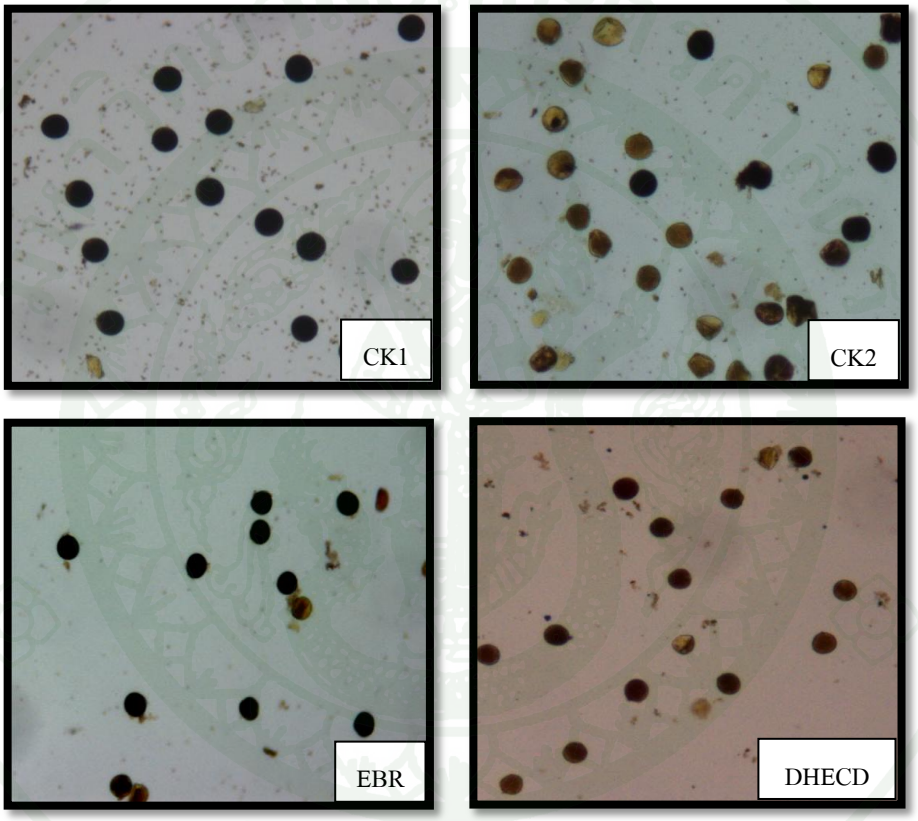
เมื่อพิจารณาความมีชีวิตของละอองเรณูโดยแยกตามตำแหน่งของดอกบนรวงข้าว โดยแบ่งเป็นส่วนบน ส่วนกลาง และส่วนล่างของรวง พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด มีประสิทธิภาพเท่ากันในการคงความมีชีวิตของละอองเรณูตลอดระยะเวลาที่ได้รับอุณหภูมิสูง และหลังฟื้นตัว ยกเว้นในวันแรกหลังจากที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงที่พบว่า ข้าวที่พ่น DHECD สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูได้มากกว่า EBR อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง โดยพืชที่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูสูงกว่า CK2 อย่างนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (ตารางที่ 33) สำหรับการเปลี่ยนแปลงของเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูมีความสัมพันธ์แบบตรงกันข้ามกับการเปลี่ยนแปลงเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู และการเปลี่ยนแปลงของเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณูพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถลดการแตกของละอองเรณูบริเวณส่วนบนของรวงได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งในช่วง 3 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน (ตารางที่ 33)

ความมีชิวิตของละอองเรณูบริเวณส่วนกลางของรวงพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีประสิทธิภาพเท่ากันในการคงความมีชีวิตของละอองเรณูตลอดระยะเวลาที่ได้รับอุณหภูมิสูง และหลังให้ฟื้นตัว 1 วัน โดยพบว่าข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์มีเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูสูงกว่า CK2 อย่างนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (ตารางที่ 34) สำหรับการเปลี่ยนแปลงของเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูมีความสัมพันธ์แบบตรงกันข้ามกับการเปลี่ยนแปลงของเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู ยกเว้นในวันที่ 5 และ 7 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนที่เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูของข้าวที่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ไม่แตกต่างจาก CK2 ซึ่งเป็นพืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ สำหรับเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณูพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถลดการแตกของละอองเรณูบริเวณส่วนกลางของรวงได้อย่างมีนัยสำคัญในช่วง 2 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อนเท่านั้น (ตารางที่ 34)

บริเวณส่วนล่างของรวงพบว่าโดยส่วนใหญ่ การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีประสิทธิภาพเท่ากันในการคงความมีชีวิตของละอองเรณูของข้าวที่ได้รับความเครียดจากความร้อน ยกเว้นในวันที่ 4, 5 และ 7 หลังจากที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงพบว่าการใช้ EBR สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูได้มากกว่า DHECD อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง (ตารางที่ 35) สำหรับการ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เปลี่ยนแปลงของเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณูพบว่ามีความสัมพันธ์แบบตรงกันข้ามกับการเปลี่ยนแปลงเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู สำหรับเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู พบว่า CK1 ซึ่งเป็นพืชที่อยู่ในอุณหภูมิปกติ มีเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณูสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับละอองเรณูจากส่วนอื่นของรวง ดังนั้นจากผลการทดลองจึงพบว่าข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดไม่สามารถลดการแตกของละอองเรณูบริเวณรวงส่วนล่างได้ (ตารางที่ 35)



ภาพที่ 17 ภาพเปรียบเทียบความมีชีวิตของละอองเรณู ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และละอองเรณูที่แตกของทุกสิ่งทดลอง หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง 3 วัน ที่กำลังขยาย 100 เท่า

หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ, CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง, EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง และ DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 32 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวเฉลี่ยทั้งรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ก) เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	98.33a[1/]	97.06a	95.87a	98.18a	97.86a	94.95a	93.02a	96.14a
CK2	79.10d	82.95c	75.31c	65.47c	51.75c	49.04c	34.08d	27.49c
EBR	87.40c	89.09b	89.61b	89.64b	67.83b	64.46b	50.71b	36.48b
DHECD	91.53b	89.96b	88.76b	88.27b	62.48b	66.30b	43.99c	40.21b
F-test	**	**	**	**	**	**	**	**
CV (%)	9.31	7.12	11.17	16.17	27.35	27.23	43.38	56.94
สิ่งทดลอง	ข) เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	0.16d[1/]	1.98c	2.45b	0.00c	0.92c	3.57c	4.38d	2.60c
CK2	14.20a	10.46a	18.03a	30.24a	44.20a	47.14a	60.34a	68.71a
EBR	9.39b	7.64b	5.00b	8.33b	29.46b	33.45b	44.21c	58.81b
DHECD	6.27c	6.76b	5.36b	8.76b	34.75b	30.36b	51.76b	56.21b
F-test	**	**	**	**	**	**	**	**
CV (%)	83.30	69.55	111.19	111.31	67.21	62.51	57.35	58.37

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 32 (ต่อ)

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ค) เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	1.51b[1/]	0.96c	1.68b	1.82b	1.23b	1.49	2.59	1.26b
CK2	6.70a	6.59a	6.66a	4.29a	4.04a	3.82	5.58	3.80a
EBR	3.21b	3.27b	5.39a	2.03b	2.71ab	2.08	5.08	4.71a
DHECD	2.21b	3.28b	5.88a	2.98b	2.77ab	3.34	4.25	3.58a
F-test	**	**	**	*	*	ns	ns	*
CV (%)	92.16	91.29	90.22	94.98	91.66	108.54	73.06	95.43

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 33 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวบริเวณส่วนบนของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ก) เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	100.00a[1/]	98.75a	96.15a	100.00a	96.91a	93.30a	92.15a	97.32a
CK2	74.33d	82.73a	82.38b	55.95c	61.03b	51.34c	28.87c	21.91c
EBR	85.43c	90.34b	89.36a	85.34b	66.63b	63.02bc	48.12b	39.42b
DHECD	93.83b	91.75b	89.69a	92.07b	64.54b	68.35b	46.12b	33.42b
F-test	**	**	**	**	**	**	**	**
CV (%)	11.85	7.56	7.51	21.26	22.94	26.05	46.85	63.19
สิ่งทดลอง	ข) เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	00.00b[1/]	1.25c	3.14b	0.00c	0.95b	3.78c	4.41c	2.05c
CK2	16.62a	11.68a	10.28a	40.78a	33.89a	43.10a	68.15a	73.60a
EBR	11.27a	4.53bc	6.62ab	12.34b	30.78a	34.41ab	47.58b	57.93b
DHECD	4.59b	5.72b	6.49ab	6.66bc	32.96a	27.20b	50.77b	62.47b
F-test	**	**	*	**	**	**	**	**
CV (%)	93.49	80.01	62.75	111.53	64.45	64.12	59.28	59.17

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 33 (ต่อ)

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ค) เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	0.00c[1/]	0.00c	0.71b	0.00	2.13	2.92	3.44	0.63
CK2	9.05a	5.59a	7.33a	3.27	5.07	5.56	2.97	4.49
EBR	3.31b	5.14a	4.02b	2.32	2.59	2.57	4.28	2.65
DHECD	1.58bc	2.53b	3.82b	1.27	2.50	4.45	3.11	4.11
F-test	**	**	**	ns	ns	ns	ns	ns
CV (%)	108.89	85.70	82.80	155.53	93.45	72.69	69.31	98.65

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 34 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวบริเวณส่วนกลางของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ก) เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	98.89a[1/]	96.89a	95.50a	96.96a	97.07a	96.03a	95.81a	96.58a
CK2	80.58c	82.16c	66.41b	68.16b	49.81c	40.27d	40.05b	25.64c
EBR	91.14b	88.78b	92.49a	88.28a	60.98b	71.74b	48.87b	31.07bc
DHECD	91.65b	90.85b	90.63a	89.01a	60.06bc	63.46c	42.59b	41.61b
F-test	**	**	**	**	**	**	**	**
CV (%)	8.60	7.51	14.59	14.56	29.46	31.14	43.58	62.45
สิ่งทดลอง	ข) เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	0.47c[1/]	2.47b	2.00b	0.00c	1.39b	3.97c	2.96b	1.58c
CK2	13.35a	10.22a	30.45a	27.67a	45.93a	57.39a	53.97a	70.82a
EBR	5.44b	9.79a	2.96b	10.42b	36.92a	27.21b	46.73a	63.43ab
DHECD	5.91b	5.71ab	2.53b	8.45b	35.84a	33.05b	52.67a	55.30b
F-test	**	**	*	**	**	**	**	**
CV (%)	86.98	71.16	137.95	96.76	62.58	66.34	59.06	60.73

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 34 (ต่อ)

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ค) เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	0.65b[1/]	0.65b	2.50	3.04	1.54	0.00	1.22b	1.84
CK2	6.07a	7.61a	3.14	4.17	4.26	2.34	5.98a	3.54
EBR	3.42ab	1.44b	4.55	1.30	2.09	1.05	4.40a	5.50
DHECD	2.45b	3.44b	6.84	2.54	4.10	3.50	4.74a	3.09
F-test	**	**	ns	ns	ns	ns	*	ns
CV (%)	87.35	108.79	94.19	88.11	75.24	147.16	64.12	96.88

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 35 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อคุณสมบัติของละอองเรณู ก) ความมีชีวิตของละอองเรณู ข) ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และ ค) การแตกของละอองเรณูของดอกข้าวบริเวณส่วนล่างของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ก) เปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	96.11a[1/]	95.56a	95.96a	97.58a	99.60a	95.50a	91.11a	94.52a
CK2	82.38c	83.95b	77.12c	72.30c	44.41d	55.49c	33.32d	34.93b
EBR	85.64bc	88.16b	86.98ab	95.30a	75.88b	58.64bc	55.12b	38.96b
DHECD	89.10b	87.28b	85.96bc	83.72b	62.84c	67.09b	43.27c	45.60b
F-test	**	**	**	**	**	**	**	**
CV (%)	7.16	6.37	10.72	14.28	30.26	25.66	41.82	48.00
สิ่งทดลอง	ข) เปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	0.00c[1/]	2.22b	2.22	0.00c	0.40d	2.96c	5.78c	4.17c
CK2	12.64a	9.49a	13.36	22.25a	52.78a	40.93a	58.90a	61.70a
EBR	11.47ab	8.61a	5.43	2.22c	20.67c	38.73ab	38.32b	55.06ab
DHECD	8.31b	8.86a	7.06	11.16b	35.45b	30.84b	51.82a	50.86b
F-test	**	*	ns	**	**	**	**	**
CV (%)	69.22	60.79	97.87	120.15	75.66	58.96	55.63	56.59

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 35 (ต่อ)

สิ่งทดลอง	คุณสมบัติของละอองเรณู							
	ค) เปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	3.89	2.22	1.82	2.42	0.00b[1/]	1.54	3.11	1.30
CK2	4.98	6.55	9.52	5.44	2.81a	3.57	7.78	3.37
EBR	2.89	3.24	7.59	2.48	3.45a	2.63	6.56	5.98
DHECD	2.59	3.86	6.98	5.12	1.71ab	2.07	4.91	3.55
F-test	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
CV (%)	81.44	83.44	84.41	64.36	109.32	125.41	72.90	94.50

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

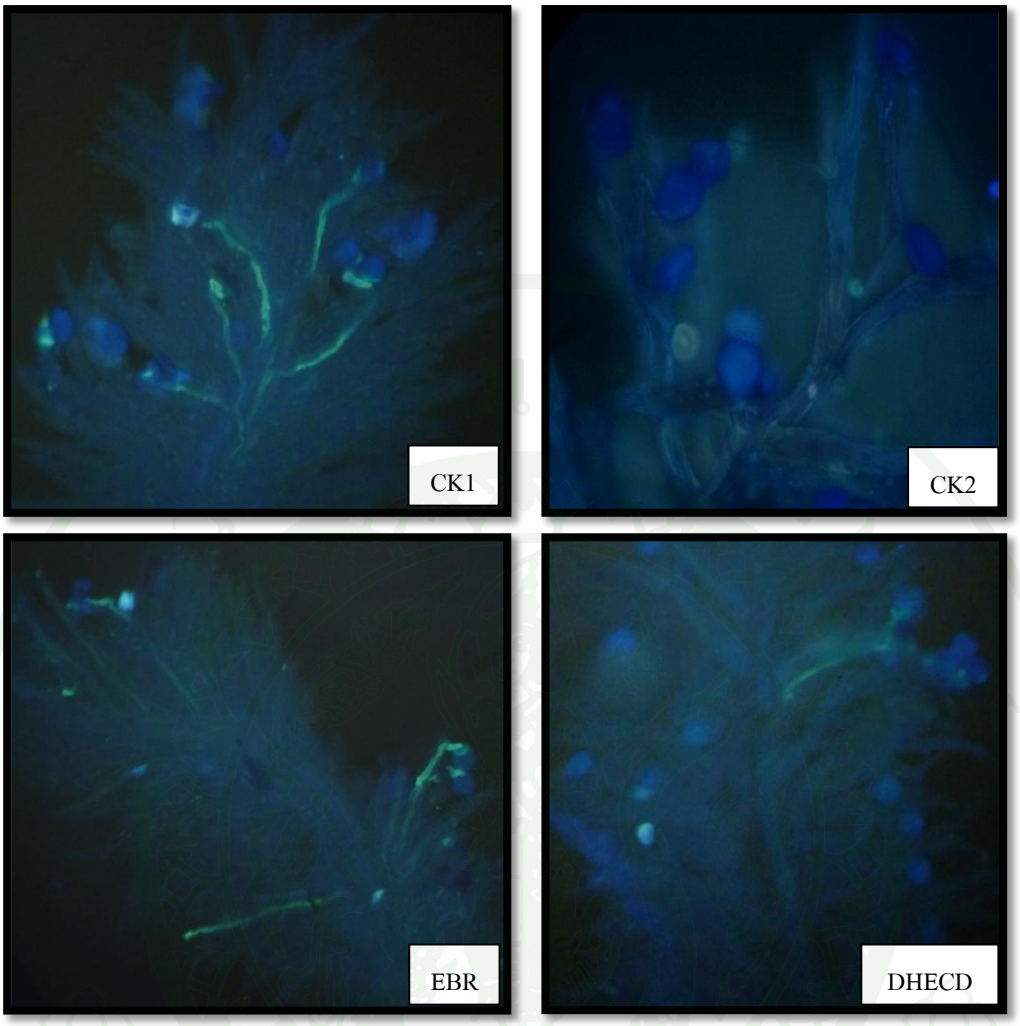
ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

7.2 การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย

จากการติดตามการงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมียพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูของข้าวเฉลี่ยทั้งรวงได้ดีในช่วง 3 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน (ภาพที่ 18 และภาพที่ 19ง) โดยพบว่าข้าวที่พ่น EBR สามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณูได้ดีกว่าข้าวที่พ่น DHECD อย่างไรก็ตามพบว่าในวันที่ 4 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูที่ใกล้เคียงกัน (ภาพที่ 19ง) จากการวิเคราะห์ทางสถิติพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีประสิทธิภาพไม่แตกต่างกันในการรักษาระดับการงอกของละอองเรณูเมื่อพิจารณาจากข้าวทั้งรวง โดยใน 4 วันแรกที่พืชได้รับความเครียดพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทำให้ข้าวมีเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูมากกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง (ตารางที่ 36) และหากพืชได้รับอุณหภูมิสูงมากกว่า 4 วัน พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ไม่ช่วยเพิ่มการงอกของละอองเรณูของข้าวเฉลี่ยทั้งรวง โดยทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงมีเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ภาพที่ 19ง และตารางที่ 36)

เมื่อพิจารณาการงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมียโดยแยกตามตำแหน่งของดอกบนรวงข้าว แบ่งเป็นส่วนบน ส่วนกลาง และส่วนล่างของรวง พบว่าข้าวที่พ่น EBR สามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณูได้ดีกว่าข้าวที่พ่น DHECD ในทุกส่วนของรวง (ภาพที่ 19ก-ค) การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูได้ชัดเจนบริเวณส่วนกลางและส่วนล่างของรวง ในช่วง 3 วันแรกหลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง (ภาพที่ 19ข และภาพที่ 19ค) จากการวิเคราะห์ทางสถิติพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ไม่สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบริเวณส่วนบนของรวงได้อย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 ซึ่งเป็นชุดควบคุมที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ตลอดทั้งการทดลอง (ตารางที่ 37) สำหรับบริเวณส่วนกลางของรวงพบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 ได้เพียงวันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน โดยในวันที่ 2 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงพบว่ามีเพียงข้าวที่พ่น EBR ที่มีเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูใกล้เคียงกับ CK1 (ตารางที่ 38) และที่บริเวณส่วนล่างของรวงพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูได้ดีกว่าบริเวณส่วนกลางของรวง โดยสามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณูได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่งเมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 ใน 4 วันแรกหลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน หลังจากนั้นพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ไม่ช่วยเพิ่มการงอกของละอองเรณู (ตารางที่ 39)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 18 ภาพเปรียบเทียบการงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมียของทุกสิ่งทดลอง หลังจากได้รับอุณหภูมิสูง 3 วัน ที่กำลังขยาย 100 เท่า โดยย้อมด้วยสีอะนิลีนบลู และสังเกตการเรืองแสงของหลอดละอองเรณูภายใต้กล้องจุลทรรน์แบบฟลูออเรสเซนส์

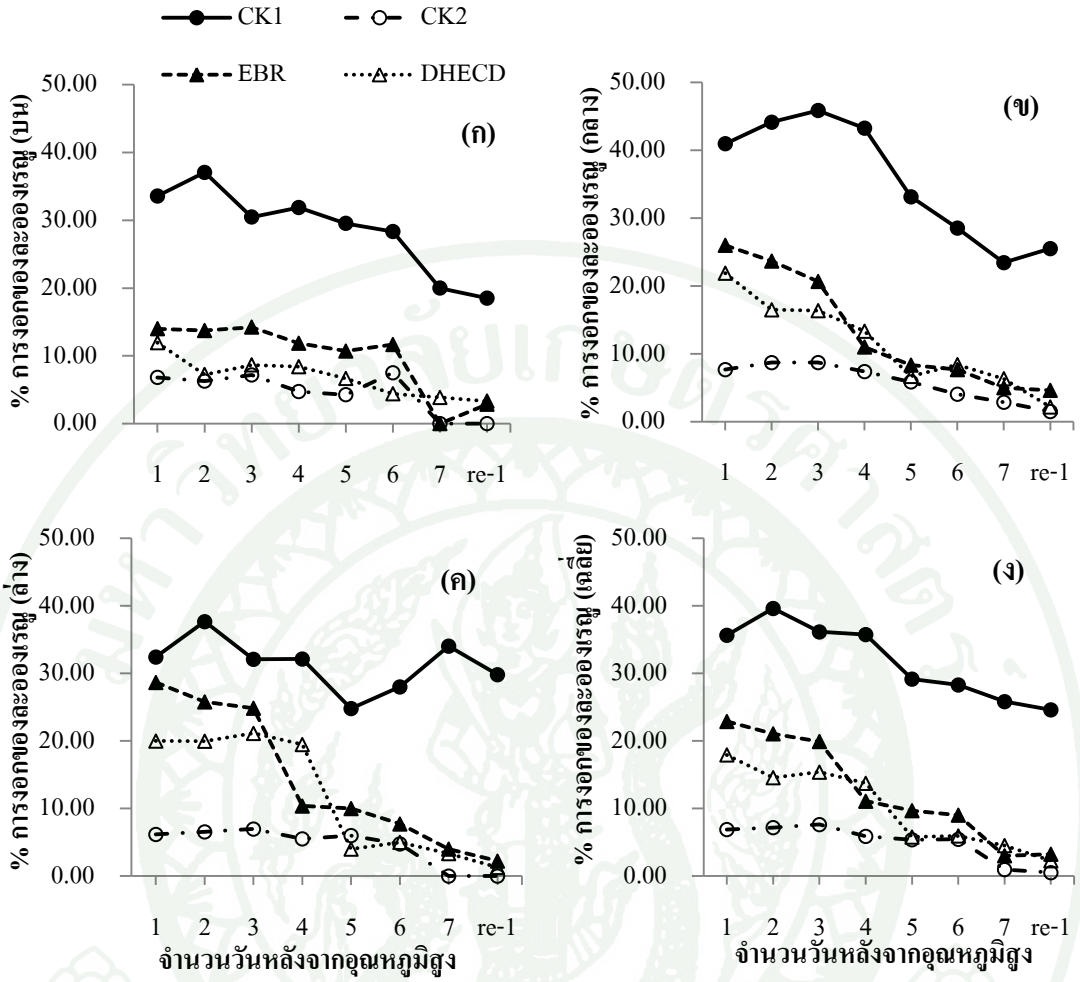
หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพที่ 19 เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูจากดอกข้าวบริเวณส่วนบนของรวง (ก) ดอกข้าวบริเวณส่วนกลางของรวง (ข) ดอกข้าวบริเวณส่วนล่างของรวง (ค) และดอกข้าวเฉลี่ยทั้งรวง (ง) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1

หมายเหตุ CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 36 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวเฉลี่ยทั้งรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	35.66a[1/]	39.62a	41.86a	35.76a	29.16a	28.29a	25.83a	24.61a
CK2	6.88c	7.17c	7.61c	5.87c	5.37b	5.43b	0.95b	0.49b
EBR	22.89b	21.06b	19.92b	11.08bc	9.68b	9.02b	3.00b	3.23b
DHECD	17.94b	14.57bc	15.39bc	13.74b	5.78b	5.94b	4.51b	2.26b
F-test	**	**	**	**	**	**	**	**
CV (%)	74.75	85.14	81.38	86.72	121.87	127.43	194.50	185.86

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 37 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวบริเวณส่วนบนของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	33.56a[1/]	37.05a	47.62a	31.87a	29.54a	28.33	20.00a	18.50
CK2	6.82b	6.27b	7.17b	4.73b	4.27b	7.50	0.00b	0.00
EBR	14.00b	13.73b	14.24b	11.86b	10.70b	11.67	0.00b	2.86
DHECD	11.94b	7.25b	8.67b	8.40b	6.67b	4.41	3.86b	3.33
F-test	**	**	**	**	*	ns	*	ns
CV (%)	85.07	106.65	118.03	96.27	124.89	149.77	224.62	232.66

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 38 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวบริเวณส่วนกลางของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	40.98a[1/]	44.14a	45.87a	43.27a	33.14a	28.53a	23.43	25.50a
CK2	7.66b	8.69b	8.70b	7.37b	5.86b	4.04b	2.86	1.48b
EBR	26.00ab	23.67ab	20.67b	11.00b	8.33b	7.67b	5.00	4.62b
DHECD	21.88ab	16.48b	16.36b	13.33b	6.67b	8.41b	6.33	2.16b
F-test	*	*	*	**	**	**	ns	**
CV (%)	77.50	88.34	88.96	91.37	118.50	112.74	175.51	167.86

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 39 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย *(in vivo)* ของดอกข้าวบริเวณส่วนล่างของรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	เปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณู							
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)							
	1	2	3	4	5	6	7	ฟื้นตัว 1 วัน (re-1)
CK1	33.43a[1/]	37.67a	32.09a	32.14a	24.81	28.01a	34.04a	29.82a
CK2	6.16b	6.54c	6.96b	5.51c	6.00	4.76b	0.00b	0.00b
EBR	28.67a	25.79ab	24.86a	10.37bc	10.00	7.71b	4.00b	2.22b
DHECD	19.99a	19.97b	21.13a	19.48b	4.00	5.00b	3.33b	1.29b
F-test	**	**	**	**	ns	**	**	**
CV (%)	60.39	64.02	55.74	73.26	128.28	117.89	193.33	176.85

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

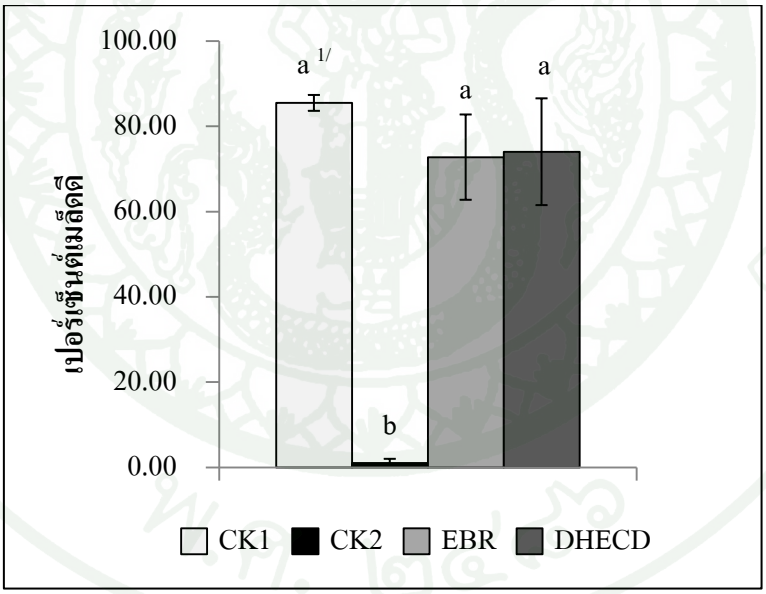
EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 µM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

การทดลองที่ 8 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ที่มีต่อการติดเมล็ดของข้าว ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

ผลของการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ต่อการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มการติดเมล็ดของข้าวที่ได้รับความเครียดจากความร้อนได้ใกล้เคียงกับ CK1 ซึ่งเป็นชุดควบคุมที่ไม่ได้รับความเครียดจากความร้อน และมีเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดของข้าวทั้งรวงสูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (ภาพที่ 20 และตารางที่ 40) เมื่อพิจารณาการติดเมล็ดของข้าวโดยแยกเป็นส่วนบน ส่วนกลาง และส่วนล่างของรวง พบว่าเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดของข้าวมีลักษณะเดียวกันกับการติดเมล็ดของข้าวทั้งรวง กล่าวคือข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด สามารถเพิ่มการติดเมล็ดในทุกส่วนของรวงอย่างมีนัยสำคัญยิ่ง และพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีแนวโน้มเพิ่มการติดเมล็ดบริเวณส่วนกลางและส่วนล่างของรวงมากกว่าบริเวณส่วนบนของรวง (ตารางที่ 40)



ภาพที่ 20 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ของข้าวทั้งรวง ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

หมายเหตุ 1/ = แผนภูมิค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกัน ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT ที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางที่ 40 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อเปอร์เซ็นต์เมล็ดดีของข้าว ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	เปอร์เซ็นต์เมล็ดดี			
	ทั้งรวง	รวงส่วนบน	รวงส่วนกลาง	รวงส่วนล่าง
CK1	85.49a[1/]	77.56a	89.52a	93.00a
CK2	1.00b	0.00b	2.50b	0.00b
EBR	72.77a	63.44a	80.56a	78.48a
DHECD	74.04a	66.48a	77.86a	80.44a
F-test	**	**	**	**
CV (%)	65.38	70.32	63.19	66.48

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.001 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วิจารณ์

ความทนทานต่ออุณภูมิสูงวิกฤติ (lethal temperature)

การศึกษาในครั้งนี้พบว่า การพ่น EBR ที่ความเข้มข้นระหว่าง 0.01-1 μM (ภาพที่ 9ก) และการพ่น DHECD ที่ความเข้มข้นระหว่าง 0.1 และ 1 μM (ภาพที่ 9ข) ทำให้ข้าวมีอาการใบเหี่ยวน้อยกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูงวิกฤติที่ 47 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 2 ชั่วโมง สอดคล้องกับการทดลองของ Singh and Shono (2005) ที่พบว่าการพ่น EBR ทางใบให้มะเขือเทศ ที่ความเข้มข้น 1 μM สามารถทำให้มะเขือเทศรอดชีวิตโดยสังเกตว่าพืชไม่แสดงอาการใบเหี่ยวได้สูงที่สุด นอกจากนี้พบว่าความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดที่ช่วยลดอาการเหี่ยวของใบ สอดคล้องกับการเปลี่ยนแปลงของปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (RWC) ในใบ จากการศึกษาครั้งนี้พบว่าข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด มีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบสูงกว่าพืชควบคุมที่ได้รับอุณหภูมิสูง (ตารางที่ 1) Sasse (2003) รายงานว่า brassinolide สามารถเพิ่มค่า osmotic permeability ในพืชได้ จึงอาจช่วยลดอาการเหี่ยวของใบที่ได้รับอุณหภูมิสุง

การเลือกใช้ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด พิจารณาจากการรักษาระดับของปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ การลดลงของปริมาณ MDA และการรักษาระดับของดัชนีความเขียวของใบเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูงวิกฤติ โดยเลือกความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดที่สามารถทำให้ข้าวทนทานความร้อนได้ดีที่สุด จากผลการทดลองในตารางที่ 1 จึงเลือกใช้ EBR ที่ความเข้มข้น 0.01 μM และ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.1 μM ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดไม่สอดคล้องกับรายงานของ Mazorra (2011) ที่กล่าวว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นสูงเท่านั้นจึงจะสามารถทำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูงวิกฤติได้ โดยพบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นต่ำกว่า 1 μM ทำให้พืชทนทานต่อความร้อนได้ต่ำลง Mazorra *et al.* (2011) ได้ปลูกต้นกล้ามะเขือเทศในอาหารที่เติม EBR พบว่าความเข้มข้นของ EBR ที่ 1 μM ทำให้ต้นมะเขือเทศมีเปอร์เซ็นต์การรอดชีวิตสูงที่สุดที่อุณหภูมิสูงวิกฤติ อย่างไรก็ตามในการทดลองเดียวกันพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ไม่มีการสร้างบราสสิโนสเตียรอยด์ (BRs deficient mutant) สามารถทนทานต่ออุณหภูมิ 45 องศาเซลเซียส แม้จะได้รับ EBR เพียง 0.01 μM ความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ที่นำมาใช้กระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชจะแตกต่างกันตามชนิดของบราสสิโนสเตียรอยด์และชนิดของพืช ดังนั้นจึงควรทำการทดสอบผลของความเข้มข้นของบราสสิโนสเตียรอยด์ต่อการเจริญเติบโตของพืชก่อนทำการทดลอง เนื่องจากบราสสิโนสเตียรอยด์

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ที่ความเข้มข้นสูงเกินไปจะทำให้พืชมีการเจริญเติบโตที่ผิดปกติ ในขณะที่บราสสิโนสเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นต่ำกว่า 0.01 μM มักมีฤทธิ์กระตุ้นการเจริญเติบโตของพืชได้ดี (Mazorra, 2011)

การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

การพ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ให้ข้าวที่ปลูกที่อุณหภูมิปกติพบว่า สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ โดยข้าวที่พ่น EBR ที่ความเข้มข้น 0.01 μM และข้าวที่พ่น DHECD ที่ความเข้มข้น 0.1 μM ทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงที่สุด และหากใช้ EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้นสูง 1 μM ข้าวจะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิลดลง (ภาพที่ 8) ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองของ Yu *et al.* (2004) ที่พบว่า การพ่น EBR ที่ความเข้มข้น 0.1 มิลลิกรัมต่อลิตร หรือประมาณ 0.21 μM ทำให้มะเขือเทศมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงที่สุด และหากใช้ความเข้มข้นสูงขึ้นที่ 1 มิลลิกรัมต่อลิตร หรือประมาณ 2.08 μM อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของมะเขือเทศจะลดลงอย่างมีนัยสำคัญ

การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าว เมื่อได้รับความเครียดจากความร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น และในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ มีลักษณะที่คล้ายคลึงกัน กล่าวคืออุณหภูมิสูงทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของใบข้าวลดลง แต่ข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถช่วยรักษาอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงให้อยู่ในระดับสูงขึ้น เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และอยู่ในภาวะเครียด (ภาพที่ 11ก และภาพที่ 15ก) โดยกลไกพื้นฐานของบราสสิโนสเตียรอยด์ในการกระตุ้นการสังเคราะห์ด้วยแสงในใบยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดในปัจจุบัน

ผลการทดลองในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นพบว่า ก่อนที่ข้าวได้รับความเครียดจากความร้อน การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงได้สูงกว่ากลุ่มพืชควบคุม CK1 และ CK2 อย่างมีนัยสำคัยทางสถิติ โดยการใช้ DHECD ทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิสูงกว่าการใช้ EBR (ภาพที่ 11ข) การเพิ่มขึ้นของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิมีความสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งของลำต้นและราก (ตารางที่ 15 และตารางที่ 16) รวมถึงการเพิ่มขึ้นของพื้นที่ใบของข้าวที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ (ตารางที่ 17) Clouse and Sasse (1998) และ Yu *et al.* (2004) รายงานว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มการขยายขนาดของเซลล์ นำมาสู่การเพิ่มขึ้นของมวลชีวภาพ และการเพิ่มขึ้นของพื้นที่ใบ โดยพื้นที่ใบที่สูงขึ้นส่งผลให้ข้าวมีอัตราการการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้น เนื่องจากพื้นที่ใบเป็น

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตัวกำหนดสำคัญในการรับแสง (Tanaka, 1972) การเพิ่มขึ้นของพื้นที่ใบของข้าวเมื่อใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด ยังสอดคล้องกับรายงานของ Dalio *et al.* (2011) พบว่าการใช้ 24-epibrassinolide สามารถเพิ่มพื้นที่ใบ และจำนวนใบของ *Cajanus cajan* ที่อยู่ในภาวะเครียดจากความเค็ม สำหรับในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์พบว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิไม่แตกต่างกับพืชควบคุม CK1 และ CK2 (ภาพที่ 15ก) ทั้งนี้อาจเนื่องว่าจากการทดลองในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ใช้ EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้นเพียง 0.001 μM จึงไม่สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิให้สูงกว่าชุดควบคุม ผลการทดลองดังกล่าวสอดคล้องกับภาพที่ 8 ซึ่งเป็นการตรวจสอบผลของ EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้นต่างๆต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ โดยพบว่า EBR และ DHECD ความเข้มข้น 0.001 μM มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิไม่แตกต่างจากชุดควบคุม

Yu *et al.,* (2004) รายงานว่า การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเกิดจาก 2 ปัจจัย ได้แก่ 1.) ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับปากใบ และ 2.) ปัจจัยที่ไม่เกี่ยวข้องกับปากใบ โดยอาจเกิดจากปัจจัยใดปัจจัยหนึ่ง หรือทั้งสองปัจจัยร่วมกัน จากการศึกษาในครั้งนี้พบว่า EBR และ DHECD สามารถเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยเกี่ยวข้องกับทั้งสองปัจจัยร่วมกัน

1.) การเปลี่ยนแปลงของปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับปากใบ (stomatal factor)

การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มค่านำไหลปากใบ (ภาพที่ 11ข และภาพที่ 14ข) และอัตราการคายน้ำ (ภาพที่ 11ค และภาพที่ 15ค) โดยค่านำไหลปากใบสามารถใช้เป็นตัวแทนในการพิจารณาการเปิดปิดของปากใบ และยังมีความสัมพันธ์การเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากหากค่านำไหลปากใบมีค่าสูงแสดงว่าปากใบเปิดกว้าง ดังนั้นจึงเป็นการเพิ่มปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ให้เข้าสู่ปากใบ และเข้าทำปฏิกิริยากับเอนไซม์ที่ใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Holá, 2011) นอกจากนี้ยังพบว่าการเปลี่ยนแปลงของอัตราการคายน้ำสอดคล้องกันกับการเปลี่ยนแปลงของค่านำไหลปากใบ โดยการคายน้ำของพืชเป็นกระบวนการที่พืชสูญเสียน้ำ การเปลี่ยนสถานะของน้ำจากของเหลวเป็นแก๊ส ทำให้สูญเสียความร้อนในรูปความร้อนแฝงของการกลายเป็นไอ จึงเป็นการช่วยพืชระบายความร้อน ดังนั้นพืชจึงสามารถลดความร้อนภายในเซลล์ได้ (Taiz and Zeiger, 2002) จากผลการทดลองพบว่าในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น หลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 5 และ 7 วัน อัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) ของ CK2 มีค่าสูงกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ภาพที่ 11ง) ส่วนในระยะการเจริญเติบโต

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ทางการสืบพันธุ์หลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง 3 วันขึ้นไป ข้าวมีอัตราส่วน C_i/C_a ของ CK2 มีค่าสูงกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ภาพที่ 15ง) การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดมีแนวโน้มลดอัตราส่วน C_i/C_a เมื่อเปรียบเทียบกับ CK2 (ภาพที่ 11ง และภาพที่ 14ง) การลดลงของอัตราส่วน C_i/C_a เมื่อพืชได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์แสดงให้เห็นว่า พืชสามารถปรับตัวให้ทนทานต่ออุณหภูมิสูงได้ (Singh and Shono, 2005) ซึ่งสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (ภาพที่ 11ก และภาพที่ 15ก) มีหลายงานวิจัยที่ชี้ให้เห็นว่า การใช้บราสสิโน-สเตียรอยด์มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยทางปากใบ อย่างไรก็ตามผลการศึกษาดังกล่าวยังไม่มีทิศทางเดียวกัน เนื่องจากแต่ละรายงานให้ผลการทดลองที่ไม่สอดคล้องกัน Shahbaz *et al*. (2008) รายงานว่าการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงขึ้นอยู่กับค่านำไหลปากใบ ในขณะที่ Qayyum *et al*. (2007) รายงานว่าการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ (C_i) หรืออัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) และ Singh and Shono (2005) รายงานว่าการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงขึ้นอยู่กับค่านำไหลปากใบ และ C_i สำหรับในการทดลองครั้งนี้พบว่า การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง มีความสัมพันธ์ทั้งค่าไหลปากใบ และอัตราส่วน C_i/C_a (ภาพที่ 11 และภาพที่ 15)

2.) การเปลี่ยนแปลงของปัจจัยที่ไม่เกี่ยวข้องกับปากใบ (non-stomatal factor)

ทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ พบว่าพืชควบคุม CK1 สามารถรักษาระดับประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m) อยู่ที่ประมาณ 0.81 ตลอดการทดลอง โดยหลังจากข้าวได้รับความร้อน F_v/F_m ของทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงลดลงอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยเฉพาะพืชควบคุม CK2 มีค่า F_v/F_m ที่ลดลงต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับการทดลองอื่น (ภาพที่ 12ก และภาพที่ 16ก) โดยข้าวที่พ่น EBR หรือ DHECD มีค่า F_v/F_m สูงกว่า CK2 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ แต่ค่า F_v/F_m ยังคงต่ำกว่า CK1 (ภาพที่ 12ก และภาพที่ 16ก) ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดเป็นค่าที่สะท้อนถึงศักยภาพของระบบแสงสอง (PSII) และสามารถใช้เป็นตัวชี้วัดที่ไวต่อการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในพืชปกติที่ไม่ได้รับความเครียดจะมีค่า F_v/F_m ประมาณ 0.80-0.83 (Björkman and Demmig, 1987) หากพืชมีค่า F_v/F_m น้อยกว่าระดับดังกล่าวแสดงว่าพืชอยู่ในภาวะเครียด และเกิด photoinhibition เป็นเหตุให้ระบบแสงสองเกิดความเสียหาย (Maxwell and Johnson 2000; Calatayud and Barreno 2004) ในการทดลองครั้งนี้ค่า F_v/F_m ของ CK2 ลดลงต่ำที่สุดตลอดการทดลอง (ภาพที่ 12ก และภาพที่ 16ก) แสดง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ให้เห็นว่าข้าวได้รับความเสียหายจากการอยู่ในอุณหภูมิสูง เนื่องจากค่า F_v/F_m มีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับความสมบูรณ์ของคลอโรพลาสต์ และความสามารถในการสังเคราะห์ด้วยแสง (Krause and Weis, 1991) อย่างไรก็ตามจากผลการทดลองพบว่า การใช้ EBR และ DHECD สามารถรักษาระดับค่า F_v/F_m ให้สูงกว่าพืชควบคุม CK2 (ภาพที่ 12ก และภาพที่ 16ก) ซึ่งชี้ให้เห็นว่าบราสสิโนสเตียรอยด์เป็นสารเป็นที่มีประสิทธิภาพในการบรรเทาความเครียดจากความร้อน สำหรับค่า non-photochemical quenching (*qN*) เป็นพารามิเตอร์ที่สามารถใช้ในการตรวจวัดการปลดปล่อยพลังงานส่วนเกิน เพื่อป้องกันอันตรายแก่พืช (Guo *et al*., 2006) ในการทดลองครั้งนี้พบว่าค่า non-photochemical quenching ของพืชควบคุม CK2 มีค่าสูงที่สุดตลอดช่วงเวลาที่ได้รับความร้อน (ภาพที่ 12ข และภาพที่ 16ข) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าต้นข้าวไม่สามารถนำพลังงานที่ได้รับไปใช้ในกระบวนการ photochemistry จึงทำให้กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงถูกยับยั้ง (Guo *et al*., 2006; Dai *et al*., 2009) นอกจากนี้พลังงานที่ไม่ได้ใช้ประโยชน์ จะกลายเป็นแหล่งพลังงานที่ก่อให้เกิดความเสียหายกับพืช โดยทำให้เกิดการสร้าง reactive oxygen species ตัวอย่างเช่น singlet oxygen radicals (Vasil'ev *et al*., 1998) จากการทดลองพบว่า ค่า *qN* ของข้าวที่พ่น EBR และ DHECD มีค่าต่ำกว่า CK2 (ภาพที่ 12ข และภาพที่ 16ข) แสดงให้เห็นว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถลดการปล่อยพลังงานความร้อน ดังนั้นจึงสามารถนำพลังงานส่วนนี้ไปใช้ประโยชน์โดยการดูดซับของศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงสองเพื่อใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Guo *et al*., 2006) นอกจากนี้พบว่า ข้าวที่พ่น EBR และ DHECD สามารถเพิ่มค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}) (ภาพที่ 12ค และภาพที่ 16ค) โดยค่า Φ_{PSII} เป็นค่าที่สะท้อนถึงสัดส่วนของพลังงานที่ใช้สำหรับการเคลื่อนย้ายอิเลคตรอนในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ต่อพลังงานของโฟตอนที่ถูกดูดซับโดยใบพืช (Guo *et al*., 2006) ดังนั้นจึงแสดงให้เห็นว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทำให้พืชมีการเคลื่อนย้ายอิเลคตรอนผ่านระบบแสงสอง เพื่อใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงมีประสิทธิภาพมากขึ้น โดยการเพิ่มขึ้นของ Φ_{PSII} จะมีความสัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของค่า photochemical quenching (*qP*) (ภาพที่ 12ง และภาพที่ 15ง) เนื่องจากค่า *qP* จะสะท้อนถึงสัดส่วนของศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงสอง ที่ยังเปิดรับอิเลคตรอนได้หลังจากเคลื่อนย้ายอิเลคตรอนต่อไปยังตัวรับอิเลคตรอนตัวอื่น (Genty *et al*., 1989) จากผลการทดลองพบว่าการใช้ EBR และ DHECD ช่วยเพิ่มค่า *qP* ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน (ภาพที่ 12ง และภาพที่ 16ง) การเพิ่มขึ้นของค่า *qP* ชี้ให้เห็นว่า เกิดการลดลงของสัดส่วน quinone A (QA) ที่ถูกรีดิวซ์ในระบบแสงสอง ซึ่งหมายความว่าการเกิด photoinhibition จะลดลง (Hichem, 2009) Calatayud and Barreno (2004) ได้รายงานว่าการลดลงของค่า *qP* เมื่อพืชได้รับความเครียด ไม่มีความจำเป็นที่จะต้องสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของค่า *qN* โดยในการทดลองครั้งนี้พบว่า มีเฉพาะการเปลี่ยนแปลงของค่า *qP* ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นเท่านั้นที่ค่า *qP* และ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

qN มีความสัมพันธ์แบบตรงกันข้าม (ภาพที่ 12ข และภาพที่ 12ง) ส่วนในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์พบว่า ข้าวที่พ่น EBR และ DHECD สามารถลดค่า *qN* เมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูงได้เพียงอย่างเดียวเท่านั้น (ภาพที่ 16ง) การที่ค่า *qP* ของพืชควบคุมที่ได้รับอุณหภูมิสูง ไม่มีความแตกต่างกับการทดลองอื่นๆนั้น อาจเนื่องมาจากในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ทำการวัดประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงโดยใช้ใบธง ส่วนระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นใช้ข้าวใบที่ 7 ซึ่งเป็นใบที่สูงที่สุดในขณะนั้น โดยปกติแล้วใบธงของข้าวเป็นใบที่มีประสิทธิมากที่สุด เนื่องจากอยู่สูงที่สุดและทำมุมตั้งขนานกับรวง (Moldenhauer and Gibbons, 2003) จากการทดลองครั้งนี้พบว่า อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของพืชควบคุมทั้ง CK1 และ CK2 ในวันที่ 0 หรือก่อนได้รับความเครียดจากความร้อนของข้าวใบที่ 7 มีค่าประมาณ 10 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (ภาพที่ 10ก และตารางที่ 3) ส่วนในใบธงมีค่าประมาณ 13 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (ภาพที่ 15ก และตารางที่ 22) การที่ใบธงมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิที่สูงกว่าใบที่ 7 แสดงให้เห็นว่า ใบธงซึ่งวัดในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ มีประสิทธิภาพในการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงกว่าใบที่ 7 ซึ่งวัดในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น สอดคล้องกับรายงานของ Osborne *et al.* (1998) ทำการทดลองในข้าวสาลีพบว่า ใบธงของข้าวสาลีมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุงสุดสุทธิสูงกว่าใบที่ 7 และ 8 อย่างมีนัยสำคัญ ซึ่งสอดคล้องกับปริมาณเอนไซม์รูบิสโก และอัตราการตรึงแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์สูงสุดของเอนไซม์รูบิสโก ($V_{c,\ max}$) ของใบธงที่มีค่าสูงสุดเช่นเดียวกันกับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุงสุดสุทธิ นอกจากนี้ Watanabe and Kitagawa (2000) ยังรายงานว่า ใบธงของข้าวมีความทนทานสูงกว่าใบอื่นๆที่อยู่ถัดลงมา โดยพบว่าการแบ่งบันสารประกอบคาร์บอนระหว่างใบ ลำต้น และรากของใบธงที่ถูกรบกวนด้วยเพลี้ยกระโดด และชุดควบคุมไม่มีความแตกต่างกัน ดังนั้นจึงสรุปได้ว่า ใบธงของข้าวเป็นใบที่มีประสิทธิภาพสูงที่สุด

นอกจากนี้การเพิ่มขึ้นของค่า *qP* ของพืชที่ได้รับ EBR และ DHECD จะมีความสัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (ภาพที่ 12จ และภาพที่ 16จ) โดยอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน เป็นค่าที่บอกถึงปริมาณอิเลกตรอนที่ผ่านระบบแสงสองในกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนแบบไม่เป็นวัฏจักร (Nogués and Baker, 2000; Dai *et al*., 2009) จากผลการทดลองพบว่าพืชควบคุม CK2 มีอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนต่ำกว่าพืชที่พ่น EBR และ DHECD (ภาพที่ 12จ และภาพที่ 16จ) การลดลงของอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนเมื่อพืชได้รับความเครียดจากความร้อน แสดงถึงการลดลงของประสิทธิภาพในการจับพลังงานของระบบแสงสอง ทำให้เกิดกระบวนการ photoinhibition (Dai *et al*., 2009) สำหรับการเพิ่มขึ้นของอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอนในข้าวที่พ่น EBR และ DHECD แสดงให้เห็นว่า การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เพิ่มอัตราการหมุนเวียนของวัฏจักรคัลวินเพื่อการสร้าง ATP และ NADPH (Nogués and Baker, 2000) จึงทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้นด้วย (Yu *et al.,* 2004)

การเปลี่ยนแปลงของปริมาณ malondialdehyde

ข้าวที่พ่น EBR และ DHECD สามารถลดปริมาณ malondialdehyde ในใบเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูง ให้ต่ำกว่าพืชควบคุม CK2 (ตารางที่ 12) การลงของปริมาณ malondialdehyde เมื่อใช้บราสสิโนสเตียรอยด์แสดงให้เห็นว่า ข้าวสามารถลดอาการเครียดจากความร้อนลงได้โดยสอดคล้องกับงานวิจัยของ Cao and Zhao (2008) รายงานว่า brassinolide สามารถลดปริมาณ malondialdehyde ของต้นกล้าข้าวที่ได้รับอุณหภูมิสูง 38/30 องศาเซลเซียสได้อย่างมีนัยสำคัญ Farooq *et al.* (2009) พบว่าการพ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide และ 28-homobrassinolide ช่วยลดปริมาณ malondialdehyde ของข้าวที่ได้รับความเครียดจากความแห้งแล้ง โดยการลดลงของปริมาณ malondialdehyde มีความสัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของความสามารถในการเป็นเยื่อเลือกผ่านของเยื่อหุ้มเซลล์ นอกจากนี้ยังมีรายงานว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ช่วยลดความเสียหายของเซลล์ที่เกิดจากความเครียดจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน ทั้งที่อุณหภูมิปกติ อุณหภูมิสูง และหลังการฟื้นตัวจากการได้รับอุณหภูมิสูง (Ogweno *et al*., 2008) โดยปกติแล้วการตอบสนองของพืชต่ออุณหภูมิสูงมักมีความสัมพันธ์กับการเกิด reactive oxygen species (ROS) ได้แก่ hydrogen peroxide (H_2O_2), singlet oxygen ($^1O_2$), superoxide ($O_2^{\bullet-}$) และ hydrogen radical (•OH) ซึ่งเป็นสาเหตุของความเครียดจากออกซิเดชัน (Apel and Hirt, 2004) การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์จึงสามารถลดความเครียดจากความร้อนโดยการลดการสะสมของ ROS ระหว่างที่พืชได้รับความร้อนและขณะพืชฟื้นตัว ทำให้ลดการเกิดความเครียดจากออกซิเดชัน และลดการเกิด lipid peroxidation ตามลำดับ (Ogweno *et al*., 2008) บราสสิโนสเตียรอยด์มีบทบาทในการลดการเกิด lipid peroxidation (Ogweno *et al*., 2008; Farooq *et al*., 2009; Mazorra *et al*., 2011) เนื่องจากมีรายงานว่าบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระหลายชนิด ได้แก่ superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POX) และ catalase (CAT) (Mazorra *et al*., 2002; Janeczko *et al.,* 2011) นอกจากนี้ยังพบว่า ROS ที่เกิดขึ้นจะทำให้ D1 protein เกิดความเสียหาย จึงทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Lupínková and Komenda, 2003) และจากรายงานของ Singh and Shono (2005) และ Ogweno *et al.* (2008) พบว่าเอนไซม์หลายชนิดในวัฏจักรคัลวินไวต่อการเพิ่มขึ้นของ ROS ดังนั้นการลดการสะสมของ ROS เมื่อใช้บราสสิโนสเตียรอยด์จึงทำให้พืชสามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง จากการทดลองพบว่าการพ่น EBR และ DHECD ให้ข้าวสามารถลดปริมาณ malondialdehyde ได้ (ตารางที่ 12) ดังนั้นต้นข้าวที่อยู่ภายใต้ภาวะเครียดจาก

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ความร้อนจึงน่าจะมีการสร้าง ROS ลดลง เนื่องจากการเพิ่มขึ้นของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระ ทำให้ข้าวสามารถทนทานต่อภาวะอุณหภูมิสูงได้ดีขึ้น

การเปลี่ยนแปลงของค่าปริมาณน้ำสัมพันธ์ในใบ (Relative Water Content; RWC)

การเปลี่ยนแปลงของปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ (RWC) พบว่า หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน พืชมีแนวโน้มลดค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ตามจำนวนวันในการได้รับความร้อน สำหรับข้าวที่ได้รับบราสสิโนสเตียรอยด์ EBR และ DHECD พบว่า มีเปอร์เซ็นต์ RWC สูงกว่าชุดควบคุมที่ไม่ได้รับการพ่นสาร (ตารางที่ 12) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์(RWC) ของใบเป็นค่าที่แสดงถึงสัดส่วนของปริมาณน้ำในใบขณะนั้น เปรียบเทียบกับในสภาพที่ใบมีน้ำมากเต็มที่ ค่าที่น้อยแสดงถึงระดับการขาดน้ำหรือสูญเสียน้ำมาก คัทลียา (2547) ทำการศึกษาในมะละกอพันธุ์แขกนวลพบว่า ค่า leaf water potential แปรผันตามปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบมะละกอ ซึ่งสะท้อนให้เห็นว่าในภาวะที่พืชขาดน้ำ ปริมาณน้ำในใบและค่า leaf water potential จะลดลงเนื่องจากอัตราการนำน้ำเข้าเซลล์มีน้อยกว่าอัตราการเสียน้ำ พืชจะแสดงออกถึงภาวะขาดน้ำโดยการปิดปากใบเพื่อลดการสูญเสียน้ำ และใบพืชจะแสดงอาการเหี่ยว (Barrs and Weatherley, 1962)

การเปลี่ยนแปลงของค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD index)

☐ การเปลี่ยนแปลงของค่าดัชนีความเขียวของใบในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น และระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์มีความคล้ายคลึงกัน โดยพบว่าเมื่อย้ายข้าวเข้าสู่อุณหภูมิสูง ชุดควบคุม CK2 มีดัชนีความเขียวลดต่ำลงเมื่อจำนวนวันในการได้รับความร้อนเพิ่มขึ้น โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถช่วยป้องกันการลดลงของดัชนีความเขียวของใบได้อย่างมีนัยสำคัญยิ่ง (ตารางที่ 14 และตารางที่ 31) Coste *et al*. (2010) และ Loh *et al*. (2002) พบว่าดัชนีความเขียวที่ได้จากเครื่อง SPAD มีความสัมพันธ์เชิงบวกกับปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมด ค่า SPAD ที่สูง แสดงถึงการมีปริมาณคลอโรฟิลล์มาก โดยคลอโรฟิลล์เป็นรงควัตถุที่สำคัญในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากเป็นโมเลกุลที่ทำหน้าที่จับแสงใน light harvesting complex (Holá, 2011) การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถช่วยป้องกันการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ เมื่อพืชได้รับอุณหภูมิที่สูงหรือต่ำกว่าปกติ (Janeczko *et al*., 2011) ซึ่งสอดคล้องกับรายงานของ Dalio *et al.* (2011) ที่พบว่าการใช้ 24-epibrassinolide สามารถเพิ่มปริมาณรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง ประกอบด้วย คลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และแคโรทีนอยด์ของ *Cajanus cajan* ที่อยู่ในภาวะ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เครียดจากความเค็ม ดังนั้นในการทดลองครั้งนี้การใช้ EBR และ DHECD จึงน่าจะช่วยเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์ของข้าวภายใต้ภาวะอุณหภูมิสูง ซึ่งทำให้ข้าวมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่สูงขึ้นด้วย นอกจากนี้การลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์เมื่อพืชได้รับความเครียดจากความร้อน ยังทำให้ปริมาณไนโตรเจนลดลงอย่างมีนัยสำคัญ เนื่องจากไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์ (Tahir and Nakata, 2005) สอดคล้องกับรายงานของ Murata (1965) ที่พบว่าพืชที่ขาดไนโตรเจนจะมีปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ และมีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างคลอโรพลาสต์ จากการศึกษาของ Hasan *et al.* (2008) พบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มปริมาณไนโตรเจนของพืชที่ได้รับความเครียดทางกายภาพ ตัวอย่างเช่น ความเครียดจากโลหะแคดเมียม โดยการเพิ่มขึ้นของปริมาณไนโตรเจนส่งผลให้พืชมีปริมาณคลอโรฟิลล์สูงขึ้นด้วย ดังนั้นการเพิ่มขึ้นของดัชนีความเขียวของข้าว เมื่อพ่นด้วยบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดจึงน่าจะเกิดจากการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอโรฟิลล์ และปริมาณไนโตรเจน

การเปลี่ยนแปลงของความมีชีวิต และการงอกของละอองเรณูข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1

การศึกษาในระยะการเจริญเติบโตทางด้านการสืบพันธุ์ยังพบว่า ภาวะเครียดจากความร้อนจะทำให้ความมีชีวิตของละอองเรณูข้าว ที่ตกลงบนยอดเกสรเพศเมียลดลง (Endo *et al*., 2009) จากการทดลองพบว่า การเติม EBR หรือ DHECD ลงในอาหารที่ใช้บ่มละอองเรณู สามารถเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณู เมื่อบ่มที่อุณหภูมิ 40 และ 50 องศาเซลเซียสได้ดีกว่าที่อุณหภูมิห้อง (ตารางที่ 18, 19 และ 20) นอกจากนี้ยังพบว่า EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.001 μM มีประสิทธิภาพสูงสุดในการคงความมีชีวิตของละอองเรณู และลดการแตกของละอองเรณูที่อุณหภูมิ 40 และ 50 องศาเซลเซียส (ตารางที่ 19 และ 20) Matsui *et al.* (2001) รายงานว่าอุณหภูมิที่สูงกว่า 35 องศาเซลเซียสจะทำให้การงอกของละอองเรณู และอัตราการปฏิสนธิของข้าวลดลง และอุณหภูมิสูงยังทำให้จำนวนเมล็ดต่อรวง อัตราการติดเมล็ด น้ำหนักเมล็ด และผลผลิตของข้าวลดลง (Cao *et al.*, 2008) นอกจากนี้การทดลองครั้งนี้ยังพบว่า การใช้ EBR และ DHECD สามารถเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณู โดยการลดเปอร์เซ็นความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และลดเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู (ตารางที่ 32) ตลอดจนช่วยเพิ่มการงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมียเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูง (ตารางที่ 36) บราสสิโนสเตียรอยด์เป็นฮอร์โมนพืชที่ช่วยต่อต้านความเครียดในพืช โดยในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ บราสสิโนสเตียรอยด์จะช่วยเพิ่มการงอกของละอองเรณู และเพิ่มการพัฒนาด้านการสืบพันธุ์ โดยกระตุ้นการงอกของละอองเรณูและทำให้หลอดละอองเรณูยืดยาวขึ้น (Hewitt *et. al*, 1985) นอกจากนี้จากการศึกษาของ Singh and Shono (2005) พบว่าการเติม EBR ลงในอาหารที่ให้เลี้ยงละอองเรณูมะเขือเทศที่อุณหภูมิ 25, 35 และ 40

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

องศาเซลเซียส สามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณู ความยาวของหลอดละอองเรณู และลดการแตกของละอองเรณูได้ และการพ่น EBR ทำให้พืชทนต่ออุณหภูมิสูงได้ถึง 45 องศาเซลเซียส Cao *et al.* (2009) รายงานว่าเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิที่สูงในระยะแทงรวง (heading stage) จะส่งผลกระทบต่อการพัฒนาของเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ ซึ่งคือละอองเรณูมากกว่าการพัฒนาของเซลล์สืบพันธุ์เพศเมีย โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์อาจมีผลในการเพิ่มการปฏิสนธิของพืช โดยการเพิ่มการงอกของละอองเรณูและช่วยคงสภาพของละอองเรณูให้มีความสมบูรณ์ (Müssig, 2005) นอกจากนี้การใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ยังควบคุมพัฒนาการของอับละอองเรณูโดยการควบคุมการแสดงออกของยีนที่สำคัญในการพัฒนา tapetum และ microspore โดยพบว่าพืชกลายพันธุ์ที่ไม่สามารถสร้างบราสสิโนสเตียรอยด์ได้ (BRs mutant) มีความผิดปกติในระหว่างการพัฒนาอับเรณู และการสร้างชั้น exine ในผนังของละอองเรณู (Ye *et al.,* 2010) ดังนั้นการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์จึงอาจช่วยเพิ่มความแข็งแรงของผนังละอองเรณู

การติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1

การใช้ 24-epibrassinolide สามารถเพิ่มผลผลิตในพืชหลายชนิด ตัวอย่างเช่น มะเขือเทศ (Singh and Shono, 2005) chickpea (Ali *et al.*, 2007) ถั่วเขียว (Fariduddin *et al.*, 2008) ถั่วลิสง (Vardhini and Rao, 1998) ถั่วลูปิน (Kandelinskaya *et al.*, 2007) ถั่วฝักยาว (Hayat and Ahmad, 2003) และองุ่น (Warusavitharana *et al.*, 2008) สำหรับบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก มีรายงานว่าสามารถเพิ่มผลผลิตของ yellow passion (Gomes *et al.*, 2006) และเพิ่มผลผลิตของพริก โดยเพิ่มจำนวนผลต่อต้น และยังช่วยเพิ่มคุณภาพของพริก โดยการเพิ่มน้ำหนักสดและความหนาแน่นของเนื้อผล (Serna *et al.,* 2012) ในการทดลองครั้งนี้พบว่า ข้าวที่พ่น EBR และ DHECD สามารถเพิ่มการติดเมล็ดในสภาวะที่ได้รับความเครียดจากความร้อน ให้ใกล้เคียงกับพืชที่ไม่ได้รับอุณหภูมิสูง (ภาพที่ 19 และตารางที่ 40) อุณหภูมิที่สูงขึ้น 1 องศาเซลเซียส จะทำให้การติดเมล็ดของข้าวลดลงประมาณ 10 เปอร์เซ็นต์ (Peng *et al.*, 2004) จากการศึกษาครั้งนี้พบว่า ความเครียดความร้อนทำให้การงอกของละอองเรณู และการติดเมล็ดของข้าวที่ได้รับอุณหภูมิสูง และไม่พ่นบราสสิโน-สเตียรอยด์ลดลงเป็นอย่างมากในทุกส่วนของรวง (ภาพที่ 19 และตารางที่ 40) อย่างไรก็ตามการใช้ EBR และ DHECD สามารถเพิ่มการงอกของละอองเรณูภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน (ภาพที่ 19)

Mohammed and Tarpley (2010) รายงานว่าอุณหภูมิที่สูงในตอนกลางคืน จะลดผลผลิตของข้าวโดยการเพิ่มจำนวนรวงที่เป็นหมัน (spikelet sterility) ซึ่งสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของ

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

จำนวนของเมล็ดลีบในทุกส่วนของรวง การลดลงของเปอร์เซ็นต์เมล็ดดีเมื่อข้าวได้รับอุณหภูมิสูง เกิดจาก การเพิ่มขึ้นของอัตราการหายใจ และการลดลงของอัตราการเคลื่อนย้ายสารที่ได้จากกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงไปยังเมล็ด และการลดลงของการงอกของละอองเรณู (Mohammed and Tarpley, 2010) ในการทดลองครั้งนี้พบว่าข้าวที่พ่นด้วย EBR และ DHECD สามารถเพิ่มอัตราการงอกของละอองเรณูในทุกส่วนของรวง (ภาพที่ 19) จึงช่วยเพิ่มความสำเร็จในการผสมเกสร และนำมาสู่การเพิ่มขึ้นของการติดเมล็ดของข้าว (Shi-Qiang *et al.*, 2008) ดังนั้นจากการทดลองที่พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มการติดเมล็ดของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อนจึงอาจนำไปประยุกต์ใช้ในการเพิ่มผลผลิตข้าวในสภาพแปลงที่ได้รับความเข้มแสงสูงและอุณหภูมิสูงได้

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่า DHECD ซึ่งเป็นบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก มีความสามารถในการทำให้ข้าวทนทานต่อความเครียดจากความร้อนใกล้เคียงกันกับ EBR ซึ่งเป็นบราสสิโน-สเตียรอยด์ตามธรรมชาติที่ใช้ในเชิงการค้า ดังนั้นจึงมีความเป็นไปได้ที่จะประยุกต์ใช้ DHECD ซึ่งเป็นสารที่มีต้นทุนต่ำกว่า EBR เนื่องจากเป็นสารที่สังเคราะห์ได้โดย ศาตราจารย์ ดร.อภิชาต สุขสำราญ ภาควิชาเคมี คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง ในทางเกษตรกรรมต่อไป

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สรุปผลการทดลอง

การตอบสนองของข้าวต่อบราสสิโนสเตียรอยด์ (24-epibrassinolide, EBR) และบราสสิโนสเตียรอยด์แอนาลอก (7, 8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone, DHECD) ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน ได้ผลการทดลองดังนี้

1. ความเข้มข้นของ EBR และ DHECD ที่ใช้ในการทดลองระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น คือ ความเข้มข้นที่ทำให้ข้าวสามารถทนทานต่ออุณหภูมิวิกฤติที่ 47 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 2 ชั่วโมง ได้แก่ EBR ความเข้มข้น 0.01 μM และ DHECD ความเข้มข้น 0.1 μM โดยบราสสิโน-สเตียรอยด์ที่ความเข้มข้นดังกล่าวทำให้ข้าวแสดงอาการใบเหี่ยวน้อยกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ มีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบสูงขึ้น และมีปริมาณ malondialdehyde ลดลง

2. การพ่น EBR และ DHECD สามารถเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 40/30 องศาเซลเซียส ทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น และระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ โดยการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ ค่านำไหลปากใบ และอัตราการคายน้ำ ตลอดจนลดอัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์และคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ นอกจากนี้ยังสามารถบรรเทาความเครียดจากความร้อนได้ โดยการรักษาระดับประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด (F_v/F_m) ให้มีค่าสูง ลดค่า non-photochemical quenching (*qN*) และเพิ่มประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพมีแสง (Φ_{PSII}) ค่า photochemical quenching (*qP*) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเลกตรอน (*ETR*)

3. การพ่น EBR และ DHECD ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นของข้าวที่ได้รับอุณหภูมิสูง 40/30 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 7 วัน พบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถลดปริมาณ malondialdehyde และรักษาระดับปริมาณน้ำสัมพัทธ์ และดัชนีความเขียวของใบ ให้สูงกว่าชุดควบคุมที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และอยู่ในอุณหภูมิสูง

4. การตรวจสอบความมีชีวิตของละอองเรณู พบว่าการใช้ EBR และ DHECD ที่ความเข้มข้น 0.001 μM สามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู ลดเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และลดเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู เมื่อบ่มละอองเรณูของข้าวที่อุณหภูมิ 40

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

และ 50 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 6 ชั่วโมง อย่างไรก็ตามเมื่อบ่มละอองเรณูข้าวที่อุณหภูมิห้อง พบว่าการใช้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิด ไม่สามารถช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณูเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุมที่ไม่ใช้บราสสิโนสเตียรอยด์

5. การพ่น EBR และ DHECD ในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ของข้าวที่ได้รับอุณหภูมิสูง 40/30 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 7 วัน พบว่าบราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดสามารถเพิ่มเปอร์เซ็นต์ความมีชีวิตของละอองเรณู ลดเปอร์เซ็นต์ความไม่มีชีวิตของละอองเรณู และลดเปอร์เซ็นต์การแตกของละอองเรณู นอกจากนี้ยังช่วยเพิ่มเปอร์เซ็นต์การงอกของละอองเรณูบนยอดเกสรเพศเมียในทุกส่วนของรวงได้ดีในช่วง 4 วันแรกหลังจากข้าวได้รับอุณหภูมิสูง และหลังจากข้าวติดเมล็ดพบว่า การให้บราสสิโนสเตียรอยด์ทั้งสองชนิดทำให้ข้าวมีเปอร์เซนต์การติดเมล็ดในทุกส่วนของรวงแตกต่างกับชุดควบคุมที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และอยู่ภายใต้อุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เอกสารและสิ่งอ้างอิง

กรมวิชาการเกษตร. 2546. **ข้าวและธัญพืชเมืองหนาวพันธุ์ดี 30 ปี กรมวิชาการเกษตร**. ชุมนุมสหกรณ์การเกษตรแห่งประเทศไทย, กรุงเทพฯ.

คัทลียา ฉัตร์เที่ยง. 2547. **อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สและพลังงานศักย์ของน้ำในใบมะละกอพันธุ์แขกนวลต้นตัวเมียและต้นสมบูรณ์เพศ.** วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

ผ่องพรรณ จรัสจินดารัตน์. 2538. **การงอกและการเจริญของละอองเรณูของข้าว *Oryza* หลังจากการผสมตัวเอง และผสมข้ามชนิด**. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

วาสนา ผลารักษ์. 2523. **ข้าว**. คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น, ขอนแก่น.

วรานนท์ วงษ์ปัญญา. 2545. **การสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 และพันธุ์คลองหลวง 1**. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

สงกรานต์ จิตรากร. 2544. **ข้าวกับวิถีชีวิตคนไทย.** ศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติ สำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ, กรุงเทพฯ.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, คัทลียา ฉัตรเที่ยง, ธาดา ชัยสีหา, จิตรฤทัย ชูมาก, สุทิน หิรัญอ่อน, และ ภูริพงศ์ ดำรงวุฒิ. 2544. อัตราสังเคราะหแสงสุทธิและคายน้ำในรอบวันของใบส้มเขียวหวาน. น. 62-81. *ใน* **รายงานโครงการพัฒนาวิชาการข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาของส้มเขียวหวาน.** มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.

สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2554. **สถิติการส่งออกข้าวประจำปี 2554**. แหล่งที่มา: http://www.oae.go.th/oae_report/export_import/export_result.php, 12 กันยายน 2555.

อรรควุฒิ ทัศน์สองชั้น. 2530. **เรื่องของข้าว.** มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Akita, S. 1980. Studies on the differences in photosynthesis and photorespiration among crops. 2. The differential response of photosynthesis, photorespiration and dry matter production to carbon dioxide concentrations among species. **Bull. Nat. Inst. Agric. Sci.** 31: 59-94.

_____, I. Tanaka and E. Noma. 1975. Studies on the mechanism of differences in photosynthesis among species. 5. An analysis of the factors changing photorespiration. **Proc. Crop Sci. Soc. Jpn**. 44: 151-152.

Ali, B., S. Hayat and A. Ahmad. 2007. 28-Homobrassinolide ameliorates the saline stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.). **Environ. Exp. Bot.** 59 (2): 217-223.

Apel, K. and H. Hirt. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annu. Rev. Plant Biol.** 55: 373-399.

Barnabus, B. and L. Fridvalszky. 1984. Adhesion and germination of differently treated maize pollen grains on the stigma. **Acta Bot. Hung**. 30: 329-332.

Barrs, H.D. and P.E. Weatherley. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Aust. J. Biol. Sci**. 15: 413-428.

Bastos, A.S., A.P.M. Loureiro, T.F. Oliveira, S.C.T. Corbi, R.M.S. Caminaga, C.R. Júnior and S.R.P. Orrico. 2012. Quantitation of malondialdehyde in gingival crevicular fluid by a high-performance liquid chromatography-based method. **Anal. Biochem.** 423 (1): 141-146.

Bernacchi, C.J., A.R. Portis, H. Nakano, S. Caemmerer and S.P. Long. 2002. Temperature response of mesophyll conductance, implications for the determination of rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis *in vivo*. **Plant Physiol.** 130 (4): 1992-1998.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Björkman, O. and B. Demmig. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plant of diverse origins. **Planta.** 170 (4): 489-504.

Buchanan, B.B., W. Gruissem and R.L. Jones. 2000. **Biochemistry and Molecular Biology of Plants**. 4th ed. Courier Companies Inc., USA.

Calatayud, A. and E. Barreno. 2004. Response to ozone in two lettuce varieties on chlorophyll *a* fluorescence, photosynthetic pigments and lipid peroxidation. **Plant. Physiol. Bioch.** 42 (6): 549-555.

Cao, Y., H. Duan, L. Yang, Z. Wang, L. Liu and J. Yang. 2008. Effect of heat stress during meiosis on grain yield of rice cultivars differing in heat tolerance and its physiological mechanism. **Acta Agron. Sin.** 34 (12): 2134-2142.

_____, _____, _____, _____,_____and_____, 2009. Effect of high temperature during heading and early filling on grain yield and physiological characteristics in indica rice. **Acta Agron. Sin.** 35 (3): 512-521.

_____ and H. Zhao. 2008. Protective roles of brassinolide on rice seedlings under high temperature stress. **Rice Sci.** 15 (1): 63-68.

Carlson, R.E. 1990. Heat stress, plant-available soil moisture, and corn yields in Iowa: a short and long term view. **J. Prod. Agric.** 3 (3): 293–297.

Chen, W., Z. Xu, L. Zhang and S. Yang. 1990. Comparative studies on stomatal density and its relationships to gas diffusive resistance and net photosynthetic rate in rice leaf. **Chinese J. Rice Sci.** 4 (4): 163-168.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Clouse, S. D., M. Langford and T.C. McMorris. 1996. A brassinosteroid-insensitive mutant in *Arabidopsis thaliana* exhibits multiple defects in growth and development. **Plant Physiol.** 111 (3): 671-678.

_____and J.M. Sasse. 1998. BRASSINOSTEROIDS: essential regulators of plant growth and Development. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.** 49: 427-451.

Commuri, P.D. and R.J. Jones. 2001. High temperatures during endosperm cell division in maize: a genotypic comparison under *in vitro* and field conditions. **Crop Sci.** 41 (4): 1122-1130.

Cook, M.G. and L.T. Evans. 1983. Some physiological aspects of the domestication and improvement of rice *(Oryza* spp.). **Field Crops Res.** 6: 219-238.

Coste, S., C. Baraloto, C. Leroy, É. Marcon, A. Renaud, A.D. Richardson, J. Roggy, H. Schimann, J. Uddling and B. Hérault. 2010. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. **Ann. For. Sci.** 67 (607): 1-5.

Counce, P.A., T.C. Keisling and A.J. Mitchell. 2000. A uniform, objective, and adaptive system for expressing rice development. **Crop Sci.** 40 (2): 436-443.

Crafts-Brandner, S.J. and M.E. Salvucci. 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO_2. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA** 97 (24): 13430-13435.

Cross, R.H., S.A.B. McKay, A.G. McHughen and P.C. Bonham-Smith. 2003. Heat-stress effects on reproduction and seed set in *Linum usitatissimum* L. (flax). **Plant Cell Environ.** 26 (7): 1013-1020.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Dai, Y., Z. Shen, Y. Liu, L. Wang, D. Hannaway and H. Lu. 2009. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. **Environ. Exp. Bot.** 65: 177-182.

Dale, R.J. 1983. Temperature perturbations in the midwestern and southeastern United States important for corn production, pp. 21-32. *In* C.D. Raper and P.J. Kramer, eds. **Crop Reactions to Water and Temperature Stresses in Humid, Temperate Climates**. Westview Press, Colorado, USA.

Dalio, R.J.D., H.P. Pinheiro, L. Sodek and C.R.B. Haddad. 2011. The effect of 24-epibrassinolide and clotrimazole on the adaptation of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. to salinity. **Acta. Physiol. Plant.** 33 (5): 1887-1896.

Dhaubhadel, S., S. Chaudhary, K.F. Dobinson and P. Krishna. 1999. Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings. **Plant Mol. Biol.** 40: 333-342.

Dingkuhn, M., H.E. Schnier, S.K.D. Datta, E. Wijangco and K. Dorffling. 1990. Diurnal and developmental changes in canopy gas exchange in relation to growth in transplanted and direct seeded flooded rice. **Aust. J. Plant Physiol.** 17 (2): 119-134.

Edwards, G.and D. Walker. 1983. **C_3, C_4: Mechanisms, and Cellular and Environmental Regulation, of Photosynthesis**. University of California Press, California.

Endo, M., T. Tsuchiya, K. Hamada, S. Kawamura, K. Yano, M. Ohshima, A. Higashitani, M. Watanabe and M.K. Kobayashi. 2009. High temperatures cause male sterility in rice plants with transcriptional alterations during pollen development**. Plant Cell Physiol.** 50 (11): 1911-1922.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Fariduddin, Q.,S.A. Hasan, B. Ali, S. Hayat and A. Ahmad. 2008. Effect of modes of application of 28-homobrassinolide on mung bean. **Turkish J. Biol.** 32:17-21.

_____, M. Yusuf, S. Hayat and A. Ahmad. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in *Brassica juncea* plants exposed to different levels of copper. **Environ. Exp. Bot.** 66 (3): 418-424.

Farooq, M., A. Wahid, S.M.A. Basra and Islam-ud-Din. 2009. Improving water relations and gas exchange with brassinosteroids in rice under drought stress. **J. Agron. Crop Sci.** 195: (4) 262-269.

Fujioka, S. and T. Yokota. 2003. Biosynthesis and metabolism of brassinosteroids. **Annu. Rev. Plant Biol.** 54: 137-164.

Fukuda, H. 1997. Tracheary element differentiation. **Plant Cell** 9 (7): 1147-1156.

Genty, B., J.M. Briantais and N.R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys. Acta**. 990 (1): 87-92.

Gomes, M.M.A., E. Compostrini, N.R. Leal, A.P. Viana, T.M. Ferraz, L.N. Siqueira, R.C.C. Rosa, A.T. Netto, M.N. Vazquez and M.A.T. Zullo. 2006. Brassinosteroid analogue effects on the yield of yellow passion fruit plants (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). **Sci. Hortic.** 110 (3): 235-240.

Grove, M.D., G.F. Spencer, W.K. Rohwedder, N. Mandava, J.F. Worley, J.D. Warthen, G.L. Steffens, J.L. Flippen-Anderson and J.C. Cook. 1979. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. **Nature** 281: 216-217.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Guo, D.P., Y.P. Guo, J.P. Zhao, H. Liu, Y. Peng, Q.M. Wang, J.S. Chen and G.Z. Rao. 2005. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard (*Brassica juncea* var. *tsatsai*) after turnip mosaic virus infection. **Plant Sci.** 168 (1): 57-63.

_____, H.X., W.Q .Liu and Y.C. Shi. 2006. Effects of different nitrogen forms on photosynthetic rate and the chlorophyll fluorescence induction kinetics of flue-cured tobacco. **Photosynthetica** 44 (1): 140-142.

Hall, A.E. 1990. Breeding for heat tolerance – An approach based on whole-plant physiology. **HortSci.** 25 (1): 17-19.

_____. 2001. **Crop Responses to the Environment**. CRC Press, Florida.

Halliwell, B. and J.M.C. Gutterridge. 1999. **Free Radicals in Biology and Medicine**. Oxford Science Publication, London.

Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D.W. Lea and M. Medina-Elizade. 2006. Global temperature change. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA** 103 (39): 14288-14293.

Hasan, S.A, S. Hayat, B.B. Ali and A. Ahmad. 2008. 28-homobrassinolide protects chickpea (*Cicer arietinum*) from cadmium toxicity by stimulating antioxidants. **Environ. Pollut.** 151 (1): 60-66.

Hayat, S and A. Ahmad. 2003. Soaking seeds of lens culinaris with 28-homobrassinolide increased nitrate reductase activity and grain yield in the field in India. **Ann. Appl. Biol.** 143 (1):121-124.

_____, S.A. Hasan, M. Yusuf, Q. Hayat and A. Ahmad. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in Vigna radiata. **Environ. Exp. Bot.** 69 (2): 105-112.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Hewitt, F.R., T. Hough, P.O. Neill, J.M. Sasse, E.G. Williams and K.S. Rowan. 1985. Effect of brassinolide and other growth regulators on the germination and growth of pollen tubes of *Prunus avium* using a multiple hanging-drop assay. **Aust. J. Plant Physiol.** 12 (2): 201-211.

Hichem, H., E.A .Nachur and D. Mounir. 2009. Effects of salt stress on photosynthesis, PSII photochemistry and thermal energy dissipation in leaves of two corn (*Zea mays* L.) varieties. **Photosynthetica** 47 (4): 517-526.

Hieke, S., C.M. Menzel and P. Lüdders. 2002. Effects of leaf, shoot and fruit development on photosynthesis of lychee trees (*Litchi chinensis*). **Tree Physiol.** 22 (13): 955–961.

Holá, D. 2011. Brassinosteroids and photosynthesis, pp. 143-192. *In* S. Hayat and A. Ahmad, eds. **Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone.** Springer Science+Business Media, New York.

Homvisasevongsa, S. 2006. Synthesis and Structure-Activity Relationship Studies of Ecdysteroid and Brassinosteroid Analogues, Ph.D. Thesis, Ramkhamhaeng University, Thailand.

Horie, T. 1979. Studies on photosynthesis and primary production of rice plants in relation to meteorological environments. II. Gaseous diffusive resistance, photosynthesis and transpiration in leaves as influenced by atmospheric humidity, and air and soil temperatures. **J. Agric. Meteor.** 35 (1): 1-12.

Hurkman, W.J., K.F. McCue, S.B. Altenbach, A. Korn, C.K. Tanaka, K.M. Kotathari, E.L. Johnson, D.B Bechtel, J.D. Wilson, O.D. Anderson and F.M. DuPont. 2003. Effect of temperature on expression of genes encoding enzymes for starch biosynthesis in developing wheat endosperm. **Plant Sci.** 164 (5): 873-881.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Ikekawa N., F. Nishiyama and Y. Fujimoto. 1988. Identification of 24-epibrassinolide in bee pollen of the broad bean, *Vicia faba* L**. Chem. Pharm. Bull.** 36 (1): 405-407.

Imaizumi, N., H. Usuda, H. Nakamoto, K. Ishihara. 1990. Changes in the rate of photosynthesis during grain filling and the enzymatic activities associated with the photosynthetic carbon metabolism in rice panicles. **Plant Cell Physiol.** 31 (6): 835-843.

Inze, D. and M.V. Montagu. 2002. **Oxidative Stress in Plants**. Taylor and Francis, London.

Ishihara, K., Y. Ishida and T. Ogura. 1971a. The relationship between environmental factors and behaviour of stomata in rice plants. II. on the diurnal movement of the stomata. **Proc. Crop Sci. Soc. Jpn**. 40: 497-504.

_____, T. Nishihara and T. Ogura. 1971b. The relationship between environmental factors and behavior of stomata in rice plants. II. on the measurement of the stomatal aperture. **Proc. Crop Sci. Soc. Jpn**. 40: 491-496.

_____, and K. Saito. 1983. Relationship between leaf water potential and photosynthesis in rice plants. **Jpn. Agric. Res. Q.** 17: 81-86.

_____and _____. 1987. Diurnal changes in photosynthesis, respiration, and diffusive conductance in the single-leaf of rice plants grown in the paddy field under submerged conditions. **Jpn. J. Crop Sci.** 56:8-17.

Ishii R. 1995. Photosynthesis, respiration and grain yield, pp. 691-703 *In* T. Matsuo, K. Kumazawa, R. Ishii, K. Ishihara, H. Hirata, eds. **Science of the Rice Plant, Volume 2: Physiology**. Food and Agriculture Policy Research Center, Tokyo.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Ishii R., T. Takehara and Y. Murata. 1977. Effects of light intensity on the rates of photosynthesis and photorespiration in C_3 and C_4 plants. pp. 265-271. *In* A. Mitsui, S. Miyachi, A.S. Pietro and S. Tamura, eds. **Biological Solar Energy Conversion**. Academic Press, New York.

Janeczko, A., J. Okleštková, E. Pociecha, J. Koscielniak and M. Mirek. 2011. Physiological effects and transport of 24-epibrassinolide in heat-stressed barley. **Acta. Physiol. Plant.** 33 (4): 1249-1259.

Kandelinskaya, O.L., A.F. Topunov and E.R. Grishchenko. 2007. Biochemical aspects of growth-stimulating effects of steroid phytohormones on lupine plants. **Appl. Biochem. Micro.** 43 (3): 324-331.

Katiyar-Agarwal, S., M. Agarwal and A. Grover. 2003. Heat-tolerant basmati rice engineered by over-expression of hsp101. **Plant Mol. Bio.** 51 (5): 677-686.

Kho, Y.O. and R.J. Baër. 1968. Observing pollen tubes by means of fluorescence. **Euphytica** 17:298-302.

Khripach, V., V. Zhabinskii, A.D. Groot. 2000. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century. **Ann. Bot**. 86: 441-447.

Kim, S.Y., C.B Hong and I. Lee. 2001. Heat shock causes stage-specific male sterility in *Arabidopsis thaliana*. **J. Plant Res.** 114 (3): 301-307.

King, R.W., I.E. Wardlaw and L.T. Evans. 1967. Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. **Planta** 77 (3): 261-276.

Krause, G.H. and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. **Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.** 42: 313-349.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Krishna, P. 2003. Brassinosteroid-Mediated Stress Responses. **Plant Growth Regul.** 22: 289-297.

Larkindale, J., M. Mishkind and E. Vierling. 2005. Plant responses to high temperature, pp. 100-133. *In* M.A. Jenks and P.M. Hasegawa, eds. **Plant Abiotic Stress**. Blackwell Publishing, Oxford.

Lepeschkin, W.W. 1912. Zur Kenntnis der Einwirkung Supramaximaler Temperaturen auf die Pflanzen. **Ber. Deut. Bot. Ges.** 30: 703-714. *Cited* J. Sutcliffe. 1977. **Plants and Temperature**. Edward Arnold Publishers Limited, London.

LI-COR. 2004. **Portable Photosynthesis System LI-6400 Manual.** LI-COR Inc., USA.

Lisso, J., T. Altmann and C. Müssig. 2006. Metabolic changes in fruits of the tomato d^{x} mutant. **Phytochemistry** 67 (20): 2232-2238.

Liu, Z., X. Zhang, J. Bai, B. Suo, P. Xu and L. Wang. 2009. Exogenous paraquat changes antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in drought-stressed cucumber leaves. **Sci. Hort.** 121 (2): 138-143.

Loh F.C.W., J.C. Grabosky and N.L. Bassuk. 2002. Using the SPAD 502 meter to assess chlorophyll and nitrogen content of Benjamin fig and Cottonwood leaves. **HortTech.** 12 (4): 682-686.

Lupínková, L and J. Komenda. 2003. Oxidative modifications of the photosystem II D1 protein by reactive oxygen species: from isolated protein to cyanobacterial cells. **Photochem. Photobiol.** 79 (2): 152-162

Mahan, J.R., B.L. McMichael and D.F. Wanjura. 1995. Methods for reducing the adverse effects of temperature stress on plants: a review. **Environ. Exper. Bot.** 35 (3): 251-258.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Makino, A., T. Mae and K. Ohira. 1983. Photosynthesis and ribulose-l,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves: changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development through senescence. **Plant Physiol.** 73 (4): 1002-1007.

_____, _____ and _____. 1988. Differences between wheat and rice in the enzymatic properties of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. **Planta** 174 (1): 30-38.

Mandava, N.B. 1988. Plant growth-promoting brassinosteroids. **Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.**, **39**: 23-52.

Martineau, J.R., J.E. Specht, J.H. Williams and C.Y. Sullivan. 1979. Temperature tolerance in soybeans.I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability. **Crop Sci.** 19 (1): 75-81.

Maruyama, S. and K. Tajima. 1986. Factors causing the difference of leaf diffusive resistance between japonica and indica rice. **Jpn. J. Crop Sci.** 55: 228-229.

Matsui, T., K. Omasa and T. Horie. 2001. The difference in sterility due to high temperatures during the flowering period among japonica-rice varieties. **Plant Prod. Sci.**4 (2): 90-93.

Maxwell, K., and G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. **J. Exp. Bot.** 51 (345): 659-668.

Mazorra, L.M. 2011. Brassinosteroid action and its relation with heat stress mechanisms in plants, pp. 289-307. *In* S. Hayat and A. Ahmad, eds. **Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone.** Springer Science+Business Media, New York.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Mazorra, L.M., N. Holton, G.J. Bishop and M. Núñez. 2011. Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassinosteroid homeostasis. **Plant Physiol. Biochem.** 49 (12): 1420-1428.

_____, M. Núñez, M. Hechavarria, F. Coll and M.J. Sánchez-Blanco. 2002. Influence of brassinosteroids on antioxidant enzymes activity in tomato under different temperatures**.** **Biol. Plant.** 45 (4): 593-596.

Miah, M.N., T. Yoshida and Y. Yamamoto. 1997. Effect of nitrogen application during ripening period on photosynthesis and dry matter production and its impact on yield and yield components of indica rice varieties under water culture conditions. **Soil Sci. Plant Nutr.** 43 (1): 205-217.

Mitchell, J.W., N.B. Mandava, J.F. Worley, J.R. Plimmer and M.V. Smith. 1970. Brassins: a new family of plant hormones from rape pollen. **Nature** 225:1065-1066.

Mohammed, A.R. and L. Tarpley. 2010. Effects of high night temperature and spikelet position on yield-related parameters of rice (*Oryza sativa* L.) plants. **Eur. J. Agron.** 33 (2): 117-123.

Moldenhauer, K.A.K. and J.H. Gibbons. 2003. Rice Morphology and Development, pp.103-127. *In* C.W. Smith and R.H. Dilday, eds. **Rice Origin, History, Technology, and Production**. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey.

Murata, Y. 1965. Photosynthesis, respiration, and nitrogen response. pp. 385-400. *In* J D. Eastin, F.A. Haskins, C.Y. Sullivan, C.H.M. Van Bavel, and R.C. Dinauer, eds. **The Mineral Nutrition of the Rice Plant**. Johns-Hopkins Press, Baltimore, USA.

Müssig, C. 2005. Brassinosteroid-promoted growth. **Plant. Biol.** 7 (2): 110-117.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Navari-Izzo, F. and N. Rascio. 1999. Plant response to water-deficit condition, pp. 231-270. *In* M. Pessarakil, ed. **Handbook of Plant and Crop Stress**. Maracel Dekker, Inc., New York.

Nemali, K.S. and M.W. van Iersel. 2004. Acclimation of wax begonia to light intensity: changes in photosynthesis, respiration, and chlorophyll concentration. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** 129 (5): 745-751.

Nogués, S. and N.R. Baker. 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. **J. Exp. Bot.** 51 (348): 1309-1317.

Ogweno, J.O., X.S Song, K. Shi, W.H. Hu, W.H. Mao, Y.H. Zhou, J.Q. Yu, and S. Nogués. 2008. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. **J. Plant Growth Regul.** 27 (1): 49–57.

Öpik, H. and S.A. Rolfe. 2005. **The Physiology of Flowering Plants**. 4th ed. Cambridge University Press, New York.

Osborne, C.P., J. LaRoche, R.L. Garcia, B.A. Kimball, G.W. Wall, P.J. Pinter, R.L. LaMorte, G.R. Hendrey and S.P. Long. 1998. Does leaf position within a canopy affect acclimation of photosynthesis to elevated CO_2? Analysis of a wheat crop under free-air CO_2 enrichment. **Plant Physiol.** 117 (3): 1037-1045.

Pachthong, C., D. Supyen, D. Buddhasukh and A. Jatisatienr. 2006. Isolation and Characterization of Brassinolide and Castasterone in the Pollen of Pumpkin. **Chiang Mai J. Sci.** 33 (1): 95-101.

Parry, M.A.J., A.J. Keys, P.J. Madgwick, A.E. Carmo-Silva and P.J. Andralojc. 2008. Rubisco regulation: a role for inhibitors. **J. Exp. Bot.** 59 (7): 1569-1580.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Patterson, B.D. and D. Graham. 1987. Temperature and metabolism, pp. 153-199. *In* D.D. Davies, ed. **The Biochemistry of Plants**. **Vol. 12.** Academic Press, New York.

Paulsen, G.M. 1972. **Relationship between photosynthesis rates and other physiological traits in rice.** International Rice Research Institute, Manila, Philippines.

Peng, S. 2000. Single-leaf and canopy photosynthesis of rice, pp. 213-228. *In* J.E. Sheehy, P.L. Mitchell and B. Hardy, eds. **Redesigning Rice Photosynthesis to Increase Yield. Proceedings of the Workshop on the Quest to Reduce Hunger:Redesigning Rice Photosynthesis.** International Rice Research Institute, Manila, Philippines.

_____, J. Huang, J.E. Sheehy, R.C. Laza, R.M. Visperas, X. Zhong, G.S. Centeno, G.S. Khush, and K.G. Cassman. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA** 101 (27): 9971-9975.

Perl-Treves, R. and A. Perl. 2002. Oxidative stress: an introduction, pp. 1-32. *In* D. Inzé and M.V. Montagn, eds. **Oxidative Stress in Plant**. Taylor and Francis, London.

Qayyum, B., M. Shahbaz and N.A. Akram. 2007. Interactive effect of foliar application of 24-epibrassinolide and root zone salinity on morpho-physiological attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.). **Int. J. Agri. Biol.** 9 (4): 584-589.

Rosenqvist, E. and O.V. Kooten. 2003. Chlorophyll fluorescence: A general description and nomenclature. pp.31-77. *In* Deell, J.R. and Toivonen, eds. **Practical Applications of chlorophyll Fluorescence in Plant Biology**. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

Rudall, P. 2007. **Anatomy of Flowering Plants**. Cambridge University Press, New York.

Ruina International. 2010. **24-epibrassinolide; certificate of analysis**. Ruina International (Zhengzhou) Co., Ltd., China.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Salvucci, M.E. and S.J. Crafts-Brandner. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. **Physiol. Plant.** 120 (2): 179-186.

Sasse, J.M. 1997. Recent progress in brassinosteroid research. **Physiol. Plantarum**. 100 (3): 696-701

_____. 2003. Physiological actions of brassinosteroids: an update. **J. Plant Growth Regul.** 22 (4): 276-288.

Sato, S., M.M. Peet and J.F. Thomas. 2002. Determining critical pre- and post-anthesis periods and physiological processes in *Lycopersicon esculentum* Mill. exposed to moderately elevated temperatures. **J. Exp. Bot.** 53 (371): 1187-1195.

Schmidt J., T. Altmann and G. Adam. 1997. Brassinosteroids from seeds of *Arabidopsis thaliana*. **Phytochemistry**. 45 (7): 1325-1327.

_____, F. Bohme and G. Adam. 1996. 24-Epibrassinolide from *Gypsophila perfoliata*. **Z. Naturforsch. C.** 51: 897-899.

Schulz, M., P. Kussmann, M. Knop, B. Kriegs, F. Gresens, T. Eichert, A. Ulbrich, F. Marx, H.Fabricius, H. Goldbach and G. Noga. 2007. Allelopathic monoterpenes interfere with *Arabidopsis thaliana* cuticular waxes and enhance transpiration. **Plant Signal. Behav.** 2 (4): 231-239.

Serna, M., F. Hernández, F. Coll, Y. Coll and A. Amorós. 2012. Brassinosteroid analogues effects on the yield and quality parameters of greenhouse-grown pepper (*Capsicum annuum* L.). **Plant Growth Regul.** 68: 333-342.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Shahbaz, M., M. Ashraf and H.R. Athar. 2008. Does exogenous application of 24-epibrassinolide ameliorate salt induced growth inhibition in wheat (*Triticum aestivum* L.)?. **Plant Growth Regul.** 55: 51-64.

Sharkey, T.D., M.M. Laporte, E.L. Kruger. 2000. Will increased photosynthetic efficiency lead to increased yield in rice?. **Stud. Plant Sci.** 7: 73-86

Shi-qiang, C., W. Zhong, L. Man-xi, X. Zhao-wei and W. Hui-hui. 2008. Pollen grain germination and pollen tube growth in pistil of rice. **Rice Sci.** 15 (2): 125-130.

Singh, I. and M. Shono. 2005. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato. **Plant Growth Regul.** 47 (2): 111-119.

Södergren, E. 2000. **Lipid peroxidation *in vivo*. Evaluation and application of methods for measurement.** Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Medicine 949. 78 pp.

Suksamrarn, A., T. Tanachatchairatana and C. Sirigarn. 2002. Stereoselective catalytic hydrogenation of Δ^7-6-ketosteroids in the presence of sodium nitrite**. Tetrahedron** 58 (30): 6033-6038.

Sutcliffe, J. 1977. **Plants and Temperature**. Edward Arnold Publishers Limited, London.

Tahir, I.S.A. and N. Nakata. 2005. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. **J. Agron. Crop Sci.** 191 (2): 106-115.

Taiz, L. 1984. Plant cell expansion: regulationof cell wall mechanical properties. **Annu. Rev. Plant. Physiol.** 35: 585-657.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. **Plant Physiology**. 3rd ed. Sinaguer Associate Inc., Massachusetts.

Tanaka, T. 1972. Studies on the light-curves of carbon assimilation of rice plants. **Bull. Nat. Inst. Agric. Sci.** 19: 88-100.

Taub, D.R., J.R. Seemann and J.S. Coleman. 2000. Growth in elevated CO_2 protects photosynthesis against high-temperature damage. **Plant Cell Environ.** 23 (6): 649-656.

van Kooten, O. and J.F.H. Snell. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. **Photosynth. Res.** 25: 147-150.

Vardhini, B.V., S. Anuradha and S.S.R. Rao. 2006. Brassinosteroids-new class of plant hormones with potential to improve crop productivity. **Indian J. Plant Physiol.** 11: 1-12.

Vasil'ev, S., S. Wiebe and D. Bruce. 1998. Non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in photosynthesis. 5-hydroxy-1,4-naphthoquinone in spinach thylakoids as a model for antenna based quenching mechanisms. **Biochim. Biophys. Acta** 1363 (2): 147-156.

Vaughan, D.A. 1989. The genus *Oryza* L. Current status of taxonomy. **IRPS**. 138: 1-21.

Velikova, V., I. Yordanov and A. Edreva. 2000. Oxidative stress and some antioxidant system in acid rain treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. **Plant Sci.** 151 (1): 59-66.

Vong, N.Q. and Y. Murata. 1977. Studies on the physiological characteristics of C_3 and C_4 crop species I. The effect of air temperatures on the apparent photosynthesis, dark respiration and nutrient absorption in some crops. **Jpn. J. Crop Sci.** 46: 45-52.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Warusavitharana, A.J., T.B. Tambe and D.B. Kshirsagar. 2008. Effect of cytokinins and brassinosteroid with gibberellic acid on yield and quality of Thompson seedless grapes. **Acta Hortic.** 785: 217-224.

Watanabe, T. and H. Kitagawa. 2000. Photosynthesis and translocation of assimilates in rice plants following phloem feeding by the planthopper *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). **J. Econ. Entomol.** 93 (4):1192-1198.

Werawattanametin, K., V. Podimuang and A. Suksamrarn. 1986. Ecdysteroids from *Vitex glabrata*. **J. Nat. Prod.** 49 (2): 365-366.

Wise, R.R., A.J. Olson, S.M Schrader and T.D. Sharkey. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. **Plant Cell Environ.** 27 (6): 717-724.

Ye, Q., W. Zhu, L. Li, S. Zhang, Y. Yin, H. Ma and X. Wang. 2010. Brassinosteroids control male fertility by regulating the expression of key genes involved in *Arabidopsis* anther and pollen development. **Proc. Nat. Acad. Sci. USA** 107: 6100-6105.

Yokota T., M. Arima and N. Takahashi. 1982. Castasterone, a new phytosterol with plant hormone potency from chestnut insect gall. **Tetrahedron Letters** 23 (12): 1275-1278.

Yoshida, S. 1981. **Fundamentals of Rice Crop Sciences**. International Rice Research Institute. ,Manila, Philippines.

_____, K. Nakabayashi and P.H. Perez. 1970. **Photosynthesis of the rice plant**. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.

Yu, J.Q., L.F. Huang, W.H. Hu, Y.H. Zhou, W.H. Mao, S.F Ye and S. Nogués. 2004. A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. **J. Exp. Bot.** 55 (9): 1135-1143.

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

Zahedi, M., R. Sharma and C.F. Jenner. 2003. Effects of high temperature on grain growth and on the metabolites and enzymes in the starch-synthesis pathway in the grains of two wheat cultivars differing in their responses to temperature. **Funct. Plant Biol.** 30: 291-300.

Zullo, M.A.T. and G. Adam. 2002. Brassinosteroid phytohormones - structure, bioactivity and applications. **Braz. J. Plant Physiol.** 14 (3):143-181.

_____ and _____. 2003. Some notes on the terminology brassinosteroids. **Plant Growth Regul.** 39: 1-11.

Zurek, D.M., D.L. Rayle, T.C. McMorris and S.D. Clouse. 1994. Investigation of gene expression, growth kinetics, and wall extensibility during brassinosteroid-regulated stem elongation. **Plant Physiol.** 104 (2): 505–513

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ภาคผนวก

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ภาคผนวก ก

การคาดการณ์จำนวนวันที่ข้าวสามารถทดทานอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

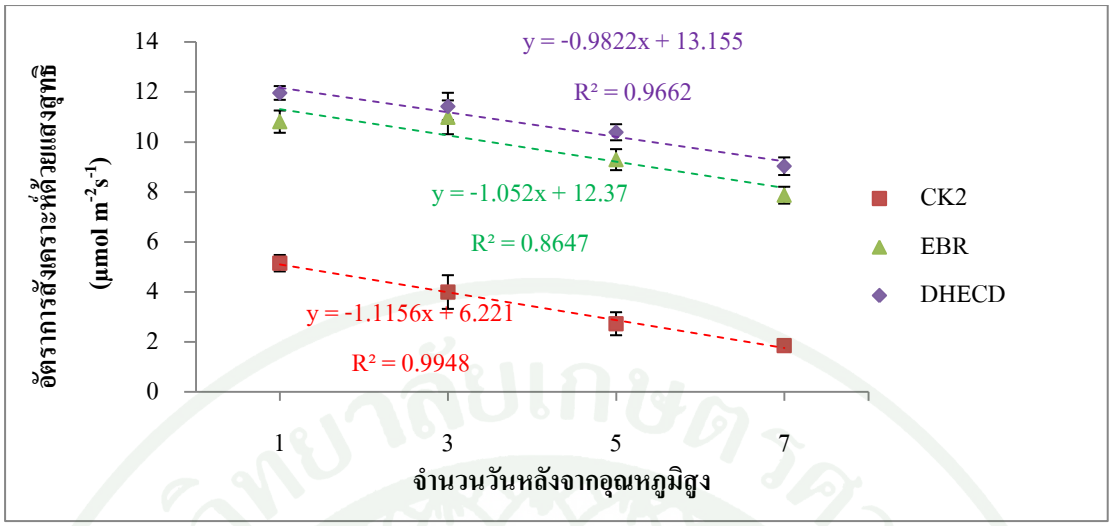
การคาดการณ์จำนวนวันที่ข้าวสามารถทดทานอุณหภูมิสูง

จากผลการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) ของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูงที่ 40/30 องศาเซลเซียส ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (ภาพที่ 11 ก) และในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ (ภาพที่ 15ก) เมื่อนำค่า *A* ในวันที่ 1, 3, 5 และ 7 หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน มาสร้างกราฟความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ และจำนวนวันหลังได้รับอุณหภูมิสูง เพื่อใช้คาดการณ์จำนวนวันสูงสุด ที่ข้าวที่พ่น EBR และ DHECD สามารถทนทานต่อความเครียดร้อน โดยพิจารณาจากวันที่มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ เท่ากับ 0 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$

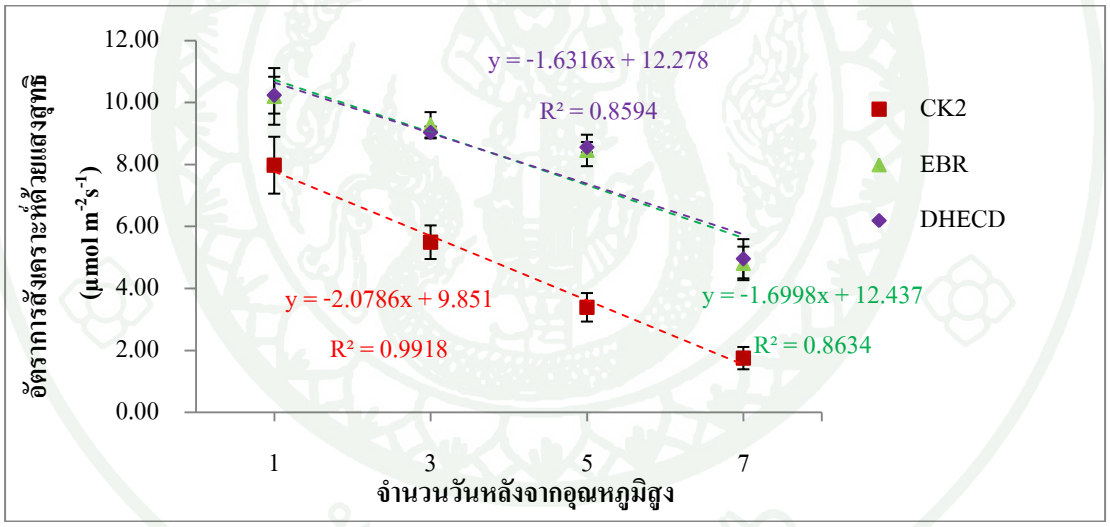
กราฟความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ และจำนวนวันหลังได้รับอุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น และระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ แสดงในภาพผนวกที่ ก1 และ ภาพผนวกที่ ก2 ตามลำดับ

เมื่อคำนวณจำนวนวันสูงสุดที่ข้าวสามารถทนทานต่อความเครียดร้อนพบว่า ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหูมิสูง สามารถทนต่ออุณหภูมิสูงได้ 10 วัน ส่วนข้าวที่ได้รับ EBR หรือ DHECD สามารถทนต่ออุณหภูมิสูงได้ 23 และ 26 วัน ตามลำดับ (ตารางผนวกที่ ก1) สำหรับระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ พบว่าพืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหูมิสูง สามารถทนต่ออุณหภูมิสูงได้เพียง 8 วัน แต่ข้าวที่พ่นด้วย EBR หรือ DHECD สามารถทนต่ออุณหภูมิสูงได้ 14 วัน (ตารางผนวกที่ ก2)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์



ภาพผนวกที่ ก1 กราฟความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) และจำนวนวันหลังได้รับอุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น



ภาพผนวกที่ ก2 กราฟความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*) และจำนวนวันหลังได้รับอุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์

หมายเหตุ CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางผนวกที่ ก1 การคาดการณ์จำนวนวันสูงสุดที่ข้าวสามารถทนทานต่อความเครียดร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

สิ่งทดลอง [1/]	สมการความสัมพันธ์ [2/]	ค่าสหสัมพันธ์ (R^2)	ตำแหน่งตัดแกน x (y=0) [3/]	วันที่คาดว่าค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง [4/] เท่ากับ 0 μmol $m^{-2}s^{-1}$
CK2	y = -1.1156x + 6.221	0.9948	5.6	วันที่ 10
EBR	y = -1.0520x + 12.370	0.8647	11.8	วันที่ 23
DHECD	y = -0.9822x + 13.155	0.9662	13.4	วันที่ 26

ตารางผนวกที่ ก2 การคาดการณ์จำนวนวันสูงสุดที่ข้าวสามารถทนทานต่อความเครียดร้อนในระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์

สิ่งทดลอง [1/]	สมการความสัมพันธ์ [2/]	ค่าสหสัมพันธ์ (R^2)	ตำแหน่งตัดแกน x (y=0) [3/]	วันที่คาดว่าค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง [4/] เท่ากับ 0 μmol $m^{-2}s^{-1}$
CK2	y = -2.0786x + 9.851	0.9918	4.7	วันที่ 8
EBR	y = -1.6998x + 12.437	0.8634	7.3	วันที่ 14
DHECD	y = -1.6316x + 12.278	0.8594	7.5	วันที่ 14

หมายเหตุ [1/] CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง, EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) และได้รับอุณหภูมิสูง และ DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) และได้รับอุณหภูมิสูง

[2/] จากสมการความสัมพันธ์: x คือ จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง, y คือ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (*A*)

[3/] ตำแหน่งตัดแกน x คือ ตำแหน่งที่คำนวณจากสมการความสัมพันธ์ โดยกำหนดให้ y=0

[4/] วันที่คาดว่าค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง = 0 μmol $m^{-2}s^{-1}$ คำนวณจากสูตรลำดับเลขคณิต $a_n = a_1 + (n-1)d$ โดย a_n คือ วันที่คาดว่าค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เท่ากับ 0 μmol $m^{-2}s^{-1}$, a_1 คือ วันแรกที่เก็บข้อมูล (วันที่ 1), n คือ ตำแหน่งตัดแกน x และ d คือ ระยะห่างของการเก็บข้อมูล (2 วัน)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ภาคผนวก ข

สัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้ง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

สัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้ง (LAR)

การเปลี่ยนแปลงของสัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้ง (LAR) พบว่าก่อนพืชได้รับความเครียดจากความร้อนทุกสิ่งทดลองมีค่า LAR ที่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ หลังจากพืชได้รับความเครียดจากความร้อน 1 วัน พบว่าทุกสิ่งทดลองที่ได้รับอุณหภูมิสูงมีค่า LAR ลดลง หลังจากพืชได้รับความเครียด 3 วัน พบว่าการใช้ DHECD สามารถเพิ่ม LAR ให้ใกล้เคียงกับ CK1 สำหรับการใช้ EBR ยังคงมีค่า LAR ใกล้เคียงกับ CK2 และน้อยกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ หลังจากพืชได้รับอุณหภูมิสูง 5 และ 7 วัน พบว่าค่า LAR ของทุกสิ่งทดลองไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ เมื่อให้พืชฟื้นตัวที่อุณหภูมิปกติเป็นเวลา 7 วัน พบว่าการใช้ DHECD มีค่า LAR ที่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ CK1 สำหรับการใช้ EBR ยังคงมีค่า LAR ใกล้เคียงกับ CK2 และน้อยกว่า CK1 อย่างมีนัยสำคัญ (ตารางผนวกที่ ข1)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ตารางผนวกที่ ข1 ผลของ 24-epibrassinolide (EBR) และ 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อสัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้งของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน

สิ่งทดลอง	สัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้ง (Leaf Area Ratio; LAR)					
	จำนวนวันหลังจากอุณหภูมิสูง (วัน)					
	0	1	3	5	7	ฟื้นตัว 7 วัน (re-7)
CK1	104.44	108.07a[1/]	97.78a	91.31	92.76	84.71a
CK2	102.25	93.76b	83.02b	82.86	79.25	77.51ab
EBR	97.01	94.45b	86.31b	82.56	83.66	75.11b
DHECD	93.69	94.66b	95.59a	89.29	89.97	84.53a
F-test	ns	*	**	ns	ns	*
CV (%)	15.33	8.92	8.09	11.98	10.98	8.46

หมายเหตุ [1/] = ค่าเฉลี่ยที่ตามด้วยตัวอักษรที่เหมือนกันในแถวเดียวกันไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT

ns = ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 99 %

* = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญยิ่งที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

CK1 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิปกติ

CK2 คือ พืชที่ไม่ได้พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์และได้รับอุณหภูมิสูง

EBR คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 24-epibrassinolide (EBR) 0.01 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

DHECD คือ พืชที่พ่นบราสสิโนสเตียรอยด์ชนิด 7,8-dihydro-8α-20-hydroxyecdysone (DHECD) 0.1 μM และได้รับอุณหภูมิสูง

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

ประวัติการศึกษา และการทำงาน

ชื่อ – นามสกุล	นางสาวจุติภรณ์ ทัสสกุลพนิช
วัน เดือน ปี ที่เกิด	4 เมษายน 2531
สถานที่เกิด	เขตปทุมวัน กรุงเทพ
ประวัติการศึกษา	วท.บ. (ชีววิทยา) เกียรตินิยมอันดับ 1 มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ (พ.ศ. 2553)
ตำแหน่งหน้าที่การงานปัจจุบัน	-
สถานที่ทำงานปัจจุบัน	-
ผลงานดีเด่นและรางวัลทางวิชาการ	1. นำเสนอผลงานในการประชุม Plant Growth, Nutrition and Environment Interactions Conference ณ กรุงเวียนนา ประเทศออสเตรีย เรื่อง Brassinosteroid Analogue Improves Photosynthetic Efficiency in Rice (*Oryza sativa* L.) under Heat Stress 2. รางวัลรองชนะเลิศอันดับสอง จากการนำเสนอผลงานภาคบรรยาย ในการประชุมวิชาการพฤกษศาสตร์แห่งประเทศไทย ครั้งที่ 6 เรื่อง การเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงและการงอกของละอองเรณูของข้าว (*Oryza sativa* L.) โดยการใช้สาร 24-epibrassinolide ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน
ทุนการศึกษาที่ได้รับ	ทุนโครงการพัฒนาและส่งเสริมผู้มีความสามารถพิเศษทางวิทยาสตร์และเทคโนโลยี (พสวท.)

ลิขสิทธิ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์