

บทที่ 2

เอกสารที่เกี่ยวข้อง

การตรวจเอกสาร ได้แบ่งเนื้อหาเป็นหัวข้อหลักดังต่อไปนี้ พันธุ์และการจำแนกพันธุ์พริก การผสมข้ามชนิด ปัญหาและอุปสรรคในการผสมข้ามชนิด การเกิดและการพัฒนาของผล เอ็มบริโอ และเมล็ด

2.1 พันธุ์และการจัดจำแนกพันธุ์พริก

พริกมีความแตกต่างกันทั้งทรงต้น ใบ ดอก และ ผล นอกจากนั้น พริกสามารถผสมข้ามกันได้ตามธรรมชาติ เป็นผลให้มีความยุ่งยากในการจัดจำแนก อย่างไรก็ตามในกลุ่มพริกพันธุ์ที่นิยมปลูกทั่วโลก ได้มีการจำแนกพริกพันธุ์ปลูกออกเป็น 5 กลุ่ม โดยอาศัยความแตกต่างของลักษณะดอกและผล ดังนี้

2.1.1 *Capsicum chinense* Jacq. โดยทั่วไป พริกพันธุ์นี้มีแพร่หลายทั้งในบริเวณเขตร้อนของทวีปอเมริกา และแถบอินเดียตะวันตก และกล่าวกันว่า น่าจะมีถิ่นกำเนิด ในบริเวณเขตที่ราบลุ่มของแม่น้ำอเมซอน พริกในกลุ่มนี้มีทั้งที่เป็นพริกผลใหญ่และผลเล็กโดยพริกผลใหญ่ที่เนื้อหนาใช้รับประทานผลสด และเนื้อบางเพื่อใช้ทำพริกแห้ง ส่วนพริกผลเล็กมีกลิ่นและรสเผ็ดจัด ลักษณะคล้ายคลึงกันมากกับพริกพันธุ์ *C. frutescens* L. แต่สามารถแยกความแตกต่างออกได้ที่พริกพันธุ์นี้มีรอยคอดบริเวณรอยต่อของกลีบเลี้ยง กับก้านดอก ส่วนใหญ่เกิดดอกมากกว่า 2 ดอกที่ข้อเดียวกัน ผลมีลักษณะแตกต่างกันหลายแบบ ทั้งขนาด รูปทรง สีของผลสุก รวมทั้งความเผ็ด ตัวอย่างของพริกพันธุ์นี้ คือ พริกน้อย และพันธุ์ Habanero ที่ได้ชื่อว่าเป็นพริกที่เผ็ดมาก (ชวณพิศ, มปป.) Jarret (2008) ได้ศึกษาความหลากหลายทางพันธุกรรมของพริก *C. chinense* Jacq. 330 พันธุ์ จาก USDA/ARS ประเมินลักษณะของผล ความยาว ความกว้างผล น้ำหนักผล และสีผล ค่าเฉลี่ยของความยาวผล 47 มิลลิเมตร ซึ่งความยาวผลอยู่ในช่วง 7.9 ถึง 113.7 มิลลิเมตร ค่าเฉลี่ยของความกว้าง คือ 21.17 มิลลิเมตร อยู่ในช่วง 6.18 ถึง 40 มิลลิเมตร ค่าเฉลี่ยน้ำหนักผลคือ 6.31 กรัม อยู่ในช่วง 0.18 ถึง 22.7 กรัม ผลยาว 92 เปอร์เซ็นต์ สีผลสุกสีแดง ส้ม เหลือง น้ำตาล (chocolate) และสีครีม

2.1.2 *Capsicum frutescens* L. เป็นพริกที่คาดว่ามิถุนกำเนิด ในบริเวณที่ราบลุ่มของแม่น้ำอเมซอนในโคลัมเบีย และเปรู พบว่า มีการกระจายพันธุ์อย่างแพร่หลาย ทั้งในเขตร้อนของทวีปอเมริกา และเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ปัจจุบัน นิยมปลูกกันอย่างแพร่หลาย ทั้งในเขตร้อนและเขตอบอุ่นทั่วโลก มีการปลูกกันมานานแล้วในประเทศเม็กซิโก ทวีปอเมริกากลาง และทวีปอเมริกาใต้

พริกในกลุ่มนี้ มีความสูงต้นประมาณ 45 – 57 เซนติเมตร ในเขตร้อนอาจเป็นไม้ยืนต้นอายุหลายปี บางพันธุ์มีความสูงถึง 1.2-1.5 เมตร ผลค่อนข้างแก่ช้า ต้นและใบมีขนบ้างเล็กน้อย มีทั้งดอกที่เกิดแบบเดี่ยว อาจเป็นคู่ หรือมี 3-6 ดอกที่ข้อเดียวกัน ดอกเรียวยาว ก้านดอกตั้งตรงแต่ตัวดอกโน้มลง กลีบรองดอกมักกุดสั้น กลีบดอกมีสีเหลืองอมเขียวจนถึงสีขาวอมเขียว รูปร่างผลมีทั้งกลม รูปกรวย จนถึงผลยาว ผลกว้างประมาณ 0.6-3 เซนติเมตร ยาวตั้งแต่ 1-8 เซนติเมตร ไม่มีผลที่ยาวเกิน 10 เซนติเมตร ผลอ่อนมีสีเขียวหรือเหลือง ผลแก่มีสีแดง เหลือง หรือน้ำตาล มีรสชาติเผ็ดจัด เช่น พริกขี้หนูสวน พริกขี้หนูหอม และพันธุ์ Tabasco เป็นต้น

2.1.3 *Capsicum baccatum* L. บางตำราจัดอยู่ใน *C. baccatum* var. *pendulum* Willd. และ var. *microcarpum* เป็นพริกชนิดที่พบมากในทวีปอเมริกาใต้ มากกว่าในแถบทวีปอเมริกากลาง นิยมปลูกกันมากในบริเวณแถบชายฝั่งทะเลของประเทศเปรู โบลิเวียและบราซิล พริกชนิดนี้มีขนาด และรูปร่างลักษณะของผล แตกต่างกันไปหลายรูปแบบ ผลอ่อนมีทั้งสีส้มไปจนถึงสีแดง กลีบดอกสีขาวมีจุดสีเหลืองหรือน้ำตาลที่โคนกลีบดอก เช่น พริกอากิ เป็นต้น

2.1.4 *Capsicum pubescens* Ruiz & Pavon พริกชนิดนี้มีรายงานว่าพบเป็นครั้งแรกในปี ค.ศ. 1790 ที่ประเทศเปรู และต่อมาได้มีการค้นพบอีกในบริเวณเทือกเขาแอนดีส ในประเทศโคลอมโบ เม็กซิโก กัวเตมาลา และ ฮอนดูรัส ซึ่งอาจเป็นไปได้ว่าพริกชนิดนี้น่าจะมีความเหมาะสมกับสภาพพื้นที่ที่อยู่สูงกว่าระดับน้ำทะเลมาก ๆ ตั้งแต่ 1,500 เมตร ไปจนถึง 3,000 เมตร พริกชนิดนี้มีความแตกต่างกันทั้งในด้าน ขนาด รูปร่าง สี และความเผ็ด มีความแตกต่างกับพริกพันธุ์อื่นอย่างชัดเจนตรงที่มีดอกสีม่วง และเมล็ดสีดำ เช่น พริกโรโคโท เป็นต้น

2.1.5 *Capsicum annum* L. เป็นพริกพันธุ์ปลูกที่มีการปลูกกันแพร่หลายมากที่สุดในโลก รวมทั้งในประเทศไทยด้วย คาดว่าน่าจะถูกนำมาปลูกเป็นครั้งแรกที่เม็กซิโก Pickersgill (1988 อ้างถึงใน สุชีลา, 2548) พบมากในบริเวณเม็กซิโกตอนใต้ไปจนถึงโคลัมเบีย พริกชนิดนี้ มีพันธุ์ต่าง ๆ มากมาย มีขนาดผล รูปร่างผล และสีผล แตกต่างกันไปตามพันธุ์ ให้ผลเร็วหรือปานกลาง ใบและต้นมีขนค่อนข้างมาก มีความแตกต่างกับพริกพันธุ์อื่นอย่างเห็นได้ชัดคือ ดอกเกิดบนข้อเป็นดอกเดี่ยว กลีบดอกสีขาวถึงขาวนวล ผลยาวประมาณ 5-11 เซนติเมตร โดยปกติผลจะมีความกว้างเกินกว่า 0.8 เซนติเมตร และยาว 0.8-25 เซนติเมตร มีทั้งรสเผ็ดและไม่เผ็ด ผลอ่อนมีสีเขียวหรือเหลือง ผลแก่มีสีแดง เหลือง หรือน้ำตาล เช่น พริกยอดสน พริกจินดา พริกห้วยสีทัน พริกหัวเรือ พริกหนุ่ม พริกหวาน เป็นต้น

2.2 ลักษณะทางพันธุกรรมและความสามารถในการผสมข้าม

การคัดเลือกพันธุ์แบบวงจร (recurrent selection) และการผสมย้อน (back cross) เป็นวิธีการเบื้องต้นในการเพิ่มความแปรปรวนในแหล่งพันธุกรรมพืช ในกรณีที่มีลักษณะทางพันธุกรรมที่ต้องการ ไม่มีในแหล่งพันธุกรรมที่มีความสามารถในการถ่ายทอดลักษณะต่ำ (low heritability) การผสมข้ามชนิด (inter-specific hybridization) และการคิดแปลงพันธุกรรม เป็นวิธีการที่จะสร้างความแปรปรวนในแหล่งพันธุกรรมของพืชได้ หรือเพื่อให้ต้านทานโรค และแมลง หรือการปรับปรุงพันธุ์ เพื่อเพิ่มปริมาณสารอาหาร คุณภาพผลผลิตซึ่งมักจะใช้สายพันธุ์ป่า หรือสายพันธุ์ที่ใกล้เคียง แต่การผสมข้ามชนิดยังประสบความสำเร็จน้อยมากในการปรับปรุงพันธุ์ เนื่องจากลูกผสมที่ได้ อาจเกิดการแท้ง หรือ อาจเป็นหมัน (Andrews, 1984; Greenleaf, 1986 and Somos, 1984) ซึ่งเกิดจากความแตกต่างกันของพันธุกรรมของพืชนั่นเอง ซึ่งพันธุกรรมของพริกนั้นที่เป็นพันธุ์ปลูก (*Capsicum*) มีโครโมโซมเป็น $2n = 24$ (Ohta, 1962; Greenleaf, 1986; Pickersill, 1991) ได้แสดงลักษณะของโครโมโซมพริกหลายชนิด ดังภาพที่ 2.1 พริกทั้ง 6 ชนิดมีโครโมโซม 9 โครโมโซม ที่เหมือนกัน ความแตกต่างของพริกทั้ง 6 ชนิด ดูได้จากโครโมโซมที่เหลือ ถ้าโครโมโซมทั้ง 3 โครโมโซม มีความแตกต่างกันน้อย การผสมข้ามชนิดเกิดขึ้นได้ง่าย เช่น *C. frutescens* ผสมกับ *C. pendulum* ถ้าโครโมโซมทั้ง 3 โครโมโซม มีความแตกต่างกันมาก การผสมข้ามชนิดเกิดขึ้นได้ยาก แต่ยังมีรายงานว่าพริกพันธุ์ป่าหลายชนิดที่มีจำนวนโครโมโซมเป็น $2n=26$ ซึ่งพบในเมืองหลายเมืองของอเมริกาใต้ เช่น พริกพันธุ์ไม่เผ็ดชนิดหนึ่ง *C. ciliatum* (HBK) (Moscone et al. 1993) ซึ่งนักปรับปรุงพันธุ์ได้ทำการผสมพันธุ์พริกเพื่อให้เกิดความแตกต่างทางลักษณะต่าง ๆ ได้ แต่ต้องพิจารณาในด้านพันธุกรรมของพริกชนิดนั้น ๆ ด้วยว่า มีความเหมือนหรือต่างกันเช่นไร

Ayse et al. (2009) ได้ทำการศึกษาความสัมพันธ์ทางด้านพันธุกรรมของ พริกพบว่า *C. chacoense*, *C. frutescens*, *C. chinense* และ *C. annuum var annuum* มีความใกล้ชิดกันมาก ซึ่งพิจารณาจากลายพิมพ์ดีเอ็นเอ และ Bosland and Baral (2007) ได้ทำการศึกษาทางด้านชีวโมเลกุล เพื่อหาความใกล้ชิดทางพันธุกรรมของพริก Bhut Jolokia กับพริก *C. chinense* *C. frutescens* และ *C. annuum* ซึ่ง Bhut Jolokia เกิดจากการผสมข้ามระหว่างสปีชีส์ โดยพริกที่นำมาใช้ในการทดลอง มีทั้งหมด 19 สายพันธุ์ โดยใช้วิธีการวิเคราะห์แบบ randomly amplified polymorphic DNA analysis ซึ่งพบว่า Bhut Jolokia ซึ่งเป็นพริกที่เผ็ดที่สุดในโลก มีความใกล้ชิดทางพันธุกรรมกับพริก *C. chinense* มากกว่าพริก *C. frutescens* และ *C. annuum* ตามลำดับ ซึ่งงานทดลองนี้คล้ายกับ Tong และ Bosland (1999) ซึ่งศึกษาพริก *C. tovarii* ถึงความสัมพันธ์ของพันธุกรรม โดยทำการผสม *C. baccatum* x *C. tovarii* พบว่าผสมได้สำเร็จทุกชั่วรุ่น คือ ลูกผสมชั่วที่ 1, 2 และลูกผสมกลับทั้ง

สองทาง แต่เมื่อผสมกับพริกทั้งสามชนิดคือ *C. chinense* และ *C. frutescens* สามารถผสมติดเมล็ด แต่เมล็ดไม่งอก และสามารถผสมติดแต่ไม่ติดเมล็ด เมื่อผสมกับพริก *C. pubescens*, *C. eximium* และ *C. cardenasii*

Pickersgill (1980) ได้รายงานว่าการผสมพันธุ์พริกข้ามชนิดเกิดขึ้นได้เสมอ และพริกทุกชนิดสามารถผสมพันธุ์กันได้ โดยพริกมีเปอร์เซ็นต์ผสมข้ามอยู่ในช่วงระหว่าง 12 – 70 เปอร์เซ็นต์ Quag (1979 อ้างถึงใน Pickersgill, 1991) ซึ่งอาจกล่าวได้ว่า พันธุ์พริกต่าง ๆ ส่วนใหญ่หากปลูกใกล้ชิดกันสามารถผสมข้ามกันได้ ความสามารถในการผสมข้ามชนิด แสดงไว้ในตารางที่ 2.1 Smith and Heiser (1951 อ้างถึงใน กฤษฎา 2535, สุชีลา, 2548 และ พัฒนา, 2550) ได้เสนอเปอร์เซ็นต์การผสมติดระหว่างพริกพันธุ์ปลูก 5 ชนิด ซึ่งมีความสอดคล้องกับ Sharma และ Sharma (2007) ที่พบว่าพริก *C. annuum* ผสมกับ *C. frutescens* สามารถผสมกันได้ เมื่อใช้พริก *C. frutescens* เป็นพันธุ์แม่ และ *C. baccatum* ไม่สามารถผสมข้ามกับ *C. chinense* ได้ แม้จะผสมแบบ reciprocal ส่วนพริก *C. annuum* ผสมกับ *C. baccatum* ผสมติดเมล็ดแต่เอ็มบริโอไม่พัฒนา ถึงได้ลูกผสมมาได้ ด้วยเทคนิคพิเศษอื่น ๆ ก็ตาม ละอองเรณูของลูกผสมยังแสดงความเป็นหมันเสมอ (Smith and Haiser, 1957; Yang, 2001 and Yoon et al, 2004) ซึ่งสอดคล้องกับ Yoon และคณะ (2004) ที่พบว่า พริกชนิด *C.annuum* ไม่สามารถผสมกับ *C.baccatum* หรือ *C. pubescens* ได้ ส่วนพริกชนิด *C. annuum* กับ *C.chinense* หรือ *C. frutescens* ผสมได้ หรือสามารถผสมได้บางส่วน (partial-compatible) เนื่องจากหลายสาเหตุ เช่น ความแตกต่างทางด้านพันธุกรรม เป็นต้น

ในประเทศไทย มงคล (2531, อ้างถึงในมณีฉัตร, 2541) ได้ศึกษาและรายงานเปอร์เซ็นต์การผสมติดระหว่างพริก 3 ชนิด คือ *C. annuum* *C. chinense* และ *C. baccatum* ซึ่งแต่ละคู่ผสม มีเปอร์เซ็นต์การผสมติดได้มากน้อยแตกต่างกัน ตั้งแต่ 65 เปอร์เซ็นต์ ถึง 100 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 2.2) ซึ่งในขั้นตอนการปรับปรุงพันธุ์ และการผสมข้ามชนิดนั้นเกิดได้มากยิ่งขึ้น หากใช้เทคโนโลยีเข้าช่วย โดยใช้พริกชนิดใดชนิดหนึ่งเป็นสะพานสำหรับการผสมกับพริกชนิดอื่น ๆ ได้แก่ การใช้ *C. chinense* เป็นสะพานสำหรับ *C. annuum* และ *C. frutescens* ซึ่งทั้ง 2 ชนิดหลังนี้สามารถผสมข้ามชนิดและเมล็ดลูกผสมมีความงอกไม่สม่ำเสมอ อีกวิธีการหนึ่งได้แก่ การใช้ก๊าซไนตรัสออกไซด์ (nitrous oxide, N₂O) รมดอกตัวเมียของ *C. annuum* ที่ความดัน 6 บรรยากาศ เป็นเวลา 4 ชั่วโมง ก่อนการผสมพันธุ์กับเกสรของ *C. baccatum* หรือการใช้วิธีเลี้ยงตัวอ่อนในสภาพปลอดเชื้อก็เป็นอีกวิธีหนึ่งที่ช่วยให้การผสมข้ามชนิดเกิดขึ้นได้ เช่นการผสมระหว่าง *C. chinense* และ *C. pubescens*

ตารางที่ 2.1 ความสามารถในการผสมข้ามพันธุ์พริก

คู่ผสม	ความมีชีวิตของเมล็ดลูกผสม		
	ชั่วที่ 1	ชั่วที่ 2	ผสมกลับ
<i>C. annuum</i> x <i>C. frutescens</i>	-	-	-
<i>C. annuum</i> x <i>C. chinense</i>	++	++	++
<i>C. annuum</i> x <i>C. pubescens</i>	-	-	-
<i>C. frutescens</i> x <i>C. annuum</i>	+	+	+
<i>C. frutescens</i> x <i>C. chinense</i>	+	+	+
<i>C. chinense</i> x <i>C. frutescens</i>	+	+	+
<i>C. chinense</i> x <i>C. annuum</i>	+	+	+
<i>C. chinense</i> x <i>C. pubescens</i>	n	-	-

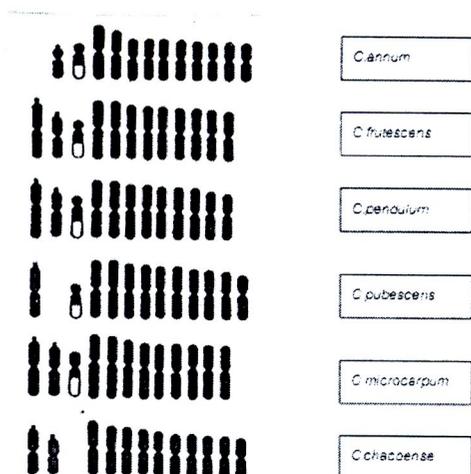
ที่มา : คัดแปลงจาก Smith and Heiser (1951, อ้างถึงใน กฤษฎา มมป., สุชีลา, 2548 และพัฒนา, 2550)

หมายเหตุ : - หมายถึง เป็นหมัน + หมายถึง คัดเมล็ดน้อย ++ หมายถึง คัดเมล็ดมาก
n หมายถึง เมล็ดมีชีวิตแต่ต้องเพาะเลี้ยงต้นอ่อนในอาหารเทียม

ตารางที่ 2.2 เปอร์เซ็นต์การผสมตัวเอง และการผสมข้ามชนิดพริก ระหว่าง *C. annuum*, *C. chinense* และ *C. baccatum*

พันธุ์	% การผสมตัวเอง	% การผสมข้าม
<i>C. annuum</i>	99.15	
<i>C. chinense</i>	80.00	
<i>C. baccatum</i>	87.75	
<i>C. annuum</i> x <i>C. chinense</i>		65.00
<i>C. annuum</i> x <i>C. baccatum</i>		100.00
<i>C. chinense</i> x <i>C. annuum</i>		100.00
<i>C. chinense</i> x <i>C. baccatum</i>		100.00
<i>C. baccatum</i> x <i>C. annuum</i>		80.00
<i>C. baccatum</i> x <i>C. chinense</i>		66.67

ที่มา : มงคล (2531, อ้างถึงใน มณีฉัตร, 2541 และ สุชีลา, 2548)



ภาพที่ 2.1 โครโมโซมของพริก 6 ชนิด

ที่มา : Ohta (1962)

2.3 อุปสรรคของการผสมพันธุ์ข้ามชนิด

อุปสรรคของการผสมข้ามชนิดนั้น มีได้ตั้งแต่การถ่ายเรณูจนถึงระยะหลังการปฏิสนธิซึ่งอาจเกิดการแท้งหรือเกิดการเสียหายระหว่างการพัฒนาของเอ็มบริโอ ที่ระยะการพัฒนาแตกต่างกันออกไป การเข้าใจถึงอุปสรรคนั้นเป็นสิ่งที่ช่วยให้ปรับปรุงเทคนิคการแก้ปัญหาอย่างมีประสิทธิภาพซึ่งสามารถแบ่งได้เป็น 3 ประเภท คือ ทางด้านกายภาพ (physical) และทางด้านสรีรวิทยา (physiological) อีก 2 ประเภท (ตารางที่ 2.3) (Stebbins, 1958; Maheshwari and Rangaswamy, 1965; Nettancourt, 1977; Hadley and Openshaw, 1980; Shivanna and Johri, 1985; Raghavan, 1986; Khush and Brar, 1992)

2.3.1 อุปสรรคที่เกิดก่อนการถ่ายเรณู (Temporal and spatial isolation of parental species) จากการที่ พ่อ แม่ มีระยะการออกดอกที่ไม่สอดคล้องกัน (nonsynchronous) เช่น เป็นพืชที่มีความต้องการช่วงแสงหรือระยะเวลาที่เหมาะสม สำหรับการออกดอกที่แตกต่างกัน หรือการที่นำพืชจากแหล่งหนึ่งมาปลูก อีกแหล่งหนึ่ง ความต้องการสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมที่แตกต่างกัน ส่งผลให้การเจริญเติบโตและการพัฒนาเซลล์ต่าง ๆ ของพืชผิดปกติไป เช่น การพัฒนาของเซลล์สืบพันธุ์ไม่สมบูรณ์ เป็นต้น

ตารางที่ 2.3 อุปสรรคในการผสมข้ามชนิด (Major inter-specific crossability barriers)

1. Temporal and spatial isolation of species
2. Pre-fertilization barriers
 - 2.1 On the surface of the stigma before pollen tube entry
 - 2.2 Inside the tissues of the stigma and style
 - 2.3 Inside the ovary and embryo sac
3. Post-fertilization barriers
 - 3.1 Non-viability of hybrid embryos
 - 3.2 failure of hybrid to flower
 - 3.3 Hybrid sterility
 - 3.4 Lack of recombination
 - 3.5 Hybrid breakdown in F_2 or later generations

ที่มา : Shivanna (1997)

2.3.2 อุปสรรคที่เกิดก่อนการปฏิสนธิ (Pre-fertilization barriers) ก่อนการปฏิสนธิซึ่งเกิดหลังการถ่ายเรณู ซึ่งมีสาเหตุมาจากยอดเกสรเพศเมียและเรณู ซึ่งเกิดขึ้นกับพืชบางชนิด ทำให้ขั้นตอนการปฏิสนธิหยุดลง ซึ่งมีเทคนิคสามารถตรวจสอบการเข้ากันของเรณูและเกสรเพศเมียได้ (pollen-pistil interaction) โดยการใช้เทคนิค aniline blue fluorescence (Linskens and Esser, 1957; Martin, 1959; Shivanna and Rangaswamy, 1992) พืชหลายชนิดเกิดอุปสรรคในขั้นตอนนี้เป็นไปในทิศทางเดียว (Unilateral incompatibility) ซึ่งสามารถแก้ปัญหาก็ได้โดยการผสมกลับ (reciprocal cross) (Dhaliwal, 1992)

2.3.2.1 อุปสรรคบนผิวของยอดเกสรเพศเมีย (On the surface of the stigma before pollen tube entry) ก่อนการปฏิสนธิ ยอดเกสรเพศเมียยับยั้งการงอกของหลอดเรณู โดยเรณูไม่สามารถเกาะติดบนยอดเกสรเพศเมียได้ อุปสรรคนี้เกิดจากความใกล้ชิดกันของพืช (Robbelen, 1960; Martin, 1970 and Knox et al., 1976) ซึ่งมีปัจจัยที่ก่อให้เกิดการยับยั้งการงอกของหลอดเรณู ดังนี้ คือ (1) การที่ไม่สามารถเกาะติดได้เรณู (2) การขาดของเหลวบนยอดเกสรเพศเมีย (3) ขาดปัจจัยที่สำคัญสำหรับการงอกของเรณูบนยอดเกสรเพศเมีย โดยสามารถแบ่งลักษณะของยอดเกสรเพศเมียได้ 2 แบบ คือ ยอดเกสรเพศเมียแบบแห้ง (dry stigma) และยอดเกสรเพศเมียแบบเปียก (wet stigma) กลุ่มของพืชตระกูล *Solanaceae*, *Liliaceae* และ *Rosaceae* ยอดเกสรจะเป็นแบบเปียกสามารถทำให้เรณูเกาะติดบนยอดเกสรเพศเมียได้ดี ส่วนพืชที่มียอดเกสรเพศเมียแบบแห้ง เช่น



Asteraceae, *Brassicaceae*, *Gramenenceae* และ *Papaveraceae* การเกาะติดของเรณูจะขึ้นอยู่กับสารประกอบโปรตีนบนผิวของเรณู (pollen coat protein) และสารประกอบบนผิวของยอดเกสรเพศเมีย (Shivanna, 1997) การงอกของหลอดเรณูของพืชหลายชนิดต้องการ แคลเซียม และโบรอน สำหรับในการงอก (Bednarska, 1991) นอกจากนั้นเรณูในพืชหลายชนิดต้องการ ค่าความเป็นกรด – ค่า่าง บนยอดเกสรเพศเมียต่างกัน (Ganeshaiyah and Shaanker, 1988) ของเหลวนยอดเกสรเพศเมียของพืชต่างชนิดกัน มีค่าความเป็น กรด- ค่า่าง ที่แตกต่างกันออกไป เช่น กุหลาบลูกผสมต่างพันธุ์กัน มีค่าอยู่ ระหว่าง 5 ถึง 9 (Gudin and Arene, 1991) ความแตกต่างของค่าความเป็น กรด – ค่า่างของเหลวนยอดเกสรเพศเมียที่แตกต่างกันนี้เอง ซึ่งจะต้องเหมาะสมสำหรับการงอกของหลอดเรณูของพืชนั้น ๆ

2.3.2.2 อุปสรรคภายในยอดเกสรเพศเมีย และก้านเกสรเพศเมีย (Inside the tissues of the stigma and style) เมื่อจะเข้าสู่ก้านเกสรเพศเมีย และการผ่านผิวของยอดเกสรเพศเมีย ต้องอาศัยปฏิกิริยาทางเคมีระหว่างสารที่เคลือบผิวยอดเกสรเพศเมีย และการผ่านผิวของยอดเกสรเพศเมีย อาศัยปฏิกิริยาทางเคมีระหว่างสารที่เคลือบผิวยอดเกสรเพศเมีย และโปรตีนห่อหุ้มเรณู (pollen coat protein) ซึ่งเป็นการจดจำได้ (recognition) ระหว่างละอองเรณูและเกสรเพศเมีย ถ้าสามารถเข้ากันได้ เรณูสามารถงอกผ่านผิวและชั้นเนื้อเยื่อของยอดเกสรเพศเมียเข้าสู่ก้านเกสรเพศเมีย แล้วหลอดเรณูจะงอกเข้าสู่ถุงเอ็มบริโอไปสู่อวุล (ovule) โดยอาศัยอาหารซึ่งเป็นสารที่ขับออกจากเซลล์ (secretion) ใน transmitting tissue Gonzalez และคณะ (1996) ได้ทำการศึกษาปริมาณและองค์ประกอบของสารประกอบใน transmitting tissue ของดอกก๊วย (Actinidia delicososa) ที่ทำการผสมเกสร และไม่ได้รับการผสมเกสร พบว่าภายใน transmitting tissue ของดอกก๊วย ที่พร้อมผสมเกสรนั้น จะมีแป้งสะสมอยู่มาก หลังจากนั้นปริมาณของแป้งจะลดลงแต่ในช่องว่างระหว่างเซลล์ของเนื้อเยื่อเหล่านี้จะมีของเหลวที่มีส่วนประกอบเป็นคาร์โบไฮเดรตเพิ่มขึ้น และจะลดลงเมื่อหลอดเรณูงอกผ่านไป

ความยาวของก้านเกสรเพศเมียมีผลต่อการงอกเข้าสู่อวุลของหลอดเรณู เนื่องจาก การงอกของหลอดเรณูนั้น จำเป็นต้องใช้พลังงาน และสารอาหาร (Labarka and Loewus, 1973) หากก้านเกสรเพศเมียยาว และประกอบกับ หลอดเรณูไม่สามารถใช้สารอาหารจากก้านเกสรเพศเมียได้ จะทำให้หลอดเรณูไม่สามารถงอกเข้าไปสู่รูไมโครไพล์ (micropyle) ได้ ซึ่งพบในพืชสกุล *Nicotiana*, *Datura* และ *Lilium* (Shivanna, 1997)

2.3.2.3 อุปสรรคในรังไข่ (Inside the ovary and embryo sac) การยับยั้งการงอกของหลอดเรณู (pollen tube) ในรังไข่นั้นยังไม่ได้มีการทดลองกันมากนัก แต่ถึงอย่างไรก็มีหลายตัวอย่างที่พืชบางชนิด บางคู่ผสมสามารถผสมเข้ากันได้ เช่น ในพืชชนิด *Graminaceous* หลอดเรณู

สามารถเจริญมาสู่รังไข่ได้ เช่น ข้าวโพดผสมกับ ข้าวฟ่าง หลอดเรณูสามารถเจริญงอกผ่านทางก้านเกสรเพศเมียได้ แต่การเข้าสู่รังไข่เหมือนจะมีปัญหาเกิดขึ้น (Heslop - Harrison et al., 1985) เนื่องจากต้องขึ้นอยู่กับสารเคมีบางชนิดที่บริเวณรูไมโครไพล์ หลอดเรณูถึงจะสามารถงอกเข้าไปสู่รังไข่ได้ ซึ่งอาศัยสารเคมีที่อยู่บริเวณรูไมโครไพล์ ที่เป็นตัวกำหนด แต่อย่างไรก็ตามยังไม่มีรายงานแน่ชัดว่า สารเคมีนั้นผลิตมาจากรูของไมโครไพล์ และ/หรือซินเนอร์จิสต์ (synergids) บริเวณรูไมโครไพล์นั้นมีหยดของของเหลวอยู่ ซึ่งเหมือนว่าจะเป็นสิ่งจำเป็นสำหรับการเข้าไปสู่หลอดเรณู (Gonzalez et al., 1996) ในพืชบางชนิด เช่น แอปเปิล จะพัฒนาเป็นผลได้ ต้องขึ้นอยู่กับจำนวนของเรณูที่เข้าผสมกับเกสรเพศเมีย โดยพบว่าผลแอปเปิลจะพัฒนาเมื่อเกสรเพศเมียได้รับเรณู 50 อันต่อเกสรเพศเมีย ดังนั้นการงอกของหลอดเรณูในก้านเกสรเพศเมีย จะมีผลต่อการกระตุ้นให้เกิดการพัฒนาผล โดยเฉพาะในพืชที่มีไข่อ่อนจำนวนมากใน 1 ดอก เช่น มะเขือเทศ ยาสูบ และ พิทูเนีย (Sedgely and Griffin, 1989)

ขั้นตอนของการปฏิสนธิ นั้น มีอุปสรรคหลายอย่าง ในหลายขั้นตอน เช่น การผสม *Vigna unguiculata* x *V. vexillata* (Borone et al., 1992) พบว่าเรณูสามารถงอกบนยอดเกสรเพศเมียได้ 93.9 เปอร์เซ็นต์ แต่หลอดเรณูถูกยับยั้งอยู่บนยอดเกสรเพศเมีย 53 เปอร์เซ็นต์ ของเกสรเพศเมียที่ได้รับการถ่ายเรณู และถูกยับยั้งในชั้นเนื้อเยื่อ 32 เปอร์เซ็นต์ มีหลอดเรณูที่งอกไปถึงฐานของก้านเกสรเพศเมียเพียง 8.2 เปอร์เซ็นต์ หลอดเรณูสามารถเจริญเข้าไปถึงไข่อ่อนได้ไม่เกิน 8.2 เปอร์เซ็นต์ ถือว่าน้อยมากเมื่อเปรียบเทียบกับ การผสมระหว่างชนิดเดียวกัน (intra-specific) ซึ่งหลอดเรณูสามารถเข้าไปปฏิสนธิกับไข่อ่อนได้ถึง 76.6 เปอร์เซ็นต์ เช่นเดียวกันกับการผสมของ *Brassica fruticulosa* x *B. campestris* เรณูสามารถงอกได้ 50 เปอร์เซ็นต์ แต่หลอดเรณูสามารถเข้าไปยังไข่ได้เพียง 30 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งการผสมระหว่างชนิดเดียวกันหลอดเรณูสามารถเข้าไปยังไข่ได้ถึง 80 เปอร์เซ็นต์ (Kumar et al., 1988)

2.3.3 อุปสรรคที่เกิดหลังการปฏิสนธิ (Post-fertilization barrier) อุปสรรคหลังการปฏิสนธิ นั้นทำให้เกิดการล้มเหลวของการปฏิสนธิ และพัฒนาของเมล็ด อุปสรรคหลังการปฏิสนธินี้เกิดขึ้นได้หลายเหตุการณ์แตกต่างกับอุปสรรคก่อนการปฏิสนธิ ซึ่งอาจเกิดขึ้นในระยะของการพัฒนาเอ็มบริโอที่แตกต่างกัน หรือระหว่างการงอกและต่อมาการเจริญของลูกผสมชั่วที่หนึ่ง ซึ่งมีหลายปัจจัยที่ทำให้เกิดการยับยั้งการพัฒนาของเอ็มบริโอในระยะต่าง ๆ ซึ่งรวมถึงการที่มียีนที่แตกต่างกัน แล้วก่อให้เกิดการเสื่อมสลายของเอนโดสเปิร์ม (Khush and Brar, 1992)

ถึงแม้ว่าการปฏิสนธิประสบความสำเร็จ ดันอ่อนที่ได้ อาจอ่อนแอไม่สามารถเจริญเติบโตได้ เช่น ในการผสมข้ามชนิดของ *Zantedeschia odorata* x *Z. aethiopica* (Yao and Cohen, 2000) จะได้ลูกผสมที่มีลักษณะเผือก (albino) ใบด่าง (virescent) เนื่องจากยีนที่ควบคุมการสร้างเม็ดสี

(plastid genome) ของต้นพ่อและแม่เข้ากันไม่ได้ และนอกจากนั้น Cai และ Jones (1997) ยังได้รายงานไว้ว่า หากต้นอ่อนของลูกผสมสามารถพัฒนาเติบโตต่อไปได้ ลูกผสมส่วนใหญ่จะเป็นหมันเนื่องจากความแตกต่างระหว่างพันธุกรรมของกลุ่มผสมทำให้เกิดการจับคู่ของโครโมโซมในการแบ่งเซลล์แบบไมโอซิส (meiosis) ของเซลล์สืบพันธุ์ไม่สมบูรณ์ ดังเช่นการจับคู่โครโมโซมของลูกผสมชั่วที่หนึ่งของ *Thinopyrum aestivum* x *T.intermediium* ของเซลล์สืบพันธุ์ในระยะไมโอซิส I (meiosis I) ซึ่งทำให้หลอดเรณูและไข่ไม่พัฒนา

2.4 การเกิดและการพัฒนาของ ผล เอ็มบริโอ และเมล็ด

ตาดอกที่เกิดขึ้นจะเจริญเป็นดอกที่สมบูรณ์ มีเกสรเพศผู้ (stamen) และยอดเกสรเพศเมีย (stigma) รวมทั้งถุงหุ้มเอ็มบริโอ (embryo sac) และมีการลดโครโมโซมลงครึ่งหนึ่งจาก $2n$ เป็น n

การที่เกสรเพศผู้ตกลงบนเกสรเพศเมีย เรียกว่า การถ่ายเรณู (pollination) เกสรเพศผู้จะงอกหลอดเรณู (pollen tube) ลงไปตามความยาวของก้านเกสรเพศเมีย (style) ไปที่รังไข่ (ovary) จนถึงอวูล (ovule) เซื้อตัวผู้ 2 ตัวจะเข้าไปในอวูล ตัวหนึ่งเข้ารวมกับไข่ เกิดการปฏิสนธิ (fertilization) ได้ไซโกต อีกตัวหนึ่งรวมกับ 2 polar nuclei ได้ เอนโดสเปิร์ม (endosperm)

2.4.1 การติดผล เกิดขึ้นได้เมื่อรังไข่ได้รับการผสม (fertilization) เท่านั้น ส่วนของเกสรเพศเมีย รังไข่และฐานรองดอกจะมีการเปลี่ยนแปลงและพัฒนาต่อไปเป็นผล (Fruit) ไข่ที่ได้รับการผสมจะพัฒนาไปเป็นเมล็ด (seed) ซึ่งการผสมเกสรและไข่ที่ได้รับการผสมแล้วจะส่งผลให้ส่วนของเกสรเพศเมียมีการพัฒนาต่อไปได้ พืชบางชนิดรังไข่สามารถพัฒนาขึ้นเป็นผลได้เองตามธรรมชาติโดยไม่ต้องได้รับการผสมเกสรหรือรังไข่อาจได้รับการกระตุ้นจากการถ่ายละอองเรณูก็สามารถติดผลได้ ผลที่ติดจะไม่มีเมล็ด ลักษณะการพัฒนาขึ้นได้เองของรังไข่นี้ เรียกว่า Parthenocarpy (ซึ่งมีความหมายต่างจาก Parthenogenesis) ซึ่งอาจเกิดจากการที่พืชนั้นมีจำนวนโครโมโซมแตกต่างกันไปจากปกติ (Polyploidy) ผลไม้ไม่มีเมล็ดบางชนิด อาจเจริญจากต้นที่เป็นหมันที่มีโครโมโซมเป็น $3n$ (sterile triploid plant) เช่น แดงโมไม่มีเมล็ด ก๊วย (สังคม, 2548) การติดผลนั้นเวลาในการติดผลหรือพัฒนาผลแตกต่างกันในแต่ละพืช เช่น *Anacardium occidentale* L. จะติดผลหลังจากการถ่ายละอองเรณู (after pollination) ได้ 6 สัปดาห์ (Aliyu, 2008)

2.4.2 การพัฒนาของผล เมื่อรังไข่ได้รับการผสม ไข่อ่อนจะพัฒนาไปเป็นเมล็ด เมล็ดที่กำลังเจริญเติบโต จะสร้างฮอร์โมนออกมาเพื่อการเจริญและพัฒนาของผล ในระยะแรก ฮอร์โมนที่สร้างขึ้นมาจะเป็นฮอร์โมนในกลุ่มไซโตไคนิน (cytokinins) ซึ่งจะทำให้ผนังรังไข่มีการแบ่งเซลล์ ทำให้ผลที่กำลังเจริญมีเปลือกหนาขึ้น การแบ่งเซลล์ของรังไข่นี้ จะเกิดขึ้นตั้งแต่ยังเป็นดอกอยู่ ส่วนระยะเวลาของการเพิ่มจำนวนเซลล์จะแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช และจะมีการเพิ่มจำนวนเซลล์



เรื่อยไปจนกระทั่งผลแก่ แต่ในบางครั้งขณะที่มีการเพิ่มจำนวนเซลล์ ก็มีการขยายขนาดของเซลล์ควบคู่ไปตาม ทำให้ผลมีการเจริญมากขึ้น ต่อมาเมล็ดที่กำลังพัฒนาจะมีการสร้างฮอร์โมนในกลุ่มจิบเบอเรลลิน (gibberellins) จากผนังรังไข่เช่นกัน ทำให้เซลล์มีการขยายขนาดอย่างรวดเร็ว ส่งผลให้รังไข่มีขนาดใหญ่ขึ้น ในขณะที่เดียวกัน ต้นแม่จะมีการสร้างฮอร์โมนอีกชนิดหนึ่งคือกรดแอบไซซิก (abscisic acid) เพื่อยับยั้งไม่ให้เอ็มบริโอในเมล็ด มีการเจริญเติบโต และงอกในผลที่อบอุนและมีความชื้นสูง (สังคม, 2548) การพัฒนาผลพริกนั้นอยู่ช่วงวันที่ 15 ถึง 50 วัน หลังการถ่ายเรณู (Yoon et al., 2006) ซึ่งสอดคล้องกับ สมภพ (2551) ที่ได้ศึกษาระยะการพัฒนาของผล ของพริกพันธุ์ยอดสน (*C. annum L.*) และพันธุ์ปากปวน (*C. frutescens L.*) พบว่าความยาวผล และความยาวไส้ พริกยอดสนมีแนวโน้มคงที่เมื่ออายุผล 15 วันหลังดอกบาน น้ำหนักผลสด และน้ำหนักผลแห้ง ความกว้างผล และความหนาไส้ มีค่าสูงที่สุด ที่อายุผล 25 วันหลังดอกบาน สำหรับพันธุ์ปากปวนมีน้ำหนักผลสด ความยาวผลและความยาวไส้ สูงที่สุด เมื่ออายุผล 45 วันหลังดอกบาน และน้ำหนักผลแห้งสูงที่สุด เมื่ออายุผล 55 วันหลังดอกบาน ความหนาไส้ และความกว้างผล สูงที่สุด เมื่ออายุผล 50 วัน และ 60 วันหลังดอกบาน ตามลำดับ นอกจากนี้อิทธิพลของอุณหภูมิ ก่อนพริกออกดอกมีผลต่อรูปร่างผล คือ ต้นกล้าที่มีใบจริงที่สาม ยาวกว่า 1 เซนติเมตร ได้รับอุณหภูมิ 35 องศาเซลเซียส ทำให้ผลมีจำนวนช่องในผล (locule) มากขึ้น (Ali and Kelly, 1993) และถ้าได้รับอุณหภูมิต่ำในช่วงเวลากลางคืน (8 – 10 องศาเซลเซียส) ก่อนดอกบานจะทำให้ขนาดผลลดลง แนวโน้มการพัฒนาของรังไข่จะมีขนาด กว้าง และยาวกว่า การพัฒนาทางด้านลำต้น (Rylski, 1973; Polowick and Sawhney, 1985) แต่การเพิ่มขึ้นของขนาดรังไข่ในช่วงที่อุณหภูมิต่ำ ไม่มีผลต่อขนาดผลเมื่อระยะสุกแก่ (Polowick and Sawhney, 1985)

2.4.3 การกำเนิด และพัฒนาการของเอ็มบริโอ (Embryogenesis) และเมล็ด การสร้างเมล็ดเกี่ยวข้องกับการพัฒนาใน 3 ส่วนที่ต่างเป็นอิสระต่อกันคือ การกำเนิดเอ็มบริโอ (embryogenesis) การพัฒนาของเมล็ด (seed development) และการพักตัวของเมล็ด (seed dormancy) ซึ่งในพืชมีดอก เมล็ดประกอบด้วยส่วนที่สำคัญ 3 ส่วน คือ เอ็มบริโอ เนื้อเยื่อสะสมอาหาร (storage tissues) และส่วนห่อหุ้มเมล็ดหรือเยื่อหุ้มเมล็ด (seed coat หรือ testa) เมื่อสเปิร์ม (sperm) รวมตัวกับไข่ (egg) ให้กำเนิดไซโกตแล้ว ไซโกตจะเจริญเติบโตไปเป็นเอ็มบริโอต่อมา เอ็มบริโอมีการแบ่งเซลล์ และขยายตัวของเซลล์เกิดการเจริญเติบโต และพัฒนาโดยได้รับอาหารจากเอนโดสเปิร์มและนิวเคลลัส การเจริญเติบโตและพัฒนาของเอ็มบริโอในระยะแรก ๆ นั้นเหมือนกันทั้งในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและใบเลี้ยงคู่แต่จะแตกต่างกันในระยะหลังของการพัฒนาดังแสดงในภาพที่ 2.5 - 2.6 กล่าวคือ เมื่อเอ็มบริโอเจริญเติบโตและพัฒนาจนสมบูรณ์ครบถ้วนแล้ว เอ็มบริโอของเมล็ดพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมีใบเลี้ยงเพียงอันเดียว ส่วนเอ็มบริโอของเมล็ดพืชใบเลี้ยงคู่มีใบ



เลี้ยงสองอัน (ลิลลี่, 2546) การกำเนิดเอ็มบริโอเป็นขบวนการที่ก่อให้เกิดแกน (axis) ของต้นพืช ประกอบด้วยเนื้อเยื่อปลายยอด (shoot apical meristem) และปลายราก (root apical meristem) การกำเนิดแกนนี้มีความแตกต่างกันในพืชแต่ละชนิด และโครงสร้างของเอ็มบริโอที่แตกต่างกันด้วย เช่น ในพืช *Arabidopsis thaliana* พบว่าการกำเนิดเอ็มบริโอเกิดควบคู่ไปกับการพัฒนาของเอนโดสเปิร์ม (ลิลลี่, 2546) ดังภาพที่ 2.2 จากการศึกษาในถั่วพันธุ์ Forrest พบว่าเอ็มบริโอและเมล็ดใช้เวลาในการพัฒนานานประมาณ 120 วัน และแบ่งออกได้เป็น 5 ระยะ (ภาพที่ 2.3) คือ ระยะที่ 1 ถึง 3 เป็นระยะที่เอ็มบริโอมีรูปร่าง globular shape, heart shape และ torpedo shape ทั้ง 3 ระยะใช้เวลาในการพัฒนาประมาณ 30 วันหลังการปฏิสนธิ เมื่อสิ้นสุดระยะที่ 3 ทุกเซลล์พร้อมที่จะเปลี่ยนแปลงเพื่อกำเนิดโครงสร้างอวัยวะ ระยะที่ 4 เป็นระยะที่เริ่มมีการสังเคราะห์และเกิดหยด (deposit) ของโปรตีนในใบเลี้ยง เป็นระยะที่มีการเพิ่มขนาดและน้ำหนักของใบเลี้ยงอย่างรวดเร็ว บางครั้งอาจเรียกว่าระยะการพัฒนาของเมล็ด ระยะนี้จะมีน้ำหนักเพิ่มขึ้นจากเดิมเป็น 100 เท่า หรือมากกว่า ระยะที่ 5 เป็นระยะการพักตัว (dormancy) ของเอ็มบริโอและเมล็ด และมีผลทำให้การสังเคราะห์ RNA และโปรตีนลดลงด้วย ในพืชอื่น ๆ จะคล้ายกัน แม้ว่าจะระยะเวลาอาจจะแตกต่างกันบ้าง เช่น *Arabidopsis thaliana* ทั้ง 5 ระยะจะใช้เวลาเพียง 7 วัน และอวัยวะในการสะสมอาหารของพืชบางชนิดอาจไม่ใช่ใบเลี้ยงหากแต่เป็นเอนโดสเปิร์ม

การพัฒนาของเอ็มบริโอของการผสมข้ามชนิด Sun และคณะ (2009) ได้ศึกษาใน *Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura ที่ทำการผสมกับพันธุ์ป่า พบว่า เอ็มบริโอเกิดการแท้ง ซึ่งพบเอ็มบริโอปกติ 12 – 52 เปอร์เซ็นต์ ในช่วงเวลา 8 – 15 วันหลังการถ่ายเรณู (after pollination) หลังจากนั้นเอ็มบริโอจะเสื่อมสลายลงไป และใน Chickpea ผสมกับพันธุ์ป่า พบว่าการพัฒนาของเอ็มบริโอ ของการผสม *Phaseolus vulgaris* กับ *P. coccineus*. 15 วันหลังการถ่ายเรณู พบเปอร์เซ็นต์ของเอ็มบริโอปกติมากที่สุด หลังจากนั้นเอ็มบริโอมีลักษณะผิดปกติไป (Mont et al. 1993; Singh 1998; Mallikarjuna and Saxena 2002; Datson et al. 2006; Clarke et al., 2006 and Ndoutoumou et al., 2007)

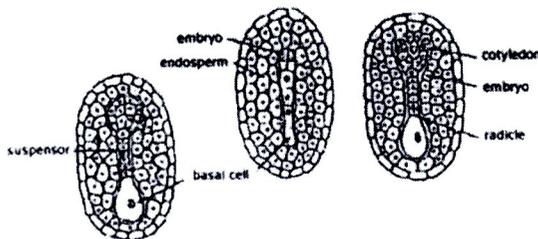
2.4.3.1 การพัฒนาเอ็มบริโอของพืชใบเลี้ยงคู่ ชั้นแรก ไชโกดจะแบ่งเซลล์ออกเป็นสองส่วนคือ apical cell (ส่วนบน) และ basal cell (ส่วนล่าง) basal cell (ภาพที่ 2.5) มีขนาดใหญ่กว่า จะมีการแบ่งเซลล์ครั้งแรกเป็น proembryo ซึ่งเซลล์ส่วนบนจะเจริญเป็นเอ็มบริโอที่แท้จริง แบ่งเซลล์ต่อไปจนมีรูปร่างค่อนข้างกลม แล้วแบ่งเซลล์แผ่แบนออกทั้งสองข้างคล้ายรูปหัวใจ แบ่งเซลล์ต่อไปทำให้เกิดเป็นใบเลี้ยงสูงขึ้นมาทั้งสองข้าง และเซลล์ส่วนบนและส่วนล่างก็จะมีลักษณะบิดยาวออก ส่วนที่อยู่ตรงกลางระหว่างใบเลี้ยง ทั้งสองจะเจริญกลายเป็น apical meristem ส่วนทางด้าน basal cell มีเซลล์ที่เจริญขึ้นมา มีลักษณะยาว เรียกว่า suspensor เซลล์บนสุดของ suspensor ซึ่งอยู่

ระหว่างรอยต่อของเอ็มบริโอที่แท้จริงกับ suspensor เรียกว่า hypophysis เมื่อแบ่งเซลล์ต่อไปจะเป็นจุดเริ่มของการเกิดรากและหวมกรากในพืชใบเลี้ยงคู่ต่อไป

2.4.3.2 การพัฒนาเอ็มบริโอของพืชใบเลี้ยงเดี่ยว การพัฒนาเอ็มบริโอในระยะแรกของพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ส่วนบนจะมีการแบ่งเซลล์ขยายใหญ่ขึ้นเป็นเอ็มบริโอที่แท้จริง เซลล์ส่วนล่างคือส่วนของ suspensor เอ็มบริโอมีลักษณะยาวออก และด้านที่จะเจริญไปเป็น scutellum จะหนาขึ้น (ภาพที่ 2.6) ส่วนด้านตรงข้าม scutellum จะเป็นส่วนของ epicotyl apex ซึ่งเป็นส่วนที่ล้อมรอบด้วยเนื้อเยื่อที่จะเจริญไปเป็น coleoptile ขณะเดียวกัน scutellum จะเจริญและขยายใหญ่ขึ้นล้อมเอ็มบริโอเอาไว้ หลังจาก scutellum ยาวขึ้นมาก และ coleoptile ล้อม apical meristem ไปบางส่วน epiblast จึงจะเจริญออกมา แขนงด้านล่างของเอ็มบริโอเหนือ suspensor จะมีรากแรกเกิดและหวมกรากเกิดขึ้น ซึ่งรากแรกเกิดจะมี coleorhiza หุ้ม

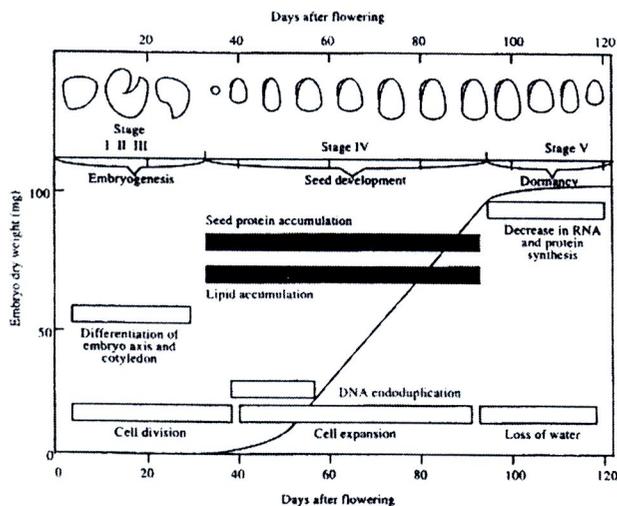
เมล็ดพืชที่เจริญเติบโตเต็มที่ประกอบด้วยส่วนต่าง ๆ ที่สำคัญ 3 ส่วนคือ เปลือก ดันอ่อน และเนื้อเยื่อหรืออวัยวะที่ทำหน้าที่เก็บสะสมอาหาร ระยะที่เมล็ดเจริญเติบโตเต็มที่นั้นเป็นระยะที่เมล็ดมีน้ำหนักแห้งสูงสุด ที่ระยะนี้เมล็ดมีลักษณะและองค์ประกอบต่าง ๆ ครบถ้วนสมบูรณ์ หากพิจารณาคุณรายละเอียดจากตารางที่ 2.4 ส่วนต่าง ๆ ของรังไข่มีการเปลี่ยนแปลงไปดังตารางดังกล่าว

2.4.4 การติดเมล็ด ในระหว่างการติดเมล็ดและการเจริญเติบโตพัฒนาของเอ็มบริโอและรังไข่ อุณหภูมิและความชื้น ในดินเป็นปัจจัยที่สำคัญที่สุด หากมีการผสมเกสรและการปฏิสนธิเกิดขึ้นแล้ว พืชขาดน้ำหรืออุณหภูมิลดลงในระดับที่สูงหรือต่ำเกินไป เมล็ดจะไม่มีการพัฒนา มีผลทำให้พืชไม่ติดเมล็ด ฉะนั้นการผลิตเมล็ดพันธุ์พืชแต่ละชนิดจึงกระทำได้ในสภาพแวดล้อมที่จำกัด เช่น การผลิตเมล็ดผักเมืองหนาวหลายชนิด ที่ไม่สามารถติดเมล็ด เมื่อนำมาปลูกในแถบร้อน (จวงจันท์, 2529)



ภาพที่ 2.2 กำเนิดเอ็มบริโอของ *Arabidopsis thaliana*

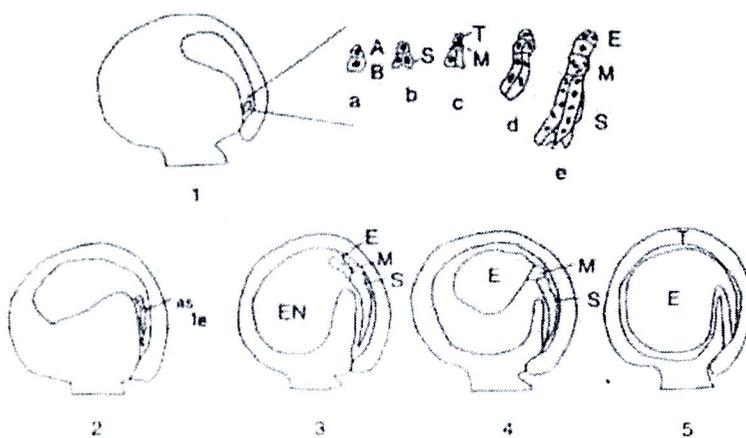
ที่มา : ลิลลี่ (2546)



ภาพที่ 2.3 ระยะและช่วงเวลาของการกำเนิดเอ็มบริโอและการสร้างเมล็ดของถั่วเหลืองพันธุ์

Forrest

ที่มา : Fosket (1994, อ้างถึงใน ลิลลี่, 2546)



ภาพที่ 2.4 การพัฒนาเอ็มบริโอในถั่ว Pea (*Pisum sativum*)

ที่มา : ลิลลี่ (2546)

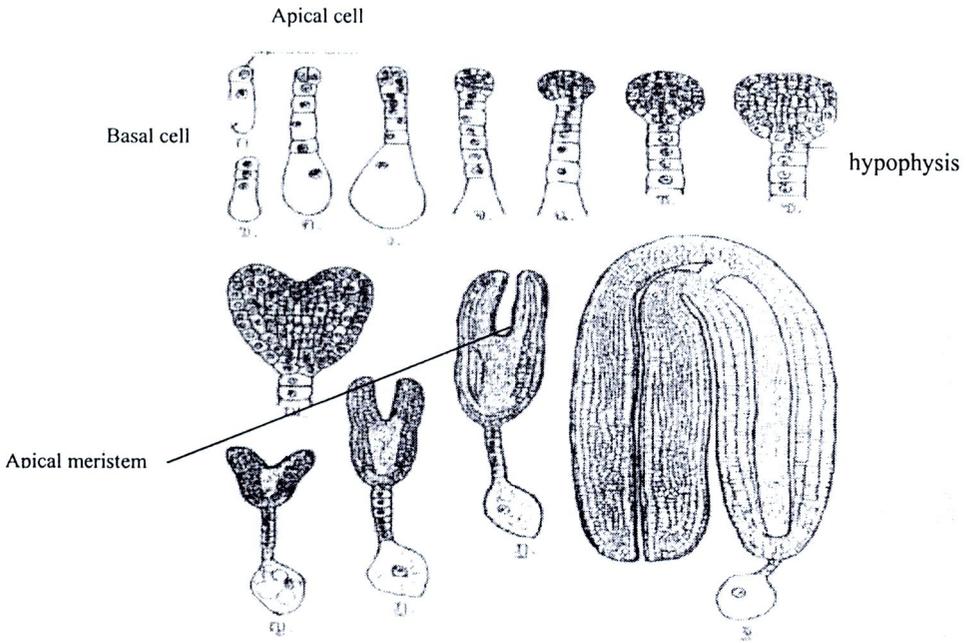
หมายเหตุ : 1, การแบ่งตัวของไซโกต (a) จากเซลล์ส่วนบน (A) และส่วนล่าง (B) เซลล์ส่วนล่าง

แบ่งตัวเป็น 2 เซลล์ติดกัน (b) เซลล์ส่วนบนแบ่งตัวขึ้นด้านบน (c) ทำให้เซลล์เดิมอยู่ตรงกลางของกลุ่มเซลล์ (M) ระหว่างเซลล์ส่วนบนสุด เซลล์ทั้ง 4 มีการยืดยาว (d, e) และเซลล์ส่วนล่างมีการแบ่งนิวเคลียสเพิ่มขึ้นและกระจายตัวกันอย่างอิสระ โดยการยืดยาวของส่วนดังกล่าวจะเกิดขึ้นในส่วนเอ็มบริโอแซค เชื่อมติดกับเอนโดสเปิร์ม (EM) เมื่อเอ็มบริโอเจริญเต็มที่จะอยู่ภายในส่วนของเมล็ด โดยมี testa ปกคลุมอยู่โดยรอบ

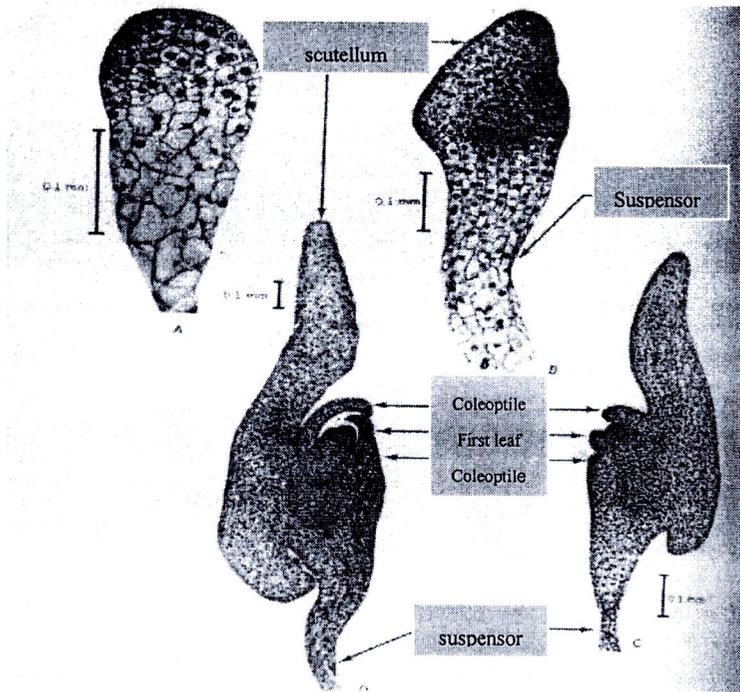
ตารางที่ 2.4 การเปลี่ยนแปลงของรังไข่

ขณะที่ดอกบาน		เมื่อเมล็ดสุกแก่
รังไข่ (ovary)	เปลี่ยนไปเป็น	ผล (fruit)
ผนังรังไข่ (ovary wall)	เปลี่ยนไปเป็น	เปลือกของผล (pericarp)
ออวูล (ovule)	เปลี่ยนไปเป็น	เมล็ด (seed)
เยื่อหุ้มออวูล (integuments)	เปลี่ยนไปเป็น	เยื่อหุ้มเมล็ด (seed coat)
นิวเซลลัส (nucellus)	เปลี่ยนไปเป็น	เพอริสเปอรัม (perisperm)
เอ็มบริโอ แซค (embryo sac)	ไม่ปรากฏให้เห็น	
แอนติโพดัลส์ (antipodals)	สลายตัวไป	
โพลาร์ นิวเคลียส (polar nuclei)	เปลี่ยนไปเป็น	เอนโดสเปิร์ม (endosperm)
ไข่ (egg)	เปลี่ยนไปเป็น	เอ็มบริโอ (embryo)
ซินเนอจิดส์ (synergids)	สลายตัวไป	
ไมโครไพล์ (micropyle)	เปลี่ยนไปเป็น	ไมโครไพล์ (micropyle)
ฟิโนคิวลัส (funiculus)	เปลี่ยนไปเป็น	ไฮลัม (hilum) (พืชตระกูลถั่ว)

ที่มา : จวงจันท์ (2529)



ภาพที่ 2.5 การพัฒนาเอ็มบริโอของพืชใบเลี้ยงคู่
ที่มา : เทียมใจ (2542)



ภาพที่ 2.6 การพัฒนาเอ็มบริโอของพืชใบเลี้ยงเดี่ยว
ที่มา: Esau (1977)