บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

ลิ้นจี่เป็นไม้ผลเขตกึ่งร้อน จัดอยู่ในตระกูล Sapindeceae มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Litchi chinensis* Sonn. และมีชื่อสามัญที่แตกต่างกันไปตามแต่ละท้องถิ่น เช่น Litchi, Lychee, Leechee เป็นต้น

ลิ้นจี่มีถิ่นกำเนิดในแถบตอนใต้ของประเทศจีน ในเขตมณฑลกวางตุ้ง ฟุ้กเกียนและทางตอนเหนือของเวียดนาม (Menzel, 2004) ซึ่งชาวจีนได้ทำการเพาะปลูกลิ้นจี่มานานกว่า 3,500 ปี ในปัจจุบันลิ้นจี่มีการแพร่กระจายปลูกไปทั่วโลก เช่น ประเทศอินเดีย สหรัฐอเมริกา (เกาะฮาวาย และรัฐฟลอริด้า) เวียดนาม กัมพูชา หมู่เกาะอินดีสตะวันตก บราซิล ออสเตรเลีย (รัฐควีนสแลนด์) รวมทั้งประเทศไทย สำหรับประเทศไทยมีแหล่งปลูกที่สำคัญ ได้แก่ ภาคเหนือ เช่น จังหวัดเชียงใหม่ เชียงราย พะเยา น่าน เลย และในภาคตะวันออก เช่น จังหวัดจันทบุรี (กรมวิชาการเกษตร, 2545)

กระบวนการเกิดดอก

การเกิดดอกของพืชต้องอาศัยกระบวนการต่างๆ ทางสรีรวิทยาที่ซับซ้อน โดยมีปัจจัยทั้งทางด้านสภาพแวดล้อมภายนอก ตลอดทั้งเกิดจากอิทธิพลภายในต้นพืช เช่นการเจริญเติบโตจากระยะเยาวภาพ (juvenile phase) ไปเป็นระยะเต็มวัย (mature phase) จากนั้นเมื่อสิ่งแวดล้อมเหมาะสมพืชจะถูกกระตุ้นให้สร้างดอกได้ซึ่งถือว่าเข้าสู่ระยะเจริญพันธุ์ อย่างไรก็ตามการชักนำการออกดอกของพืชจะถูกกำหนดโดยพันธุกรรม เช่นเดียวกับกระบวนการสรีรวิทยาอื่นๆ ในขณะที่สิ่งแวดล้อมที่จำเพาะจะทำปฏิกิริยาร่วมส่งผลให้พืชสร้างดอก โดยทั่วไปกระบวนการเกิดและพัฒนาของดอกแบ่งออกเป็นระยะต่างๆดังนี้ คือ

1) ระยะการเจริญเต็มวัย (maturation stage) พืชทั่วไปจะออกดอกได้เมื่อมีการเจริญเต็มวัย (mature) หมายถึง ความพร้อมของอายุของต้นพืชนอกเหนือจากอาหารสะสมและสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจึงตอบสนองต่อปัจจัยที่กระตุ้นให้เกิดดอกได้ ระยะที่พืชโตเต็มวัยจะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พันธุ์พืช ฤดูกาล และสภาพแวดล้อม ในไม้ยืนต้นซึ่งมีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบสลับกับการออกดอก มักมีระยะเวลาการเจริญเติบโตนานกว่าจะสามารถ

ออกดอกได้ เช่น มะม่วงจะออกดอกหลังจากปลูกด้วยเมล็ด 3-5 ปี และลิ้นจี่ประมาณ 4-5 ปี (Menzel, 1983)

2) ระยะชักนำ (induction stage) เป็นการเปลี่ยนแปลงขั้นแรกในการเกิดดอก พืชเริ่มมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นหรือชักนำจากปัจจัยต่างๆ ที่จะทำให้ระยะกิ่งใบเปลี่ยนเป็นระยะเจริญพันธุ์ เช่น แสง อุณหภูมิ อายุและความสมบูรณ์ของต้น เป็นระยะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงกระบวนการสร้างเมแทบอไลท์ต่างๆภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอก และลำเลียงฮอร์โมนนี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อที่ตาหรือยอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก ในการชักนำพืชจะถูกกระตุ้นจากปัจจัยที่อาจเหมือนหรือแตกต่างกันออกไป เช่น มะนาวสามารถกระตุ้นการออกดอกได้ด้วยการขาดน้ำ (Chaikiattiyos *et al*., 1994) ลิ้นจี่ ลำไย และมะม่วงสามารถกระตุ้นด้วยอุณหภูมิต่ำ (Batten and McConchie, 1995; Menzel, 1983) หรือกระตุ้นด้วยสารเคมีบางชนิด เป็นต้น (Davenport and Nunez-Elisea, 1997; นพดล, 2537)

3) ระยะการเกิดตาดอก (Initiation stage) เป็นระยะที่เริ่มเห็นการเปลี่ยนแปลงของตายอดที่จะเจริญเป็นดอก (floral primodial) โดยเซลล์เนื้อเยื่อเจริญเริ่มขยายมีลักษณะแบน และกว้างออกเนื่องจากเซลล์ใต้ชั้นเนื้อเยื่อชั้นผิว (epidermis) แบ่งตัวแบบขนานกับผิว ทำให้เกิดปุ่มเล็กๆ เป็นจุดเริ่มต้นของการเกิดดอก (สมบุญ, 2548)

4) ระยะการพัฒนาของดอก (Development stage) เป็นระยะที่มีการสร้างส่วนประกอบของดอกหลังจากตายอดเปลี่ยนเป็นตาดอกแล้วได้แก่ กลีบเลี้ยง กลีบดอก เกสรเพศผู้ เกสรเพศเมีย และฐานรองดอก โดยทั่วไปแล้วชั้นของกลีบเลี้ยง (calxy) จะถูกสร้างขึ้นก่อนส่วนประกอบชั้นอื่น ตามด้วยชั้นของกลีบดอก (corolla) ชั้นเกสรเพศผู้ (androecium) และชั้นเกสรเพศเมีย (gynoecium) ส่วนประกอบต่างๆของดอกจะมีการเจริญและพัฒนาขึ้นมาจนถึงระยะเวลาดอกบาน (anthesis) ถือเป็นขั้นสุดท้ายของการพัฒนาของดอกในพืช (สมบุญ, 2548)

ลักษณะของดอกลิ้นจี่ (อนันต์, 2547)

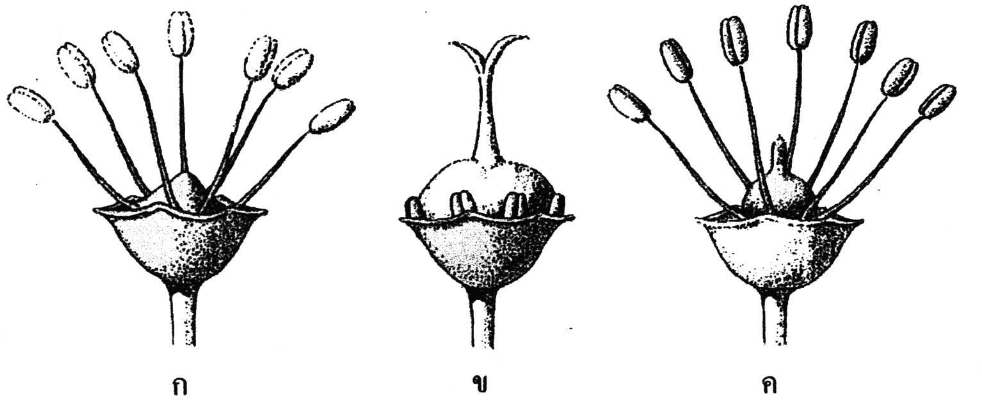
ดอกลิ้นจี่ที่มีการพัฒนาเต็มที่แล้ว จะมีลักษณะช่อดอกเป็นแบบชุดแยกแขนง (panicle) โดยภายในช่อดอกจะประกอบไปด้วยดอกเพศผู้และเพศเมียรวมอยู่ด้วยกันเรียกว่า ดอกแยกเพศร่วมต้นแกมดอกสมบูรณ์เพศ (polygamo-monoecious) ดอกลิ้นจี่มีลักษณะสีเหลืองอมเขียวอ่อน ขนาด 3-6 มิลลิเมตร ก้านดอกสั้นประมาณ 1.5 มิลลิเมตร บริเวณตาดอกมีขนอ่อนสีน้ำตาลดำปกคลุมอย่างหนาแน่น ในแต่ละดอกย่อยประกอบด้วยเกสรเพศผู้จำนวน 5-9 อัน ส่วนของกลีบเลี้ยงมีลักษณะเป็น

รูปถ้วย ปลายกลีบแหลมและสั้น ไม่พบส่วนของกลีบดอก (apetalous flower) ดังนั้น ลิ้นจี่เป็นดอกแยกเพศร่วมต้นแกมดอกสมบูรณ์เพศ จึงประกอบไปด้วย

1) **ดอกเพศผู้** ดอกชนิดนี้จะไม่พบส่วนของเกสรเพศเมียอยู่เลยซึ่งอาจจะเห็นในลักษณะเป็นเนินนูนขึ้นมาเล็กน้อยในตำแหน่งนั้น มีเกสรเพศผู้อยู่จำนวน 4-12 อัน โดยมีส่วนก้านอยู่ 6-8 ก้าน ยาวประมาณ 4 มิลลิเมตร สีขาว ที่ปลายก้านจะเห็นอับเกสรสีเหลือง เมื่อปริแตกออกจะให้ละอองเกสร ดอกชนิดนี้จะไม่ติดผล แต่มีส่วนช่วยให้ดอกที่ทำหน้าที่เป็นดอกเพศเมียติดผล

2) **ดอกกะเทยที่ทำหน้าที่เป็นดอกเพศเมีย** ดอกชนิดนี้มีส่วนของเกสรเพศเมียที่สมบูรณ์เจริญขึ้นมาชัดเจน ที่ส่วนโคนจะมองเห็นรังไข่ที่ประกอบด้วย 2 carpel เชื่อมต่อกับส่วนก้านเกสรเพศเมียจนถึงส่วนปลายยอดที่แยกออกเป็น 2 แฉก มีเกสรเพศผู้จำนวน 5-6 อันล้อมรอบส่วนของรังไข่ มีก้านสั้น โดยปกติแล้วดอกเพศผู้ในดอกชนิดนี้จะไม่มีการปริแตกของเกสร

3) **ดอกกะเทยที่ทำหน้าที่เป็นดอกเพศผู้** ดอกชนิดนี้มีลักษณะคล้ายกับดอกชนิดแรก โดยที่เกสรเพศเมียอาจมีขนาดเท่ากันหรือเล็กกว่า ส่วนที่แตกต่างกันอย่างชัดเจนก็คือบริเวณส่วนปลายของ ยอดเกสรเพศเมีย (stigma) ไม่มีการปริแยกออกเป็น 2 แฉก ดอกชนิดนี้จะทำหน้าที่เป็นดอกเพศผู้ปลดปล่อยละอองเกสรเพศผู้ออกมา ส่วนเกสรเพศเมียจะไม่ทำงาน



ภาพที่ 1 ดอกเพศผู้ (ก) ดอกกะเทยที่ทำหน้าที่เป็นดอกเพศเมีย (ข)
และดอกกะเทยที่ทำหน้าที่เป็นดอกเพศผู้ (ค)

ปัจจัยที่มีผลต่อการชักนำการออกดอกของลิ้นจี่

ปัญหาสำคัญในการผลิตลิ้นจี่ในปัจจุบันคือการติดดอกออกผลไม่สม่ำเสมอทุกปี ในบางปีที่ลิ้นจี่ออกดอกมาก ปีถัดไปจะออกดอกน้อยหรือไม่ออกดอกเลย ทั้งนี้เนื่องจากการออกดอกของลิ้นจี่จะต้องอาศัยปัจจัยหลายๆ อย่างประกอบเข้าด้วยกัน ดังนี้

1) อัตราการสังเคราะห์แสง

กระบวนการสังเคราะห์แสงเกี่ยวข้องกับก๊าซออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์ ดังนั้นนักวิทยาศาสตร์จึงสามารถตรวจวัดอัตราการสังเคราะห์แสงได้จากการติดตามการเปลี่ยนแปลงปริมาณหรือความเข้มข้นของก๊าซทั้งสองชนิดนี้ ในปัจจุบันเทคนิคการวัดอัตราการสังเคราะห์แสงของพืชที่นิยมมากที่สุด คือ การตรวจวัดอัตราการแลกเปลี่ยน CO_2 ระหว่างพืชกับอากาศ โดยมีหลักการทำงานพื้นฐานคือแลกเปลี่ยน CO_2 จากกระบวนการสังเคราะห์แสงกับอากาศทำให้ความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศเปลี่ยนแปลงไป ดังนั้นจึงใช้ค่าการเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศของระบบ และประเมินปริมาณ CO_2 ที่เปลี่ยนแปลงไปเพื่อคำนวณอัตราการแลกเปลี่ยน CO_2 ระหว่างพืชและอากาศได้ จากการศึกษาของ Shivashankara *et al.* (2000) ได้ทำการวัดอัตราการสังเคราะห์แสง การปิดเปิดปากใบและการสะสมความเข้มข้นของ CO_2 ในกิ่งมะม่วงที่ออกดอกและไม่ออกดอก พบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงและการปิดเปิดปากใบจะสูงในกิ่งที่ไม่ออกดอกเมื่อเทียบกับกิ่งที่ออกดอก โดยการสังเคราะห์แสงที่ลดลงอาจไม่เกี่ยวข้องกับความแปรปรวนของสถานะของน้ำในใบเพราะปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (water content ; RWC) ในใบไม่มีความแตกต่างกัน Stitt *et al.* (1989) พบว่าการสะสมปริมาณคาร์โบไฮเดรตในกิ่งที่มีการออกดอกสามารถไปยับยั้งการทำงานของกระบวนการ carboxylation แต่ความต้องการคาร์โบไฮเดรตที่เพิ่มมากขึ้นในช่วงการออกดอกอาจจะไปทำให้คาร์โบไฮเดรตที่สะสมไว้ก่อนหน้านี้ลดลง ซึ่งผลที่ตามมาจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มมากขึ้น

2) คาร์โบไฮเดรต

คาร์โบไฮเดรตเป็นผลิตภัณฑ์ที่ได้มาจากกระบวนการสังเคราะห์แสง ประกอบด้วยสารชีวเคมีที่เป็นสารอินทรีย์จำพวกอัลดีไฮด์ หรือคีโตน ที่มีหมู่ไฮดรอกซิล (OH^-) หลายหมู่ในโมเลกุล ธาตุที่เป็นองค์ประกอบคาร์โบไฮเดรต ได้แก่ คาร์บอน ไฮโดรเจน และออกซิเจน (พนม, 2531) คาร์โบไฮเดรตแบ่งออกเป็น 2 ประเภท ได้แก่คาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้าง (structural carbohydrate) ได้แก่ เซลลูโลส (cellulose) เฮมิเซลลูโลส (hemicellulose) และลิกนิน (lignin) ถูกจัดอยู่ในประเภทคาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้างที่ไม่ได้ทำหน้าที่สะสมอาหาร (food reserve)

และไม่สามารถเคลื่อนย้ายได้ และคาร์โบไฮเดรตที่ไม่อยู่ในรูปโครงสร้าง (total nonstructural carbohydrate: TNC) ได้แก่ แป้งซึ่งอยู่ในรูปอาหารสะสม และกลูโคส ฟรุกโตส ซูโครสและเด็กซ์ตริน (dextrin) ซึ่งเป็นรูปที่เคลื่อนย้ายได้ (Davidson, 2000)

พืชมีความต้องการคาร์โบไฮเดรตเพิ่มมากขึ้นตามอายุ ทำให้ผลต่างระหว่างการสังเคราะห์แสง หรือการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตกับการหายใจ เป็นตัวกำหนดปริมาณ คาร์โบไฮเดรตที่ถูกสะสมไว้ นอกจากนี้พบว่า การสังเคราะห์โปรตีนมีผลกระทบต่อการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตในขณะที่พืชมีการสังเคราะห์โปรตีนจะมีการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตลดลง (สุรนันต์, 2526)

การศึกษาของ Chaitrakulsup (1981) พบว่าปริมาณ TNC ในใบหรือในกิ่งของลิ้นจี่จะเพิ่มขึ้นในช่วงการออกดอกหรือแตกใบอ่อน ส่วนระดับของ TNC ไม่ได้ลดลงหรือเพิ่มขึ้น ในทำนองเดียวกับ พรพันธ์และสุรนันต์ (2530) กล่าวว่าปริมาณคาร์โบไฮเดรตในกิ่งของส้มเขียวหวานมีแนวโน้มลดลงและจะลดลงต่ำที่สุดในระยะที่มีการผลิยอดใหม่ ส่วน Menzel *et al.* (1995) จึงได้ทำการศึกษาการสะสมคาร์โบไฮเดรตภายในต้นลิ้นจี่ พบว่าปริมาณคาร์โบไฮเดรตจะเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องตลอดช่วงการพัฒนาของช่อดอก แต่กลับไม่พบความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคาร์โบไฮเดรตเดิมที่สะสมก่อนการออกดอก นอกจากนี้การเปลี่ยนแปลงปริมาณคาร์โบไฮเดรตในต้นลิ้นจี่ที่ได้รับอุณหภูมิต่ำ (20/12.5 องศาเซลเซียส) และอุณหภูมิสูง (30/12.5 องศาเซลเซียส) โดยต้นที่ได้รับอุณหภูมิต่ำสามารถออกดอกได้ ในขณะที่ต้นที่ได้รับอุณหภูมิสูงไม่พบการออกดอก ส่วนปริมาณคาร์โบไฮเดรตในใบและกิ่งลิ้นจี่ทั้งสองกรรมวิธีไม่มีความแตกต่างกัน ดังนั้นปริมาณคาร์โบไฮเดรตในกิ่งจึงอาจไม่อยู่ในระดับต่ำจนเป็นสาเหตุหลักของการออกดอกลิ้นจี่ แต่ปริมาณคาร์โบไฮเดรตในกิ่งของต้นที่ออกดอกจะสูงกว่าต้นที่ไม่ออกดอก อาจเนื่องมาจากต้นที่ไม่ออกดอกมีการผลิใบใหม่และการเจริญของใบต้องการคาร์โบไฮเดรตมากกว่าการเจริญของดอก จึงทำให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตในกิ่งลดลงอย่างรวดเร็วในช่วงการเจริญทางใบ และจะสะสมคาร์โบไฮเดรตในกิ่งเพิ่มสูงขึ้นในช่วงการเจริญของดอก

นอกจากนี้ยังมีแนวความคิดที่ว่าการออกดอกของพืชขึ้นอยู่กับอัตราส่วนของคาร์โบไฮเดรต และไนโตรเจน (C/N ratio) ในต้นพืช ถ้าปริมาณไนโตรเจนสูงจะส่งเสริมการสร้างใบ และกิ่ง ทำให้การสร้างดอกของพืชเกิดยากหรือช้า ในขณะที่ปริมาณคาร์โบไฮเดรตหรือ สารประกอบคาร์บอนในพืชมีมาก หรือพืชอยู่ในสภาพที่ได้รับปุ๋ยฟอสฟอรัส และโพแทสเซียมสูง จะกระตุ้นการสร้างตาดอกของพืช (สมบุญ, 2548) ศศิธร (2533) พบว่าปริมาณ TNC และ TN (total nitrogen) มีผลต่อการออกดอกของลิ้นจี่ โดยอัตราส่วนระหว่าง TNC ต่อ TN จะสูงในช่วงก่อนการออกดอกจะทำให้มีเปอร์เซ็นการออกดอกเพิ่มสูงขึ้น เช่นเดียวกับ

ดารณี และตระกูล (2545) พบว่าปริมาร TNC TN และC/N ratio ในยอดลำไยที่ได้รับสาร $KClO_3$ มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับสาร แต่ปริมาณ TNC ในใบไม่มีความแตกต่างกันอาจเนื่องจากเป็นแหล่งสังเคราะห์คาร์โบไฮเครตแล้วส่งออกไปยังส่วนอื่นๆของพืช ไม่ได้เก็บสะสมไว้ ทำให้ปริมาณ TNC ในใบมีน้อยกว่าในยอดและราก อย่างไรก็ตามพบว่า อัตราส่วนระหว่างคาร์โบไฮเครต และไนโตรเจนไม่มีผลในการชักนำการออกดอกในมะกอก แต่มีบทบาทในการสร้างตาดอก และการพัฒนาของตาดอก รวมถึงผลผลิตในปีถัดไป (Ulger *et al.*, 2004) และในอดีตอัตราส่วนของ C/N จะเป็นสมมติฐานหนึ่งที่ถูกใช้ในการอธิบายเกี่ยวกับกระบวนการชักนำการออกดอกในพืชหลายชนิด โดยเชื่อว่าอัตราส่วน C/N เป็นตัวควบคุมการออกดอก แต่จากผลการศึกษาของ Wijarn (2008) พบว่าอัตราส่วน C/N ไม่มีความสัมพันธ์กับการชักนำการออกดอกของลำไยที่ได้รับสาร $KClO_3$ เนื่องจากไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญระหว่างต้นที่ออกดอก และไม่ออกดอก ดังนั้นอาจกล่าวได้ว่าธาตุอาหารไม่ได้เป็นตัวควบคุมการออกดอก แต่เป็นเพียงส่วนสนับสนุนการออกดอกเท่านั้น (Bernier *et al.*, 1993)

3) ธาตุอาหารพืช

ธาตุอาหารแต่ละชนิดในพืชมีบทบาทต่อการเจริญเติบโตของพืชแต่ละชนิดแตกต่างกันไป เมื่อขาดธาตุอาหารที่จำเป็น (essential elements) พืชจะแสดงอาการขาดธาตุอาหารนั้นๆ ออกมา แต่ถ้าพืชได้รับธาตุอาหารอย่างเพียงพอจะส่งเสริมการเจริญเติบโตของพืชจนครบวงชีพ มีการสร้างดอก ผล และเมล็ดจนสมบูรณ์ ผลผลิตของพืชจะเพิ่มขึ้น เมื่อดินมีธาตุอาหารที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืช เช่น ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม และธาตุอื่นๆ อย่างเพียงพอ

ตารางที่ 1 บทบาทของธาตุอาหารพืช

กระบวนการ	ธาตุที่มีบทบาทสำคัญ								
	ธาตุหลัก			ธาตุรอง			จุลธาตุ		
การสังเคราะห์แสง	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe, Zn	Cu, Cl	Mn, B
การหายใจและการใช้คาร์โบไฮเดรต	N	P	K	Mg	S		Mn	Zn	Cu
การสังเคราะห์และการใช้โปรตีน	N	P	K	Mg	S		Fe, Mo	Mn, Ni	Zn
การสังเคราะห์กรดนิวคลีอิก	N	P	K	S			Zn	B	
เสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์และเยื่ออื่นๆ	N	P		Ca	S		Zn	B	Mo
การสังเคราะห์ออกซินและการควบคุมบทบาทของออกซิน	N	P		Ca			Zn	Cu	
การเคลื่อนย้ายของอินทรีย์สารทางโฟลเอ็ม	N						B		
ความแข็งแรงของผนังเซลล์				Ca	Mg		B	Cu	
การลดพิษของอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ในเซลล์	N	P					Mn, Fe	Cu, B	Zn

ที่มา : ยงยุทธ (2546)

3.1) ไนโตรเจน

เนื้อเยื่อพืชส่วนที่อยู่เหนือดินมีไนโตรเจน 3-4% นับว่ามีปริมาณความเข้มข้นสูงกว่าธาตุอาหารอื่นๆ เช่น คาร์บอน ไฮโดรเจน และออกซิเจน ธาตุไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบที่สำคัญขององค์ประกอบหลักของ 1) คลอโรฟิลล์ซึ่งพืชใช้ในกระบวนการการสังเคราะห์แสง 2) กรดอะมิโนซึ่งเป็นโครงสร้างของโปรตีน โปรตีนบางชนิดทำหน้าที่เป็นหน่วยโครงสร้างในเซลล์พืช 3) ขณะที่ตัวอื่นๆ ทำหน้าที่เป็นเอนไซม์ทำให้เกิดปฏิกิริยาเคมีซึ่งเป็นพื้นฐานของสิ่งมีชีวิต เช่น ATP (adenosine triphosphate) ซึ่งจะยอมให้เซลล์เก็บรักษาและใช้ประโยชน์จากพลังงานที่ปล่อยออกมาในกระบวนการเมตาบอลิซึม 4) และในกระบวนการการสืบพันธุ์ ไนโตรเจนจะเป็นองค์ประกอบสำคัญของกรดนิวคลีอิก เช่น DNA (deoxyribonucleic acid) ทำหน้าที่เป็นศูนย์ข้อมูลทางพันธุกรรม และ RNA (ribonucleic acid) ทำหน้าที่สังเคราะห์โปรตีน 5) นอกจากนี้ยังเป็นองค์ประกอบที่สำคัญของออกซินและไซโคนินซึ่งเป็นฮอร์โมนที่พืชสังเคราะห์ขึ้น (ยงยุทธ, 2543)

Michael (1997) กล่าวว่าไนโตรเจนส่งเสริมการสร้างไซโตไคนินและออกซิน ในสภาพการขาดไนโตรเจนจะทำให้การสังเคราะห์ไซโตไคนินในรากช้าลงจึงไปส่งเสริมการสังเคราะห์กรดแอ็บไซสิกทำให้พืชเข้าสู่การชราภาพเร็วขึ้น เช่นเดียวกับ Sakakibara *et al.* (2006) ที่ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างไนโตรเจนและไซโตไคนิน พบว่าไนโตรเจนในรูปของไนเตรทจะไปกระตุ้นการทำงานของชุดยีนในรากและใบเพื่อที่จะสร้างกรดอะมิโนสำหรับใช้ในการเจริญเติบโตและควบคุมการสังเคราะห์ไซโตไคนิน

3.2) ฟอสฟอรัส

ฟอสฟอรัสเป็นธาตุอาหารที่จำเป็นต่อพืชทั้งเป็นส่วนหนึ่งของสารประกอบที่เป็นโครงสร้างหลักของพืช เช่น เป็นส่วนประกอบของ DNA และ RNA และเป็นตัวช่วยในการแปลงปฏิกิริยาทางชีวเคมีที่สำคัญจำนวนมากภายในพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งการจับและเปลี่ยนพลังงานแสงให้เป็นสารประกอบที่เป็นประโยชน์แก่พืช เช่น ATP เป็นต้น ดังนั้นฟอสฟอรัสจึงจำเป็นต่อการกระตุ้นพัฒนาการของราก เพิ่มความแข็งแรงของลำต้น การสร้างตาดอกและผลิตเมล็ด เป็นต้น

โดยทั่วไปฟอสฟอรัสประกอบอยู่ในพืชระหว่าง 0.1-0.5% ของน้ำหนักแห้ง หากพืชขาดฟอสฟอรัสจะมีผลต่อพืชโดย 1) ยับยั้งปฏิกิริยาในวัฏจักรกรดซิตริกทำให้เกิดการสะสมกรดไพรูวิก 2) ยับยั้งการสังเคราะห์โปรตีนจนส่งผลให้ความเข้มข้นของสารประกอบไนโตรเจนที่ไม่มีโปรตีนเพิ่มสูงขึ้น 3) ยับยั้งการสังเคราะห์แป้งและเซลลูโลสส่งผลให้ระดับน้ำตาลสูงผิดปกติ จึง

ทำให้เร่งการสังเคราะห์สารแอนโธไซยานิน 4) ยับยั้งหรือขัดขวางการเจริญเติบโตของพืช นอกจากนี้ยังส่งผลให้การออกดอกและพัฒนาการของดอกจะเกิดอย่างเชื่องช้า การออกดอกและการสุกของผลจะล่าช้าออกไปโดยเฉพาะเมื่อมีการขาดไนโตรเจนร่วมอยู่ด้วย (ยงยุทธ, 2543)

โมโนโพแทสเซียมฟอสเฟต (Mono-Potassium Phosphate; MKP) หรือ 0-52-34 มีสูตรโครงสร้าง คือ KH_2PO_4 มีลักษณะเป็นผงสีขาวประกอบด้วยฟอสฟอรัส 52% (P_2O_5) และโพแทสเซียม 34% (K_2O) มีมวลโมเลกุล เท่ากับ 136.086 g/mol มีความสามารถในการละลายน้ำได้ 100% (22 g/น้ำ 100 ml) ที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส

3.3) โพแทสเซียม

โพแทสเซียมเป็นธาตุอาหารสามารถเคลื่อนที่ได้ดีในพืชและมีบทบาทสำคัญเกี่ยวกับกระบวนการเมตาบอลิซึมของพืชมากมาย เช่น 1) ควบคุมอัตราการสังเคราะห์แสงและการหายใจ หากพืชขาดโพแทสเซียมในระยะแรกการสังเคราะห์แสงลดลง ส่วนการหายใจจะเพิ่มขึ้น ทั้งนี้เนื่องจากมีผลต่อการควบคุมการปิดเปิดของปากใบในการแพร่กระจายก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบ และจากการสะสมน้ำตาลในใบเพราะการเคลื่อนย้ายน้ำตาลชะงัก 2) การเคลื่อนย้ายน้ำตาลออกจากใบ 3) ควบคุมการปิดเปิดของปากใบ 4) กระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ และ 5) มีบทบาทในกระบวนการสังเคราะห์โปรตีนและการแบ่งเซลล์ของพืช (สมบุญ, 2548)

ความเข้มข้นของโพแทสเซียมในพืชจะผันแปรระหว่าง 1.0 และ 6.0% ของน้ำหนักแห้ง ซึ่งปกติจะสูงกว่าธาตุที่มีประจุบวกอื่นๆ ในพืชที่มีความเข้มข้นของโพแทสเซียมในระดับปานกลางหรือมีน้อยมาก ความเข้มข้นของโพแทสเซียมจะมีสูงสุดในส่วนของพืชที่มีอายุน้อยและอยู่ในช่วงกำลังเจริญเติบโตเพราะมีกิจกรรมการสร้างและเผาผลาญสารอาหารสูงจึงต้องการโพแทสเซียมมาก ในใบแก่จะมีโพแทสเซียมอย่างอุดมสมบูรณ์เมื่อได้รับโพแทสเซียมอย่างเพียงพอเท่านั้น เช่นเมื่อมีการให้ปุ๋ยโพแทสเซียมในปริมาณมาก การดูดใช้โพแทสเซียมจึงค่อยๆ เพิ่มขึ้นตลอดระยะเวลาการเจริญเติบโตจนถึงระยะออกดอก ถ้าพืชสามารถดูดใช้โพแทสเซียมได้มากผลผลิตจะยิ่งเพิ่มสูงขึ้น

4) ฮอร์โมนภายในต้น

4.1) ออกซิน (Auxin)

ออกซินเป็นสารที่พืชสร้างขึ้นได้เองตามธรรมชาติ โดยส่วนใหญ่จะสร้างในรูป Indole-3-acetic acid หรือ IAA ออกซินมีผลต่อกระบวนการเจริญเติบโตของพืชหลายกระบวนการ เช่น กระตุ้นการแบ่งเซลล์ เร่งการขยายตัวของเซลล์ ควบคุมการแตกราก ยับยั้งการเจริญของตาข้าง ป้องกันการร่วงของใบ กิ่ง และผล เร่งการออกดอก ส่งเสริมการเปลี่ยนเพศดอก และเพิ่มการติดผล เป็นต้น (สมบุญ, 2548)

ออกซินเป็นฮอร์โมนพืชชนิดเดียวที่เคลื่อนที่แบบมีทิศทางใดทิศทางหนึ่ง (basipetal direction) เนื่องจากปลายยอดเป็นแหล่งสร้างหลักของออกซินในพืช ดังนั้นจึงมีความแตกต่างของความเข้มข้นของออกซินกระจายไปทั่วทั้งต้น โดยที่ปลายยอดจะมีความเข้มข้นมากที่สุดและลดน้อยลงมาตามระยะห่างจากปลายยอด จนกระทั่งมีความเข้มข้นน้อยที่สุดที่ปลายราก ความแตกต่างของความเข้มข้นออกซินนี้มีอิทธิพลต่อกระบวนการต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกับการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช IAA ที่พืชสร้างขึ้นในใบที่เติบโตเต็มที่แล้วสามารถลำเลียงไปยังส่วนต่างๆ ของพืชได้ทางโฟลเอ็ม ซึ่งจะสามารถลำเลียงได้ด้วยความเร็วและในระยะทางไกล นอกจากนี้ IAA ที่อยู่ในรูปอิสระส่วนใหญ่จะจับคู่กับสารประกอบอื่นด้วยพันธะโควาเลนท์ เรียกว่า conjugated auxin (bound auxin) (พูนพิภพ, 2549)

ในขณะที่พืชมีการเจริญเติบโตในส่วนของการสืบพันธุ์จะพบการเปลี่ยนแปลงของออกซินจากการเป็นตัวกระตุ้นในระยะการพัฒนาทางลำต้นและใบมาเป็นตัวยับยั้งการพัฒนาทางการสืบพันธุ์ โดยพบว่าออกซินสามารถยับยั้งการเกิดตาดอก มีการศึกษาการให้ออกซินกับพืชวันสั้นในสภาพวันสั้นจะทำให้พืชไม่ออกดอก แสดงว่าออกซินที่ได้จากภายนอกเป็นตัวยับยั้งการสร้างตาดอก (Zeevaart, 1987) Liang *et al.* (1987) และ Chen (1990) ได้อธิบายระดับ IAA ของลิ้นจี่ในใบอ่อนจะสูงกว่าในใบแก่ และยังยืนยันว่าพืชจะสร้างตาดอกได้ต่อเมื่อระดับ IAA ในพืชต้องมีระดับต่ำเท่านั้น

นอกจากนี้ออกซินยังมีผลต่อการยับยั้งฮอร์โมนที่ควบคุมการเกิดรากใหม่ และการพัฒนาของราก (Menzel and Waite, 2005; Torrey, 1976) เมื่อความเข้มข้นของออกซินที่รากสูงจะมีผลต่อการยับยั้งการพัฒนาตายอดและส่งเสริมการเจริญของราก ซึ่งรากที่เกิดขึ้นใหม่จะมีระดับฮอร์โมนไซโตไคนินสูง ถึงแม้ว่าออกซินในปริมาณสูงจะมีผลต่อการยังยั้งการเกิดตาดอกก็ตาม แต่ออกซินก็ยังจำเป็นต่อการพัฒนาของดอกในระยะที่ดอกมีการเจริญเติบโต หากพืชขาดออกซินจะทำให้อวัยวะในการสืบพันธุ์ของดอกไม่สมบูรณ์ เช่น การเกิดยอดเกสรเพศเมีย หรืออวัยวะของดอกเจริญไม่สมบูรณ์ (Cheng and Zhoa, 2007) เช่นเดียวกับการศึกษาของ Koshita *et al.* (1999) ที่ศึกษาถึง

ความสัมพันธ์ของฮอร์โมนในใบ และตาดอกที่กำลังพัฒนาของส้ม พบว่าในช่วงที่สร้างตาดอก ปริมาณ IAA ลดลงต่ำกว่าในระยะที่มีการเจริญและพัฒนาตาดอก

4.2) ไซโตไคนิน (Cytokinins)

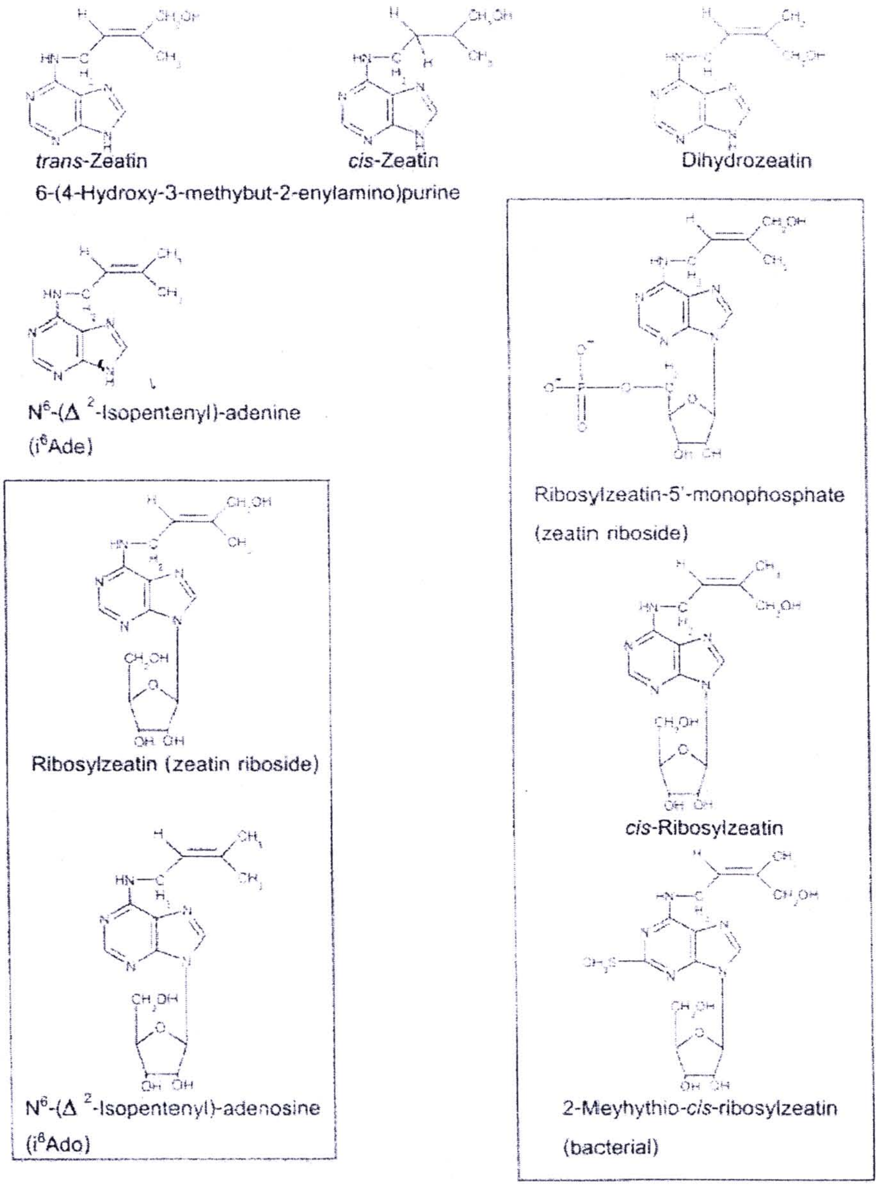
ไซโตไคนินที่พบมากที่สุดในธรรมชาติส่วนใหญ่อยู่ในรูปของ zeatin หรือ 6-(4-hydroxy-3-methylbut-2-enylamino) purine ซึ่งพบในแบคทีเรียบางชนิดและพืชชั้นสูง เนื่องจาก side chain ของ zeatin มีพันธะคู่ (double bond) จึงมีได้ทั้ง *trans* หรือ *cis* configuration ซึ่งมีฤทธิ์ทางชีววิทยาเท่าเทียมกัน แต่ zeatin ที่พบในธรรมชาติจะเป็น *trans* configuration นอกจากนี้ยังพบสารอื่นๆ ที่มีโครงสร้างหลักเป็น aminopurine ที่มีฤทธิ์ทางชีววิทยาใกล้เคียงกับ zeatin อีกหลายชนิดโดยมี side chain แตกต่างกัน

กระบวนการสังเคราะห์ free cytokinins เป็นคนละกระบวนการกับไซโตไคนินที่เป็นส่วนของ t-RNA ซึ่งเกิดจากกระบวนการพิมพ์รหัส (transcription) ของยีน ในกระบวนการนี้มีส่วนของ adenine residue ที่เฉพาะของการสร้าง t-RNAs ถูกเปลี่ยนเป็นไซโตไคนิน ส่วนการสังเคราะห์ free cytokinins เกิดจากเอนไซม์ cytokinin synthase ทำหน้าที่ transfer isopentenyl group ของ Δ^2-IPP ไปให้ adenosine monophosphate (AMP) ให้เป็น isopentenyl ribotide ซึ่ง ribotide นี้ไม่ใช่ major cytokinin ที่พบในพืชชั้นสูง แต่จะเปลี่ยนต่อไปเป็น zeatin และไซโตไคนินชนิดอื่นๆ ต่อไป เพราะฉะนั้น free cytokinin ในเนื้อเยื่อพืชจึงอาจมาจากทั้งการสังเคราะห์ทาง Δ^2-IPP และการสลายของ t-RNA เพราะพบไซโตไคนินมากกว่าที่มาจากการสลายตัวของ t-RNA เพียงอย่างเดียว

แหล่งสร้างไซโตไคนินส่วนใหญ่อยู่บริเวณปลายราก และสัญญาณจากยอดสามารถควบคุมการลำเลียงไซโตไคนินจากรากขึ้นมาทางไซเล็มในรูปของ zeatin ribosides พร้อมกับน้ำและธาตุอาหาร เมื่อ zeatin ribosides ลำเลียงขึ้นมายังใบหรือเมล็ดแล้วจะเปลี่ยนเป็น free base (active form) หรือ glucosides (storage form) ขึ้นอยู่กับสภาวะการเจริญเติบโตของพืชถ้าอยู่ในระยะใบอ่อนไซโตไคนินจะอยู่ในรูป free base ซึ่งจะควบคุมการแบ่งเซลล์ การพัฒนาของคลอโรพลาสต์ และการขยายขนาดของเซลล์ เมื่อใบมีการเจริญมากขึ้นไซโตไคนินอาจเปลี่ยนรูปไป เช่น เป็น zeatin ribonucleotide หรือ I^6Ade ribonucleotide เป็นต้น และอาจไม่เคลื่อนย้ายออกจากใบอีกเลยก็ได้ หรือในเมล็ดพบไซโตไคนินในรูป glucosides และเมื่อเมล็ดเริ่มงอกจะพบ free cytokinin เพิ่มขึ้น ซึ่งสัมพันธ์กับปริมาณ cytokinin glucosides ที่ลดลง ไซโตไคนินสามารถเปลี่ยนรูปให้อยู่ในสภาพที่เป็น active form หรือ inactive form ได้ขึ้นอยู่กับระยะการเจริญเติบโตของพืช นอกจากนี้พืชหลายชนิดเมื่อปริมาณไซโตไคนินในเซลล์สูง จะชักนำให้มีการสังเคราะห์

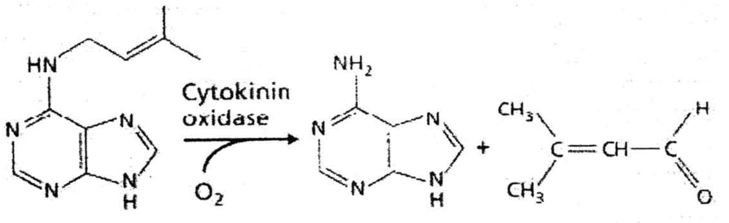
สำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ ห้องสมุดงานวิจัย

เอนไซม์ cytokinin oxidase **เพื่อกำจัดปริมาณของไซโตไคนินให้อยู่ในระดับที่พืชต้องการเพื่อการพัฒนารูปแบบการเจริญเติบโต** (morphogenesis) **ของพืชอย่างสมบูรณ์**



ภาพที่ 2 โครงสร้างของไซโตไคนินที่พบในธรรมชาติ (Taiz and Zeiger, 2006)

สำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ
ห้องสมุดงานวิจัย
วันที่........21 ธ.ค. 2554
เลขทะเบียน........242959
เลขเรียกหนังสือ..........



ภาพที่ 3 กระบวนการกำจัดไซโตไคนิน (Taiz and Zeiger, 2006)

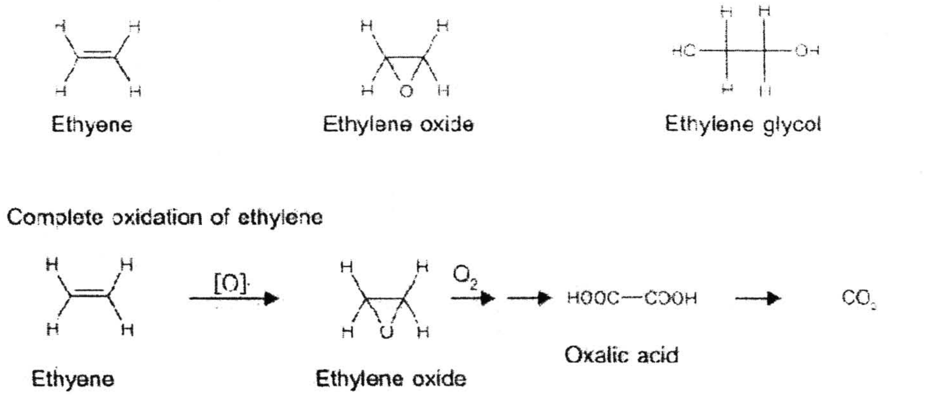
จากที่ได้กล่าวถึงเบื้องต้นยืนยันได้ว่าไซโตไคนินน่าจะมีบทบาทสำคัญในการพัฒนาส่วนต่างๆทางด้านสรีรวิทยาโดยเฉพาะระยะการออกดอกของพืช Menzel and Waite (2005) ได้ทำการตรวจวัดปริมาณไซโตไคนินในตายอดและท่อลำเลียงน้ำของลิ้นจี่โดยวิธี bioassay พบว่าในขณะที่ตายอดอยู่ในระยะพักตัวจะมีการสะสม zeatin และ zeatin riboside โดยปริมาณไซโตไคนินจะเพิ่มสูงขึ้นในระยะที่พืชมีการออกดอกและจะมีปริมาณลดต่ำลงในระยะที่พืชมีการแตกใบอ่อน (Hegele *et al*., 2004; Chen *et al*., 1997) ซึ่งอาจเป็นไปได้ว่าปริมาณ zeatin riboside ที่เพิ่มสูงขึ้นในช่วงที่ตายอดอยู่ในระยะพักตัว รากพืชจะมีการเจริญเติบโตเพิ่มสูงขึ้นเช่นกัน ดำเนินการสังเคราะห์ไซโตไคนินที่รากจึงส่งผลให้ทำลายระยะพักตัวของตายอด (O'Hare, 2002) จากการศึกษาของ Chen (1987) กล่าวว่าปริมาณไซโตไคนินในยอดลำไยจะเพิ่มสูงขึ้นมากในช่วง flower bud initiation ซึ่งอาจเกิดจากการเคลื่อนย้ายไซโตไคนินจากรากสู่ยอด หรืออาจจะจากการไฮโดรไลท์ไซโตไคนินที่จับกับสารโมเลกุลอื่นในรูป Conjugated form (inactive cytokinin) เช่น O-glucoside เป็นต้น เช่นเดียวกับการศึกษาของ Chen *et al.* (1997) ได้ทำการศึกษาปริมาณไซโตไคนินในยอดของลำไยพบว่าปริมาณไซโตไคนินทั้ง zeatin (Z), zeatin riboside (ZR), isopentenyladenine (iP) และ isopentenyladenosine (iPA) จะเพิ่มสูงขึ้นในช่วงที่ลำไยเริ่มมีการสร้างตาดอก ซึ่งจะมีปริมาณมากกว่าในช่วงที่มีการแตกใบอ่อนและระยะที่ตายอดพักตัว โดยเฉพาะปริมาณ zeatin และ zeatin riboside (Bernier *et al.*, 1993) ในขณะที่ Sringarm (2008) พบว่าไซโตไคนินที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการชักนำการเกิดดอกในลำไยหลังจากได้รับอุณหภูมิต่ำและสารโพแทสเซียมคลอเรตจะมีผลต่อปริมาณฮอร์โมนและการเคลื่อนย้ายฮอร์โมนออกจากใบ กล่าวคืออุณหภูมิต่ำจะเพิ่มการส่งออก (export) ของ iP/iPA ร่วมกับ IAA (indole acetic acid) ส่วนอัตราการส่งออกของ Z/ZR และ gibberellins (GA_s) จะค่อนข้างต่ำกว่า (ความสามารถในการตรวจวัด <10ng) แต่อย่างไรก็ตามยังไม่พบความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณของ IAA และ iP/iPA ในใบและอัตราการส่งออกมาจากใบลำไยหลังจากที่ได้รับอุณหภูมิต่ำและสาร $KClO_3$

นอกจากนี้อาจกล่าวได้ว่าการที่พบปริมาณ Z/ZR น้อยกว่า iP/iPA ใน leaf exudates อาจเนื่องมาจาก iP/iPA จะถูกส่งออกมาจากใบโดยผ่านท่ออาหารไปยังส่วนของปลายยอด (shoot apical) และเนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง (lateral meristem) มีการวิเคราะห์ปริมาณของไซโตไคนินในยอดลิ้นจี่ในช่วงก่อนการออกดอกและในขณะที่เกิดตาดอกในลิ้นจี่พันธุ์เฮนเยน (Hen Yen) พบว่าปริมาณไซโตไคนินจะเพิ่มขึ้นเมื่อตาใบมีการเปลี่ยนแปลงไปเป็นตาดอก ส่วนตาใบที่ไม่มีการเปลี่ยนแปลงจะมีปริมาณไซโตไคนินคงที่และมีปริมาณต่ำ (Chen, 1991) เช่นเดียวกับการศึกษาของครุณี (2539) พบว่าปริมาณของสารไซโตไคนินในยอดลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวยเพิ่มขึ้นในช่วงก่อนการออกดอกและแตกใบอ่อน โดยมีปริมาณต่ำในสัปดาห์ที่ 9 ก่อนออกดอกและปริมาณเพิ่มขึ้นในสัปดาห์ที่ 7 และคงที่ไปจนถึงสัปดาห์ที่ 5 และจะเพิ่มขึ้นอีกในสัปดาห์ที่ 3 ก่อนออกดอก

4.3) เอทิลีน (Ethylene)

อวัยวะทุกส่วนของพืชสามารถสร้างเอทิลีนได้ในปริมาณมากน้อยต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของเนื้อเยื่อและระยะการเจริญเติบโตและการพัฒนา โดยทั่วไปบริเวณเนื้อเยื่อเจริญและบริเวณข้อจะสามารถสร้างเอทิลีนได้มาก ในขณะที่การสร้างเอทิลีนจะถูกสร้างเพิ่มมากขึ้นเมื่อใบและดอกพัฒนาไปสู่ความตายและผลไม้บางชนิดเริ่มสุก การเกิดบาดแผลและสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม

เอทิลีนเป็นสารในกลุ่ม olefin มีมวลโมเลกุลเท่ากับ 28 เบากว่าอากาศในสภาพแวดล้อมที่พืชทั่วไปดำรงชีวิตอยู่ เป็นก๊าซที่ติดไฟได้และถูกออกซิไดซ์ได้ง่าย การออกซิไดซ์จะทำให้เอทิลีนเปลี่ยนเป็น ethylene oxide ซึ่งเมื่อถูกไฮโดรไลซ์จะให้ ethylene glycol ในเนื้อเยื่อแทบทุกชนิดสามารถออกซิไดซ์เอทิลีนได้ทีละขั้นตอนจนกระทั่งได้เป็นคาร์บอนไดออกไซด์ (พูนพิภพ, 2549)



ภาพที่ 4 การเปลี่ยนรูปเอทิลีนในสถานะก๊าซไปเป็น ethylene glycol หรือถูกออกซิไดซ์เป็น CO_2 (พูนพิภพ, 2549)

เอทิลีนเป็นฮอร์โมนพืชอีกชนิดหนึ่งที่นำมาใช้ทางการเกษตรมากเพราะเอทิลีนสามารถควบคุมกระบวนการทางสรีรวิทยาที่เกี่ยวกับการเจริญของพืชหลายกระบวนการ แต่เนื่องด้วยเอทิลีนเป็นก๊าซและมีอัตราการแพร่ที่เร็วจึงยากแก่การนำมาใช้ทางการเกษตรได้โดยตรง ต่อมาได้มีการนำออกซินและ ACC มาใช้เพื่อกระตุ้นให้พืชสร้างเอทิลีนขึ้นมาได้เองตามธรรมชาติ เช่นการใช้ NAA แก่สับปะรดเพื่อกระตุ้นให้สร้างเอทิลีนและเกิดดอกในการเจริญขั้นต่อไป ปัจจุบันนิยมใช้เอทิลีนในรูปของสารประกอบ ซึ่งสารนี้จะค่อยๆ ปล่อยก๊าซเอทิลีนออกมาให้กับพืช ได้แก่ เอทิฟอน (ethephon) หรือ 2-chloroethylphosphoric acid มีชื่อทางการค้า คือ ethrel สารประกอบนี้เมื่อละลายน้ำเป็นสารละลาย พืชจะดูดซึมและลำเลียงภายในต้นพืช และจะค่อยๆ ปล่อยเอทิลีนออกมา (นันทนา, 2549) ดังสมการ

$$Cl\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}PO_3H_2 + OH^- \longrightarrow CH_2{=}CH_2 + H_2PO_4^- + Cl^-$$

2-chloroethylphosphoric acid ethylene

เอทิฟอน (Ethephon)

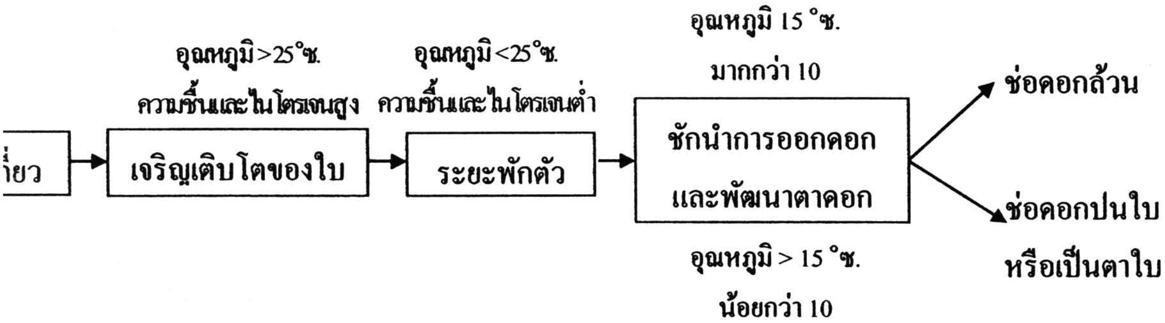
เป็นสารที่สามารถปลดปล่อยก๊าซเอทิลีนออกมาได้ เอทิฟอนบริสุทธิ์จะมีลักษณะเป็นสารกึ่งแข็งคล้ายผึ้งสีขาว ละลายได้ทั้งในน้ำและแอลกอฮอล์ ระเหยได้และไม่ติดไฟ ปัจจุบันมีการผลิตออกมาจำหน่ายโดยใช้ชื่อการค้าต่างกัน เช่น อีเทรล (Ethrel®) ซีฟา (Cepha®) อีเทรล ลาเท็กซ์ (Ethrel® latex) เป็นต้น สารที่ผลิตออกมามีทั้งในรูปสารละลายและรูปครีม และมีหลายระดับความเข้มข้น การใช้สารเอทิฟอนในรูปสารละลายสามารถทำได้โดยการฉีดพ่นให้ทั่วต้นหรือเฉพาะจุดที่ต้องการ สารจะสามารถแทรกซึมและเคลื่อนย้ายภายในพืชได้โดยผ่านทางท่ออาหาร จึงเป็นสาเหตุที่ทำให้เอทิฟอนสามารถเคลื่อนที่จากบริเวณใบไปยังส่วนของปลายยอดได้

สารในกลุ่มเอทิลีนมีคุณสมบัติในการลดการสร้างจิบเบอเรลลินภายในต้นพืช เพราะในขณะที่พืชออกดอกระดับจิบเบอเรลลินจะลดต่ำลง และระดับเอทิลีนอาจจะเพิ่มสูงขึ้น การศึกษาของศิริเพ็ญ (2544) กล่าวว่าความเข้มข้นของเอทิลีนภายในยอดของลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวย และมะปรางพันธุ์ทูลเกล้าจะเริ่มลดลงในช่วงสัปดาห์ที่ 6-8 ก่อนการแตกใบอ่อน จากนั้นจะเพิ่มสูงขึ้นในช่วงที่มีการออกดอกดังนั้นจึงมีการประยุกต์ใช้สารในกลุ่มเอทิลีนในการชักนำการออกดอกอย่างแพร่หลาย ดังเช่น Menzel and Waite (2005) พบว่าการใช้เอทิฟอนเพื่อปลิดใบอ่อนที่แทงออกมาในช่วงฤดูใบไม้ร่วงจะมีผลทำให้ชักนำตาข้างแทงยอดเพิ่มขึ้น หลังจากใช้เอทิฟอน 1 สัปดาห์ เมื่อยอดที่แทงออกมาใหม่กระทบกับอากาศเย็นจะส่งผลให้พัฒนาไปเป็นตาดอก

5) อุณหภูมิ

ไม้ผลหลายชนิดต้องการอากาศเย็นช่วงหนึ่งก่อนการออกดอก เช่น มะม่วง ลิ้นจี่ ลำไย เงาะ และความต้องการอากาศเย็นของพืชแต่ละชนิดหรือแต่ละพันธุ์แตกต่างกันไปโดยเฉพาะอุณหภูมิต่ำมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงระดับฮอร์โมนภายในพืชทำให้พืชชะงักการเจริญทางกิ่งใบ จึงมีผลกระตุ้นการออกดอกได้ (พีรเดช, 2537) Menzel (1989) รายงานว่าในลิ้นจี่พันธุ์ Kwai May Pink เมื่ออุณหภูมิรากสูงกว่า 20 องศาเซลเซียส จะส่งผลให้เกิดการออกดอกลดลง ซึ่งสอดคล้องกับ Batten and McConchie (1995) กล่าวว่าลิ้นจี่ที่ปลูกในที่มีอุณหภูมิสูงจะไม่ออกดอก แต่เมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำเป็นระยะเวลานาน 39 วัน จะสามารถออกดอกได้ ซึ่งความต้องการความหนาวเย็นในสภาพที่มีความชื้นสูงในการชักนำหรือกระตุ้นการออกดอก เรียกว่า เวอร์นาไลเซชั่น (vernalization) (สมบุญ, 2538) จึงเป็นสาเหตุที่ว่าลิ้นจี่ต้องการอากาศหนาวเย็นประมาณ 1-2 เดือนก่อนการออกดอก เพื่อช่วยส่งเสริมการชักนำการสร้างตาดอก โดยจะสังเกตได้ว่าในปีที่มีอากาศหนาวเย็นและยาวนาน ลิ้นจี่จะออกดอกได้ดีมาก มีการศึกษาเกี่ยวกับอุณหภูมิต่อการออกดอกของลิ้นจี่ พบว่าลิ้นจี่ต้องได้รับอุณหภูมิไม่ต่ำกว่า 20 องศาเซลเซียส หรืออุณหภูมิกลางวัน/กลางคืน เท่ากับ 15/10 องศาเซลเซียส เป็นเวลาอย่างน้อย 4 สัปดาห์ ต้นลิ้นจี่จะออกดอกได้ดีที่สุด ในทำนองเดียวกันชิติ (2539) ได้ศึกษาอุณหภูมิรากที่มีผลต่อการออกดอกของลิ้นจี่ กล่าวว่าต้นลิ้นจี่ที่ได้รับอุณหภูมิราก 15 องศาเซลเซียส จะสามารถออกดอกได้ดีกว่าสภาพอุณหภูมิรากปกติ จากข้อมูลดังกล่าวจะเห็นได้ว่าต้นลิ้นจี่จะออกดอกได้ดีต้องได้รับอุณหภูมิของอากาศและอุณหภูมิของรากต่ำอย่างเพียงพอ ถ้าอุณหภูมิของอากาศต่ำแต่อุณหภูมิรากสูงหรือในทางกลับกันถ้าอุณหภูมิของอากาศสูงแต่อุณหภูมิรากต่ำการออกดอกจะเกิดขึ้นน้อยหรือไม่ออกดอกเลย

ดังนั้น Chattrakul (2005) จึงยืนยันว่าอุณหภูมิต่ำมีอิทธิพลอย่างยิ่งในการส่งเสริมการออกดอกของลิ้นจี่พันธุ์ฮงฮวย ต้นลิ้นจี่จะออกดอกได้ดีเมื่อปลูกอยู่ในสภาพอุณหภูมิต่ำที่มีอุณหภูมิกลางวันต่อกลางคืน เท่ากับ 15/10 องศาเซลเซียส นาน 38 วัน หลังจากนั้นต้นพืชต้องได้รับอุณหภูมิสูงขึ้นเล็กน้อย (27/24 องศาเซลเซียส) เพื่อกระตุ้นกิจกรรมการพัฒนาของตาดอกโดยสามารถมองเห็นตาดอกด้วยตาเปล่าได้ภายในวันที่ 17 หลังจากเพิ่มอุณหภูมิให้สูงขึ้น ขณะที่ต้นที่ปลูกภายใต้สภาพอุณหภูมิปกติไม่มีการสร้างตาดอกแต่มีการแตกใบอ่อนแทน อย่างไรก็ตามสภาพอุณหภูมิกลางวันที่สูงและความชื้นในดินสูงจะสามารถลบล้างอิทธิพลของอุณหภูมิต่ำในเวลากลางคืนต่อการชักนำการออกดอกของลิ้นจี่ได้



ภาพที่ 5 การเจริญเติบโตของต้นลิ้นจี่ในสภาพแวดล้อมต่างๆ

สัญญาณทางชีวเคมีมีส่วนเกี่ยวข้องกับการควบคุมการออกดอกของพืช (พูนพิภพ, 2549)

ความยาวช่วงแสงที่เหมาะสมจะกระตุ้นให้ใบสร้างสารกระตุ้นการออกดอกหรืออาจเป็นสารยับยั้งการออกดอกที่พืชลำเลียงส่งไปยังตายอด จากการศึกษาที่ผ่านมายังไม่สามารถกำหนดได้ว่าสารใดสารหนึ่งที่สามารถกระตุ้นการออกดอกในพืชทุกชนิด แม้ว่าจิบเบอเรลลินและเอทิลีนสามารถกระตุ้นให้พืชหลายชนิดสามารถออกดอกได้ แต่ในปัจจุบันนักวิทยาศาสตร์เชื่อว่ามีสารหลายชนิดที่มีส่วนเกี่ยวข้องกับการออกดอกของพืช โดยเรียกสารที่มีผลต่อการกระตุ้นการออกดอกนี้ว่า florigen

นักวิทยาศาสตร์พยายามสกัดและแยกสารต่างๆ จากการทดลองการกระตุ้นให้พืชออกดอกเพื่อค้นหา florigen โดยทั่วไปนักวิทยาศาสตร์พยายามสกัดสารจากใบที่ผ่านการกระตุ้นและนำไปทดสอบความสามารถในการกระตุ้นให้ต้นอื่นออกดอก ในบางกรณีนักวิทยาศาสตร์พยายามสกัดและแยกสารจากของเหลวในโฟลเอ็ม จากการศึกษาใน *Arabidopsis* Huang *et al.* (2005) อธิบายการชักนำการออกดอกโดยการแสดงออกของยีน *FLOWERING LOCUS T (FT)* ซึ่งพบที่ใบเพียงจุดเดียวก็เพียงพอต่อการกระตุ้นให้ออกดอกได้ โดยพบ mRNA ของยีนเคลื่อนย้ายไปยังส่วนปลายยอดและชักนำให้มีการแสดงออกของยีนอื่นๆ ตามมา ดังนั้น *FT* mRNA เป็นองค์ประกอบสำคัญในสัญญาณ florigen สร้างจากใบที่ได้รับการชักนำด้วยสภาพที่เหมาะสมเคลื่อนไปยังส่วนปลายยอดเพื่อกระตุ้นการออกดอก โดยอาจเป็นไปได้ที่มีสารอื่นๆ ที่มีบทบาทสัญญาณ florigen ได้ เช่น โปรตีนที่สร้างจาก *FT* mRNA เป็นต้น

การกระตุ้นให้ลิ้นจี่ออกดอกโดยการควั่นกิ่ง

วัตถุประสงค์ของการควั่นกิ่ง คือ เพื่อช่วยให้กิ่งมีการสะสมอาหารมากขึ้น ซึ่งการควั่นกิ่งนี้เป็นการตัดเส้นทางลำเลียงอาการที่ใบพืชสังเคราะห์ขึ้นมาไม่ให้มีการเคลื่อนย้ายผ่านลงไปยังส่วนล่างชั่วคราว ทำให้มีคาร์โบไฮเดรตสะสมอยู่ทางส่วนยอดมากขึ้นและช่วยให้มีการออกดอกเพิ่มสูงขึ้นได้ ลิ้นจี่บางพันธุ์ตอบสนองต่อการควั่นกิ่งได้ดี เช่น พันธุ์ฮงฮวย พันธุ์ทิพย์ เป็นต้น ส่วนพันธุ์โอวเฮี๊ยะและพันธุ์ค่อมจะตอบสนองการควั่นกิ่งที่ไม่ดีนัก (อนันต์, 2547)

นอกจากนี้การควั่นกิ่งเป็นการยับยั้งการเกิดใบชุดใหม่ (flushing) ในเดือนพฤษภาคม และส่งเสริมการออกดอกในเดือนมิถุนายน (Li *et al*., 2003) วรินทร์และคณะ (2545) พบว่าการควั่นกิ่งร่วมกับการให้เอทิฟอน 10 เปอร์เซ็นต์ สามารถควบคุมการผลิใบอ่อนได้นานถึง 9 สัปดาห์ เมื่อเทียบกับต้นที่ไม่ได้ควั่นกิ่ง ซึ่งการยับยั้งการผลิใบอ่อนอาจก่อให้เกิดสารยับยั้งการเจริญเติบโตที่สามารถยับยั้งการผลิใบได้ในระดับหนึ่ง (Menzel and Paxton, 1986) ดังนั้นการควั่นกิ่งจึงสามารถเพิ่มการออกดอกของลิ้นจี่ได้อาจเนื่องมาจากการควั่นกิ่งทำให้เกิดบาดแผล ซึ่งโดยปกติแล้วเมื่อพืชมีบาดแผลพืชจะสร้างสารประกอบฟีนอลขึ้นมาเพื่อป้องกันเชื้อโรคเข้าทำลายบริเวณบาดแผล โดยสารประกอบฟีนอลที่เกิดจากการควั่นกิ่งจะลดการทำงานของ GAs และชักนำการสร้างไซโตไคนินเพื่อเร่งการสร้างเนื้อเยื่อขึ้นมาทดแทนส่วนที่ถูกควั่น (Salisbury and Ross, 1978) ซึ่งปริมาณไซโตไคนินที่เพิ่มขึ้นนี้อาจไปชักนำการสร้างตาดอก ซึ่งสามารถยืนยันได้จากการควั่นกิ่งลิ้นจี่พันธุ์ Brewster สามารถเพิ่มการออกดอกได้มากกว่า 15 เท่าเมื่อเทียบกับต้นควบคุม (Menzel, 1983; Nakata, 1953, 1956) และสามารถเพิ่มผลผลิตได้สูงถึง 40-80 % (Menzel and Simpson, 1987) นอกจากนี้ช่วงเวลาของการควั่นกิ่งก็มีผลต่อการออกดอกโดย Ramburn (2000) กล่าวว่าการควั่นกิ่งลิ้นจี่พันธุ์ Tai So (ฮงฮวย) กับกิ่งขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 3-4 เซนติเมตร ในระยะใบแก่สามารถช่วยส่งเสริมให้ลิ้นจี่ออกดอกได้ แต่อย่างไรก็ตามการควั่นกิ่งจะประสบความสำเร็จได้จะต้องมีอุณหภูมิต่ำร่วมด้วย พิทยาและคณะ (2546) กล่าวว่าการควั่นกิ่งหลังจากใบที่แตกใหม่เริ่มแก่ประมาณเดือนสิงหาคม จะช่วยป้องกันการแตกยอดใหม่ในเดือนพฤศจิกายนถึงธันวาคมได้ และจะส่งเสริมให้ต้นลิ้นจี่ออกดอกได้ถึง 87-95 % หากได้รับอุณหภูมิต่ำอย่างเพียงพอ ดังนั้นการควั่นกิ่งจำเป็นต้องควบคู่ไปกับการได้รับอุณหภูมิต่ำจึงจะสามารถกระตุ้นการออกดอกของลิ้นจี่ได้

ระบบท่อลำเลียงน้ำและอาหารของพืชมีบทบาทสำคัญในการขนส่งธาตุอาหารและสารอาหารไปยังส่วนต่างๆ ของพืชที่อยู่ห่างไกลจากแหล่งสร้าง โดยเฉพาะอย่างยิ่งการขนส่งและลำเลียงสารประกอบโมเลกุลใหญ่ที่ทำหน้าที่ส่งสัญญาณในโฟลเอ็ม เช่น โปรตีนและสารประกอบประเภท ribonucleoprotein (RNA-protein complex) เป็นต้น จากการศึกษาที่ผ่านมา mRNA ของ

สำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ ห้องสมุดงานวิจัย

ยีน *FLOWERING LOCUS T (FT)* เป็นองค์ประกอบที่สำคัญของสัญญาณ florigen ซึ่งมีผลต่อการชักนำการออกดอกโดยจะเคลื่อนย้ายจากใบไปยังปลายยอด (Huang *et al*., 2005)

จากที่กล่าวมาแล้วข้างต้นลิ้นจี่มีปัญหาการออกดอกไม่สม่ำเสมอ เช่น การออกดอกเว้นปี หรือออกดอกปีเว้น 2 ปี ถึง 3 ปี ทำให้ผลผลิตต่ำและไม่สามารถมีผลผลิตออกสู่ตลาดได้อย่างสม่ำเสมอทุกๆ ปี จึงเป็นผลทำให้เกษตรกรจำนวนมากตัดสินใจโค่นต้นลิ้นจี่ลง เพื่อปลูกไม้ผลเศรษฐกิจอื่นหรือพืชผักล้มลุกขึ้นมาทดแทน ดังนั้นการกระตุ้นการออกดอกโดยวิธีปกติ เช่น การควั่นกิ่งร่วมกับการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโต และการจัดการธาตุอาหารพืช จึงเป็นวิธีการหนึ่งที่สามารถแก้ปัญหาดังกล่าวได้ในระดับหนึ่ง แต่ยังไม่ประสบความสำเร็จเท่าที่ควร เนื่องจากยังขาดความเข้าใจถึงกลไกการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาการออกดอกของลิ้นจี่ จึงมีความสำคัญอย่างยิ่งในการศึกษาทดลองเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาการออกดอก เพื่อใช้เป็นความรู้พื้นฐาน และเผยแพร่สู่เกษตรกรต่อไป