



ประสิทธิภาพของสาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการชักนำ
ความสามารถในการทนแล้งของมะเขือเทศเชอร์รี่ (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)

THE EFFICIENCY OF 7,8-DIHYDRO-8 α -20-HYDROXYECDYSONE (DHECD)
FOR INDUCTION OF THE DROUGHT STRESS TOLERANCE
IN CHERRY TOMATO (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)

ธนบูรณ์ พลากุลมณฑล

ประสิทธิภาพของสาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการชักนำ
ความสามารถในการทนแล้งของมะเขือเทศเชอร์รี่ (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)



ปริญญานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตร
วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ
คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ
ปีการศึกษา 2563
ลิขสิทธิ์ของมหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ

THE EFFICIENCY OF 7,8-DIHYDRO-8 α -20-HYDROXYECDYSONE (DHECD)
FOR INDUCTION OF THE DROUGHT STRESS TOLERANCE
IN CHERRY TOMATO(*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)



A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of MASTER OF SCIENCE
(Biotechnology)

Faculty of Science, Srinakharinwirot University

2020

Copyright of Srinakharinwirot University

ปริญญาานิพนธ์

เรื่อง

ประสิทธิภาพของสาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการชักนำความสามารถ
ในการทนแล้งของมะเขือเทศเชอร์รี่ (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)

ของ

ธนบูรณ์ พลากุลมณฑล

ได้รับอนุมัติจากบัณฑิตวิทยาลัยให้นับเป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตร

ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพ

ของมหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ

(รองศาสตราจารย์ นายแพทย์ฉัตรชัย เอกปัญญาสกุล)

คณบดีบัณฑิตวิทยาลัย

คณะกรรมการสอบปากเปล่าปริญญาานิพนธ์

ที่ปรึกษาหลัก

(อาจารย์ ดร.สุชุมารณ์ แสงงาม)

ประธาน

(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.อรอุษา คำสุข)

กรรมการ

(รองศาสตราจารย์ ดร.ศิวาพร ลงยันต์)

ชื่อเรื่อง	ประสิทธิภาพของสาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการชักนำความสามารถในการทนแล้งของมะเขือเทศเชอร์รี่ (<i>Solanum lycopersicum</i> L. cv. CH154)
ผู้วิจัย	ธนบูรณ์ พลากุลมณฑล
ปริญญา	วิทยาศาสตร์มหาบัณฑิต
ปีการศึกษา	2563
อาจารย์ที่ปรึกษา	อาจารย์ ดร. สุขุมภรณ์ แสงงาม

งานวิจัยนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษากลไกของสารบราสสิโนสเตียรอยด์มีมิก (7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone; DHECD) ต่อการเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง วางแผนการทดลองแบบ Completely Randomized Design (CRD) จำนวน 4 ชุดการทดลอง ๆ ละ 4 ซ้ำ โดยแบ่งชุดการทดลองดังนี้ มะเขือเทศในชุดควบคุมที่ไม่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง และมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะแล้งที่ระดับความจุความชื้นสนาม 55% (55% FC) โดยในชุดการทดลองที่ได้รับและไม่ได้รับสภาวะแล้งจะได้รับการพ่นสาร DHECD ที่ความเข้มข้น 100 ไมโครโมลาร์ จากผลการทดลองพบว่า สาร DHECD ช่วยเพิ่มประสิทธิภาพของการใช้แสง (Fv/Fm) และค่า performance index (Pi) ปริมาณคลอโรฟิลล์รวม ปริมาณน้ำสัมพันธ์ในใบ ปริมาณน้ำตาลรวมและปริมาณโปรตีนในใบมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง เมื่อเทียบกับต้นมะเขือเทศในสภาวะแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) นอกจากนี้พบว่า สาร DHECD ช่วยเพิ่มกิจกรรมการทำงานของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD) และ ascorbate peroxidase (APX) ในมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง เมื่อทำการให้น้ำกับต้นมะเขือเทศในสภาวะแล้งให้กลับสู่สภาวะปกติ (recovery) พบว่าต้นมะเขือเทศในสภาวะแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีประสิทธิภาพของการใช้แสงเพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับมะเขือเทศในสภาวะแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD จากผลการทดลองแสดงให้เห็นว่า สาร DHECD มีบทบาทในการช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งได้

คำสำคัญ : บราสสิโนสเตียรอยด์มีมิก, มะเขือเทศ, ความแล้ง, ประสิทธิภาพของการใช้แสง, กิจกรรมการทำงานของเอนไซม์

Title THE EFFICIENCY OF 7,8-DIHYDRO-8 α -20-HYDROXYECDYSONE
(DHECD)
FOR INDUCTION OF THE DROUGHT STRESS TOLERANCE
IN CHERRY TOMATO(*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)

Author THANABOON PLAKUNMONTHON

Degree MASTER OF SCIENCE

Academic Year 2020

Thesis Advisor Sukhumaporn Saeng-ngam , Ph.D.

The objective of this research was to evaluate the effects of brassinosteroid mimic (7,8-dihydro-8 α -20 hydroxyecdysone; DHECD) on the efficiency of photosynthesis in cherry tomatoes (*Solanum lycopersicum* cv. CH154) under drought stress. The Completely Randomized Design (CRD) had four treatments and four replicates, and each treatment was used in this experiment, including control plants in normal and drought stress conditions at 55% and a field capacity (55% FC) without spraying DHECD as control and in other groups were sprayed with 100 μ M DHECD. The results showed that spraying with DHECD treatment significantly increased the efficiency of photosynthesis (Fv/Fm), the performance index (Pi), the content of total chlorophyll, total soluble sugar and proline content in tomato plants under drought stress when compared with drought stress without spraying with DHECD ($p < 0.05$). In addition, DHECD increased superoxide dismutase (SOD) and ascorbate peroxidase (APX) activity in tomato plants under drought stress. After rehydration, DHECD induced chlorophyll fluorescence in tomato plants under drought stress when compared to drought stress. These results revealed that DHECD plays an important role in increasing the efficiency of photosynthesis in tomatoes under drought stress.

Keyword : brassinosteroid mimic, tomato, drought, efficiency of photosynthesis, enzyme activity

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบพระคุณท่าน อาจารย์ ดร.สุชามาภรณ์ แสงงาม อาจารย์ที่ปรึกษาปริญญาโท ที่ให้ความรู้ คำปรึกษา แนวทางแก้ไขที่เป็นประโยชน์ในการทำปริญญาโท การสนับสนุนและให้กำลังใจสำหรับการเรียนและการทำวิจัยในทุก ๆ ด้านมาโดยตลอด อีกทั้งช่วยตรวจปริญญาโทฉบับนี้ให้มีความสมบูรณ์ยิ่งขึ้น ขอขอบพระคุณเป็นอย่างสูง

ขอขอบพระคุณท่าน รองศาสตราจารย์ ดร.อภิชาติ สุขสำราญ ที่ให้ความอนุเคราะห์สาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ในการทำวิจัยในครั้งนี้ ขอขอบพระคุณเป็นอย่างสูง

ขอขอบพระคุณคณาจารย์และเจ้าหน้าที่ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒทุกท่าน ที่คอยให้คำแนะนำ ความช่วยเหลือ เอื้อเฟื้อสถานที่ในการทำวิจัย อุปกรณ์ และเครื่องมือวิทยาศาสตร์สำหรับการทำปริญญาโทในครั้งนี้ให้สำเร็จลุล่วงไปด้วยดี

ขอขอบพระคุณการสนับสนุน คำปรึกษา คำแนะนำ และกำลังใจจากทุกท่านในครอบครัว ตลอดการเรียนและการทำปริญญาโทในครั้งนี้จนประสบความสำเร็จ และขอบคุณพี่ ๆ เพื่อน ๆ และน้อง ๆ ทุกคนในห้องปฏิบัติการชีววิทยาพืช สำหรับคำแนะนำ ความช่วยเหลือที่ดีเสมอมา และกำลังใจสำหรับการทำวิจัยในครั้งนี้

ธนบูรณ์ พลากุลมณฑล

สารบัญ

	หน้า
บทคัดย่อภาษาไทย	ง
บทคัดย่อภาษาอังกฤษ	จ
กิตติกรรมประกาศ.....	ฉ
สารบัญ	ช
สารบัญตาราง.....	ฐ
สารบัญรูปภาพ	ฑ
บทที่ 1 บทนำ.....	1
ภูมิหลัง	1
ความมุ่งหมายของงานวิจัย.....	3
สมมติฐานในการวิจัย.....	3
บทที่ 2 เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง.....	5
ปัญหาภัยแล้ง.....	5
มะเขือเทศ	7
ลักษณะทางพฤกษศาสตร์	7
พันธุ์มะเขือเทศ.....	9
โรคที่สำคัญในมะเขือเทศ	9
มะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154	10
บราสสิโนสเตรอยด์	11
ความสัมพันธ์ระหว่าง ดิน น้ำ และพืช.....	13
ส่วนประกอบและสถานะของดิน.....	13
เนื้อดิน.....	13

โครงสร้างของดิน.....	14
ชนิดของน้ำและความชื้นในดิน.....	14
ความชื้นในดินสามารถแบ่งออกเป็น 3 ชนิด คือ	15
การดูน้ำจากดินในชั้นต่าง ๆ ของพืช	17
การเคลื่อนที่ของน้ำในดิน (soil water movement)	18
ความต้องการน้ำของพืช (water requirement)	18
การวัดระดับความชื้นของดิน.....	18
การให้น้ำแก่พืช	20
หลักการใช้น้ำของพืช	20
การกำหนดการให้น้ำแก่พืช.....	21
สรีรวิทยาและการปรับตัวด้านเมแทบอลิซึมของพืชในสภาพเครียด (physiology and metabolic adjustment of plants under stress).....	21
การสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้สภาพแวดล้อมที่แปรปรวน	22
การใช้คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ในการประเมินสภาพเครียดในพืช.....	23
Photorespiration.....	25
บทบาทของน้ำตาลในการควบคุมสมดุลเมแทบอลิซึมของพืชภายใต้สภาพเครียด.....	27
การสร้างและกำจัดอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนภายใต้สภาพเครียดที่เกิดจากปัจจัยทาง กายภาพ	28
โทษของอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจน.....	30
การปรับเมแทบอลิซึมของสารอินทรีย์ที่เกี่ยวข้องกับการปรับสมดุลออสโมซิส	31
สารประกอบไนโตรเจน (กรดอะมิโน เอมีน และโพลีเอมีน)	31
สารประกอบกลุ่มคาร์โบไฮเดรต (แป้ง ฟรุกแทน น้ำตาล และโพลีออล)	32
ความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณู.....	33
บทที่ 3 วิธีดำเนินการวิจัย.....	34

วัสดุ อุปกรณ์และสารเคมี	35
การวิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติ.....	37
วิธีการ.....	37
การทดลองตอนที่ 1 การหาระดับของ Field capacity ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลอง สภาวะแล้งในมะเขือเทศ.....	37
1.1 วิธีการกำหนดค่า field capacity จำนวน 5 ระดับ	38
1.2 วิธีการกำหนดค่า Field capacity จำนวน 3 ระดับ	38
การทดลองตอนที่ 2 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบาง ประการ และผลผลิตของมะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง	39
2.1 การวัดประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (photochemical efficiency of.. PSII reaction).....	40
2.2 การวัดค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value)	40
2.3 ปริมาณรงควัตถุในใบพืช (pigment content)	40
2.4 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืช (relative water content; RWC).....	41
2.5 ปริมาณน้ำตาลรวมที่ละลายน้ำได้ (total soluble sugar).....	41
2.6 ปริมาณโพรงลิน.....	42
2.7 ผลผลิตของมะเขือเทศเชอร์รี่.....	42
การทดลองตอนที่ 3 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อปริมาณอนุมูลอิสระที่สะสมในใบมะเขือ เทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง	42
3.1 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogen peroxide; H ₂ O ₂)	42
3.2 ปริมาณมาลอนด์อัลดีไฮด์ (malondialdehyde, MDA).....	43
การทดลองตอนที่ 4 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันใน มะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง.....	43
4.1 การสกัดเอนไซม์ต้านออกซิเดชัน	43

4.2 การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) ...	43
4.3 การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, EC 1.11.1.6)	44
4.4 การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, EC 1.11.1.11)...	44
การทดลองตอนที่ 5 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณู	
.....	45
ของมะเขือเทศ (<i>In vitro</i>) ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง	45
5.1 ความมีชีวิตของละอองเรณู.....	45
5.2 การงอกของละอองเรณู.....	45
บทที่ 4 ผลการดำเนินงานวิจัย	47
การทดลองตอนที่ 1 การหาระดับของ Field capacity (FC) ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลอง	
สภาวะเครียดจากความแล้งในมะเขือเทศ.....	47
การทดลองตอนที่ 1.1 การกำหนดค่า Field capacity จำนวน 5 ระดับ.....	47
ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง.....	48
Performance index (Pi).....	49
ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value)	50
การทดลองตอนที่ 1.2 การกำหนดค่า Field capacity จำนวน 3 ระดับ.....	51
ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง.....	51
Performance index (Pi).....	52
ปริมาณรงควัตถุในใบพืช (pigment content)	53
ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ	53
ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี.....	54
ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี.....	55
อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี	56
ปริมาณแคโรทีนอยด์.....	57

การทดลองตอนที่ 4 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันใน มะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง.....	74
กิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD).....	74
กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT).....	75
กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX).....	76
การทดลองตอนที่ 5 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อความมีชีวิตและการงอกของ ละอองเรณูของมะเขือเทศ (<i>In vitro</i>) ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง.....	77
ความมีชีวิตของละอองเรณู.....	77
การงอกของละอองเรณู.....	80
บทที่ 5 สรุปผลการวิจัย อภิปรายผล และข้อเสนอแนะ.....	80
สรุปผลการวิจัย.....	80
อภิปรายผลการวิจัย.....	81
ข้อเสนอแนะ.....	92
บรรณานุกรม.....	93
ประวัติผู้เขียน.....	108

สารบัญตาราง

หน้า

ตาราง 1 แสดงค่าความชื้นชลประทานและความชื้นที่จุดเหี่ยวถาวรของดินชนิดต่าง ๆ 15



สารบัญรูปภาพ

	หน้า
ภาพประกอบ 1 มะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154	11
ภาพประกอบ 2 โครงสร้างสาร 24-epibrassinolide (C ₂₈ H ₄₈ O ₆) (ซ้าย) และโครงสร้างสาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (ขวา).....	13
ภาพประกอบ 3 การแบ่งระดับชั้นของน้ำและความชื้นในดิน.....	16
ภาพประกอบ 4 ความชื้นที่พืชดูดไปจากดินในชั้นต่าง ๆ.....	17
ภาพประกอบ 5 รูปแบบการปลดปล่อยพลังงานโดยคลอโรฟิลล์ในระบบแสงหลังจากถูกกระตุ้นโดยพลังงานแสง	23
ภาพประกอบ 6 ลำดับของขั้นของการตรวจสอบการปลดปล่อยรังสีฟลูออเรสเซนซ์ในพืช	25
ภาพประกอบ 7 วัฏจักร photorespiratory carbon oxidation และ photorespiration.....	26
ภาพประกอบ 8 ขั้นตอนการเกิดอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนโดยปฏิกิริยาการถ่ายทอดอิเล็กตรอนและการถ่ายเทพลังงาน	29
ภาพประกอบ 9 ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)	48
ภาพประกอบ 10 ค่า performance index (Pi) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)	49
ภาพประกอบ 11 ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 50	
ภาพประกอบ 12 ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154	51
ภาพประกอบ 13 ค่า performance index (Pi) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)	52
ภาพประกอบ 14 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน.....	53
ภาพประกอบ 15 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน.....	54

ภาพประกอบ 16 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน
เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error) 55

ภาพประกอบ 17 อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154. 56

ภาพประกอบ 18 ปริมาณแคโรทีนอยด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน 57

ภาพประกอบ 19 ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 58

ภาพประกอบ 20 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืชของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน
เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error) 60

ภาพประกอบ 21 ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ
45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)..... 61

ภาพประกอบ 22 ค่า performance index (Pi) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน
เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error) 62

ภาพประกอบ 23 ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154
อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน..... 63

ภาพประกอบ 24 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน..... 64

ภาพประกอบ 25 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน..... 65

ภาพประกอบ 26 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอและบี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน 66

ภาพประกอบ 27 อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์เอและบี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 67

ภาพประกอบ 28 ปริมาณแคโรทีนอยด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน..... 68

ภาพประกอบ 29 ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154
อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน..... 69

ภาพประกอบ 30 ปริมาณโพรงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน
เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error) 70

ภาพประกอบ 31 จำนวนผลผลิตของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน..... 71

ภาพประกอบ 32 น้ำหนักผลผลิตของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน..... 72

ภาพประกอบ 33 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแห้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)	73
ภาพประกอบ 34 ปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแห้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)	74
ภาพประกอบ 35 กิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแห้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน	75
ภาพประกอบ 36 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่	76
ภาพประกอบ 37 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่..	77
ภาพประกอบ 38 ความมีชีวิตของละอองเรณู ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154	78
ภาพประกอบ 39 ภาพเปรียบเทียบความมีชีวิตของละอองเรณูของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแห้ง ที่กำลังขยาย 400 เท่า (scale bar = 50 μM).....	79
ภาพประกอบ 40 ภาพเปรียบเทียบการงอกของละอองเรณูของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแห้ง ที่กำลังขยาย 400 เท่า (scale bar = 50 μM).....	80
ภาพประกอบ 41 โมเดลของประสิทธิภาพของสาร DHECD ในมะเขือเทศเชอร์รี่.....	80

บทที่ 1

บทนำ

ภูมิหลัง

ปัญหาภัยแล้ง เป็นภัยธรรมชาติประเภทหนึ่งที่เกิดขึ้นเป็นประจำทุกปี ภัยที่เกิดจากการขาดแคลนน้ำในพื้นที่ใดพื้นที่หนึ่งเป็นเวลานาน จนก่อให้เกิดความแห้งแล้ง และส่งผลกระทบต่อชุมชน (กรมอุตุนิยมวิทยา, 2562) ในช่วงเวลาที่พืชได้รับความเครียดจากสภาวะแล้ง ซึ่งส่งผลกระทบต่อกระบวนการเจริญเติบโตของพืช รวมทั้งผลผลิตของพืช ส่งผลต่อการเติบโตด้านเศรษฐกิจและสังคม สาเหตุของปัญหาภัยแล้ง โดยธรรมชาติเกิดจากการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิโลก การเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ การเปลี่ยนแปลงของระดับน้ำทะเล ภัยธรรมชาติ หรือการกระทำของมนุษย์ เกิดจากการทำลายชั้นโอโซน การตัดไม้ทำลายป่า และการพัฒนาทางด้านอุตสาหกรรม ทั้งนี้ความรุนแรงจะมากหรือน้อยเพียงใดขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายด้าน เช่น ความชื้นในอากาศ ความชื้นในดิน ระยะเวลาที่เกิดความแห้งแล้ง และขนาดของพื้นที่ที่มีความแห้งแล้ง เป็นต้น จากปัญหาภัยแล้งส่งผลกระทบต่อในด้านการเกษตรกรรม ทำให้พืชมีประสิทธิภาพในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง ส่งผลทำให้ปริมาณผลผลิตลดลง ดังนั้นในงานวิจัยนี้ผู้วิจัยจึงสนใจที่จะศึกษาแนวทางในการเพิ่มการเจริญเติบโตของต้นมะเขือเทศ ที่ได้รับความเครียดจากสภาวะแล้งด้วยการใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตที่มีโครงสร้างทางเคมีคล้ายกับฮอร์โมนบราสซิโนสเตียรอยด์ที่พบในพืช ได้แก่ 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) มะเขือเทศเชอร์รี่ CH154 (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154) เป็นพืชเศรษฐกิจที่สำคัญชนิดหนึ่งของประเทศไทย โดยได้รับการพัฒนาพันธุ์มาจากมะเขือเทศเชอร์รี่ ที่มีขนาดผลเล็กจืด น้ำหนักไม่เกิน 15 กรัม รสชาติหวาน รับประทานผลสด โดยศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน นำสายพันธุ์จากศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักแห่งเอเชีย (AVRDC-The World Vegetable Center) ได้หวั่น มาปลูกทดสอบผลผลิต ลักษณะของมะเขือเทศเชอร์รี่ CH154 รูปร่างผลยาวรี เมื่อผลสุกมีสีแดง รสชาติหวาน ถ้าอากาศร้อนผลออก สีส้ม รสชาติและความหวานลดลง ซึ่งเป็นมะเขือเทศที่ได้รับการตอบรับค่อนข้างดีในกลุ่มตลาดระดับซูเปอร์มาร์เก็ต (supermarket) (กรุง สีตะธนี, 2558) และในปัจจุบันนักสรีรวิทยาพืชสนใจที่จะนำสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชในกลุ่มบราสซิโนสเตียรอยด์ (brassinosteroids, BRs) มาใช้เพื่อช่วยให้พืชสามารถทนต่อสภาวะความเครียดจากสิ่งแวดล้อมทางกายภาพ (abiotic stress) ได้ จากรายงานที่มีมาก่อนนี้พบว่า BR มีบทบาทในการกระตุ้นให้เกิดการแบ่งเซลล์ การขยายขนาดของเซลล์ เพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ชักนำให้

เกิดการงอกละอองเรณู และทำให้พืชทนทานต่อความเครียดทั้งทางชีวภาพและกายภาพ (Clouse & Sasse, 1998; Mandava, 1988; Sasse, 1997)

จากผลการวิจัยพบว่า การพ่นสาร 24-epibrassinolide ซึ่งเป็นสารในกลุ่ม brassinolide สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางด้านลำต้นภายใต้สภาวะเครียดจากความร้อนได้ (Thussagunpanit, Jutamane, Chai-arree, & Kaveeta, 2012) และสามารถรักษาสภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยการควบคุมการทำงานของ oxygen evolving complex (OEC) ซึ่งเป็นส่วนประกอบในการทำงานของระบบแสง 2 (PSII) (CUI et al., 2011; Xia et al., 2009; Zhou et al., 2014) นอกจากนี้สารละลาย DHECD ที่ความเข้มข้น 10^{-9} โมลาร์ สามารถส่งเสริมการเติบโตทางด้านลำต้น และเพิ่มผลผลิตน้ำหนักรากและน้ำหนักแห้งของรากฝอยและรากสะสมอาหารของมันสำปะหลัง (เกษรวิภา เมทเมธรัตน์, ลิลลี่ กาวีตี๊ะ, มาลี ณ นคร, & อรุณา คำสุข, 2556) จากผลการทดลองดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าสาร DHECD มีบทบาทในการช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสง 2 (Photosystem II) และการเติบโตของต้นมะเขือเทศในสภาวะแล้งได้ และมีแนวโน้มในการนำมาประยุกต์ใช้ในการเพิ่มความต้านทานต่อสภาวะแล้งและสภาวะอุณหภูมิสูง และคุณภาพของผลผลิตของพืชเศรษฐกิจที่สำคัญของประเทศไทยในอนาคตได้อีกทางหนึ่ง นอกจากนี้การนำสาร DHECD มาใช้ทางการเกษตรยังเป็นการลดมูลค่าการนำเข้าสารเคมีที่ใช้ในการเพิ่มผลผลิตทางการเกษตรได้อีกทางหนึ่งและยังเป็นแนวทางในการเพิ่มมูลค่าของทรัพยากรพืชที่มีคุณค่าของประเทศไทยได้อย่างมีประสิทธิภาพ ประกอบกับเป็นการนำองค์ความรู้ทางด้านสรีรวิทยาของพืชมาใช้ในการศึกษากลไกและกระบวนการตอบสนองของพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจที่ได้รับความเครียดจากสภาวะแล้งได้

สำหรับการศึกษาผลของสาร brassinolide เตียรอยด์มีมิก (7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone; DHECD) ซึ่งได้จากการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างทางเคมีของสาร 20-hydroxyecdysone ซึ่งสกัดได้จากต้น *Vitex glabrata* และเป็นสารที่มีโครงสร้างทางเคมีที่คล้ายกับสารในกลุ่ม brassinolide เตียรอยด์ (Suksamrarn, Tanachatchairatana, & Sirigarn, 2002) ซึ่งจากงานวิจัยที่มีมาก่อนหน้านี้พบว่าสาร DHECD มีผลต่อความทนทานต่อสภาวะความเครียดจากความแล้งของพืชหลายชนิด เช่น ข้าวหอมปทุมธานี 1 และข้าวขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับความเครียดจากสภาวะแล้ง อย่างไรก็ตามเนื่องจากการศึกษาบทบาทของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของพืชโดยเฉพาะการศึกษาในพืชเศรษฐกิจที่สำคัญของประเทศไทยยังมีอยู่น้อย ดังนั้นในการศึกษาในครั้งนี้ผู้วิจัยจึงสนใจศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการ

เปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการของมะเขือเทศเชอรี่ CH154 ที่ได้รับความเครียดจากสภาวะแล้ง โดยการศึกษาในระดับความชื้นภายในดินที่อยู่ในระดับต่ำสุด (field capacity, FC) ที่พืชจะสามารถเจริญเติบโตได้ร่วมกับการพ่นสาร DHECD ให้กับต้นมะเขือเทศ เพื่อศึกษาประสิทธิภาพการให้แสงของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ค่าความเขียวของใบ ปริมาณรงควัตถุที่สำคัญในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ การสะสมปริมาณน้ำตาลที่ละลายน้ำได้ ปริมาณโพรง การเกิดปฏิกิริยา lipid peroxidation ปริมาณของไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogenperoxide, H_2O_2) ปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ (malondialdehyde, MDA) กิจกรรมการทำงานของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระ ได้แก่ superoxide dismutase (SOD) catalase (CAT) ascorbate peroxidase (APX) ปริมาณของผลผลิตของมะเขือเทศ และควมมีชีวิตของมะเขือเทศ เป็นต้น

ความมุ่งหมายของงานวิจัย

ในการวิจัยครั้งนี้ผู้วิจัยได้ตั้งความมุ่งหมายไว้ดังนี้

1. การหาระดับของ field capacity ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะแล้งในมะเขือเทศ
2. ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ และผลผลิตของมะเขือเทศ ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง
3. ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อปริมาณอนุมูลอิสระที่สะสมในใบมะเขือเทศ ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง
4. ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันในมะเขือเทศ ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง
5. ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อควมมีชีวิตและการงอกของละอองเรณูของมะเขือเทศ (*In vitro*) ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง

สมมติฐานในการวิจัย

1. สาร DHECD สามารถช่วยให้มะเขือเทศทนต่อสภาวะเครียดจากความแล้งได้
2. สาร DHECD สามารถเพิ่มกิจกรรมการทำงานของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระของมะเขือเทศ ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งได้

3. สร DHECD สามารถเพิ่มผลผลิตให้กับมะเขือเทศที่อยู่ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งได้

4. สร DHECD จะช่วยรักษาความมีชีวิตและเพิ่มศักยภาพในการงอกของละอองเรณูของมะเขือเทศได้ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งได้



บทที่ 2

เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

ในการวิจัยครั้งนี้ ผู้วิจัยได้ศึกษาเอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง และได้นำเสนอตามหัวข้อต่อไปนี้

1. ปัญหาภัยแล้ง
2. มะเขือเทศ
3. บราสสิโนสเตรอยด์
4. ความสัมพันธ์ระหว่าง ดิน น้ำ และพืช
5. สรีรวิทยาและการปรับตัวด้านเมแทบอลิซึมของพืชในสภาพเครียด
6. ความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณู

ปัญหาภัยแล้ง

ภัยแล้ง คือ ภัยที่เกิดจากการขาดแคลนน้ำในพื้นที่ใดพื้นที่หนึ่งเป็นเวลานาน จนก่อให้เกิดความแห้งแล้ง และส่งผลกระทบต่อชุมชน ซึ่งสาเหตุของการเกิดภัยแล้งโดยธรรมชาติ ได้แก่ การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิโลก การเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ การเปลี่ยนแปลงของระดับน้ำทะเล ภัยธรรมชาติ เช่น วัตภัย แผ่นดินไหว และภัยแล้งที่เกิดจากการกระทำของมนุษย์ ได้แก่ การทำลายชั้นโอโซน ผลกระทบของภาวะเรือนกระจก การพัฒนาด้านอุตสาหกรรม การตัดไม้ทำลายป่า เป็นต้น สำหรับปัญหาภัยแล้งที่เกิดขึ้นในประเทศไทย ส่วนใหญ่มักมีสาเหตุมาจากฝนแล้งและทิ้งช่วง ซึ่งฝนแล้งเป็นภาวะปริมาณฝนตกน้อยกว่าปกติหรือฝนไม่ตกต้องตามฤดูกาล ฝนทิ้งช่วง หมายถึง ช่วงที่มีปริมาณฝนตกไม่ถึงวันละ 1 มิลลิเมตรติดต่อกันเกิน 15 วัน ในช่วงฤดูฝน เดือนที่มีโอกาสเกิดฝนทิ้งช่วงสูงคือ เดือนมิถุนายนและกรกฎาคม ภัยแล้งในประเทศไทยจะสามารถเกิดใน 2 ช่วง คือช่วงฤดูหนาวต่อเนื่องถึงฤดูร้อน และช่วงกลางฤดูฝน ช่วงฤดูหนาวต่อเนื่องถึงฤดูร้อน ซึ่งเริ่มจากครึ่งหลังของเดือนตุลาคมเป็นต้นไป โดยพบว่าพื้นที่บริเวณประเทศไทยตอนบน (ภาคเหนือ ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ภาคกลางและภาคตะวันออก) จะมีปริมาณฝนลดลงเป็นลำดับ จนกระทั่งเข้าสู่ฤดูฝนในช่วงกลางเดือนพฤษภาคมของ ปีถัดไป โดยปัญหาภัยแล้งลักษณะนี้จะเกิดขึ้นเป็นประจำทุกปี และในช่วงกลางฤดูฝน ปริมาณปลายเดือนมิถุนายนถึงเดือนกรกฎาคม จะมีฝนทิ้งช่วงเกิดขึ้น ซึ่งจะเกิดขึ้นเฉพาะท้องถิ่นหรือบางบริเวณ บางครั้งอาจครอบคลุมพื้นที่เป็นบริเวณกว้างเกือบทั่วประเทศ ปัญหาภัยแล้งในประเทศไทยส่งผลกระทบต่อ

ภาคเกษตรกรรม โดยเป็นภัยแล้งที่เกิดจากขาดฝนหรือ ฝนแล้ง ในช่วงฤดูฝน และเกิดฝนทิ้งช่วง ในเดือนมิถุนายนต่อเนื่องเดือนกรกฎาคม พื้นที่ที่ได้รับผลกระทบจากภัยแล้งมาก ได้แก่ บริเวณภาคตะวันออกเฉียงเหนือตอนกลาง เพราะเป็นบริเวณที่อิทธิพลของลมมรสุมตะวันตกเฉียงใต้เข้าไปไม่ถึง และถ้าปีใดไม่มีพายุหมุนเขตร้อนเคลื่อนผ่านในแนวดังกล่าวจะก่อให้เกิดภัยแล้งที่มีระดับความรุนแรงมากขึ้น นอกจากนี้ยังมีพื้นที่อื่น ๆ ที่มักจะประสบปัญหาภัยแล้งเป็นประจำ ปัญหาภัยแล้งในประเทศไทยยังส่งผลกระทบกับการดำรงชีวิตของประชาชนทั้งในเรื่องของแหล่งน้ำ เนื่องจากประเทศไทยเป็นประเทศที่ประชาชนประกอบอาชีพเกษตรกรรมเป็นส่วนใหญ่ โดยส่งผลกระทบต่อปริมาณน้ำที่สะสมในดิน ทำให้พืชขาดน้ำเพื่อใช้ในการเจริญเติบโต พบว่า พืชจะมีการเจริญเติบโตลดลง และทำให้ปริมาณผลผลิตเกิดความเสียหายหรือได้ผลผลิตไม่ดีเท่าที่ควร ทั้งนี้เนื่องจากน้ำในภาคเกษตรกรรมนับว่าเป็นปัจจัยที่สำคัญต่อการเปลี่ยนแปลงของกระบวนการทางสรีรวิทยาของพืช โดยเฉพาะหากพืชเศรษฐกิจที่สำคัญของประเทศไทย เช่น ข้าว ไม้ผล และพืชผัก เป็นต้น ได้รับผลกระทบจากปัญหาภัยแล้งดังกล่าวจะส่งผลกระทบต่อสภาวะเศรษฐกิจโดยรวมในด้านของการส่งออกผลผลิตทางการเกษตรของประเทศไทย อย่างไรก็ตามการศึกษากลไกที่พืชใช้ในการปรับตัวให้เข้ากับความเสี่ยงจากสภาวะแล้งนับว่ามีความสำคัญอย่างยิ่งต่อการพัฒนาแนวทางในการเพิ่มศักยภาพการผลิตพืช เพื่อให้สามารถเจริญเติบโตภายใต้ปัจจัยทางกายภาพที่ไม่เหมาะสม เช่น ความแล้งได้โดยในการศึกษาค้นคว้าวิจัยได้ศึกษาผลของสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชในกลุ่มบราสซิโนสเตียรอยด์ ได้แก่ 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการของมะเขือเทศซึ่งเป็นพืชผักเศรษฐกิจที่สำคัญชนิดหนึ่งของประเทศไทย ประกอบกับยังไม่มีการศึกษาผลของสาร DHECD ในพืชดังกล่าวซึ่งประโยชน์จากผลการศึกษาในครั้งนี้ทำให้ทราบถึงบทบาทของสาร DHECD ต่อกระบวนการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ รวมทั้งการเพิ่มผลผลิตของพืช เพื่อให้สามารถนำมาประยุกต์ใช้ในภาคเกษตรกรรมต่อไปในอนาคต และยังเป็นกรลดการนำเข้าสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชจากต่างประเทศได้อีกทางหนึ่ง ทั้งนี้การศึกษาในครั้งนี้ยังสอดคล้องกับนโยบายของแผนพัฒนาเศรษฐกิจและสังคมแห่งชาติฉบับที่ 12 พ.ศ. 2560-2564 ยุทธศาสตร์ที่ 8 : การพัฒนาวิทยาศาสตร์ เทคโนโลยี วิจัย และนวัตกรรม เพื่อก่อให้เกิดการพัฒนารูปแบบของกระบวนการผลิตพืชที่มีความทนทานต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศ และสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมในอนาคตได้

มะเขือเทศ

ลักษณะทางพฤกษศาสตร์

มะเขือเทศ มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Solanum lycopersicum* L. เป็นพืชที่จัดอยู่ในวงศ์ Solanaceae โดยมีพืชร่วมวงศ์คือ พริก มะเขือ มันฝรั่ง ยาสูบ และพืทูเนีย เป็นต้น (มณีฉัตร นิกกรพันธ์, 2538) มีถิ่นกำเนิดในแถบชายฝั่งตะวันตกของอเมริกาใต้บริเวณประเทศเอกวาดอร์ชิลี และเปรู รวมทั้งเกาะกาลาปากอส ในศตวรรษที่ 18 จึงได้มีการเผยแพร่และพัฒนามะเขือเทศพันธุ์ใหม่ขึ้น เพื่อใช้ในอุตสาหกรรมการแปรรูปในทวีปยุโรป และอเมริกาเหนือ มะเขือเทศจัดเป็นพืชผัก ที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจชนิดหนึ่งของโลก (เจริญศักดิ์ โรจนฤทธิ์พิเชษฐ์ & พีระศักดิ์ ศรีนิเวศน์, 2529) สำหรับประเทศไทยไม่มีหลักฐานที่แน่นอนว่านำมะเขือเทศมาปลูกเมื่อใด แต่ในปัจจุบันมีการเพาะปลูกกันอย่างแพร่หลาย พื้นที่ส่วนใหญ่อยู่ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ (เกียรติเกษตรกาญจนพิสุทธิ, 2541) มะเขือเทศมีชุดโครโมโซมเท่ากับ 2n มีจำนวนโครโมโซมเท่ากับ 24 แท่ง เป็นพืชผสมตัวเองตามธรรมชาติ และมีการผสมข้ามประมาณ 2-5 เปอร์เซ็นต์ มะเขือเทศมีลักษณะทางพฤกษศาสตร์ ดังนี้ (เกียรติเกษตรกาญจนพิสุทธิ, 2538)

ราก (root) รากของมะเขือเทศเป็นระบบรากแก้ว (tap root system) มีการเจริญเติบโตได้อย่างรวดเร็วและแข็งแรง มีรากแขนง (lateral roots) เจริญไปตามแนวนอนได้ไกลถึง 60 เซนติเมตร (จานุลักษณ์ ขนบดี, 2541) และสามารถเจริญในแนวตั้งลึกประมาณ 100–120 เซนติเมตร เมื่อรากแก้วถูกทำลาย เช่น การย้ายกล้า (transplanting) มะเขือเทศจะสร้างรากแขนงและรากฝอย (fibrous roots) มาทดแทนเป็นจำนวนมาก นอกจากนี้มะเขือเทศสามารถสร้างรากพิเศษ (adventitious roots) ขึ้นตามลำต้นที่สัมผัสดินหรือมีสภาพแวดล้อมเหมาะสม (สมภพ วิฐะวสันต์, 2530)

ลำต้น (stem) ลำต้นมีลักษณะเป็นไม้พุ่มเตี้ยกิ่งเลื้อย ลำต้นมีขนปกคลุม มีความสูง 50–150 เซนติเมตร ในระยะแรกของการเติบโตลำต้นของมะเขือเทศจะกลม อ่อนเปราะ แต่จะอ่อนแอและลึ่มง่ายเมื่อไม่มีไม้ค้ำ แต่เมื่อมีการเจริญเติบโตมากขึ้นก็จะแข็งแรงและเป็นเหลี่ยม ส่วนกิ่งก้านสาขาก็จะแตกออกจากลำต้น อาจมีขนาดเท่ากับลำต้น การเจริญของมะเขือเทศแบ่งเป็น 3 แบบ ดังนี้ (ทับทิม ม่วงทุ่ง, 2551; สุมลมาลย์ วงศ์กาญจนะ, 2543)

1. แบบทอดยอดหรือแบบเลื้อย (indeterminate) เป็นมะเขือเทศที่ลำต้นเจริญทางส่วนยอดหรือทอดยอดได้ตลอดเวลาที่สภาพแวดล้อมเหมาะสม โดยลำต้นประกอบด้วย ข้อดอกข้างเท่านั้น ข้อดอกข้างจะออกดอกข้อเว้นสองข้อ หรืออาจมากกว่านั้น ให้ผลผลิตช้าและมีช่วงเก็บเกี่ยวยาวนาน

2. แบบกึ่งเลื้อย (semideterminate) มีการเจริญทางด้านความสูงและกิ่งก้านสาขาประมาณ 100×150 เซนติเมตร ทางด้านตายอดจะเปลี่ยนเป็นช่อดอกทั้งหมด การเกิดช่อดอกจะเกิดทุกข้อหรือเกิดข้อเว้นข้อทั่วทั้งต้น

3. แบบไม่ทอดยอดหรือแบบพุ่ม (determinate) ลำต้นประกอบด้วยช่อดอกข้างและช่อดอกปลายยอด โดยเปลี่ยนตายอดทั้งหมดเป็นช่อดอก โดยจะออกดอกข้อเว้นข้อ ทรงพุ่มแน่น ให้ผลผลิตเร็วและอายุสั้น

ใบ (leaf) ลักษณะใบเป็นใบประกอบแบบขนนกเรียงตัวแบบชั้นบันได มีความกว้างใบประกอบ 15 – 50 เซนติเมตร และความยาวใบประกอบ 10 – 30 เซนติเมตร เป็นใบประกอบแบบ odd pinnately ออกสลับกัน ใบจะมีลักษณะแตกต่างกัน บางใบมีลักษณะรียาว บางใบกลม มีขนาดใหญ่ ในแต่ละก้านใบมีใบย่อย 5-7 ใบ บริเวณใบมีขนสีเขียว หรือเขียวอมฟ้า มีก้านใบยาว 3-5 เซนติเมตร ใบมีความกว้าง 4-5 เซนติเมตร และยาว 7-8 เซนติเมตร ขอบใบหยักลึก คล้ายฟันเลื่อย มีขนอ่อนบริเวณซอกใบ และมีต่อมน้ำมันกระจายอยู่ทั่วไปเมื่อถูกกระทบจะทำให้เป็นรอยย่น และมักมีกลิ่นเฉพาะตัวตามลักษณะพันธุ์

ดอก (flower) การออกดอกของมะเขือเทศเป็นช่อกระจุก (raceme) ดอกเกิดเป็นช่อเจริญมาจากบริเวณข้อหรือระหว่างข้อ ดอกมีขนาดเล็กสีเหลืองสดใส ประกอบด้วยกลีบดอกและกลีบเลี้ยง 5-7 กลีบ ช่อดอกจะมีดอกย่อย 4-50 ดอกขึ้นกับชนิดของสายพันธุ์เช่น ในมะเขือเทศเชอร์รี่ ช่อดอกจะมีดอกย่อย 4-20 ดอก เป็นต้น ดอกของมะเขือเทศเป็นดอกสมบูรณ์เพศ ในดอกประกอบด้วยเกสรเพศผู้ (stamen) 5 อัน มีอับเรณูใหญ่และก้านอับเรณูสั้น ซึ่งมีลักษณะเป็นแท่งเชื่อมติดกัน เป็นรูปกรวยเรียกว่า anther cap หรือ anther cone อยู่รอบเกสรเพศเมีย ในเกสรเพศเมีย (pistil) มีส่วนของรังไข่ (ovary) และก้านชูเกสรเพศเมีย (style) จะสั้นกว่าอับละอองของเกสรเพศผู้ (anther) ทำให้มะเขือเทศพร้อมผสมตัวเองสูง

ผล (fruit) เป็นผลเดี่ยว (simple fruit) มีลักษณะฉ่ำน้ำรูปร่างกลมหรือเป็นรูปไข่ ผิวเรียบ เส้นผ่านศูนย์กลาง 2 – 15 เซนติเมตร ชนิดของผลเป็นผลมีเนื้อสด (fleshy fruit) แบบมีเนื้อหลายเมล็ด (berry) ผลสดที่มีเมล็ดหลายเมล็ด เนื้อผลอ่อนนุ่ม ผลอ่อนมีสีเขียวและมีขน เมื่อสุกจะมีสีแดง ชมพู ส้ม หรือเหลือง ตามพันธุ์ของมะเขือเทศ

เมล็ด (seed) มีลักษณะกลมแบน มีความยาว 3 – 5 มิลลิเมตร ความกว้าง 2 – 4 มิลลิเมตร มีสีน้ำตาลอ่อนและมีขนที่เมล็ด โดยทั่วไปหนึ่งผลอาจจะมีประมาณ 250 เมล็ด เมล็ดมีลักษณะเป็นรูปไต แบน เปลือกหุ้มเมล็ด มีขนละเอียดสั้น สีน้ำตาลอ่อนปกคลุมอยู่ทั่วไป ภายในเมล็ดมีต้นอ่อนขดกลม (coiled embryo) ที่ถูกล้อมรอบด้วยอาหารสำหรับใช้เลี้ยงต้นอ่อน

(endosperm) เพียงเล็กน้อย เมล็ดพันธุ์มะเขือเทศสามารถเก็บที่อุณหภูมิ 18-28 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลาหลายปี โดยที่เมล็ดยังคงมีเปอร์เซ็นต์การงอกอยู่ระหว่าง 90-95 เปอร์เซ็นต์ โดยทั่วไปแล้วเมล็ดมะเขือเทศจะงอกหลังจากปลูกประมาณ 6 วัน จากนั้นหนึ่งสัปดาห์จะแตกใบจริง ให้ดอกครั้งแรกประมาณ 5-7 สัปดาห์หลังจากเพาะเมล็ด มะเขือเทศเป็นพืชที่เกิดการผสมข้ามได้พอสมควร แต่โดยมากมักจะผสมตัวเองเป็นส่วนใหญ่และจะใช้เวลาในการปฏิสนธิ ประมาณ 50-55 ชั่วโมง หลังจากนั้นประมาณ 6-8 สัปดาห์ผลจะสุกเต็มที่ น้ำหนักผลจะขึ้นกับสายพันธุ์ โดยพันธุ์ผลเล็กจะมีน้ำหนักผลประมาณ 20 กรัม และสำหรับพันธุ์ผลใหญ่ที่นิยมบริโภคผลสดจะมีน้ำหนักผลประมาณ 300 กรัม (อรสา ดิสถาพร, ชาญยุทธ์ ภาณุทัต, & ธงชัย สถาพรวรศักดิ์, 2541)

พันธุ์มะเขือเทศ

พันธุ์มะเขือเทศที่นิยมปลูกในประเทศไทยแบ่งออกเป็น 3 ประเภท ดังนี้ (เกียรติ เกษตร กาญจนพิสุทธิ, 2538; เรวัต จินดาเจีย, 2546)

1. พันธุ์มะเขือเทศที่ปลูกเพื่อไว้ขายตลาด มี 2 ชนิด คือ พันธุ์ที่มีขนาดใหญ่นิยมนำมาประกอบอาหารต่าง ๆ หรือใช้ประดับจานอาหาร มีลักษณะผลโต สีผล เมื่อสุกจะมีสีแดงจัด รสชาติดี เนื้อแน่น ส่วนอีกพันธุ์คือ พันธุ์ที่มีผลขนาดเล็กจะมีสีชมพู รสเปรี้ยว เช่น พันธุ์มานาปาล พันธุ์ฟลอราเดล พันธุ์มาร์โกลบ พันธุ์ลีดา มก. พันธุ์มาสเตอร์เบอร์ 2 และพันธุ์คาลิปโซ เป็นต้น

2. พันธุ์มะเขือเทศที่ผลิตส่งโรงงานอุตสาหกรรม พันธุ์ของชนิดนี้ส่วนใหญ่จะสุกพร้อมกันผลสุกมีสีแดงจัด เนื้อมาก น้ำน้อย ปริมาณกรดสูง เปลือกหนาและเหนียว สามารถขนส่งได้ในระยะทางไกล เก็บได้นาน นิยมนำไปทำเป็นซอสมะเขือเทศ น้ำมะเขือเทศ และการแปรรูปต่าง ๆ เช่น พันธุ์วีเอฟ 134-1-2 พันธุ์โรมา พันธุ์คาลเจม พันธุ์เฟซเซทเตอร์ 502 และพันธุ์วีเอฟ 145 เป็นต้น

3. มะเขือเทศเชอร์รี่ เป็นมะเขือเทศที่มีผลขนาดเล็ก น้ำหนักประมาณ 6-12 กรัม รูปร่าง ผลมีทั้งเป็นผลกลม ผลรูปแปร์ ผลรูปไข่หรือผลลูกยาวรี เมื่อสุกจะมีสีแดงเข้ม เนื้อหนากกรอบ ไม่มีกลิ่นเหมือนมะเขือเทศทั่วไป มีเมล็ดน้อย หรือบางพันธุ์ไม่มีเมล็ด มักรับประทานสดมากกว่าการนำไปประกอบอาหาร เช่น พันธุ์มะเขือเทศเชอร์รี่ 154 มะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ 155 และพันธุ์เรดสวีท เป็นต้น

โรคที่สำคัญในมะเขือเทศ

โรคเหี่ยวเฉียว (bacterial wilt) เชื้อสาเหตุของโรค คือ *Pseudomonas solanacearum* E.F. Smith โรคเหี่ยวเฉียวจัดเป็นโรคที่สำคัญมากของมะเขือเทศ พบโรคนี้ได้ทุก

ระยะการเจริญเติบโต พืชจะแสดงอาการเหี่ยวทั้งต้น ใบม้วนงอต่างๆ ที่ยังเขียวอยู่ โดยจะมีอาการเหี่ยวเฉามากขึ้นจนตายในที่สุด อาการเกิดได้อย่างรวดเร็วภายใน 2 – 3 วัน เมื่อตัดลำต้นเหนือผิวดินตามยาวหรือตามขวางจะพบสีน้ำตาลที่ท่อน้ำ และท่ออาหาร เนื่องจากถูกเชื้อเข้าทำลายและอาจพบของเหลวสีครีมออกมาจากรอยตัด

โรคแผลสะเก็ด (bacterial spot) เชื้อสาเหตุโรคคือ *Xanthomonas campestris* pv. *Vesicatoria* (Doidge) Dye โรคนี้ระบาดมากในช่วงฤดูฝนหรือช่วงที่อากาศมีความร้อนสูง ทำให้ผลผลิตลดลง พบโรคนี้ได้ทุกระยะการเจริญเติบโต และทุกส่วนของต้นมะเขือเทศที่อยู่เหนือดิน อาการของโรคที่พบในระยะแรกคือ เริ่มมีจุดดำน้ำเล็กๆ ต่อมาจะขยายเป็นแผลใหญ่ แผลสีเทาดำขอบแผลเป็นสีม่วงอมเทา บางแผลอาจมีวงแหวนสีเหลืองล้อมรอบ (halo) ถ้าอาการรุนแรงแผลจะลามถึงกันทำให้ใบเหลืองแห้งตาย

โรคใบไหม้ (late blight) โดยเชื้อราที่เป็นสาเหตุของโรคคือ *Phytophthora infestans* โรคนี้มีการระบาดมากในสภาพความชื้นสูงและอากาศค่อนข้างเย็น จึงพบโรคนี้ระบาดมากกับมะเขือเทศที่ปลูกในภาคเหนือของประเทศไทยในฤดูหนาว สามารถพบอาการของโรคได้ทุกระยะการเจริญเติบโต และพบได้ทุกส่วนของพืชที่อยู่เหนือดิน อาการของโรค คือ จะเป็นแผลดำ คล้ายกับใบถูกน้ำร้อนลวกแผลจะขยายใหญ่ออกไปอย่างรวดเร็วและลามไปทั้งใบ อาการบนลำต้นและผลมีอาการคล้ายบนใบ

โรคใบหงิกเหลือง เชื้อที่เป็นสาเหตุของโรคคือ Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) โรคใบหงิกเหลืองเป็นโรคที่พบการแพร่ระบาดอย่างกว้างขวาง อาการที่พบคือ ใบยอดหงิกเหลือง ใบอ่อนที่แตกใหม่มีขนาดเล็กและหงิกงอ ยอดแตกเป็นพุ่ม ต้นชะงักการเจริญเติบโต แคระแกร็น ดอกร่วง ทำให้ผลผลิตลดลงและเมล็ดลีบ ถ้าโรคเข้าทำลายตั้งแต่ยังเป็นต้นอ่อน พืชจะแสดงอาการรุนแรง ต้นแคระแกร็นมาก และไม่สามารถให้ผลผลิต (ศุภลักษณ์ ฮอกะวัต, 2536)

มะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154

มะเขือเทศเชอร์รี่ CH154 (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154) พัฒนาพันธุ์มาจากมะเขือเทศเชอร์รี่ที่มีขนาดผลเล็ก น้ำหนักไม่เกิน 15 กรัม รสชาติหวาน รับประทานผลสดเป็นผลไม้ โดยศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน นำสายพันธุ์จากศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักแห่งเอเชีย (AVRDC-The World Vegetable Center) ประเทศไต้หวัน มาปลูกทดสอบผลผลิตในปี พ.ศ. 2537-2539 เปรียบเทียบการเจริญเติบโต และลักษณะผล ทั้งด้านรูปร่างผลภายนอก และคุณภาพผลภายใน รสชาติ กลิ่น ความกรอบ ความเหนียวของเปลือก รวมทั้งปริมาณเมล็ดในผล นอกจากนี้ยังจัดให้มีการชิม และประเมินผลความชอบ แล้วคัดเลือกสายพันธุ์ที่มีแนวโน้มเป็นพันธุ์

การค้าได้ นำไปทดสอบตลาดโดยปลูกเดือนละ 1-2 ไร่ จำนวน 3 ครั้ง เพื่อให้มีผลผลิตออกสู่ตลาดอย่างต่อเนื่อง 3-4 เดือน และต่อมาในปี พ.ศ. 2540 จึงได้แนะนำพันธุ์มะเขือเทศดังกล่าวสู่เกษตรกรในชื่อ “เชอริ 154” ประโยชน์ของมะเขือเทศเชอริ CH154 รูปร่างผลยาวรี เมื่อผลสุกมีสีแดง (ภาพประกอบ 1) รสชาติหวาน ถ้าอากาศร้อนผลออกสีส้ม และรสชาติหวานลดลง ได้รับการตอบรับค่อนข้างดีในกลุ่มตลาดระดับซูเปอร์มาเก็ต ส่วนตลาดท้องถิ่นยังรับได้น้อย เนื่องจากผู้บริโภคชาวไทยไม่นิยมรับประทานมะเขือเทศเป็นสลัดผัก พื้นที่ปลูกมะเขือเทศเชอริ CH154 อยู่ในภาคกลาง เช่น จังหวัดราชบุรี นครปฐม กาญจนบุรี คิดเป็นประมาณ 1,000 ไร่ต่อปี (สำรวจ เมื่อปี พ.ศ. 2550) (กรุง สีตะธนี, 2558)



ภาพประกอบ 1 มะเขือเทศเชอริ พันธุ์ CH154

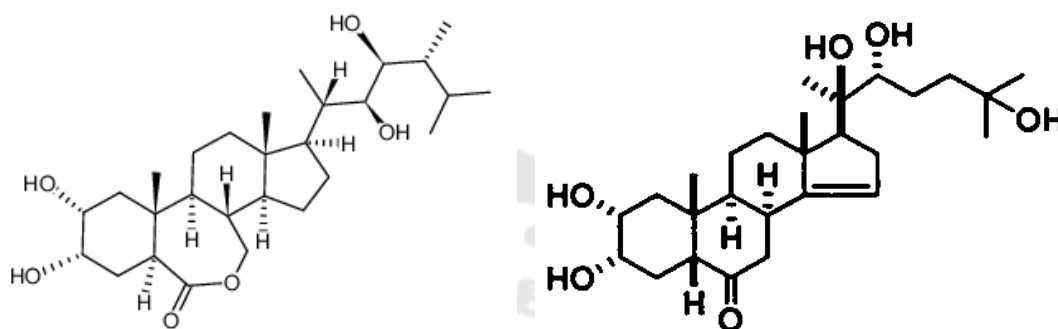
บราสซิโนสเตียรอยด์

บราสซิโนสเตียรอยด์ (brassinosteroids; BRs) เป็นฮอร์โมนที่มีบทบาทในการควบคุมการเจริญเติบโตของพืชในหลาย ๆ ด้าน (Sala & Sala, 1985) ได้แก่ การงอกของเมล็ด การเจริญของต้นและราก การออกดอกและพัฒนารูปทรงของดอกและผล สามารถกระตุ้นให้เกิดการแบ่งเซลล์ การขยายขนาดของเซลล์ เพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ชักนำให้เกิดการงอกของละอองเรณู และทำให้พืชทนทานต่อความเครียดจากปัจจัยทางชีวภาพและกายภาพ เป็นต้น (Clouse & Sasse, 1998; Mandava, 1988; Sasse, 1997) การค้นพบสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชที่มีโครงสร้างเป็นสเตียรอยด์ ถูกค้นพบโดยนักวิจัยของสถาบัน the United States Department of Agriculture (USDA) และ Nagoya University ในญี่ปุ่น (Pandey, 2017) โดยนักวิจัยได้พยายามแยกสารที่เป็นฮอร์โมนพืชชนิดใหม่จากละอองเรณูของพืชหลายชนิด ได้ค้นพบว่า สารสกัดที่

สามารถกระตุ้นการเจริญเติบโตได้ดีที่สุด คือสารที่แยกได้จากละอองเรณูของผักกาดก้านขาว (*Brassica napus*) จึงใช้ชื่อว่า “brassins” โดยสาร brassins มีผลอย่างชัดเจนต่อการขยายขนาดและการแบ่งเซลล์ในพืชจำพวกถั่ว (Mandava, 1988) และพบว่าเมื่อพ่นสารดังกล่าวให้แก่ต้นอ่อนหัวผักกาดและมันฝรั่ง สามารถช่วยในการเพิ่มผลผลิตได้ นอกจากนี้ยังมีรายงานว่าเซลล์แคโรทในอาหารเลี้ยงผสม BRs ที่ความเข้มข้นต่ำชักนำให้เซลล์มีขนาดใหญ่ขึ้นแต่ไม่เพิ่มจำนวนเซลล์แต่เมื่อนำ BRs ความเข้มข้น 10 nM ทดลองในเมล็ด *Arabidopsis* พบว่ารากและลำต้นของ *Arabidopsis* มีอัตราการเจริญเติบโตมากขึ้น (Asami & Yoshida, 1999) แสดงให้เห็นว่า BRs ส่งเสริมการแบ่งเซลล์ การยืดขยายตัวของเซลล์ทั้งในลำต้นและราก (Bellincampi & Morpurgo, 1988) BRs และ auxin ทำงานร่วมกันในการส่งเสริมการเกิดรากแขนง โดย BRs ควบคุมการเคลื่อนย้ายของ auxin (Bao et al., 2004) นอกจากนี้ยังมีรายงานว่า BRs มีผลต่อการเพิ่มผลผลิตในพืชหลายชนิด (Divi & Krishna, 2009) และในการศึกษาการพ่นสาร 24-epibrassinolide ซึ่งมีสูตรโมเลกุลคือ $C_{28}H_{48}O_6$ ซึ่งมีโครงสร้างดังภาพประกอบ 2 (ซ้าย) พบว่า สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ในระยะการเจริญเติบโตทางด้านลำต้น ภายใต้ความเครียดจากความร้อน (Thussagunpanit et al., 2012)

เอคโดสเตียรอยด์ (ecdysteroid) เป็นฮอร์โมนลอกคราบของสัตว์ในกลุ่ม arthropods ซึ่งพบได้ในเปลือกของต้นไผ่เน่า (*Vitex glabrata*) มีโครงสร้างทางเคมีคล้ายกับสารควบคุมการเจริญเติบโตในกลุ่มบราสซิโนสเตียรอยด์ จึงมีการสกัดและสังเคราะห์สาร brassinosteroid mimic จากเปลือกต้นไผ่เน่า ได้เป็น 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD 4) และ 7,8-dihydro-8 α ,5 α -20-hydroxyecdysone (DHECD 5) (Suksamrarn et al., 2002) สารทั้ง 2 ชนิดนี้มีผลต่อการเจริญเติบโตของพืชซึ่งยังต้องมีการศึกษาและวิจัยต่อไป ก่อนหน้านี้สาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (DHECD) ซึ่งมีโครงสร้างดังภาพประกอบ 2 (ขวา) ถูกนำมาใช้ทดสอบกับพืชหลายชนิด เช่น ผักกาดหอมกรีนโอ๊ค ข้าว และมันสำปะหลัง เป็นต้น ซึ่งพบว่า การพ่นสาร DHECD ความเข้มข้น 1 ไมโครโมลาร์ เมื่อพืชได้รับความเครียดจากความร้อน ช่วยทำให้ข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้น ลดการเกิดปฏิกริยาคลิพิดเปอรัออกซิเดชัน (Sonjaroon et al., 2018) ในขณะที่การได้รับสาร DHECD ความเข้มข้น 0.001 ไมโครโมลาร์ ช่วยให้ต้นมันสำปะหลังมีการเจริญเติบโตทางด้านลำต้นและผลผลิตของรากสะสมอาหารเพิ่มสูงขึ้น (เกษรวิภา เมทเมธรัตน์ et al., 2556) หรือในการศึกษาการได้รับสาร DHECD ที่ระดับความเข้มข้นต่าง ๆ ในผักกาดหอมกรีนโอ๊ค ซึ่งพบว่า การได้รับสาร DHECD ความเข้มข้น 0.1 ไมโครโมลาร์ เป็นระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมสำหรับการนำมาใช้เพื่อเพิ่มการเติบโต

และการสะสมปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ โดยการพ่นสาร DHECD ที่มีความเข้มข้นเพิ่มขึ้นให้กับ ผักกาดหอมช่วยให้มีการสะสมปริมาณโปรตีนในส่วนใบเพิ่มขึ้น และมีบทบาทในการช่วยลดการ สะสมปริมาณไนเตรท ในผักกาดหอมพันธุ์กรีนโอ๊ค ที่ปลูกในระบบไฮโดรโปนิกส์ได้



ภาพประกอบ 2 โครงสร้างสาร 24-epibrassinolide (C₂₈H₄₈O₆) (ซ้าย) และโครงสร้างสาร 7,8-dihydro-8 α -20-hydroxyecdysone (ขวา)

ที่มา: (Suksamran et al., 2002)

ความสัมพันธ์ระหว่าง ดิน น้ำ และพืช

ส่วนประกอบและสถานะของดิน

ดินทางการเกษตรที่เหมาะสมกับการปลูกพืชนั้นจะต้องมีส่วนประกอบ 4 ส่วน คือ อินทรีย์วัตถุ อนินทรีย์วัตถุ น้ำ และอากาศ อินทรีย์วัตถุและอนินทรีย์วัตถุรวมกันเป็นส่วน ของแข็ง ที่เหลือจะเป็นช่องว่างและช่องว่างเหล่านี้จะเป็นที่อยู่ของของเหลว ซึ่งเป็นสถานะของน้ำ หรือสารละลายที่อยู่ในดินและก๊าซคือส่วนที่เป็นอากาศที่อยู่ในช่องว่างระหว่างเม็ดดินที่ไม่ได้เป็น ของเหลว สำหรับช่องว่างในดินสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ชนิด คือ ช่องว่างขนาดใหญ่และ ช่องว่างขนาดเล็ก ช่องว่างขนาดเล็กจะเป็นที่อยู่ของน้ำที่พืชจะสามารถนำไปใช้ได้ ส่วนช่องว่างใน ดินขนาดใหญ่ น้ำในดินสามารถไหลผ่านได้สะดวกจึงมักเป็นที่อยู่ของอากาศในดิน

เนื้อดิน

ลักษณะของเนื้อดินที่ระดับชั้นต่าง ๆ ในบริเวณเขตรากพืช เนื่องจากลักษณะของเนื้อ ดินมีอิทธิพลอย่างมากต่อปริมาณน้ำที่ดินสามารถอุ้มเอาไว้ได้ สำหรับให้พืชนำไปใช้และยังมี

อิทธิพลต่อการไหลซึมของน้ำลงไปดินอีกด้วย เนื้อดินเป็นคุณสมบัติของดินที่บอกถึงความหยาบหรือความละเอียดของดิน ปกติแล้วดินจะประกอบด้วยส่วนผสมของอนุภาคหลัก 3 ชนิด ได้แก่ทราย (sand) ตะกอนทราย (silt) และดินเหนียว (clay) สำหรับดินที่มีอนุภาคของทรายเป็นส่วนประกอบหลัก เรียกว่า ดินเนื้อหยาบ และดินที่มีอนุภาคดินเหนียวเป็นส่วนประกอบหลัก เรียกว่า ดินเนื้อละเอียด ซึ่งจะมีความสามารถในการอุ้มน้ำได้ดีกว่าดินทรายซึ่งมีคุณสมบัติให้น้ำซึมผ่านได้ง่าย มีการระบายน้ำได้ดีแต่อุ้มน้ำไว้ได้น้อย

โครงสร้างของดิน

โครงสร้างของดินเป็นคุณสมบัติของดินที่เกี่ยวข้องกับการเรียงตัวและการเกาะกันระหว่างเม็ดดินเป็นก้อนดิน ปกติแล้วโครงสร้างของดินกำหนดจากรูปร่าง ขนาด ความคงทนต่อการแตกแยกของเม็ดดิน เพราะโครงสร้างของดินจะมีผลต่อการเคลื่อนที่ของน้ำและอากาศในดิน อัตราการซึมของน้ำลงไปในดิน ตลอดจนการแผ่กระจายของรากพืช ดังนั้นจึงควรมีการปรับปรุงโครงสร้างของดินในเขตรากพืชเพื่อให้พืชสามารถดูดน้ำไปใช้ในการเจริญเติบโตได้ดีขึ้น

ชนิดของน้ำและความชื้นในดิน

น้ำในดิน การเรียงตัวของเม็ดดินทำให้เกิดช่องว่างที่มีขนาดและรูปร่างต่าง ๆ ขึ้น เมื่อฝนตกหรือให้น้ำแก่พืช น้ำจะแทรกตัวเข้าไปอยู่ตามช่องว่างเหล่านี้และเกาะติดกับเม็ดดินด้วยแรงยึดเหนี่ยวระหว่างโมเลกุลของดินและน้ำ (adhesive force) และแรงยึดเหนี่ยวระหว่างโมเลกุลของน้ำด้วยกัน (cohesive force) ซึ่งรวมเรียกว่า แรงดูดซับ (capillary force) ถ้าหากน้ำเข้าไปแทนที่อากาศจนเต็มทุกช่องว่าง ดินนั้นอิ่มตัวด้วยน้ำ (saturated) และน้ำที่อยู่ในช่องว่างนั้นทั้งหมดจะเป็นปริมาณสูงสุดที่ดินจะเก็บกักเอาไว้ได้ถ้าไม่มีแรงจากภายนอกมากระทำ แต่เนื่องจากสสารทุกชนิดที่อยู่บนผิวโลกจะถูกแรงดึงดูดของโลกกระทำอยู่ตลอดเวลา รวมถึงน้ำที่ขังอยู่ในช่องว่างระหว่างเม็ดดินด้วย ในช่องว่างที่มีขนาดใหญ่แรงดึงดูดระหว่างน้ำกับช่องว่างเม็ดดินจะน้อยกว่าช่องว่างขนาดเล็ก ดังนั้นเมื่อแรงดึงดูดดังกล่าวมีค่าน้อยกว่าแรงดึงดูดของโลก น้ำในดินจะไหลออกนอกช่องว่างและไหลลงไปยังที่ต่ำกว่าซึ่งเรียกว่า น้ำอิสระ (gravitation water หรือ free water) เมื่อฝนหยุดตกหรือหยุดการให้น้ำแก่พืช น้ำที่อยู่ในช่องว่างขนาดใหญ่จะถูกระบายออกไปโดยใช้เวลา 2-3 วัน ในดินที่มีการระบายน้ำได้ดี น้ำอิสระจะถูกระบายออกไปหมดก่อนที่จะเป็นอันตรายต่อพืชและจะมีอากาศเข้ามาแทนที่ ส่วนน้ำที่มีในช่องว่างขนาดเล็กซึ่งไม่ถูกระบายออกด้วยแรงดึงดูดของโลก อาจจะมีการระบายออกด้วยแรงดูดซับ (capillary water) ซึ่งจะมีการเคลื่อนที่ช้ามาก ซึ่งช้ากว่าน้ำอิสระและจะมีทิศทางไปทางใดก็ได้โดยจะเคลื่อนที่ไปสู่จุดที่มีแรงดูดซับมากที่สุดเสมอและเป็นน้ำที่รากพืชสามารถดูดไปใช้ได้

การสูญเสียน้ำโดยการระเหยจากผิวและจากที่พืชดูดเอาไปใช้จะทำให้ปริมาณความชื้นในดินลดลงจนกระทั่งถึงจุด ๆ หนึ่งที่น้ำในดินไม่มีการเคลื่อนที่อีก ทั้งนี้เพราะว่าแรงที่น้ำหรือความชื้นจับยึดแน่น (adhesive force) เป็นแผ่นบาง ๆ รอบเม็ดดินมีมากจนพืชไม่สามารถดูดไปใช้ได้ พืชก็จะเหี่ยวเฉาและถ้าหากไม่มีการให้น้ำแก่พืชในสภาวะดังกล่าว จะส่งผลทำให้พืชตาย ซึ่งน้ำที่ยึดติดแน่นกับเม็ดดินและไม่สามารถที่จะทำให้เคลื่อนที่ได้ด้วยแรงดึงดูดของโลกหรือแรงดูดซึ่งเรียกว่า น้ำเยื่อ (hygroscopic water)

ความชื้นในดินสามารถแบ่งออกเป็น 3 ชนิด คือ

1. ความชื้นชลประทาน (field capacity; FC) หลังจากที่น้ำอิสระ ได้ถูกระบายออกจากช่องว่างขนาดใหญ่หมดแล้ว ความชื้นในดินจะมีการเปลี่ยนแปลงน้อยมาก จะคงเหลืออยู่ แต่ capillary water หรือปริมาณน้ำที่ดินสามารถดูดซับไว้ได้เต็มที่ ซึ่งเรียกว่า ความชื้นชลประทาน หรือน้ำที่ดินสามารถดูดซับไว้ได้ที่ระดับแรงดัน 1/3 บรรยากาศ (บาร์) หรืออีกนัยหนึ่งในช่องว่างของดินที่ดูดซับน้ำไว้จะมีแรงดึงดูดประมาณ 1/3 บาร์ แสดงได้ดังตาราง 1 ในด้านการปฏิบัติในการแปลงศึกษาทดลอง ค่าความชื้นชลประทานนี้ ไม่สามารถหาหรือคำนวณออกเป็นค่าที่แน่นอนได้ ทั้งนี้เนื่องจากยังมีการเคลื่อนที่ของ capillary water อยู่ตลอดเวลา ดังนั้นจึงถือว่าปริมาณความชื้นในดินที่มีการระบายน้ำหลังจากที่มีฝนตกหนักหรือหยุดให้น้ำแล้ว 2-3 วัน จะเป็นความชื้นที่ระดับความชื้นชลประทาน

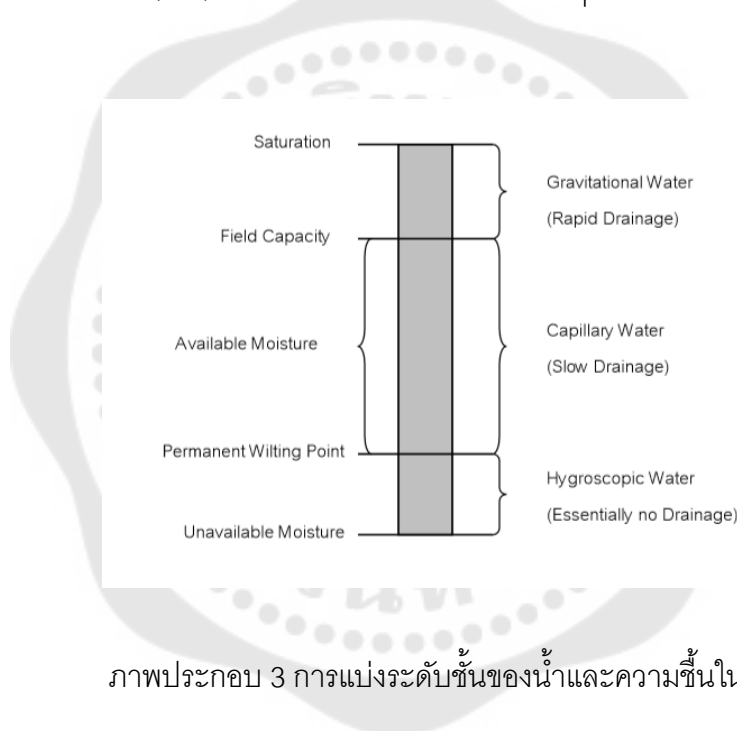
ตาราง 1 แสดงค่าความชื้นชลประทานและความชื้นที่จุดเหี่ยวถาวรของดินชนิดต่าง ๆ

เนื้อดิน	ความชื้นชลประทาน (field capacity; FC) %โดยน้ำหนักของดินแห้ง	ความชื้นที่จุดเหี่ยวถาวร (permanent wilting point; PWP) %โดยน้ำหนักของดินแห้ง
ดินทราย (sandy)	6-12	2-6
ดินร่วนปนดินทราย (sandy loam)	10-18	4-8
ดินร่วน (loam)	18-26	8-12
ดินร่วนปนดินเหนียว (clay loam)	23-31	11-15
ดินเหนียวปนตะกอนทราย (silty clay)	27-35	13-17
ดินเหนียว (clay)	31-39	15-19

ที่มา: (กรมชลประทาน, 2554)

2. ความชื้นที่จุดเหี่ยวเฉาถาวร (permanent wilting point; PWP) ความชื้นในดินที่พืชไม่สามารถดูดมาให้ได้เพียงพอสำหรับการคายน้ำและหลังจากนั้นพืชจะเริ่มมีการเหี่ยวเฉาอย่างถาวร เรียกว่า ความชื้นที่จุดเหี่ยวเฉาถาวร (PWP) หรือเรียกอีกนัยหนึ่งคือปริมาณน้ำที่ดูดซับไว้ด้วยแรงดึงดูด 15 บาร์

3. ความชื้นที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ (available moisture; AM) น้ำในรูปของความชื้นในดินที่พืชนำไปใช้ในการเจริญเติบโตคือ capillary water ที่อยู่ระหว่าง field capacity และ permanent wilting point ดังนั้น ผลต่างระหว่างค่าความชื้นในดินทั้งสองนี้ก็คือ ความชื้นที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ (AM) ระดับความชื้นในระดับชั้นต่าง ๆ แสดงได้ดังภาพประกอบ 3



ภาพประกอบ 3 การแบ่งระดับชั้นของน้ำและความชื้นในดิน

ที่มา: (กรมชลประทาน, 2554)

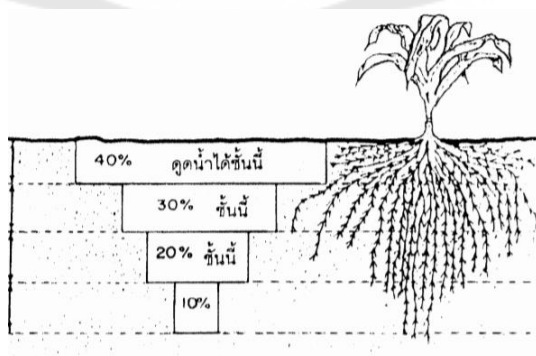
ความชื้นในดินช่วงจากความชื้นชลประทานถึงความชื้นที่จุดเหี่ยวเฉาถาวร เป็นช่วงความชื้นที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ซึ่งหมายความว่า ถ้าดินในเขตรากยังมีความชื้นอยู่เหนือระดับความชื้นที่จุดเหี่ยวเฉาถาวรแล้ว พืชส่วนใหญ่จะยังไม่มีอาการเหี่ยวเฉาในขณะที่ความชื้นลดลง แต่พืชบางชนิดที่ต้องการน้ำมากหรือมีความไวต่อการขาดน้ำสูงก็จะเริ่มมีอาการดังกล่าวให้เห็น อย่างไรก็ตามในทางปฏิบัติ การจำลองสภาวะที่ใช้ในการกำหนดปริมาณของน้ำในดินนั้น จะไม่ให้ค่าความชื้นในดินลดลงเข้าใกล้จุด PWP เนื่องจากเมื่อความชื้นในดินลดลงพืชจะใช้แรงดูดน้ำใน

ดินเพิ่มมากขึ้น ถ้าหากอัตราที่รากพืชดูดน้ำได้น้อยเกินไป การเจริญเติบโตของพืชจะหยุดชะงัก และทำให้พืชมีผลผลิตลดลง ซึ่งวิธีการที่ถูกต้องควรเริ่มให้น้ำแก่พืชเมื่อความชื้นในดินลดลง 25-50 เปอร์เซ็นต์ของความชื้นที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ทั้งนี้ยังขึ้นอยู่กับชนิดและอายุของพืชเป็นสำคัญ ด้วย (กรมชลประทาน, 2554)

การดูดน้ำจากดินในชั้นต่าง ๆ ของพืช

การเจริญเติบโตในส่วนของรากพืชจะแผ่กระจายอยู่อย่างหนาแน่นในตอนบนของเขตรากและในบริเวณโคนต้น ดังนั้นพืชจะดูดน้ำจากดินในชั้นนี้ไปใช้อย่างรวดเร็ว นอกจากความชื้นที่พืชดูดไปใช้แล้ว ดินยังสูญเสียน้ำโดยการระเหยไปจากผิวดิน ขณะที่ความชื้นของดินในชั้นนี้ค่อย ๆ ลดลง แรงดึงดูดความชื้นของดินก็จะเพิ่มขึ้น ในที่สุดพืชก็จะไม่สามารถดูดน้ำจากดินไปใช้ได้เพียงพอ ความชื้นที่พืชนำไปใช้ในการเจริญเติบโตจึงต้องมาจากดินในชั้นที่อยู่ต่ำลงมา

ในดินที่มีเนื้อสม่่าเสมอและมีความชื้นที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ตลอดความลึกของเขตรากพืชจะใช้น้ำในตอนบนของเขตรากอย่างรวดเร็ว ส่วนในตอนล่างนั้นพืชจะดูดน้ำไปใช้ช้ากว่ามาก จากการทดลองพบว่า พืชเกือบทุกชนิดที่ปลูกในดินที่มีเนื้อดินสม่่าเสมอและมีความชื้นมากพอกับความต้องการของพืชตลอดความลึก จะมีลักษณะการดูดน้ำจากดินในชั้นต่าง ๆ ไปใช้คล้ายคลึงกัน กล่าวคือ ถ้าแบ่งความลึกของเขตรากออกเป็น 4 ส่วนเท่า ๆ กัน ประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์ของความชื้นที่พืชใช้ทั้งหมดมาจากดินในชั้นแรกนับจากผิวดินลงมา 30 เปอร์เซ็นต์มาจากผิวดินในชั้นที่สอง 20 เปอร์เซ็นต์มาจากดินในชั้นที่สามและ 10 เปอร์เซ็นต์มาจากดินในชั้นที่สี่ตามลำดับ ดังภาพประกอบ 4



ภาพประกอบ 4 ความชื้นที่พืชดูดไปจากดินในชั้นต่าง ๆ

ที่มา: ดัดแปลงจาก (กรมชลประทาน, 2554)

การเคลื่อนที่ของน้ำในดิน (soil water movement)

การเคลื่อนที่ของน้ำในดิน จำแนกออกได้เป็น 3 ลักษณะ คือ

1. การไหลของน้ำในดินที่ยังไม่อิ่มตัว (unsaturated flow) ได้แก่ การไหลของน้ำในดินซึ่งดินนั้นยังไม่ถึงจุดอิ่มตัว กล่าวคือ ช่องว่างขนาดใหญ่ที่มักจะเป็นที่อยู่ของอากาศในดิน (macropore) ยังมีอากาศบรรจุอยู่เต็ม เป็นการไหลจากจุดที่มีแรงดึง (tension) ต่ำ (มีน้ำมาก) ไปสู่จุดที่มีแรงดึงสูง (มีน้ำน้อย) ดังนั้น การเคลื่อนที่อาจเป็นไปในลักษณะไหลขึ้นข้างบนลงข้างล่าง หรือไหลไปตามด้านข้าง แล้วแต่จุดที่แรงดึงต่างกัน

2. การไหลของน้ำในดินที่อิ่มตัวด้วยน้ำ (saturated flow) เป็นการไหลของน้ำที่อาศัยระดับความสูงที่แตกต่างกัน (hydraulic gradient) คือไหลจากระดับที่สูงกว่าลงสู่ระดับที่ต่ำกว่า

3. การกลายเป็นไอ (water vapor movement) การเคลื่อนที่แบบนี้ น้ำในดินจะระเหยเป็นไอกายในดิน แล้วผ่านช่องว่างของดินออกมาข้างนอก ซึ่งอัตราการกลายเป็นไอจะขึ้นอยู่กับอัตราการระเหยของน้ำบนผิวดิน และอุณหภูมิของอากาศในดินด้วย

ความต้องการน้ำของพืช (water requirement)

ความต้องการน้ำของพืช ขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายประการ ได้แก่

1. อัตราการคายน้ำของพืช (transpiration rate) ถ้าพืชมีอัตราการคายน้ำสูง ก็มีความต้องการน้ำขึ้นไปทดแทนมาก อัตราการคายน้ำของพืชนั้นจะขึ้นอยู่กับสภาวะแวดล้อม เช่น อุณหภูมิ แรงลม และความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศ เป็นต้น

2. พันธุ์พืช พืชแต่ละชนิดมีความต้องการใช้น้ำแตกต่างกัน ขึ้นอยู่กับลักษณะโครงสร้าง เช่น พืชประเภททอวนน้ำต้องการใช้น้ำในปริมาณที่มากกว่าพืชที่เป็นไม้เนื้อแข็ง เป็นต้น

3. อายุของพืช ตามปกติพืชมีความต้องการใช้น้ำมากที่สุดในช่วงอายุที่มีการเจริญเติบโตแตกกิ่งก้านสาขามากที่สุด

4. ความอุดมสมบูรณ์ของดิน ปกติพืชชนิดเดียวกันแต่ปลูกในพื้นที่ที่มีความอุดมสมบูรณ์ต่างกันจะมีความต้องการใช้น้ำต่างกัน เพราะพืชที่ปลูกในพื้นที่ที่มีความอุดมสมบูรณ์นั้นย่อมมีการเจริญเติบโตมากกว่าซึ่งทำให้ความต้องการใช้น้ำมีมากกว่าด้วย

การวัดระดับความชื้นของดิน

วิธีการในการวัดระดับความชื้นในดินมีหลายวิธี มีทั้งวิธีใช้เครื่องมืออุปกรณ์ที่ไม่ยุ่งยากซับซ้อน ซึ่งสามารถบอกความชื้นในดินได้คร่าว ๆ จนถึงวิธีการที่ต้องใช้เครื่องมือที่ราคาแพง แต่สามารถบอกระดับความชื้นได้แม่นยำ วิธีการที่นิยมใช้ ได้แก่

1. Tensiometer method เป็นการวัดระดับความชื้นของดินโดยใช้เครื่องมือที่เรียกว่า tensiometer ซึ่งเป็นเครื่องมือสำหรับวัดระดับความเครียด (tension) ของความชื้นในดิน ส่วนประกอบของ tensiometer ได้แก่

- วัสดุพรุน (porous mater)
- เครื่องวัดระดับความเครียด สำหรับวัดสุญญากาศ (vacuum guage)
- หลอดสำหรับเชื่อมโยงวัสดุพรุนกับเครื่องวัดระดับความเครียด
- จุกยางปิด

หลักการทำงานของ tensiometer เมื่อต้องการวัดระดับความเครียดของความชื้นในดินให้ใส่น้ำเข้าไปในหลอดจนเต็มและรอให้วัสดุพรุนอิ่มตัวด้วยน้ำก่อน เมื่อระดับน้ำคงที่แล้วเติมน้ำให้เต็ม ปิดจุกยางให้แน่นแล้วฝัง tensiometer ลงในดิน ถ้าดินนั้นมีความเครียดมาก (ความชื้นน้อย) น้ำใน tensiometer บางส่วนจะถูกดูดออกมาข้างนอก ทำให้ภายในหลอดเกิดสุญญากาศ ซึ่งจะมีผลทำให้เข็มบน vacuum guage ชี้บอกระดับความเครียดในดินได้ การอ่านค่าจาก tensiometer นั้น บางครั้งอาจจะไม่ได้ค่าที่เป็นความเครียดโดยตรง ซึ่งจำเป็นต้องมีกราฟแสดงความสัมพันธ์ระหว่างค่าที่อ่านได้กับค่าของความเครียดที่แท้จริงประกอบด้วย นอกจากนี้ ถ้าต้องการทราบระดับความชื้นของดินที่ความเครียดระดับต่าง ๆ ก็จำเป็นต้องมีกราฟแสดงความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเครียดของดินกับระดับความชื้นของดินประกอบด้วย

2. Gravimetric method เป็นวิธีการหาความชื้นของดินโดยการหาเป็นเปอร์เซ็นต์โดยน้ำหนักของความชื้นในดิน (percent by weight) วิธีการหาความชื้นแบบนี้ทำโดยการชั่งน้ำหนักของดินที่มีความชื้นไว้ จากนั้นนำดินไปอบที่อุณหภูมิ 105-110 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลาไม่น้อยกว่า 15 ชั่วโมง ดินที่ผ่านการอบแล้วเรียกว่า oven dry soil หลังจากนั้นคำนวณหาเปอร์เซ็นต์ความชื้นโดยน้ำหนักของดิน จากสูตร

$$\% \text{ moisture} = (\text{wt. of wet soil} - \text{wt. of dry soil}) \times 100 / \text{wt. of dry soil}$$

$$\text{หรือสูตร } \% \text{ P.W.} = (m_1 - m_2) \times 100 / m_2$$

P.W. = percent by weight

m₁ = weight of wet soil

m₂ = weight of dry soil

3. Moisture meter method Moisture meter เป็นเครื่องมือสำหรับวัดระดับความชื้นของดิน โดยใช้ความผันแปรของการนำไฟฟ้า (electrical conductivity) หรือความ

ต้านทานไฟฟ้า (electrical resistance) ของความชื้นในดิน ส่วนประกอบของ moisture meter ประกอบด้วย

- Moisture block ที่มีขั้วไฟฟ้า 2 ขั้ว
- เครื่องวัดความนำไฟฟ้า
- สายไฟ 2 สาย

หลักการการทำงานของ moisture meter คือค่าความนำไฟฟ้าของ moisture block จะเพิ่มขึ้นเมื่อระดับความชื้นของดินมากขึ้น ดังนั้นก่อนที่จะวัดระดับความชื้นของดินจะต้องทำให้ moisture block แห้งเสียก่อน ซึ่งจะมีคุณสมบัติต้านทานไฟฟ้า หลังจากนั้นเมื่อฝัง moisture block ลงในดิน ถ้าดินมีความชื้นก็จะซึมเข้าไปใน moisture block ทำให้ความต้านทานไฟฟ้าลดลง ซึ่งจะแสดงค่าที่เครื่องวัดความนำไฟฟ้า การที่จะทราบระดับความชื้นในดินได้จะต้องมีกราฟแสดงความสัมพันธ์ระหว่างค่าความนำไฟฟ้ากับระดับความชื้นในดินประกอบด้วย แต่จะมีเครื่องวัดบางชนิดที่สามารถแสดงค่าเป็นระดับความชื้นได้โดยตรง

4. Neutron scattering method

มีหลักการทดสอบโดยให้ hydrogen (ซึ่งเป็นองค์ประกอบของน้ำ) ตรวจจับรังสีนิวตรอนและการกระจายปริมาณของ neutron โดยที่ neutron จะถูกปล่อยออกจากแหล่งผลิตด้วยความเร็วสูง เมื่อวิ่งมาปะทะกับ atom ของ hydrogen ก็จะทำให้พลังงาน ทำให้ทิศทางการวิ่งเปลี่ยนไปหรือเคลื่อนที่ช้าลง neutron ที่ช้าลงนี้จะถูกจับได้ด้วย metal foil ซึ่งจะปลดปล่อย radioactive เมื่อกระทบกับ neutron ดังนั้น ถ้าในดินมีน้ำมาก (hydrogen มาก) ก็จะมีการกระทบกับ metal foil มากขึ้น ทำให้ radioactive มีมากขึ้น ซึ่งจะอ่านได้จากเครื่องวัดรังสี

การให้น้ำแก่พืช

หลักการใช้น้ำของพืช

การใช้น้ำของพืชขึ้นอยู่กับชนิดของพืชและระยะการเจริญเติบโต โดยปกติแล้วพืชมีการใช้น้ำน้อยที่สุดเมื่อเริ่มเพาะปลูก และจะเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ จนกระทั่งมากที่สุดเมื่อพืชเจริญเติบโตเต็มที่ออกดอกออกผลและจะค่อย ๆ ลดลงเมื่อผลแก่และถึงระยะเวลาเก็บเกี่ยว โดยทั่วไปจะแบ่งการเจริญเติบโตของพืชออกได้เป็น 3 ช่วง คือ ช่วงแตกใบ ช่วงออกดอก และช่วงออกผล สำหรับช่วงแตกใบ แบ่งออกเป็น 2 ช่วง คือ เมื่อพืชยังอ่อนอยู่ และเมื่อพืชมีการแตกกิ่งก้านอย่างเต็มที่แล้ว ส่วนช่วงออกผลก็อาจแบ่งออกเป็น 2 ช่วง คือ ช่วงที่ผลหรือเมล็ดยังสดอยู่ และช่วงที่เมล็ดหรือผลเริ่มแห้ง ซึ่งพืชจะต้องการน้ำน้อยมากหรืออาจจะถูกเก็บเกี่ยวที่ช่วงการเจริญเติบโตระยะใดระยะหนึ่ง ปริมาณน้ำที่สูญเสียจากพื้นที่เพาะปลูกส่วนใหญ่จะมาจากการระเหยจากผิวดิน

การกำหนดการให้น้ำแก่พืช

การกำหนดการให้น้ำแก่พืชเป็นเรื่องที่มีความสำคัญเป็นอย่างยิ่ง ในการชลประทานระดับไร่นาซึ่งจะเกี่ยวข้องและมีผลกระทบโดยตรงต่อการปลูกพืชให้เจริญเติบโตได้ดี และให้ผลผลิตสูง ตลอดจนเพื่อให้ได้ประโยชน์จากน้ำชลประทานอย่างเต็มที่ การที่จะกำหนดการให้น้ำให้ถูกต้องเหมาะสม จำเป็นที่จะต้องมีความรู้พื้นฐานเกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่างดิน น้ำ และพืชเป็นอย่างดี เรื่องดินจำเป็นที่จะต้องรู้คุณสมบัติของดินในแปลงเพาะปลูกเกี่ยวกับขีดความสามารถในการอุ้มน้ำไว้ได้ของดิน ความชื้นในดินที่จะยอมให้พืชดูดเอาไปใช้ได้ ลักษณะการดูดซึมน้ำของดินและความสามารถในการระบายน้ำของดิน และเรื่องพืชที่จำเป็นต้องรู้คุณสมบัติบางประการของพืช เช่น การใช้น้ำของพืช ความสามารถในการทนแล้ง และระยะวิกฤติของพืช การกำหนดการให้น้ำที่ไม่เหมาะสม นอกจากจะก่อให้เกิดการสูญเสียน้ำโดยเปล่าประโยชน์ อีกทั้งยังก่อให้เกิดผลเสียหายแก่พืชและผลผลิตตลอดจนอาจก่อให้เกิดปัญหาเรื่องการระบายน้ำตามมาอีกด้วย

สรีรวิทยาและการปรับตัวด้านเมแทบอลิซึมของพืชในสภาพเครียด (physiology and metabolic adjustment of plants under stress)

การเปลี่ยนแปลงของภูมิอากาศนำมาซึ่งสภาวะโลกร้อนซึ่งไม่เพียงทำให้อุณหภูมิของโลกสูงขึ้น แต่ยังมีผลต่อเนื่อง ทำให้ความเครียดที่เกิดจากสิ่งไม่มีชีวิต (abiotic stress) ในรูปแบบอื่น ๆ รุนแรงมากขึ้นด้วย ได้แก่ ความแห้งแล้ง (drought) ดินเค็ม (saline soils) อุณหภูมิสูง (high temperature) ความเข้มแสงมากเกินไป (high light intensity) แสงยูวี (UV radiation) โอโซน (ozone) ความหนาวเย็น (cold) และดินขาดธาตุอาหาร (mineral deficiency) รวมทั้งปัญหาที่เกิดจากการกระทำของมนุษย์ เช่น ปัญหาโลหะหนักในดิน (heavy metal) ที่เกิดจากการทำเหมืองแร่ การแพร่กระจายของดินเค็มเนื่องจากการตัดไม้ทำลายป่า การทำนาเกลือ และการชลประทานที่ไม่เหมาะสม เป็นต้น

ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมสำหรับการเจริญเติบโต กระบวนการเมแทบอลิซึมของพืชจะถูกรบกวนซึ่งอาจเป็นผลมาจากการยับยั้งหรือเร่งกิจกรรมของเอนไซม์ การขาดแคลนสารตั้งต้นสำหรับปฏิกิริยา ผลผลิตของวิถีเมแทบอลิซึมถูกดึงออกไปใช้มากกว่าปกติ การเพิ่มหรือลดอัตราเร็วของวิถีเมแทบอลิซึมต่าง ๆ เป็นต้น เครือข่ายกระบวนการเมแทบอลิซึมจะต้องมีการปรับตัวให้เกิดสมดุลระหว่างการสังเคราะห์สารอินทรีย์ต่าง ๆ ที่ต้องใช้ในกลไกทางสรีรวิทยาเพื่อต้านทานความเครียดร่วมกับการสังเคราะห์สารโมเลกุลใหญ่ เพื่อซ่อมแซมโครงสร้างของเซลล์ที่

เสียหาย เพื่อให้มีชีวิตรอดและสามารถเจริญเติบโตต่อไปได้ การตอบสนองต่อความเครียดในระดับเซลล์เป็นกระบวนการที่ซับซ้อน เริ่มจากการรับรู้สภาวะเครียด การส่งสัญญาณความเครียดจากภายนอกเซลล์เข้าสู่ไซโทซอล การกระตุ้นหรือยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ การส่งสัญญาณความเครียดต่อเนื้องอกไซโทซอลเข้าสู่นิวเคลียส การกระตุ้นหรือยับยั้งการแสดงออกของยีนที่กำหนดการสังเคราะห์ทรานสคริปชันแฟกเตอร์ การกระตุ้นหรือยับยั้งการแสดงออกของยีนเป้าหมายที่นำไปสู่การสังเคราะห์หรือยับยั้งการสังเคราะห์โปรตีนและเอนไซม์จำนวนมากที่ทำหน้าที่ตอบสนองต่อความเครียดนั้น ๆ นอกจากการตอบสนองในระดับเซลล์ พืชยังต้องมีการสื่อสารกันระหว่างเนื้อเยื่อและอวัยวะต่าง ๆ เพื่อให้การปรับตัวมีการประสานสอดคล้องกันในระดับพืชทั้งต้น โดยมีฮอร์โมนเป็นสื่อกลาง กระบวนการเมแทบอลิซึมที่เปลี่ยนแปลงไปบางกระบวนการก็มีลักษณะจำเพาะสำหรับความเครียดแต่ละอย่าง แต่โดยส่วนใหญ่แล้วจะมีกระบวนการเมแทบอลิซึมหลัก ๆ จำนวนหนึ่งที่ได้รับผลกระทบจากความเครียดทุกรูปแบบ ซึ่งพืชจะมีการตอบสนองและปรับตัวด้านเมแทบอลิซึมของกระบวนการหลัก 4 แบบ เมื่อได้รับความเครียดที่เกิดจากสิ่งไม่มีชีวิต คือ การสังเคราะห์ด้วยแสง (photosynthesis) การป้องกันความเสียหายที่เกิดจากสารอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจน (reactive oxygen species) การสังเคราะห์สารอินทรีย์ที่สำคัญในการปรับสมดุลออสโมซิส (osmotic adjustment) และบทบาทของฮอร์โมนพืชในสภาวะเครียด (ปิยะดา ธีระกุลพิศุทธิ์, 2559)

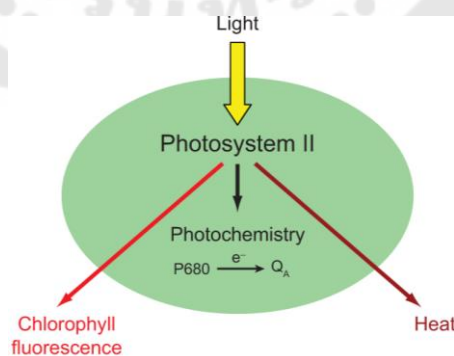
การสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้สภาพแวดล้อมที่แปรปรวน

การสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นกระบวนการทางชีวเคมีที่สำคัญที่สุดสำหรับสิ่งมีชีวิตเป็นกระบวนการเดียวที่สิ่งมีชีวิตสามารถสังเคราะห์สารอินทรีย์ (น้ำตาล) จากสารอนินทรีย์ (ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ) โดยใช้พลังงานจากแสงอาทิตย์ น้ำตาลที่สร้างขึ้นโดยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงในคลอโรพลาสต์ของเซลล์มีไซฟิลลีในใบพืชจะถูกลำเลียงไปยังส่วนอื่น ๆ เพื่อใช้ในการเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตต่อไป การสังเคราะห์ด้วยแสงประกอบด้วย 2 ขั้นตอนหลัก คือ ปฏิกิริยาแสง (light reaction) และการตรึงและรีดิวซ์คาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 fixation and reduction) หรือวัฏจักรแคลวิน-เบนสัน (Calvin-Benson cycle) ความเครียดที่เกิดจากปัจจัยทางกายภาพ เช่น ความแล้ง ความเค็ม ความเข้มแสงมาก โอโซน แสงยูวี อุณหภูมิต่ำ อุณหภูมิสูง และการขาดธาตุอาหารล้วนมีผลยับยั้งหรือลดกิจกรรมของขั้นตอนทั้งสอง ทำให้อัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ลดลง ซึ่งส่งผลโดยตรงถึงอัตราการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิต ของพืช (M. Ashraf & Harris, 2013)

พืชเป็นสิ่งมีชีวิตที่ไม่สามารถเคลื่อนที่หนีสภาพเครียดได้ พืชจึงต้องมีความสามารถในการปรับกลไกการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม เพื่อปรับสมดุลระหว่างการรับพลังงานจากแสงและการใช้แสงเพื่อให้มีประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุด ในขณะเดียวกัน พืชจะมีกลไกในการหลีกเลี่ยงการเกิดอนุมูลอิสระในปริมาณสูงจนทำอันตรายต่อคลอโรพลาสต์

การใช้คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ในการประเมินสภาพเครียดในพืช

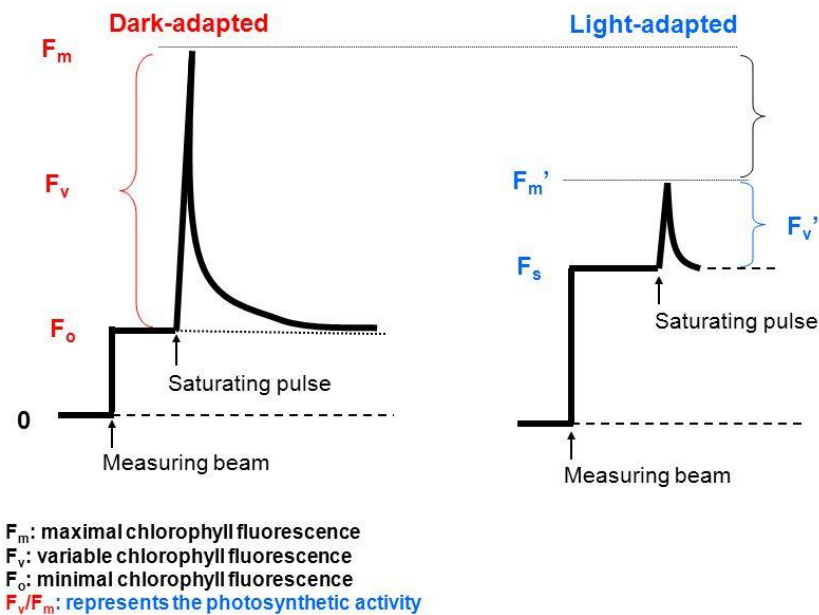
เมื่อคลอโรฟิลล์ ซึ่งเป็นรงควัตถุหลักที่สำคัญในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช ดูดซับพลังงานจากแสงจะเปลี่ยนสภาพจากสถานะพื้น (ground state) เข้าสู่สถานะกระตุ้นแบบซิงเกิลต (singlet excited state) ซึ่งคลอโรฟิลล์จะอยู่ในสภาพดังกล่าวในระยะเวลาสั้น ๆ เพียง 10^{-10} วินาที ก็จะกลับสู่สถานะพื้นโดยปลดปล่อยพลังงานกลับออกมาใน 3 รูปแบบ ดังภาพประกอบ 5 คือ 1) นำพลังงานไปใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง (photochemistry) โดยพลังงานจะถูกส่งไปยัง P680 ทำให้ P680 เสียอิเล็กตรอนให้ Q_A (quinone A) 2) ปลดปล่อยพลังงานในรูปของความร้อน (heat dissipation) และ 3) ปลดปล่อยพลังงานในรูปของแสงฟลูออเรสเซนซ์ (chlorophyll fluorescence) ซึ่ง 3 กระบวนการนี้มีการแข่งขันกัน การเพิ่มประสิทธิภาพของกระบวนการหนึ่งจะทำให้ประสิทธิภาพของอีก 2 กระบวนการลดลง นักสรีรวิทยาพืชชีววิทยาศาสตร์ใช้เครื่องมือที่ชื่อว่าคลอโรฟิลล์ฟลูออโรมิเตอร์ (chlorophyll fluorometer) วัดปริมาณฟลูออเรสเซนซ์ที่คลอโรฟิลล์เปล่งออกมา ทำให้สามารถประเมินค่าประสิทธิภาพของการสังเคราะห์ด้วยแสงและการปลดปล่อยพลังงานในรูปของความร้อนได้ (ปิยะดา ธีระกุลพิศุทธิ์, 2559)



ภาพประกอบ 5 รูปแบบการปลดปล่อยพลังงานโดยคลอโรฟิลล์ในระบบแสงหลังจากถูกกระตุ้นโดยพลังงานแสง

ลักษณะการปลดปล่อยฟลูออเรสเซนซ์ของใบพีชนั้น สามารถวัดได้จากเครื่องคลอโรฟิลล์ฟลูออโรมิเตอร์ เริ่มจากนำไปที่ต้องการศึกษาไปไว้ในที่มืดก่อนเป็นเวลาอย่างน้อย 30 นาที (dark-adapted leaf) แล้วนำมาวัดค่าคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์โดยให้แสงความเข้มต่ำมาก (measuring light) ประมาณ $0.1 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ค่าฟลูออเรสเซนซ์ที่วัดได้เรียกว่า F0 (minimal fluorescence) เนื่องจากพลังงานแสงที่คลอโรฟิลล์ดูดเข้าไปทั้งหมดถูกส่งไปที่ P680 อย่างมีประสิทธิภาพสูงสุด ทั้งนี้เพราะ P680 ทั้งหมดอยู่ในสภาพเปิด เนื่องจากในระหว่างที่ใบอยู่ในที่มืดขั้นตอนการถ่ายทอดพลังงานภายในระบบแสงที่กำลังดำเนินอยู่ก่อนปิดไฟ จะดำเนินไปจนถึงสิ้นสุดในช่วงที่ปิดไฟ กล่าวคือ เมื่อ P680 ทั้งหมดได้รับพลังงานจากรังควัตถุเก็บเกี่ยวแสงแล้วก็จะเสียอิเล็กตรอนออกไปให้ QA (quinone A) ต่อด้วย QB (quinone B) ซึ่งจะเคลื่อนที่นำอิเล็กตรอนออกไปจากระบบแสง ส่วน P680+ (ที่เสียอิเล็กตรอนไปแล้ว) ก็จะได้รับอิเล็กตรอนคืนมาจากการแตกตัวของน้ำ และอยู่ในสภาพพร้อมที่จะรับพลังงานจากรังควัตถุเก็บเกี่ยวแสงเมื่อได้รับแสงในรอบต่อไป นอกจากนี้ในระหว่างที่อยู่ในที่มืดคลอโรพลาสต์จะทำการซ่อมแซมโปรตีน และรงควัตถุที่ได้รับความเสียหายในช่วงที่ได้รับแสงมาก่อนหน้านี้ จึงกล่าวได้ว่า P680 ทั้งหมดอยู่ในสภาพ “เปิด” เมื่อใบได้รับแสงในปริมาณต่ำ ๆ เพียงพอที่รงควัตถุเก็บเกี่ยวแสงทั้งหมดในระบบจะรับแสงแล้วเกิดการถ่ายทอดพลังงานเข้าสู่ P680 การถ่ายทอดพลังงานจึงมีประสิทธิภาพสูงสุด (maximum photochemistry) พลังงานเกือบทั้งหมดถูกใช้ไปในการผลักดันให้เกิดการถ่ายทอดอิเล็กตรอน (photochemistry) จึงมีพลังงานสูญเสียไปในรูปของฟลูออเรสเซนซ์ต่ำมาก จึงเรียกค่านี้ว่า “minimal fluorescence; F0” หลังจากวัดค่า F0 ได้แล้วเครื่องมือจะปล่อยแสงสีขาวที่มีความเข้มสูงมากเป็นระยะเวลาสั้น ๆ (saturating light pulse) ค่าฟลูออเรสเซนซ์ที่วัดได้ในสภาพนี้จะมีค่าสูงสุด (maximum fluorescence; Fm) แสงที่มีความเข้มสูงจะทำให้เกิดฟลูออเรสเซนซ์สูง เพราะอัตราการถ่ายทอดพลังงานจากรังควัตถุเก็บเกี่ยวแสงเข้าสู่ P680 ตามด้วยอัตราการถ่ายทอดอิเล็กตรอนจาก P680 ให้ QA จะไม่สัมพันธ์กับอัตราที่โฟตอนของแสงถูกดูดโดยรงควัตถุเก็บเกี่ยวแสง ทำให้รงควัตถุเก็บเกี่ยวแสงปลดปล่อยพลังงานออกมาเป็นฟลูออเรสเซนซ์ (เพราะไม่สามารถถ่ายทอดพลังงานเข้าสู่ P680 ได้ เนื่องจาก P680 อยู่ในสภาพปิดทั้งหมด) ดังนั้น ณ จุดนี้ใบพีชจะปล่อยฟลูออเรสเซนซ์สูงสุด (Fm) พลังงานแสงที่รงควัตถุเก็บเกี่ยวแสงดูดเข้าไปจะถูกปล่อยออกมาเป็นฟลูออเรสเซนซ์ทั้งหมด ไม่ถูกนำไปใช้ในการกระตุ้นการถ่ายทอดอิเล็กตรอนเลย ค่า F0 และ Fm ที่วัดในสภาพ dark-adapted ดังกล่าวถูกนำมาใช้ในการคำนวณค่า Fv/Fm ตามสูตร $Fv/Fm = (Fm - F0) / Fm$ (Li, Wu, Sun, & Zhang, 2013) ลำดับของขั้นของการตรวจสอบการปลดปล่อยรังสีฟลูออเรสเซนซ์ในพืชแสดงได้ดังภาพประกอบ 6

Chlorophyll Fluorescence Parameters



ภาพประกอบ 6 ลำดับของขั้นของการตรวจสอบการปลดปล่อยรังสีฟลูออเรสเซนซ์ในพืช

ที่มา: <https://slideplayer.com/slide/10679034/>

Photorespiration

Photorespiration มีสาเหตุมาจากการที่เอนไซม์รูบิสโก (ribulose 1,5 biphosphate carboxylase oxygenase, rubisco) มีคุณสมบัติพิเศษที่สามารถเร่งได้ทั้งปฏิกิริยาระหว่างน้ำตาล ribulose 1,5 biphosphate (RuBP) กับ CO_2 (carboxylation reaction) และปฏิกิริยาระหว่าง RuBP กับ O_2 (oxygenation reaction) ซึ่งปฏิกิริยาทั้งสองจะเกิดในอัตราเร็วเท่าใดขึ้นอยู่กับสัดส่วนความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อออกซิเจนในสโตรมา (stroma) อัตราปฏิกิริยาระหว่าง RuBP กับ O_2 ที่เพิ่มขึ้นทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิลดลงเนื่องจากปฏิกิริยานี้จะสร้าง 3-PGA เพียง 1 โมเลกุล ในขณะที่ปฏิกิริยาระหว่าง RuBP กับ CO_2 จะสร้าง 3-PGA 2 โมเลกุล ส่วนผลผลิตอีกตัวหนึ่งที่ได้จากปฏิกิริยา RuBP และ O_2 คือ 2-phosphoglycerate (2-PG) ซึ่งไม่สามารถนำไปสร้างน้ำตาลโดยวัฏจักรแคลวิน-เบนสัน และถ้าสะสมในปริมาณมากจะเป็นพิษ เนื่องจากเป็นตัวยับยั้งกิจกรรมของเอนไซม์บางตัวในวัฏจักร

บทบาทของน้ำตาลในการควบคุมสมดุลเมแทบอลิซึมของพืชภายใต้สภาวะเครียด

ผลผลิตของการสังเคราะห์ด้วยแสงในใบซึ่งเป็นแหล่งสร้างอาหาร มีผลย้อนกลับไปควบคุมอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยขึ้นอยู่กับความต้องการใช้ผลผลิตจากการสังเคราะห์ด้วยแสงในกระบวนการเมแทบอลิซึมต่าง ๆ โดยเฉพาะเมแทบอลิซึมของคาร์โบไฮเดรตและไนโตรเจน ในเนื้อเยื่อที่เป็นผู้รับอาหาร ผลผลิตจากวัฏจักรแคลวิน-เบนสัน จะถูกขนส่งออกจากคลอโรพลาสต์ เข้าสู่ไซโทซอลของเซลล์ มีไซฟิลล์ในรูปของน้ำตาล glycerol 3-phosphate (G3P) ซึ่งจะถูกเปลี่ยนเป็นน้ำตาลซูโครสโดยกิจกรรมของเอนไซม์หลายชนิด จากนั้นซูโครสจะถูกลำเลียงออกจากเซลล์มีไซฟิลล์เข้าสู่เนื้อเยื่อโพลีเอมในเส้นใบย่อยเพื่อลำเลียงออกจากใบ การควบคุมกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงโดยการนำผลผลิตไปใช้เป็นกระบวนการยับยั้งย้อนกลับ (feedback inhibition) ความเครียดทำให้อัตราการเจริญเติบโตลดลง เนื้อเยื่อต่าง ๆ มีความต้องการอาหารน้อยลง อัตราการขนส่งซูโครสออกจะต่ำลง ทำให้เกิดการสะสมซูโครสในไซโทพลาสซึมของเซลล์มีไซฟิลล์ ซึ่งจะมีผลไปยับยั้งเอนไซม์ซูโครสฟอสเฟตซินเทส (sucrose phosphate synthase; SPS) ทำให้วิถีการสังเคราะห์ซูโครสช้าลง วิถีการสังเคราะห์ซูโครสจะปลดปล่อยหมู่ฟอสเฟต (Pi) ออกมาซึ่งจะกลับเข้าสู่คลอโรพลาสต์แลกเปลี่ยนกับ G3P เมื่อวิถีการสังเคราะห์ซูโครสถูกยับยั้ง ปริมาณหมู่ฟอสเฟต (Pi) ภายในคลอโรพลาสต์จึงลดลง นำไปสู่การเร่งปฏิกิริยาของเอนไซม์เอดีพีกลูโคสไพโรฟอสฟอริเลส (ADP-glucose pyrophosphorylase; ADPG) ในวิถีการสังเคราะห์แป้ง ดังนั้น G3P จึงถูกนำไปสังเคราะห์แป้งภายในคลอโรพลาสต์แทนการสร้างซูโครส (ปิยะดา ธีระกุลพิศุทธิ, 2559)

น้ำตาลนอกจากจะเป็นแหล่งพลังงาน ยังเป็นสารตั้งต้นที่ให้โครงสร้างบอนสำหรับการสังเคราะห์สารอินทรีย์ทั้งหมดภายในเซลล์ในกรณีที่พืชอยู่ในสภาวะเครียดออสโมติก (osmotic stress) โดยเฉพาะจากการขาดน้ำ ความเค็ม และความเย็น น้ำตาลยังทำหน้าที่ในการปรับสมดุลออสโมซิส ช่วยให้เซลล์ไม่สูญเสียน้ำจนเป็นอันตราย นอกจากนี้ยังมีงานวิจัยทางด้านชีววิทยาระดับโมเลกุลนำไปสู่ข้อสันนิษฐานว่า น้ำตาลทำหน้าที่เป็นโมเลกุลส่งสัญญาณ (signaling molecules) ให้พืชทั้งต้นปรับกระบวนการเมแทบอลิซึมโดยการกระตุ้นการแสดงออกของยีนเพื่อให้มีชีวิตอยู่ได้ในสภาวะเครียด ผ่านการควบคุมโปรตีน SnRK1 งานวิจัยที่แสดงให้เห็นว่าพืชดัดแปลงพันธุกรรมที่มีการแสดงออกของยีน *KIN10* ซึ่งเป็นสมาชิกในกลุ่มยีน *SnRK1* มากขึ้น จะทนต่อสภาพความเครียดที่นำไปสู่การขาดน้ำตาลในต้นพืช การปลูกพืชในสภาพมืดเป็นเวลานาน และการได้รับสารกำจัดวัชพืชที่ยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสง พบว่าพืชดัดแปลง

พันธุกรรมดังกล่าวจะมีการแสดงออกของยีนในวิถีแอนาบอลิซึมลดลง แต่จะมีการแสดงออกของยีนในวิถีแคทาบอลิซึมเพิ่มมากขึ้น (Baena-González, Rolland, Thevelein, & Sheen, 2007)

การสร้างและกำจัดอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนภายใต้สภาพเครียดที่เกิดจากปัจจัยทางกายภาพ

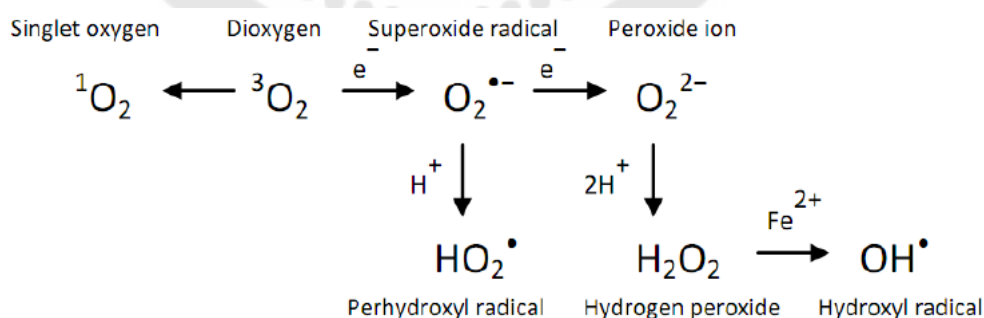
ก๊าซออกซิเจนมีความจำเป็นต่อสิ่งมีชีวิตที่หายใจแบบใช้ออกซิเจน แต่ในขณะเดียวกันอะตอมของออกซิเจนมีค่าอิเล็กโตรเนกาติวิตีสูง จึงสามารถดึงดูหรือรับอิเล็กตรอนได้ดี กระบวนการเมแทบอลิซึมในเซลล์พืชก่อให้เกิดอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจน (reactive oxygen species; ROS) ได้ตลอดเวลาโดยเฉพาะเมื่อออกซิเจนรับอิเล็กตรอนมาเพียงครั้งละ 1 อิเล็กตรอน ทำให้อะตอมของออกซิเจนมีอิเล็กตรอนเดียวในวงโคจรนอกสุด ทำให้กลายเป็นอะตอมหรือโมเลกุลที่ไม่คงตัวและว่องไวมาก จึงแย่งรับอิเล็กตรอนเดี่ยวหรืออิเล็กตรอนรั่วจากอะตอมหรือโมเลกุลอื่น อนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนมีหลายรูปแบบ ได้แก่ อนุมูลซูเปอร์ออกไซด์ (superoxide radicals) เปอร์ออกไซด์ไอออน (peroxide ion) อนุมูลเปอร์ไฮดรอกซิล (perhydroxyl radical) ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogenperoxide) อนุมูลไฮดรอกซิล (hydroxyl radical) และซิงเกิลต ออกซิเจน (singlet oxygen) ดังภาพประกอบ 8 ในสภาพปกติ อนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนจะเกิดขึ้นในปริมาณต่ำ แต่ในสภาพเครียดที่เกิดจากสิ่งไม่มีชีวิต ทั้งการขาดน้ำ ความเค็ม อุณหภูมิสูง ความเข้มแสงสูง โลหะหนักในดินและมลพิษในอากาศ การสร้างอนุมูลอิสระในเซลล์ของพืชจะเกิดขึ้นจำนวนมาก อนุมูลอิสระเหล่านี้เป็นสารพิษสามารถออกซิไดซ์สารชีวโมเลกุลภายในเซลล์ไม่ว่าจะเป็นโปรตีน ลิพิด และดีเอ็นเอ ทำให้เซลล์ตายได้ พืชจึงสร้างระบบต้านอนุมูลอิสระ (antioxidant systems) ไว้คอยกำจัดอนุมูลอิสระที่เกิดขึ้นตลอดเวลา สารต้านอนุมูลอิสระที่เป็นเอนไซม์ (antioxidative enzymes) ได้แก่ ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (superoxide dismutase; SOD) แคตาเลส (catalase; CAT) ไกวอะคอลเปอร์ออกซิเดส (guaiacol peroxidase; GPX) แอสคอร์เบตเปอร์ออกซิเดส (ascorbate peroxidase; APX) และกลูตาไทโอนรีดักเทส (glutathione reductase; GR) ส่วนสารต้านอนุมูลอิสระที่เป็นเอนไซม์ (non-enzymatic antioxidants) ได้แก่ กรดแอสคอร์บิก (วิตามินซี) กลูตาไทโอน โพรลีน แอลฟา-โทโคเฟอรอล (วิตามินอี) แคโรทีนอยด์ และฟลาโวนอยด์

ถ้าปริมาณอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจน และระบบต้านอนุมูลอิสระอยู่ในสมดุล อนุมูลอิสระก็จะไม่สามารถทำอันตรายกับพืชได้ แต่ถ้าระดับความเครียดรุนแรงมากหรือระบบต้านอนุมูลอิสระบกพร่องจะมีปริมาณอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนมากเกินไปจนเป็นอันตราย จนกระทั่งเกิดความเครียดออกซิเดชัน (oxidative stress) ซึ่งส่งผลยับยั้งการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชหรือ

อาจทำให้พืชตายได้ อนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนในเซลล์พืชสามารถเกิดได้ในหลายออร์แกนเนลล์ และทุก ๆ ออร์แกนเนลล์ก็จะมีการสร้างระบบกำจัดอนุมูลอิสระไว้ด้วย

บริเวณที่เกิดอนุมูลอิสระออกซิเจนในเซลล์พืช ออร์แกนเนลล์ที่มีการสร้างอนุมูลอิสระมากที่สุดคือ คลอโรพลาสต์ ในขณะที่ได้รับแสงจะมีอิเล็กตรอนรั่วไหลออกจากกระบวนการถ่ายทอดอิเล็กตรอน ส่งไปให้ออกซิเจนกลายเป็นอนุมูลซูเปอร์ออกไซด์ และมีการสร้างอนุมูลอิสระในรูปของซิงเกิลออกซิเจน การสร้างอนุมูลอิสระทั้งสองชนิดนี้จะเกิดมากในขณะที่พืชได้รับความเครียดจากความเข้มแสงมากเกินไป การขาดน้ำ ความเค็ม และอุณหภูมิสูง เป็นต้น

จากการศึกษาในพืชหลายชนิด พบว่าเมื่อพืชอยู่ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง พืชมีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD เพิ่มขึ้นมากกว่าพืชที่อยู่ในสภาพที่ได้รับน้ำปกติ (Pan, Wu, & Yu, 2006; Sales et al., 2013; Sharma & Dubey, 2005) จากนั้นพืชมีกลไกในการกำจัด H_2O_2 โดยอาศัยเอนไซม์ CAT APX และ GPX โดยเอนไซม์ CAT จะทำหน้าที่เร่งปฏิกิริยาการสลายโมเลกุลของ H_2O_2 เป็นน้ำและออกซิเจน นอกจากนั้น H_2O_2 ยังถูกรีดิวซ์เป็นน้ำ เอนไซม์ APX ทำหน้าที่เร่งปฏิกิริยา และมีกรดแอสคอร์บิก (ascorbic acid) เป็นตัวให้อิเล็กตรอน มีงานวิจัยพบว่า ต้นกล้าข้าวที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX สูงกว่าต้นกล้าในชุดควบคุม (Sharma & Dubey, 2005) ส่วนเอนไซม์ GPX กำจัด H_2O_2 ที่เกิดขึ้นโดยใช้สารที่มีโครงสร้างแบบวงแหวนเบนซีน เช่น ไกวอะคอล (quaiacol) และไพโรแกลลอล (pyrogallol) เป็นตัวให้อิเล็กตรอน (aromatic electron donor) (Gill & Tuteja, 2010)



ภาพประกอบ 8 ขั้นตอนการเกิดอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนโดยปฏิกิริยาการถ่ายทอดอิเล็กตรอน และการถ่ายเทพลังงาน

ที่มา: (Gill & Tuteja, 2010)

โทษของอนุมูลอิสระอิสระกลุ่มออกซิเจน

อนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนก่อให้เกิดปฏิกิริยาเปอร์ออกซิเดชันของลิพิด (lipid peroxidation) ซึ่งเป็นกระบวนการที่เป็นอันตรายต่อเซลล์มากที่สุด โมเลกุลของลิพิดที่ถูกทำลายได้ง่ายที่สุดคือ กรดไขมันไม่อิ่มตัวที่มีพันธะคู่มากกว่าหนึ่ง (polyunsaturated fatty acids; PUFA) โดยเฉพาะกรดลิโนเลอิก (linoleic acid; 18:2) และกรดลิโนเลนิก (linolenic acid; 18:3) ที่เป็นองค์ประกอบของเมมเบรน ในขั้นแรกอนุมูลไฮดรอกซิล ($\text{OH}\cdot$) จะทำปฏิกิริยาดังไฮโดรเจนออกมาจาก PUFA ทำให้เกิดอนุมูลลิพิดอัลคิล (lipid alkyl radical; $\text{R}\cdot$) ซึ่งจะทำปฏิกิริยากับออกซิเจนเกิดเป็นอนุมูลลิพิดเปอร์ออกซี (lipid peroxy radicals; $\text{ROO}\cdot$) ซึ่งจะดึงไฮโดรเจนมาจาก PUFA ตัวที่อยู่ใกล้เคียงเกิดเป็นอนุมูลลิพิดอัลคิลกับลิพิดไฮโดรเปอร์ออกไซด์ (ROOH) อนุมูลลิพิดอัลคิลตัวใหม่ก็จะทำปฏิกิริยากับออกซิเจนเกิดเป็นปฏิกิริยาลูกโซ่ต่อไปอีก ส่วนลิพิดไฮโดรเปอร์ออกไซด์ก็จะสลายตัวเป็นอนุมูลอื่น ๆ ที่ว่องไวได้อีก ได้แก่ อีพอกไซด์ (lipid epoxides) แอกซฮาลด์และแอลดีไฮด์ โดยเฉพาะมาลอนไดอัลดีไฮด์ (malondialdehyde; MDA) ดังนั้นจุดเริ่มต้นของการทำปฏิกิริยาระหว่างอนุมูลไฮดรอกซิลกับ PUFA เพียง 1 โมเลกุลก็จะทำให้เกิดอนุมูลอิสระเพิ่มขึ้นได้อีกมากมาย ผลรวมของปฏิกิริยาเปอร์ออกซิเดชันของลิพิด จะทำให้ลิพิดที่เป็นองค์ประกอบของเมมเบรนเสียหาย ทำให้อิเล็กโทรไลต์รั่วไหลออกจากเซลล์และโปรตีนภายในเมมเบรนทำงานไม่ได้ ในการศึกษาผลของความเครียดที่เกิดจากสิ่งไม่มีชีวิตสามารถใช้ค่าการรั่วไหลของอิเล็กโทรไลต์ (electrolyte leakage) และปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ (MDA) ในเนื้อเยื่อเป็นตัวบ่งชี้ระดับความเสียหายอันเกิดจากอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจน โดยทั่ว ๆ ไป มักพบว่าพืชที่ทนต่อสภาพเครียดได้ดีกว่ามักจะมีค่าการรั่วไหลของอิเล็กโทรไลต์ และปริมาณ MDA ต่ำกว่าพืชที่อ่อนแอต่อความเครียด และสอดคล้องกับการมีกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันที่สูงกว่า สามารถใช้ลักษณะทางชีวเคมีเหล่านี้เป็นแนวทางในการคัดเลือกพันธุ์พืชได้ ในการศึกษาการตอบสนองต่อความเครียดและการเกิดปฏิกิริยาลิพิดเปอร์ออกซิเดชันภายในเซลล์พืช จึงมักนิยมวิเคราะห์ปริมาณ MDA ที่สะสมอยู่ในส่วนต่าง ๆ ของพืชโดยการทำปฏิกิริยากับกรดไธโอบาร์บิทรอิก (thiobarbituric acid, TBA) (Esterbauer, Eckl, & Ortner, 1990; Pryor, 1989; Velikova, Yordanov, & Edreva, 2000) ซึ่งการเพิ่มขึ้นของ MDA มักสอดคล้องกับปริมาณของ H_2O_2 ที่เพิ่มขึ้นด้วยเช่นกัน (Behnamnia, KALANTARI, & Ziaie, 2009; Chitarra et al., 2016) สอดคล้องกับผลการศึกษาของ Ahmad และคณะ ในปี ค.ศ. 2015 ซึ่งพบว่า ต้น Indian mustard (*Brassica juncea* L.) ที่ได้รับความเครียดจาก NaCl ความเข้มข้น 100 และ 200 มิลลิโมลาร์ มีปริมาณ H_2O_2 เพิ่มขึ้นกว่าชุดควบคุมที่ไม่ได้รับสารละลายโซเดียมคลอไรด์ถึง 2.5 และ 3.5 เท่า

ตามลำดับ และยังส่งผลให้มีปริมาณ MDA เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (Ahmad et al., 2015)

นอกจากนี้อนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนยังทำลายโปรตีนโดยปฏิกิริยาออกซิเดชันซึ่งกรดอะมิโนที่เป็นเป้าหมายถูกออกซิไดซ์ได้ง่ายที่สุด คือ ซิสเทอีน เมไทโอนีน ทริปโทแฟน ฮิสทีดีน และไลซีน เมื่อกรดอะมิโนเหล่านี้ถูกออกซิไดซ์จะทำให้โปรตีนสูญเสียคุณสมบัติ และถูกทำลายโดยเอนไซม์โปรตีเอสได้โดยง่าย อนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจนโดยเฉพาะอย่างยิ่งอนุมูลซูเปอร์ออกไซด์และซิงเกิลออกซิเจน ทำลายดีเอ็นเอโดยทำให้เกิดการตัดนิวคลีโอไทด์ทั้ง การเกิดครอสลิงค์ การแตกหักของสายดีเอ็นเอ การเกิดไพริมิดีนไดเมอร์ และการแทนที่เบส ซึ่งความเสียหายที่เกิดกับดีเอ็นเอส่งผลให้เกิดความผิดปกติของการแสดงออกของยีน ความผิดปกติในขั้นตอนการแปลรหัส และความคงตัวของจีโนม

การปรับเมแทบอลิซึมของสารอินทรีย์ที่เกี่ยวข้องกับการปรับสมดุลออสโมซิส

สภาพเครียดที่เกิดจากสภาพแวดล้อมทางกายภาพ ที่สำคัญ 3 ประการ คือ ความแห้งแล้ง ความเค็ม และอุณหภูมิสูงหรือต่ำ นำไปสู่การสูญเสียน้ำออกจากเซลล์ หากมีการสูญเสียน้ำมากเกินไปจนเซลล์สูญเสียความเต่ง จะส่งผลให้เมมเบรนสูญเสียสภาพ การทำงานของโปรตีนผิดปกติ ถ้าพืชไม่ปรับตัวโครงสร้างที่สำคัญอาจสูญเสียสภาพจนตายได้ ดังนั้นพืชจึงต้องมีการปรับสมดุลออสโมซิส (osmotic adjustment) โดยการสังเคราะห์และสะสมสารอินทรีย์โมเลกุลเล็กที่ละลายน้ำได้ดีเพื่อปรับลดค่าศักย์ออสโมซิสของเซลล์ ซึ่งจะทำให้ค่าศักย์ของน้ำในเซลล์ลดต่ำกว่าค่าศักย์ของน้ำในสิ่งแวดล้อมภายนอก น้ำจึงยังคงสามารถเคลื่อนที่เข้าสู่เซลล์ เพื่อรักษาความเต่งของเซลล์ เซลล์สามารถสะสมสารอินทรีย์เพื่อให้ไซโทซอลมีความเข้มข้นสูงมากโดยไม่ขัดขวางการทำงานของเอนไซม์ในกระบวนการเมแทบอลิซึมของเซลล์ เรียกสารอินทรีย์เหล่านี้ว่าคอมแพททิเบิลโซลูท (compatible solutes) ซึ่งนอกจากจะทำหน้าที่ในการปรับลดค่าออสโมซิสแล้ว ยังช่วยปกป้องสารโมเลกุลใหญ่ เช่น โปรตีน ลิพิด และดีเอ็นเอ ไม่ให้ถูกทำลายในสภาพที่เซลล์ขาดน้ำ หรือมีไฮดรอนของเกลือในความเข้มข้นสูง สารเหล่านี้จึงมีคุณสมบัติเป็นทั้งออสโมไลต์ (osmolytes) และออสโมโพรเทคแทนต์ (osmoprotectant) สารคอมแพททิเบิลโซลูท แบ่งเป็น 2 กลุ่มใหญ่ ๆ ดังนี้

สารประกอบไนโตรเจน (กรดอะมิโน เอมีน และโพลีเอมีน)

โพรลีน (proline) ในสภาพเครียดโดยเฉพาะจากความแห้งแล้งและความเค็มเป็นกรดอะมิโนที่พืชหลายชนิดสะสมมากกว่ากรดอะมิโนชนิดอื่น ๆ โพรลีน สังเคราะห์มาจากกรดอะมิโนกลูตาเมตในไซโทซอล หรือคลอโรพลาสต์ หรือสังเคราะห์จากกรดอะมิโนออโรนินใน

ไมโทคอนเดรีย มีงานวิจัยพบว่าในสภาพเครียด โพรลีนถูกสังเคราะห์มาจากกลูตาเมตในคลอโรพลาสต์เป็นส่วนใหญ่ ปริมาณโพรลีนถูกกำหนดโดยกิจกรรมของเอนไซม์ Δ -1-pyrroline-5-carboxylate synthase (P5CS) ที่เร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนกลูตาเมตเป็นกลูตาเมตเซมิอัลดีไฮด์ (glutamate-semialdehyde; GSA) ในไซโทซอลและคลอโรพลาสต์ กับเอนไซม์ proline dehydrogenase (ProDH) ในไมโทคอนเดรีย ซึ่งเร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนโพรลีนกลับเป็นสารตัวกลาง pyrroline-5-carboxylate (P5C) การวิจัยโดยเทคนิคการส่งถ่ายยีนในการเพิ่มการแสดงออกของยีนกำหนดการสร้างเอนไซม์ P5CS จะเพิ่มระดับความทนต่อความเครียดของพืชดัดแปลงพันธุกรรมที่ได้รับการส่งถ่ายยีน ในทางตรงกันข้ามการยับยั้งการแสดงออกของยีนดังกล่าว จะทำให้พืชทนความเครียดน้อยลง (Székely et al., 2008) ส่วนยีน *ProDH* นั้นถ้ามีการแสดงออกลดลงจะทำให้พืชทนต่อความเครียดได้ดีขึ้น (Nanjo et al., 1999)

กลไกที่โพรลีนช่วยเพิ่มความทนต่อสภาพเครียดทางกายภาพ สามารถอธิบายได้โดย 1) โพรลีนที่สะสมในความเข้มข้นสูงภายในเซลล์ ช่วยปรับลดค่าศักย์ออสโมซิสของเซลล์ให้ต่ำกว่าศักย์ของน้ำนอกเซลล์ 2) เป็นสารต้านออกซิเดชัน ช่วยกำจัดอนุมูลอิสระกลุ่มออกซิเจน โดยการทำปฏิกิริยาโดยตรงกับอนุมูลอิสระ 3) ช่วยเพิ่มกิจกรรมเอนไซม์ต้านออกซิเดชัน 4) วิธีการสังเคราะห์โพรลีนจากกลูตาเมตช่วยรักษาสมดุลปริมาณ NADPH/NADP⁺ เนื่องจากวิธีการสังเคราะห์โพรลีนจากกลูตาเมตมีถึง 2 ปฏิกิริยาที่ต้องใช้ NADPH เป็นตัวรีดิวซ์ คือการเปลี่ยนกลูตาเมตเป็น P5C และการเปลี่ยน P5C เป็นโพรลีน จึงมีการสร้าง NADP⁺ กลับมาใหม่ซึ่งจะกลับไปรีไซเคิลตรวนจากระบบแสง I ดังนั้นในสภาพเครียดที่ทำให้เกิดความไม่สมดุลระหว่างการผลิต NADPH โดยปฏิกิริยาแสง และการนำ NADPH ไปใช้โดยวัฏจักรแคลวิน-เบนสัน ปฏิกิริยาการสังเคราะห์โพรลีนจึงมีส่วนช่วยรักษาสมดุลปริมาณ NADPH/NADP⁺ ในคลอโรพลาสต์ให้เหมาะสม ป้องกันไม่ให้เกิดความเสียหายแก่คลอโรพลาสต์ (Rejeb, Abdelly, & Saviouré, 2014)

สารประกอบกลุ่มคาร์โบไฮเดรต (แป้ง พรุทแทน น้ำตาล และโพลีออล)

เมื่อพืชอยู่ภายใต้สภาพเครียดจากการขาดน้ำและความเค็ม ในส่วนของใบจะมีปริมาณแป้งลดลง แต่ปริมาณน้ำตาลจะเพิ่มขึ้น น้ำตาลกลูโคส มอลโทส และซูโครสที่มีปริมาณมากขึ้น จะทำให้ค่าศักย์ออสโมซิสของเซลล์ลดลง ช่วยรักษาความเต่งของเซลล์ และยังช่วยรักษาสภาพของเมมเบรนและโปรตีน เนื่องจากแป้งที่สะสมไว้จะถูกไฮโดรไลซ์เป็นกลูโคสหรือมอลโทส ดังนั้นพืชพันธุ์กลายหรือพืชดัดแปลงพันธุกรรมที่มีการยับยั้งการแสดงออกของยีนที่กำหนดการสร้างเอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยาไฮโดรลิซิสของแป้ง ได้แก่ starch phosphorylase (St.phos),

α -glucan water dikinase (SEX1) และ β -amylase (BMY) จะอ่อนแอต่อความเครียดจากการขาดน้ำ ความเค็ม และอุณหภูมิต่ำ (Krasensky & Jonak, 2012)

ความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณู

ละอองเรณู (pollen) ทำหน้าที่ถ่ายทอดลักษณะกรรมพันธุ์จากรุ่นสู่รุ่นจากการศึกษา ลักษณะของละอองเรณูพบว่าพืชแต่ละชนิด (species) ต่างสกุล (genus) และต่างวงศ์ (family) จะมีลักษณะทางสัณฐานที่แตกต่างกัน ละอองเรณูมีประโยชน์ เนื่องจากเป็นตัวบ่งชี้การอพยพและแหล่งอาหารของแมลง ในด้านการสืบสวนคดีความสามารถใช้ละอองเรณูเป็นดัชนี ตลอดจนการติดตามการเปลี่ยนแปลงของสภาวะอากาศ ทั้งนี้เนื่องจากละอองเรณูมีลักษณะเด่นจำเพาะที่สามารถตรวจสอบเอกลักษณ์ในระดับวงศ์ สกุล และชนิดของพืชได้ ผนังของละอองเรณูสร้างขึ้นมาจากสารที่มีความทนทานต่อความผันแปรของสภาวะแวดล้อมเป็นอย่างมากคือ สปอโรพอลลินิน (sporopollenin) สามารถใช้ทำนาย การเกิดวิวัฒนาการของพืชผ่านช่วงเวลาในยุคต่าง ๆ ได้ โดยการตรวจสอบเอกลักษณ์ของละอองเรณู (ลาวัลย์ รักสัตย์, 2539) ปัจจุบันนักวิทยาศาสตร์ที่ศึกษาเกี่ยวกับละอองเรณู (palynologist) มีมากขึ้นทั่วโลก และการศึกษาไม่ได้มีเฉพาะทางอนุกรมวิธานของพืชเท่านั้น แต่ยังคงครอบคลุมถึงหลายสาขา ได้แก่ นิเวศวิทยา พันธุศาสตร์ สรีรวิทยา ชีวเคมี รวมทั้งการเพาะเลี้ยงซึ่งมีพืชหลายชนิดที่สามารถเจริญมาจากละอองเรณูเป็นต้นแฮพลอยด์ (haploid) และนำไปใช้ในกระบวนการปรับปรุงพันธุ์พืช ได้แก่ กัลล้วย (Assani et al., 2003) ข้าวโพด (Geiger & Gordillo, 2009) เป็นต้น มีงานวิจัยได้ทำการศึกษาความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณูมะละกอ 11 พันธุ์ ใน ฤดูหนาว ฤดูร้อน และฤดูฝน พบว่าฤดูกาลมีอิทธิพลต่อความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณูมะละกอทั้ง 11 พันธุ์ โดยดอกที่ออกในฤดูหนาว และฤดูฝนมีค่าความมีชีวิต และการงอกของละอองเรณูมากกว่าดอกที่ออกในฤดูร้อน ส่วนดอกที่ออกในฤดูร้อนนอกจากละอองเรณูจะมีค่าความมีชีวิตและการงอกต่ำแล้ว ดอกส่วนใหญ่ยังเป็นดอกที่ผิดปกติและหลุดร่วง ดังนั้นถ้าละอองเรณูมีความแข็งแรงจะช่วยให้มะละกอติดผลได้ดีขึ้น โดยเฉพาะในฤดูร้อน (สุพรรณพรณ ศรีมาศ, กฤษณี เขียมจัด, สิริกุล วะสี, & เกรียงศักดิ์ ไทยพงษ์, 2557) นอกจากนี้ยังมีรายงานการศึกษาสัณฐานวิทยาและการงอกของละอองเรณูของส้มเปลือกอ่อนหลายพันธุ์ในสภาพทดลองและสภาพธรรมชาติ พบว่าละอองเรณูที่เลี้ยงในสูตรอาหารดัดแปลงของ Brewbaker and Kwack (Brewbaker & Kwack, 1963) ที่เติมน้ำตาลซูโครสความเข้มข้น 0, 10, 15, 20 และ 25% ละอองเรณูของส้มทุกพันธุ์สามารถงอกได้ในน้ำตาลซูโครสทุกความเข้มข้นภายในระยะเวลา 2 ชั่วโมง แต่น้ำตาลซูโครสเข้มข้น 20% ช่วยให้การงอกหลุดเรณู

ของพันธุ์ Minneola, Honey และ Nules มีเปอร์เซ็นต์การงอกสูงสุด คือ 27% (ในเวลา 8 ชม.), 19.94% (ในเวลา 6 ชม.) และ 29.90% (ในเวลา 8 ชม.) ตามลำดับ (นิติญา แจ้งกระจ่าง, เสาวณี สารวัณิยะพงค์, & วิทยา สารวัณิยะพงค์, 2549)



บทที่ 3 วิธีดำเนินการวิจัย

ในการวิจัยครั้งนี้ ผู้วิจัยได้ดำเนินการตามขั้นตอนดังนี้

การทดลองตอนที่ 1 การหาระดับของ field capacity ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะแล้งในมะเขือเทศ ดังนี้

การกำหนดค่า field capacity ใน 5 ระดับ 5 สิ่งทดลอง ๆ ละ 3 ซ้ำ ๆ ละ 5 ต้น

การกำหนดค่า field capacity ใน 3 ระดับ 3 สิ่งทดลอง ๆ ละ 4 ซ้ำ ๆ ละ 10 ต้น

การกำหนดสิ่งทดลอง 4 สิ่งทดลอง ๆ ละ 4 ซ้ำ ๆ ละ 10 ต้น ซึ่งวัดค่าและเก็บตัวอย่างเพื่อใช้ในการทดลองตอนที่ 2-5

การทดลองตอนที่ 2 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ และผลผลิตของมะเขือเทศ ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง ดังนี้

ค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืช

ค่าประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง

ค่าความเขียวของใบ

วิเคราะห์ปริมาณรงควัตถุ

วิเคราะห์ปริมาณน้ำตาลที่ละลายน้ำได้

วิเคราะห์ปริมาณโพสลิ้น

จำนวนผลต่อต้น

น้ำหนักผลต่อต้น

ขนาดของผล

การทดลองตอนที่ 3 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อปริมาณอนุมูลอิสระที่สะสมในใบมะเขือเทศ ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง ดังนี้

วิเคราะห์ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์

วิเคราะห์ปริมาณมาลอนไดแอลดีไฮด์

การทดลองตอนที่ 4 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันในมะเขือเทศ ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง ได้แก่

ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (superoxide dismutase, SOD)

คะตะเลส (catalase, CAT)

แอสคอร์เบตเปอร์ออกซิเดส (ascorbate peroxidase, APX)

การทดลองตอนที่ 5 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อความมีชีวิตและการงอกของ
ละอองเรณูของมะเขือเทศ (*In vitro*) ดังนี้

ความมีชีวิตของละอองเรณู

การงอกของละอองเรณู

วัสดุ อุปกรณ์และสารเคมี

1. วัสดุและอุปกรณ์สำหรับเตรียมต้นกล้า ได้แก่

- เมล็ดพันธุ์มะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 (*Solanum lycopersicum* L. cv. CH154)
- ดินผสม (ประกอบด้วย ดินร่วน ขุยมะพร้าว และปุ๋ยคอก อัตราส่วน 3:1:1 (v/v))
- กระถาง

2. วัสดุและอุปกรณ์สำหรับวัดคุณสมบัติและความชื้นในดิน ได้แก่

- เครื่อง soil moisture meter

3. วัสดุและอุปกรณ์สำหรับวัดการเจริญเติบโตทางลำต้นและการให้ผลผลิต ได้แก่

- เครื่อง chlorophyll meter (SPAD-502, Konica Minolta Co., Ltd., Japan)
- เครื่อง chlorophyll fluorometer (Pocket PEA, Hansatech Instruments Ltd,

King's Lynn, Norfolk, UK)

- เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสง (รุ่น Unico S1200 Visible Spectrophotometer,

United Products & Instruments, Inc.)

- 80% (v/v) ethanol
- anthrone
- 72% (v/v) sulfuric acid
- 3% (w/v) sulfosalicylic acid
- glacial acetic acid
- acid ninhydrin
- toluene

4. วัสดุ อุปกรณ์ และสารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ปริมาณรงควัตถุที่สำคัญใน

กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ได้แก่

- เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสง (รุ่น Unico S1200 Visible Spectrophotometer, United Products & Instruments, Inc.)

- dimethyl sulfoxide (DMSO)

5. วัสดุ อุปกรณ์ และสารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ปริมาณอนุโมลอิสระ ได้แก่

- เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสง (รุ่น Unico S1200 Visible Spectrophotometer, United Products & Instruments, Inc.)

- 0.1% (w/v) trichloroacetic acid (TCA)

- 1% (w/v) TCA

- 20% (w/v) TCA

- 0.5% (w/v) thiobarbituric acid (TBA)

- 10 mM potassium phosphate buffer

- 1 M potassium iodide

6. วัสดุ อุปกรณ์ และสารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการกำจัดอนุมูลอิสระ ได้แก่

- เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสง (รุ่น Unico S1200 Visible Spectrophotometer, United Products & Instruments, Inc.)

- เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสงยูวี (UV-VIS Spectrophotometer รุ่น UV-1800, Shimadzu Scientific Instruments, Japan)

- 10 mM potassium phosphate buffer (pH 7.0)

- 50 mM potassium phosphate buffer (pH 7.0)

- 4% (w/v) polyvinyl-polypyrrolidone (PVP)

- 13 mM methionine

- 75 μ M nitroblue tetrazolium (NBT)

- 2 μ M riboflavin

- 15 mM hydrogen peroxide

- 15 mM hydrogen peroxide

- 0.5 mM ascorbic acid

7. วัสดุ อุปกรณ์ และสารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณู ได้แก่

- กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง (Leica DM2500 & DM2500LED, Leica Microsystems (SEA) Pte Ltd., Singapore)

- 1% acetocarmine

- 100 ppm boric acid (H_3BO_3)

- 300 ppm calcium nitrate tetrahydrate ($Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$)

- 200 ppm magnesium sulfate heptahydrate ($MgSO_4 \cdot 7H_2O$)

- 100 ppm potassium nitrate (KNO_3)

- 20% sucrose

การวิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติ

วางแผนการทดลองแบบสุ่มสมบูรณ์ (Completely Randomized Design; CRD) นำผลการทดลองที่ได้มาวิเคราะห์ความแปรปรวน (Analysis of variance; ANOVA) และตรวจสอบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยโดยวิธี Duncan's multiple-range test (DMRT) ด้วยโปรแกรม SPSS version 23 (Statistics package for the social sciences)

วิธีการ

การทดลองตอนที่ 1 การหาระดับของ Field capacity ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะแล้งในมะเขือเทศ

การเตรียมต้นพืชสำหรับการทดลอง

เพาะเมล็ดมะเขือเทศพันธุ์ CH154 จากศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร กำแพงแสน ด้วยวัสดุปลูกที่ประกอบด้วย ดินร่วน ขุยมะพร้าว และปุ๋ยคอก ปลูกไว้ในโรงเรือนและดูแลรดน้ำทุกวัน หลังจากเพาะเมล็ดประมาณ 5-7 วัน จะเริ่มงอกใบเลี้ยงออกมา จากนั้นเมื่อต้นมะเขือเทศมีอายุ 15-20 วัน ย้ายลงกระถาง และเริ่มทำการทดลอง เมื่อต้นมีอายุ 45 วันซึ่งจะเริ่มมีการออกดอก

วิธีการหาค่า Field capacity

ชั่งน้ำหนักกระถางและใยแก้ว ใส่ดินที่ตากแห้งแล้วในกระถางที่มีใยแก้วรองก้นกระถาง ชั่งน้ำหนักกระถาง ใยแก้ว และดินที่ตากแห้ง จากนั้นนำกะละมังรองกระถาง เติมน้ำใส่

กระถาง 2 ลิตร ตั้งทิ้งไว้ให้น้ำระบายออกจากกระถาง 3 วัน บันทึกปริมาณน้ำที่ไหลออกจากกระถางทุกวัน วัดปริมาณน้ำที่ไหลออกจากกระถางด้วยกระบอกตวง ชั่งน้ำหนักกระถาง โยแก้ว และดินซึ่งมีน้ำที่ดินดูดซับไว้ พร้อมทั้งวัดค่าความชื้นในดินด้วยเครื่อง digital soil moisture meter (MO750, Extech, USA) คำนวณน้ำหนักน้ำที่ดินสามารถดูดซับไว้ได้เต็มที่ หรือ capillary water จึงกำหนดได้ว่าเป็นค่า field capacity ของดินที่นำมาศึกษาในการกำหนดสภาวะแล้งในขั้นตอนต่อไป

1.1 วิธีการกำหนดค่า field capacity จำนวน 5 ระดับ

การหาระดับความชื้นที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะแล้งในมะเขือเทศ โดยแบ่งสิ่งทดลองออกเป็น 5 สิ่งการทดลอง ๆ ละ 3 ซ้ำ ดังนี้

- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 100% FC
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 75% FC
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 50% FC
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 25% FC
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 12.5 % FC

โดยใช้มะเขือเทศอายุ 45 วัน สภาพต้นสมบูรณ์ ที่มีขนาดต้นและความสูงสม่ำเสมอ ควบคุมความชื้นด้วยวิธีการชั่งน้ำหนักกระถาง และใช้เครื่องมือวัดความชื้นในดินวัดทุก ๆ 2 วัน เก็บผลการทดลองทุก ๆ 3 วัน โดยบันทึกประสิทธิภาพของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ได้แก่ คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (chlorophyll fluorescence, Fv/Fm) performance index (Pi) ค่าความเขียวของใบ และให้คะแนนสภาพต้นมะเขือเทศที่ได้รับความเครียดจากสภาวะแล้ง

1.2 วิธีการกำหนดค่า Field capacity จำนวน 3 ระดับ

จากผลการทดลองในข้อ 1.1 พบว่า ดินที่มีความชื้น ระดับต่ำกว่า 50% FC พืชไม่สามารถเจริญเติบโตได้ และในระดับ 50% FC พบว่าพืชมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ต่ำ ดังนั้นผู้วิจัยจึงทำการหาระดับความชื้นในดินในการทดลองข้อ 1.2 โดยการกำหนดให้ดินมีระดับความชื้น 55% FC และ 65% FC เพื่อหาระดับความชื้นในดินที่เหมาะสมต่อการจำลองความเครียดจากสภาวะแล้งในมะเขือเทศ โดยแบ่งสิ่งทดลองออกเป็น 3 สิ่งการทดลอง สิ่งทดลองละ 4 ซ้ำ ได้แก่

- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 100% FC
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 65% FC
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 55% FC

โดยใช้มะเขือเทศอายุ 45 วัน สภาพต้นสมบูรณ์ ที่มีขนาดต้นและความสูงสม่ำเสมอ ควบคุมความชื้นด้วยวิธีการชั่งน้ำหนักกระถาง และใช้เครื่องมือวัดความชื้นในดิน วัดทุก ๆ 2 วัน เก็บผลการทดลองทุก ๆ 3 วัน โดยบันทึกประสิทธิภาพของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ได้แก่ คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (chlorophyll fluorescence, Fv/Fm) performance index (Pi) ค่าความเขียวของใบ และให้คะแนนสภาพต้นมะเขือเทศที่ได้รับความเครียดจากสภาวะแล้ง

การทดลองตอนที่ 2 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ และผลผลิตของมะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

จากผลการดำเนินการทดลองตอนที่ 1 เพื่อหาระดับของ field capacity ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะแล้งในมะเขือเทศ ทำการเลือกระดับของค่า field capacity ของดินที่เป็นระดับความเครียดจากสภาวะแล้งที่พืชสามารถเจริญเติบโตอยู่ได้ โดยเลือกระดับค่าความชื้นของดิน (FC) ดังกล่าวมาใช้ในการทดลองตอนที่ 2 เพื่อศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการและผลผลิตของมะเขือเทศ โดยแบ่งการทดลองออกเป็น 4 สิ่งการทดลอง ๆ ละ 4 ซ้ำ ได้แก่

- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 100% FC (control)
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 100% FC และพืชได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD

(positive control)

- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 55% FC (negative control)
- ดินที่มีความชื้น ที่ระดับ 55% FC และพืชได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD

โดยการคัดเลือกต้นมะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน ที่มีความสมบูรณ์ และมีความสูงสม่ำเสมอ และควบคุมความชื้นในดินด้วยวิธีการชั่งน้ำหนักกระถาง และใช้เครื่องมือวัดความชื้นในดิน พืชที่ได้รับการพ่นสาร DHECD ความเข้มข้น 100 ไมโครโมลาร์ พ่นในวันที่ 0 ของการทดลอง (อายุ 45 วัน) โดยพ่นสารปริมาตร 20 มิลลิลิตรต่อกระถาง พ่นให้ทั่วทั้งต้น วัดค่าความชื้นทุก ๆ 2 วัน เก็บผลการทดลองทุก ๆ 3 วัน แล้วจึงนำต้นพืชมาทำการศึกษากการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ ดังนี้

2.1 การวัดประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (photochemical efficiency of PSII reaction)

วัดค่าประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของใบมะเขือเทศเชอร์รี่ (maximum quantum efficiency of PSII photochemistry, Fv/Fm) และค่า performance index (Pi) ด้วยเครื่อง chlorophyll fluorometer โดยเตรียมใบในที่มืดหรือ dark-adapted เป็นระยะเวลา 30 นาที ก่อนการวัดค่า Fv/Fm และค่า Pi สุ่มตัวอย่างใบโดยใช้ใบที่อยู่ในลำดับที่ 3-5 เมื่อนับจากปลายยอด วัดใบจำนวน 4 ซ้ำ เพื่อใช้ในการตรวจวัดประสิทธิภาพการใช้แสงของต้นมะเขือเทศที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ภายใต้สภาวะเครียดจากสภาวะแล้ง

2.2 การวัดค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value)

วัดค่าดัชนีความเขียวของใบด้วยเครื่อง chlorophyll meter โดยวัดค่า SPAD เฉลี่ยตำแหน่งเดิมของใบเช่นเดียวกับในข้อ 2.1 ของใบมะเขือเทศแต่ละชุดการทดลอง จำนวน 5 บริเวณในแต่ละใบ จำนวน 4 ซ้ำ แล้วบันทึกค่าเฉลี่ย

2.3 ปริมาณรงควัตถุในใบพืช (pigment content)

การวิเคราะห์รงควัตถุในใบพืช ดัดแปลงจากวิธีของ Makinde and Akande (2012) โดยทำการวิเคราะห์ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ, คลอโรฟิลล์ บี, ปริมาณคลอโรฟิลล์รวม, สัดส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และคลอโรฟิลล์ บี และปริมาณแคโรทีนอยด์ โดยตัดเนื้อเยื่อใบของมะเขือเทศในแต่ละชุดการทดลองในบริเวณที่วัดค่าดัชนีความเขียวของใบ ชั่งน้ำหนักใบ 10 มิลลิกรัม แล้วแช่ในสารละลาย dimethyl sulfoxide (DMSO) ปริมาตร 3 มิลลิลิตร วางไว้ในอุณหภูมิห้องและในที่มืดเป็นระยะเวลา 24 ชั่วโมง จากนั้นนำสารสกัดที่ได้บ่มในอ่างควบคุมอุณหภูมิ ที่อุณหภูมิ 60 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลา 1 ชั่วโมง นำสารสกัดที่ได้มาวิเคราะห์ปริมาณคลอโรฟิลล์และแคโรทีนอยด์ ตามวิธีของ Sumanta, Haque, Nishika, and Suprakash (2014) ด้วยเครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสง (absorbance, A) ที่ความยาวคลื่น 480, 649 และ 665 นาโนเมตร นำค่าการดูดกลืนแสง (A) ที่วัดได้มาคำนวณหาปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ, คลอโรฟิลล์ บี และปริมาณแคโรทีนอยด์ โดยใช้สมการดังต่อไปนี้

$$\text{Chlorophyll } a \text{ content (mg/g leaf F.W.)} = 12.47(A_{665}) - 3.62(A_{649})$$

$$\text{Chlorophyll } b \text{ content (mg/g leaf F.W.)} = 25.06(A_{649}) - 6.5(A_{665})$$

$$\text{Carotenoids content (mg/g leaf F.W.)}$$

$$= [1000(A_{480}) - 1.29(Ca) - 53.78(Cb)] / 220$$

หมายเหตุ A = Absorbance, Ca = Chlorophyll a, Cb = Chlorophyll b

2.4 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืช (relative water content; RWC)

ทำการหาค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์เพื่อบันทึกข้อมูลสถานะน้ำในใบมะเขือเทศ ทำการเจาะใบเป็นวงกลม โดยใช้ cork borer ให้ได้เส้นผ่านศูนย์กลางขนาด 2 มิลลิเมตร เก็บข้อมูลช่วงเวลา 10.00-12.00 น. นำไปชั่งน้ำหนักใบ (leaf fresh weight; F.W.) ต่อมานำมาแช่น้ำกลั่นเป็นเวลา 24 ชั่วโมง เมื่อครบเวลาที่กำหนด นำใบที่แช่น้ำมาชั่งน้ำหนักแล้วชั่งน้ำหนักใบหลังแช่น้ำ (leaf turgid weight; T.W.) หลังจากนั้นนำไปอบแห้ง ที่อุณหภูมิ 80 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 24 ชั่วโมง และชั่งน้ำหนักใบแห้ง (leaf dry weight; D.W.) แล้วนำมาคำนวณจากสูตรของ Barrs and Weatherley (1962) ดังนี้

$$RWC = [(F.W. - D.W.) / (T.W. - D.W.)] \times 100$$

2.5 ปริมาณน้ำตาลรวมที่ละลายน้ำได้ (total soluble sugar)

สุ่มเก็บตัวอย่างใบแต่ละชุดการทดลอง แล้วนำมาชั่งให้ได้น้ำหนัก 50 มิลลิกรัม โดยเลือกใบในลำดับที่ 3 – 5 เมื่อนับจากปลายยอด จำนวน 4 ซ้ำ ๆ ละ 3 ต้น ๆ ละ 2 ใบ แช่ตัวอย่างใบพืชลงในไนโตรเจนเหลวและเก็บที่อุณหภูมิ -20 องศาเซลเซียส เพื่อนำมาสกัดน้ำตาล โดยดัดแปลงจากวิธีของ Robbins and Pharr (1987) นำตัวอย่างใบมาบดให้ละเอียดด้วยไนโตรเจนเหลว เติมหेतานอลความเข้มข้น 80% (v/v) ปริมาตร 5 มิลลิลิตร บ่มทิ้งไว้ 10 นาที ผุดสารละลายปริมาตร 5 มิลลิลิตร ใส่หลอดทดลอง ปั่นเหวี่ยงที่ความเร็ว 1,000 รอบต่อนาที เป็นเวลา 10 นาที เก็บสารละลายส่วนใสด้านบนใส่หลอดทดลองใหม่ จากนั้นวิเคราะห์ปริมาณน้ำตาลรวมที่ละลายน้ำได้จากสารสกัดตัวอย่าง ด้วยการทำปฏิกิริยากับสารละลาย anthrone ซึ่งดัดแปลงจากวิธีของ Hasan, Rusdy, Nampo, and Nohong (2015) นำสารละลายตัวอย่างที่ต้องการตรวจสอบ ปริมาตร 0.5 มิลลิลิตร ใส่ในหลอดทดลอง ที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส จากนั้นเติมสารละลาย anthrone ซึ่งประกอบด้วย anthrone น้ำหนัก 1 กรัม ละลายในกรดซัลฟิวริก ความเข้มข้น 72% (v/v) ปริมาตร 500 มิลลิลิตร โดยเติมสารละลาย anthrone ปริมาตร 4.5 มิลลิลิตร ที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส ผสมสารละลายให้เข้ากันด้วยเครื่องเขย่าสาร (vortex mixer) บ่มที่อุณหภูมิ 100 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 10 นาที และหยุดปฏิกิริยาอย่างรวดเร็วที่ในน้ำอุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส นำสารละลายที่ได้มาวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 620 นาโนเมตร คำนวณหาปริมาณน้ำตาลรวมที่ละลายน้ำได้ แล้วนำมาเปรียบเทียบกับกราฟมาตรฐานของน้ำตาลกลูโคส

2.6 ปริมาณโพรลิน

นำตัวอย่างใบลำดับที่ 3 – 5 มาชั่งน้ำหนัก 0.5 กรัม โดยเก็บจำนวน 4 ซ้ำ ๆ ละ 3 ต้น แล้วทำการวิเคราะห์หาปริมาณโพรลินตามวิธีของ Bates, Waldren, and Teare (1973) โดยบดตัวอย่างใบให้ละเอียดด้วยไนโตรเจนเหลวและเติมสารละลาย 3% (w/v) sulfosalicylic acid บ่มทิ้งไว้ที่อุณหภูมิห้องเป็นระยะเวลา 15 นาที ปั่นเหวี่ยงที่ความเร็ว 4,000 รอบต่อนาที เป็นระยะเวลา 10 นาที นำสารละลายส่วนในปริมาตร 2 มิลลิลิตร ไปผสมกับ glacial acetic acid ปริมาตร 2 มิลลิลิตร และ acid ninhydrin ปริมาตร 2 มิลลิลิตร ผสมให้เข้ากันด้วยเครื่องเขย่าผสมสาร และบ่มที่อุณหภูมิ 100 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลา 1 ชั่วโมง หยุดปฏิกิริยา โดยแช่หลอดที่ผ่านการต้มแล้วในน้ำแข็งทันที แล้วเติม toluene ปริมาตร 2 มิลลิลิตร ลงในหลอดทดลองที่หยุดปฏิกิริยาแล้ว เขย่าให้เข้ากันโดยเครื่องเขย่าผสมสาร เป็นเวลา 30 วินาที ดูดสารละลาย toluene ชั้นบนที่มี chromophore สีชมพูหรือสีแดง นำมาวัดการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 520 นาโนเมตร คำนวณปริมาณโพรลินได้โดยการสร้างกราฟมาตรฐานจากสารละลายโพรลินที่ทราบความเข้มข้นที่แน่นอน เพื่อหาปริมาณของโพรลินโดยเปรียบเทียบค่าการดูดกลืนแสงของสารตัวอย่างที่วัดได้ คำนวณปริมาณโพรลินในหน่วยมิลลิกรัมต่อกรัมของน้ำหนักสด

2.7 ผลผลิตของมะเขือเทศเชอร์รี่

ทำการเก็บเกี่ยวผลผลิตของมะเขือเทศแต่ละชุดการทดลอง โดยช่วงเก็บเกี่ยวผลผลิตของมะเขือเทศใช้เวลาประมาณ 90 วันหลังจากการปลูก และมีจำนวนผลสุก โดยเก็บผลที่มีสีแดงสดของมะเขือเทศที่มีจำนวนมากกว่าร้อยละ 80 ของจำนวนผลทั้งหมด จึงเก็บผลของมะเขือเทศทั้งหมด แล้วบันทึกจำนวนผลต่อต้น น้ำหนักผลต่อต้น และขนาดของผล

การทดลองตอนที่ 3 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อปริมาณอนุมูลอิสระที่สะสมในใบมะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

3.1 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogen peroxide; H_2O_2)

ทำการสุ่มเก็บตัวอย่างใบน้ำหนัก 0.5 กรัม จากใบลำดับที่ 3–5 จากปลายยอดจำนวน 4 ซ้ำ ๆ ละ 3 ต้น สกัดด้วยวิธีดัดแปลงของ Velikova et al. (2000) บดตัวอย่างด้วยไนโตรเจนเหลว เติมสารละลาย 0.1% (w/v) trichloroacetic acid (TCA) ปริมาตร 5 มิลลิลิตร นำไปบ่มที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 30 นาที ปั่นเหวี่ยงที่ความเร็ว 4,000 รอบต่อนาที เป็นระยะเวลา 10 นาที นำสารละลายส่วนในปริมาตร 0.5 มิลลิลิตร ผสมกับสารละลาย potassium phosphate buffer ความเข้มข้น 10 มิลลิโมลาร์ (pH 7) ปริมาตร 0.5 มิลลิลิตร และสารละลาย potassium iodide ความเข้มข้น 1 โมลาร์ วัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 390

นาโนเมตร สร้างกราฟมาตรฐานจากสารละลาย hydrogen peroxide เพื่อหาปริมาณของ hydrogen peroxide โดยเปรียบเทียบค่าการดูดกลืนแสงของสารตัวอย่างที่วัดได้

3.2 ปริมาณมาลอนด์ไดอัลดีไฮด์ (malondialdehyde, MDA)

ทำการสุ่มเก็บตัวอย่างใบลำดับที่ 3 – 5 จากปลายยอด น้ำหนัก 0.5 กรัม จำนวน 4 ซ้ำ ๆ ละ 3 ต้น ดำเนินการทดลองตามวิธีของ Velikova et al. (2000) บดตัวอย่างใบด้วยไนโตรเจนเหลว เติมสารละลาย 1% (w/v) trichloroacetic acid (TCA) ปริมาตร 5 มิลลิลิตร บั่นเหวี่ยงด้วยความเร็ว 4,000 รอบต่อนาที เป็นระยะเวลา 10 นาที จากนั้นนำสารละลายส่วนใสที่ได้ ปริมาตร 0.5 มิลลิลิตร เติมสารผสมระหว่าง 0.5% (w/v) thiobarbituric acid (TBA) และ 20% (w/v) TCA ปริมาตร 1 มิลลิลิตร เขย่าให้เข้ากันโดยเครื่องเขย่าผสมสาร เป็นเวลา 30 วินาที บ่มที่อุณหภูมิ 100 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลา 10 นาที และหยุดปฏิกิริยาที่อุณหภูมิ 0 องศาเซลเซียส วัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 532 และ 600 นาโนเมตร นำค่าที่ได้มาใช้คำนวณหาปริมาณของ MDA โดยใช้ค่า extinction coefficient เท่ากับ $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$

การทดลองตอนที่ 4 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันในมะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

4.1 การสกัดเอนไซม์ต้านออกซิเดชัน

การสกัดเอนไซม์ต้านออกซิเดชัน ตามวิธีของ Velikova et al. (2000) นำใบหนัก 0.2 กรัม ใส่ในโกร่งเย็นจัด พร้อมกับเติม extraction buffer หรือสารละลาย I (solution I) ที่ประกอบด้วย 10 mM potassium phosphate buffer (pH 7.0) และ 4% (w/v) polyvinylpolypyrrolidone (PVP) ปริมาตร 2 มิลลิลิตร บดให้ละเอียดจากนั้นนำไปปั่นเหวี่ยงด้วยความเร็ว 6,000 rpm ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส เป็นระยะเวลา 15 นาที เก็บรักษาสารสกัดเอนไซม์ (enzyme extract) จากสารละลายส่วนบนไว้ในหลอดแช่แข็ง (cryo tube) ไว้ที่อุณหภูมิ -20 องศาเซลเซียส เพื่อใช้ในการวัดปริมาณโปรตีน กิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) และ ascorbate peroxidase (APX) เมื่อต้องการวัดกิจกรรมของเอนไซม์ควรวางหลอดแช่แข็งในกล่องควบคุมอุณหภูมิ (cryobox) จนกระทั่งสารสกัดเอนไซม์เริ่มละลายจึงนำมาใช้วัดกิจกรรมของเอนไซม์ในหัวข้อ 4.2 – 4.4

4.2 การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD, EC 1.15.1.1)

วัดกิจกรรมของเอนไซม์ SOD ทำตามวิธีที่ดัดแปลงจาก Velikova et al. (2000) โดยเติมสารสกัดเอนไซม์ 50 ไมโครลิตร ลงในสารผสมสำหรับปฏิกิริยา (reaction mixture) ปริมาตร 3 มิลลิลิตร ซึ่งประกอบด้วย potassium phosphate buffer (pH 7.0) ความเข้มข้น 10

มิลลิโมลาร์ ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA) ความเข้มข้น 0.1 มิลลิโมลาร์ methionine ความเข้มข้น 13 มิลลิโมลาร์ nitroblue tetrazolium (NBT) ความเข้มข้น 75 ไมโครโมลาร์ และเติมสาร riboflavin ความเข้มข้น 2 ไมโครโมลาร์ เป็นลำดับสุดท้าย ผสมสารให้เข้ากัน จากนั้นนำหลอดสารละลายวางไว้ภายใต้แสงฟลูออเรสเซนซ์ขนาด 18 วัตต์ ระยะห่าง 5 เซนติเมตร ให้แสงสว่างเป็นเวลา 10 นาที หยุดปฏิกิริยาโดยเก็บหลอดไว้ในที่มืด ซึ่งหลอดควบคุมปฏิกิริยา คือหลอดที่ไม่ได้ใส่สารสกัดเอนไซม์ ส่วนหลอดผสมสารละลายของปฏิกิริยาร่วมกับเอนไซม์ที่ไม่ได้รับแสงจะเป็นหลอดที่ไม่เกิดปฏิกิริยา (blank) วัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 560 นาโนเมตร และคำนวณกิจกรรมของเอนไซม์โดยกำหนดให้ 1 หน่วยเอนไซม์ (unit enzyme) เท่ากับร้อยละ 50 ของค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 560 นาโนเมตรของหลอดควบคุม

4.3 การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, EC 1.11.1.6)

วัดกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ตามวิธีของ Nakano and Asada (1981) โดยนำสารผสมระหว่าง potassium phosphate buffer (pH 7.0) ความเข้มข้น 50 มิลลิโมลาร์ ปริมาตร 0.8 มิลลิลิตร และสารละลาย H_2O_2 ความเข้มข้น 15 มิลลิโมลาร์ ปริมาตร 0.1 มิลลิลิตร เริ่มปฏิกิริยาโดยการเติมสารสกัดเอนไซม์ ปริมาตร 0.1 มิลลิลิตร วัดกิจกรรมของเอนไซม์ CAT จากอัตราการลดลงของค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 240 nm โดยบันทึกค่าทุก 20 วินาที เป็นระยะเวลา 4 นาที คำนวณกิจกรรมของเอนไซม์ ที่มีหน่วยเป็น $units\ min^{-1}\ gF.W.^{-1}$ โดยใช้ค่า extinction coefficient เท่ากับ $40\ mM^{-1}\ cm^{-1}$ ดัดแปลงจากวิธีของ Velikova et al. (2000)

4.4 การวัดกิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, EC 1.11.1.11)

วัดกิจกรรมของเอนไซม์ APX จากอัตราการลดลงของค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 290 นาโนเมตร ตามวิธีการของ Nakano and Asada (1981) โดยเตรียมสารผสมระหว่าง potassium phosphate buffer (pH 7.0) ความเข้มข้น 50 มิลลิโมลาร์ ปริมาตร 0.7 มิลลิลิตร ผสมกับสารละลาย ascorbic acid ความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ ปริมาตร 0.1 มิลลิลิตร จากนั้นเติมสารละลาย H_2O_2 ความเข้มข้น 50 มิลลิโมลาร์ ปริมาตร 0.1 มิลลิลิตร นำส่วนผสมที่ได้ ปริมาตร 0.9 มิลลิลิตร ไปผสมกับสารสกัดเอนไซม์ ปริมาตร 0.1 มิลลิลิตร จากนั้นนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสง ที่ความยาวคลื่น 290 นาโนเมตร บันทึกค่าการดูดกลืนแสงโดยใช้เวลา 2 นาที จากนั้นนำค่าที่ได้ไปคำนวณหากิจกรรมของเอนไซม์ APX กำหนดให้ 1 หน่วยเอนไซม์ (unit enzyme) คือ ปริมาณเอนไซม์ที่ทำให้ค่าการดูดกลืนแสงของสารละลายลดลง 0.01 ที่ความยาวคลื่น 290 นาโน

เมตรต่อนาที คำนวณกิจกรรมของเอนไซม์ที่มีหน่วยเป็น $\text{units min}^{-1} \text{gF.W.}^{-1}$ โดยใช้ค่า extinction coefficient เท่ากับ $2.8 \text{ mM}^{-1} \text{cm}^{-1}$ (Nakano & Asada, 1981)

การทดลองตอนที่ 5 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อความมีชีวิตและการงอกของ ละอองเรณู

ของมะเขือเทศ (*In vitro*) ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

5.1 ความมีชีวิตของละอองเรณู

เก็บดอกมะเขือเทศในระยะดอกที่เริ่มบานวันแรก เพื่อมาทดสอบความมีชีวิตของ
ละอองเรณู โดยทดสอบความมีชีวิตด้วยวิธีการย้อมสี (staining method) ด้วยสาร I_2/KI (KI 1.3 g
และ I_2 0.3 g ในน้ำ 100 ml) (Xing, Li, Khalil, Ren, & Yang, 2012) โดยหยดลงบนสไลด์หลอด 1-2
หยด แล้วเคาะละอองเรณูใส่ลงในสีย้อม จากนั้นใช้เข็มเขี่ยเบาๆ ให้ละอองเรณูกระจายทั่วสีย้อม
ปิดแผ่นปิดสไลด์โดยไม่ให้มีฟองอากาศ ทิ้งไว้ประมาณ 10 นาที เพื่อให้ละอองเรณูติดสีได้ดีขึ้น
ส่องตรวจนับการติดสีของละอองเรณูภายใต้กล้องจุลทรรศน์กำลังขยาย 400 เท่า โดยละอองเรณูที่
ย้อมติดสีแดงเข้มหรือดำ มีรูปร่างกลมโต ผิวเรียบ ไม่บิดเบี้ยว จัดเป็นละอองเรณูที่มีชีวิต ส่วน
ละอองเรณูที่เป็นหมันหรือไม่มีชีวิตจะมีสีเหลืองหรือแดงสว่าง (Chhun et al., 2007) โดยสุ่มนับ
จำนวนละอองเรณู 3 บริเวณต่อ 1 สไลด์ จำนวน 4 สไลด์ต่อสิ่งทดลอง จากนั้นนำค่าที่ได้มา
คำนวณร้อยละความมีชีวิตของละอองเรณู

5.2 การงอกของละอองเรณู

เก็บดอกมะเขือเทศในระยะดอกที่เริ่มบานวันแรก เพื่อมาทดสอบการงอกของ
ละอองเรณู โดยทดสอบความมีชีวิตด้วยเทคนิคหยดแขวน (hanging drop technique) โดยใช้
อาหารเพาะเลี้ยงละอองเรณูของ Brewbaker and Kwack (1963) ที่มีความเข้มข้นของน้ำตาล
ซูโครส 20% (w/v) นำละอองเรณูมาใส่ลงในอาหาร แล้วใช้เข็มเขี่ยเบาๆ ให้ละอองเรณูกระจายทั่ว
อาหาร จากนั้นหยดอาหารที่มีละอองเรณูลงบนแผ่นปิดสไลด์ แล้วปิดลงบนสไลด์หลอด โดยให้หยด
อาหารอยู่ตรงกลางหลอด แล้วนำไปบ่มในภาชนะปิดที่ภายในมีกระดาษชุบน้ำอยู่ โดยบ่มทิ้งไว้ที่
อุณหภูมิห้อง ตรวจนับการงอกของละอองเรณูทุก ๆ 2 ชั่วโมงจนถึง 8 ชั่วโมง สุ่มนับจำนวนละอองเรณู
ที่งอกภายใต้กล้องจุลทรรศน์กำลังขยาย 100 เท่า และ 400 เท่า ละอองเรณูที่จะนับว่างอกได้ต้อง
มีลักษณะของหลอดละอองเรณูสมบูรณ์โดยมีความยาวของหลอดละอองเรณูมากกว่า
เส้นผ่านศูนย์กลางของละอองเรณู (สุพรรณพรณ ศรีมาศ et al., 2557) สุ่มนับละอองเรณูที่งอก 3
บริเวณต่อ 1 สไลด์ จำนวน 4 สไลด์ต่อสิ่งทดลอง จากนั้นนำค่าที่ได้มาคำนวณร้อยละการงอกของ
ละอองเรณู

บทที่ 4

ผลการดำเนินงานวิจัย

ผู้วิจัยได้ดำเนินการวิจัยโดยการศึกษิตตามขบวนการและขั้นตอนต่าง ๆ เพื่อให้เป็นไปตามวัตถุประสงค์ที่ได้กำหนดไว้ ซึ่งผลการดำเนินงานวิจัย มีดังนี้

1. ผลการหาระดับของ Field capacity (FC) ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะเครียดจากความแล้งในมะเขือเทศ
2. ผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ และผลผลิตของมะเขือเทศภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง
3. ผลของสาร DHECD ต่อปริมาณอนุมูลอิสระที่สะสมในใบมะเขือเทศภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง
4. ผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันในมะเขือเทศภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง
5. ผลของสาร DHECD ต่อความมีชีวิตและการงอกของละอองเรณูของมะเขือเทศ (*In vitro*) ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง

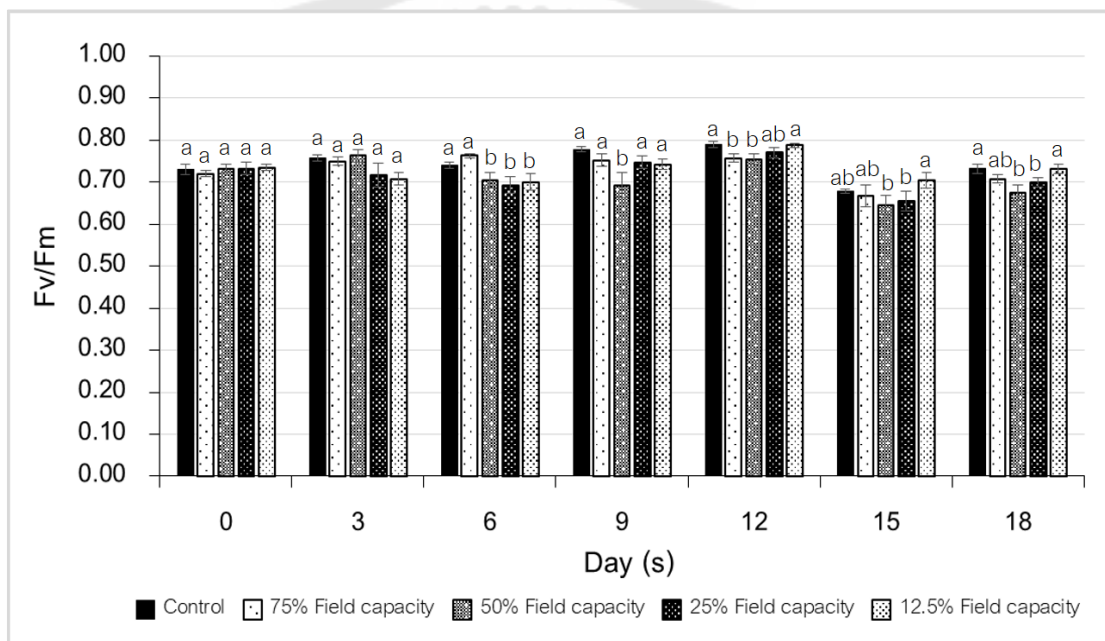
การทดลองตอนที่ 1 การหาระดับของ Field capacity (FC) ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองสภาวะเครียดจากความแล้งในมะเขือเทศ

การทดลองตอนที่ 1.1 การกำหนดค่า Field capacity จำนวน 5 ระดับ

การศึกษาผลของระดับความเครียดจากสภาวะแล้งต่อประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (maximum quantum efficiency of PSII photochemistry, F_v/F_m) และค่า performance index (Pi)

ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง

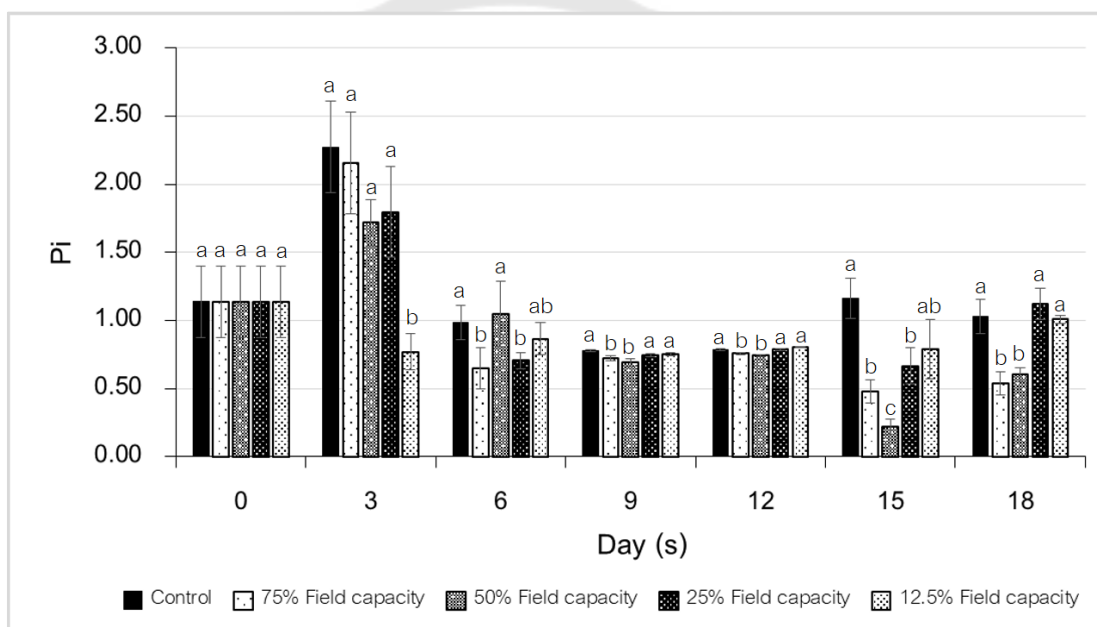
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 50% FC มีประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงหรือคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (Fv/Fm) น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอในวันที่ 6, 9, 12 และ 18 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 50% FC มีค่า Fv/Fm น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 75% FC ในวันที่ 6 และ 9 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 9)



ภาพประกอบ 9 ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

Performance index (Pi)

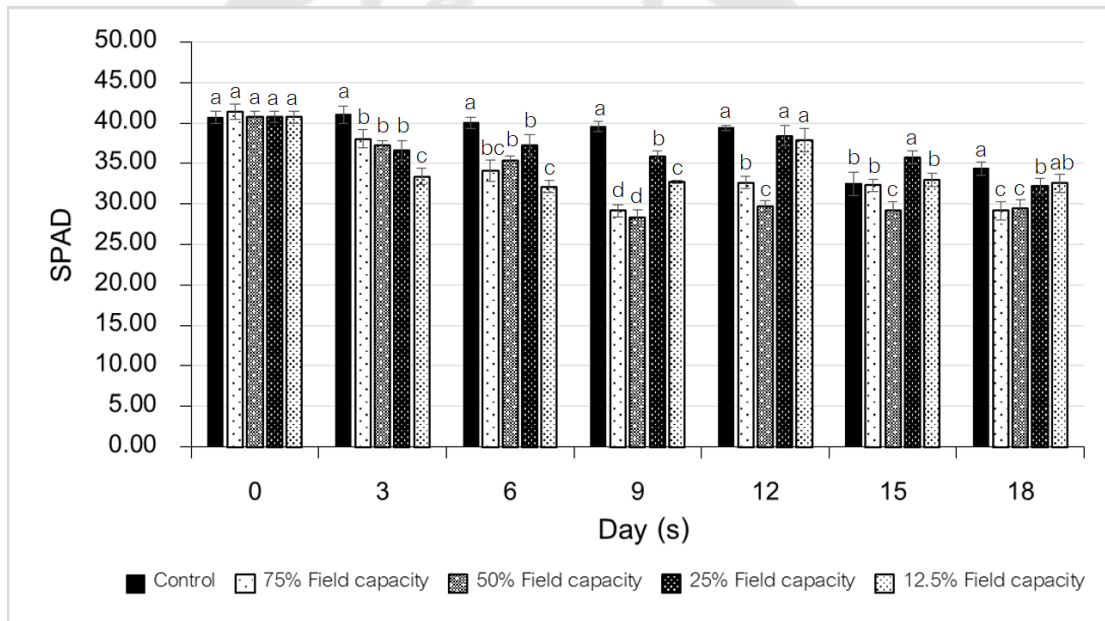
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 50% FC และ 75% FC มีค่า Pi น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ตั้งแต่วันที่ 9 ถึง 18 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 50% FC มีค่า Pi น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 75% FC ในวันที่ 15 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 10)



ภาพประกอบ 10 ค่า performance index (Pi) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value)

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับต่าง ๆ มีค่าดัชนีความเขียวของใบ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ในวันที่ 3, 6, และ 9 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ มีค่าดัชนีความเขียวของใบ ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 25% FC และ 12.5% FC ในวันที่ 12 (ภาพประกอบ 11)



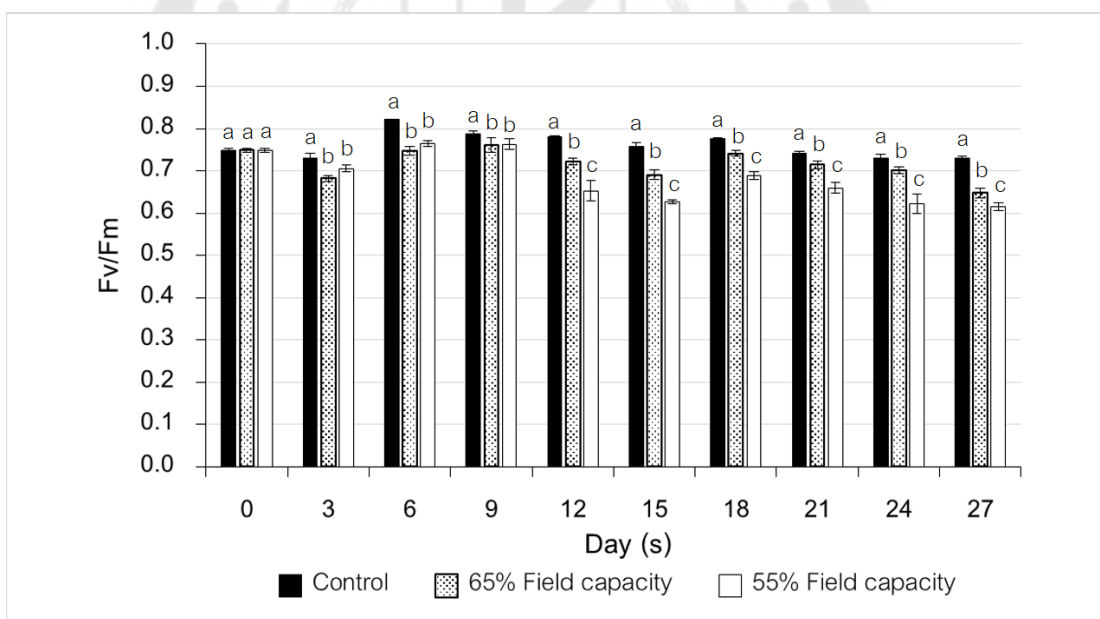
ภาพประกอบ 11 ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

การทดลองตอนที่ 1.2 การกำหนดค่า Field capacity จำนวน 3 ระดับ

การศึกษารูปแบบของระดับสภาวะเครียดจากความแล้งต่อประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (maximum quantum efficiency of PSII photochemistry, F_v/F_m), ค่า performance index (Pi) และปริมาณรงควัตถุในใบพืช

ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง

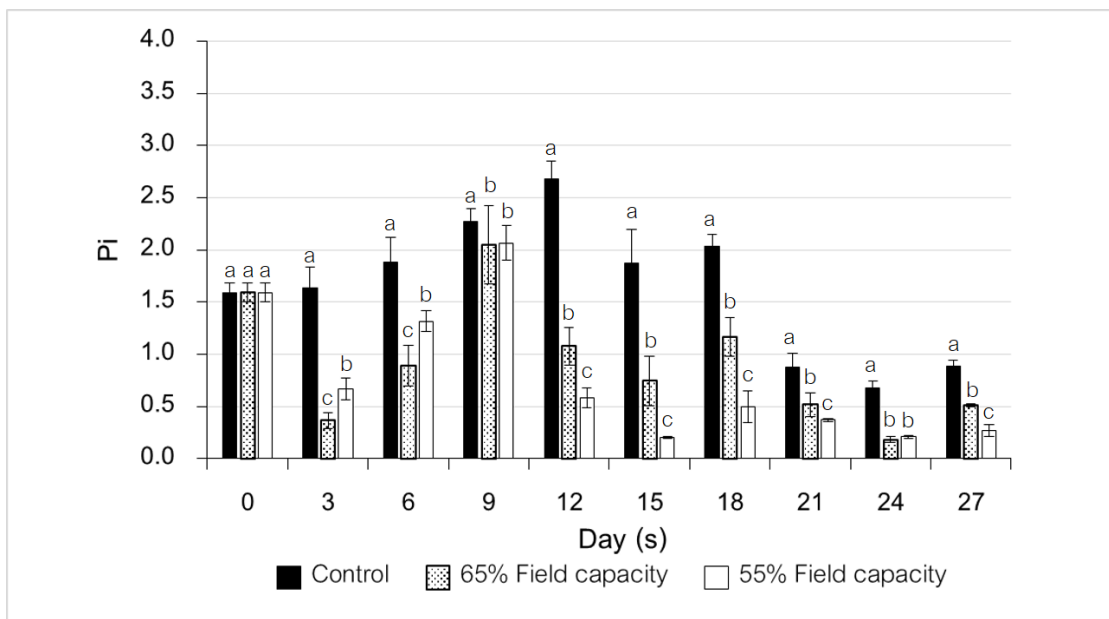
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงหรือคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (F_v/F_m) น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและน้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ตั้งแต่วันที่ 3 ถึง 27 และวันที่ 12 ถึง 27 ตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 12)



ภาพประกอบ 12 ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

Performance index (Pi)

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีค่า Pi น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและน้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ตั้งแต่วันที่ 3 ถึง 27 และวันที่ 12 ถึง 27 ตามลำดับอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 13)

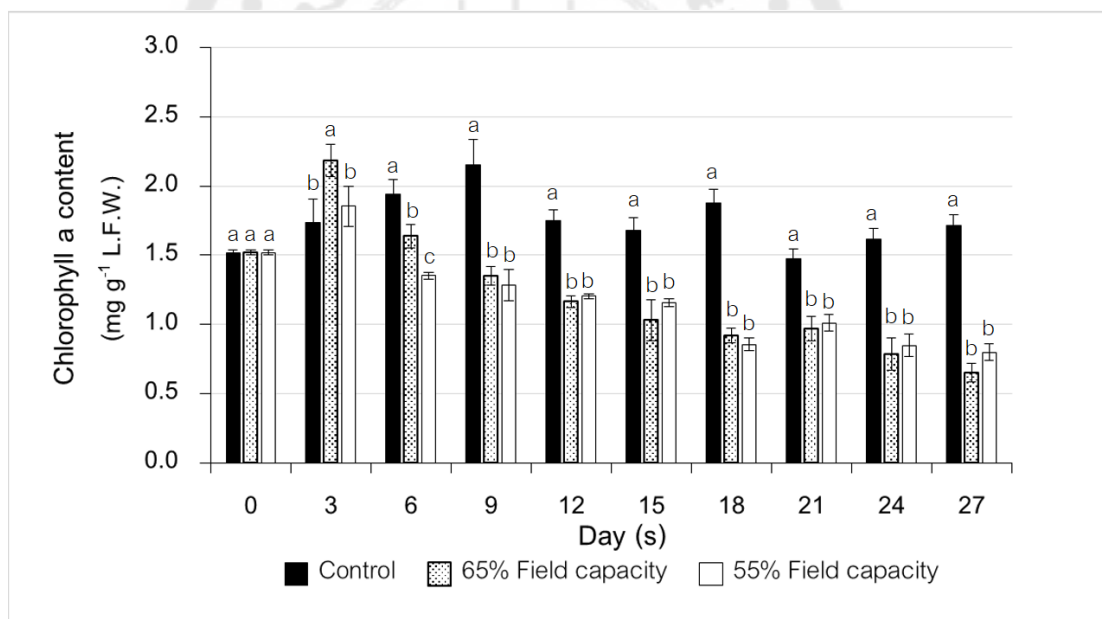


ภาพประกอบ 13 ค่า performance index (Pi) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณรงควัตถุในใบพืช (pigment content)

ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ

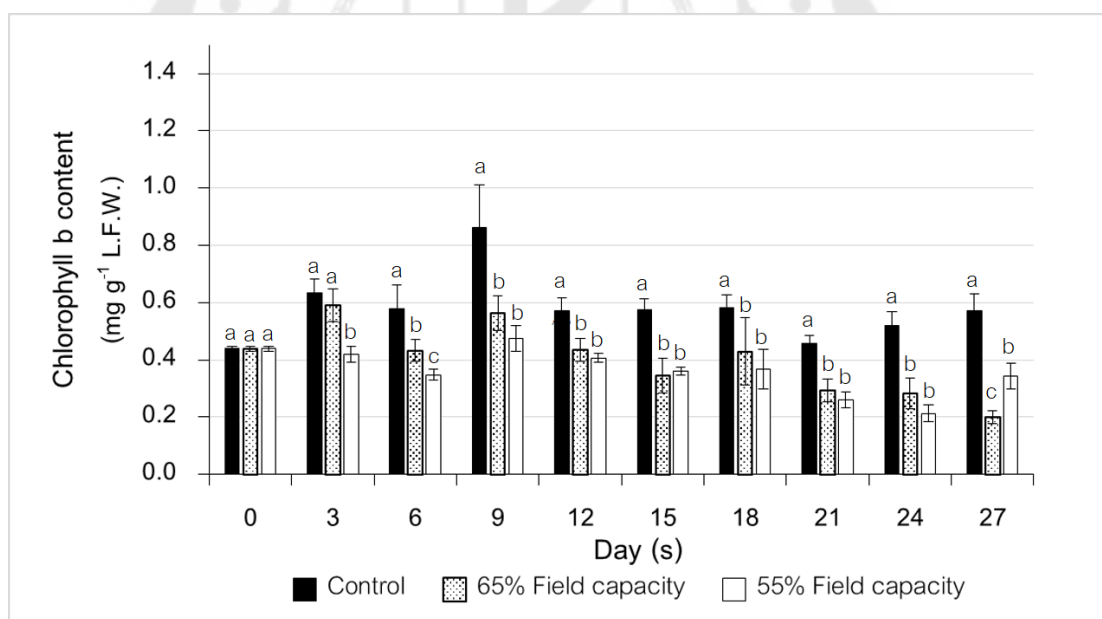
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 3 และ 6 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ตั้งแต่วันที่ 9 ถึง 27 อย่างไรก็ตาม ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC และ 65% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 14)



ภาพประกอบ 14 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี

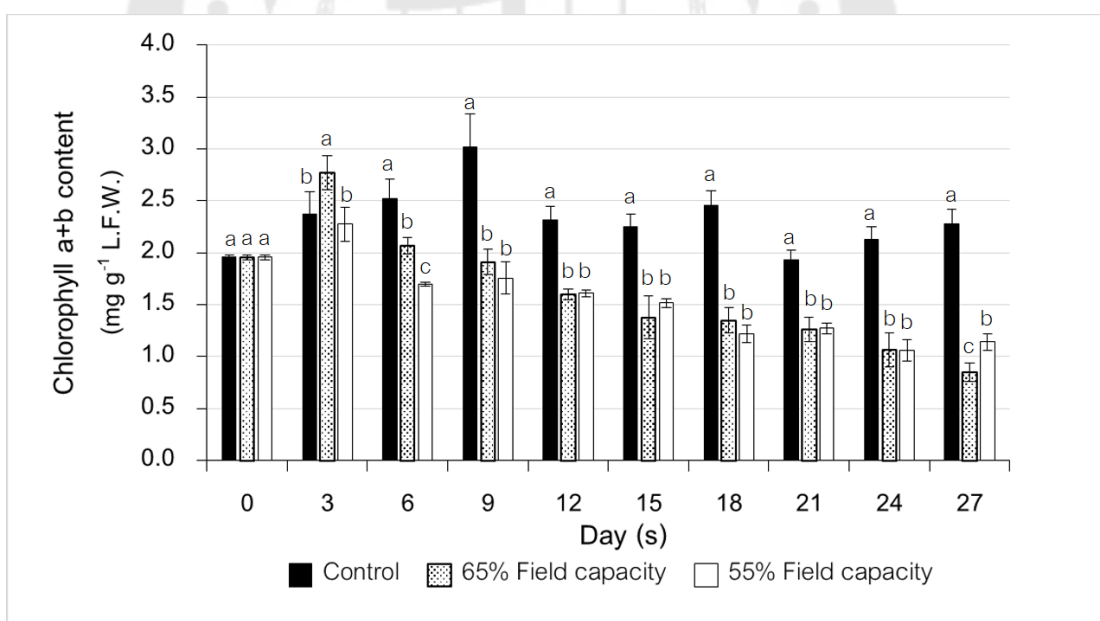
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 3 และ 6 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ตั้งแต่วันที่ 9 ถึง 27 และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 27 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และจากผลการทดลองพบว่า มะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC และ 65% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 15)



ภาพประกอบ 15 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี

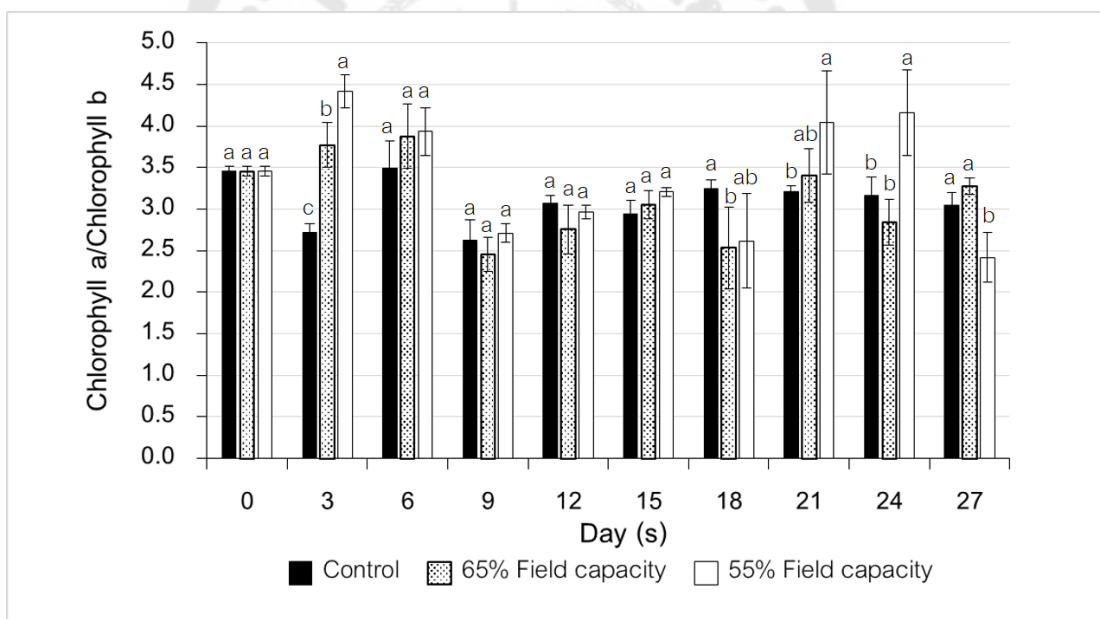
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 3 และ 6 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ตั้งแต่วันที่ 9 ถึง 27 และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 27 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) อย่างไรก็ตามตั้งแต่วันที่ 6 ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC และ 65% FC มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี น้อยกว่ามะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 16)



ภาพประกอบ 16 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี

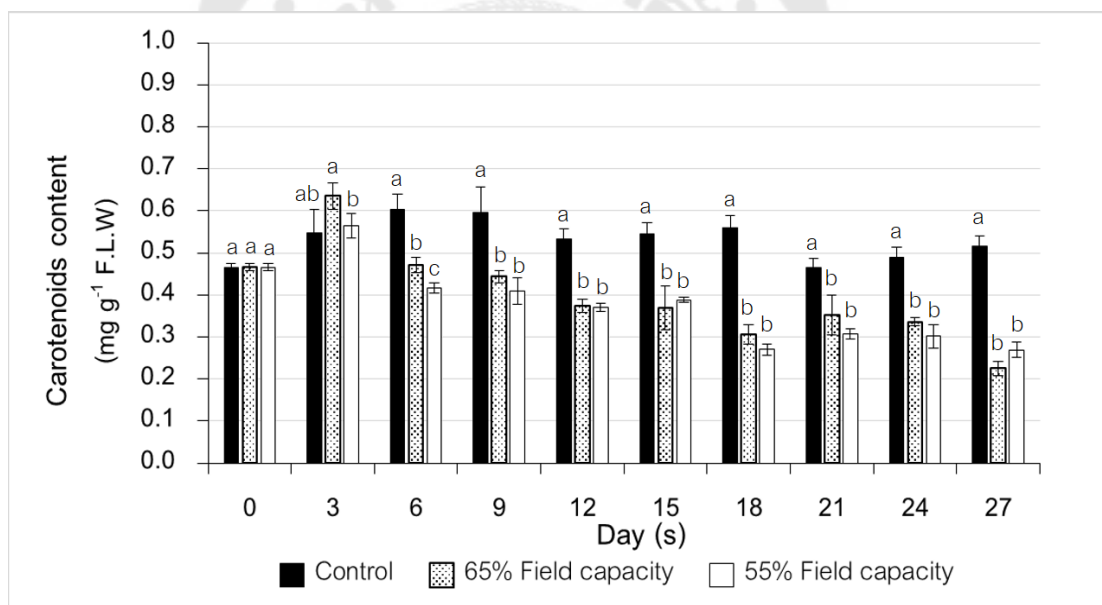
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 3 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ตั้งแต่วันที่ 6 ถึง 21 และในวันที่ 3, 21 และ 24 ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 17)



ภาพประกอบ 17 อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณแคโรทีนอยด์

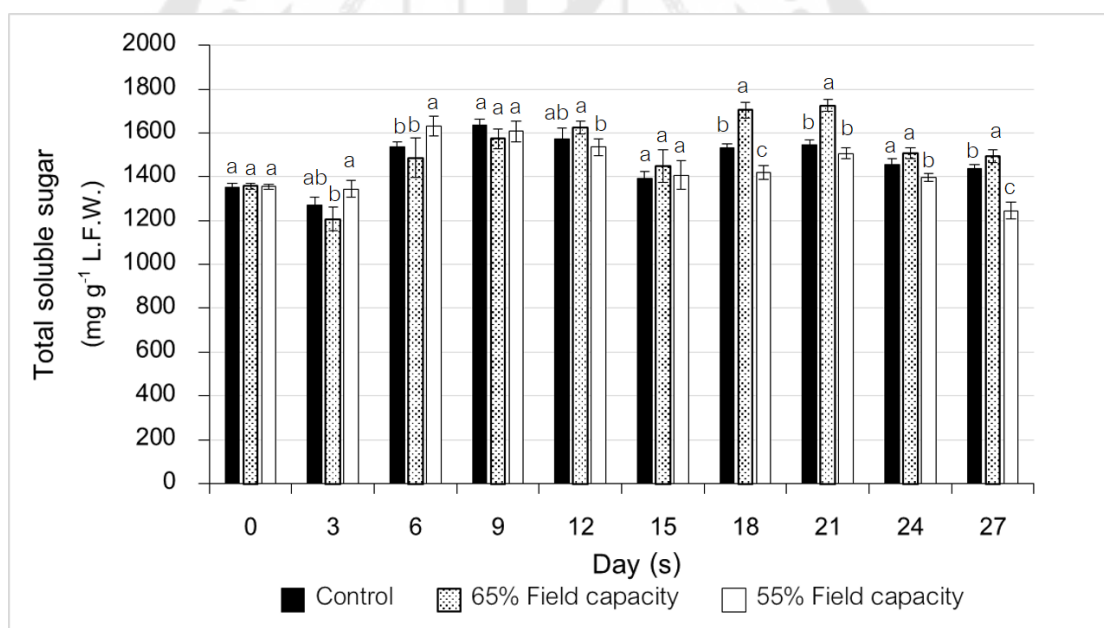
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณแคโรทีนอยด์ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC ในวันที่ 3 และ 6 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณแคโรทีนอยด์ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง 65% FC ตั้งแต่วันที่ 9 ถึง 27 จากผลการทดลองพบว่า ตั้งแต่ วันที่ 6 ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC และ 65% FC มีปริมาณแคโรทีนอยด์ น้อยกว่ามะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 18)



ภาพประกอบ 18 ปริมาณแคโรทีนอยด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC และต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ในวันที่ 6 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง 65% FC ตั้งแต่วันที่ 9 และ 15 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) อย่างไรก็ตาม จากผลการทดลองพบว่า ในวันที่ 12 และ 18 ถึง 27 ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีปริมาณแคโรทีนอยด์ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 65% FC อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 19)

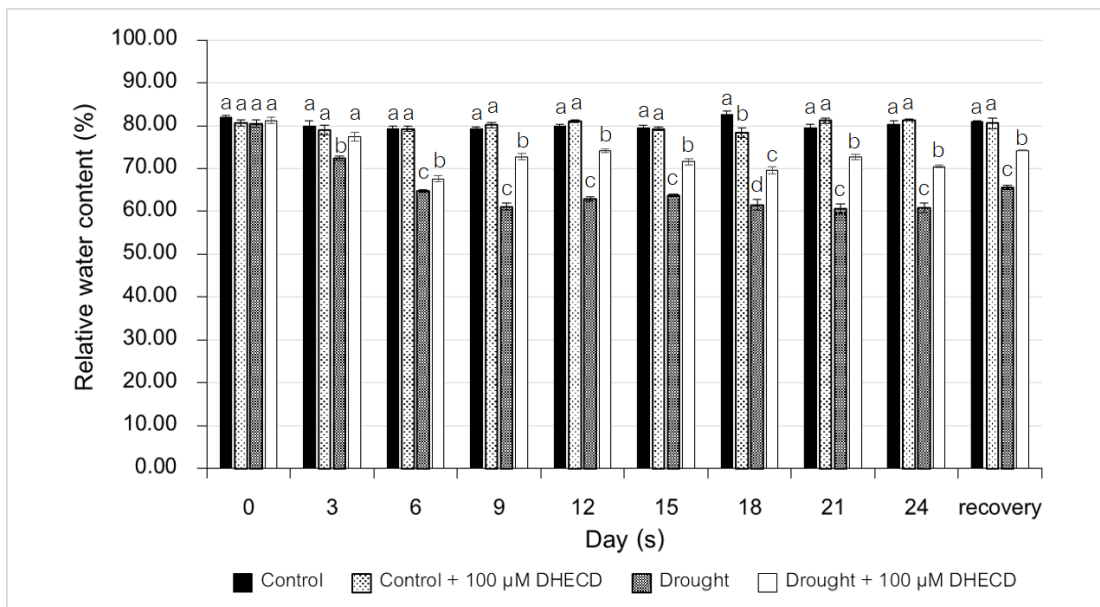


ภาพประกอบ 19 ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

การทดลองตอนที่ 2 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาบางประการ และผลผลิตของมะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืช (Relative water content, RWC)

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน ในวันที่ 0 ของการทดลอง ที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืชน้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ความเข้มข้น 100 ไมโครโมลาร์ ตั้งแต่วันที่ 3 ถึง 24 ของการทดลองอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) หลังจากวันที่ 24 ของการทดลอง ผู้วิจัยได้ให้น้ำแก่ต้นมะเขือเทศในระดับ 100% FC และในวันที่ 30 ของการทดลองบันทึกการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศ ผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืชน้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืชไม่ต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ตลอดระยะเวลาของการทดลอง (ภาพประกอบ 20)

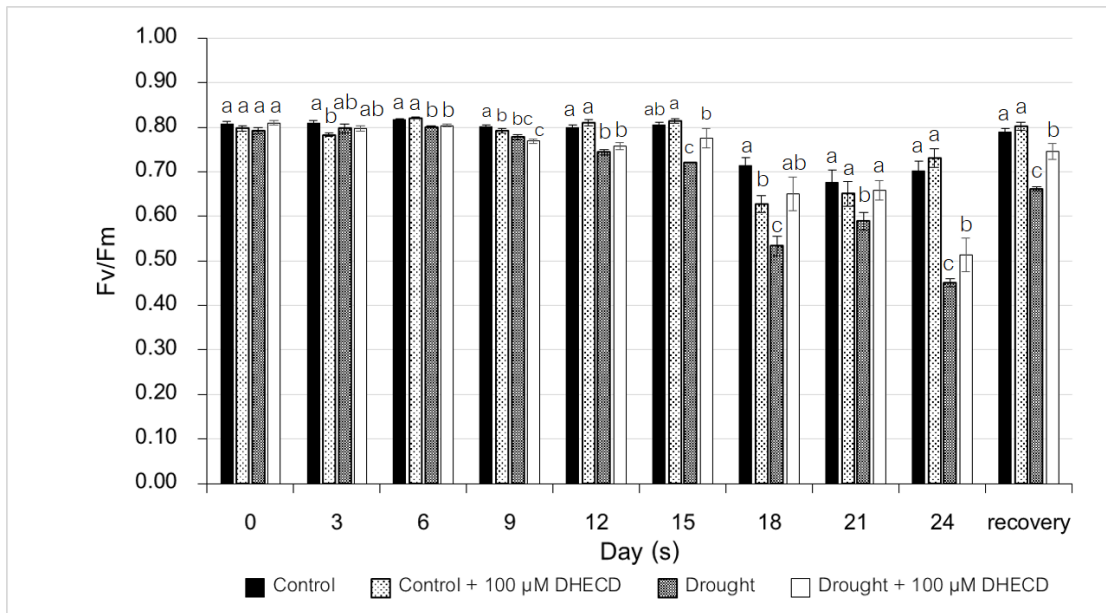


ภาพประกอบ 20 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืชของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (maximum quantum efficiency of PSII photochemistry, F_v/F_m) และค่า performance index (Pi)

ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง

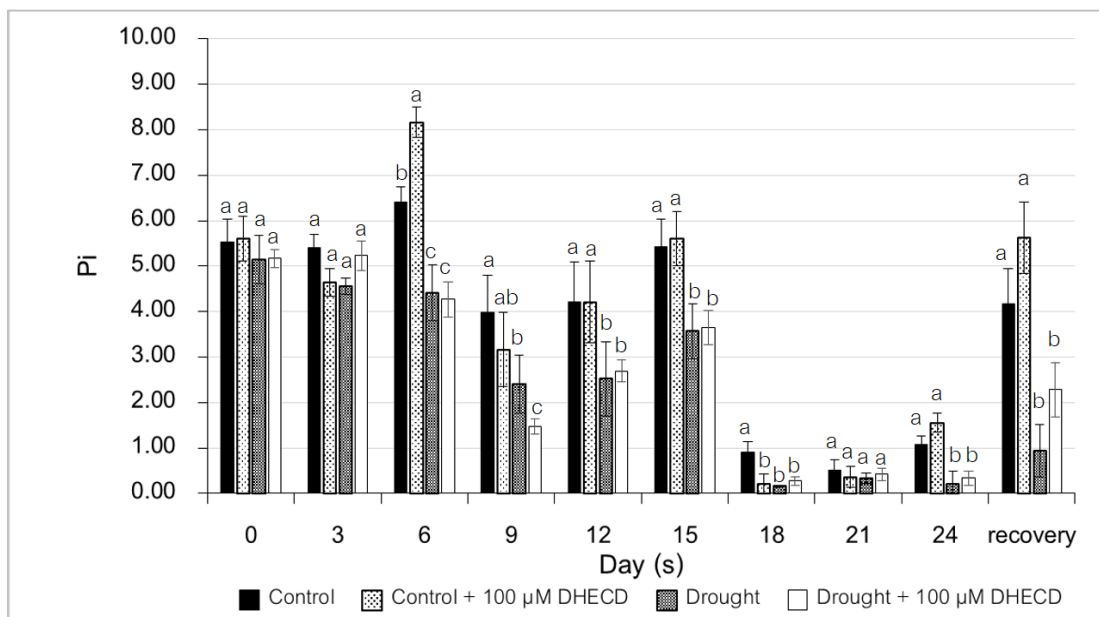
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงหรือคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (F_v/F_m) น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ตั้งแต่วันที่ 15 ถึง 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่า F_v/F_m มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่า F_v/F_m ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ตั้งแต่วันที่ 0 ถึง 15 และวันที่ 21 ถึง 24 (ภาพประกอบ 21)



ภาพประกอบ 21 ประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

Performance index (Pi)

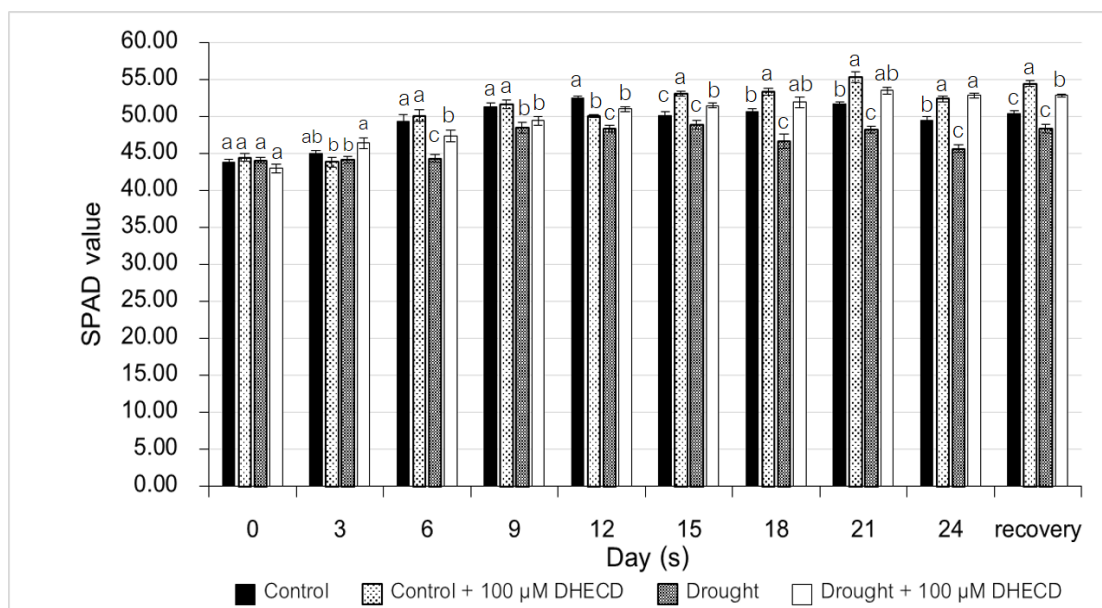
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่า performance index (Pi) น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 3 และวันที่ 18 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่า Pi มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่า Pi ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ในวันที่ 0, 3, 9, 12, 15, 21 และ 24 ของการทดลองอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 22)



ภาพประกอบ 22 ค่า performance index (Pi) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value)

จากผลการทดลองพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value) น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 3, 6 และวันที่ 12 ถึง 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีค่าดัชนีความเขียวของใบ มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีดัชนีความเขียวของใบ มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ในวันที่ 15, 18, 21 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 23)

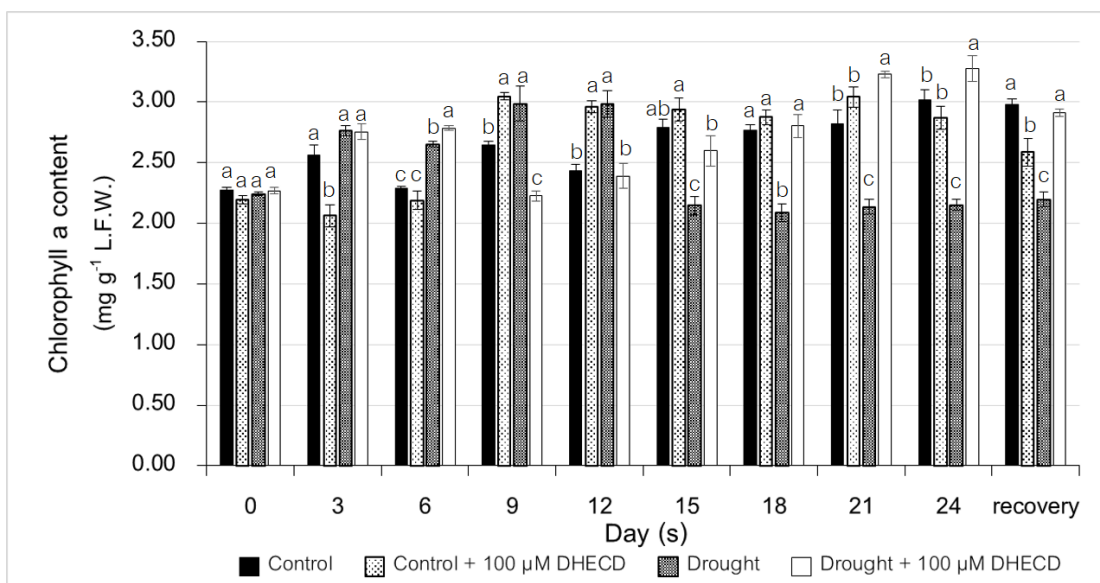


ภาพประกอบ 23 ค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณรงควัตถุในใบพืช (pigment content)

ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ

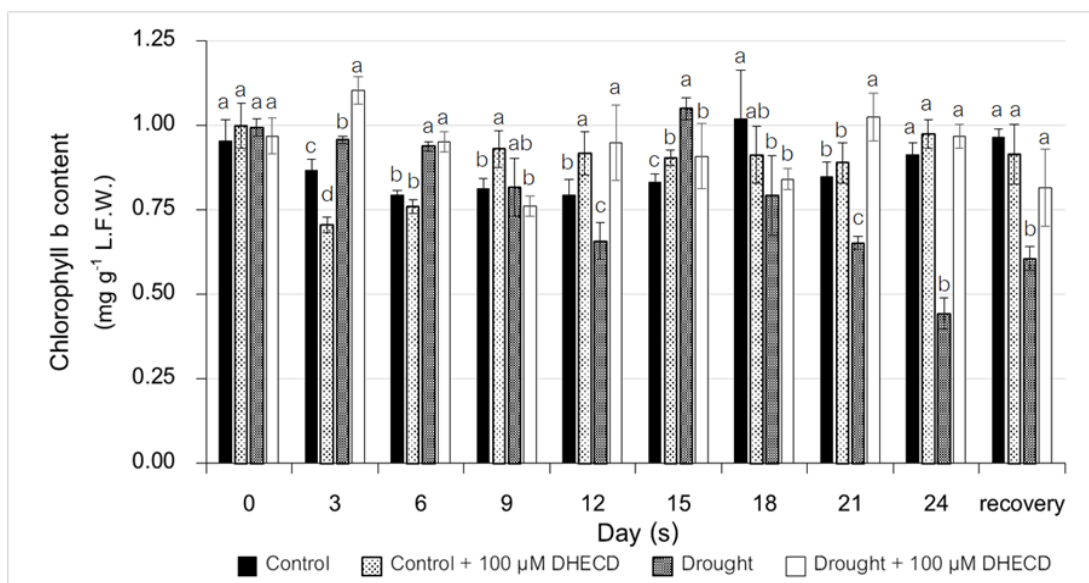
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 21.12, 34.29, 51.17 และ 52.14% ในวันที่ 15, 18, 21 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) เท่ากับ 15.33 และ 21.85% ในวันที่ 9 และ 12 ของการทดลองตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 24)



ภาพประกอบ 24 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี

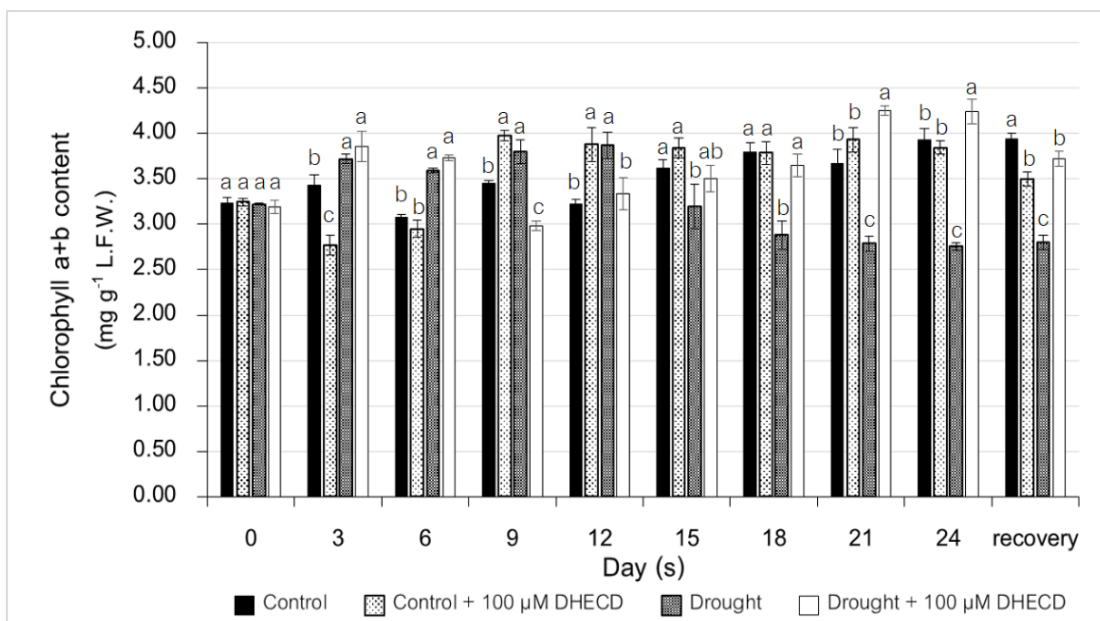
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 44.22, 57.21 และ 118.51% ในวันที่ 12, 21 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ บี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) (ภาพประกอบ 25)



ภาพประกอบ 25 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอและบี

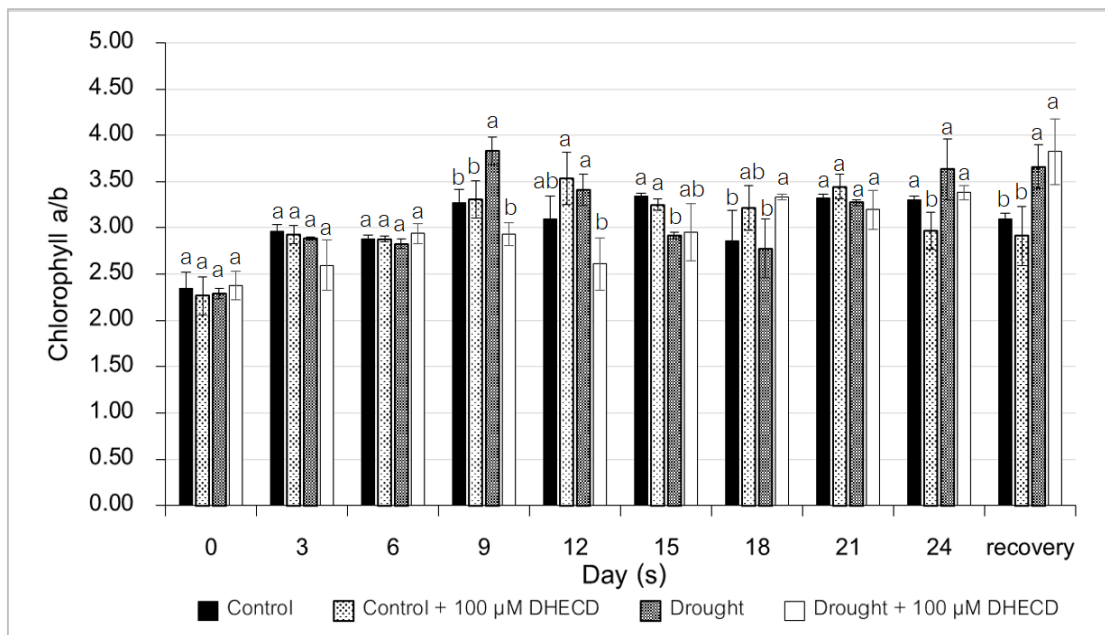
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอและบี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 26.56, 52.58 และ 53.92% ในวันที่ 18, 21 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอและบี มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอและบี มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) เท่ากับ 15.11 และ 20.28% ในวันที่ 9 และ 12 ของการทดลองตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 26)



ภาพประกอบ 26 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอและบี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอและบี

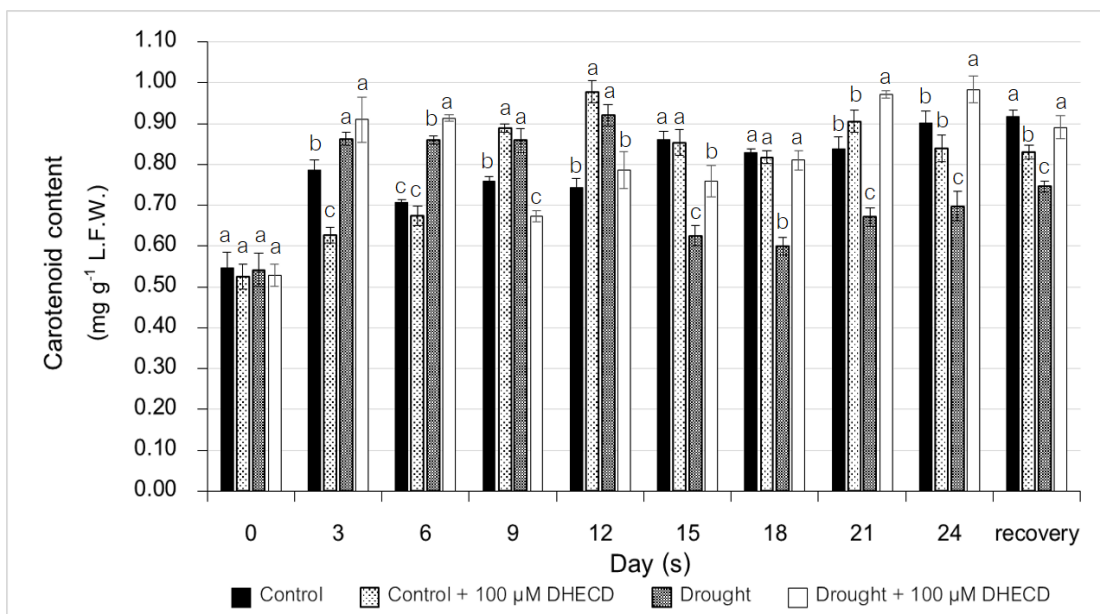
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์เอและบี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เป็นส่วนใหญ่ และมีแนวโน้มเหมือนกับปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศ พบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอและบี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์ เอและบี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD (ภาพประกอบ 27)



ภาพประกอบ 27 อัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์เอและบี ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณแคโรทีนอยด์

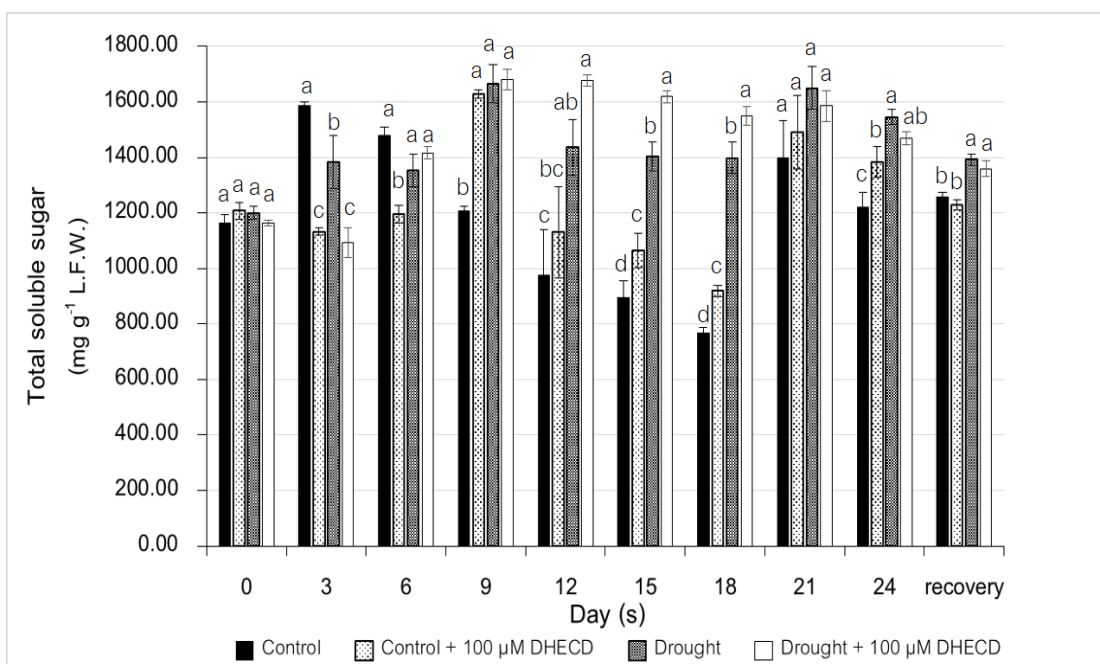
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณแคโรทีนอยด์ มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 21.44, 35.17, 44.86 และ 40.83% ในวันที่ 15, 18, 21 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณแคโรทีนอยด์มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณแคโรทีนอยด์ มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 16.97 และ 31.81% ในวันที่ 9 และ 12 ตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 28)



ภาพประกอบ 28 ปริมาณแคโรทีนอยด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้

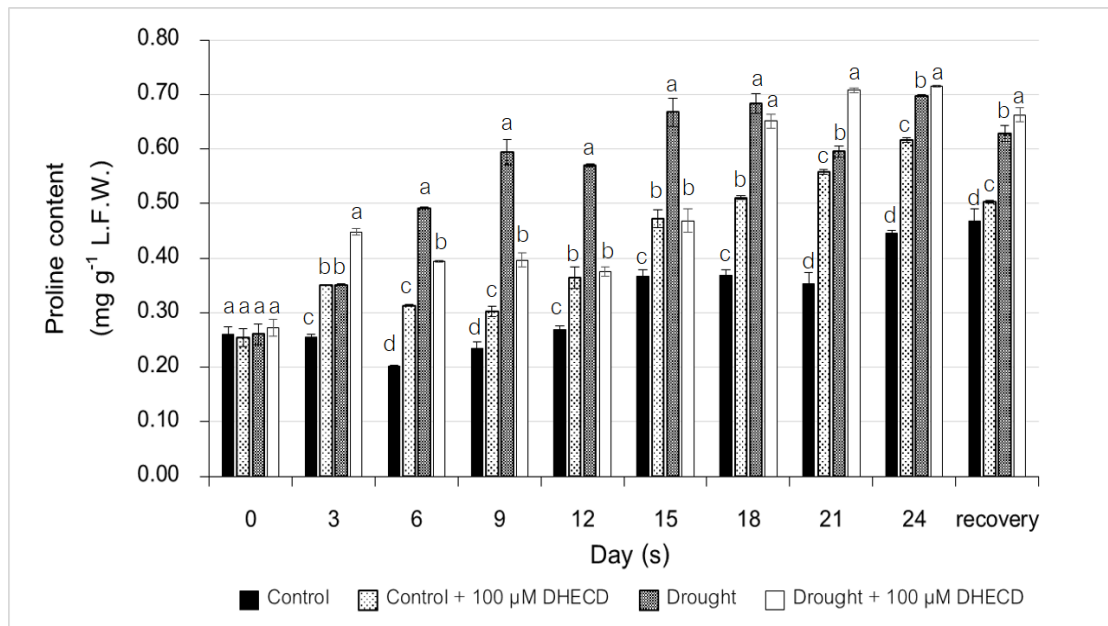
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับสารพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 16.81, 15.43 และ 10.93% ในวันที่ 12, 15 และ 18 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 34.74, 19.00 และ 19.87% ในวันที่ 9, 15 และ 18 ตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 29)



ภาพประกอบ 29 ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณโพรลีน

จากผลการทดลองพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณโพรลีนน้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 19.92, 33.16, 34.21 และ 29.79% ในวันที่ 6, 9, 12 และ 15 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณโพรลีนไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณโพรลีนมากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 37.25, 54.19, 28.51, 35.82, 28.88, 38.86, 58.07 และ 38.34% ในวันที่ 3, 6, 9, 12, 15, 18, 21 และ 24 ตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 30)

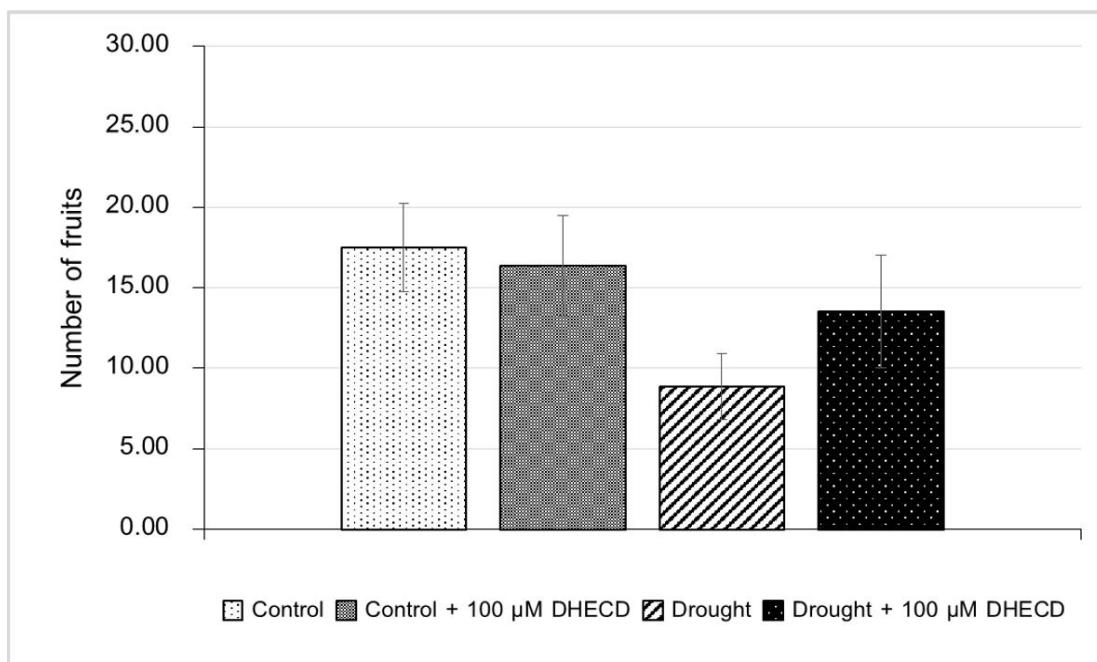


ภาพประกอบ 30 ปริมาณโพรลีนของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง \pm ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ผลผลิตของมะเขือเทศเชอร์รี่

จำนวนผลผลิต

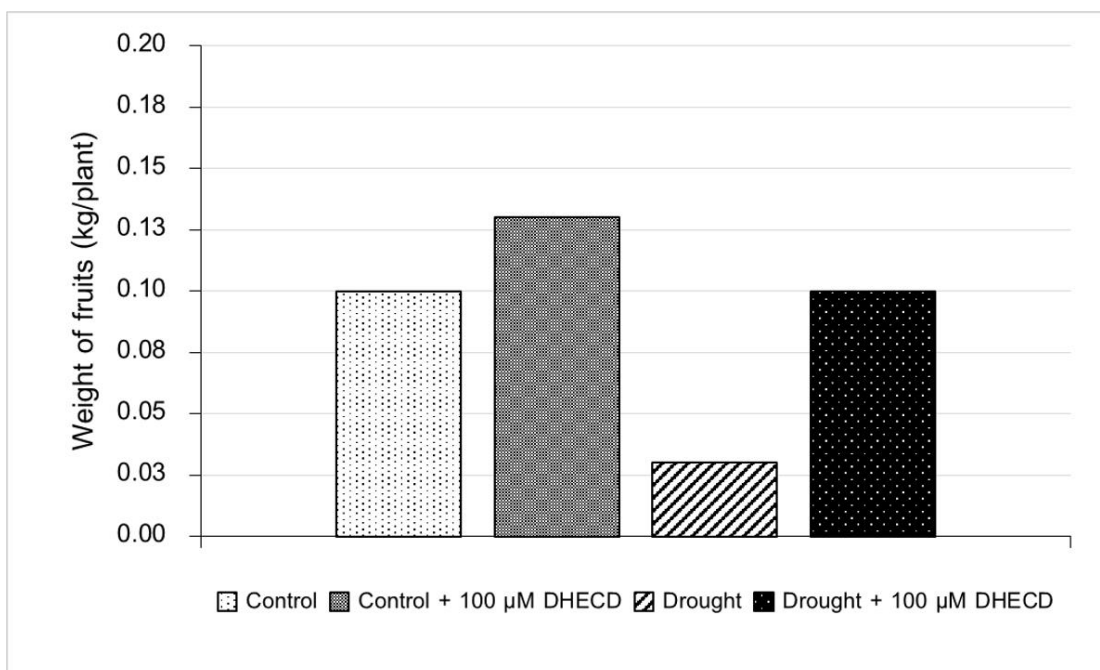
จากผลการทดลองพบว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับสาร DHECD มีจำนวนผลผลิตไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีจำนวนผลผลิตไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 31)



ภาพประกอบ 31 จำนวนผลผลิตของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

น้ำหนักผลผลิต

จากผลการทดลองพบว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) มีน้ำหนักผลผลิตคิดเป็น 0.100 กิโลกรัมต่อต้น ต้นมะเขือเทศที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีน้ำหนักผลผลิต 0.133 กิโลกรัมต่อต้น ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งมีน้ำหนักผลผลิต 0.033 กิโลกรัมต่อต้น และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีน้ำหนักผลผลิต 0.100 กิโลกรัมต่อต้น (ภาพประกอบ 32)

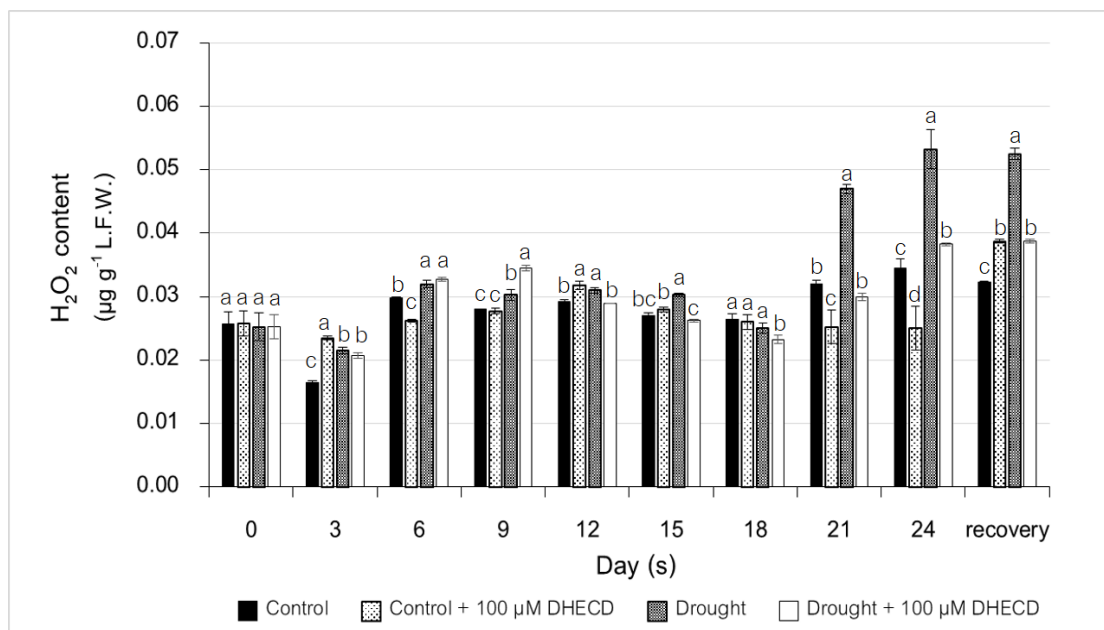


ภาพประกอบ 32 น้ำหนักผลผลิตของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน
เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง

การทดลองตอนที่ 3 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อปริมาณอนุมูลอิสระที่สะสมในใบ มะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์

จากผลการทดลองพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 6.45, 13.20, 6.80, 36.17 และ 28.14% ในวันที่ 12, 15, 18, 21 และ 24 ของการทดลองตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 26.10% ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 11.74, 20.94 และ

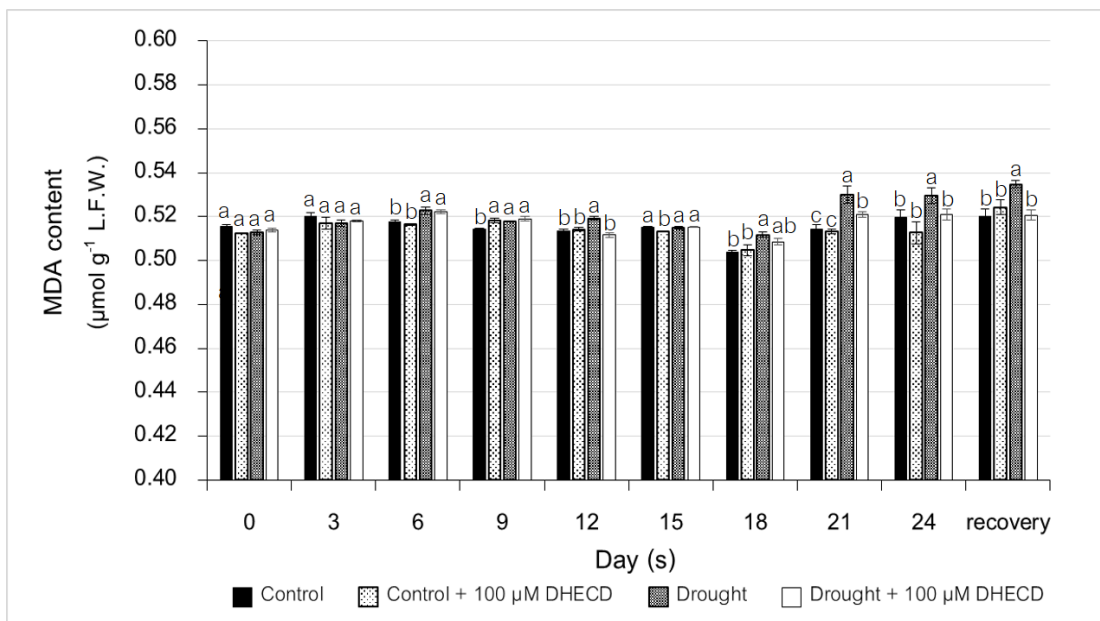
27.54% ในวันที่ 6, 21 และ 24 ของการทดลองตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 33)



ภาพประกอบ 33 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

ปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์

จากผลการทดลองพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 1.35, 1.70 และ 1.70% ในวันที่ 12, 21 และ 24 ตามลำดับ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD 2.62% ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD เท่ากับ 0.39% ในวันที่ 15 ของการทดลอง อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 34)

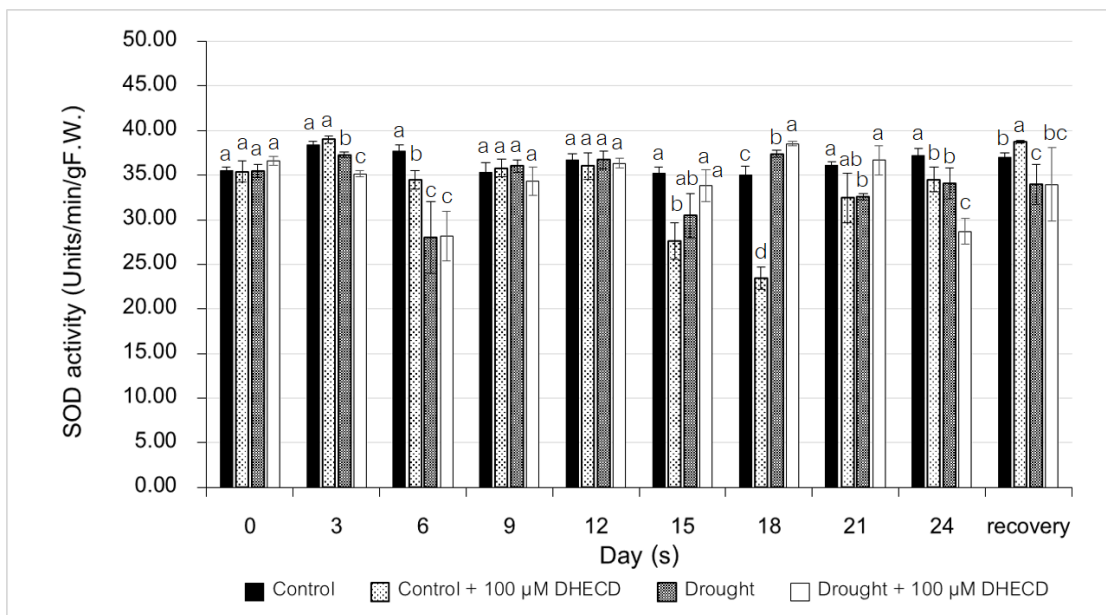


ภาพประกอบ 34 ปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

การทดลองตอนที่ 4 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันในมะเขือเทศภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

กิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD)

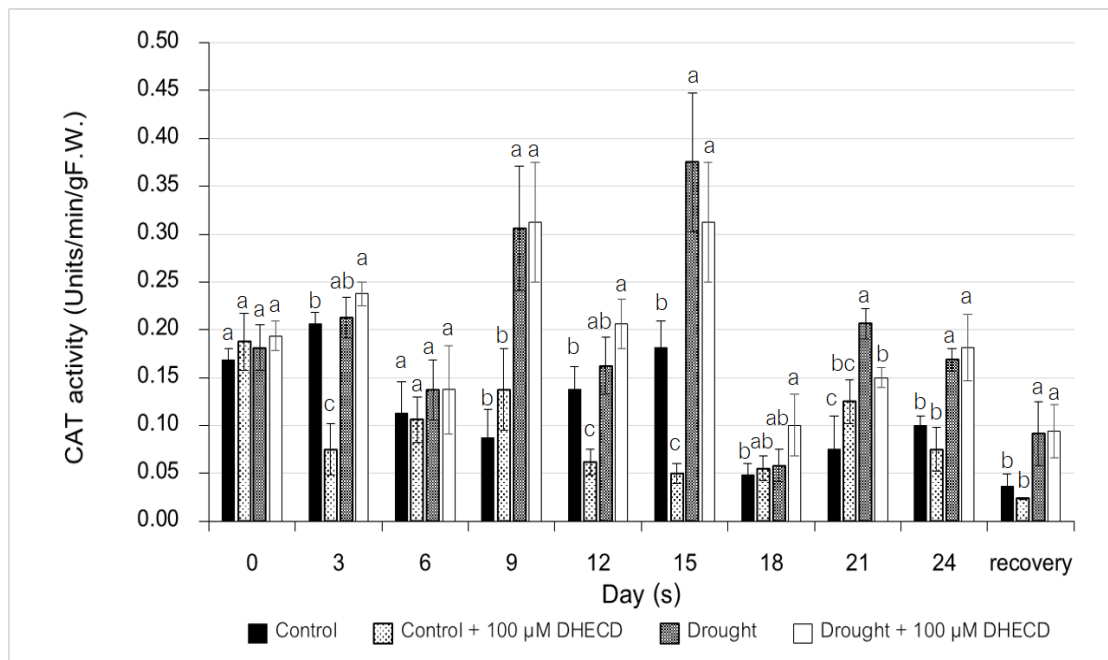
จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 18 ถึง 21 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 6, 15, 18 และวันที่ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 35)



ภาพประกอบ 35 กิจกรรมของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT)

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 0 ถึง 18 และ 24 ถึง การฟื้นตัว (recovery) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 3, 12 และวันที่ 15 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 36)

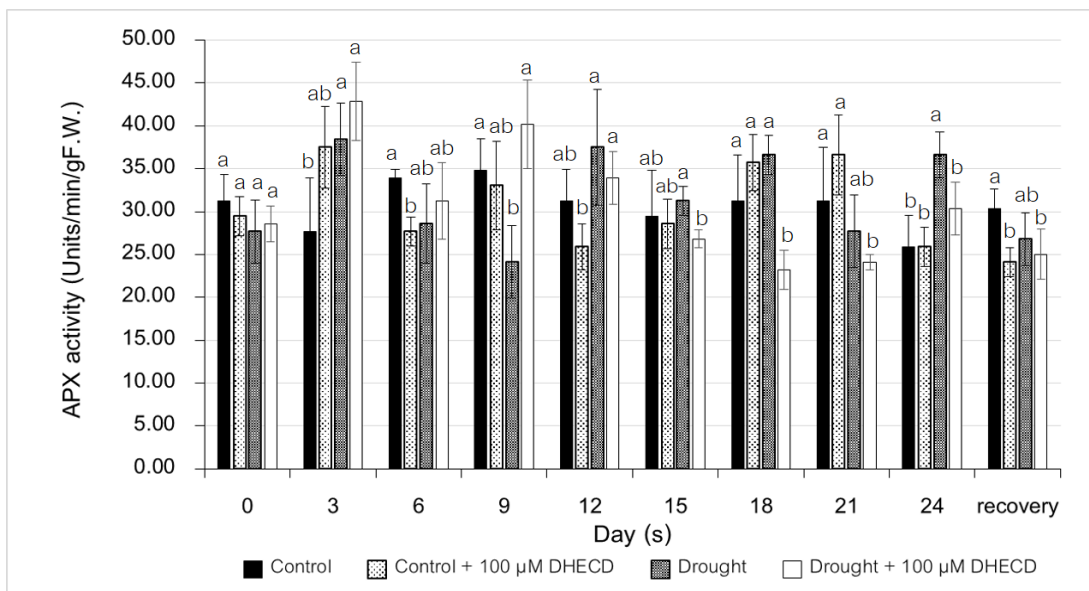


ภาพประกอบ 36 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสถานะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX)

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสถานะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสถานะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 15, 18 และ 24 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) อย่างไรก็ตามต้นมะเขือเทศที่ได้รับสถานะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสถานะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในวันที่ 9 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในการฟื้นตัว (recovery) ของต้นมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสถานะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสถานะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอ (control) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร

DHECD ในวันที่ 6 และการฟื้นตัว (recovery) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 37)

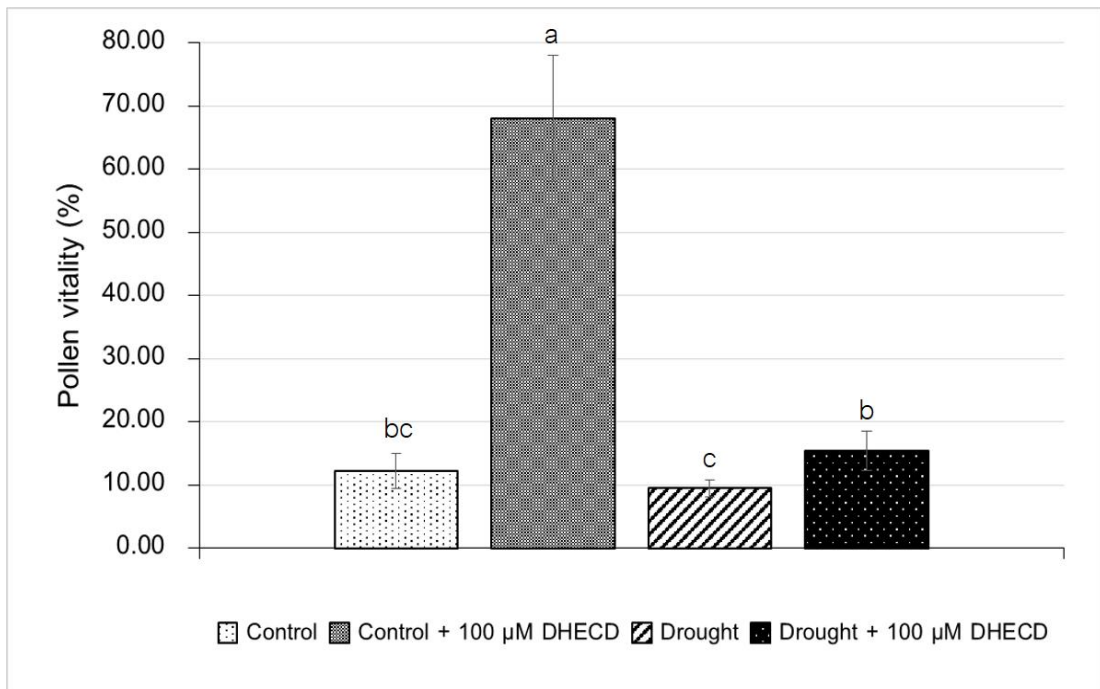


ภาพประกอบ 37 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่ พันธุ์ CH154 อายุ 45 วัน เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)

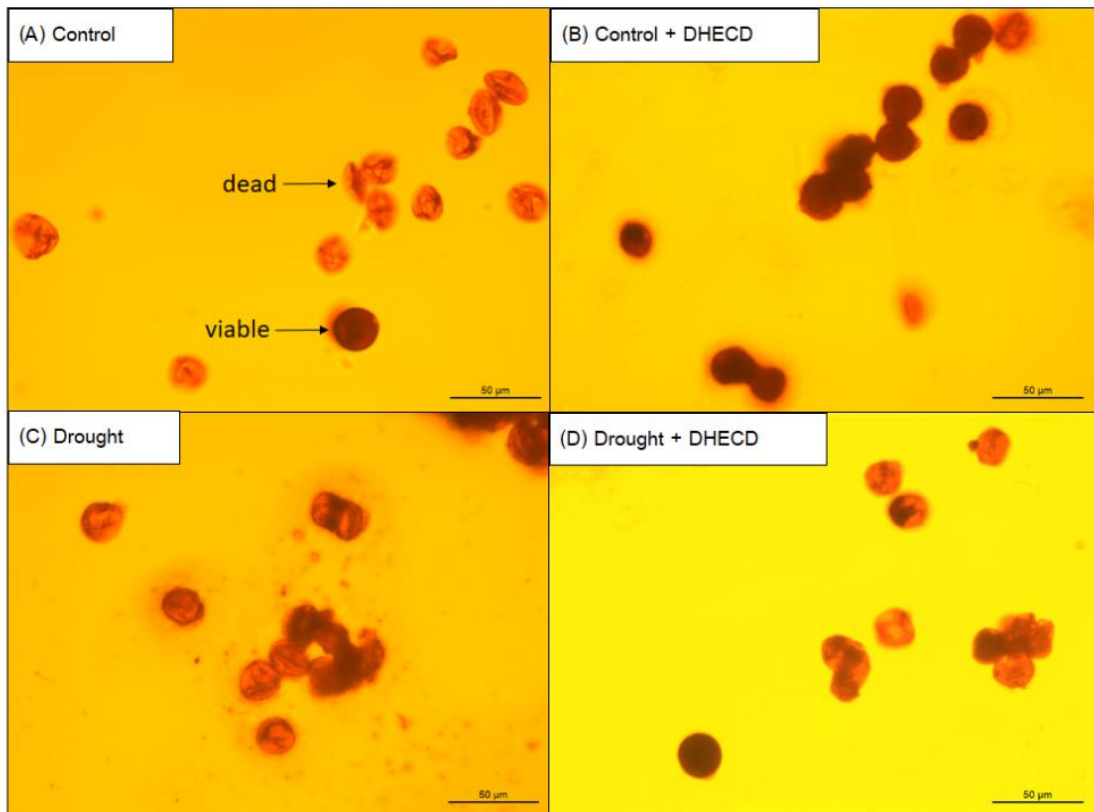
การทดลองตอนที่ 5 ศึกษาผลของสาร DHECD ต่อความมีชีวิตและการงอกของ ละอองเรณูของมะเขือเทศ (*In vitro*) ภายใต้ความเครียดจากสภาวะแล้ง

ความมีชีวิตของละอองเรณู

จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) มีร้อยละความมีชีวิตของละอองเรณู น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีร้อยละความมีชีวิตของละอองเรณู มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้น้ำอย่างเพียงพอ (control) อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (ภาพประกอบ 38 และ 39)



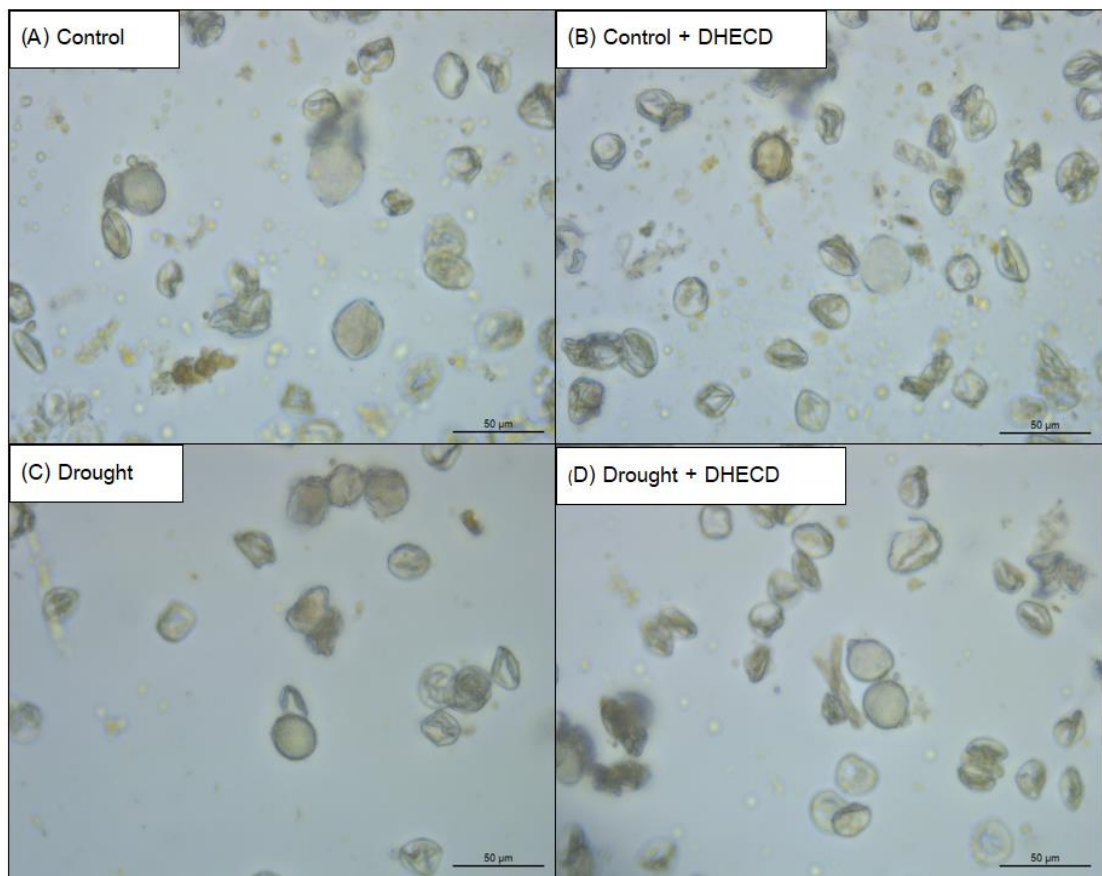
ภาพประกอบ 38 ความมีชีวิตของละอองเรณู ของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ± ค่าความคลาดเคลื่อน (SE; standard error)



ภาพประกอบ 39 ภาพเปรียบเทียบความมีชีวิตของละอองเรณูของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ที่กำลังขยาย 400 เท่า (scale bar = 50 μM) เมื่อ (A) Control, (B) Control +DHECD, (C) Drought และ (D) Drought+DHECD

การงอกของละอองเรณู

จากผลการทดลอง พบว่าละอองเรณูทั้ง 4 สิ่งการทดลองไม่พบการงอกหลอดเรณู หลังจากอยู่ในอาหารเป็นระยะเวลา 7 ชั่วโมง (ภาพประกอบ 40)



ภาพประกอบ 40 ภาพเปรียบเทียบการงอกของละอองเรณูของต้นมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154

เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่กำลังขยาย 400 เท่า (scale bar = 50 µM)

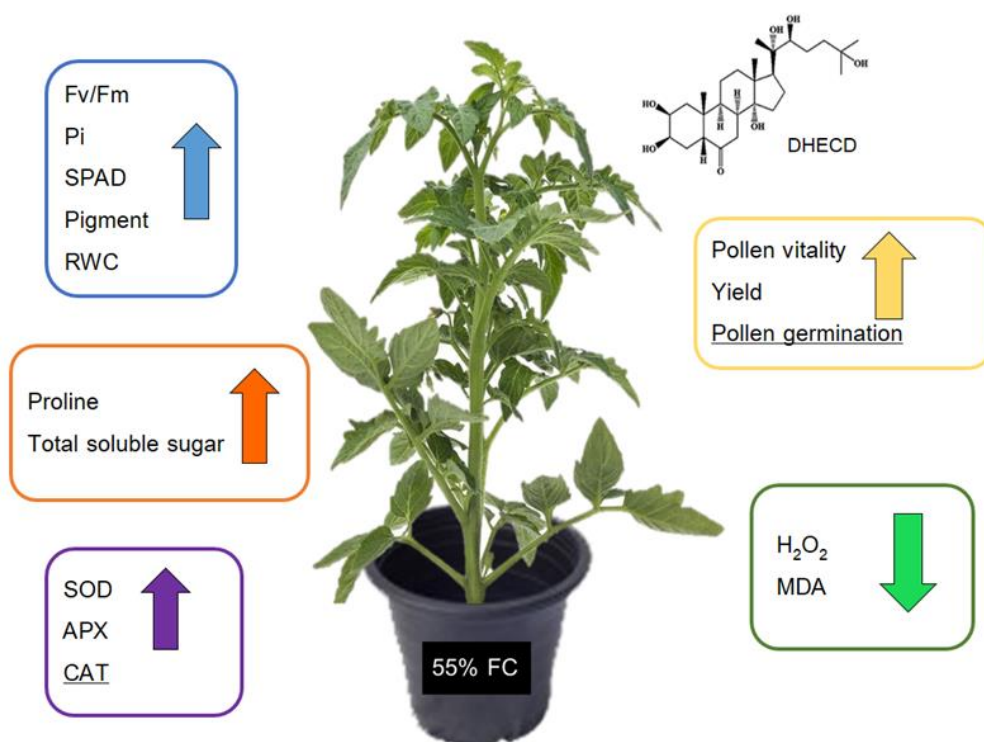
เมื่อ (A) Control, (B) Control +DHECD, (C) Drought และ (D) Drought+DHECD

บทที่ 5

สรุปผลการวิจัย อภิปรายผล และข้อเสนอแนะ

สรุปผลการวิจัย

จากผลการทดลองพบว่าสาร DHECD ช่วยส่งเสริมให้ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งมีค่า Fv/Fm, Performance index, SPAD, ปริมาณรงควัตถุ, ปริมาณน้ำสัมพัทธ์, ปริมาณโพรีลิน, ปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้, กิจกรรมของเอนไซม์ SOD และ APX, ความมีชีวิตของละอองเรณู และผลผลิตของมะเขือเทศเพิ่มขึ้น นอกจากนี้ทำให้ปริมาณ H₂O₂ และ MDA มีปริมาณลดลง ดังนั้นสาร DHECD มีความสามารถให้ต้นมะเขือเทศทนต่อสภาวะเครียดจากความแล้งได้ (ภาพประกอบ 41)



ภาพประกอบ 41 โมเดลของประสิทธิภาพของสาร DHECD ในมะเขือเทศเชอรี่
เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง

อภิปรายผลการวิจัย

จากผลการศึกษากการหาระดับของ Field capacity (FC) ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองในมะเขือเทศพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 50% FC มีประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (Fv/Fm) และมีค่า Pi น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 75% อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับต่าง ๆ มีค่าดัชนีความเขียวของใบ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) จากผลการศึกษาดังกล่าวจึงได้ทำการศึกษาระดับของ Field capacity (FC) ของดินที่เหมาะสมต่อการจำลองในมะเขือเทศที่ระดับ 100%, 65% และ 55% FC พบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ระดับ 55% FC มีประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสง (Fv/Fm), ค่า Pi, ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ, ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี, ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี และปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำ น้อยกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านีพบว่าค่า Fv/Fm จะลดลงในสภาวะที่พืชได้รับน้ำไม่เพียงพอ (Baquedano & Castillo, 2006; Galmés, Medrano, & Flexas, 2007; Khamsuk, Sonjaroon, Suwanwong, Jutamane, & Suksamrarn, 2018; X. K. Yuan, Yang, Z. Q., Li, Y. X., Liu, Q., & Han, W., 2015; สุขุมารณ์แสงงาม, 2561) ค่า Fv/Fm ที่ลดลง แสดงให้เห็นว่าพืชเกิดกระบวนการยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสง (photoinhibition) ซึ่งเป็นการตอบสนองต่อสภาวะเครียดของพืช (Lu & Zhang, 1998; Wagner & Dreyer, 1997) นอกจากนี้ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ, ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี และปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี จะลดลงทุกช่วงการเจริญเติบโตของพืชเมื่อพืชได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (Elsheery N.I., 2008; Liggini B., 1999; Younis Y.M.H., 2000)

ในผลการทดลองต้นมะเขือเทศที่ปลูกภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) และพ่นด้วยสาร DHECD ซึ่งเป็นสารในกลุ่มบราสซิโนสตีรอยด์ (brassinosteroids, BRs) พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ความเข้มข้น 100 μM เป็นความเข้มข้นที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ทำให้ต้นมะเขือเทศมีการสะสมปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบมากกว่าต้นมะเขือเทศที่ปลูกภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีการสะสมปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืชไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ตลอดระยะเวลาของการทดลอง ซึ่งปริมาณน้ำสัมพัทธ์เป็นตัวบ่งชี้

ความสมดุลของปริมาณน้ำในพืช ในการวัดปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในพืชพบว่า ค่าที่เหมาะสมในการเปรียบเทียบความสัมพัทธ์ คือ น้ำหนักที่พืชเต่งตัวเต็มที่ (fully turgid weight หรือ TW) เปรียบเทียบกับค่าน้ำหนักสด (fresh weight) และน้ำหนักแห้ง (dry weight) ของพืช (Sekmen, Ozgur, Uzilday, & Turkan, 2014; Siddiqui et al., 2015) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ที่ลดลงจากสภาวะเครียดจากความแล้ง ส่งผลให้การเติบโตของพืชลดลง (Alexieva, Sergiev, Mapelli, & Karanov, 2001) อีกทั้งผลการทดลองยังสอดคล้องกับงานวิจัยในพริกพันธุ์ TVRC 758 ที่พบว่า ต้นพริกที่ปลูกภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง ทั้งชุดที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และชุดที่ได้รับการ EBR มีการสะสมปริมาณน้ำสัมพัทธ์มากกว่าพริกที่ปลูกภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง 51.7% อย่างไรก็ตามจากผลการทดลองพบว่าสารทั้งสองชนิดไม่สามารถเพิ่มปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในพริกภายใต้สภาวะปกติได้ (Khamsuk et al., 2018)

พืชจำเป็นต้องรักษาสมดุลของการคายน้ำและการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาวะที่ขาดน้ำด้วยการควบคุมการปิด-เปิดปากใบ ดังนั้นการขาดน้ำจึงมีผลกระทบโดยตรงต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช โดยทั่วไปแสงที่พืชดูดกลืนเอาไว้โดยโมเลกุลของคลอโรฟิลล์ มีการนำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง หรือถูกปลดปล่อยออกมาในรูปของความร้อนหรือแสงฟลูออเรสเซนซ์ ทั้งสามกระบวนการนี้เกิดขึ้นแบบแข่งขันกัน คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ ซึ่งส่วนใหญ่ถูกปลดปล่อยออกมาจากระบบแสง 2 เป็นดัชนีบ่งบอกถึงประสิทธิภาพโฟโตเคมี (photochemical efficiency) ของระบบแสง 2 และสามารถใช้เป็นตัวบ่งชี้การได้รับผลกระทบจากสภาวะเครียดในพืช (Maxwell & Johnson, 2000) การสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้สภาวะเครียด การวัดคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ หรือปริมาณฟลูออเรสเซนซ์ที่คลอโรฟิลล์เปล่งออกมา นำค่าที่ได้มาคำนวณค่า Maximal Quantum Yield ของระบบแสง 2 (Fv/Fm) และ performance index (Pi) ทำให้สามารถประมาณค่าประสิทธิภาพของการสังเคราะห์ด้วยแสง และการปลดปล่อยพลังงานในรูปของความร้อนได้ (ปิยะดา ธีระกุลพิศุทธิ์, 2559) จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง มีค่า Fv/Fm และ Pi น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยที่พบว่าทั้ง DHECD และ EBR ช่วยคงสภาพของค่า Fv/Fm, Fv'/Fm', และ Φ PSII ภายใต้สภาวะเครียดจากความร้อนได้ในข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 (Jutiporn Thussagunpanit et al., 2015) และช่วยคงสภาพของค่า Fv/Fm ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งได้ในพริกพันธุ์ TVRC 758 (Khamsuk et al., 2018) จะเห็นได้ว่าสาร DHECD ช่วยรักษาประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสง 2 ได้ นอกจากนี้ค่า Fv/Fm จะลดลงในสภาวะที่พืชได้รับน้ำไม่เพียงพอ (Baquedano & Castillo, 2006; Galmés et

al., 2007; Khamsuk et al., 2018; X. K. Yuan, Yang, Z. Q., Li, Y. X., Liu, Q., & Han, W., 2015; สุขุมภรณ์ แสงงาม, 2561) ค่า Fv/Fm ที่ลดลง แสดงให้เห็นว่าพืชเกิดกระบวนการยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสง (photoinhibition) ซึ่งเป็นการตอบสนองต่อสภาวะเครียดของพืช (Lu & Zhang, 1998; Wagner & Dreyer, 1997) ค่า Fv/Fm และ Pi มีความสอดคล้องกันซึ่ง Pi เป็นค่าที่แสดงถึงความสามารถในการรับ photon ของระบบแสง 2 ในพืชเพื่อนำไปใช้ในการกระตุ้นให้เกิดการขนส่งอิเล็กตรอนออกจาก reaction center ของระบบแสง 2 เพื่อส่งต่อไปยังตัวรับอิเล็กตรอน (QB) ต่อไป (Lu & Zhang, 1998; Reto J Strasser, Tsimilli-Michael, & Srivastava, 2004; Wagner & Dreyer, 1997; สุขุมภรณ์ แสงงาม, 2561) นอกจากนี้ Pi ยังสอดคล้องกับการลดลงของปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบพืช (Ceusters et al., 2019) และพบว่า Pi เป็นค่าที่ไวต่อการเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อมในพืชชนิดต่าง ๆ โดยเฉพาะพืชที่ได้รับสภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อม (Christen, Schönmann, Jermini, Strasser, & Défago, 2007; Jiang et al., 2006; Oukarroum, El Madidi, Schansker, & Strasser, 2007; Reto Jörg Strasser, Srivastava, & Tsimilli-Michael, 2000) ในการประเมินสภาพเครียดในพืชโดยใช้ค่า Fv/Fm และ Pi เป็นวิธีที่มีประสิทธิภาพและไม่ทำให้เกิดความเสียหายให้กับต้นพืชอีกด้วย (ŽivČák, Brestič, Olšovská, & Slamka, 2008)

ผลการทดลองค่าดัชนีความเขียวของใบ (SPAD value) พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง มี SPAD value น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD นอกจากนี้พบว่า ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มี SPAD value มากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและไม่ได้พ่นด้วยสาร DHECD จากผลการศึกษาในมะเขือเทศพันธุ์ K-25 พบว่าภายใต้สภาวะแล้งทำให้มะเขือเทศมี SPAD value อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและศักย์ของน้ำในใบลดลง ซึ่งการลดลงของค่าดังกล่าวส่งผลให้พืชสร้างผลผลิตได้น้อยลง (Hayat, Hasan, Fariduddin, & Ahmad, 2008) อีกทั้งมีงานวิจัยในข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 พบว่าต้นข้าวมี SPAD value ลดลงอย่างต่อเนื่องภายใต้สภาวะเครียดจากความร้อน (J Thussagunpanit et al., 2015) และในงานวิจัยก่อนหน้านี้พบว่าสาร DHECD ช่วยเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์ที่สะสมในเนื้อเยื่อใบ ซึ่งสอดคล้องกับ SPAD value ที่เพิ่มขึ้น (สุขุมภรณ์ แสงงาม, 2561) โดย SPAD value ที่เพิ่มขึ้นแสดงให้เห็นว่าพืชมีการสะสมคลอโรฟิลล์ในปริมาณมาก ซึ่งจะส่งผลดีต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยส่งผลทำให้ค่า Fv/Fm และค่า Pi มีค่ามากขึ้น แสดงให้เห็นว่าค่า Fv/Fm, ค่า Pi และ SPAD value เป็นค่าที่มีความสัมพันธ์กัน มีการศึกษาในมันสำปะหลัง

พบว่า การใช้สาร DHECD ที่มีอนุพันธ์ต่างกันและระดับความเข้มข้นต่างกัน ได้แก่ สารละลาย DHECD 4 ทำให้ SPAD value มีค่ามากกว่าสารละลาย DHECD 5 ซึ่งแสดงให้เห็นได้ว่า สารละลาย DHECD 4 มีผลต่อการคงสภาพหรือการสร้างคลอโรฟิลล์มากกว่า สารละลาย DHECD 5 ขณะที่ความเข้มข้นของสารละลายที่มีแนวโน้มเพิ่ม SPAD value ในมันสำปะหลังได้ คือ 10^{-7} M (เกษรวา เมทเมรุรัตน์ et al., 2556)

คลอโรฟิลล์เป็นองค์ประกอบหลักของ pigment-protein complexes และมีบทบาทที่สำคัญในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง คลอโรพลาสต์เป็นแหล่งที่สร้างอนุมูลอิสระ (reactive oxygen species, ROS) ในเซลล์พืชที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง และเมื่อระดับ ROS เพิ่มขึ้นส่งผลให้เกิดการสลายตัวของคลอโรฟิลล์ได้อย่างรวดเร็ว (Iturbe-Ormaetxe, Escuredo, Arrese-Igor, & Becana, 1998) โดยทั่วไปเมื่อพืชอยู่ในสภาวะเครียดจากความแล้งปริมาณคลอโรฟิลล์จะลดลง (Bijan-zadeh & Emam, 2010; Din, Khan, Ali, & Gurmani, 2011; Mafakheri, Siosemardeh, Bahramnejad, Struik, & Sohrabi, 2010) แต่อย่างไรก็ตามมีรายงานพบว่าในข้าวสาลีที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งไม่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงปริมาณคลอโรฟิลล์ และยังมีบางงานวิจัยพบว่าสภาวะเครียดจากความแล้งสามารถกระตุ้นการสะสมปริมาณคลอโรฟิลล์ได้ (Estill, Delaney, Smith, & Ditterline, 1991; Hamada, 2001; Pirzad et al., 2011) จากผลการทดลองการหาปริมาณรงควัตถุในใบพืช พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ, คลอโรฟิลล์ บี และปริมาณคลอโรฟิลล์รวม มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ซึ่งผลการทดลองสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านี้ ในการศึกษาผลของ BR ในต้น tall fescue ทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และคลอโรฟิลล์ บี เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง (Chen, Wang, Yang, Li, & Xu, 2018) และมีงานวิจัยที่แสดงให้เห็นว่า BR สามารถกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์สำหรับการสร้างคลอโรฟิลล์และสามารถกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระในคลอโรพลาสต์ได้ ซึ่งเป็นการปกป้องรงควัตถุในคลอโรพลาสต์ไม่ให้ถูกทำลายภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง (Haisel, Pospíšilová, Synková, Schnablová, & Baťková, 2006) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ, คลอโรฟิลล์ บี และคลอโรฟิลล์รวม ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ซึ่งผลการทดลองสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านี้ ในการศึกษาผลของ BR และ abscisic acid (ABA) ไม่มีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และคลอโรฟิลล์ บี ภายใต้สภาพที่พืชได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (Chen

et al., 2018) สำหรับอัตราส่วนระหว่างคลอโรฟิลล์เอและบี (Chl a/b) จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง และได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีอัตราส่วนของคลอโรฟิลล์เอและบี ไม่แตกต่างกัน และมีแนวโน้มเหมือนกับปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ เช่นเดียวกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ซึ่งพบว่ามีอัตราส่วนของคลอโรฟิลล์เอและบี ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ เมื่อพืชได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ส่งผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงการสะสมคลอโรฟิลล์ บี ไปเป็นคลอโรฟิลล์ เอ จึงทำให้อัตราส่วนของปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ในคลอโรพลาสต์ไม่แตกต่างกัน (Houimli, Denden, & Mouhanded, 2010) อย่างไรก็ตามมีรายงานพบว่า ในสภาวะเครียดจากความแล้งข้าวสาลีพันธุ์ทนแล้งมี อัตราส่วนของปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี เพิ่มขึ้นเล็กน้อย แต่ในข้าวสาลีพันธุ์ไม่ทนแล้งมีอัตราส่วนของปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ (Ashraf & Wu, 1994) ซึ่งความแตกต่างนี้อาจเกิดเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงภายในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ที่มีอัตราการสังเคราะห์จากระบบแสง 2 ไปยังระบบแสง 1 ที่ลดลง (Estill et al., 1991) นอกจากนี้ยังมีรายงานวิจัยพบว่า ในสภาวะเครียดจากความแล้งส่งผลทำให้พืชมีอัตราส่วนของปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ บี ลดลงในผักกาดจาก 3 พันธุ์ใน 4 พันธุ์ (Ashraf & Mehmood, 1990)

แคโรทีนอยด์เป็นกลุ่มรงควัตถุที่มีสีส้ม-เหลือง พบทั่วไปในพืชและสิ่งมีชีวิตที่สามารถสังเคราะห์ด้วยแสงได้ มีหน้าที่สำคัญในการช่วยรับพลังงานแสง (accessory light-harvesting pigment) เพื่อการสังเคราะห์ด้วยแสง และทำหน้าที่ในการป้องกันอันตรายจากแสง (photoprotective agents) (Niyogi, Björkman, & Grossman, 1997; Prasad, Dwivedi, & Zeeshan, 2005; Ritz, Damjanović, Schulten, Zhang, & Koyama, 2000; Thayer & Björkman, 1990) จากผลการทดลองการหาปริมาณรงควัตถุในใบพืช พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณแคโรทีนอยด์ มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณแคโรทีนอยด์ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ซึ่งจากผลการทดลองสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านี้พบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร 24-epibrassinolide (EBR) ซึ่งเป็นสารในกลุ่มบราสซิโนสตีรอยด์ มีปริมาณแคโรทีนอยด์มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง แต่ EBR ไม่มีผลต่อปริมาณแคโรทีนอยด์ในต้นมะเขือเทศที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (Damghan, 2009). และมีรายงานใน

ต้นเรพ (rape) พบว่าบราสซิโนสตีรอยด์สามารถเพิ่มปริมาณแคโรทีนอยด์ภายใต้สภาวะเครียดจากอุณหภูมิต่ำได้ (Janeczko, Gullner, Skoczowski, Dubert, & Barna, 2007)

ผลการทดลองการสะสมปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีการสะสมปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้าที่ทำการศึกษาในต้นพริก พบว่าต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD หรือ EBR สามารถสะสมน้ำตาลได้สูงถึง 165.4 และ 154.8% ตามลำดับ เมื่อเทียบกับต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างไรก็ตามบราสซิโนสตีรอยด์ไม่มีผลต่อปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้ในพืชที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ (Khamsuk et al., 2018) สภาวะเครียดจากความแล้งส่งผลให้ปริมาณน้ำตาลที่ละลายน้ำได้ในใบพืชลดลง (Basu, Ali, & Chaturvedi, 2007; Kaplan & Guy, 2004; Kempa, Krasensky, Dal Santo, Kopka, & Jonak, 2008; Todaka, Matsushima, & Morohashi, 2000) แต่อย่างไรก็ตามมีบางงานวิจัยรายงานว่า ในใบข้าวสาลีมีปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้เพิ่มขึ้นเมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (Drossopoulos, Karamanos, & Niavis, 1987; Kameli & Lösel, 1995; Munns & Weir, 1981) และมีรายงานว่า ต้นข้าวที่อยู่ในสภาวะเครียดจากความร้อนและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ทำให้ข้าวมีการสะสมปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำมากขึ้น เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุมที่มีอุณหภูมิปกติและชุดควบคุมที่มีอุณหภูมิสูง (Sonjaroon et al., 2018) ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยในถั่วลิสงที่ได้รับสารบราสซิโนสตีรอยด์ ทำให้ต้นถั่วลิสงมีการสะสมปริมาณน้ำตาลทั้งหมดที่ละลายน้ำได้มากขึ้น เนื่องจากพืชมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้น ซึ่งการให้สาร DHECD ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้น อาจส่งผลให้พืชมีการสะสมแป้งมากขึ้น (Vardhini & Rao, 1998)

โพรลีนเป็นกรดอะมิโนชนิดหนึ่ง que ช่วยรักษาเยื่อหุ้มเซลล์ให้คงสภาพ ปรับค่าแรงดันออสโมติกในเซลล์พืช ช่วยกำจัดอนุมูลอิสระ ช่วยรักษาการทำงานของเอนไซม์ให้ดำเนินไปเป็นปกติ เนื่องจากโพรลีนช่วยทำให้โมเลกุลของน้ำรวมกับโปรตีนได้ดีขึ้น เป็นการรักษาสภาพของโปรตีน และรักษาโครงสร้างเซลล์ให้เป็นปกติ (Fariduddin, Khalil, Mir, Yusuf, & Ahmad, 2013; Solomon, 1994; Van Rensburg, Krüger, & Krüger, 1993) จากผลการทดลองปริมาณโพรลีน พบว่า ตั้งแต่วันที่ 3 ถึง 18 ของการทดลอง ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งมี

ปริมาณโพรงน้ำมากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ซึ่งสอดคล้องกับผลงานวิจัยที่รายงานว่า พืชที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งระดับรุนแรงมีการสะสมปริมาณโพรงน้ำมากกว่าพืชที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งระดับปานกลาง อย่างเห็นได้ชัด (Chen et al., 2018; Fariduddin et al., 2013; Solomon, 1994; Sumithra & Reddy, 2004; Van Rensburg et al., 1993) และจากผลการทดลองยังพบว่า ตั้งแต่วันที่ 21 ถึงวันที่ทำให้พืชฟื้นสภาพจากสภาวะเครียดจากความแล้ง ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณโพรงน้ำมากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง และชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ แสดงให้เห็นว่าสาร DHECD ช่วยให้ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งมีการสะสมปริมาณโพรงน้ำเพิ่มขึ้น ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยที่รายงานว่า การใช้สารบราสซิโนสเตรอยด์ สามารถเพิ่มปริมาณโพรงน้ำ ซึ่งอาจจะเกิดจากการกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ Δ^1 pyrroline-5-carboxylate synthase ที่ทำหน้าที่สังเคราะห์โพรงน้ำ และเมื่อพืชอยู่ในสภาวะเครียดกระบวนการ proline oxidation จะถูกยับยั้ง (โพรงน้ำจะถูกเปลี่ยนไปเป็น กลูตาเมตต่ำลง) อีกทั้งสภาวะความเครียดทำให้กระบวนการสร้างโปรตีนต่ำลง จึงเป็นสาเหตุให้เกิดการสะสมโพรงน้ำในเนื้อเยื่อของพืชเพิ่มขึ้น (Boggess, 1976; Stewart, 1977; Tully, 1979) และนอกจากนี้ยังมีงานวิจัยในต้นพริกพบว่า ต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับสาร DHECD มีปริมาณโพรงน้ำมากกว่าต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งคิดเป็น 132.8% (Khamsuk et al., 2018)

ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์เป็น ROS ที่มีความไวปานกลางต่อปฏิกิริยาและสามารถเคลื่อนที่ผ่านโปรตีนอควาพอริน (aquaporins) ในเยื่อหุ้มเซลล์ได้ ดังนั้นนักวิทยาศาสตร์จึงเชื่อว่านอกจากจะเป็นหนึ่งในสารที่บอกถึงการเกิดสภาวะเครียด ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ยังทำหน้าที่เป็นสารสื่อสัญญาณในการควบคุมกระบวนการชีวเคมีบางอย่างในเซลล์และสามารถกระตุ้นให้เซลล์ทนทานต่อความเครียดที่เกิดขึ้นได้ (Sharma, Jha, Dubey, & Pessarakli, 2012) พืชที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง พืชจะตอบสนองโดยการปิดปากใบเพื่อที่จะลดการสูญเสียน้ำจากการคายน้ำ ส่งผลให้ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่จะไปกระตุ้น ribulose-1,5-bisphosphate oxygenation ลดลง ทำให้เกิดไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ใน peroxisomes ซึ่งมีงานวิจัยในมันฝรั่งและข้าวสาลีที่อยู่ภายใต้สภาวะแล้ง (Laxa, Liebthal, Telman, Chibani, & Dietz, 2019; Noctor, Veljovic-Jovanovic, Driscoll, Novitskaya, & Foyer, 2002) จากผลการทดลองนี้พบว่าตั้งแต่วันที่ 12 ของการทดลองต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจาก

ความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยที่พบว่า ต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับสารบราสซิโนสเตียรอยด์ทั้งในชุดการทดลองที่ให้สาร EBR หรือชุดการทดลองที่ให้สาร DHECD มีปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ยิ่งไปกว่านั้นพบว่า ต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับสาร DHECD ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับสาร EBR อย่างชัดเจน นอกจากนี้พบว่า ต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งมีการสะสมปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์สูงกว่าชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอถึง 6 เท่า (Khamsuk et al., 2018) อย่างไรก็ตาม เซลล์จำเป็นต้องมีกระบวนการในการรักษาสมดุลรีดอกซ์และปริมาณ ROS ที่เกิดขึ้น เพื่อให้ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ทำหน้าที่สื่อสัญญาณได้อย่างเหมาะสมและไม่ก่อให้เกิดความเสียหายต่อเซลล์ (นิธญา เลณະสวัสดิ์, วัฒนชัย ลั่นทม, มานิตย์ โฆษิตตระกูล, ธีระกุลพิศุทธิ, & ตรีโลเกศ, 2559)

สำหรับเซลล์พืชที่ได้รับความเครียดจากปัจจัยต่าง ๆ และมีการกระตุ้นให้เกิด ROS ภายในเซลล์ ROS จะกระตุ้นให้เกิดการสังเคราะห์สารต้านอนุมูลอิสระหลายชนิด ได้แก่ กลุ่มสารต้านอนุมูลอิสระที่มีคุณสมบัติเป็นเอนไซม์ เช่น เอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (superoxide dismutase, SOD) เอนไซม์คะตะเลส (catalase, CAT) เอนไซม์แอสคอร์เบทเพอรอกซิเดส (ascorbate peroxidase, APX) เอนไซม์มอนด์ไฮโดรแอสคอร์เบทรีดักเทส (mono dehydro ascorbate reductase) เอนไซม์ดีไฮโดรแอสคอร์เบทรีดักเทส (dehydro ascorbate reductase) เอนไซม์กลูต้าไธโอนเอสทรานสเฟอเรส (glutathione-S-transferase, GST) และเอนไซม์กลูต้าไธโอนรีดักเทส (glutathione reductase) เป็นต้น สารต้านอนุมูลอิสระที่ไม่ได้เป็นเอนไซม์ เช่น แอสคอร์เบท (ascorbate) กลูต้าไธโอน (glutathione) โทโคฟีรอล (tocopherol) และแคโรทีนอยด์ (carotenoid) เป็นต้น (Muneer, Kim, Choi, Lee, & Lee, 2014; Panda, Baluška, & Matsumoto, 2009; Sugie, Naydenov, Mizuno, Nakamura, & Takumi, 2006) จากผลการทดลองพบว่า ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD และ APX มากกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านี้ในต้นมะเขือเทศพบว่า สาร EBR ความเข้มข้น 1 μM สามารถเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ SOD และ APX ได้ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ซึ่งกิจกรรมของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระที่เพิ่มขึ้นเป็นการตอบสนองของพืชต่อสภาพแวดล้อม เพื่อช่วยลดสภาวะเครียดจากความแล้งที่พืชได้รับ และมีรายงานวิจัยพบว่าสารบราสซิโนสเตียรอยด์ สามารถควบคุมกิจกรรม

ของเอนไซม์ต้านอนุมูลอิสระ เช่น SOD, CAT, APX และ glutathione peroxidase (Yuan et al., 2010) อีก ทั้ง ใน กลุ่ม non-enzymatic antioxidants เช่น ascorbic acid, tocopherols, carotenoids และ glutathione ในพืชภายใต้สภาพแวดล้อมที่ทำให้พืชเกิดความเครียด (Bajguz & Hayat, 2009; Li, Staden, & Jäger, 1998) นอกจากนี้มีรายงานในต้น *Brassica juncea* พบว่า สาร 28-homobrassinolide สามารถเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase, SOD และ CAT ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้ง (Fariduddin et al., 2009) เมื่อพืชได้รับความเครียดจากสภาพแวดล้อมในรูปแบบต่าง ๆ จะชักนำการเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ SOD และกิจกรรมของเอนไซม์ SOD ที่เพิ่มขึ้นจะชักนำความสามารถในการทนต่อสภาวะเครียดจากความแล้ง (Bowler, Montagu, & Inze, 1992; Manivannan et al., 2007) และในมะเขือเทศ พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์ SOD จะถูกกระตุ้นในปริมาณมาก เมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (Noctor, Veljovic-Jovanovic, & Foyer, 2000)

มาลอนไดอัลดีไฮด์สามารถทำปฏิกิริยากับไขมันที่เป็นองค์ประกอบของผนังเซลล์ส่งผลให้ผนังเซลล์สูญเสียความเป็นเยื่อเลือกผ่าน เกิดการรั่วไหลของอิเล็กโทรไลต์ออกจากเซลล์ (นิศาชล แจ่มพรมมา, 2555) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชจึงลดลง การเกิดลิพิดเพอรอกซิเดชันหลังจากพืชได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งโดยพิจารณาจากการเปลี่ยนแปลงของปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ จากผลการทดลองนี้พบว่าสภาวะเครียดจากความแล้งส่งผลให้ปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์เพิ่มมากขึ้น โดยก่อนที่ต้นมะเขือเทศจะได้รับสภาวะเครียดจากความร้อนมีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ใกล้เคียงกัน และสอดคล้องกันกับปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ กล่าวคือตั้งแต่วันที่ 12 ของการทดลองต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งและได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และเมื่อรดน้ำกลับให้ต้นมะเขือเทศเพื่อให้ฟื้นตัวเป็นเวลา 5 วัน พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสาร DHECD มีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ลดลงใกล้เคียงกับชุดควบคุมที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และไม่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยที่พบว่า การสะสมปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์จะสอดคล้องกับปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ กล่าวคือเมื่อให้พืชได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง พืชจะมีการสะสมปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์และมีค่าการรั่วไหลของอิเล็กตรอนมากขึ้น แต่เมื่อให้สาร DHECD หรือ EBR กับพืชพบว่าพืชมีการสะสมปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์น้อยลง (Khamsuk et al., 2018) นอกจากนี้ผลการทดลองยังสอดคล้องกับงานวิจัยที่พบว่า เมื่อให้ต้นข้าวพันธุ์ทุมธานี 1 ได้รับความเครียดจากความร้อนและไม่พ่นสาร DHECD พบว่ามีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์เพิ่มสูงขึ้นหลังจากได้รับ

ความเครียดจากความร้อนเป็นเวลา 9 วัน และการใช้ DHECD ที่ความเข้มข้น 1 ไมโครโมลาร์ จะช่วยลดปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ได้ดีที่สุดในวันที่ 3 ที่ได้รับความเครียดจากความร้อน และเมื่อย้ายข้าวให้อยู่ในอุณหภูมิปกติเพื่อให้ข้าวฟื้นตัวเป็นเวลา 9 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีปริมาณมาลอนไดอัลดีไฮด์ลดลงใกล้เคียงกับชุดควบคุมที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และไม่ได้รับความเครียดจากความร้อน (วีรศิลป์ สอนจรรยา et al., 2556) และจากผลการทดลองนี้สอดคล้องกับรายงานที่พบว่า สารบราสซิโนสเตรอยด์ สามารถลดการเกิดลิพิดเพอรอกซิเดชันซึ่งถูกกระตุ้นจากการได้รับออกซิเจนที่ไม่เพียงพอ (Ershova & Khripach, 1996), แคนเดียม (Anuradha & Rao, 2007) ความร้อน (Ogwen et al., 2008) และความแห้งแล้ง (Robinson & Bunce, 2000) นอกจากนี้ผลการทดลองยังสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านี้ที่ทำการศึกษาในต้นมะเขือเทศพบการเกิดลิพิดเพอรอกซิเดชันเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง และเมื่อได้รับการพ่นด้วยสาร EBR ทำให้การเกิดลิพิดเพอรอกซิเดชันลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) (Yuan et al., 2010)

จากผลการศึกษามีชีวิตและการงอกของละอองเรณูในมะเขือเทศพบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีร้อยละความมีชีวิตของละอองเรณู น้อยกว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในขณะที่ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีร้อยละความมีชีวิตของละอองเรณูมากกว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.05$) ในงานวิจัยก่อนหน้านี้ซึ่งได้ศึกษาในข้าวภายใต้สภาวะเครียดจากความร้อนรายงานว่าสาร DHECD ที่ผสมลงไปในการเลี้ยงละอองเรณูมีประสิทธิภาพเพิ่มความมีชีวิตของละอองเรณูและลดการแตกของละอองเรณูจากสภาวะเครียดความร้อนได้ (Thussagunpanit et al., 2013) นอกจากนี้มีรายงานว่า การผสมแป้งในระหว่างการพัฒนาละอองเรณูจะถูกยับยั้งอย่างรุนแรงในสภาวะที่พืชเกิดความเครียดและส่งผลให้ละอองเรณูไม่มีชีวิต การยับยั้งการผสมแป้งในละอองเรณูจะส่งผลอย่างรุนแรงต่อความสมบูรณ์ของละอองเรณู เนื่องจากแป้งเป็นแหล่งพลังงานหลักสำหรับการพัฒนาของละอองเรณู (Clément, Chavant, Burrus, & Audran, 1994; Sheoran & Saini, 1996) สาเหตุที่ส่งผลให้ละอองเรณูไม่งอกเกิดจากความเข้มข้นของน้ำตาลซูโครสในอาหาร เพราะอาหารที่มีความเข้มข้นของน้ำตาลซูโครสที่ระดับต่ำเกินไป ทำให้อาหารเพาะเลี้ยงมีค่า osmotic potential สูงกว่าสารละลายภายในเซลล์ของละอองเรณูค่อนข้างมาก น้ำในอาหารเพาะเลี้ยงจึงเคลื่อนที่เข้าไปในละอองเรณูได้เป็นปริมาณ

มาก เป็นผลทำให้เกิดการแตกของละอองเรณูเกิดขึ้น สำหรับความเข้มข้นของน้ำตาลที่ระดับสูงเกินไป อาจทำให้อาหารเพาะเลี้ยงมีค่า osmotic potential ต่ำกว่าสารละลายภายในละอองเรณูมากเกินไป จึงทำให้น้ำและสารอาหารเคลื่อนที่เข้าไปในละอองเรณูได้ยาก ประกอบกับสามารถดึงน้ำให้ภายในเซลล์ของละอองเรณูออกมาภายนอกได้ด้วย จึงทำให้แรงดันเต่งภายในละอองเรณูมีค่าต่ำจึงเกิดการเหี่ยวของละอองเรณู ทำให้การขยายขนาดของหลอดละอองเรณูเกิดขึ้นได้ยาก นอกจากนี้ละอองเรณูเมื่อคูดน้ำเข้าไปได้ยากจึงทำให้ละอองเรณูยังได้รับสารที่จำเป็นต่อการงอกน้อยลงจึงทำให้การงอกของละอองเรณูเกิดขึ้นน้อย (กิมศรี, 2539) อย่างไรก็ตามจากผลการศึกษารงอกของละอองเรณูพบว่าละอองเรณูทุกสิ่งทดลองไม่พบการงอกของละอองเรณูซึ่งอาจเป็นผลมาจากอุณหภูมิ และความชื้นสัมพัทธ์ที่ไม่เหมาะสม (สุพรรณพรณ ศรีมาศ et al., 2557)

ในส่วนผลการศึกษาด้านผลผลิตของมะเขือเทศ พบว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีจำนวนผลผลิตไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีจำนวนผลผลิตไม่แตกต่างกับต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และมีน้ำหนักของผลพบว่าต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ ที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีน้ำหนักผลผลิต 0.100 กิโลกรัมต่อต้น ต้นมะเขือเทศในชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีน้ำหนักผลผลิต 0.133 กิโลกรัมต่อต้น ต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีน้ำหนักผลผลิต 0.033 กิโลกรัมต่อต้น และต้นมะเขือเทศที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC) ที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีน้ำหนักผลผลิต 0.100 กิโลกรัมต่อต้น ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยก่อนหน้านี้ซึ่งทำการทดลองในพริกพบว่า ในการตอบสนองต่อความแห้งแล้ง น้ำหนักผลของพริกในชุดที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้งลดลงประมาณ 0.5 เท่าเมื่อเทียบกับชุดควบคุมที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอ หลังจากพ่นด้วยสาร DHECD และ EBR พบว่าต้นพริกมีผลผลิตเพิ่มขึ้น 55.5 และ 48.8% ตามลำดับ เมื่อเทียบกับต้นพริกที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (Khamsuk et al., 2018) ซึ่งมีปัจจัยสำคัญอย่างหนึ่งที่มีผลต่อการติดผลของพืช ได้แก่ การผสมเกสรที่ไม่สมบูรณ์ที่มีสาเหตุมาจากละอองเรณูไม่มีชีวิตหรือไม่งอก (Sato, 2000) นอกจากนี้ จากผลการทดลอง พบว่าต้นมะเขือเทศที่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD มีขนาดของดอกใหญ่กว่าเมื่อเปรียบเทียบกับต้นมะเขือเทศที่ไม่ได้รับการพ่นด้วยสาร DHECD และสาร DHECD ส่งผลต่ออายุการเก็บเกี่ยวของผลมะเขือเทศ ทำให้มีอายุการเก็บเกี่ยวเร็วขึ้นเมื่อได้รับสภาวะเครียดจากความแล้ง (55% FC)

ข้อเสนอแนะ

ผลการทดลองที่ได้จากงานวิจัยนี้ มีแนวทางในการศึกษาต่อยอดในการขยายผลของการนำสาร DHECD ไปใช้ในการทดลองในพื้นที่เพาะปลูกของเกษตรกร เพื่อขยายผลที่ได้จากการทดลองในสภาพแวดล้อมทางกายภาพที่พืชได้รับ เพื่อให้ทราบถึงผลการนำไปประยุกต์ใช้จริง และต่อยอดเพื่อการใช้ประโยชน์ในเชิงพาณิชย์ต่อไป



บรรณานุกรม

- Ahmad, P., Hashem, A., Abd-Allah, E. F., Alqarawi, A., John, R., Egamberdieva, D., & Gucel, S. (2015). Role of *Trichoderma harzianum* in mitigating NaCl stress in Indian mustard (*Brassica juncea* L) through antioxidative defense system. *Frontiers in plant science*, 6, 868.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1337-1344.
- Anuradha, S., & Rao, S. (2007). The effect of brassinosteroids on radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings growing under cadmium stress. *Plant Soil and Environment*, 53(11), 465.
- Asami, T., & Yoshida, S. (1999). Brassinosteroid biosynthesis inhibitors. *Trends in plant science*, 4(9), 348-353.
- Ashraf, & Mehmood. (1990). Response of four Brassica species to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 30(1), 93-100.
- Ashraf, & Wu, L. (1994). Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13(1), 17-42.
- Ashraf, M., & Harris, P. J. (2013). Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190.
- Assani, A., Bakry, F., Kerbellec, F., Haicour, R., Wenzel, G., & Foroughi-Wehr, B. (2003). Production of haploids from anther culture of banana [*Musa balbisiana* (BB)]. *Plant Cell Reports*, 21(6), 511-516.
- Baena-González, E., Rolland, F., Thevelein, J. M., & Sheen, J. (2007). A central integrator of transcription networks in plant stress and energy signalling. *Nature*, 448(7156), 938.
- Bajguz, A., & Hayat, S. (2009). Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant physiology and biochemistry*, 47(1), 1-8.

- Bao, F., Shen, J., Brady, S. R., Muday, G. K., Asami, T., & Yang, Z. (2004).
Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in
Arabidopsis. *Plant physiology*, 134(4), 1624-1631.
- Baqueda, F., & Castillo, F. (2006). Comparative ecophysiological effects of drought on
seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders
Quercus coccifera and *Quercus ilex*. *Trees*, 20(6), 689.
- Barrs, H., & Weatherley, P. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for
estimating water deficits in leaves. *Australian journal of biological sciences*, 15(3),
413-428.
- Basu, P., Ali, M., & Chaturvedi, S. (2007). Osmotic adjustment increases water uptake,
remobilization of assimilates and maintains photosynthesis in chickpea under
drought. *Indian Journal of Experimental Biology*.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. (1973). Rapid determination of free proline for
water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.
- Behnamnia, M., KALANTARI, K. M., & Ziaie, J. (2009). The effects of brassinosteroid on the
induction of biochemical changes in *Lycopersicon esculentum* under drought
stress. *Turkish Journal of Botany*, 33(6), 417-428.
- Bellincampi, D., & Morpurgo, G. (1988). Stimulation of growth in *Daucus carota* L. cell
cultures by brassinosteroid. *Plant Science*, 54(2), 153-156.
- Bijanazadeh, E., & Emam, Y. (2010). Effect of defoliation and drought stress on yield
components and chlorophyll content of wheat. *Pakistan Journal of Biological
Sciences*, 13(14), 699.
- Boggess, S. F., Stewart, C. R., Aspinall, D., & Paleg, L. G. (1976). Effect of water stress on
proline synthesis from radioactive precursors. *Plant physiology*, 58(3), 398-401.
- Bowler, C., Montagu, M. v., & Inze, D. (1992). Superoxide dismutase and stress tolerance.
Annual review of plant biology, 43(1), 83-116.
- Brewbaker, J. L., & Kwack, B. H. (1963). The essential role of calcium ion in pollen
germination and pollen tube growth. *American journal of botany*, 50(9), 859-865.
- Ceusters, N., Valcke, R., Frans, M., Claes, J. E., Van den Ende, W., & Ceusters, J. (2019).

- Performance index and PSII connectivity under drought and contrasting light regimes in the CAM orchid *Phalaenopsis*. *Frontiers in plant science*, 10, 1012.
- Chen, Z., Wang, Z., Yang, Y., Li, M., & Xu, B. (2018). Abscisic acid and brassinolide combined application synergistically enhances drought tolerance and photosynthesis of tall fescue under water stress. *Scientia Horticulturae*, 228, 1-9.
- Chhun, T., Aya, K., Asano, K., Yamamoto, E., Morinaka, Y., Watanabe, M., . . . Ueguchi-Tanaka, M. (2007). Gibberellin regulates pollen viability and pollen tube growth in rice. *The Plant Cell*, 19(12), 3876-3888.
- Chitarra, W., Pagliarani, C., Maserti, B., Lumini, E., Siciliano, I., Cascone, P., . . . Guerrieri, E. (2016). Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. *Plant physiology*, 171(2), 1009-1023.
- Christen, D., Schönmann, S., Jermini, M., Strasser, R. J., & Défago, G. (2007). Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 504-514.
- Clément, C., Chavant, L., Burrus, M., & Audran, J. (1994). Anther starch variations in *Lilium* during pollen development. *Sexual Plant Reproduction*, 7(6), 347-356.
- Clouse, S. D., & Sasse, J. M. (1998). Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development. *Annual review of plant biology*, 49(1), 427-451.
- CUI, J. X., ZHOU, Y. H., DING, J. G., XIA, X. J., Shi, K., CHEN, S. C., . . . YU, J. Q. (2011). Role of nitric oxide in hydrogen peroxide-dependent induction of abiotic stress tolerance by brassinosteroids in cucumber. *Plant, Cell & Environment*, 34(2), 347-358.
- Damghan, I. (2009). Exogenous application of brassinosteroid alleviates drought-induced oxidative stress in *Lycopersicon esculentum* L. *General and applied plant physiology*, 35(1-2), 22-34.
- Din, J., Khan, S., Ali, I., & Gurmani, A. (2011). Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 21(1), 78-82.

- Divi, U. K., & Krishna, P. (2009). Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance. *New Biotechnology*, 26(3-4), 131-136.
- Drossopoulos, J., Karamanos, A., & Niavis, C. (1987). Changes in ethanol soluble carbohydrates during the development of two wheat cultivars subjected to different degrees of water stress. *Annals of Botany*, 59(2), 173-180.
- Elsheery N.I., C. K. F. (2008). Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiol Plant*, 30, 769-777.
- Ershova, A., & Khripach, V. (1996). Effect of epibrassinolide on lipid peroxidation in *Pisum sativum* at normal aeration and under oxygen deficiency. *Russian journal of plant physiology*, 43(6), 750-752.
- Esterbauer, H., Eckl, P., & Ortner, A. (1990). Possible mutagens derived from lipids and lipid precursors. *Mutation Research/Reviews in Genetic Toxicology*, 238(3), 223-233.
- Estill, K., Delaney, R., Smith, W., & Ditterline, R. (1991). Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. *Crop science*, 31(5), 1229-1233.
- Fariduddin, Q., Khalil, R. R., Mir, B. A., Yusuf, M., & Ahmad, A. (2013). 24-Epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress. *Environmental monitoring and assessment*, 185(9), 7845-7856.
- Fariduddin, Q., Khanam, S., Hasan, S., Ali, B., Hayat, S., & Ahmad, A. (2009). Effect of 28-homobrassinolide on the drought stress-induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(5), 889-897.
- Galmés, J., Medrano, H., & Flexas, J. (2007). Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a *pubescent* (var. *minor*) and a *glabrous* (var. *palau*) variety of *Digitalis minor*. *Environmental and Experimental Botany*, 60(1), 105-111.
- Geiger, H., & Gordillo, G. (2009). Doubled haploids in hybrid maize breeding. *Maydica*,

54(4), 485-499.

- Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant physiology and biochemistry*, 48(12), 909-930.
- Haisel, D., Pospíšilová, J., Synková, H., Schnablová, R., & Baťková, P. (2006). Effects of abscisic acid or benzyladenine on pigment contents, chlorophyll fluorescence, and chloroplast ultrastructure during water stress and after rehydration. *Photosynthetica*, 44(4), 606-614.
- Hamada, A. (2001). Salicylic acid versus salinity-drought-induced stress on wheat seedlings. *Rostlinna Vyroba-UZPI (Czech Republic)*.
- Hasan, S., Rusdy, M., Nampo, S., & Nohong, B. (2015). Bahan Praktikum Ilmu Tanaman Pakan. *Fakultas Peternakan Universitas Hasanuddin, Makassar*.
- Hayat, S., Hasan, S. A., Fariduddin, Q., & Ahmad, A. (2008). Growth of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in response to salicylic acid under water stress. *Journal of Plant Interactions*, 3(4), 297-304.
- Houimli, S. I. M., Denden, M., & Mouhandes, B. D. (2010). Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress. *EurAsian Journal of BioSciences*, 4(1), 96-104.
- Iturbe-Ormaetxe, I., Escuredo, P. R., Arrese-Igor, C., & Becana, M. (1998). Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. *Plant physiology*, 116(1), 173-181.
- Janeczko, A., Gullner, G., Skoczowski, A., Dubert, F., & Barna, B. (2007). Effects of brassinosteroid infiltration prior to cold treatment on ion leakage and pigment contents in rape leaves. *Biologia Plantarum*, 51(2), 355-358.
- Jiang, C.-D., Shi, L., Gao, H.-Y., Schansker, G., Toth, S., & Strasser, R. (2006). Development of photosystems 2 and 1 during leaf growth in grapevine seedlings probed by chlorophyll a fluorescence transient and 820 nm transmission in vivo. *Photosynthetica*, 44(3), 454-463.
- Kameli, A., & Lösel, D. M. (1995). Contribution of carbohydrates and other solutes to

- osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *Journal of plant physiology*, 145(3), 363-366.
- Kaplan, F., & Guy, C. L. (2004). β -Amylase induction and the protective role of maltose during temperature shock. *Plant physiology*, 135(3), 1674-1684.
- Kempa, S., Krasensky, J., Dal Santo, S., Kopka, J., & Jonak, C. (2008). A central role of abscisic acid in stress-regulated carbohydrate metabolism. *PLoS one*, 3(12).
- Khamsuk, O., Sonjaroon, W., Suwanwong, S., Jutamane, K., & Suksamran, A. (2018). Effects of 24-epibrassinolide and the synthetic brassinosteroid mimic on chili pepper under drought. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(6), 106.
- Krasensky, J., & Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of experimental botany*, 63(4), 1593-1608.
- Laxa, M., Liebthal, M., Telman, W., Chibani, K., & Dietz, K.-J. (2019). The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants*, 8(4), 94.
- Li, L., Staden, J. v., & Jäger, A. (1998). Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in seedlings of two maize cultivars subjected to water stress. *Plant Growth Regulation*, 25(2), 81-87.
- Ligini B., S. A., Brugnoil E. (1999). Antioxidative defense system, pigment composition and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant physiology*, 119, 1091-1099.
- Lu, C., & Zhang, J. (1998). Modifications in photosystem II photochemistry in senescent leaves of maize plants. *Journal of experimental botany*, 49(327), 1671-1679.
- Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P., & Sohrabi, Y. (2010). Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian journal of crop science*, 4(8), 580.
- Makinde, A., & Akande, F. (2012). Effects of lead and simulated acid rain on chlorophyll contents of selected tropical mosses. *Ife Journal of Science*, 14(2), 309-313.
- Mandava, N. B. (1988). Plant growth-promoting brassinosteroids. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 39(1), 23-52.

- Manivannan, P., Jaleel, C. A., Kishorekumar, A., Sankar, B., Somasundaram, R., Sridharan, R., & Panneerselvam, R. (2007). Changes in antioxidant metabolism of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. by propiconazole under water deficit stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 57(1), 69-74.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668.
- Muneer, S., Kim, T. H., Choi, B. C., Lee, B. S., & Lee, J. H. (2014). Effect of CO₂, NO_x and SO₂ on ROS Production, Photosynthesis and Ascorbate–glutathione Pathway to Induce *Fragaria× annasa* as a Hyperaccumulator. *Redox biology*, 2, 91-98.
- Munns, R., & Weir, R. (1981). Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Functional Plant Biology*, 8(1), 93-105.
- Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and cell physiology*, 22(5), 867-880.
- Nanjo, T., Kobayashi, M., Yoshihara, Y., Sanada, Y., Wada, K., Tsukaya, H., . . . Shinozaki, K. (1999). Biological functions of proline in morphogenesis and osmotolerance revealed in antisense transgenic *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 18(2), 185-193.
- Niyogi, K. K., Björkman, O., & Grossman, A. R. (1997). The roles of specific xanthophylls in photoprotection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(25), 14162-14167.
- Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S., & Foyer, C. H. (2000). Peroxide processing in photosynthesis: antioxidant coupling and redox signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1402), 1465-1475.
- Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S., Driscoll, S., Novitskaya, L., & Foyer, C. H. (2002). Drought and oxidative load in the leaves of C₃ plants: a predominant role for photorespiration? *Annals of Botany*, 89(7), 841-850.
- Ogwen, J. O., Song, X. S., Shi, K., Hu, W. H., Mao, W. H., Zhou, Y. H., . . . Nogués, S.

- (2008). Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27(1), 49-57.
- Oukarroum, A., El Madidi, S., Schansker, G., & Strasser, R. J. (2007). Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 438-446.
- Pan, Y., Wu, L. J., & Yu, Z. L. (2006). Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch). *Plant Growth Regulation*, 49(2-3), 157-165.
- Panda, S. K., Baluška, F., & Matsumoto, H. (2009). Aluminum stress signaling in plants. *Plant signaling & behavior*, 4(7), 592-597.
- Pandey, G. K. (2017). *Mechanism of Plant Hormone Signaling Under Stress, 2 Volume Set* (Vol. 1): John Wiley & Sons.
- Pirzad, A., Shakiba, M. R., Zehtab-Salmasi, S., Mohammadi, S. A., Darvishzadeh, R., & Samadi, A. (2011). Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488.
- Prasad, S., Dwivedi, R., & Zeeshan, M. (2005). Growth, photosynthetic electron transport, and antioxidant responses of young soybean seedlings to simultaneous exposure of nickel and UV-B stress. *Photosynthetica*, 43(2), 177-185.
- Pryor, W. A. (1989). On the detection of lipid hydroperoxides in biological samples. *Free radical biology & medicine*, 7(2), 177.
- Rejeb, K. B., Abdelly, C., & Saviouré, A. (2014). How reactive oxygen species and proline face stress together. *Plant physiology and biochemistry*, 80, 278-284.
- Ritz, T., Damjanović, A., Schulten, K., Zhang, J.-P., & Koyama, Y. (2000). Efficient light harvesting through carotenoids. *Photosynthesis research*, 66(1-2), 125-144.
- Robbins, N. S., & Pharr, D. M. (1987). Regulation of photosynthetic carbon metabolism in cucumber by light intensity and photosynthetic period. *Plant physiology*, 85(2),

592-597.

- Robinson, J. M., & Bunce, J. A. (2000). Influence of drought-induced water stress on soybean and spinach leaf ascorbate-dehydroascorbate level and redox status. *International journal of plant sciences*, 161(2), 271-279.
- Sala, C., & Sala, F. (1985). Effect of brassinosteroid on cell division and enlargement in cultured carrot (*Daucus carota* L.) cells. *Plant Cell Reports*, 4(3), 144-147.
- Sales, C. R., Ribeiro, R. V., Silveira, J. A., Machado, E. C., Martins, M. O., & Lagôa, A. M. M. (2013). Superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improve the recovery of photosynthesis in sugarcane plants subjected to water deficit and low substrate temperature. *Plant physiology and biochemistry*, 73, 326-336.
- Sasse, J. M. (1997). Recent progress in brassinosteroid research. *Physiologia Plantarum*, 100(3), 696-701.
- Sato, S., M.M. Peet and J.F. Thomas. (2000). Physiological factors limit fruit set of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under chronic mild heat stress. *Plant Cell Environ*, 23, 719-726.
- Sekmen, A. H., Ozgur, R., Uzilday, B., & Turkan, I. (2014). Reactive oxygen species scavenging capacities of cotton (*Gossypium hirsutum*) cultivars under combined drought and heat induced oxidative stress. *Environmental and Experimental Botany*, 99, 141-149.
- Sharma, P., & Dubey, R. S. (2005). Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *Journal of plant physiology*, 162(8), 854-864.
- Sharma, P., Jha, A. B., Dubey, R. S., & Pessarakli, M. (2012). Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of botany*, 2012.
- Sheoran, I. S., & Saini, H. S. (1996). Drought-induced male sterility in rice: changes in carbohydrate levels and enzyme activities associated with the inhibition of starch accumulation in pollen. *Sexual Plant Reproduction*, 9(3), 161-169.
- Siddiqui, M. H., Al-Khaishany, M. Y., Al-Qutami, M. A., Al-Whaibi, M. H., Grover, A., Ali, H.

- M., & Al-Wahibi, M. S. (2015). Morphological and physiological characterization of different genotypes of faba bean under heat stress. *Saudi journal of biological sciences*, 22(5), 656-663.
- Solomon, A., Beer, S., Waisel, Y., Jones, G. P., & Paleg, L. G. . (1994). Effects of NaCl on the carboxylating activity of Rubisco from *Tamarix jordanis* in the presence and absence of proline-related compatible solutes. *Physiologia Plantarum*, 90(1), 198-204.
- Sonjaroon, W., Jutamane, K., Khamsuk, O., Thussagunpanit, J., Kaveeta, L., & Suksamrarn, A. (2018). Impact of brassinosteroid mimic on photosynthesis, carbohydrate content and rice seed set at reproductive stage under heat stress. *Agriculture and Natural Resources*, 52(3), 234-240.
- Stewart, C. R., Boggess, S. F., Aspinall, D., & Paleg, L. G. . (1977). Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant physiology*, 59(5), 930-932.
- Strasser, R. J., Srivastava, A., & Tsimilli-Michael, M. (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*, 445-483.
- Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., & Srivastava, A. (2004). Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient *Chlorophyll a fluorescence* (pp. 321-362): Springer.
- Sugie, A., Naydenov, N., Mizuno, N., Nakamura, C., & Takumi, S. (2006). Overexpression of wheat alternative oxidase gene *Waox1a* alters respiration capacity and response to reactive oxygen species under low temperature in transgenic *Arabidopsis*. *Genes & genetic systems*, 81(5), 349-354.
- Suksamrarn, A., Tanachatchairatana, T., & Sirigarn, C. (2002). Stereoselective catalytic hydrogenation of Δ^7 -6-ketosteroids in the presence of sodium nitrite. *Tetrahedron*, 58(30), 6033-6037.
- Sumanta, N., Haque, C. I., Nishika, J., & Suprakash, R. (2014). Spectrophotometric analysis of chlorophylls and carotenoids from commonly grown fern species by using various extracting solvents. *Research Journal of Chemical Sciences ISSN*, 2231, 606X.

- Sumithra, K., & Reddy, A. (2004). Changes in proline metabolism of cowpea seedlings under water deficit. *Journal of Plant Biology*, 31, 201-204.
- Székely, G., Ábrahám, E., Cséplő, Á., Rigó, G., Zsigmond, L., Csiszár, J., . . . Schmelzer, E. (2008). Duplicated P5CS genes of Arabidopsis play distinct roles in stress regulation and developmental control of proline biosynthesis. *The Plant Journal*, 53(1), 11-28.
- Thayer, S. S., & Björkman, O. (1990). Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photosynthesis research*, 23(3), 331-343.
- Thussagunpanit, J., Jutamane, K., Chai-arree, W., & Kaveeta, L. (2012). Increasing photosynthetic efficiency and pollen germination with 24-epibrassinolide in rice (*Oryza sativa* L.), under heat stress. *Thai Journal of Botany*, 4, 135-143.
- Thussagunpanit, J., Jutamane, K., Kaveeta, L., Chai-arree, W., Pankean, P., Homvisasevongsa, S., & Suksamrarn, A. (2015). Comparative effects of brassinosteroid and brassinosteroid mimic on improving photosynthesis, lipid peroxidation, and rice seed set under heat stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34(2), 320-331.
- Thussagunpanit, J., Jutamane, K., Kaveeta, L., Chai-Arree, W., Pankean, P., & Suksamrarn, A. (2013). Effects of a brassinosteroid and an ecdysone analogue on pollen germination of rice under heat stress. *Journal of Pesticide Science*, D13-029.
- Thussagunpanit, J., Jutamane, K., Sonjaroon, W., Kaveeta, L., Chai-Arree, W., Pankean, P., & Suksamrarn, A. (2015). Effects of brassinosteroid and brassinosteroid mimic on photosynthetic efficiency and rice yield under heat stress. *Photosynthetica*, 53(2), 312-320.
- Todaka, D., Matsushima, H., & Morohashi, Y. (2000). Water stress enhances β -amylase activity in cucumber cotyledons. *Journal of experimental botany*, 51(345), 739-745.
- Tully, R. E., Hanson, A. D., & Nelsen, C. E. . (1979). Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and the nitrogen budget. *Plant physiology*,

63(3), 518-523.

- Van Rensburg, L., Krüger, G., & Krüger, H. (1993). Proline accumulation as drought-tolerance selection criterion: its relationship to membrane integrity and chloroplast ultrastructure in *Nicotiana tabacum* L. *Journal of plant physiology*, 141(2), 188-194.
- Vardhini, B. V., & Rao, S. S. R. (1998). Effect of brassinosteroids on growth, metabolite content and yield of *Arachis hypogaea*. *Phytochemistry*, 48(6), 927-930.
- Velikova, V., Yordanov, I., & Edreva, A. (2000). Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 151(1), 59-66.
- Wagner, P., & Dreyer, E. (1997). *Interactive effects of waterlogging and irradiance on the photosynthetic performance of seedlings from three oak species displaying different sensitivities (Quercus robur, Q. petraea and Q. rubra)*. Paper presented at the Annales des sciences forestières.
- Xia, X.-J., Wang, Y.-J., Zhou, Y.-H., Tao, Y., Mao, W.-H., Shi, K., . . . Yu, J.-Q. (2009). Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant physiology*, 150(2), 801-814.
- Xing, L., Li, Z., Khalil, R., Ren, Z., & Yang, Y. (2012). Functional identification of a novel *F-box/FBA* gene in tomato. *Physiologia Plantarum*, 144(2), 161-168.
- Younis Y.M.H., G. S., AlShihry S.S. (2000). *African cucurbita pepo* L: Properties of seed and variability in fatty acid composition of seed oil. *Photochemistry*, 54, 71-75.
- Yuan, Jia, C.-G., Li, Z., Sun, B., Zhang, L.-P., Liu, N., & Wang, Q.-M. (2010). Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress. *Scientia Horticulturae*, 126(2), 103-108.
- Yuan, X. K., Yang, Z. Q., Li, Y. X., Liu, Q., & Han, W. (2015). Effects of different levels of water stress on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of greenhouse tomato. *Photosynthetica*, 54(1), 28-39.
- Zhou, J., Wang, J., Li, X., Xia, X.-J., Zhou, Y.-H., Shi, K., . . . Yu, J.-Q. (2014). H₂O₂ mediates the crosstalk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to

- heat and oxidative stresses. *Journal of experimental botany*, 65(15), 4371-4383.
- ŽivČák, M., Brestič, M., Olšovská, K., & Slamka, P. (2008). Performance index as a sensitive indicator of water stress in *Triticum aestivum* L. *Plant Soil Environ*, 54(4), 133-139.
- กรมชลประทาน. (2554). ความสัมพันธ์ระหว่างดิน น้ำ และพืช. In คู่มือการหาปริมาณการใช้น้ำของพืช ปริมาณการใช้น้ำของพืชอ้างอิงและค่าสัมประสิทธิ์พืช: กรมชลประทาน.
https://www.google.co.th/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=2&ved=2ahUKewjL64mf_-HkAhVEr6QKHW4CA-sQFjABegQIAhAC&url=http%3A%2F%2Fwater.rid.go.th%2Fhwm%2Fcropwater%2Fiwmd%2Fpdf%2Frev_cwr_manual.pdf&usg=AOvVaw0D7gPq1_-8Cfd5iXm_uFoN
- กรมอุตุนิยมวิทยา. (2562). ภัยแล้ง (Drought). <https://www.tmd.go.th/info/info.php?FileID=71>
- กรุง สีตะธนี. (2558). มะเขือเทศเชอร์รี่ CH154. In เกษตรนวัตกรรม รวบรวมผลงานนวัตกรรมทางการค้นคว้าวิจัยในวาระครบรอบ 72 ปี แห่งมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ (pp. 1-2): มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
https://kukr.lib.ku.ac.th/db/BKN/search_detail/result/26818.
- กิมศรี, ช. (2539). การศึกษาความมีชีวิต ความงอก และวิธีการเก็บรักษาละอองเกสร ของพืชสกุลระกำบางชนิด. (ปัญหาพิเศษปริญญาโท). มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์
- เกษรวิภา เมทเมธรัตน์, ลิลลี่ กาวีตะ, มาลี ณ นคร, & อรุษา คำสุข. (2556). ผลของบราสซิโนสเตียรอยด์มีมิก (DHECD) ต่อการเติบโตทางลำต้น และผลผลิตของมันสำปะหลัง. การประชุมทางวิชาการของมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ครั้งที่ 53 สาขาพืช.
www.annualconference.ku.ac.th/cd53/01_059_O212.pdf
- เกียรติเกษตร กาญจนพิสุทธิ. (2538). มะเขือเทศ. นนทบุรี: ศูนย์ผลิตตำราเกษตรเพื่อชนบท.
- เกียรติเกษตร กาญจนพิสุทธิ. (2541). มะเขือเทศ. In (pp. 63).
- จามจุรีกษณ์ ขนบดี. (2541). การผลิตเมล็ดพันธุ์ผัก (พิมพ์ครั้งที่ 2). กรุงเทพฯ: โอเดียนสโตร์.
- เจริญศักดิ์ โจน์ฤทธิ์พิเชษฐ์, & พีระศักดิ์ ศรีนิเวศน์. (2529). การปรับปรุงพันธุ์พืชเศรษฐกิจของประเทศไทย. กรุงเทพฯ: กลุ่มหนังสือเกษตร.
- ทับทิม ม่วงพุง. (2551). การผลิตเมล็ดพันธุ์มะเขือเทศพันธุ์ดอยคำ. มหาวิทยาลัยแม่โจ้, เชียงใหม่. (ปริญญานิพนธ์ วท.ม. (เทคโนโลยีผลิตเมล็ดพันธุ์)).
- นิติญา แจ่มกระจ่าง, เสาวณี สารวริยะพงศ์, & วิทยา สารวริยะพงศ์. (2549). สันฐานวิทยาและ

การงอกของเรณูของส้มเปลือกอ่อน ในสภาพทดลองและสภาพธรรมชาติ, น. 57-65.

https://www.google.com.sg/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=2&cad=rja&uact=8&ved=2ahUKEwiUvMHgjuLkAhXPwKQKHYPBC8QFjABegQIBhAB&url=http%3A%2F%2Fkukr.sytes.net%3A8080%2Fkukr_es%2FBKN%2Fsearch_detail%2Fresult%2F9537&usg=AOvVaw09rAoxXMFURCGcBqgloXy3

นิธญา เถณะสวัสดิ์, วัฒนชัย ลั่นทม, มานิตย์ โฆษิตตระกูล, ธีระกุลพิศุทธิ์, ป., & ตรีโลกศ, แ.

(2559). กิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชันและปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ในใบอ่อนป่าที่ได้รับความเครียดแล้ง. วารสารพฤกษศาสตร์ไทย, 8(1), 65-80.

นิสาชล แจ้พรมมา, ป. ไ., พัชริน ส่งศรี, ประสาร สวัสดิ์ชิตัง, ศักดา ดาดวง และสมปอง ธรรมศิริรักษ์. (2555). การประเมินการร่วงไหลของสารอเล็กโทรไลต์และระดับมาลอนไดแอลดีไฮด์ของใบอ่อน 10 สายพันธุ์ ภายใต้สภาวะขาดน้ำ. แก่นเกษตร (ฉบับพิเศษ), 40.

ปิยะดา ธีระกุลพิศุทธิ์. (2559). สรีรวิทยาของพืชในสภาพเครียดเค็ม (พิมพ์ครั้งที่ 1). ขอนแก่น: ขอนแก่นการพิมพ์.

มณีฉัตร นิกรพันธุ์. (2538). มะเขือเทศ. กรุงเทพฯ: โอเดียนสโตร์.

เว็ตร จินดาเจีย. (2546). การศึกษาวัสดุที่เหมาะสมสำหรับการปลูกมะเขือเทศเชอร์รี่โดยไม่ใช้ดินในเขตร้อน. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ. (วิทยานิพนธ์ วท.ม. (ปฐพีวิทยา)).

ลาวัลย์ รักสัตย์. (2539). ละอองเรณู. กรุงเทพฯ: โอเดียนสโตร์.

วีรศิลป์ สอนจรรยา, คนพล จุฑามณี, ลิลลี่ กาวีตะ, วิจิตร ใจอารีย์, อภิชาติ สุขสำราญ, & เทพแก้ว, ธ. (2556). ผลของบราสซิโนสเตียรอยด์ต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงและลิพิดเพอรอกซิเดชันของข้าวพันธุ์ปทุมธานี 1 ภายใต้ภาวะเครียดจากความร้อน. วารสารพฤกษศาสตร์ไทย, 5, 183-190.

ศุภลักษณ์ ฮอกะวัด. (2536). โรคผักตระกูลพริกและมะเขือเทศ. ขอนแก่น: มหาวิทยาลัยขอนแก่น.

สมภพ วิริยะสันต์. (2530). การผลิตมะเขือเทศเพื่อการค้า. กรุงเทพฯ.

สุขุมารณ์ แสงงาม, ธ. พ., คณิน คงเอียง และอภิชาติ สุขสำราญ. (2561). การเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของมะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH154 ภายใต้สภาวะเครียดจากความแล้งด้วยสารบราสซิโนสเตียรอยด์มีมิก แก่นเกษตร (ฉบับพิเศษ), 46, 328-332.

สุพรพรรณ ศรีมาศ, กฤษณี เอี่ยมจัต, สิริกุล วะสี, & เกียรติศักดิ์ ไทยพงษ์. (2557). ผลของฤดูกาลต่อความมีชีวิตและความงอกของละอองเกสรมะละกอ. แก่นเกษตร, 42(ฉบับพิเศษ 3), 174-179.

สุมลมาลย์ วงศ์กำญจนะ. (2543). ผลของตาข่ายพรางแสงที่มีต่อผลผลิตและคุณภาพของเมล็ดพันธุ์มะเขือเทศเชอร์รี่พันธุ์ CH 155. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ. (วิทยานิพนธ์ วท.ม. (พืชสวน)).

อรสา ดิสถาพร, ชาญยุทธ์ ภาณุทัต, & ธงชัย สถาพรวรศักดิ์. (2541). การปลูกมะเขือเทศ. http://www.doe.go.th/library/html/veget_all.html



ประวัติผู้เขียน

ชื่อ-สกุล	ธนบูรณ์ พลากุลมณฑล
วัน เดือน ปี เกิด	9 สิงหาคม 2537
สถานที่เกิด	โรงพยาบาลเมืองสมุทรปราการ จังหวัดสมุทรปราการ
วุฒิการศึกษา	วท.บ.ชีววิทยา มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ
ที่อยู่ปัจจุบัน	64/248 ม.4 ซ.นารถสุนทร ถ.สุขุมวิท ต.บางเมืองใหม่ อ.เมือง จ.สมุทรปราการ 10270

