การสอบสวนทางเอกสาร

Genetics of Photoperiodism in Rice

Chandraratana (๒) ได้ทำการผสมทั้งสองพันธุ์ระหว่างพันธุ์ไวแสง (photoperiod sensitive) และพันธุ์ข้าวไม่ไวแสง (photoperiod insensitive) โดยทำการทดลองในนา มีความยาวของช่วงแสงตามธรรมชาติ พบว่า F_1 มีลักษณะไวแสง ในชั่วที่สอง (F_2) ได้ลูกผสมแสดงลักษณะไวแสงต่อไม่ไวแสงในอัตราส่วน ๓ : ๑ แต่จะได้รับอัตราส่วน ๓ : ๑ เฉพาะฤดูปลูกในระหว่างมรสุมตะวันตกเฉียงใต้ หากปลูกในฤดูมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ จะไม่ได้อัตราส่วนดังกล่าว

Sampath กับ Seshu (๑๓) ได้ทำการทดลองในปี ค.ศ. ๑๙๖๑ ได้ศึกษาถึงลักษณะการถ่ายทอดของลักษณะไวแสงของลูกผสมระหว่าง Japonica กับ Indica พบว่าลักษณะไวแสงเป็นลักษณะเด่น (dominant) การกระจายของลักษณะไวแสงต่อลักษณะไม่ไวแสงใน F_2 เป็นอัตราส่วน ๑๕ : ๑, ๑ : ๑๕ และ ๓ : ๑, ๑ : ๓

Fuke(๔) ได้ทำการทดลองปลูกข้าว แล้วรายงานว่าลักษณะไวแสง (photoperiod sensitivity) ถูกควบคุม b alleles ให้สัญญลักษณ์ของ alleles เป็น Z, M, K, G, O และ F gene K เป็นตัวที่มี effect มากที่สุด ลองสงมาก็ได้แก่ Z และ M ส่วน G, O และ gene F มี effect น้อยกว่า ๓ ตัวแรก และพบว่า K locus link กับสีของ apiculus มี % ของcrossing over ๒๐ % M และ O link กันมี recombination ๑๒.๕ %

ความแตกต่างในระหว่าง varieties ของพวกลักษณะไวแสงมีได้หลาย degree ซึ่งไม่สามารถอธิบายตาม hypothesis ได้ว่าเป็น gene คู่เดียวควบคุม (๔) จากผลการทดลองของ Misra (๑๓) พบว่าข้าวเบาทุกชนิดไม่ได้เป็นพวกไม่ไวแสง (insensitive) เสมอไป แท้ที่จริงเป็นพวกที่มีความไวแสงต่ำ (less sensitive) พวกที่มีความไวแสงต่ำพวกนี้มีได้หลายชนิดเหมือนกัน ซึ่ง Chandraratana ได้ให้สัญลักษณ์ของ gene ที่ control ลักษณะไวแสงนี้เป็น Se factor ซึ่งภายหลัง

เขาเข้าใจว่าเป็น multiple alleles

Yu และ Yao (๔) ได้รายงานว่าอย่างน้อยมี gene ๒ คู่ ที่มีผลและเป็นตัวสำคัญในการควบคุมลักษณะไวแสง ซึ่ง gene นี้ locus หนึ่งอาจเป็น Se factor ตามที่ Chandraratana แนะไว้ ซึ่งเห็นได้ว่าจากการศึกษาทดลองในหลายประเทศได้ผลแตกต่างกันไป อาจเป็นเพราะว่าพันธุ์ข้าว (varieties) ที่นำมาใช้ในการทดลองไม่เหมือนกัน และอาจกล่าวได้ว่าการควบคุมทางกรรมพันธุ์ของลักษณะไวแสง ของข้าวนี้ยังไม่ทราบแน่นอนว่ามี gene ควบคุมอยู่กี่คู่

Flower Initiation and Flowering

ในการสร้างดอกของต้นไม้จะเกิดขึ้นได้ โดยต้นไม้ได้รับการกระตุ้นให้เกิดดอกเสียก่อน (flower initiation) ซึ่งเป็นช่วงต่อระหว่างการเจริญเติบโตทางลำต้นและการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ การศึกษาวงชีพทางด้านวิทยาการเกี่ยวกับการออกดอกแสดงว่า การกระตุ้นทำให้เกิดดอก เป็นปรากฏการณ์อีกอย่างหนึ่งต่างหาก จากการเจริญเติบโตของดอก (flower development) (๒๐) นอกจากนี้ยังมีความสัมพันธ์ระหว่างการออกดอกกับสภาพแวดล้อมบางประการ เช่นความเจริญเติบโตของลำต้น สภาพแวดล้อมที่มีความสำคัญต่อการเกิดดอกโดยเฉพาะอย่างยิ่งคือ ความยาวของช่วงแสงของวัน (day length) (๑๑)

การกระตุ้นให้เกิดตาดอก (**Flower bud initiation**) ของข้าวจะเกิดขึ้นเมื่อนับย้อนหลังกลับไปจากวันที่ช่อดอกเริ่มโผล่จากใบธง ประมาณ ๓๐ วัน หรือขณะที่ใบที่ ๔ นับจากใบธงลงมาเจริญเติบโตเต็มที่แล้ว (๑๒)

ได้มีการทดลองนำพันธุ์ข้าวไวแสงกับข้าวพันธุ์ไม่ไวแสง ให้ได้รับแสงตามธรรมชาติ โดยปลูกพร้อมกันตามฤดูกาล พบว่าพวกข้าวพันธุ์ไม่ไวแสงจะเกิดตาดอก (flower bud) ก่อนพวกไวแสงประมาณ ๒๑ - ๒๕ วัน (๒๒)

ในประเทศญี่ปุ่นได้นำข้าวพันธุ์ไวแสง และไม่ไวแสงนำไปให้ได้รับแสงในช่วงแสง และช่วงแสงยาวต่าง ๆ กัน พบว่าพวกไวแสงจะเกิดตาดอก (flower bud) ได้เร็วขึ้นเมื่อให้ได้รับแสงช่วงสั้นยิ่งขึ้น ส่วนการเกิดตาดอกและการเจริญของดอก

ของพวกข้าวพันธุ์ไม่ไวแสง มีได้ขึ้นอยู่กับสภาพความสั้นยาวของวันเลย (๖๑)

Mechanism of Photoperiod Control

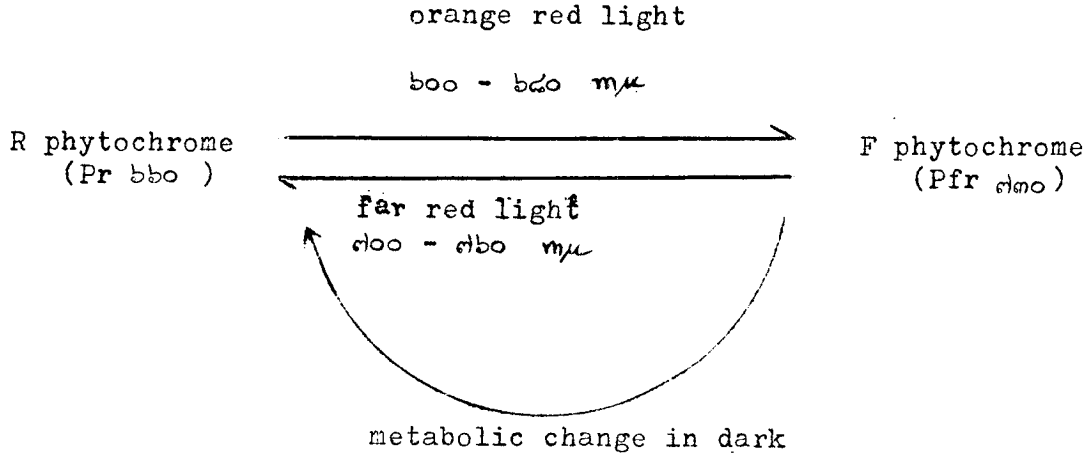
ปรากฏการณ์ photoperiodic response เป็นเหตุการณ์ที่เกี่ยวกับ factor ภายในและภายนอกของพืช เช่นอายุของต้นไม้ระยะเวลาที่ได้รับแสง ความเข้มของแสง ความแน่นหนาของการปลูก สภาพของดิน อุณหภูมิ แร่ธาตุต่าง ๆ ข้าวแต่ละพันธุ์แสดงออกต่อสิ่งที่กล่าวมาแล้วไม่เหมือนกัน ทั้งทางด้านสรีรวิทยา (Physiology) นิเวศน์วิทยา (Ecology) ส่วนสภาพภายในนั้น (internal factor) เมื่อต้นข้าวเติบโตถึงระยะหนึ่งจะเริ่มมีรวงออนขึ้นภายในลำต้น ต่อจากนี้การเจริญทางด้านลำต้นลดน้อยลง เปลี่ยนเป็นการเจริญเติบโตทางด้านสืบพันธุ์ การเปลี่ยนแปลงนี้เป็นผลเนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงของความยาวของช่วงแสงในเวลากลางวัน (๑๐) จากการทดลองพบว่าข้าวอายุน้อยจะ response ต่อช่วงแสงสั้นน้อยมาก เมื่ออายุของข้าวมากขึ้น การ response ต่อช่วงแสงจะค่อย ๆ เพิ่มขึ้น ปรกติโดยทั่ว ๆ ไปการเจริญทางด้านลำต้นของข้าวถูกบังคับให้เปลี่ยนแปลงไปในทางด้านการเจริญทางการสืบพันธุ์ ได้โดยกลางวันสั้นอุณหภูมิสูง (๑๒)

การเติบโตทางลำต้นของต้นไม้ในระยะแรก ก่อนมีการเกิด flowering bud หรือเรียกว่า juvenile phase นั้น ควบคุมด้วย growth hormones ระยะความยาวของ juvenile phase ของข้าวแต่ละพันธุ์ไม่เท่ากัน เมื่อปลูกข้างตามฤดูกาลพบว่าระยะ juvenile phase ของข้าวเบาสั้นกว่าข้าวหนัก ต้นไม้เริ่มสร้าง flowering hormone หรือ respone ต่อ day length เมื่อพ้นระยะของ juvenile phase แล้ว

Phytochrome System

ในระยะเวลา ๒๕ ปีที่ผ่านมา ได้มีการศึกษาเกี่ยวกับเรื่อง photoperiod response กันมาก มีการแสดงให้เห็นว่าในต้นพืชมี pigment ชนิดหนึ่ง ซึ่งมีความสำคัญต่อการออกดอก ที่เรียกว่า photoreversible pigments หรือ phytochrome phytochrome มีอยู่ ๒ รูป คือ R และ F phytochrome ซึ่งเปลี่ยนกลับไปมา

(reversible) ได้ โดยขึ้นอยู่กับความยาวของคลื่นแสง (wave length) ที่ได้รับ เมื่อ R phytochrome (หรือ Pr) ได้รับช่วงแสงสีแดงระหว่าง ๖๐๐-๖๘๐ mμ จะเปลี่ยนเป็นรูปของ F phytochrome (หรือ Pfr) และเมื่อ F phytochrome ได้รับแสง far red ในระยะ ๗๐๐-๗๖๐ mμ ก็จะเปลี่ยนกลับไปเป็น R-form หรือ Pr ตามเดิม การเปลี่ยนกลับไปกลับมา (reversible system) ที่ได้รับชื่อว่า phytochrome system ดังแสดงไว้ในแผนผังข้างล่างนี้ (๑๘,๗)



นอกจาก F phytochrome จะเปลี่ยนเป็น R phytochrome ได้โดยการ absorb แสง far red แล้ว การเปลี่ยนแปลงนี้ยังเกิดขึ้นได้ในความมืดโดย metabolic change อีกด้วย แต่อัตราการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้นช้ากว่าการเปลี่ยนแปลงโดยแสง far red ฉนั้นในระยะนี้ถ้าต้นไม้อยู่ในความมืดเป็นเวลานาน phytochrome ส่วนใหญ่จะอยู่ใน R-form ซึ่งเป็น form ที่ความสำคัญในการชักนำให้เกิดดอก การเปลี่ยนจาก F-phytochrome เป็น R phytochrome ในพืชในเวลากลางคืนเป็น metabolic change เพราะว่าเมื่อทำการทดลองเกี่ยวกับ phytochrome ใน test tube จะไม่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงดังกล่าว เนื่องจากไม่มี metabolic change (๑๘)

ต้นไม้ที่ไม่ได้รับแสงเลยจะมีแต่ R form ซึ่งมี maximum absorbtion ที่ ๖๖๐ mμ ซึ่งถูกเปลี่ยนเป็น F form โดยได้รับแสงสีแดง การเปลี่ยนแปลงเพียงแต่เป็น molecular rearrangement quantum efficiency ของการเปลี่ยน R form เป็น F form มากกว่าการเปลี่ยน F form เป็น R form ๓ เท่า การเปลี่ยนแปลงนี้เกิดได้ตั้งแต่อุณหภูมิ ๐ -๓๕° C ที่อุณหภูมิ ๕๐° C protein พวกนี้จะถูกทำลาย (denature) หมด (๘)

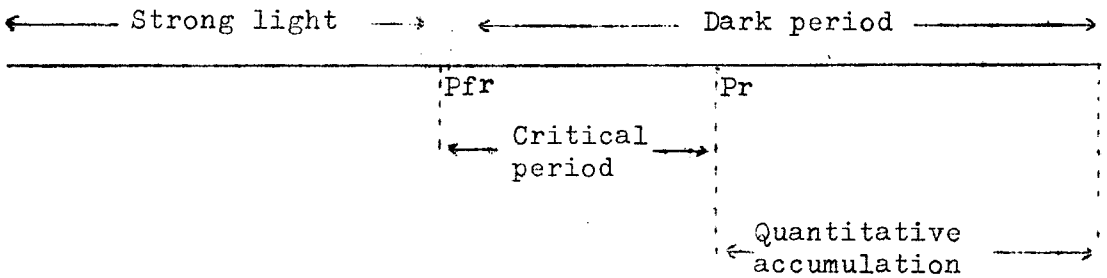
การชักนำให้เกิดดอกเป็น quantitative induction อัตราการเจริญเติบโตของตาดอกขึ้นอยู่กับความเข้มของแสง และระยะเวลาของความมืดที่ใช้ชักนำ จากการทดลองพบว่ายิ่งมีความมืดยาวนานดอกจะยิ่งเกิดเร็ว ดังนั้นจึงกล่าวได้ว่าการเกิดดอกขึ้นอยู่กับการผลิต และการสะสม (accumulate) ของ flowering hormone จนมีปริมาณมากพอที่จะชักนำให้เกิดดอกได้ จากการทดลองใช้แสงสีแดงขัดขวางในขณะที่มีความมืด แสงสีแดงจะไม่สามารถขัดขวาง dark period หรือไม่มี effect หากต้นไม้นั้นได้รับความมืดมานานแล้วไม่ต่ำกว่า ๘ ชั่วโมง แสงสีแดงจะ inhibit การเกิดดอก ถ้า apply แสงสีแดงในเวลา ๒ - ๓ ชั่วโมงแรกของ dark period แสดงว่า red- receptor จะมีปริมาณสูงสุดพอแก่การกระตุ้น (activate) การสร้าง flowering hormone ได้ ในเวลา ๒- ๓ ชั่วโมงเท่านั้น (๑๗)

Flowering Inbihitor

ความสั้นยาวของวันมีผลต่อการออกดอกของต้นไม้ ซึ่งสามารถแยกออกได้เป็นสองระยะ ระยะแรกคือการเกิดดอก (flower initiation) กับระยะที่สองคือการเจริญเติบโตของดอกอ่อน (flower development) factor สำคัญ ๒ อย่างที่เกี่ยวข้องกับการเกิดดอก คือ factor หนึ่งกระตุ้นให้เกิดดอก (promote) อีก factor หนึ่งทำไม่ให้เกิดดอกหรือห้ามการเกิดดอก (inhibitor) factor ที่ inhibit การเกิดดอกได้แก่ auxin ซึ่งเป็น plant regulator ปริมาณของ auxin สูงบริเวณยอด เพราะเป็นที่สังเคราะห์ auxin ทำให้พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านลำต้น (stem elongation) ในระยะที่เกิด flower initiation จะไม่มีการเจริญเติบโตทางด้านลำต้น

และปริมาณของ auxin จะลดน้อยลง เข้าใจว่า auxin อาจจะเป็น flowering inhibitor ชนิดหนึ่ง (๒๑)

Salisbury (๑๙) ได้ทำการทดลองและพบว่า auxin จะห้าม(inhibit) night reaction คือขณะที่กำลังมีการเกิดการเปลี่ยนแปลงของ pigment Pfr และ Pr form ผลทำให้การเกิดดอกและการออกดอกช้าลงกว่าปรกติ ขณะที่ต้นไม้ได้รับ strong light จะเป็นระยะเวลาของการสร้าง precursor ของ flowering hormone ต่อจากนี้ต้นไม้ต้องการความมืดช่วงหนึ่งเพื่อเปลี่ยน Pfr เป็น Pr ซึ่ง R phytochrome หรือ Pr จะมีปริมาณสูงพอเพียง เพียง ๒ - ๓ ชั่วโมงแรกที่อยู่ในความมืด (๑๙) ถ้าเราให้แสงสีแดงหลังจากช่วง critical period จะมี effect ของแสงสีแดงน้อยมาก เลยจากระยะนี้จะเป็นช่วงที่มีการสร้างและการสะสม (Synthesis and accumulation) ของ hormone ซึ่งเมื่อมีการสะสมจนมีปริมาณมากพอ คือถึง Threshold พืชนั้นจะออกดอกได้ ดังได้แสดงไว้ในแผนผังต่อไปนี้



เมื่อต้นไม้เลยระยะ juvenile phase จะถึงระยะ maturing phase ต้นไม้เติบโตเต็มที่จะเริ่มมีการสร้าง flowering hormone ที่ใบ แล้วถูกนำไปตามจุดที่มีการเจริญเติบโต (growing plant) แต่ยังไม่มีใครสามารถแยก flower promoting substance ได้ นอกจากนี้ยังมีสารเคมีบางอย่างที่ทำหน้าที่คล้าย flowering hormone เช่น gibberellic acid, α napthaleneacetic acid สารพวกนี้จะมีผลทำให้ต้นไม้ออกดอกได้ขึ้นกับความเข้มข้น (concentration) ที่ใช้ ถ้าสูงหรือต่ำไปจะกลับไป inhibit การออกดอกแทนที่จะทำให้การออกดอกเร็วขึ้น (๑๘)

Von Deffer (๑๙) ได้กล่าวว่าการกระตุ้นให้เกิดดอก ไม่ได้เกิดจาก flowering hormone (florigen) แต่เป็นผลเนื่องมาจากการควบคุมการสร้าง flower inhibitor substance เขาได้ศึกษาจากถั่ว ๒ พันธุ์ พันธุ์หนึ่งเกิดดอกเร็ว และอีกพันธุ์หนึ่งเกิดดอกช้า พวกที่เกิดดอกช้าเป็นพวกที่มีการสร้างและการสะสมของ inhibitor ซึ่งไม่มีในพวกที่เกิดดอกเร็ว การทดลองโดยใช้วิธีต่อตา พบว่าถ้านำต้นที่ออกดอกช้ามาต่อตากับต้นที่ออกดอกเร็ว กิ่งที่มาต่อนั้นจะออกดอกเร็วกว่าต้นปรกติ (control) และเมื่อทำกลับกันโดยนำกิ่งที่ดอกออกเร็วมาต่อกับต้นที่ออกดอกช้า ดอกของกิ่งนั้นจะออกดอกช้ากว่าต้นปรกติ จากการทดลองแสดงให้เห็นว่า การควบคุมการมีดอกของพืช ควบคุมด้วย inhibitor gene ซึ่งมีอยู่ใน stock และสามารถถ่ายทอดไปยังส่วนอื่นของพืชได้

อาจกล่าวได้ว่าการมีดอกของพืชนั้น ถูกควบคุมโดยปริมาณของ factor ทั้งสองอย่าง คือ inhibitor และ promoting hormone ซึ่งปริมาณของ substance ทั้งสองอย่างนี้จะต้องอยู่ในสัดส่วนที่พอเหมาะอันหนึ่ง จึงจะทำให้ต้นไม้ออกดอกได้