



การประเมินความสามารถการทนร้อนในสตรอเบอรี่

(*Fragaria* × *ananassa* Duch)



กรรณิการ์ จันทรส

วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของความสมบูรณ์ของการศึกษาตามหลักสูตร

ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาพืชสวน

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยแม่โจ้

พ.ศ. 2557

ลิขสิทธิ์ของมหาวิทยาลัยแม่โจ้



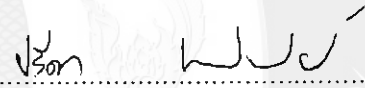
ใบรับรองวิทยานิพนธ์
บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยแม่โจ้
ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาพืชสวน

ชื่อเรื่อง
การประเมินความสามารถการทนร้อนในสตรอเบอรี่
(*Fragaria × ananassa* Duch)

โดย
กรรณิการ์ จันทรส

พิจารณาเห็นชอบโดย

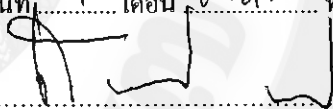
ประธานกรรมการที่ปรึกษา



(อาจารย์ ดร.ปริดา นาเทวณ)

วันที่ 9 เดือน ๖ .ค. พ.ศ. ๒๕๖๖

กรรมการที่ปรึกษา



(อาจารย์ ดร.ศิริวัฒน์ สาครวาสี)

วันที่ 9 เดือน ๖ .ค. พ.ศ. ๒๕๖๖

กรรมการที่ปรึกษา



(อาจารย์ ดร.ประนอม ยังคำมัน)

วันที่ 9 เดือน ๖ .ค. พ.ศ. ๒๕๖๖

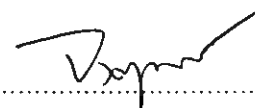
ประธานอาจารย์ประจำหลักสูตร



(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.เจลิมศรี นนทสวัสดิ์ศรี)

วันที่ 9 เดือน ๖ .ค. พ.ศ. ๒๕๖๖

บัณฑิตวิทยาลัยรับรองแล้ว



(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.จาดูพงศ์ วาฤทธิ์)

คณบดีบัณฑิตวิทยาลัย

วันที่ 9 เดือน ๖ .ค. พ.ศ. ๒๕๖๖

ชื่อเรื่อง	การประเมินความสามารถการทนร้อนในสตรอเบอรี่ (<i>Fragaria × ananassa</i> Duch)
ชื่อผู้เขียน	นางสาวกรรณิการ์ จันทรส
ชื่อปริญญา	วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาพืชสวน
ประธานกรรมการที่ปรึกษา	อาจารย์ ดร.ปรีดา นาเทเวศน์

บทคัดย่อ

ปัจจุบันอุณหภูมิโลกมีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นอย่างต่อเนื่องเป็นผลมาจากสภาวะโลกร้อน อุณหภูมิเป็นปัจจัยที่สำคัญที่มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตของพืชทุกชนิดรวมไปถึงสตรอเบอรี่ สำหรับสตรอเบอรี่อุณหภูมิที่สูงกว่า 30 องศาเซลเซียสส่งผลให้ขนาดและน้ำหนักผลลดลงจนการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่ลดลง การศึกษาครั้งนี้จึงทำการประเมินความสามารถในการทนร้อนของสตรอเบอรี่จำนวน 5 พันธุ์ โดยใช้ดัชนีบ่งชี้ทางสรีรวิทยาบางประการประกอบไปด้วยค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนและดัชนีต่างๆที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ได้แก่ ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพที่มีแสง (Φ_{PSII}) ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) อัตราการสังเคราะห์แสง (Net CO_2 assimilation rate; A) อัตราการนำไหลของปากใบ (Stomata conductance; g_s) อัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E) อุณหภูมิใบ (Leaf temperature ; T_l) โดยการเปรียบเทียบสตรอเบอรี่ที่ปลูกภายใต้ห้องควบคุมสภาวะอุณหภูมิสูงที่ 35 ± 2 องศาเซลเซียสและในห้องควบคุมอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสนาน 7 วัน ผลการทดลองพบว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงพันธุ์พระราชทาน 60 มีอุณหภูมิใบต่ำที่สุด (33.9 องศาเซลเซียส) และมีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนต่ำที่สุด (13.86%) พันธุ์ Sachinoka มีอุณหภูมิใบสูงที่สุด (35.4 องศาเซลเซียส) และพันธุ์ Driscoll's มีเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนสูงที่สุด (43.3%) อย่างไรก็ตามการทดลองครั้งนี้พบว่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนมีความสัมพันธ์กับประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) ค่าอัตราการนำไหลของปากใบและอัตราการคายระเหยของน้ำในระดับสูงจะเน้นการใช้เปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนร่วมกับดัชนีอื่น ๆ ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสง มาใช้เป็นดัชนีในการคัดเลือกสตรอเบอรี่ทนร้อนนั้นมีความเป็นไปได้สูง เนื่องจากเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนมีความสัมพันธ์ค่อนข้างดีกับการสังเคราะห์แสง

นอกจากนี้การศึกษาครั้งนี้ได้ใช้สารไกลซีนเบตาอิน (GB) ชักนำให้สโตรเบอร์มีความทนทานต่อความร้อน จากผลการทดลองพบว่า การให้ 1 - 5 mM GB ช่วยให้มีค่า Φ_i PSII และ F_v/F_m ลดลงน้อยกว่าตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียส และการให้ GB 5 mM มีเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนต่ำที่สุดเมื่ออยู่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง ดังนั้นจากผลการทดลองนี้จึงนำไปสู่ผลการทดลองถัดไปคือการให้ไกลซีนเบตาอินร่วมกับแคลเซียมคลอไรด์เพื่อชักนำให้สโตรเบอร์มีความทนทานต่อความร้อนได้ดีขึ้น จากการทดลองพบว่า การให้ GB และ CaCl_2 สามารถช่วยบรรเทาความเครียดจากอุณหภูมิสูงได้แสดงให้เห็นว่ามีค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนลดลง และมีค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง อัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการนำไหลของปากใบ และอัตราการคายระเหยของน้ำสูงกว่าตัวควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส นอกจากนี้การให้ 1 mM CaCl_2 และ 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 สามารถช่วยเพิ่มจำนวนไหล ความยาวไหล และจำนวนลูกไหลมากกว่าตัวควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส

จากการทดลองครั้งนี้พบว่า การใช้เปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนร่วมกับดัชนีอื่น ๆ ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสงมาใช้เป็นดัชนีในการคัดเลือกสโตรเบอร์ทนร้อนและการใช้สารเคมีชักนำให้สโตรเบอร์มีความทนทานต่อความร้อนเพิ่มขึ้นนั้นมีความเป็นไปได้สูง

Title	Evaluation on Heat Tolerance of Cultivated Strawberry Plants (<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> Duch)
Author	Miss Kannika Jantarot
Degree of	Master of Science in Horticulture
Advisory Committee Chairperson	Dr. Preeda Nathewet

ABSTRACT

Average global temperatures are expected continually to increase every year. It is well known that temperature is one of the most important factors for the growth of economic crops as well as strawberry plants. For strawberries, temperatures above 30 °C can directly affect the size and weight until growth is reduced. In this present study, the ability of heat tolerance in cultivated strawberry plants was examined using five varieties with some physiological indices including percentage of electrolyte leakage and others indices related to photosynthesis such as efficiency of photochemistry (Phi PSII), maximal efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m), net CO₂ assimilation rate (A), stomata conductance (gs), transpiration rate (E) and leaf temperature (Tl) by comparing strawberries cultivated under high temperature (35 ± 2 °C) and in control temperature (25 ± 2 °C) for 7 days. Results showed that under high temperature, Prarajchatan 60 cultivar had markedly the lowest leaf temperature (33.9 °C) and percentage of electrolyte leakages (13.86%) than the other remaining cultivars. Sachinoka cultivar had highest leaf temperature (35.4 °C) and Driscoll's had highest percentage of electrolyte leakages (43.3%). However, this study revealed that there was a significant relationship between percentage of electrolyte leakage with F_v/F_m , gs and E. Hence, percentage of electrolyte leakage together with other indices related to the process of photosynthesis could be highly used as an index in the selection of heat tolerant strawberries because percentage of electrolyte leakage showed more positive relationship with photosynthesis.

Besides, the study also investigated the use of glycine betaine (GB) to induce strawberries to heat tolerance. Results of this study indicated that application of 1-5 mM GB was able to slightly reduce Phi PSII and F_v/F_m much lower than the control (39 ± 2 °C) and applying 5 mM GB led to lowest percentage of electrolyte leakage under high temperature. Results of this

study were then used to combine with other results from the use of glycine betaine together with CaCl_2 to induce strawberries to become increasingly heat tolerant. Results indicated that use of GB and CaCl_2 was able to alleviate heat stress, showing that percentage of electrolyte leakage was reduced but Φ PSII, A, gs and E values were found higher than the control at $39 \pm 2^\circ\text{C}$. In addition, application of 1 mM CaCl_2 and 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 resulted to an increase in the number of runners, length of runners and number of daughter plants more than control at $39 \pm 2^\circ\text{C}$.

From this study, it was found that the use of percentage of electrolyte leakage together with other various indices related to photosynthesis as an index for the selection of heat tolerant strawberries and the use of chemicals to induce strawberries to increase their heat tolerance, could be highly feasible.

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบพระคุณอาจารย์ ดร.ปรีดา นาเทเวศน์ ประธานกรรมที่ปรึกษาที่ได้กรุณาให้คำแนะนำ คำปรึกษาในการวางแผนดำเนินงานทดลอง ตลอดจนช่วยตรวจแก้ไขเล่มวิทยานิพนธ์จนกระทั่งสำเร็จเป็นวิทยานิพนธ์ ขอขอบพระคุณอาจารย์ ดร.ประนอม ยังคำมัน และอาจารย์ ดร.สิริวัฒน์ สาครวาสี กรรมการที่ปรึกษาที่ให้ความอนุเคราะห์เป็นอย่างดี ทั้งด้านการศึกษา แนวความคิด ตลอดจนแก้ไขข้อบกพร่องจนกระทั่งสำเร็จเป็นวิทยานิพนธ์อย่างสมบูรณ์

ขอขอบคุณสาขาพืชผักที่ให้ความอนุเคราะห์ในด้านสถานที่สำหรับทำวิจัย

ขอกราบขอบพระคุณ คุณพ่อประหยัด และคุณแม่ประไพ จันทรส ผู้ให้กำเนิดที่ได้มอบโอกาสทางการศึกษาและสนับสนุนค่าใช้จ่ายในการศึกษาเล่าเรียนมาโดยตลอด ขอขอบคุณทุกคนในครอบครัว น้องๆนักศึกษาปริญญาโท ปริญญาตรีและอีกหลายท่านที่ไม่ได้เอ่ยนามในครั้งนี้นี้ที่คอยช่วยเหลือ เป็นกำลังใจตลอดระยะเวลาในการศึกษา

กรรณิการ์ จันทรส

ธันวาคม 2557

สารบัญ

	หน้า
บทคัดย่อ	(3)
ABSTRACT	(5)
กิตติกรรมประกาศ	(7)
สารบัญ	(8)
สารบัญตาราง	(10)
สารบัญภาพ	(11)
บทที่ 1 บทนำ	1
วัตถุประสงค์ของการศึกษา	4
ขอบเขตของการศึกษา	4
ประโยชน์ที่คาดว่าจะได้รับ	5
บทที่ 2 การตรวจเอกสาร	6
ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ของสตรอเบอรี่	6
อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางสรีรวิทยาของ สตรอเบอรี่	11
อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อความเสถียรของเชื้อหุ้มเซลล์	14
อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อประสิทธิภาพของกระบวนการสังเคราะห์แสง ของพืช	15
การใช้สารไกลซีนเบตาอินชักนำให้พืชมีความทนทานต่อความอุณหภูมิสูง	18
การให้แคลเซียมภายนอกเพื่อชักนำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูง	20
การใช้ไกลซีนเบตาอินร่วมกับแคลเซียมเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการชักนำให้พืช ทนทานต่ออุณหภูมิสูง	21
บทที่ 3 วิธีการวิจัย	23
สถานที่ดำเนินการวิจัย	23
การเตรียมต้นสตรอเบอรี่ก่อนย้ายเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ	23
การชักนำให้สตรอเบอรี่เกิดความเครียดภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง	23

ดัชนีชี้วัดความทนทานต่ออุณหภูมิสูงของสตรอบอรี่หลังจากชักนำให้เกิด	
ความเครียดภายใต้สภาพควบคุม	24
บทที่ 4 ผลการทดลองและวิจารณ์	29
ผลการทดลองที่ 1 การประเมินความสามารถในการทนร้อนในสตรอบอรี่	29
ผลการทดลองที่ 2 ศึกษาอิทธิพลของสารไกลซีนเบตาอื่นต่อการชักนำให้	
สตรอบอรี่ทนทานต่ออุณหภูมิสูง	36
วิจารณ์ผลการทดลอง	48
บทที่ 5 สรุปและข้อเสนอแนะ	57
สรุปผลการศึกษา	57
ข้อเสนอแนะ	58
บรรณานุกรม	59
ภาคผนวก	66
ภาคผนวก ก ประวัติผู้วิจัย	67

สารบัญตาราง

ตาราง		หน้า
1	คุณค่าทางอาหารของผลสตรอเบอรี่สดปั่นเปรียบเทียบกับราสเบอร์รี่และ บลูเบอรี่ (ในหนึ่งถ้วยขนาด 250 มิลลิกรัม)	10
2	ความสัมพันธ์ระหว่างดัชนีต่างๆทางสรีรวิทยา	36
3	อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อดัชนีการเจริญเติบโต ของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง	44

สารบัญภาพ

ภาพ	หน้า
1 แสดงการกระจายตัวของพืชในสกุล <i>Fragaria</i> spp	7
2 ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของสตรอเบอรี่	8
3 โครงสร้างของดอกสตรอเบอรี่	8
4 รูปทรงต่างๆของผลสตรอเบอรี่	9
5 ชั่วโมงการรับแสงต่อการพัฒนาส่วนต่างๆของสตรอเบอรี่	12
6 การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิพื้นผิวโลกตั้งแต่ปีค.ศ. 1880-2010	12
7 การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิในประเทศไทยตั้งแต่ปี พ.ศ. 2594 - 2550	13
8 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อการตอบสนองในกระบวนการทางสรีรวิทยาที่สำคัญของพืช	13
9 การลดลงของขนาดของผลและลักษณะที่ไม่เป็นที่ต้องการของตลาดของ สตรอเบอรี่พันธุ์ Nyoho (A) และ Toyonoka (B) ปลูกรายได้อุณหภูมิ 30/25 องศาเซลเซียส	13
10 การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างและพฤติกรรมของไขมัน ภายใต้อุณหภูมิสูงและต่ำ	14
11 การวัดค่าการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์	15
12 กระบวนการสังเคราะห์ไกลซีนเบตาอีนในพืช	18
13 กลไกการทำงานของสารไกลซีนเบตาอีนในการปกป้องพืชภายใต้สภาวะเครียดที่มีสาเหตุมาจากสิ่งแวดล้อม	20
14 บทบาทของแคลเซียมในเนื้อเยื่อพืชบริเวณ middle lamella และ ผนังเซลล์	21
15 เส้นทางการทำงานของไกลซีนเบตาอีนเพื่อเพิ่มความทนทานต่อสภาวะเครียดเกลือโดยการชักนำให้มีแสดงออกของยีน Heat shock proteins (HSPs) ผ่านการทำงานของแคลเซียม	22
16 ลักษณะของต้นสตรอเบอรี่ที่พร้อมเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ	24
17 การหาช่วงเวลาที่เหมาะสมในการล้างใบด้วย Deionized water ก่อนนำไปใช้ในการวัดค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน แลบลตลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE (n = 6)	29

ภาพ	หน้า
18 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนของสโตรเมอริ 5 พันธุ์ แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	31
19 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (PSII) ภายใต้สภาพที่มีแสง (Phi PSII) ในสโตรเมอริ 5 พันธุ์ แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	32
20 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง [$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$: maximal efficiency of PS II photochemistry] ในสโตรเมอริ 5 พันธุ์ แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	32
21 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการสังเคราะห์แสง (Net CO ₂ assimilation rate; A) แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	33
22 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการนำไหลของปากใบ (Stomata conductance; g _s) ของสโตรเมอริ 5 พันธุ์ แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	34
23 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E) ของสโตรเมอริ 5 พันธุ์ แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	34
24 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออุณหภูมิใบ (Leaf temperature; T _l) ของสโตรเมอริ 5 พันธุ์ แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)	35
25 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (Phi PSII) แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE (n = 6)	37
26 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE (n=6)	38
27 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินต่อแสดงค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน แอปคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE (n=6)	38
28 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน (%EL)	39
29 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสง (Phi PSII)	40
30 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m)	41

ภาพ	หน้า
31 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่ออัตราการสังเคราะห์แสง (Net photosynthetic rate; A)	41
32 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อการนำไพลของปากใบ (Stomata conductance; gs)	42
33 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่ออัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E)	43
34 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อน้ำหนักสดของต้นสตรอเบอรี่หลังชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 21 วัน	45
35 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อน้ำหนักแห้งของต้นสตรอเบอรี่หลังชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 21 วัน	45
36 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะของต้นสตรอเบอรี่หลังจากชักนำให้เกิดความเครียดจากอุณหภูมิสูงที่ 21 วัน (T 1; สภาพควบคุม 25 ± 2 องศาเซลเซียส, T 2; สภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส, T 3; 1 mM GB T 4; 5 mM GB T 5; 1 mM CaCl_2 T6; 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 T 7; 5 mM GB + 1 mM CaCl_2)	46
37 แผนภาพสมมติฐานอิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะทางสรีรวิทยาของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง	47
38 แผนภาพสมมติฐานอิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะทางการเจริญเติบโตและการเกิดความเครียดออกซิเดทีฟของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง	48

บทที่ 1

บทนำ

สตรอเบอรี่มีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Fragaria × ananassa* Duch อยู่ในวงศ์ *Rosaceae* จัดเป็นไม้ผลขนาดเล็กและเป็นพืชหลายฤดู (Perennials plant) ในอดีตสตรอเบอรี่ที่นิยมบริโภคเป็นกลุ่มพันธุ์ป่าเช่น *F. vesca* L. และ *F. chiloensis* L. แต่สตรอเบอรี่เหล่านี้มีผลขนาดเล็กและให้ผลผลิตที่ต่ำเลยไม่เป็นที่นิยมปลูก พันธุ์ที่เป็นพันธุ์การค้าในปัจจุบันคือ *F. × ananassa* มีโครโมโซม 8 ชุด ($2n=8x=56$) เกิดขึ้นซึ่งเกิดจากการผสมข้ามตามธรรมชาติระหว่าง *F. chiloensis* และ *F. virginiana* (Hancock, 1999) และหลังจากนั้นสตรอเบอรี่ถูกปรับปรุงพันธุ์โดยมนุษย์เรื่อยมาเพื่อให้มีรสชาติ กลิ่น และสีที่หลากหลย สตรอเบอรี่สามารถเพาะปลูกได้ตั้งแต่แถบขั้วโลกลงมาถึงพื้นที่ในเขตร้อน รวมถึงประเทศไทยแสดงให้เห็นถึงความสามารถในการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพภูมิอากาศและชนิดของดินที่มีความหลากหลาย

สตรอเบอรี่จัดว่าเป็นพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจของหลายประเทศเช่น อเมริกา ญี่ปุ่น สเปน จีน ฟินแลนด์ รวมทั้งประเทศไทยเนื่องจากผลของสตรอเบอรี่อุดมไปด้วยสารอาหารที่มีคุณค่าเช่น วิตามินซี ธาตุเหล็กและสารต้านอนุมูลอิสระชนิดต่างๆ สตรอเบอรี่เป็นผลไม้ที่สามารถใช้ได้ทั้งการรับประทานสดและใช้ในเชิงอุตสาหกรรมแปรรูป มูลค่าของผลผลิตสตรอเบอรี่ในประเทศไทยนั้นอยู่ที่ประมาณ 610 ล้านบาทต่อปี (กระทรวงเกษตรและสหกรณ์, 2557) ปัจจุบันประเทศไทยมีพื้นที่ปลูกสตรอเบอรี่ทั้งในพื้นที่ราบและพื้นที่สูงตั้งแต่ 900 เมตรเหนือระดับน้ำทะเลขึ้นไป โดยทั่วไปแล้วสตรอเบอรี่ที่ปลูกบนที่สูงจะให้ปริมาณผลผลิตและมีคุณภาพดีกว่าในพื้นที่ราบแหล่งผลิตสตรอเบอรี่หลักที่สำคัญได้แก่ ต.บ่อแก้ว อ. สะเมิง อ.แม่ริม อ.กัลยาณิวัฒนา อ. แม่แจ่ม และ อ.ฝาง จังหวัดเชียงใหม่ คอยดูงจังหวัดเชียงรายและในเขตพื้นที่สูงจังหวัดเลย เช่นภูเรือ ภูสอยดาวเป็นต้น โดยพื้นที่ดังกล่าวจะมีสภาพอากาศที่เริ่มเย็นลงตั้งแต่เดือนกันยายนโดยอุณหภูมิกลางวันจะลดลงเหลือประมาณ 16-18 องศาเซลเซียสในขณะที่เย็นกว่านั้นช่วงโม่งรับแสงต่อวันก็ลดลงสภาพเช่นนี้สามารถชักนำให้ต้นสตรอเบอรี่สร้างดอกและพัฒนาส่วนต่างๆของช่อดอกได้ (ณรงค์ชัย, 2543)

ในปัจจุบันอุณหภูมิของโลกมีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นเฉลี่ยประมาณ 0.2 องศาเซลเซียสต่อทศวรรษ (National Research Council, 2011) แนวโน้มของสภาพอากาศที่ร้อนขึ้นเรื่อยๆนี้ส่งผลกระทบต่ออย่างมากต่อภาคการเกษตร จากรายงานในปี ค.ศ. 1980 และ 1988 ของสหรัฐอเมริกา คลื่นความร้อนได้ส่งผลกระทบต่อ การเจริญเติบโตและผลผลิตทางการเกษตร โดยมีมูลค่าของความเสียหายประมาณ 55 และ 71 พันล้านดอลลาร์สหรัฐตามลำดับ เห็นได้จากผลการ

วิเคราะห์ข้อมูลสภาพอากาศและผลผลิตของข้าวสาลีและข้าวโพดในช่วงสามทศวรรษที่ผ่านมา (ค.ศ.1980-2008) แสดงให้เห็นว่าอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นเพียงหนึ่งองศาเซลเซียสอาจส่งผลให้ผลผลิตของข้าวสาลีและข้าวโพดทั่วโลกลดลงถึง 5.5 และ 3.8 เปอร์เซ็นต์ อย่างหลีกเลี่ยงไม่ได้ (Mittler et al., 2012) สภาพอุณหภูมิที่สูงขึ้นนั้นส่งผลกระทบต่อการผลิตสตรอเบอรี่ด้วยเช่นกัน เนื่องจากสตรอเบอรี่เป็นพืชที่ต้องการอากาศหนาวเย็นในการเจริญเติบโตโดยเฉพาะช่วงการชักนำให้เกิดตาดอกและให้ผลผลิต โดยอุณหภูมิที่เหมาะสมแก่การเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตอยู่ในช่วงอุณหภูมิ 15 - 28 องศาเซลเซียส (Hancock, 1999) ปัจจุบันนี้พื้นที่ในการปลูกสตรอเบอรี่ของประเทศไทยมีแนวโน้มลดลงเรื่อยๆเนื่องจากสภาพอากาศและสภาพแวดล้อมมีการเปลี่ยนแปลงไปก่อให้เกิดปัญหาต่างๆตามมาเช่น ความแห้งแล้งและการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิในหลายพื้นที่หากปลูกสตรอเบอรี่ในพื้นที่ที่มีสภาพอุณหภูมิสูงอาจส่งผลให้การเจริญเติบโต ความมีชีวิตของละอองเกสร (Ledesma and Sugiyama, 2005) ขนาดผล น้ำหนักผลและการให้ผลผลิตตกต่ำ รวมไปถึงทำให้คุณภาพของผลสตรอเบอรี่ลดลงทำให้ไม่เป็นที่ต้องการของตลาด (Wang and Camp, 2000; Kadir Sidhu 2006; Ledesma et al., 2008) การเพิ่มขึ้นของอุณหภูมินั้นอาจส่งผลกระทบโดยตรงต่อการเจริญเติบโต การสืบพันธุ์และการให้ผลผลิตของพืชหลายชนิดรวมถึงกิจกรรมต่างๆในทางสรีรวิทยาของพืช (Hasanuzzaman et al., 2013) เช่น การคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E) (Zhao et al., 2011) และอัตราการสังเคราะห์แสง (Guchou et al., 2007; Zhao et al., 2011) เป็นต้น จากรายงานการวิจัยหลายฉบับพบว่าผลกระทบของอุณหภูมิสูงส่งผลกระทบต่อกิจกรรมบางอย่างทางสรีรวิทยาเช่น พืชแต่ละสายพันธุ์ที่เจริญเติบโตภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงมีความสามารถในการสังเคราะห์แสงแตกต่างกันขึ้นอยู่กับสายพันธุ์และถิ่นกำเนิดของพืชเหล่านั้น (Guo, 2006; Xu et al., 2010) โดยทั่วไปแล้วสภาพอุณหภูมิสูงทำให้ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงทั้งในส่วนของการปฏิกิริยาใช้แสง (light reaction) และปฏิกิริยาการจับคาร์บอน (carbon reaction) ลดต่ำลงโดยเฉพาะอย่างยิ่งโปรตีน D1 ที่เป็นส่วนประกอบของ Photosystem II complex (PS II) ในปฏิกิริยาแสงที่มีความอ่อนไหวต่อสภาพอุณหภูมิสูงมาก (Willits and Peet, 2001) นอกจากนี้อุณหภูมิสูงสามารถบั่นทอนประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ Rubisco ในวัฏจักรคัลวิน (Calvin cycle) อีกด้วย (Michael and Steven, 2004) ผลการทดลองจำนวนมากแสดงให้เห็นว่าดัชนีที่เกี่ยวข้องกับการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ (chlorophyll fluorescence) สามารถบ่งชี้ผลกระทบของความเครียดที่มีต่อประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงของพืช (Maxwell, 2000; Baker, 2008) ดังนั้นดัชนีที่เกี่ยวข้องกับการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์เช่น ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (PSII) ภายใต้สภาพที่มีแสง (F_i/F_m) และประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) จึงถูกใช้อย่างกว้างขวางในการประเมินความเครียดในพืชหลายชนิดเช่น สตรอเบอรี่ (Ledesma et al., 2008)

มะเขือเทศ (Willits and Peet, 2001) องุ่น (Kadir and Sidhu, 2006) ไม้ผลเขตร้อนและกึ่งเขตร้อน (Weng and Lai, 2005) ในสภาวะอุณหภูมิสูงค่า Φ PSII และ F_v/F_m มีแนวโน้มลดลงเนื่องจากระบบแสงที่สองได้รับความเสียหายจากความร้อน โดยค่า Φ PSII นั้นมีความสัมพันธ์กับอัตราการดูดซึมก๊าซ CO_2 (Photosynthetic rate) อย่างใกล้ชิด (Ma et al., 2006)

สภาวะเครียดที่มีสาเหตุมาจากสภาพแวดล้อม (Abiotic stress) เช่น การขาดน้ำ อุณหภูมิสูง ความเค็มและความแห้งแล้ง สามารถเหนี่ยวนำให้พืชหลายชนิดมีการสังเคราะห์และสะสมสารอินทรีย์บางชนิดเช่น น้ำตาล ซูก้าแอลกอฮอล์ (polyols) โพลีน (Poline) หรือไกลซีนเบตาอีน (GB) ขึ้นภายในเซลล์ในปริมาณสูงโดยสารกลุ่มนี้ถูกเรียกรวมกันว่าสารคอมแพททิเบิลโซลูท (Compatible solute) ซึ่งมีคุณสมบัติในการบรรเทาความเครียดในพืชได้ ไกลซีนเบตาอีน (GB) เป็นหนึ่งในสารคอมแพททิเบิลโซลูทที่พบในปริมาณมากในพืชหลายชนิด เช่น บีต (*Beta vulgaris*) ผักโขม (*Spinacia oleracea*) ข้าวบาร์เลย์ (*Hordeum vulgare*) ข้าวสาลี (*Triticum aestivum*) และข้าวฟ่าง (*Sorghum bicolor*) (Yang et al., 2003) นอกจากนี้ยังมีพืชอีกหลายชนิดที่มีการสะสมไกลซีนเบตาอีนในระดับที่ต่ำมาก เช่น ข้าว (*Oryza sativa*) มัสตาด (*Brassica* spp.) อะราบิโดปซิส (*Arabidopsis thaliana*) และยาสูบ (*Nicotiana tabacum*) (Ashraf and Foolad, 2007) มีรายงานจำนวนมากที่แสดงให้เห็นว่าการให้ไกลซีนเบตาอีนกับพืชช่วยลดผลกระทบจากความเครียดที่เกิดจากสภาพแวดล้อมได้ (Sakamoto and Murata, 2002; Yang and Lu, 2005; Meloni and Martinez, 2009) ในพืชหลายชนิดความเข้มข้นของไกลซีนเบตาอีนมีความสัมพันธ์กับความทนทานต่อสภาวะเครียดต่างๆ (Kavi et al., 2005) เช่น ยาสูบที่ปลูกภายใต้สภาวะเครียดเกลือพบว่าต้นที่ได้รับไกลซีนเบตาอีนมีความทนทานต่อสภาวะเครียดเกลือมากกว่าต้นที่ไม่ได้รับ (Nasrin et al., 2009) อาจเนื่องมาจากพืชที่ได้รับไกลซีนเบตาอีนนั้นมีการสะสมแคลเซียมในรากและใบเพิ่มขึ้น โดยแคลเซียมทำหน้าที่เป็นตัวส่งสัญญาณขึ้นหูดิยภูมิและกระตุ้นให้มีการแสดงออกของยีน Heat shock proteins เพื่อป้องกันการเสียสภาพของโปรตีนและเยื่อหุ้มเซลล์ (Li et al., 2014) ดังนั้นการให้ไกลซีนเบตาอีนร่วมกับแคลเซียมอาจส่งผลให้พืชมีความทนทานต่อสภาวะเครียดได้ดีขึ้น

การปลูกสตรอเบอรี่เพื่อการค้านั้นประสบความสำเร็จเป็นอย่างมากในเขตพื้นที่อบอุ่น (Temperate) ซึ่งเป็นพื้นที่ที่มีอุณหภูมิโดยเฉลี่ยต่ำกว่าเขตร้อน (Tropical) (Hancock, 1999) อย่างไรก็ตามปริมาณการปลูกสตรอเบอรี่ในพื้นที่เขตร้อนรวมถึงในประเทศไทยมีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นถึงแม้จะมีพื้นที่ปลูกค่อนข้างจำกัด เนื่องจากในปัจจุบันความต้องการของตลาดทั้งในและต่างประเทศมีปริมาณมาก สตรอเบอรี่ที่ผลิตในเขตร้อนนั้นมีคุณภาพและปริมาณการให้ผลผลิตต่ำกว่าในเขตพื้นที่อื่นอันเนื่องมาจากสภาพอากาศร้อน การปรับปรุงพันธุ์สตรอเบอรี่เพื่อให้ได้พันธุ์ที่มีความสามารถในการทนร้อนจึงถือว่ามีความจำเป็นอย่างยิ่ง ในอดีตการประเมินความสามารถใน

การทรร้อนของสายพันธุ์สตรอบอรี่มักทำในสภาพแปลงเปิดโดยอาศัยการพิจารณาดัชนีที่เกี่ยวข้องกับการเจริญเติบโตเป็นหลัก อีกทั้งยังใช้ระยะเวลาในการประเมินสายพันธุ์ค่อนข้างนาน นอกจากนี้การปลูกในสภาพแปลงเปิดยังอาจประสบปัญหาความผันแปรของสภาพแวดล้อมหรือการรบกวนของปัจจัยภายนอกอื่นๆ เช่น ศัตรูพืช ด้วยเหตุนี้การปลูกสตรอบอรี่ในสภาพควบคุมร่วมกับการใช้ดัชนีทางสรีรวิทยาต่างๆ เพื่อประเมินความสามารถในการทรร้อนอาจให้ผลที่แม่นยำกว่าการคัดเลือกพันธุ์แบบดั้งเดิม การศึกษาในครั้งนี้จึงมีจุดมุ่งหมายหลักเพื่อเสาะหาดัชนีความทรร้อนที่แม่นยำและสะดวกสำหรับการพัฒนาสายพันธุ์สตรอบอรี่ทรร้อน นอกจากนี้ยังได้ทำการศึกษาการใช้สารเคมีเพื่อชักนำให้สตรอบอรี่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงด้วยเพื่อให้เป็นอีกทางเลือกหนึ่งในการช่วยบรรเทาปัญหาการผลิตสตรอบอรี่ในสภาพอุณหภูมิสูง

วัตถุประสงค์ของการศึกษา

1. เพื่อศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์และดัชนีทางสรีรวิทยาอื่นๆ เพื่อพัฒนาวิธีการที่แม่นยำในการบ่งชี้ความสามารถในการทรร้อนของประชากรสตรอบอรี่ที่มีความแตกต่างกันในระดับพันธุกรรม
2. เพื่อศึกษาหาความเข้มข้นที่เหมาะสมของไกลซินเบตาอินชักนำให้สตรอบอรี่มีความทนทานต่อความร้อน
3. เพื่อศึกษากลไกการทำงานของไกลซินเบตาอินร่วมกับการให้แคลเซียมเพื่อเพิ่มความสามารถในการทนทานต่อความร้อนในสตรอบอรี่

ขอบเขตของการศึกษา

ศึกษาวิธีการประเมินการทนทานต่อความร้อนของสตรอบอรี่พันธุ์การค้าทั้งหมด 5 พันธุ์ ได้แก่ พันธุ์ Driscoll's พันธุ์พระราชทาน 60 พันธุ์ 329 พันธุ์ Akihime และ พันธุ์ Sachinoka และการชักนำให้สตรอบอรี่มีความทนทานต่อความร้อนโดยใช้สารไกลซินเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ปลูกทดสอบในระบบไร่ดินแบบวัสดุปลูก ภายในห้องมีการควบคุมอุณหภูมิสองระดับ ได้แก่ 25/25 และ 39/29 องศาเซลเซียส ให้แสง $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR นาน 16/8 ชั่วโมง (กลางวัน/กลางคืน) โดยใช้แผนการทดลองแบบสุ่มบล็อกสมบูรณ์ (Randomized Complete Block Design ; RCBD) เพื่อทำการประเมินการทนทานต่อความร้อนด้วยการวัดค่าการเจริญเติบโต ได้แก่ จำนวนไหล จำนวนลูกไหล ความยาวไหล น้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งของต้นสตรอบอรี่ ไหล ลูกไหล

วัดค่าทางสรีระวิทยาได้แก่ กระบวนการสังเคราะห์แสงแบ่งออกเป็นสองส่วน ส่วนแรกคือปฏิกิริยาแสง (Light reaction) ได้แก่ ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองและประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง ส่วนที่สองคือปฏิกิริยาคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 reaction) ได้แก่อัตราการนำไหลของปากใบ อัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายระเหยของน้ำ อุณหภูมิใบและเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน

ประโยชน์ที่คาดว่าจะได้รับ

1. ทราบข้อมูลความแตกต่างของระดับการทนร้อนในสตรอเบอรี่พันธุ์ต่างๆ
2. ทราบถึงวิธีการที่รวดเร็วและแม่นยำในการคัดเลือกสายพันธุ์ทนร้อนในสตรอเบอรี่
3. ทราบถึงปริมาณสารเคมีที่ใช้ในการชักนำให้สตรอเบอรี่ทนร้อน

บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

สตรอเบอรี่ถูกนำเข้ามาในประเทศไทยในปี พ.ศ. 2477 โดยชาวอังกฤษที่ทำงานเกี่ยวกับป่าไม้ในจังหวัดเชียงใหม่ เริ่มแรกสายพันธุ์ที่นำเข้ามาคือสายพันธุ์พื้นเมืองซึ่งให้ผลผลิตต่ำ ผลมีขนาดเล็กและนิ่ม ต่อมาในปี พ.ศ. 2512 พระบาทสมเด็จพระเจ้าอยู่หัวภูมิพลอดุลยเดชฯ ได้ทรงก่อตั้งมูลนิธิโครงการหลวงขึ้น มูลนิธิโครงการหลวงได้มีการส่งเสริมให้มีการขยายพื้นที่และนำพันธุ์สตรอเบอรี่หลากหลายสายพันธุ์ต่างประเทศเข้ามาปลูกทดสอบและแนะนำวิธีการปลูกสตรอเบอรี่ให้กับชาวไทยภูเขาอย่างต่อเนื่องเพื่อทดแทนการปลูกฝิ่นและช่วยยกระดับความเป็นอยู่ของชาวไทยภูเขาให้ดีขึ้น นับตั้งแต่ปี พ.ศ. 2522 เป็นต้นมา สตรอเบอรี่จึงกลายเป็นพืชอีกชนิดหนึ่งที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจของประเทศไทย (ณรงค์ชัย, 2543)

ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ของสตรอเบอรี่

สตรอเบอรี่จัดอยู่ในตระกูล *Rosaceae* สกุล *Fragaria* มีจำนวนโครโมโซมพื้นฐาน $n = 7$ จำนวนโครโมโซมของพืชสกุลนี้มีตั้งแต่ $2n = 14$ ถึง $2n = 70$ สตรอเบอรี่จัดเป็นไม้ล้มลุกอายุหลายปี (Perennial plant) และมีการกระจายตัวตั้งแต่ทวีปยุโรป เอเชีย อเมริกาเหนือและอเมริกาใต้ (ภาพ 1) โดยพันธุ์สตรอเบอรี่ที่ปลูกเป็นการค้ามีชื่อวิทยาศาสตร์ว่า *Fragaria × ananassa* Duch. ซึ่งเกิดจากการผสมพันธุ์ระหว่าง *F. chiloensis* กับ *F. virginiana* (Darrow, 1966) มีจำนวนโครโมโซม $2n = 56$ (octaploids) (ชูพงษ์, 2531; Hancock, 1999) และมีลักษณะทางพฤกษศาสตร์ดังต่อไปนี้

ลำต้น

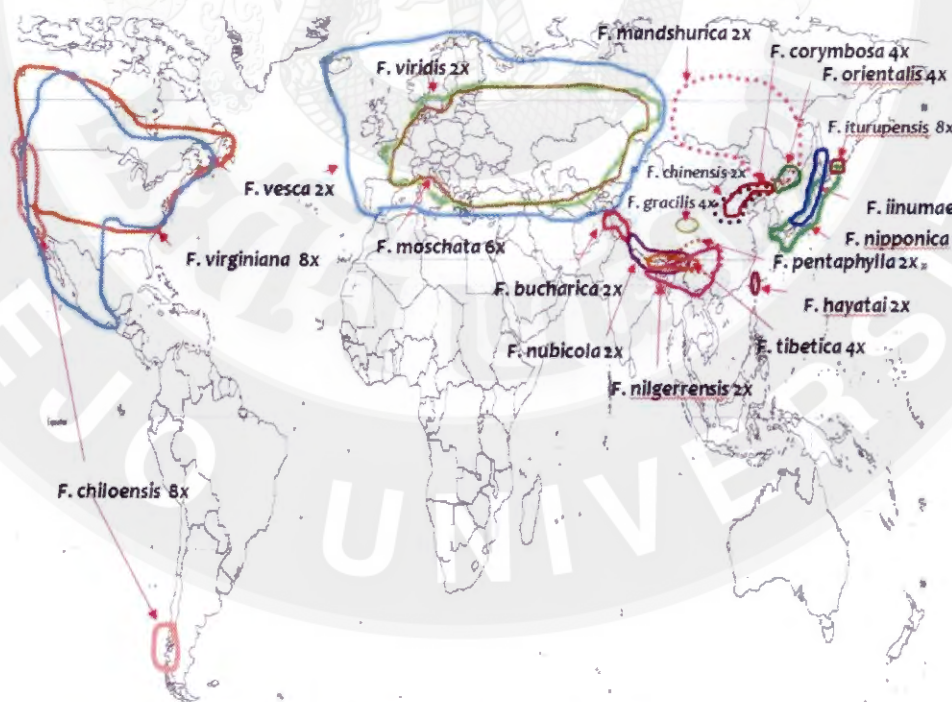
ลำต้นของสตรอเบอรี่เรียกว่าคราวน์ (crown) ลำต้นสั้นมีลักษณะเป็นข้อตามข้อมีตาที่สามารถเจริญไปเป็นอวัยวะต่างๆ ได้แก่ ตาที่เจริญไปเป็นใบ ลำต้นแขนง (branch crown) ตาดอก และตาที่เจริญไปเป็นไหล

ใบ

ลักษณะของใบสตรอเบอรี่จัดเป็นใบประกอบแบบมี 3 ใบย่อย (Trifoliate) หรือเป็นแบบอันอิกวอลลี อิมพาริพินเนท (unequally imparipinnate) คือใบย่อยข้างๆ ทั้งคู่ซึ่งปกติมีขนาดเล็กกว่าใบย่อยกลางเล็กน้อยแผ่นใบคล้ายรูปไข่ (obovate) จนถึงรูปค่อนข้างกลม (Rhomboidal) ขอบใบมีลักษณะเป็นหยักคล้ายฟันเลื่อย (Darrow, 1966)

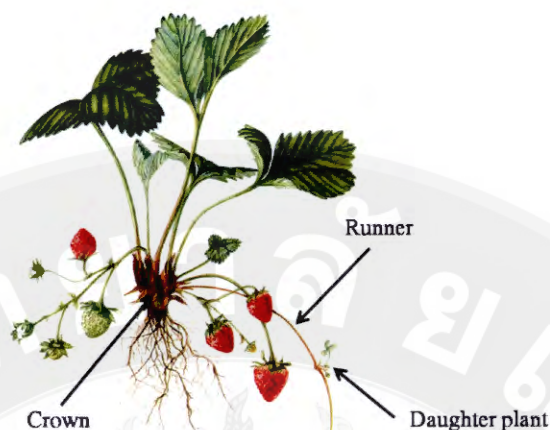
ไหล

ไหล (Runner/ stolon) คือส่วนขยายพันธุ์หลักแบบไม่อาศัยเพศของสตรอเบอรี่โดยยืดยาวออกมาจากซอกใบที่อยู่บริเวณลำต้น (ภาพ 2) ส่วนขนาดและความยาวของไหลนั้นขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมและการเจริญเติบโตของต้นแม่และลักษณะประจำพันธุ์ของสตรอเบอรี่แต่ละพันธุ์ด้วย ต้นแม่ที่แข็งแรงสามารถผลิตเส้นไหล (Stolon) ได้ประมาณ 10-15 เส้นต่อต้นและสามารถให้ลูกไหล (Daughter plant) ได้มากกว่า 100 ต้น (Hancock, 1999; ณรงค์ชัย, 2543)



ภาพ 1 แสดงการกระจายตัวของพืชในสกุล *Fragaria* spp.

ที่มา: Nathewet (2010)

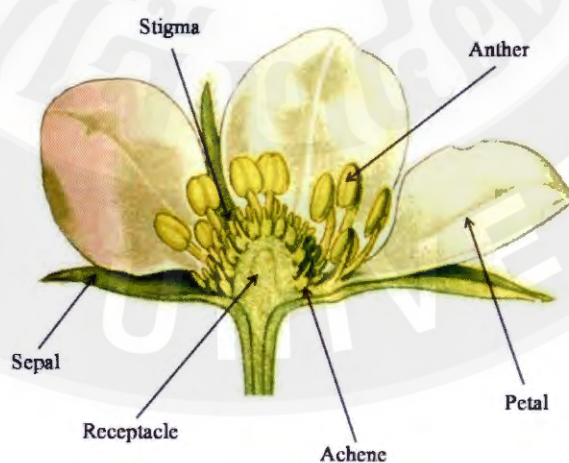


ภาพ 2 ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของสตรอเบอรี่

ที่มา: ดัดแปลงจาก ณรงค์ชัย (2543)

ดอก

ช่อดอกแบบไซม์ (cyme) มีประมาณ 3 - 5 ช่อ ช่อละ 8 - 15 ดอก ก้านดอกยาวเรียว ดอกของสตรอเบอรี่มีทั้งดอกตัวผู้ดอกตัวเมียและดอกสมบูรณ์เพศ ดอกมีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลาง 2 เซนติเมตร กลีบเลี้ยง (Sepal) สีเขียวมีจำนวน 5 กลีบ กลีบดอก (Petal) สีขาวมีจำนวน 5 กลีบ เกสรตัวผู้ (Anther) และเกสรตัวเมีย (Stigma) มีสีเหลืองอยู่กลางดอก ดังภาพ 3



ภาพ 3 โครงสร้างของดอกสตรอเบอรี่

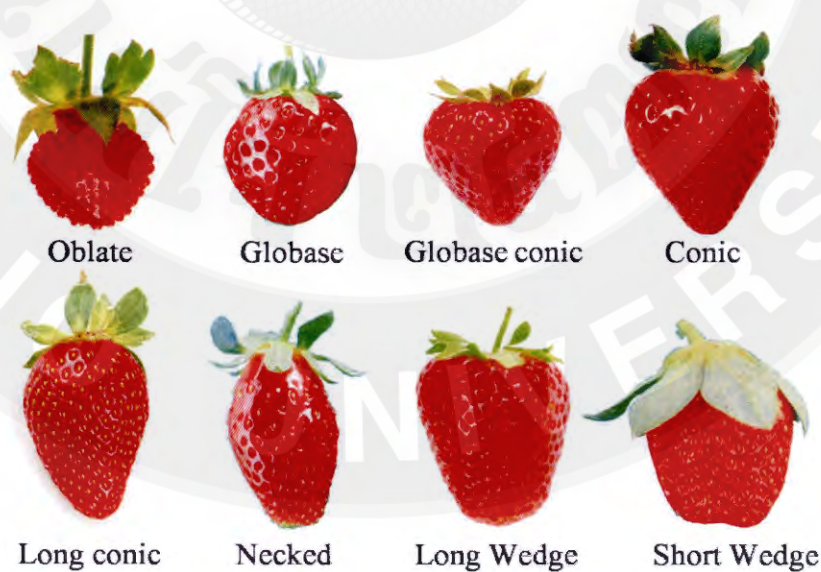
ที่มา: ดัดแปลงมาจาก Hancock (1999)

เมล็ด

เมล็ดหรืออะคีน (achene) อยู่บริเวณฐานของเกสรตัวเมียหลังจากที่เกสรตัวเมียได้รับการผสมพันธุ์ส่วนของ ovule achene จะพัฒนาและเจริญอย่างรวดเร็วฮอร์โมนออกซิน (Auxin) ถูกผลิตขึ้นส่งผลให้เนื้อโคครอบเมล็ดพองขยาย ผลมีการพัฒนาและขยายขนาด (ชูพงษ์, 2531)

ผล

ผลเป็นผลกลุ่ม (aggregate fruit) ผลย่อยแต่ละผลเรียกว่า อะคีน (achene) อยู่บนผิวของผล ผลของสตรอเบอรี่คือส่วนที่เจริญมาจากฐานรองดอก (receptacle) พัฒนาไปเป็นส่วนที่รับประทานได้ ระยะแรกผลสตรอเบอรี่มีสีเขียวแล้วค่อยๆเปลี่ยนเป็นสีขาวและกลายเป็นสีแดงเข้มเมื่อผลแก่ ผลของสตรอเบอรี่มีหลายรูปทรง เช่น ทรงกลมแป้น (Oblate) ทรงกลม (Globase) ทรงกลมปลายแหลม (Globase Conic) ทรงแหลม (Conic) ทรงแหลมยาว (Long conic) ทรงยาว (Necked) ทรงลิ้นยาว (Long Wedge) และทรงลิ้นสั้น (Short Wedge) มีหลายขนาดขึ้นทั้งนี้ขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมและสายพันธุ์ (Darrow, 1966; ชูพงษ์, 2531) ดังภาพ 4



ภาพ 4 รูปทรงต่างๆของผลสตรอเบอรี่
ที่มา: คัดแปลงมาจาก Darrow (1966)

คุณค่าทางอาหารของสตรอเบอรี่

ผลของสตรอเบอรี่มีกลิ่นหอม มีรสชาติตั้งแต่เปรี้ยวจนถึงหวาน รสชาติเหล่านี้ขึ้นอยู่กับชนิดและสายพันธุ์ของสตรอเบอรี่ ผลสดของสตรอเบอรี่อุดมไปด้วยวิตามินซี และโพแทสเซียมในปริมาณมาก อีกทั้งยังให้พลังงานถึง 50 แคลอรีต่อสตรอเบอรี่สดป่น 250 มิลลิกรัม โดยไม่มีไขมันดังตาราง 1

ตาราง 1 คุณค่าทางอาหารของผลสตรอเบอรี่สดป่นเปรียบเทียบกับราสเบอรี่และบลูเบอรี่ (ในหนึ่งถ้วยขนาด 250 มิลลิกรัม)

Nutrient	Units	Strawberry	Raspberry	Blueberry
Energy	Kcal	48	64	86
Protein	G	1.0	1.2	1.0
Fat	G	0.6	0.8	0.6
carbohydrates	g	11.0	11.0	21.6
Fibre	g	3.6	9.6	7.0
Iron	mg	0.6	0.8	0.2
Sodium	mg	2	0	10
Calcium	mg	22	28	10
phosphate	mg	30	16	16
vitamin A	iu	42	168	154
Thiamine	mg	0.04	0.00	0.08
riboflavin	mg	0.10	0.10	0.08
vitamin C	mg	90	32	20
Potassium	mg	262	198	136
Zinc	mg	0.20	0.58	0.16
Niacin	mg	0.4	1.0	0.4
vitamin B6	µg	92	74	128
Folacin	µg	28	??	22

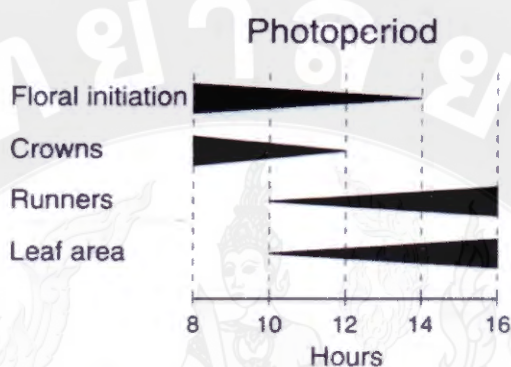
ที่มา: Nutrition Guide (2013)

อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อการเปลี่ยนแปลง ลักษณะทางสรีรวิทยาของสตรอเบอรี่

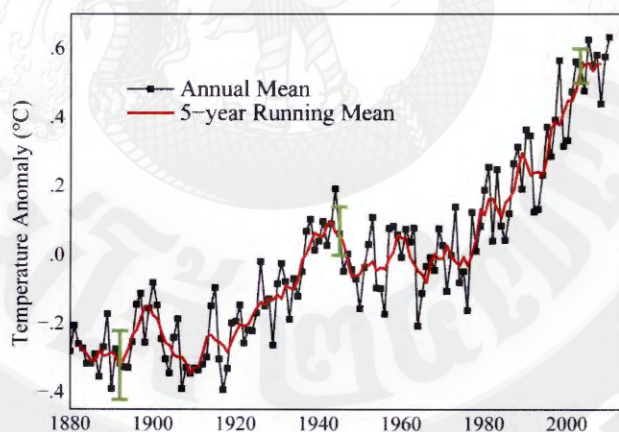
สตรอเบอรี่สามารถเจริญเติบโตได้ดีในเขตอบอุ่นและในพื้นที่เขาสูงของเขตร้อนชื้น ปัจจัยหลักทางสภาพแวดล้อมมีผลต่อการเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตของสตรอเบอรี่ คือ อุณหภูมิและแสง ในช่วงฤดูร้อนที่มีอุณหภูมิกลางวันเฉลี่ย 25-32 องศาเซลเซียสและมีช่วงแสงที่ขาวตั้งแต่ 14-16 ชั่วโมงต่อวันเป็นช่วงสภาพอากาศที่เหมาะสมสำหรับการเจริญเติบโตทางใบและไหล เหมาะสำหรับการผลิตไหลเพื่อนำไปปลูกในช่วงฤดูหนาวที่มีอุณหภูมิระหว่าง 15-28 องศาเซลเซียสซึ่งเป็นช่วงที่มีอุณหภูมิกกลางคืนในพื้นที่ภูเขาสูงเฉลี่ยอยู่ที่ 15-20 องศาเซลเซียสและมีช่วงแสงที่น้อยกว่า 14 ชั่วโมงต่อวันซึ่งเป็นสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมสำหรับการชักนำตาดอกและการออกดอกติดผลในสตรอเบอรี่ (ภาพ 5) ในปัจจุบันสภาพภูมิอากาศมีแนวโน้มการเปลี่ยนแปลงไปมากขึ้นเมื่อเทียบกับในอดีต (ภาพ 6 และ ภาพ 7) สาเหตุส่วนหนึ่งเกิดจากการผันแปรตามธรรมชาติ แต่สาเหตุหลักเกิดจากการกระทำของมนุษย์เช่น การเผาไหม้เชื้อเพลิงต่างๆในภาคอุตสาหกรรมและภาคการคมนาคม การทำลายทรัพยากรป่าไม้เป็นต้น กิจกรรมเหล่านี้ล้วนก่อให้เกิดการสะสมของก๊าซเรือนกระจก (Chlorofluorocarbon) ในชั้นบรรยากาศโลกและนำไปสู่ปรากฏการณ์เรือนกระจก สภาพการณ์เช่นนี้ส่งผลให้อุณหภูมิโลกเพิ่มสูงขึ้นและส่งผลเสียต่อความมั่นคงทางอาหารทั่วโลกเนื่องจากการผลิตในภาคการเกษตรได้รับผลกระทบในหลายด้านเช่น การแพร่ระบาดของโรคและแมลงศัตรูพืชที่มีความรุนแรงเพิ่มมากขึ้นเนื่องจากวงจรชีวิตของเชื้อโรคและแมลงสั้นลง (Firake et al., 2013) หรือปริมาณผลผลิตทางการเกษตรลดลงเนื่องจากความมีชีวิตของละอองเกสรลดลง (Zinn et al., 2010)

อุณหภูมิของโลกมีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นเฉลี่ย 0.2 องศาเซลเซียสต่อทศวรรษในช่วงปี ค.ศ. 1970 -2010 (ภาพ 6) (National Research Council, 2011) เฉพาะในประเทศไทยอุณหภูมิสูงสุดเฉลี่ยในช่วงปีพ.ศ. 2540-2550 มีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นประมาณ 0.3 องศาเซลเซียสและเมื่อพิจารณาในระยะยาวอุณหภูมิสูงสุดเฉลี่ยยังคงมีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นเช่นกัน (ภาพ 7) การเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิส่งผลเสียต่อการปลูกพืชหลายชนิดที่ต้องการสภาพอากาศเย็นในการเจริญเติบโตเช่น มะเขือเทศ สลัด (Hasanuzzaman et al., 2013) รวมถึงสตรอเบอรี่ (Hancock, 1999) ซึ่งอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตของแต่ละพืชมีความแตกต่างกันออกไปตามแต่ละชนิดของพืชและสายพันธุ์ หากอุณหภูมิเพิ่มสูงขึ้นเกินความเหมาะสมอาจส่งผลให้กิจกรรมของเอนไซม์ การสังเคราะห์แสง และการเจริญเติบโตของพืชลดลง (ภาพ 8) สำหรับสตรอเบอรี่นั้นอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตอยู่ในช่วง 15-28 องศาเซลเซียส (Hancock, 1999) โดยหากอุณหภูมิเพิ่มสูงไปกว่านี้อาจ

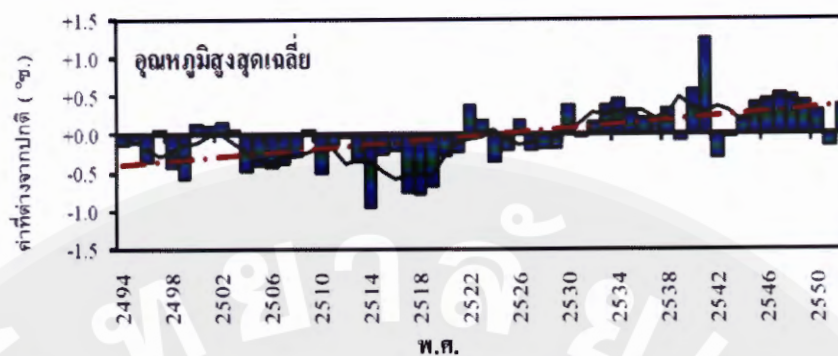
ส่งผลให้ควมมีชีวิตละอองเกสรลดลง (Ledesma and Sugiyama, 2005) และทำให้การติดผลของ
สตรอเบอรี่ไม่สมบูรณ์ ขนาดและน้ำหนักของผลต่ำ คุณภาพด้อยและไม่เป็นที่ต้องการของตลาด
(Ledesma et al., 2008) (ภาพ 9)



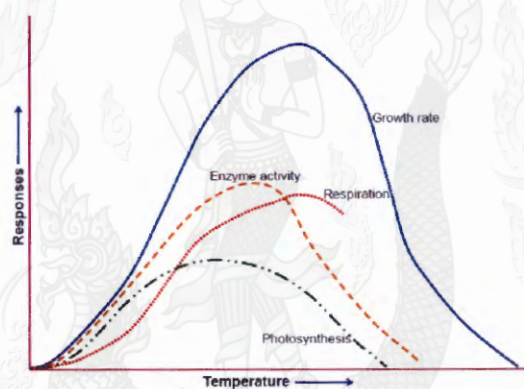
ภาพ 5 ชั่วโมงการรับแสงต่อการพัฒนาส่วนต่างๆของสตรอเบอรี่
ที่มา: Hancock (1999)



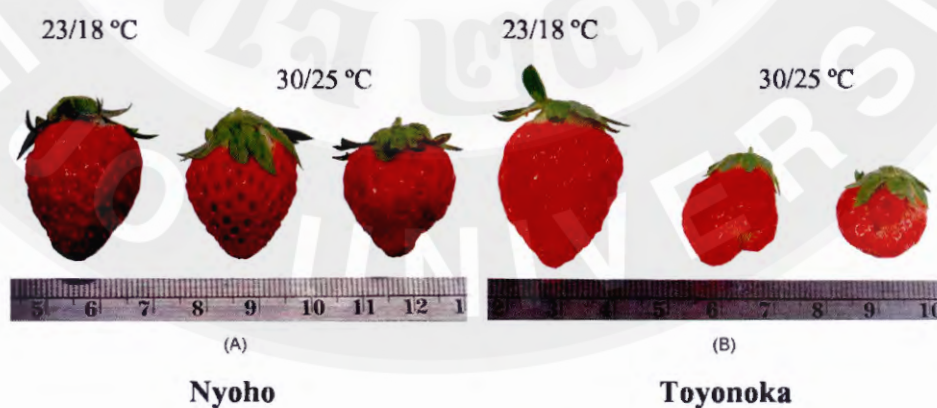
ภาพ 6 การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิพื้นผิวโลกตั้งแต่ปีค.ศ. 1880-2010
ที่มา: National Research Council (2011)



ภาพ 7 การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิในประเทศไทยตั้งแต่ปี พ.ศ. 2594 - 2550
ที่มา: ศูนย์ภูมิอากาศ (2552)



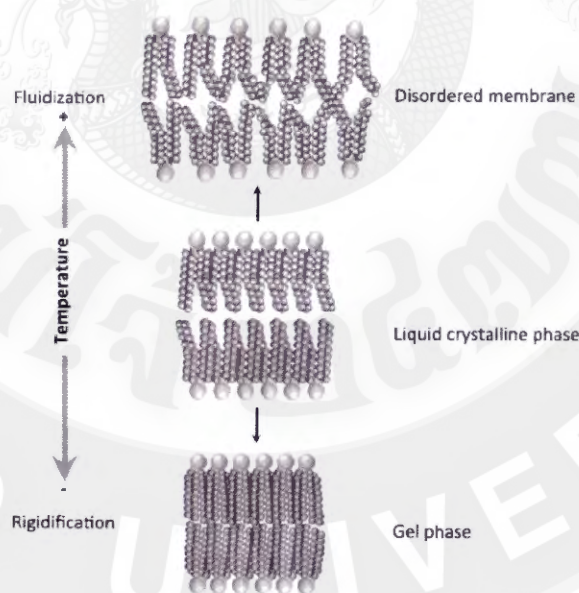
ภาพ 8 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อการตอบสนองในกระบวนการทางสรีรวิทยาที่สำคัญของพืช
ที่มา: Hasanuzzaman et al. (2013)



ภาพ 9 การลดลงของขนาดของผลและลักษณะที่ไม่เป็นที่ต้องการของตลาดของสตรอเบอรี่พันธุ์
Nyoho (A) และ Toyonoka (B) ปลูกภายใต้อุณหภูมิ 30/25 องศาเซลเซียส
ที่มา: Ledesma et al. (2008)

อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์

ในระดับเซลล์สภาพอุณหภูมิสูงส่งผลทำให้โครงสร้างและคุณสมบัติของไขมันบนเยื่อหุ้มเซลล์ของพืชเปลี่ยนแปลงไป (ภาพ 10) แสดงให้เห็นถึงเมื่ออุณหภูมิเพิ่มสูงขึ้นจะส่งผลให้ชั้นไขมันมีความหนืด (Fluidity) เพิ่มสูงขึ้นในทางกลับกันอุณหภูมิต่ำทำให้เกิดการหดตัวของชั้นไขมันส่งผลให้ความหนืดลดลง (Los et al., 2013) ซึ่งการเปลี่ยนแปลงทางโครงสร้างและคุณสมบัติของไขมันอันเนื่องมาจากอุณหภูมิสูงนี้อาจส่งผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงโดยเฉพาะในปฏิกิริยาใช้แสง (light reaction) เพราะเป็นปฏิกิริยาที่ตั้งอยู่บนเยื่อหุ้มไทลาคอยด์ซึ่งมีไขมันเป็นส่วนประกอบ นอกจากนี้อุณหภูมิสูงยังสามารถเหนี่ยวนำให้มีการสร้างอนุมูลอิสระเพิ่มขึ้น ซึ่งสามารถสร้างความเสียหายให้กับเยื่อหุ้มเซลล์ได้โดยการออกซิไดซ์โมเลกุลของไขมัน เรียกว่ากระบวนการนี้ว่า lipid peroxidation หากพืชมีปริมาณอนุมูลอิสระมากเกินไปที่เซลล์จะกำจัดได้ทันอาจมีผลทำให้เยื่อหุ้มเซลล์เกิดความเสียหายอย่างรุนแรงและเกิดการรั่วไหลของไอออนจากภายในสู่ภายนอกเซลล์จนนำไปสู่การเสียชีวิตของเซลล์ได้ (Camejo et al., 2005)

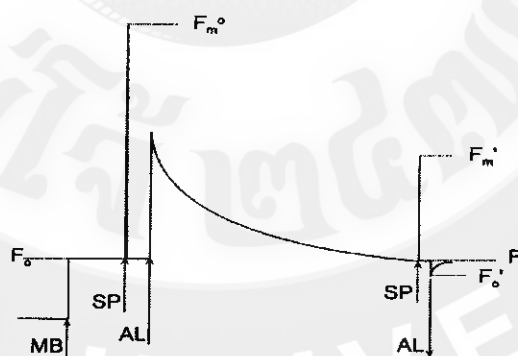


ภาพ 10 การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างและพฤติกรรมของไขมันภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงและต่ำ
ที่มา: Los et al. (2013)

ดังนั้นความสามารถในการทนทานต่ออุณหภูมิสูงของพืชแต่ละสายพันธุ์นั้นส่วนหนึ่งขึ้นอยู่กับเสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์ (Iba, 2002) ค่าความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ (Cell Membrane thermostability หรือ CMT) จึงถูกนำไปใช้เป็นดัชนีชี้วัดประกอบการประเมินความทนร้อนของพืชแต่ละสายพันธุ์ เนื่องจากเป็นวิธีการที่สามารถทำได้ง่ายและรวดเร็วด้วยการวัดค่าการนำไฟฟ้า (Electrical conductivity หรือ EC) ของสารละลาย วิธีการนี้ใช้ได้ผลดีมาแล้วในการระบุสายพันธุ์ทนร้อนในพืชบางชนิด เช่น ข้าวสาลี (Bajji et al., 2001) เบญจมาศ (Liu et al., 2014) และข้าว (Lei et al., 2013)

อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อประสิทธิภาพของกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช

กระบวนการสังเคราะห์แสงเป็นกระบวนการที่เปลี่ยนพลังงานแสงที่ตกกระทบกับใบพืชให้เป็นพลังงานเคมีเพื่อนำมาใช้ในการสร้างน้ำตาล พืชแต่ละชนิดมีความสามารถในการสังเคราะห์แสงแตกต่างกันออกไป ขึ้นอยู่กับปัจจัยต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกับพืชเช่น ลักษณะทางพันธุกรรม ลักษณะทางสัณฐานวิทยา และปัจจัยทางสภาพแวดล้อมเช่น แสง อุณหภูมิ และธาตุอาหาร ในการประเมินประสิทธิภาพของกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชนั้นถูกแบ่งออกเป็นสองส่วนคือปฏิกิริยาใช้แสง และปฏิกิริยาคาร์บอน



ภาพ 11 การวัดค่าการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์

ที่มา: Maxwell and Johnson (2000)

ปฏิกิริยาใช้แสง คือ กระบวนการสังเคราะห์แสงที่เปลี่ยนพลังงานแสงให้เป็นพลังงานเคมี โดยพลังงานแสงที่ตกกระทบใบพืชนั้นจะถูกระบบแสงที่สอง (PSII) นำแสงไปใช้เพื่อ

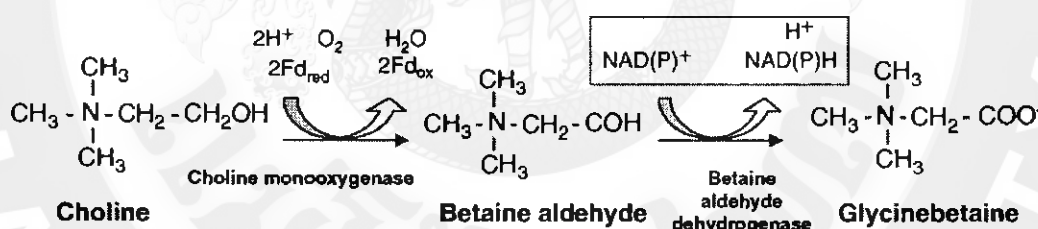
การแยกอิเล็กตรอนออกจากโมเลกุลของน้ำแล้วส่งผ่านไปตามส่วนประกอบต่างๆของปฏิกิริยาใช้แสงเพื่อผลิตพลังงาน ATP และ NADPH สำหรับใช้ในวัฏจักรคัลวิน พลังงานแสงทั้งหมดที่ตกกระทบใบพืชนั้นพืชไม่ได้ใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงทั้งหมด พลังงานแสงส่วนที่เหลือนี้เรียกว่าพลังงานส่วนเกิน ซึ่งพืชจะนำไปใช้ใน 3 กระบวนการเพื่อรักษาสมดุลในการดูดซับและการใช้ประโยชน์จากพลังงานแสง คือ 1) การปลดปล่อยพลังงานส่วนเกินออกมาในรูปของพลังงานความร้อน (non-photochemical quenching; NPQ) เพื่อปกป้องพลังงานส่วนเกินสร้างความเสียหายให้กับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง 2) พลังงานส่วนเกินถูกปลดปล่อยออกมาในรูปของการเรืองแสงทำให้ค่าการเรืองแสงที่วัดได้มีค่าสูง เนื่องจากศูนย์กลางของปฏิกิริยาอยู่ในสภาพปิดและจะลดลงเมื่อศูนย์กลางของปฏิกิริยาอยู่ในสภาพเปิดอีกครั้ง (photochemical quenching; qP) ในระยะนี้จะมีค่าการเรืองแสงลดลงและ 3) พลังงานส่วนเกินถูกนำไปใช้ในการสร้างอนุมูลอิสระโดยพลังงานส่วนเกินนี้ถูกส่งต่อไปกับออกซิเจนก่อให้เกิดอนุมูลอิสระซึ่งจะกระทบต่อศูนย์กลางของปฏิกิริยาของระบบแสงที่สองส่งผลให้มีการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ลดลง (Muller et al., 2001) ด้วยเหตุนี้การวัดการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ จึงถูกนำมาใช้เพื่อประเมินประสิทธิภาพในการใช้แสงของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพเครียดต่างๆที่เกิดจากสิ่งแวดล้อมซึ่งการวัดการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์สามารถวัดได้จากค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาวะที่มีแสง (Phi PSII) และประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) โดยการวัดค่า Phi PSII ทำได้ด้วยการวัดค่าการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ในขณะที่ใบได้รับความเข้มแสงปานกลางเรียกค่านี้นี้ว่า F_t และวัดการเรืองแสงอีกครั้งเมื่อให้ความเข้มแสงสูงมาก (Saturating light) จนทำให้การเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ทั้งหมดถึงจุดอิ่มตัว เรียกค่าการเรืองแสงนี้ว่า F_m' จากนั้นนำค่า F_t และ F_m' ไปคำนวณหาค่า Phi PSII ตามสูตร $\text{Phi PSII} = (F_m' - F_t)/F_m'$ (Maxwell and Johnson, 2000) ส่วนการวัดค่า F_v/F_m นั้นต้องให้ใบพืชอยู่ในที่มืดประมาณ 20-30 นาทีก่อนวัดค่าเพื่อให้ระบบแสงที่สองอยู่ในสภาพที่พร้อมรับพลังงานแสงหรือสภาพเปิด จากนั้นจึงให้แสงในระดับความเข้มที่ต่ำซึ่งพืชไม่สามารถนำไปใช้สังเคราะห์แสงได้ แล้วทำการวัดการเรืองแสงโดยค่าที่ได้นี้เรียกว่า F_o (minimum, quasi-dark fluorescence yield) จากนั้นเครื่องจะให้แสงที่มีความเข้มสูงมากทำให้ค่าการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ถึงจุดอิ่มตัว เรียกค่าการเรืองแสงนี้ว่า F_m (maximum total fluorescence yield) ทั้งสองค่านี้ใช้ในการคำนวณหาประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง (maximum quantum efficiency; F_v/F_m) ดังสมการ $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ (Brestic and Zivcak, 2014) สำหรับพืชที่เจริญเติบโตในสภาวะปกติ ค่านี้จะอยู่ที่ประมาณ 0.83 (Baker, 2008) และเมื่อพืชตกอยู่ในสภาพเครียดค่า F_v/F_m จะลดลง อาจแสดงให้เห็นว่าพืชมีความสามารถในการใช้พลังงานแสงได้น้อยลงจึงเรียกปรากฏการณ์นี้ว่า Photoinhibition (Muller et al., 2001) โดยทั่วไป

แล้วค่า F_v/F_m จะมีค่ามากกว่าค่า Φ_{PSII} เนื่องจากการวัดการเรืองแสงหลังจากที่ใบพืชอยู่ในความมืด ระบบแสงที่สองทั้งหมดจึงอยู่ในสภาพเปิดพร้อมรับพลังงานแสง

ปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอน คือกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรคัลวินโดยเอนไซม์รูบิสโก (Rubisco: Ribulose 1,5 bis-phosphate carboxylase) เพื่อสร้างน้ำตาลที่ดองใช้พลังงาน ATP และ NADPH จากปฏิกิริยาใช้แสง อย่างไรก็ตามความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของเอนไซม์รูบิสโกนั้นขึ้นอยู่กับความแปรผันของอุณหภูมิและค่าการนำไหลของปากใบซึ่งมีผลต่อการแพร่ผ่านของคาร์บอนไดออกไซด์จากภายนอกเข้าสู่ภายในใบพืช (Taiz and Zeiger, 2002; ภาควิชา, 2550) การประเมินปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนสามารถประเมินได้จากอัตราการแลกเปลี่ยนของก๊าซ ซึ่งประกอบด้วยค่าอัตราการนำไหลของปากใบ (Stomata conductance; g_s) อัตราการสังเคราะห์แสง (net photosynthetic rate; A) และอัตราการคายระเหยของน้ำ (transpiration rate; E) ค่าอัตราการนำไหลของปากใบสามารถบ่งบอกถึงอัตราการแพร่ผ่านของคาร์บอนไดออกไซด์จากปากใบเข้าสู่จุดที่เกิดปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งแสดงให้เห็นถึงประสิทธิภาพในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรคัลวิน (Calvin cycle) ที่มีความสัมพันธ์กับอัตราการสังเคราะห์แสง (Greer, 2012) แต่อย่างไรก็ตามการลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสงนั้นบางครั้งอาจเกิดขึ้นได้จากหลายสาเหตุ ซึ่งอาจเกิดจากการลดลงของค่าอัตราการนำไหลของปากใบเนื่องจากปากใบพืชปิดหรือเปิดแคบลงทำให้จำกัดการไหลผ่านของคาร์บอนไดออกไซด์ กรณีนี้เรียกว่า Stomata limitation (Steduto et al., 2000) การลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสงที่ไม่ได้เกี่ยวข้องกับค่าอัตราการนำไหลของปากใบ เรียกว่า non-stomata limitation อาจมีสาเหตุมาจากการลดลงของประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์รูบิสโก (Camejo et al., 2005) นอกจากนี้ค่าอัตราการนำไหลของปากใบยังมีความสัมพันธ์ที่ดีกับค่าอัตราการคายระเหยของน้ำ (Medrano et al., 2002) หากมีอัตราการคายระเหยของน้ำสูงอาจส่งผลทำให้อุณหภูมิใบมีค่าลดลง (Hasanuzzaman et al., 2013) ผลการศึกษาในงานวิจัยจำนวนมากได้ใช้อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซเป็นดัชนีระบุความทนทานต่อสภาวะเครียดร้อน และความแห้งแล้งเช่น หญ้า (Zhao et al., 2014) และสตรอเบอรี่ (Blanke and Cooke, 2004) อย่างไรก็ตามความทนทานต่อสภาวะเครียดต่าง ๆ นั้นส่วนหนึ่งขึ้นอยู่กับความสามารถในการแลกเปลี่ยนก๊าซของพืชแต่ละสายพันธุ์ ดังนั้นงานวิจัยครั้งนี้จึงเลือกใช้อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซเป็นดัชนีชี้วัดความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในสตรอเบอรี่

การใช้สารไกลซีนเบตาอีนชักนำให้พืชมีความทนทานต่อความอุณหภูมิสูง

พืชหลายชนิดเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะเครียดที่เกิดจากสภาพแวดล้อมเช่น ความเครียดจากเกลือ การขาดน้ำ และอุณหภูมิสูง จะมีการสะสมสารอินทรีย์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำเช่น ไกลซีนเบตาอีน (Glycine betaine) ซูก้าแอลกอฮอล์ (polyols) และโพลีน (Poline) โดยสารเหล่านี้ถูกเรียกว่าเป็นสารคอมแพทิเบิลโซลูทซึ่งมีคุณสมบัติละลายน้ำได้ดี มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำและสามารถสะสมอยู่ในเซลล์ได้ในปริมาณสูงโดยไม่ทำอันตรายต่อเซลล์พืช สารคอมแพทิเบิลโซลูทเป็นกุญแจสำคัญอีกตัวหนึ่งที่ช่วยปรับเปลี่ยนกลไกการตอบสนองต่อความเครียดของพืช การสะสมสารละลายเหล่านี้อาจช่วยสนับสนุนให้พืชมีความทนทานต่อความเครียดได้ดีขึ้น กระบวนการสังเคราะห์ไกลซีนเบตาอีนนั้นถูกสังเคราะห์ขึ้นมาในคลอโรพลาสต์ (ภาพ 12) จากเซอรีน (Serine) โดยเอทานอลเอไมด์ (ethanolamine) โคลีน (Choline) และเบตาอีนอัลดีไฮด์ (betaine aldehyde) โคลีนถูกเปลี่ยนไปเป็นเบตาอีนอัลดีไฮด์ด้วยโคลีนโมโนออกซิเจเนส (choline monooxygenase: CMO) จากนั้นถูกเปลี่ยนไปเป็นไกลซีนเบตาอีนโดยเบตาอีนอัลดีไฮด์ดีไฮโดรจิเนส (betaine aldehyde dehydrogenase: BADH) (Ashraf and Foolad, 2007)



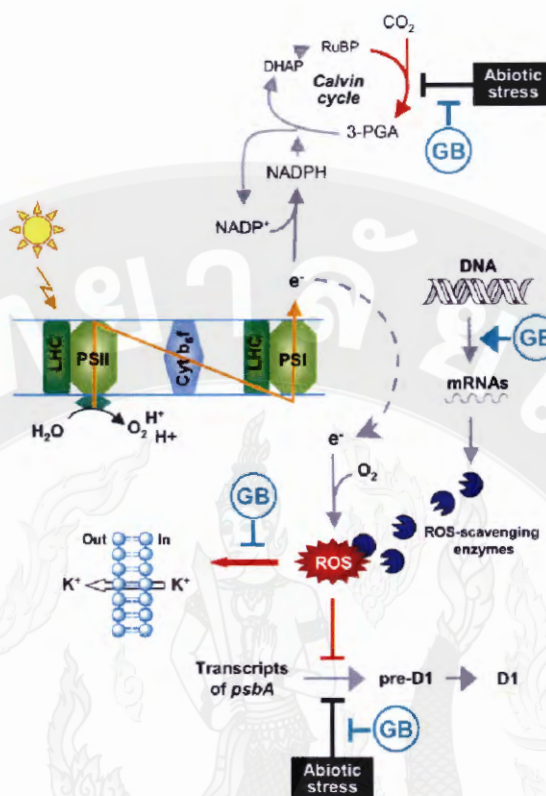
ภาพ 12 กระบวนการสังเคราะห์ไกลซีนเบตาอีนในพืช

ที่มา: Ashraf and Foolad (2007)

ผลการศึกษาหลายชิ้นพบว่าพืชที่อยู่ภายใต้สภาวะเครียดที่เกิดจากความแห้งแล้ง และเกลือพบว่าการสังเคราะห์และสะสมสารไกลซีนเบตาอีนเพิ่มมากขึ้น เช่น ข้าวสาลี (Ma et al., 2006; He et al., 2011) และ อ้อย (Patade et al., 2008) ไกลซีนเบตาอีนมีบทบาทสำคัญในการปรับตัวของพืช โดยไกลซีนเบตาอีนทำหน้าที่ช่วยรักษาเสถียรภาพของเยื่อหุ้มไทลาคอยด์และปกป้องกระบวนการสังเคราะห์แสงภายใต้สภาวะเครียด (Karabudak et al., 2014) ความสามารถในการสังเคราะห์สารไกลซีนเบตาอีนภายใต้สภาวะเครียดของพืชนั้นขึ้นอยู่กับชนิดและสายพันธุ์พืช (Ashraf and Foolad, 2007) อย่างไรก็ตามมีพืชหลายชนิดที่ไม่มีการสะสมไกลซีนเบตาอีนทั้งใน

สภาวะปกติและสภาวะเครียดเช่น สตรอเบอรี่ (*F. × ananassa*) (Rajashekar et al., 1999) ยาสูบ (*Nicotiana tabacum*) (Nasrin et al., 2009) และมะเขือเทศ (*Solanum lycopersicum*) (Karabudak et al., 2014) จากการศึกษาพืชเหล่านี้พบว่าทำให้ไกลซีนเบตาอื่นจากภายนอกสามารถบรรเทาความเครียดที่มีสาเหตุมาจากสิ่งแวดล้อมได้ เพราะเหตุนี้ในงานทดลองนี้จึงเลือกใช้สารไกลซีนเบตาอื่นชักนำให้สตรอเบอรี่ให้ทนทานต่อความร้อน

การให้ไกลซีนเบตาอื่นกับพืชนั้นสามารถช่วยให้พืชมีการตอบสนองและป้องกันตัวเองจากความเครียดได้ดีขึ้น โดยไกลซีนเบตาอื่นอาจทำหน้าที่ในการรักษาเสถียรภาพของเอนไซม์รูบิสโกภายใต้สภาวะเครียดส่งผลให้การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรคัลวินสามารถดำเนินต่อไปตามปกติ (Sakamoto and Murata, 2002) นอกจากนี้ภายใต้สภาวะเครียดยังส่งผลให้มีการสร้างอนุมูลอิสระที่มีออกซิเจนเป็นองค์ประกอบ (reactive oxygen species, ROS) ในปริมาณที่มากกว่าปกติโดยอนุมูลอิสระเหล่านี้สามารถยับยั้งการซ่อมแซมโปรตีน D1 ที่เป็นส่วนประกอบของศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงที่สองส่งผลให้การสังเคราะห์แสงถูกยับยั้ง (Photoinhibition) (Ohnishi and Murata, 2006) นอกจากนี้อนุมูลอิสระยังสามารถออกซิไดซ์ไขมันและโปรตีนบริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ก่อให้เกิดการรั่วไหลของไอออนจนนำมาสู่การเสื่อมสภาพของเซลล์พืชได้อีกด้วย ดังนั้นการให้ไกลซีนเบตาอื่นแก่พืชอาจช่วยในการรักษาเสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์โดยการกำจัดอนุมูลอิสระหรือกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับระบบการกำจัดอนุมูลอิสระ (ROS-scavenging enzymes) เช่น CAT และ SOD เป็นต้น (Ma et al., 2006) ทำให้มีปริมาณอนุมูลอิสระในเซลล์พืชลดลง (ภาพ 13)



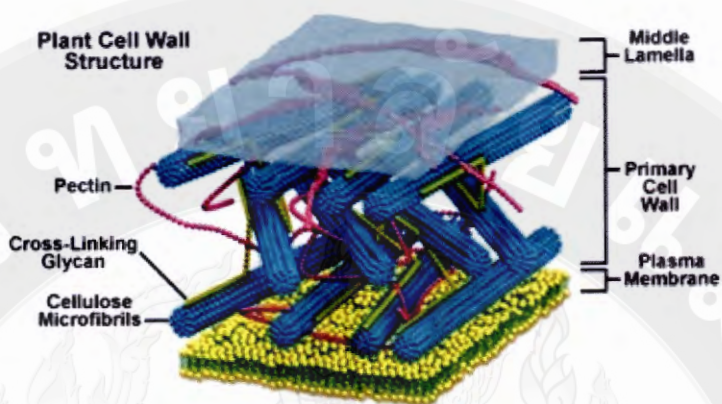
ภาพ 13 กลไกการทำงานของสาร ไกลซีนเบตาอินในการปกป้องพืชภายใต้สภาวะเครียดที่มีสาเหตุมาจากสิ่งแวดล้อม

ที่มา: Chen and Murata (2011)

การให้แคลเซียมภายนอกเพื่อชักนำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูง

แคลเซียมมีบทบาทที่สำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืชโดยทำหน้าที่ปกป้องชั้นมิดเดิลลามาเลลาจากการถูกย่อยสลายโดยเอนไซม์พอลิกลาแลกทูโรเนส (polygalacturonase) ซึ่งทำหน้าที่เร่งปฏิกิริยาการสลายเพกเทต ทำให้พืชสามารถทนทานต่อการย่อยสลายจากเอนไซม์ดังกล่าว ส่งผลให้ผนังเซลล์พืชมีความแข็งแรง โดยแคลเซียมจะทำปฏิกิริยากับเพกทิน (pectin) ทำให้เกิดปฏิกิริยาเชื่อมข้าม (crosslink) ระหว่างหมู่คาร์บอกซิล (carboxyl group -COOH) โดยแคลเซียมดึงหมู่คาร์บอกซิลจากสายของเพกทินสายหนึ่งให้จับกับหมู่คาร์บอกซิลของสายเพกทินอีกสายหนึ่งได้เป็นสารประกอบแคลเซียมเพกเทต (calcium pectate) ซึ่งไม่ละลายในน้ำจึงทำให้ผนังเซลล์แข็งแรง (ภาพ 14) หากพืชขาดแคลเซียมความเสถียรของผนังเซลล์จะลดลงเนื่องมาจากมีเอนไซม์พอลิกลาแลกทูโรเนสเพิ่มมากขึ้นทำให้โครงสร้างเนื้อเยื่อและผนังเซลล์ได้รับความเสียหาย ส่งผลให้

สารต่างๆที่มีโมเลกุลขนาดเล็กรั่วไหลออกมาจากเซลล์จนทำให้เกิดการตายของเซลล์ได้ (American Society of Plant Biologists, 2005; ขงยุทธ, 2552)



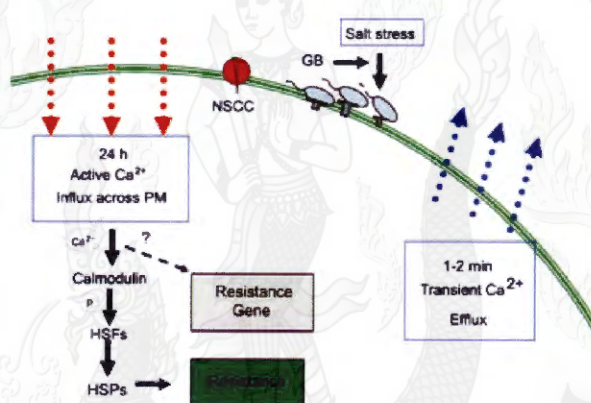
ภาพ 14 บทบาทของแคลเซียมในเนื้อเยื่อพืชบริเวณ middle lamella และ ผนังเซลล์

บทบาทที่สำคัญของแคลเซียมต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาโดยทำหน้าที่เป็นตัวส่งสัญญาณชั้นทุติยภูมิเพื่อให้พืชตอบสนองต่อสิ่งเร้าเช่น สภาวะเครียดต่างๆที่เกิดจากสิ่งแวดล้อม โดยกระตุ้นการทำงานของยีนเช่น Heat shock proteins (HSPs) และเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับระบบการกำจัดอนุมูลอิสระ เมื่อทำการทดลองปลูกแตงกวาภายใต้สภาวะอบอุ่นและความเข้มแสงต่ำ และทำการฉีดพ่น CaCl_2 พบว่าเมื่อแตงกวาได้รับ CaCl_2 ส่งผลให้ค่าอัตราการสังเคราะห์แสง กิจกรรมการทำงานของเอนไซม์รูบิสโก และ เอนไซม์ Catalase (CAT) เพิ่มขึ้นอีกทั้งยังมีปริมาณ MDA ลดลงเมื่อเทียบกับตัวควบคุมและสำหรับที่ทำให้สารเคมียับยั้งการทำงานของแคลเซียม (Liang et al., 2009) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าแคลเซียมมีความสำคัญต่อพืชทั้งในด้านการเจริญเติบโตและการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาเพื่อตอบสนองต่อความเครียดต่างๆที่เกิดจากสิ่งแวดล้อม

การใช้ไกลซีนเบตาอินร่วมกับแคลเซียมเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพ ในการชักนำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูง

อุณหภูมิถือเป็นปัจจัยที่สำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืช หากพืชได้รับอุณหภูมิสูงเป็นเวลานานส่งผลให้พืชมีการเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตลดลง นอกจากนี้ยังส่งผลให้กิจกรรมการทำงานของเอนไซม์ต่างๆลดลงอาจเนื่องมาจากเอนไซม์เสียสภาพ (Hasanuzzaman et al., 2013) การให้ไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการชักนำให้พืชทนทานต่ออุณหภูมิสูง เช่น ในยาสูบพบว่า การให้ไกลซีนเบตาอิน ภายใต้สภาวะเครียดเกลือสามารถช่วยให้พืชดูดซับ

หรือสะสมแคลเซียมเพิ่มขึ้นทั้งในส่วนของใบและราก (Li et al., 2014) ซึ่งแคลเซียมทำหน้าที่สำคัญคือเป็นตัวส่งสัญญาณขึ้นทุติยภูมิโดยการกระตุ้นการทำงานของ Calmodulin (CaM) ทำให้เกิดการสังเคราะห์โปรตีน HSPs เพื่อตอบสนองต่อสภาวะเครียด (ภาพ 15) โดย HSPs มีบทบาทสำคัญในการรักษาโปรตีนต่างๆให้อยู่ในสภาพปกติและซ่อมแซมโปรตีนที่เสียหายหรือได้รับความเสียหายจากสภาวะเครียดอีกทั้งยังทำหน้าที่รักษาความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์อีกด้วย (Wang et al., 2004) ฉะนั้นแล้วการวิจัยในครั้งนี้มุ่งเน้นการศึกษาการอิทธิพลของการให้ไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมแก่สตรอเบอรี่จากภายนอกภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงเพื่อชักนำให้สตรอเบอรี่มีความทนทานต่อความร้อนมากขึ้น



ภาพ 15 เส้นทางการทำงานของไกลซีนเบตาอินเพื่อเพิ่มความทนทานต่อสภาวะเครียดเกลือโดยการชักนำให้มีแสดงออกของยีน Heat shock proteins (HSPs) ผ่านทางการทำงานของแคลเซียม ที่มา: Li et al. (2014)

บทที่ 3

วิธีการวิจัย

การศึกษานี้เป็นการศึกษาหาวิธีการประเมินการทนทานและการชักนำให้ให้เกิดการทนทานต่อสภาวะอุณหภูมิสูงของสตรอเบอรี่ โดยใช้สตรอเบอรี่จำนวน 5 พันธุ์ ประกอบไปด้วย “Akihime”, “Driscoll's”, “พระราชทาน60”, “Sachinoka” และ “พันธุ์ 329”

สถานที่ดำเนินการวิจัย

ดำเนินการ ณ โรงเรือนพลาสติกและห้องควบคุมอุณหภูมิ $25/25 \pm 2$ และ $35/35 \pm 2$ อนาคตเกษตร สาขาพืชผัก คณะผลิตกรรมการเกษตร มหาวิทยาลัยแม่โจ้ อำเภอสันทราย จังหวัดเชียงใหม่ โดยเริ่มทำการทดลองตั้งแต่ เดือนมิถุนายน 2554 และสิ้นสุดการทดลองมิถุนายน 2557

การเตรียมต้นสตรอเบอรี่ก่อนเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ

ต้นสตรอเบอรี่ทั้งห้าพันธุ์ที่ใช้ในการทดลองถูกทำการขยายพันธุ์ด้วยไหล (Runner) โดยการปักชำลูกไหลสตรอเบอรี่แต่ละสายพันธุ์ลงในกระถางขนาด กระถาง 2 นิ้ว ที่บรรจุวัสดุปลูกขุยมะพร้าว โดยใช้ระยะเวลาในการชำไหลประมาณ 3-4 สัปดาห์ หลังจากนั้นเปลี่ยนกระถางเป็นขนาด 4 นิ้ว บรรจุวัสดุปลูกขุยมะพร้าวปล่อยให้เจริญเติบโต เป็นเวลา 3-4 สัปดาห์ โดยให้ปุ๋ย Hoagland ความเข้มข้น 1 เท่า สัปดาห์ละ 3 ครั้งก่อนนำต้นสตรอเบอรี่ไปใช้ในการทดลอง

การชักนำให้สตรอเบอรี่เกิดความเครียดภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง

เมื่อต้นสตรอเบอรี่อายุประมาณ 7-8 สัปดาห์ (ภาพ 16) สตรอเบอรี่แต่ละพันธุ์ถูกย้ายเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ ($25/25 \pm 2$ และ $35/35 \pm 2$ องศาเซลเซียส) ภายใต้สภาพการให้แสง $200 \mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR นาน 16/8 ชั่วโมง(กลางวัน/ กลางคืน) เพื่อทำการศึกษการประเมินทนร้อน โดยใช้สตรอเบอรี่พันธุ์ละ 5-6 ต้น และจัดวางในแผนการทดลองแบบสุ่มบล็อกสมบูรณ์ (Randomized Complete Block Design ; RCBD หรือ RBD) ทำการเก็บข้อมูลทางการเจริญเติบโต และทางสรีรวิทยาหลังจากชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาพควบคุม ให้ปุ๋ย Hoagland วันเว้นวันในระหว่างการทดลอง และในระหว่างวัน หากห้องควบคุมอุณหภูมิ $35/35 \pm 2$ องศาเซลเซียส

ไม่มีน้ำในถาดให้เติมน้ำเปล่าเพื่อป้องกันการเกิดสภาวะเครียดที่เกิดจากการขาดน้ำ (Drought stress) ร่วมด้วย



ภาพ 16 ลักษณะของต้นสตรอเบอรี่ที่พร้อมเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ

ดัชนีชี้วัดความทนทานต่ออุณหภูมิสูงของสตรอเบอรี่หลังจาก ชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาพควบคุม

ดัชนีทางการเจริญเติบโต ได้แก่ จำนวนใบ ความยาวใบ จำนวนลูกใบ น้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งของใบ ลูกใบและต้นสตรอเบอรี่

ดัชนีทางสรีรวิทยา ได้แก่ กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นกระบวนการที่พืชเปลี่ยนพลังงานแสงที่ตกกระทบกับใบพืชเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมีเพื่อนำมาใช้ในการสร้าง น้ำตาล แป้ง และคาร์โบไฮเดรต ความสามารถในการสังเคราะห์แสงแตกต่างกันออกไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช การประเมินความสามารถในการทนทานต่ออุณหภูมิสูงในสตรอเบอรี่นั้น ศึกษาในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงซึ่งแบ่งออกเป็นสองส่วน คือปฏิกิริยาใช้แสง และปฏิกิริยาคาร์บอน

ปฏิกิริยาใช้แสง ศึกษาจากการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ด้วยเครื่อง Fluorescence Monitoring System [(FMS-1); Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, U.K.] โดยการวัดค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพที่มีแสง (Quantum efficiency of PSII electron transport in illuminated leaf; Φ PSII) เริ่มจากเครื่องให้แสง Actinic light อ่านค่าได้ F_t จากนั้นให้แสงในความเข้มสูงมาก อ่านค่าได้ F_m' สองค่านี้ใช้ในการคำนวณ ดังสมการ

$$\Phi \text{ PSII} = (F_m' - F_t)/F_m'$$

ส่วนการวัดค่าประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่ส่องภายใต้สภาพมืด (maximum quantum efficiency of PSII ; F_v/F_m) ก่อนวัดค่า F_v/F_m ต้องให้พืชอยู่ในที่มีระยะหนึ่งประมาณ 20 - 30 นาทีเพื่อให้ระบบแสงที่ส่องอยู่ในสภาพที่พร้อมรับพลังงานแสงหรือสภาพเปิด จากนั้นเครื่องวัดการเรืองแสงของคลอโรฟิลล์โดยให้แสงอ่อนๆ ค่าที่อ่านได้คือ F_o (minimum, quasi-dark fluorescence yield) จากนั้นเครื่องให้แสงความเข้มสูงมาก (Saturating light) ทำให้อิเล็กตรอนเคลื่อนเข้าสู่ระบบแสงที่ส่องเป็นจำนวนมากส่งผลให้ระบบแสงที่ส่องอยู่ในสภาพปิด จึงทำให้เกิดการปลดปล่อยพลังงานออกมาในรูปของรังสีฟลูออเรสเซนซ์อ่านค่าได้ F_m (maximum total fluorescence yield) ทั้งสองค่านี้ใช้ในการคำนวณดังสมการ

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

ปฏิกิริยาคาร์บอน ศึกษาอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ได้แก่ อัตราการสังเคราะห์แสง (Net CO_2 assimilation rate; A) อัตราการนำไหลดของปากใบ (Stomata conductance; g_s) อัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E) อุณหภูมิใบ (Leaf temperature determination method; T_l) โดยใช้เครื่อง LCi-SD ADC BioScientific Ltd.

ดัชนีชี้วัดความเครียดออกซิเดชัน (Oxidation stress) โดยประเมินจากค่าความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์โดยการวัดความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ (Cell Membrane Thermostability หรือ CMT) ผ่านทางการวัดค่าการนำไฟฟ้า (Electrical conductivity หรือ EC) ของสารละลาย ซึ่งปริมาณการรั่วไหลของไอออนนี้มีความสัมพันธ์ในทางตรงกันข้ามกับความทนทานต่ออุณหภูมิสูงของพืชแต่ละสายพันธุ์ หลังจากชักนำให้เกิดความเครียด เลือกตัวอย่างใบอ่อนที่ผลิเต็มที่ (youngest fully expended leaves) ของสตรอเบอรี่ เจาะด้วยที่เจาะกระดาษ (ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางประมาณ 0.5 เซนติเมตร) แล้วนำแผ่นใบที่ได้จำนวน 6 แผ่นใส่ลงในหลอดทดลองสายพันธุ์ละ 6 ขั้ว จากนั้นเติม Double deionized water 10 มิลลิลิตรปิดด้วยฟลอยด์เก็บไว้ในที่มืดทั้งข้ามคืนประมาณ 14-16 ชั่วโมง หลังจากนั้นวัดค่าการนำไฟฟ้า (Electric Conductivity; EC) ค่าที่ได้จะเป็นการรั่วไหลของไอออนครั้งแรก นำไป Auto clave 15 นาทีเพื่อให้ไอออนทั้งหมดหลุดออกจากเนื้อเยื่อใบ จากนั้นทิ้งไว้ที่อุณหภูมิห้อง 25 องศาเซลเซียส 1 ชั่วโมง วัดค่าการนำไฟฟ้า (Electric Conductivity; EC) ค่าที่ได้จะเป็นการรั่วไหลของไอออนครั้งที่สองคำนวณหาค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนตามสูตร:

$$\text{เปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน} = \left[\frac{\text{ปริมาณไอออนที่รั่วไหลครั้งแรก}}{\text{ปริมาณไอออนที่รั่วไหลครั้งที่สอง}} \right] \times 100$$

วิเคราะห์ข้อมูล โดยการเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยและตรวจสอบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยโดยวิธี Duncan's New Multiple Range Test (DMRT) ที่ระดับนัยสำคัญ 0.05 ด้วยโปรแกรม Sirichai statistics 6.07

การทดลองที่ 1 การประเมินความสามารถในการทนร้อนของสตรอเบอรี่

การทดลองที่ 1.1 การหาช่วงเวลาที่เหมาะสมในการล้างใบสตรอเบอรี่เพื่อนำมาใช้ในการหาค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออน

การหาช่วงเวลาที่เหมาะสมในการล้างใบสตรอเบอรี่เพื่อนำมาใช้ในการหาค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออน คัดแปลงมาจาก Bajji et al. (2001) การทดลองนี้ใช้สตรอเบอรี่ 3 พันธุ์ ได้แก่ *F. iinumae* พันธุ์ Akihime และพันธุ์ 329 เลือกใบอ่อนที่ผลิเต็มที่ (Youngest fully expended leave) เจาะใบด้วยที่เจาะกระดาษขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 0.5 เซนติเมตร ใช้เนื้อเยื่อใบ 6 ชิ้นต่อหลอดทดลอง เติม Deionized water 10 ml ช่วงเวลาที่ใช้ในการล้างใบคือ 0-15, 15-30, 30-45 และ 45-60 นาที วัดค่าการนำไฟฟ้าทุกๆ 15 นาทีโดยเครื่อง Conductivity meter SC-170

การทดลองที่ 1.2 ประเมินความสามารถในการทนร้อนของสตรอเบอรี่ 5 พันธุ์

ต้นสตรอเบอรี่อายุประมาณ 7-8 สัปดาห์ได้แก่ พันธุ์พระราชทาน 60 พันธุ์ 329 พันธุ์ Sachinoka พันธุ์ Akihime และ พันธุ์ Driscoll's พันธุ์ละ 5-6 ต้น ย้ายเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ ($25/25 \pm 2$ และ $35/35 \pm 2$ องศาเซลเซียส) ให้น้ำ Hoagland ความเข้มข้น 1 เท่าวันเว้นวัน ในระหว่างวันหากห้องที่มีอุณหภูมิ 35 ± 2 องศาเซลเซียส ไม่มีน้ำในถาดจะให้น้ำเพิ่มเพื่อป้องกันการขาดน้ำ (Drought stress) บันทึกข้อมูลหลังจากชักนำให้เกิดความเครียด 7 วันโดยเลือกวัดที่ใบอ่อนที่ผลิเต็มที่ (Youngest fully expended leave) ได้แก่ ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพที่มีแสง (Φ PSII) การวัดค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพมืด (F/F_m) อัตราการสังเคราะห์แสง (A) อัตราการนำไหลของปากใบ (gs) อัตราการคายระเหยของน้ำ (E) และอุณหภูมิใบ (TI)

การทดลองที่ 2 ศึกษาอิทธิพลของสารไกลซีนเบตาอินต่อการชักนำให้สตรอเบอรี่ทนทานต่ออุณหภูมิสูง

ผลการทดลองที่ 2.1 การหาระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมของสารไกลซีนเบตาอินต่อการชักนำให้สตรอเบอรี่พันธุ์พระราชทาน 80 ทนทานต่ออุณหภูมิสูง

สตรอเบอรี่พันธุ์พระราชทาน 80 อายุ 7 - 8 สัปดาห์ถูกฉีดพ่นด้วย GB ที่ความเข้มข้น 1, 5 และ 10 มิลลิโมล (mM) ทิ้งไว้เป็นเวลานาน 24 ชั่วโมงก่อนย้ายเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ $25/25 \pm 2$ และ $35/35 \pm 2$ องศาเซลเซียส และจัดวางในแผนการทดลองแบบ RCBD ดังนี้

สิ่งทดลองที่ 1	Control (25 ± 2 องศาเซลเซียส)
สิ่งทดลองที่ 2	Heat stress (HS) (35 ± 2 องศาเซลเซียส)
สิ่งทดลองที่ 3	HS + 1 mM GB
สิ่งทดลองที่ 4	HS + 5 mM GB
สิ่งทดลองที่ 5	HS + 10 mM GB

สิ่งทดลองที่ 1 และ 2 ถูกฉีดด้วยน้ำเปล่าเพียงอย่างเดียวส่วนสิ่งทดลองที่ 3-5 สเปรย์ด้วย GB 1 5 และ 10 mM ตามลำดับ บันทึกข้อมูลหลังจากชักนำให้เกิดความเครียด 7 วัน เลือกวัดที่ใบอ่อนที่ผลเต็มที่ (Youngest fully expended leave) โดยบันทึกข้อมูลทางสรีรวิทยาได้แก่ ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพที่มีแสง (Φ PSII) การวัดค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองภายใต้สภาพมืด (F_v/F_m) อัตราการสังเคราะห์แสง (A) อัตราการนำไพลของปากใบ (gs) อัตราการคายระเหยของน้ำ (E) และอุณหภูมิใบ (Tl)

การทดลองที่ 2.2 การให้ไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการชักนำให้สตรอเบอรี่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงเพิ่มขึ้น

สตรอเบอรี่พันธุ์ "Festival" อายุ 7-8 สัปดาห์ สเปรย์ด้วย GB และ CaCl_2 ก่อนย้ายเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ $25/25 \pm 2$ และ $39/29 \pm 2$ องศาเซลเซียส ดังนี้

สิ่งทดลองที่ 1	Control ($25/25 \pm 2$ องศาเซลเซียส)
สิ่งทดลองที่ 2	Heat stress (HS) ($39/29 \pm 2$ องศาเซลเซียส)
สิ่งทดลองที่ 3	HS + 1 mM GB
สิ่งทดลองที่ 4	HS + 5 mM GB
สิ่งทดลองที่ 5	HS + 1 mM CaCl_2

สิ่งทดลองที่ 6 HS + 1 mM GB + 1 mM CaCl_2

สิ่งทดลองที่ 7 HS + 5 mM GB + 1 mM CaCl_2

ต้นศรอบอร์ถูกสเปรย์ด้วยสารไกลซินเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ตามสิ่งทดลองที่ได้กำหนดไว้ก่อนย้ายเข้าห้องควบคุมอุณหภูมิ ($25/25 \pm 2$ และ $39/29 \pm 2$ องศาเซลเซียส) นาน 24 ชั่วโมง สิ่งทดลองที่ 1 และ 2 สเปรย์ด้วยน้ำเปล่าเพียงอย่างเดียว หลังจากนั้นทำการชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงที่ $39/29 \pm 2$ องศาเซลเซียสนาน 2 7 14 และ 21 วัน บันทึกข้อมูลทางสรีรวิทยาได้แก่ เปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน ประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (Phi PSII) ประสิทธิภาพการทำงานของสูงสุดของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) อัตราการสังเคราะห์แสง (A) อัตราการนำไหลดของปากใบ (gs) และอัตราการคายระเหยของน้ำ (E) โดยทำการเลือกวัดข้อมูลจากใบอ่อนที่ผลิเต็มที่ (Youngest fully expanded leave) ส่วนการบันทึกข้อมูลทางการเจริญเติบโต บันทึกหลังจากชักนำให้เกิดความเครียด 21 วัน ประกอบไปด้วย จำนวนใบ ความยาวใบ จำนวนลูกใบ น้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งของใบ ลูกใบและต้นศรอบอร์

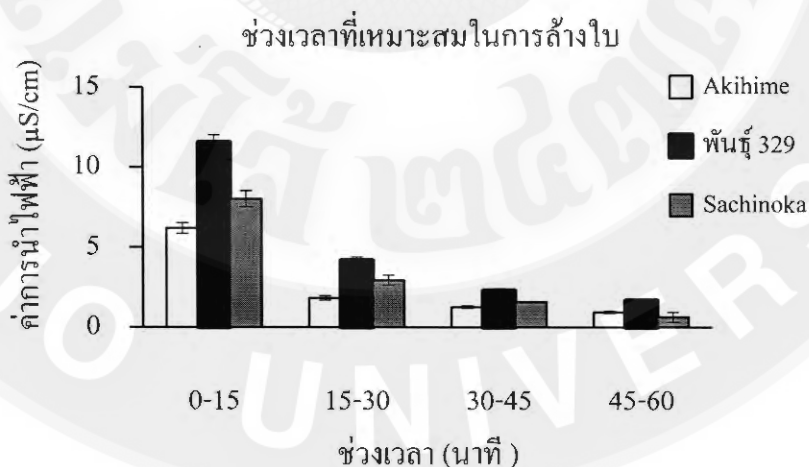
บทที่ 4

ผลการทดลองและวิจารณ์

ผลการทดลองที่ 1 การประเมินความสามารถในการทนร้อนในสตรอเบอรี่

ผลการทดลองที่ 1.1 การหาช่วงเวลาที่เหมาะสมในการล้างใบสตรอเบอรี่ก่อนนำไปใช้ในการวัดค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน

การรั่วไหลของไอออนจากภายในสู่ภายนอกเซลล์เป็นดัชนีหนึ่งที่ยิมนำมาใช้ในการประเมินความสามารถในการทนร้อนของพืช เนื่องจากสามารถทำได้ง่ายและรวดเร็ว แต่อย่างไรก็ตามในแต่ละพืชก็จะมีสภาวะที่เหมาะสมในการวัดค่า เช่น เวลาที่แตกต่างกันไป ในการทดลองครั้งนี้จึงได้ทำการหาช่วงเวลาที่เหมาะสมสำหรับการล้างไอออนออกจากใบสตรอเบอรี่ก่อนนำไปใช้ในการประเมินค่าการรั่วไหลของไอออน เทคนิคนี้ใช้เนื้อเยื่อใบสตรอเบอรี่ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 0.5 เซนติเมตร โดยผ่านการเจาะด้วยที่เจาะกระดาษ จึงเป็นอีกเหตุผลหนึ่งที่ต้องการล้างไอออนจากบาดแผล จากการทดลองซึ่งพบว่าระยะเวลาในการล้างไอออนออกจากบาดแผลของใบสตรอเบอรี่ทั้งสามพันธุ์พบว่าระยะเวลาที่ทำให้มีปริมาณไอออนหลุดออกมาเป็นจำนวนมากคือในช่วงเวลา



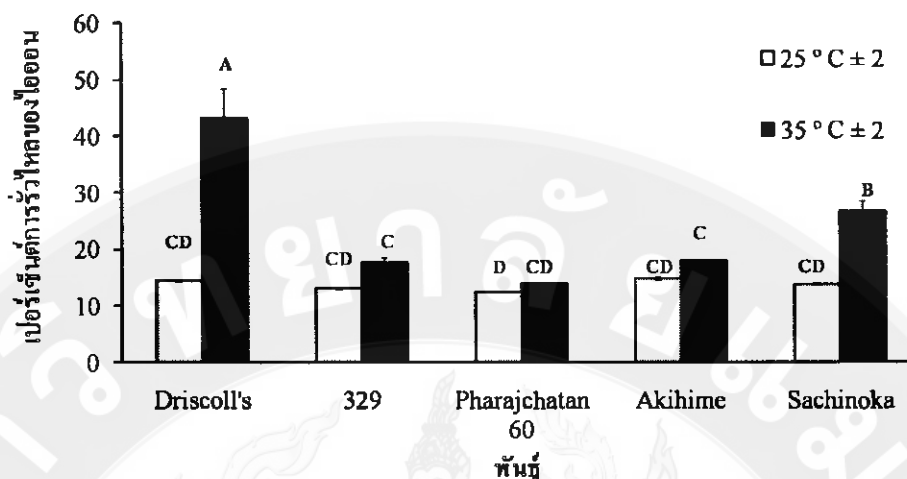
ภาพ 17 การหาช่วงเวลาที่เหมาะสมในการล้างใบด้วย Deionized water ก่อนนำไปใช้ในการวัดค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE

(n = 6)

15 นาทีแรก จากนั้นทุกๆ 15 นาที (30-60 นาที) ต่อมามีไอออนหลุดออกมาลดน้อยลง แสดงให้เห็นว่าไอออนที่หลุดมาจากบาดแผลถูกชะล้าง จากการทดลองนี้เวลาที่เหมาะสมสำหรับการล้างใบเพื่อล้างไอออนที่หลุดออกมาจากบาดแผลอยู่ที่ 15 นาที (ภาพ 17)

ผลการทดลองที่ 1.2 การประเมินความสามารถในการทนร้อนของสตรอบอรี่ 5 พันธุ์

อุณหภูมิถือว่าเป็นปัจจัยที่สำคัญต่อการเจริญเติบโตและการพัฒนาของพืช หากพืชได้รับอุณหภูมิที่ไม่เหมาะสมเช่น อุณหภูมิสูงหรือต่ำเกินไปก็จะส่งผลกระทบต่อพืชโดยตรงทั้งทางด้านการเจริญเติบโตและลักษณะทางสรีรวิทยา ผลการทดลองนี้แสดงให้เห็นว่าสตรอบอรี่ทุกพันธุ์เมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงที่ 35 ± 2 องศาเซลเซียสมีค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนเพิ่มสูงขึ้นโดยพันธุ์พระราชทาน 60 มีค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยที่สุดคือ 10.73% รองลงมาคือพันธุ์ “Akihime” (22.65%) พันธุ์ 329 (35.82%) พันธุ์ “Sachinoka” (94.17%) และพันธุ์ “Driscoll’s” มีค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนมากที่สุดคือ 200.98% เมื่อเทียบกันระหว่างห้องควบคุมอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสและห้องควบคุมอุณหภูมิ 35 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 18) จะเห็นได้ว่าความเสียหายหรือการบาดเจ็บของเนื้อเยื่อของสตรอบอรี่แต่ละพันธุ์นั้นแตกต่างกันอย่างเห็นได้ชัดเจน แต่ในสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสสตรอบอรี่ทุกพันธุ์ไม่มีความแตกต่างกันซึ่งโดยทั่วไปแล้วยังมีค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนสูงยิ่งแสดงให้เห็นว่าเนื้อเยื่อของสตรอบอรี่ถูกทำลายมากและจะไม่สามารถทนกับสภาวะอุณหภูมิสูง ณ จุดหนึ่งได้ ในที่สุด ส่วนพันธุ์ที่มีการร่วงไหลของไอออนต่ำในสภาวะอุณหภูมิสูงนั้นหมายถึงพืชสามารถทนต่อสภาพความเครียดจากอุณหภูมิสูงได้ดีและมีค่าความเสียหายของเซลล์เนื้อเยื่อต่ำ การทดลองนี้ได้แสดงให้เห็นว่าพันธุ์ที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงมากที่สุดคือพันธุ์พระราชทาน 60 และพันธุ์ที่อ่อนแอต่ออุณหภูมิสูงมากที่สุดคือพันธุ์ Driscoll’s

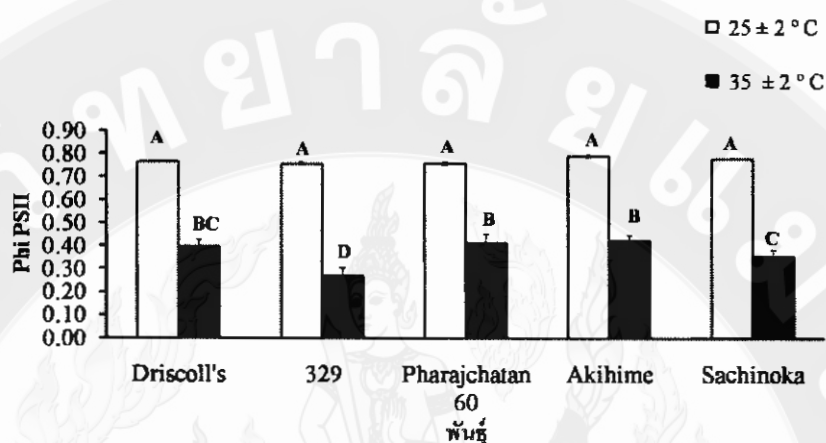


ภาพ 18 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อเปอร์เซ็นต์การรื้อไหลของไอออนของสตรอเบอรี่ 5 พันธุ์ แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)

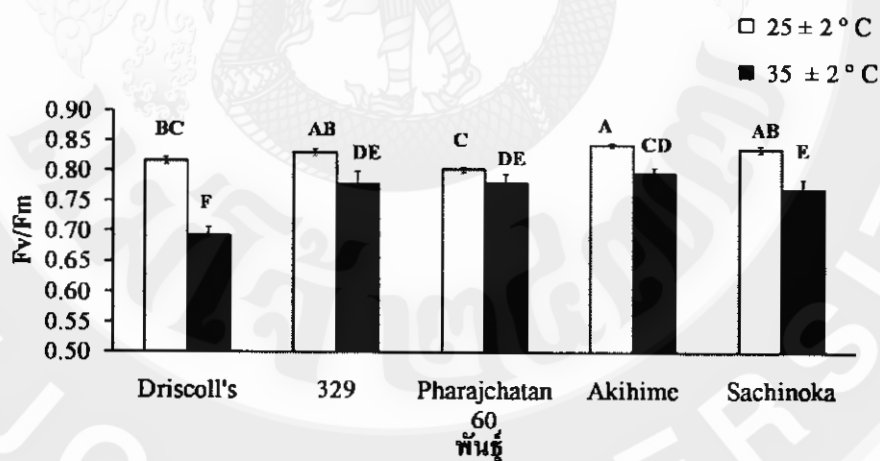
ปฏิกิริยาใช้แสง

จากการศึกษาผลของอุณหภูมิสูงต่อปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสงภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (35 ± 2 องศาเซลเซียส) พบว่าอุณหภูมิสูงส่งผลกระทบต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (Phi PSII) ของสตรอเบอรี่ทั้ง 5 พันธุ์อย่างเห็นได้ชัดเจน โดยประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองของสตรอเบอรี่ทุกพันธุ์ในสภาวะอุณหภูมิสูงลดลงต่ำกว่าสภาวะอุณหภูมิปกติประมาณ 50% อย่างมีนัยสำคัญ (ภาพ 19) ซึ่งให้เห็นว่าระบบแสงที่สองของทุกพันธุ์ถูกยับยั้งประสิทธิภาพการทำงาน อาจมีความเป็นไปได้ว่าระบบแสงที่สองได้รับความเสียหายจากอุณหภูมิสูงโดยพันธุ์ที่ได้รับผลกระทบมากที่สุดคือพันธุ์ 329 รองลงมาคือ พันธุ์ “Sachinoka” พันธุ์ “Akihime” พันธุ์ “Driscoll's” และพันธุ์พระราชทาน 60 ตามลำดับ นอกจากการวัดค่า Phi PSII แล้วยังได้ทำการวัดดัชนีที่เกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาใช้แสงอีกหนึ่งดัชนี คือประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) (ภาพ 20) โดยการชักนำให้ระบบแสงที่สองอยู่ในสภาพเปิดพร้อมรับพลังงานแสงเพื่อวัดความเสียหายของระบบแสงที่สองและระบบแสงที่สองที่ใช้งานได้จริง แสดงให้เห็นว่าประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สองของสตรอเบอรี่ทั้ง 5 พันธุ์ในสภาวะอุณหภูมิสูงมีความแตกต่างกัน โดยมีสตรอเบอรี่ทุกพันธุ์มีค่า F_v/F_m ลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับระหว่างห้องควบคุมอุณหภูมิ 25 ± 2 และ 35 ± 2 องศาเซลเซียสโดยทั่วไปแล้วพืชที่อยู่ในสภาวะปกติจะมีค่า F_v/F_m ประมาณ 0.8 จากการทดลองนี้ได้ชี้ให้เห็นว่าระบบแสงที่สองของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงได้รับความเสียหาย จากการทดลองนี้สายพันธุ์สตรอเบอรี่ที่ระบบแสงที่

สองได้รับความเสียหายจากอุณหภูมิสูงน้อยที่สุดคือพันธุ์พระราชทาน 60 รองลงมาคือพันธุ์ “Akihime” พันธุ์ 329 พันธุ์ “Sachinoka” ตามลำดับ และพันธุ์ที่ระบบแสงที่สองได้รับความเสียหายมากที่สุดคือ พันธุ์ “Driscoll's”



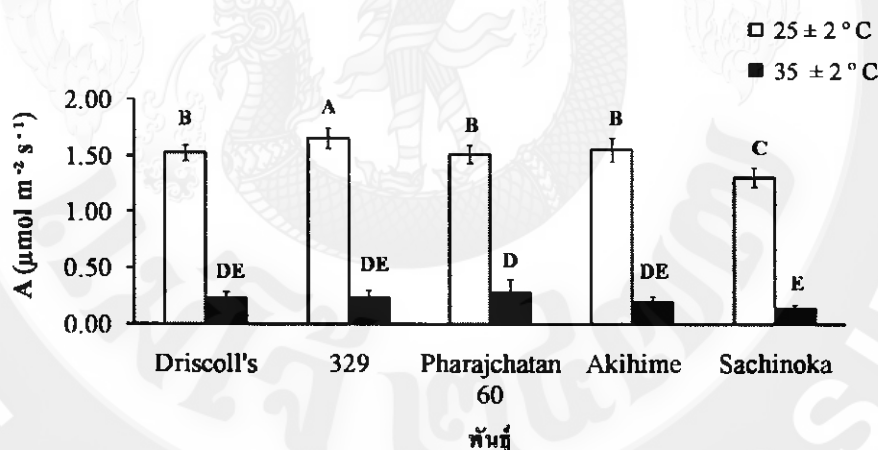
ภาพ 19 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (PSII) ภายใต้สภาพที่มีแสง (Phi PSII) ในสตรอเบอรี่ 5 พันธุ์ แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)



ภาพ 20 อิทธิพลของอุณหภูมิต่อประสิทธิภาพการทํางานสูงสุดของระบบแสงที่สอง [$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$; maximal efficiency of PS II photochemistry] ในสตรอเบอรี่ 5 พันธุ์ แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)

ปฏิกิริยาการรับบอน

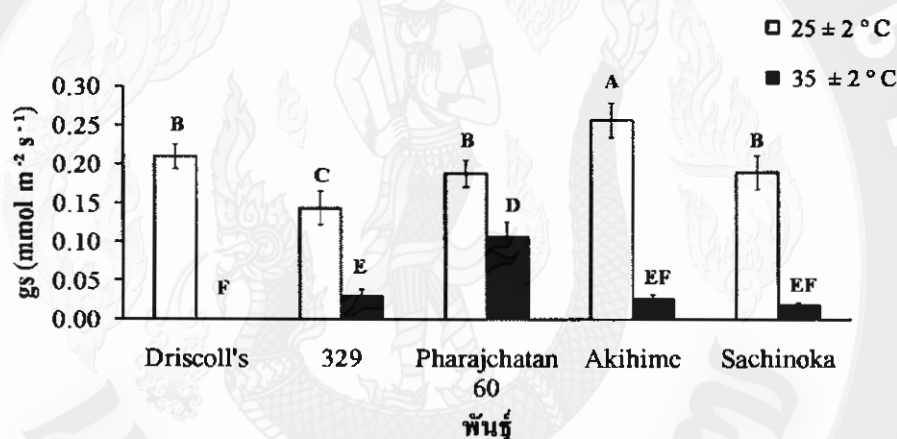
จากการศึกษาอิทธิพลของสภาวะอุณหภูมิสูงต่อการเปลี่ยนแปลงของปฏิกิริยาการรับบอนไดออกไซด์ในสตรอเบอรี่ การศึกษาครั้งนี้ได้ทำการวัดค่าต่างๆ ที่เกี่ยวข้องดังนี้ อัตราการสังเคราะห์แสง (Net CO₂ assimilation rate; A) อัตราการนำไหลดของปากใบ (Stomata conductance; gs) อัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E) และอุณหภูมิใบ (Leaf temperature; Tl) ผลการศึกษาพบว่าค่าอัตราการสังเคราะห์แสงของสตรอเบอรี่ทุกพันธุ์ที่อยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (35 ± 2 องศาเซลเซียส) ลดลงอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 5 เท่าเมื่อเทียบกับสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 21) โดยสายพันธุ์ที่มีอัตราการสังเคราะห์แสงต่ำที่สุดคือ พันธุ์ Sachinoka นอกจากนี้ยังพบว่าการลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสงมีความสัมพันธ์กับค่าอัตราการนำไหลดของปากใบ (ตาราง 2) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าอัตราการนำไหลดของปากใบอาจมีผลต่อค่าอัตราการสังเคราะห์แสงกล่าวคือถ้ามีค่าอัตราการนำไหลดของปากใบสูงอาจส่งผลให้สตรอเบอรี่มีอัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้น



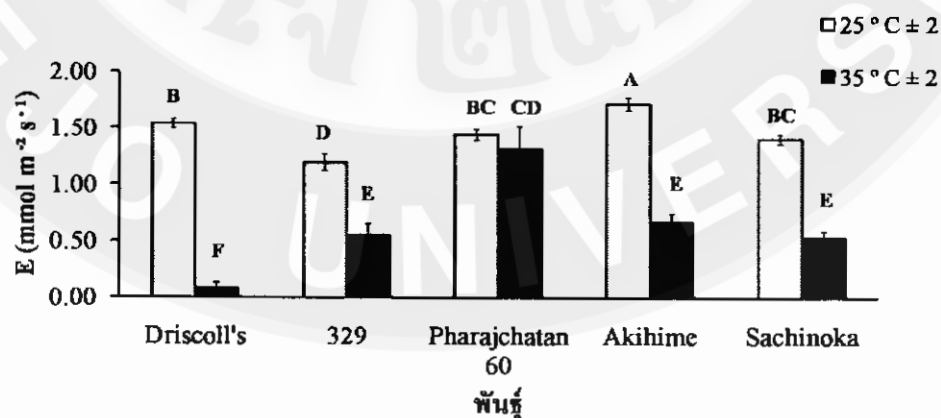
ภาพ 21 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการสังเคราะห์แสง (Net CO₂ assimilation rate; A) แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)

สำหรับค่าอัตราการนำไหลดของปากใบภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (35 ± 2 องศาเซลเซียส) พบว่ามีค่าลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสโดยภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงพันธุ์พระราชทาน 60 มีค่าอัตราการนำไหลดของปากใบมากที่สุด รองลงมาคือ พันธุ์ “Sachinoka” พันธุ์ 329 พันธุ์ “Akihime” ตามลำดับและพันธุ์ “Driscoll's” ไม่สามารถวัดค่าอัตราการนำไหลดของปากใบได้ซึ่งอาจเนื่องมาจากปากใบปิด (ภาพ 22) นอกจากนี้ยังพบว่าอุณหภูมิสูงส่งผลกระทบต่ออัตราการคายระเหยของน้ำในสตรอเบอรี่ทุกพันธุ์ (ภาพ 23)

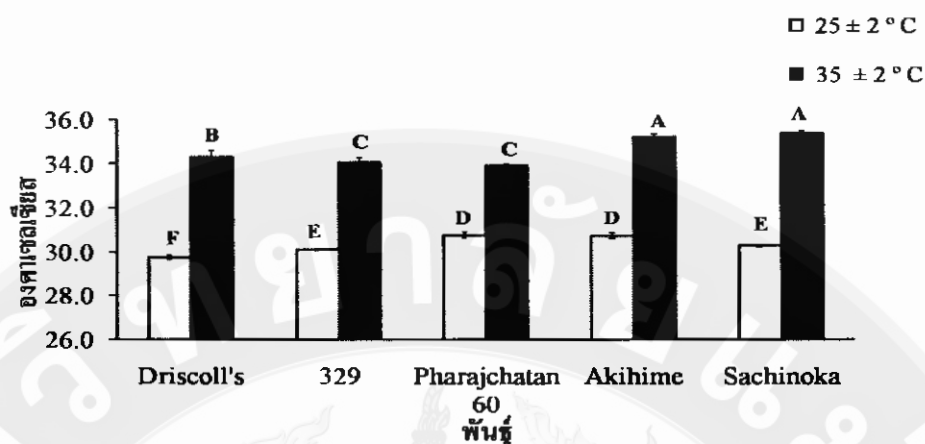
แสดงให้เห็นว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงที่ 35 ± 2 องศาเซลเซียส สตรอบอรี่ทุกพันธุ์มีค่าอัตราการคายระเหยของน้ำลดลงต่ำกว่าในสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสอย่างมีนัยสำคัญโดยพันธุ์ที่มีค่าอัตราการคายระเหยของน้ำมากที่สุดคือพันธุ์พระราชทาน 60 แสดงให้เห็นว่าได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิสูงน้อยที่สุด รองลงมาคือพันธุ์ 329 พันธุ์ “Sachinoka” และพันธุ์ “Akihime” ตามลำดับ ส่วนพันธุ์ “Driscoll's” แสดงค่าอัตราการคายระเหยของน้ำต่ำที่สุดด้านอุณหภูมิของใบ (ภาพ 24) พบว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (35 ± 2 องศาเซลเซียส) ส่งผลให้อุณหภูมิใบเพิ่มสูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญในสตรอบอรี่ทุกพันธุ์เมื่อเปรียบเทียบกับสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสโดยที่มีการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิใบภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (35 ± 2 องศาเซลเซียส) น้อยที่สุดคือพันธุ์พระราชทาน 60 รองลงมาคือพันธุ์ 329 พันธุ์ “Akihime” พันธุ์ “Driscoll's” และ พันธุ์ “Sachinoka” ตามลำดับ



ภาพ 22 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการนำไหลดของปากใบ (Stomata conductance; gs) ของสตรอบอรี่ 5 พันธุ์ แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)



ภาพ 23 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E) ของสตรอบอรี่ 5 พันธุ์ แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)



ภาพ 24 อิทธิพลของอุณหภูมิต่ออุณหภูมิใบ (Leaf temperature; TI) ของสตรอเบอรี่ 5 พันธุ์ แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (n=6)

การหาค่าความสัมพันธ์ของดัชนีชี้วัดทางสรีรวิทยาที่สามารถนำไปพิจารณาความสามารถในการทนทานต่อสภาวะอุณหภูมิสูงของสตรอเบอรี่ทั้ง 5 พันธุ์ โดยใช้ค่าเฉลี่ยของดัชนีทางสรีรวิทยาที่ทำการวัดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงของสตรอเบอรี่ทุกพันธุ์มาทำการหาค่าความสัมพันธ์ดังตาราง 2 โดยพบว่าค่าอัตราการนำไหลของปากใบเฉลี่ยมีความสัมพันธ์ในเชิงบวกกับอัตราการสังเคราะห์แสงเฉลี่ยและค่าอัตราการคายระเหยของน้ำเฉลี่ยโดยเฉพาะอย่างยิ่งค่าอัตราการคายระเหยน้ำเฉลี่ยที่มีความสัมพันธ์ในระดับสูงมากกับค่าการนำไหลของปากใบเฉลี่ย ($R^2 = 0.962$) แสดงให้เห็นว่าในสภาวะอุณหภูมิสูงอัตราการนำไหลของปากใบยิ่งมากย่อมส่งผลให้มีอัตราการคายระเหยของน้ำเพิ่มสูงขึ้นส่งผลให้ประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองเพิ่มขึ้นด้วย นอกจากนี้ยังพบว่าภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงส่งผลให้อุณหภูมิใบเพิ่มสูงขึ้นส่งผลให้ค่าอัตราการสังเคราะห์แสงลดลงเห็นได้จากค่าความสัมพันธ์เชิงเส้นที่แสดงความสัมพันธ์ทางลบในระดับที่สูง ($R^2 = -0.927$) ด้านความสัมพันธ์ระหว่างเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเฉลี่ยมีความสัมพันธ์ในทางลบกับค่าอัตราการนำไหลของปากใบเฉลี่ย ($R^2 = -0.704$) ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองเฉลี่ย ($R^2 = -0.941$) และค่าอัตราการคายระเหยของน้ำเฉลี่ย ($R^2 = -0.837$) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าเมื่อสตรอเบอรี่อยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงส่งผลให้มีเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนในใบเพิ่มสูงขึ้นและยังส่งผลต่อค่าดัชนีทางสรีรวิทยาด้านอื่นๆด้วยโดยเฉพาะอย่างยิ่งด้านอัตราการคายระเหยของน้ำ ประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองและอัตราการนำไหลของปากใบลดลงกล่าวคือเมื่อมีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มสูงขึ้นย่อมส่งผลให้ค่าอัตราการนำไหลของปากใบและประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองลดลงตามไปด้วย

ตาราง 2 ความสัมพันธ์ระหว่างดัชนีต่างๆทางสรีรวิทยา

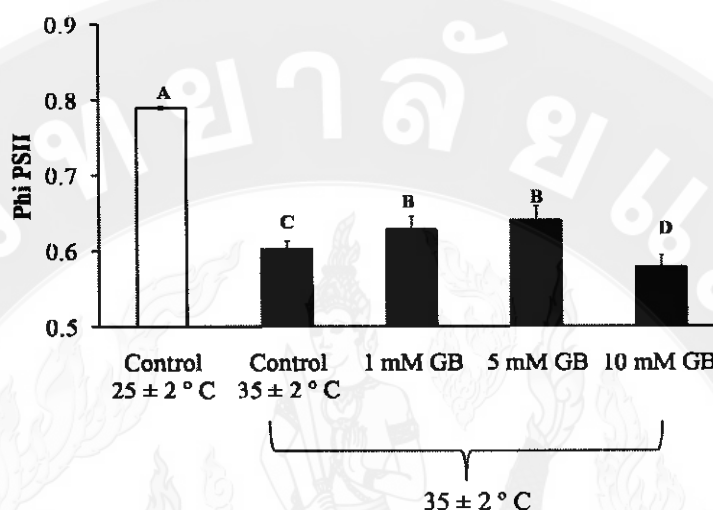
	<i>Phi PSII</i>	<i>Fv/Fm</i>	<i>Gs</i>	<i>A</i>	<i>E</i>	<i>TI</i>	<i>%EI</i>
Phi PSII	1						
Fv/Fm	- 0.07675	1					
Gs	0.244291	0.482979	1				
A	0.089787	- 0.08792	0.650893	1			
E	0.240288	0.68942	0.962415	0.461924	1		
TI	0.232067	0.234579	- 0.49171	- 0.92734	- 0.27392	1	
%EI	0.110079	- 0.94108	- 0.70422	- 0.23676	- 0.83755	0.100531	1

ผลการทดลองที่ 2 ศึกษาอิทธิพลของสารไกลซินเบตาอีน
ต่อการชักนำให้สตรอบเอร์ิทนทานต่ออุณหภูมิสูง

ผลการทดลองที่ 2.1 การหาระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมของสารไกลซินเบตาอีนต่อการชักนำให้สตรอบเอร์ิทนพันธุ์พระราชทาน 80 ทนทานต่ออุณหภูมิสูง

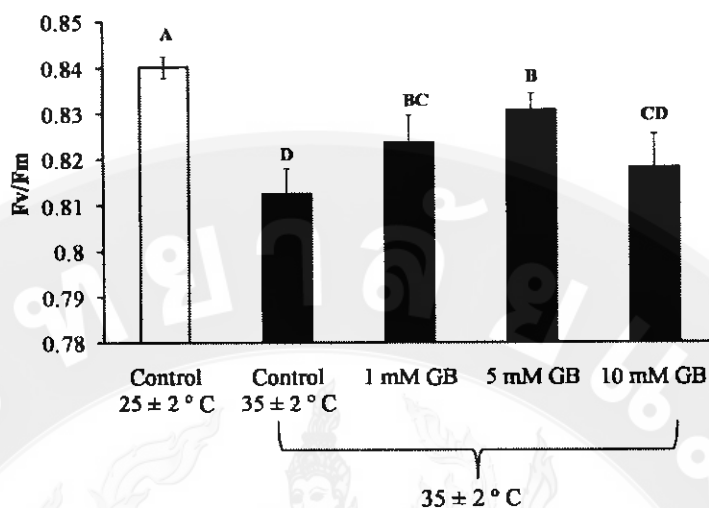
ไกลซินเบตาอีนเป็นสารคอมแพททิเบิลโซลูทที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำสามารถพบได้ในพืชหลายชนิดและเมื่อพืชตกอยู่ในสภาวะความเครียดจากสิ่งแวดล้อมพืชมักสะสม GB เพิ่มขึ้นเพื่อป้องกันการเสียหายจากสภาพเครียด การทดลองนี้ได้นำสาร GB จำนวน 3 ระดับมาพ่นให้กับสตรอบเอร์ิทที่ปลูกภายใต้สภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงเพื่อชักนำให้เกิดการทนทานต่ออุณหภูมิสูง พบว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 35 ± 2 องศาเซลเซียสส่งผลให้ค่า *Phi PSII* และ *Fv/Fm* ลดลงเมื่อเปรียบเทียบกับสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสส่วนการให้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 1 mM 5 mM และ 10 mM พบว่าการให้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 1 mM และ 5 mM ส่งผลให้ค่า *Phi PSII* เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับการไม่ให้ GB (ควบคุมที่ 35 ± 2 องศาเซลเซียส) ยกเว้นการให้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 10 mM มีค่า *Phi PSII* ไม่มีความแตกต่างกันกับตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 25) นอกจากนี้ยังพบว่าการให้ GB ทุกระดับความเข้มข้นส่งผลให้ค่า *Fv/Fm* สูงกว่าตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียสอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยที่ระดับ

ความเข้มข้น 5 mM GB มีค่า F_v/F_m มากที่สุดรองลงมาคือ 1 mM GB ยกเว้นการให้ 10 mM GB มีค่า F_v/F_m ไม่มีความแตกต่างกันกับตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 26)



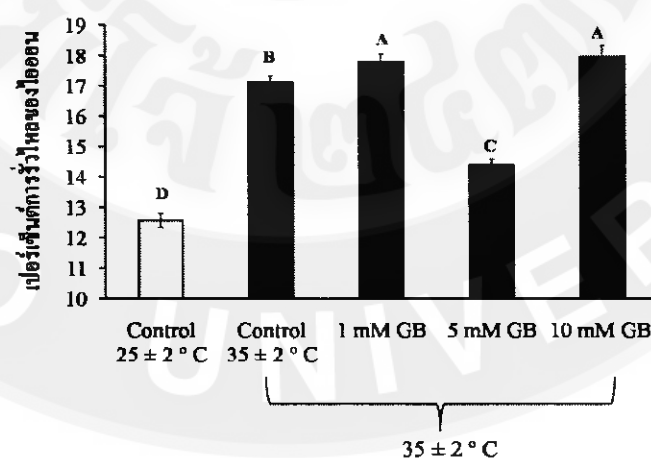
ภาพ 25 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (Phi PSII) แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE (n = 6)

อุณหภูมิสูงส่งผลกระทบต่อกิจกรรมทางสรีรวิทยาของพืชอย่างหลีกเลี่ยงไม่ได้ โดยเฉพาะส่วนที่ไวต่ออุณหภูมิสูงเช่น ระบบแสงที่สอง (Photosystem II; PSII) เมื่อระบบแสงได้รับความเสียหายจากอุณหภูมิสูงย่อมส่งผลให้ค่า Phi PSII (ภาพ 25) และ F_v/F_m (ภาพ 26) ลดลง นอกจากนี้อุณหภูมิสูงส่งผลกระทบต่อความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์โดยอุณหภูมิสูงเหนี่ยวนำให้มีปริมาณอนุมูลอิสระเพิ่มมากขึ้นอนุมูลอิสระเหล่านี้สามารถเข้าไปออกซิไดซ์ไขมันบริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ส่งผลให้เยื่อหุ้มเซลล์พืชสูญเสียความเสถียรก่อให้เกิดการรั่วไหลของไอออนจากภายในสู่ภายนอกเซลล์จากภาพพบว่าเมื่อสโตรเบอริอยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 35 ± 2 องศาเซลเซียสมีค่าความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ลดลงโดยแสดงค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับสภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสและการให้ GB กับสโตรเบอริก่อนทำการชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 35 ± 2 องศาเซลเซียสพบว่า GB ที่ระดับความเข้มข้น 5 mM ช่วยให้มีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียส



ภาพ 26 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินต่อประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE ($n=6$)

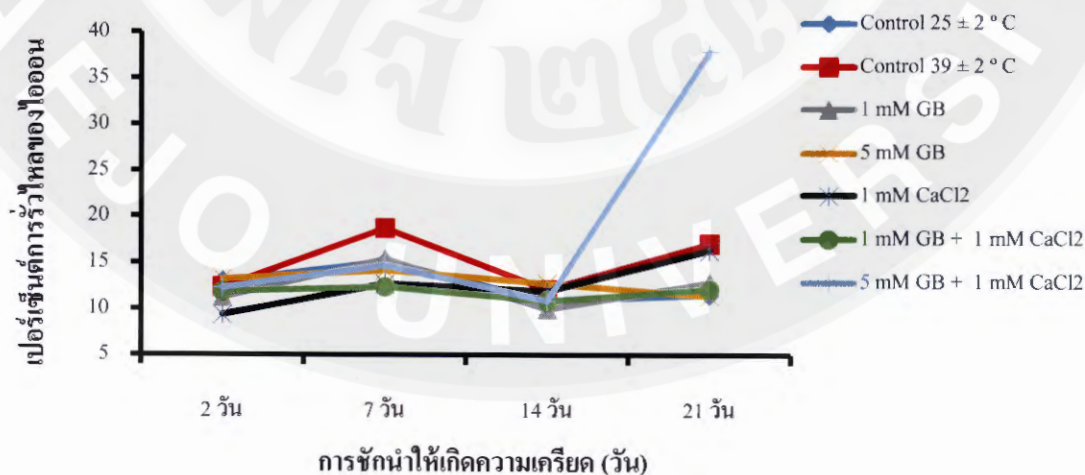
จากการทดลองนี้ชี้ให้เห็นว่าการให้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 5 mM สามารถบรรเทาความเสียหายของเยื่อหุ้มเซลล์ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงได้ดีกว่าการให้ในระดับความเข้มข้นอื่นซึ่งมีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยที่สุดนั่นหมายความว่าสโตรโบเบอรีมีความสามารถในการทนทานต่ออุณหภูมิสูงได้ดีขึ้นเมื่อได้รับ GB



ภาพ 27 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินต่อแสดงค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน แถบคลาดเคลื่อนแสดงส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน SE ($n=6$)

ผลการทดลองที่ 2.2 การให้สารไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อการชักนำให้สโตรเบอร์พันธุ์ Festival มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง

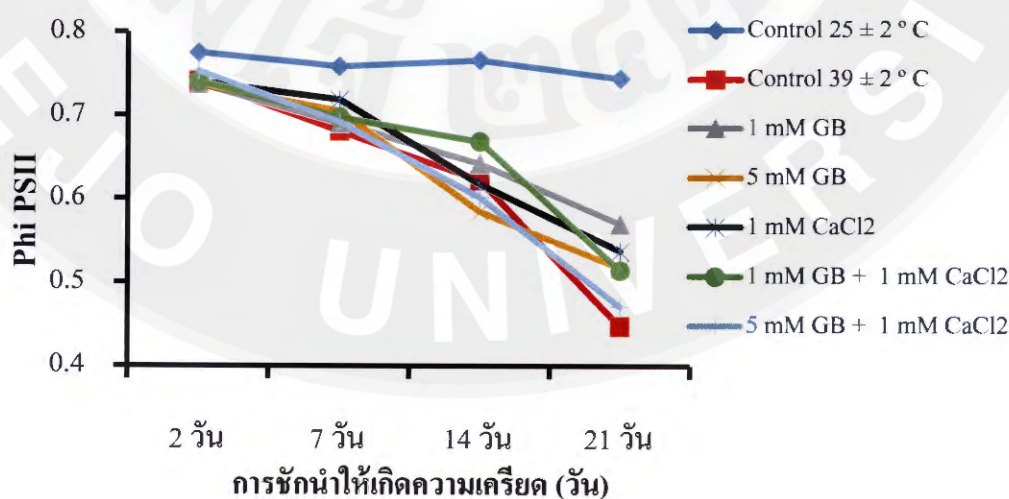
ในพืชและสิ่งมีชีวิตโดยทั่วไปจะมีกลไกในการจัดการกับสภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงอยู่แล้วความสามารถเหล่านี้จะแสดงออกแตกต่างกันออกไปขึ้นอยู่กับสายพันธุ์พืช ในการทดลองครั้งนี้ทำการศึกษาการชักนำการป้องกันความเสียหายจากอุณหภูมิสูงในสโตรเบอร์พันธุ์ “Festival” ด้วยการฉีดพ่นสาร GB จำนวน 2 ระดับ และ CaCl_2 จำนวน 1 ระดับแล้วนำไปทำการจากชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (39 ± 2 องศาเซลเซียส) เป็นเวลา 2 วัน 7 วัน 14 วันและ 21 วัน พบว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส เยื่อหุ้มเซลล์ได้รับความเสียหายโดยเห็นได้จากค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนที่เพิ่มสูงกว่าสภาพควบคุม (25 ± 2 องศาเซลเซียส) และการให้สาร GB และ CaCl_2 ด้วยการฉีดพ่นในระดับที่แตกต่างกันเพื่อชักนำให้เกิดการทนทานต่ออุณหภูมิสูงพบว่าหลังจากพืชได้รับความเครียดนาน 7 วัน ค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนในทุกค่าหับมีค่าต่ำกว่าสภาพควบคุมภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (39 ± 2 องศาเซลเซียส) และเมื่อชักนำให้เกิดความเครียดนาน 21 วันพบว่าการให้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 1 mM และการใช้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 1 mM ร่วมกับ CaCl_2 ความเข้มข้น 1 mM และ GB ที่ระดับความเข้มข้น 5 mM ทำให้มีเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนต่ำกว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (39 ± 2 องศาเซลเซียส) ยกเว้นการให้ GB ที่ระดับความเข้มข้น 5 mM ร่วมกับ CaCl_2 ระดับความเข้มข้น 1 mM มีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนมากที่สุด ส่วนการให้ CaCl_2 ระดับความเข้มข้น 1 mM พบว่าไม่มีความแตกต่างกันกับสภาพควบคุมภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (39 ± 2 องศาเซลเซียส) ดังภาพ 28



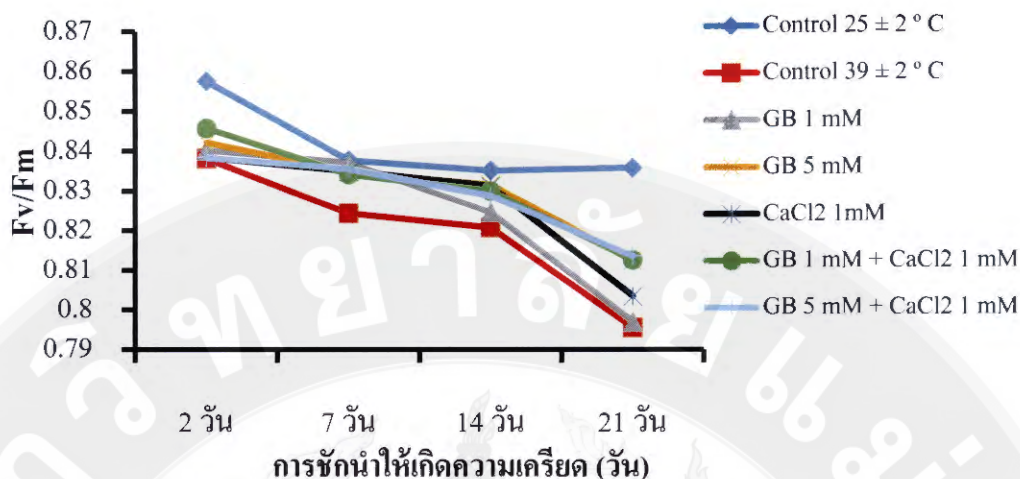
ภาพ 28 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออน (%EL)

นอกจากสภาวะอุณหภูมิสูงส่งผลกระทบต่อความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์แล้วยังส่งผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยพบว่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (Phi PSII) ในใบสตรอเบอรี่ลดลงเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 39 ± 2 องศาเซลเซียสเมื่อเทียบกับสภาพควบคุมที่ 25 ± 2 องศาเซลเซียสและสังเกตเห็นว่าในทุกสิ่งทดลองเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงต่อเนื่องกันเป็นเวลานานค่า Phi PSII ลดลงอย่างต่อเนื่องและที่ 21 วันหลังการชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้อุณหภูมิสูงค่า Phi PSII ของทุกสิ่งทดลองลดลงต่ำที่สุดโดยมีสตรอเบอรี่ในสภาพควบคุมอุณหภูมิสูง (39 ± 2 องศาเซลเซียส) มีค่า Phi PSII ต่ำที่สุดเมื่อเทียบกับการให้สาร GB CaCl_2 และการให้ร่วมกันระหว่างสารทั้งสองและการให้ GB ความเข้มข้น 1 mM เพียงอย่างเดียวมีค่า Phi PSII สูงที่สุด (ภาพ 29)

ส่วนค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) พบว่าทุกสิ่งทดลองภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงมีค่า F_v/F_m ลดลงอย่างต่อเนื่องตั้งแต่วันที่ 2 หลังการชักนำให้เกิดความเครียดจากอุณหภูมิสูงเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 25 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 30) แสดงให้เห็นว่าเมื่อสตรอเบอรี่อยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงเป็นเวลานานยิ่งส่งผลให้มีค่า F_v/F_m ลดลงมากขึ้น โดยเฉพาะสภาพควบคุมภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (39 ± 2 องศาเซลเซียส) โดยที่ 21 วันหลังการชักนำให้เกิดความเครียดจากความร้อนมีค่า F_v/F_m ต่ำที่สุดและการให้ GB ความเข้มข้น 1 mM ร่วมกับ CaCl_2 ความเข้มข้น 1 mM และ GB ความเข้มข้น 5 mM ร่วมกับ CaCl_2 ความเข้มข้น 1 mM ส่งผลให้มีค่า F_v/F_m สูงที่สุด รองลงมาคือ CaCl_2 1 mM GB 5 mM และ GB 1 mM เมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส

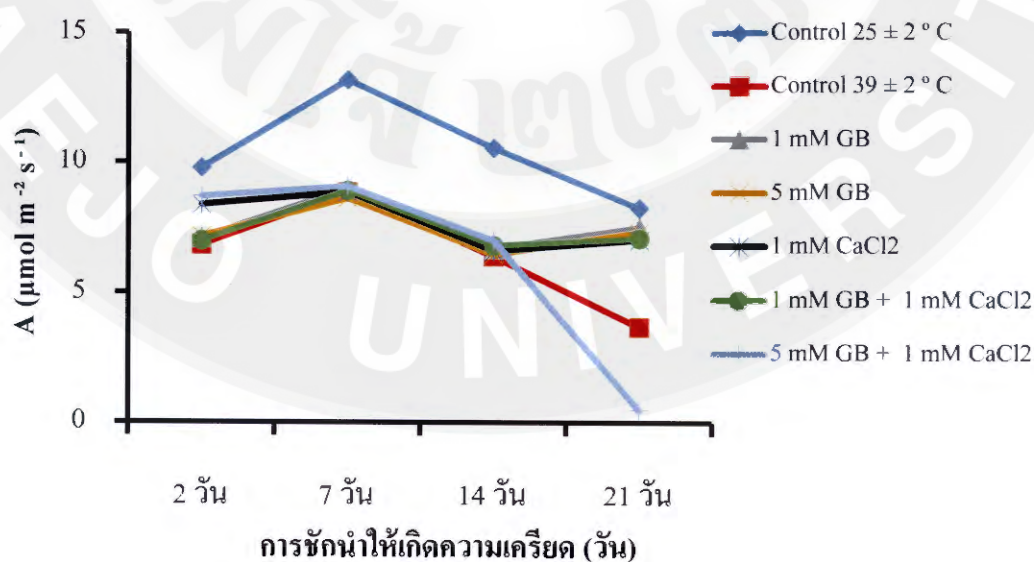


ภาพ 29 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสง (Phi PSII)



ภาพ 30 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m)

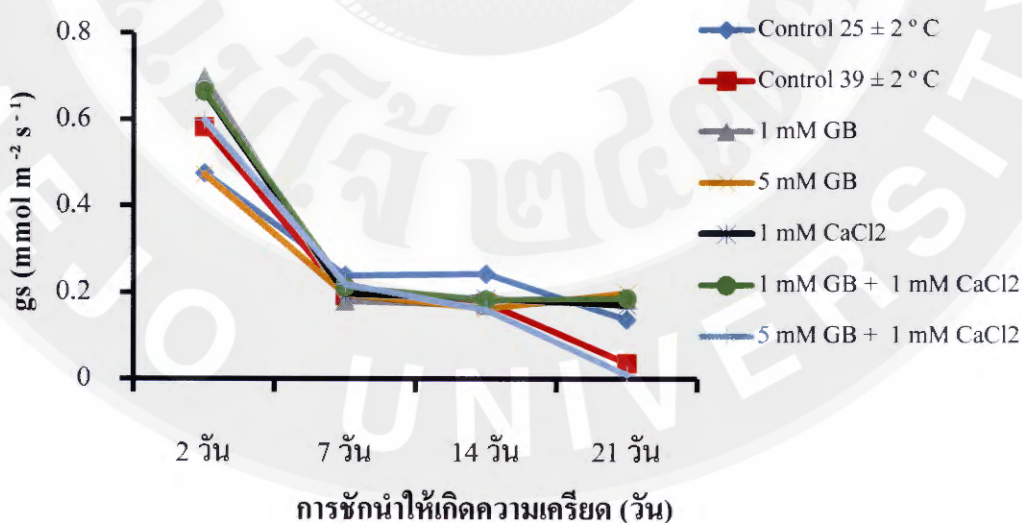
ค่าอัตราการสังเคราะห์แสงในใบสตรอเบอรี่ภายใต้อุณหภูมิสูงพบว่ามีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงลดลงเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 25 ± 2 องศาเซลเซียสและภายใต้การชักนำให้เกิดความเครียดจากอุณหภูมิสูงที่ยาวนานยิ่งส่งผลให้มีแนวโน้มของค่าอัตราการสังเคราะห์แสงลดลงอย่างต่อเนื่อง จากการให้ GB และ CaCl_2 พบว่ามีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงลดลงน้อยกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสยกเว้นการให้ 5 mM GB + 1 mM CaCl_2 ที่ 21 วันมีค่าลดลงต่ำที่สุด (ภาพ 31)



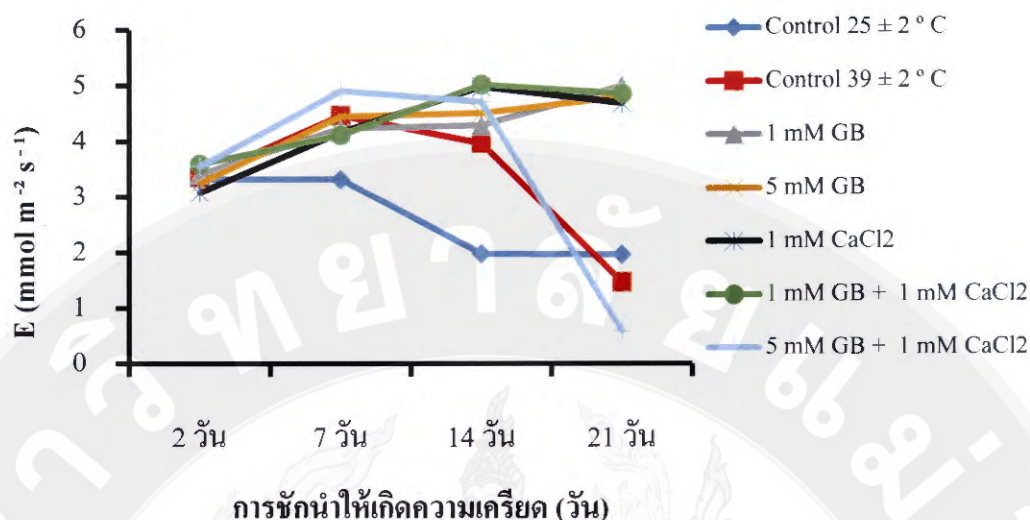
ภาพ 31 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่ออัตราการสังเคราะห์แสง (Net photosynthetic rate; A)

ภายใต้ภาวะอุณหภูมิสูงโดยทั่วไปพืชมักตอบสนองโดยการปิดปากใบเพื่อรักษาสถานะของน้ำที่อยู่ภายในเซลล์ให้มีความสมดุล ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าหลังจากชักนำให้เกิดความเครียด 2 วันค่าอัตราการนำไหลของปากใบของสตรอเบอร์รี่ในทุกสิ่งทดลองภายใต้อุณหภูมิ 39 ± 2 องศาเซลเซียสและอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสมีค่าลดลงอย่างรวดเร็วในทุกสิ่งทดลองและเมื่ออยู่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงเป็นเวลานานพบว่ายังมีค่าอัตราการนำไหลของปากใบลดลง และจากการให้ GB และ CaCl_2 พบว่าหลังจากการชักนำให้เกิดความเครียด 7 วัน 14 วันและ 21 วันอัตราการนำไหลของปากใบจากการให้ CaCl_2 ความเข้มข้น 1 mM GB ความเข้มข้น 1 mM GB ความเข้มข้น 5 mM และการให้ GB ความเข้มข้น 1 mM ร่วมกับ CaCl_2 ความเข้มข้น 1 mM มีแนวโน้มให้ค่าอัตราการนำไหลของปากใบคงที่ ยกเว้นการให้ GB ความเข้มข้น 5 mM ร่วมกับ CaCl_2 ความเข้มข้น 1 mM มีค่าอัตราการนำไหลของปากใบลดลงมากที่สุดโดยเฉพาะที่ 21 วัน หลังจากชักนำให้เกิดความเครียด (ภาพ 32)

นอกจากนี้อุณหภูมิสูงยังส่งผลต่อค่าอัตราการคายระเหยของน้ำ (E) โดยหลังจากชักนำให้เกิดความเครียดที่ 7 วัน พบว่าภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง 39 ± 2 องศาเซลเซียสค่า E มีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นและเมื่ออยู่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงเป็นเวลานานแสดงให้เห็นค่า E มีแนวโน้มลดลงอย่างต่อเนื่อง จากการให้ GB และ CaCl_2 พบว่าค่า E มีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นและค่า E เริ่มคงที่ที่ 21 วันหลังจากชักนำให้เกิดความเครียด (ภาพ 33)



ภาพ 32 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่ออัตราการนำไหลของปากใบ (Stomata conductance; gs)



ภาพ 33 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่ออัตราการคายระเหยของน้ำ (Transpiration rate; E)

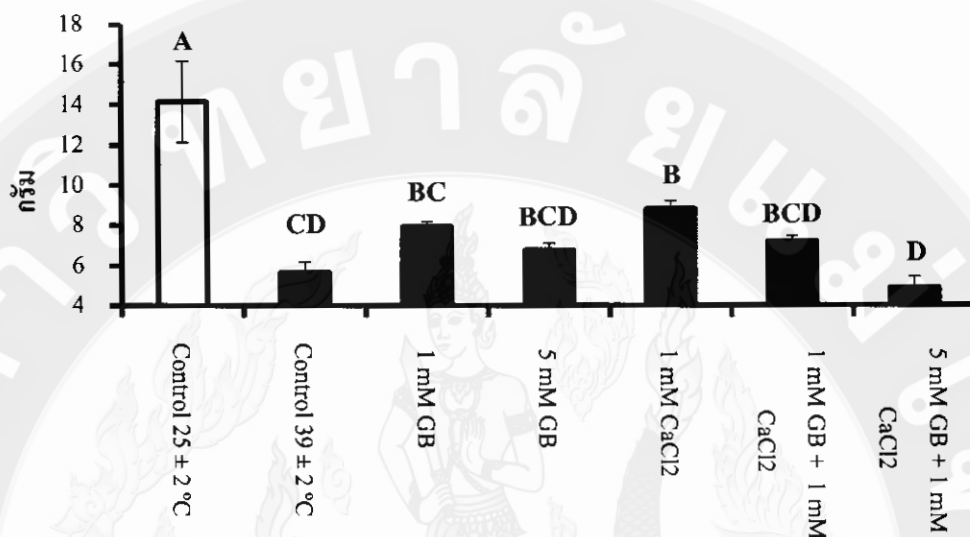
จากการพิจารณาดัชนีทางการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง โดยพิจารณาจากจำนวนไหล จำนวนลูกไหล ความยาวไหล น้ำหนักสดไหล น้ำหนักสดลูกไหล น้ำหนักแห้งไหล และน้ำหนักแห้งลูกไหล (ตาราง 3) จากการทดลองพบว่าภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง ส่งผลให้ดัชนีทางการเจริญเติบโตทุกดัชนีจะลดลงประมาณสองเท่าเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 25 ± 2 องศาเซลเซียส จากการให้ GB และ CaCl₂ พบว่า 1 mM CaCl₂ ช่วยส่งเสริมดัชนีทางการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่ลดลงน้อยที่สุดเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสและสิ่งทดลองอื่น นอกจากนี้การให้ 1 mM GB เพียงอย่างเดียวและ 1 mM GB + 1 mM CaCl₂ ส่งผลให้ดัชนีทางการเจริญเติบโตเช่น จำนวนไหล ความยาวไหล น้ำหนักสดไหล น้ำหนักสดลูกไหลและน้ำหนักแห้งไหลลดลงน้อยกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส

ตาราง 3 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อดัชนีทางการเจริญเติบโตของ
สตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง

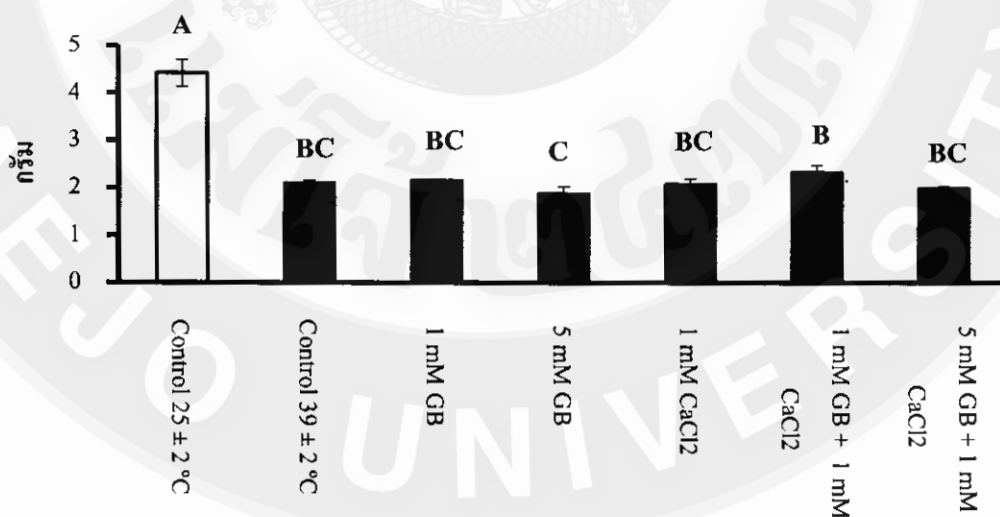
สิ่งทดลอง	จำนวนไหล	จำนวนลูก ไหล	ความยาว ไหล (ซม.)	น้ำหนักสด ไหล (กรัม)	น้ำหนักสด ลูกไหล (กรัม)	น้ำหนัก แห้งไหล (กรัม)	น้ำหนัก แห้งลูก ไหล (กรัม)
Control 25 ± 2 °C	3.33 a	3.00 a	40.72 a	3.15 a	1.47 a	0.84 a	0.41 a
Control 39 ± 2 °C	1.67 c	1.50 bc	5.92 c	0.12 c	0.22 b	0.08 b	0.08 bc
1 mM GB	1.67 c	1.50 bc	8.44 bc	0.20 bc	0.35 b	0.09 b	0.10 bc
5 mM GB	2.00 bc	0.50 c	6.50 c	0.28 bc	0.07 b	0.13 b	0.02 c
1 mM CaCl ₂	2.67 ab	2.00 ab	10.00 b	0.61 bc	0.74 b	0.19 b	0.21 b
1 mM GB + 1 mM CaCl ₂	2.33 bc	1.00 bc	7.39 bc	0.27 bc	0.24 b	0.11 b	0.07 bc
5 mM GB + 1 mM CaCl ₂	1.67 c	0.50 c	6.67 c	0.22 bc	0.13 b	0.15 b	0.05 bc

การปลูกสตรอเบอรี่ภายใต้อุณหภูมิสูงส่งผลต่อการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่อย่างชัดเจน ซึ่งเห็นได้จากน้ำหนักสดของต้นสตรอเบอรี่ลดลงประมาณสองเท่าเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 25 ± 2 องศาเซลเซียส ส่วนการให้ GB และ CaCl₂ พบว่ามีค่าน้ำหนักสดของต้นสตรอเบอรี่ลดลงน้อยกว่าสภาพควบคุมอุณหภูมิ 39 ± 2 องศาเซลเซียส โดยการให้ GB ความเข้มข้น 1 mM และ CaCl₂ ความเข้มข้น 1 mM ส่งผลให้ต้นสตรอเบอรี่มีน้ำหนักสดลดลงน้อยที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสและสิ่งทดลองอื่น ยกเว้นการให้ 5 mM GB + 1 mM CaCl₂ พบว่ามีน้ำหนักสดน้อยกว่าการให้ GB และ CaCl₂ เพียงอย่างเดียว ความเป็นไปได้การให้ GB 5 mM + 1 mM CaCl₂ มีความเข้มข้นสูงเกินไป (ภาพ 34) และเมื่อพิจารณาน้ำหนักแห้งพบว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงของทุกสิ่งทดลองมีน้ำหนักแห้งลดลงประมาณสองเท่าของน้ำหนักแห้งของต้นสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพควบคุมที่ 25 ± 2 องศาเซลเซียส ผลการทดลองยังแสดงให้เห็นว่าการให้ GB และ CaCl₂ ในทุกความเข้มข้นมีน้ำหนักแห้งของต้นสตรอเบอรี่ไม่มีความแตกต่างกันกับสภาพควบคุมที่อุณหภูมิ 39 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 35)

แต่การให้ 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 พบว่ามีแนวโน้มการให้น้ำหนักแห้งมากกว่าสภาพควบคุม
อุณหภูมิ 39 ± 2 องศาเซลเซียส

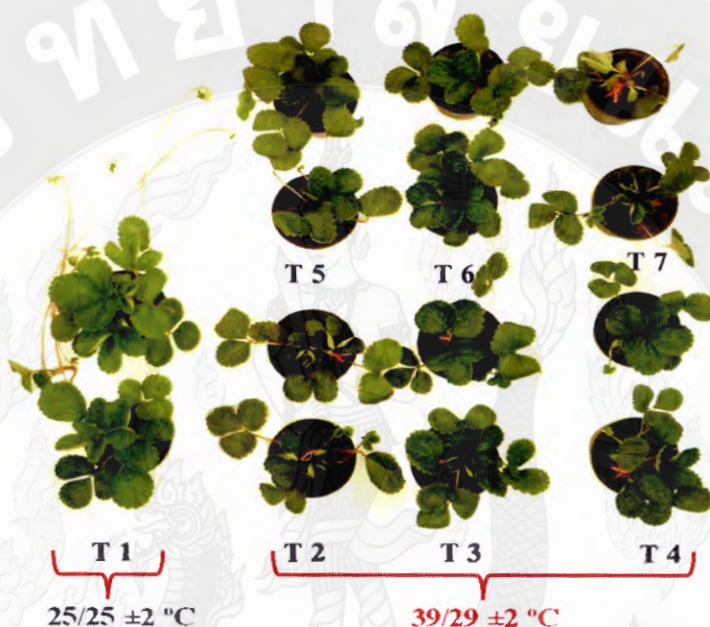


ภาพ 34 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอีนและแคลเซียมคลอไรด์ต่อน้ำหนักสดของต้นสตรอเบอรี่หลัง
ชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 21 วัน



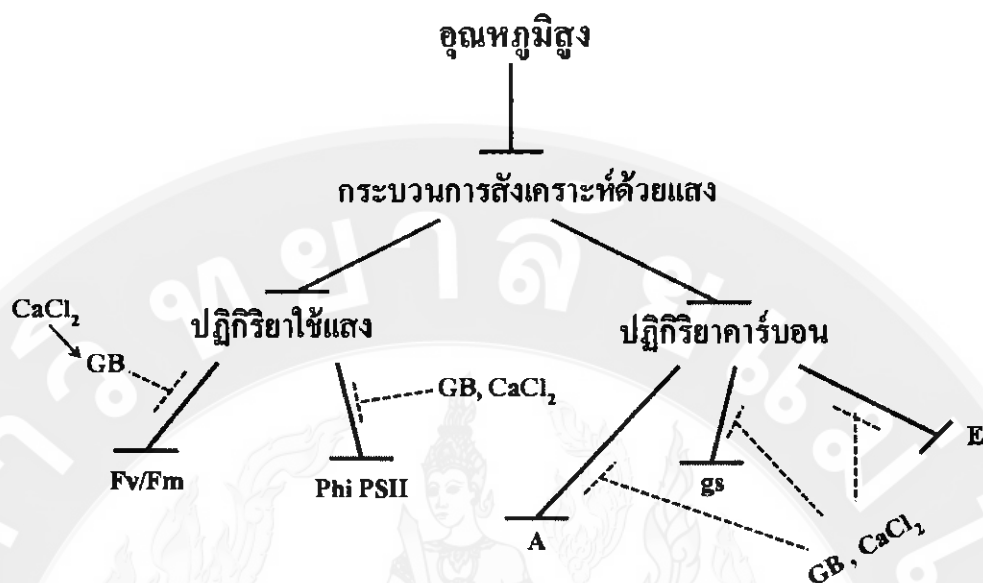
ภาพ 35 อิทธิพลของไกลซีนเบตาอีนและแคลเซียมคลอไรด์ต่อน้ำหนักแห้งของต้นสตรอเบอรี่หลัง
ชักนำให้เกิดความเครียดภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง 21 วัน

ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงแสดงให้เห็นความแตกต่างของลักษณะของต้นสตรอเบอรี่เมื่อเปรียบเทียบระหว่างสภาพควบคุมอุณหภูมิ 39 ± 2 องศาเซลเซียสและ 25 ± 2 องศาเซลเซียสพบว่าภายใต้อุณหภูมิสูง 39 ± 2 องศาเซลเซียสแสดงลักษณะใบอ่อนมีการม้วนงอ มีไหลหลุดสั้นลง และจากการให้ GB และ CaCl_2 พบว่าลักษณะของใบอ่อนมีการม้วนงอลดลง ยกเว้นการให้ $5 \text{ mM GB} + 1 \text{ mM CaCl}_2$ (ภาพ 36)



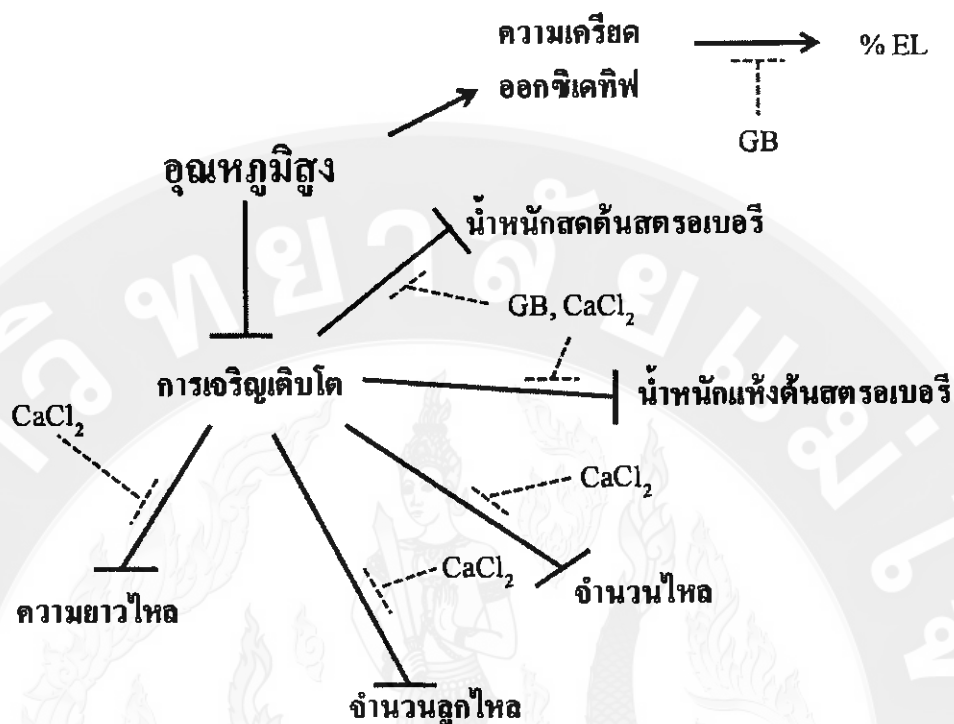
ภาพ 36 อิทธิพลของไกลซินเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะของต้นสตรอเบอรี่หลังจากชักนำให้เกิดความเครียดจากอุณหภูมิสูงที่ 21 วัน (T 1; สภาพควบคุม 25 ± 2 องศาเซลเซียส T 2; สภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส T 3; 1 mM GB T 4; 5 mM GB T 5; 1 mM CaCl_2 T 6; $1 \text{ mM GB} + 1 \text{ mM CaCl}_2$ T 7; $5 \text{ mM GB} + 1 \text{ mM CaCl}_2$)

แผนภาพสมมติฐานอิทธิพลของไกลซินเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะทางสรีรวิทยาของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงจากการทดลองนี้พบว่าอุณหภูมิสูงสามารถยับยั้งกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงทั้งในส่วนของการใช้แสงและปฏิกิริยาการรับอน ซึ่งแสดงให้เห็นว่าภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงส่งผลให้ค่า F_v/F_m Φ_{PSII} อัตราการสังเคราะห์แสงและอัตราการนำไหลของปากใบลดลงและเมื่อมีการให้ GB และ CaCl_2 พบว่า GB และ CaCl_2 ไม่ได้ทำงานร่วมกันในการบรรเทาความเครียดให้กับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงยกเว้นค่า F_v/F_m คาดว่า GB และ CaCl_2 อาจทำงานร่วมกันหรือทำงานในเส้นทางเดียวกันในการบรรเทาความเครียดให้กับระบบแสงที่สองเพราะเมื่อให้ GB และ Ca พบว่ามีค่า F_v/F_m สูงกว่าการให้ GB และ Ca เพียงอย่างใดอย่างหนึ่ง (ภาพ 37)



ภาพ 37 แผนภาพสมมติฐานอิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะทางสรีรวิทยาของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง

แผนภาพสมมติฐานอิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะทางการเจริญเติบโตและการเกิดความเครียดออกซิเดทีฟของสตรอเบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง แสดงให้เห็นถึงการเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่ถูกยับยั้งและจากการให้ GB และ CaCl_2 พบว่าการให้ CaCl_2 เพียงอย่างเดียวมีส่วนช่วยบรรเทาความเครียดที่จะส่งผลกระทบต่อ การเจริญเติบโตของสตรอเบอรี่และการให้ 1 - 5 mM GB มีส่วนช่วยในการบรรเทาความเครียดเฉพาะส่วนของต้นสตรอเบอรี่ นอกจากนี้ อุณหภูมิสูงยังเหนี่ยวนำให้เกิดความเครียดออกซิเดทีฟ ซึ่งจะส่งผลกระทบต่อเยื่อหุ้มเซลล์มีความเสถียรลดลงและจากการให้ GB และ CaCl_2 พบว่าการให้ 1 - 5 mM GB สามารถช่วยบรรเทาความเครียดออกซิเดทีฟ (ภาพ 38)



ภาพ 38 แผนภาพสมมติฐานอิทธิพลของไกลซีนเบตาอินและแคลเซียมคลอไรด์ต่อลักษณะทางการเจริญเติบโตและการเกิดความเครียดออกซิเดทีฟของสตรอบอรี่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง

วิจารณ์ผลการทดลอง

ผลการทดลองที่ 1 การประเมินความสามารถในการทนร้อนในสตรอบอรี่

ผลการทดลองที่ 1.1 การหาช่วงเวลาที่เหมาะสมในการล้างใบสตรอบอรี่ก่อน

นำไปใช้ในการวัดค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออน

ดัชนีชี้วัดความเสถียรของเซลล์เป็นการวัดการร่วงไหลของไอออนที่หลุดออกจากภายในสู่ภายนอกเซลล์ ซึ่งเป็นค่าที่นำมาบ่งบอกความเสียหายของเนื้อเยื่อภายใต้สภาวะเครียดต่างๆ เช่น เกลือ (Liu et al., 2014) และอุณหภูมิสูง (Yeh and Lin, 2003) การวัดความเสียหายของเยื่อหุ้มเซลล์นี้ทำได้ง่ายโดยการวัดการร่วงไหลของไอออนผ่านทาง การวัดค่าการนำไฟฟ้า การร่วงไหลของไอออนนี้อาจมีความสัมพันธ์กับหลายค่าทางสรีรวิทยาเพื่อแสดงการตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมในการประเมินความทนร้อนของสตรอบอรี่ด้วยวิธีการนี้ยังไม่มีมีการรายงานวิธีที่เหมาะสม ผลการศึกษาการหาระยะเวลาที่เหมาะสมสำหรับการล้างใบเพื่อชะล้างไอออนจากบาดแผล ก่อนนำตัวอย่างใบไปใช้ในการคำนวณค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนนั้นพบว่าระยะเวลาที่ใช้ใน

การล้างแตกต่างกันออกไปโดยเริ่มตั้งแต่ 2 นาทีจนถึง 60 นาที (Bajji et al., 2001) จากการทดลองในครั้งนี้พบว่าไอออนที่หลุดออกมาจากบาดแผลส่วนใหญ่อยู่ในช่วง 15 นาทีแรกและ 15 นาทีต่อมา มีการรั่วไหลของไอออนเพียงเล็กน้อยมีความเป็นไปได้ว่าหลังจากการล้างไปด้วย Deionized water นาน 15 นาทีไอออนที่หลุดออกนั้นคือไอออนจากเนื้อเยื่อใบที่เกิดบาดแผล (ภาพ 17) ดังนั้นจากการทดลองนี้เวลาที่เหมาะสมในการล้างใบของสตรอเบอรี่คือ 15 นาทีก่อนนำตัวอย่างเนื้อเยื่อใบไปใช้ในการหาคำนวณค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนต่อไป

ผลการทดลองที่ 1.2 การประเมินความสามารถในการทนร้อนของสตรอเบอรี่ 5

พันธุ์

ภายใต้สภาวะอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นเกินจุดที่เหมาะสมสำหรับการเจริญเติบโตและ พัฒนาการของพืชย่อมส่งผลให้พืชตกอยู่ภายใต้สภาวะเครียดซึ่งสภาวะนี้ก่อให้เกิดการเหนี่ยวนำให้มีปริมาณอนุมูลอิสระเพิ่มสูงขึ้นและทำให้มีความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ลดลงเนื่องมาจากอนุมูลอิสระเหล่านี้สามารถออกซิไดซ์ไขมันและ โปรตีนบริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ได้เป็นผลก่อให้เกิดการรั่วไหลของไอออนจากภายในสู่ภายนอกเซลล์จนกระทั่งเซลล์พืชตายในที่สุด (Camejo et al., 2005) งานวิจัยจำนวนมากใช้ความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์เป็นดัชนีบ่งชี้เบื้องต้นของการถูกทำลายของเยื่อหุ้มเซลล์ภายใต้สภาวะเครียดต่าง ๆ เช่น ความหนาวเย็น (Rajashekar et al., 1999) เกลือ (Tuna et al., 2007; Liu et al., 2014) โลหะหนัก (Bharwana et al., 2014) ความแห้งแล้ง (He et al., 2011) และ อุณหภูมิสูง (Camejo et al., 2005; Lei et al., 2013; Karabudak et al., 2014) จากการทดลองนี้พบว่าค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนจากใบที่ขยายขนาดเต็มที่ของสตรอเบอรี่ทุกพันธุ์มีค่าเพิ่มสูงขึ้นเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงการเพิ่มขึ้นของค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนนั้นแสดงให้เห็นว่าเยื่อหุ้มเซลล์ของพืชได้รับความเสียหายและเกิดการรั่วไหลของไอออนจากภายในสู่ภายนอกเซลล์เมื่อพิจารณาถึงพันธุ์สตรอเบอรี่ที่ทำการประเมินค่าความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ภายใต้สภาวะอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียสมีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนของทุกพันธุ์ไม่มีความแตกต่างกันและเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง (35 ± 2 องศาเซลเซียส) พบว่ามีการรั่วไหลของไอออนเพิ่มขึ้นในทุกพันธุ์โดยพันธุ์พระราชทาน 60 มีเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนน้อยที่สุด (10.72%) รองลงมาคือพันธุ์ “Akihime” (22.65%) พันธุ์ No.329 (35.82%) “Sachinoka” (94.19%) และ “Driscoll's” มีเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนมากที่สุด (201%) เมื่อเทียบกับห้องควบคุมอุณหภูมิ 25 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 18) การทดลองครั้งนี้แสดงให้เห็นชัดเจนว่าพันธุ์ของสตรอเบอรี่ที่นำมาทดสอบครั้งนี้มีความสามารถทนต่อสภาวะอุณหภูมิสูงที่แตกต่างกัน ดังนั้นการใช้ค่าความเสียหายของเยื่อหุ้มเซลล์ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงจึงถูกนำมาใช้สำหรับการประเมิน

ความสามารถทนร้อนเบื้องต้นของสโตรเบอร์ อย่างไรก็ตามค่าความเสถียรของเชื้อหุ้มเซลล์นั้นเป็นเพียงส่วนหนึ่งของดัชนีชี้วัดที่นำมาพิจารณาความทนทานต่ออุณหภูมิสูง ทั้งนี้ต้องพิจารณาถึงชนิดและสายพันธุ์ของพืชรวมไปถึงดัชนีชี้วัดทางสรีรวิทยาอื่นๆเพิ่มเติมด้วย

อิทธิพลของอุณหภูมิสูงต่อการทำงานของกระบวนการสังเคราะห์แสง ในพืชมีความสามารถทนต่อสภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงได้พืชยอมคงไว้ซึ่งอัตราการสังเคราะห์ที่สูงในการทดลองนี้พบว่าอุณหภูมิสูงส่งผลให้ประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (Phi PSII) (ภาพ 19) และประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง (F_v/F_m) (ภาพ 20) ลดลงซึ่งแสดงให้เห็นว่าเกิดความผิดปกติของโครงสร้างและหน้าที่ของระบบการสังเคราะห์แสงอีกทั้งยังบ่งบอกให้เห็นถึงศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงที่สองในสโตรเบอร์ทั้ง 5 พันธุ์ได้รับความเสียหาย หรืออาจเกิดจากพืชไม่สามารถเปลี่ยนพลังงานแสงให้เป็นพลังงานเคมีได้ พืชจึงเปลี่ยนพลังงานแสงนั้นให้เป็นความร้อนเพื่อป้องกันพลังงานแสงจำนวนมากเข้าสู่ระบบแสงที่สองที่อยู่ในสภาวะเครียด หากสโตรเบอร์อยู่ภายใต้สภาวะเครียดพลังงานแสงเหล่านี้อาจส่งผลให้ระบบแสงที่สองได้รับความเสียหาย อีกทั้งยังมีความเป็นไปได้ที่ระบบแสงที่สองที่อยู่ภายใต้สภาวะเครียดมีการชนถ่ายอิเล็กตรอนผิดพลาดซึ่งนำไปสู่การก่อให้เกิดอนุมูลอิสระจำนวนมากซึ่งอนุมูลอิสระเหล่านี้สามารถออกซิไดซ์และทำลายส่วนประกอบต่างๆของเซลล์พืชได้เช่น ไขมันและโปรตีน (Yamane et al., 2008) นอกจากนี้อุณหภูมิสูงยังสามารถเพิ่มการเสื่อมสลายของคลอโรฟิลล์และการทำลายองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์อาจส่งผลให้ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงของระบบแสงที่สองลดลงด้วย (Souza et al., 2004) ส่วนการลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสงนั้น (ภาพ 21) ทั้งนี้อาจเกิดจากการลดลงของค่าอัตราการนำไหลของปากใบ (ภาพ 22) คือค่าอัตราการนำไหลของปากใบต่ำมีผลต่ออัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์บริเวณผิวใบทำให้มีการแลกเปลี่ยนก๊าซ CO_2 ลดลงส่งผลให้มีอัตราการสังเคราะห์ลดลงตามไปด้วย (Zhao et al., 2011) เมื่อพิจารณาตาราง 2 ความสัมพันธ์ของค่าอัตราการนำไหลของปากใบเฉลี่ยพบที่มีความสัมพันธ์ในเชิงบวกกับอัตราการสังเคราะห์แสงเฉลี่ย ($R^2 = 0.650$) และค่าอัตราการคายระเหยของน้ำเฉลี่ยโดยมีความสัมพันธ์ในระดับสูง ($R^2 = 0.962$) นอกจากนี้ค่าเหล่านี้ยังแสดงความสัมพันธ์ในทางลบกับค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนกล้าวคือถ้ามีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มสูงขึ้นส่งผลให้ค่าอัตราการนำไหลของปากใบเฉลี่ย ($R^2 = -0.704$) ประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองเฉลี่ย ($R^2 = -0.941$) และอัตราการคายระเหยน้ำเฉลี่ย ($R^2 = -0.837$) งานวิจัยจำนวนมากใช้ดัชนีเหล่านี้ในการชี้วัดความทนทานต่อสภาพแวดล้อมเช่น มะเขือเทศและพริกภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง (Camejo et al., 2005; Greer, 2012) และข้าวสาลีภายใต้สภาพแห้งแล้ง (Ma et al., 2006)

พิจารณาโดยรวมจากดัชนีต่างๆในการทดลองนี้พบว่าพันธุ์พระราชทาน 60 เมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงมีค่าดัชนีทางสรีรวิทยาประกอบไปด้วย ค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนน้อยที่สุด ค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สูงที่สุดอีกทั้งยังมีค่าอัตราการนำไหลของปากใบ อัตราการคายระเหยของน้ำสูงและมีค่าอุณหภูมิใบต่ำที่สุดเมื่อเทียบกับพันธุ์อื่นๆที่ปลูกภายใต้สภาวะเดียวกันและพันธุ์ที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงต่ำที่สุดคือพันธุ์ “Driscoll's” เนื่องจากมีค่าดัชนีทางสรีรวิทยาทุกค่าต่ำที่สุดในระหว่างพันธุ์ทั้งหมดที่นำมาทดสอบ ซึ่งสาเหตุส่วนหนึ่งอาจมาจากความแตกต่างทางพันธุกรรมของสตรอเบอรี่โดยสตรอเบอรี่พันธุ์ “Driscoll's” นั้นถูกปรับปรุงพันธุ์ขึ้นมาเพื่อให้เหมาะสมกับการปลูกในเขตอบอุ่น (Temperate region) และในทางตรงกันข้ามพันธุ์พระราชทาน 60 มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงมากที่สุดอาจเนื่องจากเป็นพันธุ์ที่ถูกปรับปรุงพันธุ์ในประเทศไทยซึ่งตั้งอยู่ในเขตร้อน (Tropical region) และที่สำคัญอีกอย่างหนึ่งคือสายพันธุ์แม่ของพันธุ์พระราชทาน 60 มีแหล่งกำเนิดที่รัฐฟลอริดา สหรัฐอเมริกา ซึ่งมีสภาพภูมิอากาศใกล้เคียงกับประเทศไทย

จากข้อมูลที่ได้จากการทดลองในครั้งนี้มีความเป็นไปได้สูงที่จะใช้ค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนร่วมกับดัชนีต่างๆที่เกี่ยวข้องกับลักษณะทางสรีรวิทยาซึ่งแสดงให้เห็นว่ามีความสัมพันธ์กันในระดับสูงเช่น ค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนมีความสัมพันธ์ในระดับสูงกับดัชนีหลายค่าที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงและในอนาคตการใช้ดัชนีเหล่านี้ช่วยในการคัดเลือกสตรอเบอรี่ที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง เพื่อเป็นประโยชน์ต่อการพัฒนาสายพันธุ์พืชให้มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงโดยการปรับปรุงพันธุ์เพื่อรองรับการเปลี่ยนแปลงของสภาพอากาศโดยเฉพาะการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิโลก

ผลการทดลองที่ 2 ศึกษาอิทธิพลของสารไกลซีนเบตาอิน ต่อการชักนำให้สตรอเบอรี่ทนทานต่ออุณหภูมิสูง

ผลการทดลองที่ 2.1 การหาระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมของสารไกลซีนเบตาอิน ต่อการชักนำให้สตรอเบอรี่พันธุ์พระราชทาน 80 ทนทานต่ออุณหภูมิสูง

ผลกระทบที่เกิดจากสภาวะอุณหภูมิสูงที่ส่งผลต่อกิจกรรมทางสรีรวิทยาเป็นสิ่งที่พืชไม่สามารถหลีกเลี่ยงได้โดยเฉพาะอย่างยิ่งระบบในระดับเซลล์ที่มีความไวต่ออุณหภูมิสูงเช่นระบบที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสงและความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์เป็นต้น จากผลการศึกษาในครั้งนี้และที่ผ่านมาแสดงให้เห็นว่าเมื่อสตรอเบอรี่ตกอยู่ในสภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงก่อให้เกิดความเสียหายต่อระบบแสงที่สอง (PS II) ซึ่งส่งผลให้ค่า Φ PSII (ภาพ 25) และ F_v/F_m

(ภาพ 26) มีค่าลดลงโดยทั้งสองค่าถือเป็นดัชนีชี้วัดที่สำคัญที่สามารถบ่งบอกถึงความเสียหายของระบบแสงที่สอง (PSII reaction centre) ความเสียหายเหล่านี้มีความสัมพันธ์กับโครงสร้างของระบบแสงที่สองโดยเฉพาะอย่างยิ่งโปรตีน D1 ที่เป็นส่วนประกอบหลักของศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงที่สองที่ไวต่ออนุมูลสูง (Sakamoto and Murata, 2002) นอกจากนี้อนุมูลสูงยังส่งผลกระทบต่อความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ด้วยโดยอนุมูลสูงจะไปเหนี่ยวนำให้มีปริมาณอนุมูลอิสระในเซลล์พืชเพิ่มมากขึ้นและอนุมูลอิสระเหล่านี้ไปออกซิไดซ์ไขมันบริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ ส่งผลให้เยื่อหุ้มเซลล์พืชสูญเสียความเสถียรก่อให้เกิดการรั่วไหลของไอออนจากภายในสู่ภายนอกเซลล์จนกระทั่งนำมาสู่การตายของเซลล์ได้ (Camejo et al., 2005)

ภายใต้สภาวะเครียดต่างๆจากสภาพแวดล้อมนั้นพืชแต่ละชนิดจะมีการตอบสนองต่อความเครียดเหล่านั้นแตกต่างกันออกไปเช่น การตอบสนองของพืชบางชนิดต่ออนุมูลสูงตอบสนองโดยการห่อหุ้มหรือการดูดซับของใบลงเพื่อลดอัตราการคายระเหยน้ำเพื่อควบคุมไม่ให้สูญเสีย น้ำในใบเพื่อทำให้ทนทานหรืออยู่รอดภายใต้สภาวะเครียด (Ayeneh et al., 2002) ในขณะเดียวกันพืชบางชนิดมีการสังเคราะห์สารคอมแพททิเบิลโซลูท (Compatible solute) สารกลุ่มนี้อาจอยู่ในรูปของกรดอะมิโนเช่น โพรลีน (Proline) ไกลซีนเบตาอีน (Glycine betaine) และซูก้าแอลกอฮอล์ (polyols) เป็นต้นเพื่อใช้ในการบรรเทาความเครียด จากหลายงานวิจัยพบว่าการให้ GB สามารถชักนำให้พืชทนทานต่อสภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อมเช่น มะเขือเทศ (Karabudak et al., 2014) ข้าวสาลี (Zhang et al., 2010) และสตรอเบอรี่ (Rajashekar et al., 1999) จากการศึกษาครั้งนี้พบว่า การให้ GB กับสตรอเบอรี่ทุกระดับความเข้มข้นสามารถช่วยบรรเทาความเสียหายในระดับเซลล์ของสตรอเบอรี่ได้โดยที่ระดับความเข้มข้นที่ 1 mM และ 5 mM เป็นระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมในการบรรเทาความเสียหายของระบบแสงที่สองภายใต้อนุมูลสูงได้ดีกว่าการให้ 10 mM GB แสดงให้เห็นได้จากค่า Φ_{PSII} และ F_v/F_m ที่มีค่าลดลงน้อยกว่าตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียสและ GB ที่ระดับความเข้มข้น 10 mM นอกจากนี้การให้ GB ส่งผลให้มีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยกว่าตัวควบคุม 35 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 27) โดย GB ที่ระดับความเข้มข้น 5 mM คือความเข้มข้นที่เหมาะสมต่อการรักษาความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ของสตรอเบอรี่ จากการให้ GB ภายใต้สภาวะเครียดจากอนุมูลสูงมีความเป็นไปได้ว่า GB อาจทำหน้าที่เป็นตัวกำจัดอนุมูลอิสระหรือทำหน้าที่เป็นตัวกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับระบบการกำจัดอนุมูลอิสระเพื่อรักษาโครงสร้างของโปรตีนและเยื่อหุ้มเซลล์ (Hasanuzzaman et al., 2013) ส่งผลให้มีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนในสตรอเบอรี่ลดลง จากรายงานหลายฉบับได้มีการนำ GB มาใช้สำหรับชักนำการทนทานต่ออนุมูลสูงกับพืชหลายชนิด เช่นข้าว (*Oryza sativa*) อะราบิดอปซิส (*Arabidopsis thaliana*) และยาสูบ (*Nicotiana tabacum*) (Ashraf and Foolad, 2007) และ

จากการให้สาร GB พบว่าสามารถช่วยบรรเทาความเสียหายทางสรีรวิทยาของพืชโดยการช่วยรักษาประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองและความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์จากสภาวะเครียดต่างๆ เช่น ในถั่ว (Weibing and Rajashekar, 1999) ฝ้าย (Bharwana et al., 2014) ด้วยเหตุนี้การให้ GB กับสตรอเบอรี่มีส่วนช่วยในการส่งเสริมและบรรเทาความเครียดให้กับลักษณะทางสรีรวิทยาต่างๆ ให้ดีขึ้น เช่น ประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองและความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์

จากการทดลองในครั้งนี้พบว่า การให้ไกลซีนเบตาอีนความเข้มข้น 1-5 mM สามารถช่วยบรรเทาความเครียดให้กับปฏิกิริยาใช้แสงแสดงให้เห็นในค่า Φ PSII และ F_v/F_m ลดลงต่ำที่สุดเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง และช่วยรักษาเสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์โดยแสดงให้เห็นในค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยที่สุดเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง

ผลการทดลองที่ 2.2 การให้สารไกลซีนเบตาอีนและแคลเซียมคลอไรด์เพื่อการชักนำให้สตรอเบอรี่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูง

อุณหภูมิสูงสามารถสร้างความเสียหายให้แก่พืชโดยส่งผลให้มีการเปลี่ยนแปลงทั้งทางชีวเคมีและสรีรวิทยาของพืช หนึ่งในกลไกที่ทำให้เกิดความเสียหายส่วนใหญ่เกี่ยวข้องกับการเพิ่มขึ้นของปริมาณอนุมูลอิสระซึ่งสร้างความเสียหายเป็นอย่างมากเช่น เยื่อหุ้มเซลล์ได้รับความเสียหาย กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงถูกยับยั้งประสิทธิภาพ พืชหลายชนิดอาจมีการตอบสนองโดยการสังเคราะห์สาร compatible solute เช่น GB ซึ่งเป็นกุญแจสำคัญอีกตัวหนึ่งที่ช่วยปรับเปลี่ยนกลไกการตอบสนองต่อความเครียดของพืช การสะสมสารละลายเหล่านี้อาจช่วยสนับสนุนให้พืชมีความทนทานต่อความเครียดได้ดีขึ้นหรือกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับระบบการกำจัดอนุมูลอิสระซึ่งกิจกรรมของเอนไซม์เหล่านี้มักถูกกระตุ้นการทำงานโดยแคลเซียมซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวส่งสัญญาณขึ้นทุกขุมที่สำคัญ โดยควบคุมให้พืชมีการตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมด้วยการกระตุ้นการทำงานของ HSPs จากหลายงานวิจัยการให้ไกลซีนเบตาอีนและแคลเซียมสามารถช่วยให้พืชปรับสภาพเข้าสู่สภาวะเครียดต่างๆ ได้ดีขึ้น โดยพบว่าในพืชที่มีปริมาณแคลเซียมและการสะสมไกลซีนเบตาอีนในเซลล์ปริมาณมากจะมีความสัมพันธ์ที่ดีกับความทนทานต่ออุณหภูมิสูง (Wang et al., 2008) จากการทดลองพบว่าภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูงความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์ลดลงอย่างชัดเจนแต่เมื่อมีการให้ GB เพียงอย่างเดียวทั้งสองระดับและการให้ร่วมกับ 1 mM CaCl_2 สามารถบรรเทาความเครียดจากอุณหภูมิสูงได้สังเกตได้จากเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนที่มีค่าน้อยกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส ดังภาพ 28 ซึ่งมีความเป็นไปได้ที่การให้ GB มีส่วนช่วยในการรักษาเสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์โดยทำหน้าที่เป็นกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการกำจัดอนุมูลอิสระหรือกำจัดอนุมูล

อิสระโดยตรงเพื่อป้องกันไขมันและโปรตีนถูกออกซิไดซ์ (Ma et al., 2006; Chen and Murata, 2011; Karabudak et al., 2014) ในขณะที่เกี่ยวกับการได้รับความเครียดจากอุณหภูมิสูงเป็นระยะเวลานานต่อเนื่องกันยังส่งผลให้ประสิทธิภาพของการทำงานของระบบแสงที่สองลดลงอย่างเห็นได้ชัดจนรวมไปถึงการให้ GB และ CaCl_2 แต่การให้สารสองตัวนี้มีส่วนช่วยรักษาประสิทธิภาพของการทำงานของระบบแสงที่สองให้สูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส เห็นได้จากการให้ 5 mM GB ช่วยให้มีค่า Phi PSII และ F_v/F_m สูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 29 และ ภาพ 30) แสดงให้เห็นถึง GB สามารถบรรเทาความเสียหายของระบบแสงที่สองภายใต้การได้รับอุณหภูมิสูงอย่างต่อเนื่อง โดย GB อาจมีส่วนช่วยในการกระตุ้นการซ่อมแซมโปรตีน D1 ซึ่งเป็นส่วนประกอบของศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงที่สอง โดย GB กระตุ้นการสังเคราะห์ยีน *psb A* เพื่อสร้างโปรตีน D1 และทำให้ศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงที่สองกลับมาทำงานได้ตามปกติ (Sakamoto and Murata, 2002) หรือ GB อาจช่วยรักษาเสถียรของเยื่อหุ้มไทลาคอยด์และป้องกันการเสถียรภาพของคลอโรพลาสต์ (Makela et al., 2000) จึงส่งผลให้มีประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองสูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส GB ไม่ได้มีส่วนช่วยในการบรรเทาความเสียหายของระบบแสงที่สองเพียงอย่างเดียวเท่านั้น แต่ยังช่วยกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับระบบการกำจัดอนุมูลอิสระ เช่น SOD APX และ CAT อีกด้วย (Ma et al., 2006) การให้ GB ส่งผลให้สโตรมเบอร์มีค่าอัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการนำไหลของปากใบ และอัตราการคายระเหยของน้ำเพิ่มสูงขึ้นเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส แสดงให้เห็นว่า GB อาจมีส่วนช่วยให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลงน้อยที่สุดเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง ซึ่งจะเห็นได้ว่ามีค่าไปในทิศทางเดียวกันกับค่าอัตราการนำไหลของปากใบ (ภาพ 31 และ ภาพ 32) GB อาจช่วยกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ Rubisco ส่งผลให้มีอัตราการสังเคราะห์แสงลดลงน้อยที่สุดเช่นเดียวกันกับมะเขือเทศ (Makela et al., 2000) และข้าวสาลี (Wang et al., 2010) เมื่ออยู่ภายใต้สภาวะเครียดที่เกิดจากสิ่งแวดล้อม

นอกจากนี้การให้ 1 mM CaCl_2 เพียงอย่างเดียวกลับทำให้เปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนในช่วงวันที่ 21 หลังการชักนำให้เกิดความเครียดมีค่าใกล้เคียงกับสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส แต่อย่างไรก็ตามการให้ 1 mM CaCl_2 กลับทำให้สโตรมเบอร์มีค่าอัตราการสังเคราะห์แสง (ภาพ 31) อัตราการนำไหลของปากใบ (ภาพ 32) และอัตราการคายระเหยของน้ำ (ภาพ 33) สูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส ซึ่ง CaCl_2 อาจมีส่วนในการควบคุมอัตราการนำไหลของปากใบและกิจกรรมของเอนไซม์ Rubisco จากการทดลองของ Liang et al. (2009) ได้ให้ CaCl_2 กับต้นกล้าแดงกวภายใต้ความเข้มแสงต่ำและอุณหภูมิต่ำพบว่าการให้ CaCl_2 ช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ Rubisco จึงส่งผลให้มีค่าอัตราการสังเคราะห์สูงขึ้นตามไปด้วย จากการ

ทดลองครั้งนี้การให้ CaCl_2 ยังส่งผลให้มีค่า $\Phi \text{ PSII}$ (ภาพ 29) และ F_v/F_m (ภาพ 30) มีค่าที่สูงกว่าสภาวะอุณหภูมิสูงที่ 39 ± 2 องศาเซลเซียส มีความเป็นไปได้ที่การให้ CaCl_2 สามารถส่งเสริมกิจกรรมของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับระบบการกำจัดอนุมูลอิสระเพิ่มสูงขึ้น เช่น SOD POD และ CAT เป็นต้น (Wang et al., 2008) เอนไซม์เหล่านี้จะทำหน้าที่บรรเทาความรุนแรงของอนุมูลอิสระ เช่น Superoxide (O_2^-) จะถูกเปลี่ยนเป็น Hydrogen peroxide (H_2O_2) โดยเอนไซม์ SOD และ H_2O_2 ถูกกำจัดโดยเอนไซม์ POD และ CAT ได้เป็นออกซิเจนและน้ำ (Mittler et al., 2002)

จากการให้ GB ยังพบอีกว่าสามารถช่วยเพิ่มน้ำหนักสดให้กับสตรอเบอรี่ (ภาพ 34) และในส่วนของน้ำหนักแห้งไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเทียบกับสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 35) มีความเป็นไปได้ที่การให้ GB มีส่วนช่วยให้พืชมีความสามารถในการกักเก็บน้ำไว้ในใบเพิ่มมากขึ้นเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะอุณหภูมิสูง โดยการให้ GB อาจทำให้ศักย์เคมีของน้ำลดลงหรือลดค่าออสโมติกโพเทนเชียลภายในเซลล์พืชจึงส่งผลทำให้เกิดความต่างระหว่างศักย์ของน้ำภายในเซลล์ต่ำกว่าภายนอกเซลล์จึงทำให้เกิดการแพร่ของน้ำเข้าสู่ภายในเซลล์เพิ่มขึ้น (ภาคภูมิ, 2550) จึงส่งผลให้ค่าน้ำหนักสดของสตรอเบอรี่ที่มีการให้ GB สูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสมิหลายงานทดลองพบว่า การให้ GB ช่วยให้พืชมีความสามารถในการกักเก็บน้ำไว้ในใบเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะเครียดที่เกิดจากสิ่งแวดล้อม เช่น ถั่ว (Weibing and Rajashekar, 1999) ข้าวสาลี (He et al., 2011)

พิจารณาการให้ GB ร่วมกับ CaCl_2 พบว่าการให้ 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 ทำให้ความเสียหายของเยื่อหุ้มเซลล์ลดลงโดยเห็นได้จากค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนที่ต่ำกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส แต่การให้ 5 mM GB + 1 mM CaCl_2 มีค่าเปอร์เซ็นต์การรั่วไหลของไอออนสูงที่สุดเมื่อเทียบกับควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส (ภาพ 28) ทั้งนี้อาจเกิดจากการให้ 5 mM GB + 1 mM CaCl_2 มีความเข้มข้นสูงเกินไปทำให้เกิดสารตกค้างในใบเป็นจำนวนมาก ส่งผลให้ใบสตรอเบอรี่แสดงอาการเหี่ยวเฉาและม้วนงอ (ภาพ 36) จึงส่งผลให้มีค่า A gs และ E ลดต่ำลงมากกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส และการให้ 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 พบว่ามีค่า $\Phi \text{ PSII}$ F_v/F_m A gs และ E สูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส มีความเป็นไปได้ว่าการให้ GB มีส่วนช่วยในการดูดซับหรือทำให้เกิดการสะสมแคลเซียมในเซลล์เพิ่มขึ้นภายใต้สภาวะเครียดในการศึกษาการให้ GB กับยาสูบภายใต้สภาวะเครียดกลื่อนั้นพบว่า GB ส่งผลให้มีการสะสมแคลเซียมทั้งในใบและราก เพิ่มมากขึ้นเมื่อมีความเข้มข้นของเกลือเพิ่มสูงขึ้น ซึ่งแสดงความสัมพันธ์ที่ดีกับการแสดงออกของยีน HSPs ซึ่งส่งผลให้ยาสูบมีความสามารถทนทานต่อสภาวะเครียดเกลือเพิ่มขึ้นและเมื่อมีการให้ตัวบล็อกการทำงานของแคลเซียม (Calcium channel blocker) เช่น LaCl_3 และ EGTA ร่วมกับการให้ GB พบว่ามีการแสดงออกของยีน HSPs ลดลงอย่าง

มีนัยสำคัญ (Li et al., 2014) ด้วยเหตุนี้ GB อาจทำหน้าที่ในการปรับแรงดันออสโมติกเพื่อให้พืชสามารถดูดซับและสะสมแคลเซียมเพิ่มมากขึ้นแคลเซียมจะทำหน้าที่ในการกระตุ้นการทำงานของ HSPs ซึ่งจะช่วยรักษาเสถียรภาพของโปรตีนและทำการซ่อมแซมโปรตีนที่เสียสภาพให้กลับเข้าสู่สภาพปกติส่งผลให้พืชสามารถอยู่รอดหรือทนทานต่อสภาพเครียดต่างๆจากสิ่งแวดล้อมได้ดีขึ้น

จากการทดลองนี้แสดงให้เห็นว่าการให้ GB และ CaCl_2 ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูงพบว่าสามารถช่วยบรรเทาความเครียดออกซิเดทีฟโดยแสดงให้เห็นในค่าเปอร์เซ็นต์การร่วไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส อีกทั้งยังบรรเทาความเครียดให้กับปฏิกิริยาใช้แสงและปฏิกิริยาการรับอนซึ่งแสดงให้เห็นจากค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง อัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการนำไหลของปากใบและอัตราการคายระเหยของน้ำมีค่าที่สูงกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสและการให้ $1 \text{ mM GB} + 1 \text{ mM CaCl}_2$ นอกจากนี้การให้ $1 \text{ mM GB} + 1 \text{ mM CaCl}_2$ สามารถช่วยเพิ่มจำนวนใบ ความยาวใบ และจำนวนลูกใหลมากกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส (ตาราง 3) แสดงให้เห็นว่ามีความเป็นไปได้ที่จะใช้สารเหล่านี้ชักนำให้สโตรเบอรีที่มีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงในระยะการเจริญเติบโต (Vegetative growth)

บทที่ 5

สรุปและข้อเสนอแนะ

สรุปผลการศึกษา

จากการทดลองในครั้งนี้สรุปได้ว่าการเสาะหาคัพชี้ที่มีความรวดเร็วและแม่นยำ เพื่อการประเมินความสามารถในการทนทานต่อความร้อนในสโตรเบอร์เพื่อนำไปใช้ในการพัฒนาสายพันธุ์สโตรเบอร์ทนร้อนต่อไปในอนาคต จากการทดลองนี้พบว่าการใช้คัพชี้ค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนร่วมกับคัพชี้อื่นๆที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงในการประเมินความสามารถในการทนทานต่อความร้อนในสโตรเบอร์นั้นมีความเป็นไปได้สูง ซึ่งแสดงให้เห็นว่าค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนมีระดับความสัมพันธ์ที่ดีกับค่าประสิทธิภาพการทำงานสูงสุดของระบบแสงที่สอง ($R^2 = 0.885$) ค่าอัตราการนำไหลของปากใบ ($R^2 = 0.495$) และอัตราการคายระเหยของน้ำ ($R^2 = 0.701$) นอกจากนี้การทดลองนี้ยังได้ศึกษาการชักนำให้สโตรเบอร์มีความทนทานต่อความร้อนโดยใช้สารเคมีเพื่อเป็นอีกทางเลือกหนึ่งในการช่วยบรรเทาปัญหาการผลิตสโตรเบอร์ในสภาพอุณหภูมิสูง จากการทดลองพบว่าการให้ไกลซินเบตาอีนที่ความเข้มข้น 1 และ 5 mM สามารถช่วยบรรเทาความเครียดจากความร้อนได้ซึ่งชี้ให้เห็นว่ามีค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สองเพิ่มขึ้นและการให้ไกลซินเบตาอีนความเข้มข้น 5 mM ยังส่งผลให้มีค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสซึ่งแสดงให้เห็นถึงความสามารถของไกลซินเบตาอีนในการรักษาเสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง นอกจากนี้ได้มีการทดลองการให้สารไกลซินเบตาอีนร่วมกับแคลเซียมคลอไรด์ (CaCl_2) เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการชักนำให้สโตรเบอร์ทนทานต่ออุณหภูมิสูงเพิ่มขึ้น จากการทดลองพบว่าการให้ GB และ CaCl_2 สามารถช่วยบรรเทาความเครียดจากอุณหภูมิสูงได้แสดงให้เห็นจากค่าเปอร์เซ็นต์การร่วงไหลของไอออนเพิ่มขึ้นน้อยกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียส และมีค่าประสิทธิภาพการทำงานของระบบแสงที่สอง อัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการนำของปากใบและอัตราการคายระเหยของน้ำเพิ่มสูงขึ้นเมื่ออยู่ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง การให้ 1 mM CaCl_2 และ 1 mM GB + 1 mM CaCl_2 สามารถช่วยเพิ่มจำนวนไหล ความยาวไหล และจำนวนลูกไหลมากกว่าสภาพควบคุม 39 ± 2 องศาเซลเซียสซึ่งแสดงให้เห็นว่ามีความเป็นไปได้ที่จะใช้สารเหล่านี้ในการบรรเทาความเครียดจากสภาพอุณหภูมิสูงในสโตรเบอร์ซึ่งชี้ให้เห็นว่าสโตรเบอร์ที่ได้รับสารเหล่านี้มีแนวโน้มของการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาดีกว่าต้นสโตรเบอร์ที่ไม่ได้รับสาร GB และ CaCl_2

ข้อเสนอแนะ

ในการทดลองครั้งถัดไปควรทดลองให้สารไกลซีนเบตาอิน (GB) และแคลเซียมคลอไรด์ (CaCl_2) กับสโตรเบอร์รี่เป็นช่วงเวลาเช่น ฉีดพ่นทุกๆ 7 หรือ 14 วันเพื่อศึกษาแนวโน้มการตอบสนองของลักษณะทางสรีรวิทยาและการเจริญเติบโตภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง



บรรณานุกรม

- กระทรวงเกษตรและสหกรณ์ กรมส่งเสริมการเกษตร. 2557. กรมส่งเสริมการเกษตร คู่มือเข้มโรคลใน
สตรอปอริ. กรุงเทพฯ: กลุ่มเผยแพร่และประชาสัมพันธ์ ส่วนส่งเสริมและเผยแพร่ สำนัก
พัฒนาการถ่ายทอดเทคโนโลยี กรมส่งเสริมการเกษตร. (จุลสาร).
- กรมอุตุนิยมหาวิทยาลัย ศูนย์ภูมิอากาศ. 2552. ความผันแปรและการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ
พ.ศ. 2552. [ระบบออนไลน์]. แหล่งที่มา <http://www.tmd.go.th/NCCT/article/2552.pdf>
(20 กันยายน 2557).
- ชูพงษ์ สุกมลนันท์. 2531. สตรอปอริ. กรุงเทพฯ: โรงพิมพ์โอ.เอส.พรินต์ติ้งเฮาส์. 216 น.
- ณรงค์ชัย พิพัฒน์ธนวงศ์. 2543. สตรอปอริ: พืชเศรษฐกิจใหม่. กรุงเทพฯ: สำนักพิมพ์
มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. 158 น.
- ภาคภูมิ พระประเสริฐ. 2550. สรีรวิทยาของพืช. กรุงเทพฯ: โอเคียนสโตร์. 174 น.
- ขงยุทธ โอสดสภา. 2552. ธาตุอาหารพืช. พิมพ์ครั้งที่ 3. กรุงเทพฯ: สำนักพิมพ์
มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. 529 น.
- American Society of Plant Biologists. 2005. Calcium: A Central Regulator of Plant Growth and
Development. **The Plant Cell** 17: 2142-2155.
- Ashraf, M. and Foolad, M. R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant
abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany** 59: 206-216.
- Ayenh, A., Van, G. M., Reynolda, M. P. and Ammar, K. 2002. Comparison of leaf, spike,
peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. **Field Crop
Research** 79: 173-184.
- Bajji, M., Kinet, J-M. and Lutts, S. 2001. The use of the electrolyte leakage method for
assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. **Plant
Growth Regulation** 00: 1-10.
- Baker, N. R. 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annu.
Rev. Plant Biol** 59: 89-113.
- Bharwana, S. A., Ali, S., Farooq, M. A., Iqbal, N., Hameed, A., Abbas, F. and Ahmed, M. S. A.
2014. Glycine betaine-induced lead toxicity tolerance related to elevated photosynthesis,
antioxidant enzymes suppressed lead uptake and oxidative stress in cotton. **Turk J. Bot.**
38: 281-292.

- Blanke, M. M. and Cooke, D. T. 2004. Effects of flooding and drought on stomatal activity, transpiration, photosynthesis, water potential and water channel activity in strawberry stolons and leaves. **Plant Growth Regulation** 42: 153–160.
- Brestic, M. and Zivcak, M. 2014. PSII Fluorescence Techniques for measurement of Drought and High Temperature Stress Signal in Crop Plant: Protocols and Applications. pp. 87-131. **In Molecular Stress Physiology of Plant**. India: Springer India.
- Camejo, D., Pedro, R., Angeles, M., Jose, M. M., Dell, A., Arturo, T. and Jose, A. J. 2005. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. **J Plant Physiol.** 162(3): 281-9.
- Chen, T. H. H. and Murata, N. 2011. Glycine betaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications. **Plant, Cell and Environment** 34: 1–20.
- Darrow, G. M. 1966. **The strawberry: History, Breeding and Physiology**. Canada: Holt. Rinehart and Winston. 447 p.
- Firake, D. M., Behere, G. T., Azad Thakur, N. S., Burange, P. S. and Bharambe, V. Y. 2013. Climate Change and Insect Pests: Potential Impacts and Future Strategies. **Popular Kheti** 1(2): 67-70.
- Greer, D. H. 2012. Modelling leaf photosynthetic and transpiration temperature-dependent responses in *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines growing in hot, irrigated vineyard conditions. **AoB PLANTS**. [Online] 4 (May 4) Available <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22567220> (20 September 2013).
- Guchou, S., Xiaoping, Z., Xiaojing, L. and Ping, Z. 2007. Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in three saplings of the constructive tree species of subtropical forest. **Acta Ecologica Sinica** 27(4): 1283-1291.
- Guo, Y.P., Zhou, H. F. and Zhang, L. C. 2006. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against photo oxidation during high temperature stress in two citrus species. **Sci. Hort.** 108: 260–267.
- Hancock, J.F. 1999. **Strawberries, Crop production science in horticulture**. Michigan: CABI Publishing. 237 p.

- Hasanuzzaman, M., Nahar, K. and Fujita, M. 2013. Extreme Temperature Responses, Oxidative Stress and Antioxidant Defense in Plants. pp. 169-205. **In Abiotic Stress Plant Responses & Application In Agriculture**. Croatia: In Tech. 418 p.
- He, C., Zhang, W., Gao, Q., Yang, A., Hu, X. and Zhang, J. 2011. Enhancement of drought resistance and biomass by increasing the amount of glycine betaine in wheat seedlings. **Euphytica** 177: 151-167.
- Iba, K. 2002. Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. **Annu Rev Plant Biol** 53: 225-245.
- Karabudak, T., Bor, M., Ozdemir, M. and Turkan, I. 2014. Glycine betaine protects tomato (*Solanum lycopersicum*) plants at low temperature by inducing fatty acid desaturase7 and lipoxygenase gene expression. **Mol Biol Rep** 41: 1401-1410.
- Kadir, S. and Sidhu, G. 2006. Strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) Growth and productivity as Affected by Temperature. **Hort Science** 41(6): 1423-1430.
- Kavi, K. P. B., Sangam, S., Amrutha, R. N., Sri, L. P., Naidu, K. R., Rao K. R. S. S., Sreenath, R., Reddy, K. J., Theriappan, P. and Sreenivasulu, N. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. **CURRENT SCIENCE** 88(3): 424-438.
- Ledesma, N. A., Nakata, M. and Sugiyama, N. 2008. Effect of high temperature stress on the reproductive growth of strawberry cvs. 'Nyoho' and 'Toyonoka'. **Scientia Horticulturae** 116: 186-193.
- Ledesma, N. and Sugiyama, N. 2005. Pollen Quality and Performance in Strawberry Plants Exposed to High-temperature Stress. **J. AMER. SOC. HORT.** 130(3): 341-347.
- Lei, D., Tan, L., Liu, F., Chen, L. and Sun, C. 2013. Identification of heat- sensitive QTL derived from common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.). **Plant Science** 201-202: 121-127.
- Li, M., Guo, S., Xu, Y., Meng, Q., Li, G. and Yang, X. 2014. Glycine betaine-mediated potentiation of HSP gene expression involves calcium signaling pathways in tobacco exposed to NaCl stress. **Physiologia Plantarum** 150: 63-75.

- Liang, W., Wang, M. and Ai, X. 2009. The role of calcium in regulating photosynthesis and related physiological indexes of cucumber seedlings under low light intensity and suboptimal temperature stress. **Scientia Horticulturae** 123: 34-38.
- Liu, Q-L., Xu, K-D., Pan, Y-Z., Jiang, B-B., Liu, G-L., Jia, Y. and Zhang, H-Q. 2014. Functional Analysis of a Novel Chrysanthemum WRKY Transcription Factor Gene Involved in Salt Tolerance. **Plant MolBiol Rep** 32: 282-289.
- Los, D. A., Mironov, K. S. and Allakhverdiev, S. I. 2013. Regulatory role of membrane fluidity in gene expression and physiological functions. **Photosynth Res** 116: 489-509.
- Ma, Q-Q., Wang, W., Li, Y-H., Li, D-Q. and Zou, Q. 2006. Alleviation of photoinhibition in drought-stressed wheat (*Triticum aestivum*) by foliar-applied glycine betaine. **Journal of Plant Physiology** 163: 165-175.
- Makela, P., Karkkainen, J. and Somersalo, S. 2000. Effect of glycine betaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity. **Biologia plantarum** 43(3): 471-475.
- Maxwell, K. and Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. **Journal of Experimental Botany** 51(345): 659-668.
- Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulias, J. and Flexas, J. 2002. Regulation of photosynthesis of C3 plant in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany** 89: 895-905.
- Meloni, D. A. and Martinez, C. A. 2009. Glycine betaine improve salt tolerance in vinal (*Prosopis ruscifolia* Griesbach) seedlings. **Brazilian Journal of plant physiology** 21(3): 233-241.
- Michael, E. S. and Steven J. C-B. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. **PHYSIOLOGIA PLANTARUM** 120: 179-186.
- Mittler, R., Finka, K. and Goloubinoff, P. 2012. How do plants feel the heat?. **Trends in Biochemical Sciences** 37(3): 118-125.
- Muller, P., Li, X. and Niyogi, K. K. 2001. Non-Photochemical Quenching: A Response to Excess Light Energy. **Plant Physiol** 125(4): 1558-1566.

- Nasrin, A. B., Anamul, H., Megumi, W-S., Ken, M., Yoshimasa, N., Yasuaki, S. and Yoshiyuki, M. 2009. Proline and glycine betaine induce antioxidant defense gene expression and suppress cell death in cultured tobacco cells under salt stress. **Journal of Plant Physiology** 166: 146-156.
- Nathewet, P. 2010. **Chromosome observation and karyotype analysis in wild and cultivated strawberry plant (*Fragaria*)**. Doctoral dissertation. Ehime University. 84 p.
- National Research Council. 2011. **America's Climate Choices**. Washington D.C.: The National Academy of Sciences. 118 p.
- Nutrition Guide**. 2013. [Online]. Available <http://www.thestrawberryline.co.uk/d/68/Recipes.html> (20 September 2013).
- Ohnishi, N. and Murata, N. 2006. Glycine betaine Counteracts the Inhibitory Effects of Salt Stress on the Degradation and Synthesis of D1 Protein during Photoinhibition in *Synechococcus* sp. PCC 7942. **Plant Physiology** 141: 758–765.
- Patade, V. Y., Suprasanna, P. and Bapat, V. A. 2008. Effects of salt stress in relation to osmotic adjustment on sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) callus cultures. **Plant Growth Regul** 55: 169–173.
- Rajashekar, C. B., Zhou, H., Marcum, K. B. and Prakash, O. 1999. Glycine betaine accumulation and induction of cold tolerance in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plants. **Plant Science** 148: 175–183.
- Sakamoto, A. and Murata, N. 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. **Plant, Cell and Environment** 25: 163–171.
- Souza, R. P., Machado, E. C., Silva, J. A. B., Lagôa, A. M. M. A. and Silveira, J. A. G. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated Metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. **Environ. Exp. Bot.** 51: 45-56.
- Steduto, P., Albrizio, R., Giorio, P. and Sorrentino, G. 2000. Gas-exchange response and stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation of sunflower under salinity. **Environmental and Experimental Botany** 44: 243–255.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2002. **Plant physiology**. 3rd ed. USA: Sinauer Associates. 690 p.

- Tuna, A. L., Kaya, C., Ashraf, M., Altunlu, H., Yokas, I. and Yagmur, B. 2007. The effects of calcium sulphate on growth, membrane stability and nutrient uptake of tomato plants grown under salt stress. **Environmental and Experimental Botany** 59: 173-178.
- Wang, G. P., Li, F., Zhang, J., Zhao, M. R., Hui, Z. and Wang, W. 2010. Overaccumulation of glycine betaine enhances tolerance of the photosynthetic apparatus to drought and heat stress in wheat. **PHOTOSYNTHETICA** 48(1): 30-41.
- Wang, S. Y. and Camp, M. J. 2000. Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. **Scientia Horticulturae** 85: 183-199.
- Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O. and Altman, A. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. **TRENDS in Plant Science** 9(5): 244-252.
- Wang, Y., Yu, Q., Tang, X. and Wang, L. 2008. Calcium pretreatment increases thermotolerance of *Laminaria japonica* sporophytes. **Progress in Natural Science** 19: 435-442.
- Weng, J. and Lai, M. 2005. Estimating heat tolerance among plant species by two chlorophyll fluorescence parameters. **Photosynthetica** 43: 439-444.
- Weibing, X. and Rajashekar, C.B. 1999. Alleviation of water stress in beans by exogenous glycine betaine. **Plant Science** 148: 185-195.
- Willits, D.H. and Peet, M. M. 2001. Measurement of chlorophyll fluorescence as a heat stress indicator in tomato: laboratory and greenhouse comparisons. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** 126(2): 188-194.
- Xu, Z., Zhou, G., Hnd, G. and Li, Y. 2010. Photosynthetic Potential and its Association with Lipid Peroxidation in Response to High Temperature at Different Leaf Ages in Maize. **J. Plant Growth Regul** 30: 41-55.
- Yamane, K., Kawasaki, M., Taniguchi, M. and Miyake, H. 2008. Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity. **Plant Production Science** 11: 139-145.
- Yang, W-J., Rich, P.J., Axtell, J.D., Wood, K.V., Bonham, C.C., Ejeta, G., Mickelbart, M. V. and Rhodes, D. 2003. Genotypic variation for glycine betaine in sorghum. **Crop Sci.** 43: 162-169.

- Yang, X. and Lu, C. 2005. Photosynthesis is improved by exogenous glycine betaine in salt-stressed maize plants. **Physiol. Plant.** 124: 343–352.
- Yeh, D. M. and Lin, H. F. 2003. Thermostability of Cell Membranes as a Measure of Heat Tolerance and Relationship to Flowering Delay in Chrysanthemum. **J. AMER. SOC. HORT.** 128(5): 656-660.
- Zhao, X., Nishimura, Y., Fukumoto, Y. and Li, J. 2011. Effect of high temperature on active oxygen species, senescence and photosynthetic properties in cucumber leaves. **Environmental and Experimental Botany** 70: 212–216.
- Zhao, X. X., Huang, L. K., Zhang, X. Q., Li, Z. and Peng, Y. 2014. Effects of Heat Acclimation on Photosynthesis, Antioxidant Enzyme Activities, and Gene Expression in Orchard grass under Heat Stress. **Molecules** 19: 13564-13576.
- Zinn, K. E. O., Meral, T-O and Harper, J. F. 2010. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. **Journal of Experimental Botany** 61(7): 1959-1968.



ภาคผนวก



ประวัติผู้วิจัย

ชื่อ-สกุล

นางสาวกรรณิการ์ จันทรส

เกิดเมื่อ

16 มกราคม 2532

ประวัติการศึกษา

พ.ศ. 2544-2549 มัธยมศึกษาตอนต้น-ปลาย โรงเรียนเชียงรายวิทยาคม
จังหวัดเชียงราย

พ.ศ. 2550-2553 ปริญญาตรี สาขาพืชศาสตร์ (พืชผัก)

คณะผลิตกรรมการเกษตร มหาวิทยาลัยแม่โจ้
จังหวัดเชียงใหม่

พ.ศ. 2554-2557 ปริญญาโท สาขาวิชาพืชสวน คณะผลิตกรรม
การเกษตร มหาวิทยาลัยแม่โจ้ จังหวัดเชียงใหม่