

การเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานและกายวิภาค ของพัฒนาการปลายยอดถั่วเหลือง

Morphological and Anatomical Change on Apical Development in Soybean

ลิลลี่ กาวิตะ¹ อรทัย คำมาตะ¹ รุชนี โสภา² และรังสฤษฎ์ กาวิตะ²
Lily Kaveeta, Orathai Kummata, Ruchanee Sopa and Rungsarid Kaveeta

ABSTRACT

A study on apical development of soybean varieties NS1, CM 60, Leichhart and CPAC 98-76 was undertaken. Plants were grown in pots on June 1, and November 25, 1997 at the Department of Botany. For morphological study of the apex, floral initiation (R_0 stage) and floral development (R_0 - R_1 stage) were illustrated for each variety. Floral initiation was identified by using apical dissection technique at 40X magnification. The results indicated that there were greatly differences in the duration of floral initiation among the varieties and sowing dates ranging from 14 -32 days after sowing. NS 1 was notified that having a short juvenile phase whereas Leichhart was having a long juvenile phase. By contrast, the floral development phase was not influenced by sowing dates, though, markedly differences between varieties was detected. Developmental anatomy of terminal bud during the formation of floral bud showed that apical dome shape containing 2 layers of the well organized cells tunica, and the other, unorganized cells of 3-layer corpus emerging between the 2 prophyll. The formation of florets along the inflorescence was notified to be upward by which the second floret developed faster than the first floret. In the floret, sepal and petal primordia initiated, thereafter, the apical of floret would be flatted coincidentally with the development of stamen. Petal primordia developed slowly and were soon surpassed in growth by the stamens.

Key words : floral initiation, floral development, apical development, soybean

บทคัดย่อ

การศึกษาพัฒนาการปลายยอดและตาดอกของ

ถั่วเหลือง พันธุ์ NS1 CM 60 Leichhart และ CPAC 98-76 โดยปลูกในกระถาง เมื่อวันที่ 1 มิถุนายน 2540 และ 25 พฤศจิกายน 2540 ณ เรือนเพาะชำภาควิชาพฤกษศาสตร์

¹ ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ 10900

Department of Botany, Faculty of Science, Kasetsart University, Bangkok 10900, Thailand.

² ภาควิชาพืชไร่นา คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ 10900

Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Kasetsart University, Chatuchak, Bangkok 10900, Thailand.

เพื่อศึกษาการกำเนิดดอกจากลำต้นหลักภายใต้กล้องจุลทรรศน์ พบว่า ระยะการกำเนิดช่อดอก (floral initiation, R_0) เกิดขึ้นตั้งแต่ 14 - 32 วันหลังปลูกซึ่งแตกต่างกันตามพันธุ์กรรมและสภาพแวดล้อม และสามารถกำหนดได้จากการเปลี่ยนแปลงเนื้อเยื่อเจริญที่มีลักษณะสีเข้มกว่าบริเวณอื่น และยอดเจริญ (apical dome) จะยืดยาวเพื่อสร้างแกนช่อดอกและปุ่มกำเนิดดอกย่อยด้านข้าง โดยพันธุ์ NS1 มีระยะ juvenile สั้น ในขณะที่พันธุ์ Leichhart มีระยะ juvenile ยาว และพบว่า ระยะพัฒนาการของดอก (floral development, $R_0 - R_1$) มีความแตกต่างกันตามพันธุ์ ส่วนสภาพแวดล้อมมีผลต่อพัฒนาการของดอกค่อนข้างน้อย สำหรับลักษณะกายวิภาคของเนื้อเยื่อเจริญของตาข้างที่พัฒนาเป็นช่อดอกพบว่า ปลายยอดเป็นรูปโดมเกิดขึ้นระหว่าง prophyll 1 คู่ เนื้อเยื่อเจริญปลายยอดประกอบด้วย tunica 2 ชั้นที่มีเซลล์เรียงกันอย่างเป็นระเบียบ และ ชั้น corpus เป็นเซลล์ที่เรียงอย่างไม่เป็นระเบียบ การสร้างดอกย่อยจะเกิดขึ้นจากด้านล่าง โดยที่ดอกย่อยที่ 2 พัฒนาเร็วกว่าดอกย่อยแรก และในแต่ละดอกย่อยเมื่อเกิดกลีบดอกแล้วปลายยอดจะแบนราบลงเพื่อสร้างเกสรเพศผู้และเพศเมีย โครงสร้างของดอกย่อยมีการพัฒนาอย่างรวดเร็วจนเกินกลีบดอก

คำนำ

ในการปลูกถั่วเหลืองเพื่อให้ได้ผลผลิตสูงจำเป็นต้องคำนึงถึง การพัฒนาต่อสภาพแวดล้อมและพันธุ์กรรม โดยเฉพาะอย่างยิ่งระยะที่มีความสำคัญที่ทำให้เกิดความแตกต่างมากที่สุด คือระยะที่พืชมีการพัฒนาจุดกำเนิดดอก (FI) ซึ่งเป็นระยะที่พืชเปลี่ยนแปลงไปสู่ระยะการสืบพันธุ์ และมีผลต่อเนื่องถึงการออกดอกและสุกแก่ ปัจจุบันพื้นฐานที่ผลต่อระยะพัฒนาการดังกล่าวนี้ นอกจากอุณหภูมิและช่วงแสงแล้ว (Ellis *et al.*, 1994) ยังขึ้นอยู่ กับระยะ juvenile และมีรายงานว่า ถั่วเหลืองที่มียีน long juvenile จะออกดอกช้าแม้ว่าจะอยู่ในสภาพช่วงแสงสั้น (Ray *et al.*, 1994; Jeffery and Shipe, 1996) ลักษณะ long

juvenile นี้เกี่ยวข้องกับกระบวนการทางสรีรวิทยาของการออกดอก และมีหลักฐานชี้ว่าถั่วเหลืองได้รับอิทธิพลโดยตรงต่อการรับแสงที่เกี่ยวข้องกับการชักนำการออกดอก (Sinclair and Hinson, 1992) โดยการเปลี่ยนแปลงของเนื้อเจริญจากการสร้างปุ่มกำเนิดใบ (leaf primordia) เป็นการสร้างปุ่มกำเนิดดอก (floral primordia หรือ ระยะ R_0) ถึงแม้ว่าจะได้มีการศึกษาระยะพัฒนาการของถั่วเหลืองและกำหนดการเติบโตเป็นระยะต่าง ๆ ไว้แล้ว (Fehr and Caviness, 1977) แต่การศึกษาพัฒนาการจุดกำเนิดดอก (floral initiation) และพัฒนาการของดอก (floral development) นั้นยังมีผู้ศึกษาน้อยมาก โดยเฉพาะอย่างยิ่งในส่วนที่เกี่ยวข้องกับพัฒนาการปลายยอดของตาข้าง (lateral bud) และตายอด (apical bud) ไปจนถึงพัฒนาการดอกก่อนที่ดอกจะบานซึ่งเป็นการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างภายในตั้งแต่ระยะที่เป็นตาดอก จึงน่าจะเป็นข้อมูลพื้นฐานในการใช้ประโยชน์ทางด้านการปรับปรุงพันธุ์สรีรวิทยาและการผลิตถั่วเหลืองให้เหมาะสมและมีประสิทธิภาพยิ่งขึ้นต่อไป

อุปกรณ์และวิธีการ

ปลูกถั่วเหลือง 4 พันธุ์ ซึ่งมีรูปแบบพัฒนาการ (development pattern) และมีอายุสุกแก่แตกต่างกัน ได้แก่ พันธุ์ นครสวรรค์ 1 (NS1) (อายุสุกแก่เร็ว; 90 วัน) เชียงใหม่ 60 (CM 60) (อายุสุกแก่ปานกลาง; 110 วัน) Leichhart (จากประเทศบราซิล; อายุเก็บเกี่ยวค่อนข้างช้า; 120 วัน) และ CPAC 98-76 (อายุเก็บเกี่ยวช้า; 120-130 วัน) ในกระถางจำนวน 20 - 30 กระถาง ๆ ละ 3-5 ต้น เมื่อวันที่ 1 มิถุนายน 2540 (S1) และ 25 พฤศจิกายน 2540 (S2) ณ เรือนเพาะชำ ภาควิชาพฤกษศาสตร์ ทำการเก็บตัวอย่างต้นพืช ทุก 1 สัปดาห์ ในช่วงแรกของการเจริญเติบโต และ ทุก 2-3 วันเมื่อเริ่มมีพัฒนาการของตาดอก โดยเก็บตัวอย่าง 5 ต้น/พันธุ์/ครั้ง เพื่อการศึกษา 1) พัฒนาการของปลายยอดเจริญ (apical dome) (จากตาข้างของข้อที่ 3 - 5 และปลายยอด) ภายใต้กล้องจุลทรรศน์ชนิด binocular stereomicroscope

กำลังขยาย 10× และ 40× ด้วยวิธี dissection technique ตามวิธีของ Kirby and Appleyard (1986) และบันทึกการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาปลายยอด (apical meristem); การกำเนิดดอก (floral initiation, R_0) และการสร้างโครงสร้างดอก สำหรับวันออกดอกแรก (R_1); วันออกดอก 50 %; วันเริ่มติดเมล็ด และวันสุกแก่ เก็บข้อมูลโดยทำการสุ่มเก็บตัวอย่างจำนวน 10 ต้นในแต่ละพันธุ์ 2) ศึกษาการเปลี่ยนแปลงทางกายวิภาคของยอดเจริญ (จากตาข้างของข้อที่ 3 - 5 และปลายยอด) ด้วยวิธีการไมโครเทคนิคทางพืช โดยเก็บและตรึงตัวอย่างในสารละลาย FAA 50 % (formalin acetic acid) ทำการ dehydration และแช่ตัวอย่างใน TBA (tertiary butyl alcohol) ที่ความเข้มข้น 50 70 85 95 และ 100 % ตามลำดับ ตามด้วยการแช่ใน TBA ผสมกับ paraffin oil อัตรา 1:1 และ paraplast 3 ครั้ง แล้วนำมาฝังใน paraplast ทำการตัดตัวอย่างพืชด้วย rotary microtome ย้อมสีและจัดทำสไลด์ถาวร และทำการศึกษาลักษณะโครงสร้างภายในขณะพัฒนาการดอกต่อไป

ผลและวิจารณ์

จากการปลูกถั่วเหลือง 4 พันธุ์ที่มีระยะเวลาสุกแก่แตกต่างกัน ซึ่งได้แก่ พันธุ์ NS1, CM60, Leichhart และ CPAC 98-76 ในช่วงต้นฤดูฝน (มิถุนายน, S1) ซึ่งมีอุณหภูมิเฉลี่ยประมาณ 29.2°ซ มีช่วงแสงยาวที่สุดประมาณ 12.6 ชั่วโมง และช่วงหลังจากปลูกเริ่มมีการลดลงของช่วงแสง และ ในช่วงฤดูแล้ง (พฤศจิกายน, S2) ซึ่งมีอุณหภูมิเฉลี่ยประมาณ 25°ซ มีสภาพช่วงแสงสั้นประมาณ 11.5 ชั่วโมง และต่ำลงสุดที่ 11.3 ชั่วโมง ก่อนที่จะเพิ่มขึ้นในช่วงปลายฤดูปลูก จากการศึกษาพบว่าถั่วเหลืองทั้ง 4 พันธุ์มีพัฒนาการดังนี้

การเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาปลายยอดและการกำเนิดดอก

พบว่าถั่วเหลืองมีการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาของตาข้างและตายอด ตั้งแต่ระยะ 14 - 32 วัน หลังปลูก โดยมีการสร้างปมกำเนิดใบ (leaf primordia)

ที่ด้านข้างปลายยอด (apical dome) (Figure 1-A) โดยตำแหน่งของปมกำเนิดใบจะไม่อยู่ในระนาบเดียวกัน ทั้งนี้เนื่องจากการสร้างใบบนลำต้นของถั่วเหลืองมีการจัดเรียงแบบสลับ (alternate) หลังจากนั้นจะเริ่มมีการเปลี่ยนแปลงของตาข้างที่มุมของใบที่ 4 - 5 โดยมีการสร้างปมกำเนิดของ prophyll ทั้งสองข้างของปลายยอดจากตาข้าง (Figure 1-B) ซึ่งแตกต่างจากการสร้างปมกำเนิดใบอย่างเห็นได้ชัด หลังจากนั้นปลายยอดของตาข้างจะยึดตัวเพื่อกำเนิดแกนข้อดอก (rachis) และปมกำเนิดดอกย่อย (floral primordia) (Figure 1-C) เมื่อศึกษาภายใต้กล้องจุลทรรศน์ชนิด stereomicroscope จะพบว่าเนื้อเยื่อเจริญบริเวณปลายยอดนี้มีลักษณะสีเข้มกว่าบริเวณอื่น ทั้งนี้เนื่องจากขณะที่เนื้อเยื่อเจริญมีการเปลี่ยนแปลงโดยเกิดการแบ่งเซลล์ (cell division) และเกิดการเปลี่ยนแปลงของเซลล์ (cell differentiation) เป็นจำนวนมากเพื่อพัฒนาเป็นโครงสร้างดอก ดังนั้นเมื่อผ่าโครงสร้างของปลายยอด (apical bud) หรือตาข้าง (lateral bud) แล้วพบลักษณะดังกล่าว (Figure 1-C) ก็น่าจะสามารถใช้กำหนดระยะการกำเนิดข้อดอก (floral initiation, FI) หรือระยะ R_0 ได้ในสภาพแปลงทดลอง และพบว่าหลังจากนั้นจะสร้างปมกำเนิดดอกย่อย (floral primordia) ทางด้านข้างของแกนข้อดอกทั้งสองข้าง ปมกำเนิดดอกย่อยที่เกิดขึ้นจะอยู่บริเวณด้านล่าง (Figure 1-D) ในขณะเดียวกันบริเวณปลายยอดก็จะยึดตัวต่อไปเพื่อสร้างปมกำเนิดดอกย่อยถัดขึ้นไป และระหว่างบริเวณที่กำเนิดดอกย่อยแต่ละดอกย่อยก็จะเริ่มสร้างปมกำเนิดรีวประดับ (bract) แทรกอยู่ โดยปมกำเนิดดอกย่อยจะเกิดแบบเวียน (spiral) หลังจากสร้างปมกำเนิดดอกย่อยบนแกนข้อดอก 4 ถึง 5 ปมแล้ว ปมกำเนิดดอกย่อยที่ 1 และ 2 จะเริ่มสร้างปมกำเนิดโครงสร้างอื่นของดอกย่อยอย่างรวดเร็วซึ่งประกอบด้วยปมกำเนิดของกลีบเลี้ยง กลีบดอก เกสรผู้ และเกสรเมียตามลำดับ (Figure 1-D,F) ดังนั้นจากการเปลี่ยนแปลงลักษณะโครงสร้างทางสัณฐานวิทยาจึงเป็นไปได้ว่าระยะที่ถั่วเหลืองมีพัฒนาการของดอก (floral development, $R_0 - R_1$) จึงควรเป็นระยะดัง Figure 1-D ถึง Figure 1-F ซึ่งสังเกตเห็นโครงสร้างดอกสมบูรณ์ และจากการ

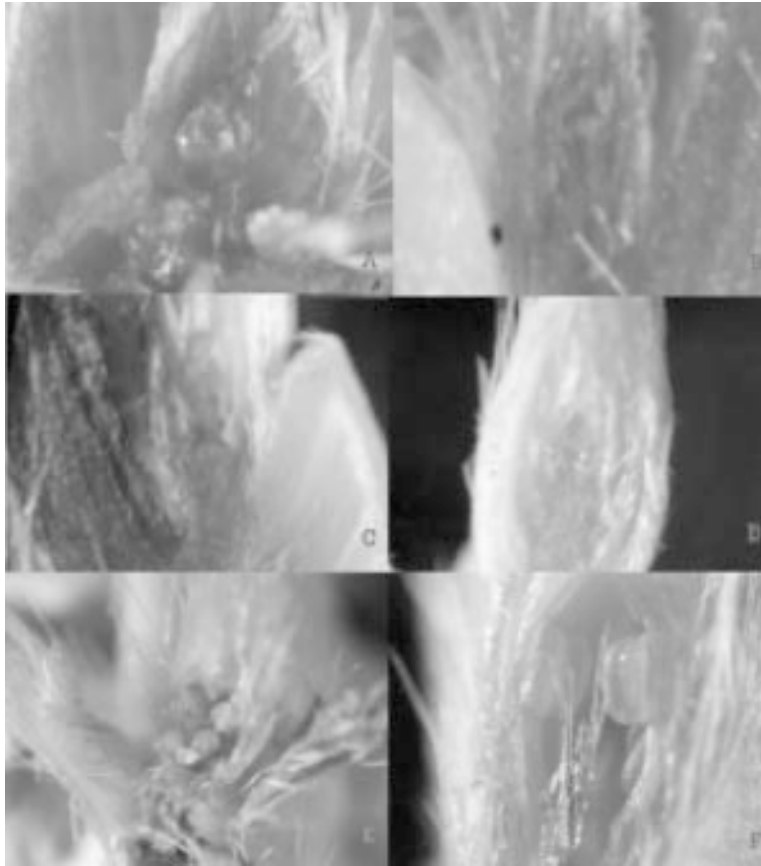


Figure 1 Morphological development of terminal bud of soybean variety Nakhon Sawan 1.

A = vegetative period of apical bud and the formation of leaf primordia

B = development of prophyll primordia

C = floral initiation (FI or R_0)

D = development of floral primordia

E = development of floral structure

F = the completed development of floral structure

สังเกตพบว่าการพัฒนาส่วนของเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมียจะพัฒนาเร็วกว่ากลีบดอกเช่นเดียวกับรายงานของ Carlson and Lersten (1987) นอกจากนี้ยังพบว่าดอกย่อยดอกแรกมักหลุด และ ดอกย่อยบริเวณกลางช่อดอกจะพัฒนาได้ดีกว่าดอกย่อยที่เกิดบริเวณโคนช่อดอก สำหรับการกำเนิดดอก Fleming *et al.* (1997) ได้ใช้อัตราการสร้างปุ่มกำเนิดใบบริเวณเนื้อเยื่อเจริญที่ชื่อว่า lateral meristem ของซอกใบอื่น ๆ เป็นสิ่งกำหนดการกำเนิดดอก

ความแปรปรวนของลักษณะพัฒนาการของการกำเนิดดอก

ในสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกัน 2 ฤดู (ต้นฤดูฝน, S1 และฤดูแล้ง, S2) โดยเฉพาะความแตกต่างของอุณหภูมิและช่วงแสง พบว่า ถั่วเหลืองทั้ง 4 พันธุ์มีพัฒนาการแตกต่างกัน และส่งผลให้การกำเนิดช่อดอก และพัฒนาการดอกต่างกันด้วย (Table 1) ภายใต้อสภาพช่วงแสงยาวและอุณหภูมิค่อนข้างสูง (S1) การกำเนิดช่อดอก (floral initiation, R_0) จะช้ากว่าเมื่อปลูกในสภาพช่วง

แสงสั้นและอุณหภูมิต่ำ (S2) โดยพันธุ์ NS1 กําเนิดดอกเร็วที่สุดในทั้ง 2 ฤดูปลูก ประมาณ 18 และ 14 วันหลังปลูก ขณะที่พันธุ์ CPAC 98-76 ใช้เวลาถึง 32 และ 21 วันหลังปลูก จากการทดลองครั้งนี้พบว่าพันธุ์ Leichhardt เป็นพันธุ์ที่มีระยะ juvenile ก่อนข้างยาวกว่าพันธุ์อื่น ๆ ทั้งนี้เนื่องจากทั้งสองสภาพแวดล้อมระยะกําเนิดดอกมีความแตกต่างกันเพียง 3 วัน (Table 2) เมื่อพิจารณาจากสภาพฤดูปลูกที่ 2 พบว่า พันธุ์ NS1 เป็นพันธุ์ที่มี ระยะ juvenile สั้นที่สุด เช่นเดียวกับ Fleming *et al.* (1997) พบว่าปุ๋ยกําเนิดดอกของถั่วเหลืองพันธุ์ Biloxi จะเกิดขึ้น ประมาณ 14 วันหลังปลูก ซึ่งสอดคล้องกับ Wilkerson *et al.* (1989) ที่กล่าวว่าระยะ juvenile ในถั่วเหลืองจะแตกต่างกันตั้งแต่ระยะ VE ถึง V5 ขึ้นอยู่กับสายพันธุ์ จากการทดลองนี้ยังพบว่าทั้ง 4

พันธุ์มีระยะพัฒนาการของดอก (floral development, $R_0 - R_1$) แตกต่างกัน ตั้งแต่ 6 - 17 วัน โดยพันธุ์ Leichhardt มีพัฒนาการเร็วที่สุดเพียง 7 - 6 วัน หลังการกําเนิดดอก ส่วนพันธุ์ CPAC 98-76 มีพัฒนาการช้าที่สุดโดยใช้เวลาประมาณ 16 - 17 วัน (Table 2) นอกจากนี้ยังพบว่าสภาพแวดล้อมทั้ง 2 ฤดูปลูกไม่มีผลต่อระยะพัฒนาของดอก ($R_0 - R_1$) ซึ่ง Acock *et al.* (1994) ได้กล่าวว่า ระยะ juvenile ถึง floral initiation ของถั่วเหลืองมีค่าคงที่เมื่อช่วงแสงต่ำกว่า 13 ชั่วโมง และจะเพิ่มขึ้นเป็นเส้นตรงเมื่อช่วงแสงเพิ่มขึ้น ในขณะที่ระยะพัฒนาการแตกต่างกันขึ้นกับพันธุ์และช่วงแสง ส่วนระยะเวลาของพัฒนาการของฝักพบว่ามีพัฒนาการค่อนข้างเร็ว และมีระยะเวลาการสะสมน้ำหนักและสุกแก่ค่อนข้างช้าในเกือบทุกพันธุ์ที่ทำการศึกษา ยกเว้นพันธุ์ CPAC 98-76

Table 1 Days after sowing for the developmental stages; floral initiation (R_0), first open flower (R_1), 50% of flowering, first pod set and maturity of 4 soybean varieties; NS1, CM60, Leichhardt and CPAC 98-76 under June (S1) and November (S2) sowing.

Variety	FI or R_0		R_1		50 % flowering		First pod set		Maturity	
	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2
NS1	18	14	26	25	35	29	41	32	82	73
CM 60	24	18	35	30	41	32	48	38	86	82
Leichhardt	30	27	37	33	41	35	48	37	91	79
CPAC 98-76	32	21	48	38	53	44	64	51	94	95

Table 2 The period (days) of each developmental stages of 4 soybean varieties NS1, CM60, Leichhardt and CPAC 98-76 under June (S1) and November (S2) sowing. (S- R_0 = the time from sowing to floral initiation, $R_0 - R_1$ = the time of floral development)

variety	S - R_0		$R_0 - R_1$		$R_1 - 50\%$ flowering		50 % flowering - first pod set		First pod set - maturity	
	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2
NS1	18	14	8	11	9	4	6	3	41	41
CM 60	24	18	11	12	6	2	7	6	38	44
Leichhardt	30	27	7	6	4	2	7	2	43	42
CPAC 98-76	32	21	16	17	12	6	11	7	30	44

ดังนั้นในการศึกษาความแปรปรวนของพัฒนาการในถั่วเหลือง น่าจะมุ่งความสนใจการตอบสนองของพันธุกรรมและสภาพแวดล้อมที่มีต่อการพัฒนาปุ่มกำเนิดดอก การพัฒนาดอก และระยะการสะสมน้ำหนักและสุกแก่ โดยเฉพาะอย่างยิ่งการแสดงออกทางพันธุกรรมที่มีต่อระยะพัฒนาการทางลำต้น (basic vegetative period, BVP หรือ juvenile) ซึ่งสภาพแวดล้อมไม่ค่อยมีผลมากนักและน่าจะเป็นลักษณะที่เหมาะสมที่จะใช้เป็นเกณฑ์การคัดเลือกสายพันธุ์ (selection criteria) ของถั่วเหลืองต่อไป และมีรายงานของ Kilen and Villaroel (1994) พบว่าระยะ long juvenile ถูกควบคุมด้วยยีนเพียง 1 คู่

ลักษณะทางกายวิภาคของปลายยอดและการกำเนิดดอก

จากการศึกษาลักษณะโครงสร้างภายในของตาข้างข้อที่ 4 และ ข้อที่ 5 ของถั่วเหลืองพันธุ์ NS1 ที่อายุ 16 วันหลังปลูก พบว่า บริเวณปลายยอดของ apical meristem ประกอบด้วย ชั้นของ tunica 2 ชั้นที่เซลล์เรียงตัวกันอย่างเป็นระเบียบ ถัดได้ชั้น tunica ลงมาเป็นชั้นของ corpus ที่มีเซลล์เรียงตัวกันอย่างไม่เป็นระเบียบ (Figure 2-A) เช่นเดียวกับที่มีรายงานใน Carlson and Lerten (1987) บริเวณฐานของ apical meristem มีการสร้างปุ่มกำเนิด prophyll ทั้ง 2 ข้างโดยมีขนาดใกล้เคียงกันและอยู่ในระนาบเดียวกัน ซึ่งลักษณะดังกล่าวจะแตกต่างไปจากการสร้างปุ่มกำเนิดใบซึ่งเกิดขึ้นแบบสลับ (alternate) ดังนั้นลักษณะของปุ่มกำเนิด prophyll ที่เห็นจึงเป็นลักษณะของตาข้างที่กำลังพัฒนาไปเป็นดาดอก ต่อจากนั้นบริเวณ apical meristem เริ่มยืดยาวขึ้นเพื่อเตรียมสร้างแกนช่อดอก (rachis) (Figure 2-B) และเริ่มมีการแบ่งเซลล์บริเวณด้านข้างเพื่อสร้างปุ่มกำเนิดริ้วประดับ (bract primordium) และปุ่มกำเนิดดอกย่อย (floral primordia) (Figure 2-C) ซึ่งน่าจะถือได้ว่าเป็นระยะการกำเนิดช่อดอก (floral initiation, FI) โดยในถั่วเหลืองพันธุ์ NS1 พบลักษณะดังกล่าวเมื่อถั่วเหลืองอายุ 17 วันหลังปลูก เช่นเดียวกับการศึกษาลักษณะทางสัณฐานวิทยาตาม Figure 1-C ปุ่มกำเนิดดอกย่อยมีพัฒนาการมากขึ้น โดยเริ่มสร้างจากโคนช่อดอกขึ้นไปยังปลายช่อ

ดอก ในแต่ละดอกย่อยจะเกิดระหว่างมุมของใบประดับ (bract) จากการศึกษาค้นพบว่าพัฒนาการของดอกย่อยที่ 2 เร็วกว่าดอกย่อยที่ 1 (Figure 2-D) ในแต่ละปุ่มกำเนิดดอกย่อยจะสร้างส่วนของ bract รองรับส่วนที่เจริญเป็นดอกย่อย เริ่มเห็นการแบ่งเซลล์บริเวณปุ่มกำเนิดดอกย่อยที่ 2 เพื่อสร้างปุ่มกำเนิดกลีบเลี้ยง (sepal primordia) และพบการจัด phyllotaxy ของดอกย่อยเป็น 2/5 (Figure 2-E) เมื่อ 2-3 วันหลังการกำเนิดช่อดอก

พัฒนาการของกลีบเลี้ยงและกลีบดอก

การพัฒนาของปุ่มกำเนิดกลีบเลี้ยง (sepal primordia) พบว่า ปุ่มกำเนิดดอกย่อยเริ่มมีการแบ่งเซลล์ของเนื้อเยื่อ tunica ชั้นที่สองบริเวณใกล้กับริ้วประดับ เกิดเป็นปุ่มกำเนิดกลีบเลี้ยง (Figure 2-E, F) ซึ่งต่อมาจะเกิดทั้งสองข้างและด้านหลังของปุ่มกำเนิดดอกย่อย และพบว่าปลายยอดของปุ่มกำเนิดดอกย่อยยังคงเป็นเนื้อเยื่อเจริญดาดอกที่ประกอบด้วยเนื้อเยื่อชั้น tunica ที่เซลล์เรียงตัวอย่างเป็นระเบียบ 2 ชั้น ส่วนเนื้อเยื่อชั้น corpus มีเซลล์ที่เรียงตัวอย่างไม่เป็นระเบียบ (Figure 2-F) หลังจากนั้นปุ่มกำเนิดกลีบเลี้ยงจะยืดยาวมากขึ้นและโค้งอยู่เหนือปลายยอด ขณะเดียวกันปลายยอดที่เคยมีลักษณะโค้งจะแบนราบลง (Figure 2-G) เซลล์บริเวณ tunica ชั้นที่สองมีการแบ่งเซลล์ตามขวาง (periclinal division) โดยเกิดบริเวณด้านข้างของโคนที่แบนราบลง เพื่อสร้างปุ่มกำเนิดกลีบดอก (petal primordia) ต่อไป (Figure 2-H) เช่นเดียวกันพบว่าพัฒนาการของดอกย่อยที่สองจะเร็วกว่าดอกย่อยแรก โดยเริ่มสร้างปุ่มกำเนิดเกสรเพศผู้ (stamen primordia) และปุ่มกำเนิดเกสรเพศเมีย (pistil primordia) อย่างรวดเร็วและมีการพัฒนาในส่วนของกลีบดอกอย่างช้าๆ จนเมื่อพัฒนาโครงสร้างของเกสรเพศผู้และเพศเมียสมบูรณ์ ปุ่มกำเนิดกลีบดอกจึงพัฒนาเป็นปุ่มกำเนิดของ standard, wing และ keel ซึ่งอยู่ติดกับเกสรเพศผู้ (Figure 3-D) และใช้เวลาประมาณ 7 วันหลังการกำเนิดปุ่มช่อดอก เช่นเดียวกับรายงานของ Carlson และ Lerten (1987) ที่กล่าวว่ากลีบดอกจะยังไม่ยืดยาวจนกว่าเกสรเพศผู้จะมีการสร้าง pollen ที่พัฒนาเต็มที่

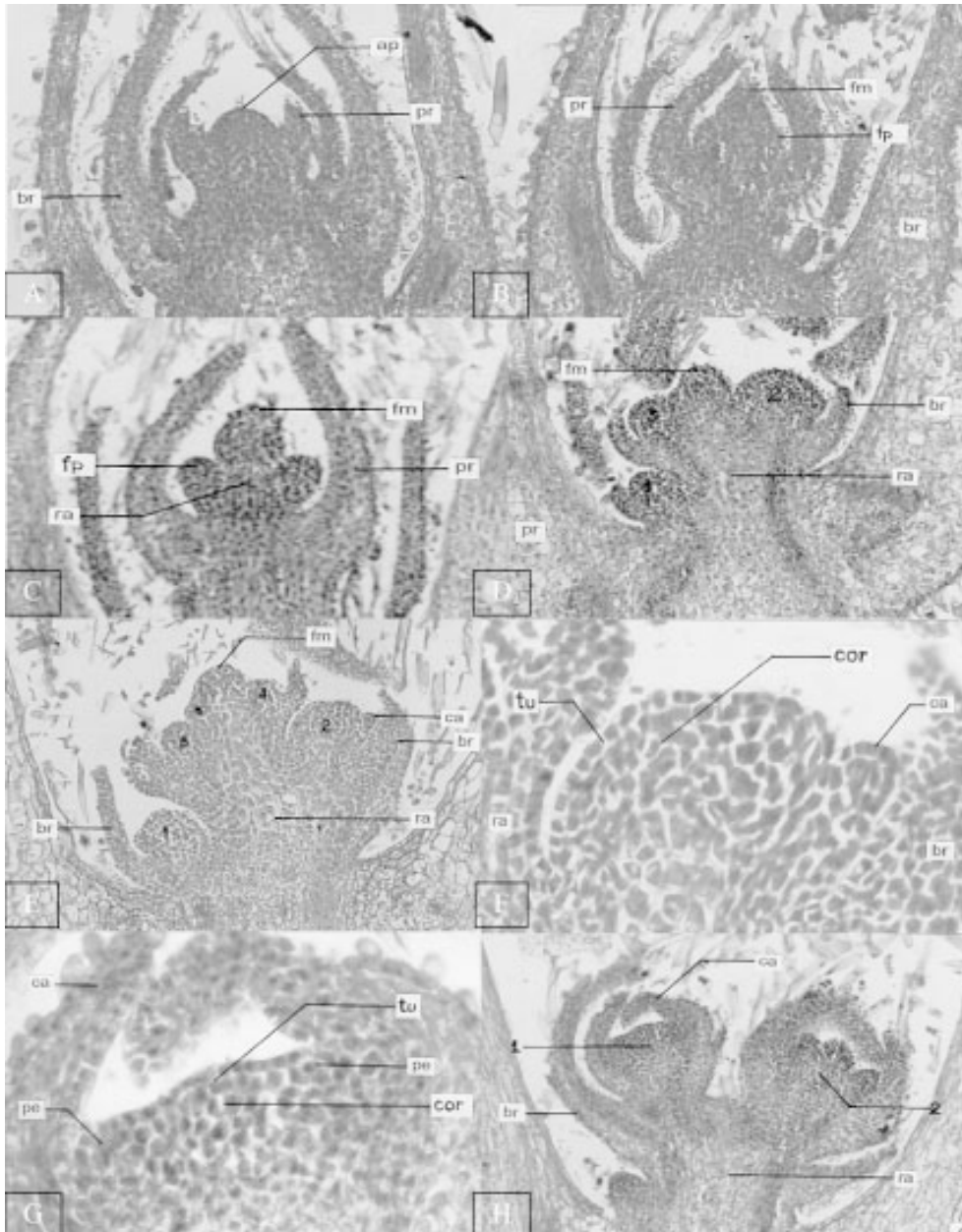


Figure 2 Developmental anatomy of lateral bud of soybean variety Nakhon Sawan 1 (NS1).

A = apical development during vegetative stage

B = apex elongation and development of prophyll primordia

C = floral initiation (FI) or R_0

D = floret primordia development

E = sepal initiation

F = sepal development

G = petal initiation

H = petal primordia development

ap = apical dome

br = bract

ca = sepal primordium

pr = prophyll

fm = floral meristem of inflorescence

fp = floral primordium

ra = rachis

tu = tunica

cor = corpus

pe = petal

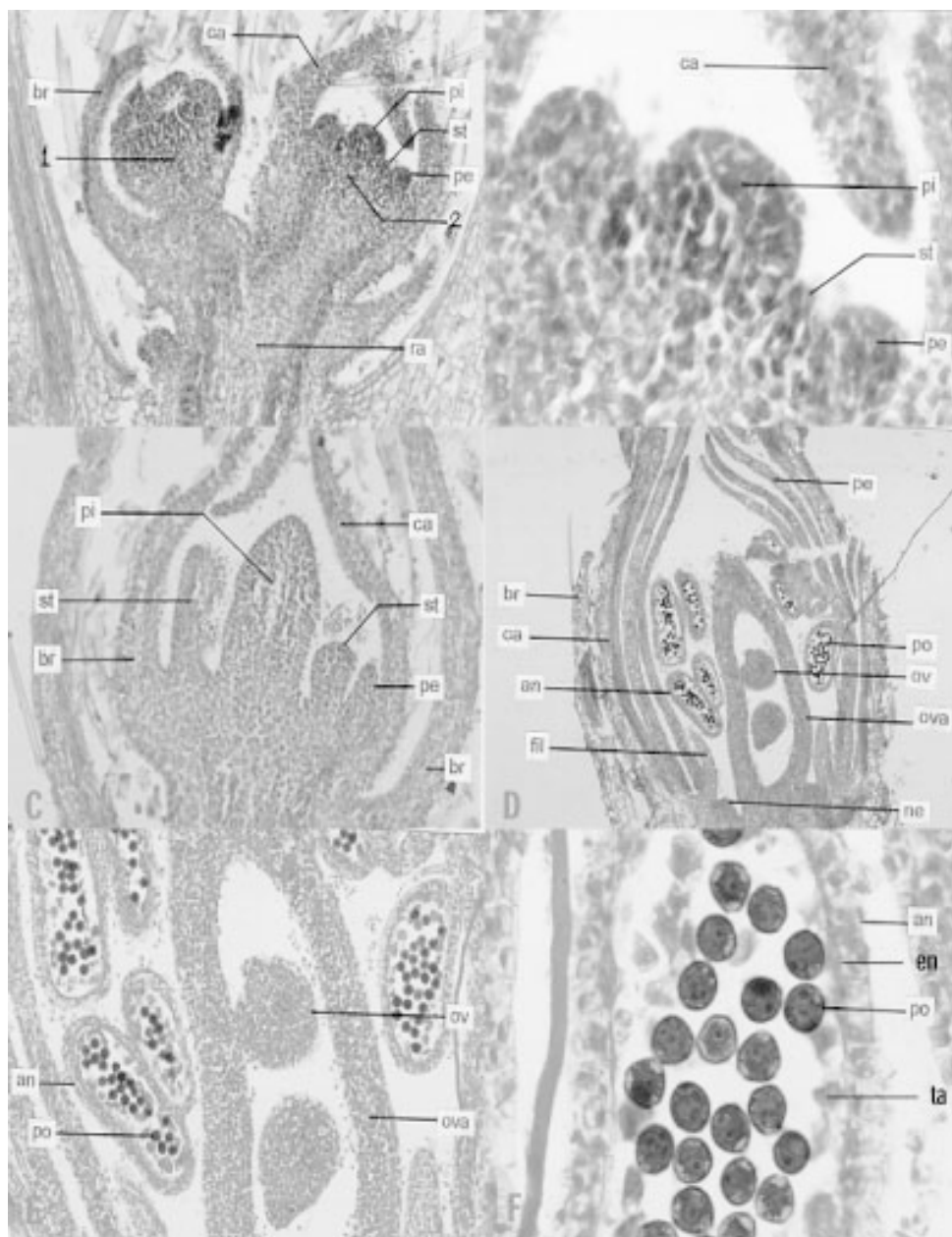


Figure 3 Developmental anatomy of stamen of soybean variety Nakhon Sawan 1 (NS1).

A = stamen and pistil initiation

B = apex development of stamen and pistil primordia

C = two unequal of stamen primordia

D-E = completed development of stamen

F = anther with mature pollen grain

br = bract

pe = petal primordium

fil = filament

ra = rachis

st = stamen primordium

an = anther

ov = ovule

po = pollen

pi = pistil primordium

ova = ovary

en = entothecium

ta = tapetum

ca = sepal primordium

การพัฒนาเกสรเพศผู้

การสร้างปมกำเนิดเกสรเพศผู้จะเกิดถัดเข้ามาจากปมกำเนิดกลีบดอก และปมกำเนิดเกสรเพศเมียถูกสร้างบริเวณกลางของปลายยอดโดยมีขนาดใหญ่กว่าปมอื่น ๆ ของดอก (Figure 3-A) และพบว่าเนื้อเยื่อเจริญปลายยอดของปมกำเนิดดอกย่อยไม่เป็น tunica-carpus ที่ชัดเจนขณะมีการแบ่งเซลล์เพื่อสร้างปมกำเนิดเกสรเพศผู้และเพศเมีย (Figure 3-B) ปมกำเนิดเกสรเพศผู้เกิดขึ้น 2 ปมโดยมีขนาดไม่เท่ากัน อีกทั้งการแบ่งเซลล์เพื่อพัฒนาปมกำเนิดเกสรเพศผู้และเพศเมียเป็นไปอย่างรวดเร็วจนมีขนาดใหญ่กว่าปมกำเนิดกลีบดอกที่อยู่ด้านข้าง (Figure 3-C) อับเรณูมีการสร้าง archesporail ทางด้านในเมื่อปมช่อดอกย่อยอายุประมาณ 7 วันพบว่าเกสรเพศผู้มีโครงสร้างที่สมบูรณ์ประกอบด้วย ก้านชูอับละอองเรณู (filament) และอับเรณู (anther) (Figure 3-D) และมีต่อมน้ำหวาน (nectary gland) เกิดขึ้นระหว่างเกสรเพศผู้และเพศเมีย นอกจากนี้ยังพบว่าอับละอองเรณูบางลงมีการสร้าง microspore แยกตัวออกเป็นแต่ละเซลล์ (Figure 3-E) โดยเนื้อเยื่อชั้น tapetum เริ่มสลายไปเนื้อเยื่อชั้น endothecium บางลง micropore พัฒนาเป็นละอองเรณู (pollen grain) (Figure 3-F)

การพัฒนาเกสรเพศเมีย

ปมกำเนิดเกสรเพศเมียจะถูกสร้างพร้อมกับปมกำเนิดเกสรเพศผู้ ตรงบริเวณกลางของปลายยอด และมีขนาดใหญ่กว่าปมอื่น ๆ ของดอก โดยมีสร้างขอบของ carpel ซึ่งยังไม่เชื่อมกัน ในระยะนี้ฐานรองดอกจะมีขนาดใหญ่ขึ้น มีการพัฒนารังไข่ ส่วนของ carpel เริ่มโอบเชื่อมติดกันด้านบน ประกอบด้วยเนื้อเยื่อ 5 ชั้นผนังรังไข่ด้านในมีการแบ่งเซลล์เพิ่มขึ้นเพื่อสร้างปมกำเนิดออวุล ภายในรังไข่ที่มีช่องว่างตรงกลาง (Figure 4-AB) มีการพัฒนาส่วนของรังไข่และออวุลภายในไปพร้อม ๆ กัน ส่วนปลายของเกสรเพศเมียมีการสร้างก้านชูเกสรสั้น ๆ การพัฒนาเกสรเพศเมียเริ่มเกิดขึ้น ประมาณ 7 วันหลังการกำเนิดช่อดอกเช่นกัน ในระยะแรกของปมกำเนิดออวุลพบว่า มีการสร้าง integument 2 ชั้น ทั้ง

outer integument และ inner integument (Figure 4-D)

จากการศึกษาลักษณะโครงสร้างภายในของเนื้อเยื่อเจริญปลายยอด เพื่อกำหนดระยะการกำเนิดดอก (floral initiation) ของถั่วเหลืองทำให้สามารถยืนยันลักษณะการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาของปลายยอดได้ชัดเจนขึ้นว่าลักษณะใดควรใช้กำหนดเป็นระยะกำเนิดดอก (floral initiation) หรือระยะ R_0 ซึ่งจะทำให้ผู้คัดเลือกสายพันธุ์สามารถจำแนกระยะพัฒนาการและการตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมของถั่วเหลืองได้แม่นยำขึ้น นอกจากนี้ยังพบว่าในถั่วเหลืองพันธุ์ NS1 ช่อดอกในข้อที่ 5 มีการสร้างช่อดอกก่อนข้อที่ 4 อย่างไรก็ตามการพัฒนาของดอกย่อยเป็นไปอย่างรวดเร็วทำให้ไม่สามารถติดตามได้ครบทุกระยะของพัฒนาการ โดยเฉพาะอย่างยิ่งการพัฒนา bract และเกสรเพศผู้และเมีย

สรุป

การกำเนิดดอก (floral initiation) ของถั่วเหลืองพบได้ตั้งแต่ 14 – 32 วันหลังปลูก ลักษณะการกำเนิดดอกสามารถกำหนดได้จากการเปลี่ยนแปลงของเนื้อเยื่อเจริญ ถั่วเหลืองพันธุ์ NS1 มีระยะ juvenile สั้น ประมาณ 14 วัน ส่วนพันธุ์ Lechihardt มีระยะ juvenile ยาวประมาณ 27 – 30 วัน สภาพแวดล้อมมีผลต่อระยะพัฒนาการของดอก (floral development, $R_0 - R_1$) น้อยเนื้อเยื่อเจริญปลายยอดประกอบด้วย tunica 2 ชั้น และขณะที่มีการพัฒนาดอกส่วนของกลีบดอกจะพัฒนาช้ากว่าส่วนอื่น ๆ

คำขอบคุณ

คณะผู้วิจัยขอขอบคุณ สถาบันวิจัยและพัฒนาแห่งมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์และภาควิชาพฤกษศาสตร์ ที่ให้ทุนและสนับสนุนการวิจัยในครั้งนี้

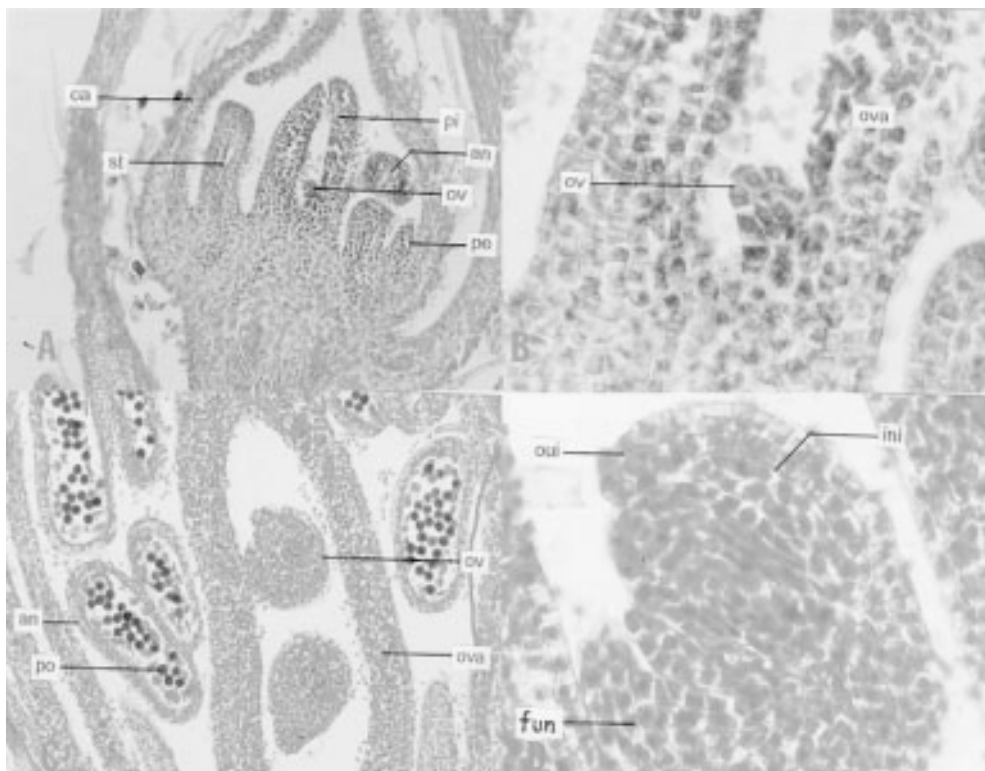


Figure 4 Developmental anatomy of pistil of soybean variety Nakhon Sawan 1 (NS1).

A = development of ovary primordium B = ovule initiation

C = development of ovary and ovule D = ovule structure

ca = sepal primordium

pe = petal primordia

pe = petal primordia

st = stamen primordia

an = anther

po = pollen

pi = pistil

ova = ovary primordium

ov = ovule primordium

fun = funiculus

oui = outer integument

ini = inner integument

เอกสารอ้างอิง

- Acock, M.C., J.A Bunce, and B. Acock. 1994 Effect of changing daylength on flower initiation and development in two soybean cultivars. *Biotronics* 23: 93-104.
- Carlson, J.B. and N.R. Lersten. 1987. Reproductive morphology, pp. 97-132. In J.R. Wilcox. (ed.) *Soybean: Improvement, Production, and User* 2nd ed. Crop Sci. Soci. of America, Inc. Wisconsin, USA.
- Ellis, R.H., R.J Summerfield, A. Qi, and E.H. Roberts. 1994. Adaptation of soybean : Implications for crop improvement of flowering responses to photoperiod and temperature, pp. 334-340. In B. Napumpeth (ed.). *Proceeding: World Soybean Research Conference V*, 21-27 Feb. 1994; Chiang Mai, Thailand. Kasetsart University Press, Bangkok, Thailand.
- Fehr, W.R. and C.E. Caviness. 1977. Stages of soybean development. Special Report No. 80. Iowa State University, USA. 30 p.

- Fleming, J.E., R.H. Ellis, P. John, R.J. Summerfield, and E.H. Robert. 1997. Developmental implications of photoperiod sensitivity in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) International Jour. of Plant Sci. 158(2): 142-151.
- Jeffery, P.T. and E.R. Shipe. 1996. Soybean growth and agronomy performance in response to long juvenile trait. Crop Sci. 36:1114-1149.
- Kilen, T.C. and D. A. Viilaroel. 1994. Inheritance and use of a long juvenile trait in soybean, pp. 341-344. In B. Napumpeth (ed.). Proceeding: World Soybean Research Conference V, 21-27 Feb. 1994; Chiang Mai, Thailand. Kasetsart University Press, Bangkok, Thailand.
- Kirby, E.J.M. and M. Appleyard. 1986. Cereal Development Guide. 2nd ed. Arable Unit, National Agric. Centre, England. 75 p.
- Ray, J.D., K. Hinson, J.E.B. Mankono, and M.F. Malo. 1994. Genetic control of long juvenile trait in soybean. Crop Sci. 35: 1001-1006.
- Sinclair, T.R. and K. Hinson. 1992. Soybean flowering in response to the long juvenile trait. Crop Sci. 32: 1242-1248.
- Wilkerson, G.G., J. W. Jones, K.J. Boote and G.S. Buol. 1989. Photoperiodically sensitive interval in time to flower of soybean. Crop Sci. 29:721-726.
-
- วันรับเรื่อง : 24 ส.ค 42
วันรับตีพิมพ์ : 17 ธ.ค 42