

นิพนธ์ต้นฉบับ

ชีววิทยาดอกของไม้กฤษณา

Floral Biology of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte

สุวรรณ ตังมิตรเจริญ¹

Suwan Tangmitcharoen¹

พวงพรรณ ยงรัตนนา¹

Phuangphan Yongrattana¹

วิฑูรย์ เหลืองวิริยะแสง¹

Vitoon Luangviriyasaeng¹

วัฒนชัย ตาเสน²

Wattanachai Tasen²

ประวิติศาสตร์ จันทรเทพ³

Prawatsart Chanthep³

สุชาดา แสงทับทิม⁴

Suchada Saengtubtim⁴

¹ สำนักวิจัยการจัดการป่าไม้และผลิตผลป่าไม้ กรมป่าไม้ 69 ถนนพหลโยธิน จตุจักร กรุงเทพฯ 10900

โทรศัพท์ 0-2561-4292-3 ต่อ 429 Fax: 0-2561-4292-3 ต่อ 444 E-mail: suwan@forest.go.th, suwan@hotmail.com

² คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ 10900

³ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ กรมอุทยานแห่งชาติ สัตว์ป่าและพันธุ์พืช

⁴ สำนักอนุรักษ์ทรัพยากรป่าชายเลน กรมทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่ง 92 พหลโยธิน 7 สามเสนใน พญาไท กรุงเทพฯ 10400

รับต้นฉบับ 3 มีนาคม 2551

รับลงพิมพ์ 30 กรกฎาคม 2551

ABSTRACT

Flowers of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte generally start early March to May. Flower buds develop to maturity of inflorescences within three weeks and non-pollinated flowers fall within five days. The flower is of perfect flower, consisting of calyx-tube, corolla-tube, androecium and gynoecium. The pollen shape is of sphaerical with small size (20-25 μ m in diameter) with gemmate exine. The papillae stigma is of capitate with 0.7 mm in length.

The flowers start blooming in evening during 16.30 - 18.30 hrs, the peak of blooming at 18.00 hrs. The flowers are weakly protandrous, which the anthers dehisce prior to pistil receptivity. Flowers have ten anthers, each anther containing approximately 1,937 pollen grains. A high P/O ratio (9685.5) indicates that *A. crassna* is highly outcrossed and is classified as obligate xenogamy. In other words, the species likely requires cross-pollination for natural regeneration. Opened pollination produces low initial fruit setting (2.23%) and reproductive success appears low (0.05). The phenomena where a low proportion of flowers was developed into fruit despite most ovules having developed into mature seeds indicates that the rate of fruit abortion is higher than for seed.

Keywords: *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte, Flower development, P/O ratio, Pollination, Reproductive success

บทคัดย่อ

กฤษณาเริ่มออกดอกตั้งแต่ต้นเดือนมีนาคมและทยอยบานไปถึงเดือนพฤษภาคม ระยะดอกย่อยพัฒนาเป็นช่อดอกถึงระยะดอกพัฒนาเต็มที่และบานใช้เวลา 3 สัปดาห์ ดอกที่ไม่ได้รับการผสมเกสรหรือผสมไม่ติด จะร่วงภายใน 5 วัน ดอกเป็นแบบสมบูรณ์เพศ ประกอบด้วย หลอดกลีบเลี้ยง หลอดกลีบดอก วงเกสรเพศผู้และวงเกสรเพศเมีย เรณูเป็นรูปทรงกลม ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลาง 20-25 ไมครอน มีผนังแบบ gemmate ยอดเกสรเพศเมีย มีรูปร่างเป็นกระจุกลม ยาว 0.7 มม. มีผิวขรุขระแบบ papillae ดอกเริ่มบานในช่วงเย็น ตั้งแต่เวลา 16.30 น. ถึงเวลา 18.30 น. แต่ส่วนใหญ่บานเต็มที่เวลา 18.00 น. เกสรต่างเพศในดอกเดียวกันแก่ไม่พร้อมกัน แบบ protandry ค่าเฉลี่ยจำนวนเรณูต่ออับเรณูของไม้กฤษณา คือ 1,937 และจำนวนเรณูต่อดอก (แต่ละดอกมี 10 อับเรณู) คือ 18,956 ค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่ออูฐ (P/O ratio) คือ 9,685.5 ซึ่งจัดว่ามีระดับการผสมข้ามสูง ที่เรียกว่า obligate xenogamy หรือกล่าวได้ว่า กฤษณาจำเป็นต้องได้รับการผสมข้ามในการสืบพันธุ์ตามธรรมชาติ อัตราการติดผลตามธรรมชาติอยู่ในเกณฑ์ต่ำ (2.23%) และอัตราการติดผลของการผสมเกสรในตัวเอง พบว่า ไม่มีช่อดอกใดติดผลเลย ค่าความสำเร็จการสืบพันธุ์ของกฤษณา มีค่าเฉลี่ยต่ำ คือเท่ากับ 0.05 โดยปรากฏการณ์ที่ดอกจำนวนน้อยที่สามารถเจริญพัฒนาไปเป็นผล แต่อูฐส่วนใหญ่สามารถพัฒนาเป็นเมล็ดที่สมบูรณ์ บ่งชี้ว่าการร่วงหล่นของผลเกิดขึ้นในอัตราสูงกว่าการชะงักการเจริญเติบโตของเมล็ด

คำสำคัญ: กฤษณา การพัฒนาดอก ค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่ออูฐ การผสมเกสร ความสำเร็จของการสืบพันธุ์

คำนำ

กฤษณาเป็นต้นไม้ที่ให้เนื้อไม้ที่มีกลิ่นหอม และมีน้ำมันหอมระเหยหรือยางสะสมอยู่จนทำให้มีการซื้อ-ขายกันในราคาแพง ประมาณ 40,000-60,000 บาทต่อกิโลกรัม กลิ่นของน้ำมันหอมจะติดทนนาน นอกจากนี้ยังมีคุณสมบัติป้องกันแมลง เห็บและเหาได้ ในทางอุตสาหกรรมใช้ทำเครื่องยาและที่สำคัญคืออุตสาหกรรมน้ำหอมที่ดีมีราคาแพง

กฤษณาจัดอยู่ในวงศ์ Thymelaeaceae วงศ์ย่อย Aquilariodeae สกุล *Aquilaria* พรรณไม้ในสกุลนี้มีกระจายอยู่ทั่วโลก 25 ชนิด (นิรนาม, 2551) ในเขตร้อนของทวีปเอเชีย โดยเฉพาะอย่างยิ่งในประเทศกลุ่มเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ได้แก่ ไทย กัมพูชา ลาว เวียดนาม อินโดนีเซีย มาเลเซีย ฟิลิปปินส์ นอกจากนี้ยังสามารถกระจายพันธุ์ครอบคลุมในพื้นที่ประเทศอินเดีย ปากีสถาน เนปาล บังกลาเทศ ปาปัวนิวกินี จนถึงจีน สำหรับประเทศไทยพบพรรณไม้สกุล *Aquilaria* จำนวน

5 ชนิด คือ *A. crassna* Pierre ex Lecomte Pierre, *A. malaccensis* Lam., *A. subintegra* Ding Hou, *A. hirta* Ridl. และ *A. rugosa* K.Le-Cong & Kessler (นิรนาม, 2551) เนื้อไม้กฤษณาที่มีกลิ่นหอมนี้ใช้กันมานานหลายศตวรรษแล้วทั้งชาวพุทธและชาวมุสลิมในกิจกรรมทางศาสนา ทางการแพทย์ และทางพิธีกรรม หรืองานพิธีท้องถิ่นต่างๆ (Ng *et al.*, 1997; Yamada, 1995; Chakrabarty *et al.*, 1994; Siriyasa, 1986) และในบรรดาไม้ทั้ง 4 ชนิดดังกล่าว กฤษณา ชนิด *A. crassna* Pierre ex Lecomte เป็นชนิดที่ได้รับความนิยมและมีการปลูกกันอย่างแพร่หลายมากที่สุดในประเทศไทย โดยเฉพาะอย่างยิ่งในพื้นที่ภาคกลางและภาคตะวันออก

อย่างไรก็ตาม แม้ว่า *A. crassna* Pierre ex Lecomte เป็นที่รู้จักและใช้ประโยชน์กันมาอย่างยาวนาน แต่ข้อมูลด้านชีววิทยาดอกผลของไม้กฤษณามีอยู่น้อย และบางลักษณะของดอกผลยังปรากฏว่า มีรายงานข้อมูล

ไม่ตรงกัน ทำให้เกิดความสับสนกับเกษตรกร นักศึกษานักวิชาการหรือผู้สนใจต่อไม้ชนิดนี้ ดังนั้นการศึกษานี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่ออธิบายลักษณะดอกผล ในมิติต่างๆ เช่น ชีพลักษณะการออกดอก สัณฐานและโครงสร้าง การพัฒนาดอกและผล การถ่ายละอองเรณู รวมถึงการติดผลในสภาพธรรมชาติ

อุปกรณ์และวิธีการ

พื้นที่ศึกษา

ศึกษาด้านกฤษณาในพื้นที่ป่าธรรมชาติบริเวณอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ที่จังหวัดนครราชสีมาและจังหวัดนครนายก เส้นรุ้งที่ 14° 26' เหนือ เส้นแวงที่ 101° 22' ตะวันออก ระดับความสูงจากน้ำทะเลประมาณ 600 ม. ทำการติดตั้งนั่งร้านเหล็กที่ต้นกฤษณา จำนวน 4 ต้น ที่บริเวณ มอสิงโต (T1) น้ำตกผากล้วยไม้ (T2) ศูนย์ฝึกอบรมการป่าไม้เขาใหญ่ (T3) และบริเวณน้ำตกทองแก้ว (T4)

เริ่มตั้งแต่เริ่มแตกช่อดอก พัฒนาเป็นดอกสมบูรณ์ และผลแก่ แบ่งการศึกษาเป็น 2 ส่วนคือ ชีววิทยา ดอก การติดผลและค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์ โดยทำการศึกษาในช่วงปี พ.ศ. 2549 - 2550 สำหรับการศึกษาการพัฒนาดอกตั้งนั่งร้านเหล็กที่ต้นกฤษณาบริเวณอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ จำนวน 4 ต้น (T1, T2, T3, T4) เพื่อการเฝ้าสังเกตและเก็บตัวอย่างเพื่อการศึกษาลักษณะการเจริญเปลี่ยนแปลงดอก ช่วงการผสมเกสร ชีววิทยา ดอก การติดผลและค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์โดยคัดเลือกต้นที่ออกดอกผลบริเวณมอสิงโต อีกจำนวน 10 ต้น

ชีววิทยาและการเจริญพัฒนาของดอกและผล

ชีพลักษณะการออกดอก (flowering phenology)

- บันทึกการสภาพการเจริญ การเปลี่ยนแปลงของช่อดอก ช่อดอกและการพัฒนาดอกในช่วงระยะเวลาต่างๆ ได้แก่ การเปลี่ยนแปลงของช่อดอก การพัฒนาของดอกและช่อ

ดอก จนกระทั่งดอกบาน ทำการบันทึกและเก็บตัวอย่างทุกสัปดาห์

บันทึกปริมาณ จำนวนดอกต่อช่อ และศึกษาส่วนสำคัญต่างๆ ของดอก ได้แก่ กลีบเลี้ยง กลีบดอก เกสรเพศผู้และเกสรเพศเมีย รวมทั้งลักษณะของอับเรณูและเรณู ทำการบันทึกและเก็บตัวอย่างทุกสัปดาห์จนกระทั่งดอกเจริญสมบูรณ์เต็มที่

ศึกษาช่วงเวลาการผสมเกสร โดยพิจารณาจากการเปลี่ยนแปลงของส่วนต่างๆ ของดอก ได้แก่ การแตกของอับเรณู (anther dehiscence) ยอดเกสรตัวเมีย (stigma) ก้านเกสรเพศเมีย (style) โดยบันทึกและเก็บตัวอย่างในวันที่ดอกบาน โดยเริ่มตั้งแต่ดอกก่อนบาน 4 ชั่วโมงเวลาดอกบาน และหลังเวลาดอกบานเป็นเวลา 3, 6, 12, 36 และ 48 ชั่วโมง

ศึกษาการพัฒนาดอก โดยสังเกตการพัฒนาเปลี่ยนแปลงดอก ตั้งแต่ระยะช่อดอกจนกระทั่งเจริญพัฒนาเป็นดอกสมบูรณ์ โดยบันทึกพร้อมเก็บตัวอย่างช่อดอก ช่อดอกและดอกย่อยระยะต่างๆ ได้แก่ ระยะช่อดอก (flower bud) ดอกตูม (developing flower) จนกระทั่งดอกบาน (opened flower) โดยแต่ละสัปดาห์เก็บตัวอย่างครั้งละไม่น้อยกว่า 15 ดอกต่อต้น (5 ช่อดอกต้น และ 3 ดอกต่อช่อ)

ศึกษาจำนวนเรณูต่อดอก และค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่ออวูล (pollen-ovule ratio) โดยตรวจนับจำนวนเรณูที่อยู่ในอับเรณูด้วยกล้องจุลทรรศน์ จากอับเรณูของดอกทั้งหมด 20 ดอก (ต้นละ 10 ดอก โดยแต่ละต้นสุ่มช่อละ 1 ดอก) สำหรับ pollen-ovule ratio คำนวณจาก

$$\text{Pollen-ovule ratio} = \frac{\text{จำนวนเรณูต่อดอก (P)}}{\text{จำนวนอวูลต่อดอก (O)}}$$

การติดผลอ่อนและค่าความสำเร็จของการสืบพันธุ์

การติดผลอ่อนตามธรรมชาติ (Initial fruit set from opened pollination)

ดำเนินการที่ต้นตัวอย่าง 3 ต้น (T1, T2, T3) โดย
 สุ่มช่อดอกทั้งสิ้น 140 ช่อแล้วหมายดอกในช่อ (มีจำนวน
 ทั้งสิ้น 1,051 ดอก) แล้วบันทึกอัตราการติดผล

ค่าความสำเร็จของการสืบต่อพันธุ์ (Reproductive Success- RS)

RS เป็นดัชนีที่ชี้ถึงศักยภาพของดอกและออวูล (ovule) ของพืชที่จะพัฒนาไปเป็นผลและเมล็ดที่สมบูรณ์ (Weins *et al.*, 1987) โดยเก็บข้อมูลจากต้น T1, T3, T4 ดำเนินการหมายช่อดอกที่พัฒนาแล้ว จำนวน 100-200 ช่อดอกต่อต้น ตรวจนับจำนวนดอกย่อยต่อช่อดอก (number of flower / inflorescence - FI) และสุมดอกย่อยจำนวน 100 ดอกต่อต้น ตรวจนับจำนวนออวูลต่อดอก (number of ovule / flower -O) จากดอกบาน และในช่วงที่ผลสุกแก่เต็มที่ ตรวจนับผลแก่ต่อช่อ (number of fruit / inflorescence - Fr) จากช่อที่หมายไว้ และสุมผลแก่จำนวน 200 ผลต่อต้นเพื่อนับจำนวนเมล็ดที่สุกแก่ต่อผล (number of seed / fruit - S) แล้วคำนวณค่าดัชนี RS ตามวิธีของ Weins *et al.*, 1987 ด้วยสูตร

$$\text{Reproductive Success - RS} = (\text{Fr/FI}) \times (\text{S/O})$$

(ค่า RS = 1 เมื่อดอกในช่อพัฒนาเป็นผลแก่ทั้งหมดและออวูลทั้งหมดในดอกพัฒนาเป็นเมล็ดที่สมบูรณ์)

การศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์

ศึกษาและสังเกตดอกที่เก็บตามข้อ 1 และข้อ 2 ด้วยกล้องสองตาแบบกำลังขยายสูง (stereo microscope) และส่วนหนึ่งด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด (scanning electron microscope - SEM) ที่ฝ่ายเครื่องมือวิทยาศาสตร์กลาง สถาบันวิจัยและพัฒนาแห่งมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ โดยแช่ตัวอย่างระยะต่างๆ ในน้ำยาฆ่าและคงสภาพเซลล์ (Formalin - Acetic acid - Alcohol, FAA 50% alcohol) และใน 2.5% glutaraldehyde

การวิเคราะห์ผลทางสถิติ

รายงานผลการวัดทุกอย่างเป็นค่าเฉลี่ย (means) และค่าความคลาดเคลื่อนมาตรฐาน (standard error-SE) สำหรับค่าจำนวนดอกต่อช่อ และขนาดดอก หาค่าความแตกต่างระหว่างต้นด้วยการวิเคราะห์ความแปรปรวน (analysis of variance-ANOVA) และค่าเปอร์เซ็นต์การติดผลมีการแปลงรูปเป็นค่า arc-sine ก่อนวิเคราะห์ด้วย ANOVA

ผลและวิจารณ์

ชีววิทยาของ (Floral biology)

ชีวลักษณะการออกดอก (Flowering phenology)

จากการเก็บข้อมูลการออกดอกผล จำนวน 12 ต้นจาก 3 แหล่ง (มอสิงโต, ศูนย์ฝึกอบรมการป่าไม้เขาใหญ่ และน้ำตกผากล้วยไม้) พบว่า ฤดูฝนเริ่มออกดอกตั้งแต่ต้นเดือนมีนาคมและทยอยบานไปจนถึงเดือนพฤษภาคม ดอกกำเนิดจากตาช่อ (terminal bud) และตามง่าม (axillary buds) พร้อมๆ กับการผลิใบใหม่ โดยจากตาช่อ (ขนาด 2 มม.) พัฒนาเป็นช่อดอก ถึงระยะดอกพัฒนาเต็มที่และบานใช้เวลาประมาณ 3 สัปดาห์ ช่อดอกเป็นแบบซี่ร่ม (umbel) ซึ่งก้านดอกย่อยมีขนาดต่างกันเล็กน้อย

ในแต่ละช่อดอกที่เจริญเต็มที่ ส่วนใหญ่ดอกไม่บานทุกวัน การบานของดอกเริ่มจากเริ่มจากขอบนอกสู่กลางช่อดอกโดยทยอยบานครั้งละ 1 ดอกและ ดอกที่ไม่ได้รับการผสมเกสร (lack of pollination) หรือผสมไม่ติด (incompatibility) จะร่วงภายใน 5 วัน จำนวนดอกย่อยต่อช่อ มีตั้งแต่ช่อดอกมีดอกย่อย (floret) เพียงจนถึง 17 ดอกย่อย/ช่อ แต่ส่วนใหญ่มีจำนวน 4-7 ดอกย่อย/ช่อ หรือมีค่าเฉลี่ย 7 ดอกย่อย/ช่อ แต่ละต้นมีความแปรผันและแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($F = 78.217$, $df = 2$, $P < 0.001$) คือ ต้นที่ 1, ต้นที่ 2 และ ต้นที่ 3 เป็น 8, 7 และ 4 ดอกย่อย/ช่อ ตามลำดับ (Table 1.)

Table 1. Average number of flower/inflorescence of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte based on 300 inflorescences of the three trees

Tree no.	Number of flower/inflorescence	Ranging	SE	Number of inflorescence observed
T1	8.15	1-17	0.30	100
T2	7.16	3-13	0.22	100
T3	4.36	2-6	0.08	100
Total	6.56	1-17	1.12	300

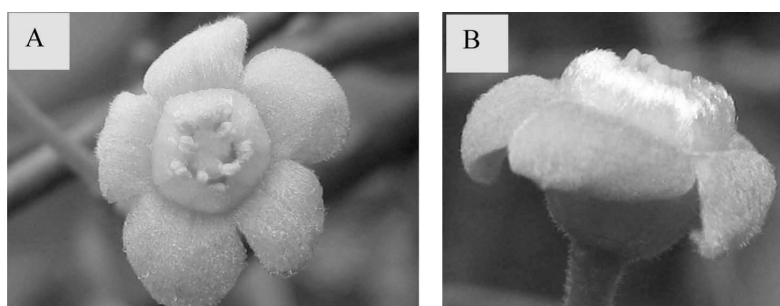
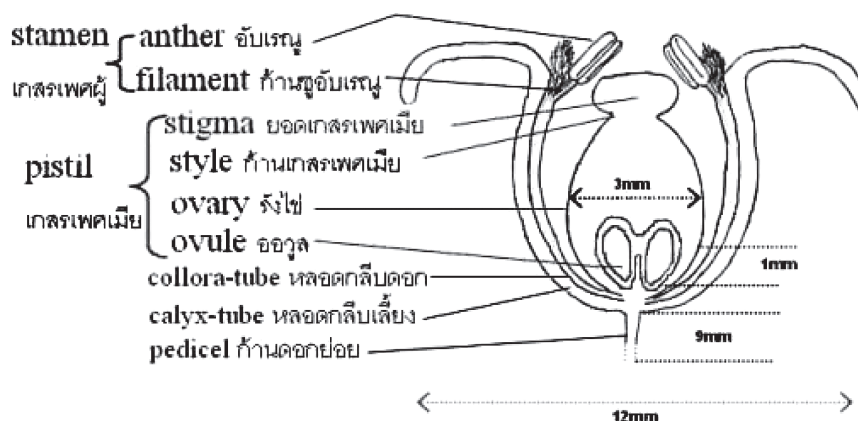
สัณฐานวิทยาดอกย่อย (Floral morphology)

ถูกขนาเป็นพืชสมบูรณเพศ (polygamo-monoecious plant) และในแต่ละดอกย่อยเป็น ดอกสมบูรณเพศ (perfect flower) สมมาตรของดอกเป็นแบบ ดอกสมมาตรตามรัศมี (regular flower) ลักษณะแบบทรงกลม (cyclic)

ขนาดดอกทั้งกว้างและยาวของทั้ง 3 ต้น มีความแปรผัน (กว้าง 10.2-13.8 มม. ยาว 4.2-5.8 มม.) และแตกต่างกันทางอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($F = 458.881$, df

$= 2$, $P < 0.01$; $F = 332.741$, $df = 2$, $P < 0.01$, ตามลำดับ) โดยความกว้างและยาวเฉลี่ยคือ 12.1 มม. $\pm$ 0.12 และ 4.9 มม. $\pm$ 0.05 ตามลำดับ ($n=234$) ก้านดอก (peduncle) ยาว 8-10 มม. ไม่มีฐานรองดอก

ดอกย่อยประกอบด้วยส่วนประกอบหลัก 4 ส่วน คือ หลอดวงกลีบเลี้ยง (calyx-tube) หลอดวงกลีบดอก (collora-tube) วงเกสรเพศผู้ (androecium) และ วงเกสรเพศเมีย (gynoecium) (Figure 1 and Figure 2.)

**Figure 1.** view (A) and side view (B) of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte floret.**Figure 2.** Diagram of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte floret showing four main parts, stamen, pistil, collora-tube and calyx-tube.

1. วงกลีบเลี้ยงสีเขียวอ่อนเชื่อมติดกันยาวเป็นหลอด รูปร่างเป็นรูปถ้วย (cup-shaped) สีเขียวปลายกลีบแยกเป็น 5 กลีบ รูปร่างกลีบเป็นรูปไข่ (ovate) ขอบกลีบเรียบ (smooth) ปลายกลีบมนถึงกลม (obtusate to rounded) มีสิ่งปกคลุมด้านนอกเป็นขนสั้นก่อนข้างห้อย (villose)

แบบไข่มุข เมื่อดอกบานเต็มที่ปลายกลีบเลี้ยงแผ่ออกตามแนวระนาบ ปลายกลีบโค้งลงเล็กน้อย ความกว้างเฉลี่ย 12 มม. จากการตรวจนับจำนวน พบว่า ส่วนมากมีจำนวน 5 กลีบ (96.57%) แต่บางครั้งพบว่ามี 4 (2.64%), 6 (0.64%) หรือ 7 (0.14%) กลีบปะปนอยู่บ้าง (Table 2.)

Table 2. Number of calyx-tubes lobes *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte of four sampled trees at Khaoyai National Park

Tree no.	4 lobes	5 lobes	6 lobes	7 lobes	Number of flowers observed
T1	1	99			100
T2	16	482	1	1	500
T3	17	580	3		600
T4	3	191	5	1	200
Total	37	1352	9	2	1400
%	2.64	96.57	0.64	0.14	1400

2. วงกลีบดอกสีเหลืองปนเขียวเชื่อมติดกันยาวเป็นหลอด โดยส่วนใหญ่เชื่อมติดกับหลอดวงกลีบเลี้ยงตั้งแต่ส่วนโคนดอกจนถึงปลายกลีบ รูปร่างเป็นรูปโดม (dome-shaped) มีสิ่งปกคลุมด้านนอกเป็นขนสั้นก่อนข้างห้อย (villose) แบบไข่มุข ปลายเป็น 10 แฉก (lobe) สีครีม แต่ละแฉกยาว 1.5 มม. เรียงตัวสลับกับวงเกสรเพศผู้คู่คล้ายเป็นเกล็ด (scale) ที่โคนแฉกของหลอดวงกลีบดอกจำนวน 10 เกล็ด คืออยู่บนหลอดกลีบดอกละ 2 เกล็ด ติดอยู่บนรอยแยกของหลอดวงกลีบดอก แต่จาก

การศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์พบว่า เกล็ดดังกล่าว คือ ปลายกลีบดอก (collora tip) ซึ่งประกอบด้วยกระดูกขนหนานุ่มเป็นมันเงาคล้ายไข่มุขแบบ villose (แบบเดียวกับที่ปกคลุมวงหลอดกลีบดอกอยู่คือขนห้อยแต่ยาวกว่า) ยาว 1.5-2 มม. (Figure 3 A, B) ทำให้รายงานบางฉบับกล่าวว่า ไม่มีกลีบดอก (ดีพร้อม, 2537; ไชมอน 2543; ทองพูล, 2545) หรือกลีบดอกสั้น (1-1.5 มม.) (ปรัชญา, 2549; Peterson, 1997)

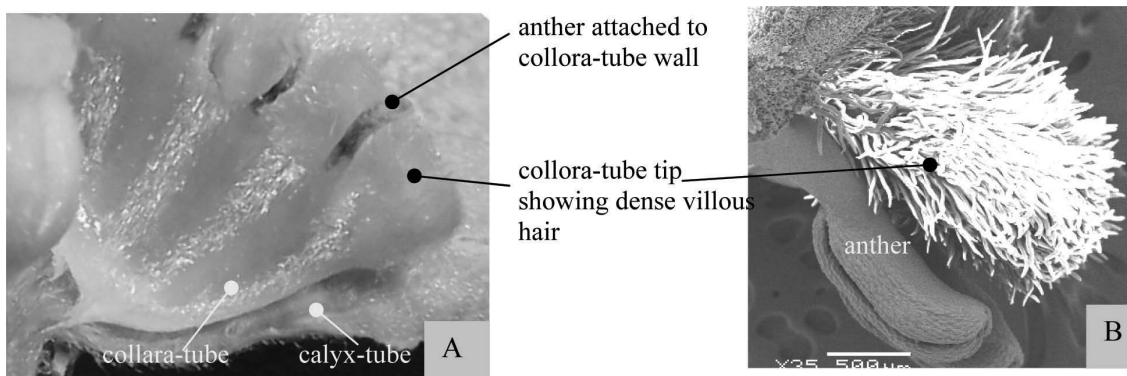


Figure 3. Photograph of close-up of collora-tube and calyx-tube of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte floret showing attachment of anther (A) and Scanning electron micrographs (SEM) showing villous hairs at collora-tube tip (B).

3. วงเกสรเพศผู้ ประกอบด้วยเกสรเพศผู้ (stamen) มี 10 อับเรณู (anther) แต่ละอับเรณูยาว 1.5 มม. รูปร่างขอบขนาน สีเหลือง หันรอยแตกเข้าด้านใน (introse) ประกอบด้วย 2 พู (microsporangia) ซึ่งแต่ละพู ประกอบด้วย 1 ห้อง (chamber) (Figure 4) แต่ละอับเรณู มีเรณู 1,937 เรณู หรือประมาณ 18,956 ต่อดอก ก้านอับเรณูยาวเท่ากัน (homofilamentous stamen) ยาว 0.5 มม. ติดอยู่บนผนังด้านในของหลอดกลีบดอก (epipetalous stamen) (Figure 3 A, B) โดยอยู่บนหลอดกลีบดอกๆ ละ

2 อันและ ชูอยู่ระหว่างกระดูกของกลีบดอก (antisealous anther) ในตำแหน่งบริเวณกลางและรอยแยกของหลอดกลีบดอกแต่ละแฉก (Figure 5 A, B) ก้านชูติดอับเรณูที่ปลายด้านหนึ่งของอับเรณู (basifixed) เมื่อดอกบานจะเห็นอับเรณูโผล่พ้นกลีบดอกเล็กน้อย เรณูเป็นรูปทรงกลม (spherical) ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลาง 20-25 ไมครอน ซึ่งเมื่อจัดชั้นขนาดของเรณูที่จัดว่า เรณูขนาดเล็ก (ลาวัลย์, 2534) และลักษณะผนังเรณู (exine) เป็นแบบ gemmate (Figure 7D)

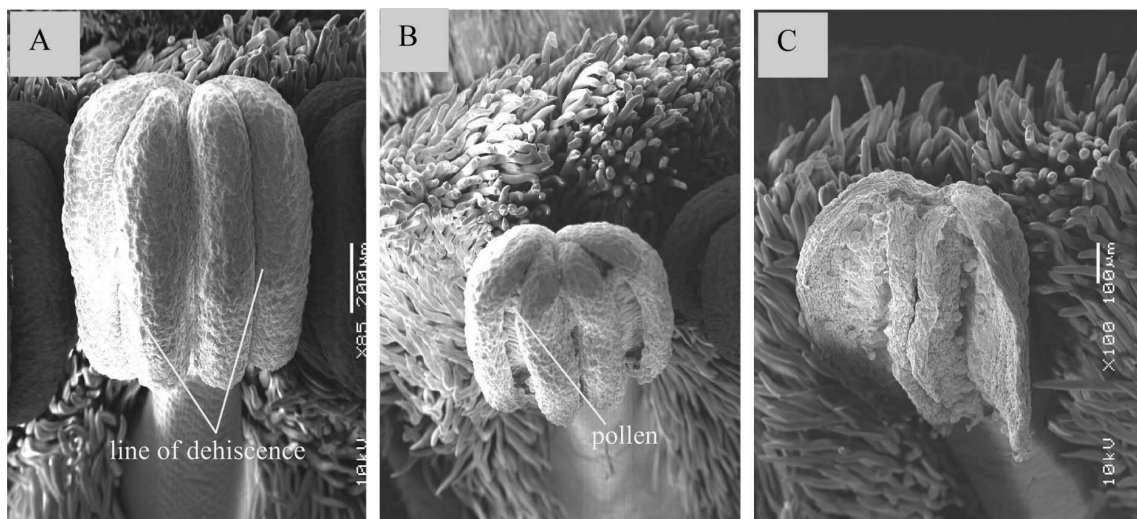


Figure 4. Scanning electron micrographs (SEM) of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte anthers showing two lobes, each bearing one chamber. A) at 4 h before flower opening. B) at the time of flower opening. C) 48 h after flower opening.

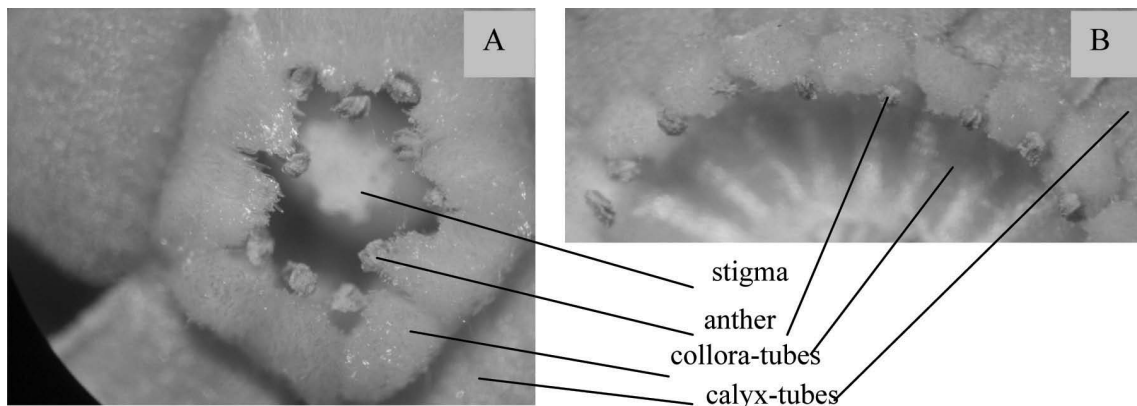


Figure 5. Top view of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte floret (A) and expanded calyx-tubes showing arrangement of antipetalous anther (B).

4. วงเกสรเพศเมีย ประกอบด้วยเกสรเพศเมีย (pistil) ยาว 4 มม. ประกอบด้วยรังไข่ (ovary) ก้านเกสรเพศเมีย (style) และยอดเกสรเพศเมีย (stigma) ตำแหน่งรังไข่เป็นแบบ flower epigynous คือส่วนของรังไข่อยู่เหนือวงกลีบ (superior ovary) และเกสรเพศผู้อยู่เหนือรังไข่ รังไข่ลักษณะค่อนข้างเป็นทรงกลมคล้ายแจกันสั้น สีเขียวอ่อน มีขนสั้นค่อนข้างหยาบ (villose) ปกคลุม เส้นผ่าศูนย์กลางที่เป็นด้านกว้างประมาณ 3 มม. และความยาว

(ด้านแคบ) ประมาณ 2 มม. ก้านเกสรเพศเมียสั้นมาก (< 1 มม.) เชื่อมต่อเนื่องกับยอดเกสรเพศเมีย (style continuous) (Figure 6) ยอดเกสรเพศเมีย มีรูปร่างเป็นกระจุกกลม (capitate) ยาว 0.7 มม. มีผิวขรุขระเป็นตุ่มกลมแบบ papillae (Figure 7 A, B) รังไข่ประกอบด้วยช่องว่าง (locule) จำนวน 2 ช่อง แต่ละช่องบรรจุ 1 ออวูล ยาว 1 มม. พลาเซนตาติดที่แกนกลาง (axile placentation) (Figure 6B)

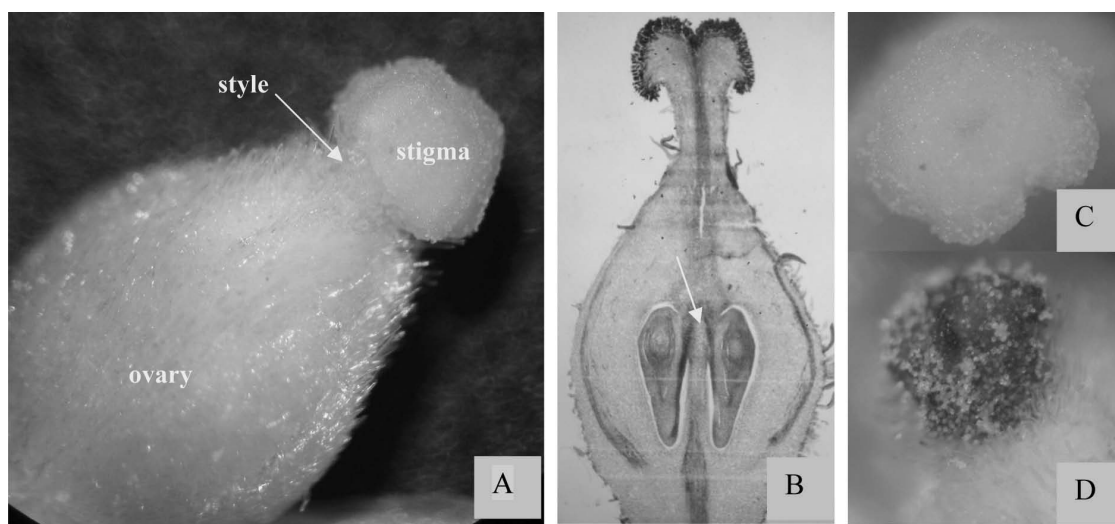


Figure 6. *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte pistil, A) showing ovary covered with villous hairs, B) Longitudinal section showing axile placentation (arrow) at the day of pollination; Top-view of the stigma at the day of pollination C) and three day after flower opening D).

ช่วงเวลาการผสมเกสร (Pollination period)

ดอกกฤษณาเริ่มบานตั้งแต่วันที่ 16.30 น. ถึงเวลา 18.30 น. แต่ส่วนมากบานเต็มที่เวลา 18.00 น. ดอกทยอยบานที่ละกลีบ โดยใช้เวลาที่ดอกบานตั้งแต่กลีบแรกถึงกลีบสุดท้ายประมาณ 20 นาที เกสรต่างเพศในดอกเดียวกันแต่ไม่พร้อมกัน (dichogamy) เป็นแบบ protandry คือ อับเรณูแตก (anther dehiscence) ก่อนที่ยอดเกสรเพศเมียจะพร้อมรับเรณู อับเรณูเริ่มแตกเวลา 13.00 น. หรือกล่าวได้ว่าอับเรณูแตกก่อนความพร้อมผสมของเกสรเพศเมียไม่เกิน 4 ชั่วโมง อับเรณูแตกตามยาว (longitudinal) ตามรอยช่องเปิด (stromium) รูปร่างและลักษณะของยอด

เกสรเพศเมียเอื้ออำนวยให้เรณูติดได้มากและง่าย เนื่องจากยอดเกสรมีรูปร่างเป็นกระจุกมีพื้นที่ผิวทั้งด้านบนและด้านล่างมาก ทำให้เรณูมีโอกาสตกลงบนผิวได้มาก และลักษณะผิวขรุขระช่วยให้เรณูติดบนยอดเกสรได้ง่าย นอกจากนี้ขณะดอกบานมีสารเหนียว (stigmatic fluid) เยิ้มออกมา (Figure 7 C, D) เอื้ออำนวยให้เรณูติดได้มั่นคงขึ้น เรณูที่ตกลงบนยอดเกสรนี้ไม่มีการเปลี่ยนแปลงรูปร่างแต่อย่างใด เรณูออกหลอดเรณูภายใน 3 ชั่วโมง หลังดอกบาน โดยหลอดเรณูออกลงไประหว่างช่องว่าง papillae (Figure 7C) จากการสังเกตยอดเกสร

เพศเมีย พบว่า ช่วงที่ยอดเกสรเพศเมียพร้อมรับเรณู (receptive period) ก่อนข้างนาน คือ ตั้งแต่ดอกเริ่มบาน ถึงหลังดอกบานอย่างน้อย 12 ชั่วโมง แต่ไม่เกิน 48 ชั่วโมง

หรือกล่าวอีกนัยหนึ่งว่า ดอกพร้อมรับเรณูตั้งแต่เริ่มบาน ในตอนเย็นจนถึงเช้าวันรุ่งขึ้น แต่ไม่เกิน 18.00 น. ของวันถัดไป

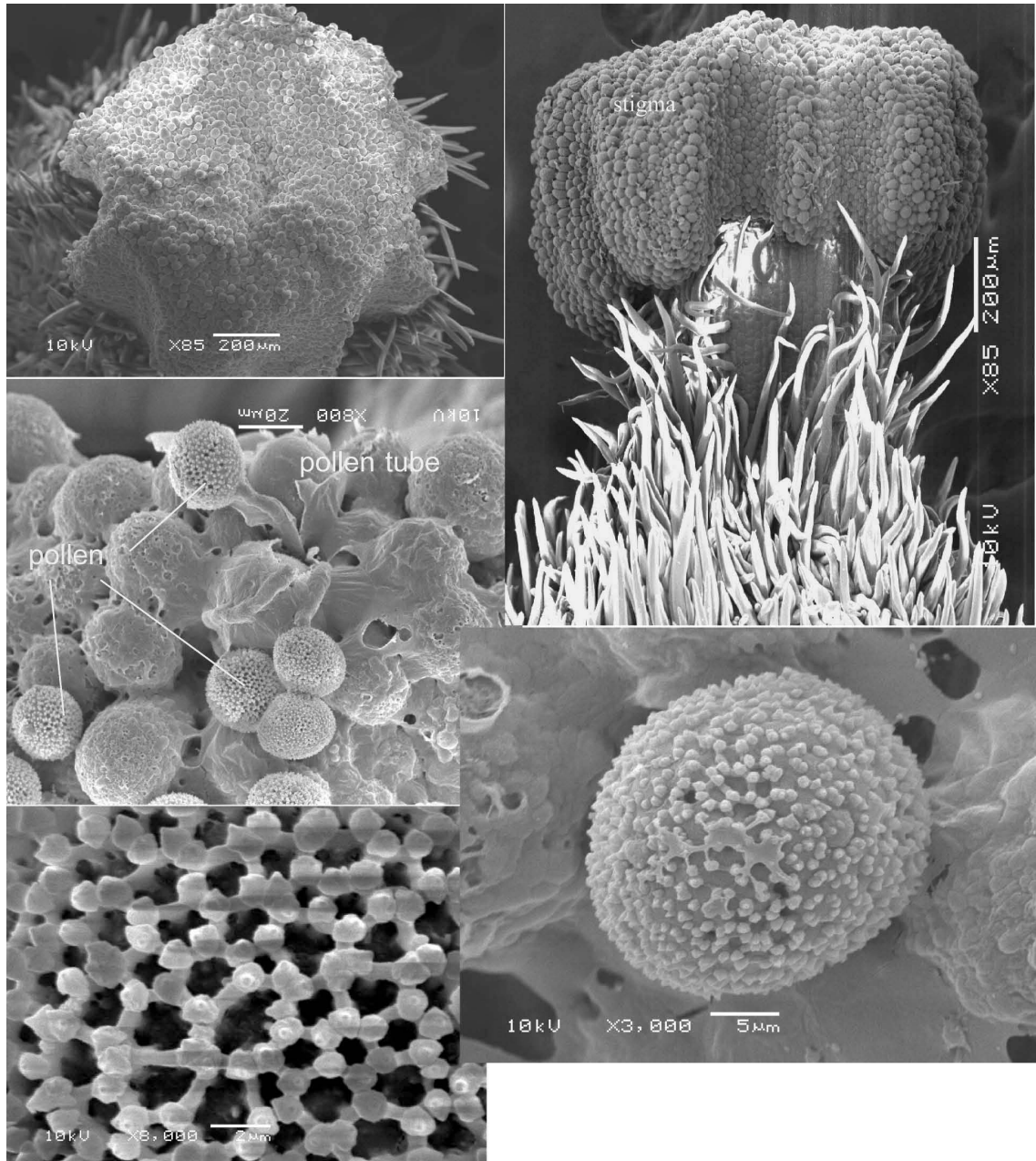


Figure 7. Scanning electron micrographs (SEM) of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte stigmas at 3 h after flower opening. A. Top view. B. side view showing stigma capitate. C. Stigma papillae with pollen, germinated pollen, and some exudates. D. Closed-up of pollen and exudates in C. E. Exine of pollen.

ค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่ออวุลและระดับการผสมข้าม (the P:O ratio and outcrossing level)

จากการตรวจนับจำนวนเรณูต่ออวุลเรณูของต้นกฤษณาจำนวน 2 ต้น พบว่า มีค่าเฉลี่ย $1,937.1 \pm 16.34$ โดยต้นที่ 1 มีจำนวนเรณูต่ออวุลเรณูอยู่ในช่วง 1,626-2,371 (เฉลี่ย $1,895 \pm 25.61$) และ ต้นที่ 3 มีจำนวนเรณูต่ออวุลเรณูอยู่ในช่วง 1,728 - 2,309 (เฉลี่ย $1,978 \pm 18.61$) และจำนวนเรณูต่อดอกของต้นกฤษณาจำนวน 2 ต้น พบว่า มี

ค่าเฉลี่ย $19,371 \pm 147.12$ โดยต้นที่ 1 มีจำนวนเรณูต่อดอกอยู่ในช่วง 18,038 - 19,808 (เฉลี่ย $18,956 \pm 170.46$) และต้นที่ 3 มีจำนวนเรณูต่ออวุลเรณูอยู่ในช่วง 18,732 - 20,462 (เฉลี่ย $19,786 \pm 155.11$) (Table 3) ทั้งนี้จำนวนเรณูต่ออวุลเรณูของกฤษณาใกล้เคียงกับไม้สัก ซึ่งมีจำนวน 2,100 เรณูต่ออวุลเรณู (Tangmitcharoen and Owens, 1997) สำหรับจำนวนอวุลต่อดอก ของทั้ง 2 ต้นคือเฉลี่ย 2.0 หรือดอกทุกดอกที่ตรวจนับ (200 ดอก) มีจำนวนอวุลเท่ากับ 2

Table 3. Number of pollen grains per floret from each of two trees

Tree No.	number of pollen/floret										Mean	SE
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
1	18,956	18,372	19,384	18,038	19,494	19,210	19,808	18,566	18,870	18,862	18,956	17,0.46
3	19,696	20,174	19,880	20,200	19,348	19,830	20,462	19,590	18,732	19,948	19,786	15,5.11
Total											19,371	14,7.12

ค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่ออวุล (P/O ratio) ของต้นที่ 1 และต้นที่ 3 คือ 9,478 และ 9,893 ตามลำดับ โดยมีค่าเฉลี่ยเป็น $9,685.5 \pm 29.34$ (Table 4) สำหรับค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่ออวุลในดอกที่พืชสร้างขึ้น ส่อให้เห็นถึงระบบการผสมพันธุ์ของพืช (Cruden, 1977) ค่า P/O ratio ที่พบในกฤษณานี้จัดว่ามีค่าสูง ซึ่งเมื่อนำมาจัดชั้นตามเกณฑ์การประเมินระดับการผสมข้ามของ (Cruden, 1977) แล้ว ปรากฏว่า กฤษณาจัดว่ามีระดับการผสมข้ามสูง ที่เรียกว่า obligate xenogamy ถือว่าเป็นระดับการผสมข้ามสูงสุด หรือกล่าวอีกนัยหนึ่งว่า กฤษณา

จำเป็นต้องได้รับการผสมข้ามในการสืบต่อพันธุ์ตามธรรมชาติ ทั้งนี้ลักษณะ obligate outcrossing ที่พบในกฤษณานี้เหมือนกับที่มีรายงานก่อนหน้านี้ของไม้ในสกุล *Aquilaria* (Soehartono and Newton, 2001) และในไม้สัก (Tangmitcharoen and Owens, 1997) อย่างไรก็ตาม ค่า P/O ratio นี้ยังไม่สามารถชี้ชัดถึงระบบสืบต่อพันธุ์ของกฤษณาได้ คือเป็นสามารถใช้เพียงตัวชี้แบบกว้าง ๆ เท่านั้น แต่การจะระบุระบบสืบต่อพันธุ์โดยละเอียด จำเป็นต้องมีการศึกษาอื่น ๆ เพิ่มเติมอีก เช่น กลไกการถ่ายเรณู, ดัชนี self-incompatibility เป็นต้น

Table 4. The pollen-ovule ratio of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte

Tree no.	number of pollen/floret	number of ovule/floret	P/O ratio
1	18,956	2	9,478
3	19,786	2	9,893
Avg.	$19,371 \pm 58.69$	2 ± 0	$9,685.5 \pm 29.34$

การติดผลอ่อนและความสำเร็จของการสืบพันธุ์
(Initial fruit set and reproductive success)

การติดผลอ่อนจากการผสมเองตามธรรมชาติ

(Initial fruit set from opened pollination)

จากการศึกษาในปี 2549 พบว่า อัตราการติดผลของทั้ง 3 ต้น อยู่ในเกณฑ์ต่ำและไม่แตกต่างกันทางสถิติ ($F = 2.546$, $df = 2$, $P = 0.082$) คือเฉลี่ย 2.23% โดยต้นที่ 3 ติดผลมากที่สุด (3.78%) รองลงมาคือต้นที่ 1 (0.81%) และต้นที่ 2 ติดผลน้อยที่สุด (0.81%) (Table 5)

ความสำเร็จการสืบต่อพันธุ์ (Reproductive success-RS)

ค่า RS ของกฤษณาซึ่งจัดว่าต่ำนี้ มีค่าใกล้เคียงกับพลวง (*Dipterocarpus tuberculatus* Roxb.) ซึ่งมีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 0.056 (ประเสริฐ และ จินตนา, 2545) แต่สูงกว่าสัก (Tangmitcharoen and Owens, 1997) ซึ่งมีค่าเฉลี่ย 0.011 ขณะที่พวงพรหม และคณะ (2549) รายงานค่า RS ของมะขามป้อม (*Phyllanthus emblica*) ว่ามีค่าเฉลี่ยมากกว่าไม้ชนิดอื่นคือ 0.39

Table 5. Initial fruit set (1 wk after flowering) of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte in year 2006

Tree no.	% fruit set	SE	number of inflorescences	number of flowrets	number of fruits
T1	2.09	0.07	40	344	7
T2	0.81	0.04	50	471	4
T3	3.78	1.32	50	236	10
Total	2.23	0.55	140	1,051	21

ค่า RS ของกฤษณามีค่าผันแปรระหว่าง 0.03 - 0.059 โดยมีค่าเฉลี่ย 0.05 (Table 6) โดยค่าอัตราส่วนระหว่างจำนวนผลและดอกต่อช่อดอก (Fr/Fl) มีค่าต่ำกว่า (เฉลี่ย 0.05) ค่าสัดส่วนจำนวนเมล็ดต่อผลและจำนวนออวูลต่อดอก (s/o) (เฉลี่ย 0.93) หรือกล่าวอีกนัยหนึ่งว่า

มีดอกจำนวนน้อยที่เจริญพัฒนาไปเป็นผล แต่ออวูลส่วนใหญ่สามารถพัฒนาเป็นเมล็ดที่สมบูรณ์ ปรากฏการณ์นี้บ่งชี้ว่า การร่วงหล่นของผล (fruit abortion) เกิดขึ้นในอัตราสูงกว่าการชะงักการเจริญเติบโตของเมล็ด (seed abortion)

Table 6. Reproductive success of three trees of *Aquilaria crassna* Pierre ex Lecomte in year 2007

Tree no.	number of florets/inflo.	number of fruit/inflo.	Fr/Fl	number of ovules/floret	number of seeds/fruit	S/O	RS
	(FL)	(Fr)		(o)	(S)		
1	6.44	0.35	0.054	2	1.95	0.98	0.053
3	5.28	0.34	0.064	2	1.83	0.92	0.059
4	7.07	0.25	0.035	2	1.82	0.91	0.032
Avg.	6.26	0.31	0.05	2.00	1.87	0.93	0.05
SE	0.091	0.006	0.001	0.000	0.007	0.004	0.001
n	600	600		300	600		

สรุปและข้อเสนอแนะ

1. กุศณาเริ่มออกดอกตั้งแต่ต้นเดือนมีนาคม และทยอยบานไปถึงเดือนพฤษภาคม จากดอกย่อยพัฒนาเป็นช่อดอก ถึงระยะดอกย่อยพัฒนาเต็มที่และบานใช้เวลาประมาณ 3 สัปดาห์ ดอกที่ไม่ได้รับการผสมเกสรหรือผสมไม่ติด จะร่วงภายใน 5 วัน จำนวนดอกย่อยต่อช่อ มีค่าเฉลี่ย 7 ดอกย่อย/ช่อ

2. กุศณาเป็นพืชที่มีดอกสมบูรณ์เพศ ประกอบด้วย หลอดวงกลีบเลี้ยง หลอดวงกลีบดอก วงเกสรเพศผู้ และวงเกสรเพศเมีย วงกลีบเลี้ยงเชื่อมติดกันยาวเป็นหลอดเป็นรูปถ้วย วงกลีบดอกเชื่อมติดกันยาวเป็นหลอด เกสรเพศผู้มี 10 อับเรณู เรณูมีขนาดเล็ก (20-25 ไมครอน) ยอดเกสรเพศเมียมีรูปร่างเป็นกระจุกลมก้านเกสรเพศเมียสั้นมาก เชื่อมต่อเนื่องกับยอดเกสรเพศเมียผิวขรุขระแบบ papillae ฝังในแบบเหนียวกลีบ ประกอบด้วยช่องว่างจำนวน 2 ช่อง แต่ละช่องบรรจุ 1 ออวูล

3. ดอกกุศณาเริ่มบานตั้งแต่เวลา 16.30 น. ถึงเวลา 18.30 น. แต่ส่วนมากบานเต็มที่เวลา 18.00 น. เกสรต่างเพศในดอกเดียวกันแก่ไม่พร้อมกัน แบบ protandry ช่วงที่ยอดเกสรเพศเมียพร้อมรับเรณูนาน คือ ตั้งแต่ดอกเริ่มบานถึงหลังดอกบานอย่างน้อย 12 ชั่วโมง แต่ไม่เกิน 48 ชั่วโมง หรือกล่าวอีกนัยหนึ่งว่า ดอกพร้อมรับเรณูตั้งแต่เริ่มบานในตอนเย็นจนถึงเช้าวานรุ่งขึ้น แต่ไม่เกิน 18.00 น. ของวันถัดไป

4. จำนวนเรณูต่ออับเรณูของกุศณา คือ 1,937 และจำนวนเรณูต่อดอกคือ 18,956 ค่าสัดส่วนของจำนวนเรณูต่อออวูล (P/O ratio) คือ 9,685.5 ซึ่งจัดว่ามีระดับการผสมข้ามสูง ที่เรียกว่า obligate xenogamy หรือกล่าวได้ว่า กุศณาจำเป็นต้องได้รับการผสมข้ามในการสืบต่อพันธุ์ตามธรรมชาติ

5. อัตราการติดผลตามธรรมชาติของต้นที่ศึกษา

จำนวน 3 ต้นอยู่ในเกณฑ์ต่ำ (2.23%) สำหรับค่า RS ของกุศณา มีค่าต่ำคือ เฉลี่ย 0.05 โดยดอกจำนวนน้อยที่สามารถเจริญพัฒนาไปเป็นผล แต่ออวูลส่วนใหญ่สามารถพัฒนาเป็นเมล็ดที่สมบูรณ์ ซึ่งบ่งชี้ว่าการร่วงหล่นของผลเกิดขึ้นในอัตราสูงกว่าการชะงักการเจริญเติบโตของเมล็ด

คำนิยาม

ขอขอบคุณ รศ.ดร. สมคิด สิริพัฒนศิลป์ ภาควิชาชีววิทยาป่าไม้ คณะวนศาสตร์ ที่กรุณาให้คำแนะนำบางประการในการดำเนินงานวิจัย ผศ.ดร. วิษณุ เอียดทอง ที่กรุณาให้คำแนะนำในการใช้ศัพท์พฤกษศาสตร์ของดอก ขอขอบคุณเจ้าหน้าที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ กรมอุทยานแห่งชาติ สัตว์ป่าและพันธุ์พืช ที่ให้ความช่วยเหลือและสนับสนุนในการปฏิบัติงานวิจัยจนสำเร็จลุล่วงไปด้วยดี

เอกสารและสิ่งอ้างอิง

- ไชมอน การ์ดเนอร์. 2543. **คู่มือศึกษาพรรณไม้ยืนต้นในป่าภาคเหนือ ประเทศไทย** โครงการจัดพิมพ์คบไฟ กรุงเทพฯ.
- ดิพร้อม ไชยวงศ์เกียรติ. 2537. **กุศณา**. ชมรมถ่ายทอดเทคโนโลยีการเกษตร อักษรสยามการพิมพ์ กรุงเทพฯ.
- ทองพล วรรณโพธิ์. 2545. **ไม้ป่าเศรษฐกิจ**. บริษัท ก. พล (1996) จำกัด.
- ประเสริฐ สอนสถาพรกุล และ จินตนา บุญบรรพต. 2545. การเจริญพัฒนาของดอกไม้ยางพาลง, น. 350-368. ใน **รายงานการประชุมวิชาการป่าไม้ ประจำปี 2545**. กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ.
- ปรัชญา รัศมีธรรมวงศ์. 2549. **กุศณา**. บริษัท นาคาอินเตอร์ มีเดีย จำกัด กรุงเทพฯ.

- พวงพรรณ ขงรัตน์ สุวรรณ ตังมิตรเจริญ และปทุม บุญ
นะฤทธิ. 2549. ชีพลักษณะ ลักษณะดอกและผล
และความสำเร็จของไม้มะขามป้อม. น. 81-92,
ใน รายงานผลการวิจัยประจำปี 2549. สำนัก
วิจัยการจัดการป่าไม้และผลิตผลป่าไม้ กรม
ป่าไม้.
- นิรนาม. 2551. กฤษณาไม้หอมมีค่า. http://www.thaiwoodcentral.com/blog/stories/post_47.html. 30 กรกฎาคม 2551.
- ลาวัณย์ รักสัตย์. 2534. ละอองเรณู. เอกสารวิชาการ
ประกอบการเรียนการสอน ศูนย์หนังสือ
มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัย
เกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ.
- Chakrabarty, K., A. Kumar and V. Menon. 1994. **Trade in Agarwood**. WWF-TRAFFIC, India.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratio: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution** 31: 32-46.
- Ng L.T. , Y.S. Chang, A.A. Kadir. 1997. A review of Agar (Gaharu) producing *Aquilaria* spp. **J. Trop. For.Prod** 2(2). 272-285
- Peterson, Bo. 1997. Thymelaeaceae. pp. 226-245 In T. Santisuk, and K. Larsen eds. **Flora of Thailand** 6 (3) The Forest Herbarium, Royal Forest Department, Bangkok, Thailand.
- Siriyasa, K. 1986. Jenis-jenis Gaharu di Indonesia (Gaharu in Indonesia). **Jurnal Penelitian dan Pengembangan Kehutanan** 2(1), 7-16.
- Soehartono T. and A. C. Newton 2001. Reproductive biology of *Aquilaria* spp. in Indonesia. **Forest Ecology Management** 152 : 59-71.
- Tangmitcharoen S. and J.N. Owens 1997. Floral biology, pollination, pistil receptivity, and pollen-tube growth of teak (*Tectona grandis* L.f.). **Annals of Botany** 79: 227-241.
- Weins, D., C.L. Calvin, C.A. Wilson, C.I. Davern, D. Frank, and S.R. Seavey, 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. **Oecologia** 71: 501-509.
- Yamada, L. 1995. Aloeswood forest and the maritime world. **Southeast Asian Studies** 33(3). 181-18.