

การพัฒนาตาดอกของแวนตามนุวัตินในรอบปี

Annual Flower Bud Development of *Vanda Manuvadee*

ถกวรรณ ศิริสวัสดิ์^{1, 2} และ โสระยา ร่มรังษี^{1, 3*}

Takonwan Sirisawad^{1, 2} and Soraya Ruamrungsri^{1, 3*}

¹ภาควิชาพืชศาสตร์และปฐพีศาสตร์ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ จ.เชียงใหม่ 50200

¹Department of Plant and Soil Sciences, Faculty of Agriculture, Chiang Mai University, Chiang Mai 50200, Thailand

²สถาบันวิจัยวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ จ.เชียงใหม่ 50200

²Science and Technology Research Institute, Chiang Mai University, Chiang Mai 50200, Thailand

³ศูนย์บริการการพัฒนขยายพันธุ์ไม้ดอกไม้ผลบ้านไร่อันเนื่องมาจากพระราชดำริ จ.เชียงใหม่ 50230

³H.M. The King's Initiative Centre for Flower and Fruit Propagation, Chiang Mai 50230, Thailand

*Corresponding author: Email: sorayaruumrung@gmail.com

(Received: 27 December 2018; Accepted: 30 May 2018)

Abstract: Flowering behavior and histological studies on the development of *Vanda Manuvadee* flower buds were investigated every 2 weeks interval during 2013-2014, to illustrate the periods of flower bud initiation, differentiation and development, which related to environments. Flower buds initiated from mature axillary buds were found almost the year under favorite environment as photoperiod of 9-12 hours/day, temperature range of 18-33°C and relative humidity of 60-96%. Apical shoot meristem of axillary bud changed its growth phase from vegetative to reproductive characters. The leaf and floral primordia at each leaf axil formed while the apical meristem grew, and those developed to bracteoles and florets located on elongated rachis with raceme type inflorescence. Flower bud initiated about 4-6 weeks before emerged through leaf base with slow elongation prior rapid one. It used about 12 weeks average from initiation to first flower opened. A few flower buds developed on the same period, but one or two buds could reach to the flower open while the others wilted. The longevity of inflorescence was average 2.8 weeks. In the period of blooming, new flower buds could occur and develop to mature inflorescence. They reached blooming 3 times per year. The environmental factors during March to April affected young inflorescence wilted, and absent of the flower bud development.

Keywords: Orchid, flower development, flowering, flower bud histology, environmental factors for flowering

บทคัดย่อ: ศักยภาพการออกดอกของแวนดามนุญดีและศึกษาทางเนื้อเยื่อวิทยาของตาดอกทุก 2 สัปดาห์ เป็นเวลาหนึ่งปี ระหว่าง พ.ศ. 2555 ถึง 2556 มีวัตถุประสงค์เพื่อแสดงช่วงเวลาก่อสร้างและการพัฒนาของตาดอกหรือช่อดอกซึ่งสัมพันธ์กับปัจจัยสภาพแวดล้อม พบว่าตาข้างที่เติบโตเต็มที่ที่มีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกได้เกือบทุกช่วงของปีภายใต้สภาพความยาววัน 9-12 ชั่วโมง อุณหภูมิ 18-33 องศาเซลเซียส และความชื้นสัมพัทธ์ 60-96% โดยเนื้อเยื่อเจริญปลายยอดของตาข้างที่มีการเปลี่ยนแปลงเป็นเนื้อเยื่อเจริญด้านสืบพันธุ์มีการแบ่งเซลล์และยึดตัวขึ้นเป็นช่อดอก พร้อมกับสร้างใบอ่อนที่เจริญไปเป็นกาบรองดอกและสร้างดอกอ่อนที่ชอกของใบอ่อนบนแกนของช่อดอกแบบกระจะ ระยะเวลาช่อดอกอ่อนยึดยาวอย่างช้า ๆ ใช้เวลาประมาณ 4-6 สัปดาห์ จึงเจริญออกมาพันกาบใบที่หุ้มลำต้น หลังจากนั้นช่อดอกอ่อนมีการเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว ใช้เวลาพัฒนาจนถึงดอกแรกบานประมาณ 12 สัปดาห์ ในช่วงเวลาเดียวกันอาจมีตาดอกพัฒนาขึ้นหลายตา แต่มีเพียง 1-2 ตา ที่สามารถพัฒนาจนกระทั่งดอกบานได้ ช่อดอกมีอายุการบานเฉลี่ย 2.8 สัปดาห์ ขณะดอกบานเต็มที่พบว่าเริ่มมีการพัฒนาของตาดอกรุ่นใหม่ซึ่งจะพัฒนาเป็นช่อดอกที่สมบูรณ์ต่อไป ซึ่งมีการพัฒนาถึงดอกบาน 3 ครั้งต่อปี โดยปัจจัยสภาพแวดล้อมในช่วงเดือนมีนาคมถึงเมษายนมีผลให้ตาดอกฝ่อและไม่มีการพัฒนาขึ้นในช่วงนี้

คำสำคัญ: กล้วยไม้ การพัฒนาของตาดอก การออกดอก เนื้อเยื่อวิทยาของตาดอก ปัจจัยสภาพแวดล้อมของการออกดอก

คำนำ

แวนดาเป็นกล้วยไม้ที่มีถิ่นกำเนิดในเขตร้อนถึงกึ่งร้อนบริเวณทางตอนใต้ของจีน อินเดีย เอเชียตะวันออกเฉียงใต้ถึงตอนเหนือของออสเตรเลีย ลำต้นมีลักษณะการเจริญแบบ monopodial stem ที่มีรากอากาศ (aerial root) มีทั้งอาศัยอยู่บนพื้นดินและแบบอิงอาศัยเจริญเติบโตได้ดีในสภาพความชื้นสัมพัทธ์ 60-80% (Grove, 1995) สามารถออกดอกได้หลายครั้งในรอบปี โดยช่อดอกออกทางด้านข้างของลำต้น เนื่องจากกล้วยไม้กลุ่มแวนดามีสีสันสวยงาม มีความหลากหลาย ช่อดอกใหญ่ ดอกบานได้นานถึง 3 สัปดาห์ขึ้นไปและปลุกเลี้ยงง่ายจึงเป็นไม้ดอกไม้ตัดกยภาพทางเศรษฐกิจ ในประเทศไทยมีการปลุกเลี้ยงแวนดาเป็นการค้าทั้งขายเป็นไม้ตัดดอกและขายต้นที่ให้ดอกพร้อมบานซึ่งได้รับความนิยมและเป็นที่ต้องการของตลาดทั้งในและต่างประเทศ ที่ผ่านมามีบริษัทผู้ส่งออกประสบปัญหาเกี่ยวกับการควบคุมคุณภาพผลผลิตให้สม่ำเสมอและการผลิตให้สอดคล้องกับความต้องการของตลาด (คณะกรรมการกล้วยไม้แห่งชาติ กรมส่งเสริมการเกษตร, 2553) ซึ่งยังขาดข้อมูลพื้นฐานสำคัญที่เกี่ยวกับการออกดอกและปัจจัยที่มีผลต่อการออกดอกของพืชสกุลนี้

การออกดอกเป็นระยะที่มีความสำคัญในวงจรชีวิตพืช เมื่อพันภาวะยาววัยและมีอาหารสะสมเพียงพอ จะเปลี่ยนแปลงการเจริญทางลำต้นไปเจริญด้านสืบพันธุ์ตามช่วงเวลาที่เหมาะสมเพื่อให้ดอกสามารถเจริญเติบโตและผลิตเมล็ดสำหรับสืบพันธุ์ต่อไปได้ ซึ่งมีการชักนำกระบวนการออกดอกจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม ได้แก่ อุณหภูมิ ความชื้น ความยาววัน คุณภาพแสง รวมถึงปัจจัยอื่นที่เกี่ยวข้องที่เป็นสัญญาณกระตุ้นให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางชีวเคมีภายในเซลล์พืช ทำให้เนื้อเยื่อเจริญเปลี่ยนแปลงเป็นจุดกำเนิดดอก (flower initiation) มีการสร้างอวัยวะที่เป็นองค์ประกอบของดอก (flower differentiation) และมีการพัฒนาดอกจนกระทั่งดอกบานพร้อมผสมเกสร (anthesis) รวมถึงกิจกรรมต่าง ๆ ที่สนับสนุนการพัฒนาของดอก ผล และเมล็ด (Arditti, 1992; Thomas, 1993; Hew and Yong, 2004) เช่น เรพชืดต้องการอุณหภูมิต่ำ 12-25 องศาเซลเซียส ช่วงเวลาหนึ่งเพื่อกระตุ้นการแทงช่อดอก (ภรณ์พรพรณ และคณะ, 2560) ปัจจัยสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกันในรอบปีมีอิทธิพลให้พืชมีฤดูกาลออกดอกแตกต่างกัน เช่น *Rhynchostylis gigantea* เริ่มแทงช่อดอกเมื่อเริ่มเข้าฤดูหนาว ชักนำการออกดอกโดยสภาพวันสั้น 10 ชั่วโมงร่วมกับอุณหภูมิ 18-20 องศาเซลเซียส (วิทยา, 2547) ขณะที่ *Cattleya* ชักนำให้สร้างตาดอกได้ดีในสภาพวันสั้น

8-9 ชั่วโมง โดยสภาพวันยาวมีการเจริญทางลำต้น *Cymbidium* ต้องการสภาพกลางวันเย็นที่อุณหภูมิ 7-13 องศาเซลเซียสและแสงแดดจัดตอนกลางวันนานประมาณ 3 เดือนในการชักนำให้ ออกดอก *Phalaenopsis* เจริญเติบโตทางลำต้นได้ดีที่อุณหภูมิ 28-32 องศาเซลเซียส และออกดอกเมื่อได้รับอุณหภูมิในเวลากลางคืน 12-17 องศาเซลเซียส อุณหภูมิกลางวันไม่เกิน 27 องศาเซลเซียส นาน 2-5 สัปดาห์ โดยความเข้มแสง 160, 60 และ 8 ไมโครโมลต่อตารางเมตรต่อวินาที มีผลให้จะเริ่มแทงช่อดอกเมื่อ 28, 34 และ 42 วัน ตามลำดับ (Arditti, 1992; Wang, 1995) แวนดาใบกลม (*terete Vanda*) และแวนดาก้างปลา (*semi-terete Vanda*) ออกดอกได้ดีเมื่อปลูกในสภาพแสงแดดจัดตลอดวัน หากได้รับแสงแดดน้อยเกินไปส่งผลให้ออกดอกน้อยครั้ง ดอกเล็ก สีซีด และจำนวนดอกต่อช่อ น้อย (Grove, 1995) หวายตะมอยหรือแล้พระอินทร์ (*Dendrobium crumenatum*) มีการพัฒนาของดอกจนเกือบสมบูรณ์แล้วจะหยุดการพัฒนาจนกระทั่งได้รับน้ำฝนดอกจึงพัฒนาต่อถึงดอกบานหลังจากได้รับน้ำฝนแล้ว 9 วัน ทำให้กล้วยไม้ชนิดนี้ในแหล่งนั้น ๆ บานพร้อมกันเป็นจำนวนมาก ซึ่งมีประโยชน์ในการดึงดูดแมลงให้มาช่วยผสมเกสร (Arditti, 1992) เป็นต้น

การเปลี่ยนแปลงจากการเจริญเติบโตของยอดเป็นดอกที่สังเกตเห็นได้ทางเนื้อเยื่อวิทยา ได้แก่ การเปลี่ยนแปลงรูปแบบการเรียงตัวของเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดและการพัฒนาของใบเปลี่ยนเป็นการสร้างวงชั้นต่าง ๆ ของดอกที่ต่อมากลายเป็นกลีบเลี้ยง กลีบดอก วงเกสรเพศผู้และวงเกสรเพศเมีย (Thomas, 1993) สำหรับแวนดาซึ่งเป็นประเภทดอกช่อนั้น ตายอดที่มีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกมีรูปแบบการพัฒนาลักษณะการเจริญเติบโตของกิ่งก้าน โดยเกิดการยึดตัวของเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดเป็นแกนช่อดอกและสร้างดอกอ่อนที่ชอกใบ (Arditti, 1992; Thomas, 1993)

งานวิจัยนี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาพฤติกรรม การออกดอกของแวนดาในรอบปี โดยศึกษาช่วงเวลาการ พัฒนาของตาดอกระยะต่าง ๆ หาช่วงเวลาการเกิดการชัก นำให้สร้างตาดอกและการพัฒนาของช่อดอกอ่อน รวมถึงอธิบายความสัมพันธ์ของปัจจัยสภาพแวดล้อมที่เกี่ยวข้อง

โดยศึกษาในแวนตามนุวดี (*Vanda Manuvadee*) ซึ่งผล การศึกษาจะเป็นข้อมูลพื้นฐานและเป็นแนวทางใน การศึกษาการควบคุมการออกดอกของแวนดาต่อไป

อุปกรณ์และวิธีการ

นำต้นกล้วยไม้พันธุ์แวนตามนุวดีซึ่งเป็นลูกผสม ของ *Vanda Pompimol* X *Vanda coerulea* (The Royal Horticultural Society, 2011) อายุ 3-4 ปี และเคยออก ดอกแล้ว 1-2 ปี ซึ่งยังสามารถออกดอกได้ดี มาปลูกใน สภาพโรงเรือนพรางแสง 50% ด้านข้างเปิดออกโดยรอบ และสภาพพื้นเป็นดิน ตำแหน่งที่ตั้งละติจูด 18° 42' 51.5" N และลองจิจูด 98° 55' 13.1" E ในบริเวณศูนย์บริการ การพัฒนาขยายพันธุ์ไม้ดอกไม้ผลบ้านไร่อันเนื่องมาจาก พระราชดำริ อำเภอหางดง จังหวัดเชียงใหม่ มีการให้น้ำ วันละ 2 ครั้งในตอนเช้าและเย็น ยกเว้นช่วงมีฝนรดน้ำวัน ละ 1 ครั้ง และให้ปุ๋ย N-P₂O₅-K₂O อัตราส่วน 21-21-21 ทางใบสัปดาห์ละครั้ง เริ่มศึกษาในเดือนมิถุนายน 2555 ถึงเดือนพฤษภาคม 2556 บันทึกระยะเวลาที่พบช่อดอก อ่อนที่ชอกใบและวัดการเจริญเติบโตของช่อดอกทุก 2 สัปดาห์จนถึงดอกสุดท้ายบาน โดยวัดความยาวจากโคน ช่อที่ติดกับลำต้นถึงปลายช่อดอก จำนวน 20 ต้น พร้อม กับบันทึกความยาววัน อุณหภูมิ และความชื้นสัมพัทธ์ ใน รอบปีด้วยตัวลงบันทึกข้อมูล (ชื่อการค้า HOBO external data logger รุ่น U12) ติดตั้งบริเวณที่ปลูกพืชทดลองสูง จากพื้น 170 เซนติเมตร ระดับต้นพืช และเก็บตัวอย่างตา ข้างหรือช่อดอกอ่อนที่อยู่เหนือช่อดอกสุดท้ายที่บานแล้ว ครั้งละ 3 ต้น ต้นละ 3 ตำแหน่ง (ตัวอย่างตาดอกแต่ละ ครั้งไม่ใช่ต้นเดียวกัน) ตั้งแต่เริ่มทำการศึกษาในต้นเดือน มิถุนายนและระยะที่เริ่มมีการพัฒนาของตาดอกในรอบ ต่อ ๆ ไปจนถึงช่อดอกยาว 2 เซนติเมตร นำตาข้างที่ตัด ออกมาแช่ในสารละลายรักษาสภาพเซลล์ 50% FAA (formalin-acetic acid- alcohol) นาน 2 สัปดาห์ จากนั้น นำไปผ่านลำดับขั้นตอนเพื่อดึงน้ำออกจากเซลล์ (dehydration) โดยแช่ตามลำดับความเข้มข้น 50, 70, 85, 95 และ 100% ของสารละลาย TBA (tert-butyl alcohol procedure) ขั้นตอนละ 24 ชั่วโมง และแทนที่ด้วย พาราฟินเหลว : TBA สัดส่วน 1 : 1 (Johansen, 1940)

จากนั้นนำตัวอย่างตาแช่ในพาราฟิน ที่อุณหภูมิ 60 องศาเซลเซียส ก่อนย้ายมาแช่ในพาราฟินบริสุทธิ์ (ชื่อการค้า paraplax) จึงนำชิ้นส่วนตัวอย่างไปฝังในแท่งพาราฟิน (paraffin embedding) และตัดด้วยเครื่องไมโครทอม (rotary microtome) ตามแนวยาว (longitudinal section) ที่ความหนา 20 ไมโครเมตร เป็นแผ่นต่อเนื่อง จากนั้นนำเนื้อเยื่อวางบนกระดาษกรองยัดด้วยสารละลายไซเทอซอล ก่อนนำไปผ่านขั้นตอนละลายพาราฟินและย้อมด้วยสีฮีมาทอกซิลิน (hematoxylin) แล้วจึงศึกษาลักษณะเนื้อเยื่อผ่านกล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง Olympus รุ่น CX31 พร้อมอุปกรณ์บันทึกภาพ รุ่น DP21

ผลการศึกษา

การพัฒนาของตาดอก

เมื่อเริ่มศึกษาการออกดอกของแวนดามนุษย์ในลำต้นแรกในเดือนมิถุนายน พ.ศ. 2555 พบว่าตาข้างที่อยู่เหนือช่อดอกเก่ามีลักษณะนูนเล็กน้อยอยู่ในระยะพักตัว

(ภาพที่ 1) เมื่อตัดเนื้อเยื่อของตาตามแนวยาว พบว่าตาดังกล่าวยังไม่พัฒนาเป็นตาดอก สังเกตจากเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอด (apical meristem) ของตาข้างที่มีลักษณะเป็นโดมครึ่งวงกลม อยู่ในระดับเดียวกับกาบหุ้มตา (bud scales) และกาบหุ้มตาซ้อนติดกัน (ภาพที่ 2)

เมื่อระยะ 2 ลำต้นต่อมา ตาข้างบริเวณข้อที่ 1-3 เริ่มนูนขึ้นและพบกาบหุ้มตาเป็นสีเขียว (ภาพที่ 3-A) เมื่อตัดเนื้อเยื่อตาตามแนวยาว พบว่าตาจากข้อที่ 1 และ 2 เนื้อเยื่อปลายยอด (shoot apex) ยืดขึ้น และกาบหุ้มตาชั้นในยกตัวสูงขึ้นเล็กน้อย (ภาพที่ 4-A) มีการสร้าง leaf primordia (ภาพที่ 4-B) ซึ่งเป็นลักษณะที่เริ่มมีการพัฒนาเป็นช่อดอก สำหรับตาจากข้อที่ 3 ซึ่งอยู่ตำแหน่งข้อบนมีลักษณะภายนอกค่อนข้างเรียบกว่าตาที่อยู่ต่ำกว่า (ข้อที่ 1 และ 2) shoot apex ยืดขึ้นเล็กน้อยแต่ยังไม่มี leaf primordia (ภาพที่ 5-A) ดังนั้นช่วงเวลานี้จึงน่าจะเป็นช่วงที่เริ่มมีการเปลี่ยนแปลงจากตาใบเป็นตาดอก

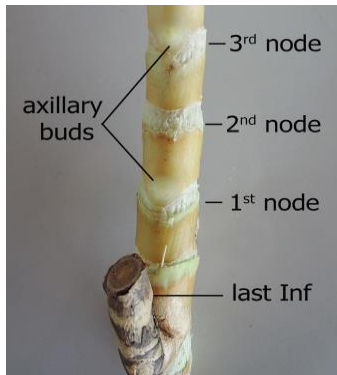


Figure 1. Three axillary buds above last inflorescence position look inactive in early June (Inf: inflorescence)

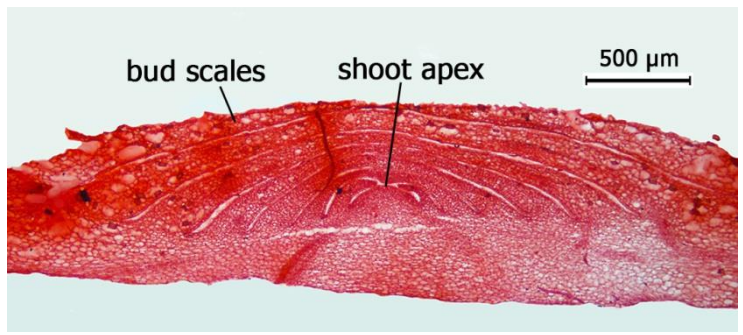


Figure 2. Longitudinal section of axillary bud of *Vanda Manuvadee* at the beginning observation in early June showed prior to the flower bud with shoot apex located on base line of bud scales

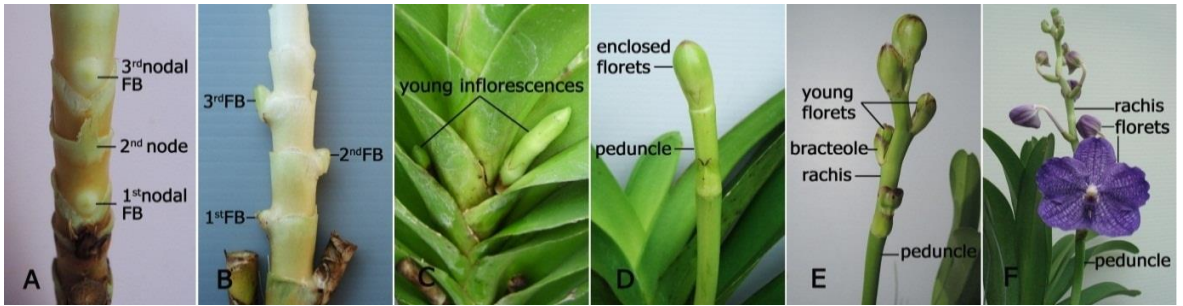


Figure 3. The developmental phases of *Vanda Manuvadee* inflorescence; A) buds in early development, B) developing flower buds (FB) inside the enclosed leaves, C) very young inflorescence emerged at leaf axil, D) rapid elongation of peduncle with enclosed florets, E) young florets were separated with rachis elongation, and colour appearing latter, and F) the first flower open phase

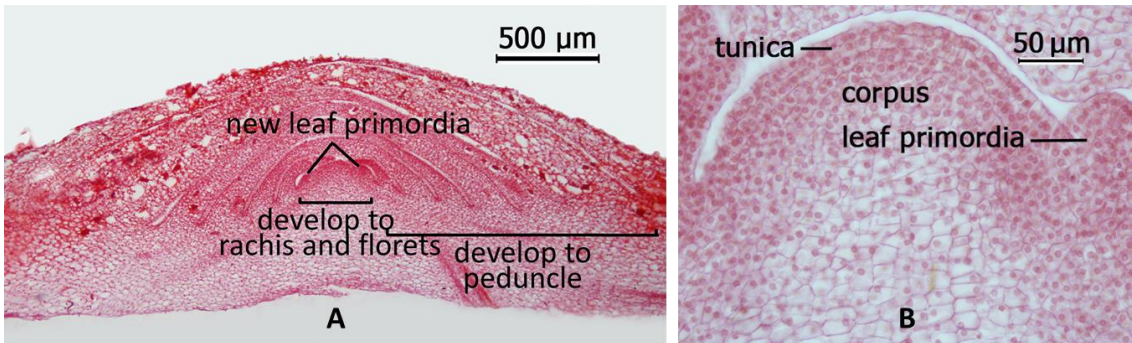


Figure 4. The initial flower bud with developing at apical dome (A), and cells arrangement in apical shoot meristem and leaf primordia formation (B)

ระยะปลายเดือนมิถุนายน (สัปดาห์ที่ 4) ตาดอกทั้งสามตามีขนาดใหญ่ขึ้น ความสูงเฉลี่ย 0.3 เซนติเมตร มีสีเขียว ปลายด้านบนของตาเร็ว (ภาพที่ 3-B) shoot apex ยึดตัวและบิดตัวในแนวตั้งขึ้น (ภาพที่ 5-C)

ระยะกลางเดือนกรกฎาคม (สัปดาห์ที่ 6) ตาดอกมีขนาดใหญ่ ความยาวเฉลี่ย 0.6 เซนติเมตร และแทรกตัวออกจากกาบใบที่ห่อลำต้น ระยะนี้ shoot apex มีการพัฒนายืดยาวขึ้นและสร้าง leaf primordia เพิ่มอีก 1 คู่ (LP (2)) และพบกลุ่มเซลล์จุดกำเนิดดอกอ่อน (flower primordia) พัฒนารูปร่างที่ซอก leaf primordia ที่สร้างใหม่ขั้นแรก (LP(1)) (ภาพที่ 5-D และ E)

ระยะปลายเดือนกรกฎาคม (สัปดาห์ที่ 8) ตาดอกพัฒนาเป็นช่อดอกอ่อน (young inflorescence) มีปลายเรียว และเห็นข้อปล้องชัดเจน ความยาวเฉลี่ย

1.0 เซนติเมตร (ภาพที่ 3-C) shoot apex มีการพัฒนายืดยาวขึ้นมาก สร้าง leaf primordia เพิ่มขึ้นอีก 2 คู่ (LP) และสร้างดอกอ่อนเพิ่มขึ้น (ภาพที่ 5-F) โดยดอกอ่อนสร้างขึ้นก่อนที่ leaf primordia ขั้นแรกพัฒนาเป็นดอกที่สมบูรณ์ซึ่งสามารถเห็นดอกอ่อนชัดเจนขึ้นในตำแหน่งล่างของข้อ ส่วน leaf primordia ชั้นในสร้างดอกขึ้นภายหลังโดยอยู่ส่วนบนของข้อซึ่งดอกยังไม่สมบูรณ์

หลังจากช่อดอกอ่อนยาวประมาณ 2 เซนติเมตร ส่วนปล้องของก้านช่อยืดยาวขึ้นมากทำให้ช่อดอกอ่อนแสดงการเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว โดยดอกอ่อนอยู่รวมที่ปลายช่อดอกห่อหุ้มด้วยกาบหุ้มดอกที่เจริญจาก leaf primordia (ภาพที่ 3-D และ 5-G) จากนั้นใช้เวลา 2 สัปดาห์ เนื้อเยื่อระหว่างข้อของแกนช่อดอกมีการยึดตัวทำ

ให้ความยาวเพิ่มขึ้น ดอกตูมแยกห่างกันและเจริญเติบโตพ้นจากกาบหุ้มดอก (ภาพที่ 3-E และ 5-H) แล้วจึงเริ่มเห็นสีของกลีบดอกและสีปรากฏชัดเจนยิ่งขึ้นเมื่อดอกเจริญเติบโตมากขึ้น หลังจากนั้น 1 สัปดาห์ดอกเริ่มบานโดยบานจากดอกตำแหน่งล่างก่อน (ภาพที่ 3-F และ 5-I) และทยอยบานวันละ 1-2 ดอกจนถึงดอกตำแหน่งปลายสุดซึ่งใช้เวลาการบานทั้งหมดเฉลี่ย 2.8 สัปดาห์ อย่างไรก็ตามระยะเวลาดังกล่าวขึ้นกับจำนวนดอกย่อยที่มีจำนวนดอก

ย่อยเฉลี่ย 14 ดอกต่อช่อ ซึ่งใช้เวลาตั้งแต่เริ่มมีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกถึงดอกเริ่มบานเฉลี่ย 12 สัปดาห์หรือตั้งแต่เริ่มเห็นช่อดอกอ่อนแทงออกมาถึงดอกแรกบานใช้เวลาเฉลี่ย 6.1 สัปดาห์ ช่อดอกมีอายุเฉลี่ย 4.3 สัปดาห์ ดอกย่อยมีอายุเฉลี่ย 2.8 สัปดาห์ ช่อดอกมีความยาวเฉลี่ย 46.24 เซนติเมตร และมีเส้นผ่านศูนย์กลางดอกเฉลี่ย 10.54 เซนติเมตร การเจริญเติบโตของช่อดอกแสดงด้วยกราฟความยาวของช่อดอก (ภาพที่ 5)

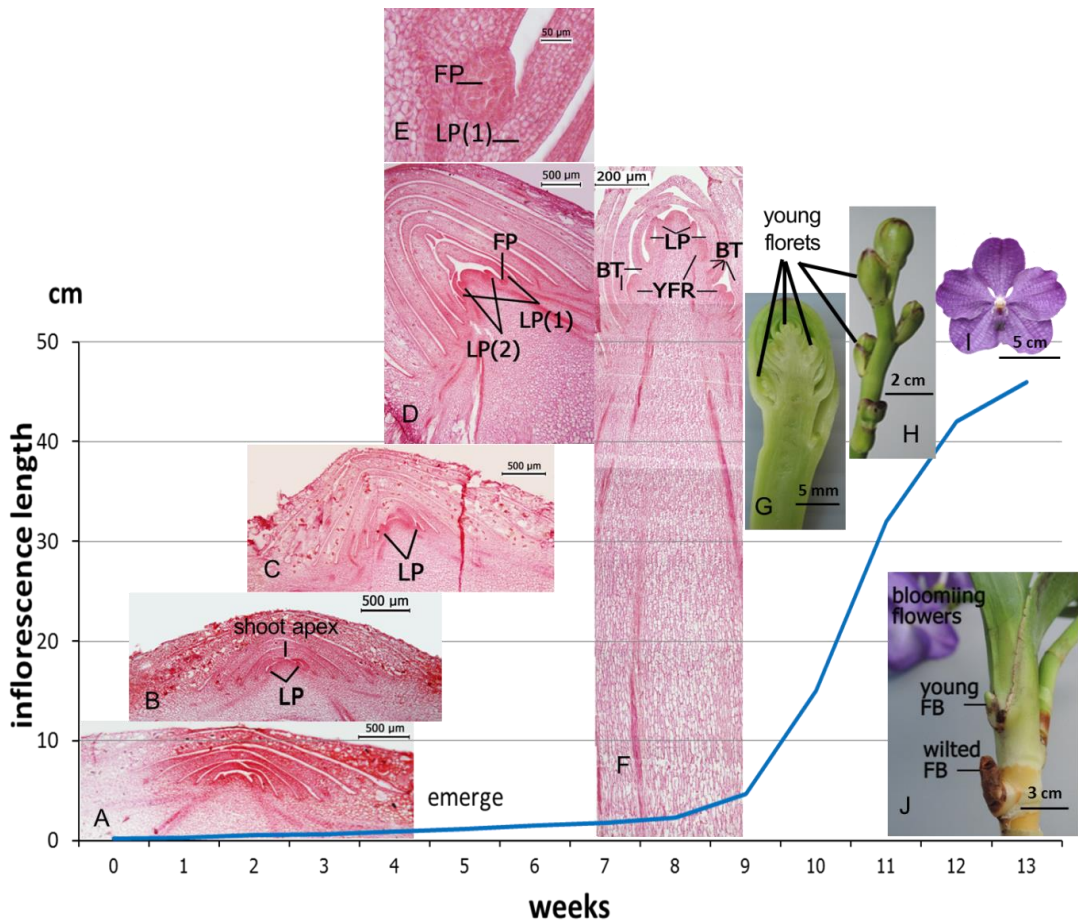


Figure 5. The flower bud differential and developmental phases of *Vanda Manuvadee* with growth curve (A-F) longitudinal sections of flower buds after its initiation until emerging through leaf base; A) prior to elongation of shoot apex, B) inflorescence axis was starting to elongate and beginning of the leaf primordia formation, C) axis was bending up with the floral primordia formation, D) inflorescence was elongating further and flower primordia appeared in young leaf axils, E) a flower primordium, F) further axis elongation and florets development, G) florets were closely in floral bracts, H) young inflorescence elongate with each floret , I) flower bloomed, and J) the new flower bud had emerged during the flower opening. (LP: leaf primordia, FP: flower primordia, YFR: young floret, BT: bracteole, FB: flower bud)

ระหว่างการพัฒนาของตาดอกหรือช่อดอกอ่อน มักพบการฝ่อของตาดอกหรือช่อดอกอ่อนที่มีขนาดไม่เกิน 3 เซนติเมตร โดยมีตาดอกเจริญเติบโตจนถึงระยะดอกบานได้ 1-2 ช่อ หากช่อดอกพัฒนาจนดอกย่อยแยกจากกันแล้วมักไม่มีตาดอกใหม่เกิดขึ้นมาอีก จนกระทั่งถึงระยะที่ดอกกำลังบานจึงพบว่ามีตาดอกรุ่นใหม่พัฒนาขึ้นแล้วแต่ยังไม่เจริญแทรกกาบใบออกมา (ภาพที่ 5-จ) ซึ่งตาดอกมีการพัฒนาเป็นช่อดอกต่อไปตามรูปแบบการพัฒนาที่กล่าวข้างต้น

การออกดอกและปัจจัยสภาพแวดล้อม

แวนตามนวดิสามารถมีดอกได้ 3 ครั้งต่อปี ในช่วงเดือนกรกฎาคมถึงกลางเดือนมีนาคม (ภาพที่ 6-A)

ในสภาพแวดล้อมที่มีความยาววัน 9-12 ชั่วโมง อุณหภูมิ 18-33 องศาเซลเซียส และความชื้นสัมพัทธ์ในเวลากลางวัน 60-78% กลางคืน 80-96% สำหรับช่วงกลางเดือนมีนาคมถึงเมษายน ที่มีความยาววัน 12-13 ชั่วโมง อุณหภูมิ 27-34 องศาเซลเซียส และความชื้นสัมพัทธ์ในเวลากลางวัน 55-65% พบตาดอกหรือช่อดอกอ่อนเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลและฝ่อ และไม่มีช่อดอกใหม่เจริญออกมาในช่วงนี้ (ภาพที่ 6) เมื่อพิจารณาจากเนื้อเยื่อตาข้าง พบว่า shoot apex ไม่ยืดขึ้น คล้ายยังไม่เปลี่ยนเป็นตาดอก นอกจากนี้ยังพบตาดอกและช่อดอกอ่อนจำนวนมากเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลและไม่เจริญเติบโต หลังจากผ่านเดือนมกราคม (ภาพที่ 7)

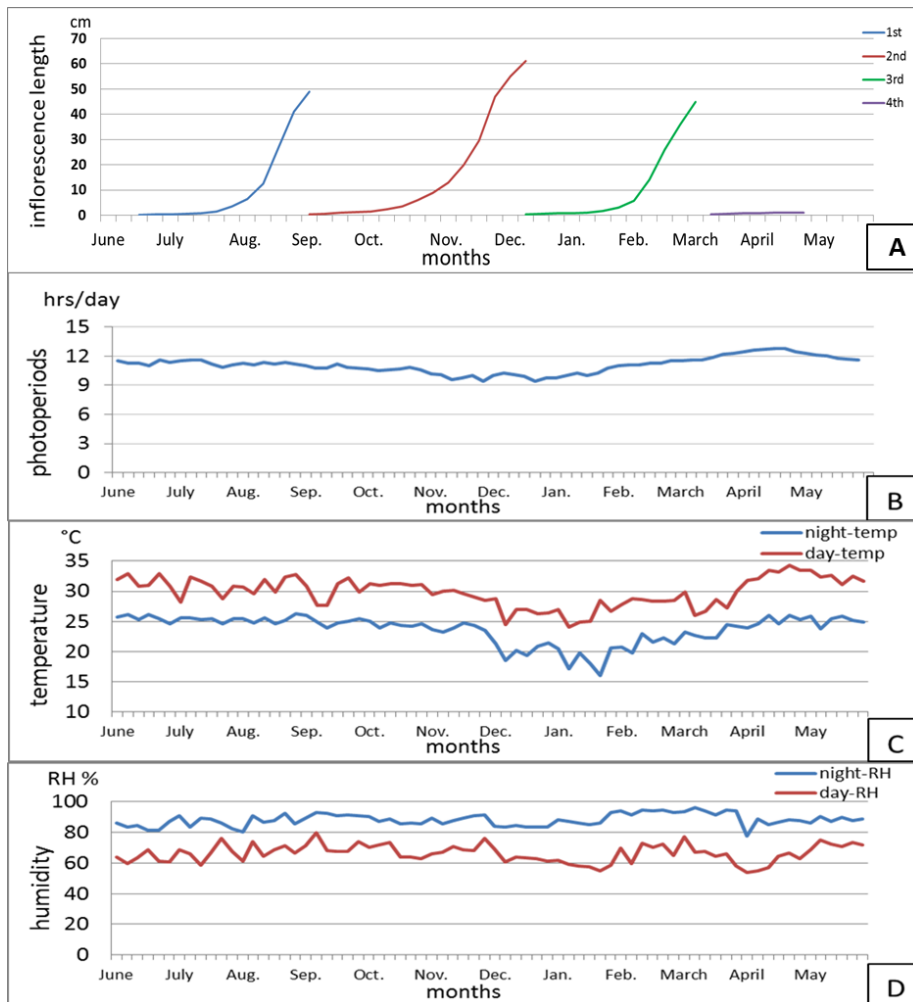


Figure 6. The growth of *Vanda Manuvadee* inflorescences (A), photoperiods (B), night and day-temperatures (C), and relative humidity (D) measured in greenhouse during 2013-2014



Figure 7. Flower blasting during January and February

การพัฒนาของตาดอก

แวนตามนวดดีมีตาดอกเป็นช่อแบบกระจະ (raceme) โดยเรียงเวียนบนแกนช่อ ดอกมีลักษณะกลมแบน สีม่วงครามและมีลายเส้นตัดกันเป็นช่อง (tessellation) ต้นแวนตามนวดดีที่อายุ 2 ปีขึ้นไปจึงสามารถออกดอกได้ โดยมีช่อดอกอ่อนเจริญขึ้นที่ซอกใบประมาณเดือนกรกฎาคม ตุลาคม และมกราคม ช่วงเวลาที่ดอกบานอยู่ในช่วงประมาณเดือนกันยายนถึงกลางเดือนมีนาคม เมื่อพบช่อดอกเจริญออกจากซอกใบแสดงว่าตาดอกนั้นเกิดการพัฒนารูปร่างขึ้นก่อนแล้วประมาณ 4-6 สัปดาห์ ดังนั้นช่อดอกที่เจริญขึ้นที่ซอกใบในเดือนกรกฎาคม (ภาพที่ 6-A) น่าจะมีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกตั้งแต่เดือนมิถุนายน ซึ่งตาในสัปดาห์ที่สามสามารถสังเกตเห็นการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกได้จากลักษณะของ shoot apex ที่นูนสูงขึ้นเจริญเป็นแกนช่อดอก (rachis) (ภาพที่ 4-A และ 5-A) ขณะที่มีการเจริญของ shoot apex มีการสร้าง leaf primordia (ภาพที่ 4-B และ 5-B) และสร้าง flower primordia ที่มีการพัฒนาเปลี่ยนแปลงของดอกบนแกนช่อดอก (ภาพที่ 5-F-H) ขณะที่เนื้อเยื่อส่วนฐานระหว่างกาบหุ้มตาที่มีอยู่เดิม (ชั้นที่ 1-7) จะเจริญเป็นก้านช่อดอก (peduncle) (ภาพที่ 4-A) รูปแบบการพัฒนานี้คล้ายกับการเจริญเติบโตของยอดที่มีใบอ่อนที่ซอกและสร้างตาข้าง (axillary buds) ที่ซอกใบ (Arditti, 1992; Glover, 2014; Thomas, 1993) ซึ่งพบการพัฒนาของช่อดอกในลักษณะเช่นนี้ในกล้วยไม้ชนิดอื่นที่มี

ช่อดอกแบบกระจະ เช่น เอื้องพร้าว (วัชรภรณ์ และ พิมพีใจ, 2551) กล้วยไม้เอื้องกลีบม้วน เอื้องหางกระรอก เอื้องฉัตรมรกต เอื้องมรกต และสิğunคด (อภิชัย, 2553)

การเจริญเติบโตในระยะแรกหลังจากมีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอก เป็นช่วงที่มีกิจกรรมการสร้างดอกอ่อนและส่วนประกอบต่าง ๆ ของดอก ระยะนี้ความยาวช่อดอกอ่อนเพิ่มขึ้นอย่างช้า ๆ โดยเฉลี่ย 0.3 เซนติเมตร ต่อสัปดาห์ จนกระทั่งเมื่อเป็นช่อดอกอ่อนยาวประมาณ 1.8 เซนติเมตรแล้ว ความยาวจึงเพิ่มเร็วขึ้น (ภาพที่ 5) เป็นไปตามที่ Thomas (1993) ระบุว่าระยะที่มีการสร้างส่วนประกอบของดอก มีการปรับเปลี่ยนโครงสร้างของใบในการเจริญของยอดเป็นการสร้างวงชั้นของดอกโดยไม่มีการเจริญด้านความยาวระหว่างช่อ ซึ่งเกี่ยวข้องกับโภชนาการที่สร้างขึ้นและที่สะสมไปใช้ระหว่างการสร้างดอกและส่วนประกอบที่ต้องใช้อาหารดังกล่าว เมื่อสร้างดอกอ่อนและส่วนประกอบของดอกครบแล้ว (ภาพที่ 5-F) อาหารและพลังงานจึงถูกนำไปใช้ในการเจริญเติบโตทางความยาวของก้านช่อดอกและแกนของช่อดอก (Arditti, 1992; Hew and Yong, 2004) ทำให้ระยะต่อมาความยาวของช่อดอกอ่อนเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็ว (เฉลี่ย 8.7 เซนติเมตรต่อสัปดาห์) ขณะที่ดอกอ่อนมีการเจริญเติบโตเพิ่มขนาดขึ้นและยึดพันจากกาบหุ้มดอกกลายเป็นดอกที่สมบูรณ์และมีการยึดของแกนดอกมีผลให้ดอกย่อยแยกห่างกันดังภาพที่ 5-G และ H

การออกดอกและปัจจัยสภาพแวดล้อม

ความยาววันเป็นปัจจัยสำคัญในการกระตุ้นให้เกิดการพัฒนาของตาดอกในพืชหลายชนิด (Arditti, 1992; Glover, 2014; Hew and Yong, 2004) Grove (1995) รายงานว่ากล้วยไม้สกุลแวนดาต้องการความยาววันอย่างน้อย 11 ชั่วโมงต่อวันในการออกดอกและการเจริญเติบโตทางลำต้นที่ดี เช่น *Vanda Miss Joaquim* สำหรับแวนตามนวดิโนสามารถปลูกและออกดอกได้ในสภาพความยาววัน 9-12 ชั่วโมงต่อวันในช่วงเดือนมิถุนายนถึงกุมภาพันธ์ ส่วนเดือนมีนาคมและเมษายนแม้ว่ามีความยาววันยาวกว่า 11-12 ชั่วโมงต่อวัน แต่ไม่มีการออกดอก (ภาพที่ 6-A และ B) แสดงว่านอกจากความยาววันเป็นปัจจัยชักนำให้เกิดตาดอก (flower induction) แล้ว ยังมีปัจจัยอื่นที่มีอิทธิพลส่งเสริมการพัฒนาของตาดอกและการยืดตัวของช่อดอก (flower development and elongation) ทำนองเดียวกับ *Arabidopsis* ที่มีสภาพวันยาวเป็นปัจจัยสำคัญชักนำให้เกิดตาดอกและต้องการสภาพอุณหภูมิที่นานาน 1-3 เดือนเพื่อส่งเสริมการตอบสนองของสภาพความยาววันในการออกดอก หรือสตรอร์เบอริที่ออกดอกในสภาพวันสั้น และต้องการอุณหภูมิ 10-18 องศาเซลเซียสร่วมด้วย โดยมีกระบวนการทางสรีรวิทยาหลายอย่างที่ร่วมกันควบคุมการออกดอก (Glover, 2014)

Grove (1995) กล่าวว่ากล้วยไม้สกุลแวนดาประเภทไบแบนสามารถเจริญเติบโตดีและออกดอกได้ในสภาพอุณหภูมิกลางวัน 27-35 องศาเซลเซียส และอุณหภูมิกลางคืน 16-21 องศาเซลเซียส ความแตกต่างระหว่างอุณหภูมิกลางวันและกลางคืนไม่ควรเกิน 8 องศาเซลเซียส และมีความชื้นสัมพัทธ์สูง 60-80% นอกจากนี้ Sirisawad *et al.* (2015) รายงานว่าแวนตามนวดิโนที่ปลูกในโรงเรือนควบคุมอุณหภูมิที่ 25-30 องศาเซลเซียส สามารถมีช่อดอกอ่อนในเดือนมีนาคมซึ่งพัฒนาได้จนดอกบานและช่อดอกบานนานขึ้น สำหรับการศึกษานี้เป็นการปลูกในสภาพโรงเรือนธรรมชาติ ในเดือนมิถุนายนถึงพฤศจิกายนมีอุณหภูมิตอนกลางคืนค่อนข้างสม่ำเสมอประมาณ 23-26 องศาเซลเซียส อุณหภูมิตอนกลางวัน 27-33 องศาเซลเซียส (ภาพที่ 6-C) และความชื้นสัมพัทธ์ 60-90% (ภาพที่ 6-D) ส่งผลให้แวนตามนวดิโนสามารถเจริญเติบโตและตาดอกและช่อดอกอ่อนพัฒนาได้ดี

แต่สภาพอุณหภูมิต่ำหรือสูงเกินไปมีผลให้ตาดอกชะงักการเจริญเติบโต

การพัฒนาช่อดอกในช่วงเดือนกันยายนถึงธันวาคมใช้ระยะเวลาตั้งแต่สร้างตาดอกจนกระทั่งดอกย่อยดอกแรกบานนานกว่าการพัฒนาในช่วงเดือนมิถุนายนถึงกันยายนประมาณ 2-3 สัปดาห์ และมีอายุดอกนานขึ้น (ภาพที่ 6-A) น่าจะเกี่ยวข้องกับสภาพแวดล้อมในเดือนพฤศจิกายนถึงธันวาคมที่มีอุณหภูมิตอนกลางคืนลดลงอยู่ระหว่าง 18-25 องศาเซลเซียสและมีความชื้นสัมพัทธ์สูง 60-89% (ภาพที่ 6-A, C และ D) มีผลให้ปฏิกิริยาทางชีวเคมีที่เกี่ยวข้องกับการทำงานของเอนไซม์ peroxidase และ catalase ในกระบวนการหายใจ การสังเคราะห์ mRNA และโปรตีนดำเนินไปอย่างช้า ๆ (Arditti, 1992; Glover, 2014; Hew and Yong, 2004) ซึ่งส่งผลให้การพัฒนาของตาดอกและช่อดอกอ่อนเกิดขึ้นอย่างช้า ๆ และใช้ระยะเวลาเจริญเติบโตนานขึ้น ผลดังกล่าวสอดคล้องกับกนกวรรณและคณะ (2561) รายงานว่าแวนดากลูผสมทั้งกรรมวิธีที่ได้รับปุ๋ยและไม่ได้รับปุ๋ยมีระยะเวลาออกดอกจนถึงดอกแรกบานช่วงที่ 2 ในเดือนธันวาคมถึงมกราคมนานกว่าระยะเวลาที่ใช้ในช่วงที่ 1 ในเดือนสิงหาคมถึงกันยายน Yen *et al.* (2008) สรุปว่าอุณหภูมิและเวลาที่ได้รับความเย็นมีผลร่วมกันต่อระยะเวลาที่ใช้ในการพัฒนาช่อดอก *Dendrobium Nobile* จนถึงดอกบาน และการพัฒนาช่อดอกของ *Oncidium Goldiana* ใช้เวลาในการพัฒนาช่อดอกเฉลี่ย 56-70 วัน โดยอัตราการเจริญเติบโตขึ้นกับสภาพการปลูกเลี้ยงและสภาพแวดล้อม (Hew and Yong, 2004)

ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมเช่นในช่วงเดือนมกราคมตาดอกและช่อดอกอ่อนจำนวนมากไม่เจริญเติบโตและเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาล ช่วงดังกล่าวอุณหภูมิกลางวันลดต่ำถึง 16 องศาเซลเซียส ประกอบกับความชื้นสัมพัทธ์ตอนกลางวันต่ำกว่า 60% จึงมีผลกระทบต่อการพัฒนาของตาดอกและช่อดอกอ่อนตั้งแต่ระยะที่เพิ่งเจริญออกจากกาบใบจนถึงระยะที่สร้างส่วนประกอบของดอกย่อยแล้วและก้านช่อดอกยืดขึ้นมีความยาวกว่า 10 เซนติเมตร (ภาพที่ 7 ตำแหน่งที่ 1-3) เมื่อฟื้นสภาพดังกล่าวแล้วมีตาดอกใหม่พัฒนาขึ้นอีก

(ภาพที่ 7 ตำแหน่งที่ 4 และ 5) ซึ่งพบการฝ่อของตาดอกเกิดได้มากใน *Dendrobium* เมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำเช่นเดียวกัน (Yen *et al.*, 2008)

สำหรับช่วงเดือนมีนาคมถึงเมษายน ซึ่งมีอุณหภูมิสูงขึ้นอย่างต่อเนื่อง อุณหภูมิเฉลี่ยสูงสุด 34 องศาเซลเซียส และตอนกลางวันมีความชื้นสัมพัทธ์ต่ำมีผลให้ตาดอกและช่อดอกอ่อนฝ่อ สภาพอุณหภูมิที่ยังคงสูงอยู่นี้ทำให้ไม่มีการพัฒนาของตาดอกเป็นเวลานานประมาณ 2 เดือน เมื่อพิจารณาจากเนื้อเยื่อตาดอกบางส่วนที่เป็นเนื้อเยื่อเจริญส่วน shoot apex มีความโค้งงอเล็กน้อยและอยู่ในระดับเดียวกับกาบหุ้มตา ที่กลุ่มเซลล์ tunica และ corpus ไม่มีการแบ่งเซลล์และสร้าง primordia ซึ่งแตกต่างจากตาดอกที่มีการพัฒนา ตาที่พบนี้จึงน่าจะเป็นตาที่พักตัว อย่างไรก็ตามช่วงที่เว้นจากการออกดอกนี้พืชมีการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ เพื่อผลิตตาข้างและสร้างอาหารสะสมสำหรับการออกดอกต่อไป เมื่ออุณหภูมิลดลงและความชื้นสูงขึ้นในเดือนพฤษภาคมถึงมิถุนายนจึงน่าจะมีผลกระตุ้นให้ตาข้างเริ่มมีการพัฒนาเป็นตาดอกอีกครั้ง

อุณหภูมิที่ไม่เหมาะสมมีผลทางชีวเคมีในต้นพืชอาจเกี่ยวข้องกับกาบหุ้มตาและการผลิตเอทิลีน ขณะที่ช่อดอกอ่อนมีอัตราการหายใจสูงมาก เมื่ออาหารและพลังงานไม่เพียงพอจึงเกิดการฝ่อ มีการศึกษาในภาวะเครียดจากอุณหภูมิของ *Phalaenopsis* และ *Aranda* พบว่าการแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบพืชลดลงและสูญเสียการถ่ายเทอซิเลคตรอน ทำให้ลดประสิทธิภาพการสังเคราะห์อาหารของพืชซึ่งส่งผลกระทบต่อกระบวนการออกดอก (Hew and Yong, 2004) Arditti (1992) ศึกษาอัตราการหายใจของตาดอกกล้วยไม้สกุล *Vanda*, *Aranda*, *Oncidium*, *Arachnis*, *Cattleya* และ *Phalaenopsis* ถูกผสมหลายพันธุ์ รายงานว่าตาดอกที่ยังเจริญไม่พ้นกาบหุ้มตามีอัตราการหายใจต่ำแต่เนื้อเยื่อตาดอกที่เริ่มเจริญออกจากกาบหุ้มตามีอัตราการหายใจเพิ่มขึ้นสูงมากจึงน่าจะต้องการอาหารและพลังงานมาก นอกจากนี้ Hew and Yong (2004) อธิบายจากการศึกษาใน *Dendrobium* Jacquelyn Thomas และ *Oncidium* Goldiana ว่าการฝ่อของตาดอกอาจจะเป็นลักษณะทางพันธุกรรมและสรีรวิทยาของพืชซึ่งพบมากในกล้วยไม้บาง

สายพันธุ์ หรือเกิดจากการได้รับอาหารไปเลี้ยงตาดอกไม่เพียงพอเป็นสาเหตุหลักโดยสภาพแวดล้อมเป็นปัจจัยเสริมให้ความสามารถในการแย่งอาหารลดลง สำหรับแวนดามนูดิพบการฝ่อของตาดอกหรือช่อดอกอ่อนที่เกิดขึ้นมากในช่อดอกที่ยาวน้อยกว่า 3 เซนติเมตรเนื่องจากมีตาข้างที่พันระยะยาววิวยและเปลี่ยนเป็นตาดอกได้ในเวลาไล่เลี่ยกันหลายตาในสภาพวันยาวและได้รับอุณหภูมิและความชื้นที่เหมาะสม (ภาพที่ 3-A, B, และ C) แต่อาหารสะสมที่มีจำกัดถูกนำไปยังช่อดอกที่แข็งแรงเพียง 1-2 ช่อ เพื่อสร้างส่วนประกอบของดอกและมีการเจริญเติบโตเป็นดอกที่สมบูรณ์ต่อไป ส่วนช่อดอกที่ได้รับอาหารไม่เพียงพอจึงฝ่อ กรณีที่ช่อดอกอ่อนเสียไปขณะที่มีอายุน้อยมักมีตาดอกในตำแหน่งที่อยู่สูงขึ้นไปพัฒนาขึ้นทดแทน

สรุป

ตาข้างของแวนดามนูดิที่พันระยะยาววิวยมีการเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกได้เกือบตลอดทั้งปีเมื่อได้รับปัจจัยสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมด้วยความยาววัน 9-12 ชั่วโมง อุณหภูมิ 18-33 องศาเซลเซียส และความชื้นสัมพัทธ์ 60-96% โดยออกดอกได้ 3 ครั้งต่อปี และมีช่วงเว้นการออกดอกประมาณปลายเดือนมีนาคมถึงพฤษภาคม การเปลี่ยนแปลงเป็นตาดอกเกิดขึ้นก่อนตาดอกเจริญออกจากกาบไบนาน 4-6 สัปดาห์ เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดมีการพัฒนายืดขึ้นเป็นแกนช่อดอก พร้อมกับสร้าง leaf primordia และ flower primordia โดยมีการเจริญเติบโตด้านความยาวน้อยมาก หลังจากช่อดอกยึดตัวขึ้นแทรกกาบใบออกมาโดยดอกย่อยอยู่รวมกันในกาบหุ้มดอกที่ปลายช่อแล้ว ช่อดอกอ่อนมีความยาวเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วโดยแกนช่อดอกยืดยาวขึ้นทำให้ดอกย่อยห่างจากกันและพันออกจากกาบหุ้มดอก ใช้เวลาพัฒนาช่อดอกจนถึงดอกแรกบาน 12 สัปดาห์ อายุการบานของดอกประมาณ 3 สัปดาห์ โดยมีการพัฒนาตาดอกรุ่นต่อไปในระยะดอกบาน

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณศูนย์บริการการพัฒนาขยายพันธุ์ไม้ดอกไม้ผลบ้านไร่อันเนื่องมาจากพระราชดำริที่ให้การสนับสนุนการวิจัย และสวนนันทออร์คิดส์ ผู้สนับสนุนต้นพันธุ์แวนตามนวดวี

เอกสารอ้างอิง

กนกวรรณ ปัญจะมา ชัยอาทิตย์ อื่นคำ และ ไสระยา รุ่งรังษี. 2561. ผลของระดับไนโตรเจนต่อการเติบโตและปริมาณของธาตุอาหารในกล้วยไม้แวนตาอุผลสม. วารสารเกษตร 34(1): 1-10.

คณะกรรมการกล้วยไม้แห่งชาติ กรมส่งเสริมการเกษตร. 2553. ยุทธศาสตร์การแข่งขันกล้วยไม้ไทยในตลาดโลก พ.ศ. 2554-2559. (ระบบออนไลน์). แหล่งข้อมูล : <http://www.doa.go.th/hort/images/BOOK/orchid--strage.pdf> (5 มิถุนายน 2556).

ภรณ์พรรณ วงศ์สถาน ชูชาติ สันทรทรัพย์ และ ดรุณี นานพรหม. 2560. ผลของยูเรียและแคลเซียมซัลเฟตต่อการเจริญเติบโตของเรพซิดที่ปลูกในภาคเหนือของประเทศไทย. วารสารเกษตร 33(1): 71-80.

วัชรภรณ์ ชนะเคน และ พิมพีใจ อาภาวัชรุตม์. 2551. การศึกษาทางเนื้อเยื่อวิทยากับการพัฒนาตาตอกของเอื้องพร้าว. วารสารเกษตร 24(2): 99-105.

วิทยา ทีโสดา. 2547. ผลของความยาววันและอุณหภูมิกลางวันที่มีผลต่อการเกิดตอกของกล้วยไม้ช้าง. ปัญหาพิเศษวิทยาศาสตร์บัณฑิต, ภาควิชาพืชสวน คณะผลิตกรรมการเกษตร มหาวิทยาลัยแม่โจ้, เชียงใหม่. 27 หน้า.

อภิชัย ทหารไทย. 2553. การพัฒนาของตอกและหัวของกล้วยไม้ดินชนิดเอื้องกลีบม้วน เอื้องหางกระรอก เอื้องฉัตรมรกต เอื้องมรกต และสีกุนคล. วิทยานิพนธ์วิทยาศาสตร์มหาบัณฑิต. มหาวิทยาลัยเชียงใหม่, เชียงใหม่. 180 หน้า.

Arditti, J. 1992. Fundamentals of Orchid Biology. John Wiley & Sons, New York. 691 p.

Glover, B. 2014. Understanding Flowers & Flowering: An Integrated Approach. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford. 292 p.

Grove, D.L. 1995. *Vandas* and *Ascocendas* and Their Combinations with Other Genera. Timber Press, Inc., Portland. 241 p.

Hew, C.S. and J.W.H. Yong. 2004. The Physiology of Tropical Orchids in Relation to the Industry. 2nd ed. The World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore. 370 p.

Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York. 523 p.

Sirisawad, T., N. Potapohn and S. Ruamrungsri. 2015. Effects of evaporative cooling greenhouse growing on flowering of *Vanda*. Acta Horticulturae 1078: 107-112.

The Royal Horticultural Society. 2011. The international orchid register. (Online). Available: apps.rhs.org.uk/horticulturaldatabase/orchidregister/orchidregister.asp (June 11, 2012).

Thomas, B. 1993. Internal and external controls on flowering. pp. 1-19. In: B.R. Jordan (ed.). The Molecular Biology of Flowering. Redwood Books, Trowbridge. 266 p.

Wang, Y.T. 1995. *Phalaenopsis* orchid light requirement during the induction of spiking. HortScience 30(1): 59-61.

Yen, C.Y.T., T.W. Starman, Y.T. Wang and G. Niu. 2008. Effects of cooling temperature and duration on flowering of the Nobile *Dendrobium* orchid. HortScience 43(6): 1765-1769.