บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

น้ำเป็นองค์ประกอบหลักของพืช พืชไม้เนื้ออ่อนหรือพืชไร่ทั่วไป พบว่ามีน้ำเป็นองค์ประกอบอยู่ประมาณ 80-90% ของน้ำหนักสด และอาจจะมีสัดส่วนของน้ำมากกว่า 90 % ในใบหรือเมล็ดที่ยังอ่อน และน้ำยังมีบทบาทหน้าที่ต่างๆ ภายในต้นพืชมากมาย เช่น เป็นตัวทำละลาย (solvent) เป็นตัวร่วมในปฏิกิริยาชีวเคมีต่างๆ (reactant) โดยเฉพาะขบวนการสังเคราะห์แสง รักษาความเต่งของเซลล์ (turgidity) เพื่อการขยายขนาดของเซลล์ หรือรักษารูปทรงของพืชไว้ นอกจากนี้น้ำยังช่วยรักษาอุณหภูมิภายในต้นพืชไม่ให้สูงเกินไป โดยผ่านขบวนการคายน้ำ ด้วยเหตุนี้น้ำจึงเป็นปัจจัยสำคัญยิ่งต่อการมีชีวิต การเจริญเติบโต และการสร้างผลผลิตของพืช ธวัชชัย (2535) รายงานว่าการตอบสนองของพืชต่อการมีน้ำมากเกินไป ซึ่งได้แก่การที่ดินมีน้ำมากเกินไปถึงดินแฉะหรือมีน้ำขังอันสืบเนื่องมาจากการระบายน้ำของดินเลวนั้น ก็เป็นสาเหตุอันหนึ่งที่ทำให้การเจริญเติบโตของพืชทั้งรากและส่วนเหนือดินไม่เป็นไปตามปกติ ทั้งนี้สาเหตุใหญ่ เพราะอากาศในดินน้อยและดินขาดการถ่ายเทอากาศที่ดีไป ลักษณะของพืชทั่ว ๆ ไปที่ขาดออกซิเจนหรือในสภาพน้ำขังคือใบเหลือง (chlorosis) ซึ่งนอกจากขาดออกซิเจน แล้ว อาจเป็นเพราะขาดธาตุไนโตรเจนอีกส่วนหนึ่งด้วย เพราะไนโตรเจนเกือบทั้งหมดที่รากดูดขึ้นไปเลี้ยงลำต้นได้มาจากขบวนการ mass flow

ความเครียดที่เกิดจากสภาวะน้ำท่วมขัง

สภาวะที่ดินมีน้ำมากเกินไป หรือมีน้ำท่วมขัง จะเกิดขึ้นได้เมื่อสภาพของน้ำในดินที่มีอยู่ในระดับชั้นของรากพืชมากกว่าระดับของ field capacity และในบางครั้งน้ำอาจจะยังคงขังอยู่ในแปลงเป็นเวลา 2-3 วัน หรืออาจจะมีการซึมหรือไหลผ่านออกไป แต่ก็ยังมีความชื้นหลงเหลืออยู่ในปริมาณที่ยังมากกว่าระดับของ field capacity อยู่ จึงทำให้พืชเกิดความเครียดขึ้น เนื่องจากดินจะขาดออกซิเจนและมีปริมาณของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่สูง ตลอดจนมีปริมาณของก๊าซเอทีลีนมากขึ้น Krizeck (1982) รายงานว่าเมื่อดินเกิดสภาวะน้ำท่วมขัง ปฏิกิริยาของ Anaerobiosis จะเกิดขึ้นภายในระยะเวลา 2-3 ชั่วโมง ซึ่งขบวนการนี้จะมีผลทำให้ดินมี redox potential ลดลงเกิดความเปลี่ยนแปลงความเป็นกรดเป็นด่างของดินขึ้นและทำให้ดินมีปริมาณของโลหะหนักที่เป็นพิษละลายออกมามากขึ้นนอกจากนี้สภาพของน้ำท่วมขังยังจะมีผลต่อการเกิดขึ้นของขบวนการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

Denitrification โดยที่ธาตุไนโตรเจน ซึ่งมีอยู่ในดินจะมีการสลายตัวแบบ anaerobic ซึ่งพวกจุลินทรีย์บางชนิดสามารถที่จะใช้ออกซิเจนจากไนเตรตหรือไนไตรท์ได้ และจะปลดปล่อยก๊าซไนโตรเจน และไนตรัสออกไซด์ออกมาซึ่งจะมีผลทำให้ดินขาดธาตุไนโตรเจน ในสภาพที่ขาดออกซิเจนมีคำศัพท์เฉพาะที่เรียกว่า anoxia ซึ่งสภาพเช่นนี้ขบวนการหายใจจะมีการเปลี่ยนแปลงจาก aerobic ไปเป็น anaerobic และส่วนต่างๆของพืชที่อยู่เหนือผิวดินจะไม่ได้รับผลกระทบจากการขาดออกซิเจนจะมีเพียงส่วนที่อยู่ใต้ดินเช่น ราก และหัว เท่านั้นที่ได้รับกระทบจากการขาดออกซิเจนโดยที่มีน้ำท่วมขัง (จักรี, 2539)

ผลกระทบของน้ำท่วมขังที่มีต่อพืช

ถ้าหากต้นถั่วเหลืองถูกน้ำท่วมขังในระยะแรกของการเจริญเติบโต จะทำให้การเจริญเติบโตไม่ดี มีต้นเตี้ย แคระแกร็น โดยเฉพาะในระยะของการงอกและระยะต้นกล้า และน้ำท่วมขังเป็นอุปสรรคต่อการงอกของถั่วเหลือง เนื่องจากเมล็ดและต้นอ่อนจะเน่าเสียหายได้ง่ายหลังเมล็ดงอกแล้ว (สถาบันวิจัยพืชไร่, 2539) นอกจากนี้ในพืชตระกูลถั่วเมื่อประสบปัญหาน้ำท่วมขังเป็นระยะเวลานาน จะทำให้ปมถั่วร่วงได้มีผลทำให้ต้นถั่วขาดไนโตรเจนและมีการเจริญเติบโตลดลง (Herrera and Zandstra, 1979) ถ้าหากมีฝนตกชุกจะทำให้ต้นล้ม และติดโรคทางใบได้ง่ายอีกด้วย ในกรณีที่น้ำท่วมขังเป็นระยะเวลาสั้นอาจจะทำให้มีอัตราการเจริญเติบโตลดลงและแสดงอาการใบเหลืองเกิดขึ้น และหากเกิดน้ำท่วมขังเป็นระยะเวลานาน อาจจะทำให้รากและปมรากถั่วตายได้เนื่องจากขาดออกซิเจน ส่งผลทำให้มีการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตที่ลดลง (Lawn and Williams, 1987) แต่อย่างไรก็ตามเมื่อเปรียบเทียบความทนทานต่อสภาพน้ำท่วมขังในถั่วเหลืองกับพืชตระกูลถั่วชนิดอื่นๆ พบว่าถั่วเหลืองมีความทนทานต่อสภาพน้ำขังในระยะเวลาสั้นดีกว่าและสามารถฟื้นตัวอย่างรวดเร็วหลังจากที่สภาพน้ำท่วมขังหมดไป (Trodon *et al*., 1986) ในขณะเดียวกันเมื่อเกิดสภาพน้ำท่วมขังในช่วงระยะการเจริญพันธุ์ของถั่วเหลือง จะมีผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตเช่นเดียวกัน Herrera and Zandstra, (1979) พบว่าเมื่อเกิดน้ำท่วมขังในระยะสะสมน้ำหนักเมล็ดจะทำให้ผลผลิตลดลง 13% และน้ำหนักเมล็ดลดลงถึง 21% เมื่อเปรียบเทียบกับสภาพที่ไม่มีน้ำท่วมขัง Stanley *et al*., (1980) รายงานว่า สายพันธุ์ถั่วเหลืองที่เจริญเติบโตในสภาพที่มีระดับน้ำใต้ดินที่ระดับความลึก 45 เซนติเมตร และ 90 เซนติเมตร เป็นเวลา 7 วัน ในช่วงก่อนและหลังการออกดอกจะทำให้ความสูงของลำต้น ความลึกราก และผลผลิตลดลงเมื่อเปรียบเทียบกับสภาพที่ไม่มีน้ำใต้ดิน เนื่องจากส่วนของรากที่ถูกน้ำขัง จะหยุดการเจริญเติบโตทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลงโดยเฉพาะช่วงระยะสะสมน้ำหนักเมล็ดได้รับผลกระทบมากที่สุดทำให้ผลผลิตลดลงค่อนข้างมากเมื่อเปรียบเทียบกับระยะออกดอกและระยะก่อนการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สร้างเมล็ด(สมชาย และ ศุภชัย, 2543) สุวิทย์ และคณะ(2536) พบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 เมื่อถูกน้ำขังในระยะ V_4 และ R_4 ให้ผลผลิตไม่แตกต่างกันแต่เมื่อถูกน้ำขังนาน 6-8 วัน ผลผลิตจะลดลง 26% เมื่อเปรียบเทียบกับแปลงที่ถูกน้ำขัง 0-4 วัน สำหรับความสูงจะลดลงเมื่อถูกน้ำขังนาน 6-8 วัน ส่วนน้ำหนักแห้งของใบ ต้น ฝักของถั่วเหลืองไม่มีความแตกต่างกัน ธีระและคณะ (2541)ได้ทำการศึกษาผลของน้ำท่วมขังรากถั่วเหลือง เมื่ออายุ 10, 20, 30, 40, 50 และ 60 วัน โดยให้น้ำท่วมขัง 0, 2 และ 4 วัน และตลอดอายุจนเก็บเกี่ยว โดยใช้ถั่วเหลือง 4 พันธุ์ คือ สจ.4, สจ.5, สุโขทัย 1 และเชียงใหม่ 60 ปลูกทดลองในบ่อซีเมนต์ ซึ่งสามารถควบคุมระดับน้ำได้ ผลปรากฏว่า น้ำท่วมขังไม่มีผลกระทบต่ออายุออกดอกและอายุฝักสุก การได้รับน้ำท่วมขังระยะเวลาเพียงสั้น ๆ ทำให้ต้นสูงขึ้น น้ำหนักต้นและรากลดลง แต่ลักษณะที่ได้รับผลกระทบชัดเจน คือ ผลผลิตซึ่งประมาณว่าลดลง 10% ต่อการท่วมขัง 2 วัน เมื่อถั่วเหลืองอายุ 10-20 วันและจะมีผลกระทบสูงขึ้นเมื่อถั่วเหลืองมีอายุมากขึ้น จากการวิเคราะห์โดยใช้ดรรชนีความแปรปรวน พบว่า ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.4 และสจ.5 มีการทนทานต่อสภาวะน้ำขังได้ดีกว่าพันธุ์ สท.1 และเชียงใหม่ 60 อย่างไรก็ดี ควรมีการปรับปรุงพันธุ์ที่ทนต่อสภาวะสภาพน้ำขังเพื่อที่จะใช้ปลูกในนาตามหลังข้าวได้อย่างเหมาะสม Linkemer *et al.,* (1998) ได้ศึกษาในโรงเรือนและสภาพไร่พบว่าถั่วเหลืองมีการตอบสนองต่อน้ำท่วมขังที่ระยะ V_2 และระยะ R_1 , R_3 และ R_5 พบว่าผลผลิตที่ได้จากการปลูกในโรงเรือนและในไร่จะมีผลผลิตที่ลดลงเหมือนกันซึ่งเป็นผลมาจากการติดฝักที่ลดน้อยลง Boru *et al.,* (2003) ได้ศึกษาด้วยวิธี hydroponic พบว่า เมื่อบริเวณรากถั่วเหลืองมีปริมาณออกซิเจน เพียงเล็กน้อย และไม่มี ออกซิเจนเลย (100% N_2 gas) เป็นระยะเวลา 14 วัน จะไม่ส่งผลกระทบต่อการอยู่รอดของถั่วเหลืองหรือความเขียวของใบถั่วเหลืองแต่ว่าถ้าหากไม่มีออกซิเจนและมีปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ 30% จะทำให้ต้นถั่วเหลือง มีสภาพแคระแกร็น และถ้าบริเวณรากถั่วเหลืองมีคาร์บอนไดออกไซด์มากถึง 50% จะทำให้ต้นถั่วเหลืองตายได้ ส่วนต้นที่รอดจะมีอาการใบเหลือง เกิดโรคเหี่ยวเฉา และรากจะตาย Scott *et al.,* (1989) พบว่าถั่วเหลืองที่ถูกน้ำท่วมขัง 3 เซนติเมตร ในระยะการเจริญเติบโตในช่วง V_4 หรือ R_2 จะมี ใบเป็นสีเหลืองและจะหลุดร่วง ต้นถั่วจะแคระแกร็นนอกจากนี้จะมี น้ำหนักแห้งลดลง และได้ผลผลิตที่ลดลง

ผลกระทบของน้ำท่วมขังต่อปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงและความสมดุลของคาร์บอน

ในสภาวะดินที่มีน้ำท่วมขังลำต้นหรือส่วนเหนือดินที่ไม่จมในน้ำจะไม่ได้รับผลกระทบโดยตรงจากการหายใจแบบไม่ใช้ก๊าซออกซิเจนแต่จะตอบสนองต่อสภาวะของเมตาโบลิซึมในราก การตอบสนองอันดับแรกของการสังเคราะห์แสงในสภาวะน้ำท่วมขังคือการปิดปากใบโดยเฉพาะในพืชที่มีความอ่อนแอ ซึ่งพบในพืชปลูกสำคัญหลายชนิดเช่น มะเขือเทศ ข้าวสาลี พริกไทย และถั่วชนิดต่างๆเป็นต้น (Pezeshiki, 1994) ซึ่งการสังเคราะห์แสงที่ลดลงนั้นจะสอดคล้องกับการลดลง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ของความสามารถในการควบคุมการปิดเปิดของปากใบ (stomatal conductance) รวมทั้งการลดลงของ leaf chlorophyll content (Ashraf and Habib-ur-Rehman, 1999; Huang *et al*., 1997; Musgrave, 1994) การสังเคราะห์แสงในพืชที่อ่อนแอจะลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อเกิดน้ำท่วมขัง การปิดปากใบมีส่วนเกี่ยวข้องกับการยับยั้งการสังเคราะห์แสงหลังจากเกิดน้ำท่วม เช่นการยับยั้งเอ็นไซม์ต่างๆ ที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงโดย hydrogen sulfide ที่พบในดินที่มีน้ำท่วมขัง (Takemoto and Nobel, 1986) นอกจากนี้ยังมีการเปลี่ยนแปลงในการเคลื่อนย้ายสารประกอบคาร์โบไฮเดรต (Carbohydrate translocation) การพัฒนาของสารที่ยับยั้งการเจริญเติบโต ได้แก่เอทีลีน และกรดแอบไซซิกในสภาพขาดก๊าซออกซิเจนจะไประงับการเคลื่อนย้ายของน้ำตาลจากส่วนของลำต้นและ/หรือเอนโดสเปิร์มในต้นอ่อนข้าวสาลีไปยังรากถึง 79-97 % (Water *et al*., 1991)

รากของพืชภายใต้สภาวะน้ำท่วมขังจะมีความต้องการคาร์โบไฮเดรตเป็นจำนวนมาก เนื่องจากการมีประสิทธิภาพต่ำของการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนเปรียบเทียบกับการหายใจแบบใช้ออกซิเจน น้ำท่วมขังจะทำให้มีการหยุดการสังเคราะห์โปรตีนทั้งหมด ในขณะที่เกิดการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนรุนแรงมากขึ้นและมีความต้องการสารประกอบคาร์โบไฮเดรตในรากก็จะเพิ่มมากขึ้นด้วย ซึ่งเป็นผลทำให้เนื้อเยื่อของรากพืชจะสูญเสียและลดลงไปของสารประกอบคาร์โบไฮเดรตอย่างรวดเร็ว ยกเว้นในกรณีที่พืชมีการเก็บกักของสารประกอบคาร์โบไฮเดรตที่มากกว่าเดิมก่อนที่จะเกิดน้ำท่วมขัง การสูญเสียสารประกอบคาร์โบไฮเดรตอย่างรวดเร็วนี้ส่งผลทำให้พืชอยู่ในสภาพที่เรียกว่า carbohydrate starvation (Setter *et al*., 1987) ในสภาวะน้ำท่วมขัง 24 ชั่วโมงที่เกิดขึ้นกับพืช *Brassica rapa* มีผลทำให้ปริมาณสารละลายคาร์โบไฮเดรตและแป้งที่พบในใบและลำต้นของพืชเพิ่มขึ้น เนื่องจากการเคลื่อนย้ายสารสังเคราะห์ (assimilate) จากใบไปยังรากมีอัตราลดต่ำลง (Daugherty and Musgrave, 1994) และพบเช่นเดียวกันในข้าวบาร์เลย์และข้าวสาลี (Wang *et al*., 1996)

ผลกระทบของน้ำท่วมขังต่อความสัมพันธ์ของธาตุอาหาร

น้ำท่วมขังมีผลต่อความสัมพันธ์ของธาตุอาหารในต้นพืชดังนี้คือ 1) การลดการเคลื่อนย้ายของน้ำจะไปลดการเคลื่อนย้ายของธาตุอาหารจากรากไปยังส่วนเนื้อเยื่อของใบ 2) สภาพการขาดออกซิเจนทำให้ adenylate pool ในเซลล์ของรากลดลงซึ่งจะส่งผลทำให้ไปลดพลังงานในการดูดธาตุอาหารขึ้นมา และ 3) สภาพการขาดก๊าซออกซิเจนจะไปเปลี่ยนแปลงปริมาณของธาตุอาหารที่สำคัญให้อยู่ในรูปที่พืชนำไปใช้ประโยชน์ไม่ได้ ในพืชบางชนิดเมื่อเกิดน้ำท่วมขังมีผลทำให้เกิด chlorosis ในใบพืช และพบว่าความเข้มข้นของธาตุไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม ในเนื้อเยื่อลดลง ซึ่งสอดคล้องกับอาการของ chlorosis สาเหตุการที่ธาตุอาหารถูกจำกัดนั้นสามารถ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เกิดขึ้นได้จากการขาดก๊าซออกซิเจนทำให้ได้มาซึ่งสารพิษที่จะไปยับยั้งการดูดของแร่ธาตุอาหาร และไปลดปริมาณของแร่ธาตุอาหารที่อยู่ในรูปที่ใช้ประโยชน์ได้ในชั้นดินที่ขาดก๊าซออกซิเจน และไปยับยั้งกระบวนการทางเมตาโบลิซึมในการดูดธาตุอาหาร หรือเกิดขึ้นได้พร้อมกันทั้งสามประการ (Kramer, 1951) จากการศึกษาในข้าวบาร์เลย์ที่เกิดอาการ chlorosis หลังจากที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขังสองชั่วโมงพบว่าเกิดสารประกอบที่มีพิษในชั้นดินหรือธาตุอาหารที่อยู่ในชั้นดินอยู่ในรูปที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ (Drew and Sisworo, 1979) ระดับธาตุไนโตรเจนในใบข้าวโพด ที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขัง 24 ชั่วโมง ลดต่ำลงถึงแม้ว่าจะมีการให้ไนโตรเจนลงไปในดินก็ตาม เนื่องจากมีอัตราการดูดลดลงนั่นเอง ส่งผลทำให้น้ำหนักแห้งลดลงไปด้วย (Mason *et al*., 1987) เช่นเดียวกับผลผลิตของ rapeseed ที่ลดลงอย่างมากเมื่ออยู่ในสภาวะน้ำท่วมขัง เนื่องจากอัตราการดูดแร่ธาตุไนโตรเจน ฟอสฟอรัส โพแทสเซียม และแคลเซียม ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ แต่โซเดียมจะเพิ่มขึ้น (Flavio *et al*., 1996) และแม้แต่ในระยะ Grain filling ของข้าวสาลีที่อยู่ในสภาพดินขาดก๊าซออกซิเจนจะพบปริมาณของธาตุ ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส โพแทสเซียม และแคลเซียมในเมล็ดที่ลดลง เนื่องจากรากจะมีอัตราการดูดซึมธาตุอาหารที่ลดลง (Labanauskas *et al*., 1975)

การชักนำให้เกิดสภาพขาดออกซิเจนของสภาวะน้ำท่วมขังในดินรอบรากพืช จะเปลี่ยนแปลงรูปของธาตุอาหารพืชที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ดังได้กล่าวถึงก่อนหน้านี้ สภาพออกซิเจนจะสร้างสภาพรีดิวซ์ภายในดิน ซึ่งเป็นสาเหตุให้เกิดการรีดักชันของธาตุอาหารของพืชที่ปกติจะอยู่ในสภาพออกซิไดซ์ ตัวอย่างเช่น ไนโตรเจนในรูปไนเตรตที่มีมากจะลดลงและไนโตรเจนในดินส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปแอมโมเนียมไอออน ยิ่งไปกว่านั้น ความเป็นกรดเป็นด่างของดินจะมีความเป็นกรดมากขึ้นและทำให้ฟอสเฟตในรูปที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ลดลง ด้วยสภาพขาดออกซิเจนที่ยาวนานออกไปจะชักนำให้เกิดการรีดิวซ์ของเหล็กให้อยู่ในรูปที่ละลายน้ำ (Fe^{+2}) ซึ่งเป็นอันตรายต่อรากพืช นอกจากนี้ ซัลเฟต สามารถถูกรีดิวซ์ไปเป็นซัลไฟด์ ที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ดังนั้นเมื่อเกิดภาวะน้ำท่วมที่ยาวนานขึ้น ธาตุอาหารหลัก (macronutrient) จะถูกเปลี่ยนแปลงไปอยู่ในรูปรีดิวซ์ที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้และยังเป็นพิษต่อพืชด้วย (Nilsen and Orcutt, 1996)

การปรับตัวของพืชต่อสภาวะน้ำท่วมขัง

พืชแต่ละชนิดจะมีความทนทานหรือสามารถปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมได้แตกต่างกันไป พืชบางชนิดอาจทนและเจริญเติบโตได้ตามปกติ แต่บางพืชไม่ทนทานมีการเจริญเติบโตที่ไม่ดีแคระแกรนหรือตายไปในที่สุด ความสามารถในการทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังมักจะพบในพืชที่เป็นต้นไม้ยืนต้น ซึ่งจะมีความทนทานได้ดีพอ ๆ กับพืชตระกูลหญ้าบางชนิด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ธัญพืช และ alfalfa ความสามารถในการทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังของพืชนี้จะถูกชี้วัดโดยความสามารถในการเจริญเติบโตทางลำต้น และรากที่ดีและมากกว่าเมื่ออยู่ในสภาวะน้ำท่วมขัง (Levitt, 1972)

การปรับตัวของพืชต่อสภาพน้ำท่วมขังของพืชนั้นแบ่งได้เป็นสองแบบด้วยกันคือ 1) พืชมีการหลีกเลี่ยงสภาพที่ขาดออกซิเจน โดยการปรับตัวทางสรีรวิทยา กายภาพวิทยาและสัณฐานวิทยา และ 2) การทนทานโดยขบวนการเมตาโบลิซึม

การหลีกเลี่ยงการขาดก๊าซออกซิเจน ในเซลล์โดยการปรับการซึมผ่านของก๊าซ

พืชสามารถที่จะเปลี่ยนแปลงเส้นทางในการซึมผ่านของก๊าซออกซิเจนเข้าไปยังรากนั้นเป็นลักษณะอย่างหนึ่งที่จะปกป้องอันตรายของพืชที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขังได้ ในสภาพของน้ำท่วมขังส่วนของผิวดินประมาณ 2-3 เซนติเมตรจะไม่ขาดออกซิเจนอย่างสมบูรณ์คือยังจะอยู่ในสภาพ hypoxia รากพืชส่วนที่อยู่ตื้นจะอยู่ในสภาพของ hypoxia มากว่า anoxia ดังนั้นจึงยังจะสามารถมีการหายใจแบบ aerobic ได้บางส่วน แต่รากพืชไม่สามารถหยั่งรากที่ตื้นได้มากซึ่งเป็นการปรับตัวต่อสภาวะน้ำท่วมขังนั้นถูกจำกัด เนื่องจากปริมาตรของชั้นดินที่รากพืชสามารถใช้หาประโยชน์หรือชั้นดินที่อยู่ในสภาพ hypoxia มีน้อย ส่งผลทำให้การเจริญเติบโตถูกจำกัดด้วยเช่นกัน ข้อได้เปรียบของรากส่วนผิวดินนั้นคือจะมีลักษณะที่บาง โดยรากจะมีแรงต้านที่น้อยในการซึมผ่านของออกซิเจนและการมีพื้นที่ผิวต่อปริมาตรที่มากกว่า (Rubio *et al*., 1997)

พืชบางชนิดมีลักษณะทางกายภาพของเซลล์ภายในลำต้นที่จะส่งผ่านก๊าซออกซิเจนได้อย่างสะดวก กล่าวคือมี intercellular space ที่พืชสามารถผ่านก๊าซออกซิเจนจากส่วนของใบไปยังรากได้ เช่น พืชที่ขึ้นอยู่ในสภาพน้ำขัง (aquatic plants) ได้แก่ ข้าว กกชนิดต่างๆ โดยพืชพวกนี้จะมีช่องว่างระหว่างเซลล์ มากถึง 70% เปรียบเทียบกับพืชบกทั่วไปที่มีช่องว่างระหว่างเซลล์เพียง 30% (Thomson *et al*., 1992)

น้ำท่วมขังยังชักนำให้มีการพัฒนาของรากออกจากลำต้น นั่นคือ รากอากาศ (adventitious roots) ซึ่งรากชนิดนี้จะมีช่องว่างอากาศที่ใหญ่สามารถเก็บสำรองก๊าซออกซิเจนไว้ในเซลล์ของรากได้ และรากนี้ยังถูกเชื่อมติดกับส่วนต้นใกล้ชิดกับบรรยากาศ ในบางกรณี รากอากาศ ยังสามารถหยั่งลงไปในดินได้ลึกกว่ารากที่มีพื้นผิวบอบบาง ทำให้มีการดูดน้ำและแร่ธาตุได้เพิ่มสูงขึ้น (Hook,1984) พบว่าในข้าวบาร์เลย์ที่มีการปรับตัวได้ดีในสภาพน้ำท่วมขังจะมีการสร้างรากอากาศ (adventitious roots) ได้อย่างรวดเร็ว (สาวิตร และจักรี, 2543)

มีพืชหลายชนิดที่ไม่มีการพัฒนาโครงสร้างพิเศษในการเคลื่อนย้ายก๊าซ แต่กระนั้นในสภาวะที่ขาดออกซิเจนก็ยังสามารถที่จะมีก๊าซออกซิเจนเข้ามายังรากและส่วนที่อยู่ใต้ดินได้ พืชเหล่านี้จะใช้ประโยชน์จากเปลี่ยนแปลงรูปร่างภายในและมีการซึมผ่านของก๊าซออกซิเจนไปสู่รากที่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

มากขึ้นสำหรับการซึมผ่านของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากรากสู่บรรยากาศโพรงอากาศ หรือ root porosity เป็นช่องว่างอากาศที่เกิดขึ้นในชั้นเนื้อเยื่อ cortex หรือเนื้อเยื่อชั้นเปลือกนอกที่พบในรากพืชที่ถูกน้ำท่วมขัง ซึ่งเกิดขึ้นโดยการแยกออกของเซลล์ (schzogenously) หรือเกิดจากการสลายตัวของ cortex (lysigenously) (James, 1986) พืชปลูกที่สำคัญหลายชนิดได้แก่ ข้าวโพด ทานตะวัน ข้าวสาลี ข้าวบาร์เลย์ และมะเขือเทศเมื่ออยู่ในสภาวะน้ำท่วมขังนั้นจะมีการสร้างโพรงอากาศที่เซลล์รากขึ้น โดยข้าวโพด ทานตะวันและข้าวสาลีจะมีความสามารถทนทานต่อสภาพที่ขาดออกซิเจนได้ดีกว่าข้าวบาร์เลย์และมะเขือเทศโดยมีการสร้างโพรงอากาศที่มากกว่า (Huang *et al*., 1994; Peter et al., 1969) นอกจากนี้ยังพบว่าการทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังภายในพืชชนิดเดียวกันจะมีโพรงอากาศ ในรากที่แตกต่างกันที่เซลล์ราก (Getachew, 1996; Wondimagegne *et al*., 1992)

เมื่อโพรงอากาศ ปรากฏขึ้นจะทำให้มีความต้องการก๊าซออกซิเจนต่อหนึ่งหน่วยปริมาตรของรากลดลง เนื่องจากความหนาแน่นของเซลล์ในชั้น cortex ต่ำ ด้วยเหตุนี้พืชที่มีโพรงอากาศในรากจะมีพื้นที่ผิวของรากที่มากขึ้นในขณะที่มีความต้องการในการหายใจที่ต่ำลง นอกจากนี้โพรงอากาศยังช่วยในการเพิ่มขึ้นของการซึมผ่านก๊าซออกซิเจนจากบรรยากาศลงสู่รากและซึมออกของก๊าซชนิดอื่นๆ จากรากไปสู่ดินโดยการสร้าง aerated sheath รอบๆราก ก๊าซชนิดอื่นๆ เช่น คาร์บอนไดออกไซด์ มีเทน (Dacey and Klug, 1979) และไนโตรเจนซึ่งสามารถเคลื่อนย้ายผ่านทางโพรงอากาศได้ (Ueckert *et al*, 1990)

การทนทานโดยการปรับตัวของขบวนการเมตาโบลิซึม

การหายใจแบบใช้ออกซิเจน (aerobic respiration) จะเปลี่ยนไปเป็นการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) เมื่อเกิดสภาวะน้ำท่วมขัง ซึ่งการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนนี้เป็นสาเหตุที่ทำให้ cytoplasmic มีความเป็นกรดมากขึ้น ในขบวนการหมักที่เพิ่มขึ้นจะส่งผลทำให้มีความเข้มข้นของเอทานอลเพิ่มสูงขึ้นสำหรับรากพืชที่มีความทนทานต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้นจะสามารถมีชีวิตอยู่รอดได้ โดยเซลล์ของรากสามารถที่จะเก็บรักษาความเข้มข้นของเอทานอลให้อยู่ในระดับที่มีความทนทานได้ดี นอกจากนั้นยังสามารถที่จะสร้าง ATP ที่เพียงพอที่รักษาการทำงานของเซลล์ได้

พืชชนิดที่ทนต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้นจะมีการเพิ่มปฏิกิริยาของเอ็นไซม์ nitrate reductase (NR) ในใบและราก ซึ่งสารประกอบไนเตรตจะเป็นตัวรับอิเล็คตรอนแทนออกซิเจน ในช่วงระยะเวลาที่เกิดการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (Garcia and Crawford, 1973) นอกจากนี้ในสภาพน้ำท่วมขังนั้น Kuo and Chen (1980) พบว่าในพันธุ์มะเขือเทศที่ต้านทานต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้น จะมีการสะสมสารประกอบ proline ในรากที่มีปริมาณน้อยกว่าพวกที่ไม่ทนจากการศึกษาความทนทานของข้าวโพดต่อสภาวะน้ำท่วมขังพบว่า เมื่อให้ฮอร์โมนกรดแอบไซซิกกับข้าวโพดที่อยู่ใน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สภาวะน้ำท่วมขังนั้น จะชักนำให้พืชมีความสามารถทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังได้มากขึ้น (Vantoai, 1993)

การวิเคราะห์การเจริญเติบโต

ในการที่จะตรวจสอบการเปลี่ยนแปลงหรือการถ่ายเทสารสังเคราะห์ในพืชที่มีความแตกต่างกันในการสร้างผลผลิตได้มากน้อยแค่ไหนนั้นจากการศึกษาของ McCloud (1974) ได้ใช้วิธีการวิเคราะห์การเจริญเติบโตของถั่วลิสง เพื่อการเปรียบเทียบโดยการชั่งหาน้ำหนักแห้งของพืชที่สะสมอยู่ทั้งในส่วนที่เจริญเติบโต และส่วนที่สร้างเป็นผลผลิตแล้วใช้วิธีการทางคณิตศาสตร์โดยวิธี regression วิเคราะห์หาอัตราการเจริญเติบโตรวม (Crop growth rate: CGR) โดยพบว่าถ้าหากพืชพันธุ์ใดมีการสร้างน้ำหนักแห้งอยู่ในส่วนที่เจริญเติบโตเช่นใบ, ลำต้น, กิ่ง และดอกมากก็สามารถที่จะวิเคราะห์ได้ว่า พืชชนิดนั้นมีอัตราการเจริญเติบโตที่สูงกว่าอีกพันธุ์หนึ่งซึ่งมีการสะสมน้ำหนักแห้งในส่วนที่เจริญที่ต่ำกว่า และในทำนองเดียวกันถ้าหากพืชมีการสะสมน้ำหนักแห้งในส่วนที่เป็นผลผลิต เช่น ฝัก หรือเมล็ดอยู่มาก ก็สามารถที่จะบอกได้ว่าพืชชนิดนั้นมีอัตราของการเจริญเติบโตของฝักหรือของเมล็ดที่สูง ผลผลิตที่ได้ก็จะมีมากขึ้นไปด้วย ในบางพันธุ์อาจจะมีอัตราของการเจริญเติบโตที่สูง แต่มีอัตราการเจริญของฝัก (Pod growth rate: PGR) และการสร้างผลผลิตที่ต่ำก็สามารถที่จะวิเคราะห์ได้ว่าพืชพันธุ์ชนิดนั้นมีการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนที่เจริญเติบโตมากเกินไป ทำให้มีสารสังเคราะห์ที่เหลืออยู่ถ่ายเทมายังฝักและเมล็ดน้อยลง จึงทำให้มีผลผลิตที่ต่ำ และ Senthong (1979) พบว่า การถ่ายเทสารสังเคราะห์ในถั่วลิสง โดยวิธีการวิเคราะห์การเจริญเติบโต พบว่าอัตราการเจริญเติบโตของถั่วลิสงแต่ละพันธุ์นั้นจะมีค่าใกล้เคียงกันแต่ประสิทธิภาพของการถ่ายสารสังเคราะห์ไปสู่ฝักจะแตกต่างกันมาก พันธุ์ที่ให้ผลผลิตสูงจะมีการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสร้างฝักที่มากกว่าพันธุ์ที่ให้ผลผลิตต่ำประมาณ 50 % และผลผลิตที่ได้ก็จะแตกต่างกันมากถึง 2 เท่าตัว

การถ่ายเทสารสังเคราะห์ (Partitioning of photosynthate)

พืชใช้กระบวนการสังเคราะห์แสงสำหรับการสังเคราะห์สารอาหารที่เป็นพวกแป้งและน้ำตาลซึ่งเรียกว่า สารสังเคราะห์ (photosynthate) สารเหล่านี้จะถูกลำเลียงถ่ายเท (transportation) และการถ่ายเทสารสังเคราะห์ (partitioning) ไปยังส่วนต่างๆของต้นพืชเพื่อการเจริญเติบโตและพัฒนาของส่วนต่างๆของพืช เช่น ราก ลำต้น ใบและจุดเจริญอื่นๆ ในปริมาณที่ได้สัดส่วนสมดุลกัน การกระจายและการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปยังส่วนต่างๆของพืชเรียกว่า partitioning (เฉลิมพล,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2542) และ Duncan *et al*., (1978) ได้ให้ความหมายของการถ่ายเทสารสังเคราะห์ว่า เป็นสารประกอบที่พืชสังเคราะห์ขึ้นมาซึ่งอยู่ในรูปของน้ำหนักแห้งแล้วถ่ายเทไปสู่ส่วนที่เจริญเติบโต เช่น ลำต้น, ใบ, ราก, ดอก และส่วนที่สร้างเป็นผลผลิตซึ่งได้แก่ ฝัก ผล และเมล็ด สารสังเคราะห์จะถูกลำเลียงไปด้วยกระบวนการที่เรียกว่า mass flow ซึ่งเกิดจากความแตกต่างกันในเรื่องของศักยภาพของน้ำ(water potential) กระบวนการจะเกิดขึ้นที่แหล่งผลิต (source) และไปสิ้นสุดที่ จุดหรืออวัยวะที่มีการสะสมสารสังเคราะห์ (sink) และพืชที่มีผลผลิตสูงจะต้องมีทั้ง source และ sink ขนาดใหญ่และควรมีขนาดที่ได้สมดุลย์กัน อภิพรรณ (2533) พบว่าการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ดมีประมาณ 80 % และที่เหลืออีก 20 %นั้นได้มาจากสารสังเคราะห์ที่เก็บสะสมไว้ในลำต้นแล้วเคลื่อนย้ายเข้ามาเก็บไว้ในเมล็ดถึงแม้สารสังเคราะห์ส่วนหลังนี้จะเป็นส่วนน้อยที่พืชสะสมเข้าสู่เมล็ด แต่ก็มีความสำคัญมากในการที่จะทำให้กระบวนการสะสมน้ำหนักแห้งของเมล็ดดำเนินไปโดยไม่หยุดชะงัก เช่นเดียวกับ Thorne (1979) พบว่า เปลือกฝักถั่วเหลืองสามารถที่จะถ่ายเทสารสังเคราะห์ที่สะสมไว้ไปยังเมล็ดได้อีกด้วย นอกจากนี้เปอร์เซ็นต์ของการถ่ายเทสารสังเคราะห์จะมีความแตกต่างกันระหว่างฤดูฝนกับฤดูแล้ง สอดคล้องกับ Pandey *et al*., (1984) รายงานว่า ในสภาพที่ดินมีความชื้นที่แตกต่างกันนั้น อัตราการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองจะเปลี่ยนแปลงไปได้ ถ้าหากอัตราการเจริญเติบโตเปลี่ยนแปลงไป จะส่งผลทำให้มีเปอร์เซ็นต์ของการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปยังเมล็ด ในแต่ละฤดูปลูกแตกต่างกันไปด้วย สมชายและคณะ (2537) พบว่าในพันธุ์ถั่วเขียวที่ให้ผลผลิตสูงนั้นมีการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสู่เมล็ดมากกว่าพันธุ์ที่มีผลผลิตต่ำ แต่มีการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสร้างลำต้น และใบในปริมาณที่น้อยกว่า ส่วนพันธุ์ที่ให้ผลผลิตต่ำนั้น การถ่ายเทสารที่สังเคราะห์ได้จะเข้าสู่ลำต้น, ใบ, กิ่งก้าน และดอก ในปริมาณที่มากกว่าส่วนที่เป็นผลผลิต เช่น ฝักและเมล็ด เทวา (2531) พบว่าในพันธุ์ถั่วเหลือง และถั่วลิสง จะมีประสิทธิภาพในการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไม่เท่าเทียมกัน พันธุ์ที่ให้ผลผลิตสูงจะมีอัตราการเจริญเติบโต และมีอัตราการสะสมน้ำหนักเมล็ดตลอดจนมีประสิทธิภาพในการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสร้างฝักหรือเมล็ดในอัตราที่สูงกว่าพันธุ์ที่มีผลผลิตต่ำทั้งที่ปลูกในฤดูที่แตกต่างกัน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved