

การผลิตพืชภายใต้ภาวะเครียด

Crop Production under Abiotic Stress



ชนากานต์ เทโบลต์ พรมอภัย
คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่

คำนำ

การเขียนหนังสือเล่มนี้ใช้เวลาในการอ่านและเรียบเรียงทั้งหมดประมาณ 3 ปี ด้วยภาระงานของอาจารย์ทั้งสอน ทำงานวิจัย และการบริการวิชาการ ทำให้มีเวลาน้อยมากในการเรียบเรียงหนังสือ แต่อย่างไรก็ตาม ท่ามกลางความยากได้เรียบเรียงหนังสือเล่มนี้จนสำเร็จ โดยได้รับการช่วยเหลืออย่างดียิ่งในด้านข้อมูลการเขียนจาก ศาสตราจารย์เกียรติคุณ ดร.เบญจวรรณ ฤกษ์เกษม และเป็นแรงสำคัญในการผลักดัน รวมทั้งช่วยนำเสนอข้อมูลทางด้านทฤษฎีและข้อมูลงานวิจัยใหม่ ๆ ที่เกี่ยวข้อง ที่ช่วยอธิบายให้เห็นภาพการตอบสนองของพืชภายใต้ภาวะเครียดชนิดต่าง ๆ ให้ชัดเจนมากขึ้น จนสำเร็จออกมาเป็นหนังสือเรื่อง “การผลิตพืชภายใต้ภาวะเครียด” เพื่อให้มีความทันสมัยกับงานวิจัยในปัจจุบัน และที่สำคัญมีหนังสือตำราที่เป็นภาษาไทยที่เรียบเรียงเกี่ยวกับเรื่องนี้้น้อยมาก ส่วนมากเป็นหนังสือภาษาต่างประเทศที่มีเนื้อหากระจ่ายอยู่หลายเล่มไม่ได้อยู่ในเล่มเดียวกัน โดยความรู้ในหนังสือเล่มนี้จะเน้นภาวะเครียดจากการผลิตพืชที่เกิดจากสิ่งไม่มีชีวิต ประกอบไปด้วยสาเหตุต่าง ๆ ที่ทำให้เกิดภาวะเครียดในการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตของพืช กลไกในการเกิดและการปรับตัวของพืชให้สามารถอยู่รอดได้ในสภาวะที่ไม่เหมาะสมนั้น ๆ ซึ่งประกอบด้วยภาวะดินกรด ดินเค็ม แสงและอุณหภูมิธาตุอาหาร และภาวะภูมิอากาศแปรปรวน ขอขอบคุณผู้ทรงคุณวุฒิทุกท่านที่ช่วยตรวจแก้ไขหนังสือเล่มนี้อย่างละเอียดเข้มข้น จนมีเนื้อหาครบถ้วน มีความถูกต้องและความสมบูรณ์มากขึ้น

ความรู้พื้นฐานและงานวิจัยประยุกต์ที่สอดแทรกผลการทดลองในหนังสือเล่มนี้ จะทำให้เห็นการตอบสนองของพืชในภาวะเครียดต่าง ๆ ได้เป็นรูปธรรมมากขึ้น และสามารถนำไปใช้ในการแก้ปัญหาในการผลิตพืชได้เป็นอย่างดี

ชนากานต์ เทโบลต์ พรหมอุทัย

สารบัญ

คำนิยาม	I
คำนำ	II
สารบัญ	III
สารบัญภาพ	IX
สารบัญตาราง	XXIII

บทที่ 1 ความสำคัญของการผลิตพืชในภาวะเครียด 1

1.1 แนวคิดเรื่องการผลิตพืชในภาวะเครียด	2
1.2 ภาวะเครียดทางสรีรวิทยาของพืช	3
1.3 มิติเวลาและมาตราส่วนของการปรับตัวต่อภาวะเครียดของพืช	3
1.4 การตอบสนองทางสรีรวิทยาต่อภาวะเครียดของพืช	9
1.5 การปรับตัวของพืชเมื่ออยู่ในภาวะเครียด	19
1.6 ทฤษฎีที่เกี่ยวข้องกับปัจจัยภาวะเครียดของพืชและมีผลไปจำกัด การเจริญเติบโตและให้ผลผลิตในการปลูกพืช	21
1.7 การใช้ประโยชน์จากความรู้เรื่องการตอบสนองต่อภาวะเครียดในพืช	22
บทวนท้ายบท	25
เอกสารอ้างอิง	26

บทที่ 2 การตอบสนองต่อภาวะเครียดของพืชและภาวะเครียดของพืชจากอนุโมลิสระบบของออกซิเจน 27

2.1 การแบ่งเซลล์ การยืดขยายเซลล์ การเปลี่ยนลักษณะเซลล์และ การกำหนดควบคุมการแสดงออกของยีน	29
2.2 เยื่อหุ้มเซลล์ ภาวะเครียดสัญญาณจากภาวะเครียด	34
2.3 การเจริญเติบโตของพืชทั้งต้น	35

สารบัญ

2.4	การประเมินตอบสนองต่อภาวะเครียด ในอาการที่ปรากฏเชิงปริมาณ	37
2.5	สมรรถภาพการใช้ปัจจัยเครียดกับความสามารถตอบสนองต่อการลดลง ของภาวะเครียด	40
2.6	ภาวะเครียดจากอนุมูลอิสระของออกซิเจน	42
2.7	อนุมูลอิสระของออกซิเจน คืออะไร	43
2.8	สาเหตุการเกิดอนุมูลอิสระของออกซิเจนและผลกระทบต่อพืช	44
2.9	กลไกการป้องกัน ทนทาน หรือลดความเป็นพิษ	47
	บททวนท้ายบท	49
	เอกสารอ้างอิง	50

บทที่ 3 การเพาะปลูกพืชภายใต้ภาวะเครียดจากดินกรด 51

3.1	ปัจจัยจำกัดในดินกรด	53
3.2	ความสามารถยึดประจุบวกของเม็ดดินและการเติมเต็มประจุบวกด้วย ไอออนของธาตุที่มีคุณสมบัติเป็นต่าง	54
3.3	ความเป็นพิษของอะลูมิเนียม	59
3.4	ปฏิสัมพันธ์ระหว่างรากกับดิน	62
3.5	การปรับตัวต่อดินกรดในพืชต่างชนิด ต่างพันธุ์	65
3.6	ความเข้าใจกลไกการปรับตัวต่อดินกรด นำไปสู่การปรับปรุงพันธุ์และ ระบบการเพาะปลูกพืชในดิน	68
3.7	ความทนทานต่อดินกรดในพืชตระกูลถั่ว	69
3.8	กรณีพิเศษเกี่ยวกับข้าวนา	75
3.9	การแก้ไขปัญหาดินกรด	76
	บททวนท้ายบท	77
	เอกสารอ้างอิง	79

สารบัญ

บทที่ 4	การเพาะปลูกภายใต้ภาวะเครียดจากดินเค็ม	83
4.1	การแพร่กระจายและสาเหตุของการเกิดดินเค็ม	85
4.2	การจำแนกดินเค็ม	90
4.3	ปัญหาโบราณเป็นพิษในดินเค็มและในน้ำชลประทาน	92
4.4	ภาวะเครียดจากการมีเกลือมากเกินไป	94
4.5	เกลือกับศักยภาพออสโมติก	94
4.6	การขาดน้ำและการขาดธาตุอาหาร	95
4.7	การเป็นพิษของเกลือ และสมดุลธาตุอาหาร	96
4.8	การสังเคราะห์ด้วยแสงกับการหายใจ	99
4.9	กลไกการปรับตัวต่อการมีเกลือมากเกินไป	99
4.10	พืชที่ทนเกลือไว้ภายนอก	100
4.11	พืชดูดเกลือ	100
4.12	การจัดการแก้ปัญหาดินเค็มเพื่อการเพาะปลูก	103
	บทวนท้ายบท	104
	เอกสารอ้างอิง	105
บทที่ 5	การเพาะปลูกภายใต้ภาวะเครียดจากอุณหภูมิและแสง	107
5.1	อุณหภูมิสูงไป/ต่ำไป แสงสว่างมากเกินไป	108
5.2	ความแปรปรวนในภาวะเครียดกับการเปลี่ยนแปลงของความทนทานตามอายุพืชและระยะการเจริญเติบโตของพืช	110
5.3	การลดภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงโดยการคายน้ำ	112
5.4	อุณหภูมิมีผล	115

สารบัญ

5.5 การศึกษาการตอบสนองของพืชต่ออุณหภูมิในเชิงปริมาณ	116
5.6 กระบวนการทางชีวภาพภายใต้ภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูง	122
5.7 เสถียรภาพของเยื่อหุ้มต่าง ๆ ในเซลล์	123
5.8 แสงสว่างมากเกินไป	128
บททวนท้ายบท	130
เอกสารอ้างอิง	131

บทที่ 6 การเพาะปลูกพืชภายใต้ภาวะเครียดจากการขาดธาตุอาหาร และธาตุอาหารเป็นพิษ 133

6.1 การหาธาตุอาหารของพืช	134
6.2 ตัวช่วยพืชหาอาหาร	145
6.3 ไมคอร์ไรซา	150
6.4 เมื่อมีธาตุอาหารหรือธาตุอื่นมากเกินไปจนเป็นพิษ	153
6.5 ผลกระทบจากการขาดธาตุอาหารต่อการเจริญเติบโตและผลผลิต	159
6.6 แนวคิดเรื่องข้อจำกัดผลผลิตทางแหล่งสร้างอาหารหรือแหล่งเก็บสะสมอาหาร	161
6.7 ธาตุอาหารกับการสังเคราะห์ด้วยแสง	161
6.8 สังกะสีกับการสังเคราะห์โปรตีน	175
6.9 ธาตุอาหารกับผลผลิตทางเศรษฐกิจ	177
6.10 กระบวนการสะสมอาหาร (แป้ง น้ำตาล) จากการสังเคราะห์ด้วยแสง	181
6.11 ธาตุอาหารกับคุณภาพผลผลิต	182
6.12 ธาตุอาหารกับคุณค่าทางโภชนาการ (อาหารคน และอาหารสัตว์)	184
6.13 การวินิจฉัยการขาดธาตุอาหารและธาตุอาหารเป็นพิษในพืช	186

สารบัญ

6.14 การสังเกตอาการขาดธาตุอาหารของพืช	188
6.15 การวิเคราะห์พืช	191
6.16 หลักการวินิจฉัยการขาดธาตุอาหารพืชหรือธาตุอาหารเป็นพิษด้วยการวิเคราะห์พืช	192
6.17 ค่าอ้างอิง	194
6.18 ความแปรปรวนในค่าอ้างอิง	195
6.19 การวิเคราะห์ดิน	200
6.20 การทดลองการใส่ปุ๋ยเพื่อการยืนยันและในวินิจฉัยในระดับแปลงสามารถทำได้หลายวิธีการและอาจได้ผลการทดลองที่มีการตอบสนองในแบบต่างๆ	201
6.21 การแปลผลและวิจารณ์ผลการทดลอง	202
บทวนท้ายบท	205
เอกสารอ้างอิง	207

บทที่ 7	การเพาะปลูกพืชภายใต้ภาวะเครียดจากสภาพภูมิอากาศแปรปรวน	213
----------------	--	------------

7.1 การเกิดภาวะโลกร้อน	214
7.2 ภูมิอากาศประเทศไทยในภาวะโลกร้อน	218
7.3 กระบวนการขับเคลื่อนภูมิอากาศในภูมิภาค	220
7.4 แนวโน้มผลผลิตพืชในโลกร้อนและต่างประเทศ	222
7.5 ผลกระทบจากโลกร้อน และความสามารถในการปรับตัว	226
7.6 สถานภาพปัจจุบัน การเปลี่ยนแปลง และการเจริญเติบโตของพืช	229
7.7 ความแปรปรวนผิดเพี้ยนของผลผลิต	234

สารบัญ

7.8 การเตรียมระบบการเพาะปลูกไทยเพื่อสู่โลกร้อน – กรณีตัวอย่างจากข้าว	237
7.9 ความทนทานต่ออุณหภูมิสูง	238
7.10 ความทนทานต่อผลกระทบทางอ้อมของโลกร้อน	238
7.11 การทำนายด้วยแบบจำลอง	241
บททวนท้ายบท	244
เอกสารอ้างอิง	245
ดัชนี	249

สารบัญภาพ

ภาพที่ 1.1	แบบจำลองแสดงมิติของเวลาและมาตราส่วนในการตอบสนองต่อภาวะแวดล้อมในสิ่งมีชีวิต	5
ภาพที่ 1.2	การตอบสนองของพืชชนิดต่าง ๆ โดยการปรับตัวเมื่อเกิดภาวะเครียดเนื่องจากการเจริญเติบโตอยู่ภายใต้สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม	11
ภาพที่ 1.3	แปลงทดสอบการปรับตัวของพันธุ์ข้าวในภาวะที่ดินขาดธาตุอาหาร และธาตุอาหารเป็นพิษ	12
ภาพที่ 1.4	แผนที่แสดงความถี่ในการเกิดเหตุการณ์การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิที่สูงขึ้นทั้งกลางวันและกลางคืนที่ได้สำรวจและเก็บข้อมูลในช่วงปี ค.ศ. 1983-2011	13
ภาพที่ 1.5	ความสัมพันธ์ระหว่างอุณหภูมิต่ำสุดหรืออุณหภูมิกกลางคืนกับ (ก) ผลผลิตของข้าว และ (ข) การเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิกกลางคืนต่อปริมาณการติดเมล็ด	14
ภาพที่ 1.6	การวิเคราะห์การเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นในแอฟริกาจากปัจจุบันในปี ค.ศ. 2015 จนถึงปี ค.ศ. 2070 ทำให้บางพื้นที่ของแอฟริกาไม่สามารถปลูกข้าวได้เนื่องจากมีอุณหภูมิสูงเกินไป	15
ภาพที่ 1.7	ลักษณะของเมล็ดข้าวในระยะสุกแก่ (ก) เมล็ดที่มีการผสมและเมล็ดสมบูรณ์เต็มเมล็ด (ข) เมล็ดที่มีการผสมแต่เมล็ดไม่สมบูรณ์ และ (ค) เมล็ดที่ไม่มีการผสม	16
ภาพที่ 1.8	จุดวิกฤติในระยะการเจริญเติบโตของข้าวสาลีเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำในสภาพภูมิอากาศแบบเมดิเตอร์เรเนียน	18
ภาพที่ 1.9	ผลผลิตของข้าวเมื่อให้สภาพเครียดจากดินเค็มที่ระดับแตกต่างกัน (0-8) ในแต่ละระยะการเจริญเติบโตของต้นข้าว	19
ภาพที่ 1.10	การปรับตัวของพืชต่อภาวะเครียดชนิดต่าง ๆ ที่มีผลต่อการเจริญเติบโตของพืชในระดับ Acclimation และ Adaptation	20
ภาพที่ 1.11	การไหลของน้ำจากรอยรั่วที่อยู่ต่ำสุดของถังน้ำจากกฎปริมาณต่ำสุด	21
ภาพที่ 1.12	เปรียบเทียบน้ำและปุ๋ยไนโตรเจนที่เป็นปัจจัยจำกัดการเจริญเติบโตของพืชจากกฎปริมาณต่ำสุดและทฤษฎีการทดแทน	22

สารบัญภาพ

ภาพที่ 2.1	ภาวะเครียดกับการแบ่งเซลล์ราก (ก) ผลกระทบจากพิษอะลูมิเนียม (5 มิลลิกรัม/ลิตร) ต่อการแบ่งเซลล์ในรากถั่วพุ่ม หน่วยเป็นสัดส่วนเซลล์ในสภาพไม่มีอะลูมิเนียม สังเกตการฟื้นตัวจากภาวะเครียด แม้ไม่ถึง 100 เปอร์เซ็นต์ (ข) รากข้าวสาลีในภาวะเครียดด้วยพิษอะลูมิเนียม	29
ภาพที่ 2.2	การปรับตัวต่อสภาพน้ำท่วมในข้าวด้วยการผลิตฮอร์โมนเอธิลีนเพื่อกระตุ้นการยืดเซลล์และปล้อง	30
ภาพที่ 2.3	ความแตกต่างระหว่างพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและพืชใบเลี้ยงคู่ ในตำแหน่งของเซลล์ที่ยืดขยายและสภาพน้ำของเซลล์	32
ภาพที่ 2.4	การเปลี่ยนลักษณะเซลล์ให้พัฒนาเป็นเนื้อเยื่อใหม่ในข้าวโพดจากส่วนยอดไปเป็นช่อดอกตัวผู้และช่อดอกตัวเมีย	32
ภาพที่ 2.5	พัฒนาการดอกตัวผู้ในข้าวโพด จากส่วนยอด (ก) ที่ได้เปลี่ยนลักษณะมามีทั้งดอกตัวผู้และตัวเมีย (ข-ค) จากการแสดงออกของยีนในการยับยั้งพัฒนาการต่อไปของเกสรตัวเมีย กลายเป็นดอกตัวผู้ที่มองเห็นได้แต่เพียงอับเรณู	33
ภาพที่ 2.6	ฝักอ่อนข้าวโพด (ดอกตัวเมีย) ที่ขาด (B0) และไม่ขาด (B20) ธาตุอาหารโบรอน (ก) การขาดธาตุโบรอนมองเห็นได้จากภายนอกเหมือนมีหลายฝัก (ข) เมื่อลอกกาบหุ้มออกเห็นเป็นกึ่งก้านเหมือนช่อดอกตัวผู้และมีไหม (stigma + style) เพียงจำนวนน้อย	33
ภาพที่ 2.7	แบบจำลองเชื้อหุ้มเซลล์ แสดงไขมันสองชั้นที่มีส่วนที่มีประจุควบคุมการผ่านเข้าออกได้ และส่วนโปรตีนที่ทำหน้าที่เป็นประตูเปิดปิดในการลำเลียงสารอาหารและสารประกอบจำเป็นอื่น ๆ ผ่านเข้าออกและรับรู้ส่วนของสัญญาณจากภาวะเครียดภายนอก	34
ภาพที่ 2.8	แบบจำลองแสดงลักษณะการตอบสนองต่อปัจจัยจำเป็นในเชิงปริมาณแสดงจุดอ้างอิง 3 จุด ได้แก่ Minimum หมายถึงระดับต่ำสุดของปัจจัยที่กระบวนการนั้นดำเนินไปได้ Maximum หมายถึงระดับสูงสุดของปัจจัยที่กระบวนการนั้นจะดำเนินไปได้ และ Optimum หมายถึงช่วงระดับปัจจัยที่กระบวนการดำเนินไปในอัตราสูงสุด	37

สารบัญภาพ

ภาพที่ 2.9	การตอบสนองต่อระดับไนโตรเจนในข้าว	38
ภาพที่ 2.10	ผลของการระบาดของข้าววัชพืชต่อผลผลิตข้าว พันธุ์สุพรรณบุรี 1 และ ชัยนาท 1 ที่จังหวัดกาญจนบุรี	39
ภาพที่ 2.11	ความสัมพันธ์ระหว่างระดับธาตุอาหารโบรอนในอับเรณูกับการติดเมล็ด (ความสมบูรณ์ของละอองเรณู)	40
ภาพที่ 2.12	ลักษณะความทนทานที่พืชแสดงออกและการตอบสนองต่อการลดลงของ ภาวะเครียดทั้ง 6 แบบ	42
ภาพที่ 2.13	อนุมูลอิสระของออกซิเจน แสดงรูปแบบโมเลกุลพร้อมด้วยอิเล็กตรอนที่มีคู่ และ ไม่มีคู่	44
ภาพที่ 2.14	คลอโรพลาสต์ (ก) แหล่งรับพลังงานจากแสงอาทิตย์ที่เปลี่ยนพลังงานแสง (โฟตอน) เป็นพลังงานเคมี (อิเล็กตรอน, ATP) ที่นำไปใช้ในการสังเคราะห์ ด้วยแสง (เปลี่ยน คาร์บอนไดออกไซด์ให้เป็นพลังงานชีวภาพคาร์โบไฮเดรต) (ข) ภาพจำลองเยื่อหุ้มไทลาคอยด์แสดงตำแหน่งกิจกรรม PSI, PSII	45
ภาพที่ 2.15	จำลองห่วงโซ่การลำเลียงอิเล็กตรอนในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosystem I, II) และการสังเคราะห์โมเลกุล ATP จาก ADP (photophosphorylation) ที่เยื่อหุ้มไทลาคอยด์ ในวงกลมคืออนุมูลอิสระ ของออกซิเจนในรูปแบบต่าง ๆ ที่เกิดขึ้น ใน PSI และ PSII	46
ภาพที่ 2.16	ทางเลือกสองเส้นทางของห่วงโซ่อิเล็กตรอนในระบบการสังเคราะห์ด้วยแสง ❶ พลังงานที่ถูกนำไปใช้ในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์ ด้วยแสง ❷ พลังงานที่ทำให้เกิดอนุมูลอิสระของออกซิเจนที่ถูกลดพิษลง เป็น H_2O_2 โดยเอนไซม์ SOD (superoxide dismutase) ที่มีทองแดงและ สังกะสี (Cu, Zn) เป็นตัวกระตุ้น และพิษของ H_2O_2 ถูกลดลงโดย GR (glutathione reductase) กับ APO (ascorbate peroxidase) ให้กลายเป็น น้ำกับออกซิเจน	46

สารบัญภาพ

ภาพที่ 3.1	จำลองการแลกเปลี่ยนประจุบวกในเม็ดดิน (ดินเหนียว-ฮิวมัส) (ก) ที่มีประจุลบบนผิวสามารถยึดประจุบวกที่มีคุณสมบัติเป็นต่าง (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+) บนตำแหน่งแลกเปลี่ยนประจุในดินเป็นกลาง-ต่าง และ (ข) ประจุบวกที่มีคุณสมบัติเป็นกรด (Al^{3+}) บนตำแหน่งแลกเปลี่ยนประจุในดินกรด	54
ภาพที่ 3.2	การละลายของอะลูมิเนียมออกมาเพิ่มขึ้นตามความเป็นกรด-ด่างที่ลดลงจนถึง 100 เปอร์เซ็นต์ ที่ความเป็นกรดระดับ 4.7 โดยอะลูมิเนียมมีคุณสมบัติทางเคมีเป็นกรด (เหมือนไฮโดรเจน) เกลืออะลูมิเนียม เช่น อะลูมิเนียมซัลเฟต ($\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$) หรือ อะลูมิเนียมคลอไรด์ (AlCl_3) เมื่อละลายน้ำจะได้สารละลายที่มีความเป็นกรดที่ระดับ 3-4	55
ภาพที่ 3.3	ระดับความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารตามระดับความเป็นกรดต่างของดิน (เปรียบเทียบตามความหนาของแถบถึงหนามาก = มีความเป็นประโยชน์สูง)	57
ภาพที่ 3.4	ความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารที่ระดับกรดต่างในดินต่างกัน	58
ภาพที่ 3.5	การตอบสนองต่อโมลิบดีนัม (Mo) และ ความเป็นกรดของดิน ในถั่วเหลือง ($\text{Mo} \times \text{pH}$ significant $P < 0.01$) เปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยในแต่ละกรรมวิธีการทดลองโดยใช้ค่า Least Significant Difference (LSD) ที่ระดับนัยสำคัญ 0.05	59
ภาพที่ 3.6	ผลกระทบของอะลูมิเนียมต่อการเจริญของปลายราก (ก a) รากปกติ และ (ก b) รากที่ถูกพิษของอะลูมิเนียมต่อการเจริญในบริเวณ 2-3 มิลลิเมตร ของปลายราก (ข) โดยจำกัดการเจริญของหมวกราก เนื้อเยื่อเจริญ และบริเวณยืดขยายปลายราก	61
ภาพที่ 3.7	การลำเลียงไอออนของแคลเซียมและแมกนีเซียมเข้าสู่เซลล์ลำเลียงน้ำ (ก) ผ่านทางผนังเซลล์ และ (ข) ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์โดยอาศัยโปรตีนขนส่ง	61

สารบัญภาพ

ภาพที่ 3.8	การจับไฮโดรเจนไอออน (H^+) ออกจากรากทานตะวัน (ก) ที่ใช้ในเตรต (NO_3^-) เมื่อมีธาตุเหล็กพอเพียง (ข) ที่ใช้แอมโมเนียม (NH_4^+) เมื่อมีธาตุเหล็กพอเพียงและ (ค) ใช้ในเตรต (NO_3^-) เมื่อขาดธาตุเหล็ก บริเวณที่เป็นสีขาวคือการเปลี่ยนสีของโบรโมครีซอล (Bromocresol blue) ที่มีความไวต่อการเป็นกรด	64
ภาพที่ 3.9	การปลดปล่อยฟอสเฟตจากฟอสเฟตของเหล็กและอะลูมิเนียม (Al/Fe phosphates) โดยกรดอินทรีย์ที่ยึดอะตอมเหล็กหรืออะลูมิเนียมไว้ไม่ให้เป็นพิษ	65
ภาพที่ 3.10	ลำดับความทนทานต่อแมงกานีส (Mn) และอะลูมิเนียม (Al) ในพืชต่างชนิด (วัดด้วยผลผลิตน้ำหนักแห้งในสภาพที่อะลูมิเนียมหรือแมงกานีสเป็นพิษในสัดส่วนของเมื่อไม่มีพิษ)	66
ภาพที่ 3.11	ปฏิกิริยาสี้อมฮิมาโตไลนกับอะลูมิเนียมในสายพันธุ์ไม่ทนทานอะลูมิเนียม และ ไม่เกิดสีในสายพันธุ์ทนทาน	69
ภาพที่ 3.12	ความแตกต่างในการเกิดปมในถั่วทุ่งหญ้า <i>Trifolium subterraneum</i> โดยแบคทีเรียปมถั่ว 12 สายพันธุ์ ที่ปลูกในดินที่มีความเป็นกรดระดับ 4.1	70
ภาพที่ 3.13	การตอบสนองต่อโมลิบดีนัมในถั่ว <i>Desmodium intortum</i> ในดินที่มีความเป็นกรดระดับ 4.7	72
ภาพที่ 3.14	ปฏิสัมพันธ์ระหว่างความเป็นกรดของดินกับความเข้มข้นโมลิบดีนัม 0 (Mo-0) และ 5 (Mo-5) มิลลิกรัม/กระถางต่อการสะสมน้ำหนักแห้งในถั่วเหลือง	73
ภาพที่ 3.15	ผลของการเพิ่มความเป็นกรด-ด่าง การเพิ่มฟอสฟอรัสและการปลูกเชื้อราเอเอ็มต่อการสะสมน้ำหนักแห้งในถั่วพุ่ม (<i>Vigna unguiculata</i>)	74
ภาพที่ 3.16	ผลของการเพิ่มความเป็นกรด-ด่างและการปลูกเชื้อราเอเอ็มต่อการสะสมน้ำหนักแห้งและไนโตรเจนในไมยราบ (<i>Mimosa invisa</i>)	74
ภาพที่ 3.17	การเปลี่ยนแปลงความเป็นกรดต่างของดินต่างชนิดหลังจากถูกน้ำขัง	75

สารบัญภาพ

ภาพที่ 4.1	ความแตกต่างในความทนทานต่อเกลือในพืชต่างชนิด เปรียบเทียบจากปริมาณเกลือ (วัดด้วยการนำไฟฟ้า – EC_e) สูงสุดที่ทนได้โดยไม่เกิดภาวะเครียด ($dS\ m^{-1}$ = desi-siemen/m)	85
ภาพที่ 4.2	ช่วงห่างระหว่างพันธุ์พืชแต่ละชนิด ในความอ่อนแอ และทนทานต่อเกลือ (GY = ผลผลิตเมล็ด; DW = น้ำหนักแห้ง; S = จำนวนต้นที่รอดชีวิต)	87
ภาพที่ 4.3	อัตราการขยายพื้นที่เปิดป่าและอัตราการเพิ่มขึ้นของพื้นที่ดินเกลือในประเทศออสเตรเลีย ในเวลาระหว่าง ค.ศ. 1950 - 1990	88
ภาพที่ 4.4	ผลการใส่ปุ๋ยในการลดความเป็นพิษของเกลือในมันฝรั่ง	97
ภาพที่ 4.5 ก	ผลของการเพิ่มสัดส่วนแคลเซียม/โซเดียมต่อการเจริญเติบโตในข้าว	98
ภาพที่ 4.5 ข	ผลของการเพิ่มสัดส่วนแคลเซียม/โซเดียม ต่อการลดการสะสมโซเดียมและลดการเป็นพิษของโซเดียมในต้นข้าว	98
ภาพที่ 4.6	การสะสมเกลือในใบและการกักเกลือจากดอก <i>Aster tipolium</i>	101
ภาพที่ 4.7 ก	ความแตกต่างในการทนทานต่อเกลือโซเดียมคลอไรด์แต่ละระดับความเข้มข้น (0, 25, 50, 100 มิลลิโมลาร์) ในพืช 3 ชนิด	102
ภาพที่ 4.7 ข	ความแตกต่างในการสะสมโซเดียม คลอไรด์ โพแทสเซียม และแคลเซียม ในพืช 3 ชนิด (ในภาพที่ 4.6 ก) ที่ปลูกในเกลือโซเดียมคลอไรด์ 4 ระดับ (0, 25, 50, 100 มิลลิโมลาร์)	102
ภาพที่ 5.1	ดัชนีเอ็นโซแสดงช่วง El Niño (อุณหภูมิสูงและฝนแล้ง) เมื่อ MEI เป็นบวก และช่วง La Niño (อุณหภูมิต่ำและฝนชุก) เมื่อ MEI เป็นลบ	109
ภาพที่ 5.2	ระยะการเจริญเติบโตของข้าวสาลี (a) ตามเวลาในปฏิทินที่ปลูกในภูมิภาคแบบเมดิเตอร์เรเนียนในซีกโลกภาคใต้กับ (b) ความเปลี่ยนแปลงตามฤดูกาลของอุณหภูมิต่ำสุด และ (c) ความแตกต่างในความทนทานต่อความหนาวเย็นของต้นข้าวสาลีในระยะการเจริญเติบโตตั้งแต่ตั้งออกรวมถึงสุกแก่	111
ภาพที่ 5.3	ความสัมพันธ์ระหว่าง (ก) ผลผลิตข้าวสาลีในเขตร้อนกับความสามารถลดอุณหภูมิทรงพุ่ม (Canopy temperature depression, CTD) ในข้าวสาลี 23 พันธุ์ และ (ข) ในลูกผสมของข้าวสาลีพันธุ์ทนร้อน (Seri 82) และไม่ทนร้อน (Siete Cerros 66) จำนวน 40 ไหล่	114

สารบัญภาพ

ภาพที่ 5.4	ภาพจำลองโมเลกุลอีโมโกลบิน (ก) แสดงการเชื่อมโยงระหว่างอะตอมคาร์บอน (C), ไฮโดรเจน (H), ไนโตรเจน (N), ออกซิเจน (O) และเหล็ก (Fe) และ (ข) โครงสร้างสามมิติของการม้วนตัวขององค์ประกอบโมเลกุล	115
ภาพที่ 5.5	ความยาววัน (ช่วงแสง) ในข้าวโลกซีกเหนือตามตำแหน่งเส้นรุ้ง $0^{\circ} - 60^{\circ}\text{N}$ แสดงวันสั้นที่สุดในวันที่ 23 ธันวาคม ถึงวันยาวที่สุด วันที่ 23 มิถุนายน (ข้าวโลกซีกใต้) ในทุกที่ทุกแห่งทั่วโลกวันที่กลางวันและกลางคืนยาว 12 ชม. เท่ากัน คือ 23 มีนาคม และ 23 กันยายน	120
ภาพที่ 5.6	อัตราการเจริญเติบโตในกล้าข้าวพันธุ์ IR8 ถึงอายุ 0-5 สัปดาห์ คิดเป็นเปอร์เซ็นต์ของอัตราการเจริญเติบโตที่ 30 องศาเซลเซียส	121
ภาพที่ 5.7	ผลกระทบจากอุณหภูมิสูงใน <i>Artiplex sabulosa</i> (พืชเขตหนาวจากชายฝั่งแคลิฟอร์เนียตอนเหนือ) กับ <i>Tidestromia oblongifolia</i> (พืชเขตร้อนจากรัฐแคลิฟอร์เนีย) ต่อ (A) การสังเคราะห์ด้วยแสง (B) การหายใจในใบที่ติดอยู่บนต้น และ (C) การรั่วไหลของสารละลายออกจากใบที่ฉีกในน้ำ	123
ภาพที่ 5.8	ภาพแสดงโครงสร้างสำคัญของเยื่อหุ้มเซลล์	124
ภาพที่ 5.9	การตอบสนองต่อความเข้มแสงในพืชชอบแดด และพืชชอบร่ม แสดงความเข้มแสงที่จุดการสังเคราะห์ด้วยแสงเท่ากับการหายใจ (สังเคราะห์ด้วยแสง = หายใจ เรียกว่าไม่ตายแต่ไม่โต) ในพืชชอบร่มที่ต่ำกว่าในพืชชอบแดด และจุดอิมพัลส์ที่อาจเกิดภาวะเครียดจากแสงมากเกินไปได้	128
ภาพที่ 5.10	คลอโรซิส (Chlorosis - การสูญเสียคลอโรฟิลล์) เนื่องจากภาวะเครียด เพราะมีแสงมากเกินไป และขาดสังกะสีที่ช่วยกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ ที่ทำหน้าที่เก็บกวาดอนุมูลอิสระของออกซิเจน เห็นเป็นสีเหลือง (สีขาวในภาพขาวดำ) (a) ส่วนที่มีกระดากังแสงไว้ (b) เมื่อเปิดออกจะเห็นแถบสีเขียวไม่มีอาการคลอโรซิส (สีดำในภาพขาวดำ) และ (c) สามารถเขียนเป็นตัวหนังสือลงบนใบโดยใช้กระดากังแสงไว้ตามต้องการ	129

สารบัญภาพ

ภาพที่ 6.1	การหาอาหารของพืชจากดินโดย 3 ทาง	134
ภาพที่ 6.2	รากข้าวโพด (ด้วยภาพถ่ายกัมมันตภาพรังสีของ ^{32}P) แสดงการดูดธาตุฟอสฟอรัส บริเวณสีดำคือ ^{32}P ที่ถูกรากดูดไป	136
ภาพที่ 6.3	ความแตกต่างในความเข้มข้นของโพแทสเซียมในสารละลายดิน ตามระยะทางจากบริเวณผิวรากออกไปในเนื้อดิน	137
ภาพที่ 6.4	อัตราการดูดโพแทสเซียมในพืชที่มีขนรากในปริมาณที่มากมีอัตราการดูดแตกต่างกัน	138
ภาพที่ 6.5	การเพิ่มความสามารถดูดอาหารตามการเพิ่มความหนาแน่นราก	140
ภาพที่ 6.6	ความหนาแน่นรากและการกระจายความยาวราก ตามระดับความลึกของรากในดิน	140
ภาพที่ 6.7	การกระจายของรากข้าวบาร์เลย์ตามระดับที่ใส่ปุ๋ยไนโตรเจน ที่ความลึก (ก) 0 - 18 ซม. (ข) 18 - 36 ซม. และ (ค) 36 - 54 ซม.	141
ภาพที่ 6.8	ความเป็นกรดต่าง ในบริเวณรอบ ๆ รากที่ถูกเปลี่ยนเป็นกรดหรือต่างมากขึ้นโดยพืช รากถั่วลูกไก่ (<i>chick pea</i>) (<i>Cicer arietinum</i> ช้าย) และรากข้าวโพด (ขวา) ย้อมด้วยสี โบรโมครีซอลบลู (<i>bromocresol purple</i>) ซึ่งใช้เป็นตัวบ่งชี้ความเป็นกรดต่าง (ที่เป็นสีเขารอบ ๆ รากคือสีของโบรโมครีซอลบลูที่เปลี่ยนไปจากกรดที่ถูกขับออกมาจากราก)	142
ภาพที่ 6.9	รากข้าวบาร์เลย์ที่สามารถเปลี่ยนความเป็นกรดต่างในดินรอบ ๆ รากให้เป็นกรดมากขึ้น และละลายธาตุเหล็กออกมาให้ดูดใช้ได้ ที่เป็นสีเขารอบ ๆ รากคือสีของโบรโมครีซอลบลูที่เปลี่ยนไปจากกรดที่ถูกขับออกมาจากราก บริเวณรากที่มีการขับกรดในรากที่ขาดเหล็ก มีการผลิตกรดออกมามากเป็นพิเศษ ถึง $28 \mu\text{mole H}^+$ ต่อกรัมน้ำหนักสดต่อชั่วโมง	143

สารบัญภาพ

ภาพที่ 6.10	การสร้างปมของรากต้นถั่ว (A) รากถั่วพร้อมปม (B) การเกิดปมบนรากถั่ว ที่ควบคุมโดย “ปัจจัยพืช” – Plant factors และ “ปัจจัยปม” – Nod factors (C) พัฒนาการปม เกิดจากการแบ่งเซลล์ที่มีไรโซเบียมที่ทำหน้าที่ตรึงไนโตรเจน อยู่ภายใน การสูญเสียความสามารถแบ่งเซลล์และการเชื่อมต่อระหว่างราก กับปมถั่วในภาพตัดขวางผ่านปม-ราก ท่อลำเลียงน้ำและท่อลำเลียงอาหาร ในมัดท่อลำเลียง (vascular bundles) ที่สร้างขึ้นโดยพืชในระหว่างพัฒนา ปมเพื่อเป็นเส้นทางลำเลียงแลกเปลี่ยนคาร์โบไฮเดรตจากการสังเคราะห์ แสงที่ส่งลงมาในท่อลำเลียงอาหารในรูปน้ำตาลซูโครส และไนโตรเจนที่ตรึง ได้ถูกสังเคราะห์เป็นกรดอะมิโน เอไมด์ หรือยูรีไนด์ ตามชนิดของถั่ว ที่ส่ง กลับขึ้นไปทางท่อลำเลียงน้ำเพื่อใช้ในการสร้างต้นใบหรือผลผลิตเมล็ด	146
ภาพที่ 6.11	ปมแสดงเซลล์รากพืช (ก) ที่เปลี่ยนสภาพเป็นปมตัดตามขวาง และ (ข) ภาพ ภายในเซลล์แสดงแบคทีเรียไรโซเบียม (B) ล้อมรอบด้วยเยื่อฮิมโนโกลบินบรรจุอยู่ในถุง	147
ภาพที่ 6.12	การทำงานของระบบเอนไซม์ไนโตรจีเนส ซึ่งประกอบด้วยโปรตีน 2 โมเลกุล (Fe Protein และ MoFe Protein) ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งในการเปลี่ยน ไนโตรเจนที่อยู่ในรูปก๊าซ (N_2) เป็นแอมโมเนียโดย (NH_3)	147
ภาพที่ 6.13	ผลกระทบจากไนโตรเจนจากดินและปุ๋ยต่อ (ก) ไนโตรเจนในพืช (ข) ไนโตรเจนที่ตรึงได้จากอากาศ (ค) ไนโตรเจนจากดินและปุ๋ย (NH_4^+ ; NO_3^-)	149
ภาพที่ 6.14	Arbuscular mycorrhizal (AM fungi – เชื้อราเอเอ็ม) แสดง A – arbuscule มีหน้าที่แลกเปลี่ยนน้ำและอาหารระหว่างพืชและเชื้อรา V – vesicle เป็นที่มาของชื่อเดิม vesicular arbuscular mycorrhiza (VAM) แต่เมื่อมีการพบไมคอร์ไรซาหลายชนิดที่ไม่มี vesicle จึงเรียกว่า arbuscular mycorrhizal (AM) H – hypha เส้นใยที่ยื่นออกไปในดิน เพิ่ม พื้นผิวดูดน้ำดูดอาหารให้พืชได้ถึง 5 - 6 เมตร	151

สารบัญภาพ

ภาพที่ 6.15	ภาพแสดง (ก) คุณสมบัติแลกเปลี่ยนประจุในเม็ดดิน (Cation Exchange Capacity, CEC) และ (ข) การแลกเปลี่ยนประจุเป็นแคลเซียม (Ca^{2+}) เมื่อดินเป็นด่างมากขึ้น หรือเป็นอะลูมิเนียม (Al^{3+}) เมื่อดินกรดมากขึ้น	156
ภาพที่ 6.16	เส้นทางลำเลียงน้ำและอาหารจากดินผ่านผนังเซลล์ (apoplast) และภายในเซลล์ (symplast) สู่ท่อไซเล็ม	158
ภาพที่ 6.17	ความแตกต่างของผลผลิตในความอ่อนแอ/ทนทานต่อดินกรดของมันสำปะหลัง มันเทศ บอนและมันเยิ้ม	159
ภาพที่ 6.18	ความเข้มข้นธาตุอาหารไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียมในต้นถั่วเหลืองที่ลดลงตามอายุไซ	160
ภาพที่ 6.19	การเกิดใบข้าวสาลีสองพันธุ์ (Bencubbin; Miling) ตามอุณหภูมิสะสมที่ 5 วันปลูก (D1-D5)	163
ภาพที่ 6.20	ผลของการลบภาวะเครียดต่อการเกิดใบข้าวสาลี ด้วยการใส่ไนโตรเจนในระยะเกิดลำต้นหลัก (MS+N) หน่อที่ 1 (T1+N) หน่อที่ 2 (T2+N) และหน่อที่ 3 (T3+N)	163
ภาพที่ 6.21	กำเนิดใบและหน่อใหม่ในข้าว ข้าวสาลี พันธุ์ข้าวที่แตกกอได้ดี (สร้างใบใหม่ไปได้เรื่อย ๆ จากหน่อใหม่) พันธุ์ข้าวที่แตกกอน้อยมีจำนวนใบจำกัดตามจำนวนหน่อ	164
ภาพที่ 6.22	ความสัมพันธ์แบบสมการถดถอยระหว่างการสังเคราะห์ด้วยแสงกับดัชนีพื้นที่ใบ	166
ภาพที่ 6.23	ผลของอัตราปุ๋ยไนโตรเจนที่ 0, 100 และ 200 กิโลกรัม/เฮกตาร์ ต่อดัชนีพื้นที่ใบในข้าวโพดลูกผสมพันธุ์ Pioneer 309B หลังจากการปลูก	166
ภาพที่ 6.24	การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ด้วยเอนไซม์รูบิสโค (Rubisco) มีแมกนีเซียมเป็นโคแฟกเตอร์ช่วยในการทำงานของเอนไซม์	167
ภาพที่ 6.25	ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ที่แสดงระดับการสังเคราะห์ด้วยแสงกับไนโตรเจนในใบข้าวโพด ข้าวและถั่วเหลืองที่ได้รับแสงเต็มที่	168

สารบัญภาพ

ภาพที่ 6.26	โมเลกุลคลอโรฟิลล์มีอะตอมแมกนีเซียมอยู่ตรงกลางของวง	169
ภาพที่ 6.27	สองทางเลือกในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเมื่อพืชขาดแมกนีเซียม	171
ภาพที่ 6.28	ตัวอย่างการเชื่อมโยงของสังกะสีกับเอนไซม์และสังกะสีกับโปรตีน	172
ภาพที่ 6.29	การทำงานของเอนไซม์คาร์บอนิกแอนไฮเดรสที่มีสังกะสีเป็นส่วนประกอบ (ก) การเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์โดยเอนไซม์คาร์บอนิกแอนไฮเดรส (CA) เป็นไฮโดรเจนคาร์บอเนต (HCO_3^-) (ข) ที่ถูกลำเลียงเข้าสู่คลอโรพลาสต์ได้มากเป็นสิบเท่าของการลำเลียงเป็นคาร์บอนไดออกไซด์ (ไฮโดรเจนคาร์บอเนต เท่ากับ 41 ไมโครโมลาร์และ คาร์บอนไดออกไซด์ เท่ากับ 4 ไมโครโมลาร์) ในพืช C_4 (ค) ที่มีกิจกรรมการตรึงคาร์บอนจากไฮโดรเจนคาร์บอเนต พืชีพี คาร์บอกซิเลส (HCO_3^- PEP carboxylase) ในคลอโรพลาสต์ที่อยู่ในมีโซฟิลล์ของใบ	174
ภาพที่ 6.30	การตอบสนองต่อระดับสังกะสีในใบฝ่ายของการสังเคราะห์ด้วยแสง (แกนตั้งซ้าย) และความเข้มข้นของเอนไซม์คาร์บอนิกแอนไฮเดรสในใบ (แกนตั้งขวา) ทั้งสองอย่างจะถูกจำกัดที่สังกะสีต่ำ แต่เอนไซม์คาร์บอนิกแอนไฮเดรสในใบจะยังคงเพิ่มตามความเข้มข้นของสังกะสีในใบ จนถึงเกือบ 50 ไมโครกรัม/กรัม น้ำหนักใบสด แม้ในระดับสังกะสีที่ทำให้การสังเคราะห์ด้วยแสงในอัตราสูงสุดแล้วตั้งแต่เมื่อใบมีสังกะสีประมาณ 15 ไมโครกรัม/กรัม น้ำหนักใบสด	175
ภาพที่ 6.31	การลดผลกระทบจากการขาดน้ำต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงโดยโพแทสเซียม (จากความเข้มข้น 0.2 เป็น 2.0 และ 6.0 มิลลิโมลาร์)	177
ภาพที่ 6.32	ผลผลิตเมล็ดข้าวเปลือกที่สถาบันวิจัยข้าวนานาชาติ ประเทศฟิลิปปินส์ แสดงความแตกต่างในการสนองต่อระดับปุ๋ยไนโตรเจน ระหว่างพันธุ์และฤดูปลูก (ก) ปลูกในฤดูแล้ง และ (ข) ฤดูฝน	178
ภาพที่ 6.33	เปรียบเทียบความเข้มแสงในแต่ละวันในช่วงฤดูแล้งและฤดูฝน (ก) ภายในประเทศฟิลิปปินส์ และ (ข) ระหว่างประเทศฟิลิปปินส์ ไทย และอินโดนีเซีย	179

สารบัญภาพ

ภาพที่ 6.34	การขาดโบรอนจำกัดการสร้างเมล็ด แต่ไม่มีผลต่อน้ำหนักแห้งต้นและใบข้าวโพด	180
ภาพที่ 6.35	ราคาข้าวส่งออกวันที่ 9 มิ.ย. 2553 เมล็ดข้าวสารขนาดน้อยกว่า 3/4 ของความยาวเมล็ดปกตินับเป็นข้าวหัก ระหว่างข้าว 100 เปอร์เซ็นต์ (ไม่มีเมล็ดหักเลย) กับข้าว 25 เปอร์เซ็นต์ (มีเมล็ดหัก 25 เปอร์เซ็นต์) ราคาตกลง 3 ดอลลาร์ต่อเปอร์เซ็นต์เมล็ดหักที่เพิ่มขึ้น 1 เปอร์เซ็นต์	183
ภาพที่ 6.36	ภาพแสดงเมล็ดข้าว (ก) ตัดตามขวาง (ข) ลูกศรชี้เมล็ดแบ่ง (สีขาว) และโปรตีน (สีดำด้วยการย้อมสี) (ค) การสะสมโปรตีนรอบผิวเมล็ดแสดงความแตกต่างระหว่างพันธุ์ (KDML105 และ CNT1) และระดับร้อยละความเข้มข้นไนโตรเจนในเมล็ด	183
ภาพที่ 6.37	ความสัมพันธ์ที่แตกต่างระหว่างปริมาณโบรอนในใบข้าวโพดดำ วัดที่เวลาต่างกัน (บนซ้าย 35 วันล่างซ้าย 42 วัน บนขวา 58 วันล่างขวา 70 วัน) กับผลผลิตเมล็ดเมื่อปลายฤดู	188
ภาพที่ 6.38	ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นธาตุอาหารในใบหรือต้นพืช (ตัวอย่างเมล็ดลิ้มของธาตุอาหาร/กิโกรัม น้ำหนักแห้ง) กับการเจริญเติบโต (เช่น น้ำหนักแห้ง) หรือผลผลิต ตารางข้างล่างแสดงตัวอย่างความเข้มข้นธาตุอาหาร ฟอสฟอรัส โพแทสเซียม และแมงกานีสในใบข้าวโพดในช่วงที่พืชมีธาตุอาหารพอเพียง (IV) ขาด (III) ขาดมาก (I, II) เริ่มสูงเกินพอ (V) และสูงจนเป็นพิษ (V)	194
ภาพที่ 6.39	ความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณแมงกานีสในใบที่เริ่มโตเต็มที่อายุน้อยที่สุด (YEB) และน้ำหนักแห้งของข้าวบาร์เลย์ (ก) ปลุกในตู้ควบคุม (growth chamber) และ (ข) ปลุกในแปลง	195
ภาพที่ 6.40	โบรอนในผนังเซลล์ของพืช 24 ชนิด แสดงความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณโบรอนในผนังเซลล์กับน้ำตาล 2-keto-3-deoxy ที่คาดว่าเป็นองค์ประกอบสำคัญของผนังเซลล์พืช	199
ภาพที่ 6.41	การเกิดปฏิสัมพันธ์ร่วมในทางบวกในการทดลองไนโตรเจนและฟอสฟอรัส	202
ภาพที่ 6.42	การไม่มีปฏิสัมพันธ์ร่วมระหว่าง A and B	203

สารบัญภาพ

ภาพที่ 6.43	การมีปฏิสัมพันธ์ร่วมในทางลบ (ก) ไนโตรเจน x โมลิบดีนัม ในถั่วที่ตรึงไนโตรเจน (ข) ปูนขาว x ฟอสฟอรัส และ ความเป็นกรดต่าง x โมลิบดีนัม: ที่มาของก๊าซเรือนกระจกจากแหล่งต่าง ๆ (กราฟวงกลมภาพบน) และที่มาของก๊าซเรือนกระจกตามชนิดของก๊าซ (กราฟวงกลมภาพล่าง)	204
ภาพที่ 7.1	(ก) ประวัติการสะสมคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศโลกโดยการวัดจากบรรยากาศโดยตรงและการวัดคาร์บอนไดออกไซด์ในฟองอากาศที่ถูกกักเก็บไว้ในชั้นน้ำแข็งที่ทับถมกันมาย้อนไปได้ถึง 250 ปี (ค.ศ. 1750) และ (ข) การประเมินปริมาณของธาตุคาร์บอนที่เปลี่ยนแปลงเป็นคาร์บอนไดออกไซด์และมาสะสมอยู่ในบรรยากาศ	215
ภาพที่ 7.2	สถิติอุณหภูมิสูงสุด ($T_{\max}$) อุณหภูมิต่ำสุด ($T_{\min}$) และอุณหภูมิเฉลี่ย (T_{mean}) ของประเทศไทยตั้งแต่ พ.ศ. 2493-2543	217
ภาพที่ 7.3	การขยายตัวของพื้นที่โลกที่ประสบภาวะแล้ง (ก) เปอร์เซ็นต์ของพื้นที่โลกที่มีปัญหาความแห้งแล้งใน 50 ปีที่ผ่านมา เส้นดำคือเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นจริง พื้นที่แรเงาคือการทำนายจากแบบจำลองภูมิอากาศ และ (ข) การขยายตัวของภาวะแห้งแล้งต่อไปในศตวรรษที่ 21 จากการทำนายโดยแบบจำลอง	219
ภาพที่ 7.5	ความสูญเสีย (ล้านตัน มีหน่วยเป็นบวก) และการเพิ่มขึ้น (หน่วยเป็นลบ) ของผลผลิตข้าวสาลีในอินเดีย ด้วยผลกระทบจากการเพิ่มของอุณหภูมิและ CO_2 (370 ppm คือความเข้มข้นปัจจุบัน) ประเมินด้วยแบบจำลองผลผลิตพืช (Crop Model) โดยไม่นับผลกระทบของโลกร้อนในทางอ้อม เช่น ปริมาณน้ำชลประทานหรือพื้นที่ปลูกที่อาจลดลง หรือความเสียหายจากโรคแมลงที่อาจเพิ่มความรุนแรงหรือเกิดขึ้นใหม่	220
ภาพที่ 7.6	ดัชนีเอ็นโซแสดงความรุนแรง ช่วงเวลา และความถี่ ของความแปรปรวนในภูมิอากาศ ดัชนีเอ็นโซเป็นบวกลบหมายถึงเอ็นโซร้อน (El Niño) ดัชนีเอ็นโซเป็นลบหมายถึงเอ็นโซเย็น (La Niña)	221
ภาพที่ 7.7	ดัชนีลมมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ (มรสุมเอเชียตะวันออก – East Asian Monsoon) ในช่วงระยะเวลา 150 ปี	222

สารบัญภาพ

ภาพที่ 7.8	ผลผลิตเฉลี่ยและอัตราการเจริญเติบโตของผลผลิตข้าวโลก (เพิ่มขึ้นโดยเฉลี่ย 53 กิโลกรัม/เฮกตาร์ หรือ 8.4 กิโลกรัม/ไร่/ปี) และอินเดีย (เพิ่มขึ้นเฉลี่ย 42 กิโลกรัม/เฮกตาร์ หรือ 6.8 กิโลกรัม/ไร่/ปี)	224
ภาพที่ 7.9	การเปลี่ยนแปลง (ก) พื้นที่ปลูกข้าวโลก และ (ข) ผลผลิตโดยรวมที่เพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องในอัตราเฉลี่ย 9.5 ล้านตัน/ปี	225
ภาพที่ 7.10	พื้นที่ปลูกข้าว (ก) และ พืชสำคัญ (ข) รายภาค เฉลี่ยรายปี (พ.ศ. 2558-2560)	233
ภาพที่ 7.11	การเปลี่ยนแปลงพื้นที่เพาะปลูกพืชในช่วงเวลา 20 ปี ระหว่าง พ.ศ. 2528-2530 ถึง พ.ศ. 2548-2550	234
ภาพที่ 7.12	การเติบโตของการส่งออกและนำเข้าสินค้าเกษตรไทย (มูลค่าปรับตัวดัชนีผู้บริโภคแล้ว) ปี พ.ศ. 2520-2550	235
ภาพที่ 7.13	ผลผลิตพืชสำคัญของประเทศไทย (ก) ข้าว และ ข้าวโพด (ข) มันสำปะหลัง และอ้อย ระหว่าง พ.ศ. 2504 ถึง พ.ศ. 2550 พร้อมด้วยแนวโน้มการเจริญเติบโต ซึ่งแตกต่างกันในสองช่วง ในข้าวโพด (2504 - 2529; 2530 - 2550) และอ้อย (2504 - 2537; 2538 - 2550)	236
ภาพที่ 7.14	ความผิ้วขึ้นจากแนวโน้มระยะยาว ของผลผลิตข้าว ข้าวโพด มันสำปะหลัง และอ้อย ของประเทศไทย เปรียบเทียบกับช่วงเวลาของปรากฏการณ์เอนโซ	237

สารบัญตาราง

ตารางที่ 1.1	สาเหตุทางสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมทางกายภาพ เคมี และ ชีวภาพที่ทำให้พืชที่อยู่บริเวณนั้นอยู่ในภาวะเครียด	4
ตารางที่ 2.1	การยับยั้งการยืดขยายใบพืชเนื่องจากการขาดไนโตรเจน	31
ตารางที่ 2.2	ผลกระทบจากภาวะแล้งรุนแรงต่อผลผลิตเมล็ดข้าวโพด	36
ตารางที่ 2.3	ผลกระทบตอภาวะแล้งในข้าว 6 พันธุ์	41
ตารางที่ 3.1	ผลกระทบตอความเป็นกรดต่างในบริเวณรากและการเป็นประโยชน์ของธาตุฟอสฟอรัสในบริเวณผิวรากตามอายุขัยของต้นผักกาดน้ำมัน (Rape) ปลูกในดินที่มีฟอสฟอรัสต่ำ	63
ตารางที่ 3.2	ระดับความเป็นกรดต่างที่เหมาะสมที่สุดต่อพืชชนิดต่าง ๆ	66
ตารางที่ 3.3	ความทนทานตอดินกรดของ <i>Rhizobium phaseoli</i> จำนวน 217 สายพันธุ์ และถั่ว <i>Phaseolus vulgaris</i> จำนวน 126 พันธุ์	70
ตารางที่ 3.4	ความต้องการโคบอลต์ในการสร้างบมถั่ว <i>Lupinus angustifolius</i>	71
ตารางที่ 4.1	ความแตกต่างในความอ่อนแอและทนทานตอเกลือในพืชชนิดต่าง ๆ	86
ตารางที่ 4.2	เกลือชนิดต่าง ๆ ในดินเค็ม	90
ตารางที่ 4.3	การละลายน้ำของเกลือที่ 25 องศาเซลเซียส	91
ตารางที่ 4.4	ความแตกต่างระหว่างดินเค็มและดินโซดิก	91
ตารางที่ 4.5	ความแตกต่างในความอ่อนแอและทนทานตอโบรอนเป็นพิษในพืช	92
ตารางที่ 4.6	ความทนทานตอเกลือและตอโบรอนเป็นพิษในพืชแต่ละชนิด	93
ตารางที่ 4.7	ตัวอย่างผลกระทบจากเกลือตอการลำเลียงน้ำและธาตุอาหารในถั่วเหลือง	95
ตารางที่ 4.8	ผลกระทบของเกลือตอปริมาณคลอโรฟิลล์และการสังเคราะห์ด้วยแสงใน <i>P. vulgaris</i>	97
ตารางที่ 4.9	ผลกระทบจากเกลือตอพื้นที่ใบและสมดุลของคาร์บอนไดออกไซด์ในฝ้าย	99
ตารางที่ 5.1	อุณหภูมิวิกฤติในข้าวในระยะการเจริญเติบโตที่ต่างกัน	110
ตารางที่ 5.2	อุณหภูมิวิกฤติในพืชชนิดต่าง ๆ	113

สารบัญตาราง

ตารางที่ 5.3	อุณหภูมิตำวิฤติ (องศาเซลเซียส) และหน่วยความร้อนที่ต้องการเพื่อการงอก (องศา-วัน หรือ Degree-days) ในพืชเมืองร้อนและกึ่งร้อนชนิดต่าง ๆ เทียบกับข้าวและพืชเมืองหนาว	116
ตารางที่ 5.4	เปรียบเทียบอายุการเจริญเติบโตในถั่วเหลือง 4 พันธุ์ ที่ปลูกในเดือนกรกฎาคม (วันยาว/อุณหภูมิสูง) และเดือนมกราคม (วันสั้น/อุณหภูมิต่ำ)	120
ตารางที่ 5.5	อัตราการเจริญเติบโตในกล้าข้าว พันธุ์ IR8 ถึงอายุ 0-5 สัปดาห์	121
ตารางที่ 5.6	กรดไขมันจากเยื่อหุ้มไมโทคอนเดรียจากพืชทนความหนาวเย็นและไม่ทนหนาวเย็น	127
ตารางที่ 6.1	ความต้องการและการประเมินที่มาของธาตุอาหารในข้าวโพด	135
ตารางที่ 6.2	เปรียบเทียบความเข้มข้นของธาตุอาหาร 9 ชนิดในสารละลายดิน (Luvisol pH 7.7)	135
ตารางที่ 6.3	ค่าประเมินสัมประสิทธิ์การแพร่กระจาย (Diffusion Coefficients) ของธาตุอาหาร ในดิน D_e และในน้ำ D_1	137
ตารางที่ 6.4	ความสำคัญของขนรากต่อการดูดฟอสฟอรัสจากดิน จากความสัมพันธ์ระหว่าง SAH/SAC (surface area of root hairs ต่อหน่วย surface area of root cylinder) กับความต้องการฟอสฟอรัสในดินเพื่อให้ได้ร้อยละ 80 ของการเจริญเติบโตเต็มที่ในพืชแต่ละชนิด	139
ตารางที่ 6.5	ความแตกต่างลักษณะทางฟิสิกส์ของดิน ความยาวราก และการดูดไนโตรเจนและน้ำในข้าวโพด	144
ตารางที่ 6.6	ผลกระทบจากการเพิ่มฟอสฟอรัสในดินต่อการตอบสนองต่อไมคอร์ไรซา (NM = ไม่มีไมคอร์ไรซา; M = มีไมคอร์ไรซา) <i>Glomus fasciculatum</i> ในถั่วเหลือง	152
ตารางที่ 6.7	ความแตกต่างในผลของเชื้อราเอเอ็มต่างสปีชีส์ในจีนัส <i>Glomus</i> ต่อการติดเชื้อที่ราก น้ำหนักแห้ง และการสะสมธาตุฟอสฟอรัส ในข้าวฟ่าง อายุ 48 วัน	152
ตารางที่ 6.8	ผลกระทบจากภาวะเครียดเนื่องจากอะลูมิเนียมต่อการสะสมธาตุอาหารประจวบ ใน Norway Spruce (<i>Picea abies</i>) อายุ 3 เดือน	157

สารบัญตาราง

ตารางที่ 6.9	ความต้องการธาตุอาหารในพืช	160
ตารางที่ 6.10	อิทธิพลไนโตรเจนต่อลักษณะของใบข้าว	162
ตารางที่ 6.11	ผลกระทบของการขาดฟอสฟอรัสและขาดแมกนีเซียมในถั่ว <i>Phaseolus vulgaris</i>	170
ตารางที่ 6.12	น้ำหนักแห้ง ต้น และองค์ประกอบ ของส่วนยอดของต้นถั่ว	176
ตารางที่ 6.13	เปรียบเทียบความเข้มข้นสังกะสีกับธาตุอาหารอื่น ในใบข้าวอ่อนกับใบโตเต็มที่	176
ตารางที่ 6.14	การเพิ่มการสังเคราะห์ด้วยแสงด้วยโพแทสเซียม	177
ตารางที่ 6.15	การมีไนโตรเจนมากเกินไปทำให้หัวมันฝรั่งชะงักการเจริญเติบโตและหัวไม่พัฒนา	182
ตารางที่ 6.16	บทบาทของโพแทสเซียมในการลำเลียงคาร์โบไฮเดรตในอ้อยโดยการติดตาม ^{14}C ที่ใส่ให้ใบในรูป $^{14}\text{CO}_2$	184
ตารางที่ 6.17	ผลกระทบของระดับไนโตรเจนต่อผลผลิตและคุณภาพหญ้าเลี้ยงสัตว์ (Ryegrass)	185
ตารางที่ 6.18	ความแตกต่างในปริมาณสังกะสีในเมล็ดข้าวเปลือก และข้าวกล้อง พันธุ์ชัยนาท 1 ปลุกที่ ตาคลี นครสวรรค์ และ มช. เชียงใหม่ โดยได้รับสังกะสีใน 3 กรรมวิธี	185
ตารางที่ 6.19	โพแทสเซียมในใบข้าวในระยะเริ่มสร้างรวง - การวินิจฉัยสถานภาพปัจจุบันของธาตุอาหารโพแทสเซียม	186
ตารางที่ 6.20	หลักการในการวินิจฉัยการขาดธาตุอาหารและการเป็นพิษจากธาตุ	189
ตารางที่ 6.21	เปรียบเทียบความเข้มข้นธาตุอาหารในต้นข้าวที่มีธาตุอาหารพอเพียง ที่อายุ 3 สัปดาห์ กับ 11 สัปดาห์หลังปักดำ (ออกรวง)	193
ตารางที่ 6.22	ค่าอ้างอิงแตกต่างกัน ที่อายุพืชต่างกัน ในแง่การทำงาน	196
ตารางที่ 6.23	ความเข้มข้นธาตุอาหารในใบ Norway spruce (<i>Picea abies</i> Karst)	197
ตารางที่ 6.24	ความแตกต่างในระดับธาตุอาหารที่พอเพียง (ในแง่ วินิจฉัย) ในพืชต่างชนิด	198

สารบัญตาราง

ตารางที่ 7.1	สัมประสิทธิ์ความแปรปรวนของผลผลิตพืชสำคัญของโลกและค่าเบี่ยงเบนจากแนวโน้มการเติบโตของผลผลิต (yield anomaly) ในระหว่าง พ.ศ. 2504 ถึง พ.ศ. 2549	224
ตารางที่ 7.2	ความแปรปรวนของผลผลิตข้าวและข้าวโพดในพื้นที่ต่าง ๆ ของโลก พ.ศ. 2504 - 2549	225
ตารางที่ 7.3	การระบาดใหญ่ของโรคและแมลงศัตรูที่ทำความเสียหายต่อผลิตผลทางเกษตรในคริสต์ศตวรรษที่ 20	230
ตารางที่ 7.4	พื้นที่เพาะปลูกพืชหลักของประเทศไทย ข้อมูลเฉลี่ย พ.ศ. 2548 - 2550	231
ตารางที่ 7.5	ความแปรปรวนของผลผลิตพืชสำคัญของประเทศไทยเปรียบเทียบกับผลผลิตโลก	235

หนังสือเล่มนี้จะเน้นภาวะเครียดจากการผลิตพืชที่เกิดจาก
สิ่งไม่มีชีวิต ประกอบไปด้วยสาเหตุต่างๆ ที่ทำให้เกิดภาวะเครียด
ในการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตของพืช กลไกในการ
เกิดและการปรับตัวของพืชให้สามารถอยู่รอดได้ในสภาวะที่ไม่
เหมาะสมนั้นๆ ซึ่งประกอบด้วยภาวะดินกรด ดินเค็ม แสงและ
อุณหภูมิ ธาตุอาหาร และภาวะภูมิอากาศแปรปรวน



CHIANG MAI
UNIVERSITY PRESS

ISBN: 978-616-398-405-0





บทที่ 1

ความสำคัญ ของการผลิตพืช ในภาวะเครียด

Crop Production under Abiotic Stress

01



บทที่ 1

ความสำคัญของการผลิตพืชในภาวะเครียด

1.1 แนวคิดเรื่องการผลิตพืชในภาวะเครียด

การผลิตพืชให้สามารถเจริญเติบโตจนสามารถสร้างผลผลิตได้อย่างที่เกษตรกรคาดหวังต้องการระยะเวลาพอสมควร ซึ่งในระหว่างนั้นพืชเกิดกระบวนการทางสรีรวิทยาหลายขั้นตอน จนกว่าจะถึงการสร้างผลผลิตและพร้อมในการเก็บเกี่ยว การปลูกพืชอยู่ในสภาพแวดล้อมที่สามารถควบคุมได้ทุกระบบและทุกขั้นตอน เช่น การปลูกในห้องทดลอง หรือในเรือนกระจก ที่มีการควบคุมสภาพแวดล้อมและระบบการปลูก อาจไม่ส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตของพืช การปลูกพืชไร่ที่มีการปลูกในพื้นที่จำนวนมากเป็นบริเวณกว้างขวาง ไม่สามารถควบคุมสภาพแวดล้อมได้ บ่อยครั้งที่พืชต้องประสบปัญหาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศต่าง ๆ ที่เป็นสาเหตุทำให้พืชไม่สามารถเจริญเติบโตตามวงจรปกติได้ เช่น การเกิดภาวะฝนแล้ง หรือน้ำท่วม ที่เกิดขึ้นเป็นประจำเนื่องจากไม่สามารถคาดการณ์หรือควบคุมสถานการณ์ได้ การเกิดสภาพแวดล้อมที่มีปัญหาเหล่านี้ ทำให้พืชเกิดการตอบสนองทางสรีรวิทยาต่าง ๆ ขึ้นมา เพื่อให้มีชีวิตรอดจนสามารถสร้างผลผลิตได้ ซึ่งการตอบสนองนั้นแตกต่างกันไปกับสภาพแวดล้อมที่มีปัญหาตามชนิด และอายุของพืช ซึ่งกรณีเกิดการตอบสนองที่รุนแรงอาจเป็นสาเหตุทำให้พืชตายได้ทันที การมีความรู้และเข้าใจในกลไกการตอบสนองของพืชต่อสภาพแวดล้อมที่มีปัญหาต่าง ๆ สามารถจัดการแก้ปัญหาได้อย่างทันทั่วทั้งที่ ปัญหาที่พบได้อยู่บ่อย ๆ ในการปลูกพืชในประเทศไทย เช่น สภาพดินที่มีความเป็นดินกรด ดินด่าง ดินเค็ม สภาพอุณหภูมิและช่วงแสงต่าง ๆ ที่ไม่เหมาะสม การขาดธาตุอาหารและธาตุอาหารเป็นพิษ เป็นต้น

การศึกษาเรื่องการผลิตพืชในสภาวะเครียดจึงมีความสำคัญในการผลิตพืชเป็นอย่างมาก เนื่องจากพืชแตกต่างจากสัตว์ เมื่อปลูกหรือขึ้นอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโต พืชไม่สามารถอพยพย้ายถิ่นฐานไปสร้างรกรากที่อื่น ๆ ที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตของพืชได้ ในขณะที่สัตว์สามารถทำได้ แต่พืชกลับมีกลไกพิเศษอื่น ๆ ที่สามารถปรับโครงสร้างให้

เหมาะสมกับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมนั้น ๆ โดยพืชบางชนิดสามารถเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตได้ในที่มีอุณหภูมิต่ำถึง -35 องศาเซลเซียส ในแถบแอนตาร์กติกา พืชสามารถเจริญเติบโตได้ในที่มีอุณหภูมิสูงถึง 55 องศาเซลเซียส บริเวณเดควาเลย์ของทวีปอเมริกา และสามารถเจริญเติบโตได้ในที่มีระดับแสงเข้มข้นมาก ซึ่งพืชแต่ละชนิดมีวิวัฒนาการในการปรับตัวของโครงสร้างภายนอกและภายใน กระบวนการทางสรีรวิทยา และลักษณะอื่น ๆ ให้สามารถมีชีวิตรอดอยู่ในสภาพแวดล้อมนั้น ๆ ซึ่งพืชแต่ละชนิดมีข้อจำกัดของตัวเองในแต่ละสภาพโครงสร้างทางสัณฐานวิทยา กระบวนการทางชีวเคมีและสรีรวิทยาที่สามารถปรับตัวในสภาพแวดล้อมแต่ละสภาพได้ไม่เท่ากัน ซึ่งในที่นี้เน้นเรื่องการตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืชเมื่อปลูกหรืออยู่ในสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมจนทำให้พืชมีภาวะเครียด

1.2 ภาวะเครียดทางสรีรวิทยาของพืช

ภาวะเครียดทางสรีรวิทยาหมายถึง สภาพใด ๆ ก็ตาม ที่มีผลกระทบต่อพืชโดยทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงกระบวนการทางสรีรวิทยาและทำให้พืชเกิดความเสียหาย ซึ่งโดยทั่วไปสามารถจำแนกสาเหตุของภาวะเครียดของพืชออกเป็น 3 กลุ่ม คือ 1) ภาวะเครียดของพืชที่เกิดจากสภาพแวดล้อมทางกายภาพไม่เหมาะสม เช่น ภาวะแห้งแล้ง อุณหภูมิ ความเข้มแสง น้ำท่วม ลม 2) ภาวะเครียดของพืชที่เกิดจากสภาพแวดล้อมทางเคมีไม่เหมาะสม เช่น มลภาวะทางอากาศ โลหะหนัก สารเคมีกำจัดศัตรูพืช สารพิษ ความเป็นกรด ด่างของดิน และความเค็ม เป็นต้น และ 3) ภาวะเครียดของพืชที่เกิดจากสภาพแวดล้อมทางชีวภาพที่ไม่เหมาะสม เช่น การแก่งแย่งแข่งขัน การเอื้อประโยชน์ การกีดกันโรคและแมลงต่าง ๆ เป็นต้น (ตารางที่ 1.1)

1.3 มิติเวลาและมาตราส่วนของการปรับตัวต่อภาวะเครียดในพืช

ในการศึกษาพืชนักวิทยาศาสตร์และนักวิจัยในแต่ละสาขามีเป้าหมายและจุดสนใจเฉพาะเจาะจง จนบ่อยครั้งที่หลายคนลืมว่าตนเองกำลังดูอยู่ตรงจุดไหน ซึ่งเป็นอันตรายอย่างยิ่งสำหรับนักวิชาการในสาขาที่เกี่ยวข้องกับการเกษตร หากขาดการต่อเนื่องกับบริบทของระบบการเพาะปลูกและองค์ความรู้ใหม่ที่ละเอียดลึกซึ้งลงไปเรื่อย ๆ ในส่วนนี้จึงต้องการชี้มุมมองในมาตราส่วนและมิติเวลาที่แตกต่างกัน

ในการนี้ใช้วิธีการมองโลกและสิ่งที่ศึกษาในสองมิติ (ภาพที่ 1.1) คือ

(ก) มาตราส่วน (scale in space)

(ข) มิติของเวลา (scale in time)

ตารางที่ 1.1 สาเหตุทางสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมทางกายภาพ เคมี และชีวภาพที่ทำให้พืชที่อยู่บริเวณนั้นอยู่ในภาวะเครียด

จากสิ่งไม่มีชีวิต		จากสิ่งมีชีวิต
ทางกายภาพ	ทางเคมี	ทางชีวภาพ
ความแล้งแห้ง (drought)	ธาตุอาหารจำเป็น ⁴	การแก่งแย่งจากพืชอื่น วัชพืช
น้ำท่วมขัง (flooding) ¹	ดินกรด-ดินด่าง (soil pH)	(competition)
อุณหภูมิ (temperature) ²	ดินเค็ม (salinity)	การถูกข่มจากพืชอื่นโดย
ดินดาน (soil compaction) ³	การขาดออกซิเจน ⁵ และการ	กระบวนการทางเคมี
แสง (radiation)	เป็นพิษ - Oxidative stress	(allelopathy)
ลม (wind)	สารพิษ (toxins) เช่น มลพิษทาง	ถูกกินโดยสัตว์ แมลง
ลูกเห็บ (hails)	อากาศ โลหะหนัก สารกำจัด	(herbivory)
คลื่นแม่เหล็ก (magnetic field)	วัชพืช	โรค จากแบคทีเรีย เชื้อรา ไวรัส

¹ภาวะเครียดจริง คือการขาดออกซิเจน การเป็นพิษของคาร์บอนไดออกไซด์ และอื่น ๆ

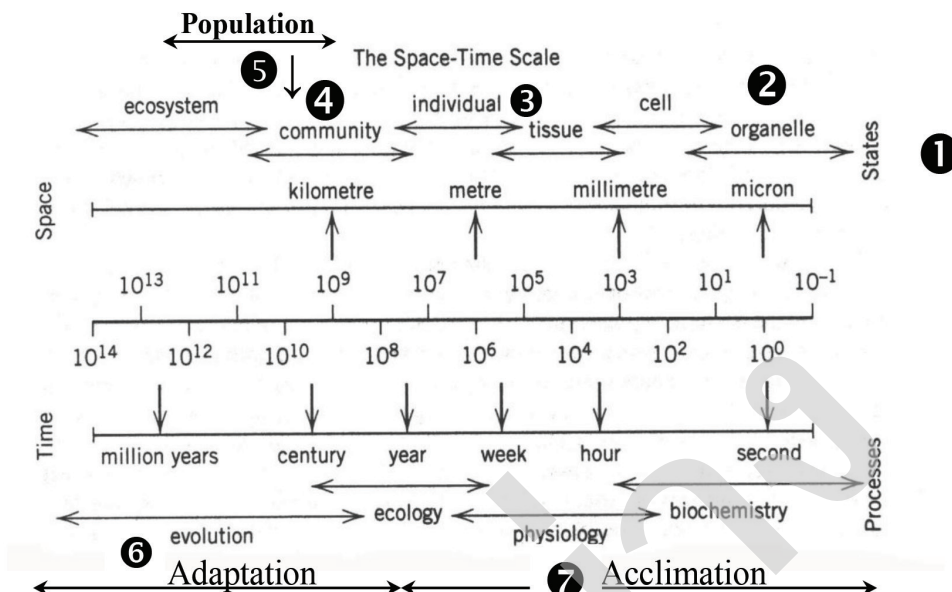
²สูงไปหรือต่ำไป

³ผลโดยตรงคือการจำกัดการหยั่งและยืดขยายของระบบราก ผลที่ตามมาคือการขาดน้ำ หรืออาหาร หรือความเสี่ยงต่อการโคนล้มโดยง่าย

⁴N, K, Ca, Mg, P, S, Cl, B, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Mo เมื่อมีน้อยไปหรือมากไป

⁵ในดินน้ำขัง

ที่มา: ดัดแปลงจาก Nilsen and Orcutt (1996)



ภาพที่ 1.1 แบบจำลองแสดงมิติของเวลาและมาตราส่วนในการตอบสนองต่อภาวะแวดล้อมในสิ่งมีชีวิต
ที่มา: Nilsen and Orcutt (1996)

- ❶ การศึกษาพืชที่ระดับโมเลกุล อิเล็กตรอน (e^-) และโปรตอน (H^+) ซึ่งเป็นหน่วยที่มีขนาดเล็กที่สุด การศึกษาขนาดใหญ่ขึ้นมาเป็นการศึกษาถึงอะตอมและโมเลกุล โดยมีเวลาที่เกี่ยวข้องในส่วนนี้เป็นเสี้ยววินาที วินาที จนถึงนาฬิกา
- ❷ การศึกษาระดับออร์แกเนลล์ (organelle) ที่อยู่ในเซลล์ ได้แก่ คลอโรพลาสต์ (chloroplast) ไมโทคอนเดรีย (mitochondria) นิวเคลียส (nucleus) และออร์แกเนลล์อื่น ๆ แล้วขึ้นมาเป็นเซลล์แบบต่าง ๆ ที่ประกอบกันเป็นเนื้อเยื่อ (tissue) ซึ่งมีเวลาดำเนินการเป็นนาฬิกา ชั่วโมง วัน สัปดาห์ จนถึงเดือน
- ❸ การศึกษาระดับออร์แกนิซึม (organism) เป็นจุดสนใจสำคัญสำหรับการศึกษาชีววิทยาในด้านต่าง ๆ ของพืชแต่ละต้น ที่มีอายุขัยเป็นเดือนในพืชล้มลุก (annual) หรือมีอายุขัยเป็นปีในพืชยืนต้น (perennial)

บางกรณีการศึกษาละเอียดลึกลงไปในระดับ 1-2-3 ที่กล่าวมาข้างต้นมีความน่าสนใจและน่าตื่นเต้นด้วยเรื่องราววิชาการและการค้นพบใหม่ ๆ เช่น ความก้าวหน้าทางอนุชีววิทยา ที่เชื่อมโยงความเข้าใจทางอนุพันธุศาสตร์เข้ากับการกำหนดการควบคุมกระบวนการทางสรีรวิทยาของพืชในระดับเอนไซม์และโปรตีน ทำให้ลืมไปว่าเราไม่อาจเข้าใจพืชทั้งต้นได้จากการศึกษาส่วนย่อยในระดับโมเลกุลเอนไซม์และโปรตีน จึงได้มีการบ่งชี้ถึงความจำเป็นในการศึกษาสรีรวิทยาของพืชทั้งต้นด้วย

นอกจากความหลากหลายในมาตราส่วนแล้วพืชหนึ่งต้นประกอบด้วยโครงสร้างที่มีลักษณะและหน้าที่ต่างกัน ได้แก่ ราก ต้น ใบ ดอก ผล ละอองเรณู ฯลฯ มีระยะเวลาของพัฒนาการต่างกัน อาจตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมต่างกัน และอาจมีความแตกต่างกันแม้แต่ในเนื้อเยื่อชนิดเดียวกัน เช่น ในการศึกษาการสังเคราะห์แสงด้วยการรับแสงของพืชเพียงใบเดียว ไม่สามารถรวมเป็นผลคูณของจำนวนใบทั้งหมดในต้นพืชทั้งต้นได้ เพราะการรับแสงของใบที่อยู่ด้านล่างลงไปขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายอย่างของพืชต้นนั้น ตั้งแต่ลักษณะรูปร่างของใบแต่ละใบ ความลึกของทรงพุ่ม การกระจายตัวของพื้นที่ใบตามความลึกของทรงพุ่ม และอีกหลายปัจจัยที่มีผลต่อการปล่อยหรือไม่ปล่อยให้แสงส่งผ่านทะลุลงไปถึงใบในชั้นล่างลงไป

④ การศึกษากลุ่มพืช (community) ในการเพาะปลูกพืชไร่ เช่น ข้าว ข้าวโพด ถั่ว อ้อย มันสำปะหลัง ฯลฯ เป็นการจัดการพืชที่ขึ้นอยู่เป็นกลุ่ม มีการวัดผลต่อหน่วยพื้นที่ เช่น ต่อไร่ ต่อตารางเมตร หรือต่อเฮกตาร์ การศึกษาพืชทั้งแปลงจึงเป็นส่วนสำคัญส่วนหนึ่งของการศึกษาพืชไร่ที่มีลักษณะแตกต่างไปจากสรีรวิทยาของพืชต้นเดียวเนื่องจากปฏิสัมพันธ์ระหว่างต้นในเรื่องต่าง ๆ ดังนี้ คือ

- การรับแสงและการสังเคราะห์ด้วยแสง
- อุณหภูมิทรงพุ่มและการคายน้ำ
- การบ่งชี้ให้แก่ดิน อุณหภูมิและความชื้นในดินและปฏิกิริยาของจุลินทรีย์ดิน
- การแก่งแย่งน้ำและธาตุอาหาร
- อิทธิพลต่อวัชพืช
- ฯลฯ

ข้อควรระวังที่ไม่ควรทำเป็นอย่างยิ่งของนักวิชาการในสาขาพืชไร่ มี 2 ข้อคือ

- (ก) การคำนวณหาผลผลิตต่อไร่หรือต่อเฮกตาร์จากการปลูกพืชเพียงต้นเดียวแล้วคูณด้วยจำนวนต้นต่อไร่หรือต่อเฮกตาร์ที่เป็นมาตรฐาน
- (ข) การเก็บตัวอย่างเพื่อวัดผลผลิตจากแปลงโดยไม่นับพื้นที่ที่สำคัญต่อการสร้างผลผลิตนั้น ๆ เช่น ร่องน้ำหรือพื้นที่ระหว่างแถว

มิติเวลาในระบบการเพาะปลูกคือ “ฤดูปลูก” (growing season) คือหนึ่งชั่วอายุขัยของพืชนั้น ๆ สำหรับระบบการเพาะปลูกสมัยใหม่ ที่เกษตรกรซื้อเมล็ดพันธุ์ใหม่จากบริษัทการค้าหรือส่วนราชการ เช่น กรมวิชาการเกษตรและกรมข้าว ทุกฤดู

5 การศึกษาระบบนิเวศของพืช (ecosystem) ในพืชพันธุ์พื้นเมืองที่เกษตรกรเก็บเมล็ดจากฤดูหนึ่งไปปลูกในฤดูถัดไปในวัชพืชหรือในพืชป่าที่มีความสำคัญต่อระบบการเพาะปลูก โดยเฉพาะที่มีพันธุกรรมใกล้เคียงเป็นญาติสนิทกับพืชปลูก เช่น ข้าวป่า มิติของเวลาอาจยืดไปเป็นหลาย ๆ ชั่วอายุ (generations) และมีมาตราส่วนเป็นประชากร (population) ที่มีพันธุกรรมภายในที่หลากหลาย และอาจมีการตอบสนองต่อภาวะแวดล้อมโดยการเปลี่ยนแปลงความถี่ของพันธุกรรมแต่ละแบบจากชั่วอายุหนึ่งไปอีกชั่วอายุหนึ่งหรือหลายชั่วอายุขัย เช่น

- ข้าวพันธุ์พื้นเมืองในพื้นที่ที่มีภาวะเครียดมีความถี่ของสายพันธุ์ทนทานสูง (ทนดินกรดจัด ทนแมลงศัตรู ทนต่อดินต่าง ทนแล้ง ปรับตัวต่อน้ำลึก ฯลฯ)
- วัชพืชดื้อสารกำจัดวัชพืช เกิดจากการกลายพันธุ์ในวัชพืชเพียง 1 ต้น เมื่อเราใช้สารกำจัดวัชพืชต่อไปอีกเรื่อย ๆ พวกที่ไม่ทนทานถูกฆ่าตายไปหมด เหลือแต่ลูกหลานของต้นที่ดื้อสารกำจัดวัชพืช
- ข้าวป่าที่แลกเปลี่ยนยีนได้ลักษณะมาจากข้าวปลูก เช่น การไม่มีหาง เมล็ดไม่ร่วง ไม่ไวต่อช่วงแสง เมล็ดเป็นข้าวเหนียว ฯลฯ

ดังที่ได้กล่าวมาแล้วข้างต้นการปรับตัว (adaptation) เป็นหนึ่งในคำศัพท์ 2 คำ ที่ได้มีการบัญญัติขึ้นมา เพื่อความชัดเจนในการศึกษาการตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมของสิ่งมีชีวิต ในต่างมาตราส่วนและต่างมิติเวลา

6 การศึกษาการตอบสนองและการปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมของประชากรหรือกลุ่มพืชที่มีพันธุกรรมที่หลากหลายในหลายชั่วอายุขัย โดยมีการเปลี่ยนแปลงความถี่ของลักษณะพันธุกรรมแต่ละแบบจากชั่วอายุหนึ่งไปอีกชั่วอายุหนึ่ง หรือหลายชั่วอายุขัย การเปลี่ยนแปลงนี้มีศัพท์เฉพาะเรียกว่า Adaptation ซึ่งในที่สุดอาจมีวิวัฒนาการแยกไปเป็นอีกสปีชีส์หนึ่ง

7 การศึกษาการตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมของพืชแต่ละต้นหรือสัตว์แต่ละตัว (individual/organism) สามารถวัดและศึกษารายละเอียดการเปลี่ยนแปลงในระดับ ต้นพืช เนื้อเยื่อ เซลล์ ออร์แกเนลล์

โมเลกุล จนถึงโปรตอนและอิเล็กตรอน ภายในชั่วอายุขัยหนึ่ง ๆ หรือในมิติเวลาของแต่ละมาตราส่วน เรียกว่า Acclimation

มิติเวลาและมาตราส่วนของการตอบสนองต่อภาวะเครียดดังกล่าวนี้มีความสำคัญในการ จำแนกแจกแจงลักษณะของการปรับตัวต่อภาวะเครียดใน 3 ลักษณะ คือ

- 1) การทน (tolerance) หมายถึง อัตราของกระบวนการชีวภาพที่ไม่ถูกรบกวนจาก สภาพแวดล้อมที่ถือว่าเป็นภาวะเครียดสำหรับพืชหรือกระบวนการอื่น เรียกว่าความทนทาน ต่อภาวะที่เครียดของพืช
- 2) การหลีกเลี่ยง (avoidance) คือการปรับตัวโดยการเปลี่ยนแปลงทางกายวิภาค ทาง สัณฐาน หรือทางสรีรวิทยาเพื่อให้กระบวนการชีวภาพที่สำคัญไม่ต้องตกอยู่ในภาวะ เครียด เช่น
 - พืชทนแล้งปรับตัวโดยการหยั่งรากลึกเพื่อให้ได้น้ำพอเพียงและไม่ต้องอยู่ในสภาพ ขาดน้ำ
 - ภาวะเครียดจากการขาดน้ำที่รากส่งสัญญาณให้ปิดปากใบเพื่อลดการสูญเสียน้ำโดย การคายน้ำ ช่วยหลีกเลี่ยงการขาดน้ำ
 - ต้นข้าวที่ขึ้นอยู่ในน้ำขังปรับตัวโดยการสร้างท่อน้ำในลำต้น (aerenchyma) เพื่อ การลำเลียงออกซิเจนจากใบที่อยู่เหนือน้ำส่งไปยังรากให้หายใจได้โดยไม่ขาด ออกซิเจน
 - ต้นถั่วในสภาพที่ขาดไนโตรเจน (Nitrogen, N) กระตุ้นให้เกิดปมและพัฒนากระบวนการตรึงไนโตรเจนกับแบคทีเรียปมรากถั่วเพื่อหลีกเลี่ยงการขาดไนโตรเจน

ภาวะเครียดจึงอาจเกิดขึ้นในบางส่วนของต้นพืชเพื่อเป็นการส่งสัญญาณในการปรับตัว ช่วยในการหลีกเลี่ยงภาวะเครียดของส่วนอื่นหรือพืชทั้งต้น

- 3) การหนี (escape) ส่วนใหญ่ใช้กับการปรับตัวของพืชทั้งต้นที่เร่งออกดอกเพื่อรักษา ฝักพันธุ์ก่อนที่ภาวะเครียดจะมาถึง เช่น การสุกแก่และเก็บเกี่ยวได้ก่อนหมดฤดูฝนใน พืชที่อาศัยน้ำฝนหรือมีดอกบานในช่วงก่อนฝนแล้ง เช่น ถั่วเขียวหรือถั่วเหลืองพันธุ์ นครสวรรค์ 1 ที่เร่งออกดอกและสุกแก่เก็บเกี่ยวได้ภายในเวลาเพียง 70-75 วัน (เทียบกับ 90-120 วัน ในพืชไร่ทั่วไป)

ภาวะเครียดหมายถึงปัจจัยในภาวะแวดล้อม ซึ่งส่วนหนึ่งอยู่นอกต้นพืช (ภาวะเครียดนอกพืช) แต่เนื่องจากมิติและมาตราที่หลากหลายในพืชแต่ละต้น การตอบสนองต่อภาวะเครียดโดยการปรับตัวในส่วนหนึ่งของต้นพืชอาจช่วยให้อีกส่วนหนึ่งหรือกระบวนการหนึ่งหลีกเลี่ยงภาวะเครียดนั้นไปได้ บางครั้งจึงจำเป็นต้องพึงพิชหรือจำแนกภาวะเครียดในต้นพืชของแต่ละกระบวนการ และส่วนของต้นพืชให้ชัดเจนออกไปจากภาวะเครียดภายนอก ประเด็นนี้ได้รับการแจกแจงและอธิบายให้ชัดเจนในเรื่องของธาตุอาหารพืช ซึ่งในการศึกษาจำเป็นต้องมีการชี้ให้ชัดเจนว่าพืชเกิดสภาวะเครียดที่ไหน เช่น

- ความต้องการภายนอก (external requirement) คือระดับความต้องการธาตุอาหารในดินที่รากพืชสามารถดูดขึ้นไปได้
- ความต้องการภายในเฉพาะเนื้อเยื่อที่อาจแตกต่างกันตามชนิดและบทบาทของเนื้อเยื่อนั้น ๆ (specific functional requirement)

ความแปรปรวนเป็นประเด็นสำคัญอีกประเด็นหนึ่งในการศึกษาภาวะเครียดในพืช

1. ความแปรปรวนในธรรมชาติของภาวะแวดล้อมที่มีการเปลี่ยนแปลงไปตามฤดูกาลและแตกต่างกันเชิงพื้นที่ ทำให้ส่วนต่าง ๆ ของพืชได้รับผลกระทบจากภาวะแวดล้อมต่าง ๆ กัน เช่น
 - ใบพืชที่อยู่ในทรงพุ่มได้รับแสงที่ความเข้มต่ำกว่าใบที่อยู่ด้านบนของทรงพุ่ม
 - ชั้นดินต่างกันมีน้ำและธาตุอาหารต่าง ๆ ในปริมาณต่างกัน
 - รากพืชที่ขาดออกซิเจนเพราะอยู่ในดินขังน้ำแต่ใบที่ไม่ขาดออกซิเจนเพราะชูอยู่ในอากาศ
2. ความแตกต่างและแปรปรวนในพืชด้วยขั้นตอนพัฒนาการในพืชที่มีความแปรปรวนในความอ่อนแอหรือทนทานต่อภาวะเครียดไปตามอายุขัยและระยะของพัฒนาการ เช่น ระยะดอกบานที่ค่อนข้างอ่อนแอต่อภาวะแล้ง

1.4 การตอบสนองทางสรีรวิทยาต่อภาวะเครียดของพืช

เมื่อพืชอยู่ในภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ทั้งในภาวะแวดล้อมทางกายภาพ เคมีและชีวภาพ ทำให้เกิดความเครียดและมีกลไกในการตอบสนองโดยการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยา การจำแนกแจกแจงลักษณะของการปรับตัวต่อภาวะเครียดใน 3 ลักษณะข้างต้นทำให้สามารถจำแนกพืชจากการตอบสนองดังกล่าวออกได้เป็น 4 ประเภท (Osmond *et al.*, 1987) (ภาพที่ 1.2)

1. พืชที่มีการตอบสนองแบบทนทาน

คือพืชที่เมื่อเกิดภาวะเครียดในภาวะที่สามารถรักษากิจกรรมทางสรีรวิทยาต่าง ๆ ให้อยู่ในระดับที่สูงได้ เมื่อเจอภาวะเครียดที่ไม่รุนแรง แต่กระบวนการต่าง ๆ จะลดลง เมื่อพืชอยู่ในภาวะเครียดที่รุนแรงมากขึ้นกว่าเดิม กล่าวคือ พืชชนิดนั้นมีการปรับตัวต่อภาวะเครียดโดยใช้การทนทาน

2. พืชที่มีการตอบสนองแบบต้านทาน

คือพืชที่สามารถปรับตัวหรือโครงสร้างต่าง ๆ ของพืชเองเมื่ออยู่ในภาวะที่ไม่เหมาะสม และทำให้พืชนั้นสามารถมีชีวิตอยู่รอดจากภาวะที่ไม่เหมาะสมนั้น ๆ ได้ต่อไป พืชที่ตอบสนองแบบนี้สามารถมีการปรับตัวแบบหลีกเลี่ยงต่อภาวะเครียดได้

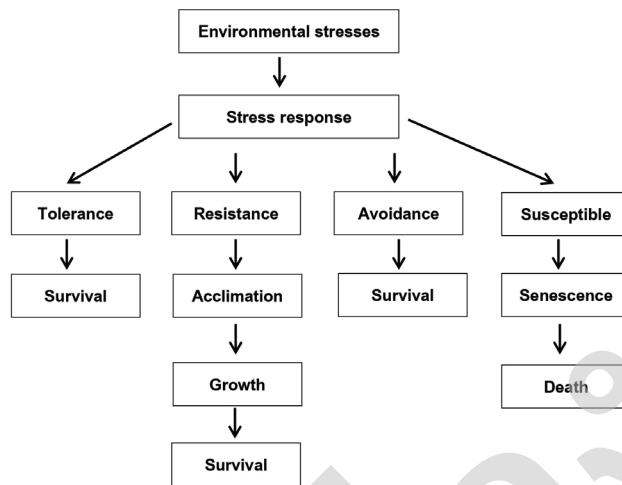
3. พืชที่มีการตอบสนองแบบหลีกเลี่ยง

คือพืชที่ลดกระบวนการทางสรีรวิทยาลงทันทีเมื่ออยู่ภาวะเครียดนั้น ๆ และทำให้พืชเข้าสู่ระยะการพักตัวหรือมีการเจริญเติบโตช้าลงเพื่อหลีกเลี่ยงภาวะที่ไม่เหมาะสม แต่พืชสามารถตายได้ถ้าภาวะเครียดนั้นมีความรุนแรงและยาวนานมาก พืชที่ตอบสนองแบบนี้มีการปรับตัวแบบหลีกเลี่ยงหรือการหนี แต่ไม่สามารถตอบสนองแบบทนทานหรือต้านทานได้

4. พืชที่มีการตอบสนองแบบอ่อนแอ

คือพืชที่ไม่สามารถทนต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโตได้ในทันที ทำให้พืชที่ขึ้นอยู่ในภาวะแวดล้อมนั้น ๆ แก่ (senescence) และตายอย่างรวดเร็วในที่สุด พืชชนิดนี้ไม่สามารถปรับตัวให้เกิดการทน การหลีกเลี่ยง หรือการหนีได้เลย

ซึ่งในบางกรณีการตอบสนองชนิดต่าง ๆ ของพืชในสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมนี้ไม่สามารถแยกออกจากกันอย่างชัดเจนว่าเป็นการตอบสนองชนิดใด เนื่องจากลักษณะการตอบสนองเป็นแบบคาบเกี่ยวกันอยู่หรืออาจเกิดได้หลายอย่างในเวลาเดียวกัน เนื่องจากกระบวนการทางสรีรวิทยานั้นเกิดได้ในขณะเดียวกันหลาย ๆ กระบวนการพร้อมกัน



ภาพที่ 1.2 การตอบสนองของพืชชนิดต่าง ๆ โดยการปรับตัวเมื่อเกิดภาวะเครียดเนื่องจากการเจริญเติบโตอยู่ภายใต้สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม
ที่มา: Nilsen and Orcutt (1996)

จากการศึกษาและวิจัยในปัจจุบันมีความก้าวหน้ามากในเรื่องของเทคโนโลยี เช่น งานวิจัยทางด้านข้าว ที่พบว่าพื้นที่ปลูกข้าวในโลกส่วนมากพบปัญหาที่ไม่สามารถคาดการณ์ได้ตลอดเวลา ทำให้ผลผลิตของข้าวตกต่ำไม่เพียงพอต่อการบริโภคของประชากรโลก จึงมีการทดสอบการตอบสนองของข้าวพันธุ์ต่าง ๆ เมื่อปลูกในสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ทั้งนี้เพื่อนำองค์ความรู้ดังกล่าวไปใช้ในกระบวนการปรับปรุงพันธุ์ข้าว ให้สามารถเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตได้ในสภาพแวดล้อมที่มีปัญหา เช่น การทดสอบพันธุ์ข้าวทนแล้ง ทนเค็ม ทนน้ำท่วม ทนร้อน การขาดธาตุอาหารและธาตุอาหารเป็นพิษ (ภาพที่ 1.3) เพื่อเตรียมรับมือกับการเปลี่ยนแปลงของสภาพอากาศในปัจจุบัน