

ตรวจเอกสาร

1. ความสัมพันธ์ของน้ำกับพืช

โดยทั่วไปในดินพืชมีน้ำเป็นส่วนประกอบประมาณ 70-90 เปอร์เซ็นต์ (สัมฤทธิ์, 2537) รากพืชดูดน้ำจากดินซึ่งมีความชื้นสูงกว่าในบรรยากาศ น้ำจึงเคลื่อนที่จากรากสู่ลำต้น ใบ และบรรยากาศ การเคลื่อนที่ของน้ำนี้อธิบายได้โดยหลักการของพลังงานศักย์ของน้ำ (water potential) ซึ่งจะเคลื่อนที่จากที่มีพลังงานสูงไปสู่ที่มีพลังงานต่ำ โดยพลังงานศักย์ของน้ำนั้นขึ้นกับค่าความบริสุทธิ์ โดยน้ำบริสุทธิ์ศักย์ของน้ำเท่ากับศูนย์ที่สภาพมาตรฐานน้ำในดินพืชและในดินมักเป็นน้ำไม่บริสุทธิ์ ดังนั้นจะมีศักย์ของน้ำต่ำกว่าศูนย์

ศักย์ของน้ำในพืชเป็นผลมาจากหลายองค์ประกอบ (Maynard and David, 1987) ดังสมการ

$$w = m + s + p + z$$

m = matrix potential

s = osmotic potential

p = turgor potential

z = gravitation potential

น้ำในดินจะถูกดูดโดยรากส่งไปยังลำต้น ใบ ซึ่งเป็นผลจากความดันที่แตกต่างกันจากความดันรากและใบ เมื่อใดก็ตามที่มีอัตราการสูญเสียน้ำโดยการคายน้ำ ก็จะมีการดูดน้ำโดยราก น้ำในดินที่พืชสามารถดูดไปใช้ได้เรียกว่า น้ำที่เป็นประโยชน์ (available water) ซึ่งมีอยู่ระหว่างระดับความชื้นในดินที่อิ่มตัว (field capacity, FC) มีค่าศักย์ของน้ำในดินประมาณ -0.01 ถึง -0.02 MPa (1 MPa = 10 bars) และจุดเหี่ยวถาวร

(permanent wilting point, PWP) มีค่าศักย์ของน้ำในดินประมาณ -1.0 ถึง -2.0 MPa (เฉลิมพล, 2535; Maynard and David, 1987; Nyle, 1974)

2. ความเครียดเนื่องจากการขาดน้ำ

Drought stress เกิดขึ้นเมื่อน้ำที่เป็นประโยชน์ในดินลดลง และสภาพบรรยากาศเป็นสาเหตุต่อเนื่องของการสูญเสียน้ำโดยการคายน้ำและการระเหย การขาดน้ำอาจเกิดขึ้นในช่วงสั้นหรือครอบคลุมเป็นระยะเวลานาน (Maynard and David, 1987) จนทำให้ขบวนการทางสรีระของพืชเสียหาย (Turner and Kramer, 1980) ถ้ายังมีการขาดน้ำต่อไปอีกพืชอาจจะตายได้ ซึ่งผลกระทบของการขาดน้ำต่อพืชจะรุนแรงเพียงใดขึ้นอยู่กับปัจจัยต่างๆ ดังนี้ (อัจฉรา, 2530)

1. คุณสมบัติของดิน ดินที่อุ้มน้ำดีจะทำให้การขาดน้ำไม่เกิดขึ้น ถึงแม้ฝนจะไม่ตกหลายวัน หรือถ้าระดับน้ำใต้ดินสูงพืชสามารถนำมาใช้ประโยชน์ได้ ก็จะไม่แสดงอาการขาดน้ำ
2. อุณหภูมิ มีผลต่อการขาดน้ำของพืช การคายน้ำจะสูงตามอุณหภูมิที่เพิ่มขึ้น
3. ระยะเวลาของการขาดน้ำนานแค่ไหน
4. ระยะการเจริญเติบโตของพืช พืชมีความต้องการน้ำในระยะต้นกล้าในปริมาณน้อย แต่ถ้าขาดน้ำพืชจะไม่สามารถทนทานได้ และถ้าขาดรุนแรงจะตายได้ ระยะที่ขาดน้ำแล้วทำให้ผลผลิตของพืชลดลง เรียก "ระยะวิกฤต" มักเป็นระยะออกดอก และระยะเติมอาหารให้เต็มเมล็ด
5. ชนิดของพืช ในพืชแต่ละชนิดมีความต้องการน้ำแตกต่างกัน การปลูกพืชในเขตแห้งแล้งควรเลือกพืชที่ทนแล้ง เช่น มีกลไกลดการคายน้ำ (มีไขและเมื่อกระทบแล้งแล้วม้วนใบ) มีระบบรากลึก และสามารถทนตัวได้

3. การขาดน้ำที่มีผลต่อ source

การขาดน้ำจะลดขนาดของรูปากใบ ทำให้คาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปในใบได้น้อยลง การจับคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_3 มีการผลิต PGA (3-phosphoglyceric

acid) เป็นตัวแรก เคยต้องใช้ $50 \mu\text{LCO}_2/\text{Lair}$ ในการผลิต เมื่อเทียบกับพืช C_4 ซึ่งใช้น้อยกว่า คือ ประมาณ $5 \mu\text{LCO}_2/\text{Lair}$ ที่แตกต่างกันเพราะอัตราการ photorespiration ในพืชทั้งสองต่างกัน ระหว่างที่มีการขาดน้ำในพืช C_3 คาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปที่ mesophyll ลดลง แต่ photorespiration ไม่ได้ลดลง จะมีผลต่อ photorespiration รวม ซึ่งมีการนำคาร์บอนมาใช้ในสัดส่วนที่สูง เป็นผลให้เกิดการขาดแคลนคาร์บอน พบว่าช่วงที่มีการขาดน้ำคาร์บอนที่เปลี่ยนไปเป็นองค์ประกอบของกรดอะมิโนมากขึ้น ซึ่งสภาพปกติจะผลิตกรดอินทรีย์และน้ำตาล แต่ในสภาพขาดน้ำมีการแข่งขันกันใช้ carbon skeleton ระหว่าง alanine synthesis และ glycolate pathway เพิ่มขึ้น คาร์บอนก็จะถูกใช้สังเคราะห์ glycine จนมีความเข้มข้นสูงขึ้น (Redshaw and Miedner, 1982) จะมีผลต่อการลดลงของ photosynthate ที่จะนำไปใช้ในการลำเลียงไปยังอวัยวะต่าง ๆ ลดลง (Siri, 1993) สาเหตุอีกประการหนึ่งเกิดจากระดับของคลอโรพลาสต์ที่สามารถทำงานได้ลดลง และการสร้างคลอโรพลาสต์ใหม่ต้องใช้เวลานาน (12-15 ชั่วโมง) (Boyer, 1971) การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวเกี่ยวข้องกับ การลดลงของ electron transport และ photophosphorylation (Wardlaw, 1967) ทำให้ขาดพลังงานเพื่อใช้ในกิจกรรมต่างๆของพืช (เฉลิมพล, 2535 และ Baggers *et al.*, 1976) เช่น การสังเคราะห์โปรตีนลดลง ทำให้สร้างเอนไซม์ได้น้อย หรือมีอัตราการสูญเสียเอนไซม์เพิ่มขึ้น โดยเฉพาะการทำงานของ nitrate reductase ซึ่งมีความสัมพันธ์กับการขนส่ง nitrate ในท่อน้ำลดลง ผลที่ตามมาคือ ขาดสารเริ่มต้นในการสร้างกรดอะมิโนและโปรตีน (Shaner and Boyer, 1976) เพื่อที่จะใช้สร้างอวัยวะต่างๆของพืช

4. การขาดน้ำที่มีผลต่อ sink

ผลกระทบของการขาดน้ำที่มีต่ออวัยวะที่รับอาหารจาก source คือ การสูญเสียความเต่ง ซึ่งมีผลกระทบทำให้อัตราการขยายเซลล์ไม่เกิดขึ้น และท้ายที่สุดขนาดเซลล์ไม่เพิ่มขึ้น (Maynard and David, 1987) เมื่อผนังเซลล์ไม่ขยายขนาดจะทำให้การแบ่ง

เซลล์ไม่เกิดขึ้น จึงไม่มีการพัฒนาของอวัยวะต่างๆเพื่อใช้ในการเจริญเติบโตและการสืบพันธุ์ (Hsiao, 1973)

5. ผลของการขาดน้ำที่มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืช

5.1 การเจริญทางลำต้น

5.1.1 ใบ

จากการขาดน้ำที่มีผลต่อ sink ทำให้พื้นที่ใบไม่เพิ่มขึ้น (Acevedo *et al.*, 1979) ซึ่งจะส่งผลกระทบต่อกิจกรรมของ source คือ photosynthate ที่จะนำมาใช้ในการลำเลียงไปยังอวัยวะต่าง ๆ ลดลง (Siri, 1993) การขาดน้ำยังมีผลต่อฮอร์โมน คือ ABA ที่มีอิทธิพลต่อการเกิด Ethylene ซึ่งมีความสัมพันธ์ชักนำให้เกิดการเสื่อมและการร่วงของใบ การเสื่อมของใบในช่วงสั้นนี้มีผลต่อการเจริญเติบโตของพืช โดยจะเคลื่อนย้ายคาร์โบไฮเดรตและสารประกอบไนโตรเจนเพื่อใช้สร้างเมล็ด หรือรักษาการเจริญเติบโตไว้ ดังนั้นการเสื่อมจึงจำเป็นสำหรับการพัฒนาพืชภายใต้สภาพขาดน้ำที่จะจำกัดอาหารที่ได้รับจากการสังเคราะห์แสงให้เพียงพอต่อการมีชีวิตของพืช (Singh *et al.*, 1973)

5.1.2 ลำต้น

เมื่อ sink ได้รับผลกระทบจากการขาดน้ำ จึงไม่มีการยืดขยายลำต้น (Predhan *et al.*, 1973) รวมทั้งการพัฒนาของ source ได้รับความเสียหาย อาหารที่ส่งมาให้ลำต้นเพื่อการสร้างเซลล์ใหม่น้อย การแตกกอของข้าวจึงลดลง (สุรศักดิ์, 2533 และ Grama, 1991)

5.1.3 ราก

การเจริญของรากจะสูงสุดในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น โดยจะมีความลึกมากกว่าความหนาแน่นรวม (Ghildyal and Tomar, 1982) แต่ในสภาพขาดน้ำระบบรากจะเพิ่มทั้งความหนาแน่นและความลึก เพื่อหาน้ำในดินที่ระดับลึกลงไป (Passioura,

1982) แต่อย่างไรก็ตามจากการลดลงของการพัฒนา source และ sink ดังที่กล่าวแล้ว ก็มีผลทำให้การเจริญของรากลดลง (เฉลิมพล, 253๖)

5.1.4 สืบสวนรากต่อต้าน

ในสภาพขาดน้ำปลายรากพืช (root tip) จะมีความไวต่อ soil water potential ที่ลดต่ำลง ดังนั้นปลายรากจึงปรับตัวโดยผลิต cytokinin ลดลง ทำให้ cytokinin ที่ส่งไปยังลำต้นมีปริมาณน้อย การเจริญทางลำต้นจึงลดลง (Eavis and Taylor, 1979) ส่งผลให้สืบสวนรากต่อต้านสูงขึ้น (IRRI, 1976)

5.2 การเจริญทางสืบพันธุ์

5.2.1 ระยะกำเนิดช่อดอก

การขาดน้ำในระยะนี้ทำให้อัตราการกำเนิดช่อดอกและการยึดตัวของช่อดอกผ่านใบธงช้าลง ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากใบธงเสียหาย (O'Toole and Namuco, 1983) จากการพัฒนา source และ sink ถูกจำกัด

5.2.2 ระยะออกดอก

ในข้าวถ้าขาดน้ำในระยะสร้าง gametes ระยะ anthesis และระยะผสมเกสร จะทำให้การเจริญของดอกลดลง 50-60 เปอร์เซ็นต์ (O'Toole and Chang, 1979) จากการศึกษาข้าวพันธุ์ IRAT 13 และ 63-83 พบว่าเมื่อใบธงมีค่า leaf water potential เท่ากับ -1.4 MPa จะทำให้เกสรตัวผู้แตกออก 80 เปอร์เซ็นต์ แต่ถ้าลดลงเป็น -2.0 MPa เกสรจะไม่แตกออกมากกว่า 60 เปอร์เซ็นต์ นอกจากนี้เกสรจะร่วงและจำนวนเกสรมีความงอกต่ำ (Ehanayake et al., 1990) เพราะในระยะดังกล่าวต้องใช้ photosynthate ในการสร้างและขยายเซลล์ในปริมาณมาก ซึ่งพบว่าอัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายน้ำ และ leaf water potential จะสูงกว่าระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

5.2.3 องค์ประกอบผลผลิต

ช่วงที่ข้าวไวต่อการขาดน้ำมากที่สุดคือ ระยะการสร้าง gametes และ anthesis มีผลทำให้จำนวนดอกลดลง และมีเปอร์เซ็นต์เมล็ดลีบเพิ่มขึ้น ถ้าขาดน้ำช่วงกำเนิดช่อดอกจะทำให้จำนวนเมล็ดต่อรวงต่ำ ถ้าขาดน้ำในช่วงกำเนิดช่อดอกมีผลทำให้ดอกเป็นหมันเพิ่มขึ้น 25-30 เปอร์เซ็นต์ ทำให้จำนวนเมล็ดต่อรวงลดลง (O'Toole and Namuco, 1983) การขาดน้ำช่วงเติมอาหารให้เต็มเมล็ดทำให้น้ำหนักเมล็ดลดลง (Rossana, 1996) ข้าวพันธุ์ IR8 และ H4 ถ้าขาดน้ำในช่วงนี้จะทำให้น้ำหนัก 100 เมล็ดลดลง อาจเป็นผลมาจากการเคลื่อนย้ายและการถ่ายเทสารอาหารไปตามส่วนต่างๆ ของต้นไม่เป็นไปตามปกติ (De Datta *et al.*, 1973) เนื่องจาก source และ sink ได้รับความเสียหาย

5.2.4 ผลผลิต

การขาดน้ำในระยะข้าวแตกกอจะทำให้ผลผลิตลดลง จำนวนหน่อตอกลดลงทำให้ผลผลิตลดลง 17 เปอร์เซ็นต์ (ธวัชชัย, 2535) แต่พบว่าข้าวจะมีความไวต่อการขาดน้ำมากในช่วง 20 วันก่อนออกดอก และ 10 วันหลังออกดอก (Matsushima, 1962) โดยผลผลิตเมล็ดจะลดลง 30 เปอร์เซ็นต์ (ธวัชชัย, 2535) การขาดน้ำในช่วงนี้จะมีผลต่อการเติมอาหารให้เต็มเมล็ด (O'Toole, 1983 และ Ehanayake *et al.*, 1989) เกี่ยวกับความสามารถของ sink ในการรับและเก็บสะสมอาหารลดลง (Frick and Piquilato, 1987) จากการขาดน้ำมีผลต่อการสังเคราะห์แสงและการขนส่งอาหารไปที่เมล็ด รวมทั้ง shoot dry matter ที่จะถูกส่งไปยังเมล็ด ถ้าการขนส่งถูกยับยั้งการสร้างผลผลิตก็จะลดลง (Boyer, 1971) นอกจากนั้นการขาดน้ำจะทำให้เมล็ดมีการพัฒนาเพียงช่วงสั้นๆ จะมีผลต่อการสุกแก่เร็วขึ้น และขนาดของเมล็ดเล็กลง

6. การฟื้นตัว

การปรับตัวของพืชต่อสภาวะขาดน้ำ ทำได้โดยการปรับขบวนการเมตาโบลิซึมในการควบคุม osmotic potential ให้ต่ำ และความสามารถในการสะสมสารละลาย

(Lawlor and Uprety, 1993) โดยมีการสะสมน้ำตาลและสารอินทรีย์ (Premachandra *et al.*, 1992) จากการทำงานของเอนไซม์ α -amylase และ ribonuclease เมื่อความเข้มข้นของสารต่างดังกล่าวละลายใน cytoplasm มากขึ้น จะทำให้ osmotic potential ลดลงต่ำ แม้ว่าปริมาณน้ำใน cytoplasm จะน้อยลง แต่ก็จะไม่มีการสูญเสียน้ำออกไปภายนอกเซลล์ ดังนั้นจึงรักษาความเต่งไว้ได้ และเกิดความต้านทานต่อการขาดน้ำ เรียกว่า "osmotic adjustment" การปรับ osmotic มีความสัมพันธ์กับ water potential ถ้าลดลงเป็น -0.1 ถึง -0.5 MPa ต่อวัน จะเริ่มมีการปรับ ถ้าลดลง -1.0 ถึง -2.0 MPa จะปรับอย่างรวดเร็ว ช่วงแรกของการขาดน้ำความเต่งจะถูกรักษาให้เต็ม แต่ถ้ามีการขาดน้ำต่อไปผลคือสูญเสียความสามารถในการรักษาความเต่งให้เต็ม พืชก็จะเหี่ยวและตาย ดังนั้นการปรับ osmotic จะเกี่ยวข้องกับความแตกต่างของพันธุ์ เนื้อเยื่อ หรืออวัยวะต่างๆของพืชอีกด้วย (Redshaw and Miedner, 1982) ปกติความแข็งแรงของต้นพืชในการฟื้นตัวภายใต้อาการขาดน้ำ คือ มีการเหี่ยวช้า และมีการฟื้นตัวเร็ว (Murty and Ramakrishnaya, 1982) พบว่าการฟื้นตัวของพืชเมื่อพ้นสภาพขาดน้ำแล้วได้รับน้ำในปริมาณพอเหมาะนั้นเป็นสิ่งสำคัญ เพราะเป็นเครื่องแสดงให้เห็นว่าพืชนั้นจะสามารถให้ผลผลิตได้อีกหรือไม่ และความสามารถในการฟื้นตัวหลังจากได้รับการขาดน้ำ ยังเป็นลักษณะที่บอกถึงความทนทานต่อการขาดน้ำได้อีกด้วย (สุชีลา และคณะ, 2536)