

การปรับตัวของต้นกล้าข้าวบาร์เลย์  
ภายใต้สภาวะรากได้รับออกซิเจนต่ำและอุณหภูมิอากาศสูง

Seedling Barley Adaptation under Hypoxia and High Ambient Temperature

สาวิตร มีจ้อย<sup>1/</sup>

Sawit Meechoui

จ๊กรี เส้นทอง<sup>2/</sup>

Chuckree Senthong

---

ABSTRACT

Barley(*Hordeum vulgare* L.) production in Thailand is often limited by transient waterlogging. Under this condition, there is inadequate soil oxygen supply which can affect the physiological processes of barley. Physiological and morphological responses of barley seedlings to hypoxic pre-treatment and high air temperature levels were investigated. This study was conducted at Lampang Agricultural Research and Training Center, Thailand in 1999. Different waterlogged adaptation of barley genotypes; Samoeng 1, FNBL#140 and BRBRF9629, were grown in plant growth chambers which varied in diurnal air temperature; 25/15, 30/15, and 40/15 °C (day/night temperature). All barley seedlings were subjected to aerated (as control) and stagnant agar nutrient solution (as hypoxia). Hypoxic pre-treatment were exposed two times and interrupted with recovery period for 7 days. The results showed that the nodal roots/plant increased under the 1<sup>st</sup> hypoxia and had a greater value as air temperature increased. But those decreased under the 2<sup>nd</sup> hypoxia with 40/15 °C. The ability of nodal root formation was greatly affected by high temperature compared with hypoxic condition. ADH activity of all genotypes sharply increased under hypoxia with 40/15 °C. Leaf chlorophyll fluorescence under hypoxia decreased with increasing temperature. Photosynthetic rate under the 2<sup>nd</sup> hypoxia was lower than the 1<sup>st</sup> hypoxia. The shoot dry matter of FNBL #140 and BRBRF 9629 under the 2<sup>nd</sup> hypoxia and high temperature decreased greater than Samoeng 1. While the root dry matter of all genotypes increased under the 2<sup>nd</sup> hypoxia with 25-30 /15 °C. Only Samoeng 1 had sufficiently ADH activity and well photosynthetic adaptation under hypoxia and high temperature conditions.

**Key words:** barley, hypoxia, high ambient temperature, nodal roots/plant, ADH activity, photosynthetic rate, leaf chlorophyll efficiency, dry matter accumulation

---

1/ สถาบันวิจัยและฝึกอบรมการเกษตรลำปาง ตู้ ปณ.89 อ.เมือง จ.ลำปาง 52000

Lampang Agricultural Research and Training Center, P.O. Box 89, Muang district, Lampang province 52000

2/ ภาควิชาพืชไร่ คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ จ.เชียงใหม่ 50200

Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Chiang Mai University, Chiang Mai province 50200

## บทคัดย่อ

การปลูกข้าวบาร์เลย์ (*Hordeum vulgare* L.) ในพื้นที่นาของประเทศไทย มักจะพบกับปัญหาของสภาพดินแฉะเป็นเวลานาน ภายหลังจากการให้น้ำในแปลงนา มีผลทำให้รากข้าวบาร์เลย์ได้รับออกซิเจนไม่พอเพียงพอ (hypoxia) โดยเฉพาะอย่างยิ่งในระยะกล้าที่มีสภาพอากาศร้อน ซึ่งจะส่งผลกระทบต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาของข้าวบาร์เลย์ ดังนั้นจึงได้ศึกษาการปรับตัวของต้นกล้าข้าวบาร์เลย์ ที่ได้รับอิทธิพลร่วมกันของสภาวะ hypoxia กับอุณหภูมิสูงในรอบวัน โดยปลูกข้าวบาร์เลย์พันธุ์สะเมิง 1 และสายพันธุ์ FNBL5 #140 และ BRBRF 9629 ทั้งในสารละลายอาหารที่ปั๊มอากาศให้ตลอดเวลา และในสารละลายอาหารที่เกิดสภาวะ hypoxia สองครั้ง โดยมีระยะเวลาฟื้นตัว 7 วัน หลังจากสิ้นสุดสภาวะ hypoxia ครั้งแรก ได้ทำการทดลองในตู้ควบคุมการเจริญเติบโตของพืช ที่กำหนดอุณหภูมิในรอบวันแตกต่างกัน 3 ระดับ คือ 25/15, 30/15 และ 40/15 °ซ (อุณหภูมิกลางวัน / กลางคืน) ผลการทดลองพบว่า ข้าวบาร์เลย์สร้างรากชุดที่สองเพิ่มมากขึ้น ในขณะที่เกิดสภาวะ hypoxia ครั้งแรก และจะเพิ่มขึ้นอีกเมื่อระดับอุณหภูมิสูงขึ้น สำหรับสภาวะ hypoxia ที่เกิดขึ้นในครั้งที่สอง จะทำให้จำนวนรากชุดที่สองลดลง โดยเฉพาะที่อุณหภูมิ 40/15 °ซ กิจกรรมของเอนไซม์ ADH ในรากเพิ่มสูงขึ้นในช่วงเกิดสภาวะ hypoxia โดยเฉพาะเกิดครั้งที่สองที่ระดับอุณหภูมิ 40/15 °ซ สายพันธุ์ BRBRF 9629 มีกิจกรรมของเอนไซม์ ADH ที่ต่ำกว่าและเกิดต่อเนืองยาวนานกว่าพันธุ์อื่น ข้าวบาร์เลย์ทุก

พันธุ์มีอัตราการสังเคราะห์แสง และประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรพลาสต์ ลดลงในสภาวะเกิด hypoxia ร่วมกับอุณหภูมิสูง สำหรับสภาวะ hypoxia ที่เกิดเป็นครั้งที่สอง มีผลกระทบต่ออัตราการสังเคราะห์แสงน้อยกว่าสภาวะ hypoxia ที่เกิดในครั้งแรก ปริมาณน้ำหนักรากแห้งของสายพันธุ์ FNBL5 #140 และ BRBRF 9629 ลดลงถึง 60% เมื่อเปรียบเทียบกับพันธุ์สะเมิง 1 ที่ลดลงเพียง 40% ในสภาวะ hypoxia ที่เกิดขึ้นเป็นครั้งที่สองที่อุณหภูมิ 40/15 °ซ นอกจากนี้ ปริมาณน้ำหนักรากแห้งของข้าวบาร์เลย์ทุกพันธุ์เพิ่มสูงขึ้นในสภาวะ hypoxia ที่เกิดขึ้นในครั้งที่สองที่อุณหภูมิ 25-30/15 °ซ พันธุ์สะเมิง 1 เพียงพันธุ์เดียวที่มีกิจกรรมเอนไซม์ ADH พอเพียงพอสำหรับการรักษาระบบรากให้อยู่รอด และสามารถปรับประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงได้ใกล้เคียงกับสภาพปกติได้ดีที่สุด

คำหลัก : ข้าวบาร์เลย์ สภาวะรากได้รับออกซิเจนต่ำ อุณหภูมิอากาศสูง จำนวนรากชุดที่สองต่อต้น กิจกรรมเอนไซม์ ADH อัตราการสังเคราะห์แสง ประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรพลาสต์ที่ไป การสะสมน้ำหนักราก

## คำนำ

ปัญหาการปลูกข้าวบาร์เลย์ในสภาพนา คือดินอุ่มน้ำนานเกินไป ทำให้ออกซิเจนในช่องว่างระหว่างเม็ดดินเหลือน้อยมาก หรือไม่มีเลย โดยเฉพาะในสภาวะอุณหภูมิอากาศที่สูงขึ้น ยิ่งทำให้ปริมาณออกซิเจนในดินที่รากพืชใช้หายใจลดลงมากขึ้น สภาพเช่นนี้มีผลกระทบต่อการทำงานของราก และการดูดกินแร่ธาตุอาหาร ของราก และทำให้การเจริญเติบโตของพืชหยุดชะงัก

ในที่สุด(Drew, 1983 ; Drew and Stolzy, 1991 ; Krizek, 1982) Jongdee และ Youngsook (1993) รายงานว่า การให้น้ำแบบท่วมแปลง แล้วระบายออก มีผลทำให้ต้นกล้าข้าวบาร์เลย์ มีอาการใบล่างเหลือง ต้นแกร็น และผลผลิตต่ำไม่คุ้มทุน ปัจจุบันมีการศึกษาถึงผลกระทบของสภาวะน้ำขังระยะสั้นที่มีต่อพืชปลูกนั้นมีน้อยมาก(Kennedy *et al.*, 1992) อย่างไรก็ตาม คาดว่าการปรับตัวให้อยู่รอดของพืชน่าจะเป็นแบบสร้างความต้านทาน(acclimatic adaptation) ที่น่าจะเกี่ยวข้องกับกระบวนการสร้าง และใช้พลังงานที่เหมาะสมในสภาวะ hypoxia โดยมีโครงสร้างของรากที่เพิ่มประสิทธิภาพการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (Drew *et al.*, 1994)

การทดลองนี้มีวัตถุประสงค์ศึกษาการปรับตัวของข้าวบาร์เลย์ในระยะมี 3-4 ใบ ที่ได้รับอิทธิพลร่วมกันทั้งอุณหภูมิสูง และสภาวะ hypoxia ที่มีผลกระทบต่อเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของพืช ได้แก่ การเจริญเติบโตในส่วนราก กิจกรรมของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องในราก ประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสง ตลอดจนการสะสมน้ำหนักแห้งของต้นกล้าข้าวบาร์เลย์ โดยใช้พันธุ์ข้าวบาร์เลย์ที่ทนน้ำขังแตกต่างกัน ทั้งนี้ คาดว่าทำให้เข้าใจถึงลักษณะการปรับตัวของข้าวบาร์เลย์ให้อยู่รอด ในสภาพอุณหภูมิสูงและสภาวะ hypoxia สองครั้ง เพื่อเป็นแนวทางแก้ไขการจัดการปลูก และปรับปรุงพันธุ์ข้าวบาร์เลย์ทนน้ำขังระยะสั้นต่อไป

## อุปกรณ์และวิธีการ

กำหนดใช้พันธุ์ข้าวบาร์เลย์ที่ทนน้ำขังแตกต่างกัน 3 พันธุ์ คือ สะเมิง 1, FNBSL #140

และ BRBRF 9629 ปลูกในสารละลายอาหารตามวิธีการของ Wiengweera และคณะ (1997) กล่าวคือ แซ่เมล็ดในน้ำกลั่นที่ผสม  $0.5 \text{ mol m}^{-3}$   $\text{FeSO}_4$  นาน 3 ชั่วโมง ในสภาพที่มีอุณหภูมิอากาศ  $20^\circ\text{C}$  หลังจากนั้นเพาะเมล็ดในถุงอกใน 10% aerated nutrient solution (เติมอากาศในสารละลายอาหารตลอดเวลา) ที่บรรจุในถังโพนขนาด 20 ลิตร วางเมล็ดในถาดหลุมๆ ละ 2 เมล็ด เมื่อเมล็ดงอกจนมีใบแรกโผล่ จึงเปลี่ยนเป็น full strength aerated nutrient solution หลังจากข้าวบาร์เลย์เริ่มมี 3-4 ใบ จึงแบ่งประชากรข้าวบาร์เลย์แต่ละพันธุ์เป็นสองส่วน โดยปลูกข้าวบาร์เลย์แต่ละส่วนในถาดเพาะในสารละลายอาหารที่มีความเข้มข้นของออกซิเจนต่างกัน 2 ระดับ คือ สารละลายอาหารที่เติมอากาศตลอดเวลา(aerated nutrient solution) (ถือว่าเป็นสภาพปลูกปกติ) และสารละลายอาหารที่เป็นสภาวะรากได้รับออกซิเจนต่ำ (hypoxia stagnant agar nutrient solution) ซึ่งมีปริมาณออกซิเจนในสารละลายน้อยกว่า 0.5 ppm ตลอดจนการทดลอง ทั้งนี้ได้แสดงความเข้มข้นของออกซิเจนในสารละลายอาหารตลอดการทดลองใน Figure 1

หลังจากนั้นนำข้าวบาร์เลย์ 3 พันธุ์ที่ปลูกทั้งสองสภาพของสารละลายอาหารไปเพาะเลี้ยงในตู้ควบคุมการเจริญเติบโตของพืช (plant growth chamber : Fitotron™, SANYO Gallenkamp Plc, SGC 970 Model) ซึ่งเป็นระบบ diurnal cyclic and photoperiodic control โดยกำหนดอุณหภูมิในรอบวันของแต่ละตู้แตกต่างกัน 3 ระดับคือ 25/15, 30/15 และ 40/15 °C (day/night temperature) มีปริมาณ ambient  $\text{CO}_2 = 330 \text{ ppm}$  สำหรับปริมาณแสง

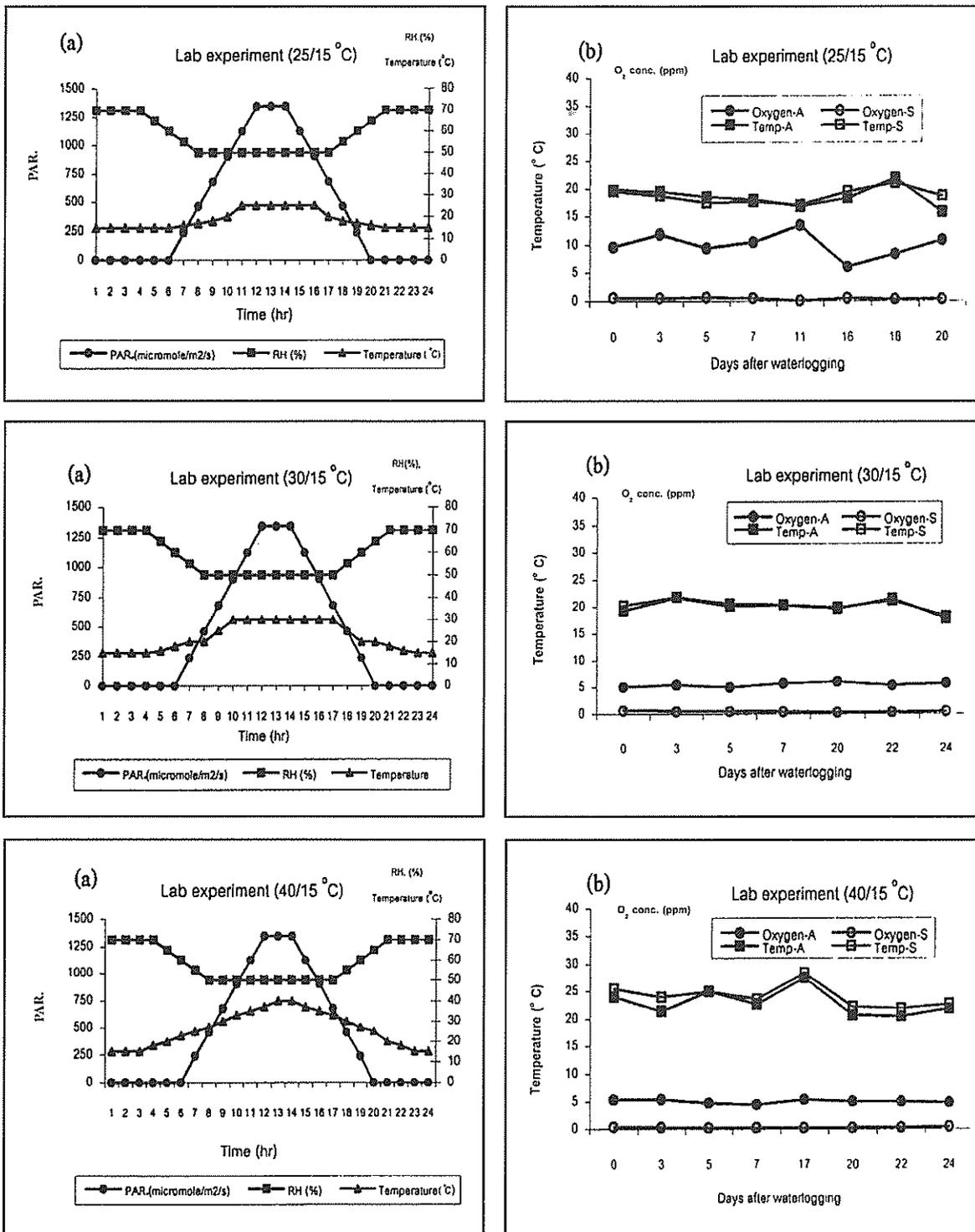


Figure 1. Oxygen concentration (ppm) and temperature in sub-experiment (a) and climatic diurnal controlled data in plant growth chamber (b) under daily maximum temperature levels; 25/15, 30/15 and 40/15°C.

Note : A and S = aerated and stagnant agar nutrient solution; PAR = photosynthetic active radiation (micromole/m<sup>2</sup>/s), and RH = Relative humidity (%)

และความชื้นอากาศและอุณหภูมิในรอบวัน ได้แสดงใน Figure 1 หลังจากนั้นทิ้งไว้ 5 วัน จึงเริ่มทดลอง

บันทึกข้อมูลต่างๆ เริ่มในช่วง 0, 3, 5, 7 วันหลังจากเริ่มทดลอง หลังจากนั้นย้ายสภาพเพาะที่มีกล้าข้าวบาร์เลย์เฉพาะที่อยู่ใน stagnant agar nutrient solution มาปลูกใน aerated nutrient solution เป็นเวลา 7 วัน (เป็นช่วงฟื้นตัว) แล้วนำกลับไปปลูกใน stagnant agar nutrient solution ใหม่อีกครั้งหนึ่ง โดยเริ่มบันทึกข้อมูลเช่นเดิมในวันที่ 0, 3, 5, 7 วันหลังจากสิ้นสุดช่วงฟื้นตัว ในการทดลองนี้ ได้แยกเป็นชุดทดลองย่อยๆ 4 ชุด ที่แตกต่างกัน เฉพาะระดับอุณหภูมิอากาศที่กำหนดไว้เท่านั้น ซึ่งแต่ละชุดทดลองย่อยกำหนดให้มี 4 ข้ำ/พันธุ์/สารละลาย มีการบันทึกข้อมูลดังนี้

1. จำนวนรากชุดที่สอง/ต้น (nodal roots/plant) โดยสุ่มต้นข้าวบาร์เลย์ จำนวน 7 ต้น/พันธุ์/ซ้ำ/ครั้ง

2. กิจกรรมของเอนไซม์ alcohol dehydrogenase(alcohol dehydrogenase activity; ADHA) (หน่วยวัด : nanomole ADH/g root fresh weight/min) โดยสุ่มรากชุดที่สองที่งอกใหม่ยาวเกิน 5 ซม. ของแต่ละพันธุ์แล้วนำมาวิเคราะห์ปริมาณเอนไซม์ โดย Bioassay ของ Greenway(1993) ทั้งนี้ ใช้จำนวน 3 ข้ำ/พันธุ์/สารละลาย/ครั้งที่บันทึก

3. ประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสง (photosynthetic efficiency) ซึ่งพิจารณาจากอัตราการสังเคราะห์แสง(photosynthetic rate) โดยใช้เครื่องมือ A portable automatic

photosynthesis measuring equipment with a PLC-4 leaf chamber (Model: LCA 4, ADC, Hoddesdon, Herts., England) และประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรฟิลล์ (leaf chlorophyll efficiency; LCE) โดยใช้เครื่องมือ Plant Efficiency Analyzer (Model : Hansatech Instruments Ltd. England) ซึ่งเป็นการวัด leaf chlorophyll fluorescence จากปฏิกิริยา Photosystem II ของกระบวนการสังเคราะห์แสง

การบันทึกประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงนี้ได้สุ่มวัดใบข้าวบาร์เลย์ที่คลี่ขยายเต็มที่(the youngest fully expanded leaves) จำนวน 4 ใบ/พันธุ์/ซ้ำ/ครั้งที่บันทึกข้อมูล วัดในช่วงเวลา 10.00-12.00 น. ในตู้เพาะเลี้ยงต้นพืช

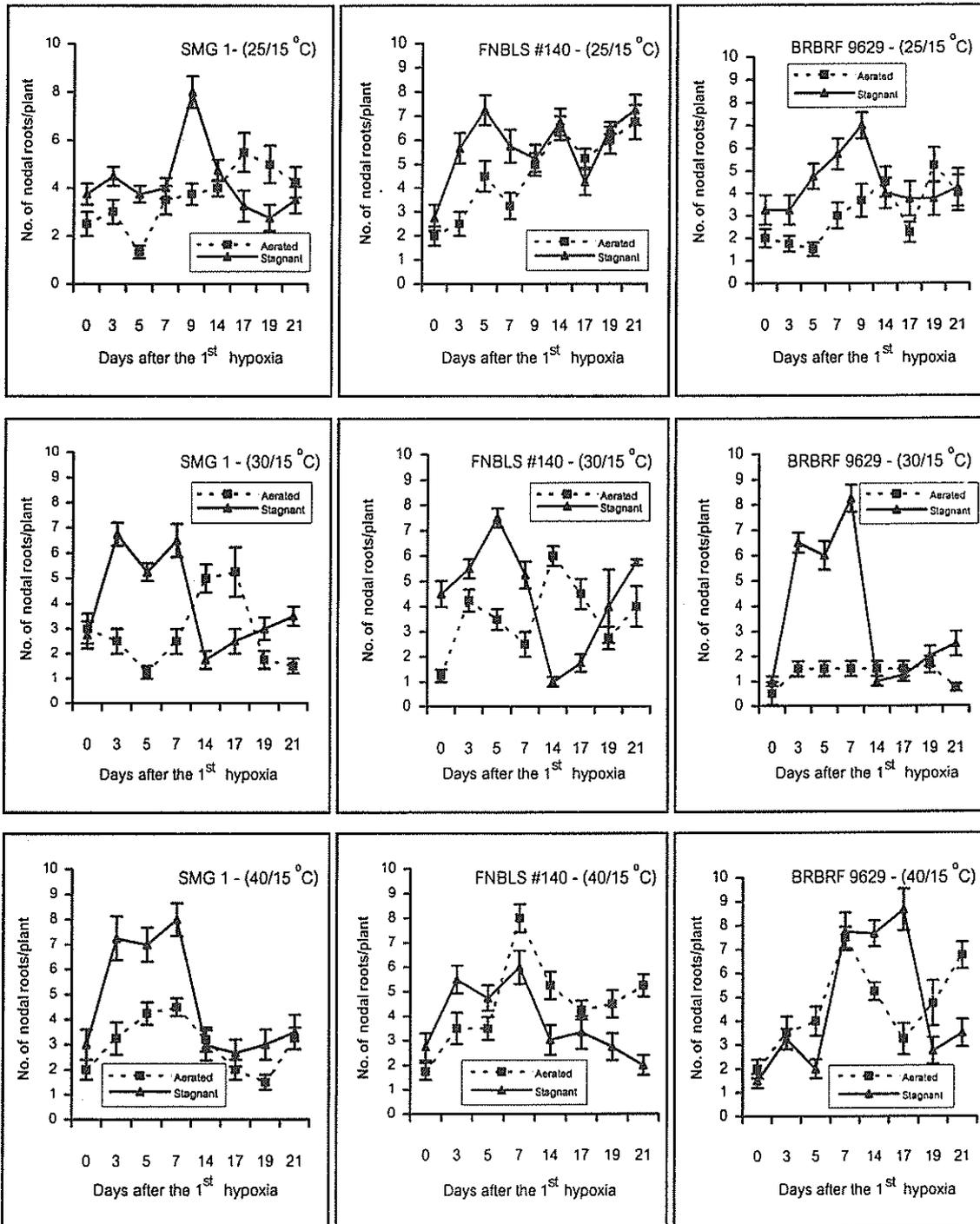
4. ปริมาณการสะสมน้ำหนักแห้งของส่วนยอดและรากข้าวบาร์เลย์ ใช้ตัวอย่างต้นข้าวบาร์เลย์ของข้อที่ 3 นำมาแยกเป็นส่วนยอดและราก นำไปอบแห้งด้วยตู้อบลมร้อนที่ 75 °ซ นาน 24 ชั่วโมง หลังจากนั้นชั่งน้ำหนักแห้งของแต่ละส่วนพืชในขณะที่ยังอุ่นอยู่

## ผลการทดลองและวิจารณ์

### ผลกระทบต่ออาการเจริญเติบโตของรากของข้าวบาร์เลย์

การสร้างจำนวนรากชุดที่สองต่อต้น

ข้าวบาร์เลย์ทุกพันธุ์มีจำนวนรากชุดที่สองต่อต้นแตกต่างกันไปตามความรุนแรงของสภาวะ hypoxia และอุณหภูมิสูงในรอบวัน (Figure 2) สภาวะ hypoxia ครั้งแรก(ช่วง 0-7 วัน) มีผลทำให้จำนวนรากชุดที่สองต่อต้นเพิ่มมากกว่าปกติ แม้ว่าแต่ละพันธุ์มีปริมาณ



**Figure 2.** The number of nodal root per plant of barley genotypes grown in aerated and stagnant agar nutrient solution under different temperature levels; 25/15, 30/15 and 40/15 °C (day/night temperature)

Note : All graphs were shown during hypoxical periods; such as the 1<sup>st</sup> hypoxia started at 0 days; the 7-14<sup>th</sup> days for the recovery period; and the 2<sup>nd</sup> of hypoxia started at the 14<sup>th</sup> days after. Each data were represented the means and standard deviations of four replications.

รากซุดที่สองต่อต้นในครั้งสุดท้ายใกล้เคียงกัน แต่มีความรวดเร็วในการเพิ่มจำนวนรากซุดที่สองต่อต้นแตกต่างกัน

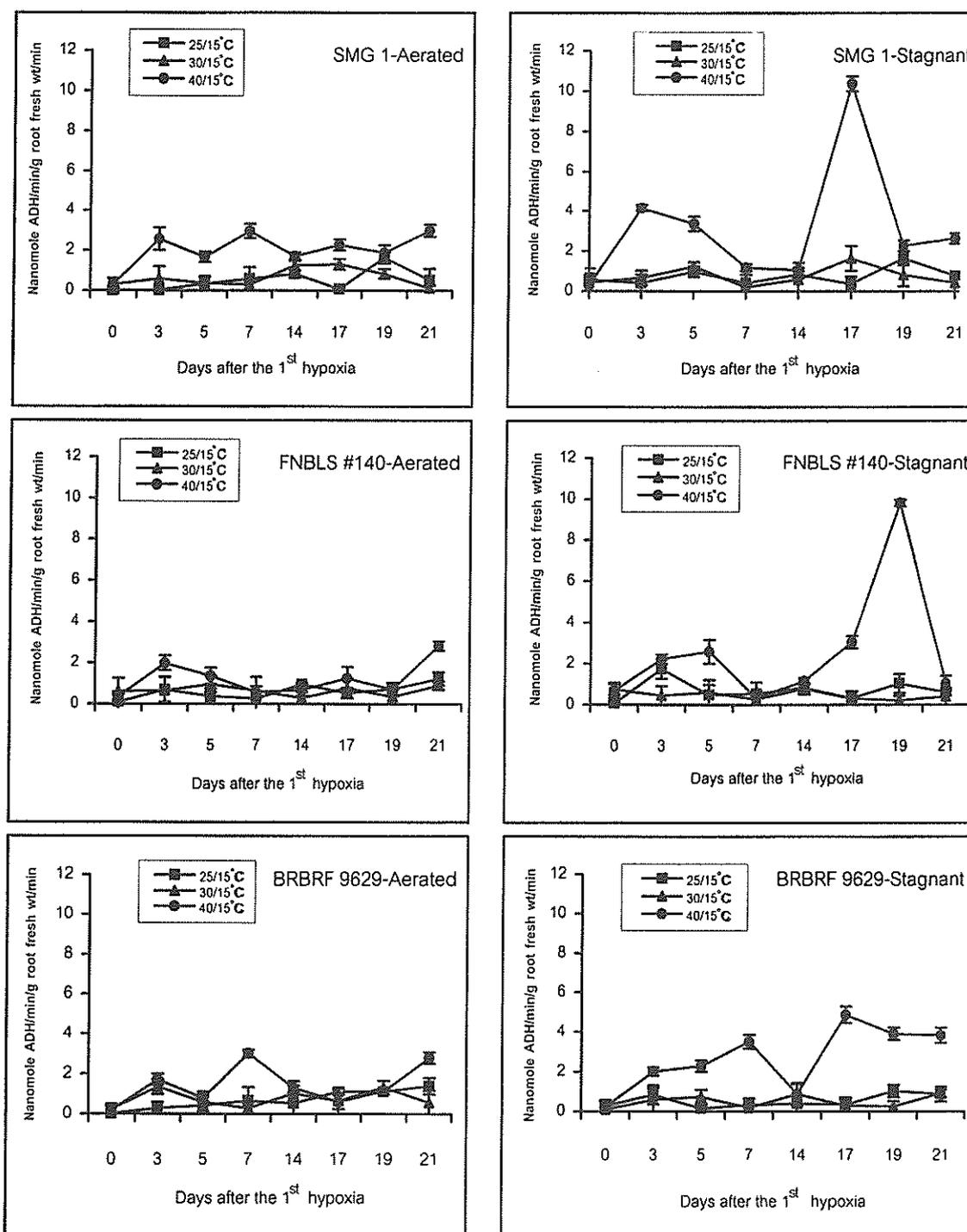
เมื่อเริ่มเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งแรก ภายใต้สภาวะอุณหภูมิที่สูงเกิน 30/15 °ซ พบว่าทุกพันธุ์โดยเฉพาะสายพันธุ์ BRBRF 9629 สร้างรากซุดที่สองต่อต้นเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็ว เป็นที่สังเกตว่าพันธุ์สะเมิง 1 สร้างรากซุดที่สองเพิ่มสูงขึ้นอย่างรวดเร็วและต่อเนื่อง อีกทั้งมากกว่าสภาพปกติภายใต้อุณหภูมิที่สูงเกิน 25/15 °ซ ทั้งนี้อาจเกิดจากเป็นสภาวะเครียดที่รุนแรงมากที่จำเป็นต้องปรับตัวให้อยู่รอด (ที่ไม่ใช่กลไกทนทาน) เช่นเดียวกับพันธุ์อื่นๆ (Jackson and Drew, 1984; Krizek, 1982 ; Vartapetian and Jackson, 1996) เป็นที่สังเกตว่า เมื่อเข้าสู่สภาวะ hypoxia เป็นครั้งที่สอง (ช่วง 14-21 วัน) โดยเฉพาะที่อุณหภูมิ 40/15 °ซ นั้นพบว่า พันธุ์ข้าวบาร์เลย์ยกเว้นพันธุ์สะเมิง 1 ไม่มีการสร้างรากเพิ่มเลย และมีจำนวนรากซุดที่สองต่อต้นลดลงอีกด้วย เนื่องจากมีรากเน่าตายที่เกิดจากขาดออกซิเจนในสภาวะอุณหภูมิที่สูงขึ้น (Drew *et al.*, 1994; Drew, 1997)

#### กิจกรรมของเอนไซม์ Alcohol Dehydrogenase (ADH)

ในการทดลองนี้พบกิจกรรมของเอนไซม์ ADH ทั้งในสภาพปกติด้วย ทั้งนี้น่าจะเกิดจากเซลล์ในส่วนแกนกลางของรากได้รับออกซิเจนไม่พอเพียงทั้งๆ ที่ได้เติมอากาศให้กับรากตลอดเวลา จึงมีการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (Greenway, 1993; Vartapetian and Jackson, 1996) อย่างไรก็ตามในสภาวะ hypoxia มีกิจกรรมของเอนไซม์ ADH มากกว่าในสภาพ

ปกติ

ในขณะเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งแรกพบว่า ทุกพันธุ์มีกิจกรรมของเอนไซม์ ADH สูงขึ้นตามระดับอุณหภูมิ (Figure 3) และลดลงเมื่อเข้าสู่ช่วงฟื้นตัวได้ใกล้เคียงกับสภาพปกติ เนื่องจากเอนไซม์นี้จะถูกสังเคราะห์เมื่อเกิดสภาวะ hypoxia เท่านั้น (Drew *et al.*, 1994) หลังจากเข้าสู่สภาวะ hypoxia เป็นครั้งที่สองภายใต้อุณหภูมิสูง 40/15 °ซ พบว่า แต่ละพันธุ์มีกิจกรรมของเอนไซม์นี้ เพิ่มขึ้นหลายเท่าตัวเมื่อเทียบกับในสภาวะ hypoxia ครั้งแรก และเทียบกับระดับอุณหภูมิที่ต่ำกว่า ซึ่งคาดว่าเกิดจากข้าวบาร์เลย์มีรากใหม่เพิ่มขึ้นในช่วงฟื้นตัว (Figure 2) ทำให้รากพืชต้องหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนเพิ่มสูงขึ้นกว่าเดิม อีกทั้งรากจำเป็นต้องหายใจเพิ่มขึ้นเมื่อมีอุณหภูมิสูงขึ้น (Drew, 1997) นอกจากนี้ Andrews และคณะ(1993) สรุปไว้เช่นกันว่า การชักนำให้เกิดกิจกรรมของเอนไซม์ ADH นั้นขึ้นอยู่กับความรุนแรงของการขาดออกซิเจนในรากและความถี่ของสภาวะ hypoxia พันธุ์สะเมิง 1 และสายพันธุ์ FNBL5 #140 มีกิจกรรมของเอนไซม์ ADH เพิ่มขึ้นแล้วลดลงอย่างรวดเร็วในขณะเกิดสภาวะ hypoxia ที่อุณหภูมิ 40/15 °ซ (Figure 3) แสดงว่ามีกลไกอื่นๆ ที่ช่วยให้เซลล์รากมีประสิทธิภาพการใช้ออกซิเจนได้ดียิ่งขึ้น เช่น อาจมีการป้องกันการสูญเสียออกซิเจนด้านข้างของราก และ/หรือมีการสะสมและลำเลียงสารอาหารไปสู่รากที่ดี ทำให้เพิ่มประสิทธิภาพการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนและกลไก pasture effect ที่เกิดขึ้นในราก โดยเฉพาะภายใต้อุณหภูมิสูง (Vartapetian and Jackson, 1996; Drew and Stolzy, 1991) นอกจากนี้ Drew(1983) พบว่า พืชทนน้ำขัง



**Figure 3.** Alcohol dehydrogenase activity of the nodal roots of barley genotypes grown in aerated and stagnant agar nutrient solution under different temperature levels; 25/15, 30/15 and 40/15 °C

Note : All graphs were shown during hypoxial periods; such as the 1<sup>st</sup> hypoxia started at 0 days; the 7-14<sup>th</sup> days for the recovery period; and the 2<sup>nd</sup> of hypoxia started at the 14<sup>th</sup> days after. Each data points were represented the means and standard deviations of four replications of barley genotypes.

ไม่จำเป็นต้องมีการปรับเปลี่ยนทางสัณฐานวิทยาของราก เช่น การสร้างช่องอากาศในราก และการเพิ่มจำนวนรากใหม่ต่อต้น สำหรับสายพันธุ์ BRBRF 9629 กลับมีกิจกรรมของเอนไซม์เพิ่มในระดับต่ำและต่อเนื่องยาวนานกว่า คาดว่าเกิดจากการมีการสร้างช่องอากาศในรากอย่างรวดเร็วและมีขนาดโพรงอากาศใหญ่เพื่อรองรับปริมาณออกซิเจนที่ส่งไปสู่อากาศ จึงมีกิจกรรมของเอนไซม์ต่ำ (Drew *et al.*, 1994)

### ผลกระทบต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงของข้าวบาร์เลย์

#### อัตราการสังเคราะห์แสง

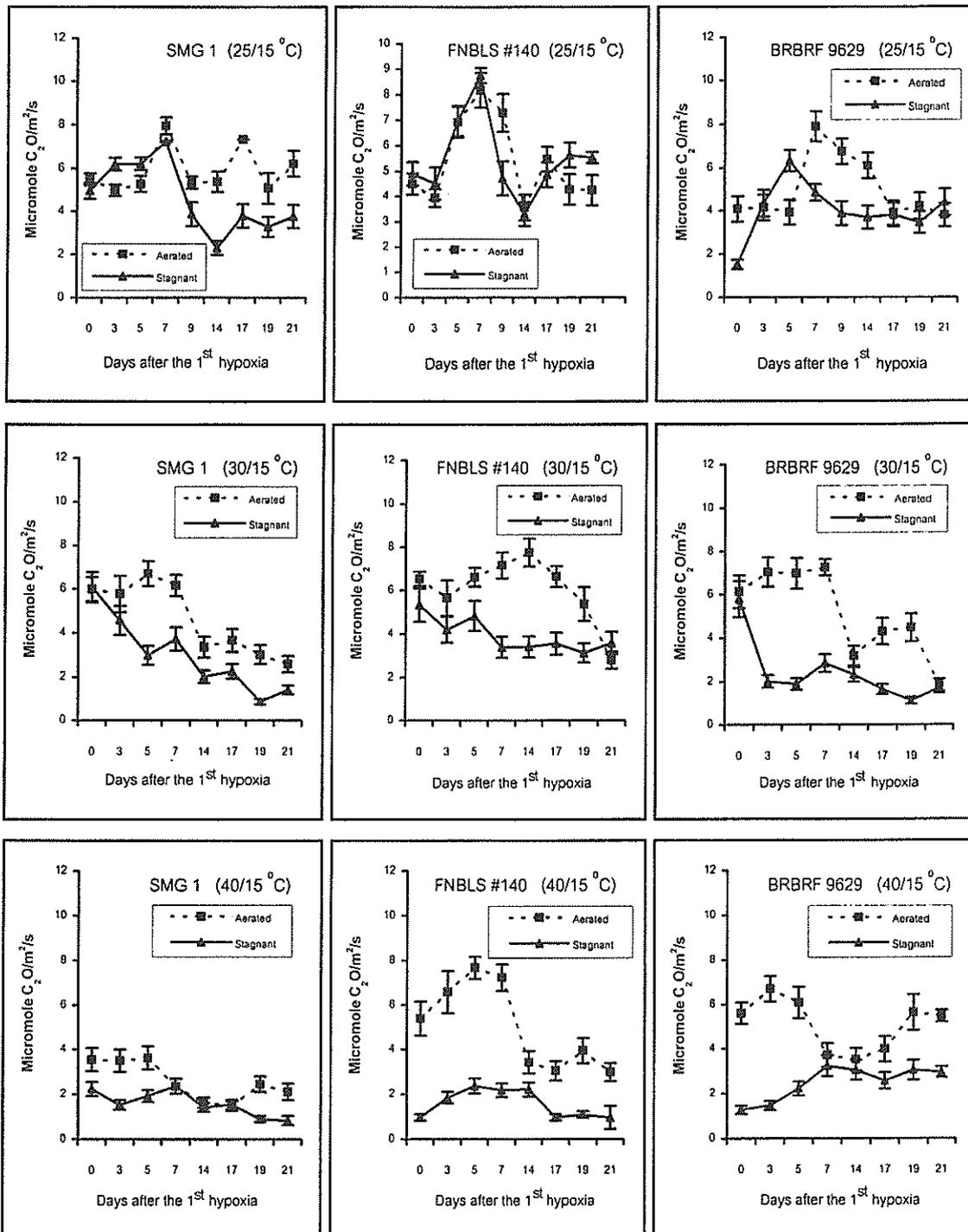
ข้าวบาร์เลย์โดยเฉพาะพันธุ์สะเมิง 1 ในขณะเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งแรกที่อุณหภูมิ 25/15 °ซ พบว่ามีอัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้น หลังจากนั้นจึงลดลงเมื่อเข้าสู่ช่วงฟื้นตัว (Figure 4) ซึ่ง Jiang(1995) ได้รายงานผลการทดลองไว้เช่นเดียวกัน ส่วนภายใต้อุณหภูมิ 30/15 °ซ และ 40/15 °ซ พบว่า ทุกพันธุ์มีอัตราการลดลงอย่างรวดเร็วและต่ำกว่าปกติอย่างมากโดยเฉพาะสายพันธุ์ FNBSL #140 และ BRBRF 9629 คาดว่าเกิดจากผลกระทบของอัตราการหายใจที่เพิ่มขึ้น และมีประสิทธิภาพของระบบรากในการดูดซับน้ำและแร่ธาตุลดลง(Drew and Stolzy, 1991)

เมื่อเกิดสภาวะ hypoxia ซ้ำเป็นครั้งที่สอง ยิ่งมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงของทุกพันธุ์ต่ำกว่าปกติ และรุนแรงกว่าครั้งแรก อย่างไรก็ตามพันธุ์สะเมิง 1 มีอัตราการสังเคราะห์แสงที่ลดต่ำกว่าสภาพปกติ น้อยกว่าพันธุ์อื่นๆ โดยเฉพาะอุณหภูมิ 40/15 °ซ เป็นที่สังเกตว่า ภายใต้อุณหภูมิ 25/15 °ซ นั้นพบว่า ทุกพันธุ์สามารถปรับอัตราการสังเคราะห์แสงให้สูงขึ้นได้โดยพันธุ์สะเมิง 1 ปรับได้ในระดับต่ำที่สุดเมื่อ

เทียบกับสภาพปกติ ส่วนที่ระดับอุณหภูมิ 40/15 °ซ นั้น ทุกพันธุ์มีอัตราใกล้เคียงกัน และค่อนข้างคงที่ คาดว่าเป็นระดับต่ำสุดที่รักษาไว้ได้ภายใต้อิทธิพลที่ร่วมกันดังกล่าว (Figure 4)

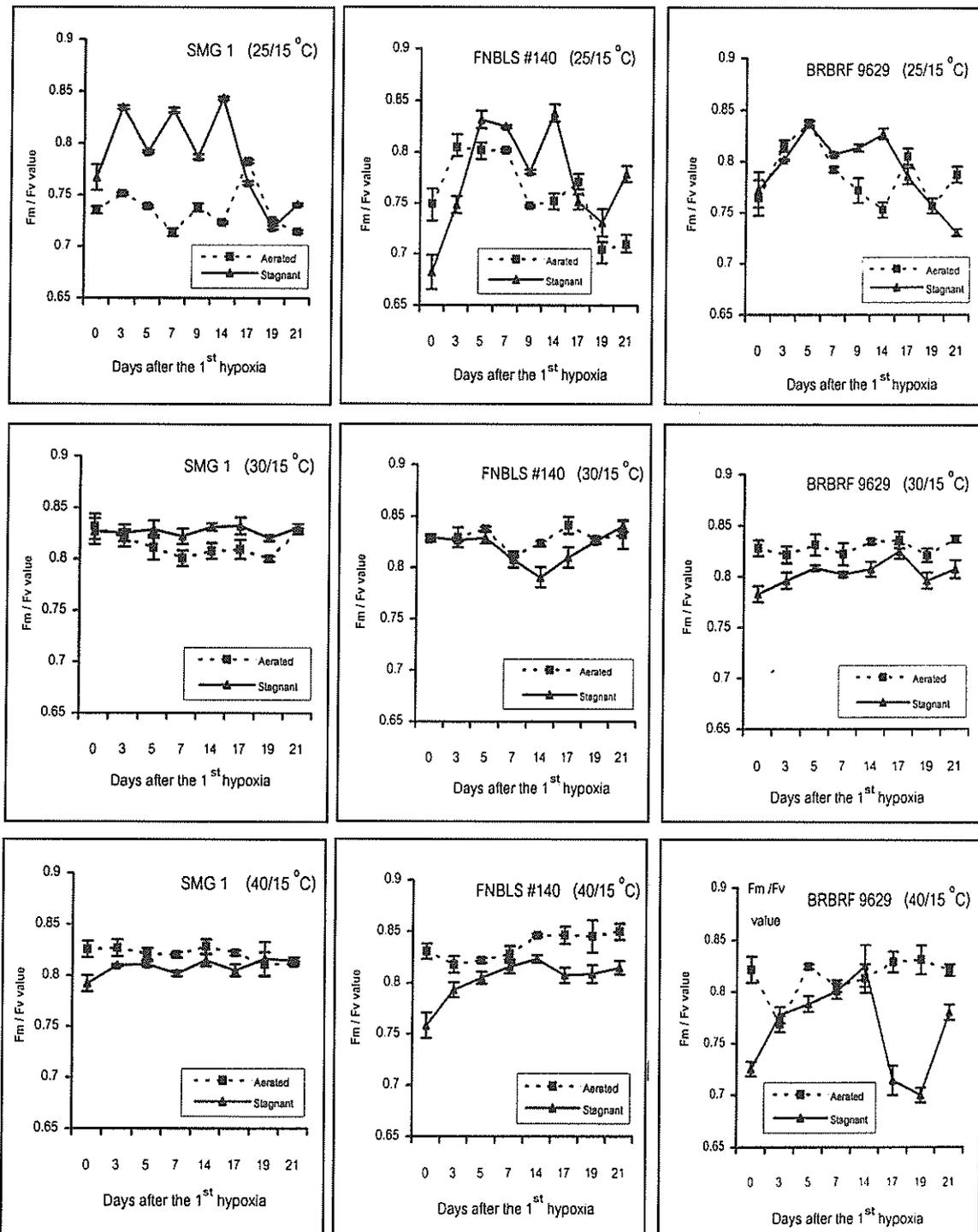
อิทธิพลของอุณหภูมิสูง มีผลกระทบต่อค่าประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรฟิลล์ที่ใบ(Leaf chlorophyll efficiency), LCE ของใบข้าวบาร์เลย์ มากกว่าสภาวะ hypoxia (Figure 5) กล่าวคือ เมื่อเข้าสู่สภาวะ hypoxia ครั้งแรก และภายใต้อุณหภูมิ 25/15 °ซ นั้นพบว่าพันธุ์สะเมิง 1 มีค่า LCE สูงกว่าสภาพปกติอย่างมาก รองลงมาได้แก่ สายพันธุ์ FNBSL #140 และ BRBRF 9629 ตามลำดับ แต่เมื่อเข้าสู่สภาวะ hypoxia ซ้ำเป็นครั้งที่สอง กลับพบว่า มีเพียงสายพันธุ์ BRBRF 9629 เท่านั้นที่มีค่า LCE ต่ำกว่าปกติ อาจกล่าวได้ว่า สภาวะ hypoxia นำจะมีผลเร่งประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรฟิลล์ ได้ในช่วงเวลาแรกๆ ได้เพื่อชดเชยน้ำหนักแห้งที่สูญเสียไป (Jiang, 1995) ทั้งนี้สังเกตได้ว่า ทุกพันธุ์สามารถเร่งอัตราการสังเคราะห์แสงให้สูงกว่าปกติ ในสภาวะ hypoxia ครั้งแรกได้แต่เฉพาะที่อุณหภูมิ 25/15 °ซ เท่านั้น ถ้าในสภาวะระดับอุณหภูมิสูงขึ้นจะมีค่าลดลง (Figures 4 and 5)

อย่างไรก็ตาม พันธุ์สะเมิง 1 ที่ปลูกภายใต้อุณหภูมิสูง 30/15 °ซ นั้น มีค่า LCE สูงกว่าปกติเล็กน้อยตลอดการทดลอง ยกเว้นที่อุณหภูมิ 40/15 °ซ ซึ่งมีค่าต่ำกว่าปกติ ส่วนสายพันธุ์ FNBSL #140 และ BRBRF 9629 นั้น จะมีค่า LCE ลดต่ำกว่าปกติ โดยเฉพาะภายใต้สภาวะ hypoxia ซ้ำครั้งที่สอง และอุณหภูมิสูงถึง 40/15 °ซ โดยที่สายพันธุ์ BRBRF 89629 มีค่า LCE ต่ำที่สุด



**Figure 4.** Photosynthetic rate (micromole  $C_2O/m^2/s$ ) of barley genotypes grown in aerated and stagnant agar nutrient solution under different temperature levels; 25/15, 30/15 and 40/15 °C (day/night temperature).

Note : All graphs were shown during hypoxical periods; such as the 1<sup>st</sup> hypoxia started at 0 days; the 7-14<sup>th</sup> days for the recovery period; and the 2<sup>nd</sup> of hypoxia started at the 14<sup>th</sup> days after. Each data were represented the means and standard deviations of four replications.



**Figure 5.** The chlorophyll fluorescence measurement of the leaves of barley genotypes grown in aerated and stagnant agar nutrient solution under different temperature condition such as 25/15, 30/15 and 40/15 °C (day/night temperature).

Note : All graphs were shown during hypoxial periods; such as the 1st hypoxia started at 0 days; the 7-14<sup>th</sup> days for the recovery period; and the 2<sup>nd</sup> of hypoxia started at the 14<sup>th</sup> days after. Each data were represented the means and standard deviations of four replications.

## ผลกระทบต่อปริมาณการสะสมน้ำหนักแห้งของข้าวบาร์เลย์

ข้าวบาร์เลย์ทุกพันธุ์ สะสมน้ำหนักแห้งที่ส่วนยอดมากกว่าส่วนรากถึง 80-90% และลดลงเมื่ออยู่ภายใต้สภาวะ hypoxia ครั้งที่สองที่มีอุณหภูมิสูง โดยที่มีการเพิ่มปริมาณน้ำหนักแห้งของราก ในสภาพอุณหภูมิที่สูงเพียง 1-2% ในขณะที่อิทธิพลของสภาวะ hypoxia โดยเฉพาะครั้งที่สอง เพิ่มสูงขึ้นถึง 6-9% เมื่อเทียบกับสภาพปกติ จะเห็นว่าเกิดกับสายพันธุ์ FNBL5 #140 มากที่สุด รองมาได้แก่พันธุ์สะเมิง 1 และ BRBRF 9629 ตามลำดับ (Figure 6)

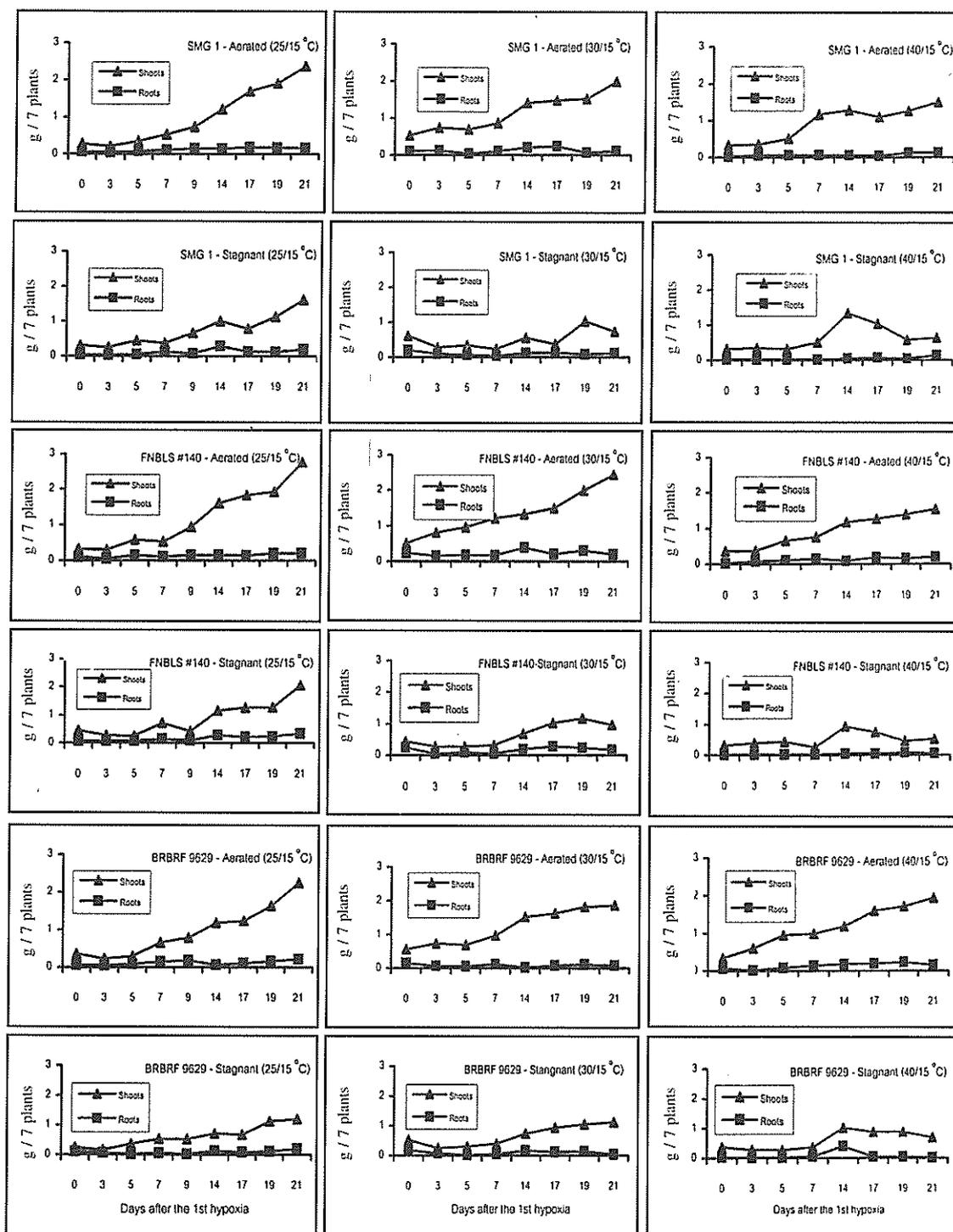
เมื่อพิจารณาปริมาณการสะสมน้ำหนักแห้งที่ส่วนยอดทั้งในสภาพปกติและสภาวะเครียดที่รุนแรงต่างกัน พบว่าขึ้นอยู่กับอิทธิพลของอุณหภูมิสูง มากกว่าสภาวะ hypoxia อาจกล่าวได้ว่า ภายใต้อุณหภูมิ 25/15 °ซ นั้น ทุกพันธุ์ โดยเฉพาะพันธุ์สะเมิง 1 สามารถชดเชยน้ำหนักแห้งที่เสียไปในช่วง hypoxia ครั้งแรกได้โดยเร่งอัตราการสังเคราะห์แสงให้สูงกว่าปกติ (Figure 4) ทั้งนี้มีเพียงพันธุ์สะเมิง 1 เท่านั้นที่ปรับอัตราการสังเคราะห์แสงโดยเพิ่มประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรพลาสต์ที่ไวอย่างชัดเจน (Figure 5) แต่เมื่อเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งที่สองจะพบว่า ในช่วงแรกมีปริมาณน้ำหนักแห้งที่ส่วนยอดลดลง และเพิ่มสูงขึ้นในช่วงหลัง อย่างไรก็ตามเป็นอัตราการสะสมที่ต่ำกว่าปกติอย่างเห็นได้ชัด (Figure 6) ทั้งนี้เกิดจากมีอัตราการสังเคราะห์แสงต่ำเมื่อเทียบกับในสภาวะ hypoxia ครั้งแรก (Figure 4) สำหรับสายพันธุ์ BRBRF 9629 ได้รับผลกระทบรุนแรงที่สุด เนื่องจากสะสมน้ำหนักรากในช่วงสภาวะ hypoxia ครั้งแรกต่ำที่สุด ทำให้ไม่สามารถปรับอัตราการสังเคราะห์แสงให้สูงเป็นปกติได้

แม้จะผ่านช่วงฟื้นตัวไปแล้ว (Figure 4)

เมื่อระดับอุณหภูมิสูงขึ้นเป็น 30/15 °ซ พบว่า ทุกพันธุ์มีปริมาณน้ำหนักแห้งที่ส่วนยอดลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อเริ่มเข้าสู่สภาวะ hypoxia ครั้งแรก หลังจากนั้นพันธุ์สะเมิง 1 และสายพันธุ์ FNBL5 #140 สามารถเพิ่มน้ำหนักแห้งที่ส่วนยอดได้ ส่วนสายพันธุ์ BRBRF 9629 มีปริมาณสะสมคงที่ หลังจากเข้าสู่สภาวะ hypoxia ซ้ำครั้งที่สอง ทำให้ทุกพันธุ์โดยเฉพาะสายพันธุ์ BRBRF 9629 สะสมน้ำหนักรากที่ส่วนยอดลดลง สำหรับภายใต้อุณหภูมิ 40/15 °ซ พบว่าเป็นไปในทำนองเดียวกันกับสภาพอุณหภูมิ 30/15 °ซ แต่มีความรุนแรงมากกว่า (Figure 6) การเกิดสภาวะ hypoxia ซ้ำเป็นครั้งที่สอง ภายใต้ระดับอุณหภูมิ 40/15 °ซ มีผลทำให้ปริมาณน้ำหนักแห้งในส่วนยอดลดลงมากที่สุด โดยเฉพาะกับสายพันธุ์ BRBRF 9629 รองลงมาได้แก่ สายพันธุ์ FNBL5 #140 และพันธุ์สะเมิง 1 ตามลำดับ (Figure 6) ทั้งนี้เกี่ยวข้องกับกระบวนการสร้างพลังงานเพื่อให้อยู่รอดในสภาวะ hypoxia ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิอากาศ (เกี่ยวข้องกับอัตราการหายใจ) และปริมาณสารสังเคราะห์ (Drew and Stolzy, 1991)

## สรุปผลการทดลอง

การสร้างรากชุดที่สองของข้าวบาร์เลย์ ในขณะเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งแรก เพิ่มสูงขึ้นไปตามระดับอุณหภูมิที่สูงขึ้น และเมื่อเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งที่สองมีผลทำให้ข้าวบาร์เลย์ไม่มีการสร้างรากเพิ่มขึ้น ยกเว้นพันธุ์สะเมิง 1 โดยเฉพาะภายใต้อุณหภูมิ 40/15 °ซ การเจริญเติบโตในส่วนรากของสายพันธุ์ BRBRF 9629 ที่ได้รับอิทธิพลร่วมกันทั้งอุณหภูมิสูงและสภาวะ



**Figure 6.** Dry matter accumulation and partitioning of barley genotypes grown in aerated and stagnant agar solution under different temperature levels; 25/15, 30/15 and 40/15 °C (day/night temperature).

Note : All graphs were shown during hypoxia periods; such as the 1st hypoxia started at 0 days; the 7-14<sup>th</sup> days after for recovery period; and the 2<sup>nd</sup> of hypoxia started at the 14<sup>th</sup> after. Each data were represented the means and standard deviations of four replications.

hypoxia ได้รับผลกระทบมากที่สุด

กิจกรรมของเอนไซม์ ADH ในรากข้าวบาร์เลย์ทุกพันธุ์ เกิดขึ้นในสภาวะ hypoxia มากกว่าในสภาพปกติหลายเท่า อีกทั้งความถี่ของสภาวะ hypoxia และอุณหภูมิสูงถึงที่ระดับ 40/15 °ซ มีผลทำให้เกิดกิจกรรมของเอนไซม์มากยิ่งขึ้น พันธุ์สะเมิง 1 จะมีกิจกรรมของเอนไซม์สูงอย่างมาก โดยเฉพาะอย่างยิ่งในสภาวะ hypoxia ซ้ำครั้งที่สองและอุณหภูมิ 40/15 °ซ รองลงมาได้แก่สายพันธุ์ FNBL5 #140 และ BRBRF 9629 ตามลำดับ ดังนั้นสรุปได้ว่าลักษณะการปรับตัวของพันธุ์ทนต่อสภาวะ hypoxia และอุณหภูมิสูงนั้น น่าจะเกี่ยวข้องกับกิจกรรมของเอนไซม์ ADH มากกว่าการเพิ่มปริมาณจำนวนรากชุดที่สองต่อต้น

อัตราการสังเคราะห์แสงและประสิทธิภาพการทำงานของคลอโรพิลล์ของข้าวบาร์เลย์ลดลงในสภาวะ hypoxia ที่มีระดับอุณหภูมิสูงขึ้น แต่มีค่าสูงกว่าสภาพปกติเมื่ออยู่ภายใต้อุณหภูมิ 25/15 °ซ การเกิดสภาวะ hypoxia เป็นครั้งที่สองในทุกระดับอุณหภูมิที่สูงขึ้น มีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงและประสิทธิภาพของคลอโรพิลล์ต่ำกว่าสภาพปกติ ซึ่งในการทดลองนี้มีเพียงพันธุ์สะเมิง 1 เท่านั้นที่สามารถปรับประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงให้ใกล้เคียงกับสภาพปกติได้มากที่สุด

ปริมาณน้ำหนักรวมทั้งต้นขึ้นอยู่กับการสะสมน้ำหนักรวมที่ส่วนยอดมากกว่า ส่วนรากในสภาวะ hypoxia ครั้งที่สองภายใต้อุณหภูมิ 25-30/15 °ซ ซึ่งมีผลทำให้ปริมาณน้ำหนักรวมเพิ่มขึ้นอย่างชัดเจน สภาพอุณหภูมิสูงมีผลกระทบต่อปริมาณน้ำหนักรวมที่ส่วนยอดมากกว่าสภาวะ hypoxia และมีผลกระทบต่อ

สะสมน้ำหนักรวมที่ส่วนยอดมากกว่าที่ส่วนราก การเกิดสภาวะ hypoxia ครั้งที่สองที่อุณหภูมิ 40/15 °ซ มีผลทำให้ปริมาณน้ำหนักรวมที่ส่วนยอดของสายพันธุ์ FNBL5 #140 และ BRBRF 9629 ลดลงมากกว่าพันธุ์สะเมิง 1 สรุปได้ว่าพันธุ์สะเมิง 1 สามารถรักษาปริมาณน้ำหนักรวมที่ส่วนยอด และรากได้ดีที่สุดในสภาวะเครียดที่รุนแรงนี้ รองลงมาได้แก่ สายพันธุ์ FNBL5 #140 และ BRBRF 9629 ตามลำดับ

ลักษณะข้าวบาร์เลย์ที่ทนทานต่อน้ำขังระยะสั้นภายใต้อุณหภูมิอากาศสูง ควรมีลักษณะเช่นเดียวกับพันธุ์สะเมิง 1 กล่าวคือ มีระดับกิจกรรมเอนไซม์ ADH สอดคล้องต่อการรักษาระบบรากให้อยู่รอด และอาศัยการปรับประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสง เพื่อชดเชยน้ำหนักรวมที่สูญเสียไป และสามารถสะสมน้ำหนักรวมจนใกล้เคียงกับสภาพปกติได้มากที่สุด เมื่อสิ้นสุดสภาวะ hypoxia ส่วนลักษณะการเพิ่มจำนวนรากชุดที่สองต่อต้นในสภาวะเครียดดังกล่าวนี้เป็นเพียงการปรับตัวให้อยู่รอดเท่านั้น สำหรับการเขตรกรรมนั้น เกษตรกรควรเอาใจใส่อย่างมากในช่วงปลูก-ช่วงเวลามี 3-4 ใบ เพื่อให้ได้ต้นกล้าที่ใหญ่แข็งแรง (มีน้ำหนักรวมมาก) และเพิ่มประสิทธิภาพของปุ๋ยรองพื้น โดยเฉพาะไนโตรเจน เพื่อทำให้มีประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงมาก นอกจากนี้ระมัดระวังในการเลือกแปลงนา การคลุมฟางและวิธีการให้น้ำที่เหมาะสม

### เอกสารอ้างอิง

Andrews, D.L., B.G. Cobb., J.R. Johnson and M.C. Drew. 1993. Hypoxic and anoxic induction of alcohol dehydrogenase in roots and shoots

- of seedlings of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 101: 407-414.
- Drew, M.C. 1983. Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment: a review. *Plant and Soil.* 75:179-199.
- Drew, M.C. and L.H. Stolzy. 1991. Growth under oxygen stress. Pages. 331-350. *In*: Y. Waisel ; A.Eshel and U.Kafkafi. (eds); *Plant roots: the hidden half.* Marcel Dekker, Inc. New York. USA. 948 p.
- Drew, M.C. B.G. Cobb J.R. Johnson D.Andrews P.W.Morgan W.Jordan and C.J.He. 1994. Metabolic acclimation of root tips to oxygen deficiency. *Annals of Botany.* 74 : 281-286.
- Drew, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism : Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48:223-250.
- Greenway, H. 1993. *In* workshop" Physiology of waterlogged plants". on Jan. 25-Feb.5,1993. Multiple Cropping Center, Chiang Mai University. Chiang Mai, Thailand.
- Jackson,M.B. and M.C.Drew. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. Pages 47-127. *In* : T.T.Kozlowski (ed.).*Flooding and plant growth.* Academic Press. USA.
- Jiang, M. 1995. Effects of water logging as dependent on endogenous and exogenous factors on strawberry (*Fragaria X ananassa* Dutch.). Ph.D dissertation. Univ. of Bonn, Germany.124 p.
- Jongdee, B. and P. Youngsook. 1993. Wheat constraints associated with cultural practices in northern Thailand. Pages 49-54. *In* : The 14<sup>th</sup> National temperate cereals conference: Research and development for Southeast Asia. The Holiday Inn Mekong Royal. Thailand.
- Kennedy,R.A. M.E.Rumpho and T.C.Fox. 1992. Anaerobic metabolism in plants. *Plant Physiol.* 100:1-6.
- Krizek, D.T. 1982. Plant response to atmospheric stress caused by waterlogging . Pages 293-335. *In* : M.N. Christiansen and C.F.Lewis (eds.) *Breeding plants for less favorable environments.* John Wiley & Sons, Inc.,New York.
- Vartapetian, B.B. And M.B. Jackson. 1997. Plant adaptation to anaerobic stress.(review). *Annals of Botany.* 79 (Supplement A): 3-20.
- Wiengweera, A., H. Greenway and C.J. Thomson. 1997. The use of agar nutrient solution to stimulate lack of convection in waterlogged soils. *Annals of Botany.* 80:115-123.