

บทที่ 2

เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

สิ่งมีชีวิตทุกชนิดต้องมีการปรับตัวให้สัมพันธ์กับสิ่งแวดล้อม เพื่อให้สามารถดำรงพันธุ์อยู่ได้ สำหรับการปรับตัวของพืชต่อสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ซึ่งอาจเป็นความกดดันเนื่องจากสภาพทางภูมิศาสตร์ สภาพของอากาศ หรือจากการกระทำของมนุษย์ เช่น มลพิษต่างๆ ถ้าพืชสามารถอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมเหล่านี้ได้ แสดงว่าพืชมีความสามารถที่จะทนหรือหลีกเลี่ยงสภาวะความกดดันนั้นได้

พืชส่วนใหญ่เมื่อได้รับสภาวะความกดดันแล้ว มักจะเกิดการเปลี่ยนแปลงทางด้านสรีรวิทยาต่างไปจากเดิม และจะมีการปรับตัวได้หลายรูปแบบ เช่น ในบริเวณที่มีลมแรง จะเห็นว่าพืชที่ขึ้นในบริเวณนั้นจะไม่สูงมากนัก ในบริเวณที่มีแสงน้อย หรือบริเวณที่พืชขึ้นอยู่อย่างหนาแน่น พืชเหล่านั้นจะมีความสูงมาก เพื่อจะแก่งแย่งกันไปรับแสง หรือพืชที่ขึ้นในบริเวณที่แดดจัด ใบจะมีขนาดเล็ก เพื่อลดการคายน้ำ ในขณะที่พืชในที่ร่ม ใบจะมีขนาดใหญ่ เป็นต้น สภาวะความกดดันที่พืชได้รับ มักเป็นสภาวะความกดดัน เนื่องมาจาก น้ำ อุณหภูมิ และแสง

การขาดน้ำ (Water stress or Water deficit) ในพืชเกิดขึ้นเนื่องจาก มีน้ำไม่เพียงพอ มีผลกระทบโดยตรงต่อผลผลิตของพืช ปัจจัยด้านน้ำจึงเป็นปัจจัยสำคัญในการจัดการเพาะปลูกพืชต่างๆ ไป โดยเฉพาะในเขตพื้นที่แห้งแล้งและกึ่งแห้งแล้ง เมื่อพืชขาดน้ำจะทำให้ค่าชลศักย์ของพืชลดลง ซึ่งมีผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางด้านสรีรวิทยาของพืชได้ เช่น มีการลดลงของแรงดันเต่งภายในเซลล์ ซึ่งแรงดันนี้มีบทบาทต่อการคลี่ของใบ ทำให้ใบเหี่ยว ลดความสามารถในการรับแสง และอัตราการสังเคราะห์แสงก็ลดลงไปด้วย

ผลกระทบต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาเมื่อพืชอยู่ในสภาวะการขาดน้ำ

1. ผลต่อการเจริญเติบโตของเซลล์พืช (Cell growth)

การเจริญเติบโตของเซลล์พืช การขยายขนาด (Cell expansion) และการแบ่งตัวของเซลล์พืช (Cell division) เป็นกระบวนการที่ไวต่อการขาดน้ำมากที่สุด เมื่อพืชขาดน้ำ แรงเต่ง (Pressure potential or Turgor pressure) ของเซลล์พืชจะลดลง ทำให้การขยายตัวของเซลล์พืชลดลงไปด้วย เนื้อเยื่อพืชจะมีแรงเต่งสูงในเวลากลางคืน ทำให้อัตราการเจริญเติบโตของพืชสูงในเวลากลางคืน แรงเต่ง มีผลต่อกระบวนการเจริญเติบโตของพืช คือ

1.1 แรงต่งทำให้ผนังเซลล์ยืดตัวออก (Stretch the wall) ทำให้การแตกตัวของพันธะทางเคมี (Chemical bonding) ง่ายขึ้น

1.2 แรงต่งเป็นตัวควบคุมการดูด (Uptake) ของสารต่างๆ ที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืช

2. ผลต่อการสร้างผนังเซลล์และการสังเคราะห์โปรตีน (Wall synthesis and protein synthesis)

กระบวนการสร้างผนังเซลล์สามารถวัดได้ โดยการวัดปริมาณของ Labeled glucose ที่ถูก incorporated เข้าไปอยู่ในส่วนที่เป็นผนังเซลล์ของพืช เมื่อพืชขาดน้ำแล้วทำให้ค่าคลอรัคของเซลล์พืชลดลง ส่งผลทำให้การ Incorporated กรดอะมิโน ไปสร้างโปรตีนหยุดชงัก และทำให้ปริมาณโปรตีนของเนื้อเยื่อพืชลดลง

3. ผลต่อระดับเอนไซม์ (Enzyme level)

ภายใต้การขาดน้ำของพืชระดับเอนไซม์บางอย่างจะเพิ่มขึ้น เช่น เอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับขบวนการ Hydrolysis และ Dehydrogenation และมีผลทำให้ระดับเอนไซม์บางอย่างลดลง เช่น เอนไซม์ Nitrate reductase ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากกระบวนการสร้างโปรตีนลดลง ทำให้ระดับของเอนไซม์ลดลงไปด้วย การขาดน้ำไม่มีผลต่อรูปร่างของเอนไซม์ (Enzyme conformation) ทั้งนี้เนื่องจากรูปร่างของเอนไซม์ จะเปลี่ยนแปลงเมื่อพืชสูญเสียน้ำจนกระทั่งเซลล์แห้ง (Dessication) เท่านั้น

4. ผลต่อการงอกของเมล็ด (Seed germination)

เมื่อเกิดการขาดน้ำ ทำให้การงอกของเมล็ดช้าลง หรือการขาดน้ำขัดขวางการงอกของเมล็ด เนื่องจากการงอกของเมล็ด ขึ้นกับความสามารถของเมล็ดในการสัมผัสกับผิวน้ำในดิน

5. ผลต่อการเปลี่ยนแปลงฮอร์โมนพืช (Plant hormone)

เมื่อพืชขาดน้ำ จะมีผลทำให้มีการเปลี่ยนแปลงระดับฮอร์โมนในเซลล์พืช ดังต่อไปนี้

5.1 ฮอร์โมนแอบซิชิก แอซิด (Abscisic acid; ABA)

5.2 ฮอร์โมนไซโตไคนิน (Cytokinin)

5.3 ฮอร์โมนเอทิลีน (Ethylene)

5.4 ฮอร์โมนออกซิน (Auxin)

6. ผลต่อการปิด-เปิดปากใบของพืช (Stomatal opening)

ปากใบของพืชแต่ละชนิดจะมีความไวต่อปริมาณน้ำต่างกัน เมื่อพืชขาดน้ำและมีการเปลี่ยนแปลงของแรงต่งภายในเซลล์ ทำให้ปากใบปิด ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากการเคลื่อนที่ของ K^+ H^+ และ Cl^- หรือการสร้างสารต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องกับเมแทบอลิซึม เช่น แป้ง น้ำตาลและ Malate

7. ผลต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช

เมื่อพืชขาดน้ำเรื่อย ๆ จะทำให้เนื้อเยื่อสำคัญที่ทำหน้าที่เกี่ยวกับการสังเคราะห์แสง ได้แก่ ใบพืช มีพื้นที่ลดลง การแผ่ของใบลดลง ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลงไปด้วย

8. ผลต่อกระบวนการหายใจ

เมื่อพืชขาดน้ำ ทำให้มีค่าชลศกย์ลดลงและมีผลทำให้กระบวนการหายใจลดลงไปด้วย แต่กระบวนการหายใจของพืชมีความไวต่อการขาดน้ำน้อยกว่ากระบวนการสังเคราะห์แสง นั่นคือ เมื่อพืชขาดน้ำ กระบวนการหายใจของพืชจะค่อย ๆ เปลี่ยนแปลง

9. ผลต่อการสะสมสาร Protective metabolites

เมื่อพืชขาดน้ำจะมีกลไกป้องกันการขาดน้ำ (Protective mechanism) โดยสร้างสารป้องกันการสูญเสียน้ำของพืชขึ้น เช่น กลุ่มน้ำตาลที่ละลายน้ำได้ (Soluble sugars) โพลีโอล (Polyols) เปปไทด์ (Peptide) และ โพรลีน (Proline) ซึ่งสารเหล่านี้จะทำให้พืชทนต่อสภาพการขาดน้ำได้

10. การขาดน้ำทำให้มีการสะสมรงควัตถุกลุ่มแคโรทีนอยด์

11. การขาดน้ำทำให้การเคลื่อนที่ของธาตุอาหารต่าง ๆ ลดลง อย่างไรก็ตาม พืชมีความสามารถในการปรับตัวให้ทนทานต่อสภาพแล้งได้ เนื่องจากพืชมีกลไกในการปรับตัวหลายรูปแบบ ซึ่งอาจจำแนกได้เป็น (ชัยฤกษ์ มณีพงษ์, 2523 อ้างถึงใน สมเดช อัมมาก, 2532 : 32)

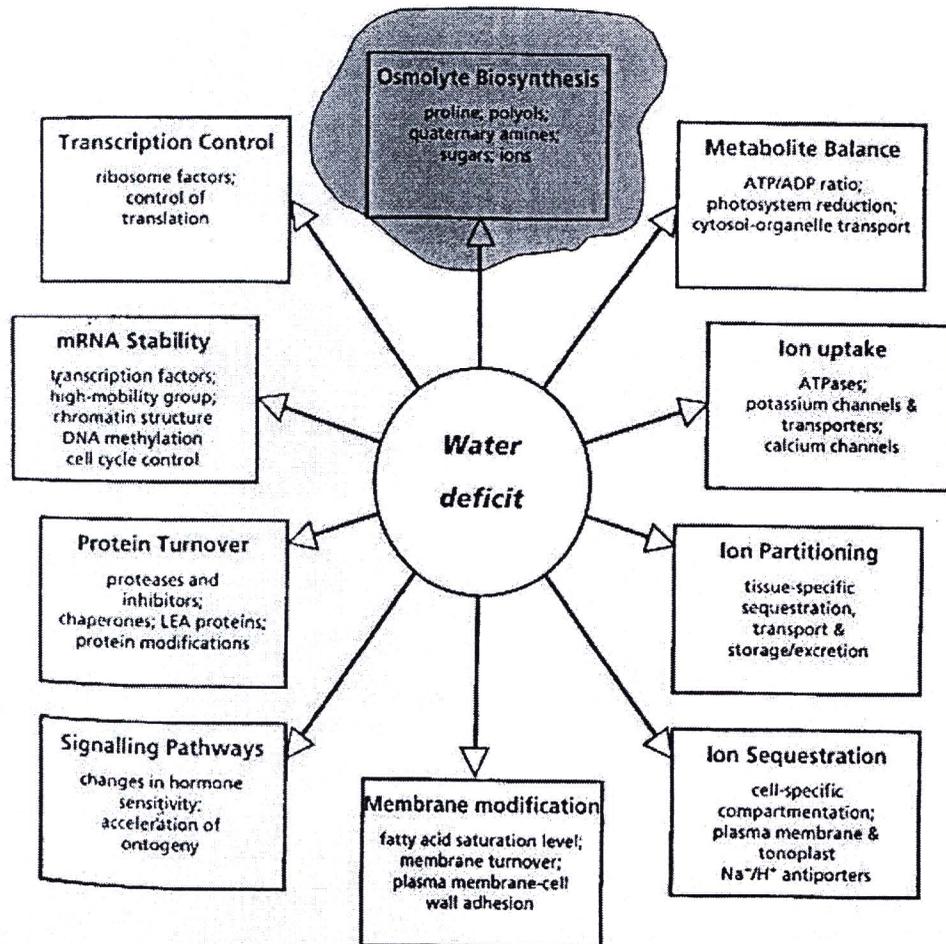
ก. การหนีแล้ง (Drought escape) เป็นลักษณะความสามารถของพืชที่จะทำให้มันมีชีวิตอยู่จนครบวงจร (Life cycle) ได้อย่างสมบูรณ์ก่อนที่จะถึงระยะเวลาขาดน้ำ ได้แก่ การสุกเร็ว การมีชีวิตสั้น หรือไวต่อช่วงแสง

ข. การเลี่ยงแล้ง (Drought avoidance) เป็นลักษณะของพืชที่สามารถมีชีวิตรอดได้ด้วยการลดความสูญเสียน้ำภายในต้นพืช เมื่อประสบกับสภาวะความแห้งแล้งด้วยกลวิธีต่าง ๆ เช่น การควบคุมการปิดปากใบให้เร็วขึ้น มีไขเคลือบใบหนา มีระบบรากหนาแน่นและหยั่งลึก

ค. การทนแล้ง (Drought tolerance) เป็นความสามารถของพืช เพื่อความอยู่รอดเมื่อประสบกับสภาวะความแห้งแล้ง โดยที่เซลล์ภายในต้นพืชเกิดการขาดน้ำจนถึงจุดวิกฤติ (Critical point) แต่ต้นพืชก็ยังสามารถเจริญเติบโตและพัฒนาให้ผลผลิตจนครบวงจรได้

ง. การฟื้นตัวจากแล้ง (Drought recovery) เป็นลักษณะที่ต้นพืชสามารถฟื้นตัวได้ใหม่หลังจากประสบสภาวะแห้งแล้ง ซึ่งอาจทำให้ส่วนใดส่วนหนึ่งเหี่ยวแห้งไปและเมื่อได้รับน้ำใหม่ก็สามารถฟื้นตัว แดกกิ่ง แดกหน่อใหม่เจริญเติบโตต่อไปได้

Multiple effects of water stress

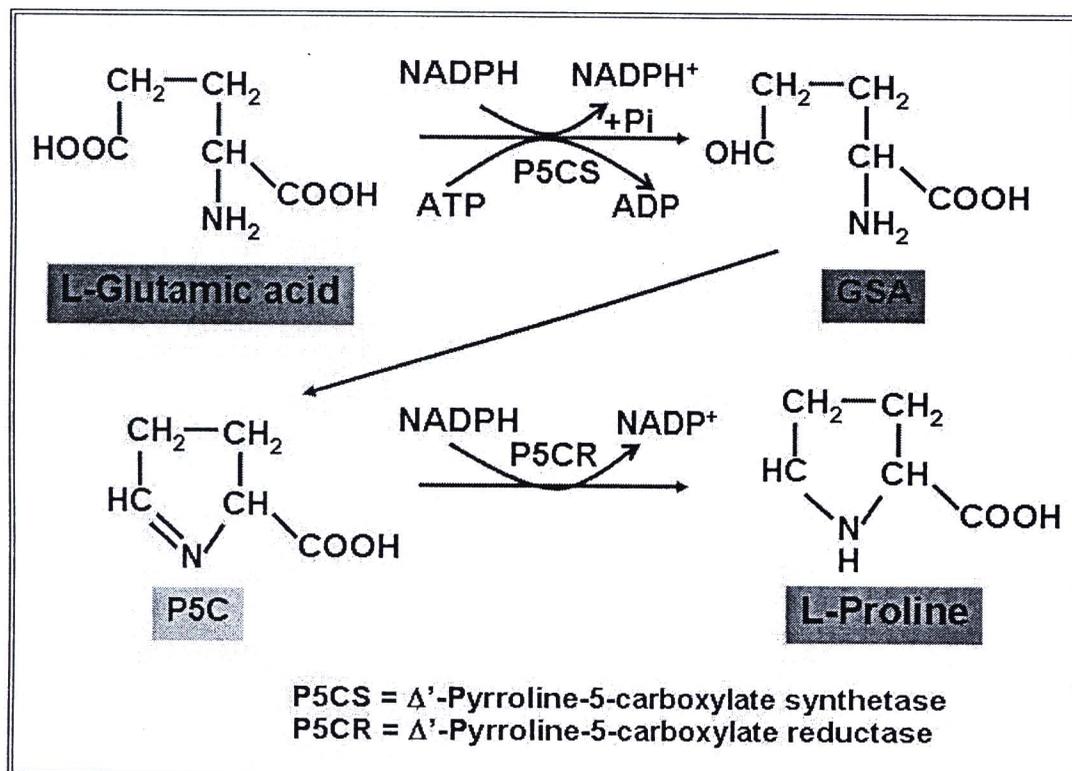


ภาพที่ 2.1 ผลกระทบต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาเมื่อพืชอยู่ในสภาวะการขาดน้ำ

ที่มา : Pelah, .et. at. (1997 : 12)

กระบวนการสังเคราะห์สารโพรลีน

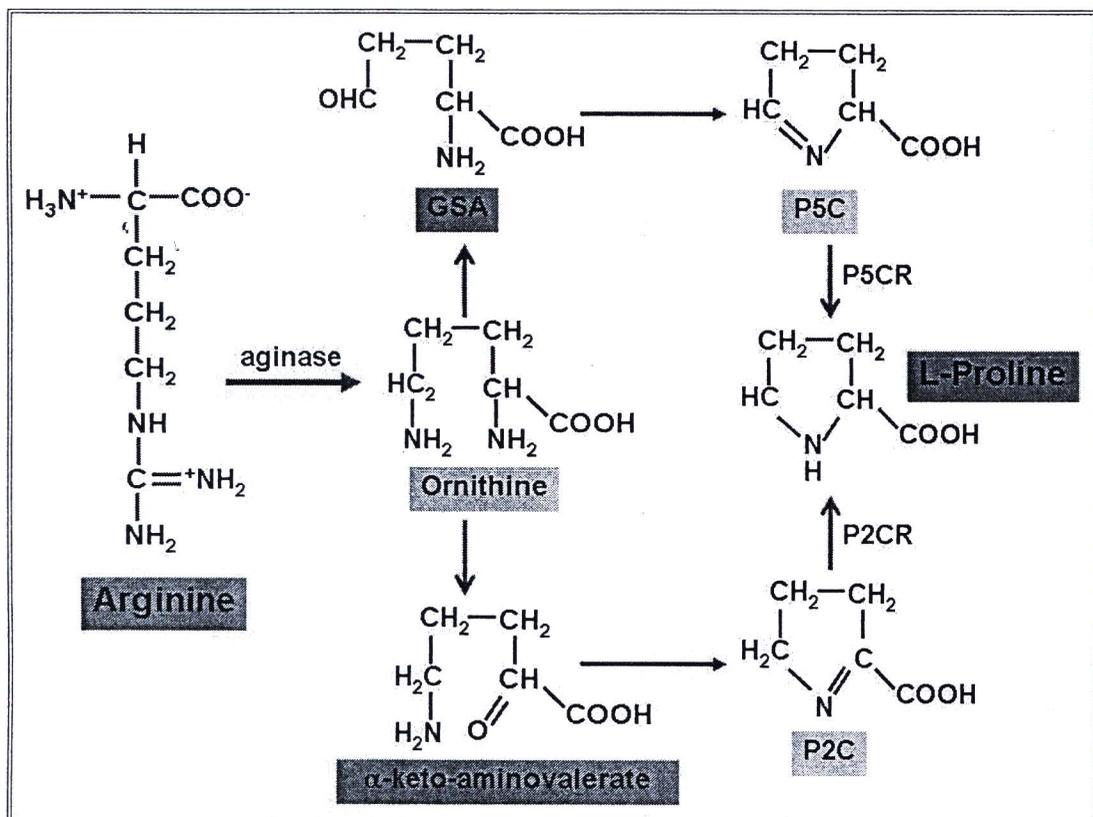
โพรลีน เป็นสาร Osmoprotectant ตัวหนึ่งที่มีความสำคัญในพืช เพื่อป้องกันการเกิด Hyperosmotic stress ซึ่งเป็นผลมาจากภาวะแล้งและภาวะเค็ม นอกจากนี้ยังเชื่อกันว่าเป็นสารที่ช่วยในการสร้างเสถียรภาพให้แก่โครงสร้างของเซลล์ และช่วยกำจัดอันตรายจากอนุมูลอิสระอีกด้วย กระบวนการสร้างโพรลีนเริ่มต้นจากสาร Glutamate โดยมีเอนไซม์ γ -glutamyl kinase และ γ -glutamyl semialdehyde dehydrogenase ซึ่งเป็นเอนไซม์คู่แรกของกระบวนการ จากปฏิกิริยาในช่วงนี้จะได้สาร glutamyl- γ -semialdehyde ต่อจากนั้นจะเกิดกระบวนการ dehydration โดยไม่มีเอนไซม์มาเกี่ยวข้อง ผลของปฏิกิริยาจะได้ Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate จากนั้นก็เกิดกระบวนการ Reduction โดยมี Enzyme pyrroline-5-carboxylate reductase จากปฏิกิริยานี้จะได้สารโพรลีน แล้วสารโพรลีนจะถูกนำไปใช้ในกระบวนการสร้างโพรลีน บางส่วนเคลื่อนย้ายเข้าสู่ท่อลำเลียงอาหาร (Hanson & Hitz, 1982 อ้างโดย ธวัช เรืองโสภณ, 2535)



ภาพที่ 2.2 กระบวนการสังเคราะห์สารโพรลีนจาก Glutamic acid

ที่มา : Hanson & Hitz, 1982 อ้างถึงใน ธวัช เรืองโสภณ, 2535 : 42

โพรลีนยังสามารถสร้างจาก Arginine ได้อีกทางหนึ่ง โดยการเปลี่ยนให้เป็น Ornithine เมื่อทำปฏิกิริยากับ Ornithine- α -aminotransferase ได้เป็น α -keto-aminovalerate ซึ่งสามารถเปลี่ยนเป็น Pyrroline-2-carboxylate (P2C) และ P2C เปลี่ยนเป็น L-proline โดยเอนไซม์ Pyrroline-2-carboxylate reductase (P2CR)



ภาพที่ 2.3 กระบวนการสังเคราะห์สารโพรลีนจาก Arginine

ที่มา : Hanson & Hitz. 1982 อ้างถึงใน ชวัช เรื่อง โสภณ. 2535 : 35

งานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

ในประเทศไทย การเกิดสภาพแล้ง (Drought) ในระหว่างการปลูกพืช คือ ช่วงเวลาที่ปริมาณน้ำฝนไม่เพียงพอจนทำให้พืชอยู่ในสภาวะขาดน้ำ (Water deficit) กล่าวคือ เมื่ออัตราการคายน้ำของพืชมากกว่าอัตราการดูดน้ำ จนปริมาณน้ำในพืชลดลง จะมีผลทำให้สรีรวิทยา (Physiological) ของพืชเปลี่ยนไป จนเกิดการเปลี่ยนแปลงกระบวนการของสารชีวโมเลกุล (Biochemical) ภายในต้นพืช ซึ่งสามารถใช้เป็นตัวชี้วัดหรืออธิบายกลไกที่เกิดขึ้น (El-Baz. et al. 2003) เมื่อพืชอยู่ในสภาวะขาดน้ำ การเจริญเติบโตของพืชลดลง เนื่องจากการลดลงของค่าศักย์ (Water potential) มีผลต่อกระบวนการสร้างผนังเซลล์และโปรตีน การลดลงของระดับเอนไซม์บางชนิด การงอกของเมล็ด การเปลี่ยนแปลงของฮอร์โมนพืช เช่น ฮอร์โมนแอบซีสสิก แอสิก (Abscisic acid: ABA) จะถูกสร้างเพิ่มขึ้นเมื่อพืชขาดน้ำ ทำให้ปากใบปิด กระบวนการสังเคราะห์แสง การสะสมของสารกลุ่ม protective metabolites เช่น โพรลีน (Proline) เป็นต้น ซึ่งผลการขาดน้ำต่อกระบวนการต่างๆ เหล่านี้จะแตกต่างกันไป ขึ้นอยู่กับชนิดของพืช ระยะการเจริญเติบโตของพืช ความรุนแรงของการขาดน้ำ และระยะเวลาของการขาดน้ำ (Manuela M. Chaves. et al. 2003 : 23)

การศึกษาถึงความสัมพันธ์ระหว่างผลของการขาดน้ำต่อการเปลี่ยนแปลงของปริมาณสารโพรลีน มีดังนี้ กาญจนา สาลีศักดิ์ (2535 : 23) ศึกษาผลของความเครียดของน้ำในดินต่อการสะสมสารโพรลีนของข้าวและฝ้าย พบว่า ปริมาณสารโพรลีนที่พบในส่วนต่าง ๆ ทั้งในราก ใบอ่อน ใบกลางและใบแก่ของต้นข้าว และฝ้ายที่ได้รับน้ำตามปกติ มีปริมาณน้อยกว่าในภาวะเครียดเนื่องจากการขาดน้ำ และการศึกษาเกี่ยวกับการสะสมปริมาณสารโพรลีนของข้าวโพดในสภาวะขาดน้ำเป็นดัชนีวัดความทนต่อความแห้งแล้ง (ธวัช เรืองโสภณ. 2535 : 45) โดยทดสอบในแปลงทดลอง พบว่า ในระยะต้นอ่อนของข้าวโพดสายพันธุ์ไม่ทนแล้ง มีการสะสมปริมาณสารโพรลีนในระดับสูง และให้ผลผลิตเมล็ดต่ำ ในขณะที่สายพันธุ์ทนแล้ง การสะสมปริมาณสารโพรลีนจะต่ำ แต่ให้ผลผลิตเมล็ดสูง แสดงว่าการสะสมปริมาณสารโพรลีนที่วัดได้ในระยะต้นอ่อน สามารถใช้ประเมินความทนแล้งของข้าวโพดได้ แต่มีความสัมพันธ์ในทางลบ ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาของ นวรัตน์ อุดมประเสริฐ (2540 : 23) ที่พบว่า ปริมาณสารโพรลีนที่เพิ่มขึ้นเมื่อข้าวโพดขาดน้ำมีความสัมพันธ์ในทางตรงกันข้ามกับผลผลิต แต่ขัดแย้งกับการศึกษาของพีระศักดิ์ ศรีนิเวศน์ (2537 : 56) อ่างโดยธนศ เรืองจินดา (2547 : 22) ที่กล่าวว่า การพิจารณาปริมาณสารโพรลีนที่สะสมอยู่มาใช้เป็นดัชนีความทนแล้งได้ ซึ่งพบว่าในอ้อยปกติจะมีสารโพรลีนประมาณ 0.2 เปอร์เซ็นต์ แต่จะเพิ่มขึ้นถึง 10 เปอร์เซ็นต์ในอ้อยที่กระทบแล้ง โดยพันธุ์ทนแล้งสะสมสารโพรลีนได้มากกว่าต้นพันธุ์ที่ไม่ทนแล้ง นอกจากนี้ ในการคัดเลือกข้าวทนแล้งของวรัญญา คำปิ่น (2541 : 23) โดยการตรวจวัดปริมาณสารโพรลีนในใบข้าวเมื่อต้นข้าวเจริญเติบโตในสภาวะแล้ง โดยใช้สาร



PEG6000 เป็นสารจำลองความแล้ง พบว่า สายพันธุ์ที่ทนแล้งมีการสะสมสารโพรตีนในระดับสูง และมากกว่าสายพันธุ์หลักอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ Zheng Yi-Zhi & Li Tian (2000 : 32) ศึกษาการเปลี่ยนแปลงของสารโพรตีนในถั่วเหลืองภายใต้สภาวะกีดกัน โดยนำเมล็ดของถั่วเหลืองสายพันธุ์กลุ่มที่ทนและไวต่อภาวะกีดกัน มาเพาะเลี้ยงด้วย Hoagland solution และเติม 6% PEG6000 พบว่า สารโพรตีนมีปริมาณเพิ่มขึ้น เมื่ออยู่ในภาวะกีดกัน Jharna. et al. (2001 : 44) ศึกษาการใช้สารชีวเคมี คือ สารโพรตีน และ nitrate reductase activity กัดพืชทนแล้ง โดยศึกษาในถั่วลิสง พบว่า ในส่วนใบของสายพันธุ์ที่ทนแล้ง ปริมาณสารโพรตีน และ nitrate reductase activity เพิ่มมากกว่าสายพันธุ์ควบคุม Montakan. et al. (2001) ศึกษากลไกการทนแล้งในข้าว โดยพิจารณาจากการสะสมปริมาณสารโพรตีน ได้ทำการเพาะเมล็ดข้าวในสารละลายธาตุอาหาร และใช้สาร PEG6000 เป็นสารจำลองความแล้ง พบว่า ในข้าวสายพันธุ์ที่ปรับปรุงให้ทนแล้ง ปริมาณสารโพรตีน จะเพิ่มขึ้น 9-15 เท่า ในขณะที่สายพันธุ์ดั้งเดิมเพิ่มขึ้น 5 เท่า

