บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

บทบาทของโบรอนในพืช

Parr and Loughman (1983) ได้ตั้งสมมติฐานเกี่ยวกับหน้าที่ของโบรอนในพืชไว้หลายข้อ เช่น เกี่ยวข้องกับการลำเลียงขนส่งคาร์โบไฮเดรตและน้ำตาลมาเลี้ยงเนื้อเยื่อเจริญซึ่งมีการแบ่งเซลล์และขยายตัวของเซลล์ มีบทบาทในการสังเคราะห์ผนังเซลล์ โดยเกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์เพ็คตินในผนังเซลล์พืชซึ่งทำหน้าที่เชื่อมให้ผนังเซลล์ข้างเคียงติดเป็นเนื้อเดียวกัน เป็นส่วนประกอบโครงสร้างผนังเซลล์ และมีบทบาทในขบวนการเมตาโบลิซึ่มของคาร์โบไฮเดรต อาร์เอ็นเอ กรดอินโดลอะซิติก (IAA) ลิกนิน และฟีนอล หน้าที่อันหลากหลายเหล่านี้อาจชี้ให้เห็นว่าโบรอนเป็นสิ่งจำเป็นในกระบวนการเมตาโบลิซึ่มในพืชหลายกระบวนการ (Marschner, 1995) แต่ในจำนวนหน้าที่ต่างๆเหล่านี้ที่ได้รับการยืนยันด้วยหลักฐานทางการทดลองเพียงบางอย่างอาทิ โบรอนเป็นส่วนประกอบสำคัญของโครงสร้างผนังเซลล์ การทำงานร่วมกับเพ็คตินในผนังเซลล์ โดยที่โบรอนมีบทบาทสำคัญในการเชื่อมต่อระหว่างเซลล์ (cross-linking cell wall polysaccharides) (Loomis and Durst, 1992)

บทบาทของโบรอนที่เกี่ยวข้องกับผนังเซลล์

โบรอนเป็นธาตุที่จำเป็นต่อการสังเคราะห์ผนังเซลล์ของพืช โดยจากงานทดลองของ Spurr (1957) พบว่าเมื่อขาดโบรอน ผนังเซลล์ของต้น celery จะมี parenchyma cell หนามากขึ้นจาก 1 μm เป็น 4 μm และในพืชที่ขาดโบรอน ผนังเซลล์จะไม่เรียบแต่จะมีลักษณะผิดรูปร่าง (Hirsch and Torrey, 1980) และมีความเข้มข้นของสารเป็กติก (pectic substances) อยู่ในระดับสูง (Rajaratnam and Lowry, 1974) และพบว่ามีน้ำตาลกลูโคส และ ß-1,3-glucan ในปริมาณสูง (Dugger and Palmer, 1985) โดยสารเหล่านี้เป็นองค์ประกอบสำคัญของเนื้อเยื่อ callose ซึ่งเมื่อมีการสะสมเป็นปริมาณมากภายในท่อลำเลียง (sieve tube) จะทำให้การลำเลียงขนส่งภายในท่ออาหารถูกจำกัด (Venter and Curries, 1977) และ Matoh et al. (1992) ได้ศึกษาอิทธิพลของโบรอนที่มีต่อเนื้อเยื่อเซลล์ยาสูบ พบว่าผนังเซลล์จะหนาขึ้นและเกาะกันอย่างหลวมภายใต้สภาพขาดโบรอน จากงานทดลองของ Hu and Brown (1994) ได้ชี้ชัดว่า ปริมาณโบรอนที่พบทั้งหมดในพืชมากกว่า 98 % จะอยู่ในผนังเซลล์ และมีรายงานว่าการขาดโบรอนจะมีผลต่อการเจริญเติบโตในลักษณะต่างๆเช่น การยับยั้งการยืดตัวของปลายราก (root tip) ของดอกทานตะวัน (Hirsch and Torrey, 1980) และลดอัตราการยืดตัวของใบถั่วเหลืองลง (Kirk and Loneragan, 1988)

บทบาทของโบรอนต่อหน้าที่และการสร้างผนังเซลล์ยังสามารถตรวจพบได้จากการศึกษาการเจริญของอวัยวะเพื่อการเจริญพันธุ์ โดยได้มีงานทดลองพบว่านอกจากโบรอนจะมีความจำเป็นต่อการเจริญเติบโตทางลำต้นแล้ว โบรอนยังมีความสำคัญต่อการเจริญพันธุ์ในพืชด้วย โดยจากการศึกษาความสำคัญของโบรอนต่อพัฒนาการของละอองเรณูพบว่า โบรอนมีความจำเป็นต่อการเจริญเติบโตทั้งกระบวนการงอกและการยืดตัวของหลอดละอองเรณู (pollen tube) Visser (1955) ได้พบว่าความยาวของหลอดละอองเรณูจะมีความสัมพันธ์โดยตรงกับความเข้มข้นของกรดบอริกที่พืชได้รับ และการงอกของหลอดละอองเรณูนั้นจะถูกจำกัดโดยปริมาณโบรอนที่พืชได้รับในระหว่างการงอก (Cheng and Rerkasem, 1993) และ Loomis and Durst (1992) ได้พบว่าการยืดตัวของหลอดละอองเรณูก็จะมีการตอบสนองต่อการขาดโบรอนเช่นกัน จากงานทดลองของ Shen และคณะ (1994) พบว่า โบรอนมีบทบาทสำคัญในการงอกและเจริญเติบโตของหลอดละอองเรณูที่ตกลงบนเกสรตัวเมียของเมล็ดผักกาดที่ใช้ทำน้ำมัน (oilseed rape) โดยเปอร์เซ็นต์ละอองเรณูที่งอก และจำนวนละอองเรณูที่งอกลงไปถึงรังไข่จะเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับโบรอนเพียงพอ

บทบาทของโบรอนต่อพัฒนาการและการเจริญเติบโตของพืช

จากสมมติฐานที่ว่าโบรอนเป็นจุลธาตุที่จำเป็นต่อกระบวนการต่างๆทางสรีรวิทยาในพืชหลายกระบวนการ (Parr and Loughman, 1983) และ Goldbach et al. (1990) ได้อธิบายปฏิสัมพันธ์ระหว่างโบรอนและฮอร์โมนอ็อกซินไว้ว่า การขาดโบรอนจะลดการสังเคราะห์โปรตีนลงโดยการยับยั้งการสังเคราะห์ DNA และโบรอนมีอิทธิพลต่อการทำงานของฮอร์โมน NADH oxidase ซึ่งจำเป็นต่อการเจริญของเซลล์ โดยการทำงานของฮอร์โมนจะถูกยับยั้งเมื่อพืชขาดโบรอน (Barr et al., 1993) และโบรอนเป็นธาตุที่มีความจำเป็นต่อโครงสร้างผนังเซลล์ โดย Schmucker (1934) ได้รายงานว่า การขาดโบรอนในหลอดละอองเรณูที่กำลังเจริญเติบโตจะทำให้เกิดการบวมหรือแตกบริเวณปลายหลอด และโบรอนยังมีผลต่อการยืดตัวของเซลล์ โดย Birnbaum et al. (1974) ได้รายงานไว้ว่ากระบวนการยืดตัวของเซลล์จะมีความต้องการโบรอนมากกว่าในกระบวนการแบ่งเซลล์ ดังนั้นการขาดโบรอนจึงอาจส่งผลกระทบต่อพัฒนาการและการเจริญเติบโตของพืชได้ โดยการยืดตัวของเซลล์ใบที่ลดลงเมื่อขาดโบรอนอาจส่งผลต่อปริมาณพื้นที่ใบและกระบวนการสังเคราะห์แสงในที่สุด ซึ่งผลที่พบจากการขาดโบรอนที่มีต่อการเจริญทางลำต้นเช่น การลดลงของน้ำหนักแห้งของฟางและขนาดของรวงข้าวบาร์เลย์บางพันธุ์ (Jamjod and Rerkasem, 1999) และต้นพีช (*Prunus persica*) มีดอกลดลงเมื่อได้รับโบรอนในปริมาณต่ำ (Kamali and Childers, 1970)

บทบาทของโบรอนที่เกี่ยวข้องกับการผสมเกสร

การขาดโบรอนนอกจากส่งผลกระทบต่อพัฒนาการและการเจริญเติบโตทางลำต้นแล้ว ยังมีผลต่อการเจริญในระยะเจริญพันธุ์ โดยที่ระยะการเจริญพันธุ์จะมีความต้องการใช้โบรอนเพื่อการสร้างเมล็ด ในปริมาณสูงกว่าการใช้โบรอนเพื่อเจริญเติบโตในระยะการเจริญทางลำต้น (Vaughan, 1977) โดยจากการศึกษาทดลองของ Zhang และคณะ (1994) โดยการวิเคราะห์ความเข้มข้นโบรอนในส่วนต่างๆของ oilseed rape พบว่า โบรอนมีความเข้มข้นมากที่สุดใน pistil และพบลดลงใน stamen และในใบตามลำดับ ทั้งในสภาพขาดโบรอนและเมื่อได้รับโบรอนเต็มที่ ซึ่งจากการที่โบรอนมีบทบาทสำคัญต่อส่วนที่เกียวข้องกับการเจริญพันธุ์โดยเฉพาะการเจริญเติบโตของละอองเรณู ดังนั้นการขาดโบรอนจึงอาจส่งผลกระทบต่อการผสมเกสรได้

การขาดโบรอนในธัญพืชส่วนใหญ่จะพบว่ามีผลต่อการเจริญของเกสรตัวผู้มากกว่าเนื้อเยื่อส่วนอื่นๆที่อยู่ใกล้เคียง (Whittington, 1957) โดยมีการศึกษาจากบราซิล (Da Silva and de Andrade, 1980) จีน (Li et al., 1978) อินเดีย (Singh et al., 1976) เนปาล (Subedi et al., 1993) และไทย (Rerkasem et al., 1997) ที่รายงานว่า ข้าวสาลีที่ขาดโบรอนจะมีละอองเรณูที่มีลักษณะฝ่อลีบ ไม่สมบูรณ์ และมีการแท้ง (abortion) ของละอองเรณูเกิดขึ้น การที่ละอองเรณูไม่พัฒนาหรือไม่งอกจะส่งผลต่อการผสมเกสรและการติดเมล็ดของพืช โดยพบผลของการขาดโบรอนในข้าวสาลีคือ การมีรวงลีบไม่ติดเมล็ด (Misra et al., 1992) เช่นเดียวกับที่พบในข้าว (Garg et al., 1979) และข้าวบาร์เลย์ (Ambak and Tadano, 1991) ดังนั้นจึงอาจกล่าวได้ว่าการขาดโบรอนเป็นสาเหตุสำคัญที่ทำให้ข้าวบาร์เลย์เป็นหมัน คือมีการผสมพันธุ์ล้มเหลว และการติดเมล็ดไม่สมบูรณ์ หรือไม่ติดเมล็ดเลย ซึ่งการเป็นหมันนี้จะสามารถสังเกตได้จากรวงในระยะถ่ายละอองเกสร ตัวอย่างเช่นในข้าวสาลี โดยเมื่อแสงส่องผ่านรวงจะมีลักษณะใส เนื่องจากดอกบานยังคงบานอยู่เป็นเวลานานเพราะไม่ได้ผสมเกสร เมื่อตรวจดูอับเรณูจะพบว่ามีลักษณะเหี่ยวฝ่อลีบ ละอองเรณูมีปริมาณแป้งต่ำและมีขนาดเล็ก ไม่สมบูรณ์ (Rerkasem et al., 1989)

ความแตกต่างระหว่างพันธุ์ในการตอบสนองต่อโบรอน

ในพันธุ์ต่างๆของพืชแต่ละชนิดจะพบว่ามีความแปรปรวนในการตอบสนองต่อระดับโบรอนที่ได้รับ เนื่องจากพืชพันธุ์แต่ละชนิดจะมีสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหารต่างกัน (Marschner, 1995) ได้มีรายงานการทดลองที่พบความแตกต่างกันระหว่างพันธุ์ในการตอบสนองต่อระดับโบรอนในพืชหลายชนิด ไม่ว่าจะเป็นในข้าวโพด (Mozofar, 1993) ถั่วเหลือง (Rerkasem et al., 1993) ข้าวสาลี (Singh et al., 1976) และในข้าวบาร์เลย์ (เบญจวรรณ และ ศันสนีย์, 2532) โดยในข้าวบาร์เลย์นั้นพบว่า ความสามารถในการติดเมล็ดนอกจากจะขึ้นอยู่กับระดับโบรอนที่ได้รับแล้ว ยังอาจจะขึ้นอยู่กับพันธุกรรมด้วย เนื่องจากข้าวบาร์เลย์บางพันธุ์สามารถเจริญเติบโตและให้ผลผลิตได้ดีในดินที่มีปริมาณโบรอนต่ำในขณะที่บางพันธุ์แสดงอาการขาดโบรอนรุนแรงมากโดยจะติดเมล็ดและให้ผลผลิตต่ำ จากงาน

ทดลองของ Jamjod and Rerkasem (1999) พบว่า ข้าวบาร์เลย์ 9 พันธุ์ซึ่งติดเมล็ดได้เต็มที่ทุกพันธุ์เมื่อไม่ขาดโบรอน แต่เมื่อนำมาปลูกในดินโบรอนต่ำ จะมีเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดแตกต่างกันมาก ซึ่งความแตกต่างในการทนต่อการขาดโบรอนของพันธุ์ข้าวบาร์เลย์นี้ อาจจะขึ้นอยู่กับสมรรถภาพการดูด การลำเลียงไปยังส่วนต่างๆของต้น และการใช้โบรอนได้แตกต่างกัน

การบ่งชี้สภาพการขาดโบรอนด้วยการวิเคราะห์ในส่วนต่างๆของพืช

ความเข้มข้นของโบรอนในเนื้อเยื่อพืชที่วิเคราะห์ได้จะแสดงให้เห็นถึงระดับความพอเพียงของโบรอนในเนื้อเยื่อพืชนั้นๆ (Gupta, 1979) จากงานทดลอง Rerkasem and Lordkaew (1992) ได้พบว่าปริมาณการติดเมล็ดในข้าวสาลีนั้นจะมีความสัมพันธ์กันกับความเข้มข้นของโบรอนในรวงและในใบธง เช่นเดียวกับ Rerkasem and Loneragan (1994) ซึ่งได้รายงานว่า ข้าวสาลีพันธุ์ SW41 และ Sonora 64 จะมีจำนวนเมล็ดต่อช่อดอกย่อยสูง เมื่อมีความเข้มข้นของโบรอนในใบธงตั้งแต่ 3 mg B/kg ขึ้นไป และใช้ความเข้มข้นโบรอนในใบธงแยกความแตกต่างระหว่างพันธุ์ทนและไม่ทนได้ โดยข้าวสาลีพันธุ์ทนจะมีความเข้มข้นโบรอนในใบธงมากกว่า 7 mg B/kg และพันธุ์ที่ไม่ทนจะมีความเข้มข้นโบรอนในใบธงน้อยกว่า 3 mg B/kg ในข้าวบาร์เลย์ก็เช่นเดียวกัน โดยจากการศึกษาทดลองของ Jamjod and Rerkasem (1999) พบว่า ข้าวบาร์เลย์ 9 พันธุ์ที่ปลูกในโบรอนระดับเดียวกันจะมีเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดอยู่ระหว่าง 19-40 เปอร์เซ็นต์ โดยมีความเข้มข้นของโบรอนในใบธงตั้งแต่ 2-4 mg B/kg และการติดเมล็ดจะเพิ่มขึ้นเป็น 79-83 เปอร์เซ็นต์ เมื่อโบรอนในใบธงมีความเข้มข้น 7-8 mg B/kg เช่นเดียวกับงานทดลองของ Simojoki (1972) ซึ่งใช้ความเข้มข้นของโบรอนในใบธงเป็นเครื่องวัดสถานะของโบรอนในข้าวบาร์เลย์ พบว่าข้าวบาร์เลย์ที่ มีความเข้มข้นของโบรอนในใบธงอยู่ระหว่าง 4-5 mg B/kg จะให้ผลผลิตต่ำ และการใส่ปุ๋ยโบรอนจะเพิ่มความเข้มข้นของโบรอนในใบธงเป็น 7-9 mg B/kg และทำให้ผลผลิตเมล็ดเพิ่มสูงขึ้น ซึ่งการศึกษาเหล่านี้ได้เสนอว่าการวิเคราะห์หาปริมาณโบรอนในเนื้อเยื่อเป็นวิธีหนึ่ง ที่ใช้บ่งชี้ว่าการขาดโบรอนเป็นข้อจำกัดในการเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตหรือไม่

ความแตกต่างในการทนต่อการขาดโบรอนของพืชแต่ละพันธุ์ อาจจะขึ้นอยู่กับสมรรถภาพการดูด การลำเลียงไปยังส่วนต่างๆ และการนำโบรอนไปใช้โบรอนได้แตกต่างกัน (Marschner, 1995) เมื่อปลูกในดินที่ขาดโบรอน ข้าวบาร์เลย์พันธุ์ที่มีสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนดีกว่า ควรเป็นพันธุ์ที่สามารถนำโบรอนที่มีอยู่มาใช้เพื่อการเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตได้ดีกว่า การแยกความแตกต่างระหว่างพันธุ์ทนและไม่ทน สามารถวัดได้จากความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นของโบรอนในเนื้อเยื่อและการแสดงออกในการตอบสนองต่อโบรอนของข้าวบาร์เลย์แต่ละพันธุ์ โดยมีงานทดลองบางงานที่แสดงให้เห็นความสัมพันธ์ระหว่างสมรรถภาพการใช้โบรอนและความเข้มข้นโบรอนภายในเนื้อเยื่อพืช เช่น Blamey et al. (1979) ซึ่งรายงานว่า ดอกทานตะวันพันธุ์ที่มีสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนได้ดีมีการสะสมโบรอนได้ดีกว่า โดยพบว่าในเนื้อเยื่อใบอ่อนซึ่งเป็นใบบนสุดที่โตเต็มที่จะมีความเข้มข้นของ

โบรอนสูงกว่าในพันธุ์ที่มีสมรรถภาพต่ำ Shelp et al. (1992) พบว่า บร็อกโคลีพันธุ์ที่มีสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนสูงจะมีความเข้มข้นของโบรอนในดอกสูงเมื่อปลูกในสภาพขาดโบรอน โดยความสามารถในการทนต่อสภาพขาดโบรอนของพืชแต่ละพันธุ์นั้น จะขึ้นอยู่กับความสามารถในการเพิ่มการเคลื่อนย้ายโบรอนภายในต้นพืช (Shelp and Shattuck, 1987) ซึ่งการเคลื่อนย้ายโบรอนภายในต้นพืชหลายชนิดนั้นส่วนใหญ่จะมีข้อจำกัด (Brown and Shelp, 1997)

มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ Chiang Mai University