บทที่ 2
ตรวจเอกสาร

ธาตุโบรอนในดินและความเป็นประโยชน์

โบรอนในดินแบ่งได้กว้างๆ เป็น 3 รูป คือ เป็นองค์ประกอบในแร่ปฐมภูมิ เช่น tourmaline (มีโบรอนประมาณ 10%) ซึ่งพบในดินทั่วไปหรือถูกดูดซับอยู่ในผิวของอนุภาคดิน และอยู่ในรูปของกรดบอริก ($B(OH)_3$) และบอเรตไอออนในสารละลายดิน โดยโบรอนที่เป็นประโยชน์ที่พืชสามารถดูดใช้ได้คืออยู่ในรูปกรดบอริกซึ่งจะกระจายอยู่ในสารละลายดิน ดินโดยทั่วไปจะมีปริมาณของโบรอนทั้งหมดประมาณ 2 ppm ไปจนถึง 100 ppm หรือมากกว่า (Swaine, 1955) และในจำนวนนี้อยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืชเพียง 0.38-4.67 ppm (ยงยุทธ, 2535) Fleming (1980) รายงานว่าดินแต่ละพื้นที่มีประมาณโบรอนแตกต่างกัน โดยดินในเขตแห้งแล้งอาจมีโบรอนสูงถึง 100 ppm ส่วนดินในเขตชื้นมีโบรอนเพียง 0.1-3.0 ppm เนื่องจากโบรอนเกิดการสูญหายได้โดยง่ายจากขบวนการชะล้างของน้ำฝน (Gupta, 1979) นอกจากนี้ปริมาณของโบรอนในดินขึ้นอยู่กับวัตถุต้นกำเนิดดินด้วย ดินที่มีโบรอนต่ำจะเป็นดินที่มีต้นกำเนิดจากหินอัคนีซึ่งเป็นดินที่มีเนื้อหยาบมีอินทรีย์วัตถุต่ำและมีสภาพเป็นกรด ขณะที่ดินที่มีโบรอนสูงจะเป็นดินเนื้อละเอียด และมีต้นกำเนิดจากตะกอนที่ทับถมกันในทะเล (Fleming, 1980) สำหรับประเทศไทยดินที่มีปริมาณโบรอนต่ำจะพบมากในดินทรายรองลงมาคือดินร่วนปนทรายและดินร่วนเหนียวปนทราย ตามลำดับ ซึ่งจะมีอนุภาคของดินเหนียวต่ำกว่า 11% มีอินทรีย์วัตถุต่ำกว่า 1.0% โดยจะมีปริมาณโบรอนในดินต่ำกว่า 0.12 mg B/kg ได้แก่ ดินชุดน้ำพอง ชุดโคราช ชุดสันป่าตองและชุดร้อยเอ็ด เป็นต้น (สุวพันธ์และคณะ, 2537)

นอกจากขบวนการชะล้างของน้ำฝนแล้วยังมีปัจจัยอื่นๆ ที่มีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์ของโบรอนของพืช ได้แก่ ปัจจัยดิน (soil environment) และปัจจัยที่ไม่ใช่ดิน (non-soil environment) ปัจจัยเกี่ยวกับดิน เช่น โครงสร้างดิน ความเป็นกรด-ด่าง อุณหภูมิและความชื้นของดิน อิทธิพลของโครงสร้างดินพบว่าในดินเนื้อละเอียดมีโบรอนมากกว่าดินเนื้อหยาบ โดยความเข้มข้นของโบรอนในดินจะเพิ่มขึ้นตามปริมาณของดินเนื้อละเอียด (Goldberg and Glaubig, 1986) และดินเนื้อละเอียดสามารถดูดซับโบรอนได้ดีกว่าดินเนื้อหยาบ ดังนั้นมักจะพบว่าพืชที่ปลูกในดินทรายแสดงอาการขาดโบรอน (Gupta, 1968; Mezuman and Keren, 1981) อย่างไรก็ตามพืชสามารถดูดใช้โบรอนจากดินเนื้อหยาบได้ดีกว่าดินเนื้อละเอียด (Wear and Patterson, 1962) นอกจากนี้ยังมีรายงานอีกว่าการดูดใช้โบรอนของพืชจะลดลงเมื่อ pH ของดินสูงขึ้น โดยขณะที่ pH สูงขึ้นนั้นจะมีอลูมินัมไฮดรอกไซด์เกิดขึ้นใหม่ ซึ่งอลูมินัมไฮดรอก

ไซด์ที่เกิดขึ้นนี้มีความสามารถตรึงโบรอนได้ดีในสภาพที่มี pH สูง (Keren and Gast, 1983) จากการศึกษาของสุพจน์และกนกพันธ์ (2536) พบว่าการตรึงโบรอนของดินเพิ่มสูงขึ้นเมื่อ pH เพิ่มจาก 5 จนถึง 7 ทำให้การดูดใช้โบรอนจากดินของพืชลดลง เช่นเดียวกับในพืชตระกูลถั่วพบว่าเมื่อปลูกในดินที่มี pH 5.4-5.6 พืชมีโบรอนในเนื้อเยื่อ 117-198 ppm แต่เมื่อใส่ปูนขาวปรับ pH เพิ่มเป็น 7.3-7.5 ความเข้มข้นโบรอนในเนื้อเยื่อจะเหลือเพียง 36-43 ppm (ยงยุทธ, 2535) ดังนั้นการใส่ปูนขาวเพื่อแก้ปัญหาดินเป็นกรดมากเกินไป อาจส่งผลให้ความรุนแรงของการขาดโบรอนของข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์เพิ่มมากขึ้น (เบญจวรรณและศันสนีย์, 2532)

Bennett and Mathias (1973) ศึกษาอิทธิพลของอุณหภูมิต่อการดูดและปลดปล่อยโบรอนในดินและพบว่าเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นการตรึงโบรอนของดินลดลงทำให้มีโบรอนที่เป็นประโยชน์ต่อพืชเพิ่มมากขึ้น นอกจากนี้พบว่าพืชจะมีอัตราการดูดใช้โบรอนและมีการเจริญเติบโตลดลงเมื่อดินมีอุณหภูมิต่ำ ส่วนความชื้นของดินก็เป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อความเป็นประโยชน์ของโบรอนต่อต้นพืช โดยการดูดใช้โบรอนของพืชแปรผันโดยตรงกับความชื้นที่เป็นประโยชน์ของดิน (Blamey et al., 1979) เบญจวรรณ (2537) พบว่าถั่วเขียวแสดงอาการขาดโบรอนเมื่อปลูกในฤดูหนาวมากกว่าปลูกในฤดูแล้งหรือเมื่อดินมีความชื้นต่ำ สอดคล้องกับรายงานของ Gupta (1979) ซึ่งพบว่าเมื่อดินมีความชื้นเหมาะสมแล้วข้าวบาร์เลย์จะสามารถดูดใช้โบรอนมาสะสมในใบได้ 162-312 ppm แต่ถ้าดินแห้งหรือมีความชื้นต่ำจะมีโบรอนในใบเพียง 85-135 ppm เท่านั้น

ส่วนปัจจัยที่ไม่ใช่ดิน ได้แก่ ความเข้มของแสง อุณหภูมิของอากาศ ความชื้นสัมพัทธ์และพันธุกรรมของพืช พืชต้องการโบรอนเพิ่มขึ้นเมื่อมีความเข้มของแสงเพิ่มขึ้น (Bowen, 1972; Shorrocks, 1991) และ MacInnes and Albert (1969) พบว่ามะเขือเทศต้องการความเข้มของแสงมากในการพัฒนาของปลายราก นอกจากนี้การดูดใช้โบรอนของพืชขึ้นอยู่กับอุณหภูมิและความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศด้วย จากรายงานของ Oertli (1994) ซึ่งทำการศึกษาในข้าวบาร์เลย์พบว่าเมื่ออุณหภูมิอากาศเพิ่มขึ้นจาก 10 เป็น 27 องศาเซลเซียส มีผลให้มีโบรอนในเนื้อเยื่อเพิ่มขึ้นจาก 0.2 µg เป็น 0.65 µg และเมื่อความชื้นสัมพัทธ์อากาศสูงขึ้นมีผลทำให้อัตราการดูดใช้โบรอนของข้าวบาร์เลย์ลดลงเมื่อเปรียบเทียบกับที่ความชื้นสัมพัทธ์อากาศต่ำกว่า พันธุกรรมของพืชเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อความเป็นประโยชน์ของโบรอนซึ่งพืชแต่ละชนิดมีประสิทธิภาพการดูดใช้โบรอนจากดินไม่เท่ากัน มีการศึกษาในธัญพืชเมืองหนาว จากรายงานของ Rerkasem and Jamjod (1997) พบว่าข้าวสาลีมีสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนแตกต่างกันอย่างน้อย 5 กลุ่ม ซึ่งใกล้เคียงกันกับในข้าวบาร์เลย์ (Jamjod and Rerkasem, 1999) นอกจากนี้ยังพบความแตกต่างทางพันธุกรรมในประสิทธิภาพการดูดใช้โบรอนในพืชชนิดอื่นๆ เช่น มะเขือเทศ (Brown and Jones, 1971) ถั่วเขียว (Noppakoonwong, 1991) ถั่วเหลือง (Kirk and Loneragan, 1988) เป็นต้น

ความสำคัญของโบรอนต่อการเจริญเติบโตของพืช

โบรอนเป็นธาตุหนึ่งที่มีความจำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืช โดยมีบทบาทสำคัญในขบวนการทางสรีรวิทยาทั้งในระยะการเจริญทางลำต้นและระยะการเจริญทางด้านสืบพันธุ์ โบรอนมีบทบาทสำคัญในโครงสร้างของผนังเซลล์ซึ่งมีผลต่อการแบ่งและขยายตัวของเซลล์ (Loomis and Durst, 1992; Hu and Brown, 1994) ดังนั้นเมื่อพืชได้รับโบรอนไม่เพียงพอจะมีผลทำให้เกิดความผิดปกติเกี่ยวกับการสร้างหรือการยืดขยายตัวของเซลล์ เช่น การยืดตัวของปลายราก ในพืชตระกูลน้ำเต้า (*Cucurbita pepo* L.) มีการยืดขยายตัวของปลายรากลดลงและหยุดการยืดตัวลง ภายหลังจากที่ไม่ได้รับโบรอนในสารละลายอาหาร 6 และ 24 ชั่วโมง ตามลำดับ (Cohen and Lepper, 1977) เช่นเดียวกับมะเขือเทศเมื่อขาดโบรอนมีผลให้เซลล์ที่ปลายรากมีผนังที่หนาขึ้น และสูญเสียความสามารถในการแบ่งและขยายตัวของเซลล์ (Kouchi and Kumazawa, 1975) แต่การยืดตัวของปลายรากเมื่อถูกยับยั้งเนื่องจากการขาดโบรอนแล้วสามารถที่จะกลับมายืดตัวได้ใหม่ถ้าได้รับโบรอนก่อนที่เนื้อเยื่อเจริญจะเสียหายอย่างถาวร (Bohnsach and Albert, 1977)

การขาดโบรอนทำให้ผนังเซลล์มีการพัฒนาโครงสร้างที่ผิดปกติ (Hu and Brown, 1994) เช่นเดียวกับการพัฒนาของเซลล์ท่อน้ำท่ออาหาร การขาดโบรอนเป็นสาเหตุที่ทำให้การพัฒนาของเซลล์ท่อน้ำและท่ออาหารผิดปกติ Spurr (1957) ศึกษาในขึ้นฉ่าย (*Apium qraveolens*) พบว่าเมื่อขาดโบรอนผนังเซลล์ของ phloem parenchyma จะหนากว่าเมื่อได้รับโบรอนเพียงพอ นอกจากนี้การขาดโบรอนยังอาจเป็นข้อจำกัดในการขยายตัวของเซลล์ที่เกิดขึ้นใหม่ทำให้พบอาการขาดโบรอนในส่วนของยอดและใบที่กำลังเจริญ โดยจะแสดงอาการแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับระดับความรุนแรงของการขาดโบรอน เมื่อขาดโบรอนทำให้การขยายตัวของใบลดลง ใบมีขนาดเล็ก หรือมีการขยายตัวไม่เท่ากันทำให้มีรูปร่างผิดปกติ (Kirk and Loneragan, 1988; Huang et al., 1996) ซึ่งอาจมีผลกระทบต่อขบวนการสังเคราะห์แสงของพืชจากการลดลงของพื้นที่ใบ นอกจากนี้อาจเป็นผลจากการลดลงของจำนวนปากใบและขนาดของช่องปากใบ ซึ่งมีผลทำให้การผ่านเข้าของคาร์บอนไดออกไซด์ลดลง รวมทั้งการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์และโปรตีนที่ละลายน้ำได้ (ส่วนใหญ่เป็นเอนไซม์ที่ใช้ในขบวนการสังเคราะห์แสง) ซึ่งมีผลต่อกิจกรรมของขบวนการ Hill reaction และ net photosynthesis (Sharma and Ramchanda, 1990)

ในการเจริญทางด้านสืบพันธุ์โบรอนมีบทบาทสำคัญที่ส่งผลกระทบต่อผลผลิตพืชโดยตรง โดยการลดลงของผลผลิตอาจเกิดจากการผิดปกติในขั้นตอนการพัฒนาทางด้านการสืบพันธุ์ ซึ่งอาจเกิดขึ้นได้โดยที่พืชไม่แสดงอาการขาดให้เห็นขณะที่มีการเจริญทางลำต้นและใบ (Dell and Huang, 1997) การเจริญทางด้านสืบพันธุ์จะมีความอ่อนไหวต่อการขาดโบรอนมากกว่าการเจริญทางลำต้น (Woodbridge et al., 1971) จากการรวบรวมงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง Marschner (1995) ได้แสดงบทบาทของโบรอนในขบวนการเจริญพันธุ์ของพืช โดยเกี่ยวข้องกับ

การเกิดดอก การพัฒนาของเกสรตัวผู้ เกสรตัวเมีย การผสมเกสรและการสร้างผล โดยเฉพาะอย่างยิ่งการพัฒนาของละอองเรณู ซึ่งการขาดโบรอนทำให้อับเกสรตัวผู้ในธัญพืชฝ่อลีบ ละอองเรณูมีปริมาณแป้งต่ำและไม่สมบูรณ์ (Rerkasem et al., 1989; Agarwala et al., 1981) สำหรับขบวนการผสมเกสรนั้นโบรอนมีบทบาทสำคัญต่อการงอกและเจริญของละอองเรณู ในการเข้าผสมกับเกสรตัวเมียถ้าขาดโบรอนมีผลให้การผสมพันธุ์ล้มเหลว (Rerkasem and Jamjod, 1997; Dickenson, 1978) และ Vaughan (1977) พบว่าการงอกของละอองเรณูและการผสมเกสรในข้าวโพดจะถูกจำกัดเมื่อโบรอนในไหมมีปริมาณต่ำกว่า 3 มก. โบรอน/กก.

นอกจากนี้การขาดโบรอนในถั่วลิสงทำให้ช่วงเวลาการออกดอกผิดปกติ โดยในสภาพที่ได้โบรอนพอเพียงถั่วลิสงจะสร้างดอกมากตั้งแต่ต้นฤดู แต่เมื่อขาดโบรอนการสร้างดอกจะเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่องและใช้เวลานาน และคุณภาพผลผลิตลดลงจากการเกิดเมล็ดกลวง (hollow heart) ซึ่งเป็นอาการจำเพาะที่บ่งชี้การขาดโบรอนของถั่วลิสง (Harris and Brolmann, 1966) ส่วนในถั่วเหลืองการขาดโบรอนทำให้คุณภาพของเมล็ดต่ำลง โดยเมล็ดจะมีขนาดเล็กลง เหี่ยวย่นและมีรอยบุ๋มบนผิวของเมล็ดซึ่งไม่เป็นที่ต้องการของตลาด (เบญจวรรณ, 2537) จักรพงษ์และคณะ (2537) รายงานว่า ทานตะวันที่ขาดโบรอนจะเกิดความผิดปกติ (malformation) ของดอกที่เจริญเติบโตเต็มที่

ความแปรปรวนทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อการขาดโบรอน

ความแตกต่างในการตอบสนองต่อดินที่มีโบรอนต่ำระหว่างพืชชนิดต่างๆ ได้มีการศึกษามานานแล้ว (Rerkasem et al., 1988, 1993b; Rerkasem and Jamjod, 1997) และได้นำลักษณะการตอบสนองต่อระดับโบรอนต่ำมาใช้ในการจำแนกกลุ่มของพืช พืชปลูกและพืชแนะนำอื่นๆมีความแปรปรวนทางพันธุกรรมในประสิทธิภาพการใช้โบรอน พืชใบเลี้ยงคู่ต้องการโบรอนมากกว่าพืชใบเลี้ยงเดี่ยว และพืชผักตระกูล Cruciferous และ Umbelliferous ต้องการโบรอนสูง (Martens and Westermann, 1991) พืชโดยทั่วไปที่พบว่ามีความอ่อนแอต่อสภาพที่มีโบรอนต่ำ ได้แก่ Lucerne (*Medicago sativa*) Brassica spp. หัวบีท (*Beta valgaris*) ขึ้นฉ่าย (*Apium graveolens*) องุ่น (*Vitis vinifera*) แอปเปิล (*Malus sylvesris*) สาลี่ (*Pyrus communis*) ฝ้าย (*Gossypium hirsutum*) และทานตะวัน (*Helianthus annuus*) (Jones, 1991)

ในพืชชนิดเดียวกันยังพบว่ามีความแปรปรวนทางพันธุกรรมระหว่างพันธุ์ในการตอบสนองต่อระดับโบรอน ซึ่งพบในพืชหลายชนิด เช่น ทานตะวัน (Blamey et al., 1979) ถั่วเหลือง (Rerkasem et al., 1993b) ข้าวสาลี (Singh et al., 1976; Rerkasem and Loneragan, 1994) และข้าวบาร์เลย์ (Jamjod and Rerkasem, 1999) ในข้าวสาลีเมื่อปลูกในสภาพที่มีโบรอนต่ำๆ พันธุ์ที่ทนต่อการขาดโบรอน เช่น พันธุ์ฝาง 60 และพันธุ์ Sonora 64 สามารถติดเมล็ดได้เป็นปกติ ในขณะที่พันธุ์ SW 41 ติดเมล็ดเพียงเล็กน้อย (Rerkasem and Jamjod, 1997) และยังพบการตอบสนองเช่นเดียวกันนี้ในข้าวบาร์เลย์ ความสามารถในการทนต่อการขาดโบรอนของข้าว

บาร์เลย์จะขึ้นอยู่กับระดับโบรอนที่ได้รับและขึ้นอยู่กับพันธุกรรมด้วย เนื่องจากข้าวบาร์เลย์ที่มีเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดสูงเมื่อได้รับโบรอนเพียงพอเมื่อนำมาปลูกในสภาพโบรอนต่ำ พบว่าบางพันธุ์สามารถเจริญเติบโตและให้ผลผลิตได้ดีในขณะที่บางพันธุ์แสดงอาการขาดโบรอนอย่างรุนแรงโดยมีการติดเมล็ดน้อยหรือไม่ติดเมล็ดเลย (Jamjod and Rerkasem, 1999) ข้าวบาร์เลย์พันธุ์ที่อ่อนแอต่อการขาดโบรอนจะเจริญเติบโตช้าและดูดใช้โบรอนได้น้อยกว่าพันธุ์ที่ทนทาน (Nable et al., 1990)

ความแตกต่างในประสิทธิภาพการใช้โบรอนของพืช

ในการศึกษาความแตกต่างทางพันธุกรรมของประสิทธิภาพการใช้โบรอนของพืช อาจนำความรู้เกี่ยวกับขบวนการทางสรีรวิทยาของพืชมาใช้เป็นแนวทางในการอธิบายได้เช่นเดียวกับประสิทธิภาพการใช้ธาตุอาหารอื่นๆ (Marschner, 1995) โดยพืชหรือพันธุ์พืชใดๆ จะมีประสิทธิภาพหรือไม่ขึ้นอยู่กับกลไกที่เกี่ยวข้องกับการใช้โบรอนซึ่งอาจจะมีเพียงกลไกเดียวหรือมากกว่า เช่น ความสามารถในการดูดใช้ธาตุอาหารของราก (Hu and Brown, 1997) การเคลื่อนที่ของโบรอนในท่ออาหารและการนำกลับมาใช้อีกของพืช (remobilize) (Brown and Shelp, 1997) รวมทั้งบทบาทของโบรอนในผนังเซลล์ (Matoh, 1997) ทำให้พืชมีการตอบสนองต่อดินที่มีปริมาณโบรอนต่ำแตกต่างกันระหว่างชนิดของพืชและระหว่างพันธุ์ภายในพืชชนิดเดียวกัน

มีการศึกษาความแตกต่างในการดูดใช้ธาตุโบรอนจากดินของพืชหลายชนิด โดยเปรียบเทียบระหว่างพืชใบเลี้ยงคู่กับพืชใบเลี้ยงเดี่ยว โดยพืชใบเลี้ยงเดี่ยวมีความสามารถในการสะสมโบรอนจากดินได้ในอัตราที่ต่ำกว่าพืชใบเลี้ยงคู่เมื่อปลูกในดินชนิดเดียวกัน โดยข้าวสาลีมีโบรอนในใบเพียง 6 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง ใบข้าวโพดมี 9 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง ขณะที่ปริมาณโบรอนในใบของพืชใบเลี้ยงคู่ เช่น ยาสูบมี 29 มก. /กก.น้ำหนักแห้งและใบหัวผักกาดหวานมีถึง 102 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง (Gupta, 1979) และ Banuelos et al. (1996) ศึกษาในพืชที่มีใบเลี้ยงคู่พบความแตกต่างในการดูดใช้โบรอนเช่นกัน โดยพบว่าปอ (*Hibiscus cannabinus* L.) สามารถดูดใช้โบรอนได้ดีกว่าฝ้าย (*Gossypium hirsutum* L.) Noppakoonwong (1991) พบว่าถั่วเขียวผิวดำมีความต้องการโบรอนในเนื้อเยื่อใบประมาณ 12-18 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง และถั่วเหลืองต้องการ 12 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง (Kirk and Loneragan, 1988) แสดงว่า ถั่วทั้งสองชนิดมีความต้องการโบรอนในเนื้อเยื่อใบเท่ากัน แต่เมื่อปลูกถั่วทั้งสองชนิดในสภาพดินเดียวกันถั่วเขียวผิวดำแสดงอาการขาดโบรอนในขณะที่ถั่วเหลืองไม่แสดงอาการขาดเลย ดังนั้นเข้าใจว่าถั่วเหลืองอาจจะมีสมรรถภาพการดูดใช้ดีกว่าถั่วเขียวผิวดำ (Rerkasem et al., 1988) ในธัญพืชเมืองหนาว Rerkasem and Jamjod (1997) ได้แบ่งกลุ่มข้าวสาลีตามสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนได้อย่างน้อย 5 กลุ่มคือ สูงมาก สูง สูงปานกลาง ต่ำและต่ำมาก เช่นเดียวกับข้าวบาร์เลย์ พบขอบเขตความแปรปรวนทางพันธุกรรมอยู่ในระดับที่ใกล้เคียงกับข้าวสาลี (Jamjod and Rerkasem, 1999) นอกจากนี้ความสามารถในการเคลื่อนย้ายตำแหน่งอีกของโบรอน (re-

translocation) ไปสู่อวัยวะใหม่ เช่น ส่วนที่ใช้สร้างผลผลิตซึ่งต้องการโบรอนในปริมาณสูงเพื่อใช้ในขบวนการพัฒนาการ เป็นอีกเหตุผลสำคัญสำหรับความมีประสิทธิภาพการใช้โบรอนของพืช (Brown and Hu, 1996; Shelp and Shattuck, 1987) Shelp et al. (1992) พบว่าบล็อกโคลีพันธุ์ที่มีสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนสูงจะมีความสามารถในการกระจายอีกครั้งของโบรอนไปสู่ใบอ่อนและดอกได้ดีกว่า ซึ่งพบเช่นเดียวกันในทานตะวัน (Blamey et al, 1979) Oil seed rape (Yang et al., 1993)

ความต้องการโบรอนของพืชมีความสัมพันธ์กับปริมาณโบรอนที่สะสมในผนังเซลล์ โดยพืชตระกูลหญ้าส่วนมากมีระดับโบรอนสะสมในเนื้อเยื่อต่ำเมื่อเทียบกับพืชใบเลี้ยงคู่ (Hu et al., 1996) สอดคล้องกับรายงานของ Matoh et al. (1996) ที่พบว่าในผนังเซลล์ของธัญพืชและพืชตระกูลหญ้ากับพืชใบเลี้ยงคู่มีปริมาณโบรอนแตกต่างกัน คือ 5-7 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง และ 21-46 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง ตามลำดับ สอดคล้องกับ Bergmann (1992) รายงานว่าพืชมีความเข้มข้นของโบรอนที่ต่างกัน เช่น ข้าวสาลี 5-10 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง, ฝ้าย 20-80 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง และ Sugar beet 40-100 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง นอกจากนี้ความต้องการโบรอนในระยะการเจริญทางลำต้นมีความแปรปรวนไปจากด้านการเจริญพันธุ์ (Woodbridge et al., 1971) จักรพงษ์และคณะ (2537) พบว่าทานตะวันมีการสะสมของโบรอนในเมล็ดมากกว่าในส่วนของลำต้น ดังนั้นจะพบอาการขาดโบรอนบ่อย ๆ ในขบวนการพัฒนาการของดอกและการสร้างผล

การประเมินระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนในดินของพันธุ์พืช

วิธีการที่ใช้ในการประเมินระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนของพืชนั้นทำได้โดยประเมินจากการตอบสนองของพืชภายใต้สภาพที่มีการควบคุมระดับโบรอน มีรายงานการประเมินทั้งในระยะการเจริญทางลำต้นและการเจริญทางด้านสืบพันธุ์รวมถึงประเมินจากผลผลิตโดยตรง ได้มีรายงานถึงผลของการขาดโบรอนมีผลกระทบต่อการเจริญในช่วงแรก ๆ ของพืช เช่น การยืดของรากพบในน้ำเต้า (Lukaszewski and Blevins, 1996; Bohnsach and Albert, 1977; Cohen and Lepper, 1977) มะเขือเทศ (MacInnes and Albert, 1969) และการขยายของใบของถั่วเหลือง (Kirk and Loneragan, 1988) ปอ (Curtis and Lauchli, 1985) และฝ้าย (Heitholt, 1994) การประเมินการตอบสนองต่อโบรอนของพืชในช่วงต้น ๆ ของการเจริญเติบโตนี้ สามารถใช้คาดคะเนผลผลิตสุดท้ายได้ถ้าลักษณะดังกล่าวมีความสัมพันธ์กับการตอบสนองของผลผลิต ซึ่งมีรายงานใน ทานตะวัน (Blamey et al., 1984) ถั่วเขียวผิวดำและถั่วเขียว (Rerkasem et al., 1993b) Oilseed rape (Yang et al., 1993)

ในการประเมินสภาพการขาดโบรอนด้วยการวิเคราะห์ความเข้มข้นโบรอนในเนื้อเยื่อของพืชนั้นสามารถนำมาใช้เป็นดัชนีบ่งชี้สถานะของพืชในช่วงเวลานั้น ๆว่าขาดโบรอนหรือไม่ จากรายงานของจำเนียร (2544) พบว่าข้าวสาลีพันธุ์ Tatiara ซึ่งไม่ทนทานต่อการขาดโบรอนนั้น ความเข้มข้นโบรอนในเนื้อเยื่อรวงและใบธงมีความสัมพันธ์กับดัชนีการติดเมล็ดแต่ไม่

สามารถใช้แยกความแตกต่างระหว่างพันธุ์ทนทานกับพันธุ์ไม่ทนทานได้ ซึ่งความเข้มข้นโบรอนในเนื้อเยื่อจะมีความสัมพันธ์โดยตรงกับการเจริญเติบโตและผลผลิตหรือไม่นั้น ขึ้นอยู่กับพันธุ์และเนื้อเยื่อที่นำมาวิเคราะห์ จากรายงานของ Rerkasem and Lordkaew (1992) พบความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นของโบรอนในรวงและใบธงกับการติดเมล็ดของข้าวสาลี และพบในข้าวบาร์เลย์เช่นเดียวกัน จากรายงานการศึกษาของ Simojoki (1972) ซึ่งพบว่าข้าวบาร์เลย์ที่มีความเข้มข้นของโบรอนในใบธง 4-5 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง ให้ผลผลิตต่ำ แต่เมื่อใส่ปุ๋ยโบรอนแล้วพบว่าความเข้มข้นของโบรอนในใบธงเพิ่มขึ้นเป็น 7-9 มก. /กก.น้ำหนักแห้ง แล้วมีผลทำให้ผลผลิตสูงขึ้น ส่วนในระยะการเจริญทางการสืบพันธุ์ได้มีการใช้ประเมินการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในพืชหลายชนิด เช่น การพัฒนาของตาดอก (Kamali and Childers, 1970) การพัฒนาของเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมีย (Rerkasem and Jamjod, 1997) รวมทั้งการเจริญของหลอดละอองเรณู (Dickenson, 1978)

โครงการปรับปรุงพันธุ์พืชส่วนมากมีเป้าหมายเพื่อเพิ่มผลผลิต ดังนั้นมักพบการประเมินการตอบสนองต่อโบรอนจากขบวนการทางสรีรวิทยาที่เป็นปัจจัยจำกัดของผลผลิต เช่น ประเมินจากการเป็นหมันของเกสรตัวผู้ในข้าวสาลี (Rerkasem et al., 1989) ข้าวบาร์เลย์ (Jamjod and Rerkasem, 1999) และข้าว (Garg et al., 1979) ซึ่งโบรอนมีผลต่อการพัฒนาละอองเรณู การเจริญของหลอดละอองเรณู ซึ่งเป็นสาเหตุสำคัญของความล้มเหลวในการผสมเกสรและสร้างเมล็ดในที่สุด การประเมินจากการติดเมล็ดโดยตรง เช่น การวัดดัชนีการติดเมล็ด (Grain Set Index) ในธัญพืชเมืองหนาว (Rerkasem and Loneragan, 1994) หรือประเมินจากลักษณะที่แสดงอาการขาดที่ปรากฏบนเมล็ดของพืชตระกูลถั่ว เช่น ลักษณะเมล็ดกลวงของถั่วลิสง (รจเรและคณะ, 2528) ซึ่งการศึกษาเหล่านี้สามารถใช้บ่งชี้การขาดโบรอนของพืชได้

การควบคุมทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อการขาดโบรอน

ความเข้าใจในการควบคุมทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อม มีความสำคัญต่อการปรับปรุงพันธุ์เพื่อผลิตพืชที่เหมาะสมสำหรับพื้นที่ที่ปัจจัยนั้นๆ เป็นตัวจำกัดผลผลิต เช่น ความไม่สมดุลของธาตุอาหารที่มีมากหรือน้อยกว่าความต้องการของพืช ความเข้าใจนี้สามารถนำมาใช้ประโยชน์ในขบวนการปรับปรุงพันธุ์ เช่น เป็นแหล่งของพันธุกรรม นำมาใช้ในการคาดคะเนประสิทธิภาพของประชากรพืชและเป็นประโยชน์ต่อการวางแผนการปรับปรุงพันธุ์และวิธีการที่ใช้ในการคัดเลือก

ได้มีการศึกษาการควบคุมทางพันธุกรรมต่อการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในหลายๆ พืชที่พบอาการขาดบ่อยๆ เช่น มะเขือเทศ (Wall and Audrus, 1962) ขึ้นฉ่าย (Pope and Munger, 1953) และ red beet (*Beta vulgaris*) (Tehrani et al., 1971) พบว่าลักษณะทนทานต่อการขาดโบรอนถูกควบคุมด้วยยีนด้อยเพียงหนึ่งคู่ และ Blamey et al. (1984) วิเคราะห์

พันธุกรรมของทานตะวันโดยวิธีการผสมพันธุ์แบบพบกันหมด (diallel method) พบว่าประสิทธิภาพการดูดใช้โบรอนจากดินถูกควบคุมด้วยการกระทำของยีนแบบบวกสะสม (additive gene action) และนอกจากนี้เราสามารถคาดคะเนประสิทธิภาพของลูกหลานได้โดยดูจากประสิทธิภาพของพ่อแม่ ในข้าวสาลี Jamjod et al. (1992) รายงานว่า ความทนทานต่อการขาดโบรอนของข้าวสาลีถูกควบคุมโดยการกระทำของยีนทั้งชนิดที่เป็นแบบบวกสะสมและแบบข่ม ซึ่งลักษณะความทนทานต่อการขาดโบรอนนี้ อาจจะตอบสนองโดยตรงต่อการคัดเลือก ดังนั้นการเพิ่มระดับของความทนทานในโครงการปรับปรุงพันธุ์สามารถทำได้โดยวิธีการผสมกลับ (backcrossing) หรือโดยวิธีการทดสอบในชั่วต้นๆ (early generation testing) และการศึกษาของสุภาวดี (2543) พบว่าลูกผสมชั่วที่ 2 ของข้าวสาลีที่เกิดจากการผสมระหว่างพันธุ์ฝาง 60 (ทนทานต่อการขาดโบรอน) กับพันธุ์ Bonza (ไม่ทนทานต่อการขาดโบรอน) มีการกระจายตัวค่อนไปทางพันธุ์ฝาง 60 แสดงว่าลักษณะสมรรถภาพการใช้โบรอนสูงถูกควบคุมด้วยอิทธิพลของยีนที่แสดงออกเป็นแบบข่มสมบูรณ์ (complete dominance) และพบว่าลูกผสมมีการกระจายตัวในสัดส่วนที่สอดคล้องกับการถูกควบคุมโดยยีนจำนวน 2 คู่ จากการตอบสนองต่อการขาดโบรอนถูกควบคุมโดยยีนจำนวนน้อยคู่ จึงสามารถถ่ายทอดลักษณะดังกล่าวนี้ในการปรับปรุงพันธุ์ได้โดยวิธีการผสมกลับ (backcrossing) แต่เนื่องจากลักษณะดังกล่าวนี้ถูกควบคุมด้วยยีนที่มีการแสดงออกเป็นแบบข่ม ทำให้ไม่สามารถแยก genotype ชนิดที่เป็น heterozygous และ homozygous dominance ออกจากกันได้ด้วยการประเมินจากลักษณะที่แสดงออก (phenotype) ดังนั้นจึงควรประเมินความสามารถจากการทดสอบในรุ่นลูก (progeny test)

ข้าวสาลีมีแหล่งของพันธุกรรมที่ทนทานต่อการขาดโบรอนโดยพบมากในประเทศไทย (Rerkasem and Jamjod, 1989) เนปาล (Subedi et al., 1993) และอินเดีย (Tandon and Nagvi, 1992) และเพื่อสนับสนุนโครงการปรับปรุงพันธุ์ในเขตเอเชียใต้และเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ Jamjod et al. (1992) ได้ตรวจเลือก (screening) สายพันธุ์ข้าวสาลีที่มีความทนทานต่อการขาดโบรอน พบสายพันธุ์ที่ถูกพัฒนาให้ทนทานต่อการขาดโบรอนได้ดีกว่าพันธุ์มาตรฐาน (check) ประกอบด้วย สายพันธุ์ CMU 26 และ Sonora 64 คือสายพันธุ์ฝาง 60, HAHN*21PRL, #144, CN079*21PRL, Insee 2 และ #1510 โดยสายพันธุ์ที่ดีเหล่านี้จะถูกนำไปใช้เป็นพันธุ์มาตรฐาน สำหรับงานศึกษาเรื่องการขาดโบรอน (B deficiency) ต่อไปในอนาคต ซึ่งในปัจจุบันพันธุ์ ฝาง 60 ถูกนำมาใช้เป็นพ่อแม่พันธุ์ในโปรแกรมการผสมข้ามในประเทศไทย เนื่องจากมีความทนทานต่อการขาดโบรอนและมีความสามารถในการปรับตัวได้ดีที่สุดในประเทศไทย

ส่วนในสภาพที่มีความเข้มข้นของโบรอนสูงๆ Paull et al. (1988) พบว่า การตอบสนองต่อการทนต่อโบรอนเป็นพิษถูกควบคุมโดยยีนหลักหลายตัว และมีการกระทำของยีนหลายรูปแบบขึ้นอยู่กับระดับของโบรอนที่พืชได้รับ ในสภาพการทดสอบที่ความเข้มข้นโบรอนสูงปาน

กลางพบว่าการตอบสนองของลูกผสมชั่วที่ 1 จะอยู่กึ่งกลางของพ่อแม่แสดงลักษณะการถูกควบคุมโดยการกระทำของยีนแบบบวกสะสม แต่เมื่อความเข้มข้นโบรอนสูงกว่าระดับวิกฤติการตอบสนองของลูกผสมชั่วแรกจะเข้าใกล้พ่อหรือแม่ที่อ่อนแอแสดงลักษณะการถูกควบคุมโดยการกระทำของยีนแบบข่มของยีนที่ไม่ทนทาน ในทางกลับตรงกันข้ามเมื่อความเข้มข้นโบรอนต่ำกว่าระดับวิกฤตการตอบสนองของลูกผสมชั่วที่ 1 จะเข้าใกล้พ่อหรือแม่ที่ทนทานแสดงถึงลักษณะการถูกควบคุมโดยการกระทำของยีนแบบข่มโดยยีนที่ทนทาน จากการตอบสนองของลูกผสมที่แตกต่างกันเมื่อได้รับระดับความเข้มข้นโบรอนที่ต่างกัน แสดงให้เห็นว่าระดับของการให้โบรอน มีความสำคัญในการจำแนกความแตกต่างระหว่าง genotype ของข้าวสาลี โดยในสภาพที่ให้โบรอนที่ความเข้มข้นต่ำจะมีประสิทธิภาพในการเปรียบเทียบการตอบสนองระหว่างสายพันธุ์ที่อ่อนแอ ขณะที่ในสภาพที่ความเข้มข้นโบรอนสูงจะเหมาะสมสำหรับใช้เปรียบเทียบการตอบสนองของสายพันธุ์ที่ทนทานกว่า Paull et al. (1991) ศึกษายีนที่ควบคุมลักษณะความทนทานต่อโบรอนเป็นพิษในข้าวสาลี 5 สายพันธุ์ พบว่าลักษณะดังกล่าวถูกควบคุมโดยการกระทำของยีนแบบ partially dominant ในระดับโบรอนต่ำ ลูกผสมชั่วที่ 1 แสดงความทนทานมากกว่าสายพันธุ์พ่อแม่ ขณะที่แสดงความทนทานระดับปานกลางเมื่อปลูกในระดับโบรอนสูง และพบว่ายีนที่ควบคุมลักษณะทนทานต่อความเข้มข้นของโบรอนสูงถูกควบคุมด้วย 3 ยีน คือ *Bo1 Bo2* และ *Bo3* ซึ่งอยู่บนโครโมโซมแท่งที่ 4 และ 7

นอกจากนี้มีการศึกษาการควบคุมทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อธาตุอาหารอื่นๆ เช่น Wheeler et al. (1993) ศึกษาลักษณะความทนทานต่ออลูมิเนียมในข้าวสาลี พบว่าลักษณะดังกล่าวถูกควบคุมด้วยยีนหนึ่งยีน โดยมีการแสดงออกของยีนเป็นแบบข่มไม่สมบูรณ์ Da Silva et al. (1993) รายงานว่าความทนทานต่อระดับฟอสฟอรัสต่ำในต้นอ่อนของข้าวโพดถูกควบคุมโดยพันธุกรรมและมีการแสดงออกของยีนแบบบวกสะสม Caradus et al. (1993) ศึกษาลักษณะการถ่ายทอดของการตอบสนองต่อฟอสฟอรัสใน White clover (*Trifolium repens* L.) พบว่าการตอบสนองต่อระดับฟอสฟอรัสของลูกผสมที่เกิดจากการผสมระหว่างสายพันธุ์ที่ทนต่อฟอสฟอรัสที่มีความเข้มข้นสูงและต่ำมีการตอบสนองใกล้เคียงกับพ่อแม่ที่ทนต่อฟอสฟอรัสที่มีความเข้มข้นสูง และการตอบสนองต่อฟอสฟอรัสที่ความเข้มข้นสูงแสดงลักษณะข่มเหนือการตอบสนองต่อฟอสฟอรัสต่ำ ในลักษณะอื่นๆ มีการศึกษาการแสดงออกทางพันธุกรรมในลักษณะอายุวันสุกแก่ของข้าวจาโปนิก้า Kim et al. (1982) รายงานว่าลักษณะอายุวันสุกแก่ช้า (late maturity) ของข้าวจาโปนิก้าถูกควบคุมด้วยยีนเด่นเพียงหนึ่งคู่ และมีการกระทำของยีนเป็นแบบ partial dominant gene action ต่อลักษณะอายุวันสุกแก่เร็ว (early maturity)