บทที่ 2
ตรวจเอกสาร

ธาตุโบรอนในดินและปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์ของพืช

ธาตุโบรอนเป็นหนึ่งในธาตุอาหารที่มีความจำเป็นต่อพืช ซึ่งพืชต้องการในปริมาณที่น้อย แต่ขาดไม่ได้ โบรอนที่อยู่ในดินมักพบในรูปของ $B(OH)_3$ เนื่องจากเป็นโมเลกุลที่ไม่มีประจุจึงเกิดการสูญเสียได้ง่าย ในดินโดยทั่วไปพบปริมาณของธาตุโบรอนทั้งหมดประมาณ 2 – 200 ppm แต่อยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืชเพียง 0.38–4.67 ppm (ยงยุทธ, 2535) สำหรับดินในเขตร้อนชื้นพบว่า มีธาตุโบรอนที่เป็นประโยชน์ต่อพืชประมาณ 0.1–3.0 ppm ส่วนดินในเขตแห้งแล้งมีธาตุโบรอนสูงถึง 100 ppm (Fleming, 1980) ปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุโบรอนต่อพืช ได้แก่ ขบวนการชะล้างดินของฝนที่ตกลงมาเป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้ธาตุโบรอนสูญหายไปจากดิน (Gupta, 1979) นอกจากนี้การใส่ปูนขาวลงไปในดินเพื่อแก้ไขความเป็นกรดของดินในปริมาณที่มากเกินไปจะทำให้ความเป็นประโยชน์ของธาตุโบรอนในดินลดลงและความเป็นประโยชน์ของธาตุโบรอนในดินจะลดลงเมื่อ pH ของดินสูงขึ้น เมื่อดินมี pH อยู่ระหว่าง 6–7 จะมีธาตุโบรอนในสารละลายดินสูงสุดและพืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้สูงสุดด้วย (Wear and Patterson, 1962) แต่เมื่อ pH อยู่ระหว่าง 8–9 อนุภาคของดินจะมีการดูดซับธาตุโบรอนเพิ่มขึ้น (Bingham *et al.*, 1971) อิทธิพลของโครงสร้างดินนั้นพบว่า ดินที่มีเนื้อดินละเอียดมีปริมาณธาตุโบรอนในดินมากกว่าดินที่มีเนื้อหยาบ แต่พืชสามารถดูดใช้ธาตุโบรอนจากดินที่มีเนื้อหยาบได้ดีกว่า (Glodberg and Glaubig, 1986) ในการศึกษาอิทธิพลของอุณหภูมิพบว่า เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นธาตุโบรอนที่เป็นประโยชน์ต่อพืชจะเพิ่มมากขึ้น เนื่องจากอุณหภูมิที่สูงจะทำให้การตรึงธาตุโบรอนของดินลดลง (Bennett and Mathias, 1973) ส่วนความชื้นก็เป็นปัจจัยหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุโบรอนต่อต้นพืช เบญจวรรณ (2537) พบว่า ถั่วเขียวแสดงอาการขาดธาตุโบรอนเมื่อปลูกในฤดูหนาวมากกว่าเมื่อปลูกในฤดูแล้งหรือในดินที่มีความชื้นต่ำ

บทบาทของธาตุโบรอนต่อการเจริญเติบโตของพืช

ธาตุโบรอนมีบทบาทต่อขบวนการทางสรีรวิทยาของพืชทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative growth) และระยะการเจริญทางด้านการสืบพันธุ์ (reproductive growth) ธาตุโบรอนมีบทบาทสำคัญในการสังเคราะห์ผนังเซลล์ของพืช (Loomis and Durst, 1992; Hu and

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

Brown, 1994) ดังนั้นอาการผิดปกติของพืชที่ขาดโบรอนจึงเกี่ยวกับการสร้างและการยืดขยายตัวของเซลล์ เช่น เมื่อขาดธาตุโบรอนจะทำให้การแบ่งเซลล์ปลายรากของ squash ช้าลง เนื่องจากเซลล์ปลายรากมีผนังหนาขึ้น (Cohen and Lepper, 1977) ใน celery การขาดโบรอนทำให้การพัฒนาของเซลล์ท่อน้ำและท่ออาหารผิดปกติ (Spurr, 1957) อาการของพืชที่ขาดธาตุโบรอนจะพบในส่วนของยอดและใบที่แตกออกมาใหม่ ทำให้การขยายตัวของใบลดลง ใบมีขนาดเล็กหรือมีรูปร่างผิดปกติ มีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Bell *et al.*,1990; Hu and Brown, 1994) การขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์ทำให้มีการแตกหน่อเพิ่มขึ้น (Ambak and tadano, 1991) และมีจำนวนช่อดอกย่อยต่อรวงลดลง (จำเนียร, 2544) ส่วนการขาดโบรอนในข้าวสาลีไม่มีผลต่อการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (Rerkasem and Jamjod, 1997a)

ในด้านการเจริญทางด้านการสืบพันธุ์ โบรอนมีผลต่อการออกดอก การพัฒนาของเกสรตัวผู้ เกสรตัวเมียและการสร้างผล (Marschner, 1995) ในข้าวสาลีและข้าวพบว่าการขาดธาตุโบรอนมีผลต่อการพัฒนาเกสรตัวผู้มากกว่าเกสรตัวเมีย (Rerkasem *et al.*,1993; Garg *et al.*, 1979) การขาดโบรอนในข้าวสาลีทำให้เกสรตัวผู้ฝ่อ ละอองเรณูมีปริมาณแป้งต่ำและไม่สมบูรณ์เป็นผลให้การติดเมล็ดล้มเหลว (Rerkesem and Jamjod, 1997a) ส่วนการขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์นั้นทำให้เกิดการบวมของรังไข่ เกิดความผิดปกติของละอองเกสรตัวผู้ ทำให้ไม่ติดเมล็ด (Simojoki, 1972) อาการจะรุนแรงในหน่อมากกว่าต้นหลัก (จำเนียร, 2544)

การประเมินระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนในพืช

ในการประเมินระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนของพืชแต่ละชนิดสามารถทำได้โดยการประเมินการตอบสนองของพืชภายใต้สภาพที่มีการควบคุมระดับโบรอน มีรายงานการประเมินการตอบสนองของพืชทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและการเจริญทางด้านการสืบพันธุ์ รวมถึงการประเมินจากผลผลิตโดยตรง การประเมินในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น เช่น การยืดของราก พบใน น้ำเต้า (Lukaszewski and Blevins, 1996; Bohnsach and Albert, 1977; Cohen and Lepper, 1977) มะเขือเทศ (MacInnes and Albert, 1969) การขยายตัวของใบพบใน ถั่วเหลือง (Kirk and Loneragan, 1988) ปอ (Curtis and Lauchli, 1985) และฝ้าย (Heitholt, 1994) การประเมินระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนในทานตะวัน (Blamey *et al.*, 1984) ถั่วเขียวผิวดำและถั่วเขียวผิวมัน Rerkasem *et al.*(1993) พบว่า สามารถนำไปใช้ในการคาดคะเนผลผลิตสุดท้ายได้ การประเมินในระยะการสืบพันธุ์สามารถประเมินได้จากการพัฒนาของตาดอก (Kamali and Childers, 1970) การพัฒนาของเกสรตัวผู้และเกสรตัวเมีย (Rerkasem and Jamjod, 1997a) การเจริญของหลอดละอองเรณู (Dickenson, 1978) ส่วนการประเมินจากผลผลิตโดยตรง เช่น การวัดดัชนีการติดเมล็ด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(Grain Set Index, GSI%) ในข้าวสาลี Rerkasem and Jamjod (1997b) ใช้ GSI% แบ่งกลุ่มระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนได้อย่างน้อย 5 กลุ่ม คือ B efficient (GSI>85%, E), Moderately B efficient (GSI 71-85%, ME), Moderately B inefficient (GSI 51-70%, MI), B inefficient (GSI 21-50%, I) และ Very inefficient (GSI 0-20%, VI) ส่วนในข้าวบาร์เลย์ Jamjod and Rerkasem (1999) ศึกษาในสายพันธุ์ข้าวบาร์เลย์จำนวน 21 สายพันธุ์ พบว่า สามารถแบ่งกลุ่มระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนตามค่า GSI% ซึ่งเปรียบเทียบกับค่า GSI% ของข้าวสาลีพันธุ์ Fang 60 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่ทนต่อการขาดธาตุโบรอนมากที่สุด กับพันธุ์ SW 41 ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอต่อการขาดโบรอนปานกลาง สามารถแบ่งระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนออกได้เป็น 5 กลุ่มเช่นเดียวกับข้าวสาลี คือ B efficient (GSI 81-100%, E), Moderately B efficient (GSI 61-80%, ME), Moderately B inefficient (GSI 41-60%, MI), B inefficient (GSI 21-40%, I) และ Very inefficient (GSI 0-20%, VI) และพบว่าสายพันธุ์ BRB 9604 และ BRB9624 เป็นพันธุ์ที่มีระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนสูงใกล้เคียงกับพันธุ์ฝาง 60 ซึ่งสามารถใช้เป็นแหล่งพันธุกรรมที่ทนต่อการขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์ได้

ความแตกต่างทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อการขาดโบรอน

การตอบสนองต่อการขาดโบรอนในพืชแต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน มีการศึกษาในพืชหลายชนิดทั้งพืชใบเลี้ยงคู่และพืชใบเลี้ยงเดี่ยว พบว่าพืชใบเลี้ยงคู่ต้องการโบรอนมากกว่าในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว และในผักตระกูล *Cruciferous* และ *Unbelliferous* ต้องการโบรอนสูง (Martens and Westermann, 1991) Jones (1991) รายงานว่า ในพืช เช่น ถั่วลูเซิ่น (*Medicago sativa*), *Bassica spp.*, ขึ้นฉ่าย (*Apium gravedens*), หัวผักกาด (*Beta vulgaris*), องุ่น (*Vistis vinifera*), แอปเปิล(*Malus sylvestris*), ลูกแพร (*Pyrus communis*), ฝ้าย (*Grossipium hirisutum*) และทานตะวัน (*Helianthus annuus*) เป็นพืชที่อ่อนแอต่อสภาพที่ขาดโบรอน จำเนียร (2544) ได้เปรียบเทียบการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์ พบว่า ข้าวสาลีได้รับผลกระทบที่รุนแรงในระยะที่มีการผสมเกสร ส่วนในข้าวบาร์เลย์นั้นนอกจากระยะผสมเกสรแล้วยังได้รับผลกระทบในระยะของการสร้างช่อดอกย่อย หรือการสร้างรวงด้วย เมื่อใช้ดัชนีการติดเมล็ดในการพิจารณาพบว่าข้าวสาลีที่ใช้ในงานทดลองมีขอบเขตความแตกต่างทางพันธุกรรมที่กว้างกว่าข้าวบาร์เลย์ ในการศึกษาพืชชนิดเดียวกันยังพบความแตกต่างทางพันธุกรรมระหว่างพันธุ์ในการตอบสนองต่อระดับโบรอนในพืชหลายชนิด เช่น ทานตะวัน (Blamey, 1979), ถั่วเหลือง (Rerkasem *et al.*, 1993), ถั่วเขียวผิวมัน (Rerkasem, 1990) ข้าวโพด (Mozafar, 1993), ข้าวสาลี (Singh *et al.*, 1976) และข้าวบาร์เลย์ (Rerkasem and Jamjod, 1989) ในข้าวสาลีเมื่อปลูกในสภาพที่มีโบรอนต่ำ พันธุ์ที่ทนต่อการขาด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โบรอน เช่น พันธุ์ฝาง 60 และพันธุ์ Sonora 64 สามารถติดเมล็ดได้ปกติ ในขณะที่พันธุ์ SW 41 ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอจะติดเมล็ดได้เพียงเล็กน้อย (Rerkasem and Jamjod, 1997b) ส่วนข้าวบาร์เลย์นั้น Jamjod and Rerkasem (1999) ศึกษาความแตกต่างทางพันธุกรรมในการตอบสนองต่อการขาดโบรอนของข้าวบาร์เลย์โดยใช้ข้าวบาร์เลย์ 9 สายพันธุ์ซึ่งติดเมล็ดได้เต็มที่ทุกสายพันธุ์เมื่อปลูกในสภาพที่โบรอนเพียงพอ แต่เมื่อปลูกในสภาพขาดโบรอนพบว่า ข้าวบาร์เลย์บางสายพันธุ์สามารถเจริญเติบโตและให้ผลผลิตได้ดี ขณะที่บางสายพันธุ์แสดงอาการขาดรุนแรงมากโดยจะติดเมล็ดและให้ผลผลิตต่ำ

การควบคุมทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อโบรอน

ในการปรับปรุงพันธุ์พืชเพื่อให้เหมาะสมกับพื้นที่ที่มีปัจจัยใดปัจจัยหนึ่งเป็นตัวกำหนดนั้น จำเป็นอย่างยิ่ง ที่จะต้องทำความเข้าใจเกี่ยวกับการควบคุมทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อสิ่งแวดล้อมนั้น ซึ่งความเข้าใจนี้สามารถนำมาใช้ประโยชน์ในขบวนการปรับปรุงพันธุ์พืช เช่น เป็นแหล่งพันธุกรรม ใช้ในการวางแผนการปรับปรุงพันธุ์พืชและการคัดเลือกพันธุ์ที่เหมาะสมในการปลูก จากปัญหาการขาดธาตุโบรอนในดินทำให้เกิดการศึกษาการควบคุมทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อโบรอนขึ้นในพืชหลายชนิดที่มักพบอาการขาด เช่น มะเขือเทศ (Wall and Audrus,1962) ขึ้นฉ่าย (Pop and Munger, 1953) และ red beet (Tehrani *et al.*, 1971) พบว่า ลักษณะการทนต่อการขาดธาตุโบรอนของพืชเหล่านี้ถูกควบคุมด้วยยีนด้อยเพียงหนึ่งคู่ ในข้าวสาลี Jamjod *et al.* (1992) ทำการศึกษาการควบคุมทางพันธุกรรมโดยทำการผสมพันธุ์ข้าวสาลีที่มีการตอบสนองต่อการขาดโบรอนแตกต่างกัน ทำการวิเคราะห์เปรียบเทียบลูกผสมกับพ่อแม่ พบว่า ความทนต่อการขาดโบรอนถูกควบคุมโดยยีนทั้งชนิดที่เป็นแบบบวกสะสมและแบบข่ม สุภาวดี (2543) ได้ศึกษาการตอบสนองของประชากรข้าวสาลีลูกผสมชั่วที่ 2 ต่อการขาดโบรอนพบว่า การแสดงออกของยีนเป็นแบบข่มสมบูรณ์ โดยยีนที่ควบคุมสมรรถภาพการใช้โบรอนสูงเป็นยีนเด่นและยีนที่ควบคุมสมรรถภาพการใช้โบรอนต่ำเป็นยีนด้อย และพบว่าการกระจายตัวของลูกผสมสอดคล้องกับการถูกควบคุมด้วยยีน 2 คู่ จากนั้นได้คัดเลือกข้าวสาลีจากลูกผสมชั่วที่ 2 โดยเลือกต้นที่มีจำนวนเมล็ดต่อรวงและน้ำหนักผลผลิตต่อต้นสูงที่สุดทำการศึกษาการกระจายตัวของประชากรข้าวสาลีชั่วที่ 3 พบว่า ลูกผสมชั่วที่ 3 ยังมีการกระจายตัวของลักษณะทนต่อการขาดโบรอนในบาง families ที่คัดเลือกมา ซึ่งเป็นผลมาจากต้นที่คัดเลือกมานั้นมี genotype เป็นแบบ heterozygote สำหรับในข้าวบาร์เลย์นั้น วัชรา (2545) ศึกษาการตอบสนองต่อการขาดธาตุโบรอนของลูกผสมชั่วที่ 1 โดยทำการผสมระหว่างพ่อแม่ที่มีการตอบสนองต่อการขาดโบรอนแตกต่างกันพบว่า ลักษณะที่ทนต่อการขาดโบรอนนั้นถูกควบคุมโดยยีนแบบข่มไม่สมบูรณ์จนถึงข่มสมบูรณ์และข่มเกิน ขึ้นอยู่กับคู่ผสมและ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ความรุนแรงในการขาด และพบว่า ลักษณะที่ไม่ทนต่อการขาดเป็นลักษณะเด่น ลักษณะที่ทนต่อการขาดโบรอนเป็นลักษณะด้อย ณภัทร (2546) ได้ศึกษาการแสดงออกของยีนที่ควบคุมการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์พบว่า พฤติกรรมการแสดงออกของยีนในข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์มีความแตกต่างกัน โดยการแสดงออกของยีนในข้าวสาลีเป็นแบบข่มสมบูรณ์ แต่ในข้าวบาร์เลย์มีการแสดงออกของยีนตั้งแต่แบบข่มไม่สมบูรณ์จนถึงข่มสมบูรณ์ รวมถึงการแสดงออกของยีนแบบบวกสะสม สำหรับการศึกษาการควบคุมทางพันธุกรรมต่อความเป็นพิษของโบรอนนั้น ในข้าวสาลี Paull *et al.* (1991) พบว่าถูกควบคุมโดยยีนแบบข่มบางส่วน ลูกผสมชั่วที่ 1 มีการตอบสนองต่อความเป็นพิษอยู่ระหว่างพ่อแม่ โดยยีนที่ควบคุมความเป็นพิษของโบรอนอยู่บนโครโมโซมแท่งที่ 4 และแท่งที่ 7

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved