# ตรวจเอกสาร

## บทบาทของน้ำในพืช

น้ำเป็นองค์ประกอบหลักของพืช พืชไม้เนื้ออ่อนหรือพืชไร่ทั่วไป พบว่ามีน้ำเป็นองค์ประกอบอยู่ประมาณ 80-90% ของน้ำหนักสด และอาจจะมีสัดส่วนของน้ำมากกว่า 90% ในใบหรือเมล็ดที่ยังอ่อน และน้ำยังมีบทบาทหน้าที่ต่าง ๆ ภายในต้นพืชมากมาย เช่น เป็นตัวทำลาย (solvent), เป็นตัวร่วมในปฏิกิริยาชีวเคมีต่าง ๆ (reactant) โดยเฉพาะขบวนการสังเคราะห์แสง, รักษาความเต่งของเซล (turgidity) เพื่อการขยายขนาดของเซล หรือรักษารูปทรงของพืชไว้ (Kramer, 1983) นอกจากนี้น้ำยังช่วยรักษาอุณหภูมิภายในต้นพืชไม่ให้สูงเกินไป โดยผ่านขบวนการคายน้ำ ด้วยเหตุนี้น้ำจึงเป็นปัจจัยสำคัญยิ่งต่อการมีชีวิต การเจริญเติบโต และการสร้างผลผลิตของพืช ถึงแม้พืชจะได้รับปัจจัยอื่น ๆ อย่างเพียงพอ แต่ถ้าหากขาดน้ำแล้ว ก็จะส่งผลให้การเจริญเติบโต และการสร้างผลผลิตลดลง ซึ่งจะลดลงมากน้อยแค่ไหนนั้นขึ้นอยู่กับระดับความรุนแรงของการขาดน้ำ และการขาดน้ำได้เกิดขึ้นในระยะไหนของการเจริญเติบโต นอกจากนี้ยังขึ้นอยู่กับพืช หรือการปรับตัวของพืชอีกด้วยเมื่อพืชเกิดการขาดน้ำถึงระดับหนึ่งที่ขบวนการหรือกิจกรรมต่าง ๆ ในต้นพืชไม่สามารถดำเนินต่อไปได้จนถึงระยะหนึ่ง พืชก็จะตายไปในที่สุด (Slatyer, 1969)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

## การขาดน้ำในพืช

มูลเหตุสำคัญที่พืชขาดน้ำ เนื่องมาจากพืชมีอัตราการคายน้ำสูงกว่าอัตราการดูดน้ำของราก ระดับของการขาดน้ำจะรุนแรงเพิ่มขึ้น ถ้าหากปากใบพืชเปิดและบรรยากาศเอื้ออำนวยต่อการคายน้ำของพืช เช่น พลังงานแสงสูง หรืออุณหภูมิสูง เป็นต้น ยิ่งรากมีประสิทธิภาพการดูดน้ำต่ำและดินมีความชื้นต่ำ ก็จะส่งผลให้ระดับของการขาดน้ำรุนแรงมากยิ่งขึ้น (Kramer, 1983)

ในรอบวันหนึ่ง ๆ พืชจะเกิดการขาดน้ำในระดับที่แตกต่างกันไป เริ่มแรกในตอนเช้า เมื่อพืชได้รับแสง ปากใบของพืชเปิด การคายน้ำก็เริ่มเพิ่มขึ้น และจะเพิ่มขึ้นสูงสุดในช่วงที่พืชได้รับพลังงานแสงมากที่สุด (Turner et al., 1984) จึงก่อให้เกิดความแตกต่างระหว่างอัตราการคายน้ำและดูดน้ำของรากพืชมากยิ่งขึ้น ดังนั้นในช่วงดังกล่าว พืชจะเกิดการขาดน้ำรุนแรงสูงสุดในรอบวันนั้น โดยทั่วไปจะเกิดขึ้นในตอนเที่ยงหรือตอนบ่าย และมักจะพบอยู่เสมอว่าพืชแสดงอาการเหี่ยวให้เห็น ต่อมาเมื่อพลังงานแสงที่ส่องมายังพืชเริ่มลดลง อัตราการคายน้ำของพืชก็ค่อย ๆ ลดลง ในขณะการดูดน้ำของรากพืชยังเกิดขึ้นตลอดเวลา (Kramer, 1983) จึงส่งผลให้ระดับของการขาดน้ำลดลงตามไปด้วย พอพระอาทิตย์ตกหรือเข้าสู่กลางคืน ปากใบของพืชปิด ทำให้การคายน้ำของพืชเกิดขึ้นน้อยมาก ความรุนแรงของการขาดน้ำก็ยิ่งลดลง เนื่องจากอัตราการดูดน้ำของพืชสูงกว่าอัตราการคายน้ำ ปริมาณน้ำที่รากพืชดูดขึ้นไป จะค่อย ๆ ชดเชยน้ำที่พืชสูญเสียไป และอาการเหี่ยวของพืชที่เห็นในตอนกลางวันค่อย ๆ ฟื้นตัวเข้าสู่สภาพปกติอีกครั้ง เมื่อเข้าสู่วันใหม่ ระดับการขาดน้ำของพืชก็จะเกิดขึ้นคล้าย ๆ กับวันแรก แต่ถ้าวันไหนความชื้นดินถึงระดับที่พืชแสดงอาการเหี่ยว และไม่สามารถฟื้นคืนสู่สภาพปกติได้ แม้ว่าจะให้ความชื้นแก่พืชอย่างเต็มที่แล้วก็ตาม จุดนี้เรียกว่าจุดเหี่ยวเฉาถาวร (Permanent Wilting Point) ในที่สุดพืชก็จะตายไป (Slatyer, 1969)

**ผลกระทบของการขาดน้ำต่อพืช**

**1. ปากใบ (Stomata)**

ปากใบของพืชบกทั่วไปจะพบทั้งด้านบนและด้านล่างของใบ ซึ่งเป็นทางผ่านเข้า-ออกของก๊าซและน้ำในต้นพืช เมื่อใดก็ตามที่ปากใบหดตัวแคบเข้าหรือปิดลง ก็จะส่งผลให้การผ่านเข้า-ออกของก๊าซและน้ำลดลงหรือหยุดลงในที่สุด โดยเฉพาะการผ่านเข้าของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่ลดลง จะยังผลกระทบต่อขบวนการสังเคราะห์แสงของพืชได้ การ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ปิดเปิดของปากใบพืชจะถูกควบคุมด้วยหลายปัจจัย เช่น น้ำ, แสง, ก๊าซคาร์บอนไดออก-ไซด์, อุณหภูมิ, แร่ธาตุอาหาร, ฮอร์โมน เป็นต้น และบางปัจจัยดังกล่าว ยังมีปฏิกิริยาร่วมกัน (interaction) ต่อพฤติกรรมของปากใบด้วย นอกจากนี้ตัวของพืชเองก็มีบทบาทต่อพฤติกรรมของปากใบเช่นกัน (Willmer, 1983) ด้วยเหตุนี้จึงทำให้พฤติกรรมของปากใบสลับซับซ้อนมากยิ่งขึ้น เป็นการยากต่อการทำนายและในปัจจุบัน ยังไม่สามารถอธิบายพฤติกรรมของปากใบพืช อย่างสมบูรณ์ได้ ซึ่งในลำดับต่อไปนี้ นอกจากจะได้กล่าวบทบาทของน้ำที่มีต่อพฤติกรรมของปากใบแล้ว ยังได้กล่าวถึงบทบาทของปัจจัยอื่น ๆ ด้วย

**น้ำ** : การปิดเปิดของปากใบ เป็นผลมาจากการเต่ง หรือแฟบตัวของการ์ดเซลซึ่งจะถูกควบคุมด้วยน้ำในเซลพืช โดยทั่วไปพบว่าใบพืชที่มีปริมาณน้ำมากการ์ดเซลจะเต่งยังผลให้ปากใบเปิดกว้าง ในทางตรงข้ามเมื่อพืชขาดน้ำการ์ดเซลจะสูญเสียความเต่งขนาดของปากใบก็หดตัวแคบเข้า และเมื่อพืชขาดน้ำรุนแรงขึ้นปากใบก็จะปิดไปในที่สุด (Ackerson,1982) อย่างไรก็ตาม Pallardy and Kozlowski (1979) รายงานว่ามีพืชบางชนิดการปิดของปากใบจะขึ้นอยู่กับ Vapor Pressure Deficit มากกว่าศักยภาพน้ำในต้นพืช ทั้งนี้เพราะเซลอิพิเดอมิส (epidermis) ของใบที่สัมผัสกับอากาศแห้งหรือมีความชื้นต่ำ จะเป็นสาเหตุให้ปากใบปิดได้ดังที่ Sheriff (1977) ได้พบในข้าวสาลีและยาสูบ เป็นต้น อย่างไรก็ตามจากผลงานของ Hall and Hoffman (1976) และ El-Sharkawy et al. (1984) ชี้ให้เห็นว่าการปิดเปิดของปากใบจะเป็นผลทั้งการเปลี่ยนแปลงของ Vapor Pressure Deficit และศักยภาพน้ำในพืช ในธรรมชาติเมื่อ Vapor Pressure Deficit สูงก็เท่ากับเป็นทางเปิดให้น้ำสูญเสียจากต้นพืชมากขึ้น ขณะเดียวกันปริมาณน้ำในต้นพืชก็ลดลงตาม โดยเฉพาะตอนประมาณเที่ยงวันหรือบ่ายการสูญเสียน้ำจากต้นพืชจะเกิดขึ้นมาก ในพืชโดยทั่วไปพบว่า เมื่อศักยภาพน้ำในพืชลดลงปากใบจะลดขนาดหรือปิดลง (Radin, 1984) ซึ่งระดับการปิดเปิดของปากใบอาจจะแตกต่างกันออกไป ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของพืชหรือแม้แต่พืชชนิดเดียวกันแต่ต่างอายุหรือเคยผ่านระดับการขาดน้ำมาต่างกันระดับการตอบสนองของปากใบก็จะไม่เหมือนกัน ในระยะการเจริญเติบ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โตทางลำต้นและใบ (Vegetative phase) ปากใบจะมีความไวต่อการขาดน้ำมากกว่าระยะหลังออกดอก (Garrity et al., 1984) และภายในใบเดียวกัน พบว่าปากใบส่วนที่อยู่ด้านบนใบจะมีความไวต่อการขาดน้ำมากกว่าส่วนด้านล่างใบ (Mott and O'Leary, 1984) และจากผลงานของ Matthews (1983) ชี้ให้เห็นว่าที่ระดับศักยภาพน้ำในใบเดียวกันทานตะวันที่เคยผ่านการขาดน้ำรุนแรงกว่ามาก่อนแรงต้านปากใบยังคงต่ำกว่าทานตะวันที่ไม่เคยผ่านการขาดน้ำมาก่อนหรือเคยผ่านในระดับที่ต่ำกว่า ในลักษณะเช่นนี้ก็พบในพืชอื่นเช่นกัน (Ackerson, 1980) เมื่อเปรียบเทียบระหว่างพืชแล้วนับได้ว่าทานตะวันเป็นพืชหนึ่งที่ปากใบ มีความไวต่ำต่อการเปลี่ยนแปลงศักยภาพน้ำในใบ (English et al., 1979) ซึ่งจะต่างจากบางพืช เช่น ข้าวฟ่าง (Garrity et al., 1984) ปากใบจะมีความไวต่อการปลี่ยนแปลงศักยภาพน้ำในใบมาก

**แสงและก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ :** แสงมีบทบาทต่อการปิดเปิดปากใบของพืช พืชโดยทั่วไป ปากใบจะเปิดในสภาพที่มีแสงหรือปากใบจะเปิดกว้างขึ้นเมื่อมี ความเข้มข้นของแสงเพิ่มขึ้น และปากใบจะปิดในสภาพที่ไม่มีแสง ยกเว้นพืชอวบน้ำบางชนิด เช่น ตะบองเพชรซึ่งปากใบจะปิดตอนกลางวัน และจะเปิดในตอนกลางคืน และพืชส่วนใหญ่ ปากใบจะปิดเมื่อมีความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในใบพืชสูง ในทางตรงข้ามเมื่อความเข้มข้นต่ำ ปากใบก็จะเปิด (Kramer, 1983)

แม้ว่าแสงจะมีบทบาทต่อการปิดเปิดของปากใบค่อนข้างมากก็ตาม แต่ถึงอย่างไรก็ตามยังไม่เป็นที่ทราบแน่ชัดว่า อิทธิพลของแสงนั้นมีบทบาทต่อการปิดเปิดของปากใบโดยตรง หรืออาจไปมีผลทางอ้อม ซึ่งโดยทางอ้อมนั้นอาจจะไม่มีผลทำให้ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในเซลลดลง เนื่องจากพืชใช้ไปในขบวนการสังเคราะห์แสง ดังนั้นการแยกการตอบสนองของปากใบต่อแสง และก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ จึงเป็นเรื่องยาก อย่างไรก็ตามได้มีนักวิจัย หลายท่านพยายามที่จะค้นหาคำตอบ ซึ่งต่อมาพบว่าในสภาพที่มืดที่ไม่มีก๊าซคาร์บอนไอออกไซด์ ปากใบของทานตะวัน และข้าวโพด สามารถเปิดได้ และจะปิด เมื่อมีความเข้มข้นของ ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์สูง แม้ว่าพืชจะได้รับแสงก็ตาม

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(Raschke, 1975 ; Gaugain and Lasceve, 1987) แต่การเปิดปากใบของฝ้ายและถั่วบางชนิด จะตอบ สนองโดยตรงต่อแสงในขณะที่ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์มีผลน้อยมากต่อการเปิดของปากใบ (Sharkey and Raschke, 1981) ดังนั้นแสงหรือก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะมีบทบาทมากกว่ากันต่อการปิดเปิดของปากใบ ก็ควรพิจารณาชนิดของพืชควบคู่ไปด้วย

**อุณหภูมิ :** อุณหภูมิเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่ส่งผลกระทบต่อการปิดเปิดของปากใบพืช Roger (1979) รายงานว่าเมื่ออุณหภูมิสูง การเปิดปากใบของถั่วก็จะเพิ่มขึ้น แต่ถ้าอุณหภูมิสูงกว่า 40°C การเปิดปากใบก็จะลดลง ทั้งนี้อาจเป็นเพราะว่าที่อุณหภูมิสูงเกินไปนั้น ไปทำลาย การ์ดเซลของใบจนได้รับความเสียหายจึงส่งผลให้การเปิดของปากใบลดลง การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิและน้ำในต้นพืชต่างก็มีบทบาทสำคัญต่อการปิดเปิดของปากใบเช่นกัน และเมื่อทั้งสองปัจจัยเกิดพร้อมกัน ระดับการปิดเปิดของปากใบก็จะเปลี่ยนแปลงไป ดังที่ Radin and Parker (1979) พบว่าที่อุณหภูมิ 27, 35 และ 40°C ปากใบของฝ้ายจะปิดที่ศักยภาพน้ำในใบ -10, -15 และ -26 บาร์ ตามลำดับ และยิ่งกว่านั้น อุณหภูมิยังมีความสัมพันธ์ร่วมกับแร่ธาตุอาหารอีกด้วยซึ่งพบในงานทดลองเดียวกันว่าฝ้ายที่อยู่ในสภาพที่มีธาตุไนโตรเจนสูง ปากใบจะปิดที่ศักยภาพน้ำในใบ -20, -20 และ -30 บาร์ ตามลำดับ

**แร่ธาตุอาหาร :** การศึกษาบทบาทของแร่ธาตุอาหารต่อการปิดเปิดของปากใบพืชยังไม่มากนักอย่างไรก็ตามมีบางธาตุที่ได้รับการศึกษาพอสมควรโดยเฉพาะธาตุไนโตรเจน ดังผลงานของ Stanev (1981) ชี้ให้เห็นว่าทานตะวันที่ขาดธาตุไนโตรเจนและฟอสฟอรัสจะส่งผลให้แรงต้านปากใบเพิ่มขึ้น และเมื่อศึกษาการขาดธาตุไนโตรเจนในพืชอื่น เช่น ฝ้าย (Radin et al., 1985) ผลก็ปรากฏลักษณะเดียวกัน ทั้งนี้อาจเป็นไปได้ว่าพืชที่ ขาดธาตุไนโตรเจน เป็นสาเหตุให้แรงต้านทานของรากต่อการไหลของน้ำ จากดินสู่พืช เพิ่มขึ้น จึงอาจเป็นส่วนหนึ่งที่ทำให้พืชเกิดการขาดน้ำ และอาจทำให้ปากใบพืชปิดตามมาได้ (Radin and Boyer, 1982)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

**ฮอร์โมน :** ฮอร์โมนที่ได้รับความสนใจ และศึกษากันมากคือ Abscisic Acid (ABA) จากการศึกษาพบว่าการเพิ่ม ABA ในใบพืชไม่ว่าจะโดยธรรมชาติที่เกิดจากการขาดน้ำ หรือการให้ทางใบ ที่ไม่ได้เกิดจากการขาดน้ำก็ตาม จะยังผลให้ปากใบปิดเช่นกัน ดังที่พบในพืชทานตะวัน (Goswami and Srivastava, 1985) ทั้งนี้เนื่องจาก ABA ไปมีบทบาททำให้ความเข้มข้นของ โปรแตสเซียมไอออนในการ์ดเซลลดลง ซึ่งจะส่งผลให้ปากใบพืชปิดตามมา (Laloraya et al., 1986) อย่างไรก็ตามเมื่อศึกษาบทบาทของ ABA ในพืชบางชนิดแล้วพบว่าความ สัมพันธ์ของ ABA ต่อการปิดเปิดของปากใบยังไม่เด่นชัด Ackerson (1982) ชี้ให้เห็นว่าการปิดปากใบของฝ้าย จะเกิดขึ้นก่อนการสะสม ABA ในใบ ทั้งนี้อาจเป็นไปได้ที่บทบาทของ ABA ต่อการปิดเปิดของปากใบจะมีน้อยกว่าปัจจัยอื่น ๆ Radin et al. (1982) พบว่าใบของฝ้ายที่มีความเข้มข้นของ ABA ต่ำ ปากใบก็ปิดได้ถ้าอยู่ในสภาพ ขาดธาตุไนโตรเจนหรืออุณหภูมิต่ำบทบาทของ ABA ก็ไม่ปรากฏ (Eamus, 1986) ประกอบกับยังมีสารตัวอื่นที่มีบทบาทคล้าย ABA ด้วยเช่น Phaseic acid (Sharkey and Raschke, 1980) ด้วยเหตุนี้บางครั้งอาจจะพบว่าปากใบพืชยังคงเปิด แม้ว่าจะมี ความเข้มข้นของ ABA ในใบสูงก็ตามหรือจะปิดก่อนการสะสม ABA หรือ ภายหลังจากความเข้มข้นของ ABA ลดลง ดังนั้นจึงเป็นการยากที่จะชี้อย่างแน่ชัดในบทบาทของ ABA ต่อ พฤติกรรมของปากใบ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

**2. พื้นที่ใบ**

พื้นที่ใบเป็นแหล่งสังเคราะห์แสงหลักของพืช การสร้างพื้นที่ใบจะถูกควบคุมด้วยหลายปัจจัย การขาดน้ำเป็นปัจจัยหนึ่ง ที่มีผลกระทบต่อการสร้างและพัฒนาพื้นที่ใบพืช การขาดน้ำที่เกิดขึ้นไม่รุนแรงมากนัก พบว่าใบจะมีขนาดเล็กทั้งนี้เพราะการขยาย (enlargement) หรือการแบ่งตัว (division) ของเซลลดลง เนื่องจาก ขบวนการทั้งสองไวต่อการขาดน้ำ (Yegappan et al., 1982) ผลดังกล่าวนอกจาก จะทำให้ขนาดใบลดลงแล้ว ยังทำให้การสะสมน้ำหนักแห้งรวม และความสูงของพืชลดลงอีกด้วย (Unger,

1983) และเมื่อการขาดน้ำรุนแรงขึ้น ก็จะส่งผลให้การเกิดใบใหม่ ลดลง และการร่วงหล่นของใบเพิ่มขึ้น ดังนั้นจึงส่งผลให้พื้นที่ใบรวมลดลงไปในที่สุด

การแผ่ขยายหรือขนาดของใบพืช เป็นผลจากการขยายและแบ่งเซลของพืช นอกจากจะถูกควบคุมด้วยน้ำแล้วยังมีปัจจัยอื่น ๆ เช่น อุณหภูมิ (Gallagher and Biscoe, 1979), แสง (christ, 1977) ควบคุมอัตราการแผ่ขยายของใบเช่นกัน อย่างไรก็ตามโดยทั่วไปแล้วจะพบว่าอัตราการแผ่ขยายของใบ จะผันแปรไปตามระดับการขาดน้ำหรือศักยภาพน้ำในใบ กล่าวคือ พืชที่มีศักยภาพน้ำในใบต่ำ อัตราการแผ่ขยายของใบก็จะลดลง (Bunce, 1977) และพืชต่างชนิดกันจะถูกจำกัดอัตราการแผ่ขยายของใบในระดับที่แตกต่างกันไป Boyer (1970) รายงานว่าที่ระดับศักยภาพน้ำในใบ -4 บาร์ ปรากฏว่าทานตะวันถั่วเหลือง และข้าวโพด มีอัตราการแผ่ขยายของใบเท่ากับ 0, 25 และ 20% ของ อัตราสูงสุดตามลำดับ นอกจากนี้แม้ว่าพืชชนิดเดียวกัน แต่เคยผ่านระดับการขาดน้ำมาต่างกันการแผ่ขยายของใบ ก็จะแตกต่างกันไป ดังมีรายงานสนับสนุนว่าอัตราการแผ่ขยายของใบ ทานตะวันจะหยุดลงในช่วงศักยภาพน้ำในใบอยู่ระหว่าง -4 บาร์ (Boyer, 1970) และ -10 บาร์ (Takami et al., 1981) หรือ ทานตะวันที่เคยผ่านการขาดน้ำมาก่อน สามารถแผ่ขยายใบต่อไปได้อีก แม้ว่าระดับศักยภาพน้ำในใบในขณะนั้นจะไม่สามารถให้ทานตะวันที่เคยได้รับน้ำปกติเจริญได้ก็ตาม (Matthews et al., 1984) ทั้งนี้ได้อาศัยกลไกการปรับตัวทางออสโมติกในเซลพืช เพื่อรักษาความเต่งของเซลไว้และขณะเดียวกันกิจกรรมของปากใบและคลอโรพลาสที่เกี่ยวข้องกับขบวนการสังเคราะห์แสงจะถูกรบกวนน้อยกว่าทานตะวันที่เคยได้รับน้ำปกติ (Takami et al., 1981; Matthews, 1983) ปรากฏการณ์ลักษณะนี้ก็พบในพืชอื่นด้วยเช่นกัน เช่น ถั่วเหลือง (Bunce, 1977), ข้าวสาลี (Munns and Weir, 1981) เป็นต้น

Sobrado and Rawson (1984) รายงานว่าทานตะวันที่เคยผ่านการขาดน้ำมาก่อนและเมื่อได้รับน้ำอัตราการแผ่ขยายของใบจะสูงกว่าต้นปกติถึง 3 เท่า ในลักษณะทำนองเดียวกันนี้ก็พบในพืชอื่น ๆ เช่น ข้าว (Cutleret al., 1980) ข้าวโพด (Acevodo et al., 1971) ด้วยเช่นกัน ทั้งนี้ เป็นผลมาจากมีการสะสมสารต่าง ๆ ใน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ช่วงการขาดน้ำซึ่งจะเอื้ออำนวยต่อการสร้างเซล และขบวนการอื่น ๆ ที่เกี่ยวข้องกับการเจริญ อย่างไรก็ตามความสามารถพิเศษนี้มีข้อจำกัดซึ่งอาจจะหมดไป เมื่อการขาดน้ำเกิดขึ้นเป็นเวลานาน Boyer (1970) และ Acevodo et al. (1971) รายงานว่าพืชหลายชนิดเมื่อมีการขาดน้ำรุนแรงและนานเกิน 2 หรือ 3 ชั่วโมงแล้วไม่สามารถให้อัตราการแผ่ขยายของใบสูงกว่าปกติได้ ทั้งนี้เพราะผนังเซลอาจจะแข็งเกินไป ซึ่งจะยากต่อการขยายตัวอีก อย่างไรก็ตามในสิ่งแวดล้อมหรือพืชพันธุ์ที่แตกต่างกันลักษณะดังกล่าวอาจจะเปลี่ยนแปลงไปดังที่พบในพืชทานตะวัน แม้ว่าเคยผ่านการขาดน้ำมาก่อนค่อนข้างจะรุนแรงและนานก็ตาม แต่ยังคงมีอัตราการแผ่ขยายของใบที่สูงกว่าต้นปกติ และคงดำเนินต่อไปอีกหลายวัน ภายหลังการได้รับน้ำ (Sobrado and Rawson, 1984) โดยเฉพาะในช่วงการเกิดตาดอกถึงระยะผสมเกสร ทานตะวันจะมีอัตราการแผ่ขยายใบสูงสุด (Connor and Jones, 1985)

ผลของการขาดน้ำนอกจากจะทำให้การแผ่ขยายของใบ พืชลดลงแล้วยังส่งผลกระทบต่อจำนวนใบอีกด้วย ทั้งการเกิดใบใหม่ลดลง และการร่วง หล่นของใบเพิ่มขึ้น Yegappan et al. (1980) ชี้ให้เห็นว่าที่ศักยภาพน้ำในใบประมาณ -11 บาร์ จะส่งผลให้การเกิด Leaf primodia ของทานตะวันลดลง และเหตุการณ์นี้จะหมดไปเมื่อเข้าสู่ระยะผสมเกสร (Marc and Palmer, 1976) แต่อย่างไรก็ตาม Connor and Jones (1985) รายงานว่าไม่ว่าจะให้น้ำแบบไหนแก่ทานตะวัน จะไม่มีผลต่อการเกิดใบใหม่ ทั้งนี้อาจเป็นเพราะความแตกต่างของพันธุ์ หรือสิ่งแวดล้อมอื่น ๆ ที่มี บทบาทต่อการเกิดใบด้วย เช่น อุณหภูมิ (Tollenaar and Hunter, 1983), แสง (Goyne and Hammer , 1982) เป็นต้น

สำหรับการร่วงหล่นของใบพืชจากส่วนล่างของลำต้นจะเกิดขึ้นได้ทั้งระยะก่อนและหลังออกดอก จากการศึกษาของ Yegappan et al (1982) พบว่าทานตะวันที่ขาดน้ำในช่วงระหว่างการสร้างดอกหรือระหว่างการสะสมน้ำหนักเมล็ด ใบจะร่วงหล่นมากกว่าเมื่อเกิดขาดน้ำที่ระยะก่อนออกดอก อย่างไรก็ตามการจัดการน้ำแก่ทานตะวันในช่วงการเจริญเติบโตต่าง ๆ อาจจะชลอการร่วงหล่นของใบได้ Connor and Jones (1985) ชี้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ให้เห็นว่าการเริ่มให้น้ำแก่ทานตะวันตั้งแต่ระยะเกิดตาดอกหรือระยะผสมเกสร จะทำให้การร่วงหล่นของใบช้ากว่าปกติหรือยืดอายุของใบนานขึ้น ซึ่งเป็นลักษณะดีต่อทานตะวันในแง่ของการให้ผลผลิต โดยเฉพาะขนาดเมล็ดเพิ่มขึ้น (Merrien et al., 1982).

### 3. การสังเคราะห์แสง

การสังเคราะห์แสงของพืชขึ้นกับปัจจัยหลายอย่าง เช่น น้ำ, ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์, แสง, คลอโรฟิล เป็นต้น น้ำเป็นสารเริ่มต้นเพื่อใช้ในขบวนการสังเคราะห์แสง แต่ใช้ไปในขบวนการดังกล่าวประมาณ 0.1% เท่านั้น (Gardner et al., 1985) พืชเมื่อเกิดการขาดน้ำจะส่งผลให้ปากใบปิด จึงทำให้การไหลของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากภายนอกเข้าสู่ใบลดลง ขณะเดียวกันอาจจะทำให้ปฏิกิริยาทางเคมีต่าง ๆ ของการสังเคราะห์แสงลดลง หรืออาจจะทำให้กิจกรรมของคลอโรพลาสต์บกพร่องได้ ซึ่งผลดังกล่าวจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงของพืชลดลง (Kramer, 1983) นอกจากการขาดน้ำจะทำให้ขบวนการสังเคราะห์แสงลดลงแล้ว ยังทำให้การเจริญเติบโตหรือการพัฒนาพื้นที่ใบลดลงอีกด้วย ซึ่งก็เป็นการลดพื้นที่การสังเคราะห์แสง ดังนั้นเมื่อพืชเกิดการขาดน้ำก็จะส่งผลกระทบให้ความสามารถการสังเคราะห์แสงต่อพื้นที่ดินลดลงไปในที่สุด

ผลกระทบของการขาดน้ำต่อการสังเคราะห์แสงของพืช โดยทั่วไปพบว่าพืชต่างชนิดกัน หรือแม้แต่พืชชนิดเดียวกันแต่ต่างกันในบางลักษณะก็จะได้รับผลกระทบแตกต่างกันไป Cox and Jolliff (1986) รายงานว่าที่ระดับความ ชื้นของดินเดียวกันทานตะวันสามารถสร้างอาหารได้ดีกว่าถั่วเหลือง เนื่องจากมีระบบรากหยั่งลึกกว่าถั่วเหลืองและทานตะวันพันธุ์หนักจะมีประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงสูงกว่า พันธุ์เบา เนื่องจากพันธุ์หนักมีระบบรากที่หยั่งลึกกว่าพันธุ์เบา (Gimenez and Fercres, 1986) ทานตะวันเป็นพืชที่มีประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงสูง Connor et al. (1985) รายงานว่าอัตราการสังเคราะห์แสงของทานตะวันสูงกว่าพืชอื่น ๆ เช่น ข้าวสาลี, มันฝรั่ง, ถั่วปากอ้า, ยาสูบ เป็นต้น ซึ่งเมื่อคิดเป็นปริมาณของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใช้ไปต่อพื้นที่ 1 ตารางเมตร

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ได้เท่ากับ 9 กรัมต่อชั่วโมงอย่างไรก็ตามความสามารถดังกล่าว อาจจะลดลงเมื่อพืชได้รับผลกระทบจากการขาดน้ำ Matthews and Boyer (1984) รายงานว่าอัตราการสังเคราะห์แสงของทานตะวันจะเริ่มลดลงเมื่อศักยภาพน้ำในใบ -4 บาร์ แต่อย่างไรก็ตามทานตะวันที่เคยผ่านการขาดน้ำมาก่อน อัตราการสังเคราะห์แสงจะเริ่มลดลงเมื่อศักยภาพน้ำในใบต่ำกว่า -4 บาร์ ทั้งนี้เพราะการปรับตัวของทานตะวัน ทั้งกิจกรรมของปากใบและคลอโรพลาส ในลักษณะเช่นนี้ก็พบในพืชอื่นเหมือนกัน เช่น ฝ้าย (Ackerson and Hebert, 1981), ข้าวฟ่าง (Krieg and Hutmacher, 1986) เป็นต้น

จากผลกระทบของการขาดน้ำต่อการสังเคราะห์แสงของทานตะวัน ได้มี บางงานทดลองที่ชี้ให้เห็นว่าอัตราการสังเคราะห์แสงของทานตะวันจะลดลงเนื่องจาก แรงต้านของปากใบเพิ่มขึ้น (Bunce, 1982; Kramitz et al., 1984) แต่อย่างไรก็ตามการเพิ่มแรงต้านของปากใบ เป็นเพียงส่วนหนึ่งที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง Matthews and Boyer (1984) ได้ชี้ให้เห็นว่ากิจกรรมของคลอโรพลาสที่ตรึงก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ มีบทบาทควบคุมการสังเคราะห์แสงมากกว่าแรงต้านปากใบของทานตะวันที่เพิ่มขึ้น โดยเฉพาะระดับการขาดน้ำสูง ๆ อย่างไรก็ตามอัตราการสังเคราะห์แสงที่ลดลงเนื่องจากการขาดน้ำยังคงเป็นผลรวมทั้งกิจกรรมของปากใบ และคลอโรพลาสบกพร่องไป

**4. การเคลื่อนย้ายสารอาหาร (Translocation)**

สารอาหารพวกแป้งหรือน้ำตาล เป็นผลิตภัณฑ์ที่เกิดจากการสังเคราะห์แสง สารอาหารที่ถูกสังเคราะห์ขึ้นมานี้ บางส่วนจะถูกเก็บไว้ที่แหล่งผลิตนั่นเองเพื่อการมีชีวิต และบางส่วนจะถูกส่งออกไปเพื่อการเจริญของอวัยวะส่วนอื่น ๆ ของต้น เช่น ราก, ใบอ่อน, ลำต้น, เมล็ด เป็นต้น ปริมาณสารอาหารที่เก็บสะสมไว้จะแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช โดยเฉพาะระหว่างพืช $C_3$ และ $C_4$ กล่าวคือ พืช $C_3$ (ฝ้าย) ใบจะเก็บสะสมอาหารที่สังเคราะห์ได้ในแต่ละวัน 5-9% ขณะที่พืช $C_4$ (ข้าวฟ่าง) จะเก็บได้ 15-20% (Krieg, 1983) ส่วนที่เหลือจะถูกส่งไปยังส่วนต่าง ๆ ทั้งส่วนบนและส่วนล่างของลำต้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในทานตะวันสารอาหารบางส่วนจะเคลื่อนไปยังส่วนลำต้น, ใบอ่อน, ราก และบางส่วนไปยังใบแก่ (Shiroya, 1978; Yoneyama, 1980) อย่างไรก็ตามเมื่อพืชได้รับผลกระทบจากการขาดน้ำก็จะทำให้ปริมาณสารอาหารที่จะเคลื่อนย้ายไปยังส่วนต่าง ๆ ของพืชอาจจะเปลี่ยนแปลงไป จะเคลื่อนไปยังส่วนราก เมล็ด หรือส่วนอื่น ๆ มากน้อยขาดไหนก็ขึ้นอยู่กับความสามารถของส่วนนั้นว่าจะดูดดึงสารอาหารมากน้อยอย่างไร (Krieg, 1983) นอกจากนี้การขาดน้ำยังทำให้การเคลื่อนย้ายของสารอาหารออกจากแหล่งผลิตลดลงด้วย (Watson and Wardlaw, 1981) และจากงานทดลองของ Bunce (1982) ได้สนับสนุนว่าการเคลื่อนย้ายสารอาหารจากใบข้าวโพดและถั่วเหลือง ที่เกิดการขาดน้ำในตอนกลางวันจะลดลง และจะเพิ่มขึ้นในตอนกลางคืน การเคลื่อนย้ายสารอาหารลดลงนี้อาจจะเป็นผลมาจากการขาดน้ำไปทำให้ระบบหรือท่อลำเลียงอาหารบกพร่อง หรือการสังเคราะห์แสงของพืชลดลง หรือขนาดของส่วนที่เป็นแหล่งรองรับอาหาร (sink) ลดลงก็เป็นได้ Sung and Krieg (1979) ชี้ให้เห็นว่าการลำเลียงสารอาหารของข้าวสาลีและถั่วเหลืองได้รับผลกระทบน้อยกว่าการสังเคราะห์แสง คือการเคลื่อนย้ายสารอาหารจะหยุดลงเมื่อศักยภาพน้ำในใบลดลงถึง -27 บาร์ ดังนั้นการขาดน้ำที่ไม่รุนแรงนัก การเคลื่อนย้ายสารอาหารที่ลดลงจึงน่าจะเป็นผลจากปริมาณอาหารที่ได้จากการสังเคราะห์แสงหรือขนาดของส่วนพืชที่รอบรับสารอาหารได้ลดลงมากกว่าระบบการลำเลียงอาหารบกพร่อง

**5. ผลผลิต**

Rawson and Turner (1982) ได้แสดงความสัมพันธ์เชิงคณิตศาสตร์ระหว่างพื้นที่ใบสูงสุด (A) และผลผลิต (Y) ของทานตะวัน ดังนี้ $Y = 93.4\ A^{0.794}$ นั้นแสดงว่าผลผลิตของทานตะวันขึ้นโดยตรงต่อพื้นที่ใบ อย่างไรก็ตาม แม้ว่าการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบจะสมบูรณ์ แต่ถ้าพืชขาดน้ำในระยะการ เจริญทางติดดอกออกผล (Reproductive phase) ก็จะทำให้ความสัมพันธ์ดังกล่าว เปลี่ยนแปลงไป Connor et al. (1985) รายงานว่าถ้าหยุดให้น้ำทานตะวันตั้งแต่ระยะผสมเกสรจะทำให้ผลผลิตลด

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ลงประมาณ 58% เมื่อเปรียบเทียบกับทานตะวันที่ได้รับน้ำปกติ ผลผลิตของทานตะวันที่ลดลงเป็นผลมากจากองค์ประกอบผลผลิตส่วนใดส่วนหนึ่งหรือหลาย ๆ ส่วนลดลง อันได้แก่ จำนวนเมล็ดต่อจานดอก, น้ำหนักเมล็ด และเส้นผ่าศูนย์กลางของจานดอก เมื่อเกิดการขาดน้ำนับได้ว่าจำนวนเมล็ดต่อจานดอกจะลดลงมากกว่าองค์ประกอบอื่น ๆ (Cox and Jolliff, 1986)

Stegman and Lemert (1981) รายงานว่าทานตะวันสามารถให้ผลผลิตใกล้เคียงกับผลผลิตสูงสุดได้เมื่อรักษาความเป็นประโยชน์ของน้ำบริเวณรากลดลงไม่ให้ต่ำกว่า 40-50%, 60-70% และ 40-50% ที่ระยะก่อนออกดอก, ระยะออกดอก และระยะสะสมน้ำหนักเมล็ด ตามลำดับ และจากงานทดลองของ Stegman (1983) ชี้ให้เห็นว่าผลผลิตของทานตะวันจะเริ่มลดลงเมื่อศักยภาพน้ำในใบเริ่มลดลงจาก -12 ถึง -15 บาร์ จึงอาจใช้เป็นดัชนีคร่าว ๆ ที่จะประเมินการสูญเสียผลผลิต หรืออาจใช้พิจารณาในการจัดการน้ำของทานตะวันต่อไป ผลผลิตของทานตะวันจะได้รับผลกระทบอย่างรุนแรง เมื่อเกิดการขาดน้ำในระยะออกดอก (Robinson, 1978) ซึ่งก็คล้ายกับพืชอื่น ๆ ที่ระยะวิกฤตต่อการขาดน้ำส่วนใหญ่จะเกิดขึ้นในระยะติดดอกออกผล เช่นกัน การให้น้ำถี่หรือบ่อยกว่าอาจจะช่วยลดปัญหาการขาดน้ำในช่วงดังกล่าวได้Kandil (1984) รายงานว่าการให้น้ำแก่ทานตะวันทุก 7, 14 และ 21 วัน จะให้ผลผลิตเมล็ด 64.7-64.8, 55.0-56.9 และ 48.0-50.2 กรัมต่อจานดอก ตามลำดับ

**6. น้ำมันและโปรตีน**

**น้ำ :** การขาดน้ำเป็นปัจจัยหนึ่งที่ส่งผลกระทบต่อปริมาณน้ำมันในเมล็ดพืช โดยไปมีผลให้การสังเคราะห์หรือการสะสมน้ำมันในเมล็ดลดลง (Unger, 1983) โดยเฉพาะในระยะหลังออกดอก เนื่องจากเป็นช่วงการสังเคราะห์น้ำมันของเมล็ด ซึ่งพบว่าประมาณ 98% ของน้ำมันทานตะวันจะถูกสังเคราะห์ภายใน 28 วันหลังการออกดอก และในช่วงนี้ถ้าเกิดการขาดน้ำขึ้นกับทานตะวันจะยังผลให้ปริมาณน้ำมันในเมล็ดลดลงมาก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(Harris et al., 1980; Unger, 1986) แต่ผลของการขาดน้ำกลับทำให้ปริมาณโปรตีนในเมล็ดเพิ่มขึ้น (Terman et al., 1969; Pal, 1981) อย่างไรก็ตามในพืชน้ำมันบางชนิด การขาดน้ำอาจไม่มีผลต่อปริมาณน้ำมันในเมล็ด ดังเช่นที่พบในพืชดอกคำฝอย (Hang and Evans, 1985) แม้กระนั้นก็ตาม Connor et al. (1985) ได้รายงานว่าระดับการขาดน้ำไม่มีผลกระทบต่อปริมาณ น้ำมันในเมล็ดของทานตะวัน ทั้งนี้อาจเป็นเพราะมีปัจจัยอื่น ๆ เช่น ปุ๋ย, อุณหภูมิ เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์น้ำมันในเมล็ดด้วย

**ปุ๋ย** : ได้มีการศึกษาค่อนข้างมากเกี่ยวกับเรื่องของปุ๋ยไนโตรเจนที่มีต่อน้ำมันและโปรตีนในเมล็ดพืชน้ำมัน เนื่องจากธาตุไนโตรเจนมีส่วนร่วมในการสังเคราะห์โปรตีน ดังนั้นการเพิ่มปุ๋ยไนโตรเจนก็เท่ากับการเพิ่มปริมาณโปรตีนในเมล็ด ตรงข้ามจะทำให้ปริมาณน้ำมันลดลง (Blamey and Chapman, 1981) อย่างไรก็ตามในสภาพแวดล้อมหรือพืชต่างกัน เช่นข้าวโพด การใส่ปุ๋ยไนโตรเจนทำให้โปรตีนเพิ่มขึ้น แต่ไม่มีผลกระทบต่อปริมาณน้ำมัน (Jellum et al., 1973) นอกจากธาตุไนโตรเจนแล้ว ยังมีธาตุอื่น ๆ เช่นฟอสฟอรัส (Blamey and Chapman, 1981), แมงกานีส (Wilson et al., 1982) ก็มีบทบาทต่อปริมาณน้ำมันและโปรตีนในเมล็ดเช่นกัน

**อุณหภูมิ** : การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ จะส่งผลกระทบต่อปริมาณน้ำมันในเมล็ด ผลกระทบนี้จะเกิดมากที่สุดถ้าอุณหภูมิต่ำเกิดขึ้น ระยะการสะสมน้ำหนักเมล็ด (Owen, 1983; Unger, 1980) และจากงานของ Unger and Thompson (1982) ชี้ให้เห็นว่าในระยะการเจริญดังกล่าวถ้าทานตะวันอยู่ภายใต้สภาพของ อุณหภูมิ 15°C จะให้เปอร์เซนต์น้ำมันในเมล็ดลดลงประมาณ 33% เมื่อเปรียบเทียบกับที่อุณหภูมิ 30°C ดังนั้นการปลูกทานตะวันในที่มีอุณหภูมิแต่ละฤดูปลูกแตกต่างกันค่อนข้างมาก การจัดวันปลูกให้เหมาะสมจึงเป็นแนวทางหนึ่งต่อการเพิ่มปริมาณน้ำมันในเมล็ดได้

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved