การตรวจเอกสาร

โบรอนในดินและปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์

โบรอนเป็นธาตุชนิดหนึ่งที่มาจากวัตถุต้นกำเนิดดินและพบในดินตามแหล่งต่างๆ ทั่วไป ปริมาณโบรอนที่มีอยู่ในดินที่พบมีตั้งแต่ 2 ppm ไปจนถึง 100 ppm หรือมากกว่า (Swaine, 1955) สำหรับดินในเขตชื้นจะมีโบรอนประมาณ 0.3-3 ppm ส่วนดินในเขตแห้งแล้งอาจมีโบรอนสูงถึง 100 ppm (Fleming, 1980) ในบริเวณที่ดินมีปริมาณโบรอนต่ำ มักมีแนวโน้มที่โบรอนจะสูญหายไปจากดินโดยขบวนการชะล้างได้ง่าย (Gupta, 1979) การขาดธาตุโบรอน อาจเกิดขึ้นกับดินที่อยู่ในแถบร้อนและชุ่มชื้น และเป็นดินที่มีปฏิกริยาเป็นกรดมากๆ และมีเมื่อใส่ปูนขาวในการแก้ความเป็นกรดของดินมากจนเกินไปจะทำให้ความเป็นประโยชน์ของโบรอนในดินลดลง และมักปรากฏขึ้นบ่อยๆ กับดินทรายมากกว่าดินเหนียว และมักพบว่าความเป็นประโยชน์ของโบรอนในดินจะลดลงเมื่อ pH ของดินสูงขึ้น (Goldberg and Glaubig, 1986)

ปริมาณของโบรอนทั้งหมดที่มีอยู่ในดินไม่อาจใช้เป็นค่าชี้บ่งความเป็นประโยชน์ของโบรอนที่พืชนำไปใช้ประโยชน์ได้เสมอไป ความเป็นประโยชน์ของโบรอนในดินต่อพืชนอกจากจะขึ้นอยู่กับอัตราการละลายของสารประกอบต่างๆ ที่มีโบรอนเป็นองค์ประกอบแล้ว ยังขึ้นอยู่กับปัจจัยอื่นๆ เช่น ปริมาณอินทรีย์วัตถุในดิน pH ของดิน ปริมาณน้ำฝนซึ่งจะเกี่ยวข้องกับอัตราการชะล้างของดินซึ่งจะชะล้างโบรอนออกไปจากดินด้วย ชนิดของเนื้อดิน ความชื้นและอุณหภูมิในดิน รวมทั้งปริมาณโบรอนที่มีอยู่ในดิน (Keren and Bingham, 1985; Wear and Patterson, 1962; Gupta, 1979; Forno et al., 1979; Rerkasem et al., 1989) และพันธุกรรมของพืชแต่ละชนิดด้วยซึ่งพืชแต่ละชนิดมีสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนแตกต่างกัน (Brown and Jones, 1971; Noppakoonwong, 1991; Kirk and Loneragan, 1988; Rerkasem et al., 1988; Rerkasem and Jamjod, 1997b) นอกจากนั้นปัจจัยต่างๆ ที่ส่งเสริมการสูญเสียโบรอน และการตรึงโบรอนในดินก็เป็นข้อมูลที่มีประโยชน์มากในการคาดคะเนโอกาสที่ดินจะขาดแคลนโบรอนหรือไม่ โดยระดับค่าวิกฤติของโบรอนในดินขึ้นอยู่กับ ความชื้นของดิน ชนิดของพืชที่ปลูก และปริมาณที่พืชดึงดูดไปจากดินในแต่ละครั้งที่เก็บเกี่ยว (Sims and Johnson, 1991; Shorrocks, 1991)

ปกติแล้วดินที่ขาดโบรอนมักจะพบว่าเนื่องมาจากการทำให้ดินมี pH สูงขึ้นจากเดิม เมื่อ pH อยู่ระหว่าง 6-7 จะมีโบรอนในสารละลายดินสูงสุดและพืชสามารถใช้โบรอนจากดินได้ประโยชน์สูงสุด (Wear and Patterson, 1962; Goldberg and Glaubig, 1986) แต่เมื่อ pH เพิ่มขึ้นเป็น 8-9 อนุภาคดินจะมีการดูดซับโบรอนเพิ่มขึ้น (Bingham et al., 1971) และเมื่อ pH สูงถึง 10-11 ดินจะมี

การดูดซับโบรอนลดลง โบรอนจะอยู่ในรูป $B(OH)_3$ เมื่อ pH ต่ำ และอยู่ในรูป $B(OH)_4$ เมื่อ pH สูง (Keren and Bingham, 1985)

สำหรับโครงสร้างของดิน พบว่าดินที่มีเนื้อดินหยาบ เช่น ดินทราย จะมีปริมาณโบรอนที่เป็นประโยชน์ต่ำกว่าดินที่เป็นเนื้อละเอียด เนื่องจากดินเนื้อละเอียดสามารถดูดซับโบรอนดีกว่าดินเนื้อหยาบ (Gupta, 1968; Mezuman and Keren, 1981) โดยที่การดูดซับโบรอนในดินจะเพิ่มขึ้นตามปริมาณของดินเนื้อเหนียว Wear and Patterson (1962) พบว่าพืชสามารถดูดโบรอนใช้โบรอนจากดินเนื้อหยาบได้ดีกว่าดินเนื้อละเอียด Fleming (1980) พบว่า พืชที่ปลูกในดินทรายมักจะแสดงอาการขาดโบรอน อย่างไรก็ตามอิทธิพลของเนื้อดินมักจะมีผลโดยตรงต่อความเป็นประโยชน์ของโบรอนน้อยกว่าอินทรีย์วัตถุและ pH ของดิน

โบรอนที่ใส่ให้กับดินบางส่วนจะถูกตรึงอยู่ในดินได้บ้าง โดยทำปฏิกริยากับแร่ดินเหนียวและแคลเซียมในดิน ในสภาพที่ดินมี pH ใกล้เป็นกลางหรือกรดอย่างอ่อน และเมื่อดินเป็นกรดมากขึ้นโบรอนก็จะถูกปลดปล่อยให้เป็นประโยชน์แก่พืชที่ปลูกได้ นอกจากนั้นโบรอนจะถูกตรึงได้บ้างโดยอินทรีย์วัตถุในดิน และเมื่ออินทรีย์วัตถุสลายตัวก็จะปลดปล่อยโบรอนให้เป็นประโยชน์ต่อพืชได้ในภายหลัง (Steenberg, 1948)

การตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืชต่อการขาดโบรอน

ธาตุโบรอนเป็นจุลธาตุที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืชโบรอนเข้าสู่พืชจากดินในรูปของกรดบอริก $B(OH)_3$ เมื่อพืชขาดโบรอนจะกระทบต่อขบวนการทางสรีรวิทยา และชีวเคมี ของพืชสามารถสรุปได้ ดังนี้ (Marschner, 1995)

- การแบ่งเซลล์ การยืดตัวของเซลล์ และเมตาบอลิซึ่มของกรดนิวคลีอิก
- เมตาบอลิซึ่มของคาร์โบไฮเดรต และโปรตีน
- การเปลี่ยนแปลงเนื้อเยื่อของพืช เมตาบอลึซึ่มของอ๊อกซิน (auxin) และฟีนอล (phenol)
- การสังเคราะห์ผนังเซลล์ และองค์ประกอบของผนังเซลล์
- การงอก และการเจริญเติบโตของละอองเรณู

โบรอนมีบทบาทต่อขบวนการทางสรีรวิทยาทั้งด้านการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative growth) และด้านการเจริญพันธุ์ (reproductive growth) ข้าวสาลีที่ขาดโบรอนจะแสดงอาการในด้านการเจริญพันธุ์โดยที่ไม่ปรากฏอาการที่ต้นและใบ (da Silva and de Andrade,1983 ; Li et al.,1978 ; Rerkasem et al.,1989)

ผลกระทบต่อการเจริญเติบโตทางด้านลำต้นและใบ (vegetative growth)

เมื่อพืชขาดโบรอนจะทำให้ไปยับยั้งการยืดตัวหรือหยุดการพัฒนาการของปลายราก (Dugger, 1983; Marschner, 1995; Shelp, 1993) ซึ่งการขาดโบรอนจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของเซลล์ในด้านความยาวและความกว้าง และรบกวนการแบ่งเซลล์ในส่วนของเนื้อเยื่อเจริญของราก (Loomis and Durst, 1992) Kouchi and Kumazawa (1975) พบว่าในมะเขือเทศเมื่อขาดโบรอนจะมีผลต่อการเจริญของเซลล์และการพัฒนาของปลายราก โดยที่เซลล์ปลายราก (apical cell) จะมีผนังที่หนาขึ้นและสูญเสียความสามารถในการยืดขยายตัวและแบ่งตัวของเซลล์ที่ปลายราก Bohnsack and Albert (1977) พบว่า อัตราการยืดตัวของปลายรากของพืชตระกูลน้ำเต้า (*Cucurbita pepo*) จะลดลงภายหลังจากขาดโบรอน 3 ชั่วโมง การขยายตัวของปลายรากจะเริ่มถูกยับยั้งภายใน 6 ชั่วโมง การขาดโบรอนเป็นสาเหตุที่ทำให้การพัฒนาของเซลล์ท่อน้ำและท่ออาหารผิดปกติ Spurr (1957) พบว่าในผนังเซลล์ของ phloem parenchyma ในคื่นฉ่าย (*Apium graveolens*) เมื่ออยู่ในสภาพขาดโบรอนจะหนากว่าเมื่ออยู่ในสภาพโบรอนพอเพียง

เมื่อเกิดการขาดโบรอนพบว่าการเจริญเติบโตของใบและการสังเคราะห์แสงจะถูกจำกัดผ่านทางการขยายตัวและยืดยาวของใบที่แตกออกมาใหม่ทำให้ใบที่ยังไม่แก่มีขนาดเล็กและมีสีเขียวเข้ม ใบจะมีรูปร่างผิดปกติและมีแผลเป็นจุดตายสีน้ำตาลจนกระทั่งร่วงหล่นในที่สุด (Loomis and Drust, 1992; Hu and Brown, 1994) การลดขนาดของพื้นที่ใบมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลงโดยการลดขนาดของปากใบทำให้ใบรับคาร์บอนไดออกไซด์ได้น้อยลง มีรายงานว่าการขาดโบรอนจะไปลดจำนวนคลอโรฟิลล์และสารละลายโปรตีนในใบซึ่งเป็นเอนไซม์ที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงจะมีผลกระทบต่อขบวนการ hill reaction และ net photosynthesis (Sharma and Ramchanda, 1990)

การขาดโบรอนมีผลกระทบต่อการเคลื่อนย้ายสารอาหารที่สะสมระหว่างต้นและรากและส่งผลต่อการเจริญของรากมากกว่าการเจริญของต้น โดยทั่วไปการเจริญของรากจะตอบสนองต่อสภาพโบรอนต่ำใน 2-3 วันก่อนจะส่งผลกระทบต่อการเจริญของใบ Kirk and Loneragan (1988) พบว่าเมื่อปลูกถั่วเหลืองในสารละลายธาตุอาหารที่มีความเข้มข้นของโบรอน 1 µm B ทำให้อัตราการยืดตัวของรากลดลงในวันที่ 12 ในขณะอัตราการขยายตัวของใบลดลงในวันที่ 14 ส่วนในถั่วเขียวพบว่าการขาดโบรอนจะไปยับยั้งการขยายตัวของใบหลังจากปรากฏอาการในรากแล้ว 5 วัน (Bell et al., 1990) ผลกระทบของการขาดโบรอนต่อการเคลื่อนย้ายสารอาหารที่สะสมไว้อาจจะไปชักนำให้ความสามารถในการปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมของพืชลดลง เช่น สภาวะที่ดินขาดน้ำและปริมาณธาตุอาหารอื่นที่ไม่เพียงพอ (Dell and Huang, 1997)

ผลกระทบต่อการเจริญเติบโตทางด้านการแพร่พันธุ์ (reproductive growth)

มีรายงานในพืชหลายชนิดที่พบว่าการเจริญเติบโตของพืชทางด้านการแพร่พันธุ์ได้รับผลกระทบเนื่องจากการขาดโบรอนมากกว่าทางด้านลำต้นและใบ (เช่น Dear and Lipsett, 1987; Noppakoonwong et al., 1997; Woodbridge et al., 1971) Kamali and Childers (1970) พบว่าใน peach (*Prunus persica*) เมื่ออยู่ในสภาพขาดโบรอนเนื้อเยื่อเจริญปลายยอด (apical meristems) อาจจะไม่เจริญและดอกจะไม่มีการพัฒนาทำให้เกิดการเป็นหมันในพืชได้

ในธัญพืชจะมีการพัฒนาของอับเรณู (anther) ซึ่งประกอบด้วยขั้นตอนในการพัฒนาของละอองเรณู (pollen) มีการพัฒนาที่ช้าลง โดยที่การเจริญเติบโตของรังไข่ (ovule) และการสร้างไข่หรือละอองเกสรจะแสดงอาการอ่อนแอมากเมื่ออยู่ในสภาพการขาดโบรอน ซึ่งความต้องการโบรอนจะมีมากในช่วงระยะการสร้างเซลล์สืบพันธุ์เพศผู้ (male gametogenesis) และการพัฒนาของละอองเรณู ในระยะผสมเกสร (anthesis) ซึ่งในอับเรณู อาจไม่พบละอองเรณู หรือในกรณีที่พบอาจมีรูปร่างผิดปกติ เหี่ยวแห้ง ฝ่อ ไม่สมบูรณ์ หรือมีรูปร่างปกติแต่มีแป้งที่สะสมไว้ลดลง เป็นเหตุทำให้เกิดเกสรตัวผู้เป็นหมัน (male sterility) ได้ (Zhang et al., 1994; Rerkasem et al., 1989; Rerkasem and Loneragan, 1994) ขอบเขตของการพัฒนาของเกสรตัวเมีย (pistil) ประกอบด้วยการงอกของละอองเรณูเมื่อตกลงบนยอดเกสรตัวเมีย การเจริญของหลอดละอองเรณูในก้านเกสรตัวเมีย และรูปแบบของ embryo sac (Dell and Huang, 1997) ในพืชหลายชนิดการพัฒนาของรังไข่ (ovary) และถุงรังไข่จะช้ากว่าการพัฒนาของเกสรตัวผู้ (stamen) เมื่ออยู่ในสภาพโบรอนต่ำ Xu et al. (1993) พบว่าใน oilseed rape เมื่ออยู่ในสภาพขาดโบรอน การพัฒนาของรังไข่ และถุงรังไข่ จะถูกยับยั้งและการพัฒนาของยอดเกสรตัวเมีย (stigma) ไม่ปกติ และ Vaughan (1977) พบว่าในข้าวโพดเมื่อปลูกในสภาพโบรอนต่ำจะไปจำกัดการพัฒนาของเกสรตัวเมีย (pistil) มากกว่าในอับเรณู (anther) โดยจะพบความเข้มข้นของโบรอนที่ก้านเกสรตัวเมีย (style) 4 mg B kg^{-1} ในขณะที่พบในละอองเกสรตัวผู้ (pollen) ถึง 11 mg B kg^{-1} (Agrawala et al., 1981) สำหรับการถ่ายละอองเกสรเพื่อการผสมพันธุ์ Cheng and Rerkasem (1993) พบว่าโบรอนมีความจำเป็นสำหรับขั้นตอนการงอกของละอองเรณู (pollen germination) และการเจริญของหลอดละอองเรณู (pollen tube growth) เมื่อศึกษาใน *in vitro* และในเนื้อเยื่อของยอดเกสรตัวเมีย (stigmatic tissue) เมื่อศึกษาใน *in vivo*

โบรอนมีผลต่อการพัฒนาของเมล็ดและผลโดย Rerkasem et al. (1988) พบว่าเมื่อขาดโบรอนจำนวนฝักของถั่วเขียวผิวดำจะลดลงเช่นเดียวกับในถั่วเหลือง (Rerkasem et al., 1993) และในถั่วเขียว (Bell et al., 1990) จำนวนเมล็ดในแต่ละฝักจะลดลงด้วย ในข้าวสาลีจะพบว่าขนาดของเมล็ดจะเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ในสภาพโบรอนต่ำ (Rerkasem and Loneragan, 1994) เช่นเดียวกับในถั่ว

ลิสง (Keerati-Kasikorn et al., 1991) ซึ่งอาจจะเป็นการชดเชยจำนวนฝักที่น้อยลงโดยอาหารที่สะสมไว้จะถูกใช้ในการเจริญของเมล็ดแทนทำให้ได้เมล็ดที่มีขนาดใหญ่ขึ้น

อาการของพืชที่ขาดธาตุโบรอน

ในพืชส่วนใหญ่เมื่อเกิดขาดโบรอนขึ้นมาพืชมักแสดงอาการให้เห็นเป็นครั้งแรกที่ยอดอ่อนๆ ของพืชก่อน โดยที่ยอดอ่อนของพืชจะบิดม้วนงอผิดปกติ นอกจากนี้อาจจะเกิดมียอด กิ่งหรือหน่อใหม่ๆ แทงออกมาเป็นจำนวนมากแต่แล้วก็จะแห้งตายไปในเวลาไม่ช้า (สรสิทธิ์, 2528) เปลือกของลำต้นจะแตกเป็นร่อง ดอกและผลจะมีรูปบิดเบี้ยวต่างๆ รวมทั้งการสลายตัวของโครงสร้างภายในเช่น เกิดการเน่าภายในหัวผักกาดหวาน มีจุดแห้งในผลแอปเปิ้ล (Askew, 1935) ความแตกต่างของอาการขาดโบรอนขึ้นอยู่กับชนิดและอายุของพืช โดยทั่วไป อาการต้นๆ ที่พบคือ ปลายรากเจริญเติบโตผิดปกติ ตามมาด้วยการยับยั้งการสังเคราะห์ DNA และ RNA การแบ่งตัวของเซลล์ภายในปลายยอดถูกยับยั้งไปด้วยเช่นเดียวกับในใบอ่อน (Steenberg, 1948)

ในภาคเหนือของไทยพบอาการขาดโบรอนในถั่วลิสงอย่างแพร่หลาย (เบญจวรรณและคณะ, 2531) ที่เชียงใหม่ในดินชุดสันทราย ที่มีโบรอนในดิน 0.12 มก./กก. การขาดโบรอนยังเป็นสาเหตุที่ทำให้ผลผลิตของทานตะวัน ถั่วเหลือง ถั่วเขียว และถั่วเขียวผิวดำลดลง โดยพืชที่ขาดโบรอนจะแสดงอาการต่างๆ กันคือ ในถั่วลิสงจะพบว่าบริเวณด้านในเมล็ดกลางใบเลี้ยงคู่เป็นรอยบุ๋มลึกลงไป บริเวณด้านในของรอยบุ๋มนี้จะขรุขระเหมือนถูกแมลงแทะและมีสีน้ำตาลอ่อนจนถึงเข้มจนเกือบดำ และเมล็ดมีลักษณะเนื้อในกลวง (hollow heart) (Harris และ Brolman, 1966) ในถั่วเหลืองจะพบว่าฝักจะมีเมล็ดที่ไม่สมบูรณ์ เมล็ดมีขนาดเล็กลง แฟบและเหี่ยวย่น และเกิดรอยบุ๋มบนผิวของเมล็ด ในถั่วเขียวจะพบว่าจะเกิดรอยแผลสีน้ำตาลบนผิวฝัก เมล็ดที่แก่จะมีขนาดเล็ก สีคล้ำ เหี่ยวลีบพร้อมกับมีจุดสีคล้ำ และในถั่วเขียวผิวดำจะเกี่ยวข้องโดยตรงกับการสร้างผลผลิตคือ เกิดการร่วงของช่อดอกและการติดฝักล้มเหลว (เบญจวรรณ, 2529; Rerkasem et al., 1988) และการขาดโบรอนยังเป็นสาเหตุทำให้ข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์เป็นหมันรวงลีบไม่ติดเมล็ด (Rerkasem et al., 1989)

การเป็นหมันในข้าวสาลี

ข้าวสาลีเป็นธัญพืชชนิดที่มีการผสมเกสรเป็นแบบผสมตัวเอง มีทั้งเกสรตัวผู้และตัวเมียอยู่ในดอกเดียวกัน การเป็นหมันอาจเกิดจากการผสมเกสรล้มเหลว อาจเกิดจากการพัฒนาดอกหรือเกสรผิดปกติ หรือเกิดจากความล้มเหลวในขณะผสมเกสร ซึ่งอาจเกิดจากปัจจัยทางพันธุกรรมหรืออาจเกิดจากสภาพแวดล้อม (Rerkasem and Jamjod, 1997b)

การเป็นหมันอาจมีสาเหตุมาจากพันธุกรรมโดยตรง เช่น ลักษณะเกสรตัวผู้เป็นหมันที่ถูกควบคุมโดยพันธุกรรมที่อยู่ในไซโตพลาส (cytoplasmic male sterility) ซึ่งพบในข้าวสาลีพันธุ์ป่าหลายชนิด (Wilson และ Ross, 1962) นอกจากนั้นในกลุ่มสปีชีส์ของ genera *Triticum* และ *Aegilops* ยังพบแหล่งของยีนในไซโตพลาสซึ่มที่ควบคุมลักษณะเกสรตัวผู้เป็นหมันมากกว่า 15 ชนิด (Maan, 1973a; Virmani and Edwards, 1983) นอกจากนั้นยังพบใน *Triticum durum* 6 ชนิด ใน *Aegilops* 14 ชนิด และ *Secale* กับ *Haynaldia* อีกอย่างละ 1 ชนิด (Virmani and Edwards, 1983)

มีรายงานจำนวนมากถึงการเป็นหมันของข้าวสาลีที่มีสาเหตุมาจากสภาพแวดล้อม เช่น Shorrocks (1991) พบว่า เมื่ออากาศมีอุณหภูมิต่ำและดินมีโบรอนต่ำพืชจะเสียหายเพิ่มขึ้นโดยที่พืชจะมีการดูดใช้โบรอนลดลง Misra et al. (1992) รายงานว่า ในดินที่มีความชื้นสูงทำให้ข้าวสาลีแสดงอาการเป็นหมันได้ นอกจากนั้นยังมีรายงานของการขาดธาตุอาหารบางชนิด เช่น Graham (1984) พบว่า เมื่อดินขาดธาตุสังกะสีจะทำให้การเจริญเติบโตและผลผลิตลดลง และในโบรอนพบว่า ทำให้รวงข้าวสาลีและบาร์เลย์เป็นหมันได้ (เบญจวรรณ และศันสนีย์, 2532) Pant (1994) รายงานว่า ดินที่มีโบรอนต่ำและขาดน้ำทำให้การติดเมล็ดของข้าวสาลีลดลง เมื่อการติดเมล็ดต่ำหรือการเป็นหมันสูงจะทำให้ผลผลิตลดลง (Subedi et al., 1997) สุทัด (2541) พบว่า ข้าวสาลีเมื่ออยู่ในสภาพน้ำขังเมื่อเทียบกับแปลงที่ไม่มีน้ำขังและไม่ใส่โบรอนจะมีปริมาณโบรอนในเนื้อเยื่อส่วนใหญ่ลดลงและการติดเมล็ดของข้าวสาลีจะลดลง

การเป็นหมันที่มีสาเหตุมาจากการขาดธาตุโบรอนพบในพืชหลายชนิดทั้งในพืชใบเลี้ยงคู่ เช่น red clover (Sherrell, 1983) ถั่ว Subterranean clover (Dear and Lipsett, 1987) ถั่วเขียว (Rerkasem et al., 1988; Presripipat, 1988) ทานตะวัน (Rerkasem et al., 1988) และในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว เช่น ข้าว (Garg et al., 1979) ข้าวโพด (Vaughan, 1977) ข้าวสาลี (Rerkasem et al., 1989; เบญจวรรณ และศันสนีย์, 2532) ข้าวบาร์เลย์ (Rerkasem and Jamjod, 1989)

การเป็นหมันในข้าวสาลีสามารถสังเกตได้จากรวงในระยะถ่ายละอองเกสร รวงจะมีลักษณะโปร่งใสเมื่อแสงส่องผ่าน และกลีบดอกจะแผ่บานผิดปกติ (Li et al., 1978) เมื่อระยะสุกแก่รวงจะมีสีดำ เมื่อคลี่กลีบดอกออกดูจะพบว่าอับเรณูมีลักษณะเหี่ยว ละอองเรณูมีปริมาณแป้งต่ำและไม่สมบูรณ์ (Li et al., 1978; Rerkasem et al., 1987) Rerkasem and Jamjod (1997a) พบว่า ข้าวสาลีไม่ติดเมล็ดเนื่องจากเกสรตัวผู้เป็นหมัน และทำให้การติดเมล็ดลดลง หรือจำนวนเมล็ดต่อช่อดอกย่อยลดลง มีรายงานว่าการติดเมล็ดจะมีความสัมพันธ์กับปริมาณโบรอนที่อยู่ในใบธง (Rerkasem and Lordkaew, 1992; Rerkasem and Loneragan, 1994)

การเป็นหมันในข้าวสาลีในสภาพขาดโบรอนเข้าใจว่าเกิดขึ้นเมื่อพืชไม่สามารถนำโบรอนส่งให้เนื้อเยื่อที่ต้องการได้ในปริมาณที่พอเพียง จากการวัดความเข้มข้นของโบรอนในเนื้อเยื่อข้าวสาลี

พบว่ามีความแตกต่างของโบรอนในเนื้อเยื่อของพืชแต่ละส่วน สุทัด (2541) รายงานว่า ในข้าวสาลีมีปริมาณโบรอนในเนื้อเยื่อมากที่สุดอยู่ในอับเรณู (12-21 มก./กก.) รองลงมาคือ เกสรตัวเมีย (9-12 มก./กก.) ในขณะที่ใบธงมีเพียง 5-6 มก./กก. และปริมาณโบรอนในอับเรณูน่าจะเป็นตัวกำหนดการติดเมล็ดในข้าวสาลี เมื่อปลูกในดินที่มีการใส่โบรอนข้าวสาลีมีปริมาณโบรอนในเนื้อเยื่อส่วนใหญ่เพิ่มขึ้น และการติดเมล็ดของข้าวสาลีเพิ่มขึ้นได้ ซึ่ง Cheng and Rerkasem (1992) พบว่าการเพิ่มโบรอนทำให้ประสิทธิภาพการงอกของละอองเรณูดีขึ้น

ความแตกต่างทางพันธุกรรมของการตอบสนองต่อการขาดโบรอน

<u>ความแตกต่างทางพันธุกรรมของพืชต่างชนิด</u>

Gupta (1979) พบว่าธัญพืชสามารถดูดใช้โบรอนจากดินได้ในอัตราที่ต่ำกว่าพืชใบเลี้ยงคู่ เมื่อปลูกในดินที่เดียวกัน ข้าวสาลีจะมีโบรอนในใบเพียง 6 มก./กก.น้ำหนักแห้ง และข้าวโพดมี 9 มก./กก. เมื่อเทียบกับ 29 มก./กก.ในใบยาสูบ 75 มก./กก. ในใบแครอท 102 มก./กก. ในใบของหัวผักกาดหวาน Noppakoonwong (1991) พบว่า เนื้อเยื่อใบของถั่วเขียวผิวดำมีความต้องการโบรอนประมาณ 12-18 มก./กก. และถั่วเหลืองต้องการ 12 มก./กก. (Kirk และ Loneragan, 1988) แสดงว่า ถั่วเขียวผิวดำและถั่วเหลืองมีความต้องการโบรอนในเนื้อเยื่อใบเท่ากัน เมื่อปลูกในสภาพดินเดียวกันถั่วเขียวผิวดำจะแสดงอาการขาดโบรอนในขณะที่ถั่วเหลืองไม่แสดงอาการขาดเลยเข้าใจว่าถั่วเหลืองมีสมรรถภาพการดูดใช้ดีกว่าถั่วเขียวผิวดำ (Rerkasem et al., 1988) Martens and Westermann (1991) พบว่า พืชใบเลี้ยงคู่มีความต้องการโบรอนในปริมาณที่สูงกว่าในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ในผัก เช่น ใน family Cruciferous และ Umbelliferous พบว่ามีความต้องการโบรอนในปริมาณที่สูง Sherrell (1983) ได้จำแนกการตอบสนองของพืชต่อระดับโบรอนที่แตกต่างกัน โดยพบว่า พืชที่อ่อนแอต่อสภาพโบรอนต่ำ ได้แก่ ถั่วลูเซิน (*Medicago sativa*), Brassica spp, บีท (*Beta vulgaris*), คื่นฉ่าย (*Apium graveolens*), องุ่น (*Vitis vinifera*), แอปเปิ้ล (*Malus sylvestris*), ลูกแพร (*Pyrus communis*), ฝ้าย (*Gossypium hirsutum*) และทานตะวัน (*Helianthus annuus*) (Jones, 1991) ในถั่ว พบว่า red clover (*Trifolium pratense*) เป็นพืชที่อ่อนแอที่สุด เช่นเดียวกับใน lucerne และ alsike clover (*Trifolium hybridum*) และใน white clover (*Trifolium repens*) เป็นพันธุ์ที่ทนที่สุด

การขาดโบรอนจะมีผลกระทบต่อบทบาทของโบรอนในผนังเซลล์ และการเคลื่อนที่ของโบรอนใน phloem และศักยภาพของ remobilisation (Brown and Shelp, 1997) ระดับของโบรอนในเนื้อเยื่อพืชที่พอเพียง เช่น ในข้าวสาลี 5-10 มก./กก. น้ำหนักแห้ง, 6-12 มก./กก. ในหญ้าไรน์

(*Lolium* sp.) เมื่อเปรียบเทียบกับ 20-80 มก./กก.ในฝ้าย, 30-80 มก./กก. ในอัลฟาฟ่า และ 40-100 มก./กก. ในซูการ์บีท (*Beta vulgaris*) (Bergmann, 1992) ความต้องการโบรอนในพืชแต่ละชนิดโดยดูจากระดับของโบรอนในผนังเซลล์ (Hu and Brown, 1994; Matoh et al., 1993, 1996) และความเข้มข้นของโบรอนในผนังเซลล์ ของพืชตระกูลหญ้าถูกพบว่ามีความต้องการต่ำกว่าในพืชใบเลี้ยงคู่ (Hu et al., 1996) การใช้ความเข้มข้นของโบรอนในใบธง (Rerkasem and Loneragan, 1994) หรือในรวง ไม่สามารถจำแนกพันธุ์ข้าวสาลีที่ไม่ทนและทนทานต่อการขาดโบรอนออกจากกันได้ (Rerkasem and Lordkaew, 1992; Rerkasem et al.,1997)

<u>ความแตกต่างระหว่างพันธุ์ของพืชภายในชนิดเดียวกัน</u>

ความแปรปรวนทางพันธุกรรมภายในพืชชนิดเดียวกันสามารถจัดระดับความทนทานของพืชได้ เช่น ในถั่วเหลือง ถั่วเขียว และถั่วเขียวผิวดำ โดยเปรียบเทียบความแตกต่างระหว่างพันธุ์ (Rerkasem, 1990; Rerkasem et al., 1989, 1993) เช่นเดียวกับที่พบความแตกต่างของความทนทานต่อการขาดโบรอนระหว่างพันธุ์ในข้าวสาลี (Rerkasem and Loneragan, 1994; Rerkasem et al., 1993)

Rerkasem and Jamjod (1997b) รายงานถึงความแตกต่างระหว่างพันธุ์ของข้าวสาลีต่อการขาดโบรอน สามารถแบ่งกลุ่มข้าวสาลีตามสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนได้อย่างน้อย 5 กลุ่ม คือ สูงมาก สูง ปานกลาง ต่ำ และต่ำมาก ซึ่งเมื่อปลูกในสภาพที่มีโบรอนต่ำๆ กลุ่มที่มีสมรรถภาพการดูดใช้ต่ำอาจไม่ติดเมล็ดเลย ขณะที่กลุ่มที่มีสมรรถภาพการดูดใช้สูง เช่น พันธุ์ Fang 60 และ Sonora 64 สามารถติดเมล็ดได้เป็นปกติ Jamjod and Rerkasem (1999) แสดงให้เห็นความแตกต่างทางพันธุกรรมของข้าวบาร์เลย์ต่อการขาดโบรอน และพบว่ามีขอบเขตของความแปรปรวนทางพันธุกรรมอยู่ในระดับที่ใกล้เคียงกับข้าวสาลี ในบร็อคโคลี่ (*Brassica oleraceal*) พบว่าพันธุ์ที่ทนทานต่อการขาดโบรอนมีความสามารถในการกระจายโบรอนไปสู่ใบอ่อนและดอกย่อยได้ดีกว่า (Shelp, 1992) ส่วนในทานตะวันพันธุ์ที่ทนทานต่อการขาดโบรอนจะมีความเข้มข้นของโบรอนในเนื้อเยื่อในใบแก่สูง (Blamey et al., 1979) ในถั่วเขียวผิวดำและถั่วเขียวพันธุ์ที่ทนทานต่อการขาดโบรอนจะได้รับผลกระทบต่อการเจริญเติบโตน้อย ซึ่งจะพบว่ามีความเข้มข้นของโบรอนในใบอ่อนสูง (Rerkasem, 1990) สำหรับในข้าวบาร์เลย์พันธุ์ที่อ่อนแอจะเจริญเติบโตช้ากว่าและดูดโบรอนได้น้อยกว่าพันธุ์ Schooner ซึ่งทนทานกว่า (Nable et al., 1990) และที่ระดับโบรอนเป็นพิษ การสะสมโบรอนในเนื้อเยื่อเป็นตัวกำหนดความแตกต่างในการตอบสนองของแต่ละพันธุ์ (Huang and Graham, 1990; Nable et al., 1990; Nable et al., 1997)

มีรายงานการศึกษาเกี่ยวกับการถ่ายทอดทางพันธุกรรมของลักษณะความทนทานต่อการขาดโบรอนในพืชหลายชนิด เช่น ในคื่นฉ่าย (Pope and Munger, 1953), มะเขือเทศ (*Lycopersicon esculentum*) (Wall and Andrus, 1962) และ red beet (*Beta vulgaris*) (Tehrani et al., 1971) พบว่าถูกควบคุมด้วยยีนหลักเพียงหนึ่งหรือสองคู่เท่านั้น

Blamey et al. (1984) ได้ศึกษาพันธุกรรมของความทนทานต่อการขาดโบรอน ในทานตะวัน โดยการวิเคราะห์แบบ half diallel ซึ่งพบว่า ถูกควบคุมโดยยีนที่มีการกระทำเป็นแบบ additive หรือ additive epistatic gene action ในข้าวสาลี Jamjod et al. (1992) พบว่า มีความแตกต่างในการตอบสนองต่อระดับโบรอนต่ำๆ ในข้าวสาลี 7 พันธุ์ เมื่อนำไปผสมข้ามแบบพบกันหมดและวิเคราะห์ค่า F1 เปรียบเทียบกับพ่อ-แม่ และคาดว่าพันธุกรรมที่ควบคุมความทนทานต่อการขาดโบรอนมีการกระทำของยีนแบบ additive และ dominant gene action ร่วมกัน

มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ Chiang Mai University