บทที่ 2

เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

ข้าวโพด (*Zea mays* L.)

ข้าวโพด (corn) เป็นธัญพืช (cereal) ที่มีความสำคัญเป็นอันดับสามของโลก รองจากข้าวสาลีและข้าว (รังสฤษดิ์ และ คณะ, 2541) ข้าวโพดจัดเป็นพืชในวงศ์หญ้าหรือ Gramineae เนื่องจากมีลักษณะเด่นคือ มีข้อ (node) และปล้อง (internode) บนลำต้น และเป็นธัญพืชที่มีลักษณะเฉพาะในระหว่างธัญพืชด้วยกันกล่าวคือ ข้าวโพดเป็นพืชที่มีดอกตัวผู้และตัวเมียอยู่บนต้นเดียวกันแต่จะแยกกันอยู่คนละตำแหน่ง (monoecious plant) และมีการสร้างเมล็ด (grain) บริเวณส่วนข้างของลำต้นมากกว่าส่วนปลายลำต้น และจากการที่ข้าวโพดมีลักษณะเป็นพืชผสมข้ามหรือ cross-pollinating plant หรือ allogamous ทำให้ประชากรในธรรมชาติของข้าวโพดมีลักษณะเป็น heterogeneous (Kling & Edmeades, 1997. online)

การปลูกข้าวโพดในประเทศไทยทำกันมานานกว่า 40 ปี ในช่วงก่อนสงครามโลกครั้งที่สอง (พ.ศ. 2482-2489) (คณาจารย์ภาควิชาพืชไร่นา, 2542) จากรายงานสถานการณ์การผลิตและแนวโน้มของไทยพบว่า พื้นที่เพาะปลูกข้าวโพดในช่วง 5 ปีที่ผ่านมาคือ ปีการผลิต 2538/2539 – 2542/2543 ลดลงในอัตราร้อยละ 0.95 เนื่องจากพื้นที่ปลูกข้าวโพดต้องแข่งขันกับพืชเศรษฐกิจชนิดอื่นที่ให้ผลตอบแทนที่ดีกว่า อย่างไรก็ตามจากการที่สภาพดินฟ้าอากาศเอื้ออำนวยต่อการเพาะปลูกประกอบกับเกษตรกรมีการใช้เมล็ดพันธุ์ลูกผสม ส่งผลให้ผลผลิตรวมและผลผลิตต่อไร่เพิ่มขึ้นร้อยละ 1.77 และ 0.81 ตามลำดับ (รัชนี ศรีวชิรวงศ์, 2004. online) ผลผลิตของข้าวโพดถูกนำมาใช้ประโยชน์เป็นอาหารมนุษย์และอาหารสัตว์ รวมทั้งเพื่อการอุตสาหกรรม โดยผลผลิตเมล็ดข้าวโพดประมาณร้อยละ 72 นำมาใช้ในการผลิตอาหารสัตว์ ทั้งไก่ หมู เป็ด และโคนม (คณาจารย์ภาควิชาพืชไร่นา, 2542) อย่างไรก็ตามในปัจจุบันพบว่า การผลิตข้าวโพดเลี้ยงสัตว์ของประเทศไทยมีไม่เพียงพอต่อความต้องการใช้ภายในประเทศและมีปริมาณที่ไม่แน่นอน เนื่องจากการผลิตขึ้นอยู่กับดินฟ้าอากาศ ทำให้มีความเสี่ยงต่อความเสียหาย ตลอดจนพื้นที่ปลูกต้องแข่งขันกับพืชเศรษฐกิจชนิดอื่นที่ให้ผลตอบแทนดีกว่า ทำให้เป็นเวลากว่า 4-5 ปีที่ผ่านมาที่ประเทศไทยจำเป็นต้องนำเข้าเพื่อให้เพียงพอต่อการใช้ภายในประเทศ ทั้ง ๆ ที่ในอดีตประเทศไทยเคยเป็นผู้ส่งออกรายใหญ่รายหนึ่งของโลก ด้วยเหตุนี้ ตามแผนยุทธ์ศาสตร์สินค้าหลักของประเทศของแผนพัฒนาเศรษฐกิจและสังคมฉบับที่ 9 จึงกำหนดให้รักษาพื้นที่ปลูกข้าวโพดไว้ที่

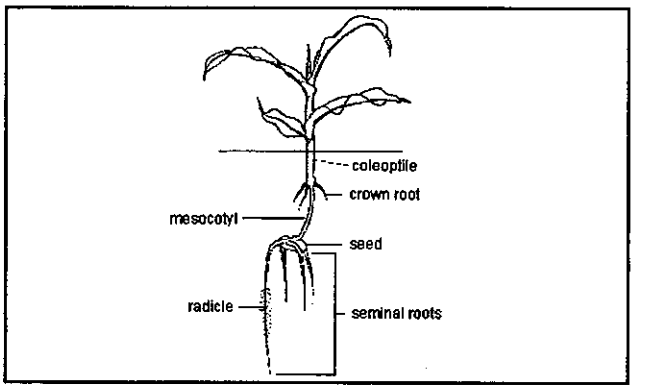
7.5 ล้านไร่ และเพิ่มผลผลิตต่อไร่เป็น 693 กิโลกรัมต่อไร่ และปริมาณผลผลิตทั้งประเทศ 5.20 ล้านตัน ตลอดจนให้มีการวิจัยและพัฒนาการเพิ่มประสิทธิภาพการผลิตข้าวโพด ตั้งแต่การเลือกใช้เมล็ดพันธุ์ดีร่วมกับการใช้ปุ๋ยเคมีและอินทรีย์และให้คำแนะนำการปลูกในช่วงเวลาที่เหมาะสมในแต่ละพื้นที่ให้แก่เกษตรกร เป็นต้น (สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2545. เว็บไซต์) ในจำนวนนี้การปลูกข้าวโพดฤดูแล้งหลังเก็บเกี่ยวข้าวหรือการผลิตข้าวโพดหลังนาเป็นอีกแนวทางหนึ่งในการเพิ่มผลผลิตต่อไร่และผลผลิตรวมของข้าวโพดให้มีปริมาณเพียงพอต่อการบริโภคภายในประเทศและการส่งออก อีกทั้งยังสอดคล้องกับนโยบายของรัฐบาลในการลดพื้นที่การทำนาปรังโดยเฉพาะนาในเขตชลประทาน เพื่อลดปัญหาการคลาดแคลนน้ำในการทำการเกษตรในฤดูแล้ง รวมไปถึงการระบาดของเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาลและหอยเชอรี่ในนาข้าว ซึ่งทำความเสียหายให้แก่พื้นที่ปลูกข้าวอย่างมาก (สมชาย บุญประดับ และคณะ, 2544; Boonpradub et al. 1998) อย่างไรก็ตามการปลูกข้าวโพดในฤดูแล้งหลังการเก็บเกี่ยวข้าว มักประสบปัญหาผลผลิตที่ได้รับค่อนข้างต่ำ ซึ่งมีสาเหตุมาจากการผลิตข้าวโพดเลี้ยงสัตว์ในช่วงเวลาดังกล่าว เกษตรกรส่วนใหญ่ยังคงไม่คุ้นเคยกับการปลูกในสภาพนาจึงทำให้ไม่ประสบผลสำเร็จเท่าที่ควร (เทคโนโลยีการผลิตข้าวโพดในนา, 2004. เว็บไซต์) ทั้งนี้เนื่องจากพื้นที่ปลูก, ช่วงเวลาของการปลูก, การเลือกใช้พันธุ์ข้าวโพดและอัตราปลูก, การเตรียมดิน และการจัดการน้ำและวัชพืช ที่ไม่เหมาะสม รวมไปถึงการใช้ปุ๋ยเคมีในอัตราที่ต่ำ ทำให้ได้ผลผลิตไม่ดี (สมชาย บุญประดับ และคณะ, 2544) ในจำนวนนี้สาเหตุที่เกิดขึ้น สาเหตุจากพื้นที่ปลูกรวมไปถึงการจัดการน้ำภายในแปลงปลูกที่ไม่เหมาะสมเป็นปัญหาที่สำคัญที่ทำให้การเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตของข้าวโพดลดลง ที่เป็นเช่นนี้ก็เนื่องจากว่าในสภาพแปลงนาก่อนการปลูกข้าวโพดเป็นดินที่อัดตัวกันแน่นและระบายน้ำยากซึ่งเกิดจากการเตรียมดิน ประกอบกับเกษตรกรบางรายมีการให้น้ำบ่อยครั้งในระยะแรกหรือมีการให้น้ำแบบท่วมแปลง (flood irrigation) ประมาณ 1-2 วัน แล้วจึงมีการระบายน้ำออก ส่งผลให้เกิดภาวะน้ำท่วมในแปลงได้ง่ายและทำให้ต้นข้าวโพดแคระแกรนหรือตายได้ในเวลาต่อมา (Sanchez, 1976; สมชาย บุญประดับ และคณะ, 2544)

การเจริญเติบโตของข้าวโพด (growth stages)

นักวิจัยได้แบ่งการเจริญเติบโตของข้าวโพดออกเป็น 2 ระยะหลัก คือ ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative growth หรือระยะ V) และระยะการเจริญเติบโตทางการสืบพันธุ์ (reproductive growth หรือระยะ R) โดยในแต่ละระยะมีรายละเอียดดังนี้ (Kling & Edmeades, 1997. online)

ระยะการเจริญเติบโตของเมล็ด (seedling growth)

ภายหลังจากการปลูก เมล็ดจะดูดซับน้ำและเกิดการเปลี่ยนแปลงทางเคมีขึ้น โดยส่วนของ aleurone layer จะปลดปล่อยเอนไซม์ที่สามารถเปลี่ยนแป้งที่สะสมอยู่ในส่วนของเอนโดสเปิร์มให้เป็นพลังงานสำหรับการเจริญเติบโตของเมล็ด จากนั้นส่วนของแรดิเคล (radicle) จะงอกจากส่วนของเปลือกหุ้มเมล็ดเป็นส่วนแรกและเมื่อส่วนต้นยืดยาวจะทำให้ส่วนของ coleoptile งอกผ่านทางเปลือกหุ้มเมล็ด และจะถือว่าการงอกสมบูรณ์ (ระยะ VE) หลังจากนั้นแสงแดดที่ผิวดินจะกระตุ้นตาอ่อน (plumule) ให้เจริญผ่านส่วนของ coleoptile ออกมา เมล็ดที่งอกใหม่จะมีการพัฒนาในส่วนของแรดิเคลซึ่งรวมอยู่กับส่วนของรากชั่วคราว (seminal root) ซึ่งมีจุดกำเนิดมาจากส่วนของเอมบริโอ (embryo) (ภาพ 1) ส่วนระบบรากหลักของข้าวโพดมีการพัฒนามาจากส่วนของ crown ซึ่งอยู่ใต้ดิน โดยส่วนของ crown root จะมีการพัฒนาอย่างรวดเร็วหลังเมล็ดงอก และเมื่อส่วนของ collar ปรากฏที่ใบแรกจะเป็นสิ่งที่บ่งบอกว่าการเจริญเติบโตของเมล็ดสิ้นสุดลง ส่วนของเอนโดสเปิร์มลดบทบาทจากแหล่งอาหารสำหรับต้นในช่วงแรก มาเป็นต้นสามารถสังเคราะห์แสงได้เอง



ภาพ 1 แสดงต้นข้าวโพดหลังการปลูก 2 สัปดาห์

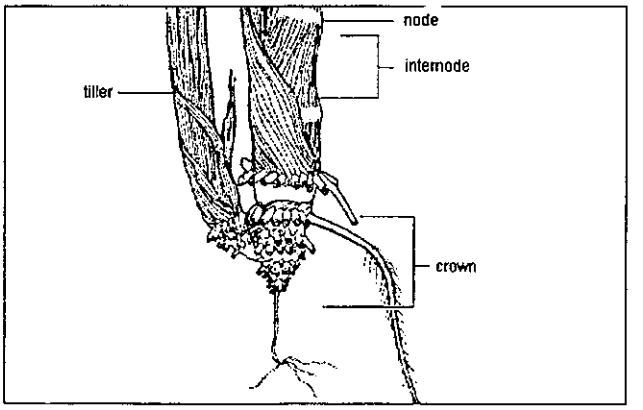
ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online

ระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative growth)

การเจริญเติบโตในระยะนี้ประกอบด้วยการเจริญเติบโตของ ลำต้น (stem) ใบ (leave) และราก (root)

1. ลำต้น ประกอบด้วยส่วนของข้อ (node) และปล้อง (internode) สลับกัน ส่วนหนึ่งของข้อและปล้องจะหดสั้นอยู่ใต้ดินรวมเรียกว่า crown (ภาพ 2) ส่วนที่อยู่เหนือ crown จะมีการยืดยาวของปล้องส่งผลให้ลำต้นมีความยาว 2.5 เมตรหรือมากกว่าขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อม

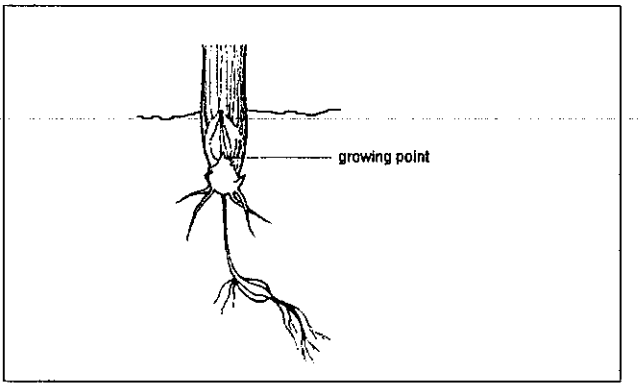
นอกจากนี้ส่วนที่อยู่เหนือปล้องจะมีการพัฒนาทางด้านข้างไปทำหน้าที่ต่าง ๆ และเป็นที่ตั้งของฝัก ในขณะที่ส่วนที่แตกกิ่งก้านสาขาออกมาจะพัฒนาไปเป็นส่วนของช่อดอก (inflorescence) ซึ่งอาจเป็นได้ทั้งดอกตัวผู้ (tassel) หรือดอกตัวเมีย (ear shoot)



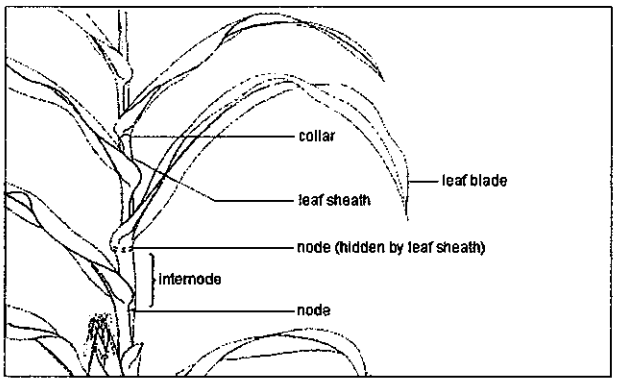
ภาพ 2 แสดง crown ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online

ส่วนที่สำคัญอีกส่วนหนึ่งที่มีผลต่อการเจริญเติบโตของข้าวโพด คือ จุดเจริญหรือ growing point (ภาพ 3) ซึ่งหากต้นข้าวโพดถูกทำให้หยุดการเจริญเติบโตที่ระดับผิวดิน ขณะที่จุดเจริญยังคงอยู่ใต้ดินต้นข้าวโพดจะยังสามารถสร้างขึ้นใหม่ได้ แต่ถ้าต้นข้าวโพดถูกทำให้หยุดการเจริญเติบโตต่ำกว่าจุดเจริญนี้ลงไปต้นข้าวโพดนั้นจะไม่สามารถสร้างขึ้นใหม่ได้

ใบ ประกอบด้วยส่วนของกาบใบ (leaf sheath), แผ่นใบ (leaf blade) และ คอลลา (collar) (ภาพ 4) เมื่อส่วนของคอลลาปรากฏแสดงว่าใบมีการแผ่ออกเต็มที่ โดยปกติใบของข้าวโพดจะออกภายในเวลา 4-5 สัปดาห์แรกหลังการปลูกและเมื่อมีการยืดปล้อง ใบใหม่จะเกิดขึ้นทุก ๆ 3 วัน ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิและจำนวนใบทั้งหมดจะมีประมาณ 16-23 ใบ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับพันธุกรรมและสภาพแวดล้อม จำนวนใบถูกใช้เป็นเกณฑ์พื้นฐานในการแบ่งความแตกต่างของระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (Vn) ตัวอย่างเช่น หากมีใบเกิดขึ้น 10 ใบ ระยะที่เกิดขึ้นคือ ระยะ V10 เป็นต้น



ภาพ 3 แสดงจุดเจริญของข้าวโพด ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online



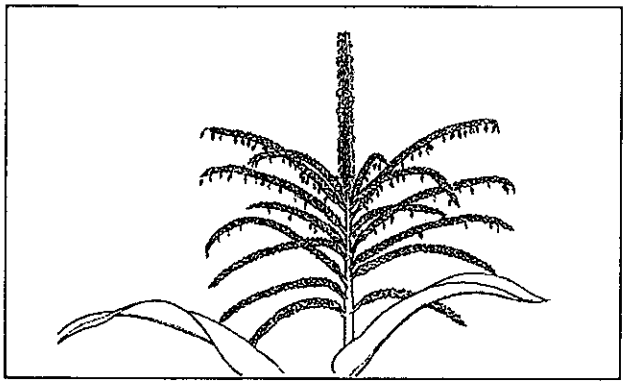
ภาพ 4 แสดงใบข้าวโพด ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online

รากของข้าวโพดที่เจริญมาจากส่วนของลำต้น เรียกว่า adventitious roots รากกลุ่มนี้เจริญมาจากส่วนของข้อ (node) ของลำต้นที่เป็นที่ตั้งของ crown adventitious root ที่เจริญมาจากส่วนของข้อที่สมบูรณ์ ใกล้กับระดับผิวดิน เรียกรากลักษณะนี้ว่า รากแขนง (branch roots) และเมื่อเวลาผ่านไป 8 สัปดาห์ ระบบรากจะถูกพัฒนาอย่างสมบูรณ์

ระยะออกดอกและผสมเกสร (flowering and fertilization)

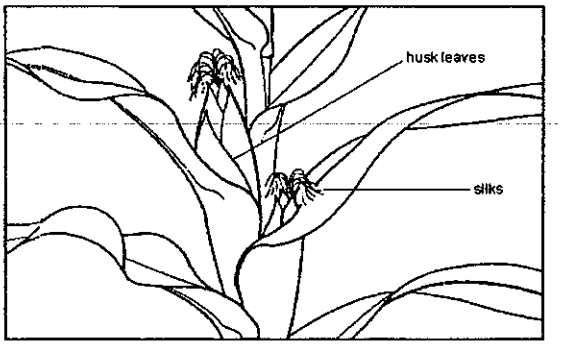
ข้าวโพดเป็นพืชที่มีดอกตัวผู้และดอกตัวเมียอยู่บนต้นเดียวกัน (monoecious plant) โดยดอกตัวผู้ (tassel) จะเกิดขึ้นหลังปลูก 30 วัน ในระยะนี้จุดเจริญ (growing point) ของพืชจะสลับหน้าที่จากเดิมที่ผลิตใบมาเป็นผลิตโครงสร้างที่ใช้ในการสืบพันธุ์ (ระยะ knee-high) จากนั้นประมาณ 50 วันหลังงอก ปล้องจะมีการยืดยาวสูงสุดและช่อดอกตัวผู้จะงอกจากใบธง (leaf whorl) และข้าวโพดจะเข้าสู่ระยะ VT เมื่อสังเกตเห็นช่อดอกตัวผู้อย่างสมบูรณ์

ภายใต้สภาวะที่เหมาะสม อับละอองเกสรตัวผู้ (anther) จะงอกในช่วงเช้าของวัน โดยอับละอองเกสรจะเปิดออกที่ส่วนปลายเป็นผลให้เกิดการเกิดการถ่ายละอองเกสรตัวผู้ เข้าสู่ระยะ anthesis (R0) (ภาพ 5) ซึ่งเป็นระยะที่มองเห็นได้เพราะเป็นระยะที่มีการเปลี่ยนแปลง เข้าสู่ระยะผสมเกสร (fertilization) และเป็นระยะที่มีการตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลง ของสภาพแวดล้อมน้อยกว่าระยะออกไหม (silking หรือระยะ R1) ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ยกตัวอย่างเช่น อุณหภูมิที่ร้อนหรือหนาวเย็นเกินไป อาจทำให้ไม่เกิดการถ่ายละอองเกสรตัวผู้ได้ (no pollen- shed) โดยทั้งช่อดอกตัวผู้จะปล่อยละอองเกสรตัวผู้เป็นเวลา 5-8 วัน ขณะที่การผลิตละอองเกสรจะเกิดขึ้นทุก ๆ 3 วัน



ภาพ 5 แสดงช่อดอกตัวผู้ในระยะ anthesis (R0) ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online

ฝักข้าวโพด (ear shoot) จะเกิดขึ้นในบริเวณข้อที่ 6-8 และอยู่ต่ำกว่าช่อดอกตัวผู้ การเกิดฝักข้าวโพดจะเกิดขึ้นประมาณ 10 วันหลังจากเกิดช่อดอกตัวผู้ โดยปล้องที่แตกออกมาทางด้านข้างซึ่งรองรับช่อดอกตัวเมียจะมีขนาดที่สั้น ทำให้กาบหุ้มฝัก (husk leaves) มีการซ้อนทับกันและคลุมฝักเอาไว้ขณะที่เกิดการพัฒนาของฝัก (ภาพ 6) จากการที่ดอกตัวเมียของข้าวโพดอยู่ในลักษณะเป็นคู่ ดังนั้นฝักข้าวโพดจึงมักมีจำนวนแถวของเมล็ดเป็นจำนวนคู่ ดอกตัวเมียแต่ละดอกประกอบด้วยรังไข่ที่สามารถผสมได้ 1 ใบ ในขณะที่ฝักข้าวโพดโดยทั่วไปจะมีรังไข่ประมาณ 500 -750 ใบ โดยไข่แต่ละใบจะผลิตไหม (silk) ที่มีความเหนียวเพื่อรองรับละอองเกสรตัวผู้มาตกและเกิดการผสม การปรากฏของไหมจะเป็นตัวบ่งชี้ว่าการเจริญเติบโตเข้าสู่ระยะ R1



ภาพ 6 แสดงฝักข้าวโพด ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online

จากการที่ข้าวโพดเป็น protandrous (ดอกตัวผู้แก่ก่อนดอกตัวเมีย) ทำให้ไหมมักได้รับเกสรตัวผู้ในขณะที่ไหมกำลังเริ่มเกิด ระยะเวลาระหว่างการถ่ายละอองตัวผู้กับการเกิดไหม เรียกว่า Anthesis Silking Interval (ASI) ภายใต้สภาวะที่เหมาะสมไหมจะงอกภายในเวลา 1-3 วันหลังจากระยะ anthesis และจะสามารถผสมพันธุ์ต่อได้อีกประมาณ 1 สัปดาห์ ก่อนที่จะสุกแก่ที่ส่วนฐาน สภาพลมฟ้าอากาศที่รุนแรงเป็นสาเหตุให้ไหมแห้งสนิทและเลื่อนเวลาการงอกของไหมออกไป ภาวะคลาดแคลนที่เรียกว่า nicking เป็นผลกระทบอย่างมากต่อการงอกของไหม ภายหลังละอองเกสรตัวผู้ตกลงบนยอดเกสรตัวเมีย เกสรตัวผู้จะงอกสู่ส่วนล่างภายในเวลา 12-28 ชั่วโมง เพื่อเกิดการผสมกับไข่

ระยะสะสมเมล็ดและการสุกแก่ (grain filling and maturity)

ระยะสะสมเมล็ด (grain filling) มี 3 ระยะย่อย ได้แก่

1. ระยะเมล็ดเจริญ (blister stage หรือระยะ R2)

เป็นระยะที่เกิดขึ้นภายหลังจากการผสมเกสร ไหมจะร่วงโรยและเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาล มีการสะสมคาร์โบไฮเดรตและสารอาหารอย่างรวดเร็ว ประมาณ 10 วันหลังจากออกดอก รูปร่างของเมล็ดคล้ายเม็ดตุ่มขนาดเล็ก (blister) และสามารถเห็นส่วนของเอมบริโอในระยะนี้

2. ระยะน้ำนม (milk stage หรือระยะR3)

ระยะน้ำนมจะเกิดขึ้นหลังจากระยะออกไหม 3 สัปดาห์ ระยะนี้เมล็ดจะมีสีขาวที่เกิดขึ้นจากน้ำนมข้าวโพด น้ำนมดังกล่าวจะมีส่วนประกอบของน้ำตาลสูงมาก ระยะนี้เมื่อเกิดขึ้นระยะหนึ่ง ระดับน้ำตาลก็จะลดลงและมีการสะสมแป้งเพิ่มขึ้น ขณะที่ปริมาณน้ำภายในเมล็ดจะลดลง และเมล็ดจะเริ่มแห้ง

3. ระยะแป้งอ่อน (dough stage หรือระยะ R4)

เป็นระยะสุดท้ายของการเกิดการสะสมเมล็ด ในระยะนี้อาจแยกได้เป็น 2 ระยะได้แก่ soft-dough และ hard-dough โดยในระยะ soft-dough เมล็ดจะมีการสะสมแป้งสีขาว และส่วนของเอมบริโอจะกินบริเวณครึ่งหนึ่งของเมล็ด จากนั้นในระยะ hard-dough ส่วนแป้งสีขาวจะเปลี่ยนเป็นส่วนที่แข็งของแป้งในเมล็ด โดยจะเริ่มจากส่วนปลายสุดของเมล็ด ในระยะนี้จะปรากฏส่วนที่เรียกว่า milk line ขึ้น โดย milk line ที่เกิดขึ้นจะแยกส่วนที่เป็นแป้งจากส่วนที่เป็นน้ำนมอย่างสมบูรณ์ การบันทึกตำแหน่งของ milk line มีประโยชน์ในการติดตามการเจริญเติบโตของเมล็ดจนกระทั่งสมบูรณ์และสามารถใช้ในการทำนายเวลาของการเก็บเกี่ยวได้

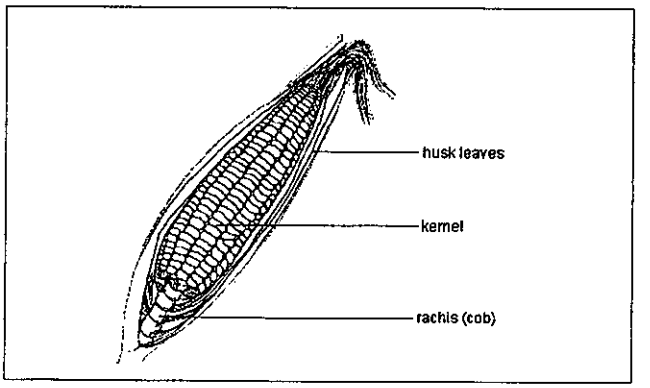
ระยะสุกแก่ (maturity) มี 2 ระยะย่อยได้แก่

1. ระยะแป้งแข็ง (dent stage หรือระยะ R5)

ในระยะนี้ 50-90 เปอร์เซ็นต์ของเมล็ดจะกลายเป็นส่วนแข็ง และ milk line จะถูกผนึกอยู่ตรงส่วนฐานของเมล็ด

2. ระยะสุกแก่ทางสรีระ (physiological maturity หรือระยะ R6)

ในระยะนี้ส่วนของเอมบริโอจะมีขนาดใหญ่ที่สุด และประมาณ 7 สัปดาห์หลังการออกดอก เมล็ดจะมีน้ำหนักแห้งสูงสุดและมีความชื้นของเมล็ดประมาณ 35 เปอร์เซ็นต์ เมื่อการสะสมของเมล็ดหยุดลง ส่วนที่เรียกว่า black layer หรือ abscission layer จะเกิดขึ้นที่ส่วนฐานของเมล็ด โดยเมล็ดที่อยู่บริเวณกลางฝักจะเป็นส่วนที่เกิด black layer ขึ้นก่อน ตามด้วยส่วนปลาย ขณะที่ส่วนฐานของฝักจะเป็นบริเวณสุดท้ายที่เกิด black layer ขึ้น ฝักที่เกิด black layer ประมาณ75 เปอร์เซ็นต์ของเมล็ดที่อยู่กลางฝัก จะถือว่าการสุกแก่ทางสรีรวิทยาเกิดขึ้น (ภาพ 7) เมล็ดที่มีการสุกแก่แล้วจะไม่ต้องมีการพักตัว และสามารถงอกภายใต้สภาวะที่เหมาะสมได้ทันที



ภาพ 7 แสดงฝักข้าวโพดที่เจริญเติบโตเต็มที่ ที่มา : Kling & Edmeades, 1997. online

สภาพแวดล้อมโดยทั่วไปของภาวะดินน้ำขัง

สภาวะน้ำท่วมและดินน้ำขัง (flooding and water logging condition) จากฝนตกหนักและการให้น้ำมากเกินไปหรือการระบายน้ำได้ไม่ดีของพื้นที่ ทำให้ดินมีน้ำหรือความชื้นมากเกินไป หรือทำให้ระดับน้ำในดินที่อยู่ในระดับชั้นของรากมากกว่าความจุความชื้นสนาม (field capacity) ซึ่งในบางครั้งน้ำจะยังคงขังอยู่ในพื้นที่เป็นเวลา 2-3 วันหรือมีการซึมผ่านหรือไหลผ่านออกไปแต่ยังคงมีความชื้นหลงเหลืออยู่มากกว่า field capacity (จักรี เส้นทอง, 2539) ภายใต้สภาพแวดล้อมแบบดังกล่าว ทั้งสิ่งที่มีชีวิต (biotic) และไม่มีชีวิต (abiotic) จะได้รับผลกระทบอย่างมีนัยสำคัญจากการเปลี่ยนแปลงกลุ่มของจุลินทรีย์และคุณสมบัติทางเคมีของดิน (Ponnamperuma, 1972; Nilsen & Orcutt, 1996)

เมื่อดินอยู่ในสภาพน้ำท่วมหรือดินน้ำขัง การแลกเปลี่ยนก๊าซระหว่างบรรยากาศกับดินจะลดลง สภาพของน้ำที่ท่วมเหนือดินและสภาพที่ช่องอากาศภายในดินเต็มไปด้วยน้ำ จะลดอัตราการแพร่ของก๊าซ (โดยเฉพาะก๊าซออกซิเจน) ลง เนื่องจากการแพร่ของก๊าซผ่านน้ำจะมีอัตราการแพร่ (diffusion rate) ที่ช้ากว่าผ่านอากาศถึง 10,000 เท่า (Jackson & Drew, 1984; Ponnamperuma, 1984; Mikkelsen et al., 1995; Nilsen & Orcutt, 1996) ขณะเดียวกันออกซิเจนที่มีอยู่ภายในดินจะถูกใช้ไปกับการหายใจของจุลินทรีย์และรากพืช ทำให้หลังจากนั้นไม่นานดินจะอยู่ในสภาพขาดออกซิเจน (anoxic condition) เมื่อดินอยู่ในสภาพขาดออกซิเจน จุลินทรีย์พวก facultative และ obligate anaerobic bacteria จะเป็นจุลินทรีย์กลุ่มสำคัญ ที่สามารถเจริญเติบโตได้ โดยอาศัยความสามารถในการใช้โมเลกุลของสารอื่นที่ใกล้เคียงกับโมเลกุลของออกซิเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอน (electron acceptors) เพื่อใช้ในการสร้างพลังงานให้แก่เซลล์ (Ponnamperuma, 1972; Mikkelsen et al., 1995; Nilsen & Orcutt, 1996; Filter & Hay, 2002) โดยจุลินทรีย์ดินจะเลือกใช้ไอออนหรือสารที่ใช้ได้ง่ายคือ มีศักย์ไฟฟ้ารีดักชันสูง ๆ ก่อน เช่น NO_3^- และ MnO_2 ซึ่งเมื่อสารเหล่านี้ถูกใช้หมดเป็นส่วนใหญ่ จุลินทรีย์จะหันมาใช้สารอื่น ๆ ที่มีศักย์ไฟฟ้าต่ำลงมาเช่น $Fe(OH)_3$ และ SO_4^{2-} มาเป็นตัวรับอิเล็กตรอนต่อไป ลำดับขั้นตอนการรีดักชันของสารที่สำคัญในสภาพดินน้ำขัง พร้อมทั้งค่าศักย์ไฟฟ้ารีดักชันมาตรฐาน (E°) และเมื่อปรับมาที่ pH 5.0 (E°_5) และ pH 7.0 (E°_7) ได้แสดงไว้ ในตาราง 1 (ไพบูลย์ วิวัฒน์วงศ์วนา, 2546)

ตาราง 1 แสดงศักย์ไฟฟ้ารีดักชันมาตรฐาน (E^o, V) และเมื่อปรับมาที่ pH 5.0 (E^o_5) และ pH 7.0 (E^o_7) ของครึ่งปฏิกิริยาที่สำคัญในดินสภาพน้ำขัง

ครึ่งปฏิกิริยารีดักชัน	E^o	E^o_5	E^o_7
$O_2(g) + 4H^+(aq) + 4e^- \longrightarrow 2H_2O\ (l)$	1.23	0.93	0.82
$NO_3^-(aq) + 4H^+(aq) + 3e^- \longrightarrow NO(g) + 2H_2O\ (l)$	0.96	0.57	0.41
$MnO_2\ (aq) + 4H^+(aq) + 2e^- \longrightarrow Mn^{2+} + 2H_2O\ (l)$	1.23	0.64	0.40
$Fe(OH)_3(s) + 3H^+(aq) + e^- \longrightarrow Fe^{2+}(aq) + 3H_2O\ (l)$	1.06	0.18	-0.18
$SO_4^-\ (aq) + 10H^+(aq) + 8e^- \longrightarrow H_2S\ (g) + 4H_2O\ (l)$	0.31	-0.07	-0.22
$CO_2\ (g) + 8H^+(aq) + 8e^- \longrightarrow CH_4\ (g) + 2H_2O\ (l)$	0.17	-0.12	-0.24
$2H^+ + 2e^- \longrightarrow H_2\ (g)$	0.00	-0.30	-0.41

กิจกรรมของจุลินทรีย์พวก anaerobic bacteria ที่เกิดขึ้น เป็นสาเหตุให้ค่า redox potential (E_h) ลดลง ส่งผลกระทบต่อธาตุอาหารที่เป็นประโยชน์ในดิน นอกจากนี้ยังส่งผลกระทบต่อคุณสมบัติทางเคมีของดินอื่นๆ ได้แก่ การสะสมสารประกอบอินทรีย์จำนวนมาก เนื่องจากการย่อยสลายสารอินทรีย์ของแบคทีเรียพวก anaerobic เกิดขึ้นได้ช้ากว่าพวก aerobic และผลผลิตสุดท้ายของการหายใจโดยจุลินทรีย์พวก anaerobic จะสร้างก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ก๊าซมีเทน กรดอินทรีย์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำ แอมโมเนีย เอไมด์ไฮโดรเจนซัลไฟด์หรือสารเคมีอื่น ๆ ขึ้น ทั้งนี้อยู่กับค่า redox potential (Nilsen & Orcutt, 1996; Fitter & Hay, 2002)

ผลกระทบโดยทั่วไปของภาวะดินน้ำขังต่อพืช

การเจริญเติบโตและพัฒนาการของพืช เกี่ยวข้องกับพันธุกรรม (genotype) และสิ่งแวดล้อม (environment) ต่าง ๆ ที่พืชได้รับ (จวงจันทร์ ดวงพัตรา และวาสนา วงษ์ใหญ่, 2541) โดยการเจริญเติบโตของพืช จะเกิดขึ้นได้อย่างปกติภายใต้สภาพแวดล้อมที่เหมาะสม (ideal condition) อย่างไรก็ตามใน ธรรมชาติพืชจะไม่ได้รับสภาพที่เหมาะสมตลอดเวลา แต่มักจะได้รับปัจจัยที่ไม่เหมาะสมหรือขาดไป (ลิลลี่ กาวีต๊ะ, 2546)

น้ำหรือความชื้นเป็นปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมที่มีความสำคัญต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาการของพืชเพราะว่า พืชต้องการน้ำเพื่อใช้ในกระบวนการพื้นฐานต่าง ๆ ที่สำคัญต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาการของพืช เช่น การเพิ่มขนาดของเซลล์ เป็นต้น นอกจากนี้พืชยังใช้น้ำในการควบคุมกระบวนการทางสรีรวิทยาและชีวเคมี เช่น การสังเคราะห์แสง การหายใจ การดูดน้ำและแร่ธาตุ การคายน้ำ การสังเคราะห์องค์ประกอบต่าง ๆ ภายในเซลล์ ตลอดจนกระบวนการไฮโดรไลซิส (hydrolysis) ของสารโมเลกุลใหญ่ รวมไปถึงเป็นปัจจัยสำคัญในการลำเลียงธาตุอาหารของพืชอีกด้วย (ลิลลี่ กาวีต๊ะ, 2546) การเจริญเติบโตของพืชจะจำกัดลงเมื่อปริมาณความชื้นในดินมีมากหรือน้อยเกินไป (สุมาลี สุวรรณประดิษฐ์, 2536)

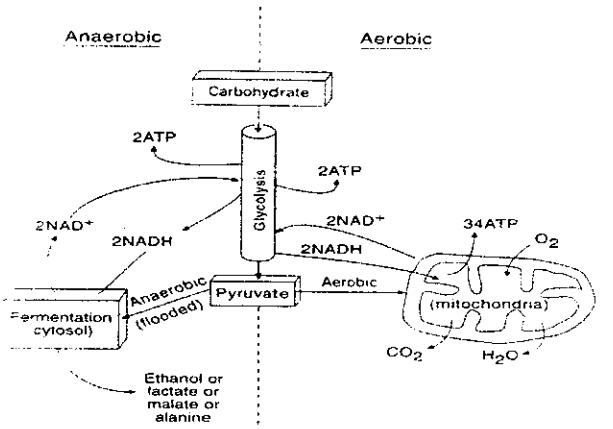
ในสภาพดินปกติ รากพืชจะได้รับก๊าซออกซิเจนจากบรรยากาศโดยอาศัยการแพร่ (diffusion) แต่เมื่อดินเกิดน้ำท่วม (flooding) และน้ำท่วมขัง (water logging) จากฝนตกหนัก การให้น้ำมากเกินไปหรือดินมีการระบายน้ำได้ไม่ดี จะทำให้การแพร่ของออกซิเจนลดลงเนื่องจากค่าสัมประสิทธิ์การแพร่ของออกซิเจนผ่านน้ำมีค่าต่ำ (Drew & Sisworo, 1977; 1979; Jackson, 1979) ส่งผลให้ดินเกิดสภาพขาดออกซิเจน (anaerobic condition) และรากพืชเปลี่ยนแปลงการหายใจไปเป็นแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) ซึ่งผลิตพลังงานได้น้อยและไม่เพียงพอสำหรับกระบวนการเมตาบอลิซึมปกติเป็นเหตุให้เซลล์รากตายและเน่าเสีย ต่อมาอัตราการเจริญเติบโตของพืชจะเริ่มลดลงไปพร้อมกับการลดการเจริญเติบโตของราก นอกจากนี้ยังทำให้กิจกรรมของรากได้แก่ การดูดน้ำและอาหาร (water and nutrient uptake) ลดลงและเกิดการเปลี่ยนแปลงสมดุลของฮอร์โมนพืชอีกด้วย (Lamber, 1976; Singh & Ghildyal, 1980; Wenkert, Fausey & Watters, 1981; Johnson, Cobb & Drew; 1989, Wang, 1990)

การตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืชต่อดินน้ำขัง

1. **การหายใจ** (respiration)

เมื่อดินอยู่ในสภาพขาดออกซิเจน เนื่องจากน้ำท่วมและดินน้ำขัง รากพืชที่เจริญอยู่ในบริเวณดังกล่าวมักขาดแคลนออกซิเจน (oxygen deficiency) ทำให้การหายใจแบบใช้ออกซิเจน (aerobic respiration) ภายในรากลดลงและรากจะเปลี่ยนแปลงการหายใจไปเป็นแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) ซึ่งมีประสิทธิภาพน้อยและพลังงานที่ไม่เพียงพอสำหรับนำไปใช้ในกระบวนการเมตาบอลิซึมปกติของพืช เป็นผลให้เซลล์รากตาย ทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลง เนื่องจากการเจริญเติบโตและกิจกรรมของรากในการดูดซึมน้ำและธาตุอาหารลดลง (Nilsen & Orcutt, 1996)

ในการหายใจแบบใช้ออกซิเจน แต่ละโมเลกุลของน้ำตาลกลูโคสที่เข้าสู่กระบวนการจะผลิตพลังงานได้ 36 ATP ขณะที่การหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนจะผลิตพลังงานได้เพียง 2 ATP ดังนั้นภายใต้สภาพขาดออกซิเจน ATP/ADP ratio ความเข้มข้นของ ATP และการเปลี่ยนแปลงของพลังงานภายในเซลล์รากจะลดลง นอกจากนี้ในการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน ยังได้ผลิตภัณฑ์ของเอทานอล ซึ่งเมื่อเวลานานขึ้นความเข้มข้นของเอทานอลจะเพิ่มสูงขึ้นจนเป็นพิษกับเซลล์ (ภาพ 8) (Nilsen & Orcutt, 1996)



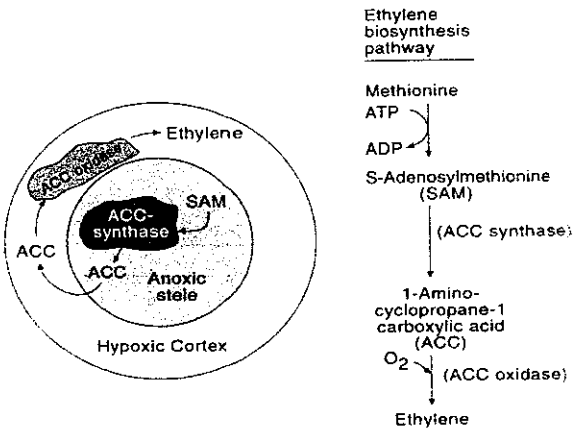
ภาพ 8 แสดงแผนผังขั้นตอนของการหายใจแบบใช้ออกซิเจนและไม่ใช้ออกซิเจน โดยให้สังเกตที่ตำแหน่งสำคัญ คือ ไพรูเวต (pyruvate) ที่มา : Nilsen & Orcutt, 1996

2. **การสังเคราะห์แสงและสมดุลคาร์บอน** (photosynthesis and carbon balance) เมื่อเกิดน้ำท่วม ส่วนลำต้นจะไม่ถูกน้ำท่วมและไม่ประสบกับน้ำท่วมโดยตรงแต่จะตอบสนองต่อกระบวนการเมตาบอลิซึมที่เกิดขึ้นในส่วนราก การตอบสนองต่อสภาพน้ำท่วมในส่วนรากในเรื่องของการสังเคราะห์แสงจะเกี่ยวข้องกับการปิด–เปิดปากใบของพืช โดยในสภาพน้ำท่วมพืชจะตอบสนองต่อเหตุการณ์ดังกล่าวโดยการปิดปากใบ (stomatal closure) ทำให้ค่าการนำไฟฟ้าที่ปากใบ (stomatal conductance) ลดลง ส่งผลให้การสังเคราะห์แสงของพืชลดลง ผลกระทบของน้ำท่วมที่มีการสังเคราะห์แสงอื่น ๆ ได้แก่ การยับยั้งเอนไซม์ที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงโดย H_2S การเปลี่ยนแปลงการลำเลียงอาหารของพืช (translocation) ทำให้สารยับยั้งการเจริญเติบโต (plant growth inhibitors) เช่น เอทิลีน (ethylene) และกรดแอบไซซิก (ABA) เพิ่มสูงขึ้นหรือ adenylate pool ใน cytoplasmของเซลล์รากอาจจะทำหน้าที่ยับยั้งการสังเคราะห์แสงในระหว่างเกิดน้ำท่วม (Nilsen & Orcutt, 1996)

สภาพน้ำท่วม ทำให้พืชต้องใช้คาร์โบไฮเดรตเป็นจำนวนมาก เนื่องจากการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนมีประสิทธิภาพน้อยกว่าการหายใจแบบใช้ออกซิเจน นอกจากนี้ในสภาพดังกล่าวยังชักนำให้การสังเคราะห์โปรตีนส่วนใหญ่หยุดลง มีโปรตีนเพียง 20 ตัวที่ถูกสังเคราะห์ขึ้น ซึ่งส่วนใหญ่เป็นโปรตีนพวกไกลโคไลติก (glycolytic proteins) และเพื่อให้ได้พลังงานเพียงพอต่อการเกิดเมตาบอลิซึมปกติของเซลล์ทำให้การหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนของพืชเพิ่มขึ้นอย่างรุนแรงทำให้พืชจำเป็นต้องใช้คาร์โบไฮเดรตเป็นจำนวนมาก ส่งผลให้เนื้อเยื่อรากสูญเสียคาร์โบไฮเดรตอย่างรวดเร็ว Setter et al. (1987)บรรยายเหตุการณ์ที่เกิดขึ้นนี้ว่าเป็น การขาดแคลนคาร์โบไฮเดรตในสภาพน้ำท่วม (carbohydrate starvation) โดยการขาดแคลนจะเพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ หากว่าการเคลื่อนย้ายคาร์โบไฮเดรตจากใบสู่รากถูกยับยั้งในระหว่างเกิดน้ำท่วม

nonstomatal inhibition ของการสังเคราะห์แสงเป็นปฏิกิริยาการสร้างสารยับยั้งการเจริญเติบโตในใบพืช (Nilsen & Orcutt, 1996) ในระหว่างการเกิดสภาพน้ำท่วม การเคลื่อนย้ายของฮอร์โมนไซโตไคนิน (cytokinin) จากส่วนรากสู่ใบพืชจะลดลง ขณะที่การเคลื่อนย้ายกรดแอบไซซิกและฮอร์โมนเอทิลีนจากรากสู่ใบจะเพิ่มสูงขึ้น (Zhang & Davis, 1987) โดยเฉพาะอย่างยิ่งเมื่อเกิดสภาพ hypoxia ขึ้นภายในรากส่งผลให้การสังเคราะห์และการเคลื่อนย้ายเอทิลีนจะยิ่งเพิ่มสูงยิ่งขึ้น (Raskin & Kende, 1984) (ภาพ 9 ก) อย่างไรก็ตาม การสังเคราะห์เอทิลีนจะหยุดลงเมื่อเกิดสภาพขาดอากาศ (anoxia) เนื่องจากเอนไซม์ตัวสุดท้ายในวิถีของการสังเคราะห์เอทิลีน คือ เอนไซม์ ACC-oxidase ต้องการออกซิเจน (ภาพ 9 ข) ถึงแม้ว่าเอนไซม์ ACC-oxidase จะถูกยับยั้งเมื่อขาดออกซิเจนแต่การสังเคราะห์เอทิลีนภายในรากยังคงดำเนินต่อไปและเพิ่มขึ้นได้

จากความแตกต่างกันของความเข้มข้นของออกซิเจนระหว่างเนื้อเยื่อราก นอกจาก ACC – oxidase ยังมีเอนไซม์ชนิดอื่นในวิถีของการสังเคราะห์เอทิลีนคือ ACC-synthase ที่ควบคุมการสังเคราะห์เอทิลีนได้โดยไม่ต้องใช้ออกซิเจนในปฏิกิริยา Zarambinski & Theologis (1993) พบว่าเอนไซม์ ACC-synthase เพิ่มขึ้นในสตีล (stele) ของรากขณะเกิดสภาพขาดออกซิเจน (anoxic condition) สาเหตุที่สตีลเป็นส่วนที่เกิดสภาพขาดออกซิเจนก่อนเนื้อเยื่อบริเวณรอบนอกของรากเพราะว่า การแพร่ของออกซิเจนภายในรากจะแพร่ในลักษณะตามแนวรัสมีของราก โดยที่ก๊าซออกซิเจนภายในรากจะถูกยับยั้งจากการหายใจของเซลล์ที่อยู่ในส่วนของ cortex และจากความต้านทานไฟฟ้าที่เกิดขึ้นของผนังเซลล์ (cell wall) ทำให้กิจกรรมของเอนไซม์ ACC-synthase เพิ่มสูงขึ้นตรงบริเวณส่วนกลางราก ซึ่งอยู่ในสภาพ anoxic มากกว่าเนื้อเยื่อชั้นนอกซึ่งมักอยู่ใน hypoxic ACC จะแพร่สู่เนื้อเยื่อชั้นนอกที่มีเอนไซม์ ACC-oxidase ที่สามารถทำให้การสังเคราะห์เอทิลีนเกิดขึ้นอย่างสมบูรณ์ (Armstrong et al., 1994) เอทิลีนที่เกิดขึ้นจะชักนำให้เกิดการสร้าง aerenchyma ซึ่งทำหน้าที่เป็นทางผ่านของก๊าซสู่ใบของพืช การเพิ่มขึ้นในการสังเคราะห์เอทิลีนใกล้ส่วนของสตีลและการชักนำของ aerenchyma รวมกันจะเป็นตัวกระตุ้นการขนส่งเอทิลีนสู่ใบของพืช



(ก) (ข)

ภาพ 9 (ก) แสดงแผนผังของภาคตัดขวางของรากที่อยู่ในสภาพ hypoxia ส่วนสตีล (แกนกลางราก) จะเกิดสภาพ anoxic ขณะที่ส่วน cortex จะยังคงอยู่ในสภาพ hypoxic และ (ข) แสดงแผนผังของการสังเคราะห์เอทิลีน ACC synthase จะสามารถแสดงปฏิกิริยาในสภาพแวดล้อมที่ปราศจากออกซิเจนขณะที่ ACC oxidase ต้องการออกซิเจน ที่มา : Nilsen & Orcutt, 1996

3. **ความสัมพันธ์น้ำ** (water relations)

อันตรายจากภาวะน้ำท่วมและดินน้ำขังต่อความสัมพันธ์ของน้ำ – พืช มักเกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสงของพืช การตอบสนองแรก ๆ ของพืชต่อสภาพน้ำท่วมที่เกิดขึ้น คือ การปิดปากใบ (stomatal closure) โดยสภาพดังกล่าวจะเพิ่ม atmospheric humidity พร้อมกับการปิดปากใบ (stomatal closure) และลดการคายน้ำ (transpiration) ซึ่งการตอบสนองโดยการปิดปากใบเนื่องจากน้ำท่วมไม่ได้ถูกชักนำโดย leaf water deficit ส่วนราก การสังเคราะห์และการขนส่ง cytokinin จะลดลงพร้อมกับ เพิ่มการขนส่ง ABA และ ethylene ส่งผลให้เกิดการปิดปากใบ และจากสาเหตุที่การคายน้ำของพืชลดลงในระหว่างเกิดน้ำท่วม จำนวนน้ำที่ถูกดูดซึมโดยรากจะไม่สูงมากเพื่อที่จะรักษาสมดุลของน้ำให้ใกล้เคียงกับสภาวะปกติให้มากที่สุด (Nilsen & Orcutt, 1996) ลำดับเหตุการณ์สำคัญที่ภาวะน้ำท่วมส่งผลกระทบต่อความสัมพันธ์น้ำ (water relation) มีดังนี้

1. สภาพน้ำท่วม (flooding) ชักนำให้ปากใบปิด (stomatal closure) เนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงการขนส่งของสารควบคุมการเจริญเติบโต (growth regulators) สู่ใบพืช

2. ค่าการนำไฟฟ้าที่ปากใบ (stomatal conductance) ที่ต่ำและความชื้นที่สูงในบริเวณดังกล่าวจะทำให้ความต้องการน้ำที่เป็นประโยชน์ของระบบรากลดลง

3. ภายใต้สภาพขาดอากาศอย่างต่อเนื่องการดูดซึมน้ำของรากจะถูกยับยั้ง แต่จะไม่มีผลต่อสมดุลน้ำของพืช (plant water balance) เพราะมีการคายน้ำน้อย และในกรณีที่พืชสามารถสร้างราก adventitious เอทิลีนจะเป็นตัวที่ชักนำให้เกิดการสร้างและราก adventitious จะมีการยืดยาวก่อนที่ระบบรากเก่าจะตายลง

4. อาการเหี่ยวของพืชจะเกิดขึ้นในระยะเวลาสั้นๆ และในช่วงเวลาดังกล่าวเมื่อราก adventitious มีการพัฒนา รากเก่าจะสูญเสียความสามารถในการเป็นเยื่อเลือกผ่านของน้ำและตายลง

5. ทันทีที่ราก adventitious ถูกพัฒนาขึ้นอย่างสมบูรณ์ ค่าการนำไฟฟ้าที่ปากใบ (stomatal conductance) อาจจะเพิ่มสูงขึ้นอีกครั้ง

6. root hydraulic conductance เหมือนที่จะมีความแตกต่างเมื่อการดูดซึมน้ำขึ้นอยู่กับราก adventitious (เมื่อเปรียบเทียบกับ root hydraulic conductance ของรากที่มีการหายใจแบบปกติ) เนื่องจากโครงสร้างของเซลล์ของราก adventitious อาจจะเต็มไปด้วยเซลล์ aerenchyma เพื่อขนส่งก๊าซ ตรงส่วนที่เป็นเนื้อเยื่อ xylem

4. **ความสัมพันธ์ของธาตุอาหาร** (nutrient relations)

ภาวะน้ำท่วมส่งผลกระทบอย่างมีนัยสำคัญต่อความสัมพันธ์ของธาตุอาหารพืช โดยสภาวะน้ำท่วมจะส่งผลกระทบต่อธาตุอาหารพืช 3 เรื่องหลักๆ คือ

1. ทำให้การขนส่งน้ำของพืชลดลง ส่งผลให้การขนส่งธาตุอาหารของพืชลดลงตามไปด้วย

2. สภาพขาดอากาศจะลด adenylate pool ภายในเซลล์รากซึ่งจะทำให้พลังงาน ATP จำนวนมากที่จะถูกนำไปใช้ในการทำงานของกลไกการดูดซึมอาหารของพืชลดลง

3. สภาพขาดอากาศในดินจะเปลี่ยนแปลงจำนวนของธาตุอาหารหลักที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้

ถึงแม้ว่าอัตราการขนส่งน้ำสู่ลำต้นจะมีผลกระทบต่ออัตราการขนส่งธาตุอาหาร แต่คุณสมบัติของการเป็นเยื่อเลือกผ่านไอออน (selective permeability) ของเซลล์รากก็มีส่วนสำคัญมากต่อการได้อาหารของพืชเช่นกัน

ภายใต้สภาพน้ำท่วม ค่า oxygen partial pressure ภายในรากจะลดลง โดยเนื้อเยื่อต่างชนิดกันจะมีการตอบสนองต่อ oxygen partial pressure ที่ต่างกัน (Nilsen & Orcutt, 1996) ข้อเท็จจริงดังกล่าว Sagio et al. (1984) จึงได้เสนอแนวคิดเกี่ยวกับค่า COP (critical oxygen pressure) ขึ้น ค่า COP เป็นค่า oxygen partial pressure ที่อุณหภูมิ 25 °C ซึ่งชักนำให้การหายใจภายในเซลล์ลดลงและมีการเพิ่มขึ้นอย่างสม่ำเสมอของค่าอัตราส่วนระหว่างปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่หายใจออกต่อปริมาณออกซิเจนที่ถูกดูดซึมโดยพืช (mol CO_2 evolved/mol O_2 absorbed) หรือค่า respiratory quotient โดยปกติค่า COP จะสูงกว่าค่า oxygen partial pressure ในบรรยากาศ ทั้งนี้เป็นเพราะความต้านทานต่อการแพร่ของออกซิเจนตามแนวรัศมี (radial oxygen diffusion) ภายในราก ส่งผลต่อแกนกลางของเซลล์ที่มักจะขาดออกซิเจน โดยรากพืชที่มีอายุน้อยและส่วนปลายรากจะมีค่า COP ที่สูงกว่ารากส่วนอื่น ๆ เพราะส่วนดังกล่าวมีอัตราการหายใจต่อปริมาตรที่สูงและไม่มีช่องอากาศ (air space) ระหว่างเซลล์ ซึ่งส่วนใหญ่พบในพืชที่ไม่ใช่พืชชุ่มน้ำ (wetland plants)

แนวคิดเกี่ยวกับค่า COP นอกจากจะนำไปประยุกต์ใช้โดยตรงกับการใช้ออกซิเจนของพืชแล้ว ยังสามารถนำไปเชื่อมโยงกับกระบวนการเมตาบอลิซึมอื่นๆได้อีกด้วย ยกตัวอย่างเช่น ในรากข้าวโพด ค่า COP สำหรับพลังงานจากกระบวนการเมตาบอลิซึม (ATP/ADP ratio และ adenylate pool) จะตรงกับค่า COP สำหรับการหายใจ ในทางตรงกันข้าม ค่า COP สำหรับการขยายตัวของรากกลับสูงกว่าค่า COP ของทั้ง 2 กระบวนการ (Saglio et al., 1984)

ดังนั้นในการขยายตัวของรากจึงต้องการกระบวนการเมตาบอลิซึมอื่น ๆ ที่นอกเหนือไปจากการหายใจ ในส่วนของพลังงานอิสระที่ใช้ในการดูดซึมธาตุอาหาร กระบวนการนี้จะลดลงเมื่อ oxygen partial pressure ต่ำกว่าค่า COP สำหรับการหายใจของพืช เพราะแหล่งของพลังงาน ATP มีค่าลดต่ำลงกว่าค่า COP

ผลกระทบของภาวะน้ำท่วมต่อพืชอีกอย่างหนึ่งก็คือ การเกิดคลอโรซิส (chlorosis) อย่างรวดเร็ว โดยเฉพาะในพืชไร่ ในทำนองเดียวกันกับความเข้มข้นของธาตุอาหาร N, P, K เนื้อเยื่อพืชจะลดลงไปพร้อมกับการเกิดคลอโรซิส การจำกัดธาตุอาหารที่เกิดขึ้นนี้ เกิดจากสารพิษที่ถูกสร้างขึ้นในขณะที่พืชอยู่ในสภาพขาดออกซิเจนที่เป็นตัวยับยั้งการนำสารอาหารเข้าสู่เซลล์พืช หรือเกิดจากการลดลงของธาตุอาหารที่เป็นประโยชน์ในดินเมื่อดินตกอยู่ในสภาพขาดอากาศหรือเกิดจากการยับยั้งกลไกการนำสารอาหารเข้าสู่เซลล์หรืออาจเกิดขึ้นทั้ง 3 กรณี Drew & Sisworo (1979) ได้ทำการศึกษาในข้าวบาร์เลย์พบว่าการเกิดคลอโรซิสจะปรากฏเป็นระยะเวลาสั้น ๆ หลังจากเกิดสภาพขาดอากาศขึ้น (ประมาณ 2 ชั่วโมง หลังการเกิดน้ำท่วม) และเมื่อเวลานานขึ้นจะทำให้เกิดสารประกอบที่เป็นพิษหรือธาตุอาหารพืชอยู่ในรูปที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้

การชักนำให้เกิดสภาพขาดออกซิเจนของภาวะน้ำท่วมในดินรอบรากพืช จะเปลี่ยนแปลงรูปของธาตุอาหารพืชที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ดังได้กล่าวถึงก่อนหน้านี้ สภาพขาดออกซิเจนจะสร้างสภาพรีดิวซ์ภายในดิน ซึ่งเป็นสาเหตุให้เกิดการรีดักชันของธาตุอาหารของพืชที่ปกติจะอยู่ในสภาพออกซิไดซ์ ตัวอย่างเช่น ไนโตรเจนในรูปไนเตรต (NO_3^-) ที่มีมากจะลดลง และไนโตรเจนในดินส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปแอมโมเนียมไอออน ยิ่งไปกว่านั้น pH ของดินจะมีความเป็นกรดมากขึ้นและทำให้ฟอสเฟตในรูปที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ลดลงด้วย สภาพขาดออกซิเจนที่ยาวนานออกไปจะชักนำให้เกิดการรีดิวซ์ของเหล็กให้อยู่ในรูปที่ละลายน้ำ (Fe^{+2}) ซึ่งเป็นอันตรายต่อรากพืช นอกจากนี้ ซัลเฟต (SO_4^{-2}) สามารถถูกรีดิวซ์ไปเป็นซัลไฟด์ (SO_4^-) ที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ดังนั้นเมื่อเกิดภาวะน้ำท่วมที่ยาวนานขึ้น ธาตุอาหารหลัก (macronutrient) จะถูกเปลี่ยนแปลงไปอยู่ในรูปรีดิวซ์ที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ และยังเป็นพิษต่อพืชอีกด้วย (Nilsen & Orcutt, 1996)

การตอบสนองทางสัณฐานวิทยาของพืชต่อสภาพดินน้ำขัง

สภาพน้ำท่วมและดินน้ำขัง จากฝนตกหนัก การให้ชลประทานมากเกินไปหรือการระบายน้ำได้ไม่ดีของพื้นที่ มีผลทำให้ดินขาดออกซิเจน ส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและพัฒนาการของข้าวโพด โดยความรุนแรงของสภาวะขึ้นอยู่กับ 1) ช่วงเวลาที่เกิดน้ำท่วม (ระยะพัฒนาการของพืชที่ภาวะน้ำท่วมเกิดขึ้น) 2) ความถี่และระยะเวลาของการเกิดน้ำท่วมและอุณหภูมิดิน - อากาศในระหว่างเกิดน้ำท่วม (Lauer, 2001)

การตอบสนองของพืชต่อสภาพน้ำท่วมที่เห็นได้ชัดเจนคือ การเปลี่ยนทิศทางของการเจริญเติบโตของราก โดยในรากของมะเขือเทศและทานตะวันจะมีการเจริญไปในแนวราบ (diageotropic) มากกว่าเจริญเติบโตลงในแนวดิ่ง (geotropic) เมื่อพวกมันสัมผัสกับน้ำใต้ดิน (water table) ยิ่งไปกว่านี้ ในข้าวโพด ราก adventitious จะถูกกระตุ้นให้งอกจากส่วนฐานรอบลำต้นและแต่ละรากจะสามารถดูดซึมอาหารในสภาพที่เกิดน้ำท่วม (Jackson, 1989)

การตอบสนองทางด้านกายวิภาค (anatomical) ต่อภาวะดินน้ำขัง (waterlogging) หรือภาวะขาดออกซิเจน (anoxia) ในส่วนรากของพืชไร่ ประกอบด้วย บาร์เลย์ (barley) ข้าวโพด (maize) มะเขือเทศ (tomato) และพืชอาหารสัตว์อื่น ๆ เกิดจากการพัฒนาส่วนของ aerenchyma ตรงส่วน cortex ของราก ซึ่งทำให้การขนส่งก๊าซของพืชเกิดได้ง่ายขึ้นในขณะที่ระบบรากอยู่ในสภาพดินน้ำขังหรือขาดออกซิเจน สิ่งที่เกิดขึ้นได้ถูกพิสูจน์แล้วว่า ฮอร์โมนเอทิลีน (ethylene) เป็นตัวกลางที่กระตุ้นให้เกิดการพัฒนาส่วนของ aerenchyma ในรากของข้าวโพดและพืชอื่น ๆ

การสร้างส่วน aerenchyma ในรากของพืชภายหลังจากเกิดสภาพดินน้ำขังหรือจากสภาพขาดออกซิเจนถูกทำให้เกิดขึ้นได้จากการพัฒนาในส่วนของ cortical cells ผ่านทั้งทางการแยกตัวและการสลายตัวของเซลล์ (schizogenous) และการสลายตัวของเซลล์ (lysigenous) ในข้าวโพด พบว่า ส่วนของผนังเซลล์จะปรากฏการเปลี่ยนแปลงภายหลังจากการสูญเสียออแกเนลล์ (organelle) (Campbell & Drew, 1983)

นอกจากนี้ยังพบว่าน้ำท่วมสามารถเป็นสาเหตุให้เกิดอาการเหี่ยว (wilting) ในพืชไร่หลาย ๆ ชนิด ได้แก่ ทานตะวัน ยาสูบ มะเขือเทศ ข้าวโพด ถั่วอัลฟาลฟาและถั่วคลุมดิน (Jackson & Drew, 1984) อาการเหี่ยวที่เกิดขึ้นอย่างรวดเร็วเกิดจากการเร่งการยืดยาวของก้านใบ (petiole) กาบใบ (leaf sheath) และใบ (leaf) ปรากฏการณ์นี้เป็นเหตุการณ์ที่มีสาเหตุมาจากเกิดความต้านทานต่อการเคลื่อนที่ของน้ำแบบ mass flow ผ่านราก อย่างไรก็ตาม ยังไม่มีข้อมูลทางกายภาพที่สัมพันธ์กับอาการเหี่ยวของพืช (Kuo, 1993)

จากการศึกษาของ Zhou and Lin (1995) พบว่า สภาพดินน้ำขังจะส่งผลกระทบต่อลักษณะทางสัณฐานวิทยาของ rape (*Brassica napus* L.) โดยทำให้จำนวนใบปกติ (green leaf) ลดลงอย่างมีนัยสำคัญตามการเกิดภาวะดินน้ำขังที่ระยะงอก (seedling stage) พื้นที่ใบ (leaf area) ลดลงอย่างมีนัยสำคัญตามการเกิดภาวะดินน้ำขังที่ระยะงอก (seedling) ตาดอกปรากฏ (floral bud appearance) และระยะออกดอก (flowering) ความสูงและความกว้างของลำต้นลดลงอย่างมีนัยสำคัญตามการเกิดภาวะดินน้ำขังที่ระยะงอก (seedling) ตาดอกปรากฏ (floral bud appearance) นอกจากนี้ผลผลิตได้แก่ จำนวนฝักต่อต้น (pod per plant) และจำนวนเมล็ดต่อฝัก (seeds per pod) จะลดลง อย่างไรก็ตามไม่มีความแตกต่างระหว่างน้ำหนักของเมล็ดในระหว่างทรีตเมนต์ต่าง ๆ กับทรีตเมนต์ควบคุม

การเปลี่ยนแปลงของไนโตรเจนในสภาพดินน้ำขัง

ไนโตรเจน (nitrogen) เป็นธาตุอาหารที่จำเป็นสำหรับการเจริญเติบโตและการสืบพันธุ์ของพืชทุกชนิดรวมทั้งข้าวโพด โดยความอุดมสมบูรณ์ของธาตุไนโตรเจนจะเป็นปัจจัยสำคัญในการปลูกข้าวโพดให้ได้ผลผลิตสูงสุด

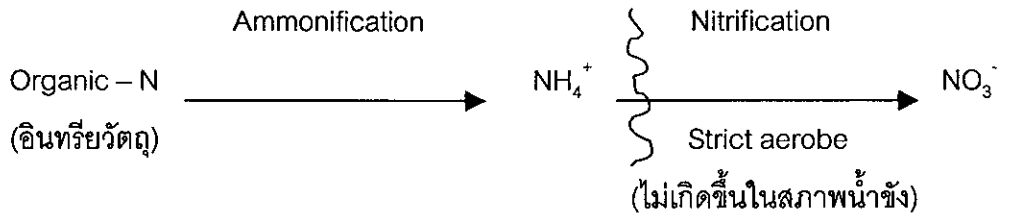
การเปลี่ยนแปลงทางเคมีและชีวเคมีของดินในสภาพดินน้ำขัง มีอิทธิพลอย่างมากต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหาร (nutrient availability) ตลอดจนการสูญเสียและการเป็นพิษของธาตุอาหารบางชนิด (ไพบูลย์ วิวัฒน์วงศ์วนา, 2546)

การเปลี่ยนแปลงของไนโตรเจนในสภาพดินน้ำขัง เกี่ยวข้องกับกระบวนการทางชีวเคมีโดยกิจกรรมของจุลินทรีย์โดยตรง การเปลี่ยนแปลงที่สำคัญได้แก่ การสูญเสียไนโตรเจนในรูปของไนเตรต (NO_3^- - N) และการสะสมไนโตรเจนในรูปของแอมโมเนียม (NH_4^+ - N)

NO_3^- - N จะสูญหายไปจากดินอย่างรวดเร็วภายใน 2-3 วันแรกของการขังน้ำ การสูญเสียดังกล่าวเกิดขึ้นเนื่องจากกิจกรรมของจุลินทรีย์ ซึ่งนำ NO_3^- มาเป็นตัวรับอิเล็กตรอน โดย NO_3^- จะถูกรีดิวซ์ให้กลายเป็น NO_2^- และก๊าซไนโตรเจน (เช่น N_2O, NO, N) และสูญหายไปจากดิน โดยกระบวนการที่เรียกว่า denitrification

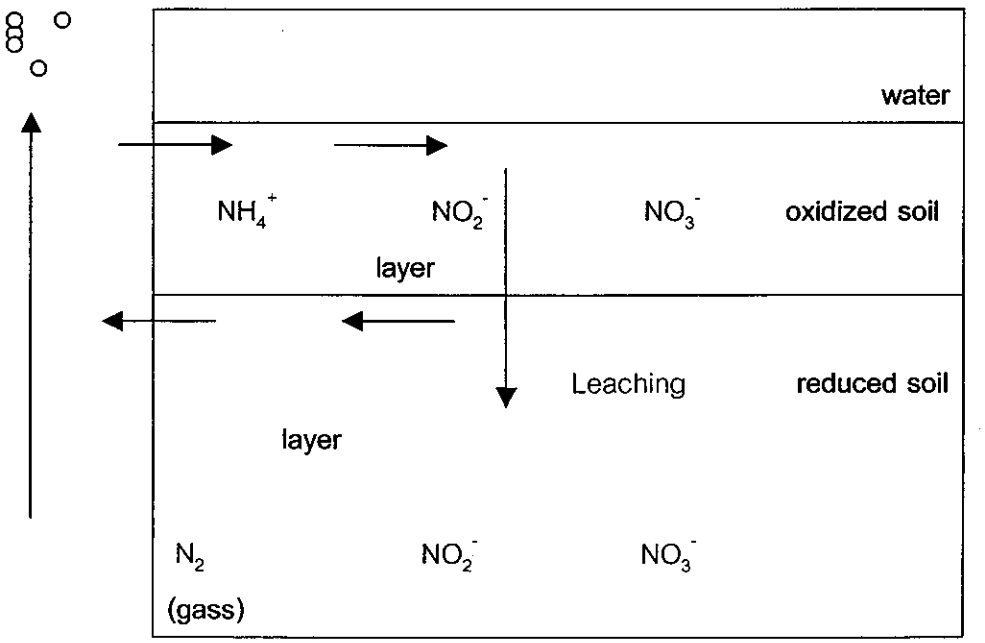
การสะสมไนโตรเจนในรูปของ NH_4^+ ในสภาพดินน้ำขังจะมีแนวโน้มที่สูงขึ้น ทั้งนี้เป็นเพราะว่า การสลายตัวของของอินทรียวัตถุโดยกิจกรรมของจุลินทรีย์ในสภาพดังกล่าวจะหยุดลงเมื่อสิ้นสุดกระบวนการ ammonification ที่จะปลดปล่อย NH_4^+ ออกมาและคงสถานะไว้ในสภาพรีดักชัน (reduction) ส่วนการออกซิไดซ์ NH_4^+ ให้กลายเป็น NO_3^- โดยกระบวนการ nitrification

จะไม่เกิดขึ้น ทั้งนี้เป็นเพราะปฏิกิริยาดังกล่าวจะเกิดขึ้นได้ ต้องอาศัยออกซิเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอนเท่านั้น ดังนั้นการสลายตัวของอินทรียวัตถุในสภาพน้ำขังจะทำให้เกิดการสะสมของ NH_4^+- N ขึ้น (ภาพ 10)



ภาพ 10 แสดงแผนผังขั้นตอนการย่อยสลายอินทรียวัตถุที่เกี่ยวข้องกับไนโตรเจนในสภาพน้ำขัง
ที่มา : ไพบูลย์ วิวัฒน์วงศ์วนา, 2546

อย่างไรก็ตามบริเวณผิวดินซึ่งมีก๊าซออกซิเจนอยู่บ้างซึ่งเรียกกันโดยทั่วไปว่า oxidize layer (หนาประมาณ 0.2-6 mm) NH_4^+ ถ้าอยู่ในบริเวณดังกล่าวสามารถออกซิไดซ์ให้กลายเป็นไนเตรตและเมื่อไนเตรตถูกชะล้างหรือเคลื่อนลงสู่ดินชั้นล่างซึ่งเป็น reduced layer ก็จะถูกรีดิวซ์กลายเป็นก๊าซสูญหายไปโดยกระบวนการ denitrification ดังได้กล่าวมาแล้ว กระบวนการที่เกิดขึ้นแสดงเป็นแผนผังดังในภาพ 11 (ไพบูลย์ วิวัฒน์วงศ์วนา, 2546)



ภาพ 11 แสดงการสูญเสีย NH_4^+ ในดินน้ำขัง (water logging)
ที่มา : ไพบูลย์ วิวัฒน์วงศ์วนา, 2546

ป S
651
ม112ก
2548

4840235
- 6 ต.ค. 2548

สำนักหอสมุด

การฟื้นตัวด้วยปุ๋ยไนโตรเจนของข้าวโพดที่ประสบภาวะดินน้ำขัง

การปลูกข้าวโพดเลี้ยงสัตว์ของเกษตรกร นิยมใส่ปุ๋ยเคมีโดยเฉพาะปุ๋ยไนโตรเจน ในอัตราที่ค่อนข้างต่ำและนิยมใส่ครั้งเดียวพร้อมปลูกหรือระยะก่อนการออกดอก ประกอบกับเกษตรกรบางรายมีการให้น้ำบ่อยครั้งโดยเฉพาะอย่างยิ่งในช่วงแรกๆ ของการเจริญเติบโตของข้าวโพด ทำให้เกิดปัญหาน้ำท่วมขังในแปลง ส่งผลให้ดินสูญเสียไนโตรเจนไปอย่างรวดเร็ว ส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตของข้าวโพด ทำให้ข้าวโพดเจริญเติบโตไม่ดี แคระแกรน และตาย (กรมวิชาการเกษตร, 2544) Singh and Ghildyal (1980) รายงานว่า สภาพดินน้ำท่วมขังมีผลเสียต่อการเจริญเติบโตและศักยภาพการให้ผลผลิตของข้าวโพด โดยความเสียหายจากเหตุการณ์ดังกล่าวจะมากหรือน้อยแตกต่างกันไปตามพันธุ์ ระยะการเจริญเติบโตและความรุนแรงของภาวะดินน้ำท่วมขัง เช่นเดียวกับ Lizaso and Ritchie (1997) ที่ได้รายงานว่า ข้าวโพดจะได้รับความเสียหายค่อนข้างมาก หากว่าภาวะดินน้ำท่วมขังเกิดขึ้นยาวนานในช่วงแรกของการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative growth) อย่างไรก็ตาม มีรายงานว่าไนโตรเจน (N) สามารถบรรเทาความเสียหายจากภาวะดินน้ำขังที่มีต่อพืชได้ Swarup and Sharma (1993) รายงานว่า การใส่ปุ๋ยแต่งหน้า (top-dressed) urea – N ในอัตราที่เพิ่มขึ้นในแปลงปลูกข้าวสาลีที่ไม่มีการระบายน้ำจะเพิ่มผลผลิตของเมล็ดและฟาง น้ำหนักแห้งของรากและลำต้น ความสูง จำนวนหน่อ จำนวนดอกต่อช่อดอก ความยาวของช่อดอก การดูดไนโตรเจน (N uptake) อย่างมีนัยสำคัญและเพิ่มการฟื้นตัวด้วยปุ๋ยไนโตรเจน (N recovery) ได้อย่างชัดเจนซึ่งแสดงให้เห็นว่าการเพิ่มอัตราการใส่ปุ๋ยแต่งหน้า urea-N จะช่วยบรรเทาความเสียหายที่เกิดขึ้นจากน้ำท่วมที่มีต่อต้นข้าวสาลีได้ ซึ่งคล้ายคลึงกับรายงานวิจัยของ Matsunaga et al. (1994) ที่ได้ศึกษาในถั่วคลุมดินชนิดหนึ่ง (pigeon pea) และพบว่า การใส่ปุ๋ยแต่งหน้าด้วยปุ๋ยไนโตรเจนภายหลังจากภาวะดินน้ำขังสามารถบรรเทาความเสียหายจากภาวะดินน้ำขังได้ ในประเทศไทย จากการศึกษาของเสน่ห์ เครือแก้ว และ วันชัย ถนอมทรัพย์ (2543) พบว่า ในสภาพดินน้ำขัง การใส่ปุ๋ย N และ P พร้อมปลูก ทำให้ข้าวโพดดูด ธาตุ N และ P และเจริญเติบโตได้ดีก่อนประสบภาวะดินน้ำขัง แต่ไม่สามารถช่วยให้ข้าวโพด เจริญเติบโตได้ดีในช่วงที่ประสบภาวะ และยังมีปุ๋ย N บางส่วนสูญหายไปในขณะที่การใส่ปุ๋ยไนโตรเจนทันทีที่ข้าวโพดฟื้นตัวสามารถเร่งการฟื้นตัวของข้าวโพดได้