การตรวจเอกสาร

การลำเลียงและการสะสมไนโตรเจนในระยะเจริญทางลำต้น

การลำเลียงและการสะสมไนโตรเจนในระยะเจริญทางลำต้นมาจากการดูดใช้จากดิน ตั้งแต่ระยะแรกของการเจริญเติบโตจนถึงระยะสร้างรวงอ่อน (Bufogle *et al.*, 1997) โดยความสามารถในการลำเลียงไนโตรเจนไปสะสมในแต่ละส่วนของพืชจะแตกต่างกัน Guindo *et al*, (1994) รายงานว่า การดูดใช้ไนโตรเจนของข้าวส่วนใหญ่ถูกส่งไปยังส่วนที่กำลังเจริญเติบโตเสมอ มีเพียงส่วนน้อยเท่านั้นที่ถูกส่งไปยังส่วนที่แก่กว่า Mae and Ohira (1981) พบว่า ในระยะก่อนที่ข้าวจะออกรวง ไนโตรเจนจะถูกลำเลียงไปสะสมในใบที่กำลังเจริญเติบโตมากกว่าส่วนอื่น โดยปริมาณไนโตรเจนที่พืชจัดสรรให้กับใบแต่ละใบเป็นไปในทางตรงกันข้ามกับอายุของใบ นั่นคือใบอ่อนกว่าจะได้รับไนโตรเจนในปริมาณมากกว่าใบแก่ จากการศึกษาของ Mae (1986) พบว่า เมื่อใส่ ^{15}N ในระยะการสร้างรวงอ่อน ^{15}N จะถูกส่งไปที่แผ่นใบ 74% และที่กาบใบ 24% เช่นเดียวกับ Norman *et al.* (1992) ที่รายงานว่า การสะสมไนโตรเจนของใบก่อนระยะออกรวงมีมากถึง 70% โดยใบธงจะมีการสะสมไนโตรเจนมากที่สุด ในขณะที่ Sasahara *et al.* (1993) รายงานว่า การสะสมไนโตรเจนของใบธงจะสูงที่สุดในระยะออกรวง อย่างไรก็ตาม Clark (1987) ได้รายงานว่า การลำเลียงและการถ่ายเทไนโตรเจนถูกกำหนดโดยพันธุกรรม และความสามารถในการแสดงลักษณะดังกล่าวจะได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อม เช่น อัตราไนโตรเจน Moore *et al.* (1981) รายงานว่า การดูดใช้และการสะสมไนโตรเจนในระยะสร้างรวงอ่อนเมื่อเพิ่มอัตราไนโตรเจนมีค่า 42% และจะมีค่าลดลงเหลือ 30% เมื่อไม่ใส่ไนโตรเจน และจากการศึกษาของ Rahman and Yoshida (1985) ก็พบว่า เมื่อระดับของไนโตรเจนสูงขึ้นจะทำให้การสะสมไนโตรเจนของลำต้นรวมกาบใบที่ระยะออกรวงสูงขึ้น ในขณะที่ Arai and Kono (1979) รายงานว่า การเพิ่มไนโตรเจนที่ระดับ 9.6 kg N ha^{-1} ในระยะออกรวงทำให้ไนโตรเจนในใบธงเพิ่มขึ้นจาก 2 g kg^{-1} เป็น 3 g kg^{-1} นอกจากนั้นปัจจัยอื่นๆ เช่น ระยะเวลาในการใส่ปุ๋ย (Norman *et al.*,1992) วิธีการใส่ปุ๋ย (Thom *et al.*, 1981) และการจัดการด้านเขตกรรม (Mikkelsen *et al.*, 1995)

การลำเลียงและการสะสมไนโตรเจนในระยะพัฒนาเมล็ด

การสะสมไนโตรเจนในระหว่างพัฒนาเมล็ด ได้มาจากการดูดใช้จากดินและถูกถ่ายเทมาจากเนื้อเยื่อทางด้านลำต้น (Bulman and Smith, 1994; Ta and Weiland, 1992) ในระยะเจริญทางด้านสืบพันธุ์ (reproductive growth phase) Mae (1986) พบว่า การสะสมไนโตรเจนในระหว่างพัฒนาเมล็ด มาจากการดูดใช้จากดิน 14% ส่วนอีก 86% มาจากเนื้อเยื่อทางด้านลำต้นโดยมาจากแผ่นใบ 58% และลำต้นรวมกาบใบ 28% และจากการศึกษาของ Wilson *et al.* (1989) ได้สรุปไว้ว่า การเพิ่มขึ้นของไนโตรเจนในเมล็ดในระยะก่อนออกรวงจนถึงระยะเก็บเกี่ยวเป็นผลมาจากการถ่ายเทไนโตรเจนของส่วนลำต้นและแผ่นใบ เช่นเดียวกับ Hill (1980) ที่พบว่า การถ่ายเทไนโตรเจนไปสู่เมล็ดได้มาจากใบ โดยพบว่าก่อนระยะออกรวงใบจะมีการสะสมไนโตรเจนมากกว่าส่วนอื่นและเมื่อถึงระยะผสมเกสรจะเคลื่อนย้ายไปพัฒนารวงอย่างรวดเร็ว (Mae, 1986; Norman *et al.*, 1992; Wada *et al.*, 1986) ซึ่ง Bufogle *et al.* (1997) ได้รายงานว่า การลำเลียงไนโตรเจนไปสะสมในเมล็ดจะเกิดขึ้นเมื่อข้าวออกรวงได้ 90% จนถึงระยะเก็บเกี่ยว และ Wada *et al.* (1986) ได้รายงานสนับสนุนว่า หลังจากระยะออกรวงการดูดใช้ไนโตรเจนมีน้อยกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับความต้องการของเมล็ด ทำให้ไนโตรเจนในเมล็ดถูกถ่ายเทมาจากใบ จากการศึกษาของ Norman *et al.* (1992) พบว่า ก่อนระยะออกรวงจะมีการสะสมไนโตรเจนในใบถึง 60% แต่เมื่อถึงระยะเก็บเกี่ยวรวงจะสะสมไนโตรเจนถึง 2 ใน 3 ของไนโตรเจนทั้งหมด สอดคล้องกับ Mikkelsen *et al.* (1995) ที่พบว่า ระยะสร้างรวงอ่อน 50% ของไนโตรเจนทั้งหมดจะสะสมในใบ แต่เมื่อถึงระยะเก็บเกี่ยวไนโตรเจนจะถูกถ่ายเทไปสะสมยังเมล็ดถึง 2 ใน 3 ของไนโตรเจนทั้งหมด เช่นเดียวกับ Perez (1973) ที่พบว่า การเคลื่อนย้ายไนโตรเจนมาสะสมในใบในระยะสร้างรวงอ่อนของข้าวพันธุ์ IR480 (3.5%) จะสูงกว่า IR160 (3.2%) IR1103 (3.1%) และมีค่าต่ำสุดใน IR8 (2.6%) และเมื่อถึงก่อนการเก็บเกี่ยวพบว่าไนโตรเจนในใบเหลือเพียง 0.35, 0.62, 0.60 และ 0.76% ตามลำดับ ซึ่งชี้ให้เห็นว่าพันธุกรรมข้าวที่แตกต่างกันจะมีความสามารถในการลำเลียงไนโตรเจนไปสะสมในแต่ละส่วนของพืชต่างกัน (Norman *et al.*, 1992) นอกจากนั้นยังพบว่าสภาพแวดล้อมมีอิทธิพลต่อปริมาณไนโตรเจนในเมล็ด Wilson *et al.* (1989) รายงานว่า ระยะเวลาในการใส่ไนโตรเจนทำให้การสะสมไนโตรเจนในเมล็ดต่างกัน โดยพบว่าการใส่ไนโตรเจนหลังจากข้าวยืดปล้อง 14 วัน (50.4%) ทำให้การสะสมไนโตรเจนของรวงมากกว่าช่วงยืดปล้อง (35.2) และช่วงก่อนการขังน้ำ (24.9%) Patrick and Raddy (1976) พบว่า วิธีการใส่ไนโตรเจนโดยการแบ่งใส่ทำให้การลำเลียงไนโตรเจนไปยังต้นและเมล็ดสูงขึ้น ในขณะที่ Rahman and Yoshida (1985) ก็พบว่า การเพิ่มระดับ

ไนโตรเจนทำให้การสะสมไนโตรเจนของเมล็ดสูงขึ้นด้วยเช่นกัน นอกจากนั้นยังพบว่าการปลูกข้าวต่างสภาพแวดล้อมกันทำให้ปริมาณไนโตรเจนในเมล็ดแตกต่างกัน Westcott *et al.* (1986) พบว่า การปลูกข้าวที่ St. Joseph ทำให้การสะสมไนโตรเจนในเมล็ดสูงกว่าที่ Crowley และเมื่อปลูกที่ฟิลิปปินส์จะพบว่าตั้งแต่ระยะตั้งท้องจนถึงระยะเก็บเกี่ยวเมล็ดจะสะสมไนโตรเจนถึง 60% ของไนโตรเจนทั้งหมดในเมล็ด (Reyes *et al.*, 1962) ในขณะที่ Tashiro and Wardlaw (1991) รายงานว่า อุณหภูมิมีผลกระทบต่อการสะสมไนโตรเจน โดยพบว่าช่วงอุณหภูมิ 33/28 $^{\circ}$C - 39/34 $^{\circ}$C ทำให้ปริมาณไนโตรเจนในเมล็ดสูงที่สุด ส่วน Lee *et al.* (1996) พบว่า อุณหภูมิต่ำในระยะสุกแก่ทำให้ไนโตรเจนในใบมีแนวโน้มสูงขึ้น แต่ไม่มีผลกระทบต่อไนโตรเจนในรวง

ประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจน

นอกจากจะมีการดูดใช้ไนโตรเจนเพื่อไปสะสมยังเนื้อเยื่อทางลำต้นได้ดีแล้ว พืชจะต้องมีความสามารถในการถ่ายเทไนโตรเจนจากใบไปสู่เมล็ด (nitrogen partitioning หรือ nitrogen harvest index, NHI) ได้ดีด้วย Guindo *et al.* (1994) พบว่า ในระยะออกรวงปริมาณไนโตรเจนในใบธงของข้าวพันธุ์ Lemont และ Lebonnet ไม่แตกต่างกัน แต่เมื่อเก็บเกี่ยวพบว่าไนโตรเจนในเมล็ดของ Lemont มีค่าสูงกว่า Lebonnet ซึ่งชี้ให้เห็นว่าประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนของ Lemont (0.62) สูงกว่า Lebonnet (0.58) Westcott *et al.* (1986) พบว่า ประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนของข้าวพันธุ์ Lemont อยู่ในช่วง 0.68-0.74 ในขณะที่ Bacon (1985) รายงานว่า ข้าวพันธุ์ Inga มีการถ่ายเทไนโตรเจนจากใบส่วนบนไปสะสมในเมล็ดในระยะสร้างรวงอ่อนถึง 50% ซึ่งแสดงให้เห็นว่าประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนจะแตกต่างกันตามพันธุกรรม นอกจากนั้นยังผันแปรได้ตามสภาพแวดล้อม Dingkuhn *et al.* (1991) รายงานว่า เมื่อปลูกข้าวต่างฤดูกัน ข้าวพันธุ์ต้นเตี้ยมีประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนอยู่ในช่วง 0.60-0.72 Westcott *et al.* (1986) รายงานว่า เมื่อปลูกข้าวต่างสภาพแวดล้อมกันทำให้ประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนต่างกัน โดยการปลูกที่เมือง St. Joseph จะมีค่าสูงกว่าที่ Crowley โดยมีค่า 0.739 และ 0.678 ตามลำดับ และยังพบว่าเมื่ออัตราของไนโตรเจนเพิ่มขึ้น ประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนของข้าวจะลดลงโดยมีค่า 0.65, 0.62, 0.58 และ 0.53 เมื่ออัตราไนโตรเจน 8.8, 13.2, 17.6 และ 22.0 กรัม/ม^2 ตามลำดับ Dubey and Pessarakli (1995) พบว่า เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นในระยะพัฒนาเมล็ดจะมีผลกระทบต่อประสิทธิภาพการถ่ายเท

ไนโตรเจนของข้าวจาโปนิก้ามากกว่าข้าวอินดิก้า ในขณะที่อุณหภูมิต่ำจะทำให้ประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนในต้นลดลง และมีอิทธิพลต่อการถ่ายเทไนโตรเจนจากใบแก่ไปใบที่อ่อนกว่า แต่ก็จะพบว่าถ้าเป็นพันธุ์ที่ทนหนาวจะยังคงมีประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนในส่วนของยอดเพิ่มขึ้นได้

ความสัมพันธ์ของประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนและการสะสมโปรตีนในเมล็ด

การสะสมโปรตีนในเมล็ดมีความสัมพันธ์กับการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากใบไปสะสมยังเมล็ด โดยอวัยวะที่มีการสะสมและลำเลียงไนโตรเจนในระยะเจริญทางลำต้นและระยะเจริญทางด้านสืบพันธุ์จะมีความสำคัญต่อการกำหนดปริมาณโปรตีน ซึ่ง Perez (1973) ได้รายงานว่า ความแตกต่างของปริมาณโปรตีนในเมล็ดขึ้นอยู่กับประสิทธิภาพการลำเลียงไนโตรเจนจากใบไปพัฒนาเมล็ดหลังผสมเกสรมากกว่าประสิทธิภาพการลำเลียงไนโตรเจนในต้นพืช โดยพบว่าพันธุ์ข้าวที่ให้โปรตีนสูงจะมีเปอร์เซนต์ไนโตรเจนในใบในระยะตั้งท้องจนถึงระยะออกรวงสูงกว่าพันธุ์ที่ให้โปรตีนต่ำ (Murayama, 1965) และเมื่อถึงระยะเก็บเกี่ยว Perez (1973) พบว่า ข้าวโปรตีนสูง (IR480, IR160) มีเปอร์เซนต์ไนโตรเจนในใบเหลือน้อยกว่าข้าวโปรตีนต่ำ (IR8) เช่นเดียวกับ IRRI (1971) ที่รายงานว่า ข้าวโปรตีนสูงมีประสิทธิภาพการลำเลียงไนโตรเจนจากใบไปสะสมในเมล็ดดีกว่าข้าวโปรตีนต่ำ

อย่างไรก็ตามก็ยังพบว่าความสัมพันธ์ของประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนและการสะสมโปรตีนในเมล็ดของพืชชนิดอื่นก็เป็นไปในทำนองเดียวกัน จากการศึกษาของ Cox *et al.* (1986) พบว่า ข้าวสาลี (*Triticum astivum* L.) พันธุ์ที่ให้โปรตีนสูง (Cajeme 71) มีประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนดีกว่าพันธุ์ที่ให้โปรตีนต่ำ (Anza) โดย Johnson *et al.* (1968) ได้อธิบายว่าระดับไนโตรเจนในใบของข้าวสาลีในระยะผสมเกสรที่เท่ากันของพันธุ์ที่ให้โปรตีนสูงและโปรตีนต่ำสามารถบ่งชี้ได้ว่า อัตราการดูดใช้ไนโตรเจนของข้าวสาลีดังกล่าวไม่แตกต่างกัน แต่ประสิทธิภาพการลำเลียงไนโตรเจนจากใบไปสู่เมล็ดแตกต่างกัน Peterson *et al.* (1975) รายงานว่า ข้าวโอ๊ต (*Avena sativa* L.) ที่มีโปรตีนในเมล็ดสูงมีประสิทธิภาพการถ่ายเทไนโตรเจนสูงในขณะที่พันธุ์โปรตีนต่ำมีประสิทธิภาพการถ่ายเทสารสังเคราะห์สูง

ปริมาณโปรตีนในเมล็ดและปัจจัยที่มีผลกระทบ

การศึกษาทางพันธุกรรมของยีนควบคุมโปรตีนข้าวพบว่า ถูกควบคุมโดยยีนที่แสดงผลในเชิงบวก (additive gene) และยีนที่แสดงผลแบบข่ม (dominance gene) (Chang and Lin, 1974) โดยพบว่าลักษณะโปรตีนต่ำจะแสดงลักษณะข่มโปรตีนสูง หรือลักษณะโปรตีนต่ำจะถูกควบคุมโดยยีนข่มสูง (Hillerislembers *et al.*, 1973; Chang and Lin, 1974; IRRI, 1977) ซึ่งมีผลทำให้การถ่ายทอดลักษณะพันธุกรรมต่ำ (Suprihatno, 1976 อ้างโดย Nanda and Coffman, 1979) นอกจากนั้นลักษณะทางธรรมชาติของเอนโดสเปิร์มที่เป็นแบบ triploid (3n) ก็ทำให้การถ่ายทอดลักษณะมีความยุ่งยากซับซ้อนยิ่งขึ้น (Chang and Somrith, 1979; Juliano, 1990)

ปริมาณโปรตีนในเมล็ดข้าวที่ปรับปรุงพันธุ์แล้วพบว่า ข้าวกล้องมีโปรตีนเฉลี่ย 8.2% ส่วนข้าวสาร 7.3% (Pomeranz, 1987) และจากการรวบรวมพันธุ์ข้าวของสถาบันวิจัยข้าวนานาชาติ 17,587 พันธุ์ พบว่า มีปริมาณโปรตีนอยู่ในช่วง 4.3-18.2% ซึ่งมีค่าเฉลี่ย 9.5% (Gomez, 1979) ส่วนพันธุ์ข้าวที่ให้โปรตีนสูงจะมีโปรตีนอยู่ในช่วง 9-15% (Kennedy and Schelstratet, 1974) และจากการศึกษาในพันธุ์ข้าวต่างๆ Gomez (1979) รายงานว่าโปรตีนของข้าวกล้องในข้าวจาโปนิก้าสูงกว่าข้าวอินดิก้าโดยมีค่าเฉลี่ย 11.1 และ 9.8% ตามลำดับ และ Tanaka (1973) รายงานว่าข้าวไร่ มีโปรตีน (10-11%) สูงกว่าข้าวนา (9%) จากรายงานดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าปริมาณโปรตีนในเมล็ดข้าวถูกกำหนดโดยพันธุกรรมซึ่งจะแสดงการตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมแตกต่างกัน (Hillerislembers *et al.*, 1973) Gomez and De Datta (1975) รายงานว่า ฤดูกาล สภาพการเพาะปลูก ปุ๋ยไนโตรเจน การจัดการน้ำและการควบคุมวัชพืชมีผลกระทบต่อปริมาณโปรตีน IRRI (1963) รายงานว่า ข้าวพันธุ์ BPI-76 มีโปรตีนแตกต่างกันจาก 9-15% เมื่อปลูกต่างกันหนึ่งเดือนในฤดูเดียวกัน นอกจากฤดูกาลแล้ว IRRI (1977) ยังได้รายงานว่า อิทธิพลของแสงมีผลต่อปริมาณโปรตีนในเมล็ด โดยความเข้มของแสงสูงระหว่างพัฒนาเมล็ดทำให้ปริมาณโปรตีนลดลง ดังนั้นเมื่อปลูกข้าวช่วงฤดูแล้ง (8.0%) โปรตีนจึงต่ำกว่าฤดูฝน (9.5%) (Gomez and De Datta, 1975; IRRI, 1973) Resurreccion *et al.* (1977) พบว่า อุณหภูมิในช่วงสุกแก่ของเมล็ดมีผลกระทบต่อปริมาณโปรตีนแต่จะแตกต่างกันตามสายพันธุ์ โดยพบว่าข้าวอินดิก้าไม่ได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิแต่ข้าวจาโปนิก้าจะมีโปรตีนสูงขึ้นเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น และ Lee *et al.* (1996) ยังพบว่า อุณหภูมิกลางวันและกลางคืน (day/night) ในระยะสุกแก่มีผลกระทบด้วยเช่นกัน นอกจากนั้นการจัดการทางด้านเขตกรรมก็มีผลกระทบต่อปริมาณโปรตีน Gomez and De Datta (1975) พบว่า ปริมาณโปรตีนมีค่าสูงขึ้นเมื่อ

เพิ่มระยะปลูกให้ห่างขึ้น Eggum and Juliano (1975) รายงานว่าเมื่อใส่ปุ๋ยไนโตรเจนเพิ่มขึ้นทำให้ปริมาณโปรตีนในเมล็ดเพิ่มขึ้น และจะเพิ่มขึ้นมากที่สุดเมื่อใส่ไนโตรเจนในระยะออกรวง (De Datta *et al.*, 1972) ซึ่งจากการศึกษาของ Knipfel (1969) พบว่า ลักษณะดังกล่าวมีความสัมพันธ์กับข้าวพันธุ์ต้นเตี้ย เช่นเดียวกับการรายงานของ Hillerislembers *et al.* (1973) ที่พบว่า พันธุ์ข้าวที่ให้โปรตีนสูงจะมีความสัมพันธ์กับลักษณะเมล็ดเล็ก อายุการเก็บเกี่ยวสั้นและลักษณะต้นเตี้ย และนอกจากนั้น Nishizawa *et al.* (1977) ยังรายงานว่า วิธีการให้ปุ๋ยยูเรียโดยการฉีดพ่นทางใบขณะออกรวงทำให้โปรตีนในรำข้าวและข้าวสารเพิ่มขึ้นถึง 15 และ 44% ตามลำดับ

มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ Chiang Mai University