บทที่ 2
ตรวจเอกสาร

การระบายน้ำที่ไม่ดีของพื้นที่ การเกิดฝนตกหรือการชลประทานมากเกินไป ส่งผลทำให้เกิดสภาวะที่ดินมีน้ำท่วมขัง (flooding or waterlogging) หรือมีน้ำมากเกินไป (excess water) ซึ่งจะเกิดขึ้นได้เมื่อสภาพของน้ำในดินที่มีอยู่ในระดับชั้นของรากพืชมากกว่าระดับของ field capacity และในบางครั้งน้ำอาจจะยังคงขังอยู่ในแปลงเป็นเวลา 2-3 วัน หรืออาจจะมีการซึมหรือไหลผ่านออกไป แต่ก็ยังคงมีความชื้นหลงเหลืออยู่ในปริมาณที่ยังมากกว่าระดับของ field capacity (จักรี, 2539) ส่งผลทำให้พืชเกิดความเครียดขึ้นเนื่องจากดินเกิดการขาดก๊าซออกซิเจน (O_2-deficit) มีระดับของคาร์บอนไดออกไซด์ที่สูง (CO_2 exceed) และมีปริมาณของก๊าซ ethylene มากขึ้น (ethylene exceed) ตลอดจนมีการสะสมสารประกอบที่เป็นพิษเนื่องจากเกิดการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) (Huck, 1970; Cannell, 1977; Drew and Sisworo, 1979; Trough and Drew, 1980a) ซึ่งจะไปมีผลทำให้การเจริญเติบโตของลำต้น ราก การสะสมน้ำหนักแห้ง และผลผลิตสุดท้ายลดลง (Box, 1986; Drew, 1991) และยังไปลดการดูดซึมของน้ำ (Reece and Riha, 1991) ลดการสังเคราะห์แสง (Singh et al., 1991; Bishnoi and Krishnamoorthy, 1992) เปลี่ยนแปลงความสมดุลย์ของฮอร์โมนในรากและลำต้น (Jackson and Pearce, 1991) นอกจากนี้พืชยังประสบกับภาวะการขาดธาตุอาหารเนื่องจากการดูดซึมของธาตุอาหารลดลง เกิดปฏิกิริยา denitrification และการชะล้างของธาตุอาหาร (Trough and Drew, 1980 (b); Drew, 1991)

ความเครียดเนื่องจากสภาวะขาดก๊าซออกซิเจน (O_2 – deficit stress)

สิ่งที่เป็นอันตรายที่สำคัญที่สุดของดินที่มีน้ำท่วมขังต่อพืชคือความเครียดที่เกิดขึ้นเนื่องจากดินเกิดจากการขาดก๊าซออกซิเจน โดยปกติรากพืชและจุลินทรีย์ในดินจะใช้ก๊าซออกซิเจนที่มีอยู่อย่างพอเพียงสำหรับการหายใจแบบใช้ก๊าซออกซิเจนโดยตรงจากดิน ดินที่โครงสร้างและมีการระบายน้ำที่ดีนั้นก๊าซออกซิเจนจะสามารถที่จะซึมผ่านเข้าไปช่องว่างอากาศในดิน (pore space) ได้สะดวกและลึกหลายๆเมตรทำให้ความเข้มข้นของก๊าซออกซิเจนที่อยู่ในชั้นดินใกล้เคียงกับในชั้นบรรยากาศ แต่เมื่อดินเกิดสภาวะน้ำท่วมขังจะส่งผลทำให้น้ำเข้าไปเติมเต็มในช่องว่างของอากาศในดินทำให้ไปกีดกั้นการซึมผ่านของก๊าซออกซิเจนจากบรรยากาศลงสู่ดิน ก๊าซออกซิเจนจะซึมผ่านลงไปในดินที่มีน้ำได้ช้ามาก ในก๊าซทุกๆชนิดจะซึมผ่านในอากาศได้เร็วกว่าน้ำถึง 10,000 เท่า

(Nilsen and Orcutt, 1996) ออกซิเจนสามารถซึมผ่านเข้าไปในชั้นดินได้เพียง 2-3 เซนติเมตรจากผิวดินเท่านั้น ส่งผลทำให้ก๊าซออกซิเจนจากบรรยากาศที่ซึมลงสู่ดินเพื่อทดแทนก๊าซออกซิเจนที่ถูกใช้ไปโดยรากพืชและจุลินทรีย์ในดินได้ยาก (Lincoln , 1991)

ในสภาวะที่เซลล์ของพืชขาดออกซิเจนมีศัพท์เฉพาะที่เรียกว่า "anoxia" ซึ่งในสภาพเช่นนี้ขบวนการหายใจจะมีการเปลี่ยนแปลงจาก aerobic ไปเป็น anaerobic จะเกิดขึ้นในส่วนของรากของพืช และถ้าปริมาณของก๊าซออกซิเจนยังปรากฏอยู่ แต่มีในปริมาณที่ต่ำกว่าระดับปกติ สภาวะเช่นนี้เราเรียกว่า "hypoxia" ศัพท์ทั้งสองคำดังกล่าวถูกใช้เรียกในสภาวะที่ขาดออกซิเจนเนื่องจากเกิดน้ำท่วมขัง ในสภาพดินที่มีอากาศถ่ายเทจะมีก๊าซออกซิเจน 20.60 % ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ 0.25% และไนโตรเจน 79% โดยปกติพืชอาจจะสามารถดำรงชีพอยู่ได้ในสภาพที่ดินมีปริมาณก๊าซออกซิเจนอยู่เพียง 0.5% แต่สำหรับรากของพืชจะมีความต้องการออกซิเจนในปริมาณมากถึง 2-8% เพื่อใช้สำหรับการเจริญเติบโต ปริมาณของก๊าซออกซิเจนที่ลดต่ำลงเหลือ 4% ส่งผลทำให้น้ำหนักแห้งรวม น้ำหนักแห้งส่วนราก น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดิน Shoot/Root ratio พื้นที่ใบ จำนวนหน่อต่อต้น และผลผลิตของข้าวสาลีลดลง (Sojha et al, 1975) ทันทีที่เกิดภาวะน้ำท่วมขังการขาดก๊าซออกซิเจนจะเกิดขึ้นภายใน 2-3 ชั่วโมง และจะเกิดขึ้นอย่างรวดเร็วที่อุณหภูมิสูงและระยะเวลาที่เพิ่มขึ้น (Nilsen and Orcutt, 1996)

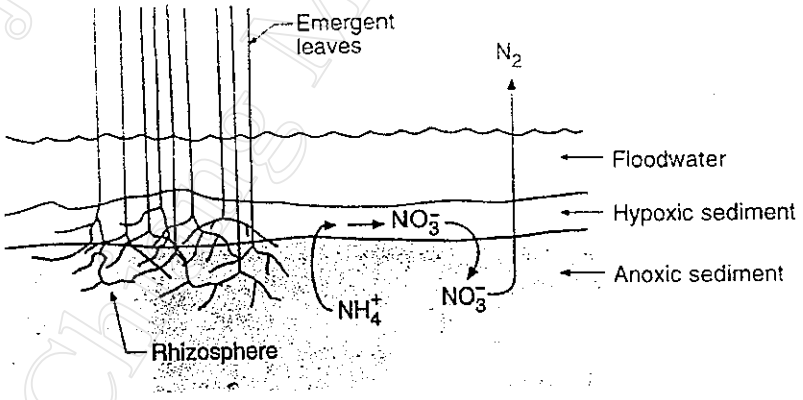
สภาวะที่ขาดก๊าซออกซิเจนจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของกิจกรรมแบคทีเรียที่มีลักษณะเฉพาะ การเกิดน้ำท่วมขังเป็นระยะเวลาสั้นๆแบคทีเรียที่ใช้ก๊าซออกซิเจนในการดำรงชีวิตจะใช้ก๊าซออกซิเจนในสารละลายในดินส่งผลทำให้ก๊าซออกซิเจนในสารละลายดินที่ถูกน้ำท่วมขังลดน้อยลงก่อให้เกิดสภาพการขาดก๊าซออกซิเจน หลังจากที่เกิดสภาพขาดก๊าซออกซิเจนแบคทีเรียที่ใช้ก๊าซออกซิเจน (aerobic bacteria) จะไม่สามารถทำงานได้ส่วนแบคทีเรียที่ไม่ใช้ก๊าซออกซิเจนในการดำรงชีวิต (anaerobic bacteria) จะเริ่มทำงานโดยจะใช้โมเลกุลชนิดอื่นแทนก๊าซออกซิเจนเป็นตัวรับอิเลคตรอนในการได้มาซึ่งพลังงาน การเกิดปฏิกิริยาออกซิเดชั่น-รีดักชั่น (oxidation – reduction reaction) ซึ่งกิจกรรมของแบคทีเรียชนิด anaerobe นี้ส่งผลทำให้ค่า redox potential ลดลง redox potential ของสารละลายจะถูกวัดโดยศักยะภาพการนำไฟฟ้าของสารละลาย redox potential ที่มีค่าบวกมากๆชี้ให้เห็นถึงสภาพแวดล้อมได้รับก๊าซออกซิเจนในขณะที่ค่า redox potential ที่มีค่าติดลบมากๆชี้ให้เห็นว่าสภาพแวดล้อมอยู่ในสภาพก๊าซออกซิเจนลดน้อยลงมีการเพิ่มขึ้นของการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) ของจุลินทรีย์ในดิน ซึ่งจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงความเป็นกรดเป็นด่างของดิน (pH) ส่งผลทำให้เกิดขบวนการเมตาโบลิซึมที่เป็นพิษ การชักนำให้เกิดการสะสมไอออนที่เป็นพิษ และการขาดธาตุอาหารเป็นต้น

(Bandyopadhyay and Sen, 1992) หลังจากที่เกิดน้ำท่วมขังเป็นเวลา 21 และ35 วัน พบว่าค่า redox potential ในดิน ลดลงจาก +600 mV ไปเป็น –100 mV และ –200 mV ตามลำดับ ซึ่งส่งผลทำให้พืชมีการสร้างน้ำหนักแห้งลดลง (Thomson., et al ,1992) จุลินทรีย์ในดินชนิด anaerobes จะรีดิวส์ซัลเฟต (SO_4^{2-}) ไปเป็น hydrogen sulfide (H_2S) ซึ่งเป็นสารพิษที่เกิดจากกระบวนการหายใจสะสมอยู่ในดิน แมงกาเนตร (MnO_2) ซึ่งเป็นรูปของแมงกานีสจะถูกรีดิวส์ไปเป็นแมงกานัส (Mn^{2+}) และ Fe^{3+} ถูกรีดิวส์ไปเป็น Fe^{2+} ซึ่งอยู่ในรูปที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ทำให้พืชขาดธาตุอาหารและยังส่งผลทำให้เป็นพิษต่อพืช (Drew and Lynch, 1980) ดังนั้นในสภาพที่ดินขาดก๊าซออกซิเจน ค่า redox potential จะเป็นตัวชี้ถึงสถานะของจำนวนของธาตุอาหารที่สำคัญในสารละลายดิน นอกจากนี้เมื่อจุลินทรีย์ชนิด anaerobeนี้มี organic substrate ใช้อย่างพอเพียงจะทำให้แบคทีเรียผลิตสาร metabolites ขึ้นเช่น acetic acid และ butylic acid และจะถูกปลดปล่อยลงสู่น้ำในดิน และกรดเหล่านี้จะไปรีดิวส์สารประกอบ sulfur เป็นผลเสียสำหรับดินที่เกิดน้ำท่วมขัง ซึ่งการสะสมสารประกอบเหล่านี้ในปริมาณที่สูงส่งผลทำให้เป็นพิษต่อพืชและยับยั้งการเจริญเติบโต

นอกเหนือจากการมีซึ่งธาตุอาหารหลักในดินแล้ว น้ำท่วมขังเป็นระยะเวลานานยังส่งผลต่อเคมีของดินอีกด้วย แบคทีเรียที่ไม่ใช้ก๊าซออกซิเจนในการดำรงชีวิตมีประสิทธิภาพน้อยกว่าแบคทีเรียที่อาศัยก๊าซออกซิเจนในการดำรงชีวิตในการสกัดพลังงานจากอินทรียวัตถุในดิน ผลดังกล่าวส่งผลกระทบต่อดินสองประการคือ ดินน้ำท่วมขังจะมีปริมาณของอินทรียวัตถุที่มากกว่าเนื่องจาก anaerobic bacteria ไม่สามารถที่จะย่อยสลายอินทรีย์วัตถุได้เร็วเท่ากับ aerobic bacteria ทำให้อินทรียวัตถุยังคงอยู่ในรูปเดิมเป็นระยะเวลานานกว่าดินที่ไม่ได้ถูกน้ำท่วมขัง นอกจากนี้แล้วผลผลิตสุดท้ายในการเผาผลาญอินทรีย์วัตถุในสภาพขาดก๊าซออกซิเจนไม่เหมือนกับผลผลิตสุดท้ายของการหายใจแบบใช้ก๊าซออกซิเจน ตัวอย่างเช่นการหายใจโดยพวกจุลินทรีย์ที่ใช้ก๊าซออกซิเจน จะให้คาร์บอนไดออกไซด์ ไนเตรต และซัลเฟอร์ ส่วนการหายใจโดยพวกจุลินทรีย์ที่ไม่ใช้ก๊าซออกซิเจนจะให้คาร์บอนไดออกไซด์ มีเทรน (methane) กรดอินทรีย์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำ ไฮโดรเจน แอมโมเนีย (ammonia) เอไมด์ (amide) ไฮโดรเจนซัลไฟด์ (hydrogen sulfide) ดังนั้นโมเลกุลของอินทรียสารในดินที่ขาดก๊าซออกซิเจนจะมีส่วนประกอบที่หลากหลายมากกว่าในดินที่ไม่ขาดก๊าซออกซิเจนซึ่ง ถ้าหากมีการสะสมในปริมาณที่มากแล้วจะเป็นพิษต่อพืช (Drew and Lynch, 1980)

ในดินที่ถูกน้ำท่วมขังบริเวณผิวหน้าบางๆของชั้นผิวหน้าดินยังคงมีก๊าซออกซิเจนอยู่เนื่องจากก๊าซออกซิเจนในอากาศสามารถซึมผ่านลงไปได้เล็กน้อยเรียกว่า "Hypoxia sediment" โดย

ทั่วไปจะมีความหนาประมาณ 1-20 มิลลิเมตรขึ้นอยู่กับสภาพอากาศ (Armstrong et al. 1991) และในชั้นดินที่ถัดลงไปจะเป็นชั้นดินที่ขาดก๊าซออกซิเจนเนื่องจากก๊าซออกซิเจนในชั้นบรรยากาศแพร่ลงไปไม่ถึงเรียกว่า "Anoxia sediment" ส่งผลทำให้เกิดการเปลี่ยนรูปของธาตุอาหารหลักในดินเช่น ธาตุไนโตรเจน ในบริเวณชั้นดินที่มีก๊าซออกซิเจน (hypoxia sediment) จะเกิดขบวนการ Nitrification คือการเปลี่ยนจากแอมโมเนีย (NH^+_4) ไปเป็นไนเตรต (NO^-_3) ซึ่งเป็นกระบวนการหลักในการเปลี่ยนรูปของไนโตรเจน ซึ่งเกิดจากกิจกรรมของ aerobic bacteria (รูปที่ 1) และในทางตรงกันข้ามก็เกิดกระบวนการ denitrification คือการเปลี่ยนไนเตรตไปเป็นไนตรัส-ออกไซด์ (N_2O) หรือ dinitrogen ซึ่งเกิดขึ้นจากกิจกรรมของพวก anaerobic bacteria ในชั้นดินที่ขาดก๊าซออกซิเจน (anoxia sediment) แอมโมเนียซึ่งอยู่ในชั้นดินที่ขาดก๊าซออกซิเจน และจะแพร่ขึ้นสู่เขตชั้นดินที่มีก๊าซออกซิเจน และในชั้นนี้แอมโมเนียจะเปลี่ยนรูปไปเป็นไนเตรตจากนั้นไนเตรตก็จะแพร่ลงสู่ชั้นดินที่ขาดก๊าซออกซิเจน ณ ที่นี้เองที่เกิดขบวนการ denitrification ขึ้นจากไนเตรตก็จะกลายเป็น N_2 หรือ N_2O และจะระเหยขึ้นสู่ผิวดิน ทำให้ในดินที่มีน้ำท่วมขังไม่สามารถกักเก็บธาตุไนโตรเจนในชั้นดินได้ ซึ่งส่งผลทำให้ดินที่มีน้ำท่วมขังขาดธาตุไนโตรเจน (Patrick, 1982)



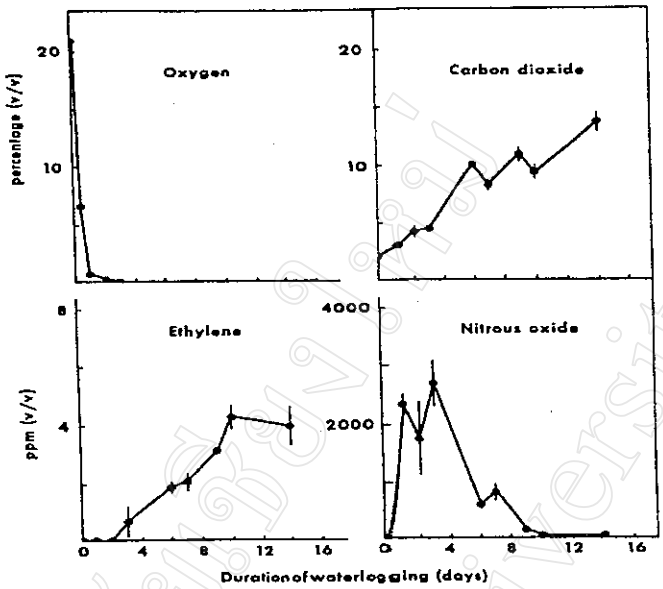
ภาพที่ 1. การเปลี่ยนรูปของไนโตรเจนในสภาพดินที่ถูกน้ำท่วมขัง (Patrick, 1982)

จุลินทรีย์ในดินที่ไม่ใช้ก๊าซออกซิเจนในการดำรงชีวิตบางชนิดทำให้เกิดก๊าซที่เป็นผลผลิตของพลังงานที่ได้มาจากขบวนการเมตาโบลิซึม ตัวอย่างเช่นสปีชีร์ *Desulovibrio* จะรีดิวส์ซัลเฟตไปเป็นไฮโดรเจนซัลไฟด์ (hydrogen sulfide) และจุลินทรีย์ชนิดอื่นๆจะผลิตแก๊สมีเทรน ซึ่งแก๊สดัง

กล่าวเกิดขึ้นในสารละลายดินที่อยู่ในน้ำท่วมขังและจะ ระเหยกลายเป็นไอที่มีกลิ่นเหม็น

โดยปกติส่วนต่างๆของพืชที่อยู่เหนือผิวดินจะไม่ได้รับความกระทบจากการขาดก๊าซออกซิเจน แต่จะมีส่วนที่อยู่ใต้ดินเช่น ราก หัว rhizome tube และ bulb เท่านั้นที่ได้รับผลกระทบจากการขาดก๊าซออกซิเจนโดยที่มีน้ำท่วมขัง และจะส่งผลกระทบต่อส่วนที่อยู่เหนือดิน พืชอาจจะสามารถดำรงชีวิตอยู่ได้ในช่วงระยะเวลาหนึ่งเมื่อเซลล์พืชอยู่ในสภาวะขาดก๊าซออกซิเจนโดยพืชจะมีการหายใจโดยไม่ใช้ก๊าซออกซิเจน แต่พืชสามารถมีชีวิตอยู่ได้นานเพียงใดนั้นก็ขึ้นอยู่กับความรุนแรงของการขาดก๊าซออกซิเจนหรือระยะเวลาในการขาดก๊าซออกซิเจน และขึ้นอยู่กับชนิดของพืชที่ถูกน้ำท่วมขัง

ในสภาวะน้ำท่วมขัง นอกจากอนุภาคของน้ำที่เติมเต็มในช่องว่างของดินจะไปกั้นการซึมผ่านของก๊าซออกซิเจนจากชั้นบรรยากาศลงสู่ดิน ส่งผลทำให้ดินขาดก๊าซออกซิเจน และกิจกรรมของแบคทีเรียชนิด anaerobic ทำให้ดินขาด N_2O แล้ว ยังส่งผลทำให้ระดับของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และเอทีลีนเพิ่มสูงขึ้นด้วย (รูปที่ 2) เนื่องจากก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นจากการหายใจโดยกิจกรรมของสิ่งมีชีวิตในดินเคลื่อนที่ขึ้นสู่บรรยากาศได้ยากทำให้ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์มีการสะสมอยู่ในดิน และในสภาพที่เกิดขึ้นตามธรรมชาตินั้นเมื่อมีปริมาณของก๊าซออกซิเจนอยู่น้อยระดับของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะเพิ่มสูงขึ้น และปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่อยู่ในระดับสูงซึ่งจะมีผลทำให้มีการสะสมสารประกอบที่เป็นพิษขึ้น เช่นพวก acetaldehyde และ ethanol จากการสลายตัวของ pyruvate ซึ่งจะมีระดับของ CO_2 เป็นตัวควบคุมการทำงานของ mitocondria (Shipway and Bramlage, 1973) และจะก่อให้เกิดการไปจำกัดการทำงานของเอ็นไซม์พวก catalase, glycolate oxidase และ nitrate reductase ในใบของข้าวบาร์เลย์ (Fair et al, 1973) และในขณะที่ ethylene ซึ่งเป็นฮอร์โมนพืชชนิดเดียวที่อยู่ในรูปของก๊าซ มีผลในการยับยั้งการเจริญเติบโต (growth inhibitor) นั้นเกี่ยวข้องกับปริมาณของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ อาจจะเป็นปัจจัยร่วมทำให้มีผลต่อการเจริญเติบโตในพืชที่อยู่ในสภาวะที่ดินขาดก๊าซออกซิเจน (Levitt, 1972)



ภาพที่ 2. การเปลี่ยนแปลงระดับความเข้มข้นของก๊าซออกซิเจน คาร์บอนไดออกไซด์ เอทีลีน และไนตรัสออกไซด์ในดินที่เกิดน้ำท่วมขัง (Trough and Drew , 1980)

ผลกระทบของน้ำท่วมขังที่มีต่อพืช

ก. ผลต่อขบวนการหายใจ (Effect on respiration)

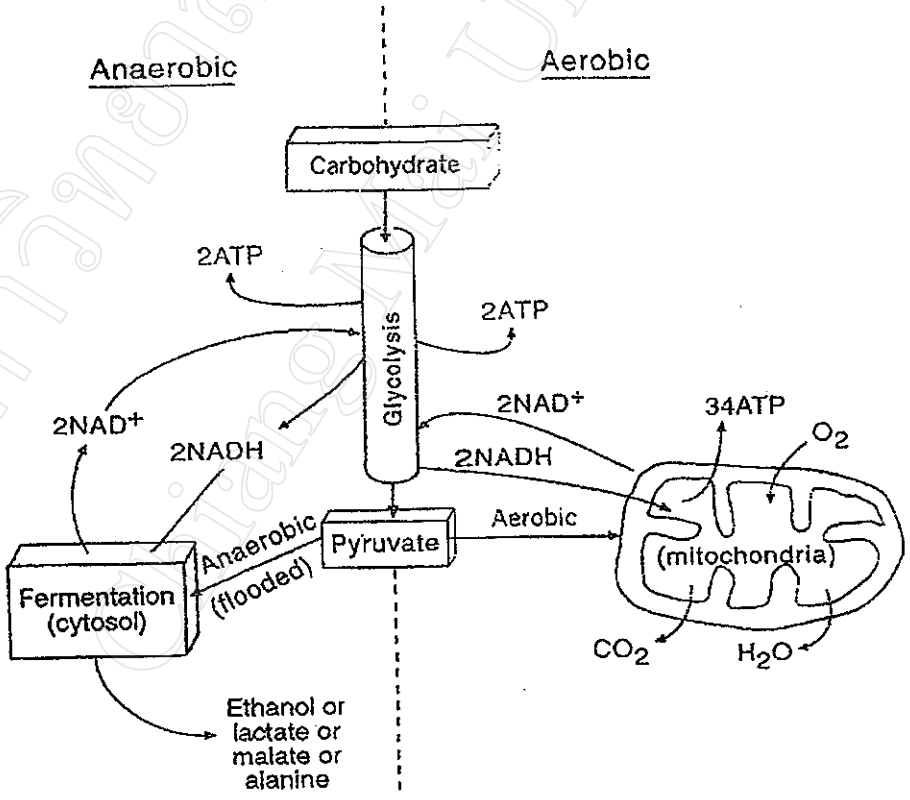
ผลที่เกิดขึ้นอย่างฉับพลันในสภาพที่ดินขาดออกซิเจนที่เกิดขึ้นกับพืชคือ การลดลงของการหายใจแบบใช้ก๊าซออกซิเจน (aerobic respiration) และเมื่อระยะเวลาของน้ำขังขยายออกไปจะเกิดสภาพที่ขาดออกซิเจนในชั้นดินบริเวณรอบๆรากพืช เซลล์รากพืชจะเปลี่ยนไปเป็นการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) หรือการหมัก (fermentation) ซึ่งการหายใจโดยไม่ใช้ออกซิเจนนี้จะมีประสิทธิภาพน้อยกว่าการหายใจแบบใช้ออกซิเจน (รูปที่ 3) จากผลของกระบวนการหายใจแบบใช้ออกซิเจน น้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุลจะถูกออกซิไดส์ให้พลังงานถึง 36 ATP ในขณะที่การหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนให้พลังงานเพียง 2 ATP เท่านั้น ซึ่งพลังงานที่ได้ออกมาน้อยมากอาจจะไม่เพียงพอสำหรับพืชที่จะนำไปใช้ในขบวนการเมตาโบลิซึมต่างๆได้ ทำให้พืชบางชนิดที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขังเป็นระยะเวลานานๆนั้นตาย ในการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนนั้นขั้นแรกกลูโคสจะเปลี่ยนไปเป็นกรดไพรูวิกโดยผ่านปฏิกิริยาไกลโคไลซิส (glycolysis) แต่ NADH ที่เกิดขึ้นไม่สามารถถูกออกซิไดส์ได้ใน tricarboxylic acid cycle หรือวัฏจักรเครบส์ (Kreb 's cycle) เนื่อง

จากการขาดออกซิเจนซึ่งเป็นตัวรับอิเลคตรอน ทำให้ ATP ถูกผลิตออกมาจากกระบวนการหมักเท่านั้น pyruvate ซึ่งถูกสร้างจากขบวนการไกลโคลิซิส จะถูกรีดิวส์ไปเป็นกรดแลคติก และ เอทธิลแอลกอฮอล์หรือเอทานอล การเกิดเอธิลอัลกอฮอล์นั้นจะต้องสูญเสียคาร์บอนไดออกไซด์ (decarboxylase) จากกรดไพรูวิกแล้วถูกรีดิวส์ต่อไปเป็น acetaldehyde โดยเอนไซม์ pyruvate decarboxylase แล้วจึงถูกเอนไซม์ alcohol dehydrogenase เข้าเร่งปฏิกิริยาเกิดเป็น ethanol ต่อไป ซึ่งการเกิดกระบวนการดังกล่าวทำให้เกิดการสะสมกรด lactic และ ethanol ในเซลล์พืชส่งผลทำให้ค่า pH ภายในเซลล์พืชลดลง ทำให้เกิดอันตรายต่อเซลล์ พืชยับยั้งการเจริญเติบโตหรืออาจทำให้เซลล์ตายได้ (Perata et al., 1986) ในต้นอ่อนของข้าวสาลีที่ขาดก๊าซออกซิเจน 15-30 ชั่วโมง จะส่งผลทำให้รากเกิดปฏิกิริยา pyruvate decarboxylase (PDC) ปฏิกิริยา alcohol decarboxylase (ADH) การสังเคราะห์ ethanol และความเข้มข้นของน้ำตาล เพิ่มสูงขึ้น มากไปกว่านี้ ADH/PDC ratio ยังเพิ่มสูงขึ้นอีกด้วย ซึ่งการเพิ่มขึ้นของปฏิกิริยาดังกล่าวแสดงถึงว่ามีขบวนการหายใจแบบ anaerobic เกิดขึ้นทำให้มีการสะสมสารประกอบที่เป็นพิษจากกระบวนการหายใจแบบ anaerobic ซึ่งได้แก่สารประกอบพวก pyruvate, lactate และ ethanol ที่ปลายราก 0-5 มม. (Water et al., 1991) ปฏิกิริยา alcohol decarboxylase (ADH) และ pyruvate decarboxylase (PDC) มีสูงที่สุดเมื่อมีออกซิเจนอยู่ในชั้นดิน 3-13% และจะต่ำเมื่อมีออกซิเจนในดิน 20% (Wignarajah et al., 1976) และในสภาวะน้ำท่วมขังเป็นเวลา 24 ชั่วโมงที่เกิดขึ้นกับพืช *Brassica rapa* ปฏิกิริยาของเอนไซม์ alcohol dehydrogenase (ADH) และ pyruvate decarboxylase (PDC) เพิ่มขึ้นส่วน phosphoglucomutase และ malate dehydrogenase ลดลง (Daugherty and Musgrave ,1994)

ATP ทั้งหมดที่ถูกสังเคราะห์โดยขบวนการหายใจแบบใช้ออกซิเจนเกิดขึ้นใน mitochondria เรียกว่า ออกซิเดทีฟฟอสฟอริเลชัน (oxidative posphorylation) แต่ ATP ที่ถูกสังเคราะห์ในขบวนการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนจะขึ้นอยู่กับขบวนการไกลโคไลซิสและขบวนการหมักซึ่งทั้งสองกระบวนการจะเกิดขึ้นใน cytosol หลังจากที่สภาพ anoxia เกิดขึ้นมีความแตกต่างของไมโตคอนเดรียไปถึงสภาพของพลังงานของเซลล์ที่ถูกทำให้ลดลงภายใต้สภาพขาดออกซิเจน ดังนั้นไม่ต้องแปลกใจเลยว่าโครงสร้างและหน้าที่ของไมโตคอนเดรียจะได้รับผลกระทบอย่างรวดเร็วหลังจากสภาวะ anoxia เริ่มขึ้น ตัวอย่างเช่นในข้าวสาลี ไมโตคอนเดรียมีลักษณะบวมโตอย่างเห็นได้ชัด การลดลงของคริสเตชั้นใน (internal cristae) และเมทริกซ์ของไมโตคอนเดรีย (mitocondrial matrix) มีความโปร่งแสงมากขึ้น ซึ่งลักษณะดังกล่าวเกิดขึ้นหลังจากเกิดสภาพ anoxia หนึ่งชั่วโมงครึ่ง (Vartepetian, 1991) เมื่อย้ายต้นอ่อนกลับเข้าสู่สภาพมีออกซิเจน สัดส่วน

ของ ATP/ADP จะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วและโครงสร้างของไมโตคอนเดรียกลับคืนสู่สภาพปกติภายในเวลาอันสั้น สภาพ anoxia มากกว่า 9 ชั่วโมง จะทำให้มีการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของไมโตคอนเดรียอย่างถาวร และจะทำลาย oxidative phosphorylation ของไมโตคอนเดรียในพืชที่อ่อนแอ

ในการหายใจแบบไม่ใช้ก๊าซออกซิเจน การออกซิไดส์น้ำตาลกลูโคสไปเป็นก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำจะไม่สมบูรณ์เท่ากับการหายใจแบบใช้ออกซิเจน ดังนั้นผลผลิตสุดท้ายของ anaerobic บางตัวอยู่ในรูปของการลดลงของคาร์บอนไดออกไซด์ซึ่งส่วนใหญ่เป็น ethanol (รูปที่ 3) การผลิต ATP จากการหายใจแบบ anaerobic ที่จะให้เพียงพอสำหรับการมีชีวิตของเซลล์ ethanol จะถูกผลิตออกมาในปริมาณที่มากใน cytocol และถูกเก็บไว้ใน central vacuole การสะสมของ ethanol ส่งผลทำให้เป็นพิษต่อพืช ยกเว้นในพืชบางชนิดที่เกิดขบวนการทางเมตาโบลิซึมกำจัดสารพิษหรือการเคลื่อนย้ายออกจากเซลล์รากพืช



ภาพที่ 3. แผนผังของกระบวนการหายใจแบบใช้ออกซิเจนและไม่ใช้ออกซิเจน (Nilsen and Orcutt ,1996)

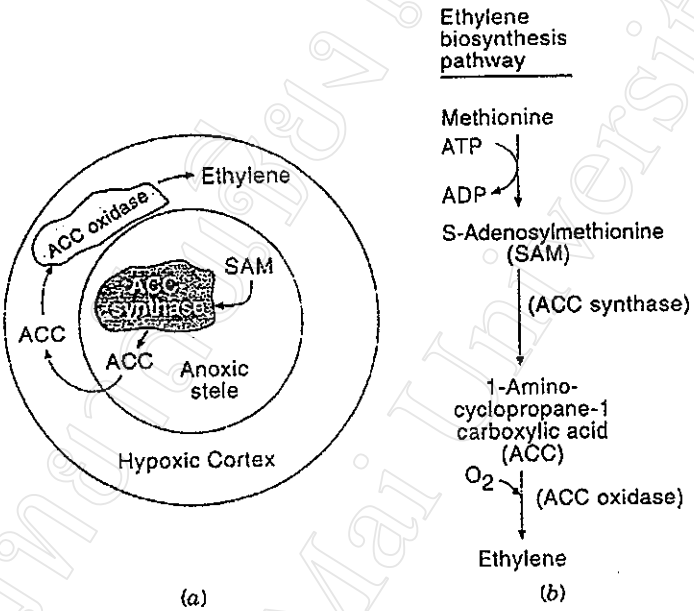
ข. ผลต่อปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงและความสมดุลย์ของคาร์บอน (Effect on photosynthesis and carbon balance)

ในสภาวะดินน้ำท่วมขังส่วนของลำต้นหรือส่วนเหนือดินที่ไม่จมในน้ำจะไม่ได้รับผลโดยตรงจากการหายใจแบบไม่ใช้ก๊าซออกซิเจนแต่จะตอบสนองต่อสภาวะของเมตาโบลิซึมในราก การตอบสนองอันดับแรกของการสังเคราะห์แสงในสภาวะน้ำท่วมขังในส่วนของรากพืชคือการปิดปากใบโดยเฉพาะในพืชที่มีความอ่อนแอ ซึ่งพบในพืชปลูกสำคัญหลายชนิดตัวอย่างเช่น มะเขือเทศ ข้าวสาลี พริกไทย และถั่วชนิดต่างๆเป็นต้น (Pezeshki, 1994) ซึ่งการสังเคราะห์แสงที่ลดลงนั้นจะสอดคล้องกับการลดลงของความสามารถในการนำไฟฟ้าที่ปากใบ (stomatal conductance)รวมทั้งการลดลงของ leaf chlorophyll content (Ashraf and Habib, 1999; Huang et al., 1997; Musgrave, 1994) การสังเคราะห์แสงในพืชที่อ่อนแอจะลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อเกิดน้ำท่วมขัง การปิดปากใบมีส่วนเกี่ยวข้องกับการยับยั้งการสังเคราะห์แสงหลังจากเกิดน้ำท่วม เช่นการยับยั้งเอ็นไซม์ต่างๆที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงโดย hydrogen sulfide ที่ถูกพบในดินที่มีน้ำท่วมขัง (Takemoto and Nobel, 1986) นอกจากนี้ยังมีการเปลี่ยนแปลงในการเคลื่อนย้ายคาร์โบไฮเดรต (Carbohydrate translocation) การพัฒนาของสารที่ยับยั้งการเจริญเติบโต ได้แก่เอทีลีน (ethylene) และ ABA ในสภาพขาดก๊าซออกซิเจนจะไประงับการเคลื่อนย้ายของน้ำตาลจากส่วนของลำต้นและ/หรือ endosperm ในต้นอ่อนข้าวสาลีไปยังรากถึง 79-97% (Water et al., 1991)

รากของพืชภายใต้สภาวะน้ำท่วมขังจะมีความต้องการคาร์โบไฮเดรตเป็นจำนวนมากเนื่องจากการมีประสิทธิภาพต่ำของการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนเปรียบเทียบกับการหายใจแบบใช้ออกซิเจน น้ำท่วมขังชักนำให้มีการหยุดการสังเคราะห์โปรตีนทั้งหมด ในขณะที่เกิดการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนรุนแรงมากขึ้นความต้องการคาร์โบไฮเดรตในรากก็จะเพิ่มมากขึ้นตามมาด้วย ซึ่งเป็นผลทำให้เนื้อเยื่อของรากพืชจะสูญเสียและลดลงของคาร์โบไฮเดรตอย่างรวดเร็ว ยกเว้นในกรณีที่พืชมีการเก็บกักของคาร์โบไฮเดรตที่มากกว่าเดิมก่อนที่จะเกิดน้ำท่วมขัง การสูญเสียคาร์โบไฮเดรตอย่างรวดเร็วนี้ส่งผลทำให้พืชอยู่ในสภาพที่เรียกว่า "carbohydrate starvation" (Setter et al, 1987) และนอกจากนี้ carbohydrate starvation เพิ่มสูงขึ้นเรื่อยๆเนื่องจากการเคลื่อนย้ายคาร์โบไฮเดรตจากใบไปยังรากจะถูกยับยั้งในระหว่างที่เกิดสภาวะน้ำท่วมขัง (Brandle, 1991) ในสภาวะน้ำท่วมขัง 24 ชั่วโมงที่เกิดขึ้นกับพืช *Brassica rapa* มีผลทำให้ปริมาณสารละลายคาร์โบไฮเดรตและแป้งที่พบในใบและลำต้นของพืชเพิ่มขึ้น เนื่องมาจากการเคลื่อนย้ายสารสังเคราะห์ (assimilate) จากใบไปยังรากมีอัตราลดต่ำลง (Daugherty and Musgrave, 1994) พบเช่นเดียวกันในข้าวบาร์เลย์และข้าวสาลี (Wang et al., 1996)

การยับยั้งการเปิดปากใบในปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงซึ่งอาจจะเป็นผลที่เกิดขึ้นเนื่องจากการก่อตัวขึ้นของสารที่ยับยั้งการเจริญเติบโตในใบพืชอีกทางหนึ่งอีกด้วย (Yamamoto and Kozlowski , 1987) ในระหว่างที่เกิดน้ำท่วมขังการเคลื่อนย้ายของ cytokinins จากรากไปยังใบจะลดลง ขณะที่การเคลื่อนย้ายของ ABA และ ethylene จากรากไปยังใบเพิ่มขึ้น (Zhang and Davis, 1987) โดยเฉพาะการเกิดสภาพ hypoxia ในรากพืชซึ่งเกิดจากการชักนำของสภาวะน้ำท่วมขัง จะมีผลทำให้มีการสังเคราะห์และเคลื่อนย้าย ethylene เพิ่มมากขึ้น (Raskin and Kende, 1984) (รูปที่ 4a) การสังเคราะห์ ethylene จะหยุดในสภาพ anoxia เนื่องจากเอ็นไซม์ตัวสุดท้ายใน ethylene biosysthesis pathway หรือ ACC-oxidase ซึ่งต้องการออกซิเจน (รูปที่ 4b) และเมื่อ ACC-oxidase ถูกยับยั้งแล้วส่งผลให้การสังเคราะห์ ethylene เพิ่มขึ้นในรากพืชที่ถูกน้ำท่วม เนื่องจากมีความแปรปรวนของความเข้มข้นของก๊าซออกซิเจนเกิดขึ้นระหว่างเนื้อเยื่อของรากพืชนั่นเอง เอ็นไซม์ตัวอื่นๆใน ethylene biosysthesis pathway, ACC-synthase ไม่ต้องการออกซิเจน และถึงแม้ว่าจะมี ACC-synthase genes อยู่หลายตัว การถอดแบบของยีนส์ (transcription) อย่างน้อยหนึ่งตัวได้ถูกแสดงให้เห็นว่าเพิ่มขึ้นใน stele ของรากที่เป็น anoxia (Zarambinski and Theologis, 1993) stele ของรากจะเริ่มเป็นสภาพ anoxia ก่อนเนื้อเยื่อรอบนอกเนื่องจากการแพร่รัศมีของออกซิเจนเข้าสู่รากถูกยับยั้งโดยการปรากฏของการหายใจของเซลล์ cortical และความต้านทานต่อไฟฟ้าของ cell wall ในขณะที่กิจกรรมของ ACC-synthase เพิ่มขึ้นในศูนย์กลางของรากขณะขาดออกซิเจน (anoxia) เปรียบเทียบกับเนื้อเยื่อภายนอกในภาวะที่เกิดน้ำท่วมขัง (hypoxia) ACC นั้นจะซึมเข้าสู่เซลล์ชั้นภายนอก ซึ่ง ณ ที่นี้เองที่เกิด ACC-synthase จะสังเคราะห์ขึ้นมาอย่างสมบูรณ์ (Armstrong et al, 1994) เอทีลีนยังชักนำในการก่อรูปของ aerenchyma ซึ่งเป็นทางผ่านของก๊าซในต้นจากรากขึ้นไปยังใบ ที่ผิวใบด้านบนของมะเขือเทศและทานตะวันจะมีการขยายตัวของเซลล์อย่างรวดเร็วเมื่อเซลล์ได้รับ ethylene ในปริมาณที่เข้มข้น ซึ่งการที่ส่วนบนเจริญมากกว่าส่วนล่างนี้ส่งผลทำให้การเกิด epinastic หรือการโค้งงอของใบซึ่งจะทำให้ใบพืชมีการเจริญเติบโตลดลง และร่วงหล่นในที่สุด (Lincoln, 1991) Cowie et al., (1996) ได้ทำการทดลองพ่นสาร ethephon แก่ถั่ว chickpea ในระยะก่อนออกดอกและหลังออกดอกพบว่าสาร ethephon ส่งผลทำให้เกิดอาการ epinastic ที่ใบตามมาด้วยอาการซีดเหลืองของใบล่าง การพัฒนาของดอกหยุดชะงักลง และการแพร่ขยายของใบหยุดลงทันทีในสภาพของน้ำท่วมขังนั้น รากและลำต้นที่อยู่ใต้ผิวน้ำจะมีปริมาณของ ethylene ที่สูง ซึ่งจะทำให้ส่วนของ hypocotyle บวมโตและจะมีการสร้างรากชุดใหม่ขึ้นมาในบริเวณของ hypocotyle ในช่วงระยะเวลา 14 ถึง 16 วัน และยังพบว่ามีความสัมพันธ์กันระหว่างความเข้มข้นของ ethylene กับการแตกสลายของ

chlorophyll (chlorophyll breakdown) และ epinastic ซึ่งการถูกทำลายดังกล่าวเนื่องจากสาร ethyphon ในดินที่เกิดจากสภาพน้ำท่วมขัง (Kawase, 1974) การใส่ $AgNo_3$ แก่พืชที่อยู่ในสภาวะน้ำท่วมซึ่ง $AgNO_3$ นี้เป็นตัวยับยั้งการทำงานของ ethylene พบว่าจะช่วยป้องกัน epinastic ที่เกิดกับพืชได้อย่างสมบูรณ์ (Bradford and Dilley, 1978)



ภาพที่ 4. (a) ภาพตัดขวางของรากในดินที่มีสภาพ hypoxia โดยบริเวณแกนกลางของรากเริ่มอยู่ในสภาพ anoxia ส่วนในชั้น cortex ยังคงอยู่ในสภาพ anoxia (b) แผนผังการสังเคราะห์เอทีลีน (Zarambinski and Theologis, 1993)

ค. ผลต่อความสัมพันธ์ของน้ำ (Effect on water relations)

การตอบสนองเป็นอันดับแรกของพืชที่ถูกน้ำท่วมขังคือการปิดปากใบ ซึ่งเป็นการลดการคายน้ำ แต่การปิดปากใบนี้มิได้ถูกชักนำโดยการขาดน้ำในใบ แต่เป็นสัญญาณของรากที่บ่งบอกว่ามีการลดการสังเคราะห์ cytokinin และมีการขนส่งของกรดแอบไซซิก (Abscisic acid, ABA) และเอทีลีนเพิ่มมากขึ้นซึ่งจะชักนำให้เกิดการปิดปากใบทำให้การคายน้ำของพืชลดลง ในสภาวะที่เกิดน้ำท่วมขังส่งผลให้ปริมาณของน้ำที่ถูกดูดขึ้นมาจากความต้องการของรากได้ไม่มากเท่ากับการรักษาระดับความสมดุลย์ของน้ำในพืชที่ไม่อยู่ในสภาวะน้ำท่วมขัง (Schravendijk and Andel, 1985) ในข้าวบาร์เลย์ที่ถูกน้ำท่วมขังจะมีอัตราการคายน้ำที่เพิ่มขึ้น การทำงานของรากลดลง และ

ปริมาณน้ำในลำต้นลดลง (Chai et al., 1993)

การลดลงของความสามารถในการซึมผ่านของน้ำในรากพืชที่อยู่ในสภาวะน้ำท่วมขังนั้น อาการเหี่ยวสามารถเกิดขึ้น อาการเหี่ยวนั้นเกิดขึ้นเนื่องจากการที่รากเน่าตายจึงไม่สามารถดูดน้ำขึ้นมาได้ นอกจากนี้เอทีลีนยังชักนำการเกิดของรากชุดที่สอง (adventitious root) ในสภาพน้ำท่วมขัง ซึ่ง adventitious root นี้ถูกพัฒนาขึ้นในสภาพ hypoxia ใกล้ๆกับผิวหน้าของดิน การขนส่งของน้ำในรากชนิดนี้จะมีสูงกว่าเมื่อเทียบกับระบบรากในสภาพ anoxia ปากใบพืชจะเปิดอีกครั้งหนึ่งเมื่อน้ำท่วมขังนานออกไป เนื่องจากพืชนั้นมีการพัฒนา adventitious root ซึ่งจะทำหน้าที่ในการดูดน้ำแทนรากเก่า (Regehr et al., 1975)

ผลโดยทั่วๆไปของสภาวะน้ำท่วมขังที่มีต่อความสัมพันธ์ของน้ำในพืช สิ่งแรกที่เกิดคือน้ำท่วมขังชักนำให้เกิดการปิดปากใบเนื่องจากมีการเปลี่ยนแปลงการเคลื่อนย้ายของสารที่ควบคุมการเจริญเติบโตไปยังใบ การนำไฟฟ้าที่ปากใบที่ต่ำกอปรกับความชื้นสัมพัทธ์ที่สูงส่งผลทำให้ไปลดการดูดน้ำของรากและเมื่อสภาพขาดก๊าซออกซิเจนยังคงดำเนินต่อไปอีกการดูดน้ำของรากจะถูกยับยั้งแต่จะไม่มีผลต่อความสมดุลย์ของน้ำในพืชแต่เกิดจากการคายน้ำที่ลดลง ในพืชบางชนิดจะมีความสามารถในการสร้าง adventitious root ขยายยาวออกไปก่อนที่รากชุดเก่าจะตาย ซึ่งอาจจะมีช่วงระยะเวลาเพียงสั้นเท่านั้นที่พืชเกิดอาการเหี่ยวคือช่วงระยะเวลาระหว่างที่ adventitious root ได้ถูกพัฒนาขึ้นมาได้มากพอและเวลาที่รากชุดเก่าได้สูญเสียความสามารถในการซึมผ่านของน้ำและตาย การสร้าง adventitious root ของพืชนี้ส่งผลทำให้ความสามารถในการนำไฟฟ้าที่ปากใบจะเพิ่มขึ้นอีกครั้ง และนอกจากนี้ในโครงสร้างเซลล์ของ adventitious root จะมี aerenchyma หรือโพรงอากาศอยู่ภายในรากอีกด้วย

ง. ผลต่อความสัมพันธ์ของธาตุอาหาร (Effects on nutrient relations)

น้ำท่วมขังมีผลต่อความสัมพันธ์ของธาตุอาหารอย่างแตกต่างในต้นพืชดังนี้คือ 1) การลดการเคลื่อนย้ายของน้ำจะไปลดการเคลื่อนย้ายของธาตุอาหารจากรากไปยังส่วนเนื้อเยื่อใบ 2) สภาพการขาดออกซิเจนทำให้ adenylate pool ในเซลล์ของรากลดลงซึ่งส่งผลทำให้ไปลดพลังงานในการดูดธาตุอาหารขึ้นมา และ 3) สภาพการขาดก๊าซออกซิเจนจะไปเปลี่ยนแปลงปริมาณของธาตุอาหารที่สำคัญให้อยู่ในรูปที่พืชนำไปใช้ประโยชน์ไม่ได้ ในพืชบางชนิดเมื่อเกิดน้ำท่วมขังมีผลทำให้เกิด chlorosis ในใบพืช และพบว่าความเข้มข้นของธาตุ N P และ K ในเนื้อเยื่อลดลง ซึ่งสอดคล้องกับอาการของ chlorosis สาเหตุการที่ธาตุอาหารถูกจำกัดนั้นสามารถเกิดขึ้นได้จากการเกิดสภาพการขาดก๊าซออกซิเจนทำให้ได้มาซึ่งสารพิษที่ไปยับยั้งการดูดของธาตุอาหาร ไปลด

ปริมาณธาตุอาหารที่อยู่ในรูปที่ใช้ประโยชน์ได้ในชั้นดินที่ขาดก๊าซออกซิเจน และไปยับยั้งกระบวนการทางเมตาโบลิซึมในการดูดธาตุอาหาร หรือเกิดขึ้นได้พร้อมกันทั้งสามกระบวนการ (Kramer, 1951) ในการศึกษาในข้าวบาร์เลย์ที่เกิดอาการ chlorosis หลังจากที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขังสองชั่วโมงพบว่าเกิดสารประกอบที่มีพิษในชั้นดินหรือธาตุอาหารที่อยู่ในชั้นดินอยู่ในรูปที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ (Drew and Sisworo, 1979) ในความเป็นจริงแล้วนั้นถ้าธาตุอาหารทุกๆ ระดับถูกเก็บอย่างมั่นคงในน้ำที่ปลอดเชื้อจุลินทรีย์ (ไม่มีแบคทีเรียมาเปลี่ยนรูปของธาตุไนโตรเจนได้) และไนโตรเจนถูกทำให้เป็นฟอง ข้าวบาร์เลย์จะกลายมาเป็นสีเขียวตลอดเวลาที่มีธาตุอาหารที่เพียงพอและอยู่ในรูปที่เหมาะสม (Drew, 1991) ระดับธาตุไนโตรเจนในใบข้าวโพด ที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขัง 24 ชม. ลดต่ำลงถึงแม้ว่าจะมีการให้ไนโตรเจนลงไปในดินก็ตาม เนื่องจากมีอัตราการดูดลดลงนั่นเอง ส่งผลทำให้น้ำหนักแห้งลดลง (Mason et al., 1987) เช่นเดียวกับผลผลิตของ rapeseed ที่ลดลงอย่างมากเมื่ออยู่ในสภาวะน้ำท่วมขัง เนื่องจากอัตราการดูดแร่ธาตุ N, P, K และ Ca ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ แต่ Na จะเพิ่มขึ้น (Flavio et al.,1996) และแม้แต่ในระยะ Grain filling ของข้าวสาลีที่อยู่ในสภาพดินขาดก๊าซ ออกซิเจนพบปริมาณ N , P , K และ Ca ในเมล็ดมีค่าลดลง เนื่องจากรากจะมีอัตราการดูดซึมธาตุอาหารลดลง (Labanauskas et al.,1975)

น้ำท่วมขังชักนำให้เกิดสภาวะขาดก๊าซออกซิเจนในดินบริเวณรอบรากพืชทำให้ไปเปลี่ยนแปลงความมีประโยชน์ที่สามารถนำไปใช้ได้ของธาตุอาหาร ดังได้กล่าวไว้แล้วข้างต้นว่าสภาวะน้ำท่วมขังสร้างสิ่งแวดล้อมดินให้เป็นรีดิวส์เป็นสาเหตุของการลดลงของธาตุอาหารพืช ยกตัวอย่างเช่นปริมาณไนเตรตต่ำ ไนโตรเจนในดินส่วนใหญ่อยู่ในรูปของแอมโมเนียไอออน มากกว่านี้ pH ของดินเริ่มเป็นกรดซึ่งจะลดความมีประโยชน์ของฟอสเฟต และยังไปรีดิวส์ธาตุเหล็กให้ละลายออกมาในรูปของไอออน (Fe^{+2} และ Fe^{+3}) จะไปทำอันตรายแก่รากพืช นอกจากนี้ซัลเฟรตจะถูกรีดิวส์ไปเป็นซัลไฟด์ซึ่งอยู่ในรูปที่พืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ในขณะที่น้ำท่วมขังที่ขยายออกไปธาตุอาหารจะถูกเปลี่ยนให้อยู่ในรูปรีดิวส์ซึ่งพืชไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ และเป็นพิษต่อพืช

การปรับตัวของพืชต่อสภาวะน้ำท่วมขัง (Adaptation to waterlogging of plants)

พืชแต่ละชนิดจะมีความทนทานหรือสามารถปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมได้แตกต่างกันไป พืชบางชนิดอาจทนและเจริญเติบโตได้ตามปกติ แต่บางพืชไม่ทนทานมีการเจริญเติบโตที่ไม่ดีแคระแกรนหรือตายไปในที่สุด ความสามารถในการทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังมักจะพบในพืชที่เป็นต้นไม้ยืนต้น ซึ่งจะมีความทนทานได้ดีพอๆกับพืชตระกูลหญ้าบางชนิด, ธัญพืช และ alfalfa ความสามารถในการทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังของพืชนี้จะถูกชี้วัดโดยความ

สามารถในการเจริญเติบโตทางลำต้น และรากที่ดีและมากกว่าเมื่ออยู่ในสภาวะน้ำท่วมขัง (Levitt, 1972)

พืชบางชนิดมีความต้องการออกซิเจนในระดับต่ำแต่บางชนิดต้องการออกซิเจนระดับสูงมาก จึงไม่สามารถขึ้นปรับตัวในสภาพขาดก๊าซออกซิเจนได้ ตัวอย่างเช่นพืชที่ขึ้นในทะเลทราย เช่น *Artemisia tridentata* และ *Larrea divaricata* พืชทั้งสองชนิดนี้ต้องการก๊าซออกซิเจนมากกว่าปกติสำหรับ root growth ดังนั้นจึงไม่สามารถขึ้นปรับตัวอยู่ได้ในดินที่เป็น fine texture หรือ poor drainage soil แต่ในทางตรงข้ามพืช *Franseria dumosa* ซึ่งเป็นพืชที่ขึ้นอยู่ในทะเลทรายเช่นกัน แต่ root growth มีความต้องการก๊าซออกซิเจนต่ำ กล่าวคือต้องการ diffusion ของ ออกซิเจนแค่ 0.30 mg/cm/min เท่านั้นเอง เปรียบเทียบกับกับพืช 2 ชนิดแรกที่มีความต้องการก๊าซออกซิเจนมากถึง 0.50 และ 0.43 mg/cm/min ตามลำดับ หรือในพืช *Pinus contorta* การเจริญเติบโตจะถูกจำกัดเมื่ออยู่ในสภาพที่มีก๊าซออกซิเจนต่ำกว่า 5% แต่การเจริญเติบโตบางส่วนของพืชสามารถดำเนินต่อไปได้เมื่ออยู่ในสภาวะที่ขาดออกซิเจนเปรียบเทียบกับพืช *Picea sitchensis* การเจริญเติบโตของพืชหยุดลงเมื่ออยู่ในสภาวะที่มีก๊าซออกซิเจน 10% และการเจริญเติบโตในส่วนของรากจะหยุดลงเมื่อมีออกซิเจน 3% (สุทัศน์, 2536)

การปรับตัวของพืชต่อสภาพน้ำท่วมขังของพืชนั้นแบ่งได้เป็นสองแบบด้วยกันคือ 1) พืชมีการหลีกเลี่ยงสภาพที่ขาดออกซิเจนโดยการปรับตัวทางสรีระวิทยา กายภาพวิทยาและสัณฐานวิทยา และ 2) การทนทานโดยขบวนการเมตาโบลิซึม

ก. การหลีกเลี่ยงการขาดออกซิเจนในเซลล์โดยการปรับการซึมผ่านของก๊าซ (Avoidance of anaerobic cells by adjusting gas diffusion)

จากข้างต้นได้กล่าวถึงอันตรายของน้ำท่วมขังหรือสภาพขาดออกซิเจนไว้แล้ว ซึ่งสาเหตุของการขาดออกซิเจนคือความสามารถในการละลายน้ำของออกซิเจนที่ต่ำ และมีแรงต้านที่สูงในการซึมผ่านของออกซิเจนในสารละลายน้ำในดิน ดังนั้นถ้าพืชสามารถที่จะเปลี่ยนแปลงเส้นทางในการซึมผ่านของออกซิเจนเข้าไปยังรากนั้นเป็นลักษณะอย่างหนึ่งที่จะปกป้องอันตรายของพืชที่อยู่ในสภาพน้ำท่วมขังได้ ในสภาพของน้ำท่วมขังส่วนของผิวดินประมาณ 2-3 เซนติเมตรจะไม่ขาดออกซิเจนอย่างสมบูรณ์คือยังจะอยู่ในสภาพ hypoxia รากพืชส่วนที่อยู่ตื้นจะอยู่ในสภาพของ hypoxia มากกว่า anoxia ดังนั้นจึงยังจะสามารถมีการหายใจแบบ aerobic ได้บางส่วน แต่รากพืชไม่สามารถหยั่งรากที่ตื้นได้มากซึ่งเป็นการปรับตัวต่อสภาวะน้ำท่วมขังนั้นถูกจำกัด เนื่องจากปริมาตรของชั้นดินที่รากพืชสามารถใช้หาประโยชน์หรือชั้นดินที่อยู่ในสภาพ hypoxia มีน้อย ส่งผล

ทำให้การเจริญเติบโตถูกจำกัดด้วยเช่นกัน ข้อได้เปรียบของรากส่วนผิวดินนั้นคือจะมีลักษณะที่บาง โดยรากจะมีแรงต้านที่น้อยในการซึมผ่านของออกซิเจนและการมีพื้นที่ผิวต่อปริมาตรที่มากกว่า (Rubio et al., 1997)

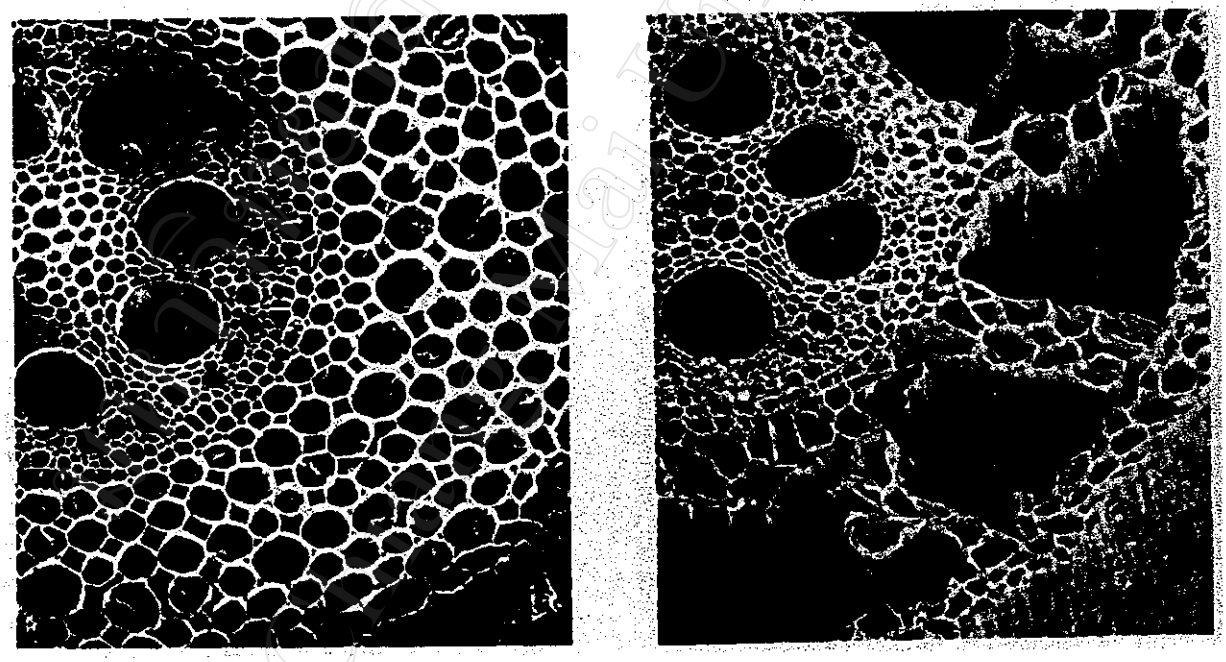
พืชบางชนิดมีลักษณะทางกายภาพของเซลล์ภายในลำต้นที่จะส่งผ่านก๊าซออกซิเจนได้อย่างสะดวก กล่าวคือมี intercellular space ที่พืชสามารถผ่านก๊าซออกซิเจนจากส่วนของใบไปยังรากได้ เช่น พืชที่ขึ้นอยู่ในสภาพน้ำขัง (aquatic plants) ได้แก่ ข้าว กกชนิดต่างๆเป็นต้น ซึ่งจะมีช่องว่างระหว่างเซลล์ มากถึง 70% เปรียบเทียบกับพืชบกทั่วไปที่มีช่องว่างระหว่างเซลล์เพียง 30% เท่านั้นเอง (Thomson et al., 1992)

มีโครงสร้างอีกชนิดหนึ่งที่อยู่บนต้นและรากที่สามารถช่วยในการส่งผ่านก๊าซไปยังราก ในพืชโกงกางดำชนิด *Avecinnia* รากที่กางออกเรียกว่า pneumataphores โดยจะโตขึ้นมาตั้งฉากกับพื้นดินและสูงเหนือระดับน้ำที่ท่วม เมื่อต้นโกงกางประสบกับสภาวะน้ำท่วมออกซิเจนจากบรรยากาศจะเข้าทาง pneumataphores และจะซึมผ่านเข้าไปยังรากโดยซึมผ่านตลอดทาง pneumataphores อวัยวะชนิดนี้จะมีช่องว่างระหว่างเซลล์สำหรับการซึมผ่านของก๊าซที่ใหญ่ และเซลล์รากจะขับให้ความเข้มข้นของออกซิเจนให้มีค่าต่ำกว่าในบรรยากาศ พืชใน genus *Salix*, *Alnus*, และ *Nyssa* กิ่งและต้นมีการพัฒนารอยแตกเล็กๆ ที่ใช้ในการขับน้ำออกที่เปลือกเรียกว่า "lenticels" และ lenticels นี้ยังเป็นทางเข้าของออกซิเจนจากลำต้นเข้าสู่ราก ในต้น cypress จะมีการสร้างเนื้อเยื่อของรากที่ขยายยาวขึ้นมาเหนือผิวน้ำที่รู้จักกันดีที่เรียกว่า "cypress knees" ซึ่งมีหลักการทำงานคล้ายกันกับ pneumataphores แต่แตกต่างที่โครงสร้าง

น้ำท่วมขังยังชักนำให้มีการพัฒนาของรากออกจากลำต้น นั่นคือ adventitious roots ซึ่งรากชนิดนี้จะมีช่องว่างอากาศที่ใหญ่สามารถเก็บสำรองก๊าซออกซิเจนไว้ในเซลล์ของรากได้ และรากนี้ยังถูกเชื่อมติดกับส่วนต้นใกล้ชิดกับบรรยากาศ ในบางกรณี adventitious roots ยังสามารถหยั่งลงไปในดินได้ลึกกว่ารากที่มีพื้นผิวบอบบาง ทำให้มีการดูดน้ำและแร่ธาตุได้เพิ่มสูงขึ้น (Hook, 1984) พบว่าในข้าวบาร์เลย์ที่มีการปรับตัวได้ดีในสภาพน้ำท่วมขังจะมีการสร้างรากชุดใหม่ (adventitious roots) ได้อย่างรวดเร็ว (สาวิตร และจักรี, 2543)

มีพืชหลายชนิดที่ไม่มีการพัฒนาโครงสร้างพิเศษในการเคลื่อนย้ายก๊าซ แต่กระนั้นในสภาวะขาดออกซิเจนก็ยังสามารถที่จะมีออกซิเจนเข้ามายังรากและส่วนที่อยู่ใต้ดินได้ พืชเหล่านี้จะใช้ประโยชน์จากเปลี่ยนแปลงรูปร่างภายในการซึมผ่านของออกซิเจนที่สูงขึ้นไปสู่รากและซึมผ่านคาร์บอนไดออกไซด์จากรากสู่บรรยากาศ aerenchyma หรือ root porosity เป็นช่องว่างอากาศที่เกิดขึ้นในชั้นเนื้อเยื่อ cortex หรือเนื้อเยื่อชั้นเปลือกนอกที่พบในรากพืชที่ถูกน้ำท่วมขัง ซึ่ง

เกิดขึ้นโดยการแยกออกของเซลล์ (schzogenously) หรือเกิดจากการสลายตัวของ cortex (lysigenously) (James, 1986) (รูปที่ 5) aerenchyma มีผลต่อการเพิ่มขึ้นของช่องว่างอากาศ aerenchyma ที่ขยายใหญ่จะช่วยลดแรงต้านของการเคลื่อนย้ายก๊าซภายในราก พืชปลูกที่สำคัญหลายชนิดได้แก่ ข้าวโพด ทานตะวัน ข้าวสาลี ข้าวบาร์เลย์ และมะเขือเทศเมื่ออยู่ในสภาวะน้ำท่วมขังนั้นจะมีการสร้าง aerenchyma ที่เซลล์รากทั้งสิ้น โดยข้าวโพด ทานตะวัน และข้าวสาลีจะมีความสามารถทนทานต่อสภาพที่ขาดออกซิเจนได้ดีกว่าข้าวบาร์เลย์และมะเขือเทศจึงมีการสร้าง aerenchyma ที่มากกว่า (Huang et al., 1994; Peter et al., 1969) และยังพบว่ามีความแตกต่างของความสามารถในการทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังภายในพืชชนิดเดียวกัน โดยมีความแตกต่างของ aerenchyma ที่เซลล์ราก (Getachew, 1996; Wondimagegne et al., 1992)



ภาพที่ 5. ภาพตัดขวางของรากข้าวโพดในการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของรากเพื่อการซึมผ่านของออกซิเจน ภาพซ้ายมือรากที่อยู่ในสภาพที่มีก๊าซออกซิเจนปกติ ภาพขวามือรากที่อยู่ในสภาพขาดก๊าซออกซิเจน เกิด aerenchyma ในชั้น cortex (Lincoln, 1991)

เมื่อ aerenchyma ปรากฏขึ้นจะทำให้ความต้องการออกซิเจนต่อหนึ่งหน่วยปริมาตรของรากลดลง เนื่องจากความหนาแน่นเซลล์ที่หายใจในชั้น cortex ต่ำ ด้วยเหตุนี้พืชที่มี aerenchyma ในรากจะมีพื้นที่ผิวของรากที่มากขึ้นในขณะที่มีความต้องการในการหายใจที่ต่ำลง นอกจากนี้ aerenchyma ยังช่วยในการเพิ่มขึ้นของการซึมผ่านออกซิเจนจากบรรยากาศลงสู่รากและซึมออกของก๊าซชนิดอื่นๆจากรากเข้าสู่ดินโดยการสร้าง aerated sheath รอบๆราก ก๊าซชนิดอื่นๆเช่น carbon dioxide, methane (Dacey and Klug, 1979) และ dinitrogen ซึ่งสามารถเคลื่อนย้ายผ่านทาง aerenchyma (Ueckert et al,1990) ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกเคลื่อนย้ายใน aerenchyma จะถูกแสดงถึงการสังเคราะห์แสงรวมที่สูงขึ้นใน *Typha latifolia* เนื่องจาก chloroplasts ในชั้น cortex สามารถที่ใช้ก๊าซจาก aerenchyma ที่เกิดขึ้นที่ใบมาใช้สำหรับการสังเคราะห์แสง (Constable and Longstreth, 1994)

ข. การทนทานโดยการปรับตัวของขบวนการเมตาโบลิซึม (Tolerance by metabolic adaptation)

เมื่อเกิดสภาวะน้ำท่วมขังจะเปลี่ยนการหายใจแบบใช้ออกซิเจน (aerobic respiration) ไปเป็นการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) ความสามารถในการผลิตพลังงานลดลงอย่างรุนแรง จึงมีความต้องการสำรองคาร์โบไฮเดรตจำนวนมาก และการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจนยังได้ผลผลิตสุดท้ายที่เป็นอันตรายและเป็นสาเหตุทำให้ cytoplasmic มีความเป็นกรดมากขึ้น ในขบวนการหมักที่เพิ่มขึ้นอย่างรุนแรงส่งผลทำให้ความเข้มข้นของ ethanol เพิ่มสูงขึ้น สำหรับรากพืชที่มีความทนทานต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้นยังจะสามารถมีชีวิตอยู่รอดได้ โดยเซลล์ของรากสามารถที่จะเก็บรักษาความเข้มข้นของ ethanol ที่ระดับความทนทาน นอกจากนั้นยังสามารถที่จะผลิต ATP ที่เพียงพอที่รักษาการทำงานของเซลล์ได้ ส่วนของพืชที่อยู่ใต้ดินความเข้มข้นของ ethanol จะไม่ถึงระดับความเข้มข้นที่เป็นพิษในดินที่ขาดออกซิเจน เนื่องจากช่องว่างของเนื้อเยื่อจะปลดปล่อย ethanol ได้ง่ายลงสู่น้ำรอบๆราก

มีการปรับตัวสองลักษณะที่สามารถชดเชยต่อผลผลิตสุดท้ายที่เป็นพิษคือ พืชสามารถที่จะหลีกเลี่ยงการผลิต ethanol โดย glycolytic pathway คือการใช้ alternative glycolytic pathway ที่ให้ผลผลิตสุดท้ายตัวอื่นที่ไม่ใช่ ethanol พืชสามารถใช้ประโยชน์ fermentation pathway ต่างๆที่มีความแตกต่างกันที่รีดิวส์ NADH ไปเป็น NAD^+ ผลผลิตสุดท้ายสามารถที่จะเป็น lactate, malate, succinate หรือ ethanol alanine สามารถที่จะเป็นผลผลิตสุดท้ายของขบวนการหมักด้วยเช่นกันโดยปราศจากการผลิต ethanol แต่ NADH จะไม่ถูกออกซิไดซ์ไปเป็น

NAD^+ ในบางครั้งผลผลิตสุดท้ายของการหายใจแบบ anaerobic บางส่วนขึ้นอยู่กับค่า pH ที่ค่า pH สูงกว่าความเป็นกลาง การหมัก lactate จะเด่น ซึ่งทำให้ค่า pH ลดลง การหมัก ethanol ก็จะถูกชักนำ มีเอนไซม์อยู่สองชนิดที่สำคัญสำหรับเปลี่ยน pyluvate ไปเป็น ethanol เอ็นไซม์ pyluvate decarboxylase (PDC) จะเปลี่ยน pyluvate ไปเป็น acetaldehyde และเอ็นไซม์ alcohol dehydrogenase (ADH) จะเปลี่ยน acetaldehyde ไปเป็น ethanol กลุ่มพืชที่ทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังจะมี activity ของ ADH และ PCD ต่ำกว่าในกลุ่มที่อ่อนแอหรือพืชที่ทนทานจะมีการสะสมของ alcohol dehydrogenase และ pyruvate decarboxylase ซึ่งการสะสมของเอ็นไซม์ alcohol dehydrogenase, pyruvate decarboxylase และปริมาณของเอ็นไซม์ที่พบในพืชแต่ละชนิดนั้นสามารถที่จะใช้เป็นตัวบ่งชี้ถึงการทนทานของพืชที่มีต่อสภาวะของน้ำท่วมได้เป็นอย่างดี แต่วิธีดังกล่าวจะเสียเวลาและมีค่าใช้จ่ายที่สูง (Christine and Mary ,1994) ภายใต้สภาพความเป็นกรด ADH จะถูกกระตุ้น ถ้าปริมาณของ ADH ถูกทำให้ลดลงในรากที่ขาดออกซิเจนซึ่งจะเป็นตัวทำให้มีเกิดการหมักให้ได้ผลผลิตสุดท้ายตัวอื่นที่ไม่ใช่ ethanol ความเสียเปรียบของการใช้ alternative fermentation pathway คือมีประสิทธิภาพในการออกซิไดซ์ NADH ที่ต่ำกว่า ethanol fermentation เพราะฉะนั้น alternative fermentation pathway จะไปจำกัดการขาดประสิทธิภาพของขบวนการ glycolysis เปรียบเทียบกับ ethanolic fermentation ในความเป็นจริงภายใต้สภาวะที่ขาดออกซิเจน ADH genes หลายๆตัวถูกทำให้สูงขึ้นในพืชที่ทนทานและอ่อนแอต่อสภาพน้ำท่วมขัง โดยทั่วไปพืชที่ขึ้นอยู่ในน้ำท่วมขังชอบที่จะผลิต ethanol มากกว่าผลผลิตตัวอื่นๆ แต่อย่างไรก็ตามจะมีขบวนการเมตาโบลิซึมอื่นๆ หลายขบวนการเช่น การเคลื่อนย้ายของ ethanol ไปยังเนื้อเยื่อที่มีออกซิเจน การรั่วไหลของ ethanol สู่บริเวณรอบๆหรือการเคลื่อนย้าย ethanol ใน xylem ไปยังใบ ซึ่งเป็นการที่จะหลีกเลี่ยงการสะสม ethanol ในเนื้อเยื่อของราก กระบวนการเมตาโบลิซึมของพืชที่ทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมขังได้แก่พืช *Salix alba* นั้นจะมีการปลดปล่อย ethylene ออกทาง lenticel แต่ในสำหรับสปีชีส์ *Populus* ซึ่งอ่อนแอต่อสภาพน้ำท่วมขังจะไม่มีการปลดปล่อย ethylene ออกไป (Chirkova and Gutman ,1972)

การปรับตัวที่สองคือการต้านการการเพิ่มขึ้นของ ethanol ที่มากเกินไปที่เกี่ยวข้องกับ pH ของ cytosol ระหว่างที่เกิดสภาวะขาดออกซิเจน pH ของ cytosol จะลดต่ำลงซึ่งจะยับยั้ง lactate dehydrogenase (LDH) และจะกระตุ้น ADH นำไปสู่การผลิต ethanol แต่เพียงอย่างเดียว และถ้าค่า pH สามารถที่จะยังคงใกล้เคียงกับสภาพธรรมชาติ LDH ก็จะยังคงทำงานและมีการสร้าง ethanol ที่ต่ำ ในพืชที่มีความอ่อนแอต่อสภาพน้ำท่วมขัง pH ของ cytosol จะลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อรากอยู่ในสภาพ hypoxia หรือ anoxia การลดลงของค่า pH อย่างรวดเร็วใน cytosol ถูกเรียก

ว่า "acidosis" เป็นเหตุผลที่ว่าทำไมเซลล์พืชตายเมื่อเกิดน้ำท่วมขัง ในพืชที่ทนทานต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้นค่า pH ที่ลดลงจะถูกต่อต้านจากกระบวนการที่ทำให้เป็นด่าง (alkalinization) โดยการสร้าง α- aminobutylic acid การสะสมของ amides และสะสม argenine (amino acid) ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งของกระบวน alkalinization ของรากที่สภาวะขาดออกซิเจน (Crawford et al, 1994)

พืชชนิดที่ทนทานต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้นจะมีการเพิ่มปฏิกิริยาของเอ็นไซม์ nitrate reductase (NR) ในใบและราก ซึ่งสารประกอบไนเตรต (NO_3) จะเป็นตัวรับอิเล็คตรอนแทนออกซิเจน ในช่วงระยะเวลาที่เกิดการหายใจแบบ anaerobic (Garcia and Crawford, 1973) นอกจากนี้ในสภาพน้ำท่วมขังนั้น Kuo and Chen (1980) พบว่าในพันธุ์มะเขือเทศที่ต้านทานต่อสภาพที่มีน้ำท่วมนั้น จะมีการสะสมสารประกอบ proline ในรากที่มีปริมาณน้อยกว่าพวกที่ไม่ทน จากการศึกษาความทนทานของข้าวโพดต่อสภาวะน้ำท่วมขังพบว่า เมื่อให้ฮอร์โมน ABA (Abscisic Acid) กับข้าวโพดที่อยู่ในสภาวะน้ำท่วมนั้น จะชักนำให้พืชมีความสามารถทนทานต่อสภาวะน้ำท่วมได้มากขึ้น (Vantoai, 1993)

การหายใจแบบ anaerobic จะผลิต ATP ต่อหนึ่งหน่วยโมเลกุลน้อยมากเมื่อเปรียบเทียบกับการหายใจแบบ aerobic ดังนั้นคาร์โบไฮเดรตจำนวนมากที่พืชต้องการที่จะนำมาผลิต ATP ที่เพียงพอสำหรับให้เซลล์ยังคงทำงานในสภาพ anoxia หรือ hypoxia คาร์โบไฮเดรตจะถูกจัดแบ่งสำหรับการหายใจแบบ anaerobic จากแหล่งเก็บพลังงานหรือจากการเคลื่อนย้ายจากขบวนการสังเคราะห์แสงในใบ การเคลื่อนย้ายของคาร์โบไฮเดรตจะมีความอ่อนไหวต่อสภาพการขาดออกซิเจนโดยพืชจะไม่สามารถให้คาร์โบไฮเดรตที่มีความเข้มข้นสูงไหลผ่านไปทางรากระหว่างที่ถูกน้ำท่วมได้ พืชที่มีความสามารถในการปรับตัวจะสามารถกักเก็บคาร์โบไฮเดรตจำนวนมากในลำต้นใต้ดินเพื่อที่จะช่วยเหลือในการหายใจ แบบ anaerobic ได้ เมื่อเกิดสภาวะน้ำท่วมขังในไมโตคอนเดรียของพืชทุกชนิดจะมีการสูญเสียโครงสร้างภายในและมีการสะสมไขมันในเมทริกของไมโตคอนเดรียระหว่างที่เกิดน้ำท่วม ไขมันที่สะสมเพื่อที่จะออกซิไดซ์ NADH ไปเป็น NAD^+ โดยปราศจากการสังเคราะห์ของเอทานอล ดังนั้นจึงมีการไหลของคาร์โบไฮเดรตผ่านทางขบวนการ glycolysis ไปยังไขมัน ซึ่งมีการผลิต ATP ออกซิไดซ์ NADH แต่ไม่มีการผลิต ethanol การสร้างของไขมันเพื่อเป็นแหล่งสำรองพลังงานที่สำคัญเมื่อสภาวะน้ำท่วมขังสิ้นสุดลง

ผลกระทบของน้ำท่วมขังที่มีต่อองค์ประกอบผลผลิตของพืชชนิดต่างๆ

ในข้าวสาลี ข้าวบาร์เลย์ และข้าวโอ๊ต น้ำท่วมขังจะไปมีผลต่อการเจริญเติบโตและการหยั่งลึกของราก การสร้างหน่อและหน่อที่ให้รวง การออกดอกที่ล่าช้าออกไป (Watson et al., 1976 ; Sawit, 2001) ผลผลิตที่ลดลงของข้าวสาลีที่ถูกน้ำท่วมขังนั้นเนื่องจากการลดลงของจำนวนเมล็ดต่อรวง และน้ำหนัก 1000 เมล็ด (McDonald and Gardner, 1987 ; Cannell et al., 1978 ; Zhou et al. 1999 ; Musgrave and Ding., 1998; Luxmoore et al., 1973) สุทัด (2541) ยังพบว่าผลผลิตเมล็ดของข้าวสาลีที่ลดลงเกิดเนื่องจากการลดลงของน้ำหนักเมล็ดเท่านั้น แต่จำนวนรวงต่อตารางเมตร และจำนวนเมล็ดต่อรวงไม่เปลี่ยนแปลง ส่วนในข้าวโพดที่มีผลผลิตลดลงเนื่องจากมีจำนวนเมล็ดต่อฝักที่ลดลง (Lizaso and Ritchie, 1997) ข้าว (*Oryza sativa*) สภาพน้ำท่วมขังทำให้ไปลดจำนวนรวงต่อตารางเมตร แต่จะมีจะมีจำนวนเมล็ดต่อรวงเพิ่มขึ้น และไม่มีผลต่อน้ำหนัก 1000 เมล็ด (Singh and Bhattacharjee, 1988) ฝ้ายที่ถูกน้ำท่วมขัง 4-16 ชั่วโมงทำให้ผลผลิตของปุยฝ้ายลดลง 8% เนื่องจากจำนวนเมล็ดต่อตารางเมตรที่ลดลง แต่สภาพน้ำท่วมขังจะไม่มีผลต่อพื้นที่ใบ ความสูง น้ำหนักแห้ง และขนาดของเมล็ด (Hodgson and Chan, 1982) Rapeseed (*Brassica napus L.*) น้ำท่วมขังเป็นเวลาเพียง 3 วันส่งผลทำให้ผลผลิตลดลง ซึ่งพบว่าจำนวนเมล็ดต่อต้นและน้ำหนักต่อเมล็ดลดลง รวมถึงปริมาณน้ำมันในเมล็ดที่ลดลง (Flavio et al., 1996) นอกจากผลผลิตในข้าวฟ่างที่ถูกน้ำท่วมขังจะลดลงแล้ว ยังส่งผลทำให้พื้นที่ใบและความสูงลดลงอีกด้วย (Zolezzi et al., 1978)