บทที่ 2
ตรวจเอกสาร

โบรอนในดินและความเป็นประโยชน์

โบรอนในดินมักอยู่ในรูปของกรดบอริก $B(OH)_3$ เนื่องจากเป็นโมเลกุลไม่มีประจุ โบรอนจึงเกิดการสูญเสียไปจากดินได้ง่าย โดยการชะล้างของน้ำฝนและน้ำชลประทาน (Gupta, 1979) ดินในแต่ละพื้นที่มีปริมาณโบรอนแตกต่างกัน โดยทั่วไปดินมีปริมาณโบรอนทั้งหมดประมาณ 2 – 100 ppm (Swaine, 1955) ในจำนวนนี้มีโบรอนที่เป็นประโยชน์ต่อพืชเพียง 0.38 – 4.67 ppm (ยงยุทธ, 2535) สำหรับดินในเขตร้อนชื้น จะมีโบรอนประมาณ 0.1 – 3.0 ppm (Flemming, 1980) ปัจจัยที่กระทบต่อความเป็นประโยชน์ของโบรอนคือ ความเป็นกรด – เบส เนื้อดิน ปริมาณอินทรีย์วัตถุในดิน ปริมาณน้ำฝน อุณหภูมิและความชื้นในดิน โดยความเป็นประโยชน์ของโบรอนจะลดลงเมื่อ pH ของดินสูงขึ้น (Keren and Bingham, 1985) การขาดน้ำ และการเกิดน้ำขัง ทำให้ความเป็นประโยชน์ของโบรอนต่อพืชลดลง ส่งผลให้ข้าวสาลีแสดงอาการเป็นหมันรุนแรงขึ้น (Pant et al., 1998; สุทัด, 2541) เนื้อดินละเอียดมีโบรอนทั้งหมดมากกว่าดินเนื้อหยาบ (ยงยุทธ, 2535) แต่พืชสามารถใช้โบรอนจากดินเนื้อหยาบได้ง่ายกว่าในดินเนื้อละเอียด เนื่องจากดินเนื้อละเอียดดูดยึดโบรอนมากกว่าดินเนื้อหยาบ Bennett and Mathias (1973) พบว่าเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น โบรอนที่เป็นประโยชน์ต่อพืชเพิ่มมากขึ้นเนื่องจากการตรึงโบรอนในดินลดลง และเมื่อความชื้นดินต่ำ ทำให้พืชขาดโบรอน เนื่องจากการเคลื่อนที่ของโบรอนในดินลดลง (Scott et al., 1975)

โบรอนกับการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบและการสืบพันธุ์

โบรอนมีบทบาทสำคัญต่อขบวนการทางสรีระวิทยา ทั้งในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ และการเจริญทางด้านการสืบพันธุ์ ในด้านการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ โบรอนมีบทบาทเกี่ยวข้องกับผนังเซลล์ การเจริญทั้งด้านการแบ่งเซลล์และขยายตัวของเซลล์ (Loomis and Durst, 1992) การขาดโบรอนทำให้การแบ่งตัวของเซลล์ปลายรากช้าลง เนื่องจากเซลล์ปลายรากมีผนังหนาขึ้นทำให้สูญเสียความสามารถในการขยายตัวและแบ่งตัวของเซลล์ไป (Cohen and Lepper, 1977) และยังมีผลทำให้การพัฒนาของเซลล์ท่อน้ำท่ออาหารผิดปกติไป (Spurr, 1957) นอกจากนี้ Kirk and Loneragan (1988) พบว่า การขาดโบรอนทำให้การขยายตัวของใบลดลง และใบมีขนาดลดลง หรือใบมีการขยายตัวไม่เท่ากันทำให้ใบมีรูปร่างที่ผิดปกติไป การขาดโบรอน

ในข้าวสาลีไม่มีผลต่อการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (Jamjod and Rerkasem, 1997) แต่การขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์มีผลต่อการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ โดยมีผลทำให้น้ำหนักฟางลดลง (Jamjod and Rerkasem, 1999)

ในด้านการเจริญทางด้านการสืบพันธุ์ โบรอนมีผลต่อการเกิดดอก การพัฒนาของเกสรตัวผู้ เกสรตัวเมีย การผสมเกสรและการสร้างผล (Marschner, 1995) และพบว่าในข้าวสาลีการขาดโบรอน ทำให้เกสรตัวผู้ฝ่อ ละอองเรณูมีปริมาณแป้งต่ำ และไม่สมบูรณ์ เป็นผลให้ไม่ติดเมล็ด โดยในข้าวสาลีพบว่าเกสรตัวผู้มีความต้องการโบรอนมากกว่าเกสรตัวเมีย แสดงโดยค่า critical deficiency concentration (CDC) ในเกสรตัวผู้ต้องการโบรอน 10 mg B kg^{-1} เปรียบเทียบกับเกสรตัวเมียต้องการโบรอน 8 mg B kg^{-1} (Rerkasem et al., 1997) โดยโบรอนมีผลต่อการงอกของละอองเรณู และการยืดยาวของหลอดละอองเรณู ในข้าวบาร์เลย์พบว่าการขาดโบรอนทำให้เกิดความผิดปกติของละอองเกสรตัวผู้ เกิดการบวมของรังไข่ และรวงมีลักษณะโปร่งแสง (Simojoki, 1972) โดยพบว่าอาการจะรุนแรงมากในหน่อมากกว่าบนต้นหลัก ทำให้การติดเมล็ดลดลง (Jamjod and Rerkasem, 1999)

สมรรถภาพการใช้โบรอนในพืช

พืชแต่ละชนิดที่มีสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหารต่างกัน โดยอาจมีสาเหตุมาจากกลไกการดูด การลำเลียง และการนำไปใช้ภายในต้นแตกต่างกันหรืออย่างใดอย่างหนึ่ง ซึ่งความแตกต่างทางพันธุกรรมของพืชย่อมมีผลต่อสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหารในพืชแต่ละชนิดด้วย (Marschner, 1995) ในทางพืชไร่ Graham (1984) ได้ให้คำจำกัดความของสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหาร โดยใช้ความแตกต่างของอัตราการเจริญเติบโตหรือผลผลิตที่ได้เมื่อปลูกในดินที่ขาดธาตุอาหารเปรียบเทียบกับพันธุ์มาตรฐานหรือเมื่อปลูกในสภาพดินที่ไม่ขาดธาตุอาหาร โดยไม่คำนึงถึงกลไกที่เกี่ยวข้อง และพบว่ามีรายงานหลายชิ้นที่ศึกษาการตอบสนองของพันธุ์ต่อระดับโบรอนโดยใช้คำจำกัดความของสมรรถภาพตามทางพืชไร่ โดยสามารถเปรียบเทียบผลผลิตหรือเปอร์เซ็นต์ผลผลิตที่ลดลงเมื่อพืชนั้นปลูกในดินที่มีโบรอนต่ำ (Rerkasem and Jamjod, 1997b)

ความหลากหลายทางพันธุกรรมต่อสมรรถภาพการใช้โบรอนในพืช

การตอบสนองต่อโบรอนในพืชแต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน เนื่องจากพืชมีสมรรถภาพในการใช้โบรอนต่างกัน ในพืชใบเลี้ยงคู่มีอัตราการสะสมโบรอนจากดินสูงกว่าในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวเมื่อปลูกในดินชนิดเดียวกัน พืชใบเลี้ยงคู่เช่น ยาสูบมีโบรอนในใบ 29 mg B kg^{-1} ในใบแครอทมีโบรอน 75 mg B kg^{-1} ขณะที่พืชใบเลี้ยงเดี่ยวเช่น ข้าวสาลีมีโบรอนในใบเพียง 6 mg B kg^{-1} และในใบข้าว

โพดมีโบรอน 9 mg B kg^{-1} (Gupta, 1979) และเมื่อเปรียบเทียบระหว่างพืชใบเลี้ยงคู่ พบว่าระดับโบรอนในเนื้อเยื่อมีความแตกต่างกัน โดยฝ้ายมีโบรอนในเนื้อเยื่อ 20 – 80 mg B kg^{-1} และ 30 – 80 mg B kg^{-1} ในอัลฟาฟา ส่วนพืชใบเลี้ยงเดี่ยว ข้าวสาลีมีโบรอนในเนื้อเยื่อ 5-9 mg B kg^{-1} และ 6-12 mg B kg^{-1} ในข้าวไรน์ (Bergmann, 1992) นอกจากนั้นยังพบว่าพืชภายใน species เดียวกันยังมีสมรรถภาพในการ ใช้โบรอนได้แตกต่างกัน Rerkasem and Jamjod (1997a) ได้แบ่งกลุ่มข้าวสาลีตามสมรรถภาพการใช้โบรอนได้อย่างน้อย 5 กลุ่ม คือ สูงมาก มาก สูงปานกลาง ต่ำ และต่ำมาก โดยพบว่าพันธุ์ที่มีสมรรถภาพการใช้โบรอนต่ำและต่ำมาก เมื่อปลูกในสภาพขาดโบรอนจะไม่ติดเมล็ด ขณะที่พันธุ์ที่มีสมรรถภาพสูงมาก จะติดเมล็ดเป็นปกติ ในทุกๆ ระดับโบรอน Jamjod and Rerkasem (1999) ศึกษาความแตกต่างทางพันธุกรรมในการตอบสนองต่อระดับโบรอนในข้าวบาร์เลย์จำนวน 21 สายพันธุ์ สามารถแบ่งกลุ่มตามสมรรถภาพการใช้โบรอนได้ 5 กลุ่ม เช่นเดียวกันกับข้าวสาลี โดยการตอบสนองต่อการขาดโบรอนในข้าวบาร์เลย์ ตอบสนองในด้าน จำนวนเมล็ดต่อรวง, จำนวนช่อดอกต่อรวง, ดัชนีการติดเมล็ด และผลผลิต จำเนียร (2544) พบความแตกต่างระหว่างข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์ในการตอบสนองต่อการขาดโบรอน พบว่าการขาดโบรอนในข้าวสาลีทำให้การติดเมล็ดลดลงส่วนในข้าวบาร์เลย์นอกจากทำให้การติดเมล็ดลดลงแล้ว ยังมีผลทำให้จำนวนช่อดอกย่อยต่อรวงลดลงอีกด้วย

การประเมินสมรรถภาพการใช้โบรอนในพืช

การประเมินระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนในดินของธัญพืชเมืองหนาว วัดโดยใช้ดัชนีการติดเมล็ด (Grain Set Index, GSI%) โดย Rerkasem and Jamjod (1997a) ได้แบ่งกลุ่มข้าวสาลีตามสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนในสภาพขาดโบรอน ตามค่า GSI% ได้อย่างน้อย 5 กลุ่ม คือ B efficient (GSI > 85%, E), Moderately B Efficient (GSI 71-85%, ME), Moderately B Inefficient (GSI 51–70%, MI), B Inefficient (GSI 21-50%, I) และ very B inefficient (GSI 0-20%, VI) โดยค่า GSI% คำนวณจากเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดจากดอกข้างสองดอก (basal florets) ของแต่ละช่อดอกย่อย (spikelet) บริเวณกลางรวง จำนวน 10 ช่อดอกย่อย

ในข้าวบาร์เลย์สามารถแบ่งกลุ่มตามสมรรถภาพการดูดใช้โบรอนในสภาพขาดโบรอนตามค่า Barley Grain Set Index (BGSI%) ได้ 5 กลุ่ม คือ B efficient (BGSI 81-100%, E), Moderately B Efficient (BGSI 61-80%, ME), Moderately B Inefficient (BGSI 41-60%, MI), B Inefficient (BGSI 21-40%, I) และ very B inefficient (GSI 0-20%, VI) โดยค่า BGSI% คำนวณได้ 2 แบบ คือ คำนวณได้จากเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดจากดอกกลางของแต่ละช่อดอกย่อย

บริเวณกลางรวง จำนวน 10 ช่อดอกย่อย ในข้าวบาร์เลย์ชนิด 2 แถว และ คำนวณได้จากเปอร์เซ็นต์การติดเมล็ดจากดอกกลางของแต่ละช่อดอกย่อยบริเวณกลางรวงจำนวน 10 ช่อดอกย่อย ในข้าวบาร์เลย์ชนิด 6 แถว (Jamjod and Rerkasem, 1999)

การควบคุมทางพันธุกรรมของสมรรถภาพการใช้โบรอน

จากการศึกษาลักษณะการควบคุมทางพันธุกรรมของธาตุอาหารอื่น พบว่ามีการควบคุมทางพันธุกรรมที่แตกต่างกันตามชนิดของพืช และธาตุอาหารแต่ละชนิด ในลักษณะทนทานต่อระดับการขาดฟอสฟอรัสของข้าวโพดมีพฤติกรรมการแสดงออกของยีนแบบบวกสะสม (Da Silva et al., 1993) และใน white clover พบว่าลักษณะการตอบสนองต่อความเป็นพิษของฟอสฟอรัสถูกควบคุมด้วยยีนเด่น โดยลักษณะการตอบสนองต่อการขาดฟอสฟอรัสถูกควบคุมด้วยยีนด้อย (Caradus et al., 1993) ลักษณะทนทานต่ออลูมิเนียมในข้าวสาลี ถูกถ่ายทอดโดยยีน 1 ยีน และยีนมีพฤติกรรมการแสดงออกของยีนแบบข่มไม่สมบูรณ์ (Wheeler et al., 1993) โดยการที่พืชแต่ละชนิดมีสมรรถภาพการใช้ธาตุอาหารต่างกันต่างกัน เนื่องจากมีการควบคุมทางพันธุกรรมที่แตกต่างกัน จากรายงานพบว่าข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์มีการตอบสนองต่อการขาดโบรอนแตกต่างกัน (Jamjod et al., 1993; Rerkasem and Jamjod, 1997a; Jamjod and Rerkasem, 1999) ซึ่งการจะทราบถึงการควบคุมทางพันธุกรรมของสมรรถภาพการใช้โบรอนของพันธุ์พืชแต่ละชนิด สามารถศึกษาได้จากพฤติกรรมการแสดงออกของยีน (gene action) ที่ควบคุมสมรรถภาพการใช้โบรอนจากลูกผสมชั่วแรก (F_1) ของพันธุ์พืชแต่ละชนิดนั้น นอกจากนี้แล้วความแปรปรวนทางพันธุกรรมของพืชนอกจากเกิดขึ้นโดยพฤติกรรมของยีนแล้วยังเกิดจากจำนวนยีนที่เกี่ยวข้องด้วย การทราบจำนวนยีนที่ควบคุมทำให้สามารถกำหนดจำนวนประชากรในชั่วที่จะทำการคัดเลือกให้มีจำนวนมากพอได้ เพื่อให้ลักษณะที่ต้องการปรากฏออกมา

ในการศึกษายีนหลักที่ควบคุมลักษณะความทนทาน ในข้าวสาลี (*Triticum aestivum* L.) ต่อสภาพความเป็นพิษของโบรอนในดิน Paull et al. (1991) พบว่ายีนมีพฤติกรรมของยีนแบบข่มเพียงบางส่วน (partially dominant) ลูก F_1 มีความทนทานที่ใกล้เคียงพันธุ์พ่อแม่ที่เป็นพันธุ์ทนในสภาพโบรอนเป็นพิษเล็กน้อย ในระดับโบรอนเป็นพิษสูงๆ ลูก F_1 มีความทนทานอยู่กึ่งกลางระหว่างพันธุ์พ่อแม่ โดยยีนที่ควบคุมความทนทานต่อสภาพความเข้มข้นของโบรอน ถูกควบคุมด้วย 3 gene คือ Bo1 , Bo2 และ Bo3 และยีนนี้อยู่บนโครโมโซมแท่งที่ 4 และแท่งที่ 7 โดยเมื่อดูความสามารถในการรวมตัวของยีน ในการตอบสนองต่อระดับการขาดโบรอนในข้าวสาลี พบว่ายีนที่ควบคุมลักษณะการตอบสนองต่อระดับการขาดโบรอน มีพฤติกรรมการแสดงออกของยีนเป็น

แบบบวกสะสม (additive) และ แบบข่ม (dominant) (Jamjod et al., 1993) ในการตอบสนองของประชากรข้าวสาลีที่มีการกระจายตัวทางพันธุกรรมต่อการขาดโบรอน พบว่ายีนมีพฤติกรรมแบบข่มสมบูรณ์ โดยยีนที่ควบคุมลักษณะสมรรถภาพการใช้โบรอนสูงเป็นยีนเด่น ส่วนยีนที่ควบคุมลักษณะสมรรถภาพการใช้โบรอนต่ำเป็นยีนด้อย และถูกควบคุมด้วยยีนจำนวน 2 คู่ (สุภาวดี, 2543) ในข้าวบาร์เลย์การศึกษาการตอบสนองของลูก F_1 ต่อระดับการขาดโบรอน พบว่าที่ระดับ B 0 μM ลูก F_1 ที่ได้จากการผสมระหว่างพันธุ์ทนทาน (E) กับพันธุ์ไม่ทนปานกลาง (MI) ยีนที่ควบคุมลักษณะการตอบสนองต่อระดับการขาดโบรอน มีพฤติกรรมการแสดงออกของยีนเป็นแบบข่มสมบูรณ์ และที่ระดับ B 0 μM ลูก F_1 ที่ได้จากการผสมระหว่างพันธุ์ทนทาน (E) กับพันธุ์ไม่ทนทาน (I) ยีนถูกควบคุมด้วยยีนแบบบวกสะสม ในทางตรงกันข้าม ลูก F_1 ที่ได้จากการผสมระหว่างพันธุ์ทนทาน (E) กับพันธุ์ไม่ทนทานมาก (VI) ยีนที่ควบคุมความไม่มีสมรรถภาพการใช้โบรอนมีพฤติกรรมแบบข่มสมบูรณ์ (ศันสนีย์ และเบญจวรรณ, 2543) และในการศึกษาความทนทานต่อการขาดโบรอนในทานตะวัน พบว่าพฤติกรรมการแสดงออกของยีนเป็นแบบบวกสะสม (additive) หรือบวกสะสมจากยีนต่างตำแหน่งกัน (additive epistatic gene action) (Blamey et al., 1984)