บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

1. ความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในดิน

ธาตุเหล็กที่อยู่ในดินมีอยู่สองส่วนคือ เหล็กในสารประกอบที่ซับซ้อนและละลายยาก เช่น แร่ไพรอกซีน แอมพิโบล ไลมอไนต์ และฮีมาไทต์ เป็นสารประกอบที่ละลายยากจึงอยู่ในรูปที่ไม่เป็นประโยชน์ต่อพืช และเหล็กในรูปที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้มาก มีอยู่ 2 รูปได้แก่ เฟอรัสไอออน (Fe^{2+}) และเฟอริกไอออน (Fe^{3+}) (Ponnamperuman, 1972) ในสารละลายดินหรือที่แลกเปลี่ยนได้ (exchangeable Fe) รวมไปถึงเหล็กคีเลตซึ่งเกิดจากปฏิกิริยาระหว่างเหล็กไอออนกับสารคีเลตธรรมชาติ เช่น กรอฮิวมิก (humic acid) ในดินทั่วไปจะมีเหล็กอยู่ตั้งแต่ 1-20 เปอร์เซ็นต์ แต่ว่าความเข้มข้นในพืชมีเพียง 0.005 เปอร์เซ็นต์ เท่านั้น (Graham and Welch, 2000) ซึ่งพืชสามารถดูดใช้ได้มากหรือน้อยขึ้นอยู่กับปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อปริมาณความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในดิน

ในสภาพดินนาที่มีน้ำขัง ธาตุเหล็กที่อยู่ในรูปอนุมูลเฟอร์ริก หรือ Ferric ion (Fe^{3+}) ซึ่งไม่ละลายน้ำ หรือพืชนำไปใช้ประโยชน์ไม่ได้ จะถูกรีดิวซ์ให้เป็นอนุมูลเฟอร์รัส หรือ Ferrous ion (Fe^{2+}) ซึ่งละลายน้ำและพืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ ซึ่งออกไซด์ของเหล็กในดินประมาณ 50 % จะถูกรีดิวซ์ออกมาในระยะเวลาเพียง 2-3 สัปดาห์ ขึ้นกับสภาพแวดล้อมของดิน (Mandal, 1960 และ Takkar, 1969) ในการสำรวจดินที่ค่อนข้างเป็นกรด และมีอินทรียวัตถุสูงที่อยู่ในสภาพที่ขังน้ำจะมีธาตุเหล็กที่เป็นประโยชน์อยู่ในดินประมาณ 600 ส่วนในล้านส่วน แต่หลังจากที่เอาน้ำออกให้แห้งประมาณ 3 สัปดาห์ พบว่าปริมาณความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในดินจะลดลงเหลือเพียงแค่ 50-100 ส่วนในล้านส่วนเท่านั้น (Ponnamperuman, 1972) และอาจลดลงได้ถึง 20 ส่วนในล้านส่วนถ้าในสภาพดินดังกล่าวเป็นดินด่าง (Cho and Ponnamperuman, 1971) ในสภาพน้ำขังจะมีปริมาณออกซิเจนต่ำหรือขาดออกซิเจนในดินมีผลทำให้ Fe^{3+} ถูกรีดิวซ์ให้อยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ แต่ถ้าอยู่ในสภาพปกติจะถูกออกซิไดซ์เป็น Fe^{3+} ซึ่งไม่สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ (Bientfait et al., 1983)ขบวนการรีดักชันของสารประกอบพวก Fe^{3+} และปริมาณของ Fe^{2+} จะมีความสัมพันธ์อย่างมากกับ Eh และpH (Ponnamperuman, 1972)

สภาพความเป็นกรดและด่างของดินก็มีผลต่อปริมาณความเข้มข้นของธาตุเหล็กในดิน พบว่าถ้าความเป็นกรดด่างของดินเพิ่มขึ้นเพียงแค่หนึ่งหน่วย ส่งผลให้ปริมาณความเข้มข้นของธาตุเหล็กในดินลดลงถึง 1000 ส่วนในล้านส่วน (Linsay, 1979) ในดินที่มีความเป็นกรดด่างสูง (alkaline soils) ความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในดินจะลดลง ดังงานทดลองที่มีการค้นพบว่าการปลูกข้าว

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

ในที่ที่มีความเป็นกรดด่างมากกว่า 6 จะพบอาการขาดธาตุเหล็กในต้นข้าวทันทีก่อนธาตุอื่น ๆ (Fageria *et al*., 1990) แต่ถ้าความเป็นกรดด่างลดลงถึง 4 มีผลทำให้เฟอริกไอออน เพิ่มขึ้นถึง 1000 เท่า (Ying *et al*., 1994) อย่างไรก็ตามในดินที่มีความเป็นกรดด่างต่ำ H^+ ในสารละลาย จะเป็นตัวกระตุ้น reduces system ของ Plasma membrane ซึ่งมีผลให้ $Fe(OH)^-_4$ และ $Fe(OH)^+_2$ แตกตัวอยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืช แต่การขับ H^+ จะถูกยับยั้ง ถ้าในสภาพดินมีความเป็นกรดด่างสูง หรือมีปูน bicarbonate (Romheld , 1987) ในดินที่ต่างชนิดกันมีผลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กเช่นกัน ทั้งนี้เพราะมีอินทรียวัตถุต่างกัน ทำให้การสลายตัวของกรดอินทรีย์ชนิดต่าง ๆ ออกมาไม่เท่ากัน จึงทำให้ความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กแตกต่างกัน (อภิรดี 2534) นอกจากนี้กิจกรรมของจุลินทรีย์ ในดิน ส่วนมากเป็นกลุ่มที่ใช้ออกซิเจน(aerobic) และกลุ่มไม่ใช้ออกซิเจนที่ปรับได้(facultive anaerobic microorganisms) สามารถสังเคราะห์สารซิเดโรฟอร์ (siderophores) และขับออกมา ซึ่งสารนี้มีความจำเพาะเจาะจงต่อเหล็กอย่างสูง จึงรวมตัวกับเฟอริกไอออนได้คีเลตที่เป็นประโยชน์ต่อพืช (ยงยุทธ์ 2546) พวกแบคทีเรีย เช่น Thiobacillus ferrooxidans และ T. thiooxidans เป็นตัวจำกัดอัตรา oxidation ของเหล็ก pyrite (Wainwright, 1984) โดยสรุปแล้วพบว่าปัจจัยที่สำคัญที่สุดที่มีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุเหล็กในดินได้แก่ สภาพความเป็นกรดด่างของดิน ศักยภาพของรีดอกซ์ในดิน ความสามารถในการแลกเปลี่ยนประจุในดินนั้นๆ กิจกรรมของจุลินทรีย์ในดิน โครงสร้างของดินนั้น และปริมาณน้ำที่อยู่ในดิน (Cho and Ponnamperuman, 1971)

2. บทบาทและหน้าที่ของธาตุเหล็กในพืช

ธาตุเหล็กมีบทบาทที่สำคัญเป็นอย่างมากในพืชโดยเฉพาะอย่างยิ่งในกระบวนการสร้างพลังงานของพืช และในกระบวนการรีดอกซ์หลาย ๆ กระบวนการ โดยที่เหล็กจะเป็นองค์ประกอบของโปรตีน ในส่วนของไซโตโครม b_6, ไซโตโครม f ซึ่งมีบทบาทสำคัญในระบบรีดอกของคลอโรพลาสต์ในการเริ่มต้นขบวนการสังเคราะห์แสง ซึ่งมีบทบาทในการเคลื่อนที่อิเล็คตรอนของระบบแสง II (photosystem II) เป็นตัวส่ง-รับอิเล็คตรอน โดยการเปลี่ยนรูปไปมาระหว่างเฟอรัสไอออนกับเฟอริกไอออน และการสังเคราะห์ ATP ซึ่งอยู่ในไมโตคอนเดรีย และเป็นตัวกลางสำคัญในกระบวนการหายใจของพืช โดยธาตุเหล็กจะมีบทบาทในพืชทั้งในรูปของฮีม (Heme) และนันฮีม (Non-heme) โดยพบว่าร้อยละ 9 ของธาตุเหล็กที่สะสมอยู่ที่ใบพืชนั้นอยู่ในรูปนันฮีม (Hewitt, 1983) ส่วนเหล็กในรูปของนันฮีมจะพบประมาณ ร้อยละ 19 โดยจะพบในส่วนของเฟอริดอกซินไทด์ลาคอย และไมโตรคอนเดรียล ส่วนปริมาณที่เหลือของธาตุเหล็กในพืชจะสะสมอยู่ในรูปของเฟอริติน (Hevitt, 1983) โดยธาตุเหล็กในรูปนี้โดยส่วนมากจะสะสมอยู่ในส่วนของคลอโรพลาสต์ ซึ่งธาตุเหล็กเหล่านี้จะมีบทบาทสำคัญมากในกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช โดยเฉพาะธาตุเหล็กที่มีอยู่ในรูปของไอออนซัลเฟอร์โปรตีน (Marschner, 1995) เมื่อพืชได้รับธาตุเหล็กไม่เพียงพอจะทำให้เกิดสภาวะพร่องคลอโรฟิลล์ของใบพืชปรากฏ เรียกว่า chlorosis เนื่องจาก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

เหล็กเป็นธาตุที่เคลื่อนที่ได้ยากในพืชจึงเกิดที่ใบอ่อนก่อน บทบาทหน้าที่สำคัญที่สุดของธาตุเหล็กในพืชชั้นสูงทุกชนิดคือเป็นส่วนประกอบของกระบวนการทางชีวเคมีในกระบวนการรีดอกซ์ ยกตัวอย่างเช่น กระบวนการการถ่ายเทอิเลคตรอนทั้งในกระบวนการสังเคราะห์แสงและกระบวนการหายใจ (Halliwell and Gutteridge, 1986) การกระตุ้นเอนไซม์ (Marschner, 1995) การถ่ายนำพาออกซิเจนเข้าไปสู่กระบวนการตรึงไนโตรเจนของแบคทีเรียชนิดหนึ่งในรากถั่ว (Werner et al., 1981)

3. การเคลื่อนย้ายของธาตุเหล็กจากดินไปสู่พืช และในต้น

3.1 การขนส่งธาตุเหล็กของพืชในระยะสั้น(Short distance transport)

3.1.1 จากสารละลายภายนอกเข้าสู่ผนังเซลล์ (From External Solution into the Cell Wall)

สารละลายเหล็กเคลื่อนที่จากสารละลายในดินภายนอก ผ่านเข้าสู่ผนังเซลล์ (cell wall) และช่องว่างระหว่างเซลล์ (intercellular spaces) เข้ามาภายในเซลล์ราก เป็นการเคลื่อนย้ายโดยวิธีการแพร่(diffusion) หรือ การไหลเป็นกลุ่มก้อน (mass flow) ซึ่งเซลล์จะมีอันตรกิริยา (interaction) ต่อสารเหล่านั้นในลักษณะที่ส่งเสริมให้เคลื่อนย้ายได้เร็วขึ้น หรือชะลอให้เคลื่อนย้ายไปยังเยื่อหุ้มเซลล์ช้าลงก็ได้ (Marschner, 1995) ผนังเซลล์ปฐมภูมิ (primary cell walls) ประกอบด้วยโครงข่ายของเซลลูโลส (cellulose) เฮมิเซลลูโลส (hemicellulose) (รวมทั้งเพกทิน) และ ไกลโคโปรตีน (Cassab and Varner, 1988) โครงข่ายข้างต้นมีช่องภายในสองประเภท คือ ช่องว่างระหว่างเส้นใยฝอย (interfibrillar space) ซึ่งมีขนาดเล็ก และช่องว่างระหว่างเซลล์ (intercellular space) ซึ่งมีขนาดใหญ่ โดยที่ขนาดของช่องว่างระหว่างเซลล์ที่ใหญ่ที่สุดประมาณ 5.0 นาโนเมตร (Carpita *et al*., 1979) คาดว่าช่องเหล่านี้จะเป็นตัวจำกัดในการเคลื่อนย้ายของเหล็กไอออนในช่องเสรี ในทางตรงกันข้ามกับเหล็กและอินทรีย์สารโมเลกุลเล็ก คือพวกสารโมเลกุลใหญ่ เช่น เหล็กคีเลต(Fe-cheates) กรดฟลูวิก(fuvic acid) สารพิษ(toxin) ไวรัส(virus) ตลอดจนเชื้อโรคมักมีขนาดใหญ่โตกว่าช่องในผนังเซลล์ของรากจึงเข้าสู่รากได้ยาก(Marschner,1995)

ในโครงข่ายของผนังเซลล์นี้มีเพกติน(pectin) ซึ่งประกอบด้วยกรดพอลิกาแลกทูรอนิก(polygacturonic acid) ดังนั้นหมู่คาร์บอกซิล ($R\text{-}COO^-$) จึงทำหน้าที่ดูดซับแคตไอออนและมีการแลกเปลี่ยนแคตไอออน ด้วยเหตุนี้แคตไอออนจึงถูกดูดซับไว้ในขณะที่แอนไอออนในผนังเซลล์จะถูกปลดปล่อยออกมา ความต่อเนื่องของช่องในผนังเซลล์รากหรือเนื้อเยื่ออื่นใด เรียกว่าอะโพพลาซึม(appoplasm) ซึ่งตัวละลายสามารถเคลื่อนที่ไปมาโดยไม่ต้องใช้พลังงานจากเมแทบอลิซึม (Marschner, 1995) Hope and Stevens (1952) ได้แนะนำช่องของเซลล์ คือ ช่องเสรีปรากฏ(apparent free space:AFS) ซึ่งประกอบด้วย ช่องเสรีสำหรับน้ำ(water free space:WFS) ที่ซึ่งไอออนสามารถผ่านเข้าไปได้อย่างอิสระ ทั้งโมเลกุลที่มีประจุและไม่มีประจุ(charged and

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

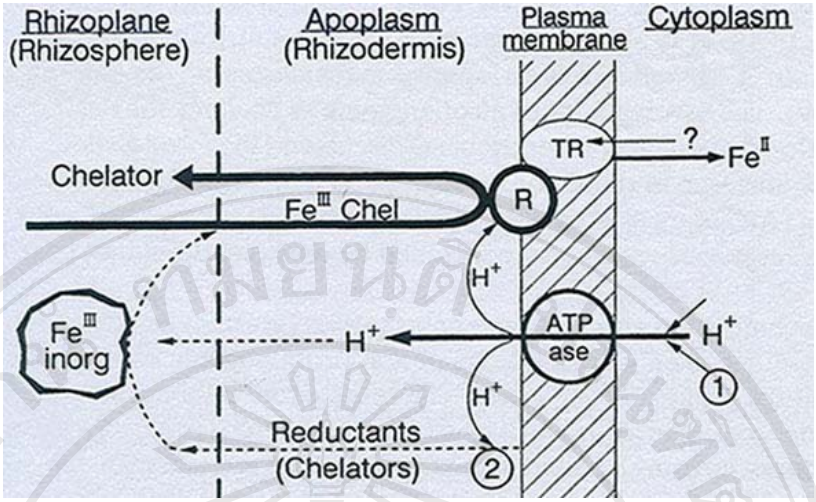
uncharged molecules) และช่องเสรีโดแนน(Donan free space:DFS) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการแลกเปลี่ยนแคตไอออน และแอนไอออนที่ถูกขับออกมา การแพรภายในช่องเสรีโดแนน จะเป็นลักษณะพิเศษโดยตัวอย่างการแพร่แบบโดแนน(Donan distribution) ที่เกิดขึ้นในผิวดินที่ไม่มีอนุภาคของดินเหนียว โดยแคตไอออนที่มีประจุ 2 ประจุ เชื่อมติดกันตรงบริเวณที่มีการแลกเปลี่ยนประจุบวก (cation-exchang site) พืชชนิดต่าง ๆ จะมีความสามารถในการแลกเปลี่ยนประจุแตกต่างกันค่อนข้างมาก (cation-exchang capacity:CEC) ขึ้นอยู่กับจำนวนตำแหน่งของการแลกเปลี่ยนแคตไอออนบนผนังเซลล์(Marschner, 1995)

3.1.2 การผ่านเข้าสู่ไซโตพลาสซึมและแวคคิวโอ (Passage into the Cytoplasm and the Vacuole)

เยื่อหุ้มเซลล์จะขัดขวางการแพร่ของสารละลายเหล็กจากอะโพพลาสต์เข้าสู่ภายในไซโตพลาสซึม (influx) หรือจากไซโตพลาสซึม เข้าสู่อะโพพลาสซึม และสารละลายภายนอก (efflux) เยื่อหุ้มเซลล์เป็นส่วนสำคัญอย่างแรกในแต่ละการควบคุม สิ่งที่ขัดขวางหลักอย่างอื่นต่อการแพร่ คือ โทโนพลาส (tonoplast) เยื่อหุ้มแวคิวโอล (vacuole membrane) ส่วนใหญ่ในเซลล์พืชจะมีแวคิวโอลประกอบอยู่มากกว่า 80–90 % ของปริมาณเซลล์ (Leigh and Wyn Jones, 1986; Wink,1993) ซึ่งจะทำหน้าที่เป็นศูนย์กลางในการเก็บสะสมเหล็กไอออน และ ไอออนอื่น ๆ เช่น น้ำตาล สารที่ได้จากขบวนการเมตาบอลิซึม (secondary metabolites) ถึงแม้ว่าเยื่อหุ้มเซลล์ และโทโนพลาส จะเป็นเยื่อหุ้มเซลล์ที่มีชีวิตที่สำคัญโดยตรง รวมถึงในสารละลายที่ดูดใช้ (uptake) และขนส่ง (transport) ในรากน่าจะเกิดจากการที่ถูกแบ่งออกเป็นส่วน ๆ โดยเยื่อหุ้มเซลล์ที่มีชีวิต (biomembranes) โดยการคัดแยกจากอวัยวะรอบ ๆ ไซโตพลาสซึม (Marschner, 1995)

ภายใต้สภาพที่เหล็กเพียงพอรากจะลดการขนส่งเหล็กคีเลต (Fe-chelates) ซึ่งเป็นผลจากเฟอรัสไอออน (Fe^{2+}) ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ได้ (Briat et al., 1995; Bienfiat, 1985) ในทางตรงกันข้ามการดูดใช้ธาตุเหล็กของพืชจะมีการตอบสนองต่างกันในสภาพที่ขาดธาตุเหล็ก สามารถจำแนกได้ 2 พวก (2 catagories or strategies) จำพวกที่ 1 พืชใบเลี้ยงคู่ และใบเลี้ยงเดี่ยวที่ไม่ใช่พืชตระกูลหญ้า (dicots and non-graminaceous monocots) มีการตอบสนองต่อการขาดธาตุเหล็กที่เป็นลักษณะพิเศษเฉพาะ โดยมีส่วนประกอบอยู่ 2 ส่วน คือ เพิ่มการลดความจุ (reducing capacity) และทำให้โปรตอนสูงขึ้น (ภาพที่ 2.1) ในการศึกษาหลาย ๆ ตัวอย่างจะมีการปล่อยตัวรีดิวซ์ (reducing) ให้สูงขึ้นเพื่อเพิ่มความสามารถในตัวรีดิวซ์ และ/หรือ ปล่อยสารประกอบคีเลต (cheating compounds) ที่เป็นสารประกอบฟีนอลออกจากราก (Olsen *et al*., 1981; Marschner et al ., 1986) นอกจากนี้มีจำนวนมากที่ตอบสนองรวดเร็ว และในตัวอย่างของเซลล์ขนราก (rhizodermal cell) ที่มีการตอบสนองต่อการทำงานของรีดักเตสที่ปล่อยออกมาจากเยื่อหุ้มเซลล์เพิ่มขึ้น (Marschner, 1995)

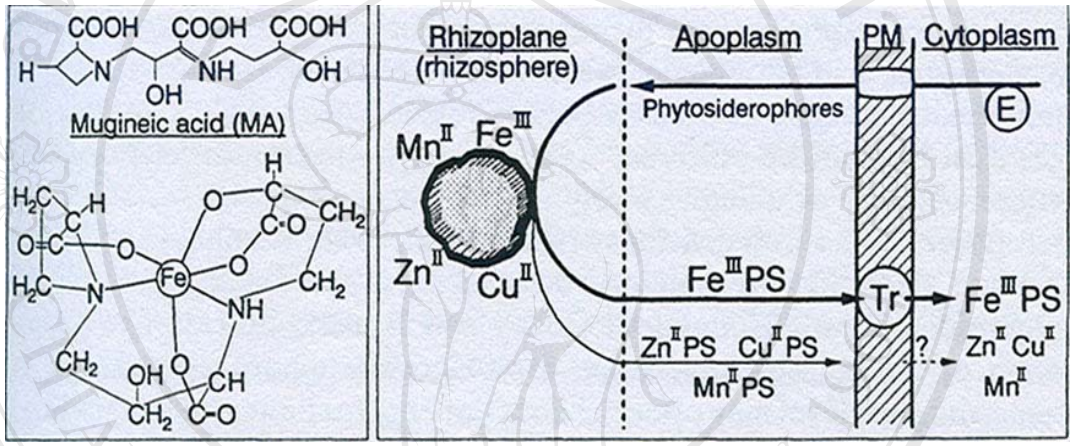
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพที่ 2.1 แสดงแบบการตอบสนองต่อสภาพการขาดเหล็กในพืชใบเลี้ยงคู่ และ ใบเลี้ยงเดี่ยวที่ไม่ใช่พืชตระกูลหญ้า; (จำพวกที่ 1 (strategy 1)): (R) เป็นตัวชักนำให้เกิดรีดักเตรส; (TR) ตัวขนส่งหรือช่องสำหรับผ่านของเฟอรัสไอออน (Fe (ii)); (1) กระตุ้นให้เกิดการปั๊มโปรตอนออกมา (proton efflux pump); (2) เพิ่มการปลดปล่อยสารรีดักเตรส หรือสารคีเลต (reductants/ chelators) (Marschner, 1995)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

จำพวกที่ 2 คือ พืชตระกูลหญ้า (graminaceous plant species (grasses)) มีลักษณะเฉพาะต่อการขาดธาตุเหล็ก โดยมีการชักนำให้มีการปลดปล่อยสารพวก non-proteinogenic amino acid เพิ่มขึ้น เรียกว่า ไฟโทซิเดโรฟอร์ (phytosiderophores) (Takagi *et al*., 1984) ซึ่งเป็นสารจำพวกกรดมิวจิเนอิก (mugineic acid) ที่มีความจำเพาะกับเฟอริกไอออน(Fe^{3+}) อย่างสูง และมีความจำเพาะสูงในส่วนของระบบขนส่ง (ภาพที่ 2.2) ซึ่งแสดงในเยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์รากพืชของพืชตระกูลหญ้า (Romheld and Marschner, 1990) โดยการขนส่งของเหล็กไฟโทซิเดโรฟอร์ (Fe^{3+}-phytosiderophores) เข้าไปภายในไซโตพลาสซึม แต่ในพืชจำพวกแรก จะไม่มีระบบการขนส่งแบบนี้



ภาพที่ 2.2 ภาพแสดงการตอบสนองของรากต่อสภาพการขาดเหล็กในพืชตระกูลหญ้า; (พวกที่ 2 (strategy 2); (E) การสังเคราะห์และการปลดปล่อยสารไฟโทซิเดโรฟอร์ (phytosiderophores); (TR) เป็นตัวขนส่ง (translocator) ของเหล็กไฟโทซิเดโรฟอร์ (Fe (iii) phytosiderophores) ใน plasma membrane: โครงสร้างของไฟโทซิเดโรฟอร์คือ มิวจิเนอิก และสารดังกล่าวจะเป็นคีเลตของเฟอริกไอออน (Fe (iii) chelate) (Marschner, 1995)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

3.2 การขนส่งธาตุเหล็กของพืชในระยะไกล(Long Distance Transport)

3.2.1 การเคลื่อนที่ในท่อน้ำ (Xylem Transport)

การเคลื่อนย้ายของน้ำ และสารละลาย เช่น ธาตุอาหาร สารประกอบอินทรีย์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำ จากรากเข้าสู่ส่วนของต้นจะเกิดขึ้นในไซเลม ซึ่งเป็นเซลล์ที่ไม่มีชีวิต การเคลื่อนที่ของน้ำและธาตุอาหารในไซเลมอาศัยความแตกต่างระหว่างแรงดันน้ำ (hydrostatic) จากความต่างศักดิ์ของแรงดันน้ำ (gradient in hydrostatic pressure) (แรงดันราก (root pressure) และความแตกต่างระหว่างพลังงานศักย์ของน้ำ (water potential) ความแตกต่างของพลังงานศักย์ของน้ำระหว่างรากและต้นจะเพิ่มสูงขึ้นโดยเฉพาะอย่างยิ่งระหว่างวันที่มีปากใบเปิด ความต่างศักย์จะเรียงลำดับจากต่ำไปสูง ดังนี้ บรรยากาศ (atmosphere) >> เซลล์ใบ (leaf cells) > ของเหลวในท่อน้ำ (xylem sap) > เซลล์ราก (root cells) > สารละลายจากภายนอก (external solution) สารละลายเหล็กในท่อน้ำจะไหลจากรากเข้าสู่ลำต้น ในทิศทางเดียวกัน (Lang and Thorpe, 1989) ความเข้มข้นของธาตุเหล็กและสารละลายอินทรีย์ในน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำ (xylem sap) ขึ้นอยู่กับปัจจัยต่าง ๆ เช่น ชนิดพืช (plant species) จุลธาตุที่ส่งมายังราก ขบวนการนำเข้าของธาตุอาหารในราก และการนำธาตุอาหารกลับมาใช้ใหม่ (nutrient recycling) ส่วนประกอบต่าง ๆ และโดยเฉพาะความเข้มข้นของสารละลายมักจะขึ้นอยู่กับระดับการเจือจางของน้ำ และยังขึ้นอยู่กับอัตราการหายใจ (transpiration rate) และช่วงเวลาของวัน องค์ประกอบและความเข้มข้นของน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำมีการเปลี่ยนแปลงไปตามการพัฒนาการเจริญเติบโตของพืช ในถั่วเหลืองที่ระยะสืบพันธุ์ ปริมาณของเหลวในท่อน้ำจะลดลง และความเข้มข้นของธาตุอาหารบางอย่างในของเหลวนั้นลดลงด้วย แต่บางธาตุก็จะเพิ่มขึ้น การลดลงของความเข้มข้นของธาตุอาหารนั้นสามารถเพิ่มได้ในการสร้างฝักอีกครั้ง ซึ่งผลที่ได้ คือสารสังเคราะห์ที่ได้จากการแข่งขันระหว่างฝักและราก ดังนั้น จึงทำให้การดูดใช้ และการนำเข้าของธาตุอาหารในท่อน้ำเพิ่มมากขึ้น (Nooden and Mauk, 1987; Marschner, 1995) ในพืชยืนต้น ที่มีประจุบวกหลายวาเลนซีส์ (polyvalent heavy metal cations) ในน้ำเลี้ยงจากท่อน้ำ มีอยู่ทั่วไปในรูปที่ซับซ้อนของสารประกอบอินทรีย์ เช่น กรดอินทรีย์ กรดอะมิโน และ เพบไทด์ (White *et al*., 1981a, b) ในพืชปีเดียว (annual species) จำนวนและการกระจายตัวของสารประกอบดังกล่าวนั้นจะแปรปรวนไปตามอายุของพืช (Cataldo *et al*., 1988)

ความเข้มข้นของกรดอินทรีย์ในของเหลวของท่อน้ำขึ้นอยู่กับ สัดส่วนของการดูดใช้แคดไอออน-แอนไอออน โดยรากและรูปของไนโตรเจน (Arnozis and Findenegg, 1986) สารละลายสามารถดูดซับจากท่อน้ำ (appoplast) เข้าสู่เซลล์ข้างเคียงไปตามวิถีซิมพลาสต์ (symplast) ตลอดทางเดินของของเหลวในท่อน้ำ จากรากไปสู่ใบ การดูดซับอีกครั้งของท่อน้ำไม่ว่าเป็นผลจากการสะสมเพียงชั่วคราว หรือถาวรในพาเรนไคมา และเนื้อเยื่ออื่น ๆ ของต้น หรือจากการเคลื่อนย้ายของไซเลม-โพลเอม ซึ่งขัดขวางโดยเซลล์ถ่ายโอน ในพืชบางชนิดการดูดซับอีกครั้งของธาตุอาหารจากของ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

เหลวในท่อน้ำจะเด่นชัดมาก และมีความสำคัญเป็นอย่างมากสำหรับธาตุอาหารในพืชเหล่านี้ (Marschner, 1995)

3.2.2 การเคลื่อนที่ในท่ออาหาร (Phloem Transport)

การเคลื่อนที่ในท่ออาหารจะต่างจากในท่อน้ำ ซึ่งการขนส่งระยะไกล (long distance transport) ในท่ออาหารจะเกิดขึ้นบริเวณเซลล์ที่มีชีวิต (living cell) คือ หลอดตะแกรง (sieve tubes) และจะเคลื่อนที่ใน 2 ทิศทาง หลักการของกลไกการขนส่ง (transport mechanism) ในท่ออาหาร เกิดจากแรงดันภายใน (positive internal pressure) ซึ่งแรงดันนี้จะเหนี่ยวนำให้เกิดการไหลเป็นกลุ่มก้อน (mass flow) ในท่ออาหารไปสู่ส่วนที่มีความดันต่ำกว่า (lower positive pressure) ซึ่งเกิดจากการเคลื่อนย้ายอีกครั้งจากท่ออาหาร และอัตราการไหลและการไหลโดยตรงจะมีความสัมพันธ์อย่างมากต่อการปลดปล่อย หรือการจ่ายออกของส่วนที่รองรับ (sink) ความดันที่ขับเคลื่อนตามการไหลของน้ำในท่ออาหารแตกต่างจากในท่อน้ำ 3 ประการ (Marschner, 1995) ดังนี้

ก. สารประกอบอินทรีย์เป็นสารละลายที่มีความสำคัญในของเหลวจากท่ออาหาร (phloem sap)

ข. การเคลื่อนย้ายไปมายังส่วนที่มีชีวิต

ค. การลำเลียงสารไปยังส่วนที่รองรับ (sink) ซึ่งมีความสำคัญมาก

สำหรับธาตุอาหาร เช่น แหล่งจ่ายอาหารที่สำคัญของเหล็ก อยู่ในส่วนต้นและใบ ซึ่งองค์ประกอบของแต่ละธาตุอาหารจะถูกส่งไปยังส่วนรองรับอาหารที่มีการเจริญเติบโต (growth sink) เช่น ยอดอ่อน (shoot apices) ผล และราก หรือการหมุนเวียนของธาตุอาหาร (nutrient cycling) ภายในท่ออาหาร เซลล์ลำเลียงอาหาร (sieve tube) จะทำงานร่วมกับเซลล์ประกบ (companion cell) และเซลล์พาเรนไคมา (parenchyma cell) บางท่อลำเลียงมีความยาวต่อเนื่องตลอดการลำเลียงอาหาร ซึ่งท่อลำเลียงสามารถเชื่อมต่อโดย ช่องของแผ่นตะแกรง (sieve plate pores) โดยท่อลำเลียงมีความจำเพาะต่อระบบของการลำเลียงสารละลายในการขนส่งระยะไกล เซลล์ท่อลำเลียงบรรจุด้วยชั้นผิวที่บางของไซโทพลาสซึม ซึ่งสร้างกลุ่มเซลล์ที่เป็นเส้นใย (เรียกว่า phloem-protein หรือ P-protein) สามารถผ่านช่องของแผ่นตะแกรงได้โดยตลอด ลักษณะที่สำคัญของการขนส่งระยะไกลในท่อลำเลียงอาหารผ่านไปยังช่องของแผ่นตะแกรง มีความคล้ายคลึงกับการขนส่งระยะสั้นในการขนส่งผ่านไปยังเซลล์ข้างเคียงของพลาสโมเดสมาตา (plasmodesmata) (Eschrich,1976; Marschner, 1995)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

3.3 การเคลื่อนที่ได้ในท่ออาหาร (Mobility in the phloem)

สภาพเคลื่อนที่ได้ของธาตุอาหารในโฟลเอ็ม หมายถึงความสามารถของธาตุอาหารในการเคลื่อนย้าย (translocation) ออกจากเนื้อเยื่อหรืออวัยวะเดิมผ่านโฟลเอมเพื่อไปสู่อวัยวะอื่น ธาตุอาหารที่จำเป็นต่อพืชแต่ละธาตุมีสภาพเคลื่อนที่ได้ในโฟลเอ็มแตกต่างกัน และสมบัติข้อนี้มีผลกระทบอย่างสำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืช ตลอดจนตำแหน่งของใบที่แสดงอาการผิดปกติเมื่อพืชขาดแคลนธาตุนั้น

จากการวิเคราะห์น้ำเลี้ยงจากโฟเอ็มในการศึกษาความเข้มข้นต่าง ๆ ของธาตุอาหาร ซึ่งข้อมูลเหล่านี้ใช้เป็นองค์ประกอบบางส่วนในการพิจารณาร่วมในการจัดจำแนกสภาพของการเคลื่อนที่ในท่ออาหาร (phloem mobility)

จากการจัดจำแนกในตารางที่ 2.1 ซึ่งเป็นการประมาณในขั้นแรก (approximation) โดยพิจารณาจากความแตกต่างระหว่างจีโนไทป์และสถานภาพของธาตุอาหารในพืช เนื่องจากสองปัจจัยนี้มีผลต่อสภาพเคลื่อนที่ได้ของธาตุอาหารมากพอสมควร (Wood *et al*., 1986)

ตารางที่ 2.1 ความแตกต่างด้านสภาพเคลื่อนที่ได้ของธาตุอาหารในโฟลเอ็ม

สภาพเคลื่อนที่ได้		
สูง	ปานกลาง	ต่ำ
โพแทสเซียม	เหล็ก	แคลเซียม
แมกนีเซียม	สังกะสี	แมงกานีส
ฟอสฟอรัส	ทองแดง	
กำมะถัน	โบรอน	
ไนโตรเจน(กรดอะมิโน)	โมลิบดินัม	
คลอรีน		
โซเดียม		

ที่มา : ปรับปรุงจาก Marschner (1995)

สภาพเคลื่อนที่ในท่ออาหารแบบเคลื่อนที่ได้ดี (mobile elements) เช่น โพแทสเซียม ฟอสฟอรัส หรือไนโตรเจน (รูปกรดอะมิโน) นั้น บทบาทของการเคลื่อนย้ายทางโฟลเอ็มและไซเล็มไปยังแต่ละอวัยวะย่อมขึ้นอยู่กับระยะการพัฒนาของอวัยวะนั้น ๆ (Jeschke and Pate, 1992) ส่วนสภาพการเคลื่อนที่ได้ปานกลาง (intermediate mobile elements) เช่น โบรอน พบว่าบางพืชมีการเคลื่อนย้ายได้น้อยถึงปานกลาง พืชจึงต้องอาศัยธาตุนี้จากการดูดทางรากและลำเลียงสู่ส่วนเหนือดินทางกระแสการคายน้ำ (Marschner, 1995)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

3.4 การเคลื่อนที่ระหว่างท่อน้ำและท่ออาหาร (Transport between the xylem and phloem)

ในท่อลำเลียง พบว่าท่ออาหารและท่อน้ำมีความแตกต่างกันเพียงเล็กน้อยเท่านั้น ในการควบคุมของการขนส่งระยะไกลนั้น การแลกเปลี่ยนสารละลายระหว่างท่อน้ำและท่ออาหารมีความสำคัญเป็นอย่างยิ่ง จากความเข้มข้นสารละลายที่แตกต่างกัน เกิดการเคลื่อนย้ายจากท่ออาหารมายังท่อน้ำ ซึ่งเกิดขึ้นในทิศทางลงตลอด plasma membrane ของท่อลำเลียง ถ้ามีความเข้มข้นที่มากพอในทางกลับกัน สารละลายอินทรีย์ และอนินทรีย์ จะเคลื่อนย้ายจากท่อน้ำมายังท่ออาหารจะเคลื่อนที่ขึ้นต้านการเคลื่อนที่ของความเข้มข้นระหว่าง appoplasm และรอบ ๆ เซลล์พาเรนไคมาของท่อน้ำและเซลล์ของท่ออาหาร การเคลื่อนย้ายของท่อน้ำมายังท่ออาหารมีความสำคัญเป็นอย่างมากสำหรับธาตุอาหารที่มีในพืช เพราะการเคลื่อนย้ายในท่อน้ำมีความสำคัญโดยตรงต่ออวัยวะที่มีการระเหยน้ำสูงสุด ซึ่งมักจะไม่ใช่ส่วนที่มีความต้องการธาตุอาหารสูงสุด การเคลื่อนย้ายของสารอินทรีย์ และอนินทรีย์ เกิดขึ้นตลอดขบวนการเคลื่อนที่จากรากมาสู่ต้น และลำต้นมีบทบาทที่สำคัญในการเคลื่อนย้าย (McNeil, 1980; Van Bel, 1981) ผ่านทางเซลล์ถ่ายโอน (Kuo et al., 1980; Jeschke and Pate,1991) ในลำต้น ส่วนที่มีการเคลื่อนย้ายจากท่อน้ำมายังท่ออาหารเกิดขึ้นที่ข้อ โดยเฉพาะในธัญพืช (Marschner, 1995)

3.5 การหมุนเวียนของธาตุเหล็ก (Iron remobilization)

การหมุนเวียนของธาตุอาหาร เป็นปรากฏการณ์ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการทางสรีระ และชีวเคมีต่าง ๆ เช่น การนำเอาธาตุอาหารที่เก็บสะสมในแวคิวโอลมาใช้ (เช่น โพแทสเซียม ฟอสเฟอรัส แมกนีเซียม กรดอะมิโน เป็นต้น) การสลายตัวของโปรตีนที่สะสม (ในแวคิวโอ หรือในเซลล์มีโซฟีลล์ที่อยู่ใกล้ ๆ เส้นใบของถั่ว เป็นต้น (Klauer et al., 1991)) และ การสลายโครงสร้างของออร์แกเนลล์ในเซลล์ (เช่น คลอโรพลาสต์) แมโครโมเลกุล เช่น โปรตีนในเอนไซม์และคลอโรฟีลล์ เมื่อโมเลกุลเหล่านี้สลายตัวแล้วธาตุอาหารที่เคยเป็นองค์ประกอบในโครงสร้าง เช่น แมกนีเซียม และเหล็กในคลอโรฟิลล์ และจุลธาตุในเอนไซม์ที่มีสภาพเคลื่อนที่ได้ (mobility) ดีอีกครั้งหนึ่ง การหมุนเวียนของธาตุอาหารมีความสำคัญต่อการพัฒนาตามวัยของพืชแต่ละต้น (ontogenesis) โดยเฉพาะอย่างยิ่งในขณะที่ 1) เมล็ดงอก 2) มีการเจริญทางลำต้นแต่รากดูดอาหารได้น้อย 3) มีการพัฒนาดอกและผล และ 4) ก่อนใบร่วง (Hill, 1980 ; Marschner, 1995)

การหมุนเวียนของธาตุอาหารจะเกิดขึ้นในระยะเจริญพันธุ์เร็วกว่าในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น เนื่องมาจากการเจริญของผลและเมล็ดจะกระตุ้นให้ใบเสื่อมตามอายุได้เร็วขึ้น ปัจจัยที่สำคัญที่มีอิทธิพลต่อปริมาณการหมุนเวียนของธาตุอาหารมี 4 ประการคือ 1)ความต้องการธาตุนั้นของเมล็ดและผล 2) ปริมาณของธาตุอาหารที่มีอยู่ในต้น กิ่งและใบ 3) สัดส่วนระหว่างมวลของแหล่งจ่าย (ต้น กิ่งและใบ) กับขนาดที่รองรับ (จำนวนและขนาดของเมล็ดหรือผล) และ 4) อัตราการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

ดูดธาตุอาหารของรากในระยะที่ผลิดอกออกผล เมื่อพิจารณาสภาพการเคลื่อนที่ (mobility) ของธาตุอาหารในโพลเอ็มจากตารางที่ 1 เปรียบเทียบกับการเคลื่อนหมุนเวียนธาตุอาหาร (remobilization) ของธาตุเดียวกัน พบว่าธาตุซึ่งมีสภาพเคลื่อนที่ได้ทางโพลเอ็มดีและปานกลางอาจมีการหมุนเวียนธาตุอาหารได้ต่ำ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในระยะการพัฒนาทางลำต้น เนื่องจากธาตุดังกล่าวเข้าไปเป็นองค์ประกอบในโครงสร้างเซลล์ และในแมโครโมเลกุล เช่น เอนไซม์ จึงมีการเคลื่อนย้ายภายในเซลล์ได้ไม่มาก แต่ในระยะเจริญพันธุ์นั้นการเจริญของผลและเมล็ดกระตุ้นให้ใบเริ่มเสื่อมตามอายุ กระบวนการที่ส่งเสริมให้มีการหมุนเวียนธาตุอาหารของจุลธาตุจึงเกิดขึ้น ด้วยเหตุนี้อาการขาดธาตุอาหารพวกที่เคลื่อนย้ายทางโพลเอ็มได้ปานกลาง เช่น เหล็ก สังกะสี ทองแดง โมลิบดีนัม และโบรอน ในระยะการพัฒนาทางลำต้นจึงปรากฏที่ใบอ่อนและยอดอ่อน ทั้งนี้เนื่องจากเนื้อเยื่ออ่อนที่กำลังเจริญเติบโต (growth sink) ซึ่งขาดแคลนและมีความต้องการธาตุอาหารดังกล่าวมาก ไม่สามารถส่งสัญญาณไปยังใบแก่เริ่มเข้าสู่ความเสื่อมตามอายุและยอมให้จุลธาตุเหล่านั้นเปลี่ยนสภาพและหมุนเวียนกลับมาใช้ใหม่ได้ (Marschner, 1995)

การหมุนเวียนธาตุอาหารในพืชเกี่ยวข้องกับประสิทธิภาพของการใช้ธาตุอาหารของพืชด้วย กล่าวคือ พันธุ์ที่มีประสิทธิภาพในการใช้ธาตุอาหารสูง (high nutrient efficiency) และสามารถเจริญเติบโตได้ดีในดินที่มีความอุดมสมบูรณ์ต่ำ ควรมีคุณสมบัติดังนี้ 1) มีอัตราการดูดธาตุอาหารสูง 2) เคลื่อนย้ายธาตุอาหารได้ดี 3) ประสิทธิภาพการใช้ธาตุอาหารระดับเซลล์สูง เช่น แยกเก็บไว้เป็นสัดส่วน และ 4) ธาตุอาหารในใบแก่มีการหมุนเวียนของธาตุ แล้วลำเลียงไปยังยอดอ่อนเมล็ด หรือ อวัยวะสะสมอาหาร (Marschner, 1995)

4. การสะสมเหล็กในส่วนต่าง ๆ ของพืช

หลังจากธาตุเหล็กเคลื่อนที่เข้าสู่เซลล์ของรากแล้ว จะเคลื่อนที่ไปยังท่อน้ำเพื่อที่จะเคลื่อนย้ายเข้าสู่ต้น ธาตุเหล็กอิสระในชีวะระบบ (biological system) จะมีความสามารถในการละลายต่ำ และสามารถทำปฏิกิริยาทางเคมีกับออกซิเจนทำให้เกิดอนุมูลไฮดรอกซิล (hydroxyl radicals) ซึ่งเป็นพิษ ดังนั้นจึงต้องเก็บเหล็กไว้ในรูปที่ปลอดภัยและอยู่ในรูปที่ละลายได้ในช่องว่างอะโพพลาสต์ (appoplastic space) และแวคิวโอล (vacuoles) ในรูปของมัลติเมอริกโปรตีน (multimeric proteins) เรียกว่า เฟอริทิน (ferritin) ซึ่งทำหน้าที่เสมือนเหล็กบัฟเฟอร์อยู่ภายในเซลล์ (Harrison and Arosio, 1996) โปรตีนเหล่านี้พบได้ในพืช สัตว์ เชื้อรา และแบคทีเรีย เฟอริทินมีช่องว่างที่สามารถบรรจุธาตุเหล็กได้ถึง 4,500 อะตอม (Harrison and Arosio, 1996 ;Elizabeth and Briat, 2004) เฟอริทินจะสะสมในสโตรมาของพลาสติด (Lescure *et al*., 1991) รวมทั้งในส่วนของพลาสติดที่ไม่มีสีเขียว (non-green plastid) เช่น โพพลาสทิดส์ (proplastids) อิทิโอพลาสทิดส์ (etioplastids) และ อะไมโลพลาส (amyloplast) และจะพบเนื้อเยื่อพิเศษ เช่นที่ ลำต้น ปลายรากของเมล็ด หรือที่ปม การสะสมเหล็กในส่วนต่าง ๆ ของพืช ขึ้นอยู่กับชนิดพืช (plant species) และอายุของพืช (Rueter et al.,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

1997) ในพืชจะมีเหล็กอยู่ในคลอโรพลาส (chloroplasts) ซึ่งมีหน้าที่ในขบวนการสังเคราะห์แสง ส่วนที่เหลือในพืชจะแบ่งอยู่ในส่วนของไซโทรพลาสซึม และอวัยวะอื่น ๆ ในรูปฮีม และหรือโปรตีนที่มีเหล็กและกำมะถันเป็นส่วนประกอบ (Fe sulfur proteins) (Miller et al., 1995) ในใบที่สะสมเหล็กนั้น มีเพียงส่วนน้อยเท่านั้นที่เคลื่อนย้ายมายังเมล็ด ซึ่งในข้าวที่ปลูกในสภาพที่มีน้ำขังมีการดูดใช้เหล็กถึง 400 mg/m^2 (Beyrouty et al., 1994) ซึ่งมีเพียงส่วนน้อยเท่านั้นที่เคลื่อนย้ายมาเก็บสะสมไว้ในเมล็ด

5. ปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดข้าว

ข้าวเป็นธัญพืชที่พบว่ามีการสะสมของปริมาณธาตุเหล็กน้อยที่สุดในกลุ่มของธัญพืชด้วยกัน (Senadhira *et al*., 1998) ซึ่งมีสาเหตุมาจากข้อจำกัดหลาย ๆ ประการในการลำเลียงขนส่งธาตุเหล็กในส่วนของลำต้นมาสู่ส่วนของเมล็ดข้าวดังได้กล่าวไว้แล้วข้างต้น อย่างไรก็ตามพบว่าปริมาณการสะสมของธาตุเหล็กในเมล็ดข้าวนั้นควบคุมด้วยกลไกทางพันธุกรรมมากกว่าอิทธิพลของปัจจัยทางสภาพแวดล้อม (Prom-u-thai and Rerkasem, 2001; Senadhira *et al*., 1998) ดังนั้นแหล่งของพันธุกรรมข้าวที่มีเหล็กจึงมีการสำรวจเพื่อหาพันธุ์ข้าวที่มีปริมาณธาตุเหล็กสูงเพื่อนำมาใช้ในกระบวนการปรับปรุงพันธุ์เพื่อให้ได้พันธุ์ข้าวที่มีปริมาณธาตุเหล็กสูงและเป็นที่ต้องการของผู้บริโภค (Welch and Graham, 2002) โดยจากการสำรวจพันธุ์ข้าวประมาณ 939 พันธุ์ที่ศูนย์วิจัยข้าวนานาชาติ (IRRI) ประเทศฟิลิปปินส์ พบว่ามีปริมาณความแปรปรวนของธาตุเหล็กในเมล็ดข้าวอยู่ในระหว่าง 7.5-24.4 mgFe/kg (Senadhira *et al*., 1998) นอกจากนี้ยังได้มีการสำรวจพันธุกรรมข้าวไทยจำนวน 38 พันธุ์ พบว่ามีความแปรปรวนของปริมาณธาตุเหล็กอยู่ระหว่าง 7-22 mgFe/kg (Prom-u-thai and Rerkasem, 2001) ซึ่งพบว่าโดยส่วนมากแล้วพันธุ์ข้าวจะมีปริมาณการสะสมของธาตุเหล็กในเมล็ดต่ำ แต่ยังพบว่ายังมีข้าวบางพันธุ์ที่เป็นพันธุ์พื้นเมืองและมีปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดอยู่สูง เช่น CMU122 CMU123 และ CMU124 (Prom-u-thai and Rerkasem, 2001)

โดยปกติแล้วการตรวจสอบปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดข้าวของเชื้อพันธุ์ต่าง ๆ ที่มีจำนวนมาก และมีงบประมาณเพียงพอ สามารถตรวจสอบด้วยวิธีการวิเคราะห์ทางเคมี (Zarcinas *et al.,* 1987) ได้ แต่วิธีการนี้มีการวิเคราะห์หลายขั้นตอน แต่ละตัวอย่างใช้เมล็ด 1 กรัม มีจำนวนเมล็ด 30 ถึง 40 เมล็ด จึงไม่สามารถตรวจสอบปริมาณธาตุเหล็กในแต่ละเมล็ดที่อยู่ภายในแต่ละตัวอย่างเชื้อพันธุ์ได้ และยังใช้เวลานาน อย่างไรก็ตามได้มีการค้นพบวิธีการตรวจสอบปริมาณธาตุเหล็กภายในเมล็ดโดยวิธีการย้อมสี (Perls Prussian blue) ซึ่งพบว่าสามารถตรวจสอบได้อย่างแม่นยำ ในข้าวทีละ 1 เมล็ด อีกทั้งยังสะดวก รวดเร็ว และประหยัดงบประมาณอีกด้วย (Prom-u-thai *et al*., 2003) เหมาะสำหรับการตรวจหาปริมาณธาตุเหล็กที่มีข้อจำกัดในเรื่องของปริมาณตัวอย่างเมล็ดข้าว ซึ่งในการทดลองนี้ก็จะได้ใช้เทคนิคนี้ในการตรวจหาความแปรปรวนและความหลากหลายของปริมาณธาตุเหล็กภายในพันธุ์ในข้าวพันธุ์พื้นเมืองของไทยด้วย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

6. ความหลากหลายทางพันธุกรรมของธาตุเหล็กในเมล็ดข้าว

ความหลากหลายทางพันธุกรรม (genertic diversity) คือความแตกต่างของสายพันธุ์ของทั้งพืชและสัตว์ที่มีอยู่เป็นจำนวนมาก เช่น ข้าวมีสายพันธุ์ทั้งข้าวจ้าวข้าวเหนียว แต่ละอย่างก็มีสายพันธุ์แยกออกไปอย่างมากมาย ซึ่งสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิดจะมียีนจำนวนมากที่ควบคุมลักษณะต่าง ๆ ทางพันธุกรรมของสายพันธุ์นั้น ๆ หน่วยพันธุกรรมหรือยีนรูปแบบต่าง ๆ ที่มีความแตกต่างกันเป็นอย่างมาก จะเป็นตัวการสำคัญในการกำหนดรูปร่างและการทำงานของสิ่งมีชีวิต ความหลากหลายทางพันธุกรรมที่เกิดขึ้นจึงขึ้นอยู่กับจำนวนยีน รวมทั้งลักษณะการผสมพันธุ์ และการแพร่กระจายของสายพันธุ์นั้น ๆ ด้วย (Oka ,1991) ภายในประชากรของข้าวพันธุ์พื้นเมืองจะมีความแปรปรวนทางพันธุกรรมสูง เมื่อเปรียบเทียบกับพันธุ์ปรับปรุงที่มีความสม่ำเสมอทางพันธุกรรมมากกว่า (Oka, 1988) ความแปรปรวนที่เกิดขึ้นภายในประชากรส่วนใหญ่แล้วเกิดเนื่องจากความแตกต่างของท้องถิ่น และระยะเวลาที่พันธุ์ถูกใช้เพาะปลูก ความหลากหลายทางพันธุกรรมสามารถวัดจากลักษณะภายนอกที่เห็นได้ชัด เช่น ชื่อพันธุ์ ขนาด รูปร่างและสีของเมล็ด รสชาด ความต้านทานโรคและแมลง ความสุกแก่ และลักษณะทางปริมาณที่สามารถนับได้ (Power and McSorley, 2000)

ในการคัดเลือกปรับปรุงพันธุ์ของสถาบันวิจัยข้าวนานาชาติ (IRRI) จำนวน 939 ตัวอย่าง พบว่าปริมาณธาตุเหล็กมีความหลากหลายทางพันธุกรรมอยู่ระหว่าง 7.5-24.4 mgFe/kg (Senadhira *et al*.,1998) โดยข้าวพันธุ์ Jalmagna Zuchem และXua Bue Nuo ซึ่งเป็นพันธุ์พื้นเมืองของประเทศจีนและอินเดีย มีปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดสูงเช่นกัน (Gregorio *et al*., 2000) ในกลุ่มของข้าวก่ำ (Meng *et al*., 2005) และข้าวที่มีกลิ่นหอม (Gregorio *et al*., 2000)ยังพบว่ามีปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดสูงเช่นกัน ในพันธุ์ข้าวปรับปรุงที่นิยมปลูกกันโดยทั่วไปและนิยมบริโภคกันอย่างกว้างขวาง เช่น ขาวดอกมะลิ105 กข6 และหอมคลองหลวง พบว่ามีปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดต่ำ (ชนากานต์ และคณะ 2547) เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวพันธุ์ IR68144 ซึ่งเป็นพันธุ์มาตรฐานและปรับปรุงให้มีผลผลิตและปริมาณธาตุเหล็กสูงจากศูนย์วิจัยข้าวนานาชาติ (IRRI) (Prom-u-thai, 2003) ในภาคเหนือของประเทศไทยซึ่งเป็นศูนย์กลางของความหลากหลายของข้าว (*Oryza sativa*) (Chang,1976) พบว่ามีค่าระหว่าง 7-22 mgFe/kg (Prom-u-thai and Rerkasem, 2001) อย่างไรก็ตาม ข้าวพันธุ์พื้นเมืองบางพันธุ์ เช่น CMU122, CMU123 และ CMU124 แม้ว่าจะไม่ใช่พันธุ์ที่นิยมปลูกเพราะว่าไม่ใช่พันธุ์ที่นิยมบริโภคโดยทั่วไปของไทย แต่พบว่ามีปริมาณธาตุเหล็กในเมล็ดสูงเทียบเท่ากับพันธุ์มาตรฐาน (IR68144) ของ IRRI (Prom-u-thai, 2003) ซึ่งในพันธุ์เหล่านี้สามารถใช้เป็นแหล่งความหลากหลายของพันธุกรรมในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวให้มีธาตุเหล็กสูงต่อไป

ข้าวพื้นเมืองมีความหลากหลายทางพันธุกรรมเป็นอย่างมาก ลักษณะภายนอกที่แตกต่างกันนั้นสามารถแยกออกเป็นกลุ่มได้และมีชื่อประจำพันธุ์แตกต่างไปตามแต่ละท้องถิ่น (Harlan, 1992) เกษตรกรจะตั้งชื่อแตกต่างกันไปตามลักษณะที่เห็น บางครั้งชื่อพันธุ์ที่เกษตรกรตั้งขึ้นพบว่าเป็น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved

พันธุ์เดียวกันในทางตรงกันข้ามชื่อพันธุ์เดียวกันอาจเป็นคนละพันธุ์ (Watabe, 1967) จากการศึกษาถึงความหลากหลายทางพันธุกรรมของข้าวพื้นเมืองในข้าวที่มีชื่อเหมือนกันคือ บือชอมี พบว่ามีความหลากหลายทั้งภายในและระหว่างเมล็ดพันธุ์ที่ได้จากเกษตรกรแต่ละราย (ทรายแก้ว 2547)

ในความหลากหลายทางพันธุกรรมมีวิธีที่ใช้ในการวัดอยู่หลายวิธีที่สามารถนำมาเปรียบเทียบความหลากหลายภายในพืชชนิดเดียวกันหรือพันธุ์เดียวกัน และระหว่างพันธุ์ได้ โดย Shannon Index หรือ Shannon-Weaver Index (*H'*) เป็นดัชนีความหลากหลายทางพันธุกรรมที่ใช้กันเป็นส่วนมาก (Power และ McSorley, 2000 และ Coffey, 2002) โดยคำนวณจากสูตร

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} pi \ln pi$$

โดย s = จำนวนชนิดที่พบ

pi = สัดส่วนของชนิดนั้นต่อจำนวนทั้งหมด

ในการพิจารณาหากพบว่าค่า $H' = 0$ หมายถึงไม่มีความหลากหลายทางพันธุกรรม และค่า *H'* สูงหมายถึงมีความหลากหลายทางพันธุกรรมสูง

7. การตอบสนองของข้าวต่อสภาพแวดล้อม

การตอบสนองของพืชที่แตกต่างกันเกิดขึ้นจากพันธุกรรม และสิ่งแวดล้อมที่ต่างกัน และยังมีอิทธิพลของปฏิสัมพันธ์ระหว่างพันธุกรรมกับสิ่งแวดล้อม (G x E) ซึ่งในการศึกษาเกี่ยวกับ ผลกระทบของสภาพดิน ต่อความเข้มข้นเหล็ก และสังกะสีในเมล็ด (G x E) ซึ่งในพันธุ์ที่ปลูกในสภาพดินที่สมบูรณ์ และในสภาพดินเค็ม พบว่า พันธุ์ IR29 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่อ่อนแอต่อดินเค็ม จะมีธาตุเหล็กในเมล็ดเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ในสภาพดินเค็ม และจะลดลงเพียงเล็กน้อยในพันธุ์ที่ทนทานต่อสภาพดินเค็ม (IR74, IR9884 และ Pokkali) ต่างจากความเข้มข้นของสังกะสี ซึ่งไม่ขึ้นอยู่กับความทนทานต่อความเค็ม โดยความเข้มข้นสังกะสีลดลง เมื่อความเค็มเพิ่มขึ้น (Graham et al., 1999) และในการศึกษาในข้าวที่ปลูกในสภาพดินกรด พบว่าความเข้มข้นของธาตุเหล็กของสายพันธุ์ที่อ่อนแอต่อสภาพดินกรดจะเพิ่มขึ้น ในขณะที่สายพันธุ์ที่ทนทานจะลดลงเพียงเล็กน้อยเท่านั้น ซึ่งแสดงให้เห็นว่าในสายพันธุ์ที่ทนทานมีความสามารถในการป้องกันไม่ให้เกิดเหล็ก (Fe^{2+}) เป็นพิษ (Graham et al., 1999) ในขณะที่สังกะสีจะเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ในสภาพที่เป็นกรด และไม่ขึ้นอยู่กับระดับของความทนทาน พันธุ์ Madhukar มีความเข้มข้นสังกะสีสูงมาก และในการตอบสนองต่อระดับไนโตรเจน พบว่าความเข้มข้นของสังกะสีในพันธุ์ต่าง ๆ ไม่เพิ่มขึ้นเมื่อเพิ่มระดับไนโตรเจน แต่กลับพบว่าความเข้มข้นของเหล็กจะเพิ่มขึ้น ซึ่งความเข้มข้นของธาตุเหล็กและสังกะสีนั้น ยังคงมีอิทธิพลของปฏิสัมพันธ์ระหว่างพันธุกรรมกับสิ่งแวดล้อม ส่งผลกระทบต่อความเข้มข้นของเหล็กและสังกะสีในสภาพแวดล้อมที่รุนแรงต่าง ๆ (Graham et al., 1999)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright © by Chiang Mai University
All rights reserved