บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

2.1 ระบบนิเวศน์การปลูกข้าวในประเทศไทย

ระบบนิเวศน์การปลูกข้าวในประเทศไทยมีความแตกต่างกันเนื่องจากมีความหลากหลายของสภาพแวดล้อมทั้งทางด้านภูมิศาสตร์และภูมิอากาศ การแบ่งระบบการปลูกข้าวตามการจัดการน้ำในพื้นที่เพาะปลูก สามารถแบ่งออกได้เป็น 4 ระบบ คือ ข้าวไร่ (ไม่มีน้ำที่ผิวดิน) ข้าวนาสวนอาศัยน้ำฝน หรืออาศัยน้ำชลประทาน (มีน้ำขัง 5 - 50 เซนติเมตร) และนาข้าวน้ำลึกกับข้าวขึ้นน้ำ (มีน้ำขังลึกกว่า 50 เซนติเมตร จนถึง 5 - 6 เมตร) (Bell and Seng, 2004; De Detta, 1981) ระดับการท่วมขังของน้ำขึ้นอยู่กับหลายปัจจัยได้แก่ การเริ่มต้นและสิ้นสุดของฤดูฝน ระยะเวลาในการตกของฝนในแต่ละครั้ง และความรุนแรงของน้ำฝน นอกจากนี้พื้นที่เพาะปลูกเองก็มีความแตกต่างกันไปตามลักษณะของภูมิประเทศ ผิวดิน ชนิดดิน และการระบายน้ำได้ของดิน ทำให้เกิดน้ำท่วมขังหรือความแห้งแล้งได้ในบางระยะการเจริญเติบโตของข้าว (Bell and Seng, 2004; Zeigler and Puckridge, 1995) โดยทั่วไปการปลูกข้าวที่มีการขังน้ำจะต้องการการขังน้ำประมาณ 15 - 20 เซนติเมตรในช่วง 1 - 2 เดือนแรกของการเพาะปลูก โดยเฉพาะนาดำจะมีการหว่านกล้าในแปลงเล็กที่สามารถควบคุมระดับน้ำได้ก่อนจะถอนแยกไปปลูกในแปลงใหญ่ที่มีการเตรียมดินสำหรับขังน้ำฝนที่จะตกประมาณเดือนกรกฎาคม - สิงหาคม แต่ถ้าหากเกิดฝนทิ้งช่วงการปลูกข้าวก็ต้องเลื่อนออกไป

เนื่องจากการปลูกข้าวในประเทศไทยมีระดับน้ำในดินและการจัดการน้ำในพื้นที่เพาะปลูกแตกต่างกันจึงมีผลกระทบที่เกิดจากความแปรปรวนของระดับน้ำในดินต่อรูปแบบและความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารซึ่งเกิดจากการจำกัดของปัจจัยต่าง ๆ เช่น ดินเค็ม (salinity) ดินด่าง (alkalinity) ความเป็นพิษของเหล็กและซัลไฟด์ (Fe and sulfide toxicity) (Ponnamperuma, 1972) การขาดแคลนไนโตรเจนและฟอสฟอรัส (Bell et al., 2001) และการมีธาตุบางตัวเช่น เหล็ก ฟอสเฟต และซิลิเกตอยู่ในรูปที่ไม่เป็นประโยชน์ในดินน้ำไม่ขัง (Ponnamperuma, 1975) เป็นต้น นอกจากนี้ยังพบว่าความแปรปรวนของระดับน้ำในดินนั้นไปลดกิจกรรมของรากทำให้การดูดใช้ธาตุอาหารและการเจริญเติบโตของรากลดลง (Thang, 2006) เมื่อดินอยู่ในสภาพน้ำท่วมขังทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางเคมีและชีวเคมีดิน ส่งผลให้ค่า pH ดินเปลี่ยนแปลง ซึ่งมีผลต่อความ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เป็นประโยชน์ของธาตุอาหาร เช่นเหล็ก ฟอสฟอรัส อะลูมินัม และซิลิเกต โดยมีการละลายออกมาในรูปที่เป็นประโยชน์มากขึ้น (Ponnamperuma, 1972; Tadano and Yoshida, 1978) และสามารถเคลื่อนย้ายโดยวิธีการแพร่ (diffusion) และการไหลเป็นกลุ่มก้อนพร้อมกับน้ำ (mass flow) ได้ดี (Marschner, 1995) อีกทั้งเมื่อรากอยู่ภายใต้สภาพน้ำท่วมขังจะเกิดการขาดออกซิเจนในดินอย่างรุนแรงซึ่งเป็นปัจจัยจำกัดการเจริญเติบโตของข้าวเพราะข้าวต้องการออกซิเจนในการหายใจและการดูดธาตุอาหาร (Ponnamperuma, 1975) ดังนั้นการท่วมขังของน้ำในแปลงนาจึงมีผลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารต่าง ๆ และปริมาณออกซิเจนในดินซึ่งนำไปสู่การปรับตัวทางสัณฐานวิทยาและประสิทธิภาพการดูดธาตุอาหารของข้าว

2.2 การเปลี่ยนแปลงทางเคมีของดินเมื่อถูกน้ำขัง

เมื่อมีฝนตกมากและดินมีการระบายน้ำช้ามักเกิดน้ำท่วมขัง ก๊าซออกซิเจนในดินจึงถูกใช้หมดไปอย่างรวดเร็วภายใน 1 – 2 วัน โดยกิจกรรมของจุลินทรีย์ในดินที่ใช้ก๊าซออกซิเจนในการเจริญเติบโต ทำให้ดินขาดก๊าซออกซิเจนและมีปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่สูงตลอดจนมีปริมาณของก๊าซเอทธิลีนมากขึ้น (Kennedy *et al*., 1992; Wiengweera *et al*., 1997) เนื่องจากการถ่ายเทออกซิเจนจากบรรยากาศลงสู่ดินในสภาพน้ำขังนั้นเป็นไปอย่างเชื่องช้ามาก โดยอัตราการแพร่ของก๊าซออกซิเจนผ่านน้ำจะช้ากว่าอัตราการถ่ายเทในสภาพอากาศถึงหมื่นเท่า (Armstrong and Drew, 2002; Wild, 1981) ทำให้กระบวนการทางเคมีและชีวเคมีในดินน้ำขังแตกต่างกับดินที่ไม่มีน้ำขังเป็นอย่างมาก

2.2.1 การออกซิเดชันและรีดักชันในดิน

การเปลี่ยนแปลงทางเคมีและชีวเคมีที่สำคัญในดินสภาพน้ำขังมักเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาออกซิเดชันและรีดักชันหรือที่รวมเรียกว่าปฏิกิริยารีดอกซ์ (redox reaction) การออกซิเดชันที่สำคัญในดินซึ่งทำให้มีการปลดปล่อยอิเล็กตรอน เกิดจากการย่อยสลายของอินทรียวัตถุโดยกิจกรรมของจุลินทรีย์ จุลินทรีย์ดินจะออกซิไดซ์คาร์บอนซึ่งอยู่ในรูปอินทรียวัตถุเพื่อเป็นพลังงานในการเจริญเติบโตและในระหว่างกระบวนการจะมีการถ่ายทอดหรือปลดปล่อยอิเล็กตรอนและโปรตอน (H^+) ออกมา ดังนั้นการออกซิเดชันของอินทรียวัตถุจึงเป็นตัวให้อิเล็กตรอน (electron donor) ที่สำคัญในดิน (Ponnanperuma, 1972; Patrick and Reddy, 1978) การสลายตัวหรือการออกซิเดชันของอินทรียวัตถุจะเกิดขึ้นได้อย่างต่อเนื่องต้องมีตัวรับอิเล็กตรอน (electron acceptor) ที่เกิดขึ้นจากปฏิกิริยา หรือเรียกว่าปฏิกิริยารีดักชัน ซึ่งการศึกษาปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชันรวมทั้งการวัดค่า Eh (redox potential) พบว่าในการย่อยสลายอินทรียวัตถุในดินภายใต้สภาพน้ำขัง จุลินทรีย์ดินจะเลือกใช้ไอออนหรือสารที่ใช้ได้ง่ายคือมีศักย์ไฟฟ้ารีดักชันสูง ๆ ก่อน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(เช่น O_2, NO_3^- และ MnO_2) มาเป็นตัวรับอิเล็กตรอน (Ponnanperuma, 1972; Patrick and Reddy, 1978) เมื่อสารเหล่านี้ถูกใช้หมดไปเป็นส่วนใหญ่ จึงหันมาใช้สารอื่น ๆ ที่มีศักย์ไฟฟ้าต่ำลงมาเช่น $Fe(OH)_3$ เป็นตัวรับอิเล็กตรอนต่อไป ซึ่งทำให้ค่า Eh ของดินต่ำลงมาอยู่ที่ระดับ 0.20 ถึง -0.20 V (Ponnanperuma, 1972; Yamane, 1978) ซึ่งโดยปกติแล้วในดินจะมี Fe(III) ในปริมาณที่มากจึงทำให้ดินนาน้ำขังโดยทั่วไปมีค่าของ Eh อยู่ในช่วงดังกล่าวเป็นเวลานานหรือตลอดระยะเวลาของการปลูกข้าวในสภาพน้ำขัง อย่างไรก็ตามในกรณีที่ดินมีปริมาณของเหล็กไม่เพียงพอหรือมีปัจจัยอื่นเข้ามาเกี่ยวข้อง สภาพรีดักชันจะเพิ่มความรุนแรงขึ้น โดยที่จุลินทรีย์ดินจะใช้สารที่มี E^0_7 (ศักย์ไฟฟ้ามาตรฐานที่ pH 7) ที่ต่ำถึงต่ำมากเช่น SO_4^{2-} และ CO_2 มาเป็นตัวรับอิเล็กตรอน ทำให้ Eh ของดินต่ำมากจนอาจเป็นอันตรายต่อต้นข้าวที่ปลูก (Ponnanperuma, 1972; Yamane, 1978)

โดยทั่วไปดินนาที่มี pH ค่อนข้างเป็นกรดแต่เมื่อทำการขังน้ำจะเกิดการรีดักชันของสารประกอบต่างๆ ทำให้ Eh ของดินลดลงอย่างรวดเร็วภายใน 0 - 4 สัปดาห์แรกของการขังน้ำ หลังจากนั้น Eh จะลดลงอย่างช้า ๆ และรักษาระดับค่อนข้างคงที่ประมาณ 0.10 ถึง -0.10 V (ที่ pH ใกล้ 7.0) ตลอดระยะเวลา 1 - 3 เดือนของการปลูกข้าวในสภาพน้ำขัง (ไพบูลย์ 2546) อย่างไรก็ตามสภาพความรุนแรงของการรีดักชันและอัตราการลดลงของ Eh จะขึ้นอยู่กับปัจจัยต่าง ๆ ที่สำคัญได้แก่

1) ความเข้มข้นของก๊าซออกซิเจน

หากในดินยังมีก๊าซออกซิเจนพอเพียงสำหรับกิจกรรมของจุลินทรีย์ การรีดักชันของสารประกอบต่าง ๆ จะไม่เกิดขึ้น Eh ของดินจะมีค่าสูง > 0.40 V แต่ถ้าหากก๊าซออกซิเจนถูกใช้หมดไป Eh จะลดต่ำลง (Ponnanperuma, 1972; Yamane, 1978)

2) ชนิดและปริมาณของอินทรียวัตถุ

ดินที่มีปริมาณอินทรียวัตถุสูงเมื่ออยู่ในสภาพน้ำขัง (ขาดออกซิเจน) จะส่งเสริมให้สภาพรีดักชันของดินรุนแรงยิ่งขึ้น (Ponnanperuma, 1972; Patrick and Reddy, 1978) ทั้งนี้เนื่องจากกิจกรรมที่สูงเมื่อมีแหล่งของพลังงาน (อินทรียวัตถุ) อยู่สูง ทำให้มีการปลดปล่อยอิเล็กตรอนออกมาเป็นจำนวนมาก จึงต้องใช้สารประกอบต่าง ๆ ในดินเป็นปริมาณมากในการรับอิเล็กตรอน ซึ่งจะมีผลทำให้อัตราการลดลงของ Eh รวดเร็วยิ่งขึ้น นอกจากนั้นชนิดของอินทรียวัตถุก็มีอิทธิพลมากด้วย อินทรียวัตถุที่ย่อยสลายได้ง่าย (เช่น C/N ratio แคบ) จะยิ่งทำให้การลดลงของ Eh มีมากยิ่งขึ้น (Ponnanperuma, 1978; Yamane, 1978)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

3) ความเป็นกรดเป็นด่างและอุณหภูมิ

เนื่องจากปฏิกิริยารีดอกซ์ ในดินน้ำขังเป็นผลสืบเนื่องมาจากกิจกรรมของจุลินทรีย์ ดังนั้น กิจกรรมจะมีมากหรือน้อยเพียงไรย่อมขึ้นอยู่กับ pH และอุณหภูมิดิน ดินนาทั่วไปในเขตร้อนชื้นมักมี pH เป็นกรดอย่างอ่อนและอุณหภูมิอยู่ในช่วง 25 - 30 องศาเซลเซียส ซึ่งเป็นสภาพที่ปฏิกิริยารีดอกซ์ดำเนินไปได้ดี (Yamane, 1978) แต่ในดินบางประเภทที่มีความเป็นกรดจัดเช่นดิน acid sulfate กิจกรรมของจุลินทรีย์จะเป็นไปอย่างเชื่องช้ามาก อัตราการลดลงของ Eh จึงมีน้อยมากหรือเกือบจะไม่ลดลงเลย ถึงแม้ว่าจะมีการขังน้ำในดินดังกล่าวเป็นเวลานาน (Cho and Ponnamperuma, 1971)

4) ชนิดและปริมาณของตัวรับอิเล็กตรอน

ชนิดและปริมาณของสารที่ทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนมีบทบาทสำคัญมากในการรักษาระดับหรือยับยั้งการลดลงของ Eh เช่นถ้ามี NO_3^- และ MnO_2 เป็นสารที่มีศักย์ไฟฟ้ารีดักชันมาตรฐาน (E^0) ค่อนข้างสูงอยู่เป็นจำนวนมาก จะสามารถยับยั้งอัตราการลดลงของ Eh ของดินได้เป็นเวลานาน (ไพบูลย์ 2546) ตัวรับอิเล็กตรอนที่สำคัญมากคือสารประกอบพวก Fe (III) ซึ่งถึงแม้ว่าครึ่งปฏิกิริยาของ Fe^{3+}/Fe^{2+} จะมี E^0 ที่ต่ำกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับระบบของ NO_3^- และ MnO_2 แต่จากการศึกษาพบว่า Fe^{3+} มีปริมาณที่สูงมากเมื่อเปรียบเทียบกับสารทั้งสองดังกล่าว ดังนั้นสารประกอบพวกเหล็กจะมีบทบาทสำคัญในการควบคุมการลดลงของ Eh โดยจะรักษาระดับของ Eh ในช่วง 0.10 ถึง -0.20 V ได้เป็นเวลานาน โดยเฉพาะอย่างยิ่งในดินที่มีอินทรียวัตถุไม่สูงมากนัก Eh ของดินจะอยู่ในช่วงดังกล่าวได้มากกว่า 120 วันตลอดระยะเวลาการเจริญเติบโตของข้าวที่ปลูกแบบน้ำท่วมขัง สภาพรีดักชันของดินในระยะนี้ถือว่าค่อนข้างเหมาะสมต่อคุณสมบัติทางเคมีและการเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารต่าง ๆ อีกด้วย (Ponnanperuma, 1978; Patrick and Reddy, 1978; Yamane, 1978)

หลังจากที่สารประกอบ Fe (III) ถูกใช้หมดไปจะด้วยสาเหตุใดก็ตามเช่นในกรณีของดินมีปริมาณของเหล็กต่ำ ดินมีอินทรียวัตถุสูงเกินไปรวมทั้งมีการขังน้ำเป็นเวลานาน สภาพรีดักชันของดินจะเข้าขั้นรุนแรง โดยที่จุลินทรีย์ดินบางพวกจะใช้ SO_4^{2-}, CO_2 และ H_2 เป็นตัวรับอิเล็กตรอน เมื่อสารเหล่านี้ถูกรีดิวซ์จะทำให้เกิดการสะสมของ S^{2-}, H_2S และ CH_4 จนอาจเป็นอันตรายต่อต้นข้าวและก่อให้เกิดมลพิษต่อสิ่งแวดล้อม (Tadano and Yoshida, 1978; Ponnamperuma, 1972; ไพบูลย์ 2546)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2.2.2 ความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารในดินน้ำขัง

การเปลี่ยนแปลงทางเคมีและชีวเคมีของดินในสภาพน้ำขังมีอิทธิพลอย่างมากต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารต่าง ๆ ตลอดจนการสูญเสียและการเป็นพิษของธาตุอาหารบางชนิด ที่สำคัญคือ

1) ความเป็นประโยชน์ของฟอสฟอรัส

การเปลี่ยนแปลงทางเคมีและชีวเคมีของดินในสภาพน้ำขังมีอิทธิพลอย่างมากต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารต่าง ๆ โดยเฉพาะฟอสฟอรัส ซึ่งเป็นธาตุอาหารหลักที่มีความสำคัญต่อการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตของพืชเนื่องจากธาตุฟอสฟอรัสมีบทบาทสำคัญที่เกี่ยวข้องกับพลังงานในพืช เช่นเป็นองค์ประกอบของ ADP และ ATP (adenosine di- and triphosphate), NAD, NADPH และยังมีหน้าที่เกี่ยวข้องกับหน่วยของพันธุกรรม (DNA และ RNA) รวมทั้งเนื้อเยื่อของเซลล์ (phospholipids) ในดินน้ำไม่ขังพบว่า 80 % ของฟอสฟอรัสที่ใส่ลงในดินเป็นฟอสฟอรัสที่ไม่เคลื่อนย้ายและไม่เป็นประโยชน์ต่อพืชเพราะถูกดูดซับ ตกตะกอน หรือเปลี่ยนรูปไปเป็นอินทรีย์สาร (Schachtman *et al*., 1998) โดยส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของเหล็ก (III) และอะลูมินัมฟอสเฟต แต่เมื่อมีการขังน้ำ เหล็ก (III) ฟอสเฟต จะถูกรีดิวซ์ให้กลายเป็นเหล็ก (II) ฟอสเฟต ซึ่งละลายน้ำได้ง่าย ส่วนอะลูมินัมฟอสเฟตก็จะละลายได้ดีขึ้นเนื่องจากมี pH สูงขึ้นเมื่อมีการขังน้ำ (Ponnanperuma, 1972; Patrick and Reddy, 1978) นอกจากนั้นในดินที่เป็นด่างซึ่งฟอสฟอรัสส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของแคลเซียมฟอสเฟต ฟอสฟอรัสในรูปดังกล่าวจะละลายได้ดีขึ้นเมื่อดินอยู่ในสภาพน้ำขัง อันเนื่องจากการลดลงของ pH ภายใต้อิทธิพลของคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มขึ้น (Ponnanperuma, 1972)

เมื่อดินถูกน้ำขังจะมีค่า Eh ต่ำ ซึ่งเพิ่มความเป็นประโยชน์ของฟอสฟอรัสร่วมกับหลายปัจจัย ได้แก่ ก) การรีดักชันของ ferric phosphates ไปเป็น ferrous compounds ที่ละลายได้ดีกว่า และยังเป็นแหล่งของฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์สำหรับข้าวอีกด้วย (Ponnamperuma, 1978) ข) การปลดปล่อยฟอสเฟตที่ถูกยึดไว้ และฟอสเฟตที่จับกับเหล็กและแมงกานีสออกไซด์จากการรีดักชันในดิน (Ponnanperuma, 1972) ค) การเพิ่ม pH ในดินกรด (Patrick and Reddy, 1978) ง) การไม่ดูดซับ (desorption) เนื่องจากเกิดการรีดักชันของเหล็ก (III) ออกไซด์ (Ponnanperuma, 1972) จ) การไม่ถูกดินเหนียวและอะลูมินัมออกไซด์ดูดซับเนื่องจาก pH เพิ่มขึ้น (Patrick and Reddy, 1978) และ ฉ) การทำให้ฟอสเฟตในดินละลายได้ด้วยกรดอนินทรีย์ (Kirk and Du, 1997)

ความเป็นประโยชน์ของฟอสฟอรัสในดินจะเพิ่มสูงสุดในระยะเวลา 1 - 2 เดือนแรกหลังจากการขังน้ำ ซึ่งฟอสฟอรัสจะอยู่ในรูป $H_2PO_4^-$ และ HPO_4^{2-} ที่พืชดูดใช้ได้ง่าย หลังจากนั้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ปริมาณจะลดลงเนื่องจากปฏิกิริยาตกตะกอนกับเหล็กและแคทไอออนอื่น ๆ เมื่อดินมี pH ใกล้เป็นกลาง อัตราการเพิ่มขึ้นและลดลงของฟอสฟอรัสดังกล่าวจะขึ้นอยู่กับสมบัติของดินแต่ละชนิด โดยเฉพาะอย่างยิ่งความเป็นกรดเป็นด่าง ปริมาณอินทรีวัตถุและเหล็กในดิน Ponnamperuma (1972) ได้ศึกษาความเป็นประโยชน์ของฟอสฟอรัสในดินชนิดต่าง ๆ หลังจากที่มีการขังน้ำ พบว่าความเป็นประโยชน์และการละลายน้ำได้ของฟอสฟอรัสจะมีมากที่สุดในดินทรายแคลคาเรียส (calcareous) ที่มีปริมาณเหล็กต่ำ ส่วนในดินทรายที่เป็นกรดและมีเหล็กต่ำ ฟอสฟอรัสจะละลายได้ปานกลาง การละลายของฟอสฟอรัสจะมีต่ำสุดในดินเหนียวที่เป็นกรดและมีปริมาณเหล็กสูง

2) การเปลี่ยนแปลงของไนโตรเจน

การเปลี่ยนแปลงของไนโตรเจนในดินสภาพน้ำขังเกี่ยวข้องกับกระบวนการทางชีวเคมี โดยกิจกรรมของจุลินทรีย์โดยตรง การเปลี่ยนแปลงที่สำคัญได้แก่การสูญเสีย NO_3^--N อย่างรวดเร็วภายใน 2 - 3 วันแรกของการขังน้ำอันเนื่องมาจากกิจกรรมของจุลินทรีย์ที่นำ NO_3^- มาเป็นตัวรับอิเล็กตรอน โดย NO_3^- จะถูกรีดิวซ์ให้กลายเป็น NO_2^- และก๊าซไนโตรเจน (เช่น N_2O, NO, N_2) และสูญหายไปจากดิน โดยกระบวนการที่เรียกว่า denitrification (Patrick and Reddy, 1978) และการเปลี่ยนแปลงที่สำคัญอีกประการหนึ่งคือ การสะสมของ NH_4^+-N ซึ่งการสะสมไนโตรเจนในรูปของ NH_4^+ (NH_4^+-N) ในดินนาสภาพน้ำขังจะมีแนวโน้มที่สูงขึ้น ทั้งนี้เป็นเพราะว่าการสลายตัวของอินทรียวัตถุโดยกิจกรรมของจุลินทรีย์ในสภาพดังกล่าวจะหยุดลงเมื่อสิ้นสุดกระบวนการ ammonification ซึ่งจะปลดปล่อย NH_4^+ ออกมาและคงสถานะไว้ได้ในสภาพรีดักชัน (Patrick and Reddy, 1978) ส่วนการออกซิไดซ์ NH_4^+ ให้กลายเป็น NO_3^- โดยกระบวนการ nitrification จะไม่เกิดขึ้นเพราะปฏิกิริยาดังกล่าวดำเนินการโดยจุลินทรีย์ที่ต้องใช้ออกซิเจนเท่านั้นเป็นตัวรับอิเล็กตรอน ดังนั้นการสลายตัวของอินทรียวัตุในสภาพน้ำขัง จึงส่งเสริมให้เกิดการสะสมของ NH_4^+-N ขึ้นได้ (Patrick and Reddy, 1978; Ponnamperuma, 1972)

3) การเปลี่ยนแปลงของเหล็กและแคทไอออนอื่น ๆ

ดินในสภาพน้ำขังจะมี Fe^{2+} สะสมอยู่ในสารละลายดินเป็นปริมาณที่มาก อันเนื่องมาจากกระบวนการรีดักชันของสารประกอบพวกเหล็ก (III) ลักษณะการเพิ่มขึ้นและลดลงของ Fe^{2+} จะคล้ายคลึงกับการเปลี่ยนแปลงของฟอสฟอรัส (Tadano and Yoshida, 1978; Patrick and Reddy, 1978) โดยที่ Fe^{2+} จะเพิ่มขึ้นสูงสุดประมาณ 1 - 2 เดือนหลังการขังน้ำ หลังจากนั้นปริมาณจะลดลงและรักษาระดับคงที่ประมาณ 50 - 100 ppm ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับปริมาณของเหล็กทั้งหมดที่อยู่ในดิน อินทรียวัตถุและชนิดหรือปริมาณของสารประกอบอื่น ๆ ที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน ซึ่งการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เปลี่ยนแปลงของ Mn^{2+} ก็มีลักษณะเดียวกันกับ Fe^{2+} เช่นกัน (Patrick *et al*., 1985; Ponnamperuma, 1972)

สำหรับแคทไอออนตัวอื่น ๆ ที่สำคัญเช่น K^{+}, Ca^{2+} และ Mg^{2+} ในสารละลายดินก็เพิ่มขึ้นด้วยเช่นเดียวกัน ทั้งนี้เนื่องจากกระบวนการแลกเปลี่ยนของแคทไอออนโดยที่ Fe^{2+} และ Mn^{2+} ที่เกิดขึ้นมาก อันเนื่องมาจากกระบวนการรีดักชันจะไปไล่ที่แคทไอออนต่าง ๆ บนผิวคอลลอยด์ให้ออกมาอยู่ในสารละลายเพิ่มขึ้น (Patrick and Reddy, 1978) นอกจากนั้นความสามารถในการละลายตัวของแคทไอออนดังกล่าวจะเพิ่มขึ้นด้วย อันเนื่องจากอิทธิพลของคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มขึ้นเมื่อมีการขังน้ำ ส่วน silica ซึ่งมีบทบาทต่อการเจริญเติบโตของข้าวจะมีปริมาณเพิ่มขึ้นในสารละลายดิน เนื่องจากกระบวนการรีดักชันของสารประกอบเหล็กซึ่งจัดอยู่ในรูป Fe-Si-P complex ทำให้เกิดการปลดปล่อย Si ออกมาในระหว่างกระบวนการ ส่วนการเพิ่มขึ้นของ pH จะมีอิทธิพลน้อยมากต่อการละลายตัวของ Si (Ponnamperuma, 1972) อิทธิพลที่สำคัญอีกประการหนึ่งของดินน้ำขังคือการลดความเป็นพิษของอะลูมินัมในดินกรด (จัด) ความเป็นพิษดังกล่าวจะลดลงได้เมื่อมีการขังน้ำอันเนื่องจากการเพิ่มขึ้นของ pH (Ponnamperuma, 1978; Tanado and Yoshida, 1978; ไพบูลย์ 2546)

2.3 การปรับตัวของพืชต่อสภาพน้ำขัง

ในดินปกติที่มีการระบายน้ำดีจะมีปริมาณช่องอากาศอยู่ในดินประมาณ 25 % ของปริมาตรดินทั้งหมดแต่เมื่อดินถูกน้ำท่วมขัง น้ำจะเข้าไปแทนที่ช่องว่างในดินทำให้ก๊าซออกซิเจนหมดไปอย่างรวดเร็วโดยกิจกรรมของจุลินทรีย์ดิน อีกทั้งอัตราการแพร่ของออกซิเจนในน้ำยังช้ากว่าในบรรยากาศถึงหนึ่งหมื่นเท่า (Aemstrong and Drew, 2002; Wild, 1981) ทำให้กระบวนการทางเคมีและชีวเคมีในดินน้ำขังแตกต่างจากดินน้ำไม่ขังเป็นอย่างมากทั้งในด้านการขาดออกซิเจน การมีปริมาณก๊าซ ethylene ที่สูง (Kenedy *et al*., 1992; Wiengweera *et al*., 1997) รวมไปถึงความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารที่สูงขึ้น เช่นฟอสฟอรัส และการสะสมของ S^{2-}, H_2S และ CH_4 ซึ่งอาจเป็นอันตรายต่อต้นข้าว ดังนั้นพืชที่ได้รับสภาพน้ำท่วมขังจึงมีการปรับตัวเพื่อหาออกซิเจนจากแหล่งอื่นเพื่อใช้ในการหายใจและปรับกระบวนการ metabolism พืชที่ปรับตัวได้ก็สามารถอยู่รอดได้เป็นระยะเวลานาน ส่วนพืชที่ไม่สามารถปรับตัวได้ก็จะแสดงอาการบาดเจ็บและตายไปในที่สุด การแสดงออกของพืชต่อสภาพน้ำท่วมขังนั้นมีความแตกต่างกันไปตามชนิดพืช สภาพแวดล้อมที่ขึ้นอยู่และลักษณะนิสัยการเจริญเติบโตของพืช (Colmer, 2003a) ซึ่งสามารถแบ่งออกได้เป็นพืชบก (non-wetland plant) และพืชน้ำ (wetland plant)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2.3.1 พืชบก

โดยทั่วไปพืชบกไม่ทนทานต่อสภาพน้ำขัง จะสามารถอยู่รอดภายใต้สภาพขาดออกซิเจนได้เป็นระยะเวลาชั่วโมงถึงเป็นวัน หลังจากนั้นความสามารถก็จะเสื่อมถอยลงไป (Drew, 1983) เนื่องจากรากพืชไม่ได้รับสภาพขาดออกซิเจนอย่างเฉียบพลัน แต่จะมีการเปลี่ยนแปลงจากมีออกซิเจน (normoxia) ไปเป็นกึ่งขาดออกซิเจน (hypoxia) และไปสู่สภาพขาดออกซิเจน (anoxia) จึงทำให้พืชมีการปรับตัวต่อสภาพดังกล่าวก่อนจะถึงขั้นตาย (Drew, 1997; Mustroph and Albrecht, 2003) พืชที่ไม่สามารถปรับตัวได้ก็จะเกิดการบาดเจ็บขึ้นทั้งในรากและต้น

การขาดออกซิเจนทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงการ metabolism ของรากและจุลินทรีย์ดิน การขาดออกซิเจนอาจไม่ได้เป็นปัจจัยที่ทำให้เกิดการบาดเจ็บโดยตรงแต่ผลข้างเคียงที่เกิดขึ้นก็ทำให้เกิดความเสียหายแก่รากได้ มี 3 กลไกที่ทำให้เกิดการบาดเจ็บแก่รากพืชในดินน้ำขังได้แก่
1) การขาดออกซิเจนจะจำกัดการหายใจโดยใช้ออกซิเจน ทำให้ขาด ATP ที่จะขับเคลื่อนการ metabolism ในราก ทำให้ขาดสารตั้งต้นที่จะใช้ในกระบวนการอื่น ๆ ต่อไป
2) เกิดการสะสมสารพิษขึ้นในดินขาดออกซิเจน เช่นกรดอินทรีย์ NO_2^-, Mn^{2+}, Fe^{2+} และ H_2S
3) เกิดการสะสมสารพิษที่ผลิตจากกระบวนการ metabolism ของรากภายใต้สภาพขาดออกซิเจน เช่น acetaldehyde และ ethanol

การหายใจในสภาพขาดออกซิเจนจะผลิต ATP ออกมาไม่เพียงพอต่อการเจริญเติบโตและการคงสภาพของเซลล์ ทำให้พืชที่ไม่ทนทานต่อน้ำขังนั้นสามารถอยู่รอดต่อไปได้เป็นระยะเวลาสั้นๆ โดยการนำ ATP กลับมาใช้ใหม่ (Drew, 1997; Drew, 1983) เพียง 0.5 - 3 ชั่วโมง ใน tap root ของฝ้าย (*Gossypium hirsutum*) (Drew, 1983) รากหลายชนิดมีการตอบสนองต่อการมี O_2 partial pressure ต่ำที่แตกต่างกัน เช่นในข้าวสาลีมีการเพิ่มจำนวนรากบริเวณข้อ (nodal roots) เมื่อปลูกในสารละลายที่ไม่ใส่อากาศ แต่ไม่พบการเปลี่ยนแปลงของ seminal roots (Wiengweera *et al*., 1997) Trought and Drew (1980) รายงานว่า seminal roots ของข้าวสาลีที่ปลูกในสารละลายปลอดออกซิเจนมีการตายและรากบริเวณข้อมีความอ่อนแอต่อการขาดออกซิเจนอย่างรุนแรง

นอกจากสภาพน้ำขังจะสร้างความเสียหายแก่รากพืชที่ไม่ทนทานแล้วยังมีผลกระทบต่อต้นหรือส่วนเหนือดินด้วย เนื่องจากรากไม่สามารถส่งสารสังเคราะห์ต่าง ๆ ไปสู่ต้นได้เพียงพอ เช่น น้ำ, phytohormone, nutrient ions หรือมีการส่งสารผิดปกติสู่ต้น เช่น สารพิษที่เกิดจากดินขาดออกซิเจน หรือสารพิษจากกระบวนการ metabolism ของรากเอง มีกลไกที่เกิดขึ้นจากน้ำท่วมขังที่ทำให้เกิดการบาดเจ็บต่อต้นหลายประการ (Drew, 1983) ได้แก่

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1) การลดการนำเข้าของน้ำ ทำให้เกิดการขาดน้ำมีผลทำให้เกิดการเหี่ยวของใบและปากใบปิด ส่งผลต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงที่ลดลง

2) การเปลี่ยนแปลงการผลิต phytohormones ของราก ทำให้มีการเปลี่ยนแปลงสมดุลหรือความเข้มข้นของ phytohormones ซึ่งการเปลี่ยนแปลงนี้อาจเป็นผลกระทบจากการขาดน้ำด้วย มีผลทำให้ยับยั้งการเจริญเติบโต เกิดการแก่ของใบที่เร็วขึ้นและมีผลต่อการปิดของปากใบด้วย

3) การลดลงของพลังงานที่ต้องใช้ประจุเพื่อการเคลื่อนย้ายในราก ทำให้เกิดการขาดธาตุอาหาร และการเปลี่ยนแปลงสมดุลหรือความเข้มข้นของ phytohormones อีกด้วย และยังมีผลต่อการยับยั้งการเจริญเติบโตและเกิดการแก่ของใบ

4) การสะสมสารพิษที่เกิดจากดินหรือในรากที่อยู่ในสภาพขาดออกซิเจน ทำให้ใบเหลือง (leaf chlorosis) เซลล์ย่อยสลายตัว (cell lysis) และไม่มีน้ำ (desiccation)

ซึ่งจะเห็นว่าการเจริญเติบโตที่ลดลง การปิดของปากใบ การเหี่ยวของใบ การแก่เร็วของใบหรือเซลล์ย่อยสลายตัวล้วนเป็นอาการที่เกิดขึ้นที่ส่วนเหนือดินที่มีสาเหตุมาจากความผิดปกติของรากและดินที่ถูกน้ำท่วมขังทั้งสิ้น

2.3.2 พืชน้ำ

ในกลุ่มพืชที่อยู่ในสภาพแวดล้อมที่เป็น aquatic, wetland หรือ flood-prone นั้นต่างมีความสามารถในการปรับตัวให้อยู่รอดภายใต้สภาพขาดออกซิเจนได้ (Colmer, 2003a) โดยพืชที่มีความทนทานจะสามารถอยู่รอดได้ในสภาพขาดออกซิเจนเป็นระยะเวลานาน เช่น หญ้า *Deschampsia aespitosa* และ *Molinia caerula* สามารถทนน้ำขังได้ 8 วัน *Schoenoplectus lacustris*, *S. tabernaemontani*, *Typha angustifolia*, *Phragmites auatralis* และ *Iris pseudacorus* สามารถทนได้ 1 เดือนขึ้นไป *Scirpus mavitima* สามารถทนได้ 2 เดือนขึ้นไป (Crawford, 1982) ความทนทานต่อน้ำขังของพืชน้ำนั้นมีกลไกที่พัฒนาขึ้นมาหลายแบบ คือ

1) การสร้างโพรงอากาศ (aerenchyma formation) การปรับตัวที่สำคัญของพืชน้ำต่อสภาพน้ำขัง คือการสร้างโพรงอากาศ โดยโพรงอากาศในรากจะทำให้มีความต้านทานภายในรากต่ำลงเพื่อส่งเสริมให้มีออกซิเจนจากชั้นบรรยากาศลงไปสู่ปลายรากได้มากขึ้น (Armstrong and Drew, 2002; Colmer, 2003b) โพรงอากาศถูกสร้างขึ้นทั่วทั้งภายในส่วนของพืช ยกเว้นในส่วนของ meristem, vascular bundles, sclerenchyma และเนื้อเยื่อส่วนที่ใช้ปกคลุม (Evans, 2003) โพรงอากาศในส่วนรากนั้นสร้างขึ้นในส่วนของ cortex บริเวณหลังของ apical meristem (Evans, 2003; Malik *et al*., 2003) โพรงอากาศเกิดขึ้นได้ 2 แบบคือโพรงอากาศแบบ shizogenous และโพรงอากาศแบบ lysigenous (Vartapetian and Jackson, 1997; Evans,

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2003; Videmsek *et al*., 2006) โดยโพรงอากาศแบบ shizogenous เกิดจากการแยกตัวของเนื้อเยื่อในช่วงที่กำลังพัฒนาและโพรงอากาศแบบ lysigenous สร้างจากการย่อยสลายเซลล์ โพรงอากาศแบบ lysigenous สามารถพัฒนาให้เกิดขึ้นได้ทั้งในรากแก่และรากใหม่ที่เพิ่งเกิด แต่ในรากแก่จะพัฒนาโพรงอากาศได้ความจุน้อยกว่า (Thomson *et al*., 1990) นอกจากการจัดหาอากาศแล้ว โพรงอากาศแบบ lysigenous ยังลดจำนวนเซลล์ที่ต้องใช้ออกซิเจนลงอีกด้วย (Vartapetian and Jackson, 1997; Sauter, 2000)

การสร้างโพรงอากาศมีความสัมพันธ์ในทางบวกกับการเพิ่มความพรุนราก (Insalud, 2006) ซึ่งสอดคล้องกับ Malik *et al*. (2003) ที่รายงานว่าความพรุนของรากเพิ่มขึ้นเมื่อมีการสร้างโพรงอากาศไปตลอดทั้งความยาวรากและ Purnobasuki และ Suzuki (2004) ยังพบว่าความพรุนรากจะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วในช่วงระหว่าง 0 ถึง 10 มิลลิเมตร จากปลายราก การมีความพรุนรากสูงนั้นเป็นลักษณะหนึ่งของพืชที่ปรับตัวเพื่อเจริญเติบโตในสภาพขาดออกซิเจนเพราะช่วยให้มีการเคลื่อนย้ายแก๊สเกิดขึ้นภายในราก (Justin and Armstrong, 1987) ความพรุนของรากนั้นมีความแตกต่างกันหลายประการ คือ ก) มีความแตกต่างในรากแต่ละชนิด เช่น ข้าวสาลี มีความพรุนรากเป็น 3 % ใน seminal root, 15 % ใน nodal root (Thomson *et al*., 1990) และ 22 % ใน adventitious roots (McDonald *et al*., 2001) ข) มีความแตกต่างกันตามความยาวราก เช่น ข้าวมีความพรุน 9 % ที่ปลายรากและ 45 % ที่โคนราก (Colmer, 2003b) และ ค) มีความแตกต่างกันในแต่ละชนิดพืช ในพืชบก เช่น ข้าวสาลี 13 - 22 %, ข้าวบาร์เลย์ 16 %, ข้าวโพด 13 % ในพืชน้ำ เช่นข้าว 32 - 45 %, *Typha domingensis* 28 - 34 %, *Phragmites australis* 52 %, *Juncus effuses* 36 - 45 % และ *Carex acuta* 22 % เป็นต้น (Colmer, 2003b)

2) การสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน (barrier to radial oxygen loss formation) ในรากแขนง (adventitious root) ของพืชน้ำหลายชนิดมีการสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน (Colmer, 2003b) ในส่วนโคนรากซึ่งส่งเสริมให้มีการแพร่ของออกซิเจนไปสู่ปลายราก ลดการสูญเสียออกซิเจนออกไปตามรัศมีราก และทำให้รากสามารถหยั่งลึกลงไปในดินหรือส่วนที่ขาดออกซิเจนได้ (Armstrong, 1979) โดยที่ในรากของพืชน้ำมีการสะสมสารจำพวกซูเบอรินที่ผนังเซลล์ของชั้น hypodermis และ/หรือมีชั้น exodermis ที่หนาขึ้นซึ่งลักษณะดังกล่าวยังช่วยส่งเสริมให้รากมีปริมาตรของโพรงอากาศมากขึ้นอีกด้วย (Seago *et al*., 1999, 2000) อีกทั้งยังพบว่าการขาดออกซิเจนยังกระตุ้นให้เกิดการหนาขึ้นของผนังเซลล์ชั้น exodermis ในรากของ *Carex remota* (Moog and Janiesch, 1990)

3) การสร้างรากแขนง (adventitious roots) ที่บริเวณใกล้ผิวดินซึ่งมีปริมาณออกซิเจนมากกว่าใต้ดิน (Jackson and Drew, 1984)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

4) ต้นกล้าและต้นแก่ในพืชหลายชนิดมีความสามารถในการเร่งให้มีการยืดขยายส่วนของต้นได้เร็วขึ้นเมื่อถูกน้ำท่วม (Sauter, 2000) ทำให้พืชได้สัมผัสกับบรรยากาศและมีการแลกเปลี่ยนอากาศผ่านทางช่องทางที่เรียกว่าโพรงอากาศ

5) พืชสามารถหลีกเลี่ยงสภาพกึ่งขาดออกซิเจน (hypoxia) โดยการปรับวงจรชีวิต เช่น เวลาการฟุ้งของเมล็ด (Crawford and Brändle, 1996)

6) การเปลี่ยนแปลง metabolism เพื่อการอยู่รอดในระยะเวลาสั้น ๆ ในสภาพขาดออกซิเจน โดยเฉพาะอย่างยิ่งจะเกิดกระบวนการหมัก glycolysis และ alcohol ที่เพิ่มขึ้น ทำให้สามารถสร้างพลังงานได้มากพอสำหรับพืชเพื่อให้มีชีวิตรอดได้หลายวัน (Setter *et al*., 1997)

7) การสะสมคาร์โบไฮเดรตในเนื้อเยื่อนั้นสัมพันธ์กับการทนทานต่อสภาพน้ำท่วมขัง ซึ่งเป็นการส่งสารตั้งต้นไปใช้ในการ metabolism (Setter *et al*., 1997; Vartapetian and Jackson, 1997) พันธุ์ที่มีความสามารถในการรักษาคาร์โบไฮเดรตได้มากกว่าก็จะสามารถอยู่รอดได้นานกว่าพันธุ์ที่รักษาได้น้อย การสะสมคาร์โบไฮเดรตขึ้นอยู่กับการสังเคราะห์แสงภายใต้ความเข้มแสงต่ำ พันธุ์ที่ทนทานจะมีการสังเคราะห์แสงได้ดีกว่าพันธุ์ที่ไม่ทนทาน (Setter *et al*., 1997)

8) การปรับตัวของพืชต่อการดูดธาตุอาหารเช่นการลดการสร้างน้ำหนักรากเพื่อช่วยลดการ metabolism และลดความต้องการออกซิเจนของราก (Voesenek *et al*., 1989; Naidoo and Naidoo, 1992, Joly, 1994) และการลดสัดส่วนรากต่อต้น (Rubio *et al*., 1995, Loreti and Oesterheld, 1996) ลักษณะดังกล่าวพบใน *Paspalum dilatatum* ซึ่งเป็นหญ้าชนิดหนึ่งที่เจริญเติบโตได้ดีในสภาพน้ำท่วมขังที่ประเทศอาร์เจนตินา (Rubio *et al*., 1995) ซึ่งการลดสัดส่วนรากต่อต้นเมื่อถูกน้ำท่วมขังของหญ้า *Paspalum dilatatum* มีผลต่อความเข้มข้นธาตุอาหารในเนื้อเยื่อพืชถ้าหากพืชมีอัตราการดูดธาตุอาหารเท่าเดิม เพื่อที่จะรักษาปริมาณธาตุอาหารให้เพียงพอกับความต้องการจึงต้องมีการเพิ่มอัตราการดูดธาตุอาหารต่อหน่วยน้ำหนักแห้งรากขึ้น (Rubio *et al*., 1997) การปรับตัวอีกประการหนึ่งของพืชต่อน้ำท่วมขังคือการเพิ่มการดูดฟอสฟอรัสซึ่งตรงข้ามกับการมีน้ำหนักที่น้อยลงของส่วนที่เจริญเติบโตอยู่ใต้ดิน การดูดฟอสฟอรัสที่มากขึ้นนี้เกิดจากความเป็นประโยชน์ของฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้นเมื่อดินถูกน้ำขัง อีกทั้งการมีความยาวรากเพิ่มขึ้นและการมีความสามารถในการดูดธาตุอาหารในแต่ละหน่วยน้ำหนักรากหรือหน่วยความยาวรากจึงทำให้ความเข้มข้นธาตุอาหารในเนื้อเยื่อเพียงพอต่อการเจริญเติบโต (Rubio *et al*., 1997)

จากการปรับตัวในลักษณะต่างๆ นี้จึงทำให้พืชน้ำสามารถเจริญเติบโตได้ในสภาพน้ำขัง พืชน้ำหลายชนิดมีผลผลิตที่สูงในพื้นที่ flood-prone ซึ่งเป็นการปรับตัวของลักษณะพืชที่มีมายาวนาน (Blom, 1999) ร่วมกับการปรับตัวที่เหมาะสม เช่นการหลีกหนีจากสภาพน้ำท่วมขัง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(Voesenek *et al*., 2003) การหลีกเลี่ยงการขาดออกซิเจนด้วยระบบขนส่งอากาศภายในที่มีประสิทธิภาพ (Jackson and Armstrong, 1999; Colmer, 2003b) การทนทานต่อสภาพขาดออกซิเจน (Gibbs and Greenway, 2003) เป็นต้น

2.4 ข้าวเป็นพืชน้ำหรือพืชบก

ข้าวเพาะปลูกในสภาพแวดล้อมที่มีความหลากหลายของระดับน้ำทั้งในด้านความลึก คือไม่ถูกขังน้ำไปจนถึงถูกน้ำท่วมลึกหลายเมตร และระยะเวลาในการขังน้ำตั้งแต่ไม่ถูกน้ำขังเลย ถูกน้ำขังชั่วคราว หรือถูกน้ำขังตลอดฤดูกาลเพาะปลูก ดังนั้นข้าวจึงมีการปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมที่หลากหลาย ทั้งการทนทานต่อความแห้งแล้ง เช่นข้าวไร่ หรือทนทานต่อน้ำขัง เช่นข้าวนาสวนหรือข้าวน้ำลึก ข้าวไร่และข้าวแอโรบิกที่ในปัจจุบันมีปลูกมากกว่า 2 ล้านไร่ในแต่ละปี (จีน 5 แสนไร่ บราซิล 1.6 ล้านไร่) (IRRI, 2008) มีสภาพแวดล้อมในดินไม่ต่างไปจากพืชไร่อื่นๆ ที่เป็นพืชบก

ข้าวนาสามารถเจริญเติบโตได้ดีในดินน้ำขัง เนื่องจากข้าวสามารถปรับตัวสร้างระบบส่งอากาศภายในต้นไปสู่รากได้ (internal aeration) มีการปรับตัวทางสัณฐานวิทยาและปรับกระบวนการ metabolism รวมไปถึงการมีลักษณะทางกายวิภาคที่เอื้อต่อการทนทานต่อสภาพน้ำขังโดยมีกระบวนการปรับตัวต่างๆ ดังนี้

1) การสร้างโพรงอากาศ (aerenchyma formation) เพื่อส่งออกซิเจนเข้าไปในรากของข้าว (Armstrong, 1979; Colmer *et al*., 1998) โดยสภาพที่ชักนำให้ให้มีการสร้างโพรงอากาศคือสภาพกึ่งขาดออกซิเจน (hypoxia) (Drew, 1997; Mustroph and Albrecht, 2003) ซึ่งสภาพนี้ชักนำให้เกิดการสังเคราะห์ ethylene และกระตุ้นกิจกรรมของ 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) synthase และ ACC oxidase ให้เพิ่มขึ้น หลังจากได้รับสภาพ hypoxia (Vartapetian and Jackson, 1997; Setter *et al*., 1997) ทำให้เกิดการตายของเนื้อเยื่อ (necrosis) ในส่วน mid cortex ที่ 1 - 2 เซนติเมตร จากหมวกรากซึ่งเป็นบริเวณที่มีการยืดขยายตัวของเซลล์เสร็จสมบูรณ์แล้วและการย่อยสลายเซลล์ยังแพร่ขยายออกไปถึงส่วน endodermis (Kawai *et al*., 1998; Justin and Armstrong, 1991) และขยายขึ้นไปตามทิศทางการเคลื่อนที่ของ ethylene เพื่อทำเป็นช่องทาง (Gunawardena *et al*., 2001b) โดยที่เซลล์และผนังเซลล์บริเวณช่องทางอากาศนี้จะถูกย่อยสลายไปจนหมด (Gunawardena *et al*., 2001a) การตายของ root cortical cell นี้เกิดจากการเสื่อมสภาพและการย่อยสลายของ cytoplasm ซึ่งมีเอ็นไซม์ cellulase (β1,4-endoglucanase) ทำให้เกิดการตายของเซลล์โดยมี ethylene, Ca^{2+} และ okadaic acid เป็นตัวกระตุ้น (Drew *et al*., 2003)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โพรงอากาศในรากข้าวช่วยลดแรงต้านทานในการแพร่ของออกซิเจนไปสู่ปลายราก ความสามารถในการแพร่ออกซิเจนลงไปยังรากนั้นขึ้นอยู่กับหลายปัจจัย ได้แก่ ลักษณะทางกายวิภาค สัณฐานวิทยา และสรีรวิทยาของราก กล่าวคือ ก) การมีโพรงอากาศขนาดใหญ่ ข) การเรียงตัวของเซลล์แบบลูกบาศก์ (cuboidal packing of cortical cells) ค) การมีสัดส่วนของ cortex ที่ใหญ่ ซึ่ง 3 ลักษณะนี้ช่วยส่งเสริมให้มีความพรุนรากเพิ่มขึ้น ซึ่งจะเห็นว่าข้าวมีการเพิ่มความพรุนรากขึ้นจาก 15 - 30 % เป็น 32 - 45 % เมื่อได้รับสภาพน้ำขัง (Colmer *et al*., 2006) ง) การมี stele ที่แคบเพื่อลดปริมาณการใช้ออกซิเจนในราก (Armstrong and Beckett, 1987; Armstrong *et al*., 1994; Sorrell, 1994) การมีออกซิเจนที่เพียงพอต่อ stele นั้นเป็นเรื่องที่สำคัญมากเพราะถ้าหากขาดออกซิเจนแล้ว การเคลื่อนย้ายสารไปสู่ต้นจะถูกยับยั้ง (Gibbs *et al*., 1998) และการเคลื่อนย้ายสารสังเคราะห์ใน phloem ไปสู่รากก็จะลดลง รากของพืชน้ำหลายชนิดจึงมี stele ที่แคบ (Armstrong and Beckett, 1987) ดังเช่นในรากแขนงของข้าวที่ stele มีความจุน้อยกว่า 5% ของพื้นที่หน้าตัด ในขณะที่ข้าวฟ่างมีพื้นที่ stele ถึง 24 - 36 % (McDonald *et al*., 2002) จ) การมีความต้องการออกซิเจนในการหายใจที่ลดลง (Armstrong, 1979) รากที่มีโพรงอากาศมากจะมีอัตราการหายใจต่อปริมาตรต่ำกว่ารากที่มีโพรงอากาศน้อย (Sauter, 2000) ฉ) การมีรากที่หนาขึ้น (Armstrong, 1979; Armstrong *et al*, 1982; Aguilar *et al*., 1999) การมีจำนวน lateral root ที่น้อย (Armstrong *et al*., 1983; Sorrell *et al*., 2000) หรือการมี lateral root ที่สั้นลงที่บริเวณโคนรากที่มีออกซิเจนมากกว่ารากที่อยู่ต่ำลงไป (Armstrong *et al*., 1990) ก็ช่วยลดปริมาณการใช้ออกซิเจนและส่งเสริมให้มีออกซิเจนแพร่ลงไปสู่ปลายรากที่ได้รับสภาพขาดออกซิเจนได้มากขึ้นอีกด้วย (Armstrong, 1979; Armstrong and Beckett, 1987; Armstrong *et al*., 1990)

การลำเลียงออกซิเจนในรากไม่เพียงแต่ทำให้การหายใจของ mitochondria ดีขึ้นเท่านั้น แต่ยังมีผลต่อปริมาณออกซิเจนที่บริเวณราก ซึ่งการมีออกซิเจนในบริเวณส่วนที่เจริญเติบโตของรากจะลดความเสี่ยงต่อผลกระทบจากดินขาดออกซิเจน เช่น phytotoxins และ organic compounds ต่างๆ ได้แก่ Fe^{2+} และ Mn^{2+} เป็นต้น (Suater, 2000; Armstrong and Drew, 2002; Evans, 2003) นอกจากมีออกซิเจนลำเลียงผ่านทางโพรงอากาศแล้วยังมีแก๊สอื่น เช่น คาร์บอนไดออกไซด์ เอทธิลีนและมีเทน ผ่านออกมาจากดินขาดออกซิเจนอีกด้วย (Colmer, 2003b; Kirk and Du, 1997)

2) การสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน (barrier to radial oxygen loss formation) ช่วยลดการสูญเสียออกซิเจนจากโพรงอากาศในรากออกไปสู่ภายนอกราก (Visser *et al*., 2000; McDonald *et al*., 2001; Colmer, 2003b) เพื่อสงวนออกซิเจนไว้ให้เนื้อเยื่อเจริญใช้ในการหายใจ ลักษณะโครงสร้างของผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนประกอบด้วยสารจำพวกซู

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เบอรินสะสมอยู่ที่ชั้น hypodermis และสารจำพวกลิกนินสะสมอยู่ในระหว่างเซลล์ภายในชั้นของ hypodermis ไปตลอดทั้งความยาวรากและมีการสร้างผนังนี้อย่างแน่นหนาอีกด้วย (Colmer *et al*, 2006) ทำให้มีการซึมผ่านของออกซิเจนได้เพียงเล็กน้อยหรือไม่มีเลย Insalud *et al*. (2006) พบว่าผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนนี้ถูกกระตุ้นให้สร้างได้ภายใน 1-2 วัน หลังจากได้รับสภาพ stagnant ทำให้มีการสูญเสียออกซิเจนออกจากรัศมีรากลดลงถึง 90% ที่บริเวณโคนราก โดยพบหลักฐานการสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนในรากข้าวจากการหนาขึ้นของผนังชั้น sclerenchymatous fibres ในชั้นของ hypodermis ซึ่งมีการเรืองแสงภายใต้กล้องฟลูออเรสเซนส์ของสารประกอบพวกซูเบอรินและลิกนินมากกว่ารากที่ได้รับสภาพ aerated ที่ชั้นเซลล์เดียวกัน (Insalud *et al*., 2006; Insalud, 2006)

3) การสร้างรากใหม่ (adventitious root formation) เป็นการปรับตัวเพื่อแทนที่รากที่ตายไปหรือมีประสิทธิภาพการทำงานที่ลดลง เมื่อได้รับสภาพขาดออกซิเจนที่อยู่ลึกลงไปจากผิวดิน รากที่เกิดขึ้นใหม่มักงอกออกมาจากส่วนฐานของต้นแล้วหยั่งลงไปในดินหรือในน้ำ รากชนิดนี้นอกจากจะใช้ขนส่งออกซิเจนลงไปผ่านทางโพรงอากาศแล้ว บางครั้งก็ได้รับออกซิเจนโดยตรงจากสิ่งแวดล้อมอีกด้วย (Vartapetian and Jackson, 1997) บทบาทที่สำคัญของรากใหม่ต่อการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินนั้นประกอบด้วยการส่งน้ำ แร่ธาตุ และฮอร์โมน และยังเป็นแหล่งของ assimilates และ metabolites ของต้นอีกด้วย (Vartapetian and Jackson, 1997) Colmer (2003a) ศึกษาในข้าว 12 พันธุ์จาก 3 ระบบการเพาะปลูก ได้แก่ข้าวไร่ ข้าวนาสวน และข้าวน้ำลึก พบว่าข้าวมีจำนวนรากเพิ่มขึ้นเมื่อปลูกในดินน้ำขังเปรียบเทียบกับดินระบายน้ำดีถึง 2 เท่า แสดงว่าการสร้างรากใหม่เป็นสิ่งที่ใช้วัดความทนทานต่อน้ำขังในข้าวได้เป็นอย่างดี (Armstrong, 1971; Jackson and Drew, 1984; Colmer *et al*., 1998)

4) การทนทานต่อสภาพขาดออกซิเจน (anoxia) โดยตรงพบได้ในเมล็ดข้าวมีความสามารถในการงอกภายใต้สภาพขาดออกซิเจน และมีการยืดตัวของ coleoptile เมื่อถูกน้ำขัง (Sauter, 2000; Setter *et al*., 1994) ซึ่งเป็นการปรับตัวเพื่อหลีกเลี่ยงสภาพขาดออกซิเจนได้อีกด้วย พันธุ์ข้าวส่วนใหญ่จะได้รับความเสียหายอย่างมากเมื่อถูกน้ำท่วมทั้งต้นมากกว่า 3 วัน แต่ก็ยังมีข้าวบางพันธุ์ที่มีความสามารถอยู่รอดได้ในสภาพน้ำท่วมขัง ได้แก่ ข้าวน้ำลึกและข้าวขึ้นน้ำที่ปลูกในสภาพแวดล้อมที่มีน้ำท่วมลึกถึง 100 เซนติเมตร และขังอยู่ในสภาพนิ่งเป็นเวลาหลายเดือน ซึ่งเป็นข้าวที่มีความสามารถในการยืดตัวของใบและปล้องอย่างรวดเร็วได้เพื่อหลีกหนีระดับน้ำที่ท่วมสูงขึ้น (Vartapetian and Jackson, 1997; Pezeshki, 2001) ข้าวจึงยังคงได้รับออกซิเจน คาร์บอนไดออกไซด์ และแสงสำหรับการเจริญเติบโตได้ต่อไป (Liao and Lin, 2001)

5) การปรับ metabolism เป็นการจัดหาพลังงานเพื่อใช้ในการเจริญเติบโตต่อไปในสภาพขาดออกซิเจนซึ่งมีกระบวนการที่สำคัญคือการกระตุ้นให้เกิด glycolysis และ fermentation

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เนื่องจากในสภาพขาดออกซิเจนนั้นการ oxidative phosphorylation ของ mitochondria จะถูกจำกัด เซลล์จึงจำเป็นต้องสร้าง alcohol fermentation ขึ้นเพื่อทดแทนการได้พลังงานจาก Krebs cycle ให้มี ATP เพียงพอแก่ความต้องการของเซลล์ (Vartapetian and Jackson, 1997) ในระหว่างกระบวนการหมักนั้น alcohol dehydrogenase (ADH) นั้นได้มีการนำ NAD^+ มาใช้เพื่อให้กระบวนการ glycolysis ดำเนินต่อไป โดยพบว่าการมีกิจกรรมของ ADH ที่สูงได้ชักนำให้มีการผลิต ethanol เกิดขึ้นอีกด้วย (Vartapetian and Jackson, 1997; Setter *et al*., 1997; Liao and Lin, 2001) พืชยังตอบสนองต่อสภาพขาดออกซิเจนด้วยการสังเคราะห์โปรตีนที่เฉพาะเจาะจงต่อสภาพขาดออกซิเจนคือ anaerobic polypeptidase (ANPs) (Setter *et al*., 1997; Vartapetian and Jackson, 1997) โดย ANPs เป็นเอ็นไซม์ที่ได้มาจากกระบวนการ glycolysis และ fermentation (Sachs, 1993) ตัวอย่างการตอบสนองของข้าว คือการยืดตัวอย่างรวดเร็วของ coleoptile ซึ่งเกิดจากเซลล์ของ coleoptile ที่ขาดออกซิเจนมี mitochondria ที่มีศักยภาพในการสังเคราะห์โปรตีนที่ใช้ ATP จากกระบวนการ glycolysis ได้สูง (Vartapetian and Jackson, 1997)

6) การปรับตัวต่อสภาพน้ำท่วมขังของข้าวในการหาอาหาร คือ การเพิ่มสัดส่วนรากต่อต้น เนื่องจากรากมีการเพิ่มพื้นที่ผิวต่อปริมาตร โดยการเพิ่มจำนวนรากแขนง หรือเพิ่มความยาวรากเพื่อใช้ในการแสวงหาฟอสฟอรัส (Insalud, 2006) อีกทั้งเมื่ออยู่ในสภาพขาดออกซิเจนรากข้าวจะเพิ่มการดูดใช้ฟอสฟอรัสโดยการปลดปล่อยกรดอินทรีย์เพื่อสร้างสภาพความเป็นกรดรอบ ๆ รากซึ่งเกิดจากการออกซิเดชันของ Fe^{2+} และการปลดปล่อย H^+ จากรากโดยตรงเนื่องจากการปรับสมดุลของประจุภายในราก ทำให้ค่า pH ดินลดลง ฟอสฟอรัสในดินจึงละลายออกมาได้มากขึ้น (Kirk and Du, 1997)

2.5 ความหลากหลายทางพันธุกรรมของข้าวในการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจน

ประเภทของข้าวเมื่อแบ่งตามนิเวศน์การปลูกอาจแบ่งได้เป็น 1) ข้าวนาสวน เป็นข้าวที่ปลูกในนาที่มีน้ำขังหรือกักเก็บน้ำได้ระดับน้ำลึกไม่เกิน 50 เซนติเมตร และยังแบ่งย่อยออกเป็น ข้าวนาน้ำฝนและข้าวนาชลประทาน 2) ข้าวขึ้นน้ำ เป็นข้าวที่ปลูกในนาที่มีน้ำท่วมขัง มีระดับน้ำลึกตั้งแต่ 1 - 5 เมตร เป็นเวลาไม่น้อยกว่า 1 เดือน ลักษณะพิเศษของข้าวขึ้นน้ำคือ มีความสามารถในการยืดปล้อง (internode elongation ability) การแตกแขนงและรากที่ข้อเหนือผิวดิน (upper nodal tillering and rooting ability) และการชูรวง (kneeing ability) 3) ข้าวน้ำลึก เป็นข้าวที่ปลูกในพื้นที่น้ำลึก ระดับน้ำในนามากกว่า 50 เซนติเมตร แต่ไม่เกิน 100 เซนติเมตร 4) ข้าวไร่ เป็นข้าวที่ปลูกในที่ดอนหรือในสภาพไร่ บริเวณไหล่เขาหรือพื้นที่ซึ่งไม่มีน้ำขัง ไม่มีการทำคันนาเพื่อกักเก็บ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

น้ำ และ 5) ข้าวนาที่สูง เป็นข้าวที่ปลูกในนาที่มีน้ำขังบนที่สูงตั้งแต่ 700 เมตรเหนือระดับน้ำทะเล พันธุ์ข้าวนาที่สูงต้องมีความสามารถทนทานอากาศหนาวเย็นได้ดี (สถาบันวิจัยข้าว 2541)

ดังจะเห็นว่าความหลากหลายของท้องถิ่น เช่น สภาพภูมิประเทศ หรือภูมิศาสตร์ทางการเกษตรต่างก็มีผลต่อความหลากหลายของชนิดข้าว ทำให้ข้าวมีการปรับตัวที่เฉพาะเจาะจงต่อสภาพแวดล้อมในท้องถิ่นที่มีความแปรปรวนของสภาวะเครียดต่าง ๆ เช่น สภาพของดิน หรือระดับน้ำและระยะเวลาในการขังน้ำ การปรับตัวของข้าวต่อสภาพน้ำขังนั้นมีกลไกการปรับตัวของรากหลายแบบที่จะเจริญเติบโตในสภาพที่ขาดออกซิเจน เช่น มีการสร้างรากใหม่ขึ้นมามากกว่าน้ำไม่ขัง รากข้าวที่ปลูกในสภาพขาดออกซิเจนสั้นกว่าปลูกในสภาพมีออกซิเจนเพียงพอ (Insalud, 2006) มีการสร้างโพรงอากาศและผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน โดยข้าวไร่บางพันธุ์มีปริมาณโพรงอากาศเท่ากับข้าวนาสวน แต่ก็พบว่าข้าวไร่พันธุ์ชิวแม่จันมีปริมาณโพรงอากาศเท่ากันเมื่อปลูกในสภาพดินน้ำขังและดินระบายน้ำดี (Insalud, 2006) แต่มีผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนเพียงเล็กน้อยขณะที่ข้าวน้ำลึกและข้าวนาสวนทั้ง 2 ชนิดมีการสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนอย่างแน่นหนา (Colmer, 2003a) เป็นต้น

Thang (2006) พบว่าข้าวพันธุ์ชัยนาท 1 มีประสิทธิภาพการดูดฟอสฟอรัสในสภาพขังน้ำต่ำกว่าไม่ขังน้ำซึ่งอาจเกิดจากการมีความพรุนของรากเพิ่มขึ้นและมีสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน ซึ่งเหมือนกับสุวรรณี (2550) ที่พบว่าข้าวขาวดอกมะลิ105 มีการเจริญเติบโตและสะสมปริมาณฟอสฟอรัสในสภาพ aerated มากกว่าสภาพ stagnant แต่ Huguenin-Elie *et al*. (2003) กลับพบว่าในข้าวขาวดอกมะลิ 105 มีอัตราการดูดธาตุฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้นตลอดการขังน้ำทั้ง 42 วัน โดยที่ประสิทธิภาพการดูดธาตุอาหารของข้าวพันธุ์นี้จะขึ้นอยู่กับรัศมีของราก (root radius) และการมีขนรากมาก อีกทั้งข้าวไร่และข้าวนาสวนยังมีการสะสมไนโตรเจนและฟอสฟอรัสแตกต่างกันเมื่อมีการขังน้ำโดยที่ข้าวไร่สะสมได้เล็กน้อยแต่ข้าวนาสวนสะสมได้ถึง 2 เท่า (เนตรนภา 2546)

ข้าวพันธุ์พื้นเมืองในต่างประเทศบางพันธุ์ เช่น Jalmagna, Baisbish และ Rayada16-3 สามารถปรับตัวต่อสภาพน้ำท่วมลึกได้ แต่มีผลผลิตต่ำเนื่องจากมีการแตกกอน้อย ใบยาวและไม่ตั้งตรง หักล้มง่าย และมีคุณภาพเมล็ดต่ำ (Perata and Voesenek, 2006) จึงมีกระบวนการพัฒนาสายพันธุ์เพื่อให้สามารถยืดปล้องได้ มีใบที่หนา มีรวงใหญ่และมีลำต้นที่แข็งแรง เพื่อให้สามารถปลูกได้ในสภาพนาน้ำลึก และพบว่าพันธุ์ที่ตอบสนองต่อระดับน้ำที่สูงขึ้นและมีผลผลิตสูงและเป็นที่รู้จักได้แก่พันธุ์ปราจีนบุรี 2 ที่ประเทศไทย (สถาบันวิจัยข้าว 2541) ดังจะเห็นว่าพันธุ์ข้าวไทยนั้นมีความสามารถในการปรับตัวต่อสภาพน้ำขังได้ดี นอกจากนี้ลักษณะอื่น ๆ ที่เอื้ออำนวยต่อการทนทานต่อสภาพน้ำขังได้แก่ การสร้างโพรงอากาศ การสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน การสร้างรากใหม่ หรือการปรับกระบวนการ metabolism นั้นสามารถนำมาใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานใน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การปรับปรุงพันธุ์ข้าวทนน้ำขังได้เป็นอย่างดีโดยเฉพาะอย่างยิ่งพันธุ์ข้าวในประเทศไทยมีความหลากหลายทางพันธุกรรม และมีนิเวศน์การเพาะปลูกที่แตกต่างกันตั้งแต่ไม่มีน้ำขังเลย ไปจนถึงมีน้ำท่วมลึกหลายเมตรเป็นเวลาหลายเดือน การศึกษาถึงการปรับตัวของข้าวต่างพันธุ์ในสภาพน้ำขังจึงมีความสำคัญต่อการเพิ่มความเข้าใจต่อกลไกการปรับตัวของข้าวแต่ละชนิด ซึ่งนำไปสู่การพัฒนาองค์ความรู้ที่เป็นประโยชน์ต่อการปรับปรุงพันธุ์ข้าวต่อไป

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved