บทที่ 5

วิจารณ์ผลการทดลอง

ในการศึกษาการตอบสนองของพืชต่อสภาพขาดออกซิเจน โดยการปลูกในสภาพจำลองดินน้ำขังด้วยการผสมวุ้นในสารละลายธาตุอาหาร 0.1% (w/v) เพื่อลดการเคลื่อนที่ของสารละลาย โดยเรียกว่าสภาพ stagnant และการจำลองสภาพดินระบายน้ำดีด้วยการพ่นด้วยอากาศ 24 ชั่วโมงต่อวัน เรียกว่าสภาพ aerated ซึ่งในการทดลองที่ 1 ได้ปลูกทดสอบด้วยข้าวและข้าวสาลีตามวิธีการทดลองของ Wiengweera and Greenway (2004) โดยพบว่าข้าวสาลีพันธุ์ฝาง60 ที่ใช้ในการทดลองที่ 1 มีการตอบสนองต่อสภาพขาดออกซิเจนสอดคล้องกับข้าวสาลีพันธุ์ Gamenya ในการทดลองของ Wiengweera and Greenway (2004) กล่าวคือมีจำนวนรากในสภาพ stagnant มากกว่าสภาพ aerated โดยพันธุ์ Gamenya มีจำนวนราก 11 และ 8 รากต่อต้น ส่วนพันธุ์ฝาง60 มีจำนวน 10 และ 7 รากต่อต้นในสภาพ stagnant และ aerated ตามลำดับ อีกทั้งพันธุ์ Gamenya ยังมีอัตราการดูดฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ต่ำกว่าสภาพ stagnant ถึง 30% ในช่วง 4 - 8 วันหลังย้ายสู่กรรมวิธีการทดลองและลดลงถึง 70% ในช่วง 8 - 12 วันหลังย้าย ส่วนพันธุ์ฝาง60 นั้นก็มีปริมาณฟอสฟอรัสรวมทั้งต้นในสภาพ stagnant น้อยกว่าภาพ aerated ถึง 2 3 และ 5 เท่า ที่ 4 8 และ 12 วันหลังย้ายปลูกตามลำดับ เช่นเดียวกัน

ในข้าวสาลีซึ่งไม่ทนทานต่อน้ำขัง พบว่ามีการเจริญเติบโตในสภาพ stagnant ต่ำกว่าสภาพ aerated เนื่องจากมีการปรับตัวต่อการขาดออกซิเจนได้น้อย โดยเฉพาะอย่างยิ่งการมีความพรุนรากต่ำ (ภาพที่ 4.6) ซึ่ง Wiengweera and Greenway (2004) รายงานว่าการมีความพรุนรากต่ำของข้าวสาลีทำให้ไม่ทนทานต่อการขังน้ำ อีกทั้งในรากข้าวสาลียังไม่มีผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน (ภาพที่ 4.7) หรือมีผนังกั้นที่ไม่แน่นหนา (Colmer, 2003b) ทำให้ออกซิเจนอาจสูญหายออกไปตามรัศมีรากจนหมดก่อนถึงปลายราก ลักษณะสำคัญอีกประการหนึ่งของข้าวสาลีที่ทำให้มีการแพร่ของออกซิเจนไปสู่ปลายรากได้ต่ำคือลักษณะการจัดเรียงตัวของเซลล์ชั้น cortex ที่เป็นแบบหกเหลี่ยม (hexagonal configuration) ซึ่งต้านทานการแพร่ของออกซิเจนได้มากกว่าการจัดเรียงตัวของเซลล์แบบสี่เหลี่ยม (cubic configuration) เช่นในข้าว (Wiengweera and Greenway, 2004) อีกทั้งการมีโพรงอากาศขนาดเล็กจึงทำให้มีพื้นที่ stele ขนาดใหญ่ถึง 18 - 20% ของภาคตัดขวางราก (Colmer, 2003b) ทำให้เซลล์มีความต้องการใช้ออกซิเจนจำนวนมาก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในขณะที่ข้าวมีพื้นที่ stele เพียง 5% ของภาคตัดขวางรากและยังมี pith ขนาดเล็กอีกด้วย (Colmer, 2003b; Kirk and Du., 1997) เซลล์รากข้าวจึงมีความต้องการใช้ออกซิเจนน้อยกว่า

เมื่อรากถูกจำกัดออกซิเจนทำให้ไม่สามารถเจริญเติบโตได้ต่อไป พื้นที่ผิวสัมผัสของรากจึงน้อยกว่าในสภาพ aerated ที่ยังคงมีการเจริญเติบโตของรากได้ต่อไป ดังนั้นการเจริญเติบโตของข้าวสาลีในสภาพ stagnant จึงต่ำมาก ถึงแม้จะมีฟอสฟอรัสในสารละลายธาตุอาหารอย่างเพียงพอก็ตาม จึงส่งผลให้ปริมาณฟอสฟอรัสรวมทั้งต้นในสภาพ stagnant ฟอสฟอรัสสูงมีค่าน้อยลงเท่าๆ กับกรรมวิธีที่มีฟอสฟอรัสต่ำ (ภาพที่ 4.2)

ส่วนข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ105 ที่ปลูกทดสอบกับข้าวสาลีพันธุ์ฝาง60 นั้นก็สามารถเจริญเติบโตได้ในสภาพจำลองดังกล่าว โดยพบว่าข้าวมีการตอบสนองต่อสภาพขาดออกซิเจนแตกต่างจากข้าวสาลีกล่าวคือ ข้าวสามารถปรับตัวต่อสภาพ stagnant โดยมีการสร้างโพรงอากาศเพิ่มขึ้น ซึ่งการเพิ่มขึ้นของโพรงอากาศช่วยส่งเสริมการแพร่ของออกซิเจนจากชั้นบรรยากาศลงสู่ราก อีกทั้งยังมีการสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนที่เกิดจากการสะสมสารประกอบจำพวก phenolic compounds หรือ lipid complexes (เช่น lignin และ/หรือ suberin) ที่ชั้น exodermis อีกด้วย (Insalud *et al*., 2006) การทำงานร่วมกันของโพรงอากาศและผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนนี้เป็นการส่งเสริมให้ออกซิเจนแพร่ลงมาถึงปลายราก ก่อนที่จะสูญเสียออกทางรัศมีรากไปจนหมดตั้งแต่โคนราก (Colmer *et al*., 1998) โดยเฉพาะผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนที่โคนรากนั้นจะหนากว่าปลายราก จากรายงานของ Insalud (2006) ที่ศึกษาในข้าวที่ปลูกในสภาพ stagnant พบว่ามีการเรืองแสงของผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนเมื่อส่องภายใต้แสงฟลูออเรสเซนส์ที่ 70 มิลลิเมตร จากปลายรากมากกว่าที่ 10 และ 20 มิลลิเมตร ที่เรืองแสงเพียงเล็กน้อย ซึ่งสัมพันธ์กับอัตราการสูญเสียออกซิเจนจากจากรัศมีรากที่สูงในบริเวณปลายรากและต่ำมากหรือไม่สูญเสียเลยที่บริเวณโคนราก (Colmer, 2003a; Colmer *et al*., 2006; Insalud *et al*., 2006) จากการปรับตัวดังกล่าวทำให้รากสามารถหายใจและเกิดกระบวนการ metabolism เพื่อส่งสารสังเคราะห์ต่างๆ ไปสู่ต้นได้ ทำให้ต้นข้าวเจริญเติบโตได้ตามปกติ การปรับตัวอีกประการหนึ่งของข้าวคือการเพิ่มจำนวนรากแขนง (adventitious root) ซึ่งเป็นลักษณะของข้าวที่ทนทานต่อน้ำขัง (Colmer, 2003a) และช่วยในการเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสอาหารอีกด้วย ดังจะเห็นว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ105 ในตารางที่ 4.3 ในสภาพ stagnant ฟอสฟอรัสสูงนั้นมีจำนวนรากมากกว่าและมีน้ำหนักแห้งรวมสูงกว่ากรรมวิธีอื่นโดยเฉพาะที่ 12 วันหลังย้ายปลูก

การขาดฟอสฟอรัสนั้นส่งเสริมให้มีความพรุนรากสูงขึ้นเมื่อปลูกในสภาพ stagnant ซึ่งการมีความพรุนรากสูงหรือการมีโพรงอากาศขนาดใหญ่ขึ้นนั้นเป็นผลดีต่อรากในแง่ของการลดความต้องการใช้ออกซิเจนและฟอสฟอรัสในเนื้อเยื่อลง (Kirk and Du, 1997; Fan *et al*., 2003)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ซึ่งสอดคล้องกับการตอบสนองของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ105 ในตารางที่ 4.7 ที่มีความพรุนรากมากที่สุดที่สภาพ stagnant ฟอสฟอรัสต่ำ และการตอบสนองต่อการขาดฟอสฟอรัสของรากอีกประการหนึ่งก็คือมีการยืดขยายรากเพื่อเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสฟอสฟอรัสที่อยู่ลึกลงไป (Kirk and Du, 1997; Wissuwa, 2003) และอิทธิพลของการขาดฟอสฟอรัสนั้นยังมีผลต่อการเพิ่มสัดส่วนรากต่อต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ105 มากกว่าการขาดออกซิเจนอีกด้วยซึ่งสอดคล้องกับ Kirk and Du (1997) ที่มีน้ำหนักแห้งรากเพิ่มขึ้นถึง 2 เท่าเมื่อขาดฟอสฟอรัส

การปรับตัวของรากต่อสภาพ stagnant มีผลต่ออัตราการดูดฟอสฟอรัสที่ลดลงเมื่อเปรียบเทียบกับสภาพ aerated ในระดับฟอสฟอรัสสูง (ภาพที่ 4.1) ถึงแม้ว่าในสภาพ stagnant จะมีจำนวนรากมากกว่าสภาพ aerated ก็ตาม แสดงว่าประสิทธิภาพการดูดธาตุอาหารของรากลดลงซึ่งเกิดจากรากมีผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนที่แน่นหนาทำให้รากมีประสิทธิภาพการดูดน้ำและธาตุอาหารต่ำ (Colmer, 2003a; Drew and Saker, 1986; Kronzucker *et al*., 1998) และการมีโพรงอากาศขนาดใหญ่ยังลดการลำเลียงธาตุอาหารผ่านทางเซลล์ที่มีชีวิตอีกด้วย (Kirk, 2003; Insalud, 2006) แต่ Wiengweera and Greenway (2004) ได้เสนอว่าการมีประสิทธิภาพการดูดธาตุอาหารที่ลดลงของรากนั้นเกิดจากการหมดไปของธาตุอาหารที่บริเวณรากและมีการแพร่ของธาตุอาหารจากบริเวณอื่นที่น้อยมากเนื่องจากถูกตรึงไว้จากการไม่เคลื่อนไหวของสารละลาย stagnant ที่ใช้จำลองสภาพน้ำขัง

ในการทดลองที่ 1 ได้แสดงถึงการปรับตัวของข้าวต่อสภาพน้ำขัง จากการปลูกทดสอบในสภาพ stagnant พบว่ามีการเพิ่มความพรุนราก มีการสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจน และมีการเพิ่มจำนวนรากในพันธุ์ขาวดอกมะลิ105 ซึ่งเป็นข้าวนาสวนที่มีการขังน้ำในฤดูกาลเพาะปลูก การเพาะปลูกข้าวในประเทศไทยนอกจากจะมีการปลูกข้าวนาสวนแล้วยังมีการปลูกข้าวไร่และข้าวน้ำลึก ซึ่งมีระดับการขังน้ำที่แตกต่างกัน ดังนั้นจึงมีสมมติฐานว่าข้าวจากระบบการเพาะปลูกที่แตกต่างกันอาจจะมีการตอบสนองต่อสภาพน้ำขังแตกต่างกัน ในการทดลองที่ 2 นี้จึงตรวจสอบความแตกต่างระหว่างพันธุ์ในข้าว 15 พันธุ์จาก 3 ระบบการเพาะปลูกต่อสภาพขาดออกซิเจน พบว่ามีความแตกต่างทั้งในด้านสัณฐานวิทยาและการดูดธาตุอาหารของข้าวต่างพันธุ์

การปรับตัวที่ช่วยส่งเสริมให้มีการแพร่ของออกซิเจนไปสู่ปลายรากได้แก่การสร้างโพรงอากาศ ซึ่งสัมพันธ์กับความพรุนราก (Insalud, 2006) ข้าวที่เจริญเติบโตในดินระบายน้ำดีมีความพรุนราก 15 - 30% และเมื่อขาดออกซิเจนความพรุนรากจะเพิ่มขึ้นเป็น 32 - 45% (Colmer, 2003b) โดยในตารางที่ 4.22 ข้าวมีความพรุนรากเมื่อก่อนย้ายปลูกในสภาพ stagnant 22 - 34% และหลังย้ายปลูกเป็น 25 - 38% แต่ในการทดลองนี้พบว่ามีข้าวเพียง 4 พันธุ์เท่านั้นที่มีความพรุนรากเพิ่มขึ้นจากก่อนย้ายปลูกในสภาพ stagnant คือ กข7 ชัยนาท1 เหมยนอง62 เอ็ม และอาร์258

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ส่วนข้าวอีก 11 พันธุ์ที่เหลือความพรุนรากไม่เปลี่ยนแปลง เนื่องจากมีความพรุนรากที่ค่อนข้างสูงใกล้เคียงกับรากที่ได้รับสภาพขาดออกซิเจนของ Colmer (2003b) แสดงว่าพันธุ์ข้าวส่วนใหญ่มีการสร้างโพรงอากาศอยู่ก่อนแล้ว การส่งออกซิเจนไปสู่ปลายรากจึงน่าจะเกิดร่วมกับการสร้างผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนที่หนาขึ้นตั้งแต่ส่วนโคนรากลงไป โดย Insalud *et al*. (2006) พบหลักฐานดังกล่าวในข้าวที่ย้ายปลูกจากสภาพ aerated ไปสู่ stagnant ที่มีการสูญเสียออกซิเจนออกตามรัศมีราก (radial oxygen loss) ลดลงถึง 90% หลังจากย้ายปลูกเพียง 1 วัน ในขณะที่ส่วนปลายรากยังมีการรั่วไหลของออกซิเจนอยู่แสดงว่ามีการแพร่ของออกซิเจนลงสู่ปลายรากอย่างแท้จริง

การปรับตัวของจำนวนและความยาวรากนั้นเป็นการตอบสนองร่วมกันของการขาดออกซิเจนและการขาดธาตุอาหาร ซึ่งในสารละลาย stagnant นอกจากจะขาดออกซิเจนแล้วยังเกิดการขาดธาตุอาหารที่บริเวณรากอีกด้วย เนื่องจากธาตุอาหารถูกตรึงไว้ด้วยวุ้นและมีการแพร่หรือไหลจากบริเวณอื่นไปสู่บริเวณรากที่ถูกดูดจนหมดไปได้ต่ำในสภาพ stagnant (Wiengweera *et al*., 1997; Wiengweera and Greenway, 2004) ทำให้รากต้องมีการปรับตัวเพื่อเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสอาหารที่อยู่ไกลออกไป ทั้งการเพิ่มจำนวนรากและ/หรือการเพิ่มความยาวราก (Kirk and Du, 1997; Lu *et al*., 1999; Kirk, 2003) โดยพบว่าข้าวมีการเพิ่มจำนวนรากที่แตกต่างกัน กล่าวคือก่อนที่ข้าวจะได้ย้ายปลูกลงสภาพ stagnant นั้นพันธุ์อาร์258 ซิวแม่จัน ขาวโป่งไคร้ และชัยนาท1 มีจำนวนรากอยู่ในกลุ่มสูงซึ่งจะเห็นว่าเป็นข้าวไร่ถึง 3 พันธุ์ แต่หลังจากย้ายปลูกในสภาพ stagnant ได้ 7 วัน ปรากฏว่าพันธุ์อาร์258 และขาวโป่งไคร้ ชะงักการสร้างรากใหม่ (ตารางที่ 4.15) ขณะที่ข้าวไร่อีก 3 พันธุ์มีจำนวนรากเพิ่มขึ้นเล็กน้อย (33.9 - 60.5%) ส่วนพันธุ์ปราจีนบุรี2 และกข7 มีจำนวนรากเพิ่มขึ้นปานกลาง (88.4 และ 97.5% ตามลำดับ) และกลุ่มข้าวนาสวนที่เหลือมีจำนวนรากเพิ่มขึ้นสูงมาก โดยพันธุ์สันป่าตองมีจำนวนรากเพิ่มขึ้นถึง 167.4 % แสดงว่าข้าวไร่ทั้ง 5 พันธุ์มีการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนได้น้อยกว่าข้าวนาสวนและข้าวน้ำลึกเมื่อใช้จำนวนรากที่เพิ่มขึ้นในสภาพ stagnant วัดความทนทานต่อน้ำขังของข้าว (Colmer, 2003a) ส่วนในด้านความยาวราก (ตารางที่ 4.20) นั้น พบว่าข้าวมีการตอบสนองทั้งการลดความยาวราก ความยาวรากไม่เปลี่ยนแปลง และมีความยาวรากเพิ่มขึ้น โดยกลุ่มที่มีความยาวรากลดลงและความยาวรากไม่เปลี่ยนแปลงได้แก่ ข้าวนาสวน (ยกเว้นพันธุ์น้ำสะกุย19) ข้าวน้ำลึก และข้าวไร่พันธุ์ซิวแม่จัน ส่วนพันธุ์ข้าวที่เหลือได้แก่ข้าวไร่ (ยกเว้นพันธุ์ซิวแม่จัน) และข้าวนาสวนพันธุ์น้ำสะกุย19 มีความยาวรากเพิ่มขึ้น ซึ่งจะเห็นว่ากลุ่มที่ปริมาณออกซิเจนไปจำกัดการยืดขยายตัวของราก (Armstrong, 1979) รากมีการเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสอาหารด้วยวิธีการเพิ่มจำนวนราก ส่วนในกลุ่มที่ปริมาณออกซิเจนไปจำกัดการเพิ่มจำนวนราก รากจะเพิ่มพื้นที่ผิวด้วยการเพิ่มความยาวรากเพื่อหาอาหารที่อยู่ลึกลงไป (Kirk and Du, 1997; Wissuwa, 2003)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

จากการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนและการหาอาหารที่แตกต่างกันของข้าวต่างพันธุ์ ทำให้ข้าวมีอัตราการเจริญเติบโต (relative growth rate) ที่แตกต่างกัน (ตารางที่ 4.14) โดยพบว่ากลุ่มข้าวนาสวน (ยกเว้นพันธุ์เหมยนอง62 เอ็ม) และข้าวน้ำลึกมีอัตราการเจริญเติบโตรวมทั้งต้นสูงกว่ากลุ่มข้าวไร่ (ยกเว้นพันธุ์น้ำรู) แต่เมื่อพิจารณาแยกส่วนรากกับส่วนเหนือดินพบว่ามีการตอบสนองที่แตกต่างกันโดยอาจแบ่งได้เป็น 4 กลุ่ม ดังนี้

1) กลุ่มที่มีอัตราการเจริญเติบโตทั้งส่วนรากและส่วนเหนือดินสูงได้แก่พันธุ์เหนียวสันป่าตอง พิษณุโลก60-2 สุพรรณบุรี1 ขาวดอกมะลิ105 ปทุมธานี1 ชัยนาท1 และน้ำรู โดยเฉพาะพันธุ์เหนียวสันป่าตองที่มีอัตราการเจริญเติบโตในสภาพ stagnant สูงที่สุด ในกลุ่มนี้แสดงให้เห็นว่ารากสามารถปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนได้ มีการดูดธาตุอาหารและส่งไปยังส่วนเหนือดินได้ดีข้าวจึงมีอัตราการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินสูงด้วย

2) กลุ่มที่มีอัตราการเจริญเติบโตของรากสูงแต่มีอัตราการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินต่ำ ได้แก่ พันธุ์ซิวแม่จัน ซึ่งแสดงว่ารากมีการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนได้แต่รากไม่มีประสิทธิภาพหรือมีประสิทธิภาพต่ำในการดูดธาตุอาหาร ทำให้ส่งสารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนเหนือดินได้น้อย จึงมีการเจริญเติบโตในส่วนเหนือดินต่ำ

3) กลุ่มที่มีอัตราการเจริญเติบโตของรากต่ำแต่มีอัตราการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินสูงได้แก่ พันธุ์ กข7 น้ำสะกุย19 และปราจีนบุรี2 โดยที่พันธุ์น้ำสะกุย19 นั้นมีอัตราการเจริญเติบโตของรากต่ำที่สุด แสดงว่ามีการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนได้ต่ำ แต่รากกลับมีประสิทธิภาพการดูดธาตุอาหารที่สูงมากจึงทำให้สามารถส่งสารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนเหนือดินได้สูง จึงมีอัตราการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินอยู่ในกลุ่มสูง

4) กลุ่มที่มีอัตราการเจริญเติบโตทั้งส่วนรากและส่วนเหนือดินต่ำ ได้แก่ พันธุ์เหมยนอง62 เอ็ม เจ้าฮ่อ ขาวโป่งไคร้ และอาร์258 แสดงว่ากลุ่มนี้ได้รับผลกระทบจากสภาพขาดออกซิเจนทำให้ชะงักการเจริญเติบโต โดยเฉพาะพันธุ์ขาวโป่งไคร้และอาร์258ที่ไม่มีการสร้างรากใหม่ (ตารางที่ 4.15) และรากยังมีประสิทธิภาพในการดูดธาตุอาหารต่ำและ/หรือมีการส่งสารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนเหนือดินได้น้อยทำให้มีอัตราการเจริญเติบโตในส่วนนี้ต่ำกว่าพันธุ์อื่นๆ ด้วย

เมื่อพิจารณาสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสของข้าว (มิลลิกรัมฟอสฟอรัสต่อกรัมน้ำหนักแห้งราก) (ตารางที่ 4.31) พบว่ามีทั้งข้าวที่มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสที่เพิ่มขึ้น ไม่เปลี่ยนแปลง และลดลง โดยพันธุ์น้ำสะกุย19 เป็นข้าวเพียงพันธุ์เดียวที่มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้น ซึ่งอาจเกิดจากข้าวพันธุ์น้ำสะกุย19 มีการสะสมฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ในส่วนรากน้อย แต่มีการสะสมฟอสฟอรัสในส่วนเหนือดินสูง (ตารางที่ 4.30) ทำให้มีการเจริญเติบโตของส่วนรากต่ำกว่าส่วนเหนือดินด้วย ซึ่งแสดงว่ารากนั้นมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสสูงมาก ส่วนพันธุ์

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ปราจีนบุรี2 เหมยนอง62 เอ็ม และพิษณุโลก60-2 มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสไม่เปลี่ยนแปลงจากก่อนย้ายปลูก ส่วนพันธุ์ กข7 นั้นได้รับผลกระทบเล็กน้อย (มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสลดลง 10%) (ตารางที่ 4.30) แสดงว่าข้าวทั้ง 4 พันธุ์ได้รับผลกระทบจากการปรับตัวต่อสภาพ stagnant เพียงเล็กน้อย แต่ข้าวทั้ง 4 พันธุ์นี้มีอัตราการสะสมฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ในส่วนรากน้อยกว่าส่วนเหนือดินเช่นเดียวกับพันธุ์น้ำสะกุย19 เพียงแต่พันธุ์น้ำสะกุย19 มีความแตกต่างในการสะสมฟอสฟอรัสในส่วนรากและส่วนเหนือดินมากกว่า ขณะที่ข้าวอีก 10 พันธุ์นั้นมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสลดลงจากก่อนย้ายปลูกมากกว่า 10% โดยแบ่งออกเป็น 2 กลุ่มคือ กลุ่มแรก มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสลดลงเพราะมีอัตราการสะสมฟอสฟอรัสในส่วนรากมากกว่าส่วนเหนือดิน (ตารางที่ 4.30) ทำให้รากเจริญเติบโตได้สูง ดังนั้นประสิทธิภาพของแต่ละรากจึงต่ำกว่ากลุ่มที่มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสสูงหรือไม่เปลี่ยนแปลง (Kirk and Du, 1997) ได้แก่พันธุ์สุพรรณบุรี1 เหนียวสันป่าตอง ขาวดอกมะลิ105 ปทุมธานี1 และชัยนาท1 สำหรับกลุ่มที่สองที่สมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสลดลงนั้นเกิดจากข้าวมีการปรับตัวได้น้อยต่อสภาพขาดออกซิเจน ทำให้ชะงักการเจริญเติบโต ข้าวจึงมีการสะสมฟอสฟอรัสในส่วนรากและส่วนเหนือดินต่ำมาก ได้แก่พันธุ์ขาวโป่งไคร้ ซิวแม่จัน และอาร์258 ส่วนพันธุ์น้ำรูและเจ้าฮ่อนั้นได้รับผลกระทบจากสภาพขาดออกซิเจนน้อยกว่าเล็กน้อย (ตารางที่ 4.30)

Kirk and Du (1997) และ Kirk (2003) รายงานว่ารากที่มีโพรงอากาศเป็นรากที่ไม่มีประสิทธิภาพในการดูดธาตุอาหาร รากที่อยู่ในสภาพน้ำขังจึงพัฒนา lateral root ขึ้นรอบ ๆ adventitious root หรือรากที่มีโพรงอากาศ และ Insalud (2006) ก็เชื่อว่า lateral root น่าจะเป็นรากที่มีประสิทธิภาพมากกว่าเนื่องจากเป็นรากที่สัมผัสกับน้ำและธาตุอาหารโดยตรง และมีพื้นที่ผิวมากกว่า adventitious root ในการทดลองที่ 2 นี้ พบว่ารากที่มี lateral root จำนวนมากนั้นมีขนาดเล็กกว่ารากที่ไม่มี lateral root จึงเรียกว่ารากผอมและรากอ้วนตามลำดับ จากรายงานดังกล่าวจึงสามารถสรุปได้ว่ารากผอมมีประสิทธิภาพในการดูดธาตุอาหารมากกว่ารากอ้วน ดังนั้น ในการทดลองที่ 3 จึงเลือกข้าวจากการทดลองที่ 2 มา 3พันธุ์ได้แก่พันธุ์น้ำสะกุย19 เหมยนอง62 เอ็ม และสุพรรณบุรี1 ปลูกทดสอบประสิทธิภาพของรากแต่ละชนิดในสภาพ aerated และ stagnant ที่ฟอสฟอรัส 2 ระดับ (ต่ำและสูง) ต่อความสามารถในการเจริญเติบโตและการดูดธาตุอาหาร

จากผลการทดลองพบว่าข้าวทั้ง 3 พันธุ์ ได้รับผลกระทบจากสภาพฟอสฟอรัสต่ำทำให้น้ำหนักแห้งในสภาพ aerated และ stagnant ทั้ง 3 ชนิดรากต่ำกว่าสภาพฟอสฟอรัสสูงอย่างชัดเจน และยังมีผลกระทบโดยตรงต่อการเจริญเติบโตของรากที่ลดลงทั้งในสภาพ aerated และ stagnant โดยเฉพาะอย่างยิ่งไม่มีการสร้างรากใหม่ในสภาพ aerated เลย ยกเว้นพันธุ์สุพรรณบุรี1 ที่มีจำนวนรากของข้าวที่มีรากตามปกติเพิ่มขึ้นเล็กน้อย แต่เมื่อข้าวได้รับสภาพ stagnant ข้าวสามารถสร้าง

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

รากใหม่ขึ้นมาได้แม้มีฟอสฟอรัสต่ำ (Thang *et al*., 2006) โดยในข้าวที่มีรากตามปกติและข้าวที่มีแต่รากผอมสามารถสร้างรากใหม่ขึ้นมาได้ 26 - 40% แต่ข้าวที่มีแต่รากอ้วนนั้นยังไม่มีการสร้างรากใหม่เกิดขึ้นอาจเนื่องจากรากอ้วนเป็นรากที่มีประสิทธิภาพการดูดธาตุอาหารต่ำ (Kirk and Du, 1997) จึงมีการเจริญเติบโตช้ากว่าข้าวที่มีรากชนิดอื่น เมื่อรากมีการเจริญเติบโตได้น้อยลงจึงมีผลกระทบต่อการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินด้วยทำให้มีอัตราการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินน้อยมาก รวมไปถึงการสะสมฟอสฟอรัสที่ลดลง ดังนั้นสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสของข้าวในระดับฟอสฟอรัสต่ำจึงลดลงอย่างมากด้วย

เมื่อได้รับฟอสฟอรัสอย่างเพียงพอ ข้าวจึงมีอัตราการเจริญเติบโตสูงมาก โดยพบว่าหลังจากได้รับกรรมวิธีการทดลอง 7 วัน ข้าวที่ปลูกในสภาพ aerated มีอัตราการเจริญเติบโตที่สูงขึ้น และข้าวที่มีแต่รากผอมนั้นมีอัตราการเจริญเติบโตเพิ่มขึ้นเท่ากับข้าวที่มีรากตามปกติของพันธุ์สุพรรณบุรี1 และเหมยนอง62 เอ็ม แสดงว่าเมื่อปริมาณออกซิเจนไม่ใช่ปัจจัยจำกัดของรากแล้ว รากผอมซึ่งมี lateral root มากมายจึงทำหน้าที่ดูดน้ำและธาตุอาหารได้ตามปกติ ซึ่งสอดคล้องกับในสภาพ stagnant ที่มีอัตราการเจริญเติบโตของข้าวที่มีแต่รากอ้วนที่สูงเท่ากับรากผอมหรือสูงกว่า (ตารางที่ 4.33 และ 4.34) แสดงว่าเมื่อรากถูกจำกัดปริมาณออกซิเจน รากอ้วนซึ่งมีโพรงอากาศปริมาณมากก็ช่วยลดความเสียหายจากการขาดออกซิเจน ยกเว้นพันธุ์น้ำสะกุย19 ที่มีการตอบสนองของรากแตกต่างจากข้าว 2 พันธุ์แรก โดยที่ข้าวที่มีแต่รากอ้วนมีอัตราการเจริญเติบโตในสภาพ aerated สูง และข้าวที่มีแต่รากผอมมีอัตราการเจริญเติบโตในสภาพ stagnant สูง แสดงว่าข้าวพันธุ์น้ำสะกุย19 มีกลไกการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนและการหาอาหารแตกต่างจากข้าว 2 พันธุ์แรก

ที่ระดับฟอสฟอรัสสูงข้าวยังมีความแตกต่างระหว่างพันธุ์ในการเพิ่มจำนวนราก โดยพบว่าข้าวพันธุ์สุพรรณบุรี1 ในสภาพ aerated นั้นมีการสร้างรากใหม่เพิ่มขึ้นถึง 99% ยกเว้นข้าวที่มีแต่รากอ้วนที่ยังมีการเจริญเติบโตของรากน้อยกว่า แต่เมื่อข้าวได้รับสภาพ stagnant แล้วข้าวมีการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนด้วยการเพิ่มจำนวนรากขึ้นมาจากสภาพ aerated ถึง 2 เท่า โดยเฉพาะข้าวที่มีแต่รากอ้วนที่มีจำนวนรากเพิ่มขึ้นสูงที่สุดแสดงว่ารากอ้วนมีบทบาทสำคัญต่อการเจริญเติบโตในสภาพ stagnant มากกว่า aerated เนื่องจากรากอ้วนเป็นรากที่มีโพรงอากาศ จึงทำหน้าที่ในการลำเลียงออกซิเจนมาสู่ปลายราก จึงช่วยลดความเสียหายจากการขาดออกซิเจน ข้าวจึงทนทานต่อการขาดออกซิเจนได้และมีการเจริญเติบโตได้ตามปกติ (Kirk, 2003; Colmer, 2003a; Setter *et al*., 1997; Vartapetian and Jackson, 1997) และข้าวพันธุ์เหมยนอง62 เอ็ม ก็มีการตอบสนองของรากเช่นเดียวกับพันธุ์สุพรรณบุรี1 เพียงแต่มีการเพิ่มจำนวนรากน้อยกว่าโดยมีจำนวนรากเพิ่มในสภาพ aerated 25% และเพิ่มในสภาพ stagnant 100% ขณะที่พันธุ์น้ำสะกุย19 มี

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การเพิ่มจำนวนรากแตกต่างจากข้าว 2 พันธุ์แรกโดยในสภาพ aerated มีจำนวนรากเพิ่มขึ้นเล็กน้อยเพียง 14 % และไม่มีการสร้างรากใหม่ในข้าวที่มีแต่รากผอม และเมื่อได้รับสภาพ stagnant ข้าวยังมีจำนวนรากของข้าวที่มีแต่รากอ้วนเพิ่มขึ้นเพียง 52% แสดงว่าข้าวพันธุ์น้ำสะกุย19 มีการปรับตัวต่อสภาพ stagnant ได้น้อยและส่งผลให้มีการสร้างน้ำหนักแห้งรวมเพิ่มขึ้นต่ำกว่าข้าวพันธุ์อื่นถึง 1 เท่า

การมีจำนวนรากเพิ่มขึ้นสอดคล้องกับการเพิ่มปริมาณฟอสฟอรัสรวมทั้งต้นโดยพบว่าข้าวที่มีจำนวนรากในสภาพ aerated เพิ่มขึ้นนั้นทำให้มีปริมาณฟอสฟอรัสเพิ่มขึ้นด้วย และเมื่อข้าวมีการปรับตัวต่อสภาพ stagnant ด้วยการเพิ่มจำนวนรากที่มากกว่าสภาพ aerated แล้ว ปริมาณฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ก็เพิ่มขึ้นสูงกว่าสภาพ aerated ด้วยเช่นกัน อย่างไรก็ตาม สมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัส (มิลลิกรัมฟอสฟอรัสต่อกรัมน้ำหนักแห้งราก) ในสภาพ stagnant นั้นยังคงต่ำกว่าสภาพ aerated เนื่องจากมีการเจริญเติบโตของรากมากกว่า แต่สมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ของข้าวที่มีแต่รากอ้วนนั้นลดลงน้อยที่สุด อีกทั้งยังพบว่าที่ 7 วันหลังย้ายสู่กรรมวิธีการทดลองพันธุ์น้ำสะกุย19 มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัส สูงที่สุด (ตารางที่ 4.49) ส่วนพันธุ์สุพรรณบุรี1 นั้นก็มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสต่ำที่สุด แสดงว่าข้าวมีความแตกต่างระหว่างพันธุ์ในด้านสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัส (Insalud, 2006; สุวรรณี 2550) และยังมีความแตกต่างของชนิดรากด้วย โดยพบว่าที่ระดับฟอสฟอรัสสูง พันธุ์น้ำสะกุย19 ในข้าวที่มีแต่รากอ้วนมาก่อนนั้นมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสสูงกว่าข้าวที่มีแต่รากผอม ทั้งในสภาพ aerated และ stagnant แต่ข้าวพันธุ์นี้ยังคงได้รับผลกระทบจากสภาพขาดออกซิเจนในรากจึงมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ต่ำกว่าสภาพ aerated เช่นเดียวกับพันธุ์เหมยนอง62 เอ็ม ที่มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสในสภาพ stagnant ต่ำกว่าสภาพ aerated แต่ไม่มีความแตกต่างอย่างชัดเจนในชนิดราก ส่วนพันธุ์สุพรรณบุรี1 นั้นรากทั้ง 3 ชนิดมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสที่ไม่แตกต่างกันทั้ง 2 สภาพออกซิเจน (ตารางที่ 4.49 และ 4.50) แสดงว่ารากข้าวพันธุ์น้ำสะกุย19 มีการตอบสนองต่อสภาพออกซิเจนต่อสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสเป็นอย่างมาก รองลงมาคือพันธุ์เหมยนอง62 เอ็ม และไม่ตอบสนองในพันธุ์สุพรรณบุรี1

ดังนั้นจึงสามารถสรุปได้ว่ารากผอมมีประสิทธิภาพในการเจริญเติบโตในสภาพที่มีออกซิเจนเพียงพอ แต่ถ้าในสภาพรากขาดออกซิเจนแล้วรากอ้วนจะมีบทบาทในการเจริญเติบโตมากกว่า ข้าวพันธุ์สุพรรณบุรี1 นั้นมีการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนได้ดีเนื่องจากมีจำนวนรากเพิ่มขึ้นสูงมาก (Colmer, 2003a; Colmer *et al.*, 2006) และมีอัตราการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินและรากที่สูง รองลงมาคือพันธุ์เหมยนอง62 เอ็ม สำหรับพันธุ์น้ำสะกุย19 นั้นมีการเจริญเติบโตของรากที่ต่ำจึงมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสสูงแต่ก็ไม่สามารถใช้ตัดสินว่าเป็นพันธุ์

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ที่มีการเจริญเติบโตสูงที่สุด เนื่องจากรากมีการปรับตัวต่อสภาพขาดออกซิเจนน้อย ดังนั้นในการตัดสินสมรรถภาพการดูดธาตุอาหารจึงอาจต้องใช้ข้อมูลการเจริญเติบโตทั้งรากและส่วนเหนือดิน และความสามารถในการปรับตัวของรากประกอบการพิจารณาด้วย

จากการศึกษานี้พบว่าข้าวมีการปรับตัวต่อสภาพน้ำขังทั้งในด้านสัณฐานวิทยา ได้แก่ การเพิ่มจำนวนรากหรือการสร้างรากใหม่ (Colmer, 2003a; Insalud *et al*, 2006) การสร้างโพรงอากาศที่มีการทำงานร่วมกับผนังกั้นการรั่วไหลของออกซิเจนเพื่อส่งออกซิเจนไปสู่ปลายราก (Colmer, 1998; Drew *et al*., 2003; Insalud *et al*, 2006) การมีลักษณะทางกายวิภาคที่เอื้อต่อการแพร่ของออกซิเจน เช่น มี cortex ขนาดใหญ่ (ทำให้มีโพรงอากาศขนาดใหญ่) มี stele ขนาดเล็ก และมีการจัดเรียงตัวของเซลล์แบบ 4 เหลี่ยม (cubic configuration) (Wiengweera and Greenway, 2004; Colmer, 2003b; Colmer *et al*., 2006) และมีการปรับตัวเพื่อหาอาหารเช่น การมีจำนวน lateral root ที่มากขึ้น (Kirk and Du, 1997; Kirk, 2003) และผลกระทบจากการขาดออกซิเจนก็ทำให้ข้าวมีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสลดลง แต่จะเห็นว่าข้าวที่มีสมรรถภาพการดูดฟอสฟอรัสสูงจะมีอัตราการเจริญเติบโตของรากต่ำ แสดงว่ารากมีประสิทธิภาพการทำงานต่อหน่วยรากสูงมากจึงสามารถส่งสารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนเหนือดินให้เจริญเติบโตได้ตามปกติ

อย่างไรก็ตาม ความแตกต่างระหว่างพันธุ์ในการตอบสนองต่อสภาพ stagnant ส่วนหนึ่งอาจเป็นผลจากการปรับตัวมาอย่างยาวนานของข้าวที่ปลูกในแต่ละสภาพแวดล้อม จึงควรใช้ข้าวจากแต่ละนิเวศน์การปลูกให้มีจำนวนพันธุ์ข้าวมากขึ้นเพื่อเพิ่มข้อมูลการปรับตัวของข้าวไทยให้สมบูรณ์ และมีการตรวจสอบผลกระทบต่อความอ่อนแอต่อการขาดออกซิเจนในแต่ละระยะการเจริญเติบโตของข้าว เพื่อใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานในการปรับปรุงพันธุ์ ปรับปรุงระบบการเพาะปลูกหรือหลีกเลี่ยงสภาวะเครียดดังกล่าว เพื่อให้ข้าวมีการเจริญเติบโตดีที่สุด ส่งผลให้มีการสร้างผลผลิตได้เต็มศักยภาพของแต่ละพันธุ์

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved