บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

สรีรวิทยาการออกดอกของพืช

การออดดอกเป็นการเปลี่ยนแปลงและพัฒนาในพืชชั้นสูงเป็นตัวอย่างที่น่าสนใจและเห็นได้ชัดเจนเนื่องจากดอกเป็นส่วนประกอบที่สำคัญอย่างยิ่งในวงจรชีวิต และประกอบด้วยอวัยวะสำคัญ 4 ส่วนคือ กลีบดอก (sepal) กลีบเลี้ยง (petal) เกสรเพศผู้ (stamen) และเกสรเพศเมีย (pistil หรือ carpel) อวัยวะเหล่านี้เป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงและพัฒนาลำดับอย่างต่อเนื่องของเนื้อเยื่อเจริญของดอก (floral meristem) ซึ่งเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนสภาพและการเติบโตของอวัยวะจากเนื้อเยื่อเจริญส่วนสืบพันธุ์ (reproductive meristem) เป็นผลมาจากปฏิกิริยาสัมพันธ์ของยีนที่ควบคุมอยู่ก่อนที่เนื้อเยื่อเจริญของดอกจะเปลี่ยนแปลงพัฒนาเป็นอวัยวะต่าง ๆ กับปัจจัยสภาพแวดล้อมที่ได้รับ โดยมีการพัฒนาที่พืชจะเปลี่ยนแปลงจากการเจริญด้านลำต้นไปสู่ระยะการสืบพันธุ์ กระบวนการดังกล่าวนี้เรียกว่า floral evocation ซึ่งเกี่ยวข้องไม่เพียงแต่การสร้างเนื้อเยื่อเจริญของดอกเท่านั้น หากยังเกี่ยวข้องกับกับการเปลี่ยนแปลงอื่น ๆ ทางโครงสร้างและทางสรีรวิทยาด้วย (ลิลลี่, 2546)

เมื่อพืชเจริญเติบโตเต็มที่ในสภาวะแวดล้อมที่เหมาะสมพืชหลายชนิดจะมีการพัฒนาไปโดยมีการสร้างดอก ผล และเมล็ดเพื่อการขยายพันธุ์ และดำรงสายพันธุ์ต่อไปได้ ในขณะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงพัฒนาจากการเจริญทางด้าน ใบและลำต้น (vegetative growth) ไปเป็นการเจริญทางด้านส่วนสืบพันธุ์ (reproductive growth) พืชจะมีการเปลี่ยนแปลงทางด้านสรีรวิทยาหลายอย่าง โดยมีปัจจัยทั้งภายใน และปัจจัยภายนอก ได้แก่ แสง อุณหภูมิ ธาตุอาหาร ฮอร์โมน อายุ และความพร้อมของพืช ในสภาวะที่สิ่งแวดล้อมทั้งภายใน และภายนอกเหมาะสมพืชจะมีการสร้างดอกได้ ซึ่งถือได้ว่าดอกเป็นส่วนสำคัญของพืชเป็นจุดเริ่มต้นของการขยายพันธุ์ การพัฒนาเป็นผลและเมล็ดเพื่อประโยชน์ในการดำรงสายพันธุ์และการขยายพันธุ์พืชให้สืบทอดและแพร่กระจายต่อไป (สมบุญ, 2544)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

กระบวนการเกิดดอก

การเกิดดอกของพืชต้องอาศัยกระบวนการต่าง ๆ ทางสรีรวิทยาที่สลับซับซ้อน โดยมีปัจจัยทั้งทางด้านสภาพแวดล้อมภายนอก ตลอดทั้งเกิดจากอิทธิผลภายในต้นพืชเองเข้ามาเกี่ยวข้องในการเปลี่ยนแปลงพืชจากระยะ Juvenile phase ไปเป็นระยะ Mature phase เมื่อสิ่งแวดล้อมเหมาะสม พืชจะถูกกระตุ้นให้สร้างดอกได้ ซึ่งเป็นระยะเจริญพันธุ์ อย่างไรก็ดีการชักนำในการออกดอกของพืช

จะถูกกำหนดโดยพันธุกรรม เช่น เดียวกับกระบวนการเกิด และพัฒนาของดอก ซึ่งแบ่งออกเป็นระยะต่าง ๆ ดังนี้คือ

1. ระยะการเจริญเต็มวัย (maturation stage) พืชทั่วไปจะออกดอกได้เมื่อมีการเจริญเต็มวัย (mature) นั้นคือ ความพร้อมของอายุนอกเหนือจากอาหารสะสม และสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจึงตอบสนองต่อปัจจัยที่กระตุ้นให้เกิดดอกได้ ระยะที่พืชโตเต็มวัยจะแตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พันธุ์พืช ฤดูกาล และสภาพแวดล้อม ในพืชล้มลุก ไม้ดอก หรือพืชผักมีช่วงอายุก่อนการออกดอกค่อนข้างคงที่ในระยะเวลาสั้น ส่วนไม้ยืนต้นซึ่งมีการเจริญเติบโตทางกิ่งสลับกับการออกดอก มักมีระยะเวลาที่นานก่อนออกดอก เช่น มะม่วงจะออกดอกหลังปลูกด้วยเมล็ด 3-5 ปี

2. ระยะชักนำ (induction stage) เป็นการเปลี่ยนแปลงขั้นแรกในการเกิดดอก พืชเริ่มมีการตอบสนองต่อการกระตุ้นหรือชักนำจากปัจจัยต่าง ๆ ที่จะทำให้ระยะการเจริญทางด้าน ใบและลำต้น (vegetative growth) เปลี่ยนเป็นระยะเจริญทางด้านส่วนสืบพันธุ์ (reproductive growth) เช่น แสง อายุ ความสมบูรณ์ของต้น เป็นระยะที่พืชมีการเปลี่ยนแปลงกระบวนการสร้างสารเมทาบอไลท์ต่าง ๆ ภายในเซลล์ เพื่อสังเคราะห์ฮอร์โมนที่กระตุ้นการออกดอก และลำเลียงฮอร์โมนนี้ไปยังส่วนเนื้อเยื่อที่ตาหรือยอดเพื่อเปลี่ยนเป็นตาดอก

3. ระยะการเกิดตาดอก (initiation of floral primordial) เป็นระยะที่เราเริ่มเห็นการเปลี่ยนแปลงของตาที่เจริญเป็นดอก (floral primordial) โดยเซลล์เนื้อเยื่อเจริญเริ่มขยายตัว ทำให้มีการพองตัวของตาดอก (floral bud)

4. ระยะการพัฒนาดอก (floral development หรือ organogenesis) ระยะที่มีการเกิดส่วนอื่น ๆ ที่ประกอบกันขึ้นเป็นดอก โดยตาดอกมีการพัฒนาการเปลี่ยนรูปร่างจากรูปกรวยเป็นรูปร่างแบน และสร้างกลีบดอก (sepal) กลีบเลี้ยง (petal) เกสรเพศผู้ (stamen) และเกสรเพศเมีย (pistil หรือ carpel) และฐานรองดอก (receptacle) โดยทั่วไปชั้นของกลีบเลี้ยงจะเจริญขึ้นมาก่อนส่วนอื่น ตามด้วยชั้นของกลีบดอก (corolla) ชั้นเกสรตัวผู้ (androecium) และชั้นเกสรตัวเมีย (gynoecium) ส่วนประกอบต่าง ๆ ของดอกจะมีการเจริญ และพัฒนาขึ้นมาจนถึงระยะดอกบาน (anthesis) ถือเป็นขั้นสุดท้ายของการพัฒนาของดอกในพืช (สมบุญ, 2548)

ปัจจัยควบคุมการสร้างดอกในพืช

1.ปัจจัยภายในพืช

1.1 ชนิดและพันธุ์พืช ชนิด และพันธุ์พืชที่ต่างกันจะถูกกำหนดโดยลักษณะทางพันธุกรรมของพืช แม้ในสภาพแวดล้อมเดียวกันจะมีความสามารถในการสร้างดอกแรกแตกต่างกันไปด้วย พืชล้มลุกจะสร้างดอกได้เร็วกว่าพืชยืนต้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

1.2 อายุของพืช พืชมีการเจริญเติบโตทางด้านกิ่ง ก้าน ใบ จากระยะ juvenile phase ไปถึงระยะ mature phase ถึงช่วงอายุที่เหมาะสมจึงมีการสร้างดอก อายุพืชจะมีความสัมพันธ์กับขนาดของต้นพืช ซึ่งเกี่ยวข้องกับปริมาณอาหารในพืชโดยตรง คาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสง และสะสมในพืชที่มีผลต่อการสร้างดอก

1.3 ปริมาณสารฮอร์โมนในพืช สารฮอร์โมนที่สร้างขึ้น เกี่ยวข้องกับปัจจัยสิ่งแวดล้อมอื่น ๆ ทั้งภายใน และภายนอกของพืช เพราะปัจจัยต่าง ๆ เหล่านี้จะมีผลต่อระดับฮอร์โมน และการสร้างฮอร์โมน และการสร้างฮอร์โมนในพืชการสร้างดอกของพืช เช่น มะม่วง ส้ม ท้อ แอปเปิล สตรอเบอรี่ เชอรี่ พืชจะสร้างดอกเมื่อปริมาณจิบเบอเรลลินในพืชมีน้อย ในไม้ยืนต้นส่วนใหญ่พบว่า จิบเบอเรลลินเป็นสารที่ส่งเสริมให้พืชมีการเจริญเติบโตด้านกิ่งใบเพิ่มขึ้น

2.ปัจจัยภายนอก

สภาพแวดล้อมภายนอกมีอิทธิ พลต่อการเกิดของตาดอก และการพัฒนาของระยะเจริญพันธุ์ จะเห็นได้ว่าพืชบางชนิดสามารถออกดอกได้ทุกฤดู แต่มีพืชอีกหลายชนิดต้องผ่านสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม เช่น การมีช่วงแสงที่เหมาะสม หรือต้องการอุณหภูมิต่ำ ตลอดทั้งการได้รับน้ำ และธาตุอาหารจากดินในปริมาณที่เหมาะสม

2.1 แสง เป็นแหล่งที่สำคัญในกระบวนการสร้างอาหารของพืช โดยทั่วไปในพืชส่วนใหญ่ต้องการความเข้มแสงในปริมาณที่สูงในการออกดอกของพืชโดยมีผลต่อปริมาณการสะสมอาหารในพืช และกระตุ้นการสร้างตาดอก

2.2 อุณหภูมิ มีผลต่ อการออกดอกของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งพืชเขตหนาวมักต้องการอุณหภูมิต่ำในการกระตุ้นการสร้างตาดอก หรือขจัดการพักตัวของตาดอก ส่วนพืชเขตกึ่งร้อนหลายชนิด เช่น องุ่น ส้ม ลำไย พบว่าต้องการอุณหภูมิต่ำในช่วง 10-20 องศาเซลเซีย ส เพื่อกระตุ้นการสร้างตาดอก ลิ้นจี่ ต้องการอุณหภูมิที่เหมาะสมอยู่ระหว่าง 10 - 25 องศาเซลเซียส (Menzel, 1983) ในลำไยนั้นต้องการอุณหภูมิในช่วง 10-20 องศาเซลเซียส เพื่อกระตุ้นการสร้างตาดอก (พิทยาและพาวิน, 2545)

2.3 น้ำ ปริมาณน้ำในดินมีผลต่อการติดดอกของพืชในสภาพที่ขาดน้ำ หรือเกิดความเครียดจะมีตัวชักนำในการสร้างตาดอก มีผลต่อการออกของพืชในสภาพที่พืชขาดน้ำ หรือเกิดความเครียดในพืช จะสามารถชักนำในการสร้างตาดอก เช่น อาโวคาโด มะนาว มะม่วง และลิ้นจี่

2.4 ปริมาณอาหารในพืช การออกดอกอาจจะขึ้นอยู่กับอัต ราส่วนของไนโตรเจน และคาร์โบไฮเดรต หรือสารประกอบคาร์บอนในพืช การได้รับปุ๋ยฟอสฟอรัส และโพแทสเซียมสูงจะกระตุ้นการสร้างตาดอก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

2.5 สารเคมี สารเคมีหลายชนิดทั้งสารควบคุมการเจริญเติบโตซึ่งพืชได้รับจากภายนอกสามารถชักนำให้เกิดดอกในพืชได้เช่นเดียวกับฮอร์โมนที่พืชสร้างขึ้น สารโพแทสเซียมคลอเรต ($KClO_3$) ในปัจจุบันพบว่า $KClO_3$ สามารถกระตุ้นการออกดอกของลำไยได้ อนุมูลของคลอเรตเป็นสารประกอบที่คุณสมบัติในการเป็นคู่แข่งกับอนุมูลไนเตรท ในการทำปฏิกิริยารีดักชั่นโดยมีเอนไซม์ไนเตรทรีดักเตส (nitrate reductase) เป็นตัวกระตุ้นโดยอนุมูลคลอเรตมีความสามารถในการเกาะจับกับเอนไซม์ไนเตรทรีดักเตสได้ดีกว่าอนุมูลไนเตรท (ธนะชัย, 2542)

ลักษณะการออกดอกของส้ม

การออกดอกของพืชตระกูลส้ม จะแตกต่างกันไปตามสภาพของภูมิอากาศในแหล่งปลูกในสภาพภูมิอากาศเขตกึ่งร้อน มีฤดูหนาวที่อุณหภูมิต่ำ ส้มเกิดการพักตัว ระยะการพักตัวนี้เป็นช่วงเวลาของการกำเนิดดอก ส่วนในสภาพของภูมิอากาศเขตร้อน ส้มไม่มีการพักตัว ถ้ามีการกระจายตัวของฝนและการชลประทานที่ดี ก็สามารถออกดอกได้ทุกเดือนและตลอดปี ดอกจะพัฒนาทันทีหลังจากที่เก็บเกี่ยวผลผลิตของปีนั้นเสร็จสิ้นลง โดยที่ไม่ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิต่ำและความยาวของวัน (Reuther, 1977) รวี (2540) กล่าวว่า ดอกของส้มสามารถเกิดได้ 3 ลักษณะ ซึ่งแต่ละลักษณะมีผลต่อการติดผล ดังนี้

1. ดอกที่เกิดจากยอดอ่อนที่ผลิขึ้นมาใหม่ จัดเป็นดอกที่มีคุณภาพมากที่สุด เนื่องจากมีใบที่เกิดใหม่ และมีกิจกรรมการเจริญเติบโตมาช่วยเลี้ยงดอก และผลได้

2. ดอกที่เกิดจากตาข้างของใบแก่ ซึ่งการออกดอกแบบนี้เกิดจากดอกแบบแรกล้มเหลว คุณภาพของดอกเป็นรองจากแบบแรก ทั้งนี้เพราะใบที่เกิดมาในรุ่นก่อนหน้านี้พร้อมกับดอกหลุดร่วงไปนั้น ยังคงมีสมรรถนะสูงพอสมควรในการที่จะออกดอกเลี้ยงผลได้

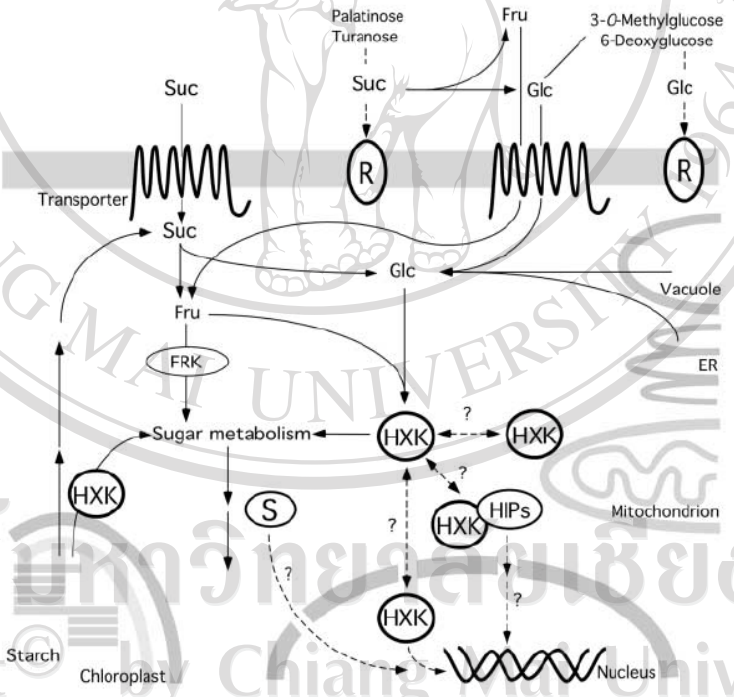
3. ดอกที่เกิดจากกิ่งไม่มีใบ มักพบเป็นดอกตัวผู้เนื่องจากอาหารไม่เพียงพอสำหรับการสร้างเกสรตัวเมีย โอกาสที่จะติดผลจึงมีอยู่ต่ำมาก

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การรับรู้และส่งสัญญาณของน้ำตาลในพืช

น้ำตาลมีบทบาทที่สำคัญในขบวนการคาร์บอนเมทาบอลิซึมและยังมีบทบาทในการสังเคราะห์สารโพลิเมอร์ บทบาทของน้ำตาลทำหน้าที่คล้ายกับสารประเภทฮอร์โมน กล่าวคือ น้ำตาลมีลักษณะเป็นโมเลกุลที่ส่งสัญญาณ (signaling molecules) ตัวอย่างเช่น ตัวกระตุ้นและการส่งสัญญาณในกลไกที่สามารถพบได้ในแบคทีเรียและยีสต์ (Stulke and Hillen, 1999; Rolland *et al.,* 2001) ส่วนในพืชนั้นน้ำตาลจะได้จากขบวนการสังเคราะห์แสงซึ่งเป็นขบวนการที่สำคัญและน้ำตาลยังมีบทบาทควบคุมการเจริญเติบโตและการพัฒนา (Koch, 1996; Sheen *et al.,* 1999;

Smeekens, 2000) Sheen *et al.* (1996) พบว่าน้ำตาลกลูโคสไม่ได้เป็นเฉพาะสารเมทาบอไลท์ที่ได้จากการสังเคราะห์แสงและเป็นสารตั้งต้นในขบวนการสำคัญต่าง ๆ เท่านั้น แต่ยังสามารถทำหน้าที่เป็นโมเลกุลที่ส่งสัญญาณ (signaling molecule) โดยจับกับตัวรับสัญญาณ (sensor หรือ receptor) คือ Hexokinase (HXK) และมีผลกระตุ้นการแสดงออกของยีน (glucose-induced gene) (ภาพ 1) ซึ่งบทบาทการทำงานของกลูโคสดังกล่าวจะคล้ายกับการทำงานของฮอร์โมนพืช นอกจากนี้ยังพบความสัมพันธ์ระหว่างกลูโคสและฮอร์โมนพืชชนิดอื่น ๆ (Sheen *et al.,* 1999) และ Hexokinase (HXK) ยังเป็นเอนไซม์ตัวแรกในขบวนการ ไกลโคไลซิส (Jang and Sheen, 1997) จากการวิเคราะห์สาร HXK mutants พบว่ามีส่วนที่สำคัญในกิจกรรมส่งสัญญาณและขบวนการเมทาบอลิซึม กล่าวโดยสรุปบทบาทสำคัญของน้ำตาลในเรื่องของ สารชีวเคมี ระดับโมเลกุล และยีน เพราะเป็นตัวควบคุมขบวนการเมทาบลิซึม การเจริญเติบโตและการพัฒนาที่มีความสัมพันธ์กับแสง ความเค รียด และการส่งสัญญาณของฮอร์โมน (Sheen *et al.,* 1999)



ภาพ 1 การรับรู้และส่งสัญญาณของน้ำตาลในเซลล์พืช (Rolland *et al.,* 2002)

คาร์โบไฮเดรต

คาร์โบไฮเดรตในพืชสามารถแบ่งออกเป็น 2 แบบ ได้แก่ คาร์โบไฮเดรตที่อยู่ในรูปโครงสร้าง (structural carbohydrate) ได้แก่ เซลลูโลส (cellulose) เฮมิเซลลูโลส (hemicelluloses)

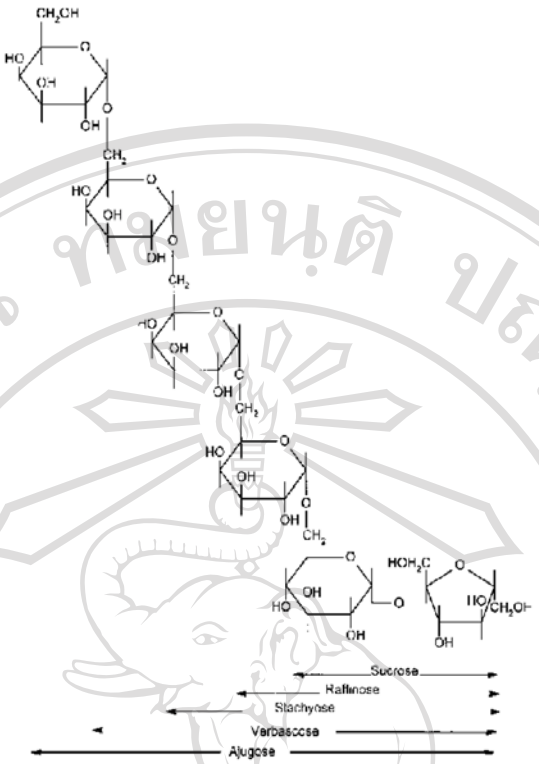
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

และลิกนิน (lignin) ซึ่งไม่ได้ทำหน้าที่สะสมอาหาร (food reserve) และไม่สามารถเคลื่อนย้ายได้ และคาร์โบไฮเดรตที่ไม่ได้อยู่ในรูปของโครงสร้าง (total nonstructural carbohydrate) ได้แก่ แป้ง กลูโคส ฟรุคโตส ซูโครส และเด็กซ์ตริน ซึ่งอยู่ในรูปที่เคลื่อนย้ายได้ (Davidson, 2000) ความสำคัญของคาร์โบไฮเดรตภายในใบพบว่า แป้ง และซูโครส เป็น TNC ที่พบมากในใบ ทำหน้าที่เป็นแหล่งเก็บสะสม และทำการเคลื่อนย้ายสารเม ทาบอไลท์ (metabolite) ต่าง ๆ (Megel *et al.,* 2000) คาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสงจะเคลื่อนย้ายไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของต้นทางท่ออาหาร (phloem) ในรูปของซูโครสเพื่อที่จะลำเลียงไปยังแหล่งใช้ (Burley, 1961; Wood, 1987) ประสิทธิ์ (2525) กล่าวถึงความสัมพันธ์ระหว่างการเปลี่ยนแปลงปริมาณคาร์โบไฮเดรต (total carbohydrate) กับการเกิดดอกว่าการเกิดดอกในไม้ผลยืนต้นมีความสำคัญกับปริมาณของคาร์โบไฮเดรต ในช่วงที่มีปริมาณ TNC สูงเป็นช่วงที่ส้มอยู่ในระยะใบแก่ไม่มีการออกดอกจึงสะสมคาร์โบไฮเดรตไว้มาก หลังจากนั้น TNC จะลดลง เนื่องจากส้มมีการแตกใบอ่อนพร้อมกับการออกดอกซึ่งเป็นช่วงที่ส้มต้องการอาหารจำพวกคาร์โบไฮเดรตมาก (วิภาดา , 2546) เช่นเดียวกับ Stephenson and Cell (1986) ได้กล่าวถึงความสัมพันธ์ระหว่างการเจริญเติบโตทางกิ่งใบและการออกดอกของส้มจีนกับปริมาณ TNC พบว่าถ้ามีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบน้อยส่งผลทำให้ TNC ในใบมาก และยังส่งเสริมให้มีการออกดอกมากขึ้น ส่วนปริมาณ TNC ในกิ่งกาแฟเมื่อมีการติดผลมากขึ้นจะทำให้ TNC ในกิ่งลดลง หลังจากเก็บเกี่ยวกาแฟแล้ว TNC ในกิ่งจะมีมากขึ้นอีกครั้ง (เกรียงไกร, 2543)

การสังเคราะห์น้ำตาลซูโครส

ซูโครสเป็น น้ำตาลโมเลกุลคู่ (disaccharide) ที่ละลายน้ำได้และสารประกอบด้วยโมเลกุลของกลูโคส และฟรุคโตส (ภาพ 2) ซูโครสเป็นสารประกอบที่พบมากในพืช ซึ่งนอกจากพืชนำไปใช้ในกระบวนการเมทาบอลิซึมต่าง ๆ (Hopkins and Huner, 2004) การสังเคราะห์น้ำตาลซูโครสจะพบที่ Cytosol ซึ่งจะมีขบวนการสังเคราะห์ในช่วงเวลากลางวัน โดยมีสารตั้งต้นเป็น Triose phosphate จากกระบวนการสังเคราะห์แสงใน Plastid อยู่ในรูปของน้ำตาลซูโครสและจะเก็บสะสมไว้ที่แวคิวโอ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพ 2 สูตรโครงสร้างน้ำตาลซูโครส และโอลิโกแซคคาไรด์ (Pessarakli, 2001)

การนำซูโครสไปใช้ประโยชน์

ซูโครสมีการสร้างมากอาจลำเลียงไปสะสมไว้ที่ แวคิวโอ รอการเรียกนำไปใช้ในขณะที่เซลล์ต้องการใช้ทันทีก็จะลำเลียงไปใช้ในรูปซูโครส เช่นใช้ใน กระบวนการ ไกลโคไลซิสแต่ถ้าแหล่งใช้ต้องการสามารถลำเลียงออกนอกเซลล์ไปยังเนื้อเยื่อที่ต้องการใช้ ในรูปซูโครสเนื่องจากเป็นสารที่ละลายในน้ำได้ง่าย อยู่ในรูป Non-reducing character และเป็นสารที่ไม่ก่อให้เกิดการ Feedback inhibition ในกระบวนการทางชีวเคมีหลัก ๆ แม้มีความเข้มข้นสูง การลำเลียงไปยังแหล่งใช้โดยใช้เส้นทางท่อลำเลียงอาหาร โดยการลำเลียงระดับเซลล์หรือเนื้อเยื่อใช้เส้นทางซิมพลาสและอะโพพลาสต์ โดยเป็นเส้นทางซิมพลาส มากกว่าเส้นทางอะโพพลาสต์ โดยใช้วิธีการเคลื่อนย้ายแบบ Co-transport เมื่อ ซูโครสลำเลียงไปถึงแหล่งใช้แล้วจะถูกเปลี่ยนรูปหรือลดความเข้มข้นทันทีเพื่อลดความเข้มข้นของซูโครสที่แหล่งใช้เพื่อทำให้มีซูโครสต่ำตลอด ซึ่งเป็นกลไกหนึ่งในการลำเลียงซูโครส เมื่อถึงแหล่งใช้ซูโครสจะถูกสลายให้น้ำตาลเฮกโซสโดยใช้เอนไซม์ Invertase หรือ Sucrose synthase ในการสลาย โดย Sucrose synthase พบใน Cytosol ขณะที่ Invertase ซึ่งมี 3 รูป คือ Acid (optimum pH ~ 5.0) Invertase พบที่ Vacuole และ Cell well, Alkaline (optimum pH ~

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

7.5) Invertase และ Neutral invertase พบใน Cytosol โดยซูโครสที่ได้ 2 เส้นทาง คือ เกิดจากกระบวนการเร่งของเอนไซม์ Invertase ได้สารผลิตภัณฑ์เป็นน้ำตาลกลูโครสและฟรุคโตส ส่วนเส้นทางที่ 2 นั้น น้ำตาลซูโครสถูกเร่งด้วยเอนไซม์ Sucrose synthase ได้สารผลิตภัณฑ์เป็น Uridine diphosphate glucose (UDPG) และ Fructose โดยมาก Sucrose synthase มักเป็น Enzyme หลักในการสลายซูโครสมากกว่า Invertase

Sucrose —*invertase*→ Glucose + Fructose

Sucrose —*sucrose synthase*→ UDPG + Fructose

กระบวนการสลายซูโครส (Sucrose degradation)

กระบวนการสลายซูโครสนั้นจะถูกสลายโดยเอนไซม์ Sucrose synthase ได้เป็น Uridine diphosphate glucose (UDPG) และ Fructose โดย UDPG ที่เกิดขึ้นนำไปใช้ใน Sucrose synthase, Structural polysaccharide synthesis และสร้าง Hexose P เพื่อใช้ในกระบวนการหายใจ ส่วนกระบวนการสลายซูโครสนั้นจะถูกสลายโดยเอนไซม์ Invertase จะได้ Glucose และ Fructose เพื่อที่นำไปใช้ในการสังเคราะห์อื่น ๆ และ ยังไม่ทราบแน่ชัดว่าซูโครสถูกลำเลียงออกจาก แวคิวโอในรูป Hexose (Glucose หรือ Fructose) หรือซูโครส ถ้าพบว่า Sucrose synthase มีแอคติวิตีสูงใน Cytosol หรือ Alkaline invertase มีแอคติวิตีสูง แสดงว่าการลำเลียงจากแวคิวโอ ในรูปซูโครสแล้วเกิดการลดความเข้มข้นที่ Cytosol แต่ถ้า Acid invertase มีแอคติวิตีสูงแสดงว่าเกิดการลดความเข้มข้นในแวคิวโอ ดังสมการ

1. Sucrose + UDP —*sucrose synthase*→ UDPG + Fructose
2. Sucrose + H_2O —*invertase*→ Glucose + Fructose

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

กระบวนการควบคุมการสลายซูโครส

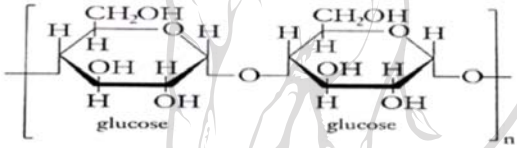
มีการควบคุมระดับเอนไซม์ ที่มีผลต่อการสลายซูโครส

1. Invertase มีปัจจัยควบคุมคือ ระดับ pH
2. Sucrose synthase มีปัจจัยควบคุมคือ ATP จากกระบวนการหายใจ
3. การสลายซูโครสจะเกิดขึ้นมาก หรือน้อยขึ้นอยู่กับความต้องการของแหล่งใช้ หรือ

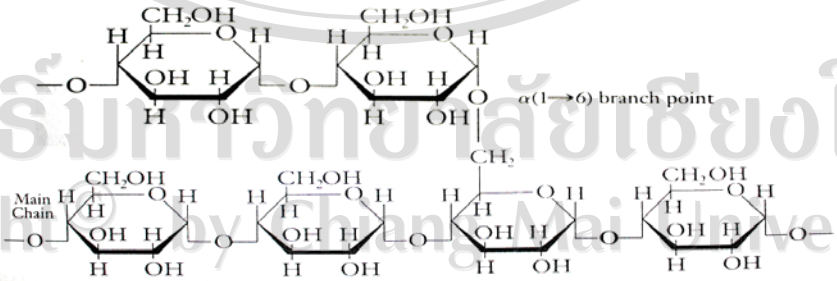
ต้องการพลังงานในการทำงาน (กอบเกียรติ, 2549)

การสังเคราะห์แป้ง

สารประกอบคาร์โบไฮเดรตที่พบมากในพืช คือ แป้ง ซึ่งเป็น โพลีแซคคาไรด์ ที่มี 2 รูปคือ amylose (ภาพ 4 ก) ซึ่งเป็น linear polymer ของกลูโคสที่เชื่อมกันที่คาร์บอนตำแหน่งที่ 1 และ 4 [α-(1,4) linkage] และ amylopectin (ภาพ 4 ข) ซึ่งเป็น polymer ของกลูโคสที่เชื่อมกันที่คาร์บอนตำแหน่งที่ 1 และ 4 เช่นเดียวกัน amylose แต่ตรงกลูโคสตำแหน่งที่ 24-30 จะมีการเชื่อมกับ polymer ของกลูโคสอีกสายหนึ่งที่คาร์บอนตำแหน่งที่ 1 กับ 6 [α-(1,6) linkage] (Hopkins and Huner, 2004)



(ก)



(ข)

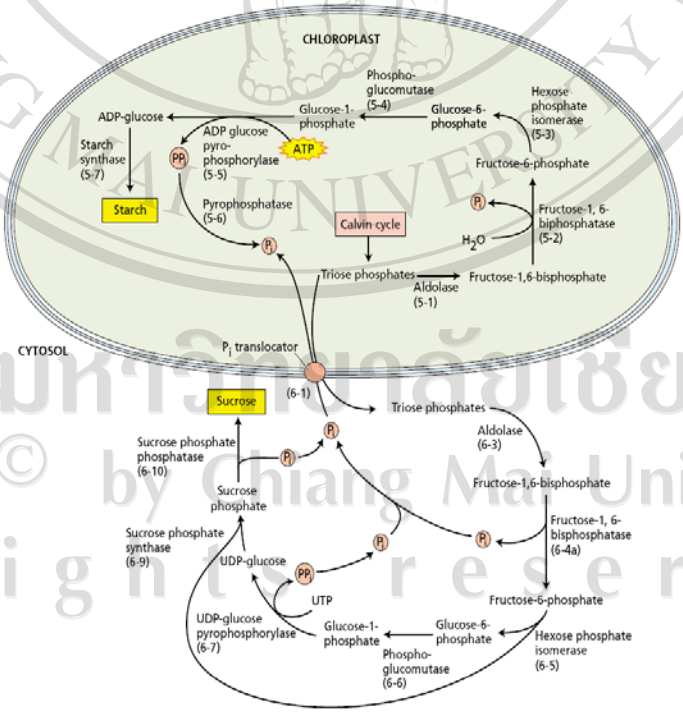
ภาพ 3 โครงสร้างของ Amylose (ก) และ Amylopectin (ข) (Hopkins and Huner, 2004)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

แหล่งสังเคราะห์แป้งที่บริเวณคลอโรพลาสต์ ช่วงเวลาเวลากลางวันในสภาพที่มีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงมากโดยมีสารตั้งต้นจาก Triose phosphate ที่ได้จากกระบวนการสังเคราะห์แสง

การสังเคราะห์แป้ง (ภาพ 5) ถือเป็นวิธีการหนึ่งที่ทำให้พืชมีอัตราการสังเคร าะห์แสงที่มีประสิทธิภาพสูงตลอดเวลา โดยการเปลี่ยนผลิตภัณฑ์จากการสังเคราะห์แสงให้เป็นแป้งเพื่อป้องกันสภาพ Feedback inhibition รวมทั้งสภาพตอนที่มีการสังเคราะห์ซูโครสมากเกินไป ในการสังเคราะห์แป้งมีเอนไซม์เร่งปฏิกิริยาที่สำคัญ ดังนี้

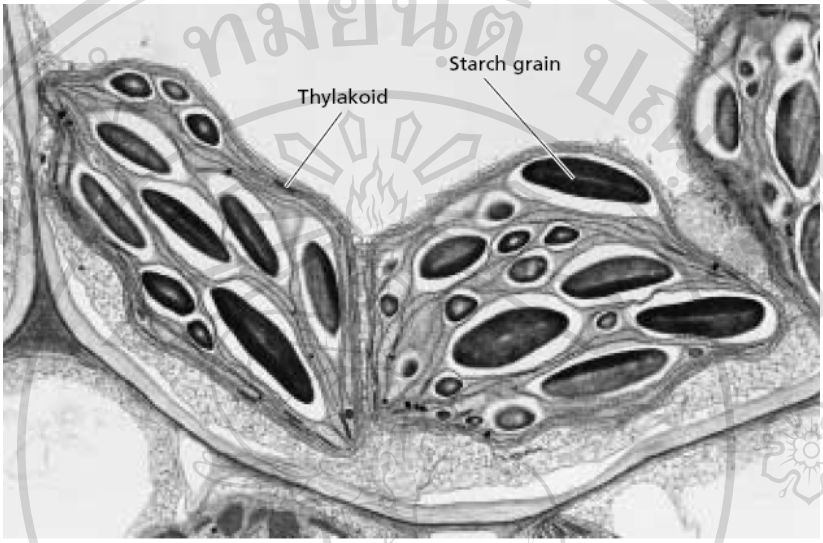
1. ADPG pyrophosphorylase (ADPGPPase)
2. Starch synthase แบ่งเป็น 2 ชนิด ทำหน้าที่สร้าง amylose
   2.1 starch granule – bound synthase
   2.2 soluble starch synthase
3. Branching enzyme (Q enzyme) ทำหน้าที่เร่งการสร้างของ branch point ใน Amylopectin



ภาพ 4 การสังเคราะห์แป้งและซูโครส (Taiz and Zeiger, 2006)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ในพืช C_3 จะมีแป้งสะสมมากในคลอโรพลาสต์ของ Mesophyll cell ส่วนในพืช C_4 จะสะสมในคลอโรพลาสต์ของ Bundle sheath cell (ภาพ 6)



ภาพ 5 แป้งที่สะสมในคลอโรพลาสต์ (Taiz and Zeiger, 2006)

กระบวนการการสลายแป้ง

แป้งสามารถเปลี่ยนกลับไปเป็นน้ำตาลกลูโคส โดยเอนไซม์ คือ Amylase และ Starch phosphorylase โดย Amylases เร่งปฏิกิริยาการสลายแป้งไปเป็นหน่วยย่อยที่ประกอบด้วยกลูโคส 2 โมเลกุลคือ มอลโตส จากนั้นมอลโตสจะถูกสลายต่อไปด้วยเอนไซม์ Maltase เอนไซม์ Amylase จะเร่งการสลายพันธะ α-(1-4) ของอะมีโลสแบบสุ่ม ได้ fragment ~ 10 glucose subunit เรียกว่า Maltose dextrins ซึ่งจะสลายไปเป็นมอลโตสอย่างช้าๆ โดยเอนไซม์นี้ α –amylase สามารถสลายพันธะ α -(1-4) ของอะมีโลเพกตินได้เช่นกัน แต่ไม่ตัด α -(1-6) branch points จึงเหลือ limit dextrins (> 3 glucosyl unis) ส่วน α -amylase ตัด maltose units เริ่มจาก non-reducing end ถึงα -(1-6) branching point ให้ maltose และ limit dextrins สำ หรับ starch phosphorylase ตัดพันธะ α (1-4) แต่ให้ glucose-1-phosphate และต้องใช้ H_2O ในการตัดแต่ละพันธะ (ลิลลี่ และคณะ, 2549)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ไนโตรเจน

ไนโตรเจนรูปที่เป็นประโยชน์ซึ่งพืชดูดไป ใช้ได้มีอยู่ 3 อย่าง คือ ไนเทรตไอออน (NO_3^-) แอมโมเนียมไอออน (NH_4^+) และยูเรีย [$CO(NH_2)_2$] ในดินที่มีการระบายอากาศดีไนโตรเจนส่วนใหญ่อยู่ในรูปไนเทรตซึ่งพืชก็สามารถเจริญเติบโตได้ดีแม้จะได้รับเฉพาะรูปไนเทรตเพียงอย่างเดียว เมื่อไนเทรตเข้าสู่พืชจะถูกรีดิวซ์เป็นแอมโมเนียมแล้วจึงเข้ารวมกับอินทรีย์สารบางชนิดสังเคราะห์เป็นกรดอะมิโนและเอไมด์ หากพืชดูดแอมโมเนียมเข้าไปในเซลล์ก็นำไปสังเคราะห์กรดอะมิโนและเอไมด์ได้ทันที ดังนั้นเมื่อพืชดูดแอมโมเนียมเข้าไปใช้มาก ๆ ก็ต้องใช้คาร์โบไฮเดรตเพื่อการนี้มากในเวลาอันรวดเร็วด้วย ถ้าอัตราการสังเคราะห์แสงขณะนั้นไม่สูงพอพืชอาจขาดแคลนคาร์โบไฮเดรต แต่ในกรณีที่พืชดูดไนเทรตเข้าไปจะยังไม่มีความจำเป็นต้องใช้คาร์โบไฮเดรตในทันที เนื่องจากไนเทรตต้องผ่านกระบวนการรีดักชันเป็นแอมโมเนียมเสียก่อน จึงจะเข้าสู่เมทาบอลิซึมขั้นต่อไป การใช้ประโยชน์ไนเทรต และซัล เฟต (SO_4^{2-}) นั้นต้องผ่านกระบวนการใช้ประโยชน์แบบรีดักชัน (assimilatory reduction) เสียก่อนจึงจะนำไปสังเคราะห์อินทรีย์สารที่ต้องการ

1. การรีดิวส์ไนเทรตเป็นไนไทรต์

ขั้นแรกของการใช้ประโยชน์ไนเทรต (NO_3^-)ของพืชชั้นสูง คือ การรีดิวส์ให้เป็นไนไทรต์ (NO_2^-) โดยมีเอนไซม์ไนเทรตรีดักเทส (Nitrate reductase) เป็นตัวเร่งปฏิกิริยาดังนี้

$$NO_3^- + NAD(P)H + H^+ \xrightleftharpoons{2e^-,\ nitrate\ reductase} NO_2^- + NAD(P)^+ + H_2O$$

2. การรีดิวซ์ไนไทรต์ให้แอมโมเนียม

เอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยารีดักชันของไนไทรต์ (NO_2^-) ให้เป็นแอมโมเนียม (NH_4^+)ในเซลล์ที่มีการสังเคราะห์แสง คือ เฟอร์รีดอกซิน-ไนไทรต์รีดักเตส ดังปฏิกิริยาต่อไปนี้

$$NO_2^- + Fd_{red} + 8H^+ \xrightleftharpoons{6e^-,\ Fd\text{-}nitrate\ reductase} NH_4^+ + Fd_{ox} + 2H_2O$$

3. การไฮดรอไลส์ยูเรีย

นอกเหนือจากที่พืชได้รับยูเรียจากปุ๋ยหรือจากปุ๋ยแล้วพืชยังสังเคราะห์ยูเรียได้จากการไฮดรอไลส์อาร์จินีน(arginine) ด้วยเอนไซม์อาจิเนส (arginase) ดังสมการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

$$\text{arginine} \xrightleftharpoons{\textit{arginase}} + H_2O \quad \text{ornithine + urea}$$

ยูเรียที่พืชดูดได้เมื่อมีการใช้ปุ๋ยหรือที่พืชสังเคราะห์ขึ้นเองตามสมการข้างต้นอาจมีการเปลี่ยนแปลงในเนื้อเยื่อพืชด้วยกระบวนการไฮดรอไลซีสโดยเอนไซม์ยูรีเอส (urease) เร่งปฏิกิริยาได้ CO_2 กับ NH_3 ดังนี้

$$CO \xrightleftharpoons{\textit{urease}} (NH_2)_2 + H_2O \quad CO_2 + 2NH_4$$

4. การใช้ประโยชน์แอมโมเนีย

ในกรณีที่พืชดูดไนเทรตได้มากก็นำไปสะสมในแวคิวโอลโดยไม่ก่อให้เกิดความเสียหายแก่เซลล์ส่วนแอมโมเนียม (NH_4^+) และแอมโมเนีย (NH_3) ซึ่งอยู่ในสภาวะสมดุลซึ่งกัน และกันดังสมการ หากมีใน ไซโทพลาสซึมเพียงความเข้มข้นต่ำก็อาจเป็นพิษได้

$$\xrightleftharpoons{} NH_3 + H_2O \quad NH_4^+ + OH^-$$

หน้าที่ของไนโตรเจน สารประกอบไนโตรเจนที่พบในเนื้อเยื่อของพืชมีทั้งที่เพิ่งดูดเข้าไปยังไม่เปลี่ยนแปลงกับอินทรีย์สารซึ่งมีการสังเคราะห์ขึ้นใหม่จากไนเทรต แอมโมเนียม และยูเรียที่พืชดูดได้ อินทรีย์สารที่มีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบ คือ

1. โปรตีน (proteins) ประกอบด้วยกรดอะมิโน (amino acids) ชนิดต่าง ๆ ต่อเรียงกันอย่างมีแบบแผน ตั้งแต่ 50 ถึง 100 หน่วย โดยกรดอะมิโนเหล่านั้นเชื่อมต่อกันด้วยพันธะเป็ปไทด์ (peptide bond) โปรตีนมีหน้าที่สำคัญมากในเซลล์โดยเป็นองค์ประกอบในโครงสร้างของ ก) ไซโตพลาสซึม ข) เยื่อ (เป็นทั้งโครงสร้าง และพาหนะในการเคลื่อนย้ายสารผ่านเยื่อ) และ ค) เอนไซม์ ทำหน้าที่เร่งปฏิกิริยาชีวเคมีจึงมีบทบาทเกี่ยวข้องกับเมทาบอลิซึมอย่างกว้างขวาง

2. กรดอะมิโนมีไนโตรเจนอยู่ที่หมู่อะมิโน (amino group) กรดอะมิโนเป็นหน่วยในโครงสร้าง (building blocks) ของโปรตีนโดยต่อเรียงกันอย่างมีแบบแผน

3. ฮอร์โมนพืช ฮอร์โมนที่พืชสังเคราะห์ขึ้นเอง และมีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบ คือ ออกซิน (auxins) กับไซโตไคนิน (cytokinins)

4. กรดนิวคลีอิก (nucleic acids) มีอยู่ 2 ชนิดคือ Ribonucleic acid (RNA) ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์โปรตีน และ deoxyribonucleic acids (DNA) ทำหน้าที่เป็นศูนย์ข้อมูล

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ทางพันธุกรรม กรดนิวคลีอิกเป็น อินทรีย์สารที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่ประกอบด้วยหน่วยย่อย คือ นิวคลีโอไทด์ (nucleotides) (ยงยุทธ, 2546)

ไนโตรเจนแสดงบทบาทที่สำคัญในการเจริญเติบโต และในการผลิตส้ม ถ้ามีการขาดใบอ่อนจะมีขนาดเล็ก และมีสีเขียวอ่อนถึงสีเหลืองอมเขียว การเจริญเติบโตโดยทั่วไปจะถูกยับยั้ง และใบไม่ดก ต้นที่ขาดไนโตรเจนมากเป็นช่วงเวลายาวนานต่อเนื่องกันจะล้มเหลวที่จะผลิตได้ในเชิงการค้า (สัมฤทธิ์, 2538) อาการขาด N ที่เด่นชัดที่สุดในส้มเกลี้ยงพันธุ์ Valencia ใบจะบาง และใบจะร่วงก่อนที่ใบจะแก่ (Smith, 1970) จำนวนไนโตรเจนที่พอเพียงต้องการสำหรับการออกดอก และการติดผล (Jones and Smith, 1964)

ฟอสฟอรัส

ฟอสฟอรัส พืชดูดฟอสฟอรัสส่วนใหญ่ในรูปสารอินทรีย์พวกไดไฮโดรเจน ฟอสฟอรัสไอออน ($H_2PO_4^-$) ไฮโดรเจนฟอสเฟตไอออน ($H_2PO_4^{-2}$) ปริมาณไอออนทั้ง 2 ชนิดจะมีมากหรือน้อยขึ้นอยู่กับค่าความเป็นด่างของดิน ดินที่มีค่าพีเอชต่ำกว่า 7 ฟอสฟอรัสมักอยู่ในรูป $H_2PO_4^-$ ถ้าดินที่มีค่าต่ำพีเอชสูงฟอสฟอรัสมักอยู่ในรูป $H_2PO_4^{-2}$ (ยงยุทธ, 2543)

บทบาท และหน้าที่ของฟอสฟอรัส เป็นองค์ประกอบหลักของกรดนิวคลีอิก ซึ่งมีอยู่ 2 ชนิด คือ DNA (deoxyribonucleic acid) และ RNA (ribonucleic acid) หน่วยโครงสร้างของกรดนิวคลีอิก คือ โมโนนิวคลีโอไทด์ (mononucleotide) ซึ่งจะต่อต้านเป็นสายด้วยพันธะ 3,5 ไดฟอสโฟไดเอสเทอร์ (3,5 diphosphodiester bond) ได้พอลินิวคลีโอไทด์

โมโนนิวคลีโอไทด์ ประกอบด้วย 3 ส่วนคือ น้ำตาลไรโบส ไนโตรจีนัสเบส (nitrogenous base) และอนุมูลฟอสเฟต น้ำตาลไรโบสใน DNA คือ ดีออกซีไรโบส ส่วนใน RNA คือ ดี -ไรโบส ทั้ง DNA และ RNA มีเบส 2 ชนิดคือ เพียวรีน (purine) และไพริมิดิน (pyrimidine) จึงถือว่าไนโตรเจนและฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบสำคัญในโครงสร้าง

ฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบในโครงสร้างของฟอสโฟลิพิดในเยื่อของสิ่งมีชีวิตโดยฟอสฟอรัสช่วยเชื่อมระหว่างไดแอซิลกลีเซอรอลกับโมเลกุลอื่น (เช่น กรดอะมิโน เอไมด์ หรือแอลกอฮอล์) ฟอสโฟลิพิดมีบทบาทในการสร้างเสถียรภาพของเยื่อ เนื่องจากสารนี้ด้านหนึ่งของลิพิด (ประกอบด้วยส่วนที่เป็นกรดไขมันโซ่ยาว) กับอีกด้านหนึ่งซึ่งชอบน้ำหันเข้าหาสารละลาย เนื่องจากเยื่อมีฟอสโฟลิพิดสองชั้นเมื่อด้านที่ชอบลิพิดต่างหันมารวมกันอยู่ส่วนในทั้งหมดเยื่อจึงมีเสถียรภาพ ATP (adenosine triphosphate) เป็นสารประกอบพลังงานสูงซึ่งมีบทบาทสำคัญในระบบชีวเคมีของเซลล์ เมื่อ ATP ผ่านกระบวนการไฮดรอไลซีสซึ่งเร่งปฏิกิริยาด้วนเอนไซม์ ATPase จะได้ ADP (adenosine diphosphate) หรือ AMP (adenosine monophosphate) เนื่องจาก ATP มี

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

พลังงานสูงกว่า ADP ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงจาก ATP เป็น ADP จึงปลดปล่อยพลังงานออกมาเพื่อใช้ในปฏิกิริยาต่าง ๆ ในเซลล์ได้ นอกจากนี้ผลของของปฏิกิริยายังมีอนินทรีย์ฟอสเฟต (Pi) และโปรตอน (H^+) ด้วย ATP เป็นแหล่งพลังงานทางเคมีที่สำคัญของสิ่งมีชีวิต ส้มพร้อมที่จะรับฟอสฟอรัสได้รวดเร็วจากดินมากกว่าพืชชนิดอื่น ๆ และในฟอสฟอรัสมักจะไม่เป็นปัญหาในปัจจัยที่จำกัดสำหรับการเจริญเติบโตของส้ม การขาดฟอสฟอรัสนำไปสู่การลดความหนาแน่นของใบและเป็นสาเหตุของการเสื่อมโทรมในคุณสมบัติทางเคมี – ฟิสิกส์ของผล ผลปกติจะมีขนาดใหญ่ ผิวเปลือกหยาบและเปลือกหนา ผลจากต้นที่ขาดฟอสฟอรัสจะมีกรดมากและผลร่วงก่อนผลแก่ การตอบสนองของปุ๋ยฟอสฟอรัสจะตรวจพบได้ในพื้นที่ซึ่งขาด ฟอสฟอรัสอย่างมากและปรากฏการณ์ในที่เป็นดินกรดสูงของการตรึงฟอสฟอรัสจะเป็นผลให้ปุ๋ยเคมีที่ให้ไม่สามารถปลดปล่อยออกมาให้พืชนำไปใช้ได้ในดินกรด หินฟอสเฟตที่มีแคลเซียมคาร์บอเนต อาจจะใช้เป็นปุ๋ยหลักแทนการใช้ปุ๋ยซุปเปอร์ฟอสเฟตที่ใช้กันตามปกติ การแก้ปัญหาการขาดฟอสฟอรัสได้ด้วยการให้ปุ๋ยตามอัตราที่พืชต้องการ เนื่องจาการมีฟอสฟอรัสมากเกินไปก็จะไปก่อกวนการดูดซับสังกะสี เหล็ก และทองแดง จึงแนะนำการให้ฟอสฟอรัสหลังจากที่ได้มีการวิเคราะห์ดินและใบแล้ว (สัมฤทธิ์, 2538)

โพแทสเซียม

โพแทสเซียมรูปที่เป็นประโยชน์ต่อพืช คือ K^+ พืชดูดไอออนนี้ด้วยกลไกที่มีการเลือกอย่างเข้มงวด (highly selective) แบบแอกทีฟ เมื่ออยู่ในพืชโพแทสเซียมเคลื่อนย้ายง่ายมากไม่ว่าจะเป็นการเคลื่อนย้ายภายในเซลล์ ระหว่างเซลล์ในเนื้อเยื่อ การเคลื่อนย้ายระยะทางไกลทางไซเลมและโฟลเอ็ม ในเชิงปริมาณธาตุนี้มีในพืชมากกว่าแคตไอออนอื่น ๆ จึงเป็นธาตุซึ่งทำหน้าที่ลดศักย์ออสโมซิส (osmotic potential) ภายในเซลล์ และเนื้อเยื่อของพืชที่ไม่ทนเค็มทั่วไป ความเข้มข้นของโพแทสเซียมในคลอโรพลาสต์มีความแปรปรวนสูง คือ อยู่ในช่วง 20-200 มิลลิโมลาร์ ส่วนที่เหลือสะสมในแวคิวโอและโพแทสเซียมส่วนนี้เองที่มีบทบาทเกี่ยวข้องกับการขยายขนาดของเซลล์ และการปรับความแต่งของเซลล์ ธาตุอาหารซึ่งพืชใช้ในรูปแคตไอออน เช่น Mg^{2+} และ Ca^{2+} จะเป็นองค์ประกอบของโครงสร้างสารบางชนิด แต่โพแทสเซียมไม่มีบทบาทดังกล่าวเลย ด้วยสมบัติที่เคลื่อนย้ายได้ง่าย และมีประจุบวกจึงเพียงแต่เกาะยึดกับ อินทรีย์สารอย่างหลวม ๆ และถูกแทนที่ได้ง่ายด้วยแคตไอออนอื่น เนื่องจากความเข้มข้นของโพแทสเซียมในไซโทพลาสซึม และคลอโรพลาสต์สูงดังที่ได้กล่าวแล้วข้างต้น จึงทำหน้าที่รักษาสภาพความเป็นกลางของโมเลกุลสารที่ละลายได้ (แอนไอออนของกรดอินทรีย์แอนไอ ออนอนินทรีย์) กับ อินทรีย์สารโมเลกุลขนาดใหญ่ทำไม่ละลาย และมีประจุลบ เพื่อรักษาระดับ pH ภายในไซโทรพลาซึมให้อยู่ระหว่าง 7-8 อันเป็นช่วงที่เหมาะสมสำหรับกิจกรรมของเอนไซม์ส่วนมาก การรักษาภาวะดุล (homeostsis) ของ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สิ่งแวดล้อมภายในเซลล์ให้เหมาะสมสำหรับกิจกรรมต่าง ๆ เป็นกลไกที่สำคัญมาก โพแทสเซียมซึ่งมีบทบาทควบคุมระดับ pH ของไซโทรพลาซึมจึงถือว่ามีส่วนในกลไกนี้ บทบาทที่สำคัญอีกด้านหนึ่งของโพแทสเซียม คือ ช่วย กระตุ้น (activate) เอนไซม์ซึ่งเกี่ยวข้องกับการขนส่งไอออนที่เยื่อและเอนไซม์อื่นอีกมาก

การขาดโพแทสเซียมเป็นสาเหตุที่ทำให้พืชเกิดอาการใบด่างของใบแก่ ทำให้คลอโรฟิลล์มีสีจางใกล้ ๆ กับปลายใบหรือขอบใบ ยางไหลที่กิ่ง ผลร่วงก่อนผลแก่และลดขนาดของผล (สัมฤทธิ์ , 2538) Koo and Reese (1972) ได้รับขนาดต้นเล็กที่สุดกับสัดส่วนที่สูงของการร่วงของผลก่อนผลแก่และผลที่มีคุณภาพต่ำในส้มเกลี้ยงพันธุ์ Pineapple เมื่องดการให้ โพแทสเซียมในปุ๋ยเคมี

แคลเซียม

แคลเซียมจัดเป็นธาตุที่ไม่ค่อยเป็นพิษต่อพืชและพืชทั่วไปสามารถปรับตัวให้สอดคล้องกับปริมาณที่ได้รับ แม้ว่าเมื่อพืชได้รับธาตุนี้มากเกินไปจะมีการเจริญเติบโตช้าลง แคลเซียมเป็นธาตุที่มีความสำคัญต่อผนังเซลล์ ธาตุนี้ช่วยป้องกันการย่อยสลายของมิลเดิลลาเมลลา ซึ่งมิดเดิลลาเมลลามีสารเพกติน (pectin substance) อยู่ส่วนหนึ่ง สารในกลุ่มนี้คือกรดเพกทิก (pectic acid) กับอนุพันธ์ของกรดนี้ 2 อย่างคือ เพกทิน (pectin) และโพรโทเพกทิน (protopectin) สารที่มีอยู่ในมิดเดิลลาเมลลามากที่สุดคือ เกลือเพกเทต ซึ่งได้แก่ เกลือแคลเซียมหรือแมกนีเซียมของกรดเพกทิก ส่วนเพกทิก และโพรโทเพกทินก็มีบ้างแต่ไม่มากนักเพกทินเกิดจากปฏิกิริยาเอสเทอริฟิเคชันของหมู่คาร์บอกซิล (carboxyl group, -COOH) ด้วยหมู่เมทิล (methyl group) สารนี้เป็นคอลลอยด์และมีสภาพเจล ส่วนโพรโทเพกทินมีขนาดโมเลกุลใหญ่กว่าเพกทินและกรดเพกทิก แคลเซียมเพกเทตในมิดเดิลลาเมลลามีบทบาทมีบทบาทสำคัญที่ทำให้ผนังเซลล์ เนื้อเยื่อ และต้นพืชแข็งแรง โดยปกติพืชจะเจริญได้ดีก็ต่อเมื่อผนังเซลล์มีความจุแลกเปลี่ยนแคตไอออนสูง ขณะเดียวกันก็มีแคลเซียมปริมาณมากพอในเนื้อเยื่อพืชด้วย บทบาทที่สำคัญอีกอย่างหนึ่ง

อาการขาดแคลเซียมจะไม่แตกต่างกันมาก และอาการขาดในสภาพสนามหรือในแปลงมักจะเกิดขึ้นได้ยาก ใบที่ขาดแคลเซียมจะมีขนาดเล็กและหนา ใบร่วงก่อนใบจะแก่และการตายจากปลายกิ่งจะเกี่ยวพันกับการขาดแคลเซียม การขาดสามารถที่จะแก้ได้ด้วยการให้ปูนขาว หรือยิปซั่มสามารถที่จะป้องกันการขาดแคลเซียมได้ด้วยการให้หินปูนหรือทริปเปิ้ลซุปเปอร์ฟอสเฟตที่มีแคลเซียม (ยงยุทธ, 2543)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

โบรอน

โบรอน (B) เป็นกรดอ่อน และเมื่อสารละลายมี pH ต่ำกว่า 7 จะเป็นโมเลกุลกรดที่ไม่แตกตัว แต่ถ้า pH สูงกรดนี้จะได้รับไฮดรอกซิลไอออนจากน้ำกลายเป็น เทราฮีดราลโบเรตแอนไอออน ($B(OH)_4^-$) ดังนี้

$$B(OH)_3 + 2H_2O \rightleftharpoons B(OH)_4^- + H_3O^+$$

การขาดโบรอนของพืชมีผลกระทบต่อระยะเจริญพันธุ์ (reproductive stage) มากกว่าระยะการเจริญเติบโตทางด้านกิ่ง ใบ (vegetative stage) ดังนั้นผลผลิตอาจลดลงมากโดยที่พืชมิได้แสดงอาการขาดโบรอน เนื่องจากการขาดแคลนธาตุนี้ก่อให้เกิดผลเสียหายในช่วง การออกดอก ติดผล และการพัฒนาของเมล็ดมากเป็นพิเศษอย่างไรก็ตามมีข้อสังเกต 3 ประการเกี่ยวกับการเจริญของดอกคือ 1) หากมีความเค้น (stress) จากสิ่งแวดล้อมก็มักมีผลเสียต่อการออกดอก 2) โครงสร้างบางส่วนของดอก เช่น โพรงอับเรณู (pollen sac) และถุงเอ็มบริโอ (embryo sac) มีท่อลำเลียงที่เชื่อมโยงกับท่อลำเลียงของกิ่งก้านไม่ดีเท่ากับใบ และ 3) การสืบพันธุ์เกี่ยวข้องกับเซลล์ที่มีลักษณะเฉพาะหลายประเภท เซลล์บางชนิดมีผนังเซลล์ที่แตกต่างจากเซลล์ทั่วไป หากพืชขาดโบรอนผลกระทบทางตรงหรือทางอ้อมที่เกิดขึ้นในระยะเจริญพันธุ์ส่งผลทำให้ ดอกไม่สมบูรณ์ ละอองเรณู (pollen gain) เป็นหมัน ยอดเกสรเพศเมีย (stigma) ไม่พร้อมที่จะรับละอองเรณู ละอองเรณูไม่งอก การงอกของหลอดเรณู (pollen tube) ภายในก้านเกสรเพศเมีย (style) ไม่สมบูรณ์ จึงไม่ปฏิสนธิ ไม่มีเมล็ดหรือติดผล เมล็ดไม่พัฒนาจึงเป็นเมล็ดลีบ และถึงแม้จะมีเมล็ดก็ไม่สมบูรณ์ ความงอกต่ำและเป็นกล้าที่อ่อนแอ (Dell and Huang, 1997) ผลทางอ้อมของโบรอนต่อการถ่ายเรณู คือ ช่วยเพิ่มความเข้มข้นของน้ำหวานและปรับชนิดของน้ำตาลในน้ำหวานให้เหมาะสมแก่การล่อแมลงเข้ามาช่วยการถ่ายเรณู ส่วนผลทางตรงได้แก่ ช่วยให้อับเรณู (anthers) ผลิตเรณูที่สมบูรณ์และมีชีวิต ช่วยให้ละอองเรณูงอก และมีหลอดเรณูที่แข็งแรง ความเข้มข้นของโบรอนในส่วนที่เป็นดอก เช่น ไหมของข้าวโพดต้องมีโบรอน 3 ไมโครกรัม/กรัม (น้ำหนักแห้ง) จึงจะช่วยให้ละอองเรณูงอกและมีการปฏิสนธิ ส่วนของอุ่นต้องการใช้ โบรอนมากจึงต้องมีโบรอน 50-60 ไมโครกรัม/กรัม (น้ำหนักแห้ง) จึงเพียงพอ (Marschner, 1995)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

กลไกการดูดธาตุอาหารทางใบ

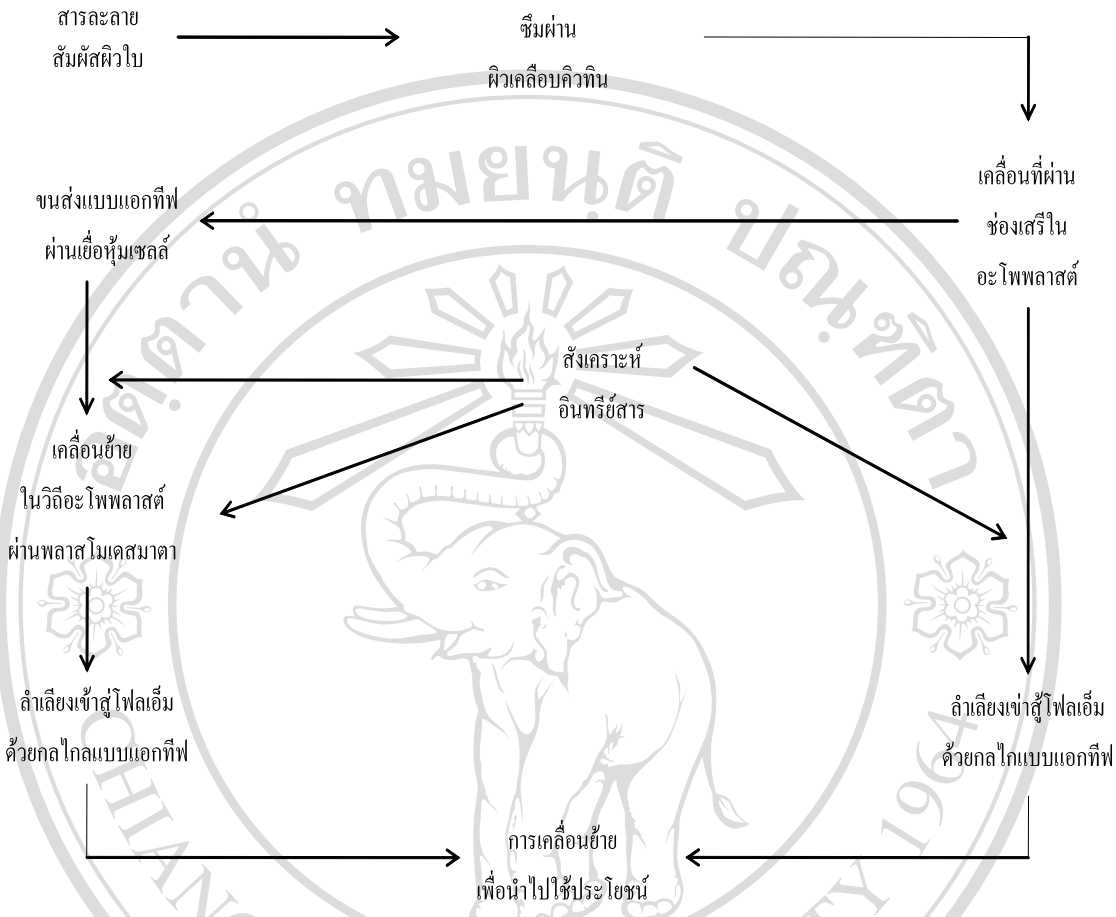
1.การแทรกซึมผ่านผิวเคลือบคิวทิน (cuticular penetration) แม้ว่าผิวเคลือบจะเป็นสิ่งกีดขวางการซึมผ่านของสารเข้าไปในใบพืช แต่เนื่องจากผิวเคลือบมิได้มีความหนาเท่ากันหมด และบางส่วนยังมีเอ็กโตเดสมาตาอีกด้วย ดังนั้นตัวละลายจึงผ่านบริเวณที่ผิวเคลือบค่อนข้างบาง และ

บริเวณที่มีเอ็กโตเดสมาตาถี่ เช่นใกล้ ๆ ปากใบหรือขนใบ (trichomes) ได้ดี (Hull *et al.,* 1975; Leece,1976) เมื่อสารละลายสัมผัสผิวใบตัวละลายจะแพร่ผ่านผิวเคลือบตามความแตกต่างของระดับความเข้มข้นสำหรับยูเรียนั้นเป็นข้อยกเว้นเนื่องจากสามารถซึมผ่านผิวเคลือบด้วยอัตราที่สูงกว่าอัตราการแพร่ของสารอื่น ๆ 10 ถึง 20 เท่า และอัตราเร็วของการแพร่ก็ไม่ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของสารละลายยูเรียที่สัมผัสผิวใบ (Franke, 1967) นอกจากนี้เมื่อมีไอออนของธาตุอื่น ๆ เช่น เหล็ก ฟอสเฟต และแมกนีเซียมอยู่ในสารละลายยูเรียและให้ทางใบไปพร้อม ๆ กัน การซึมผ่านผิวเคลือบของไอออนเหล่านั้นก็สูงกว่าเดิมด้วย เชื่อว่ายูเรียมีผลให้บางส่วนของโครงสร้างในโมเลกุลของคิวทินเปลี่ยนแปลงในทางที่เอื้อต่อการผ่านของยูเรียและไอออนอื่น ๆ ที่ให้ไปพร้อม ๆ กัน (Yamada *et al*., 1966)

2. การเคลื่อนย้ายผ่านผนังเซลล์

ผนังเซลล์ของใบพืชมีช่องต่อเนื่องกันไปทั่วจึงจัดเป็นช่องที่ปรากฏ (apparent free space) ของใบและเป็นเส้นทางการเคลื่อนย้ายตัวละลายในวิถีอะโพพลาสต์ ประมาณว่ามีช่องว่างดังกล่าว 3-5 % ของปริมาตรใบ (Crowdy and Tanton, 1970) เมื่อสารละลายผ่านผิวเคลือบได้แล้วจะเข้าสู่ผนังเซลล์อย่างสะดวก เนื่องจากผนังเซลล์มีเซลลูโลสเป็นองค์ประกอบจึงไม่เป็นอุปสรรคในการซึมผ่านเหมือนกับผิวเคลือบ อย่างไรก็ตาม เอ็กโตเดสมาตาเป็นบริเวณที่ตัวละลายเคลื่อนย้ายผ่านผนังเซลล์ได้ง่ายเป็นพิเศษ (Franke, 1971) สำหรับบริเวณอื่นของผนังเซลล์ที่ตัวละลายผ่านสะดวก คือ 1.บริเวณที่มีการยืดตัวของผนังและ 2.บริเวณที่มีการชำรุดและกำลังซ่อมแซม ความเครียด (stress) ที่เกิดกับผนังเซลล์สองลักษณะดังกล่าวมีสาเหตุมาจากความผันผวนด้านความแต่งของเซลล์ในรอบวัน จึงพบว่าตัวละลายเคลื่อนย้ายผ่านผนังเซลล์ที่มีสภาพดังกล่าวง่ายกว่าผนังเซลล์ปกติ (Hull *et al.,* 1975) ขณะที่ตัวละลายอยู่ในผนังเซลล์ชั้นผิวจะเคลื่อนย้ายต่อไปได้สองทางคือ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



ภาพ 6 เส้นทางการเคลื่อนย้ายหลังจากฉีดพ่นสารละลายที่ใบ (Haynes, 1986)

1.เคลื่อนย้ายในวิถีอะโพพลาสต์แบบแพสซีฟไปทางผนังเซลล์ใบไปจนถึงโฟลเอ็ม จากนั้นจะดูดเข้าเซลล์หลอดตะแกรงด้วยกลไกแบบแอกทีฟ (Franke, 1980)

2.เคลื่อนย้ายผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้าสู่เซลล์ใบทันทีโดยกลไกแบบแอกทีฟแล้วผ่านจากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์หนึ่งในวิถีซิมพลาสต์จนถึงโฟลเอ็ม

ธาตุอาหารที่ผ่านเส้นทางที่สองอาจถูกเซลล์นำไปใช้หรือผ่านกระบวนการเมท าบอลิซึมได้สารประกอบชนิดใหม่ เช่น ยูเรียเกิดไฮดรอไลซีสได้แอมโมเนีย แล้วถูกใช้ในกระบวนการสังเคราะห์กรดอะมิโนสำหรับกรดอะมิโนที่ได้อาจถูกเซลล์นำไปสังเคราะห์โปรตีนหรือเคลื่อนย้ายต่อไปจนถึงโฟลเอ็มอย่างไรก็ตามในขั้นตอนใดขั้นตอนหนึ่งของการเคลื่อนย้ายตัวละลายที่พืชได้รับทางใบ หรืออินทรีย์สารที่สังเคราะห์ได้จากตัวละลายนั้น ทั้งตัวละลายหรือสารที่สังเคราะห์ได้ในซิมพลาสต์มีโอกาสเคลื่อนย้ายออกมาสู่วิถีอะโพพลาสต์ได้อีก (Shim *et al.,* 1973)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

3. การดูดไอออนของเซลล์ใบ เซลล์ใบดูดไอออนด้วยกลไกที่คล้ายราก การดูด K^{+}, Cu^{2+} ,Zn^{2+}, Mn^{2+}, Fe^{2+}, Cl^{-} และ PO_4^{3-} ของใบพืชทั้งใบ ชิ้นส่วนของใบหรือเซลล์ของใบที่แยกออกมาโดยใช้เอนไซม์ก็ดูดด้วยกลไกแบบแอกทีฟ เซลล์ของใบที่ดูดธาตุอาหารจากอะโพพลาซึมมี 3 อย่างคือ 1. เซลล์ชั้นผิว 2. เซลล์มีโซฟิลล์ และ 3. เซลล์หลอดตะแกรง หากเซลล์หลอดตะแกรงดูดธาตุอาหารหรือรับเข้าท่อลำเลียงอาหาร (phloem loading) ก็จะลำเลียงออกจากใบ แต่ถ้าเซลล์อื่น ๆ ของใบดูดธาตุอาหารไว้อาจนำไปสังเคราะห์ อินทรีย์สาร หากไม่ผ่านเมแทบอลิซึมธาตุอาหารดังกล่า วจะเคลื่อนย้ายในวิถีซิมพลาสต์ไปจนถึงท่อลำเลียง หรือออกจากเซลล์เข้าสู่อะโพพลาสต์แล้วเข้าสู่เซลล์หลอดตะแกรงด้วยกลไกแบบแอกทีฟก็ได้ สำหรับธาตุไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และกำมะถันที่ดูดได้จะเข้าสู่กระบวนการเมทาบอลิซึมเพื่อสังเคราะห์เป็นอินทรีย์สารในใบและในผล (Haynes and Goh, 1977)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved