
บทที่ 9
PLANT RESPONSE TO WATER STRESS

PLANT RESPONSE TO WATER STRESS

I. INTRODUCTION

น้ำมีความสัมพันธ์ต่อขบวนการต่าง ๆ ของพืชหลายอย่าง เช่น ปฏิกิริยาเคมีที่เกิดขึ้นในพืช การเกิดส่วนต่าง ๆ ของพืช ลักษณะการเจริญเติบโตและขนาดของส่วนต่าง ๆ ของพืช ความต้านทานต่อโรค ตลอดจนปริมาณและคุณภาพของผลผลิต ฯลฯ การศึกษาการตอบสนองของพืช เมื่อพืชขาดน้ำส่วนมากมักจะเกี่ยวข้องกับการเกษตร สภาพแวดล้อม แหล่งน้ำ น้ำในดินและไอน้ำในอากาศ ส่วนการศึกษาทางสรีรวิทยาหรือขบวนการต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นของพืช เมื่อพืชขาดน้ำ (stress) มีน้ำมาก อย่างไรก็ตามในระยะ 4 – 5 ปี ที่แล้วมานี้ นักสรีรวิทยาได้ให้ความสำคัญในการศึกษามลทางสรีรวิทยาที่เกิดขึ้นเนื่องจากพืชขาดน้ำมากขึ้น ซึ่งอาจจะเห็นผลความก้าวหน้าทางด้านนี้ในอนาคตอันใกล้

ในการเปรียบเทียบการขาดน้ำของพืชอาจจุดเป็น Water potential หรือจุดเป็น relative water content (RWC) การใช้ water potential ในการพิจารณาการขาดน้ำของพืชเป็นเรื่องใหม่ที่ใช้มาไม่นานนี้เอง โดยใช้หลักพลังงานหรือแรงดันในการพิจารณา (ดูรายละเอียดในเรื่อง osmosis) ส่วนการใช้ RWC ในการพิจารณาเรื่องน้ำในพืชใช้หลักปริมาณน้ำในพืชเป็นหลัก RWC คืออัตราส่วนระหว่างปริมาณของน้ำในพืชกับปริมาณของน้ำที่พืชมีได้เต็มที่ คิดออกมาเป็นเปอร์เซ็นต์ water potential กับ RWC ใน tissue ชนิดหนึ่งจะมีความสัมพันธ์กัน ความสัมพันธ์ดังกล่าวขึ้นอยู่กับชนิดของพืชและระยะการเจริญเติบโตของพืช

เราอาจจะบอกอย่างคร่าว ๆ ได้ว่า พืชขาดน้ำน้อยหรือมากขนาดไหน โดยพิจารณาจากค่า water potential หรือ RWC เช่นถ้า water potential -2 ถึง -5 bars หรือ RWC = 90-92% ถือว่าพืชขาดน้ำเล็กน้อย แต่ถ้า water potential = -12 ถึง -15 bars หรือ RWC = 80-90% พืชจะขาดน้ำปานกลางและพืชจะขาดน้ำมาก เมื่อ water potential มีค่าน้อยกว่า -15 bars (ลบมากกว่า) หรือ RWC น้อยกว่า 80%

II PLANT RESPONSE TO WATER STRESS

เพื่ออำนวยความสะดวกในการพิจารณาผลทางสรีรวิทยาของพืช เมื่อพืชขาดน้ำ เราควรแยกพิจารณาเป็นข้อ ๆ ดังนี้

2.1 transpiration

มีหลักฐานที่แน่ชัดว่า การคายน้ำของพืชลดลง เมื่อพืชขาดน้ำ สาเหตุ เนื่องจาก stomata ปิด

2.2 leaf temperature

เมื่อพืชขาดน้ำและ stomata ปิดจะมีผลทำให้การคายน้ำของพืชลดลง ในสภาพเช่นนี้อุณหภูมิของใบจะสูงขึ้นมากเท่าใดนั้นขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมหลายอย่าง โดยเฉพาะอย่างยิ่งความเข้มของแสง และการถ่ายเทความร้อนในอากาศ ซึ่งความสัมพันธ์ในเรื่องทั้งหมดนี้จะกล่าวในเรื่อง heat transfer นอกจากนี้อาจมีคำถามขึ้นมาว่า การที่อุณหภูมิของใบเพิ่มขึ้นในขณะที่พืชขาดน้ำจะมีผลต่อการเกิดกระบวนการทางสรีรวิทยาหรือไม่อย่างไร คำตอบที่ได้คือขึ้นอยู่กับกระบวนการชนิดต่าง ๆ นั้นเอง ขบวนการทางสรีรวิทยาบางอย่างมีช่วงอุณหภูมิที่เหมาะสมกว้างมาก เช่น CO_2 fixation ถ้าอุณหภูมิที่สูงขึ้นนั้นยังคงอยู่ในระหว่างอุณหภูมิที่เหมาะสมขบวนการสรีรวิทยาที่เกิดขึ้นในพืชก็จะเป็นไปโดยอิทธิพลของอุณหภูมิแต่อย่างใด ดังนั้นการที่จะพิจารณาว่าอุณหภูมิที่สูงขึ้นจากเดิมมีผลกระทบกระเทือนหรือไม่ก็น้อยเพียงใดนั้นจะต้องพิจารณาจากชนิดของขบวนการและอุณหภูมิที่เปลี่ยนแปลงไป

2.3 Wall resistance to transpiration

ที่ผนังเซลล์ที่มีแรงต้านทานการสูญเสียน้ำ (ดูเรื่องการคายน้ำประกอบ) ซึ่งเรียกว่า Wall resistance เซลล์ใดมี Wall resistance สูงน้ำจะออกจากเซลล์ได้ช้า และถ้า Wall resistance คำน้ำจะออกจากเซลล์ได้ง่าย เมื่อพืชขาดน้ำ Wall resistance มีแนวโน้มสูงขึ้น ค่าของ Wall resistance ที่สูงขึ้นนี้ขึ้นอยู่กับปริมาณน้ำในต้นพืชและชนิดของพืช ตัวอย่างเช่น Wall resistance ของเซลล์ในใบฝ้ายมีค่าน้อยมากเมื่อเซลล์ต่งตัวเต็มที่ (พืชได้รับน้ำเต็มที่) แต่ค่าของ Wall resistance จะสูงมากเมื่อต้นฝ้ายขาดน้ำ อย่างไรก็ตาม Wall resistance ยังเป็นปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อ

การคายน้ำของใบพืชน้อยมาก เมื่อเปรียบเทียบการปิดเปิดของ stomata

2.4 stomata opening

เมื่อหลายปีมาแล้วนี้ นักสรีรวิทยา เชื่อว่าการเปิดปิดของ stomata ขึ้นอยู่กับน้ำใน guard cell กล่าวคือเมื่อ guard cell เต็มตัว (มีน้ำมาก) stomata จะเปิด และเมื่อ guard cell เหี่ยว (พืชขาดน้ำ) stomata จะปิด แต่ในปัจจุบันพบว่า การเปิดปิดของ stomata มีได้ขึ้นอยู่กับปริมาณน้ำภายใน guard cell แต่เพียงอย่างเดียว แต่มีปัจจัยอย่างอื่นอีกหลายอย่างที่เกี่ยวข้องกับการเปิดปิดของ stomata และปัจจัยเหล่านั้นเกิดขึ้นพร้อมกับการขาดน้ำของพืช เช่นพบว่าขณะที่พืชขาดน้ำ ABA (abscissic acid) เพิ่มขึ้นในเซลล์อย่างมาก และพบว่า ABA บล็อก stomata มิให้เปิดเป็นต้น (ดูรายละเอียดอื่น ๆ ในเรื่องการคายน้ำ)

2.5 CO₂ assimilation in light

CO₂ ที่ใช้ในขบวนการ photosynthesis เข้าไปสู่ photosynthetic cell โดยผ่านทางรูของ stomata เป็นส่วนใหญ่ นักสรีรวิทยาหลายท่านรายงานตรงกันว่า การใช้ CO₂ ในเซลล์ลดลง เมื่อพืชขาดน้ำ ทั้งนี้เนื่องจากขณะที่พืชขาดน้ำ stomata จะปิดโดยทั่วไป การใช้ CO₂ ในพืชหลายชนิดลดลงเล็กน้อย เมื่อพืชขาดน้ำเพียงเล็กน้อย แต่การใช้ CO₂ จะลดลงมากเมื่อพืชขาดน้ำปานกลาง (water potential = -12 ถึง -15 bars) มีพืชบางชนิด เช่น brigalow จะใช้ CO₂ ในปริมาณสูงถึงแม้ว่า water potential = -50 bars และเคยพบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงในสภาพที่พืชขาดน้ำมีความสัมพันธ์กับการเปิดของ stomata หรืออาจกล่าวได้ว่า stomata ของ brigalow ยังคงเปิดทั้ง ๆ ที่ water potential = -50 bars

นอกจากที่ได้กล่าวมาแล้ว ยังมีปัจจัยอื่น ๆ ที่เกี่ยวข้องกับการใช้ CO₂ ในสภาพที่พืชขาดน้ำ อาทิเช่น mesophyll resistance หรือ wall resistance, ปริมาณ CO₂ ในอากาศที่อยู่ในใบ เป็นต้น ปัจจัยเหล่านี้จะทำให้การใช้ CO₂ ในพืชลดลง เมื่อพืชขาดน้ำเพียงเล็กน้อยหรือปานกลาง ผลของปัจจัยที่ได้กล่าวมาแล้วแตกต่างกันในพืชชนิดต่าง ๆ แต่

ปัจจัยเหล่านี้มิใช่ เป็นปัจจัยที่สำคัญที่ใช้พิจารณาการใช้ CO_2 ปัจจัยที่สำคัญคือการปิดเปิดของ stomata. ถ้าต้องการรายละเอียดมากขึ้น ควรนำปัจจัยอื่น ๆ มาร่วมพิจารณาการปิดเปิดของ stomata ด้วย

หลังจากที่พืชขาดน้ำแล้ว เราให้น้ำพืช การใช้ CO_2 จะเพิ่มมากขึ้นอย่างรวดเร็ว แต่อาจจะไม่เท่ากับของเดิม ในบางกรณีถ้าพืชขาดน้ำไม่มากนักและขาดน้ำไม่นานนัก หลังจากที่เราใช้น้ำกับพืช การใช้ CO_2 จะกลับคืนสู่สภาพปกติได้ในเวลาไม่ถึง 24 ช.ม. แต่ถ้าพืชขาดน้ำนาน ๆ หรือขาดน้ำมาก ๆ พืชอาจจะต้องใช้เวลาประมาณ 2 วัน ถึงหลายวัน ก่อนที่พืชจะใช้ CO_2 ได้อย่างปกติ

2.6 respiration

ในระยะแรกรายงาน เกี่ยวกับการ เปลี่ยนแปลงอัตราการหายใจของพืช เมื่อพืชขาดน้ำค่อนข้างสับสน ทั้งนี้อาจเกิดจากพืชที่ใช้ทดลองขาดน้ำไม่เท่ากันและระยะเวลาของการขาดน้ำต่างกัน แต่ในปัจจุบันพบว่า การหายใจของพืชในที่มีคมีแนวโน้มลดลง เมื่อพืชขาดน้ำ แต่การเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นไม่มากนักและอัตราการหายใจของพืชในที่มีคลดลง เป็นสัดส่วนกันความรุนแรงของการขาดน้ำ บางรายงานกล่าวว่าอัตราการหายใจที่ลดลงนั้นวัดได้ เหมือนกัน เมื่อนำพืชไปไว้ในที่มีแสง สาเหตุที่การหายใจลดลง เมื่อพืชขาดน้ำนั้น เกิดจากสภาพของ เซล (อาทิเช่น การแตงตัวของ เซล) มากกว่า เกิดจากปริมาณของน้ำใน เซล จากการศึกษาลักษณะ mitochondria ที่สกัดออกจากพืชที่ขาดน้ำ พบว่าผนัง mitochondria มีสภาพเปลี่ยนแปลงไปมาก เมื่อเปรียบเทียบกับ mitochondria ที่ได้จากพืชที่ได้รับน้ำเต็มที่ ดังนั้นการหายใจที่ลดลง เมื่อพืชขาดน้ำอาจเกิดจาก mitochondria ที่เปลี่ยนแปลง แต่หลักฐานจากการทดลองในเรื่องนี้ ยังไม่มี

2.7 Ion uptake and transport

กร้าท์และไบ เออ ได้ตั้งสมมุติ เกี่ยวกับการ เคลื่อนที่ของแร่ธาตุผ่านผนัง เซลไว้ว่า แร่ธาตุในรูปของไอออนจะ เคลื่อนที่ผ่านผนังของ epidermal cell และ cortical cell ของรากโดยวิธี active transport และไอออนดังกล่าว เมื่อ เข้าไปอยู่ใน xylem จะ

เคลื่อนที่ไปตามการเคลื่อนที่ของน้ำซึ่งเรียกว่า passive transport การเคลื่อนของไอออนใน xylem จะช้าลงเมื่อการคายน้ำของพืชช้าลง ทั้งนี้ เพราะว่าการเคลื่อนที่ของน้ำภายในพืชลดลง เมื่อพืชคายน้ำช้าลง และเมื่อพืชขาดน้ำจะทำให้ active transport และ membrane permeability เปลี่ยนไป Greenway และคณะได้รายงานว่าการลำเลียงไอออนชนิดต่าง ๆ (PO_4^- , Br^- และ Na^+) จากรากขึ้นสู่ยอดน้อยลงกว่าปกติมาก เมื่อสารละลายภายนอกต้นมะเขือเทศมีค่า water potential สูงกว่า water potential ภายในต้นมะเขือเทศประมาณ 2 bars (ในสภาพนี้ต้นมะเขือเทศจะไม่สามารถดูดน้ำจากสารละลายไปใช้ได้) ทั้ง ๆ ที่รากดูดแร่ธาตุลดลงเพียงเล็กน้อยเท่านั้น จากรายงานดังกล่าวอาจกล่าวได้ว่า การลำเลียงไอออนจากรากขึ้นสู่ยอดไม่มีความสัมพันธ์กับการดูดแร่ธาตุของรากจากดิน

จากรายงานของ Greenway และคณะเราไม่อาจอธิบายสาเหตุได้แน่นอน แต่ถ้าพิจารณาคุณค่า water potential ของสารละลายและของมะเขือเทศจะพบว่าค่า water potential ของมะเขือเทศต่ำกว่าของสารละลายถึงประมาณ 2 bars ในสภาพเช่นนี้จะมีเซลล์รากมะเขือเทศบางเซลล์ (ที่อยู่ข้างนอก ๆ) เกิด plasmolysis ขึ้น membrane ของกลุ่มเซลล์ที่อยู่เสียน้ำจะแยกตัวออกจาก cell wall ซึ่งอาจมีผลทำให้ plasmodesmata (ช่องเล็ก ๆ ที่ผนังเซลล์เชื่อมระหว่างเซลล์ที่ติดกัน) เกิดความเสียหายหรือฉีกขาด ไม่สามารถทำงานในการลำเลียงสารจากเซลล์หนึ่งไปสู่เซลล์ที่ติดกันได้ ทำให้อิออนที่รากดูดเข้ามาสะสมอยู่ในเซลล์ที่ติดกันได้ ทำให้อิออนที่รากดูดเข้ามาสะสมอยู่ในเซลล์ของราก ไม่สามารถลำเลียงขึ้นสู่ยอดได้

ในสภาพความเป็นจริง การที่พืชขาดน้ำอาจเกิดมาจากน้ำในดินมีน้อยหรือไม่มีเลย ในสภาพเช่นนี้รากพืชจะดูดแร่ธาตุต่าง ๆ จากดินเข้าสู่รากได้ยากขึ้น อาจทำให้ต้นพืชขาดแร่ธาตุหลายชนิดพร้อมกันสภาพเช่นนี้เกิดขึ้นนาน ๆ

เราอาจสรุปได้ว่าเมื่อพืชขาดน้ำ รากพืชจะดูดแร่ธาตุต่าง ๆ ได้น้อยลง และการลำเลียงแร่ธาตุในพืชจากรากสู่ยอดน้อยลงด้วย ถ้าดินขาดน้ำพืชไม่สามารถดูดแร่ธาตุขึ้นจากดินได้

2.8 Photosynthate translocation

การลำเลียงสารจากขบวนการสังเคราะห์แสง (photosynthate) จะช้าลงเมื่อพืชขาดน้ำทั้งนี้เพราะการลำเลียงใน phloem เกิดขึ้นเนื่องจากความแตกต่างของแรงดัน จุด 2 จุดใน phloem และเมื่อพืชขาดน้ำจะทำให้ความแตกต่างของแรงดัน จุด 2 จุดดังกล่าวน้อยลง ซึ่งมีผลทำให้สารละลายที่อยู่ใน phloem เคลื่อนที่ช้าลง ความจริงถ้าจะพิจารณาถึงสาเหตุที่ทำให้การลำเลียงสารจากขบวนการสังเคราะห์แสงช้าลง เมื่อพืชขาดน้ำ จะพบว่ามีความสลับซับซ้อนมากกว่านี้มากมาย ถ้าเราหันมาพิจารณาเส้นทางการลำเลียงสารดังกล่าวจะพบว่าสารดังกล่าวจะเคลื่อนที่จากแหล่งที่เกิด (เซลล์ใบ) ไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของพืชที่ใช้สาร อัตราการเคลื่อนที่ของสารจะช้าหรือเร็วขึ้นอยู่กับปริมาณของสารที่ผลิตได้ และที่ใช้ไป ถ้าผลิตมากหรือต้องการใช้สารน้อย อัตราการเคลื่อนที่ก็จะช้าลง ขณะที่พืชขาดน้ำการสังเคราะห์แสงในใบพืชเกิดขึ้น (อุได้จากการใช้คาร์บอนไดออกไซด์น้อยลง) และปฏิกิริยาต่าง ๆ ในส่วนต่าง ๆ ที่ใช้สารจากขบวนการสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นน้อยลงเช่นกัน ด้วยเหตุนี้จึงทำให้การเคลื่อนที่ของสารใน phloem ช้าลง นอกจากนี้ยังมีสาเหตุอื่น ๆ ที่ทำให้การลำเลียงสารใน phloem ช้าลง เมื่อพืชขาดน้ำ อาทิเช่น แรงต้านทานที่เกิดขึ้นจากผนังของเซลล์ในท่อลำเลียงจะมีมากขึ้นขณะที่ปริมาณน้ำในท่อลำเลียงน้ำน้อยลง และระยะทางการลำเลียงถ้าระยะทางไกล ประกอบกับปริมาณน้ำในเซลล์ท่อลำเลียงลดลงอาจมีผลทำให้การลำเลียงที่ช้าอยู่แล้วช้าลงอีก สาเหตุที่ได้ยก เป็นตัวอย่างยังไม่ได้รับการพิจารณาและค้นคว้าว่าเป็นความจริงหรือไม่

2.9 xylem resistance to water flow

เมื่อพืชขาดน้ำจะเกิดแรงต้านการเคลื่อนที่ของน้ำขึ้นภายในท่อ xylem สาเหตุที่เป็นเช่นนี้อาจอธิบายได้ดังนี้ เมื่อพืชขาดน้ำจะเกิดแรงดึงน้ำขึ้นภายในท่อ xylem ทำให้ท่อคดง เมื่อท่อเล็กงท่อก็จะมีแรงต้านการเคลื่อนที่ของน้ำมากขึ้น เพื่อความเข้าใจในเรื่องนี้ขอให้เราพิจารณาตัวอย่างดังต่อไปนี้ สมมุติเอาท่อยางหรือท่อพลาสติกที่ยืดหยุ่นได้ ในท่อมิน้ำอยู่เต็ม ปลายท่อข้างหนึ่งติดอยู่กับเครื่องสูบน้ำ เมื่อเปิดเครื่องสูบน้ำ น้ำในท่อก็จะไหลเข้าไปในเครื่องสูบน้ำจนน้ำเกือบหมดท่อ ถ้าเครื่องสูบน้ำยังคงเปิดอยู่ เครื่องสูบน้ำทำให้เกิดแรงดึงขึ้นภายในท่อส่ง

น้ำ ถ้าแรงของเครื่องสูบน้ำสูงพอหรือถ้าท่อส่งน้ำ เป็นท่อยางหรือท่อพลาสติกอย่างอ่อน ท่อก็จะแบนทำให้น้ำที่ไหลไหลช้าลง แต่สภาพที่เกิดกับท่อใน xylem อาจแตกต่างกันบ้าง เนื่องจากท่อใน xylem ยึดหยุ่นได้น้อย แต่ทว่าสภาพการเกิดแรงต้านทานของท่อเกิดขึ้นในสภาพ เช่นเดียวกัน ถ้าพืชขาดน้ำจนกระทั่งสายน้ำในท่อใน xylem ขาดเป็นช่วง จะทำให้แรงต้านทานที่เกิดขึ้นสูงขึ้นอีก จากการทดลองพบว่าแรงต้านทานดังกล่าวจะลดลงอย่างมากหลังจากการให้น้ำแก่พืช ถึงแม้ว่าในระยะแรก ๆ หลังจากการให้น้ำ Water potential ของใบยังคงต่ำอยู่ก็ตาม แรงต้านทานใน xylem จะกลับสู่สภาพปกติหลังจากที่ water potential เพิ่มขึ้นเพียง 2-3 bars แสดงว่า แรงต้านทานการเคลื่อนที่ของน้ำใน xylem จะเกิดเมื่อพืชขาดน้ำมาก ๆ และเป็นเวลานาน ๆ

2.10 protein synthesis

เมื่อพืชขาดน้ำปริมาณโปรตีนหรืออัตราส่วนระหว่างโปรตีนกับกรดอะมิโน (protein/amino acid) ลดลง จากการศึกษาปริมาณโปรตีนใบ sugar beet ที่ทำให้แห้งพบว่า ปริมาณโปรตีนลดลงในเวลารวดเร็ว หลังจากที่พืชเริ่มขาดน้ำ และถ้าพืชขาดน้ำมาก ๆ พบว่าปริมาณโปรตีนลดลงประมาณครึ่งหนึ่งของโปรตีนที่พบในพืชที่ได้น้ำตามปกติ

ปริมาณโปรตีนที่ลดลงอาจ เกิดจากการสร้างโปรตีนน้อยลงหรืออาจ เกิดจากโปรตีนแตกตัว เป็นกรดอะมิโนมากขึ้น ส่วนจะบอกให้แน่ชัดว่าสาเหตุที่แท้จริงคืออะไรนั้นในปัจจุบันยังบอกไม่ได้ การศึกษาเกี่ยวกับสาเหตุที่ทำให้ปริมาณโปรตีนลดลง ส่วนมากมักจะศึกษาโดยทางอ้อม อาทิเช่นศึกษาปริมาณ ribosome และ polyribosome, ปริมาณ cycloheximide (สารยับยั้งการเกิด peptide bond) ปริมาณ RNase ฯลฯ

Ribosome เป็นส่วนประกอบของเซลล์ที่เกี่ยวข้องกับการสร้างสารโปรตีนจากกรดอะมิโน และ Ribosome อาจอยู่รวมกันเป็นหน่วย ๆ แต่ละหน่วยประกอบด้วย ribosome ตั้งแต่ 2 ถึง 20 อัน ribosome แต่ละอันติดกันด้วย peptide bond เราเรียก ribosome ที่อยู่เป็นหน่วย ๆ นี้ว่า polyribosome หรือ polysome ในการเกิด polyribosome จะต้องมีสารโปรตีนมาเป็นตัวเชื่อม ดังนั้นสมมุติว่าในเซลล์มี polyribosome มาก เราก็

อาจจะหาว่ามีการสร้างสารโปรตีนมาก และถ้า polyribosome เปลี่ยนไปเป็น ribosome มากก็แสดงว่าปริมาณโปรตีนในเซลล์มีน้อย

Hsiao ได้รายงานว่เมื่อข้าวโพดขาดน้ำ polyribosome ใน meristematic tissue ของข้าวโพดที่เติบโตในที่มืด เปลี่ยนไปเป็น ribosome อย่างรวดเร็ว สามารถตรวจสอบการเปลี่ยนแปลงได้ภายใน 30 นาทีหลังจากที่พืชขาดน้ำ เมื่อ water potential ของยอดข้าวโพดลดลง 2-3 bars การเปลี่ยนแปลงจะเกิดมากขึ้น หลังจากให้น้ำกับต้นกล้า ribosome จะเปลี่ยนไปเป็น polyribosome อย่างรวดเร็วเช่นกัน ปฏิกริยาการเปลี่ยนกลับจะตรวจพบได้ หลังจากให้น้ำกับต้นกล้าเพียง 2-3 ชม.

เป็นที่ทราบกันดีว่า เมื่อพืชขาดน้ำ ปริมาณ RNase สูงขึ้น นักสรีรวิทยา รุ่นก่อน ๆ ได้อธิบายว่า RNase เป็นสาเหตุที่ทำให้ polyribosome เปลี่ยนไปเป็น ribosome แต่ในปัจจุบันพบว่า RNase ที่เกิดขึ้นไม่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงของรูป ribosome, แต่อย่างใด

สารอีกชนิดหนึ่งที่พบว่ามีปริมาณลดลงอย่างมาก สารนั้นคือ Cytokinin ในสมัยแรกนักสรีรวิทยาเชื่อว่า Cytokinin ส่งเสริมการสร้างโปรตีน แต่ในปัจจุบันได้มีการพิสูจน์ว่า Cytokinin มิได้เกี่ยวข้องกับการสร้างสารโปรตีน

อาจสรุปได้ว่าเมื่อพืชขาดน้ำ ปริมาณ โปรตีน ปริมาณ polyribosome และ cytokinin ลดลงในขณะที่ปริมาณ ribosome และ RNase เพิ่มขึ้น

2.11 Nitrogen fixation

เมื่อไม่นานมานี้มีการศึกษาเกี่ยวกับผลของพืชขาดน้ำที่มีต่อการ "จับ" ไนโตรเจน พบว่าปมรากถั่วลิสงจะ "จับ" ไนโตรเจนได้น้อยลง เมื่อปริมาณน้ำในปมถั่วลดลง 10% และเมื่อปมถั่วเสียน้ำไป 20% การ "จับ" ไนโตรเจน จะเกิดขึ้นน้อยมากจนเกือบไม่เกิด

2.12 Enzyme level

เมื่อพืชขาดน้ำ enzyme ชนิดต่าง ๆ ประมาณ 2-5 ชนิด เปลี่ยนแปลงปริมาณ แต่ที่เห็นได้ชัดเจนคือ nitrate reductase, phenylalanine ammonia-lyase,

α -amylase, RNase

Nitrate reductase มีความไวต่อการขาดน้ำของพืชเป็นอันมาก ถ้าพืชขาดน้ำเพียงเล็กน้อย เอนไซม์ชนิดนี้จะลดลงประมาณ 20% และเมื่อพืชขาดน้ำมากเป็นเวลานาน ปริมาณเอนไซม์จะเหลือเพียง 50% หรือน้อยกว่านี้ ปริมาณเอนไซม์จะกลับสู่สภาพเดิมหลังจากที่ให้น้ำแก่พืชแล้ว 1 วัน

Phenylalanine ammonia - lyase แยกตัวได้ง่ายเมื่อพืชขาดน้ำ ปริมาณเอนไซม์ชนิดนี้จึงแตกตัวอย่างรวดเร็ว ดังนั้นปริมาณเอนไซม์จึงลดลงอย่างมาก เมื่อพืชขาดน้ำเพียงเล็กน้อยเท่านั้น เมื่อเราให้น้ำแก่พืชปริมาณเอนไซม์กลับสู่ระดับเดิมอย่างรวดเร็วเช่นกัน

α -amylase เป็นเอนไซม์ที่ทำหน้าที่แตกตัวแป้งให้เป็นน้ำตาล จากรายงานการทดลองพบว่า ถ้าพืชขาดน้ำปริมาณ α -amylase ในใบเพิ่มขึ้น และอีกรายงานหนึ่งกล่าวอย่างสอดคล้องกันว่า เมื่อพืชขาดน้ำ ปริมาณแป้งในใบจะลดลงและปริมาณน้ำตาลจะเพิ่มขึ้น แต่พบว่าปริมาณแป้งที่ลดลงอาจเกิดจากสารที่ได้จากขบวนการสังเคราะห์แสงลดลงก็ได้ ส่วนในเมล็ดที่กำลังงอกมีความแตกต่างในปริมาณ α -amylase จากที่ได้กล่าวมาแล้ว ถ้าเพาะเมล็ดในสารละลายที่มี water potential = -2 ถึง -3 bars เมล็ดจะสร้าง α -amylase เพิ่มขึ้น (สารละลายจะใช้สารชนิดพิเศษที่เมล็ดไม่สามารถดูดซึมเข้าไปในเมล็ด เมล็ดจะใช้ได้เพียงน้ำในสารละลายเท่านั้น) แต่ถ้าเพิ่มสารลงไปในสารละลายจนค่า water potential = -20 bars เมล็ดจะสร้าง α -amylase ในปริมาณที่น้อยกว่าที่น้ำไว้ในกระดาดชุ่มน้ำ และถ้าค่า water potential ของสารละลายลดลงถึง = -60 bars เมล็ดจะไม่สามารถสร้าง α -amylase ขึ้นใน aleurone layer ได้เลย จากผลการทดลองที่กล่าวมาอาจสรุปได้ว่า ถ้าพืชขาดน้ำปริมาณ α -amylase ในใบจะลดลงและเมล็ดที่สามารถดูดน้ำได้จะสร้าง α -amylase ได้มากกว่าเมล็ดที่ดูดน้ำได้น้อย แต่ปฏิกิริยาที่ทำให้ α -amylase ลดหรือเพิ่มนั้นยังไม่ทราบ

นอกจากนี้ยังพบว่ามีเอนไซม์ตัวสำคัญอีกตัวหนึ่งที่เกิดขึ้นมากกว่าปกติ เมื่อพืชขาดน้ำคือ RNase เรายังไม่ทราบว่า RNase จะเกิดจากการแตกตัวของ RNase ในสภาพที่

พืชขาดหรือไม่เพราะตามปกติ RNase ทำหน้าที่แตกตัว RNA แต่บางรายงานกล่าวว่าขณะที่พืชขาดน้ำ RNase จะแยกตัวออกจาก RNA ดังนั้นก่อนที่ทราบว่า RNase ยังคงทำหน้าที่ของมันตามปกติหรือไม่นั้นจะต้องพิจารณากันต่อไป

2.13 hormone

ในเรื่องความสัมพันธ์ระหว่างสารโพรโมโนกับการขาดน้ำของพืชจะกล่าวถึงเรื่อง Cytokinin, abscissic acid (ABA) ส่วนใหญ่ เพราะโพรโมโนชนิดอื่น ๆ มีรายงานผลการทดลองน้อย

นักสรีรวิทยาสงสัยว่าเมื่อพืชขาดน้ำจะกระทบกระเทือนปริมาณ auxin แต่หลักฐานในเรื่องนี้ยังไม่ให้ความกระจ่างมากนัก เพราะไม่ใช่หลักฐานทางตรง พบว่าขณะที่พืชขาดน้ำปริมาณ indoleacetic acid oxidase เพิ่มขึ้น เนื่องจากเอนไซม์ชนิดนี้ปกติทำหน้าที่แตกตัว auxin ดังนั้นจึงมีผู้ตั้งสมมุติฐานว่า เอนไซม์ดังกล่าวอาจไปทำลาย auxin ทำให้ปริมาณ auxin ลดลง และการเจริญเติบโตของพืชอาจลดลง ทั้งนี้เนื่องจากปริมาณ auxin ลดลง

น้ำเลี้ยงของรากพืช (exudate) และใบมี cytokinin เป็นองค์ประกอบ เมื่อพืชขาดน้ำ การทำงานของ cytokinin จะลดลง จากการทดลองทำให้พืชขาดน้ำโดยการงดการให้น้ำหรือและใช้สารละลายที่มีความเข้มข้นสูงสุดให้กับต้นพืช ผลปรากฏว่าการทำงานของ cytokinin ลดลงอย่างรวดเร็วโดยเฉพาะในกรณีที่ใช้สารละลายที่มีความเข้มข้นสูง การทำงานของ cytokinin จะลดลงอย่างมาก หลังจากที่พืชที่ขาดน้ำได้รับน้ำตามปกติ ประสิทธิภาพการทำงานของ cytokinin จะคืนสู่สภาพเดิมช้า (เพราะหลังจากให้น้ำแล้ว 18 ชั่วโมง cytokinin ทำงานเพิ่มขึ้นเป็นส่วนน้อยเท่านั้น) จากการที่การทำงานของ cytokinin ลดลงอย่างรวดเร็ว (น้อยกว่า 30 นาที) หลังจากที่พืชเริ่มขาดน้ำจึงอาจกล่าวได้ว่าการทำงานที่ลดลงนั้นเนื่องจาก cytokinin ไม่ทำงาน (inactivate) มากกว่าจะแตกตัวหมดคุณสมบัติของตัวเอง

Abscissic acid (ABA) เป็นสารยับยั้งการเจริญเติบโต พบมากในตาที่

กำลังพักตัว ใบพืชข้อต่อของถัสด ๗๗ ABA จะเพิ่มขึ้นอย่างมาก เมื่อพืชขาดน้ำ และปริมาณ ABA จะเพิ่มอีกหลายเท่า (มีรายงานว่าถึง 40 เท่า) ถ้าพืชขาดน้ำเป็นระยะเวลาสั้น ๆ และปริมาณจะลดลงสู่สภาพเดิม หลังจากที่ให้น้ำแก่พืชเป็นเวลาอย่างน้อย 2 วัน ซึ่งนับว่าช้ามาก

2.14 Ethylene and Abscission

เมื่อพืชขาดน้ำจะให้ใบผลอ่อนร่วง มีรายงานเกี่ยวกับการขาดน้ำของฝ้ายในเรื่องนี้ ดังนี้คือหลังจากที่ให้น้ำกับต้นฝ้ายที่ขาดน้ำ (water potential = -8 bars) ว่าใบฝ้ายและสมอฝ้าย (ผล) จะร่วงจากต้น และถ้าต้นฝ้ายเล็ก ๆ ขาดน้ำมาก ๆ จะทำให้ใบเลี้ยงล่าง ได้มีการศึกษาถึงสาเหตุของการร่วงของใบฝ้าย สมอฝ้ายและใบเลี้ยงของฝ้ายเมื่อต้นฝ้ายขาดน้ำ ผลการค้นคว้าปรากฏว่า เมื่อพืชขาดน้ำมีการสร้าง ethylene ขึ้นภายใน petioles และเชื่อว่า ethylene เป็นตัวช่วยให้ใบฝ้าย สมอฝ้ายและใบเลี้ยงของฝ้ายร่วงได้ในเมื่อพืชไม่ขาดน้ำ

2.15 Cell wall synthesis

การศึกษาเกี่ยวกับการสร้างผนังเซลล์ในสภาพที่พืชขาดน้ำไม่สามารถศึกษาได้โดยตรง เพราะเป็นการยากที่ทราบว่ามีผนังเซลล์เติบโตอย่างไร แต่เรามีวิธีการที่พอจะทายว่าผนังเซลล์มีการเจริญเติบโตมากน้อยเพียงไร จากปริมาณ glucose ที่เข้าไปในผนังเซลล์โดยใช้ glucose ที่มี isotope carbon เป็นตัวบอกประมาณ glucose ที่เข้าไปในผนังเซลล์ เมื่อพืชขาดน้ำ glucose จะเข้าไปผนังเซลล์น้อยมาก ปริมาณ glucose ที่ลดลงสามารถตรวจสอบเมื่อพืชขาดน้ำเพียงเล็กน้อยเท่านั้น ขณะที่ glucose ในผนังเซลล์ลดลง การเจริญเติบโตของเซลล์ลดลงด้วย บางครั้งเซลล์อาจหยุดเจริญเติบโต ซึ่งหมายความว่าขณะที่ผนังเซลล์ขยายตัวน้อยลง การเจริญเติบโตก็น้อยลงด้วย ปัญหาที่มีอยู่ว่าอะไรทำให้การเจริญเติบโตของเซลล์ลดลง เมื่อพืชขาดน้ำ การลดการขยายตัวของผนังเซลล์เนื่องจากพืชขาดน้ำจะเป็นปัจจัยสำคัญที่ทำให้การเจริญเติบโตของเซลล์ จากผลการศึกษาปัญหานี้พบว่า ในสภาพที่พืชขาดน้ำ การขยายตัว (หรือการเจริญเติบโต) ของเซลล์มีความไวมากกว่าการขยายตัวของผนังเซลล์ ดังนั้นการที่เซลล์ขยายตัวน้อยลงอาจเกิดจากสาเหตุอื่นที่เกิดขึ้นมาพร้อมกับการขาดน้ำของพืช เป็นต้น

ว่า เซลล์ความตึงต่ง ส่วนการลดการขยายตัวของผนัง เซลล์เป็นส่วนหนึ่งที่ทำให้ เซลล์เจริญเติบโตน้อยลง เท่านั้น

2.16 Cell dividion

ขณะที่เซลล์มีการเจริญเติบโต เซลล์จะสร้าง DNA ขึ้นมาเรื่อย ๆ และเมื่อ DNA ในเซลล์สูงถึงระดับหนึ่ง เซลล์ก็จะแบ่งตัว นักวิทยาศาสตร์ใช้ปริมาณ DNA ภายในเซลล์ในการคาดคะเนว่า เซลล์จะแบ่งตัวมากน้อยขนาดไหน

จากการค้นคว้าพบว่า เมื่อพืชขาดน้ำ การแบ่งตัวของเซลล์ได้รับผลน้อยกว่าการขยายตัวของเซลล์หมายความว่า เมื่อพืชขาดน้ำขนาดของเซลล์จะลดลงมาก แต่จำนวนเซลล์จะลดลงเหมือนกันแต่ในอัตราส่วนที่น้อยกว่า เมื่อเปรียบเทียบกับขนาดและจำนวนของเซลล์ในสภาพปกติ

เมื่อนำใบเลี้ยงของ radish ไปไว้ในสารละลายที่มีความเข้มข้นต่าง ๆ กัน แล้วนำใบเลี้ยงนั้นไปแยกเอา DNA ออกพบว่า DNA ของใบเลี้ยงลดลงมากกว่าครึ่งหนึ่งภายใน 28 ชม. เมื่อใบเลี้ยงอยู่ในสารละลายที่มีค่า water potential = -1 ถึง -2 bars และพบว่าปริมาณ DNA จะลดลงอีก เล็กน้อย ปริมาณ DNA ที่เกิดขึ้นจะมีปริมาณลดลงได้อย่างมากมาย ซึ่งอาจหมายความว่าถ้าพืชขาดน้ำเพียงเล็กน้อย การแบ่งตัวของเซลล์จะลดลง แต่ทว่าปริมาณ DNA ในเซลล์อาจจะไม่มีความสัมพันธ์ต่อการแบ่งตัวของเซลล์ก็ได้ ผลการศึกษาถึงความสัมพันธ์ระหว่างขนาดของเซลล์กับจำนวนเซลล์ในสภาพที่พืชขาดน้ำพบว่า ขณะที่รากหัวหอมเติบโตในสารละลายที่มีค่า water potential ระหว่าง -2 ถึง -12 bars ขนาดของเซลล์เพิ่มขึ้นในอัตราที่ช้ากว่าจำนวนเซลล์ ดังนั้นอาจกล่าวได้ว่าการแบ่งตัวของเซลล์อาจเกิดขึ้นได้เหมือนกันทั้งที่เซลล์ขยายตัวไม่ถึงขนาดที่มันควรจะ เป็น

สรุปเมื่อพืชขาดน้ำ การแบ่งตัวของเซลล์อาจเกิดขึ้น แต่เกิดขึ้นในอัตราที่ช้าและเซลล์ที่เกิดขึ้นจะมีขนาดเล็กกว่าปกติ

2.17 Relations to long-term growth and yield

การศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างการเจริญเติบโตและผลผลิตกับการขาดน้ำของพืชยังทำกันอย่างผิวเผิน และรายงานต่าง ๆ ที่พบมีน้อยมาก แต่จากรายงานที่มีอยู่อาจสรุปได้ว่า

การเปลี่ยนแปลงทางสรีร เนื่องจากพืชขาดน้ำมีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับการ เจริญเติบโต และผลผลิตของพืช และผลผลิต (คิดจากน้ำหนักแห้ง) มีแนวโน้มลดลง เมื่อพืชอยู่ในสภาพที่ขาดน้ำ

ดู เหมือนว่า เมื่อพืช เริ่มขาดน้ำการ เจริญเติบโตของ เซล (วัดจากการสร้างโปรตีน และการสร้างผนัง เซล) จะได้รับการกระทบกระเทือนก่อนอย่างอื่น เช่นการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในขบวนการสังเคราะห์แสง เป็นต้น ดังนั้นถึงแม้ว่าพืชจะขาดน้ำเพียงเล็กน้อย และไม่ทำให้รูใบปิดหรือขบวนการสังเคราะห์แสงยังคงเกิดขึ้นได้ก็ตาม ผลผลิต (โดยน้ำหนักแห้ง) มีแนวโน้มที่จะลดลงเพราะเมื่อพืชขาดน้ำ พื้นที่ของใบจะลดลงทำให้การสังเคราะห์แสงลดลง เพราะใบรับแสงได้น้อยลง นอกจากนี้ขบวนการสร้างสารโปรตีนก็ลดลงด้วย ทำให้สารที่เกิดขึ้นจากขบวนการสังเคราะห์แสงที่มีได้ถูกนำไปใช้ ปริมาณน้ำตาลภายในใบสูงขึ้นและสะสมมากขึ้น ในสภาพเช่นนี้ทำให้ขบวนการสังเคราะห์ที่เกิดขึ้นมีอัตราการเกิดลดลง ผลที่ตามคือผลผลิตได้น้อยกว่าที่ควรจะได้

ในสภาพความจริงที่เกิดตามท้องทุ่งท้องนา ต้นพืชจะเติบโตได้ในเวลากลางคืน (ซึ่งเป็นเวลาที่พืชสามารถดูดน้ำขึ้นไปเก็บไว้ในลำต้นได้มากที่สุด) ถ้าสมมุติว่าในเวลากลางวัน เราทำให้ต้นพืชอยู่ในสภาพที่ไม่ขาดน้ำ หรือขาดน้ำน้อยที่สุด และทำอย่างนี้เป็นระยะเวลาหลายสัปดาห์ ผลผลิต (น้ำหนักแห้ง) ในระยะยาวจะเป็นอย่างไร? ถ้ามองอย่างผิวเผินแล้วก็อาจตอบได้ว่า ผลผลิตที่ได้จะสูงที่สุด แต่ความจริงหาเป็นเช่นนั้นไม่ หากแต่ว่า เราจะต้องพิจารณาปัจจัยอื่น ๆ มาประกอบ ก่อนที่เราจะตอบปัญหาเหล่านี้ก่อน คือในสภาพที่พืชมีน้ำสมบูรณ์จะมีการสร้างสารต่าง ๆ ขึ้นมามาก สารที่เกิดขึ้นมานั้นจะสะสมอยู่ในใบในปริมาณสูง สารที่เกิดขึ้นเหล่านี้จะมีผลยับยั้งการสังเคราะห์แสงมีมากพอจะให้พืชใช้ในเวลากลางคืนหรือไม่?

III. SUMMARY

หลังจากที่เราได้ศึกษาการเปลี่ยนแปลงทางสรีรบางอย่างที่เกิดขึ้นภายในพืชขณะที่พืชขาดน้ำ เราก็อาจสรุปได้ว่า ขบวนการใด เริ่มมีการเปลี่ยนแปลงหรือได้รับผลกระทบกระเทือนเมื่อพืชขาดน้ำในระดับใดได้ดังนี้

การเจริญเติบโตของ เซล การสร้างผนัง เซลและการสร้างสารโปรตีน เริ่มได้รับผลกระทบกระเทือน และอัตราการเกิดลดลงอย่างรวดเร็วขณะที่พืช เริ่มขาดน้ำหรือขาดน้ำเพียงเล็กน้อย (water potential = -1 ถึง -5 bars ถ้าพืชขาดน้ำมากขึ้นอีก (water potential = -1 ถึง -10 bars ปริมาณ Nitrate reductase (ลดลง) ปริมาณ ABA (เพิ่มขึ้น) ปริมาณ cytokinin (ลดลง) การเปิดของรูใบ (น้อยลง) การใช้คาร์บอนไดออกไซด์ (น้อยลง) และการหายใจ (ลดลง) เริ่มจะได้รับการกระทบกระเทือน ส่วนปริมาณน้ำตาลภายในใบจะเริ่มมีการเปลี่ยนแปลง เมื่อพืชขาดน้ำมาก ๆ (water potential = -10 bars หรือน้อยกว่า)

ปฏิกิริยาการเปลี่ยนแปลงของ ขบวนการ เกือบทั้งหมดเรายังไม่ทราบ เพราะยังไม่มี การค้นคว้าใน เรื่อง เหล่านี้มากนัก ผลที่ได้รับบางอย่าง เนื่องจากพืชขาดน้ำยังไม่มี การ ยืนยันแน่นอนว่า เป็นความจริง