บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

2.1 ความหลากหลายทางพันธุกรรมเกี่ยวกับคุณค่าทางโภชนาการของข้าวไทย

ประเทศไทยเป็นศูนย์กลางความหลากหลายของพันธุกรรมข้าวมากมายหลายชนิด รวมถึงข้าวเหนียวก่ำ ซึ่งเป็นข้าวพื้นเมืองที่นิยมปลูกกันมากในภาคเหนือ และภาคตะวันออกเฉียงเหนือของประเทศ ลักษณะทั่วไปของข้าวเหนียวก่ำคือ เป็นข้าวพันธุ์ไวแสง ปลูกได้เฉพาะฤดูนาปี จะออกดอกได้เฉพาะวันที่มีช่วงแสงสั้น ลักษณะเด่นที่สามารถสังเกตได้อย่างชัดเจนแตกต่างจากข้าวทั่วไป คือ ข้าวเหนียวก่ำจะมีสีม่วงที่ปรากฏอยู่บนส่วนต่าง ๆ ของต้นข้าวหรือเมล็ด เช่น กาบใบ แผ่นใบ กลีบดอก เปลือกเมล็ด และเยื่อหุ้มเมล็ด เป็นต้น (ดำเนินและศันสนีย์, 2543) จากความแปรปรวนทางด้านพันธุกรรมที่พบในข้าวพื้นเมือง พบว่าบางสายพันธุ์มีลักษณะดีเด่นที่ไม่พบในข้าวพันธุ์ปรับปรุง เช่น ลักษณะการต้านทานโรคและแมลง การปรับตัวต่อสภาพความแปรปรวนของน้ำ การทนทานต่อความเป็นกรด-ด่าง ของดิน (วิไลลักษณ์, 2541) และนอกจากนี้ยังพบว่าข้าวพื้นเมืองบางสายพันธุ์ เป็นแหล่งคุณค่าทางโภชนาการที่พบมากกว่าข้าวสมัยใหม่ โดยเฉพาะอย่างยิ่ง Ryu *et al.* (1998) ได้ศึกษาปริมาณสารแอนโทไซยานินในข้าวชนิดจาโปนิกา จำนวน 9 พันธุ์ พบว่าในข้าวแต่ละพันธุ์มีปริมาณสารแอนโทไซยานินสะสมแตกต่างกันในแต่ละสายพันธุ์ โดยมีปริมาณตั้งแต่ 0-48 มิลลิกรัม/100 กรัม และพบว่าข้าวก่ำพันธุ์พื้นเมืองมีความหลากหลายทางพันธุกรรมของปริมาณสารไซยานิดิน 3-กลูโคไซด์ ซึ่งเป็นสารแอนโทไซยานินชนิดหนึ่งที่พบมากในข้าว โดยจากรายงานของจักรกฤษณ์ (2550) พบว่ามีการสะสมของสารไซยานิดิน 3-กลูโคไซด์ ในปริมาณตั้งแต่ 16.23-256.01 มิลลิกรัม/100 กรัม แต่สารแอนโทไซยานินที่สะสมอยู่ในเมล็ดข้าวนี้ พบว่าไม่ได้มีปริมาณคงที่ สามารถเปลี่ยนไปมาได้ขึ้นอยู่กับการจัดการด้วย ยกตัวอย่างเช่น Hiemori *et al.*, (2009) ได้ศึกษาผลของการหุงต้มต่อปริมาณแอนโทไซยานินในข้าวเหนียวดำชนิดจาโปนิกา และพบว่าการหุงต้มทำให้ปริมาณแอนโทไซยานินลดลงในปริมาณมากถึงร้อยละ 79.8 นอกจากนี้พันทิพา (2551)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ได้ศึกษาคุณสมบัติ อื่น ๆ ของแอนโทไซยานินในเมล็ดข้าว และพบว่าสารแอนโทไซยานินมีคุณสมบัติในการต้านการเกิดปฏิกิริยาออกซิเดชัน ช่วยในระบบหมุนเวียนโลหิต ชะลอการ เสื่อมของเซลล์ร่างกาย โดยเฉพาะแอนโทไซยานินชนิดที่พบในข้าวสีม่วงกลุ่มอินดิกา ซึ่งรวมถึงข้าวก่ำของไทยด้วย สารในกลุ่มไซยานิดิน 3-กลูโคไซด์มีคุณสมบัติในการลดภาวะการเกิดโรคสมองเสื่อม (Kim *et al*., 2005) โรคเยื่อหุ้มปอดอักเสบ และยับยั้งการเจริญเติบโตของเซลล์มะเร็งปอด (Rossi *et al.,* 2003) และนอกจากสารแอนโทไซยานิดินแล้วข้าวก่ำยังมีสารแกมม่า-โอไรซานอล (gamma oryzanol) ที่มีคุณสมบัติเป็นสารต้านอนุมูลอิสระ (Goffman and Berman, 2003: Han *et al*., 2004) สามารถลด cholesterol, triglyceride และเพิ่มระดับของ high density lipoprotein (HDL) ในเลือด นอกจากนี้ยังพบสารประกอบอื่นๆในเมล็ดข้าวก่ำ ได้แก่ โปรตีนและกรดอะมิโนที่สำคัญคือ ไลซีน (lysine) ซึ่งในข้าวกล้องก่ำจะมีปริมาณโปรตีน และกรดอะมิโนสูงกว่าข้าวสารก่ำ (Frei and Becker, 2005)

2.2 พันธุกรรมที่ควบคุมการแสดงออกและรงควัตถุที่ทำให้เกิดสีในข้าวก่ำ

รงควัตถุที่ทำให้เกิดสีในพืชแบ่งออกได้เป็น 3 กลุ่มใหญ่ๆ คือ คลอโรฟิลล์มีสีเขียว แคโรทินอยด์มีสีเหลืองจนถึงแดง และฟลาโวนอยด์โดยมีรงควัตถุที่สำคัญคือ แอนโทไซยานิน มีสีตั้งแต่แดงจนถึงม่วงหรือสีน้ำเงิน สีส่วนใหญ่ที่ปรากฏบนส่วนต่างๆ ของข้าวก่ำเกิดจากรงควัตถุในกลุ่มแอนโทไซยานิน โดยส่วนต่างๆ ของต้นข้าวมียีนหลายตัวที่เป็นตัวควบคุมการแสดงออกของรงควัตถุในกลุ่มแอนโทไซยานิน (Furukawa *et al.,* 2007) (Reddy, 1996) และ Ramiah and Rao (1953) ได้ทำการศึกษาและสรุปได้ว่า ลักษณะทางพันธุกรรมที่ควบคุมการเกิดสีในต้นข้าวเกิดจากการทำงานร่วมกันของยีน 2 คู่ โดยยีนคู่ที่ 1 เกี่ยวข้องกับการสร้าง chromogen หรือเรียกว่ายีน C (Chromogen production) ซึ่งเป็นสารตั้งต้นในการผลิตรงควัตถุ และยีนคู่ที่ 2 คือ ยีนที่ทำหน้าที่ในการกระตุ้น หรือเรียกว่ายีน A (Activation) จะทำหน้าที่เปลี่ยน chromogen ไปเป็นรงควัตถุในการเกิดสี หากยีนคู่ใดหายไป จะทำให้ไม่เกิดสี และยีนทั้งคู่ต้องอยู่ในสภาพ homozygous นอกจากนี้ยังมียีนที่ เป็นตัวควบคุมการกระจายตัวของแอนโทไซยานิน หรือเรียกว่ายีน P (Spreading pigment) ไปในส่วนต่างๆ ของพืช และมียีน I (Inhibitor gene) เป็นตัวยับยั้งการกระจายตัวของยีนด้วย

<u>การแสดงออกของสีม่วงในส่วนลำต้นและใบ</u> โดยปกติแล้วจะเกิดขึ้นเมื่อมีการปรากฏสีในส่วนของปลายยอดดอก (apiculus) เท่านั้น โดย (Oka, 1990) พบว่าโดยส่วนใหญ่ไม่พบข้าวที่มีสีม่วงในลำต้นและใบ แต่ปลายยอดดอกมีสี เพราะยีนที่ให้สีม่วงเป็นลักษณะเด่นข่มสีเขียวและสีขาว

<u>การแสดงออกของสีม่วงในส่วนเยื่อหุ้มเมล็ด</u> สีม่วงของเยื่อหุ้มเมล็ดของข้าวกล้องเป็นลักษณะเฉพาะ(unique characteristic) ของข้าวก่ำ เป็นลักษณะที่เป็นอิสระไม่มีความสัมพันธ์กับลักษณะอื่น เช่น สีของลำต้น สีของแผ่นใบ ลักษณะทางพันธุกรรมที่ควบคุมการเกิดสีในเยื่อหุ้ม

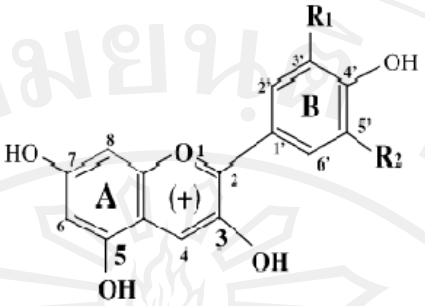
ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

เมล็ดมีการแสดงออกของยีนเป็นแบบ incomplete dominance (สุณิสา, 2542) และปริมาณรงควัตถุที่เยื่อหุ้มเมล็ดควบคุมด้วย quantitative inheritance (Zhang *et al.,* 1995) จากการศึกษาของจักรกฤษณ์ (2550) พบว่า ปริมาณแอนโทไซยานินในเมล็ดข้าวแปรปรวน ขึ้นอยู่กับพันธุ์ข้าว จากการวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานินในเมล็ดข้าวก่ำจำนวน 19 พันธุ์ พบว่ามีปริมาณแอนโทไซยานิน ในรูปของไซยานิดิน 3-กลูโคไซด์สะสมในเมล็ดตั้งแต่ช่วง 16.23-265.01 มิลลิกรัม/100 กรัม เมล็ด และข้าวเหนียวก่ำดอยสะเก็ดมีปริมาณแอนโทไซยานิน 59.62 มิลลิกรัม/100 กรัม เมล็ด

2.3 แอนโทไซยานิน

แอนโทไซยานิน (anthocyanins) มีชื่อย่อมาจากรากศัพท์เดิมของกรีกคือ anthos แปลว่า ดอกไม้ และ kyanos แปลว่า สีน้ำเงิน แอนโทไซยานินเป็นรงควัตถุที่ละลายน้ำได้ (water-soluble pigments) จัดอยู่ในกลุ่มฟลาโวนอยด์ (flavonoids) เป็นสารที่ให้สีตามธรรมชาติ สีของแอนโทไซยานินจะเปลี่ยนแปลงไปตามสภาวะความเป็นกรด-ด่าง โดยจะมีสีน้ำเงินเข้มเมื่ออยู่ในสภาวะที่เป็นด่าง (pH>7) มีสีม่วงเมื่อเป็นกลาง (pH=7) และจะเปลี่ยนเป็นสีแดงส้มเมื่ออยู่ในสภาวะที่เป็นกรด (pH<7) สำหรับปัจจัยที่มีผลต่อสีและความเสถียรของแอนโทไซยานินคือ แสง อุณหภูมิ ความชื้นในดิน ระยะการเจริญเติบโตของพืช การจัดการธาตุอาหาร ชนิดและความเข้มข้นของน้ำตาล และสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช และความเป็นกรด-ด่าง (Magness, 1958) มีผู้รายงานว่าแอนโทไซยานินมีอยู่หลายชนิด แต่ที่พบบ่อยในธรรมชาติในผัก ผลไม้ทั่วไปมีอยู่เพียง 6 ชนิด คือ pelargonidin, cyanidin, delphinidin, peonidin, petunidin และ malvidin (ภาพที่ 1) แอนโทไซยานินแต่ละชนิดจะมีความแตกต่างกัน ขึ้นอยู่กับชนิดและตำแหน่งการเกาะของน้ำตาล (Xu and Lin, 2003) ในข้าวเหนียวก่ำพบว่า 85 เปอร์เซ็นต์ ของแอนโทไซยานินที่พบจะอยู่ในรูป cyanidin-3-glucoside (Chung and Woo, 2001) และ peonidin-3-glucoside (Oki, 2006) แอนโทไซยานินมีคุณสมบัติที่พิเศษคือ เป็นสารต้านอนุมูลอิสระ (antioxidant) สามารถลดอาการอักเสบ ช่วยปกป้องหลอดเลือด ลดคอเลสเตอรอลในเลือด ลดความเสี่ยงของโรคมะเร็ง และสามารถใช้ทดแทนวิตามินซีและอีได้ เพื่อป้องกันการออกซิเดชันที่เกิดขึ้นระหว่างการปรุงอาหาร การเก็บรักษา และระหว่างกระบวนการย่อยอาหารในร่างกาย (Frank *et al.,* 2002)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved



Aglycon	R1	R2	λ_{max} (nm) visible / color
Pelargonidin	H	H	494 nm / orange
Cyanidin	OH	H	506 nm / orange-red
Peonidin	OMe	H	506 nm / orange-red
Delphinidin	OH	OH	508 nm / red
Petunidin	OMe	OH	508 nm / red
Malvidin	OMe	OMe	510 nm / bluish-red

อ้างอิงจาก Mazza และ miniati (1993)

ภาพที่ 2.1 โครงสร้างทางเคมีของแอนโทไซยานินและแอนโทไซยานิดินที่พบบ่อยในธรรมชาติ

2.4 การสังเคราะห์แอนโทไซยานิน

จากการศึกษาของ Godoy-Hernandez และ Lozoya-Gloria, (1999) พบว่า การสังเคราะห์แอนโทไซยานินเป็นกระบวนการ phenylpropanoid metabolism เริ่มต้นจาก phenylalanine ถูกดึงหมู่แอมโมเนียออกโดยเอนไซม์ PAL ได้เป็นสาร cinnamic acid จากนั้นถูก hydroxylated ทำให้สูญเสียหมู่ methyl groups โดย hydroxylases และ *O*-methyltransferases ได้เป็น *p*-coumaric acid และ hydroxycinnamic acids อื่นๆ จากนั้น *p*-coumaric acid รวมตัวกับ CoA โดยเอนไซม์ 4-coumarate CoA; CoA ligase ได้เป็น *p*-coumaroyl CoA ลำดับต่อมาของการสังเคราะห์มีโมเลกุลของ malonyl-CoA 3 โมเลกุลมารวมกับ *p*-coumaroyl CoA โดยมีเอนไซม์ chalcone syntase (CHS) ช่วยในการเร่งปฏิกิริยา ได้สาร 4, 2', 4', 6' –tetrahydroxychalcone และสารนี้จะถูกเอนไซม์ chalcone isomerase (CHI) เร่งปฏิกิริยาได้เป็น flavanone จากนั้นสารนี้จะถูกเร่งปฏิกิริยาต่อไปโดยเอนไซม์ flavanone 3-hydroxylase (F3H) ได้เป็น dihydroflavonol หรือ dihydrokaempferol

Dihydroflavonol สามารถเปลี่ยนเป็นแอนโทไซยานินได้ โดยมีเอนไซม์ dihydroflavonol 4-reductase (DFR) เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา ได้เป็น flavan-3,4-*cis*-diols (leucoanthocyanidins) จากนั้นจะถูก oxidation, dehydration และ glycosylation ได้เป็น corresponding brick-red pelarganidin, red cyaniding และ blue delphinidin ซึ่งสารเหล่านี้จะถูกกระตุ้นโดยเอนไซม์ anthocyanidin synthase

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

(ANS) และ flavonoid 3-glucosyltransferase (3GT) ดังนั้น anthocyanins จึงเป็น glycosides ของ anthocyanidins นอกเหนือจากนี้ anthocyanidin 3-glucosides ยังสามารถเปลี่ยนโครงสร้างได้หลายรูปแบบ โดยกระบวนการ glycosylation, methylation และ acylation ดังนั้นชนิดของ glycosides และ acyl attached groups จึงขึ้นอยู่กับชนิดของพืชด้วย แต่จากการศึกษายังไม่ทราบแน่ชัดว่าแอนโทไซยานินซึ่งสร้างที่ไซโตพลาสซึมเคลื่อนที่เข้าไปในแวคิวโอลได้อย่างไร หลังจากที่มีการเชื่อมรวมกับน้ำตาลแล้ว

2.5 อิทธิพลของสภาพแวดล้อมที่มีผลต่อปริมาณแอนโทไซยานิน

1. แสง มีการศึกษาพบว่าแสงมีผลต่อการสร้างหรือสังเคราะห์รงควัตถุ ถ้าพืชได้รับแสงมากจะทำให้การสังเคราะห์รงควัตถุมากขึ้นด้วย เช่น ผลแอบเปิ้ลที่อยู่บริเวณร่มเงาของต้นที่ไม่โดนแสงหรือได้รับแสงน้อย การพัฒนาการของสีแดงของเปลือกจะน้อยลง (Magness, 1958) และการสะสมของแอนโทไซยานิน จะเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับความเข้มของแสงมากขึ้น

2. อุณหภูมิ มีการศึกษาพบว่าอุณหภูมิมีผลต่อการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน โดยอุณหภูมิต่ำจะกระตุ้นการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน และอุณหภูมิสูงจะยับยั้งการสังเคราะห์แอนโทไซยานิน Wiriyasak *et al*., (2003) พบว่า อุณหภูมิเป็นปัจจัยที่สำคัญต่อการสะสมปริมาณแอนโทไซยานินในเมล็ดข้าว โดยข้าวที่ปลูกในฤดูหนาวหรือปลูกที่อุณหภูมิต่ำ จะมีปริมาณแอนโทไซยานินสะสมมากกว่าข้าวที่ปลูกในฤดูร้อนและอุณหภูมิสูง

3. ความชื้นในดิน ความชื้นในดินกระตุ้นการสร้างสารแอนโทไซยานิน และในสภาพพื้นที่ที่แห้งแล้งหรือในฤดูที่มีอากาศแห้งแล้งมีความชื้นในดินต่ำ พบว่าการสังเคราะห์แอนโทไซยานินลดลง (Saure, 1990)

4. ระยะการเจริญเติบโตของพืช พบว่าปริมาณหรือความเข้มข้นของแอนโทไซยานินจะเปลี่ยนแปลงตามช่วงเวลาของการเจริญเติบโตของพืช เช่น ในองุ่นการสร้างแอนโทไซยานินจะเพิ่มปริมาณขึ้นอย่างรวดเร็วในระยะแรกของการเจริญ และจะมีปริมาณลดลงเมื่อถึงระยะสุกแก่เต็มที่ (Riberau, 1982)

5. การจัดการธาตุอาหาร การศึกษาในพืชอาหารสัตว์พบว่า การเพิ่มปุ๋ยฟอสฟอรัสมีผลทำให้ปริมาณสารแอนโทไซยานินในใบลดลง (Shaikh *et al.,* 2008) จากการศึกษาของ Kliewer, (1997) พบว่า ธาตุไนโตรเจนมีความสำคัญต่อการสร้างสีในองุ่น ในสภาพปลูกที่มีไนโตรเจนมากองุ่นจะมีการสะสมอาร์จีนีน และกรดอะมิโนอิสระมากกว่าในสภาพปลูกที่มีไนโตรเจนต่ำ แต่ถ้าองุ่นได้รับปุ๋ยไนโตรเจนมากเกินไป ผลองุ่นจะมีสีจางลง เพราะไนโตรเจนจะถูกเปลี่ยนมาเก็บสะสมไว้ในรูปของคาร์โบไฮเดรทแทน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

6. ชนิดและความเข้มข้นของน้ำตาลและสารควบคุมการเจริญเติบโตของพืช Hiratsuka *et al.,* (2001) ศึกษาผลของ ABA ร่วมกับน้ำตาลชนิดต่างๆ ที่มีความเข้มข้นต่างกันต่อปริมาณแอนโทไซยานินในเปลือกผลองุ่นในสภาพ *in vitro* โดยใช้ชิ้นเปลือกผลที่มีอายุ 18 วัน ก่อนที่สีเปลือกจะมีการเปลี่ยนสี วางในจานแก้วที่มีสารละลาย ABA ความเข้มข้น 1 กรัมต่อลิตร ร่วมกับน้ำตาลกลูโคส ฟรุกโตส และแรมโนสที่มีความเข้มข้น 2.5 และ 10 เปอร์เซ็นต์ จากนั้นทำการเก็บรักษาไว้เป็นเวลา 5 วันที่อุณหภูมิห้อง ในระหว่างเก็บรักษาในทุกๆ วันจะทำการเก็บผลมาวิเคราะห์ปริมาณแอนโทไซยานิน พบว่าเปลือกผลที่แช่ ABA ร่วมกับน้ำตาลแรมโนสทุกชุดความเข้มข้น มีปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าชุดควบคุมและชุดทดลองอื่นๆ โดยระดับความเข้มข้นที่ 10 เปอร์เซ็นต์ มีปริมาณแอนโทไซยานินสูงกว่าความเข้มข้น 2.5 เปอร์เซ็นต์

7. ความเป็นกรด-ด่าง แอนโทไซยานินจะมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้าง และสีไปตามค่าความเป็นกรด-ด่างของสารละลายในแวคคิวโอที่เปลี่ยนแปลงไป ถ้า pH = 1 จะมีสีแดงส้ม ถ้า pH < 6 จะไม่มีสี ถ้า pH > 6 จะมีสีม่วงหรือน้ำเงิน และถ้า pH เป็นด่างมากเกินไป จะทำให้โครงสร้างของแอนโทไซยานินเสียสภาพ

2.6 บทบาทของธาตุไนโตรเจนในข้าว

ธาตุไนโตรเจน (Nitrogen) เป็นธาตุอาหารที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืช เนื่องจากไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบในโมเลกุลของคลอโรฟิลล์ ที่ทำหน้าที่ในการรับแสงในกระบวนการสังเคราะห์แสง และเป็นส่วนประกอบสำคัญของเอนไซม์ กรดอะมิโน โปรตีน กรดนิวคลีอิก หรือนิวคลีโอไทด์ ที่มีความสำคัญมากในกระบวนการแมแทบอลิซึมของพืช ไนโตรเจนมีอิทธิพลต่อต้นข้าวทั้งในระยะ Vegetative growth และ Reproductive growth จากการศึกษาของ Maruta and Matsushima (1975) รายงานว่า เมื่อข้าวได้รับไนโตรเจนในปริมาณที่เหมาะสม จะทำให้ข้าวมีการเจริญเติบโตที่ดีและให้ผลผลิตสูง Murata (1982) พบว่าธาตุไนโตรเจนมีผลต่อการเพิ่มพื้นที่ใบ จำนวนต้นต่อกอ จำนวนเมล็ดต่อรวง และทำให้กิจกรรมการสังเคราะห์แสงของข้าวสูงขึ้น และ De Datta (1981) พบว่า ไนโตรเจนจำเป็นสำหรับข้าวในระยะเริ่มแตกกอ (tillering stage) จนถึงระยะแตกกอสูงสุด (maximum tillering stage) และเริ่มสร้างรวงอ่อน ซึ่งในระยะนี้ข้าวจะหยุดการเจริญเติบโตทางลำต้น แต่จะมีการสะสมแป้ง (คาร์โบไฮเดรต) มากขึ้นแทน ดังนั้น Wada *et al.,* (1986) รายงานว่า การให้ปุ๋ยในระยะนี้ข้าวจะสามารถดูดใช้ได้อย่างมีประสิทธิภาพ ทำให้จำนวนเมล็ดต่อรวง น้ำหนัก 1,000 เมล็ด และน้ำหนักแห้งของข้าวเพิ่มขึ้นด้วย แต่ถ้ามีการใส่ปุ๋ยไนโตรเจนมากเกินไปในระยะนี้จะทำให้ลำต้นของข้าวยืดยาว ส่งผลให้เกิดการหักล้มของต้นข้าว

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

การสะสมและการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนในต้นข้าว Rahman and Yoshida (1985) พบว่าข้าวที่ได้รับไนโตรเจนในระดับที่สูง จะทำให้มีการสะสมไนโตรเจนของต้นและกาบใบสูงขึ้น ในระยะออกรวง และเมื่อเพิ่มธาตุไนโตรเจนในระยะที่ข้าวออกรวง ทำให้มีการสะสมไนโตรเจนที่ใบธงเพิ่มขึ้นเพื่อใช้ในการสร้างรวงและเมล็ด สอดคล้องกับ Wada *et al.,* (1986) รายงานว่า การสะสมไนโตรเจนในใบธง และการถ่ายเทไนโตรเจนมีส่วนสัมพันธ์กับการให้ผลผลิตของข้าว โดยพืชจะสังเคราะห์สารอาหาร (Photosynthate) แล้วถ่ายเทสารสังเคราะห์ที่ได้จากแหล่งผลิต (source) ไปยังอวัยวะรับ (sink) ที่อยู่ใกล้ที่สุด เช่น จากใบธงไปที่รวง จากใบล่างไปที่ราก เป็นต้น นอกจากนี้ Won *et al.,* (1999) พบว่า ปริมาณไนโตรเจนในใบธงมีความสัมพันธ์ในทางบวกกับผลรวม และความเข้มข้นของไนโตรเจนในใบธง และมีความสัมพันธ์เชิงบวกกับผลผลิตด้วย ดังนั้นจะเห็นได้ว่าไนโตรเจนทำให้โปรตีนในเมล็ดสูงขึ้น และทำให้ผลผลิตข้าวสูงขึ้นด้วย และไนโตรเจนในใบธงมีความสำคัญที่สุดในการเคลื่อนย้ายสารอาหารไปยังเมล็ด (Mae, 1997)

ธาตุไนโตรเจนในรูปที่เป็นประโยชน์และพืชสามารถดูดไปใช้ได้มีอยู่ 3 แบบคือ ไนเตรตไอออน (NO_3^-) แอมโมเนียมไอออน (NH_4^+) และยูเรีย (H_2NCONH_4) ในดินที่มีการระบายอากาศดี ไนโตรเจนส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปไนเตรต เมื่อไนเตรตเข้าไปสู่รากพืชจะถูกรีดิวซ์ได้แอมโมเนียมแล้วจึงเข้าไปรวมตัวกับสารอินทรีย์บางชนิด แล้วสังเคราะห์เป็นกรดอะมิโน และเอไมด์ หากพืชดูดแอมโมเนียมเข้าไป เซลล์ก็สามารถนำไปสังเคราะห์เป็นกรดอะมิโน และเอไมด์ได้ทันที ส่วนในดินน้ำขัง ไนโตรเจนมักจะอยู่ในรูปแอมโมเนียม ซึ่งจะแพร่เข้าสู่ราก ส่วนไนเตรตจะเคลื่อนย้ายโดยวิธี diffusion และ mass flow ในสภาพน้ำขัง ข้าวจึงสามารถดูดซับปุ๋ยไนเตรตได้อย่างรวดเร็ว (Cassman *et al.,* 1998) ทำให้ป้องกันการสูญเสียไนโตรเจนในรูปแก๊ส

ในส่วนของปุ๋ยไนโตรเจนที่มีผลต่อการผลิตข้าวนั้น Motomura *et al.,* (1979) รายงานว่าข้าวจะตอบสนองต่อปุ๋ยไนโตรเจนในช่วงระหว่าง 12-18 กิโลกรัมต่อไร่ และ IRRI (1989) รายงานว่า ข้าว Indica type เมื่อใส่ปุ๋ยไนโตรเจน 1 กิโลกรัม จะสามารถสร้างผลผลิตได้ 15-20 กิโลกรัม ทั้งข้าวพันธุ์พื้นเมืองและข้าวพันธุ์สมัยใหม่ นอกจากนี้อารีรัตน์ (2542) พบว่า ข้าวหอมมะลิ 105 ให้ผลผลิตสูงที่สุดที่อัตราปุ๋ย 14.4 กิโลกรัมไนโตรเจนต่อไร่ แต่ผลผลิตลดลง 11 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเพิ่มอัตราปุ๋ยเป็น 21.6 กิโลกรัมไนโตรเจนต่อไร่ และจากคำแนะนำของสำนักวิจัยและพัฒนาข้าว กรมการข้าว ในการใช้ปุ๋ยเคมีตามค่าวิเคราะห์ดิน โดยทั่วไปทั้งพันธุ์ข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงและไวต่อช่วงแสง จะแบ่งใส่ปุ๋ย 2 ครั้ง ครั้งที่ 1 ที่ระยะปักดำ และใส่ปุ๋ยครั้งที่ 2 ที่ระยะกำเนิดช่อดอก สำหรับข้าวไม่ไวต่อช่วงแสงและในนาข้าวที่มีชนิดเนื้อดินเป็นดินเหนียว สูตรปุ๋ยที่เหมาะสมได้แก่ 16-20-0 หรือ 18-22-0 หรือ 20-20-0 อัตราการใส่ครั้งละ 25-35 กิโลกรัมต่อไร่ และในนาข้าวที่มีชนิดเนื้อดินเป็นดินร่วนและดินทราย สูตรปุ๋ยที่เหมาะสมได้แก่ 16-16-8 หรือ 18-12-6 หรือ 15-15-15 อัตราการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ใส่ครั้งละ 25-35 กิโลกรัมต่อไร่ หรือสูตร 13-13-21 อัตราการใส่ 35-45 กิโลกรัมต่อไร่ ส่วนพันธุ์ข้าวไวต่อช่วงแสง และในนาข้าวที่มีชนิดเนื้อดินเป็นดินเหนียว ปุ๋ยสูตรที่เหมาะสม ได้แก่ 16-20-0 หรือ 18-22-0 หรือ 20-20-0 อัตราการใส่ครั้งละ 20-25 กิโลกรัมต่อไร่ และในนาข้าวที่มีชนิดเนื้อดินร่วนและดินทราย สูตรปุ๋ยที่เหมาะสม ได้แก่ 16-16-8 หรือ 18-12-6 หรือ 15-15-15 ในอัตราการใส่ครั้งละ 20-25 กิโลกรัมต่อไร่ หรือสูตร 13-13-21 อัตราการใส่ครั้งละ 25-35 กิโลกรัมต่อไร่

2.7 การตอบสนองของข้าวต่อสภาพน้ำในดิน

2.7.1.การตอบสนองของข้าวเมื่ออยู่ในสภาพดินน้ำไม่ขัง

ข้าวที่อยู่ในสภาพดินน้ำไม่ขัง จะไม่พบปัญหาการขาดออกซิเจนที่จะนำไปใช้ในการหายใจของราก และกิจกรรมของจุลินทรีย์ดิน แต่อาจพบปัญหาเรื่องความเป็นกรดเป็นด่างของดิน ซึ่งจะมีผลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารในดิน และการเจริญเติบโตของพืช (Lambers, 1998) รากข้าวที่อยู่ในสภาพน้ำไม่ขัง แม้จะได้รับออกซิเจนอย่างเพียงพอแต่ก็ถูกจำกัดในเรื่องน้ำ และความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารในดินลดลง (Ponnamperuma, 1972) เนื่องจากธาตุอาหารบางตัวไม่สามารถละลายออกมาอยู่ในรูปที่เป็นประโยชน์ได้ รวมถึงการเคลื่อนย้ายธาตุอาหารสู่รากพืชโดยวิธี diffusion และ mass flow ก็ลดลงด้วย รากข้าวจึงมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างให้สามารถหาน้ำ และธาตุอาหารได้มากขึ้น โดยมีจำนวนรากลดลง แต่ความยาวรากเพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับรากข้าวที่อยู่ในสภาพน้ำขัง เพื่อให้สามารถหยั่งลึกไปหาน้ำและธาตุอาหารได้ดีขึ้น (Colmer, 2003a)

2.7.2.การตอบสนองของข้าวเมื่ออยู่ในสภาพดินน้ำขัง

ภายใต้สภาพดินน้ำขัง ออกซิเจนจะถูกใช้หมดไปอย่างรวดเร็วในกระบวนการหายใจของรากพืช และกิจกรรมของจุลินทรีย์ ในพืชบางชนิดมีการปรับตัวโดยการสร้างระบบท่ออากาศภายในราก เพื่อลำเลียงออกซิเจนจากส่วนเหนือดินสู่ปลายราก เรียกว่า โพรงอากาศ (aerenchyma) (Justin and Armstrong, 1987) ในต้นข้าวก็มีการพัฒนา aerenchyma เช่นกัน (Kirk, 2003; Colmer, 2003) โดยที่ aerenchyma จะพัฒนาขึ้นในชั้น cortex โดยเกิดจากการแยกออกของเซลล์ (schzogenously) หรือการสลายตัวของเซลล์ (lysigenously) โดย aerenchyma ที่ขยายใหญ่จะช่วยลดแรงต้านทานการเคลื่อนย้ายก๊าซภายในราก ทำให้ออกซิเจนแพร่ไปสู่รากได้สะดวกขึ้น และเพื่อลดการสูญเสียออกซิเจนที่แพร่ออกจากรากในแนวรัศมี (radial oxygen loss: ROL) (Kirk and Du, 1997) จึงมีโครงสร้างที่ป้องกันการรั่วไหลของออกซิเจนออกจากราก (barrier) ที่หนาแน่น (Colmer and Bloom, 1998; McDonald *et al*., 2002) เชื่อว่าโครงสร้างนี้ประกอบไปด้วยสารพวกลิกนิน และซูเบอลิน โดยสะสมอยู่ในชั้น exodermis (Ranathunge *et al.,* 2004) จากการทดลองของ Insalud *et al.,* (2006) พบว่ารากข้าวไวต่อออกซิเจนที่เปลี่ยนแปลงได้อย่างฉับพลัน โดยหลังจากย้ายข้าวในสภาพที่มีออกซิเจนปกติไปยังสภาพปลอดออกซิเจนเพียง 1 วัน รากข้าวตอบสนอง โดยการลดการ

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

สูญเสียออกซิเจนจากราก อย่างไรก็ตาม การเปลี่ยนแปลงนี้อาจไปลดหรือยับยั้งการผ่านของน้ำและธาตุอาหารเข้าสู่ราก ถึงแม้ว่า barrier อาจเป็นตัวยับยั้งการดูดธาตุอาหารของราก มีรายงานจาก Kirk and Du (1997) และ Kirk (2003) พบว่ารากที่มี aerenchyma เป็นรากที่ไม่มีประสิทธิภาพในการดูดธาตุอาหาร รากที่อยู่ในสภาพน้ำขังจึงพัฒนา lateral root ขึ้นรอบๆ adventitious root หรือรากที่มี aerenchyma โดย lateral root ที่สร้างขึ้นมีขนาดเล็ก ภายในมี aerenchyma น้อย และไม่มีการสร้าง barrier เหมือนใน adventitious root ดังนั้น lateral root จึงน่าจะเป็นรากที่มีหน้าที่ในการดูดน้ำและธาตุอาหารในสภาพน้ำขัง แต่ในขณะเดียวกัน lateral root ก็เป็นส่วนที่มีการสูญเสียออกซิเจนมาก เนื่องจากไม่มีการสร้าง barrier นอกจากนี้ข้าวยังปรับตัวโดยเพิ่มจำนวนราก adventitious root ซึ่งเชื่อว่าช่วยให้ข้าวมีความทนทานต่อน้ำขัง (Colmer, 2003)

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved