

**การจัดการความรู้ด้านวนวัฒนวิจัย**

**ปี 2553**

**Silvicultural Research Knowledge Management**

**Year 2010**

## **นิเวศสรีรวิทยาป่าไม้**

**Forest Eco-physiology**

**นางพรภิญช์ สกุลธาร**

**งานวิจัยนิเวศสรีรวิทยาป่าไม้ กลุ่มงานวนวัฒนวิจัย**

**สำนักวิจัยและพัฒนาการป่าไม้ กรมป่าไม้**

**กระทรวงทรัพยากรธรรมชาติและสิ่งแวดล้อม**

**พ.ศ. 2553**

## นิเวศสรีรวิทยาป่าไม้ (Forest Eco-physiology)

### คำนำ (Introduction)

นิเวศสรีรวิทยา เป็นศาสตร์ทางด้านหน้าที่ การกระทำ และกลไกต่างๆ ของการทำงานของสิ่งมีชีวิตที่มีความสัมพันธ์กันระหว่างสิ่งมีชีวิตด้วยกันเอง และความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งมีชีวิตกับสิ่งแวดล้อม ในความหมายของนิเวศสรีรวิทยาป่าไม้ จึงรวมหมายถึงพรรณไม้ที่ขึ้นในพื้นที่ป่าไม้ทั้งระบบนิเวศ อันประกอบด้วยสังคมสิ่งมีชีวิต ได้แก่ พืช สัตว์ จุลินทรีย์ รวมถึงมนุษย์ และสังคมสิ่งไม่มีชีวิต ได้แก่ ปัจจัยทางกายภาพ และชีวภาพ

พืชพรรณสีเขียวถือเป็นรากฐานในระบบนิเวศ เพราะ เป็นตัวจับพลังงานแสงในกระบวนการสังเคราะห์แสงแล้วเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมี พืชจะดูดธาตุอาหารจากดินเปลี่ยนรูปของสารประกอบแล้วเก็บสะสมไว้ในสังคมพืช พืชทำการเปลี่ยนแปลงสิ่งแวดล้อมทางกายภาพ ในพืชสีเขียวจะมีกระบวนการสังเคราะห์แสง (Photosynthesis) ซึ่งเป็นกระบวนการที่พลังงานแสงถูกนำมาใช้ในการสังเคราะห์ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ( $\text{CO}_2$ ) และน้ำ ( $\text{H}_2\text{O}$ ) แล้วปลดปล่อยก๊าซออกซิเจน ( $\text{O}_2$ ) ออกมา ซึ่งกระบวนการนี้จะเกิดขึ้นในเนื้อเยื่อส่วนที่มีสีเขียวที่มี Chlorophyll เท่านั้น เพราะ Chlorophyll จะเป็นตัวเปลี่ยนพลังงานแสงเป็นพลังงานเคมี การสังเคราะห์แสงในระบบนิเวศเป็นส่วนหนึ่งของการแลกเปลี่ยนก๊าซ ซึ่งการหมุนเวียนของคาร์บอนในพืชจะสามารถประเมินค่าอัตราผลผลิตทั้งหมดได้

นิเวศสรีรวิทยาป่าไม้ จึงเป็นการศึกษาพืชพรรณในการปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อม โดยมีกลไกในการทำหน้าที่ (Functioning) และเปลี่ยนแปลงโครงสร้าง (Structure) เพื่อปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อม (Adaptation) อิทธิพลของสิ่งแวดล้อมจะทำให้พืชพรรณค่อยๆ เปลี่ยนแปลงไป เพื่อเผชิญกับการแข่งขันเพื่อการอยู่รอด จนกระทั่งเปลี่ยนแปลงทางยีนส์ ซึ่งเป็นการเปลี่ยนแปลงทางพันธุกรรมในที่สุด

## การศึกษาการเติบโตและพัฒนาของต้นไม้ (Growth and development of tree)

การเติบโต (Growth) คือ การเพิ่มขึ้นของขนาด ปริมาตร หรือมวลของต้นไม้ ซึ่งเป็นผลมาจากการแบ่งเซลล์ และขยายขนาดของเซลล์ การเติบโตเป็นผลที่เกิดจากกระบวนการทางสรีรวิทยาทุกกระบวนการในพืช ทำให้เกิดการเพิ่มขนาด ซึ่งเป็นการเปลี่ยนแปลงทางด้านปริมาตรที่ไม่คืนกลับ (Irreversible) การเติบโตของต้นไม้นั้นสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 รูปแบบ คือ การเติบโตแบบสิ้นสุด (Determinative growth) คือ การเติบโตที่ดำเนินไปอย่างต่อเนื่อง เมื่อถึงระยะหนึ่งจะหยุดการเติบโต และเข้าสู่ระยะเสื่อมสภาพแล้วตายไปในที่สุด เช่น การเติบโตของใบ ดอก และผล เป็นต้น อีกรูปแบบหนึ่ง คือ การเติบโตแบบไม่สิ้นสุด (Indeterminative growth) คือ การเติบโตทาง Vegetative เรื่อยไปโดยไม่มีที่สิ้นสุด เช่น การเติบโตบริเวณปลายยอด และปลายราก

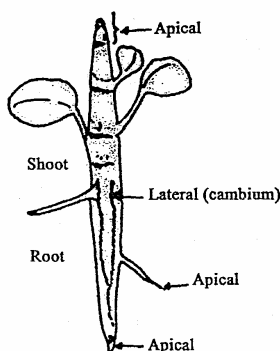
การพัฒนา (Development) เป็นการเปลี่ยนแปลงทางด้านคุณภาพ คือ การเปลี่ยนแปลงรูปร่าง ทั้งลักษณะภายนอกและลักษณะภายใน ซึ่งเป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างและองค์ประกอบของเซลล์ (Cell differentiation) โดยมีการจัดแบบแผนของรูปร่างให้สอดคล้องกับหน้าที่ที่แตกต่างกัน ตามที่ได้ถูกกำหนดโดยลักษณะทางพันธุกรรม การเปลี่ยนสภาพ (Differentiation) ทำให้เกิดเซลล์ อวัยวะ และเนื้อเยื่อ ซึ่งมีโครงสร้างและหน้าที่ที่แตกต่างกัน

ในวงจรชีวิตของต้นไม้โดยทั่วๆ ไปนั้น การเติบโตจะเกิดขึ้นก่อน โดยเริ่มจากการขยายขนาดและการแบ่งตัวของเซลล์ จากนั้นจะเข้าระยะของการพัฒนาไปเป็นเซลล์ในรูปแบบต่างๆ ซึ่งจะพัฒนาต่อไปเป็นเนื้อเยื่อ และอวัยวะต่างๆ ของต้นไม้ ซึ่งทั้งสองกระบวนการนี้จะเกิดร่วมกันอย่างซ้ำๆ โดยการเติบโตและพัฒนาของต้นไม้นั้นสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ระยะ คือ การเติบโตของส่วนที่ไม่อาศัยเพศ (Vegetative growth) เช่น การเติบโตและพัฒนาของส่วนลำต้น กิ่ง ใบ และราก เป็นต้น และการเติบโตของส่วนสืบพันธุ์ (Reproductive growth) เช่น การเติบโตและพัฒนาของส่วนดอก เมล็ด ฝัก และผล เป็นต้น

### 1. การเติบโตและพัฒนาของส่วนที่ไม่อาศัยเพศ (Vegetative growth and development)

การเติบโตและพัฒนาของโครงสร้างพืชส่วนใหญ่จะเกิดขึ้นหลังจากสิ้นสุดกระบวนการกำเนิดเอมบริโอ และการสร้างเมล็ด ซึ่งเมื่อสิ้นสุดกระบวนการกำเนิดเอมบริโอจะได้แกนต้นพืชที่มีขนาดเล็กและยังไม่มี การพัฒนาเป็นอวัยวะ ประกอบด้วยเนื้อเยื่อปลายราก (Root apical meristem) และเนื้อเยื่อเจริญปลายยอด (Shoot apical meristem) หลังจากเมล็ดตอกการเติบโตของเนื้อเยื่อทั้งสองชนิดนี้จะทำให้ต้นไม้เพิ่มขนาดทางความยาวขึ้น การเติบโตนี้เรียกว่า การเติบโตปฐมภูมิ (Primary growth) เนื้อเยื่อที่เกิดจากการเติบโตปฐมภูมิ เรียกว่า เนื้อเยื่อปฐมภูมิ (Primary tissue)

นอกจากเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายแล้ว ยังมีเนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง (Lateral meristem) การเติบโตของเนื้อเยื่อเจริญด้านข้างนี้ เรียกว่า การเติบโตทุติยภูมิ (Secondary growth) ซึ่งมีความสำคัญมากในไม้ยืนต้นที่มีเนื้อไม้ เนื้อเยื่อที่เกิดขึ้นจากการเติบโตแบบทุติยภูมิ เรียกว่า เนื้อเยื่อทุติยภูมิ (Secondary tissues) ซึ่งจะทำให้เกิดความแข็งแรงแก่ต้นไม้



ภาพที่ 1 แสดงตำแหน่งบริเวณที่มีการเติบโตและพัฒนาของต้นไม้  
ที่มา : เฉลิมพล (2535)

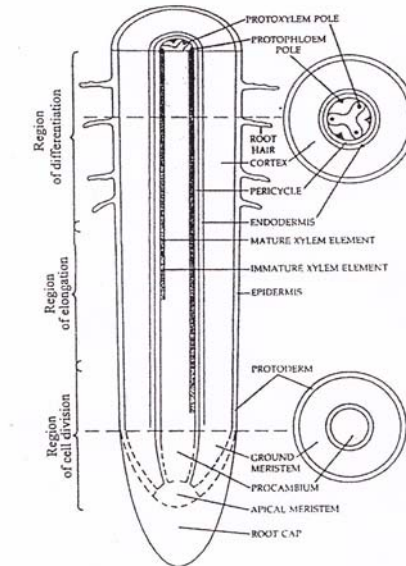
### 1.1 การเติบโตและพัฒนาของราก (Roots growth and development)

รากจะเริ่มพัฒนาจากเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลาย (Apical meristem) บริเวณที่มีการแบ่งตัวมากจะอยู่ห่างจากปลายสุดของรากเล็กน้อย ซึ่งจะมีทั้งเขตแบ่งตัว (Region of cell division) เขตการขยายขนาด (Region of cell elongation) และเขตการเปลี่ยนสภาพ (Region of cell differentiation) ของเซลล์ มีผลทำให้รากยืดยาวขึ้น เนื้อเยื่อเจริญจะเลื่อนลงสู่ปลายรากตลอดเวลา ส่วนเซลล์ตอนบนมีการเปลี่ยนสภาพไปทำหน้าที่ต่างๆ กัน บริเวณปลายสุดของรากจะเป็นส่วนที่เรียกว่า หมวกราก (Root cap) มีลักษณะเป็นเยื่อบางๆ มีเมือกสั้นๆ เรียกว่า มิวซิเลจ (Mucilage) ช่วยให้รากสามารถซอนไซได้สะดวกขึ้น หมวกรากจะทำหน้าที่ป้องกันเนื้อเยื่อส่วนปลายราก

รากที่แตกแขนงออกไปทางด้านข้างเรียกว่ารากแขนง (Lateral root) การแตกแขนงในรากจะแตกต่างจากการแตกกิ่งก้าน และใบของลำต้น โดยการแตกของรากจะเกิดจากเซลล์ที่อยู่ลึกเข้าไปด้านใน (Endogenous) ในส่วนของเนื้อเยื่อชั้นนอกสุดของสตีล (Stele) ของราก (Pericycle) ซึ่งอยู่ใกล้กับท่อลำเลียง การเกิดรากแขนงช่วยให้รากสามารถดูดน้ำและแร่ธาตุอาหารได้มากขึ้น

รากของต้นไม้ส่วนมากจะมีชีวิตอยู่ได้เป็นระยะเวลาไม่นาน เนื่องจากมีการพัฒนาของเนื้อเยื่อเจริญทุติยภูมิ (Secondary meristem) ซึ่งนอกจากจะมีบทบาทในการเพิ่มขนาดของรากแล้ว ยังมีความสำคัญมากในทางนิเวศวิทยา เนื่องจากเป็นสาเหตุสำคัญที่ทำให้รากอยู่ใกล้ชิดกัน เกิดการเชื่อมติดกัน ซึ่งการเชื่อมติดกัน

นี้ทำให้ระบบท่อลำเลียงของรากเชื่อมต่อกันโดยมีทั้งการเชื่อมต่อกันของรากที่เป็นต้นเดียวกัน และการเชื่อมต่อกันของรากต่างต้นกัน ในบางกรณีอาจพบการเชื่อมต่อกันของรากไม้ต่างชนิดกันด้วย ซึ่งเป็นสาเหตุสำคัญที่ทำให้เกิดการเคลื่อนย้ายธาตุอาหาร หรือเป็นทางผ่านของเชื้อโรคจากต้นหนึ่งไปยังอีกต้นหนึ่งได้



ภาพที่ 2 แสดงเขตการเจริญ และโครงสร้างโดยทั่วไปบริเวณปลายราก  
ที่มา : Raven *et al.* (1992)

## 1.2 การเติบโตและพัฒนาของลำต้น (Shoot growth and development)

ลำต้นหมายถึงส่วนที่เป็นแกนอยู่เหนือดิน หากนับรวมถึงส่วนที่เป็นกิ่ง ก้าน และใบ จะเรียกว่าหน่อ (Shoot) ลำต้นมีลักษณะแตกต่างกับรากตรงที่มีข้อ (Node) และปล้อง (Internode) และจะมีตาและใบ ออกมาจากส่วนของข้อนี้ ลำต้นของพรรณไม้แต่ละชนิดจะมีรูปร่าง ขนาด และลักษณะแตกต่างกันออกไป การเติบโตของลำต้นจะเกิดขึ้นทั้ง 2 บริเวณ คือ บริเวณเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลาย และเนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง โดยเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายชุดแรกจะเกิดขึ้นตั้งแต่อยู่ในเอ็มบริโอ (Embryo) การเติบโตของลำต้นสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ระยะ คือ การเติบโตจากเนื้อเยื่อเจริญปฐมภูมิ (Primary meristem) มีผลทำให้ลำต้นและกิ่ง ยืดยาวขึ้น และการเติบโตจากเนื้อเยื่อทุติยภูมิ (Secondary meristem) ซึ่งมีผลทำให้ลำต้นขยายขนาดความโต โดยมีเนื้อเยื่อเจริญที่สำคัญ คือ แคมเบียม (Cambium) เมื่อแคมเบียมแบ่งเซลล์เข้าด้านในจะเกิดเป็นไซเล็มทุติยภูมิ (Secondary xylem) ซึ่งเป็นส่วนสำคัญในการทำให้ต้นไม้ขยายขนาดขึ้น สำหรับเซลล์ที่เกิดจากการแบ่งของแคมเบียมออกมาทางด้านนอกจะเปลี่ยนสภาพเป็นโฟลเอ็มทุติยภูมิ (Secondary phloem) ซึ่งจะถูกผลัดกันออกมาเรื่อยๆ และหลุดออกไปในที่สุด

โดยปกติ แคมเบียมจะมีการแบ่งเซลล์และการเติบโตที่รวดเร็วในช่วงฤดูเติบโต (Growing season) ซึ่งมักจะอยู่ในช่วงฤดูฝน และมีอัตราการเติบโตที่ช้าลงเมื่อหมดฤดูเติบโต คือ ช่วงปลายฤดูฝนย่างเข้าฤดู

หนาว อัตราการเติบโตที่ต่างกันนี้ทำให้ขนาดของเซลล์และความหนาของผนังเซลล์แตกต่างกัน เมื่อตัดลำต้นด้านตัดขวาง จะเห็นชั้นของการเติบโตซึ่งก็คือส่วนของไซเล็มทุติยภูมิที่มีลักษณะเป็นชั้นๆ ตามจำนวนปีที่เติบโต เรียกว่า วงเติบโต (Growth ring) ถ้าการเติบโตนี้เป็นไปอย่างสม่ำเสมอเรียกว่า วงปี (Annual ring) แต่ในบางครั้ง การเติบโตต้องหยุดชะงักเพราะเกิดการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศ โรคระบาด หรือสภาพแวดล้อมอื่นๆ เมื่อสภาพต่างๆ เข้าสู่ปกติ จะมีวงเติบโตวงที่สองเกิดขึ้นได้ ชั้นที่เกิดขึ้นนี้เรียกว่า วงปีปลอม (False annual ring) ชั้นของการเติบโตซึ่งประกอบด้วยสองวง หรือมากกว่าเรียกว่า Multiple ring ในบางครั้ง พบว่าแคมเปียมบางส่วนไม่แบ่งตัว ทำให้วงปีที่เกิดขึ้นไม่ครบวง ส่วนที่ไม่ครบวงไปซ่อนอยู่กับวงเก่า เรียกวงเติบโตชนิดนี้ว่า วงชะงัก (Discontinuous ring)

วงเติบโตจะเห็นได้ชัดในต้นไม้บางชนิด โดยเฉพาะต้นไม้ที่ขึ้นอยู่ในพื้นที่ที่มีความแตกต่างของภูมิอากาศอย่างเด่นชัดเช่นในเขตหนาว สำหรับพรรณไม้ในเขตร้อนนั้นวงเติบโตจะเห็นไม่ค่อยเด่นชัดนัก ตัวอย่างต้นไม้ที่สามารถเห็นวงเติบโตได้ เช่น ไม้สัก และไม้สน เป็นต้น

ในต้นไม้ที่มีอายุหลาย ๆ ปี จะเห็นเนื้อไม้มีสีแตกต่างกันเป็นสองส่วน ส่วนนอกมีสีค่อนข้างอ่อนหรือจางกว่าส่วนใน ส่วนที่มีสีอ่อนเรียกว่า กระพี้ (Sap wood) และส่วนในที่มีสีเข้มกว่าเรียกว่า แก่น (Heart wood) ข้อแตกต่างระหว่างเนื้อไม้ทั้งสองชนิดเป็นผลเนื่องมาจากองค์ประกอบทางเคมี เนื่องจากแก่นไม้เป็นไม้ที่เกิดมานาน ไม่ได้ทำหน้าที่ในการลำเลียงแล้ว จึงมีอาหารและสารอินทรีย์ต่างๆ มาสะสมมาก เช่น เรซิน (Resin) แทนนิน (Tannin) และยาง (Gum) ทำให้แก่นมีสีเข้มและมีความแข็งแรงแรงมากกว่ากะพี้

### 1.3 การเติบโตและพัฒนาของใบ (Leaf growth and development)

#### 1.3.1 การเติบโตของใบ (Leaf growth)

ในส่วนที่ยื่นออกมาทางด้านข้างของลำต้นและกิ่ง เป็นส่วนที่มีความสำคัญในการสังเคราะห์แสง หายใจ และคายน้ำ ใบมีต้นกำเนิดมาจากจุดกำเนิดใบ (Leaf primordia) ซึ่งเป็นเนื้อเยื่ออยู่บริเวณรอบนอกของเนื้อเยื่อเจริญปลายยอด การเติบโตของใบจะแบ่งออกเป็นการเติบโตปลายยอด (Apical growth) ซึ่งมีผลทำให้ใบยาวขึ้น และการเติบโตแนวขอบใบ (Maginal growth) ซึ่งมีผลทำให้ใบแผ่ออกเป็นแผ่นใบ (Blade) ซึ่งจะติดต่อกับลำต้นทางก้านใบ (Petiole) พรรณไม้บางชนิดอาจไม่มีก้านใบ (Sessile leaf) กลุ่มทอลำเลียงภายในใบจะมองเห็นเป็นเส้นใบซึ่งจะประสานกันเป็นร่างแห (Reticulate หรือ Netted) องค์ประกอบที่สำคัญของใบ คือ ปากใบ (Stomata) ซึ่งจะอยู่ที่ส่วนของเนื้อเยื่อชั้นผิวใบ (Epidermis) ปากใบอาจมีทั้งสองด้าน (Amphistomatous) หรือมีเพียงด้านเดียว โดยอาจมีเฉพาะด้านบน (Epistomatous) หรือ เฉพาะด้านล่าง (Hypostomatous) ปากใบอาจเกิดอยู่ในระดับเดียวกันกับเนื้อเยื่อชั้นผิว หรืออยู่ต่ำกว่า (Sunken stomata) หรือสูงกว่า (Raised stomata) เนื้อเยื่อชั้นผิวก็ได้

ใบมีรูปร่างได้หลายแบบต่างไปจากรากและลำต้น ใบอาจมีลักษณะเป็นแผ่นบาง เป็นเข็ม เป็นกระบอก หรือเป็นหยัก ใบอาจมีลักษณะเป็นใบเดี่ยว หรือใบประกอบที่ประกอบด้วยใบย่อยหลายใบ ใบของพรรณไม้บางชนิด เมื่อใบยังอ่อนและเมื่อใบแก่จะมีลักษณะที่แตกต่างกัน เรียกว่า Heterophyllous เช่นใบ

อ่อนไม่มีหยัก เมื่อใบแก่ขึ้นจะมีหยักมากขึ้น ใบของพรรณไม้บางชนิดเมื่อมีอายุมากขึ้นอาจมีการเปลี่ยนจากใบแท้ทั่วไป เป็นใบที่กลายเป็นก้านใบ (Phyllode) เช่น ใบของไม้กระถินณรงค์ เป็นต้น

### 1.3.2 การร่วงหล่นของใบไม้

การร่วงหล่นของใบไม้ ในแถบร้อนจะถูกควบคุมโดยปัจจัยทางพันธุกรรม และจะไม่ได้ได้รับความกระทบกระเทือนมากจากการเปลี่ยนแปลงของลมฟ้าอากาศซึ่งมีการเปลี่ยนแปลงแต่เพียงเล็กน้อย แต่ในไม้บางชนิดจะร่วงหล่นหลายครั้งตลอดปี เพื่อตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของลมฟ้าอากาศซึ่งถึงแม้ว่าจะมีการเปลี่ยนแปลงของลมฟ้าอากาศแต่เพียงเล็กน้อยก็ตาม ต้นไม้ในแถบร้อนจะมีความต้านทานต่อความแห้งแล้งของอากาศได้แตกต่างกันเป็นอย่างมากเช่น ในภาคตะวันตกเฉียงเหนือของบราซิลไม้ผลัดใบเกือบทุกชนิดจะผลัดใบในตอนแรกที่เกิดความแห้งแล้ง และใบใหม่จะผลิออกมาเมื่อฝนเริ่มตก การร่วงหล่นของใบจะเกิดขึ้นทีละน้อยๆ ตามการเพิ่มขึ้นของการขาดแคลนน้ำมีไม้หลายชนิดด้วยกันที่ไม่สูญเสียใบไปทั้งหมดในระหว่างฤดูแล้ง แต่การร่วงหล่นของใบจะไม่เกิดขึ้นในฤดูฝนเลย Alvim (1964 อ้างโดย พงษ์ศักดิ์, 2551) ได้เน้นถึงความสำคัญของระยะเวลา การได้รับแสงว่าจะมีผลต่อการร่วงหล่นของใบไม้ในแถบร้อน เขาพบว่าในแถบร้อนซึ่งมีความยาวของวันต่างกันตามฤดูกาลนั้น การร่วงหล่นของใบจะเกิดขึ้นในวันที่ได้รับแสงสั้น (Short day) ในไม้ยางพารา ช่วงเวลาของการร่วงหล่นของใบจะแตกต่างกันระหว่างต้นต่อต้น และแตกต่างกันไปตามอายุของต้นไม้อย่างชัดเจน เช่น กิ่งมะม่วงแต่ละกิ่งก็จะผลัดใบในเวลาต่างกัน

## 2. ขั้นตอนการเติบโตและพัฒนา

การเติบโตและพัฒนาของต้นไม้จะเกิดขึ้นในเซลล์เป็นลำดับแรก โดยมีขั้นตอนการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นในเซลล์ ซึ่งแบ่งออกได้เป็น 4 ขั้นตอน ดังนี้

- 1) การแบ่งเซลล์ (Cell division) เกิดขึ้นในเซลล์ที่มีการเติบโตเต็มที่แล้ว แบ่งตัวจากหนึ่งเป็นสองเซลล์
- 2) การขยายขนาดของเซลล์ (Cell enlargement) เซลล์ที่เกิดจากการแบ่งตัวมีการขยายขนาดขึ้น
- 3) การเปลี่ยนแปลงของเซลล์ (Cell differentiation) เซลล์เริ่มมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างภายในเพื่อให้เหมาะสมในการทำหน้าที่เฉพาะต่อไป
- 4) การเจริญเต็มวัยของเซลล์ (Cell maturation) เซลล์มีการเติบโตและพัฒนาเต็มที่

การเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นในเซลล์ ทำให้มีเนื้อเยื่อเพิ่มขึ้น เกิดการเติบโตขึ้นในส่วนต่างๆ ซึ่งการเติบโตนี้เกิดจากการแบ่งตัวของเซลล์ และการผลิตโปรโตพลาสซึมใหม่ๆ ขึ้น โดยระยะเริ่มแรกตั้งแต่เมล็ดงอกนั้น จะเป็นการเติบโตและพัฒนาของส่วนที่ไม่อาศัยเพศ (Vegetative growth) คือ ส่วนของลำต้น กิ่ง ใบ และราก โดยมีการเติบโตและพัฒนาทั้งในด้านความสูงและความโต ไม้ต้นจะมีการเติบโตทั้งด้านความยาวและความโตโดยรอบจากกิจกรรมของเยื่อเจริญ การเพิ่มขนาดของไม้ต้นเกิดจากการขยายตัวของตา ซึ่งกระจายอยู่ทั่วไปบริเวณส่วนปลายของลำต้น และกิ่ง การเพิ่มขนาดของราก ก็จะเกิดบริเวณส่วนปลายราก เนื่องจากบริเวณส่วนปลายนี้จะประกอบด้วยเนื้อเยื่อเจริญจำนวนมาก ขั้นตอนการเปลี่ยนแปลงเหล่านี้เกิดขึ้นอย่างต่อเนื่องกันเป็นลำดับจากส่วนปลายยอดของต้นและราก การเกิดของส่วนต่างๆ เช่น ตา ใบ กิ่ง และดอก ล้วนแต่เป็นการพัฒนาจากเซลล์ตายอดทั้งสิ้น

หลังจากที่มีการเติบโตและพัฒนาถึงระยะหนึ่ง ต้นไม้จึงเริ่มมีการเติบโตและพัฒนาของส่วนสืบพันธุ์ (Reproductive growth) อันได้แก่ ส่วนของดอก ผล และเมล็ด ซึ่งระยะเวลาของการพัฒนาจากระยะที่ 1 มาสู่ระยะที่ 2 นั้นจะแตกต่างกันไปตามชนิดไม้ ตลอดจนปัจจัยแวดล้อมที่พรรณไม้นั้น ๆ ขึ้นอยู่ พันธุ์ไม้บางชนิดอาจใช้เวลาเพียง 1 ปี ในขณะที่พรรณไม้บางชนิดอาจต้องใช้เวลากว่าหลายสิบปี โดยปกติ การเติบโตและพัฒนาของส่วนที่ไม่อาศัยเพศจะเริ่มลดลงเมื่อต้นไม้มิมีการเติบโตและพัฒนาของส่วนสืบพันธุ์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งการเติบโตทางด้านความสูง การเปลี่ยนแปลงและพัฒนาทั้งสองระยะ จะดำเนินไปอย่างเป็นขั้นเป็นตอนเป็นลำดับขั้น โดยจะไม่มีการพัฒนาที่ข้ามขั้นตอน

### 3. รูปแบบการเติบโต (Growth pattern)

ส่วนต่าง ๆ ของต้นไม้มีอัตราการเติบโตที่แตกต่างกัน และเติบโตในเวลาที่แตกต่างกัน เช่น ใยมื้อต้นเดียวกัน ช่วงเวลาของการเติบโตทางความสูงของหน่อโดยปกติ จะสั้นกว่าเวลาการเติบโตทางความโตของแคมเบียม ดังนั้น เมื่อพูดถึงเรื่องการเติบโตของต้นไม้และปัจจัยที่เกี่ยวข้อง จึงขึ้นอยู่กับว่าหมายถึงการเติบโตของส่วนใด นอกจากนั้น การเติบโตยังแตกต่างกันตามอายุหรือความแก่ของต้นไม้ด้วย และผันแปรแตกต่างกันในแต่ละปีขึ้นอยู่กับปัจจัยสภาพแวดล้อม การศึกษาการเติบโตของต้นไม้ส่วนใหญ่จะแสดงผลในรูปของเส้นโค้งการเติบโต (Growth curve) ซึ่งจะแสดงให้เห็นถึงการเติบโตอย่างต่อเนื่องของต้นไม้แต่ละชนิด หากนำการเติบโตของต้นไม้ไม่ว่าจะเป็นการเพิ่มขึ้นของขนาด ปริมาตร หรือน้ำหนัก มาสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงของเวลา จะพบว่ามีการเปลี่ยนแปลงในรูปแบบที่คล้ายคลึงกัน คือมีลักษณะเป็นรูปตัว S เรียกว่า Sigmoid growth curve ทั้งนี้เนื่องจากต้นไม้จะมีอัตราการเติบโตในระยะต่างๆ ตลอดวงจรชีวิตที่ไม่เท่ากัน ซึ่งสามารถแบ่งระยะของการพัฒนาออกได้เป็น 4 ระยะ ดังนี้

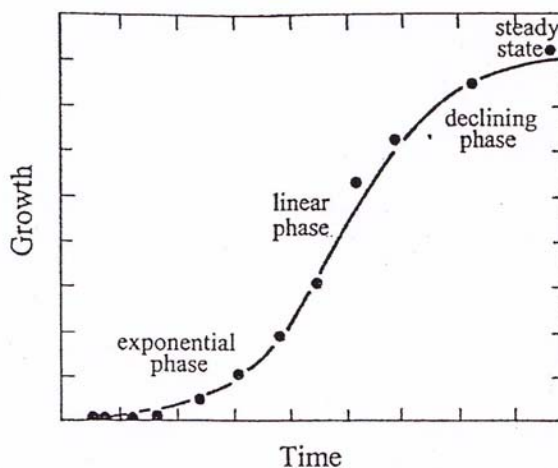
ระยะที่ 1 Exponential phase เป็นระยะที่การเติบโตเป็นไปอย่างช้า ๆ เนื่องจากต้นไม้ยังมีขนาดเล็กมาก แต่การเติบโตจะเป็นไปอย่างต่อเนื่องในรูปแบบทวีคูณ โดยปกติการเติบโตในระยะนี้จะค่อนข้างสั้น

ระยะที่ 2 Linear phase การเติบโตในช่วงนี้จะเพิ่มขึ้นในอัตราที่ค่อนข้างคงที่ มีลักษณะเป็นเส้นตรง ความแตกต่างของอัตราการเติบโตจะอยู่ที่ความลาดชันของเส้นตรง ช่วงนี้จะกินเวลานาน

ระยะที่ 3 Senescence phase เป็นระยะที่ต้นไม้มีการเติบโตลดลง ภายหลังจากที่มีการเติบโตเต็มที่แล้ว

ระยะที่ 4 Steady state เป็นระยะที่การเติบโตของต้นไม้คงที่ ถือว่าเป็นระยะที่ต้นไม้มีความแก่ทางสรีรวิทยา การสร้างหรือสะสมอาหารจะได้สมดุลกับที่ต้องสูญเสียไป





ภาพที่ 3 ความสัมพันธ์ของการเติบโตและเวลา (Sigmoid curve)

ที่มา : คณาจารย์ภาควิชาวนวัฒนวิทยา (2547)

#### 4. การวัดการเติบโตและพัฒนา (Growth and development measurement)

การวัดการเติบโตนั้นไม่อาจกำหนดตัวแปรและวิธีการวัดที่เฉพาะเจาะจง เนื่องจากการเติบโตเป็นการเปลี่ยนแปลงเป็นการเปลี่ยนแปลงด้านปริมาณที่ไม่กลับคืน แต่สามารถวัดได้หลายรูปแบบ ขึ้นอยู่กับวัตถุประสงค์ของผู้ทำการศึกษาว่าต้องการศึกษาการเติบโตของคุณลักษณะใดในรูปแบบใด ลักษณะที่สามารถใช้ในการวัดการเติบโตของต้นไม้ได้ เช่น

- ความเพิ่มพูนทางความยาว/ความสูง
- ความเพิ่มพูนทางเส้นรอบวง/เส้นผ่านศูนย์กลาง
- ความเพิ่มพูนของพื้นที่
- ความเพิ่มพูนของน้ำหนักสด/น้ำหนักแห้ง

ในการวัดการเติบโตของต้นไม้ในทางป่าไม้ นั้น นิยมวัดการเติบโตในรูปของความสูงทั้งหมด เส้นผ่านศูนย์กลางที่ระดับอก (1.30 เมตรจากพื้นดิน) ปริมาตรของลำต้น พื้นที่เรือนยอด พื้นที่หน้าตัด และน้ำหนักแห้ง เป็นต้น

#### อิทธิพลของสิ่งแวดล้อมต่อการพัฒนาของต้นไม้ (Effects of environment in tree development)

การศึกษการตอบสนองของพืชต่อสิ่งแวดล้อมนั้น ก็เพื่อให้ทราบถึงความสามารถของพืชที่จะมีชีวิตอยู่ได้ และเจริญเติบโตอยู่ในสภาพแวดล้อมทั้งที่เหมาะสม และไม่เหมาะสม โดยเฉพาะการดำรงชีวิตในสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมของพืชนั้น ได้มีการศึกษาอยู่ใน 2 ลักษณะ คือ ความเครียด (Stress) และความเค้น (Strain)

## 1. ความเครียดและความเค้น (Stress and Strain)

ความเครียด (Stress) เกิดจากปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่ก่อให้เกิดความเสียหายต่อสิ่งมีชีวิต ส่วนความเค้น (Strain) จะก่อให้เกิดผลกระทบต่อการทำงานของทั้งทางกายภาพและเคมีของสิ่งมีชีวิต เป็นต้นว่า ลดการเจริญเติบโต เป็นอันตราย หรือพืชพรรณนั้นอาจตายไปเลย

### 1.1 ลักษณะความเครียดและความเค้นทางกายภาพ (Physical stress and strain)

ตามกฎการเคลื่อนที่ของนิวตัน เมื่อมีแรงเกิดขึ้นแรงหนึ่ง ย่อมมีแรงต้านเกิดขึ้นอีกแรงหนึ่ง ตัวอย่างเช่น มีแรงจากวัตถุ A ไปกระทบวัตถุ B แล้ววัตถุ B จะต้องมีแรงต้านต่อวัตถุ A ด้วย แรงทั้งสองแรงที่เกิดขึ้นเรียกว่า แรงกระทำและแรงถูกกระทำ และแรงทั้งสองจะแยกกันไม่ออก เรียกว่า ความเครียด (Stress) เมื่อมีความเครียดวัตถุ นั้นก็จะอยู่ในสภาพที่มีความเค้น (Strain)

### 1.2 ลักษณะความเครียดและความเค้นทางชีววิทยา (Biological stress and strain)

ลักษณะความเครียดและความเค้นทางชีววิทยาต่างจากความเครียดและความเค้นทางกายภาพคือ

1.2.1 เมื่อพืชตั้งตัวได้แล้วและได้รับความเครียดจากสิ่งแวดล้อมแล้ว ความเครียดนั้นจะไม่วัดเป็นหน่วยของแรง แต่จะวัดเป็นหน่วยของพลังงาน

1.2.2 คำว่าความเครียด (Stress) ในทางชีววิทยา จะหมายถึง ความเสียหายของสิ่งมีชีวิตเสมอ

## 2. ความต้านทานต่อความเครียด (Stress resistance)

ความต้านทานต่อความเครียดทางชีววิทยาของสิ่งมีชีวิตมี 2 แบบ คือ

2.1 **Elastic resistance** คือการวัดความสามารถของสิ่งมีชีวิตที่ต่อต้าน ป้องกัน หรือการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพและเคมี เมื่อถูกกระทำโดยความเครียดของสิ่งแวดล้อมที่จำเพาะ

2.2 **Plastic resistance** คือ การวัดความสามารถที่สามารถป้องกัน ต้านทาน ต่อความเสียหายทางกายภาพและเคมี

พืชมีวิธีการต้านทานเพื่อให้เจริญเติบโตต่อไปได้ต่อเนื่อง โดย

- 1) พืชจะหลีกเลี่ยง (Avoidance) โดยสามารถขจัดความเครียดได้
- 2) พืชจะลดความเครียด โดยตัวพืชเองมีความทนทาน (Tolerance) โดยสามารถจะป้องกันตัวเองลดความเครียด หรือเสริมสร้างใหม่เมื่อมีอันตรายจากความเครียดเกิดขึ้น โดยจะทำตัวให้มีความแกร่ง (Hardiness) แล้วปรับตัวให้เคยชินกับสภาพแวดล้อมนั้น ๆ (Acclimation) จนในที่สุดก็สามารถปรับตัวให้เข้ากับสิ่งแวดล้อมได้เลย (Adaptation) ซึ่งการปรับตัวนี้เป็นการปรับตัวทางพันธุกรรม

## 3. ความเครียดเนื่องจากสิ่งแวดล้อม (Environmental stress)

ความเครียดเนื่องจากสิ่งแวดล้อมมี 2 แบบใหญ่ ๆ คือ แบบชีววิทยา (Biotic type) และแบบเคมีกายภาพ (Physicochemical type)

### 3.1 ความเครียดทางชีววิทยา (Biotic stress)

จะเกี่ยวข้องกับไวรัสโรคพืชและนิเวศวิทยา โดยจะไม่พิจารณาสิ่งหนึ่งสิ่งใดอย่างเดี่ยว

### 3.2 ความเครียดทางเคมีกายภาพ (Physicochemical stress)

พืชอาจจะถูกกระทำโดยสิ่งที่ไม่สำคัญจนกระทั่งกลายเป็นสิ่งสำคัญ เนื่องจากความเสียหายจากภายนอก เช่น การกระทำโดย อุณหภูมิ น้ำ แสง เคมี ลม ความดัน เสียง สนามแม่เหล็ก และไฟฟ้า เป็นต้น

### 4. ชนิดของความเครียด (Type of stress)

ความเครียดต่างๆ จากสิ่งแวดล้อมที่จะกล่าวต่อไปมีดังนี้

#### 4.1 ความเครียดที่เกิดจากความหนาวเย็น (Chilling stress)

ปกติความเครียดที่เกิดจากความหนาวเย็นจะเกิดขึ้นเมื่ออุณหภูมิต่ำกว่า 10-15 °C และถ้าลดลงต่ำถึง 0 °C ความเสียหายจะเพิ่มขึ้นตามความลดลงของอุณหภูมิและระยะเวลา พืชแต่ละชนิดมีความหนาวเย็นที่อุณหภูมิต่างกัน และระยะเวลาความทนทานก็ต่างกัน โดยพืชบางชนิดจะทนได้ไม่กี่ชั่วโมง บางชนิดก็หลายวัน

ความเสียหายที่เกิดจากความหนาวเย็น (Chilling injury)

1) ความเสียหายที่เกิดขึ้นโดยตรง (Direct injury)

2) ความเสียหายที่เกิดขึ้นทางอ้อม (Indirect injury)

- การรั่วซึมของสารละลาย (Soluble leakage) เช่น การรั่วของกรดอะมิโน (amino acids) การดูดซึมของก๊าซออกซิเจน ( $O_2$ ) ลดลง การลดลงของไอออนที่ดูดซึมขึ้นมา เช่น  $K^+$

- การขาดธาตุอาหาร (Starvation) การหยุดการสังเคราะห์แสงจากความเสียหายของเนื้อเยื่อ Thylakoids ที่คลอโรพลาสต์ (Chloroplast) การหยุดการดูดธาตุอาหารของส่วนที่เป็นราก การหยุดการหายใจ ทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลง

- การทำงานของระบบการหายใจสูญเสีย (Respiratory upset) การเปลี่ยนแปลงความเข้มข้นของก๊าซออกซิเจน ( $O_2$ ) ทำให้การหายใจไม่สะดวก ขึ้นๆ ลงๆ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของพืช

- ความเป็นพิษ (Toxins) ความเสียหายเกิดจากการสะสมสารพิษในเซลล์ เนื่องจากความไม่สมดุลของกระบวนการทางเคมี และเนื่องจากความหนาวเย็นไปรบกวนระบบทางสรีรวิทยาของมัน

- การแตกตัวของโปรตีน (Protein breakdown)

- ความผิดปกติของระบบชีวเคมี (Biochemical lesions) ความหนาวเย็นทำให้เกิดความผิดปกติของระบบเมตาบอลิซึม (Metabolism) ของสิ่งมีชีวิต สิ่งสำคัญของระบบชีวเคมี ก็คือการขาด ATP (Adenosine triphosphate) เนื่องจากระบบการหายใจถูกยับยั้ง นอกจากนี้ยังเกิดจากการรั่วซึมของไอออนและการแตกหักของโปรตีน

3) ความเสียหายเนื่องจากความเครียดระยะที่สอง (Secondary stress injury) ระบบการดูดซึมน้ำผิดปกติ ทำให้พืชเหี่ยวเฉา และพืชบางชนิดจะมีการตอบสนองต่อความเสียหายได้รวดเร็วกว่าปกติ เช่น ยาสูบ แตงกวา อ้อย เป็นต้น

#### 4.2 ความเครียดเกิดจากความร้อน (Heat stress)

ความร้อนจะทำให้เกิดความเสียหายทั้งทางตรง (Direct) และทางอ้อม (Indirect) และความเสียหายเนื่องจากความเครียดขั้นที่สอง (Secondary stress injury)

1) ความเสียหายเนื่องจากความร้อนโดยตรง (Primary direct heat injury)

- เซลล์เสียหาย (Cell injury)
- เยื่อหุ้มเซลล์เสียหาย (Membrane damage)
- โปรตีนผิดปกติ (Protein denaturation)
- การแตกตัวของไขมันของเหลว (Lipid liquefaction)
- ความผิดปกติของกรดนิวคลีอิก (Nucleic acids)

2) ความเสียหายเนื่องจากความร้อนทางอ้อม (Primary indirect heat injury)

- การยับยั้งการเจริญเติบโต (Growth inhibition)
- เกิดความอดอยาก (Starvation) เนื่องจากการจำกัดการสังเคราะห์แสง และเกิดจากการหายใจสูง เมื่ออุณหภูมิสูงเป็นเวลานานก็ทำให้พืชขาดอาหารและตายได้
- ความเป็นพิษ (Toxicity) ความเป็นพิษที่เกิดจากอุณหภูมิสูงจะตรงกันข้ามกับอุณหภูมิต่ำ คือ ระบบการหายใจจะถูกรบกวน (Respiratory disturbances) ซึ่งมีผลกระทบต่อการผลิตแป้งและโปรตีน
- ความผิดปกติทางชีวเคมี (Biochemical lesions) สารที่เกี่ยวข้องเป็นต้นว่า วิตามิน ไขมัน และเอนไซม์
- การแตกหักของโปรตีน (Protein breakdown)

3) ความเสียหายเนื่องจากความร้อนระยะที่สองก่อให้เกิดความแห้งแล้ง (Secondary heat induced drought injury)

ความต้านทานความเครียดที่เกิดจากความร้อน (Heat resistance)

1) การหลีกเลี่ยงความร้อน (Heat avoidance)

- การสร้างฉนวนป้องกัน (Insulation)
- ลดการหายใจ (Decreased respiration)
- ลดการดูดซึมของพลังงานแสง (Decreased absorption of radiant energy)
- การเย็นตัวลงเนื่องจากการคายน้ำ (Transpirational cooling)

2) ความทนทานต่อความร้อน (Heat tolerance)

- การหลีกเลี่ยงหรือการทนทานต่อความเค้นโดยอ้อม

1) การเจริญเติบโต (Growth) เกิดขึ้นได้จากความสามารถที่จะเจริญเติบโตต่อไปในสภาพอุณหภูมิสูง

2) การขาดอาหาร (Starvation) การขาดอาหารของพืชเนื่องจากขบวนการทางสรีรวิทยาผิดปกติ แต่พืชก็สามารถจะทำการสังเคราะห์แสงต่อไปได้ โดยพืชนั้นพยายามจะปรับตัวให้เข้ากับอุณหภูมิสูง

3) ความผิดปกติทางชีวเคมี (Biochemical lesions) ความเป็นพิษ (Toxicity) และการแตกหักของโปรตีน (Protein breakdown)

- การหลีกเลี่ยงหรือการทนทานต่อความเค้นโดยตรง

- 1) ความคงที่ของอุณหภูมิของโปรตีน (Thermostability of protein)
- 2) บทบาทของไขมัน (Role of lipids)
- 3) การซ่อมแซมความเสียหายที่เกิดจากความร้อน (Repair of heat injury)

#### 4.3 ความเครียดเนื่องจากน้ำ (Water stress)

น้ำเป็นปัจจัยสำคัญปัจจัยหนึ่งต่อการเจริญเติบโตของพรรณไม้ ถ้าพืชเกิดความเครียด (Stress) ที่เซลล์ชั้น Mesophyll ก็จะมีผลต่อการเจริญเติบโตของพืชอย่างมาก เพราะจะไปจำกัดการสังเคราะห์แสงของมัน ทำให้การแพร่กระจายของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ลดลง ขบวนการเมตาบอลิซึม (Metabolism) ก็จะมีผลกระทบต่อไปด้วย ความเครียดเกิดจากน้ำมี 2 อย่าง คือ การขาดน้ำ (Water deficit) และมีน้ำมากเกินไป (Water excess)

การขาดน้ำ (Water deficit) เมื่อการขาดน้ำเกิดขึ้นพลังงานศักย์ของน้ำ (Water potential) จะลดลง ซึ่งสาเหตุของการขาดน้ำก็เนื่องมาจาก

- 1) การระเหยของน้ำในบรรยากาศสูง
- 2) ปริมาณน้ำในดินลดลง
- 3) การดูดซึมน้ำของรากพืช
- 4) กระบวนการหมุนเวียนน้ำภายในเนื้อเยื่อ
- 5) ภายนอกเซลล์เกิดการแข็งตัวของน้ำแข็ง

ผลกระทบโดยตรงจากการขาดน้ำก็คือ การเจริญเติบโตลดลง เซลล์จะแฟบลงและเซลล์จะขยายตัวยาว ขบวนการทางสรีรวิทยาจะเปลี่ยนไป เช่น การคายน้ำ การสังเคราะห์แสงเปลี่ยนแปลง ปากใบของพืชสามารถดูดซึมน้ำจากคาร์บอนไดออกไซด์เข้า Mesophyll ได้น้อยลง

#### 4.4 ความเครียดเนื่องจากความแห้งแล้ง (Drought stress)

ความแห้งแล้งเกิดจากปริมาณฝนตกน้อย หรือไม่มีฝนตก อากาศร้อน แห้งแล้ง กลไกของพืชที่ต้านทานความแห้งแล้ง (Mechanisms of drought resistance) คือ การหลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง (Drought avoidance) และการทนทานต่อความแห้งแล้ง (Drought tolerance)

การหลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง (Drought avoidance)

1) การหลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง (Drought escape) คือความสามารถของพืชที่จะเจริญเติบโตให้เร็วไป ตามปกติจนครบวงจรของมัน ก่อนที่สภาวะการขาดน้ำจะเกิดขึ้นกับมัน กระบวนการดังกล่าวกระทำโดย

- การพัฒนาการออกดอกอย่างรวดเร็ว (Rapid phenological development)
- การพัฒนาการยืดตัวออกไป (Development plasticity)

2) สร้างความต้านทานโดยเนื้อเยื่อยังคงสภาพมีน้ำสูง (Drought tolerance with high tissue water potential) เป็นความสามารถของพืชอย่างหนึ่ง เมื่อขาดน้ำแล้วยังสามารถรักษาสภาพให้มีน้ำสูงได้ในเนื้อเยื่อ เป็นความสามารถที่จะหลีกเลี่ยง (Avoidance) ความแห้งแล้ง โดยหลีกเลี่ยงการแห้งของเนื้อเยื่อ

- รักษาอัตราการดูดซึมน้ำในพืช (Maintenance of water uptake) โดย มีการออกรากเพิ่มขึ้น (Increased rooting) และเพิ่มการเป็นตัวนำในการนำน้ำเข้า (Increased hydraulic conductance)

- ลดการสูญเสียน้ำ (Reduction of water loss) โดยลดการเป็นตัวนำในการนำน้ำออกจากผิวดิน (Reduction in epidermal conductance) โดยที่ปากใบของพืชจะปฏิบัติตัวเป็นลิ้นปิด-เปิด ระหว่างใบที่เปียกและบรรยากาศที่แห้ง และควบคุมกลไกอัตราการสูญเสียน้ำ ลดการดูดซับรังสี (Reduction in absorbed radiation) และลดการระเหยน้ำตามผิวดิน (Reduction in evaporative surface) โดยลดขนาดของหน่อและขนาดของใบ

ความทนทานต่อความแห้งแล้ง (Drought tolerance)

เมื่อพืชมีระดับศักยะของน้ำ (Water potential) ในเนื้อเยื่อต่ำ ความทนทานของพืช (Tolerance) พยายามที่จะรักษาระดับศักยะของน้ำ (Water potential) ให้อยู่คงเดิม (Drought tolerance with low tissue water potential)

1) รักษาระดับความเต่งของเซลล์ (Maintenance of turgor)

- สะสมสารละลายเพื่อรักษาความดันน้ำในเซลล์ (Solute accumulation) โดยการปรับแรงดันออสโมซิส (Osmosis)

- เพิ่มการยืดหยุ่นของเนื้อเยื่อ (Increase in elasticity)

2) สร้างความทนทานของการขาดน้ำ (Desiccation tolerance)

- สร้างความทนทานของโปรโตพลาสซึม (Protoplasmic resistance)

#### 4.5 ความเครียดเกิดจากความเค็ม (Salinity stress)

ดินเค็มเป็นดินที่มีเกลือชนิดละลายน้ำได้ในปริมาณมาก หรือดินที่มีโซเดียมที่แลกเปลี่ยนได้ปริมาณสูง หรือมีทั้งเกลือและโซเดียมสูง จนเป็นอันตรายต่อรากพืช หรือทำให้คุณสมบัติทางกายภาพของดินไม่ดี และทำให้การปลูกพืชให้ผลผลิตต่ำ (เจษฎา, 2541)

กลไกในการทนเค็มของพืช

1) หลีกเลี่ยงการสะสมเกลือในไซโทพลาสซึม ในปริมาณที่เป็นพิษ โดยการมีต่อมขับเกลือ (Salt gland) หรือเคลื่อนย้ายเกลือไปสะสมในแวคิวโอล (Vacuole)

2) สร้างเอนไซม์ (Enzyme) ต่าง ๆ ที่มีความสามารถในการทนเค็มต่อความเข้มข้นของเกลือสูง และสร้างเอนไซม์ให้ทำปฏิกิริยาต่าง ๆ เพื่อทนความเค็มได้

3) โดยการดูดเกลือเข้ามาสะสมในบริเวณรากหรือลำต้น

4) โดยการเพิ่มปริมาณน้ำภายในเซลล์ ทำให้ความเข้มข้นของเกลือภายในเซลล์ลดลง

5) รากพืชสามารถที่จะแทรกตัวในดินที่เป็นแผ่นหีบได้

6) รากพืชกันเกลือออกไป และดูดเอาเฉพาะน้ำเข้าไปได้

7) สร้างสารเคลือบใบ สร้างใบให้หนาขึ้นเพื่อเก็บน้ำไว้ใช้

#### 4.6 ความเครียดเนื่องจากยากำจัดวัชพืช (Herbicide stress)

ปกติการใช้สารเคมีเพื่อควบคุมการแก่งแย่งของวัชพืช เพิ่มผลผลิตของป่า และลดค่าใช้จ่ายในการดูแลรักษา แต่ในทางตรงกันข้ามสารเคมีเหล่านี้ก็มีผลต่อพรรณไม้โดยทำให้เกิดความเครียดขึ้นได้

ผลของยากำจัดวัชพืชต่อพรรณไม้ คือ ทำความเสียหายต่อพรรณไม้โดยตรงและโดยอ้อม ตั้งแต่ระดับเพียงเล็กน้อยต่อการเจริญเติบโตจนกระทั่งทำให้พรรณไม้ตายไป ซึ่งผลดังกล่าว มีผลต่อกระบวนการเมตาบอลิซึม หน้าที่ในระดับเซลล์ ยับยั้งการสังเคราะห์แสง เช่น สารพวก Triazines นอกจากนี้ยากำจัดวัชพืชยังมีผลต่อเซลล์พืชอีก คือ ยับยั้งกิจกรรมของโปรตีน รบกวนการทำหน้าที่ของเยื่อหุ้มเซลล์ และผลกระทบต่อส่วนอื่นของเซลล์ การจัดการเพื่อป้องกันความเครียดเนื่องจากยากำจัดวัชพืช สามารถดำเนินการได้ดังนี้

1) การหลีกเลี่ยง (Avoidance) คือการป้องกันไม่ให้สารเคมีมีผลต่อเนื้อเยื่อของพืชโดยตรง โดยดำเนินการใช้ยากำจัดวัชพืชนอกฤดูการเจริญเติบโตของพืช ระยะที่พืชกำลังพักตัว (Domancy) และระยะที่พืชกำลังเริ่มงัน และหลังงัน เป็นต้น

2) ความทนทาน (Tolerance) ต่อยากำจัดวัชพืช คือความสามารถอย่างหนึ่งทางพันธุกรรมของพืช โดยที่พืชเคยเจริญเติบโตมากับสภาพแวดล้อมนั้น ๆ มาก่อน

3) ความต้านทาน (Resistance) ต่อยากำจัดวัชพืช คือ ความสามารถทางพันธุกรรมของพืช ซึ่งพืชแต่ละชนิดจะตอบสนองต่อสารเคมีแต่ละชนิดโดยเฉพาะ ความต้านทานของพืชต่อยากำจัดวัชพืชนี้หาได้ยากและมีน้อยกว่าพรรณพืชที่มีความทนทาน

ความต้านทานและความทนทานของพืชต่อยากำจัดวัชพืชสามารถกระทำได้โดย

- ลดการดูดซับเกลือ (Reduced uptake)
- ลดการเคลื่อนย้ายอาหาร (Reduced translocation)
- แยกเซลล์ออกไป (Intracellular sequestration)
- ลดความเป็นพิษลง (Detoxification)

ความสามารถทางพันธุกรรม 2 อย่าง ที่สามารถลดความเป็นพิษในพืชได้ คือ พืชชนิดนั้น ๆ มีความทนทานอยู่ก่อนแล้ว และจุลินทรีย์บางชนิดสามารถแยกสารพิษให้ออกจากดินและน้ำได้ ในขณะที่พืชมีความเข้มข้นของยากำจัดวัชพืชสูง มีพืชชั้นสูงหลายชนิดที่มีความทนทานต่อยากำจัดวัชพืชที่เกิดขึ้นโดยธรรมชาติ และสามารถลดความเป็นพิษของยากำจัดวัชพืชได้โดยเฉพาะ นอกจากนี้เทคโนโลยีชีวภาพก็สามารถสร้างพืชที่ทนทาน และมีความต้านทานต่อยากำจัดวัชพืชได้ดี ซึ่งเทคนิคเหล่านี้ เช่น

- การคัดเลือกเซลล์ (Somaclonal selection)
- การผสมพันธุ์จากเซลล์โดยวิธี Protoplast fusion
- การสอดใส่ DNA (Deoxyribonucleic acid) โดยตรงโดยการฉีดเข้าไป (Microinjection, Liposome technology)
- การรวมตัวของ DNA (Deoxyribonucleic acid) ใหม่ (Recombinant DNA)

#### 4.7 ความเครียดเนื่องจากมลพิษทางอากาศ (Air pollution stress)

สารมลพิษทางที่สำคัญอากาศที่สำคัญมีดังนี้

4.7.1 ก๊าซต่าง ๆ (Gaseous pollutants) ก๊าซหลักที่สำคัญที่มีผลอันตรายต่อพืช คือ  $O_3$  ซึ่งผลการเกิดของมันอยู่ในลักษณะเชิงซ้อน  $O_3$  เกิดจากปฏิกิริยาเคมีในขณะที่มีแสง (Photochemical reaction) ของสารประกอบพวกไฮโดรคาร์บอน (Hydrocarbon) และ  $NO_x$  โดย  $NO_x$  จะเพิ่มอะตอมให้  $O_2$  ในอากาศแล้วฟอร์มตัวเป็น  $O_3$  ซึ่ง  $O_3$  จะทำอันตรายต่อพืชเศรษฐกิจ โดยใบพืชจะเปลี่ยนสีเป็นสีเหลือง ขาว หรือน้ำตาล หรือใบเป็นจุด ๆ ถ้าใบยังไม่เจริญเติบโตเต็มที่ก็จะหยุดการเจริญเติบโตและร่วงหล่นในที่สุด ซึ่งเป็นปัญหาสำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืช

อันตรายจาก  $O_3$  พอสรุปได้ดังนี้

- 1) เป็นอันตรายต่อใบ ใบเป็นจุด ต่าง เปลี่ยนสี และร่วงหล่น
- 2) มีผลต่อ Palisade cells
- 3)  $O_3$  มีปฏิกิริยากับสารมลพิษอื่น หรือปัจจัยอื่น ๆ ซึ่งเป็นการเพิ่มความเสียหาย

4.7.2 ก๊าซเรือนกระจก (Greenhouse gaseous) ก๊าซเรือนกระจกที่สำคัญ คือ CO (Carbon monoxide),  $CO_2$  (Carbondioxide),  $CH_4$  (Methane),  $CFC_s$  (Chlorofluorocarbons),  $N_2O$  (Nitrous oxide),  $NO_x$  (Nitrogen oxides),  $HFC_s$  (Hydrofluorocarbons),  $PFC_s$  (Perfluorocarbons) และ  $SF_6$  (Sulphur hexafluoride)

ก๊าซมลพิษที่เป็นอันตรายต่อพืชโดยตรงก็คือ CO,  $N_2O$ ,  $NO_x$  และ  $SO_2$  โดยที่ก๊าซเหล่านี้มีศักยภาพก่อให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชัน (Oxidation) และรีดักชัน (Reduction) ทำให้ pH สูงขึ้น ซึ่งเป็นอันตรายต่อพืช โดยไปทำลายคลอโรฟิลล์ (Chlorophyll) ในใบพืช และทำให้เนื้อเยื่อ Thylakoids ในคลอโรพลาสต์ (Chloroplast) ช้ำ ซึ่งมีผลต่อการสังเคราะห์แสง

4.7.3 ธาตุอาหารต่าง ๆ จากปุ๋ย (Fertiliser effects) ธาตุอาหารหลักที่สะสมในบรรยากาศและมีผลต่อพรรณไม้ คือ ไนโตรเจน (Nitrogen) โดย

- 1) ไนโตรเจนเป็นธาตุสำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืช แต่ในขณะเดียวกันพืชก็ต้องการธาตุอาหารหลักชนิดอื่น ๆ ด้วย ดังนั้นเมื่อมีไนโตรเจนมากเกินไปก็ทำให้เกิดความไม่สมดุลในการดูดซับธาตุอาหารและเกิดการขาดธาตุอาหารชนิดอื่น ๆ ด้วย
- 2) ไนโตรเจนจะยับยั้งการเนาของพืชได้ แต่ก็ทำให้เกิดการตายของไมคอร์ไรซา (Mycorrhiza) ได้เหมือนกัน
- 3) ไนโตรเจนจะเพิ่มความอ่อนแอและเสียหายแก่พืชได้ง่าย โดยเฉพาะในฤดูหนาว ทำให้ลดความแข็งแรงลงเมื่อมีอากาศหนาวเย็น เนื่องจากแป้งถูกยับยั้งไม่ให้เปลี่ยนเป็นน้ำตาล
- 4) ไนโตรเจนจะเพิ่มความอ่อนแอต่อพืชได้ โดยรากพืชติดเชื้อราได้ง่าย
- 5) ไนโตรเจนจะเปลี่ยนอัตราของ Root-shoot ratios
- 6) การสะสมไนโตรเจนจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแบบของการตรึงไนโตรเจน หรือลดการตรึงไนโตรเจนได้

4.7.4 ฝนกรด (Acid rain) ฝนกรดเกิดจากน้ำฝนได้รวมตัวกับสารมลพิษอื่น ๆ จนทำให้เกิดกรด  $H_2SO_4$  หรือ  $HCO_3$  หรือ  $HNO_3$  จนมีความเข้มข้นที่เป็นอันตรายต่อพืชพรรณ โดยฝนกรดก่อให้เกิด

- 1) ใบของพืชเหลืองซีด และขาดคลอโรฟิลล์ (Chlorophyll)



2) ลดความเป็นต่างของดิน โดยลดธาตุอาหารพวกประจุบวก เช่น  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  และ  $\text{K}^+$  เป็นต้น

3) เพิ่มธาตุอาหารพวกประจุลบเข้าสู่ดิน ดังเช่น  $\text{SO}_4^{2-}$

4.7.5 ธาตุโลหะหนัก (Trace metals) ธาตุโลหะต่างๆ เช่น Pb (Lead), Zn (Zinc), Ni (Nickel), Cu (Copper) และ Cd (Cadmium) เป็นต้น ซึ่งการสะสมของธาตุโลหะหนักนั้นมี 4 แบบด้วยกัน คือ

- 1) อัตราการสะสมเกิดจากการรองรับของเรือนยอดพืช
- 2) การสะสมในระบบนิเวศ ในรูปของอินทรีย์สารเชิงซ้อน
- 3) การเคลื่อนตัวของโลหะเฉพาะชนิด
- 4) ความเป็นพิษต่อสิ่งมีชีวิตอื่นๆ เช่น จุลินทรีย์ในดิน ต้นไม้ และสัตว์ป่าอื่นๆ

## กระบวนการทางสรีรวิทยาที่เกี่ยวข้องกับการเติบโต (Physiological process in tree growth)

### 1. การสังเคราะห์แสง (Photosynthesis)

การสังเคราะห์แสง (Photosynthesis) เป็นกระบวนการสร้างอาหารของต้นไม้ โดยส่วนของต้นไม้ที่มีสีเขียว คือ ใบจะดูดซับเอาพลังงานแสงมาเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมี และสร้างอาหารจากโมเลกุลของคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ ได้เป็นคาร์โบไฮเดรต คือ น้ำตาล และแป้ง แล้วปลดปล่อยก๊าซออกซิเจนออกมา ซึ่งสรุปปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงได้ดังนี้



อาหารที่สร้างขึ้นได้นี้ เป็นแหล่งพลังงานที่สำคัญในกระบวนการเติบโตและพัฒนาของต้นไม้ รวมทั้งเป็นแหล่งพลังงานที่สำคัญของสิ่งมีชีวิตอื่นๆ ในระบบนิเวศ ซึ่งไม่สามารถสังเคราะห์อาหารเองได้

ต้นไม้สามารถสังเคราะห์แสงได้เนื่องจากมีรงควัตถุ (Pigment) ประเภทคลอโรฟิลล์ (Chlorophyll) ซึ่งอยู่ในคลอโรพลาสต์ (Chloroplast) ทำหน้าที่ในการดูดแสงและกระตุ้นให้เกิดปฏิกิริยาแสงในกระบวนการสังเคราะห์แสง คลอโรฟิลล์เป็นรงควัตถุที่มีสีเขียว ซึ่งจะดูดแสงสีน้ำเงิน และแสงสีแดง พบมากในใบ มีหลายชนิด ได้แก่ คลอโรฟิลล์ เอ บี ซี และดี เป็นต้น คลอโรฟิลล์แต่ละชนิดจะมีโครงสร้างและคุณสมบัติที่แตกต่างกัน ทำให้ความสามารถในการดูดแสงในช่วงคลื่นต่างๆ ของคลอโรฟิลล์แต่ละชนิดแตกต่างกันด้วย โดยคลอโรฟิลล์เอ (Chlorophyll A) ดูดแสงได้ดีที่สุดที่ความยาวคลื่น 680 และ 760 นาโนเมตร (nm) คลอโรฟิลล์บี (Chlorophyll B) ดูดแสงได้ดีในหลายช่วงความยาวคลื่น ได้แก่ 480, 640 และ 650 นาโนเมตร ส่วนคลอโรฟิลล์ซี (Chlorophyll C) ดูดแสงได้ดีที่สุดที่ความยาวคลื่น 645 นาโนเมตร

#### 1.1 กระบวนการสังเคราะห์แสง (Photosynthesis process)

กระบวนการสังเคราะห์แสงเป็นกระบวนการที่ซับซ้อน ประกอบด้วยหลายขั้นตอนที่เกิดขึ้นอย่างต่อเนื่องกัน โดยกระบวนการเหล่านี้จะเกิดขึ้นที่คลอโรพลาสต์ ซึ่งถือว่าเป็นศูนย์กลางของการสังเคราะห์แสงอันประกอบด้วยกระบวนการที่สำคัญดังนี้

1.1.1 กระบวนการแพร่ (Diffusion process) เป็นกระบวนการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ( $\text{CO}_2$ ) และออกซิเจน ( $\text{O}_2$ ) ระหว่างคลอโรพลาสต์ และอากาศภายนอก กระบวนการนี้จะถูกจำกัดโดยปัจจัยภายในและภายนอก การแลกเปลี่ยนก๊าซในขณะที่มีการสังเคราะห์แสงนั้น คลอโรพลาสต์จะใช้ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ แล้วปล่อยก๊าซออกซิเจนออกมา ซึ่งตรงกันข้ามกับกระบวนการหายใจที่เซลล์จะใช้ก๊าซออกซิเจน แล้วปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ออกมา

1.1.2 กระบวนการทางแสง – เคมี (Photochemical process or Energy conversion) เป็นกระบวนการที่คลอโรพลาสต์ดูดแสงมาสังเคราะห์ ซึ่งปริมาณของแสงที่นำมาใช้ขึ้นกับความเข้มข้นของคลอโรฟิลล์ หรือความว่องไวของรงควัตถุ (Pigment) ปกติแล้วความเข้มของแสงจะเป็นตัวจำกัดของกระบวนการแสง-เคมี พืชที่ขาดคลอโรฟิลล์จะมีสีเขียวซีด (Chlorosis) และมีอัตราการสังเคราะห์แสงต่ำ กระบวนการสังเคราะห์แสงประกอบด้วยรงควัตถุ (Pigment) 2 ระบบ คือ

1) ระบบแสง 1 (Photosystem I) ซึ่งอัตราส่วนของคลอโรฟิลล์จะแตกต่างกันไปตามลักษณะทางโครงสร้าง ตัวอย่างเช่น ส่วนที่ไม่มีความสำคัญในการสังเคราะห์แสง ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ : คลอโรฟิลล์บี มีค่าตั้งแต่ 6 : 1 ถึงมากกว่า 10 : 1 ส่วนที่เป็นศูนย์กลางของปฏิกิริยาจะสลับซับซ้อนมาก คลอโรฟิลล์เอที่มีโปรตีนสลับซับซ้อนนี้จะดูดแสงที่จุดสูงสุด 700 นาโนเมตร ระบบนี้จึงมีชื่อเรียกอีกอย่างหนึ่งว่า Pigment 700 ( $\text{P}_{700}$ ) เมื่อคำนวณอัตราส่วนคลอโรฟิลล์ทั้งหมดของ Pigment 700 แล้วพบว่า ในพืชล้มลุกมีปริมาณคลอโรฟิลล์เอ : คลอโรฟิลล์บี เท่ากับ 300 : 1 ในไม้ใบกว้าง เท่ากับ 400 : 1 และในไม้สนเท่ากับ 600-1,500 : 1 (เจษฎา, 2541)

2) ระบบแสง 2 (Photosystem II) ประกอบด้วยคลอโรฟิลล์บีมากกว่าในระบบแสง 1 คือ จะมีปริมาณคลอโรฟิลล์เอ : คลอโรฟิลล์บีตั้งแต่ 1.2 : 1 ถึง 2 : 1 และจะดูดซับแสงสูงสุดที่ 680 นาโนเมตร ( $\text{P}_{680}$ ) โดยคลอโรฟิลล์เอมีสูตร  $\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_5\text{N}_4\text{Mg}$  และคลอโรฟิลล์บีมีสูตร  $\text{C}_{55}\text{H}_{70}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$

1.1.3 กระบวนการชีวเคมี (Biochemical process) เป็นกระบวนการที่คาร์บอนไดออกไซด์จะถูกเปลี่ยนไปเป็นแป้งและน้ำตาล โดยใช้พลังงานเคมีที่ได้ในกระบวนการแสง-เคมี แต่ไม่ได้ใช้แสงโดยตรง กระบวนการนี้จะมีเอนไซม์เข้ามาเกี่ยวข้อง อุณหภูมิจึงเป็นปัจจัยสำคัญและมีอิทธิพลในกระบวนการนี้ บางครั้งอาจเรียกว่าปฏิกิริยามืด (Dark reaction)

ในช่วงของการเกิดปฏิกิริยามืดซึ่งค่อนข้างสลับซับซ้อนนั้น หากทำการจำแนกตามลักษณะความแตกต่างของกระบวนการสังเคราะห์แสงแล้ว จะสามารถจำแนกประเภทของพืชออกได้เป็น 3 ประเภท ได้แก่

พืชกลุ่มซีสาม ( $\text{C}_3$  species) การสังเคราะห์แสงของพืชในกลุ่มนี้ จะได้ผลผลิตอันดับแรก เป็นกรดฟอสโฟกลีเซอริก (Phosphoglyceric acid, PGA) ซึ่งเป็นสารประกอบที่มีคาร์บอนเป็นองค์ประกอบ 3 ตัว จึงเรียกพืชที่มีการสังเคราะห์แสงในลักษณะนี้ว่าพืชซีสาม โดยมีเอนไซม์ไรบูลอสิฟอสเฟต (Ribulose bis

phosphate, RuBP) เป็นตัวจับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ วัฏจักรของกระบวนการสังเคราะห์แสงนี้เรียกว่า วัฏจักรคัลวิน (Calvin cycle) พืชที่สำคัญในกลุ่มนี้ได้แก่ ต้นไม้ใหญ่เกือบทุกชนิด

พืชกลุ่มซี<sub>4</sub> (C<sub>4</sub> species) การสังเคราะห์แสงของพืชในกลุ่มนี้ จะได้ผลผลิตอันดับแรกเป็นกรดออกซาลิก (Oxalic acid, OAA) มาเลต (Malate) และแอสพาเทต (Aspartate) ซึ่งเป็นสารประกอบที่มีคาร์บอนเป็นองค์ประกอบ 4 ตัว จึงเรียกพืชที่มีการสังเคราะห์แสงในลักษณะนี้ว่าพืชซี<sub>4</sub> มีเอนไซม์ฟอสโฟอินอลไพรูเวต (Phosphoenol pyruvate, PEP) เป็นตัวจับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ โดยมีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ 2 ครั้ง ครั้งแรกเกิดในชั้นมีโซฟิลล์ (Mesophyll) ของใบ และครั้งที่สองเกิดขึ้นที่เซลล์ล้อมรอบท่อลำเลียง (Bundle sheath) ของใบ วัฏจักรของกระบวนการสังเคราะห์แสงนี้เรียกว่า วัฏจักรแฮทช์-สแลค (Hatch-Slack cycle) พืชสำคัญในกลุ่มนี้ได้แก่ พืชตระกูลหญ้าในเขตร้อน ข้าวโพด ข้าวฟ่าง และอ้อย เป็นต้น พืชกลุ่มนี้เป็นพืชที่มีประสิทธิภาพการใช้แสงสูง โดยอัตราการสังเคราะห์แสงจะเพิ่มขึ้นเรื่อยๆ เมื่อความเข้มของแสงเพิ่มขึ้น และจุดอิ่มตัวของพืชซี<sub>4</sub>จะสูงกว่าพืชซี<sub>3</sub>

พืชกลุ่มแคม (Crassulacean Acid Metabolism, CAM) พืชที่ขึ้นอยู่ในที่แห้งแล้ง (Xerophyte) ได้แก่ พืชอวบน้ำ (Succulent) พวกกระบองเพชร อกาเว่ และสับปะรด จะมีกลไกในการสังเคราะห์แสงที่แตกต่างจากพืชในกลุ่มอื่น เนื่องจากมีการปรับตัวเพื่อให้สามารถดำรงชีวิตอยู่ในสภาพที่แห้งแล้ง โดยการปิดปากใบในเวลากลางวันเพื่อลดการสูญเสียน้ำจากการคายน้ำ และจะเปิดปากใบในเวลากลางคืน พืชในกลุ่มนี้จึงต้องทำการดูดก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบในเวลากลางคืนเมื่อปากใบเปิด เกิดการสร้างกรดอินทรีย์ขึ้นจำนวนมาก ได้แก่ กรดออกซาลิก (Oxalic acid) และกรดมาลิก (Malic acid) สะสมอยู่ในส่วนของแวคิวโอล (Vacuole) ในเซลล์พืชเมื่อพืชได้รับแสง กรดมาลิกที่สะสมไว้ในแวคิวโอลจะถูกนำกลับไปยังคลอโรพลาสต์เกิดกระบวนการสังเคราะห์แสงตามวัฏจักรคัลวิน

## 1.2 ปัจจัยที่มีผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์แสง (Factors affecting photosynthesis)

อิทธิพลของสิ่งแวดล้อมมีผลอย่างมากต่อการสังเคราะห์แสง ปัจจัยเหล่านี้จะมีปฏิสัมพันธ์ซึ่งกันและกัน เช่น แสงและคาร์บอนไดออกไซด์ มีผลต่อการสังเคราะห์แสงโดยตรง ส่วนปัจจัยอื่นๆ เช่น น้ำและแร่ธาตุจะมีผลในทางอ้อม ในช่วงของวันปัจจัยทั้งทางตรงและทางอ้อมจะเป็นตัวจำกัดการสังเคราะห์แสง ตัวอย่างเช่น การสังเคราะห์แสงในตอนเช้าจะมีความสัมพันธ์กับแสง แต่ตอนบ่ายการสังเคราะห์แสงจะถูกควบคุมโดยความชื้น โดยเฉพาะความเครียดเนื่องจากน้ำ โดยเฉพาะความเครียดเนื่องจากน้ำ (Water stress) ซึ่งมีผลต่อการปิดเปิดของรูปากใบ และการดูดซึมคาร์บอนไดออกไซด์ นอกจากนี้ฤดูกาลที่เปลี่ยนไปก็จะมีผลกระทบอย่างมาก รวมถึงอุณหภูมิที่มีความแตกต่างกันไปในแต่ละฤดูกาล ปัจจัยสิ่งแวดล้อมต่างๆ ที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสงที่สำคัญมีดังนี้

### 1.2.1 ความเข้มของแสง (Light intensity)

เมื่อความเข้มของแสงสูงขึ้นจะทำให้พืชมีอัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้น จนกระทั่งถึงจุดที่อัตราการสังเคราะห์แสงเท่ากับอัตราการหายใจ จุดนี้เรียกว่า จุดร่วมการทดแทนของแสง (Light compensation point) ซึ่งเป็นจุดที่ใบของพืชจะดูดเอาก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เพื่อใช้ในการสังเคราะห์แสงและปลดปล่อยก๊าซ

คาร์บอนไดออกไซด์ในกระบวนการหายใจเท่ากัน ในพืชแต่ละชนิดจะมีจุดร่วมการทดแทนของแสงแตกต่างกัน ไปขึ้นอยู่กับ ลักษณะทางพันธุกรรม แบบของใบ (ใบที่อยู่ในที่ร่ม จะมีค่าจุดร่วมของการทดแทนของแสงต่ำกว่าใบที่อยู่ในที่รับแสง) อายุของใบ (ใบอ่อนจะมีค่าจุดร่วมของการทดแทนของแสงสูงกว่าใบแก่) ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ และอุณหภูมิ (เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น การหายใจจะมีมากขึ้นและรวดเร็วกว่าการสังเคราะห์แสง จุดร่วมของการทดแทนของแสงจะเพิ่มสูงขึ้นเมื่ออุณหภูมิมากกว่า 35 °C)

ตามเรื่อนยอดของต้นไม้ ความเข้มของแสงจะมีความแตกต่างกันอย่างมาก การสังเคราะห์แสงจะลดลงอย่างรวดเร็วตามความลึกเข้าไปในเรื่อนยอด อย่างไรก็ตามจะมีความแตกต่างกันออกไปตามชนิดของพันธุ์ไม้ รูปร่างลักษณะเรื่อนยอด และความหนาแน่นของใบ เช่น ไม้ในตระกูลสน ภายในเรื่อนยอดจะมีการบดบังมากกว่าไม้ใบกว้างที่ไม่มีกิ่งก้านมาก

ประสิทธิภาพของการสังเคราะห์แสง แตกต่างกันไปตามความสูงของเรื่อนยอด ความมากน้อยของใบ การบดบัง โดยกิ่งล่าง ๆ จะถูกบดบังมาก ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงจะไม่ดี การสังเคราะห์แสงจะลดลงจากเรื่อนยอดสู่ฐานของเรื่อนยอด และการสังเคราะห์แสงจะสูงสุดทางกิ่งก้านของใบด้านทิศใต้

ใบที่อยู่ในที่ร่มนาน ๆ จะมีการพัฒนาตัวเองให้ทนร่ม และปรับตัวให้มีการสังเคราะห์แสงในที่ที่มีความเข้มของแสงต่ำ ใบของไม้เหล่านี้เมื่อปรับตัวให้มีความทนร่ม (Shade tolerance) แล้ว จะมีความสามารถสังเคราะห์แสงได้สูงกว่าใบที่รับแสงเต็มที่เสียอีก โดยทั่วไป ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของใบมีความสำคัญมากในการสร้างความแตกต่างของใบในที่แจ้งและที่ร่ม ใบในที่แจ้ง (Sun leaf) โดยทั่วไปจะเล็กและหนา และมีปริมาณคลอโรฟิลล์ต่อหน่วยของพื้นที่ใบสูงกว่าใบในที่ร่ม (Shade leaf) และมีความต้านทานของปากใบ (Stomatal resistance) และความต้านทานของเซลล์ชั้นมีโซฟิลล์ (Mesophyll resistance) ต่ำกว่า ดังนั้นการแพร่กระจายเข้าไปของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะมีมากกว่า เป็นผลให้ใบในที่แจ้งมีการสังเคราะห์แสงสูงกว่าต่อหน่วยของพื้นที่ใบ และมีจุดอิ่มตัวของแสง (Light saturated point) สูงกว่าใบในที่ร่ม

ทางด้านชีวเคมี (Biochemistry) พบว่าใบในที่แจ้งมีปริมาณของเอนไซม์ที่ใช้ในการสังเคราะห์คาร์บอน (Carboxylation) มากกว่า และมีอิเล็กตรอนที่เป็นตัวนำ (Carrier) ต่อหน่วยพื้นที่ใบมากกว่าใบในที่ร่ม

### 1.2.2 อุณหภูมิ (Temperature)

อิทธิพลของอุณหภูมิที่มีต่อการสังเคราะห์แสงนั้น มีความสำคัญพอ ๆ กับอิทธิพลของแสง กระบวนการดูดซับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะไม่ดีถ้ามีอุณหภูมิสูง ซึ่งเป็นผลโดยตรงต่อการสังเคราะห์แสง และกิจกรรมของเอนไซม์ต่างๆ สำหรับอิทธิพลทางอ้อมจะเกิดอัตราการเปลี่ยนแปลงการหายใจในที่มืด (Dark respiration) และการเป็นตัวนำก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของปากใบ ในขณะที่อุณหภูมิสูง การคายน้ำ (Transpiration) จะเพิ่มขึ้น เป็นผลให้เกิดการขาดน้ำ (Water deficits) ปากใบจะปิดทำให้จำนวนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่เข้าสู่คลอโรพลาสต์ลดลง

การสังเคราะห์แสงของต้นไม้จะมีช่วงอุณหภูมิที่กว้างมาก จากเหนือจุดเยือกแข็ง (Freezing point) ถึงมากกว่า 40 °C ช่วงจำเพาะของอุณหภูมินี้ขึ้นอยู่กับอายุ ถิ่นกำเนิด และฤดูกาล พรรณไม้ในเขตอบอุ่น

การสังเคราะห์แสงจะเพิ่มขึ้นจากเหนือจุดเยือกแข็งจนกระทั่งมีการสังเคราะห์แสงสูงสุด ช่วง 15-25 °C ซึ่งแล้วแต่ชนิดไม้ ส่วนพรรณไม้ในเขตร้อน จะมีการสังเคราะห์แสงสูงสุดเหนือ 25 °C ขึ้นไป อิทธิพลของอุณหภูมิต่อการสังเคราะห์แสงโดยทั่วไป จะเปลี่ยนแปลงไปตามความเข้มของแสง ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำ

### 1.2.3 ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO<sub>2</sub>)

การสังเคราะห์แสงนอกจากจะถูกจำกัดโดยแสงสว่างแล้ว ยังถูกจำกัดโดยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์อีกด้วย ถ้าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ (CO<sub>2</sub>) เพิ่มขึ้นจากระดับปกติที่มีในอากาศ อัตราการสังเคราะห์แสงจะเพิ่มสูงขึ้นตามไปด้วยจนถึงระดับหนึ่ง ถึงแม้ว่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์จะสูงขึ้นแต่อัตราการสังเคราะห์แสงไม่ได้สูงขึ้นตามไปด้วย และถ้าหากว่าพืชได้รับคาร์บอนไดออกไซด์ที่มีความเข้มข้นสูงกว่าระดับนั้นเป็นเวลานาน ๆ จะมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดต่ำลงได้

ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์แสงมากน้อยแค่ไหน ขึ้นอยู่กับปัจจัยอื่นด้วย เช่น ความเข้มข้นสูงขึ้น แต่ความเข้มของแสงน้อย และอุณหภูมิของอากาศก็ต่ำ กรณีเช่นนี้ อัตราการสังเคราะห์แสงจะลดต่ำลงตามไปด้วย ในทางตรงกันข้ามถ้าคาร์บอนไดออกไซด์มีความเข้มข้นสูงขึ้น ความเข้มของแสงและอุณหภูมิของอากาศก็เพิ่มขึ้น กรณีเช่นนี้อัตราการสังเคราะห์แสงก็จะสูงขึ้นตามไปด้วย นักชีววิทยาจึงมักเลี้ยงพืชบางชนิดไว้ในเรือนกระจกที่แสงผ่านเข้าได้มาก ๆ แล้วให้ คาร์บอนไดออกไซด์มากขึ้นเป็นพิเศษ ซึ่งผลทำให้พืชมีกระบวนการสังเคราะห์แสงเพิ่มมากขึ้น อาหารเกิดมากขึ้น จึงเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว

โดยปกติในช่วงแต่ละวันนั้น ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะสูงในตอนเช้า แล้วค่อย ๆ ลดลงจนถึงตอนเที่ยง หลังจากนั้นจะเพิ่มขึ้นอีกในบ่ายหรือตอนเย็น เนื่องจากในตอนเช้ามีแสงสว่างน้อย การสังเคราะห์แสงต่ำจึงมีการหายใจมาก ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จึงมีมากในช่วงนี้ เมื่อความเข้มของแสงเพิ่มมากขึ้น การสังเคราะห์แสงก็จะเพิ่มขึ้น ดังนั้นหลังจากช่วงเช้าปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จึงลดลง แต่ในช่วงตอนบ่ายความหนาแน่นของอากาศน้อยลง ทำให้ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ลดลง ประกอบกับสภาวะขาดความชื้น การสังเคราะห์แสงจึงมีน้อยลงขณะที่การหายใจจะมีมากขึ้น ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จึงเพิ่มขึ้นอีกในตอนเย็น

### 1.2.4 ปริมาณความชื้น (Water supply)

ความชื้นมีความสำคัญมากต่อการสังเคราะห์แสง ถ้าใบขาดน้ำการสังเคราะห์แสงจะลดลง ดินที่ขาดความชื้นจะมีผลทำให้ใบเกิดการขาดน้ำ การขาดน้ำนอกจากจะยับยั้งการสังเคราะห์แสงแล้วยังลดพื้นที่ใบ ปากใบจะปิด เซลล์โปรโตพลาสต์ (Protoplast) จะขาดสารประกอบของน้ำ ผลของความแห้งแล้งมีผลทำให้การสังเคราะห์แสงลดลงเนื่องจากการขยายตัวของพื้นที่ผิวใบลดลง และใบเจริญเติบโตไม่เต็มที่ ทำให้มวลชีวภาพลดลง

### 1.2.5 ธาตุอาหาร (Nutrient)

ธาตุอาหารมีความสำคัญมากทั้งทางตรงและทางอ้อมต่อการสังเคราะห์แสง ถ้าขาดธาตุที่สำคัญ การสังเคราะห์แสงของคลอโรฟิลล์จะลดลง ต่อไปโครงสร้างของใบจะเปลี่ยนไป พื้นที่ใบจะลดลง

และจะมีผลต่อเนื่องถึงกระบวนการทางเอนไซม์ และกระบวนการภายในอื่น ๆ บางครั้งสามารถสังเกตได้จากลักษณะภายนอก เช่น ใบซีด และใบเปลี่ยนสีไป

ธาตุอาหารหลัก (Macronutrients) จะช่วยให้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงขึ้น ไนโตรเจนมีอิทธิพลอย่างมากต่อการสังเคราะห์ของคลอโรฟิลล์ และโปรตีน ซึ่งตอบสนองโดยตรงต่อขนาดของใบ และปากใบ ฟอสฟอรัส มีผลต่อระบบการเคลื่อนย้ายพลังงานของ ADP – ATP (Adenosine diphosphate – Adenosine triphosphate) ส่วนโปแตสเซียมก็มีผลเช่นเดียวกันกับฟอสฟอรัส คือมีผลต่อการเคลื่อนย้ายพลังงาน นอกจากนี้ยังมีผลต่อการเปิดปิดของปากใบด้วย

ธาตุอาหารรอง (Micronutrients) แม้ว่าพืชต้องการในปริมาณน้อยแต่พืชก็ขาดไม่ได้ เนื่องจากมีผลต่อการสังเคราะห์แสงเช่นกัน

### 1.2.5 มลพิษทางอากาศ (Air pollution)

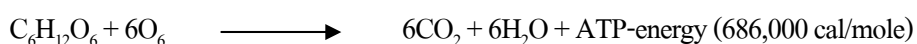
ในบรรยากาศมีสิ่งสกปรกและสารพิษมากมายที่มาจากยาฆ่าเชื้อโรค รา และแมลง ซึ่งสารเหล่านี้เป็นตัวการยับยั้งการสังเคราะห์แสง เช่น ไปอุดปากใบทำให้การดูดซับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์น้อยลง ไปเคลือบใบทำให้แสงสว่างส่องผ่านไม่ได้ ทำให้ความร้อนในตัวใบไม่สม่ำเสมอขาดความสมดุลของความร้อน ทำให้กระบวนการเมตาบอลิซึมเปลี่ยนไป เป็นสาเหตุทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางกายวิภาค และทำให้ยากแก่การรวมประสานกับกระบวนการอื่น ๆ เป็นต้น

สารพิษที่ลดการสังเคราะห์แสง เช่น SO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, Fluorides peroxyacyl nitrates, Oxides of nitrogen ยาฆ่าแมลง เชื้อรา และหญ้า เป็นต้น

## 2. การหายใจ (Respiration)

การหายใจเป็นการสันดาปอาหารของสิ่งมีชีวิต เพื่อให้ได้พลังงานออกมา พลังงานที่ได้จะอยู่ในรูปของพลังงานเคมีอยู่ในโมเลกุลของเซลล์ บางส่วนของพลังงานถูกปลดปล่อยออกมาตามโพรโตพลาสต์ (Protoplast) บางส่วนใช้ในกระบวนการสังเคราะห์เพื่อการเจริญเติบโต บางส่วนใช้ในการเคลื่อนย้ายสสาร บางส่วนใช้ในกระบวนการทางกายภาพ

การหายใจเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่องในทุก ๆ เซลล์ของพืช แต่จะต่ำมากในโครงสร้างที่ไม่ว่องไว เช่น เมล็ดที่งัน และจะสูงมากในส่วนที่กำลังเจริญเติบโต การหายใจที่เกิดขึ้นในต้นไม้ส่วนมากเป็นการหายใจแบบใช้ออกซิเจน (Aerobic respiration) ซึ่งนอกจากจะให้พลังงานจำนวนมากแล้ว ยังปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ รวมทั้งสารตัวกลางชนิดต่าง ๆ อีกด้วย ซึ่งมีสมการดังนี้



คาร์โบไฮเดรตจะถูกใช้ไป แล้วแต่ชนิดพืชและสภาวะการณ นักวิทยาศาสตร์บางท่านพบว่า คาร์โบไฮเดรตถูกใช้ในการหายใจ 18% ใช้ในการเจริญเติบโต 45% และใช้ในการสร้างผล 35% ปกติการหายใจของพืชในเขตร้อนจะมากกว่าในเขตอบอุ่น

### 3. การคายน้ำ (Transpiration)

สำหรับพืชทุกชนิดโดยทั่วไป น้ำที่พืชดูดขึ้นมาใช้ไปในกระบวนการเมตาบอลิซึมไม่ถึง 1% ส่วนใหญ่น้ำระเหยออกจากส่วนที่อยู่เหนือดิน โดยการแพร่ในรูปของไอน้ำสู่บรรยากาศรอบ ๆ เรียกกระบวนการนี้ว่าการคายน้ำ (Transpiration) ถ้าเป็นการแพร่ผ่านปากใบเรียกว่า Stomatal transpiration นอกจากนี้ อาจมีการแพร่ของไอน้ำผ่านทางช่องเปิดขนาดเล็กตามผิวลำต้น หรือกิ่ง หรือเลนติเซล (Lenticel) เรียกว่า Lenticular transpiration และที่แพร่ผ่านทางคิวติเคิลเรียกว่า Cuticular transpiration

การคายน้ำนั้นจะช่วยลดอุณหภูมิของใบ พืชจึงไม่ได้รับอันตรายเพราะความร้อนจากแสงอาทิตย์ และอุณหภูมิก็คจะอยู่ในระดับที่ทำให้กระบวนการทางสรีรวิทยาเกิดขึ้นได้อย่างมีประสิทธิภาพ นอกจากนี้การคายน้ำยังทำให้พืชได้รับแร่ธาตุต่างๆ จากดิน ทั้งนี้เพราะการคายน้ำก่อให้เกิดแรงดึงจากการคายน้ำ ทำให้เกิดการลำเลียงน้ำและแร่ธาตุต่างๆ ขึ้นสู่ส่วนบนของลำต้นได้รวดเร็วยิ่งขึ้น

#### 3.1 กระบวนการคายน้ำของพืช

พืชคายน้ำโดยการแพร่ของไอน้ำจากช่องว่างที่อยู่ใต้ปากใบ ปกติช่องนี้จะเป็ยกขึ้นอยู่ตลอดเวลา ดังนั้นค่าพลังงานศักย์ของน้ำ (Water potential) ของช่องว่างใต้ปากใบนี้ จึงมักมีค่าสูงกว่าพลังงานศักย์ของน้ำของอากาศภายนอก โดยเฉพาะอย่างยิ่งในวันที่อากาศร้อน ความชื้นในบรรยากาศต่ำ น้ำจะระเหยออกจากปากใบสู่ภายนอก ภายหลังการคายน้ำของพืช พลังงานศักย์ของน้ำของไอน้ำภายในช่องว่างใต้ปากใบจะลดลง น้ำจากผนังเซลล์ข้างเคียงที่มีพลังงานศักย์ของน้ำสูงกว่าจะแพร่เข้ามาแทนที่ โดยหลักการเช่นเดียวกัน ผนังเซลล์จะไปดึงน้ำจากภายในเซลล์ การสูญเสียไอน้ำภายในเซลล์ทำให้ค่าพลังงานศักย์ของน้ำภายในเซลล์ลดลง น้ำจากเซลล์ข้างเคียงจะเกิดการออสโมซิส (Osmosis) เข้าไปแทนที่ กระบวนการดังกล่าวนี้จะเกิดต่อเนื่องไปเรื่อยๆ จนถึงท่อน้ำของใบ จากโมเลกุลของน้ำในใบดึงโมเลกุลของน้ำในดินและราก จนในที่สุดรากจะไปดึงน้ำจากดิน (สมบุญ, 2548)

#### 3.2 ปัจจัยที่มีผลต่อการคายน้ำ

ปัจจัยที่มีผลต่อการคายน้ำสามารถแบ่งได้เป็น 2 ประเภท คือ ปัจจัยที่เกี่ยวกับสภาพแวดล้อม ได้แก่ ความชื้นในอากาศ อุณหภูมิ แสง คาร์บอนไดออกไซด์ ลม และปริมาณน้ำในดิน เป็นต้น ปัจจัยเหล่านี้มักมีการเปลี่ยนแปลงอยู่ตลอดเวลา และผันแปรในรอบวัน ซึ่งจะส่งผลกระทบต่ออัตราการคายน้ำของพืช ส่วนปัจจัยที่สำคัญอีกประเภทหนึ่งคือ ปัจจัยที่เกี่ยวกับพืชโดยตรง ได้แก่ ชนิดของพืช ลักษณะและโครงสร้างของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งลักษณะของใบ ปริมาณและตำแหน่งของปากใบ เป็นต้น

##### 3.2.1 ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับสภาพแวดล้อม

ความชื้น (Moisture) ความชื้นในบรรยากาศที่สูงอัตราการคายน้ำจะเกิดขึ้นน้อย แต่ถ้าความชื้นในบรรยากาศต่ำและอุณหภูมิสูง การคายน้ำจะเกิดมาก ในบรรยากาศขณะที่อุณหภูมิคงที่ ความดันไอน้ำจะผันแปรโดยตรงกับความชื้นสัมพัทธ์ (Relative humidity) ในอากาศ โดยปกติภายในใบจะอึดตัวด้วยไอน้ำเกือบตลอดเวลา ค่าความชื้นสัมพัทธ์ของช่องใต้ปากใบมีค่าประมาณหรือใกล้เคียง 100 % จึงทำให้ความดันไอน้ำในใบค่อนข้างสูงและสูงกว่าบรรยากาศภายนอก ในขณะที่อุณหภูมิภายนอกและภายในใบมีค่าเท่ากัน ถ้าความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศภายนอกลดต่ำลง ความต่างระดับของความดันไอ (Vapor pressure gradient) ระหว่างอากาศและภายในใบมีมาก มีผลทำให้การคายน้ำของพืชเกิดขึ้นมากด้วย

อุณหภูมิ (Temperature) อุณหภูมิสูงทำให้อัตราการคายน้ำเพิ่มขึ้น เพราะอุณหภูมิสูงทำให้น้ำจากเซลล์ภายในใบระเหยออกจากผนังเซลล์สู่ช่องว่างใต้ปากใบสูงขึ้น มีผลทำให้ความดันไอกภายในช่องว่างใต้ปากใบนั้นสูงขึ้นด้วย การแพร่ของน้ำจากข้างในใบออกสู่อากาศจะเกิดขึ้นได้ นอกจากนี้อุณหภูมียังเกี่ยวข้องกับการปิดเปิดของปากใบ พืชบางชนิดปากใบจะเปิดได้ดีที่อุณหภูมิ 25-35 °C ถ้าอุณหภูมิสูงกว่านี้ปากใบจะปิด และถ้าอุณหภูมิต่ำ เช่น อุณหภูมิใกล้จุดเยือกแข็ง ปากใบจะปิดหมด ซึ่งมีผลทำให้การคายน้ำของพืชลดลง

แสง (Light) แสงมีผลต่อการเพิ่มอุณหภูมิของพืชและสิ่งแวดล้อมจึงเกี่ยวข้องกับการคายน้ำโดยตรง นอกจากนี้แสงมีผลต่อการควบคุมการปิดเปิดของปากใบ เมื่อเกิดการการสังเคราะห์แสงขึ้นในเซลล์คุมพืชจะดึงคาร์บอนไดออกไซด์ในเซลล์คุมไปใช้ในการสังเคราะห์แสง ทำให้ปากใบเปิด การสังเคราะห์แสงทำให้น้ำตาลในเซลล์คุมเพิ่มขึ้น เกิดการแลกเปลี่ยนโปแตสเซียมไอออนและไฮโดรเจนไอออนระหว่างเซลล์คุมและเซลล์ผิวข้างเคียง จากปฏิกิริยาแสงทำให้ได้พลังงาน (ATP) ใช้ในการปั๊มโปแตสเซียมไอออนเข้าสู่เซลล์คุม มีผลต่อการปิดเปิดของปากใบ

ลม (Wind) ลมที่พัดผ่านใบไม้จะช่วยพัดพาไอน้ำที่ระเหยออกจากใบและอยู่บริเวณรอบๆ ใบ ให้พ้นจากผิวใบ ทำให้อุณหภูมิบริเวณนั้นลดลงหรือมีอากาศแห้งเข้ามาแทนที่ มีผลทำให้ความต่างระดับระหว่างความดันไอน้ำในพืชกับบรรยากาศมีค่าสูง พืชมีการคายน้ำเพิ่มขึ้น แต่ถ้าลมแรงมากเกินไป น้ำในเซลล์คุมจะระเหยออกไปมาก ปากใบจะปิด อาจทำให้อัตราการคายน้ำลดลงได้

คาร์บอนไดออกไซด์ (CO<sub>2</sub>) ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบมีผลต่อการปิดเปิดของปากใบ ในเวลากลางวันที่พืชสังเคราะห์แสง พืชจะดึงคาร์บอนไดออกไซด์ไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสง ฉะนั้นปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในเซลล์คุมจะลดต่ำลงทำให้ปากใบเปิด ตรงข้ามกับเวลากลางคืนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะสะสมที่เซลล์คุมในปริมาณสูง ทำให้ปากใบปิดซึ่งมีผลต่อการคายน้ำของพืช

### 3.2.2 ปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับพืช

ชนิดและโครงสร้างของพืช พืชที่สามารถทนต่อสภาพแห้งแล้งได้ดีในกลุ่มซีโรไฟต์ (Xerophyte) มีการปรับตัวให้มีประสิทธิภาพในการดูดน้ำ ได้แก่ การมีรากยาวหยั่งลึกลงในดิน ลำต้นและใบอวบน้ำเพื่อสะสมน้ำ มีโครงสร้างพิเศษช่วยลดการคายน้ำ เช่น มีปากใบแบบฝังลึกเข้าไปในผิวใบ (Sunken stomata)



หรือมีขนภายในปากใบ ผิวใบปกคลุมด้วยคิวติเคิล (Cuticle) หนา ปากใบส่วนใหญ่มีการกระจายตัวอยู่ทางด้านล่างของใบ พืชบางชนิดจะลดรูปใบให้มีขนาดเล็กเพื่อลดพื้นที่ผิวในการคายน้ำ

#### 4. กระบวนการเมตาบอลิซึม (Metabolism)

เมตาบอลิซึม (Metabolism) เป็นการเปลี่ยนแปลงทางเคมีต่างๆ ที่เกิดขึ้นในสิ่งมีชีวิต กระบวนการเหล่านี้จำเป็นต่อการเจริญเติบโตและการพัฒนาการของสิ่งมีชีวิตต่างๆ รวมทั้งต้นไม้ด้วย โดยปกติกระบวนการเมตาบอลิซึมที่เกิดขึ้นในต้นไม้สามารถแบ่งออกได้เป็น 2 กระบวนการหลัก คือ

##### 4.1 อานาบอลิซึม (Anabolism)

อานาบอลิซึม หรือกระบวนการสร้าง คือกระบวนการเปลี่ยนแปลงทางเคมีที่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงของสารที่มีโมเลกุลขนาดเล็กหรือสารอนินทรีย์ เช่น ไนโตรเจน ออกซิเจน ฟอสฟอรัส น้ำ และคาร์บอนไดออกไซด์ ไปเป็นสารอินทรีย์ที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่ และมีโครงสร้างสลับซับซ้อน เช่น โปรตีน คาร์โบไฮเดรต และไขมัน ซึ่งกระบวนการสังเคราะห์แสงถือเป็นเมตาบอลิซึมประเภทแอนาบอลิซึม

##### 4.2 คาตาบอลิซึม (Catabolism)

คาตาบอลิซึม หรือกระบวนการย่อยสลาย คือ กระบวนการเปลี่ยนแปลงทางเคมีที่เกี่ยวข้องกับการย่อยสลายสารที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่ให้มีขนาดเล็กลง พร้อมทั้งปลดปล่อยพลังงานเพื่อนำไปใช้ในการเติบโตต่อไป กระบวนการหายใจถือเป็นเมตาบอลิซึมประเภทแคตาบอลิซึม

กระบวนการเมตาบอลิซึมของต้นไม้ไม่ว่าจะเป็นอานาบอลิซึม หรือคาตาบอลิซึมจะถูกควบคุมโดยกิจกรรมของสารประเภทหนึ่งที่เรียกว่าเอนไซม์ (Enzyme) ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา (Catalyst) และช่วยลดพลังงานในการเกิดปฏิกิริยา ทำให้ปฏิกิริยาสามารถเกิดขึ้นได้ในสภาพอุณหภูมิปกติ เอนไซม์เป็นสารประกอบประเภทโปรตีน มีปฏิกิริยาที่มีความเฉพาะเจาะจง ในสิ่งมีชีวิตจึงประกอบด้วยเอนไซม์จำนวนหลายร้อยชนิด แต่ละชนิดจะมีความแตกต่างกันที่ตำแหน่งของกรดอะมิโน (Amino acid) มีหน้าที่และตำแหน่งที่อยู่แตกต่างกัน เช่น ออกซิเดส (Oxidase) เพอร์ออกซิเดส (Peroxidase) และฟอสฟาเตส (Phosphatase) เป็นต้น การเรียกชื่อเอนไซม์จะเรียกโดยการเติม -เอส (-ase) ลงท้ายชื่อสารที่ถูกเร่งโดยเอนไซม์นั้นๆ

### การหมุนเวียนธาตุอาหารในระบบนิเวศ (Nutrients cycle in ecosystem)

#### 1. บทบาทของธาตุอาหารในระบบนิเวศ

ธาตุอาหารมีความจำเป็นต่อการเจริญเติบโต และมีความสำคัญต่อหน้าที่ทางสรีระของพืชหลายอย่าง (Mayer and Anderson, 1952 อ้างโดย พงษ์ศักดิ์, 2551) โดยมีบทบาทในสิ่งต่อไปนี้

- 1) เป็นองค์ประกอบของเนื้อเยื่อของพืช (ดังเช่น แคลเซียมที่ผนังเซลล์ ไนโตรเจน และกำมะถันในโปรตีน แมกนีเซียมในคลอโรฟิลล์)
- 2) เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา (Catalysts) เช่น เหล็ก แมงกานีส ทองแดง และสังกะสี เป็นตัวเร่งเอนไซม์
- 3) เป็นบัฟเฟอร์ (เช่น ระบบบัฟเฟอร์ของฟอสเฟต)

4) เป็นตัวควบคุมความสามารถซึมผ่านได้ (Permeability) เช่น Monovalentions เป็นต้น จะเพิ่มความสามารถซึมผ่านได้ของผนังเซลล์และแคลเซียมกับ Divalentions อื่นๆ จะลดความสามารถซึมผ่านได้ของผนังเซลล์ เป็นต้น

5) เป็นตัวสนับสนุนการเคลื่อนย้ายเข้าออกของสารละลาย (Osmotic regulator)

6) เป็นตัวขัดขวางปฏิกิริยาของธาตุอื่น

7) เป็นพิษ (ดังเช่น อลูมิเนียมและปรอทเป็นพิษ และธาตุอาหารรองชนิดเป็นพิษถ้ามีอยู่ในปริมาณมากเกินไป)

ต้นไม้ขาดธาตุอาหารหลักที่สำคัญจะแสดงอาการต่างๆ ในแต่ละธาตุอาหารหลักดังนี้

(1) การขาดธาตุไนโตรเจนในต้นไม้จะมีความสัมพันธ์กันกับการลดการเจริญเติบโตของลำต้นไม้ ใบใบก็จะพบว่ามีสีเขียวอย่างสม่ำเสมอ เรียกว่า โรคใบเหลือง (Chlorosis) จะเกิดมากขึ้น ทำให้ใบร่วงก่อนฤดูกาล

(2) การขาดธาตุฟอสฟอรัสมักจะเกิดขึ้นเสมอในพวก Gymnosperm ที่ยังเล็กอยู่ เนื่องมาจากผลของการสร้าง Anthocyanin ต้นไม้ที่ขาดธาตุนี้จึงมักมีใบสีม่วงซึ่งในที่สุดจะเหี่ยวเฉาไป (Hobbs, 1944 อ้างโดย พงษ์ศักดิ์, 2551)

(3) การขาดธาตุโปแตสเซียม ซึ่งจะเกิดกับไม้ผลจะทำให้ใบแก่เกิดการไหม้เกรียมในบริเวณขอบใบ และจะลดความยาวของลำต้นและลดขนาดของใบ สีของขอบใบที่ไหม้เกรียมไปนั้นจะแตกต่างกันไปโดยจะมีตั้งแต่สีน้ำตาล

(4) อาการขาดแมกนีเซียม ทำให้เกิดโรคใบเหลือง โดยพบในเนื้อเยื่อที่แก่เต็มที่แล้วก่อนแต่ไม่เสมอไป

(5) อาการขาดธาตุแคลเซียม ในไม้ใบกว้างทำให้ลำต้นส่วนปลายตายแห้ง (Dieback) และใบเป็นจุดและไหม้เกรียมเป็นสีน้ำตาลบริเวณปลายยอดมักจะสั้นแข็งและตายแห้งไป อาการขาดแคลเซียมในไม้พวก Gymnosperm จะมีสีเหลือง และปลายใบเป็นสีน้ำตาลเหลือง

(6) อาการขาดธาตุเหล็ก เกิดกับใบอ่อนที่ปลายยอดของลำต้นในลักษณะของโรคใบสีเหลืองที่บริเวณแผ่นใบ ที่อยู่ในระหว่างเส้นใบ

(7) อาการขาดธาตุแมงกานีส พบเสมอในไม้ผล และไม้ที่ขึ้นในร่มการขาดแมงกานีสจะทำให้ใบเปลี่ยนเป็นสีเหลืองในลักษณะกึ่งกลางระหว่างการขาดแมงกานีสจะไม่พบในใบอ่อนที่สุด ในส่วนที่เป็นเส้นใบเล็กๆ และจะไม่ทำให้แผ่นใบที่มีอยู่ระหว่างเส้นใบเปลี่ยนไปเป็นสีเหลือง

(8) อาการขาดธาตุทองแดง ทำให้หยุดการเจริญของลำต้นในตอนแรก และเกิดการร่วงหล่นของใบและปลายลำต้นตายแห้ง

(9) อาการขาดธาตุสังกะสี ไม่พบบ่อยนักในไม้ผลหรือไม้ป่าประเภทใบกว้าง อาการขาดสังกะสีที่เห็นได้ชัดที่สุดคือ ใบอ่อนที่ปลายยอดของลำต้นจะเปลี่ยนไปเป็นสีเหลือง ใบแก่ร่วง ปล้องมีขนาดสั้นลงๆ ไปตามระดับความสูงของลำต้น และใบเล็กแคบจะม้วนงอขึ้นตรงบริเวณเส้นกลางใบ ลักษณะประจำ

คือใบที่ปลายยอดมีขนาดเล็กผิดปกติ และรวมกันอยู่เป็นกระจุกแบบกบิลกุหลาบ ถ้าขาดธาตุสังกะสีอย่างรุนแรงจะทำให้เกิดปลายแห้งตาย

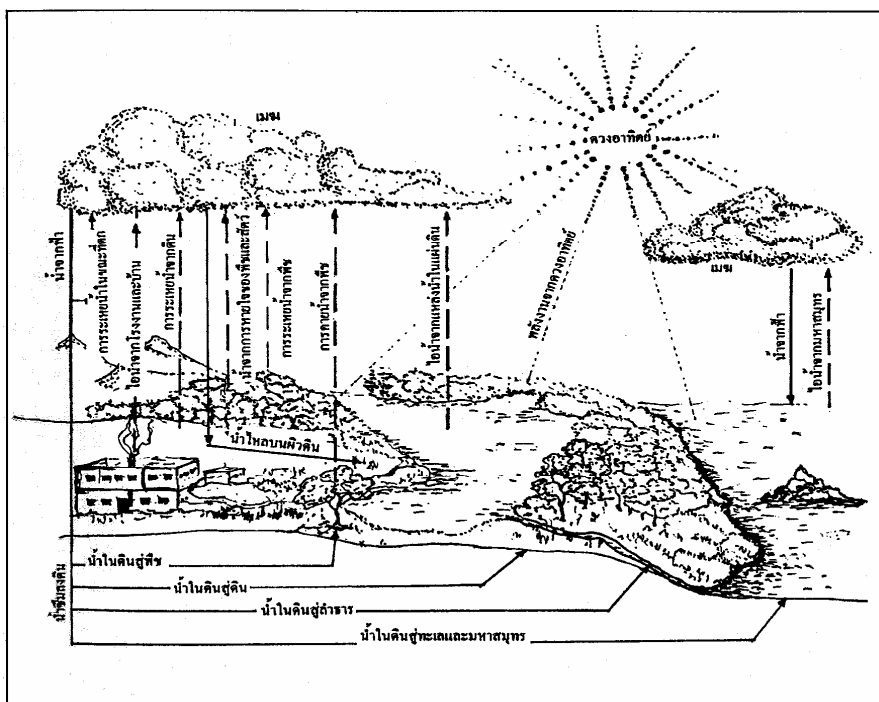
(10) อาการขาดธาตุโมลิบดีนัม มักเกิดกับต้นส้ม และต้นไม้ชนิดที่ตรึงไนโตรเจนได้ เพราะแบคทีเรียที่ตรึงไนโตรเจนต้องการธาตุนี้เป็นปริมาณสูง การขาดธาตุนี้ทำให้เกิดอาการที่คล้ายคลึงกับการขาดธาตุไนโตรเจน

## 2. วัฏจักรของธาตุ

ในระบบนิเวศนั้น ปรากฏการณ์สำคัญอย่างหนึ่งเกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งแวดล้อมแร่ธาตุอาหาร ก็คือการหมุนเวียนของธาตุเป็นวัฏจักร โดยวัฏจักรของแร่ต่างๆ ที่เป็นองค์ประกอบสารของสิ่งมีชีวิต เช่น

### 1) วัฏจักรของน้ำ

วัฏจักรของน้ำเป็นการหมุนเวียนเปลี่ยนแปลงของน้ำซึ่งเป็นปรากฏการณ์ที่เกิดขึ้นเองตามธรรมชาติ โดยเริ่มต้นจากน้ำในแหล่งน้ำต่างๆ เช่น ทะเล มหาสมุทร แม่น้ำ ลำคลอง หนอง บึง ทะเลสาบ จากการคายน้ำของพืช จากการขับถ่ายของเสียของสิ่งมีชีวิต และจากกิจกรรมต่างๆ ที่ใช้ในการดำรงชีวิตของมนุษย์ ระเหยขึ้นไปในบรรยากาศ กระทบความเย็นควบแน่นเป็นละอองน้ำเล็กๆ เป็นก้อนเมฆตกลงมาเป็นฝนหรือลูกเห็บสู่พื้นดินไหลลงสู่แหล่งน้ำต่างๆ หมุนเวียนอยู่เช่นนี้เรื่อยไป ตัวการที่ทำให้เกิดการหมุนเวียนของน้ำ ความร้อนจากดวงอาทิตย์ ทำให้เกิดการระเหยของน้ำจากแหล่งน้ำต่างๆ กลายเป็นไอน้ำขึ้นสู่บรรยากาศ กระแสลม ช่วยทำให้น้ำระเหยกลายเป็นไอน้ำได้เร็วขึ้น มนุษย์และสัตว์ขับถ่ายของเสียออกมาในรูปของเหงื่อ ปัสสาวะ และลมหายใจออกกลายเป็นไอน้ำสู่บรรยากาศ พืช รากต้นไม้เปรียบเหมือนฟองน้ำ มีความสามารถในการดูดน้ำจากดินจำนวนมากขึ้นไปเก็บไว้ในส่วนต่างๆ ทั้งยอด กิ่ง ใบ ดอก ผล และลำต้น แล้วคายน้ำสู่บรรยากาศ ไอน้ำเหล่านี้จะควบแน่นและรวมกันเป็นเมฆและตกลงมาเป็นฝนต่อไป น้ำที่ปรากฏในโลกจะอยู่ในสภาพและแหล่งต่างๆ กัน ทั้งน้ำจืด น้ำเค็ม อากาศในรูปของไอน้ำ และน้ำแข็งที่ปกคลุมขั้วโลก ในจำนวนนี้มีการหมุนเวียนส่วนใหญ่เป็นการแลกเปลี่ยนระหว่างผิวโลกและบรรยากาศ โดยการระเหยและการสร้างโลก



ภาพที่ 4 แสดงวัฏจักรของน้ำ

ที่มา : ดอกกรัก และอุทิศ (2552)

ไอน้ำที่มีอยู่ในบรรยากาศอาจจะอยู่ในรูปของ เมฆ หมอก (Air mass) ซึ่งเกิดจากการระเหยของน้ำจากแหล่งน้ำต่าง ๆ บนผิวโลก เมื่อไอน้ำถึงจุดอิ่มตัว ก็จะกลั่นตัวเป็นหยดน้ำตกลงสู่ผิวโลก เรียก Precipitation ถ้าเป็นของเหลว ก็คือ ฝน (Rain) ถ้าเป็นผลึกก็คือ หิมะ (Snow) ถ้าเป็นของแข็งก็คือ ลูกเห็บ (Hail sleet) นอกจากนี้ก็อาจจะเป็น น้ำค้าง (Dew) หรือ น้ำค้างแข็งตัว (Frost) น้ำฝนที่ตกลงถึงพื้นดิน บางส่วนก็จะซึมลงดินด้วยแรงดึงดูดของเม็ดดินเรียกว่าการซึมลงสู่พื้นดิน (Infiltration) โดยที่บางส่วนอาจจะซึมต่อไป (Percolation) ถึงระดับน้ำใต้ดินเป็นน้ำบาดาล (Ground water) น้ำใต้ดินมีหลายระดับชั้นจะค่อย ๆ ไหลตามความลาดเทของชั้นดินไปสู่ที่ต่ำอาจเป็นแหล่งซึ่งน้ำใต้ดินอยู่ หรืออาจไหลออกสู่แม่น้ำลำธารที่อยู่ในระดับชั้นจะค่อย ๆ ไหลตามความลาดเทของชั้นดินไปสู่ที่ต่ำ อาจเป็นแหล่งซึ่งน้ำใต้ดินอยู่หรืออาจไหลออกสู่แม่น้ำลำธารที่อยู่ในระดับต่ำกว่าหรือออกสู่ทะเลโดยตรง ซึ่งบางส่วนที่ซึมลงดิน แล้วเกิดมีชั้นดินแน่นที่ขวางอยู่น้ำในส่วนนี้จะไหลตามลาดเทใต้ผิวดิน และขนานไปกับชั้นดินแน่นที่บังกล่าว เรียกว่า Inferflow และสำหรับบางส่วนอาจจะไหลใต้ผิวดิน (Subsurface flow) ซึ่งอาจจะไหลออก สู่ผิวดินอีกก็ได้ น้ำซับที่ค่อย ๆ ไหลซึมลงสู่ดินตามชั้นตอนต่าง ๆ นั้นอาจจะถูกรากพืชดูดเอาไปใช้ในการเจริญเติบโตแล้วคายออกทางใบที่เรียกว่า การคายน้ำ (Transpiration) ซึ่งจะเป็จำนวนมากหรือน้อยขึ้นอยู่กับพืช ส่วนน้ำฝนที่เหลือจากการซึมลงดินเมื่ออัตราการตกของฝนมีค่าสูงกว่าอัตราการซึมลงดินก็จะเกิดการนองอยู่ตามพื้นดินจากนั้นก็รวมตัวกันไหลลงสู่ที่ต่ำเรียกว่า Overland flow บางส่วนอาจไปรวมตัวอยู่ในที่ลุ่ม บริเวณเล็ก ๆ เรียกว่า Surface storage แต่ส่วนใหญ่จะรวมตัวกันมีปริมาณมากขึ้นมีแรงเซาะดินให้เป็นร่องน้ำลำธารและแม่น้ำตามลำดับ น้ำที่ไหลอยู่ในแม่น้ำลำธาร เรียกว่า น้ำท่าวม (Surface runoff) น้ำท่าวมนี้จะไหลออกสู่ทะเล มหาสมุทร ไปในที่สุด ตลอดเวลาที่น้ำอยู่ในชั้นตอนต่าง ๆ ก็จะมีการระเหย

เปลี่ยนสภาพเป็นไอน้ำสู่บรรยากาศตลอดเวลาเรียกว่า การระเหย (Evaporation) สำหรับการระเหยของน้ำ คือ ขบวนการที่เกิดการระเหย และการคายน้ำไปพร้อม ๆ กัน ในทางปฏิบัติการระเหยสามารถวัดได้เฉพาะ บนพื้นที่ผิวน้ำหรือผิวดินที่เปียกชุ่มด้วยน้ำหลังจากฝนตกใหม่ ๆ แต่หลังจากผิวดินเริ่มแห้งก็วัดได้ยาก การวัดการคายน้ำของพืชในสภาพธรรมชาติจะไม่สามารถทำได้ ดังนั้นในทางปฏิบัติจึงดำเนินการวัดหรือ ประเมินค่าทั้ง 2 รวมกันเรียกว่าการคายระเหยน้ำ (Evapotranspiration) ซึ่งสามารถแบ่งน้ำตามแหล่งปรากฏออกเป็น 3 ประเภทใหญ่ ๆ คือ

1. น้ำในบรรยากาศ (Atmospheric or meteoric water)

- ของเหลว ได้แก่ ฝน น้ำค้าง เป็นต้น
- ของแข็ง ได้แก่ ลูกเห็บ หิมะ เป็นต้น
- ไอ ได้แก่ เมฆ หมอก เป็นต้น

2. น้ำผิวดิน (Surface water) ได้จากน้ำในบรรยากาศ กลั่นตัวเป็นฝนตกลงบนพื้นโลก และถูก กักขังอยู่ตามแม่น้ำลำคลอง หนอง บึง สระ ทะเลสาบ ในลักษณะของน้ำจืดตามทะเล มหาสมุทร และตามปาก แม่น้ำ (Estuaries) ในลักษณะของน้ำกร่อย

3. น้ำใต้ดิน (Subsurface water) น้ำที่ไหลซึมผ่านชั้นดินลงไปกักเก็บอยู่ใต้ผิวดิน ซึ่งรวมถึง น้ำบาดาลด้วย

## 2) วัฏจักรของคาร์บอน

คาร์บอนซึ่งอยู่ในบรรยากาศ มีโอกาสหมุนเวียนเข้าสู่การสังเคราะห์แสงของผู้ผลิตในรูป ของคาร์บอนไดออกไซด์เมื่อสิ่งมีชีวิตตายลงบางที่ผู้ย่อยสลายทำให้คาร์บอนมีโอกาสสลายไป ทำให้ คาร์บอนมีโอกาสถูกปลดปล่อยสู่บรรยากาศในรูปของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ซากที่ไม่ถูกย่อยสลายเมื่อ ทับถมกันเป็นเวลานานก็จะกลายเป็นอยู่ในรูปของถ่านหิน พืชบกจะมีบทบาทสำคัญในการตรึงคาร์บอน เอาไว้ในรูปของสารอินทรีย์

คาร์บอน (Carbon) เป็นธาตุที่มีอยู่ในสารประกอบอินทรีย์เคมีทุกชนิด ดังนั้นวัฏจักรคาร์บอน จะไปสัมพันธ์กับวัฏจักรอื่น ๆ ในระบบนิเวศคาร์บอนเป็นองค์ประกอบสำคัญอย่างหนึ่งของสารอินทรีย์สาร ในสิ่งมีชีวิต เช่น คาร์โบไฮเดรต โปรตีน ไขมัน วิตามิน เป็นต้น

วัฏจักรคาร์บอน หมายถึง การที่ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศถูกนำเข้าสู่สิ่งมีชีวิต หรือออก จากสิ่งมีชีวิตคืนสู่บรรยากาศ หมุนเวียนกันไปเช่นนี้ไม่มีที่สิ้นสุด โดยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO<sub>2</sub>) ในบรรยากาศและน้ำถูกนำเข้าสู่สิ่งมีชีวิตผ่านกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช CO<sub>2</sub> จะถูกเปลี่ยนเป็นอินทรีย์สาร ที่มีพลังงานสะสมอยู่ ต่อมาสารอินทรีย์สารที่พืชสะสมไว้บางส่วนถูกถ่ายทอดไปยังผู้บริโภคในระบบต่าง ๆ โดยการกิน CO<sub>2</sub> ออกจากสิ่งมีชีวิตคืนสู่บรรยากาศและน้ำได้หลายทาง ได้แก่

1) การหายใจของพืชและสัตว์ เพื่อให้ได้พลังงานออกมาใช้ ทำให้คาร์บอนที่อยู่ในรูปของอินทรีย์สารถูก ปลดปล่อยออกมาเป็นอิสระในรูปของ CO<sub>2</sub>

2) การย่อยสลายสิ่งขับถ่ายของสัตว์และซากพืชซากสัตว์ ทำให้คาร์บอนที่อยู่ในรูปของอาหารถูกปลดปล่อย ออกมาเป็นอิสระในรูปของ CO<sub>2</sub>

3) การเผาไหม้ของถ่านหิน น้ำมัน และคาร์บอนเตต เกิดจากการทับถมของซากพืชซากสัตว์ เป็นเวลานาน

วัฏจักรของคาร์บอนสัมพันธ์กับวัฏจักรน้ำเสมอ ความสมดุลของ  $\text{CO}_2$  ในอากาศเกิดจากการแลกเปลี่ยนของ  $\text{CO}_2$  ในอากาศกับน้ำ ถ้าในอากาศ  $\text{CO}_2$  มากเกินไป ก็จะมีการละลายอยู่ในรูปของ  $\text{H}_2\text{CO}_3$  (กรดคาร์บอนิก) ดังสมการต่อไปนี้

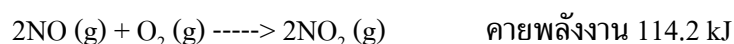
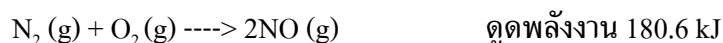


### 3) วัฏจักรของไนโตรเจน

ไนโตรเจนเป็นธาตุที่จำเป็นในการสร้างโปรโตพลาสซึมของสิ่งมีชีวิตอีกชนิดหนึ่ง โดยจะเป็นส่วนประกอบสำคัญของโปรตีน แหล่งสะสมของไนโตรเจนอยู่ในบรรยากาศ เช่นเดียวกับคาร์บอน ปริมาณไนโตรเจนในบรรยากาศนั้นมีสูงถึงร้อยละ 79 % ของอากาศทั้งหมด ซึ่งสิ่งมีชีวิตส่วนใหญ่จะไม่สามารถนำก๊าซไนโตรเจนใน

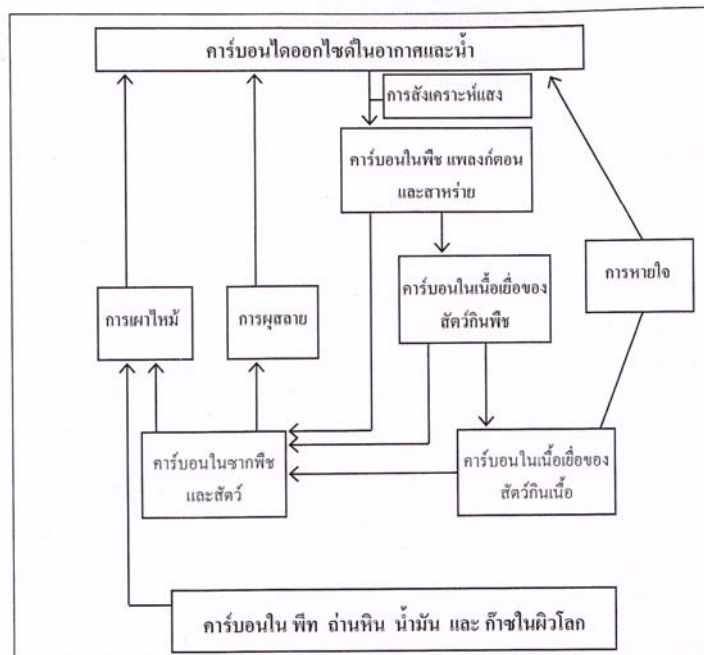
บรรยากาศไปใช้ได้โดยตรง แต่จะใช้ได้เมื่ออยู่ในสภาพสารประกอบ เช่น แอมโมเนียไนเตรตและไนเตรต ดังนั้นแหล่งสะสมที่แท้จริงของไนโตรเจนจึงอยู่ในสภาพสารอินทรีย์ เช่น ยูเรีย โปรตีน กรดนิวคลีอิก ธาตุไนโตรเจนในบรรยากาศจึงจำเป็นต้องถูกเปลี่ยนรูปให้อยู่ในสภาพที่สิ่งมีชีวิตส่วนใหญ่จะใช้ได้ ซึ่งเกิดโดยกระบวนการตรึงไนโตรเจน (Nitrogen fixation) นอกจากนี้ในวัฏจักรของไนโตรเจนยังมีกระบวนการอื่นๆ อีก 3 กระบวนการที่สำคัญ คือ Ammonification Nitrification และ Denitrification ขบวนการตรึงไนโตรเจน (Nitrogen fixation) เป็นการเปลี่ยนก๊าซไนโตรเจนจากอากาศให้อยู่ในสภาพของแอมโมเนียหรือไนเตรตซึ่งพืชนำไปใช้ได้ซึ่งเกิดขึ้นได้ 3 วิธีคือ

1. เกิดโดยกระบวนการ Electrochemical fixation และ Photochemical fixation โดยปฏิกิริยาจากฟ้าแลบ ฟ้าผ่า สามารถตรึงไนโตรเจนเป็นไนเตรตได้ถึง  $7.6 \times 10^6$  เมตริกตัน/ปี โดยที่กระบวนการนี้ ก๊าซ  $\text{N}_2$  จะทำปฏิกิริยากับก๊าซ  $\text{O}_2$  ได้ก๊าซ  $\text{NO}$  และก๊าซ  $\text{NO}$  ที่เกิดขึ้นทำปฏิกิริยากับก๊าซ  $\text{O}_2$  ต่อไปได้ก๊าซ  $\text{NO}_2$



เมื่อฝนตกก๊าซ  $\text{NO}_2$  จะทำปฏิกิริยากับน้ำฝนกลายเป็นกรดไนตริกดังสมการ





ภาพที่ 5 แสดงวัฏจักรคาร์บอน

ที่มา : ดอกรัก และอุทิศ (2552)

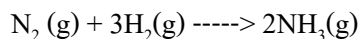
กรดไนตริกแตกตัวให้ไฮโดรเจนไอออน ( $H^+$ ) และไนเตรตไอออน ( $NO_3^-$ ) ไนเตรตไอออนที่เกิดขึ้นจะตกลงสู่พื้นดินและพื้นน้ำ พืชนำไปใช้สร้างโปรตีนต่อไป  $NO_2$  ส่วนหนึ่งในบรรยากาศได้จากการเผาไหม้น้ำมันเชื้อเพลิงของเครื่องยนต์

2. การตรึงไนโตรเจนโดยขบวนการทางชีววิทยา เกิดโดยการกระทำของสิ่งมีชีวิตซึ่งจะได้ไนเตรตถึงปีละ  $54 \times 10^6$  เมตริกตัน สิ่งมีชีวิตที่เกี่ยวข้องในขบวนการนี้มีหลายกลุ่ม คือ

1) Symbiotic bacteria ได้แก่ แบคทีเรียที่อาศัยในปมรากของพืชตระกูลถั่วหลายชนิด ซึ่งปัจจุบันมีความสำคัญมากและเป็นที่น่าสนใจของนักวิจัยที่จะใช้ จุลินทรีย์นี้ในการตรึงไนโตรเจนแก่พืชแทนการใส่ปุ๋ย โดยแบคทีเรียนี้ส่วนใหญ่อยู่ในสกุล *Rhizobium* ซึ่งแต่ละชนิดจะมีความเฉพาะเจาะจงในการอยู่ร่วมกับพืชพวกถั่วชนิดต่าง ๆ

2) Free-living nitrogen fixers ได้แก่แบคทีเรียพวก *Azotobacter* และ *Clostridium* รวมทั้งสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินอีกหลายชนิดเช่น *Nostoc* และ *Anabaena*

3. การตรึงไนโตรเจนโดยการสังเคราะห์ทางอุตสาหกรรม ซึ่งจะได้ไนเตรตออกมาใช้ในสภาพของปุ๋ยแอมโมเนียและไนเตรตในสภาพที่ละลายน้ำได้จะถูกพืชนำไปใช้สังเคราะห์กรดอะมิโนและโปรตีนเพื่อใช้สร้างเป็นโปรตีนพลาสม์ของพืชต่อไป หรือถ้าสัตว์กินพืชโปรตีนในพืชจะเปลี่ยนเป็นโปรตีนในสัตว์ เมื่อพืชและสัตว์ตายแล้วจะถูกย่อยสลายซากให้กลายเป็นแอมโมเนีย หรือไนโตรเจนในสัตว์เองนั้นเมตาบอลิซึมของโปรตีนจะให้ของเสียในรูปของยูเรียและของเสียพวกไนโตรเจนรูปอื่น ๆ เช่น กรดยูริค การตรึง  $N_2$  ทางอุตสาหกรรม โรงงานผลิตก๊าซแอมโมเนีย ( $NH_3$ ) หรือโรงงานผลิตปุ๋ยได้มีการใช้ก๊าซ  $N_2$  (แยกจากอากาศ) ทำปฏิกิริยากับก๊าซ  $H_2$  โดยวิธีกระบวนการฮาเบอร์ดังสมการ



ก๊าซ  $\text{NH}_3$  ที่ได้ส่วนหนึ่งนำไปผลิตปุ๋ยไนโตรเจน เช่น ยูเรียและปุ๋ยที่อยู่ในรูปของเกลือแอมโมเนีย เช่นแอมโมเนียซัลเฟต เมื่อใส่ปุ๋ยลงในดินแบคทีเรียพวกทำหน้าที่ย่อยสลาย (Decomposing bacteria) ย่อยสลายไปเป็นไนเตรต ( $\text{NO}_3^-$ ) ซึ่งพืชดูดซึมเอาไปใช้ในการสร้างโปรตีน

นอกจากนี้ยังมีกระบวนการที่เกี่ยวข้องกับการหมุนเวียนของไนโตรเจนรูปแบบอื่นอีก คือ

#### กระบวนการย่อยสลายของกรดอะมิโน (Ammonification)

เกิดโดยการกระทำของ Ammonifying Bacteria เช่น Pseudomonas และ Proteus ขบวนการเปลี่ยนแปลงตอนนี้จึงเรียกว่า Ammonification ซึ่งหมายถึงการเปลี่ยนจากกรดอะมิโน หรือโปรตีนในซากหรือในของเสียให้เป็นแอมโมเนีย

#### กระบวนการ Nitrification



สิ่งขับถ่ายจากสัตว์ รวมทั้งซากของพืชและสัตว์ในสภาพของแอมโมเนียจะถูกไนโตรแบคทีเรีย เช่น Nitrosomonas เปลี่ยนไปเป็นไนไตรท์ และไนไตรท์เองจะถูกไนโตรแบคทีเรีย เช่น Nitrobacter เปลี่ยนเป็นไนเตรตต่อไป ขบวนการเปลี่ยนแอมโมเนียไปเป็นไนไตรท์และไนเตรตนี้เรียกว่า Nitrification

#### กระบวนการ Denitrification

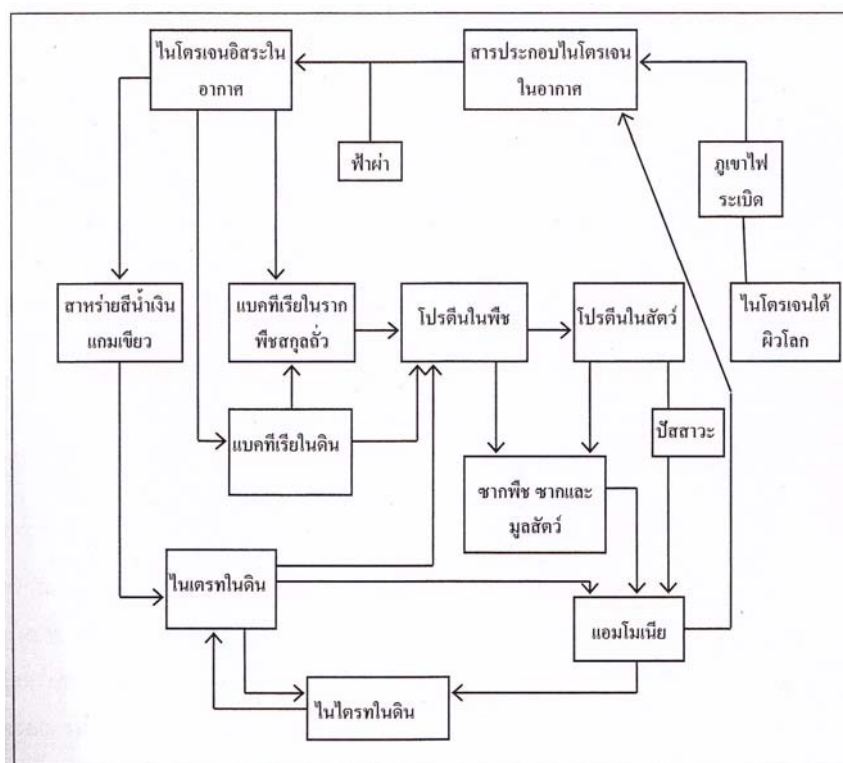


ไนเตรตนี้จะถูกพืชนำไปใช้ได้โดยตรง และในที่สุดจะถูกสร้างไปเป็นกรดอะมิโน และโปรตีนในพืชใหม่ จากนั้นจะมีการเปลี่ยนแปลงเพื่อเป็นไนโตรเจนในบรรยากาศได้ใหม่โดยการกระทำของ Denitrifying bacteria เช่น Pseudomonas thiobacillus โดยการกระทำของ Micrococcus denitrificans การเปลี่ยนแปลงจากไนไตรท์และไนเตรตไปเป็นก๊าซไนโตรเจนในบรรยากาศใหม่นี้เรียกว่า Denitrification จากวัฏจักรของไนโตรเจนนี้จะเห็นได้ว่า ก๊าซไนโตรเจนจะมีการเปลี่ยนแปลงรูปและนำไปใช้ในระบบนิเวศในสภาพของสารประกอบชนิดต่างๆ และในที่สุดจะกลับคืนมาเป็นก๊าซไนโตรเจนตามเดิม ซึ่งในแต่ละขั้นตอนของการเปลี่ยนแปลงจำเป็นต้องอาศัยแบคทีเรีย และจุลินทรีย์มากชนิดจึงจะทำให้เกิดสมดุลของการหมุนเวียนแร่ธาตุเหล่านี้ได้

#### 4) วัฏจักรออกซิเจน

การหมุนเวียนของออกซิเจนระหว่างสิ่งมีชีวิตกับสิ่งแวดล้อมโดยกระบวนการหายใจและการสังเคราะห์แสงร่วมกัน และความสมดุลของออกซิเจนในวัฏจักรจึงขึ้นอยู่กับขบวนการทั้งสองนี้เป็นสำคัญออกซิเจน (Oxygen) ที่ปรากฏอยู่ในบรรยากาศค่อนข้างจะคงที่ โดยมีค่าเท่ากับ 21% ของก๊าซใน





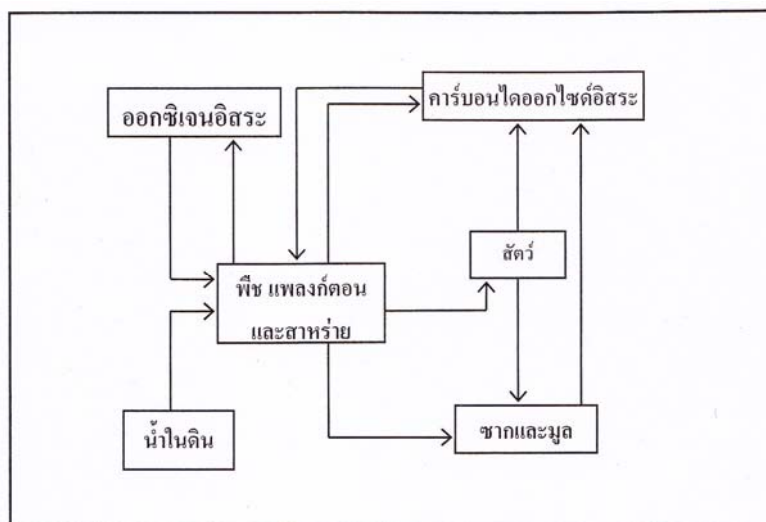
ภาพที่ 6 แสดงวัฏจักรของไนโตรเจน

ที่มา : ดอกรัก และอุทิศ (2552)

ชั้นบรรยากาศโดยพืชสีเขียวจะสร้างทดแทนตลอดเวลา โดยขบวนการสังเคราะห์แสงอยู่ในรูปของ  $O_2$   $O_3$  (Ozone) และ  $O$  (Atomic oxygen) ซึ่งเป็นธาตุที่มีบทบาทสำคัญในการสร้างพลังงานให้แก่สิ่งมีชีวิตโดยขบวนการเผาผลาญใช้ออกซิเจน (Oxidative metabolism) จะให้พลังงานสูงถึง 606 กิโลแคลอรีต่อ 1 mole ของกลูโคส ส่วนขบวนการหมัก (Fermentation) จะให้พลังงานเพียง 50 กิโลแคลอรีต่อ 1 mole ของกลูโคสนอกจากนี้ยังมีบทบาทสำคัญในการเคลื่อนย้ายและนำพาอิเล็กตรอน และไฮโดรเจน มีการคาดคะเนว่าพืชสีเขียวจะผลิตออกซิเจนได้ประมาณ  $70 \times 10^{10}$  ตันต่อปี

ออกซิเจนมักอยู่ในรูปของก๊าซออกซิเจนอิสระทั้งในบรรยากาศ น้ำ และดิน ในรูปของสารประกอบคาร์บอนไดออกไซด์ น้ำ และสารอินทรีย์ในเนื้อเยื่อพืชและสัตว์ โดยเกิดการเปลี่ยนแปลงเป็นวัฏจักรแหล่งสะสมของออกซิเจน คือ บรรยากาศ โดยอยู่ในรูปของออกซิเจนโมเลกุลและโอโซน การหมุนเวียนของออกซิเจนระหว่างสิ่งมีชีวิตและสิ่งแวดล้อมเกิดโดยกระบวนการหายใจร่วมกับกระบวนการสังเคราะห์แสง จากปฏิกิริยาการหายใจ  $[C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O]$  ออกซิเจนอิสระในบรรยากาศถูกนำไปใช้ในการทำปฏิกิริยาได้เป็นองค์ประกอบของน้ำ ส่วนออกซิเจนในสารอินทรีย์ถูกเผาผลาญกลายเป็นองค์ประกอบของคาร์บอนไดออกไซด์ ส่วนกระบวนการสังเคราะห์แสง  $[CO_2 + H_2O \rightarrow CH_2O + O_2]$

จะได้ ออกซิเจนออกมาในรูปสารประกอบอินทรีย์ ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) และออกซิเจนอิสระอีกครั้งหนึ่ง ออกซิเจนอิสระได้จากการแตกตัวของน้ำ ส่วนออกซิเจนในสารประกอบอินทรีย์ได้มาจากคาร์บอนไดออกไซด์



ภาพที่ 7 แสดงวัฏจักรของออกซิเจน

ที่มา : ดอกรัก และอุทิศ (2552)

นักวิทยาศาสตร์ได้คำนวณไว้ว่า ออกซิเจนอิสระ 70-80 เปอร์เซ็นต์ ที่สิ่งมีชีวิตใช้ในการหายใจผลิตโดยสาหร่ายสีเขียวในน้ำ ดังนั้นมนุษย์ไม่ควรทำลายผู้ผลิตออกซิเจน

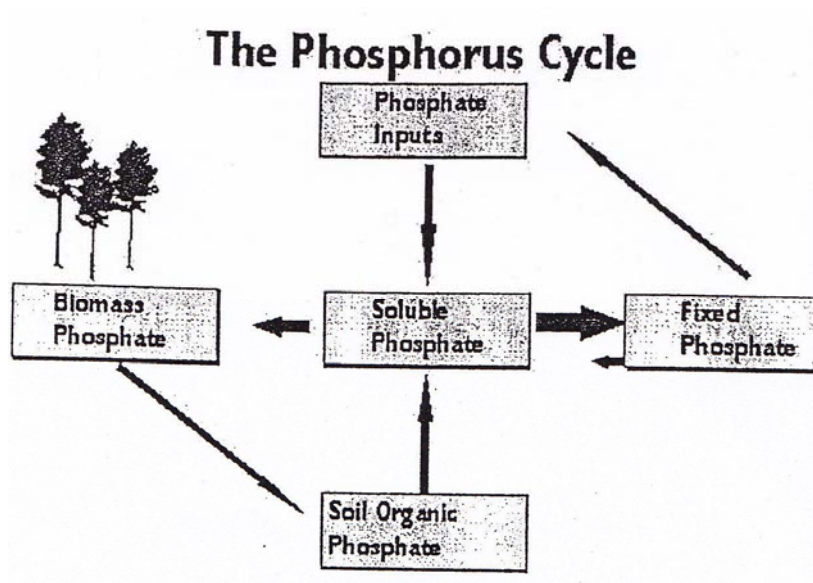
ออกซิเจนในบรรยากาศบางส่วนสูญหายไปในรูปแบบของตะกอน ซึ่งยากต่อการกลับคืนสู่วัฏจักรได้อีก ตะกอนก้นทะเลซึ่งถูกออกซิไดส์จะถูกทับถมกันเป็นแถบให้เห็นได้ชัดเจนระหว่างตะกอนส่วนที่มีเหล็กมากและส่วนที่มีเหล็กน้อยสลับกัน ธาตุเหล่านี้ส่วนใหญ่เป็นไอออนเหล็ก III ( $\text{Fe}^{3+}$ ) ซึ่งอยู่ในรูปออกไซด์ และส่วนน้อยของธาตุเหล็กเป็นไอออนเหล็ก II ( $\text{Fe}^{2+}$ ) ซึ่งอยู่ในรูปปรีดิทส์ ตะกอนเหล่านี้ทับถมกันเป็นเวลานาน นับพันล้านปีตะกอนอีกรูปหนึ่งของออกซิเจนเกิดขึ้นได้ในก้นทะเลในรูปแบบของหินปูน

### 5) วัฏจักรฟอสฟอรัส

ฟอสฟอรัสเป็นธาตุอาหารที่มีความสำคัญต่อการเติบโตของต้นไม้มาก และมีแนวโน้มว่าปริมาณของฟอสฟอรัสในดินมักจะไม่เพียงพอต่อความต้องการของพืช ฟอสฟอรัสจึงจัดเป็นธาตุปุ๋ยอีกตัวหนึ่งที่อาจจำเป็นต้องเติมให้กับดิน การหมุนเวียนของฟอสฟอรัสมีความแตกต่างจากการหมุนเวียนของน้ำ คาร์บอน และไนโตรเจน เนื่องจากฟอสฟอรัสพบเฉพาะวัตถุต้นกำเนิดที่อยู่ในกลุ่มหินตะกอนเท่านั้น ไม่พบในหินประเภทอื่น และไม่พบในบรรยากาศ ฟอสฟอรัสเป็นธาตุที่จำเป็นในองค์ประกอบของ DNA พบในโมเลกุลของสารประกอบในเซลล์ของสิ่งมีชีวิตอื่น ๆ อีก และเป็นส่วนประกอบของกระดูกในสัตว์ที่มีกระดูกสันหลัง

ฟอสฟอรัสที่สลายตัวจากวัตถุต้นกำเนิดดินจะละลายอยู่ในสารละลายดิน ที่สามารถเป็นประโยชน์ต่อพืชได้โดยตรง แต่มีฟอสฟอรัสปริมาณไม่น้อยที่ไม่สามารถเป็นประโยชน์ต่อพืชได้ เนื่องจากมีสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม เช่น ค่า pH สูงหรือต่ำเกินไป มีสารบางประเภทที่ทำปฏิกิริยากับฟอสฟอรัสได้ดี

อยู่เป็นจำนวนมาก ฟอสฟอรัสจำนวนนี้จะถูกตรึงไว้ในดินไม่สามารถเป็นประโยชน์ได้ ส่วนฟอสฟอรัสที่เป็นประโยชน์ได้จะถูกพืชดูดไปใช้ในกระบวนการทางสรีรวิทยาและการเติบโต สัตว์ได้รับฟอสฟอรัสด้วยการกินชิ้นส่วนของพืชที่มีฟอสฟอรัสเป็นองค์ประกอบอยู่ และเมื่อพืชและสัตว์ตายลง ฟอสฟอรัสจะทยอยสลายเป็นอนินทรีย์ฟอสฟอรัสกลับลงสู่ดินอีกครั้ง ฟอสฟอรัสจะอยู่ในรูปที่เป็นประจุลบของ  $\text{PO}_4^-$  มักจะไม่ถูกดูดซับไว้ด้วยอนุภาคของดินจึงมีแนวโน้มที่จะสูญเสียออกจากระบบนิเวศนั้น ๆ ด้วยการถูกชะล้าง (Erosion) และถูกชะล้าง (Leaching) ได้โดยง่าย ซึ่งมีน้ำเป็นตัวนำฟอสฟอรัสไปสู่ระบบนิเวศในน้ำต่อไป



ภาพที่ 8 แสดงวัฏจักรฟอสฟอรัส

ที่มา : ดอกกรัก และอุทิศ (2552)

## เอกสารอ้างอิง (Reference)

- คณาจารย์ภาควิชาวนวัฒนวิทยา. 2547. เอกสารประกอบการสอนวิชาการฐานวนวัฒนวิทยา. คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- เจษฎา เหลืองแจ่ม. 2541. นิเวศสรีรวิทยาของไม้ในที่ดินเค็ม. ส่วนวนวัฒนวิจัย สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ.
- เฉลิมพล แซมเพชร. 2535. สรีรวิทยาการผลิตพืชไร่. คณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่. สำนักพิมพ์โอเดียนสโตร์, กรุงเทพฯ.
- ดอกรัก มารอด และอุทิศ ภูอินทร์. 2552. นิเวศวิทยาป่าไม้. คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- สมบุญ เตชะภิญญาวัฒน์. 2548. สรีรวิทยาของพืช. ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- Alvim, P.de T. 1964. Tree growth periodic in tropical climates. อ้างโดย พงษ์ศักดิ์ สหุณาฟู. 2521. การเจริญเติบโตของต้นไม้. ภาควิชาวนวัฒนวิทยา. คณะวนศาสตร์. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- Hobb, C. H. 1944. Studies on mineral deficiency in pine. อ้างโดย พงษ์ศักดิ์ สหุณาฟู. 2521. การเจริญเติบโตของต้นไม้. ภาควิชาวนวัฒนวิทยา. คณะวนศาสตร์. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- Mayer, B.S. and Anderson, D. B. 1952. อ้างโดย พงษ์ศักดิ์ สหุณาฟู. 2521. การเจริญเติบโตของต้นไม้. ภาควิชาวนวัฒนวิทยา. คณะวนศาสตร์. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- Raven, P.H., R.F. Evert and S.E. Eichhorn. 1992. Biology of Plants. Worth publishers, New York.