



# ชีววิทยา 2

( สมดุลของน้ำในพืช ธาตุอาหารพืช การสังเคราะห์ด้วยแสง นิเวศสรีรวิทยาของการสังเคราะห์แสง การหายใจและเมแทบอลิซึมของไขมัน การเคลื่อนย้ายสารอาหารในพืช การเจริญเติบโตของพืช การเคลื่อนไหวของพืชและสรีรวิทยาของการตอบสนองต่อปัจจัยภายนอก ออกซินควบคุมการเจริญเติบโตและพัฒนา ไซโทไคนินควบคุมการแบ่งเซลล์ จินแนอรอลินควบคุมความสูงของพืช เอทิลีนฮอร์โมนที่เป็นแก๊ส Abscissic acid สรีรวิทยาของการควบคุมการออกดอก สรีรวิทยาการตอบสนองต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม )



โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์มูลนิธิ สอน.

ฉบับปรับปรุงใหม่



# ชีววิทยา 2

( สมดุลของน้ำในพืช ธาตุอาหารพืช การสังเคราะห์ด้วยแสง นิเวศสรีรวิทยาของการสังเคราะห์แสง การหายใจและเมแทบอลิซึมของไขมัน การเคลื่อนย้ายสารอาหารในพืช การเจริญเติบโตของพืช การเคลื่อนไหวของพืชและสรีรวิทยาของการตอบสนองต่อปัจจัยภายนอก ออกซินควบคุมการเจริญเติบโตและพัฒนา ไซโทไคนินควบคุมการแบ่งเซลล์ จิบเบอเรลลินควบคุมความสูงของพืช เอทิลีนฮอร์โมนที่เป็นแก๊ส Abscissic acid สรีรวิทยาของการควบคุมการออกดอก สรีรวิทยาการตอบสนองต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม )



“... to exhibit not only their knowledge and skills,  
but also their ability to think independently  
and creatively ...”

A GUIDE TO  
THE INTERNATIONAL BIOLOGY OLYMPIAD

โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์มูลนิธิ สอน.



**มูลนิธิส่งเสริมโอลิมปิกวิชาการและพัฒนามาตรฐานวิทยาศาสตร์ศึกษา  
ในพระอุปถัมภ์สมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา  
กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ (สอวน.)**

**ความเป็นมา**

ประเทศไทยส่งนักเรียนเข้าแข่งขันคณิตศาสตร์โอลิมปิกระหว่างประเทศครั้งแรกในปี พ.ศ. 2532 ที่ประเทศเยอรมนี โดยความร่วมมือระหว่างสมาคมวิทยาศาสตร์แห่งประเทศไทยในพระบรมราชูปถัมภ์ และสมาคมคณิตศาสตร์แห่งประเทศไทย ในพระบรมราชูปถัมภ์ สมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา (พระยศในขณะนั้น) ได้พระราชทานเงินส่วนพระองค์ จำนวนหนึ่งเพื่อเป็นค่าใช้จ่าย

การคัดเลือกนักเรียนเพื่อไปแข่งขันคณิตศาสตร์โอลิมปิกระหว่างประเทศ ครั้งที่ 30 สมาคมคณิตศาสตร์แห่งประเทศไทยฯ ได้จัดคณาจารย์มหาวิทยาลัยจำนวนหนึ่งมาช่วยฝึกอบรมรวมเป็นเวลาประมาณสองเดือน เพื่อให้ นักเรียน ได้เรียนรู้เนื้อหาเพิ่มเติมครอบคลุมหลักสูตรที่จะใช้แข่งขัน ซึ่งอยู่ในระดับชั้นปีที่ 1-2 ของมหาวิทยาลัย จากผลสำเร็จในปีแรก ทำให้รัฐบาลเห็นความสำคัญจึงได้จัดสรรงบประมาณให้กับโครงการนี้ผ่านสถาบันส่งเสริมการสอนวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี (สสวท.) ตั้งแต่ปี พ.ศ. 2533 เป็นต้นมา สมทบกับเงินพระราชทานเป็นรายปีจากสมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ เพื่อสนับสนุนการส่งนักเรียนไทยไปแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศ 5 สาขา จนถึงปัจจุบันรวม 14 ปี นักเรียนไทยได้ทำชื่อเสียงได้เหรียญทองรวม 17 เหรียญ เหรียญเงิน 53 เหรียญ เหรียญทองแดง 93 เหรียญ และเกียรติคุณประกาศอีก 35 ราย รวมทั้งสิ้น 198 รางวัล จากจำนวนนักเรียนที่ส่งไปเข้าแข่งขัน 276 คน (72%)

อย่างไรก็ตาม จากการที่ประเทศไทยดำเนินการจัดตั้งนักเรียนเข้าร่วมการแข่งขันคณิตศาสตร์ วิทยาศาสตร์ โอลิมปิกระหว่างประเทศ ตั้งแต่ พ.ศ.2532 จนถึงปัจจุบัน ทำให้เห็นว่ามาตรฐานการศึกษาด้านคณิตศาสตร์และวิทยาศาสตร์ของไทยยังต่ำกว่ามาตรฐานสากล การเตรียมตัวของนักเรียนยังใช้เวลาน้อยเกินไป

เพื่อให้การส่งเสริมและสนับสนุน โครงการจัดตั้งผู้แทนประเทศไทยไปแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศมีประสิทธิภาพยิ่งขึ้นสมเด็จพระเจ้า พี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ จึงมีพระดำริให้จัดตั้งมูลนิธิ สอวน. และได้รับอนุมัติจากกระทรวงมหาดไทยเมื่อวันที่ 12 ตุลาคม 2542 โดยมีวัตถุประสงค์หลัก 2 ประการ

**วัตถุประสงค์**

1. ส่งเสริมให้นักเรียนในระดับมัธยมศึกษาตอนปลายทั่วประเทศที่มีความสามารถทางวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ มีโอกาสได้รับการพัฒนาศักยภาพทางด้านคณิตศาสตร์ คอมพิวเตอร์ เคมี ฟิสิกส์ และชีววิทยา ตามความถนัดทั้งด้านทฤษฎีและทักษะด้านปฏิบัติ ให้สามารถคิดวิเคราะห์และแก้ปัญหาที่ซับซ้อนได้ โดยจัดให้มีศูนย์อบรมทั่วประเทศเป็นการเพิ่มเวลาฝึกอบรม เพื่อช่วยให้นักเรียนมีความพร้อมที่จะเข้ารับการคัดเลือกไปแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศให้ได้ผลดียิ่งขึ้น ตามพระดำริของสมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอเจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ องค์ประธานมูลนิธิ สอวน.
2. เพื่อนำประสบการณ์ที่ได้จากการแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศมาพัฒนามาตรฐานคณิตศาสตร์และวิทยาศาสตร์ศึกษาของไทยให้สูงขึ้นเทียบเท่าระดับสากล

## โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์มูลนิธิ สอวน.

มูลนิธิส่งเสริมโอลิมปิกวิชาการและพัฒนามาตรฐานวิทยาศาสตร์ศึกษา ในพระอุปถัมภ์สมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ (สอวน.) ได้ร่วมมือกับคณาจารย์มหาวิทยาลัยของรัฐ 20 แห่ง และกระทรวงศึกษาธิการ ดำเนินการจัดตั้งศูนย์ สอวน. ในภูมิภาค 12 ศูนย์ และในกรุงเทพฯ 1 ศูนย์ (5 โรงเรียน) เพื่อพัฒนาศักยภาพทางปัญญาของนักเรียนที่มีความพร้อมในด้านวิทยาศาสตร์ คณิตศาสตร์และคอมพิวเตอร์จากทั่วประเทศ เพื่อให้นักเรียนได้มีความรู้ความสามารถเทียบเท่ามาตรฐานสากล และพร้อมที่จะสอบคัดเลือกเป็นผู้แทนประเทศไทยไปร่วมการแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศในสาขาวิชาต่างๆ ได้ และเพื่อขยายผลจากประสบการณ์ที่ได้เข้าแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศมาพัฒนามาตรฐานวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ของไทยให้สูงขึ้นเทียบเท่าสากล

ในการอบรมนักเรียนของศูนย์ สอวน. มูลนิธิ สอวน. ได้พิจารณาเห็นว่าตำราที่มีความสมบูรณ์ของเนื้อหาตามหลักสูตรของ สอวน. จะช่วยพัฒนาศักยภาพของนักเรียนในศูนย์สอวน. ให้สูงขึ้นได้ นอกจากนั้นตำราเรียนในวิชาวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ในระดับมัธยมศึกษาตอนปลายที่มีความสมบูรณ์ถูกต้องยังขาดแคลน นักเรียนและครูสามารถนำตำราที่พัฒนาขึ้นมานี้ไปใช้เป็นหนังสืออ้างอิงประกอบการเรียนการสอนได้อีกด้วย มูลนิธิ สอวน. จึงได้มี “โครงการจัดทำตำราส่งเสริมพัฒนาศักยภาพของนักเรียนด้านวิทยาศาสตร์ คณิตศาสตร์และคอมพิวเตอร์” ขึ้น เพื่อผลิตตำราคณิตศาสตร์ คอมพิวเตอร์ เคมี ชีววิทยาและฟิสิกส์ที่มีเนื้อหาหลักสูตรตามมาตรฐานสากล โดยมีวัตถุประสงค์

1. เพื่อเป็นที่ระลึกในมหามงคลสมัยที่สมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ ทรงเจริญพระชนมายุ 80 พรรษา ซึ่งพระองค์ทรงมีพระมหากรุณาธิคุณต่อโครงการจัดส่งผู้แทนประเทศไทยไปแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศและทรงสนับสนุนการดำเนินงานเพื่อพัฒนามาตรฐานการศึกษาวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ของไทยอย่างหาที่สุดมิได้

2. เพื่อผลิตหนังสือคณิตศาสตร์ คอมพิวเตอร์ เคมี ชีววิทยาและฟิสิกส์ระดับมัธยมศึกษาตอนปลายถึงระดับชั้นปีที่ 1 ของคณะวิทยาศาสตร์ในมหาวิทยาลัยให้มีคุณภาพเทียบเท่าสากล เรียบเรียงโดยคณาจารย์จากมหาวิทยาลัยของรัฐที่มีประสบการณ์สูงและที่มีส่วนรวมในการฝึกอบรมนักเรียนในค่าย สอวน. ค่าย สสวท. และควบคุมนักเรียนไปแข่งขันโอลิมปิกวิชาการระหว่างประเทศ เนื้อหาในหนังสือเน้นกระบวนการคิดแบบวิทยาศาสตร์ เพื่อฝึกฝนให้นักเรียนสามารถคิดวิเคราะห์และแก้ปัญหาที่ซับซ้อนทั้งในเชิงทฤษฎีและประยุกต์ได้โดยจัดพิมพ์บนกระดาษอาร์ตอย่างดีและมีภาพสีประกอบคำบรรยาย

โครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ของมูลนิธิ สอวน. มีเป้าหมายในการผลิตตำราคณิตศาสตร์ รวม 5 เล่ม คอมพิวเตอร์ 3 เล่ม เคมี 4 เล่ม ชีววิทยา 5 เล่ม และฟิสิกส์ 3 เล่ม โดยหนังสือชุดแรกจะนำขึ้นทูลเกล้าถวายในวันที่ 6 มิถุนายน 2547 ซึ่งเป็นวันประชุมสามัญประจำปี พ.ศ. 2547 ของคณะกรรมการบริหาร และสมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ เสด็จเป็นองค์ประธานที่ประชุม ส่วนที่เหลือคาดว่าจะจัดพิมพ์ให้แล้วเสร็จภายในปี พ.ศ. 2547 นี้ นอกจากนั้นคณะกรรมการโครงการผลิตตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์มูลนิธิ สอวน. มีเป้าหมายจะผลิตตำราที่มีคุณภาพสูงนี้ในระดับมัธยมศึกษาตอนต้น โดยคณาจารย์จากมหาวิทยาลัย เพื่อวางรากฐานวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์พื้นฐานและเพื่อสร้างแรงบันดาลใจและความสนใจทางด้านวิทยาศาสตร์ คณิตศาสตร์แก่เยาวชนอีกด้วย หากได้รับความอนุเคราะห์ช่วยเหลือด้านงบประมาณจากภาครัฐและเอกชน

คณะจัดทำหนังสือคณิตศาสตร์ วิทยาศาสตร์หวังว่าโครงการตำราคณิตศาสตร์ วิทยาศาสตร์ของมูลนิธิ สอวน. จะมีส่วนร่วมในการปฏิรูปการเรียนรู้และยกระดับมาตรฐานวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ของไทยให้เทียบเท่ากับระดับสากลเพื่อสนองพระดำริของสมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอ เจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์



## คณะกรรมการโครงการตำราวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์มูลนิธิ สอวน.

### คณะกรรมการที่ปรึกษา

|                                             |                        |
|---------------------------------------------|------------------------|
| 1. ศาสตราจารย์ นายแพทย์ จรัส สุวรรณเวลา     | รองประธานมูลนิธิ สอวน. |
| 2. รองศาสตราจารย์ ดร.กำจัด มงคลกุล          | กรรมการมูลนิธิฯ        |
| 3. ดร. คุณหญิงกษมา วรวรรณ ณ อยุธยา          | กรรมการมูลนิธิฯ        |
| 4. รองศาสตราจารย์ ดร. คุณหญิงสุมณฑา พรหมบุญ | กรรมการมูลนิธิฯ        |
| 5. นายเชาว์ อรรถมานะ (อดีต)                 | กรรมการมูลนิธิฯ        |
| 6. นายสมนึก พิมลเสถียร                      | กรรมการมูลนิธิฯ        |
| 7. นายสุนทร อรุณานนท์ชัย                    | กรรมการมูลนิธิฯ        |
| 8. รองศาสตราจารย์บุญรักษา สุนทรธรรม         | กรรมการมูลนิธิฯ        |

### คณะกรรมการดำเนินงานโครงการตำราฯ

|                                                                    |                                    |
|--------------------------------------------------------------------|------------------------------------|
| 1. ศาสตราจารย์ศักดิ์ ศิริพันธุ์ (ราชบัณฑิต) เลขานุการมูลนิธิ สอวน. | ประธาน                             |
| 2. รองศาสตราจารย์เย็นใจ สมวิเชียร                                  | รองประธาน                          |
| 3. รองศาสตราจารย์ ดร. ณรงค์ ปิ่นนัม                                | กรรมการ (วิชาคณิตศาสตร์)           |
| 4. รองศาสตราจารย์ยืน ภู่วรรณ                                       | กรรมการ (วิชาคอมพิวเตอร์)          |
| 5. รองศาสตราจารย์ ดร. พินิติ รตะนานุกูล                            | กรรมการ (วิชาเคมี)                 |
| 6. ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. วุทธิพันธุ์ ปรัชญพฤทธิ์                  | กรรมการ (วิชาฟิสิกส์)              |
| 7. ศาสตราจารย์อักษร ศรีเปล่ง                                       | กรรมการ (วิชาชีววิทยา ประเภทพืช)   |
| 8. รองศาสตราจารย์ ดร. อุษณีย์ ยศยิ่งยวด                            | กรรมการ (วิชาชีววิทยา ประเภทสัตว์) |

### คณะผู้เขียนวิชาชีววิทยา

#### ประเภทพืช

|                                               |                     |
|-----------------------------------------------|---------------------|
| 1. ศาสตราจารย์อักษร ศรีเปล่ง                  | ประธานคณะอนุกรรมการ |
| 2. ผู้ช่วยศาสตราจารย์พูนพิไล สุวรรณฤทธิ์      | อนุกรรมการ          |
| 3. รองศาสตราจารย์ ดร. สาวิตรี ลิ้มทอง         | อนุกรรมการ          |
| 4. ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. พชร สุนทรนนท์       | อนุกรรมการ          |
| 5. ศาสตราจารย์ประดิษฐ์ พงศ์ทองคำ              | อนุกรรมการ          |
| 6. รองศาสตราจารย์ ดร. สมศักดิ์ อภิสิทธิ์วานิช | อนุกรรมการ          |
| 7. รองศาสตราจารย์ ดร. สุรินทร์ ปิยะโชคณากุล   | อนุกรรมการ          |
| 8. รองศาสตราจารย์ ดร. พูนพิภพ เกษมทรัพย์      | อนุกรรมการ          |



พืชมีความสำคัญในชีวิตประจำวันของมนุษย์ทั้งทางตรงและทางอ้อมมาตั้งแต่สมัยโบราณ อาหารเครื่องนุ่งห่ม ที่อยู่อาศัย ยารักษาโรค ล้วนได้มาจากพืชทั้งสิ้น แม้ว่าปัจจุบันวิทยาศาสตร์จะเจริญขึ้นมากจนเราสามารถสังเคราะห์บางสิ่งบางอย่างขึ้นมาได้ แต่เรายังต้องใช้วัตถุดิบจากพืชอยู่นั่นเอง เมื่อพิจารณาถึงประโยชน์ที่ได้รับจากพืช จะเห็นได้ว่าพืชเป็นผู้ผลิตเบื้องต้นที่สำคัญในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงได้สารอินทรีย์ คือน้ำตาล หรือแป้ง ซึ่งเป็นประโยชน์ต่อมนุษย์และสัตว์ทั่วไป พืชหลายชนิดเป็นอาหารหลักเลี้ยงประชากรโลก พืชเส้นใย ใช้เป็นเครื่องนุ่งห่ม วัสดุต่าง ๆ ที่ใช้ในการก่อสร้างอาคารบ้านเรือน เครื่องเรือน เครื่องใช้ เชื้อเพลิงรวมทั้งแก๊สและน้ำมันเป็นผลิตภัณฑ์ได้จากพืช นอกจากนี้ยารักษาโรค ยาปฏิชีวนะและสมุนไพรต่าง ๆ ได้มาจากพืชทั้งสิ้น แต่พวกพืชและจุลินทรีย์ หลายชนิดมีทั้งประโยชน์และให้โทษ

ปัจจุบันพบว่าพืชเป็นส่วนหนึ่งของสิ่งแวดล้อมที่สำคัญของมนุษย์และสัตว์ เพราะช่วยลดปัญหามลภาวะอากาศเป็นพิษ น้ำเสีย เพิ่มออกซิเจนให้แก่บรรยากาศ รักษาความชุ่มชื้น เพิ่มความอุดมสมบูรณ์ให้แก่ดิน ลดปัญหาความแห้งแล้ง ป้องกันน้ำท่วม และการพังทลายของดิน ในปัจจุบันพืชมีความสำคัญในการเป็นพืชเศรษฐกิจอีกด้วย

ด้วยเหตุนี้การศึกษาเกี่ยวกับพืช (พฤกษศาสตร์) จึงเป็นวิชาวิทยาศาสตร์แขนงหนึ่งที่เป็นพื้นฐานในการศึกษาด้านเกษตรกรรม วนกรรม ประมง อุตสาหกรรม เกษตรกรรม แพทย์และการปรับปรุงพันธุ์พืชให้ได้ตามต้องการ หนังสือชีววิทยาที่เกี่ยวกับพืชนี้มี 3 เล่มด้วยกัน ชีววิทยา 1 พืชและจุลินทรีย์ ศาสตราจารย์อัษฎร ศรีเปล่ง เรียบเรียงพืช ผู้ช่วยศาสตราจารย์พูนพิไล สุวรรณฤทธิ์ และคณะเรียบเรียงจุลินทรีย์ ชีววิทยา 2 สรีรวิทยาของพืช เรียบเรียงโดยรองศาสตราจารย์ ดร.พูนพิภพ เกษมทรัพย์ ชีววิทยา 3 พันธุศาสตร์ เรียบเรียงโดย ศาสตราจารย์ประดิษฐ์ พงศ์ทองคำและคณะ

หนังสือชีววิทยา 2 'สรีรวิทยาของพืช' อธิบายกลไกและกระบวนการต่าง ๆ ที่ทำให้พืชมีชีวิตอยู่ได้ ตามที่นักวิทยาศาสตร์ได้ค้นคว้าวิเคราะห์และวิจัยในช่วงเวลาที่ยาวนานที่ผ่านมา วิชานี้มีพัฒนาการสร้างความรู้ใหม่ ๆ เพิ่มขึ้นอยู่เสมอ สิ่งใดที่พบเห็นและมีเหตุผลที่น่าเชื่อถือในปัจจุบันนี้อาจพิสูจน์ได้ว่าไม่เป็นจริงในอนาคตเมื่อนักวิทยาศาสตร์ค้นพบสิ่งใหม่ ๆ ด้วยเทคนิคและวิธีการที่ก้าวหน้าขึ้น หนังสือเล่มนี้จึงมุ่งหมายให้นักเรียนได้เรียนรู้แนวทางและวิธีการสืบเสาะค้นหาความจริงของธรรมชาติ เรียนรู้กระบวนการและจิตสำนึกของนักวิทยาศาสตร์ ให้สามารถคิดได้อย่างอิสระและพัฒนาจินตนาการให้กว้างไกล

ขอขอบพระคุณเป็นอย่างสูงต่อคณาจารย์ทั้งในประเทศและต่างประเทศที่ได้ประสิทธิ์ประสาทวิชาความรู้แก่ผู้เรียบเรียง รวมทั้งวารสารและตำราทั้งจากในประเทศและจากต่างประเทศที่ได้ค้นคว้าใช้เป็นเอกสารอ้างอิง

สุดท้ายนี้ขอขอบคุณมูลนิธิส่งเสริมโอลิมปิกวิชาการและพัฒนามาตรฐานวิทยาศาสตร์ศึกษาในพระอุปถัมภ์สมเด็จพระเจ้าพี่นางเธอเจ้าฟ้ากัลยาณิวัฒนา กรมหลวงนราธิวาสราชนครินทร์ (สอวน.) ที่เห็นความสำคัญของวิชาชีววิทยา โดยอนุมัติให้จัดทำหนังสือชุดนี้ขึ้นมาเพื่อประโยชน์แก่นักเรียนและผู้สนใจใช้ประกอบการศึกษา และขอขอบคุณนิสิตปริญญาโทและปริญญาเอกของคณะเกษตรและคณะวิทยาศาสตร์ที่ช่วยจัดทำภาพประกอบและอ่านตรวจทานต้นฉบับ

ISBN : 978-616-8242-10-0

สงวนลิขสิทธิ์

จัดพิมพ์โดย มูลนิธิ สอวน.

พิมพ์ครั้งที่ 7 พ.ศ. 2563 (2020)

ออกแบบหน้ารองปกและหน้านำบท

โดย ศาสตราจารย์ศักดิ์ดา ศิริพันธุ์

พิมพ์ที่ บริษัทด้านสุทธาการพิมพ์ จำกัด

ผู้จัดจำหน่าย ศูนย์หนังสือจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ถนนพญาไท เขตปทุมวัน กรุงเทพฯ 10330 โทร.0-2218-9872 โทรสาร 0-2254-9495

Call Center (จัดส่งทั่วประเทศ) โทร.0-2255-4433

<http://www.chulabook.com> facebook page: Chulabook

ร้านค้าติดต่อ แผนกขายส่ง สาขาหัวหมาก โทร. 0-2374-1375-6 โทรสาร 0-2374-1374

ผู้เขียน

รองศาสตราจารย์ ดร. พูนพิภพ เกษมทรัพย์

วท.บ. (เกษตรศาสตร์) มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เกียรติคุณอันดับหนึ่งเหรียญทอง

M.S. (Plant Physiology)

Ph.D. (Plant Physiology),

University of California at Davis

## สารบัญ

### บทที่ 1 สมดุลของน้ำในพืช 1

น้ำในดิน 2

การดูดน้ำโดยรากพืช 5

พืชลำเลียงน้ำผ่านทาง tracheids และไซเล็ม 8

ไอน้ำแพร่จากใบไปยังบรรยากาศผ่านปากใบ 13

พืชควบคุมการสูญเสียน้ำได้ 17

การเชื่อมโยงของน้ำจากดินสู่พืชและบรรยากาศ 24

### บทที่ 2. ธาตุอาหารพืช 29

ดิน ราก และจุลินทรีย์ 30

ธาตุอาหารที่เป็นประโยชน์ต่อพืช 38

การแก้ไขปัญหาการขาดธาตุอาหาร 49

การเคลื่อนย้ายธาตุอาหารในพืช 51

### บทที่ 3. การสังเคราะห์ด้วยแสง 61

แสง 61

การตรึงพลังงานแสงในการสังเคราะห์ด้วยแสง 62

การตรึงและรีดิวซ์คาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์

ด้วยแสง โดย carbon reactions 75

การหายใจด้วยแสง 83

กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของ CO<sub>2</sub> ในพืชที่มีวัฏจักร

คาร์บอนแบบ C<sub>4</sub> 86

กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของ CO<sub>2</sub> ด้วย Crassulacean

Acid Metabolism 92

กระบวนการสร้างแป้งและน้ำตาลซูโครส 95

### บทที่ 4. นิเวศสรีรวิทยาของการสังเคราะห์แสง 99

การตรวจวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช 103

แสงและการตอบสนองต่อแสงของอัตราการสังเคราะห์

ด้วยแสง 109

คาร์บอนไดออกไซด์และการตอบสนองต่อ

คาร์บอนไดออกไซด์ของการสังเคราะห์แสง 113

อิทธิพลของอุณหภูมิต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง 121

### บทที่ 5. การหายใจและเมแทบอลิซึมของไขมัน 127

กระบวนการไกลโคไลซิส เกิดในไซโทซอล 128

วัฏจักร TCA เกิดในส่วนเมทริกซ์ของไมโทคอนเดรีย 132

การถ่ายทอดอิเล็กตรอนและการสร้าง ATP เกิดขึ้นในส่วน

เมมเบรนของไมโทคอนเดรีย 136

การควบคุมกระบวนการหายใจ 142

การหายใจของพืชทั้งต้น 146

เมแทบอลิซึมของลิพิด 152

### บทที่ 6. การเคลื่อนย้ายสารอาหารในพืช 161

เส้นทางของการเคลื่อนย้ายสารอาหาร 161

สารอาหารเคลื่อนย้ายจากแหล่งสร้างไปยังส่วนที่ใช้

ประโยชน์ 163

สารอาหารที่ลำเลียงได้ใน โฟลเอ็ม 165

กลไกของการเคลื่อนย้ายสารอาหาร 169

กลไกการเคลื่อนย้ายสารอาหารในโฟลเอ็ม 178

บทบาทของโฟลเอ็มในด้านการสื่อสารภายในพืช 184

Assimilate allocation and partitioning 185

### บทที่ 7. การเจริญเติบโตของพืช 191

The alternation of phases 192

การเจริญเติบโตและการเปลี่ยนสภาพ 194

การศึกษาวิจัยด้านการเจริญเติบโตของพืชใช้ประโยชน์

จาก *Arabidopsis* กลายพันธุ์ 200

กระบวนการสร้างเอมบริโอ 203

เนื้อเยื่อเจริญสร้างต้นและรากพืช 209

เมล็ดและการงอกของเมล็ด 215

การเจริญเติบโตของราก 218

การเจริญเติบโตของส่วนต้น 223

การเจริญเติบโตของใบ 227

การเจริญเติบโตของดอก 234

การเจริญเติบโตของพืชเปลี่ยนแปลงตามเวลา 237



## บทที่ 8. การเคลื่อนไหวของพืชและสรีรวิทยาของการตอบสนองต่อปัจจัยภายนอก 243

การเคลื่อนไหวของพืชตอบสนองต่อปัจจัยภายนอก 243

นาฬิกาชีวภาพที่มีอยู่ตามธรรมชาติภายในพืช 255

อุณหภูมิมีอิทธิพลต่อพืช 257

พืชได้รับอิทธิพลจากแสง 264

## บทที่ 9. ออกซิน ควบคุมการเจริญเติบโตและพัฒนา 273

แนวคิดเรื่องออกซิน 274

กระบวนการสร้าง เมแทบอลิซึม และการเคลื่อนย้าย  
ของออกซิน 276

อิทธิพลของออกซินต่อการยืดขยายขนาดเซลล์ 289

อิทธิพลของออกซินต่อกระบวนการสรีรวิทยาของพืช :

phototropism และ gravitropism 292

อิทธิพลของออกซินต่อกระบวนการสรีรวิทยาของพืชใน  
ด้านอื่น ๆ 299

## บทที่ 10. ไซโทไคนิน ควบคุมการแบ่งเซลล์ 305

การแบ่งเซลล์และการเจริญเติบโตพัฒนาของพืช 305

ไซโทไคนินกับการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อพืช 306

การค้นพบไซโทไคนิน 307

กระบวนการสร้าง เมแทบอลิซึม และการเคลื่อนย้ายของ  
ไซโทไคนินในพืช 312

บทบาททางชีววิทยาของไซโทไคนิน 317

## บทที่ 11. จิบเบอเรลลิน ควบคุมความสูงของพืช 327

การค้นพบจิบเบอเรลลิน 327

กระบวนการสร้าง เมแทบอลิซึม และการเคลื่อนย้าย  
ของจิบเบอเรลลิน 330

อิทธิพลของจิบเบอเรลลินต่อการเจริญเติบโตและ  
พัฒนา 339

กลไกการทำงานของจิบเบอเรลลินในการเร่งการเติบโต  
ของลำต้น 342

กลไกการทำงานของจิบเบอเรลลินในการเคลื่อนย้าย  
สารอาหารสะสมในเอนโดสเปิร์ม 346

เกษตรกรใช้ประโยชน์จากจิบเบอเรลลิน 350

## บทที่ 12. เอธิลีน ฮอรโมนที่เป็นแก๊ส 353

เอธิลีนเป็นฮอรโมนพืช 353

โครงสร้าง กระบวนการสร้าง และตรวจวัดเอธิลีน 353

บทบาททางชีววิทยาของเอธิลีน 361

เอธิลีนมีประโยชน์ในการเกษตร 369

## บทที่ 13. Abscissic acid 373

โครงสร้างทางเคมีและการตรวจวัด ABA 373

กระบวนการสร้าง เมแทบอลิซึม และการเคลื่อนย้าย  
ของ ABA 375

อิทธิพลทางชีววิทยาของ ABA 380

ABA ควบคุมการปิดปากใบในสภาพขาดน้ำ 385

## บทที่ 14. สรีรวิทยาของการควบคุมการออกดอก 391

ตายอดและการเปลี่ยนแปลงเพื่อออกดอก 391

นาฬิกาธรรมชาติ 395

Photoperiodism 396

อุณหภูมิต่ำกระตุ้นให้พืชออกดอก 404

สัญญาณทางชีวเคมีมีส่วนเกี่ยวข้องกับการควบคุมการ

ออกดอกของพืช 406

การนำความรู้ไปประยุกต์ใช้ประโยชน์ 409

## บทที่ 15. สรีรวิทยาการตอบสนองต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม 413

การขาดแคลนน้ำและการตอบสนองของพืช 414

การขาดแคลนน้ำมีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์แสง 424

การปรับแรงดันออสโมติกช่วยรักษาสสมดุลของน้ำ 426

การขาดแคลนน้ำทำให้สมดุลของพลังงานเปลี่ยน 428

การขาดแคลนน้ำเพิ่มขึ้นแว็กซ์ที่ผิวใบ 430

การขาดแคลนน้ำเพิ่มความต้านทานการไหลของน้ำ 430

การขาดแคลนน้ำชักนำ CAM 431



ต้นไม้ที่เจริญเติบโตบริเวณป่าชายเลนริมทะเล  
มีสมดุคของน้ำอย่างไร ?



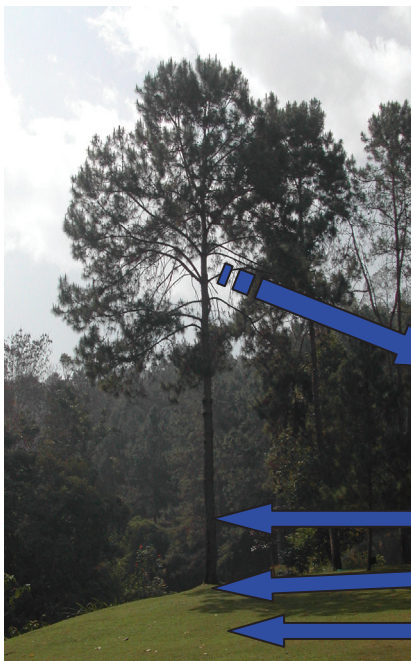
# บทที่ 1

## สมดุลของน้ำในพืช

### 1. บทนำ

พืชต้องการแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศเพื่อเป็นแหล่งที่นำมาใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง แต่ในขณะเดียวกันพืชต้องสูญเสียน้ำเนื่องจากบรรยากาศมีน้ำอยู่น้อยมาก พืชมีวิวัฒนาการที่ทำให้ลดการสูญเสียน้ำจากใบและสามารถควบคุมการสูญเสียน้ำได้บ้างบางส่วน และมีกลไกการลำเลียงน้ำจากดินเพื่อทดแทนน้ำที่สูญเสียไปสู่บรรยากาศได้อย่างรวดเร็ว

ในบทนี้จะอธิบายการเคลื่อนของน้ำจากดินเข้าสู่พืช การลำเลียงน้ำในพืช และการสูญเสียน้ำสู่บรรยากาศ เส้นทางเดินของน้ำแม้จะต่อเนื่องจากดินสู่พืชและสู่บรรยากาศแต่ก็มีลักษณะแตกต่างกัน เริ่มจากน้ำในสถานะของเหลวเคลื่อนผ่านดิน เยื่อหุ้มเซลล์ เซลล์พืช ท่อลำเลียงน้ำ ผ่านผนังเซลล์ และระเหยเปลี่ยนสถานะเป็นไอน้ำในช่องว่างภายในใบ จากนั้นแพร่สู่บรรยากาศภายนอกใบ มีกลไกการลำเลียงและแรงผลักดันที่แตกต่างกันในแต่ละช่วงของเส้นทางเดินและขั้นตอนต่าง ๆ ของการเคลื่อนของน้ำ



ภาพที่ 1.1 แรงผลักดันให้น้ำเคลื่อนจากดินผ่านต้นพืชและเคลื่อนสู่อากาศในที่สุดในแต่ละส่วนของเส้นทาง ได้แก่ ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของไอน้ำในบรรยากาศและในอากาศที่ช่องว่างในใบ  $\Delta C_w$  แรงดันของน้ำ ( $\Delta \Psi_p$ ) และ ศลศักย์ ( $\Delta \Psi_w$ ).

ที่มา: ภาพจากสวนพฤกษศาสตร์สมเด็จพระนางเจ้าสิริกิติ์ จังหวัดเชียงใหม่

อากาศภายในใบสู่ภายนอก :

ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของไอน้ำ  
ในบรรยากาศและในอากาศที่ช่องว่างในใบ  $\Delta C_w$

ในไซเล็ม : ความแตกต่างของแรงดันน้ำ ( $\Delta \Psi_p$ )

ชั้นเนื้อเยื่อภายในราก : ความแตกต่างของชลศักย์

ในดิน : ความแตกต่างของแรงดันน้ำ ( $\Delta \Psi_p$ )

การสูญเสียน้ำจากใบโดยการคายน้ำถูกผลักดันโดยความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของไอน้ำในบรรยากาศและในอากาศที่ช่องว่างในใบ การลำเลียงน้ำในดินและในไซเล็มเป็นการเคลื่อนที่เป็นกลุ่มก้อนหรือการไหลทั้งมวล (mass flow) ที่ผลักดันโดยความแตกต่างของแรงดัน ในขณะที่การเคลื่อนของน้ำผ่านชั้นของเซลล์ เช่น เนื้อเยื่อคอร์เทกซ์ (cortex) ในราก จะมีความสลับซับซ้อนกว่าแต่ก็ยังคงตอบสนองต่อความแตกต่างของชลศักย์ข้ามเนื้อเยื่อที่น้ำเคลื่อนผ่าน แม้การเคลื่อนของน้ำตลอดทางเป็นแบบไม่ใช้พลังงาน (passive) เนื่องจากพลังงานอิสระ (free energy) ของน้ำลดลงระหว่างการเคลื่อน แต่การลำเลียง

น้ำก็เป็นกระบวนการที่มีการควบคุมโดยพืชอย่างใกล้ชิดเพื่อลดความเสี่ยงของการขาดน้ำ โดยเฉพาะอย่างยิ่งโดยการควบคุมการคายน้ำที่ปากใบ

## 2. น้ำในดิน

ปริมาณน้ำในดินและอัตราการเคลื่อนที่ของน้ำในดินถูกกำหนดโดยชนิดและโครงสร้างของดิน อนุภาคทรายอาจมีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางมากกว่า 1 มิลลิเมตร และมีพื้นที่ผิวต่อน้ำหนักน้อยกว่าแต่มีช่องว่างระหว่างอนุภาคมากกว่าอนุภาคดินเหนียว (ตารางที่ 1.1) ในขณะที่อินทรีย์วัตถุเช่นฮิวมัส จะสามารถช่วยให้อนุภาคดินเหนียวเกาะตัวกันเป็นก้อน เพิ่มการระบายอากาศและช่องว่างในการรับน้ำให้มากขึ้น

ตารางที่ 1.1 การจำแนกกลุ่มขนาดของอนุภาคดินตามระบบสากล และพื้นที่ผิวต่ออนุภาคดินหนึ่งกรัม

| กลุ่มขนาดอนุภาค  | เส้นผ่านศูนย์กลาง (มม.)<br>ตามระบบสหรัฐอเมริกา | เส้นผ่านศูนย์กลาง (มม.)<br>ตามระบบสากล | พื้นที่ผิว (ตารางเมตร)<br>ต่ออนุภาคดินหนึ่งกรัม |
|------------------|------------------------------------------------|----------------------------------------|-------------------------------------------------|
| ทราย (sand)      | 2.0 – 0.05                                     | 2.0 – 0.02                             | < 1 – 10                                        |
| ทรายแป้ง (silt)  | 0.05 – 0.002                                   | 0.02 – 0.002                           | 10 – 100                                        |
| ดินเหนียว (clay) | < 0.002                                        | < 0.002                                | 100 – 1000                                      |

เมื่อฝนตกหรือมีการให้น้ำชลประทาน น้ำจะซึมลงไปสู่ด้านล่างตามแรงโน้มถ่วงของโลก แทรกเข้าในช่องว่างระหว่างเม็ดดิน แทนที่อากาศบางส่วน และในบางครั้งอาจดักฟองอากาศไว้ในช่องว่างระหว่างเม็ดดิน น้ำในดินอาจอยู่เต็มช่องว่างระหว่างเม็ดดินหรืออาจเป็นเพียงฟิล์มของน้ำเคลือบเม็ดดินไว้ก็ได้ หากช่องว่างระหว่างเม็ดดินมีขนาดใหญ่ น้ำจะมีแนวโน้มที่จะไหลลงด้านล่างตามแรงโน้มถ่วงเหลือเพียงฟิล์มของน้ำไว้ หากช่องว่างระหว่างเม็ดดินมีขนาดเล็ก เช่น ระหว่างอนุภาคดินเหนียว น้ำจะไม่ไหลลงสู่ที่ต่ำได้ง่ายนัก นักวิทยาศาสตร์เรียกปริมาณน้ำในดินหลังจากที่ดินได้รับน้ำจำนวนมากและปล่อยให้ น้ำได้ระบายออกไปแล้ว ว่า field capacity โดยทั่วไปดินเหนียวและดินที่มีปริมาณฮิวมัสสูงจะเก็บน้ำไว้ในปริมาณมากกว่า ดินทรายจึงมี field capacity มากกว่า

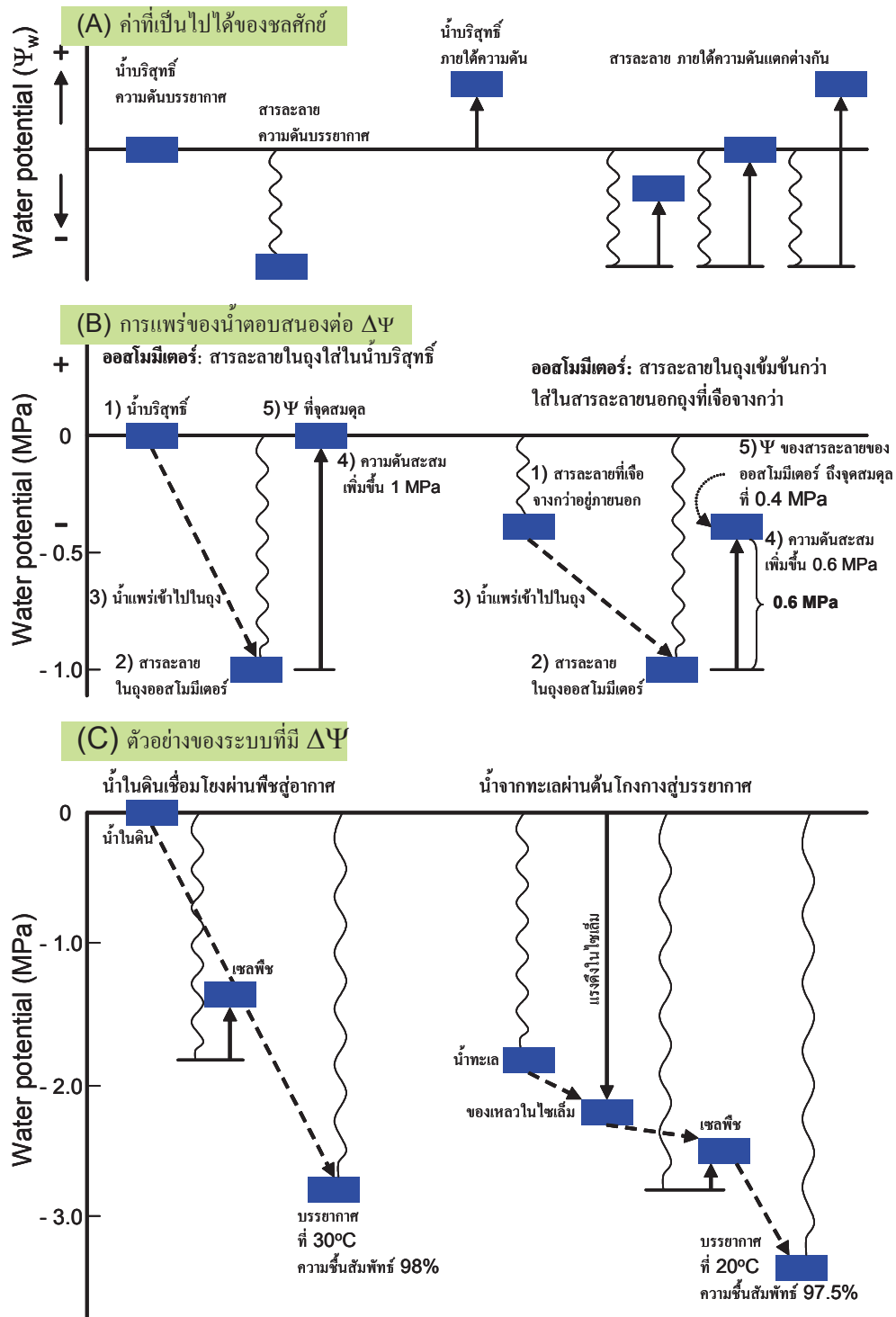
### 2.1 แรงดึงดูดน้ำโดยอนุภาคดินทำให้ชลศักยภาพในดินลดลงมาก

นักวิทยาศาสตร์กำหนดให้ชลศักยภาพ (water potential,  $\Psi_w$ ) ของน้ำบริสุทธิ์ที่ความดันหนึ่งบรรยากาศมีค่าเป็นศูนย์ และน้ำมีตัวถูกละลายเจือปนอยู่จะทำให้ชลศักยภาพลดลงเมื่อเทียบกับน้ำบริสุทธิ์ที่อุณหภูมิเดียวกัน ในขณะที่เมื่อความดันเพิ่มมากขึ้นทำให้ชลศักยภาพเพิ่มมากขึ้นและความดันที่ลดน้อยลงจะทำให้ชลศักยภาพลดน้อยลงเมื่อเทียบกับน้ำบริสุทธิ์ที่อุณหภูมิเดียวกัน (ภาพที่ 1.2) นักวิทยาศาสตร์กำหนดให้ชลศักยภาพมีหน่วยวัดเป็นความดัน (MPa)

ชลศักยภาพในดิน (soil potential) มีสององค์ประกอบหลักได้แก่ ชลศักยภาพที่เกิดจากน้ำมีตัวถูกละลายหรือศักย์ออสโมซิส (osmotic potential,  $\Psi_o$ ) กับชลศักยภาพที่เกิดจากแรงดันของน้ำหรือศักย์ความดัน (pressure potential,  $\Psi_p$ ) ในดินปกติ น้ำในดินมีสารถูกละลายอยู่น้อยมาก ทำให้ศักย์ออสโมซิสของน้ำในดินมีค่าต่ำมาก ประมาณ  $-0.02$  MPa แต่ในดินเค็มน้ำในดินจะมีเกลือละลายอยู่มากทำให้ศักย์ออสโมซิสของน้ำต่ำกว่าในดินปกติมาก โดยอาจต่ำลงได้น้อยกว่า  $-0.2$  MPa

องค์ประกอบของชลศักยภาพในดินส่วนที่เกิดจากความดันอุทกสถิต (hydrostatic pressure) จะแปรตามความชื้นในดิน โดยดินเปียกจะมีค่า  $\Psi_p$  มากใกล้ศูนย์ เมื่อดินแห้งลง  $\Psi_p$  จะลดน้อยลงตามลำดับ ชลศักยภาพในดินที่อาจมีค่าน้อยมาก ๆ เนื่องจากดินแห้งอาจเรียกว่าเป็น matric potential ซึ่งเกิดจากอนุภาคดินมีแรงดึงดูดน้ำ





ภาพที่ 1.2 แผนผังอธิบายชลศักย์ และการแพร่ของน้ำในระบบเชื่อมโยงจากดินผ่านพืชสู่อากาศ

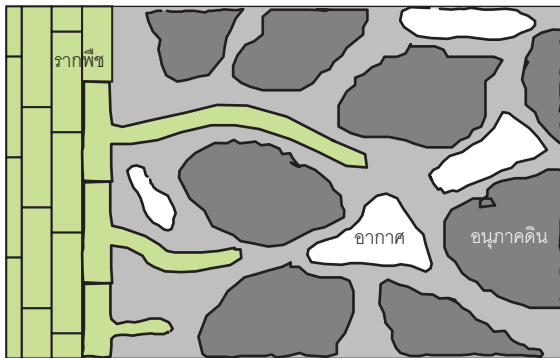
ที่มา: ดัดแปลงจาก Salisbury and Ross 1992

น้ำมีแรงตึงผิว (surface tension) สูง เมื่อปริมาณน้ำในดินลดลง น้ำจะหายไปจากส่วนกลางของช่องว่างในดินที่ใหญ่ที่สุดก่อน เนื่องจากดินและน้ำมีแรงดึงดูดซึ่งกันและกัน น้ำจะยึดติดกับผิวดินและทำให้เกิดพื้นที่สัมผัสระหว่างน้ำที่เคลือบผิวดินและอากาศในดิน เมื่อปริมาณน้ำในดินลดลงไปอีก น้ำจะหดเข้าไปอยู่ช่องว่างระหว่างอนุภาคดินที่มีขนาดเล็กลงไปอีก

จนกระทั่งผิวสัมผัสระหว่างน้ำกับอากาศพัฒนาเป็นส่วนโค้งที่เรียกว่า curve menisci (ภาพที่ 1.3) ซึ่งน้ำที่อยู่ใต้ส่วนโค้งนี้จะอยู่ภายใต้แรงดึงที่สามารถประเมินได้จากสมการ:

$$\Psi_p = -2T / r$$

เมื่อ  $T$  คือ แรงตึงผิวของน้ำ ( $7.28 \times 10^{-8}$  MPa m) และ  $r$  คือ รัศมีของส่วนโค้ง



| รัศมีความโค้ง<br>(mm) | ความดัน<br>(MPa) |
|-----------------------|------------------|
| 5.0                   | - 0.03           |
| 0.5                   | - 0.3            |
| 0.05                  | - 3              |
| 0.01                  | - 15             |
| 0.005                 | - 30             |

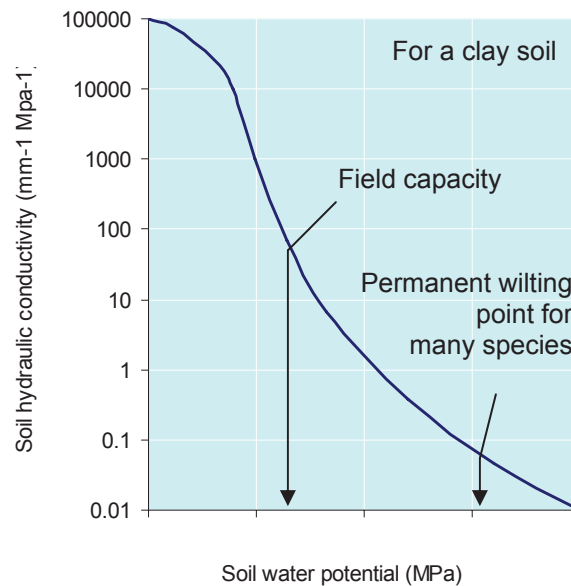
ภาพที่ 1.3 ขนรากเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสกับดินและน้ำในดิน ช่วยให้พืชเสี่ยงต่อการขาดน้ำน้อยลง ดินประกอบด้วยอนุภาคดินชนิดต่าง ๆ แร่ธาตุ น้ำ และอากาศ เมื่อรากดูดน้ำในดินไป อากาศภายในดินจะขยายตัวเพิ่มขนาดขึ้น สารละลายในดินจะถอยลงและไปอยู่ในช่องว่างขนาดเล็กของอนุภาคดิน ทำให้พื้นที่ผิวของสารละลายที่สัมผัสอากาศมีลักษณะโค้ง สารละลายจึงอยู่ภายใต้แรงดึง (tension) จากแรงตึงผิวของน้ำ เมื่อดินขาดน้ำมากขึ้น ความโค้งที่ผิวสัมผัสระหว่างน้ำกับอากาศยิ่งเพิ่มขึ้น และน้ำจะอยู่ภายใต้แรงดึงมากยิ่งขึ้น

$\Psi_p$  ของน้ำในดินจึงอาจติดลบได้มากเนื่องจากรัศมีของส่วนโค้งของผิวสัมผัสระหว่างน้ำกับอากาศสามารถอาจจะสั้นมากในดินแห้ง เช่น เมื่อรัศมีของความโค้งมีขนาดเล็กเท่ากับขนาดของอนุภาคดินเหนียวประมาณ  $1 \mu\text{m}$  จะทำให้  $\Psi_p$  ของน้ำในดินต่ำถึง  $-0.15$  MPa และหากปริมาณน้ำในดินมีน้อยมาก  $\Psi_p$  ของน้ำในดินอาจต่ำลงถึง  $-1$  ถึง  $-2$  MPa ได้ ซึ่งที่จุดนี้ น้ำในดินที่เป็นประโยชน์ต่อพืชจะมีน้อยมากและนักวิทยาศาสตร์ด้านดินจะเรียกชลศักย์ในดินเป็น matric potential

## 2.2 น้ำไหลผ่านดินแบบ mass flow

น้ำในดินเคลื่อนที่ด้วยการไหลทั้งมวลแบบ mass flow ซึ่งเป็นการเคลื่อนที่ของน้ำที่ถูกผลักดันโดยความแตกต่างของความดัน และมีบางส่วนที่การเคลื่อนที่ที่เกิดจากการแพร่ของน้ำ เมื่อพืชดูดน้ำจากดินไปใช้ ปริมาณน้ำในดินบริเวณใกล้รากจะลดลง เป็นผลให้  $\Psi_p$  ของน้ำในดินบริเวณใกล้รากลดลงและมีความแตกต่างของความดันระหว่างน้ำใกล้รากกับน้ำที่บริเวณห่างออกไปซึ่งมี  $\Psi_p$  สูงกว่า น้ำจึงไหลมาที่บริเวณผิวรากตามความแตกต่างของความดันของน้ำผ่านทางช่องว่างระหว่างอนุภาคดินที่เชื่อมโยงติดต่อกัน

อัตราการไหลของน้ำในดินถูกกำหนดโดยขนาดความแตกต่างของความดันของน้ำและ hydraulic conductivity ของดิน ซึ่งบ่งบอกความยากง่ายที่น้ำจะไหลผ่านดินชนิดหนึ่ง ๆ ดินทรายที่มีช่องว่างระหว่างอนุภาคดินใหญ่จะมี hydraulic conductivity มากกว่าดินเหนียวที่มีช่องว่างขนาดเล็กกว่า นอกจากนี้ปริมาณน้ำในดินยังเป็นสิ่งกำหนด hydraulic conductivity ของดินเช่นกัน (ภาพที่ 1.4) เมื่อปริมาณน้ำในดินลดลงจะทำให้ชลศักย์ในดินลดลงและเป็นผลให้ hydraulic conductivity ของดินลดลง การลดลงของ hydraulic conductivity ของดินเกิดขึ้นเพราะน้ำในดินถูกทดแทนด้วยอากาศซึ่งขัดขวางการไหลของน้ำ



ภาพที่ 1.4 ความสัมพันธ์ระหว่าง hydraulic conductivity ของดินที่เปลี่ยนแปลงตามศักย์ในดิน ทั้งนี้ conductivity บ่งบอกความยากง่ายของการไหลของน้ำในดิน การลดลงของ conductivity เมื่อศักย์ภาพของน้ำในดิน ลดลงมีสาเหตุมาจากการแทนที่น้ำด้วยอากาศในช่องว่างระหว่างอนุภาคดินทำให้ช่องทางน้ำไหลมีน้อยลงและมี ขนาดเล็กลง การไหลของน้ำจึงยากขึ้น ลักษณะโดยรวมของความสัมพันธ์นี้พบได้ในดินหลายชนิด แม้ว่ารายละเอียด ของความสัมพันธ์ที่พบในดินแต่ละชนิดจะแตกต่างกันไปตามขนาดของอนุภาคดินและปริมาณอินทรีย์สารในดิน field capacity คือปริมาณน้ำยังอยู่ในดินที่ไม่ไหลไปบริเวณอื่น

ในดินที่แห้งมาก ๆ ศักย์ในดินอาจลดลงต่ำกว่าจุดเหี่ยวถาวร (permanent wilting point) ซึ่งเป็นจุดที่พืชไม่สามารถสร้างแรงเต่งในเซลล์ได้ (turgor pressure) แม้จะหยุดการสูญเสียน้ำจากการคายน้ำก็ตาม ดังนั้น ที่จุดนี้ศักย์ในดิน ( $\Psi_w$ ) จะต่ำกว่าหรือเท่ากับศักย์ออสโมซิส ( $\Psi_s$ ) ของพืช แต่เนื่องจาก  $\Psi_s$  แตกต่างกันไปขึ้นอยู่กับชนิดของพืช ดังนั้น จุดเหี่ยวถาวรจึงไม่ใช่คุณสมบัติเฉพาะของดิน แต่จะแตกต่างกันออกไปขึ้นอยู่กับชนิดพืชที่ปลูกในดินนั้น ๆ

### 3. การดูดน้ำโดยรากพืช

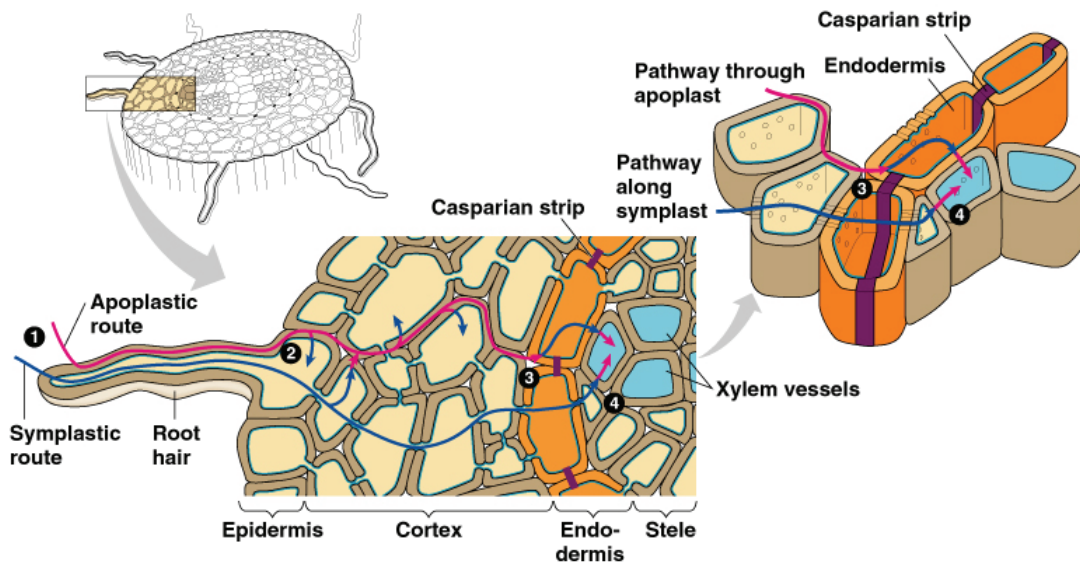
รากพืชจะดูดน้ำในดินได้ดีเมื่อผิวรากสัมผัสใกล้ชิดกับเม็ดดิน การเจริญเติบโตของรากพืชและขนรากช่วยเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสที่ทำให้รากดูดน้ำและธาตุอาหารได้มาก ขนรากคือส่วนขยายของเซลล์บริเวณชั้นนอกของรากพืชที่ช่วยเพิ่มพื้นที่ผิวสัมผัสดินให้กับรากได้มาก นักวิทยาศาสตร์พบว่าต้นข้าวไรน์ที่อายุ 4 ปีมีพื้นที่ผิวของขนรากมากถึง 40% ของพื้นที่ผิวรากทั้งหมด บริเวณปลายรากซึ่งมีขนรากอยู่มากทำให้น้ำเข้าสู่รากได้ง่าย แต่บริเวณรากที่มีอายุมากจะมีชั้นเนื้อเยื่อชั้นนอก (exodermis) หรือเนื้อเยื่อชั้นรองจากผิว (hypodermis) ทำหน้าที่ป้องกันราก และชั้นเนื้อเยื่อนี้มักมีสารในกลุ่มไม่ชอบน้ำ (hydrophobic) ในชั้นผนังเซลล์ซึ่งไม่ยอมให้น้ำเคลื่อนผ่านได้ง่าย

การรบกวนดินทำลายการสัมผัสของผิวรากและเม็ดดินได้ง่าย ดังนั้นเมื่อย้ายปลูกต้นกล้าพืชใหม่ ๆ จึงจำเป็นต้องหาวิธีการลดการสูญเสียของพืชเนื่องจากผิวสัมผัสระหว่างรากพืชและดินยังไม่มีจึงทำให้พืชดูดน้ำได้ไม่มาก เมื่อใดที่รากพืชเจริญเติบโตเข้าไปสู่ดินและสร้างผิวสัมผัสกับดินได้มาก จึงจะทำให้พืชสามารถทนต่อการสูญเสียน้ำได้มากขึ้น



### 3.1 น้ำเข้าสู่รากผ่านทาง apoplast และ symplast

น้ำเคลื่อนที่ในดินแบบ mass flow แต่เมื่อน้ำเคลื่อนมาสัมผัสกับผิวรากพืชแล้ว กระบวนการเคลื่อนที่ของน้ำเข้าสู่รากพืชจะซับซ้อนขึ้น น้ำเคลื่อนจากเนื้อเยื่อชั้นผิว (epidermis) ไปสู่น้ำเยื่อชั้นในสุดของคอร์เทกซ์ (endodermis) ของรากโดยสามเส้นทางได้แก่ (1) เส้นทางแอฟโพพลาสต์ apoplast pathway (2) เส้นทางข้ามเมมเบรน transmembrane pathway และ (3) เส้นทางซิมพลาสต์ symplast pathway (ภาพที่ 1.5)



ภาพที่ 1.5 เส้นทางเดินทางของน้ำและธาตุอาหารเข้าสู่รากพืช น้ำอาจผ่านชั้น cortex ได้ทั้งในเส้นทาง apoplast ซึ่งไม่ได้เข้าสู่ภายในเซลล์รากพืช หรืออาจผ่านเซลล์ต่าง ๆ โดยเคลื่อนที่ข้ามเซลล์เมมเบรนและเคลื่อนผ่านภายในเซลล์ต่าง ๆ ด้วยเส้นทาง symplast ที่ไม่จำเป็นต้องข้ามเซลล์เมมเบรนอีกเพราะเป็นการผ่านช่อง plasmodesmata ทั้งนี้ น้ำที่เคลื่อนที่โดยเส้นทาง apoplast จะสิ้นสุดลงที่บริเวณ endodermis เนื่องจากมี casparian strip กันไว้

ที่มา: Addison Wesley Longman Inc. 1999

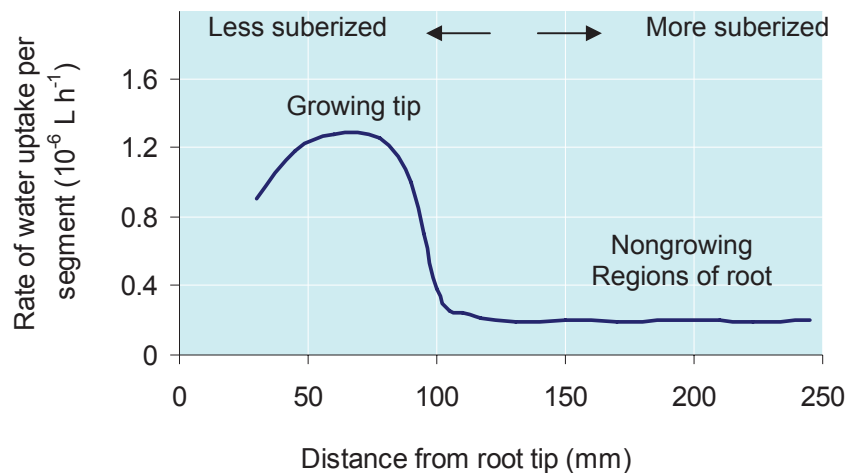
ในการเคลื่อนที่ผ่าน apoplast น้ำจะเคลื่อนผ่านส่วนผนังเซลล์โดยไม่ข้ามเมมเบรนของเซลล์ ส่วน apoplast เป็นระบบเชื่อมต่อผนังเซลล์และช่องว่างระหว่างเซลล์ โดยเป็นเครือข่ายของส่วนที่ไม่มีชีวิตของพืชที่ครอบคลุมตั้งแต่ปลายยอดถึงปลายราก นอกจากนี้ น้ำสามารถเคลื่อนผ่านเข้าไปภายในเซลล์โดยมีเส้นทางแบ่งได้เป็นสองลักษณะใหญ่ ๆ คือ (1) เส้นทางข้ามเมมเบรน ซึ่งน้ำจะเคลื่อนที่ข้ามเมมเบรนเข้าสู่เซลล์ด้านหนึ่งและเคลื่อนที่ข้ามเมมเบรนออกจากเซลล์อีกด้านหนึ่ง จากนั้นจะเข้าสู่เซลล์ข้างเคียงต่อไปเรื่อย ๆ ในเส้นทางนี้น้ำจะเคลื่อนที่ผ่านเซลล์เมมเบรนของแต่ละเซลล์อย่างน้อยสองครั้ง และเมื่ออยู่ในเซลล์น้ำอาจเคลื่อนที่ผ่านเข้าและออกจากแวคิวโอลได้ (2) เส้นทางซิมพลาสต์ ซึ่งน้ำเคลื่อนจากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์หนึ่งผ่านทางพลาสโมเดสมาตาซึ่งเป็นเครือข่ายการเชื่อมโยงไซโตพลาสซึมของเซลล์ต่าง ๆ

แม้ว่านักวิทยาศาสตร์ยังไม่สามารถกำหนดความสำคัญของเส้นทางลำเลียงน้ำแบบต่าง ๆ ในปัจจุบันนี้ได้ แต่นักวิทยาศาสตร์ทราบว่าน้ำจะต้องเคลื่อนผ่านเส้นทางทั้งสามนี้

ที่บริเวณ endodermis น้ำที่เคลื่อนเข้าสู่รากทาง apoplast อาจถูกขวางกั้นด้วยแถบคาสพาเรียน (casparian stripe) ซึ่งเป็นแถบผนังเซลล์ของเนื้อเยื่อ endodermis ที่ประกอบด้วยสารซูเบอร์ิน (suberin) ซึ่งเป็นกลุ่มแวกซ์ที่ไม่ละลายน้ำซึ่งซูเบอร์ินนี้จะกั้นไม่ให้ทั้งน้ำและธาตุอาหารเคลื่อนเข้าสู่ส่วนในของราก แต่เนื่องจากพบซูเบอร์ินแต่เฉพาะใน endodermis บริเวณของ

รากที่มีอายุมาก หยุดการเจริญเติบโตแล้ว และอยู่ห่างไกลจากปลายราก แต่ไม่พบในส่วนรากที่อายุน้อยใกล้ปลายราก ดังนั้น น้ำจึงสามารถเคลื่อนเข้าสู่ส่วนในของรากได้มากในบริเวณปลายราก แต่น้ำจะสามารถเคลื่อนที่เข้าบริเวณรากที่มีซูเบอรินได้ โดยผ่านทาง symplast หรือช่องว่างของแถบคาสพาเรียนที่อาจเกิดระหว่างการเกิดรากแขนงได้

การเคลื่อนของน้ำเข้าสู่รากเป็นกระบวนการที่สลับซับซ้อนและได้รับอิทธิพลจากปัจจัยหลายประการรวมทั้งปัจจัยสิ่งแวดล้อม รากจะดูดน้ำได้น้อยลงเมื่ออยู่ในสภาพขาดออกซิเจน ในอุณหภูมิต่ำ หรือถูกยับยั้งกระบวนการหายใจด้วยสารเคมี (เช่น ไซยาไนด์) ซึ่งเป็นกลไกสาเหตุที่ทำให้ต้นพืชเหี่ยวเฉาเมื่ออยู่ในสภาพน้ำท่วมขังซึ่งทำให้การแพร่ของออกซิเจนไปยังรากลดลงมาก เพราะการแพร่ของออกซิเจนในน้ำมีอัตราการแพร่ช้ากว่าการแพร่ในอากาศถึงหนึ่งหมื่นเท่า ดังนั้น รากที่จมน้ำจะขาดออกซิเจนอย่างรวดเร็ว รากดูดน้ำได้น้อยลง ลำเลียงน้ำไปให้ต้นและใบได้น้อยลง เมื่อไม่สามารถลำเลียงน้ำไปทดแทนน้ำที่เสียไปจากการคายน้ำได้เพียงพอ พืชจะเหี่ยวเพราะขาดน้ำ



ภาพที่ 1.6 อัตราการดูดน้ำที่ตำแหน่งต่าง ๆ จากปลายรากพืชทอง

ที่มา: ดัดแปลงจาก Kramer and Boyer 1995

### 3.2 การสะสมของตัวถูกละลายในไซเล็ม สร้างแรงดันราก

พืชสามารถสร้างแรงดันรากซึ่งเป็นแรงดันที่เกิดจากน้ำ นักวิทยาศาสตร์สังเกตปรากฏการณ์แรงดันรากได้เมื่อตัดลำต้นของพืชที่มีขนาดเล็กเหนือระดับดินเล็กน้อยและพบของเหลวถูกดันออกมาจากรอยตัด ซึ่งอาจเป็นเวลานานหลายชั่วโมงได้ ซึ่งแรงดันของรากล้นอาจมากถึง 0.05 ถึง 0.5 MPa

รากสร้างแรงดันรากได้เมื่อรากดูดธาตุอาหารหลายชนิดในดินและสะสมไว้ในไซเล็ม ทำให้สารละลายในไซเล็มเข้มข้นกว่าสารละลายในดินและมีศักย์โดยรวมน้อยกว่า ความแตกต่างของศักย์นี้เป็นแรงผลักดันให้น้ำเคลื่อนเข้าสู่ไซเล็ม เมื่อน้ำเข้าสู่ไซเล็มมากจะทำให้แรงดันของน้ำในไซเล็มเพิ่มมากขึ้น ในกรณีนี้ อาจอธิบายกลไกการเกิดแรงดันรากได้โดยเปรียบรากเป็นเซลล์ออสโมติก (osmotic cell) ที่มีเนื้อเยื่อของรากล้นทำหน้าที่เป็นเยื่อเบรอนออสโมติก (osmotic membrane) สร้างแรงดันภายในไซเล็มได้เนื่องจากการสะสมสารถูกละลายภายในไซเล็ม

แรงดันรากพบได้ชัดเจนในพืชที่ได้รับน้ำมากในสภาพอากาศที่มีความชื้นสูงมีการคายน้ำต่ำ เมื่ออยู่ในสภาพอากาศแห้งพืชมีการคายน้ำมาก น้ำจะเคลื่อนสู่ใบและสูญเสียไปสู่อากาศอย่างรวดเร็วจนกระทั่งไม่มีโอกาสสร้างแรงดันน้ำในไซเล็มของราก

พืชที่มีแรงดันรากมักพบหยดน้ำที่ขอบใบซึ่งเป็นปรากฏการณ์คายน้ำเป็นหยดที่เรียกว่ากัตเตชัน (guttation) แรงดันในไซเล็มดันของเหลวในไซเล็มออกมาทางรูหยาดน้ำ (hydathodes) ซึ่งเป็นโครงสร้างของใบมีลักษณะเป็นช่องเปิดที่ขอบใบ บริเวณใกล้ปลายมัดท่อลำเลียงน้ำ ในพืชสกุลหญ้าเช่น ข้าว (ภาพที่ 1.7) จะพบหยดน้ำที่ปลายใบในช่วงเวลาเช้า



ภาพที่ 1.7 หยดน้ำพบที่ปลายใบเป็นปรากฏการณ์ guttation ซึ่งเกิดจากแรงดันในไซเล็มดันของเหลวในไซเล็มออกมาทาง hydathodes ซึ่งเป็นช่องเปิดที่ขอบใบบริเวณใกล้ปลายมัดท่อลำเลียงน้ำ เมื่ออากาศมีความชื้นมากน้ำจะระเหยน้อยจึงปรากฏเป็นหยดน้ำปลายใบที่อยู่ในครอบแก้วด้านซ้าย ในขณะที่อากาศภายนอกครอบแก้วมีความชื้นน้อยกว่าจึงทำให้น้ำระเหยไปได้และไม่ปรากฏหยดน้ำที่ปลายใบที่อยู่ภายนอกครอบแก้ว

ที่มา: [www.thm.btinternet.co.uk/bio/8/8kguttation](http://www.thm.btinternet.co.uk/bio/8/8kguttation)

#### 4. พืชลำเลียงน้ำผ่านทางทวารคิตและไซเล็ม

ในพืชส่วนใหญ่ พืชลำเลียงน้ำผ่านทางไซเล็ม เส้นทางการลำเลียงน้ำของพืชที่มีความสูง 1 เมตรจะผ่านไซเล็มมากกว่า 95% ส่วนเส้นทางการลำเลียงน้ำของพืชยืนต้นจะยิ่งผ่านไซเล็มเป็นสัดส่วนมากยิ่งขึ้น เมื่อเปรียบเทียบกับเส้นทางการลำเลียงน้ำเข้าสู่รากแล้ว การลำเลียงผ่านไซเล็มมีความซับซ้อนน้อยกว่ามาก

เซลล์ในไซเล็มมีรูปร่างและโครงสร้างที่ทำให้สามารถลำเลียงน้ำในปริมาณมากได้ด้วยประสิทธิภาพสูง ไซเล็มประกอบด้วยเซลล์สองชนิด ได้แก่ (1) เซลล์ทวารคิต (tracheid) ซึ่งพบในพืชมีดอก (angiosperms) และพืชเมล็ดเปลือย (gymnosperms) และ (2) เซลล์ลำเลียงน้ำ (vessel elements) ซึ่งพบในพืชมีดอกและเฉพาะพืชเมล็ดเปลือยบางชนิด (Gnetales) เท่านั้น ไซเล็มที่ไม่มีชีวิตแล้วจึงทำหน้าที่ลำเลียงน้ำในพืชได้โดยไม่มีทั้งเยื่อหุ้มและออร์แกเนลล์ มีรูปร่างเหมือนกับท่อกลวงที่เสริมความแข็งแรงด้วยสารลิกนินจากผนังเซลล์ทุติยภูมิ

เซลล์ทวารคิตเป็นเซลล์ที่มีรูปร่างเหมือนกระสวย ยาว และมีรอยเว้า (pit) อยู่กระจายทั่วไปบริเวณด้านข้างเซลล์ โดย pit เป็นพื้นที่ขนาดเล็กมากของเซลล์ที่ไม่มีผนังเซลล์ทุติยภูมิ มีเพียงผนังเซลล์ปฐมภูมิที่บางและมีรู นักวิทยาศาสตร์พบว่า pits ของเซลล์ทวารคิตหนึ่งจะอยู่เป็นคู่ติดกับของอีกเซลล์หนึ่ง สร้างเป็นรอยเว้าที่อยู่เป็นคู่กัน (pit pairs) ซึ่งเป็นเส้นทางผ่านของน้ำที่มีความต้านทานต่ำระหว่างเซลล์ทวารคิตสองเซลล์ และส่วนที่เป็นชั้นพรมของ pit pairs ประกอบด้วยผนังปฐมภูมิของทั้งสองเซลล์และ middle lamella รวมกันเรียกว่า pit membrane

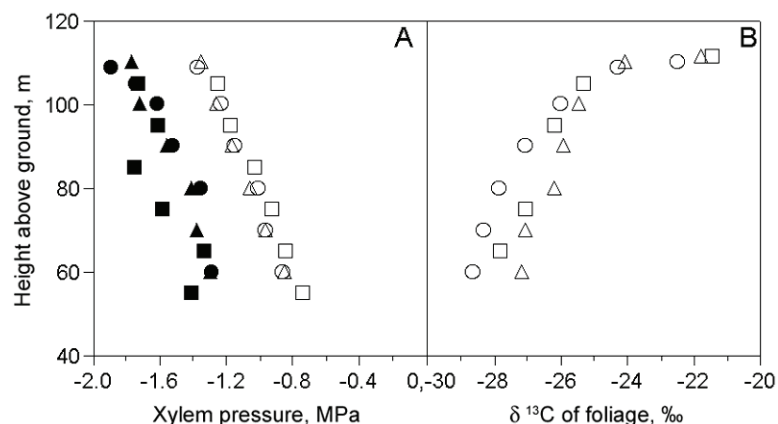
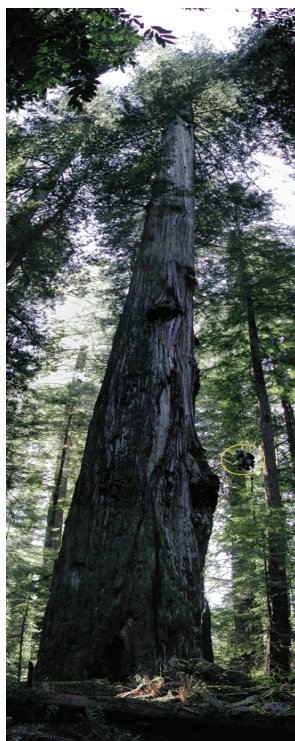


Pit membrane ของพืชเมล็ดเปลือยจะมีส่วนกลางที่หนาขึ้น (torus) ทำหน้าที่เป็นวาล์วที่สามารถปิดการเชื่อมต่อระหว่างเซลล์ได้เมื่อกดลงบนผนังเซลล์รูปกลมหรือรีที่เป็นขอบของ pits การปิดการเชื่อมต่อโดย torus นี้มีประโยชน์มาก เพราะเป็นการป้องกันไม่ให้ฟองอากาศจากเซลล์หนึ่งเคลื่อนที่หรือขยายไปยังเซลล์ข้าง ๆ

เซลล์ vessel elements สั้นกว่าแต่กว้างกว่าเซลล์ทรีคิต และส่วนปลายของเซลล์ทั้งสองข้างมีผนังที่ขยายใหญ่สร้างเป็น perforation plate และมี pits เช่นเดียวกับเซลล์ทรีคิต แต่เซลล์ vessel elements จะจัดเรียงตัวต่อกันเป็นท่อลำเลียงน้ำ (vessel) ที่อาจมีความยาวมากกว่า 1 เมตรได้ ท่อลำเลียงน้ำนี้มีความต้านทานต่อการลำเลียงน้ำต่ำเนื่องจากในส่วนปลายของแต่ละเซลล์ที่ต่อกันเป็นท่อจะมีช่องเปิด (perforation plate) ยกเว้นแต่เซลล์ที่อยู่ตอนปลายสุดของท่อจะไม่มี perforation plate แต่มี pit pairs

#### 4.1 การเคลื่อนของน้ำผ่านไซเล็มใช้แรงดันน้อยกว่าผ่านเซลล์ที่มีชีวิต

น้ำเคลื่อนผ่านเซลล์ต่าง ๆ ของไซเล็มได้ง่ายกว่าการเคลื่อนข้ามเยื่อหุ้มเซลล์มาก และทำให้กลไกหลักที่ผลักดันให้มีการเคลื่อนของน้ำคือความแตกต่างของระดับความดันน้ำ การลำเลียงน้ำที่มีประสิทธิภาพสูงนี้ทำให้ต้นไม้สูงสามารถมีชีวิตอยู่ได้โดยส่วนยอดของพืชไม่ขาดน้ำ



ภาพที่ 1.8 เรดวู้ดเป็นต้นไม้ที่สูงที่สุดในโลก ต้นที่เห็นในภาพนี้สูงถึง 112.34 เมตร อยู่ที่รัฐแคลิฟอร์เนียประเทศสหรัฐอเมริกา นักวิทยาศาสตร์ (วงกลมเหลืองในภาพซ้าย) ตรวจวัด (a) แรงดันในไซเล็มในช่วงเวลาเช้ามืด (สัญลักษณ์เปิดสีขาว) และเวลาเที่ยงวัน (สัญลักษณ์สีดำ) ของต้นเรดวู้ดสามต้นในช่วงฤดูแล้ง และ (b) สัดส่วนของ  $^{13}\text{C}$  ในใบ (อธิบายในบทที่ 4) ที่มา: ภาพโดย Thomas B. Dunklin จาก [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net)

ต้นเรดวู้ด (redwood) เป็นต้นไม้ที่สูงที่สุดในโลกชนิดหนึ่ง และต้นเรดวู้ดที่สูงที่สุดในโลกมีความสูงประมาณ 100 เมตร ถ้าสมมติให้ลำต้นเป็นท่อลำเลียงน้ำที่ยาวต่อเนื่องกัน จะต้องให้ความแตกต่างของแรงดันระหว่างโคนต้นกับปลายยอด เพื่อชนะความต้านทานของผนังเซลล์และผลักดันให้น้ำเคลื่อนผ่านไซเล็มขึ้นไปสู่ยอดมากถึง 2 MPa ( $0.02 \text{ MPa m}^{-1} \times 100 \text{ m}$ ) ในพืชกลุ่ม gymnosperm มีท่อลำเลียงประกอบด้วยเซลล์ทรีคิตซึ่งส่วนปลายของเซลล์มีความต้านทานมากกว่าท่อ vessel ในพืช angiosperm ดังนั้นอาจต้องการแรงดันมากกว่า 2 MPa นอกจากนี้ ยังต้องใช้แรงดันเพื่อให้ชนะแรงโน้มถ่วงของโลก น้ำหนักของแท่งน้ำสูง 100 เมตรจะมีแรงดันที่พื้นมากถึง 1 MPa ( $100 \text{ m} \times 0.01 \text{ MPa m}^{-1}$ ) และต้องเพิ่มแรงดันเท่ากันนี้เพื่อผลักดันให้

น้ำเคลื่อนขึ้นไปถึงยอดต้นเรดวู้ดได้ ดังนั้น ความแตกต่างของแรงดันระหว่างโคนต้นกับปลายยอดจึงควรจะต้องมีค่าประมาณ  $2 + 1 = 3$  MPa ถึงจะมากเพียงพอสำหรับให้น้ำเคลื่อนขึ้นไปสู่ปลายยอดของพืชที่สูงที่สุดในโลก

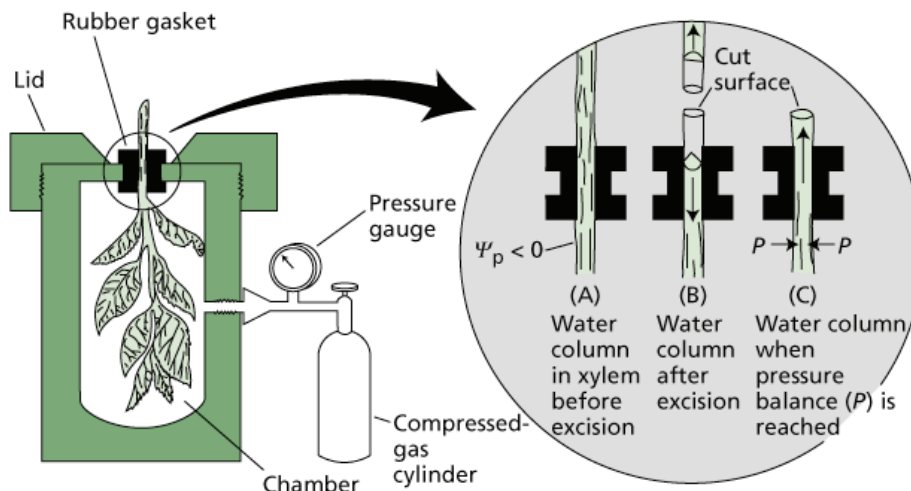
#### 4.2 เซลล์ลำเลียงน้ำในไซเลมมีคุณสมบัติเหมาะสมในการลำเลียงน้ำภายใต้แรงดึง

นักวิทยาศาสตร์ตั้งคำถามว่าความแตกต่างของแรงดันที่ต้องการผลักดันให้น้ำเคลื่อนขึ้นไปสู่ปลายยอดเกิดขึ้นได้เนื่องจากต้นพืชสร้างแรงดัน (positive pressure) ที่โคนต้นหรือพืชสร้างแรงดึง (tension หรือ negative pressure) ที่ปลายยอด

พืชสามารถสร้างแรงดันรากได้ แต่โดยทั่วไปพืชจะมีแรงดันรากน้อยกว่า 0.1 MPa เท่านั้น และแรงดันรากจะหายไปเมื่อต้นพืชมีอัตราการคายน้ำสูง ดังนั้น แรงดันรากจึงไม่เพียงพอที่จะผลักดันให้น้ำเคลื่อนขึ้นไปสู่ปลายยอดของต้นไม้สูง ในทางตรงข้าม น้ำที่อยู่บริเวณปลายยอดของพืชจะสร้างแรงดึงได้มาก (negative hydrostatic pressure) และแรงดึงนี้เองที่ดึงโมเลกุลน้ำติดต่อกันเป็นแท่งยาวในไซเลมจากปลายยอดลงมาถึงโคนต้นได้ นักวิทยาศาสตร์เรียกกลไกนี้ว่า the cohesion-tension theory of sap ascent เนื่องจากพื้นฐานของกลไกคือคุณสมบัติของน้ำที่มีแรงดึงดูดระหว่างโมเลกุลของน้ำ (cohesion) ที่แข็งแรงมากพอที่จะรับแรงดึงมหาศาลในไซเลมได้

The cohesion-tension theory ได้รับความสนใจจากนักวิทยาศาสตร์ทั่วโลกเป็นเวลานานกว่าร้อยปีด้วยคำถามหลักสองคำถาม ได้แก่ (1) มีแรงดึง (tension) มากในไซเลมจริงหรือไม่ และ (2) น้ำในไซเลมจะทนทานแรงดึงมหาศาลได้จริงหรือไม่

ข้อสันนิษฐานว่ามีแรงดึงมากในไซเลมมีอยู่จริง มาจากการใช้ pressure chamber (pressure bomb) ในการตรวจวัดแรงดึงของน้ำในพืช (ภาพที่ 1.9) ซึ่งเป็นเครื่องมือหนึ่งที่นักวิทยาศาสตร์นิยมใช้มาก โดยการศึกษาจะใส่ใบหรือกิ่งพืชที่สนใจในภาชนะอัดอากาศและวัดแรงดันอากาศในภาชนะที่จะผลักดันให้น้ำไหลย้อนกลับออกมาจากรอยตัด ซึ่งวิธีการนี้มีหลักการพื้นฐานที่สำคัญคือมีแรงดึงในไซเลมจึงต้องใช้แรงดันอากาศผลักดันให้น้ำไหลย้อนกลับออกมาปรากฏที่รอยตัดได้



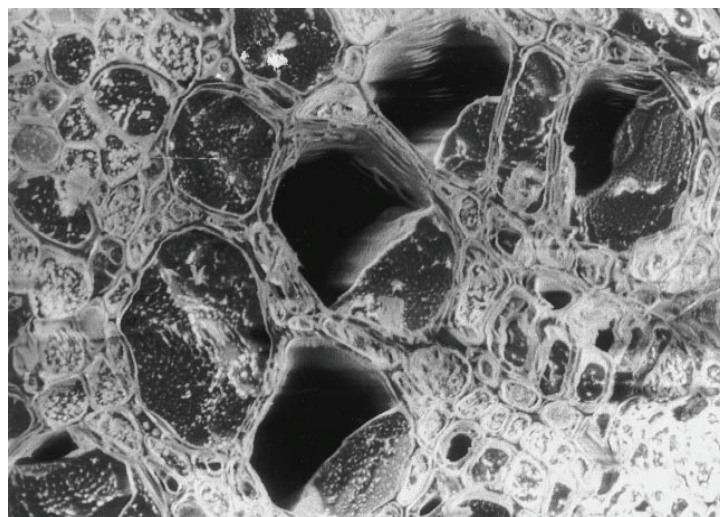
ภาพที่ 1.9 การใช้ pressure chamber ในการตรวจวัดแรงดึงของน้ำในส่วนลำต้นของพืช ก้านใบที่ติดอยู่กับต้นมีน้ำอยู่ภายในท่อลำเลียงน้ำ เมื่อตัดใบออกมาจากต้นจะทำให้ น้ำที่มีอยู่ในก้านใบภายใต้แรงดึง (tension) ลอดหยดเข้าไปภายในก้านใบ เมื่อนำใบเข้าไปในห้องให้ความดัน จึงจะสามารถดันให้น้ำเคลื่อนออกมาสู่รอยตัดได้ ความดันที่ทำให้ น้ำเคลื่อนมาที่รอยตัดจะเท่ากับแรงดึงที่มีอยู่ในก้านใบก่อนตัด

ที่มา: [www.plantphys.net](http://www.plantphys.net)

แม้จะมีข้อโต้แย้งจากผลงานการศึกษาของ Zimmermann และคณะ ที่ไม่พบแรงดึงมหาศาลในไซเล็มเมื่อใช้ปลายหลอดแก้วขนาดเล็กมากที่เชื่อมต่อกับเครื่องวัดแรงดัน-แรงดึงที่มิดเข้าไปวัดในไซเล็มโดยตรง แต่ในที่สุด Tyree (1997) ได้อธิบายว่าการศึกษาของ Zimmermann และคณะได้ใช้ปลายหลอดแก้วขนาดเล็กซึ่งจะชักนำให้เกิดฟองอากาศในไซเล็มและทำให้การวัดแรงดึงผิดพลาดได้ นักวิทยาศาสตร์สามารถสาธิตแรงดึงในไซเล็มได้โดยใช้ปลายหลอดแก้วขนาดเล็กมาก ๆ ที่มิดเข้าไปในไซเล็มโดยผ่านหยดน้ำหมึกบนผิวของลำต้นพืชที่มีการคายน้ำ (จึงทำให้มีแรงดึงในไซเล็มได้) นักวิทยาศาสตร์จะพบว่าน้ำหมึกจะถูกดึงเข้าไปสู่ไซเล็มเนื่องจากแรงดึงที่มีอยู่ทำให้สามารถสังเกตพบสีของน้ำหมึกเป็นเส้นยาวตามท่อไซเล็มได้ชัดเจน

โดยสรุปในปัจจุบันนักวิทยาศาสตร์เชื่อว่ามีความแข็งแรงมากในไซเล็มจริง และแรงดึงมหาศาลนี้จะทำให้ท่อไซเล็มแฟบได้หากท่อไม่แข็งแรงพอ แต่นักวิทยาศาสตร์พบว่าไซเล็มมีผนังทุติยภูมิที่แข็งแรงมากและทั้งเทรคิดและไซเล็มเวสเซลก็มีการเพิ่มสารลิกนินในผนังเซลล์ทำให้มีความแข็งแรงเพียงพอที่จะรับแรงดึงมหาศาลได้

ข้อสนับสนุนสำคัญว่าน้ำจะสามารถทนแรงดึงในไซเล็มได้ มาจากการศึกษาคุณสมบัติของน้ำที่ปราศจากแก๊ส (degassed water) ที่สามารถทนทานต่อแรงดึงได้มากกว่า 30 MPa โดยไม่แตก ซึ่งแรงดึงนี้มากกว่าแรงดึง 3 MPa ที่ต้องใช้ในการดึงน้ำขึ้นถึงปลายยอดต้นไม้ที่สูงที่สุดในโลก แต่เนื่องจากเมื่อแรงดึงของน้ำในไซเล็มเพิ่มมากขึ้นจะมีแนวโน้มในการเกิด air seeding (หรือการที่อากาศถูกดึงเข้าสู่ไซเล็มผ่านผนังไซเล็ม) ได้มากขึ้นเช่นกัน และภายใต้แรงดึงในไซเล็มจะทำให้ฟองอากาศในน้ำขยายตัวเพราะอากาศไม่สามารถทนต่อแรงดึงได้มากเหมือนกับน้ำ การเกิดฟองอากาศเช่นนี้เรียกว่า cavitation หรือ embolism ซึ่งจะทำลายแรงดึงต่อเนื่องที่เชื่อมโยงกันของคอลัมน์น้ำในไซเล็มและยับยั้งการลำเลียงน้ำในพืช (Tyree and Sperry 1989)



ภาพที่ 1.10 นักวิทยาศาสตร์ใช้เทคนิค cryo-SEM แช่แข็งก้านใบต้นวอลนัทขณะอยู่บนกิ่งด้วยไนโตรเจนเหลว จากนั้นใช้กล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราดศึกษาไซเล็ม ภาพนี้มาจากก้านใบที่เก็บในช่วงเวลาเที่ยงวันที่มีการคายน้ำมากและไซเล็มมีศักย์ประมาณ  $-0.7$  MPa สังเกตพบไซเล็มเวสเซลด้านซ้ายมีน้ำเต็มแต่ด้านขวามีน้ำไม่เต็ม เมื่อเก็บตัวอย่างในช่วงที่มีการคายน้ำน้อยไซเล็มเวสเซลมีน้ำเต็มทั้งหมด ต่อมาจึงพบว่าในความเป็นจริงไซเล็มเวสเซลในช่วงเวลาเที่ยงวันมีน้ำเต็ม แต่ที่พบอากาศอยู่ในเซลล์ด้านขวาก็เพราะข้อจำกัดของเทคนิคที่ใช้ไนโตรเจนเหลวใช้เวลานานถึง 10 วินาทีจึงทำให้น้ำในไซเล็มแข็งตัว ซึ่งนานเพียงพอให้เกิด cavitation ขึ้นในไซเล็มได้ ที่มา: Cochard et al. 2000