



ผลของความร้อนต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาและความเครียดออกซิเดชันในข้าว
(*Oryza sativa* L.)
Effect of Heat Stress on Physiology and Oxidative Responses in Rice
(*Oryza sativa* L.)

พิมพกานต์ บุญยรัตน์
Pimpakan Boonyarat

วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญา
วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาชีววิทยา (หลักสูตรนานาชาติ)
มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์

A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements for the
Degree of Master of Science in Biology (International Program)
Prince of Songkla University

2564

ลิขสิทธิ์ของมหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์



ผลของความร้อนต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาและความเครียดออกซิเดชันในข้าว
(*Oryza sativa* L.)
Effect of Heat Stress on Physiology and Oxidative Responses in rice
(*Oryza sativa* L.)

พิมพกานต์ บุญยรัตน์
Pimpakan Boonyarat

วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญา
วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาชีววิทยา (หลักสูตรนานาชาติ)
มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์

A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements for the
Degree of Master of Science in Biology (International Program)
Prince of Songkla University

2564

ลิขสิทธิ์ของมหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์

ชื่อวิทยานิพนธ์	ผลของความร้อนต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาและความเครียดออกซิเดชัน ในข้าว (<i>Oryza sativa</i> L.)
ผู้เขียน	นางสาวพิมพ์กานต์ บุญยรัตน์
สาขาวิชา	ชีววิทยา (หลักสูตรนานาชาติ)

อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก

คณะกรรมการสอบ

.....
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. กฤติกา แก้วจันทน์)

.....ประธานกรรมการ
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. จุฑามาศ ชัยวรรณ)

อาจารย์ที่ปรึกษาร่วม

.....
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. เสาวภา ดั่งปาน)

.....กรรมการ
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. กฤติกา แก้วจันทน์)

.....กรรมการ
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. เสาวภา ดั่งปาน)

.....กรรมการ
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. พิมพ์ชนก บัวเพชร)

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อนุมัติให้รับวิทยานิพนธ์ฉบับนี้
เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษา ตามหลักสูตรปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาชีววิทยา
(หลักสูตรนานาชาติ)

.....
(ศาสตราจารย์ ดร. ดำรงค์ดี ฟ่างสูง)

คณบดีบัณฑิตวิทยาลัย

ขอรับรองว่า ผลงานวิจัยชิ้นนี้มาจากการศึกษาวิจัยของนักศึกษาเอง และได้แสดงความขอบคุณบุคคล
ที่มีส่วนช่วยเหลือแล้ว

ลงชื่อ.....

(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. กฤติกา แก้วจำนง)

อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์

ลงชื่อ.....

(นางสาวพิมพ์กานต์ บุญยรัตน์)

นักศึกษา

(3)

ขอรับรองว่า ผลงานวิจัยนี้ไม่เคยเป็นส่วนหนึ่งในการอนุมัติปริญญาในระดับใดมาก่อน และได้ถูกใช้ในการยื่นขออนุมัติปริญญาในขณะนี้

ลงชื่อ.....

(นางสาวพิมพ์กานต์ บุญยรัตน์)

นักศึกษา

ชื่อวิทยานิพนธ์	ผลของความร้อนต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาและความเครียดออกซิเดชัน ในข้าว (<i>Oryza sativa</i> L.)
ผู้เขียน	นางสาวพิมพ์กานต์ บุญยรัตน์
สาขาวิชา	ชีววิทยา (หลักสูตรนานาชาติ)
ปีการศึกษา	2563

บทคัดย่อ

การเพิ่มสูงขึ้นของอุณหภูมิโลกได้รับความสนใจอย่างมากในปัจจุบัน เนื่องจากเป็นปรากฏการณ์ที่ส่งผลกระทบต่อสิ่งแวดล้อม โดยเฉพาะอย่างยิ่งส่งผลเสียต่อผลผลิตทางการเกษตร เช่น ข้าวซึ่งเป็นอาหารหลักและพืชเศรษฐกิจที่สำคัญ ทั้งนี้การศึกษาผลของความร้อนต่อข้าวยังมีจำกัด งานวิจัยนี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาการตอบสนองของข้าวต่อความเครียดร้อนในข้าวขาวดอกมะลิ 105 โดยนำต้นกล้าอายุ 30 วันมาให้ความร้อนสามระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C เป็นเวลา 5 วันแล้วจึงนำมาเข้าสู่ระยะฟื้นฟูในสภาวะควบคุมเป็นเวลา 10 วัน รวมทั้งสิ้น 15 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับความร้อน 40/35°C มีแนวโน้มน้ำหนักสด น้ำหนักแห้ง และความยาวของส่วนเหนือดินและรากที่มีการเจริญเติบโตมากกว่าชุดควบคุมและชุดที่ได้รับอุณหภูมิ 35/30°C แต่ไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ค่าชักนำการเปิดปากใบและปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญในช่วงที่ได้รับความเครียดร้อนโดยเฉพาะที่อุณหภูมิ 40/35°C และลดลงอย่างเห็นได้ชัดเมื่อเสร็จสิ้นการให้ความร้อนและเข้าสู่สภาวะการฟื้นฟู ในขณะที่ปริมาณ proline เพิ่มขึ้นชัดเจนในช่วงฟื้นฟูของข้าวที่ได้รับความร้อน 40/35°C ความร้อน 35/30°C ไม่ได้ทำให้ผลการทดลองแตกต่างกับชุดควบคุม อย่างไรก็ตามค่าความเครียดใบ ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ และกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญระหว่างชุดการทดลอง

Thesis title	Effect of Heat Stress on Physiology and oxidative Responses in Rice (<i>Oryza sativa</i> L.)
Author	Pimpakan Boonyarat
Major Program	Biology (International program)
Academic Year	2020

Abstract

High global temperature is a serious concern nowadays. It widely causes multiple issues, especially adversely affects agricultural crops including rice, a staple and economically important crop of Thailand. However, information regarding effects of heat stress on rice is still scarce. This research, therefore, aimed to demonstrate the responses of rice to heat stress. Rice cultivar KDML 105 was selected for the study. For the experiment, 30-day old seedlings were treated with three different temperature schemes, i.e. 30/25°C (control), 35/30°C and 40/35°C for 5 days and recovered for 10 days under the control condition. The results showed that growth parameters including fresh weight, dry weight and root length of rice seedlings under 40/35°C treatment tended to be higher than those under the control and 35/30°C treatments but not significantly different. Photosynthetic rate, stomatal conductance and hydrogen peroxide significantly increased during the treated period, especially in 40/35°C treatment, then dropped dramatically during recovery time while proline noticeably increased at recovery time of 40/35°C treatment. The treatment of 35/30°C showed the same trend as control. On the other hand, leaf greenness, relative water content and peroxidase showed no significant difference among treatments.

กิตติกรรมประกาศ

วิทยานิพนธ์เล่มนี้สำเร็จลุล่วงไปได้โดยได้รับความกรุณาจากผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. กฤติกา แก้วจันทน์ และผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. เสาวภา ต้วงปาน อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ ที่กรุณาให้คำแนะนำปรึกษาตลอดจนปรับปรุงแก้ไขข้อบกพร่องต่าง ๆ ด้วยความเอาใจใส่อย่างดียิ่ง จึงขอกราบขอบพระคุณเป็นอย่างสูงไว้ ณ ที่นี้

ขอขอบพระคุณ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. จุฑามาศ ชัยวรรณท์ และ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. พิมพ์ชนก บัวเพชร กรรมการสอบวิทยานิพนธ์ ที่เสียสละเวลามาพิจารณาและให้คำแนะนำในครั้งนี้

ขอขอบพระคุณรองศาสตราจารย์ ดร. สหัช จันทนารอพินท์ สำหรับคำแนะนำและความช่วยเหลือในด้านงานวิจัยและการดำเนินการต่าง ๆ

ขอขอบพระคุณรองศาสตราจารย์ ดร. วิชัย หวังวโรดม รวมถึงทีมนักศึกษาภาควิชาฟิสิกส์ ศาสตร์ คณะทรัพยากรธรรมชาติที่แนะนำเรื่องการใช้อุปกรณ์วัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการรั่วไหลของอิเล็กโทรไลต์

ขอขอบคุณโครงการพัฒนากำลังคนด้านวิทยาศาสตร์ (ทุนเรียนดีวิทยาศาสตร์แห่งประเทศไทย) ในการสนับสนุนทุนวิจัยในการศึกษาค้นคว้าครั้งนี้

สุดท้ายนี้ขอขอบคุณครอบครัว, น.ส.สันติพร บุญจริง, น.ส.จริญญาวรรณ ชุมทอง, น.ส.ประภัสสร รมเย็น, น.ส. ญาณิศา ดุษฎีธรรมโม พี่ ๆ และเพื่อน ๆ สมาชิกห้องปฏิบัติการสรีรวิทยาของพืช (B203) รวมถึงเพื่อน ๆ ในภาควิชาชีววิทยาที่ช่วยเหลือในเรื่องการทดลองและคอยให้กำลังใจและเป็นแรงผลักดันเสมอมา

พิมพ์กานต์ บุญยรัตน์

พฤษภาคม 2564

สารบัญ

	หน้า
บทคัดย่อ.....	(5)
Abstract.....	(6)
กิตติกรรมประกาศ.....	(7)
สารบัญ.....	(8)
รายการตาราง.....	(11)
รายการภาพประกอบ.....	(12)
คำอธิบายตัวย่อและสัญลักษณ์.....	(14)
บทที่ 1 บทนำ (Introduction).....	1
1.1. บทนำต้นเรื่อง.....	1
1.2. การตรวจเอกสาร.....	3
1.2.1. สภาวะโลกร้อน คลื่นความร้อน และผลกระทบ.....	3
1.2.2. ผลของความเครียดร้อนต่อข้าว.....	8
1.2.3. ข้อมูลทั่วไป ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ และความสำคัญของ ข้าวต่อเศรษฐกิจไทย.....	17
1.3. วัตถุประสงค์ของการทำวิจัย.....	20
1.4. สมมติฐาน.....	20
1.5. ประโยชน์ที่ได้รับจากการศึกษา.....	20
บทที่ 2 วิธีการวิจัย (Research Methodology)	21
2.1. อุปกรณ์และสารเคมี.....	21
2.1.1. อุปกรณ์และสารเคมีในการออกแบบการทดลอง.....	21
2.1.2. อุปกรณ์ในการวัดการเจริญเติบโต.....	21
2.1.3. อุปกรณ์ในการวัดปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในเซลล์.....	22
2.1.4. อุปกรณ์ในการวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และอัตราการเปิดปิดปากใบ.....	22
2.1.5. อุปกรณ์ในการวัดค่าความเขียวของใบ (SPAD)	22
2.1.6. อุปกรณ์ในการวัดปริมาณสารอนุมูลอิสระ ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H ₂ O ₂)	22

สารบัญ (ต่อ)

		หน้า
2.1.7	อุปกรณ์ในการวัดโพรลีน (proline)	23
2.1.8.	อุปกรณ์ในการวัดกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase.....	24
2.2.	วิธีการดำเนินการ.....	25
2.2.1.	รูปแบบการทดลอง (experimental design).....	25
2.2.2.	วิธีการวัดผลการทดลอง (experimental measurements).....	25
2.2.2.1.	การวัดการเจริญเติบโต (growth measurement).....	26
2.2.2.2.	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และอัตราการเปิดปิดปากใบ (photosynthetic rate and stomatal conductance measurements).....	26
2.2.2.3.	ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content: RWC)	26
2.2.2.4.	ความเขียวใบ (SPAD)	26
2.2.2.5.	ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H ₂ O ₂ content)	27
2.2.2.6.	ปริมาณโพรลีน (proline content)	27
2.2.2.7.	กิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase.....	28
2.2.2.8.	การวิเคราะห์ข้อมูล.....	29
บทที่ 3	ผลการศึกษา (Results)	30
3.1.	การเจริญเติบโต.....	30
3.2.	การตอบสนองทางสรีรวิทยา.....	32
3.2.1.	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และอัตราการเปิดปิดปากใบ (g _s)	32
3.2.2.	ปริมาณน้ำสัมพัทธ์และค่าความเขียวใบ (SPAD)	33

สารบัญ (ต่อ)

หน้า

3.2.3.	ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H ₂ O ₂ content) ปริมาณโพรลีน (proline content) และกิจกรรมเอนไซม์ peroxidase (peroxidase activity).....	34
บทที่ 4	อภิปรายผลการศึกษา (Discussion)	37
4.1.	การตอบสนองทางการเจริญเติบโตต่อความเครียดร้อนของข้าวขาว ดอกมะลิ 105.....	37
4.2.	ผลของความเครียดร้อนต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยา.....	37
บทที่ 5	บทสรุปและข้อเสนอแนะ (Conclusion and Suggestion)	42
	เอกสารอ้างอิง.....	43
	ภาคผนวก.....	58
	1) ข้อมูลผลการทดลอง.....	59
	2) Proceeding การประชุมวิชาการบัณฑิตศึกษาระดับชาติ ครั้งที่ 10.....	64
	ประวัติผู้เขียน.....	73

รายการตาราง

ตารางที่		หน้า
1	ข้อมูลอุณหภูมิประเทศไทยในปี พ.ศ. 2562 ($^{\circ}\text{C}$) จากสถานีตรวจอากาศผิวพื้น 45 จุดและอ้างอิงค่าปกติ จากข้อมูลอุณหภูมิเฉลี่ย 30 ปี (พ.ศ. 2524-2553)	7
2	ผลของความร้อนและการขาดน้ำที่มีต่อการลดลงของผลผลิตพืช	10
3	อาการของข้าวในแต่ละระยะที่ได้รับความร้อน	11

รายการภาพประกอบ

ภาพที่		หน้า
1	แสดงการดูดซับและถ่ายทอดพลังงานของโลกในสภาวะปกติและสภาวะปัจจุบัน ที่การเพิ่มสูงขึ้นของอุณหภูมิบนพื้นผิวโลก	4
2	แสดงอุณหภูมิที่แตกต่างกันระหว่างบริเวณเมือง ชานเมือง และชนบท	5
3	แสดง 10 อันดับปีที่มีอุณหภูมิเฉลี่ยมากกว่าค่าปกติของประเทศไทย	7
4	รูปแสดงตำแหน่งและกระบวนการสร้าง ROS ในเซลล์	15
5	ขั้นตอนการทำปฏิกิริยาของ peroxidase ทั้งหมด 3 ขั้นตอน	16
6	กราฟมาตรฐานไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H ₂ O ₂)	27
7	กราฟมาตรฐานโพรลีน (proline)	28
8	ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. น้ำหนักสดส่วนเหนือดิน ข. น้ำหนักสดราก ค. น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดิน ง. น้ำหนักแห้งราก จ. ความยาวส่วนเหนือดิน และ ฉ. ความยาวรากของต้นข้าวขาว ดอกมะลิ 105 เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน)	31
9	ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและ ข. ค่าชักนำการเปิดปากใบของต้นกล้า ข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วง ฟื้นตัว 10 วัน)	33
10	ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ข. ค่าความเคี้ยวใบ ของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน)	34

รายการภาพประกอบ

ภาพที่		หน้า
11	ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H ₂ O ₂) ข. ปริมาณโพรลีน (proline) ค. กิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ของของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน)	36

คำอธิบายตัวย่อและสัญลักษณ์

$^1\text{O}_2\cdot$	=	singlet oxygen
A	=	photosynthetic rate
ABA	=	abscisic acid
APX	=	ascorbate peroxidase
CAT	=	catalase
CFC	=	chlorofluorocarbon
CH_4	=	methane
CO_2	=	carbon dioxide
CO_3^{2-}	=	carbonate ion
DW	=	dry weight
FW	=	fresh weight
g_s	=	stomatal conductance
H_2O_2	=	hydrogen peroxide
IPCC	=	Intergovernmental Panel on Climate Change
KI	=	potassium iodide
N_2O	=	nitrous oxide
O_2	=	oxygen
$\text{O}_2^{\cdot-}$	=	superoxide radicals
O_3	=	ozone
OEC	=	oxygen evolving complex
$\text{OH}\cdot$	=	hydroxyl radicals
PCATS	=	the peroxidase-catalase superfamily

PCOXS = the peroxidase-cyclooxygenase superfamily

PSI = photosystem I

PSII = photosystem II

ROS = reactive oxygen species

RWC = relative water content

SOD = superoxide dismutase

TW = turgid weight

บทที่ 1

บทนำ (Introduction)

1.1. บทนำต้นเรื่อง

การเปลี่ยนแปลงของภูมิอากาศ (climate change) เป็นการเปลี่ยนแปลงลักษณะอากาศโดยเฉลี่ยในช่วงระยะเวลาหนึ่ง เป็นผลทางตรงและทางอ้อมจากกิจกรรมของมนุษย์ สามารถวัดแนวโน้มการเปลี่ยนแปลงได้จากลักษณะที่เกี่ยวข้องกับอากาศ เช่น อุณหภูมิ ความชื้น และปริมาณน้ำฝน เป็นต้น มนุษย์มีความเกี่ยวข้องเนื่องจากเป็นอีกหนึ่งสาเหตุของการปล่อยก๊าซเรือนกระจก (greenhouse gases) ได้แก่ ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO₂) และก๊าซมีเทน (CH₄) ที่นำไปสู่สภาวะเรือนกระจก (greenhouse effect) ที่มากเกินไปและเกิดเป็นสภาวะโลกร้อน (global warming) ในที่สุด การเกิดสภาวะโลกร้อนเป็นประเด็นใหญ่ซึ่งในขณะนี้ได้รับความสนใจจากทั่วโลก อีกทั้งองค์การสหประชาชาติ (Intergovernmental Panel on Climate Change: IPCC) ได้ประกาศเน้นย้ำมาตลอดถึงภัยคุกคามที่จะตามมาว่าอีก 12 ปีต่อจากนี้ อุณหภูมิเฉลี่ยของโลกอาจสูงขึ้นถึง 1.5°C เหนือระดับก่อนยุคอุตสาหกรรม และจะทำให้เกิดความเสียหายระยะยาวจากระบบนิเวศ ซึ่งจากที่ผ่านมาประมาณ 30 ปีนี้ อุณหภูมิเพิ่มสูงขึ้นกว่า 1°C สูญเสียผลผลิตทางการเกษตรโดยรวมไป 10-15% จากสภาวะที่ไม่เหมาะสมต่อการดำรงชีวิตของพืช (IPCC, 2014)

นอกจากนี้คลื่นความร้อน (heat wave) หรือที่องค์การอุตุนิยมวิทยาโลก (World Meteorological Organization) ได้ให้คำนิยามว่าเป็นสภาวะที่พื้นผิวมีความร้อนสูงมากกว่าปกติ 5°C ขึ้นไปติดต่อกันเป็นเวลา 5 วันหรือมากกว่านั้น (John, 2018) เป็นอีกสาเหตุสำคัญที่ส่งผลกระทบต่อผลผลิตของพืช และมีการรายงานว่าการเกิดสภาวะโลกร้อน จะยิ่งทำให้เกิดคลื่นความร้อนที่ถี่และรุนแรงขึ้นเรื่อย ๆ (Perkins *et al.*, 2012) ความร้อนที่เพิ่มสูงขึ้นเป็นปัจจัยสำคัญที่ส่งผลให้พืชมีการเจริญเติบโตลดลงและความสามารถในการสืบพันธุ์ต่ำลง เนื่องจากเป็นระบบที่มีความอ่อนไหวต่ออุณหภูมิมาก (Fahad *et al.*, 2017) เช่น ข้าว พบว่ามีการลดจำนวนรวงข้าวและดอกย่อยเมื่อได้รับความเครียดร้อน รวมไปถึงการสะสมธาตุอาหารที่ลดลง มีผลให้ปริมาณและคุณภาพของผลผลิตต่ำลงไปด้วย (Fahad *et al.*, 2016) กลุ่มธัญพืชที่สำคัญก็พบว่าการสะสมแป้ง น้ำมัน และโปรตีนน้อยลงอย่างชัดเจนในกระบวนการสร้างเมล็ด (Ferris *et al.*, 1998; Maestri *et al.*, 2002; Wilhelm *et al.*, 1999) นอกจากนี้ปริมาณน้ำในเซลล์ก็เป็นอีกส่วนที่ได้รับผลกระทบจากการเผชิญสภาวะที่ร้อนกว่าปกติและอาจจะรุนแรงจนพืชตายได้ (Machado & Paulsen, 2001) เพราะพืชจะมีการสูญเสียน้ำออกไปจำนวนมากผ่านทางปากใบเพื่อระบายความร้อน และหากมีการเจริญเติบโตที่น้อยกว่าเดิมทำให้ไม่สามารถดึงน้ำมาใช้ในส่วนเหนือดินได้อย่างเพียงพอ (Huang *et al.*, 2012; Wahid *et al.*, 2007) จึงจำเป็นที่จะต้องมีการจัดการสมดุลน้ำภายในเซลล์เพื่อให้กลับมาสู่สภาวะปกติ ได้แก่ กลไก

การเปิดปิดปากใบ และสารป้องกันแรงดันออสโมติก (osmoprotectant) เช่น proline (Harsh *et al.*, 2016)

ความร้อนที่มากเกินไปยังทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เป็นกระบวนการสำคัญในการสร้างอาหารของพืชลดลง รวมไปถึงอัตราที่ต่ำลงของการสร้างคลอโรฟิลล์เนื่องมาจากการเพิ่มอัตราการสลายตัวของโปรตีน ทั้งโปรตีนที่ใช้สร้างคลอโรฟิลล์และเอนไซม์ที่สำคัญ (Dutta *et al.*, 2009) พบว่าการสร้างคลอโรฟิลล์ในแตงกวาลดลงกว่า 60% เมื่อได้รับอุณหภูมิ 42°C เพราะเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องถูกยับยั้ง (Tewari & Tripathy, 1998) ทั้งนี้รังควัตถุยังโดนทำลายจากการเกิดความเครียดออกซิเดชัน (oxidative stress) ซึ่งเป็นความเครียดที่เกิดมาจากการสูญเสียเสถียรภาพของกระบวนการสร้างและทำลายสารอนุมูลอิสระหรือ reactive oxygen species (ROS) ซึ่งเป็นสารที่มีความว่องไวต่อปฏิกิริยาและสร้างความเสียหายแก่ไขมัน โปรตีน รวมถึง DNA ในเซลล์ (Sen, 2012) รังควัตถุและโปรตีนที่สำคัญจึงถูกทำลาย ในทางกลับกันความร้อนยังสามารถส่งผลโดยตรงให้โปรตีนเสียหายเนื่องจากอุณหภูมิภายในเซลล์ไม่เหมาะสมกับการทำงาน ทำให้ไม่สามารถกำจัด ROS ได้ทันและเกิดความเครียดออกซิเดชันในที่สุด ส่วนใหญ่ ROS สร้างจากคลอโรพลาสต์ (Reddy *et al.*, 2004) แต่ก็ยังสามารถสร้างได้จาก ไมโทคอนเดรีย เอนโดพลาสมิก เรติคูลัม และเพอรอกซิโซม (Zafar *et al.*, 2018) สารเหล่านี้ได้แก่ superoxide radicals ($O_2^{\bullet-}$) hydroxyl radicals (OH^{\bullet}) และ hydrogen peroxide (H_2O_2) (Harsh *et al.*, 2016)

อย่างไรก็ตามพืชมีระบบจัดการเพื่อลดความเสียหายจากการเกิดความเครียดออกซิเดชัน นั่นคือการกระตุ้นระบบการสร้างสารต้านอนุมูลอิสระ (antioxidants) ซึ่งมีทั้งแบบ enzymatic antioxidants และ non-enzymatic antioxidants รูปแบบแรกถือว่ามีประสิทธิภาพมากที่สุดใน การตามจับและทำลายสารอนุมูลอิสระให้กลายเป็นสารที่ไม่อันตรายต่อเซลล์ เช่น ออกซิเจนและน้ำ ได้แก่ เอนไซม์ peroxidase, superoxide dismutase (SOD) และ catalase (CAT) ส่วน non-enzymatic antioxidants ได้แก่สารต่าง ๆ เช่น flavonoids, anthocyanin, carotenoids, ascorbic acid (Harsh *et al.*, 2016) รวมไปถึง proline ซึ่งเป็นกรดอะมิโนที่ทำหน้าที่ในการกำจัด ROS เช่น hydroxyl radicals (OH^{\bullet}) (Signorelli *et al.*, 2015) ระดับหรือกลไกในการตอบสนองจะมีความแตกต่างกันทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พันธุ์ อายุ อวัยวะ และแม้กระทั่งชนิดของเซลล์พืช (Kondamudi *et al.*, 2012) การตอบสนองและป้องกันตัวเองที่มากน้อยต่างกันชี้ให้เห็นถึงความสามารถในการทนต่อสภาวะเครียด เนื่องจากพืชเป็นสิ่งมีชีวิตที่เคลื่อนที่ไม่ได้ ต้องเผชิญกับความเปลี่ยนแปลงภายนอกอยู่ตลอดเวลา การปรับตัวและความทนทานจึงเป็นสิ่งสำคัญในการรักษาผลผลิต โดยเฉพาะพืชที่เป็นพืชเศรษฐกิจ เช่น ข้าวซึ่งเป็นพืชที่เป็นแหล่งอาหารหลักของประชากรโลกกว่า 3,000 ล้านคน (Krishnan *et al.* 2011) จากผลการสำรวจพบว่าอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นนั้นส่งผลให้ข้าวมีผลผลิตลดลงประมาณ 35% (Kondamudi *et al.*, 2012; Zafar *et al.*, 2018) อีกทั้งมีรายงานว่าในช่วง 55 ปีที่ผ่านมา ประเทศไทยและโลกมีอุณหภูมิเฉลี่ยที่มีแนวโน้มสูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ

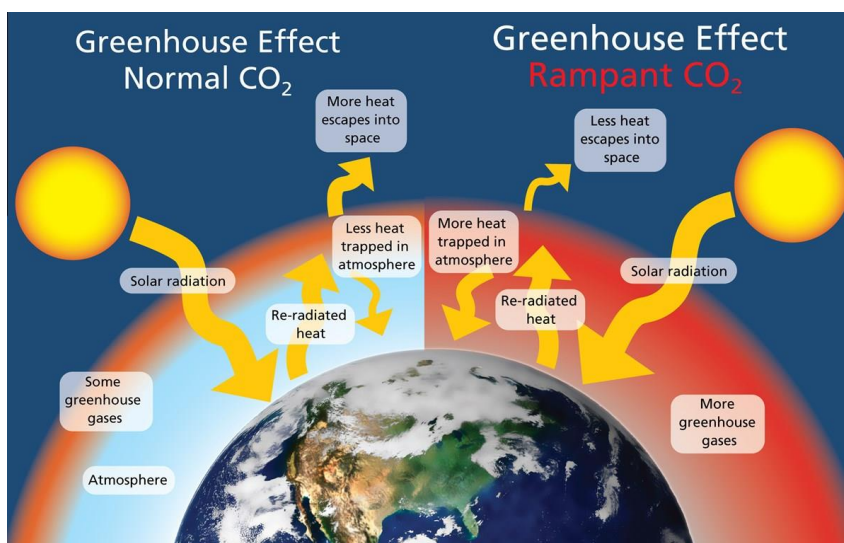
(กัณฐิรีย์, 2554) ทำให้มีการคาดการณ์ว่าผลผลิตของข้าวจะลดลงไปจนถึง 41% ในปลายศตวรรษที่ 21 (Ceccarelli *et al.*, 2010)

ประเทศไทยเป็นแหล่งส่งออกข้าวอันดับหนึ่งของโลก ข้าวขาวดอกมะลิ 105 เป็นข้าวที่มีชื่อเสียงและเป็นที่ต้องการของตลาดโลกเป็นอันดับต้น ๆ (Lanceras *et al.*, 2000) เนื่องจากมีความหอมนุ่มเป็นเอกลักษณ์ อีกทั้งปลูกที่อื่นได้ไม่ดีเท่าปลูกที่ประเทศไทย มีรายงานมากมายเกี่ยวกับการศึกษาการตอบสนองต่อความเครียดร้อนในพืชจำพวกข้าว อย่างไรก็ตาม ยังขาดข้อมูลเหล่านี้ในข้าวของไทยอยู่มาก จึงมีความสำคัญอย่างยิ่งที่จะศึกษาการตอบสนองต่อความเครียดที่เกิดจากความร้อนในด้านการเจริญของต้นข้าว การตอบสนองทางสรีรวิทยา รวมไปถึงกระบวนการชีวเคมีภายในต้นข้าว ได้แก่ ความเสียหายที่เกิดขึ้นและระบบป้องกันตัวเองจากอันตรายดังกล่าว ซึ่งได้ทำการศึกษาในระยะต้นกล้าอายุ 20-30 วัน เนื่องจากเป็นระยะที่อ่อนไหวและมีการปรับตัวเมื่อเจอสภาวะไม่เหมาะสม (ศิริพร และรัฐธิภา, 2559) เพื่อเป็นพื้นฐานสำคัญในการเลือกและปรับปรุงพันธุ์ข้าวในอนาคต

1.2. การตรวจเอกสาร

1.2.1. สภาวะโลกร้อน คลื่นความร้อนและผลกระทบ

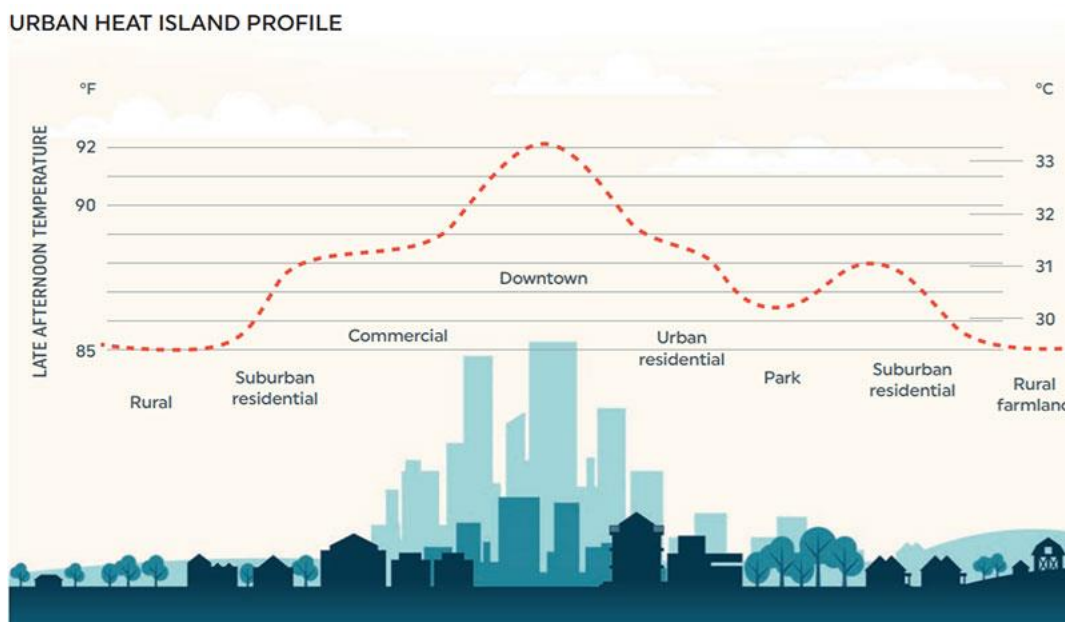
สภาวะโลกร้อน (global warming) เป็นการที่อุณหภูมิเฉลี่ยพื้นผิวโลกสูงขึ้นจากปกติ ซึ่งเป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศโดยรวมของโลก (climate change) ที่ได้แก่ อุณหภูมิ ลม และฝน โดยปกติแล้วเมื่อแสงอาทิตย์กระทบผิวโลก เมฆ อนุภาคในอากาศ วัตถุสะท้อนแสง รวมถึงพื้นผิวทะเล จะสะท้อนความร้อนเหล่านั้นกลับไป 30% ในขณะที่ความร้อนอีก 70% จะถูกดูดซับไว้เพื่อคงความอบอุ่นให้กับสิ่งมีชีวิต อย่างไรก็ตามหากความร้อนมากเกินไป โลกก็จะมีกลไกในการระบายความร้อนออกผ่านการแผ่รังสีอินฟราเรด (infrared radiation) ทะลุชั้นบรรยากาศออกไปโดยตรง แต่ก็ยังสามารถกักเก็บความร้อนได้โดยก๊าซเรือนกระจก (greenhouse gases) นั่นคือก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO₂) มีเทน (CH₄) โอโซน (O₃) และไนตรัสออกไซด์ (N₂O) ที่มีอยู่แล้วตามปกติในชั้นบรรยากาศ เนื่องจากก๊าซเหล่านี้มีคุณสมบัติในการเป็น heat-trapping capacity และยังสามารถค่อย ๆ แผ่ความร้อนกลับลงมายังผิวโลกได้อีกบางส่วน ปัจจุบันการมีก๊าซเรือนกระจกเพิ่มขึ้นจำนวนมากทำให้โลกเก็บความร้อนมากขึ้น และไม่สามารถระบายออกไปนอกโลกได้อย่างเดิม โลกจึงมีอุณหภูมิสูงขึ้นตามลำดับ (Macmillan, 2016) (ภาพที่ 1)



ภาพที่ 1 แสดงการดูดซับและถ่ายเทพลังงานของโลกในสภาวะปกติ (ซ้าย) และสภาวะปัจจุบันที่ การเพิ่มสูงขึ้นของอุณหภูมิบนพื้นผิวโลก (ขวา) (National Park Service, 2020)

สาเหตุหลักของวิกฤตก๊าซเรือนกระจกนี้คือกิจกรรมของมนุษย์ ยกตัวอย่างเช่น การหายใจที่ปล่อยก๊าซ CO_2 ออกมา การเผาไหม้เชื้อเพลิงฟอสซิล การตัดไม้ทำลายป่า การเผาขยะ การถมขยะจนเกิดการหมักและเป็นแหล่งปล่อยก๊าซ CH_4 การใช้ปุ๋ยเคมีชนิด nitrogen-based เช่น ปุ๋ยยูเรีย ปุ๋ยไดแอมโมเนียมซัลเฟต และสารปรับปรุงดินที่เป็นแหล่งปล่อยก๊าซ N_2O อาคารบ้านเรือนที่เพิ่มขึ้น มีผลต่อการเก็บความร้อนบนพื้นผิว จะเห็นว่าอุณหภูมิเฉลี่ยในเมืองกับชนบทจะแตกต่างกันมาก โดยในตัวเมืองจะมีอุณหภูมิเฉลี่ยที่สูงกว่า (ภาพที่ 2) รวมไปถึงการพัฒนาของวงการอุตสาหกรรมไม่ว่าจะเป็นการผลิตสี หรือเครื่องทำความเย็นที่ต้องใช้สาร chlorofluorocarbon (CFC) สารที่สามารถทำลายชั้นโอโซนทำให้รังสีอัลตราไวโอเล็ตส่องมายังโลกได้มากกว่าปกติ ในปี 2004 พบว่าก๊าซ CO_2 ในบรรยากาศเพิ่มขึ้นมากกว่า 8 พันล้านตัน ส่งผลให้มีการแผ่รังสีความร้อนเพิ่มขึ้น รายงานขององค์การสหประชาชาติ หรือ Intergovernment Panel on Climate Change (IPCC) ระบุว่าก๊าซ CO_2 และ CH_4 มีปริมาณเพิ่มขึ้นจากยุคปฏิวัติอุตสาหกรรม (industrial revolution) ปี 1750 ถึง 35% และ 148% ตามลำดับ (Shahzad, 2015) รวมถึงมีการเน้นย้ำมาโดยตลอดเกี่ยวกับผลกระทบร้ายแรงที่จะเกิดขึ้นหากยังมีการเพิกเฉย นอกจากก๊าซต่าง ๆ ที่กล่าวมาข้างต้น ยังมีไอน้ำที่มีปริมาณมากที่สุดใ้อากาศ แม้จะไม่ใช่ตัวหลักที่เกิดจากการกระทำของมนุษย์ แต่เป็นตัวที่มีบทบาทมากที่สุดในการเกิดสภาวะโลกร้อน เนื่องจากไอน้ำมีการปรับตัวง่าย กระจายตัวง่าย ควบแน่น และระเหยง่าย ทำให้สามารถพาพลังงานความร้อนกระจายไปได้ทั่วโลก (Singh *et al.*, 2012) ในขณะที่ตัวก๊าซเรือนกระจกอย่าง CO_2 ถึงแม้จะมีจำนวนน้อยมากเมื่อเทียบกับ N_2 และ O_2 แต่ก็สามารถเก็บและกระจายความร้อนได้มากกว่ามาก สาเหตุมาจากการที่ CO_2 มีคุณสมบัติ internal vibrational mode ที่สาร 2 โมเลกุล เช่น N_2 และ O_2 ไม่มี ปัจจุบันโลกต้องเผชิญกับความร้อนที่สูงขึ้นถึง $0.6-0.9^{\circ}\text{C}$ ซึ่งสูงที่สุดในประวัติศาสตร์ 100 ปีที่เคยบันทึกมาตั้งแต่ยุคปฏิวัติอุตสาหกรรม (ค.ศ. 1906 – 2006) (Shahzad,

2015) และคาดว่า จะเพิ่มสูงขึ้นเกินจนถึง 1.5°C ในยุคปลายศตวรรษที่ 21 (ค.ศ. 2081-2100) (IPCC, 2014) จะเห็นว่าอุณหภูมิเพียงเล็กน้อยที่เพิ่มขึ้นก็สามารถสร้างความเสียหายให้เกิดขึ้นเป็นวงกว้างได้



ภาพที่ 2 แสดงอุณหภูมิที่ต่างกันอย่างชัดเจนระหว่างบริเวณเมือง ชานเมือง และชนบท (Burgess, 2019)

ผลกระทบที่เกิดจากสภาวะโลกร้อนในปัจจุบันและคาดว่าจะเกิดขึ้นในอนาคตได้แก่

1) ระดับน้ำทะเลเพิ่มสูงขึ้น เนื่องจากการละลายของน้ำแข็งขั้วโลกและการเพิ่มขึ้นของปริมาณน้ำเมื่ออุณหภูมิเพิ่มสูงขึ้น ทั้งนี้ตั้งแต่มีการบันทึกผ่านดาวเทียม (ปี 1993-2018) พบว่าระดับน้ำทะเลมีการสูงขึ้นทั่วโลกประมาณ 15-20 เซนติเมตรและคาดการณ์ว่าจะยิ่งเพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ อีกประมาณ 30 เซนติเมตรในปลายศตวรรษนี้ ผลกระทบที่ตามมาคือความเสี่ยงต่อการเกิดน้ำท่วม ชายฝั่งโดนทำลาย หน้าดินโดนกัดเซาะ รวมไปถึงความรุนแรงและความบ่อยของพายุที่จะตามมา (Lindsey, 2021)

2) การเปลี่ยนแปลงของการเกิดหยาดน้ำฟ้า ไอน้ำระเหยในอากาศมีปริมาณมากขึ้นเมื่อโลกมีอุณหภูมิที่สูงขึ้น ทำให้การเกิดหยาดน้ำฟ้าไม่ว่าจะเป็น ฝน หิมะ ลูกเห็บ น้ำค้าง ฯลฯ มีมากขึ้นตามไปด้วย ทุก ๆ การเพิ่มขึ้น 1°C ส่งผลให้เกิดน้ำท่วม หน้าดินถล่ม ทำให้บ้านเรือนและผลผลิตทางการเกษตรได้รับความเสียหาย อีกทั้งยังทำให้คุณภาพน้ำลดลง จากการที่ฝนสามารถสะสมสารเคมีอันตรายในอากาศ อย่างไรก็ตามพบว่าการเปลี่ยนแปลงของการเกิดหยาดน้ำฟ้าไม่ได้มีแค่เพิ่มขึ้น เพราะบางพื้นที่ฝนตกน้อยมากจนเกิดความแห้งแล้ง ทั้งนี้คาดว่า เป็นการชดเชยปริมาณน้ำฝนที่ตกหนักเกินไปของบางช่วงปี หรือบางตำแหน่งของพื้นที่ (Ingram, 2016)

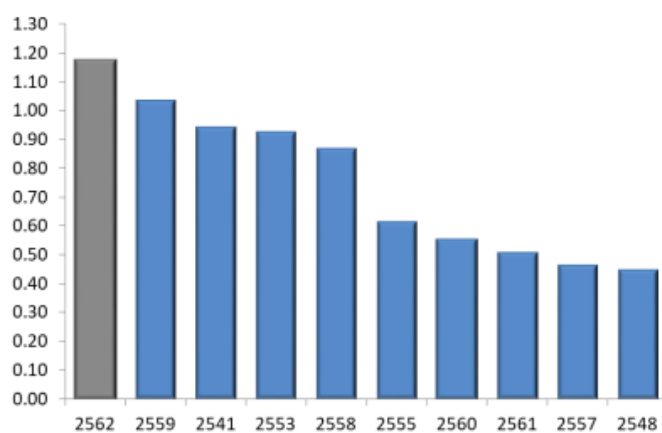
3) อัตราการละลายของธารน้ำแข็งเร็วขึ้น ผลจากการที่อุณหภูมิผิวโลกเพิ่ม ทำให้น้ำแข็งละลายและส่งผลให้ปริมาตรทะเลมากขึ้นจากเมื่อก่อนถึง 10-20 เมตร (IPCC, 2014) กระทบต่อแนวชายฝั่ง นอกจากนี้การที่น้ำแข็งละลายยังทำให้พื้นที่อยู่อาศัยและหาอาหารของสัตว์น้อยลง (Wiig *et al.*, 2008)

4) การกระจายของโรคเพิ่มมากขึ้น ในทางตรงจะเป็นการเกิดความผิดปกติโดยตรงจากความร้อน (heat wave) เช่น โรคลมแดด และโรคทางเดินหายใจจากมลพิษในอากาศ (Ohtomo & Akao, 2007) สำหรับทางอ้อมจะเป็นการกระจายของโรคที่ติดเชื้ทางเลือดและอาหารจากการปนเปื้อนเชื้อโรคและชนิดที่เกิดจากพาหะ เช่น มาลาเรีย และไข้เลือดออก จากการที่พาหะ เช่น ยุงมีการเพิ่มจำนวนขึ้นอย่างต่อเนื่อง (Confalonieri *et al.*, 2007) โดยเฉพาะในสถานะที่เอื้อต่อการขยายพันธุ์และกระตุ้นการทำกิจกรรมอย่างความร้อนและน้ำท่วมขัง (Abeku *et al.*, 2003; Confalonieri *et al.*, 2007; Githeko & Ndegwa., 2001; Semenov *et al.*, 2002)

5) เกิดผลกระทบต่อแนวปะการัง แนวปะการังเป็นระบบนิเวศที่เอื้อต่อความหลากหลายของสัตว์ทะเลอย่างมาก แต่การเกิดสภาวะโลกร้อนทำให้น้ำทะเลอุ่นขึ้น ส่งผลให้เกิดการฟอกขาวของปะการัง (coral reef bleaching) นอกจากความร้อนแล้ว การเพิ่มขึ้นของก๊าซ CO₂ ในอากาศยังทำให้ CO₂ ที่ละลายในน้ำเพิ่มขึ้นด้วย นำมาซึ่งการเกิด acidification ในทะเล และการสะสมคาร์บอเนต (CO₃²⁻) ของปะการังที่น้อยลง เกิดความเปราะบางของโครงสร้างแข็งและยากที่จะฟื้นฟูตัวเอง (Chumkiew *et al.*, 2011)

6) ส่งผลกระทบต่อผลผลิตทางการเกษตรเป็นวงกว้าง ความร้อนที่เพิ่มสูงขึ้นทำให้พืชมีความเครียด และเกิดความเสียหาย (heat injury) ทั้งภายนอกและภายในเซลล์ สำหรับภายนอกพืชจะแสดงอาการผิดปกติออกมา เช่น ใบเหี่ยว ใบไหม้ ไม่มีสี และร่วง (Ismail & Hall, 1999; Vollenweider & Günthardt-Goerg, 2005) จากการเกิดอาการช็อกความร้อน (heat shock) ภายในเซลล์ ความร้อนสามารถทำให้ระบบการสังเคราะห์ด้วยแสงได้รับความเสียหาย เอนไซม์และโปรตีนที่สำคัญเสื่อมสภาพ ทำลายเยื่อหุ้มเซลล์ รวมถึงทำให้ความสามารถในการแบ่งเซลล์ต่ำลง (Smertenko *et al.*, 1997) อีกทั้งสภาพอากาศที่ไม่ดีและไม่แน่นอนยังทำให้ฤดูกาลและการกระจายตัวของพืชไม่เหมือนเดิม (Porter, 2005) ส่งผลให้พืชมีผลผลิตน้อย คุณภาพต่ำ (Fahad *et al.*, 2017) มีการรายงานว่าข้าวสาลีทั่วโลกมีผลผลิตลดลง 6% ทุก ๆ การเพิ่มขึ้น 1°C (Asseng *et al.*, 2015) ในขณะที่ข้าวก็มีผลผลิตลดลงมากกว่า 25-35% ส่งผลต่อการผลิตอาหารให้กับประชากรโลก (Ortiz *et al.*, 2008) โดยระยะสืบพันธุ์ (reproductive stage) จะอ่อนแอต่อความเครียดร้อนและส่งผลกระทบต่อผลผลิตมากที่สุด (Fahad *et al.*, 2017) แม้ว่าการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิจะส่งผลดีต่อพืชในบางพื้นที่ที่หนาวเย็น แต่ภาพรวมก็ยังคงส่งผลเสียต่อความมั่นคงทางอาหารในโลก (food security)

จากการวิเคราะห์ข้อมูลอุณหภูมิระยะยาวตั้งแต่ปีพ.ศ. 1955-2561 ของกรมอุตุนิยมวิทยาพบการกระจายตัวของความร้อนที่เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญในประเทศไทย รวมถึงอุณหภูมิเฉลี่ยกลางวันและกลางคืนสูงขึ้นอย่างมากโดยการเปลี่ยนแปลงนี้แปรผันตรงกับอุณหภูมิเฉลี่ยของโลก อีกทั้งความร้อนที่มักพบเป็นช่วงวันสั้น ๆ ก็มีความถี่และความรุนแรงที่มากขึ้นในประเทศไทยตั้งแต่ช่วงกลางของศตวรรษที่ 20 (Limsakul, 2020) สอดคล้องกับข้อมูลภูมิอากาศไทยในด้านอุณหภูมิของศูนย์ภูมิอากาศ กรมอุตุนิยมวิทยา (2562) ที่รายงานว่าพ.ศ. 2562 ในประเทศไทยมีอุณหภูมิเฉลี่ยสูงเป็นอันดับที่ 1 (รูปที่ 3) ในช่วงพ.ศ. 2494-2562 รวมระยะเวลาทั้งหมด 69 ปี โดยสูงกว่าค่าเฉลี่ยและค่าสูงสุดของโลกเมื่อเทียบกับยุคก่อนปฏิวัติอุตสาหกรรมถึง 1.18°C และ 1.19°C ตามลำดับ (ตารางที่ 1)



ภาพที่ 3 แสดง 10 อันดับปีที่มีอุณหภูมิเฉลี่ยมากกว่าค่าปกติของประเทศไทย

ภาค อุณหภูมิ	ภาค						ประเทศไทย
	เหนือ	ตะวันออกเฉียงเหนือ	กลาง	ตะวันออก	ใต้ฝั่งตะวันออก	ใต้ฝั่งตะวันตก	
อุณหภูมิเฉลี่ย	27.6	28.1	29.4	28.9	28.0	28.3	28.2
ผลต่างจากค่าปกติ	+1.49	+1.42	+1.07	+1.00	+0.66	+0.79	+1.18
อันดับที่	1	1	1	1	3	2	1
อุณหภูมิสูงสุดเฉลี่ย	34.5	34.0	34.9	33.9	32.8	33.1	33.9
ผลต่างจากค่าปกติ	+1.47	+1.51	+1.09	+0.97	+0.76	+0.71	+1.19
อันดับที่	1	1	1	1	2	2	1
อุณหภูมิต่ำสุดเฉลี่ย	22.3	23.2	24.9	24.9	24.4	24.5	23.7
ผลต่างจากค่าปกติ	+1.06	+1.06	+1.27	+0.91	+0.70	+0.65	+0.94
อันดับที่	4	1	3	2	3	3	3

ตารางที่ 1 ข้อมูลอุณหภูมิประเทศไทยในปีพ.ศ. 2562 (°C) จากสถานีตรวจอากาศผิวพื้น 45 จุดและอ้างอิงค่าปกติ จากข้อมูลอุณหภูมิเฉลี่ย 30 ปี (พ.ศ. 2524-2553)

ประเทศไทยได้รับผลกระทบจากสภาวะโลกร้อนทั้งด้านการค้าขาย การท่องเที่ยว ที่สำคัญที่สุดคือการเพาะปลูก โดยเฉพาะข้าวที่ทำให้ไทยเป็นผู้ส่งออกที่ใหญ่ที่สุดในเอเชีย มีการคาดการณ์ว่าผลผลิตข้าวในไทยจะลดลงอย่างน้อย 4.56-33.77% และความแปรปรวนในการผลิตข้าวสูงถึง 3.87-15.70% (Sinnarong *et al.*, 2019) แต่ในขณะเดียวกันไทยเองก็เป็นแหล่งการปล่อยก๊าซเรือนกระจกทั้ง CO₂ และ CH₄ หนึ่งในก๊าซที่สามารถเก็บความร้อนได้ดีกว่า CO₂ ถึง 21 เท่า จากการทับถมในนาที่มีน้ำท่วมขัง อีกทั้งการใช้ปุ๋ยเคมีที่มีส่วนในการช่วยเพิ่มการปล่อยก๊าซเรือนกระจก และลดความอุดมสมบูรณ์ในดิน มีการศึกษาและการคาดการณ์เกี่ยวกับผลกระทบของโลกร้อนต่อประเทศไทยในอนาคตว่าจะสูญเสียผลผลิตทางการเกษตรไปมากกว่า 24-94 ดอลลาร์สหรัฐในช่วงปี 2040-2049 (Witsanu, 2013) เช่นเดียวกับการศึกษาผลที่คาดว่าจะเกิดขึ้นในข้าวชาวดอกมะลิไทยร่วมกับการคาดการณ์สถานการณ์จาก IPCC RCP4.5 และ RCP8.5 ว่าอุณหภูมิและปริมาณฝนที่เพิ่มขึ้นจะทำให้ข้าวมีผลผลิตลดลงถึง 10-14% (Boonwichaia *et al.*, 2018)

1.2.2. ผลของความเครียดร้อนต่อข้าว

ข้าวเป็นพืชที่มีผลผลิตเป็นอันดับที่ 2 รองจากข้าวโพด อีกทั้งยังเป็นอาหารหลักของประชากรโลกกว่า 3 พันล้านคนในแต่ละวัน ซึ่งหากคาดการณ์จากอัตราการเติบโตของประชากรโลกแล้วจะประมาณการได้ว่ายังต้องการผลผลิตที่เพิ่มขึ้นอย่างน้อย 50% ภายในปี ค.ศ. 2030 (Tomlinson, 2013) ข้าวมีแหล่งผลิตอยู่ตามประเทศเขตร้อนได้แก่ ไทย จีน อินเดีย อินโดนีเซีย ปากีสถาน บังคลาเทศ เวียดนาม พม่า ฟิลิปปินส์ และญี่ปุ่น (Kondamudi *et al.*, 2012) จึงหลีกเลี่ยงไม่ได้ที่จะได้รับผลกระทบจากความร้อนที่เพิ่มสูงขึ้น ถึงแม้ว่าจะอยู่ในพื้นที่เขตร้อนแต่ความร้อนที่มากเกินไปก็ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของสภาพอากาศของโลกก็สามารถส่งผลทำให้ข้าวเกิดภาวะเครียดได้ (Jagadish *et al.*, 2012) นอกจากนี้มีการคาดการณ์ว่าอุณหภูมิจะเพิ่มสูงขึ้น 2-3°C ในอีก 20-50 ปีข้างหน้า (Hatfield & Prueger, 2015) สำหรับความร้อนในระดับการเจริญเติบโตที่ปกติของข้าวจะอยู่ที่ประมาณ 27-32°C (Aghamolki *et al.*, 2014) และอุณหภูมิที่มักจะทำให้พืชมีความสามารถในการเจริญลดลงหรือมีอาการผิดปกติไปจากปกติในส่วนของเซลล์และเมแทบอลิซึมเพื่อความอยู่รอดช่วงที่เจอความเครียดคืออุณหภูมิที่มากกว่าปกติ 5°C ขึ้นไป (Guy, 1999) ในข้าวอยู่ที่อุณหภูมิมากกว่า 32°C เป็นต้นไป (Aghamolki *et al.*, 2014) (ตารางที่ 3) ความเครียดจากการได้รับอุณหภูมิที่สูงขึ้นส่งผลต่อข้าวหลายด้านไม่ว่าจะเป็นด้านการเจริญเติบโตที่น้อยลง ทั้งในเรื่องของลักษณะลำต้น ความเขียวของใบ ขนาดและน้ำหนักของลำต้นและราก ซึ่งเป็นผลที่ส่งมาจากการถูกรบกวนกระบวนการเมแทบอลิซึมภายใน เช่น กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ความสามารถในการควบคุมสมดุลน้ำในเซลล์ รวมไปถึงการทำงานของเอนไซม์ที่สำคัญ โดยเฉพาะเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการกำจัดสารอนุมูลอิสระ อย่างไรก็ตามการตอบสนองจะขึ้นอยู่กับชนิดพันธุ์ของข้าว (Rampino *et al.*, 2006)

ระยะเวลาและความรุนแรงในการได้รับความร้อน (Araus *et al.*, 2002; Bartels & Souer, 2004) ช่วงการเจริญ อวัยวะและชนิดของเซลล์ (Zhou *et al.*, 2007) รวมไปถึงองค์ประกอบภายในเซลล์ นั้นๆ (Battaglia *et al.*, 2007) ทั้งนี้จะกล่าวถึงผลของความร้อนต่อข้าวใน 3 หัวข้อได้แก่ ด้านการเจริญเติบโต ด้านสรีรวิทยา และด้านชีวเคมี

ด้านการเจริญเติบโต

สภาวะที่อุณหภูมิสูงขึ้นเป็นสาเหตุหลักในการกำจัดการเจริญเติบโตและพัฒนาการ (growth and development) ของข้าวทุกช่วง ไม่ว่าจะเป็นช่วงที่มีการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (vegetative stage) ซึ่งประกอบไปด้วยระยะต้นกล้า (seedling stage) และระยะแตกกอ (tillering stage) หรือช่วงสืบพันธุ์ที่มีการเจริญของดอกและผล (reproductive stage) ซึ่งระยะหลังจะเป็นระยะที่มีความอ่อนไหวต่อความร้อนมากที่สุด ส่งผลต่อผลผลิตชัดเจน จึงมีการศึกษาในระยษนี้ค่อนข้างมาก (Das *et al.*, 2014; Hatfield & Prueger, 2015) จากการศึกษาของ Fahad และคณะ (2016) พบว่าจำนวนของรวงข้าวและช่อดอกลดลง ดอกเป็นหมัน การแตกของอับละอองเรณูลดลงทำให้การกระจายของละอองเรณูน้อยลงไปด้วย ยิ่งไปกว่านั้นยังพบว่าการชะลอการงอกของหลอดละอองเรณู ส่งผลเสียอย่างยิ่งต่อการเข้าปฏิสนธิกับไข่ คล้ายกันกับการศึกษาของ Ye และคณะ (2015) ที่พบว่าความมีชีวิตของหลอดละอองเรณูลดลงมากเมื่อข้าวได้รับความร้อน นอกจากนี้ข้าวยังมีอาการที่แสดงออกภายนอกเช่น การเกิดใบม้วนงอ ใบไหม้ ใบซีด ใบร่วง (Vollenweider & Günthardt-Goerg, 2005) การมีลำต้นที่แคระแกร็น เนื่องจากการลดลงของจำนวน มวล และอัตราการเจริญเติบโตของรากที่ส่งผลต่อการลำเลียงน้ำและสารอาหารไปยังส่วนเหนือดิน (Huang *et al.*, 2012) ทั้งนี้ยังพบว่าเอนไซม์ nitrate reductase ที่มีส่วนสำคัญในกระบวนการดูดซึมธาตุอาหารลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่ออยู่ภายใต้ความร้อนสูง (Klimenko *et al.*, 2006) ทำให้พืชไม่สามารถเจริญได้ตามปกติ และผลผลิตสุดท้ายมีปริมาณน้อยและไม่ได้คุณภาพตามต้องการ (ตารางที่ 2) มีการรายงานว่าความเครียดร้อนที่เกิดขึ้นส่งผลกระทบต่อเอนไซม์ที่สำคัญรวมถึงซีพลักษณ์ (plant phenology) ที่เปลี่ยนแปลงไปทำให้การลำเลียงของธาตุไนโตรเจน ฟอสฟอรัสและโพแทสเซียมลดลง พบว่าข้าวที่ได้รับความร้อน 34°C ในระยะที่กำลังสร้างเมล็ดมีความสามารถในการลำเลียงแบ่งเข้าสู่เมล็ดได้น้อยลงจึงทำให้เกิดเมล็ดที่เป็นท้องไข (chalkiness) นั่นคือการที่เมล็ดข้าวจะมีความชื้นเนื่องจากพองอากาศจำนวนมาก ไม่สามารถส่งออกตลาดได้เพราะไม่ผ่านมาตรฐานการผลิต (Wada *et al.*, 2019; Brestic and Zivcak, 2013) สำหรับการศึกษาในระยะต้นกล้าจะมีการศึกษาที่น้อยกว่าระยะสืบพันธุ์และจะพบในเรื่องของการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาและชีวเคมีมากกว่า ยกตัวอย่างการศึกษาของศิริพรและรัฐธิภา (2559) ที่พบว่าความร้อนทำให้ปริมาณรงควัตถุในใบลดลง ส่งผลให้การเจริญเติบโตช้ากว่าชุดควบคุม การที่ต้องแบ่งพลังงานไปช่วยในการซ่อมแซมส่วนที่โดนทำลาย

แทนที่จะมาใช้ในการเติบโตก็กระทบเช่นกัน ทั้งนี้ความเครียดร้อนสามารถรบกวนต้นในระยะ vegetative stage ไม่ต่างกับ reproductive stage (Katiyar-agarwal *et al.*, 2003; ตารางที่ 3)

ตารางที่ 2 ผลของการขาดน้ำและความร้อนที่มีต่อการลดลงของผลผลิตพืช (ดัดแปลงจาก Fahad *et al.*, 2017)

Crop species	Stress	Yield losses (%)
Maize (<i>Zea mays</i> L.)	Drought	63–87
	Heat	42
Wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	Drought	57
	Heat	31
Rice (<i>Oryza sativa</i> L.)	Drought	53–92
	Heat	50
Chickpea (<i>Cicer arietinum</i> L.)	Drought	45–69
Soybean (<i>Glycine max</i> L.)	Drought	46–71
Sunflower (<i>Helianthus annuus</i> L.)	Drought	60

ตารางที่ 3 อาการของข้าวในแต่ละระยะที่ได้รับความร้อน (ดัดแปลงจาก Shah *et al.*, 2011)

Growth stage	Threshold temperature (°C)	Symptoms
Emergence	40	Delay and decrease in emergence
Seedling	35	Poor growth of the seedling
Tillering	32	Reduced tillering and height
Booting	–	Decreased number of pollen grains
Anthesis	33.7	Poor anther dehiscence and sterility
Flowering	35	Floret sterility
Grain formation	34	Yield reduction
Grain ripening	29	Reduced grain filling

ด้านสรีรวิทยา

1) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง รงควัตถุและความเขียวใบ

หนึ่งในกระบวนการสำคัญที่ได้รับผลกระทบจากความร้อนคือการลดลงของการสังเคราะห์ด้วยแสง (Farooq *et al.*, 2009) ผลกระทบที่ได้รับจะมาจากการลดการแผ่ของใบ การที่ใบร่วงเร็วกว่าปกติ (Wahid *et al.*, 2007) ทำให้พืชไม่สามารถรับแสงหรือนำเข้าก๊าซที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสงคือ CO₂ รวมถึงการปิดปากใบ ที่มักจะเกิดขึ้นในช่วงต้นของการได้รับความร้อน เพื่อป้องกันการสูญเสียน้ำออกจากใบแต่ก็จำกัดการผ่านเข้าออกก๊าซไปด้วยเช่นกัน สามารถวัดกิจกรรมได้จากอัตราการเปิดปิดปากใบ (stomatal conductance: g_s) ยิ่งไปกว่านั้นคือข้าวเป็นพืช C₃ ที่มักจะได้รับผลกระทบจากการขาดก๊าซ CO₂ มากกว่าพืชประเภท C₄ จึงทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงยิ่งลดลง

อีกทั้งยังมีการรายงานว่าความสามารถในการทำงานของเอนไซม์ Rubisco ในการจับกับ CO_2 ลดลง เนื่องจากการกระตุ้นของ CO_2 binding site ของ Rubisco ลดลง (Morales *et al.*, 2003) การจับกันของเอนไซม์ Rubisco และก๊าซ O_2 มีมากขึ้น นำไปสู่การทำงานของวัฏจักร Calvin ที่ลดลง ผลที่ตามมาคืออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่น้อยลง นอกจากนี้ PSII ยังเป็นส่วนที่มีความอ่อนแอต่อความร้อนมากที่สุด ไม่ว่าจะเป็นโปรตีน D1 และ D2 ที่จะสลายได้ง่ายเมื่อได้รับความร้อนสูง พบว่าการทำงานของ PSII ลดลงอย่างเห็นได้ชัดเมื่อเจอความร้อน และอาจจะหยุดชะงักได้ไปถ้าได้รับอุณหภูมิที่สูงเกินขีดจำกัดของพืชนั้น ๆ เนื่องจากจะต้องใช้พลังงานสูงในการปรับตัว รวมถึงระบบ electron evolving complex ที่ได้รับผลกระทบอย่างมากเนื่องจากความร้อนสูงสามารถทำให้เกิดความไม่สมดุลในระบบ และขัดขวาง pathway การส่งอิเล็กตรอนไปยังตัวรับของ PSII ในทางกลับกันพบว่า PSI stromal enzyme มีความสามารถในการทนร้อนและเป็นตัวช่วยในการขับเคลื่อนอิเล็กตรอนให้ thylakoid proton gradient ยังพอทำงานต่อไปได้ นอกจากนี้ความร้อนยังทำให้ปริมาณรงควัตถุลดลง ไม่ว่าจะเป็นการทำลายเยื่อหุ้มจากการเกิด lipid peroxidation ซึ่งเยื่อหุ้ม thylakoid มีความอ่อนแอต่อความร้อนมาก (Haworth *et al.*, 2018) หรือแม้กระทั่งการลดการสร้างและการสลายของโปรตีนองค์ประกอบ เช่น 5-aminolevulinate dehydratase เอนไซม์สำคัญใน pyrrole biosynthesis pathway ที่ลดลงอย่างชัดเจนเมื่อได้รับความร้อน (Mohanty *et al.*, 2006) อีกทั้งยังพบการเพิ่มขึ้นของอัตราสลายตัวของคลอโรฟิลล์ a และ b ในใบที่เจริญแล้ว (Fahad *et al.*, 2017) เมื่อปริมาณของรงควัตถุลดลงก็จะแสดงผลให้เห็นออกมาในรูปแบบค่าปริมาณของคลอโรฟิลล์ และค่าความเขียวใบ (SPAD) ที่สามารถบ่งบอกถึงสุขภาพของใบในเบื้องต้น การเผชิญกับความเครียดร้อนนอกจากจะลดการทำงานของ Rubisco แล้วยังลดความสามารถของ PSI ในการเป็นตัวรับอิเล็กตรอนต่อจาก PSII นั่นคือผลเสียที่มีต่อ PSII อีกอย่างหนึ่ง (Killi *et al.*, 2017)

2) การเปิดปิดปากใบ

เมื่อได้รับความร้อน ปากใบจะมีการตอบสนองโดยช่วงแรกของการปรับตัวจะเป็นการปิดปากใบ (Bunce, 2000; Urban *et al.*, 2017) และการม้วนใบ (Kondamudi *et al.*, 2012) จุดประสงค์เพื่อต้องการลดการสูญเสียน้ำออกจากเซลล์จากการควบคุมของฮอร์โมนกรดแอบไซซิก (abscisic acid: ABA) ซึ่งอาจจะรุนแรงขึ้นถ้าขาดน้ำ การลดลงของค่าการชักนำการเปิดปิดปากใบ (stomatal conductance: g_s) นั้นยังส่งผลให้การดูดซึมน้ำ CO_2 ลดลง เมื่อการดูดซึมน้ำ CO_2 ลดลงการถ่ายเทเคลื่อนย้ายไปเพื่อการสร้างอาหารก็ลดลงตามไปด้วย (Sorrentino *et al.*, 2016; Tholen *et al.*, 2012; Miyazawa *et al.*, 2008) นำไปสู่ความไม่สมดุลของคาร์บอนในเซลล์ และการทำงานที่ผิดปกติที่สุดในที่สุด (Haworth *et al.*, 2018) อย่างไรก็ตามในสภาวะที่ได้รับน้ำอย่างเพียงพอและได้รับความร้อนไปช่วงระยะเวลาหนึ่งพืชจะเปิดปากใบเพื่อทำให้เกิดการถ่ายเทและแลกเปลี่ยนก๊าซ (Urban *et al.*,

2017) โดยเฉพาะในข้าว พืช C_3 ที่จะไม่มีการบวกรองรับในสภาวะก๊าซ CO_2 ต่ำ อย่างไรก็ตาม รูปแบบและอัตราการตอบสนองจะขึ้นอยู่กับชนิดสายพันธุ์ของข้าว รวมถึงความรุนแรงและระยะเวลาที่ได้รับความร้อน นอกจากนี้พืชยังมีการปรับตัวโดยอาศัยการควบคุมการเปิดปิดปากใบและคายน้ำ เพื่อที่จะช่วยชะลอความเสียหายที่อาจจะเกิดขึ้นตอนได้รับความเครียดร้อน

3) ปริมาณน้ำสัมพัทธ์และสมดุลน้ำ

ความสมดุลของน้ำในเซลล์พืชเป็นตัวแปรอันดับต้น ๆ ที่จะได้รับผลกระทบจากความเครียดร้อน (Fahad *et al.*, 2017) ไม่ว่าจะเป็นการระเหยของน้ำออกจากเซลล์ หรือการทำลายส่วนประกอบสำคัญในการดึงน้ำเข้าเซลล์ในราก โดยพบว่าความร้อนสามารถลดจำนวนการเกิดรากมวล และอัตราการเจริญของราก ทำให้มีการจำกัดการทำงานของระบบลำเลียงน้ำไปยังส่วนเหนือดิน (Huang *et al.*, 2012) เชื่อมโยงกับช่วงที่มีการปิดปากใบเพื่อรักษาน้ำในเซลล์นั้น ขณะเดียวกันแรงในการดึงน้ำจากรากก็ลดน้อยลงไปด้วย อาจจะทำให้สมดุลน้ำในเซลล์มีการเปลี่ยนแปลงไป อย่างไรก็ตามในเบื้องต้นพืชต่างก็มีกลไกในการรักษาสมดุลน้ำในเซลล์ แต่หากเจอความร้อนที่มากเกินไปจนถึงสภาวะเครียดก็สามารถให้ความสามารถเหล่านี้ลดลงเช่นกัน (Machado & Paulsen, 2001) โดยเฉพาะในเวลากลางวันที่มีการสูญเสียน้ำเป็นปกติอยู่แล้ว ยิ่งทำให้การขาดน้ำมากขึ้นรวมถึงกระบวนการอื่น ๆ ในเซลล์ (Tsukaguchi *et al.*, 2003) อีกทั้งยังพบว่าแม้ว่าความชื้นภายในดินเพียงพอ ปริมาณน้ำในเซลล์ก็ยังสามารถลดลงได้เมื่อได้รับความร้อนสูง (Wahid & Close, 2007) ซึ่งข้าวเป็นพืชที่ค่อนข้างอ่อนแอต่อสภาวะความไม่สมดุลของน้ำ (Jian-Chang *et al.*, 2008) สภาวะความไม่ปกติของระบบน้ำนั้นยังสามารถกระตุ้นการส่งสัญญาณอื่น ๆ ในเซลล์ เช่น กระบวนการเติมและกระบวนการแยกฟอสเฟต (phosphorelation and dephosphorelation) จากการทำงานของเอนไซม์ kinase และ phosphatase (Mishra and Mohapatra, 1987) และยังมีงานวิจัยที่พบว่าการขาดน้ำไปรบกวนกระบวนการที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสงในใบข้าวระยะต้นกล้า ส่งผลให้การสะสมคาร์โบไฮเดรตในรูปแบบที่ละลายน้ำได้ในอับละอองเรณูลดลง รวมถึงมีการแสดงออกของยีนที่ควบคุมการสร้าง acidic invertase enzyme (Saini, 1997) ในช่วงการสะสมสารอาหารในเมล็ด การขาดน้ำจะส่งผลให้การสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง การร่วงของใบเพิ่มขึ้น ระยะเวลาในการเติมเมล็ดลดลงแต่จะเพิ่มการเคลื่อนย้ายสารอาหารจากใบไปเมล็ด (Yang & Zhang, 2006) นอกจากนี้ ABA ที่เพิ่มขึ้นเมื่อได้รับความร้อนจะมีบทบาทต่อการเปิดปิดปากใบแล้วยังทำให้การเคลื่อนย้ายน้ำตาลซูโครสจากใบไปยังเมล็ดรวมถึงการสร้างแป้งเพื่อนำไปบรรจุในเมล็ดลดลงอีกด้วย ส่งผลให้น้ำหนักของเมล็ดน้อยกว่าปกติ

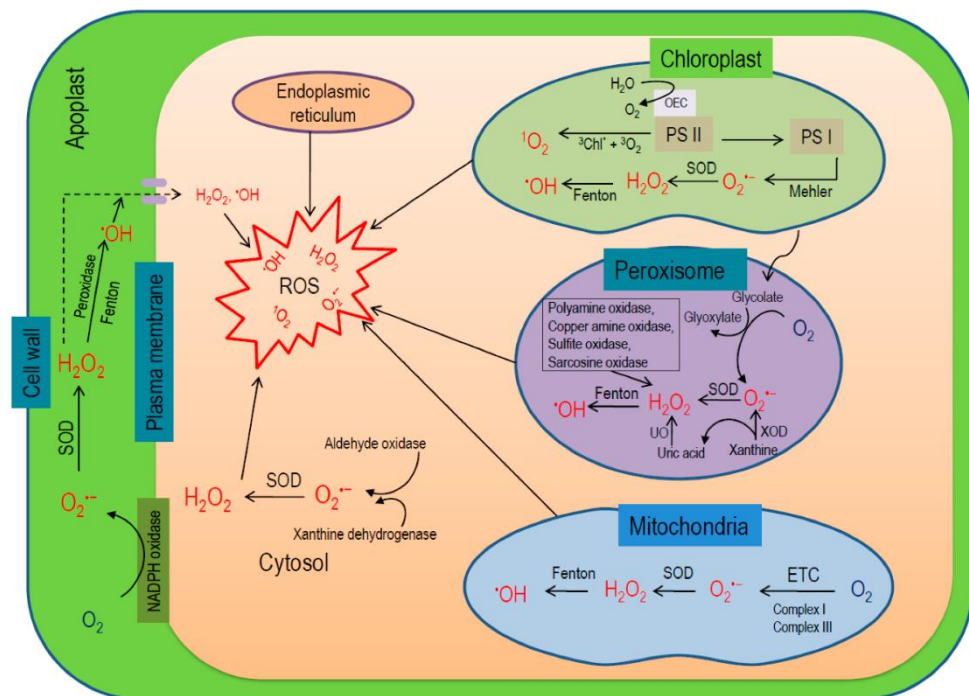
ด้านชีวเคมี

ในสภาวะปกติพืชมีการสร้าง ROS ในอแกเนลล์ที่มีกิจกรรม oxidizing metabolism และอัตราการถ่ายเทอิเล็กตรอนสูง เช่น คลอโรพลาสต์ ไมโทคอนเดรีย เอนโดพลาสมิก เรติคิวลัม และเพอรอกซิโซม (Sairam & Tyagi, 2004) ผ่านกระบวนการทางธรรมชาติที่พืชและสิ่งมีชีวิตมี นั่นคือการสังเคราะห์ด้วยแสง และการหายใจ และบริเวณอื่น เช่น ไซโตซอล ผนังเซลล์ เยื่อหุ้มเซลล์ และอะพโทพลาสผ่านกระบวนการเมแทบอลิซึมอื่น ๆ (Tripathy and Oelmüller, 2012) และจะมีระบบสร้างสารต้านอนุมูลอิสระ (antioxidants) ที่คอยจัดการให้ ROS อยู่ในรูปที่ไม่เป็นอันตรายต่อเซลล์ เช่น น้ำและออกซิเจน อย่างไรก็ตาม ความเครียดที่พืชได้รับจากสิ่งแวดล้อมไม่ว่าจะเป็นความเค็ม ขาดน้ำ หรืออุณหภูมิทำให้พืชมีการสร้าง ROS ที่มากกว่าปกติ (Desikan *et al.*, 2005) พบว่าความร้อนในระดับสูงกระตุ้นให้เซลล์พืชมีการสร้าง ROS ออกมามากขึ้นและอาจจะมากเกินความสามารถของสารต้านอนุมูลอิสระทำให้เกิดการเสียสมดุลอย่างรุนแรง นำไปสู่ความเครียดภายในเซลล์อีกรูปแบบหนึ่งที่เรียกว่าความเครียดออกซิเดชัน (oxidative stress) (Wahid *et al.*, 2007) สาร ROS มีความว่องไวในการทำปฏิกิริยาสูงและไม่เสถียรเนื่องจากมี unpaired electron อย่างน้อย 1 ตัว ทำให้โมเลกุลข้างเคียงที่สูญเสียหรือรับอิเล็กตรอนกลายเป็นสารอนุมูลอิสระตัวใหม่ต่อ ๆ กันเป็นลูกโซ่ จากความสามารถในการเป็นตัวออกซิไดซ์ (อธิป, 2559) จึงมีอันตรายต่อเซลล์ ยกตัวอย่างเช่น การเกิดปฏิกิริยาการสลายของเยื่อหุ้มเซลล์ (membrane lipid peroxidation) ทำให้สูญเสียความสามารถในการเป็นเยื่อเลือกผ่านและคุณสมบัติความแข็งแรงรวมถึงความสิ้นไหลของเยื่อหุ้มเซลล์ สร้างความเสียหายกับโปรตีนจากการเกิด protein oxidation ไม่ว่าจะเป็นการทำลายพันธะ หรือการทำให้ตัวรับบนโปรตีนเปลี่ยนแปลงไปจนไม่สามารถทำงานต่อได้ (Gill & Tuteja, 2010) รวมไปถึงการทำลายในระดับ DNA ด้วยการจัดเรียงโครโมโซมใหม่ การทำลายพันธะระหว่างสาย DNA การลบไนโตรเจนเบส หรือแม้กระทั่งการเกิดการกลายพันธุ์จนถึงระดับที่เซลล์ไม่สามารถทำงานต่อได้ (Xu *et al.*, 2006) ความเครียดออกซิเดชันจึงเป็นอีกสาเหตุหลักของการสูญเสียผลผลิตทั่วโลก (Mittler, 2002; Apel & Hirt, 2004; Mahajan and Tuteja, 2005; Tuteja, 2010) ในขณะเดียวกันในปริมาณที่น้อย ROS มีหน้าที่เฉพาะในการเป็นสารเคมีที่คอยส่งสัญญาณและแปลงสัญญาณให้กับพืชเมื่อเกิดความเครียดเพื่อสร้างโปรแกรมการปรับตัวผ่านกระบวนการต่าง ๆ เช่น การสังเคราะห์ด้วยแสง การหายใจแสง (photorespiration; Noctor & Foyer, 1998) การเปิดปิดปากใบ (Bright *et al.*, 2006) การสร้างสารต้านอนุมูลอิสระ การกระตุ้นการทำงานของยีนสร้าง heat shock proteins (HSPs) การสะสมสารบางชนิด การปรับสมดุลน้ำในเซลล์ หรือแม้แต่การเกิด programmed cell death (Sung *et al.*, 2003; Suzuki & Mittler, 2006; Apel & Hirt, 2004)

ROS สามารถเป็นได้ทั้งแบบ radicals เช่น superoxide ($O_2^{\bullet-}$) และ hydroxyl radicals (OH^{\bullet}) และแบบ non-radicals ได้แก่ singlet oxygen ($^1O_2^{\bullet}$) ozone (O_3) และ hydrogen

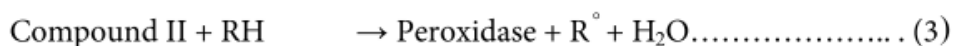
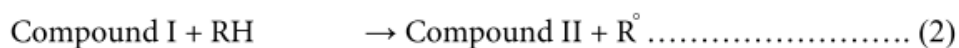
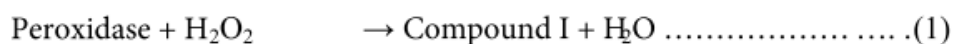
peroxide (H_2O_2) (อชิป, 2559) เริ่มต้นจากการที่ O_2 โมเลกุลที่มีความไวต่อปฏิกิริยาได้รับอิเล็กตรอนจากโมเลกุลอื่นที่อาจจะเป็น PSI เกิดเป็น $O_2^{\cdot-}$ (ผ่าน Mehler reaction) ซึ่งเป็น oxidizing agent ที่แรงกว่า O_2 และพร้อมจะเปลี่ยนแปลงเป็น H_2O_2 ด้วยการ dismutation ของเอนไซม์ superoxide dismutase (SOD) แล้วเปลี่ยนเป็น OH^{\cdot} จากการรับ proton มาจากน้ำ (Sen, 2012) OH^{\cdot} เป็นสารอันตรายต่อระบบต่าง ๆ มากที่สุด (Wahid *et al.*, 2007) ด้วยความไม่เสถียรที่สุดทำให้สามารถวิ่งผ่านเยื่อหุ้มและดึงอิเล็กตรอนจากกรดไขมันจนทำให้เกิดกรดไขมันไม่อิ่มตัวเป็นลูโคโซและเกิดความเสียหายในที่สุด ในขณะที่ H_2O_2 มีความเสถียรมากกว่าเพราะไม่ใช่ radicals มีครึ่งชีวิตที่นานกว่า ROS ตัวอื่น ๆ ทำให้สามารถวัดกิจกรรมและปริมาณได้ง่าย (Gill & Tuteja, 2010) แต่ก็ยังมีคุณสมบัติในการเป็นตัว oxidizing-reducing agent ที่แข็งแรงและเป็นอันตรายต่อเซลล์ (Reddy & Raghavendra, 2006)

เซลล์มีกระบวนการกำจัดสารอนุมูลอิสระ หรือ ROS เรียกว่าสารต้านอนุมูลอิสระ (antioxidants) (ภาพที่ 4) ซึ่งเป็นสารที่จะเปลี่ยน ROS ให้กลายเป็นสารที่ไม่เป็นอันตรายต่อเซลล์ รวมถึงเพิ่มความสามารถในการทนทานให้กับพืช มีทั้งหมด 2 กลุ่มได้แก่ enzymatic antioxidants และ non-enzymatic antioxidants กลุ่มแรกจะเป็น superoxide dismutase (SOD) เอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยาการสลายตัวของ $O_2^{\cdot-}$ ให้กลายเป็น H_2O_2 และ O_2 โดยจะมีเอนไซม์ catalase (CAT) และ peroxidase เข้ามาเปลี่ยนผลิตภัณฑ์ที่ยังคงเป็น ROS ให้กลายเป็นน้ำและสารอื่นต่อไป



ภาพที่ 4 ตำแหน่งและกระบวนการสร้าง ROS ในเซลล์ (Hasanuzzaman *et al.*, 2020)

อย่างที่กล่าวข้างต้นว่าในบรรดา antioxidants พบว่า peroxidase เป็นเอนไซม์ที่ค่อนข้างมีบทบาทสำคัญในการที่จะช่วยลดปริมาณ H_2O_2 ในเซลล์ สามารถพบได้ในสิ่งมีชีวิตหลายชนิดไม่ว่าจะเป็นเห็ดรา พืช หรือแม้แต่สัตว์มีกระดูกสันหลัง peroxidase แบ่งออกเป็น 2 ประเภทใหญ่คือ heme และ non-heme peroxidase (Passardi *et al.*, 2007) ซึ่งส่วนใหญ่ที่มีการศึกษาจะเป็น heme-containing peroxidase ที่แบ่งออกได้เป็นอีก 2 superfamilies นั่นคือแบบ animal (the peroxidase-cyclooxygenase superfamily: PCOXS) และแบบ non-animal (the peroxidase-catalase superfamily: PCATS) โดย PCATS จะมี 3 class (Pandey *et al.*, 2017) ที่พบในพืชเป็น class I และ class III (Mathé *et al.*, 2010) ซึ่งที่มีการศึกษาอย่างแพร่หลาย จะเป็น ascorbate peroxidase (APX) (Gumiero *et al.*, 2010; Singh *et al.*, 2012) และ guaiacol peroxidase (POD) (Grace & Logan, 2000; Mathé *et al.*, 2010) ตามลำดับ ชื่อของ peroxidase แต่ละเอนไซม์จะตั้งตามสารตั้งต้นที่ทำปฏิกิริยาด้วย โดย peroxidase จะชอบสารที่ให้อิเล็กตรอนง่าย เช่น ascorbate, guaiacol และ pyragallol (Asada, 1999) แตกตัวสาร H_2O_2 ผ่านปฏิกิริยาในเซลล์ซึ่งประกอบไปด้วย 3 ขั้นตอน (ภาพที่ 5) และได้ผลิตภัณฑ์เป็นน้ำและตัวออกซิไดซ์ของสารตั้งต้น เช่น ถ้าสารตั้งต้นเป็น guaiacol (ไม่มีสี) ผลิตภัณฑ์สุดท้ายจะเป็นสาร tetraguaiacol (สีส้มอำพัน) (Radulescu *et al.*, 2019) เราสามารถพบ peroxidase ได้ในไซโทซอล (Yamasaki & Grace, 1998) peroxidase ในพืชมีความสำคัญต่อหลายระบบไม่ว่าจะเป็น metabolism, lignification, suberization, ROS metabolism, auxin metabolism, ตัวก่อโรคพืชรวมถึงการเจริญและสุกของผล (Pandey *et al.*, 2017) จากการศึกษาการเพิ่มขึ้นของ antioxidants ในข้าวและข้าวโพดที่สัมพันธ์กับความทนทานต่อความร้อนพบว่า antioxidants มีบทบาทในการช่วยลดความเสียหายที่เกิดขึ้นจากความเครียดและเป็นส่วนช่วยเสริมความแข็งแรงให้กับพืชในการเผชิญความร้อน (Kumar *et al.*, 2012) มีการรายงานว่าความสามารถในการทนต่อความร้อนในข้าวสัมพันธ์กับปริมาณ CAT และ peroxidase เนื่องจากพบการทำงานสูงในสายพันธุ์ที่ทนร้อนเปรียบเทียบกับสายพันธุ์ที่ไม่ทนร้อน (Kumar *et al.*, 2018)



ภาพที่ 5 ขั้นตอนการทำปฏิกิริยาของ peroxidase ทั้งหมด 3 ขั้นตอนโดย RH เป็นสารตั้งต้นที่มาทำปฏิกิริยา และ R° คือผลิตภัณฑ์ free-radical ที่ได้จากการทำปฏิกิริยาในแต่ละขั้นตอน

(Pandey *et al.*, 2017)

สำหรับกลุ่มที่สอง non-enzymatic antioxidants เป็นสารประกอบอินทรีย์โมเลกุลเบาอื่นๆ ที่ทำหน้าที่ขัดขวางการเกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารอนุมูลอิสระ ทำปฏิกิริยากับ polyunsaturated acyl group เพื่อรักษาเสถียรภาพของเยื่อหุ้มเซลล์ รวมถึงเปลี่ยนแปลงปฏิกิริยาเคมีอื่น ๆ ในเซลล์ ได้แก่ ascorbic acid, phenolic compounds, carotenoid (Zafar *et al.*, 2018) รวมถึง proline กรดอะมิโนที่สำคัญอีกชนิดที่เรียกได้ว่าเป็นสารที่สามารถชี้วัดความเครียดในพืชได้ มีการใช้วัดในงานวิจัยอย่างแพร่หลาย (Gupta *et al.*, 2013) proline มีคุณสมบัติในการเป็นตัวขัดขวางการเกิด programmed cell death (Gill & Tuteja, 2010) เป็น osmoprotectant สารที่ช่วยรักษาสมดุล osmolyte เป็นตัวจับโลหะหนักในเซลล์ ลดการเกิด lipid peroxidation ของเยื่อหุ้มเซลล์ รวมถึงเป็นตัวที่คอยกำจัด ROS และรักษาสมดุลรีดอกซ์ในเซลล์ (Wahid and Close, 2007) เช่น ใน PSII ที่พบว่า proline เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแทนน้ำเมื่อความร้อนยับยั้งการทำงานของ oxygen evolving complex (OEC) ทำให้ระบบนี้ยังทำงานต่อไปได้ (De Ronde *et al.*, 2004; Ashraf & Foolad, 2007; Trovato *et al.*, 2008) นอกจากนี้การเพิ่มขึ้นของ proline ยังสอดคล้องกับความสามารถในการทนความเครียดในพืช (Gill & Tuteja, 2010; El Moukhtari *et al.*, 2020; Yu *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2020; Dien *et al.*, 2019) มีงานวิจัยกล่าวถึงความสัมพันธ์ระหว่างความเครียดในพืชกับปริมาณ proline ที่สะสมมากขึ้น อีกทั้งผลของความเสียหายลดลงเมื่อมีการปรากฏของสารชนิดนี้ (Yamada *et al.*, 2005)

1.2.3. ข้อมูลทั่วไป ลักษณะทางพฤกษศาสตร์ และความสำคัญของข้าวต่อเศรษฐกิจไทย

ข้าว (*Oryza sativa* L.) เป็นพืชตระกูลหญ้าที่จัดอยู่ในสกุล *Oryza* ประกอบไปด้วยชนิด (species) ต่าง ๆ 25 ชนิด แต่ชนิดที่ใช้ในการเพาะปลูกเป็นอาหารมีแค่ *O. sativa* ที่ปลูกได้ทั่วไป และ *O. glaberrima* ที่ปลูกอยู่แถบแอฟริกาตะวันตก *O. sativa* มีการปรับตัวให้ในรอดในสภาพแวดล้อมที่ต่างกันได้ และสามารถจำแนกออกเป็น 3 subspecies คือ indica, japonica และ javanica แตกต่างตามลักษณะและแหล่งปลูก (สุทาร์ตัน และอภิรัตน์, 2558)

ดิวิชัน (Division) Tracheophyta

ดิวิชันย่อย (Subdivision) Spermatophytina

ชั้น (Class) Magnoliopsida

ลำดับ (Order) Poales

วงศ์ (Family) Poaceae

สกุล (Genus) *Oryza*

ชนิด (Species) *Oryza sativa* L.

ลักษณะทางสัณฐานวิทยา

ราก (root) เป็นระบบรากฝอย (fibrous root system) มีการเจริญของรากสองส่วนคือ รากที่เจริญมาจากส่วนของ embryo ซึ่งพัฒนามาจากส่วน radicle เรียกว่า primary root ที่สามารถแตกแขนงออกมาเป็น secondary root หรือ lateral root โดยรากทั้งหมดจะมีอายุการเจริญที่สั้น และตายไปตั้งแต่ระยะการโตเริ่มต้น อีกหนึ่งชนิดคือรากที่เจริญมาจากส่วนของลำต้น เป็นรากที่มาจากส่วนของปุ่มกำเนิดราก (root primordia) เรียกว่า adventitious root จะเริ่มเกิดเมื่อต้นข้าวมีอายุประมาณ 15 วันและเพิ่มขึ้นจนมีมากที่สุดในระยะออกรวง จากนั้นจึงลดลงจนกระทั่งระยะเก็บเกี่ยว (วาสนา, 2541)

ลำต้น (stem หรือ culm) ต้นจะเจริญมาจากยอดอ่อน (plumule) ของงอกข้าว หรือ embryo เมื่อกอออกมาใหม่ ๆ จะมีปลอกหุ้มยอดอ่อน (coleoptile) เพื่อป้องกันอันตรายให้กับยอด หลังจาก 5 วันยอดก็จะแทงพ้นปลอกหุ้มออกมา ลำต้นของข้าวประกอบไปด้วยข้อ (node) และปล้อง (internode) โดยปล้องแรกที่อยู่ใต้ดินจะสั้นมาก แต่ปล้องก็จะค่อย ๆ ยาวขึ้น ซึ่งปล้องที่ยาวที่สุดคือ ปล้องที่ติดกับรวงข้าวเรียกว่า คอรวง (uppermost internode) ปกติปล้องข้าวจะมี 25-30 ปล้องแต่ความสูงจะขึ้นอยู่กับชนิดพันธุ์ และปัจจัยอื่น ๆ เช่น คุณภาพดิน ระดับน้ำในนา หรือแม้แต่วิธีการปลูก โดยรวมส่วนของลำต้นมักมีความสูงตั้งแต่ 1.5 เมตรเป็นต้นไป ลักษณะตั้งตรงหรือเกือบตั้งตรง ในบางครั้งมีการแตกกิ่งและเกิดรากบริเวณข้อหรือบริเวณโคนต้น ข้อมีลักษณะรอบนอกเป็นสี่เหลี่ยมหรือวงกลม อย่างไรก็ตามต้นข้าวจะเจริญสูงสุดเมื่อเข้าสู่ระยะออกดอกหรือออกรวง (heading stage) หลังจากปักดำนาเมื่อข้าวมีอายุประมาณ 25-30 วันแล้วข้าวจะแตกกอ (tiller) จากตา โดยการแตกกอจะสูงที่สุดเมื่อข้าวมีอายุได้ 50-60 วัน (Traiperm *et al.*, 2015).

ใบ (leaves) ใบข้าวมีลักษณะเป็นแผ่น และเรียวยาวมีเส้นใบขนานไปกับเส้นกลางใบ โดยทั่วไปใบจะประกอบไปด้วยกาบใบ (leaf sheath) มักมีการเรียงตัวห่างกันหลวม ๆ ผิวเรียบ หรือมีขนเล็ก ๆ (ciliate auricles) กระจายโดยทั่ว ดึงใบหรือ leaf-ligules มีขนาด 8-20 มิลลิเมตร แผ่นใบ (leaf blade) มีความกว้าง 0.8-2 เซนติเมตร ยาวตั้งแต่ 30 เซนติเมตรขึ้นไป มีรูปร่างเรียวยาวปลายแหลม (linear-acute) ผิวใบไม่เรียบอาจปกคลุมด้วยขนทั้งสองด้านรวมไปถึงขอบใบ แผ่นใบมีการเชื่อมกันด้วยข้อใบ (leaf collar) ส่วนของกาบใบจะอยู่ด้านล่างติดกับลำต้นตรงข้อ ในขณะที่ส่วนของเขี้ยวใบ (auricle) ที่เป็นแผ่นเล็กคล้ายหางกระรอกพบในระยะที่ใบยังอ่อน ข้าวที่มีใบแคบมักเป็นลักษณะของข้าวพันธุ์ดีเนื่องจากมีโอกาสในการรับแสงได้ดี เป็นที่ยอมรับในวงวิชาการว่าใบข้าวสุดท้ายที่อยู่ติดกับรวงหรือ ใบธง (flag leaf) ที่มีลักษณะตั้งตรงและอยู่สูงพอ ๆ กับรวงข้าวจะเป็นลักษณะที่ดีเนื่องจากใบธงมีความสำคัญที่สุดในการสังเคราะห์ด้วยแสง (Sumanon & Traiperm, 2013)

ช่อดอก (inflorescence) คือรวงข้าว ที่เกิดจากคอรวง โดยมีลักษณะช่อดอกแบบ panicle ที่มีการแตกแขนงออกจากแกนกลางของช่อดอก ปลายสุดของแขนงเป็นที่เกิดของดอก (spikelet) ที่เกิดขึ้นบนส่วนของก้านดอก (pedicel) spikelet มีขนาดกว้าง 2.3-3(-5) มิลลิเมตร ยาว 7-10(-12) มิลลิเมตร มีรูปร่างเป็นรูปไข่ขอบขนาน หรือรูปรีขอบขนาน สีเหลืองอมน้ำตาล หรือม่วงเข้ม มีลักษณะอยู่คงต่อการร่วงโรย ประกอบด้วยส่วนของ glumes รูปร่างคล้ายถ้วย มีความยาวโดยเฉลี่ย 0.5 มิลลิเมตร ส่วน sterile lemma มีขนาด 0.5-0.8 x 1.5-3.5 มิลลิเมตร มีรูปร่างรียาวคล้ายลิ้น ปลายแหลม มักมีความยาวน้อยกว่าครึ่งของความยาว spikelet ส่วน fertile lemma มีขนาด 2-2.5 x 6-8.5(-11) มิลลิเมตร รูปร่างคล้ายเรือขอบขนาน พื้นผิวหนาคงตัว ประกอบด้วยต่อมและขนเล็กๆ กระจายทั่วบริเวณพื้นผิวทำให้มีลักษณะขรุขระ ปลายของ lemma มีลักษณะปลายแหลมตัด (acute to acuminate) และ palea มีลักษณะพื้นผิวใกล้เคียงกับ lemma แต่รูปร่างแคบและยาวกว่า ปลายแหลมทอดเรียวยาวออกไป มีขนาด 0.8-1 x 6-9(-10.5) มิลลิเมตร ดอกข้าวเป็นดอกสมบูรณ์ที่ประกอบไปด้วย เกสรตัวผู้ (stamen) และเกสรตัวเมีย (pistil) มีลักษณะการเรียงตัวอย่างหลวมๆ ปกติรวงข้าวจะบานในช่วงเช้าประมาณ 8.00-10.00 น. และเป็นดอกที่ผสมตัวเอง 95% (Liu and Phillips, 2006)

เมล็ดข้าว (grain) คือผลของข้าวที่มีเปลือกนอกเจริญมาจาก lemma และ palea ถัดเข้าไปคือเปลือกหุ้มเมล็ด ชั้นแบ่งหรืออาหารสำรองในเมล็ดเรียก aleurone layer (ส่วนสะสมโปรตีน) และ endosperm ชั้นด้านในสุดจะเป็นส่วนของคัพภะ หรือจุมูกข้าว (embryo) ที่จะเจริญไปเป็นส่วนของยอดอ่อน (plumule) ที่ถูกหุ้มด้วยเยื่อหุ้มยอดอ่อน (coleoptile) และรากแรกเกิด (radicle) ที่ถูกหุ้มด้วยเยื่อหุ้มรากแรกเกิด (coleorhiza) (วาสนา, 2541)

ข้าวขาวดอกมะลิ 105

เป็นพันธุ์ข้าวหอมที่ได้จากการนำข้าวพันธุ์พื้นเมืองจากนาเกษตรกรในจังหวัดฉะเชิงเทรา มาปลูกเพื่อศึกษาและคัดเลือกได้รวงที่ 105 ที่มีลักษณะพิเศษคือกลิ่นหอม เมล็ดอ่อนนุ่มเมื่อสุก ก่อนข้างทนต่อสภาพแห้งแล้งและดินเค็ม คุณภาพการขัดสีดี นวดง่าย และขายได้ราคาดี รัฐบาลจึงมีการส่งเสริมให้ขยายพันธุ์และเพาะปลูก พื้นที่สำหรับปลูกข้าวพันธุ์นี้ได้แก่ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ภาคกลาง และภาคเหนือ ข้าวชนิดนี้เป็นชนิดที่มีความไวต่อช่วงแดด (light sensitive) จะเก็บเกี่ยวได้ทุกช่วงพฤศจิกายนของปี อย่างไรก็ตามยังมีข้อจำกัดเกี่ยวกับความสามารถในด้านทานโรคขอบใบแห้ง โรคใบส้ม โรคใบจุดสีน้ำตาล โรคไหม้ โรคใบหงิก แมลงบั่ว และเพลี้ยกระโดดสีน้ำตาล อีกทั้งต้นอ่อนล้มง่ายถ้าปลูกในที่ที่ดินมีความอุดมสมบูรณ์สูง ซึ่งผลผลิตจะอยู่ที่ประมาณ 363 กิโลกรัมต่อไร่ (Office of Agricultural Economics, 2015).

1.3. วัตถุประสงค์ของการทำวิจัย

เพื่อศึกษาการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาที่เกิดขึ้นในข้าวขาวดอกมะลิ 105 (*Oryza sativa* L.) เมื่อได้รับความร้อนช่วงกลางวัน/กลางคืนเป็น 30/25°C, 35/30°C และ 40/35°C ในตู้ควบคุมการเจริญเติบโตและผ่านระยะของการฟื้นตัว

1.4. สมมติฐานการศึกษา

ข้าวที่ได้รับความร้อนที่มากกว่าสภาวะควบคุม (30/25°C) จะมีการตอบสนองด้านการเจริญเติบโต, อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง, ปริมาณน้ำสัมพัทธ์, ค่าความเขียวใบลดลง และมีการตอบสนองด้านการเปิดปิดปากใบ, ปริมาณ H_2O_2 , ปริมาณ proline รวมถึงกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase เพิ่มขึ้น โดยข้าวที่ได้รับความร้อน 40/35°C จะมีการตอบสนองที่มากกว่าข้าวที่ได้รับความร้อน 35/30°C

1.5. ประโยชน์ที่ได้รับจากการศึกษา

เป็นข้อมูลพื้นฐานสำหรับการพัฒนาและปรับปรุงพันธุ์ข้าว รวมถึงการนำไปต่อยอดงานวิจัยที่ทำในข้าวสายพันธุ์ไทยให้มีผลผลิตเป็นที่น่าพอใจ

บทที่ 2

วิธีการวิจัย (Research Methodology)

2.1. อุปกรณ์และสารเคมี

2.1.1. อุปกรณ์และสารเคมีในการออกแบบการทดลอง

- 2.1.1.1. กระบะปลูกพืช
- 2.1.1.2. ถังเพาะชำขนาด 3.5 x 12 นิ้ว
- 2.1.1.3. ดินร่วน
- 2.1.1.4. สายยาง
- 2.1.1.5. ช้อนพรวนดิน
- 2.1.1.6. บัวรดน้ำ
- 2.1.1.7. หลอดกำเนิดแสง LED
- 2.1.1.8. เมล็ดพันธุ์ข้าวขาวดอกมะลิ 105
- 2.1.1.9. ตู้ควบคุมการเจริญเติบโต (plant growth cabinet รุ่น GS-1000CH ยี่ห้อ Giant Star Ltd., South Korea)
- 2.1.1.10. เทอร์โมมิเตอร์
- 2.1.1.11. ลักซ์มิเตอร์ (Thermo Sensors, India)
- 2.1.1.12. อะลูมิเนียมฟอยล์
- 2.1.1.13. ไนโตรเจนเหลว

2.1.2. อุปกรณ์ในการวัดการเจริญเติบโต

- 2.1.2.1. ตู้อบ (oven)
- 2.1.2.2. ไม้บรรทัด
- 2.1.2.3. เครื่องชั่ง 2 ตำแหน่ง
- 2.1.2.4. เครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง
- 2.1.2.5. กระดาษทิชชู
- 2.1.2.6. กรรไกร
- 2.1.2.7. ถังใส่ตัวอย่าง

2.1.3. อุปกรณ์ในการวัดปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในเซลล์

- 2.1.3.1. ตู้อบ (oven)
- 2.1.3.2. ไม้บรรทัด
- 2.1.3.3. เครื่องชั่ง 2 ตำแหน่ง
- 2.1.3.4. ปีกเกอร์ขนาด 50 มิลลิลิตร
- 2.1.3.5. ปากกาทำเครื่องหมาย
- 2.1.3.6. อ่างควบคุมอุณหภูมิ (water bath)
- 2.1.3.7. อะลูมิเนียมฟอยล์

2.1.4. อุปกรณ์ในการวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และอัตราการเปิดปิดปากใบ

- 2.1.4.1. เครื่อง LCi Portable Photosynthesis System (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, Herts, U.K.)

2.1.5. อุปกรณ์ในการวัดค่าความเขียวใบ (SPAD)

- 2.1.5.1. เครื่องวัดคลอโรฟิลล์ (Minolta SPAD502 ยี่ห้อ Konika Minolta Co., Japan)

2.1.6. อุปกรณ์ในการวัดปริมาณสารอนุมูลอิสระ ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2)

- 2.1.6.1. ไนโตรเจนเหลว (liquid nitrogen)
- 2.1.6.2. โกร่ง (mortar) และลูกบด (pestle)
- 2.1.6.3. น้ำแข็ง
- 2.1.6.4. เครื่องชั่ง 2 ตำแหน่ง
- 2.1.6.5. เครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง
- 2.1.6.6. กรรไกร
- 2.1.6.7. ปากคีบตัวอย่าง (forcep)
- 2.1.6.8. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 15 มิลลิลิตร
- 2.1.6.9. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 2 มิลลิลิตร
- 2.1.6.10. หลอดทดลองแก้ว (glass tube)
- 2.1.6.11. ปิเปตต์ดูดสารอัตโนมัติ (automatic pipette)
- 2.1.6.12. กระดาษทิชชู

- 2.1.6.13. ปีกเกอร์
- 2.1.6.14. จานเพาะเชื้อ (petri dish) ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 60 มิลลิเมตร
- 2.1.6.15. 0.1% (w/v) trichloroacetic acid (TCA)
- 2.1.6.16. 10 mM potassium phosphate buffer pH 7.0
- 2.1.6.17. 1 M potassium iodide (KI)
- 2.1.6.18. เครื่องสเปกโตรโฟโตมิเตอร์ รุ่น UV1720 (Yoke instrument, China)
- 2.1.6.19. หลอดแก้ววัดการดูดกลืนแสง (cuvette)
- 2.1.6.20. เครื่องปั่นเหวี่ยง centrifuge (Beckman, U.S.A.)
- 2.1.6.21. เครื่องเขย่าสาร (vortex mixer)
- 2.1.6.22. Hydrogen peroxide (H_2O_2)

2.1.7. อุปกรณ์ในการวัดโพรลีน (proline)

- 2.1.7.1. ไนโตรเจนเหลว (liquid nitrogen)
- 2.1.7.2. โกร่ง (mortar) และลูกบด (pestle)
- 2.1.7.3. น้ำแข็ง
- 2.1.7.4. เครื่องชั่ง 2 ตำแหน่ง
- 2.1.7.5. เครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง
- 2.1.7.6. กรรไกร
- 2.1.7.7. ปากคีบตัวอย่าง (forcep)
- 2.1.7.8. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 50 มิลลิลิตร
- 2.1.7.9. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 15 มิลลิลิตร
- 2.1.7.10. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 2 มิลลิลิตร
- 2.1.7.11. หลอดทดลองแก้ว (glass tube)
- 2.1.7.12. ปิเปตต์ดูดสารอัตโนมัติ (automatic pipette)
- 2.1.7.13. กระดาษทิชชู
- 2.1.7.14. ปีกเกอร์
- 2.1.7.15. จานเพาะเชื้อ (petri dish) ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 60 มิลลิเมตร
- 2.1.7.16. 3% aqueous sulfosalicylic acid
- 2.1.7.17. ninhydrin
- 2.1.7.18. glacial acetic acid

- 2.1.7.19. 6 M phosphoric acid
- 2.1.7.20. toluene
- 2.1.7.21. เครื่องสเปกโตรโฟโตมิเตอร์ รุ่น UV1720 (Yoke instrument, China)
- 2.1.7.22. หลอดแก้ววัดการดูดกลืนแสง (cuvette)
- 2.1.7.23. เครื่องปั่นเหวี่ยง centrifuge (Beckman, U.S.A)
- 2.1.7.24. เครื่องเขย่าสาร (vortex mixer)
- 2.1.7.25. อ่างควบคุมอุณหภูมิ (water bath)

2.1.8. อุปกรณ์ในการวัดกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase

- 2.1.8.1. ไนโตรเจนเหลว (liquid nitrogen)
- 2.1.8.2. โกร่ง (mortar) และลูกบด (pestle)
- 2.1.8.3. น้ำแข็ง
- 2.1.8.4. เครื่องชั่ง 2 ตำแหน่ง
- 2.1.8.5. เครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง
- 2.1.8.6. กรรไกร
- 2.1.8.7. ปากคีบตัวอย่าง (forcep)
- 2.1.8.8. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 15 มิลลิลิตร
- 2.1.8.9. หลอดหมุนเหวี่ยง (centrifuge tube) พลาสติกขนาด 2 มิลลิลิตร
- 2.1.8.10. ปิเปตต์ดูดสารอัตโนมัติ (automatic pipette)
- 2.1.8.11. กระจกยิบยิบ
- 2.1.8.12. ปีกเกอร์
- 2.1.8.13. จานเพาะเชื้อ (petri dish) ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 60 มิลลิเมตร
- 2.1.8.14. guaiacol
- 2.1.8.15. 100 mM potassium phosphate buffer pH 7.0
- 2.1.8.16. H₂O₂
- 2.1.8.17. เครื่องหมุนเหวี่ยง centrifuge (Beckman, U.S.A)
- 2.1.8.18. เครื่องเขย่าสาร (vortex mixer)
- 2.1.8.19. เครื่องอ่านปฏิกิริยาไมโครเพลท (microplate reader) รุ่น PowerWavex (Biotek instruments, U.S.A.)

- 2.1.8.20. ไมโครเพลท 96 well
- 2.1.8.21. โปรตีน bovine serum albumin (BSA)
- 2.1.8.22. สารละลายแบรดฟอร์ด (Bradford reagent)

2.2. วิธีการดำเนินการ

2.2.1. รูปแบบการทดลอง (experimental design)

ในการทดลองใช้เมล็ดพันธุ์ข้าวขาวดอกมะลิ 105 ปลูกโดยใช้ดินร่วนและปลูก 1 ต้นต่อถาดเพาะชำขนาด 3.5×12 นิ้ว ในตู้คอนเทนเนอร์โดยมีช่วงระยะเวลากลางวันต่อกลางคืนเป็น 12/12 ชม. ความเข้มแสงประมาณ $300-400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ควบคุมอุณหภูมิกลางวัน/กลางคืนไว้ที่ $30/25^{\circ}\text{C}$ ความชื้นสัมพัทธ์ประมาณ 60-70 % รดน้ำทุก ๆ 2 วันจนกระทั่งเข้าสู่ระยะต้นกล้า (อายุ 30 วัน) จึงนำเข้าสู่ตู้ควบคุมการเจริญเติบโต (growth chamber) โดยมีช่วงระยะเวลากลางวันต่อกลางคืนเป็น 12/12 ชม. และให้ความร้อน 2 ระดับโดยมีอุณหภูมิกลางวัน/กลางคืนเป็น $35/30^{\circ}\text{C}$ และ $40/35^{\circ}\text{C}$ ความเข้มแสงอยู่ในช่วง $300-400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ความชื้นสัมพัทธ์ 60-70% เป็นเวลา 5 วัน หลังจากนั้นให้เวลาในการฟื้นตัวอีก 10 วันในตู้คอนเทนเนอร์ที่ให้สภาวะเดิม ระยะเวลาในการทดลองทั้งหมด 15 วัน ดังนั้นจึงมีชุดการทดลองทั้ง 3 ชุดประกอบไปด้วย

- 1) ชุดควบคุมซึ่งอยู่ในตู้คอนเทนเนอร์ตลอดระยะเวลาการทดลอง
- 2) ชุดที่ได้รับความร้อน $35/30^{\circ}\text{C}$ เป็นระยะเวลา 5 วัน
- 3) ชุดที่ได้รับความร้อน $40/35^{\circ}\text{C}$ เป็นระยะเวลา 5 วัน

2.2.2. วิธีการวัดผลการทดลอง (experimental measurements)

การวัดผลการทดลองแบ่งออกเป็น 2 กลุ่ม คือ

- 1) ผลทางสรีรวิทยา ได้แก่ น้ำหนักสด (fresh weight) น้ำหนักแห้ง (dry weight) ความยาวส่วนเหนือดินและราก (shoot and root length) ในวันที่ 0, 5 และ 15 ของการทดลอง ค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (photosynthetic rate: A) อัตราการเปิดปิดปากใบ (stomatal conductivity: g_s) ในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6, 10 และ 15 ของการทดลอง และค่าความเขียวใบ (SPAD) ในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6 และ 10 โดยทำการทดลอง 8 ซ้ำ
- 2) ผลความเสียหายและการทำงานของระบบป้องกันตัวเองในใบข้าว (leaf blade) ได้แก่ ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) ปริมาณโพรลีน (proline) และกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6 และ 10 ของการทดลอง จำนวน 6 ซ้ำ

2.2.3. การวัดการเจริญเติบโต (growth measurement)

ตัดแยกส่วนใบของทั้งลำต้น (ประกอบด้วยส่วนของกาบใบและแผ่นใบ) และรากลำต้นนำมาวัดความสูงลำต้น (วัดจากบริเวณส่วนโคนต้นที่ติดกับรากจนถึงปลายใบที่สูงที่สุด) และความยาวราก (วัดจากส่วนที่ติดกับโคนต้นจนถึงปลายของรากที่ยาวที่สุด) ซึ่งน้ำหนักสดในแต่ละส่วนและน้ำหนักแห้งของแต่ละส่วนของต้นข้าวไปอบที่อุณหภูมิ 70°C เป็นเวลา 72 ชั่วโมง จากนั้นจึงนำมาชั่งน้ำหนักแห้งในวันที่ 0, 5 และ 15 ของการทดลองในทุกชุดการทดลอง

2.2.4. อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และอัตราการเปิดปิดปากใบ (photosynthetic rate and stomatal conductance measurements)

ทำการวัดในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6, 10 และ 15 ของการทดลอง วัดค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) และอัตราการเปิดปิดปากใบ ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ด้วยเครื่อง LCi Portable Photosynthesis System (ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon, Herts, U.K.) โดยวัดใบที่ไม่อ่อนและแก่เกินไปตรงส่วนกว้างที่สุดของใบ 1 จุดในช่วงเวลา 9:00-10:00 น. และวัดจุดเดิมทุกวัน

2.2.5. ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content: RWC)

หาน้ำหนักสด (fresh weight: FW) ของชิ้นส่วนใบขนาดยาวประมาณ 2-3 เซนติเมตร (วัดใบที่ไม่อ่อนและแก่เกินไปตรงส่วนกว้างที่สุดของใบ ในช่วงเวลา 9:00-10:00 น.) โดยนำมาใส่ในหลอด microcentrifuge tube ที่ปิดสนิท ชั่งน้ำหนักด้วยความรวดเร็วหลังจากนั้นนำชิ้นส่วนใบไปแช่น้ำ deionized water พร้อมกับวางให้ใบได้รับแสงจากหลอดฟลูออเรสเซนต์เป็นเวลา 4 ชั่วโมงเพื่อให้เซลล์ดูดน้ำได้อย่างเต็มที่ นำใบไปชั่งน้ำหนักออก และชั่งน้ำหนักเพื่อหาน้ำหนักเต่ง (turgid weight: TW) แล้วนำไปอบที่อุณหภูมิ 70°C เป็นเวลา 48 ชั่วโมง จากนั้นจึงนำมาชั่งหาน้ำหนักแห้ง (dry weight: DW) นำค่าทั้งสามมาใช้ในการคำนวณหาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ตามสมการดังต่อไปนี้

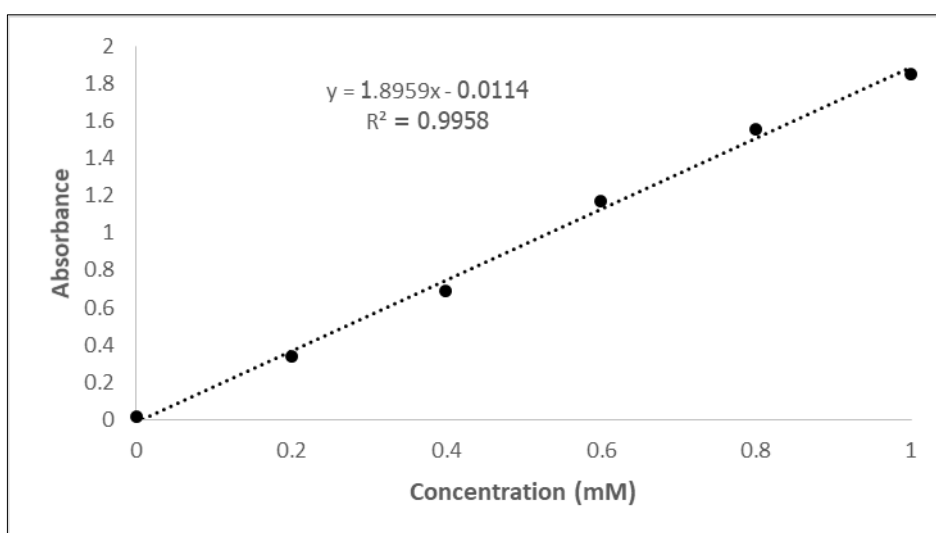
$$\%RWC = \left(\frac{FW - DW}{TW - DW} \right) \times 100$$

2.2.6. ความเขียวใบ (SPAD)

วัดด้วยเครื่อง chlorophyll meter (Minolta SPAD502 ยี่ห้อ Konika Minolta Co., Japan) ในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6 และ 10 ของการทดลอง โดยวัดใบที่ไม่อ่อนและแก่เกินไปตรงส่วนกว้างที่สุดของใบ 1 จุดในช่วงเวลา 9:00-10:00 น. และวัดจุดเดิมทุกวัน

2.2.7. ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H₂O₂ content)

บดตัวอย่างใบ 0.5 กรัม ด้วยไนโตรเจนเหลว ย้ายลงหลอดทดลองจากนั้นเติม 0.1% (w/v) trichloroacetic acid (TCA) ปริมาตร 5 มิลลิลิตร นำไปหมุนเหวี่ยงที่ 12,000 g เป็นเวลา 15 นาที แล้วดึงของเหลวส่วนใหญ่ด้านบนปริมาตร 0.5 มิลลิลิตร เพื่อมาทำปฏิกิริยากับ 10 mM potassium phosphate buffer pH 7.0 ปริมาตร 5 มิลลิลิตร และ 1 M potassium iodide (KI) 1 มิลลิลิตร ในหลอดทดลอง หลังจาก vortex ให้เข้ากันแล้วจึงนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ 390 nm โดยใช้ blank เป็นหลอดที่มีสารทั้งหมดยกเว้นตัวอย่างพืช นำค่าที่ได้ไปเทียบกับกราฟมาตรฐาน H₂O₂ (ภาพที่ 6) แสดงผลออกมาในหน่วย $\mu\text{mol/g FW}$ (Sergiev *et al.*, 1997)



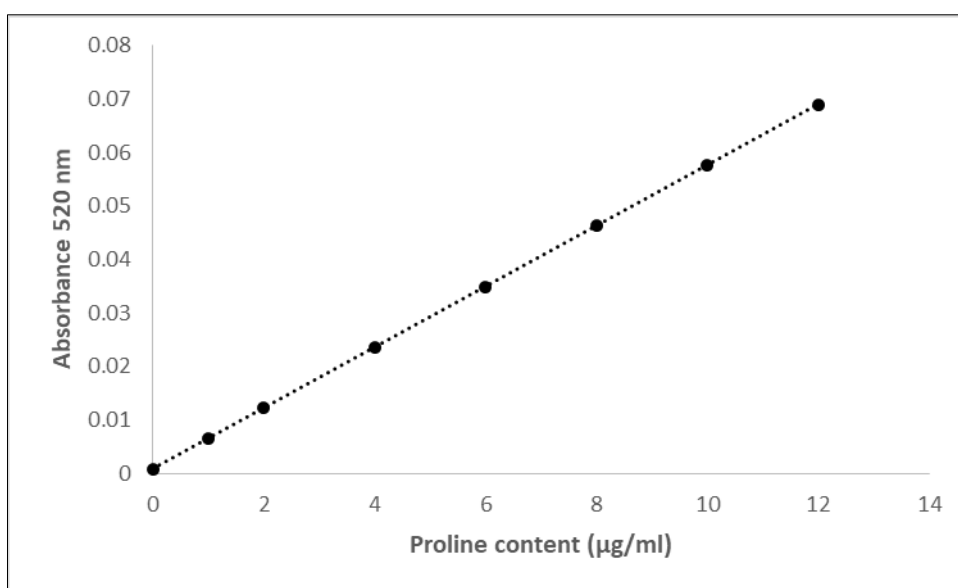
ภาพที่ 6 กราฟมาตรฐานไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H₂O₂)

2.2.8. ปริมาณโพรลีน (proline content)

บดตัวอย่างใบ 0.1 กรัมด้วยไนโตรเจนเหลว เติม 3% sulfosalicylic acid ปริมาตร 5 มิลลิลิตร นำไปหมุนเหวี่ยงที่ 12,000 g เป็นเวลา 15 นาที ปิเปตต์สารละลายที่ได้ 1 มิลลิลิตร เติมสารผสม ninhydrin (ประกอบไปด้วย ninhydrin 1.25 กรัมใน acetic acid 30 มิลลิลิตร และ 6 M phosphoric acid 20 มิลลิลิตร) 1 มิลลิลิตร นำไปแช่ใน water bath 100°C เป็นเวลา 1 ชั่วโมง แล้วจึงหยุดปฏิกิริยาในกระบอกน้ำเย็น จากนั้นเติม toluene 2 มิลลิลิตร vortex ประมาณ 30 วินาที จนสารทั้งหมดเข้ากัน ตั้งทิ้งไว้ให้แยกชั้น ดูดชั้นบนที่เป็นสีชมพูใส่ไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 520 นาโนเมตร โดยใช้ toluene เป็น blank นำค่าที่ได้ไปเทียบกับกราฟมาตรฐาน proline (ภาพที่ 7) ที่ใช้ L-proline ในช่วงความเข้มข้นต่าง ๆ คือ 1, 2, 3, 4 และ 5 มิลลิกรัม (Bates *et al.*, 1973) แสดงผลออกมาในหน่วย $\mu\text{moles proline/g FW}$

$$\mu\text{g proline/ml from standard graph} = (176.05 \times \text{OD520}) - 0.1414$$

$$\text{proline concentration } (\mu\text{moles proline/g FW}) = \frac{\left(\frac{\mu\text{g proline/ml} \times \text{ml toluene}}{115.5 \mu\text{g}/\mu\text{mole}}\right)}{(\text{g sample})/5}$$



ภาพที่ 7 กราฟมาตรฐานโพรลีน (proline)

2.2.9. กิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase

สามารถวัดกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ผ่านการลดลงของ H_2O_2 ซึ่งเป็นตัวให้ไฮโดรเจนเพื่อสร้างสารประกอบ โดยในกระบวนการวัดกิจกรรมของเอนไซม์ดังกล่าวมีสารตั้งต้นที่แตกต่างกันไป ในที่นี้จะเป็นสาร guaiacol ผ่านกระบวนการแล้วจึงออกมาเป็นสาร guaiacol dehydrogenation product (GDHP) โดยอัตราในการสร้าง GDHP จะนำไปคำนวณหากิจกรรมของ peroxidase ต่อไป (Putter, 1974)

บดตัวอย่างใบ 0.5 กรัมด้วยไนโตรเจนเหลว แล้วจึงเติม 100 mM potassium phosphate buffer pH 7.0 ปริมาตร 5 มิลลิลิตร จากนั้นนำไปหมุนเหวี่ยงที่ 15,000 g เป็นเวลา 20 นาที นำส่วนใสปริมาตร 6.6 µl ไปทำปฏิกิริยากับ 100 mM phosphate buffer pH 7.0 ปริมาตร 200 µl, guaiacol ปริมาตร 3.3 µl และ H_2O_2 ปริมาตร 2 µl ก่อนนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ 436 nm สำหรับ blank จะเป็นน้ำกลั่นที่มาแทนสารสกัดพืชที่อยู่ในสารทำปฏิกิริยาอื่น ๆ 1 หน่วยของกิจกรรมเอนไซม์ peroxidase วัดได้จากอัตราการสร้างสาร GDHP 0.1 µM/min/g FW ดังสมการ กิจกรรม

ของเอนไซม์ peroxidase จะอยู่ในรูปของค่า specific activity ที่เป็นค่า unit activity ที่หารด้วย ปริมาณโปรตีนในสารละลายที่หาได้ด้วยวิธีการของ Bradford (Bradford, 1976)

$$\text{unit activity (unit/g FW)} = \text{slope/sample (g FW)}$$

$$\text{specific activity (m UA/mg protein)} = \frac{\text{unit activity}}{\text{protein content (mg/1 g FW)}}$$

วิธีการหาโปรตีนด้วยวิธี Bradford

เตรียมกราฟมาตรฐานโปรตีนโดยใช้สารละลาย bovine serum albumin (BSA) ที่เตรียม เป็นความเข้มข้นต่าง ๆ ดังนี้ 10, 3, 2.5, 2, 1.5, 1 และ 0.5 $\mu\text{g}/10 \mu\text{l}$ จากนั้นจึงนำ BSA ในแต่ละ ความเข้มข้นลงในเพลทวัดค่าการดูดกลืนแสง ช่องละ 6.7 μl ความเข้มข้นละ 3 ซ้ำ (3 ช่อง) เช่นเดียวกับสารสกัดพืชที่เติมช่องละ 6.7 μl ตัวอย่างละ 3 ซ้ำ จากนั้นจึงเติมสารละลาย Bradford reagent ปริมาตร 200 μl (สัดส่วนโปรตีนหรือสารสกัดพืชต่อ Bradford reagent เป็น 1:30) ตั้งทิ้งไว้ 15 นาทีก่อนจะนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ 595 nm คำนวณหาปริมาณโปรตีนด้วยการ เปรียบเทียบกับกราฟมาตรฐานโปรตีน BSA ที่ทำข้างต้น

2.2.10. การวิเคราะห์ข้อมูล

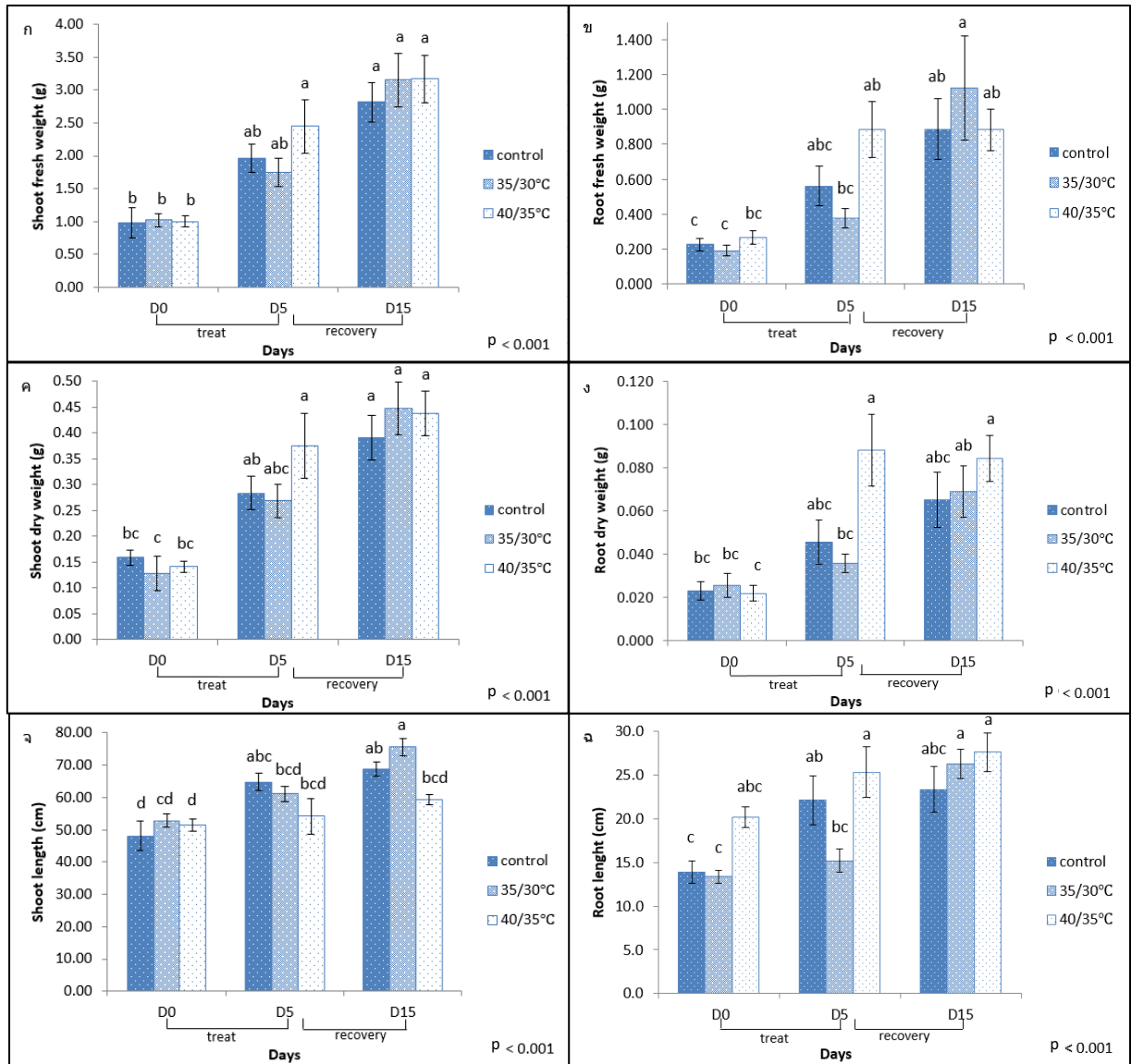
วิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติด้วยวิธี one-way ANOVA โดยใช้ปัจจัยเป็นอุณหภูมิและวันที่เก็บผล การทดลองที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test ด้วยโปรแกรม SPSS Statistics เวอร์ชัน 25.0

บทที่ 3

ผลการศึกษา (Results)

3.1. การเจริญเติบโต

จากการศึกษาผลกระทบของความร้อนที่มีต่อน้ำหนักสด น้ำหนักแห้ง รวมไปถึงความยาวส่วนที่อยู่เหนือดิน และรากของข้าวขาวดอกมะลิ 105 ในระยะต้นกล้า โดยแบ่งเป็นช่วงที่ให้ความร้อน 5 วัน และช่วงฟื้นตัว 10 วันรวม 15 วันพบว่าผลการเจริญเติบโตของทั้ง 3 ชุดการทดลองมีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ ($p < 0.001$ ในทุกลักษณะ) โดยผลการเจริญเติบโตมีค่าเพิ่มขึ้นเมื่อเวลาผ่านไปและความร้อน $40/35^{\circ}\text{C}$ ซึ่งเป็นความร้อนที่สูงที่สุดในการทดลองส่งผลให้มีแนวโน้มการเจริญเติบโตที่มากกว่าความร้อนอื่น ๆ (ภาพที่ 8 ก-จ) สังเกตได้จากวันที่ 5 ของการทดลองข้าวที่ได้รับความร้อน $40/35^{\circ}\text{C}$ มีแนวโน้มสูงกว่าชุดควบคุมและชุดที่ได้รับความร้อน $35/30^{\circ}\text{C}$ ซึ่งทั้งสองชุดนี้มีแนวโน้มเป็นไปในทิศทางเดียวกัน ได้แก่ น้ำหนักสดส่วนเหนือดิน น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดิน น้ำหนักสด น้ำหนักแห้ง และความยาวราก โดยเฉพาะการเจริญเติบโตของราก ชุดที่ได้รับความร้อน $40/35^{\circ}\text{C}$ มีแนวโน้มมากกว่าชุดควบคุมและมีค่ามากกว่าชุดที่ได้รับความร้อน $35/30^{\circ}\text{C}$ อย่างไรก็ตามวันที่ 15 ของการทดลองไม่มีความแตกต่างกันระหว่างชุดการทดลอง (ภาพที่ 8 ก-ง และ ฉ) สำหรับความยาวส่วนเหนือดินในวันที่ 5 ไม่มีความแตกต่างกันระหว่างชุดการทดลอง ในขณะที่วันที่ 15 ชุดที่ได้รับความร้อนสูงที่สุดมีความยาวน้อยกว่าชุดที่ให้ความร้อน $35/30^{\circ}\text{C}$ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ



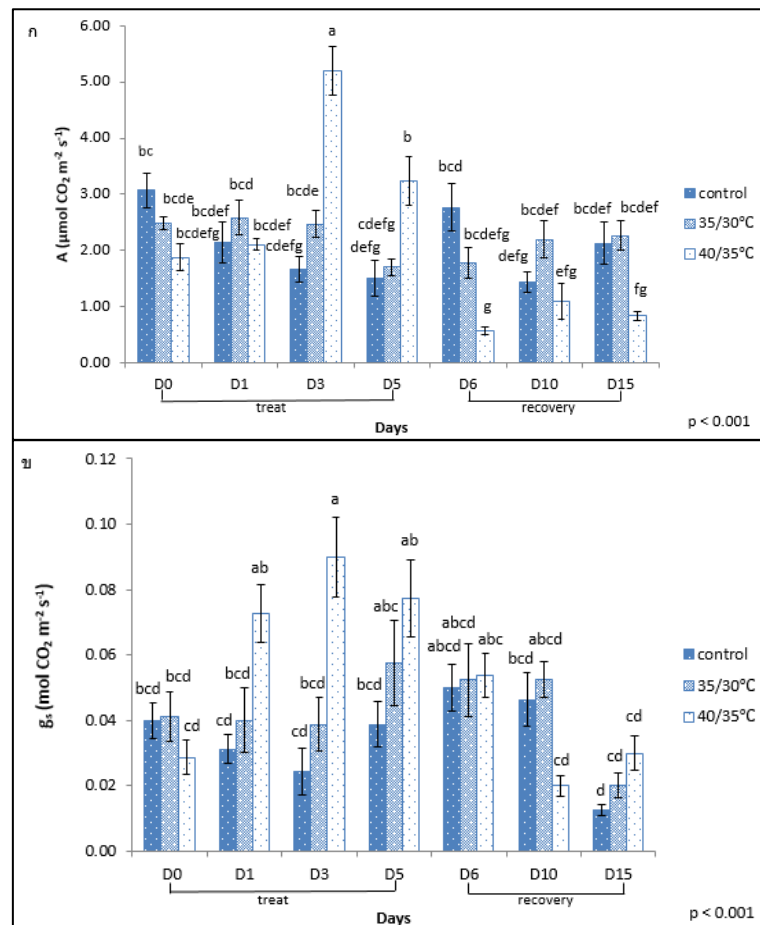
ภาพที่ 8 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อก. น้ำหนักสดส่วนเหนือดิน ข. น้ำหนักสดราก ค. น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดิน ง. น้ำหนักแห้งราก จ. ความยาวส่วนเหนือดิน และ ฉ. ความยาวรากของต้นข้าวขาวดอกมะลิ 105 เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means \pm SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test (n=8)

3.2. การตอบสนองทางสรีรวิทยา

3.2.1. อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และค่าชกน้การเปิดปิดปากใบ (g_s)

จากการศึกษาผลกระทบของความร้อนที่มีต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงพบว่า การให้ความร้อนที่ระดับ 40/35°C ในช่วง 3-5 วัน มีผลทำให้ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ เมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม ($p < 0.001$) ในขณะที่ความร้อนที่ระดับ 35/30°C ไม่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของค่าการสังเคราะห์ด้วยแสงมากนักเมื่อเทียบกับชุดควบคุม (ภาพที่ 9 ก) โดยเมื่อพิจารณาต้นข้าวในวันที่ 3 และวันที่ 5 ของการทดลอง ชุดการทดลองที่อุณหภูมิ 40/35°C มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงที่สุดอยู่ที่ 5.20 และ 3.24 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ตามลำดับ ซึ่งสูงกว่าชุดการทดลองอื่น ๆ อย่างมีนัยสำคัญ และมีค่าต่ำลงในช่วงที่เข้าสู่สภาวะฟื้นฟู โดยต่ำที่สุดในวันที่ 6 ของการทดลองอยู่ที่ 0.56 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ และต่ำกว่าชุดการทดลองอื่นอย่างมีนัยสำคัญ

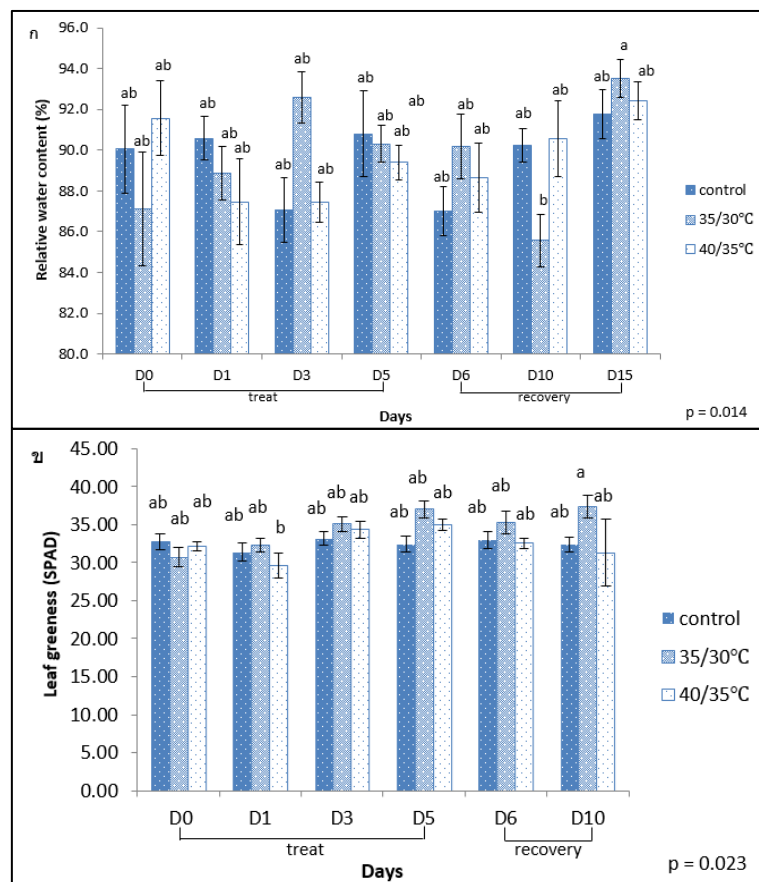
ด้านผลต่อค่าชกน้การเปิดปิดปากใบพบว่าชุดที่ได้รับความร้อน 40/35°C เป็นเวลา 1-5 วันมีค่าชกน้การเปิดปิดปากใบเพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับชุดควบคุม ต่างกับข้าวที่ได้รับความร้อน 35/30°C ที่มีค่าใกล้เคียงกับชุดควบคุมและไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ภาพที่ 9 ข) เมื่อพิจารณาในวันที่ 1, 3 และ 5 จะเห็นว่าชุดการทดลองที่อุณหภูมิ 40/35°C มีค่าชกน้การเปิดปิดปากใบสูงที่สุดอยู่ที่ 0.07, 0.09 และ 0.07 $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ตามลำดับ โดยเฉพาะวันที่ 3 ที่มีค่าสูงกว่าชุดการทดลองอื่น ๆ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p < 0.001$)



ภาพที่ 9 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและ ข. ค่าดัชนีการเปิดปากใบของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means \pm SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test (n=8)

3.2.2. ปริมาณน้ำสัมพัทธ์และค่าความเขียวใบ (SPAD)

จากการศึกษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์และค่าความเขียวใบ (SPAD) ซึ่งเป็นค่าที่ผันแปรกับปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ พบความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ ($p = 0.014$; ภาพที่ 10 ก) และค่าความเขียวใบ ($p = 0.023$; ภาพที่ 10 ข) เมื่อต้นข้าวอายุเท่ากันพบว่าไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญในทุกชุดการทดลอง



ภาพที่ 10 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ข. ค่าความเขียวใบ (SPAD) ของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means \pm SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test (n=8)

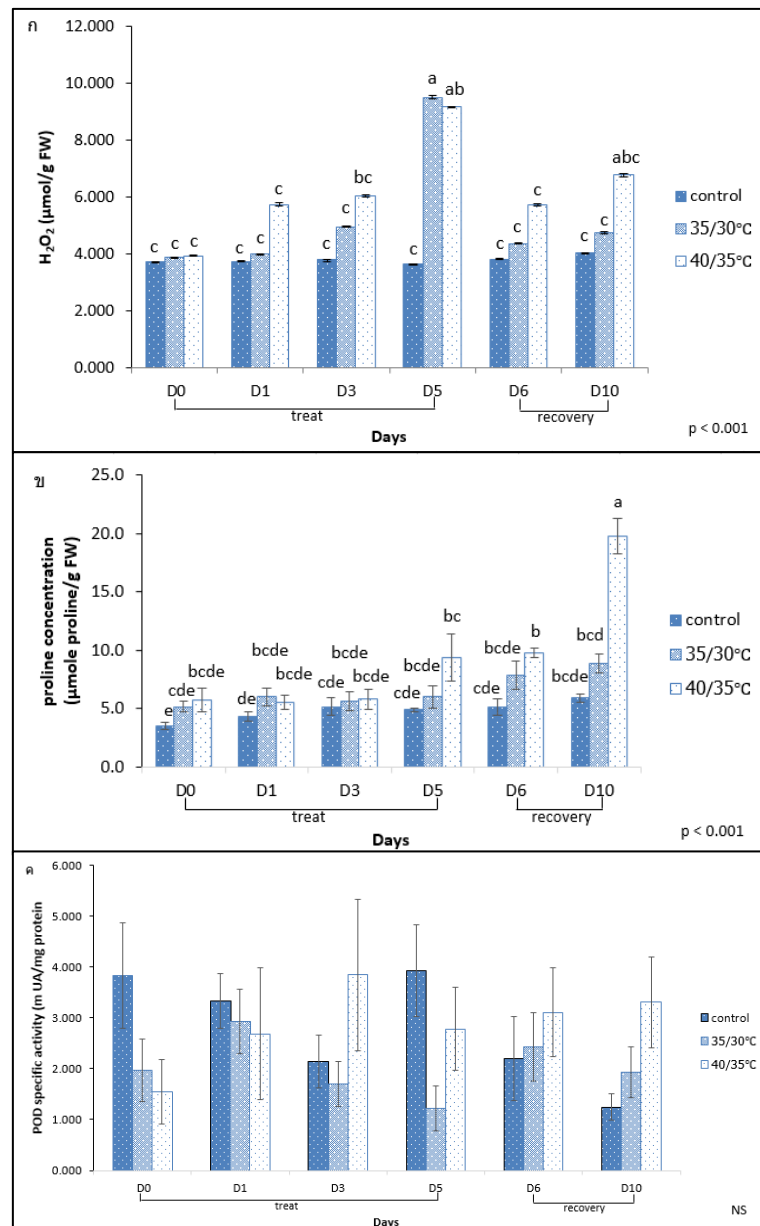
3.2.3. ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2 content) โพรลีน (proline content)

และกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase (peroxidase activity)

สำหรับการศึกษาปริมาณ H_2O_2 (ภาพที่ 11 ก) ซึ่งเป็นสารอนุมูลอิสระที่อันตรายต่อเซลล์ พบว่าต้นกล้าข้าวที่ได้รับความร้อนที่ระดับ 40/35°C และ 35/30°C มีแนวโน้มการเพิ่มขึ้นของ H_2O_2 ในวันที่ 1, 3, 5, 6 และ 10 เมื่อเทียบกับชุดควบคุม ซึ่งทั้งสองชุดจะเริ่มมีปริมาณ H_2O_2 เพิ่มขึ้นในวันที่ 1 สำหรับ 40/35°C และวันที่ 3 สำหรับ 35/30°C จนกระทั่งมีค่าสูงที่สุดในวันที่ 5 อยู่ที่ 9.159 และ 9.507 $\mu\text{mol/g}$ FW ตามลำดับและสูงกว่าชุดควบคุมอย่างมีนัยสำคัญ ($p < 0.001$) จากนั้นจึงค่อย ๆ ลดลงในวันที่ 6 และ 10 แต่ก็ยังคงแนวโน้มที่สูงกว่าชุดควบคุม

จากการศึกษาผลของความร้อนที่มีต่อปริมาณโพรลีน สารต้านอนุมูลอิสระในกลุ่ม non-enzymatic antioxidant พบว่า ความร้อนที่ระดับ 40/35°C เป็นเวลา 5 วันทำให้แนวโน้มของโพรลีนเพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับชุดควบคุม โดยมีปริมาณสูงที่สุดในวันที่ 10 อยู่ที่ 19.736 $\mu\text{mole proline/g FW}$ และสูงกว่าชุดการทดลองอื่น ๆ อย่างมีนัยสำคัญ ($p < 0.001$) ในขณะที่ความร้อนที่ระดับ 35/30°C ไม่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของปริมาณโพรลีนมากนักเมื่อเทียบกับชุดควบคุม (ภาพที่ 11 ข)

การศึกษาผลของความร้อนต่อกิจกรรมการทำงานของเอนไซม์ peroxidase สารต้านอนุมูลอิสระในกลุ่ม enzymatic antioxidant พบว่าไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม (ภาพที่ 11 ค)



ภาพที่ 11 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H₂O₂) ข. ปริมาณโพรลีน (proline) ค. กิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วัน และช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means ± SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test; NS = non-significant (n=6)

บทที่ 4

อภิปรายผลการศึกษา (Discussion)

4.1. การตอบสนองทางการเจริญเติบโตต่อความเครียดร้อนของข้าวชาวดอกมะลิ 105

การเจริญเติบโตมักจะได้รับผลกระทบทางลบจากการเผชิญกับความเครียดของพืช โดยเฉพาะความร้อนและความแห้งแล้งที่ส่งผลมากที่สุดในบรรดาความเครียดจากปัจจัยทางกายภาพ (abiotic stress) (Fahad *et al.*, 2017) ผลกระทบในนี้ยังสามารถส่งผลต่อผลผลิตในพืชเศรษฐกิจ เช่น ข้าว โดยผู้วิจัยเลือกศึกษาในข้าวชาวดอกมะลิ 105 ระยะต้นกล้า เนื่องจากเป็นระยะที่มีการตอบสนองต่อสิ่งเร้าและความเครียด Cheabu และคณะ (2018) พบว่าความเครียดร้อนจากอุณหภูมิ 40-45°C เป็นเวลา 6 ชั่วโมงในระยะเจริญ (vegetative stage) และระยะสืบพันธุ์ (reproductive stage) ทำให้การสร้างเมล็ดลดลงอย่างมีนัยสำคัญโดยส่งผลในระยะเจริญมากที่สุด ทำให้มีผลกระทบต่อผลผลิต จากผลการเจริญเติบโตในภาพรวมจะเห็นว่าไม่มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ อย่างไรก็ตามความเครียดจากความร้อนในระดับ 40/35°C ซึ่งเป็นระดับที่สูงที่สุดมีแนวโน้มให้การเจริญเติบโตที่มากกว่าชุดที่ได้รับความร้อน 35/30°C ซึ่งมีแนวโน้มเดียวกับชุดควบคุม โดยเฉพาะในช่วงวันที่ 5 ของน้ำหนักแห้งและความยาวรากที่มีแนวโน้มสูงกว่าสองชุดการทดลองที่เหลือ (ภาพที่ 8 ง, ฉ) เช่นเดียวกับการทดลองของศิริพร และรัฐธิภา (2559) ที่พบว่าความร้อน 45°C ทำให้หญ้าข้าวนก ข้าวปทุมธานี 80 และข้าวชาวดอกมะลิ 105 มีการเจริญเติบโตมากขึ้นเมื่อเทียบกับชุดทดลอง แต่ต่างจากการทดลองของ Kumar และคณะ (2012) ที่พบว่าการเจริญเติบโตชะงักในข้าวที่ได้รับอุณหภูมิ 40/35°C และ 45/40°C โดยส่วนเหนือใบได้รับผลกระทบมากกว่าส่วนราก ทั้งนี้มีการรายงานว่าอุณหภูมิ 35/30°C ไม่ได้ทำให้การเจริญเติบโตในหลายลักษณะมีความแตกต่างกับชุดควบคุม อาจเพราะอุณหภูมิดังกล่าวยังอยู่ในช่วงอุณหภูมิที่พืชสามารถเจริญได้ปกติ และยังไม่ส่งผลร้ายแรง Zhen และคณะ (2020) เคยกล่าวไว้ว่าการได้รับความร้อนในระยะสั้นไม่ได้ทำให้เกิดผลลบต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและมวลส่วนเหนือดินของข้าว แต่ความร้อนรุนแรงอาจจะทำให้เกิดการลดลงของค่าดังกล่าวได้ ความร้อนที่ว่าได้แก่ความร้อนที่มากกว่า 45°C

4.2. ผลของความเครียดร้อนต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยา

การพบว่าค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และค่าชักนำการเปิดปาก (g_s) ที่มากกว่าชุดการทดลองอื่นอย่างมีนัยสำคัญในช่วงที่ได้รับความเครียดร้อน 40/35°C (ภาพที่ 9 ก, ข) ชัดแย้งกับการทดลองหลายชิ้นที่พบว่าความร้อนในปริมาณมากทำให้ 2 ค่านี้ลดลง ยกตัวอย่างเช่น Yun-Ying และคณะ (2009) ที่พบว่าข้าวหลายพันธุ์ที่ได้รับความร้อน 40°C เป็นเวลา 10 วันในระยะ vegetative และ early grain filling มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในใบธงลดลง รวมถึงค่าการเปิด

ปิดปากใบที่มักจะเป็นไปในทิศทางเดียวกัน เนื่องจากความเสียหายที่เกิดขึ้นกับองค์ประกอบที่สำคัญต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงอย่าง PSII และเยื่อหุ้ม thylakoid รวมถึงการตอบสนองอย่างฉับพลันของปากใบเพื่อป้องกันการเสียน้ำออกนอกเซลล์แล้วจึงค่อยเปิดเพื่อรับก๊าซ CO₂ เข้ามาสร้างอาหารในภายหลัง อีกทั้ง Pansarakham และคณะ (2018) พบว่าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับความร้อน 40°C และ 45°C เป็นเวลา 30 นาทีมีการลดลงของค่าการสังเคราะห์ด้วยแสง ปริมาณคลอโรฟิลล์ น้ำในเซลล์ รวมถึงเสถียรภาพของเยื่อหุ้มอย่างมีนัยสำคัญ แต่ก็ยังมีการรายงานว่ามีพืชบางชนิดเมื่อได้รับความร้อนจะเริ่มต้นด้วยการเปิดปากใบเพื่อระบายความร้อน (Schulze *et al.*, 1975) ก่อนที่จะปิดหลังจากได้รับสัญญาณว่ากำลังจะขาดน้ำ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับขั้นตอนการตอบสนองของพืชซึ่งเป็นเรื่องเฉพาะตัว (Kumar *et al.*, 2012) อย่างไรก็ตามพบการรายงานชัดเจนว่าการเพิ่มขึ้นของค่าการเปิดปิดปากใบเกี่ยวข้องกับการเกิดความเครียดร้อนในพืชล้มลุกและไม้ยืนต้น (Drake *et al.*, 1970; Raschke, 1970; Bunce, 2000) สำหรับการลดลงจนใกล้เคียงชุดควบคุมของค่าทั้งสองนี้เมื่อเวลาผ่านไปอาจเพราะการย้ายกลับมาถึงอุณหภูมิปกติ ทำให้พืชได้ปรับตัวและสามารถรักษาสมดุลให้ยังทำงานได้ และในหลายกรณีพบว่าพืชที่เจริญเติบโตในพื้นที่ที่มีอุณหภูมิสูงมีความสามารถในการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ดีขึ้นเมื่อพบกับอุณหภูมิที่สูงกว่าปกติ เช่นเดียวกับกับพืชที่เจริญเติบโตในที่ที่มีอุณหภูมิต่ำ (Berry & Bjorkman, 1980) โดยกระบวนการพื้นฐานที่สุดคือการเคลื่อนอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงของตนเองไปในทิศทางเดียวกับอุณหภูมิใหม่ ไม่ว่าจะเป็นสภาวะที่เกิดตามปกติ เช่น ฤดูกาล หรือสภาวะไม่ปกติ เช่น เกิดคลื่นความร้อน เพื่อให้สามารถสังเคราะห์ด้วยแสงได้เหมือนเดิมหรืออาจจะดีกว่าเดิมในอุณหภูมิใหม่ (Yamori *et al.*, 2010) มีการรายงานเพิ่มเติมอีกว่าการเกิดความเสียหายต่อ thylakoid reaction ภายใต้สภาวะความร้อนระดับกลางไม่ได้ทำให้เกิดความเสียหายต่อ PSII อย่างมีนัยสำคัญแต่มักจะเกิดเมื่อได้รับความร้อนรุนแรงได้แก่ความร้อนที่มากกว่า 45°C (Yamane *et al.*, 1998) อีกทั้งยังมีการรายงานเกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่างการได้รับผลกระทบเพียงเล็กน้อยต่อค่าการสังเคราะห์ด้วยแสงเนื่องมาจากกรณีระบบการเปิดปิดปากใบและการคายน้ำที่ดี จึงทำให้สามารถลดอุณหภูมิในเซลล์ได้ (Moura *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2016)

นอกจากนี้ผู้วิจัยยังพบว่าความร้อนไม่ได้ส่งผลกระทบต่อค่าความเขียวใบและปริมาณน้ำสัมพันธ์ของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 (ภาพที่ 10 ก, ข) ซึ่งสอดคล้องกับค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปิดปากใบที่มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับความร้อนเพื่อรักษาสภาพรวมของความเขียวและสมดุลน้ำในเซลล์ ตรงข้ามกับงานวิจัยที่รายงานว่ามีการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์เมื่อพบกับความร้อน 45/40°C ในข้าว (Kumar *et al.*, 2012 ; Sohn & Back, 2007) และปริมาณน้ำสัมพันธ์ในพันธุ์พืชที่อ่อนแอต่อความร้อน (Morales *et al.*, 2003; Kumar *et al.*, 2008a, b) แม้ว่าค่าเหล่านี้จะไม่ได้รับผลกระทบแต่การลดลงก็ยังเป็นตัวแปรสำคัญที่สามารถบอกผลกระทบจากความเครียดได้ (Hermann & Gabriel, 2013)

อีกหนึ่งระบบที่มีการตอบสนองเมื่อได้รับความเครียดคือสารอนุมูลอิสระ (ROS) และสารต้านอนุมูลอิสระ (antioxidant) พบว่าความร้อนที่เพิ่มขึ้นในช่วงระยะเวลาหนึ่งทำให้ปริมาณ H_2O_2 (ภาพที่ 11 ข) เพิ่มขึ้นเนื่องจากเกิดความไม่สมดุลในระบบ และเป็นกระบวนการส่งสัญญาณภายในเซลล์ให้มีการทำงานของระบบป้องกันความเสียหาย โดย ROS เป็นส่วนที่ค่อนข้างสำคัญมากต่อการปรับตัวของพืช (Pandey *et al.*, 2015) อีกทั้งยังช่วยบรรเทาการเกิดผลจาก oxidative stress เช่น programmed cell death (Kissoudis *et al.*, 2014) แม้ว่าจะรู้กันมานานว่าเป็นสารอันตรายภายใต้สภาวะที่ไม่ปกติ (Choudhury *et al.*, 2013; Mittler, 2017) ซึ่งผลการทดลองเช่นนี้เหมือนกับ Kumar และคณะ (2012) ที่พบการเพิ่มขึ้นของ H_2O_2 ในข้าวและข้าวโพดที่ได้รับความร้อน 40/35°C และ 45/40°C เปรียบเทียบกับชุดทดลองที่อยู่ในอุณหภูมิ 30/25°C ในขณะที่ชุดที่ให้ความร้อน 35/30°C ไม่ต่างกับชุดควบคุม อย่างไรก็ตามปริมาณ H_2O_2 ลดลงในช่วงฟื้นฟูจากการทำงานของสารต้านอนุมูลอิสระ เนื่องจากบทบาทของสารเหล่านี้ในข้าวและข้าวโพดได้รับการพิสูจน์แล้วว่าเป็นหลักฐานที่ทำให้พืชทนต่อความร้อน (Kumar *et al.*, 2012) ผู้วิจัยจึงได้ทำการวัดกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ตัวแทนของ enzymatic antioxidant และปริมาณสาร proline ที่เป็นหนึ่งใน non-enzymatic antioxidant ผลปรากฏว่าไม่พบการเปลี่ยนแปลงของเอนไซม์ peroxidase ในข้าวที่ได้รับความร้อน (ภาพที่ 11 ค) ต่างกับงานวิจัยหลาย ๆ เรื่องที่มีการตอบสนองต่อความเครียดโดยการเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ชนิดนี้ (Almeselmani *et al.*, 2006; Kaur *et al.*, 2009; Rached-Kanouni & Alatou, 2013) Hasanuzzaman และคณะ (2020) พบว่าเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX), glutathione reductase (GR), glutathione S-transferase (GST) และ peroxidase ในต้นกล้าข้าวสาลีที่ได้รับความร้อนและระยะเวลาแตกต่างกันมีการตอบสนองที่ต่างกันไปด้วย แสดงให้เห็นถึงความจำเพาะในการทำงาน รวมถึงบทบาทของแต่ละเอนไซม์และพืชแต่ละชนิดที่มีต่อความหลากหลายของพืชและช่วงเวลา พบการรายงานการวัดกิจกรรมของ peroxidase จากถั่ว 37 จีโนไทป์มีเพียง 2 จีโนไทป์เท่านั้นที่มีการเปลี่ยนแปลงการทำงานของเอนไซม์นี้เกิดขึ้นในขณะที่ส่วนที่เหลือไม่มีการเปลี่ยนแปลง อีกทั้งความสามารถในการทนต่อความร้อนของถั่วที่มีความเกี่ยวข้องกับ peroxidase เท่านั้นแม้จะมีการเพิ่มขึ้นของน้ำตาล, proline, CAT, และ SOD (Harsh *et al.*, 2016) เป็นไปได้ว่ามีการทำงานของเอนไซม์อื่น ๆ ที่สามารถกำจัด H_2O_2 ให้กลายเป็นน้ำได้คล้ายกับ peroxidase เช่น APX และ CAT ยกตัวอย่างเช่นการศึกษาของ Lafuente และคณะ (2004) เกี่ยวกับความเครียดจากอุณหภูมิต่ำพบว่ามีการทำงานของ APX แต่ไม่มีผลต่อ peroxidase มีการเพิ่มขึ้นของกิจกรรม APX ในข้าวและข้าวโพดที่ได้รับความร้อน 40/35°C และลดลงอย่างชัดเจนในข้าวชุด 45/40°C ต่างกับ CAT ที่เพิ่มขึ้นในชุด 40/35°C ในพืชทั้งสองชนิดและลดลงในข้าวเมื่ออุณหภูมิ 45/40°C แต่ยังคงการทำงานที่สูงในข้าวโพด (Kumar *et al.*, 2012) แสดงให้เห็นว่าข้าวยังมีความสามารถในการจัดการ ROS แต่มีการเลือกชนิดและช่วงการทำงานของเอนไซม์ที่ต่างกันไป ทำให้ยังรักษาการทำงานในเซลล์ต่อไปได้ สามารถเห็นได้ผ่านค่าอื่น ๆ ในช่วงที่ได้รับความร้อน

สำหรับ proline มีการเพิ่มขึ้นในช่วงฟื้นฟู (ภาพที่ 11 ข) ทั้งนี้เพื่อเป็นสารรักษาสมดุลออสโมติกในเซลล์ ปกป้องโครงสร้างของเอนไซม์ เพิ่มการสร้างและลดการสลายตัวของโปรตีนที่สำคัญ รวมถึงยังช่วยในการลดปริมาณ ROS (Rizhsky *et al.*, 2004; Ashraf & Foolad, 2007; Trovato *et al.*, 2008) เห็นได้จากปริมาณ H_2O_2 ของชุดที่ได้รับความร้อนที่ลดลงในช่วงหลัง เช่นเดียวกับงานวิจัยของ Kumar และคณะ (2012) ที่พบว่า proline มีปริมาณมากขึ้นอย่างชัดเจนในชุดที่ได้รับความร้อน 40/35°C อาจเนื่องมาจากการเพิ่มกระบวนการสร้างและลดการสลาย proline (Gill & Tuteja, 2010)

แม้ว่าจะทราบชัดว่าข้าวขาวดอกมะลิ 105 เป็นข้าวที่ค่อนข้างทนต่อความเครียดแล้ง (Phuseerit and Siriamornpun, 2020) และอ่อนแอต่อความเค็ม (Yoolong *et al.*, 2019) เนื่องจากมีการศึกษาอย่างแพร่หลาย แต่ยังไม่ทราบแน่ชัดสำหรับความสามารถในการทนความร้อนโดยเฉพาะอย่างยิ่งในระยะต้นกล้า (Jaemsaeng *et al.*, 2018) เนื่องจากมีงานศึกษาที่ค่อนข้างน้อย อีกทั้งงานที่มีจะเน้นไปในส่วนของระยะสืบพันธุ์และการสร้างเมล็ดมากกว่าระยะต้นกล้า จากการศึกษาในครั้งนี้ อาจบอกได้ว่าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ทนต่อสภาวะความเครียดร้อนในระดับที่ไม่สูงมากนัก (ไม่เกิน 40°C) เนื่องจากไม่ส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโต แม้ว่าจะแสดงผลของความเครียดออกมาในด้านการมีปริมาณ H_2O_2 ที่เพิ่มขึ้นและมีการแสดงออกของ non-enzymatic antioxidant คือ proline เพิ่มขึ้นก็ตาม อย่างไรก็ตามจำเป็นต้องมีการเปรียบเทียบกับข้าวพันธุ์อื่น ๆ ในสภาวะเดียวกันต่อไป ตัวอย่างข้อมูลการวิจัยในข้าวพันธุ์ไทยของ Cheabu และคณะ (2018) พบว่าเมื่อศึกษาระดับความทนร้อนโดยการให้ความร้อน 40-45°C ในช่วงกลางวันของทุกวันตั้งแต่ระยะต้นกล้าจนถึงระยะเก็บเกี่ยวของข้าวสายพันธุ์ไทย 169 พันธุ์และข้าวจากต่างประเทศ 161 พันธุ์พบว่าข้าวไทยมีเพียงข้าวเจ้าหอมนิลพันธุ์กลาย (M9962) เท่านั้นที่อยู่ในระดับทน ในขณะที่ระดับทนปานกลางและไม่ทนมี 4 และ 3 สายพันธุ์ตามลำดับ วัตถุประสงค์และปริมาณผลผลิต มีการสแกนหาข้าวพันธุ์ทนร้อนของ Sukkeo และคณะ (2017) พบว่าข้าวทนร้อนได้แก่ RD10 CNT1 และ SPR1 และข้าวไม่ทนร้อนซึ่งได้แก่ SPT1 NP1 R258 และ SKN1 โดยผลผลิตได้รับผลกระทบเป็น 10-15% และ 30-50% ตามลำดับ และ Pansarakham และคณะ (2018) ที่ศึกษาในข้าวขาวดอกมะลิ 105 และข้าวปทุมธานี 1 เปรียบเทียบกับข้าวทนร้อนสากล N22 และ Dular และข้าวไม่ทนร้อน IR64 ในระยะการสร้างเมล็ด (grain-filling stage) และพบว่าข้าวขาวดอกมะลิ 105 มีความสามารถในการทนร้อนอยู่ในระดับปานกลาง (moderately heat-tolerant group) เมื่อเทียบกับข้าวพันธุ์ทนและอ่อนแอต่อความร้อนที่ใช้ในหลาย ๆ งาน ทั้งนี้ทำการทดลองโดยให้ความร้อน 35°C และ 42°C เป็นเวลา 30 นาทีแล้วนำไปปลูกต่อในโรงเรือนสภาวะปกติ 7 วัน ซึ่งต่อไปจากงานวิจัยฉบับนี้อาจจะมีการศึกษาไปยังระยะถัดไปจนถึงการสร้างผลผลิตเพื่อที่จะดูความสามารถในการรอดชีวิตของข้าวสายพันธุ์นี้เมื่อพบกับสภาวะดังกล่าว รวมถึงตัวแปรอื่น ๆ ในระบบเดียวกันไม่ว่าจะเป็น การชี้วัดความเสียหายหรือกลไกในการป้องกันตัวเอง นอกจากนี้มีการศึกษาคาดการณ์ผลกระทบของสภาวะโลกร้อนต่อผลผลิตทาง

การเกษตรของประเทศไทยว่าการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิและปริมาณน้ำฝนในอนาคตจะทำให้ภาพรวมของผลผลิตได้รับความเสียหายสูงถึง 24-94 ดอลลาร์สหรัฐในช่วงปี 2040-2049 โดยส่วนภาคใต้ ภาคตะวันออก ภาคกลางตอนล่าง และภาคเหนือบางส่วนจะได้รับผลกระทบมากกว่าส่วนอื่น ๆ (Attavanich, 2013) ทั้งนี้ผู้วิจัยคาดการณ์ว่าหากข้าวพบกับสภาวะที่ทำการทดลองจริงอาจจะส่งผลกระทบต่อผลผลิตได้จึงต้องมีการศึกษาเพิ่มเติมต่อไป โดยตัวแปรที่คาดว่าจะเป็นตัวแทนของข้าวสายพันธุ์นี้ในการศึกษาการตอบสนองต่อความร้อนเนื่องจากการเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับอุณหภูมิสูงได้แก่ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง อัตราการเปิดปิดปากใบ และปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ จึงอาจจะนำมาเป็นตัวแปรบ่งชี้การตอบสนองหรือความสามารถในการทนร้อนได้

บทที่ 5

บทสรุปและข้อเสนอแนะ (Conclusion and Suggestion)

จากการศึกษาในครั้งนี้พบว่าความเครียดจากความร้อนส่งผลให้ต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ไม่ได้ส่งผลต่อตัวแปรด้านการเจริญเติบโตอย่างมีนัยสำคัญ ในทางกลับกันมีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ค่าการเปิดปิดปากใบรวมถึงปริมาณ H_2O_2 สูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติในช่วงที่ได้รับความร้อน โดยเฉพาะที่ $40/35^{\circ}C$ และลดลงอย่างชัดเจนในช่วงฟื้นตัว ในขณะที่ชุดที่ได้รับอุณหภูมิ $35/30^{\circ}C$ มีผลการทดลองใกล้เคียงกับชุดควบคุมที่อยู่ในอุณหภูมิ $30/25^{\circ}C$ สำหรับการตอบสนองเพื่อลดปริมาณ ROS รวมถึงการรักษาสมดุลน้ำและโปรตีนในเซลล์แสดงออกผ่านการเพิ่มขึ้นของ proline ซึ่งเป็นสารต้านอนุมูลอิสระชนิด non-enzymatic antioxidant ในระยะฟื้นตัว อย่างไรก็ตามไม่พบการเปลี่ยนแปลงในกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ที่เป็นสารต้านอนุมูลอิสระชนิด enzymatic antioxidant เป็นไปได้ว่าพืชใช้เอนไซม์ตัวอื่น ๆ ที่ทำหน้าที่คล้ายกัน เช่น APX และ CAT ในการลดปริมาณ ROS เนื่องจากค่าเหล่านี้ลดลงในช่วงฟื้นตัว เป็นไปได้ว่าการจัดการผ่านกระบวนการข้างต้นทำให้ค่าความเขียวใบและปริมาณน้ำสัมพัทธ์ไม่มีความแตกต่างกับชุดควบคุมอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ทั้งนี้ควรมีการศึกษาในระบบอื่น ๆ เพิ่มเติมไม่ว่าจะเป็นสารต้านอนุมูลอิสระ ความสามารถในการเป็นเยื่อเลือกผ่านของเยื่อหุ้มเซลล์ก่อนและหลังได้รับความเครียดร้อน เนื่องจากเป็นตัวแปรอันดับแรก ๆ ที่ได้รับผลกระทบจากการเพิ่มขึ้นของ ROS รวมไปถึงปริมาณ heat shock proteins (HSPs) ที่มีการศึกษาอย่างแพร่หลายเพราะมีความเกี่ยวข้องกับการตอบสนอง ความสามารถในการทนทานและการปรับตัวเมื่อเผชิญกับความเครียดร้อน เพื่อเป็นข้อมูลเพิ่มเติมให้กับข้าวขาวดอกมะลิของไทยที่ยังมีการศึกษาน้อยในเรื่องความเครียดจากความร้อนโดยเฉพาะในระยะต้นกล้า เพื่อใช้เป็นข้อมูลในการปรับปรุงพันธุ์ในอนาคต อย่างไรก็ตามยังไม่สามารถสรุประดับความทนของข้าวสายพันธุ์นี้ได้ จำเป็นต้องมีการศึกษาเปรียบเทียบกับข้าวสายพันธุ์อื่นรวมถึงสายพันธุ์ที่ทนร้อนและอ่อนแอต่อความร้อนมาตรฐานในสถานะเดียวกัน เพื่อนำมาเป็นตัวบ่งชี้สำหรับข้าวสายพันธุ์ไทย โดยใช้ตัวแปรที่ตอบสนองไว ทั้งนี้จากการทดลองผู้วิจัยเล็งเห็นว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง อัตราการเปิดปิดปากใบและปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์อาจจะนำมาเป็นตัวชี้วัดในเบื้องต้นได้

เอกสารอ้างอิง

- กัณฑ์รีย์ บุญประกอบ. (2554). การสังเคราะห์และประมวลสถานภาพองค์ความรู้ด้านการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศของไทย ครั้งที่ 1. สำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัย, กรุงเทพฯ: สำนักพิมพ์ศูนย์ประสานงานและพัฒนางานวิจัยด้านโลกร้อนและการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ.
- วาสนา วงษ์ใหญ่. (2541). พฤกษศาสตร์พืชเศรษฐกิจ. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- ศิริพร ศรีภิญโญวณิช และรัฐธิดา ธนารักษ์. (2559). ผลของภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงที่มีต่อการเจริญเติบโตและการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของข้าวและหญ้าข้าวนกในระยะต้นกล้า. วารสารการเกษตรราชภัฏ. 15(1), 54-66.
- ศูนย์ภูมิอากาศ กองพัฒนาอุตุนิยมวิทยา กรมอุตุนิยมวิทยา. (2562). ความผันแปรและการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ พ.ศ. 2562. โรงพิมพ์กรมอุตุนิยมวิทยา, กรุงเทพฯ.
- สุทาร์ตน์ ดวงโกสมุ และอภิรัตน์ สีขาว. (2558). ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของข้าวพันธุ์พื้นเมือง 31 สายพันธุ์. (ปัญหาพิเศษทางชีววิทยา). มหาวิทยาลัยราชภัฏนครราชสีมา, นครราชสีมา.
- อชิป สกุลเฟือก. (2559). อนุมูลอิสระและสารต้านอนุมูลอิสระ. ค้นจาก https://ccpe.pharmacycouncil.org/index.php?option=article_detail&subpage=article_detail&id=204 (สืบค้นเมื่อ 15 ธันวาคม 2563)
- Abeku, T. A., Van Oortmarssen, G. J., Borsboom, G., de Vlas, S. J., & Habbema, J. D. F. (2003). Spatial and temporal variations of malaria epidemic risk in Ethiopia: factors involved and implications. *Acta Tropica*, 87(3), 331-340.
- Aghamolki, M. T. K., Yusop, M. K., Oad, F. C., Zakikhani, H., Jaafar, H. Z., Kharidah, S., & Musa, M. H. (2014). Heat stress effects on yield parameters of selected rice cultivars at reproductive growth stages. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 12, 741-746.
- Almeselmani, M., Deshmukh, P. S., Sairam, R. K., Kushwaha, S. R., & Singh, T. P. (2006). Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Science*, 171(3), 382-388.
- Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and

- signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 373-399.
- Araus, J. L., Slafer, G. A., Reynolds, M. P., & Royo, C. (2002). Plant breeding and drought in C_3 cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, 89(7), 925-940.
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Biology*, 50(1), 601-639.
- Ashraf, M. F. M. R., & Foolad, M. R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59(2), 206-216.
- Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rötter, R. P., Lobell, D. B., Cammarano, D., ... & Zhu, Y. (2015). Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change*, 5(2), 143-147.
- Attavanich, W. (2013). *The Effect of Climate Change on Thailand's Agriculture*. Germany: Munich Personal RePEc Archive
- Bartels, D., & Souer, E. (2004). Molecular responses of higher plants to dehydration. In H. Hirt, K. Shinozaki (Eds.), *Plant responses to abiotic stress*. (pp. 9-38). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., and Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207.
- Battaglia, M., Solórzano, R. M., Hernández, M., Cuéllar-Ortiz, S., García-Gómez, B., Márquez, J., & Covarrubias, A. A. (2007). Proline-rich cell wall proteins accumulate in growing regions and phloem tissue in response to water deficit in common bean seedlings. *Planta*, 225(5), 1121-1133.
- Berry, J., & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 491-543.
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254.
- Brestic, M., & Zivcak, M. (2013). PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: protocols and

- applications. In G. R. Rout, A. B. Das (Eds.), *Molecular stress physiology of plants*. (pp. 87-131). India: Springer.
- Bright, J., Desikan, R., Hancock, J. T., Weir, I. S., & Neill, S. J. (2006). ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H₂O₂ synthesis. *The Plant Journal*, 45(1), 113-122.
- Bunce, J. A. (2000). Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C₃ species: temperature dependence of parameters of a biochemical photosynthesis model. *Photosynthesis Research*, 63(1), 59-67.
- Burgess K. (2019). Climate Risk, Resilience and Real. คำนจาก Estate https://ahicorg.starchapter.com/images/downloads/Meeting_Presentations/ahic_uli_climate_risk_oct_2019.pdf (สืบค้นเมื่อ 16 ธันวาคม 2563)
- Ceccarelli, S., Grando, S., Maatougui, M., Michael, M., Slash, M., Haghparast, R., and Labdi, M. (2010). Plant breeding and climate changes. *The Journal of Agricultural Science*, 148(6), 627-637.
- Cheabu, S., Mounq-Ngam, P., Arikrit, S., Vanavichit, A., & Malumpong, C. (2018). Effects of heat stress at vegetative and reproductive stages on spikelet fertility. *Rice Science*, 25(4), 218-226.
- Choudhury, S., Panda, P., Sahoo, L., & Panda, S. K. (2013). Reactive oxygen species signaling in plants under abiotic stress. *Plant signaling & behavior*, 8(4), e23681.
- Chumkiew, S., Jaroensutasinee, M., & Jaroensutasinee, K. (2011). Impact of Global Warming on Coral Reefs. *Walailak Journal of Science and Technology (WJST)*, 8(2), 111-129.
- Confalonieri, U., Menne, B., Akhtar, R., Ebi, K. L., Hauengue, M., Kovats, R. S., ... & Woodward, A. (2007). Human health. In M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikoff, P. J. van der Linden (Eds.), *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (pp. 391-431). England: Cambridge University Press.
- Das, S., Krishnan, P., Nayak, M., & Ramakrishnan, B. (2014). High temperature stress effects on pollens of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes. *Environmental and*

Experimental Botany, 101, 36-46.

- De Ronde, J. A., Cress, W. A., Krüger, G. H. J., Strasser, R. J., & Van Staden, J. (2004). Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an Arabidopsis P5CR gene, during heat and drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 161(11), 1211-1224.
- Desikan, R., Hancock, J., & Neill, S. (2005). Reactive oxygen species as signalling molecules. In N. Smirnoff (Eds.), *Antioxidants and reactive oxygen species in plants*. (pp. 169-196). U.K.: Blackwell Publishing.
- Dien, D. C., Mochizuki, T., & Yamakawa, T. (2019). Effect of various drought stresses and subsequent recovery on proline, total soluble sugar and starch metabolisms in Rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *Plant Production Science*, 22(4), 530-545.
- Drake, B. G., Raschke, K., & Salisbury, F. B. (1970). Temperature and transpiration resistances of Xanthium leaves as affected by air temperature, humidity, and wind speed. *Plant Physiology*, 46(2), 324-330.
- Dutta, S., Mohanty, S., & Tripathy, B. C. (2009). Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea. *Plant Physiology*, 150(2), 1050-1061.
- El Moukhtari, A., Cabassa-Hourton, C., Farissi, M., & Savouré, A. (2020). How does proline treatment promote salt stress tolerance during crop plant development? *Frontiers in Plant Science*, 11, 1127.
- Fahad, S., Bajwa, A. A., Nazir, U., Anjum, S. A., Farooq, A., Zohaib, A., ... & Huang, J. (2017). Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1147.
- Fahad, S., Hussain, S., Saud, S., Hassan, S., Tanveer, M., Ihsan, M. Z., ... & Huang, J. (2016). A combined application of biochar and phosphorus alleviates heat-induced adversities on physiological, agronomical and quality attributes of rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, 103, 191-198.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1), 185-212.
- Ferris, R., Ellis, R. H., Wheeler, T. R., and Hadley, P. (1998). Effect of high temperature

- stress at anthesis on grain yield and biomass of field grown crops of wheat. *Annals of Botany*, 82(5), 631–639.
- Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930.
- Githeko, A. K., & Ndegwa, W. (2001). Predicting malaria epidemics in the Kenyan highlands using climate data: a tool for decision makers. *Global Change and Human Health*, 2(1), 54-63.
- Grace, S. C., & Logan, B. A. (2000). Energy dissipation and radical scavenging by the plant phenylpropanoid pathway. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 355(1402), 1499-1510.
- Gumiero, A., Murphy, E. J., Metcalfe, C. L., Moody, P. C., & Raven, E. L. (2010). An analysis of substrate binding interactions in the heme peroxidase enzymes: a structural perspective. *Archives of biochemistry and biophysics*, 500(1), 13-20.
- Guo, M., Zhang, X., Liu, J., Hou, L., Liu, H., & Zhao, X. (2020). OsProDH negatively regulates thermotolerance in rice by modulating proline metabolism and reactive oxygen species scavenging. *Rice*, 13(1), 1-5.
- Gupta, N. K., Agarwal, S., Agarwal, V. P., Nathawat, N. S., Gupta, S., & Singh, G. (2013). Effect of short-term heat stress on growth, physiology and antioxidative defence system in wheat seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(6), 1837-1842.
- Guy, C. (1999). The influence of temperature extremes on gene expression, genomic structure, and the evolution of induced tolerance in plants. *Plant Responses to Environmental Stresses*. Marcel Dekker, New York, pp. 497-548.
- Harsh, A., Sharma, Y. K., Joshi, U., Rampuria, S., Singh, G., Kumar, S., & Sharma, R. (2016). Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). *Annals of Agricultural Sciences*, 61(1), 57-64.
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Mahmud, J. A., ... & Fotopoulos, V. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense

- regulator. *Antioxidants*, 9(8), 681.
- Hatfield, J. L., & Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10, 4-10.
- Haworth, M., Marino, G., Brunetti, C., Killi, D., De Carlo, A., & Centritto, M. (2018). The impact of heat stress and water deficit on the photosynthetic and stomatal physiology of olive (*Olea europaea* L.)—A case study of the 2017 heat wave. *Plants*, 7(4), 76.
- Hermann, R. D., & Gabriel, G. V. (2013). Response of rice plants to heat stress during initiation of panicle primordia or grain-filling phases. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 9(3), 318-325.
- Huang, B., Rachmilevitch, S., and Xu, J. (2012). Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 63(9), 3455–3465.
- Ingram, W. (2016). Extreme precipitation: increases all round. *Nature Climate Change*, 6(5), 443-444.
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.
- Ismail, A. M., & Hall, A. E. (1999). Reproductive-stage heat tolerance, leaf membrane thermostability and plant morphology in cowpea. *Crop Science*, 39(6), 1762-1768.
- Jagadish, S. V. K., Septiningsih, E. M., Kohli, A., Thomson, M. J., Ye, C., Redona, E., ... & Singh, R. K. (2012). Genetic advances in adapting rice to a rapidly changing climate. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 198(5), 360-373.
- Jian-Chang, Y. A. N. G., Kai, L. I. U., Zhang, S. F., Xue-Ming, W. A. N. G., Zhi-Qin, W. A. N. G., & Li-Jun, L. I. U. (2008). Hormones in rice spikelets in responses to water stress during meiosis. *Acta Agronomica Sinica*, 34(1), 111-118.
- John, P. R. (2018). Heat wave. *Encyclopædia Britannica*, ค้นจาก <https://www.britannica.com/science/heat-wave-meteorology> (สืบค้นเมื่อ 20 ตุลาคม 2563)

- Katiyar-Agarwal, S., Agarwal, M., & Grover, A. (2003). Heat-tolerant basmati rice engineered by over-expression of hsp101. *Plant Molecular Biology*, 51(5), 677-686.
- Kaur, P., Ghai, N., & Sangha, M. K. (2009). Induction of thermotolerance through heat acclimation and salicylic acid in Brassica species. *African Journal of Biotechnology*, 8(4), 619-625.
- Killi, D., Bussotti, F., Raschi, A., & Haworth, M. (2017). Adaptation to high temperature mitigates the impact of water deficit during combined heat and drought stress in C₃ sunflower and C₄ maize varieties with contrasting drought tolerance. *Physiologia Plantarum*, 159(2), 130-147.
- Kissoudis, C., van de Wiel, C., Visser, R. G., & van der Linden, G. (2014). Enhancing crop resilience to combined abiotic and biotic stress through the dissection of physiological and molecular crosstalk. *Frontiers in Plant Science*, 5, 207.
- Klimenko, S. B., Peshkova, A. A., & Dorofeev, N. V. (2006). Nitrate reductase activity during heat shock in winter wheat. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2(1), 50-55.
- Kondamudi, R., Swamy, K. N., Chakravarthy, D. V. N., Vishnuprasanth, V., Rao, Y. V., Rao, P. R., & Voleti, S. R. (2012). Heat Stress in Rice—Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies. In B. Venkateswarlu, A. K. Shanker, C. Shanker, M. Maheswari (Eds.), *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies*, (pp. 193-224). Dordrecht: Springer.
- Krishnan, P., Ramakrishnan, B., Reddy, K. R., & Reddy, V. R. (2011). High-temperature effects on rice growth, yield, and grain quality. In D. L. Sparks (Eds.), *Advances in agronomy* (Vol. 111, pp. 87-206). Academic Press: Burlington.
- Kumar, A. S. H. O. K., Bali, Y., Sharma, K. D., & Thakral, S. K. (2008a). Evaluation of wheat genotypes for terminal heat tolerance by simple physiological traits. *Indian Journal of Plant Physiology*, 13(1), 39-43.
- Kumar, R. R., Goswami, S., Singh, K., Dubey, K., Rai, G. K., Singh, B., ... & Praveen, S. (2018). Characterization of novel heat-responsive transcription factor (TaHSFA6e) gene involved in regulation of heat shock proteins (HSPs)—A key member of heat stress-tolerance network of wheat. *Journal of biotechnology*, 279, 1-12.

- Kumar, S., Gupta, D., & Nayyar, H. (2012). Comparative response of maize and rice genotypes to heat stress: status of oxidative stress and antioxidants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(1), 75-86.
- Kumar, S., Kaur, G., & Nayyar, H. (2008b). Exogenous application of abscisic acid improves cold tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 194(6), 449-456.
- Lafuente, M. T., Sala, J. M., & Zacarias, L. (2004). Active oxygen detoxifying enzymes and phenylalanine ammonia-lyase in the ethylene-induced chilling tolerance in citrus fruit. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(11), 3606-3611.
- Lanceras, J. C., Huang, Z. L., Naivikul, O., Vanavichit, A., Ruanjaichon, V., and Tragoonrung, S. (2000). Mapping of genes for cooking and eating qualities in Thai jasmine rice (KDML105). *DNA research*, 7(2), 93-101.
- Limjirakan, S., & Limsakul, A. (2012). Observed trends in surface air temperatures and their extremes in Thailand from 1970 to 2009. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II*, 90(5), 647-662.
- Lindsey, R. (2021). Climate change: global sea level. *ClimateWatch Magazine*. January 25. p. 1-9.
- Liu, L., Phillips, SM. (2006) Oryzae. In: Zhengyi W, Raven PH, Deyuan H (eds) *Flora of China* 22, Science Press (pp 182–7). Beijing and Missouri Botanical Garden: St. Louis.
- Machado, S., and Paulsen, G. M. (2001). Combined effects of drought and high temperature on water relations of wheat and sorghum. *Plant Soil*, 233, 179–187.
- Macmillan, A. (2016). Global Warming 101. ค้นจาก <https://www.nrdc.org/stories/global-warming-101> (สืบค้นเมื่อ 20 กุมภาพันธ์ 2562)
- Maestri, E., Klueva, N., Perrotta, C., Gulli, M., Nguyen, H. T., and Marmioli, N. (2002). Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals. *Plant Molecular Biology*, 48, 667–681.
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444(2), 139-158.

- Mathé, C., Barre, A., Jourda, C., & Dunand, C. (2010). Evolution and expression of class III peroxidases. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 500(1), 58-65.
- Mishra, S. P., & Mohapatra, P. K. (1987). Soluble carbohydrates and floret fertility in wheat in relation to population density stress. *Annals of Botany*, 60(3), 269-277.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405-410.
- Mittler, R. (2017). ROS are good. *Trends in Plant Science*, 22(1), 11-19.
- Miyazawa, S. I., Yoshimura, S., Shinzaki, Y., Maeshima, M., & Miyake, C. (2008). Deactivation of aquaporins decreases internal conductance to CO₂ diffusion in tobacco leaves grown under long-term drought. *Functional Plant Biology*, 35(7), 553-564.
- Mohanty, S., Grimm, B., & Tripathy, B. C. (2006). Light and dark modulation of chlorophyll biosynthetic genes in response to temperature. *Planta*, 224(3), 692-699.
- Morales D, Rodriguez P, Dell'amico J, Nicolas E, Torrecillas A, Sanchez-Blanco MJ (2003) High temperature pre-conditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. *Biologia Plantarum* 47(2), 203–208.
- Moura, D. S., Brito, G. G., Campos, Â. D., Moraes, Í. L., Porto, F. G., Teixeira, S. B., & Deuner, S. (2017). Non-structural carbohydrates accumulation in contrasting rice genotypes subjected to high night temperatures. *Journal of Agricultural Science*, 9(12), 302-315.
- National Park Service. (2020). What is Climate Change? ค้นจาก <https://www.nps.gov/goga/learn/nature/climate-change-causes.htm> (สืบค้นเมื่อ 16 ธันวาคม 2563)
- Noctor, G., & Foyer, C. H. (1998). A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C₃ photosynthesis: a contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? *Journal of Experimental Botany*, 49(329), 1895-1908.
- Office of Agricultural Economics, 2015. Indicator of agricultural economics of Thailand 2014. Thailand.

- Ohtomo, H., & Akao, N. (2007). Effect of global warming on infectious diseases. *Nihon rinsho. Japanese Journal of Clinical Medicine*, 65, 653-658.
- Ortiz, R., Braun, H. J., Crossa, J., Crouch, J. H., Davenport, G., Dixon, J., ... & Iwanaga, M. (2008). Wheat genetic resources enhancement by the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 55(7), 1095-1140.
- Pandey, P., Ramegowda, V., & Senthil-Kumar, M. (2015). Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 6, 723.
- Pandey, V. P., Awasthi, M., Singh, S., Tiwari, S., & Dwivedi, U. N. (2017). A comprehensive review on function and application of plant peroxidases. *Biochemistry and Analytical Biochemistry*, 6(1), 2161-1009.
- Pansarakham, P., Pongdontri, P., Theerakulpisut, P., & Dongsansuk, A. (2018). Effect of short-term heat exposure on physiological traits of indica rice at grain-filling stage. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(9), 1-13.
- Passardi, F., Theiler, G., Zamocky, M., Cosio, C., Rouhier, N., Teixeira, F., ... & Dunand, C. (2007). PeroxiBase: the peroxidase database. *Phytochemistry*, 68(12), 1605-1611.
- Perkins, S. E., Alexander, L. V. & Nairn, J. R. (2012). Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophysical Research Letters*. 39(20).
- Porter, J. R. (2005). Rising temperatures are likely to reduce crop yields. *Nature*, 436(7048), 174-174.
- Putter, J. (1974) Peroxidases. In *Methods of Enzymatic analysis*, Academic Press, 2nd edition, pp. 685-690.
- Rached-Kanouni, M., & Alatou, D. (2013). Change in activity of antioxidative enzymes in leaves of *Acacia retinodes*, *Biota orientalis* and *Casuarina equisetifolia* under heat stress condition. *European Scientific Journal*, 9(24), 402-410.
- Radulescu, C., Buruleanu, C. L., Georgescu, A. A., & Dulama, I. D. (2019). Correlation between enzymatic and non-enzymatic antioxidants in several edible mushrooms species. In T. E. Coldea (Eds.), *Food Engineering* (pp. 1-38). IntechOpen: U.K.

- Rampino, P., Pataleo, S., Gerardi, C., Mita, G., & Perrotta, C. (2006). Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant, Cell & Environment*, 29(12), 2143-2152.
- Raschke, K. (1970). Temperature dependence of CO₂ assimilation and stomatal aperture in leaf sections of *Zea mays*. *Planta*, 91(4), 336-363.
- Reddy, A. R., & Raghavendra, A. S. (2006). Photooxidative stress. In K. V. Madhava Rao, A.S. Raghavendra, K. J. Reddy (Eds.), *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants* (pp. 157-186). Springer, Dordrecht.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., and Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*. 161(11), 1189–1202.
- Rizhsky, L., Liang, H., Shuman, J., Shulaev, V., Davletova, S., & Mittler, R. (2004). When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, 134(4), 1683-1696.
- Saini, H. S. (1997). Effects of water stress on male gametophyte development in plants. *Sexual Plant Reproduction*, 10(2), 67-73.
- Sairam, R. K., & Tyagi, A. (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current science*, 407-421.
- Schulze, E. D., Lange, O. L., Kappen, L., Evenari, M., & Buschbom, U. (1975). The role of air humidity and leaf temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. *Oecologia*, 18(3), 219-233.
- Semenov, S. M., Gelver, E. S., & Yasyukevich, V. V. (2002). Temperature conditions for development of two species of malaria pathogens in the vector organism in Russia in the 20th century. In A. G. Gabibov (Eds.), *Doklady Biological Sciences* (Vol. 387, No. 1-6, pp. 523-528). Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers.
- Sen A. (2012). Oxidative stress studies in plant tissue culture. *Antioxidant Enzyme*, 3, 59-88.
- Sergiev, I., Alexieva, V., & Karanov, E. (1997). Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plants. *Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences*, 51(3), 121-

124.

- Shah, F., Huang, J., Cui, K., Nie, L., Shah, T., Chen, C., & Wang, K. (2011). Impact of high-temperature stress on rice plant and its traits related to tolerance. *The Journal of Agricultural Science*, 149(5), 545.
- Shahzad, U. (2015). Global warming: Causes, effects and solutions. *Durreesamin Journal*, 1(4), 1-7.
- Signorelli, S., Dans, P. D., Coitiño, E. L., Borsani, O., & Monza, J. (2015). Connecting proline and γ -aminobutyric acid in stressed plants through non-enzymatic reactions. *Plos One*, 10(3), e0115349.
- Singh, S., Pandey, V. P., Naaz, H., & Dwivedi, U. N. (2012). Phylogenetic analysis, molecular modeling, substrate–inhibitor specificity, and active site comparison of bacterial, fungal, and plant heme peroxidases. *Biotechnology and Applied Biochemistry*, 59(4), 283-294.
- Sinnarong, N., Chen, C. C., McCarl, B., & Tran, B. L. (2019). Estimating the potential effects of climate change on rice production in Thailand. *Paddy and Water Environment*, 17(4), 761-769.
- Smertenko, A., Dráber, P., Viklický, V., & Opatrný, Z. (1997). Heat stress affects the organization of microtubules and cell division in *Nicotiana tabacum* cells. *Plant, Cell & Environment*, 20(12), 1534-1542.
- Sohn, S. O., & Back, K. (2007). Transgenic rice tolerant to high temperature with elevated contents of dienoic fatty acids. *Biologia Plantarum*, 51(2), 340-342.
- Sorrentino, G., Haworth, M., Wahbi, S., Mahmood, T., Zuomin, S., & Centritto, M. (2016). Abscisic acid induces rapid reductions in mesophyll conductance to carbon dioxide. *Plos One*, 11(2), e0148554.
- Sumanon, P., & Traiperm, P. (2013). An investigation of lemma micromorphology in Thai *Oryzae* (Poaceae). *ScienceAsia*, 39(6), 567-573.
- Sung, D. Y., Kaplan, F., Lee, K. J., & Guy, C. L. (2003). Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends in Plant Science*, 8(4), 179-187.
- Suzuki, N., & Mittler, R. (2006). Reactive oxygen species and temperature stresses: a

- delicate balance between signaling and destruction. *Physiologia Plantarum*, 126(1), 45-51.
- Tewari, A. K., & Tripathy, B. C. (1998). Temperature-stress-induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat. *Plant Physiology*, 117(3), 851-858.
- Tholen, D., Ethier, G., Genty, B., Pepin, S., & ZHU, X. G. (2012). Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications. *Plant, Cell & Environment*, 35(12), 2087-2103.
- Tomlinson, I. (2013). Doubling food production to feed the 9 billion: a critical perspective on a key discourse of food security in the UK. *Journal of Rural Studies*, 29, 81-90.
- Traiperm, P., Norsaengsri, M., & Gale, S. W. (2015). A taxonomic revision of the tribe Oryzae (Poaceae) in Thailand. *ScienceAsia*, 41(6), 363-376.
- Tripathy, B. C., & Oelmüller, R. (2012). Reactive oxygen species generation and signaling in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 7(12), 1621-1633.
- Trovato, M., Mattioli, R., & Costantino, P. (2008). Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *Rendiconti Lincei*, 19(4), 325-346.
- Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K., & Egawa, Y. (2003). Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat-tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science*, 6(1), 24-27.
- Tuteja, N. (2010). Cold, Salinity, and Drought stress. In H. Hirt (Ed.), *Plant Stress Biology: from Genomics to Systems Biology*. (pp. 137-159). Germany: Wiley-VCH.
- Urban, J., Ingwers, M., McGuire, M. A., & Teskey, R. O. (2017). Stomatal conductance increases with rising temperature. *Plant Signaling & Behavior*, 12(8), e1356534.
- Vollenweider, P., & Günthardt-Goerg, M. S. (2005). Diagnosis of abiotic and biotic stress factors using the visible symptoms in foliage. *Environmental Pollution*, 137(3), 455-465.
- Wada, H., Hatakeyama, Y., Onda, Y., Nonami, H., Nakashima, T., Erra-Balsells, R., ... &

- Nakano, H. (2019). Multiple strategies for heat adaptation to prevent chalkiness in the rice endosperm. *Journal of Experimental Botany*, 70(4), 1299-1311.
- Wahid, A., and Close, T. J. (2007). Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biologia Plantarum*. 51(1), 104–109.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223.
- Wiig, Ø., Aars, J., & Born, E. W. (2008). Effects of climate change on polar bears. *Science Progress*, 91(2), 151-173.
- Wilhelm, E. P., Mullen, R. E., Keeling, P. L., and Singletary, G. W. (1999). Heat stress during grain filling in maize: effects of kernel growth and metabolism. *Crop Sci*. 39(6), 1733–1741.
- Xu, S., Li, J., Zhang, X., Wei, H., & Cui, L. (2006). Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress. *Environmental and Experimental Botany*, 56(3), 274-285.
- Yamada, M., Morishita, H., Urano, K., Shiozaki, N., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., & Yoshida, Y. (2005). Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 56(417), 1975-1981.
- Yamane, Y., Kashino, Y., Koike, H., & Satoh, K. (1998). Effects of high temperatures on the photosynthetic systems in spinach: oxygen-evolving activities, fluorescence characteristics and the denaturation process. *Photosynthesis Research*, 57(1), 51-59.
- Yamasaki, H., & Grace, S. C. (1998). EPR detection of phytophenoxyl radicals stabilized by zinc ions: evidence for the redox coupling of plant phenolics with ascorbate in the H₂O₂-peroxidase system. *FEBS letters*, 422(3), 377-380.
- Yamori, W., Noguchi, K. O., Hikosaka, K., & Terashima, I. (2010). Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant Physiology*, 152(1), 388-399.
- Yang J., & Zhang JH (2006) Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*

169(2), 223–236.

- Ye, C., Tenorio, F. A., Argayoso, M. A., Laza, M. A., Koh, H. J., Redoña, E. D., ... & Gregorio, G. B. (2015). Identifying and confirming quantitative trait loci associated with heat tolerance at flowering stage in different rice populations. *BMC genetics*, 16(1), 1-10.
- Yu, X. Z., Lin, Y. J., Fan, W. J., & Lu, M. R. (2017). The role of exogenous proline in amelioration of lipid peroxidation in rice seedlings exposed to Cr (VI). *International Biodeterioration & Biodegradation*, 123, 106-112.
- Yun-Ying, C., Hua, D. U. A. N., Li-Nian, Y. A. N. G., Zhi-Qing, W. A. N. G., Li-Jun, L. I. U., & Jian-Chang, Y. A. N. G. (2009). Effect of high temperature during heading and early filling on grain yield and physiological characteristics in indica rice. *Acta Agronomica Sinica*, 35(3), 512-521.
- Zafar, S. A., Hameed, A., Nawaz, M. A., Wei, M. A., Noor, M. A., and Hussain, M. (2018). Mechanisms and molecular approaches for heat tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) under climate change scenario. *Journal of Integrative Agriculture*, 17(4), 726-738.
- Zhang, C. X., Fu, G. F., Yang, X. Q., Yang, Y. J., Zhao, X., Chen, T. T., ... & Tao, L. X. (2016). Heat stress effects are stronger on spikelet than on flag leaves in rice due to differences in dissipation capacity. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 202(5), 394-408.
- Zhen, F., Zhou, J., Mahmood, A., Wang, W., Chang, X., Liu, B., ... & Tang, L. (2020). Quantifying the effects of short-term heat stress at booting stage on nonstructural carbohydrates remobilization in rice. *The Crop Journal*, 8(2), 194-212.
- Zhou, J., Wang, X., Jiao, Y., Qin, Y., Liu, X., He, K., ... & Deng, X. W. (2007). Global genome expression analysis of rice in response to drought and high-salinity stresses in shoot, flag leaf, and panicle. *Plant molecular biology*, 63(5), 591-608.

ภาคผนวก

ข้อมูลการทดลอง

ตารางผลการทดลองที่ 1 ผลของของความเครียดร้อนต่อการเจริญเติบโตของข้าวขาวดอกมะลิ 105

อุณหภูมิ	วันที่	น้ำหนักสด ส่วนเหนือดิน (กรัม)	น้ำหนักแห้ง ส่วนเหนือดิน (กรัม)	ความยาว ส่วน เหนือดิน (ซม.)	น้ำหนักสด ราก (กรัม)	น้ำหนักแห้ง ราก (กรัม)	ความยาว ราก (ซม.)
30/35°C	0	0.981±0.234	0.159±0.144	48.1±4.6	0.227±0.036	0.023±0.004	13.9±1.3
	5	1.963±0.214	0.284±0.032	64.8±2.7	0.561±0.113	0.045±0.010	22.1±2.8
	15	2.815±0.302	0.391±0.042	68.8±2.1	0.888±0.174	0.065±0.013	23.4±2.6
35/40°C	0	1.021±0.100	0.129±0.033	52.7±2.0	0.193±0.030	0.026±0.006	13.4±0.7
	5	1.751±0.220	0.269±0.032	61.1±2.4	0.376±0.056	0.036±0.004	15.2±1.3
	15	3.153±0.403	0.448±0.050	75.6±2.6	0.121±0.300	0.069±0.012	26.3±1.6
40/35°C	0	1.003±0.086	0.142±0.010	51.4±2.0	0.168±0.039	0.022±0.004	20.2±1.2
	5	2.448±0.402	0.375±0.064	54.2±5.5	0.888±0.160	0.088±0.017	25.3±2.9
	15	3.170±0.357	0.438±0.043	59.4±1.6	0.883±0.120	0.084±0.011	27.6±2.2

หมายเหตุ ค่าในตารางคือ means±SE

ตารางผลการทดลองที่ 2 ผลของของความเครียดร้อนต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A), ค่าชักนำ
การเปิดปิดปากใบ (g_s) และปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (RWC) ของข้าวขาวดอก
มะลิ 105

อุณหภูมิ	วันที่	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	g_s ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	RWC (%)
30/25°C	0	3.07±0.30	0.04±0.01	90.0±2.2
	1	2.15±0.37	0.03±0.00	90.6±1.0
	3	1.67±0.22	0.02±0.01	87.1±1.6
	5	1.50±0.31	0.04±0.01	90.8±2.1

อุณหภูมิ	วันที่	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	g_s ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	RWC (%)
	6	2.77±0.43	0.05±0.01	87.0±1.2
	10	1.45±0.18	0.05±0.01	90.3±0.8
	15	2.13±0.37	0.01±0.00	91.8±1.2
35/30°C	0	2.49±0.12	0.04±0.01	87.1±2.8
	1	2.59±0.30	0.04±0.01	88.9±1.3
	3	2.47±0.24	0.04±0.01	92.6±1.3
	5	1.71±0.15	0.06±0.01	90.3±0.9
	6	1.78±0.26	0.05±0.01	90.2±1.6
	10	2.19±0.33	0.05±0.01	85.6±1.3
	15	2.27±0.26	0.02±0.00	93.5±0.9
40/35°C	0	1.88±0.24	0.03±0.01	91.6±1.8
	1	2.11±0.11	0.07±0.01	87.5±2.1
	3	5.20±0.44	0.09±0.01	87.4±1.0
	5	3.24±0.44	0.08±0.01	89.4±0.8
	6	0.56±0.07	0.05±0.01	88.7±1.7
	10	1.09±0.32	0.02±0.00	90.6±1.9
	15	0.84±0.08	0.03±0.01	92.4±0.9

หมายเหตุ ค่าในตารางคือ means±SE

ตารางผลการทดลองที่ 3 ผลของของของความเครียดร้อนต่อค่าความเขียวใบ, ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2), ปริมาณโพรลีน (proline) และกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ของข้าวขาวดอกมะลิ 105

อุณหภูมิ	วันที่	ค่าความเขียวใบ (SPAD)	H_2O_2 ($\mu\text{mol/g FW}$)	Proline (mmoles proline/g FW)	Peroxidase (m UA/mg protein)
30/25°C	0	32.7±1.1	3.716±0.015	3.518±0.285	3.828±1.031
	1	31.4±1.2	3.739±0.008	4.331±0.382	3.331±0.545
	3	33.2±0.9	3.780±0.039	5.164±0.741	2.142±0.514
	5	32.5±1.0	3.636±0.015	4.900±0.155	3.922±0.899
	6	33.0±1.1	3.814±0.019	5.123±0.680	2.191±0.826
	10	32.4±1.0	4.022±0.016	5.906±0.374	1.249±0.254
35/30°C	0	30.7±1.3	3.859±0.012	5.164±0.469	1.975±0.612
	1	32.3±0.9	3.985±0.021	6.007±0.744	2.923±0.634
	3	35.1±1.0	4.944±0.025	5.652±0.820	1.694±0.439
	5	37.0±1.1	9.507±0.054	6.018±0.959	1.222±0.440
	6	35.3±1.5	4.355±0.021	7.877±1.190	2.437±0.670
	10	37.4±1.5	4.729±0.035	8.883±0.782	1.929±0.492
40/35°C	0	32.2±0.6	3.930±0.018	5.753±1.020	1.549±0.628
	1	29.6±1.7	5.733±0.052	5.520±0.638	2.686±1.295
	3	34.3±1.1	6.048±0.045	5.814±0.878	3.843±1.488
	5	35.0±0.7	9.159±0.022	9.381±2.044	2.784±0.820

อุณหภูมิ	วันที่	ค่าความ เขียวใบ (SPAD)	H ₂ O ₂ (μ mol/g FW)	Proline (mmoles proline/g FW)	Peroxidase (m UA/mg protein)
	6	32.6 \pm 0.7	5.737 \pm 0.034	9.767 \pm 0.422	3.104 \pm 0.872
	10	31.3 \pm 4.4	6.763 \pm 0.043	19.736 \pm 1.512	3.311 \pm 0.893

หมายเหตุ ค่าในตารางคือ means \pm SE

Proceeding การประชุมวิชาการบัณฑิตศึกษาระดับชาติ ครั้งที่ 10 เรื่อง “การยกระดับคุณภาพ
การศึกษาและพัฒนามนุษย์ในศตวรรษที่ 21”. บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยศิลปากร.
วันที่ 25-26 มิถุนายน 2563.

ผลของความร้อนต่อการเจริญเติบโตและสรีรวิทยาของข้าว (*Oryza sativa* L.)

Effect of heat stress on growth and physiology of rice (*Oryza sativa* L.)

พิมพ์กานต์ บุญยรัตน์¹ เสาวภา ด้วงปาน² และ กฤติกา แก้วจำนง¹

Pimpakan Boonyarat,¹ Saowapa Duangpan² and Krittika Kaewchumnong¹

บทคัดย่อ

การเพิ่มสูงขึ้นของอุณหภูมิโลกได้รับความสนใจอย่างมากในปัจจุบัน เนื่องจากเป็นปรากฏการณ์ที่ส่งผลกระทบต่อผลผลิตทางการเกษตร เช่น ข้าว ซึ่งเป็นอาหารหลักและพืชเศรษฐกิจที่สำคัญ ทั้งนี้การศึกษาผลของความเครียดร้อนต่อข้าวยังมีจำกัด งานวิจัยนี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาการตอบสนองของข้าวต่อความเครียดร้อนในข้าวขาวดอกมะลิ 105 โดยนำต้นกล้าอายุ 30 วันมาให้ความร้อนสามระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C เป็นเวลา 5 วันแล้วจึงนำมาเข้าสู่ระยะฟื้นฟูในสภาวะควบคุมเป็นเวลา 10 วัน รวมทั้งสิ้น 15 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับความร้อน 40/35°C มีน้ำหนักสด น้ำหนักแห้ง และความยาวของส่วนเหนือดินและรากมีแนวโน้มการเจริญเติบโตที่มากกว่าชุดอื่น ๆ ในขณะที่ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและค่าดัชนีการเปิดปากใบเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญในช่วงที่ได้รับความเครียดจากอุณหภูมิ 40/35°C และลดลงอย่างเห็นได้ชัดเมื่อเสร็จสิ้นการให้ความร้อนและเข้าสู่สภาวะการฟื้นฟู อย่างไรก็ตามค่า SPAD และปริมาณน้ำสัมพัทธ์ไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญระหว่างชุดการทดลอง

คำสำคัญ : ข้าว ข้าวขาวดอกมะลิ 105 ความเครียดร้อน การเจริญเติบโต สรีรวิทยา

Abstract

Global high temperature is a serious concern nowadays. It widely causes multiple issues, especially adversely affects agricultural products including rice, a staple and economically important crop. However, information regarding effects of heat stress on rice is still scarce. This research, therefore, aimed to demonstrate the responses of rice to heat stress. KDML 105 was selected for the study. The 30-day old seedlings were treated with 3 different temperature schemes, i.e. 30/25°C (control), 35/30°C and 40/35°C for 5 days and recovered for 10 days under the control condition. The results showed that growth parameters including fresh weight, dry weight and root length of rice seedlings under 40/35°C treatments were higher than those under the control and 35/30°C treatments. Photosynthetic rate and stomatal conductance significantly increased during treated period, especially in 40/35°C treatment, then dropped dramatically during recovery time. On the other hand, leaf greenness and relative water content showed no significant difference among treatments.

Keywords : rice, KDML105, heat stress, growth, physiology

¹ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อ.หาดใหญ่ จ.สงขลา 90112

Department of Biology, Faculty of Science, Prince of Songkla University, Hat Yai, Songkhla 90112

²สาขานวัตกรรมการเกษตรและการจัดการ คณะทรัพยากรธรรมชาติ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อ.หาดใหญ่ จ.สงขลา 90112

Division of Agricultural Innovation and Management, Faculty of Natural Resources, Prince of Songkla University, Hat Yai, Songkhla 90112

บทนำ

การเปลี่ยนแปลงของภูมิอากาศ (climate change) เป็นการเปลี่ยนแปลงลักษณะอากาศโดยเฉลี่ยในช่วงระยะเวลาหนึ่ง เป็นผลทางตรงและทางอ้อมจากกิจกรรมของมนุษย์ ซึ่งมนุษย์มีความเกี่ยวข้องเนื่องจากเป็นสาเหตุของการปล่อยก๊าซเรือนกระจก (greenhouse gases) ที่นำไปสู่สภาวะเรือนกระจก (greenhouse effect) ที่มากเกินไปและเกิดเป็นสภาวะโลกร้อน (global warming) ในที่สุด การเกิดสภาวะโลกร้อนเป็นประเด็นใหญ่ซึ่งในขณะนี้ได้รับความสนใจจากทั่วโลก เนื่องจากการที่โลกมีอุณหภูมิเฉลี่ยสูงขึ้นส่งผลกระทบต่อความเป็นอยู่ของสิ่งมีชีวิต เช่น สัตว์และพืชมากพอสมควร ข้าวซึ่งเป็นพืชที่เป็นแหล่งอาหารหลักของมนุษย์ทั่วโลก จากผลการสำรวจพบว่าอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นส่งผลให้ข้าวมีผลผลิตลดลงประมาณ 35% (Zafar et al., 2018) ทำให้มีการคาดการณ์ว่าผลผลิตของข้าวจะลดลงไปจนถึง 41% ในปลายศตวรรษที่ 21 (Ceccarelli et al., 2010) คลื่นความร้อน (heat wave) ที่เกิดขึ้นในช่วงระยะเวลาไม่กี่วันแต่เพิ่มสูงมากกว่าอุณหภูมิปกติ 5°C ก็เป็นอีกสาเหตุสำคัญที่ส่งผลกระทบต่อผลผลิตของพืช อีกทั้งยังขาดแคลนงานวิจัยที่ศึกษาทางด้านนี้ ดังนั้นการศึกษการตอบสนองต่อสภาวะเครียดจากความร้อนในข้าวจึงมีความสำคัญเป็นอย่างยิ่งในสภาวะที่มีการเปลี่ยนแปลงของภูมิอากาศโลกในเรื่องอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นทุก ๆ รอบปี

เมื่อพืชได้รับความร้อนจะมีกลไกในการตอบสนองและป้องกันตัวเองจากความเสียหายหลายด้าน ได้แก่ ด้านสัณฐานวิทยา สรีรวิทยา ชีวเคมีรวมถึงการเปลี่ยนแปลงทางชีวโมเลกุล ความร้อนที่มากเกินไปกว่าความร้อนที่เหมาะสมต่อการเจริญของข้าว (27-32°C) ทำให้ข้าวมีการเจริญเติบโตของใบและรากที่ชะงัก ผลผลิตและน้ำหนักแห้งลดลง (Wahid et al., 2007) สมดุลน้ำในเซลล์เป็นอีกปัจจัยสำคัญที่จะทำให้พืชมีการเจริญเติบโตที่ดีและเป็นสิ่งที่ได้รับผลกระทบจากความเครียดในพืช (El-Esawi and Alayafi, 2019) สามารถวัดได้จากค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ นอกจากนี้ ความร้อนที่พืชได้รับมากเกินไปยังส่งผลให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เป็นกระบวนการสำคัญในการสร้างอาหารของพืชลดลง รวมถึงการที่ระบบภายในต่าง ๆ โดนรบกวน เช่น เอนไซม์และฮอร์โมน ซึ่งส่วนใหญ่เป็นโปรตีน นำไปสู่การเกิดความเครียดออกซิเดชัน (oxidative stress) เนื่องมาจากความไม่สมดุลของการสร้างและการกำจัดสารอนุมูลอิสระที่เป็นสารที่เป็นอันตรายต่อเซลล์ ซึ่งว่องไวต่อปฏิกิริยาและสร้างความเสียหายให้กับเซลล์ โดยเฉพาะเยื่อหุ้มเซลล์จากการเกิด lipid peroxidation ซึ่งเป็นการทำลายส่วนที่เป็นกำแพงห่อหุ้มที่สำคัญมากที่สุดของเซลล์ ส่งผลกระทบต่อความสามารถในการยอมให้สารซึมผ่านเข้าออกของเยื่อหุ้มเซลล์ และเกิดการรั่วไหลของสารอิเล็กโทรไลต์ภายในเซลล์ (Wang et al., 2006) ข้าวขาวดอกมะลิ 105 เป็นข้าวที่มีชื่อเสียงและเป็นที่ต้องการของตลาดโลกเป็นอันดับต้น ๆ (Lanceras et al., 2000) เนื่องจากมีความหอมนุ่มเป็นเอกลักษณ์ อีกทั้งปลูกที่อื่นได้ไม่ตีเท่าปลูกที่ประเทศไทย มีรายงานมากมายเกี่ยวกับการศึกษการตอบสนองต่อความเครียดร้อนในพืชจำพวกข้าว อย่างไรก็ตาม ยังขาดข้อมูลเหล่านี้ในข้าวของไทยอยู่มาก จึงมีความสำคัญอย่างยิ่งที่จะศึกษการตอบสนองต่อความเครียดที่เกิดจากความร้อน ซึ่งจะทำให้การศึกษาในระยะต้นกล้าอายุ 30 วัน เนื่องจากเป็นระยะที่อ่อนไหวและมีการปรับตัวเมื่อเจอสภาวะไม่เหมาะสม (ศิริพร และรัฐธิภา, 2559) เพื่อเป็นพื้นฐานสำคัญในการเลือกและปรับปรุงพันธุ์ข้าวในอนาคต

วัตถุประสงค์

เพื่อศึกษาการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาที่เกิดขึ้นในข้าวขาวดอกมะลิ 105 เมื่อได้รับความร้อนช่วงกลางวัน/กลางคืนเป็น 30/25°C, 35/30°C และ 40/35°C ในตู้ควบคุมการเจริญเติบโตและผ่านระยะของการฟื้นตัว

อุปกรณ์และวิธีการ

1. รูปแบบการทดลอง ปลูกข้าวขาวดอกมะลิ 105 จนกระทั่งเข้าสู่ระยะต้นกล้าที่อายุ 30 วัน โดย 20 วันแรกปลูกที่โรงเรือนโดยมีอุณหภูมิช่วงกลางวันประมาณ 30-33°C ช่วงกลางคืนประมาณ 24-26°C ความชื้นสัมพัทธ์ประมาณ 65%-85% ความเข้มแสงตอนเที่ยงวันประมาณ 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และ 10 วันหลังนำไปปรับสภาพในสภาวะควบคุม (30/25°C) แล้วจึงนำเข้าตู้ควบคุมการเจริญเติบโต (growth chamber) ที่ตั้งอุณหภูมิกลางวัน/กลางคืนไว้ที่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ความเข้มแสง 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ โดยประมาณ ความชื้นสัมพัทธ์ 60% โดยมีช่วงระยะเวลากลางวัน/กลางคืนเป็น 12/12 ชม. เป็นเวลา 5 วัน หลังจากนั้นให้เวลาในการฟื้นตัวอีก 10 วันในสภาวะของชุดควบคุม ทำการทดลองโดยใช้แผนการทดลองแบบ Randomized Complete Block design (RCB) การวัดผลการทดลองแบ่งออกเป็น 2 กลุ่ม คือ 1) วัดการเจริญเติบโตที่ประกอบไปด้วยค่าน้ำหนักสดส่วนเหนือดิน น้ำหนักสตราก น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดิน น้ำหนักแห้งราก ความยาวส่วนเหนือดินและความยาวราก ในวันที่ 0, 5 และ 15 ของการทดลอง จำนวน 8 ซ้ำ 2) การตอบสนองทางสรีรวิทยา ได้แก่ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ค่าชักนำการเปิดปากใบ และค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6, 10 และ 15 ของการทดลอง จำนวน 8 ซ้ำ รวมไปถึงค่า SPAD ของใบในวันที่ 0, 1, 3, 5, 6 และ 10 ของการทดลอง จำนวน 6 ซ้ำ

2. การวัดการเจริญเติบโต วัดความยาวส่วนเหนือดินและความยาวราก ชั่งน้ำหนักสดในแต่ละส่วนและนำไปอบที่อุณหภูมิ 70 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 72 ชั่วโมง จากนั้นจึงนำมาชั่งน้ำหนักแห้งในวันที่ 0, 5 และ 15

3. อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (photosynthetic rate: A) และอัตราการเปิดปิดปากใบ (stomatal conductance: g_s) วัดด้วยเครื่อง LCI Portable Photosynthesis System

4. ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content: RWC) นำชิ้นส่วนใบยาวประมาณ 2 ซม. มาชั่งน้ำหนักสด (fresh weight: FW) หลังจากนั้นนำชิ้นส่วนใบไปแช่น้ำ deionized water พร้อมกับวางให้ใบได้รับแสงจากหลอดฟลูออเรสเซนต์เป็นเวลา 4 ชั่วโมง และชั่งน้ำหนักเพื่อหาน้ำหนักเต่ง (turgid weight: TW) แล้วนำไปอบที่อุณหภูมิ 70°C เป็นเวลา 72 ชั่วโมง จากนั้นจึงนำมาชั่งน้ำหนักแห้ง (dry weight: DW) นำค่าทั้งสามมาใช้ในการคำนวณหาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ตามสมการดังต่อไปนี้

$$\%RWC = ((FW-DW)/(TW-DW)) \times 100$$

6. ค่า SPAD วัดด้วยเครื่อง Chlorophyll Meter SPAD-502Plus มีหน่วยเป็น SPAD unit

7. การวิเคราะห์ผลทางสถิติ วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test ด้วยโปรแกรม SPSS Statistics เวอร์ชัน 17.0

ผลและวิจารณ์

1. การเจริญเติบโต

จากการศึกษาผลกระทบของความร้อนที่มีต่อน้ำหนักสด น้ำหนักแห้ง รวมไปถึงความยาวส่วนที่อยู่เหนือดิน และรากของข้าวขาวดอกมะลิ 105 ในระยะต้นกล้า โดยแบ่งเป็นช่วงที่ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วันรวม 15 วันพบว่าความร้อน 40/35°C ซึ่งเป็นความร้อนที่สูงที่สุดในการทดลองส่งผลให้มีแนวโน้มการเจริญเติบโตที่มากกว่าความร้อนอื่น ๆ (รูปที่ 1 ก-ค) สังเกตได้จากวันเดียวกัน ข้าวที่ได้รับความร้อน 40/35°C มีค่าสูงกว่าชุดควบคุมและชุดที่ได้รับความร้อน 35/30°C ซึ่งทั้งสองชุดนี้มีแนวโน้มเป็นไปในทิศทางเดียวกัน โดยเฉพาะน้ำหนักแห้งรากและความยาวรากในวันที่ 5 ที่มีค่ามากกว่าที่อุณหภูมิ 35/30°C อย่างมีนัยสำคัญ เป็น 2.55 และ 1.66 เท่าตามลำดับ

2. การตอบสนองทางสรีรวิทยา

จากการศึกษาผลกระทบของความร้อนที่มีต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงพบว่าการให้ความร้อนที่ระดับ 40/35°C ในช่วง 3-5 วัน มีผลทำให้ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับชุดควบคุม ในขณะที่ความร้อนที่ระดับ 35/30°C ไม่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของค่าการสังเคราะห์ด้วยแสงมากนักเมื่อเทียบกับชุดควบคุม (รูปที่ 2 ก) โดยเมื่อพิจารณาต้นข้าวในวันที่ 3 และวันที่ 5 ของการทดลอง ชุดทดลองที่อุณหภูมิ 40/35°C มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงที่สุดอยู่ที่ 5.20 และ 3.24 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ตามลำดับ สูงกว่าชุดทดลองอื่นๆ อย่างมีนัยสำคัญ และมีค่าต่ำลงในช่วงที่เข้าสู่สภาวะฟื้นฟู โดยต่ำที่สุดในวันที่ 6 ของการทดลองอยู่ที่ 0.56 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ และต่ำกว่าชุดการทดลองอื่นอย่างมีนัยสำคัญ

ด้านผลต่อค่าชักนำการเปิดปากใบพบว่าชุดที่ได้รับความร้อน 40/35°C เป็นเวลา 1-5 วันมีค่าชักนำการเปิดปากใบเพิ่มขึ้นเมื่อเทียบกับชุดควบคุม ต่างกับข้าวที่ได้รับความร้อน 35/30°C ที่มีค่าใกล้เคียงกับชุดควบคุมและไม่ต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (รูปที่ 2 ข) เมื่อพิจารณาในวันที่ 1, 3 และ 5 จะเห็นว่าชุดทดลองที่อุณหภูมิ 40/35°C มีค่าชักนำการเปิดปากใบสูงที่สุดอยู่ที่ 0.07, 0.09 และ 0.07 ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ตามลำดับโดยเฉพาะวันที่ 3 ที่มีค่าสูงกว่าชุดอื่น ๆ อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

จากการศึกษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์และค่า SPAD ซึ่งเป็นค่าผันแปรกับปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ พบความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ ($p = 0.140$; รูปที่ 3 ก) และค่าความ SPAD ($p = 0.023$; รูปที่ 3 ข) เมื่อต้นข้าวอายุเท่ากันพบว่าไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญในทุกชุดการทดลอง

จากภาพรวมจะเห็นว่าความเครียดจากความร้อนในระดับ 40/35°C ซึ่งเป็นระดับที่สูงที่สุดมีแนวโน้มการเจริญเติบโตที่มากกว่าชุดที่ให้ความร้อน 35/30°C ที่มีแนวโน้มเดียวกับชุดควบคุม อาจจะเป็นเนื่องมาจากการทำงานของกลไกในข้าวที่เร่งการเจริญเติบโตเพื่อหลีกเลี่ยงความร้อน สอดคล้องกับค่า

อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและค่าดัชนีการเปิดปากที่พบการทำงานมากกว่าชุดการทดลองอื่นอย่างมีนัยสำคัญในช่วงที่ได้รับความเครียดร้อน เพื่อรองรับการสร้างอาหารให้กับพืชในการเจริญเติบโต อย่างไรก็ตามสองค่าดังกล่าวมีแนวโน้มลดลงอย่างชัดเจนในช่วงฟื้นฟู แสดงให้เห็นถึงประสิทธิภาพในการทำงานที่ลดลงอย่างมาก เป็นไปได้ว่าพืชสูญเสียพลังงานไปมากในช่วงที่ได้รับอุณหภูมิสูง อีกทั้งยังได้รับความเครียดที่มากและนานเกินไปสภาพภายในเซลล์จะไม่เหมาะสมกับการทำงานของโปรตีนซึ่งเป็นส่วนประกอบสำคัญในเซลล์ที่มีความอ่อนไหวต่ออุณหภูมิและค่า pH มาก (Yamori et al., 2014) สำหรับกลไกการเปิดปากใบที่เพิ่มขึ้นระหว่างที่ได้รับความร้อนก็สามารถพบได้ในพืชบางชนิดที่จะใช้รักษาสภาพอุณหภูมิภายในเซลล์ (Hall et al. 1976) Rizhsky และคณะ (2002) พบการเพิ่มขึ้นของค่าดัชนีการเปิดปากใบอย่างมีนัยสำคัญในต้นยาสูบที่ได้รับความร้อน 44°C เพื่อที่จะต้องการให้อุณหภูมิเย็นลงโดยการระบายความร้อนออกจากเซลล์ ในทางกลับกันค่า SPAD และปริมาณน้ำสัมพัทธ์ไม่ได้รับผลกระทบจากความเครียดดังกล่าว

สรุป

ความเครียดจากความร้อนส่งผลต่อต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและค่าดัชนีการเปิดปากใบเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติและเป็นไปในทิศทางเดียวกันสำหรับชุดที่ได้รับความร้อน 40/35°C ในช่วงที่ได้รับความร้อนและลดลงอย่างชัดเจนในช่วงฟื้นฟูเมื่อนำข้าวมาอยู่ในสภาวะปกติ อย่างไรก็ตามความเครียดร้อนไม่ได้ส่งผลกระทบต่อค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์และค่า SPAD ของใบ

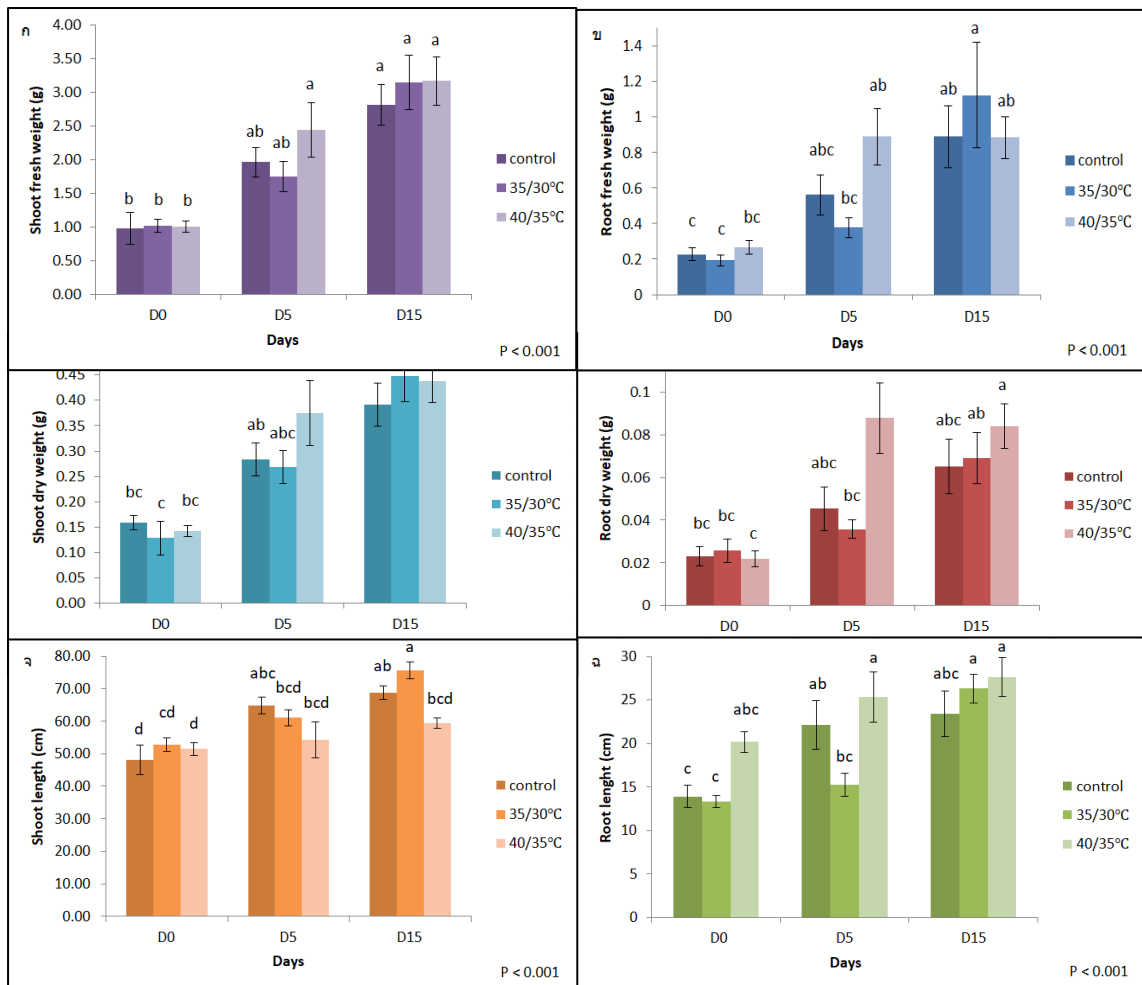
คำขอบคุณ

ขอขอบคุณทุนวิจัยจากทุนเรียนดีวิทยาศาสตร์แห่งประเทศไทย ตลอดจนผู้ช่วยวิจัยทุกท่านที่สนับสนุนให้งานวิจัยสำเร็จลุล่วงไปด้วยดี

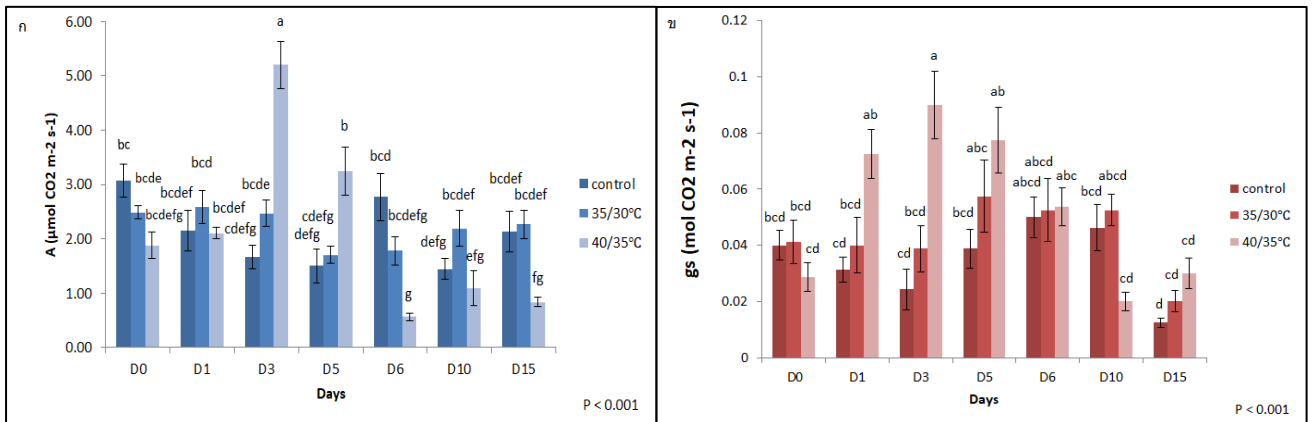
เอกสารอ้างอิง

- ศิริพร ศรีภิญโญวนิชย์ และ รัฐธิภา ธนารักษ์. (2559). ผลของภาวะเครียดจากอุณหภูมิสูงที่มีต่อการเจริญเติบโตและการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของข้าวและหญ้าข้าวนกในระยะต้นกล้า. *วารสาร การเกษตรราชภัฏ*. 15(1), 54-66.
- Ceccarelli, S., Grando, S., Maatougui, M., Michael, M., Slash, M., Haghparast, R. and Labdi, M. (2010). Plant breeding and climate changes. *The Journal of Agricultural Science*, 148(6), 627-637.
- El-Esawi, M. A. and Alayafi, A. A. (2019). Overexpression of rice Rab7 gene improves drought and heat tolerance and increases grain yield in rice (*Oryza sativa* L.). *Genes*, 10(1), 56.

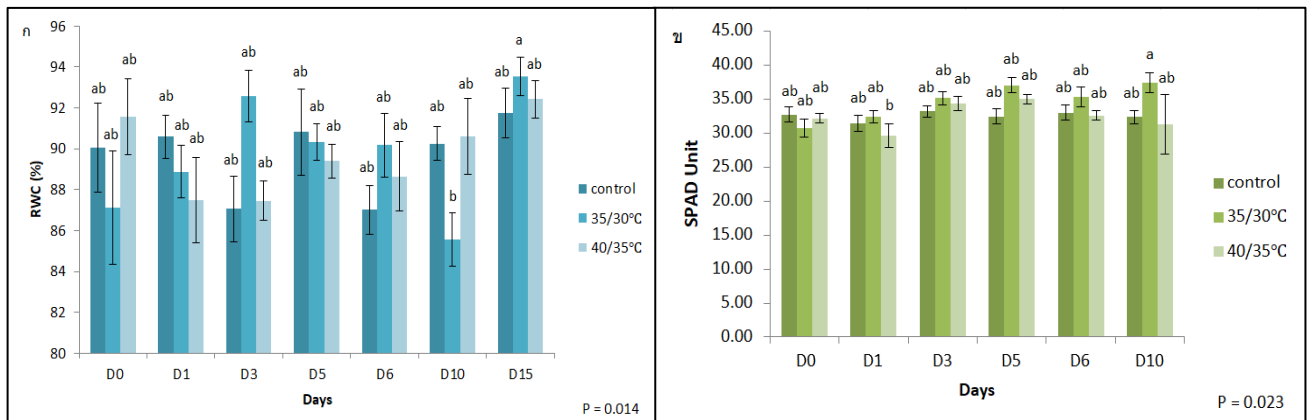
- Hall, A. E., Schulze, E. D. and Lange, O. L. (1976). Current perspectives of steady state stomatal responses to environment. In: Lange, O. L., Kappen, L. and Schulze, E.-D. (eds) *Water and Plant Life*. Springer, pp. 169-188.
- Lanceras, J. C., Huang, Z. L., Naivikul, O., Vanavichit, A., Ruanjaichon, V. and Tragoonrung, S. (2000). Mapping of genes for cooking and eating qualities in Thai jasmine rice (KDM 105). *DNA research*, 7(2), 93-101.
- Rizhsky, L., Liang, H. and Mittler, R. (2002). The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant physiology*, 130(3), 1143-1151.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., and Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and experimental botany*, 61(3), 199-223.
- Wang, Y., Jiang, J., Zhao, X., Liu, G., Yang, C., & Zhan, L. (2006). A novel LEA gene from *Tamarix androssowii* confers drought tolerance in transgenic tobacco. *Plant Sci.* 171(6), 655-662.
- Yamori, W., Hikosaka, K. & Way, D. A. (2014). Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis research*, 119(1-2), 101-117.
- Zafar, S. A., Hameed, A., Nawaz, M. A., Wei, M. A., Noor, M. A., & Hussain, M. (2018). Mechanisms and molecular approaches for heat tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) under climate change scenario. *Journal of Integrative Agriculture*, 17(4), 726-738.



รูปที่ 1 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. น้ำหนักสดส่วนเหนือดิน ข. น้ำหนักสดราก ค. น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดิน ง. น้ำหนักแห้งราก จ. ความยาวส่วนเหนือดิน และ ฉ. ความยาวรากของต้นข้าวขาวดอกมะลิ 105 เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means \pm SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test



รูปที่ 2 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและ ข. ค่าดัชนีการเปิดปากใบของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means \pm SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test



รูปที่ 3 ผลของความร้อน 3 ระดับได้แก่ 30/25°C (ชุดควบคุม), 35/30°C และ 40/35°C ที่มีต่อ ก. ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ข. ค่า SPAD ของต้นกล้าข้าวขาวดอกมะลิ 105 ส่วนเหนือดิน เป็นเวลา 15 วัน (ให้ความร้อน 5 วันและช่วงฟื้นตัว 10 วัน) (means \pm SE; ตัวอักษรที่ต่างกันบนแท่งกราฟแสดงถึงความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ) วิเคราะห์ด้วยวิธี one-way ANOVA ที่ระดับความเชื่อมั่น 95% และวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี Tukey's test

ประวัติผู้เขียน

ชื่อ สกุล นางสาวพิมพ์กานต์ บุญยรัตน์

รหัสประจำตัวนักศึกษา 6110220022

วุฒิการศึกษา

วุฒิ

ชื่อสถาบัน

ปีที่สำเร็จการศึกษา

วิทยาศาสตร์บัณฑิต
(ชีววิทยา)

มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์

2561

ทุนการศึกษา

โครงการพัฒนากำลังคนด้านวิทยาศาสตร์ (ทุนเรียนดีวิทยาศาสตร์แห่งประเทศไทย)

การตีพิมพ์เผยแพร่ผลงาน

พิมพ์กานต์ บุญยรัตน์, เสาวภา ต้วงปาน และ กฤติกา แก้วจ้านง (2563) ผลของความร้อนต่อการเจริญเติบโตและสรีรวิทยาของข้าว (*Oryza sativa* L.). Proceedings การประชุมวิชาการบัณฑิตศึกษาระดับชาติ ครั้งที่ 10 เรื่อง “การยกระดับคุณภาพการศึกษาและพัฒนามนุษย์ในศตวรรษที่ 21” 25-26 มิถุนายน 2563. บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยศิลปากร. หน้า S185-S192.