



ความเครียดของพืชและการบรรเทาความเครียด

ยงยุทธ โอสถสภา¹

บทคัดย่อ

สภาพแวดล้อมของพืชอันประกอบด้วย สิ่งไม่มีชีวิตและสิ่งที่มีชีวิต เป็นปัจจัยสำคัญต่อการเจริญเติบโตของพืช เมื่อพืชอยู่ในสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม พืชจึงเจริญเติบโตได้ดี สภาพแวดล้อมตามธรรมชาติ เช่น อุณหภูมิ แสง ดิน น้ำ โรคและแมลง มีความแปรปรวนอยู่เสมอ และเมื่อสภาพแวดล้อมเริ่มไม่เหมาะสม พืชจะสร้างอนุมูลอิสระพวกออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (ROS) ปริมาณน้อย ใช้เป็นโมเลกุลสัญญาณเพื่อให้เซลล์ ตรวจจับและพืชทั้งต้นรับรู้ แล้วปรับระบบภายในเซลล์และต้นพืชให้เข้ากับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง ถ้าสภาพไม่เหมาะสมมาก เซลล์พืชจะสร้าง ROS มาก และสะสมไว้ในเซลล์มากด้วย ทั้งนี้เพราะระบบต้านออกซิเดชันไม่มีประสิทธิภาพเพียงพอที่จะควบคุมให้เกิดสมดุล กระบวนการทางสรีระของพืชจึงได้รับความเสียหายทันทีทันใด เรียกผลกระทบเชิงลบจากการสะสม ROS ว่า ความเครียดของพืชจากออกซิเดชัน พืชที่มีความเครียดจากสิ่งแวดล้อมหลายแบบ ต่างก็มีการสร้าง ROS มากคล้ายกัน เมื่อมี ROS ในเซลล์มาก จะทำลายสารอินทรีย์ที่สำคัญในเซลล์ เช่น ลิพิดในเยื่อ โปรตีนและดีเอ็นเอ เซลล์จึงเป็นอันตราย

แต่ถ้าเซลล์มีระบบต้านออกซิเดชันที่ดี สามารถควบคุมให้ ROS อยู่ในระดับต่ำและสมดุล พืชก็ปรับตัวเข้ากับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงและเจริญเติบโตได้

ระบบต้านออกซิเดชันของพืชมี 2 ส่วน คือ (1) สารต้านออกซิเดชัน เช่น กลูตาไทโอน แอสคอร์เบตหรือวิตามินซี โทโคฟีรอล และแคโรทีนอยด์ เป็นสารที่ช่วยทำลาย ROS และ (2) เอนไซม์ทำลาย ROS ให้เป็นน้ำ

ธาตุอาหารมีบทบาทสำคัญในการควบคุม ROS ในพืช เนื่องจาก (1) พืชจะมีโครงสร้างของคลอโรพลาสต์สำหรับสังเคราะห์สารต้านออกซิเดชัน และเอนไซม์ทำลาย ROS เมื่อพืชได้รับธาตุอาหารครบทุกธาตุ และธาตุอาหารเพียงพอและสมดุลกัน (2) สารต้านออกซิเดชันบางชนิด เช่น กลูตาไทโอน มีกำมะถันเป็นองค์ประกอบ (3) เอนไซม์ที่ทำลาย ROS มีไนโตรเจนและกำมะถันเป็นองค์ประกอบ และ (4) เหล็ก ทองแดง แมงกานีส และสังกะสีเป็นโคแฟกเตอร์ของเอนไซม์ที่ทำลาย ROS ดังนั้น การจัดการธาตุอาหารในดินอย่างเหมาะสม เป็นวิธีการหนึ่งที่จะช่วยให้พืชทนต่อความเครียดจากสภาพแวดล้อมได้ดีขึ้น

คำสำคัญ : สิ่งแวดล้อม ความเครียด อนุมูลอิสระ สารต้านออกซิเดชัน ROS และ SOD

¹ รองศาสตราจารย์ ดร., ภาควิชาปฐพีวิทยา คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน



1. คำนำ

“ความเครียด” เป็นศัพท์ทางฟิสิกส์ที่นำมาใช้ในทางชีววิทยา และ “ความเครียดของพืช” มีความสัมพันธ์กับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม

1.1 ความเครียดคืออะไร?

เนื่องจากชื่อของบทความนี้คือ “ความเครียดของพืชและการบรรเทาความเครียด” จึงควรอธิบายก่อนว่าความเครียดของพืชคืออะไร? และ “ความเครียด” คำนี้มีที่มาและมีความหมายทางวิชาการอย่างไร?

เมื่อ พ.ศ. 2512 Jacob Levitt อธิบายไว้ในหนังสือ “Introduction to Plant Physiology บทที่ 22 Stress resistance” ว่าการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืชขึ้นอยู่กับกระบวนการทางสรีระ (physiological processes) เช่น การสังเคราะห์แสงและการหายใจ อันเป็นกระบวนการภายใน แต่ปัจจัยภายนอกคือสิ่งแวดล้อมควบคุมกระบวนการทางสรีระ จึงควบคุมการเจริญเติบโตและพัฒนาของพืช ดังนั้นอุณหภูมิ ความชื้น แสง ธาตุอาหารและอากาศ จึงมีอิทธิพลในด้านส่งเสริมหรือยับยั้งการเจริญเติบโตของพืช อย่างไรก็ตาม แรงจากสิ่งแวดล้อมหรือ “stress” ทำให้พืชมีภาวะ “strain” ซึ่งอาจส่งผลให้พืชเสียหายหรือตายก็ได้ (Levitt, 1969)

ในทางฟิสิกส์ แรงที่กระทำต่อวัตถุจะมีแรงต้านจากวัตถุซึ่งรวมเรียกว่า “stress” ใช้หน่วยแรงต่อพื้นที่ หรือหน่วยความดัน (pressure) เมื่อมี “stress” กระทำต่อวัตถุ ผลก็คือวัตถุมีภาวะ “strain” ที่เห็นได้ เช่น เชือกที่ถูกดึงอาจยาวขึ้น กระบองที่ถูกทุบมีรูปร่างเปลี่ยนไป “strain” ของวัตถุมี 2 แบบ คือ แบบแรกยืดหยุ่น (elastic) และคืนรูปเดิมได้ (reversible) กับแบบที่ 2 คืนรูปไม่ได้ (irreversible)

ในทางสรีระวิทยาของพืช “stress” มีความหมายดังนี้ คือ (1) แรงที่อาจก่อให้เกิดอันตราย (potentially injurious force) หรือ (2) ปัจจัยภายนอก ซึ่งกระทำทำให้พืชเป็นอันตราย “stress” อาจทำให้พืชมีภาวะ “strain” ได้ 2 แบบคือ พืชคืนสู่สภาพเดิมได้ (reversible strain) โดยไม่ได้รับอันตรายใดๆ หรือพืชฟื้นคืนสภาพเดิมไม่ได้ (irreversible strain) เช่น พืชเป็นอันตรายหรือตาย โดยธรรมชาติ พืชทุกต้นอยู่ภายใต้ “stress” จากสภาพแวดล้อม (environmental stresses) ตลอดเวลา หากพืชปรับตัวได้จนสามารถทนทานต่อสภาพแวดล้อมดังกล่าว (resistance adaptation) ก็อยู่รอด แต่พืชที่ปรับตัวไม่ได้จะตายไป โดยปกติเมื่อ stress จากสิ่งแวดล้อมกระทำต่อพืช พืชจะเกิดภาวะ “strain” อย่างแน่นอน แต่พืชที่ทนทานจะมี “strain” แบบคืนรูปเดิมได้ (reversible strain) เสมอ ในการวัดผลของ stress ที่เกิดกับพืชนั้น แต่เดิมวัดทางอ้อมโดยวัดข้อมูลที่สัมพันธ์กับการเจริญเติบโตของพืช เช่น การรอดชีวิต ผลผลิต และมวลชีวภาพ ต่อมาวัดผลกระทบต่อกระบวนการใช้ประโยชน์อาหารระดับปฐมภูมิ (primary assimilation process) เช่น การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์แสง และการดูดธาตุอาหาร (Levitt, 1980; Taiz and Zeiger, 1998) ปัจจุบันการประเมินตัวชี้วัดผลกระทบจาก stress ใช้วิธีการด้านชีววิทยาโมเลกุล (Sewelam et al., 2016)

ที่กล่าวมาข้างต้น มีศัพท์บัญญัติทางวิทยาศาสตร์ 2 คำที่ราชบัณฑิตยสถานบัญญัติไว้คือ stress = ความเค้น และ strain = ความเครียด (ราชบัณฑิตยสถาน, 2546)

หากสังเกตการใช้ศัพท์นี้ในเอกสารทางวิชาการด้านการผลิตพืชและสาขาใกล้เคียงจะแตกต่างจากศัพท์บัญญัติของราชบัณฑิตยสถาน



โดยเฉพาะอย่างยิ่ง คำ “stress” ซึ่งนิยมแปลว่า “ความเครียด” และใช้กันอย่างกว้างขวาง ยกตัวอย่าง เช่น

abiotic stress = ความเครียดจากสิ่งไม่มีชีวิต

biotic stress = ความเครียดจากสิ่งมีชีวิต

plant stress physiology = สรีรวิทยาของพืชภายใต้สภาวะเครียด

การที่นักวิชาการด้านพืชนิยมใช้คำว่า “ความเครียด” อาจเนื่องจากความคุ้นเคยกับนิยามของ “ความเครียดของคน” ซึ่งกรมสุขภาพจิตอธิบายว่าหมายถึง “ภาวะของอารมณ์หรือความรู้สึกที่เกิดขึ้น เมื่อเผชิญกับปัญหาต่างๆ ที่ทำให้รู้สึกไม่สบายใจ คับข้องใจ หรือถูกบีบคั้น กดดันจนทำให้เกิดความรู้สึกทุกข์ใจ สับสน โกรธหรือเสียใจ” โดยอนุมานว่า พืชที่อยู่ในสภาพร่อนจืด หนาวจัด หรือขาดน้ำ ซึ่งไม่ใช่สภาพที่ดี พืชก็ต้อง “มีความเครียด” เหมือนกัน ในขณะที่จึงถือว่า (1) stress = ความเครียด และ (2) ความเครียดนั้นเป็นความผิดปกติในพืช เช่น สภาวะเครียดของพืช (plant stress) (ไม่นิยมใช้คำ strain) การใช้คำ “ความเครียด” ลักษณะนี้เป็นที่รับรู้และนิยมในหมู่นักวิชาการแล้ว แต่ผู้สนใจเรื่องนี้ต้องจำหลักการสำคัญว่า เพราะปัจจัยภายนอกหรือสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม “เค้น” ทำให้พืชมี “ความเครียด”

1.2 สิ่งแวดล้อม

สิ่งแวดล้อม (environment) คือ สิ่งต่างๆ ทั้งทางธรรมชาติและทางสังคมที่อยู่รอบๆ ตัวเรา ส่วนสภาพแวดล้อมหรือสภาวะแวดล้อม (environmental condition) หมายถึงลักษณะในตัวเอง หรือความเป็นเองตามธรรมชาติของสิ่งแวดล้อม

ในระบบนิเวศมีสิ่งแวดล้อมที่สำคัญต่อการดำรงชีวิตของพืช 2 อย่าง คือ สิ่งไม่มีชีวิต เช่น อุณหภูมิ แสง ดิน และน้ำ กับสิ่งที่มีชีวิต เช่น พืชด้วยกัน สัตว์ และจุลินทรีย์ เมื่อพืชเจริญเติบโตอยู่ในสภาพแวดล้อมหรือสภาวะแวดล้อมอันเหมาะสม กระบวนการทางสรีระของพืชทุกด้านจะดำเนินไปอย่างมีประสิทธิภาพ การเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินและรากก็เป็นไปตามปกติ แต่ถ้าสิ่งแวดล้อมอย่างหนึ่งหรือหลายอย่างเปลี่ยนแปลงไปจนมีสภาพไม่เหมาะสมถึงระดับหนึ่ง แล้วส่งผลกระทบต่อกระบวนการทางสรีระของพืชอย่างใดอย่างหนึ่งได้รับความเสียหายทันทีทันใด เราเรียกผลกระทบเชิงลบที่พืชได้รับนี้ว่า “ความเครียดของพืช (plant stress)”

อันที่จริงสภาพแวดล้อมของพืชที่ปลูกในเรือนกระจกโดยทั่วไป มิได้เอื้อต่อการเจริญเติบโตสูงสุดตลอดเวลา แต่มักเผชิญกับสภาพที่ไม่เหมาะสมในช่วงเวลาใดเวลาหนึ่ง ซึ่งส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตอยู่เรื่อยๆ อย่างไรก็ตาม เรื่องในอนาคตที่น่าวิตกกังวลคือสภาพแวดล้อมบางด้านของโลกจะมีปัญหามากขึ้น ทั้งนี้เนื่องจากมีข้อมูลที่บ่งชี้ว่าโลกมีการเปลี่ยนแปลงด้านภูมิอากาศ (climate change) อย่างต่อเนื่องซึ่งนำไปสู่สภาวะโลกร้อน (global warming) กล่าวคือในรอบ 100 ปีที่ผ่านมา อุณหภูมิของโลกมีแนวโน้มเพิ่มขึ้นเฉลี่ย 0.07 องศาเซลเซียสต่อทศวรรษ ส่วนอุณหภูมิของประเทศไทยเพิ่มขึ้นเฉลี่ย 0.026 องศาเซลเซียสต่อทศวรรษ คาดว่าอีก 90 ปีข้างหน้า อุณหภูมิสูงสุดเฉลี่ยของประเทศไทยจะสูงขึ้นกว่าปัจจุบันประมาณ 3-4 องศาเซลเซียส และอุณหภูมิเฉลี่ยต่ำสุดที่มีแนวโน้มจะสูงขึ้นเช่นเดียวกัน (จิราภา, 2558) ผลกระทบของสภาวะโลกร้อนต่อพืช นอกจากจะเกี่ยวข้องกับระดับ



อุณหภูมิของอากาศที่สูงขึ้นแล้ว ยังทำให้อุณหภูมิของดินสูงขึ้น ซึ่งส่งผลให้มีการสูญเสียน้ำจากดิน และพืชมากขึ้น ในสภาพดังกล่าวพืชจึงมีภาวะความเครียดจากความร้อน (heat stress) และความเครียดจากน้ำ (water stress) ด้วย (เอ็จ, 2554)

วิทยาการด้านสรีรวิทยาของพืชภายใต้สภาวะเครียด (plant stress physiology) กล่าวถึงปัจจัยแวดล้อมทั้งที่มีชีวิตและไม่มีชีวิตที่ทำให้พืชเครียดและผลกระทบของสภาวะเครียดนั้นต่อกระบวนการทางสรีระของพืชในด้านต่างๆ (นวรรตน์, 2558; Levitt, 1980; Shabala, 2012) ซึ่งมีรายละเอียดมากและควรมีการทำความเข้าใจอย่างถ่องแท้ แต่ประเด็นเรื่องอนุมูลอิสระ (free radical) กับความเครียดของพืช กำลังได้รับความสนใจมากขึ้นตามลำดับ บทความนี้จะขอเน้นเรื่องดังกล่าว โดยเริ่มจากการอธิบายปัจจัยพื้นฐานสำหรับการเจริญเติบโตของพืช ผลกระทบของการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมต่อพืช โดยเน้นการเกิดอนุมูลอิสระในเซลล์ เมื่อพืชกระทบกับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม อันเป็นสาเหตุที่แท้จริงซึ่งทำให้พืชมีความเครียด และบทบาทของธาตุอาหารในการควบคุมหรือทำลายอนุมูลอิสระเพื่อบรรเทาความเครียดของพืช

2. ปัจจัยพื้นฐาน สำหรับการเจริญเติบโตของพืช

การเจริญเติบโตและให้ผลผลิตของพืช นอกจากจะเกี่ยวข้องกับพันธุกรรมแล้วยังขึ้นอยู่กับสิ่งแวดล้อม 2 ส่วน คือ ส่วนแรกเป็นปัจจัยที่ต้องมีอย่างเหมาะสม และส่วนที่สองคือปัจจัยที่ต้องไม่มีหรือมีน้อยที่สุด หากปัจจัยด้านสภาพแวดล้อมอย่างใดอย่างหนึ่งไม่สอดคล้องกับความต้องการของพืช จะทำให้ “พืชมีความเครียด”

2.1 ปัจจัยที่ต้องมีอย่างเหมาะสม

ปัจจัยที่ต้องมีอย่างเหมาะสมสำหรับพืชมี 4 อย่าง คือ แสง อุณหภูมิ อากาศ และดิน (คณาจารย์ภาควิชาปฐพีวิทยา, 2548; Ramirez-Rodriguez et al., 2005)

1) แสง พืชต้องการแสงที่เหมาะสมทั้งด้านความเข้มและความยาวคลื่นเพื่อเป็นแหล่งพลังงานในการสังเคราะห์แสงและส่งเสริมการเจริญเติบโต ในด้านสัญญาณลักษณะ พืชสามารถดูดกลืนแสงได้มากเป็นพิเศษที่ 2 ช่วงความยาวคลื่น คือ แสงช่วงความยาวคลื่นระหว่าง 400-500 นาโนเมตร ซึ่งประกอบด้วยแสงสีม่วง สีน้ำเงิน และสีเขียว กับแสงสีแดงที่มีความยาวช่วงคลื่นระหว่าง 600-800 นาโนเมตร โดยแสงสีแดงเป็นแสงที่พืชสามารถดูดกลืนไว้ได้มากที่สุด

2) อุณหภูมิ พืชต้องการอุณหภูมิระหว่าง 15-35 องศาเซลเซียส เพื่อให้เอนไซม์ทำงานอย่างมีประสิทธิภาพ และกระบวนการต่างๆ ที่จำเป็นสำหรับการเจริญเติบโตดำเนินไปอย่างรวดเร็ว

3) อากาศ มีออกซิเจนสำหรับการหายใจ และคาร์บอนไดออกไซด์สำหรับการสังเคราะห์แสงของพืช

4) ดิน เป็นที่ยึดเหนี่ยวของรากและทรงลำต้นอย่างมั่นคง ชูกิ่งใบในอากาศ เพื่อให้ใบสังเคราะห์แสง ดินเป็นแหล่งธาตุอาหาร น้ำ และออกซิเจนสำหรับรากใช้ประโยชน์

(1) ธาตุอาหาร พืชต้องการธาตุอาหารต่างๆ รวม 17 ธาตุ คือ จากอากาศและน้ำ 3 ธาตุ (คาร์บอน ไฮโดรเจน และออกซิเจน) จากดิน 14 ธาตุ แบ่งเป็นธาตุอาหารหลัก 3 ธาตุ (ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม) ธาตุอาหารรอง 3 ธาตุ (แคลเซียม แมกนีเซียม และกำมะถัน) และจุลธาตุหรือธาตุอาหารเสริม 8 ธาตุ (เหล็ก ทองแดง แมงกานีส สังกะสี โบรอน โมลิบดีนัม คลอรีน



และนิกเกิล) สภาพกรดต่างของดินมีอิทธิพลต่อความเป็นประโยชน์ของธาตุอาหารในดิน

(2) **น้ำ** พืชต้องการน้ำ เพื่อทำให้เซลล์เต่ง น้ำเป็นตัวกลางในการลำเลียงธาตุอาหารทั้งในดินและในระบบท่อลำเลียงของพืช รวมทั้งมีบทบาทสำคัญในกระบวนการต่างๆ ในเซลล์

(3) **ออกซิเจน** รากพืชต้องการออกซิเจนสำหรับการหายใจ เพื่อเปลี่ยนพลังงานในโมเลกุลของน้ำตาลมาเป็นพลังงานในโมเลกุลของอะดีโนซีนไตรฟอสเฟต (ATP) แล้วโมเลกุล ATP ก็ปลดปล่อยพลังงานให้กระบวนการสังเคราะห์สารอินทรีย์ต่างๆ รวมทั้งกลไกการดูดธาตุอาหารของรากพืช หากดินขาดออกซิเจนเนื่องจากน้ำขังหรือการถ่ายเทอากาศของดินแล้ว จะทำให้พืชขาดไม่เจริญเติบโต

2.2 ปัจจัยที่ต้องไม่มี

ปัจจัยส่วนนี้มีผลด้านลบเพราะทำให้การเจริญเติบโตและผลผลิตพืชลดลง ได้แก่ (1) โรคพืช (2) แมลงและสัตว์อื่นๆ ที่เป็นศัตรูพืช (3) วัชพืช และ (4) สารพิษ จึงต้องจัดการให้มันน้อยที่สุด

3. พืชเครียด

เพราะสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม

เมื่อพืชได้รับปัจจัยต่างๆ ในช่วงที่เหมาะสม (optimum range) และไม่เผชิญกับปัจจัยอันไม่พึงประสงค์ ย่อมมีกระบวนการทางสรีระทุกด้านในลักษณะสมดุล จึงมีการเจริญเติบโตตามลำดับด้วยอัตราปกติ เรียกว่าพืชอยู่ในภาวะธำรงดุล (homeostasis) ซึ่งหมายความว่าพืชสามารถรักษาสภาวะปกติภายในเซลล์ให้คงที่ ไม่เปลี่ยนแปลงตามสภาพแวดล้อมในช่วงดังกล่าว แต่เมื่อใดก็ตามที่สภาพแวดล้อมด้านใดด้านหนึ่งเปลี่ยน

แปลงไปมากจนไม่เหมาะสม ย่อมส่งผลกระทบต่อภาวะธำรงดุลของพืช หากผลกระทบจากการเปลี่ยนแปลงสิ่งแวดล้อมดังกล่าวทำให้กระบวนการทางสรีระได้รับผลกระทบเชิงลบอย่างฉับพลันเมื่อเทียบกับภาวะปกติ เรียกว่าพืชมีภาวะเครียด (plant stress) ยกตัวอย่างเช่น เราจะทราบว่าพืชมีความเครียดจากความร้อน เพราะเมื่อวัดอัตราการสังเคราะห์แสงของพืชที่อยู่ในอุณหภูมิสูงพบว่ามียัตราต่ำกว่า เมื่อเปรียบเทียบกับพืชที่อยู่ในอุณหภูมิปกติ (Vince and Zoltan, 2011)

จึงกล่าวได้ว่า “ความเครียดของพืช” หมายถึงสภาพของพืชที่ได้รับผลกระทบเชิงลบจากปัจจัยภายนอก ผลกระทบเชิงลบดังกล่าวเริ่มทำให้กระบวนการต่างๆ ในพืชเสียหาย การเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินและราก ตลอดจนการสืบพันธุ์ลดลง ความเครียดของพืชจึงแบ่งเป็น 2 แบบ คือ (1) ความเครียดจากปัจจัยที่ไม่มีชีวิต (abiotic factors) เช่น แสงและอุณหภูมิ และ (2) ความเครียดจากปัจจัยที่มีชีวิต (biotic factors) เช่น โรคและแมลงศัตรูพืช ตัวอย่างความเครียดของพืชซึ่งเกิดจากปัจจัยที่ไม่มีชีวิต แสดงไว้ในตารางที่ 1

เนื่องจากสภาพแวดล้อมของพืชมิได้คงที่หรืออยู่ในสภาพเหมาะสมตลอดเวลา ยกตัวอย่างเช่น ในบางช่วงเวลาของวัน อุณหภูมิอาจจะสูงและความชื้นในดินอาจจะต่ำเกินไป หรือในบางช่วงเวลาของเดือน หรือบางช่วงอายุของพืชอาจถูกรบกวนจากศัตรูพืช ดังนั้นพืชจึงมิได้มีความเครียดตลอดเวลา แต่จะเกิดความเครียดจากผลกระทบของสิ่งแวดล้อมเป็นบางช่วง และพืชจะดำรงชีวิตได้ตามปกติ เมื่อสามารถบริหารจัดการความเครียดได้อย่างเหมาะสมเท่านั้น



ตารางที่ 1 ตัวอย่างความเครียดของพืชซึ่งเกิดจากปัจจัยที่ไม่มีชีวิต

ความเครียดของพืช	สาเหตุ
ความเครียดจากความร้อน	อุณหภูมิของอากาศสูงเกินไป จนมีผลลบต่อกระบวนการในเซลล์
ความเครียดจากความเย็น	อุณหภูมิของอากาศต่ำเกินไป จนมีผลลบต่อกระบวนการในเซลล์
ความเครียดจากการขาดน้ำ	ความชื้นที่เป็นประโยชน์ในดินต่ำ พืชดูดน้ำได้น้อยกว่าปริมาณน้ำที่สูญเสียไปกับการคายน้ำและการระเหยน้ำ
ความเครียดจากความเค็ม	ดินมีเกลือที่ละลายได้มากเกินไป จนเป็นพิษต่อพืช
ความเครียดจากการขาดธาตุอาหาร	ดินมีธาตุอาหารรูปที่เป็นประโยชน์น้อยเกินไป ไม่เพียงพอสำหรับการเจริญเติบโตของพืช
ความเครียดจากสารพิษ	ดิน น้ำ หรืออากาศมีสารพิษมากเกินไป จนเป็นอันตรายต่อพืช

4. ระดับความเครียดของพืช

ดังที่ได้กล่าวในคำนำแล้วว่า เมื่อสภาพแวดล้อมเหมาะสม กระบวนการทางสรีระของพืชทุกด้านจะดำเนินไปอย่างมีประสิทธิภาพ หากสิ่งแวดล้อมอย่างหนึ่งหรือหลายอย่างเปลี่ยนแปลงไปจนมีสภาพไม่เหมาะสม จะส่งผลให้กระบวนการทางสรีระได้รับความเสียหายทันทีทันใด เราเรียกผลกระทบเชิงลบที่พืชได้รับนี้ว่า “ความเครียดของพืช”

อาจแบ่งสภาพความเครียดจากสิ่งแวดล้อมของพืชออกเป็น 3 ระดับ คือ ความเครียดเล็กน้อย ปานกลาง และรุนแรง ซึ่งมีผลต่อการเจริญเติบโตของพืชดังนี้ (Levitt, 1980)

1) พืชมีความเครียดเล็กน้อย เพราะกระบวนการทางสรีระของพืชได้รับความกระทบกระเทือนน้อย ถือเป็นสภาพที่เกิดขึ้นโดยทั่วไปเนื่องจากสภาพแวดล้อมมักแปรปรวนอยู่เสมอ เมื่อสภาพแวดล้อมดังกล่าวกลับคืนสู่สภาพปกติ กระบวนการทางสรีระของพืชส่วนมากสามารถฟื้นตัวและพืชมีการเจริญเติบโตได้ดีเหมือนเดิม

2) พืชมีความเครียดปานกลาง เพราะกระบวนการทางสรีระของพืชได้รับความกระทบกระเทือนระดับหนึ่ง เมื่อสภาพแวดล้อมดังกล่าวกลับคืนสู่สภาพปกติ พืชบางชนิดที่ปรับตัวได้ดี กระบวนการทางสรีระอาจฟื้นตัว และพืชมีการเจริญเติบโตตามปกติ แต่บางพืชฟื้นตัวไม่ได้ การเจริญเติบโตและผลผลิตจึงลดลง

3) พืชมีความเครียดรุนแรง เพราะกระบวนการทางสรีระของพืชได้รับความกระทบกระเทือนมาก เมื่อสภาพแวดล้อมดังกล่าวกลับคืนสู่สภาพปกติ กระบวนการทางสรีระของพืชส่วนมากไม่ฟื้นตัว พืชจึงไม่ผลิดอกออกผล หากมีความเครียดรุนแรงและยืดเยื้อ พืชจะตาย

5. ความแตกต่างของพืชด้านการตอบสนองต่อความเครียด

อาจแบ่งพืชด้านการตอบสนองต่อความเครียดได้เป็น 3 กลุ่ม คือ พืชทนต่อความเครียด พืชหนีความเครียด และพืชไวต่อความเครียด (Vince and Zoltan, 2011)



1) พืชทนต่อความเครียด เป็นพืชที่เจริญเติบโตได้ดีในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมกับพืชโดยทั่วไป เช่น ร้อนจัด หนาวจัด แห้งแล้ง และดินเค็ม พืชกลุ่มนี้มีธรรมชาติของระบบสรีระในเซลล์ที่ทนต่อสภาพแวดล้อมอันรุนแรงได้ จึงสามารถดำรงชีวิตและเจริญเติบโตในสภาพดังกล่าว

2) พืชหนีความเครียด เป็นพืชที่ปรับวงจรชีวิตให้เข้ากับสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม คือ วงจรชีวิตสั้น เมล็ดงอกและเจริญเติบโตจนได้เมล็ดอีกครั้งหนึ่ง เฉพาะช่วงที่สภาพแวดล้อมเอื้ออำนวย ต่อจากนั้นต้นจะตาย ส่วนเมล็ดพักตัวในดินและรอสภาพที่เหมาะสมเพื่องอกในปีต่อไป

3) พืชไวต่อความเครียด พืชเศรษฐกิจต่างๆ ที่ใช้เพาะปลูกจัดอยู่ในกลุ่มนี้ จึงได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงได้ง่าย กล่าวคือ เมื่อสภาพแวดล้อมมีการเปลี่ยนแปลงจนพืชมีความเครียดระดับปานกลาง การเจริญเติบโตและผลผลิตพืชจึงลดลง

6. สาเหตุของความเครียดและหลักการควบคุมความเครียดของพืช

ในปัจจุบัน นักสรีรวิทยาและนักชีววิทยาโมเลกุลมีความรู้ว่า “อนุมูลอิสระ (free radicals)” ที่เกิดขึ้นในเซลล์พืชเมื่อพืชอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม คือสาเหตุสำคัญที่ทำให้พืชมีความเครียดและเข้าใจกลไกการควบคุม “อนุมูลอิสระ” จึงมีวิธีช่วยให้พืชมีการเจริญเติบโตดีขึ้นในสภาพแวดล้อมที่แปรปรวน (Arias *et al.*, 2011) ตอนต่อไปจะทำความรู้จักกับ “อนุมูลอิสระ” ซึ่งเป็นตัวการที่ทำให้พืชเครียด

พืชมีวิวัฒนาการในโลกมาหลายล้านปี บรรพบุรุษของพืชได้ผ่านสภาพแวดล้อมทั้งที่

เหมาะสมและไม่เหมาะสมแก่การเจริญเติบโตมาอย่างยาวนาน จึงพัฒนาโลกที่จะช่วยให้มีชีวิตรอดในสภาพดังกล่าวได้ ซึ่งมี 3 ส่วน คือ (1) ความสามารถรับรู้การเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อม (2) การส่งสัญญาณที่รับรู้มันนั้นไปกระตุ้นระบบการป้องกันตัว และ (3) ระบบป้องกันตัวทำงานเพื่อช่วยบรรเทาผลกระทบด้านลบของสิ่งแวดล้อม ไม่ให้เซลล์เป็นอันตราย (Shapiguzov *et al.*, 2012)

“อนุมูลอิสระ” ที่เกิดขึ้นในเซลล์ไม่มากนัก จะทำหน้าที่ส่งสัญญาณเรื่องการเกิดสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมไปกระตุ้นระบบการป้องกันตัว แต่ถ้ามีย “อนุมูลอิสระ” มากเกินไปจนเซลล์ควบคุมไม่ได้ “พืชจะมีความเครียด” และถ้ามีมากอย่างต่อเนื่อง เซลล์จะเป็นอันตราย (Sharma *et al.*, 2011)

ดังนั้น พืชจึงต้องมีระบบการควบคุมอนุมูลอิสระให้มีปริมาณต่ำ เพียงเพื่อการทำหน้าที่ส่งสัญญาณเตือนภัยจากสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมเท่านั้น ระบบการควบคุมอนุมูลอิสระมีทั้งการใช้เอนไซม์และไม่ใช้เอนไซม์ ดังจะได้อธิบายโดยละเอียดต่อไป

7. อนุมูลอิสระและสารต้านออกซิเดชัน

อนุมูลอิสระ (free radical) และสารต้านออกซิเดชัน (antioxidant) มีสมบัติและความสำคัญดังนี้

7.1 อนุมูลอิสระ

“Free radical หรือ อนุมูลอิสระ” มาจากคำสองคำคือ “free แปลว่าอิสระหรือเสรี” กับ “radical ซึ่งทางเคมีแปลว่าอนุมูล” แต่คำนี้มีความหมายที่แสดงถึงธรรมชาติของสารอยู่ด้วย



เนื่องจาก radical แปลว่าก้าวร้าว หัวรุนแรง ชอบสร้างปัญหา เป็นตัวป่วน ซึ่งตรงกับพฤติกรรมของอนุมูลอิสระที่ก่อปัญหา ทำให้เกิดปฏิกิริยาลูกโซ่ขึ้นในเซลล์ ซึ่งจะได้อธิบายต่อไป

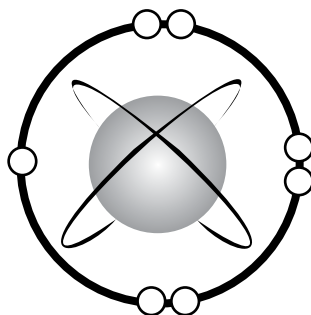
อนุมูลอิสระเป็นสารที่อะตอมในโมเลกุลมีอิเล็กตรอนในวงโคจรรอบนอกสุดอยู่เพียง 1 ตัว (ไม่มีคู่) ดังภาพที่ 1 ซึ่งโดยปกติจะมีอิเล็กตรอนอยู่เป็นคู่ โครงสร้างของอะตอมในโมเลกุลจึงเขียนโดยมีจุดยกกำลัง (•) ไว้ทางด้านหน้าหรือด้านหลังอะตอมธาตุเสมอ จุดดังกล่าวเป็นสัญลักษณ์ของอิเล็กตรอนที่ไร้คู่ การที่อะตอมในโมเลกุลมีอิเล็กตรอนไร้คู่ ทำให้โมเลกุลไม่เสถียรและว่องไวต่อปฏิกิริยา อนุมูลอิสระสามารถทำปฏิกิริยาเคมีกับโมเลกุลอื่นได้ง่ายและทันท่วงที เพื่อดึงเอาอิเล็กตรอนจากสารนั้นมาไว้ ทำให้ตัวมันเองเป็นโมเลกุลที่มีเสถียรภาพ ดังนั้นเมื่ออนุมูลอิสระอยู่ใกล้สารใดก็พยายามดึงอิเล็กตรอนจากสารนั้นเข้ามาชดเชย ทำให้สารที่ถูกดึงอิเล็กตรอนออกไปมีสภาพไม่สมบูรณ์ อนุมูลอิสระจึงเป็นตัวก่อให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันอย่างแรง (นวลศรี และอัญชญา, 2546) อนุมูลอิสระในพืชมีหลายกลุ่ม แต่กลุ่มที่มีบทบาทสำคัญมากคือออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species, ROS)

ในพืชมีธาตุซึ่งถูกแปรสภาพอยู่ในรูปที่ว่องไวต่อปฏิกิริยาและมีอิทธิพลต่อกระบวนการทางสรีระของพืชอยู่ 2 ธาตุ คือ ออกซิเจนและไนโตรเจน รูปของธาตุทั้งสอง คือ (1) ออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species, ROS) เช่น ซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน และ (2) ไนโตรเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive nitrogen species, RNS) เช่น ไนตริกออกไซด์

อนุมูลอิสระที่เน้นในบทความนี้คือออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species, ROS) เนื่องจากมีเรื่องราวและบทบาทของสารนี้ต่อพืชมากที่สุด แต่เพื่อให้การอธิบายมีความกระชับเมื่อกล่าวถึงออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา จะใช้คำย่อ ROS เท่านั้น

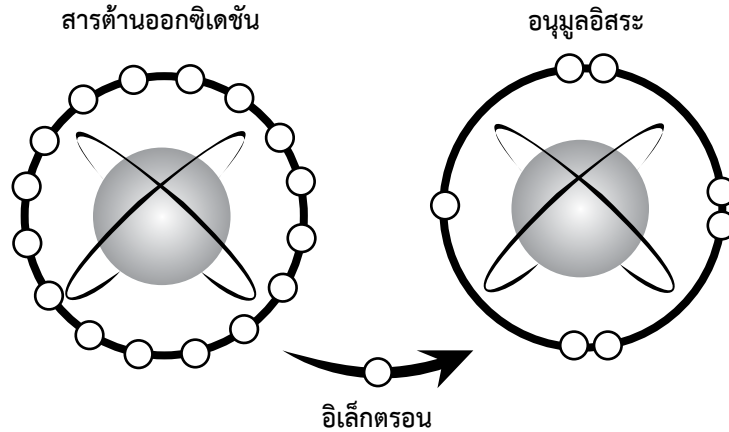
7.2 สารต้านออกซิเดชัน

สารต้านออกซิเดชัน (antioxidant) คือสารที่มีความสามารถในการให้อิเล็กตรอนแก่อนุมูลอิสระเพื่อชดเชยส่วนที่ขาดไป เรียกว่า “สารต้านอนุมูลอิสระ” ก็ได้ (นวลศรี และอัญชญา, 2546) แต่ศัพท์วิทยาศาสตร์ของราชบัณฑิต บัญญัติว่า “ตัวต้านออกซิเดชัน (antioxidants)” ดังภาพที่ 2 ในบทความนี้จะใช้คำ “สารต้านออกซิเดชัน”



ภาพที่ 1 อนุมูลอิสระเป็นอะตอมหรือกลุ่มของอะตอมที่มีอิเล็กตรอนที่ชั้นนอกสุดของวงโคจรไม่มีคู่

ที่มา: <http://www.brunswicklabs.com/blog/antioxidants-mechanisms-of-action>



ภาพที่ 2 สารต้านออกซิเดชันเป็นสารซึ่งให้อิเล็กตรอนแก่อนุมูลอิสระ เพื่อชดเชยส่วนที่ขาดไปจนครบกลายเป็นสิ่งที่ไม่พิษภัยอีกต่อไป

ที่มา: <http://www.brunswicklabs.com/blog/antioxidants-mechanisms-of-action>

เซลล์พืชมีสารอินทรีย์ที่ใช้ในระบบการต่อต้านออกซิเดชันเพื่อทำลายอนุมูลอิสระหลายอย่าง เช่น กลูตาไทโอน แอสคอร์เบตหรือวิตามินซี โทโคฟีรอล แคโรทีนอยด์ สารประกอบฟีนอลิก บีตาแคโรทีน ไกลโคฟีน และวิตามินอี (Sharma *et al.*, 2011) ดังรายละเอียดในข้อ 11.1

8. ออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา หรือ ROS

เมื่อพืชอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม เซลล์พืชจะผลิต “ออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species, ROS)” ออกมาทำหน้าที่โมเลกุลสัญญาณ ROS เป็นคำรวมซึ่งครอบคลุมสาร 2 พวก คือพวกที่เป็นอนุมูลอิสระและพวกที่มีใช้อนุมูลอิสระ ดังที่จะกล่าวในรายละเอียดต่อไป เมื่อมี ROS ในเซลล์มากจะทำให้กระบวนการทางสรีระได้ผลกระทบ พืชจึงมีความเครียด ROS มีบทบาทสำคัญที่เกี่ยวข้องกับความเครียดของพืชมากกว่าและมีการศึกษา

อย่างกว้างขวางกว่าอนุมูลอิสระประเภทอื่นๆ (Rochazkova and Wilhelmova, 2011) ดังนั้นสารที่จะกล่าวต่อไปจึงเน้นเรื่อง ROS เพียงอย่างเดียว และใช้คำย่อ ROS แทนคำเต็ม เนื่องจากผู้ที่สนใจเรื่องความเครียดของพืช ค้นเคยคำย่อนี้เป็นอย่างดี

อันที่จริงเซลล์พืชที่เจริญเติบโตและพัฒนาในสภาพปกติ ก็มีการสร้าง ROS จากส่วนต่างๆ ของเซลล์เพียงปริมาณเล็กน้อยอยู่แล้ว เพื่อใช้กระตุ้นกระบวนการเมแทบอลิซึม แต่ปริมาณที่ผลิตได้จะสูงมาก เมื่อพืชอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ไม่ปกติจนพืชมีความเครียด ในหัวข้อนี้จะอธิบาย 3 เรื่อง คือ (1) ROS กับการตอบสนองของพืชต่อสิ่งแวดล้อม (2) ความหมายของ ROS และ (3) ส่วนของเซลล์ที่ผลิต ROS

8.1 ROS กับการตอบสนองของพืชต่อสิ่งแวดล้อม

เมื่อสภาพแวดล้อมอย่างใดอย่างหนึ่งหรือหลายอย่างไม่เหมาะสม พืชมีการตอบสนองดังนี้ (Lackie and Dow, 1999; Shapiguzov *et al.*, 2012)



1) ตัวรับรู้ที่เยื่อหุ้มเซลล์พืชตรวจจับและทราบความเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม

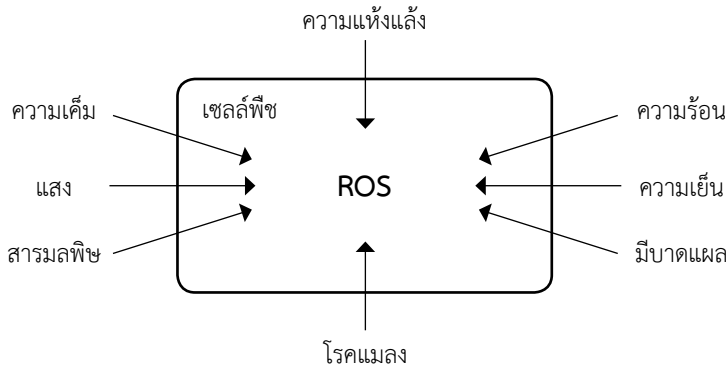
2) พืชส่งสัญญาณการรับรู้ความแปรปรวนของสิ่งแวดล้อมผ่านเครือข่ายไปกระตุ้นกระบวนการทางสรีระที่มีอยู่แล้วและอีกส่วนหนึ่งได้ส่งสัญญาณไปยังนิวเคลียส อันเป็นศูนย์บัญชาการของเซลล์ 2 ลักษณะ คือ (1) สัญญาณจาก ROS เป็นตัวหลัก และ (2) โมเลกุลสัญญาณในรูปอื่นเป็นตัวเสริม

3) หากการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมไม่รุนแรง ROS จะเกิดขึ้นปริมาณเล็กน้อยและทำหน้าที่เป็น “ตัวช่วย” 2 อย่าง คือ (1) กระตุ้นให้พืชปรับตัว โดยปรับระบบเมแทบอลิซึมให้เหมาะสมกับสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง และ (2) ควบคุมการทำงานของยีน เพื่อให้สร้าง

โปรตีนที่จำเป็นสำหรับทำงานให้สอดคล้องกับการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม

4) ถ้าการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมรุนแรงและต่อเนื่อง ROS จะเกิดขึ้นปริมาณมากทำให้พืชเครียดจากออกซิเดชัน (oxidative stress) และหากสถานการณ์ยังยืดเยื้อต่อไป เซลล์จะเป็นอันตราย

สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมอันเป็นสาเหตุให้เซลล์พืชสร้าง ROS มีทั้งสิ่งไม่มีชีวิต (สารมลพิษ ความเข้มแสงสูง ความเค็ม ความแห้งแล้ง ความร้อน ความเย็น และการเกิดบาดแผล) และสิ่งมีชีวิต (เชื้อโรคเข้าทำลายและสัตว์กัดกิน) ดังภาพที่ 3



ภาพที่ 3 สาเหตุของการเกิดออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (ROS) ในเซลล์พืช

8.2 ความหมายและชนิดของ ROS

ธรรมชาติของออกซิเจน ความหมายของ ROS และการจำแนกชนิดของ ROS มีดังนี้ (Apel and Hirt, 2004; Novrot et al., 2007)

8.2.1 ธรรมชาติของออกซิเจน

อากาศมีออกซิเจนเป็นองค์ประกอบ 21% อีก 78% เป็นไนโตรเจนและ 1% ที่เหลือประกอบด้วยคาร์บอนไดออกไซด์ ไฮโดรเจน และแก๊สอื่นๆ โครงสร้างอะตอมออกซิเจนมีนิวเคลียส

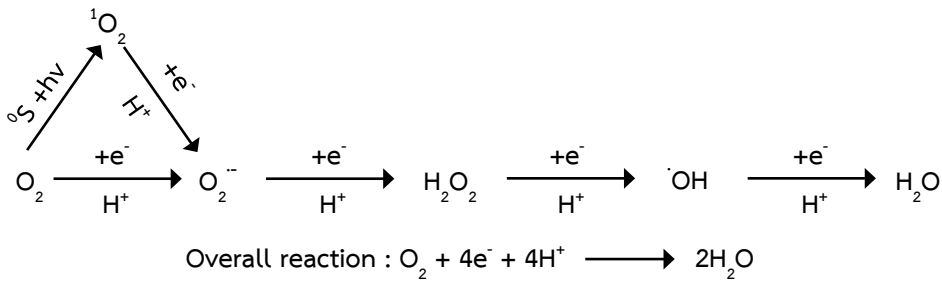
ซึ่งประกอบด้วย 8 โปรตอน และ 8 นิวตรอน และมี 8 อิเล็กตรอนโคจรโดยรอบ แบ่งเป็น 2 วงคือ วงในมี 2 อิเล็กตรอน และวงนอกมี 6 อิเล็กตรอน เนื่องจากอะตอมของออกซิเจนมีอิเล็กตรอนวงนอกขาดไป 2 อิเล็กตรอน จึงไม่มีเสถียรภาพและไม่สามารถอยู่แบบอะตอมเดี่ยว แต่จะมีเสถียรภาพ เมื่อ 2 อะตอมรวมกันเป็นโมเลกุลด้วยพันธะโคเวเลนต์แบบคู่ (double covalent bond) ซึ่งหมายความว่าพันธะดังกล่าว



มีการแชร์อิเล็กตรอนจำนวน 2 คู่ นอกจากธาตุออกซิเจนจะเป็นโมเลกุลรูปแก๊สอยู่ในอากาศถึง 21% แล้ว ธาตุนี้ยังทำปฏิกิริยากับธาตุอื่นได้ง่าย จึงมีสารประกอบออกไซด์ปริมาณมาก (Elsair, 2014)

เมื่อดูสมการรวบยอดแสดงปฏิกิริยาที่ออกซิเจน 1 โมเลกุลถูกรีดิวซ์อย่างสมบูรณ์จนได้น้ำ 2 โมเลกุล ต้องใช้ 4 โปรตอน (4H^+) และ 4 อิเล็กตรอน (4e^-) แต่การรีดักชันของออกซิเจนอาจ

แบ่งเป็น 4 ขั้นตอนย่อย และในแต่ละปฏิกิริยาย่อยนั้นมีผลปฏิกิริยาซึ่งออกซิเจนอยู่ในรูปออกซิเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (ROS) ตามลำดับดังนี้ คือ ซิงเกิ้ลตออกซิเจน (singlet oxygen) อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน (superoxide anion) ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogen peroxide) อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล (hydroxyl radical) และน้ำเป็นผลปฏิกิริยาสุดท้าย (Scandalios, 2005) ดังสมการ

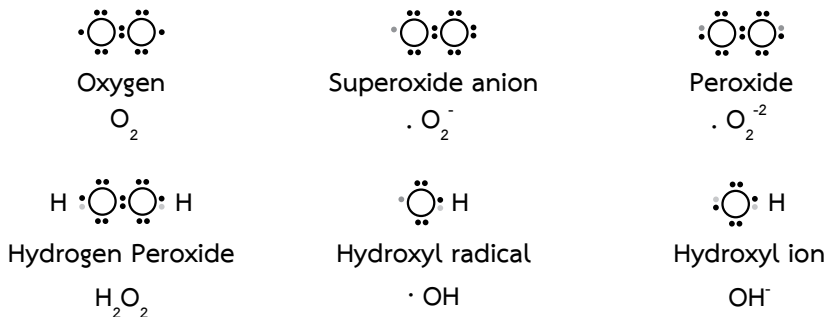


8.2.2 ความหมายของ ROS

พืชใช้โมเลกุลของออกซิเจนสภาพปกติหรือสถานะพื้น (ground state) ในการหายใจ โดยทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนในขั้นสุดท้ายแล้วกลายเป็นน้ำ โมเลกุลของออกซิเจนสภาพปกติหรือสถานะพื้นไม่ค่อยว่องไวต่อปฏิกิริยาภายในเซลล์ แต่ก็มิมีบทบาทสำคัญอย่างยิ่งต่อชีวิตพืช โมเลกุลของออกซิเจนในเซลล์อาจเปลี่ยนแปลง

ไปเป็น ROS ได้ และเมื่อเปลี่ยนเป็น ROS แล้วไม่สามารถทำหน้าที่ในการหายใจได้อีก

ROS เกิดจากการเปลี่ยนแปลงของโมเลกุลของออกซิเจน (O_2) ในลักษณะต่างๆ ทำให้เกิด ROS หลายแบบ เช่น ซิงเกิ้ลตออกซิเจน ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ ซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน เปอร์ออกไซด์ (peroxide) ไฮดรอกซิลราดิคัล หรืออนุมูลอิสระไฮดรอกซิล ดังภาพที่ 4



ภาพที่ 4 โมเลกุลของออกซิเจนและรูปของออกซิเจนที่เปลี่ยนแปลงได้ ROS รูปต่างๆ (ไฮดรอกซิลไอออนไม่อยู่ในกลุ่ม ROS แต่เป็นแอนไอออนที่แสดงฤทธิ์ต่าง)



8.2.3 ชนิดของ ROS

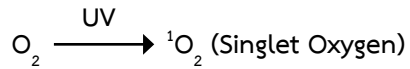
ROS มี 2 กลุ่ม คือ พวกที่ไม่ใช่อนุมูลอิสระ และพวกที่เป็นอนุมูลอิสระ

1) ROS ที่ไม่ได้เป็นอนุมูลอิสระ มี

2 ชนิด คือ ซิงเกิ้ลตออกซิเจน (singlet oxygen) และไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ แม้ว่าสองอย่างนี้จะมิใช่อนุมูลอิสระ แต่เมื่อมีการสะสมก็เป็นอันตรายต่อเซลล์ได้

(1) ซิงเกิ้ลตออกซิเจนเกิดในคลอโรพลาสต์ โดยโมเลกุลของออกซิเจนสถานะพื้น (ground state) ถูกกระตุ้นจากพลังงานแสงประมาณ 22 กิโลแคลอรี/โมล ทำให้ไอเล็กตรอนในวงโคจรนอกสุดวิ่งสวนทางกัน ระดับพลังงานจึงสูงขึ้น ทำให้ซิงเกิ้ลตออกซิเจนมีความสามารถในการออกซิไดส์โมเลกุลอื่นได้ ในพืชสีเขียววันนั้นพลังงานที่เพิ่มให้โมเลกุลออกซิเจนสถานะพื้นมาจากพลังงานแสงที่คลอโรฟิลล์ได้รับ หรือโมเลกุลของออกซิเจนได้รับการกระตุ้นจากรังสีอัลตราไวโอเล็ต แล้วเกิดซิงเกิ้ลตออกซิเจนก็ได้

(Scandalios, 2005) ดังสมการ

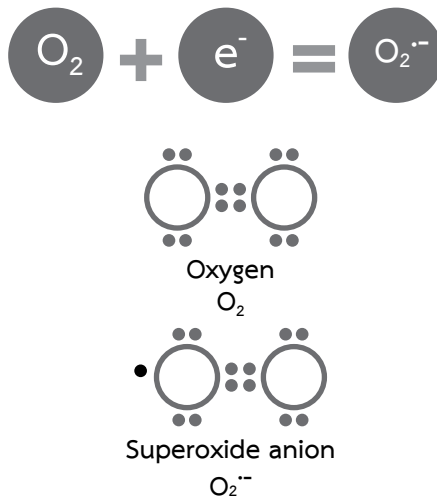


(2) ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (hydrogen peroxide) มีสูตรโมเลกุลคือ H_2O_2 เป็นตัวออกซิไดส์ที่มีฤทธิ์ในการทำให้เกิดปฏิกิริยา peroxidation ของลิพิดที่เป็นองค์ประกอบอยู่ในเยื่อหุ้มเซลล์และเยื่อหุ้มออร์แกเนลล์ ส่งผลทำให้ความสามารถในการซึมผ่านเยื่อของสารต่างๆ ลดลง

2) ROS ที่เป็นอนุมูลอิสระ สารใน

กลุ่ม ROS ที่เป็นอนุมูลอิสระเกิดขึ้นในพืช มาจากออกซิเจนธรรมดา (O_2) ดังนี้

(1) ซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน (superoxide anion) หรือ “อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ (superoxide free radical)” เกิดจากโมเลกุลออกซิเจนรับอิเล็กตรอนเพิ่ม 1 ตัว ดังภาพที่ 5



ภาพที่ 5 สมการแสดงโมเลกุลของออกซิเจนรับอิเล็กตรอน 1 ตัว ได้ซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน (บน) โครงสร้างโมเลกุลออกซิเจน (กลาง) กับซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน (ล่าง) จุดทางซ้ายคืออิเล็กตรอนส่วนเกิน

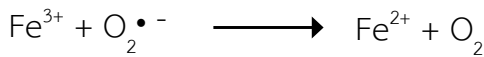


(2) อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล เกิดจากปฏิกิริยาของอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์หรือไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ในไซโทซอลของเซลล์ (ของเหลวในเซลล์ไม่รวมออร์แกเนล) ปฏิกิริยาที่ก่อให้เกิดอนุมูลอิสระไฮดรอกซิล มี 2 แบบคือ

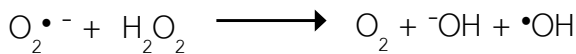
(ก) ปฏิกิริยาเฟินตัน (Fenton reaction) ดังนี้คือ เฟอร์ริกไอออน (Fe^{3+}) ในไซโทซอลทำปฏิกิริยากับอนุมูลอิสระซูเปอร์

ออกไซด์ได้เฟอร์รัสไอออน (Fe^{2+}) กับออกซิเจน ต่อจากนั้นเฟอร์รัสไอออนทำปฏิกิริยากับไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ ให้อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล กับไฮดรอกซิลไอออน ดังสมการ

(ข) ปฏิกิริยาฮาเบอร์-ไวส์ (Haber-Weiss reaction) ดังนี้คือ อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ทำปฏิกิริยากับไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ ให้อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล ไฮดรอกซิลไอออนและออกซิเจน



Fenton reaction



Haber-Weiss reaction

อนุมูลอิสระไฮดรอกซิลมีพิษร้ายแรงต่อเซลล์ และเซลล์ไม่มีเอนไซม์ในการทำลายอนุมูลอิสระนี้ มีเพียงสารต้านออกซิเดชัน (antioxidant) บางชนิดเท่านั้นที่แก้ไขได้ ดังนั้นจึงต้องป้องกันการเกิดอนุมูลอิสระไฮดรอกซิล 2 วิธี คือ

(1) ควบคุมไอออนของโลหะคือเหล็กและทองแดงให้อยู่ในออร์แกเนลเป็นสัดส่วนอยู่ในไซโทซอลเฉพาะรูปของคีเลต และ

(2) รีบกำจัดอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์และไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ที่เกิดขึ้นในเซลล์ให้หมดไปโดยเร็ว

เห็นได้ว่าแก๊สออกซิเจนจำเป็นต่อชีวิตพืช เพราะเซลล์ใช้ในการหายใจและใช้เป็นองค์ประกอบของสารอินทรีย์ แต่เมื่อออกซิเจนได้รับอิเล็กตรอนเพิ่ม กลายเป็น ROS จึงมีสภาพผิดธรรมชาติเพราะเป็นอนุมูลอิสระ หากมีอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์และ ROS ชนิดอื่นมากเกินไปจะเป็นอันตรายต่อเซลล์ ดังจะได้อธิบายต่อไป

เมื่อเกิด ROS ขึ้นภายในเซลล์พืช เซลล์มีกลไกการควบคุมให้มีปริมาณน้อย เพียงพอใช้ในกลไกส่งสัญญาณจากภาวะผิดปกติของสิ่งแวดล้อมให้เซลล์ตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อมได้อย่างเหมาะสมซึ่งจะเกิดผลดีต่อพืช แต่ถ้ามีมากเกินไปจนเกินความสามารถที่เซลล์จะควบคุมได้ ROS จะเริ่มก่อความระบอบภายในเซลล์ ทำให้ “พืชมีความเครียด” และหากสะสม ROS ไว้มากถึงระดับ “ออกซิเดชันประทุ (oxidative burst)” เซลล์จะเป็นอันตราย

8.3 ส่วนของเซลล์ที่ผลิต ROS

ส่วนของเซลล์ ซึ่งสามารถผลิต ROS เป็นบริเวณที่มีเมแทบอลิซึมเกี่ยวกับ 2 ส่วน คือ (1) ส่วนของเซลล์ที่มีการผลิตออกซิเจน หรือใช้ออกซิเจน และ (2) ส่วนของเซลล์ที่เกิดปฏิกิริยาชีวเคมี ซึ่งมีการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอน ดังนั้น ROS จึงเกิดในพืช เมื่อมีการสังเคราะห์แสงที่คลอโรพลาสต์ มีการหายใจที่ไม่โทคอนเดรีย มี



กิจกรรมที่เพอร์ออกซิโซม เยื่อหุ้มเซลล์ ผนังเซลล์ ที่คลอโรพลาสต์เป็นที่มาของ ROS มากที่สุด และร่างแหเอ็นโดพลาสต์ แต่การสังเคราะห์แสง (ตารางที่ 2) จึงขออธิบายเพิ่มเติมในข้อต่อไป

ตารางที่ 2 ส่วนของเซลล์ที่สังเคราะห์ และเป้าหมายการโจมตีของ ROS 3 ชนิด

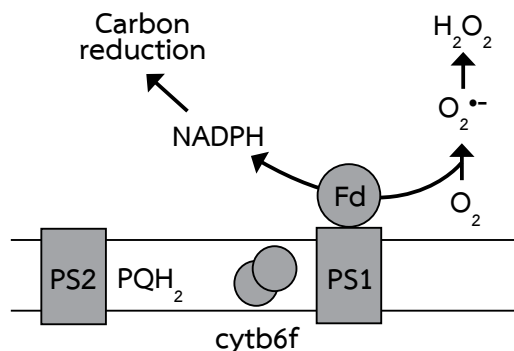
ROS	ส่วนของเซลล์ที่สังเคราะห์ ROS	เป้าหมายการโจมตีของ ROS
ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์	เพอร์ออกซิโซม ไมโทคอนเดรีย คลอโรพลาสต์	เอนไซม์ โปรตีน
อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล	ไมโทคอนเดรีย คลอโรพลาสต์ ไซโตโซล เพอร์ออกซิโซม	องค์ประกอบของเซลล์ทุกชนิด
ซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน	เพอร์ออกซิโซม คลอโรพลาสต์ ไมโทคอนเดรีย	โปรตีนที่มีเหล็ก-กำมะถันที่ศูนย์กลาง

8.3.1 การเกิด ROS ในกระบวนการสังเคราะห์แสง

การสังเคราะห์แสงของพืช คือ กระบวนการที่พืชใช้คลอโรฟิลล์และองค์ประกอบต่างๆ ของคลอโรพลาสต์ เพื่อรับพลังงานแสง ตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ แล้วเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมี เก็บไว้ในองค์ประกอบของสารอินทรีย์ โดยมีวัตถุดิบ 2 อย่าง คือ น้ำกับคาร์บอนไดออกไซด์ ในที่สุดพลังงานเหล่านั้นจะอยู่ในรูปของน้ำตาล ผลอีก

อย่างหนึ่งของการสังเคราะห์แสง คือ ออกซิเจน ซึ่งสิ่งมีชีวิตใช้ในการหายใจ

ในช่วงเวลาที่ความเข้มของแสงสูง แสงส่วนเกินจะไปเพิ่มอำนาจการรีดักชันของโซ่การเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนในคลอโรพลาสต์ให้สูงเกินไป อิเล็กตรอนจึงกระโดดไปหาออกซิเจนในบริเวณนั้น และออกซิเจนธรรมดาจึงกลายเป็น ROS เรียกว่าปฏิกิริยาเมเลอร์ (Mehler reaction) (Heldt, 1997) ดังภาพที่ 6



ภาพที่ 6 การเกิดซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออนในระบบแสง 1 (PS1) ของกระบวนการสังเคราะห์แสง

ที่มา : http://web.pdx.edu/~rueterj/algae/papers/nwas01_presentation/results.htm



ตารางที่ 3 แหล่งผลิต ROS ของเซลล์พืชและเอนไซม์หรือระบบที่เกี่ยวข้องกับการผลิต

ส่วนของเซลล์	เอนไซม์หรือระบบที่เกี่ยวข้องกับการผลิต
ผนังเซลล์	เพอร์ออกซิเดสที่อยู่ในผนังเซลล์, ออกซาเลตออกซิเดสที่อยู่ในผนังเซลล์, อะมีนออกซิเดส ไดอะมีนออกซิเดส
ไมโทคอนเดรีย	คอมเพล็กซ์ 1: NADH ดีไฮโดรจีเนส คอมเพล็กซ์ 2: อิเล็กตรอนเคลื่อนย้ายไปยังคอมเพล็กซ์ 1 คอมเพล็กซ์ 3: ยูบิควิโนน-ไซโตโครม เอนไซม์ : อะโคทิเนส
เยื่อหุ้มเซลล์	ออกซิโดรีดักเทส, NADPH ออกซิเดส, คิวโนนออกซิเดส
เปอร์ออกซิโซม	แมทริก: ซานทีนออกซิเดส กระบวนการเกี่ยวข้องกับ : ไกลโคเลตออกซิเดส, ฟลาวินออกซิเดส, การออกซิไดส์กรดไขมัน
ร่างแหเอนโดพลาสต์	ระบบการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ใช้ NAD(P)H, ฟลาโวโปรตีน, ไซโตโครม b5

ที่มา: Hasanuzzaman et al. (2013)

8.3.2 การเกิด ROS ในส่วนอื่นๆ ของเซลล์

นอกจากคลอโรพลาสต์จะเป็นแหล่งสำคัญของ การเกิด ROS แล้ว ยังมีส่วนอื่นของ เซลล์ที่เป็นแหล่งผลิต ดังตารางที่ 3

9. ผนัง ROS ต่อพืช

ROS มีอิทธิพลต่อพืช 2 ประการ คือ (1) เมื่อมีในปริมาณเหมาะสมจะทำหน้าที่กระตุ้น การทำงานของเซลล์ และ (2) ถ้ามีมากเกินไป จะเป็นอันตรายต่อเซลล์ (Prochazkova and Wilhelmova, 2011; Sewelan et al., 2016; Sharma et al., 2011; Vankova, 2011)

9.1 ทำหน้าที่ในระบบสัญญาณความเครียด

ROS ทำหน้าที่หลายประการ เช่น (1) เป็นตัวชี้วัดความเครียดของเซลล์ โดยทำหน้าที่

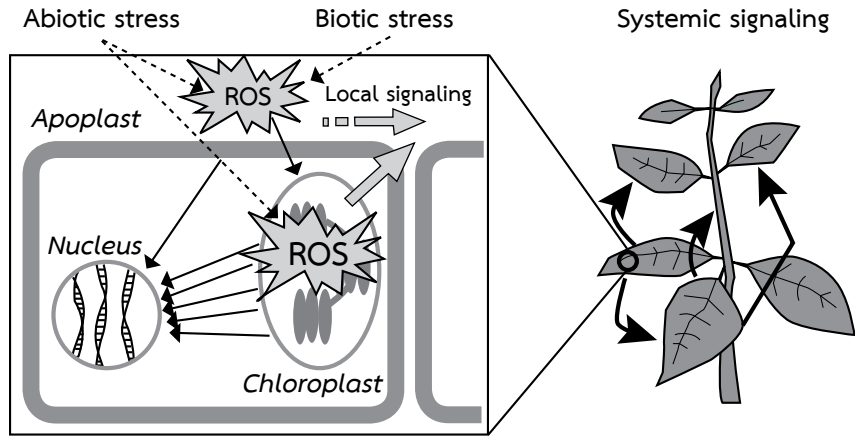
เป็นตัวนำรหัสที่สองในวิธีการถ่ายโอนสัญญาณของ กระบวนการตอบสนองต่อความเครียดของพืช และ (2) กระตุ้นการเสริมสร้างผนังเซลล์และสังเคราะห์ ลิกนินเพื่อให้ผนังเซลล์แข็งแรง แต่ถ้ามีความเข้มข้น สูงเกินไป พืชจะมีความเครียดจากออกซิเดชันและ เป็นอันตรายต่อเซลล์ (ข้อ 9.2)

ข้อมูลในปัจจุบันสนับสนุนหลักการที่ว่า “ROS ทำหน้าที่ส่งสัญญาณเมื่อพืชเริ่มเครียดจาก สภาวะแวดล้อมเพื่อให้พืชตอบสนองต่อความ เครียดอย่างเหมาะสม และการควบคุมให้มี ROS เพียงระดับหนึ่ง คือ ส่วนสำคัญของสัญญาณ” ในด้านการกระตุ้นการทำงานของเซลล์นั้น ROS ทำหน้าที่ส่วนหนึ่งในเครือข่ายการส่งสัญญาณ (signaling network) ที่เชื่อมระหว่างส่วนต่างๆ ของพืช กล่าวคือ เมื่อปัจจัยที่ไม่มีชีวิต (abiotic factor) หรือปัจจัยที่มีชีวิต (biotic factor)



กระตุ้นให้เกิด ROS ขึ้นบริเวณผนังเซลล์หรือ อะพอพลาสต์ (apoplast : ส่วนของเซลล์ที่ไม่ใช่

โปรโทพลาสซึม) ก่อน จากนั้นจึงมีการสื่อสารมายัง ภายในเซลล์ระหว่างเซลล์และพืชทั้งต้น (ภาพที่ 7)



ภาพที่ 7 การเกิดออกซิเจนชนิดไวต่อปฏิกิริยา (reactive oxygen species, ROS) ปริมาณน้อยที่อะพอพลาสต์ (apoplast) ROS จะทำหน้าที่ในการส่งสัญญาณภายในเซลล์ (intracellular signaling) ไปยังเซลล์ข้างเคียง (local signaling) และส่งสัญญาณเป็นระบบไปทั่วทั้งต้น (systemic signaling) ให้พืชรู้ว่ามีความเครียดจากสิ่งแวดล้อม

ที่มา : https://www.researchgate.net/figure/234071266_Reactive-oxygen-species

1) การส่งสัญญาณภายในเซลล์ (intracellular signaling) การสื่อสารด้วย ROS ภายในเซลล์มี 2 ทาง คือ ทางที่ 1 กระตุ้นให้มีการผลิต ROS ที่คลอโรพลาสต์มากขึ้น มีการขยายสัญญาณที่คลอโรพลาสต์ และส่งผ่านเครือข่ายสัญญาณไนโซโทพลาสซึมต่อไปยังนิวเคลียส และ ทางที่ 2 สัญญาณของ ROS ซึ่งเกิดขึ้นบริเวณผนังเซลล์ อาจถูกส่งผ่านเครือข่ายสัญญาณไนโซโทพลาสซึมต่อไปยังนิวเคลียสโดยตรง

2) การส่งสัญญาณระหว่างเซลล์ (local signaling) ROS สามารถกระตุ้นให้มีการส่งสัญญาณจากเซลล์ที่เกิดสารนี้ไปยังเซลล์ข้างเคียง

3) การส่งสัญญาณเชิงระบบ (systemic signaling) ROS ที่เกิดขึ้นที่เซลล์

ในอวัยวะหนึ่งสามารถกระตุ้นให้มีการส่งสัญญาณทางไกล (long-distance signaling) ผ่านระบบท่อลำเลียงไปยังอวัยวะอื่นๆ ทั่วทั้งต้น

เนื่องจากผลของ ROS ต่อพืชขึ้นอยู่กับความเข้มข้นที่เกิดขึ้น ดังนั้นพืชจึงต้องควบคุมระดับของ ROS ในเซลล์อย่างเข้มงวด กล่าวคือมิได้กวาดล้างจนหมดสิ้น แต่สร้างดุลยภาพให้มีในระดับซึ่งก่อประโยชน์ให้แก่เซลล์เท่านั้น แต่ไม่ให้มีมากจนถึงระดับที่ทำให้เซลล์เป็นอันตรายเนื่องจากภาวะออกซิเดชันสูง (oxidative injury)

ในระบบเครือข่ายการรับรู้และส่งสัญญาณ ความเครียดของพืช นอกจากจะมี ROS และ ไนโตรเจนที่ว่องไวต่อปฏิกิริยา (reactive nitrogen species, RNS) แล้ว ยังมีฮอร์โมนพืชในกลุ่ม



ฮอร์โมนความเครียด (stress hormones) เข้ามาเกี่ยวข้องกับวิถีการแจ้งผ่านข้ามทาง (cross talk) ของระบบส่งสัญญาณอีกด้วย ฮอร์โมนพืชแบ่งเป็น 2 กลุ่ม คือ

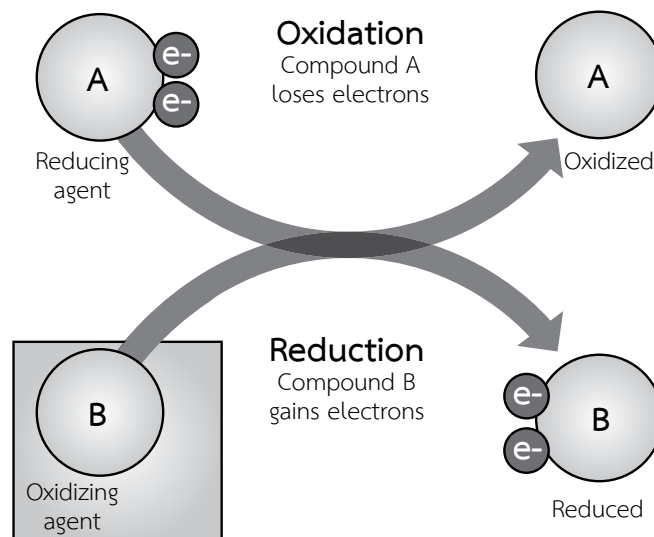
กลุ่มที่ 1 เรียกว่าสารส่งเสริมการเจริญเติบโต (positive growth regulators) เช่น ออกซิน (auxins) จิบเบอเรลลิน (gibberellins, GA) ไซโตไคนิน (cytokinins, CK) และบราซซิโนสเตอรอยด์ (brassinosteroids, BR) ฮอร์โมนกลุ่มนี้มีบทบาทสำคัญในการกระตุ้นการแบ่งเซลล์ การขยายขนาดเซลล์ ส่งเสริมความแข็งแรงและการพัฒนาของพืช

กลุ่มที่ 2 เรียกว่าฮอร์โมนความเครียด (stress hormones) เช่น กรดแอบไซสิก (abscisic acid, ABA) เอทิลีน (ethylene) กรดจาสโมนิก (jasmonic acid, JA) และกรดซาลิไซลิก (salicylic acid, SA) ฮอร์โมนกลุ่มนี้มีบทบาทสำคัญในช่วงเวลาที่พืชได้รับผลกระทบจากสภาพ

แวดล้อมที่ไม่เหมาะสม โดยการส่งสัญญาณเพื่อกระตุ้นวิถีการป้องกันตัว (defense pathway) ให้ทำงาน โดยฮอร์โมนกลุ่มนี้จะยับยั้งการแบ่งเซลล์พืชจึงพักการเจริญเติบโตเอาไว้ก่อน เพื่อเริ่มจัดลำดับการใช้สารอาหารที่สะสมและสารอาหารที่สร้างใหม่อย่างมีประสิทธิภาพ สำหรับการปรับตัวในระยะที่มีความเครียดจากสภาพแวดล้อม เพื่อให้ดำรงชีวิตต่อไปได้ (Vankova, 2011)

9.2 อันตรายของมี ROS มากเกินไป

ปฏิกิริยาเคมีมีอย่างหนึ่งเรียกว่าปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชัน (oxidation-reduction reaction) ตัวรีดิวซ์ (reducing agent-สาร A) ทำหน้าที่ให้อิเล็กตรอนกับตัวออกซิไดส์ (oxidizing agent-สาร B) เมื่อสาร B รับอิเล็กตรอนจากสาร A แล้ว ผลปฏิกิริยา คือสาร A ถูกออกซิไดส์และสาร B ถูกรีดิวซ์ ดังภาพที่ 8 ในเซลล์พืช ROS จะเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชัน



ภาพที่ 8 ปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชันระหว่างสาร A (reducing agent-ทำหน้าที่ให้อิเล็กตรอน) กับสาร B (oxidizing agent-ทำหน้าที่รับอิเล็กตรอน)

ที่มา : <https://www.tes.com/lessons/Ca4imiFdeTt4CA/oxidation-reduction-reactions>



ความเครียดของพืชจากการสะสม ROS จนมีผลกระทบเชิงลบต่อกระบวนการทางสรีรวิทยา เรียกว่าความเครียดออกซิเดชันหรือความเครียดจากออกซิเดชัน (oxidative stress) และการมีความเครียดดังกล่าวจะระดับรุนแรงและต่อเนื่องจะเป็นอันตรายต่อเซลล์

ความเครียดจากออกซิเดชันเป็นภาวะที่เซลล์สะสม ROS มากจนเกินสมดุล เพราะไม่สามารถควบคุมการเกิดได้ ทำให้องค์ประกอบที่สำคัญของเซลล์เสียหายจากการถูกออกซิไดส์ อันเป็นปฏิกิริยาออกซิเดชัน (oxidation) ซึ่งมีขั้นตอนดังนี้

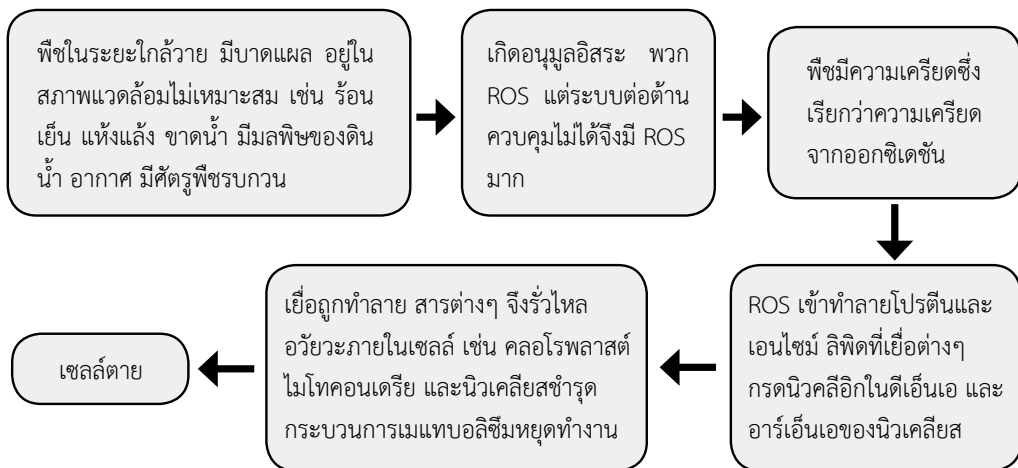
- 1) ROS ดึงเอาอิเล็กตรอนหนึ่งตัวจากโมเลกุลใดๆ ทำให้โมเลกุลเหล่านั้นกลายเป็นอนุมูลอิสระตัวใหม่และไม่เสถียร
- 2) อนุมูลอิสระตัวใหม่หาทางดึงอิเล็กตรอนจากโมเลกุลที่เสถียรอื่นๆ ต่อไปเป็นปฏิกิริยาลูกโซ่ ทำให้ปฏิกิริยาออกซิเดชันขยายตัวต่อไปเรื่อยๆ
- 3) หากระบบต้านออกซิเดชันทำงานไม่มีประสิทธิภาพ ROS มีปริมาณเพิ่มขึ้น และ

ปฏิกิริยาออกซิเดชันแบบลูกโซ่จะเกิดต่อไปไม่หยุดพืชจะมีความเครียดซึ่งเรียกแบบนี้ว่า “ความเครียดจากออกซิเดชัน”

เซลล์พืชจะผลิตและสะสม ROS มากเมื่ออยู่ในสภาพต่อไปนี้

- 1) ภาวะพืชใกล้จะวายเพราะเสื่อมตามอายุ มีบาดแผลเนื่องจากฉีกขาดหรือหัก หรือได้รับสารแปลกปลอมที่เป็นอันตราย
- 2) พืชอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม เช่น ความเข้มของแสงสูง ร้อน เย็น แห้งแล้ง มีสารชีวพิษ โลหะหนัก มลพิษทางอากาศ น้ำและดิน (เรียกรวมกันว่ามีสาเหตุมาจาก “อชีววะปัจจัย” หรือปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับสิ่งไม่มีชีวิต)
- 3) พืชมีโรคและแมลงรบกวน (เรียกรวมกันว่ามีสาเหตุมาจาก “ชีววะปัจจัย” หรือปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับสิ่งมีชีวิต)

การมีภาวะอนุมูลอิสระเกินหรือภาวะความเครียดจากออกซิเดชัน ผลเสียที่ตามมาคือ ROS ทำลายเซลล์ โดยการออกซิไดส์ดีเอ็นเอ โปรตีน ไขมัน และโมเลกุลของสารที่สำคัญอื่นๆ ในที่สุดเซลล์จะตาย (ดังภาพที่ 9)



ภาพที่ 9 เมื่อมี ROS มาก แต่กลไกไม่สามารถควบคุมได้ จึงเกิดความเครียดจากออกซิเดชัน และ ROS เข้าทำลายองค์ประกอบสำคัญของเซลล์ ในที่สุดเซลล์ก็ตาย



9.3 ส่วนสำคัญของเซลล์ที่ ROS เข้าทำลาย

ส่วนสำคัญของเซลล์ที่ ROS เข้าทำลาย มีผลให้เซลล์ชำรุดและตายในที่สุด คือ ลิพิด โปรตีนและดีเอ็นเอ (Prochazkova and Wilhelmova, 201; Sharma *et al.*, 2011)

9.3.1 ลิพิดที่เยื่อต่างๆ ในเซลล์

เยื่อหุ้มเซลล์มีองค์ประกอบสำคัญ 2 อย่าง คือ ลิพิดกับโปรตีน เมื่อพืชอยู่ใน

สภาพแวดล้อมที่ไม่ปกติ ลิพิดในเยื่อหุ้มเซลล์ และเยื่อหุ้มออร์แกเนลถูกทำลายด้วยปฏิกิริยา ลิพิดเปอร์ออกซิเดชัน เนื่องจากการสะสม ROS ในเซลล์ คลอโรพลาสต์ (ภาพที่ 10) เป็น ออร์แกเนล ซึ่งมีหน้าที่ในการสังเคราะห์แสง และ เยื่อหุ้มภายนอกและเยื่อภายในคลอโรพลาสต์ ได้รับผลกระทบจากการสะสม ROS ในเซลล์ อย่างรุนแรง



ภาพที่ 10 เยื่อหุ้มและเยื่อภายในคลอโรพลาสต์เป็นส่วนสำคัญที่ถูก ROS เข้าทำลาย

ที่มา : <https://www.thinglink.com/scene/507548258667593728>

ปฏิกิริยาเปอร์ออกซิเดชันของลิพิดมีหลายขั้นตอน เช่น (1) กรดไขมันไม่อิ่มตัวในเยื่อถูกอนุมูลอิสระดิงไฮโดรเจนออก ทำให้เกิดอนุมูลอิสระบนอะตอมคาร์บอนของลิพิด (2) เกิดอนุมูลลิพิดซึ่งจะทำปฏิกิริยากับออกซิเจนได้อย่างรวดเร็ว เกิดเป็นอนุมูลลิพิดเปอร์ออกซิ (3) ปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นเนื่องทำให้ได้อนุมูลลิพิดใหม่ๆ เพิ่มเข้าสู่วงจร และ (4) อนุมูลลิพิดที่เกิดขึ้นใหม่นี้จะทำปฏิกิริยาถูกโซ่กับลิพิดโมเลกุลอื่นๆ ต่อไปเรื่อยๆ กระบวนการทั้ง 4 ขั้นตอนนี้ ทำให้เยื่อหุ้มเซลล์และเยื่อหุ้มออร์แกเนลถูกทำลาย ไม่สามารถควบคุมการดูดธาตุอาหาร สารในเซลล์รั่วไหลออกมา และเซลล์ตายในที่สุด

ปฏิกิริยาเปอร์ออกซิเดชันเป็นตัวชี้วัดอย่างหนึ่งของความเครียดจากออกซิเดชันของพืช สารที่เป็นผลสุดท้ายตัวหนึ่งของปฏิกิริยาเปอร์ออกซิเดชันของลิพิด ที่ทำให้เยื่อของเซลล์เสียหาย

คือ มาลอนไดออลดีไฮด์ (malondialdehyde, MDA) ซึ่งเกิดขึ้น เมื่อพืชมีความเครียดจากออกซิเดชัน

9.3.2 การปรับเปลี่ยนโครงสร้างของโปรตีน

เมื่อพืชมีความเครียดจากออกซิเดชันเนื่องจากมี ROS มากเกินไป ความเสียหายที่เกิดกับโปรตีนในเซลล์มีหลายด้าน เนื่องจาก ROS มีพฤติกรรมดังต่อไปนี้ (1) ขอบโจมตี มีกรดอะมิโนตัวใดตัวหนึ่งในโซ่เพปไทด์ โมเลกุลของโปรตีนส่วนนั้นจึงเสียหาย (2) โซ่เพปไทด์ที่เคยรวมกันเป็นโครงสร้างที่ซับซ้อน ถูกทำลายให้ขาดจากกัน (3) ทำให้โมเลกุลโปรตีนมีสภาพที่ถูกย่อยสลายง่าย (4) ทำให้สภาพประจุไฟฟ้าของโมเลกุลโปรตีนเปลี่ยนแปลง สมบัติของโปรตีนในการทำปฏิกิริยาจึงผิดเพี้ยน (5) เกิดปฏิกิริยากับหมู่อะมิโนและหมู่คาร์บอกซิลิก บริเวณที่เป็นโซ่ข้างของโซ่เพปไทด์ และทำลายพันธะไดซัลไฟด์ (disulfide bond)



ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งที่ควบคุมโครงสร้างของโปรตีน (6) ทำให้โครงสร้างของโปรตีนเปลี่ยนแปลงโดยการจับคู่ (conjugation) กับผลผลิตที่ได้จากปฏิกิริยาเปอร์ออกซิเดชันของลิปิด (ข้อ 9.2.2) และ (7) ผลกระทบอื่นๆ ต่อโมเลกุลโปรตีนและเอนไซม์ยังมีอีกมาก ดังนั้นเมื่อพืชมีความเครียดจากออกซิเดชัน จึงมีโปรตีนที่โครงสร้างผิดเพี้ยนมากขึ้น ซึ่งส่งผลให้เกิดความเสียหายในกระบวนการทางสรีระของพืชอย่างมาก

9.3.3 ดีเอ็นเอซาร์ต

ดีเอ็นเอ (ภาพที่ 11) เป็นสารพันธุกรรมของเซลล์ มีบทบาทในการควบคุมกิจกรรมภายในเซลล์โดยการสังเคราะห์อาร์เอ็นเอออกไปทำหน้าที่ในการสร้างโปรตีนทั้งหมดของเซลล์ หากมีสิ่งใดมากระทำทำให้ดีเอ็นเอซาร์ต ก็จะเกิดผลกระทบต่อเซลล์มากที่สุด เซลล์จึงต้องปกป้องให้ดีเอ็นเอมีสภาพสมบูรณ์ และทำหน้าที่อย่างถูกต้องอยู่ตลอดเวลา อย่งไรก็ตาม ในภาวะ



ภาพที่ 11 โมเลกุลดีเอ็นเอมีโครงสร้างเป็นสายคู่คล้ายบันไดเวียน ดีเอ็นเอในคลอโรพลาสต์ และไมโทคอนเดรียถูก ROS เข้าทำลายจนซาร์ตได้ง่ายกว่าดีเอ็นเอในนิวเคลียส

ที่มา : <http://www.chemguide.co.uk/organicprops/aminoacids/dna1.html>

ที่เซลล์มีความเครียดจากออกซิเดชัน ROS เป็นตัวการหลักที่ทำให้โมเลกุลดีเอ็นเอซาร์ต เช่น สายดีเอ็นเอแยกจากกัน นิวคลีโอไทด์หลุดออกมา หรือทำให้โครงสร้างของเบสในนิวคลีโอไทด์มีการเปลี่ยนแปลง ความผิดเพี้ยนแม้เพียงเล็กน้อยในนิวคลีโอไทด์ของดีเอ็นเอสายหนึ่ง อาจทำให้ไม่เข้าคู่กับนิวคลีโอไทด์ของดีเอ็นเออีกสายหนึ่ง จึงเกิดการกลายทางพันธุกรรม โดยปกติทั้งน้ำตาลดีออกซีไรโบส และเบสถูก ROS เข้าออกซิไดส์ได้ง่ายเมื่อเบสสลายตัวจะได้ผลปฏิกิริยาหลายอย่าง เช่น 8-hydroxyguanine, hydroxymethyl urea และยูเรีย เป็นต้น

ถึงแม้เซลล์จะมีกลไกการซ่อมแซมดีเอ็นเอให้หายจากความซาร์ตตามธรรมชาติ แล้วใช้งานได้ดังเดิม แต่ถ้ามี ROS เข้าทำลายซ้ำเดิมจะ

ทำให้ดีเอ็นเอซาร์ตมาก เกินความสามารถที่กลไกตามธรรมชาติจะซ่อมแซมได้ โมเลกุลดีเอ็นเอก็จะมีสภาพซาร์ตอย่างถาวร ซึ่งจะเกิดผลเสียหายต่อทำหน้าที่ของเซลล์อย่างมาก

ดีเอ็นเอที่อยู่ในไมโทคอนเดรียและคลอโรพลาสต์ ได้รับผลกระทบเมื่อเซลล์เครียดจากออกซิเดชันง่ายกว่าดีเอ็นเอในนิวเคลียส เนื่องจากสาเหตุ 2 ประการ คือ (1) ดีเอ็นเอในไมโทคอนเดรียและคลอโรพลาสต์ไม่มีโปรตีนฮิสโตนคอยปกป้อง และ (2) ออร์แกนอลทั้งสองนี้คือแหล่งผลิต ROS ที่สำคัญ ดีเอ็นเอส่วนนั้นจึงอยู่ใกล้แหล่งกำเนิดของ ROS และจึงถูกโจมตีได้ทันที พืชที่มีความเครียดจากออกซิเดชัน ไม่ว่าจะมีส่วนสาเหตุจากความเค็ม โลหะหนักและมลพิษทางอากาศล้วนทำให้ดีเอ็นเอซาร์ตทุกกรณี



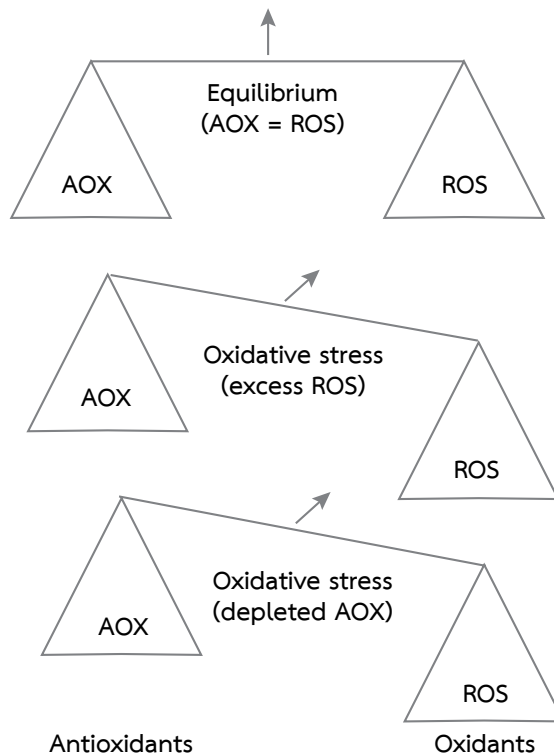
10. หลักการควบคุมปริมาณ ROS

การควบคุมปริมาณ ROS คือ การสร้างภาวะสมดุล (equilibrium) ระหว่างการเกิด ROS กับกลไกการทำลาย ROS ให้เหลือน้อย และทำหน้าที่ส่งสัญญาณในพืชได้อย่างมีประสิทธิภาพเท่านั้น แต่เนื่องจากการเกิด ROS ในเซลล์พืชจากอิทธิพลของสภาพแวดล้อมที่แปรปรวน ดังนั้นเซลล์พืชจึงต้องควบคุมปริมาณ ROS ให้มีแต่พอประมาณ โดยใช้ระบบต่อต้านอนุมูลอิสระที่มีประสิทธิภาพ ซึ่งเรียกว่า “การสร้างภาวะสมดุล” (Arias *et al.*, 2011) ดังภาพที่ 12 ดังนี้

1) ภาวะสมดุลเมื่อระบบต้านออกซิเดชัน (antioxidant, AOX) ทำลาย ROS ส่วนเกินได้ พืชจึงไม่มีความเครียดจากออกซิเดชัน (ภาพที่ 12 บน)

2) พืชจึงมีความเครียดจากออกซิเดชัน (oxidative stress) เนื่องจากเซลล์ผลิต ROS มากเกินไป ระบบต้านออกซิเดชัน (antioxidant, AOX) ที่มีตามปกติ ไม่สามารถทำลาย ROS ส่วนเกินได้หมด จึงเหลือ ROS มาก (ภาพที่ 12 กลาง)

3) พืชจึงมีความเครียดจากออกซิเดชัน เนื่องจากระบบต้านออกซิเดชัน (antioxidant, AOX) บกพร่องมีน้อยเกินไป ไม่สามารถทำลาย ROS ส่วนเกินได้หมด จึงเหลือ ROS มาก (ภาพที่ 12 ล่าง)



ภาพที่ 12 (1) ภาพบน-พืชไม่เครียด เนื่องจากระบบต่อต้านออกซิเดชัน (antioxidant, AOX) สมดุลกับ ROS (2) ภาพกลาง-พืชเครียด เพราะพืชผลิต ROS มากเกินไป (excess ROS) AOX ที่มีตามปกติไม่เพียงพอที่จะสร้างภาวะสมดุล และ (3) ภาพล่าง-พืชเครียดเพราะพืชผลิต ROS มากเกินไป และ AOX มีน้อยเกินไป (depleted AOX) ไม่เพียงพอที่จะสร้างภาวะสมดุล
ที่มา: Scandalios (2005)



จึงสรุปได้ว่า ถ้าพืชได้รับผลกระทบจากสภาพแวดล้อมรุนแรงและผลิต ROS มาก หรือระบบต่อต้านออกซิเดชันไม่มีความสามารถเพียงพอที่สร้างภาวะสมดุลได้ จะมี ROS สะสมมาก ทำให้พืชมี “ความเครียด” ซึ่งเรียกว่า “ความเครียดจากออกซิเดชัน”

11. บทบาทของธาตุอาหาร ในกระบวนการกำจัด ROS

พืชมีกระบวนการกำจัด ROS 2 ระบบ คือ (1) ระบบที่ใช้สารต้านออกซิเดชันและ (2) ระบบที่ใช้เอนไซม์ (ยงยุทธ, 2558; Sharma *et al.*, 2011) ดังตารางที่ 4

ตารางที่ 4 ระบบต้านออกซิเดชันพวกเอนไซม์และมิใช่เอนไซม์ที่ทำลาย ROS

ROS	ระบบต้านออกซิเดชัน	
	ประเภทเอนไซม์	ประเภทมิใช่เอนไซม์
ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์	คาทาเลส	NAD, กลูตาไทโอน กรดแอสคอบิก หรือแอสคอบัต
อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล	ไม่มี	โปรตีน กรดแอสคอบิก หรือแอสคอบัต โทโคเฟอรอล
อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์	ซูเปอร์ออกไซด์ดีสมิวเทส	ไม่มี

1) กลูตาไทโอน

กลูตาไทโอนเป็นสารอินทรีย์ที่ประกอบด้วยกรดอะมิโน 3 ชนิด มีธาตุไนโตรเจนและกำมะถันเป็นองค์ประกอบ (ภาพที่ 13) มีอยู่ในคลอโรพลาสต์ทำหน้าที่เป็นสารต้านออกซิเดชันที่ทรงพลัง ร่วมกับแอสคอร์เบต (วิตามินซี) ในการทำลายอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์และไฮโดรเจน

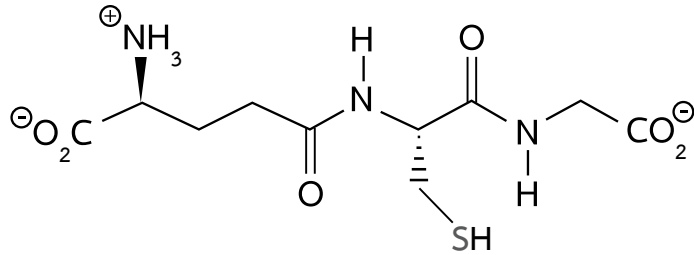
11.1 สารต้านออกซิเดชันในพืช

เซลล์พืชมีสารอินทรีย์ที่ใช้ในระบบการต่อต้านออกซิเดชัน หรือทำลายอนุมูลอิสระหลายอย่าง เช่น กลูตาไทโอน แอสคอร์เบต หรือวิตามินซี โทโคเฟอรอล แคโรทีนอยด์ สารประกอบฟีนอลิก บีตาแคโรทีน ไลโคพีน และวิตามินอี สารต้านออกซิเดชันช่วยการยับยั้งการสร้างหรือช่วยทำลาย ROS โดยให้อิเล็กตรอนส่วนที่ขาดหรือรับอิเล็กตรอนส่วนเกินจาก ROS ทำให้สารที่เคยเป็นอนุมูลอิสระเปลี่ยนสภาพไปเป็นสารที่ไม่เป็นอันตรายต่อเซลล์ ในข้อนี้จะกล่าวถึงสารต้านออกซิเดชันที่มีบทบาทสำคัญ 5 ชนิด การสังเคราะห์สารเหล่านี้ต้องการธาตุอาหารหลายธาตุในกระบวนการ

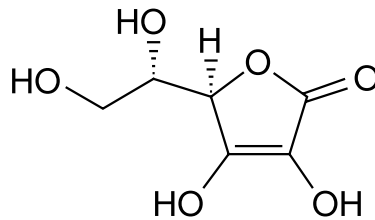
เปอร์ออกไซด์ ป้องกันมิให้สารทั้งสองนี้ทำลายเยื่อได้อย่างมีประสิทธิภาพ

2) แอสคอร์เบต

แอสคอร์เบตหรือวิตามินซี (ภาพที่ 14) เป็นสารอินทรีย์โมเลกุลเล็กที่มีบทบาทสำคัญในเมแทบอลิซึมและการเจริญเติบโตของพืช คอยปกป้องอันตรายจากสารพิษที่มาจากภายนอก



ภาพที่ 13 กลูตาไทโอนเป็นสารต้านอนุมูลอิสระที่สำคัญ มีธาตุไนโตรเจนและกำมะถันเป็นองค์ประกอบ



ภาพที่ 14 แอสคอร์เบตเป็นสารต้านออกซิเดชันที่สำคัญอีกอย่างหนึ่ง

รวมทั้งโลหะพิษที่รากดูดเข้ามาให้กลายเป็นสารที่ไม่เป็นพิษต่อพืช ในขณะที่เดียวกันก็ทำหน้าที่เป็นสารต้าน ROS โดยทำปฏิกิริยากับ อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน และไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์

แอสคอร์เบตกระจายอยู่ในหลายส่วนของเซลล์ เช่น (1) อยู่ในคลอโรพลาสต์ คอยยับยั้งไม่ให้ ROS เข้าไปรบกวนกระบวนการสังเคราะห์แสง (2) อยู่ในไซโทพลาซึมคอยปกป้องมิให้ ROS มาทำลายโปรตีนและสารอินทรีย์อื่นๆ และ (3) อยู่ในผนังเซลล์ คอยป้องกัน ROS ไม่ให้เข้ามาในเซลล์

3) โทโคฟีรอล

โทโคฟีรอล (วิตามินอี) มีในเซลล์พืชทำหน้าที่สร้างเสถียรภาพให้เยื่อของเซลล์และคอยกำจัด ROS ที่เกิดขึ้น มิให้ทำลายคลอโรพลาสต์และโปรตีน ซึ่งมีบทบาทในการสังเคราะห์แสง

4) แคโรทีนอยด์

แคโรทีนอยด์ทำหน้าที่สนับสนุนคลอโรฟิลล์ในการสังเคราะห์แสง ขณะเดียวกันก็ช่วยทำลาย ROS ที่เกิดขึ้นด้วย

5) สารฟีนอลิก

สารในกลุ่มนี้ได้แก่ ฟลาโวนอยด์ ฟีนิลโพรพานอยด์ และกรดฟีนอลิก เป็นสารต้านออกซิเดชันที่มีประสิทธิภาพสูง นอกจากนี้ยังช่วยปกป้องพืชไม่ให้เป็นอันตรายจากรังสีอัลตราไวโอเล็ต บี (ยูวีบี) อีกด้วย

ธาตุอาหารพืชมีความสำคัญในการสังเคราะห์สารต้านอนุมูลอิสระ กล่าวคือเมื่อพืชได้รับธาตุอาหารต่างๆ ครบถ้วน แต่ละธาตุเพียงพอและสมดุลจะมีการสังเคราะห์แสงแล้วใช้สารอินทรีย์ที่ได้ไปเป็นโครงสร้างบอนสำหรับการสังเคราะห์โปรตีน เอนไซม์และสารอินทรีย์อื่นๆ รวมทั้งสารต้านอนุมูลอิสระเหล่านี้ สารบางอย่าง



มีธาตุอาหารเป็นองค์ประกอบ เช่น กลูตาไทโอน มีกำมะถัน แต่สารอินทรีย์เหล่านี้ทุกชนิดสังเคราะห์ด้วยกระบวนการชีวเคมีซึ่งใช้เอนไซม์ และธาตุอาหารหลายธาตุมีบทบาทในการกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์

11.2 เอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการทำลาย ROS

11.2.1 กลุ่มเอนไซม์ที่มีบทบาทในการทำลาย ROS

เอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการทำลาย ROS เพื่อลดปริมาณ และป้องกันไม่ให้เกิดผลเสียต่อเซลล์มีอย่างน้อย 8 ชนิด ได้แก่ (1) คาทาเลส (2) ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (3) แอสคอร์เบตเพอร์ออกซิเดส (4) โมโนดีไฮโดรแอสคอร์เบตรีดักเทส (5) ไฮโดรแอสคอร์เบตรีดักเทส (6) กลูตาไทโอนรีดักเทส (7) กลูตาไทโอนเพอร์ออกซิเดส และ (8) กลูตาไทออส-เอส-ทรานสเฟอเรส

11.2.2 ภาพรวมบทบาทของธาตุอาหารต่อเอนไซม์และอื่นๆ

ธาตุอาหารที่เกี่ยวข้องกับระบบของเอนไซม์โดยตรงมีหลายธาตุ คือ

1) ธาตุที่เป็นองค์ประกอบของเอนไซม์และโคเอนไซม์ ได้แก่ ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส กำมะถัน และเหล็ก (ในฮีมเอนไซม์ เช่น เอนไซม์คาทาเลส)

2) เหล็ก ทองแดง แมงกานีส และสังกะสี ทำหน้าที่เร่งกิจกรรมของเอนไซม์ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (ดังจะได้กล่าวต่อไป)

นอกจากนี้ยังมีธาตุอาหารบางธาตุที่มีทำให้โครงสร้างของเซลล์แข็งแรง ROS เข้าทำลายยาก เช่น

(1) แคลเซียมเป็นองค์ประกอบของผนังเซลล์และส่งเสริมให้เยื่อมีเสถียรภาพ

(2) แมกนีเซียมและโบรอนช่วยให้โครงสร้างของออร์แกเนลต่างๆ ทนต่อการทำลายของ ROS

11.2.3 ซูเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (super oxide dismutase, SOD): เอนไซม์สำคัญ

SOD คือ เอนไซม์ที่เป็นโปรตีนโมเลกุลเล็ก ประกอบด้วยกรดอะมิโน 153 ตัว บทบาทของเหล็ก ทองแดง แมงกานีส และสังกะสีใน SOD มีดังนี้

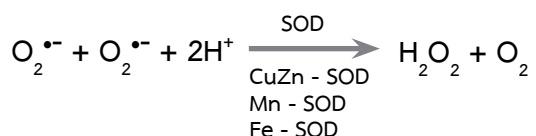
1) SOD ทำหน้าที่สลายอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออนให้เป็นไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H₂O₂) เอนไซม์นี้มี 3 ไอโซไซม์ คือ

SOD ไอโซไซม์แบบที่ 1 ต้องการเหล็ก (Fe-SOD) อยู่ในคลอโรพลาสต์

SOD ไอโซไซม์แบบที่ 2 ต้องการแมงกานีส (Mn-SOD) อยู่ในไมโทคอนเดรีย

SOD ไอโซไซม์แบบที่ 3 ต้องการทองแดงและสังกะสี (Cu/Zn-SOD) อยู่ในไซโทซอล คลอโรพลาสต์ ไมโทคอนเดรีย และเพอร์ออกซิโซม

เนื่องจากปฏิกิริยาการเปลี่ยนอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออนให้ได้ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ เป็นปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชัน ดังนั้นโคแฟกเตอร์ของ SOD จึงเป็นโลหะที่มีเวเลนซ์ 2 ค่า คือ เหล็ก แมงกานีสหรือทองแดง ขึ้นอยู่กับว่าเป็น SOD ไอโซไซม์แบบที่ 1, 2 หรือ 3 แต่ทั้งสามธาตุมีได้ 2 รูป คือ รูปลูกซีไดส์ (Fe³⁺, Mn³⁺ หรือ Cu²⁺) และรูปรีดิวซ์ (Fe²⁺, Mn²⁺ หรือ Cu⁺) ดังสมการ



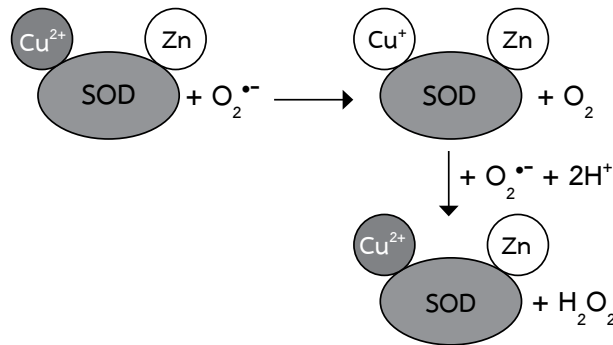


บทบาทของเอนไซม์ SOD คือ เร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ แอนไอออนไปเป็นไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (ภาพที่ 15) ตัวอย่างในภาพนี้เป็น SOD ไอโซไซม์แบบที่ 3 ซึ่งต้องการทองแดงและสังกะสี (Cu/Zn-SOD) ทั้งสองธาตุมีบทบาทในเอนไซม์ดังนี้

(1) สังกะสีอยู่ในโครงสร้างของเอนไซม์ มิได้เข้าร่วมในปฏิกิริยาโดยตรง แต่ทำหน้าที่ควบคุมโครงสร้างของตำแหน่งกัมมันต์

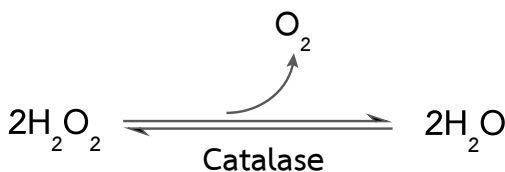
(active site) ให้สมบูรณ์ นอกจากนั้น ภายในหน่วยย่อย (subunit) ยังเชื่อมกันด้วยสะพานไดซัลไฟด์ (disulfide bridge - มีกำมะถัน 2 อะตอม) เพื่อให้โมเลกุลของเอนไซม์มีเสถียรภาพ

(2) ทองแดงเข้าร่วมโดยตรงในปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชัน และมีการเปลี่ยนรูปเป็นวงจรถูกควิพริกไอออน (Cu^{2+}) เป็นควิพรัสไอออน (Cu^+) แล้วเปลี่ยนกลับมาเป็นควิพริกไอออน (Cu^{2+}) อีกครั้งหนึ่ง



ภาพที่ 15 Cu/Zn-SOD เร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ไปเป็นไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ ที่มา : <http://www.intechopen.com/books/current-advances-in-amyotrophic>

2) เนื่องจากไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ที่เกิดเมื่อซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออนสลายตัวยังเป็นพิษต่อพืช ดังนั้นพืชจึงต้องใช้เอนไซม์คาทาเลสเพื่อเปลี่ยนไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ให้กลายเป็นน้ำ (ดังสมการ) เอนไซม์คาทาเลสเป็นฮีโมเอนไซม์ (heme enzyme) มีธาตุเหล็กเป็นองค์ประกอบในโครงสร้าง



สรุปได้ว่าการควบคุม ROS ของพืชมีทั้งระบบที่ใช้เอนไซม์และใช้สารต้านออกซิเดชัน เอนไซม์และสารต้านออกซิเดชัน ถูกสังเคราะห์ขึ้นในพืช เมื่อพืชได้รับธาตุอาหารครบทุกธาตุ แต่ละธาตุเพียงพอและสมดุล ระบบจึงควบคุม ROS ดังกล่าวได้ดี ทั้งนี้เนื่องจากธาตุอาหารบางธาตุทำหน้าที่ดังนี้

- 1) เป็นองค์ประกอบในโมเลกุลของเอนไซม์และสารต้านออกซิเดชัน
- 2) มีบทบาทในกระบวนการสังเคราะห์เอนไซม์และสารต้านออกซิเดชัน
- 3) เป็นธาตุที่กระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ซึ่งช่วยทำลาย ROS



วิธีการเสริมเพื่อให้พืชมีความสามารถในการต่อต้าน ROS ดีขึ้น ในช่วงเวลาที่สภาพแวดล้อมไม่ปกติ เนื่องจากสภาพดังกล่าวส่งผลให้กระบวนการดูดธาตุอาหารของรากจากดินมีประสิทธิภาพต่ำและอาจได้รับธาตุอาหารที่มีบทบาทในการต่อต้านออกซิเดชันจากดินไม่เพียงพอ คือการให้ปุ๋ยทางใบเพื่อเสริมธาตุอาหารเหล่านั้น

12. การเกิดและการลด ROS จากความเครียดแต่ละแบบ

ดังที่ได้กล่าวแล้วว่า ความเครียดจากออกซิเดชัน (oxidative stress) หมายถึงความเครียดในพืชที่เกิดจากการสะสมออกซิเจนชนิดไวต่อปฏิกิริยา หรือ ROS โดยที่เซลล์พืชไม่สามารถควบคุมระดับให้ลดลงต่ำและมีภาวะสมดุลได้ จนเซลล์เสียหายจากการออกซิเดชัน (oxidative damage) หากต้องการยับยั้งความเสียหายดังกล่าว เซลล์ต้องสลาย ROS ให้เร็วที่สุด การที่ ROS จะอยู่ในเซลล์ได้นานเพียงใดขึ้นอยู่กับประสิทธิภาพของระบบการต่อต้านออกซิเดชัน (antioxidation) ของเซลล์พืช ซึ่งมีทั้งการใช้เอนไซม์และไม่ใช้เอนไซม์ดังที่ได้กล่าวแล้ว ในข้อนี้จะกล่าวถึงการเกิด ROS อันนำไปสู่ความเครียดจากปัจจัยที่ไม่มีชีวิตบางแบบและการต้านออกซิเดชันเมื่อพืชมีความเครียดแบบนั้นๆ

12.1 ความแห้งแล้ง (drought)

ความแห้งแล้งทางอุตุวิทยามิทยา หมายถึงสภาพการขาดน้ำ ซึ่งเกิดขึ้นจากปัจจัยที่สำคัญ 4 ประการ คือ (1) ปริมาณฝนน้อย การกระจายไม่ดีและช่วงเวลาที่ฝนตกสั้น (2) การไหลซึมของน้ำลงไปในดินในระดับที่ลึกลดลง (การสูญเสียน้ำจากการไหลบ่าหน้าดินมาก) และปริมาณน้ำใต้ดิน

ลดลง (3) อุณหภูมิของอากาศสูงขึ้น ลมแรง ความชื้นสัมพัทธ์ต่ำ พลังงานแสงอาทิตย์แรงและเมฆปกคลุมท้องฟ้าน้อย และ (4) การคายน้ำและการระเหยของน้ำเพิ่มขึ้น (กรมอุตุฯ มิทยา, 2558)

ในบรรดาสภาพแวดล้อมที่เป็นอุปสรรคต่อการเจริญเติบโตของพืช ความแห้งแล้งเกิดขึ้นมากที่สุด โดยเฉพาะอย่างยิ่งในภูมิภาคแถบแห้งแล้ง (arid area) และกึ่งแห้งแล้ง (semiarid area) ซึ่งมีปัญหาสำคัญคือการขาดน้ำ (water deficit) อันจะส่งผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชสองประการควบคู่กันดังนี้ (1) ยับยั้งการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ และ (2) ทำให้กิจกรรมของระบบเปลี่ยนพลังงานแสง (photosystem) ในคลอโรพลาสต์ผิดปกติ กล่าวคือการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนของระบบ เอื้อต่อการเกิด ROS ด้วยปฏิกิริยาเมเลอร์ โดย ROS ที่เกิดขึ้นนี้ทำหน้าที่เป็นโมเลกุลสัญญาณเตือนภัยแล้ง มีการถ่ายโอนสัญญาณ (signal transduction) เพื่อไปจุดชนวนให้ระบบการต้านภัยแล้งของพืชเริ่มทำงาน ระบบถ่ายโอนสัญญาณนี้เกี่ยวข้องกับสารหลายอย่างที่ทำงานร่วมกัน เช่น ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ กรดแอบไซสิก (abscisic acid, ABA) และแคลเซียมไอออน ในขณะที่เดียวกันเซลล์ก็ใช้ระบบการควบคุมปริมาณ ROS ที่เกิดขึ้นตลอดเวลา ให้มีเฉพาะที่จำเป็นสำหรับการส่งสัญญาณเตือนภัยแล้งเท่านั้น แต่ถ้ามีสภาพแห้งแล้งยืดเยื้อเกินไปจนเกินความสามารถของระบบการควบคุมได้ ROS ก็จะสะสมจนถึงระดับที่เป็นพิษ และทำให้เซลล์ตาย (Wood, 2005)

กระบวนการที่พืชตอบสนองเมื่อความชื้นในดินต่ำมีดังนี้ (Prochazkova *et al.*, 2001; Prochazkova and Wilhelmova, 2011)



1) รากซึ่งสัมผัสกับดินรับรู้สภาพการขาดน้ำ จึงสังเคราะห์กรดแอบไซสิก (ABA) แล้วส่งจากรากทางท่อลำเลียงน้ำหรือไซเลมไปยังใบ ถือว่า ABA เป็นฮอร์โมนพืช ซึ่งทำหน้าที่เป็นโมเลกุลสัญญาณหลักด้านความเครียดระหว่างรากและส่วนเหนือดิน (root-to-shoot stress signal) เมื่อ ABA ไปถึงเซลล์คุม ได้ร่วมกับโพแทสเซียมและแคลเซียม ควบคุมให้เซลล์คุมทั้งสองข้างแฟบลง ปากใบจึงปิดเพื่อลดการคายน้ำทางปากใบ นับเป็นกลยุทธการประหยัดน้ำที่สำคัญของพืชในขณะที่ดินมีความชื้นต่ำ

2) การปิดปากใบแม้จะเกิดผลดีด้านการประหยัดน้ำของพืชแต่มีผลให้แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปที่คลอโรพลาสต์ของใบน้อยลง การขาดแคลนแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ที่คลอโรพลาสต์ มีผลกระทบต่อระบบการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน และอิเล็กตรอนในระบบแสงมีแนวโน้มที่จะเข้าทำปฏิกิริยากับออกซิเจน (ปฏิกิริยามะเลอร์) ได้อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์ (ROS รูปหนึ่ง) กล่าวคือเมื่อความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่คลอโรพลาสต์ลดลงจะมีการสะสม NADPH (รูปรีดิวซ์ของ nicotinamide adenine dinucleotide phosphate ที่ระบบแสง 1 จึงทำให้ขาด NADP⁺ (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate) ที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน (electron acceptor) ที่ระบบแสง 1 ดังกล่าว ในสถานการณ์เช่นนี้ ออกซิเจนซึ่งเป็นผลผลิตของการสลายตัวของน้ำที่ระบบแสง 2 จึงเป็นตัวรับอิเล็กตรอนแทน ทำให้เกิดอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน ซึ่งเป็น ROS อย่างหนึ่ง ปฏิกิริยานี้เรียกว่าปฏิกิริยามะเลอร์ ดังที่ได้กล่าวแล้ว

3) เมื่ออนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์เพิ่มขึ้น

ถึงระดับหนึ่งก็เริ่มเข้าสู่กระบวนการของเครือข่ายสัญญาณในเซลล์ เพื่อถ่ายโอนสัญญาณไปยังโมเลกุลเป้าหมาย ส่งผลให้มีการแสดงออกของยีนที่ควบคุมการทำงานของสารต้านออกซิเดชัน (antioxidants) ซึ่งมีสองแบบคือเอนไซม์และสารที่มีไซเอนไซม์ เมื่อระบบนี้ทำงานมีประสิทธิภาพ พืชก็มีความสามารถทนสภาพขาดน้ำระดับนี้ได้

พืชสายพันธุ์ที่ทนแล้งจะสะสม ROS น้อยกว่า และมีกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชัน (antioxidant enzymes) เช่น superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) และ peroxidase (POD) สูงกว่าสายพันธุ์ที่ไม่ทนแล้ง

12.2 ความเค็ม (salinity)

ดินเค็มเป็นดินที่มีปัญหาในการเพาะปลูก ความเค็มของดินเกิดจากการสะสมเกลือที่ละลายง่ายในความเข้มข้นที่สูงเกินไป จนทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลงทุกระยะการเจริญเติบโต คือ การงอก การพัฒนาของต้น และระยะเจริญพันธุ์ ความเค็มของดินมีผลเสียต่อพืช 4 ประการ คือ (Botella *et al.*, 2005)

1) ความเป็นพิษของไอออน เนื่องจาก

(1) โซเดียมไอออนเข้าไปก่อกวนการทำหน้าที่ของโพแทสเซียมไอออนในเซลล์ โดยเข้าไปแทนที่ในกระบวนการทางชีวเคมี ซึ่งต้องการโพแทสเซียมเท่านั้น

(2) โซเดียมและคลอไรด์ที่สูงขึ้นในเซลล์ ทำให้โครงสร้างของโปรตีนผิดเพี้ยนไปจนไม่สามารถทำหน้าที่ได้

2) การขาดธาตุอาหาร โดยเฉพาะอย่างยิ่งโพแทสเซียม ซึ่งเซลล์รากดูดได้น้อยลง ทำให้พืชขาดธาตุนี้สำหรับใช้ในกระบวนการที่สำคัญ ซึ่งเป็นหน้าที่ของโพแทสเซียมโดยตรง เช่น เป็นโคแฟกเตอร์หรือปัจจัยร่วมเร่งปฏิกิริยา



ของเอนไซม์หลายชนิด ทำให้กิจกรรมของเอนไซม์เหล่านั้นลดลง นอกจากนั้นยังทำให้การสังเคราะห์โปรตีนลดลงด้วย เนื่องจากต้องใช้โฟสเฟสเทียม ความเข้มข้นสูง เพื่อทำให้ tRNA จับกับไรโบโซม ในกระบวนการสังเคราะห์โปรตีน

3) ความเครียดออสโมซิส (osmotic stress) เกิดจากการสะสมโซเดียมไอออนและคลอไรด์ไอออนในผนังเซลล์ เป็นเหตุให้เซลล์รากดูดน้ำได้น้อยลง พืชทนเค็มที่รอดพ้นจากปัญหานี้ได้เพราะสามารถปรับออสโมซิส (osmotic adjustment) โดยการสะสมไอออนทั้งสองนี้และไอออนอื่นในเซลล์รากโดยไม่เป็นพิษ และดูดน้ำได้โดยไม่เป็นอันตราย

4) ความเครียดจากออกซิเดชัน เกิดจากเซลล์สะสมโซเดียมไอออนและคลอไรด์ไอออนมากจนเป็นพิษ เนื่องจากทำให้สมดุลของเมแทบอลิซึมในเซลล์เสียไป เช่น ลดการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในกระบวนการสังเคราะห์แสง (ดังที่ได้อธิบายในเรื่องผลจากความแห้งแล้ง) และมีผลกระทบต่อกระบวนการที่มีการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนในส่วนอื่นๆ ของเซลล์ ทำให้เกิด ROS ปริมาณมากขึ้น ได้แก่ อนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน อนุมูลอิสระไฮดรอกซิล และไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์

อย่างไรก็ตาม พืชมีกลไกต่อต้านอนุมูลอิสระอันเกิดจากความเค็มของดินเช่นเดียวกัน โดยประสิทธิภาพของกลไกดังกล่าวในพืชทนเค็มจะดีกว่าพืชที่ไม่ทนเค็ม เมื่อพืชได้รับผลกระทบจากความเค็ม จะมีกิจกรรมของเอนไซม์ต่อต้านอนุมูลอิสระ เช่น ซูเปอร์ออกไซด์ดีสมิวเทส (SOD) คาทาเลส (CAT) แอสคอร์เบตเพอร์ออกซิเดส (APX) และกลูตาไทโอนรีดักเทส (GR) ส่วนสารต้านอนุมูลอิสระที่เพิ่มขึ้นในเซลล์รากและใบ ได้แก่

กลูตาไทโอนูรีดิวซ์ (GSH) และแคโรทีนอยด์ (carotenoid) (Hernandez *et al.*, 2001.)

12.3 สภาพน้ำขัง (waterlogging)

รากของพืชบกเจริญเติบโตได้ดีเมื่อดินมีการถ่ายเทอากาศดีและมีออกซิเจนเพียงพอ สำหรับการหายใจของราก หากดินมีน้ำขัง รากจะขาดออกซิเจน เนื่องจากแก๊สนี้ละลายในน้ำได้น้อยและมีอัตราการแพร่ในน้ำต่ำมาก ดังนั้นเมื่อน้ำท่วมขังดินพืชจะมีความเครียดและมีผลกระทบด้านสรีระ 2 แบบ คือ (1) พืชอยู่ในภาวะพร่องออกซิเจน (hypoxia) คือ สภาพที่ระดับของออกซิเจนในเนื้อเยื่อมีค่าต่ำกว่าปกติ เกิดจากกระบวนการเคลื่อนย้ายออกซิเจนติดขัด และ (2) ภาวะที่เซลล์ขาดออกซิเจน (anoxia) เนื่องจากออกซิเจนที่เหลืออยู่ในดินถูกใช้หมดไป (Sharma *et al.*, 2011)

1) ภาวะพร่องออกซิเจน (hypoxia) ของราก กระตุ้นให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทั้งภายในและภายนอกเซลล์ราก กล่าวคือ เมื่อดินมีน้ำขังและขาดออกซิเจนจะเกิดสภาพรีดิวซ์จนเหล็กและแมงกานีสอยู่ในรูปรีดิวซ์ด้วย สภาพดังกล่าวอาจทำให้ออกซิเจนที่เหลืออยู่รับอิเล็กตรอนกลายเป็นซูเปอร์ออกไซด์ ส่วนภายในเซลล์นั้น ภาวะพร่องออกซิเจนกระตุ้นให้ไมโทคอนเดรียผลิต ROS ด้วย และพบว่าการสะสมไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ทั้งในรากและใบพืช มีการตรวจพบไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ในบริเวณผนังเซลล์เล็กๆ เยื่อหุ้มเซลล์

2) ภาวะที่เซลล์ขาดออกซิเจน (anoxia) กระตุ้นให้เซลล์ผลิต ROS มากขึ้นในรูปของอนุมูลอิสระซูเปอร์ออกไซด์แอนไอออน ต่อจากนั้นก็พบกิจกรรมของเอนไซม์ต้านออกซิเดชัน เช่น ซูเปอร์ออกไซด์ดีสมิวเทส (SOD) และเอนไซม์อื่นๆ เช่น คาทาเลส (CAT) แอสคอร์เบตเพอร์



ออกซิเดส (APX) และกลูตาไทโอนรีดักเทส (GR) ส่วนสารต้านออกซิเดชันที่พบ คือ โทโคฟีรอล (tocopherol) แสดงว่า ระบบต้านออกซิเดชันมีกิจกรรมในช่วงที่พืชอยู่ในภาวะขาดออกซิเจน

12.4 อุณหภูมิสูง (high temperature)

พืชในธรรมชาติเผชิญกับการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิ 2 ลักษณะ คือ การเปลี่ยนอุณหภูมิเมื่อเปลี่ยนฤดูกาลซึ่งทอดเวลาค่อนข้างนาน และการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิในรอบวัน ซึ่งห่างกันไม่กี่ชั่วโมง เช่น อุณหภูมิของอากาศค่อนข้างต่ำในเวลาเช้าและสูงขึ้นมากในเวลาเที่ยงวันถึงบ่าย จึงเห็นได้ว่า เซลล์ของพืชแต่ละต้นต้องพบกับการเปลี่ยนแปลงที่รวดเร็วกว่าเมื่อเทียบกับสภาพแวดล้อมด้านอื่น

พืชตอบสนองต่อการเพิ่มอุณหภูมิของอากาศด้วยการเปิดปากใบก่อน เพื่อเพิ่มการคายน้ำสำหรับระบายความร้อนออกจากใบไปกับไอน้ำ แต่เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นอีก พืชต้องควบคุมให้ปากใบปิดเพื่อลดการสูญเสียน้ำ การตอบสนองของพืชต่อสภาพอุณหภูมิสูง คือ อากาศสะท้อนร้อน (heat shock) โดยเซลล์ถูกเหนี่ยวนำให้สร้างโปรตีนสะท้อนร้อน (heat shock proteins, HSPs) อย่างรวดเร็ว ซึ่งหน้าที่หลักของ HSPs คือ เป็นชาเพอรอน (chaperones) ซึ่งช่วยรักษาสถานะคงที่ของโครงสร้างโปรตีนในเซลล์ และตอบสนองต่อสภาพเครียดเมื่อสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสม HSPs แบ่งตามน้ำหนักโมเลกุลได้ 5 กลุ่ม คือ น้ำหนักโมเลกุล 100, 90, 70, 60 และต่ำกว่า 40 กิโลดาลตัน (kDa) ได้แก่ HSPs100s, HSP90s, HSP70s, HSP60s และ sHSPs (small HSPs < 40 kDa) โดย HSP70s เป็นโปรตีนที่สำคัญซึ่งเป็นตัวจับสัญญาณ (sensor) ด้านอุณหภูมิของใบ

เมื่อพืชอยู่สภาพที่อุณหภูมิสูงจะมีผลกระทบต่อกิจกรรมของระบบแสง 2 (PSII) ซึ่งแสดงว่าพืชเริ่มเครียดจากออกซิเดชัน (oxidative stress) แล้ว เช่น ข้าวสาลีซึ่งอยู่ในสภาพอุณหภูมิ 40 องศาเซลเซียสเพียง 1 ชั่วโมงก็เริ่มมีไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์สูงขึ้น ต่อมาพบว่า กิจกรรมการหายใจซึ่งเกิดที่ไมโทคอนเดรียลดลง นอกจากนี้เมื่อเกิด ROS มากขึ้นจะมีผลกระทบต่อการตายของเซลล์ (programmed cell death) ด้วย สำหรับระบบการควบคุม ROS พบว่ามีกิจกรรมของเอนไซม์ที่ทำลาย ROS เช่น CAT และ APX สูงขึ้น เมื่อพืชกระทบความร้อน (Arias *et al.*, 2011)

13. สรุป

การเกิดและสะสม ROS ในเซลล์เมื่อพืชเผชิญกับความเครียดจากสภาพแวดล้อมเป็นสาเหตุหลักที่ทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลง อาจมีผลกระทบรุนแรงจนบางอวัยวะเป็นอันตรายหรือรุนแรงมากจนกระทั่งพืชตาย อย่างไรก็ตามพืชจะทนต่อความเครียดจากสภาพแวดล้อมได้ดี เมื่อมีระบบต้านออกซิเดชัน (antioxidant system) ที่มีประสิทธิภาพ สำหรับพืชทั่วไปที่มีระบบต้านออกซิเดชันตามธรรมชาติอยู่แล้ว และพืชใช้ระบบนี้เสมอเมื่อสภาพแวดล้อมอย่างไร้ประปรวน จนสามารถประคองตัวอยู่ได้ หากความผันผวนของปัจจัยภายนอกมิได้ก่อให้เกิดความเครียดรุนแรงเกินไป หรือเกิดความเครียดเพียงบางช่วงเวลาและไม่ยาวนานนัก

การตอบสนองของพืชอย่างหนึ่ง เมื่อมีความเครียดจากปัจจัยต่างๆ ทั้ง 9 อย่าง (ความแห้งแล้ง ความร้อน ความเย็น ความเค็ม แสง



สารมลพิษ ไรค และแมลง) คือ การผลิต ROS ขณะเดียวกัน ระบบต้านออกซิเดชันถูกกระตุ้นให้ทำงานเพื่อรักษาสสมดุลไว้ แต่เนื่องจากชนิดของสารในกลุ่ม ROS และสารต้านออกซิเดชันที่เกิดขึ้นเมื่อพืชมีความเครียดในแต่ละกรณีมีความแตกต่างกัน นอกจากนี้ พืชในธรรมชาติมิได้เผชิญกับความเครียดจากสภาพแวดล้อมที่ละอย่าง ส่วนมากพืชจะเผชิญกับความเครียดจากหลายปัจจัยพร้อมกัน แต่ด้วยระดับความรุนแรงที่ต่างกัน ดังนั้นผลของความเครียดต่อพืชในธรรมชาติจึงเป็นเรื่องที่สลับซับซ้อน

ระบบต้านออกซิเดชันที่พืชใช้ในการควบคุมระดับ ROS ในเซลล์ประกอบด้วย 2 ส่วนคือ (1) สารซึ่งมีสมบัติเป็นตัวต้านออกซิเดชัน เช่น กรดแอสคอร์บิก กลูตาไทโอน แคโรทีน ฯลฯ และ (2) เอนไซม์ที่มีบทบาททำลาย ROS เช่น SOD, CAT, APX, GR ฯลฯ ทั้งสองส่วนนี้จะทำงานได้อย่างมีประสิทธิภาพตามศักยภาพของแต่ละพืช

บรรณานุกรม

- กรมอุตุนิยมวิทยา. 2558. ความแห้งแล้งคืออะไร? สืบค้นเมื่อวันที่ 27 กันยายน 2558. <http://www.arcims.tmd.go.th/DailyDATA/drought%20index/documents/>
- คณาจารย์ภาควิชาปฐพีวิทยา. 2548. ปฐพีวิทยาเบื้องต้น. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์. กรุงเทพมหานคร.
- จิราภา อินธิแสง. 2558. สภาพะโลกร้อนกับเศรษฐกิจการเกษตร. ส่วนวิจัยเศรษฐกิจ เทคโนโลยีและปัจจัยการผลิต สำนักวิจัยเศรษฐกิจการเกษตรกระทรวงเกษตรและสหกรณ์. กรุงเทพมหานคร.
- นวรรตน์ อุดมประเสริฐ. 2558. สรีรวิทยาของพืชภายใต้สภาวะเครียด. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพมหานคร.

มีอยู่จนเกิดภาวะสมดุลระหว่าง ROS และระบบต้านออกซิเดชัน เมื่อพืชได้รับธาตุอาหารต่างๆครบทุกธาตุ แต่ละธาตุเพียงพอและสมดุลกัน ทั้งธาตุอาหารหลัก (ไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และโพแทสเซียม) ธาตุอาหารรอง (แคลเซียม แมกนีเซียม และกำมะถัน) และธาตุอาหารเสริมหรือจุลธาตุ (เหล็ก ทองแดง แมงกานีส สังกะสี และโบรอน)

ความรู้ด้านชีววิทยาโมเลกุลช่วยให้นักวิจัยเข้าใจกลไกที่พืชมีความเครียดและการจัดการความเครียดให้บรรเทาลง ซึ่งเป็นพื้นฐานสำคัญในการพัฒนาพันธุ์พืชเศรษฐกิจที่ทนต่อสภาพแวดล้อมมากขึ้น ดังนั้นหากเลือกปลูกพืชที่ทนสภาพแวดล้อมและจัดการด้านความอุดมสมบูรณ์ของดินอย่างเหมาะสม เพื่อให้พืชได้รับธาตุอาหารครบทุกธาตุ แต่ละธาตุเพียงพอและสมดุลกัน ก็เป็นวิธีที่ช่วยให้พืชทนต่อความเครียดจากสิ่งแวดล้อมได้ดีตามศักยภาพของพืชนั้น

- นวลศรี รักอริยะธรรม และ อัญญา เจนวิถีสุข. 2546. แอนติออกซิแดนซ์: สารต้านมะเร็งในผัก-สมุนไพรไทย. นพบุรีการพิมพ์ เชียงใหม่.
- ยงยุทธ โอสดสภา. 2558. ธาตุอาหารพืช. สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพมหานคร. ราชบัณฑิตยสถาน, 2546. ศัพท์วิทยาศาสตร์ อังกฤษ-ไทย ไทย-อังกฤษ. ห้างหุ้นส่วนจำกัด อรุณการพิมพ์. กรุงเทพมหานคร.
- เอ็จ สโรบล. 2554. Mechanisms of plant responses to global climate change. แก่นเกษตร. 39 (ฉบับพิเศษ 2) : 22-26.
- Agarwal, M. and J.K. Zhu. 2005. Integration of abiotic stress signaling. In Plant Abiotic Stress (M.A. Jenks and P.M. Hassegawa eds.) Blackwell Publishing, New York.
- Apel, K. and H. Hirt. 2004. Reactive oxygen



- species: Metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*. 55: 373-399.
- Arias, D.G., C.V. Piattoni, S.A. Guerrero and A.A. Iglesias. 2011. Biochemical mechanisms for the maintenance of oxidative stress under control in plants. In *Handbook of Plants and Crop Stress* (M. Pessarakli ed.). CRC Press. Taylor and Francis Group. New York.
- Botella, M.A., A. Rosado, R.A. Bressan and P.M. Hasegawa. 2005. Plant adaptive responses to salinity stress. In *Plant Abiotic Stress* (M.A. Jenks and P.M. Hasegawa eds.) Blackwell Publishing, New York.
- Elsair, R. 2014. *Fundamental o Chemistry*. eBook, Bookboon.com.
- Hasanuzzaman, M., K. Nahar and M. Fujita, 2013. Extreme temperature responses, oxidative stress and antioxidant defense in plants. (K. Vahdati and C. Leslie eds), CC.Publisher, New York.
- Heldt, H.W. 1997. *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. Oxford University Press. New York.
- Hernandez, J.A., M.A. Ferrer, A. Jimenez, A.R. Barcelo and F. Sevilla. 2001. Antioxidant system of O_2^-/H_2O_2 production in the apoplast of pea leaves. Its relation with the salt induced necrosis lesions in minor veins. *Plant Physiology*. 127: 817-831.
- Lackie, J.M. and A.T. Dow. 1999. *The Dictionary of Cell and Molecular Biology*. Academic Press. New York.
- Larkindale, J., M. Mishael, R.A. and E. Vierling. 2005. Plant responses to high temperature (M.A. Jenks and P.M. Hasegawa eds.) Blackwell Publishing, New York.
- Levitt, J. 1969. *Introduction to Plant Physiology*. The C.V. Mosby Company. Saint Louis.
- Levitt, J. 1980. *Response of Plant to Environmental Stresses*. Academic Press, New York.
- Novrot, N., N. Rouhier, E. Gelhaye and J.P. Jacquot. 2007. Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria. *Physiologia Plantarum*. 129: 185-195.
- Prochazkova, D., K.K. Sairam, G.C. Srivastava and D.V. Singh. 2001. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Science*. 161: 765-771.
- Prochazkova, D., and N. Wilhelmova. 2011. Antioxidant protection during abiotic stresses. In *Handbook of Plants and Crop Stress* (M. Pessarakli ed.). CRC Press. Taylor and Francis Group. New York.
- Ramirez-Rodriguez, V., J. Lopez-Bucio and L. Herrera-Estrella. 2005 Adaptive responses in plants to non-optimal soil pH. In *Plant Abiotic Stress* (M.A. Jenks and P.M. Hasegawa eds.) Blackwell Publishing, New York.
- Scandalios, J.G. 2005. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 38(7): 995-1014.
- Sewelam, N., K. Kazan and P. M. Schenk. 2016. Global plant stress signaling: reactive oxygen species at the crossroad. *Frontiers in Plant Science*. 7 (article 187): 1-21.
- Shabala, S. 2012. *Plant Stress Physiology*. CABI, New York.
- Shapiguzov, A., J. P. Vainonen, M. Wrzaczek and Jaakko Kangasjrvi. 2012. ROS-talk-how



the apoplast, the chloroplast, and the nucleus get the message through. *Frontiers in Plant Science*. 3 (article 292): 1-10.

- Sharma, P., A. Bhushan, and R.S. Dubey. 2011. Oxidative stress and antioxidative defence system in plants growing under abiotic stresses. In *Handbook of Plants and Crop Stress* (M. Pessarakli ed.). CRC Press. Taylor and Francis Group. New York.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 1998. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Massachusetts.

- Vankova, R. 2011. Plant hormone functions in abiotic and biotic stress responses. In *Handbook of Plants and Crop Stresses* (M. Pessarakli ed.). CRC Press. Taylor and Francis Group. New York.
- Vince, O and M. Zoltan, 2011. *Plant Physiology*. Academic Press, New York.
- Wood. A.J. 2005. Eco-physiological adaptations to limited water environments. In *Plant Abiotic Stress*. (M.A. Jenks and P.M. Hasegawa eds.) Blackwell Publishing, New York.