ภาวะโลกร้อน : ผลกระทบต่อพืช

สายชล เกตุษา*

บทคัดย่อ ภาวะโลกร้อนคืออุณหภูมิบรรยากาศผิวโลกสูงขึ้น. อุณหภูมิสูงสามารถทำให้พืชได้รับอันตรายและอาจทำให้พืชตายได้ โดยกลวิธีหลายทาง. แม้ว่าในทางธรรมชาติ พืชมีความสามารถในการป้องกันตัวเองให้อยู่รอดจากอันตรายที่เกิดจากอุณหภูมิสูง แต่พืชบางชนิดกลับมีความอ่อนแอและไม่สามารถปรับตัวได้. ในปัจจุบันมีความก้าวหน้าทางวิชาการมากและมีการนำความรู้ด้านชีวโมเลกุลมาใช้ในการศึกษาผลกระทบของอุณหภูมิในระดับหน่วยพันธุกรรม ทำให้ทราบว่าพืชที่ทนและไม่สามารถทนอุณหภูมิสูงได้นั้นมีการควบคุมด้วยหน่วยพันธุกรรมเป็นจำนวนมาก จึงทำให้สามารถถ่ายสำเนาหน่วยพันธุกรรมบางชนิดที่ควบคุมกลวิธานการทนร้อนหรือต้านอันตรายจากอุณหภูมิสูง และถ่ายหน่วยพันธุกรรมเหล่านี้ให้กับพืชอื่นที่ไม่ทนร้อน ได้พืชพันธุ์ใหม่ที่ทนทานความร้อน. สิ่งเหล่านี้เป็นผลของความก้าวหน้าในการศึกษาวิจัยพื้นฐานเพื่อสร้างองค์ความรู้ใหม่ ดังนั้นจึงเป็นหน้าที่ของนักวิจัยที่จะต้องศึกษาวิจัยโดยใช้ศาสตร์ที่มีความก้าวหน้าเพื่อแก้ปัญหาผลกระทบของโลกร้อนที่มีต่อพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งพืชเศรษฐกิจ รวมถึงพืชสมุนไพรของประเทศไทย.

***คำสำคัญ:* ภาวะโลกร้อน, ผลกระทบต่อพืช**

Abstract **Global Warming: Effects on Plants**

Saichol Ketsa*
**Department of Horticulture, Faculty of Agriculture, Kasetsart University, Bangkok 10900*

Global warming is the term used to describe the increase in the average temperature of the earth's surface, air and oceans. High temperature increases due to global warming can cause injury and may finally lead to the death of plants by many mechanisms. Although plants have natural defense mechanisms for their survival under high temperature stress, some of them are sensitive to high temperature stress and cannot adapt themselves. Current advances in science and technology enable the application of molecular biology techniques helful for studying the effects of high temperature on plants related to their gene expression. The knowledge gained from research can help us to understand sensitive and tolerant plants in respect of high temperatures with control provided by multigene families. Cloning gene(s) responsible for the heat tolerance of plants and the transfer to other plants sensitive to heat stress can increase heat tolerance in transgenic plants. This results from doing basic research. Therefore, it is necessary for scientists to use advanced science and technology to reduce the adverse effects of global warming on plants, especially economic and medicinal plants.

Key words: global warming, effects on plants

ภาวะโลกร้อนที่เป็นผลมาจากสภาพเรือนกระจกได้รับการพูดถึงกันมาก เพราะมีผลกระทบต่อสิ่งที่มีชีวิตทั้งพืชและสัตว์. ผลของภาวะโลกร้อนนับวันจะทวีความรุนแรงมากขึ้นเพราะมีการทำนายว่าอุณหภูมิของโลกจะมีการเพิ่มขึ้นประมาณ ๑-๓ องศาเซลเซียสในช่วงเวลา ๕๐ ปีข้างหน้า. อุณหภูมิของโลกที่เพิ่มขึ้นนี้ย่อมส่งผลกระทบต่อสิ่งมีชีวิตบนพื้นโลก ซึ่งมีทั้งพืชและสัตว์รวมถึงมนุษย์ด้วย. ผลกระทบของอุณหภูมิที่สูงขึ้นมีทั้งทางตรงและทางอ้อมต่อสิ่งที่มีชีวิต. ผลกระทบของภาวะโลกร้อนที่มีต่อพืชได้รับความสนใจมากกว่าผลกระทบของภาวะโลกร้อนที่มีต่อสัตว์ อาจจะเป็นเพราะว่าพืชนั้นเป็น

**ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ ๑๐๙๐๐*

แหล่งอาหารที่สำคัญของมนุษย์และสิ่งที่มีชีวิตอื่น ๆ และพืชยังเป็นองค์ประกอบที่สำคัญของสิ่งแวดล้อมอีกด้วย.

คนส่วนใหญ่มักกล่าวว่าภาวะโลกร้อนมีผลกระทบต่อการเจริญเติบโตของพืช และทำให้ผลผลิตลดลง หรือกล่าวว่าภาวะโลกร้อนทำให้มีการแพร่กระจายและการระบาดของโรคและแมลงที่เป็นศัตรูของพืชมากขึ้น หรือภาวะโลกร้อนทำให้พื้นที่การเกษตรลดลง เพราะเกิดการกัดเซาะและพังทลายของชายฝั่งทะเล หรือมีการเพิ่มขึ้นของระดับน้ำทะเลทำให้พื้นที่การเกษตรที่ติดกับทะเลถูกน้ำท่วมกว้างขึ้น. คนมักจะมองข้ามไปว่าถ้าอุณหภูมิสูงเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ จะทำให้พืชบนผิวโลกได้รับอันตรายอย่างไร ที่นำไปสู่การลดการเจริญเติบโตและในที่สุดอาจทำให้พืชตายได้. ผู้เขียนบทความนี้อธิบายเน้นให้ทราบว่าความเครียดเหตุความร้อน (heat stress) ทำให้พืชได้รับอันตรายอย่างไร.

การจำแนกสิ่งมีชีวิตจากการตอบสนองต่ออุณหภูมิ

แม้ว่าเป็นการยากที่จะประเมินผลอันตรายที่เกิดขึ้นต่อพืชจากอุณหภูมิสูง เพราะช่วงอุณหภูมิสูงที่อาจก่ออันตรายนั้นกว้าง แต่สามารถจำแนกสิ่งมีชีวิตตามลักษณะการตอบสนองต่ออุณหภูมิ ดังแสดงในตารางที่ ๑ ดังนี้: (๑) พวกชอบเย็น (psychrophiles หรือ lovers of cold) ที่เจริญเติบโตและพัฒนาได้ในช่วงอุณหภูมิ ๐-๒๐ ํซ. อุณหภูมิที่สูงกว่า ๑๕-๒๐ ํซ. อาจก่อความเครียดเหตุความร้อน ซึ่งทำให้พืชเกิดอันตราย; (๒) พวกชอบอุณหภูมิปานกลาง (mesophiles) ที่เจริญเติบโตและพัฒนาในช่วงอุณหภูมิระหว่าง ๐-๓๐ ํซ. และจะเกิดอันตรายเมื่ออุณหภูมิสูงกว่านี้; (๓) พวกชอบอุณหภูมิร้อน (moderate thermophiles) ถ้าอุณหภูมิสูงกว่า ๔๕ ํซ. จะทำให้เกิดความเครียดเหตุความร้อน; (๔) พวกชอบความร้อนสุดโต่ง (extreme thermophiles) เป็นพวกที่เจริญเติบโตและพัฒนาในช่วงอุณหภูมิ ๓๐-๑๐๐ ํซ.

อุณหภูมิที่แสดงในตารางที่ ๑ เป็นเพียงเกณฑ์โดยประมาณ. สิ่งมีชีวิตบางอย่างอาจมีค่าของอุณหภูมิต่ำสุดที่ทนได้ต่ำกว่า ๑๕ ํซ. เช่น สาหร่าย *Koliella tatrae* มีอุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการเจริญเติบโตที่ ๔ ํซ. แต่ถ้าได้รับอุณหภูมิที่ ๑๐ ํซ. เป็นเวลานานทำให้ตายได้.

ช่วงอุณหภูมิจำกัดสำหรับการอยู่รอดของพืช

อุณหภูมิสูงสำหรับการอยู่รอดของพืชที่กำลังเจริญเติบโตต่ำกว่าพืชที่กำลังพักตัว. สิ่งที่มีชีวิตต่าง ๆ มีช่วงอุณหภูมิสูงที่จำกัดแตกต่างกันออกไป อาจให้คำจำกัดความสำหรับอุณหภูมิสูงที่ทำให้พืชตายก็คือ อุณหภูมิที่ทำให้พืชตายร้อยละ ๕๐. อุณหภูมิสูงสุดที่เคยบันทึกสำหรับพืชที่เจริญเติบโตคือ ๖๐-๖๕ ํซ.

เนื้อเยื่อพักตัวอยู่ในสถานะแห้งหรือมีน้ำน้อยจะทนอุณหภูมิสูงได้ดีกว่าเนื้อเยื่อที่เจริญเติบโตและอยู่ในสถานะที่มีน้ำมาก. เมล็ดแห้งสามารถทนอุณหภูมิสูงได้ถึง ๑๒๐ ํซ. ตรงกันข้ามกับเนื้อเยื่อในสถานที่มีน้ำอยู่จะตายเมื่ออุณหภูมิสูงแค่ ๕๐-๖๐ ํซ. หรือต่ำกว่านี้. อย่างไรก็ตามอาจไม่ใช่เมล็ดของพืช

ตารางที่ ๑ การจำแนกสิ่งที่มีชีวิตตามอุณหภูมิที่ทำให้เกิดภาวะเครียด

ประเภท	อุณหภูมิชอบ (ํซ.)	สิ่งที่มีชีวิต
สิ่งมีชีวิตที่มีน้ำเป็นองค์ประกอบมาก		
พวกชอบเย็น	๑๕ - ๒๐	สาหร่าย แบคทีเรีย รา
พวกชอบร้อนปานกลาง	๓๕ - ๔๕	พืชน้ำ พืชในร่มเงา ไลเคนส์ และมอส
พวกชอบอุณหภูมิร้อน	๔๕ - ๖๕	พืชบกชั้นสูง
พวกชอบร้อนจัด	๖๕ - ๑๐๐	สาหร่ายสีน้ำเงิน-เขียว รา แบคทีเรีย
เซลล์หรือเนื้อพืชที่แห้ง	๗๐ - ๑๔๐	ละอองเกสร เมล็ด สปอร์ ไลเคนส์ และมอส

ทั้งหมดที่มีชีวิตอยู่ได้ที่อุณหภูมิสูงเช่นนี้ เมล็ดบางชนิดอาจจะตายที่อุณหภูมิ ๕๐-๖๐°ซ. บางชนิดอาจจะมีชีวิตอยู่รอดได้ในน้ำเดือดเป็นเวลาหลายชั่วโมง ถ้าเนื้อเยื่อไม่มีการขยายหรือพองตัวเนื่องจากน้ำที่มีอยู่. เมล็ดข้าวบาร์ลีย์และข้าวโอ๊ตที่แห้งสามารถอยู่รอดได้นานขึ้นที่อุณหภูมิสูง ถ้าเพิ่มระยะเวลาการทำให้เมล็ดแห้ง. เมล็ดที่ตากแห้งในอากาศโดยทั่วไปจะมีชีวิตอยู่รอดที่อุณหภูมิ ๑๐๐°ซ. แค่เพียง ๑ ชั่วโมง เท่านั้น โดยไม่เกิดอันตราย. แต่ถ้าทำให้เมล็ดแห้งที่ ๕๐°ซ. เป็นเวลา ๙ วัน, ที่ ๖๐°ซ. เป็นเวลา ๒ วัน, ที่ ๘๐°ซ. เป็นเวลา ๒ วัน และย้ายไปที่อุณหภูมิ ๑๐๐°ซ. เป็นเวลา ๓ วัน เมล็ดมากกว่าร้อยละ ๕๘ ยังสามารถมีชีวิตรอดได้. เมล็ดพืชที่มีเปลือกแข็งมีชีวิตรอดได้ที่ ๑๒๐°ซ. ในหม้อนึ่งอัดไอเป็นเวลานานครึ่งชั่วโมง. แต่ถ้าเปลือกเมล็ดถูกฝนให้บาง เมล็ดจะตายในน้ำเดือดภายใน ๑๐ นาที. ทั้งนี้อาจเป็นเพราะว่าการฝนเปลือกเมล็ดให้บางทำให้เซลล์ที่มีชีวิตดูดน้ำเข้าไปในช่วง ๑๐ นาที ทำให้ลดการทนร้อนหรืออุณหภูมิสูง. ดังนั้นอันตรายจากอุณหภูมิสูงขึ้นอยู่กับเวลาที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงนานแค่ไหนด้วย.

อันตรายที่เกิดขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิสูง

อันตรายที่เกิดขึ้นกับพืชเนื่องจากอุณหภูมิต่ำก็คือการเปลี่ยนแปลงน้ำภายในเซลล์ของพืชจากของเหลวกลายเป็นน้ำแข็ง; ที่อุณหภูมิสูงทำให้เกิดการเปลี่ยนสภาพอย่างรวดเร็วของน้ำภายในพืชเป็นไอน้ำ ไม่พบภายใต้ลักษณะของธรรมชาติ. อย่างไรก็ตาม การเปลี่ยนไปเป็นไอน้ำอย่างช้า ๆ ที่อุณหภูมิปรกติอาจเกิดอันตรายได้ แต่อันตรายที่เกิดขึ้นนี้สลับซับซ้อนมากกว่าอันตรายที่เกิดจากอุณหภูมิต่ำ เนื่องจากปฏิกิริยาต่าง ๆ ในพืชเกิดขึ้นอย่างรวดเร็ว อุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นอาจจะทำให้เสียความสมดุลได้ง่าย. ความเครียดเหตุอุณหภูมิสูงอาจเป็นอันตรายโดยตรงหรือโดยอ้อมก็ได้.

อันตรายทางอ้อมจากอุณหภูมิสูง

๑. การยับยั้งการเจริญเติบโต

อัตราการเจริญเติบโตของพืชภายใต้อุณหภูมิที่สูงกว่าอุณหภูมิที่เหมาะ เนื่องจากผลของอุณหภูมิที่มีต่ออัตราปฏิกิริยาเคมีชนิดหนึ่งชนิดใดซึ่งมีผลต่อการเจริญเติบโตของพืช. การยับยั้งการเจริญของพืชที่เกิดขึ้นที่อุณหภูมิสูงกว่าอุณหภูมิที่เหมาะไม่ได้เกี่ยวข้องกับอันตรายที่เกิดขึ้นโดยตรง อัตราการเจริญเติบโตของพืชที่ลดลงนี้ไม่สามารถอธิบายโดยผลทางตรงของอุณหภูมิสูงที่มีต่อปฏิกิริยาเคมี แต่เป็นสิ่งที่เกิดขึ้นเนื่องจากการนำไปสู่การยับยั้งปฏิกิริยาบางอย่างทางเคมีหรือฟิสิกส์. อุณหภูมิที่ไม่สูงพอที่จะยับยั้งการเจริญเติบโตของพืชได้อย่างสมบูรณ์ทีเดียว อาจเป็นอันตรายต่อพืชได้ในที่สุด. อุณหภูมิที่สูงพอปานกลางที่ยับยั้งการเจริญเติบโตของพืชอาจจะทำให้พืชกลับมาอยู่ในสภาพปรกติได้โดยไม่แสดงอันตรายอย่างใดให้เห็น ถ้าพืชนั้นกลับมาอยู่ที่สภาพอุณหภูมิปรกติ.

๒. การขาดอาหาร

ในการตรวจสอบพืช ๒๕ ชนิด พบว่าอุณหภูมิสูงสุดสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสง (๓๖-๔๘°ซ.) ต่ำกว่าอุณหภูมิที่ทำให้พืชตาย (๔๔-๕๕°ซ.) อยู่ประมาณ ๓-๑๓°ซ. ลักษณะที่คล้ายกันนี้พบว่าอุณหภูมิที่ทำให้พืชตายโดยการสูญเสียไอออนอย่างรวดเร็วจะสูงกว่าอุณหภูมิที่ทำลายการสังเคราะห์ด้วยแสงประมาณ ๑๑°ซ. การขาดอาหารของพืชเกิดขึ้นก่อนที่จะถึงอุณหภูมิสูงสุดสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสง. ทั้งนี้เพราะว่าอุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการหายใจ (๕๐°ซ.) สูงกว่าอุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสง (๓๐°ซ.).

อุณหภูมิที่อัตราการหายใจและการสังเคราะห์ด้วยแสงเท่ากันเรียกว่าอุณหภูมิจุดชดเชย (temperature compensation point). ถ้าอุณหภูมิในตัวพืชสูงกว่าอุณหภูมิจุดชดเชยอาหารของพืชที่สะสมไว้จะเริ่มลดลง. ถ้าอุณหภูมิสูงเช่นนี้ดำเนินไปเรื่อย ๆ จะทำให้พืชขาดอาหารและตายไปในที่สุด เมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้นเหนือจุดชดเชย อัตราการหายใจยังคงเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ และอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง. ดังนั้นอัตราการขาดอาหารของพืชจะเพิ่มขึ้นแบบชี้กำลัง (exponential). การขาดอาหารของพืชเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วในพืชที่มีการหายใจเชิงแสง (active photorespiration) ซึ่งเป็น C_3 นอกเหนือไปจากการหายใจที่เกิดขึ้นในเวลากลางคืนที่เกิดขึ้นเป็นปรกติ.

การที่พืชมีอุณหภูมิจุดชดเชย เพราะระบบการสังเคราะห์ด้วยแสงมีความต้านทานอุณหภูมิสูงน้อยกว่าการหายใจ. ความสามารถในการเคลื่อนย้ายอีเลคทรอนระบบแสง ๒ (photosystem II; PS II) จะถูกทำลายเนื่องจากอุณหภูมิสูงได้ง่ายกว่าระบบอื่น ๆ. ที่อุณหภูมิ ๔๔°ซ. ไม่มีผลต่อการเคลื่อนย้ายอีเลคตรอนในระบบแสง ๑ (PS I) แต่จะลดการเคลื่อนย้ายอีเลคทรอนร้อยละ ๒๕ ใน PS II. นอกจากนี้ยังพบว่าการสร้างคลอโรพลาสต์, ไรโบโซม, คลอโรฟิลล์ และแคโรทีนอยด์ลดลงภายใต้อุณหภูมิสูงอีกด้วย.

อันตรายที่เกิดขึ้นจากการขาดอาหารไม่จำเป็นต้องมีสาเหตุมาจากการลดการสังเคราะห์แสง แต่อุณหภูมิสูงอาจจะมีผลต่อการเคลื่อนย้ายอาหารซึ่งทำให้พืชขาดอาหารได้.

๓. สารพิษ

อันตรายที่เกิดขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิสูงอาจเป็นเพราะอุณหภูมิสูงทำให้มีการสร้างสารพิษ. สารพิษที่เกิดขึ้นเป็นผลเนื่องจากกระบวนการหายใจถูกรบกวน. ในต้นแอปเปิลพบว่าการเจริญเติบโตลดลงที่อุณหภูมิ ๓๐°ซ. และถ้าอุณหภูมิสูงกว่านี้ ใบแอปเปิลจะได้รับความเสียหายมากที่อุณหภูมิ ๓๕°ซ. พันธุ์แอปเปิลที่ได้รับอันตรายมากจากอุณหภูมิสูงพบว่ามีปริมาณเอธานอลสูง และกระบวนการรีดักชันของกรดมาลิกจะลดลง และพบอะเซทอลดีฮัยด์ในใบและรากด้วย. ทั้งเอธานอล และอะเซทอลดีฮัยด์เป็นพิษต่อพืช.

แอมโมเนียเป็นสารพิษที่เกิดขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิสูงและอันตรายของแอมโมเนียนี้ถูกยับยั้งหรือต้านทานโดยกรดอินทรีย์ที่ได้จากการหายใจ. เหตุการณ์เช่นนี้สามารถอธิบายถึงการทนร้อนหรืออุณหภูมิสูงของพืชในทะเลทรายที่มีลักษณะอวบหรือฉ่ำ (succulent) เพราะพืชพวกนี้มีเมแทบอลิสมของกรดสูงมาก. พืชชนิดนี้ปริมาณกรดสูงสุดเมื่ออันตรายเนื่องจากอุณหภูมิสูงมีน้อย (ตอนกลางคืน) และปริมาณของกรดต่ำสุดเมื่ออันตรายเนื่องจากอุณหภูมิสูงสูงสุด (ตอนกลางวัน). ปริมาณกรดที่มีมากขึ้นในตอนกลางคืนจะช่วยลดความเป็นพิษของแอมโมเนียที่เกิดขึ้นในตอนกลางวัน.

๔. ปฏิกิริยาเคมีขัดข้อง

ถ้าการสะสมสารตัวกลางบางอย่างสำหรับการเจริญเติบโตของพืช เช่น วิตามิน โคแฟกเตอร์ ถูกยับยั้งโดยอุณหภูมิสูง การเจริญเติบโตของพืชจะถูกยังยั้งและในที่สุดอันตรายก็จะเกิดขึ้นกับพืชนั้น ๆ. การเจริญเติบโตของพืชที่ถูกยับยั้งที่อุณหภูมิสูงพบว่าอะเดนีนถูกทำลาย และเมื่อเพิ่มอะเดนีนให้กับพืชสามารถทำให้พืชกลับสู่สภาพการเจริญเติบโตเป็นปรกติได้. นอกจากนี้ยังพบว่าไบโอตินและสุโครสสามารถเพิ่มการเจริญเติบโตของ *Arabidopsis thaliana* ที่อยู่ภายใต้อุณหภูมิสูงกว่าอุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการเจริญเติบโต.

๕. การสลายตัวของโปรตีน

อุณหภูมิสูงเกิดอันตรายกับพืชเพราะสามารถทำให้โปรตีนเกิดการสูญสภาพ (denaturation). อุณหภูมิที่สูงอาจทำให้สูญเสียเอนซัยม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์โปรตีน. อุณหภูมิสูงอาจฆ่าพืชได้เมื่อไม่สามารถสังเคราะห์โปรตีนทดแทนการทำลายของโปรตีนได้. ทั้งนี้เพราะเอนซัยม์ที่ย่อยสลายโปรตีน ถูกกระตุ้นให้มีการสร้างเพิ่มขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิสูง ซึ่งจะทำการย่อยสลายโปรตีนที่มีอยู่. อุณหภูมิสูงอาจจะยับยั้งการสร้างโปรตีนมากกว่าที่จะเพิ่มการสลายตัวของโปรตีน ทำให้พืชขาดโปรตีนซึ่งมีผลโดยตรงต่อเอนซัยม์เพราะโปรตีนคือส่วนประกอบของเอนซัยม์.

อันตรายโดยตรงจากอุณหภูมิสูง

ในทางธรรมชาติพืชจะไม่ได้รับอันตรายโดยตรงจากอุณหภูมิสูง เพราะอุณหภูมิสูงที่ทำให้พืชได้รับอันตรายนั้นเกิดจากการที่อุณหภูมิค่อยๆเพิ่มสูงขึ้นอย่างช้าๆ จนกระทั่งถึงจุดอันตรายต่อพืช. ส่วนอุณหภูมิสูงที่ทำให้พืชได้รับอันตรายโดยตรงเหตุช็อกความร้อน (heat shock) นั้นเกิดจากการทดลองให้พืชสัมผัสกับอุณหภูมิสูงทันทีในช่วงเวลาที่สั้น.

การตรวจสอบระดับเซลล์

อันตรายที่เกิดขึ้นกับพืชเนื่องจากอุณหภูมิสูงดังที่ได้กล่าวมาแล้วข้างต้น เป็นอันตรายที่เกิดขึ้นอย่างช้า ๆ (หลายชั่วโมงหรือหลายวัน)ซึ่งเป็นลักษณะของอันตรายที่เกิดขึ้นโดยทางอ้อมซึ่งตรงกันข้ามกับอันตรายที่เกิดขึ้นโดยตรง เพราะปรากฏให้เห็นภายในระยะเวลาอันสั้น. อันตรายที่เกิดขึ้นโดยตรงนี้ได้มี

การศึกษาเซลล์โดยใช้กล้องจุลทรรศน์.

๑. การใช้กล้องจุลทรรศน์แสง

จากการศึกษาเซลล์ชั้นผิวของใบอ่อนหรือตาอ่อน ของพืชในตระกูลแตง พบว่าเมื่ออุณหภูมิเริ่มสูงการไหลของโปรโต-พลาสมจะเคลื่อนที่เร็วขึ้น. เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นอีก โปรโตพลาสมจะไหลไปรวมกันอยู่ที่จุดหนึ่ง ในที่สุดโปรโตพลาสมทั้งหมดจะไปรวมตัวติดอยู่กับผนังเซลล์. การรวมตัวของโปรโตพลาสมเป็นก้อนเช่นนี้เกิดขึ้นเมื่อจุ่มเนื้อเยื่อลงในน้ำที่มีอุณหภูมิ ๔๖-๔๗ ํซ. เป็นเวลา ๒ นาที. การรวมตัวเป็นก้อนของโปรโต-พลาสมสังเกตได้โดยขนาดหรือปริมาตรของโปรโตพลาสต์จะลดลง ซึ่งแสดงว่าอันตรายที่เกิดขึ้นนี้เริ่มจากโปรโตพลาสต์ที่อยู่รอบนอกเข้าไปยังด้านใน. การสูญเสียสารสีจากเซลล์ของพืชจะเกิดเมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้น การกลับคืนสภาพปรกติของเซลล์จะไม่เกิดขึ้น ถ้าคลอโรพลาสต์เริ่มรวมตัวกัน. อุณหภูมิสูงที่ทำให้พืชตายจะทำให้เกิดความไม่เป็นระเบียบกับเยื่อหุ้มแวคิวโอล, เยื่อหุ้มเซลล์ และเยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์. ดังนั้นสาเหตุที่ทำให้เกิดอันตรายกับพืชครั้งแรกเนื่องจากอุณหภูมิสูงก็คือ การแตกแยกของเยื่อหุ้มเซลล์.

๒. การใช้กล้องจุลทรรศน์อิเลคทรอน

ออร์แกเนลล์ทั้งหมดที่ได้รับอุณหภูมิสูงอย่างรวดเร็วจะเกิดอันตราย. เซลล์ของใบที่ติดอยู่กับปากใบของ *Tradescantia fluminensis* เมื่อถูกความร้อน ๕๐ ํซ. เป็นเวลา ๕ นาที ขนาดของนิวเคลียสจะลดลงประมาณร้อยละ ๑๕. เมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้นถึง ๕๙ ํซ. ขนาดของนิวเคลียสจะลดลง เหลือน้อยกว่าครึ่งของขนาดเดิม. ข้าวสาลีหลายพันธุ์ที่ไม่ทนอุณหภูมิสูง ถ้าให้ข้าวสาลีเจริญเติบโตที่อุณหภูมิ ๓๘ ํซ. เป็นเวลานาน ๆ โครมาทินจะสลายตัว และโครโมโซมเกิดตำหนิ. ในเซลล์เจริญของหอมหัวใหญ่ *(Allium cepa)* เมื่อได้สัมผัสอุณหภูมิ ๔๔ ํซ. อย่างกะทันหัน นิวเคลียสจะแยกตัวออกมา.

นอกจากปรากฏการณ์ที่พบจากการศึกษาโดยใช้กล้องจุลทรรศน์ทั้งสองชนิดแล้ว ยังมีการรั่วไหล ของสารต่าง ๆ ออกจากเซลล์เนื่องจากผนังเซลล์ได้รับความเสียหาย ทำให้มีการเพิ่มการผ่านเข้าออกของสารต่าง ๆ ได้แก่สารสี, กรดนิวคลีอิก, โปรตีน และสารอื่นๆ ที่ได้จากการสร้างและการสลาย. อุณหภูมิสูงที่ทำให้เกิดการสูญเสียไอออนจะสูงกว่าอุณหภูมิสูงที่ทำให้เกิดสูญเสียความสามารถในการสังเคราะห์ด้วยแสงประมาณ ๑๑ ํซ. ดังนั้นเยื่อหุ้มเซลล์จะต้องทนอุณหภูมิสูงได้ดีกว่าเยื่อหุ้มคลอโรพลาสต์. ในเมล็ดพืช ๑๐ ชนิดที่ทำการตรวจสอบ พบว่า ๘ ใน ๑๐ มีการสูญเสียกรดอะมิโนเมื่อเมล็ดที่ดูดน้ำได้รับอุณหภูมิ ๓๐-๓๕ ํซ.

การสูญเสียรูปเดิมของโปรตีน

เนื้อเยื่อทั้งหมดของพืชประกอบด้วยสาร ๒ ชนิดคือโปรตีนและสารไขมัน. การเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นแก่เนื้อเยื่อของพืชระดับโมเลกุล จะต้องเกิดขึ้นกับสาร ๒ ชนิดนี้. การสูญเสียรูปร่างเดิมของโปรตีนเนื่องจากการคลี่ตัว (unfolding) ของโมเลกุลซึ่งทำให้สูญเสียสมบัติดั้งเดิมที่มีอยู่. การคลี่ตัวของโปรตีนเกิดขึ้นเมื่ออุณหภูมิสูงจะทำลายฮัยโดรเจนบอนด์ ซึ่งเป็นบอนด์ที่มีกำลังอ่อน (2-3 kcal). ฮัยโดรเจนบอนด์เป็นตัวช่วยยึดเกาะโมเลกุลของโปรตีน. นอกจากนี้ยังมีฮัยโดรโฟบิกบอนด์ยึดเกาะโมเลกุลของโปรตีนในโครงสร้างตติยภูมิ. อุณหภูมิสูงจะทำฮัยโดรเจนบอนด์อ่อนกำลังลง โปรตีนจะเปลี่ยนไปจากรูปเดิม. แต่การเปลี่ยนแปลงนี้ยังสามารถกลับไปอยู่ในสภาพเดิมที่เป็นปรกติได้ (reversible denaturation). เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นโปรตีนที่สูญเสียรูปเดิมจากการคลี่ตัว จะรวมตัวกันเป็นกลุ่มก้อนอย่างไม่มีระเบียบ ดังสมการ

$$N \underset{\text{normal T}}{\overset{\text{high T}}{\rightleftharpoons}} D \overset{\text{high T}}{\rightleftharpoons} A$$

N = รูปเดิม

D = สูญเสียรูปเดิม

A = โปรตีนจับก้อน

เมื่อโปรตีนรวมตัวกันใหม่หลังจากที่สูญเสียรูปเดิมไปจะไม่สามารถกลับไปอยู่ในรูปเดิมได้อีก. ดังนั้นอุณหภูมิสูงจะไม่ทำลายชีวิตพืชเว้นเสียแต่ว่าโปรตีนที่สูญเสียรูปเดิมไปจะรวมตัวกัน.

เนื้อเยื่อของพืชที่มีปริมาณความชื้นสูงเป็นอันตราย

โดยอุณหภูมิสูงได้ง่ายกว่าเนื้อเยื่อที่มีปริมาณความชื้นต่ำนั้น สามารถอธิบายได้โดยการสูญเสียรูปเดิมของโปรตีน. ทั้งนี้การคลี่ตัวโมเลกุลของโปรตีนจะเกิดขึ้นต่อเมื่อมีน้ำอยู่เพียงพอ ซึ่งทำให้โมเลกุลของโปรตีนเคลื่อนที่อย่างอิสระ. ดังนั้นอัตราการทำให้โปรตีนสูญเสียในการทำหน้าที่จะเพิ่มขึ้นเมื่อความเข้มข้นของโปรตีนลดลง. ดังนั้นจะเห็นว่าเมล็ดพืชหลายชนิดที่แห้งหรือมีปริมาณความชื้นไม่สูง จะทนอันตรายจากอุณหภูมิสูงได้ดีกว่าเมล็ดที่มีปริมาณความชื้นมาก. เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นมากจะทำลายวาเลนซ์บอนด์ของโปรตีนและสารอื่น ๆ ในโปรโตพลาสม. อันตรายที่เกิดขึ้นเกี่ยวกับโปรตีนดังที่กล่าวมาแล้วโดยอุณหภูมิสูงอาจจะแบ่งได้เป็น ๒ ชนิดคือ อันตรายที่เกิดขึ้นเนื่องจากการสูญเสียรูปเดิมของโปรตีน และอันตรายที่เกิดจากการสลายตัวของโปรตีนคือโปรตีนที่สูญเสียรูปเดิมแล้วรวมตัวกัน.

การเปลี่ยนสารไขมันเป็นของเหลว

อันตรายต่อชีวิตของพืชโดยอุณหภูมิสูงอาจเนื่องมาจากการกลายสภาพเป็นของเหลวของสารไขมันในโปรโตพลาสม. ดังได้กล่าวแล้วว่าสารไขมันเป็นองค์ประกอบของเยื่อต่าง ๆ อยู่ในลักษณะเป็นชั้นกึ่งแข็ง เมื่อเปลี่ยนสถานะเป็นของเหลวทำให้เยื่อสูญเสียสมบัติประจำตัวของมัน. แต่ก็มีคนที่ไม่เห็นด้วยกับทฤษฎีนี้ เพราะอุณหภูมิที่ทำให้การเปลี่ยนถ่ายสถานะ (phase transition) ของสารไขมันเกิดขึ้นในช่วงที่อุณหภูมิต่ำ (๑๐°-๒๐°ซ.) ซึ่งไม่สูงกว่าอุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการเจริญเติบโตของพืช และต่ำกว่าอุณหภูมิที่ทำให้เกิดการสูญเสียรูปเดิมของโปรตีนในเนื้อเยื่อ (๕๐°ซ.). ดังนั้นการถ่ายเปลี่ยนสถานะของสารไขมันจึงดูเหมือนจะไม่มีผลอันตรายเกิดขึ้นต่อพืช. อย่างไรก็ตามในระยะหลังมีหลักฐานเพิ่มขึ้นและเชื่อกันว่าอุณหภูมิสูงทำให้เกิดการเปลี่ยนสถานะของสารไขมันจะเกิดอันตรายกับพืชได้. หลักฐานที่สนับสนุนก็คือการเพิ่มการอิ่มตัวของสารไขมันในพืชสามารถเพิ่มการทนอุณหภูมิสูงของพืชบางชนิดได้.

ดังนั้นอันตรายที่เกิดมีทั้งการเปลี่ยนแปลงของสารไขมันและโปรตีนก่อให้เกิดความเสียหายของเนื้อเยื่อ, การสูญเสียระบบการควบคุมการเข้าออกของสาร หรือระบบการดูดซึมโดยใช้พลังงานเนื่องจากอุณหภูมิสูงอาจทำให้ ๑) สารไขมันกลายเป็นของเหลวมากเกินไป ทำให้เกิดการแตกแยกของชั้นสารไขมัน, หรือ ๒) การสูญเสียรูปเดิมและการรวมตัวของโปรตีนที่เป็นส่วนประกอบของเนื้อเยื่อ.

การเปลี่ยนแปลงกรดนิวคลีอิก

เหมือนกับโปรตีน ความร้อนสามารถทำให้กรดนิวคลีอิกสูญเสียรูปเดิมได้. ถ้าอันตรายที่เกิดขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิสูงมีการทำให้เกิดความเสียหายให้กับเนื้อเยื่อ จะไม่เห็นผลที่เกิดขึ้นโดยตรงกับกรดนิวคลีอิก เพราะกรดนิวคลีอิกไม่ได้เป็นส่วนประกอบที่สำคัญของเยื่อหุ้มเซลล์. อย่างไรก็ตามกรดนิวคลีอิกอาจจะมีบทบาททางอ้อมเกี่ยวกับอันตรายที่เกิดจากอุณหภูมิสูง อย่างน้อยกรดนิวคลีอิกก็มีความสำคัญในการซ่อมแซมความเสียหายที่เกิดกับเนื้อเยื่อ.

ภูมิต้านอันตรายอุณหภูมิสูงของพืช

การต้านทานต่ออุณหภูมิสูงของพืช สามารถแบ่งออกได้เป็น ๒ ลักษณะ คือ

๑. การหลีกเลี่ยงความร้อน (heat avoidance) คือ การที่พืชป้องกันหรือลดการผ่านของความร้อนเข้าไปในเนื้อเยื่อพืช. พืชสามารถกำจัดอันตรายจากอุณหภูมิสูงได้เพียงบางส่วนหรือทั้งหมดโดยสิ่งกีดขวางทางกายภาพ (physical barrier) ซึ่งเป็นฉนวนทำให้เซลล์ของพืชไม่ถูกอุณหภูมิสูงโดยตรง.

๒. การทนความร้อน (heat tolerance) แม้ว่าอุณหภูมิสูงจะผ่านเข้าไปในเนื้อเยื่อของพืช แต่พืชสามารถลดหรือกำจัดอันตรายจากอุณหภูมิสูงที่ผ่านเข้าไปภายในเนื้อเยื่อและสามารถซ่อมแซมส่วนที่เสียหายได้.

ความหมายของความต้านความร้อน ๒ แบบของพืชนี้จะชัดเจนมากขึ้น. เมื่อพิจารณาตัวอย่าง เช่น พืช ก และ ข อาจมีอุณหภูมิที่ทำให้ตายอยู่ที่อุณหภูมิเดียวกัน เช่นอุณหภูมิที่สูงกว่าอุณหภูมิของบรรยากาศทั่วไป ๗°ซ. ถ้าอุณหภูมิของพืช ก สูงขึ้น ๑๐°ซ. เกินอุณหภูมิของบรรยากาศ และอุณหภูมิของใบพืช ข สูงขึ้นเพียง ๕°ซ. เกินอุณหภูมิของบรรยากาศ ใบของ

พืชจะตาย. แต่ใบของพืช ข จะไม่ตาย เนื่องจากพืชทั้งสองชนิดมีความทนต่ออุณหภูมิสูงเท่ากัน คือถ้าพืชทั้ง ๒ ชนิดมีอุณหภูมิ ๑๐°ซ. สูงกว่าอุณหภูมิของบรรยากาศ พืชทั้ง ๒ ชนิดก็จะถูกฆ่าตายทันที แต่ใบพืช ข มีชีวิตรอดอยู่ได้เพราะมีกลวิธานการหลีกเลี่ยง ซึ่งทำให้อุณหภูมิของใบพืชสูงขึ้นเพียง ๕°ซ.

กลวิธานการหลีกเลี่ยงอันตรายจากอุณหภูมิสูงของพืช

๑. ฉนวน

พืชที่มีส่วนที่เป็นฉนวน ไม่สามารถป้องกันอันตรายที่เกิดจากอุณหภูมิสูงได้ถ้าอุณหภูมิภายในของตัวพืชสูงกว่ารอบ ๆ. ฉนวนป้องกันการสูญเสียความร้อนโดยการสื่อนำความร้อนจากพืชไปยังรอบ ๆ ที่เย็นหรืออุณหภูมิที่ต่ำกว่า. ฉนวนสามารถป้องกันอันตรายได้ถ้าส่วนของพืชสัมผัสโดยตรงกับอุณหภูมิรอบ ๆ ที่สูงกว่าอุณหภูมิที่ทำให้พืชตาย ทำให้สามารถอธิบายว่าทำไมต้นกล้าของไม้ยืนต้นที่มีอายุมากมีเปลือกหนาทำหน้าที่เป็นฉนวนได้ดีกว่าต้นกล้าที่อายุน้อย เพราะสามารถหลีกเลี่ยงอันตรายจากอุณหภูมิสูง.

๒. ลดการหายใจ

การหายใจของพืชอาจทำให้เกิดอันตรายโดยการทำให้อุณหภูมิภายในพืชเองเพิ่มขึ้น. การลดการหายใจจะเป็นการชักนำให้เกิดการหลีกเลี่ยงในกรณีของใบพืช. การปล่อยความร้อนโดยวิธีการนี้น้อยกว่าความร้อนที่ผ่านมาโดยการแผ่รังสี และใบพืชรับเอาไว้. ความร้อนที่ปล่อยออกมาโดยการหายใจมีน้อยกว่า 10^{-5} kcal/cm^2 leaf/min ขณะที่รังสีความร้อนมี 0.7 Kcal/cm^2 leaf/min.

๓. ลดการรับรังสีความร้อน

การลดการรับพลังงานรังสีของพืชอาจทำได้ ๓ ทาง

๓.๑ การสะท้อนพลังงานรังสีโดยใบซึ่งขึ้นอยู่กับความยาวคลื่นและชนิดของใบพืช. พืชที่ขึ้นในเขตร้อนมีการสะท้อนพลังงานรังสีได้มากกว่าชนิดอื่น ๆ. ใบพืชสีเขียวในร่มมีการสะท้อนพลังงานรังสีร้อยละ ๕ ที่ ๔๔๐ นาโนเมตร เพิ่มขึ้นถึงจุดสูงสุดร้อยละ ๑๕ ที่ ๕๕๐ นาโนเมตร, ค่อย ๆ ลดลงถึงร้อยละ ๕-๖ ที่ ๖๗๕ นาโนเมตร และจะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วถึงร้อยละ ๕๐ ในเขตของรังสีอินฟราเรด ๗๗๕-๑๑๐๐ นาโนเมตร. โดยสรุปแล้วใบพืชที่ขึ้นในเขตร้อนทะเลทรายจะมีความสามารถในการสะท้อนพลังงานรังสีได้สูงสุด และพืชใบสีเขียวในร่มจะสะท้อนได้น้อยที่สุด. ใบพืชแต่ละชนิดจะสะท้อนพลังงานรังสีแตกต่างกันมากในช่วงแสงที่มองเห็นได้ และไม่แตกต่างกันในช่วงแสงอินฟราเรด ยกเว้นพวกพืชในร่ม. ในวันที่ปลอดโปร่งไม่มีเมฆ พลังงานความร้อนที่ผ่านลงมายังผิวโลกมากกว่าร้อยละ ๕๐ เป็นแสงในช่วงอินฟราเรด. ดังนั้นใน visible region พืชจึงมีการสะท้อนพลังงานในช่วงอินฟราเรดมากกว่า. ใบของพืชในร่มจะรับหรือดูดเอาพลังงานรังสีในช่วงอินฟราเรดมากกว่าพืชในเขตร้อนทะเลทรายประมาณ ๑/๓ เท่า. ดังนั้นอุณหภูมิภายในของพืชพวกนี้จึงสูงขึ้นมากกว่าพืชในเขตร้อนทะเลทราย.

๓.๒ พืชมีความสามารถปล่อยให้พลังงานรังสีผ่านไปได้มากน้อยต่างกัน. ใบของพืชที่มีสีจางจะปล่อยให้พลังงานรังสีในส่วนที่มองเห็นผ่านไปได้มากกว่าใบที่มีสีเข้ม แม้ว่าในใบเดียวกันของพืชอาจจะแสดงการเพิ่มความส่งผ่านได้ (transimissitivity) เนื่องจากการเปลี่ยนทิศทางของใบ. ใบของพืชหลายชนิดเปลี่ยนทิศทางโดยหันขอบใบไปทางดวงอาทิตย์ ดังนั้นพืชจึงลดการรับพลังงานรังสี และทำให้อุณหภูมิพืชลดลง. การปรับตัวเช่นนี้ทำให้หลีกเลี่ยงอันตรายจากอุณหภูมิสูง.

๓.๓ การรับพลังงานรังสีเอาไว้โดยชั้นหรือเซลล์ของพืชที่ทำหน้าที่เป็นตัวป้องกัน เนื่องจากส่วนของพืชชั้นนอกที่เป็นน้ำจะป้องกันเซลล์ชั้นในโดยคัดกรองเอาพลังงานความร้อนที่เกิดในช่วงอินฟราเรด. ในกรณีเช่นนี้ พืชต้องการชั้นรอบนอกของเซลล์ซึ่งมีความทนต่ออุณหภูมิสูงมาก เพื่อป้องกันกลุ่มเซลล์ชั้นใน (chlorenchyma) ที่มีการทนต่ออุณหภูมิสูงได้น้อย. พืชในเขตร้อนทะเลทรายมักจะมีลักษณะอวบหรือฉ่ำ เซลล์จะมีปริมาณน้ำมากซึ่งทำหน้าที่คัดกรองความร้อนได้ดีเมื่อได้รับอุณหภูมิสูง.

๔. การระบายความร้อนโดยการคายน้ำ

การคายน้ำทางใบของพืชจะช่วยลดอุณหภูมิของพืช. ถ้าป้องกันไม่ให้ใบมีการคายน้ำโดยใช้วาสซิลีนทาผิวใบจะทำให้ใบพืชมีอุณหภูมิสูงขึ้น๑-๓°ซ. ซึ่งสูงกว่าใบที่มีการคาย

น้ำอย่างอิสระที่อุณหภูมิ ๓๐°ซ. หรือต่ำกว่านี้. การลดอุณหภูมิของพืชโดยการคายน้ำจะสามารถลดอุณหภูมิได้ประมาณ ๒-๕°ซ. ถึงแม้ว่าอุณหภูมิที่ลดต่ำลงโดยวิธีการคายน้ำจะไม่ได้ต่ำมากนัก แต่ก็เป็นประโยชน์ต่อพืชเพราะถ้าอุณหภูมิของพืชสูงเกินอุณหภูมิฆ่า ไม่ว่ามากน้อยก็จะเกิดอันตรายได้ทันที.

การทนต่ออุณหภูมิสูง

กลวิธานที่พืชทนอันตรายจากอุณหภูมิสูง ขึ้นอยู่กับอันตรายจากอุณหภูมิสูงนั้นเกิดทางอ้อมหรือทางตรง.

กลวิธานการทนอันตรายทางอ้อมจากอุณหภูมิสูงของพืช

๑. การเจริญเติบโต

อุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการเจริญเติบโตของพืชแต่ละชนิดแตกต่างกันไปตามที่อยู่อาศัย. ความสามารถของพืชที่จะเจริญเติบโตได้ขึ้นอยู่กับความสามารถของพืชที่จะป้องกันอันตรายจากทางอ้อมของอุณหภูมิสูง ทั้ง ๕ อย่าง (การเติบโต การขาดอาหาร สารมีพิษ ปฏิกิริยาเคมีที่ไม่สมบูรณ์ และการสูญเสียรูปเดิมของโปรตีน). พืชแต่ละชนิดย่อมมีการทนต่ออันตรายของอุณหภูมิสูงแตกต่างกันออกไป.

๒. การขาดอาหาร

ถ้าอันตรายที่เกิดจากอุณหภูมิสูงเนื่องจากการขาดอาหารหรือการผิดปรกติของการเปลี่ยนแปลงภายในเมแทบอลิสมอย่างหนึ่งอย่างใด แล้วพืชยังสามารถดำเนินการสร้างและการสลายได้เป็นปรกติที่อุณหภูมิสูง พืชชนิดนั้นจะทนต่ออันตรายจากอุณหภูมิสูง ตัวอย่างเช่น มะเขือเทศและแตงกวามีอุณหภูมิที่เหมาะสำหรับการสังเคราะห์แสงเท่ากัน แต่แตงกวามีการทนต่ออันตรายจากอุณหภูมิสูงมากสูงกว่ามะเขือเทศ เพราะการสังเคราะห์แสงของแตงกวาลดลงถึงศูนย์ช้ากว่ามะเขือเทศที่อุณหภูมิสูง. พืชที่ปรับตัวให้เข้ากับอุณหภูมิสูงจะมีจุดชดเชยสูงกว่าพืชที่ปรับตัวไม่ได้ เนื่องจากความแตกต่างกันในจุดชดเชยของพืช พืชในเขตร้อนอาจจะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ ๔๐°ซ. มากเป็น ๒ เท่าของพืชในเขตหนาวเย็น.

การปรับตัวของพืชนี้อาจทำสำเร็จได้ ๒ ทาง. ๑) พืชมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เป็นจริง สูงกว่าที่อุณหภูมิสูง, และ ๒) พืชมีอัตราการหายใจต่ำ. พืชที่ปรับตัวได้ดีจะใช้ทั้งสองกระบวนการนี้. พืช C_4 ปรับตัวให้เข้ากับอุณหภูมิสูงได้ดีกว่าพืช C_3 พืช C_4 มีจุดชดเชยสูงกว่าพืช C_3. การที่พืชมีจุดชดเชยสูงเพราะเพิ่มความสามารถในการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ที่อุณหภูมิสูง เนื่องจากมีระบบการดูดคาร์บอนไดออกไซด์ที่มีประสิทธิภาพ และลดอัตราการหายใจที่อุณหภูมิสูงในระหว่างกลางวัน เนื่องจากเกือบจะไม่มีการหายใจเชิงแสง.

๓. ปฏิกิริยาเคมีบกพร่อง สารพิษ และการสลายโปรตีน

ถ้าอันตรายที่เกิดขึ้นกับเมแทบอลิสมเนื่องจากลดการสร้างสารสำคัญสำหรับการเจริญเติบโตที่อุณหภูมิสูงแล้วนำไปสู่การเกิดการขัดข้องของปฏิกิริยาเคมี. การทนของพืชจะต้องมีอัตราการสังเคราะห์สารสูงกว่าปรกติที่อุณหภูมิสูง. ในกรณีของอันตรายของอุณหภูมิสูงที่เกิดขึ้นเนื่องจากสารมีพิษ พืชที่มีการทนต่ออุณหภูมิสูงต้องมีระบบการลดสารพิษที่เกิดขึ้นเช่นการทำให้แอมโมเนียที่เป็นพิษหมดไปโดยการสังเคราะห์กรดอินทรีย์ ซึ่งเป็นวิธีหนึ่งของพืชที่มีการทนต่ออุณหภูมิสูง. อันตรายของอุณหภูมิสูงที่เกิดจากการสลายตัวของโปรตีน พืชที่มีการทนต่ออุณหภูมิสูงต้องมีกลวิธานซ่อมแซมส่วนโปรตีนที่สลายตัวไปแล้ว.

กลวิธานต้านอันตรายจากอุณหภูมิทางตรงของพืช

๑. การทนอุณหภูมิสูงของโปรตีน

การทนอุณหภูมิสูงของโปรตีนมีกลวิธานป้องกันอันตรายที่เกิดจากอุณหภูมิสูงโดยทางอ้อม เช่น เอนซัยม์สลายโปรตีน ที่มีการสังเคราะห์เกิดขึ้นเนื่องจากอุณหภูมิสูงชักนำและมีการป้องกันอันตรายที่เกิดจากความร้อนโดยตรงเพื่อที่จะได้สังเคราะห์โปรตีนได้รวดเร็วมากกว่าภายใต้สภาพของอุณหภูมิที่สูง. เอนซัยม์ที่มีส่วนในการสังเคราะห์โปรตีนจะทำหน้าที่เป็นปรกติที่อุณหภูมิสูง เนื่องจากเอนซัยม์ต่าง ๆ เป็นโปรตีน พืชที่ทนอุณหภูมิสูงสามารถป้องกันอันตรายจากอุณหภูมิสูงได้ ถ้าเอนซัยม์ที่มีหน้าที่ในการสังเคราะห์โปรตีนทนอุณหภูมิสูงได้ดี ดังนั้นพืชที่ทนอุณหภูมิสูงต้องมี.

- เอนซัยม์ที่สังเคราะห์โปรตีนที่ทนอุณหภูมิสูง เพื่อ

ป้องกันอันตรายที่เกิดขึ้นจากทางอ้อมเนื่องจากกระบวนการย่อยสลายโปรตีน.

- โปรตีนของโปรโทพลาสมเมื่อสูญเสียรูปเดิมและรวมตัวกันจะทำให้พืชตายทันที ดังนั้นโปรตีนจะต้องทนต่อโปรตีนเพื่อป้องกันอันตรายที่เกิดขึ้นโดยตรง.

๒. บทบาทของสารไขมัน

พืชที่ทนร้อนได้ดีเมื่อได้รับอุณหภูมิสูง กรดไขมันอิ่มตัวจะเพิ่มขึ้นมากกว่าเมื่อได้รับอุณหภูมิต่ำ. ขณะเดียวกันกรดไขมันไม่อิ่มตัวจะลดลง สรุปแล้วอัตราส่วนของกรดไขมันไม่อิ่มตัวต่อกรดไขมันอิ่มตัวลดลงเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น. การเพิ่มการอิ่มตัวของสารไขมันจะทำให้พืชมีความทนทานต่ออุณหภูมิสูงมากขึ้น เพราะทำให้ออร์แกเนลล์ของการสังเคราะห์ด้วยแสงทนอุณหภูมิสูงได้ดีขึ้น.

๓. การซ่อมแซมส่วนที่ได้รับอันตรายจากอุณหภูมิสูง

หลังจากที่พืชช็อกเหตุอุณหภูมิที่สูงในช่วงเวลาอันสั้นอาจจะติดตามด้วยอันตรายที่เกิดมีมากขึ้นหรือมีการซ่อมแซมส่วนที่ได้รับอันตราย ซึ่งขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมหลังจากที่พืชได้รับอุณหภูมิสูงเช่น ใบข้าวโพดที่ได้รับความร้อน ๔๒-๔๔°ซ. นาน ๑๐ นาที การสังเคราะห์แสงจะกลับสู่สภาพปรกติเร็วขึ้นถ้าใบข้าวโพดถูกแสง. การให้สารไคเนตินกับใบยาสูบก่อนที่จะได้รับอุณหภูมิสูง จะทำให้เกิดอันตรายเพิ่มขึ้น แต่ถ้าให้หลังจากที่ใบได้รับอุณหภูมิสูงแล้ว จะทำให้ใบยาสูบกลับสู่สภาพปรกติเร็วขึ้น. ปัจจัยภายในที่มีส่วนในเรื่องของการซ่อมแซมยังไม่เป็นที่เข้าใจกันดี. มีการแนะนำว่าความเสียหายที่เกิดขึ้นไม่มากจากอุณหภูมิสูง จะกระตุ้นกลวิธานซ่อมแซมความเสียหายโดยผ่านกระบวนการป้อนกลับ.

บรรณานุกรม

๑. Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME. Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. Plant Physiol 2002;129:1773-80.

๒. Dong-Gi L, Ahsan N, Lee SH, Kang KY, Bahk JD, Lee IJ, et al. A proteomic approach in analyzing heat-responsive proteins in rice leaves. Proteomics 2007;7:3369-83.

๓. Gupta US. Physiology of stressed crops. Enfield : Science Publishers, Inc.; 2005.

๔. Hatice G, Eris A. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. Plant Sci 2004;166:739-44.

๕. Heribert H, Shinozaki K. Plant responses to abiotic stress. Berlin: Springer; 2004.

๖. Jane L, Knight MR. Protection against heat stress-Iiduced oxidative damage in arabidopsis involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid. Plant Physiology 2000;128:682-95.

๗. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Vol. I. Chilling, freezing, and high temperature stresses. New York: Academic Press, Inc.; 1980.

๘. Matthew AJ, Hasegawa PM. Plant abiotic stress. Australia: Blackwell; 2005.

๙. Omar A, Villalobos JR. Application of planning models in the agri-food supply chain: A review. Eur J Operational Res 2009;196:1-20.

๑๐. Sanjeev KB, Bharti K, Chan KY, Fauth M, Ganguli A, Kotak S, et al. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. J Biosciences 2004;29:471-87.

๑๑. Sato S, Peet MM, Thomas JF. Physiological factors limit fruit set of tomato (Lycopersicon esculentum Mill.) under chronic, mild heat stress. Plant, Cell & Environment 2000;23:719-26.

๑๒. Turner NC, Krammer PJ. Adaptation of plants to water and high temperature stress. New York: John Wiley & Sons; 1980.