บทที่ 3
ความสัมพันธ์ของพืชกับปัจจัยทางกายภาพ แสง ดิน น้ำ อุณหภูมิ
(ชั่วโมงบรรยาย 5 - 8)

จุดประสงค์การเรียนรู้ นักศึกษาสามารถ

1. อธิบายภาพรวมของการสังเคราะห์แสงได้
2. บอกความแตกต่างระหว่างการสังเคราะห์แสงสามประเภทหลักได้
3. วิเคราะห์ความแตกต่างของการกระจายตัว ชีพลักษณ์ และรูปแบบการดำรงชีวิตของพืชที่สัมพันธ์กับชนิดสังเคราะห์แสงสามประเภทหลักได้
4. อธิบายคำศัพท์ต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องกับ Water relation and energy balance
5. อธิบาย water potential และผลของ water potential ในการเคลื่อนที่ของน้ำในพืช
6. อธิบายการปรับตัวของพืชต่อสภาวะที่มีปัจจัยของน้ำต่างกันได้
7. อธิบายลักษณะของดินที่มีผลต่อการอยู่รอดและเจริญเติบโตของพืช
8. อธิบายลักษณะของดินและคุณสมบัติด้านกายภาพและเคมีได้
9. อธิบายบทบาทของ mychorrizae ต่อพืชได้

นิเวศวิทยาเชิงหน้าที่ (functional ecology)

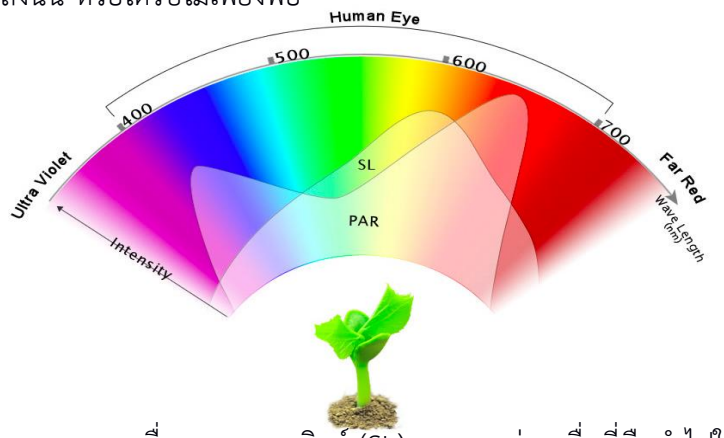
คือการศึกษานิเวศวิทยาที่สนใจว่า ลักษณะชีวเคมี (biochemistry) หรือลักษณะทางสรีรวิทยา (physiological characteristics) ของพืชแต่ละชนิด มีอิทธิพลยังไงในการตอบสนองต่อภาวะแวดล้อม ซึ่งการตอบสนองนี้จะสัมพันธ์กับลักษณะทางสัณฐานวิทยา (morphology) และทางกายวิภาคศาสตร์ (anatomy) ของพืชด้วย ศาสตร์นี้บางครั้งจะเรียกว่าเป็นนิเวศวิทยาเชิงสรีระวิทยา (physiological ecology)

ความสัมพันธ์ของพืชและสภาวะแสง (plant and light environment)

ทำไมแสงจึงสำคัญต่อพืช

พืชเป็นเหมือนสิ่งมีชีวิตทั่วไปที่ต้องการพลังงาน และสารตั้งต้นในการเจริญเติบโต ซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอ และการสืบพันธุ์ สำหรับพืชแล้วแสงในช่วงคลื่นที่พืชนำไปใช้ได้เรียกว่า Photosynthetically Active Radiation (PAR) ซึ่งมีช่วงคลื่นที่ 400 – 700 นาโนเมตร (ภาพที่ 3.1) แสงจัดเป็นทรัพยากร

(resource) ที่พืชแก่งแย่งกัน กล่าวคือ เมื่อแสงถูกบดบังโดยพืชที่สูงกว่า หรือแผ่ทรงพุ่มได้มากกว่า ต้นพืชด้านล่างก็จะไม่ได้รับแสงนั้น หรือได้รับไม่เพียงพอ



ภาพที่ 3.1 แสดงความยาวคลื่นของแสงอาทิตย์ (SL) และแสงช่วงคลื่นที่พืชนำไปใช้ได้ (PAR) (ที่มา: http://photobucket.com/gallery/http://s912.photobucket.com/user/capecod2273/media/ApolloSpectrum_zps79fa4da3.png.html)

นอกจากนั้น แสงยังมีความสำคัญเพราะเป็นตัวเชื่อมโยงกับกระบวนการอื่น ๆ ของพืช เช่น ปริมาณแสงสัมพันธ์กับอุณหภูมิซึ่งมีผลต่อการทำงานของต้นพืช การได้รับแสงสัมพันธ์กับการได้รับน้ำ การได้รับสารอาหารและการใช้สารอาหารนั้น ดังนั้นในเชิงวิวัฒนาการ การปรับตัวต่อแสงจึงเป็นสิ่งจำเป็นสำหรับพืช

ศึกษาอัตราการสังเคราะห์แสง

การศึกษาอัตราการสังเคราะห์แสง ทำได้หลายวิธี เช่น

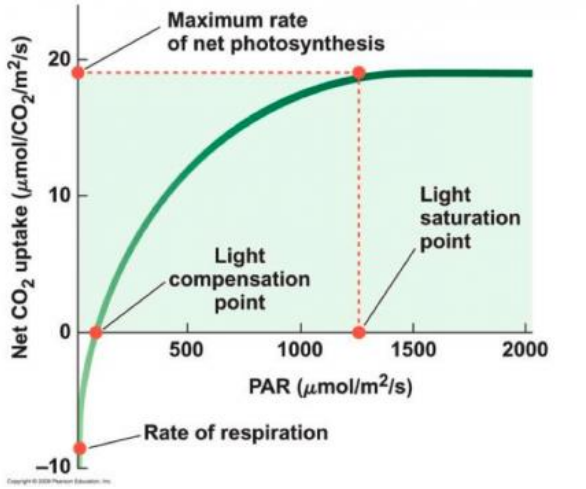
1. วัดปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกนำไปใช้
2. วัดจากปริมาณก๊าซออกซิเจนที่พืชผลิต
3. วัดจากปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ผลิตได้
4. วัดจากการเพิ่มขึ้นของมวลชีวภาพ

ปัจจัยภายนอกที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสงของพืช

1. ปริมาณแสง

การแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ต่อพื้นที่ของใบต่อเวลา สูงขึ้นเมื่อปริมาณแสงที่พืชสามารถนำไปใช้ได้มากขึ้น (ภาพที่ 3.2) ค่าปริมาณแสงที่การสังเคราะห์แสงสมดุลกับการหายใจระดับเซลล์เรียกว่า ไลท์คอมเพนเซชันพอยท์ (light compensation point) เมื่อแสงมากกว่าจุดนี้ พืชมีการ

สังเคราะห์แสงที่มากกว่าการหายใจ การสังเคราะห์แสงจะสูงขึ้นจนถึงจุดหนึ่งที่จะไม่เพิ่มขึ้นแล้ว คือจุดอิ่มตัวแสง (light saturation point) เมื่อถึงจุดอิ่มตัวชี้ให้เห็นว่า มีข้อจำกัดอื่นๆ เข้ามาที่ทำให้พืชไม่สามารถเพิ่มการสังเคราะห์แสงได้อีก



ภาพที่ 3.2 ความสัมพันธ์ระหว่างการสังเคราะห์แสงและปริมาณแสงที่พืชนำไปใช้ได้

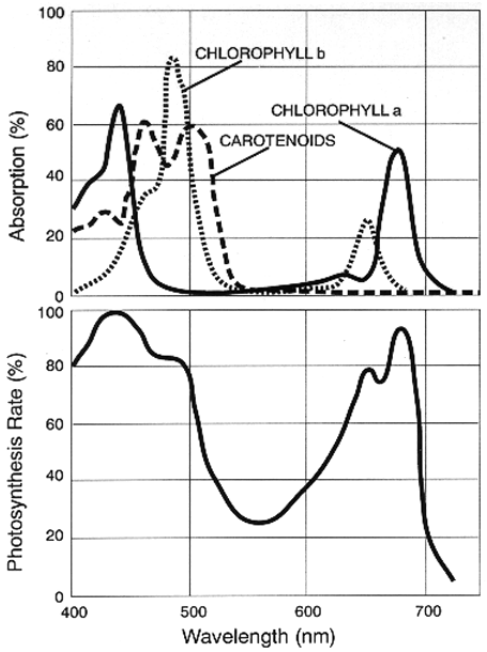
(ที่มา: http://koofers-static.s3.amazonaws.com/flashcard_images/cf79a0994c116c9edf572b652e874a92.png)

2. คุณภาพของแสง (light quality)

แสงสีแดงและน้ำเงินถูกดูดซับไว้ใช้ในการสังเคราะห์แสง แสงที่เหลือลงมาได้ยังพื้นล่างจึงมีปริมาณลดลง และคุณภาพก็เปลี่ยนแปลงไปด้วย (ภาพที่ 3.3)

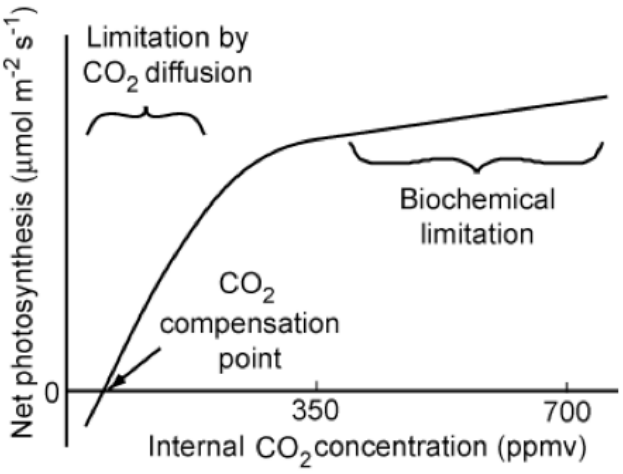
3. ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (carbon dioxide: CO_2)

ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ผ่านเข้า-ออกสู่ใบของพืชผ่านทางปากใบ (stomata) และผ่านไปในช่องว่างระหว่างเซลล์ (intercellular space) การดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศถูกควบคุมโดยความแตกต่างของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ระหว่างข้างนอกและข้างในใบ การแพร่เป็นกระบวนการที่ทำให้มีการดึงโมเลกุลของคาร์บอนไดออกไซด์ ออกซิเจน และน้ำ เข้า-ออกจากพืช รูปแบบความสัมพันธ์ระหว่าง ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์กับอัตราการสังเคราะห์แสง จะคล้ายกับการตอบสนองของการสังเคราะห์แสงของพืชที่มีต่อปริมาณความเข้มของแสง (ภาพที่ 3.4)



ภาพที่ 3.3 ความสามารถในการดูดซับแสง ที่ความยาวคลื่นต่าง ๆ ของรงควัตถุที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสง และอัตราการสังเคราะห์แสง

(https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/72/Par_action_spectrum.gif)



ภาพที่ 3.4 ความสัมพันธ์ระหว่างการสังเคราะห์แสงและปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) ในใบพืช

(ที่มา: http://www2.geog.ucl.ac.uk/~plewis/geogg124/_images/chapin2.png)

ชนิดของการสังเคราะห์แสง

1. C_3 pathway วิวัฒนาการเก่าแก่ที่สุด
2. C_4 pathway วิวัฒนาการมาจาก C_3
3. CAM pathway: Crassulacean Acid Metabolism วิวัฒนาการมาจาก C_3

ความแตกต่างระหว่างการสังเคราะห์แสง 3 ชนิด

การสังเคราะห์แสงทั้ง 3 ชนิด มีความแตกต่างกันหลายประการดังแสดงในตารางที่ 3.1

ตารางที่ 3.1 ความแตกต่างระหว่างการสังเคราะห์แสงแบบต่าง ๆ

หัวข้อ	**C_3 pathway**	**C_4 pathway**	**CAM pathway**
การตรึง CO_2	ผ่านทางวงจร C_3 เท่านั้น	ผ่านทางวงจร C_4 ใน mesophyll cells และ C_3 ใน bundle sheath cells	ผ่านทางวงจร C_4 ตอนกลางคืนและ C_3 ในตอนกลางวัน วงจรเกิดใน mesophyll cells
เวลาที่เกิดการตรึง CO_2	กลางวัน	กลางวัน	กลางวัน และกลางคืน
ตัวรับ CO_2 ตัวแรก	Ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP)	Phosphoenolpyruvate (PEP)	PEP ตอนกลางคืน, RuBP ในตอนกลางวัน
เอนไซม์ที่ใช้ตรึง CO_2	Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase (RubisCo)	Phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPcase) ต่อด้วย Rubisco	PEPcase ตอนกลางคืน, Rubisco ตอนกลางวัน
ผลิตภัณฑ์ตัวแรกหลังจากตรึง CO_2	3-phosphoglycerate (3-PGA)	Oxaloacetate (OAA)	OAAตอนกลางคืน, 3-PGA ตอนกลางวัน
เซลล์ที่เกี่ยวข้อง	Mesophyll cells	C4- mesophyll cells, C3- bundle sheath cells	ทั้ง C3 and C4 ใน mesophyll cells

ตารางที่ 3.1 (ต่อ) ความแตกต่างระหว่างการสังเคราะห์แสงแบบต่าง ๆ

หัวข้อ	C_3 pathway	C_4 pathway	CAM pathway
สภาวะแวดล้อมที่ทำให้การสังเคราะห์แสงมีประสิทธิภาพ	สภาวะไม่ร้อนและไม่แห้งเกินไป อุณหภูมิ 15 °C-25°C	สภาวะร้อนและแห้ง อุณหภูมิ 30-47°C	สภาวะร้อนและแห้งอย่างมาก อุณหภูมิ ~35°C
ปริมาณน้ำที่ต้องการต่อการผลิตน้ำหนักแห้ง 1 กรัม	450-950 กรัม	250-350 กรัม	50-55 กรัม
CO_2 compensation point	30-70 ppm	0-10 ppm	0-5 ppm
การหายใจแสง	มี	ไม่มี หรือมีน้อยมาก	ไม่มี หรือมีน้อยมาก

วิวัฒนาการของการสังเคราะห์แสงทั้งสามประเภท

C4 pathway และ CAM pathway มีวิวัฒนาการที่เป็นอิสระต่อกัน เป็นวิวัฒนาการที่แยกมาจาก C3 pathway สำหรับพืชดอก มีประมาณ 2,000 ชนิด ใน 18 วงศ์ (family) ของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและคู่ ที่มีการสังเคราะห์แสงแบบ C4 ซึ่งครึ่งหนึ่งของพืชดอกที่เป็นพืช C4 เป็นพวกหญ้า และมักเป็นพืชที่สำคัญทางการเกษตร เช่น ข้าวโพด (*Zea mays*) และอ้อย (*Saccharum officinarum*) เป็นต้น (ภาพที่ 3.5)

พืชที่มีการสังเคราะห์แสงแบบ CAM มีประมาณ 20,000 ชนิดใน 25 วงศ์ ของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและคู่ ตัวอย่างเช่น พืชวงศ์สับปะรดสี (Bromiliaceae) และแคคตัส (Cactaceae) (ภาพที่ 3.6)

a. b.

ภาพที่ 3.5 a. ข้าวโพด (*Zea mays*) และ b. อ้อย (*Saccharum officinarum*) เป็นตัวอย่างของพืช C4 (ที่มา: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e3/Zea_mays_-_K%C3%B6hler%E2%80%93s_Medizinal-Pflanzen-283.jpg และ http://agritech.tnau.ac.in/agriculture/CropProduction/Sugarcrops/sugarcrops_sugarcane_clip_image006_0002.jpg)

a. b.

ภาพที่ 3.6 a. พืชวงศ์สับปะรดสี (Bromiliaceae) และ b. พืชวงศ์แคคตัส (Cactaceae) เป็นตัวอย่างของพืช CAM (ที่มา: https://i.pinimg.com/originals/5a/a9/06/5aa906754fd1653ab7261efa67f26039.jpg และ https://en.wikipedia.org/wiki/Cactus#/media/File:Various_Cactaceae.jpg)

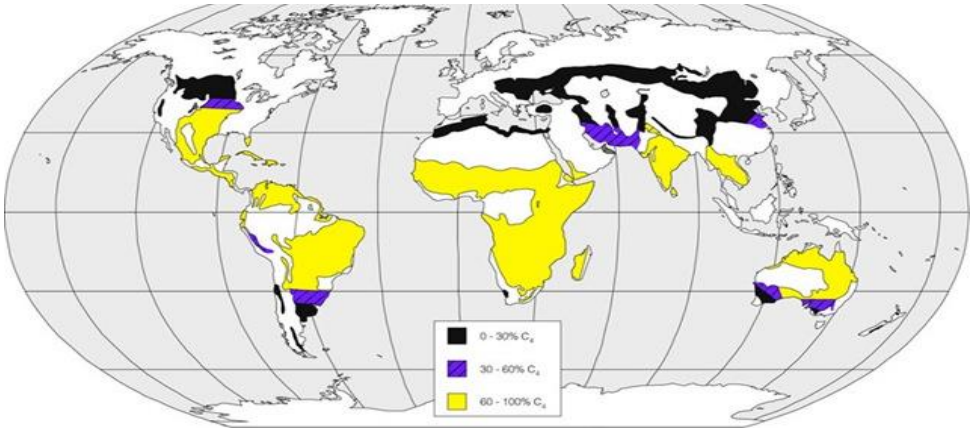
กล่าวโดยสรุปการกระจายสัดส่วนจำนวนชนิดพืชที่มีการสังเคราะห์แสงแต่ละแบบแสดงได้ดังตารางที่ 3.2

ตารางที่ 3.2 เปรียบเทียบปริมาณพืช

พืช C3	พืช C4	พืช CAM
ประมาณ 85%	ประมาณ 3% เป็นพืชดอกทั้งหมด ประกอบด้วยพืชที่เป็นวัชพืชสำคัญ	ประมาณ 8% ส่วนใหญ่เป็นพืชอวบน้ำ แต่พืชอวบน้ำทั้งหมดไม่ได้มีการสังเคราะห์แสงแบบCAM

การกระจายตามภูมิศาสตร์ของพืช C3 และ C4

เมื่อเปรียบเทียบระหว่างระบบนิเวศทุ่งหญ้าทั้งเขตร้อนและอบอุ่น มักพบหญ้า C4 ได้ในสัดส่วนที่มากกว่าในเขตร้อน ที่ประมาณ 60 – 100 % (ภาพที่ 3.7)



ภาพที่ 3.7 เขตการกระจายตามสัดส่วนของหญ้าที่เป็น C3 และ C4 (สีเหลืองแสดง 60-100% เป็นหญ้า C4 สีน้ำเงินแสดง 30-60% เป็นหญ้า C4 และสีดำแสดง 0-30% เป็นหญ้า C4)
(ที่มา: http://lh4.ggpht.com/_6LWjP0sZ22w/SZA01ekS6TI/AAAAAAAADSM/0NW6qdQDijo/s1600-h/C3C4WorldDistribution4.jpg)

ชนิดการสังเคราะห์แสง ลักษณะวิสัยของการเจริญเติบโต (growth form) และชีพลักษณ์ (phenology)

พืช CAM สามารถพบได้ใน 2 พื้นที่ ใน 2 ลักษณะวิสัยที่ต่างกัน

1. พืชอวบน้ำ (succulent) พืชบก ที่อยู่ใน ทะเลทราย หรือ แหล่งที่อยู่ที่แห้งแล้ง

2. พืชอิงอาศัย (epiphytes) ที่เจริญเติบโตบน เรือนยอดของต้นไม้ ใน เขตร้อน tropical และ subtropical

ชีพลักษณ์ หรือ Phenology เป็นช่วงเวลาที่พืชมีกระบวนการต่าง ๆ ตั้งแต่เติบโต ผลัดใบ ออกดอก ออกผล พืชที่มีการสังเคราะห์แสงแบบต่าง ๆ มีชีพลักษณ์ที่แตกต่างกันออกไป พืช C3 พบได้มาก และมีชีพลักษณ์ที่หลากหลาย พืช C4 มักเป็นพืชล้มลุกปีเดียว ที่มีการเจริญเติบโตและผลิตรุ่นลูกในหน้าร้อน พืชพวกนี้จะปรากฏในที่กึ่งแห้งแล้งมีฝนตกเป็นฤดูกาล หรือพวกวัชพืชที่ขึ้นตามข้างถนนหนทาง และพื้นที่เกษตร

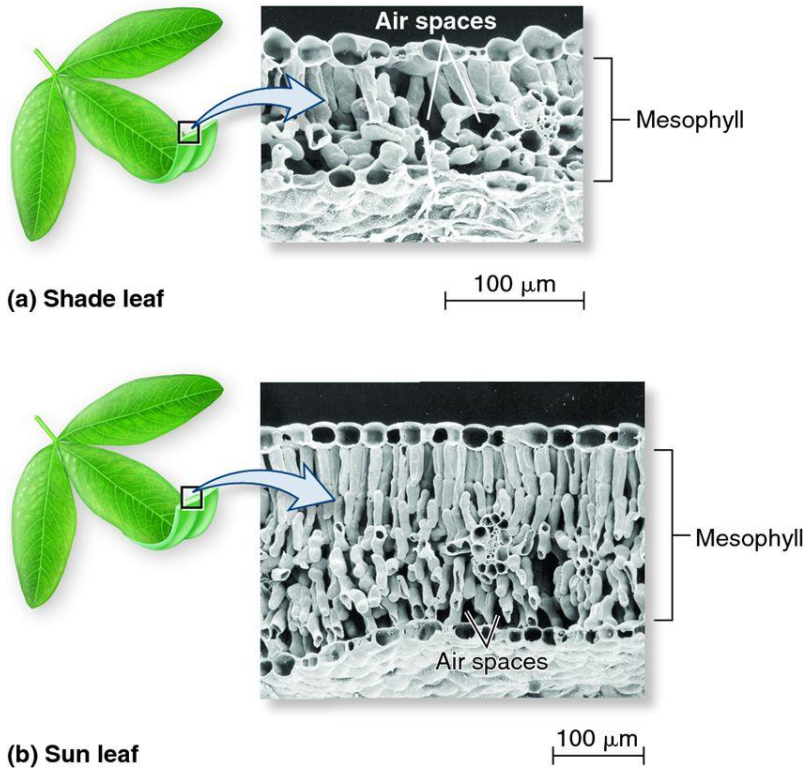
ภาพที่ 3.8 หนวดฤาษี (Spanish moss) พืช CAM ที่อยู่ในป่าเขตร้อน (*Tillandsia usneoides* (L.) L.)
(ที่มา: http://www.eattheweeds.com/wp-content/uploads/2011/12/spanish_moss_2.jpeg)

การปรับตัวของพืชต่อสภาวะแสง (adaptation to light environment)

การปรับตัวของพืช แบ่งได้เป็น 2 ระดับ

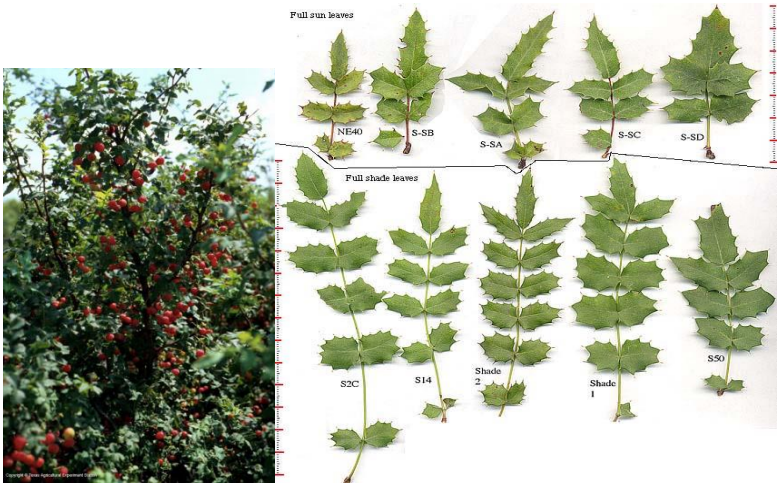
1. ระดับต้นแต่ละต้น (individual level)

1.1. ความหนาของใบ ใบพืชที่ได้รับแสงมาก (Sun leaf) มีลักษณะต่างจาก ใบในต้นเดียวกันที่ได้แสงน้อยกว่า (shade leaf) กล่าวคือ sun leaf หนากว่า shade leaf เพราะมีส่วนของ palisade mesophyll มากกว่า แต่ shade leaf จะมี spongy mesophyll มากกว่า sun leaf



ภาพที่ 3.9 ตัวอย่างภาพตัดตามขวางแสดงความหนาของใบ

(ที่มา: http://biology-forums.com/gallery/33_24_07_11_11_08_57.jpeg)



ภาพที่ 3.10 ต้น *Berberis swasey* และใบ sun leaf (แถวบน) และ shade leaf (แถวล่าง)

(ที่มา: http://aggie-horticulture.tamu.edu/ornamentals/natives/shrubs/berberisswa8041.jpg และ http://w3.biosci.utexas.edu/prc/DigFlora/BERB/BESW-sunshade.html)

1.2. ขนาดของใบ ในพืชบางชนิด sun leaf จะมีขนาดเล็กกว่า ส่วน shade leaf มีขนาดใหญ่ เพื่อเพิ่มพื้นที่การรับแสง

1.3. การเรียงตัวของใบย่อย ในพืชที่มีใบประกอบ เช่น *Berberis swasey* (Buckley ex Young) Fedde ในภาพที่ 3.10

2. ระดับชนิด (species level)

2.1. พืชที่ชอบแสง (light demanding) และพืชทนร่ม (shade tolerant) พืชสามารถแบ่งได้เป็นพืชที่ปรับตัวกับสภาพที่มีแสงมากจะเจริญเติบโตได้ไม่ดีในสภาพที่มีแสงต่ำ พืชกลุ่มนี้จัดเป็น “light demanding” ส่วนพืชที่สามารถอยู่ในที่ร่มเงา มีแสงต่ำได้จะถูกจัดเป็น “shade tolerant” พืชที่สามารถอยู่ในที่แสงน้อยเมื่อนำมาอยู่ในที่ที่มีแสงมากก็จะมีการสังเคราะห์แสงที่เพิ่มขึ้น แต่อาจเพิ่มในระยะเวลาสั้น แต่จะเกิดผลเสียในการอยู่ในที่ที่มีแสงมาก เช่น การสูญเสียน้ำอย่างรวดเร็ว การยับยั้งการสังเคราะห์แสง เป็นต้น จึงทำให้ไม่สามารถอยู่ได้ในที่มีแสงมาก ในพืชสกุล *Macaranga* ของหมู่เกาะบอร์เนียว มีพืชที่อยู่ในที่มีแสงมาก เช่น *Macaranga gigantea* ส่วนชนิดที่เป็น shade tolerance เช่น *Macaranga umbrosa* เป็นต้น

ภาพที่ 3.11 *Macaranga winkleri* (ซ้าย - light demanding species) และ *Macaranga umbrosa* (ขวา - shade tolerant species)
(ถ่ายภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

2.2. Solar tracking การเคลื่อนที่ตามแสงอาทิตย์ พืชในกลุ่มนี้จะมีการหันส่วนของใบหรือดอกให้ตั้งฉาก หรือให้ขนานกับทิศทางของรังสีจากดวงอาทิตย์ที่เปลี่ยนไปในระหว่างวัน (Ehleringer and

Forseth, 1980) การหันใบให้ตั้งฉากกับแสงอาทิตย์เป็นการเพิ่มการสังเคราะห์แสงระหว่างวัน ส่วนการหันใบให้ขนานกับแสงอาทิตย์เป็นการลดการอุณหภูมิใบและการสูญเสียน้ำ พืชที่สามารถปรับตัวในลักษณะนี้มีทั้งที่เป็นพืช C3 และ C4 เช่น ถั่วเหลือง ฝ้าย ทานตะวัน เป็นต้น

2.3. การตอบสนองต่อลำแสงที่ผ่านลงมาในที่มืด (sunflecks) ภายใต้เรือนยอดที่มีแสงน้อย (shade) สภาพที่มี sunflecks อาจเป็นช่วงเวลาสั้น ๆ ไม่กี่วินาที ไปจนถึงเกือบชั่วโมง การมี sunflecks อาจมีข้อดีสำหรับพืชบางกลุ่ม แต่ก็อาจเป็นผลเสียได้ พืชจะมีการตอบสนองใน 2 ลักษณะ คือ

1. กรณีที่การได้รับแสงเป็นผลเสีย พืชลดการได้รับแสงโดยหุบใบลง เช่น ต้น *Oxalis acetosella* (wood sorrel) ในเขตอบอุ่น เพราะการรับแสงมากเกินไปอาจนำไปสู่การสูญเสียน้ำ

2. กรณีที่การได้รับแสงเป็นผลดี เนื่องจากการมีแสงมากในระยะเวลาสั้น การสังเคราะห์แสงของพืชจะเพิ่มอย่างรวดเร็ว ซึ่งเป็นผลดีกับพืช พืชกลุ่มนี้จะปรับตัวโดยมีความสามารถที่จะถ่ายทอดอิเล็กตรอนอย่างรวดเร็ว มีกระบวนการลดการสูญเสียน้ำเมื่อได้รับ sunflecks เป็นต้น

การป้องกันตัวเองของพืชเมื่อได้รับแสงมากเกินไป

ไม่เพียงแต่การปรับตัวเพื่อให้ได้แสงอย่างเพียงพอ การได้รับแสงมากเกินไป ก็มีผลเสียเนื่องจากคลอโรพลาสต์อาจถูกทำลาย พืชจะมีการปรับตัวเพื่อป้องกันอันตราย เช่น พืชจะมีรงควัตถุในกลุ่ม carotenoid ที่เปลี่ยนแสงในช่วงคลื่นที่ได้รับเป็นความร้อนที่ไม่เป็นอันตราย และปล่อยแสง florescence ออกมาแทน

ความสัมพันธ์ของพืชกับน้ำ และความสมดุลพลังงาน (Water relation and energy balance)

น้ำเป็นปัจจัยสำคัญในการมีชีวิตอยู่ เติบโต และสืบพันธุ์ ของทุกสิ่งมีชีวิต น้ำเป็นส่วนประกอบสำคัญของกระบวนการชีวเคมีในสิ่งมีชีวิต ในพืช น้ำยังเป็นองค์ประกอบของโครงสร้างของพืชส่วนที่ไม่ใช่เนื้อไม้ (non-woody parts) ดังนั้นพืชจึงต้องมีการรักษาสมดุลของน้ำเพื่อกระบวนการต่าง ๆ เป็นไปอย่างมีประสิทธิภาพ

พืชบกมีวิวัฒนาการมาจากสิ่งมีชีวิตที่อยู่ในน้ำ คือ สาหร่ายสีเขียว ในน้ำ สาหร่ายไม่มีปัญหาเรื่องการขาดแคลนน้ำ แต่เมื่อสิ่งมีชีวิตวิวัฒนาการขึ้นมาอยู่บนบก ข้อจำกัดที่สำคัญคือ ปริมาณน้ำที่มี (water availability) และการป้องกันการสูญเสียน้ำ สิ่งที่ทำให้พืชสามารถดำรงชีวิตอยู่บนบกได้นั้น ก็คือการพัฒนาของระบบที่ป้องกันการสูญเสียน้ำ อวัยวะที่สำคัญคือ ปากใบ (stomata) ซึ่งสามารถเปิดปิดเพื่อควบคุมแลกเปลี่ยนก๊าซต่าง ๆ รวมถึงน้ำด้วย

ก่อนอื่นมาเริ่มทำความเข้าใจที่ คุณสมบัติของน้ำก่อน

ชลศักย์ (water potential)

Water potential หรือแทนด้วยสัญลักษณ์ Ψ แสดงให้เห็นถึงพลังงานศักย์ระหว่างน้ำบริสุทธิ์กับน้ำในระบบ น้ำบริสุทธิ์มีค่า water potential เป็นศูนย์

องค์ประกอบของ water potential คือ

1. Osmotic potential สัญลักษณ์ Ψ_s มาจากการที่น้ำมีสารอื่นละลายอยู่ (solute dissolved) โดยจะมีค่าน้อยกว่าศูนย์ (ค่าลบ) หากมีสารอื่นละลายอยู่

2. Pressure potential สัญลักษณ์ Ψ_p มาจากการที่มีแรงดันมาเกี่ยวข้อง มีค่าเป็นได้ทั้งลบ ศูนย์ และบวก

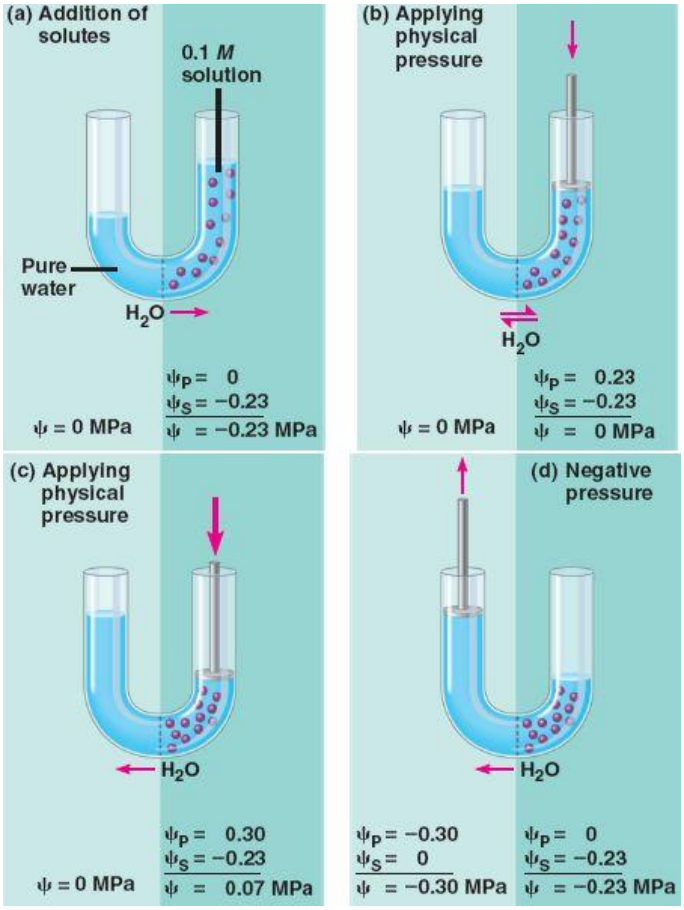
3. Matric potential สัญลักษณ์ Ψ_m (cohesive force) เป็นค่าที่เมื่อมีอนุภาคอื่นอยู่ในน้ำนั้น จะมีการดึงดูดระหว่างน้ำกับอนุภาคนั้น เช่นน้ำในดิน มีค่าเป็นลบเสมอ

4. Gravitational potential สัญลักษณ์ Ψ_g (moving down) เป็นแรงโน้มถ่วงที่กระทำกับโมเลกุลของน้ำมีทิศทางลงสู่ผิวโลก มีค่าเป็นลบเสมอ

ดังนั้นหากเขียนเป็นสมการ water potential รวม ซึ่งมีหน่วยเป็น MPa หรือ เมกะปาสคาล (Mega Pascal) ได้ดังนี้

$$\Psi_{total} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

โดยหลักการน้ำจะเคลื่อนที่จากที่ที่มี water potential สูงกว่า ไปยังที่ที่มี water potential ต่ำกว่าเสมอ ตัวอย่างทิศทางการเคลื่อนที่ของน้ำ แสดงได้ในภาพด้านล่าง (ภาพที่ 3.12)

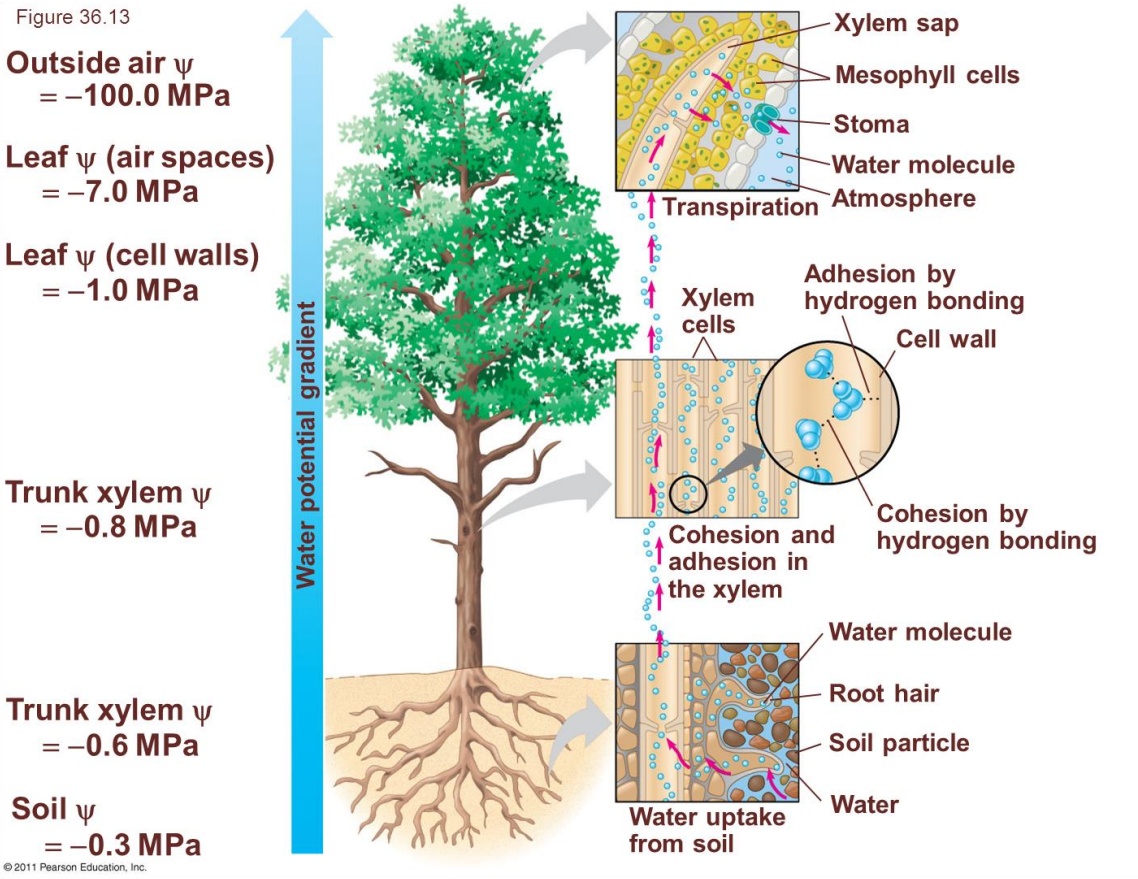


ภาพที่ 3.12 ตัวอย่างแสดง water potential และการเคลื่อนที่ของน้ำ

(ที่มา: http://bio1151.nicerweb.net/Locked/media/ch36/36_05WaterPotential.jpg)

การเคลื่อนที่ของน้ำในต้นพืช

การลำเลียงน้ำในพืชต้องอาศัยแรงและกลไกต่าง ๆ หากพิจารณาในแง่ของ water potential ของน้ำในดิน ในต้นพืช และในอากาศ เปรียบเทียบกันแล้วในอากาศมี water potential ที่ต่ำที่สุด และน้ำในดินมี water potential สูงสุด (ภาพที่ 3.13)



ภาพที่ 3.13 water potential ที่ตำแหน่งต่าง ๆ ในดิน ในพืช และในอากาศ

(ที่มา: https://classconnection.s3.amazonaws.com/962/flashcards/1130962/png/picture21364251542565.png

การปรับตัวที่เป็นผลมาจากวิวัฒนาการของพืชต่อสภาพที่มีน้ำในปริมาณต่าง ๆ

การแก้ปัญหาเรื่องน้ำมีทั้ง ในระยะสั้น และระยะยาว ระยะสั้นเช่นการเปลี่ยนแปลง osmotic potential ระยะยาวเช่น การผลิตใบรุ่นใหม่ที่สามารถโครงสร้างต่างออกไปเพื่อแก้ปัญหาโดยเฉพาะ ในที่นี้ขอแบ่งการปรับตัวของพืชตามปริมาณน้ำที่มีน้อย เช่น ในทะเลทราย และปริมาณน้ำที่มีมากเกินไป เช่น ในพื้นที่ชุ่มน้ำ

การปรับตัวต่อสภาพที่มีปริมาณน้ำที่มีน้อย

1. หลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง (drought avoidance) พืชในทะเลทรายบางชนิดจะเติบโตอย่างรวดเร็วในช่วงที่มีปริมาณน้ำเพียงพอ และก็จะตายลงอย่างรวดเร็ว พืชจึงเจริญเติบโตได้ปีเดียว (annual plant) เพื่อหลีกเลี่ยงสภาพที่แห้งแล้ง เช่น พริมโรสทะเลทราย *Oenothera deltoides* Torr. & Frém (ภาพที่ 3.14)

a. b.

ภาพที่ 3.14 พริมโรสทะเลทรายในขณะเจริญเติบโต (a.) และเมื่อแห้งตาย (b.)

(ที่มา: http://www.wildflower.org/image_archive/320x240/PCD3455/PCD3455_IMG0076.JPG และ https://c2.staticflickr.com/4/3694/12389056465_1046fd0bdb_b.jpg)

การปรับตัวเพื่อหลีกเลี่ยงความแห้งแล้งอีกอย่างคือ การพักตัวในช่วงที่แล้งจัด (Dormancy) เช่น ทรัมเปตทะเลทราย *Erigonum inflatum* Torr. (Polygonaceae) (ภาพที่ 3.15)

ภาพที่ 3.15 *Erigonum inflatum*

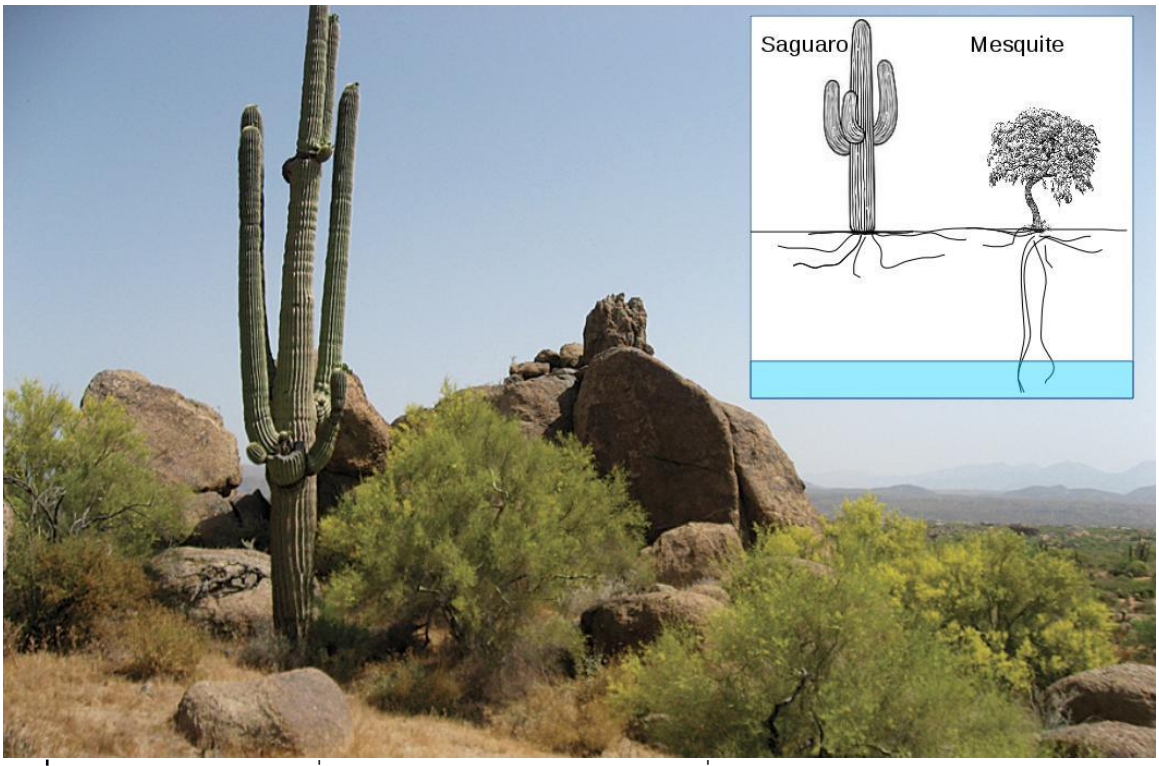
(ที่มา: https://learningtolivehere.files.wordpress.com/2010/06/plant4.jpg)

นอกจากพืชทะเลทรายแล้ว พืชในป่าเขตร้อนก็มีการปรับตัวเพื่อหลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง เช่น การผลัดใบในช่วงฤดูแล้งของพืชในป่าเต็งรัง เป็นต้น

2. ทนต่อสภาพความแห้งแล้ง (drought tolerance)

ในทะเลทรายพืชบางชนิดเจริญเติบโตต่อไปได้ ด้วยการสะสมน้ำไว้ในเนื้อเยื่อมีลักษณะเป็นพืชอวบน้ำ (succulent plant) เช่น ต้นเซกาโร *Carnegiea gigantean* (Engelm.) Britton & Rose (Cactaceae) ที่สูงได้ถึง 20 เมตร โดยต้นนี้จะมีรากตื้น เป็นต้น

อีกลักษณะที่ทำให้พืชทะเลทรายทนความแห้งแล้งได้คือ การมีใบขนาดเล็กและระบบรากยาว แผ่ลงไปถึงน้ำซึ่งอยู่ลึกลงไปในพื้น เช่น ต้นเมสกิส (*Prosopis* spp.) (Fabaceae) (ภาพที่ 3.16)



ภาพที่ 3.16 ต้นเซกาโรชนิดหนึ่ง (saguaro) และต้นเมสกิสชนิดหนึ่ง (mesquite) ในทะเลทรายโซโนแรน (Sonoran desert) รัฐแคลิฟอร์เนีย

(ที่มา: http://www.esri.com/news/arcnews/summer12articles/summer12gifs/p36p2-lg.jpg ภาพด้านในโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

การปรับตัวต่อสภาพที่มีปริมาณน้ำที่มีมาก

พืชที่อยู่ในสภาพนี้ เช่น บัวต่าง ๆ หรือพืชในพื้นที่ชุ่มน้ำ (wetlands) ในกลุ่มบัว (Nymphaceae) ไม่จำเป็นต้องป้องกันการสูญเสียน้ำ อาจมีระบบรากที่ไม่เจริญมาก เพียงไว้ใช้ในการยึดเกาะ ปากใบอยู่บนใบซึ่งสามารถทำให้เปิดเพื่อแลกเปลี่ยนก๊าซได้

ความสมดุลพลังงานของใบพืช (energy balance of leaf)

เนื่องจากอุณหภูมิเป็นการวัดพลังงานจลน์ของโมเลกุลต่าง ๆ การรักษาสมดุลพลังงานจึงเกี่ยวข้องกับอุณหภูมิของพืช พืชจำเป็นต้องรักษาสมดุลอุณหภูมิให้พอเหมาะ เพื่อการทำงานของเอนไซม์ในเนื้อเยื่อ

องค์ประกอบของความสมดุลพลังงานในสิ่งมีชีวิต

1. Radiant energy สัญลักษณ์ Rn หมายถึง พลังงานจากการแผ่รังสี เป็นพลังงานที่ถ่ายทอดจากวัตถุหนึ่งไปอีกวัตถุหนึ่งโดยโฟตอน (photon) สำหรับพืชเป็นพลังงานที่พืชได้รับ

2. Metabolic energy พลังงานจากกระบวนการเมตาบอลิซึม สำหรับพืช พลังงานจากกระบวนการเมตาบอลิซึมไม่มีส่วนเกี่ยวข้องมากนัก เนื่องจากพลังงานนี้มีน้อยเมื่อเทียบกับพลังงานอื่น ๆ

3. Sensible heat สัญลักษณ์ H คือ ความร้อนที่ถ่ายทอดเนื่องจาก ความแตกต่างของอุณหภูมิระหว่างสสาร มีสองชนิดด้วยกันคือ การถ่ายทอดแบบมีการผ่านวัตถุตัวกลาง (Conduction) และผ่านอากาศ (Convection) สำหรับพืชเป็นพลังงานที่พืชเสียออกไป

4. Latent heat exchange สัญลักษณ์ λE การแลกเปลี่ยนความร้อนจากการเปลี่ยนสถานะของสสาร จากของเหลวเป็นก๊าซระหว่างการระเหย (evaporation) ไม่มีการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิมาเกี่ยวข้อง สำหรับพืชเป็นพลังงานที่พืชเสียออกไป

ดังนั้นสามารถเขียนสมการสมดุลพลังงานในพืชได้ดังนี้

$$Rn - H - \lambda E = 0$$

การปรับตัวต่อปัจจัยด้านอุณหภูมิ

1. สภาพที่อุณหภูมิสูงเกินไป การมีขนสีขาวปกคลุม (pubescence) ในพืชทะเลทราย เช่น แคคตัสผู้เฒ่า *Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff. (Cactaceae) (ภาพที่ 3.17)

2. สภาพที่มีอุณหภูมิต่ำเกินไป ในสภาพที่อุณหภูมิต่ำจนน้ำเป็นน้ำแข็ง สิ่งที่เป็นอันตรายต่อพืชคือ การเกิดผลึกน้ำแข็งในเนื้อเยื่อ พืชบางชนิดสามารถต้านทานการเกิดผลึกน้ำแข็ง (Antifreeze) ได้โดย ปรับ osmotic potential โดยใช้น้ำตาล เพื่อไม่ให้ผลึกเกิดได้ เช่น ในพืชทะเลทรายเขตหนาว (ภาพที่ 3.18) นอกจากนั้นในพืชบางชนิด เช่น ข้าวไรย์ ผลึกน้ำแข็งอาจเกิดได้ แต่พืชสร้างโปรตีน (Antifreeze proteins) มาจับกับผลึกน้ำแข็งที่เกิดขึ้นเพื่อไม่ให้ผลึกขยายขนาดไปทำลายเนื้อเยื่อ

ภาพที่ 3.17 แคคตัสผู้เฒ่า (old man cactus)

(ที่มา: https://en.wikipedia.org/wiki/Cephalocereus_senilis#/media/File:Cephalocereus_senilis.jpg)

ภาพที่ 3.18 *Opuntia humifusa* (Raf). Raf.

ดินและความสัมพันธ์ในส่วนใต้ดินของพืช (Soils and belowground Interactions)

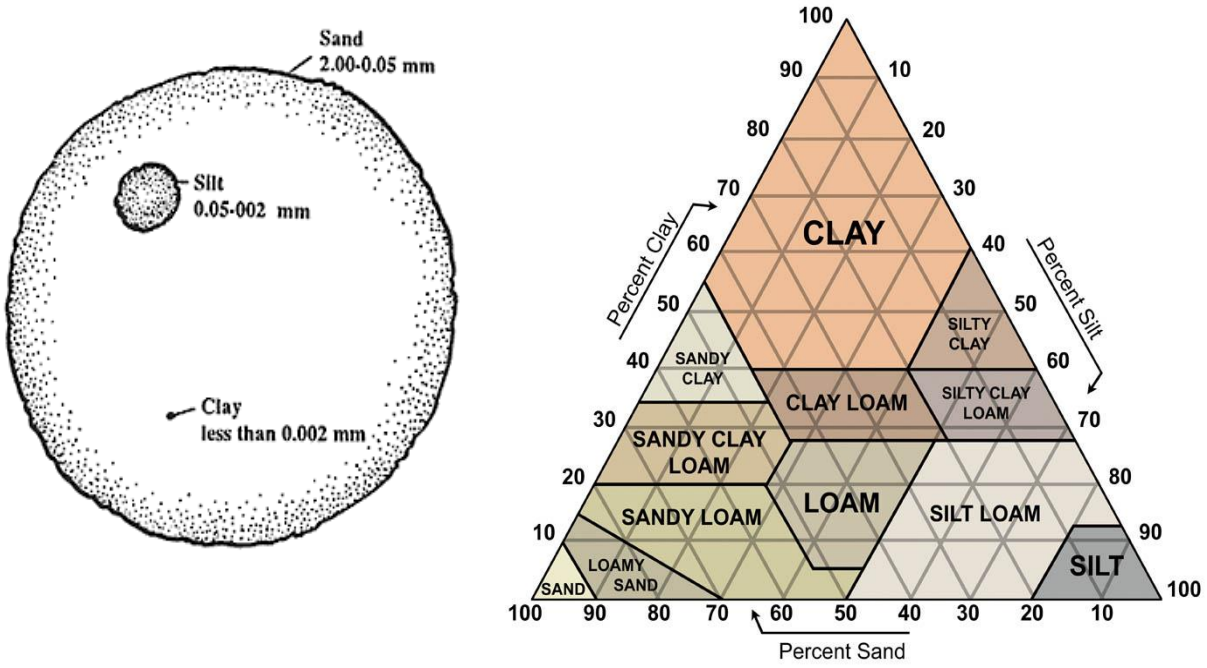
ดินคืออะไร มีองค์ประกอบอะไรบ้าง

ดินมีองค์ประกอบที่ซับซ้อน เป็นผลิตผลที่เกิดจากปฏิสัมพันธ์ระหว่าง สิ่งมีชีวิตและสิ่งไม่มีชีวิต องค์ประกอบของดินมีทั้งสิ่งมีชีวิต หิน อากาศ น้ำ

ลักษณะทางกายภาพทางด้านโครงสร้างของดินอย่างแรกที่มีอิทธิพลต่อพืชคือ ลักษณะเนื้อดิน (Soil texture) ลักษณะเนื้อดินนี้ บรรยายสัดส่วนโดยสัมพัทธ์ของอนุภาคดินชนิดต่าง ๆ ที่รวมเป็นดินในพื้นที่หนึ่ง ๆ ลักษณะเนื้อดินเป็นปัจจัยหลักที่มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตของพืช และการอยู่รอด โดย

ลักษณะของดินชนิดต่าง ๆ ถูกจำแนกตามปริมาณชนิดอนุภาค 3 ชนิด clay, silt, sand โดยน้ำหนักแห้ง (ภาพที่ 3.19)

a. b.



ภาพที่ 3.19 ขนาดอนุภาคในดินเปรียบเทียบกัน (a.) และ soil texture triangle ใช้ในการจัดจำแนกชนิดของดิน ตามปริมาณสัมพัทธ์ของชนิดอนุภาค (b.)

(ที่มา: http://www.ctahr.hawaii.edu/mauisoil/images/a_comp01_clip_image001.gif และ http://www.soilsensor.com/images/soiltriangle_large.jpg)

ลักษณะเนื้อดินจะส่งผลต่อลักษณะทางกายภาพและชีวภาพของดินในหลายด้าน เช่น

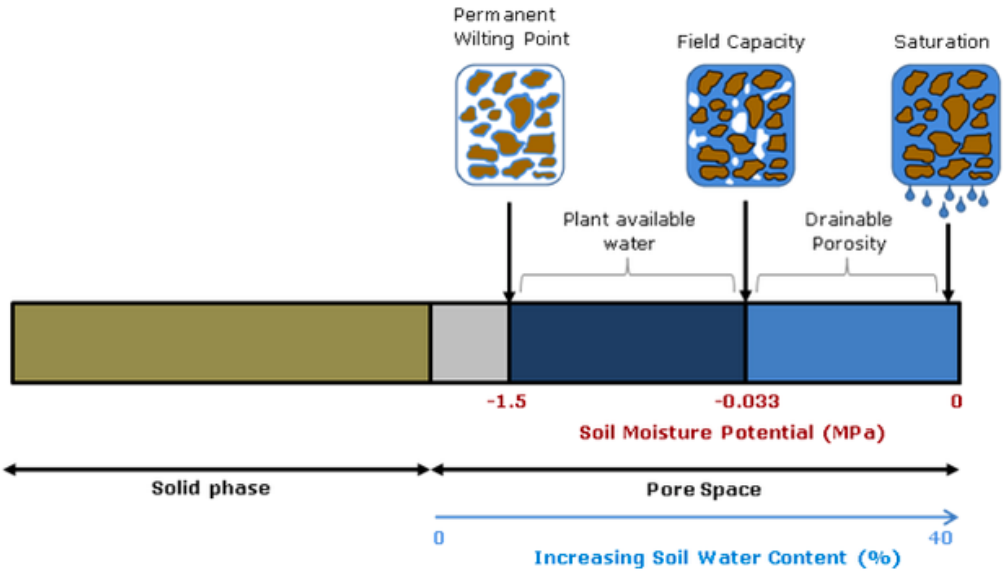
1. ความพรุนของดิน (soil porosity)

2. ความสามารถในการอุ้มน้ำของดิน (soil water holder)

3. ประจุทางเคมี (electrochemical charge) ประจุบวกส่วนมากคือแร่ธาตุต่าง ๆ ในดินที่พืชสามารถนำไปใช้ได้ อนุภาค clay มีประจุลบที่แข็งแรง จะดึงดูดประจุบวกไว้ที่พื้นผิว ไม่สูญหายไปออกไปจากดิน น้ำในดินจะทำละลายแร่ธาตุต่าง ๆ ประจุก็จะล่องลอยอยู่ในสารละลายดิน (soil solution) ซึ่งจะอยู่ในดินกับสิ่งอื่น ๆ ที่อยู่ในดิน และพืชก็นำไปใช้ได้ หรือก็อาจจะสูญหายไปได้ถ้ามีการชะล้างของน้ำในดิน

คุณลักษณะบางประการของดินที่มีผลต่อพืช

1. ปริมาณน้ำที่พืชนำไปใช้ได้ (soil water availability) น้ำในดินจะอยู่ตามช่องว่างของดิน และสามารถยึดเกาะกับอนุภาคดินได้ (matric potential) น้ำในดินที่พืชนำไปใช้ได้จะอยู่ระหว่างความชื้นชลประทาน (field capacity) ถึงความชื้นที่จุดเหี่ยวเฉาถาวร (permanent wilting point) (ภาพที่ 3.20) น้ำเป็นทั้งสิ่งที่พืชต้องการ และเป็นตัวทำละลายสารต่าง ๆ ในดิน



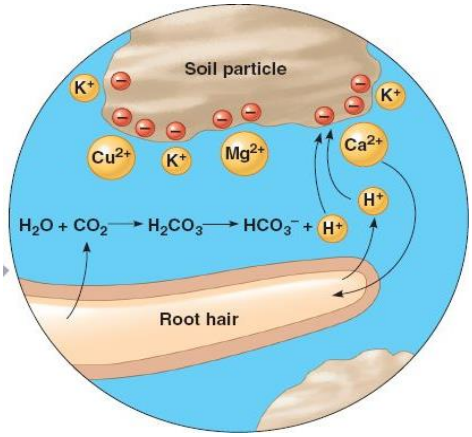
ภาพที่ 3.20 ปริมาณน้ำในดินสัมพันธ์กับ water potential, ความชื้นชลประทาน (field capacity) และความชื้นที่จุดเหี่ยวเฉาถาวร (permanent wilting point)

(ที่มา: http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/soil-water-dynamics-59718900

2. ความสามารถในการแลกเปลี่ยนประจุบวกของดิน (Cation Exchange Capacity: CEC) เป็นค่าที่บ่งบอกถึงความสามารถที่ดินดึงประจุบวกไว้ได้ เพราะธาตุที่มีประจุบวกส่วนมากคือธาตุอาหารที่พืชต้องการ เช่น แคลเซียม (Ca^{2+}) แมกนีเซียม (Mg^{2+}) โซเดียม (Na^{+}) และ โพแทสเซียม (K^{+}) ดินที่มีอนุภาค clay หรือมีอินทรียวัตถุมากจะมี CEC สูง

3. ความเป็นกรดด่างของดิน (soil pH) pH คือ ค่าลอคกาลิธึมที่เป็นลบ (negative logarithm) ของความเข้มข้นของประจุ H^{+} ในสารละลายดิน มีค่าได้ตั้งแต่ 0-14 ความเป็นกรดด่างของดินมีผลต่อปริมาณธาตุอาหารที่พืชใช้ได้อย่างมาก รากพืชและสิ่งมีชีวิตในดินหายใจ ทำให้เกิด CO_2 ลงไปในสารละลายดิน เมื่อรวมกับน้ำจะทำให้ได้ H^{+} (กรด) เมื่อมีอนุภาค H^{+} มากขึ้นจะสามารถไปดึงดูดกับประจุบนอนุภาคดิน

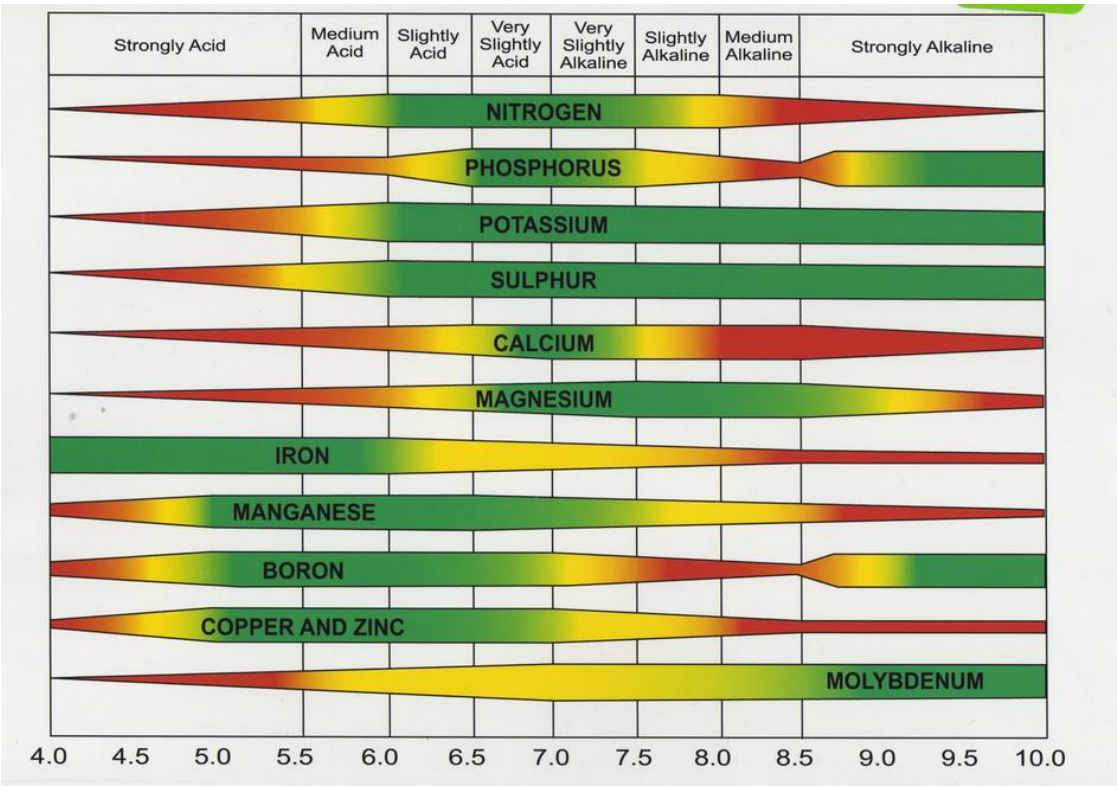
แทนแร่ธาตุประจุบวกตัวอื่น ทำให้ส่งเสริมการเคลื่อนที่ของประจุบวก ทำให้พืชสามารถดูดซึมไปใช้ได้ทันที (ภาพที่ 3.21)



ภาพที่ 3.21 ตัวอย่างการแลกเปลี่ยนประจุ Ca^{2+}

(ที่มา: http://bio1151.nicerweb.net/Locked/media/ch37/37_06SoilToRootHair.jpg)

ทั้งนี้การที่ธาตุต่าง ๆ จะมีในปริมาณที่พืชนำไปใช้ได้ขึ้นอยู่กับชนิดธาตุด้วย (ภาพที่ 3.22)

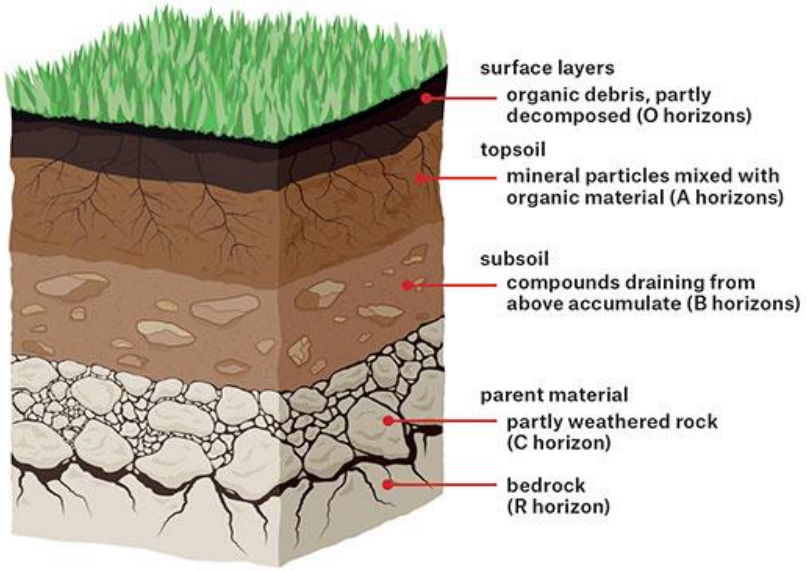


ภาพที่ 3.22 ปริมาณธาตุอาหารที่พืชน้ำไปใช้ได้ (nutrient availability) ที่สภาพความเป็นกรดด่างของดินต่างๆ ขนาดแถบใหญ่และสีเขียวแสดง nutrient availability สูง ขนาดแถบเล็กและมีสีแดงแสดง nutrient availability ต่ำ

(ที่มา: http://www.garethaustin.com/uploads/1/2/0/8/12082429/2409682_orig.jpg)

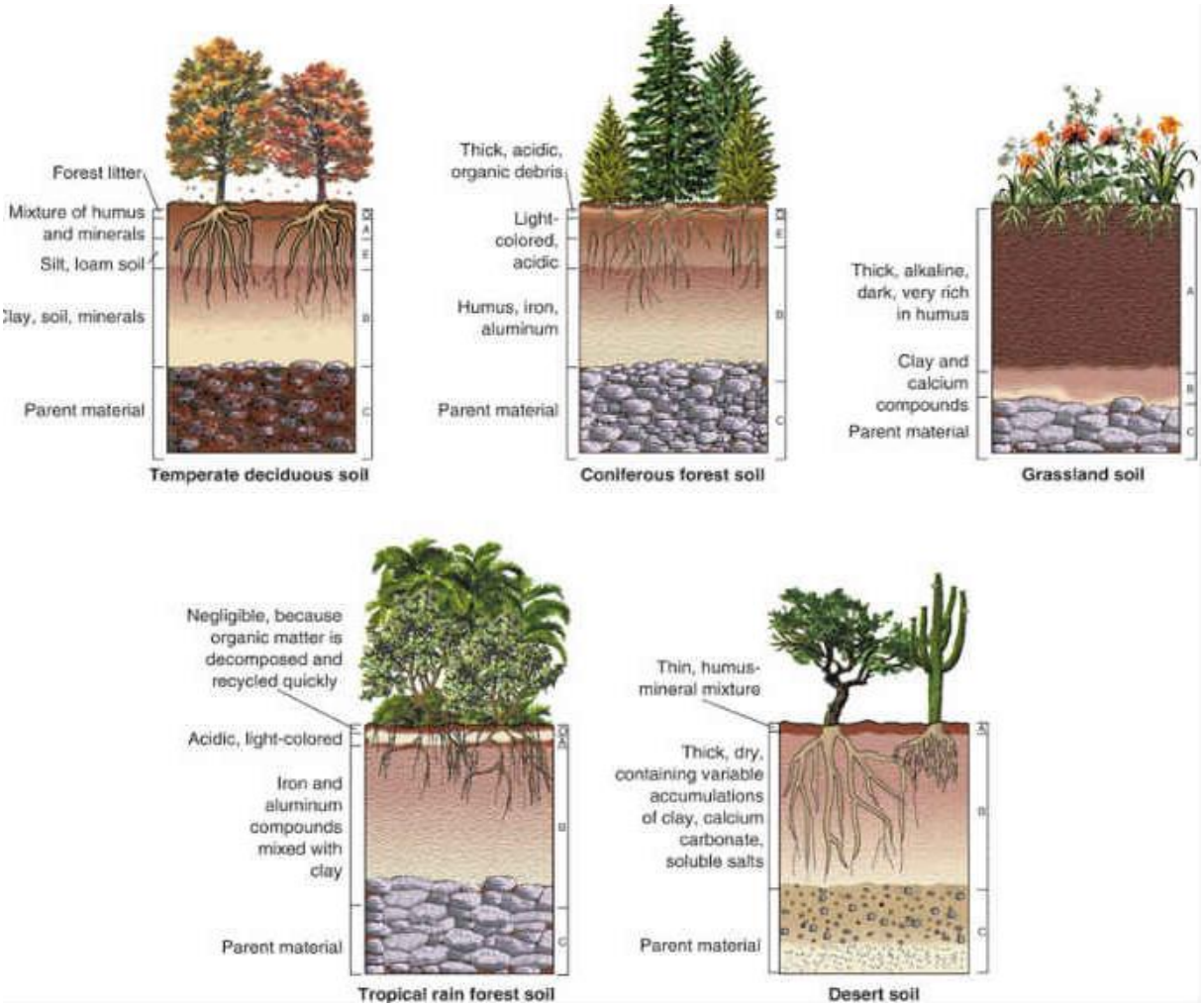
การศึกษาลักษณะเบื้องต้นของดิน

การศึกษาหน้าตัดข้างของดิน (soil profile) คือ ภาพหน้าตัดของดินที่แสดงให้เห็นถึงชั้นที่มีลักษณะต่าง ๆ กันของดิน สามารถแบ่งได้คราวเป็น ชั้นผิวดิน แสดงถึงชั้นอินทรียวัตถุ (O horizon) ชั้นดินแร่ธาตุตอนบน (A horizon), ชั้นแร่ธาตุตอนล่าง (B horizon), ชั้นแร่ธาตุที่ไม่เป็นหินแข็ง (C horizon) และชั้นหินแข็ง (R horizon) (ภาพที่ 3.23)



ภาพที่ 3.23 หน้าตัดด้านข้างของดินแสดงชั้นต่าง ๆ

(ที่มา: http://www.timberpress.com/blog/wp-content/uploads/2015/07/Allaby_Weather_spreads-99-WEB.jpg)



ภาพที่ 3.24 หน้าตัดด้านข้างของดินจากชีวนิเวศ (bimoes) ต่าง ๆ

(ที่มา: https://i.pinimg.com/originals/e5/db/be/e5dbbe2d2ed3ad0895fcf6e33cbad61c.jpg)

ความสัมพันธ์ของพืชกับจุลินทรีย์ในดิน

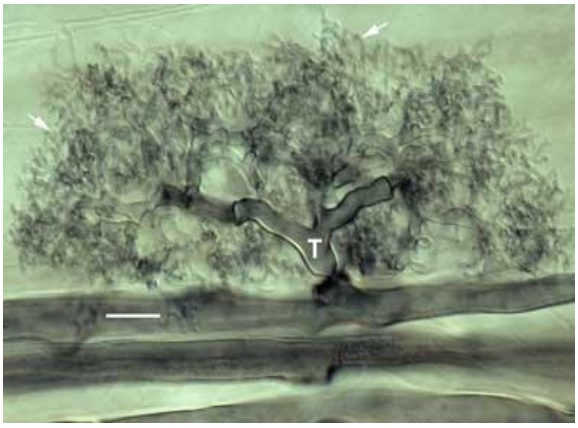
นอกจากการเจริญเติบโตและการอยู่รอดของพืชขึ้นกับลักษณะต่าง ๆ ของดิน จุลินทรีย์ในดินกลุ่มหนึ่งยังมีบทบาทต่อการเจริญเติบโตของพืชด้วย คือ เชื้อราไมคอไรซา (Mycorrhizal fungi) เรียกความสัมพันธ์ระหว่างเชื้อราไมคอไรซากับพืชว่า Mycorrhiza หรือในรูปพหูพจน์ว่า Mycorrhizae (สมจิตร 2549) Mycorrhizae พบได้ในทุกระบบนิเวศบก แบ่งเป็น 2 กลุ่มใหญ่ ๆ คือ

1. เอกโตไมคอไรซา (Ectomychorhizae) (ภาพที่ 3.25) เชื้อราไม่ได้เข้าไปอยู่ในเซลล์พืช ในรากพืชเชื้อราอาจสร้างเส้นใย Hartig net อยู่ในชั้น epidermis หรือมีเส้นใยเข้าไปอยู่ระหว่างเซลล์ในชั้น cortex ได้ด้วย (intercellular hyphae) แต่จะไม่เข้าไปในเซลล์ (ไม่มี intracellular hyphae) และสามารถเห็น fungal sheath รอบ ๆ ราก (ภาพที่ 3.25)

ภาพที่ 3.25 รากต้นสน *Pinus radiata* และเชื้อ *Amanita muscaria* สร้างในสภาพปลอดเชื้อ

(ที่มา: http://mycorrhizas.info/ecm.html#S4)

2. เอนโดไมคอไรซา (Endomychorhizae) เชื้อราเข้าไปอยู่ในเซลล์ชั้น cortex ของรากพืช เส้นใยเชื้อราที่อยู่ในเซลล์ (intracellular hyphae) จะเข้าทะลุผนังเซลล์ (cell wall) ของเซลล์ราก ทั้งนี้ก็จะสามารถพบเส้นใย intercellular hyphae ได้ด้วย กลุ่ม Endomychorhizae ที่พบมากคือ Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (สมจิตร 2549) ตามลักษณะของราที่สร้างโครงสร้างคล้ายต้นไม้ (arbuscule) ในเซลล์ของชั้น cortex ของรากพืช (ภาพที่ 3.26)



ภาพที่ 3.26 โครงสร้างของ arbuscule ลักษณะคล้ายต้นไม้ (T) ของเชื้อ *Glomus* sp.

(ที่มา: http://mycorrhizas.info/#1vam)

ตัวอย่างบทบาทโดยรวมของ AMF กับพืช (host plants)

1. ช่วยในการดูดซับฟอสฟอรัส และธาตุอาหารต่าง ๆ ทำให้พืชนำไปใช้ได้ (สมจิตร 2549)
2. ป้องกันพืชจากการติดเชื้อโรคอื่นที่เป็นอันตรายกับพืช (Newham *et al.* 1995, Waller *et al.* 2015)
3. ทำให้พืชทนเค็มได้ดีขึ้น และเพิ่มผลผลิตของพืช เช่น ข้าวบาร์ลีย์ (Waller *et al.* 2015)
4. มีอิทธิพลต่อการควบคุมการเปิดปิดปากใบของพืชในสภาพแห้งแล้ง ทำให้พืชทนแล้งได้ (Augé *et al.* 2015)

คำถามท้ายบท

1. ทบทวนการสังเคราะห์แสงด้วยตัวเอง
2. นักศึกษายกตัวอย่างพืชที่เป็นแบบ C4 และ CAM เพิ่มเติมได้หรือไม่ อะไรบ้าง
3. ทำไมใบจึงมีลักษณะที่ต่างกัน เมื่อได้รับแสงไม่เท่ากัน
4. อากาศที่แห้งกับชื้น ในสภาพใดมีค่า water potential มากกว่ากัน และ ดินที่แห้งกับชื้น ในสภาพใดมีค่า water potential มากกว่ากัน เหตุใดจึงเป็นเช่นนั้น
5. ปัจจัยภายนอก (external factors) ในที่มีผลต่อการคายน้ำ (transpiration) ของพืช
6. ประสิทธิภาพการใช้น้ำของพืช water use efficiency คือ ปริมาณน้ำที่สูญเสียไปต่อปริมาณคาร์บอนที่ได้รับจากการสังเคราะห์แสงพืช C3 C4 และ CAM พืชใดมีประสิทธิภาพการใช้น้ำได้ดีที่สุด
7. ขนสีขาวที่ปกคลุมแคคตัสผู้เฒ่า (ภาพที่ 3.17) มีข้อดีอย่างไรในด้านอุณหภูมิ
8. นักศึกษาคิดว่าเพราะอะไร ลักษณะเนื้อดินจึง เป็นปัจจัยหลักที่มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตของพืชและการอยู่รอด
9. หากดูจากภาพหน้าตัดข้างของดินในชีวนิเวศ (biomes) ต่าง ๆ (ภาพที่ 3.24) นักศึกษาเรียงลำดับชีวมณฑลตามความอุดมสมบูรณ์ของแร่ธาตุในดินได้หรือไม่ อย่างไร
10. หากนักศึกษาต้องการออกแบบการทดลองเพื่อทดสอบบทบาทของ ectomycorrhizae ต่อการทนเค็มของพืช นักศึกษาจะมีวิธีการศึกษาอย่างไร

วิดีโอ หรือเอกสารข้อมูลเพื่อศึกษาเพิ่มเติม

เรื่อง	**URL**	**QR Code**
Light reaction (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=BrAUltRLb-A	
The Calvin cycle (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=0UzMaoaXKaM	
How do plants survive winter? (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=d260CmZoxj8	

บรรณานุกรมท้ายบท

สมจิตร อยู่เป็นสุข. 2549. ไมคอไรซา. ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ 101 หน้า

Augé, R. M., H. D. Toler, and A. M. Saxton. 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. Mycorrhiza 25:13-24.

Gurevitch J., Scheiner, S. M., Fox, G. A. 2006. The ecology of plants, 2nd edn. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA. 574 pp.

Newsham, K. K., A. H. Fitter, and A. R. Watkinson. 1995. Arbuscular Mycorrhiza Protect an Annual Grass from Root Pathogenic Fungi in the Field. Journal of Ecology 83:991-1000.

O'Geen, A. T. 2012. Soil Water Dynamics. Nature Education Knowledge 3(6):12.

Waller, F., B. Achatz, H. Baltruschat, J. Fodor, K. Becker, M. Fischer, T. Heier, R. Hückelhoven, C. Neumann, D. von Wettstein, P. Franken, and K.-H. Kogel. 2005. The endophytic fungus Piriformospora indica reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102:13386-13391.