บทที่ 9
ความสัมพันธ์ของพืชกับสัตว์กินพืชและโรคพืช
(ชั่วโมงบรรยายที่ 21, 22)

จุดประสงค์การเรียนรู้ นักศึกษาสามารถ

1. อธิบายคำจำกัดความของ herbivory และคำศัพท์ที่เกี่ยวข้องกับ herbivory และ plant-pathogen interaction ได้
2. อธิบายผลกระทบของ herbivory และ plant-pathogen interaction ที่มีในระดับตัว (individual level) ประชากร (population level) และชุมชีพ (community level) ได้
3. ยกตัวอย่างและอธิบายกลไกการป้องกันตัวของพืชได้ (plant defense mechanisms)

ความหมายของ Herbivory

คือ การที่ส่วนของพืชถูกกิน ส่วนที่ถูกกินจะเป็นส่วนของพืชส่วนใดก็ได้ สิ่งมีชีวิตที่มากินส่วนของพืชอาจมีการใช้ชื่อเรียกที่เฉพาะเจาะจงตามลักษณะการกิน เช่น

1. Grazers สัตว์ที่กินหญ้าหรือพืชขนาดเล็กจากพื้น เช่น วัว ควาย เป็นต้น
2. Frugivores สัตว์ที่กินผลไม้ เช่น ลิง เป็นต้น
3. Granivores สัตว์ที่กินเมล็ด เช่น นก หนู เป็นต้น
4. Browsers สัตว์ที่กินใบพืชจากต้นไม้ พุ่มไม้ เช่น กวาง เป็นต้น

ระดับของผลจาก herbivory สามารถเกิดได้ทั้ง ในระดับตัว (individual), ประชากร (population) และ สังคมพืช (community) ระบุตามระดับได้ดังนี้

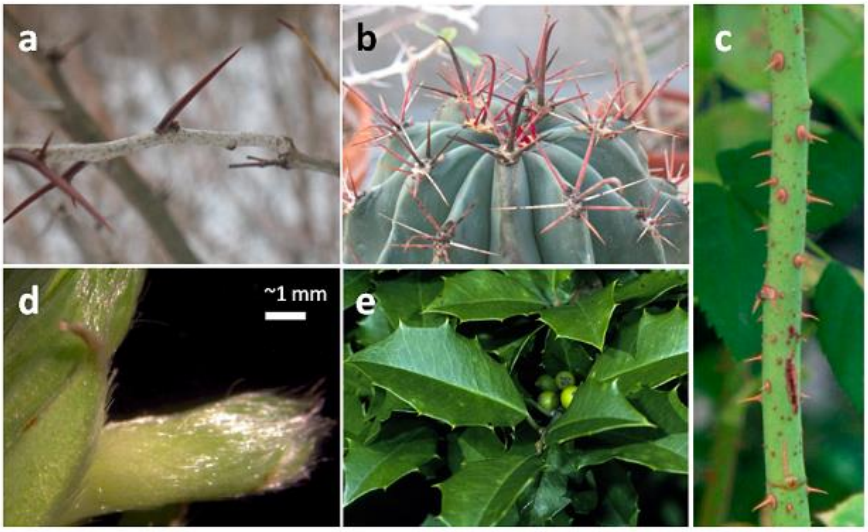
ผลกระทบระดับตัว (Effects at the individual level)

ผลกระทบต่อการเจริญเติบโตของพืช ขึ้นอยู่กับปัจจัยว่า

- ถูกกินส่วนใด
- ปริมาณที่ถูกกินไป
- ขณะถูกกินอยู่ในช่วงอายุใด (life history stage) ใด

พืชมักมีกลไกในการปกป้องจากการถูกกินและลดผลกระทบจากการถูกกิน ซึ่งแบ่งเป็น

1. ต่อต้านการถูกกิน (resistance) นั่นคือป้องกันส่วนของพืชไม่ให้ถูกกินง่าย ๆ เช่น มีหนามที่แหลมคมที่ลำต้น หรือใบ เป็นต้น (ภาพที่ 9.1 a-e)



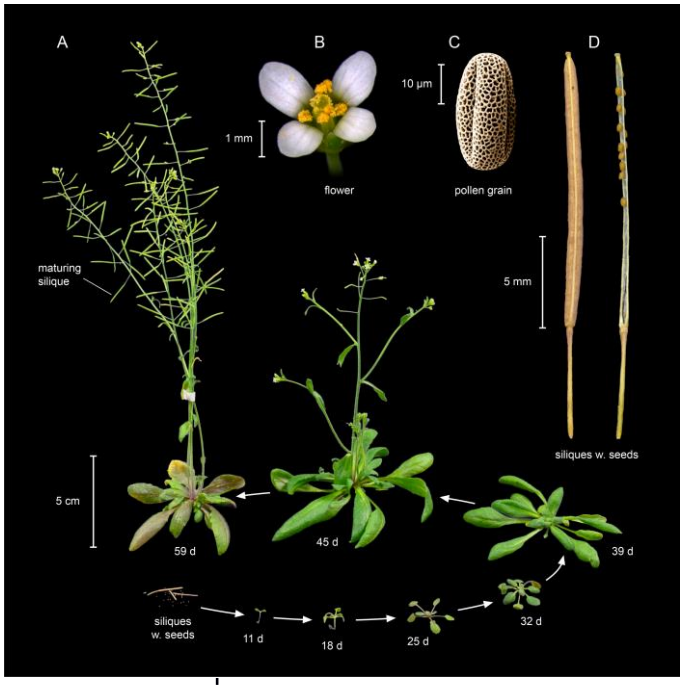
ภาพที่ 9.1 หนาม/ขน ที่ลำต้น กิ่ง ใบ เป็นการป้องกันตัวแบบ resistance
(ที่มา: http://www.nature.com/scitable/content/ne0000/ne0000/ne0000/ne0000/96677112/1_2.png)

2. ทนทานต่อการถูกกิน (tolerance) นั่นคือ ถึงแม้จะถูกกินบ้าง แต่พืชเองสามารถจำกัดผลกระทบไม่ให้ส่งผลด้านลบรุนแรง เช่น เกิดใบใหม่อย่างรวดเร็ว เป็นต้น

Overcompensation

การถูกกินเป็นผลด้านบวกกับพืชได้เช่นกัน พืชบางชนิดหลังจากถูกกินจะมีการสร้างส่วนมวลชีวภาพที่หายไปขึ้นทดแทน และบางครั้งสร้างเจริญขึ้นมากกว่าก่อนถูกกิน เรียกว่า overcompensation เช่น การศึกษาใน *Ipomopsis aggregata* (ภาพที่ 9.2) และ *Arabidopsis thaliana* (ภาพที่ 9.3)

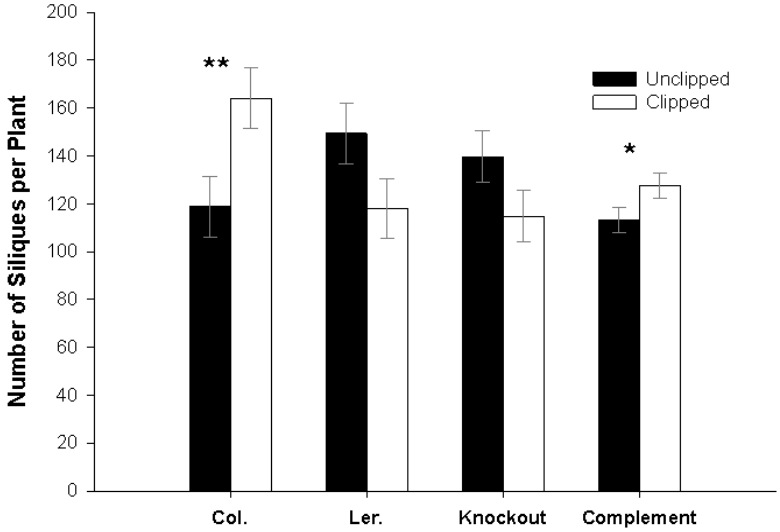
ภาพที่ 9.2 *Ipomopsis aggregata*
(ที่มา: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9b/Scarlet_gilia_Ipomopsis_aggregata.jpg)



ภาพที่ 9.3 *Arabidopsis thaliana*

(ที่มา: https://elife-publishing-cdn.s3.amazonaws.com/06100/elife-06100-fig1-v1.jpg)

การศึกษาหนึ่งใน *Arabidopsis thaliana* ที่มีการตัดต่อพันธุกรรมยีนส่วนที่เกี่ยวข้องกับ overcompensation ไม่ให้ทำงาน จากนั้นทดลองตัดส่วนพืช (แทนการถูกกัดกิน) เทียบกับไม่ได้ตัดส่วนพืช พบว่าประชากรธรรมชาติ (wild type ซึ่งยีนที่ควบคุม overcompensation ทำงานอยู่) กลุ่มที่ถูกตัดมีการสืบพันธุ์ที่มากกว่าอย่างมีนัยสำคัญ (ภาพที่ 9.4) (Scholes *et al.* 2013)

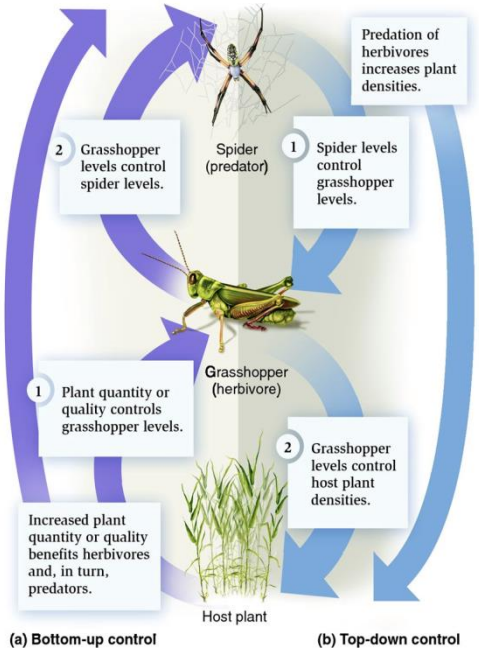


ภาพที่ 9.4 จำนวนดอกที่สร้างเมื่อพืชถูกตัด (Clipped: herbivory) และไม่ถูกตัด (Unclipped) Col. = พืชธรรมชาติ (wild type), Ler. Knockout และ complement คือ พืชที่ถูกตัดต่อทางพันธุกรรมให้ยีน overcompensation ไม่ทำงาน (genetically modified) (Scholes et al. 2013)

(ที่มา: http://article.sapub.org/image/10.5923.s.ijmb.201310.05_004.gif)

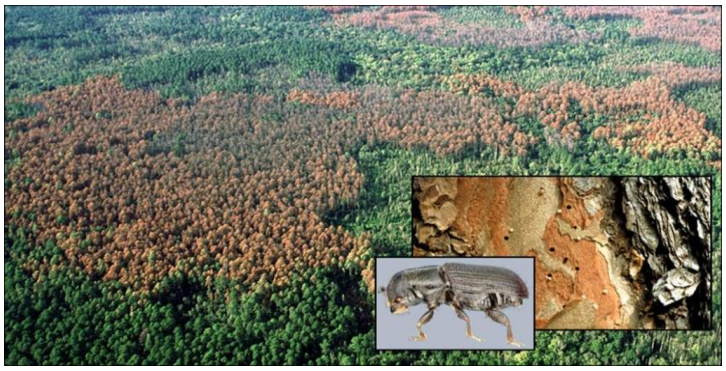
ผลกระทบระดับประชากร (Effects at the population level)

ผลของ herbivory ยังเป็นที่ถกเถียงกันอยู่ เนื่องจากการพิจารณาผลกระทบ เกี่ยวเนื่องกับการกินต่อกันเป็นทอด ๆ ตามห่วงโซ่อาหาร (food chain) ซึ่งมีทิศทางการควบคุมประชากรได้ 2 แบบ คือ ผู้ถูกกินควบคุมปริมาณผู้กิน (bottom-up control) และ ผู้กินควบคุมปริมาณผู้ถูกกิน (top-down control) (ภาพที่ 9.5)



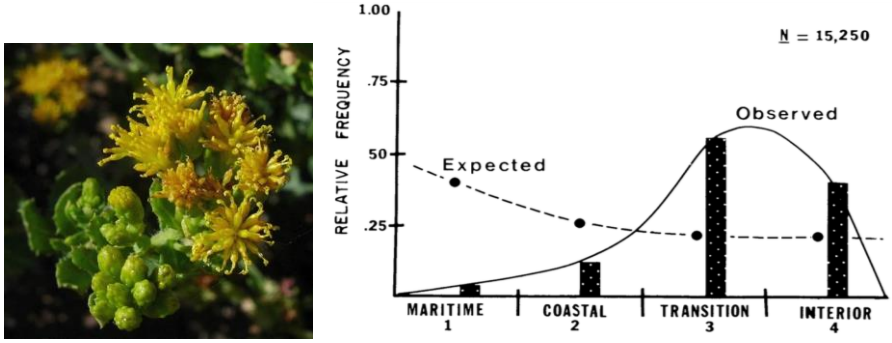
ภาพที่ 9.5 การควบคุมประชากรตามห่วงโซ่อาหาร (ที่มา: http://biology-forums.com/gallery/33_02_08_11_9_30_09_1416139.jpeg)

ทั้งนี้ ผลกระทบอย่างหนึ่งที่เห็นได้ คือ การที่พืชลดจำนวนและตายลงจากการถูกกิน เช่น เหตุการณ์รุนแรงที่เกิดในแคลิฟอร์เนีย ที่ด้วงเจาะไม้ทำให้ต้นไม้ประเภทสนยืนต้นตายมากมาย (ภาพที่ 9.6)

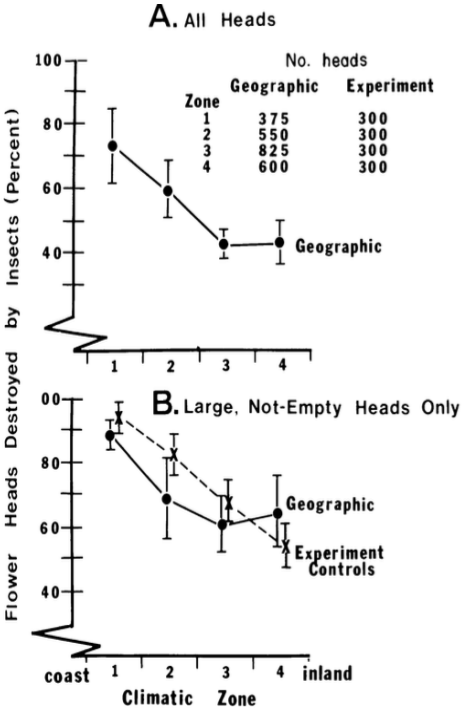


ภาพที่ 9.6 ป่าสนที่ถูกทำลายโดยด้วงเจาะไม้ (bark beetle) (รูปเล็ก) และต้นไม้ที่ตาย สีน้ำตาลในภาพคือต้นสนที่ตาย เปรียบเทียบกับสีเขียวคือ ต้นที่มีชีวิต
(ที่มา: http://firewisemaderacounty.org/wp-content/uploads/2016/02/2016-usfs-tree-mortality-photo-with-bark-beetle-1024x578.jpg)

นอกจากนั้น herbivory ยังส่งผลต่อการกระจายตัวของประชากร (spatial distribution) เช่น ในพืช *Haplopappus squarrosus* (ภาพที่ 9.7 ซ้าย) ที่มีการกระจายแตกต่างไปจากทำนายจากการสืบพันธุ์ (ภาพที่ 9.7 ขวา) แต่ทั้งนี้รูปแบบการกระจายนั้นได้รับอิทธิพลจาก การล่าเมล็ดก่อนการกระจายเมล็ด (pre-dispersal seed predation) (ภาพที่ 9.9) (Louda 1982)



ภาพที่ 9.7 *Haplopappus squarrosus* (ซ้าย) และผลการศึกษาโดย Louda 1982 (ขวา) การทำนายความถี่ของการกระจายตัว (เส้นประ) กับการกระจายตัวที่สังเกตได้จากภาคสนาม (กราฟแท่งและเส้นทึบ) Zone 3, 4 มีการกระจายตัวของพืชมากกว่า Zone 1, 2
(ที่มา: ซ้าย http://www.fotolog.com/treebeard/751821/
ขวา http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1016&context=bioscilouda)



ภาพที่ 9.9 จำนวนผล (หัว) ที่ถูกทำลายโดยแมลง กราฟแสดงข้อมูลหัวทั้งหมด (A.) และ เฉพาะหัวที่สมบูรณ์ไม่ลีบฝ่อ (B.) หมายเลข Zone เชื่อมโยงกับการกระจายด้านบน จะเห็นว่าการล่าเมล็ดใน Zone 3, 4 มีค่าต่ำกว่าใน Zone อื่น (Louda 1982)
(ที่มา: http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1016&context=bioscilouda)

ผลจาก herbivory โดยเฉพาะการล่าเมล็ดมีผลต่อประชากรใน 2 ทาง คือ

- ลดจำนวนเมล็ดที่จะเจริญเป็นต้นใหม่
- จำกัดโอกาสในการกระจายเมล็ดที่เหลืออยู่ (dispersal limitation)

ดังตัวอย่างการศึกษาโดย Tiansawat *et al.* (2017) ที่ศึกษาใน *Luehea seemmanii* พบว่าเมล็ดสูญเสียไปจากการล่าเมล็ดโดยแมลง ตั้งแต่ก่อนการกระจายมีประมาณ 24% ของเมล็ดทั้งหมด

ผลกระทบระดับสังคมพืช (Effects at the community level)

พฤติกรรมของสัตว์ที่กินพืชมีผลต่อองค์ประกอบของชุมชีพ (species composition) เช่น การศึกษาการกินพืชของตัวปิกา ที่เป็นพวกกินพืชหลายชนิด และหากินมีอาณาเขตที่จำกัด Nancy Huntly (1987) ศึกษาโดยใช้การกั้นไม่ให้ตัวปิกาหากินในบางบริเวณ พบว่า องค์ประกอบพืชของชุมชีพที่อยู่ใกล้รังของปิกาได้รับอิทธิพลจากการกินของปิกา เนื่องจากปิกาจะเลือกเจาะจงเก็บเกี่ยวพืชบางชนิดมากกว่า และมักหากินไม่ใกล้จากรังมาก

ภาพที่ 9.10 ตัวปิกา Pika (*Ochotona* sp.)

(ที่มา: http://blog.nature.org/science/files/2014/04/7740863994_137e87227a_z.jpg)

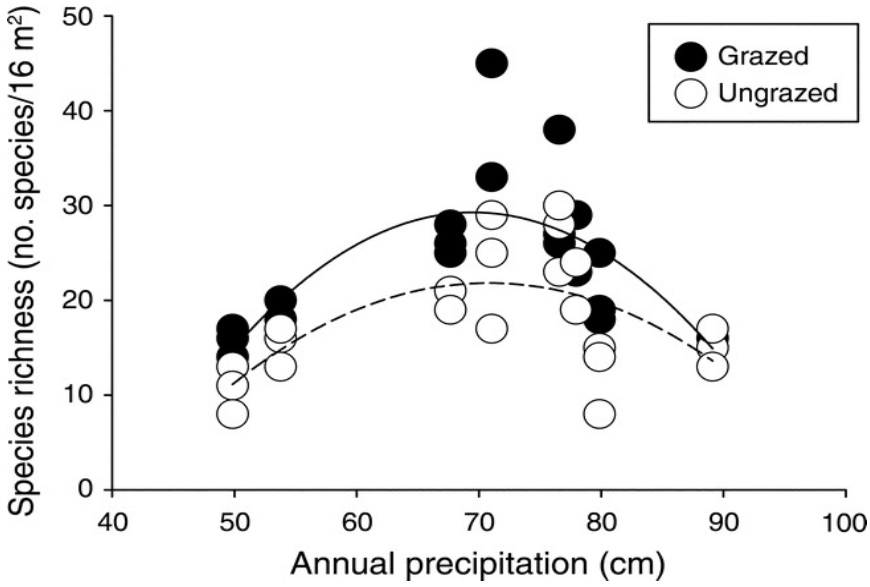
นอกจากนั้นพฤติกรรมของสัตว์กินพืช เช่น ช้างแอฟริกา ที่จะเหยียบย่ำและสางทำลายพืชขณะหากิน ก็ทำให้เรือนยอดของป่าที่ช้างหากินลดลงกว่าครึ่ง

ผลกระทบด้านบวกของ herbivory

พฤติกรรมของสัตว์ก็มีผลด้านบวกต่อสังคมพืช เช่น ในทุ่งหญ้า ควายไบสัน (*Bison bison*) ที่จะคลุกฝุ่น โดยนอนไถกับพื้น ทำให้เกิดช่องว่างในทุ่งหญ้า มีน้ำขัง ทำให้ดินชื้น (ภาพที่ 9.11) เปิดโอกาสให้พืชล้มลุกอื่นเข้ามาอยู่ได้ สร้างความหลากชนิดในระบบทุ่งหญ้า

ภาพที่ 9.11 *Bison bison* คลุกฝุ่น สร้างช่องว่างให้พืชล้มลุกมาขึ้นอยู่ได้
(ที่มา: https://thumbs.dreamstime.com/t/bison-rolling-sand-37429727.jpg)

การศึกษาในอุทยานแห่งชาติ Serengeti ที่ประเทศ Tanzania โดย Anderson และคณะ (2007) ที่วางแปลงศึกษาตามบริเวณที่มีปริมาณน้ำฝนต่างกัน และป้องกัน (Ungrazed) หรือปล่อยให้สัตว์เข้ามาหากิน (Grazed) ผลปรากฏว่า herbivory ทำให้เกิดความหลากชนิดได้ แต่ขึ้นอยู่กับสภาพกายภาพของพื้นที่ด้วย โดย การไม่ให้สัตว์เข้ามากินพืชลดความหลากชนิดในแปลงที่แห้งแล้งกว่า ส่วนแปลงที่ชื้นกว่าผลของมีสัตว์หรือไม่มีสัตว์เข้ามากินพืช ไม่ต่างกันมาก (ภาพที่ 9.12)



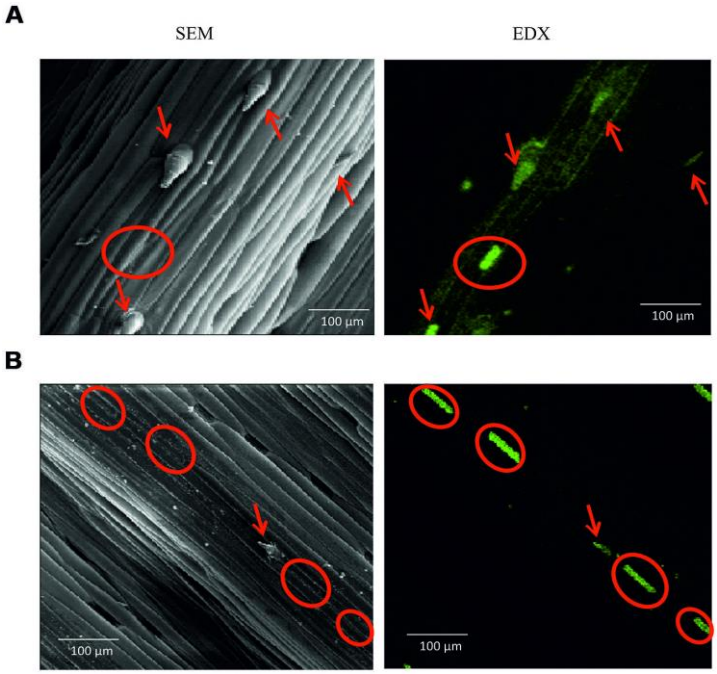
ภาพที่ 9.12 ผลการทดลองของ Anderson และคณะ (2007) ที่ทดลองป้องกันไม่ให้สัตว์เข้าในแปลง และเปรียบเทียบความหลากชนิดในพื้นที่ที่แห้งแล้งต่างกัน
(ที่มา: Anderson et al. 2007)

การป้องกันตัวของพืชต่อการถูกกิน

1. การป้องกันโดยลักษณะทางกายภาพ (physical defense)

อาศัยลักษณะโครงสร้างที่ทำให้ไม่ถูกกินง่าย เช่น

- ขนที่พื้นผิวใบ (trichome)
- การมีซิลิกอน (silicon) ในใบทำให้สัตว์ย่อยยาก (ภาพที่ 9.13)
- โครงสร้างหนามของผล (ภาพที่ 9.14)
- เปลือกหุ้มเมล็ดที่หนา แข็ง เป็นต้น



ภาพที่ 9.13 ซิลิกอนในใบของหญ้าชนิดหนึ่ง *Festuca* sp. (A และB จาก Hartley *et al*. 2015)

(ที่มา: Hartley et al. 2015)

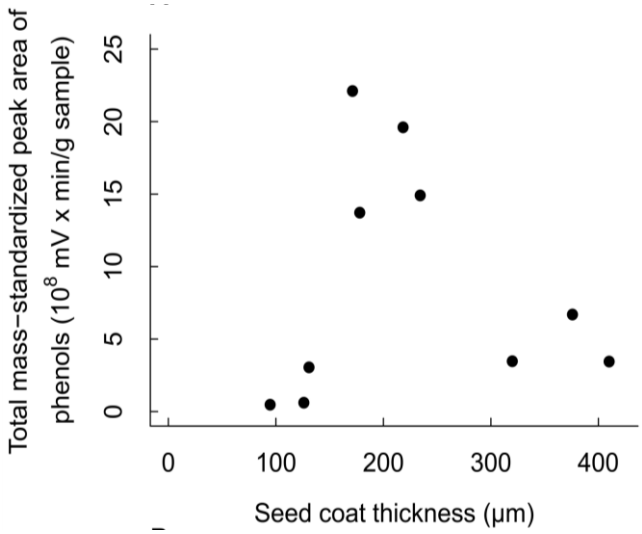
ภาพที่ 9.14 ผลของก่อแป้น *Castanopsis diversifolia*

(ถ่ายภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

2. การป้องกันโดยลักษณะทางเคมี (chemical defense)

อาศัยสารเคมีที่สร้างขึ้นในพืชเป็นส่วนที่ทำให้ไม่น่ากิน สารเคมีที่ว่ามี 3 กลุ่มใหญ่ คือ terpenes phenolics และ alkaloids

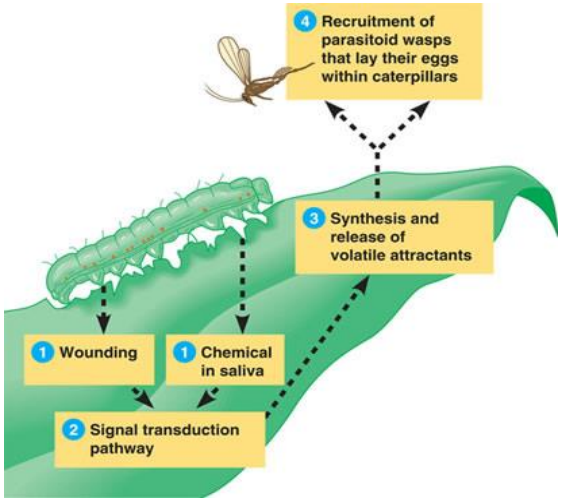
มีการศึกษาเพื่อดูว่า มี trade-off ระหว่างการป้องกันโดยใช้ ลักษณะทางเคมี หรือ ลักษณะทางกายภาพ แต่ความสัมพันธ์ที่แสดงถึง trade-off ในบางกรณีพบว่าไม่มี trade-off ระหว่างลักษณะการป้องกัน เช่น Tiansawat et al. (2014) ที่ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างความหนาของเปลือกหุ้มเมล็ด และสาร phenolics ในเมล็ดของพืช 10 ชนิดในสกุล *Macaranga* โดย Tiansawat และคณะไม่พบ trade-off (ภาพที่ 9.15)



ภาพที่ 9.15 ความหนาของเปลือกหุ้มเมล็ด และสาร phenolics ในเมล็ดของพืช 10 ชนิด ในสกุล*Macaranga*

(ที่มา: Tiansawat *et al.* 2014)

3. การป้องกันโดยความสัมพันธ์กับสิ่งมีชีวิตอื่น (biological defense)
   - มดที่อาศัยอยู่ในต้น *Macaranga* spp. ต้นไม้สร้างอาหารและมีที่อยู่ให้มด โดยมดป้องกันต้นไม้ใบไม้จากผู้กิน และอันตรายอื่น ๆ
   - พืชหลังการถูกกิน เช่น โดนหนอนกัดกิน มีการหลั่งสารระเหยดึงดูด แมลงตัวเบียนมาวางไข่ในตัวหนอน ซึ่งทำให้หนอนตายในที่สุด (ภาพที่ 9.16)



ภาพที่ 9.16 กลไกการใช้สิ่งมีชีวิตอื่นมาทำลายสัตว์ที่มากินใบพืช

(ที่มา: https://4.bp.blogspot.com/-ql36s10Kpf4/Tc_cIvXg1MI/AAAAAAAACOY/oxdQKPwT55s/s1600/coevolution-3.jpg)

วิวัฒนาการร่วม (co-evolution) ระหว่างสัตว์กินพืชกับพืช

พืชวิวัฒนาการพยายามป้องกันตัวเองจากการถูกกิน สัตว์ก็วิวัฒนาการให้สามารถกินพืช ย่อยพืชได้ เช่น ผีเสื้อหนอนดอกรัก กับต้นดอกรัก

- ต้นดอกรักมียางที่เป็นพิษ cardenolides ซึ่งผีเสื้อหนอนดอกรักวิวัฒนาการเพื่อให้กินใบดอกรักได้ โดยแยกพิษไว้และสะสมพิษในถุงเพื่อประโยชน์ต่อตัวหนอนเอง
- ต้นดอกรักที่มียางพิษแรงก็อาจสามารถรอดจากการถูกกินได้ดี ทำให้รุ่นหลัง ๆ ต้นดอกรักมีพิษแรงขึ้น
- ขณะเดียวกัน หนอนที่ทนพิษได้ดี กินและย่อยใบได้ดี ก็จะอยู่รอด

พิษที่แรงขึ้น และ ความสามารถทนพิษที่มากขึ้นของหนอน เป็นผลมาจาก co-evolution และถือว่าเป็นแข่งขันเชิงวิวัฒนาการ (evolutionary arm race) ของลักษณะในพืช และลักษณะในผู้ที่กิน

พืชและจุลชีพก่อโรค (plant-pathogen interaction)

จุลชีพก่อโรค (pathogen) ถือเป็นสิ่งคุกคามทำให้พืชเป็นโรค pathogen มีทั้งที่เฉพาะเจาะจงกับพืช (specific) และที่ไม่เจาะจง (generalist) ระยะที่เสี่ยงต่อการติดเชื้อมาที่สุดคือ ระยะต้นกล้า โรคหนึ่งที่พืชเป็นกันมาก คือ

- Damping-off disease เป็นโรคสำคัญที่คุกคามพืชเขตร้อน ทำให้พืชตายตั้งแต่ระยะต้นกล้า (ภาพที่ 9.17) โรคนี้ส่วนมากเกิดจากเชื้อในไฟลัม Oomycota (water mold)

ภาพที่ 9.17 โรค Damping-off ในต้นกล้ามะเขือเทศ สังเกตคอรากที่เริ่มแสดงอาการเน่า (ที่มา: http://www.tomatodirt.com/images/damping-off.jpg

ความรุนแรงของโรคที่เกิดจาก pathogen ในพืชขึ้นกับ อายุพืช ชนิดของ pathogen ส่วนของพืชที่เกิดการติดเชื้อ

ผลกระทบของโรคพืชต่อพืชมีทั้งในระดับตัว ประชากร และชุมชีพ ซึ่งผลกระทบจะมีลักษณะคล้ายคลึงกับ herbivory เพราะทำให้เกิดการตายของต้นพืช หากแพร่กระจายในวงกว้างก็จะทำให้ประชากรพืชลดลง จนเกิดการเปลี่ยนแปลงขององค์ประกอบพืชในชุมชีพได้

คำถามท้ายบท

1. นักศึกษาคิดว่า herbivory เป็นผลดีกับพืชได้หรือไม่ อย่างไร
2. นักศึกษาคิดว่า มนุษย์เราสามารถความรู้เรื่อง herbivory และการเกิดโรคในพืชไปประยุกต์ใช้ให้เกิดประโยชน์ในด้านใดได้บ้าง อธิบาย
3. นักศึกษาเปรียบเทียบข้อเหมือน หรือข้อแตกต่าง ของผลกระทบของสัตว์กินพืชและจุลชีพก่อโรคต่อพืชทั้งในระดับตัว ประชากร และชุมชีพได้หรือไม่ อย่างไร
4. กลไกการป้องกันตัวของพืชมีอะไรบ้าง

วิดีโอ หรือเอกสารข้อมูลเพื่อศึกษาเพิ่มเติม

เรื่อง	URL	QR Code
ต้นสนกับด้วงเจาะไม้ (VDO)	https://www.youtube.com/watch?time_continue=187&v=xts0efS_XB4	
พฤติกรรมปิกา (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=F8edS07_Cys	
การป้องกันตัวเองของพืช	http://www.morning-earth.org/Graphic-E/BIOSPHERE/Bios-C-PlantsDefense.html	

บรรณานุกรมท้ายบท

Anderson, T. M., Ritchie, M. E., and McNaughton, S. J. 2007. Rainfall and soils modify plant community response to grazing in Serengeti National Park. Ecology 88:1191-1201.

Hartley, S. E., Fitt, R. N., McLarnon, E. L., and Wade, R. N. 2015. Defending the leaf surface: intra- and inter-specific differences in silicon deposition in grasses in response to damage and silicon supply. Frontiers in Plant Science, 6, 35.

http://doi.org/10.3389/fpls.2015.00035.

Huntly, N. 1987. Influence of refuging consumers (pikas: *Ochotona princeps*) on subalpine meadow vegetation. Ecology, 68(2): 274-283. doi:10.2307/1939258.

Louda, S. M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. Ecological Monographs 52(1): 25-41.

Scholes, D. R., Siddappaji, M. H., Paige, K. N. 2013. The genetic basis of overcompensation in plants: a synthesis. International Journal of Modern Botany, 3(2A): 34-42. doi: 10.5923/s.ijmb.201310.05

Tiansawat, P., Beckman, N., Dalling, J. W. 2017. Pre-dispersal seed predators and fungi differ in their effects on *Luehea seemannii* capsule development, seed germination and, dormancy across two Panama's forests. Biotropica 49(6): 871-880.

Tiansawat, P., Davis, A.S., Berhow, M.A., Zalamea, P.C., and Dalling, J.W. 2014. Investment in seed physical defence is associated with species' light requirement for Regeneration and Seed Persistence: Evidence from *Macaranga* Species in Borneo. PLoS ONE 9(6): e99691. doi:10.1371/journal.pone.0099691.