บทบาทของกรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาบางประการในถั่วเหลือง *Glycine max* (L.) Merrill พันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ปลูกในภาวะเค็ม

นางสาวอัญชลี ใจดี

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต
สาขาวิชาพฤกษศาสตร์ ภาควิชาพฤกษศาสตร์
คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
ปีการศึกษา 2543

ISBN 974-346-928-1

ลิขสิทธิ์ของจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ROLE OF EXOGENOUS ABSCISIC ACID ON SOME PHYSIOLOGICAL ADAPTATION TO SALT STRESS IN SOYBEAN *Glycine max* (L.) Merrill CV.*SJ.5* AND *KKU.35*

Miss Anchalee Chaidee

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of Master of Science in Plant Science in Botany
Department of Botany
Faculty of Science Chulalongkorn University
Academic year 2000

ISBN 974-346-928-1

หัวข้อวิทยานิพนธ์	บทบาทของกรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาบางประการในถั่วเหลือง *Glycine max* (L.) Merrill พันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ปลูกในภาวะเค็ม
โดย	นางสาวอัญชลี ใจดี
สาขาวิชา	พฤกษศาสตร์
อาจารย์ที่ปรึกษา	รองศาสตราจารย์ ดร. ปรีดา บุญ-หลง
อาจารย์ที่ปรึกษาร่วม	อาจารย์ ดร. ศุภจิตรา ชัชวาลย์

คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย อนุมัติให้นับวิทยานิพนธ์ฉบับนี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญามหาบัณฑิต

.....คณบดีคณะวิทยาศาสตร์
(รองศาสตราจารย์ ดร. วันชัย โพธิ์พิจิตร)

คณะกรรมการสอบวิทยานิพนธ์

.....ประธานกรรมการ
(รองศาสตราจารย์สุมิตรา คงชื่นสิน)

.....อาจารย์ที่ปรึกษา
(รองศาสตราจารย์ ดร. ปรีดา บุญ-หลง)

.....อาจารย์ที่ปรึกษาร่วม
(อาจารย์ ดร. ศุภจิตรา ชัชวาลย์)

.....กรรมการ
(รองศาสตราจารย์นันทนา อังกินันทน์)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

อัญชลี ใจดี : บทบาทของกรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาบางประการในถั่วเหลือง *Glycine max* (L.) Merrill พันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ปลูกในภาวะเค็ม (ROLE OF EXOGENOUS ABSCISIC ACID ON SOME PHYSIOLOGICAL ADAPTATION TO SALT STRESS IN SOYBEAN *Glycine max* (L.) Merrill CV.*SJ.5* AND *KKU.35*) อาจารย์ที่ปรึกษา : รองศาสตราจารย์ ดร. ปรีดา บุญ-หลง, อาจารย์ที่ปรึกษาร่วม : อาจารย์ ดร. ศุภจิตรา ชัชวาลย์, 132 หน้า. ISBN 974-346-928-1.

ศึกษาการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อการปรับตัวต่อภาวะเค็มในถั่วเหลือง (*Glycine max* (L.) Merrill) สองพันธุ์คือ พันธุ์ สจ.5 และมข.35 โดยพิจารณาจากการแสดงออกทางสรีรวิทยาบางประการพบว่า การได้รับภาวะเค็มทำให้เกิดการยับยั้งการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 มากกว่าพันธุ์ สจ.5 โดยมีน้ำหนักแห้งต้นและรากน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ ในขณะที่ภาวะเค็มมีผลยับยั้งเฉพาะการเจริญเติบโตของส่วนต้นในพันธุ์ สจ.5 การยับยั้งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบเนื่องจากภาวะเค็มเกิดในสัดส่วนที่ใกล้เคียงกันในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ โดยมีผลที่ใบล่างมากกว่าใบบริเวณยอด อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ลดลงสัมพันธ์กับการปิดปากใบมากขึ้นและการสะสมคลอไรด์ไอออนในใบ ภาวะเค็มไม่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบของใบที่เกิดใหม่ในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ อย่างไรก็ตาม พันธุ์ สจ.5 มีความสามารถในการลดการสะสมโซเดียมและคลอไรด์ในใบมากกว่าพันธุ์ มข.35 จึงสามารถทนต่อภาวะเค็มได้ดีกว่า การให้กรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นทางใบไม่สามารถชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็มในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ได้ และมีแนวโน้มในการยับยั้งการเปิดปากใบและอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 มากกว่าพันธุ์ สจ.5 เมื่อได้รับการย้ายปลูกในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้นพบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 สามารถปรับตัวได้โดยสามารถรักษาอัตราการเจริญเติบโตไว้ได้ และมีปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม นอกจากนี้ พบว่าในภาวะเค็มที่สูงขึ้นนี้ถั่วเหลืองมีการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกสองความเข้มข้นแตกต่างกัน

ภาควิชา พฤกษศาสตร์ ลายมือชื่อนิสิต.....

สาขาวิชา พฤกษศาสตร์ ลายมือชื่ออาจารย์ที่ปรึกษา.....

ปีการศึกษา 2543 ลายมือชื่ออาจารย์ที่ปรึกษาร่วม.....

4072464523 : MAJOR BOTANY

KEY WORDS : SALT STRESS/ STOMATAL CONDUCTANCE/ STOMATAL FREQUENCY/ SOYBEAN/ ABSCISIC ACID. ANCHALEE CHAIDEE : ROLE OF EXOGENOUS ABSCISIC ACID ON SOME PHYSIOLOGICAL ADAPTATION TO SALT STRESS IN SOYBEAN *Glycine max* (L.) Merrill CV.*SJ.5* AND *KKU.35*. THESIS ADVISOR : ASSOC. PROF. PREEDA BOON-LONG, Ph.D., THESIS CO-ADVISOR : SUPACHITRA CHADCHAWAN, Ph.D. 132 pp. ISBN 974-346-928-1.

The effects of exogenous abscisic acid application on some physiological adaptation to salt stress in two soybean cultivars, SJ.5 and KKU.35, were determined. It was found that salt stress inhibited growth of KKU.35 more than SJ.5. Shoot and root dry weight of KKU.35 were reduced significantly, while only shoot growth reduction was found in SJ.5. Photosynthetic rate and stomatal opening inhibitions, occured at the same rate in both cultivars. However, the higher effects were detected in the first trifoliate leaves than in the youngest last fully expanded leaves. Photosynthetic rate reduction correlated with stomatal closure and chloride accumulation in leaves. Salt stress had no effects on stomatal frequency of new-born leaf in both cultivars. However, SJ.5 had the better ability in prevention of sodium and chloride accumulation in leaves than KKU.35, leading to the better salt stress resistant character. Spraying two concentrations of abscisic acid, 40 and 80 μM, showed no advantages in inducing the adaptation to salt stress in both cultivars and higher tendency in stomatal closure and RGR reduction were detected in KKU.35 more than SJ.5. At higher level of salt stress, it was found that SJ.5 was able to maintain its growth rate and chlorophyll contents similar to those found in non- stressed plants. Moreover, soybean plants grown in the higher salt stress condition responded to two concentrations of abscisic acid differently.

Department Botany Student's signature……

Field of study Botany Advisor's signature……

Academic year 2000 Co-advisor's signature ……

กิตติกรรมประกาศ

ผู้เขียนขอกราบขอบพระคุณรองศาสตราจารย์ ดร.ปรีดา บุญ-หลง อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ ที่กรุณาเป็นที่ปรึกษาและให้คำแนะนำต่าง ๆ ตลอดการทำวิจัยและสนับสนุนเงินทุนในการศึกษาวิจัย ขอกราบขอบพระคุณอาจารย์ ดร.ศุภจิตรา ชัชวาลย์ อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ร่วมที่กรุณาให้คำแนะนำต่าง ๆ ตลอดการทำวิจัยและตรวจแก้วิทยานิพนธ์ให้สมบูรณ์ยิ่งขึ้น

ขอกราบขอบพระคุณรองศาสตราจารย์สุมิตรา คงชื่นสิน ประธานกรรมการสอบวิทยานิพนธ์ รองศาสตราจารย์นันทนา อังกินันทน์ กรรมการสอบวิทยานิพนธ์ ที่กรุณาให้คำแนะนำและตรวจแก้วิทยานิพนธ์ให้สมบูรณ์ รองศาสตราจารย์เรณู ถาวโรฤทธิ์ ที่กรุณาให้คำแนะนำในการศึกษาการตอบสนองทางกายวิภาคและอาจารย์วราลักษณ์ ตันติบรรพกุล สำหรับคำปรึกษาด้านสถิติในงานวิจัย

ขอกราบขอบพระคุณผู้ช่วยศาสตราจารย์รัชนี วีรพลิน ที่กรุณาชี้แนะแนวทางในการศึกษาและเป็นกำลังใจสำหรับผู้เขียนเสมอมา

ขอกราบขอบพระคุณผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. พิพัฒน์ พัฒนผลไพบูลย์ ขอขอบพระคุณสถาบันวิจัยทรัพยากรทางน้ำ และคณะเกษตรศาสตร์ มหาวิทยาลัยอุบลราชธานี ที่กรุณาให้ความอนุเคราะห์เครื่องมือและอุปกรณ์ในการทำวิจัย ขอกราบขอบพระคุณอาจารย์ ดร.สุวัฒน์ ธีรพงษ์ธนากร ที่กรุณาให้คำแนะนำและช่วยเหลือในการทำวิจัย

ขอกราบขอบพระคุณรองศาสตราจารย์ ดร.สนิท ลวดทอง มหาวิทยาลัยขอนแก่น และกรมวิชาการเกษตร กระทรวงเกษตรและสหกรณ์ ที่ได้ให้ความอนุเคราะห์เมล็ดพันธุ์ถั่วเหลือง ขอขอบคุณโครงการทุนส่งเสริมผู้มีความสามารถพิเศษเป็นอาจารย์ในสถาบันอุดมศึกษาของรัฐสำหรับเงินทุนในการศึกษาและบัณฑิตวิทยาลัยที่ให้การสนับสนุนเงินทุนวิจัย

ขอขอบคุณคุณฐปนา อัครเอกปัญญา คุณรักชนก โคโต คุณอัญชลี ร่มพา คุณจุฑามาศ คุ้มครอง คุณศิริพรรณ บรรหาร คุณพรศักดิ์ ภักดีวราภรณ์ คุณสหัช จันทนาอรพินท์ และทุกท่านในภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย สำหรับความช่วยเหลือในการทำวิจัยและกำลังใจที่มีให้กันเสมอมา และขอขอบคุณครอบครัวของผู้เขียนสำหรับกำลังใจและการสนับสนุนเงินทุนในการศึกษา

สารบัญ

หน้า

บทคัดย่อภาษาไทย..... ง

บทคัดย่อภาษาอังกฤษ..... จ

กิตติกรรมประกาศ..... ฉ

สารบัญ..... ช

สารบัญตาราง..... ญ

สารบัญรูปภาพ..... ฑ

บทที่

1 บทนำ..... 1

2 การตรวจเอกสาร..... 4

ภาวะเค็มกับการเจริญเติบโตของพืช..... 4

ภาวะเค็มกับการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ..... 5

ภาวะเค็มกับการเปลี่ยนแปลงปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง..... 7

ภาวะเค็มกับการเปลี่ยนแปลงปริมาณกรดแอบไซซิกในพืช..... 9

กรดแอบไซซิกกับการชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็ม..... 11

กรดแอบไซซิกกับการสะสมไอออนของเกลือ..... 14

ภาวะเค็มกับการเจริญเติบโตและการสะสมไอออนของเกลือในถั่วเหลือง..... 15

การเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบเนื่องจากสิ่งแวดล้อมและกรดแอบไซซิก..... 17

3 อุปกรณ์และวิธีการทดลอง..... 19

1. อุปกรณ์การศึกษา..... 19

2. วิธีการทดลอง..... 21

4 ผลการทดลอง..... 28

1. การทดลองเบื้องต้น การศึกษาหาความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมสำหรับใช้ในการทดลอง..... 28

1.1 การเจริญเติบโต..... 28

1.2 ความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสม..... 33

2. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35..... 36

2.1 การเจริญเติบโต..... 36

สารบัญ (ต่อ)

หน้า

2.2 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบ..... 43
2.3 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ 55
3. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือ และความถี่ปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35... 56
3.1 การเจริญเติบโต..... 56
3.2 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์..... 71
3.3 ปริมาณโซเดียมไอออนในใบ..... 72
3.4 ปริมาณคลอไรด์ไอออนในใบ..... 77
3.5 ความถี่ปากใบ..... 82
3.6 ความสัมพันธ์ระหว่างการสะสมไอออนของเกลือ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบ..... 84
4. ผลของกรดแอบไซซิกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น..... 86
4.1 การเจริญเติบโต..... 86
4.2 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์..... 89
4.3 ปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง..... 90
5 อภิปรายผลการทดลอง..... 96
1. การทดลองเบื้องต้น การศึกษาหาความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมสำหรับใช้ในการทดลอง..... 96
2. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35..... 97
3. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือ และความถี่ปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35.. 102
4. ผลของกรดแอบไซซิกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น..... 107
6 สรุปผลการทดลอง..... 111
เอกสารอ้างอิง..... 114

สารบัญ (ต่อ)

หน้า

ภาคผนวก..... 123
ภาคผนวก ก..... 124
ภาคผนวก ข..... 129
ประวัติผู้วิจัย..... 132

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

สารบัญตาราง

ตารางที่		หน้า
1	การตอบสนองของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลา 10 วัน……..	30
2	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…….	34
3	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……..	37
4	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……..	37
5	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root: shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……	40
6	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…….	41
7	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	41
8	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	45
9	Stomatal conductance (Gs, $mol\ m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	45
10	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	47
11	Stomatal conductance (Gs, $mol\ m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	47
12	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, $\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……	51
13	Stomatal conductance (Gs, $mol\ m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……	51

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่		หน้า
14	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	53
15	Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	53
16	สัมประสิทธ์สหสัมพันธ์ (r) ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) กับค่าการนำที่ปากใบ (Gs) ในแต่ละชุดทดลองและพันธุ์.....	55
17	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	58
18	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	58
19	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	62
20	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	62
21	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	66
22	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	66
23	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	69
24	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	69
25	อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของถั่วเหลืองเมื่อได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน.....	71
26	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	73

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่		หน้า
27	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	73
28	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	75
29	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	75
30	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..……..	78
31	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..….	78
32	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..……	80
33	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	80
34	ความถี่ปากใบ (Stomatal frequency, %) ของใบที่แปดของถั่วเหลืองสองพันธุ์หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……...	83
35	สัมประสิทธ์สหสัมพันธ์ (r) ระหว่างการสะสมไอออนของเกลือ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และการเปิดปากใบ (Gs) เมื่อได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก 10 และ 14 วัน……...	84
36	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นตั้งแต่วันที่ 14……..	87
37	อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น……	89
38	ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*, mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น……	92

สารบัญตาราง(ต่อ)

ตารางที่		หน้า
39	ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*, mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น.....	92
40	ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*, mg g^{-1} FW) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น.....	94
41	ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*, mg g^{-1} FW) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น.....	94

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

สารบัญรูปภาพ

รูปที่		หน้า
1	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน…….	31
2	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน…….	31
3	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root: shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน……..	32
4	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน…….	32
5	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…….	35
6	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……..	38
7	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……...	38
8	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root: shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน……...	40
9	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..……..	42
10	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..……..	42
11	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]…….	46
12	Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a] …….	46
13	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a] ……...	48

สารบัญรูปภาพ (ต่อ)

รูปที่		หน้า
14	Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน [a]	48
15	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน [a]	52
16	Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน [a]	52
17	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน [a]	54
18	Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน [a]	54
19	การเจริญเติบโตของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตลอดระยะเวลา 14 วัน.....	57
20	การเจริญเติบโตของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตลอดระยะเวลา 14 วัน.....	57
21	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	59
22	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	59
23	น้ำหนักแห้งต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน).....	60
24	น้ำหนักแห้งต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน).....	60
25	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	63
26	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน.....	63

สารบัญรูปภาพ (ต่อ)

รูปที่		หน้า
27	น้ำหนักแห้งรากของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)……..	64
28	น้ำหนักแห้งรากของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)……..	64
29	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	67
30	อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……...	67
31	อัตราส่วนรากต่อต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม)และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)……..	68
32	อัตราส่วนรากต่อต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม)และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)……..	68
33	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…….	70
34	พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…….	70
35	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	74
36	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	74
37	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..….	76
38	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……	76
39	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…..……..	79

สารบัญรูปภาพ (ต่อ)

รูปที่		หน้า
40	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..	79
41	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน……..…..	81
42	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน…..…..	81
43	ภาพพิมพ์ผิวใบด้านล่าง (abaxial) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ……..	82
44	ภาพพิมพ์ผิวใบด้านล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 แสดงลักษณะการกระจายของปากใบและขนทั้งสองแบบ……..	83
45	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นตั้งแต่วันที่ 14*..……	88
46	ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*, mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น……	93
47	ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*, mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น……	93
48	ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*, mg g^{-1} FW) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น……	95
49	ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*, mg g^{-1} FW) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น……	95

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่ 1

บทนำ

ความเป็นมาและความสำคัญของปัญหา

ดินเค็ม คือดินที่มีปริมาณเกลือที่ละลายน้ำได้มากเกินไปจนเป็นอันตรายต่อพืช ซึ่งโดยปกติแล้วดินเค็มจะมีค่าการนำไฟฟ้าเกินกว่า 2 มิลลิโมห์ต่อเซนติเมตรหรือเดซิซีเมนต่อเมตร ที่อุณหภูมิ 25 °C ปัญหาดินเค็มเป็นปัญหาที่สำคัญต่อการเพาะปลูกอย่างมาก ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือของประเทศไทยมีพื้นที่ดินเค็มประมาณ 17.8 ล้านไร่ และมีแนวโน้มที่จะมีพื้นที่ดินเค็มมากขึ้น (อรุณี ยูวะนิยม, 2532) การแก้ปัญหาการเพาะปลูกในพื้นที่ดินเค็มวิธีการหนึ่งคือ การเลือกใช้พืชทนเค็ม เพื่อให้เกษตรกรสามารถใช้ประโยชน์จากพื้นที่ดินเค็มได้ (สมศรี อรุณินท์, 2532) การศึกษาเกี่ยวกับการชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็มในพืช เพื่อให้เข้าใจการตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืชแต่ละชนิดต่อภาวะเค็ม ก็เป็นอีกแนวทางหนึ่งที่จะเป็นประโยชน์ต่องานด้านปรับปรุงพันธุ์พืชทนเค็มได้

โดยปกติแล้วพืชที่ปลูกในสภาพดินเค็มจะมีการเจริญเติบโตลดลง เนื่องจากความเข้มข้นของเกลือที่มีมากในดินมีผลทำให้รากพืชดูดน้ำได้น้อยลง พืชจึงประสบกับภาวะขาดน้ำ และยังอาจเป็นผลมาจากความเป็นพิษจากการมีปริมาณไอออนของเกลือมากเกินไปในเซลล์ด้วย (Jacoby,1994) การที่ภาวะเค็มมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของพืชนี้ พบว่าเกิดร่วมกับการเพิ่มขึ้นอย่างชัดเจนของปริมาณกรดแอบไซซิกในเนื้อเยื่อพืช (Lachno และ Baker,1986; Zeevaart และ Creelman,1988) Munns และ Sharp (1993) เสนอการทดลองที่สนับสนุนว่าการยับยั้งการเจริญของยอดในต้นพืชที่ได้รับภาวะเค็มเป็นผลมาจากการเพิ่มของปริมาณกรดแอบไซซิก นอกจากนี้จากการทดลองให้กรดแอบไซซิกทางรากในต้นพืชที่ได้รับน้ำสม่ำเสมอ พบว่ากรดแอบไซซิกมีผลลดอัตราการเจริญเติบโต เพิ่มปริมาณกรดแอบไซซิกภายในต้น และเพิ่มการสะสมโพรลีน (proline) และน้ำตาลคล้ายกับผลของภาวะเค็ม แสดงให้เห็นถึงความสัมพันธ์ระหว่างภาวะเค็มกับปริมาณกรดแอบไซซิกในต้นพืช (Cachorro และคณะ,1995) ซึ่งการเปลี่ยนแปลงปริมาณกรดแอบไซซิกดังกล่าวนี้ช่วยให้พืชสามารถปรับตัวให้เจริญเติบโตในสภาพที่ไม่เหมาะสมได้ (Hartung และDavies,1994) ระดับของกรดแอบไซซิกที่เพิ่มขึ้นนี้ไปมีผลกระตุ้นการปิดปากใบ เพิ่มการเจริญของราก ยับยั้งการเจริญของส่วนยอด (Raschke, 1975; Creelman และคณะ,1990) กรดแอบไซซิกมีผลทำให้พื้นที่ใบลดลง (Montero และคณะ,1997) และจากการทดลองในภาวะขาดน้ำพบว่ากรดแอบไซซิกทำให้จำนวนปากใบลดลงด้วย (El-Hashani and Pearson, 1995)

นอกจากนี้ยังมีบทบาทในการชักนำให้เกิดการสะสมสารภายในเซลล์ เช่น โพรลีนและน้ำตาลเพื่อปรับออสโมติกภายในเซลล์ (LaRosa และคณะ,1987; Cachorro และคณะ,1995) การเปลี่ยนแปลงต่างๆ เหล่านี้ช่วยแก้ไขความสัมพันธ์ของน้ำภายในต้นพืชให้อยู่ในระดับที่เหมาะสม (Jacoby,1994)

จากบทบาทของกรดแอบไซซิกที่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่างๆ ข้างต้น ได้มีงานวิจัยที่ทดลองใช้กรดแอบไซซิกชักนำต้นพืชให้มีการปรับตัวสามารถเจริญเติบโตได้ดีขึ้นในภาวะเค็ม LaRosa และคณะ (1987) พบว่ากรดแอบไซซิกช่วยให้เซลล์ใบยาสูบสามารถเจริญได้ในภาวะเค็มในหลอดทดลอง โดยกรดแอบไซซิกมีบทบาทช่วยในการปรับระดับออสโมติกภายในเซลล์ สำหรับการทดลองในพืชทั้งต้นสามารถพบแนวโน้มดังกล่าวเช่นกัน ซึ่งมีการศึกษาในพืชหลายชนิด เช่น ข้าวฟ่าง (Amzallag และคณะ,1990) ข้าวบาร์เล่ย์ (Popova และคณะ,1995) และถั่วพุ่ม (Fedina และคณะ,1994) เป็นต้น

ในงานวิจัยนี้สนใจศึกษาผลของกรดแอบไซซิกในการชักนำให้เกิดการปรับตัวต่อภาวะเค็มในถั่วเหลือง (*Glycine max* (L.) Merrill) ซึ่งเป็นพืชเศรษฐกิจที่สำคัญชนิดหนึ่งในประเทศไทย (สมศักดิ์ สุริโย, 2541) และเป็นพืชที่ไม่ทนต่อภาวะเค็ม (สมศรี อรุณินท์, 2532) โดยศึกษาในถั่วเหลืองสองพันธุ์ คือ พันธุ์ สจ.5 ซึ่งเป็นพันธุ์มาตรฐานที่เกษตรกรนิยมปลูกกันทั่วไป มีคุณสมบัติเด่นคือให้ผลผลิตสูงทั้งในฤดูฝนและฤดูแล้ง และพันธุ์ มข.35 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่มีคุณสมบัติเด่นในด้านความทนแล้ง ดินกรดและดินด่าง (ศุภชัย แก้วมีชัย, 2537) เพื่อให้ทราบว่ากรดแอบไซซิกสามารถเพิ่มการปรับตัวดังกล่าวในถั่วเหลืองสองพันธุ์นี้ได้หรือไม่ โดยมีผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาอย่างไร เป็นข้อมูลพื้นฐานที่ช่วยให้เข้าใจกลไกการปรับตัวของถั่วเหลืองต่อภาวะเค็มเมื่อได้รับกรดแอบไซซิกที่อาจนำไปประยุกต์ใช้ในการปลูกถั่วเหลืองในพื้นที่ดินเค็มหรืออาจเป็นประโยชน์ต่องานด้านปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองทนเค็มได้ในอนาคต

วัตถุประสงค์ของการวิจัย

เพื่อศึกษาถึงความสามารถของกรดแอบไซซิกในการชักนำการปรับตัวทางสรีรวิทยาบางประการ ได้แก่ การเปิดปากใบ ความถี่ปากใบ การเจริญของแผ่นใบ ต้น ราก และการเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือในใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และมข.35 ที่ทำให้ถั่วเหลืองสามารถเจริญเติบโตในภาวะเค็มได้

ประโยชน์ที่คาดว่าจะได้รับ

1. ทราบถึงบทบาทของกรดแอบไซซิกในการชักนำการปรับตัวทางสรีวิทยาบางประการต่อภาวะเค็มในถั่วเหลืองซึ่งเป็นพืชเศรษฐกิจที่สำคัญ

2. ข้อมูลเกี่ยวกับการตอบสนองของถั่วเหลืองต่อกรดแอบไซซิกจากภายนอก จะเป็นประโยชน์ในการนำไปประยุกต์ใช้ หรืออาจเป็นประโยชน์ต่องานด้านการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองทนเค็มได้อีกแนวทางหนึ่ง

ขอบเขตของงานวิจัย

การทดลองเบื้องต้น การศึกษาหาความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมสำหรับใช้ในการทดลอง

การทดลองที่ 1 การศึกษาผลของกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบในถั่วเหลืองที่ปลูกในภาวะเค็ม

การทดลองที่ 2 การศึกษาผลของกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือและความถี่ปากใบในถั่วเหลืองที่ปลูกในภาวะเค็ม

การทดลองที่ 3 การศึกษาผลของกรดแอบไซซิกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาของถั่วเหลืองในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่ 2

การตรวจเอกสาร

ภาวะเค็มกับการเจริญเติบโตของพืช

พืชกลุ่มไม่ทนเค็ม (non-halophytes) เมื่อปลูกในดินเค็มมีการเจริญเติบโตลดลง พบว่าเกี่ยวข้องกับสาเหตุสองประการ คือ ประการแรก เกิดความเครียดจากการขาดน้ำ (osmotic stress) เนื่องจากศักย์ของน้ำ (water potential) ภายนอกเซลล์ลดลง ทำให้รากพืชดูดน้ำได้น้อยลง และประการที่สอง เมื่อพืชได้รับความเค็มเป็นเวลานานขึ้น มีการสะสมไอออนของเกลือในเซลล์มากขึ้น เกิดความเป็นพิษจากไอออนของเกลือ (ion toxicity) ไปมีผลยับยั้งกระบวนการเมตาบอลิสมต่างๆ ตั้งแต่การดูดรับธาตุอาหารตลอดจนมีผลต่อการทำงานของเอนไซม์ต่างๆ (Greenway and Munns, 1980) ลักษณะของพืชที่ได้รับภาวะเค็มที่เห็นได้ชัดเจนตั้งแต่ระยะแรกที่พืชเริ่มได้รับภาวะเค็มคือ การเจริญเติบโตและการขยายขนาดของแผ่นใบลดลง ส่วนการเจริญของรากมักได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มน้อยกว่าการเจริญของส่วนต้น (Munns และ Termaat, 1986)

การศึกษาผลของภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตของพืช มีการศึกษาในพืชปลูกหลายชนิด เนื่องจากพืชแต่ละชนิดแต่ละพันธุ์ ต่างก็มีความสามารถในการต้านทานต่อระดับของความเค็มได้ต่างกัน พืชบางชนิดสามารถทนต่อความเค็มได้ในช่วงแคบ เช่น ถั่วต่างๆ ได้แก่ ถั่วเขียว ถั่วเหลือง สามารถทนเค็มได้ระหว่าง 2-4 เดซิซีเมนต่อเมตร (dSm^{-1})เท่านั้น ในขณะที่ข้าวพันธุ์ต่างๆกันมีความทนเค็มอยู่ในช่วง 4-11 dSm^{-1} เป็นต้น นอกจากนี้พืชแต่ละชนิดก็มีระยะของการเจริญเติบโตแต่ละช่วงที่ทนต่อภาวะเค็มต่างๆกันอีกด้วย (สมศรี อรุณินท์, 2532) ดังนั้น การศึกษาผลของภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตในพืชแต่ละชนิดจึงมีความสำคัญต่อการแก้ปัญหาการปลูกพืชในพื้นที่ดินเค็ม

ตัวอย่างงานวิจัยที่ศึกษาถึงการตอบสนองของพืชต่อภาวะเค็ม เช่น การศึกษาในต้นกล้า *Phaseolus vulgaris* L. โดยให้ได้รับภาวะเค็มเพิ่มขึ้นครั้งละ 25 มิลลิโมลาร์โซเดียมคลอไรด์ทุกสองวัน จนถึงระดับความเค็มสุดท้าย 25 50 และ 75 มิลลิโมลาร์ (อายุ 6 วัน) พบว่าเมื่อระยะเวลานานขึ้น (38 วัน) ภาวะเค็มที่ได้รับทุกระดับมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของลำต้นมากกว่าใบ และไม่มีผลชัดเจนต่อการเจริญเติบโตของราก โดยที่ระดับเกลือ 75 มิลลิโมลาร์ มีผลรุนแรงที่สุด คือทำให้ส่วนต่างๆของพืช มีการเจริญเติบโตในอัตราที่ลดลงมากขึ้นตามระยะเวลาที่เพิ่มขึ้น (Sibole และคณะ, 1998)

สำหรับการตอบสนองต่อภาวะเค็มในถั่วเหลือง (*Glycine max* (L.) Merril) มีการศึกษาพบว่าความรุนแรงของภาวะเค็มแตกต่างกันในพันธุ์ทนเค็มและพันธุ์ไม่ทนเค็ม เมื่อได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 4 สัปดาห์ ในพันธุ์ทนเค็มพบว่าน้ำหนักแห้งต้นลดลงจากต้นที่ไม่ได้รับเกลือ 30 เปอร์เซ็นต์ น้อยกว่าในพันธุ์ไม่ทนเค็มซึ่งลดลงมากกว่า 60 เปอร์เซ็นต์ และน้ำหนักแห้งรากของพันธุ์ทนเค็มไม่ได้รับผลกระทบจากภาวะเค็ม ในขณะที่น้ำหนักแห้งรากของพันธุ์ไม่ทนเค็มลดลงจากต้นที่ไม่ได้รับเกลือมากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ (Velagaleti และ Schweitzer, 1995)

การศึกษาในพืชปลูกชนิดต่างๆ โดย Lessani และ Marschner (1978) พบว่าการเพิ่มขึ้นของความเข้มข้นโซเดียมคลอไรด์ มีผลลดการสร้างน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งต้นในพืชปลูกเหล่านี้ในระดับที่ต่างๆกัน ในข้าวโพดพันธุ์เวล็อกซ์ (Velox) ซึ่งจัดอยู่ในกลุ่มที่ทนเค็มพบว่ามีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มไม่เกิน 20 เปอร์เซ็นต์ การยับยั้งการสร้างน้ำหนักแห้งต้นทานตะวัน ต้นคำฝอย และข้าวโพดพันธุ์ดีซี 790 (DC 790) เกิดมากกว่า 30 เปอร์เซ็นต์ ส่วนในกลุ่มพืชที่ไม่ทนเค็ม ได้แก่ พริกไทยและถั่วพุ่ม พบว่ามีน้ำหนักแห้งต้นลดลงจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ หลังจากที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 23 วัน

ภาวะเค็มกับการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ

เมื่อพืชได้รับภาวะเค็มพบว่ามีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Longstreth และ Nobel, 1979) เกิดเนื่องจากภาวะเค็มไปมีผลต่อปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับปากใบและปัจจัยที่ไม่เกี่ยวข้องกับปากใบ อัตราการตรึง CO_2ที่ลดลง ส่วนหนึ่งเป็นผลมาจากการเพิ่มความต้านทานที่ปากใบ (stomatal resistance) (Downton และคณะ, 1985; Seemann และ Critchley, 1985; Sibole และคณะ, 1998) และการเพิ่มความต้านทานที่มีโซฟิลล์ (mesophyll resistance) (Ball และ Farquhar, 1984; Downton และคณะ, 1985; Seemann และ Critchley, 1985) เนื่องจากภาวะเค็มที่พืชได้รับ

ในส่วนของปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับปากใบ มีการศึกษาพบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งการเปิดปากใบ โดยมีค่า stomatal conductance ลดลงอย่างชัดเจนตั้งแต่ระยะแรกที่พืชได้รับภาวะเค็ม (13 วัน สำหรับ *Phaseolus vulgaris* L.) โดยที่ระดับความเค็มต่ำ (25 และ 50 มิลลิโมลาร์โซเดียมคลอไรด์) พบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งการเปิดปากใบแต่ไม่มีผลยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสง อย่างไรก็ตาม ที่ระดับเกลือเพิ่มขึ้นเป็น 75 มิลลิโมลาร์ มีการลดลงทั้งการเปิดปากใบและอัตราการตรึง CO_2 เมื่อพืชได้รับภาวะเค็มนานขึ้น (38 วัน) พบว่าทุกระดับเกลือมีผลยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชด้วย จากการหาความสัมพันธ์ระหว่างสองปัจจัยนี้ พบว่าการลดลงของการเปิดปากใบมีความสัมพันธ์กับการลดลงของอัตราการตรึง CO_2 (R^2 = 0.80) แสดงว่าการสังเคราะห์

ด้วยแสงถูกยับยั้งโดยการปิดปากใบเป็นหลักในภาวะเค็มต่ำ แต่ในภาวะเค็มสูง (75มิลลิโมลาร์) พบว่าการลดลงของการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่ได้เกิดจากการลดลงของการเปิดปากใบเพียงอย่างเดียว ยังมีปัจจัยอื่นร่วมด้วย เช่น ในงานวิจัยนี้ได้อธิบายว่าอาจเกี่ยวข้องกับการมีโซเดียมไอออนมากขึ้นถึงระดับที่เป็นอันตรายต่อเซลล์ใบ เมื่อวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบจึงได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มรุนแรงมากกว่าการเปิดปากใบ (Sibole และคณะ, 1998)

Delfine และคณะ (1998) ทดลองให้ต้น *Spinacia oleracea* L.ได้รับภาวะเค็มระดับ 1% (w/v) โซเดียมคลอไรด์ (ประมาณ 170 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 20 วัน พบว่ามีการลดลงของการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากการปิดปากใบมากขึ้นไปมีผลลดการแพร่เข้าของ CO_2 และจากการศึกษาทางกายวิภาคพบว่า โครงสร้างของมีโซฟิลล์เซลล์มีการเปลี่ยนแปลงเนื่องจากภาวะเค็ม ผู้วิจัยอธิบายว่า การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวน่าจะมีผลทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของความต้านทานที่มีโซฟิลล์ด้วย เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มมากกว่า 20 วัน พบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งในระดับชีวเคมี โดยทำให้ปริมาณและประสิทธิภาพของเอนไซม์ RuBP carboxylase/oxygenase ลดลง

Seemann และ Critchley (1985) ศึกษาถึงผลของภาวะเค็มต่อการยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสง ได้อธิบายในเรื่องของปัจจัยที่ไม่เกี่ยวข้องกับปากใบด้วย โดยศึกษาใน *Phaseolus vulgaris* L. เช่นกัน พบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งการเปิดปากใบ เช่นเดียวกันกับงานของ Sibole และคณะ (1998) เมื่อพืชได้รับภาวะเค็มสูงเป็นเวลา 14 วัน มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง Seemann และ Critchley (1985) อธิบายว่านอกจากผลของการปิดปากใบมากขึ้นแล้ว การสังเคราะห์ด้วยแสงที่ลดลง เป็นเพราะความเป็นพิษจากการมีปริมาณคลอไรด์ไอออนในคลอโพลาสต์สูง ทำให้มีความต้านทานที่มีโซฟิลล์เพิ่มขึ้น พืชจึงมีอัตราการตรึง CO_2ลดลง

การศึกษาผลของภาวะเค็มต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงในต้น *Capsicum annuum* cv. *Tambel-2* พบว่า เมื่อพืชได้รับภาวะเค็มสูง 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 4 วัน มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง และมีการปิดปากใบมากขึ้นด้วย แต่จากการวัดระดับความเข้มข้นของ CO_2 ภายในใบ พบว่าไม่มีความแตกต่างจากก่อนที่พืชจะได้รับความเค็ม ผู้วิจัยอธิบายว่าการลดลงของการเปิดปากใบเกิดเพียงบางส่วนและไม่เพียงพอต่อการจำกัดการแพร่เข้าของ CO_2จากบรรยากาศ แต่การลดลงของการสังเคราะห์ด้วยแสงเกิดจากการยับยั้งที่ระดับชีวเคมีโดยไม่เกี่ยวข้องกับปากใบ ในงานวิจัยนี้พบว่ามีปฏิสัมพันธ์ระหว่างปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ในใบกับการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งแสดงให้เห็นว่าการมีไอออนของเกลือสะสมอยู่มากในใบนี้ มีผลต่อการลดลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (R^2 = 0.803 สำหรับโซเดียมและ R^2 = 0.926 สำหรับคลอไรด์) (Bethke และ Drew, 1992) ผลดังกล่าวสอดคล้องกับงานของ Yeo และคณะ (1985) ที่ศึกษาในข้าวพบว่ามี

ปฏิสัมพันธ์ระหว่างปริมาณโซเดียมในใบต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง เช่นกัน และสอดคล้องกับการศึกษาโดย Seemann และ Chritchley (1985) ด้วย

อย่างไรก็ตาม แม้ว่าการลดลงของการสังเคราะห์ด้วยแสงอาจตีความได้ในเรื่องของความเป็นพิษเนื่องจากไอออนของเกลือ เนื่องจากได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานาน แต่ก็มีการทดลองที่พบว่าการเปลี่ยนจากภาวะเค็มที่พืชได้รับมาเป็นการปลูกในสภาพปกติอีกครั้ง พืชสามารถกลับมามีการสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นปกติได้เร็วกว่าการลดลงของไอออนของเกลือในใบ (Walker และคณะ, 1982) การลดลงของการสังเคราะห์ด้วยแสงอาจเกิดจากอายุใบที่เพิ่มขึ้นด้วย (Rawson และคณะ, 1983) เนื่องจากภาวะเค็มมีส่วนในการทำให้ใบเกิดภาวะเสื่อมเร็วขึ้น (Prisco และ O'Leary, 1972) การลดลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจึงเกิดมากขึ้นด้วย

ภาวะเค็มกับการเปลี่ยนแปลงปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง

พืชไม่ทนเค็มเมื่อได้รับภาวะเค็มอย่างรุนแรงหรือเป็นระยะเวลานาน มักพบว่ามีการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบอย่างชัดเจน (Downton และคณะ, 1985; Seemann และ Critchley, 1985; Malibari, 1993; Longstreth และคณะ, 1994; Zayed และ Zeid, 1997/1998; Soussi และคณะ, 1998; Attumi และคณะ, 1999; Hernandez และคณะ, 1999) เนื่องจากคลอโรฟิลล์เป็นรงควัตถุที่มีบทบาทในการรับพลังงานแสงซึ่งสำคัญต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช (Lawlor, 1987) การลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์จึงมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเจริญเติบโตของพืช

Downton และคณะ (1985) ศึกษาใน *Spinacia oleracea* ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 200 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 3 สัปดาห์ พบว่าใบพืชมีการปรับตัวโดยมีความหนาของใบเพิ่มขึ้นถึง 70 เปอร์เซ็นต์ แต่มีปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดลดลง คือมีปริมาณคิดเป็น 46 เปอร์เซ็นต์ของต้นที่ไม่ได้รับเกลือเมื่อคิดเป็นปริมาณต่อน้ำหนักสดของใบ ส่วนการศึกษาโดย Seemann และ Critchley (1985) พบว่าการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์ต่อพื้นที่ใบ สัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอไรด์ในใบของถั่วพุ่ม (*Phaseolus vulgaris* L.)

การศึกษาใน *Vigna radiata* L.ที่ได้รับภาวะเค็ม พบว่ามีการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl *a*) คลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*) เฉพาะที่ระดับความเค็มสูงสุดซึ่งมีออสโมติกโพเทนเชียล –0.5 MPa ผลดังกล่าวสอดคล้องกับการลดลงของปริมาณแมกนีเซียม (Mg)ในส่วนต้นด้วย (Zayed และ Zeid, 1997/1998) ซึ่ง Delfine และคณะ (1998) ได้กล่าวถึงการลดลงของปริมาณ Mg เนื่องจากภาวะเค็มว่าน่าจะมีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ

Hernandez และคณะ(1999) พบว่า *Pisum sativum* L. cv. *Puget* มีปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลงมากขึ้นตามระดับของความเค็มที่เพิ่มขึ้น โดยกล่าวว่าการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์เป็นผลมาจากการเกิดความเสียหายที่ไทลาคอยด์เมมเบรน เนื่องจากการมีอนุมูลอิสระของออกซิเจนเพิ่มขึ้นในคลอโรพลาสต์ นอกจากนี้ยังพบว่ามีการลดลงของปริมาณ Mg เนื่องจากภาวะเค็มที่พืชได้รับด้วย สำหรับการศึกษาในถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 0 ถึง 120 มิลลิโมลาร์ พบว่าภาวะเค็มระดับต่ำมีผลกระตุ้นการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอโรฟิลล์และภาวะเค็มระดับสูงขึ้นมีผลลดปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ (Attumi และคณะ, 1999)

การศึกษาในต้น *Cicer arietinum* L. ที่ได้รับภาวะเค็ม 50 75 และ 100 มิลลิโมลาร์ พบว่าในระยะเวลา 4 วันแรก ภาวะเค็มทุกระดับมีผลกระตุ้นการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอโรฟิลล์ แต่เมื่อระยะเวลานานขึ้นปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบมีการลดลงมากขึ้น ซึ่งการลดลงดังกล่าวมีความสัมพันธ์ในทางลบ (negative correlation) กับการเพิ่มขึ้นของปริมาณโพรลีน (proline) ด้วย ผู้วิจัยได้กล่าวถึงการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์ว่า น่าจะเกิดเนื่องจากการที่พืชมีการสังเคราะห์โพรลีนมากขึ้น ซึ่งต้องใช้สารกลูตาเมต (glutamate) ที่เป็นสารตั้งต้นเดียวกันกับการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์ จึงทำให้การสังเคราะห์คลอโรฟิลล์เกิดได้น้อยลง (Soussi และคณะ, 1998)

สำหรับผลของการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อปริมาณคลอโรฟิลล์มีการศึกษาด้วยเช่นกัน เช่น การทดลองกับต้นยาสูบ (*Nicotiana tabacum* L.) ที่ได้จากการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ มีการให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 10 50 และ 100 ไมโครโมลาร์ทางระบบราก เพื่อเพิ่มความสามารถในการปรับตัวต่อสิ่งแวดล้อมนอกขวดทดลอง หลังจากการย้ายปลูก 14 วันพบว่ากรดแอบไซซิกความเข้มข้น 50 ไมโครโมลาร์มีผลทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบเมื่อคิดเป็นปริมาณคลอโรฟิลล์ต่อน้ำหนักสดของใบเพิ่มขึ้นอย่างชัดเจน (Pospisilova และคณะ, 1998)

การศึกษาโดย Fedina และคณะ (1994) พบว่าการให้กรดแอบไซซิกทางรากกับต้น *Pisum sativum* L. ไม่มีผลต่อปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* แต่การให้กรดแอบไซซิกก่อนการได้รับภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์ มีผลลดปริมาณ Chl *a* โดยที่ไม่มีผลต่อปริมาณ Chl *b* นอกจากนี้การศึกษาในต้น *Triticum aestivum* L. โดยการให้กรดแอบไซซิกทางรากร่วมกับภาวะเค็มระดับ 150 มิลลิโมลาร์ พบว่ามีผลตรงกันข้ามกล่าวคือ ทำให้มีการเพิ่มขึ้นของปริมาณ Chl *a* โดยไม่มีผลต่อปริมาณ Chl *b* ในใบ (Malibari, 1993)

อย่างไรก็ตาม การศึกษาโดย Popova และคณะ (1995) พบว่าการให้กรดแอบไซซิก 10 ไมโครโมลาร์ทางราก ไม่มีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบของ *Hordeum vulgare* L. แต่พบว่าการ

ได้รับภาวะเค็มระดับ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 8 วัน มีผลทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบลดลงอย่างชัดเจน

ภาวะเค็มกับการเปลี่ยนแปลงปริมาณกรดแอบไซซิกในพืช

กรดแอบไซซิก (abscisic acid, ABA) เป็นฮอร์โมนที่ทำหน้าที่ควบคุมกระบวนการทางสรีรวิทยาหลายกระบวนการในพืช (Zeevaart และ Creelman, 1988) บทบาทในการควบคุมของกรดแอบไซซิกเกิดโดยการเปลี่ยนแปลงปริมาณในเนื้อเยื่อพืช ที่มีการตอบสนองต่อระยะการพัฒนาของพืชและการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยทางสิ่งแวดล้อม (Walton และ Li, 1995) กรดแอบไซซิกยังเป็นที่รู้จักในบทบาทด้านการเป็นฮอร์โมนในภาวะเครียด (stress hormone) อีกด้วย (Hartung และ Davies, 1994)

ภาวะเค็มและภาวะขาดน้ำมีความเกี่ยวข้องกัน โดยความเครียดจากภาวะดังกล่าวมีผลทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกในเนื้อเยื่อพืช (Chapin อ้างถึงใน Thomas และ Bohnert, 1993) ในภาวะขาดน้ำชักนำให้มีการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกมากขึ้นในราก และกรดแอบไซซิกนี้อาจเป็นสัญญาณบอกถึงภาวะขาดน้ำที่เกิดบริเวณรากส่งไปยังยอดด้วย (Davies และ Zhang, 1991) สำหรับภาวะเค็มก็พบว่ามีผลเพิ่มกรดแอบไซซิกที่รากและการลำเลียงใน ไซเลมด้วยเช่นกัน (Wolf และคณะ, 1990; Peuke และคณะ, 1994; Jeschke และคณะ, 1997)

Lachno และ Baker (1986) ศึกษาถึงผลของภาวะเค็มต่อการเปลี่ยนแปลงปริมาณกรดแอบไซซิกในรากของข้าวโพด โดยเลี้ยงรากในสารละลายธาตุอาหารที่เติมโซเดียมคลอไรด์ให้มีค่าศักย์ของน้ำภายนอกเซลล์เป็น -0.2 และ -0.4 เมกะปาสคาล (MPa) เป็นเวลา 2 ชั่วโมง จากการวัดปริมาณกรดแอบไซซิกในเนื้อเยื่อราก พบว่ามีปริมาณเพิ่มขึ้นเหมือนกับการได้รับภาวะขาดน้ำโดยใช้สาร PEG 6000 อย่างไรก็ตาม พบว่าที่ระดับความรุนแรงของภาวะเครียดเท่ากันการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกเนื่องจากภาวะเค็มจะเกิดมากกว่าภาวะขาดน้ำ เช่น ที่ภาวะเครียดจากการมีค่าศักย์ของน้ำภายนอกเซลล์เป็น –0.4 MPa ภาวะเค็มมีผลเพิ่มปริมาณกรดแอบไซซิกมากขึ้น 5 เท่า ในขณะที่ภาวะขาดน้ำมีผลเพิ่มปริมาณกรดแอบไซซิกเพียง 3 เท่าเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเครียด (Lachno และ Baker, 1986) ลักษณะดังกล่าวนี้ยังแสดงให้เห็นด้วยว่าในภาวะเค็มนอกจากพืชจะได้รับผลของการขาดน้ำแล้ว ยังอาจได้รับผลกระทบจากการสะสมไอออนของเกลือในเซลล์มากขึ้นด้วย (Jacoby, 1994)

Lachno และ Baker (1986) ได้สรุปว่าความสอดคล้องกันระหว่างการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกเนื่องจากภาวะเค็มและภาวะขาดน้ำนี้ แสดงให้เห็นถึงบทบาทหลักของภาวะเค็มในการ

กระตุ้นการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกเกิดผ่านกระบวนการเดียวกันกับภาวะขาดน้ำ และกรดแอบไซซิกที่ถูกสังเคราะห์มากที่รากเนื่องจากภาวะเครียดนี้ มีบทบาทสำคัญต่อการควบคุมสมดุลของน้ำในต้นพืชในภาวะที่ไม่เหมาะสม (Lachno และ Baker, 1986) เพราะการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกทำให้พืชปิดปากใบมากขึ้น (Zeevaart และ Creelman, 1988) จึงช่วยลดการเสียน้ำทางปากใบ และยังเพิ่มความสามารถในการดูดน้ำของราก จากการเพิ่มอัตราการเจริญเติบโตของรากด้วย (Hartung และ Davies, 1994)

Wolf และคณะ (1990) ศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณกรดแอบไซซิกที่ส่วนต่างๆ ของต้น *Lupinus albus* L. ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 40 มิลลิโมลาร์เมื่ออายุ 18 วัน และได้รับอย่างต่อเนื่องจนกระทั่งอายุ 51 วัน มีการวัดปริมาณกรดแอบไซซิกที่ส่วนต่างๆของต้นในวันที่ 41 และวัดอีกครั้งในวันที่ 51 เพื่อศึกษาถึงการเปลี่ยนแปลงปริมาณกรดแอบไซซิกที่เกิดขึ้นระหว่างการได้รับภาวะเค็มนี้ เมื่อต้น *Lupinus albus* L. ได้รับภาวะเค็มพบว่ากรดแอบไซซิกมีปริมาณเพิ่มขึ้นที่รากอย่างชัดเจน โดยส่วนหนึ่งเกิดจากการสังเคราะห์เพิ่มขึ้นที่รากซึ่งมากกว่าต้นที่ปลูกในสภาพปกติถึง 20 เท่า นอกจากนี้ ยังมีการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกเกิดขึ้นที่ส่วนอื่นของต้นด้วย คือที่ตำแหน่งใบสองใบล่างของต้น ซึ่งเพิ่มขึ้น 2.6 เท่าเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ปลูกในสภาพปกติ

ในงานวิจัยนี้ ผู้วิจัยได้เสนอว่าพืชที่ปลูกในสภาพปกติมีการลำเลียงกรดแอบไซซิกเกิดขึ้นทั้งทางไซเลมจากรากไปที่ส่วนยอด และทางโฟลเอมจากใบที่แผ่ขยายเต็มที่มายังบริเวณราก การลำเลียงที่เกิดขึ้นทั้งสองทิศทางจะเกิดเท่าๆกัน แต่ในต้นที่ได้รับภาวะเค็มจะมีการลำเลียงกรดแอบไซซิกทางไซเลมจากรากไปที่ยอดเกิดขึ้นมากกว่าทางโฟลเอม และพบว่ากรดแอบไซซิกที่ลำเลียงทางโฟลเอมมายังรากนี้ จะมีประมาณ 70 เปอร์เซ็นต์ที่จะเกิดการลำเลียงย้อนกลับทางไซเลมไปยังส่วนยอด จากผลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่ากรดแอบไซซิกที่ลำเลียงในไซเลมนี้ไม่ได้เกิดจากการสังเคราะห์ที่รากเพียงอย่างเดียว มีเพียง 28 เปอร์เซ็นต์ของกรดแอบไซซิกในไซเลมเท่านั้นที่สังเคราะห์จากราก ส่วนที่เหลือเป็นกรดแอบไซซิกที่เกิดการลำเลียงย้อนกลับไปที่ยอด (Wolf และคณะ, 1990)

Jeschke และคณะ (1997) เสนอผลการทดลองที่สอดคล้องกับการรายงานของ Wolf และคณะ (1990) โดยให้ต้น *Ricinus communis* L.ที่มีอายุ 35 วันหลังจากงอก ได้รับภาวะเค็มในระดับ 128 มิลลิโมลาร์จนอายุ 53 วัน แล้ววัดกรดแอบไซซิกในส่วนต่างๆของต้นในวันที่ 44 และ 53 (ระยะเวลาเว้นช่วงนาน 9 วัน) พบว่ามีการสะสมกรดแอบไซซิกในรากมากกว่าต้นปกติถึง 50 เท่า ซึ่งเป็นการสะสมที่เกิดจากการสังเคราะห์มากที่รากและจากการลำเลียงทางโฟลเอมมายังราก นอกจากนี้ ยังพบว่ามีการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกมากที่ใบที่โตเต็มที่ด้วยเช่นเดียวกันกับในราก

ในงานวิจัยนี้ได้เสนอว่าการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกมากที่ใบพอๆกับที่รากนี้ แสดงให้เห็นว่านอกจากรากแล้วใบก็มีการการตอบสนองต่อภาวะเครียดจากความเค็มโดยการเพิ่มการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกได้ด้วยเช่นกัน

Jeschke และคณะ (1997) ได้อธิบายว่าต้นพืชมีการสะสมกรดแอบไซซิกที่รากมากเนื่องจากเป็นบริเวณที่สัมผัสกับภาวะเครียดโดยตรง และมีการสะสมกรดแอบไซซิกที่ส่วนที่กำลังเจริญ คือ ใบอ่อนและยอดมากด้วยเช่นกันเนื่องจากเป็นส่วนของต้นที่อ่อนแอต่อภาวะเค็ม การสะสมกรดแอบไซซิกมากที่ส่วนยอดนี้เกิดจากการลำเลียงทั้งทางโฟลเอมจากใบที่เจริญเต็มที่และทางไซเลมจากรากด้วย ซึ่งการสะสมกรดแอบไซซิกนี้น่าจะมีบทบาทในการสร้างโปรตีนที่ช่วยในการป้องกัน (protective proteins) เช่น ออสโมติน (osmotin) (Kononowicz และคณะ อ้างถึงใน Jeschke และคณะ, 1997) ที่ช่วยให้พืชทนต่อภาวะดังกล่าวได้

กรดแอบไซซิกกับการชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็ม

Lerner และคณะ (1994) ได้กล่าวถึงความสามารถในการต้านทานต่อภาวะเค็มของพืชกลุ่มไม่ทนเค็ม ว่าสามารถชักนำให้พืชมีความต้านทานเพิ่มขึ้นได้โดยการให้พืชได้รับภาวะเค็มระดับหนึ่งในช่วงเวลาที่เหมาะสม เรียกกระบวนการนี้ว่าการปรับตัว (adaptation) ซึ่งการชักนำการปรับตัวดังกล่าวนี้ มีข้อจำกัดหลายอย่างเกี่ยวกับชนิดพืช ระยะการเจริญเติบโตของพืช ระยะเวลาในการให้พืชได้รับภาวะเค็มที่เหมาะสม เป็นต้น นอกจากนี้จากการศึกษาที่ผ่านมามีแนวความคิดสอดคล้องกันว่า การปรับตัวต่อภาวะเค็มนี้เกี่ยวข้องกับฮอร์โมนพืช คือกรดแอบไซซิก เนื่องจากการที่พืชทนต่อความเครียดต่างๆ โดยเฉพาะความเครียดจากการขาดน้ำ พบว่าเกี่ยวข้องกับความสามารถของพืชในการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกในปริมาณมาก (Popova และคณะ, 1995) มีการศึกษาบทบาทของกรดแอบไซซิกจากภายนอก ต่อการชักนำการปรับตัวให้มีการเจริญเติบโตในภาวะเค็มได้ดีขึ้นในพืชหลายชนิด

การปลูกต้นกล้าข้าวฟ่าง (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) ในระดับความเค็มต่ำ (150 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 20 วัน พบว่าทำให้ต้นข้าวฟ่างสามารถเจริญเติบโตในภาวะเค็มสูงขึ้น (300 มิลลิโมลาร์) ได้โดยไม่ตาย และเมื่อให้กรดแอบไซซิกร่วมด้วยพบว่าช่วยลดระยะเวลาดังกล่าวลงได้เหลือเพียง 10 วัน ซึ่งความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมคือ 8 40 และ 160 ไมโครโมลาร์ หลังได้รับภาวะเค็มระดับ 150 มิลลิโมลาร์ พบว่าต้นข้าวฟ่างมีการเจริญเติบโตดีกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก การได้รับกรดแอบไซซิกนี้พบว่าไปมีผลช่วยลดการสะสมโซเดียมไอออนในส่วนยอด ทำให้ข้าวฟ่างได้รับความเครียดจากภาวะเค็มน้อยลง นอกจากนี้ กรดแอบไซซิกยังเกี่ยวข้องกับการรักษาประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ PEP Carboxylase ด้วย

ทำให้พืชมีการสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นปกติ แม้ว่าจะได้รับผลกระทบจากภาวะเค็ม (Amzallag และคณะ, 1990)

การให้กรดแอบไซซิกดังกล่าวมีข้อจำกัดคือ กรดแอบไซซิกสามารถชักนำให้เกิดการปรับตัวตลอดจนการเพิ่มการเจริญเติบโตได้เฉพาะเมื่อให้กรดแอบไซซิกในช่วงเวลาที่เหมาะสมคือ ในช่วง10 วันแรกของภาวะเค็มเท่านั้น การฉีดพ่นกรดแอบไซซิกทุกวันในช่วงเวลานั้น ทำให้ต้นข้าวฟ่างมีการเจริญเติบโตเพิ่มขึ้น เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ได้รับภาวะเค็มแต่ไม่ได้รับฮอร์โมน ส่วนการให้กรดแอบไซซิกภายหลังจากต้นกล้าได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 15 วัน ผลจะเกิดตรงกันข้ามคือกรดแอบไซซิกไปยับยั้งการเจริญเติบโตของต้นแทน นอกจากนี้ การชักนำโดยวิธีดังกล่าวต้องพิจารณาถึงความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่ใช้ด้วย ซึ่งยังไม่มีรายงานถึงความเข้มข้นที่เหมาะสม แต่ในงานวิจัยนี้ ผู้วิจัยได้เสนอแนะว่ากรดแอบไซซิกความเข้มข้นสูงมีบทบาทในการชักนำให้พืชปรับตัวต่อภาวะเค็มที่สูงขึ้นได้ แต่กรดแอบไซซิกที่ความเข้มข้นต่ำ (ประมาณ 10 ไมโครโมลาร์) มีผลเพียงเพิ่มการเจริญเติบโตของพืชและควบคุมปริมาณโซเดียมในยอดเมื่อได้รับภาวะเค็มระดับ 150 มิลลิโมลาร์เท่านั้น แต่ไม่สามารถช่วยให้ข้าวฟ่างอยู่รอดได้ในภาวะเค็มที่สูงขึ้น (Amzallag และคณะ,1990)

จากบทบาทของกรดแอบไซซิกในการทำให้ปากใบปิด (Wright อ้างถึงใน Amzallag และคณะ,1990) เพื่อแก้ไขความสัมพันธ์ของน้ำในพืชให้เหมาะสมกับการเจริญในภาวะเครียดทางสิ่งแวดล้อม ซึ่งการปิดปากใบมากขึ้นนี้มีผลต่อการแลกเปลี่ยนก๊าซ และการสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นผลให้การเจริญเติบโตของพืชถูกยับยั้ง แต่ข้าวฟ่างกลับมีการเจริญเติบโตดีขึ้นเมื่อได้รับกรดแอบไซซิก ในงานวิจัยนี้ได้วัดประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ PEP Carboxylase ในใบ พบว่าการฉีดพ่นด้วยกรดแอบไซซิก 40 ไมโครโมลาร์ในระหว่างการได้รับภาวะเค็ม มีผลเพิ่มประสิทธิภาพของเอนไซม์นี้ จึงอาจอธิบายถึงบทบาทของกรดแอบไซซิกในการเพิ่มการเจริญเติบโตได้ว่า แม้ว่าข้าวฟ่างจะมีการปิดปากใบมากขึ้นจากภาวะเค็ม แต่ก็ยังคงมีอัตราการตรึง CO_2 ได้เป็นปกติ เนื่องจากสามารถรักษาประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ PEP Carboxylase ไว้ได้ (Amzallag และคณะ, 1990)

การศึกษาการปรับตัวต่อความเค็มโดยให้ต้นกล้าข้าวบาร์เล่ย์ (*Hordeum vulgare* L.) อายุ 2 วันได้รับภาวะเค็มแบบเพิ่มขึ้นวันละ 25 มิลลิโมลาร์โซเดียมคลอไรด์ จนถึงระดับ 100 มิลลิโมลาร์ ร่วมกับการได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 8 วัน พบว่า ต้นกล้ามีการเจริญเติบโตดีกว่าเมื่อเปรียบเทียบการเจริญเติบโตกับต้นกล้าที่ได้รับความเค็มระดับสูง (100 มิลลิโมลาร์) ทันที และเมื่อให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 10 ไมโครโมลาร์ทางรากเป็นเวลา 3 วัน ก่อนที่จะได้รับความเค็มอีก

4 วัน พบว่าช่วยลดความเสียหายเนื่องจากความเค็มที่มีต่อการเจริญเติบโตได้ โดยกรดแอบไซซิกที่ให้ไป ช่วยรักษาอัตราการตรึง CO_2 และลดการสะสมปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ไอออนในส่วนยอด ผู้วิจัยได้เสนอว่าบทบาทของกรดแอบไซซิกในการลดผลของความเค็มต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงนี้ น่าจะเกี่ยวข้องกับความสามารถในการรักษาประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ PEP Carboxylase ความสามารถในการรักษาสภาพของเมมเบรนโดยการกระตุ้นการสังเคราะห์โปรตีนที่ช่วยป้องกัน (protective proteins)บางชนิด และความสามารถในการลดการดูดรับไอออนของเกลือ (Popova และคณะ, 1995)

Zhao และคณะ (1995) ให้กรดแอบไซซิกทางใบกับต้นกล้าข้าวโพด (*Zea mays* L. cv. *Luyu 11*) ที่ปลูกในภาวะเค็ม พบว่ากรดแอบไซซิกสามารถเพิ่มความต้านทานต่อภาวะเค็มของข้าวโพดได้ทำให้มีการเจริญเติบโตดีขึ้น โดยกรดแอบไซซิกไปมีผลช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการปรับออสโมติกภายในเซลล์ และลดปริมาณโซเดียมไอออนในส่วนของต้น

การศึกษาโดย Bohra และคณะ (1995) ในข้าว (*Oryza sativa* L.) โดยให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 10^{-4} โมลต่อลิตร (เท่ากับ 100 ไมโครโมลาร์) ทางใบทุกสัปดาห์เป็นเวลา 5 สัปดาห์ พบว่าการให้กรดแอบไซซิกช่วยลดปริมาณโซเดียมในส่วนต้นลง 29.5 เปอร์เซ็นต์ ทำให้อัตราส่วนโปแตสเซียมต่อโซเดียมเพิ่มขึ้น และทำให้พืชมีน้ำหนักแห้งต้นเพิ่มขึ้นด้วย

อย่างไรก็ตาม การให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกกับพืชบางชนิด ไม่สามารถชักนำการปรับตัวได้ เช่น การทดลองแช่เมล็ดข้าวสาลี (*Triticum aestivum* L.)ในสารละลายกรดแอบไซซิก 25 และ 50 มิลลิกรัมต่อลูกบาศก์เดซิเมตร (94.5 และ 189 ไมโครโมลาร์) เป็นเวลา 18 ชั่วโมงก่อนปลูกในภาวะเค็ม (ระดับความเค็มมีค่า EC 8 และ 12 dSm^{-1}) เมื่อสิ้นสุดการทดลองระยะเวลา 6 วัน พบว่าการให้กรดแอบไซซิกมีผลทำให้อัตราการเจริญเติบโตของต้นกล้าลดลง โดยไม่สามารถบรรเทาความเสียหายจากภาวะเค็มได้ (Datta และคณะ 1997)

การศึกษาโดย Malibari (1993) ทดลองให้ต้นข้าวสาลี (*Triticum aestivum* L.) ได้รับภาวะเค็มจาก 50 100 และ 150 มิลลิโมลาร์ และให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 20 ppm (เท่ากับ 75.6 ไมโครโมลาร์) ทางใบในวันที่ 8 และ 17ของการได้รับภาวะเค็ม เมื่อสิ้นสุดการทดลองระยะเวลา 30 วัน พบว่าต้นกล้าที่ได้รับกรดแอบไซซิกทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับภาวะเค็มมีอัตราการคายน้ำลดลงชัดเจน อย่างไรก็ตาม ต้นที่ได้รับเกลือจะได้รับผลจากกรดแอบไซซิกต่อการคายน้ำรุนแรงมากกว่าคือ มีอัตราการคายน้ำลดลง 51 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ปลูกในสภาพปกติ ส่วนผลของกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต พบว่าการให้กรดแอบไซซิกร่วมกับภาวะเค็มมีการ

เจริญเติบโตของทั้งต้นและรากไม่ต่างจากต้นที่ได้รับเฉพาะภาวะเค็ม นั่นคือ การให้กรดแอบไซซิกในภาวะเค็มไม่มีผลลดความเครียดจากภาวะเค็มในข้าวสาลีในการทดลองนี้

กรดแอบไซซิกกับการสะสมไอออนของเกลือ

ในพืชกลุ่มไม่ทนเค็มเมื่อได้รับภาวะเค็ม ใบระดับล่างจะได้รับผลกระทบก่อนใบบริเวณปลายยอด เนื่องจากเกลือมักจะสะสมในใบแก่ก่อนเสมอ แล้วในที่สุดใบแก่ก็จะแห้งตาย (Greenway และ Munns, 1980) การสะสมไอออนของเกลือจะมากหรือน้อยขึ้นอยู่กับอัตราการคายน้ำของพืช ความสามารถในการขับเกลือของราก ระยะเวลาที่ได้รับเกลือ และระดับความเข้มข้นของเกลือด้วย (Munns และ Termaat, 1986) เนื่องจากกรดแอบไซซิกเกี่ยวข้องกับการเปิดปากใบหรือการคายน้ำของพืช (Wright อ้างถึงใน Amzallag และคณะ,1990) การเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกในเนื้อเยื่อพืชจึงมีผลต่อการสะสมไอออนของเกลือในพืช

การศึกษาการสะสมไอออนของเกลือในข้าวบาร์เล่ย์ (*Hordeum vulgare* L.) พบว่าการได้รับภาวะเค็มระดับ 100 มิลลิโมลาร์ ทำให้ปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ในใบเพิ่มขึ้น 6 และ 7.5 เท่า ในขณะที่ในรากเพิ่มขึ้นถึง 11 และ 28 เท่า ตามลำดับ เมื่อให้กรดแอบไซซิก 10 ไมโครโมลาร์ก่อนการได้รับภาวะเค็ม พบว่าการชักนำด้วยกรดแอบไซซิกในลักษณะนี้ทำให้ต้นข้าวมีการเจริญเติบโตดีขึ้น และมีการสะสมโซเดียมในใบเพียง 4 เท่าแต่ไม่มีผลลดการสะสมคลอไรด์ อย่างไรก็ตาม การให้กรดแอบไซซิกในการทดลองนี้ ไม่มีผลต่อการสะสมไอออนของเกลือในรากแต่อย่างใด ผู้วิจัยเสนอว่าการลดลงของปริมาณโซเดียมในใบ เป็นบทบาทในการป้องกันพืชอย่างหนึ่งของกรดแอบไซซิก

Fedina และคณะ (1994) ให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 10^{-5} และ 10^{-6} โมลาร์ ทางรากกับต้น *Pisum sativum* L. cv.*Ran1* เป็นเวลา 24 ชั่วโมงแล้วปลูกพืชในภาวะเค็ม 50 มิลลิโมลาร์โซเดียมคลอไรด์เป็นเวลา 48 ชั่วโมง เมื่อวัดปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ในเนื้อเยื่อส่วนยอดและราก พบว่าภาวะเค็มทำให้ปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ในยอดเพิ่มขึ้น 25 และ 27 เท่า ตามลำดับ ในขณะที่ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 10^{-5} โมลาร์ มีปริมาณโซเดียมและคลอไรด์เพิ่มขึ้นเพียง 12 และ 11 เท่า ตามลำดับ ผู้วิจัยได้อธิบายว่ากรดแอบไซซิกยับยั้งการคายน้ำของพืช จึงมีผลทำให้การลำเลียงไอออนของเกลือจากรากไปยังยอดลดลง สอดคล้องกับการศึกษาในต้นข้าวบาร์เล่ย์ (Cummins และคณะ, 1971) ที่พบว่ากรดแอบไซซิก 10^{-7} โมลาร์ มีผลลดการคายน้ำของพืชอย่างชัดเจนโดยไม่มีผลต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง

Amzallag และคณะ (1990) ได้ให้กรดแอบไซซิกทางใบกับต้นข้าวฟ่างที่ได้รับภาวะเค็ม 150 มิลลิโมลาร์ จากการวัดการเพิ่มขึ้นของปริมาณโซเดียมในยอดในช่วงระยะเวลาการได้รับเกลือระหว่าง 7 ถึง 11 วัน พบว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 ไมโครโมลาร์ มีการสะสมของโซเดียมต่อเวลาลดลงถึง 66 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ได้รับภาวะเค็มแต่ไม่ได้รับฮอร์โมน

ภาวะเค็มกับการเจริญเติบโตและการสะสมไอออนของเกลือในถั่วเหลือง

การศึกษาโดย Velagaleti และ Schweitzer (1995) เปรียบเทียบการเจริญเติบโตระหว่างถั่วเหลืองพันธุ์ทนเค็ม ได้แก่ พันธุ์แมนจู (Manchu) และเซนเทนเนียล (Centennial) กับพันธุ์ไม่ทนเค็ม วิลเลี่ยมส์ (Williams) และแจ็คสัน (Jackson) พบว่าทุกพันธุ์ไม่สามารถอยู่รอดได้ในระดับเกลือ 120 มิลลิโมลาร์ และจากการปลูกถั่วเหลืองในภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 4 สัปดาห์ พบว่าพันธุ์ไม่ทนเค็มมีน้ำหนักแห้งต้นและรากลดลงจากต้นที่ไม่ได้รับเกลือมากกว่า 60 และ 50 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ส่วนในพันธุ์ทนเค็มการลดลงของการเจริญเติบโตของส่วนต้นเกิดน้อยกว่า และพบว่าภาวะเค็มระดับนี้ไม่มีผลต่อการเจริญเติบโตของราก จากการวัดปริมาณโซเดียม พบว่าทั้งพันธุ์ทนและพันธุ์ไม่ทนเค็มมีปริมาณโซเดียมในใบน้อยกว่าในส่วนลำต้นและราก ส่วนการสะสมคลอไรด์พบว่ามีความแตกต่างกัน กล่าวคือพันธุ์ไม่ทนเค็มมีการสะสมคลอไรด์ในใบสูง ส่วนพันธุ์ทนเค็มพบว่ามีการสะสมคลอไรด์ในใบต่ำกว่าพันธุ์ไม่ทนเค็ม โดยมีการสะสมคลอไรด์กระจายอยู่ในส่วนของลำต้นและรากด้วย ในงานวิจัยนี้ได้กล่าวถึงบทบาทของเนื้อเยื่อลำต้นในการลดปริมาณโซเดียมในใบด้วย

การศึกษาการตอบสนองต่อภาวะเค็มระดับต่างๆ ของถั่วเหลืองพันธุ์ลี (Lee) ซึ่งเป็นพันธุ์ทนเค็มและพันธุ์แจ็คสันซึ่งเป็นพันธุ์ไม่ทนเค็ม พบว่าเมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน ถั่วเหลืองมีการเจริญเติบโตลดลงเนื่องจากภาวะเค็มเช่นกัน แนวโน้มในการต้านทานต่อความเค็มของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์อยู่ที่ระดับความเข้มข้น 5.2 ถึง 8.0 กรัมต่อลิตร (89 - 136 มิลลิโมลาร์) และเมื่อภาวะเค็มสูงตั้งแต่ 10 กรัมต่อลิตร (170 มิลลิโมลาร์) ขึ้นไป ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มอย่างรุนแรง (Pantalone และคณะ, 1997)

ความสามารถในการทนต่อภาวะเค็มในถั่วเหลืองพันธุ์คล้าค (Clark) ซึ่งเป็นพันธุ์ทนเค็มและฟอเรสต์ (Forest) ซึ่งเป็นพันธุ์ไม่ทนเค็ม พบว่าเกี่ยวข้องกับความสามารถในการปรับค่าออสโมติกในใบด้วย การสะสมโปรตีนที่ละลายน้ำได้ กรดอะมิโน โพรลีน โปแตสเซียมและแคลเซียมในใบ ทำให้ถั่วเหลืองพันธุ์ทนเค็มสามารถทนต่อภาวะเค็มได้ในระดับที่มากกว่าพันธุ์ไม่ทนเค็ม โดยพบว่าพันธุ์คล้าคสามารถทนต่อระดับความเค็มที่มีค่าออสโมติกโพเทนเชียลในดินเท่า

กับ –1.8 MPa ในขณะที่พันธุ์ฟอเรสต์สามารถทนได้ในระดับ –1.2 MPa (ElSamad และ Shaddad, 1997)

Durand และ Lacan (1994) ศึกษาการดูดรับและการสะสมโซเดียมและคลอไรด์ไอออนในถั่วเหลือง (*Glycine max* L. Merrill cv. *Hodgson*) อายุ 19 วันและได้รับภาวะเค็มระดับปานกลาง คือ 12.5 และ 50 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 8 วัน พบว่าการลำเลียงและการสะสมไอออนทั้งสองชนิดในเนื่อเยื่อพืชมีลักษณะต่างกัน กล่าวคือ โซเดียมไอออนถูกสะสมอยู่มากในเนื่อเยื่อลำต้นและมีปริมาณน้อยในแผ่นใบ โดยเฉพาะใบอ่อน ในขณะที่คลอไรด์ถูกสะสมอยู่มากที่สุดในแผ่นใบ

จากการวัดปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ไอออนในไซเลมแซป (xylem sap) ที่ระยะต่างๆ ตามความสูงของต้น ยังพบด้วยว่าถั่วเหลืองมีปริมาณโซเดียมในไซเลมแซปลดลงตามความสูงที่เพิ่มขึ้น เกิดจากการดูดรับโซเดียมออกจากแซปโดยเนื้อเยื่อลำต้นรอบท่อลำเลียง ซึ่ง Durand และ Lacan (1994) ได้เสนอว่าลำต้นของถั่วเหลืองเกี่ยวข้องกับการดึงโซเดียมไอออนออกจากไซเลมโดยวิธีการแลกเปลี่ยนไอออนระหว่างโซเดียมกับโปแตสเซียม เช่นเดียวกับที่มีการศึกษาในรากของ *Phaseolus vulgaris* L. (Jacoby, 1964)

สำหรับการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างโซเดียมไอออนและโปแตสเซียมไอออนในถั่วเหลืองในงานวิจัยนี้ Durand และ Lacan (1994) พบว่าในระดับความเค็มปานกลางนี้ การสะสมโซเดียมและโปแตสเซียมในเนื้อเยื่อมีความแตกต่างกันด้วย กล่าวคือถั่วเหลืองมีการสะสมโซเดียมในใบล่างมากกว่าใบอ่อนที่ยอด แต่มีการสะสมโปแตสเซียมในใบอ่อนมากกว่าใบล่าง ดังนั้น เมื่อคำนวณอัตราส่วนระหว่างโซเดียมต่อโปแตสเซียม จึงพบว่าอัตราส่วนดังกล่าวมีค่าลดลงในใบอ่อน ซึ่งลักษณะดังกล่าวนี้ไม่มีรูปแบบที่แน่นอนในพืช กล่าวคือสามารถพบลักษณะนี้ทั้งในพืชพันธุ์ทน*เค็ม (Ricinus communis* L., Jeschke และ Wolf, 1988) และพันธุ์ไม่ทนเค็ม (*Lupinus albus* L., Jeschke และคณะ, 1986)

Durand และ Lacan (1994) ได้เสนอแนวคิดเกี่ยวกับความสามารถในการทนต่อภาวะเค็มของถั่วเหลืองว่า น่าจะขึ้นอยู่กับความสามารถหลักคือ การป้องกันใบอ่อนโดยการลดปริมาณโซเดียมไอออนในไซเลมที่จะถูกลำเลียงต่อไปยังแผ่นใบ ร่วมกับการลำเลียงโซเดียมออกจากใบทางท่อโฟลเอม อย่างไรก็ตาม ความสามารถในการลดการลำเลียงโซเดียมไปยังส่วนยอดดังกล่าวนี้พบว่ามีข้อจำกัด คือกระบวนการนี้มีประสิทธิภาพเฉพาะที่ระดับความเค็มปานกลาง ซึ่งในถั่วเหลืองพันธุ์ Hodgson นี้สามารถทนได้เฉพาะที่ระดับเกลือไม่เกิน 50 มิลลิโมลาร์

การศึกษาถึงบทบาทของคลอไรด์ต่อการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองพันธุ์ต่างๆ โดยให้ภาวะเค็มจากโปแตสเซียมคลอไรด์ ความเข้มข้น 0, 50 และ 100 มิลลิโมลาร์ พบว่าการได้รับภาวะเค็มจากโปแตสเซียมคลอไรด์เป็นเวลา 24 วัน ถั่วเหลืองทุกพันธุ์มีอัตราการเจริญเติบโตของต้นและรากลดลง ในงานวิจัยนี้ได้กล่าวถึงความสามารถในการลดการสะสมคลอไรด์ในใบซึ่งพบว่าสัมพันธ์กับการเจริญเติบโตของต้นด้วย โดยที่ภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์ พันธุ์ลีซึ่งเป็นพันธุ์ทนเค็ม มีความสามารถในการลดการสะสมคลอไรด์และมีการเจริญเติบโตดีกว่าพันธุ์รินจานิ (Rinjani) โลคอน (Lokon) และ เมอบาบู (Merbabu) แต่ที่ระดับความเค็มเพิ่มขึ้นเป็น 100 มิลลิโมลาร์ พบว่าพันธุ์ลีสูญเสียความสามารถในการลดการสะสมคลอไรด์และมีการเจริญเติบโตลดลง ในขณะที่พันธุ์โลคอน สามารถลดการสะสมคลอไรด์ในใบและมีการเจริญเติบโตดีกว่าด้วย (Kurnidie และ Redmann, 1999)

การเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบเนื่องจากสิ่งแวดล้อมและกรดแอบไซซิก

มีการศึกษาพบว่าสภาพแวดล้อมมีผลต่อความถี่ปากใบ (Ciha และ Brun, 1975; El-Hashani และ Pearson, 1995) เนื่องจากปากใบเกี่ยวข้องกับการแลกเปลี่ยนก๊าซและไอน้ำระหว่างใบพืชกับบรรยากาศ ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบเนื่องจากสภาพแวดล้อมจึงมีความสำคัญ นอกจากนี้ แต่ละปากใบก็มีการปรับขนาดช่องเปิดปากใบตามการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมด้วย ทั้งการเปิดปากใบและการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบ มีบทบาทในการควบคุมความต้านทานการแพร่เข้าออกของ CO_2 และไอน้ำ (Ciha และ Brun, 1975)

การวัดความถี่ปากใบโดยปกติแล้ว เป็นการวัดจำนวนปากใบต่อพื้นที่ใบ เนื่องจากสภาพทดลองที่ให้อาจมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงขนาดของเซลล์ผิวได้ ค่าความถี่ปากใบที่คำนวณได้จึงมีการเปลี่ยนแปลงไป ทั้งๆที่จำนวนปากใบอาจไม่เปลี่ยนแปลง (Boetsch และคณะ, 1996) เช่น ภาวะขาดน้ำทำให้พื้นที่ใบลดลงมีผลให้ความถี่ปากใบเพิ่มขึ้น (Ciha และ Brun, 1975) อีกทางเลือกในการวัดความถี่ปากใบ ได้แก่การนับจำนวนปากใบต่อจำนวนเซลล์ผิวใบทั้งหมด สามารถลดความผิดพลาดเนื่องจากการลดหรือขยายขนาดของใบได้ (Boetsch และคณะ, 1996) ซึ่งการคำนวณความถี่ปากใบนี้สามารถใช้สมการของค่า stomatal index ได้ (Salisbury, 1927)

สำหรับการศึกษาความถี่ปากใบในถั่วเหลืองโดยวัดเป็นจำนวนปากใบต่อพื้นที่ใบ ศึกษาในถั่วเหลืองจำนวน 43 พันธุ์ พบว่าถั่วเหลืองมีความถี่ปากใบเฉลี่ยของผิวใบด้านบน 130 ปากใบต่อตารางมิลลิเมตร (ค่าอยู่ระหว่าง 81 ถึง 174 ปากใบต่อตารางมิลลิเมตร) และผิวใบด้านล่างมีความถี่ปากใบสูงกว่าคือ 316 ปากใบต่อตารางมิลลิเมตร (ค่าอยู่ระหว่าง 242 ถึง 345 ปากใบต่อตารางมิลลิเมตร) และจากการศึกษาผลของภาวะขาดน้ำต่อความถี่ปากใบของใบที่เกิดใหม่ พบว่า

ความถี่ปากใบเพิ่มขึ้น Ciha และ Brun (1975) ผู้วิจัยอธิบายว่าเกิดจากการลดลงของพื้นที่ใบเป็นเหตุผลหลัก แม้ว่าภาวะขาดน้ำดังกล่าวจะมีผลลดจำนวนปากใบต่อใบด้วย ซึ่งเป็นผลมาจากการยับยั้งการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง (differentiation) ของ stomatal mother cells

การศึกษาอิทธิพลของภาวะขาดน้ำต่อการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบในข้าวสาลี (*Triticum aestivum* L.) พบว่าภาวะขาดน้ำมีผลทำให้ความถี่ปากใบทั้งต่อพื้นที่ใบและต่อจำนวนเซลล์ผิวใบลดลง ซึ่งผู้วิจัยได้อธิบายว่าจำนวนปากใบที่ลดลงเกิดจากการเปลี่ยนแปลงในขั้นตอนของการพัฒนาจาก guard mother cells ไปเป็นเซลล์คุม โดยการลดลงของปากใบนี้พบว่าเกิดควบคู่กับการสร้างตรัยโคม (trichomes) มากขึ้น นอกจากนี้ การให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกมีผลทำให้เกิดการลดลงของความถี่ปากใบและการเพิ่มขึ้นของขนในลักษณะเดียวกันกับการได้รับภาวะขาดน้ำด้วย (El-Hashani และ Pearson, 1995)

การศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงรูปแบบของการพัฒนาไปเป็นเซลล์คุมซึ่งกำหนดโดยพันธุกรรมไว้แล้วนี้ งานวิจัยส่วนใหญ่สนใจศึกษาการเปลี่ยนแปลงความถี่ปากใบเนื่องจากความเข้มข้นของ CO_2 ในบรรยากาศที่เพิ่มขึ้น (Woodward, 1987 ; North และคณะ, 1995 ; Boetsch และคณะ, 1996) ซึ่งพบว่าระดับ CO_2 ที่เพิ่มขึ้นมีทั้งทำให้ความถี่ปากใบลดลง เช่นใน *Opuntia* ซึ่งเป็นผลมาจากการเพิ่มขึ้นของจำนวนเซลล์ผิวใบ (North และคณะ, 1995) และไม่มีผลต่อความถี่ปากใบ เช่นใน *Phaseolus vulgaris* L. (Radoglou และ Jarvis, 1992) อย่างไรก็ตาม เนื่องจากปากใบสามารถปรับขนาดความกว้างของช่องเปิดปากใบ ตามการเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อมได้เช่นกัน ซึ่งถ้าการปรับตัวโดยการปรับขนาดของช่องเปิดปากใบนี้ เพียงพอในการปรับตัวต่ออิทธิพลจากสิ่งแวดล้อม พืชก็อาจไม่มีการเปลี่ยนแปลงความถี่ปากใบได้ เช่น การเพิ่มขึ้นของระดับ CO_2 ไม่มีผลต่อความถี่ปากใบในงานวิจัยของ Radoglou และ Jarvis (1992)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่ 3

อุปกรณ์และวิธีการทดลอง

1.อุปกรณ์การศึกษา

1.1 พืชทดลอง

ถั่วเหลือง (*Glycine max* (L.) Merril) 2 พันธุ์ คือ พันธุ์ สจ.5 และพันธุ์ มข.35 โดยได้รับความอนุเคราะห์เมล็ดพันธุ์จากกรมวิชาการเกษตร

1.2 วัสดุอุปกรณ์

วัสดุอุปกรณ์ในการวัดการตอบสนองทางสรีรวิทยา

เครื่องวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง(Portable photosynthetic system รุ่น LCA4)

เครื่องวัดพื้นที่ใบ (Portable leaf area meter รุ่น LI 3000A)

เครื่องวัดการดูดกลืนแสง (Spectrophotometer รุ่น Spectronic Genesis 5)

เครื่องวัดไอออน (Flame photometer)

เครื่องย่อยตัวอย่างพืช (Digestion block)

ตู้อบตัวอย่างพืช (Oven)

ตู้ดูดความชื้น (Desiccator cabinet)

เตาเผา (Muffle furnace)

เครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง

กล้องจุลทรรศน์

สไลด์และกระจกปิดสไลด์

บีกเกอร์

หลอดทดลอง

โกร่ง

ถ้วยกระเบื้อง

ปิเปตและออโต้ปิเปต

ที่เจาะกระดาษ

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

วัสดุอุปกรณ์ในการปลูกพืช

เครื่องวัด pH (pH meter)

เครื่องวัดการนำไฟฟ้า (Digital Conductivity meter)

กระบอกตวง

โฟม

ฟองน้ำ

ภาชนะพลาสติก

1.3 สารเคมี

สารเคมีในการปลูกพืช

สารละลายธาตุอาหารสูตร Hoagland's

1 M $CaNO_3$

1 M KNO_3

1 M $MgSO_4$

1 M KH_2PO_4

Fe-EDTA (2.5 mg/l)

Micronutrient

Sodium Chloride

Hydrochloric acid

สารเคมีในการชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็ม

(±)-Abscisic acid

Triton X-114

สารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ปริมาณโซเดียม

Nitric acid

Perchloric acid

สารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์

Chloride reagent set (HACH)

- Mercuric Thiocyanate
- Ferric ion

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

Calcium oxide

สารเคมีสำหรับการวิเคราะห์ปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง

80 % Acetone

สารเคมีสำหรับการวิเคราะห์จำนวนปากใบ

lacquer (ยาทาเล็บ)

2. วิธีการทดลอง

2.1 การทดลองเบื้องต้น การศึกษาหาความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมสำหรับใช้ในการทดลอง

ทำการทดลองโดยวางแผนการทดลองแบบ CRD (Completely Randomized Design) จำนวน 4 ซ้ำ เตรียมต้นกล้าโดยเพาะเมล็ดถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในกระดาษกรองที่มีความชื้นเป็นเวลา 2 วัน หลังจากเมล็ดงอกยึดต้นกล้าด้วยแผ่นฟองน้ำและย้ายปลูกในแผ่นโฟมเจาะรู วางแผ่นโฟมให้ลอยบนผิวน้ำเพื่อให้ส่วนต้นและรากเจริญตั้งตรงเป็นเวลา 3 วัน จากนั้นย้ายไปปลูกในภาชนะพลาสติกบรรจุสารละลาย 1/ 2 Hoagland's solution (การเตรียมสารละลายธาตุอาหารสูตร Hoagland's ดังภาคผนวก ก) ปริมาตร 3 ลิตร จำนวน 3 ต้นต่อภาชนะ ควบคุม pH ของสารละลายตลอดระยะเวลาการทดลองที่ pH ประมาณ 5.8 โดยใช้ 1 N HCl ให้อากาศกับระบบรากตลอดเวลาและเปลี่ยนสารละลายใหม่ทุกสัปดาห์ ให้ต้นกล้าถั่วเหลืองได้รับสภาพแสงธรรมชาติโดยวางภาชนะปลูกในเรือนต้นไม้ของภาควิชาพฤกษศาสตร์

เมื่อถั่วเหลืองอายุ 14 วัน ย้ายปลูกในสารละลายธาตุอาหาร 1/2 Hoagland's solution ที่มีโซเดียมคลอไรด์ความเข้มข้น 80 มิลลิโมลาร์ในตอนเย็น หลังจากนั้นทำการฉีดพ่นกรดแอบไซซิกโดยใช้ความเข้มข้น 4 ระดับคือ 0, 20, 40 และ 80 ไมโครโมลาร์ (การเตรียมสารละลายกรดแอบไซซิกใช้วิธีของ Amzallag และคณะ, 1990 ดังภาคผนวก ก) พ่นให้ทางใบเวลาประมาณ 19.00 น. และพ่นซ้ำทุกวันเป็นเวลา 10 วัน ระหว่างการทดลองควบคุมระดับความเค็มให้สม่ำเสมอโดยตรวจสอบจากค่าการนำไฟฟ้า (Electrical conductivity) และเปลี่ยนสารละลายใหม่ทุกสัปดาห์ เมื่อสิ้นสุดการทดลอง วัดค่าพารามิเตอร์ต่างๆ ดังนี้

2.1.1 น้ำหนักแห้งต้นและราก

ในวันที่ 10 ของการได้รับภาวะเค็ม เก็บตัวอย่างพืชจำนวน 4 ต้นต่อชุดทดลอง นำมาแยกส่วนใบ ลำต้น และ ราก อบแห้งในตู้อบตัวอย่างพืชที่อุณหภูมิ 80 °C นาน 48 ชั่วโมง แล้วนำมาชั่งน้ำหนักแห้งด้วยเครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง

2.1.2 อัตราส่วนรากต่อต้น

นำข้อมูลน้ำหนักแห้งต้นและรากมาคำนวณอัตราส่วนรากต่อต้น (root:shoot ratio) ตามสมการ

อัตราส่วนรากต่อต้น = น้ำหนักแห้งราก / น้ำหนักแห้งต้น

2.1.3 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

วัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) โดยใช้เครื่อง Portable photosynthetic รุ่น LCA4 ที่ใบที่สามนับจากโคนต้น (third trifoliate leaf) หลังจากถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 10 วัน ทำการวัดระหว่างเวลา 9.30-11.30 น.

2.1.4 พื้นที่ใบ

วัดพื้นที่ใบรวมทั้งต้นโดยวิธีวัดความกว้างและความยาวของแผ่นใบ คำนวณพื้นที่ใบจากสมการ

พื้นที่ใบ = ความกว้าง x ความยาว x ค่าคงที่ (Yoshida และคณะ 1976)

จากการทดลองพบว่า ค่าคงที่สำหรับ

ใบ trifoliate leaves ของพันธุ์ สจ. 5 = 0.7

ใบ trifoliate leaves ของพันธุ์ มข.35 = 0.7

นำข้อมูลที่ได้มาวิเคราะห์ทางสถิติ โดยวิเคราะห์ความแปรปรวน (analysis of variance) ตามแผนการทดลองแบบ CRD

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

2.2 ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ

วางแผนการทดลองแบบ CRD จำนวน 4 ซ้ำ ทำการทดลองโดยเตรียมต้นกล้าเช่นเดียวกันกับการทดลองเบื้องต้นโดยใช้ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์คือพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 เมื่อต้นกล้าอายุ 14 วัน เริ่มให้ได้รับภาวะเค็มในตอนเย็นและตามด้วยการฉีดพ่นกรดแอบไซซิกทางใบโดยใช้ความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมตามผลที่ได้จากการทดลองเบื้องต้น หลังจากนั้นฉีดพ่นกรดแอบไซซิกทางใบเวลา 19.00 น. ซ้ำทุกสองวันเป็นเวลา 14 วัน วัดการตอบสนองทางสรีรวิทยาจากค่าพารามิเตอร์ต่างๆ ดังนี้

2.2.1 น้ำหนักแห้งต้นและราก

ในวันที่ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม เก็บตัวอย่างพืชจำนวน 4 ต้นต่อชุดทดลองนำมาแยกส่วนใบ ลำต้น และ ราก อบแห้งในตู้อบตัวอย่างพืชที่อุณหภูมิ 80 $^{\circ}$C นาน 48 ชั่วโมง นำมาชั่งน้ำหนักแห้งด้วยเครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง

2.2.2 อัตราส่วนรากต่อต้น

นำข้อมูลน้ำหนักแห้งต้นและรากมาคำนวณอัตราส่วนรากต่อต้น (root:shoot ratio) ตามสมการในข้อ 2.1.2

2.2.3 พื้นที่ใบ

วัดพื้นที่ใบรวมทั้งต้นในวันที่ 0 2 6 10 และ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม โดยวิธีวัดความกว้างและความยาวของแผ่นใบและนำมาคำนวณหาพื้นที่ใบตามสมการในข้อ 2.1.4

2.2.4 การสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ

วัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และ stomatal conductance (Gs) โดยใช้เครื่อง Portable photosynthetic รุ่น LCA4 ที่สองตำแหน่งใบ คือ ใบที่เจริญเต็มที่ล่าสุด (youngest last fully expanded leaf) เป็นตัวแทนใบที่เกิดใหม่บริเวณยอด และใบล่าง (first trifoliate leaf) เป็นตัวแทนใบที่มีอยู่เดิมตั้งแต่เริ่มได้รับภาวะเค็ม ทำการวัดระหว่างเวลา 9.30-11.30 น. ในวันที่ 0 2 6 10 และ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม

ข้อมูลของทุกพารามิเตอร์นำมาวิเคราะห์ทางสถิติ เช่นเดียวกับการทดลองเบื้องต้น

2.3 ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือในใบและความถี่ปากใบ

วางแผนการทดลองแบบ CRD จำนวน 4 ซ้ำ ทำการทดลองโดยเตรียมต้นกล้าและให้ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเช่นเดียวกันกับการทดลองที่ 1 แต่ใช้จำนวนต้นพืช 6 ต้นต่อชุดทดลองสำหรับการเก็บตัวอย่าง 6 ครั้งในวันที่ 0 2 6 10 14 และ 32 ในการทดลองนี้หลังจากถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันได้ทำการย้ายปลูกในสารละลายธาตุอาหารที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน (วันที่ 32) เพื่อศึกษาการตอบสนองของถั่วเหลืองเมื่อกลับมาเจริญในภาวะปกติและเพื่อเก็บตัวอย่างใบในการศึกษาความถี่ปากใบ (การทดลองในข้อ 2.3.7) วัดการตอบสนองทางสรีรวิทยาของถั่วเหลืองจากค่าพารามิเตอร์ต่างๆ ดังนี้

2.3.1 น้ำหนักแห้งต้นและราก

เก็บตัวอย่างพืชที่ระยะเวลาการได้รับภาวะเค็มวันที่ 0 2 6 10 14 และหลังจากย้ายออกจากภาวะเค็มเป็นเวลา 18 วัน (วันที่ 32) นำมาแยกส่วนใบ ลำต้น และ ราก สำหรับตัวอย่างใบแยกเก็บเป็นสองตำแหน่งใบเพื่อเตรียมไว้สำหรับวิเคราะห์ไอออนของเกลือ คือ ใบบริเวณยอดได้แก่ใบที่สองและสามนับจากยอด และใบล่างได้แก่ใบที่หนึ่งและสองนับจากโคนต้น เพื่อให้มีปริมาณเนื้อเยื่อพืชเพียงพอสำหรับการวิเคราะห์ไอออนของเกลือทั้งสองชนิด นำตัวอย่างพืชทั้งหมดมาอบแห้งที่อุณหภูมิ 80 $^{\circ}$C เป็นเวลา 48 ชั่วโมง และชั่งน้ำหนักแห้งด้วยเครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง

2.3.2 อัตราส่วนรากต่อต้น

นำข้อมูลน้ำหนักแห้งต้นและรากมาคำนวณอัตราส่วนรากต่อต้น (root:shoot ratio) ตามสมการในข้อ 2.1.2

2.3.3 พื้นที่ใบ

วัดพื้นที่ใบรวมทั้งต้นโดยใช้เครื่องวัดพื้นที่ใบ (Portable leaf area meter รุ่น LI 3000A) ในวันที่ 0 2 6 10 และ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม

2.3.4 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (Relative Growth Rate)

นำข้อมูลน้ำหนักแห้งต้นมาคำนวณอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ ตามสมการ

$$RGR = (\ln DW_2 - \ln DW_1) / (t_2 - t_1)$$

เมื่อ DW_2 = น้ำหนักแห้งต้นที่เวลา t_2

DW_1 = น้ำหนักแห้งต้นที่เวลา t_1 (Beadle, 1993)

2.3.5 การวิเคราะห์ปริมาณโซเดียมในใบ

นำใบของตัวอย่างพืชที่เก็บในวันที่ 0 2 6 10 และ 14จากการทดลองที่ 2.3.1 มาบดให้ละเอียดเป็นเนื้อเดียวกันด้วยโกร่ง เมื่อจะวิเคราะห์ธาตุนำตัวอย่างพืชที่บดแล้วมาอบอีกครั้งเป็นเวลา 24 ชั่วโมง ก่อนชั่งตัวอย่างพืชเป็นสองชุดสำหรับใช้วิเคราะห์โซเดียมและคลอไรด์ด้วยเครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง เก็บตัวอย่างที่จะวิเคราะห์ในตู้ดูดความชื้น

สำหรับการวิเคราะห์โซเดียมใช้ตัวอย่างแห้งน้ำหนักประมาณ 100 มิลลิกรัม มาย่อยด้วยกรดไนตริกและกรดเปอร์คลอริกตามวิธีของ Oweczkin และ Kerven (1980) นำสารละลายที่ได้จากการย่อยด้วยกรดมาวิเคราะห์ปริมาณโซเดียมไอออน ด้วยเครื่อง Flame photometer ที่ความยาวคลื่น 589 nm

2.3.6 การวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์ในใบ

นำตัวอย่างแห้งน้ำหนักประมาณ 50 มิลลิกรัมใส่ในถ้วยกระเบื้อง เติมสารละลายแคลเซียมออกไซด์ (CaO) ความเข้มข้น 30 กรัมต่อลิตรปริมาตร 1 มิลลิลิตรเพื่อกันการระเหิดของคลอไรด์ เผาตัวอย่างพืชในเตาเผาอุณหภูมิ 550 $^{\circ}$C เป็นเวลา 90 นาที จากนั้นนำเถ้าที่ได้มาละลายด้วยน้ำกลั่น (ทัศนีย์ อัตตะนันทน์ และคณะ, 2537)

วิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์โดยวิธี Mercuric Thiocyanate ทำปฏิกิริยาโดยใช้ Chloride Reagent Set (HACH) วัดผลด้วยเครื่อง Spectrophotometer ตามวิธีใน Hach DR/2000 Spectrophotometer Procedures Manual (1988)

2.3.7 ความถี่ปากใบ

หลังจากย้ายปลูกถั่วเหลืองในสารละลายธาตุอาหารที่ไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน ใบที่ 8 นับจากโคนต้น (eighth trifoliate leaf) มีการแผ่ขยายเต็มที่ เป็นใบที่คาดว่ามีการเจริญและพัฒนาของเนื้อเยื่อเมอริสเตมเกิดภายหลังจากที่ถั่วเหลืองเริ่มได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เก็บตัวอย่าง 6 บริเวณต่อใบ จำนวน 4 ใบต่อชุดทดลอง ใบที่ศึกษาได้แก่ใบย่อยใบกลาง (terminal leaflet) ทำการเก็บภาพพิมพ์ผิวใบด้านล่างโดยใช้ lacquer (ยาทาเล็บ) ป้ายที่ผิวใบ (Noggle และ Fritz,1977) เมื่อยาทาเล็บแห้งลอกภาพพิมพ์มาเตรียมสไลด์ ตรวจดูด้วยกล้องจุลทรรศน์กำลังขยาย 400 เท่า บันทึกผลด้วยภาพถ่าย บริเวณที่สุ่มเลือกเป็นบริเวณที่มีปากใบ 10 ปากใบขึ้นไป นับจำนวนปากใบ (no.of stomatal complexes) และจำนวนเซลล์ผิว (no.of epidermal cells) นำมาคำนวณความถี่ปากใบ จากสมการ

$$\text{stomatal index} = \frac{\text{no.of stomatal complexes}}{\text{no.of stomatal complexes + no. of epidermal cells}} \times 100$$

(Salisbury, 1927)

ข้อมูลของทุกพารามิเตอร์นำมาวิเคราะห์ทางสถิติ เช่นเดียวกับการทดลองเบื้องต้น

2.4 ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น

ในการทดลองนี้สนใจศึกษาถึงบทบาทของกรดแอบไซซิกที่ให้ระหว่างที่พืชได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์ ว่ามีผลต่อการเจริญเติบโตของพืชเมื่อได้รับภาวะเค็มเพิ่มขึ้นเป็น 120 มิลลิโมลาร์หรือไม่และอย่างไร ทำการทดลองโดยเตรียมต้นกล้าและให้ภาวะเค็มร่วมกับกรดแอบไซซิกเช่นเดียวกับการทดลองเบื้องต้น โดยใช้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 0 80 และ 120 ไมโครโมลาร์ ในวันที่15 ของการได้รับภาวะเค็มทำการย้ายปลูกต้นถั่วเหลืองให้ได้รับภาวะเค็มความเข้มข้นสูงขึ้นเป็น 120 มิลลิโมลาร์ และสังเกตการเจริญเติบโตหลังจากได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นเป็นเวลา 14 วัน (ถั่วเหลืองมีอายุ 42 วันหลังจากงอก) ศึกษาการตอบสนองของถั่วเหลืองจากค่าพารามิเตอร์ต่างๆ ดังนี้

2.4.1 น้ำหนักแห้งต้น

ในวันที่ 14 21 และ 28 ของการได้รับภาวะเค็ม (เท่ากับ 0 7 และ 14 วันหลังจากได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น) เก็บตัวอย่างพืชจำนวน 4 ต้นต่อชุดทดลองเพื่อวัดน้ำหนักแห้งตามวิธีการในการทดลองเบื้องต้น (ข้อ 2.1.1)

2.4.2 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (Relative Growth Rate)

นำข้อมูลน้ำหนักแห้งต้นมาคำนวณอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ ตามสมการดังแสดงในข้อ 2.3.4

2.4.3 ปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง

ใช้ที่เจาะใบเจาะแผ่นใบจำนวน 5 ชิ้นแบบสุ่มของใบที่สามนับจากยอดและใบล่าง ชั่งน้ำหนักสดด้วยเครื่องชั่ง 4 ตำแหน่ง จากนั้นแช่ชิ้นใบใน 80 % acetone ปริมาตร 5 มิลลิลิตรในหลอดทดลองที่ปิดสนิท เก็บในที่มืดเป็นเวลา 24 ชั่วโมง เป็นวิธีสกัดรงควัตถุที่ดัดแปลงมาจากวิธีของ Crafts-Brandner และคณะ (1984) และ Zhang และ Kirkham (1994) นำมาวัดการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 646.8 และ 663.2 nm คำนวณปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสงตามสมการของ Lichtenthaler (1987)

คลอโรฟิลล์ เอ $= 12.25\ A_{663.2} - 2.79\ A_{646.8}$

คลอโรฟิลล์ บี $= 21.50\ A_{646.8} - 5.10\ A_{663.2}$

ข้อมูลของทุกพารามิเตอร์นำมาวิเคราะห์ทางสถิติ เช่นเดียวกับการทดลองเบื้องต้น

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่ 4

ผลการทดลอง

1. การทดลองเบื้องต้น การศึกษาหาความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมสำหรับใช้ในการทดลอง

1.1 การเจริญเติบโต

1.1.1 น้ำหนักแห้งต้น

เมื่อถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 10 วัน พบว่ามีน้ำหนักแห้งต้น 1.974 กรัมน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มซึ่งมีน้ำหนักแห้งต้น 2.956 กรัม ประมาณ 33 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่1 รูปที่ 1) เมื่อเปรียบเทียบระหว่างต้นที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกความเข้มข้นต่างๆกัน มีแนวโน้มให้เห็นว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทุกความเข้มข้นมีน้ำหนักแห้งต้นมากกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก โดยเฉพาะอย่างยิ่งต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 80 ไมโครโมลาร์ มีน้ำหนักแห้งต้น 2.37 กรัม ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มเพียง 20 เปอร์เซ็นต์ ส่วนต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 20 และ 40 ไมโครโมลาร์มีน้ำหนักแห้งต้นใกล้เคียงกันคือ 2.158 และ 2.142 กรัมตามลำดับ

1.1.2 น้ำหนักแห้งราก

ภาวะเค็มไม่มีผลที่ชัดเจนในการยับยั้งการสร้างน้ำหนักแห้งรากของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 (ไม่แตกต่างทางสถิติ) ดังตารางที่ 1 รูปที่ 2 อย่างไรก็ตาม การได้รับกรดแอบไซซิกมีแนวโน้มเพิ่มการเจริญเติบโตของรากมากกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียว โดยพบว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 20 40 และ 80 ไมโครโมลาร์ มีน้ำหนักแห้งราก 0.296 0.278 และ 0.299 กรัม ตามลำดับ ในขณะที่ต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียวมีน้ำหนักแห้งราก 0.249 กรัม และต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งราก 0.274 กรัม

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

1.1.3 อัตราส่วนรากต่อต้น

จากตารางที่ 1 และรูปที่ 3 จะเห็นได้ว่าการได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกมีผลทำให้อัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ ต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีอัตราส่วนรากต่อต้นเท่ากับ 0.126 ซึ่งมากกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 37 เปอร์เซ็นต์ อย่างไรก็ตามไม่มีความแตกต่างทางสถิติระหว่างต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้นต่างๆกัน พบเพียงแนวโน้มว่าอัตราส่วนรากต่อต้นลดลงเมื่อความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกเพิ่มขึ้น โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 20 40 และ 80 ไมโครโมลาร์ มีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.137 0.129 และ 0.122 ตามลำดับ

1.1.4 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

ในวันที่ 10 ของการได้รับภาวะเค็ม จากการวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) ของใบที่สามนับจากโคนต้น (third trifoliate leaf) พบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีค่า A ลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 1 รูปที่ 4) โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A 9.65 ไมโครโมลต่อตารางเมตรต่อวินาที ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 12.91 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ อย่างไรก็ตาม มีแนวโน้มให้เห็นว่าการได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้นเพิ่มขึ้นมีผลให้ค่า A ลดลงมากขึ้น โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีค่า A น้อยที่สุดคือ 8.58 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ แต่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียว

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 1 การตอบสนองของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน

Physiological responses	Treatments					SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 20 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
Shoot dry weight (grams)	2.956 (± 0.194)	1.974 (± 0.111)	2.158 (± 0.080)	2.142 (± 0.142)	2.373 (± 0.128)	*
Root dry weight (grams)	0.274 (± 0.040)	0.249 (± 0.020)	0.296 (± 0.020)	0.278 (± 0.030)	0.299(± 0.020)	NS
Root: shoot ratio	0.092 (± 0.005)	0.126 (± 0.007)	0.137 (± 0.004)	0.129 (± 0.004)	0.122 (± 0.009)	*
Photosynthetic rate (μmol m^{-2} s^{-1})	12.91 (± 0.31)	9.65 (± 0.38)	9.55 (± 0.72)	8.72 (± 1.29)	8.58 (± 0.69)	*

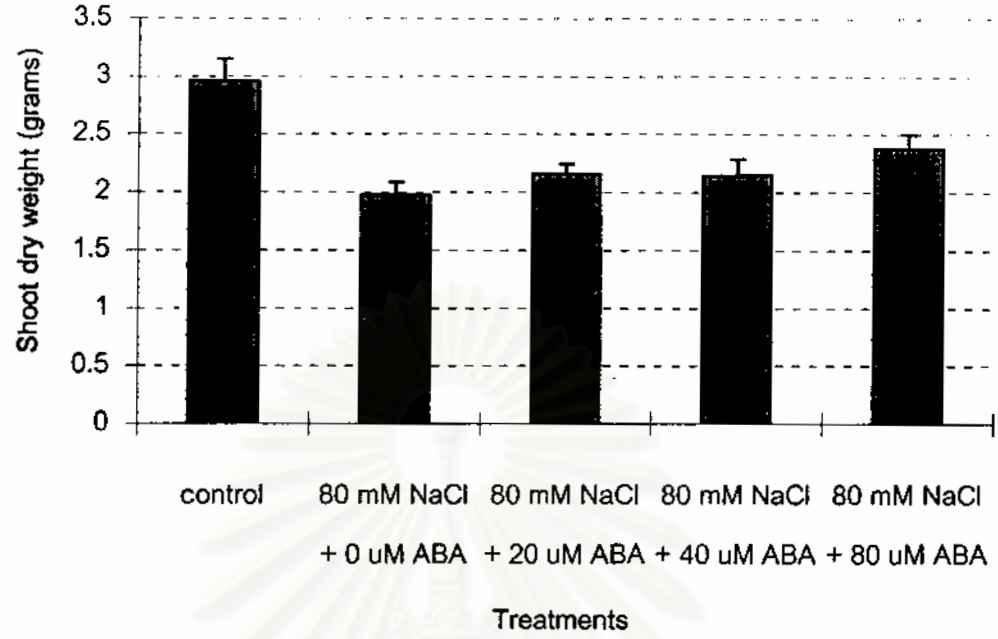
ตัวเลขในวงเล็บ คือ (± standard error)

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

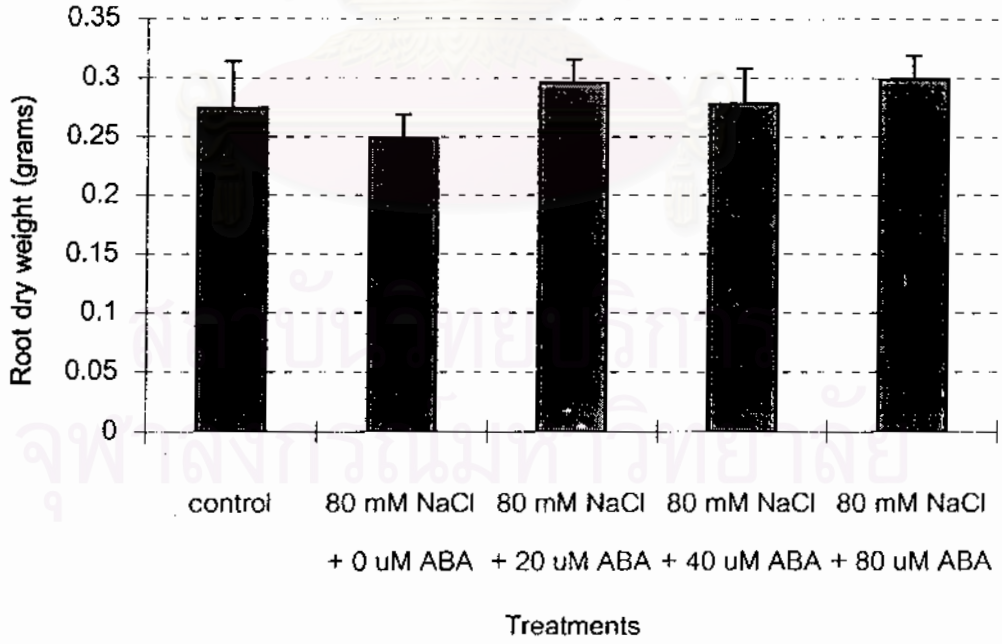
NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

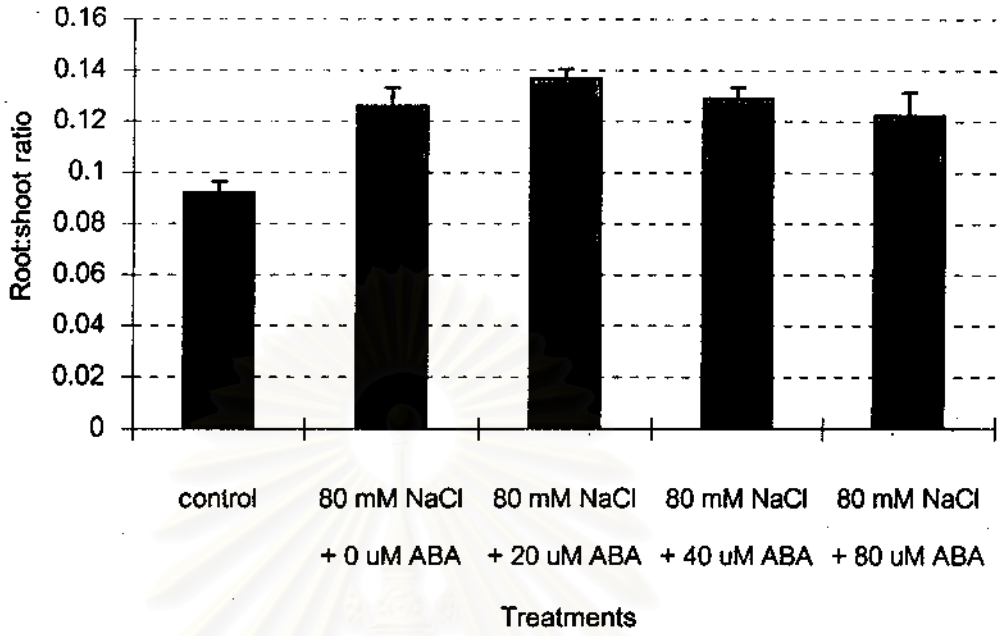
สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



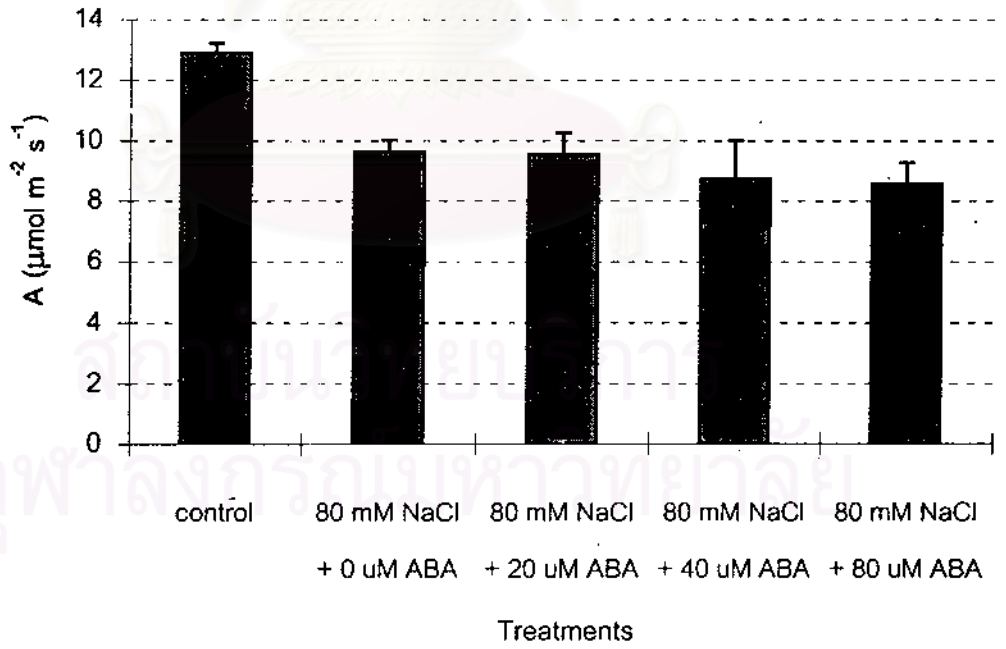
รูปที่ 1 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน



รูปที่ 2 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน



รูปที่ 3 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน



รูปที่ 4 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, µmol m^{-2} s^{-1}) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 10 วัน

1.1.5 **พื้นที่ใบ**

ต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีการเพิ่มพื้นที่ใบเกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตั้งแต่วันที่ 2 ของการได้รับภาวะเค็ม และลดลงมากขึ้นเมื่อระยะเวลานานขึ้น (ตารางที่ 2 รูปที่ 5) อย่างไรก็ตาม ในวันที่ 2 นี้พบว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 40 และ 80 ไมโครโมลาร์ ยังคงมีพื้นที่ใบรวมไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมี นัยสำคัญ โดยมีพื้นที่ใบ 364.37 และ 393.74 ตารางเซนติเมตรตามลำดับ ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบ 429.66 ตารางเซนติเมตร อย่างไรก็ตาม เมื่อระยะเวลานานขึ้นพบว่าการได้รับกรดแอบไซซิกมีผลต่อพื้นที่ใบไม่ต่างจากการไม่ได้รับกรดแอบไซซิกอย่างมีนัยสำคัญ โดยพบว่าที่ระยะเวลา 10 วันต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบ 531.4 ตารางเซนติเมตร น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 39 เปอร์เซ็นต์ ส่วนต้นที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 20 40 และ 80 ไมโครโมลาร์มีพื้นที่ใบน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 38 35 และ 31 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (ไม่แตกต่างทางสถิติ)

1.2 **ความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสม**

จากผลที่มีต่อการเจริญเติบโตของต้น (รูปที่ 1) และอัตราส่วนต้นต่อราก (รูปที่ 3)แสดงให้เห็นถึงแนวโน้มของกรดแอบไซซิกในการเพิ่มความทนต่อภาวะเค็มในถั่วเหลือง เมื่อพิจารณาจากน้ำหนักแห้งต้นจะเห็นได้ว่ากรดแอบไซซิกทุกความเข้มข้นมีแนวโน้มทำให้ถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็มมีการเจริญของต้นดีขึ้น โดยเฉพาะความเข้มข้น 80 ไมโครโมลาร์ดังรูปที่ 1 ซึ่งสอดคล้องกับอัตราส่วนรากต่อต้นที่ลดลงใกล้เคียงกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มด้วยดังรูปที่ 3 ส่วนต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 20 และ 40 ไมโครโมลาร์มีน้ำหนักแห้งต้นใกล้เคียงกัน แต่ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 ไมโครโมลาร์ มีอัตราส่วนรากต่อต้นดีกว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 20 ไมโครโมลาร์ ดังนั้น ความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เลือกศึกษาในการทดลองต่อไปคือ 40 และ 80 ไมโครโมลาร์

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 2 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

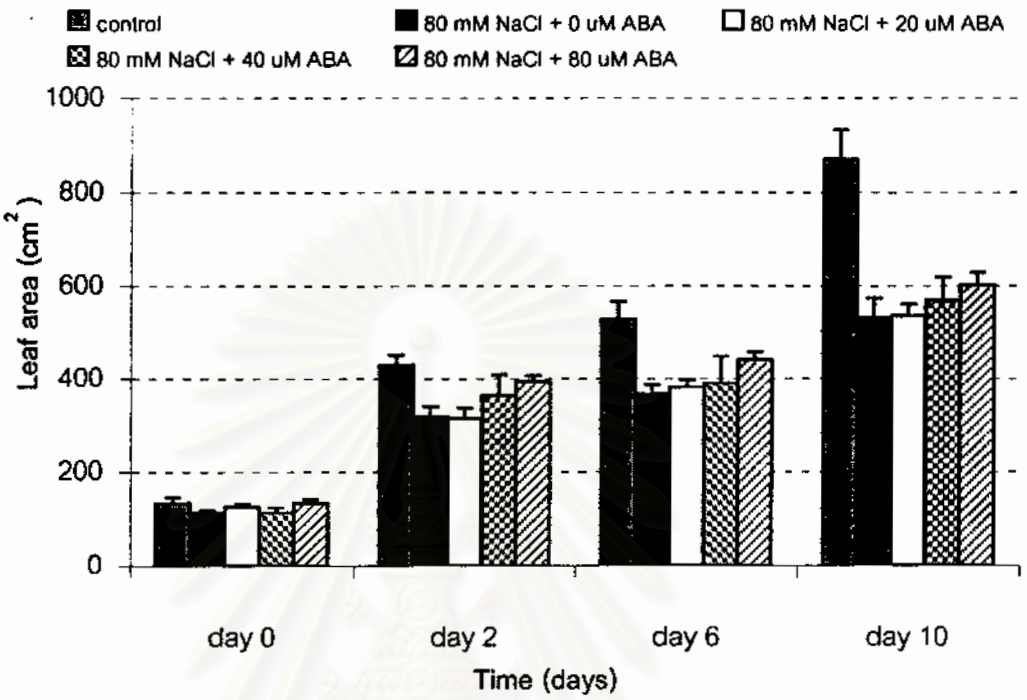
Time	Leaf area, cm^2 (± standard errer)					SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 20 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 0	134.17 (± 12.91)	114.14 (± 4.88)	126.20 (± 6.54)	114.11 (± 10.65)	133.54 (± 8.57)	NS
day 2	429.66 (± 22.37)	317.44 (± 22.87)	314.03 (± 22.62)	364.37 (± 44.85)	393.74 (± 12.29)	*
day 6	529.22 (± 37.87)	366.28 (± 21.30)	381.99 (± 16.13)	390.11 (± 58.60)	441.74 (± 17.23)	*
day 10	870.67 (± 61.99)	531.40 (± 42.87)	535.82 (± 25.19)	569.40 (± 50.35)	601.88 (± 26.50)	*

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 5 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

2. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และมข.35

2.1 การเจริญเติบโต

2.1.1 น้ำหนักแห้งต้น

เมื่อถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่ามีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 3 รูปที่ 6) จากรูปจะเห็นได้ว่าถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ปลูกในสภาพปกติมีน้ำหนักแห้งต้นมากกว่าพันธุ์ สจ.5 กล่าวคือพันธุ์ มข.35 มีน้ำหนักแห้งต้นเฉลี่ย 2.061 กรัม ในขณะที่พันธุ์ สจ.5 มีน้ำหนักแห้งต้น 1.690 กรัม แต่เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันพบว่าพันธุ์ มข.35 มีการเจริญเติบโตของต้นเกิดในอัตราที่ลดลงมากกว่าพันธุ์ สจ.5 โดยมีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 63 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่พันธุ์ สจ.5 มีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มเพียง 45 เปอร์เซ็นต์ ส่วนต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นมีน้ำหนักแห้งต้นไม่ต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียวในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ แต่พบแนวโน้มว่าต้นถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ มีน้ำหนักแห้งต้นน้อยที่สุดคือเท่ากับ 0.597 กรัม ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 71 เปอร์เซ็นต์

2.1.2 น้ำหนักแห้งราก

ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการเจริญเติบโตของรากใกล้เคียงกัน พันธุ์ สจ.5 และ มข.35 มีน้ำหนักแห้งราก เท่ากับ 0.173 และ 0.177 กรัมตามลำดับ เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าพันธุ์ มข.35 มีการเจริญเติบโตของรากลดลงมากกว่าพันธุ์ สจ.5 โดยมีน้ำหนักแห้งราก 0.112 กรัมซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับเกลือ 37 เปอร์เซ็นต์ (แตกต่างทางสถิติ) ในขณะที่พันธุ์ สจ.5 มีน้ำหนักแห้งราก 0.137 กรัมน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับเกลือ 21 เปอร์เซ็นต์ (ไม่แตกต่างทางสถิติ) การได้รับกรดแอบไซซิกจากภายนอกมีแนวโน้มยับยั้งการเจริญเติบโตของรากในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีน้ำหนักแห้งรากน้อยที่สุดคือ 0.085 กรัม น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับเกลือ 52 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 4 รูปที่ 7)

ตารางที่ 3 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

Cultivars	Shoot dry weight, grams (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
SJ.5	1.691 (± 0.116)	0.927 (± 0.049)	0.786 (± 0.107)	0.953 (± 0.184)	*
KKU.35	2.061 (± 0.125)	0.766 (± 0.055)	0.826 (± 0.089)	0.597 (± 0.116)	*

ตารางที่ 4 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

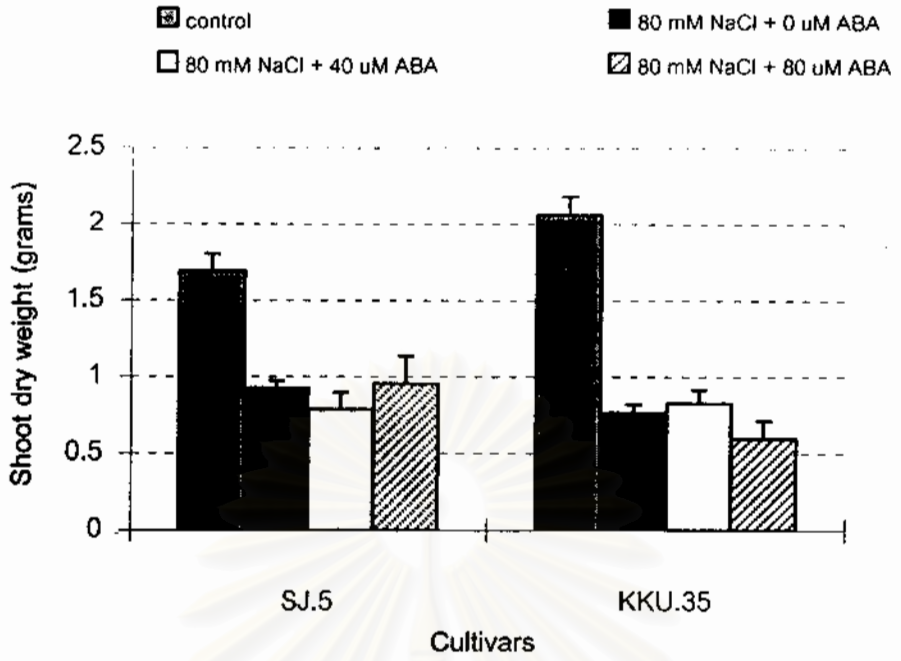
Cultivars	Root dry weight, grams (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
SJ.5	0.173 (± 0.036)	0.137 (± 0.011)	0.106 (± 0.011)	0.112 (± 0.028)	NS
KKU.35	0.177 (± 0.016)	0.112 (± 0.014)	0.121 (± 0.015)	0.085 (± 0.017)	*

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

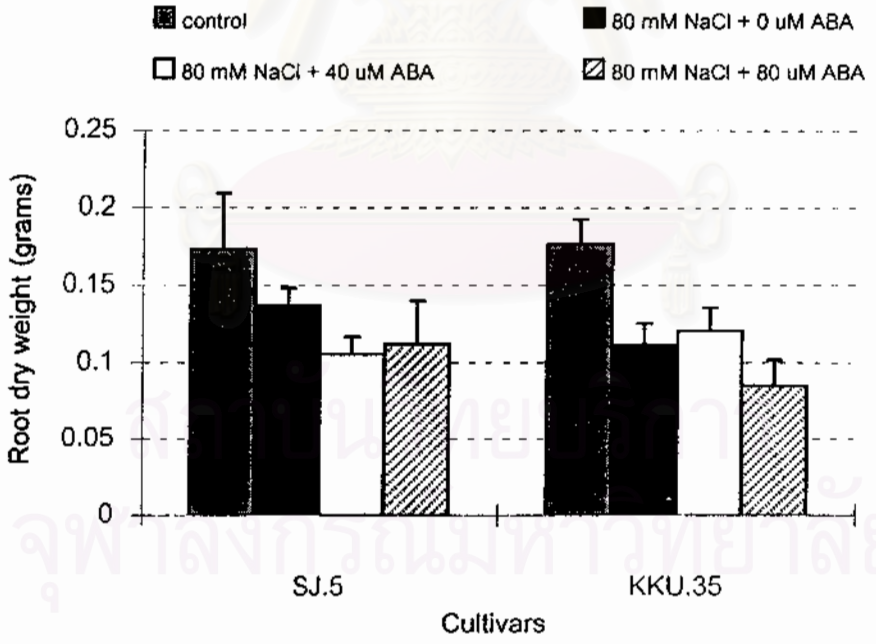
NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 6 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน



รูปที่ 7 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

2.1.3 อัตราส่วนรากต่อต้น

เมื่อได้รับภาวะเค็มถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีอัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 5 รูปที่ 8) โดยพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 มีอัตราส่วนรากต่อต้นมากกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 48 และ 71 เปอร์เซ็นต์ตามลำดับ อย่างไรก็ตาม พบแนวโน้มว่าพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 80 ไมโครโมลาร์มีอัตราส่วนรากต่อต้นลดลงใกล้เคียงกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม กล่าวคือมีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.113 ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.100 ส่วนพันธุ์ มข.35 พบว่าการได้รับกรดแอบไซซิกมีผลต่ออัตราส่วนรากต่อต้นไม่ต่างจากผลของภาวะเค็ม

2.1.4 พื้นที่ใบ

ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มมีการเพิ่มพื้นที่ใบเกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญตั้งแต่วันที่ 10 โดยมีพื้นที่ใบ 186.3 ตารางเซนติเมตร น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มซึ่งมีพื้นที่ใบ 319.0 ตารางเซนติเมตรประมาณ 45 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 6 รูปที่ 9) และเมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มนานขึ้นพบว่าการเพิ่มพื้นที่ใบถูกยับยั้งมากขึ้น โดยที่ระยะเวลา 14 วันต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบ 238.1 ตารางเซนติเมตร ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 55 เปอร์เซ็นต์ ส่วนการได้รับกรดแอบไซซิกพบว่าไม่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงพื้นที่ใบตลอดระยะเวลาการทดลอง

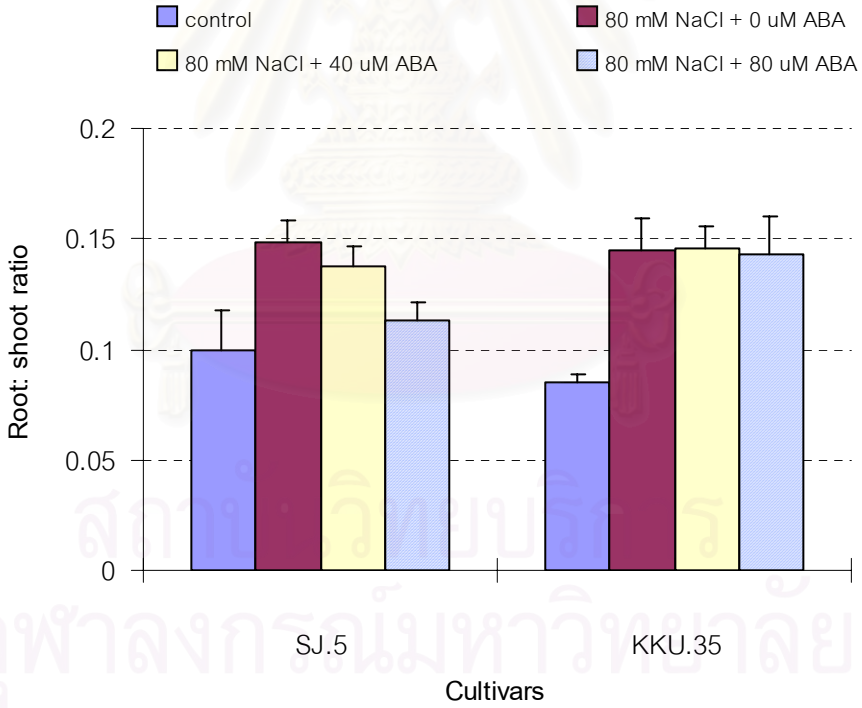
สำหรับพันธุ์ มข.35 พบว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วตลอดระยะเวลาการทดลอง (ตารางที่ 7 รูปที่ 10) และในวันที่ 14 พบว่ามีพื้นที่ใบรวมทั้งต้น 688.5 ตารางเซนติเมตร มากกว่าพันธุ์ สจ.5 ซึ่งมีพื้นที่ใบ 527.2 ตารางเซนติเมตร สำหรับต้นที่ได้รับภาวะเค็มของพันธุ์ มข.35 พบว่ามีการเพิ่มพื้นที่ใบเกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญตั้งแต่วันที่ 6 โดยมีพื้นที่ใบ 160.7 ตารางเซนติเมตรซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 40 เปอร์เซ็นต์ เมื่อสิ้นสุดการทดลองพบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 73 เปอร์เซ็นต์ การได้รับกรดแอบไซซิกไม่มีผลชัดเจนต่อการเปลี่ยนแปลงพื้นที่ใบ แต่พบแนวโน้มว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีการเพิ่มพื้นที่ใบเกิดในอัตราที่ลดลงมากที่สุดและมีการหลุดร่วงของใบล่างเกิดขึ้นมากด้วย กล่าวคือต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีพื้นที่ใบ 133.6 ตารางเซนติเมตรน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 80 เปอร์เซ็นต์

ตารางที่ 5 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

Cultivars	Root : shoot ratio (± standard error)				
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	SL
SJ.5	0.100 (±0.018)	0.148 (±0.010)	0.138 (±0.009)	0.113 (±0.008)	*
KKU.35	0.085 (±0.004)	0.145 (±0.014)	0.146 (±0.010)	0.143 (±0.017)	*

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 8 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root: shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

ตารางที่ 6 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Leaf area, cm^2 (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 µM ABA	80 mM NaCl + 40 µM ABA	80 mM NaCl + 80 µM ABA	
day 0	94.6 (± 3.0)	95.7 (± 2.3)	90.9 (± 5.2)	96.5 (± 4.1)	NS
day 2	123.8 (± 6.3)	111.2 (± 2.6)	108.1 (± 9.1)	111.2 (± 5.2)	NS
day 6	190.6 (± 14.2)	155.6 (± 3.0)	146.0 (± 11.8)	160.0 (± 10.4)	NS
day 10	319.0 (± 23.2)	186.3 (± 4.2)	174.7 (± 22.5)	184.1 (± 23.4)	*
day 14	527.2 (± 28.0)	238.1 (± 17.4)	227.7 (± 37.8)	246.0 (± 53.6)	*

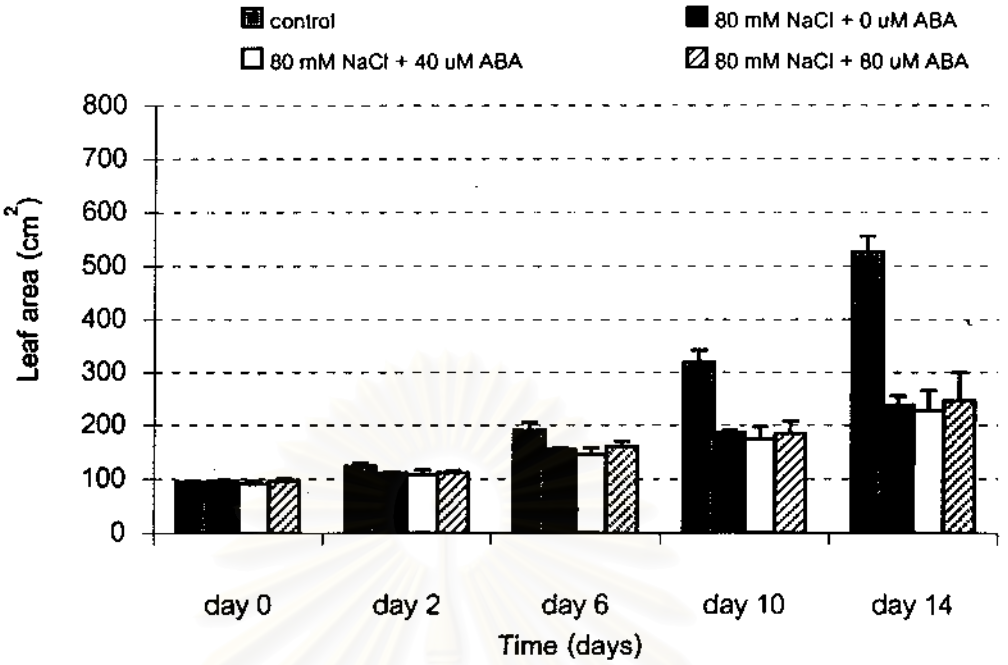
ตารางที่ 7 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Leaf area, cm^2 (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 µM ABA	80 mM NaCl + 40 µM ABA	80 mM NaCl + 80 µM ABA	
day 0	125.9 (± 10.6)	105.0 (± 5.3)	121.1 (± 4.1)	106.0 (± 9.8)	NS
day 2	153.4 (± 9.6)	120.1 (± 6.3)	135.5 (± 5.9)	120.6 (± 11.3)	NS
day 6	273.4 (± 24.3)	160.7 (± 9.6)	191.5 (± 9.6)	166.4 (± 18.2)	*
day 10	417.7 (± 48.9)	163.4 (± 22.0)	216.8 (± 12.1)	163.3 (± 34.2)	*
day 14	688.5 (± 61.8)	184.4 (± 24.0)	201.9 (± 32.5)	133.6 (± 35.0)	*

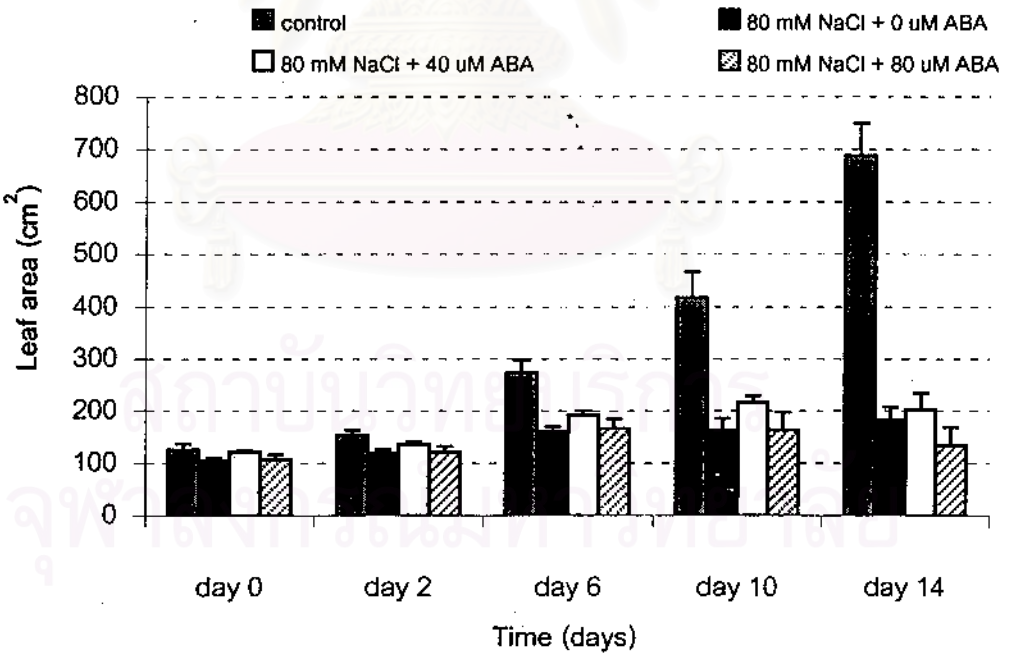
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 9 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 10 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลาต่างๆกัน

2.2 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบ

ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ ศึกษาจากสองตำแหน่งใบคือ ใบที่สามนับจากยอดเป็นตัวแทนของใบที่เกิดใหม่ และใบล่าง (first trifoliate leaf) เป็นใบที่มีอยู่ตั้งแต่ถั่วเหลืองเริ่มได้รับภาวะเค็ม ผลการศึกษาพบว่าในสภาพความเข้มแสงปกติ (1900 ไมโครโมลต่อตารางเมตรต่อวินาที, $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบล่างของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีค่าใกล้เคียงกันคือ ประมาณ 15-16 ไมโครโมลต่อตารางเมตรต่อวินาที ($\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) และการเปลี่ยนแปลงความเข้มแสงมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ ตลอดระยะเวลา 14 วันของการได้รับภาวะเค็มพบว่าถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการตอบสนองต่อภาวะเค็มแตกต่างกัน

ในวันที่ 2 ของการให้ภาวะเค็ม ต้นถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ได้รับกรดแอบไซซิก 1 ครั้ง วัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และการเปิดปากใบจากค่า stomatal conductance (Gs) ในสภาพที่มีความเข้มแสงเฉลี่ยประมาณ 750 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ความชื้นสัมพัทธ์ 60 เปอร์เซ็นต์ พบว่าที่ตำแหน่งใบล่างได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกอย่างเห็นได้ชัด โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 และ 80 ไมโครโมลาร์มีค่า A เท่ากับ 12.08 และ 11.22 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 21 และ 27 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (ตารางที่ 8 รูปที่ 11) และมีค่า Gs เท่ากับ 0.170 และ 0.247 โมลต่อตารางเมตรต่อวินาที ($mol\ m^{-2}\ s^{-1}$) ซึ่งลดลง 66 และ 50 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตามลำดับ (ตารางที่ 9 รูปที่ 12) ส่วนต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก มีค่า A และ Gs ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม

ในวันที่ 6 ของการได้รับภาวะเค็ม ในสภาพที่มีความเข้มแสงเฉลี่ยประมาณ 1800 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ความชื้นสัมพัทธ์ 53 เปอร์เซ็นต์ ที่ตำแหน่งใบล่างพบว่าอายุของใบที่เพิ่มขึ้น 4 วันในวันที่ 6 นี้ทำให้ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 11.09 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ซึ่งลดลงจากค่า A ในวันที่ 2 ประมาณ 28 เปอร์เซ็นต์ และมีแนวโน้มลดลงเรื่อยๆตามอายุใบที่เพิ่มขึ้นในวันที่ 10 และ 14 การสังเคราะห์ด้วยแสงที่ตำแหน่งใบนี้มีแนวโน้มลดลงเนื่องจากความเค็มแต่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ โดยพบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 8.68 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 11.09 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (ตารางที่ 8 รูปที่ 11) เช่นเดียวกับผลที่มีต่อการเปิดปากใบ ซึ่งพบว่าใบล่างของต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs ไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ แต่มีแนวโน้มให้เห็นว่าการเปิดปากใบถูกยับยั้งโดยพบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.153 $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.518 $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$

(ตารางที่ 9 รูปที่ 12) และจากการวัดค่า A และ Gs ของใบที่สามจากยอดซึ่งเป็นใบที่เกิดขึ้นใหม่ พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลที่ชัดเจนต่อการยับยั้ง A (ไม่แตกต่างทางสถิติ) (ตารางที่ 10 รูปที่ 13) พบเพียงแนวโน้มการลดลงของค่า Gs (ตารางที่ 11 รูปที่ 14)

ในวันที่ 10 ของการทดลองเป็นวันที่มีความเข้มแสงต่ำคือประมาณ 220 μmol m^{-2} s^{-1} ความชื้นสัมพัทธ์ 60 เปอร์เซ็นต์ พบว่าค่า A ที่ตำแหน่งใบล่างมีแนวโน้มลดลงเช่นเดียวกับวันที่ 6 (ไม่แตกต่างทางสถิติ)โดยใบล่างของต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 2.94 μmol m^{-2} s^{-1} ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 6.13 μmol m^{-2} s^{-1} (ตารางที่ 8 รูปที่ 11) และพบว่ามีการลดลงของค่า Gs อย่างมีนัยสำคัญโดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.070 mol $m^{-2}s^{-1}$ น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 69 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 9 รูปที่ 12) ส่วนที่ตำแหน่งใบบริเวณยอดพบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งเฉพาะการเปิดปากใบ โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.085 mol m^{-2} s^{-1} ลดลงจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 70 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 11 รูปที่ 14) โดยที่การสังเคราะห์ด้วยแสงไม่ได้รับผลกระทบแต่อย่างใด (ตารางที่ 10 รูปที่ 13)

ที่ระยะเวลา 14 วัน ภาวะเค็มไม่มีผลที่ชัดเจนต่อการยับยั้ง A แต่มีผลยับยั้งการเปิดปากใบของทั้งสองตำแหน่งใบ จากการวัดในสภาพที่มีความเข้มแสงเฉลี่ย 340 μmol m^{-2} s^{-1} ความชื้นสัมพัทธ์ 60 เปอร์เซ็นต์ พบว่าค่า A ของใบล่างมีแนวโน้มลดลงเนื่องจากภาวะเค็ม โดยเฉพาะอย่างยิ่งในต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 ไมโครโมลาร์ มีค่า A น้อยที่สุดซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 44 เปอร์เซ็นต์ แต่ไม่แตกต่างทางสถิติ (ตารางที่ 8 รูปที่ 11) ส่วนที่ใบบริเวณยอดพบว่าภาวะเค็มไม่มีผลที่ชัดเจนในการยับยั้ง A เช่นเดียวกับวันที่ 10 (ตารางที่ 10 รูปที่ 13) สำหรับผลที่มีต่อค่า Gs พบว่าใบล่างของต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.058 mol m^{-2} s^{-1} น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 68 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 9 รูปที่ 12) ส่วนใบที่สามจากยอดมีค่า Gs เท่ากับ 0.100 mol m^{-2} s^{-1} ลดลงประมาณ 66 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 11 รูปที่ 14)

ศูนย์วิทยทรัพยากร
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 8 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, □mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	A, □mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	16.94 (± 1.30)	16.63 (± 1.24)	17.06 (± 1.74)	16.76 (± 1.43)	NS
day 2	15.31 (± 0.66)	13.33 (± 0.40)	12.08 (± 0.76)	11.22 (± 1.25)	*
day 6	11.09 (± 0.66)	8.68 (± 2.00)	7.51 (± 1.25)	10.55 (± 1.31)	NS
day 10	6.13 (± 1.32)	2.94 (± 0.76)	3.88 (± 0.79)	4.42 (± 0.51)	NS
day 14	6.91 (± 0.65)	4.47 (± 0.97)	3.89 (± 1.17)	5.11 (± 0.84)	NS

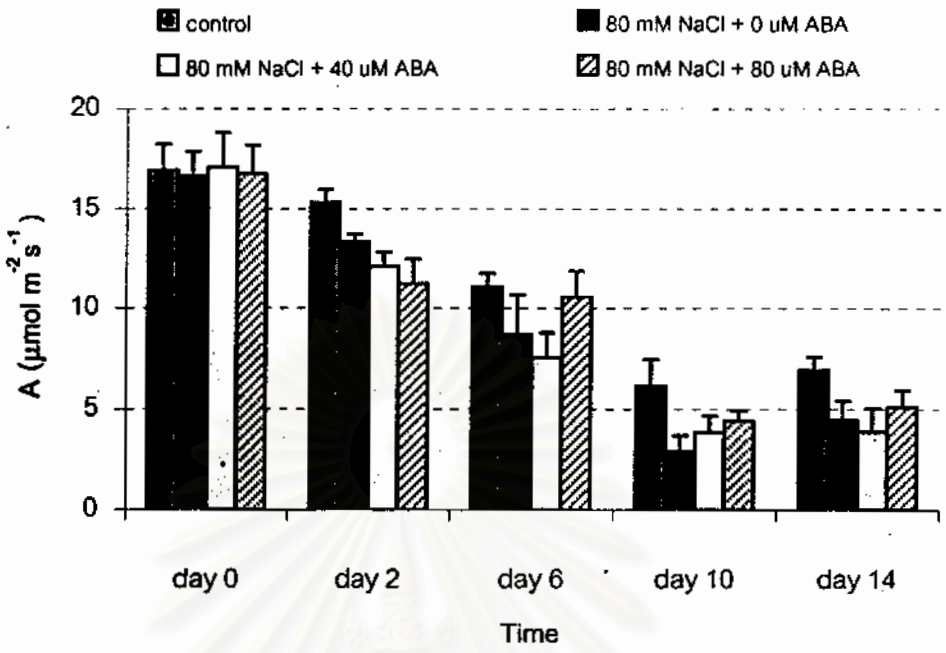
ตารางที่ 9 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.698 (± 0.232)	0.573 (± 0.221)	0.453 (± 0.103)	0.638 (±0.140)	NS
day 2	0.497 (± 0.104)	0.273 (± 0.038)	0.170 (± 0.025)	0.247 (± 0.076)	*
day 6	0.518 (± 0.191)	0.153 (± 0.049)	0.113 (± 0.018)	0.238 (± 0.073)	NS
day 10	0.223 (± 0.021)	0.070 (± 0.024)	0.108 (± 0.037)	0.103 (± 0.031)	*
day 14	0.185 (± 0.031)	0.058 (± 0.021)	0.060 (± 0.026)	0.093 (± 0.040)	*

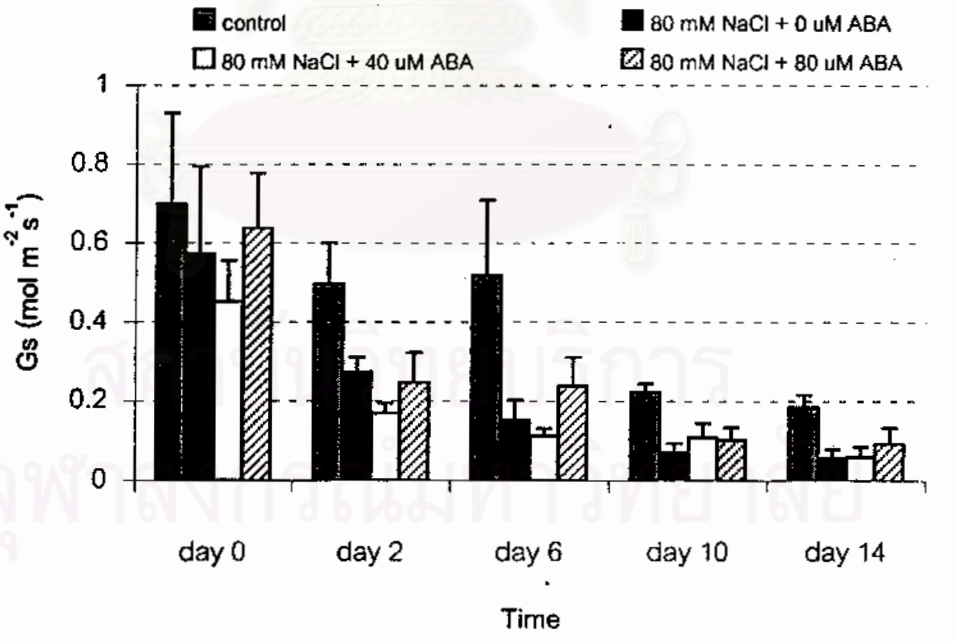
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 11 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, µmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]



รูปที่ 12 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]

a วัดผลที่ความเข้มแสงต่างกัน; day 0, 1900; day 2, 750; day 6, 1800; day 10, 220 และ day 14, 340 µmol $m^{-2}s^{-1}$

ตารางที่ 10 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, □mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	A, □mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 6	13.32 (± 0.73)	10.83 (± 1.24)	12.27 (± 0.38)	10.60 (± 1.07)	NS
day 10	6.27 (± 0.85)	4.68 (± 0.71)	5.34 (± 0.24)	5.95 (± 0.53)	NS
day 14	7.94 (± 0.96)	5.97 (± 0.77)	6.26 (± 0.95)	6.25 (± 1.00)	NS

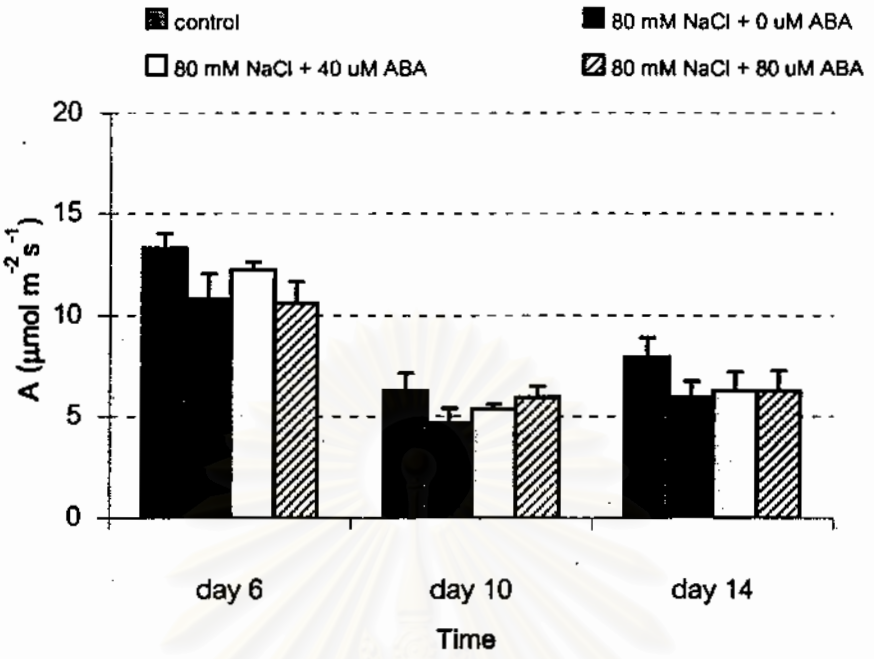
ตารางที่ 11 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 6	0.760 (± 0.228)	0.640 (± 0.458)	0.350 (± 0.126)	0.290 (± 0.065)	NS
day 10	0.280 (± 0.031)	0.085 (± 0.026)	0.130 (± 0.042)	0.123 (± 0.031)	*
day 14	0.290 (± 0.055)	0.100 (± 0.015)	0.093 (± 0.023)	0.163 (± 0.068)	*

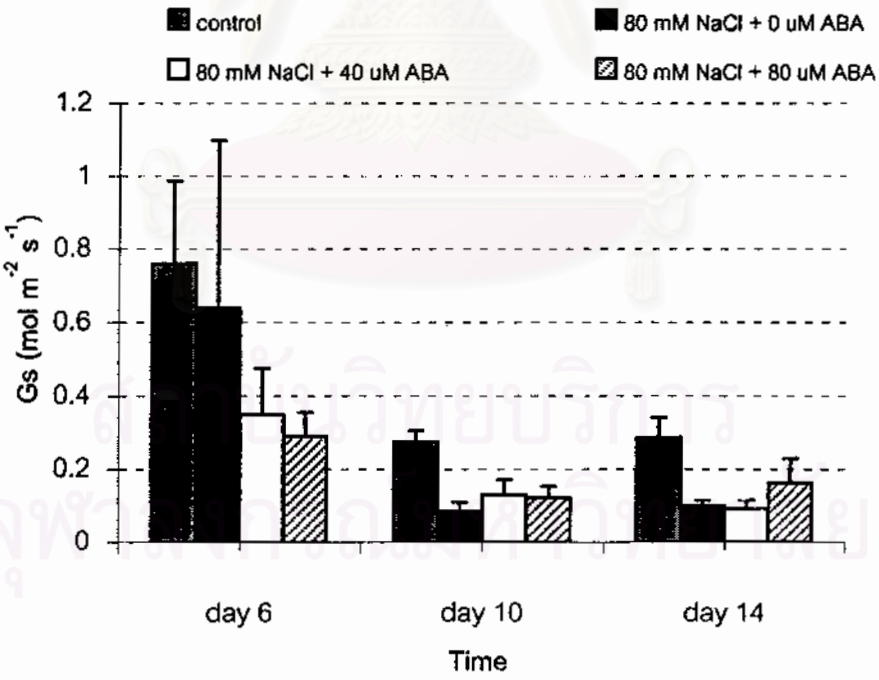
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 13 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, µmol $m^{-2} s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]



รูปที่ 14 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2} s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]

a วัดผลที่ความเข้มแสงต่างกัน; day 6, 1800; day 10, 220 และ day 14, 340 µmol $m^{-2} s^{-1}$

สำหรับถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 มีค่า A ลดลงในวันที่ 2 ของการทดลอง (ตารางที่ 12 รูปที่ 15) เนื่องจากวัดในสภาพที่มีความเข้มแสงต่ำประมาณ 328 μmol m^{-2} s^{-1} แต่ไม่ได้รับผลกระทบจากความเค็ม อย่างไรก็ตาม ภาวะเค็มมีผลทำให้ถั่วเหลืองมีการปิดปากใบมากขึ้น โดยมีค่า Gs เท่ากับ 7.43 mol m^{-2} s^{-1} ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ และเมื่อได้รับกรดแอบไซซิกพบว่าค่า Gs มีแนวโน้มลดลงมากขึ้น แต่ไม่แตกต่างจากที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (ตารางที่ 13 รูปที่ 16)

เมื่อระยะเวลาเพิ่มเป็น 6 วัน ที่ความเข้มแสงประมาณ 1940 μmol m^{-2} s^{-1} ความชื้นสัมพัทธ์ 60 เปอร์เซ็นต์ จากการศึกษาผลที่มีต่อตำแหน่งใบล่าง พบว่าอายุใบที่เพิ่มขึ้นมีผลทำให้ค่า A ลดลงเพียงเล็กน้อย และภาวะเค็มมีผลอย่างชัดเจนต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 8.77 μmol m^{-2} s^{-1} ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 13.88 μmol m^{-2} s^{-1} (ตารางที่ 12 รูปที่ 15) นอกจากนี้ ภาวะเค็มยังทำให้การเปิดปากใบของใบล่างลดลง 38 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.183 mol m^{-2} s^{-1} ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.293 mol m^{-2} s^{-1} และกรดแอบไซซิกที่ให้ทั้งสองความเข้มข้นทำให้ค่า Gs ลดลงใกล้เคียงกันคือลดลงประมาณ 64 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 13 รูปที่ 16) สำหรับใบที่สามจากยอดซึ่งเป็นใบที่เกิดใหม่ พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลที่ชัดเจนต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง (ตารางที่ 14 รูปที่ 17) และการเปิดปากใบ (ตารางที่ 15 รูปที่ 18) พบเพียงแนวโน้มการลดลงเนื่องจากภาวะเค็ม แต่ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม

ในวันที่ 10 ของการได้รับภาวะเค็ม ที่ความเข้มแสงประมาณ 284 μmol m^{-2} s^{-1} ความชื้นสัมพัทธ์ 57 เปอร์เซ็นต์ พบว่าความเข้มแสงที่ลดลงจากวันที่ 6 นี้ ทำให้ค่า A ของทั้งสองตำแหน่งใบทั้งของต้นที่ได้รับและไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่าลดลง และพบว่าในสภาพที่มีความเข้มแสงต่ำนี้ ผลของภาวะเค็มต่อการยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบล่างในพันธุ์ มข.35 เกิดไม่ชัดเจนดังเช่นที่พบในวันที่ 6 ของการได้รับภาวะเค็ม (ไม่แตกต่างทางสถิติ) แต่พบแนวโน้มการลดลงของค่า A โดยเฉพาะอย่างยิ่งในต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 80 ไมโครโมลาร์ซึ่งมีค่า A น้อยที่สุดคือ 2.45 μmol m^{-2} s^{-1} ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A เท่ากับ 6.77 μmol m^{-2} s^{-1} (ตารางที่ 12 รูปที่ 15) นอกจากนี้ภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกไม่มีผลต่อค่า A ของใบบริเวณยอดด้วยเช่นเดียวกับวันที่ 6 (ตารางที่ 14 รูปที่ 17)

ส่วนผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเปิดปากใบ พบว่าภาวะเค็มทำให้ค่า Gs ของใบที่สามจากยอดลดลงถึง 69 เปอร์เซ็นต์ และต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีค่า Gs ต่ำ

ที่สุดคือมีค่าเท่ากับ 0.083 mol m^{-2} s^{-1} น้อยกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกซึ่งมีค่า Gs เท่ากับ 0.160 mol m^{-2} s^{-1} ถึง 48 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 15 รูปที่ 18) จากการวัดค่า Gs ที่ใบล่างของต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มพบว่าอายุใบที่เพิ่มขึ้นมีผลทำให้ค่า Gs ลดลงเช่นเดียวกันกับพันธุ์ สจ.5 โดยมีค่า Gs เท่ากับ 0.377 mol m^{-2} s^{-1} ในขณะที่ใบบริเวณยอดมีค่า Gs เท่ากับ 0.513 mol m^{-2} s^{-1} และมีการปิดปากใบมากขึ้นเนื่องจากภาวะเค็มด้วย โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.157 μmol m^{-2} s^{-1} น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 58 เปอร์เซ็นต์ และการได้รับกรดแอบไซซิกมีแนวโน้มทำให้มีการปิดปากใบมากขึ้นเช่นเดียวกับที่พบในใบบริเวณยอดด้วย (ตารางที่ 13 รูปที่ 16)

เมื่อสิ้นสุดการทดลอง ถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 มีการหลุดร่วงของใบที่ตำแหน่งใบล่างของต้น เมื่อวัดค่า A ของใบที่สามจากยอดที่ระดับความเข้มแสงประมาณ 865 μmol m^{-2} s^{-1} ความชื้นสัมพัทธ์ 60 เปอร์เซ็นต์ พบว่ามีค่า A ไม่แตกต่างกันทางสถิติในแต่ละชุดทดลอง แต่มีแนวโน้มให้เห็นว่าค่า A ของใบบริเวณยอดลดลงเนื่องจากภาวะเค็ม (ตารางที่ 14 รูปที่ 17) สำหรับการเปิดปากใบพบว่า ใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 มีการปิดปากใบมากขึ้นเนื่องจากภาวะเค็ม เห็นได้จากต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs เท่ากับ 0.080 mol m^{-2} s^{-1} ลดลงประมาณ 66 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 15 รูปที่ 18)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 12 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, μmol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	A, μmol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 0	14.70 (± 0.33)	15.99 (± 2.38)	15.43 (± 2.37)	13.73 (± 1.65)	NS
day 2	9.59 (± 0.26)	7.43 (± 0.80)	7.67 (± 0.81)	7.59 (± 0.90)	NS
day 6	13.88 (± 0.73)	8.77 (± 1.73)	9.37 (± 0.76)	6.83 (± 1.37)	*
day 10	6.77 (± 0.05)	5.07 (± 0.75)	3.33 (± 1.26)	2.45 (± 1.44)	NS
day 14	-	-	-	-	-

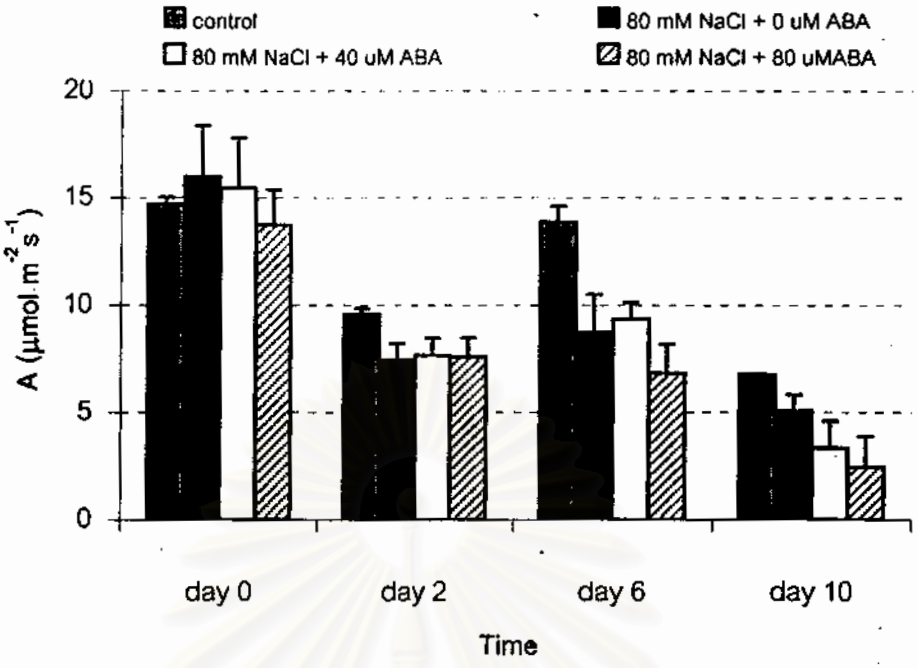
ตารางที่ 13 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 0	0.290 (± 0.010)	0.240 (± 0.020)	0.295 (± 0.015)	0.285 (± 0.025)	NS
day 2	0.428 (± 0.023)	0.205 (± 0.036)	0.178 (± 0.017)	0.145 (± 0.027)	*
day 6	0.293 (± 0.064)	0.183 (± 0.043)	0.105 (± 0.010)	0.108 (± 0.030)	*
day 10	0.377 (± 0.064)	0.157 (± 0.033)	0.100 (± 0.036)	0.070 (± 0.036)	*
day 14	-	-	-	-	*

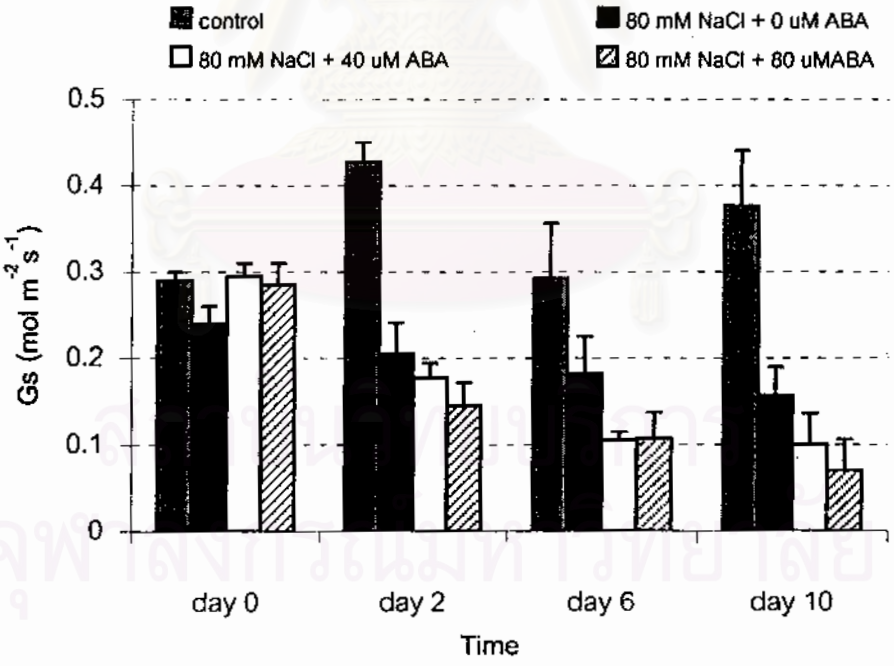
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 15 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, µmol $m^{-2}s^{-1}$) **ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลือง พันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน**[a]



รูปที่ 16 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) **ที่ตำแหน่งใบล่างของถั่วเหลือง พันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน**[a]

a วัดผลที่ความเข้มแสงต่างกัน;day0,1900; day2, 328; day 6, 1940 และday 10, 284µmol $m^{-2}s^{-1}$

ตารางที่ 14 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, □mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	A, □mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 6	14.29 (± 0.36)	9.59 (± 0.88)	12.12 (± 1.40)	9.19 (± 2.42)	NS
day 10	6.88 (± 0.63)	5.70 (± 0.29)	4.90 (± 0.58)	4.91 (± 0.61)	NS
day 14	11.22 (± 1.61)	8.10 (± 1.61)	6.47 (± 0.49)	6.65 (± 2.10)	NS

ตารางที่ 15 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

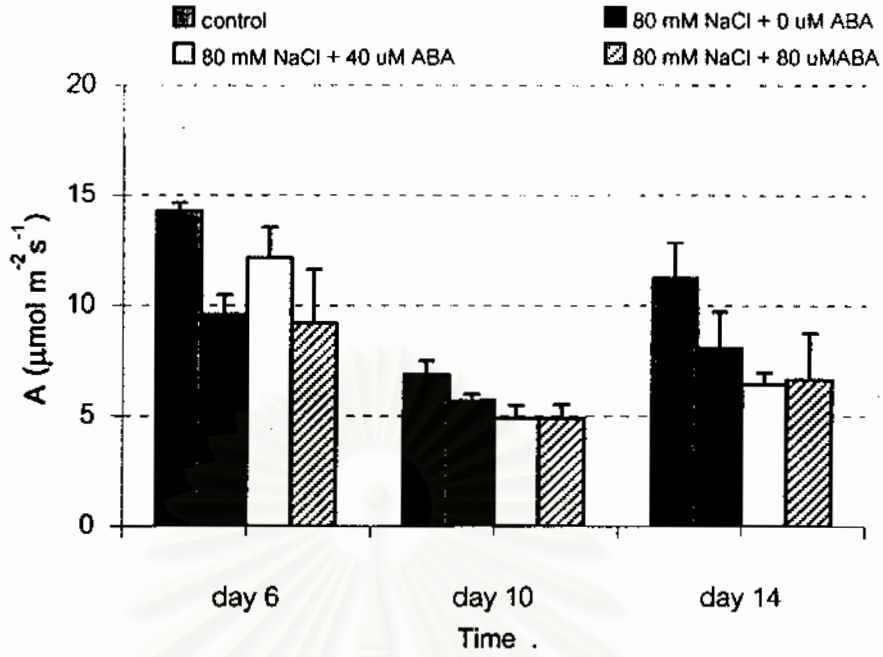
Time	Gs, mol $m^{-2}s^{-1}$ (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 6	0.308 (± 0.056)	0.250 (± 0.098)	0.200 (± 0.047)	0.140 (± 0.054)	NS
day 10	0.513 (± 0.093)	0.160 (± 0.053)	0.153 (± 0.038)	0.083 (± 0.017)	*
day 14	0.233 (± 0.059)	0.080 (± 0.023)	0.067 (± 0.019)	0.070 (± 0.035)	*

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

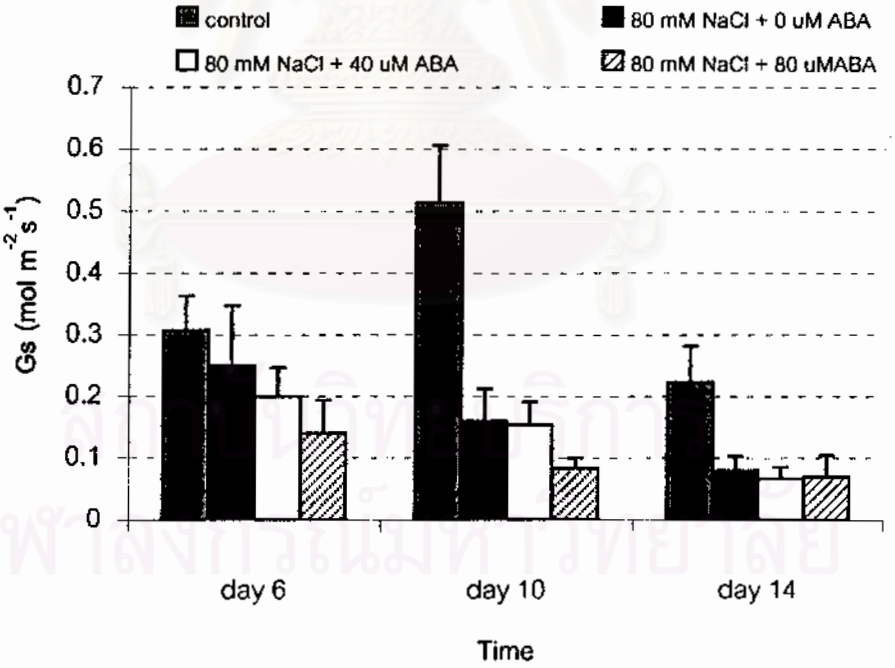
NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 17 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A, µmol $m^{-2} s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]



รูปที่ 18 Stomatal conductance (Gs, mol $m^{-2} s^{-1}$) ที่ตำแหน่งใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน[a]

a วัดผลที่ความเข้มแสงต่างกัน; day 6, 1940; day 10, 284 และ day 14, 865 µmol $m^{-2} s^{-1}$

2.3 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบ

เมื่อนำข้อมูลค่า A และ Gs ตลอดระยะเวลา 14 วันของการได้รับภาวะเค็มร่วมกับกรดแอบไซซิกมาวิเคราะห์สหสัมพันธ์ระหว่างสองพารามิเตอร์ พบว่าได้ผลดังตารางที่ 16

ตารางที่ 16 สัมประสิทธ์สหสัมพันธ์ (r) ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) กับค่าการนำที่ปากใบ (Gs) ในแต่ละชุดทดลองและพันธุ์

	r (correlation coefficient)			
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA
SJ.5	0.465**	0.511**	0.629**	0.800**
KKU.35	-0.508**	0.468*	0.476*	0.840**

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

** แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 99 เปอร์เซ็นต์

จากตาราง จะเห็นได้ว่ามีความสัมพันธ์ระหว่างค่า A และ Gs ในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ โดยในต้นที่ไม่ได้รับเกลือของพันธุ์ สจ.5 ค่า A และ Gs มีความสัมพันธ์กันในด้านบวก การเพิ่มขึ้นของ Gs เกิดควบคู่กับการเพิ่มขึ้นของค่า A ในขณะที่พันธุ์ มข.35 พบว่ามีความสัมพันธ์ต่อกันในด้านลบ กล่าวคือแม้ว่าจะมีการเปิดปากใบมากขึ้นในพันธุ์ มข.35 แต่ค่า A ไม่เพิ่มขึ้น เมื่อได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์พบว่าถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีความสัมพันธ์ระหว่างค่า A และ Gs ในด้านบวก และการได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นมีผลเพิ่มความสัมพันธ์ดังกล่าวให้เกิดมากขึ้น เห็นได้จากค่า r เพิ่มขึ้นจาก 0.511 ในพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็ม เป็น 0.629 และ 0.800 ในต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 และ 80 มิลลิโมลาร์ ตามลำดับ ($P \leq 0.01$) เช่นเดียวกับที่พบในพันธุ์ มข.35 แสดงให้เห็นว่า การเพิ่มขึ้นหรือลดลงของค่า Gs เกิดในทิศทางเดียวกันกับการเปลี่ยนแปลงค่า A

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

3. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือ และความถี่ปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35

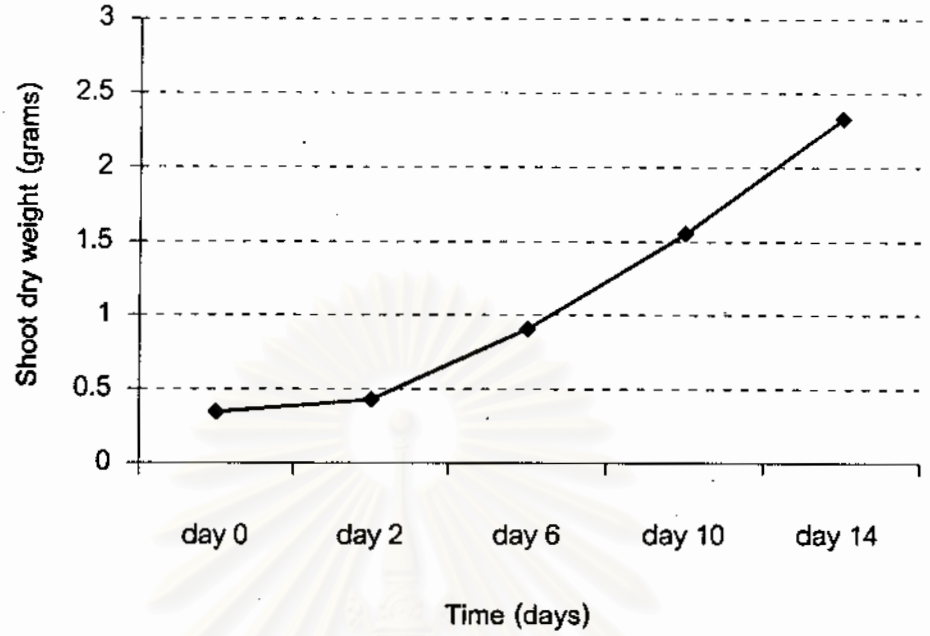
3.1 การเจริญเติบโต

3.1.1 น้ำหนักแห้งต้น

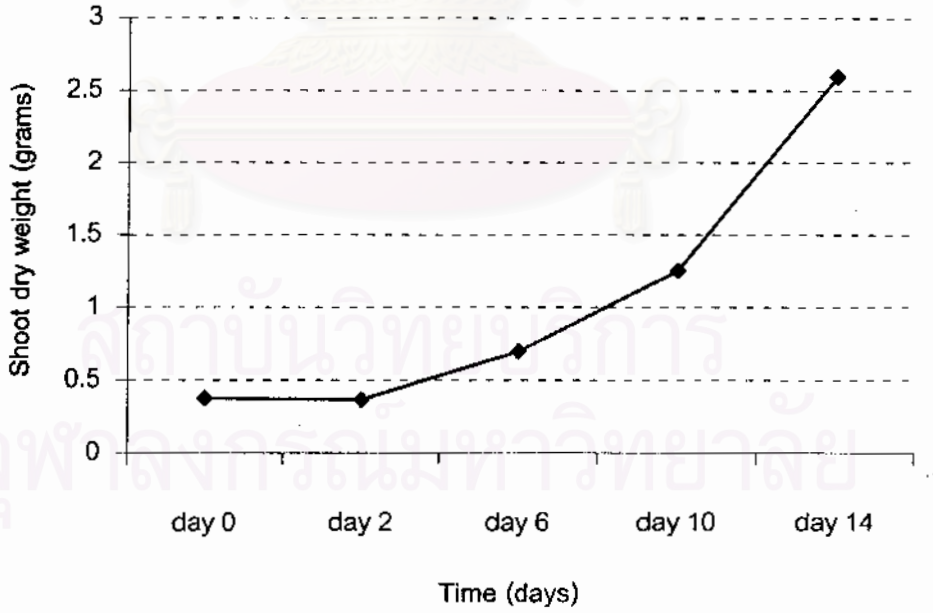
ตลอดระยะเวลา 14 วัน ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ปลูกในสภาพปกติมีการเจริญเติบโตเพิ่มขึ้นอย่างสม่ำเสมอ โดยจะพบการเริ่มเข้าสู่ระยะ log phase ในวันที่ 6 ดังรูปที่ 19 ส่วนต้นที่ได้รับภาวะเค็มพบว่ามีการเพิ่มขึ้นของน้ำหนักแห้งต้นเกิดในอัตราที่ลดลงตั้งแต่วันที่ 6 และได้รับความเสียหายเพิ่มขึ้นตามระยะเวลาที่นานขึ้น ในวันที่ 10 พบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญโดยมีน้ำหนัก 1.140 กรัมในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนัก 1.556 กรัม และพบว่าการได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นมีผลต่อน้ำหนักแห้งต้นไม่ต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก ที่ระยะเวลา 14 วันพบว่าการเจริญเติบโตถูกยับยั้งมากขึ้นโดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งต้น 1.517 กรัมน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 35 เปอร์เซ็นต์ และไม่มีความแตกต่างทางสถิติระหว่างต้นที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิกเช่นเดียวกับวันที่ 10 (ตารางที่ 17 รูปที่ 21)

สำหรับพันธุ์ มข.35 พบว่ามีการเจริญเติบโตช้ากว่าพันธุ์ สจ.5ในระยะแรกโดยพบว่าเริ่มเข้าสู่ระยะ log phase ในวันที่ 10 ดังรูปที่ 20 และมีการเพิ่มขึ้นของน้ำหนักต้นอย่างรวดเร็วในวันที่ 14 โดยมีน้ำหนักแห้งต้นถึง 2.597 กรัม ภาวะเค็มเริ่มมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของต้นตั้งแต่วันที่ 10 และทำให้มีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญในวันที่ 14 ซึ่งพบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งต้น 1.302 กรัม น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 50 เปอร์เซ็นต์ และการได้รับกรดแอบไซซิกมีแนวโน้มยับยั้งการเจริญเติบโตมากขึ้น โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ มีน้ำหนักแห้งต้นน้อยที่สุดคือ 0.960 กรัมซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 63 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 18 รูปที่ 22)

เมื่อทำการทดลองต่อไป โดยย้ายปลูกในสารละลายธาตุอาหารที่ไม่มีภาวะเค็ม และสังเกตการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองเป็นเวลา18 วัน พบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 สามารถกลับมามีการเจริญเติบโตได้ดีอีกครั้ง โดยมีน้ำหนักแห้งต้นเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วและไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 17 รูปที่ 23) ในขณะที่พันธุ์ มข.35 ยังคงมีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 18 รูปที่ 24)



รูปที่ 19 การเจริญเติบโตของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตลอดระยะเวลา 14 วัน



รูปที่ 20 การเจริญเติบโตของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตลอดระยะเวลา 14 วัน

ตารางที่ 17 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Shoot dry weight, grams (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.345 (± 0.022)	0.347 (± 0.015)	0.333 (± 0.012)	0.323 (± 0.028)	NS
day 2	0.429 (± 0.031)	0.503 (± 0.033)	0.493 (± 0.014)	0.457 (± 0.030)	NS
day 6	0.905 (± 0.066)	0.660 (± 0.052)	0.767 (± 0.068)	0.760 (± 0.055)	NS
day 10	1.556 (± 0.061)	1.140 (± 0.085)	1.126 (± 0.062)	1.158 (± 0.072)	*
day 14	2.327 (± 0.368)	1.517 (± 0.072)	1.515 (± 0.138)	1.510 (± 0.056)	*
day 32 (relief 18 days)	12.157 (± 3.446)	7.600 (± 1.444)	7.005 (± 1.042)	8.509 (± 1.157)	NS

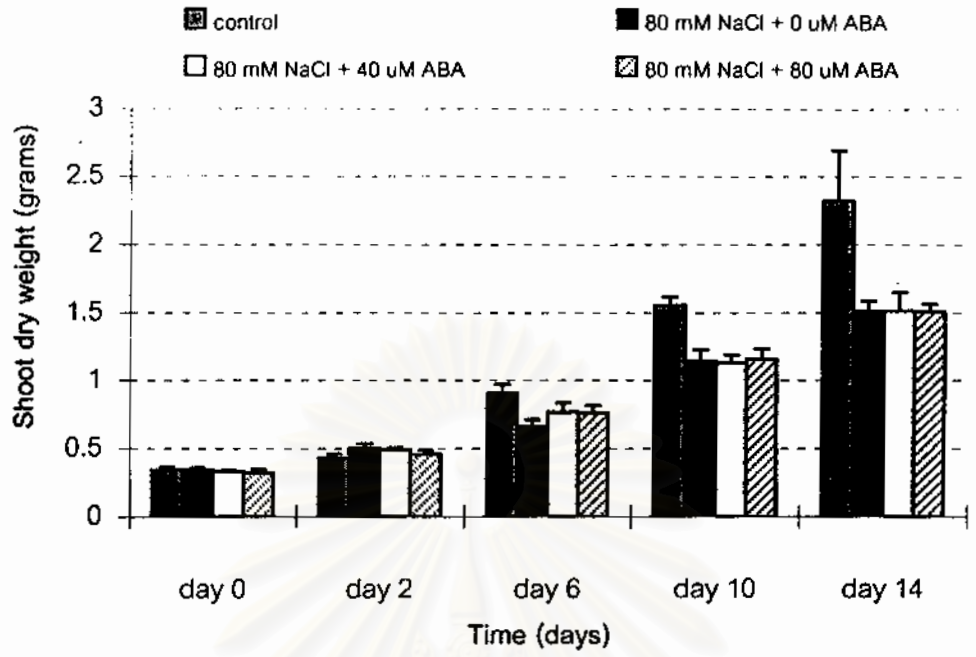
ตารางที่ 18 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Shoot dry weight, grams (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.377 (± 0.016)	0.416 (± 0.027)	0.360 (± 0.020)	0.371 (± 0.056)	NS
day 2	0.366 (± 0.072)	0.334 (± 0.028)	0.406 (± 0.052)	0.378 (± 0.013)	NS
day 6	0.698 (± 0.088)	0.677 (± 0.043)	0.611 (± 0.109)	0.704 (± 0.046)	NS
day 10	1.252 (± 0.093)	0.734 (± 0.097)	0.895 (± 0.046)	0.774 (± 0.275)	NS
day 14	2.597 (± 0.179)	1.302 (± 0.181)	1.077 (± 0.132)	0.960 (± 0.106)	*
day 32 (relief 18 days)	12.309 (± 0.825)	3.961 (± 1.333)	3.565 (± 1.078)	2.330 (± 0.357)	*

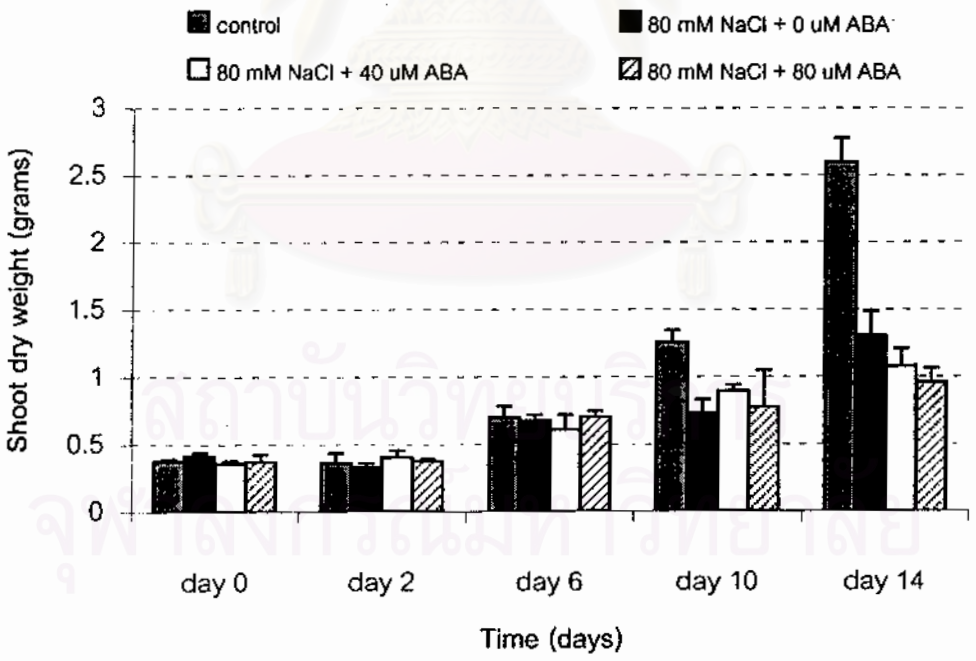
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

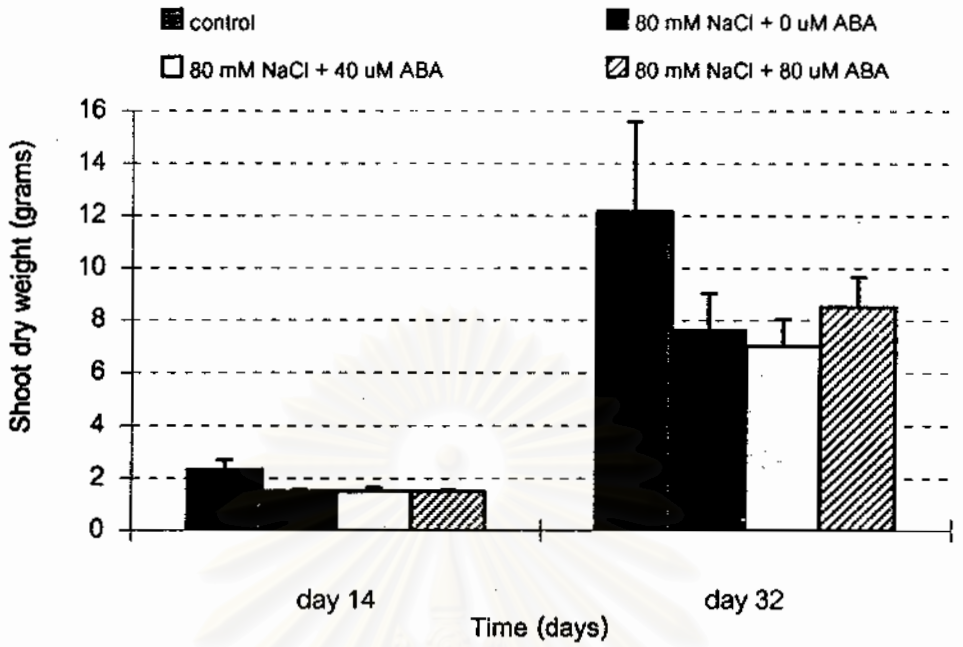
* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



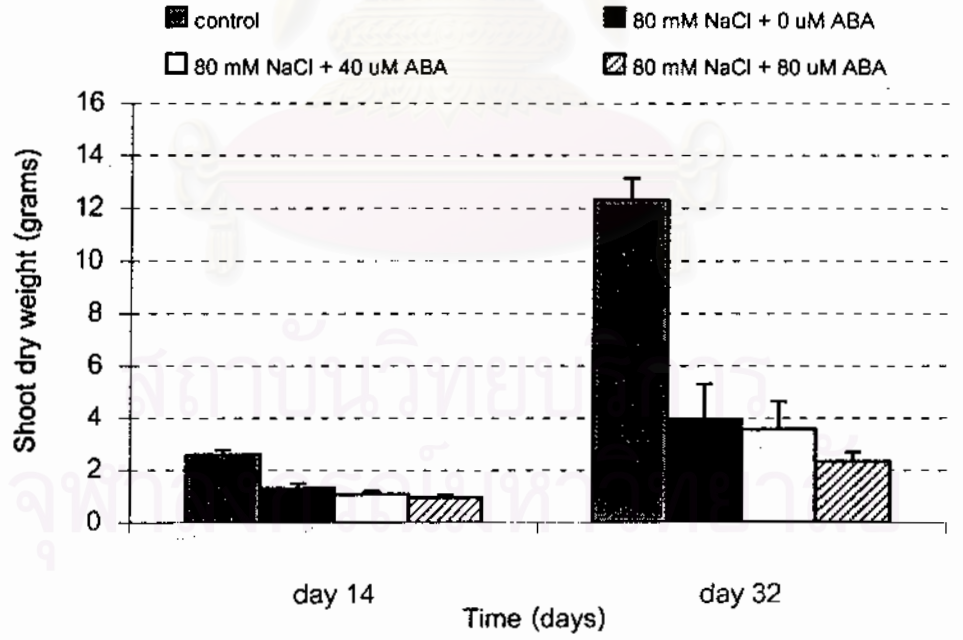
รูปที่ 21 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 22 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 23 น้ำหนักแห้งต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)



รูปที่ 24 น้ำหนักแห้งต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)

3.1.2 น้ำหนักแห้งราก

ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 มีการเจริญเติบโตทางรากน้อยกว่าพันธุ์ มข.35 โดยพบว่าในวันที่ 14 พันธุ์ สจ.5 มีน้ำหนักแห้งราก 0.210 กรัมในขณะที่พันธุ์ มข.35 หนัก 0.275 กรัม ตลอดระยะเวลา 14 วัน พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของรากของพันธุ์ สจ.5 อย่างมีนัยสำคัญ อย่างไรก็ตาม พบว่าน้ำหนักแห้งรากของต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีแนวโน้มลดลงในวันที่ 14 (ตารางที่ 19 รูปที่ 25) สำหรับพันธุ์ มข.35 พบว่าได้รับผลของภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตของรากมากกว่าพันธุ์ สจ.5 โดยในวันที่ 14 ต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งราก 0.176 กรัม น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 35 เปอร์เซ็นต์ นอกจากนี้ยังพบว่ากรดแอบไซซิกที่ให้มีแนวโน้มยับยั้งการเจริญเติบโตของราก โดยกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ มีผลทำให้น้ำหนักแห้งรากลดลงถึง 56 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 20 รูปที่ 26)

เมื่อทำการย้ายปลูกถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ในสภาพที่ไม่มีภาวะเค็ม พบว่าระบบรากของพันธุ์ มข.35 ทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิกไม่สามารถกลับมามีการเจริญเติบโตได้ โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งราก 0.474 กรัมน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 56 เปอร์เซ็นต์ และต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ มีน้ำหนักแห้งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 67 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 20 รูปที่ 28) ในขณะที่ต้นที่ได้รับภาวะเค็มของพันธุ์ สจ.5 มีการเจริญเติบโตของรากดีขึ้น โดยมีน้ำหนักแห้งราก 0.853 กรัมใกล้เคียงกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มซึ่งมีน้ำหนักแห้งราก 0.846 กรัม (ตารางที่ 19 รูปที่ 27)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 19 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Root dry weight, grams (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.048 (± 0.002)	0.051 (± 0.005)	0.045 (± 0.002)	0.042 (± 0.007)	NS
day 2	0.061 (± 0.005)	0.065 (± 0.004)	0.059 (± 0.008)	0.062 (± 0.007)	NS
day 6	0.097 (± 0.005)	0.088 (± 0.007)	0.103 (± 0.013)	0.100 (± 0.007)	NS
day 10	0.145 (± 0.019)	0.130 (± 0.014)	0.107 (± 0.009)	0.127 (± 0.009)	NS
day 14	0.210 (± 0.031)	0.163 (± 0.012)	0.159 (± 0.009)	0.161 (± 0.017)	NS
day 32 (relief 18 days)	0.846 (± 0.395)	0.853 (± 0.049)	0.693 (± 0.090)	0.739 (± 0.078)	NS

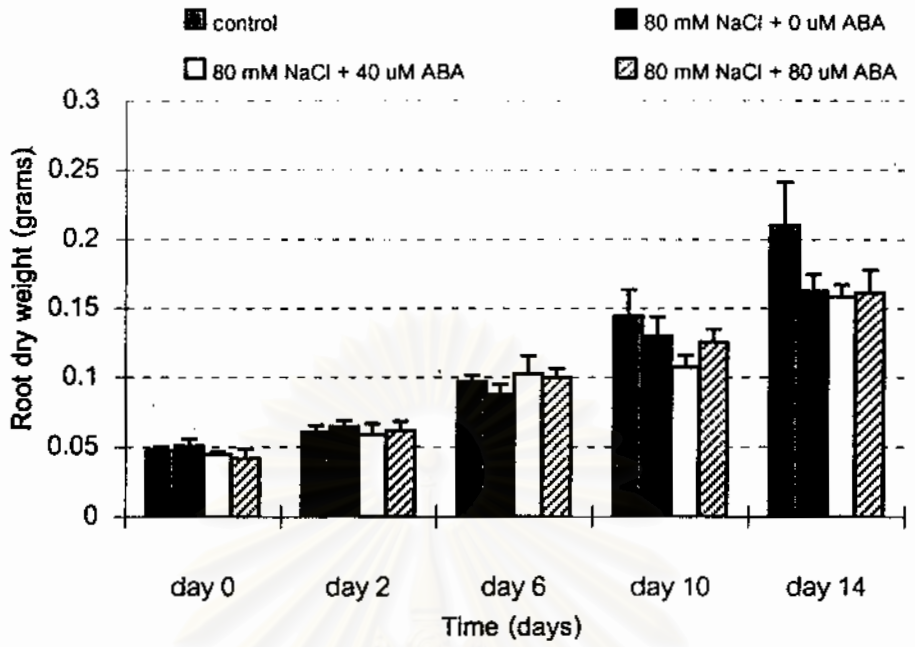
ตารางที่ 20 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Root dry weight, grams (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.044 (± 0.003)	0.047 (± 0.005)	0.040 (± 0.003)	0.044 (± 0.000)	NS
day 2	0.051 (± 0.009)	0.055 (± 0.007)	0.061 (± 0.008)	0.053 (± 0.003)	NS
day 6	0.084 (± 0.006)	0.104 (± 0.005)	0.075 (± 0.005)	0.094 (± 0.001)	*
day 10	0.117(± 0.008)	0.096 (± 0.015)	0.114 (± 0.008)	0.111 (± 0.015)	NS
day 14	0.272 (± 0.025)	0.176 (± 0.024)	0.153 (± 0.025)	0.117 (± 0.011)	*
day 32 (relief 18 days)	1.082 (± 0.092)	0.474 (± 0.107)	0.473 (± 0.092)	0.359 (± 0.086)	*

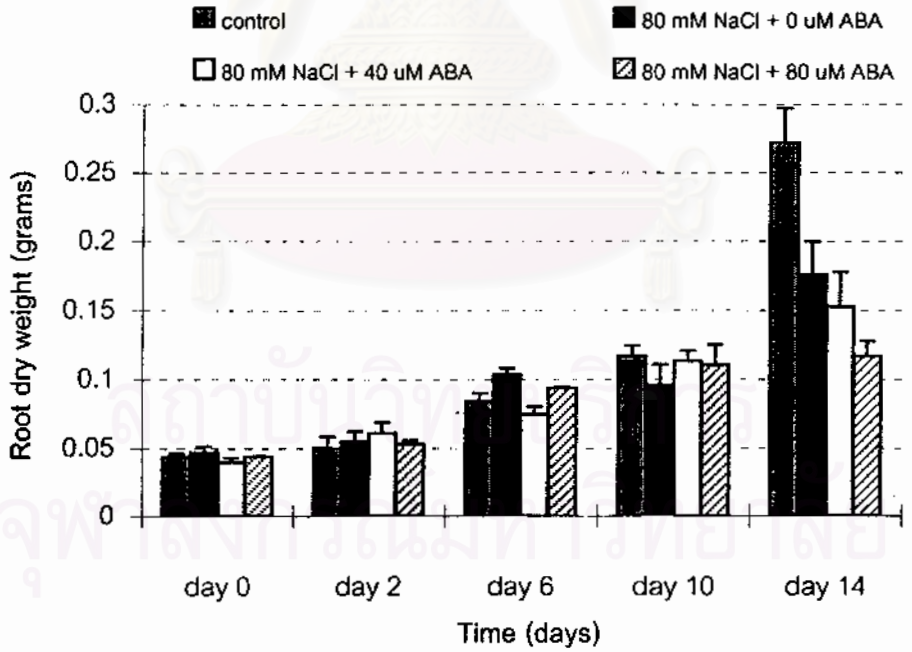
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

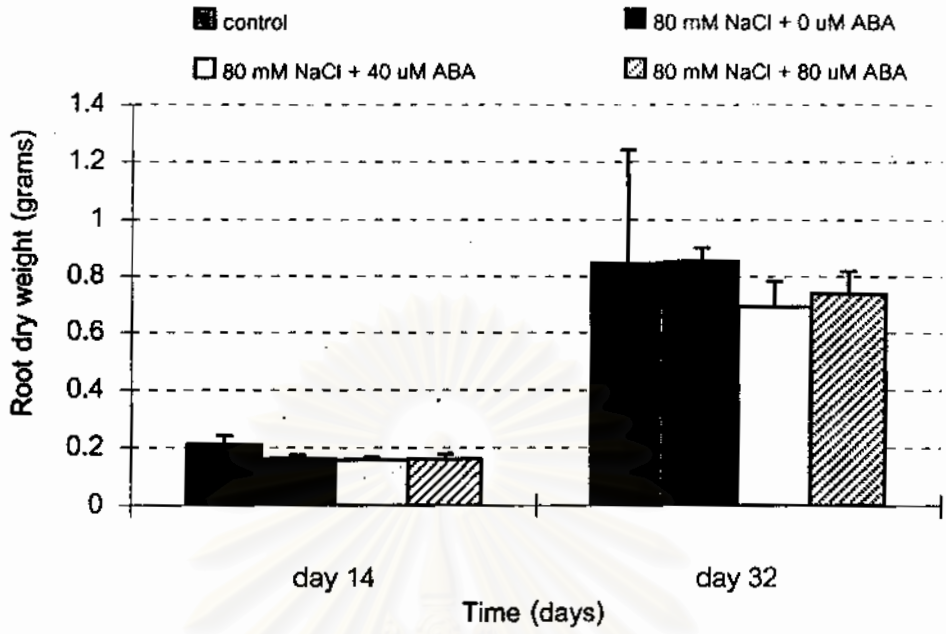
* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



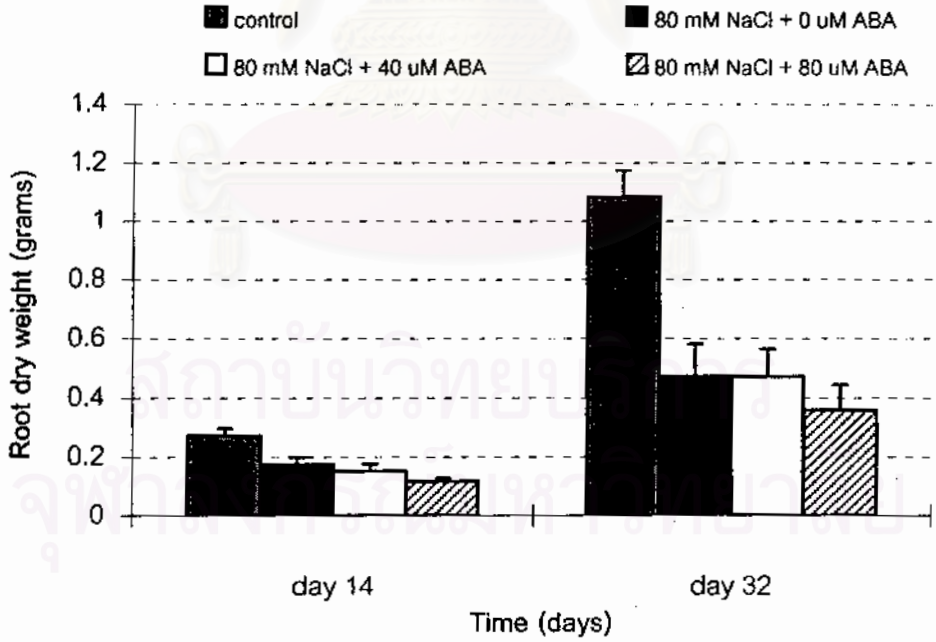
รูปที่ 25 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) **ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน**



รูปที่ 26 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 27 น้ำหนักแห้งรากของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)



รูปที่ 28 น้ำหนักแห้งรากของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)

3.1.3 อัตราส่วนรากต่อต้น

จากการคำนวณอัตราส่วนรากต่อต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 พบว่าไม่มีการเปลี่ยนแปลงอย่างมีนัยสำคัญตลอดระยะเวลาการทดลอง โดยที่ระยะเวลา 14 วัน ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.091 ในขณะที่ต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.108 และต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 และ 80 ไมโครโมลาร์มีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.106 และ 0.107 ตามลำดับ อย่างไรก็ตาม พบว่าเมื่อระยะเวลาเพิ่มขึ้นอัตราส่วนรากต่อต้นในทุกชุดทดลองมีแนวโน้มลดลง (ตารางที่ 21 รูปที่ 29) ในขณะที่พันธุ์ มข.35 อัตราส่วนรากต่อต้นมีแนวโน้มลดลงเมื่อระยะเวลานานขึ้นเฉพาะในต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม แต่ในต้นที่ได้รับภาวะเค็มทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรด แอบไซซิกมีอัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้น โดยที่ระยะเวลา 14 วัน ต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีอัตราส่วนรากต่อต้น 0.137 มากกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 30 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 22 รูปที่ 30) และเมื่อย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือ พบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มพันธุ์ มข.35 ทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีอัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นใกล้เคียงกันคือประมาณ 60 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 22 รูปที่ 32) ส่วนพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับการย้ายปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือพบว่ามีอัตราส่วนรากต่อต้นไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 21 รูปที่ 31)

3.1.4 พื้นที่ใบ

การเพิ่มพื้นที่ใบของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ เกิดในลักษณะเช่นเดียวกับการเพิ่มของน้ำหนักแห้งต้น โดยพบว่าระยะแรกต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มของพันธุ์ สจ.5 มีพื้นที่ใบเพิ่มขึ้นมากกว่าพันธุ์ มข.35 แต่ที่ระยะเวลา 14 วันพันธุ์ มข.35 มีการเพิ่มพื้นที่ใบอย่างรวดเร็วโดยมีพื้นที่ใบ 895.9 ตารางเซนติเมตร ในขณะที่พันธุ์ สจ.5 มีพื้นที่ใบ 714.7 ตารางเซนติเมตร และผลของภาวะเค็มทำให้การเพิ่มพื้นที่ใบของพันธุ์ สจ.5 เกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญตั้งแต่วันที่ 6 และลดลงมากขึ้นเมื่อระยะเวลาการได้รับเกลือเพิ่มขึ้น โดยในวันที่ 14 ต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบ 435.7 ตารางเซนติเมตร ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 39 เปอร์เซ็นต์ และต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้นต่างๆมีการเพิ่มพื้นที่ใบไม่ต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียว (ตารางที่ 23 รูปที่ 33)

สำหรับพันธุ์ มข.35 พบว่ามีการเพิ่มพื้นที่ใบเกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญตั้งแต่วันที่ 10 และเมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีพื้นที่ใบ 377.7 ตารางเซนติเมตร น้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 58 เปอร์เซ็นต์ และต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 40 และ 80 ไมโครโมลาร์มีพื้นที่ใบ 318.3 และ 267.5 ตารางเซนติเมตร ซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 64 และ 70 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (ตารางที่ 24 รูปที่ 34)

ตารางที่ 21 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root: shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Root: shoot ratio (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.141 (± 0.009)	0.148 (± 0.014)	0.135 (± 0.001)	0.130 (± 0.014)	NS
day 2	0.142 (± 0.007)	0.129 (± 0.001)	0.119 (± 0.013)	0.136 (± 0.006)	NS
day 6	0.110 (± 0.010)	0.135 (± 0.012)	0.133 (± 0.006)	0.131 (± 0.006)	NS
day 10	0.093 (± 0.010)	0.115 (± 0.010)	0.095 (± 0.005)	0.109 (± 0.008)	NS
day 14	0.091 (± 0.010)	0.108 (± 0.008)	0.106 (± 0.007)	0.107 (± 0.011)	NS
day 32 (relief 18 days)	0.101 (± 0.015)	0.120 (± 0.014)	0.101 (± 0.012)	0.089 (± 0.009)	NS

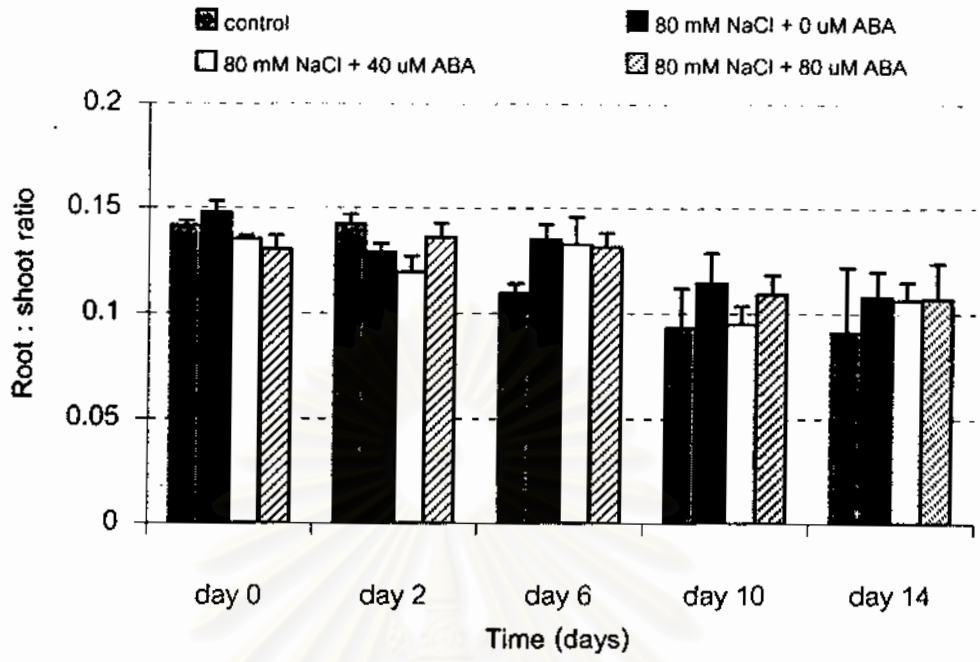
ตารางที่ 22 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root: shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Root: shoot ratio (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	0.117 (± 0.002)	0.113 (± 0.004)	0.110 (± 0.003)	0.120 (± 0.005)	NS
day 2	0.136 (± 0.008)	0.163 (± 0.014)	0.153 (± 0.013)	0.140 (± 0.006)	NS
day 6	0.122 (± 0.006)	0.154 (± 0.004)	0.128 (± 0.014)	0.134 (± 0.008)	NS
day 10	0.095 (± 0.008)	0.131 (± 0.009)	0.127 (± 0.006)	0.117 (± 0.005)	*
day 14	0.105 (± 0.004)	0.137 (± 0.012)	0.140 (± 0.009)	0.124 (± 0.010)	NS
day 32 (relief 18 days)	0.088 (± 0.004)	0.140 (± 0.022)	0.143 (± 0.013)	0.148 (± 0.015)	*

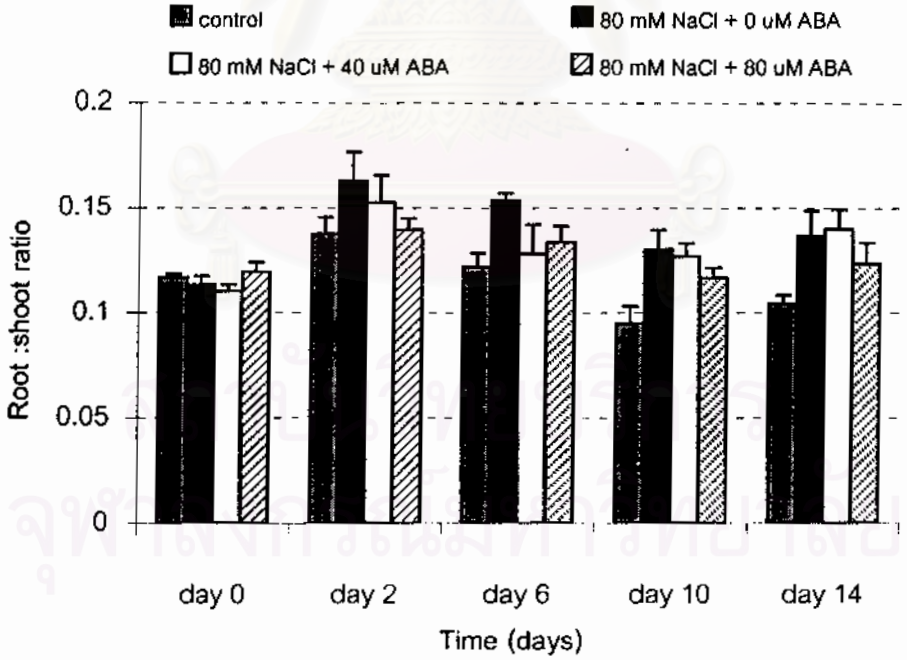
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

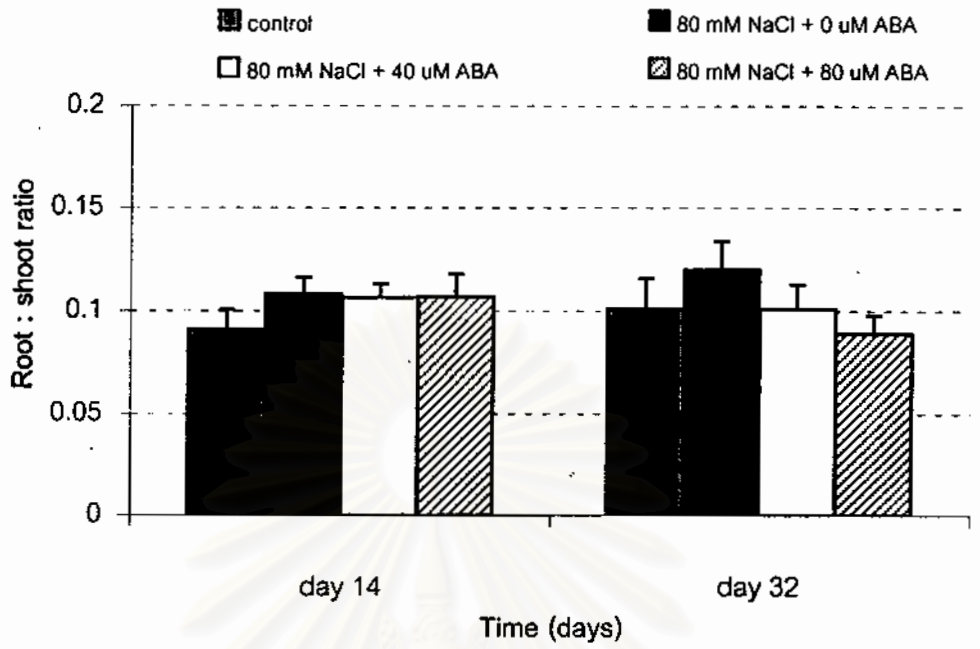
* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



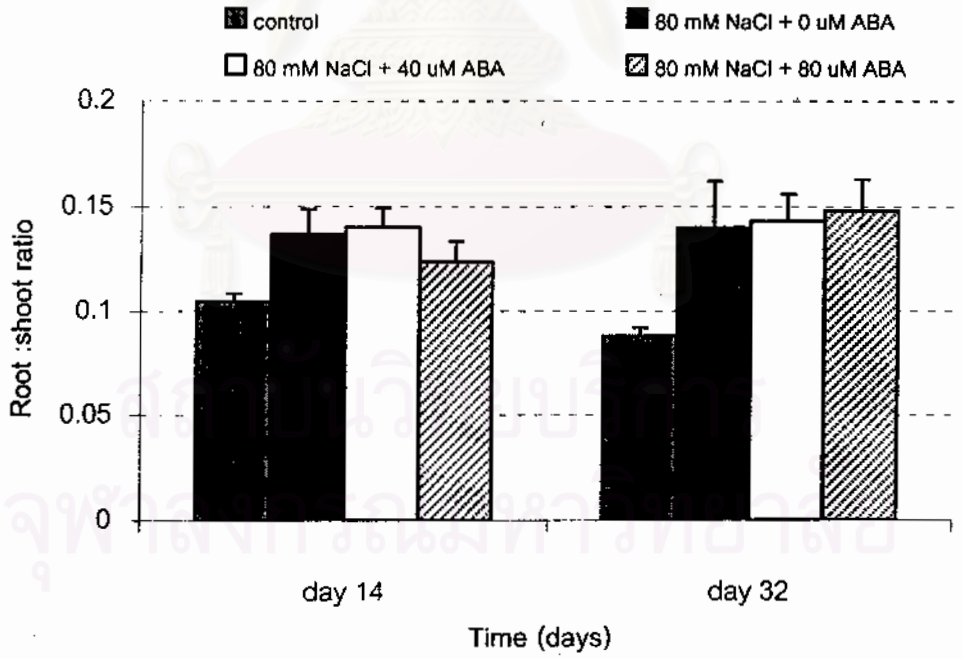
รูปที่ 29 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 30 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root : shoot ratio) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 31 อัตราส่วนรากต่อต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)



รูปที่ 32 อัตราส่วนรากต่อต้นของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ในวันที่ 14 (วันสุดท้ายที่ได้รับภาวะเค็ม) และวันที่ 32 (หลังจากย้ายปลูกในสภาพไม่มีเกลือเป็นเวลา 18 วัน)

ตารางที่ 23 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Leaf area, cm^2 (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	125.8 (± 8.3)	130.8 (± 4.4)	130.8 (± 5.9)	124.4 (± 11.3)	NS
day 2	164.6 (± 12.7)	182.7 (± 12.2)	182.2 (± 8.1)	165.5 (± 9.8)	NS
day 6	322.7 (± 24.0)	212.0 (± 13.5)	255.9 (± 37.3)	245.8 (± 19.3)	*
day 10	503.2 (± 17.8)	315.0 (± 24.5)	348.6 (± 14.6)	343.4 (± 19.7)	*
day 14	714.7 (± 102.9)	435.7 (± 26.8)	441.7 (± 36.7)	437.8 (± 26.6)	*

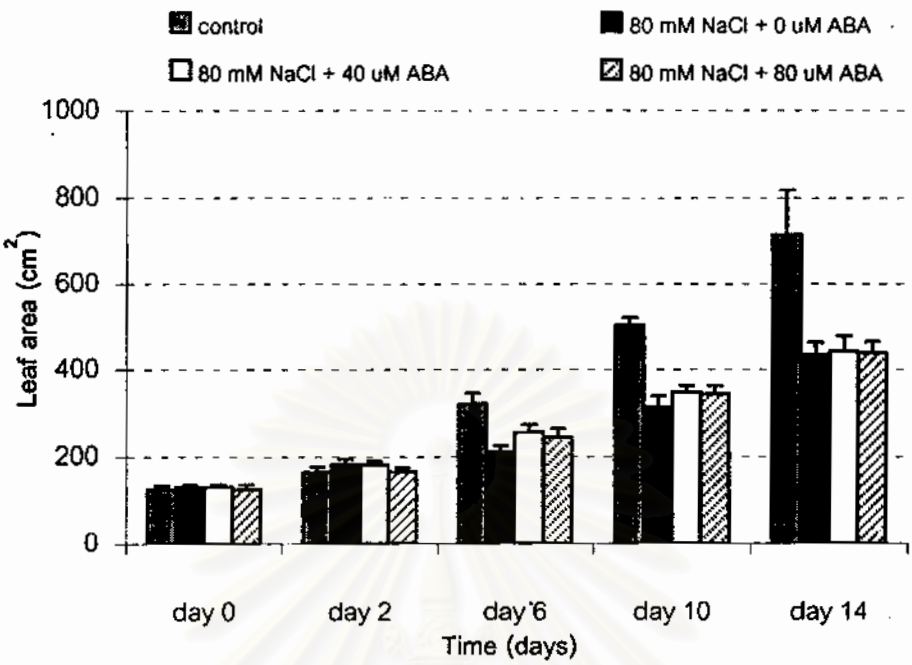
ตารางที่ 24 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Leaf area, cm^2 (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 □M ABA	80 mM NaCl + 40 □M ABA	80 mM NaCl + 80 □M ABA	
day 0	141.6 (± 10.5)	148.5 (± 9.7)	136.4 (± 5.3)	140.5 (± 0.7)	NS
day 2	145.5 (± 29.5)	122.7 (± 18.2)	157.1 (± 14.5)	139.5 (± 5.6)	NS
day 6	272.1 (± 19.2)	229.7 (± 12.7)	201.6 (± 32.7)	244.3 (± 14.6)	NS
day 10	427.6 (± 22.8)	232.7 (± 27.6)	258.0 (± 32.5)	286.0 (± 35.1)	*
day 14	895.9 (± 42.5)	377.7 (± 48.9)	318.3 (± 37.4)	267.5 (± 27.2)	*

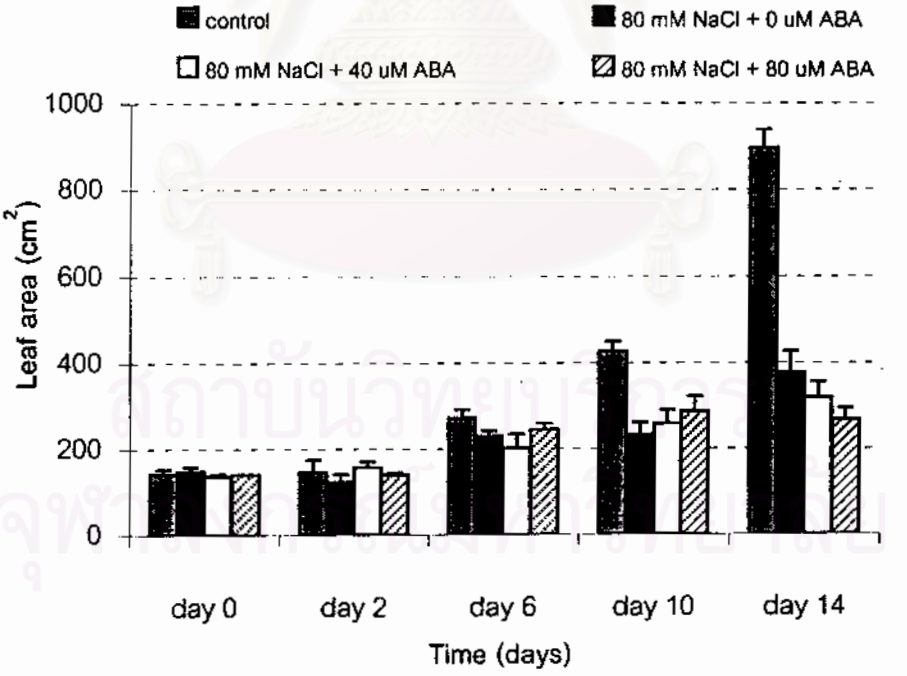
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 33 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 34 พื้นที่ใบ (Leaf area, cm^2) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

3.2 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์

ระหว่างการได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก ถั่วเหลืองมีอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR) แสดงดังตารางที่ 25

ตารางที่ 25 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของถั่วเหลืองเมื่อได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

cultivar		RGR, g g^{-1} day^{-1}			
		control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA
SJ.5	$RGR_{(2-6)}$	0.186	0.068	0.111	0.127
	$RGR_{(6-10)}$	0.136	0.137	0.096	0.105
	$RGR_{(10-14)}$	0.101	0.071	0.074	0.066
KKU.35	$RGR_{(2-6)}$	0.162	0.177	0.103	0.156
	$RGR_{(6-10)}$	0.146	0.020	0.096	0.079
	$RGR_{(10-14)}$	0.182	0.143	0.046	-0.001*

*ค่าเป็นลบเนื่องจากมีการหลุดร่วงของใบ

จากตาราง จะเห็นว่าพันธุ์ สจ.5 ที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า RGR ลดลงเมื่ออายุมากขึ้นในขณะที่พันธุ์ มข.35 มีระดับของ RGR ไม่เปลี่ยนแปลงตลอดระยะการทดลอง ในช่วง 6 วันแรกภาวะเค็มมีผลลดค่า $RGR_{(2-6)}$ ของพันธุ์ สจ.5 อย่างเห็นได้ชัด และการได้รับกรดแอบไซซิกมีแนวโน้มในการรักษา $RGR_{(2-6)}$ ของถั่วเหลืองพันธุ์นี้ ส่วนพันธุ์ มข.35 พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลยับยั้ง $RGR_{(2-6)}$ ในช่วง 6 วันแรก เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มเพิ่มเป็น 10 วันพบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มของพันธุ์ สจ.5 มีค่า $RGR_{(6-10)}$ ดีขึ้นใกล้เคียงกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม และเมื่อระยะเวลาเพิ่มเป็น 14 วัน พบว่าผลของภาวะเค็มมีมากขึ้นโดยค่า $RGR_{(10-14)}$ ของต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีแนวโน้มลดลงอย่างชัดเจนเช่นเดียวกับต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้น สำหรับพันธุ์ มข.35 พบว่ามีการลดลงของค่า RGR มากขึ้นเมื่อได้รับภาวะเค็มนานขึ้น ค่า RGR ในช่วง 6 ถึง 10 วันของต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกลดลงมากกว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกคือมีค่า $RGR_{(6-10)}$ เท่ากับ 0.020 ในขณะที่ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 40 และ 80 ไมโครโมลาร์ มีค่า $RGR_{(6-10)}$ 0.096 และ 0.079 กรัมต่อกรัมต่อวัน ตามลำดับ เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันพบ

ว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นมีความเสียหายจากภาวะเค็มมากขึ้น โดยมีค่า $RGR_{(10-14)}$ ลดลงจากวันที่ 10 อย่างชัดเจน และต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ ได้รับความเสียหายมากที่สุดโดยไม่มีการเพิ่มการเจริญเติบโตเกิดขึ้น ($RGR_{(10-14)}$ = -0.001) ในขณะที่ต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียวมีการปรับตัวต่อภาวะเค็ม เห็นได้จากการมีค่า $RGR_{(10-14)}$ เพิ่มขึ้นมากกว่าเมื่อได้รับภาวะเค็ม 10 วัน แต่เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม พบว่าค่า $RGR_{(10-14)}$ ลดลงเนื่องจากภาวะเค็ม

3.3 ปริมาณโซเดียมไอออนในใบ

ตลอดระยะเวลา 14 วันที่ได้รับภาวะเค็ม พบว่าถั่วเหลืองสองพันธุ์มีการสะสมโซเดียมไอออนแตกต่างกัน ต้นถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มมีปริมาณโซเดียมในใบบริเวณยอดและใบล่างไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตลอดระยะเวลา 14 วัน (ตารางที่ 26 รูปที่ 35 และตารางที่ 27 รูปที่ 36) ในขณะที่ต้นถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มมีการสะสมโซเดียมในใบล่างเพิ่มขึ้นเมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มนานขึ้น โดยมีแนวโน้มการสะสมตั้งแต่วันที่ 10 และมีปริมาณโซเดียมเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญในวันที่ 14 โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีปริมาณโซเดียมเพิ่มขึ้น 1.6 เท่าเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 28 รูปที่ 37) แต่ไม่มีการสะสมโซเดียมที่ใบบริเวณยอดเช่นเดียวกับพันธุ์ สจ.5 (ตารางที่ 29 รูปที่ 38) อย่างไรก็ตาม การได้รับกรดแอบไซซิกทางใบทั้งสองความเข้มข้นไม่มีผลต่อการสะสมโซเดียมไอออนในใบของถั่วเหลืองสองพันธุ์นี้

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 26 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

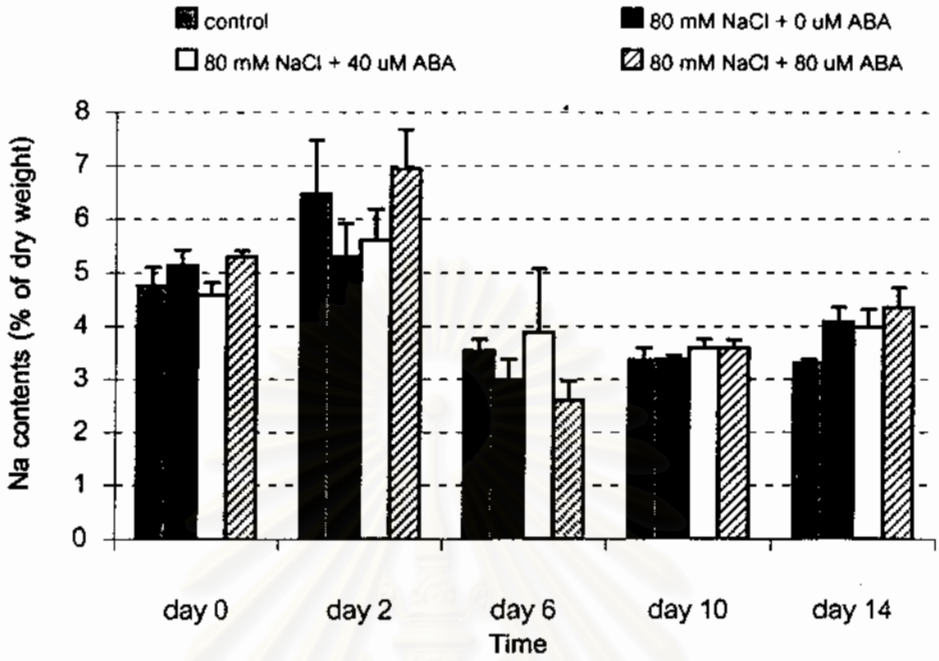
Time	Na contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mMNaCl + 80 μM ABA	
day 0	4.76 (± 0.346)	5.14 (± 0.286)	4.58 (± 0.241)	5.30 (± 0.109)	NS
day 2	6.47 (± 1.000)	5.30 (± 0.625)	5.61 (± 0.581)	6.94 (± 0.743)	NS
day 6	3.54 (± 0.214)	3.00 (± 0.378)	3.88 (± 1.200)	2.60 (± 0.357)	NS
day 10	3.37 (± 0.235)	3.38 (± 0.077)	3.59 (± 0.169)	3.59 (± 0.158)	NS
day 14	3.31 (± 0.076)	4.09 (± 0.272)	3.98 (± 0.332)	4.35 (± 0.368)	NS

ตารางที่ 27 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

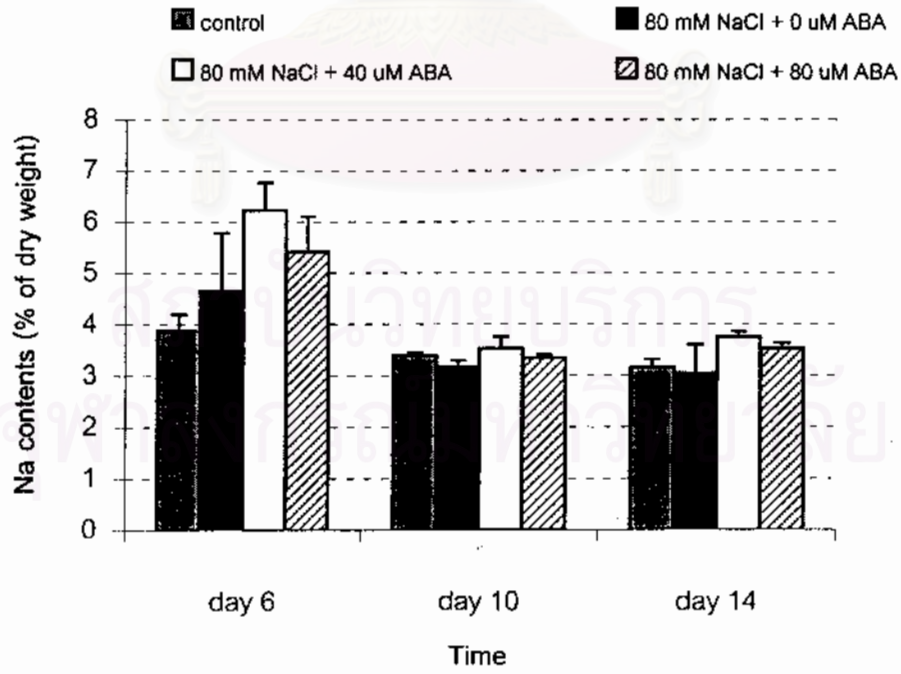
Time	Na contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 6	3.87 (± 0.333)	4.65 (± 1.135)	6.23 (± 0.546)	5.41 (± 0.693)	NS
day 10	3.39 (± 0.058)	3.17 (± 0.122)	3.53 (± 0.235)	3.34 (± 0.071)	NS
day 14	3.17 (± 0.142)	3.05 (± 0.552)	3.75 (± 0.108)	3.52 (± 0.112)	NS

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



รูปที่ 35 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) **ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน**



รูปที่ 36 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

ตารางที่ 28 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Na contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 0	3.34 (± 0.203)	3.52 (± 0.213)	3.73 (± 0.098)	3.83 (± 0.039)	NS
day 2	3.60 (± 0.350)	3.39 (± 0.484)	2.38 (± 0.163)	3.48 (± 0.161)	NS
day 6	3.50 (± 0.270)	3.51 (± 0.214)	3.62 (± 0.199)	3.91 (± 0.217)	NS
day 10	2.58 (± 0.106)	3.60 (± 0.338)	3.07 (± 0.236)	3.79 (± 0.442)	NS
day 14	2.78 (± 0.155)	4.51 (± 0.563)	4.38 (± 0.461)	4.68 (± 0.300)	*

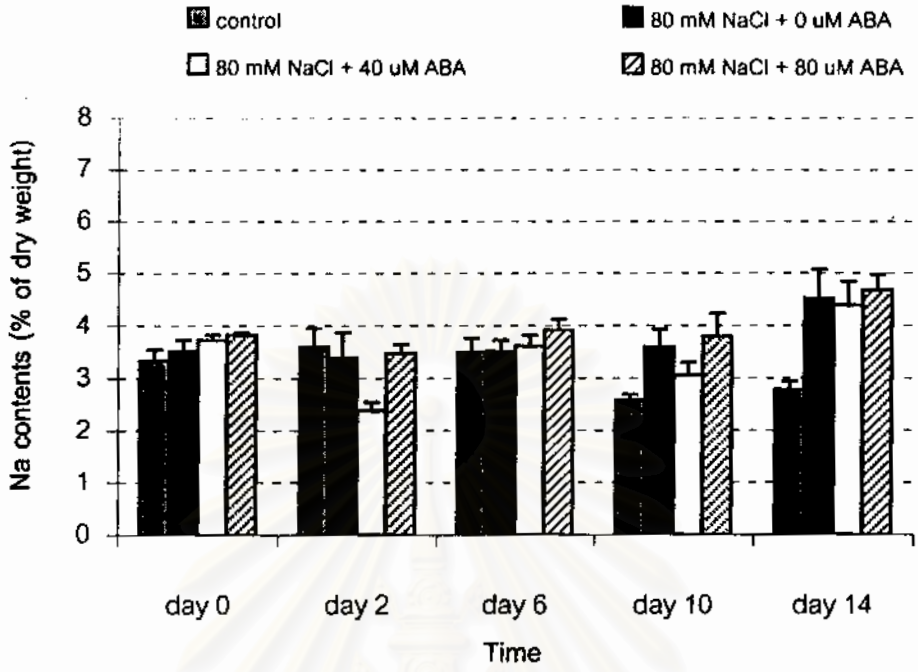
ตารางที่ 29 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลือง พันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Na contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 6	3.15 (± 0.330)	3.47 (± 0.289)	2.87 (± 0.511)	3.16 (± 0.230)	NS
day 10	2.85 (± 0.240)	2.99 (± 0.007)	2.65 (± 0.180)	2.64 (± 0.178)	NS
day 14	3.22 (± 0.244)	3.76 (± 0.957)	3.52 (± 0.586)	3.48 (± 0.171)	NS

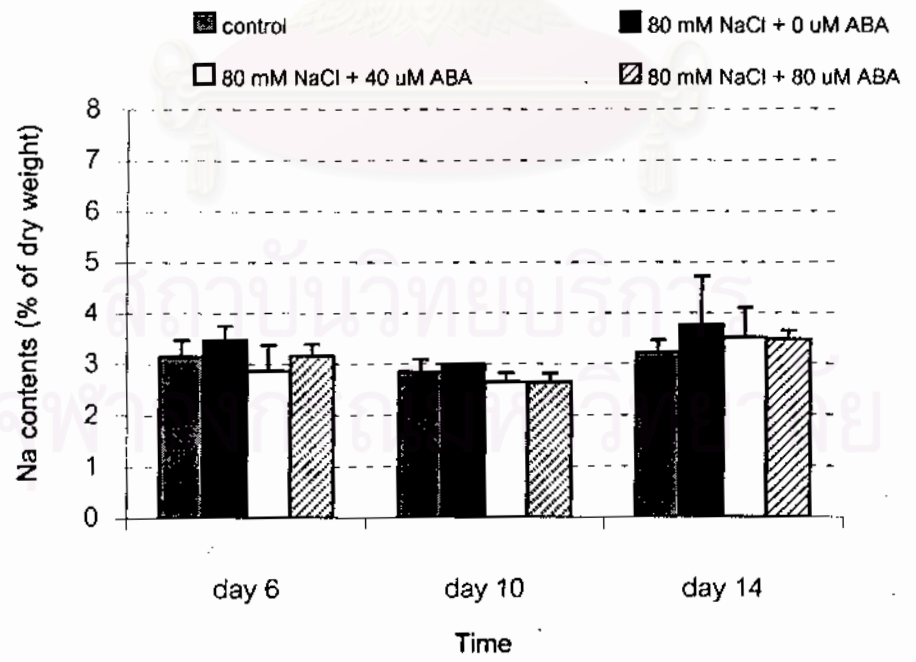
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 37 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 38 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na contents, % of dry weight) ในใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆ กัน

3.4 ปริมาณคลอไรด์ไอออนในใบ

ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีปริมาณคลอไรด์เพิ่มขึ้นในใบล่างอย่างมีนัยสำคัญตั้งแต่วันที่ 6 ของการได้รับภาวะเค็ม โดยที่ใบบริเวณยอดมีปริมาณคลอไรด์ไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม เมื่อระยะเวลานานขึ้นเป็น 10 วัน ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการสะสมคลอไรด์เพิ่มมากขึ้นทั้งที่ตำแหน่งใบล่างและใบบริเวณยอดของต้นที่ได้รับภาวะเค็ม โดยพันธุ์ สจ.5 มีปริมาณคลอไรด์ในใบล่างและใบบริเวณยอดเพิ่มขึ้น 2.1 และ 1.9 เท่าตามลำดับ (ตารางที่ 30 รูปที่ 39 และตารางที่ 31 รูปที่ 40) ส่วนพันธุ์ มข.35 มีปริมาณคลอไรด์ในใบล่างและใบบริเวณยอดเพิ่มขึ้น 16 และ 10.5 เท่าตามลำดับ (ตารางที่ 32 รูปที่ 41 และตารางที่ 33 รูปที่ 42) เมื่อสิ้นสุดการทดลองปริมาณคลอไรด์ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และมข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มเพิ่มขึ้นใกล้เคียงกันคือประมาณ 12 เท่าเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (รูปที่ 39 และ 41) ส่วนในใบบริเวณยอดมีการสะสมคลอไรด์เพิ่มขึ้น 1.8 และ 19.7 เท่าในถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ตามลำดับ (รูปที่ 40 และ 42) ตลอดระยะเวลา 14 วัน เห็นได้ชัดเจนว่า พันธุ์ มข.35 มีการสะสมคลอไรด์ในปริมาณที่มากกว่าพันธุ์ สจ.5 ทั้งสองตำแหน่งใบโดยเฉพาะที่ใบบริเวณยอด ส่วนการให้กรดแอบไซซิกกับถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ไม่มีผลที่ชัดเจนต่อปริมาณคลอไรด์ในใบ

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 30 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Cl contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 0	0.38 (± 0.041)	0.62 (± 0.091)	0.21 (± 0.026)	0.43 (± 0.208)	NS
day 2	0.25 (± 0.027)	0.39 (± 0.053)	0.30 (± 0.036)	0.33 (± 0.028)	NS
day 6	0.21 (± 0.013)	0.47 (± 0.070)	0.29 (± 0.062)	0.42 (± 0.053)	*
day 10	0.19 (± 0.025)	0.40 (± 0.038)	0.43 (± 0.017)	0.45 (± 0.017)	*
day 14	0.12 (± 0.020)	1.45 (± 0.403)	2.06 (± 0.148)	1.88 (± 0.572)	*

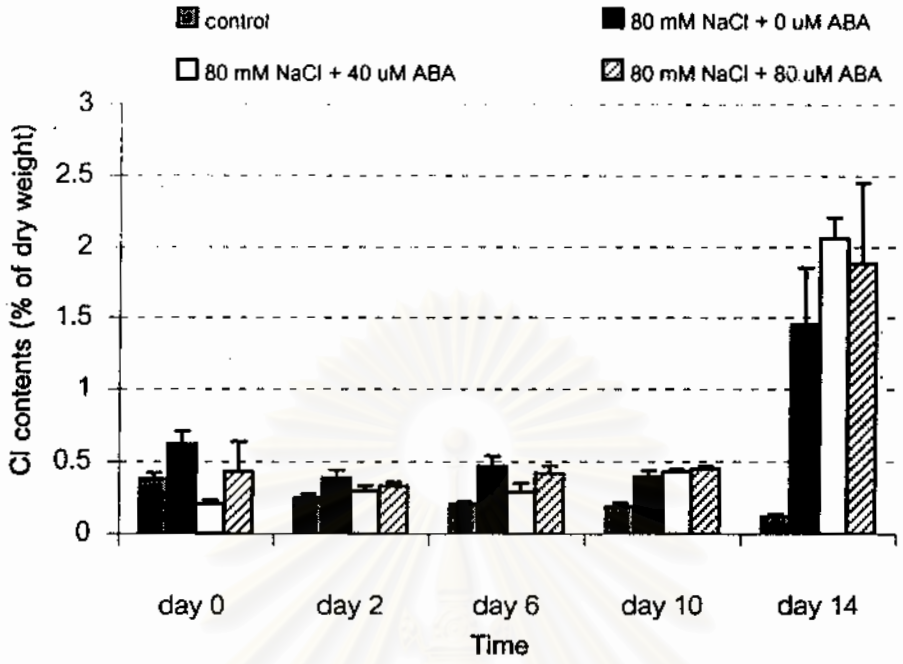
ตารางที่ 31 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Cl contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 6	0.17 (± 0.019)	0.30 (± 0.043)	0.37 (± 0.132)	0.30 (± 0.031)	NS
day 10	0.18 (± 0.033)	0.35 (± 0.030)	0.43 (± 0.072)	0.37 (± 0.017)	*
day 14	0.17 (± 0.048)	0.32 (± 0.025)	0.96 (± 0.325)	0.79 (± 0.149)	*

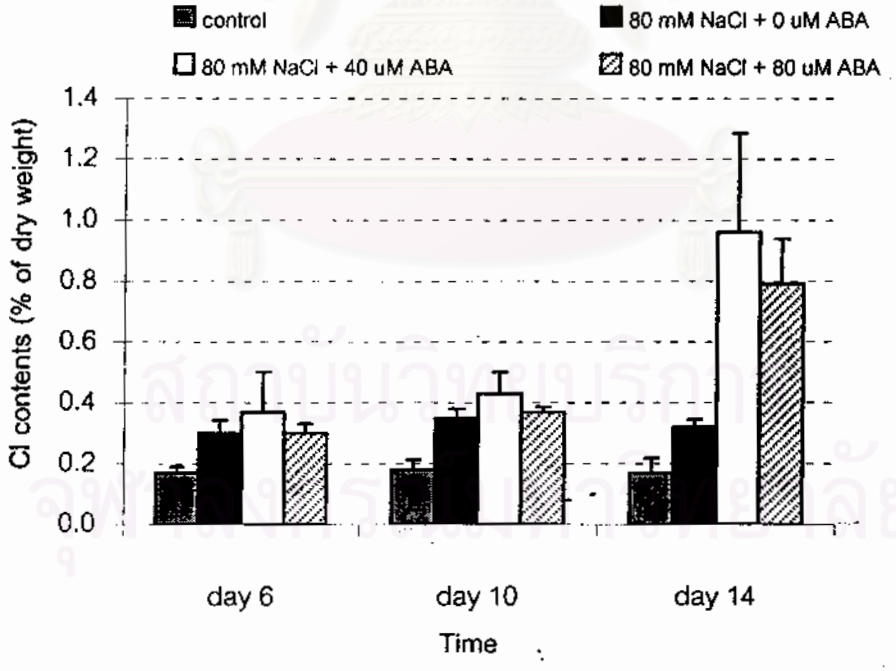
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



รูปที่ 39 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน



รูปที่ 40 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

ตารางที่ 32 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Cl contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 0	0.39 (± 0.079)	0.29 (± 0.010)	0.27 (± 0.023)	0.27 (± 0.018)	NS
day 2	0.77 (± 0.123)	1.03 (± 0.263)	1.07 (± 0.121)	0.67 (± 0.053)	NS
day 6	0.06 (± 0.003)	1.92 (± 0.254)	2.33 (± 0.005)	2.24 (± 0.217)	*
day 10	0.22 (± 0.044)	3.56 (± 0.270)	4.26 (± 0.298)	4.12 (± 0.349)	*
day 14	0.49 (± 0.099)	6.29 (± 1.472)	5.82 (± 0.521)	6.42 (± 0.837)	*

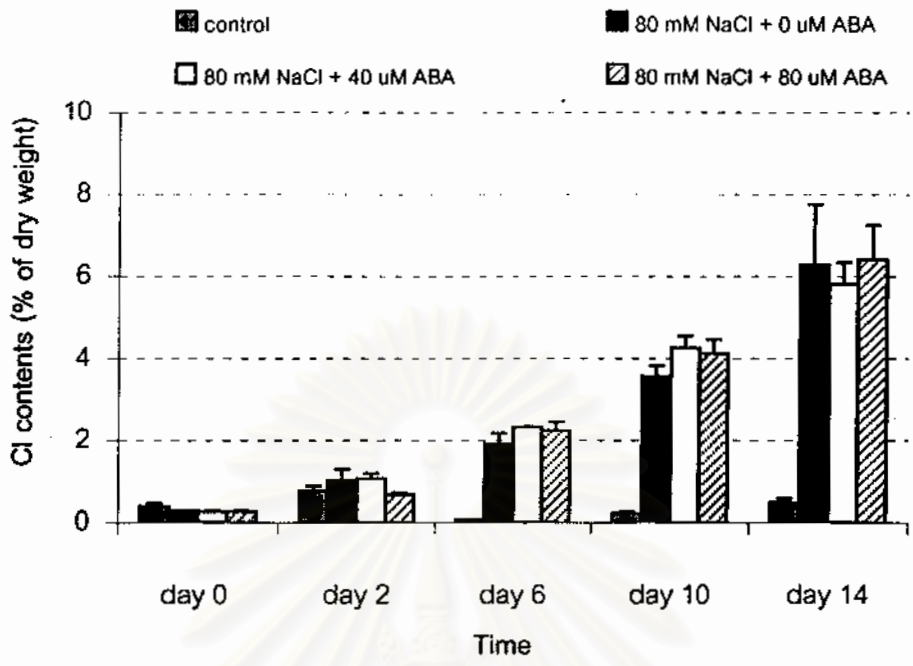
ตารางที่ 33 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl contents, % of dry weight) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน

Time	Cl contents, % of dry weight (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
day 6	0.07 (± 0.028)	1.16 (± 0.576)	0.44 (± 0.230)	0.93 (± 0.266)	NS
day 10	0.22 (± 0.035)	2.32 (± 0.196)	2.24 (± 0.377)	2.07 (± 0.212)	*
day 14	0.14 (± 0.024)	2.76 (± 0.546)	2.84 (± 0.233)	2.97 (± 0.343)	*

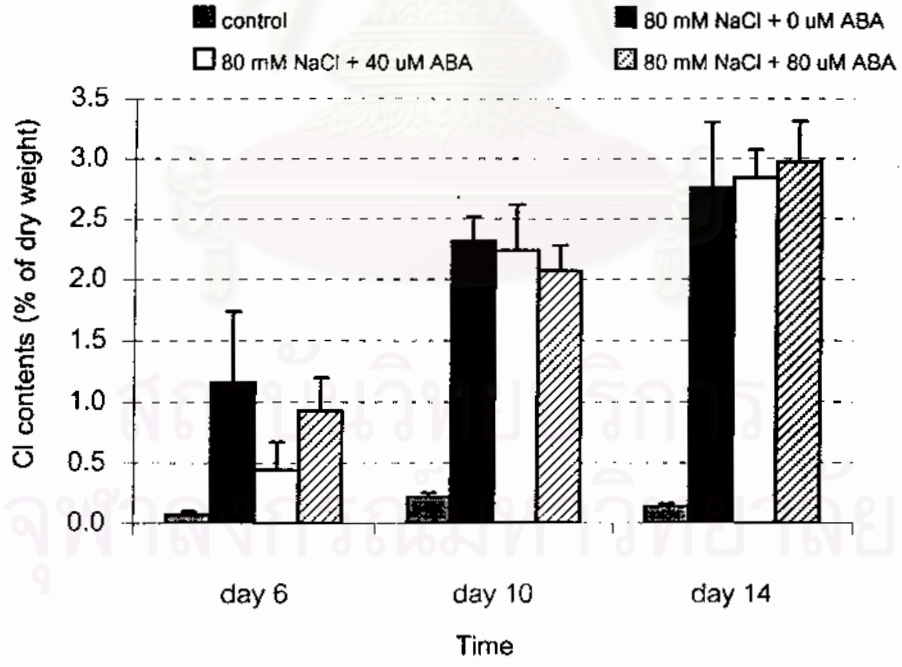
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์



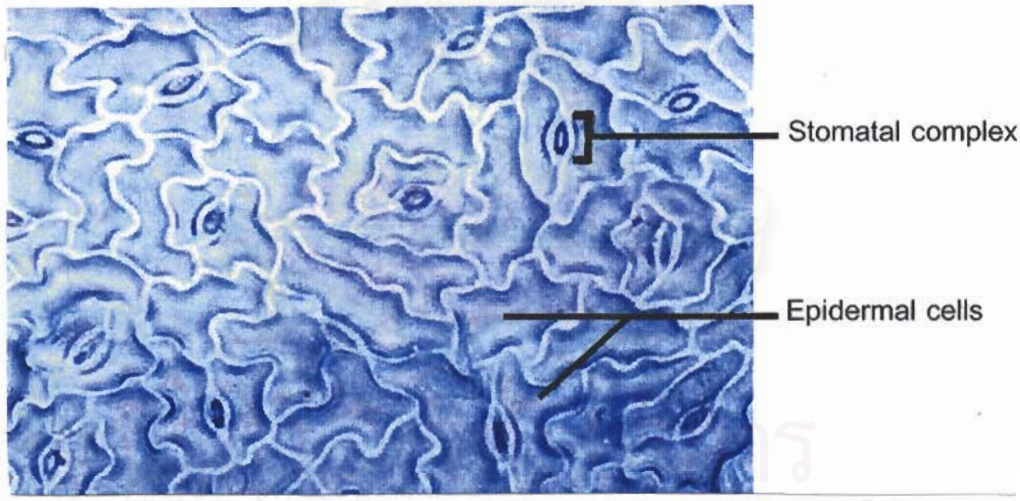
รูปที่ 41 **ปริมาณคลอไรด์ไอออน**(Cl contents, % of dry weight) **ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน**



รูปที่ 42 **ปริมาณคลอไรด์ไอออน** (Cl contents, % of dry weight) **ในใบที่สามจากยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลาต่างๆกัน**

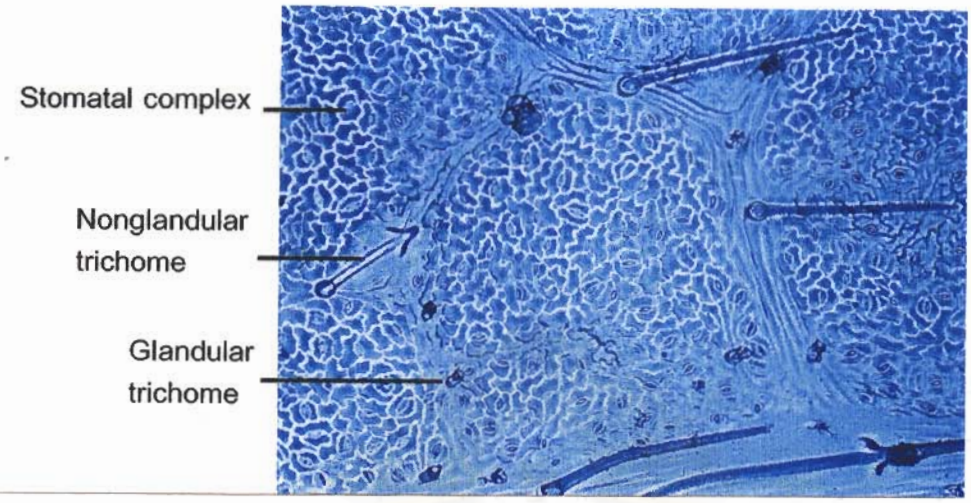
3.5 ความถี่ปากใบ

จากรูปที่ 43 แสดงภาพพิมพ์ผิวใบด้านล่าง (abaxial) ของใบย่อยใบกลาง (terminal leaflet) ใบที่แปดนับจากโคนต้น ถั่วเหลืองเป็นพืชที่มีปากใบทั้งสองด้านของใบ จัดว่ามีใบแบบ amphistomatous และมีจำนวนปากใบของใบด้านล่างมากกว่าด้านบน (adaxial) ปากใบเป็นแบบ anomocytic คือประกอบด้วย เซลล์คุม (guard cell) สองเซลล์โดยไม่มีเซลล์พี่เลี้ยง (subsidiary cell) ขนาบข้าง เซลล์ผิว (epidermal cell) ของถั่วเหลืองมีรูปร่างไม่แน่นอน เนื่องจากผนังด้านข้าง (anticlinal wall) มีลักษณะหยักเป็นคลื่น ดังรูปที่ 43 ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีขน (trichome) สองแบบคือแบบนอนแกลนดูลาร์ (nonglandular trichome) แบบเซลล์เดียวและแบบแกลนดูลาร์ (glandular trichome) ตำแหน่งของขนมักอยู่บนบริเวณเหนือท่อลำเลียงและบริเวณใกล้เคียงท่อลำเลียง ดังรูปที่ 44 การกระจายตัวของปากใบที่ผิวใบด้านล่างมีความสม่ำเสมอ แสดงดังรูปที่ 44



รูปที่ 43 ภาพพิมพ์ผิวใบด้านล่าง (abaxial) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35

จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 44 ภาพพิมพ์ผิวใบด้านล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 แสดงลักษณะการกระจายของปากใบและขนทั้งสองแบบ

การนับจำนวนปากใบโดยวิธีเปรียบเทียบต่อจำนวนเซลล์ทั้งหมด ตามวิธีของ Salisbury (1927) เป็นวิธีวัดการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบ โดยหลีกเลี่ยงความคลาดเคลื่อนที่อาจเกิดจากผลของสภาพการทดลองที่ให้ทำให้การขยายขนาดแผ่นใบเกิดไม่เท่ากัน สำหรับการทดลองนี้ ผลของกรดแอบไซซิกและภาวะเค็มต่อจำนวนปากใบของใบที่เกิดใหม่แสดงดังตารางที่ 34 ซึ่งพบว่าความถี่ปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ปลูกในสารละลายธาตุอาหารมีค่าไม่ต่างกัน คือมีค่าความถี่ปากใบ 18.76 และ 18.37 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ และการได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์ ตลอดจนการได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้น ไม่มีผลที่ชัดเจนต่อการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบแต่อย่างใด

ตารางที่ 34 ความถี่ปากใบ (Stomatal frequency, %) ของใบที่แปดของถั่วเหลืองสองพันธุ์หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

Cultivar	Stomatal frequency, % (± standard error)				SL
	control	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 40 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	
SJ.5	18.76 (± 0.645)	20.13 (± 0.698)	20.03 (± 0.457)	20.87 (± 0.487)	NS
KKU.35	18.37 (± 0.183)	19.28 (± 0.494)	19.57 (± 0.579)	20.14 (± 0.721)	NS

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

3.6 ความสัมพันธ์ระหว่างการสะสมไอออนของเกลือ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบ

หลังจากได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 10 และ 14 วัน ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการสะสมไอออนของเกลือเพิ่มขึ้นในใบอย่างชัดเจน จึงมีการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณไอออนที่เพิ่มขึ้น กับการเปลี่ยนแปลงของค่า A และ Gs ของทั้งสองตำแหน่งใบ แสดงดังตารางที่ 35

ตารางที่ 35 สัมประสิทธ์สหสัมพันธ์ (r) ระหว่างการสะสมไอออนของเกลือ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และการเปิดปากใบ (Gs) เมื่อได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก 10 และ 14 วัน

Day	Cultivars	Leaf positions	Ion contents	A	Gs
10	SJ.5	Young leaf	Na	-0.365	0.338
			Cl	-0.306	-0.261
		Old leaf	Na	0.411	-0.376
			Cl	-0.415	-0.752**
10	KKU .35	Young leaf	Na	-0.064	0.131
			Cl	-0.550*	-0.817**
		Old leaf	Na	-0.460	-0.548*
			Cl	-0.690**	-0.873**
14	SJ.5	Young leaf	Na	-0.161	-0.199
			Cl	0.129	-0.061
		Old leaf	Na	-0.006	-0.064
			Cl	-0.154	-0.201
14	KKU .35	Young leaf	Na	-0.464	-0.382
			Cl	-0.800**	-0.822**
		Old leaf	Na	-	-
			Cl	-	-

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

** แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 99 เปอร์เซ็นต์

จากตาราง ในวันที่ 10 พบว่ามีความสัมพันธ์ระหว่างการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอไรด์ในใบล่างกับการลดลงของค่า Gs ในพันธุ์ สจ.5 มีค่า r เท่ากับ -0.752 และเมื่อได้รับเกลือ 14 วัน การสะสมไอออนของเกลือไม่มีความสัมพันธ์กับค่า A และ Gs ของทั้งสองตำแหน่งใบ สำหรับพันธุ์ มข.35 เมื่อได้รับเกลือ 10 วัน พบว่ามีความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอไรด์กับ A และ Gs อย่างชัดเจนทั้งสองตำแหน่งใบ เป็นความสัมพันธ์ในทางลบ โดยมีค่า r ของปริมาณคลอไรด์กับค่า A และ Gs เท่ากับ –0.550 และ –0.817 ตามลำดับในใบบริเวณยอด และค่า r เท่ากับ –0.690 และ –0.873 ตามลำดับในใบล่าง นอกจากนี้ยังพบว่ามีความสัมพันธ์ระหว่างโซเดียมกับ Gs ในใบล่างของ มข.35ด้วย ($P \leq 0.05$) ในวันที่ 14 การลดลงของค่า A และ Gs ในใบบริเวณยอดของพันธุ์ มข.35 มีความ สัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอไรด์มากขึ้น เมื่อเปรียบเทียบกับวันที่ 10 จะเห็นได้ว่าค่า r เป็นลบมากขึ้น โดยเฉพาะความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอไรด์กับค่า A ($P \leq 0.01$) ส่วนในใบล่างไม่สามารถหาความสัมพันธ์ได้ เนื่องจากใบล่างได้รับความเสียหายจากความเค็มจนไม่สามารถวัดค่า A และ Gs ได้ในวันที่ 14 นี้

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

4. ผลของกรดแอบไซซิกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น

4.1 การเจริญเติบโต

ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ได้รับภาวะเค็มร่วมกับการให้กรดแอบไซซิกทางใบความเข้มข้นต่างๆ คือ 0 80 และ 120 ไมโครโมลาร์ก่อนเป็นเวลา 14 วัน แล้วจึงย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงขึ้นคือ 120 มิลลิโมลาร์ต่อไปอีกเป็นเวลา 14 วัน ผลของการให้ทรีทเม้นท์ดังกล่าวต่อการสร้างน้ำหนักแห้งต้นแสดงดังตารางที่ 36 และรูปที่ 45 โดยในวันที่ 14 ก่อนที่ถั่วเหลืองจะถูกย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงขึ้น จะเห็นว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์โดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีการเจริญเติบโตเกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ โดยมีน้ำหนักแห้งต้น 1.796 กรัมซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับเกลือ 40 เปอร์เซ็นต์ ส่วนการเจริญเติบโตของต้นที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับกรดแอบไซซิก 80 และ 120 ไมโครโมลาร์ถูกยับยั้งมากกว่า กล่าวคือมีน้ำหนักแห้งต้น 1.430 และ 1.484 กรัม ตามลำดับ

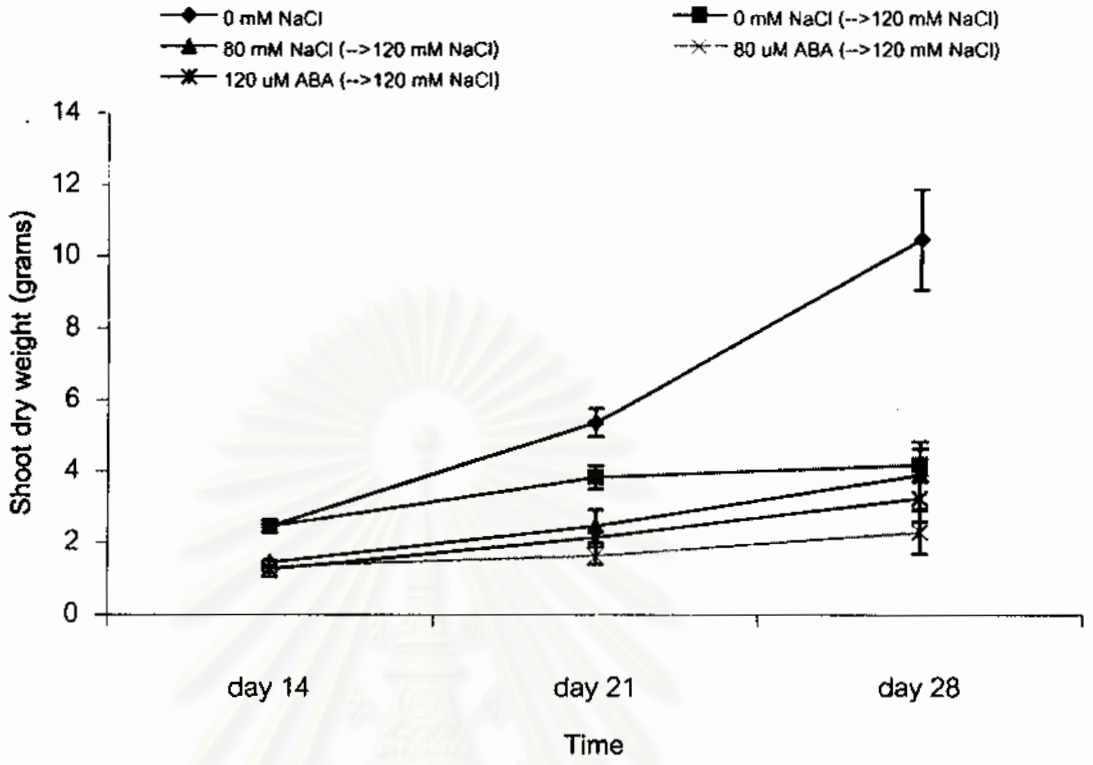
ในการย้ายปลูกถั่วเหลืองในภาวะเค็มที่สูงขึ้น ได้ทดลองนำต้นควบคุมที่ปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือมาปลูกในภาวะเค็มสูงด้วย ซึ่งพบว่าภาวะเค็มสูงที่ได้รับมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตอย่างชัดเจนโดยทำให้มีน้ำหนักแห้งต้นน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญตั้งแต่ 7 วันหลังจากได้รับภาวะเค็มสูง และการเจริญเติบโตถูกยับยั้งมากขึ้นเมื่อระยะเวลาเพิ่มเป็น 14 วัน ดังรูปที่ 45 ส่วนต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีการเพิ่มขึ้นของน้ำหนักแห้งต้นมากกว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นแต่ไม่แตกต่างทางสถิติ กล่าวคือที่ระยะเวลา 7 วันหลังได้รับภาวะเค็มสูง ต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีน้ำหนักแห้งต้น 2.454 กรัมในขณะที่ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 และ 120 ไมโครโมลาร์มีน้ำหนักแห้งต้น 1.640 และ 2.136 กรัม ตามลำดับ และที่ระยะเวลา 14 วันพบว่าการยับยั้งการเจริญเติบโตเกิดมากขึ้น โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีน้ำหนักแห้งต้นน้อยที่สุดคือ 2.286 กรัมซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มถึง 81 เปอร์เซ็นต์ ส่วนต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 120 ไมโครโมลาร์มีน้ำหนักแห้งต้น 3.232 กรัม ใกล้เคียงกับต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียวซึ่งมีน้ำหนักแห้งต้น 3.877 กรัมซึ่งน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม 69 และ 67 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ

ตารางที่ 36 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นตั้งแต่วันที่ 14

pretreatments	Shoot dry weight, grams (±standard error)					
	Days after exposure to 0 and 120 mM NaCl					
	0*		7*		14*	
	0 mM NaCl	120 mM NaCl	0 mM NaCl	120 mM NaCl	0 mM NaCl	120 mM NaCl
No salt, no ABA	-	3.076 (± 0.269)	5.362 (± 0.395)	3.813 (± 0.328)	10.470 (± 1.408)	4.172 (± 0.452)
80 mM NaCl + 0 µM ABA	-	1.796 (± 0.225)	-	2.454 (± 0.450)	-	3.877 (± 0.951)
80 mM NaCl + 80 µM ABA	-	1.430 (± 0.225)	-	1.640 (± 0.234)	-	2.286 (± 0.593)
80 mM NaCl +120 µM ABA	-	1.484 (± 0.193)	-	2.136 (± 0.148)	-	3.232 (± 0.650)

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 45 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, grams) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นตั้งแต่วันที่ 14*

* ถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 14 วันแล้วย้ายปลูกในภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 7 (day 21) และ 14 วัน (day 28)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

4.2 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์

จากการคำนวณค่าอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ของถั่วเหลืองเมื่อได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น แสดงผลดังตารางที่ 37

ตารางที่ 37 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น

RGR, g g^{-1} day^{-1}	pretreatments				
	0 mM NaCl(⟶0 mM NaCl)	0 mM NaCl (⟶120 mM NaCl)	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	80 mM NaCl +120 μM ABA
$RGR_{(14-21)}$	0.079	0.031	0.045	0.020	0.052
$RGR_{(21-28)}$	0.096	0.013	0.065	0.047	0.059

จากตาราง ค่า $RGR_{(14-21)}$ คืออัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ของถั่วเหลืองหลังจากได้รับการย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงขึ้นเป็นเวลา 7 วัน จะเห็นได้ว่าเมื่อถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นมีผลทำให้ค่า $RGR_{(14-21)}$ ลดลงอย่างชัดเจนเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มซึ่งมีค่า $RGR_{(14-21)}$ เท่ากับ 0.079 โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกความเข้มข้น 80 ไมโครโมลาร์ในช่วง 14 วันก่อนที่จะได้รับภาวะเค็มสูง มีค่า $RGR_{(14-21)}$ น้อยที่สุดคือ 0.020 กรัมต่อกรัมต่อวัน เช่นเดียวกันกับต้นควบคุมที่ได้รับการย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงซึ่งมีค่า $RGR_{(14-21)}$ เพียง 0.031 กรัมต่อกรัมต่อวัน

เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นเพิ่มเป็น 14 วัน พบว่าในทุกชุดทดลองที่ได้รับภาวะเค็ม 80 มิลลิโมลาร์มาก่อนทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิก มีแนวโน้มในการปรับตัวต่อภาวะเค็มที่ได้รับโดยมี $RGR_{(21-28)}$ เพิ่มขึ้นด้วย โดยเฉพาะอย่างยิ่งในต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีค่า $RGR_{(21-28)}$ 0.065 กรัมต่อกรัมต่อวันในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า $RGR_{(21-28)}$ เท่ากับ 0.096 กรัมต่อกรัมต่อวัน ส่วนต้นที่ไม่เคยได้รับภาวะเค็มมาก่อนพบว่าเมื่อถูกย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงเป็นเวลา 14 วัน มีค่า $RGR_{(21-28)}$ ลดลงมากขึ้นกว่าในช่วง 7 วันแรกที่ได้รับภาวะเค็ม คือมีค่า $RGR_{(21-28)}$ เท่ากับ 0.013 กรัมต่อกรัมต่อวัน

4.3 ปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง

ก่อนที่จะย้ายปลูกถั่วเหลืองในภาวะเค็มสูงขึ้น ได้ทำการวัดปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ พบว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็ม 80 มิลลิโมลาร์ทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*) และคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*) ในใบทั้งของใบบริเวณยอดและใบล่างไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ (รูปที่ 46-49) อย่างไรก็ตาม พบว่าในใบล่างของต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 และ 120 ไมโครโมลาร์มีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* ค่อนข้างสูงกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก (ไม่แตกต่างทางสถิติ) (รูปที่ 46 และ 47)

ในวันที่ 15 ต้นถั่วเหลืองที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมาก่อนและต้นที่ได้รับภาวะเค็มทั้งที่ได้รับและไม่ได้รับกรดแอบไซซิกถูกย้ายลงปลูกในภาวะเค็มสูงขึ้น พบว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมาก่อนเมื่อถูกย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงเริ่มแสดงอาการอย่างชัดเจนตั้งแต่วันแรกที่ได้รับภาวะเค็ม กล่าวคือใบระดับล่างมีอาการเหี่ยว ใบสลด และเริ่มเหลืองมากขึ้น และเมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน (วันที่ 21) พบว่ามีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* ในใบบริเวณยอดลดลง 27 และ 29 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (รูปที่ 48 และ 49) ส่วนถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็มมาก่อนสามารถปรับตัวต่อภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้นได้ โดยพบว่าใบบริเวณยอดไม่ได้รับผลของภาวะเค็มต่อปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* สำหรับต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ พบว่าปริมาณ Chl *a* มีแนวโน้มลดลงเช่นกันแต่ไม่แตกต่างทางสถิติแต่ปริมาณ Chl *b* ไม่ได้รับผลจากภาวะเค็ม อย่างไรก็ตาม ในต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 120 ไมโครโมลาร์ มีการตอบสนองที่ต่างไปกล่าวคือมีปริมาณ Chl *a* เท่ากับ 2.52 และปริมาณ Chl *b* เท่ากับ 1.09 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด ซึ่งมากที่สุดในทุกชุดทดลองและไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 40, 41และรูปที่ 48, 49)

ส่วนในใบล่างเมื่อเปรียบเทียบปริมาณคลอโรฟิลล์ของต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มในวันที่ 21 กับในวันที่ 14 (ก่อนย้ายปลูกในภาวะเค็มสูง) พบว่าปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นเล็กน้อยในวันที่ 21 ในขณะที่ปริมาณ Chl *a* ของต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีแนวโน้มลดลงโดยลดลงจาก 1.72 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสดในวันที่ 14 เหลือเพียง 1.10 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสดในวันที่ 21 (ตารางที่ 38, 39 และรูปที่ 46, 47) ส่วนการเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยของปริมาณคลอโรฟิลล์ระหว่างชุดทดลองในวันที่ 21 พบว่าไม่มีความแตกต่างทางสถิติ อย่างไรก็ตาม มีแนวโน้มให้เห็นว่าต้นควบคุมที่ถูกย้ายปลูกในภาวะเค็มสูงและต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีปริมาณ Chl *a* ลดลงโดยมีปริมาณ Chl *a* เท่ากับ 1.23 และ 1.20

มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด ตามลำดับ ในขณะที่ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมี Chl *a* เท่ากับ 1.73 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด เมื่อเปรียบเทียบระหว่างสองตำแหน่งใบพบว่าใบล่างมีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* ต่ำกว่าใบบริเวณยอด

เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มสูงเพิ่มเป็น 14 วัน (วันที่ 28) ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบล่างของต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่าลดลงอย่างชัดเจน และพบว่าต้นที่เพิ่งได้รับภาวะเค็มมีการหลุดร่วงของใบล่างทำให้ไม่สามารถวัดปริมาณคลอโรฟิลล์ได้ อย่างไรก็ตาม เมื่อเปรียบเทียบระหว่างชุดทดลองพบว่ามีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ตารางที่ 38, 39 และรูปที่ 46, 47) ส่วนในใบบริเวณยอดพบว่าภาวะเค็มไม่มีผลชัดเจนต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งสองชนิดเช่นกัน โดยต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* เท่ากับ 2.07 และ 0.71 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด ในขณะที่ต้นที่ได้รับภาวะเค็มระดับกลางมาก่อนมี Chl *a* และ Chl *b* เท่ากับ 1.83 และ 0.80 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ตารางที่ 38 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*, mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น

Time	Chl *a*, mg g^{-1} FW (± standard error)					SL
	0 mM NaCl (→0 mM NaCl)	0 mM NaCl (→120 mM NaCl)	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	80 mM NaCl +120 μM ABA	
day 14	1.41 (± 0.15)	-	1.22 (± 0.29)	1.72 (± 0.19)	1.86 (± 0.20)	NS
day 21	1.73 (± 0.17)	1.23 (±0.33)	1.20 (± 0.14)	1.10 (± 0.17)	1.49 (± 0.29)	NS
day 28	1.09 (± 0.12)	leaf fell	0.91 (± 0.11)	1.04 (± 0.23)	0.98 (± 0.13)	NS

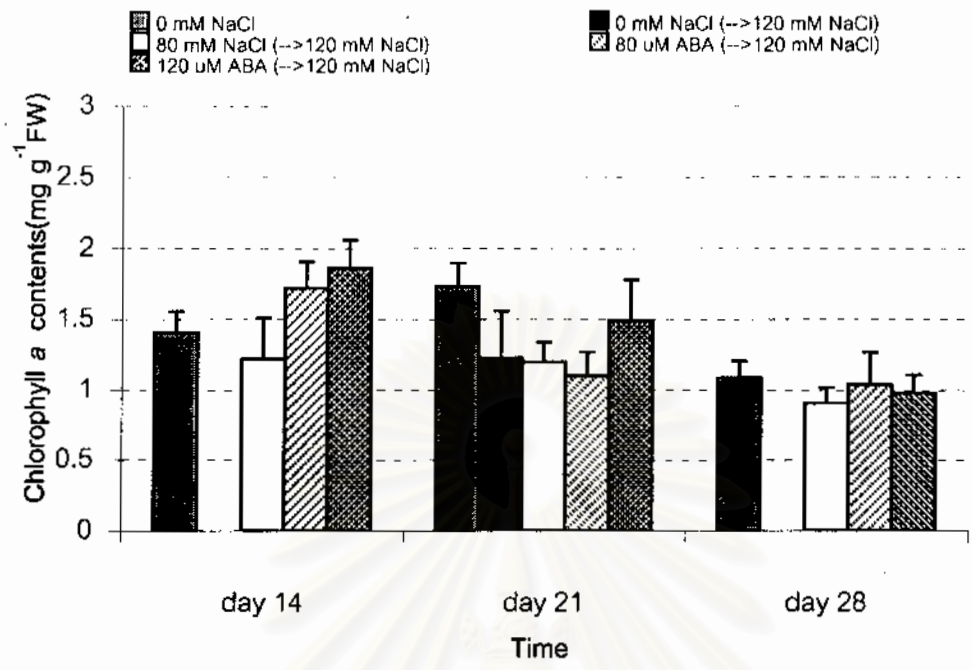
ตารางที่ 39 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*, mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น

Time	Chl *b*, mg g^{-1} FW (± standard error)					SL
	0 mM NaCl (→0 mM NaCl)	0 mM NaCl (→120 mM NaCl)	80 mM NaCl + 0 μM ABA	80 mM NaCl + 80 μM ABA	80 mM NaCl +120 μM ABA	
day 14	0.57 (± 0.06)	-	0.50 (± 0.12)	0.71 (± 0.06)	0.76 (± 0.07)	NS
day 21	0.74 (± 0.06)	0.59 (± 0.09)	0.58 (± 0.06)	0.56 (± 0.06)	0.74 (± 0.09)	NS
day 28	0.36 (± 0.05)	leaf fell	0.42 (± 0.04)	0.47 (± 0.11)	0.43 (± 0.05)	NS

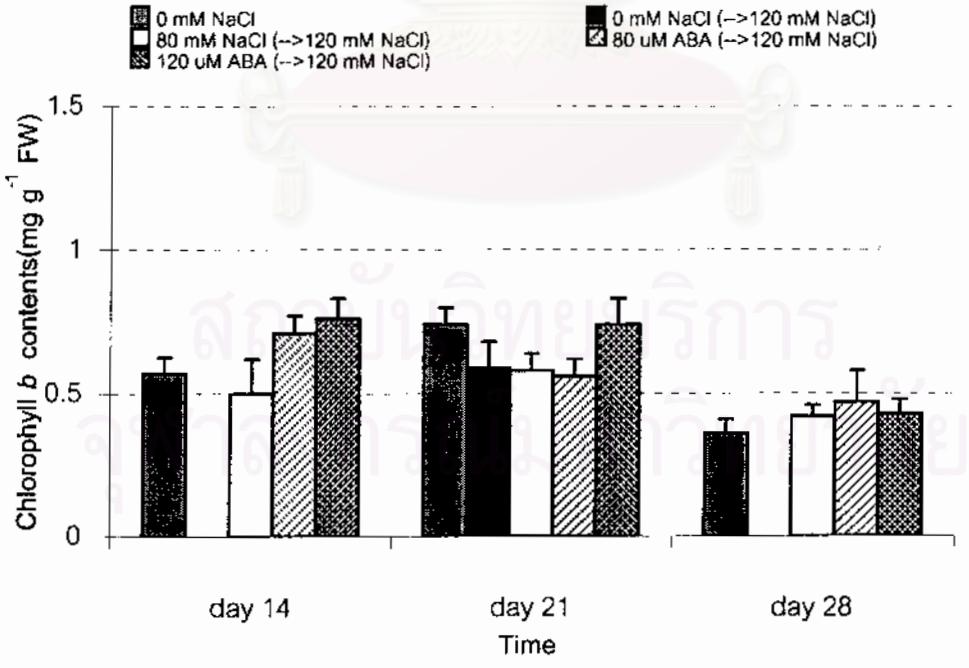
SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 46 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a* , mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น



รูปที่ 47 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b* , mg g^{-1} FW) ในใบล่างของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น

ตารางที่ 40 ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ (Chl *a*, mg g^{-1} FW) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น

Time	Chl *a*, mg g^{-1} FW (± standard error)					SL
	0 mM NaCl (→0 mM NaCl)	0 mM NaCl (→120 mM NaCl)	80 mM NaCl + 0 µM ABA	80 mM NaCl + 80 µM ABA	80 mM NaCl +120 µM ABA	
day 14	2.22 (± 0.16)	-	2.17 (± 0.08)	2.05 (± 0.24)	2.01 (± 0.16)	NS
day 21	2.29 (± 0.21)	1.67 (± 0.05)	2.27 (± 0.16)	2.01 (± 0.21)	2.52 (± 0.18)	*
day 28	2.07 (± 0.23)	1.99 (± 0.18)	1.83 (± 0.27)	1.84 (± 0.11)	1.82 (± 0.14)	NS

ตารางที่ 41 ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี (Chl *b*, mg g^{-1} FW) ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น

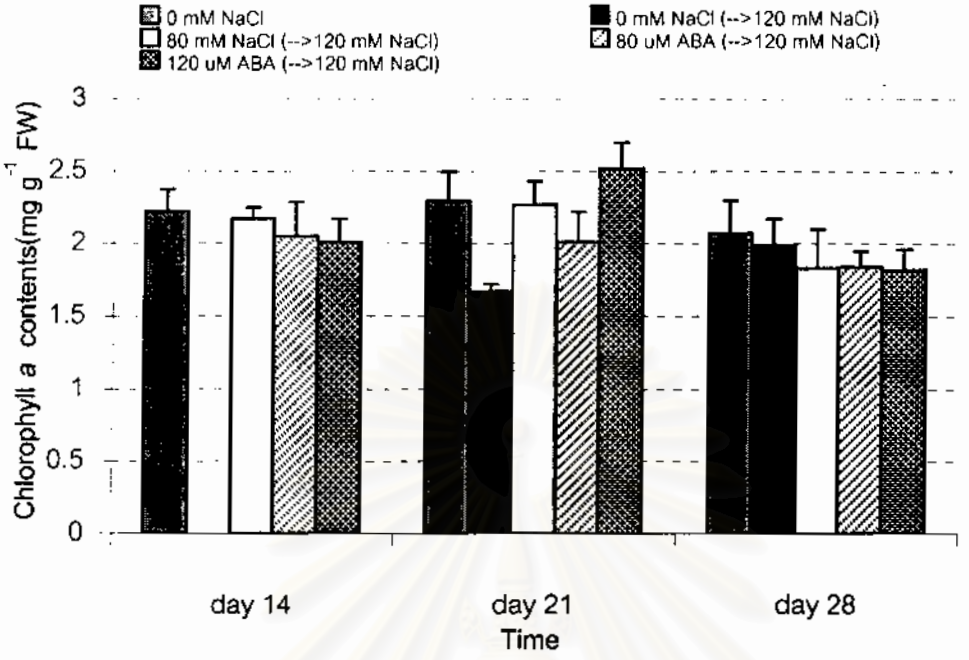
Time	Chl *b*, mg g^{-1} FW (± standard error)					SL
	0 mM NaCl (→0 mM NaCl)	0 mM NaCl (→120 mM NaCl)	80 mM NaCl + 0 µM ABA	80 mM NaCl + 80 µM ABA	80 mM NaCl +120 µM ABA	
day 14	0.78 (± 0.07)	-	0.90 (± 0.03)	0.87 (± 0.10)	0.87 (± 0.06)	NS
day 21	0.90 (± 0.08)	0.63 (± 0.01)	0.90 (± 0.08)	0.88 (± 0.09)	1.09 (± 0.05)	*
day 28	0.71 (± 0.06)	0.73 (± 0.05)	0.80 (± 0.11)	0.73 (± 0.02)	0.75 (± 0.05)	NS

SL significant level, ระดับความมีนัยสำคัญ

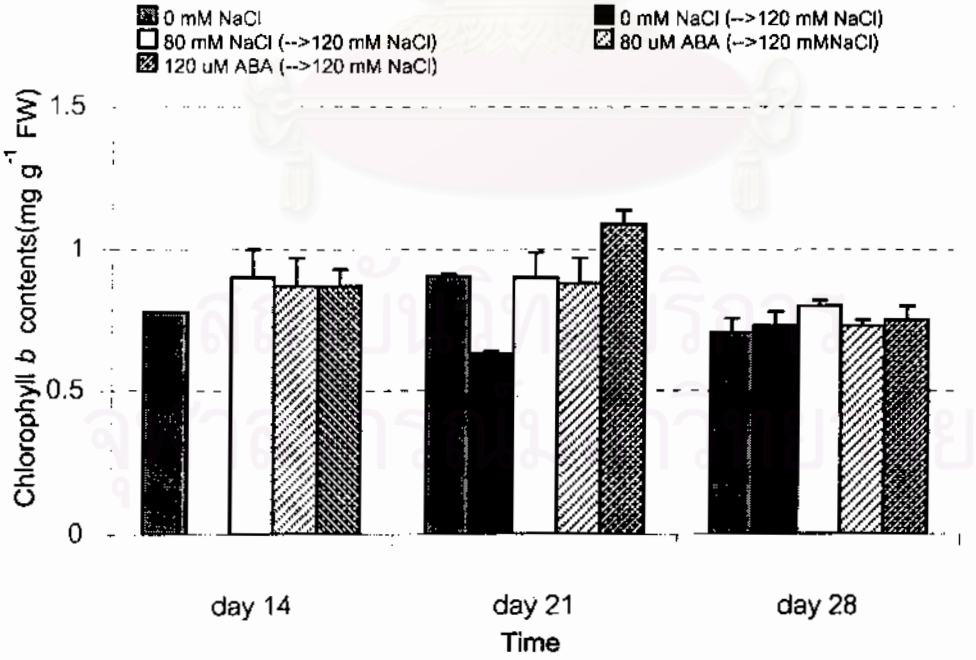
NS not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

* แตกต่างทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 เปอร์เซ็นต์

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



รูปที่ 48 **ปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ** (Chl *a* , mg g^{-1} FW) **ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลือง พันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น**



รูปที่ 49 **ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี** (Chl *b* , mg g^{-1} FW) **ในใบบริเวณยอดของถั่วเหลือง พันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น**

บทที่ 5

อภิปรายผลการทดลอง

1. การทดลองเบื้องต้น การศึกษาหาความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมะสมสำหรับใช้ในการทดลอง

เมื่อถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 10 วัน พบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของส่วนยอดแต่ไม่มีผลที่ชัดเจนต่อการเจริญเติบโตของราก (ตารางที่ 1) และมีแนวโน้มให้เห็นว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทุกความเข้มข้นมีน้ำหนักแห้งต้นเฉลี่ยมากกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก โดยเฉพาะอย่างยิ่งที่ความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกสูงสุดคือ 80 ไมโครโมลาร์ สอดคล้องกับการศึกษาในข้าวฟ่างโดย Amzallag และคณะ (1990) ซึ่งพบว่าการให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 8 40 และ 160 ไมโครโมลาร์ทางใบช่วยให้ข้าวฟ่างมีการเจริญเติบโตของส่วนต้นดีกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก โดยกรดแอบไซซิกที่ให้กับต้นข้าวฟ่างนี้มีบทบาทในการลดการสะสมโซเดียมไอออนในส่วนยอด และรักษาประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ PEP Carboxylase ทำให้ต้นข้าวฟ่างมีการตรึง CO_2 เกิดได้เป็นปกติแม้ว่าจะมีการปิด ปากใบมากขึ้นเนื่องจากการได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก

การเจริญเติบโตของส่วนยอดที่เกิดได้ดีขึ้นในถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับกรดแอบไซซิกนี้อาจเนื่องมาจากกรดแอบไซซิกไปมีผลลดการเสียน้ำทางใบโดยการทำให้พืชปิดปากใบมากขึ้น (Zeevaart และ Creelman, 1988) ทำให้ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกได้รับความเครียดจากการขาดน้ำน้อยกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็ม โดยเฉพาะอย่างยิ่งเมื่อปลูกถั่วเหลืองในสภาพแสงปกติต้นที่ได้รับภาวะเค็มจะได้รับผลของภาวะเค็มค่อนข้างมาก ซึ่งภาวะขาดน้ำที่ได้รับสามารถส่งผลต่อการเจริญเติบโตของต้นได้ (Greenway and Munns, 1980) นอกจากนี้ การปิดปากใบมากขึ้นยังอาจช่วยให้มีการสะสมไอออนของเกลือในส่วนยอดเกิดน้อยกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกด้วย ถั่วเหลืองที่ได้รับกรดแอบไซซิกจึงได้รับความเครียดจากภาวะเค็มน้อยกว่าต้นที่ไม่ได้รับกรดแอบไซซิก เมื่อศึกษาจากอัตราส่วนรากต่อต้นพบว่าต้นถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็มมีอัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นสอดคล้องกับการศึกษาในข้าวสาลีและข้าวบาร์เล่ย์ (Rawson,1986) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าถั่วเหลืองได้รับผลของภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตของต้นอย่างชัดเจน ส่วนต้นถั่วเหลืองที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีอัตราส่วนรากต่อต้นใกล้เคียงกับต้นที่ปลูกในสภาพที่ไม่มีเกลือ แสดงให้เห็นว่าถั่วเหลืองที่ได้รับกรดแอบไซซิกได้รับความเสียหายจากภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตของต้นไม่รุนแรงมาก อย่างไรก็ตามจากผลที่มีต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

และพื้นที่ใบในถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 พบว่าการได้รับกรดแอบไซซิกไม่มีส่วนช่วยรักษาอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและไม่มีบทบาทที่ชัดเจนต่อการเพิ่มพื้นที่ใบของถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็ม

2. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การสังเคราะห์ด้วยแสง และการเปิดปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35

ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันมีการเจริญเติบโตของส่วนต้นเกิดในอัตราที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ และพบว่าภาวะเค็มมีผลต่อการเจริญเติบโตของส่วนต้นมากกว่าการเจริญของส่วนรากในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์สอดคล้องกับการรายงานของ Munns และ Termaat (1986) อย่างไรก็ตามถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ได้รับผลของภาวะเค็มรุนแรงกว่าพันธุ์ สจ.5 โดยพบว่าการเจริญเติบโตถูกยับยั้งทั้งส่วนต้นและส่วนราก และเมื่อดูจากอัตราส่วนรากต่อต้นจะเห็นได้ว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มของพันธุ์ มข.35 มีอัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นถึง 71 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่พันธุ์ สจ.5 มีอัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นเพียง 48 เปอร์เซ็นต์ นอกจากนี้ยังพบว่าพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีอัตราส่วนรากต่อต้นใกล้เคียงกับต้นที่ปลูกในสภาพปกติ ซึ่งแสดงให้เห็นว่าต้นถั่วเหลืองได้รับผลจากภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตไม่รุนแรง ในขณะที่พันธุ์ มข.35 ที่ได้รับกรดแอบไซซิกมีอัตราส่วนรากต่อต้นไม่แตกต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก อย่างไรก็ตาม เมื่อดูจากผลที่มีต่อน้ำหนักแห้งต้นจะเห็นได้ว่าการได้รับกรดแอบไซซิกทางใบทุกสองวันเป็นเวลา 14 วันในระหว่างที่ถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มไม่มีส่วนช่วยเพิ่มการเจริญเติบโตของต้นถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์อย่างมีนัยสำคัญ ผลดังกล่าวขัดแย้งกับผลจากการทดลองเบื้องต้นที่พบแนวโน้มว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกมีน้ำหนักแห้งต้นเฉลี่ยมากกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิก ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากผลของสภาพแวดล้อมที่ต่างกันในแต่ละรอบทดลอง โดยในการทดลองเบื้องต้นถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ได้รับแสงอย่างเต็มที่ต่างจากการทดลองที่ 1 ซึ่งถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ได้รับแสงไม่เต็มที่เนื่องจากสภาพอากาศที่มีเมฆมาก ทำให้ต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มซึ่งเป็นต้นควบคุมมีการเจริญเติบโตไม่เต็มที่ ในขณะเดียวกันต้นที่ได้รับภาวะเค็มก็ได้รับความเครียดจากการขาดน้ำน้อยกว่าเมื่ออยู่ในสภาพที่มีความเข้มแสงสูง เพราะมีการระเหยของน้ำทางปากใบน้อยกว่า การได้รับกรดแอบไซซิกเพิ่มขึ้นจึงไม่มีส่วนช่วยลดการเสียน้ำทางปากใบต่างไปจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับกรดแอบไซซิกอย่างชัดเจน ดังนั้น จึงทำให้การเปรียบเทียบภายในชุดทดลองไม่เห็นแนวโน้มของกรดแอบไซซิกเช่นที่พบในการทดลองเบื้องต้น

จากการวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) และการเปิดปากใบของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ พบว่ามีการลดลงอย่างชัดเจนโดยเฉพาะเมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มนานขึ้น สอดคล้องกับที่มีการศึกษาในพืชชนิดอื่นๆ เช่น *Phaseolus vulgaris* L.(Sibole และคณะ, 1998; Seemann และ

Chritchley, 1985) เมื่อถั่วเหลืองเริ่มได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 2) พบว่ามีการตอบสนองต่อภาวะเครียดอย่างรวดเร็วโดย Gs และ A ถูกยับยั้งอย่างเห็นได้ชัด จากผลการศึกษาพบว่าค่า stomatal conductance (Gs)ได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มมากกว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) โดย Gs ลดลงมากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มและเมื่อระยะเวลานานขึ้นภาวะเค็มยับยั้ง Gs ทั้งที่ใบล่างและใบบริเวณยอด ในขณะที่มีผลต่อ A เฉพาะที่ตำแหน่งใบล่าง โดยที่ใบบริเวณยอดยังคงมีค่า A ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม แสดงให้เห็นว่าภาวะเค็มมีผลต่อความสัมพันธ์ของน้ำมากกว่าการตรึง CO_2

การปิดปากใบมากขึ้นในภาวะเค็มช่วยลดการสูญเสียน้ำในพืชและมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากทำให้การตรึง CO_2 จากบรรยากาศเกิดได้น้อยลง (Delfine และคณะ, 1998) ซึ่งโดยปกติแล้วการลดลงของ Gs เนื่องจากภาวะเค็มมักเกิดควบคู่กับการลดลงของ A (Downton และคณะ, 1985; Wong และคณะ, 1985; Longstreth และคณะ, 1994; Sibole และคณะ, 1998) แต่ในการทดลองครั้งนี้พบว่าเมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานานขึ้น (วันที่ 10 และ 14) ใบบริเวณยอดยังคงมี A เป็นปกติในขณะที่ Gs ลดลงมากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ แสดงให้เห็นว่าการปิดปากใบมากขึ้นไม่มีผลต่อกระบวนการตรึง CO_2 ที่คลอโรพลาสต์ อาจเนื่องมาจากในการทดลองครั้งนี้ ใบบริเวณยอดได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มไม่รุนแรงมาก เนื่องจากถั่วเหลืองมีความสามารถในการป้องกันส่วนยอดของต้นทำให้รักษาระดับของ A ที่ใบบริเวณยอดไว้ได้แม้ว่าจะมีการปิดปากใบมากขึ้น ซึ่งก็มีการรายงานเช่นกันว่าภาวะเค็มอาจทำให้พืชปิดปากใบมากขึ้นโดยที่ไม่มีผลต่อ A ได้ โดยเกิดในกรณีที่ความรุนแรงของภาวะเค็มมีไม่มากดังเช่นการศึกษาโดย Sibole และคณะ (1998) พบว่าต้นถั่วพุ่ม *Phaseolus vulgaris* L. ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 25 และ 50 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 13 วัน มีการปิดปากใบมากขึ้นโดยที่มีการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม

อย่างไรก็ตาม ในการทดลองครั้งนี้ผลดังกล่าวเป็นการศึกษาในสภาพความเข้มแสงต่ำ เนื่องจากสภาพอากาศที่มีเมฆมาก ค่า A ที่วัดได้ไม่ใช่ค่า A สูงสุดที่พืชมีได้ในสภาพความเข้มแสงที่จุดอิ่มตัว (light saturation point) การเปรียบเทียบค่า A ระหว่างต้นที่ได้รับและไม่ได้รับภาวะเค็มจึงไม่เห็นความแตกต่างที่ชัดเจน หากมีการวัดค่า A ในสภาพความเข้มแสงที่จุดอิ่มตัวน่าจะสามารถตอบข้อสงสัยในเรื่องนี้ได้ ในการตอบสนองของพืชต่อความเข้มแสงพบว่าความเข้มแสงที่ลดลงทำให้ค่า A ของพืชลดลงทั้งในต้นที่ได้รับและไม่ได้รับภาวะเค็ม ซึ่งการลดลงของค่า A นี้สอดคล้องกับการปิดปากใบมากขึ้นด้วย (รูปที่ 13 และ 14) Downton และคณะ (1985) ศึกษาเปรียบเทียบการวัดค่า A ที่สภาพความเข้มแสงที่จุดอิ่มตัวกับความเข้มแสง 450 μmol m^{-2} s^{-1} ในต้น *Spinacia oleracea* ที่ปลูกในภาวะเค็ม พบว่าการวัดผลในสภาพความเข้มแสงที่จุดอิ่มตัวพืชที่ได้

รับภาวะเค็มมีค่า Gs และความเข้มข้นของ CO_2 ในช่องว่างระหว่างเซลล์ (Ci) สูงกว่าการวัดในสภาพความเข้มแสง 450 μmol m^{-2} s^{-1} ซึ่งมีผลทำให้ค่า A สูงขึ้นด้วย และการวัดผลที่ความเข้มแสงที่จุดอิ่มตัวทำให้สามารถเห็นความแตกต่างระหว่างชุดทดลองได้ชัดเจนมากกว่าการวัดผลในสภาพความเข้มแสง 450 μmol m^{-2} s^{-1} สำหรับถั่วเหลืองในการทดลองครั้งนี้ จากการสังเกตพบว่าค่า A เริ่มคงที่เมื่อได้รับความเข้มแสงมากกว่า 500 μmol m^{-2} s^{-1}

เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มนานขึ้น ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A ในใบล่างลดลงสอดคล้องกับการปิดปากใบมากขึ้น การลดลงของค่า A ส่วนหนึ่งเกิดจากการยับยั้งที่ปากใบ โดยมีการแพร่เข้าของ CO_2 ลดลง (Delfine และคณะ 1998) นอกจากนี้ยังอาจเกิดจากปัจจัยที่ไม่เกี่ยวข้องกับปากใบด้วย การศึกษาโดย Longstreth และคณะ (1994) พบว่าต้น *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.ที่ได้รับภาวะเค็มมีค่า A ลดลงสัมพันธ์กับการลดลงของค่า Gs (R^2= 0.997) แต่พบว่าค่า Ci ไม่มีการเปลี่ยนแปลงเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มแสดงให้เห็นว่าการปิดปากใบมากขึ้นนี้ไม่มีผลยับยั้งการแพร่เข้าของ CO_2 แต่การลดลงของค่า A น่าจะเกิดจากองค์ประกอบในระดับเซลล์ การศึกษาในต้น *Phaseolus vulgaris* L. ที่ได้รับภาวะเค็มสูงโดย Seemann และคณะ (1998) ได้อธิบายการลดลงของค่า A ว่าอาจเป็นผลมาจากการมีปริมาณคลอไรด์ในคลอโรพลาสต์สูงนอกเหนือจากผลของการปิดปากใบมากขึ้น เช่นเดียวกันกับ Sibole และคณะ (1998) ที่ศึกษาในพืชชนิดเดียวกันได้อธิบายถึงบทบาทในการยับยั้ง A เนื่องจากปริมาณโซเดียมที่มีมากในเซลล์

จากผลของภาวะเค็มที่มีต่อ A และ Gs จะเห็นได้ว่าถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบในทำนองเดียวกัน ซึ่งเมื่อเปรียบเทียบเฉพาะที่ตำแหน่งใบล่างเพื่อศึกษาถึงอาการหรือความรุนแรงของภาวะเค็ม จะเห็นได้ว่าการยับยั้ง Gs ของใบล่างเนื่องจากภาวะเค็มในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์เกิดในสัดส่วนที่ใกล้เคียงกัน (รูปที่ 12 และ 16) โดยวันที่ 10 ของการได้รับภาวะเค็ม ค่า Gs ในใบล่างของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ถูกยับยั้งมากกว่า 60 เปอร์เซ็นต์เช่นเดียวกัน อย่างไรก็ตาม ในวันที่ 10 นี้พันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มมีการลดลงของค่า A น้อยกว่าพันธุ์ สจ.5 ทั้งที่มีการปิดปากใบเพิ่มขึ้นในสัดส่วนที่ใกล้เคียงกัน แต่เมื่อสิ้นสุดการทดลองใบล่างของพันธุ์ มข.35 มีความเสียหายจากภาวะเค็มมากขึ้นจนไม่สามารถวัดค่า A ได้ แสดงให้เห็นว่าในระยะแรกที่ได้รับภาวะเค็มถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ ได้รับผลจากภาวะเค็มต่อ A และ Gs ไม่ต่างกัน แต่เมื่อระยะเวลานานขึ้น พันธุ์ มข.35 ได้รับความเสียหายจากภาวะเค็มรุนแรงกว่าพันธุ์ สจ.5 เป็นการตอบสนองในลักษณะเช่นเดียวกับผลที่มีต่อการเจริญเติบโต ซึ่งเกี่ยวข้องกับการเข้าสู่ระยะ log phase ของพันธุ์ สจ.5 ที่เร็วกว่าพันธุ์ มข.35 อาจกล่าวได้ว่า

ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 สามารถปรับตัวต่อภาวะเค็มที่ได้รับได้ ในขณะที่พันธุ์ มข.35 ไม่สามารถปรับตัวได้จึงมีความเสียหายมากขึ้นเมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มนานขึ้น

สำหรับผลของการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อค่า A และ Gs พบว่าในระยะแรกที่ได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 2) ซึ่งผลของภาวะเค็มยังมีไม่มากนัก กรดแอบไซซิกที่ให้มีแนวโน้มเพิ่มการปิดปากใบในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ (รูปที่ 12 และ 16) รวมทั้งการสังเคราะห์ด้วยแสงในพันธุ์ สจ.5 ด้วย (รูปที่ 11) แต่เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มนานขึ้นกรดแอบไซซิกที่ให้ไม่มีผลที่ชัดเจนต่อ A แต่พบว่าค่า Gs ของใบล่างของพันธุ์ มข.35 มีแนวโน้มลดลงเนื่องจากการได้รับกรดแอบไซซิกในวันที่ 6 และ 10 (รูปที่ 16) แต่ไม่แตกต่างทางสถิติ แสดงให้เห็นว่าพันธุ์ มข.35 มีการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกที่ให้โดยเป็นการตอบสนองในทางลบ กล่าวคือการได้รับกรดแอบไซซิกมีแนวโน้มในการเพิ่มความรุนแรงของภาวะเค็มให้เกิดมากขึ้นในถั่วเหลืองพันธุ์นี้ การลดลงของค่า Gs ซึ่งเกิดมากที่สุดในต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์สอดคล้องกับอาการของต้นพืชที่ได้รับความเสียหายจากภาวะเค็มมากที่สุดด้วย

ส่วนพันธุ์ สจ.5 พบว่ามีแนวโน้มการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกในวันที่ 2 (รูปที่ 12) เช่นเดียวกับพันธุ์ มข.35 และพบว่าค่า Gs ของใบบริเวณยอดในวันที่ 6 (รูปที่ 14) มีแนวโน้มลดลงเนื่องจากกรดแอบไซซิกด้วย (ไม่แตกต่างทางสถิติ) การตอบสนองที่พบในพันธุ์ สจ.5 ดังกล่าวเกี่ยวข้องกับความเข้มแสงด้วยกล่าวคือเมื่อวัดผลในสภาพความเข้มแสงสูง (วันที่ 2 และ 6) พบว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีค่า Gs สูงกว่าการวัดในความเข้มแสงต่ำ (วันที่ 10 และ 14) เมื่อเปรียบเทียบค่า Gs ระหว่างชุดทดลองทำให้เห็นแนวโน้มที่เกิดขึ้นได้ในวันที่ 2 และ 6 นี้ ส่วนพันธุ์ มข.35ในวันที่ 6 และ 10 (รูปที่ 16) พบว่าการตอบสนองของปากใบของต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มไม่ได้รับอิทธิพลจากความเข้มแสงเช่นที่พบในพันธุ์ สจ.5 กล่าวคือแม้ว่าจะเป็นการวัดในความเข้มแสงต่างกัน ใบล่างของต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มยังคงมีค่า Gs สูงและสูงกว่าต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มพันธุ์ สจ.5 ลักษณะเช่นนี้น่าจะเป็นอีกเหตุผลหนึ่งที่ทำให้สามารถเห็นแนวโน้มผลของกรดแอบไซซิกต่อการเปิดปากใบได้ชัดเจนกว่าพันธุ์ สจ.5

อย่างไรก็ตาม จากการทดสอบค่าทางสถิติพบว่าการให้กรดแอบไซซิกมีผลต่อ A และ Gs ไม่ต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียวรวมทั้งผลที่มีต่อการเจริญเติบโตของพืชด้วย เนื่องจากภาวะเค็มทำให้มีการสังเคราะห์กรดแอบไซซิกภายในเนื้อเยื่อพืชเพิ่มขึ้น (Wolf และคณะ, 1990; Peuke และคณะ, 1994; Jeschke และคณะ, 1997) ซึ่งกรดแอบไซซิกที่เพิ่มขึ้นนี้มีบทบาทในการยับยั้งการเจริญเติบโต (Munns และ Sharp,1993) และยับยั้งการเปิดปากใบ (Zeevaart และ Creelman, 1988; Hartung และ Davies, 1994; Thomas และ Eamus, 1999) จึงอาจ

อธิบายได้ว่าภาวะเค็มทำให้การเจริญเติบโตและการเปิดปากใบของถั่วเหลืองถูกยับยั้งค่อนข้างมากแล้วโดยการทำงานของกรดแอบไซซิกที่เพิ่มขึ้นในเนื้อเยื่อ การได้รับกรดแอบไซซิกเพิ่มขึ้นจากภายนอกจึงมีผลต่อถั่วเหลืองไม่ต่างจากผลของภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ นอกจากนี้ การตอบสนองของปากใบต่อกรดแอบไซซิกในถั่วเหลืองอาจเกิดในลักษณะเช่นเดียวกับที่มีการศึกษามาก่อน เช่น การศึกษาในข้าวโพด (*Zea mays* L.) ซึ่งพบว่าปากใบมีการตอบสนองค่อนข้างดีต่อกรดแอบไซซิกในไซเลมที่ความเข้มข้นต่ำโดยมีผลลดค่า Gs อย่างชัดเจน และเมื่อปริมาณกรดแอบไซซิกเพิ่มมากขึ้นกลับไม่มีผลทำให้ค่า Gs ลดลงมากขึ้นแต่อย่างใด(Tardieu และคณะ,1992) นอกจากนี้ การสังเคราะห์กรดแอบไซซิกเพิ่มขึ้นเมื่อพืชได้รับภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อมก็มีรายงานด้วยว่ามีการสังเคราะห์ในปริมาณที่มากน้อยต่างกันด้วย พืชส่วนใหญ่ที่ได้รับภาวะขาดน้ำมีการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิก 10-30 เท่า (Hartung และ Davies, 1994) ในขณะที่พืชบางชนิด เช่นถั่วพุ่ม *Phaseolus vulgaris* L. เพิ่มเพียง 2 เท่าเมื่อได้รับภาวะเครียดจากอุณหภูมิต่ำ (Trejo และ Davies, 1991) สิ่งนี้แสดงให้เห็นถึงความไวในการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกที่ต่างกันในพืชแต่ละชนิด ด้วยเหตุผลดังกล่าว แสดงให้เห็นว่าการให้กรดแอบไซซิกเพิ่มขึ้นจากภายนอกจึงอาจไม่มีผลที่ชัดเจนต่อการเปลี่ยนแปลงค่า Gs ของถั่วเหลือง

นอกจากนี้ การตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกที่ไม่ชัดเจนอาจเกิดจากสาเหตุอื่น ได้แก่ การที่กรดแอบไซซิกที่ให้ทางใบเมื่อเข้าสู่เนื้อเยื่อพืชมีการสลายตัวเกิดขึ้นเร็วเนื่องจากถูกย่อยสลายโดยเอนไซม์ (catabolic enzymes)ในไซโตพลาสซึม ซึ่งมีรายงานด้วยว่ากรดแอบไซซิกในใบที่อยู่ในที่มืดถูกสลายได้เร็วกว่าในที่มีแสง เนื่องจากในภาวะที่มีแสงกรดแอบไซซิกส่วนใหญ่อยู่ในรูปที่มีประจุลบ สามารถจับอยู่กับคลอโรพลาสต์ได้จึงไม่ถูกสลายโดยเอนไซม์ (Zeevaart และ Creelman, 1988) สำหรับการทดลองนี้ อาจเป็นไปได้ว่าการให้กรดแอบไซซิกเวลา 19.00 น. ซึ่งทำให้พืชอยู่ในที่มืดเป็นเวลานานเกินไป จนมีผลต่อความเสถียรของกรดแอบไซซิกภายหลังการเข้าสู่ใบ ดังนั้นจึงทำให้ผลของกรดแอบไซซิกที่ให้ทางใบต่อค่า Gs ไม่แตกต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว

อย่างไรก็ตาม จากการหาความสัมพันธ์ระหว่าง A และ Gs ในแต่ละชุดทดลอง (ตารางที่ 26) แสดงให้เห็นว่าถั่วเหลืองมีการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกที่ให้จากภายนอก โดยพบว่าการได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นมีผลเพิ่มความสัมพันธ์ระหว่าง A และ Gs มากขึ้นในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ โดยเฉพาะอย่างยิ่ง ในพันธุ์ มข.35 ซึ่งกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์ มีผลเพิ่มความสัมพันธ์ดังกล่าวมากกว่าผลของภาวะเค็มอย่างชัดเจน ($P \leq 0.01$)

3. ผลของภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือ และความถี่ปากใบของถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35

ภาวะเค็มมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ โดยในระยะแรกการเจริญเติบโตของพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มถูกยับยั้งมากกว่าพันธุ์ มข.35 เนื่องจากการเจริญเติบโตของพันธุ์ สจ.5 เข้าสู่ระยะ log phase เร็วกว่าพันธุ์ มข.35 จึงทำให้เห็นผลของภาวะเค็มต่อการสร้างน้ำหนักแห้งต้นและพื้นที่ใบตั้งแต่วันที่ 6 ในขณะที่พันธุ์ มข.35 เริ่มเห็นผลของภาวะเค็มช้ากว่าคือวันที่ 10 ของการได้รับภาวะเค็ม อย่างไรก็ตาม เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันการเจริญเติบโตของพันธุ์ มข.35 ถูกยับยั้งรุนแรงกว่าพันธุ์ สจ.5 โดยมีการสร้างน้ำหนักแห้งต้นเกิดในอัตราที่ลดลงถึง 50 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่พันธุ์ สจ.5 มีการลดลงเพียง 35 เปอร์เซ็นต์ รวมทั้งมีการยับยั้งการเจริญเติบโตของรากเกิดอย่างชัดเจนเฉพาะในพันธุ์ มข.35 ด้วย นอกจากนี้ การเพิ่มขึ้นของอัตราส่วนรากต่อต้นในพันธุ์ มข.35 เป็นสิ่งที่แสดงให้เห็นว่าต้นถั่วเหลืองได้รับผลเสียหายจากภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตอย่างรุนแรง ผลดังกล่าวนี้แสดงให้เห็นถึงความสามารถในการทนต่อภาวะเค็มของพันธุ์ สจ.5 ที่มากกว่าพันธุ์ มข.35 ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาผลของภาวะเค็มในถั่วเหลืองโดย Velagaleti และ Schweitzer (1995) ซึ่งพบว่าในพันธุ์ทนเค็มจะมีการลดลงของน้ำหนักแห้งต้นและรากน้อยกว่าพันธุ์ไม่ทนเค็ม

จากการศึกษาถึงการสะสมไอออนของเกลือในถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับต่างๆกันเป็นเวลา 20 วัน พบว่าถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีกลไกในการป้องกันความเสียหายจากภาวะเค็มโดยมีการสะสมโซเดียมไว้ในลำต้นมากกว่าที่แผ่นใบเช่นเดียวกัน (ศิริพรรณ บรรหาร, 2543) ส่วนในการทดลองครั้งนี้สนใจศึกษาถึงการสะสมไอออนของเกลือในใบโดยเปรียบเทียบระหว่างตำแหน่งใบล่างและใบบริเวณยอดควบคู่ไปกับการวัดค่า A และ Gs พบว่าถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการสะสมไอออนของเกลือเพิ่มมากขึ้นตามระยะเวลาที่ได้รับเกลือนานขึ้น และมีการสะสมคลอไรด์ในใบมากกว่าโซเดียม โดยเมื่อได้รับภาวะเค็มนาน 14 วันพบว่ามีปริมาณคลอไรด์เพิ่มขึ้นในใบล่างเนื่องจากภาวะเค็มถึง 12 เท่า ในขณะที่ปริมาณโซเดียมเพิ่มขึ้นเพียง 1.6 เท่าในถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 และมีปริมาณไม่เปลี่ยนแปลงในพันธุ์ สจ.5 แสดงให้เห็นว่าถั่วเหลืองเป็นพืชที่สามารถลดการสะสมโซเดียมในใบ สอดคล้องกับการรายงานของ Durand และ Lacan (1994) ที่พบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ Hodgson สามารถลดปริมาณโซเดียมในใบได้โดยการสะสมไว้ในส่วนของลำต้น และมีการสะสมคลอไรด์มากในแผ่นใบเช่นเดียวกับ Velagaleti และ Schweitzer (1995) การมีปริมาณคลอไรด์เพิ่มขึ้นมากในใบล่างของถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์นี้ สอดคล้องกับอาการของใบที่พบคือ อาการใบแห้งตายเป็นจุด (necrosis)บริเวณใกล้ขอบใบและอาการใบเหลือง (chlorosis)

ซึ่งมีรายงานว่าอาการใบไหม้เป็นผลของความเป็นพิษของคลอไรด์ต่อเซลล์ใบถั่วเหลือง (Yang และ Blanchar, 1993)

การสะสมไอออนของเกลือเกิดในใบล่างมากกว่าใบบริเวณยอด เป็นกลไกหนึ่งที่พืชมีเพื่อป้องกันใบอ่อนจากภาวะเค็ม (Greenway และ Munns, 1980) ในการทดลองนี้ปริมาณโซเดียมในใบบริเวณยอดของถั่วเหลืองไม่เปลี่ยนแปลงเนื่องจากภาวะเค็ม ในขณะที่มีการเพิ่มขึ้นของโซเดียมในใบล่างในพันธุ์ มข.35 อาจอธิบายได้ด้วยงานวิจัยของ Durand และ Lacan (1994) ที่พบว่าถั่วเหลืองมีปริมาณโซเดียมในไซเลมแซปลดลงตามความสูงของต้นที่เพิ่มขึ้น เกิดจากเนื้อเยื่อลำต้นรอบท่อลำเลียงมีการดูดรับโซเดียมเอาไว้ ปริมาณโซเดียมที่ถูกลำเลียงไปยังยอดจึงลดลง ด้วยเหตุผลนี้จึงมีปริมาณไอออนของเกลือทั้งสองชนิดในใบบริเวณยอดน้อยกว่าใบล่าง ในการทดลองครั้งนี้ต้นถั่วมีความสูงมาก (ประมาณ 1 เมตร) เนื่องจากเป็นการปลูกในสภาพภูมิอากาศที่มีเมฆบดบังแสงมาก จึงน่าจะเป็นอีกเหตุผลหนึ่งที่ทำให้ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์สามารถเจริญเติบโตได้ในระดับความเค็มนี้และมีปริมาณโซเดียมในใบบริเวณยอดไม่เพิ่มขึ้น อย่างไรก็ตาม พบว่าปริมาณคลอไรด์ในใบบริเวณยอดมีการเพิ่มขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม แสดงให้เห็นว่าถั่วเหลืองมีความสามารถจำกัดในการลดการลำเลียงคลอไรด์ไปยังใบบริเวณยอด

เมื่อเปรียบเทียบการสะสมไอออนของเกลือระหว่างถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ จะเห็นได้ชัดเจนว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 มีความสามารถในการต้านทานต่อภาวะเค็มได้ดีกว่าพันธุ์ มข.35 โดยสามารถป้องกันการเพิ่มขึ้นของโซเดียมในใบบริเวณยอดและใบล่างได้ นอกจากนี้ ตลอดระยะเวลาการได้รับภาวะเค็ม 14 วันถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ไม่มีการหลุดร่วงของใบล่าง ในขณะที่พันธุ์ มข.35 แสดงอาการของเกลือที่ใบล่าง และมีการทิ้งใบในฤดูปลูกที่สภาพอากาศค่อนข้างร้อน (เดือนเมษายน-พฤษภาคม) นอกจากความสามารถในการลดการสะสมโซเดียมในใบแล้ว ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ยังมีการสะสมคลอไรด์คิดเป็นเปอร์เซ็นต์ที่ต่ำกว่าพันธุ์ มข.35 อีกด้วย เช่น เมื่อได้รับภาวะเค็ม 14 วัน พันธุ์ สจ.5 มีปริมาณคลอไรด์ในใบล่าง 1.45 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ในขณะที่พันธุ์ มข.35 มีปริมาณคลอไรด์ 6.29 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ซึ่งในการศึกษาในถั่วเหลืองพันธุ์ แมนจู (Manchu) และเซนเทนเนียล (Centennial) ซึ่งเป็นพันธุ์ทนเค็ม ก็พบว่ามีการสะสมคลอไรด์ในใบต่ำกว่าในพันธุ์วิลเลี่ยมส์ (Williams) และแจ็คสัน (Jackson) ซึ่งเป็นพันธุ์ไม่ทนเค็มเช่นกัน (Velagaleti และ Schweitzer, 1995) การที่พันธุ์ สจ.5 มีการสะสมคลอไรด์ในใบน้อยกว่าพันธุ์ มข.35นี้ อาจอธิบายได้โดยงานวิจัยของศิริพรรณ บรรหาร (2543) ซึ่งพบว่าพันธุ์ สจ.5 มีการสะสมคลอไรด์ส่วนหนึ่งไว้ในลำต้นได้ทำให้มีปริมาณคลอไรด์ในใบต่ำ ในขณะที่พันธุ์ มข.35 มีปริมาณคลอไรด์ในใบสูงกว่าในลำต้น

นอกจากนี้ จากการหาความสัมพันธ์ระหว่างการสะสมโซเดียมและคลอไรด์ในใบกับค่า A และ Gs (ตารางที่ 35) จะเห็นว่าในพันธุ์ สจ.5 การสะสมไอออนของเกลือในใบมีความสัมพันธ์กับ A และ Gs ไม่ชัดเจน ในขณะที่พันธุ์ มข.35 พบว่ามีความสัมพันธ์ดังกล่าวทั้งในใบบริเวณยอดและใบล่าง ความสัมพันธ์ระหว่างการสะสมคลอไรด์กับการลดลงของค่า A และ Gs ($r = -0.690$ และ $r = -0.873$ ตามลำดับ) และความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณโซเดียมกับ Gs ในใบล่างของพันธุ์ มข.35 ($r = -0.548$) อาจใช้อธิบายการลดลงของค่า A และ Gs ในการทดลองที่ 1 ได้ว่าการสะสมไอออนของเกลือมีส่วนในการทำให้เกิดการลดลงของค่า A และ Gs ผลดังกล่าวสอดคล้องกับที่ Seemann และ Critchley (1985) และ Rawson (1986) ได้อธิบายไว้ว่าการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ลดลงมากในภาวะเค็มนอกจากเป็นผลจากการปิดปากใบมากขึ้นแล้วยังเกิดจากความเป็นพิษของปริมาณคลอไรด์ที่มีมากในใบด้วย นอกจากนี้ การลดลงของค่า A เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานานอาจเกิดจากอายุของใบที่เพิ่มขึ้นด้วย ซึ่งมีการศึกษาที่พบเช่นกันว่าการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงเนื่องจากอายุใบด้วย (Rawson และคณะ, 1983) การลดลงของค่า A ในต้นที่ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานาน จึงน่าจะเป็นผลร่วมกันระหว่างอายุของใบที่เพิ่มขึ้นกับผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเปิดปากใบและการเพิ่มขึ้นของปริมาณคลอไรด์ในใบ นอกจากนี้ จากความสัมพันธ์ดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าพันธุ์ มข.35 มีการเปลี่ยนแปลงเนื่องจากภาวะเค็มต่อกระบวนการต่างๆมากกว่าพันธุ์ สจ.5 และเมื่อพิจารณาร่วมกับการลดลงของอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (ตารางที่ 25) และการยับยั้งการสร้างน้ำหนักแห้งต้นและรากเนื่องจากภาวะเค็ม จะเห็นได้ว่าพันธุ์ มข.35 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่มีศักยภาพในด้านการทนแล้งมีความสามารถในการทนต่อภาวะเค็มได้น้อยกว่าพันธุ์ สจ.5

สำหรับผลของกรดแอบไซซิกต่อการสะสมไอออนของเกลือ จะเห็นได้ว่ากรดแอบไซซิกไม่มีผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในถั่วเหลือง ในขณะที่มีงานวิจัยในพืชชนิดอื่นพบว่าการชักนำด้วยการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกสามารถลดการสะสมโซเดียมในต้นพืชได้ เช่น ข้าวบาร์เล่ย์ (*Hordeum vulgare* L., Popova และคณะ, 1995) ข้าวฟ่าง (*Sorghum bicolor* (L.) Moench, Amzallag และคณะ, 1990) และ *Pisum sativum* L. cv. *Ran1* (Fedina และคณะ, 1994) เมื่อพิจารณาจากผลของกรดแอบไซซิกต่อการเปิดปากใบจากค่า Gs ในวันที่ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม (รูปที่ 12) จะเห็นว่าการได้รับหรือไม่ได้รับกรดแอบไซซิกมีผลยับยั้งการเปิดปากใบไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ ซึ่งการเปิดปากใบนี้มีผลต่อการลำเลียงไอออนของเกลือไปยังส่วนยอด (Fedina และคณะ, 1994) ดังนั้น การให้กรดแอบไซซิกจึงไม่มีผลลดการลำเลียงโซเดียมไปยังยอดเหมือนกับที่มีการศึกษาพบในพืชชนิดต่างๆ ดังกล่าว

เมื่อสิ้นสุดการทดลองจากการวัดน้ำหนักแห้งของต้นและราก ทำให้ทราบว่าการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกไม่สามารถทำให้ถั่วเหลืองมีการเจริญเติบโตดีขึ้นในภาวะเค็มได้ ยิ่งไปกว่า

นั้นยังพบแนวโน้มของการยับยั้งการเจริญเติบโตในถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ซึ่งเห็นได้จากอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ที่ลดลงอย่างชัดเจนอีกด้วย ผลดังกล่าวขัดแย้งกับการศึกษาในพืชบางชนิด ที่พบว่าการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอกสามารถช่วยลดผลของภาวะเค็มได้ ซึ่งพืชที่ศึกษามีทั้งพืชกลุ่ม C_4 เช่น ข้าวฟ่าง (Amzallag และคณะ, 1990) และข้าวโพด (Zhao และคณะ, 1995) และพืชกลุ่ม C_3 เช่น ข้าว (*Oryza sativa* L.)(Bohra และคณะ, 1995) และข้าวบาร์เล่ย์ (Popova และคณะ, 1995) ซึ่งถั่วเหลืองก็เป็นพืช C_3 เช่นกัน ในพืช C_4 เช่น ข้าวฟ่าง Amzallag และคณะ (1990) ได้อธิบายถึงบทบาทของกรดแอบไซซิกในการช่วยลดปริมาณโซเดียมในต้นพืชและการเพิ่มประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ PEP Caboxyase ทำให้พืชมีการตรึง CO_2 ได้ดีแม้ว่าการปิดปากใบจะเพิ่มขึ้น พืชจึงสามารถเจริญเติบโตได้ดีในภาวะเค็ม ส่วนในพืชกลุ่ม C_3 เช่นข้าวบาร์เล่ย์ พบว่ากรดแอบไซซิกมีบทบาทในการรักษาอัตราการตรึง CO_2 และลดปริมาณโซเดียมและคลอไรด์ในต้นพืช แต่เป็นการให้กรดแอบไซซิกทางระบบรากพืช (Popova และคณะ, 1995) และการศึกษาในข้าวซึ่งเป็นการให้กรดแอบไซซิกทางใบ ผู้วิจัยก็อธิบายถึงบทบาทของกรดแอบไซซิกในการลดปริมาณโซเดียมในส่วนต้นด้วยเช่นกัน (Bohra และคณะ, 1995) ส่วนในการทดลองครั้งนี้ จะเห็นได้ว่าการให้กรดแอบไซซิกไม่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออนของเกลือทั้งสองชนิดแต่อย่างใด สอดคล้องกับผลที่มีต่อการเปิดปากใบในถั่วเหลืองที่ไม่ต่างจากเมื่อได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียว กรดแอบไซซิกจึงไม่มีผลชักนำให้ถั่วเหลืองเจริญได้ดีขึ้นเมื่อได้รับภาวะเค็ม

อย่างไรก็ตาม การให้กรดแอบไซซิกเพื่อชักนำการปรับตัวไม่สามารถทำได้ในพืชบางชนิดเช่นกัน ได้แก่ การศึกษาในต้นข้าวสาลี (*Triticum aestivum* L.)โดยการให้กรดแอบไซซิก 20 ppm (เท่ากับ 75.6 ไมโครโมลาร์) ทางใบในระหว่างที่พืชได้รับภาวะเค็ม พบว่าต้นข้าวสาลีมีการเจริญเติบโตของทั้งส่วนต้นและรากไม่ต่างจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียว (Malibari, 1993) และการให้กรดแอบไซซิกทางรากก่อนปลูกข้าวสาลีในภาวะเค็ม พบว่าไม่สามารถลดความเสียหายจากภาวะเค็มได้ (Datta และคณะ, 1997) จะเห็นได้ว่าความสามารถในการชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็มของกรดแอบไซซิกอาจมีข้อจำกัดในเรื่องของชนิดพืชด้วย นอกจากนี้ Amzallag และคณะ (1994) พบว่าการให้กรดแอบไซซิกมีข้อจำกัดเกี่ยวกับระยะการเจริญเติบโตของพืชและช่วงเวลาที่เหมาะสมในการให้ด้วย โดยพบว่าการชักนำด้วยกรดแอบไซซิกในข้าวฟ่าง ควรทำในช่วงเวลา 10 วันแรกของการได้รับภาวะเค็มเท่านั้น ซึ่งในการให้กรดแอบไซซิกกับพืชชนิดใดก็ตาม จำเป็นต้องมีการศึกษาหาสภาพที่เหมาะสมกับพืชแต่ละชนิดด้วย เช่น ความเข้มข้นของกรดแอบไซซิก ระยะการเจริญเติบโตของพืช ระยะเวลาที่ให้ได้รับกรดแอบไซซิก ตลอดจนความไวของปากใบในการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกจากภายนอกด้วย สำหรับถั่วเหลืองที่ใช้ศึกษาในการทดลองครั้งนี้ จะเห็นได้ว่าแต่ละพันธุ์ก็ยังมีการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกต่างกัน ดังนั้นการที่กรดแอบไซซิก

ไม่สามารถชักนำให้ถั่วเหลืองมีการเจริญเติบโตดีขึ้นในภาวะเค็ม อาจเนื่องมาจากปัจจัยในเรื่องของชนิดพืชที่มีการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกจากภายนอกต่างกันด้วย

สำหรับความถี่ปากใบของพืชพบว่ามีการเปลี่ยนแปลงเนื่องจากปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมได้ เช่น ภาวะขาดน้ำ (Ciha และ Brun, 1975; El-Hashani และ Pearson, 1995) ระดับ CO_2 ที่เพิ่มขึ้น (Boetsch และคณะ, 1996; Beerling และ Kelly, 1997) และความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น (Furukawa, 1997) สำหรับผลของภาวะเค็มต่อการเปลี่ยนแปลงความถี่ปากใบจากการตรวจเอกสารไม่พบว่ามีการศึกษามาก่อน แต่เนื่องจากภาวะเค็มและภาวะขาดน้ำมีความเกี่ยวข้องกันในเรื่องของการทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงสมดุลของฮอร์โมนพืช โดยเฉพาะเกี่ยวข้องกับการเพิ่มขึ้นของปริมาณกรดแอบไซซิกเช่นเดียวกัน (Chapin อ้างถึงใน Thomas และ Bohnert, 1993) จึงมีสมมติฐานว่าถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกอาจมีการเปลี่ยนแปลงของจำนวนปากใบ เพื่อช่วยในการรักษาความสัมพันธ์ของน้ำในใบ ซึ่งมีการศึกษาพบว่ามีความสัมพันธ์ระหว่างค่าความถี่ปากใบกับค่า Gs ของพืชด้วย (Woodward และ Bazzaz, 1988) อย่างไรก็ตาม การทดลองครั้งนี้พบว่าการได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกไม่มีผลต่อความถี่ปากใบในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ ต่างจากการศึกษาผลของภาวะขาดน้ำในข้าวสาลี (*Triticum aestivum* L.) ซึ่งพบว่าภาวะเค็มและการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอก ทำให้พืชมีการปรับตัวโดยมีการลดจำนวนปากใบของใบที่เกิดใหม่ เห็นได้จากค่าความถี่ปากใบที่ลดลง และมีการสร้างขนมากขึ้นแทน (El-Hashani และ Pearson, 1995) ซึ่งการเปลี่ยนแปลงจาก guard mother cell ไปเป็นปากใบนี้เป็นลักษณะที่ควบคุมโดยพันธุกรรม (Yang และ Sack, 1993)

การที่ภาวะเค็มไม่มีผลต่อจำนวนปากใบของใบที่เกิดใหม่ในการทดลองครั้งนี้ อาจอธิบายโดยพิจารณาผลที่มีต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และการสะสมโซเดียมไอออนได้ว่า ถั่วเหลืองได้รับผลจากภาวะเค็มไม่รุนแรงมาก โดยเฉพาะใบระดับบนของต้นมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่เปลี่ยนแปลงอย่างมีนัยสำคัญเนื่องจากภาวะเค็ม อาจเป็นไปได้ว่าถั่วเหลืองไม่จำเป็นต้องมีการปรับตัวโดยการลดจำนวนปากใบของใบที่เกิดใหม่ เพราะสามารถป้องกันส่วนยอดได้ด้วยกลไกอื่นแล้ว เช่น การลดการสะสมไอออนของโซเดียมในใบบริเวณยอด การลดการเสียน้ำโดยการปรับขนาดของช่องเปิดปากใบ ซึ่งเป็นการตอบสนองที่เพียงพอในการปรับตัวต่อภาวะเค็มที่พืชได้รับโดยไม่มีการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบ ซึ่งก็มีรายงานที่กล่าวถึงการปรับตัวในลักษณะอื่นโดยไม่จำเป็นต้องมีการเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบเช่นกัน เช่นการที่ระดับ CO_2 ที่เพิ่มขึ้นไม่มีผลต่อความถี่ปากใบใน *Phaseolus vulgaris* L.(Radoglou และ Jarvis, 1992) ผู้วิจัยได้อธิบายว่าอาจเนื่องมาจากพืชมีการปรับขนาดของช่องเปิดปากใบ (stomatal aperture) ซึ่งเพียงพอต่อการปรับตัวต่อระดับ CO_2 ที่เพิ่มขึ้นแล้ว จึงไม่มีการเปลี่ยนแปลงความถี่ปากใบ

นอกจากนี้ ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมเดียวกัน อาจมีผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงความถี่ปากใบหรือไม่มีการเปลี่ยนแปลงก็ได้เช่นกัน โดยพบว่าพืชแต่ละชนิดอาจมีการตอบสนองต่างกันได้ เช่น การเพิ่มขึ้นของระดับ CO_2 มีผลทำให้ความถี่ปากใบลดลงใน *Opuntia* เป็นผลมาจากการเพิ่มขึ้นของจำนวนเซลล์ผิว (epidermal cell) (North และ คณะ,1995) แต่ไม่มีผลต่อความถี่ปากใบของ *Phaseolus vulgaris* L. (Radoglou และ Jarvis, 1992) ส่วนการศึกษาความถี่ปากใบในถั่วเหลืองโดย Ciha และ Brun (1975) พบว่าภาวะขาดน้ำมีผลทำให้ความถี่ปากใบเพิ่มขึ้น แต่เป็นการคำนวณค่าความถี่ปากใบเป็นจำนวนปากใบต่อพื้นที่ใบ ซึ่งความถี่ปากใบที่เพิ่มขึ้นเป็นผลมาจากการลดลงของพื้นที่ใบเนื่องจากภาวะขาดน้ำเป็นสาเหตุสำคัญ จากผลการศึกษาการเปลี่ยนแปลงความถี่ปากใบในการทดลองครั้งนี้ แสดงให้เห็นว่าภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกไม่มีผลเปลี่ยนแปลงการพัฒนาจาก guard mother cell ไปเป็นปากใบในถั่วเหลือง และยังแสดงให้เห็นด้วยว่าการลดลงของค่า Gs เนื่องจากภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกในการทดลองที่ 1 น่าจะเป็นผลมาจากการปิดปากใบมากขึ้น โดยไม่มีการเปลี่ยนแปลงของจำนวนปากใบ

4. ผลของกรดแอบไซซิกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น

การศึกษาผลของภาวะเค็มต่อปริมาณรงควัตถุในใบโดยส่วนใหญ่มักพบว่าพืชที่ได้รับภาวะเค็มระดับสูงหรือได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานานมีการลดลงของปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสงอย่างชัดเจน (Downton และคณะ, 1985; Seemann และ Critchley, 1985; Malibari, 1993; Longstreth และคณะ,1994; Zayed และ Zeid, 1997/1998; Soussi และคณะ, 1998; Attumi และคณะ 1999; Hernandez และคณะ,1999) โดยภาวะเค็มไปมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของไทลาคอยด์เมมเบรนจากการมีออกซิเจนอนุมูลอิสระเพิ่มขึ้น (Hernandez และคณะ,1999) การยับยั้งการสร้างคลอโรฟิลล์ (Soussi และคณะ, 1998) และการลดลงของปริมาณแมกนีเซียมเนื่องจากภาวะเค็ม (Delfine และคณะ, 1998) สำหรับการทดลองนี้ พบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 14 วัน การเจริญเติบโตถูกยับยั้งโดยที่ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบไม่เปลี่ยนแปลงทั้งในใบที่เกิดใหม่บริเวณยอดและใบล่างของต้น เมื่อพิจารณาถึงผลของภาวะเค็มที่ทำให้ค่า A และ Gs ในใบล่างลดลงในการทดลองที่ 1 อาจอธิบายด้วยการทดลองที่ 3 ได้ว่าการลดลงของค่า A ไม่ได้เกิดจากการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์ แต่เป็นผลมาจากการลดลงของการตรึง CO_2 จากการปิดปากใบมากขึ้น

จากผลการทดลองจะเห็นได้ว่าต้นถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์ ก่อนการย้ายปลูกในระดับเกลือที่สูงขึ้น มีความสามารถในการปรับตัวต่อภาวะเค็มได้ โดยจะเห็นว่าเมื่อได้รับภาวะเค็ม 120 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 และ 14 วัน ปริมาณรงควัตถุในใบทั้ง

ใบบริเวณยอดและใบล่างไม่เปลี่ยนแปลง ในขณะที่ต้นควบคุมที่ได้รับการย้ายปลูกในภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์ มีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* ในใบบริเวณยอดลดลงเมื่อได้รับภาวะเค็ม 7 วัน (วันที่ 21) (รูปที่ 48 และ 49)

เมื่อได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นเป็นเวลา 14 วัน (วันที่ 28) ต้นควบคุมที่เพิ่งได้รับภาวะเค็มระดับสูงมีการปรับตัวเกิดขึ้นโดยต้นพืชยังคงมีการเจริญเติบโตของส่วนยอดเกิดขึ้นได้ และมีปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้ง Chl *a* และ Chl *b* ไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม อย่างไรก็ตาม แม้ว่าปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสงจะไม่ลดลง แต่ต้นถั่วเหลืองได้รับความเสียหายอย่างมากโดยมีการหลุดร่วงของใบล่าง และมีการสร้างใบใหม่ตลอดจนการเจริญของแขนงข้างเกิดน้อยลงเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มตลอดการทดลอง การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวมีผลต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงโดยรวมของต้น เพราะพื้นที่ใบในการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงทำให้มีอัตราการเจริญเติบโตลดลง ซึ่งเห็นได้จากการลดลงของค่า RGR ดังตารางที่ 37 Munns และ Termaat (1986)ได้กล่าวไว้ว่าหากพืชยังคงได้รับภาวะเค็มอีกเป็นเวลานาน การสังเคราะห์ด้วยแสงโดยรวมที่ลดลงจนไม่สามารถสร้างอาหารที่เพียงพอต่อการเจริญเติบโตได้ จะทำให้พืชตายในที่สุด

สำหรับการวัดปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบล่าง พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลกระทบต่อปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* อาจเนื่องมาจากอายุใบที่เพิ่มขึ้น (อายุ 35 วัน) มีผลทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ของต้นที่ไม่ได้รับเกลือมีค่าต่ำ การเปรียบเทียบปริมาณคลอโรฟิลล์ที่ตำแหน่งใบนี้จึงเห็นผลของภาวะเค็มไม่ชัดเจน ดังนั้น การเปรียบเทียบปริมาณคลอโรฟิลล์ที่ตำแหน่งใบนี้จึงไม่เหมาะสมในการศึกษาผลของภาวะเค็มต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ ผลของอายุใบต่อปริมาณคลอโรฟิลล์มีรายงานเช่นกัน โดย Soussi และคณะ (1998) พบว่าภาวะเค็มระดับ 75 และ 100 มิลลิโมลาร์มีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์อย่างมีนัยสำคัญเฉพาะที่ 4 วันแรกของการได้รับภาวะเค็ม แต่เมื่อระยะเวลานานขึ้นไม่เห็นความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ เนื่องจากอายุใบที่เพิ่มขึ้นในต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมีผลทำให้ปริมาณรงควัตถุในใบลดลงด้วย การเปรียบเทียบระหว่างชุดทดลองจึงไม่แตกต่างกันทางสถิติ

สำหรับการให้กรดแอบไซซิกร่วมกับภาวะเค็ม พบว่าเมื่อถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มสูงขึ้นเป็นเวลา 7 วัน ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิกทั้งสองความเข้มข้นมีการตอบสนองต่อภาวะเค็มต่างกัน โดยต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 120 ไมโครโมลาร์ มีอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์สูงกว่าโดยมีค่า RGR เท่ากับ 0.052 กรัมต่อกรัมต่อวัน ในขณะที่ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีค่า RGR 0.020 กรัมต่อกรัมต่อวัน (ตารางที่ 37) สอดคล้องกับผลที่มีต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ

บริเวณยอดซึ่งพบว่าต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก120 ไมโครโมลาร์มีปริมาณ Chl *a* และ Chl *b* มากที่สุดและไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม ในขณะที่ต้นที่ได้รับกรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีปริมาณ Chl *a* ในใบบริเวณยอดลดลงอย่างมีนัยสำคัญ ซึ่งสอดคล้องกับบทบาทของกรดแอบไซซิกที่โดยปกติแล้วพบว่ากรดแอบไซซิกมีผลตรงข้ามกับไคเนติน (kinetin) คือทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบลดลง (Malibari,1993) และสอดคล้องกับการศึกษาโดย Fedina และคณะ (1994) ซึ่งพบว่าการให้การกรดแอบไซซิกกับต้น *Pisum sativum* L.ก่อนการได้รับภาวะเค็มมีผลทำให้ปริมาณ Chl *a* ลดลง อย่างไรก็ตาม พบว่าการให้กรดแอบไซซิกร่วมกับภาวะเค็ม 150 มิลลิโมลาร์มีผลเพิ่มปริมาณ Chl *a* ได้ในต้นข้าวสาลี (Malibari, 1993) และการให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 50 ไมโครโมลาร์มีผลเพิ่มปริมาณคลอโรฟิลล์ในต้นยาสูบ (*Nicotiana tabacum* L.) ในขณะที่ความเข้มข้น 100 ไมโครโมลาร์ไม่มีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ (Pospisilova และคณะ, 1998) แสดงให้เห็นว่าการได้รับกรดแอบไซซิกร่วมกับภาวะเค็มสามารถเปลี่ยนบทบาทของกรดแอบไซซิกได้ด้วยเช่นกัน และการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกจากภายนอกนี้ อาจเกี่ยวข้องกับสภาพทดลองและความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสมที่พืชได้รับด้วย

เมื่อระยะเวลานานขึ้น (วันที่ 28) พบว่าในทุกชุดทดลองมีปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบบริเวณยอดไม่ต่างกัน แสดงให้เห็นถึงความสามารถในการปรับตัวของถั่วเหลืองพันธุ์นี้ในการป้องกันส่วนยอดของต้นจากภาวะเค็มได้ อย่างไรก็ตาม เมื่อดูจากน้ำหนักแห้งต้นจะเห็นได้ชัดเจนว่าถั่วเหลืองได้รับผลจากภาวะเค็มอย่างมาก แสดงให้เห็นว่าแม้ถั่วเหลืองจะสามารถรักษาปริมาณรงควัตถุในใบบริเวณยอดไว้ได้แต่การปรับตัวนี้ยังไม่เพียงพอต่อการรักษาอัตราการเจริญเติบโตของต้น จากรูปที่ 45 จะเห็นได้ว่าการตอบสนองของถั่วเหลืองต่อภาวะเค็มจะแสดงอาการชัดเจนขึ้นเมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มเพิ่มขึ้น ซึ่งเมื่อถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ได้รับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 14 วัน มีน้ำหนักแห้งต้นลดลง 60-80 เปอร์เซ็นต์ การที่ต้นถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็ม 80 มิลลิโมลาร์มาก่อนมีการปรับตัวต่อภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้นในการทดลองนี้ สอดคล้องกับการศึกษาผลของภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตของข้าวบาร์เล่ย์ (*Hordeum vulgare* L.) ซึ่งพบว่าต้นข้าวที่ได้รับภาวะเค็มแบบค่อยๆเพิ่มความเค็มจนถึงความเข้มข้นสุดท้าย มีการเจริญเติบโตดีกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มสูงทันที (Popova และคณะ, 1995) นอกจากนี้ การศึกษาในถั่วพุ่ม (*Phaseolus vulgaris* L.) พบว่าเมื่อถั่วพุ่มได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานานขึ้น สามารถปรับตัวให้มีการเจริญเติบโตได้ดีกว่าระยะแรกเริ่มที่ได้รับภาวะเค็ม (Wignarajah และคณะ อ้างถึงใน Poljakoff-Mayber และคณะ, 1994) ซึ่งในการทดลองครั้งนี้ก็พบในลักษณะเดียวกันคือ ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 สามารถปรับตัวให้เจริญเติบโตในภาวะเค็มที่สูงขึ้น โดยไม่มีอาการความเป็นพิษของเกลือที่ใบล่าง และใบบริเวณยอดยังคงมีปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่ต่างจากต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็ม ซึ่ง

เมื่อเปรียบเทียบกับต้นที่ไม่ได้รับภาวะเค็มมาก่อนจะเห็นได้ว่าเมื่อได้รับภาวะเค็มสูงเป็นเวลา 14 วัน การยับยั้งการเจริญเติบโตในต้นที่เพิ่งได้รับภาวะเค็มเกิดมากกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มมาก่อน เห็นได้จากค่า RGR ของต้นที่ได้รับภาวะเค็มมาก่อนมีค่า RGR 0.065 กรัมต่อกรัมต่อวัน ในขณะที่ต้นที่เพิ่งได้รับภาวะเค็มมีค่า RGR ต่ำกว่าคือ 0.013 กรัมต่อกรัมต่อวัน

จากการศึกษาปริมาณรงควัตถุในใบและการเจริญเติบโตจากน้ำหนักแห้งต้น จะเห็นได้ว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์มาก่อนสามารถปรับตัวต่อภาวะเค็มที่สูงขึ้นได้โดยไม่จำเป็นต้องมีการให้กรดแอบไซซิกจากภายนอก และการตอบสนองของถั่วเหลืองต่อกรดแอบไซซิกสองความเข้มข้นมีความแตกต่างกัน กรดแอบไซซิก 80 ไมโครโมลาร์มีแนวโน้มเพิ่มความรุนแรงของภาวะเค็มเมื่อถั่วเหลืองได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น ในขณะที่กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 120 ไมโครโมลาร์ มีแนวโน้มในการเพิ่มระดับคลอโรฟิลล์ในใบบริเวณยอดและ RGR ของต้นพืช การที่ถั่วเหลืองที่ได้รับกรดแอบไซซิกจากภายนอกมีการตอบสนองต่อภาวะเค็มต่างกันนี้ อาจอธิบายได้ในแง่ของการตอบสนองของเนื้อเยื่อพืชต่อความเข้มข้นของกรดแอบไซซิกที่เหมาะสม ซึ่งอาจมีความแตกต่างกันในพืชแต่ละชนิด เช่นเดียวกับการศึกษาโดย Pospisilova และคณะ (1998) ซึ่งพบว่าความเข้มข้นที่เพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกไม่มีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบยาสูบ ในขณะที่พืชมีการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกความเข้มข้นต่ำกว่าคือ 50 ไมโครโมลาร์ สำหรับในการทดลองนี้พบว่าการให้กรดแอบไซซิกความเข้มข้น 120 ไมโครโมลาร์ทางใบ มีบทบาทในการรักษาปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสงในกรณีที่พืชได้รับภาวะเค็มสูงขึ้น ซึ่งยังไม่มีการศึกษามาก่อนในพืชชนิดอื่น อย่างไรก็ตาม ความสามารถในการรักษาปริมาณรงควัตถุนี้อาจเกี่ยวข้องกับบทบาทของกรดแอบไซซิกในการรักษาความเสถียรของเมมเบรน (Popova และคณะ, 1995)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่ 6

สรุปผลการทดลอง

การศึกษาการชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็มในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ โดยการให้กรดแอบไซซิกทางใบระหว่างการได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 14 วัน พบว่าถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการตอบสนองทางสรีรวิทยาต่อภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกที่ได้รับแตกต่างกัน ซึ่งเป็นสิ่งที่บอกถึงความสามารถในการปรับตัวต่อภาวะเค็มในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์ด้วย ผลจากการศึกษาสรุปได้ดังนี้

1. ภาวะเค็มมีผลต่อการเปิดปากใบมากกว่าการสังเคราะห์ด้วยแสง

ค่า Gs ลดลงอย่างชัดเจนตั้งแต่ระยะแรกที่ได้รับภาวะเค็มและผลของภาวะเค็มทำให้มีการปิดปากใบมากขึ้นทั้งที่ใบบริเวณยอดและใบล่าง ในขณะที่ไม่มีผลชัดเจนต่อค่า A ของใบบริเวณยอด มีความสัมพันธ์ (correlation) ระหว่างค่า A และ Gs และมีความสัมพันธ์ระหว่างการสะสมคลอไรด์ในใบกับค่า A และ Gs

2. ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 มีความสามารถในการป้องกันส่วนยอดได้ดีกว่าพันธุ์ มข.35

ถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์มีการสะสมโซเดียมและคลอไรด์ในใบล่างมากกว่าใบบริเวณยอดเช่นเดียวกัน แต่พันธุ์ มข.35 มีการสะสมโซเดียมและคลอไรด์ในปริมาณที่มากกว่าพันธุ์ สจ.5 สอดคล้องกับอาการของใบคือใบแห้งตายบริเวณขอบใบเนื่องจากความเป็นพิษของคลอไรด์ ความสามารถในการลดการสะสมไอออนของเกลือในพันธุ์ สจ.5 ทำให้มีการเจริญเติบโตดีกว่าพันธุ์ มข.35

3. การได้รับกรดแอบไซซิกและภาวะเค็มไม่มีผลต่อเปลี่ยนแปลงจำนวนปากใบของใบที่เกิดใหม่ในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์

4. การได้รับกรดแอบไซซิกไม่สามารถเพิ่มการปรับตัวต่อภาวะเค็มได้ในถั่วเหลืองทั้งสองพันธุ์

กรดแอบไซซิกที่ให้มีผลในทางลบ โดยมีแนวโน้มในการลดค่า Gs ในระยะแรกของการได้รับภาวะเค็ม ส่วนผลระยะยาวต่อค่า Gs เกิดไม่ชัดเจน (ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ) กรดแอบไซซิกไม่มีผลลดการสะสมไอออนของเกลือในใบ และมีแนวโน้มในการยับยั้งการเจริญเติบโตของพันธุ์ มข.35 มากขึ้นกว่าผลของการได้รับภาวะเค็ม

5. การได้รับภาวะเค็มระดับกลางมาก่อนช่วยให้ถั่วเหลืองสามารถปรับตัวต่อภาวะเค็มที่สูงขึ้นได้ โดยไม่จำเป็นต้องได้รับการชักนำการปรับตัวโดยกรดแอบไซซิกจากภายนอก

6. ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 มีความสามารถทนต่อภาวะเค็มมากกว่าพันธุ์ มข.35

จากลักษณะการตอบสนองทางสรีรวิทยาที่ศึกษา ทำให้ทราบว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 มีความสามารถในการปรับตัวต่อภาวะเค็มที่ได้รับได้ โดยยังคงมีอัตราการเจริญเติบโตได้ในภาวะเค็มที่เพิ่มขึ้น ในขณะที่พันธุ์ มข.35 ไม่สามารถปรับตัวได้แม้ว่าจะได้รับการย้ายปลูกในภาวะที่ไม่มีเกลือ แสดงให้เห็นว่าถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 มีความทนเค็มมากกว่าพันธุ์ มข.35

ข้อเสนอแนะ

ในการศึกษาครั้งนี้ ทำให้ทราบถึงบทบาทของกรดแอบไซซิกจากภายนอกต่อการตอบสนองทางสริรวิทยาบางประการของถั่วเหลืองที่ได้รับภาวะเค็ม ซึ่งควรมีการศึกษาเพิ่มเติมเพื่อความเข้าใจและตอบข้อสงสัยที่พบในการทดลองนี้ และสิ่งที่จะกล่าวต่อไปเป็นข้อแนะนำเพิ่มเติมหากมีการศึกษาการให้กรดแอบไซซิกเพื่อชักนำการปรับตัวต่อภาวะเค็มในพืชเศรษฐกิจชนิดอื่นๆ ดังนี้

1. เนื่องจากพืชแต่ละชนิดมีความไวในการตอบสนองต่อกรดแอบไซซิกต่างกัน จึงควรมีการศึกษาถึงระดับของการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกภายในเนื้อเยื่อพืชเมื่อพืชได้รับภาวะเครียดทางสิ่งแวดล้อมด้วย หากพืชมีการเพิ่มปริมาณกรดแอบไซซิกหลายสิบเท่าแสดงให้เห็นว่ามีความไวต่อกรดแอบไซซิกน้อย ถ้าพืชมีการเพิ่มขึ้นของกรดแอบไซซิกไม่มากนัก แสดงว่าพืชชนิดนี้มีความไวต่อกรดแอบไซซิกที่ความเข้มข้นต่ำ ซึ่งมีการศึกษาพบว่าการได้รับกรดแอบไซซิกเพิ่มขึ้นให้ผลไม่ต่างจากที่ความเข้มข้นต่ำ การศึกษาปริมาณกรดแอบไซซิกภายในเนื้อเยื่อพืชนี้ นอกจากจะช่วยให้สามารถคาดการณ์ได้ถึงทิศทางการตอบสนองของพืชแล้ว ยังช่วยเพิ่มความเข้าใจถึงการเปลี่ยนแปลงระดับฮอร์โมนชนิดนี้ในต้นพืชด้วย

2. เนื่องจากกรดแอบไซซิกอาจสลายตัวได้ง่ายเมื่อเข้าสู่ภายในเนื้อเยื่อพืชเนื่องจากการสลายโดยเอนไซม์ สิ่งนี้อาจทำให้ประสิทธิภาพของกรดแอบไซซิกที่ให้ลดลง ในการทดลองครั้งต่อไป อาจทดลองใช้กรดแอบไซซิกที่อยู่ในรูปที่ถูกสลายได้ยาก เช่น กรดแอบไซซิก แอนาล็อก (ABA analog) เป็นต้น และเนื่องจากกรดแอบไซซิกถูกสลายในเนื้อเยื่อพืชในที่มืดได้ง่ายกว่าในที่มีแสง และกรดแอบไซซิกในรูปสารเคมีสลายตัวได้ง่ายเมื่อถูกแสง การให้กรดแอบไซซิกจึงควรให้ในช่วงเวลาที่เมื่อกรดแอบไซซิกเข้าสู่พืชแล้วอยู่ในที่มืดไม่นานเกินไป และควรมีการหาข้อมูลเพิ่มเติมว่าในพืชชนิดนั้นมีการศึกษาถึงอายุของกรดแอบไซซิกเมื่อเข้าสู่เนื้อเยื่อพืชแล้วหรือไม่ อย่างไร

3. จากการศึกษาครั้งนี้พบว่าถั่วเหลืองแต่ละต้นมีความแตกต่างกันในการตอบสนองต่อภาวะเค็มที่ได้รับ เพื่อลดความแปรปรวนเนื่องจากความแตกต่างของแต่ละต้น ควรเพิ่มจำนวนตัวอย่างมากขึ้นเป็น 5 ซ้ำ หรือมากขึ้น และในแต่ละรอบของการทดลองมีผลกระทบจากปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมค่อนข้างมาก จึงควรมีการเก็บข้อมูลของสภาพสิ่งแวดล้อมด้วย เช่น อุณหภูมิเฉลี่ย ความชื้นสัมพัทธ์ ความเข้มแสง เป็นต้น

4. ในการวิเคราะห์ปริมาณไอออนของเกลือที่ระดับใบต่างกัน พบว่ามีปัญหาเรื่องตัวอย่างที่จะวิเคราะห์มีปริมาณน้อยมาก ซึ่งอาจส่งผลทำให้เกิดความผิดพลาดของผลการวิเคราะห์ได้ง่าย ในการศึกษาตัวอย่างปริมาณน้อยจึงต้องมีความรอบคอบมากขึ้นในขั้นตอนการเตรียมตัวอย่างพืช และอาจใช้วิธีการรวมตัวอย่าง เช่น การรวมใบที่ตำแน่งใบใกล้เคียงกันเพื่อเป็นตัวแทนของใบบริเวณนั้น เป็นต้น และ/หรือเลือกใช้วิธีการหรือเทคนิคในการวิเคราะห์ที่เหมาะสมกับตัวอย่างที่มี

6. การวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเปิดปากใบจากค่า Gs พบว่าปัจจัยเรื่องแสงมีผลต่อข้อมูลดังกล่าว จึงควรวัดผลในสภาพที่มีความเข้มแสงที่จุดอิ่มตัว เพื่อให้สามารถเห็นผลของปัจจัยที่ศึกษาได้ชัดเจนกว่าการวัดผลที่ความเข้มแสงต่ำ และการเปิดปากใบของพืชมีความไวต่อการเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อม เช่น การกระทบกระเทือนต้นและใบ การได้รับอากาศที่ระบบราก รวมทั้งการเปลี่ยนแปลงของสภาพแสง เพื่อหลีกเลี่ยงความผิดพลาดของข้อมูล จึงควรให้เวลาต้นพืชในการปรับตัวต่อสภาพแวดล้อมใหม่ที่ใช้ในการวัดผล เป็นเวลาที่เท่ากันในการวัดแต่ละครั้ง

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

รายการอ้างอิง

ภาษาไทย

นันทนา อังกินันทน์ และ ศุภจิตรา ชัชวาลย์. 2542. **คู่มือปฏิบัติการสรีรวิทยา**. ภาควิชาพฤกษศาสตร์. คณะวิทยาศาสตร์. จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย.

ทัศนีย์ อัตตะนันทน์, จงรักษ์ จันทร์เจริญสุข และ สุรเดช จินตกานนท์. 2537. **แบบฝึกหัดและคู่มือปฏิบัติการการวิเคราะห์ดินและพืช** (Soil and Plant Analysis). ภาควิชาปฐพีวิทยา. คณะเกษตร. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

ศิริพรรณ บรรหาร. 2543. **การเปรียบเทียบการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของถั่วเหลือง** *Glycine max* (L.) Merrill **พันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ต่อภาวะเค็ม**. วิทยานิพนธ์ปริญญามหาบัณฑิต. ภาควิชาพฤกษศาสตร์. คณะวิทยาศาสตร์. จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย.

ศุภชัย แก้วมีชัย. 2537. **การปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองในประเทศไทย**. ศูนย์วิจัยพืชไร่เชียงใหม่. กรมวิชาการเกษตร. กระทรวงเกษตรและสหกรณ์.

สมศักดิ์ สุริโย. 2541. **การผลิตถั่วเหลืองในยุคโลกาภิวัฒน์**. เอกสารประกอบการอภิปรายในการประชุมวิชาการถั่วเหลืองแห่งชาติ ครั้งที่ 7 เสนอที่มหาวิทยาลัยสุโขทัยธรรมาธิราช 25-27 สิงหาคม. (เอกสารไม่ตีพิมพ์เผยแพร่).

สมศรี อรุณินท์. 2532. พืชทนเค็ม. **คู่มือเจ้าหน้าที่ของรัฐเรื่องดินเค็มภาคตะวันออกเฉียงเหนือ**. ฝ่ายเผยแพร่และประชาสัมพันธ์. สำนักงานเลขานุการ. กรมพัฒนาที่ดิน.

อรุณี ยูวะนิยม. 2532. ดินเค็มภาคตะวันออกเฉียงเหนือ. **คู่มือเจ้าหน้าที่ของรัฐเรื่องดินเค็มภาคตะวันออกเฉียงเหนือ**. ฝ่ายเผยแพร่และประชาสัมพันธ์. สำนักงานเลขานุการกรม. กรมพัฒนาที่ดิน.

ภาษาอังกฤษ

Amzallag, G.N., Lerner, H.R. and Poljakoff-Mayber, A. 1990. Exogenous ABA as a modulator of the response *of Sorghum bicolor* to high salinity. **Journal of Experimental Botany** 41:1529-1534.

Attumi, A.A., Barthakur, N.N., Bajgai, T.R. and Hashinaga, F. 1999. Phosphorus and sodium distributions in soybean plants subjected to salt stress. **Journal of the Japanese Society for Horticultural Science** 68: 746-752.

Ball, M.C. and Farquhar, G.D. 1984. Photosynthetic and stomatal response of the grey mangrove *Aricenia marina* to transient salinity conditions. **Plant Physiology** 24: 1-15.

Beadle, C.L. 1993. Growth analysis. In Hall, D.O. *et al*. (ed) **Photosynthesis and production in a changing environment: A field and laboratory manual**. London: Chapman & Hall.

Beerling, D.J. and Kelly, C.K. 1997. Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO_2 increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. **American Journal of Botany** 84: 1572.

Bethke, P.C. and Drew, M.C. 1992. Stomatal and nonstomatal components to inhibition of photosynthesis in leaves of *Capsicum annuum* during progressive exposure to salinity. **Plant Physiology** 99: 219-226.

Boetsch, J., Chin, J., Ling, M. and Croxdale, J. 1996. Elevated carbon dioxide affects the patterning of subsidiary cells in *Tradescantia* stomatal complexes. **Journal of Experimental Botany** 47: 925-931.

Bohra, J.S., Doerffling, H. and Doerffling, K. 1995. Salinity tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) with reference to endogenous and exogenous abscisic acid. **Journal of Agronomy and Crop Science** 174: 79-86.

Cachorro, P.,Martinez, R.,Ortiz, A. and Cerda, A. 1995. Abscisic acid and osmotic relations in *Phaseolus vulgaris* L. shoots under salt stress. **Journal of Plant Growth Regulation** 14: 99-104.

Ciha, A.J. and Brun, W.A. 1975. Stomatal size and frequency in soybeans. **Crop Science** 15: 309-313.

Crafts-Brandner, S.J., Below, F.E., Harper, J.E. and Hageman, R.H. 1984. Effects of pod removal on metabolism and senescence of nodulating and nonnodulating soybean isolines. **Plant Physiology** 75: 318-322.

Creelman, R.A.,Mason, H.S.,Benson, R.J.,Boyer, J.S.and Muller, F. 1990. Water deficit and abscisic acid cause differential inhibition of shoot versus root growth in soybean seedlings. Analysis of growth, sugar accumulation, and gene expression. **Plant Physiology** 92:205-214.

Cummins, W.R., Kende, H., and Raschke, K. 1971. Specificity and reversibility of the rapid stomatal response to abscisic acid. **Planta** 99: 351-374.

Datta, K.S., Varma, S.K., Angrish, R., Kumar, B., and Kumari, P. 1997. Alleviation of salt stress by plant growth regulators in *Triticum aestivum* L. **Biologia Plantarum** 40:269-275.

Davies, W.J. and Zhang, J. 1991. Root Signals and the regulation of growth and deelopment of plants in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology** 42: 55-76.

Delfine, S., Alvino, A. Zacchini, M. and Loreto, F. 1998. Consequences of salt stress on conductance to CO_2 diffusion, Rubisco characteristics and anatomy of spinach leaves. **Australian Journal of Plant Physiology** 25: 395-402.

Downton, W.J.S., Grant, W.J.R. and Robinson, S.P. 1985. Photosynthetic and Stomatal responses of spinach leaves to salt stress. **Plant Physiology** 77: 85-88.

Durand, M. and Lacan, D. 1994. Sodium partitioning within the shoot of soybean. **Physiologia Plantarum** 91: 65-71.

El-Hahani, N.and Pearson, J.A. 1995. The influence of altered water availability on stomatal patterns of wheat leaves. **Journal of Experimental Botany** 46: Supplement 8.

ElSamad, H.M A. and Shaddad, M.A.K. 1997. Salt tolerance of soybean cultivars. **Biologia Plantarum** 39: 263-269.

Fedina I.S.,Tsonev T.D.and Guleva E.T. 1994. ABA as a modulator of the response of *Pisum sativum* to salt stress. **Journal of Plant Physiology** 143: 245-249.

Furukawa, A. 1997. Stomatal frequency of *Quercus myrsinaefolia* grown under different irradiances. **Photosynthetica** 34: 195-199.

Gadallah, M.A.A. 1996. Abscisic acid, temperature and salinity interactions on growth and some mineral elemants in Carthamus plants. **Plant Growth Regulation** 20: 225-236.

Greenway, H. and Munns, R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. **Annual Review of Plant Physiology** 31: 149-190.

Hach company. 1988. **DR/2000 Spectrophotometer procedures manual**. USA.

Hartung, W. and Davies, W.J. 1994. Abscisic acid under drought and salt stress. In Pessarakli M. (ed) **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker.

Hernandez, J., Campillo, A., Jimenez, A., Alarcon, J.J. and Sevilla, F. 1999. Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea plants. **New Phytologist** 141: 241-251.

Jacoby, B. 1964. Function of bean roots and stems in sodium retention. **Plant Physiology** 39: 445-449.

Jacoby, B. 1994. Mechanisms involved in salt tolerance by plants. In Pessarakli M. (ed) **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker.

Jeschke, W.D. and Wolf, O. 1988. Effect of NaCl salinity on growth, development, ion distribution and ion translocation in castor bean (*Ricinus communis* L.). **Journal Plant Physiology** 132: 45-53.

Jeschke, W.D., Pate, J.S. and Atkins, C.A. 1986. Effect of salinity on growth, development, ion transport and ion storage in white lupin (*Lupinus albus* L.cv. *Ultra*). **Journal of Plant Physiology** 124: 257-274.

Jeschke, W.D., Peuke, A.D., Pate, J.S. and Hartung, W. 1997. Transport, synthesis and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of caster bean (*Ricinus communis* L.) under phosphate deficiency and moderate salinity. **Journal of Experimental Botany** 48: 1737-1747.

Kurniadie, D. and Redmann, R.E. 1999. Growth and Chloride accumulation in soybean cultivars treated with excess KCl in solution culture. **Cummunications in Soil Science and Plant Analysis** 30: 699-709.

Lachno, D.R.and Baker, D.A. 1986. Stress induction of abscisic acid in maize roots. **Physiologia Plantarum** 68:215-221.

LaRosa, P.C., Hasegawa, P.M., Rhodes, D., Clithero, J.M., Watad, A.A. and Bressan, R.A. 1987. Abscisic acid stimulated osmotic adjustment and its involvement in adaptation of tobacco cells to NaCl. **Plant Physiology** 85:174-181.

Lerner, H.R., Amzallag, G.N., Friedman, Y. and Goloubinoff, P. 1994. The response of plants to salinity: from turgor adjustments to genome modification. **Israel Journal of Plant Sciences** 42: 285-300.

Lessani, H. and Marschner, H. 1978. Relation between salt tolerance and long-distance transport of sodium and chloride in various crop species. **Australian Journal of Plant Physiology** 5: 27-37.

Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. In Packer, L. and Douce, R. (ed.) **Methods enzymology**. New York : Academic Press.

Longstreth, D.J. and Nobel, P.S. 1979. Salinity effects on leaf anatomy. Consequences for photosynthesis. **Plant Physiology** 63: 700-703.

Longstreth, D.J., Bolanos, J.A. and Smith, J.E. 1984. Salinity effects on photosynthesis and growth in *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. **Plant Physiology** 75: 1044-1047.

Malibari, A.A. 1993. The interactive effects between salinity, abscisic and kinetin on transpiration, chlorophyll contents and growth of wheat plant. **Indian Journal of Plant Physiology** 36: 232-235.

Montero E.,Cabot, C.,Barcelo', J. and Poschenrieder, C. 1997. Endogenous abscisic acid levels are linked to decreased growth of bush bean plants treated with NaCl. **Physiologia Plantarum**101:17-22.

Munns, R. and Sharp, R.E. 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. **Australian Journal of Plant Physiology** 20:425-438.

Munns, R. and Termaat, A. 1986. Whole-plant responses to salinity. **Australian Journal of Plant Physiology** 13: 143-160.

Noggle, G.R. and Fritz, G.J.1977. **Introductory to plant physiology**. New Delhi: Prentice-Hall of India Private.

North, G.B., Moore, T.L. and Nobel, P.S. 1995. Cladode development for *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae) under current and doubled CO_2 concentrations. **American Journal of Botany** 82: 159-166.

Oweczkin, J. and Kerven, G. 1980. **Methods of analysis for nitrogen phosphorus sulphur and potassium in plant tissue**. Department of Agriculture University of Queensland.

Pantalone, V.R., Kenworthy, W.J., Slaughter, L.H. and James, B.R.1997. Chloride tolerance in soybean and perennial *Glycine* accessions. **Euphytica** 97: 235-239.

Peuake, A.D., Jeschke, W.D. and Hartung, W. 1994. The uptake and flow of C, N, and ions between roots and shoots in *Ricinus communis* L. III. Long – distance transport of abscisic acid depending on nitrogen nutrition and salt stress. **Journal of Experimental Botany** 45: 741-747.

Poljakoff-Mayber, A. and Lerner, H.R. 1994. Plant in saline environments. In Pessarakli M. (ed) **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker.

Popova, L.P.,Stoinova, Z.G. and Maslenkova, L.T. 1995. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress. **Plant Growth Regulation** 14: 211-218.

Pospisilova, J., Wilhelmova, N., Synkova,H., Catsky, J., Krebs, D., Ticha, I., Hanackova, B. and Snopek, J. 1998. Acclimation of tobacco plantlets to *ex vitro* conditions as affected by application of abscisic acid. **Journal of Experimental Botany** 49: 863-869.

Prisco, J.T. and O'Leary, J.W. 1972. Enhancement of intact bean leaf senescence by NaCl salinity. **Physiologia Plantarum** 27: 95-100.

Radoglou, K.M.and Jarvis, P.G. 1992. The effects of CO_2 enrichment and nutrient supply on growth morphology and anatomy of *Phaseolus vulgaris* L. **Annals of Botany** 70: 257-264.

Raschke, K. 1975. Stomatal action. **Annual Review of Plant Physiology** 26: 309-340.

Rawson, H.M. 1986. Gas exchange and growth in wheat and barley grown in salt. **Australian Journal of Plant Physiology** 13: 475-489.

Rawson, H.M., Hindmarsh, J.H., Fischer, R.A. and Stockman, Y.M. 1983. Changes in leaf photosynthesis with plant ontogeny and relationships with yield per ear in wheat cultivars and 120 progeny. **Australian Journal of Plant Physiology** 10: 503-514.

Salisbury, E.J. 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. **Philosophical Transactions of the Royal Society** 216B: 1-65.

Seemann, J.R. and Critchley, C. 1985. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behaviour and photosynthetic capacity of a salt-sensitive species, *Phaseolus vulgaris* L. **Planta** 164: 151-162.

Sibole, J.V., Montero, E., Cabot, C., Poschenrieder, C. and Barcelo', J. 1998. Role of sodium in the ABA-mediated long-term growth response of bean to salt stress. **Physiologia Plantarum** 104: 299-305.

Soussi, M., Ocana, A. and Lluch, C.1998. Effects of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea (*Cicer arietinum* L.). **Journal of Experimental Botany** 49: 1329-1337.

Tardieu, F., Zhang, J., Katerji, N., Bethenod, O., Palmer, S.J. and Davies, W.J. 1992. Xylem ABA controls stomatal conductance of field grown maize subjected to soil compaction or soil drying. **Plant Cell Environment** 15: 193.

Trejo, C.L. and Davies, W.J. 1991. Drought induced closure of *Phaseolus vulgaris* stomata precedes leaf water deficit and any increase in xylem ABA concentration. **Journal of Experimental Botany** 42: 1507.

Thomas, J.C. and Bohnert, H.J. 1993. Salt stress perception and plant growth regulators in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. **Plant Physiology** 103: 1299-1304.

Thomas, D and Eamus, D. 1999. The influence of predawn leaf water potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant Ci and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. **Journal of Experimental Botany** 50: 243-251.

Velagaleti, R. and Schweitzer, S.M.1995. General effects of salt stresson growth and symbiotic nitrogen fixation in soybean. In Pessarakli M. (ed) **Handbook of plant and crop stress**. New York: Marcel Dekker.

Walker, R.R., Torokfalvy, E. and Downton, W.J.S. 1982. Photosynthetic responses of the citrus varieties Rangpur Lime and Etrog citron to salt treatment. **Australian Journal of Plant Physiology** 9: 783-790.

Walton, D.C. and Li, Y. 1995. Abscisic acid biosynthesis and metabolism. In Davies, P.J. (ed) **Plant hormones**. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

Wang, D. and Shannon, M.C. 1999. Emergence and seedling growth of soybean cultivars and maturity groups under salinity. **Plant and Soil** 214: 117-124.

Wolf, O., Jeschke, W.D. and Hartung, W. 1990. Long Distance transport of abscisic acid in salt-stressed *Lupinus albus* plants. **Journal of Experimental Botany** 41: 593-600.

Wong, S.C.,Cowan, I.R. and Farquhar, G.D. 1985. Leaf conductance in relation to rate of CO_2 assimilation of water stress and photoinhibition. **Plant Physiology** 78: 830-834.

Woodward, F.I. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO_2 from pre-industrial levels. **Nature** 327: 617-618.

Woodward, F.I. and Bazzaz, F.A. 1988. The responses of stomatal density to CO_2 partial pressure. **Journal of Experimental Botany** 39: 1771-1781.

Yang, J. and Blanchar, R.W. 1993. Differentiating chloride susceptibility in soybean cultivars. **Agronomy Journal** 85: 880-885.

Yang, J. and Sack. 1993. An *Arabidopsis* mutant with multiple stomata. **Plant Physiology** 102S: 122.

Yeo, A.R., Caporn, S.J.M. and Flowers, T.J. 1985. The effect of salinity upon photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.): gas exchange by individual leaves in relation to their salt content. **Journal of Experimental Botany** 36: 1240-1248.

Yoshida S., Forno D.A., Cock J.H. and Gomez K.A. 1976. **Laboratory manual for physiological studies of rice**. The International Rice Research Institute. Los Banos. Laguna. Philippines.

Zayed, M.A. and Zeid, I.M. 1997/1998. Effect of water and salt stresses on growth, chlorophyll, mineral ions and organic solutes contents, and enzymes activity in mung bean seedlings. **Biologia Plantarum** 40: 351-356.

Zeevaart J.A.D.and Creelman R.A. 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. **Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology** 39:439-473.

Zhang, J. and Kirkham, M.B. 1996. Enzymatic responses of the ascorbate-glutathione cycle to drought in sorghum and sunflower plants. **Plant Science** 113: 139-147.

Zhao, K.F., Fan, H. and Harriss, P.J.C. 1995. Effects of exogenous ABA on the salt tolerance of corn seedlings under salt stress. **Acta Botanica Sinica** 37: 295-300.

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ภาคผนวก

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ภาคผนวก ก

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

1. การเตรียมสารละลายธาตุอาหารสูตร 1/2 Hoagland's solution

สารเคมี	ปริมาตรที่ใช้ต่อสารละลาย 2 ลิตร	
1 M $CaNO_3$	5	มิลลิลิตร
1 M KNO_3	5	มิลลิลิตร
1 M $MgSO_4$	2	มิลลิลิตร
1 M KH_2PO_4	1	มิลลิลิตร
Fe-EDTA (2.5 mg/l)	2	มิลลิลิตร
Micronutrients	1	มิลลิลิตร

2. การเตรียมสารละลายกรดแอบไซซิก

2.1 สารเคมีที่ใช้คือ (±)-Abscisic acid (Flucka) ; 99 % pure; (5- [1 – hydroxy - 2, 6, 6- trimethyl – 4– oxo– cyclohex– en– 1– yl] – 3– methyl– {2Z, 4E] – pentadienoic acid) ; $C_{15}H_{20}O_4$; MW. 264.32; solubility: clear solution (1 g in 20 ml methanol); λmax = 260 nm.

2.2 วิธีการเตรียม stock 800 μM ABA ปริมาตร 50 มิลลิลิตร

ชั่งกรดแอบไซซิกหนัก 10.57 มิลลิกรัม ละลายด้วย methanol เพียงเล็กน้อยให้ได้สารละลายใส จากนั้นปรับปริมาตรสุดท้ายด้วยน้ำกลั่นเป็น 50 มิลลิลิตร

2.3 วิธีการเตรียมสารละลายกรดแอบไซซิกความเข้มข้นต่างๆ

นำ stock 800 μM ABA มาเจือจางด้วย 0.005 % (w/w) triton x- 114 ให้ได้ความเข้มข้นสุดท้าย 40, 80 และ 120 μM ABA (เป็นวิธีที่ดัดแปลงจากวิธีของ Amzallag และคณะ,1990)

2.4 วิธีการเตรียมสารละลาย 0.005 % (w/w) triton x- 114

ชั่งสาร triton x- 114 หนัก 50 มิลลิกรัม ละลายในน้ำกลั่น 1000 มิลลิลิตร

3. การย่อยตัวอย่างพืช (Digestion)

3.1 วิธี Dry ashing สำหรับการวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์

- ชั่งตัวอย่างพืชประมาณ 50 มิลลิกรัม ใส่ในถ้วยกระเบื้องสำหรับเผา เติมสารละลาย 30 กรัม/ลิตร CaO ปริมาตร 1 มิลลิลิตร เขย่าถ้วยกระเบื้องเบาๆเพื่อให้สารละลายเข้ากันแล้วนำไปเผาในเตาเผา muffle furnace โดยค่อยๆเพิ่มอุณหภูมิจนถึง 550 องศาเซลเซียส รวมระยะเวลาที่เผา 90 นาที

- เมื่อตัวอย่างพืชเย็นลง ทำการละลายเถ้าโดยใช้น้ำกลั่นที่ร้อนปริมาตร 10 มิลลิลิตร คนด้วยแท่งแก้ว และอุ่นตัวอย่างบน hot plate ประมาณ 30 นาที

- กรองสารละลายด้วยกระดาษกรอง ล้างตะกอนบนกระดาษกรองด้วยน้ำร้อนและปรับปริมาตรสุดท้ายเป็น 50 มิลลิลิตร

- สารละลายสุดท้ายมีลักษณะใส พร้อมสำหรับการนำไปทำปฏิกิริยาเพื่อวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์ต่อไป

3.2 วิธี Wet ashing สำหรับการวิเคราะห์ปริมาณโซเดียม

- ชั่งตัวอย่างพืชประมาณ 100 มิลลิกรัม ใส่ในหลอดสำหรับย่อยตัวอย่าง

- เติมกรดไนตริกปริมาตร 10 มิลลิลิตร อุ่นตัวอย่างใน Digestion block ที่อุณหภูมิ 50 องศาเซลเซียส ประมาณ 1 ชั่วโมง จากนั้นเพิ่มอุณหภูมิเป็น 130 องศาเซลเซียส ย่อยตัวอย่างต่อจนกรดไนตริกระเหยหมดใช้เวลาประมาณ 90 นาที ปล่อยให้สารละลายเย็นลง

- เติมกรดเปอร์คลอริกปริมาตร 4.5 มิลลิลิตรและย่อยต่อที่อุณหภูมิ190 องศาเซลเซียส จนเกิดควันขาวในหลอดย่อยแสดงว่ากระบวนการย่อยสมบูรณ์ ใช้เวลาตั้งแต่อุณหภูมิถึง 190 องศาเซลเซียส ประมาณ 2 ชั่วโมง

- ปรับปริมาตรสุดท้ายเป็น 50 มิลลิลิตรด้วยน้ำกลั่น แล้วกรองสารละลายอีกครั้งได้สารละลายใสสำหรับวิเคราะห์ปริมาณโซเดียม

3 การวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์

- เตรียมสารละลายคลอไรด์มาตรฐานความเข้มข้น 0 4 8 12 และ 16 มิลลิกรัมต่อลิตร (ppm) ปริมาตร 5 มิลลิลิตรจากสารละลายคลอไรด์มาตรฐาน 1000 ppm
- ใช้สารละลายตัวอย่างพืช 5 มิลลิลิตรใส่ในหลอดทดลอง
- ทำปฏิกิริยาโดยเติมสาร Mercuric thiocyanate ปริมาตร 0.4 มิลลิลิตร ในหลอดทดลองที่มีสารละลายคลอไรด์มาตรฐานและสารละลายตัวอย่างพืช เขย่าให้เข้ากัน
- เติมสารละลาย Ferric ion ปริมาตร 0.2 มิลลิลิตร ในหลอดทดลองเขย่าให้เข้ากัน ทิ้งไว้ให้เกิดปฏิกิริยาประมาณ 10 นาที จะได้สารละลายที่มีสีน้ำตาล
- วัดความเข้มของสีโดยวัดการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 455 nm ของสารละลายคลอไรด์มาตรฐานและสารละลายตัวอย่างพืช โดยใช้เครื่อง Spectrophotometer
- คำนวณปริมาณคลอไรด์ในสารละลายตัวอย่างพืชโดยใช้วิธีเปรียบเทียบกับกราฟมาตรฐานระหว่างความเข้มข้นของสารละลายคลอไรด์มาตรฐานกับค่าการดูดกลืนแสง
- คำนวณปริมาณคลอไรด์ในพืชเป็นเปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง

4 การวัดปริมาณโซเดียม

- เตรียมสารละลายโซเดียมมาตรฐานความเข้มข้น 0 10 20 และ 30 ppm จากสารละลายโซเดียมมาตรฐาน 100 ppm โดยใช้วิธีเจือจางด้วย 5 % เปอร์คลอริกสำหรับนำมา calibrate เครื่อง Flame spectrometer โดยใช้ความยาวคลื่น 589 nm
- เจือจางสารละลายตัวอย่างพืชโดยใช้ 5 % เปอร์คลอริกเช่นเดียวกับสารละลายมาตรฐาน แล้วทำการวัดปริมาณโซเดียมด้วยความยาวคลื่นเดียวกันนี้
- คำนวณปริมาณโซเดียมในพืชเป็นเปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง

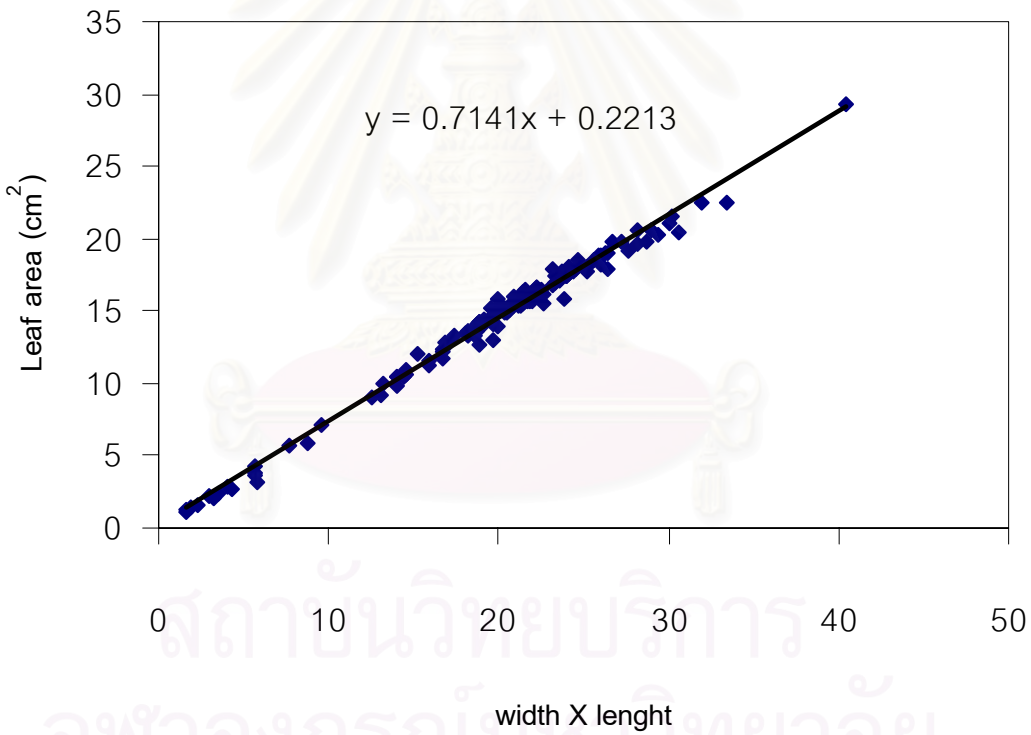
5 การหาค่าคงที่สำหรับคำนวณพื้นที่ใบจากการวัดความกว้างและความยาวของใบ

5.1 วัดความกว้างและความยาวของแผ่นใบที่มีขนาดใบต่างๆกัน

5.2 วัดพื้นที่ใบของแต่ละใบนั้นด้วยเครื่องวัดพื้นที่ใบ

5.3 คำนวณค่าความกว้าง คูณ ความยาวของแต่ละใบ แล้วนำมาเขียนกราฟระหว่างผลคูณความกว้างและความยาวเป็นแกนนอน และค่าพื้นที่ใบเป็นแกนตั้ง หาสมการเส้นตรงและใช้ค่าความชันของสมการที่ได้เป็นค่าคงที่ในการคำนวณพื้นที่ใบตามสมการ

พื้นที่ใบ = ความกว้าง x ความยาว x ค่าคงที่ (Yoshida และคณะ 1976)

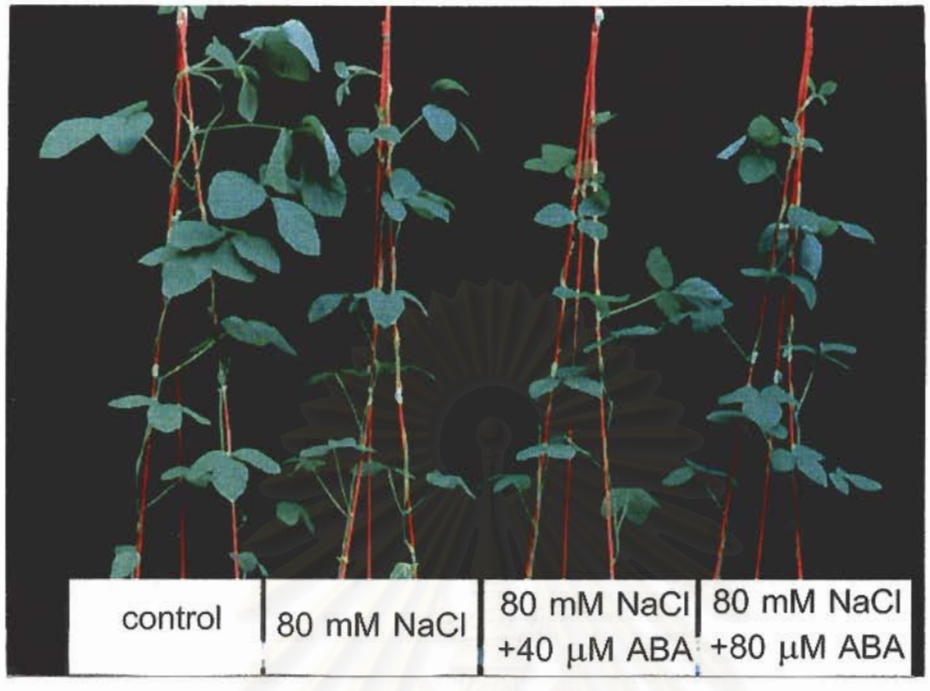


รูปที่ 1ก ความสัมพันธ์ระหว่างผลคูณของความกว้างและความยาว กับพื้นที่ใบของใบที่มีสามใบย่อย(trifoliate leaves) ของถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35

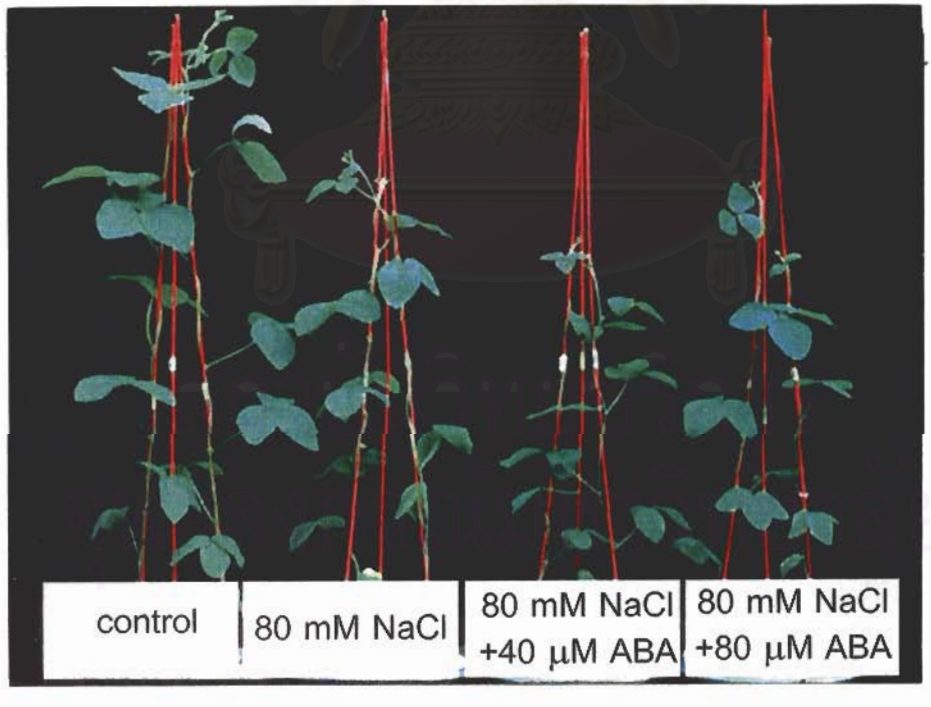
สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ภาคผนวก ข

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



ภาพที่ ข-1 ถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน



ภาพที่ ข-2 ถั่วเหลืองพันธุ์ มข.35 ที่ได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิกเป็นเวลา 14 วัน

ภาพที่ ข-3 ลักษณะอาการของใบแท้คู่แรก (primary leaf) หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลา 14 วัน มีอาการใบไหม้เป็นจุด (necrosis) และใบเหลือง (chlorosis)

ภาพที่ ข-4 ลักษณะอาการของใบล่าง (first trifoliate leaf) หลังจากได้รับภาวะเค็มและกรดแอบไซซิก เป็นเวลา 14 วัน

ประวัติผู้เขียน

นางสาวอัญชลี ใจดี เกิดวันที่ 9 มีนาคม พ.ศ. 2519 ที่จังหวัดลพบุรี สำเร็จการศึกษาวิทยาศาสตรบัณฑิต สาขาพฤกษศาสตร์ ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ในปีการศึกษา 2539 และเข้าศึกษาต่อในหลักสูตรวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาพฤกษศาสตร์ ที่จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย เมื่อพ.ศ. 2540 โดยได้รับทุนโครงการทุนส่งเสริมผู้มีความสามารถพิเศษเป็นอาจารย์ในสถาบันอุดมศึกษาของรัฐ

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย