บทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนเค็มในข้าว *Oryza sativa* L. พันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

นายจักรี เหล็กกล้า

วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต
สาขาวิชาพฤกษศาสตร์ ภาควิชาพฤกษศาสตร์
คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
ปีการศึกษา 2554

ลิขสิทธิ์ของจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
บทคัดย่อและแฟ้มข้อมูลฉบับเต็มของวิทยานิพนธ์ตั้งแต่ปีการศึกษา 2554 ที่ให้บริการในคลังปัญญาจุฬาฯ (CUIR)
เป็นแฟ้มข้อมูลของนิสิตเจ้าของวิทยานิพนธ์ที่ส่งผ่านทางบัณฑิตวิทยาลัย
The abstract and full text of theses from the academic year 2011 in Chulalongkorn University Intellectual Repository(CUIR)
are the thesis authors' files submitted through the Graduate School.

ROLES OF SILICON IN ENCHANCING SALT TOLERANCE IN RICE

Oryza sativa L. cv. *KDML105*

Mr. Chakkree Lekklar

A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of Master of Science Program in Botany
Department of Botany
Faculty of Science
Chulalongkorn University
Academic Year 2011
Copyright of Chulalongkorn University

หัวข้อวิทยานิพนธ์	บทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนเค็มในข้าว *Oryza sativa* L. พันธุ์ขาวดอกมะลิ 105
โดย	นายจักรี เหล็กกล้า
สาขาวิชา	พฤกษศาสตร์
อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก	อาจารย์ ดร. อัญชลี ใจดี

คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย อนุมัติให้นับวิทยานิพนธ์ฉบับนี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญามหาบัณฑิต

.... คณบดีคณะวิทยาศาสตร์
(ศาสตราจารย์ ดร. สุพจน์ หารหนองบัว)

คณะกรรมการสอบวิทยานิพนธ์

.... ประธานกรรมการ
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. ชุมพล คุณวาสี)

.... อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก
(อาจารย์ ดร. อัญชลี ใจดี)

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

.... กรรมการภายนอกมหาวิทยาลัย
(ดร. เกรียงไกร พันธุ์วรรณ์)

จักรี เหล็กกล้า : บทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนเค็มในข้าว *Oryza sativa* L. พันธุ์ขาวดอกมะลิ 105. (ROLES OF SILICON IN ENHANCING SALT TOLERANCE IN RICE *Oryza sativa* L. cv. *KDML105*) อ. ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก: อาจารย์ ดร.อัญชลี ใจดี, 142 หน้า.

การศึกษาผลของซิลิกอนต่อการเติบโต สภาวะน้ำ รงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์และฟอสฟาเทส ระบบโครงสร้างราก และปริมาณไอออนเกลือในส่วนต้นทำในข้าว (*Oryza sativa* L. cv. *KDML105*) ที่ได้รับภาวะเค็ม โดยปลูกต้นกล้าข้าวที่อายุ 3 สัปดาห์ในสารละลายธาตุอาหารที่เติมโซเดียมคลอไรด์ 60 มิลลิโมลาร์ ที่เติมและไม่เติมซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน พบว่าภาวะเค็มมีผลให้เกิดการปิดปากใบ การลดปริมาณน้ำสัมพัทธ์ และการสะสมไอออนของโซเดียมและคลอไรด์ในปริมาณมากในส่วนต้น ยิ่งไปกว่านั้น ภาวะเค็มยังชักนำให้เกิดภาวะเครียดจากออกซิเดชัน โดยเห็นได้จากการมีปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) สูง และการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* คลอโรฟิลล์ *บี* และแคโรทีนอยด์ เป็นผลให้เกิดการยับยั้งการเติบโตของ ส่วนต้นและรากอย่างชัดเจนตั้งแต่วันที่ 7 ของการได้รับภาวะเค็ม การให้ซิลิกอน (0.5 มิลลิโมลาร์) สามารถลดผลของภาวะเค็มโดยการกระตุ้นเอนไซม์ catalase ในราก และ ascorbate peroxidase ในใบ เป็นผลให้ปริมาณ H_2O_2 ลดลง ยิ่งไปกว่านั้น ซิลิกอนลดปริมาณไอออนของโซเดียมและคลอไรด์ในส่วนต้นอย่างมีนัยสำคัญ โดยไม่มีผลต่อการเปิดปากใบและกิจกรรมของฟอสฟาเทส นอกจากนี้ ยังเกิดการเปลี่ยนแปลงระบบโครงสร้างรากของข้าวที่ได้รับภาวะเค็มเมื่อได้รับซิลิกอนอีกด้วย การตอบสนองเหล่านี้เป็นผลให้ข้าวเติบโตเป็นปกติในช่วง 7 วันแรกของการได้รับภาวะเค็ม เมื่อระยะเวลาเพิ่มขึ้นเป็น 14 วัน แม้ว่าจะไม่สามารถลดผลของภาวะเค็มได้ทั้งหมด แต่การให้ซิลิกอนมีผลให้การสร้างมวลชีวภาพส่วนต้นสูงกว่าการไม่ให้ซิลิกอนอย่างมีนัยสำคัญ เช่นเดียวกับระบบไฮโดรโปนิก ซิลิกอนสามารถเพิ่มการเติบโตของต้นกล้าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มได้ ดังนั้นผลการทดลองแสดงให้เห็นว่าการเติมซิลิกอนสามารถใช้เพื่อเพิ่มความทนของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ต่อภาวะเค็มในพื้นที่เพาะปลูกได้

ภาควิชา พฤกษศาสตร์ ลายมือชื่อนิสิต ....

สาขาวิชา พฤกษศาสตร์ ลายมือชื่อ อ. ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก ....

ปีการศึกษา 2554

5272246523 : MAJOR BOTANY
KEYWORDS : ANTIOXIDANT ENZYMES / ROOT STRUCTURE / RICE / SALT STRESS / SILICON. CHAKKREE LEKKLAR : ROLES OF SILICON IN ENHANCING SALT TOLERANCE IN RICE *Oryza sativa* L. cv. *KDML105.*
ADVISOR : ANCHALEE CHAIDEE, Ph.D. 142 pp.

The effect of silicon (Si) on growth, water status, photosynthetic pigment, antioxidant enzyme and phosphatase activity, root structure system and salt ion contents in shoot were studied in rice (*Oryza sativa* L. cv. *KDML105*) exposed to salt stress. Three-week-old seedlings were grown in nutrient solution containing 60 mM NaCl with and without Si supplementation for 7 and 14 days. Salt stress caused stomatal closing, reduction of relative water content and high level of Na^+ and Cl^- accumulation in shoot. Moreover, salt stress induced oxidative stress, as shown by high hydrogen peroxide (H_2O_2) contents and the reduction of chl *a*, chl *b* and carotenoids. As a consequence, shoot and root growths were highly inhibited after 7 days of salt stress. Supplementation of Si (0.5 mM) could ameliorate salt stress effects by activating catalase in roots and ascorbate peroxidase in leaves, resulting in the decrease of H_2O_2. In addition, Si significantly depleted shoot Na^+ and Cl^- without affecting stomatal opening and phosphatase activity. Moreover, root structure of salt stressed rice was modified in response to Si. These responses resulted in normal growth during 7 days of salt stress. When stress period was prolonged to 14 days, though not completely diminishing salt stress effect, Si application significantly increased shoot mass production compared to that without Si. Similar to those in hydroponic culturing system, Si could improve shoot growth of saline soil-grown rice seedlings. Therefore, the results suggested that Si supplementation can be used to increase tolerance of 'KDML105' rice against salt stress in the field.

Department : Botany Student's Signature ....

Field of Study : Botany Advisor's Signature ....

Academic Year : 2011

กิตติกรรมประกาศ

ขอกราบขอบพระคุณ อาจารย์ ดร.อัญชลี ใจดี อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ ที่ กรุณาให้คำแนะนำ คำปรึกษา ข้อคิดเห็นอันเป็นประโยชน์อย่างยิ่ง ตลอดจน สนับสนุนเงินทุนในการศึกษาวิจัยและเสนอผลงานทางวิชาการ รวมถึงกรุณา ตรวจแก้วิทยานิพนธ์นี้ให้สำเร็จลุล่วงไปได้ด้วยดี อีกทั้งความกรุณาดูแล ห่วงใย และให้กำลังใจแก่ผู้วิจัยเสมอมา

ขอกราบขอบพระคุณ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.ชุมพล คุณวาสี ประธานกรรมการสอบวิทยานิพนธ์ รองศาสตราจารย์ ดร.ปรีดา บุญหลง ดร.เกรียงไกร พันธุ์วรรณ์ กรรมการ ที่กรุณาให้คำแนะนำและผู้ตรวจแก้วิทยานิพนธ์ให้สมบูรณ์ยิ่งขึ้น

ขอกราบขอบพระคุณ รองศาสตราจารย์ ดร.ศุภจิตรา ชัชวาลย์ หัวหน้าหน่วยปฏิบัติการวิจัยสิ่งแวดล้อมและสรีรวิทยาของพืช ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ที่กรุณาสนับสนุนเงินทุนในการทำวิจัย เอื้อเฟื้ออุปกรณ์และ สถานที่ในการทำวิจัยและคำแนะนำที่มีต่อผู้วิจัย

ขอ กราบขอบพระคุณ ดร.วันเพ็ญ วิริยะกิจนทีกุล กรมพัฒนาที่ดิน กระทรวงเกษตรและสหกรณ์ที่กรุณาวิเคราะห์คุณสมบัติของดิน ที่ใช้ทำการทดลองและคำแนะนำใน การทำวิจัย ขอกราบขอบพระคุณ อาจารย์ ดร. วราลักษณ์ เกษตรานันท์ สำหรับคำปรึกษาด้านสถิติในงานวิจัย

งานวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากเงินงบประมาณแผ่นดินประจำปี 2554 ภายใต้แผนงานวิจัยอนุรักษ์และการใช้ประโยชน์ความหลากหลายทางชีวภาพและศูนย์เชี่ยวชาญเฉพาะทางด้านความหลากหลายทางชีวภาพ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย (CEB_M72_2011)

งานวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากโครงการพัฒนามหาวิทยาลัยวิจัยแห่งชาติ สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา

ขอขอบพระคุณ คุณพ่อ คุณแม่และครอบครัวสำหรับความรัก กำลังใจ การสนับสนุนและความช่วยเหลือทุกอย่างที่มีให้ตลอดมา

สุดท้ายขอขอบคุณ คุณภูมิพงษ์ ชูช่วยสุวรรณ คุณหนึ่งฤทัย คณานนท์ คุณเพทาย จรูญ-นาถ คุณศีรีรัตน์ รอดณรงค์ คุณธเนศ จิระพรประเสริฐ คุณรัฐธิภา ธนารักษ์ คุณศิริพร ศรีภิญโญ-วณิชย์ และนิสิตทุกท่านรวมถึงนักวิทยาศาสตร์ในหน่วยปฏิบัติการวิจัยสิ่งแวดล้อมและสรีรวิทยาของพืชทุกท่าน รวมถึงเพื่อน ๆ ทุกคนทั้งในและนอกภาควิชา สำหรับความช่วยเหลือ คำแนะนำ กำลังใจ ที่มีต่อผู้วิจัยเสมอมา

สารบัญ

	หน้า
บทคัดย่อภาษาไทย..	ง
บทคัดย่อภาษาอังกฤษ..	จ
กิตติกรรมประกาศ..	ฉ
สารบัญ..	ช
สารบัญตาราง..	ฌ
สารบัญภาพ..	ฐ
บทที่	
1. บทนำ..	1
2. การตรวจเอกสาร..	5
3. วัสดุอุปกรณ์และวิธีการทดลอง..	19
4. ผลการทดลอง..	30
1. ผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและสภาวะน้ำของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม..	30
2. ผลของซิลิกอนต่อปริมาณรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์และเอนไซม์ฟอสฟาเทสของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม..	44
3. ผลของซิลิกอนต่อการสะสมไอออนเกลือและปริมาณซิลิกอนในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ภายใต้ภาวะเค็ม..	62
4. ผลของซิลิกอนต่อระบบโครงสร้างรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม..	74
5. ผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็ม..	78
5. อภิปรายผลการทดลอง..	88
6. สรุปผลารทดลอง..	102

	หน้า
รายการอ้างอิง	104
ภาคผนวก	124
ภาคผนวก ก	125
ภาคผนวก ข	127
ภาคผนวก ค	138
ประวัติผู้เขียนวิทยานิพนธ์	142

สารบัญตาราง

ตารางที่ หน้า

1 ความยาวต้น (Shoot length, cm) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน………………… 31

2 ความยาวราก (Root length, cm) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14วัน…………………... 32

3 น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน………………… 33

4 น้ำหนักสดราก (Root fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน………………… 34

5 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน……..................... 35

6 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน………………….. 36

7 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (Relative water content, %) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน………………….. 41

8 ค่าการนำที่ปากใบ (Stomatal conductance, mol m^{-2} s^{-2}) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน…… 42

ตารางที่ หน้า

9 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* (Chlorophyll *a*, mg g^{-1} FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน........ 45

10 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* (Chlorophyll *b*, mg g^{-1} FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็น เวลา 0 7 และ 14 วัน........ 46

11 ปริมาณแคโรทีนอยด์ (Carotenoids, mg g^{-1}FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน........ 47

12 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, μmol/g FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็น เวลา 0 7 และ 14 วัน........ 49

13 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7และ 14 วัน........ 50

14 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน........ 52

15 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, μmol/g FW) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน........ 55

ตารางที่		หน้า
16	กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน........	56
17	กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน..................	58
18	กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase, nKat/mg protein) ในใบของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน………….....	60
19	กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase, nKat/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน..................	61
20	น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน……………………………………………………	68
21	น้ำหนักสดราก (Root fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน……………………………………………………	69
22	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน……………………………………………………	71
23	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน……………………………………………………	72
24	ระบบโครงสร้างราก (root structure) ของต้นกล้าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 1 วัน (mean± standard error)………...	75

ตารางที่		หน้า
25	ระบบโครงสร้างราก (root structure) ของต้นกล้าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 4 วัน (mean ± standard error)...........	76
26	ระบบโครงสร้างราก (root structure) ของต้นกล้าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)...........	77
27	น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน..................	79
28	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน..................	80
29	ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (Relative water content, %) ของ ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน......	82
30	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthetic rate; Pn) ค่าการนำที่ปากใบ (Stomatal conductance; Gs) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในเซลล์ (Intercellular CO_2 concentration; Ci) และอัตราการคายน้ำ (Transpiration rate; E) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและปลูกด้วยดินเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน...	84
31	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthetic rate; Pn) ค่าการนำที่ปากใบ (Stomatal conductance; Gs) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในเซลล์ (Intercellular CO_2 concentration; Ci) และอัตราการคายน้ำ (Transpiration rate; E) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและปลูกด้วยดินเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน...	85

สารบัญภาพ

ภาพที่ หน้า

1 วัฏจักร Asada-Halliwell cycle หรือ ascorbate-glutathione pathway… 10

2 บทบาทที่เป็นไปได้ของซิลิกอนในการเพิ่มความทนเค็มในพืช…………….. 18

3 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………………………… 37

4 น้ำหนักแห้งราก(Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………………………… 37

5 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root/shoot ratio) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………………………… 38

6 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) ระหว่าง 0-7 วัน และ 7-14 วัน (mean ± standard error)………………………………………………… 45

7 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* (Chlorophyll *a*) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………………………… 46

8 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* (Chlrophyll *b*) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………………………… 46

ภาพที่		หน้า
9	ปริมาณแคโรทีนอยด์ (carotenoids) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)...	47
10	ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, µmol/g FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)...	49
11	กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอด ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………………………	51
12	กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)……………………………………………...	53
13	ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, µmol/g FW) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………..	57
14	กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………..	57
15	กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………....	59
16	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na^+, % of dry weight) ในส่วนเหนือดินของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)…………………………………..	62

ภาพที่		หน้า
17	ปริมาณโซเดียมไอออน (Na^+, % of dry weight) ในส่วนเหนือดินของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน (mean ± standard error)………………………………	63
18	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl^-, % of dry weight) ในส่วนเหนือดินของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา7 วัน (mean ± standard error)…………………………………	64
19	ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl^-, % of dry weight) ในส่วนเหนือดินของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน (mean ± standard error)………………………………..	65
20	ปริมาณซิลิกอน (Si, % of dry weight) ในส่วนเหนือดินของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)…………………………………………..	66
21	ปริมาณซิลิกอน (Si, % of dry weight) ในส่วนเหนือดินของ ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………………	66
22	น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………….	69
23	น้ำหนักสดราก (Root fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………….	70
24	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………….	71
25	น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………….	73

ภาพที่		หน้า
26	อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอน ระหว่าง 0-7 วัน และ 7-14 วัน (mean ± standard error)………………..	74
27	น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………………….................	80
28	น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 07 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………………………	81
29	อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pn, µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………………………	86
30	ค่าการนำที่ปากใบ (Gs, mmol m^{-2} s^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)………………………..	86
31	ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในเซลล์ (Ci, µmol CO_2 mol^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอด ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)…………………………………..	87
32	อัตราการคายน้ำ (E, mmol H_2O m^{-2} s^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard)………………………	87

บทที่ 1
บทนำ

ความเป็นมาและความสำคัญของปัญหา

พื้นดินประมาณหนึ่งในสามของโลกจัดเป็นพื้นที่แห้งแล้งและกึ่งแห้งแล้ง โดยสาเหตุหนึ่งของการเกิดพื้นที่เหล่านี้คือความเค็ม (Allen และคณะ, 199 4) ดินเค็ม (saline soil) คือดินที่มีปริมาณเกลือที่สามารถละลายน้ำได้มากเกินไป จนมีผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและทำให้ผลผลิตของพืชลดลง สำหรับประเทศไทยพบปัญหาดินเค็มในหลายพื้นที่โดยเฉพาะภาคตะวันออกเฉียงเหนือที่มีพื้นที่ดินคึมทั้งหมด 17.8 ล้านไร่ (เกษมศรี ซับซ้อน, 2541) พืชที่ได้รับภาวะเค็มจะมีเจริญเติบโตลดลง ในระยะแรกภาวะเค็มทำให้ค่าศักย์ของน้ำ (water potential) ในดินลดต่ำ ทำให้ค่าความต่างของศักย์ของน้ำภายในเซลล์และภายนอกเซลล์ (water potential gradient) ลดลงรากพืชจึงดูดน้ำได้น้อยลง (Taiz และ Zeiger, 2006) ส่งผลให้พืชเกิดความเครียดจากภาวะขาดน้ำ (water stress) นอกจากนี้เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นการเจริญเติบโตของพืชจะลดลงเนื่องจากความเป็นพิษจากการสะสมไอออนของเกลือ (ionic stress) ในเซลล์ร่วมด้วย (Munns, 2002) ซึ่งไอออนของเกลือมีผลต่อกระบวนการเมแทบอลิซึมต่าง ๆ เช่น กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยอัตราการสังเคราะห์แสงด้วยที่ลดลงเนื่องจากการลดลงของปริมาณคลอโรฟิลล์ซึ่งทำหน้าที่รับพลังงานแสง (Delfine และคณะ, 1998) โดยจะเห็นผลกระทบที่ชัดเจนในพืชที่อ่อนแอต่อภาวะเค็ม (glycophyte หรือ non-halophytes) ภาวะเค็มยังยับยั้งการเปิดปากใบ โดยพบว่าค่า stomatal conductance และ stomatal density ลดลงเมื่อพืชได้รับภาวะเค็ม ซึ่งการยับยั้งการเปิดปากใบส่งผลให้การตรึง CO_2 เกิดในอัตราที่ลดลง นอกจากนี้ภาวะเค็มยังลดประสิทธิภาพการใช้น้ำ กิจกรรมของเอนไซม์ rubisco และยับยั้งการถ่ายทอดอิเล็กตรอนที่ photosystem II (Delfine และคณะ, 1998) นอกจากผลที่เกิดขึ้นเหล่านี้แล้ว ภาวะเค็มยังชักนำให้เกิด oxidative stress โดยพบว่ามีการเพิ่มขึ้นของ reactive oxygen species (ROSs) ซึ่ง ROSs สามารถทำลายไขมัน โปรตีน และกรดนิวคลีอิกทำให้เกิดความเสียหายแก่เซลล์ได้ (Alscher และคณะ, 1997; Imlay, 2003) ภาวะเค็มยังเพิ่มการทำงานของเอนไซม์ non-specific

acid phosphatase ซึ่งทำหน้าที่ปลดปล่อย orthophosphate (Pi) จากสารประกอบฟอสเฟสต่าง ๆ เมื่อพืชขาด Pi จากภาวะเครียดนี้ (Duff และคณะ, 1994; Shih และ Kao, 1998) Flowers และคณะ (1977) พบว่าภาวะเค็มมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายวิภาควิทยาและลักษณะทางสัณฐานวิทยาเช่น การเปลี่ยนระบบโครงสร้างราก (root structure system) (Malamy, 2005) นอกจากการศึกษาถึงการเปลี่ยนแปลงเมแทบอลิซึมต่าง ๆ ของพืชเมื่ออยู่ในภาวะเค็มแล้ว ยังมีการศึกษาผลของไอออนของเกลือที่มีต่อสมดุลของธาตุอาหารในพืช พบว่า โซเดียมไอออนมีผลลดการดูดซึมโพแทสเซียมไอออน (Song และ Fujiyama, 1996) คลอไรด์ไอออนมีผลลดการดูดซึมไนเตรตไอออนในพืช (Feigin และคณะ, 1987; Martinez และ Cerdá, 1989)

พืชต้องการธาตุอาหารในรูปไอออนของสารอนินทรีย์ที่มีอยู่ในดินเพื่อลำเลียงไปยังส่วนต่าง ๆ เพื่อใช้ในการเจริญเติบโตและกระบวนการเมแทบอลิซึมต่าง ๆ Arnon และ Stout (1939) แบ่งธาตุอาหารออกเป็น 3 กลุ่มตามปริมาณธาตุอาหารที่พืชต้องการ โดยพบว่าซิลิกอนถูกจัดเป็นธาตุเสริมประโยชน์ (beneficial element) เนื่องจากพืชบางชนิดสามารถเจริญเติบโตครบวงชีวิตได้แม้ไม่ได้รับธาตุนี้ แต่ซิลิกอนสามารถเพิ่มการเจริญเติบโตและการพัฒนาของพืชบางชนิดได้ Ma และ Takahashi (2002) ได้แบ่งพืชตามการสะสมซิลิกอนบริเวณส่วนเหนือดิน เป็น 3 กลุ่ม คือ สะสมในปริมาณสูง ปานกลางและต่ำ โดยพืชวงศ์หญ้า (Poaceae) เช่น ข้าวและอ้อย จัดอยู่ในกลุ่มที่สะสมซิลิกอนในปริมาณสูง และปานกลาง นอกจากนี้ยังมีรายงานว่าหากพืชกลุ่มนี้ขาดซิลิกอนจะแสดงอาการผิดปกติได้ (Epstein, 1999) โดยในข้าวที่ขาดซิลิกอนจะมีการเจริญเติบโตและผลผลิตลดลงมาก ใบเหี่ยวง่ายและเนื้อใบบางส่วนตาย (Ma และคณะ, 1989) อ้อยเป็นพืชอีกชนิดหนึ่งที่ตอบสนองดีมากเมื่อได้รับซิลิกอน โดยปกติอ้อยที่ปลูกในไร่ควรมีซิลิกอนในใบ 1 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งแต่ถ้ามีซิลิกอนเพียง 0.25 เปอร์เซ็นต์จะทำให้ผลผลิตลดลงประมาณครึ่งหนึ่ง (Anderson, 1991) ซึ่งซิลิกอนเป็นธาตุที่มีมากเป็นอันดับสองบริเวณเปลือกโลกและในดิน เมื่อละลายในดินจะอยู่ในรูปของกรดซิลิซิก (silicic acid) โดยมีความเข้มข้นตั้งแต่ 0.1 - 0.6 มิลลิโมลาร์ (Epstein, 1994; 1999) จากคุณสมบัติของการเป็นธาตุเสริมประโยชน์นี้ทำให้มีการศึกษาการนำซิลิกอนมาใช้เพิ่มความสามารถของพืชในการปรับตัวเมื่ออยู่ในภาวะเครียดทางชีวภาพ (biotic stress) และภาวะเครียดทางกายภาพ (abiotic stress) โดยมีการศึกษาในพืชหลายชนิด เช่น บาร์เลย์ (Liang และคณะ, 2003) ข้าว (Yeo และคณะ, 1999; Rodrigues และ

คณะ, 2003) แตงกวา (Shi และคณะ, 2005; Feng และคณะ, 2009) และข้าวสาลี (Liang และคณะ, 2008) เป็นต้น โดยบทบาทของซิลิกอนที่สามารถเพิ่มความทนเค็มในพืชได้เกิดขึ้นเนื่องจากซิลิกอนสามารถกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ H^+-ATPase และ H^+-PPase บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์รากเมื่ออยู่ในภาวะเค็มซึ่งมีผลลดการดูดซึมและลำเลียงโซเดียม ทำให้มีการสะสมบริเวณ ส่วนเหนือดินในปริมาณที่ลดลง ในขณะเดียวกันยังเพิ่มการดูดซึมและลำเลียงโพแทสเซียมทำให้เกิดความสมดุลของไอออนในเซลล์ได้ (Liang และคณะ, 2006; 2007) Matoh และคณะ (1986) ทำการศึกษาในข้าว พบว่าการให้ซิลิกอนในภาวะเค็มมีผลยับยั้งการคายน้ำ ทำให้ลดความเครียดที่เกิดจากการขาดน้ำได้ ยังพบว่าการให้ซิลิกอนมีผลชักนำให้กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์เพิ่มขึ้นทั้งในรากและใบของบาร์เลย์ (Liang และคณะ, 2003; Zhu และคณะ, 2004) และสามารถลดการเกิดลิปิดเปอร์ร็อกซิเดชั่นในรากบาร์เลย์ที่ได้รับภาวะเค็มได้ (Liang และคณะ, 2003) นอกจากนี้ยังมีการประยุกต์ใช้ซิลิกอนร่วมกับโพแทสเซียมในการปลูกอ้อยในสภาวะดินเค็มพบว่าสามารถลดการสะสมโซเดียมในต้นได้และยังปรับปรุงคุณภาพผลผลิตได้ โดยสามารถเพิ่มความหวานและปริมาณน้ำตาลซูโครสในน้ำอ้อยได้ (Ashraf และคณะ, 2010)

ในงานวิจัยนี้สนใจศึกษาผลของซิลิกอนในการชักนำให้เกิดการปรับตัวต่อภาวะเค็มในข้าว (*Oryza sativa* L.) ซึ่งเป็นพืชเศรษฐกิจที่สำคัญของไทย ซึ่งมีปริมาณการส่งออกในปี 2551 ถึง 9,417,880.24 ตัน (กรมการค้าต่างประเทศ, 2551) โดยทำการศึกษาข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ซึ่งเป็นข้าวที่ส่งเสริมให้มีการปลูกและมีพื้นที่ปลูกส่วนใหญ่อยู่ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือตอนล่าง ซึ่งดินบริเวณนั้นจัดเป็นดินเค็ม (สำนักงานคณะกรรมการกำกับการซื้อขายสินค้าเกษตรล่วงหน้า, 2553) เพื่อให้ทราบว่าซิลิกอนสามารถชักนำกลไกการทนเค็มในข้าวพันธุ์นี้ได้หรือไม่และเพื่อเป็นข้อมูลพื้นฐานที่ช่วยให้เข้าใจกลไกการปรับตัวของข้าวต่อภาวะเค็มและสามารถประยุกต์ใช้ประโยชน์จากธาตุอาหารนี้เพื่อเพิ่มผลผลิตของข้าวพันธุ์นี้ต่อไปในอนาคต

วัตถุประสงค์ของการวิจัย

เพื่อศึกษาบทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนเค็มในข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

ขอบเขตของการวิจัย

1. ศึกษาผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและสภาวะน้ำของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มเพื่อหาความเข้มข้นของซิลิกอนที่จะใช้ศึกษาในขั้นต่อไป

2. ศึกษาผลของซิลิกอนต่อปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์และเอนไซม์ฟอสฟาเทสของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

3. ศึกษาผลของซิลิกอนต่อการสะสมไอออนเกลือและปริมาณซิลิกอนในส่วน ต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ภายใต้ภาวะเค็ม

4. ศึกษาผลของซิลิกอนต่อระบบโครงสร้างรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

5. ศึกษาผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็ม

บทที่ 2

ตรวจเอกสาร

1. ดินเค็มและปัญหาทางการเกษตร

ภาวะเค็ม (salinity) เป็นภาวะเครียดทางกายภาพ (abiotic stress) ที่เป็นสาเหตุของการเกิดพื้นที่แห้งแล้ง (arid) และกึ่งแห้งแล้ง (semi-arid) ทั่วโลก และส่งผลถึงการลดลงของการเจริญเติบโตของพืชและผลผลิตทางการเกษตร (Boyer, 1982; Allen และคณะ, 1994) โดยลักษณะของดินเค็ม (saline soil) คือดินที่มีปริมาณไอออนเกลือมากเกินไปจนมีผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและทำให้ผลผลิตของพืชลดลงอย่างเห็นได้ชัด โดยไอออนที่พบในดินเค็มคือ ไอออนบวกของโซเดียม (Na^{+}) แคลเซียม (Ca^{2+}) และแมกนีเซียม (Mg^{2+}) ไอออนลบของไบคาร์บอเนต (HCO_3^-) คลอไรด์ (Cl^-) ไนเตรต (NO_3^-) และซัลเฟต (SO_4^{2-}) (Bernstein, 1975) ปัญหาดินเค็มเกิดได้ทั้งจากการชักนำทางธรรมชาติและการกระทำของมนุษย์ สาเหตุจากธรรมชาตินั้นเช่น การสะสมของเกลือที่ละลายน้ำได้ (soluble salts) ในดิน หรือการสะสมเกลือที่เพิ่มขึ้นจากการเปลี่ยนแปลงปริมาณน้ำใต้ดิน รวมถึง การระเหยของน้ำจากผิวดินร่วมกับการคายน้ำของพืช (evapotranspiration) ส่วนสาเหตุจากการกระทำของมนุษย์นั้น ได้แก่ การทำการเกษตรโดยวิธีชลประทาน การปล่อยให้สัตว์แทะเล็มพืชคลุมดินมากเกินไป (overgrazing) และการตัดไม้ทำลายป่า (deforestation) (Dajic, 2006) ปัญหาดินเค็มก่อให้เกิดผลกระทบต่อสิ่งแวดล้อมและการเกษตร โดยส่งผลกระทบกับพื้นที่การเกษตรทั่วโลกที่มีการชลประทานร้อยละ 20 และพื้นที่เกษตรที่แห้งแล้งร้อยละ 2.1 (FAO, 2000) ซึ่งลดผลผลิตพืชถึง 50 เปอร์เซ็นต์ (Bray และคณะ, 2000) โดยพืช เศรษฐกิจ ที่ได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มเช่น ข้าว ข้าวโพด และบาร์เลย์ เป็นต้น (Sairam และ Tyagi, 2004)

สำหรับประเทศไทยพบปัญหาดินเค็มได้ในหลายพื้นที่ ได้แก่ ดินเค็มภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ดินเค็มภาคกลางและดินเค็มชายทะเล โดยพบว่าภาคตะวันออกเฉียงเหนือมีพื้นที่ดินเค็มทั้งหมด 17.8 ล้านไร่ จัดเป็นดินเค็มมาก 1.5 ล้านไร่ ดินเค็มปานกลาง 3.7 ล้านไร่ และ

ดินเค็มเล็กน้อย 12.6 ล้านไร่ (เกษมศรี ซับซ้อน, 2541) ปัญหาภาวะเค็มที่มีต่อพืชเศรษฐกิจของไทยคือ ดินเค็มบริเวณทุ่งกุลาร้องไห้ในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ โดยพื้นที่ดินเค็มบริเวณนี้ส่วนใหญ่เป็นพื้นที่ลุ่ม ซึ่งใช้เป็นพื้นที่ทำนาแต่ให้ผลผลิตข้าวโดยเฉลี่ยต่ำ (สำนักงานคณะกรรมการกำกับการซื้อขายสินค้าเกษตรล่วงหน้า, 2553) โดยเฉพาะข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ซึ่งเป็นพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจของไทย (กรมการค้าต่างประเทศ, 2551)

2. การตอบสนองของพืชเมื่ออยู่ภายใต้ภาวะเค็ม

ภาวะเค็มส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตของพืชในระยะแรกคือการเกิดภาวะเครียดจากการขาดน้ำ (water stress) เมื่อได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นจะเกิดภาวะเครียดที่เกิดจากไอออนของเกลือ (ionic stress) การมีระดับความเค็มมาก ทำให้เกิดภาวะเครียดได้ทั้ง สองชนิดซึ่งส่งผลโดยตรงต่อลักษณะทางสรีรวิทยาและกระบวนการเมแทบอลิซึมต่าง ๆ ของพืช (Zhu, 2001; 2002) การตอบสนองและการปรับตัวของพืชต่อภาวะเค็มนั้น มีความแตกต่างกันตาม ชนิดและพันธุ์พืช Rodriguez และคณะ (2003) กล่าวถึงการตอบสนองของพืชเมื่ออยู่ภายใต้ภาวะเค็มโดยการสะสมสาร osmoprotectant เช่น โพรลีน เพื่อลดค่าศักย์ของน้ำ (water potential) ในเซลล์ ทำให้รากพืชมีความสามารถในการดูดน้ำมากขึ้น (Weinberg และ Shannon, 1988; Nuccio และคณะ, 1999) พืชบางชนิดมีการสร้างสารเคลือบผิวใบเพิ่มขึ้นซึ่งเป็นการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพเพื่อลดการสูญเสียน้ำ (Kosma และคณะ, 2009) นอกจากนี้ พืชบางชนิดมีความสามารถในการป้องกันความเป็นพิษจากไอออนของเกลือ โดยป้องกันไม่ให้เกลือเข้าไปในเซลล์ หรือลดความเข้มข้นของไอออนเกลือในไซโทพลาซึม โดยการเก็บไอออนของเกลือไว้ในแวคิวโอล เพื่อป้องกันความเป็นพิษที่ส่งผลถึงกระบวนการเมแทบอลิซึมสำคัญ เช่น การทำงานของเอนไซม์และกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง เป็นต้น Flower และคณะ (1977) จัดกลุ่มพืชตามความสามารถในการทนเค็มโดยจำแนกได้ 2 กลุ่ม คือ พืชทนเค็ม (halophyte) คือพืชที่มีการเจริญเติบโตได้ดีในพื้นที่ที่มีความเค็ม สูง เช่น พืชที่อยู่ในวงศ์ Potamogetonaceae Zygophyllaceae Frankeniaceae Tamaricaceae และ Rhizophoraceae เป็นต้น (Glenn และคณะ, 1999) และ

พืชไม่ทนเค็ม (non-halophyte หรือ glycophyte) คือพืชที่แสดงอาการผิดปกติและมีการเจริญเติบโตที่ลดลงจากความเค็มในพื้นที่ที่มีเกลือสูงกว่า 0.01 เปอร์เซ็นต์ (Flower และ Yeo, 1988) เช่น พืชในวงศ์ Orchidaceae Araceae Rosaceae และ Ericaceae เป็นต้น (Waisel, 1972) นอกจากนี้ Lazaf และ Bernstein (1999) ได้จัดกลุ่มผลของภาวะเค็มที่ยับยั้งการเติบโตของพืชตามกลไกได้ดังนี้ 1) รบกวนกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง 2) รบกวนค่าแรงดันเต่ง (turgor pressure) และค่าศักย์ของน้ำ (water potential) ส่งผลถึงการขยายขนาดของเซลล์ 3) รบกวนการเจริญเติบโตของรากพืชโดยตรงและส่งผลต่อการเติบโตส่วนต้น และ 4) รบกวนสมดุลของธาตุอาหารในพืช

2.1 ภาวะเครียดจากการขาดน้ำ (water stress) และภาวะเครียดจาก ปฏิกิริยาออกซิเดชัน (oxidative stress) ที่เกิดจากภาวะเค็มในพืช

ในระยะแรกของการ ได้รับ ภาวะเค็มพืชจะแสดงอาการเช่นเดียวกับเมื่อเกิดความเครียดจากภาวะแล้ง (drought stress) กล่าวคือไอออนของเกลือเมื่อละลายน้ำจะลดค่าศักย์ของน้ำในดินซึ่งส่งผลให้รากพืชดูดน้ำได้ในปริมาณที่ลดลง (Chinnusamy และคณะ, 2006; Taiz และ Zeiger, 2006) ทำให้เกิดการขาดน้ำในพืช โดยพืชจะมีการตอบสนองโดยการลดพื้นที่ใบเพื่อลดการสูญเสียน้ำ เช่น ในถั่วเหลือง *Glycine max* L. พันธุ์ SJ.5 ที่ได้รับความเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 10 วัน มีพื้นที่ใบลดลงจากภาวะปกติ 40 เปอร์เซ็นต์ (อัญชลี ใจดี, 2543) ความเค็มตั้งแต่ 25 มิลลิโมลาร์มีผลลดพื้นที่ใบแตงกวา *Cucumis sativus* L. พันธุ์ Pepinex ประมาณ 25 เปอร์เซ็นต์ หลังจากได้รับความเค็มเป็นเวลา 22 วัน (Chartzoulakis, 1994) นอกจากนี้ยังมีการศึกษาในสตรอเบอร์รี *Fragaria × ananassa* Duch. พันธุ์ Korona ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 40 และ 80 มิลลิโมลาร์ พบว่ามีพื้นที่ใบลดลงจากภาวะปกติประมาณ 50 และ 72 เปอร์เซ็นต์ตามลำดับ สตรอเบอร์รีพันธุ์ Elsanta มีพื้นที่ใบลดลงประมาณ 60 และ 80 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติ (Keutgen และ Pawelzik, 2009) ภาวะเค็มยังส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางสรีรวิทยา เช่น การปิดปากใบ (stomata) ซึ่งเป็นอีกกลไกหนึ่งของพืชที่ลดการสูญเสียน้ำเมื่อพืชเกิดความเครียดจากภาวะขาดน้ำ (Berry และ Downton, 1982) Sibole และคณะ (1998) ศึกษาในถั่ว *Phaseolus vulgaris* L. ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 25 และ 50 มิลลิโม

ลาร์เป็นเวลา 13 วัน พบว่ามีการลดลงของการเปิดปากใบโดยมีค่าการนำที่ปากใบ (stomatal conductance) ลดลงแต่ไม่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเมื่อเทียบกับภาวะปกติ อย่างไรก็ตาม เมื่อได้รับภาวะเค็มในระดับที่สูงขึ้นและระยะเวลาการได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้น พบว่าภาวะเค็มมีผลยับยั้งทั้งการเปิดปากใบและอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ในข้าว *Oryza sativa* L. พันธุ์ Koshihikari ที่อยู่ในระยะออกดอก (flowering stage) เมื่อได้รับภาวะเค็มระดับต่าง ๆ (25 50 100 และ 200 มิลลิโมลาร์) โดยพบว่าค่าการนำที่ปากใบและอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ลดลงที่ระดับความเค็มตั้งแต่ 25 มิลลิโมลาร์ขึ้นไปอย่างมีนัยสำคัญ (Sultana และคณะ, 1999)

ระหว่างที่พืชได้รับภาวะเครียดจากการขาดน้ำจะมีการ เพิ่มขึ้นของ อนุมูลอิสระ (reactive oxygen species, ROSs) เช่น superoxide ($O_2\bullet^-$) hydrogen peroxide (H_2O_2) hydroxyl radicals (•OH) และ singlet oxygen ($^1O_2$) (Alscher และคณะ, 1997; Neill และคณะ, 2002) ซึ่งเป็นสาเหตุของการเกิดภาวะเครียดจาก ปฏิกิริยาออกซิเดชัน (oxidative stress) ซึ่ง ROSs เหล่านี้สามารถ ทำลายโปรตีนและไขมันซึ่งเป็นส่วนประกอบสำคัญของเยื่อหุ้มเซลล์พืช รวมถึงสารพันธุกรรม (Inzé และ Montagu, 1995) พืชจะมีกลไกการกำจัดอนุมูลอิสระเหล่านี้ เรียกว่า antioxidant system แบ่งเป็น 2 ระบบคือ 1) ระบบที่ไม่ใช้เอนไซม์ (non enzymatic system) โดยพืชจะมีการสร้างสาร เช่น วิตามินซี (ascorbic acid) วิตามินอี (α-tocopherol), กลูตาไธโอน (glutathione), เบตาแคโรทีน (β-carotene) และวิตามินเอ (Alscher และคณะ, 1997) 2) ระบบที่อาศัยการทำงานของเอนไซม์ (enzymatic system) เช่น เอนไซม์ superoxide dismutase (SOD) catalase (CAT) peroxidase (POX) ascorbate peroxidase (APX) และ glutathione reductase (GR) (Gill และ Tuteja, 2010)

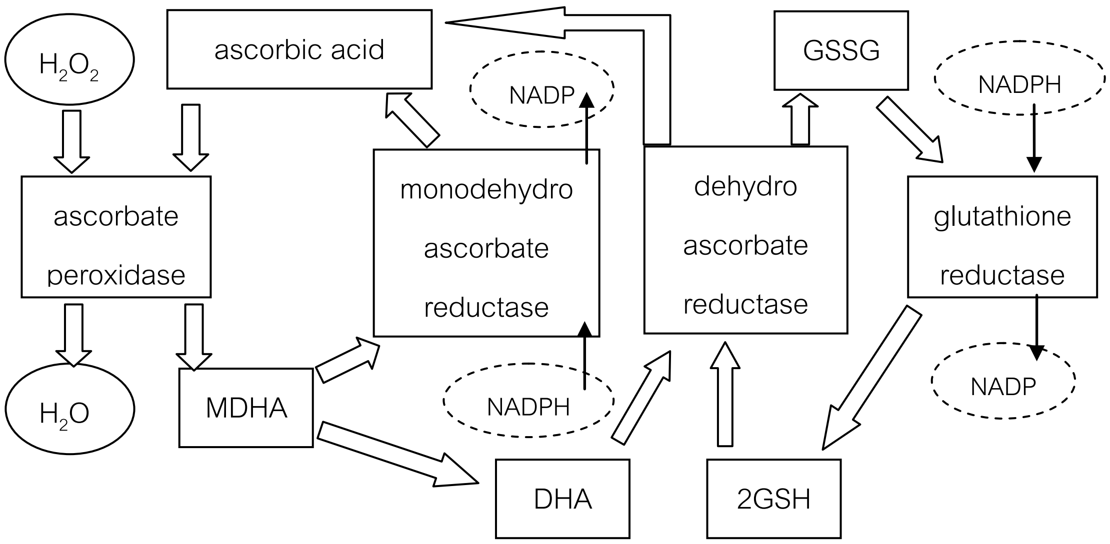
เมื่อเซลล์พืชเกิด oxidative stress เนื่องจากภาวะเค็มและภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อมต่าง ๆ (Allen และคณะ, 1997) SOD เป็นเอนไซม์ชนิดแรกที่ทำหน้าที่กำจัด ROSs ซึ่งพบได้ในไซโทพลาซึม ไมโทคอนเดรีย และคลอโรพลาสต์ โดยเอนไซม์นี้มีโลหะเป็นส่วนประกอบมี 3 ไอโซฟอร์ม คือ Cu/ZnSOD FeSOD และ ZnSOD (Alscher, และคณะ 1997) โดยสามารถกำจัด superoxide ($O_2\bullet^-$) ได้โดยการเปลี่ยนเป็นไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) และออกซิเจน (O_2) ดังสมการ

$$O_2\bullet^- + 2H^+ \xrightarrow{SOD} H_2O_2 + O_2$$

เมื่อปริมาณ H_2O_2 ในเซลล์เพิ่มมากขึ้นจากปฏิกิริยาโฟโตเรสไฟเรชันและ เบตา-ออกซิเดชันของกรดไขมัน พืชมีกระบวนการกำจัด ROSs ในเพอร็อกซิโซม โดยใช้เอนไซม์ CAT ซึ่งจะเปลี่ยน H_2O_2 เป็น H_2O และ O_2 (Mittler, 2002) ดังสมการ

$$2H_2O_2 \xrightarrow{CAT} 2H_2O + O_2$$

เซลล์พืชยังมีระบบกำจัด ROSs ผ่านวัฏจักร Asada-Halliwell cycle หรือ ascorbate-glutathione pathway ซึ่งพบในคลอโรพลาสต์และไซโทลาสซึม โดยวัฏจักรนี้เกี่ยวข้องกับการเกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันและรีดักชัน ของ ascorbic acid และ glutathione โดยเอนไซม์ APX และ GR (Alscher และคณะ, 1997; Foyer และคณะ, 1994; Gill และ Tuteja, 2010) เป็นกลไกการกำจัดความเป็นพิษของ H_2O_2 ในเซลล์ เกิดขึ้นโดยเอนไซม์ APX เปลี่ยน H_2O_2 เป็น H_2O และ O_2 โดยมี ascorbic acid เป็นสารตั้งต้นในการทำปฏิกิริยาของเอนไซม์นี้ จากนั้น ascorbic acid จะเปลี่ยนเป็น monodehydroascorbate (MDHA) และ dehydroascorbate (DHA) ขั้นตอนถัดไปจะมีการสังเคราะห์ ascorbic acid อีกครั้ง โดยอาศัยการทำงานของเอนไซม์ monodehydroascorbate reductase (MDAR) และ dehydroascorbate reductase (DHAR) สำหรับการทำงานของเอนไซม์ GR เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยน oxidized form ของ glutathione (GSSG) เป็น reduced form (2GSH) ซึ่ง GSH จัดเป็นสารต้านอนุมูลอิสระที่ทำงานร่วมกับเอนไซม์ DHAR เพื่อสังเคราะห์ ascorbic acid เพื่อหมุนเวียนมาเป็นสารตั้งต้นของวัฏจักรนี้อีกครั้ง (ภาพที่ 1)



ภาพที่ 1 วัฏจักร Asada-Halliwell cycle หรือ ascorbate-glutathione pathway (Inze และ Montagu, 1995)

มีการศึกษาผลของภาวะเค็มต่อการเกิด oxidative stress และกิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ในพืชหลายชนิด เช่น ถั่วฝักยาว *Vigna unguiculata* L. ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 35 และ 80 มิลลิโมลาร์มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD และ APX ในใบเพิ่มขึ้น (Hernández และคณะ, 1994) ในรากของอัลฟัลฟา *Medicago sativa* L. พันธุ์ Defer ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD สูงกว่าอัลฟัลฟา ที่ได้รับภาวะปกติ (Wang และคณะ, 2011) นอกจากนี้ยังมีการศึกษาในใบแตงกวาพันธุ์ Jinyan4 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 10 วัน พบว่ามีการเพิ่มขึ้นของปริมาณ H_2O_2 และมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX และ GR สูงกว่าภาวะปกติ (Zhu และคณะ, 2004) สำหรับในข้าวมีการศึกษาในพันธุ์ Hitomibore IR28 และ Banket ที่ได้รับภาวะเค็ม 6 และ 12 เดซิซีเมนต่อเมตร (dS m^{-1}) เป็นเวลา 7 วัน มีกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase ในใบสูงขึ้น (Dionisio-sese และ Tobita, 1998) Lee และคณะ (2001) ทำการศึกษาถึงการตอบสนองของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนซ์ของข้าวพันธุ์ Dongjin ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 3 วัน พบว่าภาวะเค็มเพิ่มปริมาณ H_2O_2 ในใบประมาณ 1.5 เท่าและมีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD ในใบเพิ่มขึ้นด้วยเช่นกัน

2.2 ภาวะเครียดจากไอออนของเกลือ (ionic stress) และการควบคุมสมดุลของไอออน (ion homeostasis)

พืชไร่และพืชสวนส่วนใหญ่เป็นกลุ่มพืชไม่ทนเค็ม (glycophyte) ซึ่งพืชกลุ่มนี้เมื่อมีไอออนของเกลือเมื่อสะสมอยู่มากเกินไปพืชจะแสดงอาการผิดปกติโดยจะสังเกต ได้จากบริเวณใบล่างและใบที่แก่ก่อน (Greenway และ Munn, 1980) โดยใบจะเริ่มแสดงอาการจากการเปลี่ยนเป็นสีเขียวเข้มก่อนหลังจากนั้นใบจะค่อย ๆ เปลี่ยนเป็นสีเหลืองและแห้งตายในที่สุด (Noble และคณะ, 1984) ซึ่งเป็นผลกระทบโดยตรงจากไอออนของเกลือ นอกจากนี้ไอออนของเกลือยังมีผลต่อความสามารถในการดูดซึมธาตุอาหารชนิดอื่น (Grattan และ Grieve, 1999) โดยพบว่าความเข้มข้นโซเดียม Na^+ และ Cl^- ที่ละลายในดินมากเกินไปมีผลในการรบกวนการดูดซึม เคลื่อนย้ายธาตุอาหารชนิดอื่น เนื่องจากความคล้ายกันของ protein channel บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ ที่ทำหน้าที่ขนส่งธาตุอาหารเข้าสู่เซลล์ (Amtmann และ Sanders, 1999; Blumwald และคณะ, 2000) ไอออนเกลือที่เพิ่มขึ้นมีผลต่อสัดส่วนไอออนของธาตุต่าง ๆ ในเซลล์ เช่น โซเดียมไอออนกับแคลเซียมไอออน (Na^+/Ca^{2+}) โซเดียมไอออนกับโพแทสเซียมไอออน (Na^+/K^+) แคลเซียมกับแมกนีเซียม (Ca^{2+}/Mg^{2+}) และคลอไรด์ไอออนกับไนเตรต (Cl^-/NO_3^-) โดยเฉพาะ K^+ ซึ่งมีบทบาทสำคัญในการรักษาสมดุลประจุในเซลล์และการควบคุมแรงดันเต่งของเซลล์ และเกี่ยวข้องกับกิจกรรมของเอนไซม์บางชนิด (Taiz และ Zeiger, 2006) โดยเซลล์พืชส่วนใหญ่จะรักษาปริมาณ K^+ ในไซโตซอลให้อยู่ในระดับมากกว่า Na^+ ซึ่งเกี่ยวข้องกับการควบคุมโดย transporter ซึ่งเป็นโปรตีนที่ใช้พลังงานในการทำงาน โดยมีความสัมพันธ์กันของไอออนของธาตุหลายชนิด เช่น ไอออนของไฮโดรเจน (H^+) K^+ Ca^{2+} และ Na^+ โดยเมื่อมี Na^+ ในเซลล์มากเกินไปพืชจะพยายามเคลื่อนย้าย Na^+ ออกจากเซลล์หรือเก็บไว้ในแวคิวโอลเพื่อลดความเป็นพิษที่จะเกิดกับเซลล์และชะลอการเคลื่อนย้ายโซเดียมไอออนจากรากไปยังส่วน ต้น (Hasegawa และคณะ, 2000) โดยอาศัยการทำงานของเอนไซม์ ATPase ทำหน้าที่ลำเลียง H^+ ทำให้เกิดแรงขับดันของ H^+ (proton motive force) บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อหุ้มแวคิวโอลและอาศัยแรงที่เกิดขึ้นนี้ ลำเลียง Na^+ ออกนอกไซโทพลาสซึมหรือลำเลียงเข้าไปในแวคิวโอล ผ่านโปรตีน Na^+/H^+ antiportor (Shi และคณะ, 2000) การทำงานของ Na^+/H^+ antiporter และปริมาณ Na^+ ที่มากขึ้นมีผลให้การลำเลียง K^+ ผ่าน

โปรตีน K^+/H^+ symporter และ cation channel เข้าสู่เซลล์เกิดขึ้นได้น้อยลง (Taiz และ Zeiger, 2006) การศึกษาผลของไอออนของเกลือที่มีต่อสมดุลของธาตุอาหารในพืช บางชนิด พบว่า ในข้าวโพด *Zea mays* L. ปวยเล้ง *Spinacia oleracea* L. และมะเขือเทศ *Lycopersicon esculuentum* Mill. ที่สะสม Na^+ มากขึ้นมีผลลดการดูดซึม K^+ (Chow และคณะ, 1990; Song และ Fujiyama, 1996; Botella และคณะ, 1997) และการสะสม Cl^- มากขึ้นมีผลลดการดูดซึม NO_3^- ในแตงกวาและมะเขือเทศ (Feigin และคณะ, 1987; Martinez และ Cerdá, 1989) เป็นต้น

3. ซิลิกอนกับบทบาทที่หลากหลายในพืช

Arnon และ Stout (1939) ได้แบ่งธาตุที่จำเป็นของพืช (essential elements) จากนิยามดังนี้ ธาตุที่จำเป็นคือ 1) ธาตุที่เป็น ส่วนหนึ่งของโมเลกุล ในส่วนประกอบของโครงสร้างตามธรรมชาติ หรือเกี่ยวข้องกับกระบวนการเมแทบอลิซึมของพืช 2) เมื่อพืชขาดธาตุนี้จะแสดงอาการผิดปกติอย่างรุนแรง จนไม่สามารถเจริญเติบโตจนครบวงชีวิตได้ โดยธาตุที่ถูกจัดเป็นธาตุที่จำเป็นต้องมีคุณสมบัติตามคำนิยามนี้ โดยอาจมีคุณสมบัติทั้งสองหรือ ข้อใดข้อหนึ่ง ซิลิกอน (Si) จึงจัดเป็นธาตุเสริมประโยชน์ของพืช (beneficial element) เนื่องจากพืชบางชนิดไม่จำเป็นต้องได้รับซิลิกอนก็สามารถมีการเจริญเติบโตจนถึงระยะสืบพันธุ์ได้ (Epstein, 1999) ซิลิกอนเป็นธาตุที่พบมากเป็นอันดับสองบริเวณชั้นผิวโลก อย่างไรก็ตาม แม้จะมีมากในดินแต่มักจะอยู่รูปที่พืชใช้ประโยชน์ไม่ได้เนื่องจากมีการละลายได้น้อย จากการที่ซิลิกอนมักจับกับแร่ธาตุอื่นเช่น เซสควิออกไซด์ (sesquioxides) และค่าความเป็นกรด ด่าง (pH) มากกว่า 7 โดยซิลิกอนที่พืชสามารถดูดซึมได้คือ กรดซิลิซิก (silicic acid, $Si(OH)_4$) (ยงยุทธ โอสถสภา, 2543; Epstein, 1999) ในพืชที่สะสมซิลิกอนจะมีการสะสมธาตุนี้มากบริเวณผนังเซลล์ด้านในของเอนโดเดอร์มิสในราก และเคลื่อนย้ายมาสะสมในส่วนต้นเหนือดินผ่านทางไซเลม (Hudson และ Sangster, 1998; Yeo และคณะ, 1999) สำหรับผลด้านเสริมประโยชน์ของซิลิกอนในพืชมีรายงานว่า พืชหลายชนิดที่ได้รับซิลิกอนสามารถทนต่อภาวะเครียดที่เกิดจาก biotic stress และ abiotic stress เพิ่มขึ้น (Liang และคณะ, 2007; Cai และคณะ, 2008; 2009)

3.1 การดูดซึมและลำเลียงซิลิกอนในพืช

พืชแต่ละชนิดมีการสะสมซิลิกอนที่แตกต่างกันไป โดยสามารถสะสมอยู่ในช่วง 0.1-10 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง (Epstein, 1994; 1999) โดยสามารถแบ่งพืชได้เป็น 3 กลุ่มตามการสะสมซิลิกอนในส่วนต้นเหนือดิน คือ 1) กลุ่มที่สะสมซิลิกอนได้ในปริมาณสูงเช่นพืชในวงศ์ Poaceae โดยเฉพาะข้าว ข้าวสาลี ข้าวฟ่าง และ บาร์เลย์ เป็นต้น 2) กลุ่มสะสมปริมาณปานกลาง เช่น พืชในลำดับ Cucurbitales Urticales และวงศ์ Commelinaceae 3) กลุ่มที่สะสมซิลิกอนในปริมาณต่ำคือ พืชใบเลี้ยงคู่ส่วนใหญ่ (Ma และ Takahashi, 2002) โดยการสะสมซิลิกอนในส่วนเหนือดินปริมาณมากเกิดได้เนื่องจากความสามารถของราก ที่มีกลไกการดูดซึมและลำเลียงซิลิกอนแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช สำหรับในข้าวมีการศึกษาชนิดของรากที่มีความสำคัญในการดูดซึมซิลิกอนโดยใช้ข้าวพันธุ์กลายที่ไม่มีขนราก (root hair) และ ข้าวพันธุ์กลายที่ไม่มีรากแขนง (lateral root) พบว่ารากแขนงเป็นรากที่มีความสำคัญในการดูดซึมซิลิกอนมากกว่าขนราก (Ma และคณะ, 2002) Mitani และ Ma (2005) ได้ทำการศึกษากลไกการดูดซึมซิลิกอนของรากของข้าว แตงกวา และมะเขือเทศ ซึ่งเป็นตัวแทนของพืชที่สะสมซิลิกอนใน ส่วนเหนือดินปริมาณสูง ปานกลางและปริมาณต่ำ ตามลำดับ พบว่าระบบการดูดซึมและลำเลียงซิลิกอน ในพืชมี 2 ขั้นตอน คือ 1) การแพร่ (diffusion) จากสารละลายภายนอกเข้าสู่เซลล์บริเวณชั้นคอร์เท็กซ์ (cortical cell) หรือเรียกว่า radial transport และ 2) การลำเลียงจากบริเวณ cortical cell เข้าสู่ไซเลม หรือเรียกว่า xylem loading โดยอาศัยการแพร่ และ active transport โดยอาศัย transporter ซึ่งเป็นโปรตีนจำเพาะบริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ ทำให้ซิลิกอนสามารถคลื่อนย้ายเข้าสู่ไซเลมได้ จึงส่งผลให้พืชแต่ละชนิดมีความสามารถในการ สะสมซิลิกอนในส่วนเหนือดินที่แตกต่างกัน ในการศึกษาระดับยีน พบว่ายีน *Lsi1* มีความเกี่ยวข้องกับการ encode ให้โปรตีน Lsi1 ซึ่งคาดว่าจะทำหน้าที่เป็น Si-transporter โดยยีนนี้มีการ แสดงออกบริเวณ เยื่อหุ้มเซลล์ของอิพิเดอร์มิสและเอนโดเดอร์มิส ของรากข้าว นอกจากนี้ ยังพบยีน *Lsi2* ซึ่ง encode ให้โปรตีน Lsi2 ทำหน้าที่ขับซิลิกอนออก นอกเซลล์ โดยพบการแสดง บริเวณเยื่อหุ้มเซลล์ของอิพิเดอร์มิสและเอนโดเดอร์มิสในรากเช่นเดียวกับโปรตีน Lsi1 แต่ตำแหน่งของโปรตีน Lsi1 จะอยู่ด้าน distal side แต่โปรตีน Lsi2 จะอยู่ตรง proximal side ในเซลล์เดียวกัน (Ma และคณะ, 2006; 2007) การค้นพบยีน *Lsi2* นี้อาจอธิบายถึงความสามารถ

ของพืชใบเลี้ยงคู่บางชนิด ที่สะสมซิลิกอนในปริมาณน้อย เช่น ถั่วและมะเขือเทศ ที่สามารถเคลื่อนย้ายซิลิกอนออกนอกเซลล์ได้ (Jones และ Handreck, 1967; Takahashi และคณะ, 1990; Mitani และ Ma, 2005) เมื่อซิลิกอนลำเลียงเข้าสู่ไซเลม พบว่ายีน *Lsi6* ซึ่ง encode ให้โปรตีน Lsi6 ทำหน้าที่ลำเลียงซิลิกอนในส่วนต้นเหนือดิน โดยพบการแสดงออกของยีนนี้บริเวณเซลล์พาเรงไคมาของไซเลมทั้งส่วนกาบใบ (leaf sheath) และแผ่นใบข้าว (leaf blade) (Yamaji และคณะ, 2008)

3.2 บทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนต่อภาวะเครียดทางชีวภาพ

มีการศึกษาถึงบทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนต่อภาวะเครียดทางชีวภาพในพืชหลายชนิด เช่น Adatia และ Besford (1986) ทำการศึกษาผลของซิลิกอนต่อการตอบสนองของแตงกวาที่ปลูกด้วยสารละลาย พบว่าแตงกวาที่ ได้รับซิลิกอน มีการติดเชื้อจาก *Sphaerotheca fuliginea* ซึ่งเป็นเชื้อราสาเหตุโรค powdery mildew ลดลง การใช้ซิลิกอนฉีดพ่นที่ใบขององุ่น *Vitis vinifera* L. ทำให้องุ่นต้านทานต่อโรค powdery mildew เพิ่มขึ้น (Bowen และคณะ, 1992) เป็นต้น

การที่ซิลิกอนสามารถทำให้พืชทนต่อโรคต่าง ๆ ได้คาดว่าเกิดจากพืชมีการสะสมซิลิกอนบริเวณผนังเซลล์ของอิพิเดอร์มิสใต้ชั้น cuticle ทำให้เกิด cuticle-Si double layer ในแผ่นใบเป็นการเพิ่มความแข็งแรงและป้องกันการรุกล้ำของเชื้อราได้ (Samuels และคณะ, 1993; Hayasaka, 2008) ยังพบว่าซิลิกอนสามารถ กระตุ้นกลไกการป้องกันทางชีวเคมีในพืชที่ติดเชื้อ โดยเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ peroxidase (POD) polyphenol oxidase (PPO) และ phenylalanine ammonia-lyase (PAL) เป็นต้น และมีการสะสมสารประกอบที่ต่อต้านการติดเชื้อ เช่น สารประกอบ phenolic และสาร phytoalexin (Fawe และคณะ, 1998; Rodrigues และคณะ, 2003; Cai และคณะ, 2008) นอกจากนี้ยังมีรายงานว่าซิลิกอนสามารถกระตุ้นความต้านทานการติดเชื้อผ่านระบบ systemic acquired resistance (SAR) โดยพืชจะสะสมกรดซาลิไซลิก (salicylic acid) และโปรตีนที่ต้านทานต่อเชื้อโรค (pathogenesis-related proteins, PR proteins) เพิ่มขึ้น (Cai และคณะ, 2009)

ในข้าวซึ่งเป็นพืชสะสมซิลิกอน พบว่า การเติมปุ๋ยซิลิกอนสามารถลดการเกิดโรคที่สำคัญในข้าว เช่น โรค blast จากเชื้อ *Magnaporthe grisea*, โรค brown spot จากเชื้อ *Cochliobolus miyabeanus* โรค stem rot จากเชื้อ *Magnaporthe salvinii* Catt. โรค scald จากเชื้อ *Monographella albescens* Theum และ โรค sheath blight จาก เชื้อ *Rhizoctonia solani* Kühn) เป็นต้น (Elawad และ Green 1979; Datnoff และคณะ, 1997; Deren และคณะ, 1994; Seebold และคณะ, 2000; Rodrigues และคณะ, 2003) นอกจากนี้ Gao และคณะ (2011) พบว่าซิลิกอนสามารถทำให้ข้าวที่ติดเชื้อจากโรค blast มีการปรับตัวต่อการดูดซึมธาตุอาหารเพื่อลดความไม่สมดุลของธาตุอาหารจากการติดเชื้อได้

3.3 บทบาทของซิลิกอนในการเพิ่มความทนต่อภาวะเครียดทางกายภาพ

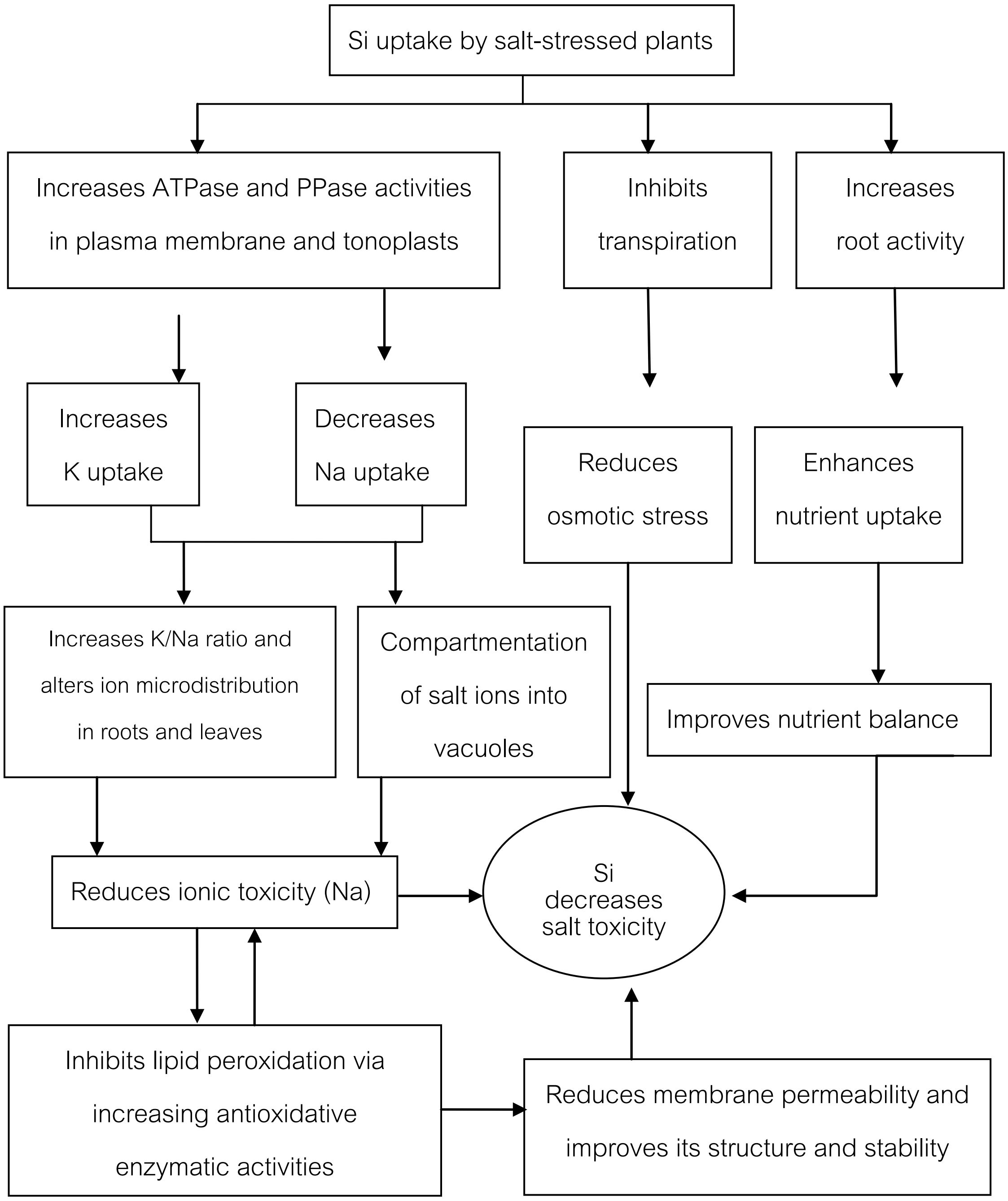
ซิลิกอนสามารถลดความเป็นพิษจากโลหะหนัก เช่น อะลูมิเนียม (Al) แคดเมียม (Cd) คอปเปอร์ (Cu) และแมงกานิส (Mn) โดยมีการศึกษาในพืชหลายชนิด เช่น ข้าว ข้าวโพด แตงกวา เป็นต้น (Liang และคณะ, 2005; Feng และคณะ, 2009; Vaculík และคณะ, 2009, Zeng และคณะ, 2011) โดยกลไกของซิลิกอนในการลดภาวะเครียดจากโลหะมีทั้งกลไกจากภายนอกและภายในพืช กล่าวคือซิลิกอนสามารถจับตัวกับโลหะหนักบางชนิดได้ เช่น Al เกิด hydroxyaluminosilicate ทำให้ Al เคลื่อนย้ายเข้าสู่พืชได้น้อยลง (Liang, 2001) กลไกจากภายในพืชพบว่า ซิลิกอนสามารถทำให้ปริมาณ Mn ในสารละลายบริเวณอะโพพลาสต์น้อยลง แต่พบ Mn รวมตัวอยู่กับผนังเซลล์ของพืช ซึ่งแสดงให้เห็นว่า ซิลิกอนสามารถเปลี่ยนแปลงความสามารถ ของผนังเซลล์ในการจับประจุบวกของ โลหะหนักไว้ที่ผนังเซลล์ได้ (Horst และคณะ, 1999; Iwasaki และคณะ , 2002a) ซิลิกอนยังสามารถลดความเป็นพิษจากโลหะหนักในสารละลายบริเวณอะโพพลาสต์ผ่านการทำงานของเอนไซม์ guaiacol-peroxidase ซึ่งขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของซิลิกอน (Iwasaki และคณะ, 2002b) Rogalla และ Römheld (2002) ทำการศึกษาในแตงกวาที่ได้รับภาวะเครียดจาก Mn พบว่าแตงกวาที่ได้รับซิลิกอนมีปริมาณ Mn ในสารละลายบริเวณซิมพลาสต์ลดลง และแสดงอาการความเป็นพิษน้อยกว่าแตงกวาที่ไม่ได้รับซิลิกอน พบการสะสม Mn บริเวณผนังเซลล์จำนวนมาก นอกจากนี้ยังมีรายงานถึงผลของซิลิกอนที่สามารถลดความเป็นพิษจากโลหะหนักผ่านการทำงานของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ โดยแตงกวาที่ได้รับซิลิกอน

ร่วมกับ Mn มีกิจกรรมเอนไซม์ SOD APX และ DHAR ในใบสูงขึ้นจากแตงกวาที่ได้รับ Mn อย่างเดียวประมาณ 13 19 และ 22 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ส่งผลลดปริมาณ H_2O_2 ประมาณ 20 เปอร์เซ็นต์ และยังพบว่าซิลิกอนสามารถลดการเกิดลิปิดเปอร์ออกซิเดชันด้วยเช่นกัน (Shi และคณะ, 2005) Feng และคณะ (2009) พบว่าซิลิกอนเข้มข้น 0.1 มิลลิโมลาร์สามารถเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ nitrogen reductase (NR) GS (glutamine synthetase) GOGAT (glutamate synthase) GDH (glutamate dehydrogenase) ในใบแตงกวาที่ได้รับภาวะเครียดจาก Cd ระดับ 100 ไมโครโมลาร์ โดยเอนไซม์เหล่านี้เกี่ยวข้องกับเมแทบอลิซึมของไนเตรตของพืช ยังพบว่าซิลิกอนสามารถเพิ่มปริมาณรงควัตถุและอัตราการสังเคราะห์แสงด้วยเช่นกัน ในการศึกษาถึงระดับการแสดงออกของยีน พบว่าใน *Arabidopsis thaliana* L. ที่ได้รับภาวะเครียดจาก Cu มีการแสดงออกของยีน *CSD1* และ *CSD2* ซึ่งเป็นยีนที่ encode ให้เอนไซม์ Cu/ZnSOD เพิ่มขึ้นจากภาวะปกติและเมื่อได้รับซิลิกอนทำให้ *A thaliana* L. มีการแสดงออกเพิ่มขึ้นจากการได้รับ Cu อย่างเดียว สอดคล้องกับกิจกรรมของเอนไซม์ SOD ที่สูงขึ้นจากการได้รับภาวะเครียดอย่างเดียวประมาณ 23 เปอร์เซ็นต์ (Khandeker และ Leisner, 2011)

สำหรับบทบาทของซิลิกอน ในการเพิ่มความ ทนเค็มในพืช (ภาพที่ 2) เนื่องจากซิลิกอนสามารถกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ H^+-ATPase และ H^+-PPase บริเวณ plasma membrane และ tonoplast ของเซลล์บริเวณรากและใบได้ (Liang, 1999) โดยเอนไซม์ H^+-ATPase และ H^+-PPase ที่เกี่ยวข้องกับการลำเลียงไอออนของธาตุอาหารต่าง ๆ รวมถึงไอออนของเกลือ ออกนอกเซลล์หรือเข้าสู่ภายในแวคิวโอลโดยใช้ proton motive force พืชจึงสามารถเคลื่อนย้ายไอออนของเกลือออกนอกเซลล์หรือเก็บไว้ในแวคิวโอลได้ ส่งผลให้พืชมีการสะสมไอออนเกลือในส่วนเหนือดินลดลง (Blumwald, 2000; Taiz และ Zeiger, 2006) โดยมีการศึกษา พบว่าซิลิกอนสามารถลดการสะสม Na^+ ในส่วนเหนือดินของข้าวที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์ได้ (Yeo และคณะ, 1999; Gong และคณะ, 2006) ยังพบว่าพืชที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็มมีการสะสม K^+ เพิ่มขึ้นซึ่งส่งผลให้พืชรักษาสมดุลไอออนในเซลล์ได้ (Liang และคณะ, 1999; Ashraf และคณะ, 2010) มีรายงานว่าซิลิกอนสามารถลดการคายน้ำเพื่อรักษาปริมาณน้ำภายในต้น เป็นการลดภาวะเครียดจากการขาดน้ำเนื่องจากความเค็มได้ (Matoh และคณะ, 1986) Romeo-Aranda (2006) พบว่า

มะเขือเทศที่ได้รับซิลิกอนร่วมกับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์มีค่า turgor potential ในใบสูงกว่าใบที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 20 เปอร์เซ็นต์ และยังมีการดูดน้ำเข้าสู่รากสูงกว่ามะเขือเทศที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 16 เปอร์เซ็นต์ แสดงให้เห็นว่าซิลิกอนสามารถปรับปรุงสภาวะน้ำภายในเนื้อเยื่อส่งผลให้มีการเจริญเติบโตที่เพิ่มขึ้นจากมะเขือเทศที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญ นอกจากนี้ยังพบว่าซิลิกอนลดการเกิด oxidative stress เมื่อพืชได้รับภาวะเค็ม โดยพืชมีปริมาณ H_2O_2 ลดลงจากการกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ เช่น CAT SOD APX POX และ GR เป็นต้น โดยมีการศึกษาในพืชหลายชนิด เช่น บาร์เลย์ ข้าวโพด แตงกวา อัลฟัลฟา และมะเขือเทศ เป็นต้น (Liang และคณะ, 2003; Al-Aghabary และคณะ, 2004; Zhu และคณะ, 2004; Moussa, 2006; Wang และคณะ, 2011) บาร์เลย์ที่ได้รับซิลิกอน 1 มิลลิโมลาร์ร่วมกับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 4 วันมีกิจกรรมของ SOD ในรากสูงกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (Liang และคณะ, 2003) ข้าวโพดที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 135 มิลลิโมลาร์ เมื่อได้รับซิลิกอนเข้มข้น 3 มิลลิโมลาร์มีการเกิด oxidative stress ในใบลดลง โดยมีปริมาณ H_2O_2 ต่ำกว่าข้าวโพดที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 56 เปอร์เซ็นต์ กิจกรรมของเอนไซม์ CAT ในใบสูงขึ้นจากการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวถึง 66 เปอร์เซ็นต์ และ SOD สูงขึ้นประมาณ 6 เปอร์เซ็นต์ (Moussa, 2006) อัลฟัลฟา พันธุ์ Defer ที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น 1 มิลลิโมลาร์ร่วมกับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX และ POD ในส่วนต้นสูงกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 80 เปอร์เซ็นต์ และอัลฟัลฟายังมีน้ำหนักแห้งต้นมากกว่าประมาณ 33 เปอร์เซ็นต์ (Wang และคณะ, 2011) แตงกวาพันธุ์ Jinyan4 ที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น 1 มิลลิโมลาร์ร่วมกับภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD APX และ GR ในใบสูงกว่าแตงกวาที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 20 60 และ 50 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ การเพิ่มขึ้นของ เอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ นี้ส่งผลลดปริมาณ H_2O_2 และการเกิดลิปิดเปอร์ออกซิเดชัน ทำให้มีการเพิ่มขึ้นของการเจริญเติบโต โดยแตงกวามีน้ำหนักแห้งทั้งส่วนต้นและรากมากกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญ (Zhu และคณะ, 2004) มะเขือเทศพันธุ์ Hong mei ที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น 2.5 มิลลิโมลาร์ร่วมกับภาวะเค็มระดับ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 27 วัน มีกิจกรรมของเอนไซม์ SOD และ CAT ในใบสูงกว่ามะเขือเทศที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 10 และ 40 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ปริมาณ H_2O_2 ลดลง

ประมาณ 28 เปอร์เซ็นต์และมีการเจริญเติบโตเพิ่มขึ้นประมาณ 19 เปอร์เซ็นต์ (Al-Aghabary และคณะ, 2004)



ภาพที่ 2 บทบาทที่เป็นไปได้ของซิลิกอนในการเพิ่มความทนเค็มในพืช (Liang และคณะ, 2007)

บทที่ 3
วัสดุอุปกรณ์และวิธีดำเนินการทดลอง

1. พืชทดลอง

เมล็ดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 (*Oryza sativa* L. cv *KDML105*) ได้รับความอนุเคราะห์จากกรมการข้าว กระทรวงเกษตรและสหกรณ์

2. วัสดุอุปกรณ์ที่ใช้ทำการทดลอง

2.1 วัสดุอุปกรณ์ในการปลูกพืช

- กระบะพลาสติกขนาด กว้าง x ยาว x สูง เท่ากับ 25 x 31.5 x 10.5 เซนติเมตร
- กระบะพลาสติกขนาด กว้าง x ยาว x สูง เท่ากับ 11 x 11 x 6 เซนติเมตร
- เครื่องวัดค่าการนำไฟฟ้า (Digital conductivity meter)
- เครื่องวัด pH (pH meter)
- เครื่องวัดอุณหภูมิและความชื้น (Thermo hygrograph)
- โฟม
- ฟองน้ำ
- กระบอกตวง
- ตระกร้าพลาสติก
- กระถางพลาสติกขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 12 นิ้ว
- ถังน้ำพลาสติก

2.2 วัสดุอุปกรณ์ที่ใช้ในการวัดการตอบสนองทางสรีรวิทยาของพืช

- เครื่องวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (เครื่อง LICOR รุ่น LI-6400XT บริษัท LI-COR Biosciences ประเทศสหรัฐอเมริกา)

- เครื่องวัดค่าการนำที่ปากใบ (เครื่อง Porometer รุ่น AP4 บริษัท Delta-T Devices ประเทศอังกฤษ)
- เครื่องวัดค่าการดูดกลืนแสง (Spectrophotometer รุ่น G1103A บริษัท Agilent Technologies ประเทศเยอรมนี)
- ตู้อบตัวอย่างพืช (Hot air oven)
- หม้อนึ่งความดัน (Autoclave)
- เตาเผา (Muffle furnace)
- ตู้แช่แข็ง (Deep freeze) อุณหภูมิ -80 องศาเซลเซียส
- เครื่องปั่นเหวี่ยงตกตะกอนชนิดควบคุมอุณหภูมิ (Refrigerated centrifuge)
- เครื่องผสมสารละลาย (Vortex mixer)
- เครื่องชั่งทศนิยม 4 ตำแหน่งของหน่วยกรัม
- เครื่องให้ความร้อน (Hot plate)
- ไม้บรรทัด
- สายวัด
- โกร่งบด
- บีกเกอร์
- กระบอกตวง
- หลอดทดลอง
- แผ่นพาราฟิล์ม
- กระดาษกรอง
- กระบอกน้ำกลั่น
- อะลูมิเนียมฟอยล์
- ถ้วยเผา
- กรวยกรอง
- ขวดพลาสติกปริมาตร 100 มิลลิลิตร

- กล้องถ่ายรูปดิจิตอล (Canon รุ่น IXUS 850IS)
- ขวดปรับปริมาตรขนาด 50 มิลลิลิตร
- ไมโครปิเปต
- microcentrifuge tube

3. สารเคมีที่ใช้ในการทดลอง

3.1 สารเคมีที่ใช้ในการปลูกพืช

- สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 (Vajrabhaya และ Vajrabhaya, 1991) (การเตรียมดังภาคผนวก ข)
- sodium Chloride (NaCl)
- sodium trisilicate ($Na_2O.3SiO_2$)

3.2 สารเคมีที่ใช้ในการวัดกิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ ฟอสฟาเทส ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์และปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง

- dipotassium phosphate (K_2HPO_4)
- potassium dihydrogen phosphate (KH_2PO_4)
- polyvinylpolypyrrolidone (PVPP)
- dithiothreitol (DTT)
- phenylmethylsulfonyl fluoride (PMSF)
- hydrogenperoxide (H_2O_2)
- L (+) - ascorbic acid ($C_6H_8O_6$)
- di - sodium ethylene diamine tetraacetate (Na_2EDTA)
- tris base ($C_4H_{11}NO_3$)
- mes ($C_6H_{13}NO_4S$)

- magnesium chloride ($MgCl_2$)
- *p*-nitrophenyl phosphate ($C_6H_6NO_6P$)
- *p*-nitrophenol ($C_6H_5NO_3$)
- bovine serum albumin
- Bio-Rad protein assay
- hydroxylamine (NH_2OH)
- titanium III sulfate $Ti_2(SO_4)_3$
- sulfuric acid (H_2SO_4)

3.3 สารเคมีที่ใช้ในการวิเคราะห์ปริมาณไอออนของเกลือและซิลิกอน (Si)

- calcium oxide (CaO)
- mercuric thiocyanate ($Hg(SCN_2)$)
- ferric ion (Fe^{3+})
- 1-amino-2-naphthol-4-sulfonic acid ($C_{10}H_9NO_4S$)
- acetic acid (CH_3COOH)
- ammonium molybdate ($NH_4)6Mo_7O_{24}.4H_2O$)
- sodium sulfite (Na_2SO_3)
- sodium hydrogen sulfite ($NaHSO_3$)
- sodium hydroxide (NaOH)
- tartaric acid ($C_4H_6O_6$)

4. ขั้นตอนและวิธีดำเนินการทดลอง

4.1 ศึกษาผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและสภาวะน้ำของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มเพื่อหาความเข้มข้นของซิลิกอน (Si) ที่จะใช้ศึกษาในขั้นต่อไป

4.1.1 เตรียมต้นกล้าข้าว โดยนำเมล็ดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ล้างและแช่น้ำกรองเป็นเวลา 24 ชั่วโมง ทำการเพาะเมล็ดโดยวางเมล็ดข้าวบนตะกร้าพลาสติกที่วางบนกระบะพลาสติกซึ่งบรรจุน้ำกรองเป็นเวลา 3 วัน เมื่อรากงอกทำการเปลี่ยนสารละลายที่ใช้เป็นสารละลายธาตุอาหารสูตร 1/2 WP no. 2 (ภาคผนวก ข) เป็น เวลา 4 วัน เปลี่ยนสารละลายอีกครั้งโดยใช้สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 เป็นเวลา 7 วัน จากนั้นเปลี่ยนภาชนะปลูกโดยยึดต้นกล้าด้วยฟองน้ำและย้ายปลูกบนแผ่นโฟมเจาะรู วางแผ่นโฟมบนกระบะพลาสติกซึ่งบรรจุสารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 เป็นเวลา 7 วัน

4.1.2 เมื่อต้นกล้าข้าวอายุ 21 วันย้ายปลูกให้ได้รับภาวะเค็มร่วมกับการได้รับซิลิกอนในกระบะพลาสติกบรรจุสารละลายธาตุอาหาร ปริมาตร 3 ลิตร จำนวน 30 ต้นต่อกระบะ โดยมีชุดทดลองดังนี้

ชุดทดลองที่ 1 คือ สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 (control)
ชุดทดลองที่ 2 คือ สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 + 60 มิลลิโมลาร์ (mM) NaCl
ชุดทดลองที่ 3 คือ สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 + 60 mM NaCl + 0.25 mM Si
ชุดทดลองที่ 4 คือ สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 + 60 mM NaCl + 0.50 mM Si
ชุดทดลองที่ 5 คือ สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 + 60 mM NaCl + 1.00 mM Si

โดยที่การให้ภาวะเค็มเป็นแบบค่อย ๆ เพิ่มระดับความเข้มข้นขึ้นจนถึง 60 mM NaCl ในเวลา 2 วัน ควบคุมความเป็นกรด ด่าง (pH) ของสารละลายตลอดระยะเวลาการทดลองที่ pH ประมาณ 5.8 ด้วย 1 N HCl เปลี่ยนสารละลายทุกสัปดาห์ ตลอดจนวัดอุณหภูมิอากาศและความชื้นสัมพัทธ์ด้วยเครื่อง Thermo hygrograph ตลอดระยะเวลาของการทดลอง ค่าการนำไฟฟ้า (EC) ของชุดทดลองที่ 1 2 3 4 และ 5 วัดก่อนย้ายปลูกได้ 1.57 7.28 7.30 7.35 และ 7.50 เดซิซีเมนต่อเมตร (dS m^{-1}) ตามลำดับ

4.1.3 บันทึกผลการเจริญเติบโตของข้าว แยกส่วนต้น (ลำต้นและใบ) และราก โดยวัดพารามิเตอร์ต่าง ๆ ที่ระยะเวลา 0 7 และ 14 วัน ดังนี้

- ความยาวส่วนต้นและราก
- น้ำหนักสดส่วนต้นและราก
- น้ำหนักแห้งส่วนต้นและราก
- ค่าการนำที่ปากใบ (stomatal conductance, Gs) โดยเลือกใบข้าวที่เจริญเต็มที่จากตำแหน่งยอดมาทำการวัดด้วยเครื่องวัดค่า Gs ด้วยเครื่อง Porometer เวลา 9.00 -11.00 น.
- อัตราส่วนรากต่อต้น (root/shoot ratio) โดยนำข้อมูลน้ำหนักแห้งรากและต้นมาคำนวณดังนี้

อัตราส่วนรากต่อต้น = น้ำหนักแห้งราก / น้ำหนักแห้งต้น

- ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content, RWC) โดยตัดใบข้าวยาว 1 เซนติเมตร นำส่วนใบข้าว 3 ชิ้น ไปชั่งน้ำหนักสด (fresh weight, FW) แล้วนำไปแช่ในน้ำกลั่นที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 4 ชั่วโมง นำใบข้าวมาชั่งอีกครั้งเพื่อหาน้ำหนักอิ่มตัว (turgid weight, TW) จากนั้นนำใบข้าวไปอบให้แห้งเพื่อหาน้ำหนักแห้ง (dry weight, DW) และนำค่าที่ได้มาคำนวณหา RWC จากสมการ (Turner, 1981)

$$RWC (\%) = (FW – DW) \times 100 / (TW – DW)$$

- อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (relative growth rate, RGR) คำนวณจากการสร้างน้ำหนักแห้งปัจจุบันส่วนต้นต่อน้ำหนักแห้งปัจจุบันต่อหน่วยเวลา ตามวิธีการของ Beadle (1993)

$RGR = \ln DW_2 - \ln DW_1 / (t_2 - t_1)$ หน่วย กรัมต่อกรัมต่อวัน ($g\ g^{-1}\ d^{-1}$)

เมื่อ DW_1 คือ น้ำหนักแห้งต้นที่เวลา t_1

DW_2 คือ น้ำหนักแห้งต้นที่เวลา t_2

4.2. ศึกษาผลของซิลิกอนต่อปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์และฟอสฟาเทสของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

4.2.1 เตรียมต้นกล้าข้าวให้มีอายุ 3 สัปดาห์ตามวิธีการในข้อ 4.1 จากนั้นปลูกข้าวให้ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 mM ร่วมกับการให้ซิลิกอนด้วยความเข้มข้นของซิลิกอนที่สามารถลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเจริญเติบโตของข้าวจากการศึกษามาแล้วโดยมี 4 ชุดทดลองคือ control (WP. no. 2), Si (WP no. 2 เติม Si), NaCl (WP no. 2 เติม 60 mM NaCl) และ NaCl+Si (WP no. 2 เติม 60 mM NaCl และ Si) ควบคุม pH และเปลี่ยนสารละลายธาตุอาหารทุกสัปดาห์

4.2.2 เก็บตัวอย่างข้าวที่ระยะเวลา 0 7 และ 14 วัน โดยแยกส่วนต้นและรากประมาณ 100 มิลลิกรัม ห่อด้วยอะลูมิเนียมฟอยล์นำไปแช่ในไนโตรเจนเหลวทันที จากนั้นย้ายตัวอย่างไปเก็บไว้ในตู้แช่แข็งที่มีอุณหภูมิ -80 องศาเซลเซียสเพื่อใช้ในการวิเคราะห์ต่อไป

a) วัดปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) โดยวิธีวัดความเข้มสีเหลืองของ H_2O_2 หลังทำปฏิกิริยากับ titanium III sulfate ที่ความยาวคลื่น 410 นาโนเมตร (Jana และ Choudhuri, 1982) (ภาคผนวก ข)

b) วัดกิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT) และเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) ดังนี้ CAT เป็นการวัดอัตราการลดลงของการดูดกลืนแสงของ H_2O_2 ที่ความยาวคลื่น 240 นาโนเมตร (Beers และ Sizer, 1952) APX เป็นการวัดอัตราการลดลงของค่าการดูดกลืนแสงของ H_2O_2 ที่ความยาวคลื่น 290 นาโนเมตร (Nakano และ Asada, 1981) คำนวณค่ากิจกรรมของเอนไซม์โดยเปรียบเทียบกับปริมาณโปรตีนทั้งหมด (ภาคผนวก ข)

c) วัดกิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase) ด้วยวิธีการวัดค่าการดูดกลืนแสง โดยวัดการปลดปล่อย *p*-nitrophenol จากสารตั้งต้นคือ *p*-nitrophenyl phosphate (*p*-NPP) ที่ความยาวคลื่น 405 นาโนเมตร โดยใช้ความยาวคลื่น 800 นาโนเมตรเป็นความยาวคลื่นอ้างอิง (Pfeiffer, 1998; Chaidee และคณะ, 2008) คำนวณค่ากิจกรรมของเอนไซม์โดยเทียบกับปริมาณโปรตีนทั้งหมด (ภาคผนวก ข)

4.2.3 วัดปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสงในใบข้าวที่ทำการศึกษาที่ระยะเวลา 0 7 และ 14 วัน โดยตัดใบข้าวที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอ ดเป็นชิ้นเล็ก ๆ จากนั้นชั่งน้ำหนักสด 250 มิลลิกรัม และนำตัวอย่างใบใส่ในหลอดทดลองและเติม 80% acetone ปริมาตร 10 มิลลิลิตร ปิดหลอดทดลองให้สนิท เก็บในที่มืดเป็นเวลา 24 ชั่วโมงซึ่งเป็นวิธีสกัดรงควัตถุที่ดัดแปลงมาจากวิธีของ Arnon (1949) นำสารละลายที่ได้มาวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 470 646.8 และ 663.2 นาโนเมตร คำนวณปริมาณรงควัตถุตามสมการของ Wellburn (1994) ดังนี้

คลอโรฟิลล์ *เอ* (Chl *a*) = 12.25 $A_{663.2}$ - 2.79 $A_{646.8}$

คลอโรฟิลล์ *บี* (Chl *b*) = 21.5 $A_{646.8}$ - 5.1 $A_{663.2}$

แคโรทีนอยด์ (Carotenoids) = [(1,000 A_{470} – 1.82 Chl *a* -85 - 0.02 Ch l *b*)] / 198

4.3 ศึกษาผลของซิลิกอนต่อการสะสมไอออนเกลือ และปริมาณซิลิกอนในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

4.3.1 เตรียมต้นกล้าข้าวให้มีอายุ 3 สัปดาห์ตามวิธีการในข้อ 4.1 จากนั้นปลูกข้าวให้ได้รับภาวะเค็มร่วมระดับ 60 mM กับการให้ซิลิกอน ด้วยความเข้มข้นของซิลิกอนที่สามารถลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเจริญเติบโตของข้าวจากการศึกษามาแล้ว โดยเก็บพารามิเตอร์เกี่ยวกับการเจริญเติบโตหลังต้นข้าวได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน และนำตัวอย่างส่วนต้นที่เวลา 7 และ 14 วัน นำมาอบให้แห้งที่อุณหภูมิ 60 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 3 วัน เพื่อใช้วิเคราะห์ปริมาณไอออนเกลือและซิลิกอนต่อไป

4.3.2 วัดปริมาณโซเดียม (Na^+) โดยส่งตัวอย่างแห้งน้ำหนักประมาณ 1,000 มิลลิกรัม ไปวิเคราะห์ที่หน่วยวิเคราะห์ดินพืชและวัสดุเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน ด้วยวิธี Atomic spectroscopy

4.3.3 วัดปริมาณคลอไรด์ (Cl^-) โดยนำตัวอย่างแห้งน้ำหนักประมาณ 50 มิลลิกรัมเติม CaO แล้วเผาด้วยอุณหภูมิ 550 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 90 นาที จากนั้นนำเถ้ามาละลายด้วยน้ำ

ปราศจากไอออน (deionized water) (ทัศนีย์ อัตตะนันทน์ และคณะ, 2537) วิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์ด้วยวิธี mercuric thiocyanate โดยใช้ chloride reagent set (HACH) ตามวิธีใน Hach DR/2000 Spectrophotometer Procedures Manual ประเทศสหรัฐอเมริกา (ภาคผนวก ข)

4.3.4 วัดปริมาณซิลิกอน (Si) โดยย่อยตัวอย่างแห้งน้ำหนักประมาณ 100 มิลลิกรัมด้วยวิธี Autoclave-induced digestion (Elliot และ Snyder, 1991) และนำสารสกัดที่ได้ไปวิเคราะห์ปริมาณซิลิกอนโดยวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 650 นาโนเมตร (Dai และคณะ, 2005) คำนวณปริมาณของซิลิกอนโดยเทียบกับกราฟมาตรฐานของซิลิกอนที่ความเข้มข้นต่าง ๆ (ภาคผนวก ข)

4.4 ศึกษาผลของซิลิกอนต่อระบบโครงสร้างรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

เตรียมต้นกล้าข้าว โดยนำเมล็ดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ล้างและแช่ด้วยน้ำกรองเป็นเวลา 24 ชั่วโมง จากนั้นเพาะเมล็ดโดยวางเมล็ดข้าวบนตะกร้าพลาสติกที่วางบนกระบะพลาสติกซึ่งบรรจุน้ำกลั่นเป็นเวลา 3 วัน เปลี่ยนสารละลาย เป็นสารละลายธาตุอาหารสูตร 1/2 WP no. 2 ให้ต้นกล้าเจริญเติบโตเป็นเวลาเวลา 4 วัน จากนั้นให้ภาวะเค็ม ระดับ 60 mM ร่วมกับการให้ซิลิกอนด้วยความเข้มข้นของซิลิกอนที่สามารถลดผลของภาวะเค็มจากการศึกษามาแล้ว จากนั้นสุ่มต้นกล้าที่มีความสูงใกล้เคียงกันที่เวลา 1 4 และ 7 วันหลังเปลี่ยนสารละลาย มานับจำนวนรากพิเศษ (adventitious root) และถ่ายภาพส่วนรากด้วยกล้องดิจิตอล (Canon รุ่น IXUS 850IS) นำภาพที่ได้มาวัดความยาวรากปฐมภูมิ (primary root) และนับจำนวนรากแขนง (lateral root) ด้วยโปรแกรม Image Pro-Plus 5.1 (บริษัท Media Cybernetics ประเทศสหรัฐอเมริกา) และคำนวณหาความหนาแน่นรากแขนง (lateral root density) ดังนี้

ความหนาแน่นรากแขนง = จำนวนรากแขนง/ ความยาวรากปฐมภูมิ

4.5 ศึกษาผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดิน

4.5.1 เตรียมต้นกล้าข้าว โดยนำเมล็ดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ล้างและแช่น้ำกรองเป็นเวลา 24 ชั่วโมง ทำการเพาะเมล็ด โดยวางเมล็ดข้าวบนตะกร้าพลาสติกที่วางบนกระบะพลาสติกซึ่งบรรจุน้ำ กรอง เป็นเวลา 3 วัน เมื่อรากงอกทำการเปลี่ยนสารละลายที่ใช้เป็นสารละลายธาตุอาหารสูตร 1/2 WP no. 2 เป็นเวลา 4 วัน เปลี่ยนสารละลายอีกครั้งโดยใช้สารละลายธาตุอาหารสูตร WP no. 2 เป็นเวลา 7 วัน จากนั้นปักดำต้นกล้าข้าวจำนวน 25 ต้นต่อกระถาง ในกระถางพลาสติกขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 12 นิ้ว ซึ่งบรรจุดิน 6 กิโลกรัมและเติมน้ำปริมาตร 2 ลิตรไว้ก่อนล่วงหน้าเป็นเวลา 24 ชั่วโมง เมื่อต้นกล้าข้าวอายุ 3 สัปดาห์ ให้ข้าวได้รับภาวะเค็มโดย เติมสารละลายโซเดียมคลอไรด์เข้มข้น 180 mM ปริมาตร 1 ลิตร (ความเข้มข้นสุดท้ายคือ 60 mM) และซิลิกอน ให้มี ความเข้มข้น ตามที่ได้ศึกษามาแล้ว สำหรับชุดทดลองควบคุมเติมน้ำประปาปริมาตร 1 ลิตร ควบคุมปริมาตรของน้ำให้คงที่ในช่วง 7 วันแรกด้วยการเติมน้ำประปา (ค่า EC ของชุดควบคุมและชุดที่ได้รับภาวะเค็มอยู่ในช่วง 0.20-0.35 dS m^{-1} และ 1.45-2.81 dS m^{-1} ตามลำดับ) หลังจากนั้นเทน้ำที่ขังอยู่ในกระถางออกและเติมสารละลาย โซเดียมคลอไรด์ เข้มข้น 180 mM ปริมาตร 1 ลิตร อีกครั้ง (ค่า EC ของชุดควบคุมและชุดที่ได้รับภาวะเค็มอยู่ในช่วง 0.20-0.47 dS m^{-1} และ 3.40-5.74 dS m^{-1} ตามลำดับ)

ส่งตัวอย่างดินไปวิเคราะห์คุณสมบัติ ทางกายภาพคือ ลักษณะเนื้อดิน (soil texture) คุณสมบัติทางเคมีคือ EC pH และความสามารถในการแลกเปลี่ยนประจุบวก (cation exchange capacity, CEC) รวมถึง ปริมาณธาตุ ไนโตรเจน (N) ฟอสฟอรัส (P) โปแทสเซียม (K) และอินทรียวัตถุ (organic matter, OM) ที่กรมพัฒนาที่ดิน กระทรวงเกษตรและสหกรณ์

4.5.2 ติดตามการตอบสนอง ทางสรีรวิทยาบางประการ ของต้นข้าว ที่ปลูกด้วยดินหลังได้รับภาวะเค็มและซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน โดยเลือกใบข้าวที่เจริญเต็มที่จากตำแหน่งยอดมาวัดค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pn) การนำที่ปากใบ (Gs) ปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์

ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ (Ci) และอัตราการคายน้ำ (E) ด้วยเครื่องวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (LICOR) และวัดการเจริญเติบโตคือ น้ำหนักสดต้น น้ำหนักแห้งต้น และปริมาณน้ำสัมพัทธ์

4.5.3 เปรียบเทียบผลของซิลิกอนในการตอบสนองทางสรีรวิทยา บางประการของข้าวที่ปลูกด้วยดินและข้าวที่ปลูกด้วยระบบสารละลาย

5. การวิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติ

วางแผนการทดลองแบบ completely randomized design (CRD) จำนวน 4 ซ้ำ และวิเคราะห์ความแปรปรวน (analysis of variance) ของข้อมูลตามแผนการทดลองและเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ย ด้วยวิธี Duncan’s multiple range test (DMRT)

6. สถานที่ทำการทดลอง

เรือนต้นไม้ภาควิชาพฤกษศาสตร์ ห้องปฏิบัติการของหน่วยปฏิบัติการวิจัยสิ่งแวดล้อมและสรีรวิทยาของพืช ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ทำการวัดความชื้นสัมพัทธ์และอุณหภูมิของอากาศในบริเวณพื้นที่ปลูก

บทที่ 4

ผลการทดลอง

1. ผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและสภาวะน้ำของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

1.1 การเจริญเติบโตของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

1.1.1 ความยาวต้น

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่าไม่มีผลชัดเจนในการยับยั้งความยาวต้น (ตารางที่ 1) อย่างไรก็ตาม เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีความยาวต้นที่ลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติที่มีความยาว 72.08 เซนติเมตรโดยลดลงประมาณ 26 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่ต้นข้าวได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์ในภาวะเค็มมีความยาวต้นคือ 56.08 59.60 และ 56.36 เซนติเมตร ตามลำดับ ซึ่งมีแนวโน้มของของความยาวต้นมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวที่มีความยาว 53.19 เซนติเมตร แต่ไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ

1.1.2 ความยาวราก

ภาวะเค็มมีผลชัดเจนในการยับยั้งการเติบโตของรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 กล่าวคือ เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน ต้นข้าวมีความยาวราก 10.49 เซนติเมตร หรือลดลงประมาณ 23 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติที่มีความยาวราก 13.73 เซนติเมตร (ตารางที่ 2) ในขณะที่ข้าวที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็มมีแนวโน้มความยาวรากมากกว่า การได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว โดยเฉพาะการได้รับซิลิกอนที่ความเข้มข้น 0.25 และ 0.5 มิลลิโมลาร์มีความยาวราก 12.69 และ 12.71 เซนติเมตร ตามลำดับ ซึ่งไม่มีความแตกต่างทางสถิติกับภาวะปกติ หลังได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน ภาวะเค็มไม่มีผลต่อความยาวรากของข้าว โดยมีค่าเฉลี่ยความยาวรากไม่แตกต่างทางสถิติจากต้นปกติ ส่วนการได้รับซิลิกอนที่ระดับ 0.25 และ 0.5 มิลลิโมลาร์ร่วมกับ

ภาวะเค็มทำให้รากข้าวมีความยาวมากกว่าการได้รับภาวะเค็มเพียงอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญ โดยระดับซิลิกอน 0.5 มิลลิโมลาร์มีผลเพิ่มความยาวรากของข้าวที่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 15 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 2)

ตารางที่ 1 ความยาวต้น (Shoot length, cm) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Time	Shoot length (cm) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	33.28±1.30	37.90±1.90	35.75±0.79	34.58±2.24	36.06±1.22[ns]
day 7	54.39±1.31	48.58±2.04	50.74±1.35	50.09±0.64	49.52±1.87[ns]
day 14	72.08±2.28[a]	53.19±0.87[b]	56.08±1.82[b]	59.60±2.03[b]	56.36±2.76[b]

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 2 ความยาวราก (Root length, cm) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Time	Root length (cm) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	8.99±0.71	10.19±0.92	9.71±0.55	8.80±0.67	9.31±0.63[ns]
day 7	13.73±0.01[a]	10.49±0.06[c]	12.69±0.05[ab]	12.71±0.07[ab]	11.17±0.08[bc]
day 14	17.98±0.04[ab]	16.85±0.05[b]	18.66±0.06[a]	19.44±0.06[a]	18.32±0.04[ab]

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

1.1.3 น้ำหนักสดต้น

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีค่าเฉลี่ยน้ำหนักสดต้น 0.582 กรัม น้อยกว่าข้าวภาวะปกติซึ่งมีน้ำหนักสดต้น 0.883 กรัมหรือลดลงประมาณ 34 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 3) ข้าวที่ได้รับซิลิกอนทุกความเข้มข้น (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) ไม่สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มที่มีต่อน้ำหนักสดต้นได้ (ไม่แตกต่างทางสถิติ) โดยเมื่อเวลาผ่านไป 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักสดต้น 0.706 กรัมหรือลดลงประมาณ 67 เปอร์เซ็นต์จากภาวะปกติที่มีน้ำหนักสดต้น 2.161 กรัม อย่างไรก็ตามการ ข้าวที่ได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้อย่างชัดเจน (แตกต่างกันทางสถิติ) โดยข้าวมีน้ำหนักสดต้น 1.147 กรัมและข้าวที่ได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 0.25 และ 1.00 มิลลิโมลาร์ก็มีแนวโน้มของน้ำหนักสดต้นมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวเช่นเดียวกัน

1.1.4 น้ำหนักสดราก

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วันพบว่ามีค่าเฉลี่ยน้ำหนักสดราก 0.140 กรัมซึ่งลดลงจากภาวะปกติประมาณ 33 เปอร์เซ็นต์โดยภาวะปกติมีน้ำหนักสดราก 0.208 กรัม (ตารางที่ 4) ข้าวที่ได้รับ ซิลิกอนความเข้มข้น 0.25 มิลลิโมลาร์สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้อย่างชัดเจนโดย มีน้ำหนักสดราก 0.180 กรัมซึ่งไม่แตกต่างทางสถิติกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ เมื่อระยะเวลาได้รับภาวะเค็มยาวนานถึง 14 วันพบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักสดราก 0.217 กรัมหรือลดลงประมาณ 63 เปอร์เซ็นต์จากภาวะปกติซึ่งมีน้ำหนักสดราก 0.611 กรัม การเติมซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ มีแนวโน้มน้ำหนักสดรากมากกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวแต่ไม่แตกต่างทางสถิติ

ตารางที่ 3 น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Time	Shoot fresh weight (g) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	0.258±0.022	0.311±0.022	0.286±0.023	0.258±0.021	0.283±0.026^{ns}
day 7	0.883±0.037^{a}	0.582±0.074^{b}	0.711±0.036^{b}	0.611±0.025^{b}	0.585±0.061^{b}
day 14	2.161±0.117^{a}	0.706±0.042^{c}	0.995±0.098^{bc}	1.147±0.138^{b}	0.993±0.182^{bc}

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 4 น้ำหนักสดราก (Root fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Time	Root fresh weight (g) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	0.060±0.005	0.064±0.008	0.061±0.008	0.058±0.004	0.055±0.009[ns]
day 7	0.208±0.007[a]	0.140±0.013[b]	0.180±0.003[a]	0.146±0.006[b]	0.141±0.018[b]
day 14	0.611±0.054[a]	0.217±0.024[b]	0.285±0.035[b]	0.343±0.050[b]	0.282±0.055[b]

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

1.1.5 น้ำหนักแห้งต้น

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วันพบว่ามีน้ำหนักแห้งต้น 0.094 กรัมน้อยกว่าข้าวภาวะปกติที่มีน้ำหนักแห้งต้น 0.130 กรัม ประมาณ 28 เปอร์เซ็นต์ ข้าวที่ได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 0.25 มิลลิโมลาร์สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้หรือมีน้ำหนักแห้งเพิ่มจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 28 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 5) เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันจะเห็นผลของภาวะเค็ม ต่อการสร้างน้ำหนักแห้งต้นอย่างชัดเจนโดยมีค่า 0.120 กรัม หรือน้อยกว่าข้าวภาวะปกติประมาณ 63 เปอร์เซ็นต์ เมื่อทำการเปรียบเทียบระหว่างต้นที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ พบว่าที่ระดับความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์สามารถลดผลของภาวะเค็มในการยับยั้งการสร้างน้ำหนักแห้ง ต้นได้มากที่สุด โดยมีค่าเฉลี่ยน้ำหนักแห้งต้น 0.202 กรัม หรือมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 68 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 3)

1.1.6 น้ำหนักแห้งราก

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีน้ำหนักแห้งราก 0.0147 กรัมน้อยกว่าข้าวภาวะปกติที่มีน้ำหนักแห้งราก 0.0223 กรัมประมาณ 34 เปอร์เซ็นต์ เมื่อทำการเปรียบเทียบข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวและข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.25 มิลลิโมลาร์สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้โดยมีค่า 0.0200 กรัม หรือเพิ่มขึ้นจากภาวะเค็มประมาณ 36 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 6) อย่างไรก็ตาม เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน ความเข้มข้นของซิลิกอนที่สามารถลดผลของภาวะเค็มได้ดีที่สุดคือความเข้มข้น 0.50 มิลลิโมลาร์ โดยมีน้ำหนักแห้งราก 0.0362 กรัม ซึ่งลดลงประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์จากภาวะปกติที่มีน้ำหนักแห้งราก 0.0595 กรัม ในขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวมีน้ำหนักแห้งราก 0.0207 กรัม ซึ่งลดลงจากภาวะปกติถึง 65 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 6 และภาพที่ 4)

ตารางที่ 5 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา0 7 และ 14 วัน

Time	Shoot dry weight (g) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	0.037±0.004	0.045±0.003	0.042±0.005	0.037±0.003	0.041±0.004[ns]
day 7	0.130±0.004[a]	0.094±0.011[c]	0.121±0.004[ab]	0.105±0.005[bc]	0.102±0.010[bc]
day 14	0.320±0.019[a]	0.120±0.009[c]	0.167±0.018[bc]	0.202±0.027[b]	0.174±0.035[bc]

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

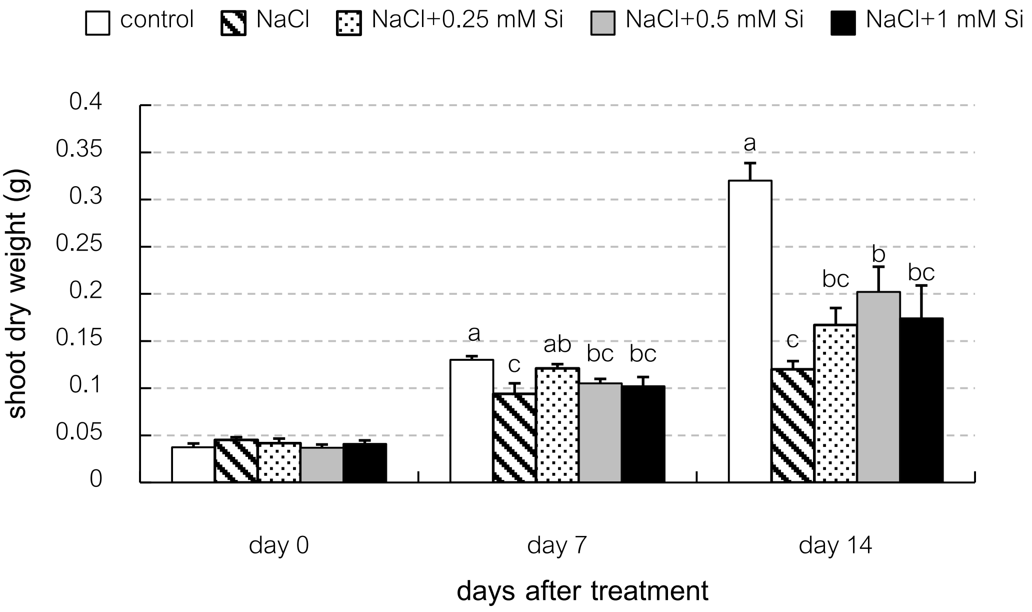
ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 6 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

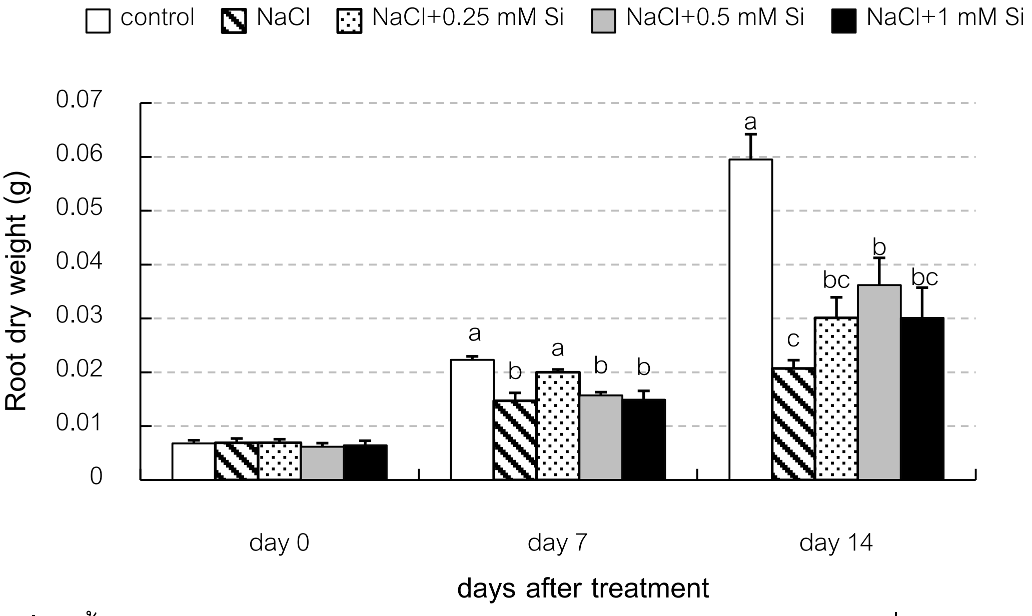
Time	Root dry weight (g) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	0.0068±0.0006	0.0069±0.0008	0.0069±0.0006	0.0062±0.0007	0.0064±0.0008^{ns}
day 7	0.0223±0.0006^{a}	0.0147±0.0015^{b}	0.0200±0.0005^{a}	0.0157±0.0006^{b}	0.0149±0.0016^{b}
day 14	0.0595±0.0047^{a}	0.0207±0.0015^{c}	0.0301±0.0038^{bc}	0.0362±0.0050^{b}	0.0301±0.0056^{bc}

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



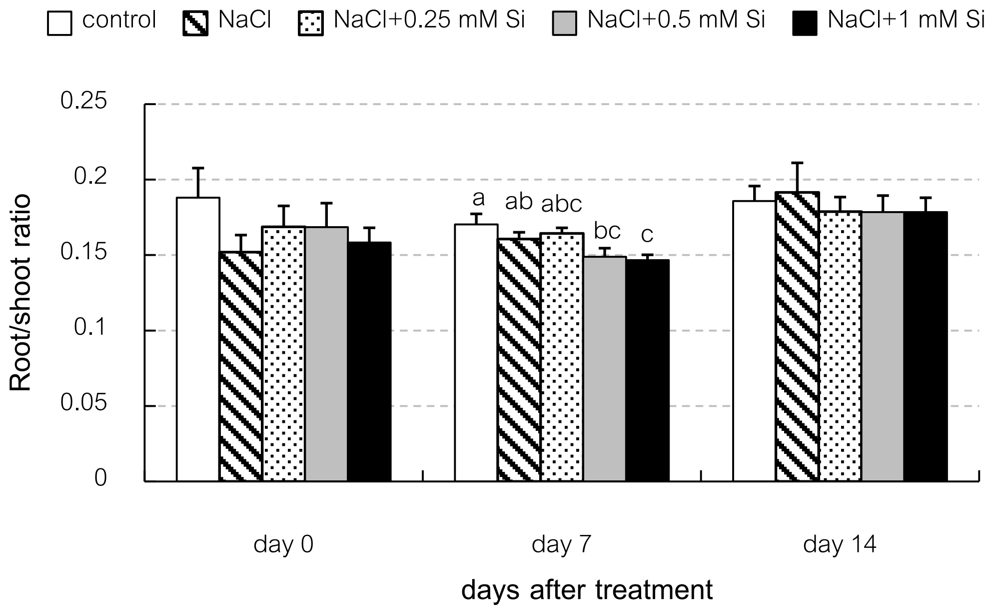
ภาพที่ 3 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 4 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

1.1.7 อัตราส่วนรากต่อต้น

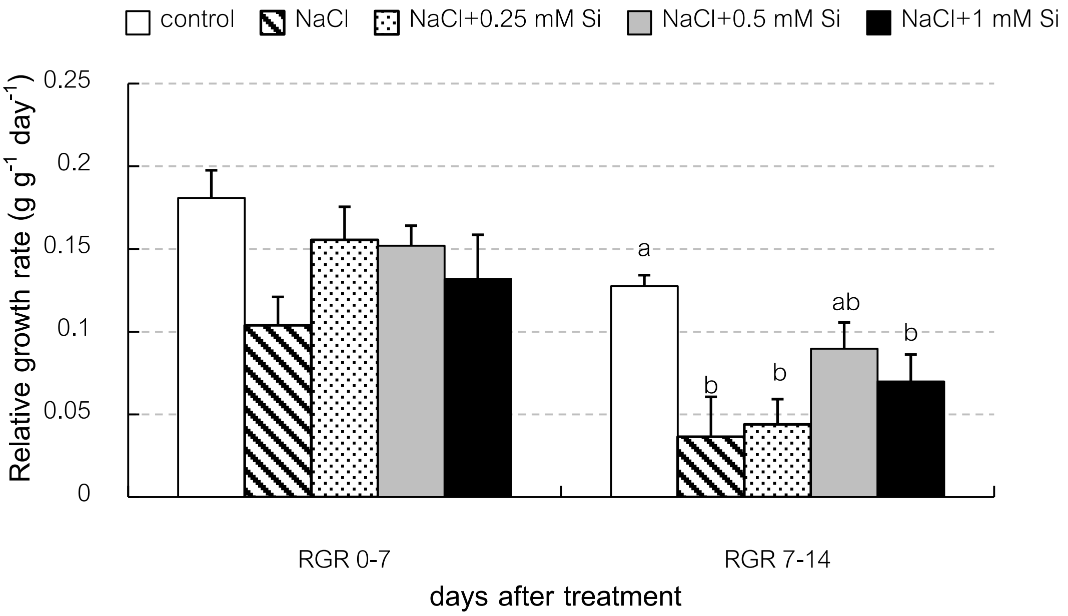
เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่าไม่มีผลชัดเจนต่อการเปลี่ยนแปลงอัตราส่วนรากต่อต้น โดยอยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ และไม่แตกต่าง กับการเติมซิลิกอนที่ความเข้มข้น 0.25 มิลลิโมลาร์ อย่างไรก็ตามการ ได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 1 มิลลิโมลาร์ภายใต้ภาวะเค็มลดอัตราส่วนรากต่อต้นให้มีค่าน้อยสุดอย่างมีนัยสำคัญ (ภาพที่ 5) ขณะที่ 14 วัน พบว่าไม่พบความแตกต่างกันของค่าเฉลี่ยอัตราส่วนรากต่อในทุกชุดการทดลอง



ภาพที่ 5 อัตราส่วนรากต่อต้น (Root/shoot ratio) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

1.1.8 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์

จากการนำน้ำหนักแห้งมาคำนวณ อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR) พบว่าการได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วันไม่มีผลชัดเจนต่อ RGR_{0-7} โดยไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติกับกับภาวะปกติแต่มีแนวโน้มทีลดลง การเติมซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ ไม่มีผลต่อค่า RGR_{0-7} ด้วยเช่นกันแต่มีแนวโน้มมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว อย่างไรก็ตาม เมื่อได้รับภาวะเค็มยาวนานเป็น 14 วัน พบว่าเห็นผลของภาวะเค็มอย่างชัดเจนโด ยค่า RGR_{7-14} ลดลงประมาณ 3 เท่าเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติ (ภาพที่ 6) นอกจากนี้ ยังพบว่าการเติมซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์สามารถลดผลของภาวะเค็มได้โดยมีค่า RGR_{7-14} ไม่แตกต่างจากภาวะปกติ



ภาพที่ 6 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (Relative growth rate; RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) ระหว่าง 0-7 วันและ 7-14 วัน (mean ± standard error)

1.2 สภาวะน้ำของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

1.2.1 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่าไม่มีผลชัดเจนต่อปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบกล่าวคือ ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (ตารางที่ 7) อย่างไรก็ตาม เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มนานถึง 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็ม มีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติที่มีค่า 96.7 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่การเติมซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ สามารถรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบให้อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติโดยมีค่า 96.5 เปอร์เซ็นต์

1.2.2 ค่าการนำที่ปากใบ

เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่าภาวะเค็ม มีผลลดค่าการนำที่ปากใบ (Gs) ของข้าวอย่างชัดเจนโดยลดลงประมาณ 70 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติที่มีค่า Gs 1.182 โมลาร์ต่อตารางเมตรต่อวินาที (mol m^{-2} s^{-1}) ในขณะการเติมซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ มีแนวโน้มเพิ่มค่าการนำที่ปากใบ ของต้นที่ได้รับภาวะเค็มให้มีระดับใกล้เคียงกับภาวะปกติ ที่เวลา 14 วัน พบว่าภาวะเค็มยับยั้งค่า Gs เช่นเดียวกับวันที่ 7 โดยลดลงประมาณ 77 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติ การเติมซิลิกอนทุกความเข้มข้นไม่สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มที่มีต่อค่า Gs ได้ (ตารางที่ 8)

ตารางที่ 7 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (Relative water content, %) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Time	Relative water content (%) ± standard error				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	92.4±2.1	95.8±0.1	95.1±1.1	93.7±2.2	93.4±1.4[ns]
day 7	95.6±0.6	92.7±1.9	93.9±1.4	93.5±1.7	93.7±0.6[ns]
day 14	96.7±1.1[a]	90.8±1.7[b]	94.7±1.9[ab]	96.5±1.2[a]	93.5±1.4[ab]

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 8 ค่าการนำที่ปากใบ (Stomatal conductance; Gs, mol m^{-2} s^{-1}) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1 มิลลิโมลาร์) เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Time	Stomatal conductance, mol m^{-2} s^{-1} (± standard error)				
	control	60 mM NaCl + 0 mM Si	60 mM NaCl + 0.25 mM Si	60 mM NaCl + 0.5 mM Si	60 mM NaCl + 1 mM Si
day 0	0.492±0.057	0.558±0.067	0.503±0.070	0.483±0.042	0.472±0.017^{ns}
day 7	1.182±0.152^{a}	0.316±0.009^{b}	0.785±0.283^{ab}	0.621±0.169^{ab}	0.724±0.161^{ab}
day 14	1.112±0.127^{a}	0.248±0.027^{b}	0.300±0.025^{b}	0.340±0.052^{b}	0.284±0.028^{b}

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวนอนแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

1.3 ความเข้มข้นของซิลิกอนที่เหมาะสมเพื่อใช้ในการทดลองต่อไป

จากผลที่มีต่อการเจริญเติบโต โดยพิจารณาน้ำหนักแห้ง ต้น (ตารางที่ 5) น้ำหนักแห้ง ราก (ตารางที่ 6) พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้นต่าง ๆ (0.25 0.5 และ 1.0 มิลลิโมลาร์) แม้ว่าในการได้รับภาวะเค็มระยะแรก (วันที่ 7) ความเข้มข้นที่สามารถลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเจริญเติบโตคือ ซิลิกอน 0.25 มิลลิโมลาร์ แต่หลังจากได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าการเติมซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์สามารถลดผลของภาวะเค็มที่เกิดกับการเติบโตส่วนต้นและรากอย่างมีนัยสำคัญ เมื่อเปรียบเทียบกับการที่ข้าวได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว ซึ่งผลดังกล่าวสอดคล้องกับอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (ภาพที่ 6) และปริมาณน้ำสัมพัทธ์ที่อยู่ในระดับดียวกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ (ตารางที่ 7) ดังนั้นความเข้มข้นของซิลิกอนที่เลือกศึกษาในการทดลองต่อไปคือ 0.5 มิลลิโมลาร์ และต้องมีการศึกษาการเจริญเติบโตของข้าวพันธุ์นี้อีกครั้งเพื่อทำการเปรียบเทียบกัน

2. ผลของซิลิกอนต่อปริมาณรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์และเอนไซม์ฟอสฟาเทสของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

2.1 ปริมาณรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง

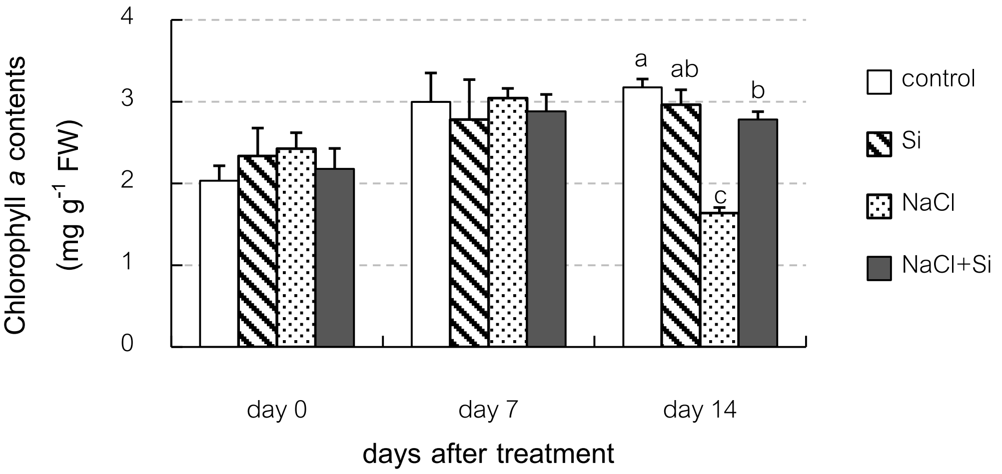
หลังจากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่าภาวะเค็มยังไม่มีผลต่อการลดปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* ในใบโดยมีปริมาณ 3.04 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด (mg g^{-1} FW) ภาวะปกติมีปริมาณ 3.00 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด เมื่อเวลาผ่านไปถึง 14 วัน พบว่าชุดการทดลองที่ได้รับภาวะเค็มมีปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* 1.64 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสดหรือลดลงประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์เมื่อเทียบกับปกติซึ่งมีปริมาณ 3.18 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด การที่ข้าวพันธุ์นี้ได้รับการเติมซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ร่วมกับภาวะเค็มสามารถลดความเสียหายที่เกิดจากภาวะเค็มต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* ในใบ ได้โดยมีปริมาณ 2.78 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสดซึ่งมากกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 9 และภาพที่ 7) เมื่อพิจารณาค่าปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* พบว่าภาวะเค็มมีแนวโน้มเช่นเดียวกับคลอโรฟิลล์ *เอ* กล่าวคือภาวะเค็มไม่มีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* ในระยะ 7 วัน อย่างไรก็ตาม เมื่อข้าวพันธุ์นี้ได้รับภาวะเค็มนานถึง 14 วันจะเห็นผลของภาวะเค็มต่อคลอโรฟิลล์ *บี* อย่างชัดเจน โดยลดลงจากภาวะปกติประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ โดยต้นที่ได้รับภาวะเค็มมีปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* 0.56 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสดในขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะปกติมีค่า 1.09 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด การเติมซิลิกอนสามารถลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* อย่างมีนัยสำคัญ โดยต้นข้าวมีปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* 0.94 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด (ตารางที่ 10 และภาพที่ 8) รงควัตถุอีกชนิดหนึ่งที่ทำการศึกษาคือ ปริมาณแคโรทีนอยด์ พบว่าการได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วันและ 14 วันมีผลต่อปริมาณรงควัตถุนี้โดยมีแนวโน้มเช่นเดียวกับคลอโรฟิลล์ *เอ* และ *บี* การเติมซิลิกอนให้ผลที่น่าสนใจคือ ทำให้ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 มีค่าเฉลี่ยของปริมาณแคโรทีนอยด์ 0.99 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด ซึ่งไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญกับภาวะปกติที่มีปริมาณแคโรทีนอยด์ 1.15 มิลลิกรัมต่อกรัมน้ำหนักสด (ตารางที่ 11 และภาพที่ 9)

ตารางที่ 9 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* (Chlorophyll *a*, mg g^{-1} FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Chlorophyll *a* (mg g^{-1} FW) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	2.03±0.18	3.00±0.35	3.18±0.10[a]
Si	2.18±0.25	2.88±0.21	2.96±0.18[ab]
NaCl	2.43±0.19	3.04±0.12	1.64±0.07[c]
NaCl+Si	2.33±0.34	2.78±0.49	2.78±0.10[b]
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



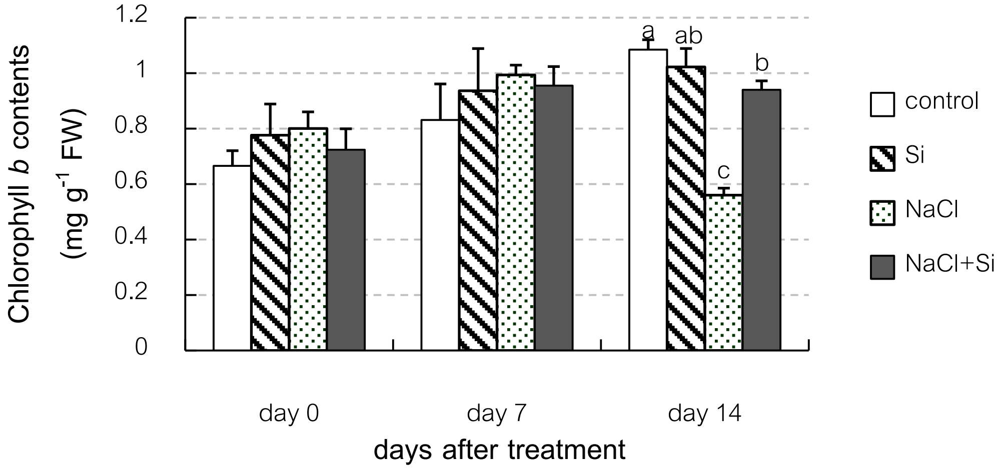
ภาพที่ 7 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* (Chlorophyll *a*) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

ตารางที่ 10 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* (Chlrophyll *b*, mg g^{-1} FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Chlorophyll *b* (mg g^{-1} FW) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.67±0.06	0.83±0.13	1.09±0.04[a]
Si	0.72±0.08	0.96±0.07	1.02±0.07[ab]
NaCl	0.80±0.06	0.99±0.04	0.56±0.03[c]
NaCl+Si	0.78±0.11	0.94±0.15	0.94±0.03[b]
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



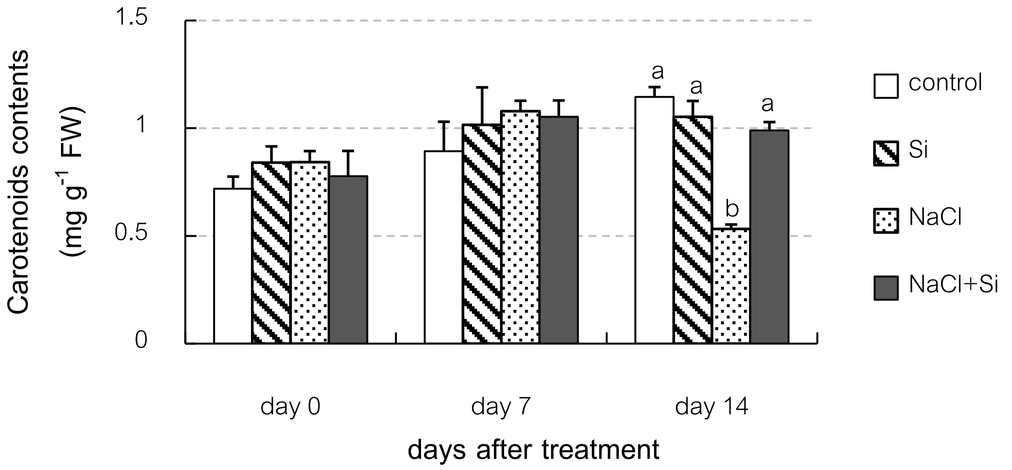
ภาพที่ 8 ปริมาณคลอโรฟิลล์ *บี* (Chlrophyll *b*) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

ตารางที่ 11 ปริมาณแคโรทีนอยด์ (Carotenoids, mg g^{-1}FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Carotenoids (mg g^{-1} FW) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.72±0.06	0.89±0.14	1.15±0.05[a]
Si	0.78±0.08	1.05±0.08	1.05±0.07[a]
NaCl	0.84±0.05	1.08±0.05	0.53±0.02[b]
NaCl+Si	0.84±0.12	1.02±0.17	0.99±0.04[a]
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 9 ปริมาณแคโรทีนอยด์ (Carotenoids) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

2.2 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์และ กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ในใบ

2.2.1 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ในใบ

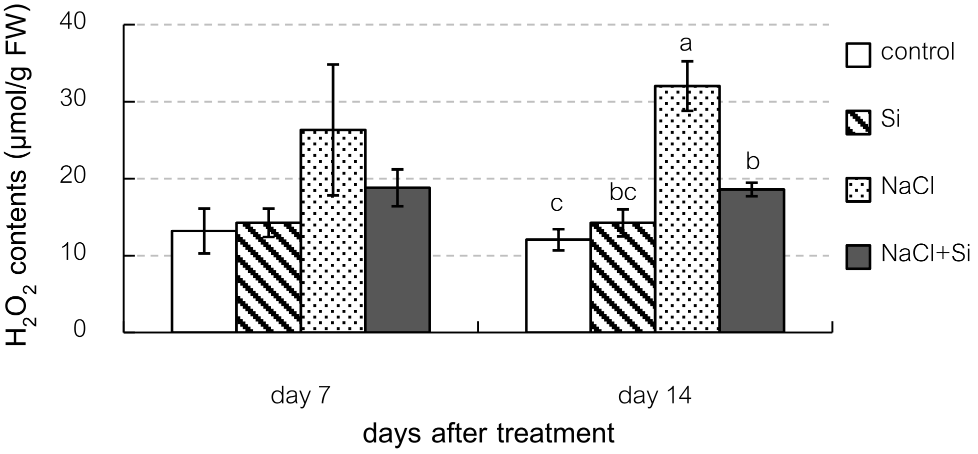
จากการทดลอง พบว่าก่อนได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 0) ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 มีค่าเฉลี่ยของปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) ผันแปรตามอายุข้าวอยู่ในช่วง 11.35 - 15.85 ไมโครโมลต่อกรัมน้ำหนักสด (µmol/g FW) ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 12) เมื่อข้าวได้ภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีปริมาณ H_2O_2 26.33 µmol/g FW ไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติกับทุกชุดการทดลองโดยภาวะปกติมีค่า 13.19 µmol/g FW ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 14.26 µmol/g FW และภาวะเค็มที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 18.81 µmol/g FW (ตารางที่ 12 และภาพที่ 10) อย่างไรก็ตาม เมื่อได้รับภาวะเค็มนาน 14 วัน จะเห็นผลของภาวะเค็มต่อการสะสมปริมาณ H_2O_2 ในใบโดยมีค่า 32.03 µmol/g FW ซึ่งสูงกว่าภาวะปกติประมาณ 1.7 เท่า โดยในข้าวที่ได้รับภาวะปกติมีค่า 12.06 µmol/g FW ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 14.26 µmol/g FW สำหรับข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ พบว่ามีปริมาณ H_2O_2 ในใบ 18.59 µmol/g FW ซึ่งลดลงจากภาวะเค็มประมาณ 0.5 เท่า (ภาพที่ 10)

ตารางที่ 12 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, µmol/g FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

H_2O_2 contents (µmol/g FW) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	11.35±1.95	13.19±2.91	12.06±1.38^{c}
Si	13.52±3.15	14.26±1.84	14.26±1.76^{bc}
NaCl	15.85±2.48	26.33±8.50	32.03±3.22^{a}
NaCl+Si	12.27±3.45	18.81±2.39	18.59±0.87^{b}
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 10 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, µmol/g FW) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

2.2.2 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase ในใบ

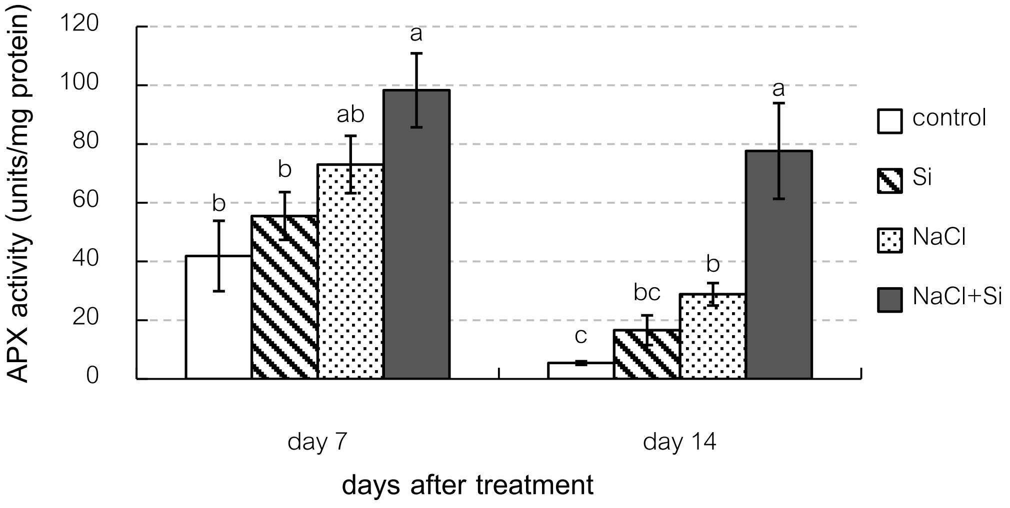
ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ก่อนได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 0) มีค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) ในใบอยู่ในช่วง 98.53-120.65 ยูนิตต่อมิลลิกรัมโปรตีน (units/mg protein) ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 13) หลังจากได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 73.03 units/mg protein ซึ่งเป็นแนวโน้มของกิจกรรมของเอนไซม์ APX ที่สูงกว่าภาวะปกติที่มีค่า 41.88 units/mg protein ในขณะที่การได้รับซิลิกอนร่วมกับภาวะเค็มมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 98.30 units/mg protein ซึ่งมากกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 13 และภาพที่ 11)

ตารางที่ 13 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอด ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

APX activity (units/mg protein) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	120.65±25.10	41.88±11.99^{b}	5.42±0.61^{c}
Si	108.26±31.91	55.51±8.13^{b}	16.61±5.05^{bc}
NaCl	110.05±26.26	73.03±9.77^{ab}	28.84±3.83^{b}
NaCl+Si	98.53±32.36	98.30±12.59^{a}	77.65±16.30^{a}
	ns	*	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 11 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอด ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

เมื่อระยะเวลาการได้รับภาวะเค็มนานขึ้นถึง 14 วัน พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 28.84 units/mg protein ซึ่งสูงกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 13 และภาพที่ 11) โดยภาวะปกติมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 5.42 units/mg protein การเติมซิลิกอนร่วมกับภาวะปกติมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 16.61 units/mg protein ซึ่งมีแนวโน้มสูงกว่าภาวะปกติ ขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX สูงกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวถึง 1.7 เท่า โดยมีค่า 77.65 units/mg protein

2.2.3 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase ในใบ

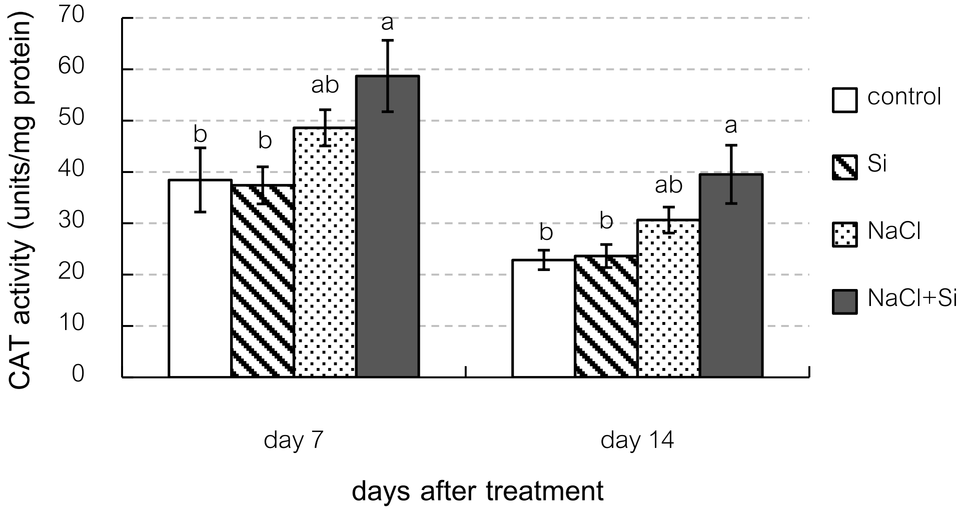
จากการทดลอง พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ก่อนได้รับชุดทดลอง (วันที่ 0) มีค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT) ในใบอยู่ในช่วง 49.78-54.52 units/mg protein ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 14) หลังจากข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT 48.58 units/mg protein ซึ่งมีแนวโน้มสูงกว่าข้าวที่ได้รับภาวะปกติที่มีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT 38.43 units/mg protein และยังสูงกว่าภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนที่มีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT 37.38 units/mg protein (ตารางที่ 14 และภาพที่ 12) ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT สูงกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญ 0.53 เท่า อย่างไรก็ตามการ ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ไม่แตกต่างกับข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว

ตารางที่ 14 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอด ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความขัมข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

CAT activity (units/mg protein) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	49.78±8.47	38.43±6.25^{b}	22.85±1.90^{b}
Si	54.52±13.81	37.38±3.61^{b}	23.61±2.25^{b}
NaCl	54.34±13.09	48.58±3.52^{ab}	30.61±2.53^{ab}
NaCl+Si	53.52±14.86	58.67±6.96^{a}	39.52±5.68^{a}
	ns	*	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 12 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็น เวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

เมื่อระยะเวลาการได้รับภาวะเค็มยาวนานถึง 14 วัน พบว่ามีแนวโน้มเช่นเดียวกับข้าวในวันที่ 7 กล่าวคือ ข้าวมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT 30.61 units/mg protein ซึ่งมีแนวโน้มสูงกว่าข้าวที่ได้รับภาวะปกติที่มีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT 22.85 units/mg protein และยังสูงกว่าภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนที่มีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT 23.61 units/mg protein (ตารางที่ 14 และภาพที่ 12) ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT สูงกว่าภาวะปกติ 1.7 เท่า (แตกต่างทางสถิติ) อย่างไรก็ตาม เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว พบว่าไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ภาพที่ 12)

2.3 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์และกิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ในราก

2.3.1 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ในราก

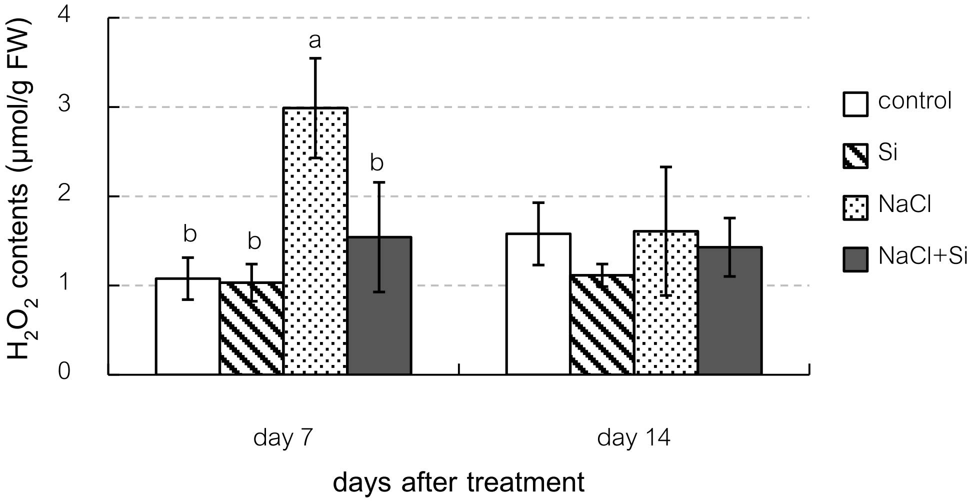
จากการทดลองพบว่าในช่วงก่อนได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 0) ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 มีค่าเฉลี่ยของปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) ในรากผันแปรตามอายุข้าวอยู่ในช่วง 3.98 - 4.70 ไมโครโมลต่อกรัมน้ำหนักสด (µmol/g FW) ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 15) เมื่อข้าวได้ภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่าเห็นผลของภาวะเค็มอย่างชัดเจนโดยมีปริมาณ H_2O_2 2.99 µmol/g FW หรือสูงกว่าจากภาวะปกติประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวที่ได้รับโดยภาวะปกติมีค่า 1.08 µmol/g FW (ตารางที่ 15 และภาพที่ 13) ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 1.03 µmol/g FW และข้าวที่ได้รับภาวะเค็มและซิลิกอนมีค่า 1.54 µmol/g FW ซึ่งเป็นค่าเฉลี่ยที่อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ อย่างไรก็ตาม เมื่อได้รับภาวะเค็มนานขึ้น 14 วัน พบว่าภาวะเค็มไม่ส่งผลให้ปริมาณ H_2O_2 ในรากสูงขึ้นเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติ โดยมีค่า 1.61 µmol/g FW น้ำหนักสด ภาวะปกติมีค่า 1.58 µmol/g FW ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 1.11 µmol/g FW และภาวะเค็มที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 1.43 µmol/g FW ซึ่งทั้ง 4 ชุดการทดลองไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ภาพที่ 13)

ตารางที่ 15 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, μmol/g FW) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

treatment	H_2O_2 content (μmol/g FW) ± standard error		
	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	4.33±0.56	1.08±0.24[b]	1.58±0.35
Si	4.70±0.43	1.03±0.21[b]	1.11±0.13
NaCl	3.98±0.61	2.99±0.56[a]	1.61±0.72
NaCl+Si	4.36±0.55	1.54±0.61[b]	1.43±0.33
	ns	*	ns

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 13 ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2, μmol/g FW) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน

(mean ± standard error)

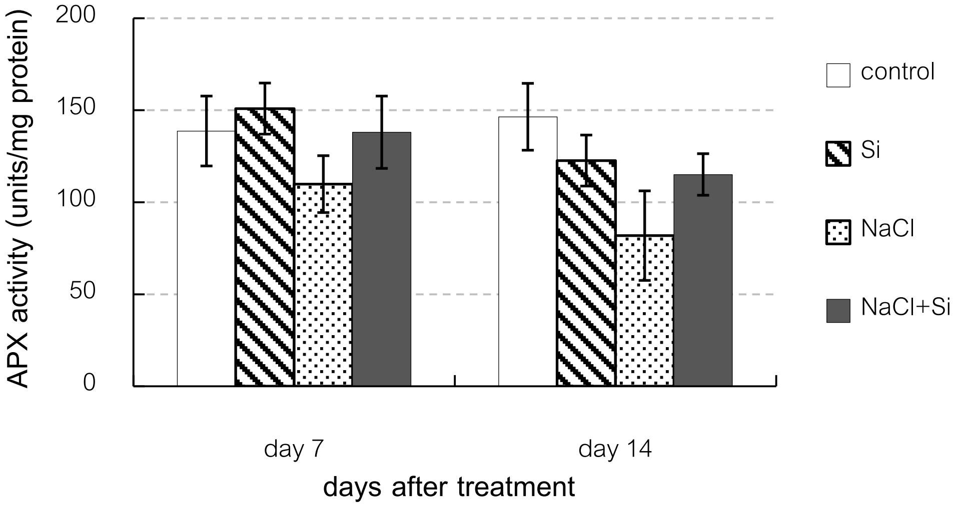
2.3.2 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase ในราก

จากการทดลอง พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ก่อนได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 0) มีค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) ในรากอยู่ในช่วง 169.44 - 220.91 ยูนิตต่อมิลลิกรัมโปรตีน (units/mg protein) ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 16) หลังจากข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 109.82 units/mg protein ซึ่งเป็นแนวโน้มที่ต่ำกว่าภาวะปกติที่มีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 138. units/mg protein ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 150.87 units/mg protein และภาวะเค็มที่ได้รับซิลิกอน 138.02 units/mg protein อย่างไรก็ตาม ค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ APX ในทุกชุดการทดลองไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 16 และภาพที่ 14) ในวันที่ 14 หลังได้รับภาวะเค็ม พบว่าภาวะเค็มมีแนวโน้มลดกิจกรรมของเอนไซม์นี้เช่นเดียวกับวันที่ 7 โดยมีค่า 81.82 units/mg protein ในขณะที่ภาวะปกติมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX 146.41 units/mg protein ซึ่งค่าเฉลี่ยของทุกชุดการทดลองไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 16 และภาพที่ 14)

ตารางที่ 16 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

APX activity (units/mg protein) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	192.16±21.09	138.68±19.00	146.41±18.17
Si	169.44±20.92	150.87±13.89	122.62±13.86
NaCl	173.09±41.85	109.82±15.45	81.82±24.33
NaCl+Si	220.91±23.31	138.02±19.65	115.06±11.29
	ns	ns	ns

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 14 กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

2.3.3 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase ในราก

จากการทดลองพบว่า ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ก่อนได้รับภาวะเค็ม (วันที่ 0) มีค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT) ในรากอยู่ในช่วง 36.79 - 43.88 units/mg protein ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 17) หลังจากข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ในราก 35.67 units/mg protein ซึ่งสูงกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 1.3 เท่า โดยภาวะปกติมีค่า 26.78 units/mg protein ในขณะที่การได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ในราก 51.96 units/mg protein ซึ่งสูงกว่าอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติถึง 1.9 เท่า นอกจากนี้ยังสูงกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 0.5 เท่า (ตารางที่ 17 และภาพที่ 15)

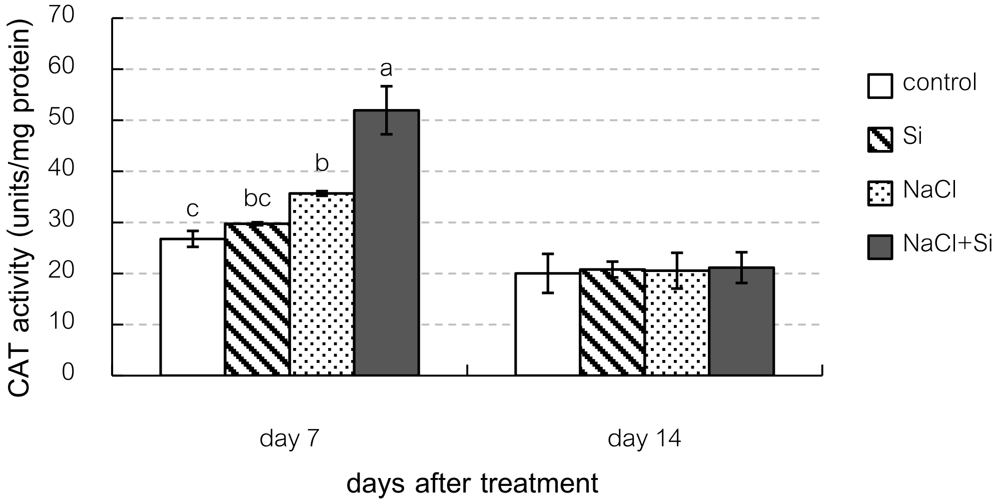
ในวันที่ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม พบว่าภาวะเค็มและซิลิกอนไม่ส่งผลต่อกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ในรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 โดยทุกชุดการทดลองไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 17 และภาพที่ 15)

ตารางที่ 17 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

CAT activity (units/mg protein) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	43.88±6.18	26.78±1.56[c]	20.02±3.82
Si	36.79±7.55	29.74±0.29[bc]	20.78±1.55
NaCl	41.28±3.88	35.67±0.46[b]	20.55±3.50
NaCl+Si	42.15±4.78	51.96±4.71[a]	21.15±3.01
	ns	*	ns

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 15 กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT, units/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

2.4 กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทสในใบและราก

2.4.1 กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทสในใบ

จากการทดลองพบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ก่อนได้รับชุดทดลอง (วันที่ 0) มีค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทสในใบอยู่ในช่วง 0.27-0.32 nKat/mg protein ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 18) เมื่อผ่านไป 7 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีกิจกรรมของเอนไซม์นี้คือ 0.37 nKat/mg protein ซึ่งมีแนวโน้มสูงกว่าข้าวที่ได้รับภาวะปกติที่มีกิจกรรมของเอนไซม์นี้คือ 0.31 nKat/mg protein (ไม่แตกต่างทางสถิติ) อย่างไรก็ตาม ค่าเฉลี่ยของทุกชุดการทดลองไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ ในวันที่ 14 พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีแนวโน้มกิจกรรมของเอนไซม์นี้สูงที่สุดคือ 0.31 nKat/mg protein ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวมีกิจกรรมของเอนไซม์นี้คือ 0.29 nKat/mg protein แต่ค่าเฉลี่ยของทุกชุดการทดลองไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเช่นเดียวกับวันที่ 7

ตารางที่ 18 กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase, nKat/mg protein) ในใบของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Phosphatase activity (nKat/mg protein) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.28±0.03	0.31±0.06	0.27±0.05
Si	0.28±0.06	0.30±0.02	0.26±0.03
NaCl	0.32±0.01	0.37±0.04	0.29±0.01
NaCl+Si	0.27±0.04	0.34±0.02	0.31±0.05
	ns	ns	ns

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

2.4.2 กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทสในราก

จากการทดลอง พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ก่อนได้รับชุดทดลอง (วันที่ 0) มีค่าเฉลี่ยกิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทสในรากอยู่ในช่วง 0.66-8.09 nKat/mg protein ซึ่งไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 19) เมื่อผ่านไป 7 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีกิจกรรมของเอนไซม์นี้คือ 0.85 nKat/mg protein ซึ่งมีแนวโน้มลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะปกติที่มีกิจกรรมของเอนไซม์นี้คือ 0.95 nKat/mg protein (ไม่แตกต่างทางสถิติ) ขณะที่การได้รับภาวะเค็มและซิลิกอนมีกิจกรรมนี้สูงสุดคือ 1.02 nKat/mg protein อย่างไรก็ตาม ค่าเฉลี่ยของทุกชุดการทดลองไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ ในวันที่ 14 พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีแนวโน้มกิจกรรมของเอนไซม์นี้สูงกว่าที่สุดคือ 0.91 nKat/mg protein ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวมีกิจกรรมของเอนไซม์นี้คือ 0.83 nKat/mg protein แต่ค่าเฉลี่ยของทุกชุดการทดลองไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเช่นเดียวกับวันที่ 7

ตารางที่ 19 กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase, nKat/mg protein) ในรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา0 7 และ 14 วัน

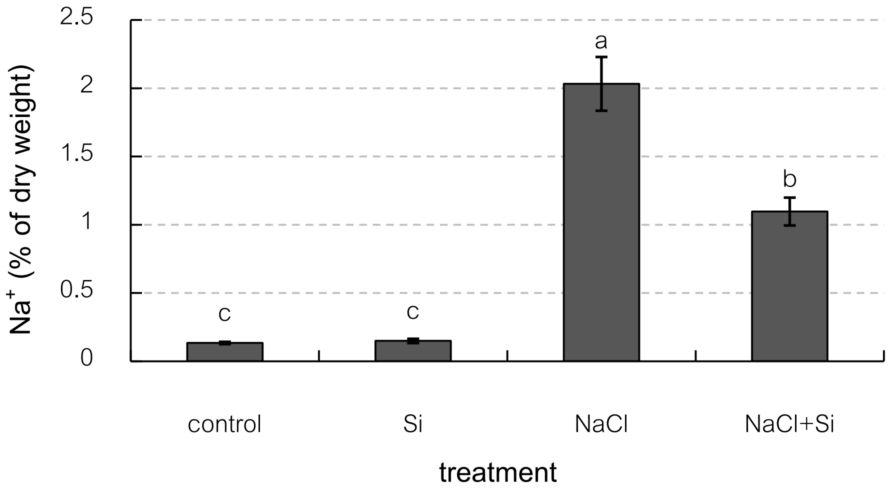
Phasphatase activity (nKat/mg protein) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	8.09±0.63	0.95±0.06	0.85±0.10
Si	6.93±0.43	0.89±0.08	0.82±0.04
NaCl	6.96±0.48	0.85±0.09	0.83±0.09
NaCl+Si	6.33±1.51	1.02±0.12	0.91±0.07
	ns	ns	ns

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

3. ผลของซิลิกอนต่อการสะสมไอออนเกลือและปริมาณซิลิกอนในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ภายใต้ภาวะเค็ม

3.1 ปริมาณโซเดียมไอออนในส่วนต้น

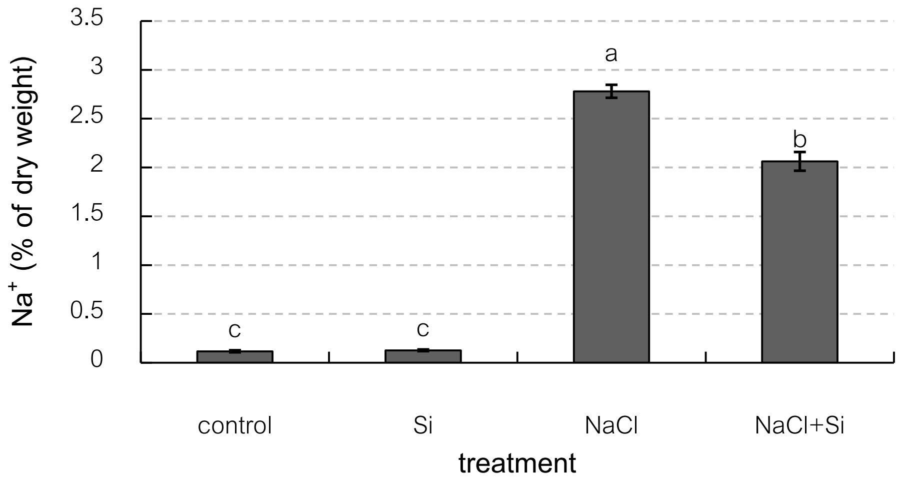
ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน มีการสะสมโซเดียมไอออนบริเวณส่วนต้น 2.03 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งซึ่งมากกว่าข้าวที่ปลูกในภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญถึง 14 เท่า โดยข้าวที่ปลูกในภาวะปกติมีการสะสมโซเดียมไอออน 0.13 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีการสะสม 0.15 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง และภาวะเค็มที่ได้รับซิลิกอนมีการสะสมโซเดียมไอออน 1.09 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งหรือมีการสะสมโซเดียมไอออนลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 16)



ภาพที่ 16 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na^+, % of dry weight) ในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)

เมื่อได้รับภาวะเค็มยาวนานถึง 14 วันพบว่าข้าวมีแนวโน้มการสะสมโซเดียมไอออนในส่วนต้นเช่นเดียวกับวันที่ 7 กล่าวคือ ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีการสะสมโซเดียมไอออน 2.78 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งหรือมากกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญถึง 22 เท่า โดยภาวะปกติมีการ

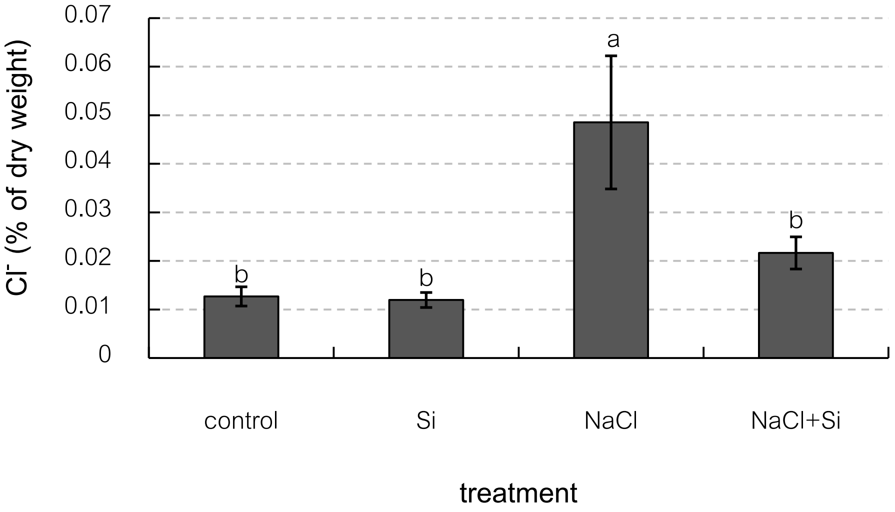
สะสมโซเดียมเพียง 0.12 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีการสะสม 0.13 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มและซิลิกอนมีการสะสมโซเดียมไอออน 2.06 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง หรือมีการสะสมโซเดียมไอออนลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 25 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 17)



ภาพที่ 17 ปริมาณโซเดียมไอออน (Na^+, % of dry weight) ในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา14 วัน (mean ± standard error)

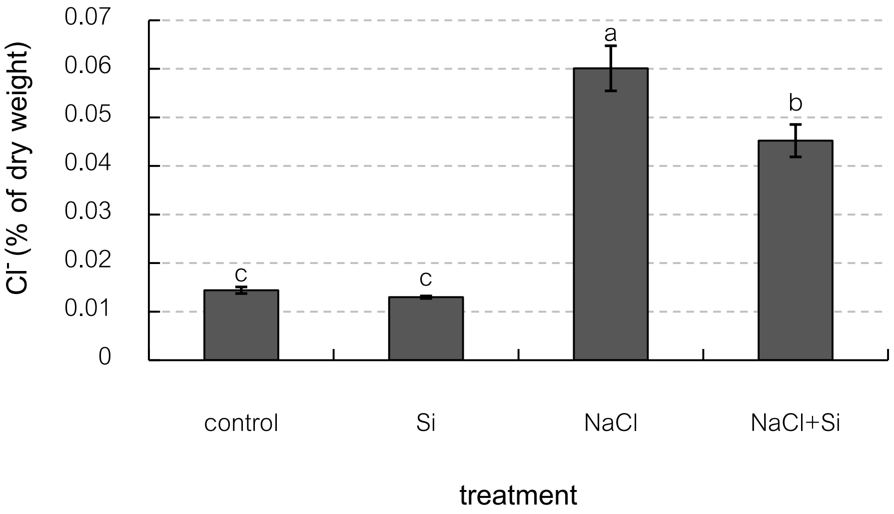
3.2 ปริมาณคลอไรด์ไอออนในส่วนต้น

จากการทดลอง พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 7 วันมีการสะสมคลอไรด์บริเวณส่วนต้น 0.049 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ซึ่งเพิ่มขึ้นข้าวที่ได้รับภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 3 เท่า โดยภาวะปกติมีการสะสมคลอไรด์ไอออน 0.013 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีการสะสม 0.012 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง และภาวะเค็มที่ได้รับซิลิกอนมีการสะสมคลอไรด์ไอออน 0.022 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ซึ่งอยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ (ภาพที่ 18) หรือมีการสะสมคลอไรด์ไอออนลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์



ภาพที่ 18 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl^-, % of dry weight) ในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)

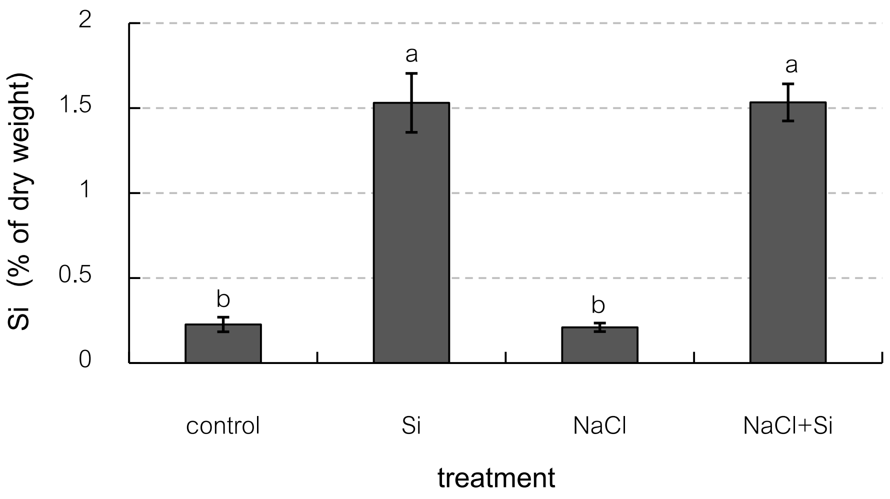
เมื่อได้รับภาวะเค็มยาวนานถึง 14 วัน พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มมีการสะสมคลอไรด์ไอออน 0.06 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง หรือมากกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 3.3 เท่า โดยข้าวในภาวะปกติมีการสะสมคลอไรด์ไอออน 0.014 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีการสะสม 0.013 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มและซิลิกอนมีการสะสมคลอไรด์ไอออน 0.04 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง หรือมีการสะสมไอออนลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 33 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 19)



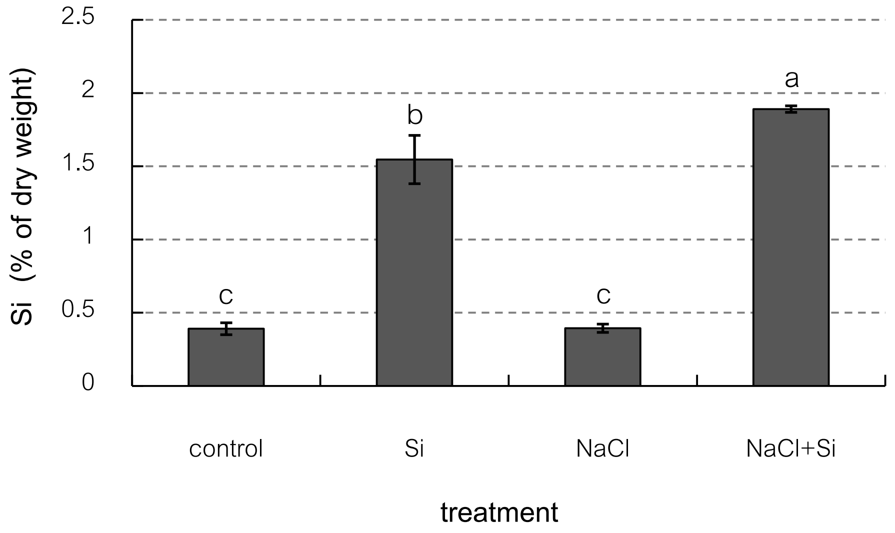
ภาพที่ 19 ปริมาณคลอไรด์ไอออน (Cl^-, % of dry weight) ในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน (mean ± standard error)

3.3 ปริมาณซิลิกอนในส่วนต้น

จากการทดลอง พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยระบบสารละลายและได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน ในภาวะปกติและในภาวะเค็มมีการสะสมซิลิกอน 1.52 และ 1.53 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งตามลำดับ ซึ่งมากกว่าภาวะปกติที่ไม่ได้รับซิลิกอนประมาณ 5.6 เท่า โดยข้าวในภาวะปกติมีซิลิกอนสะสมอยู่ 0.23 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง ภาวะเค็มมีการสะสมซิลิกอนคือ 0.21 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง (ภาพที่ 20) ที่ระยะเวลา 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับซิลิกอนร่วมกับภาวะเค็มมีการสะสมซิลิกอน 1.89 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งซึ่งมากกว่าข้าวที่ได้รับซิลิกอนร่วมกับภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 24 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 21) ขณะที่ชุดทดลองที่ไม่ได้รับซิลิกอนทั้งในภาวะปกติและภาวะเค็มมีค่าเฉลี่ยปริมาณซิลิกอนในส่วนต้นเท่ากันคือ 0.39 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง



ภาพที่ 20 ปริมาณซิลิกอน (Si, % of dry weight) ในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 21 ปริมาณซิลิกอน (Si, % of dry weight) ในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน (mean ± standard error)

3.4 การเติบโตของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

3.4.1 ลักษณะที่ปรากฏของข้าวเมื่อได้รับภาวะเค็ม

หลังจากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่าภาวะเค็มส่งผลให้ใบล่างมีอาการไหม้จากการสะสมไอออนของเกลือ โดยเริ่มจากบริเวณปลายใบก่อนและความสูงของต้นข้าวลดลงด้วย เช่นกัน (ภาพที่ ค-1) เมื่อได้รับภาวะเค็มนานถึง 14 วัน จะเห็นอาการใบไหม้เพิ่มขึ้นอย่างชัดเจนซึ่งข้าวบางต้นจะแสดงอาการนี้ที่กาบใบร่วมด้วย (ภาพที่ ค-3)

3.4.2 น้ำหนักสดต้น

จากการทดลอง พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วันมีค่าเฉลี่ยน้ำหนักสดต้น 0.355 กรัม ซึ่งน้อยกว่าข้าวภาวะปกติ ประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวในภาวะปกติมี น้ำหนักสดต้น 0.752 กรัม (ตารางที่ 20 และภาพที่ 22) ในส่วนของข้าวที่ได้รับภาวะปกติและซิลิกอนมีน้ำหนักสดต้น 0.785 กรัม ขณะที่ซิลิกอนสามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้อย่างชัดเจนโดยทำให้ข้าวมีน้ำหนักสดต้น 0.630 กรัม ซึ่งมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 1.8 เท่า เมื่อเวลาผ่านไป 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักสดต้น 0.553 กรัม ซึ่งลดลงประมาณ 58 เปอร์เซ็นต์จากภาวะปกติที่มีน้ำหนักสดต้น 1.335 กรัม ข้าวในภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีน้ำหนักสดต้น 1.391 กรัม ส่วน การที่ข้าวได้รับ ซิลิกอนสามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้ อย่างมีนัยสำคัญ โดยทำให้ข้าวมีน้ำหนักสดต้น 0.745 กรัม ซึ่งลดลงจากภาวะปกติเพียง 44 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 20 และภาพที่ 22)

3.4.3 น้ำหนักสดราก

จากการทดลอง พบว่า เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ร่วมกับซิลิกอน 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีน้ำหนักสดราก 0.150 กรัมซึ่งไม่มีความแตกต่าง อย่างมีนัยสำคัญจาก ข้าวที่อยู่ในภาวะปกติที่มีน้ำหนักสดราก 0.158 กรัม และข้าวในภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนซึ่งมีน้ำหนักสดราก 0.155 กรัม (ตารางที่ 21 และภาพที่ 23) ในขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวมีน้ำหนักสดราก 0.084 กรัม หรือลดลงจากภาวะปกติประมาณ 46

เปอร์เซ็นต์ เมื่อได้รับภาวะเค็มนานขึ้นถึง 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักสดราก 0.129 กรัม ซึ่งน้อยกว่าภาวะปกติประมาณ 43 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวในภาวะปกติมีน้ำหนักสดราก 0.295 กรัม ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีน้ำหนักสดราก 0.282 กรัม เมื่อเปรียบเทียบระหว่างข้าวที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอน พบว่าข้าวที่ได้รับซิลิกอนมีน้ำหนักสดราก 0.168 กรัม ซึ่งมีแนวโน้มมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวแต่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 21 และภาพที่ 23)

ตารางที่ 20 น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Shoot fresh weight (g) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.205±0.016	0.752±0.045[a]	1.335±0.061[a]
Si	0.181±0.013	0.785±0.018[a]	1.391±0.091[a]
NaCl	0.220±0.025	0.355±0.043[c]	0.553±0.009[c]
NaCl+Si	0.217±0.008	0.630±0.007[b]	0.745±0.035[b]
	ns	*	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

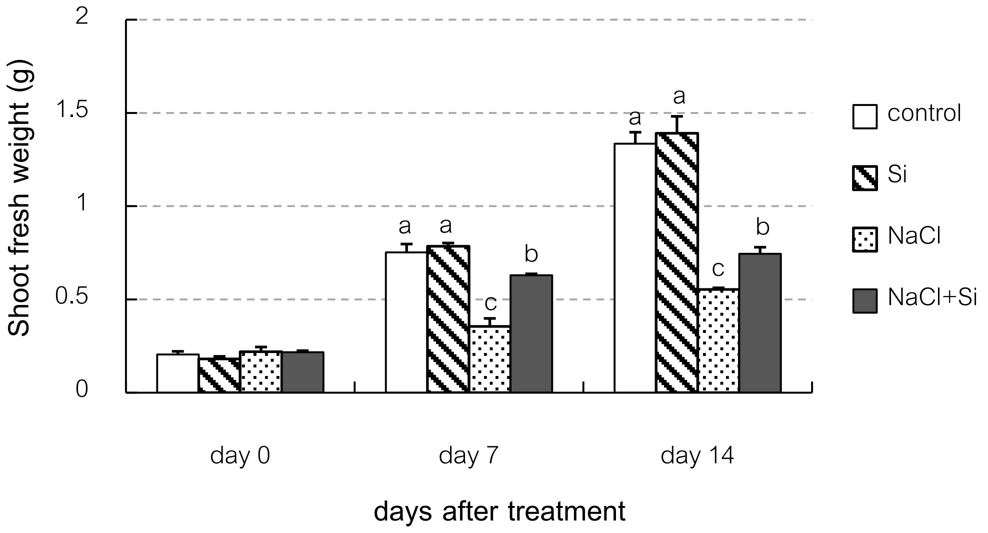
ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 21 น้ำหนักสดราก (Root fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

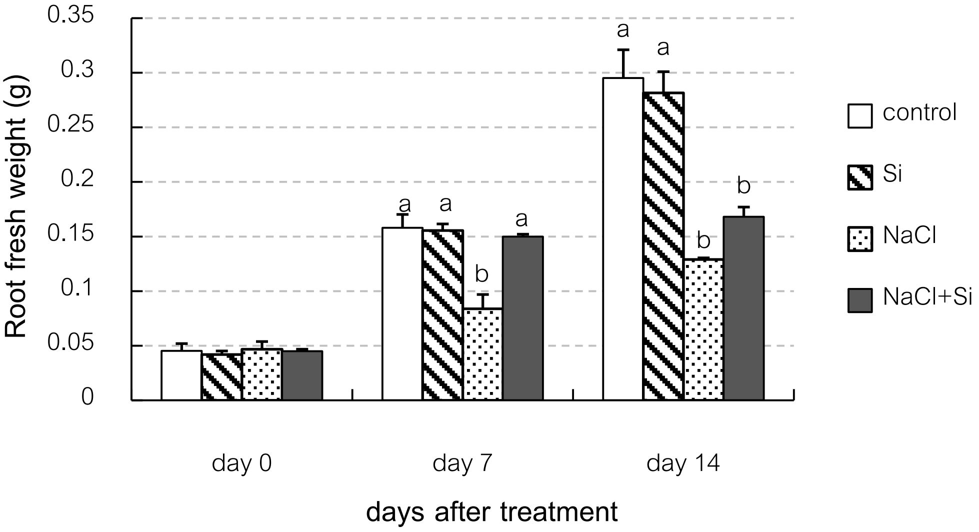
	Root fresh weight (g) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.045±0.007	0.158±0.012[a]	0.295±0.026[a]
Si	0.042±0.003	0.155±0.006[a]	0.282±0.019[a]
NaCl	0.047±0.007	0.084±0.013[b]	0.129±0.002[b]
NaCl+Si	0.045±0.002	0.150±0.002[a]	0.168±0.009[b]
	ns	*	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 22 น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 23 น้ำหนักสดราก (Root fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

3.4.4 น้ำหนักแห้งต้น

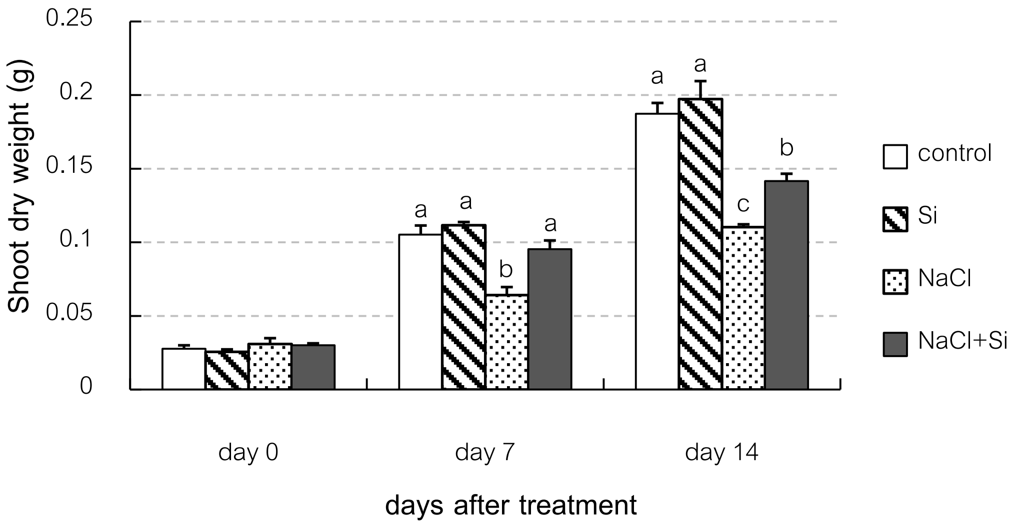
จากผลการทดลอง (ตารางที่ 22 และภาพที่ 24) เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ร่วมกับซิลิกอน 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีน้ำหนักแห้งต้น 0.0954 กรัม ซึ่งไม่มีความแตกต่าง อย่างมีนัยสำคัญจากข้าวที่ปลูกในภาวะปกติ ที่มีน้ำหนักแห้งต้น 0.1053 กรัม และข้าวในภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนซึ่งมีน้ำหนักแห้งต้น 0.1116 กรัม ในขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวมีน้ำหนัก แห้งต้น 0.0642 กรัม หรือลดลงจากภาวะปกติประมาณ 39 เปอร์เซ็นต์ เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน จะเห็นผลของภาวะเค็ม ต่อการสร้างน้ำหนักแห้งต้นอย่างชัดเจน โดยข้าวที่ได้รับภาวะเค็ม มีค่า 0.1103 กรัมหรือน้อยกว่าข้าว ในภาวะปกติประมาณ 41 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวในภาวะปกติมีน้ำหนักแห้งต้น 0.1874 กรัมและภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีค่า 0.1974 กรัม เมื่อทำการเปรียบเทียบระหว่างต้นที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนและต้นที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว พบว่าการเติมซิลิกอน สามารถลดผลของภาวะเค็มในการยับยั้งการสร้างน้ำหนักแห้ง ต้นได้โดยมีค่าเฉลี่ยน้ำหนักแห้งต้น 0.1417 กรัมหรือลดลงจากภาวะปกติเพียง 24 เปอร์เซ็นต์

ตารางที่ 22 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Shoot dry weight (g) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.0277±0.0024	0.1053±0.0062[a]	0.1874±0.0073[a]
Si	0.0256±0.0017	0.1116±0.0022[a]	0.1974±0.0122[a]
NaCl	0.0310±0.0039	0.0642±0.0055[b]	0.1103±0.0019[c]
NaCl+Si	0.0301±0.0013	0.0954±0.0059[a]	0.1417±0.0049[b]
	ns	*	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 24 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

3.4.5 น้ำหนักแห้งราก

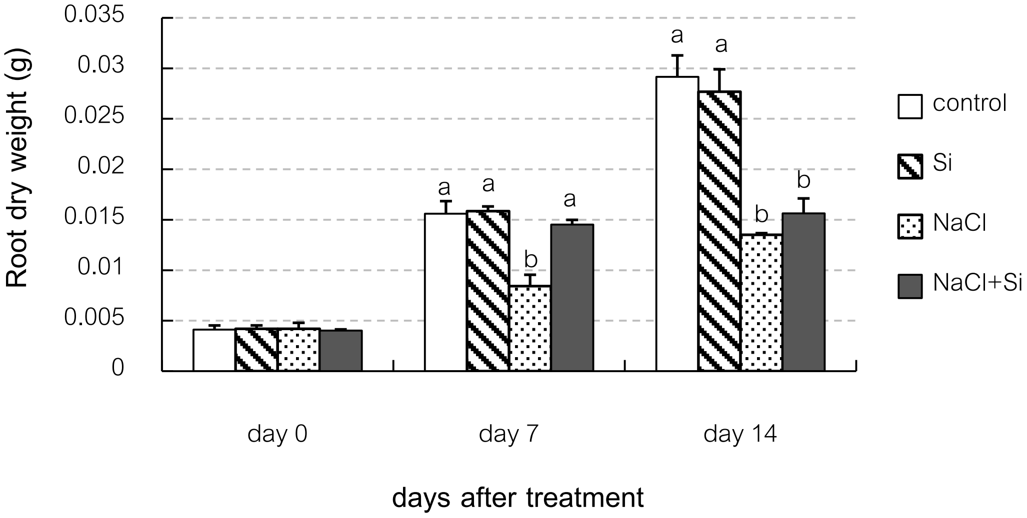
จากผลการทดลอง (ตารางที่ 22 และภาพที่ 25) พบว่าเมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ร่วมกับซิลิกอน 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีน้ำหนักแห้งราก 0.0145 กรัม ซึ่งไม่มีความแตกต่าง อย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับ กับข้าวที่ได้รับภาวะปกติที่มีน้ำหนักแห้งราก 0.0156 กรัม และข้าวในภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนซึ่งมีน้ำหนักแห้งราก 0.0159 กรัม ในขณะที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวมีน้ำหนัก แห้งต้น 0.0084 กรัมหรือลดลงจากภาวะปกติประมาณ 46 เปอร์เซ็นต์ เมื่อได้รับภาวะเค็มนานขึ้นถึง 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักแห้งราก 0.0135กรัมซึ่งน้อยกว่าภาวะปกติประมาณ 53 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวในภาวะปกติมีน้ำหนักแห้งราก 0.0292 กรัม และภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีน้ำหนักแห้งราก 0.0277 กรัม เมื่อเปรียบเทียบระหว่างข้าวที่ ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอน พบว่าซิลิกอนมีแนวโน้มในการลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อการสร้างน้ำหนักแห้งของรากโดยทำให้ข้าวมีน้ำหนักแห้งราก 0.0156 กรัม แต่ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 23 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Root dry weight (g) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.0041±0.0004	0.0156±0.0012[a]	0.0292±0.0021[a]
Si	0.0042±0.0003	0.0159±0.0005[a]	0.0277±0.0022[a]
NaCl	0.0042±0.0006	0.0084±0.0011[b]	0.0135±0.0002[b]
NaCl+Si	0.0040±0.0001	0.0145±0.0005[a]	0.0156±0.0015[b]
	ns	*	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

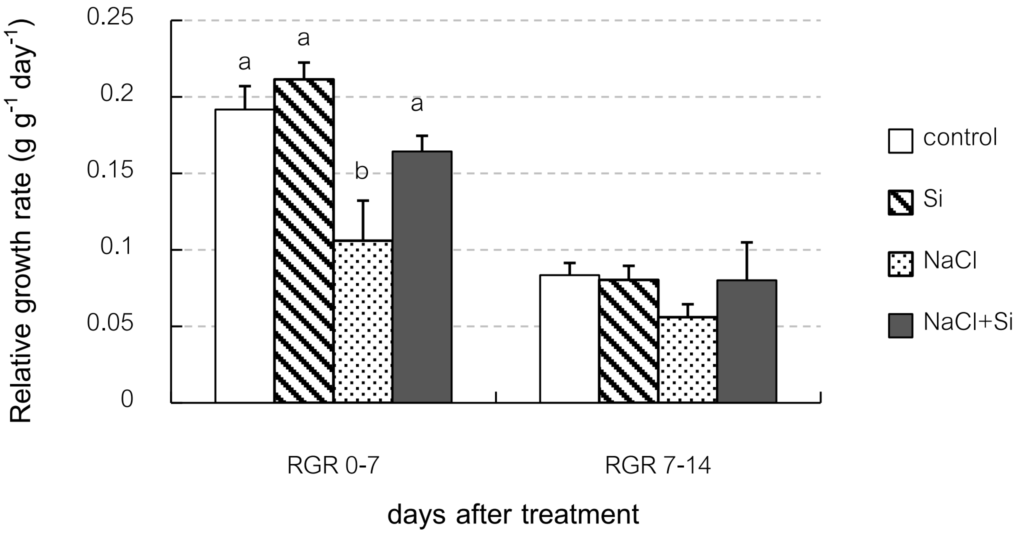
ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 25 น้ำหนักแห้งราก (Root dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

3.4.6 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์

จากการทดลอง เมื่อนำน้ำหนักแห้งต้นมาทำการคำนวณอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR) พบว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน มีค่า RGR_{0-7} คือ 0.11 กรัมต่อกรัมต่อวัน ($g\ g^{-1}\ day^{-1}$) ซึ่งลดลงจากข้าวภาวะปกติประมาณ 42 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวในภาวะปกติค่า RGR_{0-7} คือ 0.192 $g\ g^{-1}\ day^{-1}$ (ภาพที่ 26) ในส่วนของข้าวที่ได้รับภาวะปกติและซิลิกอนมีค่า RGR_{0-7}คือ 0.211 $g\ g^{-1}\ day^{-1}$ ซึ่งไม่แตกต่างจากภาวะปกติ ในขณะที่การให้ซิลิกอนสามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้อย่างชัดเจนทำให้ข้าวมีค่า RGR_{0-7} คือ 0.16 $g\ g^{-1}\ day^{-1}$ ซึ่งเพิ่มขึ้นจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 45 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเวลาผ่านไป 14 วัน พบว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมี RGR_{7-14} คือ 0.056 $g\ g^{-1}\ day^{-1}$ ในขณะที่ข้าวในภาวะปกติ ภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอน และภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมี RGR_{7-14} 0.083 0.080 และ0.080 $g\ g^{-1}\ day^{-1}$ ตามลำดับ อย่างไรก็ตาม ค่าเฉลี่ยของทุกชุดการทดลองไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 26 อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (Relative growth rate; RGR, g g^{-1} day^{-1}) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนระหว่าง 0-7 วันและ 7-14 วัน (mean ± standard error)

4. ผลของซิลิกอนต่อระบบโครงสร้างรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

เพื่อศึกษาผลของภาวะเค็มต่อต่อโครงสร้างระบบข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 จึงให้ต้นกล้าอายุ 1 สัปดาห์ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 1 4 และ 7 วัน และวิเคราะห์องค์ประกอบของการเจริญเติบโตโดยจำแนกเป็น จำนวนรากพิเศษ (adventitious root) จำนวนรากแขนง (lateral root) ความยาวรากปฐมภูมิ (primary root) และความหนาแน่นของรากแขนง (lateral root) จากการทดลอง (ตารางที่ 24) เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 1 วัน ไม่มีผลต่อจำนวนรากพิเศษ จำนวนรากแขนง รวมถึงความยาวรากแขนงและความหนาแน่นรากเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ

เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 4 วัน พบว่าต้นกล้าข้าวมีจำนวนรากพิเศษเฉลี่ยคือ 3.4 ราก ซึ่งมีแนวโน้มน้อยกว่าข้าวในภาวะปกติซึ่งมีจำนวนรากพิเศษคือ 4.1 ราก อย่างไรก็ตาม เมื่อเปรียบเทียบต้นกล้าที่ได้รับภาวะเค็มกับต้นกล้าภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนซึ่งมีจำนวนรากพิเศษเฉลี่ย 5.4 ราก พบว่าต้นกล้าที่ได้รับภาวะเค็มมีจำนวนรากพิเศษน้อยกว่าอย่างมีนัยสำคัญ ส่วนต้น

กล้าที่ได้รับภาวะเค็มและซิลิกอนมีจำนวนรากพิเศษเฉลี่ยคือ 4.5 รากซึ่งมีแนวโน้มจำนวนรากมากว่าต้นกล้าที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวแต่ไม่แตกต่างทางสถิติ ในส่วนของจำนวนรากแขนง ความยาวรากปฐมภูมิ และความหนาแน่นของรากแขนงพบว่าไม่ได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มและซิลิกอน (ตารางที่ 25)

ตารางที่ 24 ระบบโครงสร้างราก (root structure) ของต้นกล้าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็ม ร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 1 วัน (mean± standard error)

treatment	number of roots		primary root length	lateral root density
	adventitious roots	lateral roots	(cm)	(roots/cm)
control	4.6±0.4	158.6±9.1	14.87±0.62	10.66±0.19
Si	4.9±0.6	147.1±10.6	13.64±1.43	11.16±1.64
NaCl	3.9±0.1	188.0±15.7	14.97±0.35	12.49±0.78
NaCl+Si	4.9±0.5	151.9±9.8	14.42±0.72	10.64±0.82
	ns	ns	ns	ns

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 25 ระบบโครงสร้างราก (root structure) ของต้นกล้าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 4 วัน (mean ± standard error)

treatment	number of roots		primary root length	lateral root density
	adventitious roots	lateral roots	(cm)	(roots/cm)
control	4.1±0.2[ab]	158.1±4.93	13.30±1.02	12.36±0.84
Si	5.4±0.6[a]	150.4±16.95	13.68±1.13	11.02±0.77
NaCl	3.4±0.3[b]	207.0±32.10	14.35±1.31	14.21±0.88
NaCl+Si	4.5±0.5[ab]	184.0±5.86	14.55±0.60	13.10±0.50
	*	ns	ns	ns

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

เมื่อระยะเวลาผ่านไป 7 วันข้าวที่ได้รับภาวะปกติมีความยาวรากปฐมภูมิไม่แตกต่างจากวันแรกของการให้ชุดทดลอง (ตารางที่ 24 - 26) แสดงให้เห็นว่าข้าวที่มีอายุ 7 วัน เริ่มชะลอการเติบโตของรากปฐมภูมิ แต่เพิ่มการสร้างรากพิเศษและรากแขนงมากขึ้น ต้นกล้าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ มีจำนวนรากพิเศษคือ 3.4 ราก ซึ่งแสดงผลของภาวะเค็มอย่างชัดเจนในการยับยั้งการสร้างรากพิเศษ โดยลดลงจากภาวะปกติที่มีจำนวนรากพิเศษ 5.8 รากอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 26) ขณะที่ข้าวในภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนมีจำนวนรากพิเศษ 6.0 ราก การได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีแนวโน้มเพิ่มจำนวนรากพิเศษแต่ไม่มีแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ เมื่อเปรียบเทียบจำนวนรากแขนงของต้นกล้าที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวซึ่งมีจำนวนรากแขนงคือ 199.9 รากเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์จากต้นกล้าภาวะปกติที่ได้รับซิลิกอนและยังเพิ่มจากต้นกล้าที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอน โดยที่มีจำนวนรากแขนง คือ 132.3 และ 138.41 รากตามลำดับ (ตารางที่ 26) นอกจากนี้ ยังพบว่าภาวะเค็มส่งผลให้ต้นกล้าข้าวมีความ

หนาแน่นรากแขนงคือ 15.61 โดยเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับต้นกล้าที่ได้รับภาวะปกติที่มีความหนาแน่น 11.81 สำหรับต้นกล้าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนมีความหนาแน่น 13.23 ซึ่งอยู่ในระดับเดียวกับข้าวภาวะปกติ

ตารางที่ 26 ระบบโครงสร้างราก (root structure) ของต้นกล้าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็มและภาวะเค็มร่วมกับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน (mean ± standard error)

treatment	number of roots		primary root length	lateral root density
	adventitious roots	lateral roots	(cm)	(roots/cm)
control	5.8±0.3[a]	160.8±11.7[ab]	13.91±1.55	11.81±0.70[b]
Si	6.0±0.5[a]	132.3±14.0[b]	11.31±1.23	11.57±0.31[b]
NaCl	3.4±0.5[b]	199.3±6.4[a]	12.95±0.47	15.61±0.62[a]
NaCl+Si	4.3±0.6[b]	138.41±18.8[b]	10.11±1.10	13.23±0.72[b]
	*	*	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

5. ผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็ม

5.1 การเติบโตส่วนต้น

5.1.1 ลักษณะที่ปรากฏของข้าวเมื่อปลูกด้วยดินเค็ม

หลังจากเติมสารละลายโซเดียมคลอไรด์ลงไปเป็นเวลา 7 วันพบอาการใบไหม้บริเวณใบล่างเล็กน้อย ซึ่งไม่ส่งผลต่อน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งส่วนต้น เมื่อเวลาผ่านไป 14 วันจะเห็นถึงอาการใบไหม้อย่างชัดเจนทั้งบริเวณแผ่นใบและกาบใบเช่นเดียวกับการปลูกด้วยระบบสารละลาย (ภาพที่ ค-5)

5.1.2 น้ำหนักสดต้น

เมื่อปลูกข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ในดินเค็มที่เติมสารละลายโซเดียมคลอไรด์ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีค่าเฉลี่ยน้ำหนักสดต้น 0.415 กรัมซึ่งไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญกับข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติซึ่งมีน้ำหนักสดต้น 0.516 กรัม (ตารางที่ 27) เมื่อเวลาผ่านไป 14 วัน พบว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มมีน้ำหนักสดต้น 0.577 กรัม หรือลดลงประมาณ 52 เปอร์เซ็นต์จากการปลูกด้วยดินภาวะปกติที่มีน้ำหนักสดต้น 1.222 กรัม อย่างไรก็ตาม การปลูกข้าวด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้อย่างชัดเจน (แตกต่างกันทางสถิติ) โดยข้าวมีน้ำหนักสดต้น 0.983 กรัม หรือลดลงจากข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติเพียง 19.5 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 27 และภาพที่ 27)

5.1.3 น้ำหนักแห้งต้น

เมื่อปลูกข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ในดินเค็มที่เติมสารละลายโซเดียมคลอไรด์ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่ามีค่าเฉลี่ยน้ำหนักแห้งต้น 0.0813 กรัมซึ่งไม่แตกต่างทางสถิติกับข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติซึ่งมีน้ำหนักแห้งต้น 0.0980 กรัม (ตารางที่ 28) เมื่อเวลาผ่านไป 14 วัน พบว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มมีน้ำหนักแห้งต้น 0.1361 กรัม หรือลดลงประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์จากการปลูกด้วยดินภาวะปกติที่มีน้ำหนักแห้งต้น 0.2265 กรัม อย่างไรก็ตาม การปลูกข้าวด้วยดินเค็ม

และได้รับ ซิลิกอนความเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มได้อย่างชัดเจน (แตกต่างกันทางสถิติ) โดยข้าวมีน้ำหนัก แห้งต้น 0.2031 กรัม หรือลดลงจากข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติเพียง 10 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 28 และภาพที่ 28)

ตารางที่ 27 น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

	Shoot fresh weight (g) ± standard error		
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.222±0.009	0.516±0.061	1.222±0.077[a]
Si	0.223±0.013	0.544±0.084	1.390±0.093[a]
NaCl	0.246±0.022	0.415±0.032	0.577±0.031[c]
NaCl+Si	0.216±0.010	0.043±0.023	0.983±0.047[b]
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

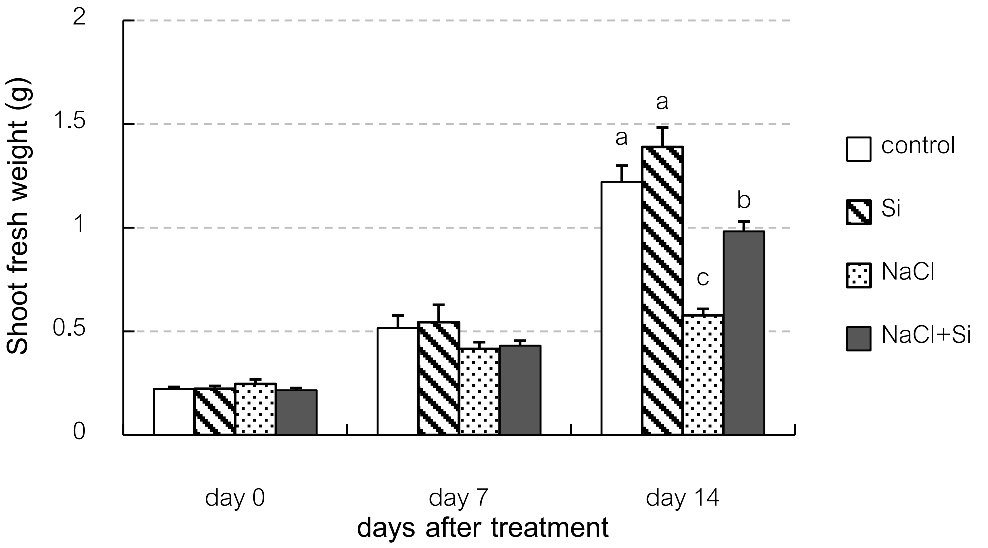
ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

ตารางที่ 28 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

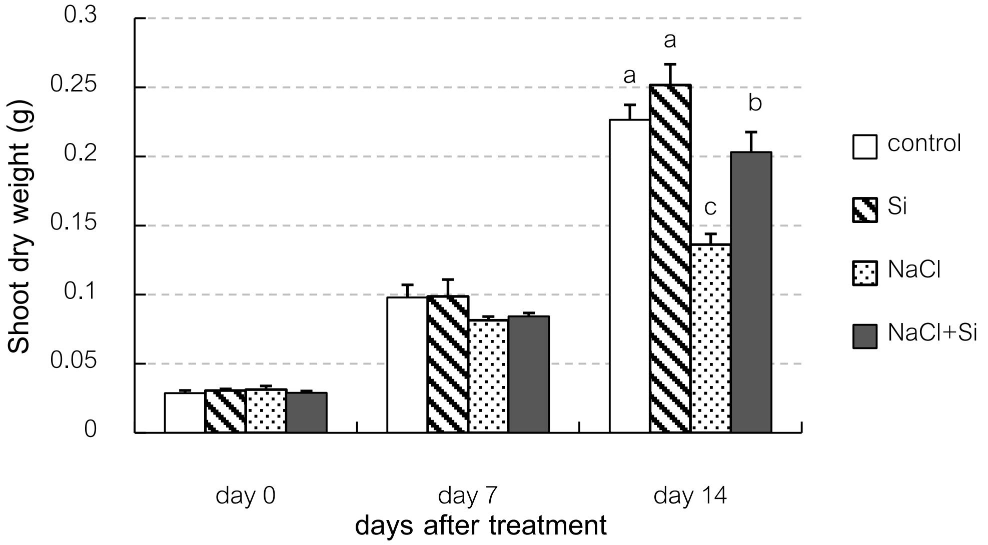
Shoot dry weight (g) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	0.0287±0.0019	0.0980±0.0090	0.2265±0.0108[ab]
Si	0.0306±0.0012	0.0987±0.0122	0.2515±0.0150[a]
NaCl	0.0312±0.0026	0.0813±0.0027	0.1361±0.0078[c]
NaCl+Si	0.0289±0.0012	0.0843±0.0023	0.2031±0.0145[b]
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ



ภาพที่ 27 น้ำหนักสดต้น (Shoot fresh weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 28 น้ำหนักแห้งต้น (Shoot dry weight, g) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)

5.2 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับการปลูกด้วยดินเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลชัดเจนต่อปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ กล่าวคือ ค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ไม่แตกต่างกันทางสถิติในทุกชุดการทดลอง (ตารางที่ 29) อย่างไรก็ตาม เมื่อปลูกนาน 14 วัน พบว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มมีปริมาณน้ำสัมพัทธ์ลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบ กับข้าวที่ปลูกด้วยดินปกติที่มีค่า 91.8 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่ข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ สามารถรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบให้อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ โดยมีค่า 91.1 เปอร์เซ็นต์

ตารางที่ 29 ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (Relative water content, %) ของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 0 7 และ 14 วัน

Relative water content (%) ± standard error			
treatment	days after treatment		
	day 0	day 7	day 14
control	93.4±1.8	85.6±2.6	91.8±1.4[a]
Si	89.8±6.0	87.5±0.5	89.4±1.6[a]
NaCl	97.1±0.8	92.6±1.2	81.6±2.0[b]
NaCl+Si	86.7±2.8	87.6±3.5	91.1±2.1[a]
	ns	ns	*

* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

5.3 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ค่าการนำที่ปากใบ ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์และอัตราการคายน้ำ

เมื่อปลูกข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ในดินเค็มที่เติมสารละลายโซเดียมคลอไรด์ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่าดินเค็มยังไม่ส่งผลลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pn) โดยมีค่า 14.47 ไมโครโมลคาร์บอนไดออกไซด์ต่อตารางเมตรต่อวินาที (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) ซึ่งไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติที่มี Pn 17.16 μmol CO_2 m^{-2} s^{-1} การเติมซิลิกอนลงไปในดินเค็มไม่มีต่อผลอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเช่นเดียวกัน (ตารางที่ 30 และภาพที่ 29) อย่างไรก็ตาม เมื่อพิจารณาค่าการนำที่ปากใบ (Gs) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายใน ช่องว่างระหว่าง เซลล์ (Ci) และอัตราการคายน้ำ (E) พบว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มมีพารามิเตอร์เหล่านี้ลดลงจากภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญ โดยมี Gs ลดลง

ประมาณ 35 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 30 และภาพที่ 30) Ci ลดลงประมาณ 6 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 30 และภาพที่ 31) และ E ลดลงประมาณ 29 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 30 และภาพที่ 32) และซิลิกอนไม่สามารถยับยั้งผลของภาวะเค็มที่มีต่อพาราเตอร์เหล่านี้ได้ (ตารางที่ 30)

หลังจากปลูกข้าวด้วยดินเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าข้าวมี Pn 14.20 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} ซึ่งลดลงจากข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์ โดยข้าวที่ปลูกด้วยดินปกติมี Pn 23.68 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} ข้าวที่ได้รับการเติมซิลิกอนลงไปในดินเค็มมีค่า Pn 19.02 µmol CO_2 m^{-2} s^{-1} ซึ่งไม่แตกต่างทางสถิติกับเมื่อเปรียบเทียบข้าวที่ได้รับภาวะเค็มและข้าวที่ปลูกด้วยดินปกติ (ตารางที่ 31 และภาพที่ 29) ดินเค็มยังส่งผลในการลดลงอย่างมีนัยสำคัญจากภาวะปกติของค่า Gs ประมาณ 69 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 31 และภาพที่ 30) Ci ลดลงประมาณ 11 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 31 และภาพที่ 31) และ E ลดลงประมาณ 60 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 31 และภาพที่ 32) การเติมซิลิกอนไม่สามารถยับยั้งผลของดินเค็มต่อค่า Gs และ Ci อย่างไรก็ตาม ซิลิกอนสามารถเพิ่มค่า E ของข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มได้โดยมีค่า 9.40 มิลลิโมลน้ำต่อตารางเมตรต่อวินาที (mmol H_2O m^{-2} s^{-1}) หรือลดลงจากภาวะปกติประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 31 และภาพที่ 32)

ตารางที่ 30 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthetic rate; Pn) ค่าการนำที่ปากใบ (Stomatal conductance; Gs) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ (Intercellular CO_2 concentration; Ci) และอัตราการคายน้ำ (Transpiration rate; E) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและปลูกด้วยดินเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน

treatment	Pn (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	Gs (mmol m^{-2} s^{-1})	Ci (μmol CO_2 mol^{-1})	E (mmol H_2O m^{-2} s^{-1})
control	17.16±1.03	0.43±0.01[a]	288.57±3.50[a]	11.00±0.61[a]
Si	17.55±1.37	0.46±0.02[a]	290.32±1.85[a]	11.19±0.55[a]
NaCl	14.47±0.85	0.28±0.01[b]	270.70±0.57[b]	7.79±0.34[b]
NaCl+Si	16.57±0.43	0.32±0.01[b]	271.25±2.14[b]	8.77±0.40[b]
	ns	*	*	*

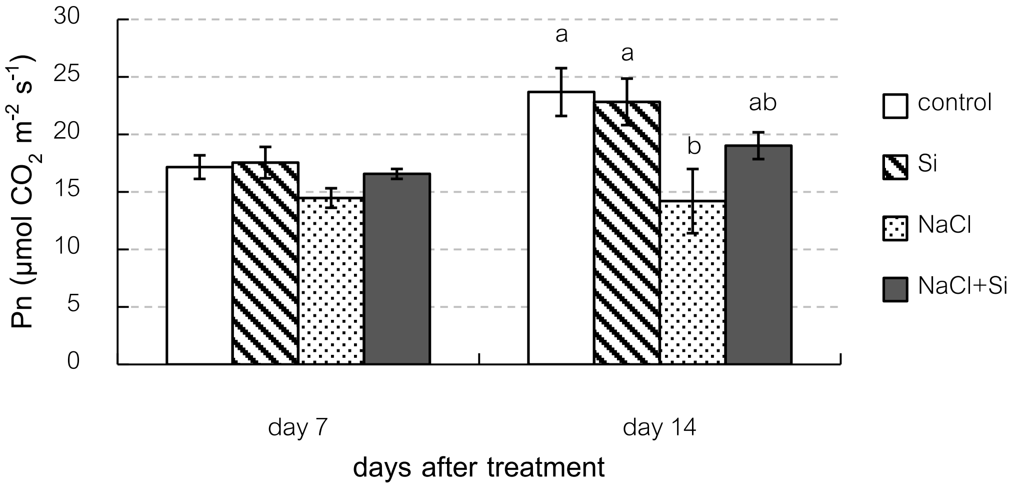
* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT

ns: not significantly different, ไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญ

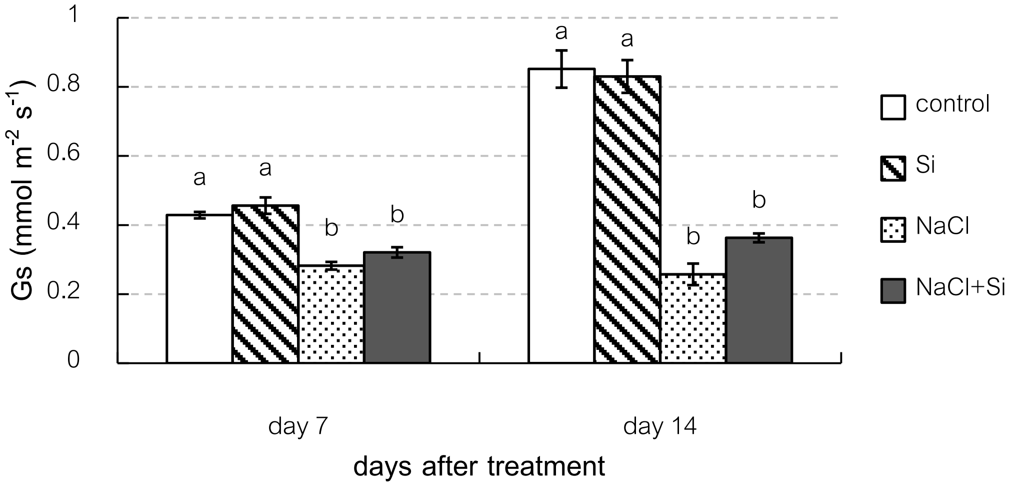
ตารางที่ 31 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthetic rate; Pn) ค่าการนำที่ปากใบ (Stomatal conductance; Gs) ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ (Intercellular CO_2 concentration; Ci) และอัตราการคายน้ำ (Transpiration rate; E) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและปลูกด้วยดินเค็มร่วมกับซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน

treatment	Pn (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	Gs (mmol m^{-2} s^{-1})	Ci (µmol CO_2 mol^{-1})	E (mmol H_2O m^{-2} s^{-1})
control	23.68 ± 2.08^{a}	0.85 ± 0.05^{a}	307.90 ± 4.89^{a}	17.28 ± 1.18^{a}
Si	22.83 ± 2.02^{a}	0.83 ± 0.05^{a}	308.36 ± 3.07^{a}	16.63 ± 0.11^{a}
NaCl	14.20 ± 2.79^{b}	0.26 ± 0.03^{b}	273.93 ± 9.83^{b}	6.95 ± 0.76^{c}
NaCl+Si	19.02 ± 1.16^{ab}	0.36 ± 0.01^{b}	265.78 ± 3.83^{b}	9.40 ± 0.18^{b}
	*	*	*	*

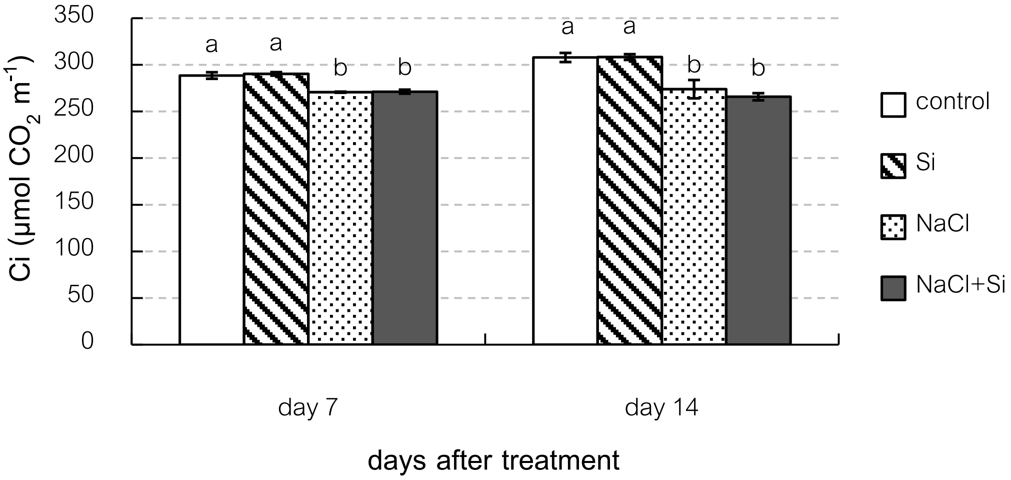
* ตัวอักษรภาษาอังกฤษตัวพิมพ์เล็กในแนวตั้งแสดงถึงความเหมือนหรือแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญของค่าเฉลี่ยที่ระดับความเชื่อมั่น 95% เมื่อเปรียบเทียบด้วยวิธี DMRT



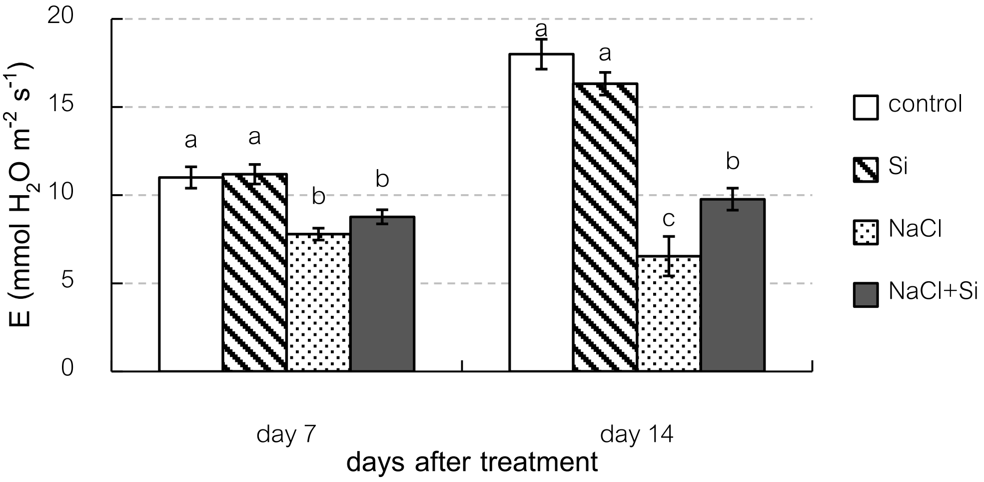
ภาพที่ 29 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pn, µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 30 ค่าการนำที่ปากใบ (Gs, mmol m^{-2} s^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 31 ความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ (Ci, µmol CO_2 mol^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard error)



ภาพที่ 32 อัตราการคายน้ำ (E, mmol H_2O m^{-2} s^{-1}) ของใบที่เจริญเต็มที่เป็นอันดับแรกจากยอดข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนเป็นเวลา 7 และ 14 วัน (mean ± standard)

บทที่ 5

อภิปรายผลการทดลอง

1. ผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและสภาวะน้ำของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

ในระยะแรกของการได้รับภาวะเค็ม (7 วัน) ข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 มีการตอบสนองโดยการปิดปากใบ (stoma) เพื่อรักษาปริมาณน้ำในต้นเห็นได้จากค่าการนำที่ปากใบ (stomatal conductance, Gs) ที่ต่ำกว่าข้าวที่ได้รับภาวะปกติถึง 70 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 8) การปิดปากใบที่มากขึ้นนี้ช่วยรักษาปริมาณน้ำในเนื้อเยื่อใบข้าวไว้ได้ เห็นได้จากค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content) ที่ไม่แตกต่างจากภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 7) อย่างไรก็ตาม แม้ว่าในใบข้าวจะมีปริมาณน้ำสัมพัทธ์อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติแต่พบว่าน้ำหนักสดรวมของส่วนต้นลดลงเนื่องจากภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 34 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 3) ซึ่งอาจเกิดจากการดูดน้ำทางรากที่เกิดได้น้อย เนื่องจากไอออนของเกลือมีผลลดค่า osmotic potential ในสารละลายธาตุอาหารทำให้รากข้าวดูดน้ำเข้าไปในเซลล์ได้น้อยลง (Taiz และ Zeiger, 2006) ส่งผลให้เกิดภาวะขาดน้ำ (water stress) ภาวะเครียดนี้ส่งผลต่อการสร้างน้ำหนักแห้งอย่างมีนัยสำคัญเช่นกัน โดยพบว่าน้ำหนักแห้งส่วนต้นต่ำกว่าข้าวที่ปลูกในภาวะปกติประมาณ 28 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 5 และภาพที่ 3) ผลดังกล่าวสอดคล้องกับการศึกษาในข้าวและถั่วเหลือง ซึ่งพบว่าปากใบมีการตอบสนองต่อภาวะเค็มอย่างรวดเร็วโดยค่า Gs ลดลงถึง 50 เปอร์เซ็นต์ตั้งแต่วันที่ 2 ของการได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์ในถั่วเหลืองพันธุ์ SJ.5 (อัญชลี ใจดี, 2543) และลดลง 15 เปอร์เซ็นต์ในข้าวพันธุ์ Koshihikari เมื่อได้รับภาวะเค็มระดับ 25 มิลลิโมลาร์ (Sultana และคณะ, 1999) เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นเป็น 14 วัน มีการลดลงของการนำที่ปากใบเช่นเดียวกับวันที่ 7 (ตารางที่ 8) แต่การลดลงนี้ไม่เพียงพอที่จะรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบ โดยมีค่าต่ำกว่าต้นปกติอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 7) การตอบสนองดังกล่าวส่งผลอย่างมากต่อการสร้างน้ำหนักแห้งต้นของข้าวโดยมีน้ำหนักแห้งลดลงถึง 63 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 5 และภาพที่ 3) ผลดังกล่าวสอดคล้องกับผลกระทบของภาวะเค็มต่อพืชชนิดอื่น ๆ ซึ่งพบว่าการได้รับ

ภาวะเค็มยาวนานขึ้นมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตมากยิ่งขึ้น โดยภาวะเค็มทำให้เกิดภาวะขาดน้ำร่วมกับความเครียดทุติยภูมิอื่น ๆ เช่น oxidative stress ionic stress ตลอดจนการเสียสมดุลของฮอร์โมนและธาตุอาหาร (Munns, 2002; Dajic, 2006)

ในส่วนของรากซึ่งเป็นอวัยวะแรกที่เผชิญกับภาวะเค็ม พบว่าในวันที่ 7 ของการได้รับภาวะเค็มรากมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งต่ำกว่าข้าวในภาวะปกติประมาณ 30 เปอร์เซ็นต์ และเมื่อได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นเป็น 14 วัน รากข้าวมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งรากต่ำกว่าข้าวในภาวะปกติประมาณ 65 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 4 และ 6) แสดงให้เห็นว่า ภาวะเค็มมีผลรุนแรงขึ้นเมื่อระยะเวลาได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นเช่นเดียวกับการศึกษาในถั่วเหลือง พันธุ์ SJ.5 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโมลาร์ พบว่าเมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 15 วันมีน้ำหนักแห้งต้นลดลงจากภาวะปกติประมาณ 70 เปอร์เซ็นต์ เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 30 วัน พบว่าถั่วเหลืองมีน้ำหนักแห้งต้นลดลงจากภาวะปกติเพิ่มขึ้นเป็น 85 เปอร์เซ็นต์และเมื่อได้รับความเค็มนานถึง 45 วันส่งผลให้ถั่วเหลืองพันธุ์นี้ตาย (พรศักดิ์ ภักดีวราภรณ์, 2543) ส่วนสภาวะน้ำและการสร้างน้ำหนักแห้งของข้าวได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มอย่างมากและในระดับใกล้เคียงกัน (ตารางที่ 5 และ 6) เมื่อเปรียบเทียบกับส่วนต้น พบว่าภาวะเค็มมีผลต่อการสร้างน้ำหนักแห้งรากและต้นในระดับเดียวกัน สอดคล้องกับค่าอัตราส่วนรากต่อต้นที่มีแนวโน้มลดลงแต่ไม่แตกต่างทางสถิติ (ภาพที่ 5) อย่างไรก็ตาม ผลของภาวะเค็มต่อการสร้างน้ำหนักแห้งของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 แตกต่างจากการศึกษาในพืชอื่น ที่พบว่าภาวะเค็มมีผลต่อส่วนต้นมากกว่าส่วนราก และมีผลให้อัตราส่วนรากต่อต้นเพิ่มขึ้นใน เช่น *Phaseolus vulgaris* L. ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 25 50 และ 75 มิลลิโมลาร์ ซึ่งพบว่าภาวะเค็มยับยั้งสร้างน้ำหนักแห้งของต้นมากกว่าน้ำหนักแห้งรากและเห็นผลของภาวะเค็มมากขึ้นเมื่อพืชชนิดนี้ได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้น (Sibole และคณะ, 1988) และแตกต่างจากการศึกษาใน *Amaranthus tricolor* L. ที่ได้รับความเครียดจากภาวะขาดน้ำเป็นเวลา 20 วัน พบว่ารากได้รับผลกระทบน้อยกว่าส่วนต้น (Liu และ Stützel, 2004)

การใช้ซิลิกอนในการเพิ่มความทนต่อภาวะเครียดทางชีวภาพ (biotic stress) และภาวะเครียดทางกายภาพ (abiotic stress) ให้ผลอย่างชัดเจนในพืชที่สะสมซิลิกอน เช่น ข้าว ข้าวสาลี ข้าวฟ่าง ข้าวโพด และบาร์เลย์ เป็นต้น (Liang และคณะ, 1999; Yeo และคณะ, 1999; Hattori

และคณะ, 2003; Vaculík และคณะ, 2009; Tahir และคณะ, 2011) สำหรับในข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 พบว่าการให้ซิลิกอนช่วยให้ข้าวปรับตัวต่อภาวะเค็มได้ดีขึ้น โดยมีการเพิ่มขึ้นของความยาวราก น้ำหนักสดราก น้ำหนักสดต้นและอัตราส่วนรากต่อต้นให้อยู่ในระดับเดียวกับต้นที่อยู่ในภาวะปกติที่ระยะเวลา 7 วัน โดยความเข้มข้นที่ดีที่สุดคือ 0.25 มิลลิโมลาร์ โดยเมื่อระยะเวลาได้รับภาวะเค็มเพิ่มขึ้นเป็น 14 วัน พบว่าการให้ซิลิกอนยังสามารถช่วยให้ข้าวทนต่อภาวะเค็มได้ อย่างไรก็ตาม ความเข้มข้นที่ดีที่สุดคือ 0.5 มิลลิโมลาร์ โดยซิลิกอนความเข้มข้นนี้สามารถทำให้ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีน้ำหนักสดต้นเพิ่มขึ้น 62 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 3) น้ำหนักแห้งต้นและรากเพิ่มขึ้นประมาณ 62 และ 75 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (ตารางที่ 5 และ 6) นอกจากนี้พบว่าซิลิกอนเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ให้ผลที่น่าสนใจคือสามารถรักษาอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์และปริมาณน้ำสัมพัทธ์ของข้าว เมื่ออยู่ภายใต้ภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน ให้อยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ (ตารางที่ 6 และภาพที่ 7) นอกจากนี้ ซิลิกอนเป็นธาตุเสริมประโยชน์ที่ไม่ทำให้เกิดโทษหากพืชได้รับในปริมาณมาก (Epstein, 1999) จึงใช้ความเข้มข้นนี้ในการทดลองต่อไป

2. ผลของซิลิกอนต่อปริมาณรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสง กิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์และเอนไซม์ฟอสฟาเทสของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

มีการรายงานถึงผลของซิลิกอนในการเพิ่มความทนต่อความเครียดจาก abiotic stress ต่าง ๆ โดยการรักษาปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง (photosynthetic pigment) ในพืชหลายชนิด เช่น แตงกวา ข้าวสาลี พริก และมะเขือเทศ เป็นต้น (Al-Aghabary และคณะ, 2004; Gong และคณะ, 2005; Feng, 2009; Lobato และคณะ, 2009) สำหรับข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วัน พบว่าภาวะเค็มไม่ส่งผลกระทบต่อปริมาณรงควัตถุในการสังเคราะห์ด้วยแสง ทั้งคลอโรฟิลล์ *เอ* คลอโรฟิลล์ *บี* และแคโรทีนอยด์ แต่เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าภาวะเค็มลดปริมาณรงควัตถุเหล่านี้ลงจากภาวะปกติประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 9 - 11) ซิลิกอนสามารถลดผลกระทบที่เกิดจากภาวะเค็มได้โดยทำให้ข้าวมีปริมาณคลอโรฟิลล์ *เอ* และ *บี* มากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็ม (ภาพที่ 7 และ 8)

โดยเฉพาะปริมาณแคโรทีนอยด์ที่อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ (ภาพที่ 9) การลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อปริมาณรงควัตถุดังกล่าวอาจเกิดเนื่องจากซิลิกอนสามารถลดความเป็นพิษจากไอออนของเกลือ โดยลดการสะสมไอออนเกลือบริเวณใบ (Gong และคณะ, 2006; Yeo และคณะ, 1999) และการกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์เพื่อกำจัด ROSs ที่เกิดขึ้นในคลอโรพลาสต์ ทำให้พืชมีปริมาณรงควัตถุสูงกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (Gill และ Tuteja, 2010) การมีกิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ทั้งส่วนใบและรากสูงขึ้นเมื่อได้รับซิลิกอนสามารถลดภาวะเครียดจากปฏิกริยาออกซิเดชัน (oxidative stress) ที่เกิดจากภาวะเค็มได้ (Liang และคณะ, 1999; 2003) จากการทดลอง (ตารางที่ 12) พบว่าเมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน มีปริมาณ H_2O_2 ในใบไม่แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ แสดงให้เห็นว่าภาวะเค็มยังไม่ส่งผลให้เกิดภาวะเครียดจาก oxidative stress สอดคล้องกับกิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) และ catalase (CAT) ซึ่งเป็นเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ในใบที่ยังอยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ (ตารางที่ 13 และ 14) เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าใบข้าวมีปริมาณ H_2O_2 มากกว่าภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 1.7 เท่า (ตารางที่ 12 และภาพที่ 10) ปริมาณ H_2O_2 ที่เพิ่มขึ้นนี้แสดงให้เห็นว่าข้าวเกิด oxidative stress เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวล 14 วัน เนื่องจากระยะเวลาการได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นพืชจึงได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มเพิ่มขึ้น (Dajic, 2006) การเกิด oxidative stress ภายใต้ภาวะเค็มส่งผลให้ พืชมีการตอบสนองโดยการสร้างเอนไซม์แอนติออกซิแดนท์ขึ้น เช่น CAT APX เป็นต้น เพื่อกำจัด H_2O_2 ในเซลล์ (Foyer และคณะ, 1994) เนื่องจาก H_2O_2 สามารถเกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันกับ Fe^{2+} ทำให้เกิด hydroxyl radicals (•OH) ผ่าน Haber-Weiss reaction (Kehrer, 2000; Gill และ Tuteja, 2010) การมี H_2O_2 มากเกินไปจึงเป็นพิษต่อเซลล์ จากการทดลองข้าวที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็มมีปริมาณ H_2O_2 ในใบต่ำกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (ตารางที่ 12 และภาพที่ 10) การลดลงของ H_2O_2 ในใบข้าวที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็มนี้แสดงให้เห็นว่าซิลิกอนสามารถลดการเกิด oxidative stress ได้ ซึ่งสอดคล้องกับกิจกรรมของเอนไซม์ APX ในใบที่เพิ่มขึ้นจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 1.7 เท่า (ตารางที่ 13 และภาพที่ 11) นอกจากนี้การเพิ่มขึ้นของกิจกรรมของเอนไซม์ APX นี้สอดคล้องกับการเพิ่มขึ้น

ของปริมาณรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสงที่มากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอีกด้วย (ตารางที่ 7 - 9)

เมื่อข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน พบว่ารากมีปริมาณ H_2O_2 สูงกว่าภาวะปกติประมาณ 1.7 เท่า และข้าวที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็มมีปริมาณ H_2O_2 ในรากต่ำกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (ตารางที่ 15 และภาพที่ 13) การที่รากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีปริมาณ H_2O_2 สูงกว่าข้าวภาวะปกติแสดงให้เห็นถึงการเกิดความเครียดจาก oxidative stress ในเซลล์ การลดลงของ H_2O_2 ในรากข้าวที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็ม สอดคล้องกับการมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT สูงขึ้นเมื่อรากข้าวได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็ม โดยมีค่าสูงกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 0.5 เท่า (ตารางที่ 17 และภาพที่ 15) แสดงให้เห็นว่าซิลิกอนสามารถกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ CAT ในรากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มเพื่อลดปริมาณ H_2O_2 ในรากเป็นการลดภาวะเครียดจาก oxidative stress ทำให้เซลล์บริเวณรากเมื่อได้รับซิลิกอนได้รับความเสียหายน้อยกว่า อย่างไรก็ตาม พบว่ากิจกรรมของเอนไซม์ APX ในรากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวเป็นเวลา 7 วันมีแนวโน้มลดลงแต่ไม่แตกต่างจากข้าวในภาวะปกติ (ตารางที่ 16 และภาพที่ 14) เมื่อข้าวพันธุ์นี้ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าภาวะเค็มไม่ส่งผลต่อปริมาณ H_2O_2 ในราก โดยไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับภาวะปกติ (ตารางที่ 15) การที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมี H_2O_2 ในรากไม่แตกต่างจากภาวะปกติ ส่วนหนึ่งอาจเกิดจากกิจกรรมของเอนไซม์ SOD ที่ลดลงจากภาวะเค็ม เนื่องจากเอนไซม์ SOD ทำหน้าที่เปลี่ยน ROSs ให้เป็น H_2O_2 และ O_2 (Alscher และคณะ, 1997) ปริมาณ H_2O_2 ที่ไม่เปลี่ยนแปลงหลังจากได้รับภาวะเค็มนี้สอดคล้องกับกิจกรรมของเอนไซม์ APX และ CAT ของข้าวพันธุ์นี้ที่อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติเช่นกัน (ตารางที่ 16 และ 17)

จากการที่ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีการตอบสนองโดยมีกิจกรรมของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ในใบและรากสูงกว่าข้าวในภาวะปกติ แม้ว่าการเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์นี้ยังไม่เพียงพอในการลดปริมาณ H_2O_2 ในเซลล์ได้ ผลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 มีศักยภาพสูงในการป้องกันใบบริเวณยอดและรากให้ไม่ได้รับ oxidative stress เนื่องจากภาวะเค็มได้ระดับหนึ่ง ด้วยการมีกิจกรรมของเอนไซม์ APX ในใบและ CAT ในรากเพิ่มสูงขึ้นเมื่อได้รับภาวะเค็ม

อย่างไรก็ตาม ความสามารถดังกล่าวไม่เพียงพอที่จะลด oxidative stress ได้ทั้งหมดจึงทำให้ไม่สามารถรักษาการเจริญเติบโตให้อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติได้ (ตารางที่ 13 และ 17)

ผลของซิลิกอนต่อการตอบสนองของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ชนิดต่าง ๆ เมื่อพืชได้รับความเครียดจากภาวะเค็มมีปัจจัยมากมายที่เกี่ยวข้อง เช่น ชนิดพืช อายุของพืช ระยะเวลาในการได้รับภาวะเค็ม เป็นต้น (Zhu และคณะ, 2004) สำหรับข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 หลังจากได้รับซิลิกอนและภาวะเค็มเป็นเวลา 7 และ 14 วัน พบว่ารากข้าวมีกิจกรรมของเอนไซม์ CAT สูงขึ้นเพื่อลดปริมาณ H_2O_2 ในวันที่ 7 ที่เพิ่มขึ้นจากการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 0.5 เท่า เนื่องจากรากเป็นอวัยวะแรกที่ได้รับภาวะเค็มจึงมีการตอบสนองต่อความเครียดจาก oxidative stress ก่อนด้วยการกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์อย่างมีนัยสำคัญ การลด oxidative stress ในรากด้วยการกระตุ้น CAT นี้อาจมีส่วนสำคัญที่ทำให้ข้าวไม่เกิด oxidative stress ในใบในช่วง 7 วันแรกของการได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 12) ในขณะที่ภาวะเค็มกระตุ้น CAT เพื่อลด oxidative stress ในราก เอนไซม์ APX เป็นระบบที่ข้าวใช้ลด oxidative stress ในใบดังจะเห็นได้จากการที่เอนไซม์ APX มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นตั้งแต่วันที่ 7 และเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญถึง 4.3 เท่าในวันที่ 14 ในขณะที่ CAT มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นเพียง 0.3 เท่า ในวันที่ 14 ของการได้รับภาวะเค็ม (ภาพที่ 11 และ 12) การเพิ่มความทนเค็มในข้าวพันธุ์นี้เมื่อได้รับซิลิกอนด้วยการลดความเครียดจาก oxidative stress ผ่านการทำงานของเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์ที่แตกต่างกัน สอดคล้องกับการศึกษาในพืชหลายชนิด เช่น ในส่วนใบมีการศึกษาในแตงกวา พันธุ์ Jinlu4 ที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์และภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์ พบว่าในวันที่ 5 ซิลิกอนสามารถกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ SOD สูงกว่าแตงกวาที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว เมื่อเวลาผ่านไป 10 วัน ซิลิกอนสามารถกระตุ้นกิจกรรมของ guaiacol peroxidase (GPX) dehydroascorbate reductase (DHAR) glutathione reductase (GR) และ APX ให้สูงกว่าแตงกวาที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว ซึ่งการทำงานร่วมกันของเอนไซม์เหล่านี้สามารถลดปริมาณ H_2O_2 ในใบแตงกวาให้น้อยกว่าใบที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวได้ (Zhu และคณะ, 2004) Al-Aghabary และคณะ (2004) รายงานว่าซิลิกอนสามารถเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์ SOD และ CAT ในใบมะเขือเทศที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์ ซึ่งช่วยส่งเสริมให้มะเขือเทศมีการ

เจริญเติบโตดีขึ้น ในส่วนรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ซึ่งซิลิกอนมีบทบาทลด oxidative stress ด้วยการเพิ่มขึ้มกิจกรรมของ CAT และ APX นั้น แตกต่างจากในบาร์เลย์ที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์ที่เพิ่มกิจกรรมของ SOD เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 4 วันและการได้รับซิลิกอน 1 มิลลิโมลาร์เพิ่มกิจกรรมของ SOD ให้มากกว่าการได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (Liang และคณะ, 2003) ส่วนในรากของอัลฟัลฟา การให้ซิลิกอน 1 มิลลิโมลาร์ สามารถเพิ่มกิจกรรมของ APX ของรากที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์ได้ (Wang และคณะ, 2011) จะเห็นว่าพืชแต่ละชนิดมีการตอบสนองต่อภาวะเค็มที่ชักนำให้เกิด oxidative stress ด้วยการกระตุ้นเอนไซม์กลุ่มแอนติออกซิแดนท์เอนไซม์ที่แตกต่างกันไป ซึ่งนอกจากจะขึ้นกับชนิดและพันธุ์พืชแล้ว ยังขึ้นกับอวัยวะของพืช ระดับความรุนแรงของภาวะเครียดตลอดจนถึงระยะเวลาที่ได้รับภาวะเครียดอีกด้วย

ฟอสฟาเทส (phosphatase) เป็นเอนไซม์ชนิดหนึ่งที่ตอบสนองเมื่อพืชได้รับภาวะเครียดจาก abiotic stress ต่าง ๆ ซึ่งฟอสฟาเทสจะทำหน้าที่ปลดปล่อย orthophosphate (Pi) จากสารประกอบฟอสเฟตต่าง ๆ เช่น fructose-1,6-bisphosphate และ sucrose-6-phosphate เป็นต้น โดยจะมีกิจกรรมสูงขึ้นเมื่อพืชมีปริมาณฟอสเฟตจำกัดจากภาวะเค็มและภาวะขาดน้ำ (Duff และคณะ, 1994; Shih และ Kao, 1998) จึงสามารถใช้เอนไซม์ชนิดนี้เป็นการบอกถึงระดับความเครียดของพืชได้ จากผลการทดลอง (ตารางที่ 18 และ 19) ในข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 เมื่อได้รับภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 และ 14 วัน พบว่าภาวะเค็มไม่ส่งผลต่อกิจกรรมของฟอสฟาเทสทั้งในใบและราก โดยกิจกรรมของเอนไซม์นี้ยังอยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ นอกจากนี้การได้รับซิลิกอนก็ไม่มีผลต่อกิจกรรมของเอนไซม์นี้ทั้งในใบและรากเช่นเดียวกัน ผลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าข้าวพันธุ์นี้ไม่มีการกระตุ้นการทำงานของฟอสฟาเทสเพื่อปรับปรุงสมดุลของธาตุอาหารดังเช่นที่มีรายงานก่อนหน้านี้ (Duff และคณะ, 1994; Shih และ Kao, 1998)

3. ผลของซิลิกอนต่อการสะสมไอออนเกลือและปริมาณซิลิกอนในส่วนต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ภายใต้ภาวะเค็ม

จากการศึกษาผลของการสะสมไอออนของเกลือ (Na^+ และ Cl^-) ในส่วนต้นเหนือดินของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 พบว่าหลังได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วันข้าวมีการสะสม Na^+ และ Cl^- สูงกว่าข้าวที่ได้รับภาวะปกติประมาณ 14.6 และ 2.5 เท่า ตามลำดับ ซิลิกอนสามารถลดการสะสมทั้ง Na^+ และ Cl^- ได้โดยข้าวมีการสะสม Na^+เพิ่มขึ้นจากข้าวที่ได้รับภาวะปกติประมาณ 7.4 เท่า (ภาพที่ 16) ในขณะที่ Cl^- อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ (ภาพที่ 18) แสดงให้เห็นผลของซิลิกอนในการลดความเป็นพิษจากไอออนของเกลือ สอดคล้องกับการเจริญเติบโตที่ได้ทำการศึกษาควบคู่กัน ซึ่งพบว่าที่ 7 วันหลังจากข้าวได้รับภาวะเค็มมีการสร้างน้ำหนักแห้งต้นลดลงอย่างมีนัยสำคัญจากภาวะปกติโดยลดลงประมาณ 39 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 22 และภาพที่ 24) เช่นเดียวกับน้ำหนักแห้งรากที่ลดลงประมาณ 46 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 23 และภาพที่ 25) ซิลิกอนสามารถลดผลของภาวะเค็มต่อการเจริญเติบโตของข้าวพันธุ์นี้ได้ โดยทำให้ข้าวมีน้ำหนักแห้งต้นและรากอยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ (ภาพที่ 24 และ 25) เมื่อระยะเวลาการได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้น (14 วัน) ข้าวมีการสะสม Na^+ และ Cl^- สูงกว่าข้าวที่ได้รับภาวะปกติประมาณ 22 และ 3.3 เท่า ตามลำดับ ซิลิกอนสามารถลดการสะสมทั้ง Na^+ และ Cl^- ในส่วนต้นของข้าวได้เช่นเดียวกับวันที่ 7 โดยมีการสะสม Na^+ ลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 26 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 17) และ Cl^- ลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มประมาณ 33 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 19) สอดคล้องกับการสร้างน้ำหนักแห้งในส่วนต้นที่เพิ่มขึ้นจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 22 และภาพที่ 24) ผลดังกล่าวสอดคล้องกับการศึกษาในพืชอื่น ๆ เช่น ในข้าวพันธุ์ GR4 และ IR36 ที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น 1 มิลลิโมลาร์ร่วมกับภาวะเค็มระดับ 50 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 7 วันมีการสะสม Na^+ ในส่วนต้นลดลง 63.7 และ 22.5 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (Yeo และคณะ, 1999) บาร์เลย์พันธุ์ Jiyan4 ที่ได้รับซิลิกอนและภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์มีการสะสม Na^+ ในส่วนต้นลดลงประมาณ 23.6 เปอร์เซ็นต์ (Liang, 1999) ข้าวสาลีพันธุ์ SARC-3 ที่ปลูกด้วยดินเค็มมีการสะสม Na^+ ในฟาง เพิ่มจากภาวะปกติถึง 3.5 เท่า และการเติมซิลิกอน 150 ไมโครกรัมต่อกรัม สามารถลดการสะสม Na^+ ได้ประมาณ 0.5 เท่า (Tahir และคณะ, 2011) และ *Portulaca oleracea* L. ที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น

1 มิลลิโมลาร์ภายใต้ภาวะเค็มระดับ 120 มิลลิโมลาร์สะสม Na^+ ในใบลดลงจากต้นที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวประมาณ 38 เปอร์เซ็นต์ (Kafi และ Rahimi, 2011) อย่างไรก็ตาม แม้ว่าจะลดการสะสมไอออนเกลือลงได้ระดับหนึ่งแต่ซิลิกอนไม่สามารถเพิ่มการเจริญเติบโตส่วนรากของข้าวหลังจากได้รับภาวะเค็มที่เวลา 14 วันได้ โดยข้าวมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งรากไม่แตกต่างทางสถิติเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว (ตารางที่ 21 และ 23)

ซิลิกอนสามารถลดการสะสม Na^+ ในส่วนต้นของพืชได้โดยกระบวนการที่เกี่ยวข้องกับการลำเลียงน้ำและแร่ธาตุ ได้แก่ การลดการคายน้ำ (Matoh และคณ, 1986) การลดการลำเลียง Na^+ ผ่านเนื้อเยื่อรากชั้นคอร์เท็กซ์แบบอะโพพลาสต์ (apoplast) ไปยังเนื้อเยื่อไซเลม (Yeo และคณะ, 1999; Gong และคณะ, 2006) นอกจากนี้ซิลิกอนยังกระตุ้นกิจกรรมของ H^+-ATPase ที่ plasma membrane และ tonoplast ของเซลล์บริเวณรากในบาร์เลย์ที่ได้รับภาวะเค็ม (Liang และคณะ, 1999; 2005) กิจกรรมของเอนไซม์ H^+-ATPase ที่มากขึ้นนี้จะมีผลเพิ่มกิจกรรมของ Na^+/H^+ antiporter ซึ่งทำหน้าที่ลำเลียง Na^+ ออกนอกเซลล์หรือเข้าสู่ภายในแวคิวโอลโดยใช้ proton motive force ทำให้พืชที่ได้รับภาวะเค็มมีการสะสม Na^+ ในส่วนต้นเหนือดินต่ำกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับซิลิกอน การเพิ่มขึ้นของกิจกรรม Na^+/H^+ antiporter นี้เป็นกลไกหนึ่งที่สำคัญในการเพิ่มความทนเค็มของพืช (Blumwald และคณะ, 2000; Taiz และ Zeiger, 2006) อย่างไรก็ตาม ซิลิกอนไม่สามารถลดการสะสม Na^+ และ Cl^- ในใบมะเขือเทศที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 80 มิลลิโม-ลาร์ได้ แต่ยังช่วยให้ต้นมะเขือเทศมีการเจริญเติบโตที่มากกว่าต้นที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียวได้ (Romeo-Aranda และคณะ, 2006) ซึ่งแสดงให้เห็นว่า ซิลิกอนเพิ่มความทนเค็มผ่านการชักนำกระบวนการที่แตกต่างกันในพืชต่างชนิดกัน

สำหรับข้าวที่ได้รับซิลิกอนเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ มีปริมาณการสะสมซิลิกอนในส่วนต้นอยู่ในช่วง 1.5-1.9 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้งในวันที่ 7 และ 14 (ภาพที่ 20 และ 21) ข้าวจัดอยู่ในกลุ่มพืชที่สะสมซิลิกอน โดยข้าวสามารถสะสมซิลิกอนในส่วนเหนือดินได้มากถึง 10 เปอร์เซ็นต์ของน้ำหนักแห้ง (Epstein, 1999; Ma และ Takahashi, 2002) เนื่องจากมี Si - transporter ที่ทำหน้าที่ลำเลียงซิลิกอนเข้าสู่ไซเลมแบบ active transport จึงสามารถสะสมซิลิกอนในส่วนเหนือดินได้มาก ในขณะที่พืชชนิดอื่นเช่น มะเขือเทศนำซิลิกอนเข้าสู่ไซเลมด้วยการแพร่เพียงอย่างเดียวและ

แตงกวามีปริมาณ Si-transporter น้อยกว่าข้าว จึงมีการสะสมซิลิกอนในส่วนเหนือดินในปริมาณที่ต่ำกว่า (Mitani และ Ma, 2005) ในส่วนของ transporter ที่เกี่ยวข้องกับการลำเลียงซิลิกอนมีการศึกษามากขึ้นในระดับการแสดงออกของยีนและบริเวณที่พบการแสดงออกทั้งเซลล์รากและส่วนเหนือดินของข้าว (Ma และคณะ, 2006; 2007; Yamaji และคณะ, 2008)

4. ผลของซิลิกอนต่อระบบโครงสร้างรากข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม

ภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อมต่าง ๆ มีผลต่อระบบโครงสร้างรากแตกต่างกันไปในพืชแต่ละชนิด โดยพบว่าภาวะเค็มระดับมากกว่า 25 มิลลิโมลาร์ลดความยาวรากปฐมภูมิ (primary root) เพิ่มความยาวรากแขนง (lateral root) และความหนาแน่นรากแขนง (lateral root density) ใน *Arabidopsis thaliana* L. (Wang และคณะ, 2009) สำหรับข้าวอายุ 8 วันที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 100 มิลลิโมลาร์ มีความยาวรากปฐมภูมิ จำนวนรากพิเศษ (adventitious root) และจำนวนรากแขนงลดลงจากต้นที่ได้รับภาวะปกติ (Bahaji และคณะ, 2002) นอกจากนี้ยังมีรายงานว่า *A. thaliana* L. ที่อยู่ในภาวะขาดธาตุไนโตรเจน และ ฟอสฟอรัส จะมีการเพิ่มขึ้นของความหนาแน่นรากแขนงและความยาวขนราก (root hair) (López-Bucio และคณะ, 2003) เป็นต้น การเปลี่ยนแปลงระบบโครงสร้างรากให้เหมาะสมเป็นการปรับตัวเมื่อพืชได้รับภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อมอย่างหนึ่งที่ช่วยให้พืชอยู่รอดได้ (Covington และ Harmer, 2007; Potter และคณะ, 2009) ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าภาวะเค็มไม่มีผลต่อความยาวรากปฐมภูมิแต่ลดการสร้างรากพิเศษ รวมทั้งเพิ่มความหนาแน่นรากแขนงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 7 วัน (ตารางที่ 26) ผลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่า ข้าวพันธุ์นี้ตอบสนองต่อภาวะเค็มโดยมีการเปลี่ยนแปลงระบบโครงสร้างรากได้เช่นกัน อย่างไรก็ตาม ภาวะเค็มระดับ 60 มิลลิโมลาร์ มีแนวโน้มเพิ่มจำนวนรากแขนงและเพิ่มความหนาแน่นรากแขนงของข้าวพันธุ์นี้อย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 26) ผลดังกล่าวต่างจากการศึกษาข้าวที่ได้รับภาวะเค็มระดับ 100 มิลลิโมลาร์ ซึ่งพบว่ามีจำนวนรากแขนงลดลงเนื่องจากภาวะเค็ม (Bahaji และคณะ, 2002) แสดงให้เห็นว่าระบบโครงสร้างรากที่เปลี่ยนแปลงอาจแตกต่างกันไปขึ้นกับระดับความรุนแรงของภาวะเค็มได้ นอกจากนี้ผลของภาวะเค็มที่เพิ่มความหนาแน่นรากแขนงของข้าวพันธุ์นี้สอดคล้องกับที่มีรายงานใน *A. thaliana* L. ที่

ได้รับภาวะเค็มระดับ 100-150 มิลลิโมลาร์ (Wang และคณะ, 2009) การเพิ่มขึ้นของความหนาแน่นรากแขนงนี้เกี่ยวข้องกับฮอร์โมนออกซินที่มีรูปแบบการลำเลียงเปลี่ยนแปลงไปภายใต้ภาวะเค็ม (Wang และคณะ, 2009) โดยออกซินสามารถเคลื่อนย้ายจากบริเวณที่มีออกซินมากไปยังบริเวณ elongation ของราก (elongation zone) เพื่อควบคุมรูปแบบการยืดยาวของราก (Ottenschlager และคณะ, 2003) นอกจากการตอบสนองต่อภาวะเค็มของรากโดยการเปลี่ยนแปลงรูปแบบการลำเลียงและสมดุลของออกซินแล้วยังเกี่ยวข้องกับฮอร์โมนชนิดอื่น ๆ เช่น ไซโตไคนิน และกรดแอบไซซิก เป็นต้น (Fukaki และ Tasaka, 2009)

การได้รับซิลิกอนไม่มีผลต่อความยาวรากปฐมภูมิแต่ลดจำนวนรากแขนงและความหนาแน่นรากแขนงของข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 26) นอกจากนี้ จากการสังเกต พบว่าข้าวที่ได้รับซิลิกอนมีความยาวรากแขนงมากกว่าข้าวที่ได้รับภาวะเค็มโดยไม่ได้รับซิลิกอน (ภาพที่ ค-6) ความสามารถในการเพิ่มความยาวรากแขนงด้วยซิลิกอนนี้ อาจเกิดจากการเพิ่มกิจกรรมของ H^+-ATPase ที่เยื่อหุ้มเซลล์ราก (Liang และคณะ, 2005) ทำให้ผนังเซลล์มีสภาพเป็นกรด ส่งผลให้ผนังเซลล์มีความยืดหยุ่น นำไปสู่การยืดยาวของเซลล์ที่เพิ่มขึ้นได้ มีรายงานว่าซิลิกอนในภาวะปกติสามารถเพิ่มความยืดหยุ่นของผนังเซลล์บริเวณ elongation ของรากข้าวฟ่าง (Hattori และคณะ, 2003) และใบข้าว (Hossain และคณะ, 2002) แม้ว่าจะยังไม่ทราบถึงกลไกดังกล่าว ผู้วิจัยได้เสนอแนวคิดว่า ความยืดหยุ่นของผนังเซลล์ที่เพิ่มขึ้นนี้ส่วนหนึ่งอาจเป็นผลมาจากปฏิสัมพันธ์ระหว่างซิลิกอนกับเฮมิเซลลูโลส และ /หรือ ซิลิกอนกับเพคตินคอนจูเกตร่วมด้วย (Hattori และคณะ, 2003)

นอกจากผลของซิลิกอนที่เพิ่มความยาวรากแขนงแล้ว ซิลิกอนยังมีแนวโน้มเพิ่มจำนวนรากพิเศษของต้นที่ได้รับภาวะเค็ม (ตารางที่ 26) และจากการสังเกต พบว่าจำนวนรากแขนงบนรากพิเศษยังเพิ่มขึ้นอีกด้วย รากพิเศษที่เพิ่มขึ้นเมื่อได้รับซิลิกอนนี้สำคัญต่อการเจริญเติบโตของข้าวมาก เนื่องจากข้าวมีระบบรากฝอย (fibrous root system) ซึ่งรากพิเศษนี้เป็นรากที่เจริญมาจากเนื้อเยื่อลำเลียงบริเวณข้อแรกของต้นและมีหน้าที่สำคัญในการดูดน้ำและธาตุอาหารเข้าสู่เนื้อเยื่อลำเลียงของข้าว (Smith และ Didday, 2003) จึงมีผลให้ข้าวที่ได้รับภาวะเค็ม ร่วมกับซิลิกอนมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งรากเพิ่มขึ้นได้ (ตารางที่ 22 และ 23)

5. ผลของซิลิกอนต่อการเจริญเติบโตและการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็ม

จากการเปรียบเทียบความแตกต่างระหว่างการปลูกข้าวด้วยระบบสารละลายกับการปลูกด้วยดิน พบว่าเมื่อให้ความเค็มในการปลูกด้วยดินข้าวได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มน้อยกว่าเนื่องจากมีปัจจัยอื่น ๆ ในดินมาเกี่ยวข้องซึ่งอาจลดความรุนแรงของภาวะเค็มลง เช่น สมบัติทางเคมีของดิน (ตารางที่ ก-1) โดยดินก่อนปลูกข้าวมีค่า pH คือ 7.5 สูงกว่าการปลูกด้วยสารละลายที่มีการปรับ pH เป็น 5.8 ซึ่งเป็นค่าที่อยู่ในช่วงที่ส่งเสริมการละลายของไอออนเพื่อให้รากพืชดูดไปใช้ประโยชน์ได้ (Taiz และ Zeiger, 2006) สมบัติทางกายภาพของดิน เช่น เนื้อดิน (soil texture) (ตารางที่ ก-1) ขนาด และชนิดของอนุภาคดินมีผลต่อการแลกเปลี่ยนประจุและปลดปล่อยธาตุอาหารในดิน (Christensen, 1992; Hassink, 1995) นอกจากนี้ การปลูกพืชในดินยังมีปัจจัยทางชีวภาพมาเกี่ยวข้อง เช่น จุลินทรีย์ในดินซึ่งมีความสัมพันธ์กับปริมาณอินทรียวัตถุในดิน (Smith และ Read, 1997) โดยจากการปลูกข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ด้วยระบบสารละลายเป็นเวลา 7 วัน พบว่าข้าวมีการปรับตัวโดยการลดค่าการนำที่ปากใบ (Gs) ถึง 70 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 8) เพื่อรักษาปริมาณน้ำในต้น แต่การปรับตัวนี้ไม่เพียงพอในการรักษาการเติบโตให้เป็นปกติได้ โดยภาวะเค็มทำให้น้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งของส่วนต้นและรากลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 30 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 3 - 6) ในการปลูกข้าวพันธุ์นี้ในดินเค็มจากการเติมสารละลายโซเดียมคลอไรด์เป็นเวลา 7 วัน พบว่าภาวะเค็มยังไม่ส่งผลต่อการเจริญเติบโตของข้าวโดยข้าวมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งต้นอยู่ในระดับเดียวกับข้าวปลูกด้วยดินปกติ (ตารางที่ 27 และ 28) ซึ่งสอดคล้องกับการมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pn) อยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติ (ตารางที่ 30) อย่างไรก็ตาม แม้จะมีค่า Pn ปกติแต่ข้าวยังมีการปิดปากใบและลดการคายน้ำเพื่อรักษาปริมาณน้ำในต้น โดยมีค่า Gs และอัตราการคายน้ำ (E) ลดลงอย่างมีนัยสำคัญประมาณ 30 - 35 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 30 และ 31 ภาพที่ 30 และ 32) การปิดปากใบและการลดอัตราการคายน้ำนี้ช่วยรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบให้อยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ปลูกในดินภาวะปกติได้ (ตารางที่ 29) การตอบสนองต่อภาวะเค็มโดยการปิดปากใบยังส่งผลต่อปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ (Ci) ที่ลดลงจากภาวะปกติอย่างมี

นัยสำคัญประมาณ 6 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 30 และภาพที่ 31) ผลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) ไม่ได้เป็นปัจจัยที่จำกัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวเมื่อปลูกด้วยดินเค็มเป็นเวลา 7 วัน

เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มนาน 14 วัน พบว่าข้าวที่ปลูกด้วยสารละลายมีแนวโน้มได้รับผลกระทบจากภาวะเค็มมากกว่าการปลูกด้วยดินเค็มเล็กน้อยโดยมีค่า Gs ลดลงจากภาวะปกติประมาณ 78 เปอร์เซ็นต์และมีน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งต้นลดลงประมาณ 67 และ 63 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (ตารางที่ 3 และ 5) ในขณะที่ข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มมีการตอบสนองโดยปิดปากใบเพิ่มขึ้นเช่นเดียวกัน โดยข้าวมีค่า Gs น้อยกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ปลูกด้วยดินปกติประมาณ 69 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 31 และภาพที่ 30) ในด้านการเจริญเติบโตพบว่าข้าวมีน้ำหนักสดต้นลดลง 52 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 27 และภาพที่ 27) และน้ำหนักแห้งต้นลดลงจากภาวะปกติประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 28 และภาพที่ 28) การเจริญเติบโตที่ลดลงเนื่องจากภาวะเค็มนี้ส่วนหนึ่งเป็นผลมาจากผลกระทบของภาวะเค็มต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยภาวะเค็มทำให้ปากใบปิดมากขึ้นจึงจำกัด Ci ทำให้ข้าวมีค่า Pn ลดลงอย่างมีนัยสำคัญถึง 40 เปอร์เซ็นต์ (ตารางที่ 31) ค่า Ci ส่งผลถึงอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจาก CO_2 เป็นสารตั้งต้นในปฏิกิริยาการตรึง CO_2 ด้วยเอนไซม์ rubisco ในวัฏจักรคัลวิน (Calvin cycle) โดยวัฏจักรนี้เป็นส่วนหนึ่งของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเพื่อสังเคราะห์น้ำตาลและแป้งเพื่อใช้ในการเจริญเติบโตของพืช (Taiz และ Zeiger, 2006) นอกจากนี้ภาวะเค็มยังกระทบต่อสภาวะน้ำของพืช แม้ว่า ข้าวจะมีการการปิดปากใบและลดการคายน้ำเพื่อรักษาปริมาณน้ำในต้นแต่ปริมาณน้ำสัมพัทธ์ยังมีค่าต่ำกว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินภาวะปกติอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 29) ดังนั้นการปิดปากใบมากขึ้น Ci ที่ลดลง และการลดลงของค่า Pn ตลอดจนสภาวะน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปจากปกติหลังข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นเวลา 14 วันจึงส่งผลยับยั้งการเจริญเติบโตของข้าวได้

แม้ว่าสภาวะการปลูกจะแตกต่างกันแต่จากผลการทดลอง (ตารางที่ 27 และ 28) พบว่าซิลิกอนสามารถเพิ่มความทนเค็มในข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มเป็นเวลา 14 วันได้เช่นเดียวกับที่ศึกษาด้วยการปลูกในสารละลายธาตุอาหาร โดยข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มร่วมกับการได้รับซิลิกอนมีการเจริญเติบโตดีกว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มอย่างเดียว โดยซิลิกอนสามารถเพิ่ม

น้ำหนักสดต้นและน้ำหนักแห้งต้นจากข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มอย่างเดียวประมาณ 70 และ 49 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ (ภาพที่ 27 และ 28) การเพิ่มขึ้นของน้ำหนักสดสอดคล้องกับปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบที่อยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ปลูกด้วยดินปกติ (ตารางที่ 29) ในประเด็นผลของซิลิกอนในการเพิ่มประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงเมื่ออยู่ภายใต้ภาวะเครียดจากสิ่งแวดล้อมต่าง ๆ มีการศึกษาในข้าวที่ได้รับภาวะเครียดจากการขาดน้ำ โดยซิลิกอนสามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงได้อย่างมีนัยสำคัญ (Chen และคณะ, 2011) นอกจากนี้แตงกวาที่ได้รับภาวะเครียดจากโลหะหนักเป็นเวลา 15 วันที่ได้รับซิลิกอนสามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์และค่าการนำที่ปากใบเช่นเดียวกัน (Feng และคณะ, 2009) สำหรับข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ปลูกด้วยดินเค็มเป็นเวลา 14 วัน พบว่าการเติมซิลิกอนมีแนวโน้มเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและค่าการนำที่ปากใบ (ภาพที่ 29 และ 30) ยังพบว่าข้าวที่ได้รับซิลิกอนมีอัตราการคายน้ำเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มอย่างเดียว (ภาพที่ 32) ซึ่งโดยปกติซิลิกอนมักจะสะสมมากบริเวณผนังเซลล์ของใบเพื่อลดการคายน้ำผ่านคิวติน เป็นการรักษาปริมาณน้ำในต้น (ยงยุทธ โอสถสภา, 2543; Epstein, 1999; 2009) การเพิ่มขึ้นของอัตราการคายน้ำนี้อาจเป็นผลมาจากค่าการนำปากใบที่มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นจากข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็ม (ภาพที่ 30) สอดคล้องกับการศึกษาโดย Yeo และคณะ (1999) ที่พบว่าข้าวที่ได้รับซิลิกอนภายใต้ภาวะเค็มมีการเจริญเติบโตมากกว่าและมีการสะสม Na^+ ลดลงจากข้าวที่ได้รับภาวะเค็มอย่างเดียว แม้ว่าจะมีอัตราการคายน้ำเพิ่มขึ้นเนื่องจากซิลิกอนสามารถลดความเป็นพิษจากภาวะเค็มโดยลดการสะสมไอออนของเกลือในส่วนต้น โดยกลไกป้องกันการลำเลียง Na^+ ผ่าน apoplast ของราก (Gong และคณะ, 2006) ซิลิกอนจึงสามารถเพิ่มอัตราการคายน้ำในข้าวพันธุ์นี้ที่ปลูกด้วยดินเค็มได้ โดยไม่ส่งผลเพิ่มการสะสม Na^+ ในส่วนต้นแต่อย่างใด การคายน้ำสำคัญต่อพืชเนื่องจากช่วยให้เกิดแรงดึงที่ใช้ในการลำเลียงน้ำอีกทั้งยังเป็นกลไกที่ช่วยลดอุณหภูมิของใบได้ (Taiz และ Zeiger, 2006) นอกจากนี้ ยังพบว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มและได้รับซิลิกอนมีปริมาณน้ำสัมพัทธ์อยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ปลูกด้วยดินปกติ (ตารางที่ 29) ซึ่งอาจเป็นเหตุผลหนึ่งที่ทำให้ข้าวมีอัตราการคายน้ำสูงกว่าข้าวที่ปลูกด้วยดินเค็มที่ไม่ได้รับซิลิกอน

บทที่ 6

สรุปผลการทดลอง

บทบาทของซิลิกอนในการชักนำความทนเค็มในข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105

การใช้ซิลิกอนจากภายนอกสามารถลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเจริญเติบโตของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้ โดยขึ้นกับระยะเวลาของการได้รับภาวะเค็ม กล่าวคือในระยะ 7 วันแรก ซิลิกอนเข้มข้น 0.5 มิลลิโมลาร์ ช่วยให้ต้นกล้าข้าวมีการสร้างน้ำหนักแห้งต้นและรากอยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ โดยซิลิกอนมีผลต่อการเปลี่ยนแปลง ระบบโครงสร้างราก ข้าวที่ได้รับภาวะเค็ม ส่งผลต่อการรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ในใบให้อยู่ในระดับเดียวกับข้าวที่ได้รับภาวะปกติ โดยไม่ได้ทำให้ข้าวที่ได้รับภาวะเค็มมีการปิดปากใบมากขึ้น จึงไม่กระทบต่อปริมาณ แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์สำหรับการสังเคราะห์ ด้วยแสง นอกจากนี้ระบบกำจัด ROSs ที่รากซึ่งได้แก่เอนไซม์ CAT สามารถทำงานได้อย่างมีประสิทธิภาพจนลด oxidative stress บริเวณราก ซึ่งมีส่วนส่งเสริมให้ส่วนต้นเหนือดินไม่ได้รับ oxidative stress ที่เกิดจากภาวะเค็ม นอกจากนี้ ซิลิกอนยังมีบทบาทในการลดปริมาณ Na^{+} และ Cl^{-} ในส่วนต้นเหนือดินลงประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ การเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาดังกล่าวส่งเสริมให้ข้าวพันธุ์นี้มีการเจริญเติบโตอยู่ในระดับปกติได้แม้จะได้รับภาวะเค็ม

อย่างไรก็ตาม เมื่อระยะเวลาที่ได้รับภาวะเค็มยาวนานขึ้นเป็น 14 วัน พบว่าประสิทธิภาพของซิลิกอนในการชักนำให้ข้าวมีความทนเค็มน้อยลง แต่ซิลิกอนยังสามารถเพิ่มการสร้างน้ำหนักสดและแห้งต้นภายใต้ภาวะเค็มได้ จากการรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ให้อยู่ในระดับเดียวกับภาวะปกติ ลดการเกิด oxidative stress ในใบด้วยการกระตุ้นกิจกรรมของเอนไซม์ APX จึงรักษาปริมาณรงควัตถุที่ใช้สังเคราะห์แสงให้ได้รับผลกระทบน้อยลง นอกจากนี้ซิลิกอนยังสามารถลดการสะสม Na^{+} และ Cl^{-} ในส่วนต้นได้ในระดับหนึ่ง อย่างไรก็ตาม ซิลิกอนไม่สามารถลดผลของภาวะเค็มที่มีต่อการเจริญเติบโตของรากได้ สำหรับการปลูกข้าวด้วยดินเค็ม พบว่าซิลิกอนสามารถลดผลของภาวะเค็มได้เช่นกัน โดยสามารถเพิ่มอัตราการคายน้ำและรักษาปริมาณน้ำสัมพัทธ์ ส่งผลให้ข้าวที่ได้รับซิลิกอนมีการเจริญเติบโตส่วนต้นมากกว่าข้าวที่ไม่ได้รับซิลิกอน ดังนั้นผลจาก

การศึกษาครั้งนี้จึงอาจนำไปประยุกต์ใช้เพื่อเพิ่มความสามารถในการทนต่อภาวะเค็มของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็มในพื้นที่ปลูกได้

ข้อเสนอแนะ

ในการศึกษาครั้งนี้ ทำให้ทราบว่าซิลิกอนสามารถเพิ่มความทนเค็มในข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ได้ อย่างไรก็ตาม ควรนำผลที่ได้จากการทดลองไปศึกษาต่อถึงกลไกการชักนำความทนเค็มของซิลิกอนจากการลดลงของไอออนของเกลือในส่วนเหนือดินในระดับเซลล์เพื่อให้ทราบความสัมพันธ์ระหว่างไอออนของเกลือและซิลิกอนภายในเซลล์และอาจศึกษาถึงระดับการแสดงออกของยีนที่เกี่ยวข้องกับการสร้างโปรตีน transporter ที่ใช้ลำเลียงซิลิกอนและไอออนของเกลือเปรียบเทียบกัน

รายการอ้างอิง

ภาษาไทย

การค้าต่างประเทศ, กรม. **ปริมาณการส่งออกข้าวของไทย ปี 2548-2551**. [ออนไลน์]. 2551. แหล่งที่มา :http://www.dft.moc.go.th/level4Frame.asp?sPage=the_files/$$8/level4/Yc46.htmandlevel4=21 [21 กันยายน 2552]

เกษมศรี ซับซ้อน. 2541. **ปฐพีวิทยา**. พิมพ์ครั้งที่ 4. กรุงเทพฯ: นานาสิ่งพิมพ์.

คณาจารย์ภาควิชาปฐพีวิทยา. 2541. **ปฐพีวิทยาเบื้องต้น**. กรุงเทพฯ: สำนักพิมพ์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ .

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

ยงยุทธ โอสถสภา, ศุภมาศ พนิชศักดิ์พัฒนา, อรรถศิษฐ์ วงศ์มณีโรจน์ และ ชัยสิทธิ์ ทองจู. 2541. **ปฐพีวิทยาเบื้องต้น** . พิมพ์ครั้งที่ 8. กรุงเทพฯ: สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

ยงยุทธ โอสถสภา. 2543. **ธาตุอาหารพืช**. กรุงเทพ: สำนักพิมพ์มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

สำนักงานคณะกรรมการกำกับการซื้อขายสินค้าเกษตรล่วงหน้า. **แหล่งเพาะปลูกข้าวเจ้า ข้าวเหนียว และข้าวขาวดอกมะลิ 105** [ออนไลน์]. 2553. แหล่งที่มา: http://www.aftc.or.th/itc/products_analyze_price_01.php?id=56andfgrp_id=5andfmnu_id=18 [29 กรกฎาคม 2553]

พรศักดิ์ ภักดีวราภรณ์. 2543 **ผลของโซเดียมคลอไรด์ที่มีต่อการเจริญเติบโตและการสะสมสารโพรลีน โซเดียมไอออนและคลอไรด์ไอออนในถั่วเหลือง** *Glycine max* (L.) Merrill. วิทยานิพนธ์ปริญญามหาบัณฑิต. ภาควิชาพฤกษศาสตร์. คณะวิทยาศาสตร์. จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย.

อัญชลี ใจดี. 2543. **บทบาทของแอบไซซิกจากภายนอกต่อการปรับตัวทางสรีรวิทยาบางประการในถั่วเหลือง** *Glycine max* (L.) Merrill **พันธุ์ สจ.5 และ มข.35 ที่ปลูกในภาวะเค็ม**. วิทยานิพนธ์ปริญญามหาบัณฑิต. ภาควิชาพฤกษศาสตร์. คณะวิทยาศาสตร์. จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย.

ภาษาอังกฤษ

Adatia, M. H. and Besford, R. T., 1986. The effects of silicon on cucumber plants grown in recirculating nutrient solution. **Annals of Botany** 58: 343-51.

Al-Aghabary K, Zhu, Z. J. and Shi, Q. H. 2004. Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress. **Journal of Plant Nutrition** 27: 2101-2115.

Allen, J. A., Chambers, J. L. and Stine, M. 1994. Prospects for increasing salt tolerance of forest trees: A review. **Tree Physiology** 14: 843-853.

Allen, R. D., Webb. R. P. and Schake, S. A. 1997. Use of transgenic plants to study antioxidant defenses. **Free Radial Biology and medicine** 23: 473-479.

Alscher, R. G., Donahue, J. L. and Cramer, C. L. 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: relationship in green cells. **Physiologia Plantarum** 100: 224-233.

Amtmann, A. and Sanders, D. 1999. Mechanism of Na^+ uptake by plant cells. **Advances in Botanical Research** 29: 75-112.

Anderson, D. L. 1991. Soil and leaf nutrition interactions following application of calcium silicate slag to sugarcane. **Fertilizer Research** 30: 9-18.

Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast. polyphenoloxidase in *Beta valgaris*. **Plant Physiology** 24: 1-15.

Arnon, D. I. and Stout, P. R. 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. **Plant Physiology** 14: 371-375.

Ashraf, M., *et al*. 2010. Potassium and silicon improve yield and juice quality in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) under salt stress. **Journal of Agronomy and Crop Science** 195: 284-291.

Bahaji, A. Mateu, I. Sanz, A. and Cornejo, M. J. 2002. Common and distinctive responses of rice seedlings to saline- and osmotically-generated stress. **Plant Growth Regulation** 38: 83-94.

Beadle, C. L. 1993. Growth analysis. In D. O. Hall *et al*. (eds.), **Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual**. London: Chapman and Hall.

Beers, R. F. and Sizer, I. W. 1952. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. **Journal of Biological Chemistry** 195: 133-140.

Bernstein, L. 1975. Effect of salinity and sodicity on plant growth. **Annual Review of Phytopathology** 13: 295-312.

Berry, J. A. and Dowton, W. J. S. 1982. Environment regulation of photosynthesis. In Govinjcc (ed). **Photosynthesis: development, carbon metabolism and plant productivity**. Vol. II. pp. 263-343. New York: Acadamic Press.

Blumwald, E., Aharon, G. S. and Apse, M. P. 2000. Sodium transport in plant cells. **Biochimica et Biophysica Acta** 1465: 140-151.

Botella, M. A., Martinez, V., Pardines, J. and Cerdá, A. 1997. Salinity induced potassium deficiency in maize plants. **Journal of Plant Physiology** 150: 200-205.

Bowen, P., Menzies, J. G., Ehret, D. L., Samuels, A. L. and Glass, A. D. M. 1992. Soluble Si sprays inhibit powdery mildew development in grape leaves. **Journal of the American Society for Horticultural Science** 117: 906-12.

Boyer, J. S. 1982. Plant productivity and environment potential for increasing crop plant productivity, genotypic selection. **Science**. 218: 443-448.

Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry** 72: 248–254.

Bray, E. A., Bailey-Serres, J. and Weretilnyk, E. 2000. Responses to abiotic stresses. In: Gruissem W., Buchnnan, B., Jones, R., (ed.) **Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists**. Rockville, MD, 1158-1249.

Cai, K. Z., Gao, D., Chen, J. N. and Luo, S. M. 2009. Probing the mechanisms of silicon-mediated pathogen resistance. **Plant Signaling and Behavior** 4: 1-3.

Cai, K. Z, Gao, D., Luo, S. M., Zeng, R. S., Yang, J. Y. and Zhu, X. Y. 2008. Physiological and cytological mechanisms of silicon-induced resistance in rice against blast disease. **Physiologia Plantarum** 134: 324-333.

Chaidee, A., Wongchai, C. and Pfeiffer, W. 2008. Extracellular alkaline phosphatase is a sensitive marker for cellular stimulation and exocytosis in heterotroph cell cultures of *Chenopodium rubrum*. **Journal of Plant Physiology** 165: 1655-1666.

Chartzoulakis, K. S. 1994. Photosynthesis, water relations and leaf growth of cucumber exposed to salt stress. **Scientia Horticulturae** 59: 27-35.

Chen, W. Yao, X., Cai K. and Chen, J. 2011. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. **Biological Trace Element Research** 142: 67-76.

Chinnusamy, V., Zhu, J., and Zhu, J. K. 2006. Salt stress signaling and mechanisms of plant salt tolerance. **Genetic Engineering** 27: 141-177.

Chow, W. S., Ball, M. C. and Anderson, J. M. 1990. Growth and photosynthetic responses of spinach to salinity implications of K^+ nutrition for salt tolerance. **Australian Journal of Plant Physiology** 17: 563-578.

Christensen, B. T. 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. **Advances in Soil Sciences** 20: 1-89.

Covington, M. F. and Harmer, S. L. 2007. The circadian clock regulates auxin signaling and responses in Arabidopsis. **PLoS Biology** 5:1773-1784.

Dai, W., *et al*. 2005. Rapid deetermination of silicon content in rice. **Rice Science** 12: 145-147.

Dajic, Z. 2006. Salt Stress. In Rao, K. V. M., Raghavendra, A. S. and Reddy, K. J. (eds.), **Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants**. pp. 41-99. Dordrecht: Springer.

Datnoff, L. E., Deren, C. W., Snyder, G. H. 1997. Silicon fertilization for disease management of rice in Florida. **Crop Protection** 16: 525-531.

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.

Deren, C. W., Datnoff, L. E., Snyder, G. H., Martin, F. G. 1994. Silicon concentration, disease response, and yield components of rice genotypes grown on flooded organic Histosols. **Crop Science** 34: 733-737.

Dionisio-sese, M. L. and Tobita, S. 1998. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress. **Plant Science** 135: 1-9.

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.

Duff, S. M. G., Sarath, G. and Plaxton, W. C. 1994. The role of acid phosphatase in plant phosphorous metabolism. **Physiologia Plantarum** 90: 791-800.

Elawad, S. H. and Green, V. E. 1979. Silicon and the rice plant environment. **A review of recent research II RISO** 28: 235-253.

Elliott, C. L. and Snyder, G. H. 1991. Autoclave-Induced Digestion for the Colorimetric Determination of Silicon in Rice Straw. **Journal of Agricultural and Food Chemistry** 39: 1118-1119.

Epstein, E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 91: 11-17.

Epstein, E. 1999. Silicon. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 50: 641-664.

Epstein, E. 2009. Silicon: its manifold roles in plants. **Annals of Applied Biology** 155: 155-160.

FAO. **Global network on integrated soil management for sustainable use of salt-affected soils**. [online]. 2000. available from: http://www.fao.org/ag/AGL/agll/spush/intro.htm [2009, Dec 10].

Fawe, A., Abou-Zaid, M., Menzies, J. G., Bélanger, R. R. 1998 Silicon-mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in cucumber. **Phytopathology** 88: 396-401.

Feigin, A., Rylski, I., Meiri, A. and Shalhevet, J. 1987. Response of melon and tomato plants to chloride-nitrate ratios in saline nutrient solutions. **Journal of Plant Nutrition** 10: 1787-1794.

Feng, J., Shi, Q., Wang, X., Wei, M., Yang, F. and Xu, H. 2009. Silicon supplementation ameliorated the inhibition of photosynthesis and nitrate metabolism by cadmium (Cd) toxicity in *Cucumis sativus* L. **Scientia Horticulturae** 123: 521-530.

Flowers, T. J., Troke, P. F. and Yeo, A. R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. **Annual Review of Plant Physiology** 28: 89-121.

Flowers T. J. and Yeo, A. R. 1988. Ion relation of salt tolerance. In: Baker, D. A., Hall J. L., (eds.) **Solute transport in plant cells and tissues.** Harlow: Longman Scientific and Technical 934-413.

Foyer, C. H., Lelandais, M. Kunert, K. J. 1994. Photooxidative stress in plants. **Physiologia Plantarum** 92: 696-717.

Fukaki, H. and Tasaka, M. 2009. Hormone interactions during lateral root formation. **Plant Molecular Biology** 69: 437-449.

Gao, D., *et al*. 2011. Silicon enhances photochemical efficiency and adjusts mineral nutrient absorption in *Magnaporthe oryzae* infected rice plants. **Acta Physiologiae Plantarum** 33: 675-682.

Gong, H. J. Randall, D. P. and Flowers, T. J. 2006. Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing bypass flow. **Plant, Cell and Environment** 29: 1970-1979.

Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S., Zhang, C. 2005. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. **Plant Science** 169: 313-321.

Gill, S. S. and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry** 48: 909-930.

Glenn, E. P., Brown, J.J. and Blumwald, E. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. **Critical Review of Plant Science** 18: 227-255.

Grattan, S. R. and Grieve, C. M. 1999. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. **Scientia Horticulturae** 78: 127-157.

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

Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J. K. and Bohnert, H. J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 51: 463-499.

Hassink, J. 1995. Density fractions of soil macroorganic matter and microbial biomass as predictors of C and N mineralization. **Soil Biology and Biochemistry** 27: 1099-1108.

Hattori , T., Inanaga, S., Tanimoto, E., Luxová, M. and Sugimoto, Y. 2003. Silicon-induced changes in viscoelastic properties of sorghum root cell walls. **Plant and Cell Physiology** 44: 743-749.

Hattori, T., Inanaga, S., Araki, H., An, P., Morita, S., Luxová, M. and Lux, A., 2003. Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. **Physiologia Plantarum** 123: 459-466.

Hayasaka, T., Fujii, H. and Ishiguro, K. 2008. The role of silicon in preventing appressorial penetration by the rice blast fungus. **Phytopathology** 98:1038-1044.

Hernández, J. A., Del Rio, L. A, Sevilla, F. 1994. Salt stress-induced changes in superoxide dismutase isozymes in leaves and mesophyll protoplasts from *Vigna unguiculata* (L.) Walp. **New Phytologist** 126: 37-44.

Hudson, M. J. and Sangster, A. G. 1998. Mineral deposition in the needles of white spruce (*Picea glauca* Moench.) **Annals of Botany** 82: 375-85.

Hossain, M. T., *et al*. 2002. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other Poaceae seedlings. **Journal of Plant Research** 115: 23-27.

Horst,W. J., Fecht, M., Naumann, A., Wissemeier, A. H., Maier, P. 1999. Physiology of manganese toxicity and tolerance in *Vigna unguiculata* (L.). **Journal of Plant Nutrition and Soil Science** 162: 263-274.

Imlay, J. A. 2003. Pathways of oxidative damage. **Annual Review of Microbiology** 57: 395-418.

Inzé, D. and Montagu, M. V. 1995. Oxidative stress in plants. **Current Opinion in Biotechnology** 6: 153-158.

Iwasaki, K., Maier, P., Fecht, M. and Horst, W. J. 2002a. Effects of silicon supply on apoplastic manganese concentrations in leaves and their relation to manganese tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). **Plant and Soil** 238: 281-288.

Iwasaki, K., Maier, P., Fecht, M. and Horst, W.J., 2002b. Leaf apoplastic silicon enhances manganese tolerance of cowpea (*Vigna unguiculata*). Journal of Plant Physiology 159: 167-173.

Jana, S. and Choudhuri, M. A. 1982. Glycolate metabolism of three submersed aquatic angiosperm during ageing. Aquatic Botany 12: 345-354.

Jones, L. H. P. and Handreck, K. A., 1967. Silica in soils, plants and animals. Advances in Agronomy 19, 107-149.

Kafi, M. and Rahimi, Z. 2011. Effect of salinity and silicon on root characteristics, growth, water status, proline content and ion accumulation of purslane (*Portulaca oleracea* L.). Soil Science and Plant Nutrition 57: 341-347.

Kehrer, J. P. 2000. The Haber-Weiss reaction and mechanisms of toxicity. Toxicology 149: 43-50.

Keutgen, A.J. and Pawelzik, E. 2009. Impacts of NaCl stress on plant growth and mineral nutrient assimilation in two cultivars of strawberry. Environmental and Experimental Botany 65: 170-176.

Khandekar, S., Leisner, S. 2011. Soluble silicon modulates expression of *Arabidopsis thaliana* genes involved in copper stress. Journal of Plant Physiology 168: 699-705.

Khavarinejad, R. A. and Chaparzadeh, N. 1998. The effects of NaCl and $CaCl_2$ on photosynthesis and growth of alfalfa plants. Photosynthetica 35: 461-466.

Kosma, D. K., *et al*. 2009. The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of Arabidopsis. **Plant Physiology** 151: 1918-1929.

Lazof, D. B. and Bernstein, N. 1999. The NaCl induced inhibition of shoot growth: the case for disturbed nutrition with special consideration of calcium. **Advances in Botanical Research**. 29, 113-189.

Lee, D. H., Kim, Y. S. and Lee, C. B. 2001. The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.). **Journal of Plant Physiology** 158: 737-745.

Liang, Y. C., 1999. Effects of silicon on enzyme activity, and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress. **Plant and Soil** 209: 217-224.

Liang, Y., Chen, Q., Liu, Q., Zhang, W. and Ding, R. 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). **Journal of Plant Physiology** 160: 1157-1164.

Liang, Y., Shen, Q., Shen, Z. and Ma, T. 1996. Effect of silicon on salinity tolerance of two barley cultivars. **Journal of Plant Nutrition** 19: 173-183.

Liang, Y. C., Si, J. and Römheld, V. 2005. Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus* L. **New Phytologist** 167: 797-804.

Liang, Y. C., Yang, C. G., Shi, H. H. 2001. Effects of silicon on growth and mineral composition of barley grown under toxic levels of aluminum. **Journal of Plant Nutrition** 24: 229-243.

Liang, Y., Sun, W., Zhu, Y. and Christie, P. 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review. **Environmental Pollution** 147: 422-428.

Liang, Y., Zhang, W. and Chen, Q. and Ding, R. 2005. Effects of silicon on H^+-ATPase and H^+-PPase activity, fatty acid composition and fluidity of tonoplast vesicles from roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). **Environmental and Experimental Botany** 53: 29-37.

Liang, Y., Zhang, W., Chen, Q., Liu, Y. and Ding, R. 2006. Effect of exogenous silicon (Si) on H^+-ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). **Environmental and Experimental Botany** 57: 212-219.

Liang, Y., *et al*. 2008. Role of silicon in enhancing resistance to freezing stress in two contrasting winter wheat cultivars. **Environmental and Experimental Botany** 64: 286-294.

Liu, F. and Stützel, H. 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus spp.*) in response to water stress. **Scientia Horticulturae** 102: 15-27.

Lobato, A. K. S., *et al*. 2009. Protective action of silicon on water relations and photosynthetic pigments in pepper plants induced to water deficit. **Research Journal of Biological Sciences** 5: 617-629.

López-Bucio, J., Cruz-Ramírez, A., and Herrera-Estrella, L. 2003.The role of nutrient availability in regulating root architecture. **Current Opinion in Plant Biology** 6: 280-287.

Ma, J. F. and Takahashi, E. 2002. **Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan**. Amsterdam: Elsevier Science.

Ma, J. F., Higashitani, A., Sato, K. and Takeda, K. 2003. Genotypic variation in silicon concentration of barley grain. **Plant and Soil** 249: 383-387.

Ma, J., Nishimura, K. and Takahashi, E. 1989. Effect of silicon on growth of rice plant at different growth stage. **Soil Science and Plant Nutrition** 35: 347-356.

Ma, J. F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., Ishiguro, M., Murata, Y.and Yano, M. 2006. A Si transporter in rice. **Nature** 440: 688-691.

Ma. J. F. Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T. Katsuhara, M. and Yano, M. 2007. An efflux transporter of silicon in rice. **Nature**. 448: 209-213.

Malamy, J. E. 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. **Plant, Cell and Environment** 28: 67-77.

Martinez, V. and Cerdá, A. 1989. Influence of N source on rate of Cl, N, Na and K uptake by cucumber seedlings grown in saline conditions. **Journal of Plant Nutrition** 12: 971-983.

Matoh, T., Kairusmee, P. and Takahashi, E. 1986. Salt-induced damage to rice plants and alleviation effect of silicate. **Soil Science and Plant Nutrition** 32: 295-304.

Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science** 7:405-410.

Mitani, N., Ma, J. F. 2005. Uptake system of silicon in different plant species. Journal of Experimental Botany 56: 1255-1261.

Moussa, H. R. 2006. Influence of Exogenous application of silicon on physiological response of salt-stressed Maize (*Zea mays* L.). International Journal of Agriculture and Biology 8: 293-297.

Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell and Environment 25: 239-250.

Nakano, Y. and Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiology 22: 867-880.

Neill, S., Desikan, R. and Hancock, J. 2002. Hydrogen peroxide signaling. Current Opinion in Plant Biology 5: 388-395.

Noble, C. L., Halloran, G. M. and West, D. W. 1984. Identification and selection for salt tolerance in Lucerne (*Medicago sative* L.). Australian Journal of Agricultural Research 35: 239-252.

Nuccio, M. L., Rhodes, D., McNeil, S. D. and Hanson, A. D. 1999. Metabolic engineering of plants for osmotic stress resistance. Current Opinion in Plant Biology 2: 128-134.

Ottenschlager, I. *et al*. 2003. Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells. Proceedings of the National Academy of Sciences 100: 2987-2991.

Oweckin, J. and Kerven, G. 1980. **Method of Analysis for Nitrogen Phosphorus Sulphur and Potassium in Plant Tissue**. Department of Agriculture University of Queensland.

Pfeiffer, W. 1998. Expression and low pH increase the activity of an apoplastic acid phosphatase in growing tissues form *Zea mays*. **Physiologia Plantarum** 102: 111-118.

Potters, G., Pasternak, T. P., Guisez, Y. and Jansen, M. A. 2009. Different stresses, similar morphogenic responses, integrating a plethora of pathways. **Plant, Cell and Environment** 32:158-69.

Rivelli, A. R., Lovelli, S. and Perniola, M. 2002. Effects of salinity on gas exchange, water relations and growth of sunflower (*Helianthus annuus*). **Functional Plant Biology** 29: 1405-1415.

Rodrigues, F. Á., Vale, F. X. R., Korndörfer, G. H., Prabhu, A. S., Datnoff, L. E., Oliveira, A. M. A. and Zambolim, L. 2003. Influence of silicon on sheath blight of rice in Brazil. **Crop Protection** 22: 23-29.

Rogalla, H.and Römheld, V., 2002. Role of leaf apoplast in silicon-mediated manganese tolerance of *Cucumis sativus* L. **Plant, Cell and Environment** 25: 549-555.

Romero-aranda, R., Soria, T. and Cuartero, J. 2006. Tomato plant water uptake and plant water relationships under saline growth conditions. **Plant Science** 160: 265-272.

Sairam, R. K., Rao, K. V. and Srivastava, G. C. 2002. Differential response of wheat genotype to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. **Plant Science** 163: 1037-46.

Sairam, R. K. and Tyagi, A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. **Current Science** 86: 407-412.

Samuels, A. L., Glass, A. D. M., Ehret, D. L.and Menzies, J. G. 1993. The effects of silicon supplementation on cucumber fruit: changes in surface characteristics. **Annuals of Botany** 72: 433-440.

Savvas, S., Giotis, D., Chatzieustratiou, E., Bakea, M. and Patakioutas, G. 2009. Silicon supply in soilless cultivations of zucchini alleviates stress induced by salinity and powdery mildew infections. **Environmental and Experimental Botany** 65: 11-17.

Seebold, K. W., Datnoff, L. E., Correa, F. J., Kucharek, T. A., Snyder, G. H. 2000. Effect of silicon rate and host resistance on blast, scald, and yield of upland rice. **Plant Disease** 84: 871-876.

Shih, C. Y. and Kao, C. H. 1998. Induction of acid phosphatase in detached rice leaves under stress conditions. **Botanical Bulletin of Academia Sinica** 39: 29-32.

Shi, H., Ishitani, M., Kim, C. and Zhu, J. K. 2000. The Arabidopsis thaliana salt tolerance gene *SOS1* encodes a putative Na^+ /H^+ antiporter. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 97: 6896-6901.

Shi, Q., Bao, Z., Zhu, Z., He, Y., Qian, Q. and Yu, J. 2005. Silicon mediated alleviation of Mn toxicity in *Cucumis sativas* in relation to activities of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase. **Phytochemistry** 66: 1551-1559.

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.

Smith, C. W. and Dilday, R. H. 2003. **Rice: origin, history, technology and production**. New Jersey. John Wiley and Sons Inc.

Smith, S. E. and Read, D. J. 1997. **Mycorrhizal Symbiosis**, 2nd edition. San Diego, California: Academic Press. 605 p.

Song, J. Q. and Fujiyama, H. 1996. Difference in response of rice and tomato subjected to sodium salinization to the addition of calcium. **Soil Science and Plant Nutrition** 42: 503-510.

Sultana, N., Ikeda, T. and Itoh, R. 1999. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. **Environmental and Experimental Botany** 42: 211-220.

Tahir, M. A., Aziz, T. and Rahmatulah. 2011. Silicon-induced growth and yield enhancement in two wheat genotypes differing in salinity tolerance. **Communications in Soil Science and Plant Analysis** 42: 395-407.

Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. **Plant Physiology**. 4th edition. Massachusetts: Sinaure Associate.

Takahashi, E., Ma, J. F., Miyake, Y. 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. **Comments on Agricultural and Food Chemistry** 2: 357-360.

Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. **Plant and Soil** 58:339-366.

Vaculík, M., Lux, A., Luxová, M. Tanimoto, E. and Lichtscheidl, I. 2009. Silicon mitigates cadmium inhibitory effects in young maize plants. **Environmental and Experimental Botany** 67: 52-58.

Vajrabhaya, M. and Vajrabhaya, T. 1991. Somaclonal variation of salt tolerance in rice. In Y. P. S. Bajaj (ed.). **Biotechnology in Agriculture and Forestry**. pp. 368-382. Berlin Heidelberg: Spring-Valege.

Wang, X., Wei Z., Liu, D. and Zhao, G. 2011. Effects of NaCl and silicon on activities of antioxidative enzymes in roots, shoots and leaves of alfalfa. **African Journal of Biotechnology** 10: 545-549.

Wang, Y., Li, K. and Li, X. 2009. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*. **Journal of Plant Physiology** 166: 1637-1645.

Waisel, Y. 1972. **Biology of Halophytes.** Academic Press, New York and London.

Weinberg, R., Shannon M. C. 1988. Vigor and salt tolerance in 3 lines of tall wheat grass. **Physiologia Plantarum** 73: 232-237.

Wellburn, A. R. 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology** 144: 307-313.

Yamaji, N., Mitani, N. and Ma, J. F. 2008. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. **The plant cell** 20: 1381-1389.

Yeo, A. R., Flower, S. A., Rao, G., Welfare, K., Senanayake, N. and Flower, T. J. 1999. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. **Plant, Cell and Environment** 22: 559-565.

Zeng, F., Zhao, F., Qiu, B., Ouyang, Y. Wu, F. and Zhang, G. 2011. Alleviation of chromium toxicity by silicon addition in rice plants. **Agricultural Science in China** 10: 1188-1196.

Zhu, J-K. 2001. Plant salt tolerance. **Trends in Plant Science** 6: 66-71.

Zhu, J-K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology** 53: 247-273.

Zhu, Z., Wei, G., Li, J., Qian, Q. and Yu, J. 2004. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Plant Science** 167: 527-533.

ภาคผนวก

ภาคผนวก ก

ตารางที่ ก-1 คุณสมบัติทางเคมีและกายภาพของดินก่อนทำการทดลอง

Soil type	Chemical properties							Soil texture		
	pH	EC ($dS\ m^{-1}$)	OM (%)	CEC ($cmol\ kg^{-1}$)	Total N (%)	available P by Bray II ($mg\ k^{-1}$)	available K by NH_4OAc pH 7 ($mg\ k^{-1}$)	sand (%)	silt (%)	clay (%)
ดินบัว (ตลาดนัดจตุจักร)*	7.5	0.21	2.10	17.8	0.126	63	32	24.4	44.2	31.4
ดินชุด Ki (กรมพัฒนาที่ดิน)	6.1	1.74	0.67	5.17	0.128	9	30	30.6	58.3	11.1

* ดินที่ใช้ทำการทดลอง

ภาคผนวก ข

1. **สารเคมีสำหรับเตรียมสารละลายธาตุอาหารสูตรดัดแปลง** WP no. 2

(Vajrabhaya และ Vajrabhaya, 1991)

Chemicals	content (mg/l)
macroelements	
potassium nitrate (KNO_3)	580
calcium sulfate ($CaSO_4$)	500
Magnesium sulfate ($MgSO_4.7H_2O$)	450
triple super phosphate	250
ammonium sulfate ($(NH_4)_2SO_4$)	100
microelements	
di-sodium ethylene diamine tetraacetate (Na_2EDTA) *	160
ferrous sulfate ($FeSO_4.7H_2O$) *	120
manganese Sulfate ($MnSO_4.H_2O$)	15
boric acid (H_3BO_3)	5
zinc sulfate ($ZnSO_4.7H_2O$)	1.50
potassium iodide (KI)	1.00
sodium molybdate ($Na_2MoO_4.2H_2O$)	0.10
copper sulfate ($CuSO_4.5H_2O$)	0.05
cobalt chloride ($CoCl_2.6H_2O$)	0.05

*** การเตรียม $FeSO_4$ stock ความเข้มข้น 30 กรัมต่อลิตร (1 ลิตร)**

1.1 ชั่ง Na_2EDTA 40 กรัม และ $FeSO_4.7H_2O$ 30 กรัม แยกกัน

1.2 แยกละลายในน้ำกลั่นอย่างละประมาณ 500 มิลลิลิตร อุ่นที่อุณหภูมิ 70 - 90 องศาเซลเซียส จนสารละลายหมด

1.3 ผสมสารละลายทั้งสองเข้าด้วยกัน อุ่นต่อประมาณ ½ ชั่วโมง ปรับปริมาตรเป็น 1 ลิตร เก็บสารละลายให้พ้นแสง

2. วิธีสกัดตัวอย่างพืชและวิเคราะห์กิจกรรมเอนไซม์

2.1 การสกัดเอนไซม์จากตัวอย่างพืช (Beers และ Sizer, 1952)

a) เตรียมสารละลายที่ใช้สกัด (extraction buffer) ประกอบด้วย

-phosphate buffer (pH 7) 50 มิลลิโมลาร์ *

-PVPP (polyvinylpolypyrrolidone) 1% (W/V)

-DTT (dithiothreitol) 1 มิลลิกรัมต่อมิลลิลิตร

-PMSF (phenylmethylsulfonyl fluoride) 100 มิลลิโมลาร์ ละลายใน isopropanol

เตรียมสารละลายที่ใช้สกัดใหม่ทุกครั้งที่ทำการวิเคราะห์

b) นำตัวอย่างใบและรากข้าว 0.1 กรัม บดด้วยโกร่งสะอาดเติมไนโตรเจนเหลวทันทีเมื่อตัวอย่างละเอียด เติม extraction buffer และเทใส่ microcentrifuge tube เก็บตัวอย่างที่บดแล้วไว้ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส

c) ปั่นเหวี่ยงด้วยความเร็ว 5,000-14,000 รอบต่อนาที เป็นเวลา 10 นาทีที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส

d) เก็บส่วนที่เป็นสารละลายใส (supernatant) ใส่ microcentrifuge tube ใหม่เพื่อนำไปใช้วัดกิจกรรมของเอนไซม์ต่าง ๆ และปริมาณโปรตีนทั้งหมดต่อไป

* การเตรียม potassium phosphate buffer ความเข้มข้น 0.1 โมลาร์ ที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียส

desired pH	volume of 1 M K_2HPO_4 (ml)	volume of 1 M KH_2PO_4 (ml)
5.8	8.5	91.5
6.0	13.2	86.8
6.2	19.2	80.8
6.4	27.8	72.2
6.6	38.1	61.9
6.8	49.7	50.3
7.0	61.5	38.5
7.2	71.7	28.3
7.4	80.2	19.8
7.6	86.6	13.4
7.8	90.8	9.2
8.0	94.4	6.0

2.2 การวิเคราะห์กิจกรรมของเอนไซม์ด้วยวิธี spectrophotometric assay

2.2.1 การวิเคราะห์กิจกรรมของเอนไซม์ catalase (CAT)

(Beer และ Sizer, 1952)

a) ตวงสารเคมีใส่ quartz cuvette ดังนี้

solution	reference cuvette (µl)	sample cuvette (µl)
50 mM phosphate buffer (pH 7)	2,000	1,800
100 mM H_2O_2 เตรียมใน phosphate buffer	-	200
crude extract	20	20

b) อ่านค่าการดูดกลืนแสงแบบ kinetic ที่ความยาวคลื่น 240 นาโนเมตร ที่ลดลงภายใน 60 - 120 วินาที

c) คำนวณค่ากิจกรรมของเอนไซม์ CAT โดยเทียบกับปริมาณโปรตีนทั้งหมด

$$\text{units / mg protein} = \frac{(\Delta A_{240}/\text{min})1000}{(43.6)(\mu\text{l crude extract})(\text{mg protein}/\ \mu\text{l crude extract})}$$

2.2.2 การวิเคราะห์กิจกรรมของเอนไซม์ ascorbate peroxidase (APX) (Beer และ Sizer, 1981)

a) ตวงสารเคมีใส่ quartz cuvette ดังนี้

solution	reference cuvette (µl)	sample cuvette (µl)
50 mM phosphate buffer (pH 7)	1,760	1,560
100 mM H_2O_2 เตรียมใน phosphate buffer	200	200
500 mM EDTA (pH 8)	20	20
2 mM ascorbic acid	-	200
crude extract	40	40

b) อ่านค่าการดูดกลืนแสงแบบ kinetic ที่ความยาวคลื่น 290 นาโนเมตร ที่ลดลงภายใน 90 วินาที

c) คำนวณค่ากิจกรรมของเอนไซม์ APX โดยเทียบกับปริมาณโปรตีนทั้งหมด

$$\text{units / mg protein} = \frac{(\Delta A_{290}/\text{min})1000}{(2.8)(\mu\text{l crude extract})(\text{mg protein}/\ \mu\text{l crude extract})}$$

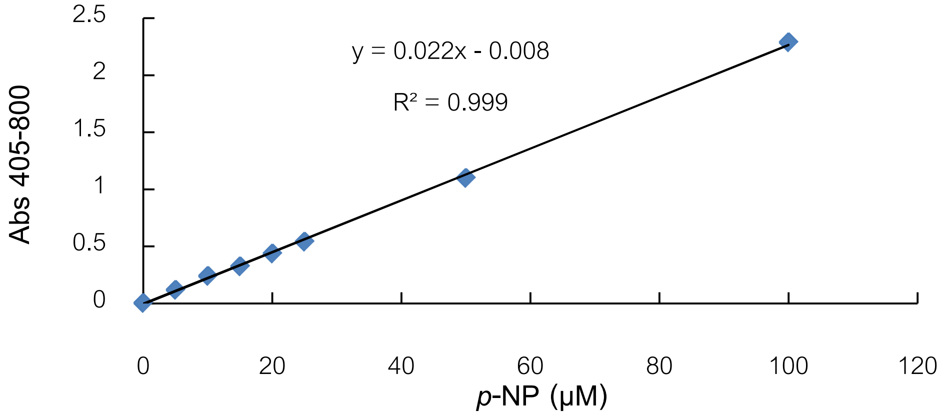
2.2.3 การวิเคราะห์กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส (phosphatase) (Pfeiffer, 1998; Chaidee และคณะ, 2008) เป็นการวัดการปลดปล่อย *p*-nitrophenol (*p*-NP) จากสารตั้งต้นคือ *p*-nitrophenyl phosphate (*p*-NPP) ดังนี้

p-nitrophenyl phosphate (*p*-NPP) $\xrightarrow{\text{phosphatase}}$ *p*-nitrophenol (*p*-NP) + phosphate

คำนวณและตวงสารต่าง ๆ เพื่อทำปฏิกิริยาให้มีปริมาตรทั้งหมด 1 มิลลิลิตรใน microcentrifuge tube ดังนี้

	chemicals	reference (µl)	sample (µl)	final concentration (mM)
1.	0.1 M Tris-MES pH 8	200	200	20
2.	100 mM $MgCl_2$	25	25	2.5
3.	distilled water	750	700	-
4.	crude extract	25	25	-
5.	50 mM *p*-NPP	-	50	25
final volume (µl)		1,000	1,000	

ปล่อยสารทำปฏิกิริยา 60 นาทีจากนั้นอ่านค่าการดูดกลืนแสงสุทธิที่ได้จากความยาวคลื่น 405 นาโนเมตร และ 800 นาโนเมตร และคำนวณกิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทสโดยเทียบกับกราฟของ *p*-nitrophenol (*p*-NP) (ภาพที่ ข-1)



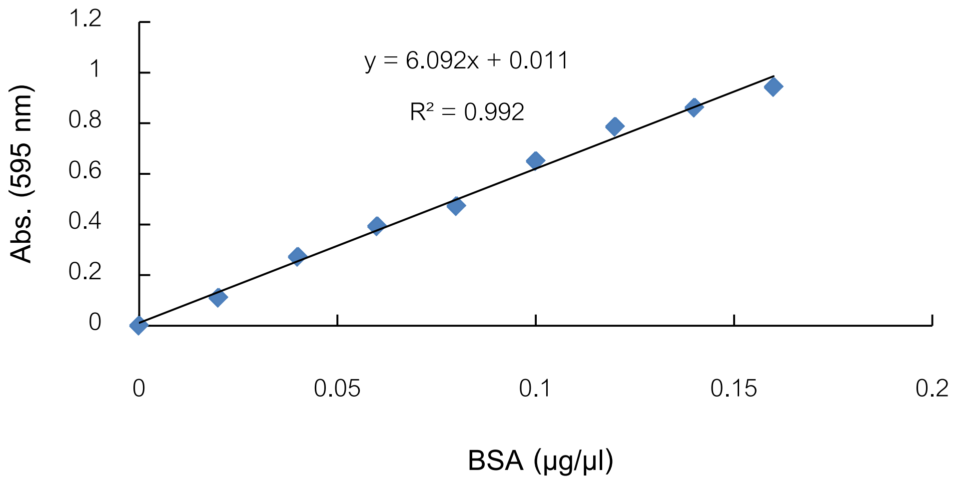
ภาพที่ ข-1 กราฟมาตรฐานสำหรับการวิเคราะห์กิจกรรมของเอนไซม์ฟอสฟาเทส

2.3 **การวิเคราะห์หาปริมาณโปรตีนทั้งหมด (total protein)** (Bradford, 1976)

ตวงสารละลายดังต่อไปนี้

reaction mixture	reference cuvette (µl)	sample cuvett (µl)
crude extract	-	50
Biorad protein assay	50	50
distilled water	150	100

ผสมสารทั้งหมดให้เข้ากันทิ้งให้เกิดปฏิกริยา 5 นาที จากนั้นนำไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 595 นาโนเมตร นำค่าที่ได้ไปเทียบกับสมการที่ได้จากกราฟมาตรฐานของ Bovine Serum Albumin (BSA) ที่ความเข้มข้นต่าง ๆ (ภาพที่ ข-2)



ภาพที่ ข-2 กราฟโปรตีนมาตรฐานสำหรับวิเคราะห์ปริมาณโปรตีนทั้งหมด

3. **วิธีวิเคราะห์ปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์** (H_2O_2) (Jana และ Choudhuri, 1982)

เตรียมสารละลายที่ใช้สกัด (extraction buffer) ประกอบด้วย

- phosphate buffer (pH 6.5)

- hydroxylamine 1 มิลลิโมลาร์

a) นำตัวอย่างใบและรากข้าวประมาณ 0.1 กรัม บดด้วยโกร่งสะอาดเติมไนโตรเจนเหลวทันทีเมื่อตัวอย่างละเอียด เติม extraction buffer และเทใส่ microcentrifuge tube เก็บตัวอย่างที่บดแล้วไว้ที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส

b) ปั่นเหวี่ยงด้วยความเร็ว 8,000 รอบต่อนาที เป็นเวลา 25 นาทีที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส

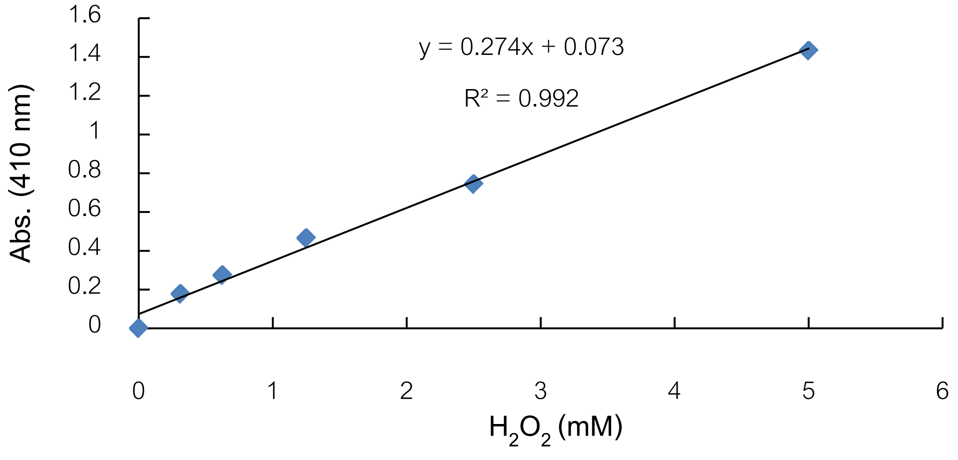
c) เก็บส่วนที่เป็นสารละลายใส (supernatant) ปริมาตร 1 มิลลิลิตร

d) เติม 0.3% $Ti_2(SO_4)_3$ ที่เตรียมใน 20% H_2SO_4 (v/v) ปริมาตร 300 ไมโครลิตร

e) ปั่นเหวี่ยงด้วยความเร็ว 8,000 รอบต่อนาที เป็นเวลา 15 นาทีที่อุณหภูมิ 4 องศาเซลเซียส

f) เก็บ supernatant ที่ได้ไปวัดค่าดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 410 นาโนเมตรด้วยเครื่อง spectrophotometer

g) นำค่าการดูดกลืนแสงที่ได้ไปคำนวณหาปริมาณ H_2O_2 โดยเทียบกับค่าที่ได้จากกราฟมาตรฐาน



ภาพที่ ข-3 กราฟ H_2O_2 มาตรฐานสำหรับวิเคราะห์ปริมาณ H_2O_2

4. วิธีวิเคราะห์ปริมาณซิลิกอน

4.1 ย่อยตัวอย่างข้าวด้วยวิธี autoclave-induced digestion สำหรับการวิเคราะห์ซิลิกอน (Elliott และ Snyder, 1991)

a) บดตัวอย่างแห้งด้วยโกร่งให้ละเอียด นำไปอบที่อุณหภูมิ 60 องศาเซลเซียสเป็นเวลา 48 ชั่วโมง

b) ชั่งตัวอย่างพืชประมาณ 100 มิลลิกรัม ใส่ในขวดพลาสติกขนาด 100 มิลลิลิตร เติม 50% NaOH 3 มิลลิลิตร เขย่าและปิดฝาแบบหลวม ๆ

c) นำขวดไปนึ่งด้วยหม้อนึ่งความดันที่อุณหภูมิ 121 องศาเซลเซียส เวลา 20 นาที

d) กรองสารละลายที่ได้ผ่านกระดาษกรองและปรับปริมาตรเป็น 50 มิลลิลิตรได้สารละลายใสเพื่อใช้ในการวิเคราะห์ซิลิกอนต่อไป

4.2 การวิเคราะห์ซิลิกอน (Dai และคณะ, 2005)

a) นำสารสกัดจากการย่อยตัวอย่างพืช 1 มิลลิลิตร ใส่ขวดปรับปริมาตรขนาด 50 มิลลิลิตร เติม 20% acetic acid ปริมาตร 30 มิลลิลิตร และ ammonium molybdate (5.4 กรัม/ลิตร pH 7) ปริมาตร 10 มิลลิลิตร เขย่าทิ้งไว้ 5 นาที

b) เติม 20% tartaric acid ปริมาตร 5 มิลลิลิตร และ reducing solution* ปริมาตร 1 มิลลิลิตรปรับปริมาตรสารละลายเป็น 50 มิลลิลิตรด้วย 20% acetic acid

c) ทิ้งสารละลายให้เกิดปฏิกิริยาเป็นเวลา 30 นาที สารละลายที่ได้ซึ่งมีลักษณะสีฟ้าถึงสีน้ำเงินไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 650 นาโนเมตรด้วยเครื่อง spectrophotometer

d) นำค่าการดูดกลืนแสงที่ได้ไปคำนวณหาปริมาณซิลิกอนโดยเทียบกับค่าที่ได้จากกราฟซิลิกอนมาตรฐาน (ภาพที่ ข-4)

*การเตรียม reducing solution สำหรับวิเคราะห์ซิลิกอนปริมาตร 250 มิลลิลิตร

a) เตรียมสารละลาย A (ละลาย Na_2SO_4 จำนวน 2 กรัม และ 1-amino-2-naphthol-4-sulfonic acid จำนวน 0.4 กรัม ในน้ำปราศจากไอออน ปริมาตร 25 มิลลิลิตร)

b) เตรียมสารละลาย B (ละลาย $NaHSO_3$ จำนวน 25 กรัม ในน้ำปราศจากไอออน ปริมาตร 200 มิลลิลิตร)

c) ผสมสารละลาย A และสารละลาย B เข้าด้วยกันจากนั้นปรับปริมาตรเป็น 250 มิลลิลิตรด้วยน้ำปราศจากไอออนเก็บสารละลายที่ได้ไว้ในที่มืด

5. วิธีวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์ไอออน

5.1 วิธีย่อยตัวอย่าง dry ashing สำหรับการวิเคราะห์คลอไรด์ (ทัศนีย์ อัตตะนันทน์ และคณะ, 2537)

a) ชั่งตัวอย่างพืชแห้งพืชประมาณ 50 มิลลิกรัมใส่ถ้วยเผา เติม 30 กรัมต่อลิตร CaO ปริมาตร 1 มิลลิลิตร เขย่าถ้วยให้เข้ากัน นำถ้วยไปใส่เตาเผา muffle furnace เปิดเครื่องจนอุณหภูมิถึง 550 องศาเซลเซียส เป็นเวลา 90 นาที

b) เมื่อตัวอย่างเย็น ละลายเถ้าด้วยน้ำปราศจากไอออนที่ร้อน ปริมาตร 10 มิลลิลิตร อุ่นต่อบนแผ่นให้ความร้อน ประมาณ 30 นาที

c) กรองสารลายผ่านกระดาษกรองและปรับปริมาตรสุดท้ายเป็น 50 มิลลิลิตร ได้สารละลายใสใช้ในการวิเคราะห์คลอไรด์ไอออนต่อไป

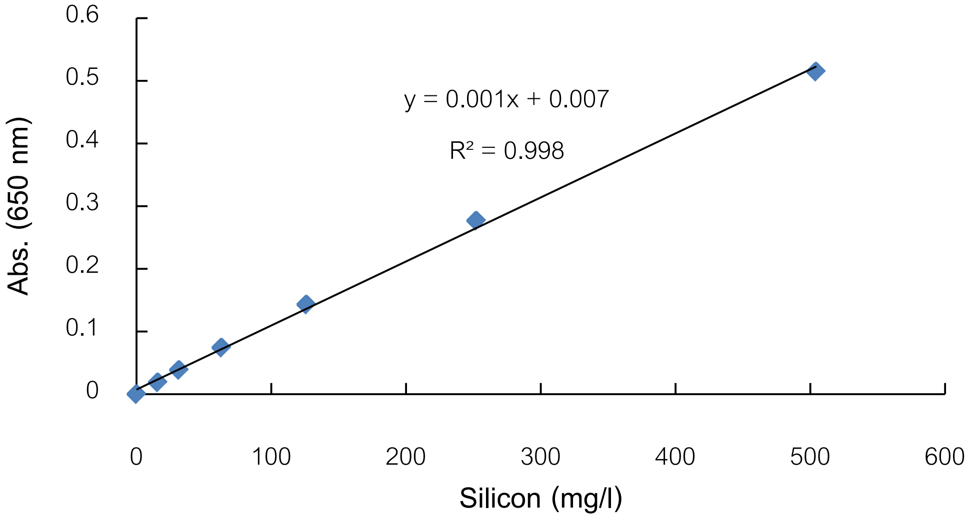
5.2 การวิเคราะห์คลอไรด์ (Hach DR/2000 Spectrophotometer Procedures Manual ประเทศสหรัฐอเมริกา)

a) นำสารละลายจากตัวอย่างพืชที่ย่อยแล้ว 5 มิลลิตร ใส่หลอดทดลอง

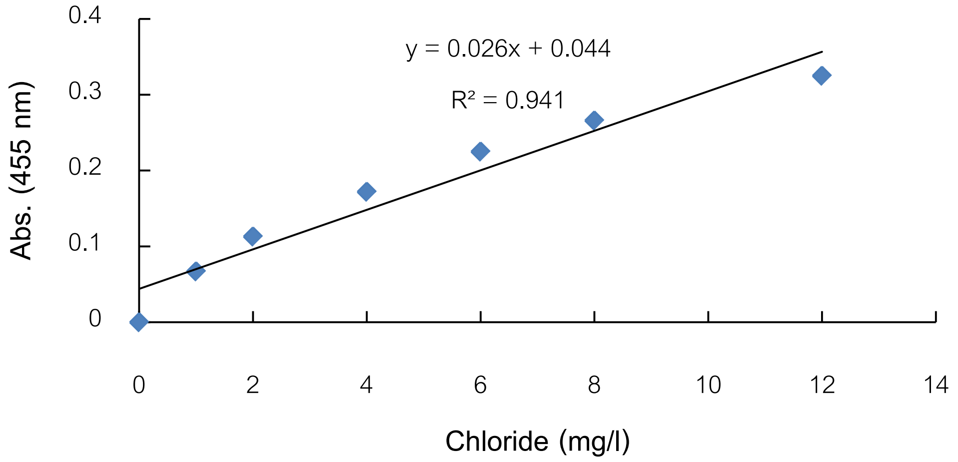
b) ทำปฏิกิริยาโดยเติมสาร mercuric thiocyanate ปริมาตร 400 ไมโครลิตร เขย่าให้เท่ากันด้วยเครื่องเขย่าสารละลาย

c) เติมสารละลาย ferric ion ปริมาตร 200 ไมโครลิตร เขย่าและทิ้งให้เกิดปฏิกริยา 10 นาที จะได้สารละลายสีส้ม

d) นำสารละลายที่ได้ไปไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 455 นาโนเมตรด้วยเครื่อง spectrophotometer) และคำนวณหาปริมาณคลอไรด์โดยเทียบกับค่าที่ได้จากกราฟคลอไรด์มาตรฐาน (ภาพที่ ข-5)



ภาพที่ ข-4 กราฟซิลิกอนมาตรฐานสำหรับวิเคราะห์ปริมาณซิลิกอน



ภาพที่ ข -5 กราฟคลอไรด์มาตรฐานสำหรับวิเคราะห์ปริมาณคลอไรด์

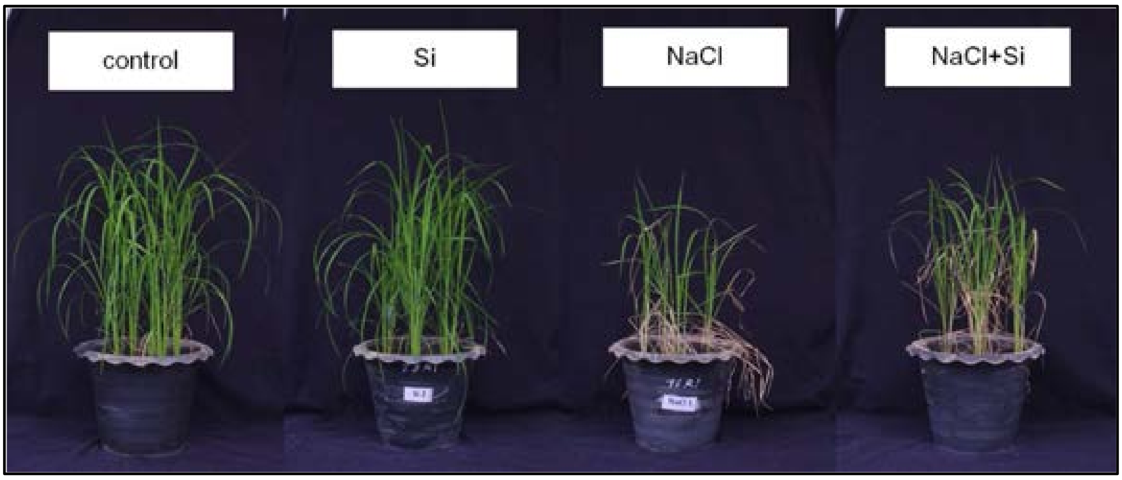
ภาคผนวก ค

ภาพที่ ค-1 ลักษณะต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม 60 มิลลิโมลาร์และซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน

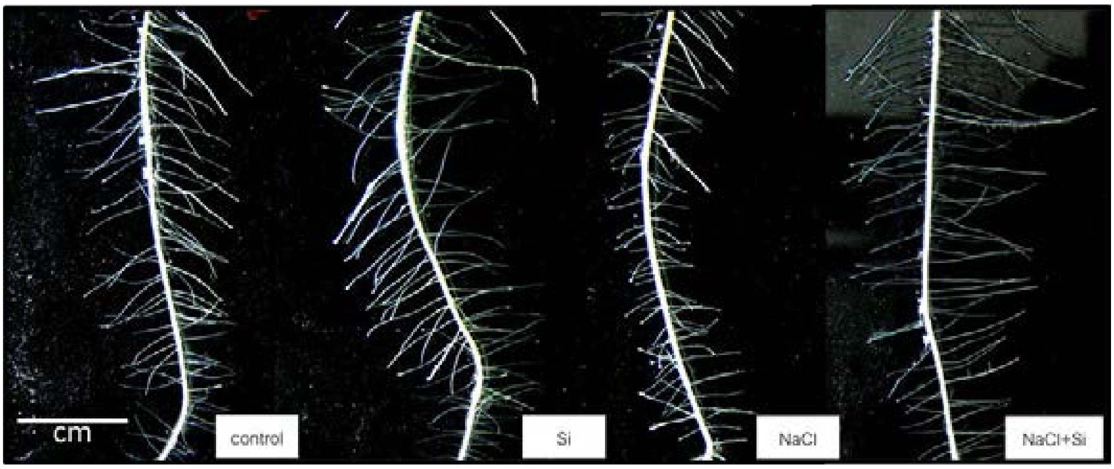
ภาพที่ ค-2 ลักษณะรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม 60 มิลลิโมลาร์และซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน

ภาพที่ ค-3 ลักษณะต้นของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม 60 มิลลิโมลาร์และซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน

ภาพที่ ค-4 ลักษณะรากของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 ที่ได้รับภาวะเค็ม 60 มิลลิโมลาร์และซิลิกอนเป็นเวลา 14 วัน



ภาพที่ ค-5 ลักษณะต้นข้าวที่ปลูกด้วยดินที่ได้รับภาวะเค็มจากสารละลายโซเดียมคลอไรด์และซิลิกอน เป็นเวลา 14 วัน



ภาพที่ ค-6 ลักษณะรากปฐมภูมิของข้าวพันธุ์ขาวดอกมะลิ 105 อายุ 1 สัปดาห์ที่ได้รับภาวะเค็ม 60 มิลลิโมลาร์และซิลิกอนเป็นเวลา 7 วัน

ประวัติผู้เขียนวิทยานิพนธ์

นายจักรี เหล็กกล้า เกิดวันที่ 6 เมษายน พ.ศ. 2528 ที่จังหวัดพะเยา สำเร็จการศึกษาวิทยาศาสตรบัณฑิต สาขาเทคโนโลยีการเกษตร จากภาควิชาเทคโนโลยีการเกษตร คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยธรรมศาสตร์ ในปีการศึกษา 2551 และเข้าศึกษาในหลักสูตรวิทยาศาสตรมหาบัณฑิตสาขาพฤกษศาสตร์ ที่จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย เมื่อ พ.ศ. 2552