บทที่2
การตรวจเอกสาร

ดินเค็ม เป็นปัจจัยจำกัดต่อการผลิตพืชที่สำคัญประการหนึ่งของประเทศไทยโดยเฉพาะในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ แหล่งดินเค็มหลักอยู่บริเวณแอ่งโคราชและแอ่งสกลนครซึ่งแอ่งทั้งสองถูกแบ่งโดยเทือกเขาภูพาน (สมศรี อรุณินท์, 2531) ในพื้นที่ดินเค็มปริมาณของเกลือที่สะสมในดินชั้นบนจะมีการเปลี่ยนแปลงอยู่เสมอ ทั้งนี้ขึ้นกับปริมาณน้ำฝนและอัตราการระเหยของน้ำจากผิวดิน ตลอดจนระดับน้ำใต้ดินและความเข้มข้นของเกลือในน้ำใต้ดิน ในช่วงเวลาที่ปริมาณฝนตกมากกว่าอัตราการระเหยของน้ำที่ผิวดิน เกลือที่สะสมอยู่ในบริเวณดินชั้นบนจะละลายและเคลื่อนที่ไปพร้อมกับน้ำซึมผ่านลงสู่ดินชั้นล่าง และบางส่วนอาจเคลื่อนที่สู่แม่น้ำลำคลองแต่ในช่วงเวลาที่ปริมาณฝนตกต่ำกว่าอัตราการระเหยของน้ำที่ผิวดิน และหากระดับน้ำใต้ดินอยู่ในระดับ capillary zone สารละลายของเกลือจะเคลื่อนที่สู่ดินชั้นบนและเกิดการสะสมของเกลือที่ผิวดินขึ้น จวบจนระดับน้ำในดินลดต่ำกว่าระดับ capillary zone (Bells, 1983)

เมื่อพิจารณาถึงการกระจายตัวของน้ำฝนในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ซึ่งมีทั้งการทิ้งช่วงของฝนที่ไม่แน่นอน ซึ่งก่อให้เกิดการขาดน้ำในช่วงกลางฤดูฝนระหว่างเดือนกรกฎาคมถึงเดือนกันยายน และอัตราการระเหยของน้ำจากผิวดินประมาณ 5 มิลลิเมตรต่อวัน ซึ่งนับว่าค่อนข้างสูง (นิมิต วรสูตร และคณะ, 2531) ตลอดจนการเปลี่ยนแปลงของเกลือในดินชั้นบนดังกล่าวข้างต้น ทำให้อนุมานได้ว่าภาวะฝนทิ้งช่วง โดยเฉพาะหลังการปักดำในฤดูทำนาของเกษตรกร ซึ่งเป็นช่วงวิกฤตของการเจริญเติบโต อาจก่อให้เกิดการสะสมของเกลือในดินบริเวณรากพืชจนถึงระดับที่เป็นผลเสียต่อการเจริญเติบโตและผลผลิตพืชที่ปลูกในบริเวณดังกล่าว

แหล่งที่มาของเกลือในดินส่วนใหญ่แล้ว ได้มาจากการสลายตัวของ primary minerals โดยทั่วๆไปจะพบเกลือในรูปประจุลบ (anions) ต่างๆ เช่น ซัลเฟต คลอไรด์ นอกจากนั้นไฮโดรเจนคาร์บอเนต (HCO_3) ที่อยู่ในดินจะทำปฏิกริยากับ exchangeable cations ต่างๆ เกิดเกลือคาร์บอเนตที่ละลายได้ นอกจากนี้อาจพบไนเตรต ฟอสเฟต และซิลิเกตในปริมาณที่แตกต่างกันออกไป ส่วนเกลือในรูปประจุบวก (cations) ต่างๆที่มักจะพบอยู่เสมอคือ แคลเซียม แมกนีเซียม และโปแตสเซียม รวมทั้ง cation บางตัวอาจจะมีอยู่ในปริมาณที่มากในดินบางชนิด เช่น อะลูมิเนียม เหล็ก และแมงกานีสในดินกรด เป็นต้น (Yoshida, 1971) ดินเค็มส่วนใหญ่จะมี pH เป็นกลางหรือด่าง แต่ยังมีดินเค็มที่มี pH เป็นกรด ซึ่งจะพบแถบชายฝั่งทะเล หรือได้รับอิทธิพลของน้ำทะเลที่มีปริมาณกำมะถันสูง เมื่อดินเหล่า

หอสมุดกลาง สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

นี้ถูกทำให้แห้งและถูกออกซิไดส์จะเกิด Fe และ Al sulphate ซึ่งบางครั้งอาจจะมองเห็นเป็นแผ่นของดิน (ทัศนีย์ อัตตะนันท์, จงรักษ์ จันทร์เจริญสุข, สุรเดช จินตกานนต์, 2535)

ผลเสียหายที่เกิดจากเกลือที่มากเกินไปต่อการเจริญเติบโตของพืช ส่วนหนึ่งเนื่องมาจากอิทธิพลของไอออนบางชนิดเช่น คลอไรด์ที่มีต่อผลผลิตของส้มทำให้ผลผลิตลดต่ำลง (Yoshida, 1971) และบางส่วนเนื่องจาก osmotic pressure บริเวณรากพืชซึ่งจะยับยั้งการดูดน้ำของพืช พืชมีความแตกต่างกันมากในเรื่องของความทนต่อเกลือ และผลเสียหายที่เนื่องจากเกลือ ส่วนหนึ่งก็ขึ้นอยู่กับสภาพของดินมากกว่าปริมาณเกลือที่มีอยู่ (Szaboles, 1979)

ถั่วเหลือง เป็นพืชที่ทนเค็มได้น้อย ส่วนใหญ่สามารถเจริญเติบโตได้ที่ระดับความเค็มเพียง 0-4 มิลลิโมห์/ ซม. แต่ที่ระดับความเค็ม 4-8 มิลลิโมห์/ ซม. จะทำให้ผลผลิตลดลงถึง 50 % (กรมพัฒนาที่ดิน, 2532) ผลของเกลือที่มีต่อการเจริญเติบโตของพืช จะมากหรือน้อยขึ้นอยู่กับพันธุ์ และระยะการเจริญเติบโตของพืช ความเข้มข้นและชนิดของไอออนเกลือ ตลอดจนช่วงเวลาที่พืชได้รับเกลือ (Kaddah และFakhry อ้างถึงใน Akbar และ Ponnamperuma, 1982) Greenway และ Munns (1980) ได้รายงานว่าความเครียดจากเกลือมีผลต่อการเจริญเติบโตของพืช โดยสรุปไว้ 3 ประเด็นคือ ประเด็นแรก เกลือมีผลต่อการได้มาของน้ำและปริมาณน้ำในต้นพืช (water availability) ประเด็นที่สอง ผลต่อความเครียดออสโมติค (osmotic stress) ประเด็นที่สาม ความจำเพาะของไอออนและความเป็นพิษของเกลือที่มีต่อต้นพืช (specific-ion toxicity) ในทำนองเดียวกัน Greenway (1973) เสนอว่า โซเดียมและคลอไรด์ไอออนที่ระดับความเข้มข้นสูงมีผลต่อการเจริญเติบโตของพืช เนื่องมาจากผลของการเปลี่ยนแปลงของความสัมพันธ์ของพืชกับน้ำ ความจำเพาะของไอออนที่พืชได้รับและการทำให้พืชมีกระบวนการลำเลียงภายในต้นพืชได้น้อยลง

ผลของเกลือที่มีต่อการเจริญเติบโตของพืช

เกลือโซเดียมคลอไรด์มีผลทำให้การเจริญเติบโตลดลง โดยความเข้มข้นของเกลือที่เพิ่มขึ้น ทำให้พืชมีการเปลี่ยนแปลงดังนี้คือ มีอัตราของการตายเพิ่มขึ้น ใบเกิดอาการเหี่ยว เขียวซีด เหลืองตายเป็นจุด (leaf necrosis) และร่วงไปในที่สุด ผลผลิตและคุณภาพของเมล็ดลดลง นอกจากนี้ยังพบว่า มีการสะสมของเกลือโซเดียมและคลอไรด์ในส่วนของลำต้นและใบเพิ่มสูงขึ้นจนเป็นอันตรายต่อต้นพืช ดังที่ได้มีรายงานในถั่วเหลือง (*Glycine max* L. Merrill) โดย Abel และ MacKenzie (1963) นอกจากนี้ยังมีผลกระทบต่อแหล่งผลิตอาหาร (source) และแหล่งรับอาหาร (sink) (Greenway และ Munns, 1980)

เกริกและคณะ (2531) ได้ศึกษาในข้าวกข.6 พบว่าเมื่อระดับเกลือโซเดียมคลอไรด์เพิ่มขึ้น ทำให้ปริมาณแป้งและน้ำตาลทั้งในใบแก่และใบอ่อนลดลง ทั้งนี้อาจเป็นเพราะเกลือโซเดียมคลอไรด์ไปลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง หรือเนื่องจากอัตราการหายใจเพิ่มขึ้น จึงทำให้ปริมาณ photosynthate ไม่เพียงพอ การเจริญเติบโตของพืชจึงลดลง จะเห็นว่าผลของเกลือโซเดียมคลอไรด์ที่ทำให้การเจริญเติบโตลดลงนั้น อาจมีความเกี่ยวข้องกับอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบพืช Seemann และ Critchley (1985) พบว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ การนำที่ปากใบ (stomatal conductance) ของ *Phaseolus vulgaris* L. รวมทั้งน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งของต้นก็ได้รับผลกระทบจากเกลือเช่นกัน นอกจากนี้ Delane และคณะ (1982) ได้รายงานว่า เกลือโซเดียมคลอไรด์ทำให้อัตราของการยืดตัวของใบ (leaf elongation) ในการขยายขนาดของแผ่นใบใน *Hordeum vulgare* ลดลง เมื่อระดับเกลือโซเดียมคลอไรด์เพิ่มขึ้นที่ความเข้มข้น 180 มิลลิโมลาร์

การลดลงของการเจริญเติบโตของพืชเมื่อได้รับเกลือนั้น อาจเนื่องมาจากประการที่หนึ่ง เกลือโซเดียมคลอไรด์ไปลดค่าศักย์ของน้ำในสารละลาย จึงทำให้พืชมีแรงดันเต่งลดลง ทำให้อัตราการเจริญเติบโตลดลง เนื่องจากการจำกัดของน้ำที่พืชได้รับ พืชเกิดการขาดน้ำขึ้น ประการที่สองความเป็นพิษที่เกิดจากเกลือที่ได้รับมากเกินพอ ทำให้ไปรบกวนต่อขบวนการเมตาบอลิซึมของพืช และความสมดุลย์ของ electrolyte ในเนื้อเยื่อพืช ประการที่สาม เกลือโซเดียมคลอไรด์อาจมีผลต่อการดูดซึมธาตุอาหารชนิดอื่น ทำให้สูญเสียความสมดุลของไอออน (ion imbalance stress) จึงทำให้พืชเกิดการขาดธาตุอาหารบางชนิด (Greenway, 1973)

เมื่อพืชได้รับเกลือโซเดียมคลอไรด์ และค่าศักย์ของน้ำ (water potential) ในสารละลายลดลง ปริมาณน้ำในต้นมีจำกัด ทำให้พืชขาดน้ำและไปมีผลต่อการเจริญและการเปลี่ยนแปลงในด้านต่างๆ ของพืช เช่น การลดลงในด้านขนาดของต้นพืช พื้นที่ใบและผลผลิต (Kramer, 1983) ภาวะเค็มจึงเป็นปัจจัยสำคัญที่จำกัดผลผลิตและการพัฒนาในด้านต่างๆ ของพืชดังนี้

1.ผลต่อการพัฒนาในระยะ differentiation โดยเฉพาะระยะที่เริ่มเกิดดอก กำลังออกดอก และการติดผลหรือเมล็ด ในพืชยืนต้นก็จะมีผลเช่นเดียวกันแต่ผลกระทบในระยะการติดผล (reproductive growth) จะมากกว่าระยะการเจริญทางลำต้น (vegetative growth)

2.ผลทางด้านการเปลี่ยนแปลงรูปร่างและขนาดของเซลล์ จากการศึกษาในพืชบางชนิด พบว่าเมื่อความต่างศักย์ของน้ำในใบลดลงถึงค่า –2 bars พืชจะลดการขยายขนาดของเซลล์ลงอย่างรวดเร็ว และจะหยุดการขยายขนาดเมื่อค่าความต่างศักย์ของน้ำลดลงถึงค่า –7 ถึง –9 bars การศึกษาในถั่วเหลือง (*Glycine max* (L.) Merrill) พันธุ์ Bragg และ Ranson พบว่าการขยายขนาดของใบจะลดลง

หรือหยุดก่อนที่กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงจะลดลงอย่างมาก ใบที่เกิดใหม่จะพัฒนาอย่างช้ามาก ใบเก่าจะร่วงอย่างรวดเร็ว (Moftah และ Michel, 1987)

3.ผลทางด้านสรีรวิทยาที่สำคัญคือ เกลือโซเดียมคลอไรด์มีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง เนื่องจากการลดลงของพื้นที่ใบ การปิดของปากใบ และการลดประสิทธิภาพในกระบวนการ CO_2 fixation มีผลทำให้ผลผลิตลดลงด้วย (Kramer, 1983) เนื่องจากกระบวนการในการลำเลียงสารอาหารและการดูดซับ หรือการรับสารอาหารในพืชลดประสิทธิภาพลง (Greenway และ Munns, 1980)

4.ผลต่อการสร้างผลผลิต พบว่าเกลือโซเดียมคลอไรด์มีผลทำให้อัตราส่วนของน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งในมะเขือเทศลดลง (Cayuela และคณะ, 1996) เช่นเดียวกับที่ทำให้ปริมาณคลอโรฟิล์และปริมาณโปรตีนใน Spinach (*Spinacea oleracea*) ลดลง (Coughlan และ Wynjones, 1980)

5. ผลต่อการเจริญของรากและยอด เกลือโซเดียมคลอไรด์มีผลทำให้การเจริญเติบโตลดลง และโดยทั่วไปพบว่าการเจริญของส่วนยอดจะลดลงมากกว่าส่วนราก เนื่องจากเมื่อพืชขาดน้ำ ทำให้มีปริมาณน้ำที่พืชจะใช้ในการยืดตัวของเซลล์ในส่วนยอดลดลง มีการสะสมของคาร์โบไฮเดรต จึงทำให้ผลผลิตจากอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง สามารถถูกส่งไปยังรากเพื่อใช้ในการเจริญเติบโตเพิ่มขึ้นได้ (สุทธิพร อนันต์สุชาติกุล อ้างถึงใน ประทีป มีศิลป์, 2537) ดังนั้นอัตราส่วนของรากต่อต้น (root/shoot ratio) จึงเพิ่มขึ้นเมื่อพืชขาดน้ำเนื่องจากได้รับเกลือ ถึงแม้ว่าน้ำหนักของรากจะลดลงด้วยก็ตาม (Shalhevet และ คณะ, 1995)

ผลของเกลือต่อลักษณะทางสรีรวิทยาของพืช

เกลือโซเดียมคลอไรด์ในสารละลายที่เพิ่มขึ้นอาจก่อให้เกิดการสะสมเกลือในเนื้อเยื่อของใบพืชจนถึงระดับที่เป็นผลเสียต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ Robinson และคณะ (1983) ได้ศึกษาใน Spinach (*Spinacea oleracea*) พบว่าหลังจากที่ให้เกลือโซเดียมคลอไรด์จนระดับความเข้มข้นสุดท้ายเท่ากับ 200 มิลลิโมลาร์ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิต่อพื้นที่ใบลดลง แต่ในต้นที่ได้รับเกลือสามารถเจริญเติบโตอยู่ได้ และพบว่าใบหนาขึ้น ซึ่งรายงานการศึกษานี้สอดคล้องกับ Yeo และคณะ (1985) ที่ทดลองในข้าว (*Oryza sativa* L.) พบว่าเกลือโซเดียมคลอไรด์มีผลต่อการปิดปากใบ (stomatal aperture) และประสิทธิภาพในการตรึง CO_2 ลดลง ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิต่อพื้นที่ใบลดลงถึง 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อความเข้มข้นของเกลือโซเดียมคลอไรด์ในใบเพิ่มขึ้น 0-5 มิลลิโมลาร์

Hasson และคณะ (1983) พบว่าในถั่ว Pea (*Pisum sativum* L. cv. *Alaska*) เมื่อค่าศักย์ของน้ำในสารละลายลดลงถึงประมาณ –1.08 ถึง –1.88 MPa ทำให้เซลล์มีโซฟิลล์ (mesophyll) มีอัตราการสังเคราะห์แสงลดลง โดยเสนอว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่ลดลงไม่ได้เกิดจากการยับยั้งที่ปากใบ ซึ่ง Yeo และคณะ (1985) เสนอว่าการยับยั้งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิในต้นพืชที่ได้รับเกลือเกิดจากการขาดน้ำในเซลล์ของใบซึ่งเกิดจากการสะสมเกลือใน apoplast ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงความดันออสโมติคและมีการสะสมเกลือโซเดียมในเนื้อเยื่อเพิ่มสูงขึ้น มีผลไปลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

Jones (1976) ได้รายงานว่าการเพิ่มความเข้มข้นเกลือในคลอโรพลาสต์ ทำให้เกิดการสูญเสียน้ำและการสะสมไอออนในปริมาณมาก จึงไปยับยั้งการขนถ่ายอิเลคตรอน (e^- transport) จากน้ำไปยัง photosystem II ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง เกิดการขาดน้ำในพืชมากขึ้น นอกจากนี้ยังมีผลต่อการลดพื้นที่ใบด้วยเนื่องจากใบเหี่ยวและร่วงไปในที่สุด เป็นผลทำให้การคายน้ำลดลงด้วย

นอกจากเกลือมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงแล้ว ยังมีผลต่อรงควัตถุที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสงเช่นกัน ในพืช สาหร่ายและแบคทีเรียที่สามารถมีกิจกรรมการสังเคราะห์ด้วยแสงจะพบรงควัตถุภายในเซลล์ใบและผล รงควัตถุที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสงทั้งหมดพบอยู่ในไทลาคอยด์เมมเบรนของคลอโรพลาสต์ รงควัตถุที่พบแบ่งออกได้เป็น 3 กลุ่มใหญ่ๆคือ คลอโรฟิลล์ คาโรทีนอยด์และไฟโคบิลิน รงควัตถุหลายๆชนิดมีส่วนร่วมในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยเป็นรงควัตถุที่ทำหน้าที่คอยช่วยเสริมการทำงานของคลอโรฟิลล์ คลอโรฟิลล์เป็นรงควัตถุที่ทำให้พืชมีสีเขียว ไม่ละลายน้ำแต่ละลายในตัวทำละลายทำอินทรีย์ คลอโรฟิลล์เอมีสีน้ำเงินแกมเขียว พบในพืชและสาหร่ายทุกชนิด รวมทั้งสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน คลอโรฟิลล์บีมีสีเขียวแกมเหลือง พบในพืชและสาหร่ายสีเขียว ในใบของพืชชั้นสูง จะพบคลอโรฟิลลบีอยู่เป็นปริมาณหนึ่งในสามของคลอโรฟิลล์เอ (ปิยะดา ธีระกุลพิสุทธิ์, 2537)

Seemann และ Critchley (1985) พบว่าในถั่วพุ่ม *Phaseolus vulgaris* L. เมื่อระดับเกลือในสารละลายเพิ่มขึ้นจนถึง 150 มิลลิโมลาร์ พบว่าปริมาณคลอโรฟิลล์เอและคลอโรฟิลล์บีลดลงจากชุดควบคุม 57 เปอรเซ็นต์ ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองของ Yeo และ Flowers (1983) ในข้าว *Oryza sativa* L. พบว่าเมื่อให้เกลือโซเดียมคลอไรด์ที่ระดับ 150-500 มิลลิโมลาร์ มีผลทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลง 50 เปอร์เซ็นต์จากชุดควบคุม รวมทั้งพื้นที่ใบต่อต้นลดลงเช่นกัน

เกลือโซเดียมคลอไรด์ที่มีผลทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบลดลงนั้น พบว่ามีการลดขนาดของ PS II antenna โดยการทำงานของ plastid protease ทำให้มีขนาดของ light-harvesting complex ที่เล็กกว่า ซึ่งสัมพันธ์กับ PS II reaction center ทำให้ปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลง (Maxwell, 1999) ซึ่ง

ปริมาณคลอโรฟิลล์ที่ลดลงนี้เป็นการปรับตัวเพื่อลดพื้นที่การรับแสงให้น้อยลง เพื่อสงวนพลังงานเอาไว้ เป็นการหลีกเลี่ยงภาวะเค็มอีกวิธีการหนึ่งของพืชที่จะสามารถทนต่อภาวะเค็มและอยู่รอดได้ จนกว่าภาวะเค็มจะผ่านพ้นไป (Kyparissis และคณะ, 1995)

ผลของเกลือที่มีต่อพืช

ผลของเกลือโซเดียมคลอไรด์ต่อศักย์ของน้ำในพืช

ในสภาพดินเค็ม เกลือโซเดียมคลอไรด์จะทำให้ศักย์ของน้ำในดินลดลง จึงไปลด osmotic gradient ระหว่างดินกับพืช และทำให้ การได้มาของน้ำในต้นพืช (water availability) แรงดันเต่ง (turgor pressure) และอัตราการเจริญเติบโตของพืช (growth rate) ลดลง (Greenway, 1973)

จากการศึกษาในพืชทนเค็ม (halophyte) ใน *Atriplex spongiosa* และ *Suaeda monoica* Storey และ Wyn Jones (1979) พบว่าที่ระดับเกลือโซเดียมคลอไรด์ 200-500 มิลลิโมลาร์ พืชทั้งสองมีการปรับความดันออสโมติค โดยการสะสมเกลือโซเดียมคลอไรด์ไว้ภายในต้นโดยที่ไม่กระทบกระเทือนต่อการเจริญเติบโตของพืช ที่เป็นเช่นนั้นอาจเนื่องมาจากพืชมีการควบคุมการสะสมเกลือไว้ในส่วนต่างๆ (compartmentation) เช่น สะสมในแวคคิวโอล (vacuole) เพื่อไม่ให้กระทบกระเทือนต่อเซลล์และออร์กาเนล (organelles) ใน cytoplasm หรือพืชมีกลไกการขจัดเกลือโดยขับออกทางต่อมเกลือ (salt gland) (Greenway และ Munns, 1980 ; Jacoby, 1997)

สำหรับในพืชไม่ทนเค็ม (nonhalophyte) พืชมีการปรับความดันออสโมติค โดยการสร้างสารประกอบอินทรีย์ไว้ในต้นพืช (Greenway และ Munns, 1980) Greenway (1973) รายงานว่าที่ระดับความเข้มข้นของเกลือในสารละลายตั้งแต่ 50 มิลลิโมลาร์ขึ้นไป พืชมีการปรับความดันออสโมติคโดยการสะสมน้ำตาล hexose 30 g/l หรือน้ำตาลโมเลกุลคู่ (disaccharide) 60 g/l ไว้ใน cell sap ซึ่งถือว่าเป็น metabolic product จำนวนมากที่พืชต้องสังเคราะห์ขึ้นมา เช่นเดียวกับรายงานการวิจัยของ Rodriguez และคณะ (1997) ที่ศึกษาในข้าวโพดพบว่าที่ระดับเกลือโซเดียมคลอไรด์ในสารละลาย 100 มิลลิโมลาร์ ปริมาณของน้ำตาลซูโครสและปริมาณโพรลีน (proline) เพิ่มสูงขึ้นในบริเวณ apical zone ของรากข้าวโพดที่ระยะ 0-3 มิลลิเมตรจากปลายราก ในขณะที่ปริมาณของน้ำตาลกลูโครสและน้ำตาลฟรุกโตสเพิ่มสูงขึ้นที่บริเวณ apical zone ของรากที่ระยะ 3-10 มิลลิเมตรจากปลายราก นอกจากนี้ยังมีรายงานการวิจัยของ Colmer และคณะ (1996) ที่ศึกษาในข้าวฟ่าง *Sorghum bicolor* พบ

ว่าหลังจากที่พืชได้รับเกลือโซเดียมคลอไรด์ที่ระดับเกลือ 150 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 2 วัน ปริมาณของ proline เพิ่มสูงขึ้นเกือบ 50 เปอร์เซ็นต์ ในบริเวณของ root tip ที่ระยะ 0-10 มิลลิเมตรจากปลายราก

มีการศึกษาในพืชหลายชนิดที่แสดงให้เห็นว่า เมื่อความต่างศักย์ของน้ำในใบพืชลดลง พืชต้องมีการปรับตัวเพื่อให้สามารถอยู่รอดได้โดยพยายามรักษาค่าแรงดันเต่งในต้นพืชให้สามารถเจริญเติบโตอยู่ได้ต่อไป รวมทั้งมีการสะสมสารประกอบอนินทรีย์ต่างๆ ได้แก่ Na^+ K^+ และ Cl^- และสารประกอบอินทรีย์ต่างๆ ได้แก่ proline sucrose fructose และ glucose เพื่อปรับค่าศักย์ของน้ำในต้นให้ต่ำลงในกระบวนการ osmotic adjustment ซึ่งเป็นกลไกการปรับตัวของพืชอย่างหนึ่งให้อยู่รอดจากภาวะเค็มได้ (Weimberg และคณะ อ้างถึงใน Rodriguez และคณะ, 1997)

Dix และ Street อ้างถึงใน Greenway และ Munns (1980) พบว่าต้นยาสูบ (*Nicotiana tabaccum* L.) ที่ปลูกในสารละลายที่มีความดันออสโมติค 11.4 บาร์ (ประกอบด้วยความดันออสโมติคจากเกลือโซเดียมคลอไรด์ 7 บาร์) จะมีอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR) ลดลง 45 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเปรียบเทียบกับที่ไม่ได้รับเกลือ แสดงว่าศักย์ของน้ำที่ลดลงเนื่องจากการเพิ่มระดับเกลืออาจมีผลต่อการยับยั้งการเจริญเติบโตของพืช Munns และ Termatt (1986) ศึกษาผลของความดันออสโมติคอันเนื่องมาจากเกลือที่มีต่อการเจริญเติบโต โดยเปรียบเทียบระหว่างเกลือกับ Polyethylene glycol (PEG) พบว่า PEG ทำให้อัตราการขยายตัวของใบลดลงเช่นกันและเมื่อใช้ concentrated macronutrient เป็นตัวเพิ่มความดันออสโมติคแทน PEG พบว่าในช่วงแรก concentrated macronutrient จะลดอัตราการขยายตัวของใบเช่นเดียวกับพืชที่ได้รับเกลือโซเดียมคลอไรด์ แต่หลังจาก 7 วันขึ้นไป อัตราการเจริญเติบโตของพืชใน concentrated macronutrient จะดีกว่าในโซเดียมคลอไรด์ นอกจากงานดังกล่าว Termatt และคณะ (1985) พบว่าสารละลายเกลือโซเดียมคลอไรด์ที่ความเข้มข้น 100 มิลลิโมลาร์ ซึ่งมีค่าความดันออสโมติคเท่ากับ 0.48 MPa ทำให้อัตราการเจริญเติบโตของข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์ลดลง 20 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเปรียบเทียบกับที่ไม่ได้รับเกลือ และเมื่อเพิ่มดันให้แก่สารละลายดังกล่าวโดยใช้เครื่องความดันนิวมาติค (pneumatic pressure) เพื่อทำให้ศักย์ของน้ำในใบและยอดเพิ่มขึ้นเท่ากับพืชที่ปลูกในสารละลายที่ไม่ได้รับเกลือ (Passioura และ Munns, 1984) ปรากฏว่าความดันดังกล่าวไม่สามารถทำให้อัตราการเจริญเติบโตของพืชดีขึ้น

จากการศึกษาผลของเกลือที่มีต่อศักย์ของน้ำ ในใบอ่อนของข้าวบาร์เลย์ Delane และคณะ (1982) รายงานว่าการเพิ่มความเข้มข้นของเกลือในสารละลายจะทำให้ใบอ่อนซึ่งทำหน้าที่เป็นแหล่งรับอาหาร (sink) มีการสะสมเกลือมากกว่าใบแก่ซึ่งเป็นแหล่งผลิตอาหาร (source) 2-4 เท่า หากอัตราการสะสมเกลือดังกล่าวสูงกว่าอัตราการเคลื่อนย้ายผ่านเมมเบรน (flux) ของ sink cell จะทำให้เกลือสะสมอยู่ภายนอกเซลล์ และเกิดการขาดน้ำในระดับเซลล์ของ sink ได้ โดยปริมาณของไอออนเกลือใน

ใบอ่อนที่เพิ่มสูงขึ้นนี้จะถูกส่งมาจากท่ออาหารมากกว่าท่อน้ำ แต่ Munns, Fisher และ Tonnet (1986) ได้เปรียบเทียบ flux ของเกลือโซเดียมคลอไรด์ในท่อน้ำและท่ออาหารของข้าวบาร์เลย์ที่ได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ โดยวิธีคำนวณ พบว่าปริมาณเกลือโซเดียมและคลอไรด์ในท่ออาหารมีเพียง 10 เปอร์เซ็นต์ ของในท่อน้ำ (flux ของเกลือโซเดียมคลอไรด์ที่พบในท่ออาหารและท่อน้ำมีความเข้มข้น 0.5-0.8 และ 7.5 mM m^{-2} day^{-1} ตามลำดับ) และยังพบว่าการเพิ่มความดันออสโมติคในท่ออาหารส่วนใหญ่เกิดจากการเพิ่มน้ำตาลซูโครส

จากการเปรียบเทียบการสะสมเกลือโซเดียมคลอไรด์และน้ำตาลซูโครสในท่ออาหารของพืชทนเค็มและพืชไม่ทนเค็ม Dowing อ้างถึงใน Munns และคณะ (1986) รายงานว่าในพืชทนเค็ม *Aster tripolium* ที่ได้รับเกลือความเข้มข้น 30 มิลลิโมลาร์ จะมีการสะสมเกลือโซเดียมคลอไรด์เพิ่มขึ้นเพียง 2 เปอร์เซ็นต์ (30 มิลลิโมลาร์โซเดียมคลอไรด์) ซึ่งมีค่า osmolality ที่เพิ่มขึ้นในท่ออาหารนี้ส่วนใหญ่อาจเกิดจากการเพิ่มปริมาณซูโครส ส่วนในพืชไม่ทนเค็มพวก lupin ที่ได้รับเกลือ 40 มิลลิโมลาร์ ส่วนใหญ่จะพบการเพิ่มปริมาณเกลือโซเดียมและคลอไรด์ในท่ออาหาร แต่ไม่มีการเพิ่มความเข้มข้นของน้ำตาลซูโครส (Jeschke และคณะ อ้างถึงใน Munns และคณะ, 1986)

จากการศึกษาถึงผลของศักย์ของน้ำในหลายๆงานวิจัย จะเห็นว่าประเด็นของการขาดน้ำ น่าจะมีบทบาทต่อการจำกัดการเจริญเติบโตของพืชได้เช่นเดียวกันกับความเป็นพิษเนื่องจากเกลือ โดยเฉพาะในส่วนของใบอ่อน จะเป็นส่วนที่ได้รับอันตรายจากการเปลี่ยนแปลงของศักย์น้ำมากที่สุด ทั้งนี้เพราะเกลือมีผลต่อความเต่งของพืช

ผลของเกลือโซเดียมคลอไรด์ในลักษณะที่เป็นพิษต่อพืช

การเพิ่มความเข้มข้นของเกลือโซเดียมคลอไรด์ในสารละลาย จะทำให้เกิดการสะสมเกลือในเนื่อเยื่อเพิ่มสูงขึ้น ซึ่งสัมพันธ์ในทางลบ (negative correlation) กับการเจริญเติบโตและกระบวนการทางสรีรวิทยาต่างๆ ภายในต้นพืช (Greenway และ Munns, 1980)

การสะสมของเกลือในส่วนต่างๆของพืชนั้น Flowers, Troke และ Yeo (1997) รายงานว่าการสะสมเกลือโซเดียมในพืชทนเค็ม (halophyte) เกิดขึ้นในส่วนต้นมากกว่า 90 เปอร์เซ็นต์ ในจำนวนนี้จะมีการสะสมที่ใบอย่างน้อย 80 เปอร์เซ็นต์ และในการดูดไอออนเข้าไปสะสมในต้นของพืชทนเค็มเช่น *Suaeda maritima* พบว่าพืชมีการดูดเกลือโซเดียมมากกว่าโปแตสเซียม นอกจากนี้ความเข้มข้นของไอออนที่สะสมในใบแก่และใบอ่อนของพืชพวก *S. maritima* และ *Atriplex hastata* จะพบในปริมาณใกล้เคียงกัน ซึ่งการกระจายตัวของไอออนในลักษณะดังกล่าว อาจช่วยลดปัญหาการขาดน้ำ (water

deficit) ในใบอ่อนและช่วยลดการสะสมไอออนในใบแก่ (Greenway และ Munns, 1980) สำหรับในพืชไม่ทนเค็ม (glycophyte) จะพบในลักษณะที่แตกต่างจากพืชทนเค็ม Greenway และคณะ อ้างถึงใน Greenway และ Munns (1980) ได้ทดลองปลูกถั่วเหลือง (*Glycine max* L. Merrill) ในสารละลายเกลือโซเดียมคลอไรด์ 50 มิลลิโมลาร์นาน 16 วัน พบว่าการสะสมเกลือคลอไรด์เกิดขึ้นในใบแก่มากกว่าใบอ่อน ในปริมาณ 139 และ 68 meq l^{-1} ตามลำดับ ในการศึกษาเปรียบเทียบระหว่างใบอายุต่างๆ กันในต้นข้าว (*Oryza sativa* L.) พันธุ์ IR 2153 Yeo และคณะ (1985) พบว่าใบแก่ (ใบที่ 5 จากยอด) จะมีการสะสมเกลือมากกว่าใบอ่อน (ใบที่ 3 จากยอด) ในอัตรา 0.513 และ 0.070 mmol g^{-1} DW ตามลำดับ และอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบแก่จะต่ำกว่าที่ไม่ได้รับเกลือ 54 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบอ่อนจะไม่ได้รับอิทธิพลของเกลือแต่ประการใด อย่างไรก็ตามงานทดลองดังกล่าวไม่สามารถแยกประเด็นระหว่างการขาดน้ำในระดับเซลล์กับความเป็นพิษจากเกลือได้

สำหรับในพืชไม่ทนเค็มเช่น ข้าว ข้าวโพด และถั่วเหลือง ซึ่งไม่มีกลไกควบคุมการดูดเกลือ การเคลื่อนที่ของเกลือโซเดียมคลอไรด์ส่วนใหญ่จะเป็น passive leakage โดยอาศัย electrochemical potential gradient, diffusive concentration gradient และ transpiration flow ดังนั้นการสะสมเกลือจึงขึ้นอยู่กับอายุของใบ ซึ่งส่วนใหญ่สะสมไว้ที่ใบแก่และตำแหน่งภายในเซลล์ใบ โดยสะสมในส่วน protoplast และ apoplast ซึ่งปริมาณเกลือที่สะสมในเนื้อเยื่อจะมีความสัมพันธ์กับการลดอัตราการเจริญเติบโตและการเกิดความเป็นพิษต่อเกลือ (Munns และ Termatt, 1986)

กรณีที่ความเป็นพิษต่อพืชเกิดจากการได้รับเกลือมากเกินพอ ทำให้การขาดน้ำที่ระดับเซลล์นั้น Yeo และ Flowers (1986) รายงานว่าความทนเกลือระหว่างข้าวพันธุ์ต้านทาน (IR 2513) กับพันธุ์อ่อนแอ (Amber) เมื่อพิจารณาถึงกลวิธีการจัดเก็บไอออนในระดับเซลล์ของใบ พบว่าข้าวพันธุ์อ่อนแอมีการสะสมเกลือโซเดียมคลอไรด์ไว้ที่ cytoplasm ขณะที่ข้าวพันธุ์ต้านทานมีการสะสมเกลือไว้ที่ vacuole

อย่างไรก็ตาม ความเข้มข้นของเกลือโซเดียมคลอไรด์ที่เพิ่มขึ้น อาจก่อให้เกิดการสะสมเกลือในเนื้อเยื่อของใบพืชจนถึงระดับที่เป็นผลเสียต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ จากงานทดลองของ Seemann และ Critchley (1985) พบว่าเกลือโซเดียมคลอไรด์ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของถั่ว *Phaseolus vulgaris* L. ลดลง ทั้งนี้อาจเป็นเพราะเกลือมีผลต่อความกว้างของปากใบ (stomatal aperture) และการเพิ่มความต้านทานที่ใบ (leaf resistance) ซึ่งจะไปลดการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ และยับยั้งการไหลของอิเลคตรอนจากน้ำผ่านไปยัง photosystem II ในขบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Dominy, Baker และ Meek อ้างถึงใน Yeo, Caporn และ Flowers, 1986) จึงเชื่อว่าเกลือโซเดียมคลอไรด์ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชลดลง

ในกรณีของ sink ยังไม่พบหลักฐานยืนยันถึงผลของเกลือในลักษณะที่เป็นพิษต่อ sink โดยตรง แต่สังเกตว่าในพืชไม่ทนเค็มเช่น ถั่วเหลือง (*Glycine max* L. Merr cv. Hodgson) ความเป็นพิษของเกลือต่อพืชมักปรากฏอาการที่ใบแก่ (source) มากกว่าใบอ่อน (sink) ดังรายงานของ Duran และ Lacan (1994)

ผลของเกลือโซเดียมคลอไรด์ต่อการดูดซึมธาตุอาหาร

เกลือโซเดียมคลอไรด์อาจทำให้เกิดการขาดธาตุอาหารบางชนิดที่จำเป็นต่อพืช เช่น โปแตสเซียม ฟอสฟอรัสและไนโตรเจน (Munns และ Termatt, 1986) และกระตุ้นให้มีการสะสมของเกลือโซเดียมและคลอไรด์ (Lynch และคณะ, 1987) จากการศึกษาผลของเกลือที่มีต่อปริมาณธาตุอาหารในพืชทนเค็ม (halophyte) พวก *Atriplex confertifolia* Kleinkopf และคณะ (1975) พบว่าที่ระดับเกลือโซเดียมคลอไรด์ 50 meq l^{-1} เกลือโซเดียมจะทำให้ปริมาณฟอสฟอรัส โปแตสเซียม และแคลเซียมในใบลดลง 30-50 เปอร์เซ็นต์เมื่อเปรียบเทียบกับที่ไม่ได้รับเกลือ ส่วนการสะสมเกลือโซเดียมและคลอไรด์ยังคงเพิ่มขึ้น จากผลดังกล่าว Robinson และ Downton (1985) พบว่า การสะสมโปแตสเซียมในใบและคลอโรพลาสต์ของพืชทนเค็มพวก *Suaeda australis* มีปริมาณลดลงเมื่อได้รับเกลือโซเดียมคลอไรด์เพิ่มขึ้น ซึ่งการสะสมเกลือในคลอโรพลาสต์ไม่ได้เพิ่มขึ้นตาม แต่ส่วนใหญ่มีการสะสมในแวคคิวโอล

Yoshida (1971) รายงานว่าการเพิ่มเกลือโซเดียมคลอไรด์ ทำให้ปริมาณโปแตสเซียมในตอซังข้าวลดลง ทั้งนี้เพราะการดูดโปแตสเซียมและโซเดียมมีการแข่งขันในลักษณะที่เรียกว่า antagonism ซึ่งสอดคล้องกับการทดลอง Guerrier (1996) พบว่าปริมาณโปแตสเซียมในต้นมะเขือเทศ (*Lycopersicon esculentum*) ลดลง 50 เปอร์เซ็นต์ ที่ระดับเกลือ 140 มิลลิโมลาร์ แต่เกลือไม่มีผลต่อปริมาณฟอสฟอรัสในต้นข้าว (*Oryza sativa* L.) และถั่ว *Glycine falcata* (Osmond และ Greenway, 1972)

Colmer และคณะ (1996) ได้ทดลองในข้าวฟ่าง (*Sorghum bicolor* L.) พบว่าระดับแคลเซียมในสารละลายที่มีมากพอ จะไปลดการลำเลียงเกลือโซเดียมจากภายนอกเข้าสู่ท่อน้ำและการส่งเสริมการกำจัดเกลือโซเดียมออกจากต้น ขณะเดียวกันจะกระตุ้นการลำเลียงโปแตสเซียมและกระตุ้นให้มีการสะสมโพรลีนที่บริเวณ root tip เพื่อให้เกิดการแลกเปลี่ยนระหว่างไอออน Na^+ และ K^+ ได้ดียิ่งขึ้น ทั้งนี้เพราะแคลเซียมมีบทบาทต่อเมมเบรนโดยจำกัดไอออนที่ผ่านเมมเบรน ตลอดจนการชักนำ selectivity ของกลไกการดูดไอออนของเมมเบรน (Greenway และ Munns, 1980)

นอกจากนี้ Rains และ Epstien อ้างถึงใน ยงยุทธ (2521) ได้ศึกษาผลของแคลเซียมที่มีต่อ selectivity ของการดูดโปแตสเซียมในรากข้าวบาร์เลย์ พบว่าแคลเซียมทำให้ molecular configuration ของ active site ใน carrier มีความเหมาะสมกับรูปร่างลักษณะของโปแตสเซียมเท่านั้น ถ้าไม่มีแคลเซียมแล้ว geometry ของ active site จะเปลี่ยนไป ทำให้โซเดียมเข้าไปแทนที่ได้

สาเหตุที่เกลือโซเดียมคลอไรด์มีผลต่อการเจริญเติบโตและกระบวนการทางสรีวิทยาของพืช อาจเป็นเพราะเกลือโซเดียมคลอไรด์ไปยับยั้งการดูดโปแตสเซียม แอมโมเนียม ไนเตรท แมกนีเซียม และเหล็ก โดยเฉพาะโปแตสเซียมและแมกนีเซียมเมื่อพืชได้รับไม่เพียงพอ จะมีผลต่อการลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เนื่องจากธาตุดังกล่าวมีบทบาทสำคัญต่อการเปิดปากใบและความแตกต่างของไอออน (ion gradient) ที่ thylakoid และ stroma ตามลำดับ (Solov'ev อ้างถึงใน Beadle, 1985) แต่ Munns (1985) พบว่าความเข้มข้นของโปแตสเซียมใน xylem sap ของข้าวบาร์เลย์ที่ได้รับเกลือโซเดียมคลอไรด์มีปริมาณลดลง เมื่อความเข้มข้นของเกลือในสารละลายเพิ่มขึ้นถึง 100 มิลลิโมลาร์ ในขณะที่อัตราการเจริญเติบโตของพืชลดลงเมื่อได้รับเกลือ 25 มิลลิโมลาร์

กลไกการปรับตัวของพืชเมื่อได้รับภาวะเค็ม

สำหรับการปรับตัวให้มีชีวิตรอดของพืชที่ขึ้นอยู่ในดินเค็ม จำเป็นต้องมีกลไกบางอย่างเพื่อบรรเทาความเป็นพิษของเกลือ อาจแบ่งได้ 3 ลักษณะใหญ่ๆคือ การไม่ดูดเกลือเข้าไป การดูดเข้าไปแล้วสะสมเอาไว้ หรือการคายเกลือออกมา พืชที่จัดอยู่ในประเภทแรกที่ไม่ดูดเกลือเข้าไปหรือใช้วิธีการหลีกเลี่ยงความเค็ม พืชพวกนี้จะพยายามปรับตัวเองให้เข้ากับสภาพดินเค็มได้แก่ การปรับระบบโครงสร้างของรากให้แผ่กระจายไปยังจุดที่เค็มน้อยกว่าหรือปรับตัวเองให้ออกดอกล่าหรือเร็วกว่าปกติในขณะที่ดินมีความเค็มลดลง เพื่อหนีช่วงเค็มจัดหรืออาจจะมีการฟื้นตัวอย่างรวดเร็วเมื่อความเค็มลดลง สำหรับพืชทนเค็มประเภทที่ดูดเกลือเข้าไป เมื่อดูดเกลือเข้าไปแล้วอาจจะนำเกลือไปสะสมอยู่ในส่วนที่ไม่เป็นอันตรายต่อพืช เช่นสะสมในแวคคิวโอล หรือเพิ่มความหนาของใบ ใบมีสีเขียวเข้มขึ้น มีกลไกอวบน้ำเพิ่มปริมาณน้ำในเซลล์เพื่อให้ความเข้มข้นของเกลือลดลง หรือเพิ่มความต้านทานของปากใบเพื่อให้คายน้ำลดลง นอกจากนี้มีการเลือกดูดธาตุโปแตสเซียมเข้าไปมากขึ้น หรือการดูดธาตุโซเดียมน้อยลง มีการขนย้ายธาตุโซเดียมจากใบอ่อนไปยังใบแก่ หรือการสะสมธาตุโซเดียมไว้ตามลำต้นและรากเพื่อป้องกันส่วนยอดเอาไว้ เป็นต้น (Duran และ Lacan, 1994) ส่วนพืชบางประเภทจะมีต่อมเกลือเพื่อคายเกลือออกมา ลักษณะต่างๆดังกล่าวเป็นกลไกของพืชที่สามารถปรับตัวเองให้เข้ากับสภาพความเค็มเพื่อความอยู่รอด โดยพืชชนิดหนึ่งๆ อาจจะมีลักษณะเดียวกันหรือหลายลักษณะรวมกันก็ได้

(สมศรี อรุณินท์, 2532) ในพืชตระกูลถั่ว การกักเกลือเอาไว้โดยรากมีความสำคัญอย่างยิ่งต่อกระบวนการ salt regulation โดยระดับของไอออน Na^+ และ Cl^- จะสูงในรากแต่จะต่ำภายในใบ และระดับของ Na^+ และ Cl^- จะสูงในตำแหน่งของใบล่างแต่จะต่ำในตำแหน่งของใบบน เพื่อเป็นการป้องกันไม่ให้ส่วนยอดได้รับอันตรายจากความเป็นพิษของเกลือ (Greenway และ Munns, 1980)