หอสมุดกลาง สถาบันวิทยบริการ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่1

บทนำ

ในการปลูกพืชให้ได้ผลผลิตสูงนั้น ภาวะต่างๆที่เอื้อต่อการเจริญนับเป็นสิ่งสำคัญมาก ภาวะเค็มและภาวะแล้งนับเป็นปัจจัยที่สำคัญยิ่งที่มีผลต่อการเจริญและผลผลิตของพืชโดยตรง เนื่องจากภาวะทั้งสองนี้ไปรบกวนขบวนการเมตาโบลิซึมของพืชทั้งในระดับเซลล์และระดับต้น จึงทำให้ขบวนการสังเคราะห์แสงลดลง รวมทั้งขบวนการอื่นๆก็อาจลดลงด้วยเช่นการตรึงไนโตรเจน สำหรับข้าวทนเค็มพบว่าเมื่อนำไปปลูกในภาวะเค็มพืชจะมีการสะสม Na^+ และ Cl^- เพิ่มขึ้นซึ่งทำให้เกิดพิษ (ทิพยวรรณ, 2534) ขณะเดียวกันการสะสมของ K, Ca, NO_3 และ Pi จะลดลง (Lutt *et al*., 1996; Cramer *et al*., 1991) ยิ่งกว่านั้นยังมีรายงานมากมายที่กล่าวถึงข้าวทนเค็มที่ปลูกในภาวะเค็มพบว่าพืชนั้นๆสามารถสะสมโพรลีน (Proline) ไว้ในไซโตพลาสซึมได้ แม้ว่าบทบาทของโพรลีนที่สะสมเพิ่มขึ้นนี้จะยังเป็นที่ถกเถียงกันอยู่แต่ก็เชื่อว่าเกี่ยวข้องกับการปรับค่าออสโมติกของเซลล์พืช (Stewart และ Lee,1974) ปฏิกิริยาการตอบสนองต่อเกลือโดยการสะสมโพรลีนในเซลล์เพิ่มขึ้นมีรายงานในพืชอื่นอีกหลายชนิดเช่น ข้าวโพด (Gonzalez et al ,.1997) *Pearl millet* (Das et al,.1990) *Brassica Juncea* (Kirti et al,.1991) และ Arabidopsis (Strizhov et al ,.1997) เป็นต้น

ในพืชทนแล้งมีรายงานมากมายที่กล่าวถึงความสามารถในการสะสมโพรลีนหรือน้ำตาล ซึ่งมีบทบาทในการปรับค่าออสโมติกของเซลล์พืช พืชจึงสามารถรอดชีวิตอยู่ได้ ตัวอย่างเช่นใน *Medicago sativa* (Irigoyen *et al* ., 1992) ใน *Populus spp.* (Pelah *et al*., 1997) เป็นต้น ในข้าวทนแล้งที่คัดเลือกจาก somaclonal variation พันธุ์ กข23 ที่คัดเลือกสายพันธุ์ทนแล้งมาถึงรุ่นที่4 และ5 โดยการใช้ PEG6000(polyethylene glycol M.W.=6000) ที่มีอัตราการรอดตาย 99% พบว่าสายพันธุ์เหล่านี้มีการสะสมโพรลีนและน้ำตาลสูงกว่าสายพันธุ์ปกติที่ไม่ทนแล้งมาก (วรัญญา ,2542)

ผลการศึกษาเอกสารพบว่าข้าวทนเค็มและข้าวทนแล้ง เมื่อปลูกอยู่ในภาวะเค็มหรือแล้งจะมีการสะสมสารบางอย่างคล้ายกัน เช่น มีการสะสมโพรลีนหรือน้ำตาลหรือทั้งสองอย่างเพิ่มขึ้น (Strizhov.,1997) การวิจัยครั้งนี้ต้องการศึกษาสายพันธุ์ทนเค็มที่คัดเลือกจาก somaclonal variation ในระดับเซลล์หรือ แคลลัส แล้วคัดเลือกลูกของต้น regenerated plant จากสายพันธุ์

ทนเค็มอีกหลายชั่วอายุ โดยคัดเลือกในระดับต้นกล้าระยะ 5 –6 ใบ ปลูกในสารละลายปุ๋ยที่เติม NaCl 0.5 % เมื่อลดระดับ NaCl ลงจะมีอัตรารอดตายเพิ่มขึ้นหรือไม่ และสายพันธุ์เดียวกันนี้จะทนแล้งด้วยหรือไม่ รวมทั้งศึกษาความสามารถของข้าวในการสะสมโพรลีนและน้ำตาลขณะอยู่ในภาวะเค็มและแล้งเปรียบเทียบกับข้าวสายพันธุ์หลัก

สำรวจเอกสาร

การปรับปรุงพันธุ์พืช

การเพิ่มขึ้นของประชากรโลกอย่างรวดเร็วในปัจจุบัน ทำให้เกิดภาวะการขาดแคลนอาหารในหลายพื้นที่ทั่วโลก ดังนั้นการเพิ่มผลผลิตทางการเกษตรเพื่อให้เพียงพอแก่ความต้องการจึงเป็นสิ่งจำเป็นอย่างยิ่ง การเพิ่มผลผลิตทางการเกษตรกระทำได้หลายวิธี วิธีหนึ่งที่ใช้กันคือการเพิ่มพื้นที่เพาะปลูก แต่ในปัจจุบันพบว่า พื้นที่ที่เหมาะสมกับการเพาะปลูกมีน้อยหรือเนื่องมาจากความไม่เหมาะสมของพื้นที่เพาะปลูก ความไม่เหมาะสมนี้อาจเนื่องมาจากภาวะแห้งแล้งของพื้นที่ สภาพดินเค็ม ดินเปรี้ยว หรือดินกรดเป็นต้น ฉะนั้นการปรับปรุงพันธุ์พืชให้ทนต่อภาวะอันไม่เหมาะสมเหล่านั้น จึงเป็นสิ่งจำเป็นอย่างยิ่ง โดยในระยะแรกได้มีการปรับปรุงและคัดเลือกในแปลงทดลอง เช่น การคัดเลือกข้าวโพด (Fishcher *et al.*,1982) ข้าวฟ่าง (Garrity *et al* . ,1982) ข้าวฟ่างไข่มุก (Seetharana *et al.*,1982) และข้าวสาลี (Richard, 1982) เพื่อให้ทนต่อภาวะแล้ง ส่วนการคัดเลือกพืชทนเค็มนั้นกระทำสำเร็จครั้งแรกในประเทศศรีลังกา ได้พันธุ์ข้าว Pokkali ต่อมาในปี ค.ศ. 1943 สามารถคัดเลือกพันธุ์ข้าว Vala Rata 1-24 และ Bhura Rata 4-10 ได้ (Moeljopawiro and Ikehashi., 1981) การคัดเลือกโดยวิธีนี้ได้ผลเฉพาะบางพืชเท่านั้น ซึ่งขึ้นอยู่กับองค์ประกอบของพันธุกรรม กล่าวคือถ้ากลุ่มประชากรใดมียีนที่ทนต่อภาวะอันไม่เหมาะสมนั้นๆอยู่ จึงสามารถคัดเลือกพืชที่ทนต่อภาวะนั้นๆได้ (ชัยนาม ดิสถาพร,2531.)

ในระยะต่อมามีการพัฒนาเทคนิคการคัดเลือกขึ้นโดยการคัดเลือกในสารละลายเกลือของธาตุอาหาร โดยเติมธาตุอาหารที่มีความจำเป็นต่อการเจริญเติบโตของพืช แล้วเติมสารที่ก่อให้เกิดภาวะเครียด เช่นในการคัดเลือกพืชทนเค็ม ได้ใช้ NaCl , $MgCl_2$ และ $CaSO_4$ เติมลงไปในอัตราที่ต้องการทดสอบ ส่วนการคัดเลือกพืชทนแล้งได้มีการใช้ manitol , sorbitol , glucose , sucrose และ PEG เป็นต้น แต่พบว่าใช้ manitol และ PEG มากกว่าสารอื่น ซึ่ง Jackson,(1962)

กล่าวว่า PEG เป็นสารที่ไม่เป็นพิษกับคนและสัตว์ การคัดเลือกโดยวิธีนี้สามารถกำหนดระดับความเครียดได้แม่นยำโดยกำหนดปริมาณของสาร เช่น ที่สถาบันวิจัยข้าว IRRI คัดเลือกต้นกล้าในสารละลายธาตุอาหารที่เติม NaCl 0.5 เปอร์เซ็นต์ ที่มีค่าการนำไฟฟ้า 10.5 มิลลิโมห์ต่อเซนติเมตร พบว่า จากข้าว 522 พันธุ์ มี 31 พันธุ์ จัดว่าทนเค็มมาก (รอดตาย 61 – 100 %) 72 พันธุ์ ทนปานกลาง (รอดตาย 31 – 60 %) และ 419 พันธุ์ ไม่ทนเค็ม (รอดตาย 0 – 30 %) (Zapata *et al.*,1988 ; อ้างโดย ทิพยวรรณ, 2534) Yeo และ Flowers (1984) พบว่าเมื่อเติม PEG ลงไปในสารละลาย NaCl ทำให้ข้าวอยู่รอดเพิ่มขึ้นเพราะว่าการเติม PEG ลงไปจะทำให้ค่า water potential ของสารละลายเกลือเพิ่มขึ้นเป็น 2 เท่าของสารละลายที่ไม่เติม PEG ซึ่งมีผลทำให้อัตราการคายน้ำลดลง

ในระยะต่อมา นักวิจัยต่างๆ เริ่มใช้วิธีการเพิ่มการแปรผันทางพันธุกรรม ในพืชให้สูงขึ้นโดยวิธีต่างๆ กัน เช่น การสร้างลูกผสม แล้วนำกลับมาคัดเลือก ทรงชัย และคณะ (2528) สามารถคัดเลือกได้ข้าวลูกผสม 1 สายพันธุ์ที่ทนเค็มได้ดี คือพันธุ์ SKNLR8001 3 – 3 – 1 จากลูกผสม 10 สายพันธุ์ และการสร้างลูกผสมในผักกาดก้านขาว (*Brassica napus*) เบอร์ซีม โคลเวอร์ (*Trifalium alexandrinum*) อัลฟัลฟ่า (*Medicago sativa*) และเรด โคลเวอร์ (*T. Pratense*) พบว่า ลูกผสมทนเค็มได้ดีขึ้นและสามารถถ่ายทอดลักษณะทนเค็มได้ โดยพิจารณาจากค่า heritability ที่มีค่าสูงพอสมควร (0.62) (Ashraf *et al*, 1987; อ้างโดยทิพยวรรณ, 2534) นอกจากนี้ ยังใช้วิธีการชักนำให้เกิดมิวเตชันเพื่อเพิ่มการผันแปรทางพันธุกรรม อีกด้วย ซึ่งสามารถกระทำได้หลายวิธี เช่น การใช้รังสี สารเคมี และเทคนิคการเลี้ยงเนื้อเยื่อพืช เกรียงไกร (2528) ใช้ข้าวขาวดอกมะลิ105 เหนียวสันป่าตอง กข.6 หอมอ่ม และหางดง ผ่านรังสีแกมม่าขนาด 15 , 20 และ 25 กิโลเรด คัดต้นที่งอกและเจริญ นำไปปลูกในรุ่นต่อไป Woo และคณะ (1988) ใช้ ethylmethane sulfonate 0.025 M แช่เมล็ดข้าวพันธุ์ Tainung 67 เป็นเวลา 4 ชั่วโมง แล้วนำมาคัดเลือกบนอาหารที่มี NaCl 1 เปอร์เซ็นต์ สามารถคัดต้นทนเค็มได้

ส่วนการใช้การเทคนิคการเลี้ยงเนื้อเยื่อนั้น ได้มีการใช้กันอย่างกว้างขวาง ทั้งนี้เพราะสามารถใช้ประโยชน์จากการแปรผันของเซลล์ร่างกาย (somaclonal variation) ในหลอดทดลอง โดยพบในพืชที่ผ่านการชักนำให้เกิดแคลลัส (callus induction) การทำเซลล์แขวนลอย (cell suspension) และการเลี้ยงโปรโตพลาสต์ (protoplast culture) เพื่อให้เซลล์พืชสัมผัสกับสารเคมีโดยตรง และพบความแปรผันได้อย่างชัดเจนเมื่อเป็นต้นที่สมบูรณ์ (Vajrabhaya and Vajrabhaya, 1974 , Oono, 1980) Vajarabhaya และ Vajarabhaya (1974) พบว่าการเปลี่ยน

แปลงลักษณะดอกของกล้วยไม้สกุล *Dendrobium* ที่ผ่านการเลี้ยงเนื้อเยื่อเป็นสาเหตุมาจากการเกิดความผันแปรของเซลล์ร่างกาย โดยพบใน *Dendrobium Pompadour* var ' Phra Tabha ' และ *Dendrobium May Neal* ' Sri sobhon ' พบว่ากล้วยไม้ที่ได้จากการเลี้ยงเนื้อเยื่อมีลักษณะดอกผิดปกติ 89 ต้น โดยคัดจากต้นที่เกิดใหม่ 910 ต้น พบความผันแปรของขนาดดอก รูปร่าง สีของกลีบดอก และจำนวนโครโมโซม ลักษณะบางอย่างสามารถถ่ายทอดไปสู่รุ่นต่อๆ ไปได้ เช่น ลักษณะกลีบดอก ซึ่งลักษณะที่เปลี่ยนไปนี้ พิสูจน์ได้ว่าเกิดจากพันธุกรรม ไม่ใช่สิ่งแวดล้อม ต่อมาพบว่าแคลลัสของพืชหลายชนิดมีเซลล์ที่เป็น haploid diploid aneuploid และ polyploid ปะปนอยู่ (Torrey, 1967)

นักวิทยาศาสตร์หลายท่านรายงานว่าความแปรผันของเซลล์ร่างกายเกิดจากการเปลี่ยนแปลงของโครโมโซม (Larkin and Scowcroft , 1981 ; Lynch *et al* . , 1991 ; Vajrabhaya and Vajrabhaya , 1991) สำหรับความแปรผันของเซลล์ร่างกายของข้าวนั้น รายงานครั้งแรกโดย Nishi และคณะ (1968) จากการเลี้ยงแคลลัสข้าวพบลักษณะต้นเตี้ย และลักษณะต้นที่บิดเป็นเกลียวหลังจากนั้นก็มีรายงานออกมามากมายเกี่ยวกับความแปรผันของเซลล์ร่างกายของข้าว โดยพบลักษณะต้นเตี้ย ลักษณะเผือก ความสูงลดลง จำนวนหน่อลดลง การออกดอกช้า (46.7%) หรือเร็ว(9.3%) ความสมบูรณ์ของเมล็ดลดลง จำนวนรวงต่อกอลดลง จำนวนเมล็ดต่อรวงลดลง น้ำหนักเมล็ดลดลง และลักษณะของหางเมล็ดที่เปลี่ยนไป (Henke *et al* . , 1978 ; Oono , 1984 ; Oono *et al* . , 1986 ; Zhao *et al* . , 1984)

Muller และคณะ (1990) พบว่าในการเกิด somaclonal variation ของข้าวที่มีการชักนำจากแคลลัสที่เลี้ยงไว้ในช่วงระยะเวลาที่แตกต่างกันนั้นช่วงระยะเวลาที่เลี้ยงแคลลัสจะมีผลต่อการเกิดและการเพิ่มของ somaclonal variation โดยต้นที่ชักนำจากแคลลัสที่เลี้ยงไว้เป็นเวลานาน (67วัน) มีระดับของความไม่คงที่ของลักษณะทางพันธุกรรมสูงกว่าต้นที่ชักนำจากแคลลัสที่เลี้ยงในช่วงระยะเวลาสั้น (28วัน)

ความแปรผันของเซลล์ร่างกายที่เกิดจากการเลี้ยงเนื้อเยื่อนั้นมีความถี่ในการเกิดสูงกว่าในธรรมชาติ (Vajrabhaya and Vajrabhaya , 1991) ลักษณะที่กลายไปนี้สามารถนำมาใช้ประโยชน์ในการคัดเลือกเพื่อใช้ในการปรับปรุงพันธุ์หรือให้คงลักษณะพันธุ์เดิมแต่เพิ่มคุณสมบัติในการต้าน

หอสมุดกลาง สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ทานภาวะไม่เหมาะสมต่างๆ เช่น ภาวะดินเค็ม ดินเปรี้ยว ความแห้งแล้ง โรคและแมลงเป็นต้น (Vajrabhaya *et al* . , 1984 ; Evans *et al* . , 1986

การปรับปรุงพันธุ์พืชทนเค็มโดยใช้เทคนิคการเลี้ยงเนื้อเยื่อ เพื่อเป็นการเพิ่มความผันแปรทางพันธุกรรมนั้น ได้กระทำกันอย่างกว้างขวาง การคัดเลือกพืชที่ทนต่อภาวะอันไม่เหมาะสมทำได้โดยการเติมสารที่ชักนำให้เกิดภาวะนั้นในอาหารสำหรับเลี้ยงเนื้อเยื่อหรือต้นพืช เช่นการคัดเลือกเซลล์ทนเค็มทำโดยการเติม NaCl , $MgCl_2$ และ $CaSO_4$ ลงไปในอาหาร การคัดเลือกเซลล์ทนแล้งทำโดยการเติม manitol , sorbitol , glucose , sucrose และ PEG เป็นต้น ในขณะที่เซลล์ทนร้อนทำโดยเลี้ยงเซลล์ในที่มีอุณหภูมิสูงเป็นต้น (Dykes and Nabors , 1985 ; Sun *et al* . , 1991 ; Vajrabhaya *et al* . , 1989 ; Vajrabhaya and Vajrabhaya , 1991) การเติม NaCl ลงไปในอาหารเลี้ยงเนื้อเยื่อ เพื่อใช้เป็นอาหารคัดเลือกในระดับที่ทำให้เซลล์ตาย (lethal level) ซึ่งจะแตกต่างกันในพืชแต่ละชนิด การทดลองในวิธีนี้ประสบผลครั้งแรกในยาสูบ (*Nicotiana tabacum* L.) โดย Nabors และคณะ (1975) ซึ่งพบว่า กลุ่มเซลล์ที่คัดเลือกได้ทนต่อ NaCl ที่ระดับ 0.85 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่กลุ่มเซลล์ปกติทนได้ที่ 0.16 เปอร์เซ็นต์ เท่านั้น และยังพบอีกว่า ความสามารถในการทนเค็มสามารถถ่ายทอดไปยังรุ่นต่อๆไป ได้ Vajrabhaya และคณะ (1987) ได้ชักนำแคลลัสจากเอม บริโอของข้าว 8 พันธุ์ คือ กข8 กข23 กข25 ขาวดอกมะลิ นางมนเอส4 เหนียวสันป่าตอง เหลืองประทิว123 และข้าวตาแห้ง17 ซึ่งคัดเลือกใน NaCl 3 ระดับคือ 0 ,1 และ 2 เปอร์เซ็นต์ เป็นเวลา 4 สัปดาห์ โดยทำการคัดเลือกใน 2 ระยะคือ ระยะแคลลัส และระยะยอด สามารถคัดเลือกต้นที่รอดตายที่ระดับ NaCl 0 เปอร์เซ็นต์ได้ 637 ต้น NaCl ที่ 1 เปอร์เซ็นต์ คัดเลือกได้ 46 ต้น และที่ระดับ NaCl 2 เปอร์เซ็นต์ ได้ 25 ต้น Vajrabhaya และ Vajrabhaya (1991) กล่าวว่า การคัดเลือกข้าวสายพันธุ์ทนเค็มนั้น เมื่อทำการคัดเลือกในระดับเซลล์แล้ว ควรทำการคัดเลือกในระดับต้นด้วย และการคัดเลือกควรกระทำต่อเนื่องกัน อย่างน้อยประมาณ 3 รุ่น เพื่อให้แน่ใจว่า ลักษณะทนเค็มที่ได้นั้น เป็นลักษณะที่เสถียร

เมื่อพืชได้รับภาวะเครียด พืชจะมีการตอบสนองโดยการเปลี่ยนแปลงทางกายภาพ สรีรและชีวเคมี การเปลี่ยนแปลงมีผลต่อการเจริญเติบโตของพืช บางกระบวนการจะตอบสนองต่อภาวะเครียดอย่างรวดเร็วแม้ว่าจะได้รับภาวะเครียดเพียงเล็กน้อย การปรับตัวต่อภาวะเครียดต่างๆมีผลต่อการอยู่รอดของพืชโดยตรง (นวรัตน์ , 2540)

เมื่อพืชได้รับเกลือมากกว่าระดับปกติ จะตอบสนองคล้ายกับการขาดน้ำคือ ทำให้การเจริญลดลง พบอาการใบไหม้ ขนาดและจำนวนใบลดลง ซึ่งจะส่งผลให้ผลผลิตของพืช ลดลงด้วย พืชที่ได้รับเกลือมากกว่าปกติจนมีผลทำให้การเจริญลดลง มีสาเหตุ 3 (Stavarek และ Rains, 1984)ประการ คือ

1. พืชดูดน้ำได้น้อยลง เนื่องจากเกิด osmotic stress
2. พืชขาดธาตุอาหารบางชนิด (deficiency stress)
3. เกิดความเป็นพิษเนื่องจากไอออนบางชนิดที่พืชดูดสะสม (toxic effect of specific ion)

โดยทั่วไปแล้วเกลือจะมีผลกับพืชทั้งทางกายภาพและชีวเคมีเป็นผลให้การเจริญและผลผลิตของพืชลดลง โดยจะมีผลมากกับพืชที่อ่อนแอต่อเกลือในขณะที่พืชที่ทนทานจะได้รับผลน้อยกว่า

ผลของเกลือที่มีต่อการเจริญของพืช

พืชที่ได้รับเกลือมากกว่าปกติจะมีการเจริญที่ผิดปกติคือมีอัตราการเจริญน้อยลง อาการที่ปรากฏเนื่องจากพิษของเกลือนั้นได้แก่ อาการใบไหม้ ขนาดและจำนวนใบลดลง โดยทั่วไประดับความเค็มที่มีค่าการนำไฟฟ้า 0 - 2 มิลลิโมห์ต่อเซ็นติเมตร ไม่มีผลต่อการเจริญของพืชทุกชนิด ความเค็มที่สูงกว่านี้จะมีผลต่อการเจริญของพืชชนิดต่างๆ พืชแต่ละชนิดทนเค็มได้ต่างกันเช่น ความเค็มที่ทำให้ถั่วเขียว (*Vigna radiata*) ข้าวโพด (*Zea mays*) ข้าว (*Oryza sativa* L.) มะเขือเทศ (*Lycopersicum esculentum*) ฝ้าย (*Gossypium herbaceum*) และชะคราม (*Suaeda maritima*) มีผลผลิตลดลงประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์อยู่ที่ค่าการนำไฟฟ้า 4,6,7,10,12 และ30 มิลลิโมห์ต่อเซ็นติเมตร ตามลำดับ (กรมพัฒนาที่ดิน,2527) นอกจากนั้นพืชแต่ละชนิดตอบสนองต่อความเค็มในช่วงอายุที่แตกต่างกันด้วย

เกลือมีอิทธิพลต่อการเจริญในระยะต่างๆของข้าวแตกต่างกัน ข้าวมีความทนทานมากในระยะงอก และอ่อนแอมากในระยะกล้าอ่อน แล้วกลับมาทนอีกครั้งในระยะการเจริญทางลำต้น จากนั้นจะอ่อนแออีกครั้งในระยะออกดอกและผสมเกสร แล้วกลับมาทนอีกครั้งในระยะเก็บเกี่ยว

(Peason *et al.* 1966 อ้างถึงโดย Salim and Akar.1994) ความเค็มมีผลทำให้การงอกของข้าวช้าออกไปแต่ไม่มีความแตกต่างทางสถิติเมื่อวัดเปอร์เซนต์ความงอกครั้งสุดท้าย ที่ความเค็มสูง (NaCl 2-4 %) จะมีผลต่อความงอกสุดท้ายของข้าว ความเค็มมีผลต่อความสูงของกล้า ความยาวราก และยังเป็นอันตรายต่อรากที่เกิดใหม่ ที่ค่าการนำไฟฟ้า 5-6 ds/m มีผลต่อความยาวและรูปร่างของใบที่เกิดใหม่ เกลือขัดขวางการพัฒนาของราก ความสูงและจำนวนหน่อของต้น โดยจะมีผลรุนแรงต่อ การปฏิสนธิและการงอกของเรณู ยังผลให้เปอร์เซนต์การเป็นหมันของดอกเพิ่มขึ้น นอกจากนั้นยังมีผลต่อความยาวของ panicle จำนวนของ primary branches / panicle จำนวนของ spikelets/ panicle (Khatun *et al* . , 1995) เปอร์เซนต์ของ ต้นกล้า และน้ำหนักของ panicle ซึ่งยังผลให้ผลผลิตและคุณภาพของข้าวลดลง De Datta และ Pradham (1981) รายงานว่าสารละลาย NaCl ความเข้มข้น 17.5 ds/m จะทำให้ความงอก ลดลงและชลอการเจริญของต้นกล้าโดยเฉพาะส่วนของรากได้รับผลกระทบมากกว่าส่วนของลำต้น Im และคณะ (1971) พบว่าอิทธิพลของเกลือมีผลทำให้ความยาวของใบข้าว 22 พันธุ์สั้นลงเมื่อปลูกในดินที่มี NaCl 0.39 % นอกจากนี้ความเค็มยังมีผลทำให้ การแบ่งเซลล์ การขยายขนาดของเซลล์และการสร้างโปรตีนของพืชลดลง Greenway และ Munns (1980) พบว่าความเข้มข้นของโปแตสเซียมไอออนสูงยับยั้งการสังเคราะห์โปรตีนลง 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อความเค็มอยู่ในระดับ 6-8 มิลลิโมห์ต่อเซ็นติเมตร ทำให้ผลผลิตของข้าวลดลงประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์ นอกจากนี้ยังพบว่า ความเค็มทำให้ลดการแบ่งเซลล์ ลดการขยายขนาดของเซลล์และลดการสร้างโปรตีน (Naylor ,1972)

อิทธิพลทางสรีรวิทยาและชีวเคมี

การตอบสนองของพืชต่อเกลือแสดงที่ระดับของเซลล์และเนื้อเยื่อ โดยที่ระดับเซลล์ตอบสนองก่อน ยังผลให้โซเดียมและไฮโดรเจนภายในเซลล์และโปแตสเซียมภายนอกเซลล์เกิดการเปลี่ยนแปลง สำหรับการเปลี่ยนแปลงในแวคคิวโอ จะตอบสนองในระยะต่อมา (Salim and Akbar , 1994) มีการเพิ่มขึ้นของ NO^-_3 ,HPO_4 ,Cl และ organic anion ในแวคคิวโอ (Gorham *et al* . , 1985)

ส่วนการเปลี่ยนแปลงอื่นๆที่ตามมาเนื่องจากการเพิ่มขึ้นของระดับความเค็มยังผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทางสรีระ ดังเช่นมีการเปลี่ยนแปลงการสังเคราะห์สารชีวเคมีที่เป็น

osmoregulator รวมไปถึงการเปลี่ยนแปลงการสังเคราะห์โปรตีน กรดนิวคลิอิก และการทำงานของเอนไซม์ (Flowers *et al* . , 1977; Greenway และ Munns ,1980)

การลดลงของค่า water potential มีผลอย่างมากต่อการเจริญเติบโตของเซลล์ยังผลให้รากและยอดหยุดการเจริญเติบโต การสังเคราะห์แสงถูกยับยั้ง การสะสมเกลือมีความสัมพันธ์กับการลดลงของการสังเคราะห์แสง และการลดลงของ photosynthetic และ ultrastructure และความเสียหายของ metabolic Zongli และคณะ (1989) พบว่าผลผลิตรวมของการสังเคราะห์แสงที่ลดลงมีผลมาจากเกลือ ในสายพันธุ์ที่ไม่ต้านทานเพราะปากใบมีความอ่อนแอมากและค่าปริมาณน้ำสัมพัทธ์ (relative water content) ต่ำ จากการศึกษาพบว่า NaCl ทำให้จำนวนปากใบลดลงซึ่งมีผลให้ความเข้มข้นของ CO_2 ลดลง และยังผลให้การสังเคราะห์แสงลดลงด้วย Kang และ Titus (1989) พบว่า NaCl และ KCl มีผลทำให้คลอโรฟิลล์ และโปรตีนสลายตัวในใบข้าวที่แก่ นอกจากนั้นเกลือยังมีผลต่อกิจกรรมของ Rubisco ซึ่งความรุนแรงจะขึ้นอยู่กับชนิดของเกลือ

ผลของออสโมซีส (Osmotic effects)

นอกจากเกลือที่สะสมอยู่ในดินมีผลทำให้ water potential ในดินต่ำ ยังผลให้ความแตกต่างของ water potential gradient ระหว่างดินกับเซลล์พืชต่ำอีกด้วย ทำให้การนำน้ำไปใช้ประโยชน์ลดลง ตามความเข้มข้นของเกลือที่เพิ่มขึ้น (Peterson ,1961 ; Meiri และ Poijakoff-Mayber,1970 ; Lessani และ Marschner ,1978) จนกระทั่งปริมาณความเข้มข้นของเกลือมากจนทำให้ค่า water potential ของสารละลายต่ำกว่าภายในเซลล์พืช ทำให้น้ำในเซลล์พืชเคลื่อนย้ายออกภายนอกเป็นผลให้เกิดพลาสโมไลซีส (plasmolysis) พืชแสดงอาการขาดน้ำ โดยมีการเหี่ยวของใบ และตายเมื่อมีการขาดน้ำอย่างรุนแรง (Bernstein, 1964) พืชที่ทนทานสามารถปรับค่าออสโมติกของรากให้ต่ำกว่าสารละลายเกลือ ทำให้สามารถนำน้ำไปใช้ประโยชน์ได้ ในขณะที่การปรับออสโมซีสอาจจะ ทำโดยการดูดเกลือเข้าไปสะสมไว้ในเซลล์หรืออวัยวะในเซลล์พืช (Flowers *et al.* , 1977 ; Mass และ Neiman 1978 ; Greenway และ Munns ,1980)

การเจริญของพืชจะลดลงเมื่อแรงดันออสโมติกเพิ่มขึ้น การดูดน้ำจะน้อยลงเมื่อ Na และ Cl ไอออนเพิ่มขึ้นในใบและต้น การดูดซึม K และ Ca ไอออน ในข้าวน้อยลง การปรับออสโมซีสของข้าว ทำโดยการสะสมสาร electrolyte ไว้ในราก ในขณะที่การปรับความสมดุลย์ออสโมติกที่

ยอดโดยการสร้างสารอินทรีย์ที่ไม่เป็นอันตรายซึ่งได้แก่โพรลีน ขณะที่พืชมีการสูญเสียน้ำจากเซลล์ พืชจะมีการปรับค่าออสโมติกภายในเซลล์ ทำให้เซลล์พืชมีการสะสมปริมาณโพรลีนมากขึ้น พบในถั่วเหลือง ข้าวฟ่าง ข้าวบาร์เล่ย์ ข้าวสาลี และข้าวเจ้า ในข้าวเจ้านี้ พบว่ามีการสะสมโพรลีนในใบมากกว่ากาบใบ และไม่มีการสะสมในราก ส่วนในใบอ่อนจะมีการสะสมมากที่สุด ปริมาณการสะสมโพรลีนจะสูงขึ้นเมื่อข้าวเกิดความเครียดอย่างรุนแรง ภายหลังจากงอกแล้ว 37 – 52 วัน การสะสมโพรลีนในพืชจึงเป็นการตอบสนองต่อความเครียดของน้ำ และปริมาณการเพิ่มขึ้นของโพรลีนยังขึ้นอยู่กับโพรลีนออกซิเดชัน (proline oxidation) ปริมาณของคาร์โบไฮเดรต ความเข้มของแสง ปริมาณของกรด กลูตามิค และปริมาณของ absicis acid นอกจากนี้ ปริมาณโพรลีนยังสามารถใช้เป็นตัวบอกเกี่ยวกับการขาดน้ำได้ เมื่อเกลือเพิ่มขึ้นทันทีทันใดจะทำให้การดูดน้ำของพืชสูญเสียชั่วคราว การที่ osmotic potential ในเซลล์ลดต่ำลง เพื่อเป็นการหลีกเลี่ยงการสูญเสียน้ำและการตาย Yoshida (1981) พบว่า water potential ในใบแรกของพันธุ์ที่ทนเค็มเป็นลบมากกว่าพันธุ์ที่อ่อนแอ ปัจจัยที่สำคัญอีกอย่างหนึ่งคือการเปิดของปากใบซึ่งยอมให้ CO_2 ผ่านเข้าไป เพื่อนำไปใช้ในการสังเคราะห์แสง ซึ่งปัจจัยเหล่านี้จะนำไปใช้ในการคัดเลือกสายพันธุ์ข้าวทนเค็ม

ความเป็นพิษของไอออนเฉพาะ (Specific ion toxicity)

อิทธิพลของความเค็มเนื่องจากการดูดสะสมไอออนที่เป็นพิษ ส่วนใหญ่เกิดจากความเป็นพิษของโซเดียมและคลอไรด์ ซึ่งทำให้พืชเกิดอาการใบไหม้ ไอออนที่มีมากเกินไปในดินเค็มมีผลกระทบต่อพืช ความเค็มจะทำความเสียหายต่อข้าวเนื่องจากมีไอออนเข้าไปมากเกินไปหรือเกิดการขาดน้ำ การขาดน้ำเป็นผลมาจากมีความเข้มข้นของเกลืออนินทรีย์สูงในเซลล์ของใบ ซึ่งเป็นผลมาจากเกลือเข้ามามากเกินไป ความเสียหายเนื่องจากเกลือมากเกินไปอาจบรรเทาโดยการขับเกลือออกจากรากหรือเก็บเกลือไว้ในแวคคูลโอ มีการดูดกลับโซเดียมออกจากท่อน้ำและเคลื่อนย้ายออกจากพืชสู่สารละลายดิน

Ota และ Yasue (1962) พบว่าพิษของเกลือมีมากขึ้นเมื่ออุณหภูมิสูง (30.7 C^0) และที่ความชื้นต่ำ (63.5%) เพราะมีการเพิ่มการคายน้ำและดูดซึมเอาน้ำและเกลือเข้าไปในต้นพืชมาก นักวิจัยหลายท่านพบว่า Cl^- ส่วนใหญ่จะอยู่ใน แผ่นใบและลำต้น ส่วนรากมี Cl^- น้อย ความเข้มข้นของเกลือที่อยู่ในยอดสามารถใช้เป็นดัชนีของการทนเค็มได้ระหว่างที่มีการเจริญเติบโตทางลำต้น การทนเกลือในข้าวสามารถทำได้โดยลดโซเดียมในยอด หรือเพิ่มปริมาณของโปแตสเซียมเข้าไปใน

ยอดหรือทั้งสองประการ Aslsam และ Qureshi (1989) พบว่า ลักษณะทางพันธุกรรมของข้าวทนเค็มมีอัตราส่วนของ K^+/Na^+ สูง และมีปริมาณของ Na^+ ต่ำ ในภาวะที่มีเกลือสูงกว่าพวกที่ไม่ต้านทาน ในข้าวสายพันธุ์ที่ทนเค็มจะเคลื่อนย้ายเกลือจากรากไปยอดต่ำ ระดับของเกลือและอัตราส่วนของ K/Na สูงมีความสัมพันธ์ในการทนเค็มของข้าว การสะสมเกลือในยอดสามารถส่งผลต่อการลดระดับของ superoxide dismutase และมี activity ของการสลาย ทำให้การป้องกันความเป็นพิษของ O_2 น้อยลง

กลไกการทนเค็มของพืช

การที่พืชสามารถดำรงชีวิตอยู่ในสภาพความเค็มจนกระทั่งครบวงจรได้นั้นเชื่อว่าพืชมีกลไกในการลดความเป็นพิษของเกลือในลักษณะต่างๆกันเช่น

1. กลไกการหลีกเลี่ยง (avoidance mechanism) โดยหลีกเลี่ยงการสะสมเกลือในไซโตพลาสซึมโดยการสร้าง salt gland หรือ resiculated hair เพื่อขจัดเกลือมารวมไว้ หรือเคลื่อนย้ายไปไว้ในแวคิวโอ (Mozafar and Goodin., 1970)

2. กลไกการทนทาน (tolerance mechanism) เป็นความสามารถที่พืชยังรักษาบทบาทและหน้าที่ไว้ได้แม้อยู่ในภาวะเครียด ซึ่งอาจทำโดยการปรับ osmotic ภายในเซลล์ให้ต่ำลงโดยการสะสมสาร metabolite บางชนิดได้แก่ โพรลีนและ น้ำตาลเป็นต้น (Taiz and Zeiger,1991)

3. การดูดซึมและการเคลื่อนย้าย (absorption and translocation) โดยการดูดเกลือเข้ามาสะสมในรากหรือลำต้นเพื่อป้องกันไม่ให้เกลือเข้าไปสะสมที่ใบหรือยอด หรืออาจมีการดูดโซเดียมกลับออกจากท่อน้ำ (reabsorption)และเคลื่อนย้ายออก(retranslocation) จากพืชสู่สารละลายดิน (Yeo และ Flower,1984)

4. การอวบน้ำ (succulence) โดยการเพิ่มปริมาณน้ำภายในเซลล์ทำให้ความเข้มข้นของเซลล์ลดลง (Greenway และ Munns,1980)

อิทธิพลของการขาดน้ำ

การตอบสนองของพืชเมื่อขาดน้ำ

ความหมายของภาวะขาดน้ำ (water deficit) คือภาวะที่เกิดขึ้นเนื่องจากอัตราการคายน้ำมากกว่าอัตราการดูดน้ำเป็นผลให้ปริมาณน้ำในพืชลดลงจนมีผลต่อสรีรวิทยาของพืช พืชมี

กระบวนการตอบสนองต่อภาวะขาดน้ำแตกต่างกันขึ้นอยู่กับความรุนแรงของภาวะขาดน้ำและช่วงเวลาของการขาดน้ำ บางกระบวนการมีการตอบสนองอย่างรวดเร็วแม้ว่าจะมีการขาดน้ำเพียงเล็กน้อย ความเร็วและประสิทธิภาพของการตอบสนองต่อภาวะอันไม่เหมาะสมนี้อาจเป็นตัวตัดสินความอยู่รอดของพืชแต่ละต้น แต่ละสายพันธุ์หรือแต่ละชนิด การตอบสนองในระยะสั้น มีความสำคัญต่อการอยู่รอดของพืชแต่ละต้นภายใต้ภาวะแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงไปอย่างรวดเร็ว ในขณะที่การเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาหรือชีวเคมีอันเนื่องมาจากการเจริญเติบโตอย่างต่อเนื่องภายใต้ภาวะเครียด จะเป็นตัวตัดสินความอยู่รอดของพืชชนิดใดชนิดหนึ่งในระยะยาว (นวรัตน์,2540) เมื่อพืชได้รับภาวะเครียด(แล้งหรือเค็ม) จะมีผลทำให้การเจริญเติบโต กระบวนการพัฒนาอวัยวะต่างๆ และกระบวนการทางชีวเคมีเปลี่ยนแปลงไป

อิทธิพลต่อการเจริญและผลผลิต

เมื่อพืชขาดน้ำทำให้การเจริญของพืชลดลงหรือหยุดชะงัก ได้มีการศึกษาถึงผลของการขาดน้ำ ต่อการเจริญในระยะเริ่มออกดอก ระหว่างที่พืชออกดอก ระยะติดเมล็ด และระยะการพัฒนาของเมล็ด พบว่าการขาดน้ำในระยะการพัฒนาของเมล็ดมีผลกระทบต่อพืชมากกว่าการขาดน้ำในระยะการเจริญของลำต้น เนื้อเยื่อเจริญบริเวณปลายยอด จะได้รับผลกระทบมากกว่าบริเวณอื่น แต่จะมีการทนทานต่อการขาดน้ำมากกว่าเนื้อเยื่อที่เจริญเต็มที่แล้ว ทั้งนี้เพราะเซลล์ที่มีอายุมากโปรตีนภายในเซลล์ไม่ไวต่อกระบวนการ hydrolysis ดังนั้นเซลล์ที่ยังอ่อนอยู่จึงสามารถเจริญได้อีกเมื่อพืชได้รับน้ำอีกครั้งหนึ่ง (Gates, 1968) Carbrera และคณะ (1994) พบว่าปริมาณ chlorophyll content, carbondioxide assimilation และ total soluble carbohydrates ลดลงในข้าวบาร์เล่ย์ Downey (1971) กล่าวว่า เมื่อข้าวโพดขาดน้ำจะมีผลกระทบต่อปริมาณของ chlorophyll a ทำให้อัตราส่วนระหว่าง chlorophyll a และ b ลดลง และทำให้ chlorophyll content ลดลง รวมถึงการลดลงของน้ำจะมีความสัมพันธ์กับการลดการเจริญเติบโตของต้น (Nonami *et al.* , 1997) อย่างไรก็ตามการเจริญเป็นผลมาจากการสร้างเซลล์ใหม่และการเป็นประโยชน์ของน้ำ ความสามารถในการเคลื่อนย้าย Solute อื่นๆ และกระบวนการชีวเคมี เป็นผลให้เกิดการเจริญขึ้น (Handson และ Hitz, 1982; Kramer และ Boyer, 1995) Fischer (1973) ทดลองให้ข้าวสาลีขาดน้ำในระยะต่างๆ ระยะละ 3 สัปดาห์ พบว่า เมื่อข้าวสาลีขาดน้ำก่อนระยะออกดอก 10 วัน จะทำให้การสร้างเมล็ดลดลง Ilashi (1982) พบว่าเมื่อพืชอยู่ภายใต้ภาวะขาดน้ำ

มีผลทำให้ความเจริญลดลง ความยาวของปล้องสั้นลง มีการสะสม cutin เพิ่มขึ้น มีการสร้าง xylem เพิ่มขึ้น ขนาดของ cortex และ pith เล็กลง

การปิดเปิดปากใบและการสังเคราะห์แสง

ภาวะการขาดน้ำมีผลต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงโดยจะขึ้นอยู่กับความรุนแรงของการขาดน้ำ การลด water potential ไม่มีผลต่อการสะสมอาหารของพืชยกเว้นเมื่อมีการลดลงที่มีผลต่อความเป็นประโยชน์ของคาร์บอนไดออกไซด์ลดลงซึ่งมีความแตกต่างกันในแต่ละพืชและสภาพแวดล้อม เมื่อภาวะขาดน้ำจนมีผลทำให้ปากใบปิดจะส่งผลถึงการซึมผ่านของคาร์บอนไดออกไซด์ทางปากใบลดลง นอกจากนี้ยังมีผลทำให้ความต้านทานการระเหยน้ำจากมีโซฟิลล์และชั้นบอนเดอรี่ย์เพิ่มขึ้นด้วย ในสภาวะที่มีการขาดน้ำอย่างต่อเนื่องแม้ว่าจะไม่รุนแรงแต่สามารถส่งผลให้การขยายตัวของพื้นที่ใบลดลงได้ทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลง

Slatyer (1967) รายงานว่าการขาดน้ำมีผลต่อการสังเคราะห์แสง 2 ประการคือ ทำให้ปากใบปิดและมีผลต่อกระบวนการทางชีวเคมี Nir และ Mayer (1967) รายงานว่าการขาดน้ำทำให้ปฏิกิริยา Phosphorylation และ Hill reaction ใน Chloroplast ลดลง ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองของ Irigoyen และคณะ (1992)

Irigoyen และคณะ (1992) ที่พบว่าเมื่อ water potential ของใบ Alfalfa (*Medicago sativa* L.CV.Aragon) ลดต่ำถึง –2.8 MPa ทำให้ปริมาณของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบลดลงเนื่องจากปากใบ ปิดและกระบวนการสังเคราะห์แสงถูกยับยั้ง

การปรับตัวของพืชต่อภาวะเครียด

เมื่อพืชเจริญอยู่ในภาวะเค็มหรือขาดน้ำ พบว่าพืชเหล่านั้นมีการสร้างและสะสมสารบางตัวหรือไอออนบางชนิด ทั้งนี้เชื่อว่าการสะสมสารเหล่านั้นเมื่ออยู่ในภาวะเครียด จะมีประโยชน์ต่อการปรับค่า water potential ในเซลล์ให้ต่ำลงมากๆ ทำให้สามารถดูดน้ำมาใช้ในการดำรงชีวิตได้ (Gonzaler *et al.*, 1997) และพบว่าพืชแต่ละชนิดมีการปรับตัวแตกต่างกัน จึงทนต่อภาวะเครียดแตกต่างกัน สารที่สะสมส่วนใหญ่เป็นพวก polyols หรือ nitrogen dipoles (Gorham *et al.*, 1985) และสารที่อยู่ในกระบวนการ metabolism ต่างๆ สารเหล่านี้ได้แก่ น้ำตาล (Mattioni

et al . ,1972) และ กรดอมิโน ต่างๆ โดยเฉพาะอย่างยิ่ง proline ซึ่งเป็นกรดอมิโนที่สะสมในภาวะเครียดเมื่อพืชได้รับภาวะเค็มหรือแล้ง (Greenway และ Munns ,1980 ; Ansary และ Burlyn ,1987 ; Irigoyen *et al.*,1992 ; Cabrera *et al.*,1994;Lutts *et al.*,1996; Liu และ Zhu ,1997 ; Mottioni *et al.*,1997 ; Cabrera *et al.*,1998 ; Iyer และ Caplan ,1998) นอกจากนี้ยังพบว่าพืชมีการสะสม glycine betaine (Brady *et al.*,1984) sorbitol (Ahnad ., *et al* ., 1979) manitol และ glycerol (Graham *et al.*,1981) putrescine (Chen และ Kao , 1993) และ Na^+ ,Cl^- ,K^+ ,NO_3^- และ Mg^{2+} (Lutts *et al.*1996 ; Cheeseman ,1988 ; Rodriguez *et al* .,1997)

Chu และ Li (1979) พบว่า ข้าวเจ้ามีการสะสมโพรลีนสูงเมื่อได้รับภาวะเครียดอย่างรุนแรงหลังจากงอกแล้ว 37-52 วันและพบว่าจะมีการสะสมในใบมากกว่ากาบใบ ใบอ่อนมีการสะสมมากที่สุดในขณะที่ไม่มีการสะสมในราก Stewart (1972) รายงานว่าเมื่อข้าวบาร์เลย์ขาดน้ำจนกระทั่งเหี่ยวจะทำให้มีการสร้างโพรลีนเพิ่มขึ้นถึง 40 เท่า จาก glutamate ในขณะที่กระบวนการ proline oxidation และกระบวนการ protein synthesis ถูกยับยั้ง และยังพบว่าปริมาณคาร์โบไฮเดรตภายในใบมีส่วนสนับสนุนให้มีการสร้างโพรลีนเพิ่มขึ้นแต่ถ้าปริมาณคาร์โบไฮเดรตในใบต่ำพืชจะสร้าง glutamine , aspartate , asparagine และ organic acid อื่นๆแทน Chen และ Kao (1993) พบว่าการสะสมของ putrescine ในข้าวถูกชักนำโดย osmotic stress ในขณะที่การสะสม proline จะถูกชักนำเมื่ออยู่ในภาวะ water stress

Dierk – rentling และ Tonelli (1992) พบว่าข้าวโพดพวกที่เป็น mutant เมื่อขาดน้ำไม่สามารถที่จะสร้างโพรลีนเพิ่มขึ้นได้แต่จะสร้าง ornithine , arginine , glutamine และ aspartic acid เพิ่มขึ้น ในสภาพที่ดินปลูกมีความเข้มข้นของเกลือสูงก็ทำให้ข้าวโพดสะสมโพรลีนเพิ่มขึ้น Goring (1982) รายงานว่าต้นอ่อนของข้าวโพดสะสมโพรลีนเพิ่มขึ้นเมื่อเจริญภายใต้สภาพสารละลายเกลือสูง และภายใต้สภาพสารละลาย manitol มีความเข้มข้นสูงเช่นเดียวกันกับการเจริญในที่ที่มีอุณหภูมิสูง

Black และคณะ, (1996) พบว่าเมื่อปริมาณของ sucrose และ raffinose อยู่ในสัดส่วนที่พอเหมาะสามารถทำให้ข้าวสาลีในระยะ embryo มีความทนแล้งมากขึ้น และยังพบว่าปริมาณของ soluble sugar ที่เพิ่มขึ้นอย่างมากในระหว่างการขาดน้ำสามารถป้องกันการทำลายเซลล์ได้ (Blackman *et al.* , 1992) และเมื่อ sucrose ทำงานร่วมกับ oligosaccharide ตัวอื่น ได้

แก่ raffinose , stachyose , verbacose และ umbelliferous ทำให้พืชสามารถทนต่อความแห้งแล้งได้ดีขึ้น (Blackman *et al.* , 1992) Irigoyen และคณะ (1992) รายงานว่าอิทธิพลของสภาวะแล้งมีผลต่อปริมาณน้ำตาลใน Alfalfa เมื่อ Alfalfa มีค่า potential อยู่ในระดับ Threshold ซึ่งมีค่าประมาณ –1.3 MPa ถ้าค่า water potential ต่ำกว่านี้จะไม่มีผลต่อการเพิ่มขึ้นของปริมาณน้ำตาล

Muller และคณะ (1997) พบว่ามีการเปลี่ยนแปลงของ soluble carbohydrate หลายชนิดเช่น sucrose , raffinose , galactose , fructose และ inositol ในพืช *Ramomda nathaliae* Panc. & Petrov *R. myconi* (L) Reichen และ *Hgborlea rhodopesis* Friv เมื่ออยู่ภายใต้ภาวะขาดน้ำจะมีการสะสมปริมาณ sucrose เพิ่มขึ้นถึง 70.20 mg g^{-1}dw ใน *R. myconi* รองลงมาคือ *H. rhodopesis* และ *R. nathaliae* มีปริมาณ 56.90 และ 52.60 mg g^{-1}dw ตามลำดับ แต่ soluble carbohydrate ตัวอื่นมีปริมาณลดลงอยู่ในช่วง 8.20-0.40 mg g^{-1}dw

คาดว่าการที่พืชมีการสะสมสารเหล่านี้เพิ่มขึ้นก็เพื่อใช้ในการปรับ water potential ในเซลล์ให้ต่ำลงมากๆเพื่อที่จะสามารถดูดน้ำมาใช้ในการดำรงชีวิตได้ (Gonzales *et al.*,1997) ซึ่งพืชแต่ละชนิดมีการปรับตัวและทนทานต่อการขาดน้ำและเกลือสูงแตกต่างกันไป

การสังเคราะห์โพรลีน

การสังเคราะห์โพรลีนเริ่มจาก กลูตาเมต โดยใช้เอนไซม์ γ-glutamylkinase และ γ-glutamylsemialdehyde dehydrogenase ซึ่งเป็นเอนไซม์คู่แรกของกระบวนการ จากปฏิกิริยาในช่วงนี้ จะได้สาร glutamyl-γ-semialdehyde ต่อจากนั้น จะเกิดกระบวนการ dehydration โดยไม่มีเอนไซม์มาเกี่ยวข้อง ผลของปฏิกิริยาจะได้ Δ' – pyrroline – 5-carboxylate จากนั้นก็เกิดกระบวนการ reduction โดยมีเอนไซม์ pyrroline – 5 –carboxylase reductase จากปฏิกิริยานี้จะได้สารโพรลีน แล้วโพรลีนจะถูกนำไปใช้ในกระบวนการสร้างโปรตีน โพรลีนบางส่วนเคลื่อนย้ายเข้าสู่ท่อลำเลียงอาหาร (Handson และ Hitz, 1982)

การสลายตัวของโพรลีน

การสลายตัวของโพรลีน เกิดจากกระบวนการ proline oxidation โดยมีเอนไซม์ proline oxidase ผลจากปฏิกิริยานี้จะได้ Δ^1 – pyrroline – 5-carboxylate และจาก Δ^1 – pyrroline – 5-carboxylate จะเกิดปฏิกิริยาอีกขั้นตอนหนึ่ง โดยมีเอนไซม์ Δ^1 – 5-carboxylase dehydrogenase จากปฏิกิริยานี้จะได้กลูตาเมต (Handson และ Hitz, 1982) กระบวนการสลายตัวของโพรลีนจะเกิดขึ้นเมื่อพืชอยู่ในภาวะปกติ แต่ถ้าอยู่ในภาวะขาดน้ำกระบวนการ proline oxidation จะถูกยับยั้ง

สาเหตุของการสะสมโพรลีน

เมื่อพืชอยู่ภายใต้ภาวะขาดน้ำ จะมีการสะสมโพรลีนเนื่องมาจากสาเหตุ 3 ประการคือ

1. เมื่อพืชอยู่ในภาวะขาดน้ำ กระบวนการสร้าง glutamate -γ-semialdehyde เกิดขึ้นได้ดี แต่จะยับยั้งกระบวนการเปลี่ยน glutamate ไปเป็น 2-oxoglutamate จึงเป็นการส่งเสริมให้กระบวนการสร้าง จาก Δ^1 – pyrroline – 5-carboxylase เพิ่มขึ้น (Boggess *et al.* 1976) ซึ่งจะทำให้มีการสร้างโพรลีนเพิ่มขึ้นด้วย

2. เมื่อพืชอยู่ในภาวะขาดน้ำกระบวนการสร้าง proline oxidation ถูกยับยั้ง (proline ถูกเปลี่ยนไปเป็น glutamate ช้าลงขึ้น (Boggess and Stewart,1976)

3. ภาวะขาดน้ำทำให้กระบวนการสร้างโปรตีนช้าลง จึงเป็นสาเหตุให้การรวมตัวของโพรลีนเข้าในโปรตีนลดลง หรือทำให้การสร้างโปรตีนผิดปกติไป (Stewart *et al* ,1977)

ความสำคัญของโพรลีนในการปรับตัวของพืชต่อสภาวะขาดน้ำที่อาจเป็นไปได้คือ (นวรัตน์,2540)

1. เป็นแหล่งเก็บรักษาไนโตรเจน เพื่อนำไปใช้เมื่อได้รับน้ำใหม่

2. เป็นรูปที่ขนย้าย reduce N ระหว่างการขาดน้ำ

3. เป็นการเปลี่ยนรูปของ NH_3 ที่สร้างขึ้นมาในระหว่างการขาดน้ำ ให้ไปอยู่ในรูปที่ไม่เป็นพิษ

4. เป็น osmotic substance ช่วยทำให้พืชปรับตัวต่อสภาวะขาดน้ำ

5. เป็นตัวป้องกันการสูญเสียน้ำ

การสะสมของกรดอะมิโนในระหว่างการขาดน้ำนั้นยังไม่เป็นที่แน่ชัดนักว่าเป็นปริมาณเท่าใดที่มาจากการแตกตัวของโปรตีน และเป็นปริมาณเท่าใดที่สะสมเนื่องมาจากการสร้างกรดอะมิโนขึ้นมาใหม่ แต่มีการนำมาใช้น้อยลง มีรายงานพบว่ามีการสังเคราะห์กรดอะมิโนเกิดขึ้นในเนื้อเยื่อที่ได้รับสภาวะขาดน้ำแม้ว่าจะมีการสังเคราะห์โปรตีนน้อยลง (Naylor, 1972) และมีรายงานว่าใน sugar beet การสร้าง RNA และโปรตีนลดลงก่อนที่พืชจะแสดงอาการเหี่ยว ในขณะที่การทดลองในมะเขือเทศพบว่าการสังเคราะห์ RNA ยังคงดำเนินต่อไป แม้ในระหว่างที่พืชขาดน้ำ แต่ก็มีการสลายตัวเร็วมาก จนทำให้ปริมาณ RNA ทั้งหมดลดลง (Kramer, 1980) ซึ่งรายงานนี้สอดคล้องกับ Todel (1972) ที่รายงานว่า มีการเพิ่มขึ้นของกิจกรรมของเอนไซม์ ribonuclease ในพืชที่ได้รับภาวะเครียด

ในถั่วเหลือง (*Glycine max*) มีการสะสมของ raffinose ในระดับสูง ซึ่งอยู่ในลำดับของ oligosaccharide อีกทั้ง stachyose ที่รวมอยู่กับ sucrose (Koster และ Leopolde 1988) เพื่อทำหน้าที่ป้องกันในขณะที่ soluble sugar trehalose ป้องกันองค์ประกอบของ cytosolic ในยีสต์ที่อยู่ในภาวะแห้งแล้ง เยือกแข็งและความร้อนสูง (Wiemken., 1990)

สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย