บทที่ 5

อภิปรายผลการทดลอง

ผลของโซเดียมคลอไรด์ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) การนำที่ปากใบ (Gs) อัตราการคายน้ำ (E) ของข้าวในภาวะความเครียดจากเกลือ

ในการทดลองมีการวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) การนำที่ปากใบ (Gs) อัตราการคายน้ำ (E) ในข้าว 4 พันธุ์ที่มีศักยภาพในการทนเค็มแตกต่างกันเมื่อได้รับเกลือ 0 50 และ 100 มิลลิโมลาร์ ทั้งนี้ เพื่อใช้เป็นดัชนีในการทำนายความสามารถในการทนเค็มของข้าว

การเพิ่มระดับเกลือทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (A) ของข้าวทุกพันธุ์ลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P \leq 0.01$) โดยเฉพาะที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ หลังจากได้รับเกลือ 2 ชั่วโมง พันธุ์ทนเค็มพอคคาลี มีค่า A ลดลงน้อยกว่า IR28 ซึ่งไม่ทนเค็ม สำหรับความเร็วในการตอบสนองต่อเกลือที่ทำให้ค่า A ลดลง 50 เปอร์เซ็นต์ พบในพันธุ์กข6 และIR28 หลังจากได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 4 ชั่วโมง ส่วนพันธุ์พอคคาลีและ PTT85180 พบที่ 6 ชั่วโมง สำหรับระยะเวลาที่ต้นข้าวได้รับเกลือยาวนานขึ้นยิ่งทำให้ค่า A ลดลงมากขึ้น ซึ่งสังเกตที่ 24 ชั่วโมง (ตารางที่ 5, ภาพที่ 3) พบว่าข้าวที่ทนเค็มต่างกันมีค่า A ลดลงแตกต่างเช่นเดียวกัน โดยเฉพาะที่ระดับเกลือตั้งแต่ 50 มิลลิโมลาร์ ข้าวพอคคาลีและ PTT85180 มีค่า A ลดลง 17 และ 19 เปอร์เซ็นต์ ส่วน IR 28 และ กข6 มีค่า A ลดลงมากถึง 45 และ 49 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ พันธุ์ทนเค็มพอคคาลีมีค่า A ลดลงเพียง 45 เปอร์เซ็นต์ ส่วน PTT85180, กข6 และ IR 28 ลดลง 73, 85 และ 95 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ

อย่างไรก็ตามเมื่อพิจารณาถึงภาพรวมเฉลี่ยที่ 0-24 ชั่วโมง (ตารางที่ 6) พบว่าที่ระดับเกลือ 50 มิลลิโมลาร์ ค่า A ในพอคคาลีลดลงเพียง 10 เปอร์เซ็นต์ ส่วนพันธุ์ข้าวทั้งสามลดลง 28 เปอร์เซ็นต์ แต่ที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ ค่า A ในพอคคาลีและ PTT85180 ลดลงเพียง 40 และ 49 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่พันธุ์ กข6 และ IR28 มีค่า A ลดลง 57 และ 64 เปอร์เซ็นต์ ผลของเกลือต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าว อาจมีสาเหตุมาจาก ประการแรก โซเดียมคลอไรด์ทำให้ชลศักย์ (water potential) ในสารละลายลดลง เนื่องจากที่ 0 50 และ 100 มิลลิโมลาร์ วัดค่าความดันออสโมติกของสารละลายได้ 0.5, 3 และ 6 บาร์ ซึ่งค่าความดันออสโมติกที่เพิ่มขึ้นมีผลทำให้ความเป็นประโยชน์ของน้ำลดลง ประการที่สอง ความสามารถในการปรับชลศักย์ในต้นพืชให้ต่ำกว่าภายนอก เพื่อให้ระบบการลำเลียงและขบวนการเมตาบอลิซึมเกิดขึ้นตามปกติ ประการที่สาม อาจเกี่ยวข้องกับฮอร์โมน ABA ซึ่งทำหน้าที่ควบคุมการปิดเปิดปากใบ และการเพิ่ม hydraulic conductivity ในภาวะความเครียดจากการขาดน้ำหรือเกลือ (Greenway and Munns, 1980)

เมื่อพิจารณาค่า A ของข้าวทุกพันธุ์ในภาวะความเครียดจากเกลือ อาจเกี่ยวข้องกับค่าการนำที่ปากใบพืช (Gs) ในที่นี้ ค่า Gs ของข้าวทุกพันธุ์ลดลงมากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ เมื่อได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 2 ชั่วโมง (ตารางที่ 7 ภาพที่ 4) โดยเฉพาะพันธุ์ทนเค็มปานกลางและพันธุ์ไม่ทนเค็มมีค่า Gs ลดลง 60-75 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งเมื่อประเมินค่า Gs เฉลี่ยที่ 0-24 ชั่วโมง (ตารางที่ 6) พบว่าที่ระดับเกลือ 50 มิลลิโมลาร์ ข้าวพันธุ์พอคคาลีและ IR 28 มีค่า Gs ลดลง 23 และ 25 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่ PTT85180 และกข 6 ลดลง 37 และ 46 เปอร์เซ็นต์ ส่วนที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์พบว่า ค่า Gs ของข้าวทุกพันธุ์ลดลงมากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ โดยเฉพาะ กข 6 และ IR 28 มีค่า Gs ลดลง 73 และ 70 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่พอคคาลี และ PTT85180 ลดลง 58 และ 64 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ในการทดลองนี้เมื่อพิจารณา ระหว่างค่า A กับ Gs ในภาวะความเครียดจากเกลือพบว่า เมื่อได้รับเกลือ การเปลี่ยนแปลงค่า Gs มีมากกว่าการลดลงของค่า A สำหรับความสัมพันธ์ระหว่าง Gs ที่มีต่อค่า A นั้น Robinson และคณะ (1983) พบว่า Spinach ที่ได้รับโซเดียมคลอไรด์ 200 มิลลิโมลาร์ มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง 13 เปอร์เซ็นต์ และมีค่า Gs ลดลง 70 เปอร์เซ็นต์ ส่วน Yeo และคณะ (1986) พบว่าโซเดียมคลอไรด์ทำให้การสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของข้าวลดลง อาจมีสาเหตุมาจาก เกลือมีผลต่อความกว้างของปากใบ (stomatal aperture) และการเพิ่มความต้านทานที่ใบ (leaf resistance) จึงไปลดการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ สอดคล้องกับ Longstreth และ Nobel (1979) ที่พบว่าต้นกล้าของถั่วแดงหลวง (*Phaseolus vulgaris*), ฝ้าย (*(Gossypium hirsutum)* และ *Atriplex patula* ที่ได้รับเกลือ 0.4 โมแลล เป็นเวลา 19-25 วัน นอกจากทำให้พืชมีการเพิ่มความต้านทานที่ปากใบแล้ว พืชยังมีการปรับโครงสร้างภายใน อาทิ การเพิ่มความหนาของ mesophyll การเพิ่มขนาดของ palisade และ spongy cell สิ่งสำคัญที่มีผลต่อการลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงคือ การเพิ่มความต้านทานต่อการแพร่ CO_2 ที่ปากใบ และ mesophyll cell ซึ่ง Boyer (1965) พบว่า ฝ้ายที่ปลูกในดินเค็มที่มีค่า A ลดลงนั้น สาเหตุหลักเกิดจากการเพิ่มความต้านทานต่อการแพร่ของ CO_2 ที่ mesophyll cell มากกว่าบทบาทการปิดเปิดปากใบ

ภาวะความเครียดจากเกลือ นอกจากทำให้ค่า A และ Gs ลดลง ยังทำให้ค่า E ลดลงอีกด้วย เนื่องจากความเครียดจากเกลือทำให้ค่า Gs ลดลง จึงมีผลต่อการลดการแพร่ของ CO_2 เข้าสู่ปากใบ และลดการแพร่ของน้ำออกทางปากใบ (ตารางที่ 8 ภาพที่ 5) จากการทดลองพบว่า พันธุ์ PTT85180 กข 6 และ IR 28 มีค่า E ลดลงมากกว่า 50เปอร์เซ็นต์ ขณะที่พันธุ์พอคคาลีลดลงเพียง 38 เปอร์เซ็นต์ หลังจากที่ได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 2 ชั่วโมง นอกจากนี้ข้าวทุกพันธุ์ที่ได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ เป็นเวลา 6 ชั่วโมง มีค่า E ลดลงมากกว่า 60 เปอร์เซ็นต์ โดยเฉพาะพันธุ์ กข 6 และ IR 28 มีค่า E ลดลง 68 และ 73 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ และเมื่อพิจารณาค่า E เฉลี่ยที่ 0-24 ชั่วโมงพบว่า กข 6 และ IR 28 มีค่า E ลดลง 64 และ 66 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่พอคคาลี และ PTT 88180 มีค่า E ลดลงเพียง 43 และ 52 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ในที่นี้ค่า E ที่ลดลงในภาวะความเครียดจากเกลือเกิดขึ้นในทิศทาง

เดียวกันกับค่า Gs กล่าวคือ การลดหรือเพิ่มค่าของ Gs ทำให้ค่า E มีการเพิ่มหรือลดลงตามไปด้วย ซึ่งการตอบสนองดังกล่าวขึ้นกับพันธุ์ข้าว ระยะเวลาที่ได้รับเกลือ ตลอดจนความเข้มข้นของเกลือ

สำหรับภาวะความเครียดจากเกลือต่อการเปลี่ยนแปลงค่า A, Gs และ E ที่ระยะยาวโดยพิจารณาจากค่าเฉลี่ยที่ 1-21 วัน ซึ่งแสดงในตารางที่ 15 สรุปได้ว่า พบว่าที่ระดับเกลือ 50 มิลลิโมลาร์ ข้าวพันธุ์พอคคาลีและ PTT85180 มีค่า A ลดลงเพียง 23 และ25 เปอร์เซ็นต์ขณะที่ข้าวพันธุ์ กข 6 และ IR28 มีค่า A ลดลง 53 และ 50เปอร์เซ็นต์ ส่วนที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ ค่า A ใน ข้าวพันธุ์พอคคาลีและ PTT85180 ลดลงเพียง 44 และ 50 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่ กข 6 และ IR 28 ลดลงมากถึง65 และ 78เปอร์เซ็นต์ ส่วนค่า Gs ใน PTT85180 และพอคคคาลี ลดลง 21 และ 50 เปอร์เซ็นต์ ส่วน IR28 และกข 6 ลดลง 62 และ 67เปอร์เซ็นต์ เมื่อได้รับเกลือ 50 มิลลิโมลาร์ สำหรับที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ พอคคาลีและ PTT85180 มีค่า Gs ลดลง 63 และ 55 เปอร์เซ็นต์ ส่วน กข 6 และ IR28 ลดลง 81 และ 86เปอร์เซ็นต์ นอกจากนี้ ค่า E ในพันธุ์พอคคาลีและ IR 28 ลดลง 17 และ 13เปอร์เซ็นต์ ขณะที่ PTT85180 และ กข 6 ลดลง 27 และ 29 เปอร์เซ็นต์ เมื่อได้รับเกลือ 50 มิลลิโมลาร์ ส่วนที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์พบว่า ค่า E ในพอคคาลีและ PTT85180 ลดลง 42 และ 51เปอร์เซ็นต์ กข 6 และ IR28 ลดลง 64 และ 65 เปอร์เซ็นต์ การลดหรือเพิ่มค่า Gs ทำให้ค่า A และ E เปลี่ยนแปลงไปในทิศทางเดียวกัน เนื่องจาก Gs มีความเกี่ยวข้องกับการแพร่ CO_2 เข้าสู่ปากใบ และลดการแพร่ของน้ำออกทางปากใบ

ในภาวะความเครียดจากเกลือระยะยาว การลดลงของค่า A นอกจากเกิดจาก Gs แล้ว เกลือยังทำความเสียหายต่อโครงสร้างภายในของพืช (ultrastructure) ได้แก่ คลอโรพลาสต์ และไมโตคอนเดรีย (Flowers et al.,1985) ยับยั้งการไหลของอิเลคตรอนจากน้ำผ่านไปยัง Photosystem II ในขบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Doming, Baker and Meek, cited in Yeo *et al.*,1986) การลดกิจกรรมเอ็นไซม์บางชนิด ได้แก่ RuBP Carboxylase (Osmond and Greenway, 1972) amylase และ invertase (Rathert, 1982) ผลดังกล่าวจึงเชื่อว่า โซเดียมคลอไรด์ ทำให้การสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชลดลง

ผลของโซเดียมคลอไรด์ต่อการเจริญเติบโตของข้าว

จากการทดลองพบว่า โซเดียมคลอไรด์ทำให้อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR) พื้นที่ใบ น้ำหนักแห้งใบ กาบใบ ต้นและรากลดลง (ตารางที่ 23-28) ซึ่งความเสียหายดังกล่าวขึ้นกับ พันธุ์ข้าว ระดับเกลือ ตลอดจนระยะเวลาที่ต้นข้าวได้รับเกลือ ผลดังกล่าว Greenway (1973) รายงานว่า โซเดียมคลอไรด์ทำให้กิจกรรมของแหล่งผลิตอาหาร(source) และแหล่งรับอาหาร(sink) ลดลง ทั้งนี้อาจเกิดจากสาเหตุสามประการ คือ ประการแรก โซเดียมคลอไรด์ทำให้ชลศักย์ในสารละลายลดลง พืช

จึงเกิดการขาดน้ำ ประการที่สอง ความเป็นพิษของเกลือต่อพืช เนื่องจากได้รับมากเกินพอ จึงไปรบกวนต่อขบวนการเมตาบอลิซึมของพืชและความสมดุลของ electrolyte ของเนื้อเยื่อพืช ประการที่สาม เกลือทำให้สูญเสียความสมดุลของไอออนในสารละลาย ทำให้พืชขาดธาตุอาหารบางชนิด

การขาดน้ำของพืช

ในประเด็นเกี่ยวกับการขาดน้ำในต้นพืช จากการวัดค่า osmolarity ของสารละลายอาหารที่ระดับเกลือ 0 50 และ 100 มิลลิโมลาร์ โดยใช้ osmometer แล้วนำมาคำนวณหาค่าความดันออสโมติก ของสารละลาย โดยใช้ Van't Hoff relation จากสูตร $\pi s = RT\sum cj$ (Nobel, 1974)พบว่าค่าความดันออสโมติกของสารละลายที่ระดับเกลือ 0 50 และ 100 มิลลิโมลาร์มีค่าเท่ากับ 0.5, 3 และ 6 บาร์ ตามลำดับ

เมื่อพิจารณาความสัมพันธ์ระหว่างชลศักย์ในสารละลาย วัดเป็นค่าความดันออสโมติก เปรียบเทียบกับการเจริญเติบโตของพืช พบว่า การเพิ่มระดับเกลือ ทำให้ชลศักย์ในสารละลายลดลง ขณะเดียวกันยังลดความเป็นประโยชน์ของน้ำต่อพืช ดังนั้นหากพืชไม่สามารถปรับชลศักย์ภายในต้นให้ต่ำกว่าภายนอก ย่อมทำให้พืชสูญเสียกลไกการลำเลียง และยังอาจเกิดภาวะขาดน้ำร่วมกับความเป็นพิษของเกลือในพืช จึงทำให้การเจริญเติบโตของพืชลดลง Dix และ Street อ้างโดย Greenway และ Munns(1980) พบว่า การปลูกยาสูบในสารละลายที่ความดันออสโมติก 11.4 บาร์ โดยได้รับจากโซเดียมคลอไรด์ 7 บาร์ ทำให้อัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ (RGR) ลดลง 45 เปอร์เซ็นต์ เมื่อเปรียบเทียบกับที่ไม่ได้รับเกลือ แสดงให้เห็นว่าการเพิ่มระดับเกลือทำให้ชลศักย์ภายในต้นพืชลดลง จึงมีผลต่อการยับยั้งการเจริญเติบโตของพืช

นอกจากนี้มีการศึกษาผลของความดันออสโมติกต่อการเจริญเติบโตของพืชโดยใช้ Polyethylene glycol (PEG) เพื่อชักนำให้เกิดภาวะเครียดจากการขาดน้ำพบว่า PEG ทำให้อัตราการยืดตัวและขยายตัวของใบข้าวสาลีลดลงเช่นกัน แต่ Yeo และ Flowers (1984) ให้เหตุผลว่า การลดการขยายตัวของใบข้าวสาลี อาจเกิดขึ้นเนื่องจากผลข้างเคียงของ PEG 2ประการ คือ ประการแรก PEG อาจมีผลเสียต่อเมมเบรน ประการที่สอง PEG ทำให้สารละลายมีความหนืดสูง จึงไปจำกัดการเคลื่อนที่ของออกซิเจนในสารละลาย และอาจทำให้การขนส่งไอออนเข้าสู่พืชลดลง เนื่องจากรากพืชมีการหายใจแบบใช้ O_2 เพื่อให้ได้พลังงานในการเกิด active transport

ผลของความดันออสโมติกต่อการเจริญเติบโตของพืช ยังพิจารณาได้จาก การลดพื้นที่ใบ โดยการลดความกว้างและความยาวใบ ซึ่งมีความสัมพันธ์กับการลดปริมาณน้ำในใบ (ตารางที่ 34 และ 35)

การปรับความดันออสโมติกในพืชแต่ละชนิดมีความแตกต่างกันสำหรับในพืชทนเค็ม (halophyte) พวก *Atriplex spongiosa* และ *Suaeda monoica* เมื่อปลูกที่ระดับโซเดียมคลอไรด์ 200 – 500 มิลลิโมลาร์ พืชทั้งสองชนิดสามารถปรับความดันออสโมติก โดยการสะสมโซเดียมและคลอไรด์ไว้ในต้น โดยไม่มีผลต่อการลดการเจริญเติบโต ทั้งนี้อาจเนื่องมาจากพืชมีการควบคุมการสะสมเกลือไว้ในแวคิวโอล เพื่อไม่ให้เกิดความเสียหายต่อออร์แกนเนล ในไซโตพลาสซึม หรือพืชอาจมีกลไกการกำจัดเกลือโดยขับออกทางต่อมเกลือ สำหรับในพืชไม่ทนเค็ม พืชมีการปรับความดันออสโมติก โดยการสร้างสารประกอบอินทรีย์ไว้ในต้นพืช เช่น การสะสมน้ำตาลเฮกโซส หรือ ไดแซกคาไรด์ไว้ใน cell sap (Greenway and Munns,1980)

การสะสมเกลือในเนื้อเยื่อพืช

การเพิ่มระดับเกลือ ทำให้การสะสมเกลือในเนื้อเยื่อพืชเพิ่มขึ้น ซึ่งสัมพันธ์กับการลดการเจริญเติบโตของพืช พรชัย (2526) พบว่า การเพิ่มระดับโซเดียมคลอไรด์ที่ 8 mmho/cm ทำให้ข้าวพันธุ์พอคคาลีและ กข 6 มีการสะสมโซเดียมเพิ่มขึ้น 10.5 และ 29.3 เท่า ตามลำดับ สุวัฒน์ (2533) ศึกษาการสะสมโซเดียมในข้าวพันธุ์พอคคาลีและกข 6 หลังจากได้รับเกลือ 14 วัน พบว่า ข้าวพันธุ์กข 6 มีโซเดียมสะสมในใบ กาบใบและราก มากกว่าพันธุ์พอคคาลี เท่ากับ 1.5, 1.2 และ1.3 เท่า ตามลำดับ ผลดังกล่าวทำให้น้ำหนักแห้งใบ ต้น และรากลดลง ซึ่งสาเหตุอาจเนื่องมาจากเกลือมีผลต่อการลดพื้นที่ใบและอัตราการเจริญเติบโตสัมพัทธ์ของข้าว

ในการสะสมเกลือที่มากเกินพออาจทำให้เกิดการขาดน้ำที่ระดับเซลล์ ซึ่ง Yeo และ Flowers (1986) พบว่า ความทนเค็มระหว่างข้าวพันธุ์ทนเค็ม (IR 2153) กับพันธุ์ไม่ทนเค็ม (Amber) เมื่อพิจารณาในระดับเซลล์ของใบ พบว่า พันธุ์ไม่ทนเค็มมีการสะสมเกลือในไซโตพลาสซึม ขณะที่พันธุ์ทนเค็มสะสมเกลือในแวคิวโอล แต่ในพืชพวก Spinach (Robinson *et.al.*, 1983) และใน *Suaeda australis* (Robinson and Downton, 1985) การเพิ่มขึ้นของโซเดียมและคลอไรด์ 800 และ 500 มิลลิโมลาร์ตามลำดับ ไม่มีผลต่อการลดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง แต่ในกรณีของ *Aster tripolium* และ *Pisum sativum* (Vignarajah and Baker, 1981) พบว่าการขนส่งอิเลคตรอนของไทลาคอยด์ลดลงเมื่อได้รับโซเดียมคลอไรด์สูงกว่า 50 มิลลิโมลาร์ จากเหตุผลข้างต้น เมื่อพิจารณาร่วมกับลักษณะการเจริญเติบโตบางประการจากการทดลองนี้พบว่า การเพิ่มระดับโซเดียมคลอไรด์ ทำให้จำนวนหน่อต่อต้นและการเพิ่มจำนวนใบช้าลง แต่มีใบตายเพิ่มขึ้น (ตารางที่ 33) โดยเฉพาะพันธุ์ IR28 ได้รับความเสียหายมากกว่าพอคคาลี Yeo และคณะ (1985) ศึกษาการสะสมเกลือในข้าวพบว่าใบแก่ (ใบที่ 3) นับจากยอด มีการสะสมเกลือมากกว่าใบอ่อน (ใบที่ 1) นับจากยอด 7.3 เท่า และอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของใบแก่ต่ำกว่าใบอ่อน 54เปอร์เซ็นต์

ผลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่า ภาวะความเครียดจากเกลือ ทำให้พืชขาดน้ำในระดับเซลล์ ซึ่งมีความจำเป็นต่อการรักษาความเต่งเพื่อการยืดตัวและขยายตัวของเซลล์ในกระบวนการเจริญเติบโต นอกจากนี้การสะสมเกลือในเนื้อเยื่อพืชยังทำให้เกิดความเสียหายต่อเซลล์และออร์แกเนลต่างๆ ตลอดจนการลดการเจริญเติบโตของพืช

การสร้างพอลิเอมีนในภาวะต้นข้าวได้รับความเครียดจากเกลือ

ในการทดลอง มีการวัดปริมาณพอลิเอมีนชนิดต่างๆ (Put, Spd, Spm) ในใบข้าว 4 พันธุ์ ที่มีความสามารถในการทนเค็มแตกต่างกัน ในภาวะความเข้มข้นโซเดียมคลอไรด์ 0, 50 และ 100 มิลลิโมลาร์ ทั้งในระยะสั้น (0-24 ชั่วโมง) และระยะยาว (1-21 วัน) เพื่อใช้พอลิเอมีนเป็นดัชนีในการทำนายความสามารถในการทนเค็มของข้าว

จากการศึกษาปริมาณพอลิเอมีนในใบข้าว 4 พันธุ์ ในภาวะความเครียดจากเกลือในระยะสั้น (ตารางที่ 37-39, ภาพที่ 23-25) พบว่าการเพิ่มระดับเกลือทำให้ข้าวพอคคาลีมีการสร้าง Put เพิ่มขึ้นแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P \leq 0.01$) หลังจากได้รับเกลือ 4-6 ชั่วโมง ขณะที่การเพิ่มของ Spd เกิดขึ้นหลังจากได้รับเกลือ 2-4 ชั่วโมง ส่วน Spm มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นหลังจากได้รับเกลือ 4 ชั่วโมง ผลดังกล่าวเมื่อเปรียบเทียบในช่วงเวลาเดียวกันกับข้าวไม่ทนเค็มพันธุ์ IR28 ซึ่งพบเพียงการสร้าง Spm เพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P \leq 0.01$) เฉพาะที่ระดับเกลือ 50 มิลลิโมลาร์ ส่วน Put และ Spd มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นที่ 4 ชั่วโมง และเริ่มลดลงที่ 6 ชั่วโมงเมื่อได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ ในทำนองเดียวกันกับพันธุ์ข้าวทนเค็มปานกลางพันธุ์ PTT85180 พบการสร้าง Spd เพิ่มขึ้นเมื่อได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 4 ชั่วโมง ส่วนที่ 6 ชั่วโมงพบปริมาณ Spd มีแนวโน้มลดลงเมื่อได้รับเกลือทั้ง 2 ระดับความเข้มข้น โดยเฉพาะที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ มีปริมาณ Spd ลดลงมากที่สุด สำหรับข้าวพันธุ์กข6 พบว่า Put ลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P \leq 0.01$) เมื่อได้รับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 6-8 ชั่วโมง นอกจากนี้ปริมาณ Spd และ Spm ลดลงอย่างมีนัยสำคัญหลังจากได้รับเกลือทั้งสองระดับเป็นเวลา 2 ชั่วโมง ความสามารถในการสร้างพอลิเอมีนชนิดต่างๆ ในข้าวแต่ละพันธุ์ที่ได้รับภาวะความเครียดจากเกลือ อาจนำเหตุผลจากกระบวนการสร้างพอลิเอมีนมาสนับสนุน เนื่องจากภาวะปกติการสร้างพอลิเอมีนในพืชมีความเกี่ยวข้องกับกระบวนการหลายอย่างในต้นพืช อาทิ การสนับสนุนการแบ่งเซลล์ในระยะ G และ S, ซึ่งเป็นช่วง Interphase ของ cell cycle การป้องกันการเกิด senescence ในพืช การสร้างตาดอก ตลอดจนการรักษาสภาพ thylakoid membrane ที่มีความสำคัญต่อปฏิกิริยาแสง (light reaction) ในภาวะความเครียดจากสิ่งแวดล้อม (Bagni and Pistocchi, 1992)

ปริมาณพอลิเอมีนที่พบแตกต่างกันในพันธุ์ข้าวทดลองเมื่อได้รับเกลือ ที่ระยะสั้น (0-24 ชั่วโมง) มีข้อสังเกตว่า ข้าวทนเค็มพันธุ์พอคคาลีอาจมีกลไกในการส่งสัญญาณให้เอนไซม์ Arginine

decarboxylase (ADC) และ Ornithine decarboxylase (ODC) ทำงาน เพื่อกระตุ้นให้มีการสร้างพอลิเอมีนได้เร็วขึ้น โดยเฉพาะเอนไซม์ ADC มีบทบาทสำคัญต่อการสร้างพอลิเอมีนในภาวะความเครียดจากสิ่งแวดล้อม (Evan and Malmberg, 1989) ทั้งนี้สังเกตจากการเพิ่มปริมาณ Put, Spd และ Total PA หลังจากได้รับเกลือ 4-6 ชั่วโมง ขณะที่ข้าวไม่ทนเค็มพันธุ์ IR28 มีการตอบสนองช้ากว่า และมีปริมาณพอลิเอมีนต่ำกว่าทั้งในภาวะปกติและได้รับความเครียดจากเกลือ สำหรับข้อสนับสนุนที่กล่าวถึงเอนไซม์ ADC ต่อการสร้างพอลิเอมีนในภาวะความเครียดจากเกลือนี้ Tiburcio และคณะ(1986) พบว่า ใบธัญพืชที่ได้รับความเครียดออสโมติก (osmotic stress) ทำให้เอนไซม์ ADC มีการสร้างขึ้นมามากขึ้น ดังนั้นการสร้าง Put, Spd และ Spm จึงเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง

ในกรณีดังกล่าว Bagni และ Pistocchi (1992) ได้เสนอแนะเกี่ยวกับบทบาทและความสำคัญของเอนไซม์ ADC และ ODC กล่าวคำ เอนไซม์ ODC มีความสำคัญต่อขบวนการแบ่งเซลล์ ส่วนเอนไซม์ ADC มีความสัมพันธ์กับภาวะความเครียดที่เกิดกับต้นพืช อาทิความเครียดจากภาวะขาดน้ำ เกลือ และ pH ซึ่งเอนไซม์ ADC ที่พืชสร้างเพิ่มขึ้นยังพบได้จากต้นกล้าในระยะ embryogenesis และในเนื้อเยื่อพืชที่ได้รับความเครียดจากแสง สารกระตุ้นการเจริญเติบโต เกลือ และภาวะการขาดธาตุโปแตสเซียม ส่วนเอนไซม์ ODC ที่พืชสร้างเพิ่มขึ้น พบในกิจกรรมการแบ่งเซลล์ และการพัฒนารังไข่ของยาสูบ (Galston and Kaur-Sawhney, 1995) นอกจากนี้ Smith(1985) รายงานว่าพอลิเอมีน ทำหน้าที่รักษาความสมดุลย์ของประจุบวกและประจุลบในเนื้อเยื่อพืช ทั้งนี้เพื่อให้พืชเกิดการปรับตัวในภาวะความเครียดจากไอออน และการปรับความดันออสโมติก ตลอดจนการรักษาสภาพเมมเบรนในภาวะความเครียดจากเกลือ

จากผลการทดลองครั้งนี้จะเห็นว่า ข้าวทนเค็มพันธุ์พอคคาลีมีประสิทธิภาพในการสร้างพอลิเอมีนได้ดีกว่าข้าวทุกพันธุ์ที่นำมาใช้ในการทดลอง โดยพิจารณาจากภาวะปกติของข้าวก่อนได้รับเกลือ (0 ชั่วโมง) พบว่าข้าวพอคคาลีมีปริมาณ Spd และ Spm สูงกว่าข้าวทุกพันธุ์ ดังนั้นจึงอาจใช้เป็นเหตุผลหนึ่งที่สนับสนุนความสามารถในการทนเค็มของข้าว

สำหรับการศึกษาอัตราส่วน Put/(Spd+Spm) (ตารางที่ 42, ภาพที่ 27) อาจใช้ทำนายปริมาณการสร้างพอลิเอมีนแต่ละชนิดทั้ง Put, Spd และ Spm ว่าขณะนั้น พืชมีการสร้างพอลิเอมีนชนิดใดเพิ่มขึ้นหรือลดลง จากการทดลองพบว่า อัตราส่วนของ Put/(Spd+Spm) ทั้งในข้าวพันธุ์ พอคคาลี และ IR28 มีแนวโน้มลดลงเมื่อได้รับเกลือ โดยเฉพาะพันธุ์ IR28 ลดลงในอัตราส่วนที่สูงกว่าทุกพันธุ์เมื่อได้รับเกลือ 8 ชั่วโมง ซึ่งในทางทฤษฎีมีข้อสังเกตว่า เมื่อ Put/(Spd+Spm) เพิ่มขึ้น แสดงให้เห็นว่า pathway ดังกล่าวมีการสะสม Put สูง โดยยังไม่มีการเปลี่ยนเป็น Spd และ Spm แต่ผลดังกล่าวเมื่อพิจารณาร่วมกับปริมาณ Spd และ Spm ที่พืชสร้างในช่วงเวลาเดียวกัน กลับยังไม่พบการตอบสนองที่เด่นชัด

การสะสม Put สูงอาจมีความเกี่ยวข้องกับปริมาณ K, Ca และ Mg ในพืชในภาวะความเครียดจากเกลือ Basso และ Smith (1974) พบว่า การสะสม Put มีความเกี่ยวข้องกับการขาด K และ Mg ทั้งนี้ Put ที่สะสมในใบอาจทำหน้าที่ทดแทน K ในการควบคุม pH ภายในเซลล์ ตลอดจนการควบคุมความสมดุลย์ของไอออน (Krishnamurthy and Bhagwat, 1989) นอกจากนี้ในภาวะความเครียดจากเกลือ Spd และ Spm ไม่สามารถสร้างขึ้นมาได้เนื่องจากเกิดการยับยั้งกิจกรรมเอนไซม์ SAMDC (Suzuki and Hirasawa, 1980)

ในการศึกษาปริมาณพอลิเอมีนในใบข้าว 4 พันธุ์ เมื่อได้รับความเครียดจากเกลือระยะยาว (1-21 วัน) พบว่า ข้าวพันธุ์พอคคาลีมีการสร้าง Spd และ Spm เพิ่มขึ้นเมื่อได้รับเกลือ 50 และ 100 มิลลิโมลาร์เป็นเวลา 14-21 วัน ส่วนพันธุ์ IR28 มีการสร้าง Spd ลดลงหลังจากได้รับเกลือ 21 วัน โดยไม่พบความแตกต่างของ Spm ระหว่างต้นข้าวที่ได้รับเกลือกับไม่ได้รับเกลือ ผลดังกล่าวเกิดขึ้นในลักษณะที่ผกผันระหว่างพันธุ์ข้าวทนเค็มกับพันธุ์ไม่ทนเค็ม ดังนั้น เมื่อนำเหตุผลของ pathway ในการสร้างพอลิเอมีนและเอทิลีน ซึ่งมีความเกี่ยวข้องกันมาอธิบายได้ดังนี้ (Bagni and Pistocchi, 1992) ประการแรกข้าวไม่ทนเค็ม พันธุ์ IR28 มีประสิทธิภาพในการสร้างพอลิเอมีนโดยเฉพาะ Spd และ Spm ต่ำกว่าข้าวทนเค็มพันธุ์พอคคาลีและข้าวทนเค็มปานกลางพันธุ์ PTT85180 และ กข6 ในภาวะปกติที่ไม่ได้รับเกลือ ดังนั้น ศักยภาพในการตอบสนองต่อภาวะความเครียดจากเกลือจึงมีแนวโน้มที่แตกต่างกันด้วย ประการที่สอง เมื่อ pathway ในการสร้างพอลิเอมีนต่ำ จึงไปกระตุ้นให้ 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) ทำงาน เพื่อสร้างเอทิลีน แล้วจึงเกิดขบวนการ senescence ในที่สุด จากผลการทดลองจะเห็นว่าพันธุ์ข้าวไม่ทนเค็ม จะมีใบร่วงและใบตายเกิดขึ้นมากและเร็วกว่าพันธุ์ทนเค็ม ขณะเดียวกันการสร้างใบใหม่จะเกิดขึ้นช้ากว่า เมื่อเปรียบเทียบที่ระดับความเครียดจากเกลือเท่ากัน ประการที่สาม พันธุ์ข้าวทนเค็มมีความสามารถในการควบคุมการสร้างพอลิเอมีนได้อย่างมีประสิทธิภาพ โดยเฉพาะการสร้าง Spd และ Spm เพิ่มขึ้นในภาวะความเครียดจากเกลือ จึงเป็นกลไกที่มีความสำคัญต่อการควบคุมไม่ให้เกิด senescence ในพืช ผลดังกล่าว Kushad และคณะ (1988) รายงานว่า การสร้างพอลิเอมีนและเอทิลีนมีความสัมพันธ์กันในลักษณะ antagonistic effect เนื่องจากการสร้างสารทั้ง 2 กลุ่มมาจากสารตั้งต้น (precursor) ตัวเดียวกัน คือ SAM ซึ่งปกติเมื่อมีการสร้างพอลิเอมีน สาร SAM ถูกเปลี่ยนไปเป็น decarboxylate SAM โดยใช้เอนไซม์ SAMDC เพื่อการสร้าง Spd และ Spm ต่อไป ส่วน Put อาจสร้างได้จาก Arg และ Orn นอกจากนี้ Yamamoha และ Cohen(1985) ได้ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างเอนไซม์ S-Adenosyl methionine decarboxylase (SAMDC) กับ spermine synthase จากผัก Chinese cabbage สรุปได้ว่า เอนไซม์ SAMDC เป็นตัวควบคุมการสร้างพอลิเอมีนใน Chinese cabbage

สำหรับความสำคัญของพอลิ เอมีนพวก Spd และ Spm ต่อภาวะความเครียดจากเกลือในข้าว Krishnamurthy และ Bhagwat (1989) สรุปว่า พันธุ์ข้าวทนเค็มมีประสิทธิภาพในการสร้าง Spd และ

Spm เพิ่มขึ้น ขณะที่พันธุ์ข้าวไม่ทนเค็ม มีการสะสม Put สูงในส่วนต้นข้าว แต่มีปริมาณ Spd และ Spm ต่ำ ทั้งนี้ Spd และ Spm มีบทบาทสำคัญต่อการรักษาสภาพของเมมเบรนในพืช โดยเฉพาะการปรับตัวในภาวะความเครียดจากเกลือ (Cohen *et.al.*, 1979) นอกจากนี้ Kaur-Sawhney และ Galston (1986) รายงานว่า Spm มีความสำคัญต่อการป้องกันการเพิ่มกิจกรรมเอนไซม์ protease และการเสื่อมสภาพของคลอโรฟิลล์

จากเหตุผลดังกล่าวข้างต้น สามารถนำมาสนับสนุนกับงานทดลองในครั้งนี้ ซึ่งได้ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างพอลิเอมีนกับโซเดียมคลอไรด์ในข้าวหลังจากได้รับเกลือ 21 วัน (ตารางที่ 57)

สำหรับปริมาณพอลิเอมีนที่สะสมตามตำแหน่งใบข้าว (ตารางที่ 52-55) หลังจากได้รับเกลือ 21 วัน เมื่อพิจารณาเฉพาะที่ใบอ่อน แสดงให้เห็นว่าพันธุ์ข้าวทนเค็มพอคคาลี มีปริมาณพอลิเอมีน (Put, Spd, Spm) เพิ่มขึ้น ขณะที่พันธุ์ไม่ทนเค็ม IR28 แสดงการตอบสนองของพอลิเอมีนในทิศทางตรงกันข้ามที่ระดับเกลือ 100 มิลลิโมลาร์ ผลดังกล่าวแสดงว่า พอลิเอมีนอาจมีบทบาทสำคัญต่อการกระตุ้นการเจริญเติบโตและพัฒนาการของพืช ซึ่งได้มีการศึกษาโดยการให้ Arginine, Lysine หรือพอลิเอมีน พบว่า สารดังกล่าวสามารถขัดขวางการเกิด senescence ในโปรโตพลาส โดยทำหน้าที่ช่วยเพิ่มอัตราการสังเคราะห์โปรตีน, DNA, RNA และกิจกรรมการแบ่งเซลล์ (Alman *et.al.*, 1977; Kaur-Sawhney *et.al.*, 1980) Bagni และ Pistocchi (1992) รายงานว่า การให้พอลิเอมีนแก่ไม้ผลในช่วงมีการผสมเกสร (fertilization) ทำให้การติดผลเพิ่มขึ้น

จากผลการทดลองดังกล่าวข้างต้นสามารถนำมาใช้ประโยชน์ได้ 2 แนวทางคือ ประการแรก การใช้ดัชนีการสร้าง Put, Spd และ Spm ในพืชสำหรับการคัดเลือกพันธุ์ข้าวทนเค็ม ประการที่สอง การนำวิธีการทางชีวโมเลกุลและสรีรวิทยาของพืช มาใช้ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าวทนเค็ม