บทที่ 5
อภิปรายผลการทดลอง

1. ผลของระดับความเข้มข้นเกลือ และระยะเวลาที่ทำให้ต้นข้าวเกิดภาวะเครียดจากความเค็ม

การเจริญเติบโตของของข้าว 4 พันธุ์คือ KDML105 DH212 Pokkali และ IR29 ในภาวะปกติ ข้าวแต่ละพันธุ์มี จำนวนกอ ความกว้างใบของใบแท้ที่อายุน้อยที่สุดและเจริญเต็มที่ ความสูงต้น จำนวนใบ น้ำหนักสด และน้ำหนักแห้งที่แตกต่างกัน (ภาพที่ 8-13) เนื่องจากข้าวแต่ละพันธุ์มีลักษณะการเจริญเติบโตที่ไม่เท่ากันในแต่ละช่วงอายุ รวมไปถึงอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด (Maximum photosynthetic rate) อัตราการคายน้ำ (Transpiration) ค่าการชักนำการเปิดของปากใบ (Stomatal conductance) และค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (Water Use Efficiency) ของต้นข้าวที่มีการเปลี่ยนแปลงไปในทุกๆ ช่วงเวลาที่ทำการทดลอง (ภาพที่ 15-18) โดยเฉพาะในระยะแรกของการทำการทดลอง (0-14 วัน) ซึ่งเป็นระยะแตกกอเริ่มตั้งแต่ 20-60 วันหลังการเพาะเมล็ด (กรมการข้าว 2557, บุญหงษ์ จงคิด 2553) ซึ่งค่าอัตราการคายน้ำ และค่าการชักนำการเปิดของปากใบของข้าวพันธุ์ IR29 มีค่าสูงที่สุดในทุกๆ ช่วงเวลา ส่งผลให้มีแนวโน้มค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดสูงกว่าข้าวพันธุ์อื่นๆ เนื่องจากค่าการชักนำการเปิดของปากใบมีความสำคัญต่อการแลกเปลี่ยนของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) และเป็นปัจจัยสำคัญในการเปลี่ยนแปลงค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด (Kositsup และคณะ 2010) ทั้งนี้อัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปขึ้นอยู่กับค่าการชักนำการเปิดของปากใบอีกด้วย

ในภาวะเค็มที่มีสารละลายเกลือ NaCl ความเข้มข้น 75 mM NaCl มีค่าการนำไฟฟ้าของสารละลายดินประมาณ 8-9 dS/m (ตารางที่ 1) ซึ่งเป็นระดับเค็มจัด (Beck 1999, Bower และ Wilcox 1965, Jackson 1958) พบว่าที่ 28 วันหลังข้าวได้รับภาวะเค็มโดยต้นข้าวมีอายุ 58 วัน ซึ่งเป็นระยะที่ข้าวมีการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growth) เต็มที่ ข้าวพันธุ์ Pokkali ซึ่งเป็นข้าวพันธุ์ทนเค็มยังคงมีจำนวนกอที่เพิ่มสูงขึ้นสูงที่สุดกว่าข้าวไม่ทนเค็ม (IR29) (ภาพที่ 19) ในขณะที่ข้าวพันธุ์ Pokkali และ DH212 ซึ่งเป็นข้าวพันธุ์ทนเค็มและทนแล้ง มีความกว้างของใบลดลงเมื่อได้รับภาวะเค็ม เนื่องจากพืชมีการปรับตัวให้เหมาะสมเมื่ออยู่ในภาวะเค็มเพื่อลดการคายน้ำทางปากใบ (ภาพที่ 20) (Taiz และ Zeiger 2006) ในขณะที่จำนวนใบในข้าวทุกพันธุ์ยังคงเพิ่มสูงขึ้น ทั้งนี้ความเค็มทำให้ข้าวพันธุ์ IR29 ซึ่งเป็นพันธุ์อ่อนแอต่อความเค็ม มีความสูงที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มขึ้นน้อยที่สุด ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนไปมีความแตกต่างกันที่ 28 วันหลังข้าวได้รับภาวะเค็มเท่านั้น ข้าวพันธุ์ IR29 มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนไป ค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไป และค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำของต้นข้าวที่เปลี่ยนแปลงไป มีแนวโน้มค่าที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงน้อยที่สุดเมื่อเทียบกับข้าวพันธุ์อื่น (ภาพที่ 26-29) ทั้งนี้เนื่องจากข้าวพันธุ์ IR29

มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดเริ่มต้นมากที่สุด และเมื่อพืชเจริญเติบโตอยู่ในภาวะเค็มเป็นเวลานานจะมีการปรับตัวโดยพืชจะมีการสะสมความเป็นพิษที่เกิดจากเกลือในใบแก่มากกว่าใบอ่อน (Munns 2002b) ในขณะที่ใบข้าวที่มีอายุน้อยกว่าจะมีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชดีกว่าใบแก่ (Munns และคณะ 2006) และจากการเก็บข้อมูลได้เลือกใช้ใบข้าวที่แผ่ออกเต็มที่ที่มีอายุน้อยที่สุดในทุกๆ ช่วงเวลา จึงทำให้ข้าวทุกพันธุ์ไม่มีการเปลี่ยนแปลงไปอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ขณะที่ค่าน้ำหนักสด (ภาพที่ 23) และค่าการเจริญเติบโตอื่นๆ ของข้าวพันธุ์ Pokkali ซึ่งเป็นข้าวทนเค็มมีค่าสูงกว่าข้าวพันธุ์ IR29 ซึ่งเป็นข้าวไม่ทนเค็มเมื่อได้รับภาวะเค็มในระยะเวลาที่นานขึ้น ให้ผลสอดคล้องกับงานวิจัยของ Cha-um และคณะ (2009) ที่ทำการทดลองในข้าว ปทุมธานี1 (ข้าวไม่ทนเค็ม) และข้าวพันธุ์หอมจันทร์ (ข้าวทนเค็ม) ในระดับความเค็มที่ 342 mM NaCl พบว่าข้าวพันธุ์หอมจันทร์มีค่าน้ำหนักสด น้ำหนักแห้ง และความสูงต้น สูงกว่าข้าวพันธุ์ปทุมธานี1

เมื่อข้าวได้รับความเค็มที่สูงขึ้นเป็น 150 mM NaCl มีค่าการนำไฟฟ้าของสารละลายดินประมาณ 16.10-16.65 ds/m (ตารางที่ 1) ซึ่งเป็นระดับความเค็มจัดมาก (Beck 1999, Bower และ Wilcox 1965, Jackson 1958) สำหรับการการเก็บข้อมูลที่ระยะเวลา 21 และ 28 วัน หลังได้รับภาวะเค็มที่ ไม่สามารถทำการบันทึกผลการทดลองได้ เนื่องจากข้าวพันธุ์ KDML105 ที่มีลักษณะทนเค็มปานกลาง และ IR29 ที่มีลักษณะไม่ทนเค็ม ไม่สามารถมีชีวิตรอดได้ในช่วงเวลาดังกล่าว (ภาพที่ 36) ข้าวพันธุ์ DH212 ที่มีลักษณะทนแล้งที่เวลา 7 และ 14 วันหลังได้รับภาวะเค็ม มีค่าจำนวนกอที่เปลี่ยนแปลงไป ค่าความกว้างใบที่เปลี่ยนแปลงไป และค่าความสูงที่เปลี่ยนแปลงไป เพิ่มสูงขึ้นเมื่อเทียบกับที่ 0 วันหลังจากได้รับภาวะเค็ม แสดงให้เห็นว่าข้าวที่มีลักษณะทนแล้งสามารถเจริญเติบโตได้ในภาวะเค็มจัดได้ เนื่องจากพืชทนแล้งมีลักษณะการทนเค็มด้วยเช่นกัน กล่าวคือข้าวที่เจริญเติบโตอยู่ในภาวะดินเค็มนั้นเกิดภาวะขาดน้ำ (water stress) เป็นผลมาจากไอออนของเกลือที่ลดค่า osmotic potential ในสารละลายดินทำให้รากข้าวไม่สามรถดูดน้ำเข้าไปในเซลล์ได้ตามปกติหรือลดน้อยลง (Taiz และ Zeiger 2006) และภาวะขาดน้ำของพืชอาจเกิดจากการที่พืชได้รับภาวะเค็ม (salt stress) หรือ ภาวะแล้ง (drought stress) (Munns 2002a) ซึ่งข้าวทนเค็มและทนแล้งสามารถปรับค่า osmotic potential ในเซลล์ให้ต่ำกว่าค่า osmotic potential ในสารละลายดินได้ ทำให้รากข้าวสามรถดูดน้ำได้ตามปกติ การตอบสนองดังกล่าวส่งผลต่อการสร้างน้ำหนักสดของข้าวพันธุ์ DH212 ให้มีค่าสูงที่สุดในวันที่ 28 หลังได้รับภาวะเค็ม (ภาพที่ 34) นอกจากนี้ข้าวพันธุ์ DH212 ยังมีอัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงมากที่สุด ซึ่งแสดงให้เห็นถึงการลดการสูญเสียน้ำภายในต้นข้าวอีกด้วย ในขณะที่อัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปของ ข้าวพันธุ์ IR29 มีค่าลดลงน้อยที่สุด แสดงให้เห็นว่าพืชที่ไม่มีลักษณะทนเค็มหรือไม่ทนแล้งเมื่อเจริญเติบโตอยู่ในดินที่มีสารละลายเกลือที่มีความเข้มข้นสูงมีอัตราการคายน้ำที่สูงกว่าพืชที่ทนเค็ม (Karim และคณะ 1993) Pokkali ที่มีลักษณะเป็นข้าวทนเค็มยังคงมีความกว้างใบที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงเมื่อเทียบกับที่ 0 วันหลังจากได้รับภาวะเค็ม (ภาพที่ 31) เหมือนกันกับที่ภาวะเค็ม 75 mM NaCl แต่ค่าอัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปกลับ ลดลงในปริมาณน้อยที่สุด (อัตราการคายน้ำยังคงสูงกว่าข้าวพันธุ์อื่นๆ) (ภาพที่ 38) ทั้งนี้ข้าวหรือพืชที่มีลักษณะทนเค็มนอกจากการปรับตัวให้มีการคายน้ำทางปากใบลดลงแล้วยังคงมีกลไกลการปรับตัวอื่นๆอีกเช่น ความสามารถในการปรับค่า osmotic potential โดยมีการสะสมปริมาณของโพรลีน

3606822949

(Proline) เพิ่มมากขึ้น รวมไปถึงการสะสมไอออนที่เป็นพิษเช่น โซเดียมไอออน (Na^+) ให้น้อยลงในภาวะเค็ม เป็นต้น (Delauney และ Verma 1993, Maribel และคณะ 2000) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดของข้าวทั้ง 4 พันธุ์ที่เวลา 14 วันหลังได้รับภาวะเค็มที่ 150 mM NaCl ข้าวทุกพันธุ์ มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดลดลง โดยเฉพาะข้าวพันธุ์ IR29 ที่มีค่าลดลงมากที่สุดเหลือเพียง 5.75 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (ภาพที่ 37) ทั้งนี้เป็นผลจากเมื่อพืชได้รับความเค็มเป็นเวลานานนอกจากพืชจะแสดงอาการขาดน้ำพืชยังเกิดการสะสมไอออนที่เป็นพิษโดยจะทำให้เซลล์ของใบพืชถูกทำลายเสียหายและแสดงอาการใบไหม้ในใบแก่และรุนแรงมากขึ้นหากเกิดในใบอ่อน (Cramer และ Nowak 1992) ทั้งนี้ค่าน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งไม่มีความแตกต่างกันที่ 28 วันหลังได้รับภาวะเค็มที่ 150 mM NaCl แต่หากดูแนวโน้มพบว่าข้าวพันธุ์ DH212 และ Pokkali มีค่าน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งสูงที่สุดตามลำดับ (ภาพที่ 34-35) ทั้งนี้ระดับความเข้มข้นเกลือที่ 0 75 และ 150 mM NaCl เป็นระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมที่ทำให้เห็นการตอบสนองทางสรีรวิทยาของข้าวทั้ง 4 สายพันธุ์ ได้อย่างชัดเจนจึงใช้ความเข้มข้นนี้ในการทดลองต่อไป ขณะที่ช่วงเวลาที่ใช้ทำการทดลอง 0 7 14 21 และ 28 วันหลังได้รับภาวะเค็ม ไม่เหมาะสมที่จะนำไปใช้ในการทดลองต่อไปเนื่องจากที่ความเข้มข้นเกลือ 150 mM NaCl ข้าวพันธุ์ KDML105 และ IR29 ไม่สามารถบันทึกผลการทดลองได้ (ตายตั้งแต่ที่ 21 วันหลังได้รับภาวะเค็ม) จึงต้องปรับระยะเวลาเก็บผลการทดลองใหม่ให้เหมาะสม

3606822949

2. ผลของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวในประชากร CSSL ซึ่งได้รับชิ้นส่วนของโครโมโซมที่1 อยู่ระหว่างโมเลกุลเครื่องหมาย RM212 และ RM5310 ที่มีขนาดชิ้นส่วนต่างๆกันในภาวะเค็มและภาวะปกติ

จากการเปรียบเทียบข้าวทั้งหมด 10 พันธุ์/สายพันธุ์ ที่ปลูกในภาวะปกติเป็นเวลา 6 12 และ 18 วัน พบว่าจำนวนกอที่ระยะเวลาต่างๆ ของข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดมีค่าไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 ซึ่งเป็นฐานพันธุกรรมของข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมด สอดคล้องกับการทดลองของ Kanjoo และคณะ (2011) ทำการศึกษาในข้าว CSSL 7 สายพันธุ์ เปรียบเทียบกับข้าวพันธุ์ KDML105 ภายใต้การใช้น้ำชลประทานและน้ำฝนประจำปีพบว่า ข้าว CSSL ทุกสายพันธุ์มีจำนวนกอไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 ในระยะกล้า (seedling stage) ในขณะที่ IR29 มีค่าจำนวนกอสูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติที่เวลา 6 12 และ 18 วัน ข้าวพันธุ์ DH212 และ Pokkali มีจำนวนกอน้อยที่สุดและไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ภาพที่ 41) ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองเรื่องผลของระดับความเข้มข้นเกลือ และระยะเวลาที่ทำให้ต้นข้าวเกิดภาวะเครียดจากความเค็ม (การทดลองที่ 1) พบว่าที่ภาวะปกติข้าวพันธุ์ IR29 มีค่าจำนวนกอสูงที่สุด และข้าวพันธุ์ DH212 และ Pokkali มีจำนวนกอน้อยที่สุด (ภาคผนวก ค. ตาราง ค-1) สำหรับค่าความกว้างใบของข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดมีค่าไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 เช่นเดียวกัน ข้าวพันธุ์ DH212 และ Pokkali มีค่าความกว้างใบสูงกว่าข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมด และข้าวพันธุ์ KDML105 (ภาพที่ 42) ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองที่ 1

พบว่าที่ภาวะปกติข้าวพันธุ์ DH212 และ Pokkali มีค่าความกว้างใบที่สูงที่สุดและสูงกว่าพันธุ์ KDML105 สำหรับที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็มข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 เช่นเดียวกันกับความสูงที่เปลี่ยนแปลงไปของข้าว โดยข้าวพันธุ์ DH212 มีค่าเพิ่มสูงขึ้นมากที่สุดเช่นเดียวกันกับในการทดลองที่ 1 ทั้งนี้จำนวนใบต่อต้นที่เปลี่ยนแปลงไปที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็มในภาวะปกติ (ภาพที่ 44) พบว่าของข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดมีค่าไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 และในข้าวพันธุ์ IR29 มีจำนวนใบต่อต้นที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มขึ้นสูงที่สุด ผลดังกล่าวไม่สอดคล้องกันกับการทดลองในข้าวพันธุ์ Pokkali ที่จำนวนใบต่อต้นเปลี่ยนแปลงไปโดยเพิ่มขึ้นสูงที่สุด ทั้งนี้ค่าน้ำหนักสดและน้ำแห้งส่วนต้นให้ผลสอดคล้องกัน (ภาพที่ 45-46) โดยข้าวสายพันธุ์ CSSL 12 เท่านั้นที่มีค่าน้ำหนักสดและน้ำแห้งส่วนต้นน้อยกว่าข้าวพันธุ์ KDML105 เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวพันธุ์ CSSL ทั้งหมด สำหรับค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไป ค่าอัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไป และค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลง ที่ 18 วันในภาวะปกติ พบว่าข้าว CSSL ทุกสายพันธุ์มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 โดยข้าวสายพันธุ์ CSSL มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดลดลงสูงกว่าข้าวพันธุ์ KDML105 (ภาพที่ 48) เนื่องจากข้าว CSSL แต่ละสายพันธุ์มีการแทนที่ของชิ้นส่วนโครโมโซมข้าว DH212 ในข้าวพันธุ์ KDML105 ในช่วงที่อยู่ระหว่างเครื่องหมายโมเลกุล RM212 และ RM3362 ที่แตกต่างกัน จึงทำให้เมื่ออยู่ในภาวะปกติอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปของข้าว CSSL แตกต่างกัน ทั้งนี้ข้าวสายพันธุ์ CSSL11 มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไป ค่าอัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไป และค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไป เพิ่มสูงขึ้นมากที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมด สำหรับข้าวสายพันธุ์ CSSL27 มีค่าค่าอัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไป การชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงมากที่สุด (ภาพที่ 48-50) ส่งผลให้มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มสูงขึ้นน้อยที่สุดตามไปด้วย ทั้งนี้ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะแปรผันตรงกับค่าการชักนำการเปิดของปากใบ (Kositsup และคณะ 2010)

3606822949

ความเค็มที่ 75 mM NaCl พบว่าจำนวนกอที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็มของข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดมีซึ่งมีฐานพันธุกรรมของข้าวพันธุ์ KDML105 มีค่าจำนวนกอไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับข้าวพันธุ์ KDML105 โดยข้าวพันธุ์ Pokkali มีค่าจำนวนกอต่ำที่สุด ในขณะที่ข้าวพันธุ์ IR29 มีค่าจำนวนกอสูงที่สุด (ภาพที่ 52) ทั้งนี้ข้าวทนเค็มจะมีการเจริญเติบทางลำต้น จำนวนใบและพื้นที่ใบที่ลดลงเพื่อเป็นการปรับตัวให้เข้ากับภาวะเค็ม ทั้งนี้เป็นผลมาจากกค่าแรงดันเต่ง (turgor pressure) การแบ่งเซลล์ การยืดของเซลล์ที่ลดลง (Munns และ Termaat 1986, Taiz และ Zeiger 2006) สำหรับความกว้างใบที่เปลี่ยนแปลงไป และความสูงที่เปลี่ยนแปลงไป และจำนวนใบทั้งหมดต่อต้น ของข้าว 10 พันธุ์/สายพันธุ์ ไม่มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ภาพที่ 53-55) แต่หากพิจารณาค่าน้ำหนักสด และน้ำแห้งส่วนต้น พบว่ามีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยข้าวสายพันธุ์ CSSL16 มีค่าน้ำหนักสดส่วนต้นสูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ แต่ไม่แตกต่างกันกับข้าวพันธุ์ KDML105 Pokkali และ IR29 ซึ่งสอดคล้องกับค่าจำนวนกอของข้าวสายพันธุ์ CSSL16 ที่มีค่าสูงที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมด ในขณะที่ค่าน้ำหนักแห้งข้าวสายพันธุ์

CSSL16 ยังคงมีค่าน้ำหนักแห้งส่วนต้นสูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ แต่ไม่แตกต่างกันกับข้าวพันธุ์ KDML105 และ Pokkali (ภาพที่ 56-57) ทั้งนี้ข้าวสายพันธุ์ CSSL16 ได้รับการแทนที่นอกชิ้นส่วนบริเวณเครื่องหมายโมเลกุล RM1003 และ RM3362 จากข้าว DH212 ในฐานพันธุกรรมของข้าว KDML105 บนโครโมโซมที่1 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปมีค่าสูงขึ้นในช่วง 6 และ 12 วันแรกหลังจากการได้รับภาวะเค็ม ยกเว้นพันธุ์ IR29 ซึ่งเป็นพันธุ์ที่ไม่ทนต่อความเค็ม โดยพบว่ามีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปลดลง เมื่อเวลาผ่านไป 18 วันหลังจากได้รับภาวะเค็ม พบว่า ข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL26 และข้าวพันธุ์ KDML105 มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไป ลดลงเช่นเดียวกับข้าวพันธุ์ IR29 ซึ่งแตกต่างจากข้าวสายพันธุ์ CSSL10 CSSL12 CSSL16 CSSL27 และข้าวพันธุ์ Pokkali อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยชิ้นส่วนของยีนทนเค็มจากโครโมโซมที่ 1 ที่ปรากฏในข้าวสายพันธุ์ CSSL10, CSSL12, CSSL16 และ CSSL27 คือส่วนของโครโมโซมที่อยู่ระหว่าง RM1003 และ RM3602 โดยบริเวณดังกล่าวนี้ครอบคลุม node gene คือ *Os01g64960* (Chlorophyll a/b-binding protein) ที่มีส่วนเกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง อย่างไรก็ตามข้าวสายพันธุ์ CSSL11 มีส่วนของยีนบริเวณดังกล่าวเช่นกัน แต่มีการตอบสนองต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปที่แตกต่างไป ทั้งนี้อาจเกิดจากการมี recombination ในส่วนของยีนบริเวณนั้น หรือการเกิด recombination ในบริเวณอื่นใน genome ที่ส่งผลต่อการตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด โดยที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็มที่ 75 mM NaCl ข้าวทั้ง 10 พันธุ์/สายพันธุ์ มีการตอบสนองต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่แตกต่างและแบ่งแยกกลุ่มกันอย่างชัดเจน (ภาพที่ 59) อัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปให้ผลไปในทิศทางเดียวกันกับค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไปของข้าว (ภาพที่ 60-61) กล่าวคือหากข้าวพันธุ์ใดมีค่าการชักนำการเปิดของปากใบสูงค่าอัตราการคายน้ำจะสูงขึ้นไปด้วย ทั้งนี้ข้าวที่มีความสามารถในการทนเค็มสามารถรักษาอัตราการคายน้ำให้ลดลงได้เมื่ออยู่ในภาวะเค็ม จากการศึกษาพบว่าข้าวสายพันธุ์ CSSL26 และข้าวพันธุ์ IR29 ที่มีลักษณะอ่อนแอต่อความเค็ม มีค่าการชักนำการเปิดของปากใบและค่าอัตราการคายน้ำเปลี่ยนแปลงไปลดลงมากที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมด จึงส่งผลให้มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงสูงที่สุด ภายใต้ภาวะเครียดที่เกิดจากความเค็มส่งผลให้ปริมาณกรดแอบไซซิก (abscisic acid; ABA) (Aldesuquy 1998, Thomas และคณะ 1992, Vaidyanathan และคณะ 1999) อีกทั้งปริมาณ ABA ในพืชที่เพิ่มขึ้น ทำให้พืชมีการปิดปากใบเพิ่มสูงขึ้น เกิดจากการไหลเข้าออกของไอออนอย่างรวดเร็ว (Parida และ Das 2005) สำหรับค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำของต้นข้าวมีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเพียงแค่วันที่ 6 หลังได้รับภาวะเค็มซึ่งข้าวพันธุ์ Pokkali ที่มีลักษณะทนเค็มมีค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงที่สุด และเมื่อเวลาผ่านไปเป็นเวลา 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม ข้าวพันธุ์ DH212 และ Pokkali มีแนวโน้มค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงที่สุด (ภาพที่ 62) ค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำที่เพิ่มสูงขึ้นนี้ชี้ให้เห็นถึงการทนต่อความเค็มของพืช (James และ Juan 2010) มีรายงานที่คล้ายกันของการตอบสนองต่อความเค็มในต้นพืชต่อค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (Ball และ Munns 1992)

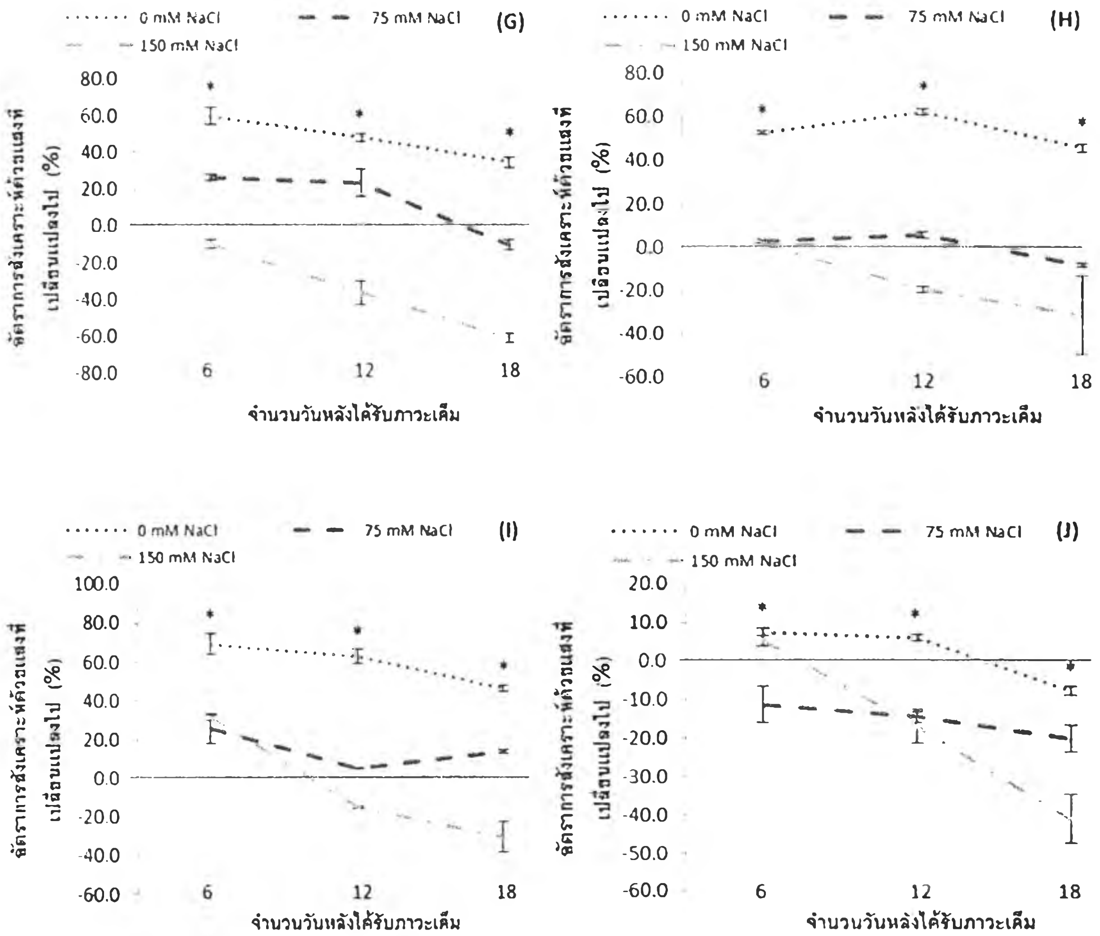
ผลของภาวะเค็มที่ 150 mM NaCl ต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาของข้าว พบว่า จำนวนกอหลังได้รับภาวะเค็มมีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยข้าวสายพันธุ์ CSSL16 มีจำนวนกอสูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ในทุกๆ ช่วงเวลาที่ทำการบันทึกผล ทั้งนี้ไม่แตกต่างกับข้าวพันธุ์ DH212 ในขณะที่ข้าวพันธุ์ Pokkali ที่มีลักษณะทนเค็มให้จำนวนกอต่ำที่สุด แต่มีแนวโน้มเพิ่มสูงขึ้นเมื่อเวลาที่ได้รับภาวะเค็มเพิ่มขึ้น(ภาพที่ 63) จากการทดลองของ Kanjoo และคณะ (2011) พบว่าสายพันธุ์ CSSL11 CSSL15 CSSL16 CSSL59 CSSL73 CSSL79 และ CSSL80 จัดเป็นข้าวที่อยู่ในกลุ่มทนเค็มจากการบันทึกค่าคะแนนความเสียหายที่เกิดจากเกลือ (Salt injury score; SIS) โดยมีค่า SIS ต่ำกว่าพันธุ์ KDML105 แต่สูงกว่าพันธุ์ CT9993 จากข้าวในประชากร CSSL 90 สายพันธุ์ ที่เวลา 16 และ 21 วันหลังได้รับภาวะเค็มที่ 150 mM NaCl จากการศึกษาของ Zeng และ Shannon (2000b) ที่ทำการทดลองผลของความเค็มต่อการเจริญเติบโตในระยะต้นกล้าและผลผลิตของข้าว พบว่าในระดับความเค็มที่ 1.9 dS/m ต้นกล้ามีการเจริญเติบโตลดน้อยลง และให้ผลเช่นเดียวกันกับการทดลองของ Pearson และ Ayers (1996) ที่ใช้ความเค็มระดับ 3.4 ds/m ทั้งนี้ในระยะการเจริญเติบโตเริ่มต้นของข้าวถือเป็นระยะที่ไม่มีการทนเค็ม ความกว้างใบของข้าวที่เปลี่ยนแปลงไปทั้ง 10 พันธุ์/สายพันธุ์ ไม่มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติในทุกๆ ช่วงเวลา แต่แนวโน้มของความกว้างใบของข้าวที่เปลี่ยนแปลงในข้าวพันธุ์ Pokklai มีค่าน้อยที่สุด ในขณะที่ข้าวประชากร CSSL ข้าวสายพันธุ์ CSSL16 มีค่าน้อยที่สุด (ภาพที่ 64) ทั้งนี้แสดงให้เห็นถึงข้าวที่มีลักษณะทนเค็มจะมีการปรับตัวโดยลดขนาดหรือความกว้างใบเมื่อเจริญเติบโตอยู่ในภาวะเค็ม ขณะที่พืชที่อ่อนแอต่อความเค็มจะมีขนาดใบหรือความกว้างใบที่เพิ่มสูงขึ้นเมื่ออยู่ในภาวะเค็ม (Papp และคณะ 1983) ความสูงต้นที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มสูงขึ้นในข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญกับข้าวพันธุ์ Pokkali ที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม ในขณะที่ข้าวพันธุ์ IR29 ที่มีลักษณะอ่อนแอต่อความเค็มมีความสูงต้นที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มสูงขึ้นน้อยที่สุด จำนวนใบทั้งหมดต่อต้นของข้าวสายพันธุ์ CSSL10 และ CSSLL16 มีค่ามากที่สุดที่ 6 และ 12 วันหลังได้รับภาวะเค็ม เมื่อเทียบกับข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมด ในขณะที่ข้าวพันธุ์ Pokkali มีจำนวนใบน้อยที่สุด (ภาพที่ 65-66) เพื่อลดการสูญเสียน้ำ และมีการรายงานว่าความเค็มในดินมีผลต่อข้าวโดยตรงทำให้ข้าวมีจำนวนใบ จำนวนกอ จำนวนรวง และน้ำหนักเมล็ดลดลง (Khatun และ Flowers 1995, Lutts และคณะ 1995) สำหรับน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้งที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม (ภาพที่ 67-68) ให้ผลสอดคล้องกัน โดยข้าวสายพันธุ์ CSSL10 และ Pokkali สามารถรักษาน้ำหนักสดได้ดีกว่าข้าวทุกพันธุ์/สายพันธุ์ ในขณะที่น้ำหนักแห้งมีเพียงข้าวสายพันธุ์ CSSL10 เท่านั้นที่ให้ค่าสูงสุด ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของ Shereen และคณะ (2007) ที่ทำการทดลองการตอบสนองของข้าวที่อยู่ในภาวะเค็ม พบว่าเมื่อความเข้มข้นเกลือสูงขึ้นข้าวมีน้ำหนักสด และน้ำหนักแห้งลดลงกว่าในภาวะปกติ ทั้งนี้น้ำหนักสดส่วนต้นของข้าวเกิดจากปริมาณน้ำภายในเซลล์ ซึ่งการที่พืชได้รับภาวะเค็มเป็นระยะเวลานานยาวนานมีผลยับยั้งการเจริญเติบโตมากยิ่งขึ้น โดยภาวะเค็มทำให้ความสัมพันธ์ของพืชที่มีลักษณะทนเค็มและทนแล้งที่เหมือนกันคือจะเกิดภาวะความเครียดที่เกิดจากออสโมติก (osmotic stress) และเกิดภาวะขาดน้ำร่วมกับความเครียดอื่น ๆ ตลอดจนการเสียสมดุลของธาตุอาหาร และฮอร์โมน (Dajic 2006, Munns 2002a) ซึ่งภาวะขาดน้ำของพืชเกิดจากพืชได้รับภาวะเครียดที่เกิดจากความเค็ม (salt stress) และภาวะเครียดที่เกิดจากความแล้ง (drought stress) (Munns 2002a)

ข้าวพันธุ์ Pokkali IR29 KDML105 และสายพันธุ์ CSSL 11 CSSL16 และ CSSL26 มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มสูงขึ้นในขณะที่ CSSL10 CSSL12 และ CSSL27 มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงที่ 6 วันหลังจากได้รับภาวะเค็ม อย่างไรก็ตามค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปของข้าวทุกพันธุ์/สายพันธุ์ มีค่าลดลงและไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติหลังจากได้รับภาวะเค็มที่ 150 mM NaCl เป็นเวลา 18 วัน (ภาพที่ 70) ซึ่งช่วงเวลานี้ต้นข้าวส่วนใหญ่มีเนื้อเยื่อใบแห้ง จนไม่สามารถทำการศึกษาการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ ทั้งนี้ในภาวะที่มีความเข้มข้นเกลือสูงมาก ต้นข้าวเกิดการยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสงเนื่องจากผลของความเค็มทำให้ใบพืชขาดน้ำโดยเกิดจากการสะสมเกลือภายใน apoplast (Khan และคณะ 1997) รวมถึงในใบพืชมีปริมาณของคลอโรฟิลล์และแคโรทีนอยด์ลดลงภายใต้ภาวะเค็ม (Kennedy และ Fillippis 1999) อัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปให้ผลไปในทิศทางเดียวกันกับค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไปของข้าว (ภาพที่ 71-72) เนื่องจากปากใบพืชมีการตอบสนองต่อภาวะเค็มอย่างรวดเร็วโดยค่าการชักนำการเปิดของปากใบมีการเปลี่ยนแปลงลดน้อยลงอย่างรวดเร็ว จึงทำให้พืชมีค่าอัตราการคายน้ำลดลงตามไปด้วย ทั้งนี้ข้าวที่มีความสามารถในการทนเค็มสามารถรักษาอัตราการคายน้ำให้ลดลงได้เมื่ออยู่ในภาวะเค็ม เพื่อลดการเข้ามาของเกลือภายในต้นข้าวอีกทั้งยังเป็นการปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อมใหม่ต่อไป (James และคณะ 2002) ทั้งนี้ข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดมีค่าอัตราการคายน้ำที่เปลี่ยนแปลงไปลดลง และค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไม่แตกต่างกันกับข้าวพันธุ์ KDML105 DH212 ที่มีลักษณะทนแล้ง และ Pokkali ที่มีลักษณะทนเค็ม ที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม อย่างไรก็ดีลักษณะกลไกความทนเค็มในข้าวมีหลายประการเพื่อลดการสูญเสียน้ำ เช่นการปรับค่า osmotic โดยพืชจะทำการสะสมสารภายในเซลล์ (osmoprotectant) (Lilley และคณะ 1996, Zhang และคณะ 2001) และค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำของข้าวทั้ง 10 พันธุ์/สายพันธุ์ มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็มเท่านั้น (ภาพที่ 73) และยังพบว่าข้าวสายพันธุ์ CSSL ทั้งหมดมีค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำไม่แตกต่างกันกับข้าวพันธุ์ KDML105 DH212 ที่มีลักษณะทนแล้ง และ Pokkali ในขณะที่ IR29 ที่มีลักษณะอ่อนแอต่อความเค็มมีค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำน้อยที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

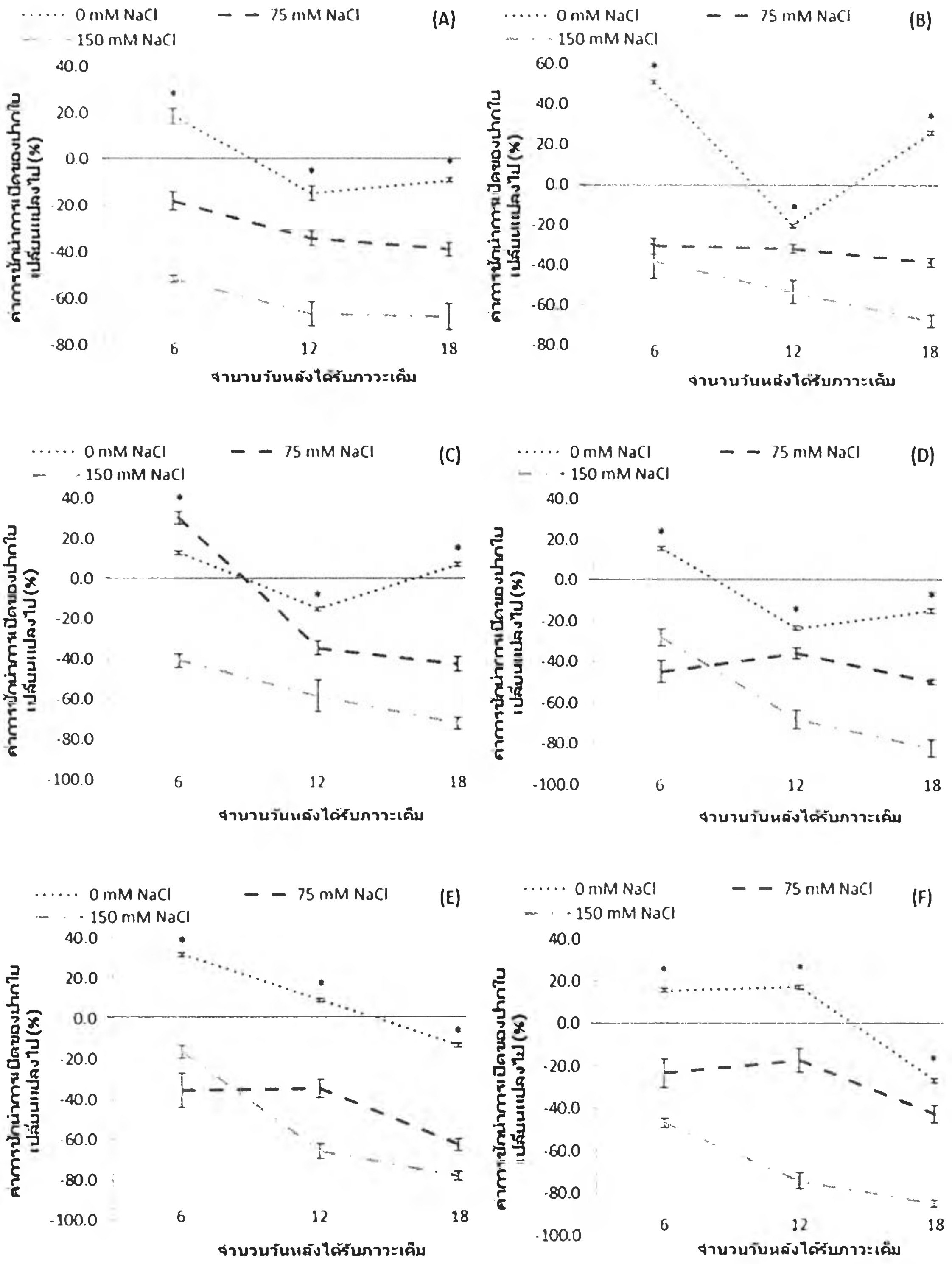
ข้าวในประชากร CSSL ทั้ง 6 สายพันธุ์มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไป และ ค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อได้รับภาวะเค็มที่ 75 mM NaCl เป็นระยะวลานาน 12 และ 18 วัน และลดลงมากที่สุดเมื่อได้รับภาวะเค็มที่สูงขึ้น (150 mM NaCl) (ภาพที่ 86 และ 87) โดยข้าวสายพันธุ์ CSSL11 มีแนวโน้มของค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงลดลงน้อยที่สุดที่ (-20.26%) เมื่อได้รับภาวะเค็มที่ 150 mM NaCl (ภาพที่ 86-B) ทั้งนี้ค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่ลดลงมีผลทำให้ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงเช่นกัน (Farquhar และ Sharkey 1982) โดยการศึกษานี้ให้ผลสอดคล้องกับงานวิจัยของ Sultana และคณะ (1999) ที่ทำการทดลองในข้าวพันธุ์ Koshihikari พบว่าค่าการชักนำการเปิดของปากใบลดลงมากกว่า 35% เมื่อได้รับความเค็มที่ 200 mM NaCl และค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

ลดลงครึ่งหนึ่งเมื่อได้รับความเค็มที่ 61 mM NaCl นอกจากนี้ยังสอดคล้องกับงานวิจัยของ Maribel และคณะ (2000) ที่ทำการทดลองในข้าว 4 พันธุ์ งานวิจัยของ Lakshmi และคณะ (1996) ที่ทำการทดลองในหม่อน (mulberry) 2 พันธุ์ และงานวิจัยของ Nagy และ Galiba (1995) ที่ทำการทดลองในข้าวสาลี ทั้งนี้การที่ต้นข้าวได้รับภาวะเครียดที่เกิดจากความเค็มมีผลทำให้ค่า water potential และค่าปริมาณน้ำสัมพันธ์ (Relative water content)ในใบพืชลดลง ทำให้พืชสูญเสียแรงดันเต่งเป็นผลทำให้มีอัตรการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Sultana และคณะ 1999) นอกจากนี้ยังพบว่าข้าวสายพันธุ์ 10 พันธุ์/สายพันธุ์ มีค่าความสัมพันธ์ระหว่างค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไปและค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไป ที่ 6 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 150 mM NaCl โดยมีค่า r^2 = 0.99-0.65 (ภาพที่ 88) สอดคล้องกับการทดลองของ Maribel และคณะ (2000) พบว่าข้าวพันธุ์ Hitomebore IR28 Bankat และ Pokkali มีค่าความสัมพันธ์ระหว่างค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและค่าการชักนำการเปิดของปากใบเมื่อได้รับภาวะเค็มที่ 6 และ 12 ds/m NaCl โดยมีค่า r^2 = 0.91-0.77

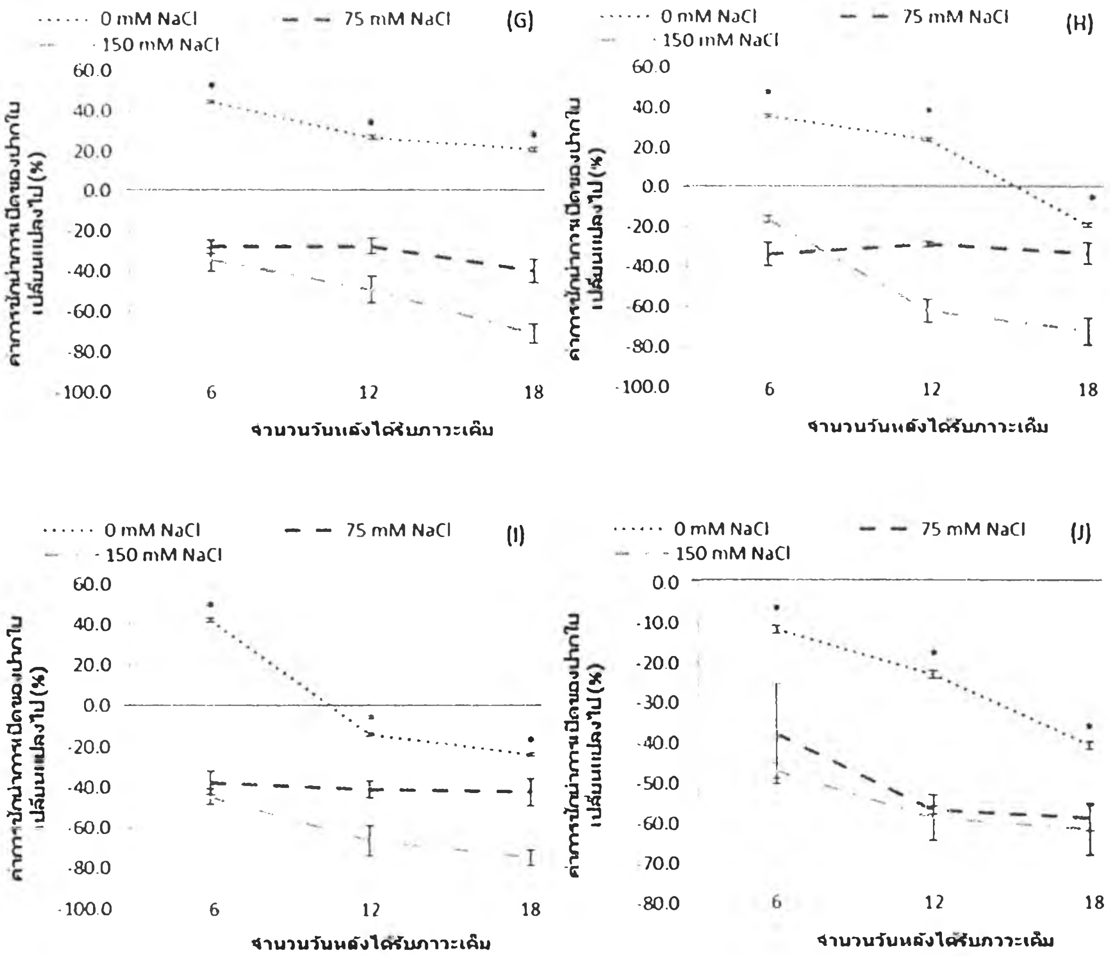
จากการศึกษาข้าวจำนวน 10 พันธุ์/สายพันธุ์ ได้ทำการคัดเลือกจำนวน 6 พันธุ์/สายพันธุ์ โดยอาศัยข้อมูลการคัดเลือกจากการตอบสนองต่ออัตราการสังเคราะห์ พบว่าที่ระดับความเข้มข้น 75 mM NaCl ข้าวที่ศึกษามีการตอบสนองต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่แตกต่างกันและแบ่งแยกกลุ่มกันอย่างชัดเจน ความเข้มข้นเกลือระดับนี้จึงเป็นระดับความเข้มข้นที่เหมาะสมที่นำไปใช้ในการทดลองต่อไป



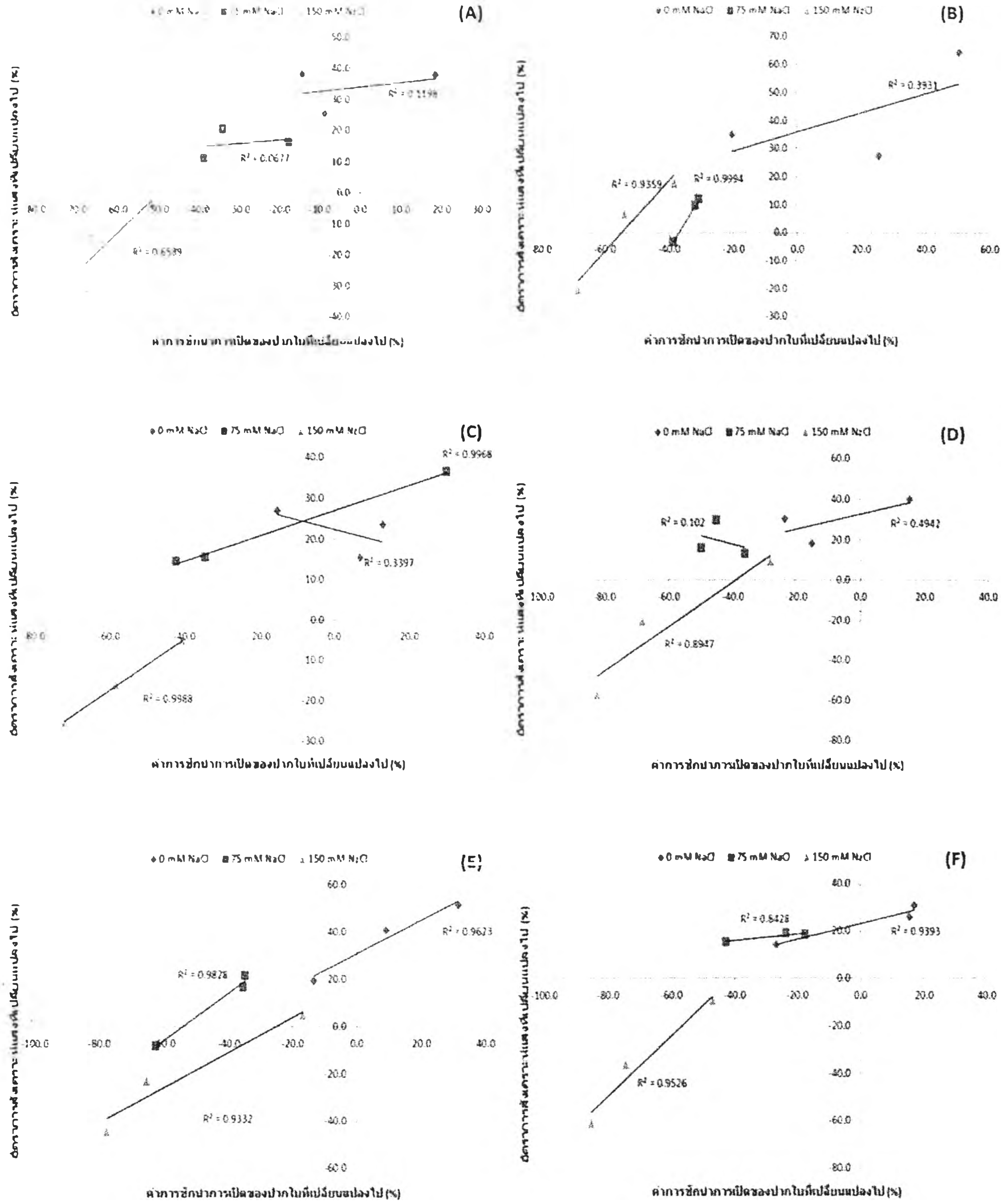
ภาพที่ 86 ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไป (%) ในข้าวสายพันธุ์ CSSL10 (A) CSSL11 (B) CSSL12 (C) CSSL16 (D) CSSL26 (E) CSSL27 (F) KDML105 (G) DH212 (H) Pokkali (J) และ IR29 (j) ที่ 6 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 0 75 และ 150 mM NaCl



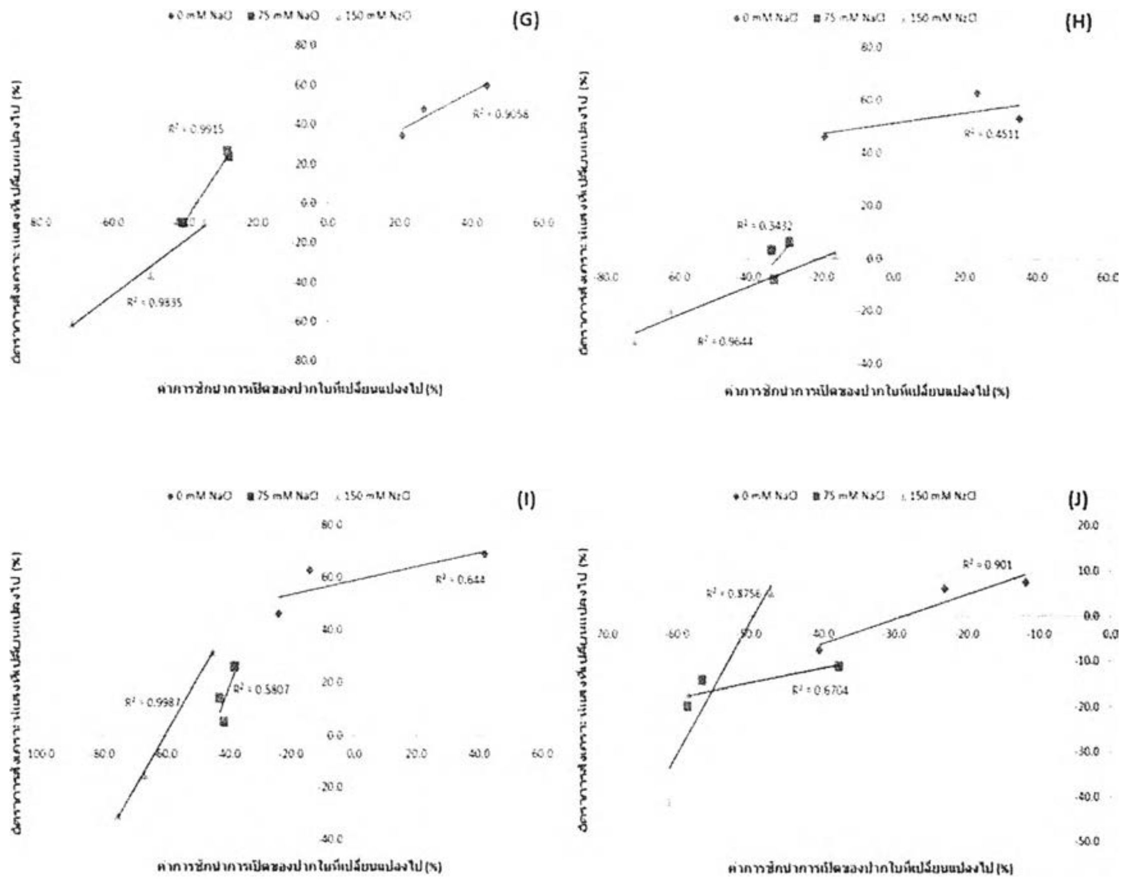
0 mM NaCl
75 mM NaCl
150 mM NaCl
(A)
(B)
(C)
(D)
(E)
(F)
6
12
18
จำนวนวันหลังได้รับภาวะเค็ม



ภาพที่ 87 ค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไป (%) ในข้าวสายพันธุ์ CSSL10 (A) CSSL11 (B) CSSL12 (C) CSSL16 (D) CSSL26 (E) CSSL27 (F) KDML105 (G) DH212 (H) Pokkali (J) และ IR29 (j) ที่ 6 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 0 75 และ 150 mM NaCl


(A)
(B)
0 mM NaCl
75 mM NaCl
150 mM NaCl
R² = 0.3931
R² = 0.9359
R² = 0.9994
ค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไป (%)
(C)
R² = 0.9968
R² = 0.3397
R² = 0.9988
(D)
R² = 0.102
R² = 0.4942
R² = 0.8947
(E)
R² = 0.9828
R² = 0.9623
R² = 0.9332
(F)
R² = 0.8426
R² = 0.9393
R² = 0.9526

3606822949



ภาพที่ 88 ค่าความสัมพันธ์ระหว่างค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไป (%) และค่าการชักนำการเปิดของปากใบที่เปลี่ยนแปลงไป (%) ในข้าวสายพันธุ์ CSSL10 (A) CSSL11 (B) CSSL12 (C) CSSL16 (D) CSSL26 (E) CSSL27 (F) KDML105 (G) DH212 (H) Pokkali (I) และ IR29 (J) ที่ 6 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 0 75 และ 150 mM NaCl

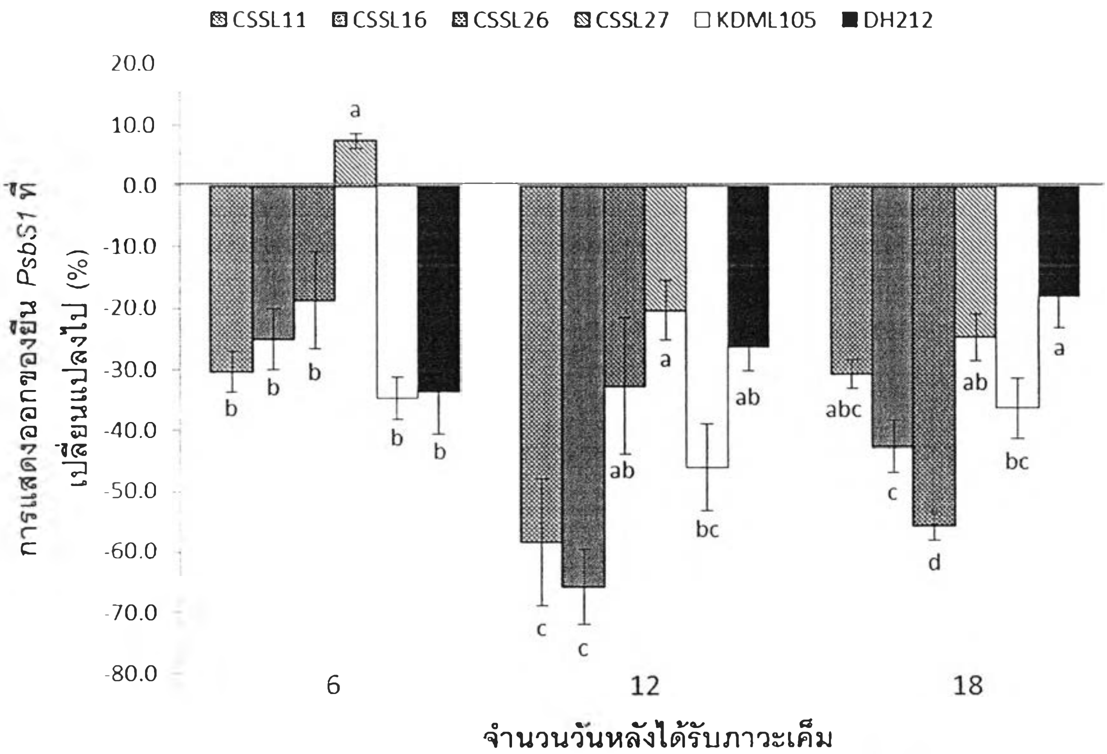
3. การแสดงออกของยีนในระดับ transcription ของยีน *Chlorophyll a-b binding protein (PsbS1)* ในข้าวสายพันธุ์ CSSL ที่มีความสามารถในการต้านทานความเค็ม

ค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ในข้าวพันธุ์ 6 พันธุ์/สายพันธุ์ ในภาวะปกติ (0 mM NaCl) พบว่าข้าวพันธุ์ KDML105 และข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL16 และ CSSL26 มีการแสดงออกของยีน *PsbS1* แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเวลาผ่านไป และที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม พบว่ามีการแสดงออกของยีน *PsbS1* เพิ่มสูงที่สุด (ภาพที่ 74, 76-78) ทั้งนี้เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็ม 18 วัน (ข้าวมีอายุ 48 วัน) ซึ่งเป็นระยะแตกกอ และมีการเจริญเติบโตทางลำต้นเต็มที่ จึงทำให้การแสดงออกของยีน *PsbS1* อย่างสมบูรณ์ แต่อย่างไรก็ตามการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่เพิ่มสูงขึ้นในวันที่ 18 ไม่สอดสอดคล้องกันกับผลของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของข้าวในประชากร CSSL ซึ่งได้รับชิ้นส่วนของโครโมโซมที่1 อยู่ระหว่างโมเลกุลเครื่องหมาย RM212 และ RM5310 ที่มีขนาดชิ้นส่วนต่างๆ กันในภาวะปกติ พบว่าเมื่อเวลาเพิ่มขึ้นอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดที่เปลี่ยนแปลงไปมีค่าน้อยลงเมื่อเปรียบเทียบกับช่วงเวลาแรก (6-12 วันหลังได้รับภาวะเค็มในภาวะปกติ) เนื่องจากยีน *PsbS1* มีหน้าที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการป้องกันอันตรายจากแสง (photoprotective) ในพืชชั้นสูงบริเวณ thylakoid membrane ของระบบแสง 2 (photosystem II) ซึ่งเรียกว่า non-photochemical quenching; NPQ (การกระจายพลังงานส่วนเกินที่สามารถก่อให้เกิดความเสียหายแก่พืช) (Horton และคณะ 1996, Li และคณะ 2000, Niyogi 1999) น้อยลง จาการรายงานของ Niyogi และคณะ (2004) ในภาวะปกติ พบว่าเมื่อมีการแสดงออกของยีน *PsbS1* หรือมีค่า NPQ เพิ่มสูงขึ้นจะทำให้ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชลดลง เนื่องจากแสงที่ถูกดูดซับมายังโดยคลอโรฟิลล์เอ (light reaction center) แสงนั้นจะถูกกระจายและสลายออกไปเป็นความร้อน ซึ่งแสงนั้นไม่ได้นำไปใช้ในกระบวนการถ่ายทอดอิเล็กตรอนในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช ในขณะที่ช่วงเวลาที่ 0 6 และ 12 วันหลังได้รับภาวะเค็มในภาวะปกติมีการแสดงออกของยีน *PsbS1* ไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ สำหรับข้าวพันธุ์ DH212 และข้าวสายพันธุ์ CSSL27 มีการแสดงออกของยีน *PsbS1* ไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเวลาผ่านไป แต่มีแนวโน้มการแสดงออกของยีน *PsbS1* เช่นเดียวกันกับข้าวพันธุ์/สายพันธุ์อื่นๆ (ภาพที่ 75 และ 79) ทั้งนี้ข้าวสายพันธุ์ CSSL27 มีการแทนที่ชิ้นส่วนโครโมโซมจาก DH212 อยู่ระหว่างโมเลกุลเครื่องหมาย RM7594 และ RM3442 เพียงตำแหน่งเดียว ซึ่งเป็นตำแหน่งของยีน *PsbS1* จึงทำให้ข้าวพันธุ์ DH212 และข้าวสายพันธุ์ CSSL27 มีการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่คล้ายคลึงกัน อย่างไรก็ตามข้าว สายพันธุ์ CSSL11 และ CSSL16 มีการแทนที่ชิ้นส่วนโครโมโซมจาก DH212 อยู่ระหว่างโมเลกุลเครื่องหมาย RM1003 ถึง RM3362 ซึ่งครอบคลุมบริเวณ node gene คือ *Os01g64960* (Chlorophyll a/b-binding protein; PsbS protein) ซึ่งเป็นส่วนของโมเลกุลเครื่องหมาย RM7594 และ RM3442 เช่นเดียวกัน แต่ยังคงให้ผลเช่นเดียวกันกับข้าวพันธุ์ KDML105 (ภาพที่ 74) ทั้งนี้ข้าวสายพันธุ์ CSSL16 มีการแสดงออกของยีน *PsbS1* ในวันที่ 18 หลังได้รับภาวะเค็มในภาวะปกติสูงมากกว่าข้าวพันธุ์/สายพันธุ์อื่นๆ อย่างชัดเจน แต่ไม่มีผลต่อค่าอัตราการสังเคราะห์แสงที่เปลี่ยนแปลงไป ยังคงใกล้เคียงกันกับข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL26 และ CSSL27 (ภาพที่ 59)

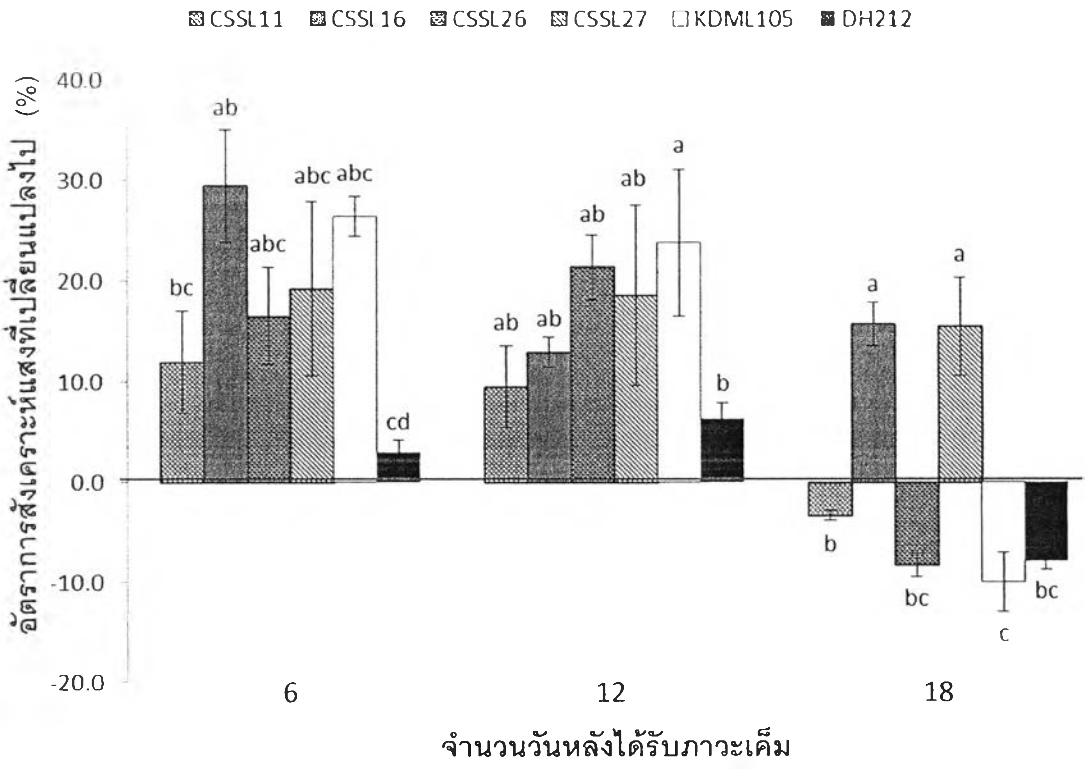
3606827949

สำหรับที่ภาวะเค็ม 75 mM NaCl ให้ผลสอดคล้องกันกับข้าวที่ปลูกในภาวะปกติ (0 mM NaCl) พบว่าข้าวพันธุ์ KDML105 และข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL16 และ CSSL26 มีการแสดงออกของยีน *PsbS1* แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเวลาผ่านไป ที่ช่วงแรกหลังได้รับภาวะเค็ม (6 และ 12 วัน) มีแนวโน้มค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ลดลงเมื่อเวลาผ่านไป โดยเฉพาะข้าวสายพันธุ์ CSSL11 และ CSSL16 เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มนานขึ้นเป็น 18 วันข้าวกลับมามีการแสดงออกของยีน *PsbS1* เพิ่มสูงขึ้นอีกครั้งอย่างชัดเจน ในขณะที่ข้าวสายพันธุ์ CSSL26 มีค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ลดลงเรื่อยๆ เมื่อเวลาผ่านไปนานขึ้น (ภาพที่ 80, 82-84) ทั้งนี่อาจเกิดจากข้าวสายพันธุ์ CSSL26 มีการแทนที่ของชิ้นส่วนชิ้นส่วนของโครโมโซมที่1 อยู่ระหว่างโมเลกุลเครื่องหมาย RM6827 และ RM5794 เพียงตำแหน่งเดียวเท่านั้น ซึ่งบริเวณดังกล่าวไม่ครอบคลุม node gene คือ *Os01g64960* (Chlorophyll a/b-binding protein; PsbS protein) ที่มีกระบวนการเกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสง ในขณะที่ข้าวสายพันธุ์ CSSL11 และ CSSL16 มีการแทนที่ชิ้นส่วนโครโมโซมจาก DH212 ครอบคลุมบริเวณ node gene ดังกล่าว จากการทดลองของ Maribel และคณะ (2000) เมื่อข้าวได้รับภาวะเค็มเป็นระยะเวลานานจะมีค่า NPQ เพิ่มสูงขึ้น ทั้งนี้ค่า NPQ มีความสัมพันธ์โดยตรงกับการแสดงออกของยีน *PsbS1* กล่าวคือพืชที่ไม่มีการแสดงออกยีน *PsbS1* กระบวนการของ NPQ ถูกยังยั้งด้วย (Li และคณะ 2000) สำหรับข้าวพันธุ์ DH212 ข้าวทนแล้ง และข้าวสายพันธุ์ CSSL27 ไม่มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติเมื่อเวลาผ่านไป และที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็มข้าวทั้ง 2 พันธุ์/สายพันธุ์ สามารถรักษาการแสดงออกของยีน *PsbS1* ได้เมื่อได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานาน (ภาพที่ 81 และ 85) ทั้งนี้ในพืชที่สามารถปรับตัวให้เข้ากับความเค็มจะมีค่า NPQ เพิ่มสูงขึ้นเล็กน้อยเมื่อเปรียบเทียบกับในช่วงแรก (Maribel และคณะ 2000) นอกจากนี้ยีน *PsbS1* เป็นสิ่งสำคัญสำหรับการกระจายพลังงานส่วนเกินให้เป็นพลังงานความร้อน ถูกสร้างมากขึ้นเมื่อมีค่า pH ใน Thylakoid lumen ต่ำ ซึ่งจะเป็นตัวจำกัดการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชในกระบวนการ light reaction ดังนั้นข้าวที่ได้รับภาวะเค็มเป็นเวลานานจะมีการปิดปากใบมากขึ้นเนื่องจากการเพิ่มขึ้นของปริมาณฮอร์โมน ABA ทั้งนี้เพื่อลดการสูญเสียน้ำ และเมื่อปากใบปิดจะมีการแสดงออกของยีน *PsbS1* เพิ่มขึ้นเนื่องจากภายใน Thylakoid lumen มีค่า pH ต่ำกว่า 6 เมื่อได้รับภาวะเค็มที่นานขึ้น (Li และคณะ 2002, Niyogi และคณะ 2004) สอดคล้องกันกับการทดลองของ Liu และคณะ (2013) ที่ทำการทดลองใน *Arabidopsis thaliana* พบว่าเมื่อปริมาณฮอร์โมน ABA เพิ่มสูงขึ้น ยีน *LHCB* ที่เกี่ยวข้องกับ light-harvesting chlorophyll *a*/*b*-binding proteins จะเพิ่มสูงขึ้นตามไปด้วย ดังนั้นพืชที่มีการปรับตัวเข้ากับภาวะดินเค็มจะมีการแสดงออกของยีน *PsbS1* เพิ่มขึ้น เพื่อเป็นการลดภาวะเครียดที่เกิดจากความเค็ม ทั้งนี้ความสัมพันธ์ของการแสดงออกของยีน *PsbS1* ต่ออัตราการสังเคราห์ด้วยแสงของข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL16 CSSL26 และ CSSL27 พบว่า ข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL26 และพันธุ์ KDML105 ที่ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 75 mM NaCl มีค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงมาก สอดคล้องกับค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไปที่มีค่าลดลงเช่นเดียวกัน ข้าวสายพันธุ์ CSSL27 มีค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงน้อยที่สุด ทำให้มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไปเพิ่มมากขึ้นตามไปด้วย ทั้งนี้ที่ข้าวพันธุ์ DH212 มีค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงน้อยที่สุด และยังให้ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เปลี่ยนแปลงไปลดลงน้อย

ด้วย ในขณะที่ค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่เปลี่ยนแปลงไปของข้าวสายพันธุ์ CSSL16 มีค่าลดน้อยลงมาก แต่ให้ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่เพิ่มสูงขึ้น (ภาพที่ 89-90) ทั้งนี้อาจเกิดจากการเกิด recombination ในส่วนของยีนบริเวณนั้น หรือการเกิด recombination ในบริเวณอื่นใน genome ซึ่งส่งผลต่อการแสดงออกของยีน *PsbS1* และค่าอัตราการสังเคราะห์แสงที่ไม่เกี่ยวเนื่องกัน



ภาพที่ 89 ค่าการแสดงออกของยีน *PsbS1* ที่เปลี่ยนแปลงไป (%) ในข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL16 CSSL26 CSSL27 KDML105 และ DH212 ที่ 0 6 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 75 mM NaCl



ภาพที่ 90 อัตราการสังเคราะห์แสงที่เปลี่ยนแปลงไปในข้าวสายพันธุ์ CSSL11 CSSL16 CSSL26 CSSL27 KDML105 และ DH212 ที่ 0 6 12 และ 18 วันหลังได้รับภาวะเค็ม 75 mM NaCl