บทที่ 5
วิจารณ์ผลการทดลอง

การเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ

โบรอนจำเป็นสำหรับการเจริญเติบโตของต้นอ่อนโดยโบรอนในเมล็ดและโบรอนในดินที่ใช้เพาะเมล็ดต่างมีบทบาทต่อการเจริญเติบโตของต้นอ่อนถั่วเขียว (Rerkasem et al, 1990) ในการศึกษาครั้งนี้ลักษณะการเจริญเติบโตของต้นอ่อนในสภาพโบรอนต่ำมีความสัมพันธ์กับการให้ผลผลิตในสภาพโบรอนจำกัด เช่นพันธุ์ M1 ต้นอ่อนเจริญเติบโตได้ปกติแม้ในสภาพโบรอนต่ำใน การทดลองที่ 1 เมื่อนำไปทดสอบ ในการทดลองที่ 3.2 พบว่าผลผลิตไม่ได้รับผลกระทบจากรขาดโบรอนในขณะที่ถั่วเขียวผิวดำสายพันธุ์ CPI79563 ซึ่งมีคะแนนความสมบูรณ์ของต้นอ่อนต่ำในการทดลองที่ 1 (ตารางที่ 2) เมื่อทดสอบการตอบสนองต่อระดับโบรอนในการทดลองที่ 3.2 พบว่าผลผลิตลดลงอย่างเห็นได้ชัดในจากการขาดโบรอนแสดงให้เห็นว่าสามารถจำแนกระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนได้จากการเจริญเติบโตของต้นอ่อนแต่ทั้งนี้จำเป็นจะต้องคำนึงถึงที่มาของเมล็ดด้วย เพราะระดับโบรอนในดินที่ใช้ผลิตเมล็ดเป็นตัวกำหนดความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ด (Predisripipat, 1988) เมื่อใช้เมล็ดที่มีความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ดสูงแม้เพาะในดินที่มีโบรอนต่ำต้นอ่อนก็ยังสามารถเจริญเติบโตได้ปกติ (Rerkasem et al., 1990) จากการทดลองที่ 3.3 ได้หาค่าความเข้มข้นวิกฤติของโบรอนในเมล็ดต่อการเจริญเติบโตของต้นอ่อนได้เท่ากับ 10 มิลลิกรัมโบรอนต่อกิโลกรัมน้ำหนักแห้ง (ภาพที่ 6) หากเมล็ดมีความเข้มข้นต่ำกว่านี้จะทำให้เกิดต้นอ่อนผิดปกติได้เมื่อปลูกในสภาพโบรอนต่ำซึ่งสอดคล้องกับการทดลองของ Rerkasem et al. (1990) ที่รายงานว่าเมล็ดถั่วเขียว ที่มีความเข้มข้นของโบรอน 5 ถึง 9.5 mg B/ kg ทำให้เกิดต้นอ่อนผิดปกติ 55 ถึง 33 % ส่วนเมล็ดที่มีความเข้มข้นของโบรอน 15 mg B/ kg นั้นเพียงพอต่อการเจริญเติบโตของต้นอ่อน และพบว่าเมล็ดของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ที่มีโบรอนในเมล็ด 4.38 mg B/kg และถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC2755 ที่มีโบรอนในเมล็ด 6.25 mg B/kg เมื่อเพาะในสภาพไม่ให้โบรอน มีเปอร์เซ็นต์ต้นอ่อนผิดปกติน้อยกว่า ถั่วเขียวผิวดำพันธ์ Regur และ ถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC1163 ซึ่งมีโบรอนในเมล็ด 8.59 mg B/kg และ 7.72 mg B/kg ตามลำดับ (ภาพที่ 6) โดยเฉพาะ ถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ซึ่งมีโบรอนในเมล็ด 4.38 mg B/kg มีเปอร์เซ็นต์ต้นอ่อนผิดปกติเพียงครึ่งหนึ่งของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur และ สาพันธุ์ CPI79563 ที่มีโบรอนในเมล็ด 4.78 และ 4.71 mg B/kg แสดงให้เห็นว่าการเจริญเติบโตของต้นอ่อนของถั่วเขียวแต่ละสายพันธุ์มีความต้องการโบรอนในเมล็ดไม่เท่ากัน โดยถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ต้องการโบรอนในเมล็ดเพื่อการเจริญเติบโตของต้นอ่อนต่ำกว่าพันธุ์อื่นๆ

ความต้องการโบรอนในเมล็ดสามารถทดแทนได้โดยการให้โบรอนในสารละลายดังจะเห็นได้จากอิทธิพลของโบรอนในเมล็ดจะหมดไปเมื่อปลูกในสภาพที่ให้โบรอน (B10) โดยความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ดกับเปอร์เซ็นต์การเกิดต้นอ่อนผิดปกติไม่มีความสัมพันธ์กันแม้จะใช้เมล็ดที่มีโบรอนต่ำก็สามารถงอกได้ปกติ (ภาพที่ 7) แต่สำหรับเมล็ดถั่วเขียวผิวดำสายพันธุ์ CPI79563 ที่เก็บจากทรีทเม้นต์ที่ให้โบรอน 0.5 μM (SB0.5) และเมล็ดถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC2755 ที่เก็บจากทรีทเม้นต์ที่ไม่ให้โบรอน (SB0) ซึ่งมีความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ดเท่ากับ 4.71 mg B/kg และ 6.25 mg B/kg ตามลำดับ แม้จะปลูกใน B10 ก็ยังเกิดต้นอ่อนผิดปกติขึ้นได้ (ตารางที่ 27 และ 28) Bell et al. (1989) ได้ให้ความเห็นไว้ว่าเมล็ดที่มีความเข้มข้นของโบรอนต่ำมาก embryo อาจได้รับความเสียหายเนื่องจากการขาดโบรอนเช่นเดียวกับที่ปรากฏอาการเมล็ดกลวงในถั่วลิสง แต่เมล็ดของถั่วเขียวสายพันธุ์อื่นๆ ที่มีความเข้มข้นของโบรอนต่ำกว่าทั้งสองสายพันธุ์ข้างต้นก็ยังสามารถงอกได้ปกติในสภาพที่ให้โบรอน (B10) แสดงให้เห็นว่าการสร้าง embryo ของทั้งสองสายพันธุ์อาจต้องการโบรอนในเมล็ดมากกว่าสายพันธุ์อื่นๆ

อิทธิพลของที่มาของเมล็ดหรืออีกนัยหนึ่งคืออิทธิพลของความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ด จะลดลงเมื่ออายุของต้นอ่อนเพิ่มขึ้นดังจะเห็นได้จากที่อายุ 11 วัน การใช้เมล็ดถั่วเขียวที่เก็บจากทรีทเม้นต์ที่ให้โบรอน 0.5 μM (SB0.5) ที่มีโบรอนในเมล็ด 11.36 mg B/kg ทำให้ถั่วเขียวผิวมันพันธุ์ KPS1 งอกได้ปกติ แต่เมื่ออายุได้ 18 วันต้องใช้เมล็ดที่เก็บจากทรีทเม้นต์ที่ให้โบรอน 3 μM (SB3) ที่มีโบรอนในเมล็ด 19.85 mg/kg จึงจะสามารถงอกได้อย่างปกติ

มีรายงานว่าการขาดโบรอนไปจำกัดการสร้างน้ำหนักแห้งของส่วนเหนือดิน (Rerkasem, 1986) จากการศึกษาครั้งนี้จะเห็นว่าผลกระทบจากการขาดโบรอนต่อหนักแห้งนั้นยังขึ้นอยู่กับสายพันธุ์และระยะการพัฒนาของถั่วเขียวด้วย ที่ระยะ R3 ผลกระทบจากการขาดโบรอนยังไม่ชัดเจนพอที่จะแยกความแตกต่างของระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนของแต่ละสายพันธุ์ได้ (ตารางที่ 14) แต่ที่ระยะสุกแก่แต่ละสายพันธุ์แสดงความแตกต่างของระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนออกมาให้เห็นโดยการลดระดับโบรอนทำให้น้ำหนักแห้งของสายพันธุ์อ่อนแอ (Regur และ CPI79563) ลดลง ในขณะที่ สายพันธุ์ค่อนข้างอ่อนแอ (VC1163), สายพันธุ์ค่อนข้างทนทาน (VC2755) และพันธุ์ที่ทนทาน (M1) น้ำหนักแห้งส่วนเหนือดินไม่ได้รับผลกรทบจากการขาดโบรอน (จำแนกระดับความทนทานจากการเจริญเติบโตของต้นอ่อนในสภาพโบรอนต่ำจาก การทดลองที่ 1) (ตารางที่ 15)

เมื่อพิจารณาถึงการสร้างน้ำหนักแห้งรากจากการทดลองนี้ไม่สามารถจำแนกระดับความทนทานต่อการขาดโบรอนของแต่ละสายพันธุ์จากการสร้างหนักแห้งรากได้ ซึ่งอาจเป็นเพราะความรุนแรงของการขาดโบรอนยังไม่เพียงพอ แม้ว่าการยืดตัวของรากจะเป็นกระบวนการเจริญทางลำต้น

และใบที่อ่อนไหวต่อการขาดโบรอนที่สุด (Dell and Huang, 1997) แต่การยืดตัวของใบและสร้างน้ำหนักแห้งใบกลับได้รับผลกระทบจากการขาดโบรอนก่อนกระบวนการสร้างน้ำหนักแห้งราก (Noppakoonwong et al.,1993) เช่นเดียวกับการสร้างน้ำหนักแห้งปมแม้จะมีรายงานว่าการสร้างน้ำหนักแห้งของปมตลดจนปฏิกิริยาของเอนไซม์ไนโตรจีเนสลดลงจากการขาดโบรอน (Bolanos et al., 1994) แต่จากการทดลองนี้น้ำหนักปมถั่วเขียวทุกสายพันธุ์ตอบสนองต่อระดับโบรอนในลักษณะเดียวกันคือที่ระยะ R3 น้ำหนักปมถูกจำกัดเมื่อปลูกใน B0 และ B0.5 จึงไม่สามารถใช้น้ำหนักปมเป็นตัวจำแนกระดับความทนทานของแต่ละสายพันธุ์ได้

ผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิต

ผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิตผลผลิตถั่วเขียวผิวดำและผิวมันทุกสายพันธุ์ไม่ตอบสนองต่อระดับโบรอนเมื่อทดสอบในแปลงทดลองอาจเป็นเพราะว่าระดับโบรอนที่ให้โดยการใส่บอแรกซ์และใส่ปูนขาวเพื่อเพิ่มระดับความรุนแรงของการขาดโบรอน (เบญจวรรณ และศันสนีย์, 2532) เมื่อสองฤดูปลูกก่อนหน้านี้อาจถูกชะล้างและสูญเสียไปมากจากการให้น้ำแบบท่วมแปลงแล้วปล่อยออกจนไม่แสดงความแตกต่างออกมาให้เห็นเนื่องจากโบรอนที่เป็นประโยชน์ในดินซึ่งอยู่ในรูปโมเลกุลที่ไม่มีประจุทำให้ถูกชะล้างไปได้ง่าย จึงมักพบว่าพื้นที่ที่มีฝนตกชุกมีปัญหาการขาดโบรอน (Gupta, 1979) แต่เมื่อทดสอบการตอบสนองต่อระดับโบรอนใน Sand culture ผลผลิตและองค์ประกอบผลผลิตของถั่วเขียวแต่ละสายพันธุ์ ตอบสนองต่อโบรอนแตกต่างกัน และการตอบสนองต่อระดับโบรอนของผลผลิตเมล็ดและจำนวนฝักต่อต้นมีความสอดคล้องกัน (ตารางที่ 21 และ 22) โดยการขาดโบรอนไปจำกัดผลผลิตเมล็ดของผ่านทางการลดลงของจำนวนฝักต่อต้นของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur ถั่วเขียวผิวดำสายพันธุ์ CPI79563 และ ถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC1163 แต่สำหรับถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ถั่วเขียวผิวมันพันธุ์ KPS1 และถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC2755 จำนวนฝักและผลผลิตไม่ได้ถูกจำกัดจากการขาดโบรอน ซึ่งสอดคล้องกับงานวิจัยของเบญจวรรณ (2537) ที่พบว่าการขาดโบรอนไปจำกัดผลผลิตของถั่วเขียวผิวดำโดยการร่วงของช่อดอกและการล้มเหลวของการติดฝัก และโดยทั่วไปถั่วเขียวผิวมันมักจะมีความทนทานต่อการขาดโบรอนสูงกว่าถั่วเขียวผิวดำ แต่สำหรับอิทธิพลของโบรอนต่อน้ำหนักเมล็ดนั้น พบว่าในการทดลองที่ 3.1 และ 3.2 ยังขัดแย้งกันอยู่โดยในการทดลองที่ 3.1 การลดระดับโบรอนลงไปที่ 0.1 μM ทำให้น้ำหนัก 1000 เมล็ดของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur ลดลง (ตารางที่ 13) เมื่อเทียบกับสภาพโบรอนที่พอเพียง แต่ในการทดลองที่ 3.2 แม้จะไม่ให้โบรอนเลยน้ำหนักเมล็ดของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur และสายพันธุ์อื่นก็ไม่ได้ถูกจำกัด แต่การลดระดับโบรอนกลับทำให้ถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur และสายพันธุ CPI79563 มีน้ำหนักเมล็ดเพิ่มขึ้น (ตารางที่ 24) และเป็นที่น่าสังเกตว่าใน

การทดลองที่ 3.1 ซึ่งปลูกในช่วงต้นฤดูฝนจะมีการขาดโบรอนรุนแรงกว่าในการทดลองที่ 3.2 ที่ปลูกในช่วงต้นฤดูหนาวดังจะเห็นได้จากผลผลิตที่ระดับโบรอน B0 และ B0.5 ในการทดลองที่ 3.1 พันธุ์ Regur ไม่ให้ผลผลิตเลย (ภาพที่ 2) ในขณะที่การทดลองที่ 3.2 พันธุ์ Regur สามารถให้ผลผลิตได้แม้ในสภาพ B0 และเมื่อให้โบรอน 0.5 μM (B0.5) (ตารางที่ 21) ผลผลิตจะไม่ถูกจำกัดจากการขาดโบรอนแสดงให้เห็นว่าการขาดโบรอนในการทดลองที่ 3.2 ส่งผลต่อการติดฝักของพันธุ์ที่อ่อนแอแต่การขาดโบรอนยังไม่ยังไม่รุนแรงจนไปจำกัดน้ำหนักเมล็ดนั่นคือจำนวนฝักต่อต้นซึ่งอ่อนไหวต่อการขาดโบรอนมากกว่าน้ำหนักเมล็ดนั่นเองดังนั้นกระบวนการที่เป็นตัวจำกัดผลผลิตถั่วเขียวในสภาพขาดโบรอนน่าจะเป็นกระบวนการที่เกียวข้องกับการติดฝัก

ถึงแม้จะมีรายงานว่าอุณหภูมิต่ำทำให้การดูดใช้โบรอนของพืชบางชนิดลดลง (Forno et al.,1979) แต่การปลูกในดินเนื้อหยาบหรือในทรายพืชสามารถดูดใช้โบรอนได้ง่ายกว่าในการปลูกในดินเนื้อละเอียด (Wear and Patterson, 1962) ดังนั้นการดูดใช้จึงไม่น่าจะเป็นปัจจัยจำกัดของสภาพการปลูกใน Sand culture สาเหตุที่กาปลูกในช่วงฤดูฝนมีการขาดโบรอนรุนแรงกว่าอาจเป็นเพราะมีการชะล้างสูงเพราะมักพบปัญหาการขาดโบรอนในพื้นที่ที่มีฝนตกชุก (Gupta, 1979) โดยเฉพาะในดินเนื้อหยาบเช่นอนุภาคทรายซึ่งดูดยึดโบรอนได้น้อยกว่าดินเนื้อละเอียดเช่นอนุภาคดินเหนียว (Bhatnager et al.,1979)

ความเข้มข้นของโบรอนในเนื้อเยื่อ

ความสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตกับความเข้มข้นของโบรอนใน YFEL ที่ระยะ R3 Bell et al., (1990b) รายงานว่าค่าความเข้มข้นวิกฤติของโบรอนใน YFEL ของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ อู่ทอง 2 ที่ระยะ R3 เท่ากับ 25 mg B/kg จากการศึกษาครั้งนี้พบว่าถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur และสายพันธุ์ CPI79563 ความสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตเมล็ดกับความเข้มข้นโบรอนใน YFEL จะสอดคล้องกับค่าวิกฤติดังกล่าว ส่วนถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ถั่วเขียวผิวมันพันธุ์ KPS1 ถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC2755 และถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC1163 แม้ความเข้มข้นในใบจะต่ำกว่า 25 mg B/kg ผลผลิตก็ไม่ถูกจำกัดจากการขาดโบรอน (ตารางที่ 20) แสดงให้เห็นว่าความเข้มข้นวิกฤติในแต่ละสายพันธุ์อาจไม่เท่ากันและเป็นที่น่าสังเกตว่าถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ที่ทนทานต่อการขาดโบรอนนั้นมีความเข้มข้นของโบรอนใน YFEL สูงที่สุดเมื่อเทียบกับสายพันธุ์อื่นๆ ในสภาพที่ไม่ให้โบรอน เมื่อพิจารณาถึงความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ดพบว่าผลผลิตของถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ Regur จะเพิ่มขึ้นตามความเข้มข้นของโบรอนที่เพิ่มขึ้นแต่ในถั่วเขียวผิวดำสายพันธุ์ CPI79563 ในสภาพที่ขาดโบรอนรุนแรงจนผลผลิตเมล็ดเหลือน้อยมากจะทำให้ความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ดสูงผิดปกติซึ่งเป็นลักษณะของ Piper-Steenberg Effect (Marschner, 1995) ส่วนในถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ถั่ว

เขียวผิวมันพันธุ์พันธุ์ กำแพงแสน 1 ถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC2755 และ สายพันธุ์ VC1163 ผลผลิตไม่มีความสัมพันธ์กับความเข้มข้นของโบรอนในเมล็ด (ตารางที่ 21 และ 25)

การประยุกต์ใช้ในงานปรับปรุงพันธุ์

จากการศึกษาครั้งนี้พบแหล่งพันธุกรรมที่ทนทานต่อการขาดโบรอนจากถั่วเขียวผิวดำพันธุ์ M1 ถั่วเขียวผิวมันพันธุ์ KPS1 และถั่วเขียวผิวมันสายพันธุ์ VC2755 ซึ่งแม้จะปลูกในสภาพโบรอนต่ำแต่ก็สามารถงอกและให้ผลผลิตได้เป็นปกติ จึงสามารถใช้เป็นพันธุ์แนะนำสำหรับปลูกในพื้นที่ที่มีปัญหาขาดโบรอน หรือใช้เป็นแหล่งพันธุกรรมในการปรับปรุงพันธุ์ถั่วเขียวให้มีความทนทานต่อการขาดโบรอนได้ และจากการทดลองนี้ยังพบว่าพันธุกรรมของลักษณะความทนทานต่อการขาดโบรอนแสดงออกตั้งแต่ระยะงอกจึงสามารถคัดเลือกได้ตั้งแต่ระยะต้นอ่อนโดยสายพันธุ์ถั่วเขียวที่สามารถงอกได้ปกติเมื่อเพาะทดสอบในสภาพโบรอนต่ำมีแนวโน้มที่จะให้ผลผลิตได้ดีในสภาพที่ขาดโบรอนสำหรับพันธุ์เปรียบเทียบมาตรฐาน (พันธุ์ Regur) องค์ประกอบผลผลิตที่อ่อนไหวต่อการขาดโบรอนที่สุดคือจำนวนฝักต่อต้นจึงสามารถใช้เป็นดัชนีวัดผลกระทบจากการขาดโบรอนได้ดี และการศึกษาครั้งนี้พบว่าการคัดเลือกในระดับโบรอนที่ต่ำมากเช่น B0 ใน sand culture เหมาะจะใช้ในการเปรียบเทียบพันธุ์ขั้นต้นเท่านั้นอาจไม่เหมาะที่จะใช้กับโครงการปรับปรุงพันธุ์เนื่องจากเป็นการคัดเลือกที่เข้มข้นมากจนบางสายพันธุ์อาจไม่ให้เมล็ดเลยซึ่งอาจทำให้ ยีนที่ต้องการบางตัวสูญหายไปจากประชากรได้ และยังเป็นที่น่าสังเกตว่าพันธุ์ที่ทนทานต่อการขาดโบรอน ผลผลิตเมล็ดลดลงเมื่อปลูกในสภาพโบรอนสูง จึงควรคำนึงว่าพันธุ์ที่ทนทานต่อการขาดโบรอนอาจไม่ทนต่อความเป็นพิษของโบรอนก็ได้ดังนั้นการนำพันธุ์ที่ทนทานต่อการขาดโบรอนไปปลูกในพื้นที่ที่มีการสะสมของโบรอนสูงมีโอกาสประสบปัญหาโบรอนเป็นพิษได้