Thesis Title	Boron Mobility in Tropical Crop Species	
Author	Miss Sawika Konsaeng	
Degree	Doctor of Philosophy (Agronomy)	
Thesis Advisory Committee	Prof. Dr. Benjavan Rerkasem	Chairperson
	Assoc. Prof. Dr. Sansanee Jamjod	Member
	Prof. Dr. Bernard Dell	Member

ABSTRACT

Differences in boron (B) mobility in the phloem, especially the ability to retranslocate B, have been reported among plant species. In the current literature, B has been reported to be immobile in many species and completely mobile in others. The pattern of B retranslocation has a significant bearing on the susceptibility of plants to B deficiency especially in non-transpiring organs and this affects fertilizer management strategies for the control of B deficiency. Most of the understanding of B mobility and the underlying mechanism have been in temperate species, and information on tropical plants is very limited. Thus, this thesis proposes to examine B retranslocation in tropical crop species.

The preliminary study of B mobility in tropical trees used a simple method to study 19 species of field-grown trees. Based on the difference in B concentration in leaves of different ages, in comparison with concentration gradients of potassium (K, a phloem mobile element) and calcium (Ca, a phloem immobile element), the possibility of B retranslocation was found in mangosteen, durian, guava, tamarind and

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

teak while B was likely to be immobile in cashew, mango, custard apple, cassava, Indian walnut, cork wood tree, star fruit, passion fruit, lime and lychee. The data were inconclusive in coffee, jackfruit, longan and papaya.

For further clarification, a set of experiments was conducted to trace the movement of B from older to younger tissues. A foliar B-application experiment was chosen for tropical trees because of their long growth period. Plants (coffee, guava and jackfruit) were grown in sand culture with a complete nutrient solution except for B. The B content in B-treated mature leaves and younger leaves formed after foliar B was applied when compared with non-treated trees was used as the indicator of B retranslocation. The possibility of B retranslocation was indicated for all three species by the decline in B content of the mature leaf to which B was applied.

A B-withdrawal experiment was conducted to determine the extent of B retranslocation during vegetative growth in 9 field crop species. The comparison of B content in tagged leaves, before and after B withdrawal, provided evidence of B retranslocation in maize, wheat (cv. Fang 60) and black gram, but not in lab lab, soybean, garden pea, yam bean, rice, wheat (cv. Bonza) and barley. Evidence of B retranslocation was also found in studies on peanut and green gram which were grown with different B supply, including B-adequate and B-deficient through the reproductive stage, and B withdrawal at late vegetative growth. These two species accumulated B in the youngest fully expanded leaves and reproductive organs after B withdrawal from the rooting media to a much greater extent than plants grown continuously without B. However, the source of the additional B in these new organs could not be ascertained because the B content in old tissues remained high.

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

A set of experiments was conducted to provide further evidence of B retranslocation in peanut. An experiment was conducted with peanut (cv. Tainan 9) in sand culture to determine the conditions under which B is retranslocated and how B retranslocation affects vegetative and reproductive growth. Two treatments of B withdrawal, at two growth stages (flowering and pod set), were compared with plants that were supplied with B-deficient and B-adequate nutrient mix throughout. Boron retranslocation was clearly evident in both B withdrawal treatments. Evidence for this was the increase in B contents laid down in new vegetative and reproductive organs after B withdrawal and the corresponding decline in B contents in older tissues. The retranslocation of B was associated with higher seed yield and lower percentage of hollow heart seed, the typical symptom of B deficiency in peanut. Further and more precise evidence of B mobility in peanut was provided by using ^{10}B as a tracer. Evidence of B retranslocation was found when ^{10}B was foliar applied ^{10}B on mature leaves of peanut cv. Tainan 9. The ^{10}B abundance of treated-leaves decreased in both B-adequate and B-deficient plants while ^{10}B was detected in non-treated and new organs. The isotope ^{10}B applied to the roots of peanut (cv. TAG 24) grown in solution culture also proved the retranslocation of some of the B accumulated during the first period of growth. The percent abundance of ^{10}B and ^{10}B content in older plant parts declined and ^{10}B was found in the new tissues that had developed after the supply of ^{10}B had been replaced by ^{11}B. This suggests that retranslocation of B had occurred. Moreover, after B was withdrawn plants were able to use the retranslocated-B for growth of new tissues. The level of B supply to the peanut plant had no effect on this remobilisation of B from older tissues.

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

To reconcile the results from the two tracer experiments that were conducted on different peanut cultivars, the two cultivars were compared in a sand culture experiment, in which plants were either grown without B or foliar B was applied to mature leaves. Tainan 9 had higher total main stem dry weight, greater seed yield and higher percentage of seed with hollow heart compared with TAG 24. Evidence of B mobility was found in both peanut cultivars in the elevated B contents in non-treated and young tissues that had grown since the foliar B treatment. However, genotypic variation was indicated in the degree to which B was re-mobilized, more in TAG 24 than in Tainan 9.

In conclusion, this thesis provides definitive evidence of B retranslocation in several tropical field and horticultural crop species. Based on this information, diagnostic protocols for B deficiency can be refined and management of B fertilizer can be made more effective. Moreover, the simple procedures used in this research provide basic tools for the investigation of B retranslocation in other species of interest. Further research on B retranslocation is needed for numerous economically and ecological important tropical species, as well as for genotypic variations within each species.

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ชื่อเรื่องวิทยานิพนธ์	การลำเลียงธาตุโบรอนในพืชเขตร้อน	
ผู้เขียน	นางสาวสาวิกา กอนแสง	
ปริญญา	วิทยาศาสตรดุษฎีบัณฑิต (พืชไร่)	
คณะกรรมการที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์	ศ. ดร. เบญจวรรณ ฤกษ์เกษม	ประธานกรรมการ
	รศ. ดร. ศันสนีย์ จำจด	กรรมการ
	ศ. ดร. Bernard Dell	กรรมการ

บทคัดย่อ

พืชต่างชนิดมีความแตกต่างกัน ในการลำเลียงธาตุโบรอนในท่ออาหาร (phloem mobility) โดยเฉพาะในการเคลื่อนย้ายโบรอน จากเนื้อเยื่อที่เก็บสะสมไว้ไปยังเนื้อเยื่อที่สร้างขึ้นใหม่ หรือการรีไซเคิ่ลโบรอน (B retranslocation) ซึ่งไม่เกิดขึ้นในพืชส่วนใหญ่ แต่มีรายงานว่าพืชบางชนิดสามารถรีไซเคิ่ลโบรอนได้ ความสามารถในการรีไซเคิ่ลโบรอนส่งผลต่อการขาดธาตุโบรอนของพืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งในเนื้อเยื่อที่มีการคายน้ำน้อยหากลำเลียงธาตุอาหารได้ในท่อน้ำ (xylem) เพียงอย่างเดียว นอกจากนี้ยังมีความสำคัญในการจัดการปุ๋ยโบรอนอีกด้วย รายงานเกี่ยวกับการลำเลียงธาตุโบรอนในพืช พบว่าส่วนใหญ่เป็นการศึกษาในพืชเขตหนาว และมีข้อมูลเกี่ยวกับพืชเขตร้อนน้อยมาก ดังนั้นในการศึกษานี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อตรวจสอบการลำเลียงธาตุโบรอนในพืชเขตร้อน

การศึกษาเบื้องต้น ทำการตรวจสอบการลำเลียงโบรอนในไม้ผลและพืชยืนต้นเขตร้อน โดยเก็บตัวอย่างใบพืชจากในแปลงปลูก และพิจารณาความแตกต่างของความเข้มข้นโบรอนในใบพืชที่อายุต่างกัน เปรียบเทียบกับความเข้มข้นของ โพแทสเซียม (potassium, K) ซึ่งเป็นธาตุที่แสดงการเคลื่อนย้ายในท่ออาหาร (phloem mobile) และแคลเซียม (calcium, Ca) ซึ่งเป็นธาตุที่ไม่แสดงการเคลื่อนย้ายในท่ออาหาร (phloem immobile) พบว่ามีการแสดงลักษณะของการรีไซเคิ่ลโบรอน ในพืชบางชนิด ได้แก่ มังคุด ทุเรียน ฝรั่ง มะขาม และสัก ขณะที่ใน มะม่วงหิมพานต์ มะม่วง น้อยหน่า

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

มันสำปะหลัง ฉำฉา แคบ้าน มะเฟือง มะนาว และ ลิ้นจี่ ไม่แสดงลักษณะของการรีไซเคิ่ลโบรอน แต่ข้อมูลเหล่านี้ไม่สามารถบ่งชี้เส้นทางการขนส่งโบรอนใน กาแฟ ขนุน ลำไย และ มะละกอ

เพื่อให้ได้ข้อมูลที่น่าเชื่อถือมากขึ้น จึงได้ศึกษาเพื่อตรวจสอบการลำเลียงโบรอน โดยติดตามการเคลื่อนย้ายของโบรอนจากใบแก่ที่มีการให้โบรอนทางใบไปยังเนื้อเยื่อที่อ่อนกว่า ซึ่งเป็นวิธีการที่เหมาะสมสำหรับพืชที่มีช่วงการเจริญเติบโตค่อนข้างยาวนานดังเช่นไม้ผล และพืชยืนต้น ทำการทดลองโดยปลูกกาแฟ ฝรั่ง และขนุน ในทรายและให้สารละลายธาตุอาหารที่ไม่ใส่โบรอน เปรียบเทียบปริมาณโบรอนในใบพืชที่มีการให้โบรอน กับใบที่เจริญขึ้นมาใหม่ รวมทั้งเปรียบเทียบใบในตำแหน่งเดียวกันของต้นที่ไม่ได้มีการให้โบรอน พบว่าสามารถยืนยันการรีไซเคิ่ลธาตุโบรอนในฝรั่ง และมีความเป็นไปได้ที่จะมีการรีไซเคิ่ลโบรอนในกาแฟ และขนุน

การศึกษาการลำเลียงโบรอนในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative growth) ในพืชไร่ 9 ชนิด ที่ปลูกในทรายที่ให้โบรอนเพียงพอในระยะแรกของการเจริญเติบโต และเปลี่ยนเป็นให้สารละลายธาตุอาหารที่ไม่ใส่โบรอนในภายหลัง เปรียบเทียบปริมาณโบรอนก่อนและหลังการเปลี่ยนแปลงการให้โบรอนแก่พืชในใบที่มีการทำเครื่องหมายไว้ พบว่ามีการแสดงลักษณะของการรีไซเคิ่ลโบรอน ในข้าวโพด ข้าวสาลีพันธุ์ Fang 60 และถั่วเขียวผิวดำ แต่ไม่พบในถั่วแปบ ถั่วเหลือง ถั่วลันเตา มันแกว ข้าว ข้าวสาลีพันธุ์ Bonza และข้าวบาร์เลย์ นอกจากนี้ยังได้ศึกษาการลำเลียงของโบรอนในระยะสืบพันธุ์ (mid-reproductive growth) ของถั่วลิสง และถั่วเขียว โดยมีการศึกษาทั้งในสภาพที่พืชได้รับโบรอนเพียงพอ สภาพที่ขาดโบรอนตลอดการทดลอง และสภาพที่มีการเปลี่ยนแปลงการให้โบรอนจากสภาพที่เพียงพอเป็นสภาพที่ขาดโบรอน พบว่า ในพืชที่มีการเปลี่ยนแปลงการให้โบรอนจากสภาพที่เพียงพอเป็นสภาพที่ขาดโบรอน มีปริมาณโบรอนในใบอ่อนที่สุดที่ขยายตัวต็มที่ (the youngest fully expanded leaves, YFEL) และส่วนที่เป็นอวัยวะสืบพันธุ์ (reproductive organs) มากกกว่าในพืชที่ปลูกในสภาพขาดโบรอนตลอดการทดลอง ซึ่งแสดงความสามารถในการรีไซเคิ่ลโบรอนในพืชทั้งสองชนิดด้วยเหมือนกัน อย่างไรก็ตามไม่สามารถระบุแหล่งที่มาแน่ชัดของโบรอนที่เพิ่มขึ้นนี้ เนื่องจากยังมีการสะสมโบรอนในปริมาณมากในเนื้อเยื่อที่มีอายุมากกว่า

การศึกษาผลของการให้โบรอนต่อการรีไซเคิ่ลโบรอน และศึกษาผลของการรีไซเคิ่ลโบรอน ต่อการเจริญเติบโตทางลำต้น และการเจริญในระยะสืบพันธุ์ตลอดระยะการเจริญเติบโตจนถึงระยะเก็บเกี่ยวในถั่วลิสงพันธุ์ไทนาน 9 โดยปลูกพืชในทรายที่ให้สารละลายธาตุอาหารที่ใส่โบรอนระดับที่เพียงพอ ในระยะแรกของการเจริญเติบโต หลังจากนั้นจึงมีการเปลี่ยนเป็นการให้สารละลายธาตุอาหารที่ไม่ใส่โบรอนที่ 2 ระยะการเจริญเติบโต คือระยะออกดอก (flowering) และระยะการสร้างฝัก (pod set) รวมทั้งมีกรรมวิธีที่ให้โบรอนในระดับที่เพียงพอ และไม่ให้โบรอน

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

ตลอดการทดลอง พบว่าในพืชที่มีการเปลี่ยนระดับการให้โบรอนที่ทั้ง 2 ระยะการเจริญเติบโต แสดงผลที่ชัดเจนในการบ่งชี้ว่ามีการรีไซเคิ่ลโบรอนเกิดขึ้นในถั่วลิสง ได้แก่ การที่ปริมาณโบรอนในใบที่เกิดขึ้นใหม่ และ อวัยวะสืบพันธุ์ ของถั่วลิสง ขณะที่พบการลดลงของปริมาณโบรอนในใบแก่ นอกจากนี้ยังพบว่าการรีไซเคิ่ลโบรอนส่งผลกระทบต่อผลผลิตเมล็ด และเปอร์เซ็นต์เมล็ดกลวง (hollow heart seed) ซึ่งเป็นอาการขาดโบรอนที่พบโดยทั่วไปในถั่วลิสง โดยทำให้ผลผลิตเมล็ดเพิ่มขึ้น และยังลดการเกิดเมล็ดกลวงอีกด้วย ต่อไปจึงทำการศึกษาโดยวิธีการที่ทำให้ติดตามโบรอนอย่างแม่นยำคือ การใช้ stable isotopes ของโบรอน (^{10}B) เพื่อติดตามการลำเลียงธาตุนี้ในถั่วลิสงการทดลองในทราย และมีการให้ ^{10}B แก่ใบที่โตเต็มที่ของถั่วลิสงพันธุ์ไทนาน 9 สามารถพิสูจน์ได้ว่าการรีไซเคิ่ลโบรอนในถั่วลิสง โดยพบว่า ^{10}B (% abundance) ในใบที่มีการให้ ^{10}B ลดลงทั้งในต้นที่ได้รับโบรอนในระดับที่เพียงพอ และระดับที่ขาด ขณะพบ ^{10}B ในใบที่ไม่ได้รับการให้ทางใบและเนื้อเยื่อที่เกิดขึ้นใหม่ การทดลองในสารละลายอาหารที่ให้โบรอนในรูปไอโซโทป ^{10}B และ ^{11}B โดยใช้ถั่วลิสงพันธุ์ TAG 24 เพื่อติดตามการเคลื่อนย้ายโบรอนจากการให้ทางราก พบว่ามีการลดลงของ เปอร์เซ็นต์ ^{10}B abundance และปริมาณ ^{10}B ในส่วนที่แก่ และพบว่ามี ^{10}B ในเนื้อเยื่อที่พัฒนาหลังจากมีการเปลี่ยนแปลงไอโซโทปของโบรอนในสารละลายธาตุอาหาร จาก ไอโซโทป ^{10}B เป็นไอโซโทป ^{11}B ในการทดลองนี้ยังพบว่า ในถั่วลิสงที่เจริญเติบโตในสภาพที่มีการเปลี่ยนแปลงระดับโบรอนจากเพียงพอเป็นระดับที่ขาด สามารถที่จะใช้โบรอนที่เคลื่อนย้ายหรือรีไซเคิ่ลออกจากเนื้อเยื่อแก่นี้เพื่อการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อใหม่ได้ แต่พบว่าการเคลื่อนย้ายโบรอนออกจากเนื้อเยื่อแก่ไปยังเนื้อเยื่อใหม่ ไม่ได้ขึ้นอยู่กับระดับของโบรอนที่ให้แก่พืช

เนื่องจากการทดลองโดยการให้ ^{10}B จากทั้งสองการทดลองเป็นการศึกษาที่ใช้พันธุ์ถั่วลิสงที่ต่างกันจึงได้ทำการทดลองเพื่อศึกษาความแตกต่างในการเจริญเติบโต การสะสมโบรอน และการลำเลียงธาตุโบรอนระหว่างถั่วสิสงทั้งสองพันธุ์ โดยปลูกพืชในทราย และให้สารละลายธาตุอาหารที่ไม่ใส่โบรอน หลังจากนั้นจึงให้โบรอนแก่ใบที่โตเต็มที่ พบว่า ถั่วลิสงพันธุ์ไทนาน 9 เป็นพันธุ์ที่มีการสะสมน้ำหนักแห้งของลำต้นหลัก และผลผลิตเมล็ดมากกว่าพันธุ์ TAG 24 แต่พบว่าเมล็ดของไทนาน 9 มีเปอร์เซ็นต์เมล็ดกลวงสูงกว่า เมื่อพิจารณาการลำเลียงโบรอนที่ให้ทางใบ พบว่ามีการขนส่งโบรอนออกจากใบที่ได้รับโบรอนไปยังส่วนที่เจริญขึ้นมาใหม่ โดยพบในถั่วลิสงทั้งสองพันธุ์ แต่พบว่าพันธุ์ TAG 24 มีการขนส่งที่มากกว่าพันธุ์ไทนาน 9

จากการศึกษาวิจัยในครั้งนี้ พบพืชเขตร้อนหลายชนิดสามารถเคลื่อนย้ายโบรอนออกจากใบและเนื้อเยื่อแก่ไปใช้สร้างเนื้อเยื่อใหม่ได้ และจากข้อมูลที่ได้จากการศึกษานี้สามารถนำไปใช้ให้เกิดประโยชน์ในการวินิจฉัยการขาดธาตุโบรอน รวมถึงการจัดการธาตุอาหารที่มีประสิทธิภาพมากขึ้นในการผลิตพืช นอกจากนี้ยังพบว่าวิธีการที่ใช้ในการศึกษาครั้งนี้สามารถใช้เป็นเครื่องมือขั้น

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved

พื้นฐานที่จะใช้ศึกษาการลำเลียงธาตุโบรอนในพืชชนิดอื่นๆ ที่สนใจ อย่างไรก็ตามการศึกษาวิจัยเกี่ยวกับการลำเลียงธาตุโบรอนควรจะมีการดำเนินต่อไป ในชนิดพืชอื่นที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ หรือทางนิเวศวิทยา รวมทั้งควรมีการศึกษาความแตกต่างระหว่างพันธุ์ภายในแต่ละชนิดพืชด้วย

ลิขสิทธิ์มหาวิทยาลัยเชียงใหม่
Copyright© by Chiang Mai University
All rights reserved