

## บทที่ 2

### ตรวจเอกสาร

#### ศักยภาพการสร้างผลผลิตของพืชไร่

Niciporovich (1960) ได้เสนอทฤษฎีว่าด้วยการให้ผลผลิตพืชไร่ว่า ผลผลิตทางเศรษฐกิจ (economic yield) ขึ้นอยู่กับผลผลิตทางชีวภาพ (biological yield) และประสิทธิภาพการถ่ายเทสารสังเคราะห์ (partitioning efficiency) ดังสมการ

$$\text{Economic yield} = \text{Biological yield} \times \text{Partitioning efficiency}$$

ผลผลิตทางเศรษฐกิจนั้น ได้แก่ ส่วนที่เป็นผล เมล็ด ฟัก หัวและเส้นใย เป็นต้น หรือสรุปคือเป็นส่วนที่ถูกเก็บเกี่ยวเพื่อเป็นการค้าต่อไป ส่วนผลผลิตทางชีวภาพ ได้แก่ ส่วนที่เป็นวัตถุแห้งทั้งต้น โดยอนุโลมไม่รวมรากที่อยู่ในดิน และส่วนประสิทธิภาพการถ่ายเทสารสังเคราะห์ คือ การถ่ายเทสารสังเคราะห์จากลำต้นและใบสู่อวัยวะหรือส่วนของพืชที่ถูกเก็บเกี่ยวเป็นผลผลิต ซึ่งต่อมาเรียกกันว่าดัชนีเก็บเกี่ยว (harvest index) ดังนั้นสมการดังกล่าวสามารถเขียนใหม่ได้ดังนี้

$$\text{Seed yield} = \text{Dry matter (DM)} \times \text{Harvest index (HI)}$$

จากสมการแสดงให้เห็นว่า ผลผลิตขึ้นอยู่กับ DM และ HI ดังนั้นการเพิ่มผลผลิตสามารถทำได้โดยการเพิ่ม DM หรือ HI หรือเพิ่มทั้งสององค์ประกอบควบคู่กันไป แต่อย่างไรก็ตามการเพิ่มองค์ประกอบใดองค์ประกอบหนึ่งอาจจะมีผลทำให้อีกองค์ประกอบหนึ่งเพิ่มขึ้นหรือลดลงได้ (Echarte and Andrade, 2003) ดังนั้นผลผลิตจึงขึ้นอยู่กับความสมดุลขององค์ประกอบทั้งสอง

จากการวิเคราะห์ของ Lawn and Williams (1986) ได้แสดงให้เห็นว่าการสะสม DM นั้น เป็นผลลัพธ์จากการสังเคราะห์แสง ซึ่งอยู่ภายใต้อิทธิพลหลายปัจจัย เช่น พันธุ์พืช ภูมิอากาศ ความอุดมสมบูรณ์ของดิน และการจัดการ โดยแต่ละปัจจัยจะมีความสัมพันธ์ซึ่งกันและกัน (Fageria *et al.*, 1991) ในระหว่างปัจจัยต่าง ๆ เหล่านี้ ภูมิอากาศโดยเฉพาะแสงเป็นปัจจัยที่จำกัดการสังเคราะห์แสงมากที่สุด ดังนั้นถ้าปัจจัยอื่นไม่เป็นตัวจำกัด การการสังเคราะห์แสงจะขึ้นอยู่กับปริมาณแสงและการใช้แสงของพืช ซึ่งประกอบด้วย พลังงานแสงทั้งหมดที่ส่องมายังต้นพืชตลอดอายุการปลูก (Q) ซึ่งขึ้นอยู่กับ ตำแหน่งหรือท้องถิ่นและ ฤดูกาล ปริมาณแสงที่พืชรับไว้ (I) พืชจะสามารถรับได้มากหรือน้อยจะขึ้นอยู่กับดัชนีพื้นที่ใบ (พื้นที่ใบต่อหน่วยพื้นที่ดิน, LAI) และ โครงสร้างทรงพุ่ม ส่วนประสิทธิภาพในการเปลี่ยนพลังงานแสงไปเป็นน้ำหนักรวม (E<sub>c</sub>) จะขึ้นอยู่กับสรีรวิทยาของ

กระบวนการสังเคราะห์แสง เช่นความแตกต่างของความสามารถในการสังเคราะห์แสงของพืชเช่น พืช  $C_3$  และพืช  $C_4$  จากสมการข้างต้นสามารถเขียนได้ใหม่ดังนี้

$$\text{Seed yield} = Q \times I \times E_c \times HI$$

จากรายงานของ Milthorpe and Moorby (1974) กล่าวว่าในระหว่างตลอดฤดูปลูกของพืชไร่ ตั้งแต่พืชงอก เจริญเติบโตจนถึงเก็บเกี่ยว พืชสามารถใช้แสงได้เพียง 3 – 5 % ของแสงที่ส่องลงมาทั้งหมดเท่านั้น ด้วยเพราะว่าในระยะแรกของการเจริญของพืชยังมีพื้นที่ใบหรือดัชนีพื้นที่ใบน้อยจึงทำให้แสงที่ส่องลงมาสูญเสียไปกับการเผาผลาญพื้นที่ดินและอากาศ โดยเปล่าประโยชน์กว่าที่พืชจะสร้างพื้นที่ใบคลุมพื้นที่ดินเพื่อรับแสงที่ส่องลงมาทั้งหมดต้องใช้ระยะเวลาหนึ่ง จากสมการข้างต้นนี้จะเห็นว่าค่า ปริมาณแสงที่พืชรับไว้ (I) มีความสำคัญซึ่งเป็นตัวจำกัดการสังเคราะห์แสงของพืช ทั้งนี้เนื่องจากตัวพืชเองมีข้อจำกัดในการรับแสงอยู่หลายประการเช่น โครงสร้างทรงพุ่มและรวมทั้งการสะสมพื้นที่ใบที่ยังไม่เอื้ออำนวยต่อการรับแสงได้อย่างมีประสิทธิภาพ ดังนั้นการจัดการด้านการปลูกใดๆก็ตามที่สามารถเพิ่มประสิทธิภาพการรับแสงและรวมถึงการใช้แสงของพืชให้เพิ่มขึ้น เช่นการจัดการความหนาแน่น การกำหนดวันปลูก การจัดรูปแบบการปลูก หรือการจัดการเรื่องปัจจัยที่เกี่ยวกับการเพิ่มการเจริญเติบโตเพื่อเร่งการสร้างพื้นที่ใบในการรับแสง โดยเฉพาะระยะแรกของการเจริญเพื่อการสังเคราะห์แสงของพืช ก็จะทำให้อายุการเจริญเติบโตเป็นลำดับและนำไปสู่การเพิ่มผลผลิตได้ในที่สุด

### พื้นที่ใบกับการรับแสงของพืชไร่

การปลูกพืชไร่โดยเฉพาะอย่างยิ่งที่เป็นพืชล้มลุกหรือพืชฤดูเดียวนั้นปลูกโดยใช้เมล็ด และหลังจากเมล็ดงอกจะต้องใช้เวลาในการสร้างพื้นที่ใบ ในระยะแรกของการเจริญของพืช พืชยังมีพื้นที่ใบน้อยดังนั้นการรับแสงจึงน้อย การบังแสงซึ่งกันและกัน (mutual shading) ระหว่างใบภายในต้นจึงมีน้อยเช่นกัน ซึ่งการบังแสงระหว่างใบจะขึ้นอยู่กับโครงสร้างของทรงพุ่มพืช เช่น ถั่วเหลืองเป็นพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีใบค่อนข้างกลมใหญ่มุมใบอยู่ในแนวนอนมากกว่าแนวตั้งจึงทำให้มีการบังแสงในทรงพุ่มมากกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับพืชใบเลี้ยงเดี่ยวเช่น ข้าวโพด ต่อมาเมื่อพืชเจริญมากขึ้นจึงมีพื้นที่ใบเพิ่มมากขึ้น การรับแสงจะเพิ่มขึ้นเป็นลำดับ แต่เมื่อพืชมีพื้นที่ใบมากขึ้น พืชจะมีการบังแสงระหว่างใบภายในต้นมากขึ้น ใบล่างจะถูกใบบนบังแสงเพิ่มขึ้นเป็นลำดับ ซึ่งพืชจะมีพื้นที่ใบสูงสุดและหยุดการพัฒนาพื้นที่ใบเมื่อพืชเจริญถึงระยะสิ้นสุดการเจริญทางลำต้นและใบ (ออกดอก) ซึ่งพืชจะสามารถรับแสงได้สูงสุด ซึ่งระยะการพัฒนาพื้นที่ใบจนถึงระยะออกดอกของพืชแต่ละชนิดจะแตกต่างกัน ในการพัฒนาพื้นที่ใบข้าวโพด ซึ่งจัดเป็นพืชประเภทไม่ทอดยอด (determinate plant) โดยข้าวโพดตั้งแต่ระยะเริ่มงอก พื้นที่ใบจะเพิ่มขึ้นเป็นลำดับตามอายุของพืช ซึ่งการรับแสงก็

จะเพิ่มขึ้นเป็นลำดับตามพื้นที่ใบที่เพิ่มขึ้นเช่นกัน และจะมีการสะสมพื้นที่ใบสูงสุดและสามารถรับแสงได้สูงสุดเมื่อพืชเจริญถึงระยะสิ้นสุดการเจริญทางลำต้นและใบ (ออกดอก) ระยะนี้ใช้เวลาประมาณ 45 – 55 วัน เช่นข้าวโพดพันธุ์สุวรรณ 5 จะมีวันออกดอกที่ 54 วันหลังงอก หรือพันธุ์นครสวรรค์ 1 จะมีวันออกดอกที่ 50 วันหลังงอก (กรมวิชาการเกษตร, 2545) หลังจากนั้นพื้นที่ใบจะลดลงเป็นลำดับ เนื่องจากการร่วงหล่น (senescence) ของใบอันเป็นผลมาจากการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยา ทำให้ใบนั้นแก่และร่วงตายในที่สุด การรับแสงของพืชก็จะลดลงเป็นลำดับเช่นกัน จนถึงระยะเก็บเกี่ยว ซึ่งการร่วงหล่นของใบจะขึ้นอยู่กับอายุของพืช (Squire, 1993) การขาดธาตุอาหาร โดยเฉพาะธาตุไนโตรเจนนับว่ามีบทบาทสำคัญช่วยชะลอการหลุดร่วงของใบ (Salisbury and Ross, 1985) และการขาดน้ำ (Smith and Hamal, 1998)

แต่สำหรับถั่วเหลืองซึ่งเป็นพืชประเภททอดยอด (indeterminate plant) จะมีการเจริญเติบโตทางลำต้นและพัฒนาพื้นที่ใบควบคู่ไปกับระยะหลังพืชออกดอกอีกช่วงหนึ่ง การรับแสงจะเพิ่มขึ้นเป็นลำดับตามพื้นที่ใบที่เพิ่มขึ้น โดยถั่วเหลืองจะมีอายุออกดอกประมาณ 34 - 35 วันหลังงอก เช่นพันธุ์ถั่วเหลือง สจ.5 (สถาบันวิจัยพืชไร่, 2539) หลังจากนั้นใบจะเริ่มร่วงหล่น การรับแสงของพืชก็จะลดตามพื้นที่ใบที่ลดลงเป็นลำดับเช่นกันจนถึงระยะเก็บเกี่ยว โดยที่ระยะเวลาในการพัฒนาพื้นที่ใบแต่ละระยะของพืชจะขึ้นอยู่กับพันธุกรรมของพืชนั้นๆ การจัดการและฤดูปลูก (Richie and Hanway, 1989) ) ดังนั้นการพัฒนาพื้นที่ใบทั้งหมดของพืชนี้แล้วแต่ส่งผลกระทบต่อ การรับแสงของพืช ซึ่งนำไปสู่การสังเคราะห์แสงเพื่อสร้างผลผลิตของพืช

ในทางพืชไร่ได้นำมาให้ความสำคัญกับการเจริญเติบโตหรือผลผลิตต่อพื้นที่ดิน เช่นเดียวกันกับการพัฒนาพื้นที่ใบได้ให้ความสำคัญของพื้นที่ใบต่อพื้นที่ดินเป็นสำคัญซึ่งคือค่า LAI ผลการเปลี่ยนแปลงพื้นที่ใบตลอดอายุพืช จะส่งผลให้การรับแสงและการสังเคราะห์แสงเปลี่ยนแปลง ดังนั้น LAI จึงถูกใช้เป็นค่าที่บ่งบอกถึงความสามารถในการรับแสงและการสังเคราะห์แสงซึ่งการพัฒนาของ LAI จะเปลี่ยนแปลงไปตามอายุของพืช พืชมีการรับแสงน้อยมากในระยะแรกของการเจริญเพราะว่าพืชมี LAI น้อยและการสะสมพื้นที่ใบยังอยู่ในระยะที่เรียกว่า exponential phase หลังจากพ้นระยะนี้ไปแล้วพืชจะมีการสะสม LAI และรับแสงอย่างรวดเร็วและรับแสงได้สูงขึ้น เมื่อพืชเจริญถึงระยะสิ้นสุดการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ (ออกดอก)ซึ่งระยะนี้ LAI จะมีค่าสูงสุด หลังจากนั้น LAI ก็จะลดลงเป็นลำดับ เนื่องจากการร่วงหล่นของใบและใบนั้นแก่และตายในที่สุด จึงทำให้การรับแสงจะลดลงเป็นลำดับเช่นกัน เกี่ยวกับเรื่องนี้ Brougham (1956) ได้ชี้ให้เห็นว่าพืชจะมีการรับแสงที่ส่องลงมาได้ทั้งหมดก็ต่อเมื่อมีพื้นที่ใบปกคลุมพื้นที่ดินนั้นอย่างสมบูรณ์ พื้นที่ใบในขณะนั้นเรียกว่า ดัชนีพื้นที่ใบที่เหมาะสม (Optimum LAI) ซึ่งพืชจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดและเมื่อคำนวณเปอร์เซ็นต์การรับแสง พบว่าจะได้ค่าเปอร์เซ็นต์การรับแสงสูงสุดเท่ากับ 95

% ของแสงที่ส่องลงมาทั้งหมด ที่เป็นเช่นนี้เป็นผลเนื่องจากการสะท้อนของแสงเมื่อตกกระทบกับใบพืช ตามหลักทางฟิสิกส์ของแสง (Monsi and Saeki, 1953) แต่ถ้าพืชยังมีการพัฒนาพื้นที่ใบสูงกว่า Optimum LAI ของพืชนั้นๆเพิ่มขึ้นไปอีก การรับแสงของพืชก็จะไม่สูงขึ้นตามไปด้วย นอกจากนี้ยังส่งผลต่อการบดบังแสงของใบพืชเพิ่มขึ้นด้วย

ซึ่งพืชแต่ละชนิดจะ LAI ที่เหมาะสมไม่เท่ากัน ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับลักษณะของโครงสร้างทรงพุ่ม (canopy structure) พืชที่มีโครงสร้างทรงพุ่มที่เอื้ออำนวยต่อการส่องผ่านของแสงหรือกระจายแสงได้ดีรวมถึงมีรูปร่างและการจัดเรียงตัวของใบนั้นเป็นมูลเหตุสำคัญที่ทำให้พืชมี Optimum LAI ที่แตกต่างกัน ใบแคบและตั้งชันจะมี Optimum LAI ที่สูงกว่าพืชที่มีทรงพุ่มใบกว้างและอยู่ในแนวนอน พืชใบเลี้ยงคู่โดยทั่วไปจะมี Optimum LAI ต่ำกว่าพืชใบเลี้ยงเดี่ยว เช่น ถั่วเหลืองจะมี LAI อยู่ระหว่าง 3.0 - 3.5 (อภิพรธ, 2533) ถั่วลิสงจะมีค่า LAI ประมาณ 4.0 (Rachie and Roberts, 1974) เมื่อเปรียบเทียบกับข้าวโพดหรือข้าวพันธุ์ IR8 จะมี LAI อยู่ระหว่าง 5.0 - 6.0 (Yoshida, 1981; Moddoni and Otegui, 1996) ซึ่ง Optimum LAI ของพืชอาจเปลี่ยนแปลงได้ไปตามความเข้มของแสงที่เพิ่มขึ้น Black (1963) รายงานว่า Optimum LAI ของพืชจะเพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น

ดังที่กล่าวมาข้างต้น โครงสร้างทรงพุ่มมีผลต่อการกระจายตัวของแสงภายในต้นพืช ซึ่งพิจารณาจากองค์ประกอบที่สำคัญคือ การทำมุมของใบ รูปร่างของใบ การเรียงตัวของใบ ขนาดและความหนาของใบ จะมีอิทธิพลต่อการรับแสง การส่องผ่านแสงในทรงพุ่มของพืชและการสังเคราะห์แสง (Pommel *et al.*, 2001; Teh *et al.*, 2000; Stewart *et al.*, 2003) พันธุ์พืชที่ให้ผลผลิตสูงส่วนใหญ่มักจะเป็นพันธุ์ที่มีการส่องผ่านและกระจายของแสงในทรงพุ่มที่ดี ทำให้พื้นที่ใบรับแสงได้เพิ่มขึ้น จึงส่งผลให้มีการสังเคราะห์แสงได้เพิ่มขึ้น ซึ่งพืชที่ต่างชนิดกันจะมีการเรียงตัวของใบและการทำมุมที่แตกต่างกัน จึงมีการกระจายของแสงในทรงพุ่มแตกต่างกัน (Curtis *et al.*, 1969; Larcher, 1980) ดังนั้นการทำมุมของใบพืชนับเป็นองค์ประกอบที่สำคัญต่อการรับแสงและการส่องผ่านของแสงซึ่ง de Wit (1965) ได้จำแนกลักษณะของการทำมุมของข้าวโพดเป็นแบบ Plagiophile คือมีลักษณะของใบพืชทำมุมประมาณ 45 องศา และกระจายอย่างสม่ำเสมอ

พืชแต่ละต้นประกอบด้วยใบอยู่เป็นจำนวนมากและแต่ละใบจะมีการเรียงตัวอยู่เป็นชั้นๆ แต่ลักษณะการเรียงตัวของใบจะแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช เมื่อแสงส่องลงมายังต้นพืช ปริมาณของแสงที่ส่องถึงใบต่างๆ ก็จะลดลงเป็นลำดับตาม Lambert Beer's law ดังนั้นพืชที่มีใบตั้งจะมีประสิทธิภาพการส่องผ่านของแสงในทรงพุ่มที่ดีกว่าพืชที่มีใบแผ่ในแนวราบ ซึ่งถ้าพืชมีการกระจายแสงภายในต้นและใบในทรงพุ่มอย่างสม่ำเสมอ จะสามารถเพิ่มประสิทธิภาพการรับแสง



ของพืชได้ (Flenet *et al.*, 1996) ในปัจจุบันได้มีการพัฒนาปรับปรุงให้พืชมีองค์ประกอบภายในทรงพุ่มที่เอื้ออำนวยต่อการรับแสงได้เพิ่มมากขึ้น ซึ่งจะส่งผลต่อการเพิ่มผลผลิตในที่สุด

### ความสัมพันธ์ระหว่างดัชนีพื้นที่ใบกับอัตราการเจริญเติบโตของพืช

การเปลี่ยนแปลงของดัชนีพื้นที่ใบจะมีความสัมพันธ์กับอัตราการเจริญเติบโตของพืช เนื่องจากการรับแสงไปใช้ในการผลิตสะสมน้ำหนักรากแห้ง (Liu *et al.*, 2005) ซึ่งการวัดอัตราการเจริญเติบโตของพืช สามารถพิจารณาหรือวัดได้ 2 ลักษณะคือ อัตราการเจริญต่อหน่วยพื้นที่ดิน (crop growth rate, CGR) และอัตราการเจริญ ต่อหน่วยพื้นที่ใบ (net assimilation rate, NAR)

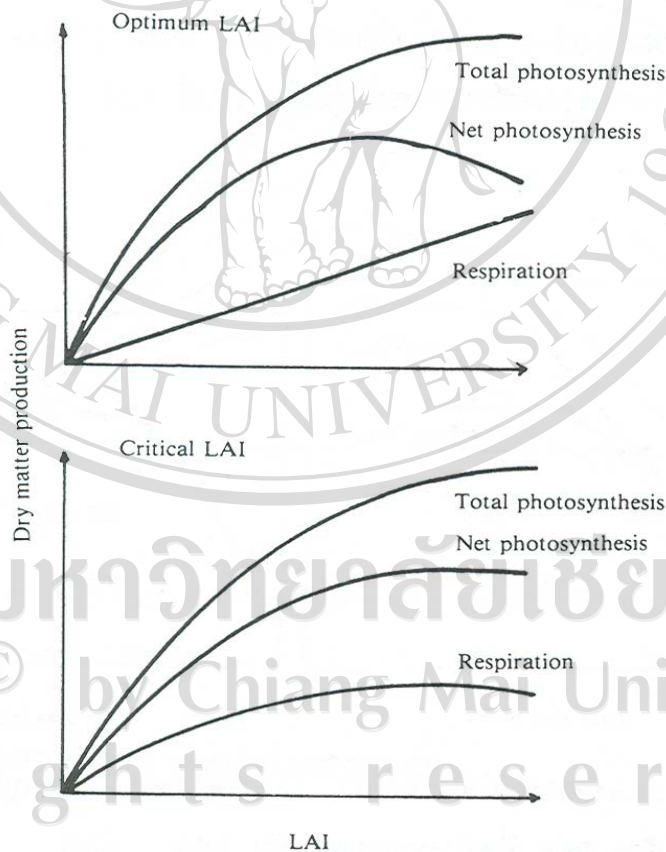
ในขณะที่พืชยังเล็กอยู่หรือมี LAI ต่ำ การรับแสงของพืชยังคงต่ำอยู่ ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงของพืชยังต่ำ ดังนั้นค่า CGR จึงต่ำ แต่เมื่อ LAI เพิ่มขึ้นทำให้การรับแสงของพืชเพิ่มขึ้นเป็นลำดับ อัตราการการสังเคราะห์แสงของพืชจึงเพิ่มขึ้นส่งผลให้ CGR เพิ่มขึ้นไปด้วย จนกระทั่งถึงจุดหนึ่งที่พืชมี CGR สูงสุด ณ จุดนั้น Kasanga and Monsi (1954) เรียกว่า optimum LAI ซึ่งถ้า LAI ยังเพิ่มขึ้นต่อไปอีก ใบพืชก็จะมีการบังแสงซึ่งกันและกัน (mutual shading) มากขึ้น โดยใบล่างจะถูกบังแสงจากใบบนมากขึ้นเป็นลำดับ ทำให้การรับแสงของพืชลดลง อัตราการการสังเคราะห์แสงของพืชจึงลดลง เมื่อเป็นเช่นนี้ CGR ก็จะลดลงเป็นลำดับเช่นกัน จนในที่สุด CGR เท่ากับศูนย์ นั้นหมายความว่า พืชมีอัตราการสังเคราะห์แสงเท่ากับการหายใจ ณ จุดนี้ถือว่าพืชมี LAI ถึงจุดสูงสุด (ceiling LAI) ถึงแม้ว่า CGR จะลดลงแต่การสะสม DM ยังเพิ่มขึ้นแต่เป็นการเพิ่มในอัตราที่ลดลง จากผลงานศึกษาถึงความสัมพันธ์ระหว่าง LAI กับ CGR ของพืชของ Brougham (1956) และ Watson (1958) แสดงให้เห็นว่า LAI กับ CGR มีความสัมพันธ์กันอยู่ 2 แบบ คือ แบบ Optimum LAI response และแบบ Critical LAI response

Brougham (1956) ได้ทำการศึกษาเกี่ยวกับพืชอาหารสัตว์ (หญ้า ryegrass และ ถั่ว clover) พบว่า CGR เพิ่มขึ้นตาม LAI ที่เพิ่มขึ้นและถึงจุดสูงสุดเมื่อพืชรับแสงได้ร้อยละ 95 ในขณะที่พืชมี LAI ประมาณ 5 ถึงแม้ว่าพืชจะมี LAI สูงกว่านี้ CGR ไม่ได้เพิ่มขึ้นและไม่ลดลง Brougham จึงให้ความหมายของความสัมพันธ์หรือการตอบสนองแบบนี้ว่า Critical LAI response ต่อมา Watson (1958) ได้ทำการศึกษาเกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่าง LAI กับ CGR ในพืชใบกว้าง เช่น kale (พืชประเภทคะน้า) และ sugar beet โดยทำการปลูกพืชดังกล่าวให้มีความหนาแน่นต่างกันเพื่อให้ได้ LAI ที่ต่าง ๆ กัน พบว่า เมื่อมี LAI ประมาณ 3.5 พืชจะมี CGR ถึงจุดสูงสุด และเมื่อ LAI ยังเพิ่มขึ้นอีก CGR จะลดลง เรียกการตอบสนองแบบนี้ว่า Optimum LAI response

มูลเหตุสำคัญที่ทำให้พืชตอบสนองที่แตกต่างกันคือ พืชทั้งสองมีอัตราการหายใจแตกต่างกัน เมื่อมี LAI สูงกว่า Optimum LAI พืชที่มีการตอบสนองแบบ Critical LAI response นั้น อัตรา

การหายใจไม่ได้เพิ่มขึ้นตาม LAI ที่เพิ่มขึ้น ดังนั้น อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthesis) จึงไม่ลดลง แต่ในพืชที่มีการตอบสนองแบบ Optimum LAI response นั้น ใบบนจะมีการบังแสงใบล่างมาก แสงส่องถึงใบล่างน้อย ทำให้ใบล่างมีอัตราการสังเคราะห์แสงต่ำกว่าอัตราการหายใจ ในทางตรงกันข้ามในพืชที่ตอบสนองแบบ Critical LAI response ใบล่างถึงแม้จะถูกบังแสงจากใบบนแต่ก็ยังมีเพียงพอที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงเท่ากับการหายใจ (ดังภาพที่ 1) ที่เป็นเช่นนี้ก็เนื่องจากพืชทั้งสองมีทรงพุ่มที่เอื้ออำนวยต่อการส่องผ่านของแสงในทรงพุ่มที่ต่างกัน

สำหรับค่า NAR จะสูงมากในระยะแรกของการเจริญของพืช เนื่องจากพืชยังมีพื้นที่ใบน้อยอยู่จึงไม่มีการบังแสงซึ่งกันและกันระหว่างใบ ใบทุกใบของพืชจึงได้รับแสงที่ส่องลงมาอย่างเต็มที่ เมื่อพืชเจริญเพิ่มขึ้น ค่า NAR จะลดลงเป็นลำดับตามอายุของพืช เนื่องจากพืชมีพื้นที่ใบเพิ่มมากขึ้น ทำให้เกิดการบังแสงกันระหว่างใบบนและใบล่างๆมากขึ้น ดังนั้นพืชที่จะรับแสงได้ดินนอกจากจะมีพื้นที่ใบมากแล้ว ยังจะต้องมีค่า NAR เหลือตลอดอายุของพืชสูงด้วย (เฉลิมพล, 2542; Gardner *et al.*, 1985)



ภาพที่ 1 ความสัมพันธ์ระหว่าง LAI กับอัตราการสังเคราะห์แสงและอัตราการหายใจของพืชที่มีการตอบสนองแบบ Critical LAI และแบบ Optimum LAI (Gardner *et al.*, 1985)

## ปัจจัยที่กำหนดดัชนีพื้นที่ใบที่เหมาะสม

### พันธุกรรมและระยะปลูก

พันธุ์พืชแต่ละพันธุ์จะมีลักษณะทางสรีรวิทยาและโครงสร้างทรงพุ่มของพืชที่แตกต่างกัน ซึ่งทั้งสองลักษณะถูกกำหนดโดยพันธุกรรม (เฉลิมพล, 2542) ดังนั้นการใช้พันธุ์พืชที่ปลูกต่างกันก็จะมีทรงพุ่มในการรับแสง พื้นที่ใบ การจัดเรียงตัวของใบ ความหนา ความยาวของใบแตกต่างโดยพันธุ์พืชที่มีพันธุกรรมแตกต่างกัน ระยะเวลาของการพัฒนาพื้นที่ใบนั้นย่อมจะแตกต่างกันไป พันธุ์ข้าวโพดที่เป็นพันธุ์แนะนำส่งเสริมปลูกตั้งแต่อดีตจนถึงปัจจุบันจะเห็นว่ามีลักษณะโครงสร้างทรงพุ่มที่แตกต่างกัน พืชที่มีพันธุกรรมที่ดีควรมี LAI สูงและมีมุมใบแคบ ซึ่งจะทำให้เกิดความได้เปรียบในเรื่องของความสามารถในการรับแสงโดยพันธุ์ข้าวโพดสมัยใหม่จะมีการปรับปรุงให้เป็นพันธุ์ลูกผสม ซึ่งจะมี LAI ที่สูงและมีมุมใบแคบกว่าพันธุ์ในอดีต โดยข้าวโพดพันธุ์ลูกผสมสมัยใหม่ใบจะมีลักษณะตั้งชัน ลักษณะดังกล่าวจะมีผลทำให้การส่องผ่านของแสงจากใบบนสู่ใบล่างดี ทำให้พื้นที่ใบรับแสงได้มากขึ้น หรือมี Optimum LAI สูงกว่าพันธุ์ข้าวโพดในอดีต (Yoshida, 1981; Moddoni and Otegui, 1996) จากการศึกษาของ Dong and Hu (1993) รายงานว่า ข้าวโพดลูกผสมที่มีลักษณะใบตั้ง ที่ปลูกด้วยความหนาแน่นของจำนวนต้น 9 ต้น/ตร.ม. จะมี LAI เท่ากับ 6 ซึ่งทำให้ได้ผลผลิตสูงสุด แต่ในข้าวโพดลูกผสมที่มีลักษณะใบนอนจะต้องใช้ความหนาแน่นของจำนวนต้น 4.5 ต้น/ตร.ม. ซึ่งมี LAI เท่ากับ 4 จึงจะให้ผลผลิตสูงสุด

นอกจากพันธุกรรมแล้ว การจัดการเรื่องระยะปลูก (ความหนาแน่น) นับว่ามีบทบาทสำคัญอย่างยิ่งต่อการพัฒนา LAI เนื่องจากการจัดการเพื่อเร่งการการเพิ่มพื้นที่ใบพืชวิธีหนึ่ง เพื่อให้พืชมีพื้นที่ใบปกคลุมพื้นผิวดินสนิทและรับแสงได้เพิ่มขึ้นให้พร้อมกับสิ้นสุดการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบพอดี คือพืชมี Optimum LAI โดยความหนาแน่นที่เหมาะสมขึ้นอยู่กับหลายปัจจัย เช่น ลักษณะทรงพุ่ม การแตกกอหรือแขนง เป็นต้น แต่การเพิ่มความหนาแน่นนั้นจะต้องไม่ทำให้พืชนั้นมี LAI สูงกว่าระดับ Optimum LAI ของพืชแต่ละชนิด ซึ่งพืชแต่ละชนิดจะมี Optimum LAI ที่ต่างกัน ความหนาแน่นของพืชจะถูกกำหนดโดยขนาดของทรงพุ่ม พันธุ์ที่มีทรงพุ่มขนาดใหญ่จะต้องปลูกด้วยระยะปลูกที่ห่างกว่าพันธุ์ที่มีขนาดทรงพุ่มที่เล็กกว่า ถ้าปลูกภายใต้สภาพของดินที่มีความอุดมสมบูรณ์ดี และไม่มีปัจจัยใดเป็นตัวจำกัด โดยขนาดของทรงพุ่มจะขึ้นอยู่กับอายุของพันธุ์ พันธุ์ที่มีอายุยาวจะมีการพัฒนาทรงพุ่มที่ยาวนานกว่าพันธุ์ที่มีอายุสั้น จึงทำให้มี LAI ที่สูงกว่า การเพิ่มความหนาแน่นเพื่อการเพิ่ม LAI จะทำได้มากน้อยแค่ไหนนั้นก็ขึ้นอยู่กับลักษณะการเจริญเติบโตของพืช พืชที่มีการเจริญเติบโตแบบลำต้นเดี่ยว (single stem) เช่นข้าวโพด ความหนาแน่นที่เหมาะสมของข้าวโพดจะมีช่วงแคบๆหรือเฉพาะเจาะจง เนื่องจากมีการเจริญแบบลำต้น

เดียวไม่มีการแตกกิ่งก้าน แต่สำหรับพืชที่มีการเจริญเติบโตแบบแตกกิ่งก้าน (multiple stem) เช่น ถั่วเหลือง ความหนาแน่นที่เหมาะสมจะมีช่วงค่อนข้างกว้างมากกว่าข้าวโพด (เฉลิมพล, 2542)

### กลยุทธ์การจัดการให้พืชรับแสงอย่างมีประสิทธิภาพ

จากที่ได้กล่าวมาจะเห็นว่าแสงเป็นปัจจัยที่สำคัญที่สุดปัจจัยหนึ่ง ในระหว่างปัจจัยต่าง ๆ ทางสภาพแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อการเจริญเติบโตของพืช ดังนั้นการจัดการใดก็ตามที่เพิ่มประสิทธิภาพการรับแสงตลอดฤดูกาลปลูก เช่น การจัดรูปแบบการปลูก ทิศทางของแถวปลูก วันปลูก การจัดการด้านความหนาแน่น และรวมทั้งการจัดการเรื่องน้ำและปุ๋ยอย่างเพียงพอ การจัดการดังกล่าวนี้ อาจจะสามารถที่จะนำไปสู่การเพิ่มการรับแสงของพืชได้อย่างมีประสิทธิภาพและนำไปสู่การเพิ่มผลผลิตได้ ดังที่จะกล่าวต่อไป

### การจัดรูปแบบการปลูก

เป้าหมายของการจัดรูปแบบการปลูก (planting pattern) ก็เพื่อให้พืชมีการกระจายตัวของใบคลุมพื้นที่อย่างสม่ำเสมอและไม่มีการซ้อนกันและบังกันมาก เพื่อให้ได้รับแสงที่ส่องลงมาให้มากที่สุด ดังนั้นพืชที่มีลักษณะของทรงพุ่มที่เป็นทรงกลมเช่น ถั่วเหลือง ถั่วเขียว ข้าวหรือข้าวสาลีควรมีรูปแบบหรือระยะของการปลูกระหว่างต้นและระหว่างแถวเท่ากัน เรียกว่า equidistance ดังนั้นความหนาแน่นที่เท่ากันจึงอาจมีรูปแบบของการปลูกที่แตกต่างกันได้ เช่น การปลูกด้วยระยะปลูก 50 x 50 ซม. จะให้ความหนาแน่นเท่ากับระยะปลูก 25 x 100 ซม. รูปแบบทั้งสองของการปลูกอาจให้ LAI ไม่แตกต่างกัน แต่ลักษณะการกระจายของพื้นที่ใบคลุมพื้นที่ดินจะแตกต่างกัน เมื่อการกระจายของพื้นที่ใบแตกต่างกัน ก็จะส่งผลให้มีพื้นที่ใบที่จะรับแสงได้แตกต่างกันด้วย การจัดระยะปลูก 25 x 100 ซม. ซึ่งระยะระหว่างแถวกว้างแต่มีระยะระหว่างต้นในแถวเดียวกันแคบ ในกรณีนี้ถึงแม้จะไม่มีใบบังซึ่งกันและกันระหว่างแถวแต่ก็อาจมีการบังกันมากเกิดขึ้นระหว่างต้นในแถวเดียวกัน ซึ่งจะส่งผลให้มีพื้นที่ใบรับแสง (ต่อพื้นที่) น้อยกว่าการจัดระยะปลูก 50 x 50 ซม. เกี่ยวกับเรื่องนี้ Pablo *et al.* (2000) รายงานว่า ระยะห่างระหว่างแถวที่ต่างกันจะส่งผลให้มีการรับแสงและการแข่งขันในปัจจัยด้านการเจริญระหว่างต้นแตกต่างกัน และทำให้การกระจายแสงในระหว่างแถวปลูกและต้นพืชต่างกัน ในทุกช่วงการพัฒนาต่างๆของพืช Mohammad *et al.* (2005) ศึกษารูปแบบการปลูก 4 รูปแบบในทานตะวันประกอบด้วย แถวกว้าง แถวปกติ แถวคู่ และแถวคู่สลับฟันปลา โดยมีความหนาแน่น 3 ระดับ คือ 6, 8 และ 10 ต้น/ตร.ม. พบว่า รูปแบบการปลูกแบบแถวคู่สลับฟันปลาที่ความหนาแน่น 8 ต้น/ตร.ม. จะมีการรับแสงได้สูงสุดและรูปแบบการปลูกแบบแถวคู่สลับฟันปลาและแบบแถวปกติที่ความหนาแน่น 8 ต้น/ตร.ม. จะให้ผลผลิตสูงสุด เกี่ยวกับเรื่องนี้ Gardner



and Auma (1989) กล่าวว่าที่ความหนาแน่นเดียวกันแต่มีการจัดรูปแบบการปลูกที่ต่างกัน จะทำให้มีการรับแสงได้เพิ่มขึ้นแตกต่างกันและส่งผลให้ผลผลิตเพิ่มขึ้นแตกต่างกันด้วย Pablo *et al.* (2000) รายงานว่าข้าวโพดที่ความหนาแน่นเดียวกันแต่มีการจัดรูปแบบการปลูกที่ต่างกันจะสามารถเพิ่มจำนวนเมล็ดต่อพื้นที่ได้ 14.5 เปอร์เซ็นต์ และเพิ่มผลผลิตได้ 20.5 เปอร์เซ็นต์ ซึ่ง Dwyer *et al.* (1992) กล่าวว่า ความแตกต่างของรูปแบบการปลูกของข้าวโพดจะมีผลต่อพื้นที่ใบในการรับแสงและประสิทธิภาพการใช้แสงของข้าวโพด

### ทิศทางของแถวปลูก

ตำแหน่งของดวงอาทิตย์ การขึ้นและการตกของดวงอาทิตย์จะมีความสัมพันธ์ต่อทิศทางการกระจายแสง ซึ่งเป็นปัจจัยหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อการกระจายแสงในทรงพุ่มต่อทิศทางของแถวปลูก เนื่องจากตำแหน่งของดวงอาทิตย์ซึ่งเป็นแหล่งของแสงที่ส่องมายังทรงพุ่ม มีการเปลี่ยนแปลงในรอบวันและฤดูกาล แสงในตอนเช้าและตอนบ่ายแสงจะส่องมายังคั่นพืชในแนวนอนหรือขนานกับพื้นดินมากกว่า ดังนั้น การเอนเอียงหรือมุมของใบอาจไม่มีความสำคัญมากนักต่อการกระจายของแสงในทรงพุ่ม แต่การวางทิศทางของแถวปลูกจะมีความสำคัญมากต่อการกระจายแสงของคั่นพืช เมื่อดวงอาทิตย์เคลื่อนตำแหน่งมาอยู่เหนือศีรษะมากขึ้น แสงจะถูกส่องมายังคั่นพืชในแนวตั้งภายใต้สภาพเช่นนี้ รูปร่างของใบ มุมของใบ และการเรียงตัวของใบจะมีผลกระทบอย่างมากต่อการกระจายของแสงในทรงพุ่ม ซึ่งการวางแถวปลูกพืชในทิศทางที่ต่างกันจะมีผลต่อการกระจายแสงในระหว่างแถวและการกระจายแสงระหว่างคั่นพืช Baker and Meyer (1966) กล่าวว่า ในช่วงเช้าจนถึงเวลาเที่ยงวัน การวางแถวปลูกในแนวทิศเหนือและใต้จะได้รับปริมาณแสงมากกว่าการวางแถวปลูกในแนวทิศตะวันออกและตะวันตก และในช่วงบ่ายก็เช่นกัน จากการศึกษาของ Steiner (1986) พบว่าการจัดรูปแบบการปลูกแบบของข้าวฟ่าง โดยมีการวางแถวปลูกในแนวทิศเหนือและใต้ จะสามารถเพิ่มปริมาณการรับแสงของพืชได้และยังทำให้การคายระเหยของพืชลดลง จากการศึกษาของ Tsubo *et al.* (2001) กล่าวว่า ข้าวโพดที่ปลูกโดยมีทิศทางของแถวปลูกเหนือ และใต้และทิศทางของแถวปลูกตะวันออกและตะวันตก จะมีการรับแสงแตกต่างกันประมาณ 5 เปอร์เซ็นต์

### ฤดูปลูกและวันปลูก

เนื่องจากพลังงานแสงจะเปลี่ยนแปลงไปตามฤดู ดังนั้นฤดูปลูกจึงมีบทบาทสำคัญที่กำหนดปริมาณแสงที่พืชรับตลอดฤดูปลูก ในหลักการควรปลูกในฤดูที่มีพลังงานแสงสูง โดยเฉพาะข้าวโพดซึ่งเป็นพืช  $C_4$  ที่ต้องการแสงมากและใช้แสงได้มากในการสังเคราะห์แสง เนื่องจากข้าวโพดมีจุดอิ่มตัวด้วยแสงสูงกว่า ข้าวสาลีและถั่วเหลืองซึ่งเป็นพืช  $C_3$  ตำแหน่งต่างๆบนพื้นโลก

(ละติจูดต่างกัน) จะได้รับอิทธิพลของพลังงานแสงที่ส่องลงมาไม่เท่ากัน ในเขตหนาว (temperate zone) ในระหว่างฤดูปลูกพืชจะมีการเปลี่ยนแปลงของพลังงานแสงที่ส่องลงมาข้างต้นพืชอย่างมาก แต่ในเขตร้อน (tropical zone) พลังงานในแต่ละฤดูกาลจะไม่เปลี่ยนแปลงมากนัก การเปลี่ยนแปลงจะเกิดขึ้นเป็นทีละน้อย เพราะฉะนั้นการปลูกพืชควรเลือกปลูกพืชในฤดูกาลที่มีพลังงานแสงสูงสุด และสอดคล้องกับให้พืชนั้นสร้าง Optimum LAI ได้พอดีกับที่พลังงานแสงส่องลงมาสูงสุด ดังนั้นการกำหนดวันปลูกพืชในฤดูเดียวกันจึงมีความสำคัญ การปลูกเร็วหรือช้าไปอาจทำให้พืชนั้นสร้าง Optimum LAI ไม่สอดคล้องกับวันที่มีพลังงานแสงส่องลงมาสูงสุด พืชจึงได้รับแสงไม่เต็มที่ แต่อย่างไรก็ตาม วันปลูกที่เหมาะสมนั้นยังต้องพิจารณาถึงปัจจัยอื่นๆ ด้วย เช่น วันปลูกที่เหมาะสมสำหรับข้าวโพดในเขตอบอุ่น พืชจะมี Optimum LAI หลังจากในช่วงเวลาที่มีพลังงานแสงสูงสุดได้ผ่านไปแล้ว ทั้งนี้เนื่องจากมีอุณหภูมิต่ำเข้ามามีบทบาทร่วมเพราะถ้าเลื่อนวันปลูกให้เร็วขึ้นอีก อุณหภูมิของดินจะต่ำไปไม่เหมาะสมกับการงอกของเมล็ด ดังนั้นการกำหนดวันปลูกที่เหมาะสมจะทำให้พืชได้รับพลังงานแสงสูงสุด พร้อมกับพืชนั้นมี Optimum LAI และได้รับแสงตลอดฤดูปลูกสูงสุด Awal *et al.* (2006) รายงานว่า การกำหนดวันปลูกพืชในฤดูปลูกที่เหมาะสม จะทำให้พืชได้รับพลังงานแสงที่ส่องลงมาตลอดฤดูปลูกพืชสูงสุด จะส่งผลต่อการสะสมน้ำหนักรากเหง้าข้าวโพดให้สูงขึ้นและนำไปสู่การเพิ่มผลผลิตของข้าวโพดได้

### การปลูกแถวแคบ

เป้าหมายสำคัญของการปลูกแถวแคบหรือการลดระยะห่างระหว่างแถวลงก็คือ ทำให้พืชนั้นมีทรงพุ่มประสานชิดติดกันหรือคลุมพื้นที่อย่างพร้อมกันที่พืชนั้นสิ้นสุดการเจริญทางลำต้นและใบพอดี ซึ่งระยะปลูกนี้พืชจะมีการบังแสงระหว่างต้นน้อยที่สุด ถือว่าเป็นความหนาแน่นที่เหมาะสม ซึ่งเป็นวิธีหนึ่งที่พืชจะได้รับแสงมากขึ้น (ต่อพื้นที่) โดยการปลูกด้วยจำนวนต้นให้มากพอเพื่อให้พืชมี optimum LAI แต่ในขณะที่เดียวกันจะต้องคำนึงว่าพืชจะไม่เกิดการแข่งขันกันระหว่างต้นมากเกินไป แต่ถ้าปลูกด้วยความหนาแน่นที่ต่ำมากเกินไป เมื่อการเจริญถึงระยะที่สิ้นสุดการเจริญทางต้นและใบแล้ว ยังทำให้เกิดช่องว่างระหว่างต้นเกิดขึ้น จะทำให้พลังงานแสงที่ส่องมาสูญเสียไปกลับการเผาผลาญดินโดยเปล่าประโยชน์ ซึ่ง Harvey *et al.* (1997) กล่าวว่า การจัดการความหนาแน่นของพืชปลูกที่เหมาะสมจะเพิ่มการรับแสงของพืชและช่วยรักษาความชื้นในดินและลดการคายระเหยน้ำจากพื้นดิน Marvel *et al.* (1992) รายงานว่าการจัดความหนาแน่นที่สูงเกินไปจะทำให้เกิดการบังแสงของใบระหว่างต้นได้ เนื่องจากใบล่างถูกบังแสงมากขึ้นเป็นลำดับ และทำให้ลำต้นพืชมีขนาดเล็ก เกิดการหักล้มเกิดขึ้น ซึ่ง Ghosh and Singh (1994) กล่าวว่า พืชที่มีความหนาแน่นที่แตกต่างกันจะมีผลต่อการกระจายแสงในทรงพุ่ม ซึ่งพืชที่มีความหนาแน่นสูงจะเกิดการ

บ่งแสงจากใบบนของต้นพืชทำให้แสงส่องผ่านทรงพุ่มได้น้อยลง แต่พืชจะมีประสิทธิภาพการรับแสงได้สูงกว่าพืชปลูกที่มีความหนาแน่นต่ำ จากการศึกษาการปลูกแถวแคบของ Board *et al.* (1992) และ Board and Harville (1996) รายงานว่าการปลูกแถวแคบจะสามารถช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการรับแสงของถั่วเหลืองในช่วงระหว่างการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ และช่วงออกดอก แต่ถ้ามีความหนาแน่นมากเกินไป Larry *et al.* (2002) พบว่า การเพิ่มความหนาแน่นที่มากเกินไปของถั่วเหลืองจะทำให้ประสิทธิภาพการรับแสงของถั่วเหลืองลดลงเนื่องจากการบังแสงระหว่างต้นเกิดขึ้น

ดังนั้นการเพิ่มความหนาแน่นและการปลูกแถวแคบเพื่อการเพิ่ม LAI จะทำได้มากน้อยแค่ไหนนั้นก็ขึ้นอยู่กับพืช พืชที่มีการเจริญเติบโตแบบลำต้นเดี่ยว (single stem) เช่นข้าวโพด ความหนาแน่นที่เหมาะสมของข้าวโพดจะมีช่วงค่อนข้างแคบ เนื่องจากการเจริญแบบลำต้นเดี่ยวไม่มีการแตกกิ่งก้านหรือหน่อ Tetio and Gardner (1988) ศึกษาความหนาแน่นของข้าวโพดระหว่าง 0.8 – 15.4 ต้นต่อ ตร.ม. ต่อการรับแสงของข้าวโพด พบว่า การรับแสงจะสูงขึ้นเมื่อมีการเพิ่มความหนาแน่นและสามารถรับแสงได้สูงสุดถึง 97 เปอร์เซ็นต์ จากการศึกษาของ Tollenaar and Aguilera (1992) รายงานว่า ข้าวโพดลูกผสมสายพันธุ์ใหม่จะมีความทนทานต่อความหนาแน่นของประชากรที่สูงมากกว่าข้าวโพดลูกผสมสายพันธุ์เก่า เนื่องจากเป็นเพราะว่าข้าวโพดลูกผสมสายพันธุ์ใหม่จะมีการเรียงตัวของใบที่ดีกว่าข้าวโพดลูกผสมสายพันธุ์เก่า ซึ่งเป็นผลให้มีการรับแสงได้สูงและมีการสะสมน้ำหนักรากสูงกว่าข้าวโพดลูกผสมสายพันธุ์เก่าในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้นและใบ

นอกจากนี้ผลพลอยได้ที่เป็นประโยชน์อีกหลายๆด้านจากการปลูกแถวแคบคือ สามารถลดความหนาแน่นของวัชพืชรหว่างแถวปลูก ซึ่ง Elmore (1990) พบว่าถั่วเหลืองแถวแคบจะมีทรงพุ่มที่ชิดติดกันอย่างรวดเร็ว เมื่อพืชคลุมผิวดินแล้วจะยับยั้งการงอกของวัชพืช ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองของ สมชายและมนตรี (2540) พบว่าการเพิ่มความหนาแน่นของถั่วเขียวพันธุ์ชัยนาท 60 จาก 32,000 ต้นต่อไร่ไปเป็น 128,000 ต้นต่อไร่ สามารถช่วยลดปริมาณวัชพืชลงได้อย่างมาก

#### ความสมบูรณ์ของใบ

การที่พืชมี LAI ที่เหมาะสมสูงอย่างเคียวคงไม่พอ LAI นั้นควรจะคงทนมีอายุยาวและสามารถดำเนินกิจกรรมการสังเคราะห์แสงได้ดีด้วย ซึ่งเป็นประโยชน์อย่างมากโดยเฉพาะในระยะการสะสมน้ำหนักรากเมล็ด เมื่อพืชมีอายุใบที่ยาวนานจะทำให้พืชมีระยะเวลาในการสังเคราะห์แสงในการสะสมน้ำหนักรากเมล็ดได้ยาวนานขึ้น ความคงทนของใบขึ้นอยู่กับหลายปัจจัยด้านเช่น ปัจจัยด้านพันธุกรรม เช่น พันธุ์อายุสั้นและพันธุ์อายุยาว พืชที่มีอายุยาวพื้นที่ใบจะสามารถรับแสงและสังเคราะห์แสงได้ยาวนานกว่าพืชที่มีอายุสั้นจึงทำให้มี DM สูงกว่าพืชที่มีอายุสั้น ปัจจัยด้าน

สภาพแวดล้อม เช่น อุณหภูมิไม่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์แสง (Squire, 1993) ปัจจัยด้านการจัดการ เช่น การขาดน้ำ (Sionit and Kramer, 1977) และปัจจัยด้านธาตุอาหาร โดยเฉพาะธาตุไนโตรเจน ซึ่งมีผลต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ ในใบ ใบพืชที่มีอายุน้อยและอายุมากจะมีความสามารถในการสังเคราะห์แสงต่ำ เนื่องจากใบมีการเสื่อมสลายของคลอโรฟิลล์ ทำให้การสังเคราะห์แสงของใบลดลง นอกจากนี้ไนโตรเจนยังช่วยชะลอการร่วงหล่นของใบ (Salisbury and Ross, 1985) จากการศึกษาของ Saratha *et al.* (2001) พบว่า ถั่วเหลืองสายพันธุ์ใหม่จะมีค่าความคงทนของใบ (LAD) ยาวนานกว่าถั่วเหลืองสายพันธุ์เก่า ซึ่งส่งผลให้มีการถ่ายเทสารสังเคราะห์และการระเหยน้ำหนักแห้งที่ต่ำกว่า จึงทำให้ผลผลิตของถั่วเหลืองสายพันธุ์ใหม่สูงกว่าสายพันธุ์เก่าถึง 30 เปอร์เซ็นต์ และ Vietor *et al.* (1977) ศึกษาอายุของใบข้าวโพดที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสงข้าวโพด โดยศึกษากับข้าวโพดสายพันธุ์แท้ พันธุ์ลูกผสม และพันธุ์ผสมเปิด พบว่า มีความแตกต่างของอัตราการสังเคราะห์แสงที่ระยะการพัฒนาดังกล่าวที่ศึกษา โดยทั่วไปอัตราการสังเคราะห์แสงจะลดลงตามอายุใบที่แก่เกินไป

#### การถ่ายเทสารสังเคราะห์กับการสร้างผลผลิต

ในเรื่องของการใช้แสงของพืชนั้น พืชใช้แสงในกระบวนการสังเคราะห์แสง เพื่อสร้างสารสังเคราะห์พวกแป้งและน้ำตาล เพื่อไปใช้ในการเจริญเติบโตและพัฒนาส่วนต่างๆ ของต้นพืช พืชที่รับแสงและใช้แสงได้สูงย่อมมีประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงได้สูง ส่งผลให้พืชมีอัตราการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนต่างๆ ของพืชได้สูง (Evans, 1975) ดังนั้นประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงจึงเป็นปัจจัยที่มีผลต่อการถ่ายเทสารสังเคราะห์ (assimilate partitioning) พืชที่มีประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงที่สูงย่อมต้องมีระบบการลำเลียงและการถ่ายเทสารสังเคราะห์ที่ดีด้วย ดังนั้นกระบวนการกระจายและการถ่ายเทสารสังเคราะห์จึงมีบทบาทสำคัญต่อการเจริญเติบโตของส่วนต่างๆ ของพืช ในส่วนที่เกี่ยวข้องกับการสร้างผลผลิตนั้น การถ่ายเทหรือการกระจายสารสังเคราะห์ในระหว่างการเจริญทั้งทางการเจริญทางลำต้นและใบและการเจริญทางแพร่พันธุ์จะมีผลต่อการสร้างผลผลิตของพืช

ระหว่างการเจริญทางลำต้นและใบ ใบเป็นแหล่งผลิตหรือแหล่งสังเคราะห์แสง (source) สารสังเคราะห์จากกระบวนการสังเคราะห์แสงจะถูกแบ่งสรรปันส่วนไปใช้ในการเจริญเติบโตและพัฒนา ราก ลำต้น และใบ ซึ่งถือว่าเป็นแหล่งรับหรือใช้สารสังเคราะห์ (sink) ที่สำคัญ ในระหว่างที่พืชมีการเจริญทางลำต้นและใบ ถ้าสารสังเคราะห์ถูกส่งไปที่ใบมาก จะทำให้พืชมีพื้นที่ใบมาก การที่พืชมีพื้นที่ใบมากจะสามารถรับแสงได้มากและมีอัตราการสังเคราะห์แสงที่สูง ซึ่งเป็นประโยชน์ในการสร้างสารสังเคราะห์ไปสะสมในส่วนต่างๆ ของพืชได้มากขึ้น แต่อย่างไรก็ตามใบนั้นต้องการ



น้ำและธาตุอาหาร ดังนั้นการส่งสารสังเคราะห์ไปยังราก เพื่อให้รากมีความสมบูรณ์จึงมีความสำคัญเช่นกัน พืชที่มีการแตกหน่อ แขนงหรือกิ่งก้าน ขณะที่ยังอ่อนอยู่จะต้องการสารอาหารจากต้นแม่ (main stem) จนกว่าตัวเองจะสามารถสร้างอาหารได้เพียงพอ การแตกหน่อ หรือกิ่งก้านที่ไม่เหมาะสมและไม่สมดุลนั้นจะมีผลกระทบต่อผลผลิต ซึ่งจะมีผลต่อการเจริญของเมล็ดต่อไป

จากการศึกษาการถ่ายเทสารสังเคราะห์ในระหว่างการเจริญของเมล็ด ได้ศึกษากันมากในพืชพืชและพืชที่มีเมล็ดเล็ก จากการศึกษาในข้าวสาลี และข้าวบาร์เลย์ พบว่า ใบธง (flag leaf) ต้น และ ช่อรวง (head) เป็น source ที่อยู่ใกล้เมล็ด มีบทบาทสำคัญในการส่งสารสังเคราะห์ไปยังเมล็ด ส่วนใบล่างจะทำหน้าที่เลี้ยงลำต้นส่วนล่างและราก (Lupton, 1966; Wardlaw, 1968 อ้างโดย Gardner *et al.*, 1985) อย่างไรก็ตาม ถ้าใบบนถูกตัดออกไป ใบล่างก็สามารถจะส่งสารสังเคราะห์ไปเลี้ยงรากได้เช่นกัน (Marshall and Wardlaw, 1973อ้างโดย Gardner *et al.*, 1985)

Porter *et al.* (1950) พบว่า การบังแสงที่ช่อรวงตลอดเวลาของข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์ มีผลทำให้ผลผลิตลดลง 20 – 30% และ ผลจากการศึกษาในเวลาต่อมาโดย Gardner *et al.* (1985) ได้คำนวณโดยการวัดแสงโดยตรงของข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์ใน พบว่าเมล็ดได้สารสังเคราะห์จากกระบวนการ remobilization 25 % ได้จากการสังเคราะห์แสงของต้นและใบในขณะนั้น 45 % และได้จากช่อรวงเองถึง 30 %

สำหรับข้าวโพดซึ่งมีฝักอยู่ประมาณกลางลำต้น ซึ่งแตกต่างจากพวกพืชพืช ดังนั้นเมล็ดจึงได้สารสังเคราะห์ส่วนใหญ่จากตัวใบ กาบใบ และใบส่วนบนที่อยู่ใกล้กับฝักมีส่วนส่งสารสังเคราะห์ไปเมล็ดถึง 85 % ทุกใบของข้าวโพดมีส่วนส่งสารสังเคราะห์ไปที่เมล็ด ในขณะที่พืชพืชจะได้รับสารสังเคราะห์จากใบส่วนบนของรวงเท่านั้น (Gardner *et al.*, 1985)

### กระบวนการ Remobilization

คือ กระบวนการที่สารสังเคราะห์ถูกเคลื่อนย้ายอีกครั้งหนึ่งจากแหล่งที่ถูกเก็บสะสมไปยังแหล่งอื่น หรือ sink อื่น เมื่อพืชมีการสังเคราะห์แสงได้มากกว่าใช้ สารสังเคราะห์ที่เหลือก็จะถูกเก็บสะสมไว้ และเมื่อพืชเจริญถึงระยะที่ต้องการใช้อาหารมาก เช่น ในระหว่างการเจริญหรือสะสมน้ำหนักแห้งเมล็ดและถ้าขณะนั้นพืชไม่สามารถสังเคราะห์แสงได้พอ สารที่ถูกเก็บสะสมอยู่นั้นก็จะถูกเคลื่อนย้ายมาสนับสนุนเพิ่มเติมทันที กระบวนการ remobilization เกิดขึ้นได้ทั้งสารอินทรีย์และอนินทรีย์ ใบแก่ก่อนที่ร่วงหล่นไป (senescence) สารต่างๆในใบ เช่น คาร์โบไฮเดรต สารประกอบพวกไนโตรเจน ฟอสฟอรัส และซัลเฟอร์จะถูกส่งไปยัง sink อื่น (Gardner *et al.*, 1985) อภิพรณ (2523) รายงานว่า การสะสมน้ำหนักรวมในเมล็ด เกิดจากสารสังเคราะห์ที่ได้จากการสังเคราะห์แสงในช่วงที่พืชสะสมน้ำหนักรวมในเมล็ด (current photosynthesis) ประมาณ 80 %

และอีกประมาณ 20 % ได้จากสารสังเคราะห์ที่เก็บสะสมไว้ในลำต้นแล้วเคลื่อนย้ายเข้าไปในเมล็ด (remobilization) ถึงแม้ว่าสารสังเคราะห์ส่วนนี้จะมีน้อยกว่าแต่ก็มีความสำคัญมากในการที่จะทำให้ ขบวนการสะสมน้ำหนักรักษาเนื้อเยื่อไปอย่างต่อเนื่องในกรณีที่ประสิทธิภาพของการสังเคราะห์แสง ของพืชมีอัตราลดลง และภายใต้สภาวะเช่นนี้ เมล็ดจะได้สารอาหารจากกระบวนการ remobilization เพิ่มขึ้นนั่นเองซึ่งส่วนใหญ่จะสะสมอยู่ในรูปของคาร์โบไฮเดรต ไขมัน และ โปรตีน สารเหล่านี้สามารถเปลี่ยนไปอยู่ในรูปอื่นเพื่อการเคลื่อนย้ายอีกได้ กระบวนการ remobilization จะขึ้นอยู่กับพันธุกรรมและสภาพความเครียด (stress) ของพืช เมื่อพืชอยู่ในสภาวะเครียด ในระหว่างการสะสมน้ำหนักรักษาเนื้อเยื่อ เช่นใน สภาพพืชเกิดการขาดน้ำซึ่งทำให้การสังเคราะห์แสงลดลง ภายใต้ สภาพเช่นนี้เมล็ดจะมีกระบวนการ remobilization ในอัตราที่เพิ่มขึ้นกว่าพืชที่ปลูกในสภาพที่ปกติที่มีการสังเคราะห์ได้เพียงพอ

Murata and Matsushima (1975) ศึกษาในข้าว พบว่า เมื่อข้าวพัฒนาถึงระยะสะสมน้ำหนักรักษาเนื้อเยื่อ เมล็ด แป้งที่ถูกสะสมในกาบใบและลำต้นจะเปลี่ยนรูปเป็นน้ำตาลรูปหนึ่งซึ่งเคลื่อนที่ได้ไปยังเมล็ดทันที ซึ่ง Gardner *et al.* (1985) ได้รายงานไว้ในข้าวสาลีและข้าวบาร์เลย์ เมล็ดได้สารสังเคราะห์จากกระบวนการ remobilization ประมาณ 25 เปอร์เซ็นต์ โดย Watanabe *et al.* (1997) กล่าวว่า สารสังเคราะห์พวกคาร์โบไฮเดรต ที่เหลือจากการใช้เพื่อการเจริญเติบโตในช่วงก่อนออกดอก จะถูกเก็บสะสมไว้ในกาบใบและลำต้นและแป้งที่ถูกสะสมไว้จะถูกส่งมาเพื่อใช้ในการสะสมน้ำหนักรักษาเนื้อเยื่อ

ในข้าวโพดกระบวนการ remobilization เกิดขึ้นน้อยเมื่อเปรียบเทียบกับธัญพืช ถ้ากระบวนการดังกล่าวเกิดขึ้นมากกับข้าวโพด จะทำให้ข้าวโพดหักล้มได้ง่าย เพราะเนื่องจากฝักมีน้ำหนักรักษาเนื้อเยื่อ การ remobilization ของข้าวโพดพันธุ์สมัยใหม่กับพันธุ์ในอดีตไม่แตกต่างกันมากนัก และ กระบวนการ remobilization นี้มีส่วนสัมพันธ์กับความแข็งแรงของต้น ดังนั้นในการคัดเลือกพันธุ์ข้าวโพดสมัยใหม่ จึงจะไม่คัดเลือกพันธุ์ที่มีการ remobilization ที่สูง เนื่องจากเพื่อป้องกันการหักล้มของต้น พันธุ์สมัยใหม่จึงมีความต้านทานต่อการหักล้ม (Gardner *et al.*, 1985)

### ดัชนีเก็บเกี่ยว (HI)

ตามที่ได้กล่าวมาข้างต้นว่า การเพิ่มผลผลิตของพืชนอกจากทำได้ด้วยการเพิ่ม DM แล้ว ยังสามารถทำได้ด้วยการเพิ่ม HI ซึ่งเป็นดัชนีที่บ่งบอกถึงความสามารถหรือประสิทธิภาพของพืชในการเคลื่อนย้ายถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปยังส่วนที่เจริญเป็นผลผลิต HI เป็นเรื่องที่เกี่ยวข้องกับ กระบวนการทางสรีรวิทยา (Donald and Hamlin, 1976) HI เกี่ยวข้องกับขนาดหรือความจุของส่วนที่เจริญไปเป็นผลผลิตและระบบการเคลื่อนย้ายถ่ายเทสารสังเคราะห์ ถ้าขนาดความจุนี้ไม่สมดุล

หรือไม่สามารถที่จะรองรับสารสังเคราะห์ตามที่พืชสังเคราะห์ได้ทั้งหมด หรือระบบการเคลื่อนย้ายถ่ายเทมีปัญหาก็จะส่งผลกระทบต่อ HI ซึ่ง HI เป็นลักษณะทางพันธุกรรม ซึ่งแปรผันได้ตามสภาพแวดล้อม โดย HI เป็นสัดส่วนหรือความสัมพันธ์ระหว่างน้ำหนักเมล็ด (ผลผลิต) กับ DM (เฉลิมพล, 2535)

มีพืชหลายชนิดได้รับการปรับปรุงให้มีผลผลิตสูงขึ้น ซึ่งเป็นผลมาจากการที่พืชนั้นมี HI สูงขึ้น ความก้าวหน้าของการปรับปรุงผลผลิตด้วยการปรับปรุง HI ให้สูงขึ้น ได้แก่การปรับปรุงผลผลิตของธัญพืชเมืองหนาว ข้าวโพดพันธุ์ลูกผสมและข้าวพันธุ์สมัยใหม่ที่ให้ผลผลิตสูง เฉพาะในส่วนของข้าว HI ได้ปรับปรุงให้สูงขึ้นจาก 0.20 – 0.30 ซึ่งเป็นพันธุ์ดั้งเดิมให้เป็น 0.50 – 0.60 ของพันธุ์ที่ให้ผลผลิตสูงในปัจจุบัน (Yoshida, 1981) ในข้าวโพดพันธุ์ลูกผสมค่าเฉลี่ยของ HI จะมีค่าประมาณ 0.42 – 0.52 (Echarta and Andrade, 2003) อีกตัวอย่างหนึ่งการปรับปรุงผลผลิตถั่วลิสงในประเทศสหรัฐอเมริการะหว่างปี ค.ศ. 1947 – 1977 ด้วยการปรับปรุง HI ให้สูงขึ้นจาก 0.23 เป็น 0.51 เป็นผลทำให้ผลผลิตเพิ่มขึ้นอีกประมาณเท่าตัวคือ เพิ่มขึ้นจาก 2.5 ตัน/เฮกตาร์ เป็น 5.5 ตัน/เฮกตาร์ โดยน้ำหนักแห้งยังอยู่ในระดับเดิมคือประมาณ 10.8 ตัน/เฮกตาร์ (Duncan, 1978) การที่มีค่า HI สูงแสดงว่าพืชมีประสิทธิภาพการถ่ายเทสารสังเคราะห์ไปยังผลหรือเมล็ดได้ดีหรือกล่าวอีกนัยหนึ่งได้ว่า ผลผลิตของพืชนั้นมีการตอบสนองดีต่อการใส่ปัจจัยการผลิต ดังนั้นการใส่ปัจจัยใดก็ตามที่มีผลทำให้มีการเจริญทางลำต้นมากและใบมาก หรือมีการสะสม DM มาก ก็จะส่งผลให้ผลผลิตมากขึ้นตามไปด้วย จะพบว่าพืชที่มีค่า HI สูงนั้นจะมีทรงพุ่มที่ดี มีรูปร่างและการเรียงตัวของใบที่ดีและเอื้ออำนวยต่อการกระจายของแสงและรับแสง กล่าวคือมีใบเรียว แคบ สั้น และตั้งตรง และต้นไม่สูงมากนัก ซึ่งส่งผลให้มีอัตราการใช้แสงได้สูง เช่น IR8 และ กข. เป็นต้น (เฉลิมพล, 2535)

นักสรีรวิทยาการผลิตพืชไร่มีความปรารถนาที่จะได้พันธุ์ที่มี HI สูง พันธุ์ที่มี HI สูงย่อมมีโอกาสที่จะให้ผลผลิตสูงถ้าหากว่าการสะสม DM ของพันธุ์นั้นไม่ถูกจำกัดโดยปัจจัยทางพันธุกรรมหรือทางการจัดการ พันธุ์ที่มี HI สูงแต่ให้ผลผลิตต่ำย่อมเป็นไปได้ ถ้าพันธุ์นั้นมี DM น้อย สาเหตุที่มี DM น้อยอาจเกิดขึ้นได้ 2 กรณีคือ ถูกจำกัดโดยพันธุกรรม หรือถูกจำกัดโดยการจัดการ และปฏิบัติดูแลไม่เหมาะสม ถ้าถูกจำกัดโดยพันธุกรรมก็ยังไม่สามารถเพิ่มน้ำหนักแห้งได้โดยการจัดการ ไม่ว่าจะเป็นการจัดการเรื่องน้ำ ธาตุอาหาร ความหนาแน่น ปล่อยให้ปลูกเป็นต้น (เฉลิมพล, 2542)