

ลักษณะทางนิเวศสรีระบางประการของไผ่สี่ชนิด ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

Some Ecophysiological Characteristics of Four Bamboo Species at Trat Agroforestry Research Station, Trat Province

คำนำ

ไผ่เป็นพืชเศรษฐกิจทางเลือกชนิดหนึ่งที่เกษตรกรนิยมปลูกโดยเฉพาะไผ่ที่ใช้ประโยชน์จากลำไผ่และหน่อไผ่สามารถรับประทานได้ เช่น ไผ่ตง (*Dendrocalamus asper* (Schultes F.) Backer ex Heyne) ไผ่รวกคำ (*Thyrsostachys oliveri* Gamble) เป็นต้น นอกจากนี้ส่วนงานป่าไม้มูลนิธิโครงการหลวงได้นำชนิดพันธุ์ไผ่หวานอ่างช้าง (*Dendrocalamus latiflorus* Munro) และไผ่หยก (*Bambusa oldhamii* Munro) ซึ่งเป็นไผ่ที่มีถิ่นกำเนิดเดิมอยู่ทางตอนใต้ของประเทศจีนมาปลูกครั้งแรกในประเทศไทยปี พ.ศ. 2529 ณ สถานีเกษตรหลวงอ่างช้าง อำเภอฝาง จังหวัดเชียงใหม่ ทำให้ไผ่ทั้ง 4 ชนิด ดังกล่าวได้รับความสนใจปลูกเป็นอย่างยิ่ง เนื่องจากไผ่มีการเติบโตดี การลงทุนไม่สูงมาก การจัดการดูแลรักษาง่ายไม่ยุ่งยาก โรคและแมลงที่ทำลายมีน้อย มีการเก็บเกี่ยวผลผลิตได้ต่อเนื่องและมีตลาดรองรับอย่างแน่นอน จากศักยภาพในการแปรรูปบรรจุกระป๋องเป็นหน่อไม้สดและหน่อไม้ดองส่งขายทั้งภายในประเทศและต่างประเทศ ทำให้ไผ่ได้รับการส่งเสริมให้มีการปลูกเพิ่มมากขึ้น ซึ่งปัจจุบันรูปแบบการปลูกไผ่มี 2 รูปแบบใหญ่ๆ คือ สวนไผ่เพื่อการศึกษาวิจัยซึ่งเป็นการเก็บรวบรวมอนุรักษ์พันธุ์ไผ่ชนิดต่างๆ และสวนไผ่เชิงพาณิชย์เพื่อผลิตหน่อและลำเป็นสินค้าจำหน่าย

ประเทศไทยเป็นประเทศในเขตร้อนมีความหลากหลายของชนิดพันธุ์ไผ่ ทั้งนี้เป็นเพราะว่ามีปัจจัยแวดล้อมที่เหมาะสมและเอื้ออำนวยต่อการเติบโตและผลผลิต ซึ่งการเติบโตและผลผลิตของต้นไผ่จะถูกควบคุมจากปัจจัยภายในอันได้แก่ ลักษณะทางพันธุกรรม และปัจจัยภายนอกอันได้แก่ สภาพสิ่งแวดล้อม โดยผ่านกระบวนการทางสรีรวิทยาของต้นไผ่ในการสร้างอาหารและการใช้พลังงาน กระบวนการสรีรวิทยาที่สำคัญ ได้แก่ การสังเคราะห์แสง การคายน้ำและการหายใจ ซึ่งกระบวนการเหล่านี้จะสัมพันธ์กับสิ่งแวดล้อมอันได้แก่ แสง อุณหภูมิ ความชื้นบรรยากาศ ปริมาณน้ำ ดินและธาตุอาหาร เป็นต้น ซึ่งมีความผันแปรตลอดเวลา กระบวนการทางสรีรวิทยาที่เกิดจากการเปลี่ยนแปลงของสิ่งแวดล้อมนี้เรียกว่า นิเวศสรีรวิทยา (ecophysiology) การศึกษาระบบการ

จัดการปลูกไฟในประเทศไทยได้มีการวิจัยอย่างแพร่หลาย แต่ความรู้ความเข้าใจเกี่ยวกับลักษณะทางด้านนิเวศรีวิทยาของไฟยังมีน้อยมาก ดังนั้นควรเร่งศึกษาข้อมูลด้านนิเวศรีวิทยาเพื่อที่จะทราบถึงประสิทธิภาพของพืชหรือต้นไม้ในการเติบโตและผลผลิต ซึ่งสามารถใช้พิจารณาความเหมาะสมของชนิดพันธุ์ต่อการปลูกในพื้นที่นั้นและนำไปส่งเสริมให้เกษตรกรปลูกต่อไป

วัตถุประสงค์

1. เพื่อศึกษารูปแบบความผันแปรในรอบวันของลักษณะทางนิเวศรีระ อันได้แก่ อัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายน้ำ ประสิทธิภาพการใช้น้ำ และการชักนำการเปิดปากใบของไฟตงไฟรวดดำ ไฟหวานอ่างขาง และไฟหยกทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน
2. เพื่อศึกษาความสัมพันธ์ของอัตราการสังเคราะห์แสงกับปัจจัยแวดล้อมอันได้แก่ ปริมาณความเข้มแสง อุณหภูมิใบ และปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบ
3. เพื่อศึกษาความแตกต่างของปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบของไฟทั้ง 4 ชนิด และความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบกับปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ

การตรวจเอกสาร

ลักษณะของไผ่ที่ทำการศึกษา

ไผ่ เป็นพืชใบเลี้ยงเดี่ยวที่มีวิวัฒนาการจากพืชวงศ์หญ้า (Family Gramineae) ซึ่งอยู่ใน Subfamily Bambusoideae ส่วนใหญ่จะมีลำต้นกลมและตรงกลางกลวง มีข้อ (internode) เพื่อเสริมสร้างความแข็งแรงให้แก่ลำต้น มีเนื้อไม้แข็ง มีก้านใบ (petiole) ที่เห็นได้ชัดเจน กาบหุ้มลำ (culm sheath) จะหลุดร่วงไปเมื่อลำเติบโตเต็มที่ ซึ่งไผ่แต่ละชนิดมีความหนาของลำและความยาวของปล้องแตกต่างกัน เส้นใยของลำไผ่จะประสานกันแน่น มีความเหนียวและความยืดหยุ่น ทำให้สามารถโค้งงอหรือตัดได้ตามความต้องการ เปลือกหรือผิวของลำไผ่จะแข็งและเรียบเป็นมัน มีระบบเหง้า (rhizome) หลัก 2 แบบ คือระบบเหง้ากอ (sympodial or pachymorph rhizome system) และระบบเหง้าเดี่ยว (monopodial or leptomorph rhizome system) ไผ่สามารถปรับตัวได้ดีเมื่อขึ้นในสภาพแวดล้อมต่างๆ และผันแปรไปตามสภาพแวดล้อมได้ง่าย ไผ่ชนิดเดียวกันแต่ขึ้นอยู่ในพื้นที่ที่มีสภาพทางภูมิศาสตร์และปริมาณน้ำฝนแตกต่างกันจะมีลักษณะภายนอกแตกต่างกันไป โดยไผ่มีการกระจายพันธุ์ตามธรรมชาติไปเกือบทุกพื้นที่ของโลกทั้งในเขตร้อน เขตอบอุ่น และเขตหนาว ยกเว้นในทวีปยุโรป ซึ่งทั่วโลกมีการค้นพบไผ่ที่ให้เนื้อไม้ (woody bamboo) ที่มีการนำหน่อและลำไผ่มาใช้ประโยชน์อย่างอเนกประสงค์ประมาณ 77 สกุล 1,030 ชนิด (รุ่งนภา และคณะ, 2544)

ไผ่ตง มีชื่อพฤกษศาสตร์ว่า *Dendrocalamus asper* (Schultes F.) Backer ex Heyne และชื่อพ้องคือ *Gigantochloa asper* Kurz และ *Bambusa asper* Schult มีชื่อสามัญว่า Sweet bamboo ไผ่ตงไม่ใช่ไผ่พื้นเมืองของไทยมีการนำท่อนพันธุ์จากประเทศจีนเข้ามาปลูกเมื่อประมาณ พ.ศ. 2447 บริเวณจังหวัดปราจีนบุรี ลักษณะโดยทั่วไปเป็นไผ่ที่มีขนาดใหญ่สูงถึง 20 เมตร ลำมีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 6 – 20 เซนติเมตร ลำเมื่อยังอ่อนจะมีขนสีน้ำตาลละเอียดคลุมแนวเรียบลำต้น เมื่อลำอายุมากขึ้นขนจะหลุดไปและเริ่มมีสีเขียวขึ้นไม่มีหนาม กระงาบหุ้มลำเห็นได้ชัดเจนสูงประมาณ 0.7 – 1.0 เซนติเมตร ปลายจะแยกเป็นแฉกๆ มีขน ปล้องยาวประมาณ 30 – 50 เซนติเมตร มีข้อบวม ชูชัดเจน ที่ข้อแต่ละข้อซึ่งอยู่ระดับต่ำ ๆ จะมีรากฝอยแตกออกมาและบริเวณโคนลำ มีลายขาว สลับเทา ลำมีเนื้อหนาประมาณ 11 – 36 มิลลิเมตร หรือเกือบตัน ใบเป็นรูปหอกมีปลายใบเรียวแหลม โคนใบป้านและมีขนาดไม่เท่ากันทั้ง 2 ข้างจากเส้นกลางใบ ขอบใบสากและคม ขนาดใบยาว 20 – 30 เซนติเมตร และกว้าง 1.5 – 3.5 เซนติเมตร หลังใบไม่มีขน ท้องใบบางมีเส้นลายใบประมาณ 11 – 13 คู่ ก้านใบสั้นยาวประมาณ 0.2 เซนติเมตร ไม่มีครีบกาบ กระงาบใบมีหยักเล็กน้อยและ

กาบใบด้านนอกไม่มีขน หน่อมีน้ำหนักประมาณ 1 – 10 กิโลกรัม ส่วนกาบหุ้มลำตอบนบน ๆ มักจะยาวประมาณ 30 – 40 เซนติเมตร กาบหุ้มลำมีลักษณะคล้ายหนังบาง เมื่อยังอ่อนจะมีสีเขียวอ่อนและขนที่ปลายยอดของหน่อมักหลุดง่าย ขนตอนโคนของกาบสีเข้มขึ้น กาบของหน่อตอนต่ำ ๆ จะมีขนสีน้ำตาลเข้มปกคลุมค่อนข้างหนาแน่น (สอาด, 2528)

ไผ่รวกดำ มีชื่อพฤกษศาสตร์ว่า *Thyrsostachys oliveri* Gamble มีชื่อพื้นเมืองคือ ไผ่เปา ไผ่สลอน (ซาน ภาคเหนือ) วาบอซู (กะเหรี่ยง แม่ฮ่องสอน) การกระจายพันธุ์ตามธรรมชาติพบในภาคเหนือและภาคตะวันตกของประเทศไทย และทางตอนเหนือของประเทศพม่า เป็นไผ่ที่อยู่ในป่าเบญจพรรณขึ้น ส่วนใหญ่ขึ้นปะปนกับไม้สักเป็นกอแน่น ลำต้นเปลาตรงสูงประมาณ 10 – 20 เมตร กิ่งเรียวเล็กมีเฉพาะตอนปลายลำ เส้นผ่าศูนย์กลางของลำประมาณ 5 – 8 เซนติเมตร เมื่อยังอ่อนมีสีเขียวสดและมีขนอ่อนสีน้ำตาลอมเทา ลำแก่จะมีสีเขียวอมเหลือง ข้อโตมองเห็นได้ชัด กาบหุ้มลำบางแนบชิดกับลำมีสีเขียวถึงสีส้มหรือน้ำตาล ด้านนอกมีขนแน่นและไม่หลุดร่วงเมื่อแก่ ยอดกาบบางเรียวสอบไปหาปลาย ไม่มีครีบกาบ กระจ้งของกาบแคบประมาณ 0.3 เซนติเมตร ใบยอดกาบเป็นรูปปลายสว่านสามเหลี่ยมและมียอดเล็กแหลม ใบสีเขียวอ่อนรูปหอกขอบขนาน ปลายใบเรียวแหลม โคนใบกลมขนาดของใบยาว 15 – 20 เซนติเมตร และกว้าง 1.2 – 3.0 เซนติเมตร ก้านใบสั้นประมาณ 0.2 – 0.5 เซนติเมตร ใบมีขน ขอบใบสากและคม ท้องใบมีขนยาวและหลังใบมีขนแข็ง เส้นลายใบมีอยู่ 6 คู่ กาบหุ้มใบมีขนเป็นร่อง ปลายกาบไม่มีขน ครีบกาบสั้นตอนปลายตัดและมีขนอ่อนๆ ไผ่รวกดำเป็นไผ่ที่มีการใช้ประโยชน์จากลำ เช่น ใช้สานตะกร้า และงานหัตถกรรมต่างๆ (Pungbun Na Ayudhya, 2000)

ไผ่หวานอ่างขาง มีชื่อพฤกษศาสตร์ว่า *Dendrocalamus latiflorus* Munro และชื่อพ้องคือ *Bambusa latiflorus* (Munro) Kurz และ *Sinocalamus latiflorus* (Munro) McClure โดยมีชื่อสามัญว่า Taiwan giant bamboo, ma bamboo และ bamboo taiwan เป็นต้น โดยธรรมชาติแล้วไผ่หวานอ่างขางเป็นไผ่ที่ขึ้นกระจายอยู่ทั่วไปในทางตอนใต้ของจีนแผ่นดินใหญ่ และทางตอนเหนือของพม่า มีการปลูกกันอย่างกว้างขวางทั่วเกาะไต้หวัน ลักษณะโดยทั่วไปจะขึ้นเป็นกลุ่มกอแน่น ลำต้นเปลาตรง ปลายยอดมีขนาดเล็ก ความสูงประมาณ 14 – 25 เมตร ผิวลำเรียบไม่มีขนและมีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลาง 8 – 20 เซนติเมตร ลำหนา 0.5 – 3.0 เซนติเมตร ความยาวปล้อง 20 – 70 เซนติเมตร กาบหุ้มลำยาวมีลักษณะคล้ายหนังและหลุดร่วงไป ปลายยอดกาบเป็นรูปไข่กลมค่อนข้างสมมาตรมีขนสีน้ำตาลสั้น ๆ ขึ้นปกคลุมอยู่ กาบใบยาว 10 – 22 เซนติเมตร กระจ้งเด่นชัดยาว 2 – 3 มิลลิเมตร ใบรูปรีไปจนถึงรูปหอกขอบขนาน กว้าง 2.5 – 7.5 เซนติเมตร ปลายใบแหลม บริเวณข้อมีลักษณะ

บวมมน และมักมีรากอากาศรอบ ๆ ขั้ว ดินที่ปลูกควรเป็นดินทราย มีการระบายน้ำดี มี pH ในช่วง 4.5 – 7.7 ควรปลูก 32 – 64 กอต่อไร่ โดยขุดหลุมขนาด 1 x 1 เมตร ลึกประมาณ 80 เซนติเมตร ควรใส่ปุ๋ยปีละ 4 ครั้ง โดยกอหนึ่ง ๆ ควรใส่ปุ๋ยยูเรีย 2.5 กิโลกรัม Ca_3PO_4 1.5 กิโลกรัม KCl 1 กิโลกรัม และ CaSiO_2 2.5 กิโลกรัม จะเริ่มเก็บเกี่ยวหน่อได้ตั้งแต่ปีที่สอง แต่การขุดหน่อในเชิงพาณิชย์จะทำการขุดหน่อในปีที่ 4 โดยได้หน่อประมาณ 3,200 – 6,400 กิโลกรัมต่อไร่ต่อปี (ชู และคณะ, 2532)

ไผ่หยก มีชื่อพฤกษศาสตร์ว่า *Bambusa oldhamii* Munro มีชื่อพ้องคือ *Dendrocalamopsis oldhamii* (Munro) Keng f. และ *Sinocalamus oldhamii* (Munro) McClure โดยมีชื่อสามัญว่า Lü Zhu และ Ryoku-chiku เป็นไผ่ที่อยู่ในสกุล *Bambusa* มีลักษณะประจำสกุลคือส่วนใหญ่เป็นไผ่ขนาดใหญ่ มีเนื้อลำหนาและกาบหุ้มลำหนา กาบมีลักษณะเป็นรูปสามเหลี่ยม และหลุดร่วงไปเมื่อลำแก่ ใบยอดกาบหนา แข็ง มักมีขน ตอนล่างของลำมักแตกแขนงและมีหนาม ไผ่หยกเป็นไผ่ที่มีถิ่นกำเนิดอยู่ทางตอนใต้ของจีนแผ่นดินใหญ่ ต่อมานำไปปลูกบนเกาะไต้หวัน ลักษณะทั่วไปเป็นไผ่ที่มีลำสูงประมาณ 6 – 12 เมตร เส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 3 – 12 เซนติเมตร ลำอ่อนมีสีเขียวอ่อน เมื่ออายุมากขึ้นจะมีสีเขียวเข้มแกมดำ และเมื่อแก่มากขึ้นจะมีสีเขียวอมเหลือง ความหนาของลำประมาณ 0.4 – 1.2 เซนติเมตร ปล้องยาวประมาณ 20 – 35 เซนติเมตร บริเวณข้อมีกิ่งแขนงมาก การปลูกควรปลูกประมาณ 80 กอต่อไร่ โดยปลูกในดินร่วนปนทราย ดินลึกมีการระบายน้ำดี โดยทำการขุดหลุมปลูกขนาด 50 x 60 เซนติเมตร ลึก 60 เซนติเมตร ควรใส่ปุ๋ย NPK ที่มีอัตราส่วน 2:1:1 ในปีแรก 2 – 3 ครั้ง ในอัตรา 100 – 200 กรัมต่อกอ และในปีที่สองใส่ 3 – 4 ครั้งในอัตรา 300 – 400 กรัมต่อกอ โดยจะเริ่มเก็บเกี่ยวหน่อได้ตั้งแต่ต้นปีที่สามเป็นต้นไป (ชู และคณะ, 2532)

การสังเคราะห์แสง

การสังเคราะห์แสง (photosynthesis) เป็นกระบวนการที่พืชดูดซับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศผ่านเข้าปากใบ เพื่อใช้เป็นวัตถุดิบในการสังเคราะห์อาหาร โดยใช้พลังงานที่ได้จากแสงอาทิตย์ และในขณะเดียวกันก็ปลดปล่อยก๊าซออกซิเจนออกมาสู่บรรยากาศ ซึ่งในกระบวนการนี้พืชสีเขียวจะนำพลังงานแสงมาเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมีสะสมในโมเลกุลของสิ่งมีชีวิต วัตถุดิบที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงคือ น้ำและก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ผลผลิตที่ได้คือ คาร์โบไฮเดรต หรือ แป้ง หรือน้ำตาล รวมทั้งปลดปล่อยออกซิเจนออกมา ซึ่งสิ่งมีชีวิตจะนำไปใช้ในกระบวนการเมแทบอลิซึม (metabolism) เพื่อสร้างสารประกอบอื่นๆ ที่จำเป็นต่อการดำรงชีพ (สมบุญ, 2544) การสังเคราะห์แสงในบางความหมายจะเป็นการเปลี่ยนแปลงและสะสมให้อยู่ในสภาวะที่ซับซ้อนของ

คาร์บอน (carbon assimilation) ซึ่งแตกต่างไปจากนักสรีรวิทยาบางกลุ่มที่ใช้คำว่า assimilation หมายถึง การผลิต การเพิ่มขึ้นของเนื้อเยื่อใหม่จากคาร์โบไฮเดรตและสารประกอบไนโตรเจน (Kramer and Kozlowski, 1979) อัตราการสังเคราะห์แสงและปริมาณผลผลิตที่ได้้นอกจากจะผันแปรตามชนิดของพันธุ์ไม้แล้ว ยังขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อมที่พันธุ์ไม้ขึ้นปกคลุม ทั้งนี้เพราะสภาพแวดล้อมต่างๆ นั้นมีการเปลี่ยนแปลงได้ ดังนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงและปริมาณผลผลิตที่ได้จะต้องผันแปรไปด้วย ซึ่งเป็นอิทธิพลมาจากปฏิกริยาระหว่างปัจจัยภายใน (internal factor) และสภาพแวดล้อมภายนอก (environmental factor) (สมบุญ, 2544 ; Devlin and Barker, 1971)

ปัจจัยภายในจะเกี่ยวข้องกับระบบสรีรวิทยาต่างๆ ภายในต้นไม้ อันได้แก่ ลักษณะโครงสร้างของใบ ซึ่งรวมถึงช่องว่างระหว่างเซลล์ ความหนาของชั้นคิวตินบนผิวใบ การเรียงตัวของ mesophyll จำนวนของเมตสึคโลโรพลาสต์ภายในเซลล์และการเปิดปิดของปากใบ (อักษร, 2521) ในขณะที่ปากใบเปิด ต้นไม้จะมีการแลกเปลี่ยนก๊าซและมีการสูญเสียน้ำออกไป ต้นไม้จะมีกลไกควบคุมการปิดของปากใบเมื่อสูญเสียน้ำจำนวนมาก เพื่อให้การใช้น้ำเป็นไปอย่างเหมาะสมต่อหน่วยผลผลิตของการสังเคราะห์แสง (Sutcliffe, 1974)

เทียมใจ (2536) กล่าวว่า อายุของใบจะช่วยให้ทราบถึงความสัมพันธ์ซึ่งกันและกันระหว่างการเติบโตของลำต้นและความสามารถในการสังเคราะห์แสงของใบ โดยทั่วไปแล้วอัตราการสังเคราะห์แสงของใบพืชจะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วในระหว่างที่ใบเริ่มมีการพัฒนาจนกระทั่งใบพืชขยายตัวเต็มที่แล้วจึงค่อย ๆ ลดลง และในระหว่างช่วงปลายของการพัฒนาของใบหรือเมื่อใบแก่ใกล้ร่วง อัตราการสังเคราะห์แสงจะต่ำมาก โดยอัตราการสังเคราะห์แสงในช่วงแรกของใบที่เริ่มมีการพัฒนาและขยายขนาดมีค่าค่อนข้างต่ำนั้นเป็นผลอันเนื่องมาจากมีอัตราการหายใจที่สูงมาก ทั้งการชักนำการเปิดปากใบ มีค่าต่ำ ต่อมาอัตราการสังเคราะห์แสงจะมีค่าสูงขึ้นในระหว่างที่ใบมีการพัฒนาจนเต็มที่ ซึ่งเป็นช่วงเดียวกับการที่อัตราการหายใจในที่มีค่อย ๆ ลดลง และในช่วงที่ใบขยายตัวนี้จะมีการสร้างรงควัตถุต่างๆ เพิ่มขึ้น นอกจากนี้จะมีการสร้างเอนไซม์ต่างๆ ที่มีส่วนในการสังเคราะห์แสง และกิจกรรมของเอนไซม์เหล่านี้ก็จะมีประสิทธิภาพเพิ่มขึ้นด้วย ส่วนการลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสงเมื่อใบแก่และใกล้ร่วงจะสัมพันธ์กับการลดลงของค่าการชักนำการเปิดปากใบ ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบและกิจกรรมของเอนไซม์ Ticha *et al.* (1985) พบว่า ในระหว่างที่ใบพืชมีการพัฒนา พืชจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุด เมื่อใบพืชมีขนาดพื้นที่ผิวใบประมาณ 35 – 90 เปอร์เซ็นต์ของขนาดพื้นที่ผิวใบเมื่อขยายตัวเต็มที่ หรือเมื่อใบพืชมีขนาดความยาวของแผ่นใบ 35 – 40 เปอร์เซ็นต์ของขนาดความยาวใบเมื่อขยายตัวเต็มที่แล้ว

การคายน้ำ

การคายน้ำ (transpiration) คือ การที่ส่วนของพืชเหนือพื้นดินสูญเสียน้ำออกจากลำต้นพืช ในรูปไอน้ำ โดยระเหยผ่านโครงสร้างของพืชที่ทำหน้าที่ควบคุมการสูญเสียน้ำ ได้แก่ ปากใบ (stomata) คิวติเคิล (cuticle) และเลนติเซล (lenticel) การคายน้ำทางปากใบเรียกว่า stomatal transpiration การคายน้ำทางผิวของใบและลำต้นอ่อนๆ เรียกว่า cuticular transpiration และการคายน้ำทางเลนติเซล ซึ่งเป็นรูเล็กๆ ที่ลำต้นเรียกว่า lenticular transpiration น้ำภายในพืชส่วนใหญ่จะระเหยโดยผ่านปากใบ (Bidwell, 1979) และบางส่วนซึ่งน้อยมากจะระเหยโดยตรงจากเซลล์ผิวใบ ด้านนอกที่ติดกับบรรยากาศ ทั้งนี้เพราะด้านนอกของเซลล์ผิวใบถูกเคลือบด้วยไขที่มักมีรูปร่างเป็นเส้นเรียงต่อกันเป็นหลายชั้นเพื่อลดอัตราการระเหย

การคายน้ำมีปัจจัยที่เกี่ยวข้อง 2 ประการ คือปัจจัยเกี่ยวกับพืชและปัจจัยจากสภาพแวดล้อม (Meidner and Mansfield, 1968) ปัจจัยเกี่ยวกับพืชที่มีผลทำให้การคายน้ำของพืชแตกต่างกัน ได้แก่ ลักษณะโครงสร้างทั้งภายในและภายนอกของใบ (Jackson, 1967) เช่น พืชที่มีสารไขมันฉาบบนผิวใบหนา การสูญเสียน้ำจะเกิดขึ้นน้อยกว่าพืชที่มีสารไขมันฉาบบนผิวใบเพียงบาง ๆ (Mayer and Anderson, 1939) ทำให้มีการสะท้อนแสงได้ดีขึ้น ส่งผลให้การคายน้ำลดลง ระดับของปากใบพืชก็มีผลต่อการคายน้ำ โดยพืชที่มีระดับปากใบต่ำกว่าผิวใบ (sunken stomata) จะมีการคายน้ำน้อยกว่าพืชที่มีปากใบอยู่ระดับเดียวกับผิวใบ (typical stomata) และน้อยกว่าพืชที่มีปากใบอยู่เหนือระดับผิวใบ (raising stomata) เป็นต้น พืชที่มีการเปิดปากใบยากย่อมมีการคายน้ำน้อยกว่าพืชที่มีการเปิดปากใบง่ายเมื่ออยู่ในสภาพแวดล้อมที่ใกล้เคียงกัน (Sutcliffe, 1974) ส่วนลักษณะโครงสร้างการจัดเรียงตัวของเซลล์ชั้น mesophyll ภายในเนื้อใบนั้น ถ้ามีการจัดเรียงตัวกันแบบหลวม ๆ ทำให้มีเนื้อที่สัมผัสอากาศมาก โอกาสที่ทำให้มีการสูญเสียน้ำจะเพิ่มมากขึ้นด้วย แต่ใบที่มี water storage cell ซึ่งเป็นเซลล์ที่สะสมน้ำมากการสูญเสียน้ำก็จะลดลงเช่นกัน

ปัจจัยแวดล้อมที่มีผลต่อการคายน้ำของพืช ได้แก่ อุณหภูมิ (Weunscher and Kozlowski, 1971) เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น การคายน้ำของพืชจะเพิ่มมากขึ้น แต่เมื่ออุณหภูมิสูงถึงจุดหนึ่งแล้วการคายน้ำจะลดลง เนื่องจากการปิดของปากใบ ความเข้มของแสงก็มีอิทธิพลต่อการคายน้ำเช่นกัน เนื่องจากพืชจะมีการเปิดของปากใบมากขึ้นในสภาพที่ได้รับแสง ซึ่งการเปิดของปากใบมีผลโดยตรงต่อการคายน้ำ (Pereira and Kozlowski, 1978) ความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศที่อยู่รอบ ๆ ใบก็มีผลต่อการคายน้ำ ถ้าในอากาศมีความชื้นสัมพัทธ์ต่ำหรือมีกระแสลมพัดผ่านจะทำให้การคาย

น้ำของต้นไม้สูงกว่าปกติ แต่ถ้ากระแสลมมีความรุนแรง การคายน้ำจะลดลงเนื่องมาจากการปิดของปากใบ ปริมาณน้ำหรือความชื้นที่ต้นไม้สามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้เป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อการคายน้ำ โดยปกติในดินที่มีปริมาณความชื้นเพียงพอต้นไม้จะมีการคายน้ำสูง และเมื่อดินมีปริมาณความชื้นลดลงการคายน้ำของต้นไม้จะลดลงด้วย เนื่องจากการปิดของปากใบ (Davies and Kozłowski, 1975) ในกรณีที่ความชื้นในดินลดลงมาก ต้นไม้จะมีการทิ้งใบเพื่อลดปริมาณการคายน้ำให้น้อยลง

นอกจากนั้นอัตราการคายน้ำยังถูกควบคุมโดยความแตกต่างระหว่างความดันไอระหว่างใบกับอากาศ (leaf to air vapor pressure difference) แรงต้านอากาศขอบใบ (boundary layer resistance) และความต้องการน้ำของราก และ การศึกษาของ Kozłowski *et al.* (1991) พบว่า การคายน้ำในรอบวันและฤดูกาลของต้นไม้และไม้พุ่มจะสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงของพลังงานแสงอาทิตย์และพื้นที่ผิวใบ อัตราการคายน้ำของต้นไม้ในรอบวันจะสูงเมื่อใกล้เที่ยงวันทั้งนี้เนื่องมาจากการเปิดกว้างของปากใบในเวลากลางวันและลดลงต่ำสุดในเวลากลางคืน

ประสิทธิภาพการใช้น้ำ

ประสิทธิภาพการใช้น้ำ (water use efficiency : WUE) หมายถึงความสามารถของพืชที่จะใช้น้ำแต่ละหน่วยในการเติบโตหรือสะสมในรูปมวลชีวภาพ ซึ่งสามารถคำนวณได้จากอัตราส่วนระหว่างน้ำหนักแห้งหรือผลผลิตต่อปริมาณการใช้น้ำ หรืออาจใช้สัดส่วนระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงต่ออัตราการคายน้ำซึ่งมีหน่วยเป็น $\mu\text{mol. CO}_2 / \text{mmol. H}_2\text{O}$ พืชที่มีประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงจะให้ผลผลิตสูงด้วย แต่ไม่เกี่ยวข้องกับการทนทานต่อความแห้งแล้ง เนื่องจากความหมายของการทนทานต่อความแห้งแล้งจะมุ่งให้พืชอยู่รอดได้ภายใต้สภาพแวดล้อมที่ขึ้น พืชหลายชนิดมีความทนทานต่อสภาพการขาดน้ำรุนแรงได้ แต่มีประสิทธิภาพในการใช้น้ำต่ำถึงแม้จะขึ้นอยู่ในสภาพที่ไม่ขาดน้ำก็ตาม พืช CAM โดยทั่วไปจะมีประสิทธิภาพการใช้น้ำค่อนข้างสูง เพราะปากใบจะปิดในตอนกลางวันเพื่อลดการคายน้ำ ปากใบที่ปิดนั้นมิได้ทำให้ลดการคายน้ำมากกว่าลดการสังเคราะห์แสง Brown and Simmons (1979) ได้ศึกษาเปรียบเทียบประสิทธิภาพการใช้น้ำระหว่างพืช C3 กับ C4 พบว่า พืช C4 ไม่ว่าจะเป็นพวกพืชใบเลี้ยงคู่หรือใบเลี้ยงเดี่ยวจะมีประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงกว่าพืช C3 โดยเฉลี่ยประมาณ 2 เท่า ซึ่งสาเหตุหนึ่งเป็นผลมาจากการที่พืช C4 มีอัตราการสังเคราะห์แสงและอัตราการเติบโตสูงกว่า โดยเฉพาะภายใต้สภาพแวดล้อมที่มีพลังงานแสงอุดมภูมิและมีแรงต้านของปากใบสูง (Begg and Turner, 1976) เมื่อแรงต้านของปากใบสูงขึ้นมีผล

ทำให้อัตราการไหลซึมของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เข้าปากใบลดลง แต่อัตราการลดลงในพืช C4 นั้นไม่มากเท่ากับพืช C3 ในขณะที่การเพิ่มขึ้นของแรงดันของปากใบได้ช่วยลดการคายน้ำ ดังนั้นจะเห็นได้ว่าถ้าพืชลดการคายน้ำโดยไม่มีผลทำให้การสังเคราะห์แสงลดลง ก็เป็นทางหนึ่งของการเพิ่มประสิทธิภาพการใช้น้ำ

การชักนำการเปิดปากใบ

การชักนำการเปิดปากใบ (stomatal conductance) เป็นคุณสมบัติที่มีความสัมพันธ์กับการแพร่กระจายของก๊าซและไอน้ำผ่านเข้าออกทางช่องว่างของปากใบในระหว่างที่มีการสังเคราะห์แสงและการคายน้ำ ซึ่งเป็นลักษณะทางสรีระที่มีผลต่อการเติบโตและการปรับตัวของพืชต่อปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีความผันแปร การชักนำการเปิดปากใบ ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงชลศักย์ (water potential) ภายในใบ อุณหภูมิของใบ และมีผลต่อการดูดซับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (Farquhar and Thomas, 1982) อย่างไรก็ตาม การผ่านเข้าออกของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในใบ ไม่ได้ขึ้นอยู่กับ การเปิดของปากใบเท่านั้น แต่ยังขึ้นอยู่กับปริมาณความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบด้วย ซึ่งจะมีผลทำให้ปากใบปิดและทำให้ค่าการชักนำการเปิดปากใบลดต่ำลง (Kozlowski *et al.*, 1991)

ความสามารถของการเปิดและปิดของปากใบจะผันแปรไปตามอายุของใบและปัจจัยแวดล้อม โดยปัจจัยแวดล้อมมีผลอย่างมากต่อการเปิดและปิดของปากใบ ได้แก่ ปริมาณแสง ความชื้นสัมพัทธ์ อุณหภูมิใบ สถานะการขาดน้ำของใบ และความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ทั้งในอากาศและภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ของใบ (Squire and Black, 1981) ซึ่งมีผลกระทบต่อการเปิดและปิดของปากใบทั้งทางตรงและทางอ้อม โดยทั่วไปค่าการชักนำการเปิดปากใบจะลดลงเมื่อต้นพืชขาดน้ำ และจะเพิ่มขึ้นเมื่อภายในใบพืชมีปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จำกัด ถ้าพืชสูญเสียน้ำอันเนื่องมาจากการคายน้ำมากแต่ไม่สามารถดูดน้ำขึ้นมาทดแทนได้ทัน จะมีผลทำให้เกิดการขาดแคลนน้ำ พืชจะมีการปรับตัวโดยการปิดปากใบเพื่อลดการคายน้ำ โดยค่าการชักนำการเปิดปากใบจะมีความแตกต่างกันระหว่างใบกลางแจ้งกับใบในที่ร่ม ผิวใบด้านบนกับผิวใบด้านล่างและระดับของใบที่อยู่ด้านบนของเรือนยอดกับด้านล่างเรือนยอดเพราะว่าจำนวนของปากใบและโครงสร้างของใบที่แตกต่างกัน โดยทั่วไปใบที่อยู่ในที่กลางแจ้งจะแสดงค่าการชักนำการเปิดปากใบแตกต่างจากค่าการชักนำการเปิดปากใบในที่ร่มอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (Kozlowski *et al.*, 1991)

ในช่วงปลายฤดูการเติบโตของใบ ค่าการชักนำการเปิดปากใบจะมีค่าต่ำลง เนื่องจากกิจกรรมทางสรีรวิทยาภายในใบลดลง จากการศึกษาของ ชเนศ (2539) ในกล้าไม้ 6 ชนิด พบว่า กล้าไม้อินทนิลน้ำ มะขาม ประดู่ป่าและชัยพฤกษ์ซึ่งเป็นชนิดไม้ผลัดใบ มีค่าการชักนำการเปิดปากใบในเดือนพฤษภาคมที่ค่อนข้างสูงและแตกต่างจากเดือนธันวาคมอย่างมีนัยสำคัญยิ่ง แต่ในกล้าไม้ไทรใบทองและพิศุลซึ่งเป็นไม้ไม่ผลัดใบให้ค่าการชักนำการเปิดปากใบในแต่ละฤดูกาลเติบโตไม่แตกต่างกัน นอกจากนี้การลดลงของค่าการชักนำการเปิดปากใบจะทำให้การแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่เป็นประโยชน์ใน mesophyll ของกระบวนการสังเคราะห์แสงลดลงด้วย

ปัจจัยแวดล้อมที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสง

Kozlowski and Pallardy (1997) กล่าวว่า ปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสง ได้แก่ แสง อุณหภูมิ ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ ปริมาณน้ำ ปริมาณความชื้น ความอุดมสมบูรณ์ของดิน ความเค็ม มลภาวะ สารเคมี โรคและแมลง นอกจากนี้การสังเคราะห์แสงยังตอบสนองต่อการปฏิบัติทางวนวัฒน อันได้แก่ การตัดสาขายาระยะ การลิดกิ่ง การใส่ปุ๋ย และการชลประทาน เป็นต้น ซึ่งสภาพแวดล้อมดังกล่าวจะควบคุมลักษณะโครงสร้างของพืชทั้งภายนอกและภายในแตกต่างกัน โดยเฉพาะใบที่ปรับตัวและผันแปรไปตามสิ่งแวดล้อมค่อนข้างมาก อย่างเช่นพลังงานแสงอาทิตย์ที่ตกถึงใบจะถูกใช้ประมาณ 0.3 – 0.5 เปอร์เซ็นต์ ผ่านกระบวนการสังเคราะห์แสง (วงจันทร์, 2535) ถ้าหากพืชอยู่ในสภาวะที่ดีที่สุดจะได้ผลผลิตเพิ่มขึ้นประมาณ 10 เท่า

แสงเป็นปัจจัยแวดล้อมภายนอกที่จำเป็นอย่างยิ่งต่อการเกิดปฏิกิริยาในกระบวนการสังเคราะห์แสง แสงมีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์แสงทั้งในเชิงคุณภาพและเชิงปริมาณ ในเชิงคุณภาพนั้นแสงสีแดงและแสงสีน้ำเงินมีประสิทธิภาพสูงกว่าแสงชนิดอื่นในกระบวนการสังเคราะห์แสง โดยคลอโรฟิลล์จะตอบสนองต่อแสงสีแดงและสีน้ำเงิน (Willmer and Fricker, 1996) ปริมาณความเข้มของแสงนั้นมีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์แสงมาก แต่ในสภาพที่มีแสงเพียงพอปัจจัยที่จำกัดของอัตราการสังเคราะห์แสงจะเป็นปัจจัยอื่นในสิ่งแวดล้อมนั้น เช่น อุณหภูมิ ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ธาตุอาหารและพันธุกรรมของพืช โดยปกติความเข้มของแสงที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิเกิดขึ้นได้สูงสุดในไม้ยืนต้นเขตร้อนมีค่าระหว่าง $600 - 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (ลดาวัลย์ และคณะ, 2540) นอกจากนี้อัตราการสังเคราะห์แสงจะเพิ่มขึ้นเป็นสัดส่วนกับความยาวของช่วงวันเมื่อสภาพแวดล้อมอื่น ๆ คงที่ (สมบุญ, 2544)

การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อการเปลี่ยนแปลงความเข้มของแสงมีลักษณะเป็นเส้นโค้ง ในที่มีดต้นไม้จะปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ออกมาจากการหายใจ อัตราการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะเริ่มลดลงเมื่อใบไม้ได้รับแสงเพิ่มขึ้น เมื่อความเข้มของแสงเพิ่มขึ้นเรื่อยๆ จนถึงจุดที่เรียกว่า light compensation point อัตราการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจจะเท่ากับอัตราการดูดซับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากการสังเคราะห์แสงของใบพืช ทำให้อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์สุทธิของต้นไม้ ณ จุดนี้เป็นศูนย์ ซึ่ง light compensation point จะแตกต่างกันออกไปตามชนิดพรรณไม้ พันธุกรรม ชนิดของใบและอายุของใบ โดยใบใบที่เริ่มจะมี light compensation point ต่ำกว่าใบที่ได้รับแสง และใบที่มีอายุน้อยจะมี light compensation point สูงกว่าใบที่มีอายุมาก นอกจากนี้ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศและอุณหภูมิก็มีผลต่อ light compensation point โดยเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นการหายใจจะเกิดขึ้นเร็วว่าการสังเคราะห์แสง และ light compensation point ก็จะเพิ่มขึ้นด้วยจนมีค่าสูงสุดเมื่ออุณหภูมิสูงกว่า 30 องศาเซลเซียส (Kozlowski and Pallardy, 1991)

โดยปกติการสังเคราะห์แสงของต้นไม้จะเกิดขึ้นในช่วงของอุณหภูมิประมาณ 5 ถึง 40 องศาเซลเซียส ช่วงอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์แสงของไม้ยืนต้นในเขตร้อนมีค่าระหว่าง 25 ถึง 30 องศาเซลเซียส (Bannister, 1976) การเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงของต้นไม้เพิ่มขึ้นจนถึงระดับอุณหภูมิหนึ่ง จากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงจะเริ่มลดลงเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น เนื่องจากอุณหภูมิที่สูงมากจะไปยับยั้งปฏิกิริยาของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสง นอกจากนั้นอุณหภูมิที่สูงมาก ๆ ยังทำให้ปากใบของต้นไม้ปิด ดังเช่นที่ Atipanumpai (1989) ได้ทำการศึกษาการสังเคราะห์แสงของกล้าไม้กระถินเทพา พบว่า อัตราการสังเคราะห์แสงของกล้าไม้กระถินเทพาจะเพิ่มขึ้นเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น จนถึงอุณหภูมิประมาณ 24 องศาเซลเซียส หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงเริ่มลดลงเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นเรื่อย ๆ ลดาวัลย์ (2534) ได้แสดงให้เห็นว่า อัตราการสังเคราะห์แสงของไม้กระถินเทพามีความแตกต่างกันระหว่างถิ่นกำเนิดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติในทุกระดับอุณหภูมิ ซึ่งมีลักษณะคล้ายคลึงกับพรรณไม้ในเขตนาว (Luukkanen and Kozlowski, 1972) เมื่อทำการเปรียบเทียบอัตราการสังเคราะห์แสงระหว่างพรรณไม้ในเขตร้อนกับเขตนาว ในบางครั้งจะพบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงของพรรณไม้ในเขตร้อนต่ำกว่าพรรณไม้ในเขตนาว อย่างไรก็ตามการเติบโตที่รวดเร็วของพรรณไม้โตเร็วในเขตร้อนแม้ว่าจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงที่ต่ำกว่าพรรณไม้โตช้าในเขตนาวนั้น อาจจะเป็นเพราะว่าในเขตร้อนมีฤดูกาลเติบโตที่ยาวนานกว่าในเขตนาว

ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และออกซิเจนในบรรยากาศ มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์แสงของต้นไม้ ในสภาพที่มีแสงและอุณหภูมิเหมาะสมอัตราการสังเคราะห์แสงจะขึ้นกับปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ เมื่อเพิ่มความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ให้สูงขึ้นจะมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงในใบเพิ่มขึ้น แต่เมื่อความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศสูงเกิน 1,000 ppm อัตราการสังเคราะห์แสงในพืชอาจลดลงได้ (Allen, 1990) ส่วนออกซิเจนจำเป็นต่อกระบวนการหายใจของพืชโดยมีผลต่อกระบวนการหายใจในที่แสงของพืชด้วย เมื่อความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ลดลง อัตราการสังเคราะห์แสงของพืชจะลดลงด้วย เมื่อความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ลดลงถึง CO₂ compensation point อัตราการสังเคราะห์แสงจะมีค่าเท่ากับอัตราการหายใจ (Salisbury and Ross, 1992) มีรายงานว่าก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มมากขึ้นจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสง พื้นที่ผิวใบ มวลชีวภาพและผลผลิตของไม้ spruces เพิ่มขึ้น แต่จะทำให้อัตราการคายน้ำต่อหน่วยพื้นที่ผิวใบลดลง แต่การลดลงของอัตราการคายน้ำไม่เป็นสัดส่วนเดียวกับการลดลงของการชักนำการเปิดปากใบ เนื่องจากอุณหภูมิใบมีแนวโน้มสูงขึ้น (Yemm, 1965)

น้ำเป็นปัจจัยที่สำคัญไม่น้อยกว่าปัจจัยแวดล้อมอื่น ๆ ในบางท้องที่น้ำเป็นปัจจัยจำกัดการสังเคราะห์แสงและการสร้างผลผลิตของพืช น้ำเป็นองค์ประกอบของเซลล์และแหล่งให้อิเลคตรอน (electron) ที่ใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสง เมื่อต้นไม้ขาดน้ำอัตราการสังเคราะห์แสงจึงลดลง ในสภาพที่ขาดน้ำปากใบของพืชจะปิดเพื่อลดการคายน้ำ ป้องกันอันตรายที่จะเกิดกับเซลล์และการเสื่อมสภาพของเอนไซม์ ดังนั้นการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และออกซิเจนที่ปากใบจะเป็นไปได้ยาก เป็นผลให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง (Martin and Ruiz-Torres, 1992) เมื่อความเครียดน้ำเกิดขึ้น การปิดและการลดขนาดของปากใบเป็นกลไกอันดับแรกที่จะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง และพฤติกรรมของปากใบนี้อยู่ภายใต้อิทธิพลของกระบวนการทางชีวเคมีของเซลล์เป็นสำคัญ ซึ่งส่งผลกระทบทางตรงหรือทางอ้อมต่อกระบวนการสังเคราะห์แสง (Slatyer, 1996) อัตราการสังเคราะห์แสงของพืชจะลดลงเมื่อพืชขาดน้ำหรืออยู่ในสภาวะที่มีน้ำท่วมขัง Vadell *et al.* (1995) กล่าวว่า ในช่วงบ่ายซึ่งมีความเข้มแสงสูงมากจึงมีผลต่ออุณหภูมิใบและสถานะภพของน้ำภายในใบ เป็นผลให้อัตราการสังเคราะห์แสงของใบลดต่ำลง โดยพืชที่อยู่ในสภาพแห้งแล้งจะได้รับผลกระทบค่อนข้างเด่นชัด ส่วนในสภาพน้ำท่วมรากพืชจะขาดออกซิเจนที่ใช้ในการหายใจทำให้การดูดน้ำได้น้อยลงซึ่งมีผลกระทบต่ออัตราการสังเคราะห์แสงด้วย

ธาตุอาหารที่พืชได้รับก็มีอิทธิพลต่อศักยภาพในการผลิตของพืช โดยมีผลต่อปริมาณใบหรือเนื้อเยื่อที่ทำการสังเคราะห์แสง ธาตุอาหารที่จำเป็น ได้แก่ ไนโตรเจนและแมกนีเซียมซึ่งเป็นธาตุที่สำคัญในองค์ประกอบที่สำคัญของคลอโรฟิลล์ การขาดธาตุไนโตรเจนมีผลทั้งทางตรงและทางอ้อมต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงของพืช โดยจะทำให้ประสิทธิภาพของคลอโรฟิลล์ลดลง ลดพื้นที่ของใบ เปลี่ยนแปลงโครงสร้างของใบ กิจกรรมของเอนไซม์และกระบวนการที่เกิดขึ้นภายในพืชจะลดลง เนื่องจาก soluble proteins ใน Calvin cycle และ Tylakoid membrane มีธาตุไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบอยู่มาก นอกจากนั้นการสังเคราะห์แสงจะเกิดขึ้นได้สมบูรณ์ต้องมีไฮดรอกซิลของเหล็กที่มีความจำเป็นต่อการสร้างคลอโรฟิลล์และยังเป็นสารประกอบของไซโตโครม ส่วนแมกนีเซียมและคลอรีนจำเป็นต่อการแตกตัวของน้ำในปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสง ฟอสฟอรัสเกี่ยวข้องกับการส่งถ่ายพลังงานของ ADP – ATP (adenosine diphosphate - adenosinetriphosphate) โปแตสเซียมจะควบคุมการเปิดปิดของปากใบในการแพร่กระจายก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบ (สมบุญ, 2544) จะเห็นได้ว่าการขาดธาตุอาหารที่จำเป็นเหล่านี้ล้วนมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง

คลอโรฟิลล์

ปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นที่คลอโรพลาสต์ (chloroplast) จึงถือได้ว่าคลอโรพลาสต์เป็นศูนย์กลางของการสังเคราะห์แสง ในคลอโรพลาสต์จะประกอบด้วย คลอโรฟิลล์ ซึ่งเป็นรงควัตถุสีเขียว ที่เป็นตัวดูดซับและเปลี่ยนพลังงานแสงกักเก็บในรูปของพลังงานเคมี แสงอาทิตย์จะถูกดูดซับโดยคลอโรฟิลล์ที่ใบซึ่งจะถูกนำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสง คลอโรฟิลล์มีหลายชนิด ได้แก่ คลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี คลอโรฟิลล์ซี คลอโรฟิลล์ดีและคลอโรฟิลล์อี คลอโรฟิลล์เอจัดเป็นรงควัตถุสังเคราะห์แสงขั้นต้น ส่วนคลอโรฟิลล์ชนิดอื่น ๆ จัดเป็นรงควัตถุสังเคราะห์แสงขั้นสอง (รงควัตถุประกอบ) ทำหน้าที่ดูดพลังงานจากแสงแล้วส่งต่อไปให้คลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์เป็นสารประกอบอินทรีย์ชนิดหนึ่งที่ไม่ละลายในน้ำ แต่ละลายในตัวทำละลายที่เป็นสารอินทรีย์ คลอโรฟิลล์มีในโตรเจนเป็นส่วนประกอบของโครงสร้าง จากสูตรโมเลกุลของคลอโรฟิลล์เอ คำนวณได้ว่า คลอโรฟิลล์เอมีไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบอยู่ในปริมาณ 8.22% ของน้ำหนักโมเลกุล (สุมาลี, 2535)

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบแตกต่างกันในพืชแต่ละชนิด พืชบางชนิดมีอัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มมากขึ้นเมื่อใบมีปริมาณคลอโรฟิลล์สูงขึ้น

ในขณะที่พืชบางชนิดมีอัตราการสังเคราะห์แสงลดลงเมื่อใบมีปริมาณคลอโรฟิลล์เพิ่มขึ้น (นิตยา, 2536) นอกจากแสงเป็นแหล่งพลังงานในกระบวนการสังเคราะห์แสงแล้วยังมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบพืชอีกด้วย โดยทั่วไปใบจะมีปริมาณคลอโรฟิลล์เพิ่มมากขึ้นเมื่อได้รับแสงน้อยลง เช่น ใบเข็มเศรษฐี แต่ในใบเฟื่องฟ้าและพุทธรักษากลับมีปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลง (สุภา, 2536)

สถานที่ศึกษา

1. ที่ตั้ง

สถานีวิจัยวนเกษตรตราดตั้งอยู่เลขที่ 37/1 หมู่ 6 ตำบลท่ากุ่ม อำเภอเมือง จังหวัดตราด ห่างจากตัวอำเภอเมืองตราดประมาณ 32 กิโลเมตร มีเส้นทางย่อยเข้าสถานีฯ ระยะทาง 2 กิโลเมตร โดยมีปากทางเข้าอยู่บนเส้นทางหลวง 3157 สายตราด – บ่อไร่

2. ลักษณะภูมิประเทศ

ลักษณะภูมิประเทศเป็นที่ราบสลับเนิน อยู่สูงจากระดับน้ำทะเลปานกลางโดยประมาณ 20 เมตร มีลำห้วยไหลผ่านและไหลลงสู่คลองทางด้านทิศเหนือของพื้นที่ สภาพพื้นที่ด้านทิศตะวันออกเฉียงเหนือมีสภาพสูงกว่าด้านอื่น ทั้งนี้เนื่องจากมีสันเขาทอดตัวเป็นแนวสันขนานไปทางชายแดนไทยกับประเทศกัมพูชา และพื้นที่เชิงตัวไปทางทิศเหนือทำให้พื้นที่บริเวณทางด้านทิศเหนือมีสภาพต่ำกว่าด้านอื่น นอกจากนี้ในพื้นที่มีร่องห้วยเป็นเส้นทางน้ำไหลผ่าน ซึ่งจะมีน้ำเฉพาะช่วงฤดูฝนเท่านั้น

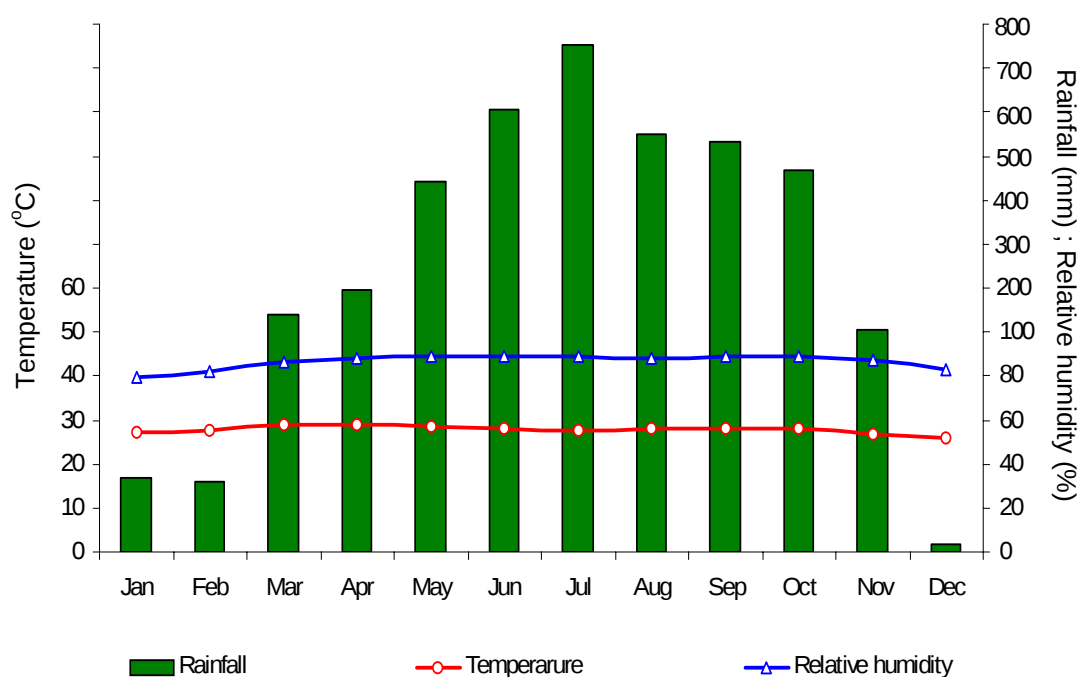
3. ลักษณะดิน

ดินที่ปรากฏในพื้นที่เป็นดินร่วน ดินทรายร่วน ดินร่วนปนทรายและดินร่วนเหนียวปนทราย โดยพบทรายอยู่ในเนื้อดินตั้งแต่ 35 – 76 เปอร์เซ็นต์ ดินเป็นกรดปานกลางถึงรุนแรง คือมีความเป็นกรด-ด่าง อยู่ในช่วงประมาณ 4.6 – 5.6 โดยมีปริมาณอินทรีย์วัตถุในดิน 3.0 – 4.1 เปอร์เซ็นต์ สำหรับปริมาณธาตุอาหารในดินนั้นปริมาณฟอสฟอรัสมีค่าต่ำมาก คืออยู่ในช่วง 4 – 6

ppm โปแตสเซียมมีปริมาณต่ำถึงปานกลางอยู่ในช่วง 40 – 80 ppm ปริมาณแคลเซียมอยู่ในระดับปานกลาง คืออยู่ในช่วง 240 – 760 ppm และแมกนีเซียมมีปานกลางถึงสูงอยู่ในช่วง 70 – 200 ppm (สมภักทร, 2544)

4. ลักษณะภูมิอากาศ

จากข้อมูลปริมาณน้ำฝน อุณหภูมิและความชื้นสัมพัทธ์ ในช่วงปี พ.ศ. 2542 ถึง พ.ศ.2546 บริเวณสถานีวิจัยวนเกษตรตราด พบว่า ปริมาณน้ำฝนเฉลี่ยประมาณ 3,650 มิลลิเมตรต่อปี โดยเดือนที่มีฝนตกมากที่สุดคือเดือนกรกฎาคม และเดือนที่มีฝนตกน้อยที่สุดคือเดือนธันวาคม มีอุณหภูมิสูงสุดในช่วงเดือนกุมภาพันธ์ถึงเดือนเมษายนเฉลี่ยอยู่ในช่วง 34 – 35 องศาเซลเซียส และอุณหภูมิต่ำสุดในเดือนธันวาคมถึงเดือนมกราคมเฉลี่ย 20 องศาเซลเซียส สำหรับความชื้นสัมพัทธ์มีค่าเท่ากับ 87.11 เปอร์เซ็นต์ (ภาพที่ 1)



ภาพที่ 1 ลักษณะสภาพภูมิอากาศของสถานีวิจัยวนเกษตรตราด เฉลี่ยตั้งแต่ปี พ.ศ. 2542 - 2546

5. พืชพรรณธรรมชาติ

พื้นที่สถานีวิจัยวนเกษตรตราด สามารถจำแนกสภาพสังคมพืชที่ปรากฏตามประเภทการใช้ประโยชน์ที่ดิน (วันชัย และคณะ, 2541) ได้ดังนี้

5.1 สวนป่า เนื่องจากพื้นที่ดังกล่าวได้รับการปลูกสร้างสวนป่าไม้กระยาเลยตามเงื่อนไขสัมปทานตั้งแต่ปี พ.ศ. 2516 และปล่อยให้ต้นไม้มิมีการเติบโตตามธรรมชาติ โดยมิได้รับการดูแลรักษาแต่อย่างใด จนทำให้มีวัชพืชและมีพรรณไม้ชนิดอื่นนอกเหนือจากที่ปลูกขึ้นแทรกอยู่อย่างหนาแน่นระหว่างแนวปลูก ชนิดพรรณไม้ที่ปลูกในพื้นที่ เช่น กระทุ่ม (*Anthocephalus chinensis*), เหริียง (*Parkia timoriana*), พะยุง (*Dallbergia cochinchinensis*), ประคู้ป่า (*Pterocarpus macrocarpus*) และกระถินยักษ์ (*Leucaena leucocephala*) เป็นต้น สำหรับพรรณไม้ที่ขึ้นแทรกพบว่ามี ขนุนป่า (*Artocarpus rigidus*), เฌียงพ้านางแอ (*Carallia brachiata*), ตะแบกนา (*Lagerstomia floribunda*), มะกาศคืด (*Mallotus philippensis*) และลัดบรณ (*Alstonia scholaris*) เป็นต้น

5.2 พื้นที่ทิ้งร้าง เป็นพื้นที่ที่ถูกบุกเบิกเพื่อทำการปลูกสร้างสวนป่า แต่ไม่ได้ผลเท่าที่ควร จึงทำให้มีพรรณไม้ป่าขึ้นทดแทนและคงเหลือไม้ปลูกขึ้นกระจายอยู่ห่างๆ โดยเฉพาะกระถินยักษ์ สำหรับพรรณไม้ที่พบในพื้นที่ทิ้งร้างส่วนใหญ่เป็นหญ้าวัว (*Imperata cylindrica*), ยง (*Neyrandia reynaudiana*) และไม้เบิกนำขึ้นปะปนอยู่กับไม้พุ่ม เช่น สอยดาว (*Mallotus paniculata*), เต้าหลวง (*Mallotus gigantea*), ปออีเก้ง (*Pterocymbrium javanicum*), มะเดื่อปล้อง (*Ficus hispida*) และมะเดื่ออุทุมพร (*Ficus racemosa*) เป็นต้น

5.3 ป่าดิบชื้น เป็นสังคมพืชที่อยู่บริเวณริมคลองซึ่งมีพื้นที่ไม่มากนัก สำหรับพรรณไม้ที่พบ ได้แก่ ขางแดง (*Dipterocarpus turbinatus*), สะทีบ (*Phoebe paniculatus*), กระเบาหลัก (*Hydnocarpus ilicifolius*), กัดลิ้น (*Walsura trichostemmon*) และมะไฟ (*Baccaurea ramiflora*) เป็นต้น ส่วนไม้พื้นล่างที่พบขึ้นแทรกในป่าชนิดนี้ คือ ระกำ (*Salaca rumphii*), หวายขริง (*Calamus palustris*) เต้าร้าง (*Caryota mitis*) และพืชในวงศ์ขิง (Family Zingiberaceae) เช่น เร่วยา (*Amomum uliginisum*) และกระทือ (*Zingiber zerumbet*) เป็นต้น

อุปกรณ์และวิธีการ

1. พรรณไม้ที่ทำการศึกษา

ทำการศึกษาในแปลงทดสอบชนิดพันธุ์ไม้ (bamboo species trial) ณ สถานีวิจัยวนเกษตร ตราด ปลูกเมื่อปี พ.ศ. 2546 โดยวางแผนการทดลองแบบ Completely randomized design ซึ่งปลูกไม้ 4 ชนิด คือ ไม้ตง (*Dendrocalamus asper*) ไม้รวกดำ (*Thyrsostachys oliveri*) ไม้หวานอ่างช้าง (*Dendrocalamus latiflorus*) และ ไม้หน่ยก (*Bambusa oldhamii*) (ภาพที่ 2) แต่ละชนิดของไม้มีจำนวน 3 ซ้ำ อายุของไม้เมื่อเริ่มทำการศึกษานี้มีอายุ 6 เดือน และมีความสูงโดยเฉลี่ยอยู่ในช่วง 3 – 5 เมตร

2. การวัดค่าลักษณะทางนิเวศรีระและปัจจัยแวดล้อมของใบ

ทำการวัดค่าลักษณะทางนิเวศรีระและปัจจัยแวดล้อมของใบไม้ทั้ง 4 ชนิด ด้วยเครื่องมือ LCi Portable Photosynthesis System (ADC BioScientific Ltd., UK) ซึ่งเป็นเครื่องมือวัดอัตราการสังเคราะห์แสงแบบระบบเปิด (open system) ชนิดนำเคลื่อนที่ได้ ประกอบด้วย PCL (Parkinson Leaf Chamber) ท่อดูดอากาศและกระบอกเก็บอากาศ วิธีการวัดทำได้โดยการเลือกตัวอย่างใบที่บริเวณรอบนอกของเรือนยอดซึ่งจะรับแสงทั้งวัน มีสภาพดีและใบเติบโตเต็มที่ (mature leaf) ไม่แก่หรืออ่อนจนเกินไป (ใบตัวอย่างที่ทำการวัดจะอยู่ ณ ตำแหน่งใบที่ 4 – 6 ของกิ่งนับจากใบยอด) หนีบใบตัวอย่างใน PCL ซึ่งจะวัดค่าพารามิเตอร์ต่าง ๆ อันได้แก่ ความเข้มของแสงที่เป็นประโยชน์ต่อพืช ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ อุณหภูมิ ความชื้นสัมพัทธ์ และความดันไอ ซึ่งนำมาใช้ในการคำนวณอัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายน้ำ การชักนำการเปิดปากใบ และประสิทธิภาพการใช้น้ำ โดยดำเนินการเก็บข้อมูลดังนี้

2.1 การศึกษาความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายน้ำ การชักนำการเปิดปากใบและประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวัน ทำการศึกษาและจัดเก็บข้อมูลความผันแปรในรอบวันโดยทำการวัดทุก ๆ 1 ชั่วโมง ตั้งแต่เวลา 06:00 – 18:00 นาฬิกา เก็บข้อมูลในเดือนธันวาคม มกราคม และกุมภาพันธ์ เพื่อเป็นตัวแทนช่วงแล้ง และเดือนกันยายน ตุลาคมและพฤศจิกายนเป็นตัวแทนช่วงฝน โดยแต่ละชนิดจะเลือกสุ่มวัดใบตัวอย่างจากทุกซ้ำ ๆ ละ 1 กอ



ไผ่ตง



ไผ่รวกดำ

ไผ่หวาน
อ่าขาง

ไผ่หยก



ภาพที่ 2 ลักษณะกอและใบของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่าขาง และไผ่หยกที่ทำการศึกษาน ณ
สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

2.2 การศึกษาการตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อระดับความเข้มของแสง โดยทำการวัดอัตราการสังเคราะห์แสงที่ตอบสนองต่อปริมาณความเข้มแสงที่เปลี่ยนแปลงจากระดับความเข้มแสงต่ำสุดไปจนถึงความเข้มแสงสูงสุด ซึ่งการศึกษานี้จะใช้ความเข้มแสงจากดวงอาทิตย์โดยตรงตั้งแต่ $0 - 2,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ในระดับต่าง ๆ กัน 10 – 12 ระดับ โดยเริ่มจากการวัดอัตราการหายใจในที่มืดโดยใช้ความเข้มแสงเป็นศูนย์ จากนั้นเพิ่มระดับความเข้มแสงจากน้อยไปหามากด้วยวิธีการกรองด้วยกระดาษไข ทำการวัดการตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อปริมาณความเข้มแสง โดยคัดเลือกใบตัวอย่างจากไม้แต่ละชนิด ๆ ละ 1 ใบในเดือนที่ทำการจัดเก็บข้อมูลความผันแปรในรอบวัน บันทึกข้อมูลในแต่ละระดับความเข้มแสง 3 ชั่วโมง ทำการเก็บข้อมูลในช่วงเวลา 9:00 – 10:00 นาฬิกา

3. การเก็บตัวอย่างและการสกัดปริมาณคลอโรฟิลล์

การเก็บใบไม้ตัวอย่างเพื่อทำการประเมินปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์ทั้งหมด โดยวัดปริมาณคลอโรฟิลล์ด้วยค่า Chlorophyll Meter รุ่น SPAD 502 (Minolta, Japan) ซึ่งเก็บค่าของใบตัวอย่างเป็นช่วงคือ 0 – 10, 10 – 20, 20 – 30, 30 – 40, 40 – 50, และ 50 ขึ้นไป ช่วงละ 4 ใบตัวอย่าง นำใบตัวอย่างที่ได้ไปสกัดหาปริมาณคลอโรฟิลล์ โดยวัดใบขนาด 20 ตารางเซนติเมตร หั่นและบดใบให้มีขนาดเล็กกลง แช่ใน acetone 80% ปริมาณ 20 มิลลิลิตร เก็บไว้ในตู้เย็นที่มืดไม่สัมผัสแสงและอุณหภูมิต่ำกว่า 0 องศาเซลเซียส ซึ่งใช้ระยะเวลาประมาณ 48 ชั่วโมง กรองแล้วนำสารละลายที่ได้ไปวัดค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 645 และ 663 นาโนเมตร ด้วยเครื่อง Shimadzu UV visible spectrophotometer รุ่น UV mini-1240 (Shimadzu Corp., Japan) ที่ห้องปฏิบัติการปฐพีวิทยาป่าไม้ ภาควิชาวนวัฒนวิทยา คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ และคำนวณหาปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบโดยใช้สมการของ Arnon (1959) ดังนี้

$$\text{Chlorophyll a} = (12.7 \times A_{663}) - (2.69 \times A_{645})$$

$$\text{Chlorophyll b} = (22.9 \times A_{645}) - (4.68 \times A_{663})$$

$$\text{Total Chlorophyll} = (8.02 \times A_{663}) + (20.29 \times A_{645})$$

เมื่อ A_{663} คือ ค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 663 นาโนเมตร

A_{645} คือ ค่าการดูดกลืนแสงที่ความยาวคลื่น 645 นาโนเมตร

4. การวิเคราะห์ข้อมูล

4.1 การวิเคราะห์ความแตกต่างของค่าลักษณะทางนิเวศรีระหว่างพันธุ์ไม้ทั้ง 4 ชนิด ของอัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายน้ำ การชักนำการเปิดปากใบและประสิทธิภาพการใช้น้ำ ในรอบวันตามฤดูกาล โดยใช้ analysis of variance (ANOVA) และเปรียบเทียบความแตกต่างของ ค่าเฉลี่ยโดยใช้วิธี least significant difference (LSD)

4.2 การวิเคราะห์ความสัมพันธ์ของอัตราการสังเคราะห์แสงกับปัจจัยแวดล้อมต่าง ๆ ได้แก่ ความเข้มแสง อุณหภูมิผิวใบ ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบและความแตกต่างของความดันไอ โดยใช้วิธีการวิเคราะห์การถดถอย (regression analysis)

4.3 การวิเคราะห์การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสง ซึ่งใช้ สมการการถดถอยเชิงเส้นโค้งของ Forseth and Norman (1993) ซึ่งมีรูปแบบสมการดังนี้

$$A = \frac{\phi \times Q_{abs}}{[1 + (\phi^2 \times Q_{abs}^2 / A_{sat}^2)]^{1/2}}$$

เมื่อ A = อัตราการสังเคราะห์แสงทั้งหมด ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

ϕ = quantum yield

Q_{abs} = ปริมาณแสงที่ถูกดูดกลืนโดยใบ ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

A_{sat} = อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเมื่อได้รับแสงเต็มที่ ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

เนื่องจากค่าของ A เป็นค่าอัตราการสังเคราะห์แสงทั้งหมด แต่ค่าอัตราการสังเคราะห์แสงที่ได้จากการวัดเป็นค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ ดังนั้น เมื่อนำค่าที่วัดได้มาแทนในสมการจะต้องลบด้วยอัตราการหายใจ เขียนสมการใหม่ได้ดังนี้

$$P_n = \frac{\phi \times Q_{abs}}{[1 + (\phi^2 \times Q_{abs}^2 / A_{sat}^2)]^{1/2}} - R_d$$

เมื่อ P_n = อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

R_d = อัตราการหายใจในที่มืด ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

4.4 การเปรียบเทียบความแตกต่างของปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบของไผ่ทั้ง 4 ชนิด และการวิเคราะห์ความสัมพันธ์ระหว่างค่า Chlorophyll meter (หน่วย : SPAD Unit) กับปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์ทั้งหมด โดยใช้วิธีการวิเคราะห์การถดถอยเชิงเส้น (linear regression analysis)

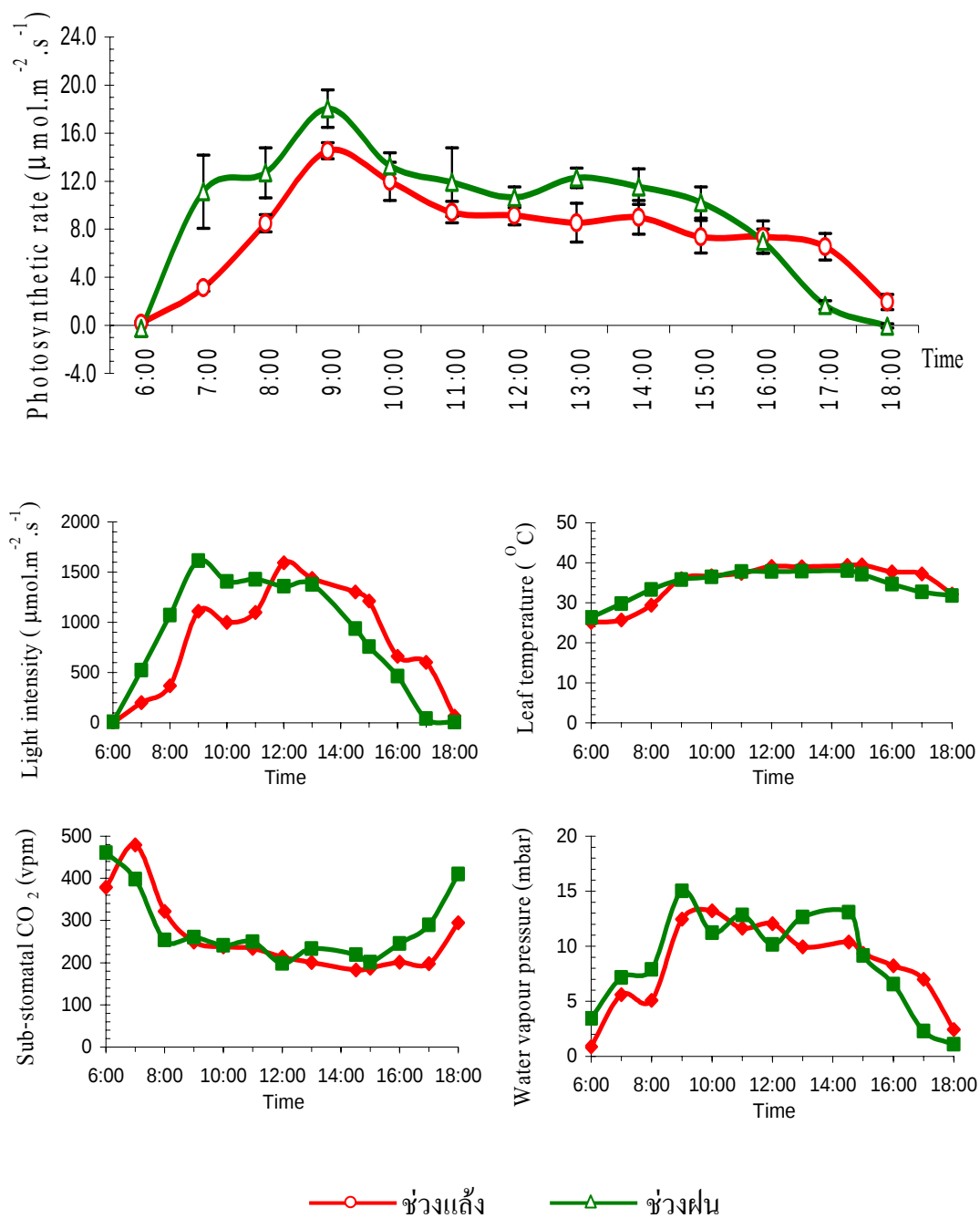
ผลและวิจารณ์

1. ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสง อัตราการคายน้ำ ประสิทธิภาพการใช้น้ำ และการชักนำการเปิดปากใบในรอบวัน

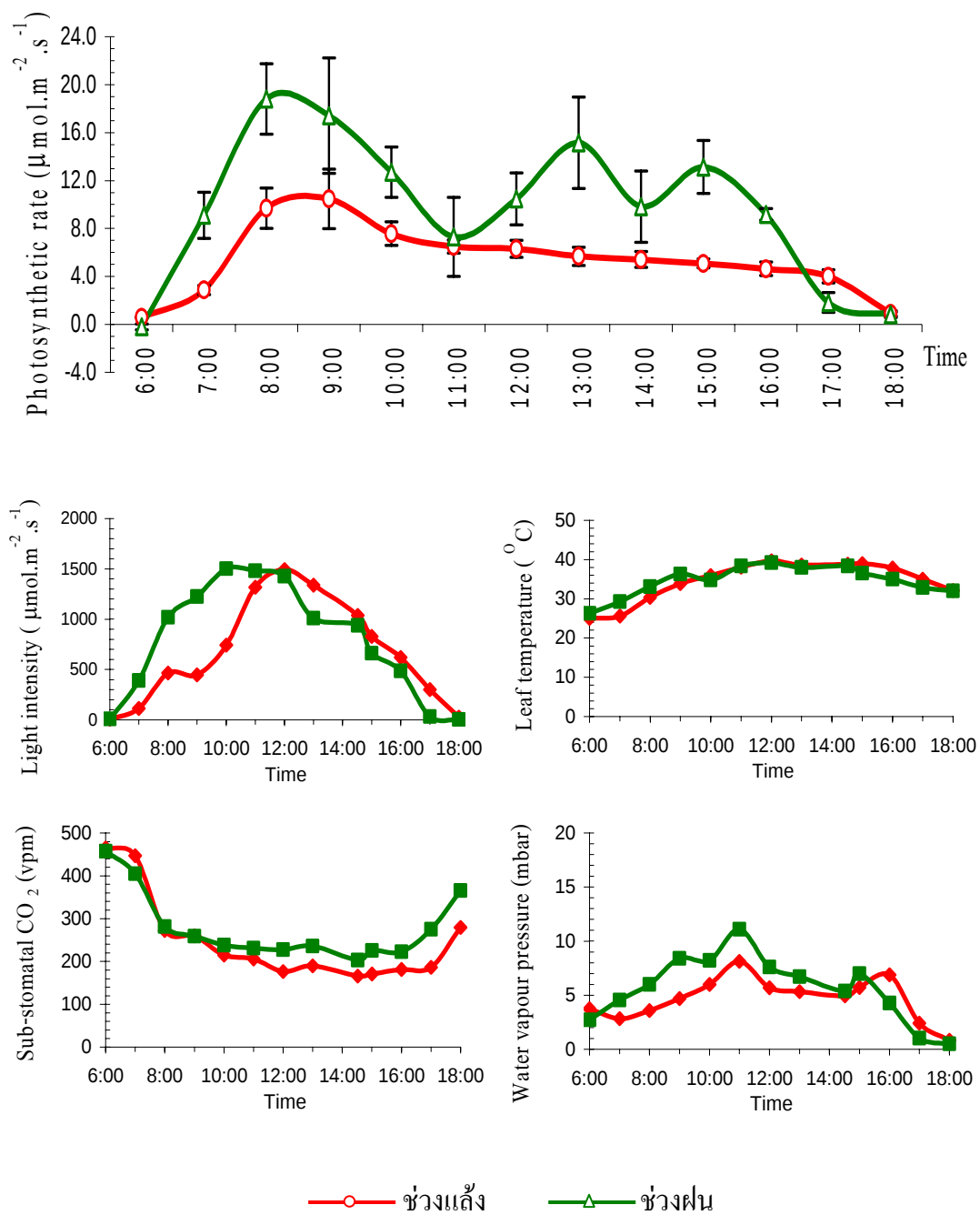
1.1 อัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวัน

จากการศึกษาความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างช้างและไผ่หยกโดยทำการศึกษาในช่วงเวลาดังแต่ 06:00 – 18:00 นาฬิกา พบว่า รูปแบบของอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของไผ่ทั้ง 4 ชนิด มีความแตกต่างกันไปตามชนิด และปัจจัยแวดล้อมที่ขึ้นอยู่กับ (ภาพที่ 3 - 6) ซึ่งความผันแปรในรอบวันของอัตราการสังเคราะห์แสง นั้นจะมีสาเหตุมาจากการกระทำร่วมกันของปัจจัยแวดล้อม ณ ขณะนั้น โดยอุณหภูมิกับแสงมีอิทธิพลอย่างยิ่งต่อขีดความสามารถของการสังเคราะห์แสงที่ชั้นเซลล์ mesophyll (Lowlor, 1993) และปัจจัยอื่น ๆ อันได้แก่ ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ ปริมาณน้ำ ปริมาณความชื้น ความอุดมสมบูรณ์ของดิน ความเค็ม มลภาวะ สารเคมี โรคและแมลง นอกจากนี้การสังเคราะห์แสงยังตอบสนองต่อกิจกรรมต่าง ๆ เช่น การตัดขยายระยะ การลิดกิ่ง การใส่ปุ๋ยและการชลประทาน (Kozlowski and Pallardy, 1997) ปัจจัยต่าง ๆ เหล่านี้ก่อให้เกิดความผันแปรในรอบวันและฤดูกาล

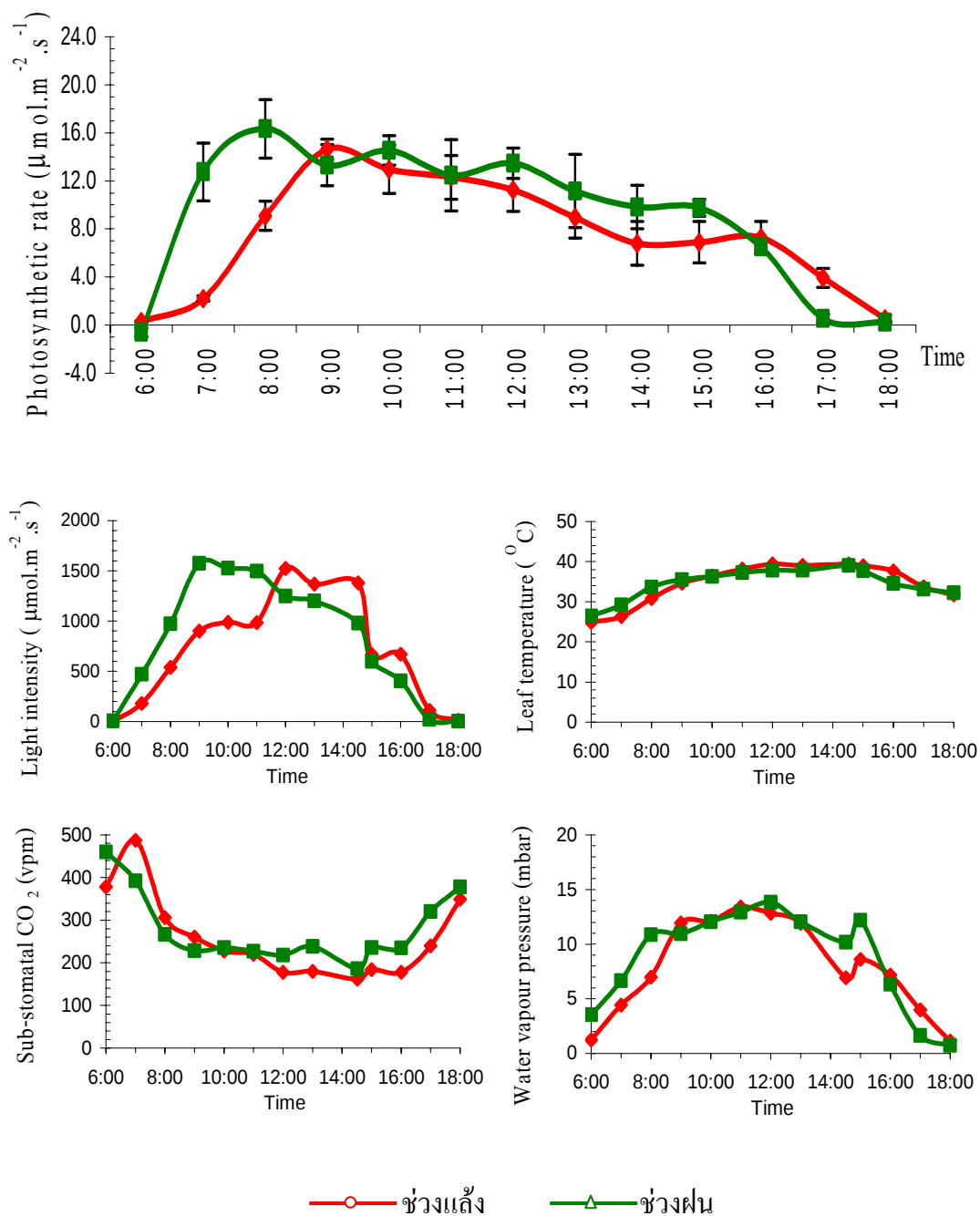
ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของไผ่ทั้ง 4 ชนิด จะมีรูปแบบที่คล้ายคลึงกัน โดยอัตราการสังเคราะห์แสงจะเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วในช่วงเช้าเมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้นจนถึงจุดสูงสุดในเวลาที่แตกต่างกัน และหลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของไผ่ทั้ง 4 ชนิด จะลดลงในช่วงเที่ยงและต่อเนื่องในช่วงบ่ายถึงเย็น ในบางชนิด เช่น ไผ่รวกดำอาจมีอัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้นเล็กน้อยแต่ก็ลดลงจนกระทั่งแสงหมดไป ซึ่งอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดในรอบวันเกิดขึ้นในช่วงเวลา 09:00 ถึง 10:00 โดยในช่วงแล้ง (เดือนธันวาคม มกราคม และกุมภาพันธ์) ไผ่ตง ไผ่รวกดำและไผ่หวานอ่างช้างมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดในช่วงเวลา 09:00 นาฬิกา เท่ากับ 14.53, 10.48 และ 14.64 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ในขณะที่ไผ่หยกมีอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันสูงสุดเท่ากับ 16.49 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ในเวลา 10:00 นาฬิกา อย่างไรก็ตามความผันแปรในรอบวันของอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดดังกล่าวจะสอดคล้องและแปรผันตามปัจจัยแวดล้อมในวันที่ทำการศึกษา อันได้แก่ แสง อุณหภูมิ ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ความแตกต่าง



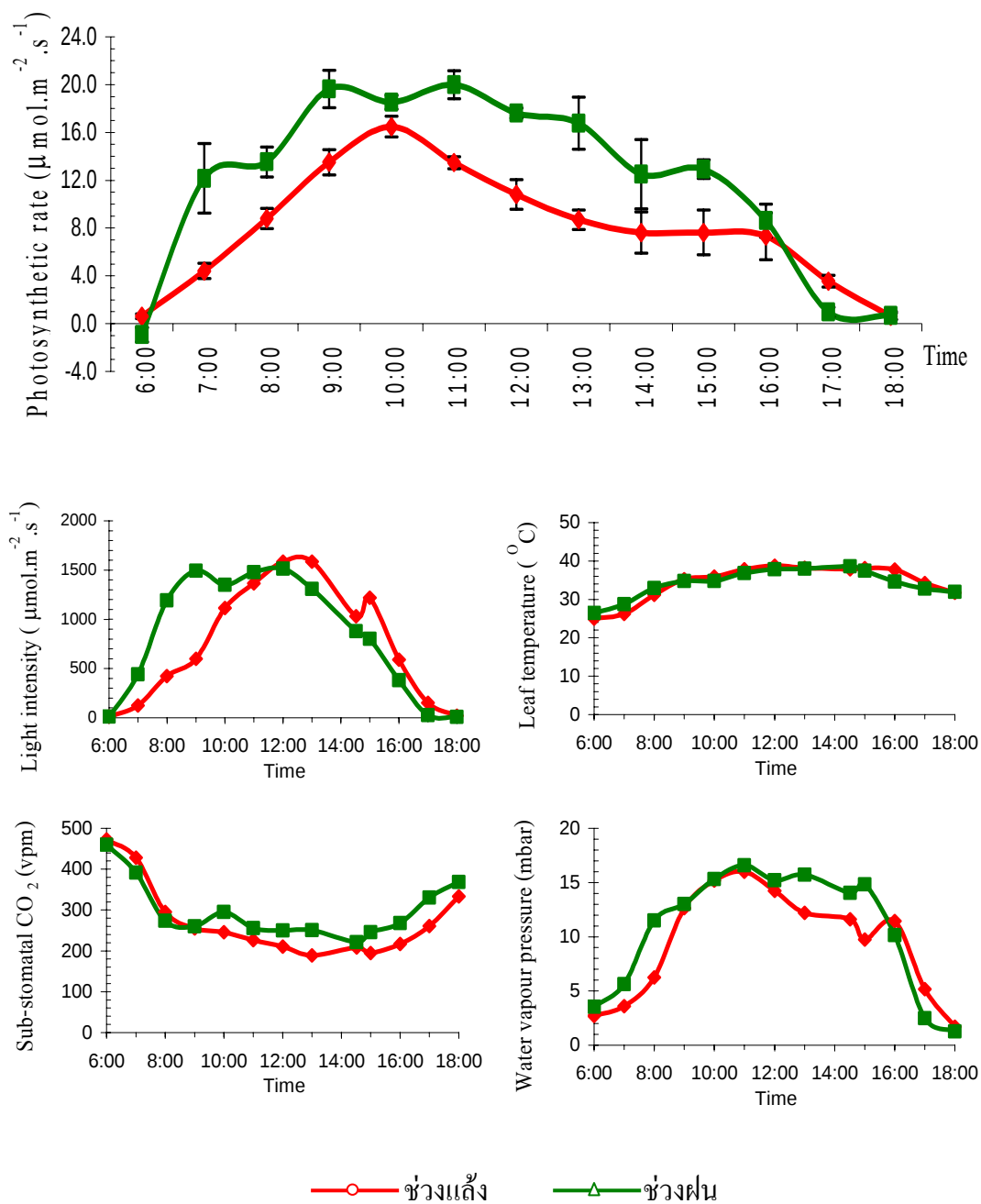
ภาพที่ 3 ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงของไผ่ตง (*Dendrocalamus asper*) และปัจจัยแวดล้อมในรอบวันทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด



ภาพที่ 4 ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงของไผ่รวกดำ (*Thyrsochastys oliveri*) และ ปัจจัยแวดล้อมในรอบวันทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด



ภาพที่ 5 ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงของไผ่หวานอ่างขาว (*Dendrocalamus latiflorus*) และปัจจัยแวดล้อมในรอบวันทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด



ภาพที่ 6 ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงของไผ่หยก (*Bambusa oldhamii*) และปัจจัยแวดล้อมในรอบวันทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

ของความดันไอ และปัจจัยอื่นๆ (ภาพที่ 3 - 6) สำหรับอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของช่วง ฝน (เดือนกันยายน ตุลาคมและพฤศจิกายน) พบว่า อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดในช่วงฝนจะ เกิดขึ้นเร็วกว่าในช่วงแล้ง โดยไผ่รวกดำและไผ่หวานอ่างขางมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเวลา 08:00 นาฬิกา โดยมีค่าเท่ากับ 18.79 และ 16.34 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ส่วนไผ่ตงมีอัตราการ สังเคราะห์แสงสูงสุดในเวลา 09:00 นาฬิกา มีค่าเท่ากับ 18.04 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ และไผ่หยกจะมีอัตรา การสังเคราะห์สูงสุดในรอบวันของช่วงฝนเกิดขึ้นตั้งแต่วันที่ 09:00 – 11:00 นาฬิกา ซึ่งให้ค่าสูงสุดใน เวลา 11:00 นาฬิกา เท่ากับ 19.99 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) แสดงว่าไผ่หยกมีอัตราการ สังเคราะห์แสงในช่วงฝนสูงกว่าไผ่ตง ไผ่รวกดำและไผ่หวานอ่างขาง

จากการศึกษาอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของไผ่ทั้ง 4 ชนิด พบว่า อัตราการ สังเคราะห์แสงในรอบวันของช่วงฝนสูงกว่าช่วงแล้ง โดยไผ่รวกดำและไผ่หยกมีความต่างของค่า อัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของช่วงฝนและช่วงแล้งชัดเจนกว่าไผ่ตงและไผ่หวานอ่างขาง ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาของ Ishizuka and Puangchit (2000) ที่พบว่า อัตราการสังเคราะห์แสง ของไผ่พวกมันจะมีค่าสูงในช่วงฤดูฝนมากกว่าฤดูแล้ง รวมทั้งลักษณะความแตกต่างระหว่างช่วงเช้า กับช่วงบ่ายในช่วงแล้งจะเด่นชัดกว่าในช่วงฝน แต่เป็นที่น่าสังเกตว่าในการศึกษาของ นิพล และคณะ (2545) พบว่า อัตราการสังเคราะห์แสงในช่วงฤดูแล้ง (เดือนมกราคมถึงเมษายน) ของไผ่หวานอ่างขางแต่ละอายุลำ ๓ สถานีเกษตรหลวงปางดะ อำเภอสะเมิง จังหวัดเชียงใหม่ มีค่า ก่อนข้างสูงกว่าครึ่งหนึ่งของอัตราการสังเคราะห์แสงช่วงฤดูฝน (เดือนกรกฎาคมถึงตุลาคม) ที่เป็น เช่นนี้มีสาเหตุจากความแตกต่างของปัจจัยแวดล้อมระหว่างสถานีเกษตรหลวงปางดะกับสถานีวิจัย วนเกษตรตราด น่าจะเป็นเรื่องของอุณหภูมิซึ่งอุณหภูมิในช่วงแล้งของสถานีเกษตรหลวงปางดะจะ ต่ำกว่าอุณหภูมิที่สถานีวิจัยวนเกษตรตราด

โดยทั่วไปอัตราการสังเคราะห์แสงและการชักนำการเปิดของปากใบของพรรณไม้ใน เขตร้อนในช่วงฤดูฝนมักมีค่าสูงกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับในช่วงฤดูแล้ง ทั้งนี้เนื่องจากในช่วงฤดูฝนมี อุณหภูมิอากาศต่ำ และมีความชื้นในดินอย่างเพียงพอ จึงเป็นสภาพที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ แสงของพรรณไม้เขตร้อน นอกจากนี้การศึกษาของ Eamus and Cole (1997) พบว่า อัตราการ สังเคราะห์แสงในตอนเช้าจะสูงกว่าในช่วงบ่ายและจะเด่นชัดในช่วงแล้งมากกว่าฤดูฝน ทั้งนี้อาจ เนื่องมาจากเหตุผลดังนี้ 1) อุณหภูมิใบในตอนบ่ายสูงกว่าในตอนเช้าเป็นผลให้การคายน้ำมาก ใบจึง ลดการชักนำการเปิดปากใบทำให้การสังเคราะห์แสงลดลง (Prior *et al.*, 1997) และ 2) ความ แตกต่างของความดันไอระหว่างใบและอากาศ มีอิทธิพลต่ออัตราการสังเคราะห์แสงในฤดูแล้ง

ตารางที่ 1 อัตราการสังเคราะห์แสงเฉลี่ยในรอบวันของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขางและไผ่หยก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด ในช่วงแสงและช่วงฝน

เวลา	อัตราการสังเคราะห์แสง (Mean $\pm$ SE : $\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)							
	ไผ่ตง		ไผ่รวกดำ		ไผ่หวานอ่างขาง		ไผ่หยก	
	ช่วงแสง	ช่วงฝน	ช่วงแสง	ช่วงฝน	ช่วงแสง	ช่วงฝน	ช่วงแสง	ช่วงฝน
6:00	0.15 $\pm$ 0.08	-0.27 $\pm$ 0.64	0.59 $\pm$ 0.03	-0.20 $\pm$ 0.25	0.29 $\pm$ 0.08	-0.61 $\pm$ 0.36	0.63 $\pm$ 0.19	-0.92 $\pm$ 1.16
7:00	3.14 $\pm$ 0.29	11.14 $\pm$ 3.04	2.87 $\pm$ 0.37	9.10 $\pm$ 1.91	2.21 $\pm$ 0.22	12.75 $\pm$ 2.40	4.41 $\pm$ 0.63	12.17 $\pm$ 2.92
8:00	8.49 $\pm$ 0.72	12.70 $\pm$ 2.08	9.69 $\pm$ 1.67	18.79 $\pm$ 2.93	9.08 $\pm$ 1.21	16.34 $\pm$ 2.44	8.80 $\pm$ 0.84	13.54 $\pm$ 1.26
9:00	14.53 $\pm$ 0.66	18.04 $\pm$ 1.56	10.48 $\pm$ 2.48	17.41 $\pm$ 4.82	14.64 $\pm$ 0.85	13.30 $\pm$ 1.71	13.51 $\pm$ 1.06	19.63 $\pm$ 1.56
10:00	11.98 $\pm$ 1.59	13.29 $\pm$ 1.06	7.58 $\pm$ 0.97	12.69 $\pm$ 2.11	12.95 $\pm$ 2.01	14.54 $\pm$ 1.23	16.49 $\pm$ 0.86	18.52 $\pm$ 0.59
11:00	9.42 $\pm$ 0.90	11.92 $\pm$ 2.88	6.50 $\pm$ 0.55	7.29 $\pm$ 3.29	12.30 $\pm$ 1.82	12.46 $\pm$ 2.97	13.47 $\pm$ 0.51	19.99 $\pm$ 1.17
12:00	9.17 $\pm$ 0.80	10.65 $\pm$ 0.86	6.31 $\pm$ 0.71	10.47 $\pm$ 2.16	11.23 $\pm$ 1.78	13.47 $\pm$ 1.26	10.82 $\pm$ 1.23	17.62 $\pm$ 0.44
13:00	8.55 $\pm$ 1.61	12.28 $\pm$ 0.82	5.68 $\pm$ 0.76	15.14 $\pm$ 3.81	8.95 $\pm$ 1.72	11.15 $\pm$ 3.05	8.70 $\pm$ 0.81	16.76 $\pm$ 2.18
14:00	8.99 $\pm$ 1.40	11.55 $\pm$ 1.50	5.41 $\pm$ 0.67	9.82 $\pm$ 2.98	6.80 $\pm$ 1.83	9.83 $\pm$ 1.81	7.63 $\pm$ 1.73	12.52 $\pm$ 2.90
15:00	7.37 $\pm$ 1.34	10.24 $\pm$ 1.30	5.09 $\pm$ 0.36	13.12 $\pm$ 2.21	6.90 $\pm$ 1.73	9.77 $\pm$ 0.71	7.64 $\pm$ 1.87	12.93 $\pm$ 0.77
16:00	7.36 $\pm$ 1.34	7.00 $\pm$ 1.00	4.64 $\pm$ 0.57	9.16 $\pm$ 0.49	7.28 $\pm$ 1.34	6.50 $\pm$ 0.56	7.31 $\pm$ 1.95	8.63 $\pm$ 1.39
17:00	6.55 $\pm$ 1.11	1.68 $\pm$ 0.37	4.02 $\pm$ 0.54	1.82 $\pm$ 0.83	3.93 $\pm$ 0.80	0.54 $\pm$ 0.36	3.56 $\pm$ 0.49	0.99 $\pm$ 0.38
18:00	1.95 $\pm$ 0.64	-0.05 $\pm$ 0.18	0.92 $\pm$ 0.21	0.80 $\pm$ 0.22	0.52 $\pm$ 0.30	0.23 $\pm$ 0.08	0.61 $\pm$ 0.29	0.69 $\pm$ 0.34
เฉลี่ย	7.51 $\pm$ 0.96	9.24 $\pm$ 1.33	5.37 $\pm$ 0.76	9.65 $\pm$ 2.15	7.47 $\pm$ 1.21	9.25 $\pm$ 1.46	7.97 $\pm$ 0.96	11.77 $\pm$ 1.31

มากกว่าฤดูฝนและมีอิทธิพลในช่วงบ่ายมากกว่าช่วงเช้า แต่อย่างไรก็ตาม Hodges (1967) เชื่อว่ามีปัจจัยต่างๆ หลายอย่างที่เกี่ยวข้องกับการลดต่ำลงในช่วงเที่ยงวันของอัตราการสังเคราะห์แสง ซึ่งเกิดได้จากหลายสาเหตุ เช่น ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่ลดต่ำลง การปิดปากใบเพื่อลดการสูญเสียน้ำอันเนื่องมาจากการคายน้ำ และอุณหภูมิที่สูงขึ้นจะไปยับยั้งปฏิกิริยาของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสง เป็นต้น

อัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันของไม้แต่ละชนิดหาได้จากการแปลงหน่วยของอัตราการสังเคราะห์แสงที่วัดได้ซึ่งมีหน่วย $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ เป็น $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ ในทุก ๆ ชั่วโมง จากนั้นทำการอินทิเกรต (integrate) อัตราการสังเคราะห์แสงที่ทำการวัดในช่วงเวลาตั้งแต่ 06:00 – 18:00 นาฬิกา จะได้เป็นอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันซึ่งมีหน่วย $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ และเมื่อทำการวิเคราะห์ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันในช่วงแล้งและช่วงฝนของไม้ตอง ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก พบว่า ในช่วงแล้งอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันของไม้แต่ละชนิด มีความแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ ($P > 0.05$) โดยไม้ตอง ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยกมีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันเท่ากับ 0.351, 0.251, 0.349 และ 0.373 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ตามลำดับ โดยที่ไม้รวกดำจะมีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันต่ำที่สุด ส่วนในช่วงฝนอัตราการสังเคราะห์แสงรอบวันของไม้ทั้ง 4 ชนิด มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.05$) โดยพบว่า ไม้ตอง ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก มีอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันเท่ากับ 0.433, 0.416, 0.433 และ 0.551 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ตามลำดับ และเมื่อทำการวิเคราะห์เปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยของอัตราการสังเคราะห์แสงด้วยวิธี least significant difference สามารถแยกเป็นสองกลุ่มได้อย่างชัดเจนคือ กลุ่มแรกประกอบด้วยไม้ตอง ไม้รวกดำและไม้หวานอ่างขาง และกลุ่มที่สองมีไม้หยกเพียงชนิดเดียว ซึ่งมีอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันสูงสุด (ตารางที่ 2) หากพิจารณาจากความสามารถในการสังเคราะห์แสงต่อหน่วยพื้นที่ใบเพียงประการเดียวอาจกล่าวได้ว่า ไม้หยกน่าจะเป็นไม้ที่มีการเติบโตดีในพื้นที่สถานีวิจัยวนเกษตรตราด

เมื่อพิจารณาการเติบโตและผลผลิตมวลชีวภาพของไม้ทั้ง 4 ชนิด ในแปลงทดลองเดียวกัน ซึ่งดำเนินการศึกษาโดย กฤษณะ (2547) พบว่า ไม้หวานอ่างขางที่อายุ 1 ปี มีการเติบโตทั้งจำนวนลำตอ กอ เส้นผ่าศูนย์กลางที่ระดับ 1.30 เมตร และความสูงเฉลี่ยสูงกว่าไม้รวกดำ ไม้หยก และไม้ตอง ผลผลิตมวลชีวภาพใบก็มีค่าสูงกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับไม้ชนิดอื่น ๆ นอกจากนี้ยังมีพื้นที่ผิวใบสูงกว่าไม้รวกดำและไม้หยก ซึ่งมีค่าเท่ากับ 8305.03, 2845.16 และ 1361.82 ตารางเมตรต่อไร่ตามลำดับ เนื่องจากใบเป็นส่วนที่ทำหน้าที่หลักในการสังเคราะห์แสง ไม้ที่มีพื้นที่ใบมากจึงมี

ศักยภาพในการสร้างผลผลิตได้มากกว่าไม้ที่มีพื้นที่ใบน้อย ดังจะเห็นได้ว่า ไม้หยกที่มีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงกว่าไม้ชนิดอื่น ๆ แต่มีพื้นที่ผิวใบน้อยกว่า จึงมีการเติบโตและผลผลิตมวลชีวภาพน้อยกว่าไม้หวนางอ่างขางและไม้รวกดำ ซึ่งมีอัตราการสังเคราะห์แสงต่ำกว่า ดังนั้นไม้ที่เหมาะสมต่อการปรับตัวกับสภาพแวดล้อมของพื้นที่ทั้งในด้านการเติบโตและผลผลิตจึงเป็นไม้หวนางอ่างขางมากกว่าไม้รวกดำ ไม้หยกและไม้ตง ตามลำดับ

ตารางที่ 2 อัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันของไม้ตง ไม้รวกดำ ไม้หวนางอ่างขาง และไม้หยก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด ในช่วงแล้งและช่วงฝน

ชนิด	อัตราการสังเคราะห์แสงต่อวัน (Mean $\pm$ SE : mol. m ⁻² .day ⁻¹)	
	ช่วงแล้ง (เดือนธันวาคม มกราคม และกุมภาพันธ์)	ช่วงฝน (เดือนกันยายน ตุลาคมและพฤศจิกายน)
ไม้ตง	0.351 $\pm$ 0.044	0.433 $\pm$ 0.044 ^a
ไม้รวกดำ	0.251 $\pm$ 0.035	0.416 $\pm$ 0.036 ^a
ไม้หวนางอ่างขาง	0.349 $\pm$ 0.055	0.432 $\pm$ 0.031 ^a
ไม้หยก	0.373 $\pm$ 0.037	0.551 $\pm$ 0.027 ^b
F - Value	1.59 ^{ns}	3.15*

หมายเหตุ * แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (P<0.05)

ns แตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ (P>0.05)

a , b พืชชนิดที่เหมือนกันหลังตัวเลขตามแนวตั้งแสดงความแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ (P>0.05) โดยวิธี least significant difference

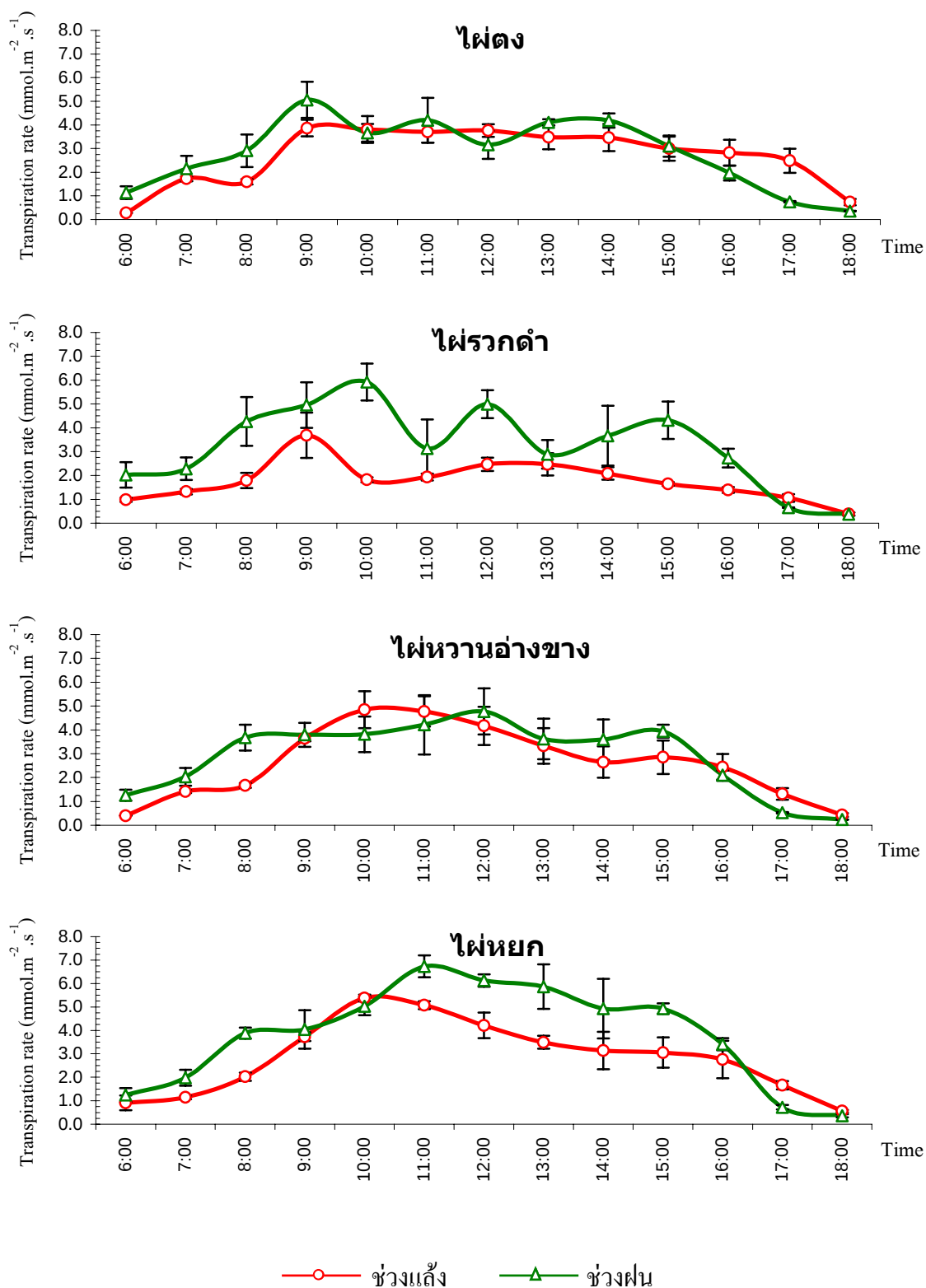
1.2 อัตราการคายน้ำ

การคายน้ำเป็นลักษณะหนึ่งของการสูญเสียน้ำจากใบในรูปของไอน้ำ ขณะที่ต้นไม้มีการเปิดของปากใบ เพื่อแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์กับบรรยากาศที่อยู่โดยรอบ การคายน้ำของพืชเป็นกระบวนการทางสรีรวิทยาที่ถูกควบคุมโดยปัจจัยทางกายภาพภายใน อันได้แก่ พื้นที่ผิวใบ ขนาดและรูปร่างของใบ ลักษณะพื้นที่ผิวใบและการได้รับแสงของใบ การเปิดของปากใบ อัตราส่วนระหว่างรากกับลำต้น และปัจจัยทางกายภาพภายนอก อันได้แก่ องค์ประกอบของชนิดหญ้าไม้

และการปฏิบัติทางวนวัฒนวิทยา เช่น ระยะปลูก การตัดขยายระยะ และการลิดกิ่ง เป็นต้น ส่วนปัจจัยแวดล้อมที่มีผลต่อการคายน้ำ ได้แก่ ความเข้มแสง ความแตกต่างของปริมาณไอน้ำระหว่างใบกับอากาศ อุณหภูมิ ลม ปริมาณน้ำในดิน และการคายระเหยจากดินจะผันแปรไปตามชนิดของสังคมพืชและความหนาแน่นของหมู่ไม้ (Kozłowski and Pallardy, 1997)

โดยปกติแล้วอัตราการคายน้ำในรอบวันของต้นไม้ที่ได้รับน้ำเต็มที่ มีค่าสูงสุดในช่วงใกล้เที่ยงและมีค่าต่ำสุดในเวลากลางคืน เนื่องจากในช่วงเวลาใกล้เที่ยงปากใบจะเปิดกว้างเมื่อมีปริมาณความเข้มแสงสูง อีกทั้งยังมีความแตกต่างของความดันไอระหว่างใบกับอากาศโดยรอบสูงด้วย ซึ่งสภาพแวดล้อมดังกล่าวจะตรงข้ามในเวลากลางคืน (Kozłowski *et al.*, 1991) จากการศึกษาความผันแปรของอัตราการคายน้ำของไม้ทั้ง 4 ชนิด พบว่า มีลักษณะความผันแปรในรอบวันคล้ายคลึงกับอัตราการสังเคราะห์แสงทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน กล่าวคืออัตราการคายน้ำจะเพิ่มขึ้นในช่วงเช้าถึงเที่ยงและจะค่อยๆ ลดลงจนกระทั่งแสงหมดไป และพบว่าไม้ทั้ง 4 ชนิด จะมีอัตราการคายน้ำสูงตั้งแต่ช่วงเวลา 09:00 – 14:00 นาฬิกา (ภาพที่ 7) ซึ่งเป็นสภาพที่มีแสงหรือความเข้มแสงค่อนข้างสูงในรอบวัน ทั้งนี้อาจเป็นเพราะว่าแสงจะไปกระตุ้นให้ปากใบเปิด ส่งผลให้พืชมีการคายน้ำเกิดขึ้น ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาของ Kozłowski *et al.* (1991) พบว่า อัตราการคายน้ำจะถูกควบคุมโดยความแตกต่างความดันไอระหว่างใบกับอากาศ แรงด้านการเปิดของปากใบ และความสามารถในการดูดน้ำของราก โดยแสงเป็นปัจจัยกระตุ้นที่ทำให้เกิดความแตกต่างของความชื้นระหว่างภายในกับภายนอกของผิวใบ ดังนั้นความเข้มแสงจึงมีอิทธิพลกับอัตราการคายน้ำ ซึ่งความผันแปรของอัตราการคายน้ำในรอบวันและฤดูกาลของต้นไม้และไม้พุ่ม จะสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงของพลังงานแสงอาทิตย์และพื้นที่ผิวใบ อัตราการคายน้ำของต้นไม้ในรอบวันจะสูงเมื่อใกล้เที่ยงวัน

จากการศึกษาในครั้งนี้ พบว่า รูปแบบของอัตราการคายน้ำในรอบวันมีลักษณะดังนี้คือ อัตราการคายน้ำจะมีค่าสูงในช่วงเช้าและจะค่อนข้างคงที่ในช่วงสายถึงบ่าย หลังจากนั้นอัตราการคายน้ำจะเริ่มลดลงในช่วงเย็นซึ่งจะเห็นเด่นชัดในช่วงแล้งมากกว่าช่วงฝน โดยอัตราการคายน้ำในช่วงแล้ง (เดือนธันวาคมมกราคม และกุมภาพันธ์) ของไม้เต็งและไม้รวกดำมีค่าสูงสุดเกิดขึ้นในเวลา 09:00 นาฬิกา เท่ากับ 3.87 และ 3.68 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ส่วนไม้หวางอ่างขางและไม้หยกมีอัตราการคายน้ำในรอบวันสูงสุดในเวลา 10:00 นาฬิกา มีค่าเท่ากับ 5.38 และ 4.85 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ส่วนในช่วงฝน (เดือนกันยายน ตุลาคมและพฤศจิกายน) พบว่า อัตราการคายน้ำสูงสุดของไม้เต็งเกิดขึ้นในเวลา 09:00 นาฬิกา มีค่าเท่ากับ 5.06 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ไม้รวกดำมีค่าอัตราการคาย



ภาพที่ 7 ความผันแปรของอัตราการคายน้ำในรอบวันของฝรั่ง ฝรั่งดำ ฝรั่งหวานอ่างช้าง และฝรั่งหยกที่ปลูก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

ตารางที่ 3 อัตราการคายน้ำเฉลี่ยในรอบวันของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่าขาง และไผ่หยก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด ในช่วงแสงและช่วงฝน

เวลา	อัตราการคายน้ำ (Mean $\pm$ SE : mmol. m ⁻² . s ⁻¹)							
	ไผ่ตง		ไผ่รวกดำ		ไผ่หวานอ่าขาง		ไผ่หยก	
	ช่วงแสง	ช่วงฝน	ช่วงแสง	ช่วงฝน	ช่วงแสง	ช่วงฝน	ช่วงแสง	ช่วงฝน
6:00	0.28 $\pm$ 0.01	1.14 $\pm$ 0.27	0.98 $\pm$ 0.08	2.02 $\pm$ 0.53	0.40 $\pm$ 0.00	1.26 $\pm$ 0.24	0.91 $\pm$ 0.31	1.25 $\pm$ 0.30
7:00	1.73 $\pm$ 0.09	2.15 $\pm$ 0.54	1.33 $\pm$ 0.12	2.28 $\pm$ 0.47	1.42 $\pm$ 0.07	2.03 $\pm$ 0.37	1.14 $\pm$ 0.07	1.98 $\pm$ 0.34
8:00	1.59 $\pm$ 0.11	2.91 $\pm$ 0.69	1.80 $\pm$ 0.32	4.26 $\pm$ 1.02	1.67 $\pm$ 0.10	3.67 $\pm$ 0.54	2.02 $\pm$ 0.17	3.88 $\pm$ 0.24
9:00	3.87 $\pm$ 0.35	5.06 $\pm$ 0.76	3.68 $\pm$ 0.95	5.92 $\pm$ 0.60	3.64 $\pm$ 0.12	3.79 $\pm$ 0.50	3.73 $\pm$ 0.18	4.04 $\pm$ 0.82
10:00	3.81 $\pm$ 0.57	3.66 $\pm$ 0.37	1.82 $\pm$ 0.10	2.89 $\pm$ 0.77	4.85 $\pm$ 0.78	3.81 $\pm$ 0.75	5.38 $\pm$ 0.15	5.03 $\pm$ 0.39
11:00	3.70 $\pm$ 0.45	4.19 $\pm$ 0.95	1.93 $\pm$ 0.14	3.13 $\pm$ 1.22	4.77 $\pm$ 0.63	4.21 $\pm$ 1.25	5.08 $\pm$ 0.17	6.73 $\pm$ 0.47
12:00	3.76 $\pm$ 0.27	3.16 $\pm$ 0.59	2.47 $\pm$ 0.28	4.99 $\pm$ 0.58	4.17 $\pm$ 0.80	4.77 $\pm$ 0.97	4.21 $\pm$ 0.55	6.13 $\pm$ 0.26
13:00	3.48 $\pm$ 0.50	4.11 $\pm$ 0.13	2.46 $\pm$ 0.46	4.95 $\pm$ 0.95	3.33 $\pm$ 0.74	3.62 $\pm$ 0.85	3.49 $\pm$ 0.28	5.86 $\pm$ 0.95
14:00	3.46 $\pm$ 0.58	4.18 $\pm$ 0.30	2.09 $\pm$ 0.26	3.67 $\pm$ 1.26	2.65 $\pm$ 0.66	3.59 $\pm$ 0.85	3.14 $\pm$ 0.80	4.93 $\pm$ 1.27
15:00	3.00 $\pm$ 0.51	3.10 $\pm$ 0.45	1.64 $\pm$ 0.08	4.32 $\pm$ 0.78	2.85 $\pm$ 0.70	3.94 $\pm$ 0.27	3.05 $\pm$ 0.64	4.93 $\pm$ 0.23
16:00	2.82 $\pm$ 0.54	1.97 $\pm$ 0.31	1.40 $\pm$ 0.12	2.73 $\pm$ 0.39	2.43 $\pm$ 0.56	2.10 $\pm$ 0.19	2.76 $\pm$ 0.80	3.41 $\pm$ 0.26
17:00	2.49 $\pm$ 0.51	0.75 $\pm$ 0.03	1.06 $\pm$ 0.16	0.65 $\pm$ 0.01	1.32 $\pm$ 0.24	0.53 $\pm$ 0.03	1.66 $\pm$ 0.17	0.72 $\pm$ 0.10
18:00	0.74 $\pm$ 0.14	0.36 $\pm$ 0.01	0.39 $\pm$ 0.06	0.38 $\pm$ 0.07	0.43 $\pm$ 0.08	0.24 $\pm$ 0.01	0.56 $\pm$ 0.05	0.36 $\pm$ 0.07
เฉลี่ย	2.67 $\pm$ 0.36	2.83 $\pm$ 0.42	1.77 $\pm$ 0.24	3.25 $\pm$ 0.67	2.61 $\pm$ 0.42	2.89 $\pm$ 0.52	2.86 $\pm$ 0.34	3.79 $\pm$ 0.44

น้ำสูงสุดเท่ากับ $5.92 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ที่เวลา 10:00 นาฬิกา ใฝ่หวานอ่างขางมีอัตราการคายน้ำเกิดขึ้นสูงสุดเวลา 12:00 นาฬิกา เท่ากับ $4.77 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ส่วนใฝ่หยกมีค่าอัตราการคายน้ำในรอบวันสูงสุดเท่ากับ $6.73 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ที่เวลา 11:00 นาฬิกา (ตารางที่ 3)

ช่วงเวลาที่ใฝ่ตอง ใฝ่รวกดำ ใฝ่หวานอ่างขาง และใฝ่หยกมีอัตราการคายน้ำในรอบวันสูงสุดในช่วงฝนมีความแตกต่างกันในแต่ละเวลามากกว่าช่วงแล้ง ที่เป็นเช่นนี้อาจเป็นเพราะว่า การคายน้ำจะผันแปรไปตามปัจจัยแวดล้อมในขณะที่ทำการศึกษา โดยช่วงฝนมีการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยแวดล้อมค่อนข้างสูงในแต่ละชั่วโมงจากสภาพภูมิอากาศของพื้นที่ และเมื่อพิจารณาจากภาพที่ 3 – 6 ความผันแปรของอัตราการคายน้ำในช่วงฝนของใฝ่ทั้ง 4 ชนิด มีลักษณะที่คล้ายคลึงกับความผันแปรของความแตกต่างของความดันไอในทิศทางเดียวกัน โดยความเข้มแสง ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบและอุณหภูมิใบก็เป็นปัจจัยที่สนับสนุนให้เกิดการคายน้ำเช่นกัน ดังที่ สมบุญ (2544) กล่าวว่า อุณหภูมิที่สูงขึ้นจะทำให้อัตราการคายน้ำเพิ่มขึ้น เนื่องจากอุณหภูมิสูงทำให้น้ำจากเซลล์ภายในใบระเหยออกจากผนังเซลล์สู่ช่องว่างได้ปากใบสูงขึ้น มีผลทำให้ความดันไอน้ำภายในช่องว่างได้ปากใบนั้นสูงขึ้นด้วย การแพร่ของน้ำจากข้างในใบออกสู่อากาศจะเกิดขึ้นได้ ความเข้มแสงก็มีอิทธิพลต่อการคายน้ำ เนื่องจากปากใบจะเปิดมากขึ้นในสภาพที่ได้รับแสง ซึ่งการเปิดของปากใบส่งผลโดยตรงต่อการคายน้ำ (Pereira and Kozlowski, 1978) ความชื้นสัมพัทธ์ที่อยู่รอบใบก็มีผลต่อการคายน้ำ ถ้าในอากาศมีความชื้นสัมพัทธ์ต่ำหรือมีกระแสลมพัดผ่านทำให้การคายน้ำของต้นไม้สูงกว่าปกติ (Davies and Kozlowski, 1975)

การวิเคราะห์ความผันแปรของอัตราการคายน้ำรวมต่อวันใช้หลักการคำนวณวิธีการเดียวกันกับการคำนวณอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวัน ซึ่งอัตราการคายน้ำต่อวันของใฝ่ตอง ใฝ่รวกดำ ใฝ่หวานอ่างขางและใฝ่หยกในช่วงแล้งและช่วงฝน พบว่า ช่วงแล้งใฝ่ทั้ง 4 ชนิด มีค่าเฉลี่ยของอัตราการคายน้ำรวมต่อวันแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ ($P < 0.05$) โดยมีค่าเท่ากับ 0.125, 0.083, 0.122 และ $0.134 \text{ kmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ตามลำดับ และเมื่อทำการวิเคราะห์เปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยของอัตราการคายน้ำรวมต่อวันในช่วงแล้งด้วยวิธี least significant difference สามารถแยกออกได้เป็น 2 กลุ่ม คือ กลุ่มแรกประกอบด้วย ใฝ่รวกดำ ใฝ่หวานอ่างขางและใฝ่ตอง และกลุ่มที่สองประกอบด้วยใฝ่หวานอ่างขาง ใฝ่ตองและใฝ่หยก หรืออาจกล่าวได้ว่าใฝ่รวกดำมีค่าอัตราการคายน้ำรวมต่อวันต่ำสุด และใฝ่หยกมีค่าสูงสุดในช่วงแล้ง สำหรับในช่วงฝนนั้นมีความแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ ($P > 0.05$) โดยอัตราการคายน้ำรวมต่อวันของใฝ่ตอง ใฝ่รวกดำ ใฝ่หวานอ่างขางและใฝ่หยก มีค่าเท่ากับ 0.133, 0.142, 0.135 และ $0.177 \text{ kmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ตามลำดับ (ตารางที่ 4) ซึ่ง

เห็นได้ว่าค่าอัตราการคายน้ำต่อวันของช่วงแล้งต่ำกว่าช่วงฝนในไฟทุกชนิด ทั้งนี้ น่าจะเป็นผลมาจากปัจจัยจำกัดของน้ำในดินซึ่งไม่ได้ทำการศึกษาในการศึกษาครั้งนี้ รวมทั้งปัจจัยแวดล้อมอื่น ๆ อันได้แก่ ปริมาณน้ำฝน อุณหภูมิและความชื้น เป็นต้น จึงทำให้อัตราการคายน้ำต่อวันสูงกว่าช่วงแล้ง

ตารางที่ 4 อัตราการคายน้ำต่อวันของไฟตง ไฟรวกดำ ไฟหวานอ่างขาง และไฟหยก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด ในช่วงแล้งและช่วงฝน

ชนิด	อัตราการคายน้ำต่อวัน (Mean $\pm$ SE : $\text{kmol. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$)	
	ช่วงแล้ง	ช่วงฝน
	(เดือนธันวาคม มกราคม และกุมภาพันธ์)	(เดือนกันยายน ตุลาคมและพฤศจิกายน)
ไฟตง	0.125 ± 0.016^{ab}	0.133 ± 0.012
ไฟรวกดำ	0.083 ± 0.010^a	0.142 ± 0.019
ไฟหวานอ่างขาง	0.122 ± 0.018^{ab}	0.135 ± 0.019
ไฟหยก	0.134 ± 0.011^b	0.177 ± 0.014
F - Value	2.63*	1.67 ^{ns}

หมายเหตุ * แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.05$)

ns แตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ ($P > 0.05$)

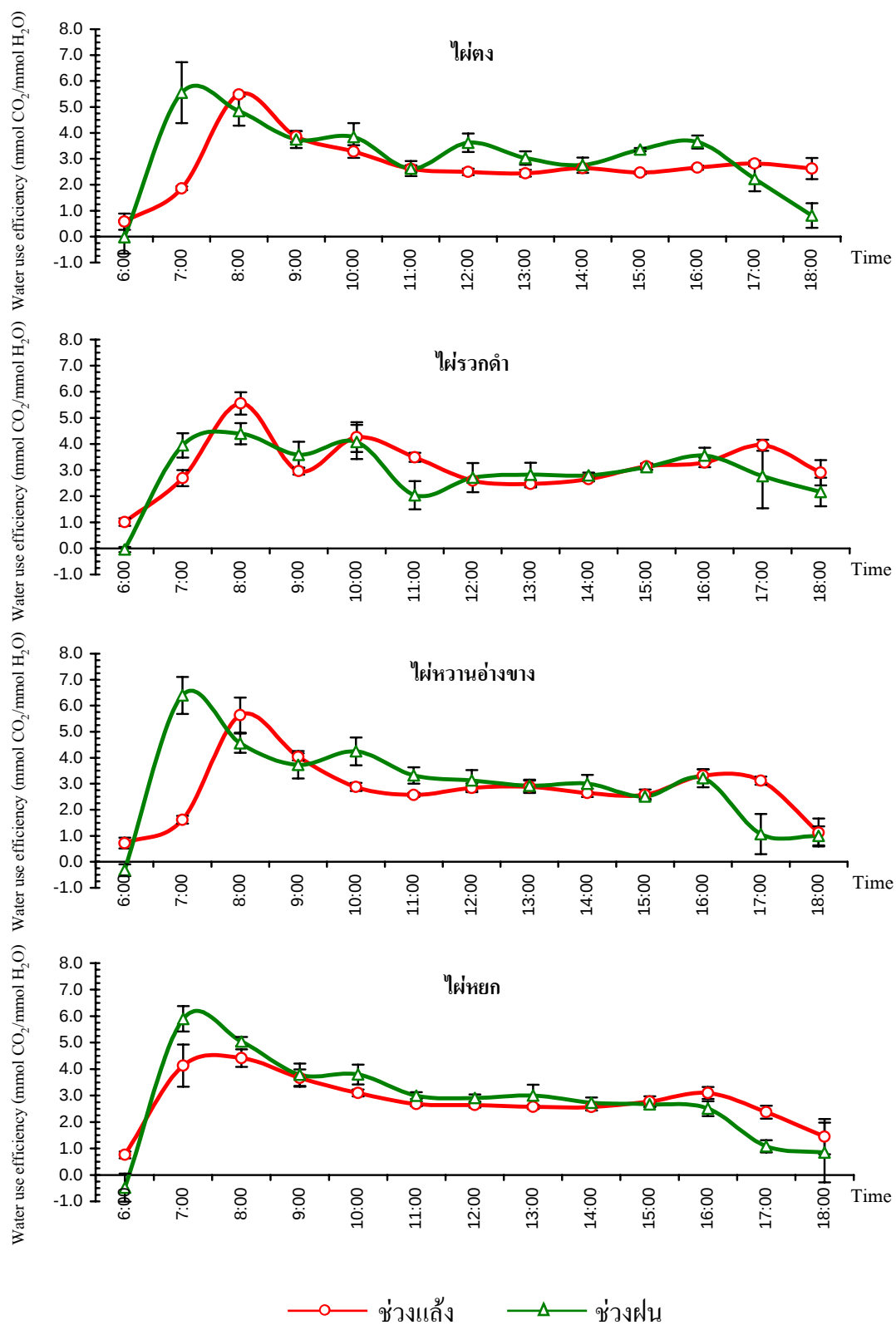
a , b พืชชนิดที่เหมือนกันหลังตัวเลขตามแนวตั้งแสดงความแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ ($P > 0.05$) โดยวิธี least significant difference

1.3 ประสิทธิภาพการใช้น้ำ

ในสภาวะที่เกิดความเครียดเนื่องจากการขาดน้ำ (water stress) น้ำจะเป็นปัจจัยสำคัญในการจำกัดอัตราการสังเคราะห์แสงของต้นไม้ อัตราส่วนระหว่างก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ที่พืชใช้ในการกระบวนการสังเคราะห์แสงต่อไอน้ำที่สูญเสียไปโดยการคายน้ำ หรืออัตราส่วนระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงต่ออัตราการคายน้ำของต้นไม้ เรียกว่า ประสิทธิภาพในการใช้น้ำ (water use efficiency ; WUE) เป็นปัจจัยสำคัญในการกำหนดผลผลิตทั้งหมดของต้นไม้ ประสิทธิภาพการใช้น้ำของต้นไม้ขึ้นอยู่กับปัจจัยสิ่งแวดล้อมและลักษณะต่างๆ ของพืช

จากการศึกษาประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างช้าง และไผ่หยกจากอัตราส่วนระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงต่ออัตราการคายน้ำของไผ่ดังกล่าว พบว่า ความผันแปรของค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันของไผ่ที่ทำการศึกษามีความแตกต่างกันไปในแต่ละชนิดของไผ่ แต่ลักษณะความผันแปรที่เกิดขึ้นจะมีรูปแบบที่คล้ายคลึงกัน (ภาพที่ 8) กล่าวคือรูปแบบความผันแปรของประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันจะเกิดขึ้นสูงในช่วงเช้า (07:00 – 09:00 นาฬิกา) แล้วลดลงในช่วงกลางวัน หลังจากนั้นประสิทธิภาพการใช้น้ำจะคงที่และลดลงในช่วงเย็น นอกจากนี้ยังสังเกตว่าลักษณะความผันแปรของประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันที่เกิดขึ้นจะคล้ายคลึงกับความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันอีกด้วย

ความผันแปรของประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างช้าง และไผ่หยก พบว่า ช่วงแล้ง (เดือนธันวาคม มกราคม และกุมภาพันธ์) ค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันสูงสุดเกิดเวลา 08:00 นาฬิกา มีค่าเท่ากับ 5.48, 5.56, 5.63 และ 4.41 $\mu\text{mol. CO}_2 / \text{mmol. H}_2\text{O}$ ตามลำดับ แม้ว่าไผ่หยกจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงในช่วงแล้งสูงกว่าไผ่ชนิดอื่น ๆ แต่มีประสิทธิภาพการใช้น้ำต่ำกว่าไผ่หวานอ่างช้าง ไผ่รวกดำและไผ่ตง และในช่วงฝน (เดือนกันยายน ตุลาคม และพฤศจิกายน) ค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันสูงสุดของไผ่ตง ไผ่หวานอ่างช้างและไผ่หยกจะเกิดขึ้นเวลา 07:00 นาฬิกา มีค่าเท่ากับ 5.55, 6.39 และ 5.90 $\mu\text{mol. CO}_2 / \text{mmol. H}_2\text{O}$ ตามลำดับ ส่วนไผ่รวกดำจะให้ค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงสุดเท่ากับ 4.39 $\mu\text{mol. CO}_2 / \text{mmol. H}_2\text{O}$ ณ เวลา 08:00 นาฬิกา จะเห็นได้ว่าประสิทธิภาพการใช้น้ำในช่วงแล้งและช่วงฝนจะมีค่าใกล้เคียงกันในไผ่แต่ละชนิด หรืออาจกล่าวได้ว่าไผ่ทั้ง 4 ชนิด มีประสิทธิภาพในการใช้น้ำที่ใกล้เคียงกัน แต่จากการศึกษาของ Pakvilai (2005) พบว่า ไผ่หวานอ่างช้างมีประสิทธิภาพการใช้น้ำในฤดูฝนสูงกว่าฤดูแล้ง และในชั้นอายุต่างกันก็มีความผันแปรของประสิทธิภาพการใช้น้ำที่แตกต่างกัน นอกจากนี้ Chaisalee (2000) ที่ทำการศึกษากับพันธุ์ไม้ในเขตร้อน 4 ชนิด พบว่า ไม้ยูคาลิปตัส คามาลดูลเลนซิสมีประสิทธิภาพการใช้น้ำในเดือนกันยายนและเดือนพฤศจิกายนสูงกว่าไม้เต็ง ไม้รังและไม้แดง ซึ่งเห็นได้ว่าพันธุ์ไม้แต่ละชนิดแต่ละชั้นอายุจะมีประสิทธิภาพในการใช้น้ำแตกต่างกันในแต่ละฤดูกาล



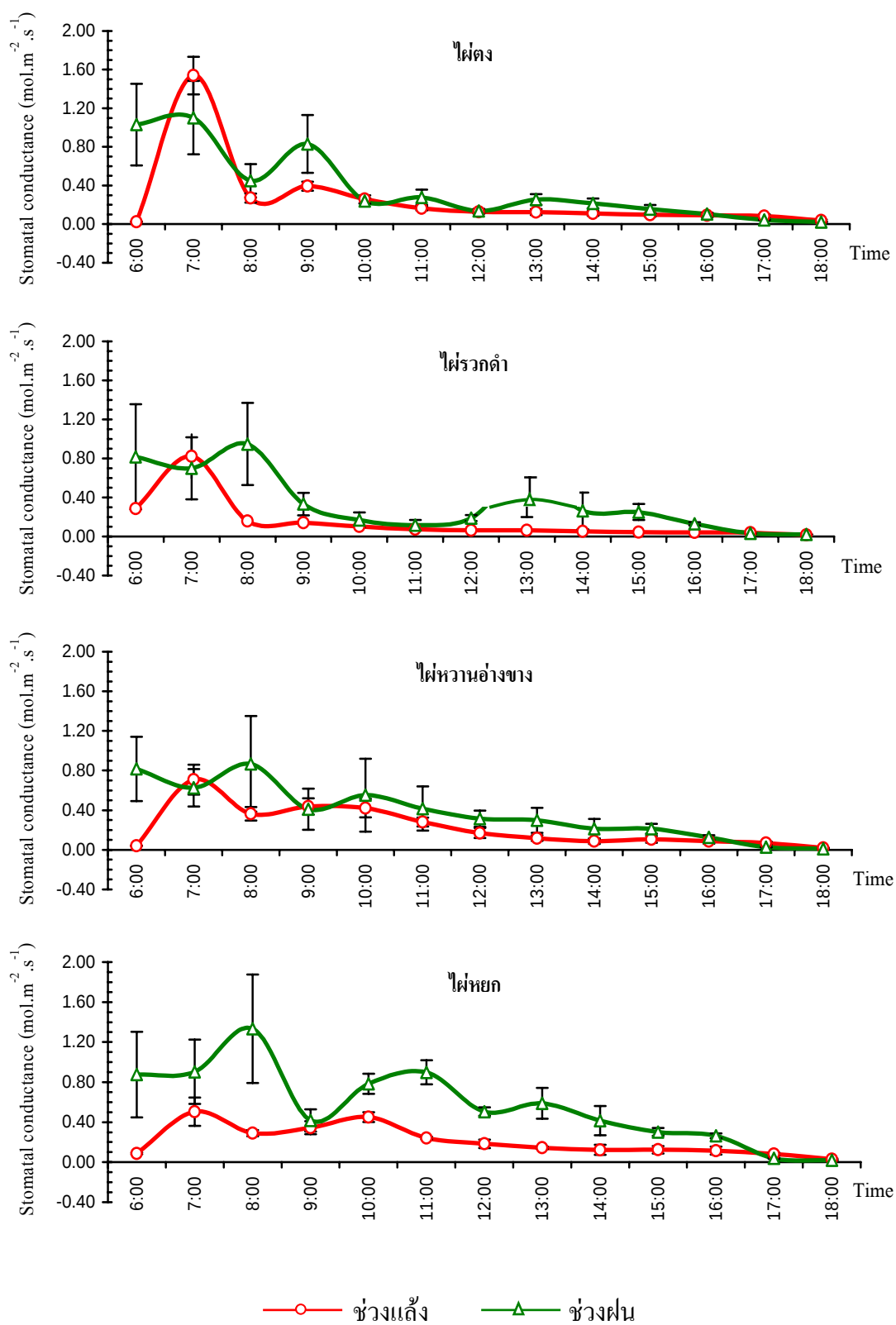
ภาพที่ 8 ความผันแปรของประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันของฝรั่ง ฝรั่งดำ ฝรั่งหวานอ่าขาง และฝรั่งหยกที่ปลูก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

1.4 การชักนำการเปิดปากใบ

การชักนำการเปิดปากใบ (stomatal conductance) สามารถอธิบายสถานะภาพการตอบสนองของปากใบต่อปัจจัยต่าง ๆ ได้เป็นอย่างดี เนื่องจากปากใบจะตอบสนองต่อปัจจัยแวดล้อมโดยรอบ และมีความสัมพันธ์กับการแพร่กระจายของก๊าซผ่านเข้าออกจากใบในระหว่างที่มีการสังเคราะห์แสงและคายน้ำ ซึ่งอาจจะมีผลต่อการเติบโตทั้งในระยะสั้นและระยะยาวได้ (Weyers and Meidner, 1990) การศึกษาค่าการชักนำการเปิดปากใบในการผ่านเข้าออกของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ ระหว่างบรรยากาศกับเนื้อเยื่อภายในใบมีความสำคัญในการศึกษาผลผลิตมวลชีวภาพและสามารถอธิบายประสิทธิภาพในการผลิตมวลชีวภาพต่อหน่วยการใช้น้ำของพืชได้ (Beadle, 1993)

จากการศึกษาความผันแปรของค่าการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันของช่วงแสงและช่วงฝนของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกพบว่า ไผ่ทั้ง 4 ชนิด มีค่าการชักนำการเปิดปากใบค่อนข้างสูงในช่วง 06:00 – 08:00 นาฬิกา หลังจากที่ได้รับแสง หลังจากนั้นค่าการชักนำการเปิดปากใบจะลดลงและมีค่าค่อนข้างคงที่ตลอดทั้งช่วงบ่าย โดยอาจจะมีการเพิ่มขึ้นอีกเพียงเล็กน้อยในช่วงเย็นเนื่องจากความเข้มแสงและอุณหภูมิลดลง ทั้งในช่วงแสงและช่วงฝน (ภาพที่ 9) ซึ่งสอดคล้องกับธนศ (2539) ที่ศึกษาการชักนำการเปิดปากใบของกล้าไม้ประดับยืนต้น 6 ชนิด ที่ให้ค่าการชักนำการเปิดปากใบสูงในช่วงเช้า (07:00 - 8:00 นาฬิกา) หลังจากนั้นค่าการชักนำการเปิดปากใบลดลงอย่างต่อเนื่องไปในกล้าไม้ทุกชนิดจนกระทั่งเย็น ที่เป็นเช่นนี้อาจเป็นเพราะว่าปากใบจะเปิดมากเฉพาะในช่วงเช้า เพราะแสงจะกระตุ้นให้ปากใบเปิดกว้างขึ้นเพื่อแลกเปลี่ยนก๊าซและน้ำกับอากาศโดยรอบ ซึ่งจะส่งผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงไปด้วย การลดลงของค่าการชักนำการเปิดปากใบในช่วงเที่ยงวันเกิดขึ้นเพื่อป้องกันการสูญเสียน้ำจากใบ ซึ่งสัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิใบ ความเข้มแสงและกระบวนการทางชีวเคมีภายในใบ

ความผันแปรของค่าการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันของช่วงแสง พบว่า ไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกให้ค่าการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันสูงสุด ณ เวลา 08:00 นาฬิกา เท่ากับ 1.54, 0.82, 0.71 และ 0.51 $\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ส่วนในช่วงฝนไผ่ตงให้ค่าการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันสูงสุดเกิดขึ้นเวลา 07:00 นาฬิกา เท่ากับ 1.10 $\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ สำหรับค่าการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันของไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกในช่วงฝนเกิดขึ้นเวลา 08:00 นาฬิกา โดยมีค่าเท่ากับ 0.95, 0.87 และ 1.33 $\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ลักษณะความผันแปร



ภาพที่ 9 ความผันแปรของการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันของฝรั่ง ฝรั่งดำ ฝรั่งหวานอ่างขาง และฝรั่งหยกที่ปลูก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

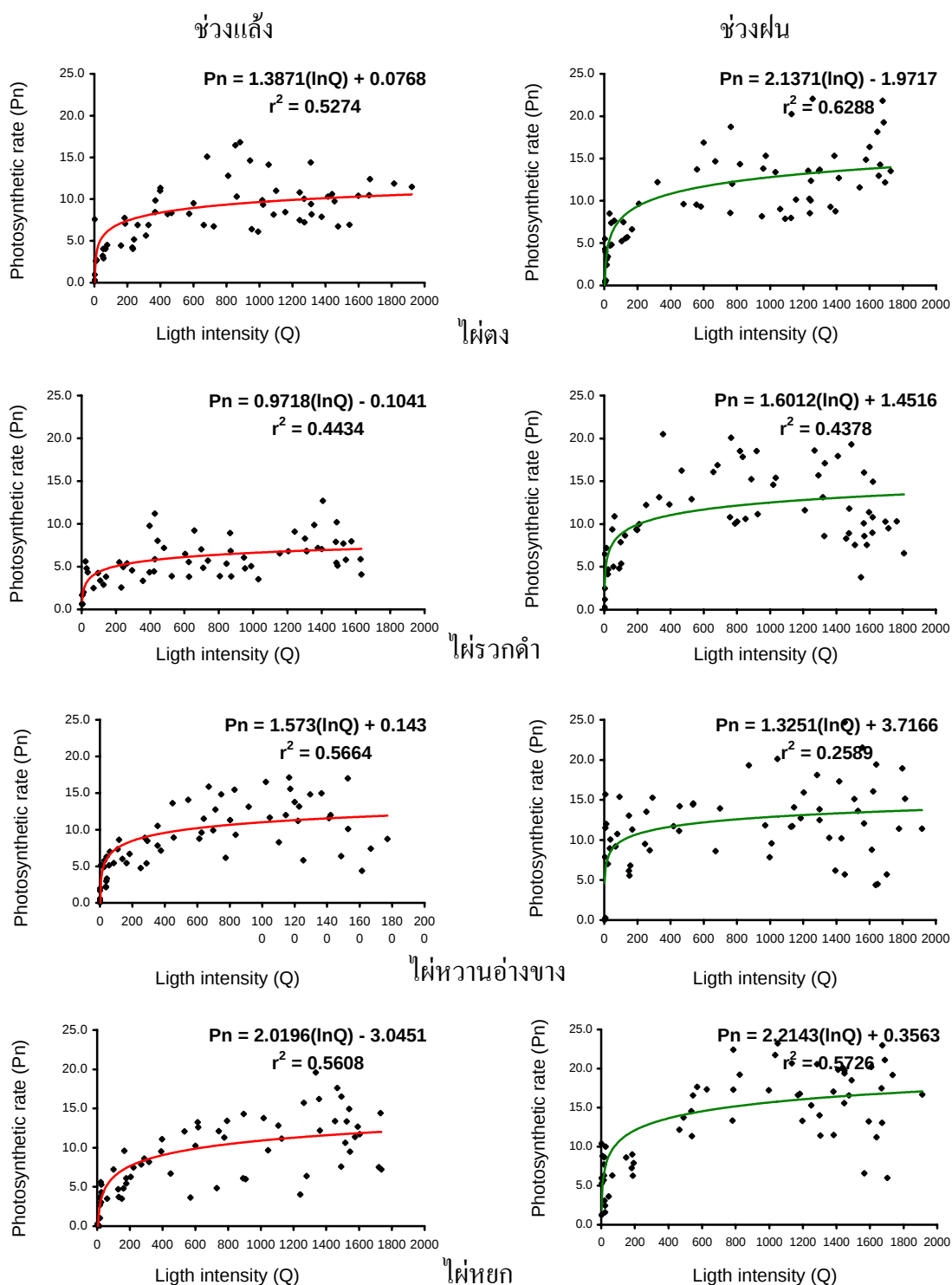
ของการชักนำการเปิดปากใบในรอบวันที่ศึกษาครั้งนี้คล้ายคลึงกับการศึกษาของเพลินจิตร (2541) พบว่า การชักนำการเปิดปากใบของไม้สนทะเลมีค่าสูงในช่วงเช้า (06:00 – 08:00 น.) และเริ่มลดลงอย่างรวดเร็วในช่วง 08:00 – 10:00 นาฬิกา และช่วงเวลา 10:00 – 14:00 นาฬิกา มีค่าค่อนข้างคงที่หรือเพิ่มขึ้นเล็กน้อย และต่ำสุดในช่วงบ่าย (14:00 – 16:00 น.) โดยลักษณะความผันแปรของค่าการชักนำการเปิดปากใบของไม้ที่วัดในช่วงฝนมีค่าสูงกว่าในช่วงแล้ง โดยเฉพาะไม้หยกซึ่งมีความแตกต่างค่อนข้างมากสอดคล้องกับอัตราการสังเคราะห์แสงและความผันแปรของปัจจัยแวดล้อมในช่วงฝนซึ่งส่งเสริมให้มีการเปิดปากใบได้มากกว่าช่วงแล้ง

2. ปัจจัยแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวันของไม้ตอง ไม้รวก ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก

2.1 ความเข้มแสง (light intensity, Q)

แสงเป็นปัจจัยแวดล้อมที่มีอิทธิพลโดยตรงต่อการสังเคราะห์แสง นอกจากนี้แสงยังเป็นตัวกระตุ้นและควบคุมกระบวนการเติบโตและการพัฒนาในระดับต่าง ๆ ให้เกิดการเปลี่ยนแปลงด้านโครงสร้าง เช่น การงอกของเมล็ด การเติบโตของลำต้น การออกดอก และการพักตัว ดังนั้นแสงจึงเป็นปัจจัยแวดล้อมที่สำคัญต่อการเติบโตของพืชเกือบทุกระยะ ในสภาพที่แสงจำกัด พบว่าปริมาณความเข้มแสงนั้นมีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์แสงมาก และส่งผลให้อัตราการสังเคราะห์แสงของพันธุ์ไม้มีค่าต่ำ โดยทั่วไปความเข้มแสงที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดในไม้ยืนต้นเขตร้อนมีค่าอยู่ระหว่าง $600 - 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ หรือมีเพียง 1 ใน 3 ของปริมาณความเข้มแสงที่ได้รับเต็มที่ (ลดาวลัย, 2544; สาทิศ, 2545)

จากการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับปริมาณความเข้มแสงของไม้ตอง ไม้รวก ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก โดยใช้ข้อมูลจากการวัดความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์แสงในรอบวัน พบว่า ความสัมพันธ์ของไม้แต่ละชนิดนั้นจะแตกต่างกัน และแตกต่างกันระหว่างช่วงแล้งกับช่วงฝน โดยมีรูปแบบของฟังก์ชันเป็นแบบ logarithmic function โดยความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.01$) ดังแสดงในภาพที่ 10 แต่จากการศึกษาของดุริยะ (2547) ซึ่งทำการศึกษากับไม้ตะเคียนหินและไม้แดง พบว่าความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับความเข้มแสงมีรูปแบบเป็น exponential function โดยรูปแบบความสัมพันธ์ของอัตราการสังเคราะห์แสงของไม้ตอง ไม้รวก ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยกกับ



ภาพที่ 10 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสง (photosynthetic rate : $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) กับ ความเข้มแสง (light intensity : $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขวางและ ไผ่หยกในช่วงแล้งและช่วงฝน

ความเข้มแสงจะมีลักษณะที่คล้ายคลึงกัน กล่าวคืออัตราการสังเคราะห์แสงจะมีค่าเพิ่มมากขึ้นเมื่อความเข้มแสงเพิ่มมากขึ้น จนถึงระดับหนึ่งที่มีความเข้มแสงทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงมีค่าสูงสุด หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงจะคงที่หรือเพิ่มขึ้นหรือลดลงเพียงเล็กน้อย แม้ว่าความเข้มแสงจะเพิ่มขึ้นก็ตาม

เมื่อพิจารณาค่าสัมประสิทธิ์ตัวกำหนด (coefficient of determination ; r^2) จากการวิเคราะห์การถดถอย พบว่า ในช่วงแสงของไฟตง ไฟรวกดำ ไฟหวานอ่างขาว และไฟหยก มีค่าเท่ากับ 0.5274, 0.4434, 0.5664 และ 0.5608 ตามลำดับ สำหรับในช่วงฝนของไฟทั้ง 4 ชนิด จะมีค่าเท่ากับ 0.6288, 0.4378, 0.2589 และ 0.5726 ตามลำดับ ซึ่งจะเห็นได้ว่าความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับความเข้มแสงสามารถอธิบายความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นได้ในระดับปานกลางหรือประมาณ 50 – 60 เปอร์เซ็นต์

2.2 อุณหภูมิใบ (leaf temperature, T)

อุณหภูมิเป็นปัจจัยสำคัญต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาของพืชหรือต้นไม้ โดยเฉพาะต่ออัตราการสังเคราะห์แสงซึ่งมีการตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิอย่างมาก เนื่องจากปฏิกิริยาในที่มีดีในกระบวนการสังเคราะห์แสงเป็นกระบวนการที่เกี่ยวข้องกับการทำงานของเอนไซม์ ซึ่งมีการตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิ (สมบุญ, 2544) โดยช่วงอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์แสงจะอยู่ในช่วงระหว่าง 5 – 40 องศาเซลเซียส สำหรับไม้ยืนต้นเขตร้อนจะมีค่าอยู่ระหว่าง 25 – 30 องศาเซลเซียส จึงจะเหมาะสมต่ออัตราการสังเคราะห์แสง (Bannister, 1976) การเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์แสงของพันธุ์ไม้ในเขตร้อนมากกว่าพันธุ์ไม้ในเขตหนาว (Kramer and Kozlowski, 1979)

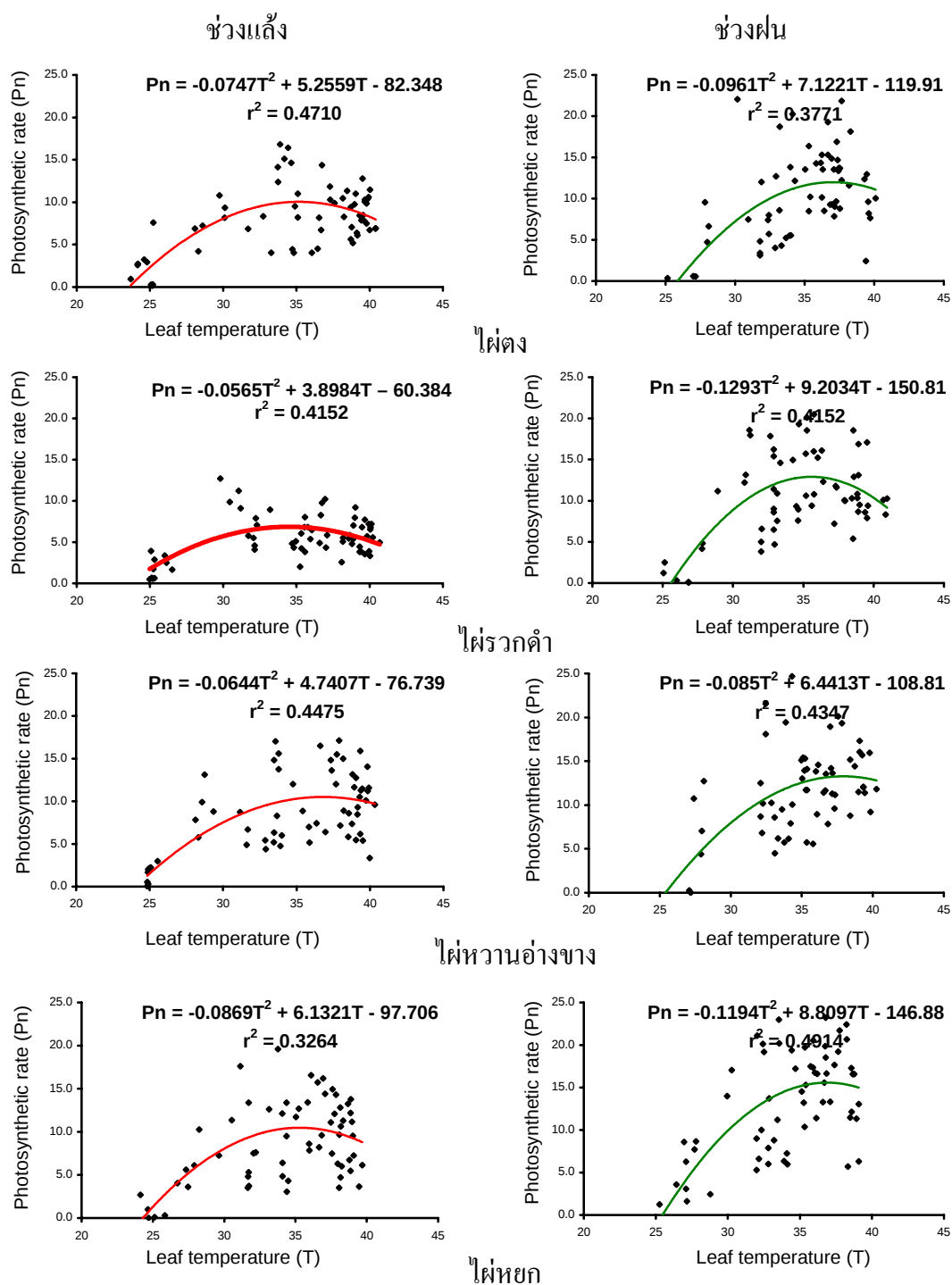
โดยปกติอัตราการสังเคราะห์แสงของต้นไม้จะเพิ่มขึ้นเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นจนถึงระดับหนึ่งที่เป็นอุณหภูมิที่เหมาะสม (optimal temperature) หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงจะลดลงเมื่ออุณหภูมิเพิ่มสูงขึ้น เนื่องจากอุณหภูมิที่สูงหรือต่ำเกินไปจะมีผลต่อการทำงานของเอนไซม์ในปฏิกิริยาที่ไม่ใช้แสง และอุณหภูมิที่สูงจะมีผลในการเร่งอัตราการหายใจอีกด้วย ซึ่งมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิลดลง จากการศึกษาครั้งนี้ พบว่า ในช่วงอุณหภูมิใบตั้งแต่ 25 – 30 องศาเซลเซียส จะเป็นช่วงที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงของไฟทั้ง 4 ชนิด มีค่าเพิ่มขึ้น จนถึงอุณหภูมิใบในช่วง 30 – 35 องศาเซลเซียส ซึ่งเป็นช่วงที่อัตราการสังเคราะห์แสงมีค่าสูงสุด หลังจากนั้น

อัตราการสังเคราะห์แสงจะลดลงเมื่ออุณหภูมิใบเพิ่มสูงขึ้น แสดงว่าอุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์แสงของไผ่ทั้ง 4 ชนิดจะอยู่ในช่วง 30 – 35 องศาเซลเซียส ผลการศึกษาของ Atipamunpai (1989) พบว่า อุณหภูมิที่เหมาะสมที่ทำให้ไม้กระถินเทพามีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด มีค่าเท่ากับ 24 องศาเซลเซียส และจากรายงานของ Doley *et al.* (1988) กล่าวว่า ดินไม้ในสภาพที่ได้รับปริมาณน้ำฝนที่เพียงพอ จะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดที่อุณหภูมิ 24 องศาเซลเซียส และมีปริมาณความเข้มแสง $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ดังนั้น อุณหภูมิจึงเป็นปัจจัยสำคัญที่ทำให้เกิดรูปแบบความผันแปรของการสังเคราะห์แสงในรอบวัน

จากการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับอุณหภูมิใบของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยก พบว่า อัตราการสังเคราะห์แสงของไผ่ทั้ง 4 ชนิด มีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิในรูปแบบ polynomial function degree 2 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.01$) โดยสัมพันธ์ตัวกำหนดในช่วงแสงของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกมีค่าเท่ากับ 0.4710, 0.3511, 0.4475 และ 0.3264 ส่วนในช่วงฝนมีค่าเท่ากับ 0.3771, 0.4152, 0.4347 และ 0.4914 ดังแสดงในภาพที่ 11 ซึ่งความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับอุณหภูมิใบทั้งในช่วงแสงและช่วงฝนเกิดขึ้นและมีลักษณะไปในทิศทางเดียวกัน ซึ่งจะเห็นได้ว่าความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับอุณหภูมิใบสามารถอธิบายความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นได้ในระดับ 30 – 50 เปอร์เซ็นต์

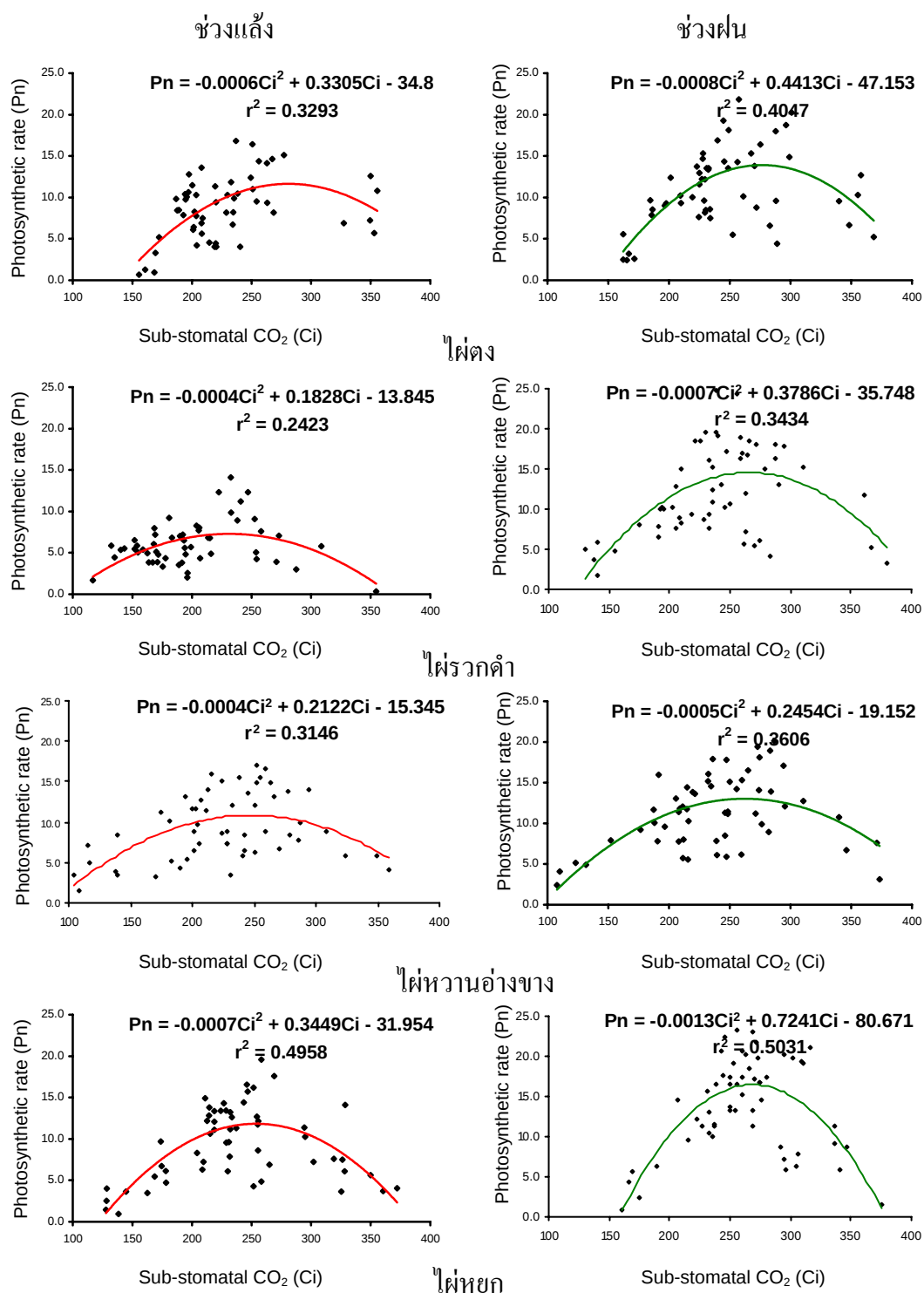
2.3 ก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบ (sub-stomatal CO_2 , Ci)

ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์แสงของต้นไม้ในสภาพที่แสงและอุณหภูมิเหมาะสม เนื่องจากก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เป็นวัตถุดิบขั้นต้นในการสังเคราะห์แสงเพื่อใช้ในการสังเคราะห์สารประกอบไฮโดรคาร์บอนที่มีโมเลกุลที่ใหญ่ขึ้น อันได้แก่น้ำตาล แป้งและคาร์โบไฮเดรต อัตราการสังเคราะห์แสงขึ้นอยู่กับปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เมื่อเพิ่มปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ให้สูงขึ้นจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้นจนถึงจุดอิ่มตัว หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงอาจจะลดลงแม้ว่าปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จะเพิ่มสูงขึ้นก็ตาม ความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ ณ จุดที่ทำให้อัตราการปลดปล่อยก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจเท่ากับอัตราการดูดก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ จากการสังเคราะห์แสง เรียกว่า CO_2 compensation point (Allen, 1990) ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบเป็นปัจจัยหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์แสง เพราะจะมีบทบาทต่อการแลกเปลี่ยนน้ำและก๊าซในสภาพที่มีแสง ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นได้อย่างต่อเนื่อง



ภาพที่ 11 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสง (photosynthetic rate : $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) กับ อุณหภูมิใบ (leaf temperature : $^{\circ}\text{C}$) ของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยก ในช่วงแล้งและช่วงฝน

ในสภาพที่มีแสงความเข้มข้นของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศจะสูงกว่าในใบที่เป็นเช่นนี้เพราะว่าก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์บางส่วนภายในใบจะถูกใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสงซึ่งทำให้มีปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ลดลง ก่อให้เกิดการแพร่เข้าสู่ใบผ่านทางปากใบ และถูกเก็บไว้ในช่องว่างภายในใบเพื่อใช้เป็นสารเริ่มต้นในกระบวนการสังเคราะห์แสง ดังนั้น ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบจึงมีบทบาทสำคัญต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชหรือต้นไม้ การศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างช้าง และไผ่หยกพบว่า รูปแบบความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นมีลักษณะเป็น polynomial function degree 2 ทั้งในช่วงแสงและช่วงฝน ซึ่งความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นทั้งหมดมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ ($P < 0.01$) โดยมีสัมประสิทธิ์ตัวกำหนดในช่วงแสงของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างช้าง และไผ่หยก มีค่าเท่ากับ 0.3293, 0.2423, 0.3146 และ 0.4958 ตามลำดับ ส่วนในช่วงฝนของไผ่ทั้ง 4 ชนิด จะมีค่าเท่ากับ 0.4047, 0.3435, 0.3606 และ 0.5031 ตามลำดับ ดังแสดงภาพที่ 12 ซึ่งจะเห็นได้ว่าความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงกับปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบสามารถอธิบายความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นในระหว่าง 25 – 50 เปอร์เซ็นต์



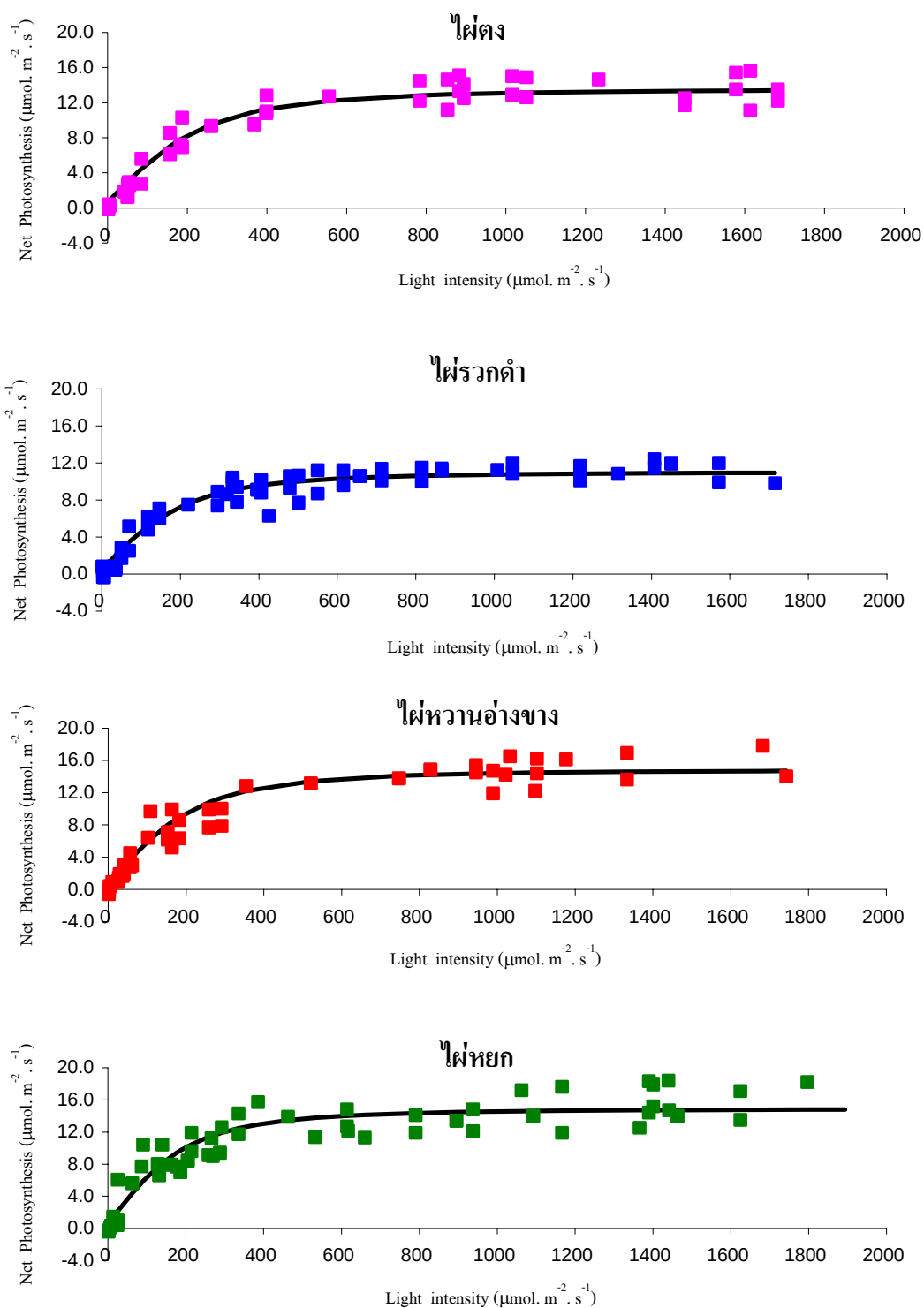
ภาพที่ 12 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสง (photosynthetic rate : $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) กับ ปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบ (sub-stomatal CO_2 : vpm) ของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขวาง และไผ่หยกในช่วงแล้งและช่วงฝน

3. การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงโดยการควบคุมปริมาณแสง

แสงเป็นปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีความสำคัญต่อการเติบโตและผลผลิตของต้นไม้ทั้งในเชิงคุณภาพและเชิงปริมาณ โดยปกติต้นไม้จะมีอัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้นเมื่อความเข้มแสงที่เป็นประโยชน์เพิ่มมากขึ้น และเมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้นถึงระดับหนึ่งที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดนี้ว่า จุดอิ่มตัวของแสง (light saturation point) หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงจะคงที่ แม้ว่าความเข้มแสงยังคงเพิ่มขึ้นก็ตาม (Kozlowski and Pallardy, 1997) ดังนั้นการตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงของต้นไม้ต่อการเพิ่มความเข้มแสง จึงมีลักษณะเป็นเส้นโค้ง (curvilinear) (Long and Hallgren, 1993)

การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงกับความเข้มแสงสามารถแบ่งออกเป็น 4 ระยะ คือ ระยะแรกเป็นช่วงที่ไม่มีแสงหรือในที่มืด ค่าอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซในช่วงระยะนี้เป็นค่าอัตราการหายใจในที่มืด (dark respiration) ซึ่งอัตราการหายใจจะมีค่าน้อยลงเมื่อมีแสงเพิ่มมากขึ้น จนถึงจุดหนึ่งที่อัตราการดูดซับและการปลดปล่อยของก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของใบเท่ากัน ซึ่งทำให้อัตราการหายใจเท่ากับอัตราการสังเคราะห์แสง เรียกว่า light compensation point ช่วงระยะที่ 2 จะเป็นช่วงที่อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของใบเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อความเข้มแสงเพิ่มมากขึ้น ทำให้การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงมีลักษณะเป็นเส้นตรง ความเข้มแสงจะอยู่ในช่วงระหว่าง $50 - 200 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ช่วงที่ 3 เป็นช่วงส่วนโค้งของกราฟซึ่งเป็นจุดเปลี่ยนที่แสงเป็นตัวจำกัดอัตราการสังเคราะห์แสง และทำให้ค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด เรียกระยะอิ่มตัวของแสง (light saturation) และช่วงสุดท้ายคือช่วงที่เส้นกราฟคงที่เป็นแนวราบ ซึ่งอัตราการสังเคราะห์แสงที่จุดนี้ถือว่าเป็นอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด (ลดาวัลย์, 2546)

การศึกษาการตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงของไม้ต่ง ไม้รวกดำ ไม้หวางอ่างขาง และไม้หยกดำเนินการด้วยการใช้ความเข้มแสงจากดวงอาทิตย์โดยตรง ในระดับต่าง ๆ กันและนำมาวิเคราะห์หาความสัมพันธ์ของอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิต่อความเข้มแสง โดยใช้สมการการถดถอยเชิงเส้นโค้งของ Forseth and Norman (1993) พบว่า อัตราการสังเคราะห์แสงของไม้ทั้ง 4 ชนิด เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วเมื่อใบได้รับแสงตามความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้นจนกระทั่งใบมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงจะค่อนข้างคงที่ แม้ว่าความเข้มแสงจะเพิ่มขึ้นก็ตาม (ภาพที่ 13) ซึ่งรูปแบบการ



ภาพที่ 13 การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิต่อความเข้มแสงของฝรั่ง ฝรั่งดำ ฝรั่งหวานอ่างช้าง และฝรั่งหยกโดยวิธีการควบคุมปริมาณแสง

ตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงมีรูปแบบคล้ายคลึงกับการศึกษาของ ประνομ (2542); วัลยา (2543); สาพิศ และคณะ (2546); ดุริยะ (2547) และ Pakvilai (2005) นอกจากนี้การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงจะแตกต่างกันในระหว่าง ช่วงเช้าและช่วงบ่าย เนื่องจากสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกันอัน ได้แก่ อุณหภูมิ ความชื้นสัมพัทธ์และความแตกต่างของความดันไอ เป็นต้น (Ishizuka and Puangchit, 1995) และจากการศึกษาของดุริยะ (2547) พบว่า ลักษณะของสังคมพืชที่แตกต่างกันจะทำให้การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงแตกต่างกันไปตามชนิดพันธุ์ด้วย

สำหรับอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเมื่อได้รับแสงเต็มที่ (Asat) ของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกนั้น พบว่า ไผ่ทั้ง 4 ชนิด จะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดที่ระดับความเข้มแสงที่ต่างกัน โดยไผ่ตงมีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเท่ากับ $12.90 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ที่ความเข้มแสง $1,020 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ไผ่รวกดำค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดจะเท่ากับ $10.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ที่ระดับความเข้มแสง $960 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ไผ่หวานอ่างขางมีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดที่ความเข้มแสง $1,020 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ เท่ากับ $14.20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ และไผ่หยกมีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเท่ากับ $14.80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ที่ความเข้มแสง $1,390 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ นอกจากนี้ quantum yield ของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกจะมีค่าเท่ากับ 0.0450, 0.0407, 0.0504 และ 0.0573 ตามลำดับ (ตารางที่ 5) ซึ่งเห็นได้ว่าไผ่หยกจะมีการตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสง และ quantum yield สูงกว่าไผ่หวานอ่างขาง ไผ่ตงและไผ่รวกดำ นั้นแสดงว่าไผ่หยกจะมีประสิทธิภาพในการใช้แสงสูงกว่าไผ่ชนิดอื่นๆ ซึ่งสอดคล้องกับอัตราการสังเคราะห์แสง โดยปกติพรรณไม้ที่ชอบแสง (light demanding) จะมีจุดอิ่มตัวของแสงสูงกว่าพรรณไม้ในที่ร่ม (shade tolerance) แต่ที่ระดับความเข้มแสงต่ำอัตราการสังเคราะห์แสงของพรรณไม้ในที่ร่มจะมีค่าสูงกว่า (Bidwell, 1979) ในการศึกษาครั้งนี้ไผ่ทั้ง 4 ชนิด มีจุดอิ่มตัวของแสงค่อนข้างสูงเมื่อเทียบกับไม้เขตร้อนชนิดอื่น ๆ เช่นการศึกษาในไม้ตะเคียนหินและไม้แดงของ ดุริยะ (2547) พบว่า ไม้ตะเคียนหินมีจุดอิ่มตัวของแสงเฉลี่ยทั้งในฤดูแล้งและฤดูฝนเท่ากับ $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ และไม้แดงมีค่าเฉลี่ยเท่ากับ $850 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ แสดงให้เห็นว่าไผ่ทั้ง 4 ชนิดเป็นพืชชอบแสง

ตารางที่ 5 การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อความเข้มแสงของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขางและไผ่หยกโดยใช้สมการของ Forseth and Norman (1993)

ชนิด	Asat ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Light saturation point ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	quantum yield	Rd ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
ไผ่ตง	12.90	1020	0.0469	0.66
ไผ่รวกดำ	10.55	960	0.0446	0.49
ไผ่หวานอ่างขาง	14.20	1020	0.0561	0.64
ไผ่หยก	14.80	1390	0.0639	0.51

4. การประเมินปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบโดยใช้ chlorophyll meter SPAD-502

ในปัจจุบันการประเมินปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบโดยไม่ทำให้ใบพืชเสียหายทำได้โดยการใช้เครื่องวัดคลอโรฟิลล์ชนิดนาคเคลื่อนที่ได้ หรือที่เรียกว่า portable chlorophyll meter ซึ่งเป็นผลิตภัณฑ์ของบริษัท Minolta ประเทศญี่ปุ่น เดิมใช้รุ่น SPAD-501 และต่อมาปรับปรุงเป็นรุ่น SPAD-502 โดยเครื่อง portable chlorophyll meter ทำงานโดยการอ่านค่าความเขียวของคลอโรฟิลล์ในใบพืชด้วยต้นกำเนิดแสงแบบ LED ในช่วงคลื่นสีแดงที่ให้แสงสูงสุดที่ความยาวคลื่นประมาณ 650 นาโนเมตร (เป็นช่วงคลื่นที่ให้ค่า absorbance สูงสุด) และในช่วงคลื่น infrared ที่ให้ความเข้มแสงสูงสุดที่ความยาวคลื่นประมาณ 940 นาโนเมตร (เป็นช่วงคลื่นที่ให้ค่า absorbance ต่ำสุด) โดยค่าความเขียวของใบที่ได้จากการคำนวณมาจากปริมาณแสงที่ส่งผ่านในช่วงความยาวคลื่น 2 ช่วงคลื่นด้วยกันคือ 600 – 700 และ 400 – 500 นาโนเมตร ซึ่งทั้ง 2 ช่วงคลื่นนี้ให้ค่า absorbance ที่แตกต่างกัน โดยวิธีการนี้สามารถวัดปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบตัวอย่างได้เป็นจำนวนมากในเวลาอันรวดเร็ว เมื่อทราบสมการที่อธิบายความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบ (SPAD reading) กับปริมาณคลอโรฟิลล์ที่ได้จากการสกัดด้วย 80% acetone โดยใช้สมการของ Arnon (1959) เพื่อคำนวณหาคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบ

การวิเคราะห์เปรียบเทียบปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบที่พัฒนาเต็มที่ของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยก พบว่า ปริมาณคลอโรฟิลล์เอนในใบเฉลี่ยมีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ เท่ากับ 21.08, 22.08, 19.20 และ 20.88 mg/cm^2 ตามลำดับ ซึ่งมีค่าต่ำกว่าเมื่อเปรียบเทียบกับปริมาณคลอโรฟิลล์เอนในใบของพรรณไม้ป่าดิบแล้ง ที่มีค่าอยู่ระหว่าง 10 – 490

mg/cm² และพรรณไม้ป่า เบญจพรรณ มีค่าอยู่ในช่วง 30 – 340 mg/cm² (สาพิศ และดุริยะ, 2548) ส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์บีในใบของไม้ทั้ง 4 ชนิด มีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (P<0.05) โดยไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 39.60, 31.24 และ 31.81 mg/cm² ตามลำดับ ซึ่งสูงกว่าไม้ตงที่มีค่าเฉลี่ยของปริมาณคลอโรฟิลล์บีในใบต่ำสุดเท่ากับ 23.56 mg/cm² สำหรับปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบทั้งหมดของไม้ตง ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 41.12, 63.63, 52.65 และ 52.32 mg/cm² ตามลำดับ ซึ่งมีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ (P<0.05) โดยกลุ่มแรกประกอบด้วย ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก และกลุ่มที่สองประกอบด้วย ไม้หวานอ่างขาง ไม้หยก และไม้ตง นอกจากนี้ยังพบว่าปริมาณคลอโรฟิลล์บีในใบของไม้ทุกชนิดมีแนวโน้มที่สูงกว่าปริมาณคลอโรฟิลล์เอ และอัตราส่วนของปริมาณคลอโรฟิลล์เอต่อบีจะมีค่าน้อยกว่า 1 (ตารางที่ 6) แต่จากรายงานของ พูนพิภพ และคณะ (2537) พบว่า อัตราส่วนดังกล่าวของพืชไร่และไม้ผลส่วนใหญ่จะมีค่ามากกว่า 1 และผันแปรไปตามชนิดพรรณไม้ และสอดคล้องกับการศึกษาของ สาพิศ และดุริยะ (2548)

ตารางที่ 6 ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบไม้ตง ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด

ชนิดพันธุ์	ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ (Mean ± SD : mg/cm ²)			
	คลอโรฟิลล์เอ	คลอโรฟิลล์บี	คลอโรฟิลล์ทั้งหมด	Chl _a : Chl _b
	(Chl _a)	(Chl _b)	(Chl _{total})	ratio
ไม้ตง	21.08 ± 4.70	23.56 ± 6.37 ^a	41.12 ± 7.67 ^a	0.94
ไม้รวกดำ	22.08 ± 3.59	39.60 ± 3.35 ^b	63.63 ± 6.06 ^b	0.62
ไม้หวานอ่างขาง	19.20 ± 2.59	31.24 ± 6.92 ^b	52.65 ± 10.43 ^{ab}	0.62
ไม้หยก	20.88 ± 2.88	31.81 ± 4.57 ^b	52.32 ± 8.21 ^{ab}	0.66
F - value	0.262 ^{ns}	3.599*	2.612*	

หมายเหตุ * แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (P<0.05)

ns แตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ (P>0.05)

a , b พืชชนิดที่เหมือนกันหลังตัวเลขตามแนวตั้งแสดงความแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ (P>0.05) โดยวิธี least significant difference

ความสัมพันธ์ระหว่างความเขียวของใบที่วัดจากเครื่อง portable chlorophyll meter รุ่น SPAD-502 กับปริมาณคลอโรฟิลล์เอที่สกัดได้ด้วย 80% acetone พบว่า ความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบกับปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างขาง และไผ่หยกมีความสัมพันธ์กันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.01$) ซึ่งมีรูปแบบความสัมพันธ์ทั้งหมดเป็นเชิงเส้นตรง (linear function) โดยที่สัมประสิทธิ์ตัวกำหนดระหว่างค่าความเขียวกับคลอโรฟิลล์เอเท่ากับ 0.9188, 0.8740, 0.9750 และ 0.9878 ตามลำดับ โดยรูปแบบความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวกับปริมาณคลอโรฟิลล์บีของไผ่ทั้ง 4 ชนิด มีค่าสัมประสิทธิ์ตัวกำหนดเท่ากับ 0.9040, 0.9439, 0.9760 และ 0.9651 ตามลำดับ (ภาพที่ 14 และตารางที่ 7) ส่วนความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบกับปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมด มีค่าสัมประสิทธิ์ตัวกำหนดเท่ากับ 0.8764, 0.9192, 0.9490 และ 0.9365 (ภาพที่ 15) สมการดังกล่าวจะสามารถใช้ประโยชน์ในการประเมินหาปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบของไผ่ทั้ง 4 ชนิด โดยไม่จำเป็นต้องทำลายใบ ซึ่งจากการศึกษาส่วนใหญ่นั้น ความสัมพันธ์ดังกล่าวมีลักษณะเป็นเส้นตรง เช่น การศึกษาของ Marquard and Tipton (1987) พบว่า ความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบกับปริมาณคลอโรฟิลล์ของพืช 12 ชนิด มีลักษณะเป็นเส้นตรง เช่นเดียวกับที่ศึกษาในไม้ผลเขตร้อนและเขตกึ่งร้อน จำนวน 8 ชนิด (Schaper and Chacko, 1991) แต่การศึกษาของ พูนพิภพ และคณะ (2536) ที่ศึกษาความสัมพันธ์นี้ในพืชไร่ พืชผล และพืชต่างๆ จำนวน 33 ชนิด 50 พันธุ์ พบว่า สมการอธิบายความสัมพันธ์ส่วนใหญ่เป็นเส้นโค้ง และมีเพียงจำนวนน้อยเท่านั้นที่เป็นเส้นตรง นอกจากนี้ Loh *et al.* (2002) ยังพบว่าความสัมพันธ์ทั้งหมดที่ใช้สมการเส้นโค้งจะให้ค่าสัมประสิทธิ์ตัวกำหนดสูงกว่าสมการเส้นตรง

ตารางที่ 7 รูปแบบสมการเพื่อใช้คำนวณหาปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบของไผ่ตง ไผ่รวกดำ ไผ่หวานอ่างาง และไผ่หยก

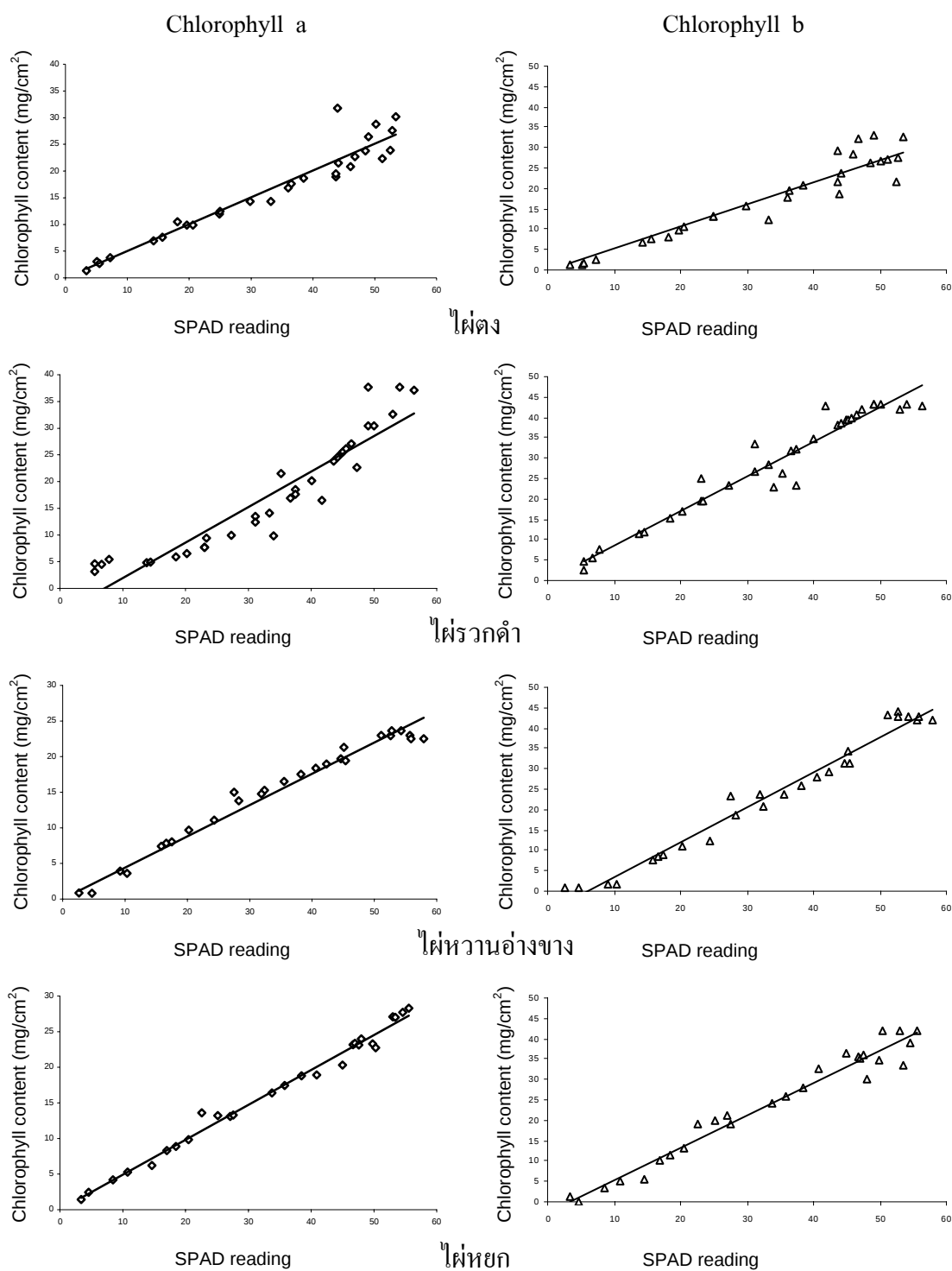
ชนิด	รูปแบบสมการ	r^2	P-value
ไผ่ตง	$Chl_a = 0.5019 * SPAD$	0.9188	P<0.01
	$Chl_b = 0.5420 * SPAD$	0.9040	P<0.01
	$Chl_{total} = 0.9602 * SPAD$	0.8764	P<0.01
ไผ่รวกดำ	$Chl_a = 0.6643 * SPAD - 4.7084$	0.8740	P<0.01
	$Chl_b = 0.8508 * SPAD$	0.9439	P<0.01
	$Chl_{total} = 1.3831 * SPAD$	0.9192	P<0.01
ไผ่หวานอ่างาง	$Chl_a = 0.4398 * SPAD$	0.9750	P<0.01
	$Chl_b = 0.8624 * SPAD - 5.3541$	0.9760	P<0.01
	$Chl_{total} = 1.2183 * SPAD$	0.9490	P<0.01
ไผ่หยก	$Chl_a = 0.4906 * SPAD$	0.9878	P<0.01
	$Chl_b = 0.7932 * SPAD - 2.5048$	0.9651	P<0.01
	$Chl_{total} = 1.2045 * SPAD$	0.9365	P<0.01

หมายเหตุ Chl_a แทนปริมาณคลอโรฟิลล์เอของใบ มีหน่วยเป็น mg/cm^2

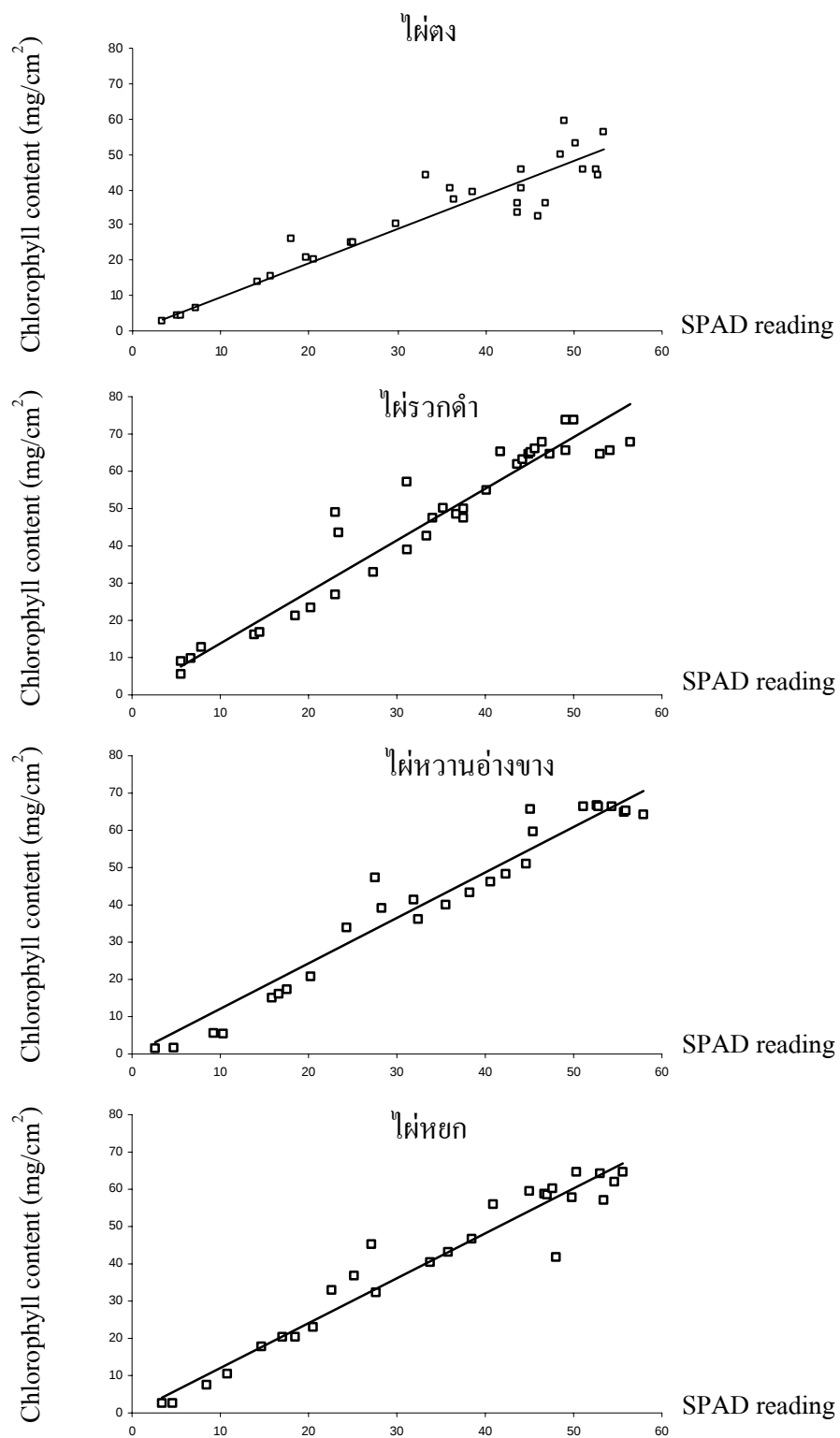
Chl_b แทนปริมาณคลอโรฟิลล์บีของใบ มีหน่วยเป็น mg/cm^2

Chl_{total} แทนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดของใบ มีหน่วยเป็น mg/cm^2

SPAD แทนค่าความเขียวของใบที่วัดจาก portable chlorophyll meter รุ่น SPAD-502



ภาพที่ 14 ความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบกับปริมาณคลอโรฟิลล์เอและคลอโรฟิลล์บี
ของไม้ตง ไม้รวกดำ ไม้หวานอ่างขาง และไม้หยก



ภาพที่ 15 ความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขียวของใบกับปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบ
ของฝรั่ง ฝรั่งดำ ฝรั่งหวานอย่างขาง และฝรั่งหยก

สรุป

จากการศึกษาลักษณะนิเวศรีวิทยาบางประการของไฟ 4 ชนิดอันได้แก่ ไฟตง ไฟรวกดำ ไฟหวานอ่างขาง และไฟหยก ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด จังหวัดตราด สรุปได้ดังนี้

1. อัตราการสังเคราะห์แสงของไฟ 4 ชนิดในช่วงแล้งและช่วงฝน มีรูปแบบความผันแปรในรอบวันที่คล้ายคลึงกัน คือ อัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้นในช่วงเช้า (07:00 – 10:00 นาฬิกา) และลดต่ำลงในช่วงกลางวันและช่วงบ่าย หลังจากนั้นอัตราการสังเคราะห์แสงอาจเพิ่มขึ้นเล็กน้อยหรือลดลงอย่างต่อเนื่องตลอดจนถึงเย็นทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน สำหรับอัตราการสังเคราะห์แสงรอบวันของไฟทั้ง 4 ชนิด พบว่า ในช่วงแล้งมีค่าแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ ในขณะที่อัตราการสังเคราะห์แสงรอบวันในช่วงฝนมีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ โดยไฟหยกจะมีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันสูงสุดเฉลี่ยเท่ากับ $0.551 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ และแตกต่างจากกลุ่มของไฟตง ไฟหวานอ่างขาง และไฟรวกดำที่มีค่าเฉลี่ยของอัตราการสังเคราะห์แสงต่อวันเท่ากับ 0.433, 0.432 และ $0.416 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ตามลำดับ

2. อัตราการคายน้ำของไฟ 4 ชนิดในรอบวันทั้งช่วงแล้งและช่วงฝน มีความผันแปรแตกต่างกันระหว่างชนิดพันธุ์และแตกต่างกันระหว่างช่วงแล้งกับช่วงฝน โดยช่วงแล้งอัตราการคายน้ำในรอบวันเกิดขึ้นอย่างรวดเร็วในช่วงเช้า (07:00 – 10:00 นาฬิกา) และลดลงอย่างต่อเนื่องไปจนถึงเย็น แต่ในช่วงฝนอัตราการคายน้ำมีความผันแปรค่อนข้างสูงในรอบวัน ซึ่งค่าอัตราการคายน้ำในรอบวันของไฟรวกดำและไฟหยกแตกต่างค่อนข้างชัดเจนระหว่างช่วงแล้งกับช่วงฝน สำหรับอัตราการคายน้ำรอบวันในช่วงแล้งมีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยไฟหยกมีอัตราการคายน้ำรวมต่อวันเฉลี่ยสูงสุดเท่ากับ $0.134 \text{ kmol. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ รองลงมาเป็นไฟตงกับไฟหวานอ่างขางมีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 0.125 และ $0.122 \text{ kmol. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ และไฟรวกดำมีค่าเฉลี่ยของอัตราการคายน้ำต่ำที่สุดเท่ากับ $0.083 \text{ kmol. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ ตามลำดับ แต่ในช่วงฝนอัตราการคายน้ำรวมต่อวันของไฟทั้ง 4 ชนิด มีความแตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ

3. ประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันของไฟ 4 ชนิดทั้งช่วงแล้งและช่วงฝน มีความแตกต่างกันไปตามชนิดของไฟ แต่รูปแบบที่เกิดขึ้นในรอบวันจะคล้ายคลึงกัน คือ ประสิทธิภาพการใช้น้ำจะเกิดขึ้นสูงในช่วงเช้า (07:00 – 09:00 นาฬิกา) หลังจากนั้นจะค่อนข้างคงที่หรือลดลงอย่าง

ต่อเนื่องจนถึงเย็นทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝน ซึ่งประสิทธิภาพการใช้น้ำในช่วงแล้งและช่วงฝนของ ฝัสดง ฝัรวกดำ ฝัหวานอ่าางขาง และฝัหยกมีค่าอยู่ในช่วง $0.4 - 0.6 \mu\text{mol. CO}_2/\text{mmol. H}_2\text{O}$

4. ค่าการชักนำการเปิดปากใบในช่วงแล้งและช่วงฝนของฝัสดง ฝัรวกดำ ฝัหวานอ่าาง- ขาง และฝัหยก มีค่าสูงในช่วงเวลา 07:00 – 09:00 นาฬิกา หลังจากนั้นจะลดลงต่อเนื่องในช่วงแล้ง แต่ในช่วงฝนอาจเพิ่มขึ้นเล็กน้อย โดยในช่วงแล้งฝัทั้ง 4 ชนิด มีค่าการชักนำการเปิดปากใบอยู่ ในช่วง $0.5 - 1.5 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ และในช่วงฝนมีค่าการชักนำการเปิดปากใบอยู่ในช่วง $0.8 - 1.3 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

5. ปัจจัยแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อการสังเคราะห์แสงของฝัทั้ง 4 ชนิด ได้แก่ ความเข้มแสง มีความสัมพันธ์เป็นแบบ logarithmic function ส่วนอัตราการสังเคราะห์แสงกับอุณหภูมิใบ และ อัตราการสังเคราะห์แสงกับปริมาณก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ภายในใบมีความสัมพันธ์กันใน รูปแบบ polynomial function degree 2 ซึ่งความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นทั้งในช่วงแล้งและช่วงฝนมี นัยสำคัญยิ่งทางสถิติ

6. อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเมื่อได้รับแสงเต็มที่ (Asat) ของฝัรวกดำ ฝัสดง ฝัหวานอ่าางขาง และฝัหยกเท่ากับ $10.55, 12.90, 14.20$ และ $14.80 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ และ ระดับความเข้มแสงที่ทำให้มีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเท่ากับ $1020, 960, 1020$ และ $1390 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ในขณะที่ quantum yield ซึ่งแสดงถึงประสิทธิภาพการใช้แสงของฝัรวกดำ ฝัสดง ฝัหวานอ่าางขาง และฝัหยกมีค่าเท่ากับ $0.0446, 0.0469, 0.0561$ และ 0.0639 ตามลำดับ

7. ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบของฝัทั้ง 4 ชนิด พบว่า ปริมาณคลอโรฟิลล์เอมีความ แตกต่างกันอย่างไม่มีนัยสำคัญทางสถิติ แต่ปริมาณคลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบมีค่า แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ โดยความสัมพันธ์ระหว่างค่าความเขี้ยวกับปริมาณ คลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และคลอโรฟิลล์ทั้งหมดในใบที่เกิดขึ้นเป็นไปในทิศทางเดียวกันตาม รูปแบบสมการเชิงเส้นตรง และความสัมพันธ์ที่เกิดขึ้นทั้งหมดมีนัยสำคัญยิ่งทางสถิติ

เอกสารและสิ่งอ้างอิง

- กฤษณะ มัณวาลย์. 2547. การเติบโตและการประเมินผลผลิตมวลชีวภาพของไผ่ 4 ชนิด ณ สถานีวิจัยวนเกษตรตราด, หน้า 188-216. ใน **เทคนิคการวิจัยทางวนวัฒนวิทยา**. ภาควิชาวนวัฒนวิทยา, คณะวนศาสตร์, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- ชู เวหลิ, สมาน ณ ลำปาง และบุญวงศ์ ไทยอุดสำห. 2532. การปลูกไผ่ต่างถิ่นที่ด้อย่างาง, น. 221-229. ใน **การสัมมนาเรื่องไผ่ ครั้งที่ 2 “การปลูกบำรุงและการใช้ประโยชน์ไผ่”**. คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- คุริยะ สถาพร. 2547. ความผันแปรตามฤดูกาลของดัชนีพื้นที่เรือนยอดและอัตราการสังเคราะห์แสงของพรรณไม้เด่นในป่าดิบแล้ง จังหวัดนครราชสีมา และป่าเบญจพรรณ จังหวัดกาญจนบุรี. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- เทียมใจ คมกฤส. 2539. **กายวิภาคของพฤษภ**. ภาควิชาพฤกษศาสตร์, คณะวิทยาศาสตร์, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- ธนศ เลียงสุวรรณ. 2539. ลักษณะการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของกล้าไม้ประดับยืนต้นบางชนิดภายใต้สภาพแวดล้อมต่างๆ. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- นิตยา เกษตร์ภิบาล. 2536. **ความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอโรฟิลล์และอัตราการสังเคราะห์แสงของพืชบางชนิด**. ปัญหาพิเศษปริญญาตรี, ภาควิชาพืชสวน, คณะเกษตร, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- นิพล ไชยสาดี, วาทีนิ ทองเชตุ, ประนอม ชุมเรียง, ลดาวัลย์ พวงจิตร และบุญวงศ์ ไทยอุดสำห. 2545. การสังเคราะห์แสงและชลศักย์ในใบของไผ่หวานอย่างางที่ปลูก ณ สถานีเกษตรหลวงปางดะ จังหวัดเชียงใหม่, หน้า 357-369. ใน **รายงานการสัมมนาทางวนวัฒนวิทยา ครั้งที่ 7**. คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ และสำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ.

ประนอม ผาสุข. 2542. ความผันแปรตามฤดูกาลของโครงสร้างเรือนยอดและอัตราการสังเคราะห์แสงของพรรณไม้เด่น 3 ชนิด ในป่าเบญจพรรณ จังหวัดกาญจนบุรี. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

พูนพิภพ เกษมทรัพย์, รวี เสฐฐักดิ์, เพ็ญ สายขุนทด, เจษฎา ภัทรเลอพงษ์และพัชรียา บุญก้อแก้ว. 2537. การประเมินปริมาณคลอโรฟิลล์จากความเขียวของใบพืชบางชนิดในประเทศไทย. ใน รายงานการประชุมทางวิชาการของมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ครั้งที่ 32 สาขาพืช. ณ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ระหว่างวันที่ 3-5 กุมภาพันธ์ 2537. หน้า 114-129.

เพลินจิตร ชุมเรียง. 2541. การทดสอบถิ่นกำเนิดไม้สนทะเล (*Casuarina equisetifolia*) ซึ่งปลูกบนที่ดินเหมืองแร่. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

รุ่งนภา พัฒนวิบูลย์, บุญฤทธิ์ ฤทธิยากร และวลัยพร สถิตวิบูลย์. 2544. ไม้ในประเทศไทย. สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ.

ลดาวัดย์ พวงจิตร. 2534. การสังเคราะห์แสงและการหายใจของกล้าไม้กระถินเทพา : 2. ความแตกต่างระหว่างถิ่นกำเนิด. วารสารวนศาสตร์ 10 : 1-11.

_____. 2544. คุณสมบัติในการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และปริมาณมวลชีวภาพของพรรณไม้ในเขตร้อนภายใต้สภาพแวดล้อมต่างๆ. รายงานการวิจัยฉบับสมบูรณ์. สำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ, กรุงเทพฯ.

_____. 2546. สมดุลคาร์บอน น. 165-192. ใน การประยุกต์ใช้ข้อมูลวิจัยการเปลี่ยนแปลงของป่าเขตร้อนและผลกระทบเพื่อการจัดการระบบนิเวศป่าเขตร้อนแบบผสมผสาน. สำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ, กรุงเทพฯ.

ลดาวัลย์ พวงจิตร, สนิท อักษรแก้ว และวัลยา คงผล. 2540. การสังเคราะห์แสงและการ
 ตอบสนองต่อปัจจัยแสงของพรรณไม้ป่าชายเลนบางชนิด, น. 1-10. ใน คณะกรรมการ
 ทรัพยากรธรรมชาติชายเลนแห่งชาติ สำนักคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ (ผู้เรียบเรียง). การ
 สัมมนากระบวนการนิเวศป่าชายเลนแห่งชาติครั้งที่ 10 “การจัดการและการอนุรักษ์ป่าเลน :
 บทเรียนในรอบ 20 ปี”. ระหว่างวันที่ 25-28 สิงหาคม 2540 ณ โรงแรมเจ บี หาดใหญ่,
 จังหวัดสงขลา.

วงจันทร์ วงศ์แก้ว. 2535. **หลักสรีรวิทยาของพืช**. ภาควิชาพฤกษศาสตร์, คณะวิทยาศาสตร์,
 มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

วันชัย อรุณประภารัตน์, กาญจน์เขจร ชูชีพ และมณฑล จำเริญพฤกษ์. 2541. การศึกษาเพื่อ
 พัฒนาระบบวนเกษตรครบวงจร โครงการย่อยที่ 2 การพัฒนาฐานข้อมูลระบบสารสนเทศ
 ภูมิศาสตร์เพื่อการจัดการทรัพยากรในพื้นที่ลุ่มน้ำห้วยแรง-คลองพืด. รายงานผลการวิจัย
 ทูลอดหนุนวิจัยมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ประจำปี 2541 มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์,
 กรุงเทพฯ.

วัลยา คงผล. 2543. **อัตราการสังเคราะห์แสงและการตอบสนองต่อปัจจัยแสงของพรรณไม้ป่าชาย
 เลนบางชนิดบริเวณปากแม่น้ำท่าจีน จังหวัดสมุทรสาคร**. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท,
 มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

สอาด บุญเกิด. 2528. การทำความรู้จักไม้บางชนิดในประเทศไทย, น. 7-21. ใน การสัมมนาเรื่อง
ไม้. คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

สมคิด สิริพัฒน์ดิกล. 2529. **กายวิภาคของไม้ยืนต้น**. ภาควิชาชีววิทยาป่าไม้, คณะวนศาสตร์
 มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

สมบุญ เดชะปัญญาวัฒน์. 2544. **สรีรวิทยาของพืช**. ภาควิชาพฤกษศาสตร์, คณะวิทยาศาสตร์,
 มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

สมภัทร คลังทรัพย์. 2544. การเติบโตและผลผลิตของไม้ต้นเปิดอายุ 4 ปี ที่ปลูกด้วยความหนาแน่นต่างกัน. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

สาพิศ ร้อยอำแพง. 2545. ลักษณะโครงสร้างของเรือนยอดและความผันแปรของคุณสมบัติของใบที่อยู่ในเรือนยอดของลูกผสมตามธรรมชาติของกระถินเทพาและกระถินณรงค์, หน้า 174-191. ใน รายงานนวนิพนธ์วิจัย ประจำปี พ.ศ. 2545. ส่วนนวนิพนธ์วิจัย สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ.

สาพิศ ดิลกสัมพันธ และศุริยะ สถาพร. 2548. การประเมินคลอโรฟิลล์ในใบของพรรณไม้เด่นในป่าดิบแล้งและป่าเบญจพรรณด้วยเครื่อง Chlorophyll Meter SPAD-502. ฝายวนวัฒน-วิจัยและพฤกษศาสตร์ กรมอุทยานแห่งชาติ สัตว์ป่าและพันธุ์พืช, กรุงเทพฯ.

สาพิศ ดิลกสัมพันธ, ภาณุมาศ ลาดปลาชะ, เจษฎา เหลืองแจ่ม และวิรัชกุล กุลพรพันธ์. 2546. ประสิทธิภาพในการดูดซับก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของพรรณไม้ป่าเต็งรัง. ฝายวนวัฒน-วิจัยและพฤกษศาสตร์ กรมอุทยานแห่งชาติ สัตว์ป่าและพันธุ์พืช, กรุงเทพฯ.

สุภา ตันประเสริฐ. 2536. ผลของความเข้มแสงต่อปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบเข็มเศรษฐี, เฟื่องฟ้า และพุดซ้อน. ปัญหาพิเศษปริญญาตรี, ภาควิชาพืชสวน, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

สุมาลี ดุลยอนุกิจ. 2535. ผลของระดับความเข้มข้นต่าง ๆ ของไนโตรเจนและฟอสฟอรัสในสูตรอาหาร Zarrouk ต่อการเลี้ยงสาหร่ายเกลียวทอง (*Spirulina* sp.). วิทยานิพนธ์ปริญญาโท, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

อักษร ศรีเป่ง. 2521. พฤกษศาสตร์ทั่วไป. ภาควิชาพฤกษศาสตร์, คณะวิทยาศาสตร์, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

Allen, L.H. 1990. Plants responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. **J. Environ. Qual.** 19 : 15-34.

- Arnon, D.I. 1959. Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenol-oxidase in *Betula vulgaris*. **Plant Physiol.** 24 : 1-15.
- Atipanumpai, L. 1989. *Acacia mangium* : Studies on the genetic variation in ecological and physiological characteristic of a fast-growing plantation tree species. **Acta For. Fenn.** 206 : 1-92
- Attiwill, P.M. and B.F. Clough. 1980. Carbondioxide and water vapour exchange in the white mangrove. **Photosynthetica.** 14 : 40-47.
- Ball, M.C. and C. Critchley. 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, *Avicenia marina*, grown under diiferent light regimes. **Plant Physiol.** 70 : 1101-1106.
- Bannister, P. 1976. **Introduction to Physiological Plant Ecology**. John Wiley & Sons, New York. 273 p.
- Beadle, C.L. 1993. Growth analysis, pp. 36-46. *In* D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhar-Nordenkamp, R.C. Leegood and S.P. Long (eds.), **Photosynthesis and Production in a Changing Environment : A Field and Laboratory Manual**. Chapman and Hall, London.
- Begg, J.N. and N.C. Turner. 1976. Crop water deficits. **Adv Agron.** 28 : 161-217.
- Bidwell, R.G.S. 1979. **Plant Physiology**. Macmillan Publishing Co., Inc, New York. 643 p.
- Brown, R.H. and R.E. Simmons. 1979. Photosynthesis of grass species differing in CO₂ fixation pathway water use efficiency. **Crop Sci.** 19 : 375-379.
- Davies, W.J. and T.T. Kozlowski. 1974. Stomatal responses of five woody angiosperms to light intensity and humidity. **Can. J. Bot.** 52 : 1525-1543.

- Davies, W.J. and T.T. Kozlowski. 1975. Stomatal responses to change in light intensity as influenced by plant water stress. **Forest Sci.** 22(2) : 129-133.
- Devlin, R.M. and A.V. Barker. 1971. **Photosynthesis**. Affiliated East-West Press, New-Delhi. 304 p.
- Doley, D., G.L. Unwin and D.J. Yates. 1988. Spatial and temporal distribution of photosynthesis and transpiration by single leaves in a rainforest tree, *Argyrodendron peralutum* Australia. **Plant Physiol.** 15 : 317-326.
- Eamus, D. and S.C. Cole. 1997. Diurnal and seasonal comparisons of assimilation, phyllode conductance and water potential of three Acacia and one Eucalypt species in the wet-dry tropics of Australia. **Aust. J. Bot.** 45 : 275-290.
- Farquhar, G.D. and T.D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. **Ann. Rev. Plant Physio.** 33 : 317-345.
- Forseth, I.N. and J.M. Norman. 1993. Modelling of solar irradiance, leaf energy budget and canopy photosynthesis, pp. 207-219. In D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhar Nordenkamp, R.C. Leegood and S.P. Long (eds.). **Photosynthesis and Production in a Changing Environment : A Field and Laboratory Manual**. Chapman and Hall, London.
- Hodges, J.D. 1967. Patterns of photosynthesis under natural environmental conditions. **Ecology** 48 : 234-242.
- Ishizuka, M. and L. Puangchit. 1995. Photosynthetic capacity of some component tree in the tropical monsoon forest, pp. 75-83. In **Proc. of the International Workshop on the Change of Tropical Forest Ecosystems by El Nino and Other**. 7-10 February 1995, Kanchanaburi, Thailand.

- Ishizuka, M. and L. Puangchit. 1995. Gas exchange characteristics of leaves and culm of *Gigantochloa hasskaliana* Back. Ex K. Heyne in a seasonally dry forest of western Thailand, pp. 111- 120. *In Proceedings of the Bamboo 2000 International Symposium*. 2-4 August 2000, Chiangmai, Thailand.
- Jackson, L.W.R. 1967. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species. **Ecol.** 48 : 498- 499.
- Kozlowski, T.T. and S.G. Pallardy. 1997. **The Physiological Ecology of Woody Plants**. Academic Press Inc., USA.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer and S.G. Pallardy. 1991. **The Physiological Ecology of Woody Plants**. Academic Press Inc., California. USA. 657 p.
- Kramer, P.J. and T.T. Kozlowski. 1979. **The Physiological Ecology of Wood Plants**. Academic Press Inc., USA. 811 p.
- Loh, F.C.W., J.C. Grabosky and N.L. Bassuk. 2002. Using the SPAD 502 meter to assess chlorophyll and nitrogen content of Benjamin fig and cottonwood leaves. **Hor. Technology** 12 : 682-686
- Long, S.P. and J.E. Hallgren. 1993. Measurement of CO₂ assimilation rate by plants in the field and the laboratory, pp. 129-165. *In* D.O. Hall, J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhar-Nordenkamp, R.C. Leegood and S.P. Long (eds.). **Photosynthesis and Production in a Changing Environmental : A Field and Laboratory Manual**. Chapman & Hall, London.
- Lowlor, D.W. 1993. **Photosynthesis : molecular, physiological and environmental processes**. Longman Scientific and Technical, England. 318 p.

Luukkanen, O. and T.T. Kozlowski. 1972. Gas exchange in six *Populus* clones. **Sylvae Genetica**. 21 : 220-229.

Marquard, R.D. and J.L. Tipton. 1985. Relationship between extractable chlorophyll and in situ method to estimate leaf greenness. **Hort. Science** 22 : 1315-1327.

Martin, B. and N.A. Ruiz-Torres. 1992. Effect of water deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum*). **Plant Physio**. 100 : 733-739.

Mayer, B.S. and D.B. Anderson. 1939. **Plant Physiology**. D. Van Norstrand Reinhold Co., New York. 669 p.

Meidner, H. and T. Mansfield. 1968. **Physiology of Stomata**. McGraw-Hill Co., New York. 669p.

Pakvilai S. 2005. **Physiological characteristics, shoot production and nutrient fluctuation of *Dendrocalamus latiflorus* at different ages**. MS. Department of Forest Sciences, Seoul National University

Pereira, J.S. and T.T. Kozlowski. 1978. Diurnal and seasonal change in water balances of *Acer saccharum* and *Betula papyrifera*. **Physiol. Plant**. 43 : 19-30.

Prior, L., D. Eamus and G.A. Duff. 1997. Seasonal and diurnal patterns of carbon assimilation stomatal conductance, leaf water potential of *Eucalyptus tetrodonta* sapling in wet-dry savanna in Northern Australia. **Aust. J. Bot.** 45 : 241-258.

Pungbun Na Ayudhya, P. 2000. Bamboo resources and utilization in Thailand, pp. 6-12. *In* L. Puangchit, B. Thaiutsa, S. Thamincha, (eds). **Proceedings of the International Symposium on Bamboo 2000**. Royal Project Foundation Chiangmai, Bangkok.

- Royampaeng, S. 1995. **Effect of air pollution on some physiological and morphological characteristics of *Pterocarpus indicus* Willd.** M.S. Thesis., Kasetsart Univ., Bangkok.
- Rundel, P.W., K. Boonpragob and M. Patterson. 1995. Photosynthetic response and heat tolerance in dry forest tree at the Sakaerat Environmental Research Station, Thailand. Pp. 84-93. **In Proc. of the International Workshop on the Change of Tropical Forest Ecosystems by El Nino and Other.** 7-10 February 1995, Kanchanaburi, Thailand.
- Salisbury, F.B. and C.W. Ross. 1992. **Plant Physiology.** Wadsworth Publishing Company, California. 682 p.
- Schaper, H. and E.K. Chacko. 1991. Relationship between extractable chlorophyll and portable chlorophyll meter reading in leaves of eight tropical and subtropical fruit tree species. **Plant Physio.** 138 : 674-677
- Slatyer, R.O. 1996. **Plant – Water Relationships.** Academic Press. London. 366 p.
- Squire, G.R. and C.R. Black. 1981. Stomatal behavior in the field, pp. 223-245. **In** P.G. Jarvis and T.A. Mansfield, (eds). **Stomatal Physiology.** Cambridge Univ. Press, London.
- Sutcliffe, J. 1974. **Plant and Water.** Camelot Press Ltd., London. 81 p.
- Ticha, I., J. Catsky, D. Honadova, J. Pospisilova, M. Kase and Z. Sestak. 1985. Gas exchange and dry matter accumulation during leaf development, pp. 157-261. **In** Z. Sestak, (eds). **Tasks for Vegetation Science II. Photosynthesis During Leaf Development.** D.R.W. Junk Publisher, Dordrecht.

- Vadell, J., C. Cabot and H. Medrano. 1995. Diurnal time course of leaf gas exchange rate and related characters in drought-acclimated and irrigated *Trifolium subterraneum*. **Aust. J. Plant Physiol.** 22 : 461-469.
- Weunscher, J.E. and T.T. Kozlowski. 1971. The response of transpiration resistance of leaf temperature as a desiccation resistance mechanism in tree seedling. **Plant Physiol.** 24 : 254-259.
- Weyers, J.D.B. and H. Meidner. 1990. **Method in Stomatal Research**. Longman Scientific and Technical, London. 233 p.
- Willmer, C. and M. Fricker. 1996. **Stomata**. Chapman and Hall, London. 375 p.
- Yemm, E.W. 1965. The respiration of plants and their organ. **Plant Physiol.** 4 : 231-310.