

การตรวจเอกสาร

I. ความสำคัญของน้ำและผลของการขาดน้ำ

ภาคตะวันออกเฉียงเหนือมีพื้นที่ 106 ล้านไร่ หรือคิดเป็น 1 ใน 3 ของพื้นที่ทั้งประเทศ ความกว้างใหญ่ของพื้นที่ดังกล่าวทำให้เกิดความแตกต่างของปัจจัยภูมิอากาศ นิมิตร์ และคณะ (2536) กล่าวว่าในรอบ 30 ปี (2504-2533) สภาพภูมิอากาศของภาคตะวันออกเฉียงเหนือมีความแตกต่างกันทั้งปริมาณฝน อุณหภูมิ และปัจจัยฟ้าอากาศอื่นๆ ซึ่งปัจจัยน้ำฝนนับว่ามีความสำคัญมากที่สุด ทั้งนี้เนื่องจากอยู่ในเขตร้อนที่ซึ่งพื้นผิวของโลกได้รับพลังงานรังสีดวงอาทิตย์โดยตรง มีผลทำให้น้ำสูญเสียไปจากผิวโลกโดยการคายระเหยได้มาก สำหรับภาคตะวันออกเฉียงเหนือ โดยเฉพาะตอนกลางและตะวันตกของภาค มีปริมาณน้ำฝนค่อนข้างต่ำ (ประมาณ 1,000 มิลลิเมตรต่อปี) และตกกระจายอยู่ในช่วงฤดูฝนที่มีระยะเวลาฝนตกนาน 6 เดือน แต่มักมีปัญหาจากความไม่แน่นอนของฝนอยู่เป็นประจำ โอกาสเกิดภาวะฝนแล้งนั้นเกิดขึ้นได้แม้กระทั่งเดือนกันยายนที่มีปริมาณน้ำฝนสูงสุด ทั้งนี้เนื่องมาจากความแปรปรวนของลมมรสุม ซึ่งอาจเป็นอุปสรรคต่อการผลิตพืชในภาคตะวันออกเฉียงเหนือตอนกลางนี้

ข้าวโพด (*Zea mays* L.) จัดเป็นพืชเศรษฐกิจที่สำคัญที่สุดพืชหนึ่งของภาคตะวันออกเฉียงเหนือ มีพื้นที่ปลูกประมาณ 3.4 ล้านไร่ จากพื้นที่ทั้งหมด 10 ล้านไร่ (สำนักงานเศรษฐกิจการเกษตร, 2536) และจากสภาพที่ฝนมีความแปรปรวน ทำให้น้ำเป็นปัจจัยที่จำกัดผลผลิตเป็นอันดับแรกในการผลิตพืช (KKU - FORD, 1982) โดยเฉพาะข้าวโพด ซึ่งเป็นพืชที่ต้องการใช้น้ำในปริมาณที่ค่อนข้างมาก เมื่อเทียบกับพืชไร่ที่สำคัญชนิดอื่นๆ ในภูมิภาคนี้ (Doorenbos and Pruitt, 1977) นอกจากนี้ข้าวโพดยังเป็นพืชที่ออกดอกตรงส่วนยอด และมีช่วงเวลาออกดอกและผสมเกสรเพียงระยะสั้นๆ จึงเป็นช่วงที่วิกฤตต่อการให้ผลผลิต ถ้าหากต้องประสบกับภาวะความเครียดขณะกำลังออกไหม (silkling) เนื่องจากเป็นช่วงที่กำลังมีการผสมเกสร (Fridline, 1980; Ritchie and Hanway, 1984) สถานการณ์เช่นนี้ทำให้ผลผลิตต่อหน่วยพื้นที่โดยเฉลี่ยต่ำกว่าภาคอื่นๆ ดังนั้น การวิเคราะห์พื้นที่และเลือกช่วงเวลาปลูกที่เหมาะสม จึงมีความจำเป็นที่จะต้องดำเนินการ เช่นเดียวกับการเลือกใช้พันธุ์ที่เหมาะสม ให้ผลผลิตสูงและทนทานต่อความแห้งแล้ง ซึ่งข้าวโพดพันธุ์นครสวรรค์ 1 แม้จะไม่ใช้พันธุ์ที่ถูกคัดเลือกขึ้นมาเพื่อจุดประสงค์ที่ต้องการให้มีคุณสมบัติและความสามารถในการต้านทานต่อความแห้งแล้งเป็นอันดับแรก แต่จากการทดสอบในพื้นที่ต่างๆ ในเขตปลูกข้าวโพดที่สำคัญ เช่น เพชรบูรณ์ นครสวรรค์ ลพบุรี เลย นครราชสีมา ปราจีนบุรี เป็นต้น พบว่าให้ผลผลิตสูงกว่าพันธุ์มาตรฐาน สุวรรณ 1 โดยเฉพาะเมื่อปลูกปลายฤดูฝน (ศูนย์วิจัยพืชไร่นครสวรรค์, 2533)

1.1 ความสำคัญของน้ำต่อพืช

น้ำมีความสำคัญอย่างยิ่งต่อการเจริญเติบโตของพืช ถ้าหากปริมาณน้ำไม่เพียงพอกับความ ต้องการของพืช ก็จะมีผลกระทบต่ออัตราการเจริญเติบโตและผลผลิตพืช (สัมพันธุ์, 2530) ความสำคัญ ของน้ำต่อการเจริญเติบโตของพืชสามารถจัดแบ่งตามลักษณะได้ดังนี้

1. ช่วยรักษาความเต่งของเซลล์ (cell turgidity) โดยน้ำจะเป็นตัวการที่ทำให้เซลล์คงรูปร่างไว้ ช่วยในการขยายตัวของเซลล์ ทำให้ใบ ตัน หรืออวัยวะต่างๆ คงรูปร่างปกติไว้ ทำให้กิจกรรมต่างๆ ดำเนินไปตามปกติ นอกจากนี้ น้ำยังควบคุมการปิดเปิดปากใบหรือควบคุมการหุบบานของดอกไม้บางชนิด
2. ช่วยในการลำเลียงแร่ธาตุและอาหารต่างๆ เนื่องจากน้ำเป็นตัวทำละลายที่ดี ดังนั้นแร่ธาตุ และอาหารต่างๆ ที่ได้จากการสังเคราะห์แสงจะถูกละลายโดยน้ำและเคลื่อนไปยังส่วนต่างๆ เพื่อนำไปใช้ สร้างเป็นสารประกอบหรือกิจกรรมสำหรับดำรงชีวิต
3. น้ำช่วยรักษาอุณหภูมิภายในต้นพืชไม่ให้เปลี่ยนแปลงตามสภาพแวดล้อมมากเกินไป เนื่องจากน้ำมีความร้อนแฝงค่อนข้างสูงจึงต้องการความร้อนในการเปลี่ยนสถานะสูง การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิในช่วงวันหนึ่ง ๆ จึงไม่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิภายในต้นพืชมากนัก
4. น้ำเป็นตัวทำปฏิกิริยา ในปฏิกิริยาแทบทุกชนิดน้ำจะมีส่วนร่วมไม่ว่าทางตรงก็ทางอ้อม เช่น ปฏิกิริยาไฮโดรชั่น หรือการเป็นตัวทำละลายสารต่างๆ เพื่อเข้าทำปฏิกิริยา

1.2 ผลของการขาดน้ำต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาที่สำคัญ

ผลของการขาดน้ำ จะมีผลกระทบต่อกระบวนการทำงานของระบบสรีรวิทยาที่เกี่ยวข้องกับการเจริญเติบโต พัฒนาการ และผลผลิตพืช

1.2.1 ลดการขยายตัวของเซลล์

ในช่วงการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative phase) ขั้วโพตในระยะต้นกล้าจะได้รับผลกระทบมากที่สุด (Fridline, 1980) เพราะเป็นช่วงที่กำลังมีการแบ่งและขยายเซลล์ (cell division, expansion) การเจริญเติบโตจะขึ้นอยู่กับการแบ่งเซลล์อย่างต่อเนื่องที่จุดเจริญ Boyer (1970) กล่าวว่า การยืดขยายตัวของเซลล์ต้องอาศัยแรงเต่ง (turgor pressure) การขาดน้ำจะทำให้แรงเต่งลดลง ซึ่ง Kramer (อ้างถึงใน ชูติมา, 2521) กล่าวว่า การขาดน้ำที่ทำให้การขยายตัวของเซลล์ลดลงนั้นจะทำให้ความสูงและขนาดของลำต้นลดลง สัดส่วนระหว่างรากกับลำต้น (root shoot ratio) เพิ่มขึ้น ความหนาของเซลล์เพิ่มขึ้น ปริมาณการสร้างคิวติน (cutin) และลิกนิน (lignin) เพิ่มขึ้นด้วย ทำให้ใบมีความหนาเพิ่มขึ้นมากกว่าการแผ่ขยาย เพื่อเพิ่มพื้นที่ในการดูดรับแสง นอกจากนี้การลำเลียงอาหารในท่อลำเลียง (phloem) เพื่อไปสู่อวัยวะต่างๆ

จะถูกจำกัด (Sohussler and Westgate, 1991b) ในขณะที่ Zimmerman (อ้างถึงใน Mengel and Kirkby, 1982) รายงานว่าแรงต่งของเซลล์จะมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงความหนาของเซลล์ โดยที่แรงต่งของเซลล์จะไปกดให้เมมเบรน (membrane) เข้าไปอยู่ชิดติดกับผนังเซลล์ (cell wall) มากขึ้น ซึ่งจะทำให้กิจกรรมของเอนไซม์บางตัว เช่น ไนเตรตรีดักเตส (nitrate reductase) และ ATPase ที่อยู่ใน plasma membrane ทำงานได้น้อยลง

ช่วงการผสมเกสร (anthesis) ซึ่งเป็นช่วงวิกฤตของการให้ผลผลิตข้าวโพด เนื่องจากเป็นช่วงที่จะมีการกำหนดความสามารถของการให้ผลผลิต (sink capacity) การขาดน้ำจะทำให้ศักยภาพของการให้ผลผลิตเมล็ดลดลงมากที่สุด (Herrero and Johnson, 1981; Ouattar *et al.*, 1987) ซึ่ง Grant และคณะ (1989) รายงานว่าถ้าข้าวโพดขาดน้ำก่อนออกไหม 1 วันเป็นระยะเวลา 8 วัน จะทำให้ผลผลิตเมล็ดลดลง 65 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งเกิดจากสาเหตุสองประการ คือ ประการที่หนึ่ง เกิดการเหี่ยวแห้งของเส้นไหมที่เป็นเส้นทางลำเลียงละอองเกสรตัวผู้ (gamete) สุรางค์ โดยช่วงที่เซลล์ขาดน้ำที่ส่งผลกระทบมากที่สุดจะเป็นช่วง 5 วัน นับจากไหมเริ่มโผล่ออกจากเปลือก (Bassetti and Westgate, 1993) และประการที่สอง เกิดจากการฝ่อ (abortion) ของ zygote (Moss and Downey, 1971; Westgate and Boyer, 1986a) ปรากฏการณ์แรกนั้นเกิดขึ้นเพราะว่า การขาดน้ำจะทำให้เซลล์ขยายตัวได้ไม่เต็มที่ ทำให้ไม่สามารถรองรับการเคลื่อนตัวของละอองเกสรตัวผู้ได้ ส่วนการฝ่อของ zygote นั้น เกิดจากการแบ่งตัวของเซลล์สืบพันธุ์ การสังเคราะห์โปรตีนและการสร้าง RNA ถูกจำกัด ไซจึงไม่สามารถพัฒนาและเจริญเติบโตเป็นเมล็ดได้

1.2.2 การลดอัตราการสังเคราะห์แสง

น้ำหนักแห้งของพืชได้มาจากการสะสมคาร์โบไฮเดรตที่ได้จากการสังเคราะห์แสงของพืช อัตราการสังเคราะห์แสงจะถูกจำกัดโดยการขาดน้ำ Boyer (1970); Doorenbos และ Pruitt (1977) อธิบายว่าเมื่อพืชมีอัตราการดูดน้ำไม่เพียงพอกับอัตราการคายน้ำ พืชจะขาดน้ำ โดยที่การสูญเสียในสภาพดังกล่าวทำให้ความต่งของเซลล์บริเวณปากใบลดลง และทำให้ปากใบปิด การเพิ่มขึ้นของ stomatal resistance จะทำให้อัตราการแพร่คาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบลดลงและมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดน้อยลง นอกจากนี้การขาดน้ำในระยะยาวยังมีผลทำให้คุณสมบัติของคลอโรพลาสต์เปลี่ยนแปลงไป และการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนถูกจำกัด ทำให้ประสิทธิภาพการตรึง CO_2 จากอากาศลดน้อยลงไปอีก (Boyer, 1970)

จากการศึกษาในข้าวโพด พบว่าศักย์ของน้ำในใบพืช (leaf water potential : LWP) ที่ลดต่ำลงเนื่องจากการขาดน้ำจะมีผลทันทีต่ออัตราการสังเคราะห์แสง โดยพบว่าถ้า LWP มีค่าระหว่าง -0.9 ถึง -1.5 MPa จะมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง 50 เปอร์เซ็นต์ และถ้าหากการขาดน้ำเกิดขึ้นอย่างรุนแรงมีค่า LWP ระหว่าง -1.5 ถึง -1.8 MPa อัตราการสังเคราะห์แสงจะลดลงไปถึง 100 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งในระยะการสะสมน้ำหนักเมล็ด (grain filling) ของข้าวโพดนี้ อัตราการสังเคราะห์แสงที่ลดลงจะมีผลโดยตรงต่ออัตราการเจริญเติบโตของเมล็ด โดยในการทดลองเดียวกันนี้พบว่าความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการ

สังเคราะห์แสงที่ลดลงกับอัตราการเพิ่มของน้ำหนักเมล็ดเป็นแบบ *quadratic curve* กล่าวคือมีอัตราการสะสมน้ำหนักเมล็ดลดลง ในอัตราที่สูงขึ้น ขณะที่อัตราการสังเคราะห์แสงเริ่มลดลง ที่ระดับความสัมพันธ์ 89 เปอร์เซ็นต์ (Schussler and Westgate, 1991a)

1.2.3 ผลกระทบต่อสัดส่วนการกระจายอาหารไปสู่ส่วนต่างๆ

เมื่อพืชเกิดสภาพการขาดน้ำ การกระจายอาหารสังเคราะห์ที่ได้จากการสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthesis) ที่ไปสู่ส่วนโครงสร้างและอวัยวะสะสมต่างๆจะเปลี่ยนแปลงไป ซึ่งขึ้นอยู่กับความรุนแรงของการขาดน้ำ อายุและชนิดพืช ในธัญพืชการขาดน้ำช่วงการเจริญเติบโตทางลำต้น ทำให้การเคลื่อนย้ายอาหารไปยังใบอ่อนและรากเพิ่มสัดส่วนขึ้นมากกว่าส่วนอื่นของต้น แต่การขาดน้ำในช่วงการสะสมน้ำหนักเมล็ด สัดส่วนอาหารที่ไปสู่เมล็ดจะเพิ่มมากขึ้นกว่าส่วนอื่นๆ (Begg and Turner อ้างใน ทักษิณา, 2532)

ในข้าวโพดเมื่อขาดน้ำช่วงเจริญเติบโตทางลำต้น จะทำให้สัดส่วนน้ำหนักแห้งของรากต่อต้นเพิ่มขึ้น ผลการทดลองของ ชูติมา (2521) และสุวัฒน์ และคณะ (2533) แสดงให้เห็นว่า สัดส่วนการกระจายอาหารระหว่างรากกับส่วนลำต้นทั้งหมดเปลี่ยนแปลงไปเมื่อข้าวโพดได้รับน้ำในปริมาณที่แตกต่างกัน โดยเมื่อข้าวโพดได้รับน้ำในปริมาณที่ไม่พอเพียงจะมีแนวโน้มที่มีสัดส่วนของรากต่อลำต้นเพิ่มขึ้น เนื่องจากอัตราการเพิ่มน้ำหนักของลำต้นลดลง สำหรับการเคลื่อนย้ายอาหารสำรองในรูปของคาร์โบไฮเดรต (carbohydrate) จากลำต้นและใบไปสู่อวัยวะส่วนสืบพันธุ์ในสภาพขาดน้ำ จะขึ้นอยู่กับปริมาณอาหารสำรองที่มี รวมทั้งปริมาณความต้องการของแหล่งสะสมอาหาร ซึ่งขึ้นอยู่กับช่วงของการเจริญเติบโต พบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงที่ลดลงเนื่องจากการขาดน้ำช่วงผสมเกสร แล้วมีผลไปจำกัดการพัฒนาของอวัยวะส่วนสืบพันธุ์นั้นสภาพ LWP ทำให้ไม่มีผลในการกระตุ้นให้เกิดการเคลื่อนย้ายอาหารสำรองจากลำต้นหรือใบ สู่อวัยวะส่วนสืบพันธุ์ จึงทำให้ผลผลิตลดลงโดยสิ้นเชิง ซึ่งแตกต่างจากการขาดน้ำช่วงการสะสมน้ำหนักเมล็ดที่พบว่าสภาพ LWP ทำให้กระตุ้นให้เกิดการเคลื่อนย้ายอาหารสำรองสู่เมล็ด ทำให้การขาดน้ำช่วงสะสมน้ำหนักเมล็ดช่วงแรก (early grain filling) เป็นเวลา 6 วัน ไม่แตกต่างจากปกติ แต่ถ้าวการขาดน้ำเกิดขึ้นในช่วงสะสมน้ำหนักเมล็ดช่วงกลาง (mid grain filling) ผลผลิตเมล็ดจะลดลง เพราะการลดลงของขนาดเมล็ดเนื่องมาจากแหล่งผลิตอาหารถูกจำกัด (Westgate and Boyer, 1985)

1.2.4 ผลกระทบต่อการดูดซึมธาตุอาหารไนโตรเจน

Shaner และ Boyer (อ้างถึงใน Hale and Orcutt, 1987) กล่าวว่า การขาดน้ำจะทำให้เอ็นไซม์ไนเตรตรีดักเตส (nitrate reductase) ซึ่งมีหน้าที่รีดิวส์ไนเตรต (nitrate) ให้เป็นไนไตรต (nitrite) ก่อนที่จะถูกรีดิวส์อีกครั้งให้เป็นแอมโมเนีย ลดลงหรือจำกัดบทบาท (non-active) แม้จะยังไม่สามารถสรุปได้ชัดเจนว่าการที่เอ็นไซม์ลดลงหรือลดบทบาทนั้น มีสาเหตุเพราะถูกทำลายหรือสังเคราะห์ขึ้นได้น้อย แต่จะมีผลทำให้การลำเลียง หรือการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนในท่อลำเลียงน้ำ (xylem) และยังมีผลต่อการตรึงธาตุอาหารไนโตรเจนจากดินด้วย นอกจากนี้ Mengel และ Kirkby (1982) อธิบายว่าการดูด (uptake) ธาตุอาหาร

ที่ต้องใช้พลังงาน (active process) นั้น เมื่อพืชประสบกับความเครียด เช่น ภาวะการขาดน้ำ อาจทำให้ไม่มีคาร์โบไฮเดรตเพียงพอสำหรับการหายใจของราก จึงทำให้ประสิทธิภาพการดูดแร่ธาตุอาหารของรากลดลง

1.3 ระยะวิกฤตต่อการขาดน้ำ

พัฒนาการของเนื้อเยื่อพืช จะขึ้นอยู่กับช่วงของการเจริญเติบโต และเปลี่ยนแปลงไปตามสภาวะวิกฤตของสภาพแวดล้อม (Grant, 1989a) การขาดน้ำของข้าวโพดช่วงผสมเกสร ถือเป็นช่วงวิกฤตของการผลิตข้าวโพด เพราะทำให้ผลผลิตลดลงมากที่สุด เนื่องจากช่วงดังกล่าวเป็นช่วงที่กระบวนการเมตาบอลิซึม (metabolism) ของเนื้อเยื่อต่างๆ เกิดขึ้นในอัตราสูง ซึ่งมีผลต่อพัฒนาการทางด้านการสืบพันธุ์และกำหนดศักยภาพของแหล่งสะสมอาหารโดยตรง (Classen and Shaw, 1970b; Herrero and Johnson, 1981; Schussler and Westgate, 1991b) Aldrich และคณะ (1978) และ Kiesselbach (1980) กล่าวว่าแม้ความสามารถในการสร้างแหล่งสะสมอาหาร (sink capacity) จะถูกกำหนดไว้แล้วตั้งแต่ข้าวโพดมีใบแค่ 2 ใบ (V_2 -stage) แต่เมื่อต้องประสบกับภาวะความเครียดจากการขาดน้ำแล้ว ปริมาณของแหล่งสะสมอาหาร (sink) จะลดลง และไม่สามารถสร้างขึ้นมาชดเชยได้ สำหรับช่วงผสมเกสรซึ่งใช้เวลาประมาณ 7 วันนี้ เป็นช่วงที่อับละอองเกสรตัวผู้ (stigma) แตกออก แล้วปลิวตกลงบนเส้นไหมที่เป็นท่อ (style) สำหรับลำเลียงละอองเกสร (gamete) สู่รังไข่ (ovum) และผสมกับไข่ (Ritchie and Hanway, 1984) ภาวะความเครียดจากการขาดน้ำจะทำให้เส้นไหมแห้ง หรือรังไข่เกิดการฝ่อ (abortion) ทำให้ละอองเกสรตัวผู้ไม่สามารถเคลื่อนย้ายและผสมได้ นอกจากนี้การขาดน้ำในช่วงผสมเกสรมังทำให้ช่วงอายุการออกไหมยืดยาวออกไปและไม่สัมพันธ์กับช่วงการแตกของละอองเกสรตัวผู้ ทำให้ไข่วางตัวของฝักไม่ได้รับการผสม (Moss and Downey, 1971; Herrero and Johnson, 1981)

อย่างไรก็ตามผลกระทบจากการขาดน้ำ ไม่จำเป็นต้องทำให้ผลผลิตข้าวโพดเสียหายมากที่สุดเสมอไป เนื่องจากพืชบางพันธุ์สามารถสร้างกลไกเพื่อทนทานต่อภาวะความเครียดในระดับต่างๆ ได้ กลไกดังกล่าวประกอบด้วย

1. การรักษาศักย์ของน้ำ (water potential) ในเซลล์ให้อยู่ในระดับสูง ด้วยการเพิ่มความสามารถในการนำน้ำเข้าสู่เซลล์ได้มากขึ้น ซึ่งนอกจากการเพิ่มประสิทธิภาพในการหาน้ำของราก ด้วยการเพิ่มความหนาแน่น และการหยั่งลึกของราก (สุวัฒน์ และคณะ, 2533) แล้ว การศึกษาในข้าวโพดพบว่า แม้ภาวะขาดน้ำที่ทำให้ค่าศักย์ของน้ำในเซลล์ลดต่ำลง แต่ข้าวโพดสามารถรักษาระดับศักย์ของน้ำภายในเซลล์สืบพันธุ์ไว้ให้สูงกว่าจุดที่จะเกิดอันตรายได้ เนื่องจากได้รับการส่งเสริมหรือคำจุนจากส่วนอื่นๆ โดยเฉพาะจากใบและกาบใบ พบว่าเมื่อข้าวโพดขาดน้ำ ใบและกาบใบจะมีค่าศักย์ของน้ำลดลงมากที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับส่วนอื่นของต้นพืช (Westgate and Grant, 1989; Westgate and Boyer, 1985)

2. การปรับค่าออสโมติกในเซลล์ (osmotic adjustment) พืชโดยทั่วไปจะปรับค่าออสโมติกได้โดยการสะสมสารละลาย เช่น น้ำตาล หรือ โปรลีน (proline) ในเซลล์ให้มากขึ้น (Hsiao, 1973) และจากงานทดลองของ Westgate และ Boyer (1986b) พบว่า เมื่อพืชขาดน้ำ และทำให้น้ำหนักสดของรังไข่ลดลงนั้น ความจริงแล้วน้ำหนักแห้งไม่ได้แตกต่างกัน และยังพบว่าเซลล์ จะมีค่า solute content สูง การที่เซลล์ โดยเฉพาะเซลล์สืบทอดมีค่า solute content สูง จะทำให้เซลล์มีค่า osmotic potential ต่ำ จึงทำให้สามารถดึงน้ำจากบริเวณใกล้เคียงเข้ามาได้มากขึ้น และทำให้สามารถรักษาแรงเต่งของเซลล์ไว้ได้

3. พฤติกรรมของปากใบ (stomatal behavior) เมื่อพืชขาดน้ำ การลดการเปิดของปากใบ (leaf conductance) จะลดการสูญเสียน้ำออกจากใบพืชได้ เนื่องจากเมื่อน้ำภายในเซลล์มีน้อย guard cell จะลดความเต่ง ปากใบจะปิด Lazim และ Nadi, และ Hali และ Kaufmann อ้างถึงโดย นิภา (2531) รายงานว่า การเปิดปากใบขององุ่นจะลดลงเมื่อปริมาณความชื้นในดินลดลง นอกจากนี้ วรวิทย์ และพิทยา (2531) ศึกษาพฤติกรรมของปากใบกาแฟ พบว่าการเพิ่มขึ้นของความแตกต่างของแรงดันไอน้ำระหว่างใบกับอากาศ ไม่ได้ทำให้ปากใบสูญเสียน้ำเพิ่มมากขึ้นแต่อย่างใด เนื่องจากปากใบเปิดได้น้อยลง นอกจากนี้ Hsiao (1973) ยังรายงานว่าการขาดน้ำที่ไม่รุนแรง จะมีผลต่อการปิด-เปิดของปากใบน้อยมาก เช่น ในถั่วเหลืองหากขาดน้ำเพียงเล็กน้อย จะไม่มีผลต่อการแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์

นอกจากการปรับตัวดังกล่าวแล้ว พืชโดยทั่วไปจะสามารถชดเชยผลผลิตที่สูญเสียไปจากการขาดน้ำช่วงระยะเวลาสั้นๆ นี้ได้ (Turner and Kramer, 1980) จากผลการทดลองของ Westgate และ Boyer (1986b); Grant และคณะ (1989) รายงานว่าเมื่อข้าวโพดกลับได้รับน้ำปกติ ความสูญเสียของผลผลิตจากจำนวนเมล็ดที่ลดลงเนื่องจากการขาดน้ำช่วงผสมเกสรจะสามารถชดเชยได้ ด้วยการเพิ่มขนาดของเมล็ดให้โตขึ้น ซึ่งหมายถึงอัตราการสังเคราะห์แสงหรือช่วงของการสะสมน้ำหนักเมล็ดต้องสูงหรือนานกว่าปกติ เพื่อส่งอาหารให้แก่แหล่งสะสมอาหารอย่างเพียงพอ (Evans, 1975)

ดังนั้นอาจสรุปได้ว่า การปลูกข้าวโพดในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ นั้น แม้จะมีการปลูกในฤดูฝน ซึ่งเริ่มปลูกในช่วงระหว่างกลางเดือนกรกฎาคมถึงกลางเดือนสิงหาคม และช่วงออกไหมจะอยู่ระหว่างเดือนกันยายนที่มีปริมาณน้ำฝนสูงสุดในรอบปี แต่ก็ยังมีโอกาสขาดน้ำได้ เนื่องจากความแปรปรวนของลมมรสุม ซึ่งสภาพเช่นนี้ไม่สามารถคาดการณ์ได้ ข้าวโพดจึงอาจต้องประสบกับภาวะการขาดน้ำ โดยเฉพาะอย่างยิ่งในช่วงกำลังออกไหมซึ่งนำไปสู่การให้ผลผลิตต่ำ การลดลงของผลผลิตดังกล่าว อาจเนื่องมาจากการลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสง ซึ่งอาจมีผลทำให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตไม่พอเพียงต่อการสร้างแหล่งสะสม หรืออาจเนื่องมาจากการกระบวนการสร้างเซลล์ของ sink ถูกจำกัด อันเนื่องมาจากความลดลงของแรงเต่งของพืช ซึ่งมีผลต่อการผสมเกสร

II ความสำคัญของแสง

พลังงานแสงที่พืชสามารถนำไปใช้ในการสังเคราะห์แสงได้ (Photosynthetically Active Radiation: PAR) เป็นแสงที่อยู่ในช่วงคลื่น 400-700 nm. นิเมตร (2530) กล่าวอ้างตาม Penning de Vries และ Van Laar ว่า ในการผลิตพืชภายใต้สิ่งแวดล้อมที่เหมาะสมที่มีน้ำและแร่ธาตุอาหารเพียงพอ นั้น ผลผลิตจะถูกจำกัดโดยปริมาณแสงและอุณหภูมิ ผลผลิตพืชจะเพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น โดยพบว่า ความสัมพันธ์ระหว่างการเพิ่มขึ้นของน้ำหนักแห้งกับความเข้มของแสง จะมีลักษณะเป็นเส้นตรง โดยที่สัมประสิทธิ์ของความสัมพันธ์จะขึ้นอยู่กับชนิด และช่วงของการเจริญเติบโตของพืช (Tollenaar and Bruulsema, 1988) จากการศึกษาอัตราการสังเคราะห์แสงในข้าวพบว่า ใบที่อยู่ส่วนบน หรือใบอ่อนที่มีปริมาณของไนโตรเจนสูงกว่าใบล่างหรือใบแก่ 1-2 เปอร์เซ็นต์ สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์แสงได้ 10 เปอร์เซ็นต์ และเพิ่มผลผลิตข้าวได้ 6 เปอร์เซ็นต์ (Penning de Vries et al., 1991) ส่วนข้าวโพดที่ปลูกในเขตร้อน การเพิ่มการสะสมพลังงานแสงในช่วงการเจริญเติบโต โดยการเพิ่มความยาววัน หรือความเข้มแสง (bright day) จะมีผลต่อผลผลิต โดยมีการทดลองที่สวามย พบว่าถ้าเพิ่มความเข้มแสงให้สูงขึ้น 100 แคลลอรี่ต่อตารางเซนติเมตรต่อวัน จะสามารถเพิ่มผลผลิตเมล็ดได้ถึง 2.3 ตันต่อเฮกตาร์ (Jong et al., อ้างถึงโดย Nakasathien, 1992)

อิทธิพลของแสงมีผลต่อการเจริญเติบโต และพัฒนาการของข้าวโพดในช่วงวิกฤตมากที่สุด เช่นเดียวกับน้ำ โดยพบว่าเมื่อเพิ่มความเข้มแสงในช่วงที่กำลังมีการถ่ายละอองเกสร จะให้ผลผลิตสูงกว่าการเพิ่มความเข้มแสงในช่วงก่อนหรือหลังการถ่ายละอองเกสร และจะมีผลต่อผลผลิตในช่วง reproductive มากกว่าช่วง vegetative (Reed et al., 1988) เนื่องจากพืชต้องการสารพลังงานเพื่อใช้ในกระบวนการต่างๆ ซึ่งในช่วงดังกล่าวนี้จะมีกิจกรรมในอัตราสูง และมีผลต่อการกำหนดศักยภาพของผลผลิต ในทางตรงกันข้ามถ้าหากพลังงานแสงน้อย หรือไม่เพียงพอจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง โดยพบว่าเมื่อทำการลดความเข้มแสงโดยการพรางแสง (shaded) 50 เปอร์เซ็นต์ จะทำให้ความเข้มข้นของคลอโรฟิลล์ในใบและอัตราการสังเคราะห์แสงลดลง 11 และ 48 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ และมีผลทำให้ผลผลิตลดลง (Dezfouli and Herbert, 1992) รายงานผลการทดลองที่มัลรัฐอินิอียส์ พบว่าการพรางแสง 90 เปอร์เซ็นต์เป็นเวลา 3 และ 7 วัน ในช่วงออกไหมจะทำให้ผลผลิตของข้าวโพดลดลง 25 ถึง 76 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ แต่ถ้าใช้พันธุ์ที่ทนร่ม (shade plant) ผลผลิตจะลดลงเพียง 16 และ 44 เปอร์เซ็นต์ตามลำดับ (Aldrich et al., 1978) และงานทดลองของ Nakasathien (1992) ก็แสดงผลทำนองเดียวกัน กล่าวคือการพรางแสง 65 และ 80 เปอร์เซ็นต์ในช่วงออกไหม มีแนวโน้มที่จะทำให้ผลผลิตของข้าวโพดลดลงอย่างเห็นชัดส่วน

การลดลงของความเข้มแสงเกี่ยวข้องกับการเคลื่อนย้ายไนโตรเจน ตามปกติประมาณ 60-85 เปอร์เซ็นต์ ของไนโตรเจนที่มีอยู่ในใบและลำต้นจะถูกเคลื่อนย้ายไปสู่ฝัก ตั้งแต่เริ่มการผสมเกสร (Ta and

Weiland, 1992) สภาพความเข้มแสงต่ำจะมีผลทำให้การเคลื่อนย้ายไนโตรเจนสู่ฝักเพิ่มขึ้น ทำให้ปริมาณของไนโตรเจนในใบลดน้อยลง ในขณะที่การดูดธาตุอาหารไนโตรเจนจากดินไม่ได้เพิ่มขึ้น จึงให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลง (Reed *et al.*, 1988) Nakasathien (1992) อ้างผลการทดลองของ Andre และคณะ ว่าการที่ผลผลิตของข้าวโพดลดลงเนื่องจากสาเหตุที่ความเข้มแสงลดลงนั้น เกิดขึ้นเพราะอัตราการผลิตสังเคราะห์แสง การลำเลียงและการหายใจลดลง นอกจากนี้การลดความเข้มแสงยังมีผลต่อเอ็นไซม์บางตัวทำงานได้น้อยลง เช่น pyruvate kinase และ NADP malate dehydrogenase เป็นต้น

III การประเมินการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชโดยแบบจำลอง

3.1 การประยุกต์ใช้แบบจำลอง

เนื่องจากสภาพแวดล้อมของภาคตะวันออกเฉียงเหนือมีความแปรปรวนสูงโดยเฉพาะพื้นที่การเกษตรที่ต้องอาศัยน้ำฝนที่มีพื้นที่กว่า 80 เปอร์เซ็นต์ ความแปรปรวนดังกล่าว ทำให้ผลการทดสอบผลผลิตในสถานที่หนึ่งไม่สามารถนำผลไปประยุกต์ใช้ในสถานที่อื่นได้อย่างสมบูรณ์ จากสภาพความแปรปรวนอย่างมากของน้ำฝน ทั้งปริมาณและการกระจายตัวเช่นนี้ จึงต้องการงานทดสอบที่ครอบคลุมรายละเอียดของการตอบสนองของพืชในแต่ละพื้นที่และแต่ละปี ซึ่งการดำเนินงาน ต้องใช้เวลา แรงงาน และทุนทรัพย์ที่สูงมาก แบบจำลองพืชจึงได้ถูกนำมาใช้เพื่อเป็นเครื่องมือสำหรับหาข้อมูลเบื้องต้น สำหรับวิเคราะห์และประเมินการเจริญเติบโตและผลผลิตของพืชในสภาพแวดล้อมต่างๆ เพื่อทราบข้อมูลพื้นที่ปลูกและรูปแบบการจัดการ ตลอดจนลักษณะพันธุ์ข้าวโพด ก่อนที่จะดำเนินการทดสอบรายละเอียดในพื้นที่ต่อไป

3.2 แบบจำลองเพื่อการประเมินการเจริญเติบโตของพืช

แบบจำลองการเจริญเติบโตของพืช คือ การประมวลความรู้ความเข้าใจเกี่ยวกับกระบวนการเจริญเติบโตของพืชเข้ามาไว้ในสมการทางคณิตศาสตร์ เพื่อนำไปประเมินการตอบสนองของพืชภายใต้สภาพแวดล้อมอื่นๆ โดยแบบจำลองที่ใช้มีอยู่ 2 ประเภทคือ

1. Empirical model เป็นแบบจำลองที่แสดงคุณสมบัติของระบบ โดยมีการแจกแจงรายละเอียดขั้นตอนของกลไกต่างๆ อย่างจำกัด ดังนั้น จึงใช้การคำนวณทางคณิตศาสตร์แบบรวบยอด ไม่ยุ่งยาก แบบจำลองชนิดนี้ข้อจำกัดคือ สามารถประยุกต์ใช้ได้ขอบเขตสภาพแวดล้อมที่มีลักษณะใกล้เคียงกับสภาพที่ได้ทำการจำลองแบบมาเท่านั้น แต่มีข้อได้เปรียบคือ ไม่มีความซับซ้อน และต้องการข้อมูลพื้นฐานน้อย ยกตัวอย่างเช่น สมการรีเกรสชันที่เสนอ โดย Sibma (อ้างโดย Penning de Vries *et al.*, 1989)

$$BM = \frac{12.0}{10.0 + 23.0 e^{0.088t}}$$

เมื่อ BM = ผลผลิตน้ำหนักแห้ง (ตันต่อเฮกตาร์)

12.0 = ผลผลิตน้ำหนักแห้งสูงสุด (ตันต่อเฮกตาร์)

t = อายุ

2 Deterministic model เป็นแบบจำลองที่ให้รายละเอียดการบรรยายเชิงปริมาณของกลไกความสัมพันธ์ของกระบวนการต่างๆ ของพืชและสภาพแวดล้อม โดยอาศัยทฤษฎีทางวิทยาศาสตร์และสมมติฐานที่ชัดเจน ดังนั้น ภายในโครงสร้างของแบบจำลองนี้จึงประกอบไปด้วย รายละเอียดขั้นตอนของกระบวนการและกลไกที่สำคัญของพืช เช่น การสังเคราะห์แสง การหายใจ หรือการเพิ่มขึ้นของพื้นที่ใบ เป็นต้น โดยจะสัมพันธ์เกี่ยวข้องกับอิทธิพลของสภาพแวดล้อม เช่น พลังงานแสง อุณหภูมิ และสัมพันธ์กับลักษณะทางพันธุกรรมของพืชเอง เช่น ช่วงของการเจริญเติบโต และพัฒนาการของพืช ดังนั้นอัตรา การเจริญเติบโตของพืชจะขึ้นกับลักษณะของพืช และสภาพแวดล้อมในขณะนั้นๆ ซึ่งจะสามารถตรวจสอบและวิเคราะห์หาความสัมพันธ์ระหว่างเหตุและผล ตลอดช่วงเวลาของการเจริญเติบโตได้ ข้อจำกัดของแบบจำลองชนิดนี้คือ จะต้องศึกษาข้อมูลพื้นฐานในรายละเอียดของพืช เช่น การตอบสนองต่อสภาพแวดล้อม วิธีการทางเซตกรรม และการศึกษาลักษณะทางกายภาพ-ชีวภาพของสภาพแวดล้อมมาแล้วเป็นอย่างดี

Deterministic model ประกอบไปด้วยองค์ประกอบพื้นฐานเบื้องต้น 5 องค์ประกอบคือ 1) การสังเคราะห์แสง 2) การหายใจ 3) การกระจายอาหารคาร์โบไฮเดรต 4) การคายน้ำ และ 5) ความชื้นดิน

1 การสังเคราะห์แสง (photosynthesis)

การสังเคราะห์แสงเป็นองค์ประกอบที่สำคัญที่สุดของการเจริญเติบโต และการผลิตพืช การสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มใบพืชจะได้จากผลรวมของการสังเคราะห์แสงของแต่ละใบ ดังนั้นการสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มใบพืชจะขึ้นอยู่กับพื้นที่ใบ มุมใบ และคุณสมบัติของการสังเคราะห์แสงของแต่ละใบ และสภาพแวดล้อม เช่น ความเข้มแสง อุณหภูมิ ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ น้ำ และแร่ธาตุอาหาร อัตราการสังเคราะห์แสงจะวัดได้ในรูปของอัตราการตรึง CO_2 ต่อช่วงเวลาต่อหน่วยพื้นที่ใบ เพื่อนำไปใช้สร้างเป็นสารประกอบอินทรีย์ต่างๆ โดยใช้พลังงานจากแสงดวงอาทิตย์ กระบวนการดังกล่าวนี้ขึ้นอยู่กับประสิทธิภาพการใช้แสงของพืช 2 ประการคือ

1.1 การสังเคราะห์แสงของใบพืช (leaf photosynthesis)

อัตราการสังเคราะห์แสงของใบพืชจะเพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงที่พืชได้รับเพิ่มขึ้น จนถึงจุดอิ่มตัวของแสง (light saturation point) โดยมีลักษณะการเพิ่มขึ้นที่ลดน้อยถอยลงกับความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น Charles-Edwards และคณะ (1986) ได้เสนอสมการที่แสดงถึงความสัมพันธ์ ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราการสังเคราะห์แสงไว้ไว้ในรูปของ hyperbolic equation คือ

$$F_g = \frac{\alpha I F_m}{\alpha I + F_m}$$

เมื่อ F_g	= อัตราการสังเคราะห์แสงของใบพืช	$\text{CO}_2 \text{ (kg ha}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)}$
I	= พลังงานแสงอาทิตย์	$(\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$
α	= ประสิทธิภาพการใช้แสงของพืช	$\text{CO}_2 \text{ (kg ha}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$
F_m	= อัตราการสังเคราะห์แสงที่จุดอิ่มตัว	$\text{CO}_2 \text{ (kg ha}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)}$

แต่ Goudriaan พบว่า สามารถบรรยายถึงความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราการสังเคราะห์แสง (gross photosynthesis) ได้แม่นยำกว่า โดยใช้ asymptotic exponential equation (Penning de Vries *et al.*, 1989) ดังนี้

$$F_g = F_m (10 - e^{-\alpha I F_m})$$

สมการทั้งสองมีค่าสัมประสิทธิ์ที่สำคัญ 2 ค่าคือ อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดที่จุดอิ่มตัวของแสง และประสิทธิภาพการใช้แสงของใบเริ่มแรก ค่าดังกล่าวได้จากการวัดในสภาพแปลง ภายใต้สภาพที่ไม่มีข้อจำกัดอันเนื่องมาจากน้ำหรือธาตุอาหาร เช่น ในข้าวโพดและข้าว มีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดเท่ากับ 60 และ 47 $\text{CO}_2 \text{ (kg ha}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)}$ ค่าประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงของใบเริ่มต้นเริ่มต้นเท่ากับ 0.4 และ 0.4 $\text{CO}_2 \text{ (kg ha}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)} / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ ตามลำดับ (Penning de Vries *et al.*, 1989)

1.2 การสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มใบพืช (canopy light interception)

สัดส่วนของพลังงานแสงที่ทรงพุ่มใบพืชดูดซับได้นั้น จะมีอยู่เล็กน้อยเพียงใด ขึ้นอยู่กับองค์ประกอบ 2 อย่างคือ

1.2.1 โครงสร้างของทรงพุ่ม (canopy structure) ทรงพุ่มใบพืชมีโครงสร้างที่แตกต่างกันไป เช่น ตำแหน่งใบบนลำต้น ทำให้มีมุม ขนาดหรือความหนาของใบแตกต่างกันไป ตามปกติใบที่ได้รับแสงน้อยจะเป็นใบที่อยู่ทางด้านล่างของทรงพุ่ม มักจะมีการแผ่ขยายได้ดีกว่าใบบน ทำให้ใบมีขนาดบาง (Hay and Walker, 1988) ส่วนอัตราพื้นที่ใบ (LAI) และการกระจายตัวของใบภายในทรงพุ่มเป็นปัจจัยสำคัญใน

การกำหนดการรับแสงของพืช (Dwyer *et al.*, 1992) จากลักษณะดังกล่าวทำให้ใบแต่ละใบรับแสงได้แตกต่างกัน ดังนั้นการคำนวณอัตราการสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มใบจึงไม่สามารถใช้ผลรวมของใบทั้งหมดได้โดยตรง ซึ่ง Penning de Vries และคณะ (1989) กล่าวว่า ถ้าหากตรรกะพื้นที่ใบมีค่ามากกว่า 1 แล้ว ค่าเฉลี่ยของอัตราการสังเคราะห์แสงของใบจะลดลง เนื่องจากใบส่วนที่อยู่ทางด้านล่างได้รับแสงน้อย ขณะที่ใบด้านบนได้รับแสงสูงสุด จึงทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของทรงพุ่มใบมีค่าต่ำ แต่พืชที่มีโครงสร้างของทรงพุ่มใบที่สามารถรับแสงได้อย่างมีประสิทธิภาพ จะสามารถเพิ่มค่าการสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มใบได้สูงขึ้น เช่น การทดลองในข้าวของ Tanaka ซึ่งอ้างโดย Penning de Vries และคณะ (1991) พบว่าภายใต้สภาพแดดจัดในเขตอบอุ่น อัตราการสังเคราะห์แสงจะถึงจุดสูงสุดเมื่อ LAI มีค่าประมาณ 6 นอกจากนี้โครงสร้างของทรงพุ่มใบในลักษณะการทำมุมกับลำต้น ยังมีผลโดยตรงต่ออัตราการสังเคราะห์แสง ซึ่ง Monteith (1975) กล่าวอ้างผลงานของ Tanaka ว่า ข้าวโพดที่มีใบทรงตั้งจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงกว่าใบทรงนอน โดยพบว่าใบทรงนอนมีอัตราการตรึง CO_2 เพียง 2 ใน 3 ของใบทรงตั้งเท่านั้น นอกจากนี้สัดส่วนการดูดรับแสงของทรงพุ่มใบจะขึ้นอยู่กับลักษณะพืช เช่น โครงสร้างของทรงพุ่ม มุมใบและพื้นที่ใบ ซึ่งทำให้ประสิทธิภาพการใช้แสงแตกต่างกันแล้ว ยังขึ้นอยู่กับเวลาและสถานที่ปลูก (date and latitude) ซึ่งปัจจัยทั้งสองเป็นตัวกำหนดสภาพแวดล้อม คือความเข้มแสง และความยาววัน (day length) ในแบบจำลองพืช MACROS ที่เสนอโดย Penning de Vries และคณะ (1989) คำนวณอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพุ่มใบพืช โดยการคำนวณผลรวมของอัตราการสังเคราะห์แสงในแต่ละช่วงเวลาซึ่งเปลี่ยนแปลงตามสภาพแวดล้อม

1.2.2 องค์ประกอบทางชีวเคมีต่างๆ (biochemical composition) นอกจากโครงสร้างของพุ่มใบพืชจะมีผลต่อการรับเอา (interception) พลังงานแสงจากดวงอาทิตย์แล้ว สารประกอบทางชีวเคมีที่มีอยู่ในใบก็จะมีผลต่อการดูดซับ (absorption) พลังงานแสงด้วย รวมทั้งลักษณะความขรุขระและสารที่เคลือบอยู่ตามผิวใบก็จะมีผลต่อการสะท้อน (reflection) หรือทะลุผ่าน (transmission) ของแสง ดังนั้นแสงที่พืชสามารถดูดไปใช้ได้ จึงได้แก่แสงที่ส่องลงถึงทรงพุ่มใบ ลบด้วยแสงส่วนที่สะท้อนกลับ และส่วนที่ทะลุผ่าน (Gallo and Daugherty, 1986) องค์ประกอบทางชีวเคมีที่สำคัญภายในพืช ได้แก่ คาร์โบไฮเดรต โปรตีน ไขมัน ลิพิด กรดอินทรีย์ และแร่ธาตุบางชนิด จะมีผลทำให้สัดส่วนของแสงที่ถูกตรึงโดยพืชเปลี่ยนแปลงไป เช่น ใบอ่อนที่สมบูรณ์แผ่ขยายตัวเต็มที่ (full expanded leaves) จะเป็นใบที่ตรึงพลังงานแสงได้สูงสุดเนื่องจากมีปริมาณของไนโตรเจนที่เป็นองค์ประกอบที่สำคัญของคลอโรฟิลล์ และ rubisco อยู่สูง (Walter-Shea *et al.*, 1991) นอกจากนี้ใบที่หนา (ใบที่มีค่า specific leaf weight : SLW สูง) จะมีปริมาณของเอ็นไซม์ rubisco และไนโตรเจนต่อพื้นที่ใบสูง (Charles-Edward *et al.*, 1986) แต่ใบที่มีค่า SLW ต่ำ ก็แสดงถึงคุณสมบัติที่จะสามารถมีการแผ่ขยายของพื้นที่ใบ เพื่อการดูดรับแสงได้มากเช่นกัน (Penning de Vries *et al.*, 1989) สำหรับสารประกอบตัวอื่นๆ เช่น ไขมัน หรือกรดอินทรีย์ อาจมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงของใบลดลง เนื่องจากมีการสะท้อนกลับของแสงเพิ่มขึ้น

2. การหายใจ (respiration)

การหายใจเป็นการสลาย (oxidation) อาหารที่ได้จากการสังเคราะห์แสงเพื่อให้ได้พลังงานในรูปของ ATP, NADH, NADPH และสาร intermediate ต่างๆ สำหรับใช้ในการสังเคราะห์สารประกอบอื่นๆ เพื่อการเจริญเติบโต และการบำรุงรักษาเซลล์ของพืช เช่น การสร้างโปรตีน คาร์โบไฮเดรต ลิกนิน ซึ่งสารเหล่านี้เป็นองค์ประกอบของเมมเบรน ผนังเซลล์ และเอ็นไซม์ ตลอดจนใช้สำหรับการขนส่งอาหารผ่านเมมเบรน และช่วยในการรักษาความเข้มข้นของสารต่างๆ ภายในเซลล์เป็นต้น

Evans (1975) เสนอว่าในแบบจำลองการเจริญเติบโตพืช อัตราการหายใจจะควบคู่ไปกับการสะสมน้ำหนักราก โดยอัตราการหายใจเพื่อการบำรุงรักษา (maintenance respiration) ซึ่งเป็นการใช้พลังงานในกระบวนการทางชีว-เคมีต่างๆ ภายในเซลล์ เพื่อการคงสภาพเซลล์และความเข้มข้นของสารต่างๆ ในพืชทั่วไปมีค่า 0.015 กรัม ของ CO_2 ต่อกรัมของน้ำหนักแห้งต่อวัน ในข้าวโพดมีค่าระหว่าง 0.008 - 0.022 กรัม CO_2 ต่อกรัมของน้ำหนักแห้งต่อวัน ส่วนการหายใจเพื่อการเจริญเติบโต (growth respiration) ก็คือการหายใจเพื่อให้พลังงานสำหรับการสร้างสารประกอบของเนื้อเยื่อใหม่ รวมทั้งการขนย้ายน้ำตาลไปยังแหล่งเก็บสะสม Penning de Vries และคณะ (1989) เสนอว่า ธัญพืชส่วนใหญ่จะมีค่าสัมประสิทธิ์การหายใจเพื่อการเจริญเติบโต (growth efficiency) ระหว่าง 0.51-0.78 กรัมต่อกรัมหนักแห้ง ซึ่งค่าที่แท้จริงขึ้นอยู่กับชนิดของเนื้อเยื่อพืช เช่น เนื้อเยื่อที่กำลังเจริญเติบโตที่มีปริมาณสัดส่วนของโปรตีนสูง จะมีสัมประสิทธิ์การหายใจสูง

สำหรับการหายใจเพื่อการบำรุงรักษาจะขึ้นอยู่กับอุณหภูมิประจำวันเป็นสำคัญ เช่นในทานตะวันที่อุณหภูมิ 20°C อัตราการหายใจมีค่า 0.025 กรัม CO_2 ต่อกรัมน้ำหนักแห้ง แต่ถ้าอุณหภูมิเพิ่มขึ้นเป็น 25°C ก็จะมีค่า 0.06 กรัม CO_2 ต่อกรัมน้ำหนักแห้ง ในส่วนของอุณหภูมินี้ McCree ซึ่งอ้างโดย Penning de Vries และคณะ (1989) ได้แสดงถึงการเปลี่ยนแปลงของอัตราการหายใจในช่วงอุณหภูมิตี่เหมาะสม ในรูปของ Q_{10} โดยทั่วไปแล้วจะมีค่าประมาณ 2 นั่นคือ ทุกๆ อุณหภูมิ 10°C ที่เพิ่มขึ้น จะทำให้อัตราการหายใจเพิ่มขึ้นเป็น 2 เท่า ซึ่งจะทำให้อัตราการสะสมน้ำหนักรากลดลง แต่ถ้าหากสามารถลดอัตราการหายใจได้ ก็จะทำให้อัตราการสะสมน้ำหนักรากเพิ่มขึ้น Penning de Vries และคณะ (1991) ได้ให้รายละเอียดว่า ถ้าหากสามารถลดอัตราการหายใจของข้าวลงได้ 10 เปอร์เซ็นต์ ก็จะทำให้ผลผลิตเพิ่มขึ้น 5 เปอร์เซ็นต์

3. การกระจายอาหารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนต่างๆของพืช (biomass partitioning)

อาหารที่ถูกสร้างขึ้นจากการสังเคราะห์แสง ส่วนหนึ่งจะถูกนำไปใช้ในการหายใจและการคงสภาพเซลล์ ส่วนที่เหลือ (net photosynthesis) จะถูกเคลื่อนย้ายไปยังบริเวณที่กำลังมีการเจริญเติบโตและส่วนสะสม บางส่วนจะเคลื่อนย้ายสู่รากเพื่อใช้ในการดูดซึมแร่ธาตุอาหาร Evans (1975) กล่าวว่า การกระจายอาหารสู่ส่วนต่างๆ ของพืชมีปัจจัยควบคุมอยู่ 3 ประการคือ

1. อัตราการสังเคราะห์แสง พบว่า เมื่อพืชมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูง จะทำให้พืชมีอัตราการเคลื่อนย้ายอาหารสูงด้วย

2. ระยะทางระหว่างแหล่งผลิต (source) กับแหล่งสะสม (sink) อาหาร พบว่า ถ้าทั้งสองแหล่งอยู่ใกล้กันจะมีอัตราการเคลื่อนย้ายสูงกว่าส่วนที่อยู่ไกลออกไป

3. ความต้องการของแหล่งสะสมอาหาร (sink capacity) โดยจะขึ้นอยู่กับจำนวน และขนาดของแหล่งสะสมอาหารที่ถูกกำหนดโดยพัฒนาการของพืช อย่างไรก็ตามข้อมูลในเชิงปริมาณ (quantitative) ของปัจจัยดังกล่าว ต่ออัตราการกระจายอาหารสังเคราะห์ (partition) ไปสู่ส่วนต่างๆ ยังไม่เพียงพอที่จะทำการสร้างความสัมพันธ์ในเชิง deterministico ได้ ดังนั้นในแบบจำลองส่วนใหญ่จึงใช้ลักษณะการบรรยายแบบ empirical ต่อลักษณะดังกล่าว

4. การคายน้ำ (transpiration)

การคายน้ำของพืชหมายถึงการที่พืชสูญเสียน้ำออกจากต้นในรูปของไอน้ำสู่บรรยากาศ การคายน้ำถูกควบคุมโดย 3 ปัจจัย คือ 1) สภาพแวดล้อมของอากาศรอบๆ ต้นพืช (microclimate factors) ได้แก่ แสง อุณหภูมิ ความชื้นอากาศ และความเร็วลม 2) ปัจจัยเกี่ยวกับพืช ได้แก่ ชนิดและอายุของพืช และ 3) ปัจจัยทางดิน (soil factors) (ธวัชชัย, 2526)

4.1 สภาพแวดล้อมที่ควบคุมการคายน้ำของพืช ได้แก่ พลังงานแสงอาทิตย์ Simmons (1974) กล่าวว่า พืชใช้พลังงานแสงที่ได้รับ 75-85 เปอร์เซ็นต์ สำหรับคายน้ำ 5 เปอร์เซ็นต์ สำหรับสังเคราะห์แสงที่เหลือประมาณ 10-20 เปอร์เซ็นต์ จะสะท้อนกลับ ความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น พืชจะสังเคราะห์แสงได้เพิ่มขึ้น และทำให้พืชคายน้ำมากขึ้น เมื่อใบพืชได้รับแสงจะทำให้อุณหภูมิของใบเพิ่มขึ้นกว่าสภาพแวดล้อม ดังนั้นพืชจึงมีการถ่ายเทความร้อนสู่บรรยากาศ การถ่ายเทจากใบสู่อากาศนี้เกิดขึ้นได้ 2 รูปแบบ คือ 1) การถ่ายเทความร้อนระหว่างโมเลกุลของสาร (sensible heat) และ 2) การถ่ายเทในรูปความร้อนแฝง (latent heat) ของการระเหยของน้ำ ในเขตร้อนอุณหภูมิโดยทั่วไปสูงเพราะฉะนั้นการถ่ายเทความร้อนจากใบสู่บรรยากาศจึงเกิดโดยการคายน้ำเป็นส่วนใหญ่ ซึ่งอัตราการคายน้ำจากใบสู่บรรยากาศนั้น ขึ้นอยู่กับความแตกต่างของแรงดันไอน้ำของใบ กับบรรยากาศ และแรงดันไอน้ำของใบนั้นขึ้นอยู่กับอุณหภูมิของใบ ส่วนแรงดันไอน้ำใน

บรรยากาศส่วนใหญ่จะขึ้นอยู่กับปริมาณไอน้ำในบรรยากาศขณะนั้น ซึ่งโดยทั่วไปจะวัดในรูปของเปอร์เซ็นต์ของความชื้นสัมพัทธ์ เมื่ออุณหภูมิใบสูง แรงดันไอน้ำที่อ้อมตัวของใบจะเพิ่มสูงขึ้น แตกต่างจากบรรยากาศ ในขณะที่ความชื้นอากาศต่ำกว่าความดันไอน้ำในอากาศจะลดลง การแพร่ของน้ำจากใบจึงเพิ่มขึ้น ทำให้พืชคายน้ำมากขึ้น ส่วนความเร็วลมจะทำให้พืชคายน้ำมากขึ้น เพราะกระแสลมจะลดความต้านทานต่อการแพร่ อันเนื่องมาจาก laminar boundary ซึ่งเป็นชั้นอากาศนิ่งที่อยู่ติดกับผิวใบ

4.2 ปัจจัยเกี่ยวกับพืช พืชแต่ละชนิดมีอัตราการคายน้ำแตกต่างกัน ธวัชชัย (2526) รายงานผลการศึกษาการใช้น้ำของพืชในภาคตะวันออกเฉียงเหนือว่า การใช้น้ำของข้าวโพด ถั่วเหลือง ถั่วลิสง และปอแก้วในฤดูปลูกปกติมีค่าไม่แตกต่างกัน คือ 484, 491, 500 และ 494 มิลลิเมตร ตามลำดับ ในขณะที่ข้าวจะมีค่าประมาณ 750-1500 มิลลิเมตร สำหรับอายุของพืชจะเกี่ยวข้องกับอัตราการเจริญเติบโต พบว่าข้าวโพดจะมีอัตราการคายน้ำสูงสุดในช่วงผสมเกสร (Downey อ้างถึงใน ชูติมา, 2521)

4.3 ปัจจัยทางดิน ปริมาณน้ำในดินที่เป็นประโยชน์ต่อพืช (available soil water) จะควบคุมการคายน้ำของพืช โดยสภาพดินที่ขาดน้ำการดูดน้ำของรากจะไม่เพียงพอต่อความต้องการของพืช ทำให้เซลล์คลุมปากใบลดความเต่ง ปากใบจึงปิด การคายน้ำจึงลดลง และสภาพดินแห้งอัตราการเคลื่อนที่ของน้ำสู่รากจะต่ำกว่าดินเปียก รากพืชจะสามารถดูดน้ำไปเลี้ยงลำต้นและใบได้ลดลง ซึ่งทำให้การคายน้ำลดลงด้วย

ความสัมพันธ์ระหว่างดิน พืช และอากาศจะควบคุมการคายน้ำของพืช การที่น้ำในดินถูกรากของพืชดูดขึ้นสู่ลำต้นได้นั้น ต้องมีความแตกต่างกันระหว่างสภาวะของน้ำในพืชและในดิน กล่าวคือ ศักย์ของน้ำในดินพืชจะต่ำกว่าศักย์ของน้ำในดิน ทำนองเดียวกันกับการที่พืชคายน้ำสู่บรรยากาศ ก็เนื่องจากบรรยากาศมีศักย์ของน้ำต่ำกว่าศักย์ของน้ำในดินพืช ทำให้มีการหมุนเวียนของน้ำจากดินสู่พืช และจากพืชสู่บรรยากาศ แต่ถ้าปริมาณน้ำในดินไม่เพียงพอ โดยทั่วไปพืชจะคายน้ำลดลง หรือเมื่อรากไม่สามารถดูดน้ำจากดินได้เพียงพอต่อความต้องการของบรรยากาศรอบต้นพืช กรณีนี้ปากใบจะปิดแคลง ทำให้การสูญเสียน้ำโดยกระบวนการแพร่กระจาย (diffusion) เป็นไปได้ยากขึ้น นอกจากนี้อัตราการไหลของน้ำไปยังรากในดินแห่งนี้ต่ำกว่าในดินชื้น เพราะการลำเลียงน้ำตามช่องว่างขนาดเล็ก (capillary conductivity) ของดินแห่งนี้ต่ำกว่าดินชื้นมาก ในดินชื้นน้ำส่วนใหญ่จะไหลไปยังรากด้วยกระบวนการเคลื่อนย้ายแบบมวลสาร (mass flow) ส่วนดินแห้งจะไหลด้วยกระบวนการแพร่กระจาย ซึ่งช้ากว่าขบวนการแรกมาก (ธวัชชัย, 2526)

การที่รากจะดูดน้ำจากดินให้กับต้นพืชเพื่อการใช้ในต้น และคายออกได้มากน้อยเพียงใดนั้น ขึ้นอยู่กับความชื้นดิน ความยาวและความหนาแน่นของราก ปริมาตรของดินที่รากกระจายอยู่ อัตราการไหลของน้ำสู่ราก ระยะทางจากรากถึงใบ ตลอดจนความสามารถซึมผ่าน (permeability) ของราก และผลแตกต่างระหว่างศักย์ของน้ำในใบ และของดินรอบๆ ราก

5. ความชื้นดิน (soil moisture)

ธวัชชัย (2533) กล่าวว่า ดินทุกชนิดมีน้ำเป็นองค์ประกอบ ดินทั่วไปมีปริมาตรของช่องดิน (pore space) ประมาณครึ่งหนึ่งของเนื้อดิน ซึ่งจะเป็นที่อยู่ของน้ำและอากาศ โดยที่น้ำจะดูดซับอยู่กับช่องว่างขนาดเล็ก (capillary pores) และปริมาณน้ำในดินที่เป็นประโยชน์ต่อพืช (plant available water) จะเป็นปริมาณน้ำที่อยู่ระหว่าง ปริมาณน้ำที่ความจุสนาม (field capacity, FC) และจุดเหี่ยวถาวร(permanent wilting point, PWP) ปริมาณน้ำในดินจะขึ้นอยู่กับสภาพแวดล้อม และเนื้อดิน เช่นดินเนื้อหยาบ (ดินทราย) พืชมักแสดงอาการขาดน้ำก่อนที่ความชื้นดินจะลดลงถึง PWP เพราะฟิล์มของน้ำในช่องว่างดินถูกตัดขาด ส่วนดินที่เนื้อละเอียดจะสามารถดูดยึดน้ำที่เป็นประโยชน์ได้มากกว่า รายงานผลการทดลองของ ธวัชชัย (2533) พบว่า ดินในภาคตะวันออกเฉียงเหนือ มีความสามารถในการอุ้มน้ำต่ำ กล่าวคือมีค่า ปริมาณน้ำโดยน้ำหนัก ที่ FC เท่ากับ 11.2-12.8 และ PWP เท่ากับ 6.0-7.8 เปอร์เซ็นต์ เท่านั้น