

การตรวจเอกสาร

ถั่วเหลือง (*Glycine max* (L) Merrill) เป็นพืชตระกูลถั่ว ที่มีความสำคัญในแง่การเป็นอาหารมนุษย์และสัตว์ สามารถปลูกได้ในดินที่มีการระบายน้ำดี แต่เจริญเติบโตได้ดีที่สุดในสภาพดินร่วนเหนียว (clay loam soil) pH ที่เหมาะสมอยู่ในช่วง 6 - 6.5 (McLean and Brown, 1977 อ้างใน Fageria *et al.*, 1991) การเจริญเติบโตของถั่วเหลืองเป็นอิทธิพลของพันธุกรรม และสภาพแวดล้อม เช่น แสง อุณหภูมิ และความชื้น และความอุดมสมบูรณ์ของดิน เป็นต้น ความแตกต่างของสภาพแวดล้อมดังกล่าวเป็นปัจจัยสำคัญที่ทำให้ถั่วเหลืองมีการเจริญเติบโตและให้ผลผลิตผันแปรไป ผลผลิตส่วนที่มนุษย์ต้องการคือ เมล็ด ซึ่งขึ้นกับอัตราการเจริญเติบโตของเมล็ด (seed growth rate) และระยะเวลาของการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ด (seed filling period) (อภิพรณ, 2533)

การสังเคราะห์แสงของทรงพุ่ม

อัตราการเจริญเติบโตของเมล็ดขึ้นกับ อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของทรงพุ่ม (net canopies photosynthesis) และสัดส่วนคาร์โบไฮเดรตที่ แบ่งปัน (partition) มาสู่เมล็ด

การสังเคราะห์แสงสุทธิของทรงพุ่มเป็นผลรวมของอัตราการสังเคราะห์แสงของใบทั้งหมด ($\text{KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1}$) ซึ่งแต่ละใบมีอัตราการสังเคราะห์แสงไม่เท่ากัน กลุ่มใบที่อยู่ส่วนบนของทรงพุ่มจะได้รับแสงมากกว่า อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของทรงพุ่มจึงขึ้นกับผลรวมของการตอบสนองของใบต่อแสง (light response curve) พื้นที่ใบ การเรียงตัวของใบในทรงพุ่ม และสัดส่วนการรับแสงของใบ (Chuk-Edwards, 1982 ; Penning de Vries *et al.*, 1989)

การตอบสนองต่อแสงของใบในการสังเคราะห์แสง (light response curve) สามารถบรรยายได้ โดยใช้ asymptotic exponential equation ดังสมการ

$$F_g = F_m (1.0 - e^{-\alpha I/F_m})$$

เมื่อ F_g = อัตราการสังเคราะห์แสงของใบ ($\text{KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1}$)

I = พลังงานแสงอาทิตย์ ($\text{Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$)

$$\alpha = \text{ประสิทธิภาพการใช้แสงของพืช (KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1})/(\text{Jm}^{-2}\text{s}^{-1})$$

$$I_m = \text{อัตราการสังเคราะห์แสงที่จุดอิ่มตัว (KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1})$$

ซึ่งในสมการดังกล่าวมีค่าสัมประสิทธิ์ 2 ค่า และเป็นลักษณะเกี่ยวข้องกับพันธุกรรมของพืชคือ ประสิทธิภาพการใช้แสงเริ่มต้น (initial radiation use efficiency ($\text{KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1})/(\text{Jm}^{-2}\text{s}^{-1})$) ที่สัมพันธ์กับกระบวนการ biophysic สำหรับพืช C_3 โดยทั่วไปมีค่า 0.48 ($\text{KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1})/(\text{Jm}^{-2}\text{s}^{-1})$) แต่ค่าดังกล่าวขึ้นกับอุณหภูมิด้วย หากอุณหภูมิสูงมาก จะมีค่าลดลงเป็น 0.3 สำหรับปัจจัยของสภาพแวดล้อมอื่น ๆ นอกเหนือจากอุณหภูมิแล้วจะมีผลเพียงเล็กน้อยเท่านั้น (Gardner, 1982 อ้างใน Penning de Vries *et al.*, 1989) สัมประสิทธิ์ที่สองคืออัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดของใบที่จุดอิ่มตัวด้วยแสง (light saturation point) โดยทั่วไปมีค่าตั้งแต่ 25 ถึง 80 $\text{KgCO}_2\text{ha}^{-1}\text{h}^{-1}$ ซึ่งถูกกำหนดโดยลักษณะทางชีวเคมี (biochemical) และกระบวนการทางกายภาพ (physical) ของพืช โดยเฉพาะ rubisco ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่มีบทบาทในการเปลี่ยนรูป (reduce) CO_2 ไปเป็นกลูโคส ดังนั้นความเข้มข้นและกิจกรรม (activity) ของเอนไซม์จึงเป็นตัวกำหนดค่าสูงสุดของการสังเคราะห์แสงของใบด้วย นอกจากนี้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดของใบต่อพื้นที่ใบ ยังมีความสัมพันธ์อย่างมาก กับความหนา และอุณหภูมิของใบ (ใบหนามี rubisco/พื้นที่ผิวมากกว่าใบบาง) ซึ่งเป็นปัจจัยหนึ่งที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดของพืชแต่ละพันธุ์แตกต่างกัน และมีความสัมพันธ์กับปริมาณไนโตรเจนในใบด้วย (Charles-Edwards, ; 1982 ; Marschner , 1986; Penning de Vries *et al.*, 1989)

นอกจากจะขึ้นกับอัตราการสังเคราะห์แสงของใบแล้ว อัตราการสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มยังขึ้นกับดัชนีพื้นที่ใบ (LAI) ของทรงพุ่ม ใบเป็นส่วนที่ทำหน้าที่รับแสง และสังเคราะห์แสง Haynes (1980) กล่าวว่าพืชที่มีความสามารถในการแข่งขันในการรับแสงได้ดี ไม่จำเป็นที่จะต้องเป็นต้นที่มีใบมากกว่า แต่เป็นต้นที่มี การจัดเรียงมุมใบเหมาะสมต่อการรับแสง Johnston และคณะ (1969) รายงานว่า อัตราการสังเคราะห์แสงของทรงพุ่มเพิ่มขึ้นเมื่อทำให้ใบโปร่ง แสงแผ่กระจายได้ดีและมีการบังแสงของใบต่ำ เช่นเดียวกับ Charles-Edwards และคณะ (1986) กล่าวว่าความสามารถในการสังเคราะห์แสงของใบภายในทรงพุ่มที่แผ่ขยายเต็มที่จะลดลงเมื่อถูกบดบังแสง โดยใบที่ถูกสร้างใหม่ การจัดการให้ใบพืชได้รับแสงได้ดีขึ้น มีส่วนทำให้ผลผลิตเพิ่มขึ้น ซึ่ง Monteith (1981) กล่าวว่า การรับแสงของใบพืชไม่เป็นสัดส่วนโดยตรงกับ LAI ยกเว้นในระยะแรกของการเจริญเติบโตเท่านั้น นอกจากนี้การรับ

แสงของใบพืชยังขึ้นกับรูปร่างและการเรียงตัวของใบ (Charles-Edwards and Thrope, 1967 อ้างใน วิลาสลักษณ์, 2531) Loomis และ Williams (1969) และ Chang (1971) พบว่าหากพืชสร้างใบได้น้อยมี LAI ต่ำกว่าค่าที่เหมาะสมพลังงานแสงส่วนหนึ่งจะสูญเสียเปล่า และพืชให้ผลผลิตต่ำกว่าที่ควร กรณีที่ธาตุอาหารไม่เพียงพอทำให้อัตราการเจริญเติบโตของใบ (LAI) จะถูกจำกัดอันเนื่องมาจาก อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิที่ต่ำ และการขยายตัวของเซลล์ไม่เต็มที่ ในกรณีที่ขาดไนโตรเจนเซลล์ของใบจะมีขนาดเล็กกว่าปกติ (Radian and Parker, 1979 อ้างใน Marschner, 1986) Shibles และ Weber (1966) พบว่าค่าวิกฤต (critical) LAI ของถั่วเหลืองมีค่าเท่ากับ 4 ซึ่ง Frederick และ Hesketh (1994) รายงานว่าที่ค่าวิกฤต LAI นี้ จะมีการสร้างน้ำหนักแห้งสูงสุด แต่ Whigham (1983) พบว่า ถั่วเหลืองจะมีอัตราการสะสมน้ำหนักแห้งสูงสุดเมื่อ LAI มีค่าประมาณ 5-6 และการเพิ่มผลผลิตของพืชอาจมีสาเหตุมาจากการได้รับแสงยาวนาน หรือพืชใช้แสงที่ได้รับ อย่างมีประสิทธิภาพ (Sibma, 1977; Moteith, 1977 ; Treribath, 1979 อ้างถึงใน นิมิตร และคณะ, 2535) สำหรับ ประสิทธิภาพการใช้แสงของถั่วเหลืองในสภาพแวดล้อมปกติมีค่าประมาณ 1.2-1.3 $\mu\text{g}/\text{J}$ (Charles-Edwards, 1982 ; Sinclair and Horie, 1989)

การปันส่วนอาหารเป็นลักษณะที่ควบคุมโดยพันธุกรรมของพืช และเป็นลักษณะพื้นฐานที่สำคัญในการกำหนดอัตราการเจริญเติบโตของเมล็ดเช่นเดียวกันกับอัตราการสังเคราะห์แสงของทรงพุ่ม ในถั่วเหลืองการแก่งแย่งอาหารเปลี่ยนไปตามระยะการเจริญเติบโต โดยส่วนการเจริญทางลำต้น เป็นทั้งแหล่งรับ และสร้างอาหารในช่วงก่อนการออกดอก และเมื่อเข้าสู่ระยะการเจริญพันธุ์จะเกิดการแก่งแย่งอาหารระหว่าง 2 ส่วนแต่ฝักจะเป็นแหล่งรับที่สำคัญที่สุด (strong sink) (Fageria *et al.*, 1991) การแข่งขันระหว่างส่วนการเจริญทางต้นและราก กับการเจริญพันธุ์ ในช่วงการออกดอก และติดฝักพบว่าพวกที่มีการเจริญเติบโตแบบไม่ทอดยอดจะมีการแข่งขันในช่วงดังกล่าวน้อยกว่าพวกทอดยอด เนื่องจาก เมื่อมีการออกดอกติดฝัก พวกทอดยอดยังมีการสร้างใบและข้อใหม่ อาหารจึงยังคงถูกส่งมาที่ส่วนนี้ ดังนั้นศักยภาพการให้ผลผลิตน่าจะสูงกว่าพวกทอดยอด (Shibles *et al.*, 1975; Anderson, 1965 อ้างใน Egli, 1988)

Hicks และ Pendleton (1970 อ้างใน Egli and Leggett, 1973) รายงานว่าการแข่งขันระหว่างการเจริญทางต้น และราก กับการเจริญพันธุ์ทำให้ฝักร่วงและผลผลิตต่ำ Wiebold และคณะ (1981) อธิบายว่า การหลุดร่วงนี้เกิดจากการแข่งขันเพื่อรับคาร์โบไฮเดรตระหว่างฝักที่อยู่ในข้อเดียวกัน โดย

งานทดลองของ Blomquist และ Kurt (1971 อ้างใน Wiebold *et al.*, 1981) พบว่า การร่วงของดอก และฝักจะเกิดขึ้นมากในบริเวณด้านล่างประมาณ $1/3$ ของพุ่มใบ (canopy) ซึ่งมีแสงส่องผ่านเข้าไปต่ำที่สุดซึ่ง Hanway และ Weber (1971 อ้างถึงโดย Evans, 1975) กล่าวว่าถ้าเหียงพวกทอดยอดเมื่อมีการสร้างฝักจะมีการส่งอาหารไปยังส่วนบนน้อย ส่วนพวกไม่ทอดยอด เมื่อเริ่มสร้างฝักอาหารจะถูกส่งไปส่วนบนมาก พบว่าระหว่างการออกดอกสร้างเมล็ดในพวกทอดยอด การเจริญทางด้านต้นและราก ยังคงเป็น strong sink โดย 40% ของน้ำหนักแห้งจะถูกส่งไปยังส่วนดังกล่าว แต่ Egli และ Leggett (1973) พบว่าการที่ถั่วเหลืองพันธุ์ Kent (ทอดยอด) มีการสร้างข้อและใบใหม่ในช่วงออกดอกและสร้างฝักทำให้มีการสร้างอาหารได้มาก ส่วนหนึ่งอาจขัดขวางการแข่งขันทำให้ผลผลิตระหว่างพวกที่ทอดยอดกับไม่ทอดยอดไม่แตกต่างกันทางสถิติ ส่วน Weaver และคณะ (1991) พบว่าพวกไม่ทอดยอดให้ผลผลิตมากกว่าพวกทอดยอด และมีรายงานว่าใบพวกทอดยอดที่ถูกสร้างในช่วงการสร้างฝักจะมีอัตราแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์สูงกว่าและมีอายุยาวนานกว่าใบที่ถูกสร้างในช่วงการเจริญทางด้านต้นและราก (Frederick and Hesketh, 1994) พบว่าพวกที่มีการเจริญเติบโตแบบไม่ทอดยอด จะมีอัตราการเจริญเติบโตของเมล็ดสูง แต่มีระยะสั้น เพราะใบและรากไม่ได้รับการบำรุงรักษาเมื่อมีการสร้างฝักและเมล็ด ส่วนพวกที่มีการเจริญเติบโตแบบทอดยอด เมื่อมีการสร้างฝักและเมล็ด ยังคงมีการบำรุงรักษาสร้างใบและราก แม้จะมีอัตราการเจริญเติบโตของเมล็ดต่ำ แต่ก็มีระยะเวลานาน การสะสมอาหารในส่วนเจริญพันธุ์นั้นไม่ได้มีความสัมพันธ์เฉพาะกับ LAI และอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิเท่านั้น แต่ยังเกี่ยวข้องกับช่วงอายุของใบ (leaf duration) ด้วย (Marschner, 1986)

Kelly และ Davies (1988 อ้างถึงใน Salisbury and Ross, 1992) กล่าวว่าเมื่อส่วนเจริญพันธุ์เป็น strong sink การเจริญทางด้านต้นและรากจะเป็นฝ่ายอ่อนแอ ทำให้ความสามารถในการดึงเอาธาตุอาหารและ ไซโตไคนิน (cytokinins) ที่ส่งมาตามท่อลำเลียงน้ำ (xylem) ลดลงปริมาณไซโตไคนินในใบจึงลดลงเป็นส่วนหนึ่งที่ทำให้เกิดการเสื่อมแก่ของใบ สำหรับ Sinclair และ de Wit (1975) และ Egli และคณะ (1978) แสดงความเห็นว่าการปันส่วนอาหารมายังเมล็ดในช่วงการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ดน่าจะเกี่ยวข้องกับการหลุดร่วงของใบ และการสิ้นสุดระยะเวลาการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ดด้วย โดยในช่วงดังกล่าวเมล็ดมีความต้องการคาร์โบไฮเดรตมากความต้องการดังกล่าวเรียกว่า sink demand จะกระตุ้นให้ใบมีการสังเคราะห์แสงมากขึ้นด้วย ขณะเดียวกันเมล็ดซึ่งมีโปรตีนสูงก็ต้องการไนโตรเจนในปริมาณสูงด้วยส่งผลให้มีการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากใบไปยังเมล็ดและใบเกิดการเสื่อมแก่ในที่สุด

ดังนั้น อัตราการสังเคราะห์แสงของพุ่มใบ ขึ้นกับอัตราการสังเคราะห์แสงของใบและพื้นที่ใบ ซึ่งปัจจัยทั้งสองถูกกำหนดโดยคุณสมบัติของพืช (กระบวนการทางชีวเคมีและสรีรวิทยาของพืช เช่น พืช C_3 หรือพืช C_4) อุณหภูมิ แสง และปริมาณธาตุอาหารภายในใบ และอัตราการเจริญเติบโตของเมล็ดขึ้นกับการสังเคราะห์แสงสุทธิของกลุ่มใบ (net canopy photosynthesis) และอาหารที่ถูกแบ่งปันมายังเมล็ด

ไนโตรเจนกับการสังเคราะห์แสงของกลุ่มใบ

ไนโตรเจนในใบพืชตระกูลถั่วอยู่ในรูปของโปรตีน 8-36 % ของน้ำหนักแห้งใบ 50% ของโปรตีนในใบคือเอนไซม์ rubisco จากการศึกษาพบว่าเมื่อสาหร่ายหรือพืช ขึ้นสูงที่ไม่มีการตรึงไนโตรเจนมีปริมาณไนโตรเจนจำกัด จะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงลดลงโดยมีสหสัมพันธ์กับการมีปริมาณคลอโรฟิลล์ลดลง และการลดกิจกรรมของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องโดยเฉพาะ rubisco ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์แสงโดยตรง (Falkowski et al, 1989 ; Heizig et al., 1989 และ Ryle et al., 1969 อ้างใน De Veau et al, 1990) ซึ่งการลดลงของอัตราการสังเคราะห์แสงย่อมส่งผลต่อการสะสมน้ำหนักราก และผลผลิตของพืชด้วย Field และ Mooney (1983 อ้างใน Charles-Edwards et al., 1986) พบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุดมีความสัมพันธ์แบบเส้นตรงกับปริมาณไนโตรเจนในใบ Yoshida (1981) กล่าวว่าโดยทั่วไปอัตราการสังเคราะห์แสงมีความสัมพันธ์ทั้งแบบเส้นตรงหรือเส้นโค้งกับปริมาณไนโตรเจนและปริมาณโปรตีนในใบ Lugg และ Sinclair (1981) พบว่าอัตราการ assimilate CO_2 ต่อพื้นที่มีสหสัมพันธ์เป็นเส้นตรงกับปริมาณไนโตรเจนต่อพื้นที่ เมื่อในใบมีปริมาณไนโตรเจนตั้งแต่ 2.4 gNm^{-2} ลงมา และมีผลต่อประสิทธิภาพการใช้แสงของพืชด้วย (Sinclair and Horie, 1989) Lynch และ White (1992) พบว่าปริมาณไนโตรเจนในใบลดลงจะมีผลทำให้อัตราการแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ของใบลดลงด้วย โดยปกติค่าเฉลี่ยอัตราการสังเคราะห์แสงของใบเท่ากับ $50 \text{ mgCO}_2\text{dm}^{-2}\text{hour}^{-1}$ นอกจากนี้ Field และ Mooney (1986 อ้างใน Peng et al., 1995) กล่าวว่าปริมาณไนโตรเจนในใบมีความสัมพันธ์อย่างมากกับการสังเคราะห์แสงสูงสุดของใบพืชทุกชนิด

การเพิ่มไนโตรเจนช่วยยืดเวลาการเสื่อมแก่และการเจริญเติบโตแต่การได้รับมากเกินไปอาจมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงสัณฐาน เช่นมีการเจริญเติบโตของส่วนเหนือดินมากกว่าราก (Marschner, 1986) การขาดไนโตรเจนหรือได้รับในปริมาณต่ำ ทำให้พืชมี LAI ต่ำ และใบหลุดร่วงเร็ว Thomas และคณะ (1981) กล่าวว่าเช่นกันว่าการเพิ่มปริมาณไนโตรเจนในใบและ soluble carbohydrates จะยืดระยะเวลา

การสังเคราะห์แสงของใบและมีผลต่อการเพิ่มผลผลิตเมล็ด Huffaker (1982 อ้างใน Salisbury and Ross, 1992) พบว่า ใบพืชทุกชนิดกิจกรรมการสังเคราะห์แสงลดลงในระหว่างผลและเมล็ดถูกสร้าง เพราะ rubisco ถูก hydrolyzed โดยเอนไซม์ proteinase ในโตรเจนในใบนั้นจะเปลี่ยนแปลงไปกับระยะการพัฒนากการของพืชซึ่งอาจเป็นผลลัพธ์ของดุลยระหว่าง อัตราการดูดซึมไนโตรเจน และการเคลื่อนย้ายไนโตรเจน (remobilize nitrogen) จากใบไปสู่เมล็ด ทั้งหมดนี้ย่อมส่งผลกระทบต่อการสร้างอาหารของพืช และเป็นผลต่อการให้ผลผลิตของพืชในที่สุด ดังนั้นอัตราการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองอาจถูกจำกัดโดยการพัฒนา และการทำงานของแหล่งผลิตมากกว่าแหล่งรับ กล่าวคืออยู่ในรูป source-limited มากกว่า sink limited โดยคาร์บอนและไนโตรเจน เป็นตัวจำกัดการเพิ่มผลผลิตของถั่วเหลือง (Sinclair and Horie, 1989 ; Keyser and Li , 1992)

แหล่งของไนโตรเจนที่ถั่วเหลืองได้รับ

ถั่วเหลืองจะได้รับไนโตรเจนจาก 2 แหล่งคือ

1. ดิน และปุ๋ย ซึ่งอยู่ในลักษณะสารละลายดิน (soil solution) ในรูป NO_3^- และ NH_4^+ แต่ส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของ NO_3^- อนุมูล NO_3^- จะถูกดูดเข้าสู่รากโดยกระบวนการ active uptake ซึ่งเป็นกระบวนการที่ต้องใช้พลังงานและ อนุมูล NO_3^- จะเป็นประโยชน์ต่อพืชเมื่อถูกเปลี่ยนรูป (reduce) เป็น ammonia และถูกรวมให้เป็นสารอินทรีย์ไนโตรเจน (organic nitrogen) ต่อไป ซึ่งกระบวนการ nitrate reduction จะเกิดในส่วนใดของพืชก็ขึ้นอยู่กับชนิดของพืช อาจเป็นส่วนราก (root) ส่วนต้น (shoot) หรือทั้งสองส่วน โดยทั่วไปมักจะเกิดในส่วนต้น (Mengel and Kirkby, 1982) สำหรับถั่วเหลืองเกิดมากในส่วนราก (อภิพรณ, 2533)

2. ก๊าซไนโตรเจนในอากาศ (N_2) โดยก๊าซไนโตรเจนจะถูกตรึงโดยกระบวนการตรึงไนโตรเจน (nitrogen fixation) การตรึงไนโตรเจนเป็นกระบวนการที่เกิดขึ้นระหว่างพืชตระกูลถั่วและเชื้อแบคทีเรียไรโซเบียม โดยการอยู่ร่วมกันแบบ symbiosis ในกรณีของถั่วเหลือง เชื้อแบคทีเรียที่สามารถสร้างปมและตรึงไนโตรเจนที่รากของถั่วเหลืองได้คือ *Bradyrhizobium japonicum* และ *Rhizobium tiedii* (บางทีเรียก *Sinorhizobium* sp) (Giller and Wilson, 1991) ซึ่งการตรึงไนโตรเจนจะเกิดขึ้นได้ประกอบด้วยปัจจัยที่สำคัญคือ

- ธาตุไนโตรเจน ซึ่งเป็นตัวรับอิเล็กตรอน (electron) ได้แก่ไนโตรเจนในอากาศ
- สารให้ electron และพลังงาน

- อิเล็กตรอน carrier (Ferridoxin หรือ Flavodoxin)

- Nitrogenase enzyme (อภิพรณ , 2533 ; Giller and Wilson, 1991)

ซึ่งความสามารถในการตรึงไนโตรเจนจะแตกต่างกันขึ้นกับ strain ของเชื้อไรโซเบียม และพันธุ์พืชที่ใช้ รวมทั้งปัจจัยภายนอก เช่น อุณหภูมิของดิน (ช่วงอุณหภูมิที่เหมาะสมประมาณ $24^{\circ}\text{C} - 30^{\circ}\text{C}$) (Pate, 1977 อ้างใน Burton *et al.*, 1979) ความชื้นในดิน pH ของดิน และปริมาณธาตุอาหาร โดยเฉพาะไนโตรเจนในดิน

วิธีประเมินความสามารถในการตรึงไนโตรเจนมีหลายวิธี เช่น C_2H_2 reduction , ^{15}N isotope dilution เป็นต้น มีรายงานว่าสัดส่วนของไนโตรเจนที่ได้รับจากการตรึงมีค่าอยู่ในช่วง 25-78% ของไนโตรเจนทั้งหมด ส่วนที่เหลือได้จากดินหรือการให้ปุ๋ยไนโตรเจน (Deiber *et al.*, 1979) และมีการศึกษาประเมินปริมาณการตรึงไนโตรเจนในถั่วเหลืองพบว่ามีความตั้งแต่ 0-311 กิโลกรัมไนโตรเจนต่อเฮกตาร์ต่อปี (Bezdic *et al.*, 1988 อ้างใน Keyser and Li , 1992) ซึ่งขึ้นกับปริมาณไนโตรเจนที่มีประโยชน์ในดิน และปริมาณของไรโซเบียมที่ใช้คลุกเมล็ด ประสิทธิภาพในการตรึงไนโตรเจนของสายพันธุ์ไรโซเบียมที่ใช้

การตรึงไนโตรเจนต้องการคาร์โบไฮเดรตประมาณ 10 กิโลกรัมต่อ 1 กิโลกรัม ของไนโตรเจนที่ตรึง (Havelka *et al.*, 1982 อ้างใน Keyser and Li , 1992) ซึ่ง Minchin และคณะ (1981 อ้างใน Giller and Wilson 1991) ประเมินว่าเท่ากับ 33% ของอาหารที่พืชสังเคราะห์ได้ โดยทั่วไปการตรึงไนโตรเจนจะสูงสุด ในระยะที่เริ่มสะสมอาหารในเมล็ด (pod filling period) และลดลงในช่วงปลาย คำอธิบายอย่างหนึ่งเกี่ยวกับการลดลงอย่างรวดเร็วของการตรึงไนโตรเจนในถั่วเหลืองในช่วงดังกล่าว คือการพัฒนาของเมล็ดจะดึงเอาอาหารที่สร้างได้ (photosynthate) ไปใช้ในการเจริญเติบโตของเมล็ด ทำให้ปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ส่งไปยังรากน้อยลง การแข่งขันในระหว่างส่วนเจริญพันธุ์ (reproductive part) และปม เพื่อรับเอาอาหารที่สังเคราะห์ได้ โดยในถั่วเหลืองพวกไม่ทอดยอดจะมีความรุนแรงน้อยกว่าพวก ทอดยอด (Israel, 1981 ; อภิพรณ , 2533 ; Lawn and Brun 1974) แต่การศึกษาของ Wilson และคณะ (1978) และ Schonbeck และคณะ (1986) พบว่าการเอาฝักออก หรือการลดจำนวนฝักลงมีผลให้การสูญเสียไนโตรเจนในส่วนต้น (vegetative part) ลดลงและมีการสะสมคาร์โบไฮเดรตในใบและรากมากขึ้นแต่ไม่พบว่ามี ความแตกต่างกันในการตรึงไนโตรเจนระหว่างพวกที่มีฝักปกติ และพวกที่มีฝักน้อยลง ในถั่วเหลืองพันธุ์เดียวกัน ซึ่ง Burton และคณะ (1979)

อธิบายว่าการที่ส่วนของใบยังคงเขียวอยู่และมีการเพิ่มคาร์โบไฮเดรตไปยังรากไม่ทำให้การตรึงไนโตรเจนเพิ่มขึ้นเพราะขาดฝัก หรือเมล็ดซึ่งเป็น strong sink ของไนโตรเจนนั่นเอง

โดยปกติการให้ปุ๋ยไนโตรเจนจะมีความสำคัญต่อการเจริญเติบโตในช่วงแรกของถั่วเหลือง เพราะปุ๋ยไนโตรเจนช่วยส่งเสริมให้มีการเจริญเติบโต สร้างใบและส่วนต่างๆรวมทั้งปม โดยเฉพาะในช่วงที่ปมยังไม่สามารถทำการตรึงไนโตรเจนได้ ในขณะที่ไนโตรเจนที่ได้จากการตรึงจะมีความสำคัญต่อการเจริญเติบโตในช่วงหลัง อย่างไรก็ตามไนโตรเจนที่ถูกตรึงและดูดซึมในช่วงการเจริญพันธุ์ไม่เพียงพอต่อความต้องการของเมล็ด ประมาณว่า 50 - 60% ของไนโตรเจนในเมล็ดได้มาจากการเคลื่อนย้ายของไนโตรเจนจากส่วนต่างๆของต้น (N - redistribution) (อภิพรณ , 2533)

ความสัมพันธ์ของการเคลื่อนย้ายไนโตรเจน (N redistribution) และผลผลิตถั่วเหลือง

ในระหว่างช่วงการสะสมอาหารในเมล็ดนั้น เมล็ดถั่วเหลืองจะได้รับไนโตรเจนส่วนหนึ่งจากการเคลื่อนย้ายมาจากส่วนต่างๆ ของต้น ประมาณว่าเท่ากับ 50-60% ของไนโตรเจนในเมล็ด (อภิพรณ, 2533; Seddigh and Jolliff, 1986) โดยแหล่งของไนโตรเจนที่ถูกนำไปใช้ คือ ใบ ลำต้น ก้านใบ และเปลือกหุ้มฝัก Thibodeau และ Jawarski (1975 อ้างใน สุริพร, 2529) กล่าวว่า การเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากส่วนลำต้นและใบในช่วงของการพัฒนาเมล็ดเกิดขึ้นเนื่องจากอัตราการ assimilate N โดยกระบวนการไนเตรตติ่งขึ้น และการตรึงไนโตรเจนลดลง และไม่เพียงพอกับความต้องการของเมล็ด การลดลงของกระบวนการทั้งสองของรากนั้นสืบเนื่องมาจากการแก่งแย่งอาหารระหว่างราก กับ ส่วนเมล็ด มีการศึกษาพบว่าโปรตีนของใบจะมีปริมาณสูงสุดก่อนถึงระยะที่เมล็ดมีการเจริญเติบโตเต็มที่ หลังจากนั้นจะลดลงอย่างรวดเร็ว (Hanway and Weber , 1971 และ Egli et al., 1978) ในทำนองเดียวกัน Buttery (1986) กล่าวว่าใบล่างของถั่วเหลืองเริ่มปลดปล่อยไนโตรเจน และคาร์โบไฮเดรตไปสู่ส่วนอื่นๆ ของพืชก่อนที่ฝักจะถูกสร้างขึ้น และการศึกษาของ Pookpakdi และ Katngam (1978) ในถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.4 พบว่า เมื่ออายุ 42 วัน หลังออก หรือ 50% ของระยะออกดอก การสะสมไนโตรเจนในส่วน ต้นและใบเริ่มลดลงและเคลื่อนย้ายไปยังเมล็ด และในระยะที่เมล็ดมีอัตราการเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว ไนโตรเจนจากผนังฝักจะเคลื่อนย้ายไปสู่เมล็ดเช่นกัน ซึ่งประสิทธิภาพการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนไปสู่เมล็ดมากหรือน้อยนั้นจะแตกต่างกันไปตามพันธุ์ (Jeppson et al., 1978 และ Zeiber et al., 1987) แต่ Zeiber และคณะ (1987) ก็กล่าวว่า การเคลื่อนย้ายของไนโตรเจนจากส่วนต่างๆ นี้ไม่ใช่ปัจจัยสำคัญที่เป็นตัวกำหนดระยะเวลาการสะสมน้ำหนักแห้งของเมล็ด

และผลผลิตของถั่วเหลือง เพราะสัดส่วนของไนโตรเจนที่เคลื่อนย้ายมายังเมล็ดในแต่ละปีทำการทดลองในแต่ละพันธุ์แตกต่างกัน Seddigh และ Jolliff (1986) ได้กล่าวถึงรูปแบบการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากงานของเขาว่าไนโตรเจน จะเคลื่อนย้ายจากก้านใบ และฝักทันทีที่เมล็ดเริ่มเจริญเติบโต แต่การเคลื่อนย้ายจากใบ และลำต้นจะเกิดในช่วงที่เมล็ดเจริญเติบโตอย่างรวดเร็ว (rapid seed filling) นอกจากนี้งานทดลองของเขายังพบว่า เมื่อ sink-source ratio สูงจะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสูงด้วย แม้ว่าในช่วงการเจริญเติบโตอย่างรวดเร็วของเมล็ดนั้นจะมีปริมาณไนโตรเจนในใบของพืชต่ำก็ตาม แต่ Well และคณะ (1982) กล่าวว่าเมื่อใบเสื่อมแก่ การสังเคราะห์แสงของกลุ่มใบจะลดลงอย่างมาก จนเป็นศูนย์ที่ระยะสุกแก่เนื่องมาจากการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากใบ

อย่างไรก็ตามงานทดลองต่าง ๆ ได้ยืนยันถึงความสัมพันธ์ในทางบวกระหว่างไนโตรเจนในใบและอัตราการสังเคราะห์แสงของพืชในระหว่างการสะสมน้ำหนักร้างในเมล็ด (Boote *et al.*, 1978 ; Sesay and Shibles , 1980 ; Boon-long *et al.*, 1983 อ้างใน Egli and Leggett , 1986; Wittenbach *et al.*, 1980 ; Lugg and Sinclair , 1981) เช่นเดียวกับ Lynch และ White (1992) ทำการศึกษาใน common bean พบว่า เวลาในการปลูกมีผลต่อการดูดซึม และการกระจายไนโตรเจนภายในต้นพืช (partition ของไนโตรเจน) และหลังการออกดอก common bean จะสูญเสียไนโตรเจนจากใบ ลำต้น และเปลือกฝัก ไปสะสมในเมล็ด ซึ่งการลดลงของปริมาณไนโตรเจนในใบ จะทำให้อัตราการแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ ของใบลดลงด้วย และ Salado-Navarro และคณะ (1985) ซึ่งทำการศึกษาในพันธุ์ถั่วเหลืองที่มีโปรตีนในเมล็ดแตกต่างกันตั้งแต่ 380-500 g/kg พบว่าพวกที่มีโปรตีนสูง (high-seed-protein) จะมีการแบ่งสรรไนโตรเจนและน้ำหนักร้างไปยังเมล็ดเร็วกว่าพวกที่มีโปรตีนต่ำ การสูญเสียของไนโตรเจนในส่วนต้นจะเร็วขึ้นซึ่งทำให้ระยะเวลาของ seed filling สั้นกว่า และผลผลิตต่ำกว่า เขาสรุปว่าผลผลิตของถั่วเหลืองจะมีความสัมพันธ์ในทางบวกกับระยะเวลาการสะสมน้ำหนักร้างในเมล็ด (R_5-R_7) และมีความสัมพันธ์ในทางลบกับปริมาณโปรตีนในเมล็ด genotype ที่มีโปรตีนในเมล็ดสูงจะมีระยะเวลาการสะสมน้ำหนักร้างในเมล็ดสั้นกว่าและผลผลิตต่ำกว่า อย่างไรก็ตามงานทดลองของเขาไม่ได้วัดความสามารถในการตรึงไนโตรเจนของแต่ละพันธุ์ Buttery (1986) กล่าวว่า การเคลื่อนย้ายของไนโตรเจนเป็นปัจจัยหนึ่งที่มีส่วนกำหนดผลผลิตของพืช เพราะเกี่ยวข้องกับระยะเวลาการสะสมอาหารในเมล็ด

Gay และคณะ (1980) เสนอว่า การปรับปรุงผลผลิตถั่วเหลืองอาจทำได้โดย การเพิ่มระยะเวลาของการสะสมอาหารในเมล็ด (filling period) เนื่องจากงานทดลองของเขาพบว่า ถั่วเหลืองพันธุ์

Williams ให้ผลผลิตสูงกว่าพันธุ์อื่น ๆ เนื่องจากการมีระยะเวลาของการสะสมอาหารยาวนานกว่าโดยมีความสัมพันธ์กับการแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ และการตรึงไนโตรเจน Westerman และคณะ (1985) เสนอว่ากิจกรรมการสังเคราะห์อาหาร และการตรึงไนโตรเจนในช่วงการสะสมอาหารในเมล็ดมีอิทธิพลอย่างยิ่งต่อผลผลิต และความเข้มข้นของไนโตรเจนในเมล็ด ในขณะที่ Sinclair และ de Wit (1975) เน้นว่าการเพิ่มปริมาณไนโตรเจนที่เป็นประโยชน์ในพืชจะช่วยชลอเวลาของการเสื่อมแก่ (senescence) ในใบ และทำให้ผลผลิตของถั่วเหลืองเพิ่มขึ้น ซึ่ง Lathwell และ Evans (1951 อ้างใน Streeter, 1978) ทำการปลูกถั่วเหลืองโดยไม่มีการคลุมเชื้อในสารละลายที่มีธาตุอาหาร 100 mgN/liter เมื่อเอาไนโตรเจนออกจากสารละลายในระหว่างช่วงการออกดอกมีผลทำให้ผลผลิตลดลง 4 เท่า เมื่อเทียบกับต้นที่ได้รับไนโตรเจนตลอด Pookpakdi และ Katngam (1978) ศึกษาการเจริญเติบโตของเมล็ด ผลผลิต และการกระจายของไนโตรเจนในส่วนต่าง ๆ ของพืชในถั่วเหลืองพันธุ์ สจ.4 โดยให้ไนโตรเจนในระดับต่าง ๆ คือ 0 , 20 , 40 และ 60 กิโลกรัมของไนโตรเจนต่อไร่ ในรูปของ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ โดยการใส่ก่อนปลูก พบว่าการให้ไนโตรเจนในอัตราสูงมีผลทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงผลผลิตเนื่องจากจำนวนเมล็ดต่อพื้นที่มากขึ้น เพราะการมีจำนวนฝักต่อต้น เพิ่มขึ้น และมีผลทำให้อายุการสุกแก่ช้าลง และระยะการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ดยาวนานออกไป แต่ไม่มีผลต่ออัตราการสะสมน้ำหนักแห้งในแต่ละเมล็ด และการเพิ่มปุ๋ยไนโตรเจนมักจะมีผลให้ปริมาณของไนโตรเจนในเมล็ด และส่วนอื่น ๆ เพิ่มขึ้นด้วย (Smith et al., 1988) ทั้งนี้เพราะปริมาณของไนโตรเจนจากดินมีเพียงพอต่อความต้องการของเมล็ดถั่วเหลือง ไม่จำเป็นต้องดึงไนโตรเจนจากส่วนต่าง ๆ

อย่างไรก็ตาม Brevedon และคณะ (1978) พบว่าการใส่ไนโตรเจนในระยะออกดอกโดยเฉพาะช่วงเริ่มสร้างดอกจะมีผลต่อการเพิ่มผลผลิตในถั่วเหลือง โดยมีผลมาจากการเพิ่มการเจริญเติบโตทางลำต้นส่วนหนึ่ง และอีกส่วนหนึ่งเนื่องจากไนโตรเจนช่วยลดการหลุดร่วงของฝักและการให้ไนโตรเจนในระยะออกดอกมีผลต่อพืชมากกว่าการให้ไนโตรเจนในระยะการสะสมน้ำหนักแห้งในเมล็ด ในทางตรงข้ามการขาดไนโตรเจนเป็นเวลานาน โดยเฉพาะช่วง การเจริญพันธุ์ (30 วัน ก่อนการสุกแก่) ทำให้ผลผลิตเมล็ดลดลง 25% เมื่อเปรียบเทียบกับถั่วเหลืองที่ไม่ขาดไนโตรเจน เนื่องจากจำนวนฝัก จำนวนเมล็ด น้ำหนักเมล็ดและความเข้มข้นของไนโตรเจนในส่วนต่าง ๆ ของพืชลดลง ใบเหลืองและร่วงก่อนแก่ (Streeter, 1978) เช่นเดียวกับ Egli และคณะ (1978) ก็พบว่าการทำให้ถั่วเหลืองอยู่ในสภาพการขาดไนโตรเจน (N stress) ในช่วงการพัฒนาของเมล็ดทำให้อัตราการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากใบเพิ่มขึ้นเป็นผลให้ใบร่วงเร็วขึ้นและผลผลิตลดลงด้วย จึงเป็นที่ชัดเจนว่าไนโตรเจนมีความสัมพันธ์อย่างยิ่งต่อการ

ให้ผลผลิตของถั่วเหลือง และการขาดไนโตรเจนก็ส่งผลกระทบต่อการผลิต Wagner และ Micheal (1971 อ้างใน Mengel and Kirkby, 1982) อธิบายว่าพืชที่ขาดไนโตรเจนจะแก่เร็วกว่าปกติ และระยะเวลาที่ใช้ในการเจริญทางด้านต้นและรากสั้นเข้า อาจเป็นเพราะการขาดไนโตรเจนมีผลต่อการสร้างและการลำเลียง ไซโตไคนิน และพบว่าการสร้าง ไซโตไคนิน ของพืชจะลดลงถ้าพืชได้รับไนโตรเจนไม่เพียงพอ มีการคาดว่าขาดไนโตรเจนนั้นจะมีผลโดยตรงต่อการสังเคราะห์โปรตีนน้อยกว่าการสังเคราะห์ ไซโตไคนิน และปริมาณของ ไซโตไคนิน จะเป็นตัวกำหนดการเสื่อมแก่ของเนื้อเยื่อ นอกจากนี้การขาดไนโตรเจนจะมีผลทำให้คลอโรพลาสต์ (chloroplast) สลายตัว รวมทั้งการลดกิจกรรมของเอนไซม์ rubisco ลงตาม ที่กล่าวแล้วข้างต้น

งานทดลองที่กล่าวมาล้วนสนับสนุนสมมุติฐานของ Sinclair และ de Wit (1975, 1976) แต่ Egli และ Legget (1986) ได้อ้างถึงงานทดลองของ Nooden และคณะ (1976) ซึ่งใช้ ออกซิน (auxin) และ ไซโตไคนิน (cytokinins) พ่นใส่ใบถั่วเหลืองเพื่อป้องกันการเสื่อมแก่ตามปกติในช่วงการสะสมน้ำหนักในเมล็ด และพบว่าความเข้มข้นของไนโตรเจนและแป้ง (starch) ในใบเพิ่มขึ้นแต่ไม่พบว่าผลผลิตของเมล็ดจะเพิ่มขึ้นแต่อย่างใด

อย่างไรก็ตามแม้งานทดลองต่าง ๆ จะไม่สามารถยืนยันได้อย่างแน่ชัดว่า การเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากส่วนต่าง ๆ ของพืชไปสู่เมล็ดจะเป็นปัจจัยสำคัญที่กำหนดผลผลิต แต่ก็พบว่าการเคลื่อนย้ายดังกล่าวมีผลต่อการเสื่อมแก่และหลุดร่วงของใบ ดังนั้นจึงมีความพยายามที่จะลดการเสื่อมแก่ของใบรวมทั้งยืดระยะเวลาในการสะสมอาหารในเมล็ดออกไปเพื่อให้ผลผลิตเพิ่มขึ้น

จากความสัมพันธ์ดังกล่าวทั้งหมด อาจกล่าวได้ว่าอัตรา และระยะเวลาการรับเอาไนโตรเจน (assimilate N) และการป้อนส่วนไนโตรเจน (partition N) ของพืชที่เหมาะสมจะมีผลต่อผลผลิตถั่วเหลือง

แนวทางในการเพิ่มไนโตรเจนในพืชเพื่อเพิ่มผลผลิต

1. การให้ปุ๋ยไนโตรเจนแก่ถั่วเหลือง โดยเฉพาะในระยะการออกดอกซึ่งพบว่าทำให้ผลผลิตเพิ่มขึ้น หรือการให้ปุ๋ยไนโตรเจนในปริมาณสูง (Brevedon *et al.*, 1978 ; สุริพร, 2529)

2. การเพิ่มกิจกรรม (activity) ของการตรึงไนโตรเจน และการ ดูดซึมไนโตรเจน (uptake) โดยการเพิ่มคาร์โบไฮเดรตให้แก่ส่วนราก แต่หากไม่มีเมล็ดเป็นแหล่งรับที่สำคัญ (strong sink) ก็ไม่ทำให้การตรึงไนโตรเจนเพิ่มขึ้นแม้จะมีคาร์โบไฮเดรตแก่รากอย่างเพียงพอ (Burton *et al.*, 1979) และโดยการคัดเลือกพันธุ์ถั่วเหลืองที่มีการตรึงไนโตรเจนยาวนานจนถึงช่วงหลังของการเจริญเติบโต ซึ่งจะ

ทำให้มีการสะสมไนโตรเจนได้มาก รวมทั้งยังคงมีกิจกรรม (activity) ของการสังเคราะห์แสงในระยะ ผักแก่ด้วย (Phillip *et al.*, 1978 อ้างใน Mengel and Kirkby, 1982; Patterson and Larue, 1983 และ Gorge *et al.*, 1988 อ้างใน Keyser and Li, 1991; Leffel *et al.*, 1991)

3. การปรับปรุงพันธุ์ถั่วเหลืองให้มีการเจริญเติบโตทางด้านต้นและรากให้ให้ยาวนานขึ้น เพื่อให้ ถั่วเหลืองมีการสะสมน้ำหนักรากและไนโตรเจนในส่วนต่างๆ ในเวลาต่อมาเพื่อใช้สำหรับการเจริญเติบโต ของเมล็ดในปริมาณมากขึ้น (อุมา , 2527 ; Neumaier and Janes , 1993)

แบบจำลองการเจริญเติบโตของพืชภายใต้สภาพแวดล้อมที่มีปริมาณน้ำและธาตุอาหารอย่างเหมาะสม

แบบจำลอง (model) หมายถึง การจำลองพฤติกรรมของระบบในเชิงปริมาณ โดยใช้สมการทางคณิตศาสตร์ เพื่อให้เข้าใจถึงความสัมพันธ์ขององค์ประกอบและปัจจัยต่าง ๆ ใน ระบบและสามารถใช้ในการทำนายผลลัพธ์ที่ได้จากระบบภายใต้สภาพปัจจัยต่าง ๆ (de Wit, 1980 อ้างใน วิถี และ เมธี, 2533) สำหรับแบบจำลองพืช (crop model) เป็นระบบที่รวบรวมความรู้ และข้อมูลพื้นฐานของกระบวนการการเจริญเติบโตของพืช และความสัมพันธ์ระหว่าง ปัจจัยสภาพแวดล้อม กับองค์ประกอบของระบบในเชิงปริมาณ ดังนั้นแบบจำลองจึงไม่เพียงแต่เป็นเครื่องมือที่ใช้เป็นการ ประเมินการเจริญเติบโต และผลผลิตของพืชภายใต้สภาพแวดล้อมต่าง ๆ เท่านั้น แต่ยังช่วยในการวิเคราะห์ ถึงลักษณะของพืช และสภาพแวดล้อมที่เป็นข้อจำกัดสำคัญต่อผลผลิตด้วย (Pannangpeth *et al.*, 1993) แบบจำลองพืชที่ใช้อธิบายความสัมพันธ์ของระบบที่ใช้อยู่มี 2 ประเภทคือ

1. Empirical model เป็นแบบจำลองที่แสดงคุณสมบัติของระบบ โดยมีการแจกแจงรายละเอียด ขั้นตอนของกลไกต่าง ๆ อย่างจำกัด ซึ่งเป็นผลทำให้สามารถประยุกต์ใช้ได้กับขอบเขตสภาพแวดล้อมที่มีลักษณะใกล้เคียงกับสภาพที่ได้ทำการจำลองแบบมาเท่านั้น แต่มีข้อได้เปรียบคือ ไม่มีความซับซ้อน และต้องการข้อมูลพื้นฐานแสดงคุณสมบัติของระบบน้อย ตัวอย่างเช่น สมการรีเกรสชันที่เสนอ โดย Sibma (1987, อ้างโดย Penning de Vries *et al.*, 1989)

$$BM = \frac{120}{10.0 + 23.0e^{-0.08t}}$$

เมื่อ BM = ผลผลิตน้ำหนักแห้ง (ตันต่อเฮกตาร์)

12.0 = ผลผลิตน้ำหนักแห้งสูงสุด (ตันต่อเฮกตาร์)

t = อายุ

2. Deterministic model เป็นแบบจำลองที่ประกอบด้วยสมการทางคณิตศาสตร์แสดงความสัมพันธ์เชิงปริมาณของกระบวนการต่าง ๆ ของพืชและสภาพแวดล้อม โดยอาศัยทฤษฎีทางวิทยาศาสตร์และสมมุติฐานที่ชัดเจน ดังนั้น ภายในโครงสร้างของแบบจำลองนี้จึงประกอบไปด้วยรายละเอียดขั้นตอนของกระบวนการและกลไกการทำงานที่สำคัญของพืช เช่น การสังเคราะห์แสง การหายใจ และการเพิ่มพื้นที่ใบ เป็นต้น โดยอัตราการทำงานของกระบวนการดังกล่าวนี้จะสัมพันธ์เกี่ยวข้องกับสภาพแวดล้อม เช่น พลังงานแสง อุณหภูมิ และสัมพันธ์กับลักษณะทางพันธุกรรมของพืชเอง เช่น ลักษณะการเจริญเติบโต และพัฒนาการของพืช

พื้นฐานแบบจำลองการเจริญเติบโตของพืช

Deterministic model ของการเจริญเติบโตของพืช ประกอบด้วยองค์ประกอบพื้นฐานเบื้องต้นที่สำคัญของการเจริญเติบโตของพืช 3 กระบวนการ คือ

1 การสังเคราะห์แสง (photosynthesis)

การสังเคราะห์แสงเป็นองค์ประกอบที่สำคัญที่สุดของการเจริญเติบโตและการผลิตพืช การสังเคราะห์แสงของกลุ่มใบพืชจะได้จากผลรวมของการสังเคราะห์แสงของแต่ละใบ ดังนั้นการสังเคราะห์แสงของกลุ่มใบพืชจะขึ้นอยู่กับพื้นที่ใบ มุมใบ และคุณสมบัติของการสังเคราะห์แสงของแต่ละใบ และสภาพแวดล้อม เช่น ความเข้มแสง อุณหภูมิ ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ น้ำและแร่ธาตุอาหารในดิน อัตราการสังเคราะห์แสงของใบจะวัดได้ในรูปของอัตราการตรึง CO_2 ต่อช่วงเวลาต่อหน่วยพื้นที่ใบ เพื่อนำไปใช้สร้างเป็นสารประกอบอินทรีย์ต่าง ๆ โดยใช้พลังงานจากแสงดวงอาทิตย์ และอัตราการสังเคราะห์แสงของกลุ่มใบจะวัดในรูปของ อัตราการตรึง CO_2 ต่อช่วงเวลา ต่อพื้นที่ปลูก

2. การหายใจ (respiration)

การหายใจเป็นการสลายอาหารที่ได้จากการสังเคราะห์แสงเพื่อให้ได้พลังงานในรูปของ ATP, NADPH, NADH และสาร intermediate ต่าง ๆ สำหรับใช้ในการสังเคราะห์สารประกอบอื่น ๆ เพื่อการเจริญเติบโต และการบำรุงรักษาเซลล์ของพืช เช่น การสร้างโปรตีน คาร์โบไฮเดรต และไขมัน ซึ่งสารเหล่านี้เป็นองค์ประกอบของเมมเบรน และนอกจากนี้เซลล์ของพืชยังต้องการพลังงานเพื่อช่วยในการรักษาความเข้มข้นของสารต่าง ๆ ภายในเซลล์ ตลอดจนการดูดซึมธาตุอาหาร

Evans (1975) เสนอว่าในแบบจำลองการเจริญเติบโตพืช อัตราการหายใจจะควบคู่ไปกับการระเหยน้ำหนักแห้ง โดยอัตราการหายใจเพื่อการบำรุงรักษา (maintenance respiration) ซึ่งเป็นการใช้

พลังงานในขบวนการทางชีวเคมีต่าง ๆ ภายในเซลล์ เพื่อการคงสภาพเซลล์และความเข้มข้นของสารต่าง ๆ ในพืชทั่วไปมีค่า 0.015 กรัม ของ CO_2 ต่อกรัมของน้ำหนักแห้งต่อวัน ในข้าวโพดมีค่าระหว่าง 0.008 - 0.022 กรัม CO_2 ต่อกรัมของน้ำหนักแห้งต่อวัน และการหายใจเพื่อการเจริญเติบโต (growth respiration) เป็นการให้พลังงานสำหรับการสร้างสารประกอบของเนื้อเยื่อใหม่ และการขนย้ายน้ำตาลและธาตุอาหารจากแหล่งผลิตไปยังแหล่งสะสม ดังนั้นการหายใจเพื่อการเจริญเติบโตจึงขึ้นกับองค์ประกอบทางอินทรีย์ของเนื้อเยื่อพืช ซึ่งแตกต่างกันไปตามชนิดของเนื้อเยื่อ ประสิทธิภาพของการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อแต่ละชนิดจึงขึ้นกับองค์ประกอบทางชีวเคมี (biochemical) ของเนื้อเยื่อนั้น ๆ เช่น ในใบพืชตระกูลถั่วมีสัดส่วนขององค์ประกอบทางชีวเคมี คือ คาร์โบไฮเดรต 52% โปรตีน 25% ไขมัน 5% ลิกนิน 5% กรดอินทรีย์ 5% และเกลือแร่ 8% ซึ่งการสังเคราะห์องค์ประกอบแต่ละชนิดจะมีความต้องการใช้กลูโคสต่างกัน เช่น การสังเคราะห์โปรตีน 1 กรัม จะต้องการกลูโคส 1.887 กรัม ส่วนการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต ต้องการกลูโคส 1.275 กรัม (Penning de Vries *et al.*, 1989) เป็นต้น เนื่องจากเนื้อเยื่อแต่ละชนิดยังมีความต้องการคาร์โบไฮเดรตและพลังงานในการสังเคราะห์ต่างกัน ดังนั้นอัตราการหายใจเพื่อการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อแต่ละชนิดจึงแตกต่างกัน

อัตราการหายใจเพื่อบำรุงรักษาสภาพของเนื้อเยื่อของพืชมีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิ โดยวัดในรูปของ Q_{10} ซึ่งโดยทั่วไปมีค่าเท่ากับ 2 ซึ่งหมายความว่า ทุก ๆ อุณหภูมิที่เพิ่มขึ้น 10°C จะทำให้อัตราการหายใจเพิ่มขึ้น 2 เท่า (ไม่เกิน $45-60^\circ\text{C}$) ดังนั้นเมื่ออุณหภูมิสูงจะทำให้อัตราการระสมน้ำหนักแห้งลดลง (Pennig de Vries *et al.*, 1989)

3. การกระจายอาหารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนต่าง ๆ ของพืช (biomass partitioning)

การปันส่วนอาหารจะมีผลต่อการเจริญเติบโตและการให้ผลผลิตของพืช การกระจาย (partition) คาร์โบไฮเดรตนั้นจะขึ้นกับความแรงของแหล่งรับ (sink strength) แต่จนถึงปัจจุบันยังไม่สามารถบรรยายถึงการกระจายของคาร์โบไฮเดรตในลักษณะเชิงปริมาณได้ ดังนั้นการบรรยายจึงเป็นลักษณะ empirical เป็นส่วนใหญ่ซึ่งสัดส่วนของการกระจายจะเป็นสัดส่วน (fraction) กับเวลา หรือระยะการพัฒนารูปของพืช

การจำลองผลของไนโตรเจนต่อการเจริญเติบโตของพืช

จากข้อมูลเชิงคุณภาพที่ได้ตรวจสอบเอกสารไว้ อาจสรุปได้ว่า ผลเบื้องต้นของไนโตรเจนต่อการเจริญเติบโตของพืชนั้นสืบเนื่องมาจาก ผลของไนโตรเจนต่ออัตราการสังเคราะห์แสงของใบและพื้นที่ใบ

จากการตรวจสอบเอกสารโดย Van Keulen และคณะ (1989) พบว่าความสัมพันธ์ของ ไนโตรเจนในใบกับอัตราการสังเคราะห์แสงเป็นเส้นตรง และสามารถบรรยายได้โดยสมการเส้นตรง (linear equation) ดังนี้

$$F_m = 725 N - 2.75; F_m > 0$$

เมื่อ F_m = อัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด

N = ความเข้มข้นของไนโตรเจน

อย่างไรก็ตาม การประเมินอัตราการสังเคราะห์แสงของพุ่มใบนี้ยังไม่แม่นยำเท่าที่ควรเนื่องจาก โดยทั่วไปสัดส่วนของไนโตรเจนในใบจะลดลงตามการเพิ่มขึ้นของอายุใบ แต่ในปัจจุบันยังมีข้อมูลในเชิงปริมาณไม่เพียงพอที่จะใช้บรรยายถึงการกระจายตัวของไนโตรเจนในพุ่มใบได้อย่างละเอียดถูกต้อง

นอกจากนี้สัดส่วนของไนโตรเจนของใบของทรงพุ่มยังเปลี่ยนแปลงตามอายุและระยะการ พัฒนาการของพืช โดย Van Keulen และ Seligman (1987) ได้จำลองอัตราการเปลี่ยนแปลงของ ไนโตรเจนในใบตามสภาวะปริมาณของไนโตรเจนในใบในขณะนั้น และตามระยะการพัฒนารูปแบบของพืช รูปแบบจำลองการเปลี่ยนแปลงของไนโตรเจนดังกล่าวได้รับการเพิ่มเติม โดยการกำหนดให้อัตราการ เปลี่ยนแปลงของไนโตรเจนในใบและอวัยวะอื่นๆ เป็นไปตามคุณลักษณะความต้องการ ไนโตรเจนของเนื้อเยื่อนั้นๆ และอัตราการดูดซึมไนโตรเจนทั้งหมดของพืช (Pannangpetch and ten Berge, 1994)

การดูดซึมไนโตรเจนของพืชนั้นในปัจจุบันยังมีข้อมูลไม่เพียงพอที่จะบรรยายถึงความสัมพันธ์ ระหว่างอัตราการดูดซึมไนโตรเจน คุณสมบัติและความหนาแน่น (density) ของราก และปริมาณของ ไนโตรเจนที่มีอยู่ในดิน ซึ่งความหนาแน่นของรากนั้นขึ้นกับปริมาณคาร์โบไฮเดรตที่ถูก แบ่งปันมายังราก แต่ Van Keulen และ Seligman (1987) ได้บรรยายอัตราการดูดซึมไนโตรเจน ของพืชโดยขึ้นกับความแตกต่างระหว่างไนโตรเจนที่มีอยู่ในดินและปริมาณไนโตรเจนที่พืชต้องการ

ดังนั้นจึงพอสรุปได้ว่า อัตราการดูดซึมของไนโตรเจนนั้นถูกกำหนดโดยอัตราการสะสมคาร์โบไฮเดรตที่ พืชสร้างได้ (CH_2O assimilate) ในขณะเดียวกันอัตราการสะสมคาร์โบไฮเดรต ก็ถูกกำหนดโดยอัตรา การดูดซึมไนโตรเจน (N assimilate) และการกระจายของไนโตรเจนไปยังใบ และส่วนอื่น ๆ ของพืชนั้น เป็นผลลัพธ์ของดุลยระหว่างอัตราการดูดซึมไนโตรเจน และความต้องการของเนื้อเยื่อแต่ละชนิด

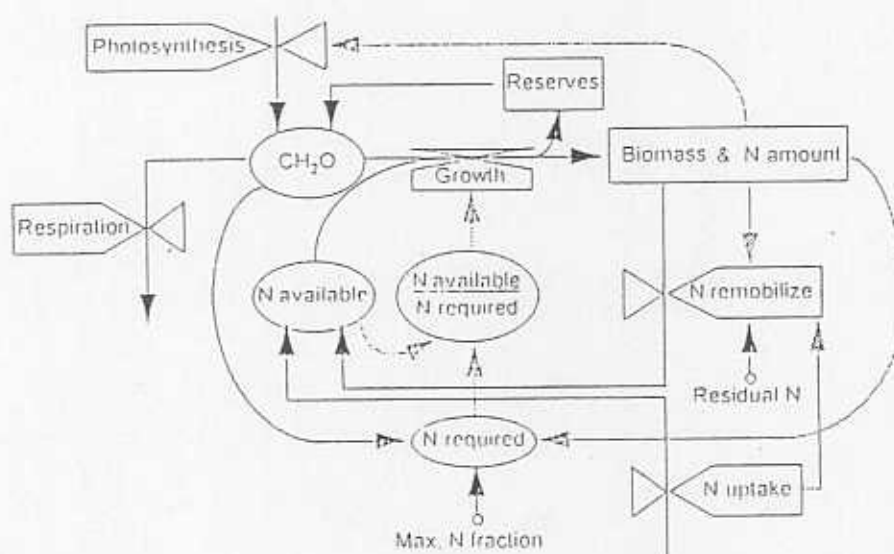
ในปัจจุบันได้มีการใช้ model simulation ในการช่วยแนะแนวทางของการวิจัย (Muchow and Bellany, 1991; Penning de Vries *et al.*, 1991; Santos *et al.*, 1992; Katawatin, 1996) ดังนั้นจึงได้นำเอาแบบจำลองพืชมาทดสอบเพื่อนำไปใช้ในการประเมินการเจริญเติบโตของถั่วเหลืองต่อไป

ในการศึกษานี้แบบจำลองพืชที่นำมาใช้มี 2 model ด้วยกันคือ

MACROS (Modules of an Annual CROp Simulator) module L1D เป็น deterministic model หนึ่งซึ่งอธิบายถึงการเจริญเติบโตของพืชภายใต้อิทธิพลของแสง และอุณหภูมิ การกระจายน้ำหนักแห้งของพืชระหว่างส่วนราก ลำต้น ใบ และส่วนสะสมอาหาร จะมีความสัมพันธ์กับระยะการพัฒนาการเจริญเติบโตของพืช การจำลองการเจริญเติบโตของพืชโดย MACROS module L1D นั้นมีเงื่อนไขที่สำคัญคือเป็นการประเมินภายใต้สภาพที่พืชได้รับน้ำ และธาตุอาหารอย่างเพียงพอ ดังนั้นแบบจำลองนี้จึงไม่ได้อธิบายถึงการเปลี่ยนแปลงของไนโตรเจนที่มีผลต่อการสังเคราะห์แสงของใบ (Penning de Vries *et al.*, 1989)

NASYM : A Model of N Allocation and Synthesis of Dry Matter (Pannangpetch and ten Berge, 1994) เป็น module ที่ประเมินการแบ่งสรรไนโตรเจน (N allocation) ในข้าว (*Oryza sativa* (L.) Merrill) โดยความสัมพันธ์กับการแบ่งสรรของคาร์โบไฮเดรตและการเจริญเติบโตของส่วนต่างๆของพืช และอัตราการดูดซึมของไนโตรเจน

ดังนั้นเมื่อเชื่อมต่อ NASYM กับ MACROS จะสามารถแสดงความสัมพันธ์ของกระบวนการภายใน NASYM กับ MACROS ได้ดังภาพที่ 1 ซึ่งอัตราการสังเคราะห์แสง การหายใจ และการกระจายของคาร์โบไฮเดรตนั้นถูกบรรยายโดย MACROS ส่วนอัตราการเคลื่อนย้ายไนโตรเจน อัตราส่วนของไนโตรเจน การกระจายสู่ส่วนต่าง ๆ ของพืชนั้นถูกบรรยายโดย NASYM



ภาพที่ 1 ความสัมพันธ์ของไนโตรเจนกับคาร์โบไฮเดรตใน NASYM module

จากแผนภาพดังกล่าว ปริมาณไนโตรเจนที่เป็นประโยชน์สำหรับการเจริญเติบโตของพืชขึ้นกับอัตราการดูดซึม และการเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากส่วนต่างๆ ของพืช โดยหากพืชสามารถดูดซึมไนโตรเจนได้มาก (อาจเป็นผลจากมีไนโตรเจนที่เป็นประโยชน์ในดินมาก) จะทำให้การเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากส่วนต่าง ๆ เพื่อไปยังส่วนสะสมอาหารช้าลง ซึ่งจะไม่มีผลต่อระยะเวลาของการสังเคราะห์แสงของพืชให้ยาวนานออกไปอีก และสร้างคาร์โบไฮเดรตได้มากขึ้น ในทางตรงข้ามถ้าพืชดูดซึมไนโตรเจนได้น้อย การเคลื่อนย้ายไนโตรเจนจากส่วนต่าง ๆ จะเกิดขึ้นเร็วและส่งผลให้การสร้างอาหารของพืชลดลง อัตราการหายใจเพื่อการเจริญเติบโตของเนื้อเยื่อจะขึ้นกับปริมาณโปรตีนของเนื้อเยื่อนั้น ๆ ซึ่งถูกกำหนดโดยไนโตรเจนที่เนื้อเยื่อได้รับ

การศึกษาดังนี้จึงนำ NASYM ร่วมกับ MACROS เพื่อศึกษาและพัฒนาให้เป็นเครื่องมือที่ประเมินการให้ผลผลิตของถั่วเหลือง ในสภาพดินภาคตะวันออกเฉียงเหนือ