

การหลุดร่วงของดอกและฝักกับการพัฒนาองค์ประกอบผลผลิต ในถั่วเหลือง

วันชัย จันทร์ประเสริฐ¹

REPRODUCTIVE ABORTION AND IMPROVEMENT OF YIELD COMPONENTS IN SOYBEAN

Wanchai Chanprasert¹

ABSTRACT : Basically, reproductive growth in soybean depends largely on source strength of the mother plants. However, seed yield obtained is not always dependent upon the source strength. Some soybean varieties can produce a higher number of flowers, but they also drop a relatively high proportion of flowers and pods resulting in low seed yields. Sink limitation is considered to be a key factor that may be operated through endogenous plant hormones. To improve reproductive efficiency in soybean, apart from breeding programme aiming to reduce reproductive abortion percentage, another promising possibility is the using of exogenous growth regulators in controlling and/or promoting pod set.

บทคัดย่อ : การพัฒนาและการเจริญเติบโตของดอก ฝัก และเมล็ดในถั่วเหลืองนั้น ขึ้นอยู่กับปัจจัยสำคัญพื้นฐานคือความสามารถของต้นถั่วเหลืองในการสร้างและลำเลียงอาหารไปสู่เมล็ด (Source strength) แต่อย่างไรก็ตาม ผลผลิตเมล็ดที่ได้รับไม่ได้ขึ้นอยู่กับปัจจัยดังกล่าวเสมอไป ถั่วเหลืองบางพันธุ์มีความสามารถในการสร้างและลำเลียงอาหารไปสู่ส่วนขยายพันธุ์ได้มาก จนสามารถสร้างดอกได้ในปริมาณที่มาก แต่กลับให้ผลผลิตต่ำหรือไม่สูงเท่าที่ควรเนื่องจากมีเปอร์เซ็นต์การร่วงของดอกและฝักค่อนข้างสูง จากการศึกษาพบว่า สาเหตุที่ถั่วเหลืองติดฝักได้น้อยนั้น ส่วนหนึ่งเป็นผลมาจากความจำกัดที่ระดับของส่วนเจริญพันธุ์ด้วย (Sink limitation) ซึ่งอาจเป็นผลมาจากความสมดุลของฮอร์โมนพืช (Plant hormone) ภายในต้นถั่วเหลืองเอง แนวทางการเพิ่มประสิทธิภาพของการเจริญพันธุ์ (Reproductive efficiency) ในถั่วเหลือง นอกจากการปรับปรุงพันธุ์เพื่อลดเปอร์เซ็นต์การหลุดร่วงของดอกและฝักแล้ว การให้สารควบคุมการเจริญเติบโตจากภายนอก (Exogenous growth regulator) ก็เป็นอีกแนวทางหนึ่ง ที่มีความเป็นไปได้สูง.

¹ ภาควิชาพืชไร่และ วนเกษตร, มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ 10900.

¹ Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Kasetsart University, Bangkok 10900.

คำนำ

ในแง่ของการผลิตพืช ผลผลิตของถั่วเหลืองก็คือ ปริมาณเมล็ดที่เก็บเกี่ยวได้ต่อหนึ่งหน่วยพื้นที่ ซึ่งประกอบด้วย จำนวนต้นต่อพื้นที่, จำนวนฝักต่อต้น, จำนวนเมล็ดต่อฝัก และน้ำหนักเมล็ดนั่นเอง เป็นที่ยอมรับกันโดยทั่วไปว่า ในบรรดาองค์ประกอบของผลผลิตเหล่านี้ จำนวนฝักต่อต้น มีความสัมพันธ์กับผลผลิตมากที่สุดและเปลี่ยนแปลงไปตามสภาพแวดล้อมได้มากกว่าจำนวนเมล็ดต่อฝัก และน้ำหนักเมล็ด (Pandey and Torrie, 1973; Herbert and Litchfield, 1982) ดังนั้นงานวิจัยที่ผ่านมา จึงมุ่งไปที่การเพิ่มผลผลิตโดยการเพิ่มจำนวนฝักต่อพื้นที่เป็นส่วนใหญ่ แต่อย่างไรก็ตาม มีนักวิจัยบางท่านแสดงความเห็นว่าองค์ประกอบของผลผลิตที่สำคัญอีกองค์ประกอบหนึ่งก็คือ จำนวนดอกต่อต้นหรือจำนวนดอกต่อหน่วยพื้นที่ ซึ่งมีผู้พบว่ามีความสัมพันธ์อย่างยิ่งกับผลผลิตในถั่วเหลือง (Dominguez and Hume, 1978; Wiebold, Ashley and Boerma, 1981).

ถั่วเหลืองจะเข้าสู่ระยะเจริญพันธุ์ (Reproductive phase) เมื่อถั่วเหลืองได้เจริญเติบโตผ่านระยะวัยรุ่น (Juvenile stage) มาแล้วระยะหนึ่ง, จากนั้นถั่วเหลืองจะทยอยสร้างดอกและฝัก ความยาวนานของการออกดอกจะขึ้นอยู่กับ ลักษณะการเจริญเติบโต พันธุ์ และสภาพแวดล้อม จำนวนดอกที่ถั่วเหลืองสร้างในช่วงนี้จะมากหรือน้อย มีความสัมพันธ์โดยตรงกับความสามารถของต้นถั่วเหลืองในการสร้างและลำเลียงอาหารสังเคราะห์ไปสู่ส่วนเจริญพันธุ์ โดยทั่วไปแล้วถั่วเหลืองจะสร้างดอกจำนวนมาก แต่ดอกเหล่านี้จำนวนหนึ่งจะหลุดร่วงไป ซึ่งปัจจุบันก็ยังไม่ทราบสาเหตุที่แน่ชัดของการหลุดร่วงของดอกและฝักถั่วเหลือง มีเพียงสมมุติฐานที่แตกต่างกันออกไปเท่านั้น บทความนี้ได้นำเสนอผลการวิจัยและแนวความคิด เพื่อวิเคราะห์ถึงสาเหตุและหาแนวทางลดการหลุดร่วงของดอกและฝักในถั่วเหลืองเพื่อเป็นแนวทางในการเพิ่มผลผลิตให้สูงขึ้น.

สมมุติฐานการหลุดร่วงของดอกและฝัก

หากจะพิจารณากันถึงองค์ประกอบของผลผลิตโดยละเอียดแล้ว จะเห็นถึงความเกี่ยวพันกันขององค์ประกอบของผลผลิต นับตั้งแต่จำนวนข้อต่อต้นจนถึงผลผลิต ดังที่ได้แสดงไว้ในรูปที่ 1.

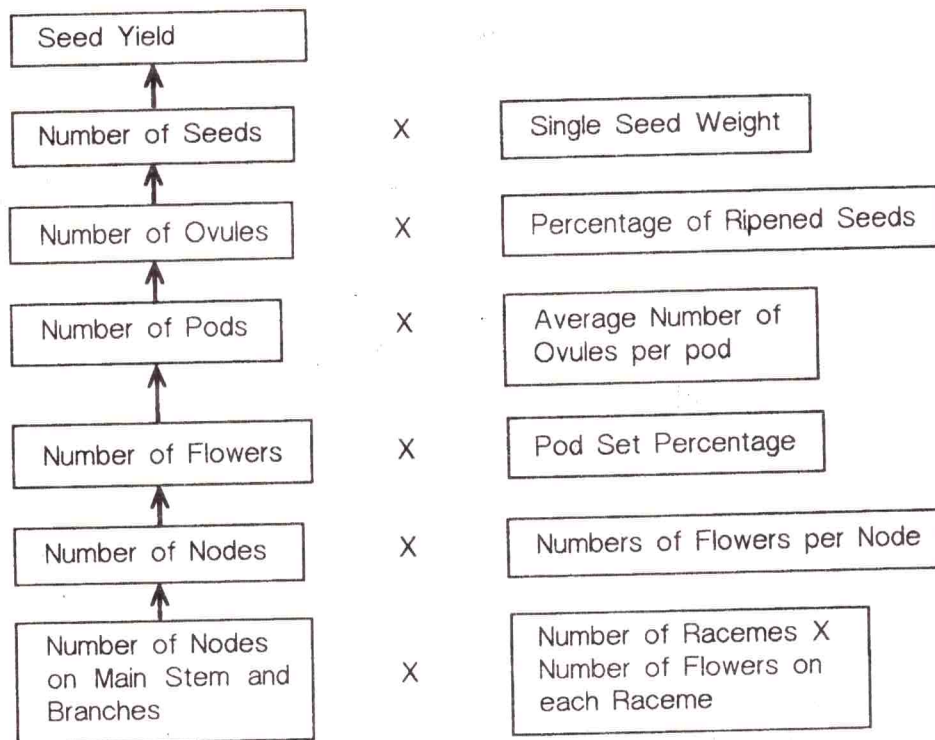


Figure 1. Diagram showing factors associated with seed yield of soybean (Konno, 1977).

จากองค์ประกอบของผลผลิตในรูปที่ 1. นี้ จำนวนดอกและเปอร์เซ็นต์การติดฝักเป็นองค์ประกอบที่มีความแปรปรวนสูงที่สุด จำนวนดอกสามารถผันแปรได้ตั้งแต่ 38 ดอกต่อต้น (McBlain and Hume, 1981) ไปจนถึง 800 ดอกต่อต้น (Crane and Walker, 1984) ส่วนเปอร์เซ็นต์การร่วงของดอกและฝักนั้นพบว่าเปลี่ยนแปลงได้ตั้งแต่ 32 ถึง 83 เปอร์เซ็นต์ขึ้นอยู่กับพันธุ์และสภาพแวดล้อม (Van Schaik and Probst, 1958a; 1958b) จึงกล่าวได้ว่าขบวนการหลุดร่วงของดอกและฝักเป็นขบวนการสูญเสียที่สำคัญ ซึ่งจากตัวเลขดังกล่าว หากเราสามารถป้องกันหรือลดการหลุดร่วงของดอกและฝักได้ ศักยภาพในการเพิ่มผลผลิตของถั่วเหลืองเทียบกับในปัจจุบันอาจเพิ่มได้ถึง 4 เท่าตัว.

ถึงแม้ว่าเรายังไม่ทราบสาเหตุที่แน่ชัดของการหลุดร่วงของดอกและฝักก็ตาม แต่จากการศึกษาที่ผ่านมา พอจะกล่าวได้ว่ามีปัจจัยเกี่ยวข้องอยู่ 3 ปัจจัยด้วยกันคือ :

1) การขาดแคลนอาหารเลี้ยงดอกและฝัก (Nutrient deficiency) สมมุติฐานนี้มีพื้นฐานจากงานทดลองของ Johnston, Pendleton, Peter and Hicks (1969) ซึ่งพบว่า การเพิ่มแสงให้กับส่วนล่างของลำต้นถั่วเหลือง มีผลทำให้ต้นถั่วเหลืองมีจำนวนฝักต่อข้อสูงขึ้น Wiebold *et al.*

(1981) เสนอว่าการบังแสงในส่วนล่างของลำต้นเป็นเหตุให้มีการสังเคราะห์แสงต่ำ จึงทำให้อัตราการหลุดร่วงของดอกในส่วนล่างของลำต้นสูงกว่าส่วนอื่น ต่อมา Antos and Wiebold (1984) ก็ได้รายงานผลการทดลองที่สนับสนุนแนวความคิดนี้ โดยพบว่าการที่ถั่วเหลืองมีเปอร์เซ็นต์ดอกร่วงสูงบริเวณส่วนล่างของลำต้นนั้นเป็นเพราะว่าที่ส่วนของลำต้นและก้านใบบริเวณนั้นมีระดับความเข้มข้นของแป้งและน้ำตาลต่ำนั่นเอง.

2) ฮอโมนพืช (Plant hormone) เป็นสมมุติฐานที่สืบเนื่องมาจากการงานของ Huff and Dybing (1980) ซึ่งเสนอว่า การหลุดร่วงของดอกถั่วเหลืองที่บริเวณปลายช่อดอกน่าจะเป็นผลมาจากการบางชนิดส่งมาจากดอกที่อยู่บริเวณโคนช่อดอกที่ได้รับการผสมเกสรแล้ว และผลจากการทดลองใช้ Auxin ทาที่ก้านดอกที่อยู่ส่วนล่างๆ ของช่อซึ่งได้เด็ดดอกออกไปแล้ว พบว่ามีผลไปยังยังการติดฝักของดอกบนๆ ของช่อดอกเดียวกัน และผลของ Auxin ยังเร่งให้เกิดการหลุดร่วงของดอกเร็วขึ้นถึง 3 วันอีกด้วย หลักฐานที่สนับสนุนผลการทดลองนี้ ได้แก่การทดลองที่ใช้สารยับยั้งการเคลื่อนย้าย Auxin (Auxin transport inhibitor) เช่น TIBA และ Morphactin ซึ่งพบว่า การฉีดพ่นด้วยสารประเภทนี้แก่ต้นถั่วเหลืองจะทำให้ถั่วเหลืองติดฝักมากขึ้น (Nooden and Nooden, 1985) งานวิจัยในเวลาต่อมา ยังพบว่ามีฮอโมนหลายชนิดที่มีบทบาทเกี่ยวข้องกับการร่วงของดอกหรือการติดฝัก เช่น Birnberg and Brenner (1987) พบว่า GA3 ที่พ่นไปที่ใบ จะมีผลทำให้ดอกที่มูมใบหลุดร่วงมากขึ้น หรือการฉีดพ่น Cytokinins ไปที่ช่อดอกถั่วเหลืองโดยตรงก็มีผลทำให้ถั่วเหลืองติดฝักมากขึ้น (Crosby, Aung and Buss, 1981; Carlson, Dyer, Cotterman and Durley, 1987; Dyer, Carlson, Cotterman, Sikorski and Ditson, 1987) นอกจากนี้ ก็ยังมีผู้รายงานว่า Ethylene ก็มีผลทำให้ดอกร่วงได้เช่นกัน (Urwiler and Stutte; 1986) จากหลักฐานเหล่านี้จะเห็นได้ว่า ฮอโมนพืชแทบทุกชนิดมีส่วนเกี่ยวข้องกับการเจริญพัฒนาและการหลุดร่วงของดอก ซึ่งมีนักวิจัยหลายท่านที่มีความเห็นว่าการทำงานของฮอโมนพืชที่เกี่ยวข้องกับขบวนการทางสรีรวิทยาพืช น่าจะเป็นในลักษณะของการทำงานร่วมกันมากกว่า 1 ชนิดขึ้นไป (Morgan, 1984; Purohit, 1985).

3) การตีบตันของท่อลำเลียง (Vascular constriction) สมมุติฐานนี้เสนอโดย Gates, Smith, White and Boulter (1983) ซึ่งพบว่าการฝ่อของเมล็ด *Vicia faba* เป็นผลมาจากความล้มเหลวของการพัฒนาท่อน้ำท่ออาหาร แต่ยังไม่มียารายงานขั้นนี้ในถั่วเหลืองแต่อย่างใด.

เมื่อพิจารณาโดยภาพรวมถึงสาเหตุของการหลุดร่วงของดอกและฝักในถั่วเหลืองแล้ว อาจเป็นไปได้ว่า ปัจจัยทั้งสามที่กล่าวมาอาจมีความเกี่ยวเนื่องกันอยู่ โดยมีฮอโมนเป็นสื่อกลางระหว่างแรงกระตุ้นจากสภาพแวดล้อม กับการเปลี่ยนแปลงของเนื้อเยื่อตลอดจนการเจริญเติบโตและพัฒนาของอวัยวะพืช ดังนั้น การศึกษาแนวลึกถึงสัมพันธ์ภาพระหว่างปัจจัยภายนอกและปัจจัยภายในต้นพืชเหล่านี้ จะสามารถนำไปสู่ความเข้าใจถึงขบวนการหลุดร่วง และสามารถลดอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝัก อันจะทำให้ได้ผลผลิตสูงขึ้น.

อิทธิพลของความหนาแน่นพืชที่มีต่อการสร้างดอกและการหลุดร่วงของดอกถั่วเหลือง

จากการศึกษาของ Chanprasert (1988) ถึงอิทธิพลของความหนาแน่นพืชที่มีต่อการสร้างดอก และการหลุดร่วงของดอกและฝักในถั่วเหลือง โดยศึกษาช่วงความหนาแน่นของพืชตั้งแต่ 5.8 ถึง 61.2 ต้นต่อตารางเมตร ในถั่วเหลือง 2 พันธุ์ ที่มีลักษณะการเจริญเติบโตต่างกันคือ พันธุ์ Amsoy มีลักษณะการเจริญเติบโตแบบ Indeterminate กับพันธุ์ Matara ที่มีกาเจริญเติบโตแบบ Semi-determinate ผลการทดลอง (ตารางที่ 1.) พบว่า ถั่วเหลืองพันธุ์ Amsoy สร้างดอกได้มากกว่าพันธุ์ Matara ถึง 2 เท่า (เฉลี่ย 296 vs 143 ดอกต่อต้น) ทั้ง 2 พันธุ์จะสร้างดอกมากขึ้นเมื่อความหนาแน่นพืชลดลง โดยที่ไม่มีปฏิกริยาสัมพันธ์กันระหว่างพันธุ์กับความหนาแน่นพืช และเมื่อพิจารณาจำนวนฝักต่อต้น จะพบว่า ทั้ง 2 พันธุ์สร้างฝักได้เท่าๆ กัน โดยไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติ ทั้งนี้เป็นเพราะ Matara มีเปอร์เซ็นต์การหลุดร่วงของดอกและฝักเพียง 65 เปอร์เซ็นต์ น้อยกว่า Amsoy ซึ่งมีเปอร์เซ็นต์ดอกและฝักร่วงถึง 82 เปอร์เซ็นต์ ผลการทดลองนี้แสดงให้เห็นว่าประสิทธิภาพการเจริญพันธุ์ของ Matara สูงกว่าพันธุ์ Amsoy อย่างเห็นได้ชัด กล่าวคือ Amsoy มีการเจริญเป็นแบบ Indeterminate มีการสร้างกิ่งก้าน ใบและดอกมาก แต่ติดฝักน้อย ขณะที่พันธุ์ Matara มีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ (Vegetative growth) น้อยกว่า แต่ติดฝักได้ใกล้เคียงกัน ส่งผลให้ผลผลิตที่ได้รับไม่แตกต่างกัน.

Table 1. Effect of plant density on total flower production per plant, reproductive abortion and pod number per plant of Matara and Amsoy soybean.

Density (plants/m ²)	Flower Number per Plant			Pod Number per plant			Reproductive Abortion (%)		
	Matara	Amsoy	Mean	Matara	Amsoy	Mean	Matara	Amsoy	Mean
61.2	36	115	76 ^f *	16	21	18 ^f	56	81	68 ^a
38.2	64	167	115 ^e	23	31	27 ^e	61	82	71 ^a
23.8	114	283	199 ^d	31	42	37 ^d	73	85	79 ^a
14.8	162	312	237 ^c	51	54	53 ^c	67	82	74 ^a
9.2	219	405	31 ^b	73	78	75 ^b	67	81	74 ^a
5.8	264	497	381 ^a	81	98	89 ^a	69	80	75 ^a
Mean	B 143	A 296		A 46	A 54		B 65	A 82	
CV _{var} (%)		8.2			14.8			11.2	
C _{Vdens} (%)		7.9			12.3			10.3	

* Values followed by the same superscript letter in each column and values preceded by the same capital letter in each row of each parameter are not significantly different at probability 0.05 by Duncan New Multiple Range Test. Analysis of variance was done on square root (criteria of Mead and Curnow, 1983) and arcsin transformed data, respectively.

เมื่อพิจารณาความสัมพันธ์ระหว่างความหนาแน่นพืชกับจำนวนดอก จำนวนฝักและเปอร์เซ็นต์การหลุดร่วงของดอก (ตารางที่ 1.) พบว่า ถึงแม้ถั่วเหลืองแต่ละพันธุ์จะสร้างดอกและฝักน้อยลงเมื่อปลูกในความหนาแน่นที่สูงขึ้น (ความหนาแน่นพืชที่ต่ำที่สุดกับที่สูงที่สุดแตกต่างกันถึง 10 เท่า คือ 6 กับ 61 ต้นต่อตารางเมตร) แต่เปอร์เซ็นต์การร่วงของดอกและฝักกลับไม่มีความไม่แตกต่างกันทางสถิติ.

จากผลการทดลองดังกล่าว เมื่อพิจารณาอย่างใกล้ชิด เพื่อวิเคราะห์ถึงสาเหตุของการร่วงของดอกและฝัก โดยพิจารณาการเจริญเติบโตทางด้านกิ่งใบ (Vegetative growth) และด้านการเจริญพันธุ์ (Reproductive growth) ประกอบกัน (รูปที่ 2.) ก็จะเห็นถึงความแตกต่างของการแข่งขันระหว่างต้น และภายในต้นถั่วเหลือง (Inter- and Intraplant competition) ที่ปลูกในความหนาแน่นสูง (61 ต้นต่อตารางเมตร) (รูปที่ 2a.) และต้นที่ปลูกในความหนาแน่นต่ำ (6 ต้นต่อตารางเมตร) (รูปที่ 2b.) ซึ่งจากกราฟใน รูปที่ 2. ช่วงเวลาการออกดอก (Flowering period) สามารถแบ่งออกได้เป็น 3 ระยะคือ Phase I ระยะแรกของการออกดอก (Early flowering period) Phase II ระยะกลางของการออกดอก (Mid flowering period) และ Phase III ระยะหลังของการออกดอก (Late flowering period) ก่อนที่ถั่วเหลืองจะเข้าสู่ภาวะเจริญพันธุ์ (Reproductive phase) การแข่งขันระหว่างต้นพืชไม่ว่าที่ความหนาแน่นสูงหรือต่ำมีน้อยหรือแทบไม่มีเลย เห็นได้จากการที่มีการเจริญเติบโตทางด้านลำต้นเท่าๆ กัน (ในกราฟแสดงเฉพาะจำนวนใบและพื้นที่ใบต่อต้นเท่านั้น) โดยเฉพาะอย่างยิ่งที่ 30 วันหลังออก ความสูงและน้ำหนักแห้งทั้งหมดของต้นถั่วเหลืองไม่แตกต่างกันในทุกความหนาแน่นของพืช (ข้อมูลไม่ได้แสดง) ดังนั้นเมื่อเข้าสู่ระยะแรกของ Phase I ถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นต่าง ๆ กันจึงมี Source strength ใกล้เคียงกันและสามารถสร้างดอกได้เท่าๆ กันในแต่ละวัน แต่เมื่อถั่วเหลืองเจริญเติบโตจนใกล้ถึง Phase II (ที่ประมาณ 40 วันหลังออก) ระดับของการแข่งขันระหว่างต้นมีสูงขึ้น ซึ่งจะเห็นได้จากการเจริญเติบโตทางกิ่งใบ (จำนวนใบและพื้นที่ใบ) ที่ลดลงในถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นสูง แต่ถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นต่ำพบว่ามีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบมากกว่า ทำให้ต้นถั่วเหลืองมี Source strength ที่สูงกว่า ผลลัพธ์ก็คือ ในระยะแรกของ Phase II ถั่วเหลืองที่ความหนาแน่นต่ำสร้างดอกได้มากกว่า เมื่อเข้า Phase II ถั่วเหลืองที่ความหนาแน่นสูงไม่มีการเพิ่มขึ้นของจำนวนใบแล้ว แต่ถั่วเหลืองที่ความหนาแน่นต่ำยังมีการเจริญเติบโตทางกิ่งใบอยู่และเป็นไปอย่างรวดเร็ว เนื่องจากการแข่งขันระหว่างต้นต่ำ แม้กระทั่งใน Phase III การเจริญเติบโตทางกิ่งใบของถั่วเหลืองที่ความหนาแน่นต่ำ ก็ยังไม่หยุด ทำให้มีลำต้นใหญ่และจำนวนใบมากกว่าถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นสูง เนื่องจาก Source strength ที่สูงกว่านี้เอง ถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นต่ำ จึงให้จำนวนดอกต่อต้นที่สูงกว่าถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นสูง แต่อย่างไรก็ตาม แม้ว่าถั่วเหลืองที่ความหนาแน่นต่ำจะมี Source strength มากกว่า แต่อัตราหรือเปอร์เซ็นต์การแข่งขันภายในต้นพืช (Intraplant competition) คือมีการแข่งขันระหว่างการเจริญเติบโตของกิ่งใบกับการเจริญพันธุ์อยู่ในระดับที่สูงดังที่เห็นในกราฟนั่นเอง.

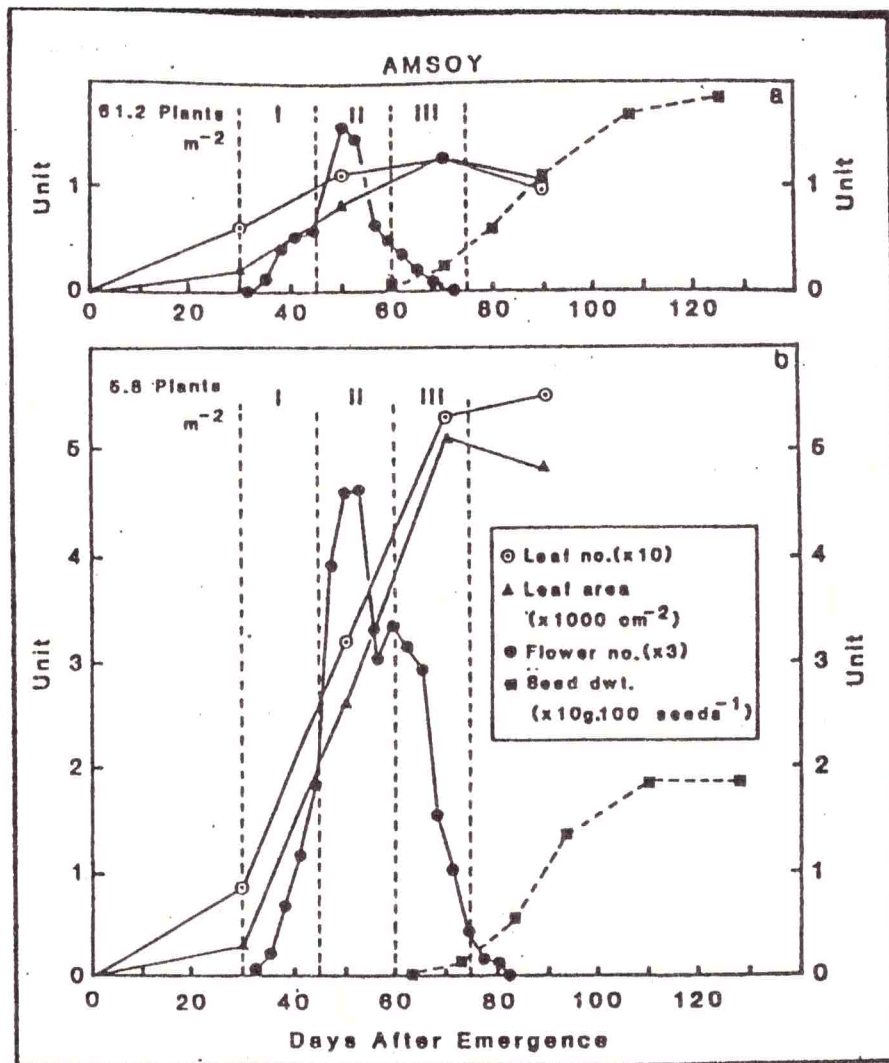


Figure 2. Some aspects of vegetative growth (leaf number and leaf area per plant) and reproductive growth in Amsoy soybean (a) at 61.2 plant/m² (b) at 5.8 plants/m² (I, II and III indicate 3 phase of flowering; i.e. early, mid- and late flowering period, respectively).

ดังนั้น หากการหลุดร่วงของดอกและฝักถั่วเหลืองถูกควบคุมโดยอาหารหล่อเลี้ยง (Photo-assimilates) จริงดังที่ Wiebold *et al.* (1981) เสนอไว้ อาจกล่าวได้ว่า การที่ถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นต่ำมีอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝักสูงนั้นเป็นเพราะมีการแข่งขันภายในต้นพืชสูง (High intraplant competition) ในขณะที่ถั่วเหลืองที่ปลูกที่ความหนาแน่นสูงมีอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝักสูงนั้น เป็นเพราะมีการแข่งขันระหว่างต้นพืชสูง (High interplant competition) นั้นเอง.

จากสมมุติฐานดังกล่าว จึงได้มีการวางแผนการทดลองต่อไปเพื่อทดสอบว่าอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝักที่สูงของถั่วเหลืองที่ปลูกในความหนาแน่นต่ำ มีสาเหตุมาจากการแข่งขันภายในต้นพืชจริงหรือไม่.

อิทธิพลของการตัดใบอ่อนเพื่อลดการแข่งขันภายในต้นพืชที่มีต่อการหลุดร่วงของดอกและฝักถั่วเหลือง

เป็นที่ทราบกันดีว่าใบอ่อนเป็น Sink ที่ต้องการอาหารหล่อเลี้ยงสูงมาก การทดลองนี้จึงวางแผนศึกษาการลดการแข่งขันภายในต้นพืช โดยตัดใบอ่อนที่เพิ่งผลิใหม่ใน อัตรา 50 และ 100 เปอร์เซ็นต์ ที่ระยะต่างๆ 3 ระยะคือ R_1 , R_3 และ R_5 (ตามการจัดแบ่งของ Fehr และ Caviness, 1977) เปรียบเทียบกับต้นปกติ ผลการทดลองในพันธุ์ Amsoy พบว่าการตัดใบอ่อน 50 เปอร์เซ็นต์ ที่ระยะ R_3 มีผลทำให้จำนวนดอกและฝักเพิ่มขึ้น 44.1 และ 43.6 เปอร์เซ็นต์ ตามลำดับ ดังแสดงใน รูปที่ 3a. และ 3b. ซึ่งชี้ให้เห็นว่า การลดการแข่งขันภายในต้นมีผลในการหันเหอาหารหล่อเลี้ยงไปสู่ส่วนเจริญพันธุ์จริง.

แต่อย่างไรก็ตาม ไม่พบว่าการตัดใบอ่อนเพื่อการแข่งขันภายในต้นพืช จะมีผลในการเปลี่ยนแปลงเปอร์เซ็นต์การหลุดร่วงของดอกและฝักแต่อย่างใด ดังที่แสดงไว้ในตารางที่ 2. นั้น จะเห็นได้ว่า ไม่ว่าจะป็นอัตราการหลุดร่วงของดอกเพียงอย่างเดียว หรืออัตราการหลุดร่วงของทั้งดอกและฝัก ไม่มีความแตกต่างกันทางสถิติในระหว่างต้นถั่วเหลืองที่ตัดใบอ่อนในอัตราและเวลาต่างๆ กัน.

จากการวัดองค์ประกอบผลผลิตอย่างละเอียด โดยติดตามการพัฒนาของดอกซึ่งแบ่งเป็นดอกชุดแรก (Early flowers) คือดอกที่เกิดก่อนระยะ R_4 กับดอกชุดหลัง (Late flowers) คือดอกที่เกิดหลังระยะ R_4 ผลการทดลองที่ได้ เมื่อวิเคราะห์อย่างใกล้ชิด สามารถนำข้อมูลใส่ในแบบจำลอง (Model) ในรูปที่ 4. ซึ่งเปรียบเทียบการลำเลียงอาหารสังเคราะห์ และการพัฒนาองค์ประกอบของผลผลิตกับการไหลของของเหลวจากถังเก็บ (Tank) ผ่านท่อไปสู่ภาชนะใบหนึ่ง ซึ่งประกอบด้วยภาชนะย่อยๆ ที่ส่งต่อของเหลวถึงกันได้ การอธิบายข้อมูลด้วยแบบจำลองนี้เอง จะทำให้เข้าใจการตอบสนองของถั่วเหลืองต่อการตัดใบอ่อนได้ง่ายขึ้น และยังเป็นการทดสอบสมมุติฐานเกี่ยวกับการขาดแคลนอาหารหล่อเลี้ยง (Nutrient deficiency) อีกด้วย.

ตามแบบจำลอง (รูปที่ 4.) นั้น ถังน้ำ (Tank) แสดงขนาดของ Source คือใบที่กำลังสังเคราะห์แสงสร้างอาหารและส่งไปยัง Sink คือใบอ่อน ดอก ฝัก และเมล็ดตามลำดับ มีช่องเปิดรูปแบบต่างๆ แทน Sink แต่ละชนิดดังนี้คือ ช่องเปิดรูปตัว T (T-joint) แทนการเจริญเติบโตของใบอ่อน และช่องเปิดรูปตัว L (L-joint) แทนส่วนเจริญพันธุ์ (Reproductive growth) ในสภาพปกติที่ไม่ตัดใบอ่อน ระหว่างการเจริญเติบโตในช่วงแรกของระยะเจริญพันธุ์ อาหารจะไหลไปสู่ใบอ่อนก่อนเพราะเป็น Sink ที่สำคัญกว่า แล้วจึงไปสู่ดอก ซึ่งแทนด้วยภาชนะ 2 ใบ ของดอกชุดแรก (Early

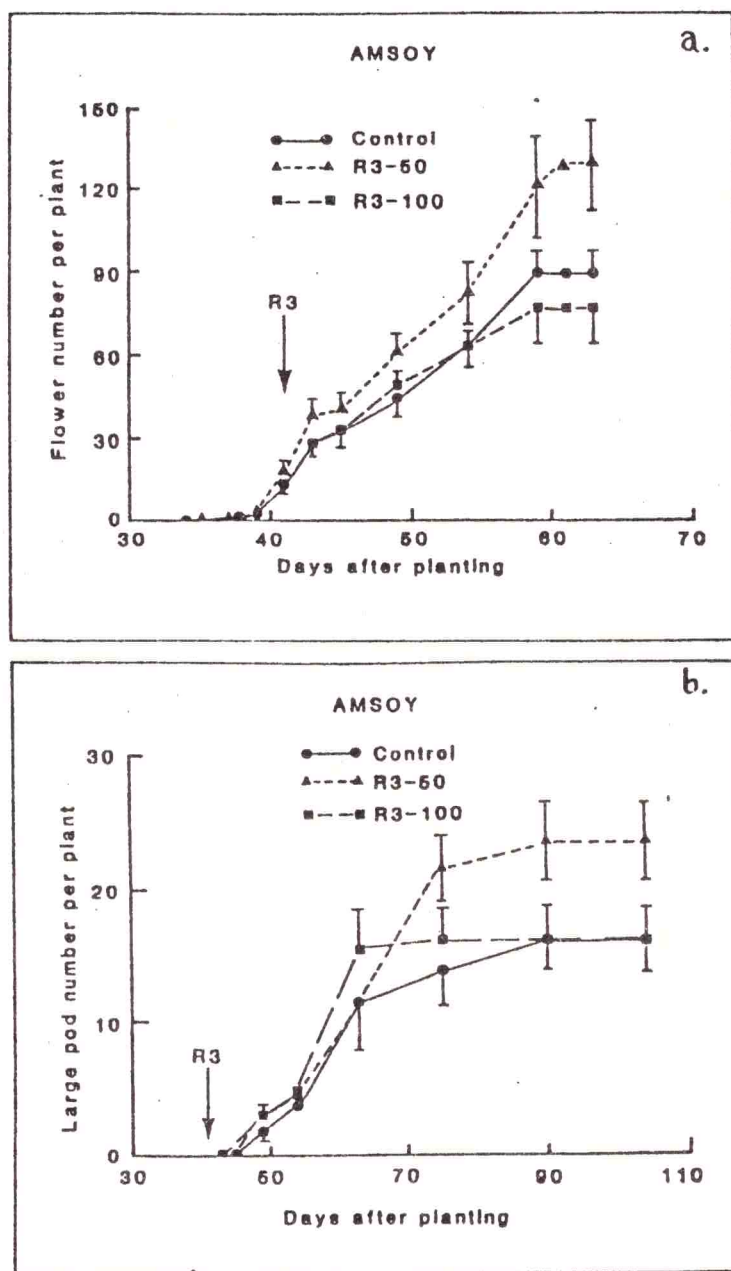


Figure 3. Effect of young leaf removal starting at growth stage R3 on (a) cumulative flower production per plant and (b) cumulative pod production per plant of Amsoy (Vertical bars represent SE's of the means).

flowers) กับดอกชุดหลัง (Late flowers) ในภาชนะแต่ละใบ ประกอบด้วยภาชนะย่อย 3 ใบคือ จำนวนดอก จำนวนฝัก และน้ำหนักเมล็ด ซึ่งจากผลการทดลองนี้ พบว่า องค์ประกอบเหล่านี้มีความแตกต่างกันทางสถิติระหว่าง Treatment (สำหรับจำนวนเมล็ดต่อฝักนั้น ไม่มีความแตกต่างระหว่าง Treatment จึงไม่ได้ใส่ไว้ในแบบจำลอง) ในภาชนะแต่ละใบ อาหารสังเคราะห์จะไหลจากภาชนะย่อยใบบนลงสู่ภาชนะใบล่างๆ ได้คือ จากดอกไปสู่ฝัก และเมล็ด.

Table 2. Effect of young leaf removal on the percentage of flower abortion and total reproductive abortion (including young pod and large pod abortion) in Amssoy soybean.

Treatment (stage and rate of young leaf removal)	Flower Abortion (%)	Total Reproductive Abortion (%)
Control	71 ^a	82 ^a
R1-50	79 ^a	82 ^a
R1-100	78 ^a	80 ^a
R3-50	67 ^a	82 ^a
R3-100	73 ^a	82 ^a
R5-50	73 ^a	78 ^a
R5-100	71 ^a	85 ^a
Average	73	82
CV (%)	10.3	7.3

* Mean values within a column followed by the same letter are not significantly different at probability 0.01 and analysis of variance was done on arcsin square root transformed data.

ปริมาณการไหลของอาหารสังเคราะห์ (Photo-assimilates) ไปสู่ภาชนะแต่ละใบจะขึ้นอยู่กับ (1) ปริมาณอาหารสังเคราะห์ขณะนั้น (Current assimilate availability) (2) ความมากน้อยของการเติบโตอ่อน และ (3) เวลาในการเติบโตอ่อน ในสภาพที่มีการเติบโตอ่อน ปรากฏการณ์ที่พบก็คือ จะมีการสร้างใบอ่อนเพิ่มขึ้นมากกว่าสภาพที่ไม่เติบโตอ่อน ในแบบจำลองนั้นการเติบโตอ่อนจะแทนด้วยข้อต่อปิด (Joint) ซึ่งเปรียบเสมือนการปิดท่อรูปตัว T การปิดท่อนี้จะทำให้แรงดันในท่อนี้สูงขึ้น จนเกิดรอยรั่ว (Leakage) ซึ่งรอยรั่วดังกล่าวนี้หมายถึงการแตกใบอ่อนส่วนเกิน (Extra new leaf initiation).

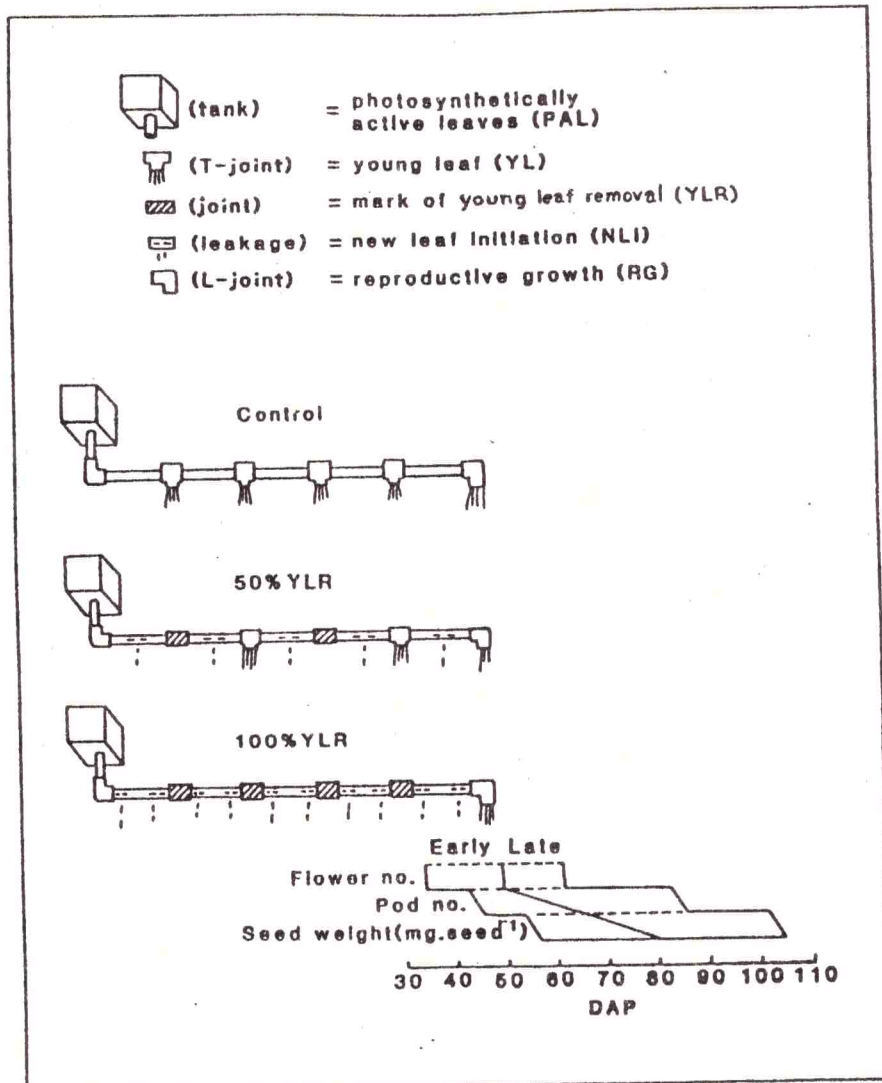


Figure 4. A model of assimilate flow.

รูปที่ 5. แสดงการนำแบบจำลองดังกล่าว มาทดสอบกับข้อมูลทั้งหมดของพันธุ์ Amsoy ซึ่งการวิเคราะห์เหตุการณ์ในแต่ละ Treatment ให้ค่าของแต่ละตัวแปร เปรียบเทียบกับ Control และค่าที่กำกับด้วยดอกจันทร์ แสดงว่าแตกต่างกันทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 0.01 จากรูปจะเห็นว่าความสัมพันธ์ของ Source และ Sink ปรากฏชัดเจนกล่าวคือ ในแง่ของ Source ใบที่ Active มี

ความสำคัญอย่างยิ่งต่อการเจริญเติบโตของส่วนเจริญพันธุ์ ส่วนในแง่ของ Sink การติดฝักและน้ำหนักเมล็ดเปลี่ยนแปลงได้ตามความมากน้อยและเวลาของการตัดใบอ่อน การวิเคราะห์ผล กล่าวได้เป็น 3 กรณี คือ :

1) เมื่อถั่วเหลืองอยู่ในระยะ R_1 (ดู R1-50 และ R1-100 เปรียบเทียบกับ Control) การปิดท่อ T คือการตัดใบอ่อนแล้วคาดหวังว่า Assimilates จะไหลไปสู่ภานชะยอยที่ 1 และที่ 2 คือจำนวนดอกและจำนวนฝักของดอกชุดแรกมากขึ้นนั้น กลับพบว่าไม่เพิ่มขึ้นตามที่คาดไว้เลย การปิดท่อ T เพียง 50 เปอร์เซ็นต์ (R1-50) ไม่ทำให้เกิดแรงดันสูงจนเกิดรอยร้าว คือไม่มีการสร้างใบอ่อนส่วนเกินเพิ่ม แต่จะเพิ่มการไหลของอาหารไปสู่ภานชะยอยที่ 3 คือ Early seed weight ส่วนการปิดท่อ T หมด 100 เปอร์เซ็นต์ (R1-100) จะทำให้เกิดแรงดันในท่อสูงและเกิดรอยร้าว คือมีการสร้างใบอ่อนเพิ่มขึ้น จากปรากฏการณ์ที่เกิดขึ้นในระยะ R_1 อาจกล่าวได้ว่า ปัจจัยที่จำกัดผลผลิต (Yield limitation) อยู่ที่ Sink 2 ลำดับแรกคือ การสร้างดอกและฝักของดอกชุดแรก กล่าวคือ แม้จะได้รับ Source มากขึ้น ในระยะนี้แต่ถั่วเหลืองก็ไม่สามารถเพิ่มจำนวนดอก และฝักได้ หรือกล่าวได้ว่าเป็น Sink limitation ทำให้เห็นได้ว่าสมมุติฐานที่ว่า การติดฝักของถั่วเหลืองถูกควบคุมโดยอาหารหล่อเลี้ยงนั้น ไม่สามารถอธิบายปรากฏการณ์นี้ได้ อาจเป็นไปได้ว่าที่ระยะ R_1 นี้ ถั่วเหลืองแต่ละต้นได้กำหนดแล้วว่า จะสร้างดอกและฝักชุดแรกในปริมาณเท่าใด ส่วนการที่ถั่วเหลืองแตกใบใหม่เพิ่ม เมื่อถูกตัดใบอ่อนออกหมด อาจจะเป็นเพราะบทบาทของฮอร์โมน ไม่เช่นนั้นถั่วเหลืองน่าจะต้องสร้างดอกและฝักเพิ่มขึ้นตามที่คาดไว้.

2) เมื่อตัดใบอ่อนที่ระยะ R_3 การปิดท่อ T ครึ่งหนึ่ง หรือตัดใบอ่อน 50 เปอร์เซ็นต์ ที่ระยะ R_3 (R3-50) ทำให้ปริมาณอาหารไปสู่ภานชะยอยชุดหลังเพิ่มขึ้น คือจำนวนดอกทั้งหมดและจำนวนฝักชุดหลังเพิ่มขึ้นอย่างนัยสำคัญทางสถิติ ซึ่งบ่งชี้ให้เห็นถึงความสำคัญของ Source ในระยะ R_3 ที่มีบทบาทต่อผลผลิต เพราะการเพิ่ม Assimilates ไปสู่ส่วนเจริญพันธุ์ด้วยการลดการแข่งขันภายในต้นพืชในระยะนี้ เพิ่มจำนวนฝักได้ แต่อย่างไรก็ตาม การปิดท่อ T มากเกินไป (ตัดใบอ่อน 100 เปอร์เซ็นต์, R3-100) ทำให้เกิดรอยร้าว คือถั่วเหลืองใช้ Assimilates ไปสร้างใบอ่อนเพิ่มขึ้น ทำให้เพิ่มการแข่งขันภายในต้นขึ้นไปอีก ปริมาณองค์ประกอบผลผลิตจึงไม่เพิ่มขึ้น.

3) ในระยะ R_5 การที่จำนวนใบที่สังเคราะห์แสงของ Treatment R5-50 และ R5-100 ลดเหลือ 19 และ 16 ตามลำดับจาก Control 22 ใบ ในขณะที่องค์ประกอบของผลผลิตไม่แตกต่างกันทางสถิติกับ Control เลยนั้น อธิบายได้ว่า ที่ระยะนี้มีปัจจัยจำกัดที่ระดับ Sink (Sink limitation) เนื่องจากการลดการแข่งขันภายในต้นพืชไม่สามารถเพิ่มองค์ประกอบผลผลิตแต่อย่างใด อาจเป็นไปได้ว่า ที่ระยะ R_5 นี้ เป็นระยะที่สายเกินไปที่จะเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบผลผลิตโดยใบอ่อนนั่นเอง.

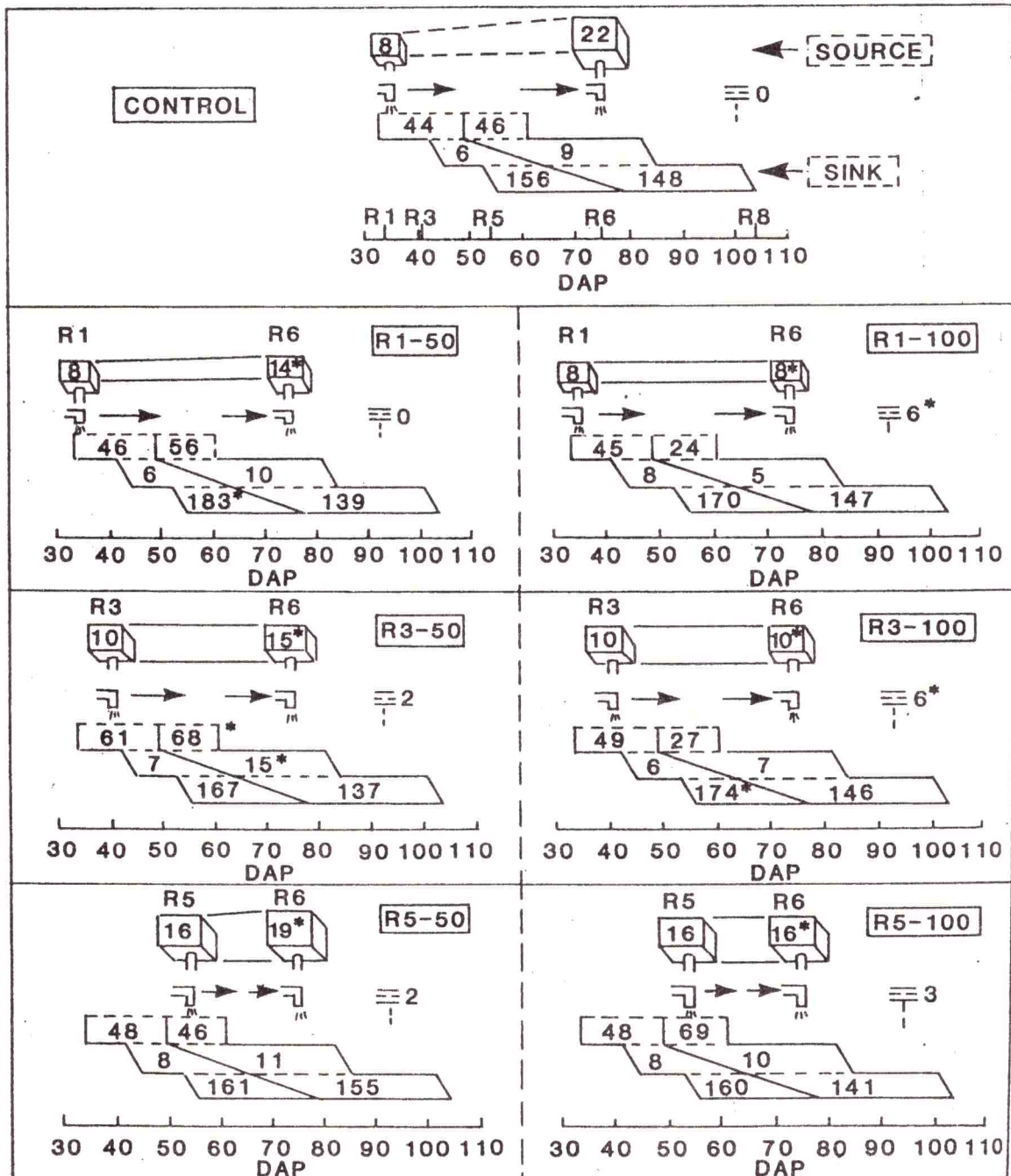


Figure 5. A model of assimilate flow used to summarize the results of Amsoy variety.

จากรายละเอียดของการจำลองแบบที่กล่าวมา จะเห็นได้ว่า แบบจำลองอธิบายสมมุติฐานที่ว่าด้วยอาหารหล่อเลี้ยงได้เป็นส่วนใหญ่ แต่ไม่ทั้งหมด โดยเฉพาะที่ระยะ R_1 และ R_2 แบบจำลองไม่สามารถอธิบายปรากฏการณ์ที่เกิดขึ้นได้ในแง่ของการไหลของ Assimilates ที่เพิ่มขึ้นอันเนื่องมาจากการลดการแข่งขันภายในต้นพืช ด้วยเหตุผลดังกล่าวมานี้ ประกอบกับผลการทดลองที่พบว่าอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝักค่อนข้างคงที่ไม่เปลี่ยนแปลงไปตามความหนาแน่นพืชและการตัดใบอ่อน ซึ่งให้เห็นว่าน่าจะมีกลไกอื่นเข้ามาเกี่ยวข้องด้วย ซึ่งกลไกดังกล่าวน่าจะเป็นบทบาทของฮอร์โมนพืช.

สรุปและเสนอแนะ

โดยสรุปอาจกล่าวได้ว่า การแข่งขันของพืช (Inter- and intraplant competition) ไม่ได้เป็นเพียงปัจจัยหนึ่งเดียวที่มีผลกับการหลุดร่วงของดอกและฝักถั่วเหลือง เนื่องจากการลดการแข่งขันภายในต้นพืชด้วยการตัดใบอ่อนแม้จะหันหาอาหารหล่อเลี้ยง (Photo-assimilates) ไปสู่ดอกและฝักได้ จะสามารถเพิ่มจำนวนดอกและจำนวนฝักต่อต้นได้ถึง 44 เปอร์เซ็นต์ก็จริง แต่ไม่สามารถลดเปอร์เซ็นต์การหลุดร่วงได้ และจากการทดสอบสมมุติฐานด้วยแบบจำลอง ก็พบว่าสมมุติฐานเกี่ยวกับการขาดแคลนอาหารเลี้ยงดอกและฝัก (Nutrient deficiency) ไม่สามารถอธิบายปรากฏการณ์ได้ทั้งหมด จึงเป็นไปได้ว่าบทบาทของฮอร์โมนพืชมีส่วนเกี่ยวข้องในการควบคุมการหลุดร่วงของดอกและฝักถั่วเหลือง.

จากผลการวิจัยดังกล่าวมา ซึ่งให้เห็นว่าการเพิ่มผลผลิตถั่วเหลืองโดยการมุ่งพัฒนาองค์ประกอบของผลผลิตนั้น ควรคำนึงถึงประสิทธิภาพการเจริญพันธุ์ (Reproductive efficiency) เป็นประการแรก ถั่วเหลืองที่มีการแข่งขันภายในต้นพืชต่ำ มีอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝักน้อย เป็นลักษณะที่ต้องการ เพราะเท่ากับเป็นการประหยัดปัจจัยการผลิตคือใช้ Input น้อย แต่ให้ผลผลิตในระดับสูงได้ นักปรับปรุงพันธุ์จึงควรพิจารณาลักษณะดังกล่าวนี้.

ในขณะเดียวกัน งานวิจัยอีกแนวหนึ่งที่น่าสนใจก็คือ การศึกษาเกี่ยวกับการใช้ Plant growth regulators เพื่อลดการแข่งขันภายในต้นพืชและลดอัตราการหลุดร่วงของดอกและฝัก ซึ่งมีความเป็นไปได้สูงเนื่องจาก ขบวนการดังกล่าว มีบทบาทของ Endogenous plant hormones เข้ามาเกี่ยวข้องเป็นอย่างมาก.

เอกสารอ้างอิง

- Antos, M. and Wiebold, W.J. (1984). Abscission, total soluble sugars, and starch profiles within a soybean canopy. Agron. J. 76 : 715-719.
- Birnberg, P.R. and Brenner, M.L. (1987). Effect of gibberellic acid on pod set in soybean. Plant Growth Regulation 5 : 195-206.

- Carlson, D.R., Dyer, D.J., Cotterman, C.D. and Durley, R.C. (1987). The physiological basis for cytokinin induced increases in pod set in IX93-100 soybean. *Plant Physiol.* 84 : 233-239.
- Chanprasert, W. (1988). The Effects of Plant Competition on Vegetative and Reproductive Growth in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] with Particular Reference to Reproductive Abortion. Ph.D. Thesis, Massey University, New Zealand.
- Crane, E. and P. Walker. (1984). Pollination Directory for World Crops. International Bee Research Association. London. 170p.
- Crosby, K.E., Aung, L.H. and Buss, G.R. (1981). Influence of 6-benzylaminopurine on fruit-set and seed development in two soybean, *Glycine max* (L.) Merr. genotypes. *Plant Physiol.* 68 : 985-988.
- Dominguez, C. and Hume, D.J. (1978). Flowering, abortion, and yield of early-maturing soybeans at three densities. *Agron. J.* 70 : 801-805.
- Dyer, D.J. Carlson, D.R., Cotterman, C.D., Sikorski, J.A. and Ditson, S.L. (1987). Soybean pod set enhancement with synthetic cytokinin analogs. *Plant Physiol.* 84 : 240-243.
- Fehr, W.R. and Caviness, C.E. (1977). Stages of soybean development. Iowa Agriculture Experiment Station Special Report. No. 80.
- Gates, P., Smith, M.L., White, G. and Boulter, D. (1983). Reproductive physiology and yield stability in *Vicia faba* L. In : *Temperate Legumes: Physiology, Genetics and Nodulation* (eds.) Jones, D.G. and Davies, D.R. Pitman Advanced Publishing, Boston. pp. 43-54.
- Herbert, S.J. and Litchfield, G.V. (1982). Partitioning soybean seed yield components. *Crop Sci.* 22 : 1074-1079.
- Huff, A. and Dybing, C.D. (1980). Factors affecting shedding of flowers in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. *J. Exp. Bot.* 31 : 751-762.
- Johnston, T.J., Pendleton, J.W., Peters, D.B. and Hicks, D.R. (1969). Influence of supplemental light on apparent photosynthesis, yield, and yield components of soybeans (*Glycine max* L.). *Crop Sci.* 9 : 577-581.
- Konno, S. (1977). Growth and ripening of soybeans. ASPAC technical Bulletin No. 32, Food and Fertilizer Technology centre.
- McBlain, B.A. and Hume, D.J. (1981). Reproductive abortion, yield components and nitrogen content in three early soybean cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 61 : 499-505.
- Morgan, P.W. (1984). Is ethylene the natural regulator of abscission. In : *Ethylene : Biochemical, Physiological and Applied Aspects.* (eds.) Fuchs, Y. and Chalutz, E. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague, Boston, Lancaster. pp. 231-240.
- Nooden, L.D. and Nooden, S.M. (1985). Effects of morphactin and other auxin transport inhibitors on soybean senescence and pod development. *Plant Physiol.* 78 : 263-266.
- Pandey, J.P. and Torrie, J.H. (1973). Path coefficient analysis of seed yield components in soybean. *Crop Sci.* 13 : 505-507.
- Purohit, S.S. (1985). Hormonal Regulation of plant Growth and Development *Advances in Agricultural Biotechnology.* Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk, Publishers, Boston. 412p.
- Urwiler, M.J. and Stutte, C.A. (1986). Influence of ethephon on soybean reproductive development. *Crop Sci.* 26 : 976-979.

- Van Schaik, P.H. and Probst, A.H. (1958a). The inheritance of inflorescence type, peduncle length, flowers per node and percent flower shedding in soybeans. *Agron. J.* 50 : 98-102.
- Van Schaik, P.H. and Probst, A.H. (1958b). Effect of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency in soybeans. *Agron. J.* 50 : 192-197.
- Wieblod, W.J., Ashley, D.A., and Boerma, H.R. (1981). Reproductive abscission levels and patterns for eleven determinate soybean cultivars. *Agron. J.* 73:43-46.
-