

การเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานและสรีรวิทยา ภายใต้สภาวะร่มเงาและตำแหน่งคูใบของใบกาแฟโรบัสต้า Changes in Morpho-Physiological Characteristics Related to Shade Conditions and Leaf Node Positions in Robusta Coffee Leaves

ณัฐวิทย์ ญาณพิสิษฐกุล และระวี เจียรวิภา*

ภาควิชาพืชศาสตร์ คณะทรัพยากรธรรมชาติ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์
วิทยาเขตหาดใหญ่ ตำบลคอหงส์ อำเภอหาดใหญ่ จังหวัดสงขลา 90112

สุรชาติ เพชรแก้ว

ภาควิชาธรณีศาสตร์ คณะทรัพยากรธรรมชาติ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์
วิทยาเขตหาดใหญ่ ตำบลคอหงส์ อำเภอหาดใหญ่ จังหวัดสงขลา 90112

Nattawit Yanpisitkun and Rawe Chirawipa*

Department of Plant Science, Faculty of Natural Resources, Prince of Songkla University,
Hat Yai Campus, Kho Hong, Hat Yai, Songkhla 90112

Surachart Pechkeo

Department of Earth Science, Faculty of Natural Resources, Prince of Songkla University,
Hat Yai Campus, Kho Hong, Hat Yai, Songkhla 90112

บทคัดย่อ

ปัจจัยทางสภาพแวดล้อมในสวนไม้ผลแบบผสมผสานสามารถส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตของต้นกาแฟโรบัสต้า เพื่อประเมินผลของสภาวะร่มเงาต่อการเปลี่ยนแปลงลักษณะใบในต้นกาแฟโรบัสต้า จึงศึกษาโดยใช้ต้นกาแฟโรบัสต้าที่ปลูกภายใต้สภาวะแสงที่ต่างกัน 2 สภาพ บันทึกข้อมูลโดยสุ่มตัวอย่างใบระยะเพสลาดตั้งแต่ใบคู่แรกของปลายกิ่ง จากคูใบตำแหน่งที่ 1, 3 และ 5 ในแต่ละกิ่ง ผลการทดลองพบว่าสภาวะร่มเงาส่งผลให้ต้นกาแฟโรบัสต้ามีการพัฒนาของขนาดปากใบ น้ำหนักใบจำเพาะ ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และประสิทธิภาพการใช้น้ำต่ำกว่าสภาวะกลางแจ้ง ขณะเดียวกันมีความแตกต่างทางสถิติอย่างมีนัยสำคัญระหว่างตำแหน่งของคูใบที่ 1 กับคูใบที่ 3 และ 5 โดยเฉพาะค่าพื้นที่ใบ พื้นที่ใบจำเพาะ และน้ำหนักใบจำเพาะที่มีค่าต่ำในคูใบที่ 1 เช่นเดียวกับขนาดของปากใบ (ความกว้างและความยาวของปากใบ) และการตอบสนองทางสรีรวิทยาของใบ (อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและ

*ผู้รับผิดชอบบทความ : rawee.c@psu.ac.th

ประสิทธิภาพการใช้น้ำ) ที่มีค่าสูงสุดในสภาพกลางแจ้งและมีพัฒนาการของใบในตำแหน่งคู่ที่ 3 และ 5 การศึกษานี้แสดงให้เห็นว่าสภาพแสงและตำแหน่งของใบมีความสัมพันธ์ต่อลักษณะสัณฐานและสรีรวิทยาของใบกาแฟโรบัสต้า ซึ่งสามารถนำไปใช้ควบคุมลักษณะทรงพุ่มที่เหมาะสมของต้นกาแฟโรบัสต้า โดยเฉพาะในระบบสวนไม้ผลแบบผสมผสานทางภาคใต้

คำสำคัญ : ความเข้มแสง; การตอบสนองทางสรีรวิทยา; การปรับตัวทางฟิโนไทป์; การควบคุมทรงพุ่ม; สวนไม้ผลผสมผสาน

Abstract

The vegetative growth of Robusta coffee plants in a mixed-fruit tree orchard is affected by multiple environmental factors. Moreover, it is directly dependent on the capacity to acclimatize to the abiotic stress conditions. This study was conducted to evaluate the effects of light conditions on the characteristics of the leaves of Robusta coffee plants, which were subjected to two different conditions of light. Sampling and measurements were collected in the youngest fully expanded leaves of lateral branches. Pairs of leaves were selected based on the leaf positions (1st, 3rd and 5th nodes). Results showed that Robusta coffee leaves from trees grown in the shade had lower values for specific leaf weight, stomata size, photosynthetic rate and water use efficiency (WUE) than leaves from trees grown in full-sun light. Moreover, there were significant differences between the leaf positions. Leaves that developed at the 3rd and 5th nodes were larger in structure (leaf area, specific leaf area and specific leaf weight) than leaves developed at the 1st node. Besides this, the highest stomatal size (stomatal length and stomatal width) and physiological responses (photosynthetic rate and WUE) were observed in the leaves exposed to full sun conditions with developed at the 3rd and 5th nodes. This study demonstrates that light conditions and leaf positions have a positive effect on the morpho-physiological characteristics of Robusta coffee leaves. As a result, these findings could be applied to a suitable habitat for canopy manipulation of Robusta coffee, especially in a mixed-fruit tree orchard grown in the region of southern Thailand.

Keywords: light intensity; physiological response; phenotypic adaptation; canopy manipulation; mixed orchard

1. บทนำ

ภาคใต้ของประเทศไทยมีสภาพอากาศและสภาพภูมิประเทศเหมาะสมในการปลูกกาแฟโรบัสต้า ซึ่งจัดเป็นพืชเศรษฐกิจที่มีความสำคัญในด้าน

อุตสาหกรรมการผลิตกาแฟของประเทศ [1] โดยมีสัดส่วนในการปลูกปี พ.ศ. 2558 คิดเป็น 66 % ของกาแฟทั้งประเทศ [2] ปัจจุบันมีการวางนโยบายเพื่อกำหนดยุทธศาสตร์ เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพการผลิต

กาแฟโรบัสต์ภายในประเทศให้มากขึ้น [3] และมีเป้าหมายให้ผลผลิตกาแฟเฉลี่ยเพิ่มขึ้นจาก 100 เป็น 150 kg/rai [2] สำหรับกาแฟโรบัสต์นั้นสามารถปลูกได้ทั้งเชิงเดี่ยว (monocrop) และเชิงผสมผสาน (mixed orchard) ซึ่งทางภาคใต้เกษตรกรยังนิยมปลูกกาแฟโรบัสต์เป็นพืชร่วม (intercrop) กับไม้ยืนต้นและไม้ผล เช่น การปลูกกาแฟโรบัสต์ร่วมยางพารา [4] และการปลูกกาแฟโรบัสต์ร่วมทุเรียน ลองกอง มะพร้าว ฯลฯ ทำให้ต้นกาแฟโรบัสต์มีการเจริญเติบโตแตกต่างกันตามสภาพแวดล้อมและมีการแสดงออกของลักษณะใบและลำต้นต่างกัน [5] แม้ต้นกาแฟโรบัสต์สามารถเจริญเติบโตและให้ผลผลิตทั้งในสภาพกลางแจ้งและความเข้มแสงต่ำ แต่ต้นกาแฟโรบัสต์ที่ได้รับสภาพความเข้มแสงต่ำกว่าปกติอาจส่งผลกระทบต่อให้การเจริญเติบโตช้า ผลผลิตต่ำ หรือคุณภาพของผลผลิตน้อยลง [6]

ขณะเดียวกันการปลูกกาแฟโรบัสต์ภายใต้สภาพร่มเงายังส่งผลกระทบต่อลักษณะการเจริญเติบโตด้านโครงสร้างลำต้นและลักษณะทรงพุ่มด้วย เช่น การปรับตัวด้านขนาดพื้นที่ใบและจำนวนข้อกิ่งลดลงในระยะให้ผลผลิต [7] รวมทั้งการตอบสนองทางสัณฐานและสรีรวิทยา [8] ได้แก่ การเปลี่ยนแปลงสัณฐานวิทยาของใบ [9] การเปลี่ยนแปลงความหนาแน่นและขนาดของปากใบ ประสิทธิภาพการแลกเปลี่ยนก๊าซของใบ [10] และประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงและการคายน้ำ [11] เป็นต้น เช่นเดียวกับสภาพแวดล้อมหรือฤดูกาลที่อาจส่งผลต่อการปรับตัวทางสัณฐานและสรีรวิทยาของใบกาแฟ [12]

การศึกษานี้จึงศึกษาผลกระทบของสภาพร่มเงาและระยะพัฒนาการของใบในตำแหน่งคูใบต่างกัน ซึ่งจะทำให้ทราบถึงการเปลี่ยนแปลงลักษณะสัณฐานและสรีรวิทยาของใบกาแฟโรบัสต์ และสามารถนำไปปรับปรุงการปลูกกาแฟโรบัสต์ในสภาพสวนไม้ผล

ผสมผสานต่อไป

2. อุปกรณ์และวิธีการ

ศึกษาโดยเปรียบเทียบสภาพความเข้มแสง 2 ระดับ ต่อการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานและสรีรวิทยา (morpho-physiological characteristic) ของตำแหน่งคูใบของต้นกาแฟโรบัสต์พันธุ์ชุมพร 2 อายุ 5 ปี ที่ปลูกในแปลงสภาพกลางแจ้ง มีความเข้มแสงเฉลี่ยประมาณ $1,257 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ และสภาพร่มเงามีความเข้มแสงเฉลี่ยเท่ากับ $503 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (สภาพร่มเงา 60 %) วางแผนการทดลองแบบสปลิตพล็อต จัด main plot แบบสุ่มสมบูรณ์ (split plot in completely randomized design) จำนวน 10 ซ้ำ (1 ต้น/ซ้ำ) วิเคราะห์ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยด้วยวิธี DMRT (Duncan's multiple range test) ที่ระดับความเชื่อมั่น 95 % โดย main plot คือ สภาพกลางแจ้ง (full-sun light, FS) และสภาพร่มเงา (shade, SH) และ sub plot คือ ตำแหน่งคูใบที่ 1 (1^{st}) คูใบที่ 3 (3^{rd}) และคูใบที่ 5 (5^{th}) โดยนับคูใบที่ 1 จากปลายยอดและอยู่ในระยะใบเพสลาด

บันทึกข้อมูลลักษณะสัณฐานวิทยาของใบจำนวน 10 ซ้ำ ได้แก่ ค่าพื้นที่ใบ โดยคำนวณจากค่าความกว้างและความยาวใบด้วยสมการ [5] ค่าพื้นที่ใบ $y = 0.6073x + 6.3694$ ($r^2 = 0.90$) โดย x คือ ค่าความกว้างคูณด้วยความยาวของใบกาแฟโรบัสต์ และ y คือ ค่าพื้นที่ใบกาแฟโรบัสต์ บันทึกค่าน้ำหนักแห้งใบด้วยการนำตัวอย่างใบอบที่อุณหภูมิ 65°C เป็นเวลา 72 hr. ชั่งน้ำหนักแห้ง แล้วนำไปคำนวณค่าพื้นที่ใบจำเพาะ (specific leaf area, SLA) จากพื้นที่ใบ/น้ำหนักแห้งใบ และค่าน้ำหนักใบจำเพาะ (specific leaf weight, SLW) คำนวณจากน้ำหนักแห้งใบต่อพื้นที่ใบ ส่วนค่าความกว้าง ความยาว และความหนาแน่นของปากใบ (stomatal size and density)

โดยใช้กล้องจุลทรรศน์แบบ optical microscope กำลังขยาย 400x (เลนส์ใกล้ตา 10x และเลนส์ใกล้วัตถุ 40x) ร่วมกับการวัดขนาดด้วยแผ่นเทียบแบบ ocular micrometer

บันทึกข้อมูลลักษณะสรีรวิทยาของใบ จำนวน 10 ซ้ำ ได้แก่ ปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบ (chlorophyll content, Chl) โดยการวัดค่าความเขียวใบด้วย chlorophyll meter (SPAD-5 0 2 Plus, Minolta, Japan) เพื่อประเมินปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบกาแพ โรบัสต้าด้วยสมการ [5] ค่าปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl_a) $y = 0.0056x^2 + 0.0314x + 0.6767$ ($r^2 = 0.95$) คลอโรฟิลล์บี (Chl_b) $y = 0.0014x^2 + 0.2687x - 1.1945$ ($r^2 = 0.94$) และคลอโรฟิลล์ทั้งหมด (Chl_{total}) $y = 0.008x^2 + 0.5104x + 0.281$ ($r^2 = 0.95$) รวมทั้ง ปริมาณแคโรทีนอยด์ (carotenoid) $y = 0.0007x^2 - 0.0094x + 0.5439$ ($r^2 = 0.74$) โดย x คือ ค่าความเขียวของใบ และ y คือ ค่าปริมาณคลอโรฟิลล์และแคโรทีนอยด์ และคำนวณอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อพื้นที่ใบ ปริมาณคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี และอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อแคโรทีนอยด์

บันทึกค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (photo synthetic rate, A) อัตราการคายน้ำ (transpiration rate, E) โดยเครื่อง portable photosynthesis (ADC-LCi, ADC Bioscientific Ltd., England) ในช่วงเวลา 11:00-13:00 น. และคำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำของพืชด้วยสมการ ค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง / อัตราการคายน้ำ (instantaneous water use efficiency, WUE) ในช่วงเวลา 11:00-13:00 น. [13]

3. ผลการศึกษา

3.1 การเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาของใบ

การเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยา พบว่าที่สภาพร่มเงามีค่าเฉลี่ยพื้นที่ใบ (107.26 cm^2) สูงกว่าและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับสภาพกลางแจ้ง ตรงข้ามกับค่าเฉลี่ยน้ำหนักใบจำเพาะ (SLW) ที่สภาพกลางแจ้ง (77.57 g/cm^2) มีค่าสูงกว่าสภาพร่มเงา ส่วนค่าเฉลี่ยพื้นที่ใบจำเพาะ (SLA) ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ แต่สภาพร่มเงามีค่าสูงกว่าสภาพกลางแจ้ง ด้านตำแหน่งคูใบ (คูใบที่ 1, 3 และ 5) พบว่าคูใบที่ 5 มีค่าเฉลี่ยพื้นที่ใบ (112.34 cm^2) และพื้นที่ใบจำเพาะ ($0.0141 \text{ cm}^2/\text{g}$) สูงที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญกับคูใบที่ 1 ส่วนค่าเฉลี่ยน้ำหนักใบจำเพาะของคูใบที่ 5 (75.13 g/cm^2) สูงที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับทุกคูใบ ขณะที่ปฏิสัมพันธ์ระหว่างสภาพแสงต่อตำแหน่งคูใบ พบว่าที่สภาพร่มเงาของคูใบที่ 3 มีค่าเฉลี่ยพื้นที่ใบสูงที่สุด (120.90 cm^2) และที่สภาพกลางแจ้งของคูใบที่ 3 มีค่าเฉลี่ยน้ำหนักใบจำเพาะสูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (81.63 g/cm^2) (Table 1) รูปร่างของปากใบต้นกาแพโรบัสต้ามีลักษณะเหมือนกับกาแพอราบิก้า คือ เป็นแบบ vigna-paracytic มีลักษณะเซลล์คุม (guard cell) จำนวน 2 ชั้น เป็นวงรีคล้ายบวบ ระหว่างปากใบจะประกอบไปด้วยเซลล์ข้างเซลล์คุม (subsidiary cell) ล้อมรอบ 2-4 ชั้น (Figure 1)

ด้านพัฒนาการของปากใบ พบว่าที่สภาพกลางแจ้งมีค่าเฉลี่ยความกว้างปากใบ ($10.68 \text{ }\mu\text{m}$) ความยาวปากใบ ($9.11 \text{ }\mu\text{m}$) และความหนาแน่นปากใบ (144.67 no./mm^2) สูงกว่าและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับสภาพร่มเงา ด้านตำแหน่งคูใบ พบว่าคูใบที่ 3 มีค่าเฉลี่ยความกว้างปากใบ ($10.50 \text{ }\mu\text{m}$) และความยาวปากใบ ($9.70 \text{ }\mu\text{m}$) สูงที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับคูใบที่ 1 ส่วนค่าเฉลี่ยความหนาแน่นปากใบ พบว่าคูใบที่ 1 (146.40 no./mm^2) มีค่าสูงที่สุดและมีความแตกต่าง

อย่างมีนัยสำคัญกับคูใบที่ 3 และ 5 ตามลำดับ ขณะที่ปฏิสัมพันธ์ระหว่างสภาพแสงต่อตำแหน่งคูใบ พบว่าสภาพกลางแจ้งของคูใบที่ 3 มีค่าเฉลี่ยความกว้างปากใบ ($11.20\ \mu\text{m}$) ความยาวปากใบ ($10.20\ \mu\text{m}$) สูงที่สุด

เช่นเดียวกับความหนาแน่นปากใบในสภาพกลางแจ้งของคูใบที่ 1 ($156.70\ \text{no./mm}^2$) มีค่าสูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (Table 2)

Table 1 Effect of full-sun light and shade conditions on leaf dry weight, specific leaf area (SLA) and specific leaf weight (SLW) at 1st, 3rd and 5th nodes in Robusta coffee leaves

Nodes	Leaf area (cm^2)		Mean ⁽²⁾	SLA (cm^2/g)		Mean ⁽²⁾	SLW (g/cm^2)		Mean ⁽²⁾
	FS	SH		FS	SH		FS	SH	
1 st	78.51c	80.60c	79.56B	0.0120 ^{ns}	0.0118	0.0119B	69.60ab	41.61c	55.61C
3 rd	100.81b	120.90a	110.86A	0.0126	0.0142	0.0134A	81.63a	57.64b	69.63B
5 th	104.40ab	120.28a	112.34A	0.0134	0.0147	0.0141A	81.47a	68.8ab	75.13A
Mean ⁽¹⁾	94.57B	107.26A		0.0127 ^{ns}	0.0136		77.57A	56.02B	

⁽¹⁾Mean of full-sun light and shade conditions; ⁽²⁾Mean of node position; ns = not significant difference; Means within the same row or column followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ by DMRT

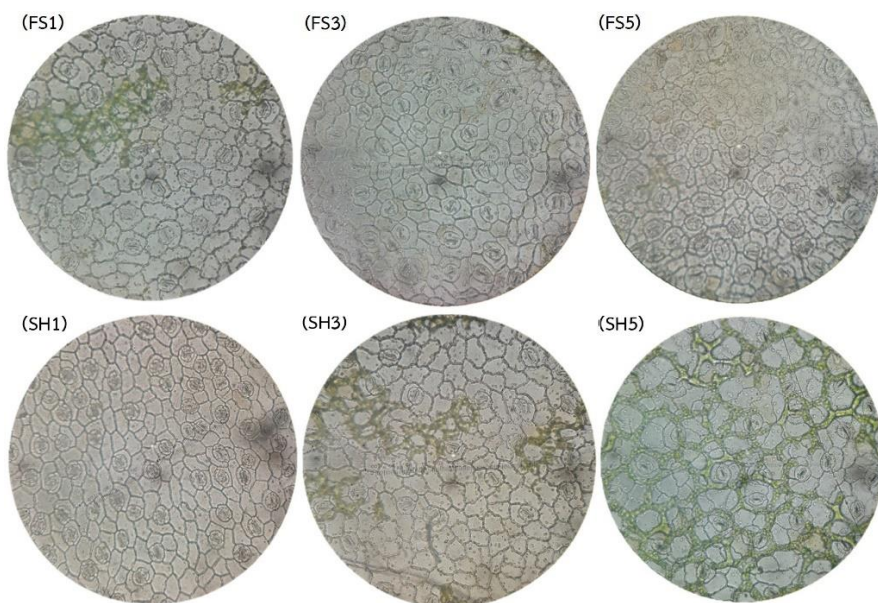


Figure 1 Effect of full-sun light (FS) condition on size and density of stomata at 1st (FS1), 3rd (FS3) and 5th (FS5) nodes and shade (SH) condition at 1st (SH1), 3rd (SH3) and 5th (SH5) nodes in Robusta coffee leaves (400x optical microscope)

Table 2 Effect of full-sun light and shade condition on stomata length, width and density at 1st, 3rd and 5th nodes in Robusta coffee leaves

Nodes	Stomata length (μm)		Mean ⁽²⁾	Stomata width (μm)		Mean ⁽²⁾	Stomata density (no./mm ²)		Mean ⁽²⁾
	FS	SH		FS	SH		FS	SH	
1 st	9.96b	8.40b	9.18B	7.56b	5.60c	6.58B	156.70a	136.10a	146.40A
3 rd	11.20a	9.80b	10.50A	10.20a	9.20ab	9.70A	135.60a	63.89b	99.72B
5 th	10.87a	10.10ab	10.49A	9.56a	8.60b	9.08A	141.70a	76.67b	109.19B
Mean ⁽¹⁾	10.68A	9.43B		9.11A	7.80B		144.67A	92.22B	

⁽¹⁾Mean of full-sun light and shade conditions; ⁽²⁾Mean of node position; ns = not significant difference; Means within the same row or column followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ by DMRT

Table 3 Effect of full-sun light and shade conditions on chlorophyll contents (Chl_a, Chl_b and Chl_{total}) and carotenoid at 1st, 3rd and 5th nodes in Robusta coffee leaves

Nodes	Chl _a (mg/cm ²)		Mean ⁽²⁾	Chl _b (mg/cm ²)		Mean ⁽²⁾	Chl _{total} (mg/cm ²)		Mean ⁽²⁾	Carotenoid (mg/cm ²)		Mean ⁽²⁾
	FS	SH		FS	SH		FS	SH		FS	SH	
1 st	23.50c	34.80ab	29.15B	12.67c	18.08ab	15.38B	36.25c	53.47ab	44.86B	1.41c	2.19ab	1.80B
3 rd	30.50b	37.43a	33.97A	16.08b	19.28a	17.68A	46.94b	57.45a	52.20A	1.88b	2.39a	2.14A
5 th	33.77b	37.10a	35.44A	17.58b	19.12a	18.35A	51.89ab	56.94a	54.42A	2.12b	2.37a	2.25A
Mean ⁽¹⁾	29.26B	36.44A		15.44B	18.82A		45.03B	55.95A		1.80B	2.32A	

⁽¹⁾Mean of full-sun light and shade conditions; ⁽²⁾Mean of node position; ns = not significant difference; Means within the same row or column followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ by DMRT

3.2 การเปลี่ยนแปลงของปริมาณรงควัตถุในใบ

การเปลี่ยนแปลงของปริมาณรงควัตถุในใบพบว่าที่สภาพร่มเงามีค่าเฉลี่ยปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (36.44 mg/cm²) คลอโรฟิลล์บี (18.82 mg/cm²) คลอโรฟิลล์ทั้งหมด (55.95 mg/cm²) และแคโรทีนอยด์ (2.32 mg/cm²) สูงกว่าและมีความแตกต่าง

อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับสภาพกลางแจ้ง ด้านตำแหน่งคูใบ พบว่าคูใบที่ 5 มีค่าเฉลี่ยปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (35.44 mg/cm²) คลอโรฟิลล์บี (18.35 mg/cm²) คลอโรฟิลล์ทั้งหมด (54.42 mg/cm²) และปริมาณแคโรทีนอยด์ (2.25 mg/cm²) สูงที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับคูใบที่ 1 ขณะที่ปฏิสัมพันธ์ระหว่างสภาพแสงต่อตำแหน่งคูใบ

พบว่าสภาพร่มเงาของคูใบที่ 3 มีปริมาณค่าเฉลี่ยปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (37.43 mg/cm²) คลอโรฟิลล์บี (19.28 mg/cm²) คลอโรฟิลล์ทั้งหมด (57.45 mg/cm²) และแคโรทีนอยด์ (2.39 mg/cm²) สูงที่สุดและไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับสภาพร่มเงาของคูใบที่ 1 และ 5 (Table 3)

การเปลี่ยนแปลงของอัตราส่วนปริมาณรงควัตถุในใบ พบว่าไม่มีความแตกต่างทางสถิติในด้านของสภาพแสง แต่ที่สภาพร่มเงามีค่าเฉลี่ยอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อพื้นที่ใบ (0.35) และอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี (1.94) สูงกว่าสภาพกลางแจ้ง และที่สภาพกลางแจ้งมีค่าเฉลี่ยอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อแคโรทีนอยด์ (25.05) สูงกว่าสภาพร่มเงา ด้านตำแหน่งคูใบ พบว่าคูใบที่ 1 มีค่าเฉลี่ยอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อพื้นที่ใบ (0.37) สูงที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับคูใบที่ 3 และ 5 ตามลำดับ ส่วนค่าเฉลี่ยอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี และอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อแคโรที

นอยด์ไม่มีความแตกต่างทางสถิติ โดยคูใบที่ 5 มีค่าเฉลี่ยอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี (1.93) สูงที่สุดและคูใบที่ 1 มีค่าเฉลี่ยอัตราส่วนปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดต่อแคโรทีนอยด์ (25.06) สูงที่สุด ขณะที่ปฏิสัมพันธ์ระหว่างสภาพแสงต่อตำแหน่งคูใบพบว่าไม่มีความสัมพันธ์ระหว่างสภาพแสงต่อตำแหน่งของคูใบ (Table 4)

3.3 การตอบสนองทางสรีรวิทยาของใบ

การตอบสนองทางสรีรวิทยาของใบ พบว่าที่สภาพกลางแจ้งมีค่าเฉลี่ยอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (5.84 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) และประสิทธิภาพการใช้น้ำ (4.33 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$) สูงกว่าและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับสภาพร่มเงา แต่ค่าเฉลี่ยอัตราการคายน้ำไม่มีความแตกต่างทางสถิติ โดยที่สภาพร่มเงามีค่าเฉลี่ย (1.49 mmol H₂O/m²/s) สูงกว่าสภาพกลางแจ้ง ด้านตำแหน่งของคูใบ พบว่าคูใบที่ 5 มีค่าเฉลี่ยอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (4.51 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) อัตราการคายน้ำ (1.53 mmol H₂O/m²/s) และประสิทธิภาพการใช้น้ำ (3.16 μmol

Table 4 Effect of full-sun light and shade conditions on ratio of chlorophyll per leaf area ($\text{Chl}_{\text{total}}/\text{LA}$), chlorophyll a/b ($\text{Chl}_a/\text{Chl}_b$) and total chlorophyll per carotenoid ($\text{Chl}_{\text{total}}/\text{carotenoid}$) at 1st, 3rd and 5th nodes in Robusta coffee leaves

Nodes	$\text{Chl}_{\text{total}}/\text{LA}$		Mean ⁽²⁾	$\text{Chl}_a/\text{Chl}_b$		Mean ⁽²⁾	$\text{Chl}_{\text{total}}/\text{carotenoid}$		Mean ⁽²⁾
	FS	SH		FS	SH		FS	SH	
1 st	0.30	0.43	0.37A	1.85	1.92	1.89 ^{ns}	25.71	24.42	25.06 ^{ns}
3 rd	0.30	0.31	0.31B	1.90	1.94	1.92	24.97	24.04	24.50
5 th	0.32	0.31	0.32B	1.92	1.94	1.93	24.48	24.03	24.25
Mean ⁽¹⁾	0.31 ^{ns}	0.35		1.89 ^{ns}	1.94		25.05 ^{ns}	24.16	

⁽¹⁾Mean of full-sun light and shade conditions; ⁽²⁾Mean of node position; ns = not significant difference; Means within the same row or column followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ by DMRT

Table 5 Effect of full-sun light and shade conditions on photosynthetic rate (A) transpiration rate (E) and instantaneous water use efficiency (WUE) at 1st, 3rd and 5th nodes in Robusta coffee leaves

Nodes	A ($\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)		Mean ⁽²⁾	E (mmol H ₂ O/m ² /s)		Mean ⁽²⁾	WUE ($\mu\text{mol CO}_2$ /mmol H ₂ O)		Mean ⁽²⁾
	FS	SH		FS	SH		FS	SH	
1 st	5.01b	2.02d	3.52B	1.25	1.26	1.25B	4.01a	1.60c	2.81B
3 rd	6.53a	2.06d	4.30A	1.49	1.45	1.47A	4.38a	1.70bc	3.04A
5 th	5.98a	3.03c	4.51A	1.30	1.76	1.53A	4.60a	1.72b	3.16A
Mean ⁽¹⁾	5.84A	2.37B		1.35 ^{ns}	1.49		4.33A	1.67B	

⁽¹⁾ Mean of full-sun light and shade conditions; ⁽²⁾ Mean of node position; ns = not significant difference; Means within the same row or column followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$ by DMRT

CO₂/mmol H₂O) สูงที่สุดและมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติกับคูใบที่ 1 ขณะที่ปฏิสัมพันธ์ระหว่างสภาพแสงและตำแหน่งคูใบ พบว่าสภาพกลางแจ้งของคูใบที่ 3 มีค่าเฉลี่ยอัตราการสังเคราะห์แสง (6.53 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) และสภาพกลางแจ้งของคูใบที่ 5 มีค่าเฉลี่ยประสิทธิภาพการใช้น้ำ (4.60 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$) สูงที่สุดอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติตามลำดับ (Table 5)

4. วิจัยรณ

4.1 สภาพรณเงาต่อการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาของใบกาแฟโรบัสต้า

ภายใต้สภาพรณเงา ต้นกาแฟโรบัสต้าได้รับความเข้มแสงน้อยอย่างต่อเนื่องตลอดช่วงอายุ 5 ปีหลังการปลูก จึงส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงลักษณะโครงสร้างใบ ตลอดจนการปรับตัวเพื่อตอบสนองหรือเพิ่มประสิทธิภาพในการรับแสงมากขึ้น โดยเฉพาะการขยายตัวของแผ่นใบที่สูงกว่าในสภาพกลางแจ้ง รวมทั้ง

อาจมีการสร้างอาหาร การสะสมของธาตุอาหารและการใช้พลังงานภายในเซลล์พืช จึงย่อมมีผลไปถึงพัฒนาการของใบ [14] เมื่อต้นกาแฟโรบัสต้าต้องการปริมาณความเข้มแสงมากขึ้น เพื่อทดแทนจากการบดบังจากทรงพุ่ม จึงมีการเปลี่ยนแปลงลักษณะสัณฐานวิทยาของใบ ได้แก่ เพิ่มพื้นที่ใบ ลดความหนาของเนื้อเยื่อผิวใบด้านท้องใบและหลังใบ (adaxial and abaxial epidermis thickness) และลดช่องว่างภายในใบ (intercellular space) เพื่อขยายขนาดใบ ทำให้ใบมีพื้นที่ในการรับแสงเพิ่มมากขึ้น เป็นต้น [9] ในการศึกษาครั้งนี้ต้นกาแฟโรบัสต้าที่อยู่ในสภาพรณเงามีพื้นที่ใบและพื้นที่ใบจำเพาะ (SLA) เพิ่มขึ้น แต่น้ำหนักใบจำเพาะ (SLW) กลับลดลง ทั้งนี้อาจเป็นผลจากการปรับตัวเพื่อขยายขนาดแผ่นใบจึงทำให้มีสัดส่วนของน้ำหนักต่อพื้นที่ใบลดลง ซึ่งใบที่เจริญเติบโตในสภาพรณเงาเป็นเวลานานจะปรับตัวให้มีรูปร่างแผ่นใบต่างจากในสภาพกลางแจ้ง เช่น แผ่นใบมีลักษณะบางและเรียบ [8] ขณะเดียวกันยังส่งผลให้มีความหนาชั้นใบ

ต่างกันด้วย โดยแผ่นใบที่อยู่ในสภาพกลางแจ้งอาจมีชั้นพาลิเสด (palisade) 2-3 ชั้น แต่สภาพร่มเงาจะมีจำนวนชั้นพาลิเสดลดลง [15] ลักษณะเช่นนี้จึงทำให้ใบที่ได้รับปริมาณความเข้มแสงสูงมีแนวโน้มเล็กลงและมีขอบใบหยักหรือซ้อนทับมากขึ้น เนื่องจากช่วยกระจายพลังงานความร้อนจากแสงได้เร็วขึ้น แตกต่างกับใบที่ได้รับปริมาณความเข้มแสงต่ำมีแนวโน้มที่ใบจะแผ่กว้างขึ้นเพื่อเพิ่มพื้นที่ดูดซับแสงให้มากขึ้น [16] ซึ่งจากการศึกษารังนี้สังเกตได้ว่าใบด้านนอกทรงพุ่มของต้นกาแฟกลางแจ้งมีลักษณะขอบใบหยักกว่าในสภาพร่มเงา ส่วนใบที่อยู่ภายในทรงพุ่มและได้รับแสงน้อยมีลักษณะขอบใบเรียบกว่าใบที่อยู่ในสภาพกลางแจ้ง

สภาพแวดล้อมยังมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงความหนาแน่นของปากใบ [17] โดยเฉพาะความเข้มแสง ซึ่งในสภาพร่มเงาต้นกาแฟส่งผลให้มีความหนาแน่นของปากใบน้อยกว่าสภาพกลางแจ้ง [18] ขณะเดียวกันการมีจำนวนปากใบลดลงอาจส่งผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ เพราะปากใบเกี่ยวข้องกับกระบวนการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และอัตราการคายน้ำ ซึ่งปัจจัยด้านพัฒนาการของใบก็อาจส่งผลให้มีจำนวนปากใบต่อพื้นที่ได้เช่นกัน [19] ในการศึกษาี้แสดงให้เห็นว่าลักษณะของปากใบทั้งในสภาพกลางแจ้งและสภาพร่มเงาเป็นแบบเดียวกัน คือ ปากใบมีลักษณะแบบ vigna-paracytic ประกอบไปด้วยเซลล์คุม 2 ชั้น ลักษณะคล้ายบวบคว่ำเข้าหากัน ช่องว่างตรงกลางเป็นรูปากใบ (pore) ด้านข้างของเซลล์คุมจะประกอบไปด้วยเซลล์ข้างเซลล์คุม 2-4 ชั้น [20] ซึ่งลักษณะปากใบมีรูปแบบเช่นเดียวกับในกาแฟอราบิก้า (Figure 1) โดยสภาพแสงไม่ส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงของลักษณะปากใบ แต่พัฒนาการของใบมีผลต่อความกว้าง ความยาว และความหนาแน่นปากใบ โดยคูใบที่ 1 มีขนาดปากใบน้อยที่สุด แต่กลับมีความหนาแน่นปากใบสูงที่สุด

เช่นเดียวกับพืชปลูกชนิดอื่น ๆ ในสภาพร่มเงาที่มีผลต่อการลดความหนาแน่นของปากใบ ได้แก่ ถั่วแขก (bush bean) [21] ลาเวนเดอร์ [22] เป็นต้น

4.2 สภาพร่มเงาต่อการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาของใบกาแฟโรบัสต้า

ต้นพืชที่เจริญเติบโตในสภาพร่มเงาเป็นเวลานานมักมีประสิทธิภาพการสังเคราะห์ลดลงกว่าการเจริญเติบโตในสภาพกลางแจ้ง ซึ่งจำเป็นต้องปรับตัวเพื่อสามารถเจริญเติบโตได้ในสภาพจำกัดของแสง [23] สอดคล้องกับการศึกษานี้ที่พบว่าต้นกาแฟโรบัสต้าในสภาพร่มเงามีการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงอย่างชัดเจน ขณะเดียวกันปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมดแม้มีมากกว่าสภาพกลางแจ้ง แต่ประสิทธิภาพการใช้น้ำกลับลดลงอย่างมีนัยสำคัญในสภาพร่มเงา แสดงให้เห็นว่าการปลูกกาแฟในสภาพร่มเงาส่งผลให้กระบวนการต่าง ๆ ในการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงอย่างมาก เช่น อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง และอัตราการคายน้ำ ซึ่งอาจลดลงได้ถึง 50 % [9] ในทางกลับกันหากต้นกาแฟสามารถปรับตัวได้ในสภาพร่มเงา ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงอาจใกล้เคียงกับสภาพกลางแจ้ง เช่น การปลูกกาแฟอราบิก้าในสภาพร่มเงา 50 % มีค่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงใกล้เคียงและอาจสูงกว่าสภาพกลางแจ้งเล็กน้อย [24] ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงลักษณะสัณฐานและสรีรวิทยาของใบ จึงสามารถประเมินประสิทธิภาพของใบต่อหน่วยพื้นที่ใบที่สามารถสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งส่งผลต่อการสะสมคาร์โบไฮเดรต แป้ง และน้ำตาลที่มีผลต่อการเจริญเติบโตทางลำต้น [25] จึงอาจใช้เป็นเกณฑ์บ่งบอกลักษณะการปรับตัวภายใต้สภาพร่มเงาของต้นกาแฟโรบัสต้าได้เช่นกัน นอกจากนี้ด้านพัฒนาการของใบยังมีผลต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาด้วย เช่น ใบในระยะเฟสลาตที่มีพัฒนาการเต็มที่จะมีการสร้างปริมาณรงควัตถุคงที่ ตรงข้ามกับใบที่อยู่ในระยะใบแก่กลับมี

การเพิ่มขึ้นของปริมาณแคโรทีนอยด์ และยังส่งผลต่อลักษณะโครงสร้างชั้นมีโซฟิลล์ (mesophyll) ด้วย [26, 27]

ดังนั้นการตอบสนองของต้นกาแฟโรบัสต้าในสภาพร่มเงาทำให้ทราบถึงศักยภาพในการปรับตัวและความสามารถในการปลูกในสภาพร่มเงา เกษตรกรสามารถนำผลที่ได้ไปประยุกต์ใช้ในการปลูกกาแฟโรบัสต้า ตลอดจนสามารถใช้เป็นแนวทางในการจัดการทรงพุ่มและวิธีการเกษตรกรรม เพื่อให้ต้นกาแฟได้รับความเข้มแสงที่เพียงพอต่อการเจริญเติบโต โดยเฉพาะความนิยมปลูกเป็นพืชร่วมหรือปลูกเชิงผสมผสานกับไม้ผลชนิดต่าง ๆ ของเกษตรกรทางภาคใต้ ซึ่งเป็นต้องมีการจัดการทรงพุ่มของพืชหลักให้มีช่องว่างระหว่างต้นไม่ทับซ้อนกับต้นกาแฟ หรือการเว้นระยะปลูกที่เหมาะสม เพื่อให้แสงส่องผ่านได้

5. สรุป

การปลูกกาแฟโรบัสต้าในสภาพกลางแจ้ง ต้นกาแฟสามารถเจริญเติบโตได้ดี แต่เมื่อมีสภาพร่มเงาเป็นตัวจำกัด ต้นกาแฟจะมีความสามารถในการปรับตัวทั้งด้านสัณฐานและสรีรวิทยา โดยการเพิ่มพื้นที่ใบและปริมาณคลอโรฟิลล์ให้มีปริมาณมากขึ้นเพื่อเพิ่มพื้นที่ในการสังเคราะห์ด้วยแสง แม้ว่ากระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงกว่า 50 % เมื่อเทียบกับสภาพกลางแจ้ง ขณะที่ตำแหน่งใบที่ 1, 3 และ 5 แสดงให้เห็นถึงพัฒนาการตามช่วงอายุใบที่เปลี่ยนแปลงไป ซึ่งใบที่ 5 เป็นใบที่สามารถปรับตัวและตอบสนองทางด้านสัณฐานและสรีรวิทยาต่อสภาพร่มเงาได้ดีที่สุด โดยมีพื้นที่ใบ ปริมาณรงควัตถุ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง การคายระเหยน้ำ ตลอดจนประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงที่สุด ดังนั้นการปลูกกาแฟโรบัสต้าในสภาพร่มเงา (สภาพร่มเงา 60 %) ทำให้ต้นกาแฟยังสามารถปรับตัวและเจริญเติบโตได้ดี

6. กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณ บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ ที่สนับสนุนทุนอุดหนุนการวิจัยเพื่อวิทยานิพนธ์ และหน่วยวิจัยกาแฟโรบัสต้า คณะทรัพยากรธรรมชาติ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ รวมทั้งนักศึกษาปริญญาโทสาขานิวสรีรวิทยาพืชทุกท่านที่มีส่วนช่วยบันทึกข้อมูลจนประสบความสำเร็จ

7. รายการอ้างอิง

- [1] คลังข้อมูลสารสนเทศระดับภูมิภาค (ภาคใต้), 2560, ประวัติกาแฟและกาแฟในประเทศไทย, แหล่งที่มา : <http://www.arda.or.th/kasetinfo/south/coffee/history>, 5 เมษายน 2560.
- [2] กรมวิชาการเกษตร, 2560, กาแฟโรบัสต้าพันธุ์แนะนำของศูนย์วิจัยพืชสวนชุมพร, แหล่งที่มา : <http://www.doa.go.th/hrc/chumphon/index.php>, 10 เมษายน 2560.
- [3] กรมวิชาการเกษตร, 2561, ยุทธศาสตร์กาแฟปี 2560-2564, แหล่งที่มา : http://www.doa.go.th/hort/images/jsn_is_thumbs/images/hort/strategiccoffee.pdf, 12 ธันวาคม 2560.
- [4] พงศกร สุธิกาญจน์ทัย, ระวี เจียรวิภา, บัญชา สมบูรณ์สุข และชินทร์ ศิริขันธ์ยกุล, 2560, ผลของการใส่ปุ๋ยเคมีร่วมกับปุ๋ยคอกต่อการเจริญเติบโตของต้นกาแฟโรบัสต้าในสวนยางพารา, ว.พืชศาสตร์สงขลานครินทร์ 4: 25-31.
- [5] ระวี เจียรวิภา และชินทร์ ศิริขันธ์ยกุล, 2558, การปรับตัวลักษณะฟีโนไทป์ของต้นกาแฟโรบัสต้าภายใต้สวนไม้ผลผสมผสาน, ว. วิทย. กษ. 46: 433-436.
- [6] สุรรัตน์ ปัญญาโตนะ, ปานหทัย นพชินวงศ์, เสรี อยู่สถิต และยุพิน กลิ่นเกษมพงษ์, 2555, การคัดเลือกพันธุ์กาแฟโรบัสต้าต่างประเทศ 12 สาย

- ต้น, น. 1-13, ใน งานวิจัยกาแฟโรบัสต้า เล่ม 1, ศูนย์วิจัยพืชสวนชุมพร, กรมวิชาการเกษตร, ชุมพร.
- [7] Jaramillo-Botero, C., Santos, R.H.S., Martinez, H.E.P., Cecon, P.R. and Fardin, M.P., 2010, Production and vegetative growth of coffee trees under fertilization and shade levels, *Sci. agric. (Piracicaba, Braz.)* 67: 639-645.
- [8] DaMatta, F.M., 2004, Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review, *Field Crops Res.* 86: 99-114.
- [9] Morais, H., Medri, M.E., Marur, C.J., Caramori, P.H., Ribeiro, A.M.A. and Gomes, J.C., 2004, Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*), *Braz. Arch. Biol. Technol.* 47: 863-871.
- [10] Franks, P.J., Drake, P.L. and Beerling, D.J., 2009, Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*, *Plant Cell Environ.* 32: 1737-1748.
- [11] Restrepo-Díaz, H., Melgar, J.C. and Lombardini, L., 2010. Ecophysiology of horticultural crops: an overview, *Agron. Colomb.* 28: 71-79.
- [12] Kufa, T. and Burkhardt, J., 2011, Stomatal characteristics in arabica coffee germplasm accessions under contrasting environments at Jimma, Southwestern Ethiopia, *Int. J. Botany* 7: 63-72.
- [13] Sun, J.K., Li, T., Xia, J.B., Tian, J.Y., Lu, Z.H. and Wang, R.T. 2011. Influence of salt stress on ecophysiological parameters of *Periploca sepium bunge*, *Plant Soil Environ.* 57:139-144
- [14] Guerra-Guimarães, L., Vieira, A., Chaves, I., Pinheiro, C., Queiroz, V., Renaut, J. and Ricardo, C.P., 2014, Effect of greenhouse conditions on the leaf apoplastic proteome of *Coffea arabica* plants, *J. Proteomics* 57: 1-12.
- [15] Adds, J., Larkcom, E. and Miller, R.N., 1997, *The Organism and the Environment* (Nelson Advanced Modular Science, 2nd Ed.), Nelson Thornes, Ltd., Cheltenham.
- [16] The Pennsylvania State University, 2009, Why do tree leaves have different shapes, Available Source: <http://www.psu.edu/dept/nkbiology/naturetrail/leaves.html>, April 5, 2018.
- [17] Lake, J.A., Woodward, F.I., and Quick, W.P., 2002, Long-distance CO₂ signaling in plants, *J. Exp. Bot.* 53: 183-193.
- [18] Pallardy, S.G. and Kozlowski, T.T., 1979, Frequency and length of stomata of 21 *Populus* clones, *Can. J. Bot.* 57: 2019-2523.
- [19] Wang, S.G., Jia, S.S., Sun, D.Z., Wang, H.Y., Dong, F.F., Ma, H.X., Jing, R.L. and Ma, G., 2015, Genetic basis of traits related to stomatal conductance in wheat cultivars

- in response to drought stress, *Photosynthetica* 53: 299-305.
- [20] Pompelli, M.F., Martins, S.C.V., Celin, E.F., Ventrella, M.C. and DaMatta, F.M., 2010, What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf plasticity of coffee plants grown under full-sun and shady conditions?, *Braz. J. Biol.* 70: 1083-1088.
- [21] Elagoz, V., Hahn, S.S. and Manning, W.J., 2006, Acquired changes in stomatal characteristics in response to ozone during plant growth and leaf development of bush beans (*Phaseolus vulgaris* L.) indicate phenotypic plasticity, *Environ. Pollut.* 140: 395-405.
- [22] Petrova, Y., 2012, The effect of light intensity on the stomatal density of lavender, *Lavandula angustifolia*, *Young Sci. J.* 12: 89-93.
- [23] Adams, W.W.III., 1988, Photosynthetic Acclimation and Photoinhibition of Terrestrial and Epiphytic CAM Tissue Growing in Full Sunlight and Deep Shade, pp. 123-134, In Evans, J.R., Caemmerer, S. and Adams, W.W.III. (Eds.), *Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade*, CSIRO Australia, Melbourne.
- [24] Kumar, D. and Tieszen, L.L., 1980, Photosynthesis in *Coffea arabica*, I. effects of light and temperature, *Expl. Agric.* 16: 13-19.
- [25] Koike, T., Kitao, M., Maruyama, Y., Mori, S. and Lei, T.T., 2000, Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile, *Tree Physiol.* 21: 951-958.
- [26] Constable, G.A. and Ranson, H.M., 1980, Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use of cotton, *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 89-100.
- [27] Araus, J.L., Amaro, T., Zuhair, Y. and Nachit, M.M., 1997, Effect of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat, *Plant Cell Environ.* 20: 1484-1494.