

เส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขมภายใต้ความเข้มข้นหลายระดับ ของคาร์บอนไดออกไซด์

Light Response of *Amaranthus tricolor* Leaf at Different Levels of CO₂ Concentrations

ศรีสังวาลย์ ลายวิเศษกุล^{1,2,3} และ สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์^{1,2,4*}
Srisangwan Laywisadkul^{1,2,3} and Suntaree Yingjajaval^{1,2,4*}

Abstract

The response of photosynthesis rate under different levels of photosynthetic photon flux (PPF) from 0-2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and ambient CO₂ concentration (C_a) from 100-1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ was examined using the green leaf cultivar (AS220) and the red leaf cultivar (AS224-A) of *Amaranthus tricolor*. The data were fitted to a non-rectangular hyperbola light response function. Elevating the level of C_a to 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ increased the maximum gross photosynthesis rate (P_m) to 93 in green leaf and 73 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in red leaf, which were 52% and 46% higher respectively than the values at normal C_a. The saturation light (I_s) and the electron transport rate (ETR) were higher with the increasing C_a, whereas the dark respiration rate (R_d) and the light compensation (I_c) became lower.

Increasing radiation induces the opening of stomata, the stomatal conductance (g_s) increased markedly with PPF. The green leaf had higher levels of g_s and greater response to PPF than the red leaf. On the other hand, elevated C_a which caused an increase in the CO₂ concentration in the intercellular space of the leaf (C_i) induced substantial closure of the stomata. At C_a 100 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ the highest values of g_s at the maximum PPF were in the range of 606-694 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, which dropped to 101-168 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ at C_a of 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$. However, the larger CO₂ gradients compensated for the effect of the smaller opening of stomata, resulting in no reduction of the net photosynthesis rate.

Keywords: amaranth, light response, electron transport, elevated CO₂ concentration, stomatal conductance

¹ ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จ.นครปฐม 73140

Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom 73140, Thailand

² ศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา

Center of Excellence on Agricultural Biotechnology (AG-BIO/PERDO-CHE), Bangkok 10900, Thailand

³ ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยนครสวรรค์ อ.เมือง จ.พิษณุโลก 65000

Biology Department, Faculty of Science, Naresuan University, Phisanulok 65000

⁴ คณะศิลปศาสตร์และวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน นครปฐม 73140

Faculty of Liberal Arts and Science, Kasetsart University, Kamphaeng Saen, Nakhon Pathom 73140

รับเรื่อง: ธันวาคม 2553

* Corresponding author : srisangwan@gmail.com

บทคัดย่อ

ศึกษากระบวนการสังเคราะห์แสงของใบ ภายใต้ความเข้มแสงหลายระดับในช่วง 0-2500 $\mu\text{molIPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ (C_a) หลายระดับในช่วง 100-1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ โดยใช้พืชตัวอย่างเป็นผักโขม 2 พันธุ์ คือพันธุ์ใบสีเขียว AS220 และใบสีแดง AS224-A เส้นตอสนองแต่ละเส้นใช้คำนวณพารามิเตอร์ ซึ่งพบว่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) มีค่าสูงขึ้นได้อีกเมื่อ C_a เพิ่มขึ้น โดยที่ C_a 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ค่า P_m เพิ่มขึ้นเป็น 93 ในใบพันธุ์สีเขียว และเป็น 73 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ในใบพันธุ์สีแดง ซึ่งเป็นการเพิ่มจากค่าเมื่อ C_a อยู่ในระดับบรรยากาศปกติ 52% และ 46% ตามลำดับ ทั้งค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) และอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR) มีค่าเพิ่มขึ้น ในขณะที่อัตราหายใจในความมืด (R_d) และจุดชดเชยแสง (I_c) มีระดับลดลง เมื่อค่า C_a เพิ่มขึ้น

ความเข้มแสงชักนำให้ปากใบเปิดมากขึ้น ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) เพิ่มขึ้นตามความเข้มแสง พันธุ์ใบสีเขียวมีค่าน้ำไหลปากใบที่สูงกว่าและตอบสนองต่อความเข้มแสงที่สูงกว่าพันธุ์ใบสีแดง ในทางกลับกัน เมื่อ C_a เพิ่มขึ้นจากระดับปกติในบรรยากาศ ซึ่งทำให้ความเข้มข้น CO_2 ภายในช่องว่างระหว่างเซลล์ของใบ (C_i) เพิ่มขึ้นตาม จะส่งผลให้ปากใบปิดแคบลงอย่างมาก ที่ระดับ C_a 100 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ค่า g_s ที่ความเข้มแสงสูงสุดมีค่าอยู่ในช่วง 606-694 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และมีค่าลดลงเหลือ 101-168 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ที่ C_a 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ อย่างไรก็ตาม การปิดแคบลงของปากใบไม่มีผลทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิลดลง เพราะระดับของ C_i สูงเพียงพอต่อกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (carboxylation)

คำนำ

ศักยภาพการสังเคราะห์แสง ของใบพืช ประเมินได้จากค่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) โดยการวัดเส้นตอสนองต่อแสง พืชที่ปลูกในประเทศไทยมีรายงานค่า P_m อยู่ในช่วงที่กว้างมาก ตัวอย่างพืช C3 เช่น ใบพริกชี้หูนีมีค่า 28.7-34.8 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Hirun-on *et al.*, 2006) ใบมะละกอมีค่า 22.5-27.9 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Chutteang *et al.*, 2005) และ 7.5 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ในใบมังคุด (Yingjajaval and Chuennakorn, 2007) ส่วนพืช C4 เช่น ใบผักโขม มีค่าสูงอยู่ที่ 49-66 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Kaewthongrach and Yingjajaval, 2009) และ ใบอ้อยมีค่า 25-35 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yingjajaval, unpublished) ส่วนพืชพวก CAM เช่นใบกัลยไม้สกุลหวายมีค่าต่ำ 6-7 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Chuennakorn and Yingjajaval, 2007) จึงเห็นได้ว่าค่า P_m แตกต่างกันไปตามชนิดของพืช และวิถีการสังเคราะห์แสง ซึ่งเป็นลักษณะเฉพาะตัวของพืช อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของใบพืช เปลี่ยนแปลงไปตามสภาพแวดล้อมที่พืชได้รับ ความเข้มแสงมีการผันแปรอย่างมากในรอบวัน ส่วนความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศมีค่าสูงในช่วงเช้าตรู่แล้วลดลงมีระดับค่อนข้างคงที่ทั้งวันจนถึงช่วงเย็น แต่ปริมาณ CO_2 ที่

สามารถแพร่เข้าสู่ภายในใบมีค่าขึ้นกับค่าน้ำไหลปากใบซึ่งสะท้อนความกว้างของการเปิดปากใบขณะนั้น วัตถุประสงค์ของการทดลองนี้ ต้องการศึกษ้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของใบผักโขม เมื่ออยู่ภายใต้ความเข้มข้นหลายระดับของ CO_2 ในอากาศ เพื่อความเข้าใจถึงผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบ ภายใต้สภาพที่แรงขับเคลื่อนคือทั้งความเข้มข้นของวัตถุดิบ และความเข้มแสงมีการผันแปร ในที่นี้เลือกผักโขมซึ่งเป็นพืช C4 ที่มีศักยภาพการสังเคราะห์แสงสูงเป็นตัวอย่างในการศึกษา โดยใช้ข้อมูลเบื้องต้นของการศึกษาการสังเคราะห์แสงของใบผักโขมในสภาพที่ได้รับ CO_2 ในอากาศที่ความเข้มข้นปกติเป็นระดับอ้างอิง (Kaewthongrach and Yingjajaval, 2009) ผักโขมนอกจากจะเป็นพืชที่มีศักยภาพการสังเคราะห์แสงที่สูงแล้วยังมีคุณค่าทางโภชนาการสูง และมีการส่งเสริมให้ปลูกเพื่อการบริโภคเป็นผักในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ (Lin and Ehleringer, 1983)

อุปกรณ์และวิธีการ

วัดอัตราแลกเปลี่ยนก๊าซของใบผักโขม ในสภาพกลางแจ้ง โดยกำหนดความเข้มแสงและความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศหลายระดับ เปรียบเทียบระหว่างผักโขม

สองพันธุ์ คือใบสีเขียวและใบสีแดง วัดเส้นตอบสนองต่อแสงในช่วงความเข้มแสง 0-2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และในช่วงความเข้มข้นของ CO_2 100-1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ กำหนดความเข้มข้นของ CO_2 คงที่ระดับหนึ่ง แล้วจึงปรับระดับความเข้มแสงเพื่อให้ได้เส้นตอบสนองต่อแสงหนึ่งเส้นสำหรับแต่ละระดับความเข้มข้นของ CO_2 ใช้ใบที่พัฒนาเต็มที่แล้วและใช้เวลาในการวัดพันธุ์ละ 1 วัน ในช่วงเวลา 8-16 น. ระหว่างวันที่ 24 และ 27 มิถุนายน 2552

การเตรียมต้นผักโขม

เมล็ดพันธุ์ผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว AS220 และใบสีแดง AS224-A ได้จากศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ม.เกษตรศาสตร์ กำแพงแสน เพาะเมล็ดในวัสดุปลูก (peatmoss) จนกล้าอายุ 20 วัน ย้ายปลูกลงในกระถางเส้นผ่าศูนย์กลางขนาด 30 ซม. ปลูกเป็นต้นเดียวในกระถางที่วางอยู่กลางแจ้งในแปลงของศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ควบคุมให้น้ำในดินมีค่าพลังงานกัมกับกอนดิน (matric potential) อยู่ในช่วง -20 ถึง -40 kPa โดยอ่านค่าจากเครื่องวัดแรงดึงน้ำของดิน (tensiometer) เลือกต้นที่สมบูรณ์และติดตามอายุใบจนมีพัฒนาการเต็มที่ที่อายุ 11 วันตามรายงานของ Kaewthongrach and Yingjajaval (2009) ต้นผักโขมมีอายุ 46 วัน หลังเพาะเมล็ด

เส้นตอบสนองต่อแสง (Light response)

ศึกษาโดยใช้หลักการแลกเปลี่ยนก๊าซของใบ วัดด้วยเครื่องวัดระบบสังเคราะห์แสงรุ่น LI-6400-40 (Licor, Inc., U.S.A) ตั้งให้อุณหภูมิภายในกล่องบรรจุใบคงที่ที่ 30C ความชื้นสัมพัทธ์ 70-75% อัตราเร็วของอากาศไหลผ่านใบ 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$ โดยให้ปลายสายอากาศเข้าอยู่ในถึง 20 ลิตร ตั้งระดับความเข้มข้น CO_2 ในอากาศที่ผ่านใบ (C_a) คงที่ระดับหนึ่ง แล้วปรับความเข้มแสง (LED red/blue light source) ตามโปรแกรมอัตโนมัติลดลงเป็นขั้นตั้งแต่ 2500 จนถึง 0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ซึ่งเป็นสภาพอ้างอิงที่ได้จากการทดลองของ Kaewthongrach and Yingjajaval (2009) ในเวลาเดียวกันเครื่องจะวัดค่าการเรืองแสงฟลูออเรสเซนซ์ของระบบแสง 2 (chlorophyll fluorescence of PSII) ขณะใบอยู่ในสภาพที่ได้รับแสงด้วยอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) เป็นผลคูณของค่านำไหลรวม

(g) กับความแตกต่างของความเข้มข้นของ CO_2 ระหว่างอากาศ (C_a) กับช่องว่างระหว่างเซลล์ในใบ (C_i)

$$A = g_i(C_a - C_i)$$

โดยที่ค่านำไหลรวมเป็นฟังก์ชันของค่านำไหลผ่านชั้นบางติดผิวใบ (boundary layer conductance, g_b) และค่านำไหลปากใบ (stomatal conductance, g_s) กล่าวคือ $(1/g_i) = (1/g_b) + (1/g_s)$

หลังจากได้เส้นตอบสนองต่อแสงครบหนึ่งเส้นแล้ว จึงปรับเปลี่ยนความเข้มข้นของ CO_2 ไปอีกระดับหนึ่ง โดยลดจากระดับ 400 ลงถึง 0 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ แล้วเพิ่มกลับขึ้นใหม่จนถึง 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$

การประเมินค่าพารามิเตอร์

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิกับความเข้มแสง (เส้นตอบสนองต่อแสง) อธิบายได้ด้วยสมการ non-rectangular hyperbola (Thornley and Johnson, 1990) ดังนี้

$$A = \frac{1}{2\theta} \left(\alpha I + P_m - \sqrt{(\alpha I + P_m)^2 - 4\theta \alpha I P_m} \right) - R_d \quad (2)$$

เมื่อ P_m เป็นอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (maximum gross photosynthesis rate) α เป็นค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (photochemical efficiency) ซึ่งเป็นค่าความชันของฟังก์ชันเส้นตรงของ A กับความเข้มแสงในช่วงต่ำ (ประมาณ 0-400 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) I เป็นความเข้มแสงในช่วงคลื่น 400-700 nm (photosynthetic photon flux) R_d เป็นอัตราหายใจในความมืด (dark respiration rate) สมการนี้ใช้ได้เมื่อ θ ซึ่งเป็นค่าควบคุมความโค้งของเส้นภาพ มีค่า $0 < \theta < 1$ โดย θ มีความหมายว่า

$$\theta = \frac{g_m}{g_m + g_d}$$

เมื่อ g_m เป็นค่านำไหลสำหรับการแพร่ของ CO_2 ผ่านเมสโซฟิลล์ (mesophyll conductance, หรือ carboxylation efficiency) g_d คือค่านำไหลรวมของการแพร่ CO_2 จากบรรยากาศผ่านชั้นบางติดผิวใบ ผ่านปากใบ จนถึงผนังเซลล์ของเมสโซฟิลล์ (Thornley and Johnson, 1990; Ruangwittayachot, 2004)

การเรืองแสงฟลูออเรสเซนซ์ของระบบแสง 2 บ่งบอกประสิทธิภาพการใช้แสงของใบ ขณะที่ได้รับแสง (quantum efficiency of PSII electron transport in illuminated leaf, Φ_{PSII}) โดยแสดงเป็นค่าสัดส่วนของพลังงานแสงที่ใช้ในกระบวนการใช้แสง (photochemistry) เทียบกับพลังงานแสงทั้งหมดที่ใบดูดกลืน (Licor, 2004) ดังสมการ

$$\Phi_{PSII} = \frac{F'_m - F_s}{F'_m}$$

เมื่อ F'_m เป็นค่ารังสีฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดของใบขณะได้รับความเข้มแสงสูงมาก (maximal fluorescence during a saturating light flash) และ F_s เป็นค่ารังสีฟลูออเรสเซนซ์ของใบที่ได้รับความเข้มแสงขณะนั้น (steady state fluorescence) ค่า Φ_{PSII} ใช้ในการคำนวณอัตราการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (electron transport rate, ETR) ดังสมการ

$$ETR = \Phi_{PSII} \times f \times I \times \alpha_{leaf}$$

โดย f เป็นค่าสัดส่วนของแสงที่เข้าสู่ระบบแสง PSII เทียบกับ PSI ในพืช C4 ค่า f เท่ากับ 0.4 และ α_{leaf} ซึ่งเป็นค่าสัมประสิทธิ์การดูดกลืนแสงของใบมีค่าเท่ากับ 0.85 (Licor, 2004) ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบแสดงในรูปฟังก์ชัน non-rectangular hyperbola คล้ายคลึงกับสมการที่ 2

$$ETR = \frac{1}{20_{ETR}} \left[\alpha_{ETR} I + ETR_{max} - \sqrt{(\alpha_{ETR} I + ETR_{max})^2 - 40_{ETR} \alpha_{ETR} I ETR_{max}} \right]$$

เมื่อ α_{ETR} เป็นค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (maximum quantum efficiency of linear whole-chain electron transport) เป็นค่าความชันของฟังก์ชันเส้นตรงระหว่าง ETR และความเข้มแสงในช่วง 0-400 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ θ_{ETR} เป็นค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ และ ETR_{max} เป็นอัตราสูงสุดของกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (maximum rate of linear whole chain electron transport) (Yin *et al.*, 2004)

การคำนวณพารามิเตอร์ของสมการ 2 และ 6 ใช้วิธี nonlinear least-square regression ด้วยคำสั่ง solver ในโปรแกรม Microsoft Excel โดยในสมการ 2 กำหนดเพิ่มเติมได้จุดชดเชยแสง (I_c) เป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $A=0$ และ จุดความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) เป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $A=0.85P_m$ สำหรับสมการ 6 กำหนดจุดชดเชยแสง (I_{cETR}) เป็นค่า I เมื่อ $ETR=0$ และ ความเข้มแสงที่ทำให้อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน อิ่มตัว (I_{sETR}) ได้เมื่อ $ETR=0.85 ETR_{max}$

ผลและวิจารณ์

เส้นตอบสนองต่อแสง

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ผันตามความเข้มแสง (PPF) ภายใต้ระดับความเข้มข้น CO_2 ในอากาศ (C_a) คงที่หนึ่งๆ โดย A เพิ่มขึ้นในแนวเส้นตรงช่วงความเข้มแสง 0-800 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ภาพที่ 1) ความชันของแต่ละเส้นมีค่าใกล้เคียงกันมาก แสดงด้วยค่า α ในช่วง 0.051-0.054 $\mu\text{molCO}_2 \mu\text{molPPF}^{-1}$ (ตารางที่ 1) แสดงว่าในช่วงความเข้มแสงนี้ A จะถูกกำหนดโดยความเข้มแสงที่ใบได้รับ แต่ที่ความเข้มแสงที่เพิ่มสูงกว่า 800 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ค่า A เพิ่มขึ้นในอัตราที่ลดลงโดยเส้นฟังก์ชันมีลักษณะโค้งเข้าหาระดับคงที่ (ภาพที่ 1) ซึ่งเป็นช่วงที่ค่า A ถูกควบคุมด้วยความเข้มข้นของ CO_2 โดยค่า A เพิ่มขึ้นตามระดับ C_a ที่เพิ่มขึ้น ซึ่งแสดงว่าค่า A สามารถถูกยกระดับได้อีกเมื่อให้ใบได้รับ CO_2 เพิ่มขึ้นในสภาพที่มีความเข้มแสงเพียงพอ การเปลี่ยนแปลงของค่า A กับความเข้มแสงของทุกเส้นตอบสนองต่อแสงแสดงลักษณะคล้ายกันในทั้งสองพันธุ์ แต่พันธุ์ใบสีเขียว AS220 มีระดับของ A สูงกว่าพันธุ์ใบสีแดง AS224-A เมื่อใบอยู่ภายใต้ความเข้มแสง 2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ พันธุ์ใบสีเขียวค่า A สูงสุดเกิดขณะที่ C_a 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ มีค่า 70.7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และค่า A ต่ำสุดเกิดขณะที่ C_a 100 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ มีค่า 23.1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ส่วนพันธุ์ใบสีแดงค่า A สูงสุด มีค่า 62.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และค่า A ต่ำสุด มีค่า 18.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$

ค่าน้ำไหลของปากใบ (g_s) มีการเปลี่ยนแปลงแบ่งได้เป็น 3 กลุ่มตามระดับความเข้มข้นของ CO_2 (ภาพที่ 2)

กลุ่มแรกเป็นกลุ่มอ้างอิงที่ใบได้รับ CO_2 ไกล่เคียงกับที่มีอยู่ในบรรยากาศปกติ คือ $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ระดับของค่า g_s จะต่ำกว่ากลุ่มที่ใบได้รับ C_a ต่ำกว่าบรรยากาศปกติ (กลุ่ม 2) และสูงกว่ากลุ่มที่ใบได้รับ C_a สูงกว่าบรรยากาศปกติ (กลุ่ม 3) ในแต่ละกลุ่มปรากฏว่า g_s มีการตอบสนองต่อความเข้มแสงคล้ายกัน (ภาพที่ 2 a-b) คือมีช่วงที่ต้องการแสงในการชักนำให้ปากใบเปิดกว้างขึ้น หลังจากนั้น g_s เริ่มมีค่าเข้าใกล้ค่าคงที่ กลุ่มแรกที่ใบอยู่ใน C_a ไกล่เคียงกับสภาพธรรมชาติ ค่า g_s เพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงตลอดช่วง ในขณะที่ใบในกลุ่มที่ 2 และ 3 ต้องการความเข้มแสงในช่วงแคบในการชักนำให้ปากใบเปิดกว้างขึ้น คืออยู่ในช่วง $0-100 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ พบว่าพันธุ์ใบสีเขียวมีความชันของฟังก์ชันความสัมพันธ์สูงกว่าใบสีแดง แสดงถึงความไวในการเปิดปิดของปากใบที่ตอบสนองต่อ CO_2 ที่มากกว่า

นอกจากความเข้มแสง การเปิดปากใบมีการตอบสนองต่อความเข้มข้นของ CO_2 ภายในใบ (C_i) อย่างเห็นได้ชัดเจนนั่งแสดงในภาพที่ 2c และ 2d ค่า C_a ที่เพิ่มขึ้นทำให้ค่า C_i เพิ่มขึ้น และปากใบปิดแคบลงเมื่อค่า C_i สูงขึ้น (Morison, 1987; Willmer and Fricker, 1996) ค่า g_s มีค่าต่ำประมาณคงที่อยู่ที่ $50 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ เมื่อ C_i มีค่าตั้งแต่ $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ และมากกว่า ค่า g_s ระดับนี้ในใบพืชทั่วไปจะเรียกว่าเป็นระดับปากใบปิด อย่างไรก็ตามการปิดแคบของปากใบเมื่อ C_i เพิ่มขึ้น ไม่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิลดลงภายใต้สภาพแสงเพียงพอ เพราะ CO_2 สามารถแพร่เข้าสู่ใบได้ในอัตราที่เพียงพอต่อกระบวนการตรึง (carboxylation)

การตอบสนองของปากใบต่อแสงและ CO_2 ของทั้งสองพันธุ์มีลักษณะคล้ายกัน แต่พันธุ์ใบสีเขียวมีปากใบที่เปิดมากกว่าใบสีแดงที่ทุกระดับ C_a การเปลี่ยนแปลงของความเข้มแสงและ CO_2 ในบรรยากาศ มีผลทำให้ระดับการเปิดของปากใบเปลี่ยนแปลงไปได้มาก

ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง

ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (Φ_{PSII}) ของแต่ละเส้นตอบสนองของแสงนั้นแปรผกผันกับความเข้มแสงที่ใบได้รับ (ภาพที่ 3 a-b) แสดงว่าระดับ

ความเข้มแสงที่สูงขึ้นนั้นทำให้สัดส่วนของแสงที่นำไปใช้ในกระบวนการ photochemistry ต่ำลง ที่ความเข้มแสงใกล้เคียง ค่า Φ_{PSII} มีค่าสูงสุด 0.62-0.69 และลดลงเหลือเพียง 0.11-0.25 ที่ความเข้มแสง $2500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ส่วนความสัมพันธ์ระหว่างค่า Φ_{PSII} กับ C_i ที่ระดับความเข้มแสงเดียวกัน พบว่าค่า Φ_{PSII} มีค่าเพิ่มขึ้นรวดเร็วในช่วง C_i 0-100 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ แล้วมีลักษณะโค้งเข้าหาค่าคงที่เมื่อ C_i เพิ่มขึ้น (ภาพที่ 3 c-d) ซึ่งในใบของทั้งสองพันธุ์มีลักษณะใกล้เคียงกัน

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (ETR) และความเข้มแสง มีลักษณะคล้ายกับเส้นตอบสนองต่อแสง และความสัมพันธ์ระหว่าง A กับ ETR มีลักษณะเป็นเส้นตรง ค่าความชันของเส้นตรงนี้แสดงปริมาณ CO_2 ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วยอิเล็กตรอนที่เคลื่อนย้าย (dA/dETR) ทุกเส้นตอบสนองต่อแสงมีความชันใกล้เคียงกัน (ตารางที่ 1) พันธุ์ใบสีเขียวมีค่า dA/dETR ในช่วง 0.25-0.28 และใบสีแดงมีค่าในช่วง 0.23-0.28 $\mu\text{molCO}_2 \mu\text{molE}^{-1}$ หรืออีกนัยหนึ่งต้องใช้อิเล็กตรอน 3.5-4.0 μmolE ในพันธุ์ใบสีเขียวและ 3.6-4.3 μmolE ในพันธุ์ใบสีแดงในการตรึง CO_2 1 μmol ค่า dA/dETR ที่ได้ใกล้เคียงกับค่าที่รายงานโดย Kaewthongrach and Yingjajaval (2009)

ค่าพารามิเตอร์ของฟังก์ชันการสังเคราะห์แสง

ผลการเข้ารูปสมการฟังก์ชันของเส้นตอบสนองต่อแสงตามสมการที่ 2 และ 6 จะให้ค่าต่างๆ ซึ่ง แสดงในตารางที่ 1

ค่าพารามิเตอร์จากสมการที่ 2 คือ ค่า P_m , R_d , I_s , I_c และ θ มีค่าผันแปรกับ C_a ดังแสดงในภาพที่ 4 ผลที่ได้แสดงชัดเจนว่าศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขมสามารถถูกยกระดับให้สูงขึ้นได้เมื่อความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศเพิ่มขึ้น โดยค่า P_m เพิ่มขึ้นได้อีก 52% ในพันธุ์ใบสีเขียว และเพิ่มได้อีก 46% ในพันธุ์ใบสีแดง เมื่อ C_a เพิ่มจาก 400 (ประมาณสภาพบรรยากาศปกติ) เป็น 1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ (แม้ปากใบจะปิดแคบลง แต่ CO_2 gradients มีค่าสูงขึ้น) P_m ที่สูงขึ้นทำให้ใบผักโขมมี I_s สูงขึ้น ขณะที่ R_d และ I_c ลดลง (ภาพที่ 4 b-d)

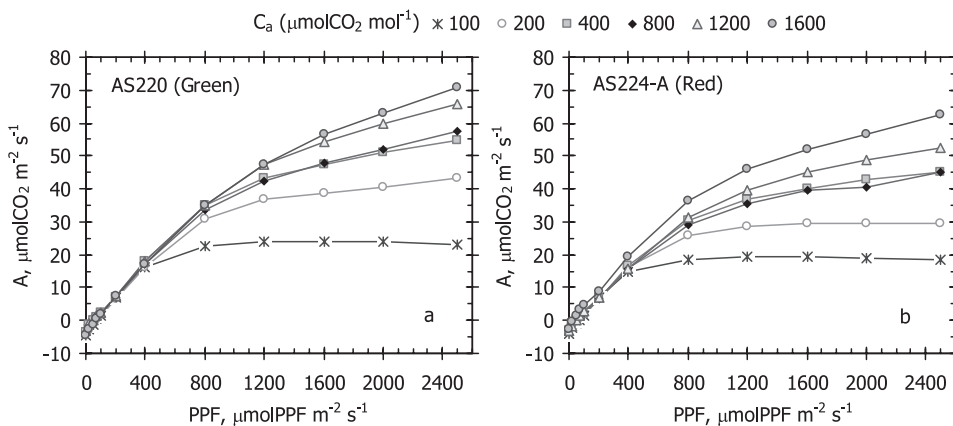
อย่างไรก็ดีกระบวนการ carboxylation ที่เพิ่มขึ้นภายใต้ C_a ที่เพิ่มขึ้นนี้ไม่มีผลต่อค่า α ซึ่งมีค่าคงที่อยู่ที่ 0.052 - 0.054 $\mu\text{molCO}_2 \mu\text{molPPF}^{-1}$ (ภาพที่ 4e) ส่วนค่า θ พบว่ามีค่าสูงใกล้เคียงกับ 1 ที่ C_a ต่ำ (ภาพที่ 4f) แสดงว่าเป็นช่วงที่กระบวนการ carboxylation ถูกจำกัดด้วยปริมาณ CO_2 และเมื่อ C_a เพิ่มขึ้น ค่า θ มีค่าลดลง และอัตราการแพร่ของ CO_2 เข้าสู่ใบ (g_d) เริ่มมีบทบาทกำหนดอัตราการตรึง CO_2 ของกระบวนการ carboxylation ค่าพารามิเตอร์ที่คำนวณได้จากเส้นตอบสนองต่อแสงที่ระดับ C_a 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ในการทดลองนี้มีค่าใกล้เคียงกับค่าที่ได้ในการศึกษาของ Kaewthongrach and Yingjajaval (2009) ในผักโขมของทั้งสองพันธุ์

เมื่อ C_a เพิ่มขึ้น จะทำให้ค่า ETR_{max} และ I_{sETR} เพิ่มขึ้นตามไปด้วย โดยพันธุ์ใบสีเขียวมีระดับสูงกว่าใบสีแดง (ภาพที่ 5 a-b) ลักษณะความสัมพันธ์ของพารามิเตอร์ต่างๆในสมการที่ 6 กับ ค่า C_a แสดงความคล้ายคลึงกับของอัตราสังเคราะห์แสง (ภาพที่ 4)

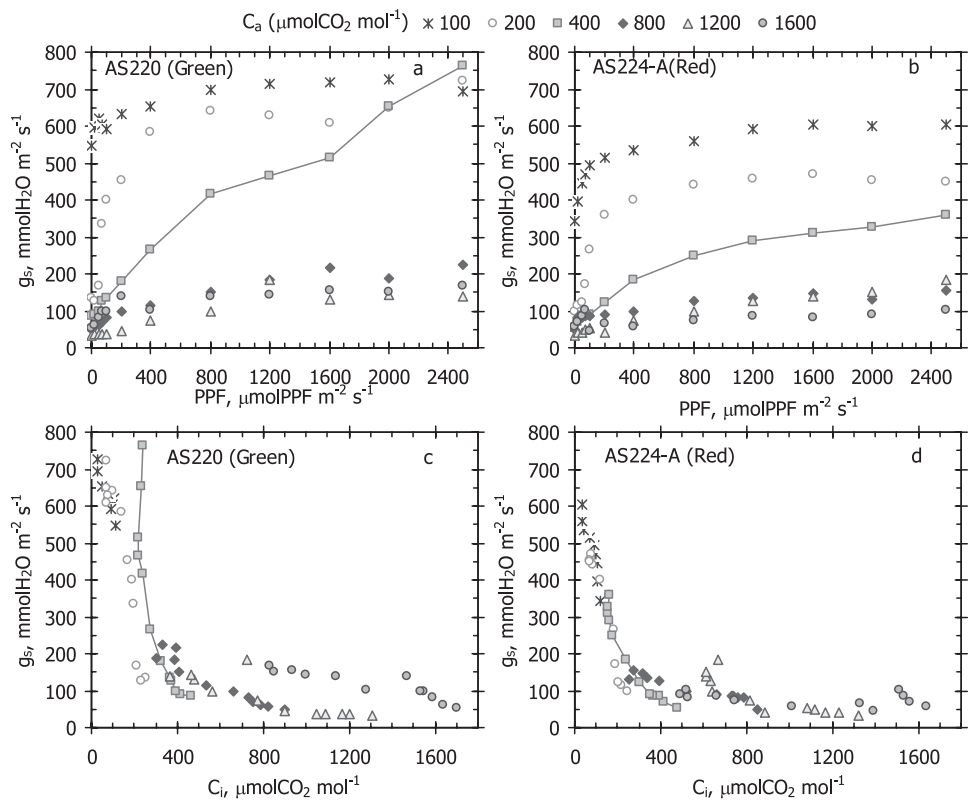
ภาพที่ 5e แสดงค่า $dA/d\text{ETR}$ พบว่าเมื่อ C_a เพิ่มขึ้นทั้ง A และ ETR เพิ่มขึ้น แต่ในช่วงแรก ETR เพิ่มขึ้นมากกว่า

ทำให้ $dA/d\text{ETR}$ ลดลง ช่วงที่ C_a สูงกว่า 800 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ค่า ETR คงที่ แต่ A ยังเพิ่ม ทำให้ $dA/d\text{ETR}$ กลับเพิ่มสูงขึ้นใหม่ แสดงว่าขณะที่ความเข้มข้นเพิ่มขึ้นในช่วง C_a ต่ำ กระบวนการใช้แสงมีอัตราที่เพิ่มขึ้นได้รวดเร็วกว่าอัตราของกระบวนการ carboxylation แต่การเพิ่มขึ้นของระดับ C_a สามารถทำให้กระบวนการ carboxylation มีอัตราเพิ่มได้อีก ขณะที่กระบวนการใช้แสงมีอัตราสูงเต็มที่อยู่ก่อนแล้ว

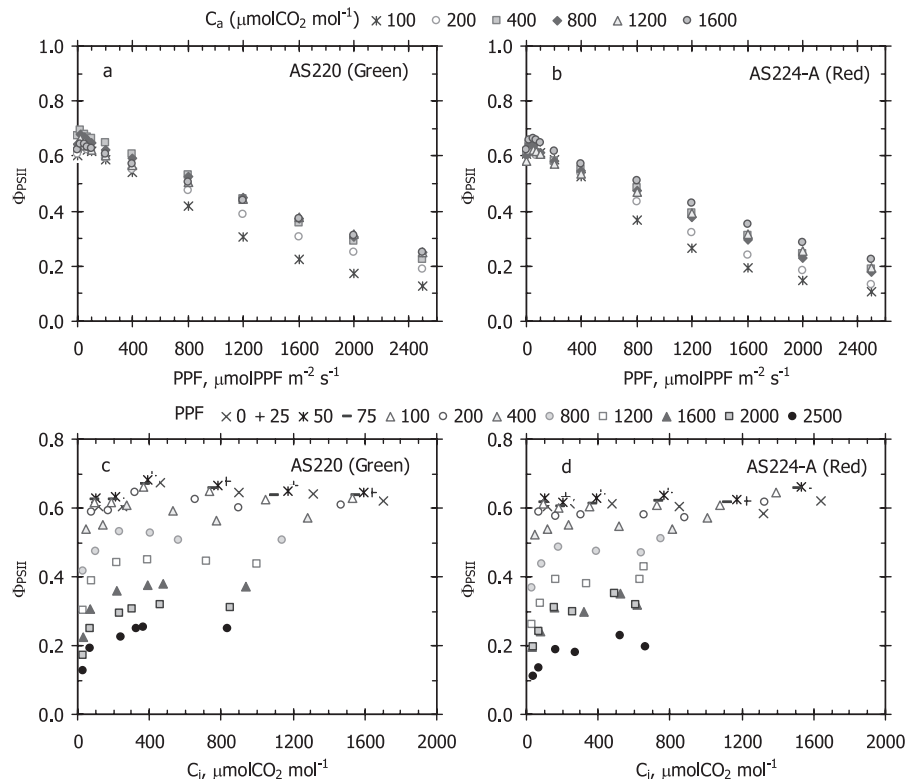
ผักโขม เป็นพืชที่มีระบบการระบายพลังงานส่วนเกิน หรือมี non-photochemical quenching (NPQ) ที่ดี พิจารณาว่าภายใต้ระดับความเข้มแสงที่สูง แม้สัดส่วนของพลังงานแสงที่ใช้ใน photochemistry (Φ_{PSII}) มีค่าน้อยลง แต่อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ยังไม่ลดลง โดยระบบการระบายพลังงานส่วนเกินอย่างหนึ่ง ที่พืชส่วนมากใช้ คือ การระบายความร้อนซึ่งเกี่ยวข้องกับ xanthophyll cycle ร่วมกับการเกิดความแตกต่างของ pH ระหว่าง thylakoid membrane (proton gradient or a low internal pH) (Demmig-Adams and Adams, 1996)



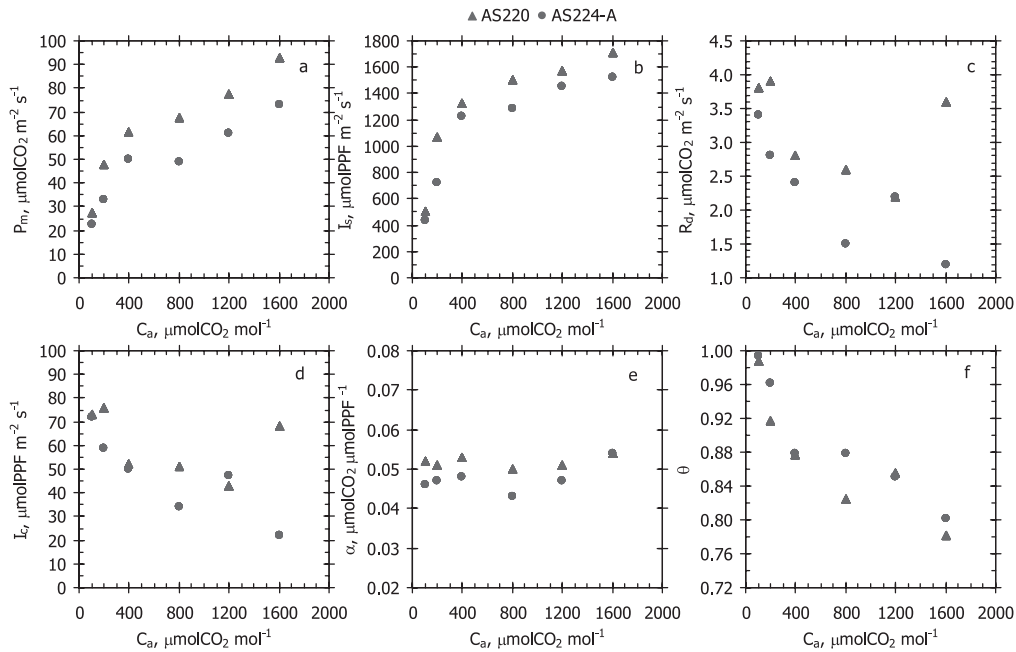
ภาพที่ 1 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิกับความเข้มแสงที่ใบผักโขมได้รับ ที่ความเข้มข้นหลายระดับของ CO_2 ในอากาศ (C_a) 100-1600 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ของ (a) ผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว (AS220) และ (b) ใบแดง (AS224-A)



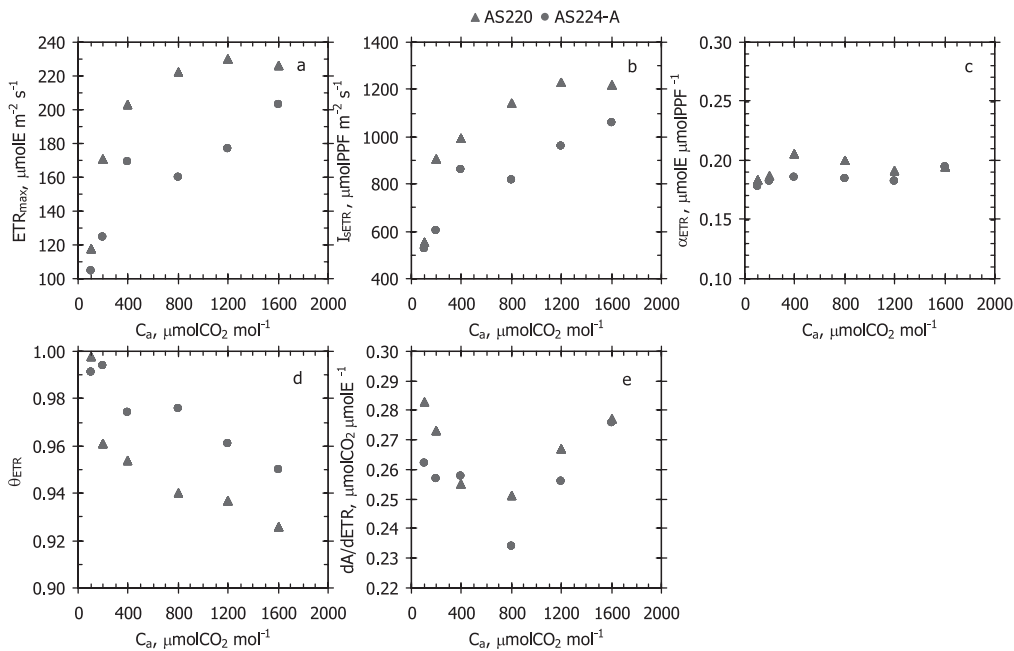
ภาพที่ 2 ความสัมพันธ์ระหว่างค่านำไหลปากใบ กับ (a-b) ความเข้มแสง และ (c-d) กับความเข้มข้นของ CO_2 ภายในใบ (C_i) ของผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว AS220 และ ใบสีแดง AS224-A เส้นในภาพเป็นค่าเมื่อ C_a เท่ากับ $400 \mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ซึ่งใกล้เคียงกับความเข้มข้นของ CO_2 ในบรรยากาศ



ภาพที่ 3 ความสัมพันธ์ระหว่างประสิทธิภาพการใช้แสงกับ (a-b) ความเข้มแสง และ (c-d) กับความเข้มข้น CO_2 ภายในใบ (C_i) ของผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว (AS220) และ ใบสีแดง (AS224-A)



ภาพที่ 4 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นของ CO₂ ในอากาศ กับ (a) อัตราการสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (b) จุดความเข้มแสงอิ่มตัว (c) อัตราหายใจในความมืด (d) จุดชดเชยแสง (e) ประสิทธิภาพการใช้แสง และ (f) ค่าควบคุมความโค้งของเส้นภาพ (θ) ของผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว (AS220) และ ใบสีแดง (AS224-A)



ภาพที่ 5 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นของ CO₂ ในอากาศ กับ (a) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบสูงสุด (b) ความเข้มแสงที่ทำให้อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนอิ่มตัว (c) ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (d) ค่าควบคุมความโค้งของเส้นภาพ (θ_{ETR}) และ (e) สัดส่วนอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิต่อหนึ่งหน่วยอิเล็กตรอนที่เคลื่อนย้าย (dα/dETR) ของผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว (AS220) และ ใบสีแดง (AS224-A)

ตารางที่ 1 พารามิเตอร์ที่คำนวณได้จากเส้นตอบสนองต่อแสง (สมการ 2) และอัตราการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (สมการ 6) ที่ความเข้มข้น CO₂ ในอากาศระดับต่างๆ ของใบผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว (AS220) และ ใบสีแดง (AS224-A)

พันธุ์	พารามิเตอร์	ความเข้มข้นของ CO ₂ ในอากาศ (C _a , μmolCO ₂ mol ⁻¹)					
		100	200	400	800	1200	1600
AS220	A _{PPF 2500} , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	23.1	43.1	54.7	57.7	65.6	70.7
	P _m , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	27.6	47.7	61.3	67.8	77.3	93.0
	α, μmolCO ₂ μmolPPF ⁻¹	0.052	0.051	0.053	0.050	0.051	0.054
	θ	0.988	0.917	0.877	0.825	0.855	0.782
	R _d , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	3.8	3.9	2.8	2.6	2.2	3.6
	g _d /g _c	0.012	0.090	0.140	0.212	0.169	0.279
	I _s , μmolPPF m ⁻² s ⁻¹	500	1070	1324	1506	1574	1714
	I _c , μmolPPF m ⁻² s ⁻¹	73	76	52	51	43	68
	g _{s, PPF 2500} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	694	721	764	224	139	168
	Φ _{PSII, PPF 2500}	0.13	0.19	0.23	0.25	0.25	0.25
	ETR _{PPF 2500} , μmolE m ⁻² s ⁻¹	108	162	192	211	214	211
	ETR _{max} , μmolE m ⁻² s ⁻¹	118	171	203	222	230	226
	I _{sETR} , μmolPPF m ⁻² s ⁻¹	555	907	994	1141	1228	1217
	α _{ETR} , μmolE μmolPPF ⁻¹	0.183	0.187	0.206	0.200	0.191	0.194
	θ _{ETR}	0.998	0.961	0.954	0.940	0.937	0.926
dA/dETR, μmolCO ₂ μmolE ⁻¹	0.283	0.273	0.255	0.251	0.267	0.277	
AS224-A	A _{PPF 2500} , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	18.6	29.4	45.0	45.2	52.6	62.5
	P _m , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	22.3	32.8	50.1	49.0	61.0	73.1
	α, μmolCO ₂ μmolPPF ⁻¹	0.046	0.047	0.048	0.043	0.047	0.054
	θ	0.994	0.962	0.879	0.879	0.851	0.801
	R _d , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	3.4	2.8	2.4	1.5	2.2	1.2
	g _d /g _c	0.006	0.040	0.137	0.138	0.175	0.248
	I _s , μmolPPF m ⁻² s ⁻¹	437	725	1223	1288	1458	1519
	I _c , μmolPPF m ⁻² s ⁻¹	72	59	50	34	47	22
	g _{s, PPF 2500} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	606	448	361	154	185	101
	Φ _{PSII, PPF 2500}	0.11	0.13	0.19	0.18	0.20	0.23
	ETR _{PPF 2500} , μmolE m ⁻² s ⁻¹	93	113	159	152	167	193
	ETR _{max} , μmolE m ⁻² s ⁻¹	105	125	169	160	177	203
	I _{sETR} , μmolPPF m ⁻² s ⁻¹	525	602	863	816	963	1057
	α _{ETR} , μmolE μmolPPF ⁻¹	0.178	0.182	0.186	0.185	0.182	0.194
	θ _{ETR}	0.991	0.994	0.974	0.976	0.961	0.950
dA/dETR, μmolCO ₂ μmolE ⁻¹	0.262	0.257	0.258	0.234	0.256	0.276	

คำขอบคุณ

งานวิจัยนี้ ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนานวัตกรรมศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการอุดมศึกษา กระทรวงศึกษาธิการ (AG-BIO/PERDO-CHE) และขอขอบคุณศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน นครปฐม สำหรับงานภาคสนาม

เอกสารอ้างอิง

- Chuennakorn, P. and S. Yingjajaval. 2007. Leaf photosynthetic potential of *Dendrobium sp.* Sonia 'BOM JO'. Agricultural Science Journal. 38(5): 405-413. (with English abstract)
- Chutteang, C.; S. Yingjajaval and S. Wasee. 2005. Leaf photosynthesis potential of female and hermaphrodite papaya (*Carica papaya* cv. Khaeg Nuan). Agricultural Science Journal. 36(1-2): 77-86. (in Thai with English abstract)
- Demmig-Adams B. and W.W. Adams III. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. Trends Plant Sci 1: 21-26.
- Hirun-on, S., S. Yingjajaval and S. Wasee. 2006. Leaf photosynthetic potential of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) in parental lines 83-168 and KKU Cluster, F1 and F1 reciprocal. Agricultural Science Journal. 37(1): 65-75. (in Thai with English abstract)
- Kaewthongrach, R. and S. Yingjajaval. 2009. Leaf photosynthetic potential of *Amaranthus tricolor*. Agricultural Science Journal. 40(3): 401-410. (in Thai with English abstract)
- Licor. 2004. Using the LI-6400/LI-6400XT Version 6: Portable Photosynthesis System Manual. Licor Inc., Nebraska. U.S.A.
- Lin, Z.F. and J. Ehleringer. 1983. Photosynthetic characteristics of *Amaranthus tricolor*, a C₄ tropical leafy vegetable. Photosynthetic Research 4: 171-178.
- Morison, J.I.L. 1987. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. p. 229-251. In E. Zieger, G.D. Farquhar and I.R. Cowan (eds.). Stomatal Function. Stanford University Press, Stanford, California.
- Ruangwitthayachot, S. 2004. Shading effect of the white, the blue and the green color net-house on the leaf light response and growth of Chinese kale. Master thesis, Kasetsart University, Bangkok. (in Thai with English abstract)
- Thornley J.H.M. and I.R. Johnson. 1990. Plant and Crop Modelling. p. 213-242. Oxford University Press, New York.
- Willmer, C. and M. Fricker. 1996. Stomata. 2nd edition. Chapman & Hall. London.
- Yin, X., M.V. Oijen and A.H.C.M. Schapendonk. 2004. Extension of a biochemical model for the generalized stoichiometry of electron transport limited C₃ Photosynthesis. Plant, Cell and Environment 27(10): 1211-1222.
- Yingjajaval, S. and P. Chuennakorn. 2007. Basic Physiology on Leaf Gas Exchange and Water Potential of Mangosteen in Chanthaburi. Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen. 60 pp. (in Thai)