

**อิทธิพลของความเข้มแสงต่อจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์
และประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชันของใบผักโขม
CO₂ Compensation and Carboxylation Efficiency
at Different Radiation Intensities of *Amaranthus tricolor* Leaf**

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

Abstract

We investigated the effect of the levels of light intensity in the range of 100-2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on the magnitudes of CO₂ compensation (Γ) and carboxylation efficiency (mesophyll conductance, g_m) of the *Amaranthus tricolor* green leaf (cv. AS220) and the red leaf (cv. AS224-A). The higher values of Γ occurred at light intensity lower than 400 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$, of which the highest value was 12.7 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$. When the radiation was higher, Γ decreased to around 2-3 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ and approached 0 at the highest light intensity. The two cultivars had similar values of Γ . The leaf temperature during Γ measurement was in the range of 31-34°C.

Light intensity affected carboxylation efficiency in the same pattern as that of Γ but in an opposite direction. The high plateaus of g_m were attained in the light intensity range of 500-1500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Values of g_m were higher in the green leaf cultivar and remained high following the plateau, while g_m of the red leaf showed a drop afterwards. The decrease of g_m in the red leaf cultivar was seen as a result of both the lower carboxylation efficiency caused by higher leaf temperature and by the lower electron transport rate, which indicated a damage to the PSII light process. The highest value of g_m in the green leaf was 1180 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and of the red leaf was 909 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Overall, Γ decreased as g_m increased. The result verifies that light intensity has direct effect on Γ and g_m .

Keywords: amaranth, CO₂ compensation, carboxylation efficiency, mesophyll conductance, elevated light intensity

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 มหาวิทยาลัยนเรศวร 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

ศึกษาอิทธิพลความเข้มแสงช่วง 100-2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ต่อการเปลี่ยนแปลงค่าจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, Γ) และประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (carboxylation efficiency, g_m) ของผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว AS220 และใบสีแดง AS224-A พบว่าค่า Γ มีค่าสูงเมื่อความเข้มแสงต่ำกว่า 400 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ โดยมีค่าสูงได้ถึง 12.7 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ แต่เมื่อความเข้มแสงเพิ่มสูงกว่านี้ ค่า Γ ลดลงอย่างรวดเร็วเหลืออยู่ประมาณ 2-3 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ และลดลงเข้าใกล้ศูนย์เมื่อความเข้มแสงขึ้นสูงสุด ใบผักโขมทั้งสองพันธุ์มีค่า Γ ใกล้เคียงกัน ค่า Γ ที่วัดได้เกิดในช่วงอุณหภูมิใบ 31-34°C

ค่า g_m แสดงการเปลี่ยนแปลงกับความเข้มแสงในลักษณะเดียวกันกับค่า Γ แต่ในแนวตรงกันข้าม คือค่า g_m เพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงจนถึงระดับเพดานในช่วงความเข้มแสง 500-1500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ใบผักโขมพันธุ์ใบสีเขียวมีค่า g_m สูงกว่า และรักษาค่า g_m ให้สูงอยู่ได้หลังจากมีค่าถึงเพดานแล้ว ในขณะที่ผักโขมพันธุ์ใบสีแดงมีค่า g_m ลดลงหลังจากค่าสูงสุด ซึ่งเกิดจากสาเหตุที่ระบบการตรึง CO_2 มีประสิทธิภาพลดลงเมื่ออุณหภูมิใบสูงขึ้น ร่วมกับการมีอัตราการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนลดลงซึ่งสะท้อนถึงความเสียหายกับระบบรับแสงสอง ค่า g_m สูงสุดของผักโขมใบพันธุ์สีเขียวเท่ากับ 1180 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และของผักโขมพันธุ์ใบสีแดงเท่ากับ 909 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ในภาพรวมพบว่าค่า Γ มีค่าลดลงเมื่อ g_m มีค่าสูงขึ้น และความเข้มแสงส่งผลกระทบโดยตรงต่อพารามิเตอร์ของกระบวนการสังเคราะห์แสงทั้งค่า Γ และ g_m

คำนำ

จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, Γ) คือความเข้มข้นของ CO_2 ที่จุดปลายทางการแพร่โมเลกุลเข้าสู่เซลล์ของใบคือที่คลอโรพลาสต์ ซึ่งเท่ากับความเข้มข้นของ CO_2 ภายในใบขณะที่อัตราการสังเคราะห์แสงรวมเท่ากับอัตราการหายใจ (ขณะที่อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิมีค่าเป็นศูนย์) ส่วนค่าประสิทธิภาพการตรึง CO_2 (carboxylation efficiency, g_m) หรือเรียกอีกอย่างว่าค่านำไหลเมสอไซฟิลล์ (mesophyll conductance) สะท้อนอัตราการเคลื่อนที่ของ CO_2 จากช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบสู่จุดที่เกิดปฏิกิริยาการตรึง CO_2 ในสโตรมาของคลอโรพลาสต์โดยเอนไซม์ Rubisco ทั้งสองค่าเป็นลักษณะประจำตัวอย่างหนึ่งของพืช ประเมินได้จากความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) กับความเข้มข้นของ CO_2 ในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ (intercellular CO_2 concentration, C_i) ในช่วงความเข้มข้นของ CO_2 ต่ำ

ค่า Γ และ g_m เปลี่ยนแปลงได้ตามสภาพแวดล้อมชนิดของพืช และระยะเวลาการเจริญเติบโตเช่น ใบมังกุดที่อยู่ในที่ร่มมีค่า Γ สูงกว่าใบที่ได้รับแดดดี ในขณะที่ค่า g_m

มีค่าเปลี่ยนแปลงไม่ชัดเจนเพราะใบมังกุดมีระดับ g_m ต่ำอยู่แล้ว (Yingjajaval and Chuennakorn, 2007) ใบของต้นมะม่วงที่อยู่ในสภาพน้ำขังมี Γ สูงกว่า และค่า g_m ต่ำกว่า เมื่อเปรียบเทียบกับใบของต้นปกติ (Yingjajaval and Hirun-on, 2004) นอกจากนี้ยังพบว่ามะละกอที่อายุใบระหว่าง 18-32 วัน มีค่า Γ ลดลงเมื่ออายุใบมากขึ้น ขณะที่ g_m มีค่าเพิ่มขึ้น ใบของมะละกอดันตัวเมียที่มีอัตราเติบโตสูงกว่าจะมีค่า Γ ต่ำกว่า และ g_m สูงกว่าใบของมะละกอดันสมบูรณ์เพศ (Chutteang *et al.*, 2005) พืช C4 มีค่า Γ ใกล้เคียงกับศูนย์ (Taiz and Zeiger, 2006) ใบผักโขมที่เป็นพืช C4 ใบเลี้ยงคู่มีค่า Γ อยู่ในช่วง 0-3 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ และมีค่า g_m 475-577 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน (Kaewthongrach and Yingjajaval, 2009) จึงเห็นได้ว่าระดับของค่า Γ และ g_m สะท้อนวิถีการตรึง CO_2 และพัฒนาการของใบ

แสงเป็นปัจจัยสำคัญ ในการกำหนดอัตราสังเคราะห์แสง นอกจากมีผลต่อระบบรับแสงแล้ว ยังมีส่วนกำหนดการทำงานของปากใบที่เป็นช่องทางสำคัญในการควบคุมปริมาณของ CO_2 จากอากาศภายนอกผ่านเข้าสู่ใบเพื่อเป็นวัตถุดิบในกระบวนการ carboxylation ของ Calvin cycle รายงานเรื่องการตอบสนองของปากใบต่อแสงซึ่ง

สะท้อนค่านำไหลปากใบ (stomatal conductance, g_s) มีเป็นจำนวนมาก แต่รายงานเกี่ยวกับอิทธิพลของแสงต่อการเปลี่ยนแปลงของค่า g_m และความสำคัญของค่า g_m ที่มีต่ออัตราสังเคราะห์แสงมีน้อยกว่ามาก (Flexas *et al.*, 2008) โดยเฉพาะอย่างยิ่งในประเทศไทยยังไม่พบรายงานเกี่ยวกับอิทธิพลโดยตรงของแสงต่อการเปลี่ยนแปลงของค่า g_m การทดลองนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาอิทธิพลของความเข้มแสงที่มีต่อการเปลี่ยนแปลงของค่า Γ และ g_m ซึ่งแสดงถึงผลกระทบต่อการบวนการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นภายในใบ โดยเลือกพืชตัวอย่างเป็นผักโขม ซึ่งเป็นพืชที่มีค่า g_m สูงเพื่อให้เห็นการเปลี่ยนแปลงที่ชัดเจน และใช้พันธุ์ที่มีรายงานว่ามีความทนทานต่อการสังเคราะห์แสงที่ดี (Kaewthongrach and Yingjajaval, 2009)

อุปกรณ์และวิธีการ

การศึกษาค้นคว้าครั้งนี้ต้องการวัดจุดชดเชย CO_2 และประสิทธิภาพการบวกลดของใบผักโขมที่มีการพัฒนาเต็มที่แล้วในสภาพกลางแจ้ง โดยเปรียบเทียบระหว่างผักโขม 2 พันธุ์คือใบสีเขียว AS220 และใบสีแดง AS224-A ประเมินค่า Γ และ g_m โดยวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิในช่วงความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ 0-400 $\mu mol CO_2 mol^{-1}$ ภายใต้ความเข้มแสงคงที่แต่ละระดับ วัดใบที่พัฒนาเต็มที่หนึ่งใบต่อหนึ่งระดับความเข้มแสง โดยผันระดับความเข้มแสงในช่วง 50-2500 $\mu mol PPF m^{-2} s^{-1}$ วัดครบทุกระดับความเข้มแสงของแต่ละพันธุ์ภายใน 1 วันระหว่างวันที่ 24-27 มิ.ย. 2552

การเตรียมต้นผักโขม

ผักโขมทั้งสองพันธุ์เป็นเมล็ดพันธุ์จากศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ม.เกษตรศาสตร์ กำแพงแสน เพาะเมล็ดในวัสดุปลูก (peatmoss) จนกล้าอายุ 20 วัน ย้ายปลูกลงในกระถางเส้นผ่าศูนย์กลางขนาด 30 ซม. ปลูกเป็นต้นเดียวในกระถางที่อยู่กลางแจ้งในแปลงของศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ควบคุมให้น้ำในดินมีค่าพลังงานก่อกับกอนดิน (matric potential) อยู่ในช่วง -20 ถึง -40 kPa โดยอ่านค่าจากเครื่องวัดแรงดึงน้ำของดิน

(tensiometer) เลือกต้นที่สมบูรณ์และติดตามอายุใบจนมีการพัฒนาเต็มที่ที่อายุ 11 วัน ตามรายงานของ Kaewthongrach and Yingjajaval (2009) ตัดผักโขมมีอายุ 46 วัน หลังเพาะเมล็ด

การวัดการสังเคราะห์แสง

ศึกษาโดยใช้หลักการแลกเปลี่ยนก๊าซของใบ ใช้เครื่องวัดระบบเปิดรุ่น LI-6400-40 (Licor, Inc., U.S.A) ตั้งให้อุณหภูมิภายในกล่องบรรจุใบคงที่ที่ 30°C ความชื้นสัมพัทธ์ 70-75% อัตราเร็วของอากาศไหลผ่านใบ 400 $\mu mol s^{-1}$ โดยให้ปลายสายอากาศเข้าอยู่ในถัง 20 ลิตร ตั้งระดับความเข้มแสงคงที่ระดับหนึ่ง เริ่มต้นที่ 2500 $\mu mol PPF m^{-2} s^{-1}$ และกำหนดความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศระดับหนึ่ง (C_a) วัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ได้เป็นผลคูณของค่านำไหลรวม (g) กับความแตกต่างของความเข้มข้นของ CO_2 ระหว่างอากาศ (C_a) กับช่องว่างระหว่างเซลล์ในใบ (C_i) กล่าวคือ

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

โดยที่ค่านำไหลรวมเป็นฟังก์ชันของค่านำไหลผ่านชั้นบังติดผิวใบ (boundary layer conductance, g_b) และค่านำไหลปากใบ (stomatal conductance, g_s) กล่าวคือ $(1/g_t) = (1/g_b) + (1/g_s)$ หลังจากบันทึกค่าแล้ว จึงปรับลดความเข้มข้นของ CO_2 เป็นขั้นๆ ตั้งแต่ 400 จนถึง 0 $\mu mol CO_2 mol^{-1}$ ปริมาณ CO_2 ในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบจะแพร่ต่อเข้าไปถึงคลอโรพลาสต์ ซึ่งจะถูกตรึงโดยกระบวนการ carboxylation ต่อไป อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิในช่วงนี้สัมพันธ์กับแรงขับเคลื่อนของ CO_2 ในรูปสมการเส้นตรงดังนี้

$$A = g_m (C_i - \Gamma)$$

ประเมินค่าพารามิเตอร์ได้ 2 ตัวคือ Γ เป็นค่า C_i ขณะที่ $A=0$ (intercept) และ g_m เป็นค่าความชันเริ่มต้นของฟังก์ชัน (dA/dC_i) เมื่อได้ฟังก์ชัน $A(C_i)$ ภายใต้ระดับความเข้มแสงคงที่ครบหนึ่งเส้นแล้ว จะเริ่มวัดเส้นใหม่โดยปรับลดความเข้มแสงเป็นระดับใหม่ ทำเช่นนั้นได้ฟังก์ชันในช่วงแสง 50-2500 $\mu mol PPF m^{-2} s^{-1}$ รวมทั้งสิ้น 7-9 เส้น นอกจากนี้เครื่องยังสามารถวัดการเรืองแสงฟลูออเรสเซนซ์ของระบบแสงสอง (PSII) ทำให้ได้ค่าประสิทธิภาพ

การใช้แสงในสภาพที่ได้อำนาจ (quantum efficiency of PSII electron transport in illuminated leaf, Φ_{PSII}) ซึ่งแสดงถึงสัดส่วนของพลังงานแสงที่ใช้ในกระบวนการใช้แสง (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 ค่า I เป็นความเข้มแสงในช่วงคลื่น 400-700 nm และ α_{leaf} เป็นค่าสัมประสิทธิ์การดูดกลืนแสงของใบมีค่าเท่ากับ 0.85 (Licor, 2004)

ผลและวิจารณ์

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ผันตามความเข้มข้นของ CO_2 ภายในใบ (C_i) ภายใต้ระดับความเข้มแสงในช่วง 50-2500 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ (ภาพที่ 1) แยกได้เป็น 2 กลุ่มคือที่ความเข้มแสงในช่วง 50-200 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ เป็นช่วงที่แสงไม่เพียงพอต่อกระบวนการใช้แสง A จึงมีค่าต่ำและคงที่ที่ไม่สัมพันธ์กับ C_i ต่อเมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้นถึง 400 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ค่า C_i ที่เพิ่มขึ้นจึงทำให้ค่า A เพิ่มขึ้นตามในแนวเส้นตรงในช่วง C_i 0-50 $\mu molCO_2\ mol^{-1}$ พบว่าความชันของเส้นที่ทุกความเข้มแสงสูงกว่า 400 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ มีค่าใกล้เคียงกันมากแสดงว่าเมื่อความเข้มแสงเพียงพอสำหรับกระบวนการใช้แสงแล้ว ค่า A จะถูกกำหนดโดยความเข้มข้นของ CO_2 ภายในใบ การเปลี่ยนแปลงนี้คล้ายคลึงกันในทั้งสองพันธุ์ แต่พันธุ์ใบสีเขียวมีค่า A สูงกว่าพันธุ์ใบสีแดง ซึ่งเป็นผล

จากการที่ระดับของค่านำไหลปากใบ (g_s) ของพันธุ์ใบสีเขียวมีค่าสูงกว่าพันธุ์ใบสีแดงดังแสดงในภาพที่ 2 ทั้งนี้ ที่ระดับความเข้มแสงหนึ่ง ค่า g_s แสดงค่าลดลงอย่างชัดเจน (ปากใบปิดแคบลง) เมื่อ C_i เพิ่มขึ้น ซึ่งเป็นการตอบสนองตามปรกติของปากใบต่อ CO_2 (Morison, 1987; Willmer and Fricker, 1996) อย่างไรก็ตาม g_s มีค่าสูงขึ้นได้เมื่อระดับความเข้มแสงเพิ่มขึ้น ในทางกลับกัน เมื่อระดับความเข้มแสงไม่เกิน 200 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ค่านำไหลปากใบมีค่าต่ำมาก กล่าวคือเมื่อระดับความเข้มแสงไม่เพียงพอสำหรับกระบวนการสังเคราะห์แสง ปากใบจะปิดน้อย

จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ)

คำนวณจุดชดเชย CO_2 และประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน ตามสมการที่ 2 ค่าที่ได้แสดงในตารางที่ 1 และภาพที่ 3 เมื่อความเข้มแสงต่ำกว่า 200 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ (ภาพที่ 3a) ค่า Γ มีค่าสูงได้ถึง 12.7 $\mu molCO_2\ mol^{-1}$ แต่เมื่อความเข้มแสงเพิ่มถึง 400 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ค่า Γ จึงลดลงอย่างรวดเร็วอยู่ที่ 2-3 $\mu molCO_2\ mol^{-1}$ และลดลงอีกเล็กน้อยจนเข้าใกล้ศูนย์เมื่อความเข้มแสงสูงขึ้นถึง 2500 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้น ทำให้ใบมีอัตราตรึง CO_2 ได้มากขึ้นจนความเข้มข้น CO_2 ภายในคลอโรพลาสต์ลดต่ำลง อุณหภูมิใบขณะวัดมีค่าในช่วง 31-34°C ผักโขมทั้งสองพันธุ์มีค่า Γ ใกล้เคียงกัน

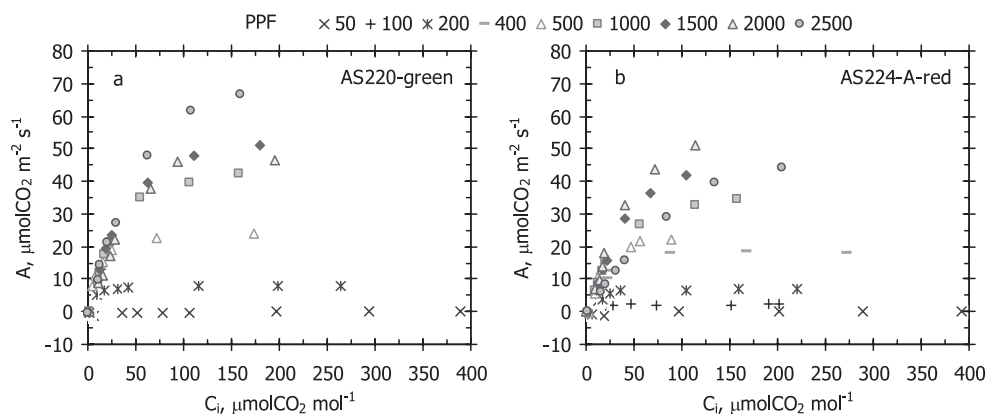
ประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (g_m)

ประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (g_m) แสดงการเปลี่ยนแปลงกับความเข้มแสงในลักษณะเดียวกันกับค่า Γ แต่ในแนวตรงกันข้าม (ภาพที่ 3b) ค่า g_m เพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงในช่วงความเข้มแสงไม่เกิน 400 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ก่อนจะมีค่าคงที่หรือลดลงเมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้น พันธุ์ใบสีเขียว AS220 มีค่า g_m คงที่เมื่อความเข้มแสงสูงกว่า 400 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ยกเว้น 1 จุดที่ความเข้มแสง 2000 $\mu molIPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ ที่ค่า g_m ลดต่ำผิดปกติ ซึ่งเป็นจุดที่ไม่มีค่า g_s และ ETR ต่ำ ปากใบที่ปิดแคบทำให้ค่า A ลดลง (ตาราง 1) ที่น่าสนใจคือผักโขมใบสีแดงมีค่า g_m ลดลงชัดเจนกว่าเมื่อความเข้มแสงสูงขึ้นอยู่ในช่วง 1500-

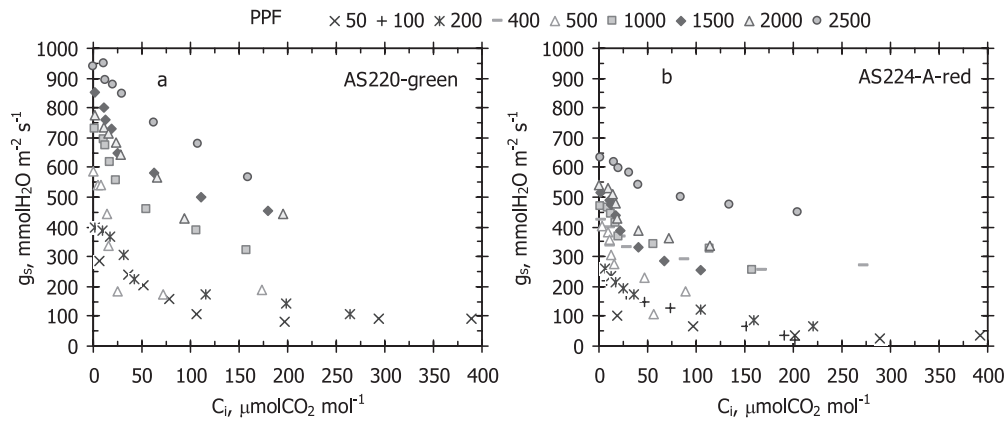
2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ช่วงความเข้มแสงนี้อุณหภูมิใบเพิ่มจาก 31.5°C เป็น 33.0-33.6°C ซึ่งน่าจะส่งผลกระทบต่อกระบวนการ carboxylation และที่ความเข้มแสง 2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ นอกจาก g_m ที่ลดต่ำลงอย่างชัดเจนแล้ว เป็นจุดที่ค่า A ลดลงไปด้วย แสดงว่าความเข้มแสงที่เพิ่มขึ้นนั้นนอกจากส่งผลกระทบต่อกระบวนการ carboxylation แล้ว ระบบรับแสงสองของใบผักโขมสีแดงน่าจะเกิดความเสียหายร่วมด้วย เพราะค่า ETR เริ่มลดต่ำลง (ตาราง 1) ใบผักโขมของพันธุ์ใบสีเขียวมีค่าทั้ง g_m และ ETR สูงกว่าค่าของพันธุ์ใบสีแดง ซึ่งส่งผลให้ผักโขมพันธุ์ใบสีเขียวมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงกว่าพันธุ์ใบสีแดง (ตาราง 1) โดยภาพรวมค่า Γ มีค่าลดลงเมื่อ g_m มีค่าเพิ่มขึ้น (ภาพที่ 3c) กล่าวคือเมื่อกระบวนการ carboxylation เกิดได้เร็วขึ้น ความเข้มข้นของ CO_2 ภายในคลอโรพลาสต์จะมีระดับต่ำลง ซึ่งสอดคล้องกับที่พบในมะละกอ (Chutteang *et al.*, 2005) และ สะละ (Yingjajaval and Ruangwittayachoti, 2008)

เมื่อเปรียบเทียบค่า Γ และ g_m พันธุ์เดียวกันของการทดลองนี้กับรายงานของ Kaewthongrach and

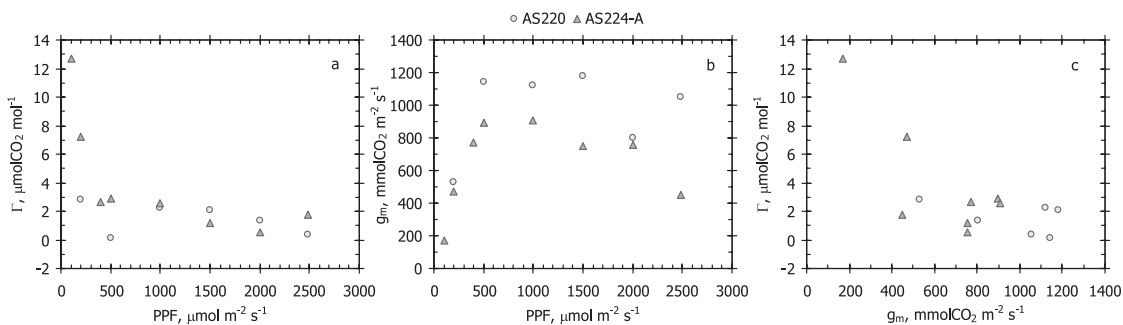
Yingjajaval (2009) ที่สภาพเดียวกันคือที่ความเข้มแสง 2000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ พบว่า Γ มีค่าใกล้เคียงกัน แต่ g_m ที่อยู่ในช่วง 755-804 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ เป็นค่าที่สูงกว่าที่เคยรายงานไว้ที่อยู่ในช่วง 480-560 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ผักโขมเป็นพืช C4 ที่มีค่า Γ ที่ต่ำ ใกล้เคียงกับอ้อยที่เป็นพืช C4 เหมือนกันซึ่งมีค่า Γ อยู่ในช่วง 3-5 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ แต่ค่า g_m ผักโขมสูงกว่าอ้อยที่มีค่าอยู่ในช่วง 430-440 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yingjajaval, unpublished) มาก เมื่อเปรียบเทียบค่า Γ และ g_m ระหว่างผักโขมกับพืช C3 จะเห็นว่าผักโขมมีค่า Γ ที่ต่ำกว่า และ g_m ที่สูงกว่าพืช C3 ชัดเจน เห็นได้จากตัวอย่างพืช C3 ได้แก่ ใบมะม่วงมีค่า g_m ในช่วง 30-60 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yingjajaval and Hirun-on, 2004) ใบส้มมีค่า 44-51 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yingjajaval, 2001) ใบสะละ 5-56 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yingjajaval and Ruangwittayachoti, 2008) ใบมะละกอ 106-145 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Chutteang *et al.*, 2005) และ ใบพริกชี้หนู 122-137 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Hirun-on *et al.*, 2006) ผักโขมจึงเป็นตัวอย่างพืช C4 ที่มีอัตราการตรึง CO_2 ในกระบวนการ carboxylation ที่เร็วกว่ามาก



ภาพที่ 1 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นของ CO_2 ในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ กับอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิภายใต้ความเข้มแสง 50-2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ของใบผักโขม (a) พันธุ์ใบสีเขียว AS220 และ (b) พันธุ์ใบสีแดง AS224-A



ภาพที่ 2 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มข้นของ CO_2 ในช่องว่างระหว่างเซลล์ภายในใบ กับค่านำไหลปากใบ ภายใต้ความเข้มแสง 50-2500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ของใบผักโขม (a) พันธุ์ใบสีเขียว AS220 และ (b) พันธุ์สีแดง AS224-A



ภาพที่ 3 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสง กับ (a) จุดชดเชย CO_2 และกับ (b) ประสิทธิภาพการบอกลีเซลล์ และ (c) ความสัมพันธ์ระหว่าง g_m กับ Γ ของใบผักโขมพันธุ์ใบสีเขียว AS220 และพันธุ์ใบสีแดง AS224-A

ตารางที่ 1 จุดชดเชย CO_2 (Γ) ประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (g_m) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิขณะที่ใบได้รับ CO_2 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ($A_{C_{a400}}$) ค่าเฉลี่ยของค่านำไหลปากใบ (g_s) อุณหภูมิใบ (T_{leaf}) และ ETR ขณะวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิในช่วงความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ 0-400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ภายใต้ความเข้มแสงคงที่แต่ละระดับ ของใบผักโขมสีเขียว AS220 และใบผักโขมสีแดง AS224-A ที่ความเข้มแสงระดับต่างๆ

Variety	PPF $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Γ $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$	g_m $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$A_{C_{a400}}$ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\bar{g}_s$, $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\bar{T}_{\text{leaf}}$, C	$\overline{\text{ETR}}$, $\mu\text{molE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
AS220 (green)	50			0.1	157	31.8	11.2
	100						
	200	2.8	531	8.1	263	31.7	41.5
	400						
	500	0.1	1142	23.8	375	31.9	84.4
	1000	2.2	1120	42.2	555	31.6	118.4
	1500	2.1	1180	51.1	667	31.2	125.0
	2000	1.4	804	46.6	625	31.6	114.0
	2500	0.4	1053	66.7	812	33.2	114.8
AS224-A (red)	50			0.0	53	32.3	11.1
	100	12.7	168	2.3	123	32.1	21.0
	200	7.3	468	7.1	169	33.5	39.0
	400	2.7	771	18.2	333	33.0	64.2
	500	2.9	896	21.7	280	33.0	74.1
	1000	2.6	909	34.5	386	31.5	93.7
	1500	1.2	752	41.7	397	33.0	100.1
	2000	0.5	755	51.2	448	33.2	102.5
	2500	1.8	451	44.2	550	33.6	83.4

คำขอบคุณ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการอุดมศึกษา กระทรวงศึกษาธิการ (AG-BIO/PERDO-CHE) และขอขอบคุณศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน นครปฐม สำหรับงานภาคสนาม

เอกสารอ้างอิง

- 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)
- Flexas, J., M. Ribas-Carbo, A. Diaz-Espejo, J. Galmes and H. Medrano. 2008. Mesophyll

- conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment* 31(5): 602-621.
- 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.
- 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.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. 4th edition. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 764 pp.
- Willmer, C. and M. Fricker. 1996. *Stomata*. 2nd edition. Chapman & Hall. London. 375 pp.
- Yingjajaval, S. (ed). 2001. *Basic Physiology on Leaf Gas Exchange and Water Potential of Tangerine*. Faculty of Liberal Arts and Science, Kasetsart University, Kamphaeng Saen. 96 pp. (in Thai)
- 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)
- Yingjajaval, S. and P. Ruangwittayachoti. 2008. *Basic Physiology on Leaf Gas Exchange and Water Potential of Sala in Chanthaburi*. Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen. 65 pp. (in Thai)
- Yingjajaval, S. and S. Hirun-on. 2004. *Carbon Dioxide Fixation of Flooded Mango*. Faculty of Liberal Arts and Science, Kasetsart University, Kamphaeng Saen. 88 pp. (in Thai with English abstract)