



ใบรับรองวิทยานิพนธ์

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร)

ปริญญา

เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร

โครงการสหวิทยาการระดับบัณฑิตศึกษา

สาขา

ภาควิชา

เรื่อง ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม

Leaf Photosynthetic Potential of Amaranth (*Amaranthus tricolor*)

นามผู้วิจัย นางสาวรุ่งนภา แก้วทองราช

ได้พิจารณาเห็นชอบโดย

อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก

(ศาสตราจารย์สุนทรียังษ์ชาวลย์, Ph.D.)

ประธานสาขาวิชา

(รองศาสตราจารย์พงศ์เทพ อัครธนกุล, Ph.D.)

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์รับรองแล้ว

(รองศาสตราจารย์กัญญา วีระกุล, D.Agr.)

คณบดีบัณฑิตวิทยาลัย

วันที่ เดือน พ.ศ.

วิทยานิพนธ์

เรื่อง

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม

Leaf Photosynthetic Potential of Amaranth (*Amaranthus tricolor*)

โดย

นางสาวรุ่งนภา แก้วทองราช

เสนอ

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

เพื่อความสมบูรณ์แห่งปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร)

พ.ศ. 2552

รૂงนภา แก้วทองราช 2552: ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม ปริญญา
วิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร) สาขาเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร
โครงการสหวิทยาการระดับบัณฑิตศึกษา อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก:
ศาสตราจารย์สุนทรียังษ์ชวลิต, Ph.D. 89 หน้า

ศึกษาศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขมเพื่อสร้างฐานข้อมูลของพืชใบเลี้ยงคู่ที่มี
การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 โดยวัดเส้นตอบสนองต่อแสง ประสิทธิภาพการใช้แสงของ
ระบบแสงสอง ปริมาณคลอโรฟิลล์ และการตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์ของผักโขมใบ
สีเขียว 2 สายพันธุ์ คือ AS202 และ AS220 กับผักโขมใบสีแดง 2 สายพันธุ์ คือ AS041-B และ
AS224-A นอกจากนี้ได้วัดการแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันเพื่อประเมินบทบาทของสภาพอากาศต่อ
อัตราการแลกเปลี่ยนแก๊สของใบผักโขม

ผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) สูงเท่ากับ 49-66 μmolCO_2
 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ขณะใบอายุ 8-10 วัน และมีจุดความเข้มแสงอิ่มตัวสูงถึง 1,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2}\text{s}^{-1}$ อัตรา
เคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ (ETR_{max}) มีค่าในช่วง 181-212 $\mu\text{molE m}^{-2}\text{s}^{-1}$ มีค่านำไหล
ปากใบสูงสุด (g_{s2000}) 386-559 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ผักโขมมีจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) เข้า
ใกล้ศูนย์ คือมีค่าเพียง 0-2 $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ และมีค่าประสิทธิภาพการบอกละชั้น ($g_m^{\text{CO}_2}$) สูงถึง
475-577 $\text{mmolCO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ทั้งยังใช้ปริมาณอิเล็กตรอนต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้
ต่ำอยู่ที่ 3.3 – 4.1 $\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}\text{E}$ ผลการวัดรอบวันพบว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) มีค่าต่ำกว่า
 P_m ประมาณ 40% ปัจจัยที่มีบทบาทสำคัญต่อกระบวนการแลกเปลี่ยนแก๊สของใบ คือค่านำไหล
ปากใบ ประเด็นที่น่าสนใจคืออุณหภูมิใบสูงถึง 39°C ไม่ส่งผลกระทบต่ออัตราการเปลี่ยนแก๊สและ
ประสิทธิภาพการบอกละชั้น ทั้งนี้เพราะอัตรากายน้ำที่สูงทำให้ใบมีอุณหภูมิต่ำกว่าอากาศตลอด
ทั้งวัน นอกจากนี้ยังพบว่าใบไม่มีบทบาทต่อศักยภาพการสังเคราะห์แสงของผักโขม เนื่องจาก
ค่าพารามิเตอร์ที่เกี่ยวข้องมีค่าอยู่ในระดับใกล้เคียงกันในผักโขมใบสีเขียวและสีแดง

Rungnapa Kaewthongrach 2009: Leaf Photosynthetic Potential of Amaranth (*Amaranthus tricolor*). Master of Science (Agricultural Biotechnology), Major Field: Agricultural Biotechnology, Interdisciplinary Graduate Program. Thesis Advisor: Professor Suntaree Yingjajaval, Ph.D. 89 pages.

Leaf photosynthesis potential of Amaranth (*Amaranthus tricolor*), a C4 dicotyledon plant was evaluated. Measurements of light response curve, quantum efficiency of PSII electron transport, chlorophyll content and CO₂ compensation were made for 4 lines of Amaranth, namely the green leaf lines of AS202 and AS220 and the red leaf lines of AS041-B and AS224-A. In addition, one diurnal measurement was made to study the effect of atmospheric conditions on the leaf gas exchange.

The maximum gross photosynthesis rates (P_m) of Amaranth were very high of 49–66 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ at leaf age of 8-10 days after full expansion. The light saturation point (I_s) was about 1,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, the maximum rate of linear whole-chain electron transport rates (ETR_{max}) were 181-212 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and the maximum stomatal conductance (g_{s2000}) ranged between 386–559 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. The CO₂ compensation (Γ) of Amaranth were as low as 0-2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$, while the levels of carboxylation efficiency or mesophyll conductance ($g_m^{\text{CO}_2}$) were very high of 475-577 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Only 3.3-4.1 moles of electron were required for each mole of CO₂ fixed. During the day, the net photosynthesis rates (A) were around 40% lower than P_m . The most crucial limiting factor was the stomatal conductance. The interesting result was that the elevated leaf temperature of up to 39C showed no effect on the gas exchange rates, as the high transpiration rate maintained the leaf temperature to be lower than the air's the whole day. In addition, the color of the leaf did not relate to leaf photosynthetic potential, as all the relevant parameters showed little difference between the green and the red leaves of Amaranth.

Student's signature

Thesis Advisor's signature

กิตติกรรมประกาศ

ข้าพเจ้ากราบขอบพระคุณ ศ.ดร. สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์ ประธานกรรมการที่ปรึกษา
วิทยานิพนธ์ ที่ได้เปิดโอกาสให้ศึกษาต่อในระดับปริญญาโท และกราบขอบพระคุณสำหรับ
คำแนะนำ ตักเตือน แง่คิดและทัศนคติใหม่ๆ ทั้งการทำงานวิจัยและการดำเนินชีวิต

ขอขอบคุณรุ่นพี่สำหรับความรู้ คำแนะนำ ขอบใจเพื่อนๆ และน้องห้องปฏิบัติการชีวฟิสิกส์
ของพืชทุกคนที่ให้การช่วยเหลือในการทำวิทยานิพนธ์ รวมทั้งประสบการณ์และความรู้สึกดีๆ ที่มี
ให้กันตลอดมา สุดท้ายขอกราบขอบพระคุณ ขอบคุณ ขอบใจทุกคนในครอบครัวสำหรับความรัก
และกำลังใจที่มีให้เสมอมา

วิทยานิพนธ์นี้ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร
สำนักพัฒนานวัตกรรมการศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการ
การอุดมศึกษา กระทรวงศึกษาธิการ

รุ่งนภา แก้วทองราช

มีนาคม 2552

สารบัญ

หน้า

สารบัญ	(1)
สารบัญตาราง	(2)
สารบัญภาพ	(5)
คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ	(8)
คำนำ	1
วัตถุประสงค์	3
การตรวจเอกสาร	4
อุปกรณ์และวิธีการ	18
ผลและวิจารณ์	25
สรุป	80
เอกสารและสิ่งอ้างอิง	81
ประวัติการศึกษาและการทำงาน	89

สารบัญตาราง

ตารางที่		หน้า
1	สมการเส้นตรงเทียบระหว่างค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) กับปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) และคลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) (หน่วย g m^{-2}) ของใบผักโขม 4 สายพันธุ์	27
2	ค่านำไหลปากใบ ($g_{s_{2000}}$) ที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่ความเข้มแสงสูงสุด (A_{2000}) และพารามิเตอร์จากเส้นตอบสนองต่อแสงของผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ ตามอายุใบ ได้แก่ อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) ประสิทธิภาพการใช้แสง (α), จุดชดเชยแสง (I_c), ความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s), ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (θ) และอัตราหายใจในที่มืด (R_d) a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 b. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A	34 35
3	ค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl a) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (ΦPSII_{2000}) ที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ความเข้มแสงสูงสุด (ETR_{2000}) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ (ETR_{max}) ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วยอิเล็กตรอน (dA/dETR) และปริมาณอิเล็กตรอนที่ต้องการต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ของใบผักโขมในช่วงอายุใบ 5-17 วัน a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 b. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A	41 42
4	จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) และประสิทธิภาพการบอกละชั้น ($g_m^{\text{CO}_2}$) ตามอายุใบของใบผักโขม ขณะที่อุณหภูมิใบ (T_{leaf}) เท่ากับ 30°C	50

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่		หน้า
5	สภาพอากาศที่ใบผักโขมสัมผัสได้แก่ ความเข้มแสง ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (CO_2_{air}) ความชื้นสัมพัทธ์ (RH) และแรงดึงระเหยน้ำ (VPD_{air}) ในวันที่ 14 กรกฎาคม 2550 (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	
	a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220	53
	b. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A	54
6	ผลการวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สที่เวลาต่างๆ (เวลาแสดงเป็นทศนิยม) ในรอบวัน ได้แก่ อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A , $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ประสิทธิภาพการบอกละชั้น ($g_m^{\text{CO}_2}$, $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) สัดส่วนความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบต่อในอากาศ (C_i/C_a) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (C_i , $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$) อัตราคายน้ำ (E , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ค่าแรงดึงคายน้ำ ($\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$, kPa) อุณหภูมิใบ (T_{leaf} , °C) ความแตกต่างของอุณหภูมิใบกับอุณหภูมิอากาศ ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$, °C) และประสิทธิภาพการใช้น้ำ ($A:E$, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$) (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	
	a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202	58
	b. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220	59
	c. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B	60
	d. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS224-A	61

สารบัญตาราง (ต่อ)

ตารางที่	หน้า
7	ค่าต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกับสีของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน ได้แก่ ค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) ปริมาณคลอโรฟิลล์ได้แก่ คลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) คลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) และค่าสีตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space เมื่อ L^* คือค่าความสว่าง a^* และ b^* คือค่าสัมประสิทธิ์ของสี จะบ่งบอกถึงทิศทางของสี คือ หาก a^* มีค่าเป็นบวก หมายถึงอยู่ในทิศทางของสีแดง a^* มีค่าเป็นลบหมายถึงอยู่ในทิศทางของสีเขียว b^* มีค่าเป็นบวกหมายถึงอยู่ในทิศทางของสีเหลือง และ b^* มีค่าเป็นลบหมายถึงอยู่ในทิศทางของสีน้ำเงิน และ ΔE_{ab}^* คือความแตกต่างของค่าสีของใบผักโขมกับสีอ้างอิง คือสีดำ รหัส 202-A ของ R. H. S. colour chart (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 4 จุด ของ 1 ใบ)
	73

สารบัญภาพ

ภาพที่	หน้า
1 ความสัมพันธ์ระหว่างค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) กับปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) และคลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) ของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B และ d) AS224-A	26
2 การพัฒนาการของผักโขมตามอายุใบ a) ความกว้าง b) ความยาว c) ค่าดัชนีความเขียว d) ปริมาณคลอโรฟิลล์รวม e) คลอโรฟิลล์เอ f) คลอโรฟิลล์บี g) สัดส่วนคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	29
3 ความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอโรฟิลล์เอกับ a) ความกว้าง b) ความยาว ของใบผักโขมตามอายุใบ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	30
4 เส้นตอบสนองต่อแสงที่อายุใบ 5 ช่วง ของผักโขม 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B d) AS224-A	32
5 พารามิเตอร์ของการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขมที่อายุใบต่างๆ a) อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด b) ประสิทธิภาพการใช้แสง c) ความเข้มแสงอิ่มตัว d) จุดชดเชยแสง e) ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ f) อัตราหายใจในที่มืด และ g) คำนวณหาผลลบที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	38
6 พัฒนาการของกระบวนการใช้แสงของใบผักโขมที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน ได้แก่ a) ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ b) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) c) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ d) ปริมาณอิเล็กตรอนที่ต้องการต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้	43
7 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพได้รับแสง (CPsII) ของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B d) AS224-A	44
8 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B d) AS224-A	46

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่		หน้า
9	ความสัมพันธ์ของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของใบผักโขมที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน กับ a) ค่าน้ำไหลปากใบ b) ความแตกต่างของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศกับช่องว่างภายในใบ c) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนและความสัมพันธ์ของ d) ปริมาณคลอโรฟิลล์เอกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	48
10	ความสัมพันธ์ระหว่างอายุใบของผักโขมกับ a) จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ และ b) ประสิทธิภาพการบ่งชี้เลขน้ ของใบผักโขม 4 สายพันธุ์	51
11	สภาพอากาศที่ใบผักโขมได้รับในรอบวัน a) ความเข้มแสง b) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ c) อุณหภูมิอากาศ d) ความชื้นสัมพัทธ์ e) แรงดึงระเหยน้ำ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	55
12	อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ a) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ b) ค่าน้ำไหลปากใบ c) สัดส่วนของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบต่อคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ d) ประสิทธิภาพการบ่งชี้เลขน้ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	62
13	อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ a) อัตราคายน้ำ b) แรงดึงคายน้ำ c) อุณหภูมิใบ d) ความแตกต่างของอุณหภูมิใบกับอุณหภูมิอากาศ e) ประสิทธิภาพการใช้น้ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)	63
14	ความสัมพันธ์ของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิในรอบวันกับ a) ความเข้มแสง b) ความแตกต่างของความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศกับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ c) ประสิทธิภาพการบ่งชี้เลขน้ d) ค่าน้ำไหลปากใบ	65
15	ความสัมพันธ์ของคายน้ำในรอบวันกับ a) ค่าน้ำไหลปากใบ b) แรงดึงคายน้ำ c) ประสิทธิภาพการใช้น้	67
16	ความสัมพันธ์ระหว่างค่าน้ำไหลปากใบกับ a) ความเข้มแสง b) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ c) ค่าแรงดึงระเหยน้ำ	69

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่	เนื้อหา	หน้า
17	ผลของอุณหภูมิใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ต่อ a) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ b) ค่าน้ำไหลปากใบ c) ประสิทธิภาพการรับออกซิเจน d) อัตราคายน้ำ e) ประสิทธิภาพการใช้น้ำ	71
18	ความสัมพันธ์ระหว่างค่า a^* ตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space ซึ่งอยู่ในทิศทางของ สีเขียวเมื่อค่าเป็นลบ ($-a^*$) และอยู่ในทิศทางของสีแดงเมื่อค่าเป็นบวก ($+a^*$) กับ ปริมาณคลอโรฟิลล์ ได้แก่ คลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) และ คลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) ของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 และผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A	74
19	a) สเปกตรัมการสะท้อนแสง และ b) สเปกตรัมการส่องผ่านของแสง ของใบ ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 กับผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A ขณะใบพัฒนาเต็มที่ที่อายุ 8-10 วัน จำนวน 2 ใบ ใบละ 1 จุด	76
20	ความสัมพันธ์ระหว่างค่า a^* ตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space ซึ่งอยู่ในทิศทางของ สีเขียวเมื่อค่าเป็นลบ ($-a^*$) และอยู่ในทิศทางของสีแดงเมื่อค่าเป็นบวก ($+a^*$) กับค่า การดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานินของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 กับผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A (ใบอายุ 8-10 วัน จำนวน 4 ใบ ใบละ 2 จุด)	77
21	ความสัมพันธ์ระหว่างค่า a^* ตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space ซึ่งอยู่ในทิศทางของ สีเขียวเมื่อค่าเป็นลบ ($-a^*$) และอยู่ในทิศทางของสีแดงเมื่อค่าเป็นบวก ($+a^*$) กับ a) อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด b) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง ในสภาพได้รับแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ c) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน สูงสุดทั้งระบบ และ d) ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วย อิเล็กตรอนที่สร้างขึ้นในกระบวนการใช้แสงหลังจากถูกกระตุ้นด้วยอนุภาค โฟตอน (ค่าที่ได้จากเส้นตอบสนองต่อแสง)	79

คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ

A	=	อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ/ อัตราตรึงคาร์บอนไดออกไซด์สุทธิ (net photosynthesis rate/ net CO ₂ fixation, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
A:E	=	ประสิทธิภาพการใช้น้ำ (water use efficiency, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
+a*	=	ค่าที่อยู่ในทิศทางของสีแดง (+a* is the red direction)
-a*	=	ค่าที่อยู่ในทิศทางของสีเขียว (-a* is the green direction)
+b*	=	ค่าที่อยู่ในทิศทางของสีเหลือง (+b* is the yellow direction)
-b*	=	ค่าที่อยู่ในทิศทางของสีน้ำเงิน (+b* is the blue direction)
C _a	=	ความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (air CO ₂ concentration, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{air}$)
C _i	=	ความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (intercellular CO ₂ concentration, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{air}$)
C _i /C _a	=	สัดส่วนของความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ ต่อความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (ratio of intercellular to air CO ₂ concentration, fraction)
Chl a	=	ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chlorophyll a content, g m^{-2})
Chl b	=	ปริมาณคลอโรฟิลล์บี (Chlorophyll b content, g m^{-2})
Chl a:b	=	สัดส่วนของคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี (ratio of Chlorophyll a content to Chlorophyll b content, fraction)
E	=	อัตราการคายน้ำ (transpiration rate, $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
ETR ₂₀₀₀	=	อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ความเข้มแสงสูงสุด 2,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (maximum electron transport rate at 2,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $\mu\text{molE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
ETR _{max}	=	อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ (the maximum rate of linear whole-chain electron transport rate, $\mu\text{molE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
f	=	สัดส่วนของแสงที่เข้าสู่ระบบแสงสองเทียบกับระบบแสงหนึ่ง (approximate fraction of absorbed light directed to PSII)
F ₀	=	ค่าฟลูออเรสเซนซ์ต่ำสุดที่วัดได้ (minimum fluorescence yield)
F _m	=	ค่าฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดที่วัดได้ (maximum total fluorescence yield)

คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ (ต่อ)

F_m'	=	ค่าฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดของใบขณะเครื่องปล่อยความเข้มแสงสูงมาก (maximum fluorescence during a saturating light flash)
F_s	=	ค่าฟลูออเรสเซนซ์ขณะใบได้รับความเข้มแสงต่ำ (steady state fluorescence)
$g_m^{CO_2}$	=	ประสิทธิภาพการบดกลืน/ค่านำไหลคาร์บอนไดออกไซด์ ผ่านเมสโซฟิลล์ (carboxylation efficiency/mesophyll conductance, $mmolCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)
g_s	=	ค่านำไหลปากใบ (stomatal conductance, $mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$)
g_t	=	ค่านำไหลรวม (total stomatal conductance, $mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$)
$g_{s, 2000}$	=	ค่านำไหลปากใบที่ความเข้มแสงสูงสุด $2000\ \mu molPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$ (maximum stomatal conductance at $2,000\ \mu molPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$, $mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$)
I_c	=	จุดชดเชยแสง (light compensation, $\mu molPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$)
I_s	=	ค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (light saturation, $\mu molPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$)
L^*	=	ความสว่าง (lightness)
PPF	=	ความเข้มแสงในช่วงคลื่นที่พืชใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสง (photosynthesis photon flux, $\mu molPPF\ m^{-2}\ s^{-1}$)
P_m	=	อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (maximum gross photosynthesis, $\mu molCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)
R_d	=	อัตราหายใจในความมืด (dark respiration, $\mu molCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)
RH_{air}	=	ความชื้นสัมพัทธ์อากาศ (air relative humidity, %)
T_{air}	=	อุณหภูมิอากาศ (air temperature inside leaf chamber, celcius (C))
T_{leaf}	=	อุณหภูมิใบ (leaf temperature, celcius (C))
Total Chl	=	ปริมาณคลอโรฟิลล์รวม (Total chlorophyll content, $g\ m^{-2}$)
$VPD_{leaf-air}$	=	แรงดึงคายน้ำจากใบสู่อากาศ (leaf to air vapor pressure deficit, kPa)
VPD_{air}	=	แรงดึงระเหยน้ำ (air vapor pressure deficit, kPa)
α	=	ประสิทธิภาพการใช้แสง (photoefficiency/ quantum yield, $molCO_2\ mol^{-1}\ PPF$)

คำอธิบายสัญลักษณ์และคำย่อ (ต่อ)

α_{leaf}	=	ค่าสัมประสิทธิ์การดูดกลืนแสงของใบ (fraction of incident light absorbed by leaf)
Φ_{PSII}	=	ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพมีแสง (Light quantum yield of PSII, $\text{molE mol}^{-1}\text{PPF}$)
Φ_{dark}	=	ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของ PSII ในสภาพมืด (maximum light quantum yield of PSII, $\text{molE mol}^{-1}\text{PPF}$)
θ	=	ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (curvature factor, fraction)
Γ	=	จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}\text{air}$)

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม

Leaf Photosynthetic Potential of Amaranth (*Amaranthus tricolor*)

คำนำ

ผักโขม (*Amaranthus sp.*) เป็นพืชวงศ์ Amaranthaceae (เต็ม, 2544) ที่มีการเพาะปลูกมากกว่า 7,000 ปี โดยชนเผ่ามายาซึ่งเป็นชนเผ่าดั้งเดิมในแถบอเมริกา (Marjorie Barrick Museum, 2007) การนำผักโขมมาใช้ประโยชน์มีหลายรูปแบบ สำหรับในแง่โภชนาการมี 2 ลักษณะคือแบบเมล็ดและแบบผัก ใบผักโขมมีคุณค่าทางโภชนาการสูง เนื่องจากอุดมด้วยโปรตีนโดยเฉพาะกรดอะมิโนจำเป็นไลซีน และแร่ธาตุหลายชนิด ได้แก่ โพแทสเซียม เหล็ก สังกะสี แมกนีเซียม และยังมีวิตามินซีและวิตามินเอในรูป β -carotene ปริมาณสูง (Nieto et al., 1994) จึงเป็นพืชที่ได้รับการส่งเสริมให้ปลูกและบริโภคเป็นผักเพื่อเป็นแหล่งอาหาร โปรตีนและลดการเกิดอาการตาบอดในเด็กเนื่องจากการขาดวิตามินในประเทศยากจน โดยผักโขมชนิด *Amaranthus tricolor* เป็นพันธุ์ที่นิยมนำมาบริโภคเป็นผักในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้มากกว่า 2,000 ปี (Lin and Ehleringer, 1983) นอกจากนี้ผักโขมชนิดที่มีใบสีแดงก็นิยมใช้เป็นไม้ประดับตกแต่งสวนและใช้เป็นสีผสมอีกด้วย (Myers, 2002)

นอกจากผักโขมเป็นที่สนใจในเชิงโภชนาการ ยังเป็นพืชที่มีลักษณะเด่นทางสรีรวิทยาด้วย เนื่องจากเป็นหนึ่งในพืชใบเลี้ยงคู่ไม่กี่ชนิดในธรรมชาติที่มีรายงานว่ามีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 (McCormac, 1997, Willis, 1973) โดยเพิ่มสัดส่วนของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อออกซิเจน ($\text{CO}_2:\text{O}_2$ ratio) ให้สูงขึ้น ขณะทำปฏิกิริยากับเอนไซม์ ribulose-1,5-bis-phosphate carboxylase oxygenase (Rubisco) ตรงปฏิกิริยาการบอกละเลาะ (carboxylation) ในวัฏจักรเคลวิน (Calvin cycle) เพื่อลดการหายใจเชิงแสง (photorespiration) ซึ่งเกิดขึ้นเมื่อออกซิเจนแข่งขันกับคาร์บอนไดออกไซด์เพื่อเข้าจับกับเอนไซม์ Rubisco เป็นผลให้พืช C4 มีจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation) ต่ำกว่าพืช C3 แต่ในกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 ต้องการพลังงาน ATP ส่วนหนึ่งสำหรับสร้าง phosphoenolpyruvate (PEP) และต้องการ nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH) เพื่อการ decarboxylation ในกลไกเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งล้วนสร้างมาจากพลังงานแสงในกระบวนการใช้แสง (photochemical) ดังนั้นพืช C4 จึงมีจุดอิ่มตัวของความเข้มแสง (light saturation) สูง และเมื่อไม่มีการหายใจเชิงแสงซึ่งเพิ่มสูงขึ้นตามค่าสัมประสิทธิ์อุณหภูมิ พืช C4 จึงมี

อัตราสังเคราะห์แสงสูงได้ แม้ใบมีอุณหภูมิสูงหรือประสบภาวะแห้งแล้ง เนื่องจากไม่จำเป็นต้องเปิดปากใบกว้างเพื่อตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (Taiz and Zeiger, 2006) ทั้งยังเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ที่เข้าสู่ใบเป็น HCO_3^- ซึ่งอยู่ในรูปของเหลว ทำให้ลดการแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์ออกจากใบในรูปของแก๊ส จึงเป็นผลให้พืช C4 มีประสิทธิภาพการใช้น้ำสูง (Nobel, 2005) การศึกษาศักยภาพการสังเคราะห์แสงของผักโขมโดยใช้ใบผักโขมสีเขียวและสีแดงจะเป็นการสร้างฐานข้อมูลเพื่อความเข้าใจกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช C4 ใบเลี้ยงคู่ โดยทำควบคู่กับการศึกษาการแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันเพื่อให้เข้าใจอิทธิพลของสภาพอากาศต่ออัตราแลกเปลี่ยนแก๊สและคำนวณหาผลปากใบ นอกจากนี้ยังทำให้ทราบบทบาทของสีใบต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบผักโขมด้วย

วัตถุประสงค์

ศึกษาศักยภาพการสังเคราะห์แสงโดยวัดเส้นตอบสนองต่อแสง ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง ปริมาณคลอโรฟิลล์ จุลหูดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ และศึกษาอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันเพื่อความเข้าใจกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบผักโขมซึ่งเป็นพืช C4 ใบเลี้ยงคู่ นอกจากนี้ยังศึกษาเบื้องต้นถึงสปีไบต่อกระบวนการใช้แสงของใบผักโขม

การตรวจเอกสาร

ผักโขม (Amaranth) เป็นพืชที่ปรากฏกระจายอย่างกว้างขวางในเขตร้อน เขตร้อนชื้นและบริเวณเขตอบอุ่นของโลก ซึ่งมีอยู่ประมาณ 50 ชนิด (Willis, 1973) จัดเป็นผักพื้นบ้านที่ชาวชนบทของประเทศไทยรู้จักเป็นอย่างดี เนื่องจากเป็นพืชที่แพร่พันธุ์และเจริญเติบโตได้เองตามธรรมชาติ หาได้ง่ายในท้องถิ่น จึงนิยมนำใบมาบริโภคในรูปแบบของผัก (ปัทมา, 2530) โดยสายพันธุ์ที่นิยมบริโภคมากที่สุดในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ คือ *Amaranthus tricolor* (Lin and Ehleringer, 1983) ซึ่งเรียกว่าผักโขมหรือผักโขมจีน กล่าวได้ว่าเป็นพืชที่มีความน่าสนใจอย่างยิ่งในแง่สรีรวิทยา เนื่องจาก Ehleringer *et al.* (1997) และ National Research Council (1984) รายงานว่าพืชสกุล *Amaranthus* เป็นพืชที่มีกระบวนการแบบ C4 แทบทั้งสิ้น ซึ่งเป็นวิธีการสังเคราะห์แสงที่พบได้ยากในพืชใบเลี้ยงคู่

ลักษณะทางพฤกษศาสตร์

ผักโขมเป็นพืชมีดอก (Class: Angiospermae) ใบเลี้ยงคู่ (subclass: Dicotyledonae) ในวงศ์ Amaranthaceae สกุล *Amaranthus* (เด็ม, 2544; Ehleringer *et al.*, 1997) มีลักษณะหลากหลาย คือเป็นไม้เลื้อยหรือลำต้นตั้งตรง มีการแตกกิ่งและไม่แตกกิ่ง ใบและลำต้นมีทั้งสีแดงและสีเขียว ส่วนเมล็ดมีตั้งแต่สีดำจนถึงสีขาว (National Research Council, 1984) โดยผักโขมชนิด *A. tricolor* จัดเป็นพืชปีเดียว ลำต้นตั้งตรง สูง 1.5 เมตร ขึ้นไป มีรูปร่างใบแบบ elliptical, lanceolate หรือ broad-ovate สีใบเป็นสีเขียวเข้ม สีเขียวอ่อน หรือสีแดง กลุ่มของดอกย่อยเป็นรูปทรงกลม มีช่อดอกหลายลักษณะ ดอกมี 3 กลีบดอก เปลือกหุ้มเมล็ดมีลักษณะคล้ายหาวจะแตกออกเมื่อผลแก่ เมล็ดมีสีดำ (Grubben, 1993) นอกจากนี้ Mc Cormac *et al.* (1997) พบว่าผักโขมชนิดนี้บางสายพันธุ์เกิดการเปลี่ยนสีใบจากสีเขียวทั้งใบเป็นใบสามสี โดยเปลี่ยนสีบริเวณกลางใบเป็นสีเหลือง และโคนใบเป็นสีแดงเมื่อใกล้ระยะออกดอก

ผักโขมเป็นพืชอยู่ในวงศ์ Amaranthaceae ซึ่งเป็นวงศ์ที่มีรูปแบบการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ทั้งแบบ C3, C3-C4 intermediate และแบบ C4 (Rajendrudu, 1986) แต่จากรายงานทางสรีรวิทยา ชีวเคมีและลักษณะทางกายภาพพบว่าพืชสกุล *Amaranthus* เป็นพืช C4 แทบทั้งสิ้น (Ehleringer and Pearcy, 1983, Hatch, 1971, Sage *et al.*, 2007) เนื่องจากโครงสร้างใบมี Kranz anatomy คือมี mesophyll cell ล้อมรอบ bundle sheath cell และพบช่อง plasmodesmata เชื่อมต่อระหว่างเซลล์ทั้งสอง อีกทั้งปรากฏมีเอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยาสร้าง phosphoenolpyruvate

(PEP) คือ phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) และ Pyruvate phosphate dikinase (PPDK) และยังมีเอนไซม์ NAD-malic enzyme (NAD-ME) อีกด้วย ดังนั้นพืชจึงจัดเป็นพืช C4 แบบ NAD-ME (Fisher and Evert, 1982; Selinoti *et al*, 1986; Ueno, 2001) โดย *A. tricolor* ก็มีรายงานว่าพบส่วนของ Kranz anatomy ชัดเจน (Hong *et al.*, 2005)

กระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช C4

กระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชเป็นกระบวนการต่อเนื่องระหว่างกระบวนการใช้แสงกับกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เชิงชีวเคมี ในส่วนของกระบวนการใช้แสงพลังงานแสงถูกนำมาสร้างพลังงานเคมีในรูปของ adenosine triphosphate (ATP) และสร้าง reducing agent ในรูป nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADPH) สำหรับใช้ในกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (carboxylation) เพื่อเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์เป็นสารประกอบคาร์บอนจำพวกน้ำตาลที่พืชสามารถนำไปใช้ประโยชน์ได้ กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของพืชโดยทั่วไปมี 3 วิธีหลัก ได้แก่ แบบ C3 แบบ C4 และ crassulacean acid metabolism (CAM) (Taiz and Zeiger, 2006) โดยการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 วิวัฒนาการมาจากพืช C3 ดั้งเดิมซึ่งคาดว่าน่าจะกำเนิดขึ้นช่วงปลายยุค Oligocene ถึงตอนต้นของยุค Miocene เมื่อประมาณ 24 ล้านปีก่อน เนื่องจากเป็นช่วงที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศค่อนข้างต่ำและแปรปรวนแต่ยังไม่มีหลักฐานสนับสนุนแน่ชัด อย่างไรก็ตาม จากการค้นพบหลักฐาน คือซากฟอสซิล (fossil) ของหญ้า ที่มี Kranz anatomy เป็นองค์ประกอบ ทำให้ทราบแน่ชัดว่าพืช C4 มีอยู่จริงในช่วงกลางของยุค Miocene เมื่อประมาณ 12-14 ล้านปีก่อน ซึ่งเป็นยุคที่คาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศมีความเข้มข้นต่ำสุดเพียง 180 ppm พืช C3 เกิดภาวะเครียดจากการหายใจเชิงแสง (photorespiration stresses) (Kürschner *et al.*, 2008; Pagani *et al.*, 1999 and Tipple and Pagani, 2007) ซึ่งเกิดจากการที่สัดส่วนของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อออกซิเจนมีค่าต่ำ เป็นผลให้ออกซิเจนสามารถแข่งขันเพื่อทำปฏิกิริยากับเอนไซม์ ribulose-1,5-bis-phosphate carboxylase oxygenase (Rubisco) ได้สูง การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ตรงปฏิกิริยา carboxylation ของ Calvin cycle จึงมีประสิทธิภาพต่ำ เพราะสูญเสียเอนไซม์ Rubisco ซึ่งเป็นต้นทุนสำหรับตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ และยังสูญเสียคาร์บอนไดออกไซด์ไปอยู่ในรูปสารประกอบ 2 คาร์บอนคือ phosphoglycolate ซึ่งไม่ก่อให้เกิดประโยชน์กับพืช (Sage, 1999) พืชจึงพัฒนากระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 ขึ้นเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ โดยการดัดแปลงโครงสร้างภายในเซลล์ของใบด้วยการสร้าง bundle sheath cell ขึ้นมาและล้อมรอบด้วย mesophyll cell ซึ่งเป็นโครงสร้างที่เรียกว่า

Kranz anatomy และปรับเปลี่ยนปฏิกิริยาทางชีวเคมีในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ โดยสร้างเอนไซม์ phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) และสารตั้งต้น คือ phosphoenolpyruvate (PEP) ที่มีความจำเพาะอย่างมากกับคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มเติมขึ้น มาตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ปรากฏครั้งแรกที่ mesophyll cell เมื่อ PEP รวมกับ CO_2 ได้สารประกอบตัวแรกเป็น oxaloacetate (OAA) ซึ่งมีคาร์บอนเป็นองค์ประกอบ 4 อะตอม จึงเป็นที่มาของชื่อกระบวนการ C4 แต่ OAA เป็นรูปที่ไม่เสถียรจะถูกรีดิวซ์เป็น malate หรือ aspartate ซึ่งจะปลดปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์ (decarboxylation) เข้าสู่ Calvin cycle ในตำแหน่ง bundle sheath cell ส่งผลให้สัดส่วนของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อออกซิเจน ณ จุดที่สัมผัสกับเอนไซม์ Rubisco มีค่าสูง ทำให้พืช C4 ดำรงอยู่ภายใต้สภาวะที่บรรยากาศมีความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ำได้ (Taiz and Zeiger, 2006) แต่อย่างไรก็ตามการกระจายตัวของพืช C4 ในช่วงกลางของยุค Miocene ยังมีน้อย เนื่องจากต้องใช้พลังงาน ATP และ NADPH เพิ่มเติมในขั้นตอนการสร้าง PEP และดำเนินขั้นตอน decarboxylation ดังนั้นความสามารถในการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ระดับต่ำเพียงอย่างเดียวจึงไม่เพียงพอต่อการแข่งขันกับพืช C3 (Huang *et al.*, 2001) การกระจายตัวของพืช C4 เริ่มเพิ่มมากขึ้น เมื่อประมาณ 9-5 ล้านปีก่อน ซึ่งเข้าสู่ช่วงปลายของยุค Miocene (Cerling *et al.*, 1993; Pagani, 1999) เนื่องจากเป็นช่วงที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์เริ่มเพิ่มสูงขึ้น แต่สภาพอากาศแห้งแล้ง ความชื้นสัมพัทธ์ต่ำ อุณหภูมิของอากาศสูง อุณหภูมิที่สูงขึ้นส่งผลให้พืช C3 มีการหายใจเชิงแสงเพิ่มขึ้น (Huang *et al.*, 2001; Tipple and Pagani, 2007) ประสิทธิภาพการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์จึงต่ำ พืช C4 จึงได้เปรียบกว่าพืช C3 เนื่องจากการหายใจเชิงแสงเกิดน้อยและพืช C4 ยังมีเอนไซม์ PEPC ที่จำเพาะกับคาร์บอนไดออกไซด์จึงไม่จำเป็นต้องเปิดปากใบกว้าง ทำให้ลดการสูญเสียน้ำออกจากใบ พืช C4 จึงมีสัดส่วนของปริมาณน้ำที่คายออกต่อปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ หรือที่เรียกว่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (water use efficiency) มีค่าสูง สามารถแข่งขันกับพืช C3 ในสภาพอากาศร้อนและแห้งแล้งได้ดี อย่างไรก็ตามพืช C3 ใช้พลังงาน ATP จำนวน 2 โมล และ reducing agent คือ NADPH จำนวน 2 โมล ต่อการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมล แต่พืช C4 ใช้พลังงาน ATP เพิ่มมากขึ้นอีก 2 โมล สำหรับสร้าง PEP จาก pyruvate เพื่อเป็นต้นทุนในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ก่อน และยังต้องการ NADPH ในขั้นตอน decarboxylation ซึ่งทั้ง ATP และ NADPH ถูกสร้างขึ้นจากกระบวนการใช้แสง (photochemical) ดังนั้นพืช C4 จึงต้องใช้พลังงานแสงสูงกว่าพืช C3 (Kanai and Edwards, 1999) ในสภาพที่อัตราการหายใจเชิงแสงเกิดขึ้นต่ำหรือไม่เกิด อัตราสังเคราะห์แสงจึงขึ้นอยู่กับพลังงานแสงเป็นสำคัญ ดังนั้นใบของพืช C4 จึงสังเคราะห์แสงได้ดีในสภาพที่ได้รับความเข้มแสงสูง (Taiz and Zeiger, 2006)

แม้ว่าพืช C4 สามารถพัฒนาประสิทธิภาพการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ให้สูงกว่าพืช C3 ได้ แต่มีพืช C4 ในธรรมชาติเพียง 3% จากพืชทั้งหมดประมาณ 250,000 ชนิด และส่วนใหญ่เป็นพืชใบเลี้ยงเดี่ยวจำพวกหญ้า มีเพียงประมาณ 1,200 ชนิด หรือ 0.48 % เท่านั้นที่เป็นพืชใบเลี้ยงคู่ ทั้งนี้ เพราะพืชใบเลี้ยงคู่วิวัฒนาการสร้างกระบวนการ C4 ช้ากว่าพืชใบเลี้ยงเดี่ยว คือเริ่มกำเนิดขึ้นเมื่อประมาณ 5 ล้านปีก่อน (Sage, 2004) อีกทั้งยังมีประสิทธิภาพการใช้แสง (light use efficiency/ Quantum yield/photochemical efficiency, α) เป็นสัดส่วนของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อหน่วยพลังงานแสงที่ใบได้รับต่ำกว่าพืชใบเลี้ยงเดี่ยว เนื่องจากพืชใบเลี้ยงเดี่ยวสะสม suberin ตรงผนังของ bundle sheath เพื่อป้องกันการรั่วไหลของคาร์บอนไดออกไซด์ออกจากใบ (Ehleringer *et al.* 1997) แม้ว่าพืช C4 จะมีน้อยชนิด แต่พืชอาหารที่สำคัญส่วนใหญ่เป็นพืช C4 เนื่องจากมีความสามารถในการสังเคราะห์แสงสูงกว่า C3 จึงทำให้มีงานวิจัยที่เกี่ยวข้องกับวิวัฒนาการและกลไกการทำงานของพืช C4 ในเชิงลึกเพิ่มมากขึ้นอย่างต่อเนื่อง ทั้งนี้เพราะมีการคาดการณ์ว่า หากสามารถดัดแปลงพืช C3 เป็น C4 ได้ การเพิ่มผลผลิตในพืชก็จะสูงมากยิ่งขึ้น (Brown *et al.*, 2005; Matsuoka *et al.*, 2001)

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงและการแลกเปลี่ยนแก๊สของใบพืช

กระบวนการสังเคราะห์แสงของใบพืชเป็นกระบวนการที่เชื่อมโยงระหว่าง 3 กระบวนการหลัก คือกระบวนการใช้แสง กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ และกลไกการเปิดของปากใบ การประเมินศักยภาพการสังเคราะห์แสงได้แบ่งเป็น 2 ส่วนหลักได้แก่ 1) ศึกษาการตอบสนองต่อแสง ซึ่งทำให้ทราบความสามารถของกระบวนการใช้แสงและคำนวณหาผลปากใบ 2) ศึกษาการตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์ เพื่อต้องการทราบประสิทธิภาพในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของพืช ซึ่งมีรายละเอียดต่างๆ ดังนี้

1. การตอบสนองต่อแสง

1.1 เส้นตอบสนองต่อแสง (Light response curve)

เส้นตอบสนองต่อแสง คือฟังก์ชันแสดงความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthesis rate, A) ของใบ โดยทั่วไปจะวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเมื่อใบได้รับความเข้มแสงสูงขึ้นเรื่อยๆ ในขณะที่กำหนดให้ปัจจัยอื่นๆ ได้แก่ ความเข้มข้นของ

คาร์บอนไดออกไซด์ อุณหภูมิและความชื้นสัมพัทธ์คงที่ จุดเริ่มต้นจะให้ใบอยู่ในสภาพที่ไม่ได้รับแสง ซึ่งจะทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิมีค่าเป็นลบ แต่เมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้นอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิจะเพิ่มขึ้นตาม จนกระทั่งอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิมีค่าเป็นศูนย์ เป็นจุดที่อัตราการผลิตคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจเท่ากับอัตราการถูกนำไปตรึงในกระบวนการสังเคราะห์แสง เรียกความเข้มแสงขณะที่อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเท่ากับศูนย์ว่า จุดชดเชยแสง (light compensation, I_c) เมื่อเพิ่มความเข้มแสงสูงขึ้นต่อเนื่อง ในช่วงแรกอัตราสังเคราะห์แสงจะสูงขึ้นตามในลักษณะเชิงเส้นตรงกับความเข้มแสง ค่าความชันของเส้นกราฟช่วงแรกนี้แสดงสัดส่วนจำนวนโมลของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อจำนวนโมลของอนุภาคแสง (photon) ที่ใบดูดกลืนไปใช้ในกระบวนการใช้แสง เรียกค่านี้ว่า ประสิทธิภาพการใช้แสง (maximum quantum yield/ photoefficiency, α) เมื่อเพิ่มความเข้มแสงสูงมากถัดจากช่วงขึ้นอีก พบว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิมีค่าเพิ่มขึ้นในแนวเข้าสู่ค่าคงที่ ความเข้มแสงที่จุดที่ค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเริ่มเข้าสู่ค่าคงที่เรียกว่า จุดอิ่มตัวของความเข้มแสง (light saturation, I_s) ความเข้มแสงสูงกว่าจุดนี้ไม่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเพิ่มขึ้นอีก ในช่วงนี้กล่าวว่า กระบวนการสังเคราะห์แสงไม่ได้ถูกควบคุมโดยความเข้มแสง แต่ถูกกำหนดโดยกระบวนการเชิงชีวเคมีในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (carboxylation) ซึ่งเกี่ยวข้องกับระดับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ คำนวณไหลการแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านปากใบเข้าสู่เมสโซฟิลล์ และกิจกรรมของเอนไซม์ Rubisco (Taiz and Zeiger, 2006)

จากการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสงของหญ้า *Brachiaria brizantha* และ *B. humidicola* ซึ่งเป็นพืช C4 โดย Dias-Filho (2002) พบว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิสัมพันธ์กับความเข้มแสง ในรูปสมการ non-rectangular hyperbola เช่นเดียวกับพืช C3 (Thornley and Johnson, 1990) มีรูปสมการดังนี้

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

- เมื่อ P_m = อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (maximum gross photosynthesis rate, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- A = อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthesis rate, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- α = ประสิทธิภาพการใช้แสง (quantum yield or photoefficiency, $\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ PPF}$)

- I = ความเข้มแสงในช่วงความยาวคลื่นที่พืชใช้ในการสังเคราะห์แสง
(photosynthetic photon flux, $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- R_d = อัตราหายใจในความมืด (dark respiration, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
- θ = ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (curvature factor), $0 < \theta < 1$

เนื่องจากเส้นภาพมักจะเป็นเส้นตรงในช่วงความเข้มแสงต่ำ จึงนิยมนำค่า α เป็นความชันของฟังก์ชัน (พรชัย, 2550) ดังสมการ

$$A = (\alpha \times I) + \beta \quad (2)$$

เมื่อ β = ค่าคงที่ (y-intercept), $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

ส่วนค่า θ มีค่าตีความเชิงกายภาพเป็นสัดส่วนของค่านำไหลรวมของการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในทางชีวเคมีต่อการแพร่โมเลกุลคาร์บอนไดออกไซด์ในเชิงฟิสิกส์ (Thornley and Johnson, 1990) ค่า θ เข้าใกล้ 1 แสดงว่าการแพร่โมเลกุลเกิดช้ากว่าการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ ($g_d^{\text{CO}_2} \ll g_m^{\text{CO}_2}$) (พรรณี, 2550; สุภาพร, 2547) แสดงความสัมพันธ์ได้ว่า

$$\theta = \frac{g_m^{\text{CO}_2}}{g_m^{\text{CO}_2} + g_d^{\text{CO}_2}} \quad (3)$$

เมื่อ $g_m^{\text{CO}_2}$ = ค่านำไหลรวมของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเมสโซฟิลล์จากเมมเบรนไป
ถึงจุดเกิดคาร์บอกซิเลชัน (mesophyll conductance/carboxylation efficiency,
 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) สะท้อนความเร็วของปฏิกิริยาในกระบวนการชีวเคมี

g_d = ค่านำไหลรวมของการแพร่คาร์บอนไดออกไซด์จากบรรยากาศผ่านชั้นบางติด
ผิวใบและปากใบจนถึงเมมเบรนของเมสโซฟิลล์ (CO_2 diffusion conductance,
 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) สะท้อนความเร็วของการแพร่คาร์บอนไดออกไซด์เชิงฟิสิกส์

ส่วนจุดชดเชยแสงและค่าความเข้มแสงอิ่มตัว คำนวณโดยวิธี nonlinear least-square ด้วยโปรแกรม Microsoft Excel ค่า I_c คำนวณโดยกำหนดให้ P_m เป็น 0 และ I_s เมื่อให้ A เท่ากับ 85% ของ P_m

จากการวัดเส้นสนองต่อแสงของผักโขม (*Amaranthus tricolor*) ของ Lin and Ehleringer (1983) พบว่าผักโขมมีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดเท่ากับ $48.3 \pm 1 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ที่อุณหภูมิ

35C ไม่พบความเข้มแสงอิ่มตัวแม้ให้ความเข้มแสงสูงถึง $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และมีค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (quantum yield, α) ที่ระดับความเข้มแสงต่ำกว่า $500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ เป็น $0.056 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{PPF}$ ซึ่งเป็นค่าที่ต่ำเมื่อเปรียบเทียบกับพืช C4 อื่น และอยู่ในช่วงของพืช C4 ประเภท NAD malic enzyme ค่าประสิทธิภาพการใช้แสงสามารถใช้บ่งชี้รูปแบบของกระบวนการ C4 ได้ (Percy and Ehleringer, 1997) พืชใบเลี้ยงคู่ที่มีค่าประสิทธิภาพการใช้แสง $0.053 \pm 0.001 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{PPF}$ จัดเป็น NAD-ME และหากมีค่าสูงถึง $0.061 \pm 0.001 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{PPF}$ จะจัดเป็น C4 ประเภท NADP malic enzyme (NADP-ME) ส่วนพืช C4 ใบเลี้ยงเดี่ยวจำพวกหญ้าประเภท NAD-ME มีค่าประสิทธิภาพการใช้แสงเป็น $0.060 \pm 0.001 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{PPF}$ ประเภท phosphoenolpyruvate carboxykinase (PCK) มีค่าเป็น $0.064 \pm 0.002 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{PPF}$ และแบบ NADP-ME มีค่าเท่ากับ $0.065 \pm 0.001 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{PPF}$

1.2 ประสิทธิภาพของระบบรับแสง

1.2.1 ปริมาณคลอโรฟิลล์

คลอโรฟิลล์เอและคลอโรฟิลล์บีเป็นองค์ประกอบหลักใน light harvesting complex ของพืชชั้นสูง ทำหน้าที่ดูดกลืนพลังงานแสงมาใช้ในกระบวนการใช้แสง โดยดูดกลืนแสงสีแดงที่ช่วงความยาวคลื่น 640-700 nm และแสงสีน้ำเงินช่วงความยาวคลื่น 400-450 nm โดยที่แสงสีน้ำเงินต้องปลดปล่อยพลังงานส่วนหนึ่งออกไปเพื่อให้มีระดับพลังงานลดลงเท่ากับช่วงคลื่นแสงสีแดง คลอโรฟิลล์ไม่ดูดกลืนแสงสีเขียวจึงสะท้อนแสงช่วงคลื่นนี้ออกมาส่งผลให้ใบพืชส่วนใหญ่มีสีเขียว (Taiz and Zeiger, 2006) พลังงานแสงที่ใบได้รับจะถ่ายทอดพลังงานในรูปของการสั่นพ้องและวาวแสง (fluorescence resonance energy transfer) ในการส่งต่อพลังงานกระตุ้นจากคลอโรฟิลล์โมเลกุลหนึ่งไปยังอีกโมเลกุลหนึ่งไปเรื่อยๆ (โมเลกุลไม่ต้องสัมผัสกันโดยตรง) จนถึงโมเลกุลของคลอโรฟิลล์เอตัวจับ (trap chlorophyll) ซึ่งพลังงานจะปลดปล่อยอิเล็กตรอนเข้าสู่กระบวนการถ่ายทอดอิเล็กตรอนของระบบใช้แสง (Nobel, 2005) แม้ว่าคลอโรฟิลล์จะเป็นโมเลกุลที่มีความจำเป็นอย่างยิ่งต่อกระบวนการใช้แสง แต่พืชจะสร้างคลอโรฟิลล์ในปริมาณที่จำเป็นต้องใช้เท่านั้น (สุนทรและคณะ, 2543) ดังนั้นปริมาณคลอโรฟิลล์จึงมักสัมพันธ์กับพารามิเตอร์ที่แสดงประสิทธิภาพของระบบใช้แสง อย่างไรก็ตามการวัดปริมาณคลอโรฟิลล์โดยทั่วไปเป็นวิธีการที่ต้องทำลายใบเพื่อสกัดสาร ทำให้ไม่สามารถติดตามพัฒนาการของปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบอย่างต่อเนื่องได้ ดังนั้นจึงนิยมวัดค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) เพื่อประเมินปริมาณคลอโรฟิลล์

ทางอ้อม ค่า SPAD เป็นค่าสัดส่วนของแสง 2 ช่วงคลื่นที่ส่องผ่านใบตัวอย่าง คือแสงสีแดงที่ 650 nm ที่อนุมานว่าเป็นช่วงคลื่นที่ถูกดูดกลืนด้วยคลอโรฟิลล์กับแสงที่ความยาวคลื่น 940 nm ที่ใช้เป็นค่าแสงตรวจเทียบของการส่องผ่านใบ (Anonymous, 1989) วัดได้ด้วยเครื่องวัดค่าพรรณนิความเขียว (portable chlorophyll meter รุ่น SPAD-502 ของบริษัท Konica Minolta ประเทศญี่ปุ่น) ทั้งนี้พบในใบของพืชหลายชนิดว่าปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์รวมที่สกัดและคำนวณตามวิธีของ Moran (1982) สัมพันธ์กับค่าพรรณนิความเขียว (สุทิน, 2547)

1.2.2 ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (PSII quantum yield)

กระบวนการใช้แสงเป็นกระบวนการต่อเนื่องระหว่าง light-harvesting complex 2 ชนิด คือ light harvesting complex I (LCHI) และ light-harvesting complex II (LCHII) ที่ประกอบขึ้นจากโปรตีนและรงควัตถุ คือคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บีและแคโรทีนอยด์ โดยคลอโรฟิลล์บีกับแคโรทีนอยด์ทำหน้าที่รับพลังงานแสงช่วงคลื่นสั้นกว่าและถ่ายทอดพลังงานแสงช่วงที่ตรงกับการดูดกลืนของคลอโรฟิลล์เอ การส่งต่อพลังงานจากโมเลกุลของคลอโรฟิลล์เอทั้งหมดใน LHC จะถูกส่งไปรวมกันที่คลอโรฟิลล์เอตัวจับ (trap chlorophyll) ซึ่งเป็นรงควัตถุ (pigment) ที่ดูดกลืนแสงสูงสุดที่ความถี่ 680 nm (P_{680}) เมื่ออิเล็กตรอนในโมเลกุลของคลอโรฟิลล์เอได้รับแสงสีแดง อิเล็กตรอนที่อยู่ในสถานะพื้น (ground state) จะยกระดับขึ้นไปอยู่ในสถานะกระตุ้นขั้นที่ 1 (1^{st} excited state) หากแสงที่ได้รับเป็นแสงคลื่นสั้นกว่าคือแสงสีน้ำเงิน อิเล็กตรอนจะรับพลังงานและยกระดับสูงขึ้นไปอยู่ในสถานะกระตุ้นขั้นที่ 2 (2^{nd} excited state) พลังงานส่วนเกินนี้จะถูกปลดปล่อยออกมาในรูปความร้อน และ/หรือการวาวแสง จนลดระดับลงมายังสถานะกระตุ้นขั้นที่ 1 เทียบเท่ากับอิเล็กตรอนที่กระตุ้นด้วยแสงสีแดง อิเล็กตรอนในสถานะกระตุ้น (excitron) สามารถส่งต่อพลังงานโดยการสั่นพ้องให้คลอโรฟิลล์เอโมเลกุลอื่นต่อไปได้เรื่อยๆ ในกรณีนี้จะมีพลังงานบางส่วนสูญเสียไปในรูปของความร้อนได้อีก คลอโรฟิลล์ตัวจับนี้เรียกว่า P_{680} เป็นศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงสอง (PSII Reaction Center) โดยพลังงานแสงจะปลดปล่อยอิเล็กตรอนจาก P_{680} ซึ่งจะคงอยู่ที่ศูนย์กลางปฏิกิริยา เพราะศูนย์กลางปฏิกิริยามีระดับพลังงานต่ำกว่าคลอโรฟิลล์เอที่ล้อมรอบ เสมือนเป็นหลุมตื้นดักอิเล็กตรอน (shallow trap) ไว้ หลังจากนั้นอิเล็กตรอนจะหลุดเข้าสู่สายพานลำเลียง (electron transport chain) โดยเริ่มจากสารรับอิเล็กตรอน pheophytin (Rosenqvist and Kooten, 2003) ผ่าน plastoquinone ตัวแรกคือ Q_A ตัวที่สองคือ Q_B และ plastoquinone pool ซึ่งส่งอิเล็กตรอนไปยัง cytochrome *b6f* complex, plastocyanin และส่งต่ออิเล็กตรอนให้ LCHI ซึ่งมีคลอโรฟิลล์เอตัวจับพลังงานที่มีความสามารถดูดกลืนแสงสูงสุดที่ 700

nm (P_{700}) เป็นศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบรับแสงหนึ่ง (PSI Reaction Center) อิเล็กตรอนที่ปลายทางจะถูกนำไปสู่การรีดิวซ์ $NADP^+$ เป็น NADPH ส่วน P_{680} ที่สูญเสียอิเล็กตรอนไปก็จะรับอิเล็กตรอนใหม่จากส่วนที่ทำหน้าที่ออกซิเดชันน้ำ (oxygen-evolution complex) ซึ่งผลิตโปรตอน (H^+) ด้วยในเวลาเดียวกัน และเมื่อรวมกับโปรตอนที่ย้ายมาจาก stroma ทำให้เกิดการสะสมของโปรตอนใน thylakoid มากขึ้น จนเกิดความต่างศักย์เคมี (chemical potential gradient) ของโปรตอนระหว่างภายในและภายนอก thylakoid ซึ่งกลายเป็นแรงขับเคลื่อนในการสร้างพลังงาน ATP ในกระบวนการ photophosphorylation ของกระบวนการใช้แสง (Nobel, 2005) หากการกลับเข้าสู่สภาวะพื้นของอิเล็กตรอน (De-excitation) ไม่ใช่เป็นการถ่ายเทพลังงานไปใช้ในกระบวนการใช้แสง (photochemistry) หรือในรูปความร้อน พลังงานจำนวนนี้จะถูกปลดปล่อยออกมา (re-emitted) ในรูปของแสงที่มีช่วงคลื่นยาวขึ้นได้แก่ แสงสีแดงช่วงความยาวคลื่น 690-730 nm เรียกกระบวนการถ่ายเทพลังงานในรูปแผ่รังสีนี้ว่า คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (chlorophyll a fluorescence) (Rosenqvist and Kooten, 2003) หรือคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (การวาวแสง)

ค่าคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์สามารถใช้ประเมินประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในส่วนของ Light-harvesting complex II (LCHII) และอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนได้ เนื่องจากคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์เป็นวิธีการหนึ่งในการถ่ายเท ระดับพลังงานกระตุ้นของโมเลกุลคลอโรฟิลล์โดยตรงบริเวณ chlorophyll-protein complex ในระบบแสงสอง (Govindjee, 2004) โดย “ในปี 1960 Kautsky และคณะพบว่า เมื่อระบบรับแสงได้รับสภาวะจากมีดมาสว่างก็จะเกิดการรีดักชันของตัวรับอิเล็กตรอนของ plastoquinone คือ Q_A เมื่อทำหน้าที่รับอิเล็กตรอนจากระบบแสงสองจนหมดทุกโมเลกุลก็จะไม่สามารถรับอิเล็กตรอนตัวใหม่ได้อีก จนกว่าจะส่งอิเล็กตรอนให้ Q_B ส่งผลให้พลังงานแสงที่ถูกกลืนเข้ามาในช่วงนั้นถูกปลดปล่อยในรูปของคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์เพิ่มมากขึ้น ซึ่งกล่าวได้ว่า ขณะนั้นศูนย์กลางปฏิกิริยาอยู่ในสภาพปิด” (Maxwell and Johnson, 2000) แต่หากใบผ่านสภาพมีดมาก่อนและยังไม่มี การเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน ศูนย์กลางปฏิกิริยาจะเปิดเต็มที่ quinone acceptor (Q_A , Q_B และ plastoquinone) อยู่ในสภาพพร้อมรับอิเล็กตรอน (fully oxidized state)

การวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองของใบตัวอย่างโดยหลักการวัดค่าฟลูออเรสเซนซ์ เริ่มต้นให้ใบอยู่ในความมืดนาน 20 นาที เพื่อให้การขนส่งอิเล็กตรอนเกิดเสร็จสิ้น ให้ quinone acceptor อยู่ในสภาพเปิดเต็มที่แล้วจึงให้ใบได้รับแสงระดับความเข้มแสงต่ำช่วงสั้นมาก ซึ่งไม่เพียงพอให้เกิดกระบวนการใช้แสงตรง P_{680} ของ LCHII และยังไม่ทำให้ใบร้อน วัดค่าการ

แผ่รังสีแบบวาวแสง เรียกค่านี้ว่า ค่าฟลูออเรสเซนซ์ต่ำสุดที่วัดได้ (minimum fluorescence yield, F_0) เมื่อได้รับความเข้มแสงต่ำขณะที่ใบอยู่ในสภาพมืด ต่อมาจะเพิ่มให้ความเข้มแสงสูง (saturating light pulse) ช่วงสั้นๆ เพื่อให้ quinone acceptor อยู่ในสภาพรีดิวซ์เต็มที่ ส่งผลให้ศูนย์กลางปฏิกิริยาอยู่ในสภาพปิด พลังงานแสงไม่ได้ถูกนำไปใช้ใน photochemistry แต่จะถูกปลดปล่อยในการแผ่รังสี ซึ่งจะเป็นการวาวแสงสูงสุด เรียกค่าที่ได้ในตอนนี้ว่า ค่าฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดที่วัดได้ (maximum total fluorescence yield, F_m) เมื่อได้รับความเข้มแสงเต็มที่ขณะที่ใบอยู่ในสภาพมืด คำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของระบบแสงสอง (maximum quantum efficiency of PSII, Φ_{dark}) ได้ดังสมการ

$$\Phi_{\text{dark}} = \frac{F_m - F_0}{F_m} = \frac{F_v}{F_m} \quad (4)$$

ในสภาพปกติที่ใบได้รับแสง quinone acceptor บางส่วนอยู่ในสภาพรีดิวซ์ การวัดค่าประสิทธิภาพการใช้แสงในสภาพได้แสง (quantum efficiency of PSII electron transport in illuminate, Φ_{PSII} , $\text{molE mol}^{-1} \text{PPF}$) เป็นสัดส่วนของความเข้มแสงที่ใบใช้ในกระบวนการใช้แสง (photochemistry) เทียบกับความเข้มแสงทั้งหมดที่ถูกใบดูดกลืน แสดงถึงจำนวนอิเล็กตรอนที่มีการขนส่งต่อหนึ่งหน่วยแสงที่ระบบ PSII/LHCII complex ดูดกลืนไว้ (photochemical yield of electron transport) วัดค่าได้โดยให้แสง 2 จังหวะ ตรวจจับค่ารังสีฟลูออเรสเซนซ์ขณะใบได้รับความเข้มแสงต่ำ (steady state fluorescence, F_s) และค่าฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดของใบขณะที่เครื่องปล่อยความเข้มแสงสูงมาก (maximum fluorescence during a saturating light flash, F'_m) และนำค่าที่วัดได้มาคำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้แสงในสภาพได้แสงดังสมการ

$$\Phi_{\text{PSII}} = \frac{F'_m - F_s}{F'_m} \quad (5)$$

คำนวณหาอัตราการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (Electron transport rate, ETR) (Li cor, 2002) ได้จากสมการ

$$\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times f \times I \times \alpha_{\text{leaf}} \quad (6)$$

เมื่อ f = สัดส่วนของแสงที่เข้าสู่ระบบรับแสงสองเทียบกับระบบแสงหนึ่ง (approximate fraction of absorbed light directed to PSII) มีค่าเท่ากับ 0.4 ในพืช C4

$$I = \text{ความเข้มแสงในช่วงความยาวคลื่นที่พืชใช้ในการสังเคราะห์แสง} \\ (\text{photosynthetic photon flux, } \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1})$$

$$\alpha_{\text{leaf}} = \text{ค่าสัมประสิทธิ์การดูดกลืนแสงของใบ (fraction of incident light} \\ \text{absorbed by leaf) มีค่าเท่ากับ 0.85}$$

นอกจากนี้ยังสามารถสร้างความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ ในรูปฟังก์ชัน non-rectangular hyperbolar (Yin *et al.* 2004) ได้ดังสมการ

$$ETR = \frac{1}{2\theta_{ETR}} \left[\alpha_{ETR} I + ETR_{\max} - \sqrt{(\alpha_{ETR} I + ETR_{\max})^2 - 4\theta_{ETR} \alpha_{ETR} I ETR_{\max}} \right] \quad (7)$$

คำนวณหาอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบสูงสุด (rate of linear whole-chain electron transport rate, $ETR_{\max}$) วิธีเดียวกับการคำนวณพารามิเตอร์หลักของเส้นตอบสนองต่อแสง เมื่อค่าประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดของกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (maximum quantum efficiency of linear whole-chain electron transport, α_{ETR}) คือความชันของเส้นกราฟที่ความเข้มแสง 0-500 $\mu\text{mol PPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

จากรายงานการวัดปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบผักโขม (*A. tricolor*) ในระยะเริ่มออกดอก ช่วงที่ใบเปลี่ยนจากสีเขียวทั้งใบเป็นใบสามสี โดยเปลี่ยนเป็นสีเหลืองบริเวณกลางใบและสีแดงตรงโคนใบ พบว่าคลอโรฟิลล์และแคโรทีนอยด์ตรงบริเวณที่มีสีเขียวของใบผักโขมมีปริมาณใกล้เคียงกับปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบที่มีสีเขียวทั้งใบ แต่บริเวณใบที่มีสีเหลืองและสีแดงจะมีคลอโรฟิลล์หลงเหลืออยู่น้อยมาก และมีค่าสัดส่วนคลอโรฟิลล์ต่อคลอโรฟิลล์บีเป็น 5.8 และ 2.1 ตามลำดับ ในขณะที่ใบสีเขียวและส่วนสีเขียวของใบสามสีมีสัดส่วนคลอโรฟิลล์ต่อคลอโรฟิลล์บีเพียง 0.5-0.7 ซึ่งบ่งบอกว่ามีปริมาณคลอโรฟิลล์บีสูง ทั้งนี้ปริมาณคลอโรฟิลล์ที่วัดได้สอดคล้องกับสเปกตรัมการดูดกลืนแสง (absorption spectra) ของใบ ผลการประเมินกระบวนการสังเคราะห์แสงโดยวัดค่าคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ คือค่า F_0 และ F_m พบว่าใบสีเขียวล้วน และบริเวณสีเขียวของใบสามสีเกิดกระบวนการสังเคราะห์แสง แต่บริเวณสีเหลืองและสีแดงได้ค่า F_0 ไม่แตกต่างจากค่า F_m แสดงว่าศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงสองไม่ทำงาน ไม่เกิดการสังเคราะห์แสงตรงบริเวณนี้ซึ่งคาดว่าเป็นเพราะมีคลอโรฟิลล์ไม่เพียงพอหรือคลอโรฟิลล์ที่มีอยู่ไม่สามารถทำงานได้ (McCormac *et al.*, 1997) แต่ใบสีแดงของ red-osier dogwood พบว่าระบบรับแสงสามารถฟื้นตัวได้เร็วกว่าใบสีเขียวและไม่ได้รับความเสียหายหากเกิดความเครียดเมื่อได้รับความเข้มแสงสูง (Field *et al.*, 2001) ทั้งนี้

เพราะใบมีแสงมีแอนโทไซยานินจัดเรียงตัวตรงชั้นพาลิเสดเมสโซฟิลล์ (palisade mesophyll) ใกล้ผิวใบ ทำหน้าที่ลดพลังงานแสงตกกระทบของแสงสีเขียวตรงคลอโรพลาสต์ ซึ่งเป็นช่วงแสงที่พืชแทบจะไม่ได้นำมาใช้ในการสังเคราะห์แสง และระบายพลังงานออกมาในรูปของความร้อนตรง vacuole ของเซลล์เนื่องจากมีสภาพเป็นกรดอ่อนเช่นเดียวกับแอนโทไซยานิน ส่งผลให้ระบบแสงไม่ได้รับผลกระทบมากนัก เมื่อได้รับความเข้มแสงสูง (Lee and Gould, 2002)

2. การตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์

กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เป็นกระบวนการต่อเนื่องจากกระบวนการใช้แสง พารามิเตอร์ที่บ่งชี้ว่าพืชมีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 คือ จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, Γ) ซึ่งเป็นความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในคลอโรพลาสต์ ขณะที่อัตราไหลเข้าของคาร์บอนไดออกไซด์จากการสังเคราะห์แสงเท่ากับอัตราไหลออกจากการหายใจ หรือกล่าวได้ว่าอัตราไหลสุทธิของคาร์บอนไดออกไซด์เป็นศูนย์ โดยเป็นค่าที่คำนวณได้จากการวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิขณะที่ใบได้รับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ำลงเรื่อยๆ จนมีค่าเข้าใกล้ศูนย์ โดยสร้างความสัมพันธ์ดังสมการ

$$A = g_m^{\text{CO}_2} (C_i - \Gamma) \quad (8)$$

เมื่อ	Γ	=	จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$)
	$g_m^{\text{CO}_2}$	=	ประสิทธิภาพการบอกละชั้น (carboxylation efficiency, $\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) หรือค่านำไหลของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเมสโซฟิลล์ (mesophyll conductance)
	C_i	=	ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (intercellular CO_2 concentration, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$)

ค่า Γ มีค่าเท่ากับ C_i ขณะที่ $A=0$ โดยพืช C4 มีค่าอยู่ที่ประมาณศูนย์ ส่วนพืช C3 ค่า Γ จะอยู่ในช่วง 50-100 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ซึ่งค่า Γ ที่ต่ำจะทำให้ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบกับภายในคลอโรพลาสต์มีระดับสูงขึ้น ส่งผลให้มีแรงขับเคลื่อนในการไหลของคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้น พืช C4 จึงมีประสิทธิภาพการบอกละชั้น (carboxylation efficiency) หรือค่านำไหลของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเมสโซฟิลล์ (mesophyll conductance) สูงกว่าพืช C3 (สุนทรีและคณะ, 2543ข)

3. การแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวัน

การวัดศักยภาพการสังเคราะห์แสงเป็นการวัดภายใต้สภาพควบคุมที่กำหนดให้ปัจจัยต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกระบวนการสังเคราะห์แสงอยู่ในสภาพที่เหมาะสม แต่เป็นสภาวะที่เกิดขึ้นน้อยมาก ภายใต้สภาพอากาศปกติ โดยทั่วไปภายใต้สภาพอากาศจริงกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบพืช ทำงานได้ไม่เต็มที่ตามศักยภาพ การศึกษาเพื่อให้เข้าใจบทบาทของปัจจัยในการจำกัดกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบ ทำได้โดยวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิและอัตราการคายน้ำในรอบวัน ขณะที่สภาพอากาศเปลี่ยนแปลงตามจริง โดยใช้หลักการเรื่องอัตราแลกเปลี่ยนแก๊ส อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthesis rate, A) เป็นค่าผลต่างระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงรวม (gross photosynthesis, P_g) กับอัตราหายใจในที่มืด (dark respiration, R_d) ดังสมการ

$$A = P_g - R_d \quad (9)$$

ค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเป็นผลคูณของค่านำไหลดรวมของคาร์บอนไดออกไซด์กับแรงขับเคลื่อนซึ่งเป็นความแตกต่างของความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (C_i) กับความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ (air CO_2 concentration, C_a) ดังสมการ

$$A = g_t^{CO_2} (C_a - C_i) = g_m^{CO_2} (C_i - \Gamma) \quad (10)$$

เมื่อ $g_t^{CO_2}$ = ค่านำไหลดรวมของคาร์บอนไดออกไซด์ (total conductance to CO_2 , $molCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)

อัตราการคายน้ำ (E) คือผลคูณของค่านำไหลดรวมของไอน้ำกับแรงขับเคลื่อนของกระบวนการคายน้ำ แรงขับเคลื่อนการคายน้ำเรียกว่า แรงดึงคายน้ำของใบ ($VPD_{leaf-air}$) เป็นค่าความแตกต่างของความดันไอน้ำภายในใบกับความดันไอน้ำในอากาศ อัตราการคายน้ำคำนวณได้ดังสมการ

$$E = g_t^w (e_i - e_a) = g_t^w (VPD_{leaf-air}) \quad (11)$$

เมื่อ E = อัตราการคายน้ำ (transpiration rate, $mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$)

g_t^w = คำนวณค่ารวมของไอน้ำจากภายในใบสู่อากาศ (total conductance to water vapor, $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

e_l = ความดันไอน้ำภายในใบ (leaf vapor pressure, kPa)

e_a = ความดันไอน้ำในอากาศ (air vapor pressure, kPa)

$\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$ = แรงดึงคายน้ำของใบ (leaf to air vapor pressure deficit, kPa)

$$= (e_{\text{Tleaf}}^0) - (e_{\text{Tair}}^0 \times \text{RH}_{\text{air}})$$

เมื่อ
$$e^0(T) = 0.61083 \times 10^{\left(\frac{7.6448T}{242.62+T} \right)}$$

T = อุณหภูมิ (temperature, C)

คำนวณค่ารวมของคาร์บอนไดออกไซด์ ($g_t^{\text{CO}_2}$) และคำนวณค่ารวมของน้ำ (g_t^w) มีหลักการคำนวณว่า เส้นทางการแพร่ของแก๊สจะผ่านชั้นบางติดผิวใบ (boundary layer) และผ่านปากใบซึ่งรวมช่องว่างปากใบและช่องว่างภายในใบจนถึงผิวระเหยน้ำที่ผนังเซลล์ (stomatal and intercellular space) โดยเป็นช่องทางต่อเนื่องกัน จึงให้ค่าความต้านทานรวมเป็นผลบวกของความต้านทานของเส้นทางการไหลย่อย ($r_t = r_b + r_s$) เมื่อคำนวณค่ารวมเป็นส่วนกลับของค่าความต้านทาน คำนวณค่ารวมจึงคำนวณได้ดังนี้

$$\frac{1}{g_t} = \frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_b} \quad (11.a)$$

หรือ

$$g_t = \frac{g_s g_b}{g_s + g_b} \quad (11.b)$$

โดย g_s เรียกว่าคำนวณค่ารวมปากใบ (stomatal conductance) และ g_b คือคำนวณค่ารวมผ่านชั้นบางติดผิวใบ (boundary layer conductance)

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิและอัตราการคายน้ำใช้คำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (water use efficiency) ซึ่งเป็นสัดส่วนของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิต่ออัตราการคายน้ำ ($A:E$, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mmolH}_2\text{O}^{-1}$) แสดงถึงปริมาณน้ำที่สูญเสียไปต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ (สุนทร และคณะ, 2544; พรรณี, 2550)

อุปกรณ์และวิธีการ

การศึกษาเพื่อให้เข้าใจศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม เก็บข้อมูลโดยใช้ตัวอย่างแบบสุ่ม และไม่มีแผนการทดลอง ศึกษาผักโขม (*Amaranthus tricolor*) ทั้งหมด 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียว 2 สายพันธุ์ คือ AS202 และ AS220 กับผักโขมใบสีแดง 2 สายพันธุ์ คือ AS041-B และ AS224-A ซึ่งเก็บรวบรวมมาจากในและต่างประเทศโดยศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ศักยภาพการใช้แสงของใบแสดงด้วยเส้นตอบสนองต่อแสง ซึ่งจะสะท้อนกระบวนการสังเคราะห์แสงทั้งกระบวนการ ตั้งแต่กระบวนการใช้แสง กระบวนการทางชีวเคมีในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ตลอดจนถึงการควบคุมของปากใบ ในที่นี้ศึกษารายละเอียดของกระบวนการใช้แสงด้วยการวัดประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบรับแสงสองและปริมาณคลอโรฟิลล์ และศึกษารายละเอียดของกระบวนการทางชีวเคมีในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ โดยวัดการตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์เพื่อประเมินจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์และประสิทธิภาพการบ่งชี้เช่นกัน นอกจากนี้ยังวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สของใบในรอบวัน เพื่อศึกษาบทบาทของสภาพอากาศต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงและคายน้ำ สำหรับปัจจัยเรื่องสีของใบจะศึกษาเปรียบเทียบการสะท้อนและการส่องผ่านแสงของใบ รวมทั้งปริมาณแอนโทไซยานินกับค่าสีของใบ

1. การเตรียมต้นผักโขม

เพาะเมล็ดผักโขมในถาดเพาะด้วยพีทมอส (peatmoss) เป็นเวลา 20 วัน แล้วย้ายปลูกลงแปลงแปลงละ 2 แถว ระยะห่างระหว่างต้น $50 \times 40 \text{ cm}^2$ ใส่ปุ๋ยสูตร 15-15-15 ทุก 2 สัปดาห์ ให้น้ำแบบปล่อยน้ำตามร่อง และฉีดพ่นยากำจัดศัตรูพืชเมื่อมีเชื้อโรคหรือแมลงเข้าทำลาย

2. สภาพอากาศและค่าพลังงานกำกับก่อนดิน

กระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชใช้แสงในช่วงความยาวคลื่น 400-700 nm (photosynthetic photon flux, PPF) มีหน่วยเป็น $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Nobel, 2005) ติดตั้งอุปกรณ์วัดสภาพอากาศ ประกอบด้วยหัววัดความเข้มแสง (quantum light sensor ที่วัดความเข้มแสงในช่วง 400-700 nm) ต่อเข้ากับอุปกรณ์บันทึกข้อมูลที่ภายในมีหัววัดค่าอุณหภูมิและความชื้นสัมพัทธ์

อากาศ (datalogger รุ่น Watchdog 450 ของบริษัท Spectrum Technologies ประเทศสหรัฐอเมริกา) โดยติดตั้งอุปกรณ์ในที่โล่งที่ระดับความสูง 150 cm จากพื้นดิน นอกจากนี้ได้ติดตั้งเครื่องวัดแรงดึงน้ำของดิน (tensiometer บริษัท SoilMoisture Equipment, ประเทศสหรัฐอเมริกา) เพื่อควบคุมการให้น้ำโดยกำหนดให้ค่าพลังงานก่อกับกอนดิน (Soil matric potential) ผันแปรอยู่ในช่วง -20 ถึง -40 kPa เพื่อให้ผักโขมสามารถดึงน้ำจากดินไปใช้ประโยชน์ได้ง่าย

3. การศึกษาศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบ

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบมีระดับเพิ่มขึ้นตามพัฒนาการที่เพิ่มขึ้นของอายุใบ การศึกษาในขั้นต้นจึงประเมินอัตราพัฒนาการของใบ เพื่อกำหนดช่วงอายุใบสำหรับวัดศักยภาพการสังเคราะห์แสงเป็นระยะ มีรายละเอียดต่างๆ ดังนี้

3.1 ค่าดัชนีความเขียว ปริมาณคลอโรฟิลล์และพัฒนาการของขนาดของใบผักโขม

เริ่มต้นดำเนินงานเพื่อให้ได้เส้นตรวจเทียบ (calibration curve) ระหว่างค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) กับปริมาณคลอโรฟิลล์ก่อน จากการสุ่มเจาะตัวอย่างใบขนาด 0.25 cm^2 หลายช่วงอายุมาวัดดัชนีความเขียวของตัวอย่างเฉลี่ย 5 จุด ด้วยเครื่องวัดค่าดัชนีความเขียว (Chlorophyll meter รุ่น SPAD-502 ของบริษัท Minolta ประเทศญี่ปุ่น) แล้วจึงนำตัวอย่างใบมาสกัดคลอโรฟิลล์ด้วยสารดีเอ็มเอฟ (N,N-Dimethylformamide) 4 ml ในที่มืด อุณหภูมิ 4C เป็นเวลา 24-48 ชั่วโมง แล้ววัดค่าการดูดกลืนแสง (absorbance, A) ของสารละลายด้วยเครื่องสเปกโตรโฟโตมิเตอร์ (spectrophotometer รุ่น spectronic GENESYS 10UV-vis บริษัท Thermo Electron ประเทศสหรัฐอเมริกา) ที่ความยาวคลื่น 647 และ 664 nm เพื่อกำหนดปริมาณคลอโรฟิลล์เอ ปริมาณคลอโรฟิลล์บี และปริมาณคลอโรฟิลล์รวม ตามสมการของ Moran (1982) และสร้างเส้นตรวจเทียบระหว่างค่าดัชนีความเขียวกับปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์

การวัดพัฒนาการการสร้างปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบตามอายุ จะกำหนดให้ใบเริ่มคลี่เป็นใบอายุ 1 วัน ศึกษาพัฒนาการของใบโดยวัดการยืดขนาดด้านกว้างและยาวตามอายุใบควบคู่กับวัดค่าดัชนีความเขียว เฉลี่ย 10 จุดต่อใบ และคำนวณปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และคลอโรฟิลล์รวมจากเส้นตรวจเทียบที่ได้ข้างต้น

3.2 เส้นตอบสนองต่อแสง (Light response curve)

วัดเส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ โดยสุ่มวัดใบที่สมบูรณ์สายพันธุ์ละ 1 ใบ คัดตามวัดที่อายุใบ 5, 8, 10, 12 และ 17 วัน ด้วยเครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (รุ่น LI6400-40 ของบริษัท Li-cor ประเทศสหรัฐอเมริกา) ปรับตั้งอุณหภูมิภายในกล่องบรรจุใบให้คงที่ที่ 30°C ควบคุมความชื้นสัมพัทธ์ให้อยู่ในช่วง 70-75% ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านใบเท่ากับ $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ อัตราเร็วของอากาศที่ไหลผ่านใบ (flow rate) เท่ากับ $400 \mu\text{mol s}^{-1}$ ซึ่งเป็นอากาศที่ดึงจากสายยางที่วางปลายด้านหนึ่งตรงปากถังขนาด 20 ลิตร เพื่อลดความแปรปรวนของอากาศที่ผ่านเข้าเครื่องและป้องกันการคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจของผู้ทำงานเข้าสู่เครื่อง โดยเริ่มต้นจะกำหนดระดับความเข้มแสง (LED red/blue light source) ให้ใกล้เคียงกับที่พืชได้รับจริงแล้วจึงค่อยๆ เพิ่มความเข้มแสงขึ้นเรื่อยๆ จนถึง $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ เพื่อให้พืชปรับตัว หลังจากนั้นให้เครื่องทำงานตามโปรแกรมอัตโนมัติที่ตั้งให้ปรับลดความเข้มแสงจาก $2,000$ ลงถึง $0 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ กำหนดให้ใบได้รับความเข้มแสงแต่ละระดับนาน 4-5 นาที เครื่องจะอ่านและบันทึกค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่ความเข้มแสงแต่ละระดับเมื่อสัมประสิทธิ์ความแปรปรวนรวม (total cv) น้อยกว่า 1

คำนวณพารามิเตอร์หลักของเส้นตอบสนองต่อแสงด้วยการนำอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิและความเข้มแสงเข้าสู่สมการ non-rectangular hyperbola (สมการที่ 1) โดยคำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (α) เป็นค่าความชันของเส้นตอบสนองต่อแสงที่ความเข้มแสงช่วง $0-500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ส่วนพารามิเตอร์อื่นจะประเมินโดยใช้โปรแกรม solver ใน Microsoft Excel ตั้งเงื่อนไขให้ผลต่างกำลังสองที่น้อยที่สุดระหว่างค่าที่ประมาณกับค่าที่วัดได้จริงมีค่าน้อยที่สุด จุดชดเชยแสง (light compensation, I_c) คำนวณหลังจากได้พารามิเตอร์ของสมการที่ 1 แล้ว โดยแทนค่า A เป็น 0 และค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (light saturation, I_s) คำนวณโดยแทนค่า A เป็น 85% ของ P_m

3.3 ประสิทธิภาพของระบบรับแสง

วัดปริมาณคลอโรฟิลล์และประสิทธิภาพการใช้แสงขณะได้รับแสงของใบผักโขมใบเดียวกับที่วัดเส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ สายพันธุ์ละ 1 ใบ ที่ช่วงอายุใบ 5, 8, 10, 12 และ 17 วัน ดังนี้

3.3.1 ปริมาณคลอโรฟิลล์

วัดดัชนีความเขียว (SPAD index) ของใบผักโขมที่ช่วงอายุต่างๆ ด้วยเครื่องวัดดัชนีความเขียว (Chlorophyll meter รุ่น SPAD-502 บริษัท Minolta ประเทศญี่ปุ่น) คำนวณปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์รวมของใบผักโขมจากสมการเส้นตรงเทียบซึ่งได้กล่าวมาแล้วข้างต้น (ข้อ 3.1)

3.3.2 ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบรับแสงสอง (PSII quantum yield)

เครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิดรุ่น LI6400-40 ที่มีหัววัดแบบ Leaf chamber flurometer สามารถวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (เส้นตอบสนองต่อแสง) พร้อมกับระดับคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ในเวลาเดียวกันได้ ทำให้ได้พารามิเตอร์ในการคำนวณประสิทธิภาพการใช้แสงในสภาพได้รับแสง (quantum efficiency of PSII electron transport in illuminate, Φ_{PSII}) ของใบผักโขมดังสมการ (5) และยังได้อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (electron transport rate, ETR) ตามสมการ (6) สำหรับสร้างความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน เพื่อคำนวณอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบสูงสุด (rate of linear whole-chain electron transport rate, ETR_{max}) ในรูปฟังก์ชัน non-rectangular hyperbolic ดังสมการ (7) ด้วยวิธีเดียวกับการคำนวณหาค่า P_m ของเส้นตอบสนองต่อแสง

3.3.3 การสะท้อนและส่องผ่านของแสงผ่านใบ (transmission and reflection of leaf)

วัดการสะท้อนและส่องผ่านแสงของใบผักโขมใบเดียวกับที่วัดเส้นตอบสนองต่อแสง ช่วงอายุใบ 5, 8, 10, 12 และ 17 วัน ด้วยเครื่องสเปกโตรมิเตอร์ (spectrometer รุ่น HR4000 ของบริษัท Ocean optics ประเทศสหรัฐอเมริกา) โดยเปอร์เซ็นต์การส่องผ่านของแสง (percentage of transmission, %T) คือสัดส่วนของพลังงานแสงที่ส่องผ่านตัวอย่างเทียบกับพลังงานแสงที่ผ่านวัสดุอ้างอิง ซึ่งในการทดลองนี้เป็นแผ่นพลาสติกสีขาวชนิดโพลิโพรพิลีน (polypropylene, PP) คำนวณค่า %T ที่แต่ละความยาวคลื่น (λ) ดังสมการ

$$\%T_{\lambda} = \frac{S_{\lambda} - D_{\lambda}}{R_{\lambda} - D_{\lambda}} \times 100 \quad (14)$$

เมื่อ	S	=	ความเข้มแสงที่ผ่านตัวอย่างใบ (sample intensity)
	D	=	ความเข้มแสงต่ำสุดในที่มืด (dark intensity)
	R	=	ความเข้มแสงผ่านวัสดุอ้างอิง (reference intensity)
	λ	=	ความยาวคลื่น (wavelength), nm

ส่วนเปอร์เซ็นต์การสะท้อน (percentage of reflection, %R) คำนวณโดยใช้สมการเดียวกับ %T แต่เปลี่ยนทิศทางการให้แสงจากการให้แสงแบบส่องผ่านใบเป็นการให้แสงแบบตกกระทบใบและสะท้อนกลับมายังส่วนที่ตรวจจับสัญญาณ (detector) (Ocean Optics, 2006)

3.3.4 ค่าสีใบ (Leaf color)

วัดค่าสีของใบผักโขมที่วัดเส้นตอบสนองต่อแสงด้วยเครื่องอ่านสี (Color Reader รุ่น CR-10 บริษัท Konica Minolta ประเทศญี่ปุ่น) ที่อ่านค่าสีในระบบ $L^* a^* b^*$ color space ที่กำหนดให้ค่า L^* คือค่าความสว่างมีค่าตั้งแต่ 0-100 ค่า a^* และ b^* เป็นค่าสัมประสิทธิ์ของสีซึ่งจะบ่งบอกทิศทางของสีมีค่าตั้งแต่ -60 ถึง 60 หากมีค่า $-a^*$ แสดงว่าค่าสีอยู่ในทิศทางของสีเขียว $+a^*$ คือทิศทางของสีแดง ค่า $-b^*$ คือทิศทางของสีน้ำเงิน $+b^*$ คือทิศทางของสีเหลือง และคำนวณความแตกต่างของค่าสีของใบผักโขมที่วัดได้กับสีอ้างอิงมาตรฐาน (ΔE_{ab}^*) (Konica Minolta, 2007; อรัญ, มมล.) ได้จากสมการ

$$\Delta E_{ab}^* = \sqrt{(\Delta L^*)^2 + (\Delta a^*)^2 + (\Delta b^*)^2} \quad (15)$$

โดยสีอ้างอิงที่เลือกใช้คือ สีดำ รหัส 202-A จากแถบเทียบสีมาตรฐานของ The Royal Horticultural Society (R. H. S colour chart)

3.3.5 การดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานิน (leaf anthocyanin absorbance)

เนื่องจากมีรายงานว่าใบสีแดงของพืชมีรงควัตถุในกลุ่มแอนโทไซยานินเป็นองค์ประกอบ ในที่นี้จึงต้องการศึกษาเบื้องต้นถึงความสัมพันธ์ระหว่างค่าการดูดกลืนแสงในช่วงที่แอนโทไซยานินดูดกลืนกับค่าสีของใบ จึงสุ่มเลือกใบผักโขมสายพันธุ์ละ 4 ใบ ใบละ 4 ตำแหน่ง ขณะที่ใบพัฒนาเต็มที่ที่อายุ 8-10 วัน สกัดและวัดการดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานินตามวิธีของ Murry and Hackett (1991) โดยเจาะใบแช่ในสารละลาย methanol-HCl (0.1% HCl,

v/v) ปริมาตร 3 ml ที่อุณหภูมิ 2C เป็นเวลา 24 ชั่วโมง วัดค่าการดูดกลืนแสงในช่วงความยาวคลื่น 532 nm (A_{532}) (เป็นช่วงความยาวคลื่นที่แอนโทไซยานินดูดกลืนสูงสุด) และ 653 nm (A_{653}) (เป็นช่วงความยาวคลื่นที่การดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานินถูกรบกวนด้วยคลอโรฟิลล์) คำนวณค่าการดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานิน (anthocyanin absorbance, nm) ดังสมการ

$$\text{anthocyanin absorbance} = A_{532} - 24\%A_{653} \quad (16)$$

4. จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation) และประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (carboxylation efficiency)

วัดการตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์ของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ สายพันธุ์ละ 1 ใบ ที่ 5 ช่วงอายุใบ คือ 5, 8, 10, 12 และ 17 วัน ซึ่งเป็นใบเดียวกับที่วัดเส้นตอบสนองต่อแสง ด้วยเครื่องวัดอัตราสังเคราะห์แสงระบบเปิด (รุ่น LI6400-40 ของบริษัท Li-cor ประเทศสหรัฐอเมริกา) ที่ควบคุมสภาพอากาศผ่านใบเช่นเดียวกับการวัดเส้นตอบสนองต่อแสง ยกเว้นระดับความเข้มแสงจะปรับตั้งให้คงที่ที่ $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และให้เครื่องทำงานตามโปรแกรมอัตโนมัติที่ปรับลดระดับความเข้มขึ้นของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านใบจาก $400 \mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ จนถึง 0 สร้างสมการเชิงเส้นตรงระหว่างความเข้มขึ้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (intercellular CO_2 concentration, C_i) กับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) คำนวณจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, Γ) และค่าประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (carboxylation efficiency, $g_m^{\text{CO}_2}$) จากความสัมพันธ์ในสมการ (8)

5. การแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม

วัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ อัตราคายน้ำและค่านำไหลปากใบของใบผักโขมที่พัฒนาเต็มที่ในรอบวันหนึ่งครั้ง เมื่อวันที่ 14 กรกฎาคม 2550 วัดรอบละประมาณ 1 ชั่วโมง สายพันธุ์ละ 2 ใบ ด้วยเครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (รุ่น LI6400 ของบริษัท Li-cor ประเทศสหรัฐอเมริกา) ใช้หาวัดแบบ sun-sky ที่มีฝาด้านบนปิดด้วยแผ่นฟิล์มพลาสติกใส ทำให้ใบผักโขมได้รับแสงแดดโดยตรง ส่วนอากาศที่ผ่านใบจะเป็นอากาศที่ไหลผ่านสายยางที่ต่อเข้ากับตัวเครื่อง โดยปลายอีกด้านหนึ่งอยู่ในถังขนาด 20 ลิตร ใบผักโขมจึงได้รับอุณหภูมิ ความชื้นสัมพัทธ์ และปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ตามสภาพอากาศจริง กำหนดอัตราไหลของอากาศผ่านใบเป็น 400

$\mu\text{mol s}^{-1}$ เครื่องจะอ่านและบันทึกพารามิเตอร์ต่างๆ ได้แก่ อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_a) และความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (C_i) อัตราคายน้ำ (E) แรงดึงคายน้ำจากใบสู่อากาศ ($\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$) และค่าน้ำไหลปากใบของไอน้ำ (stomatal conductance, g_s) ส่วนประสิทธิภาพการบ่งชี้เลชัน ($g_m^{\text{CO}_2}$) ในรอบวันคำนวณโดยใช้ค่าจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) ซึ่งได้จากการวัดเส้นตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์ (เป็นค่าคงที่) และค่า A ค่า C_i ที่วัดค่าได้ในรอบวันมาแทนค่าในสมการ (10) กล่าวคือ

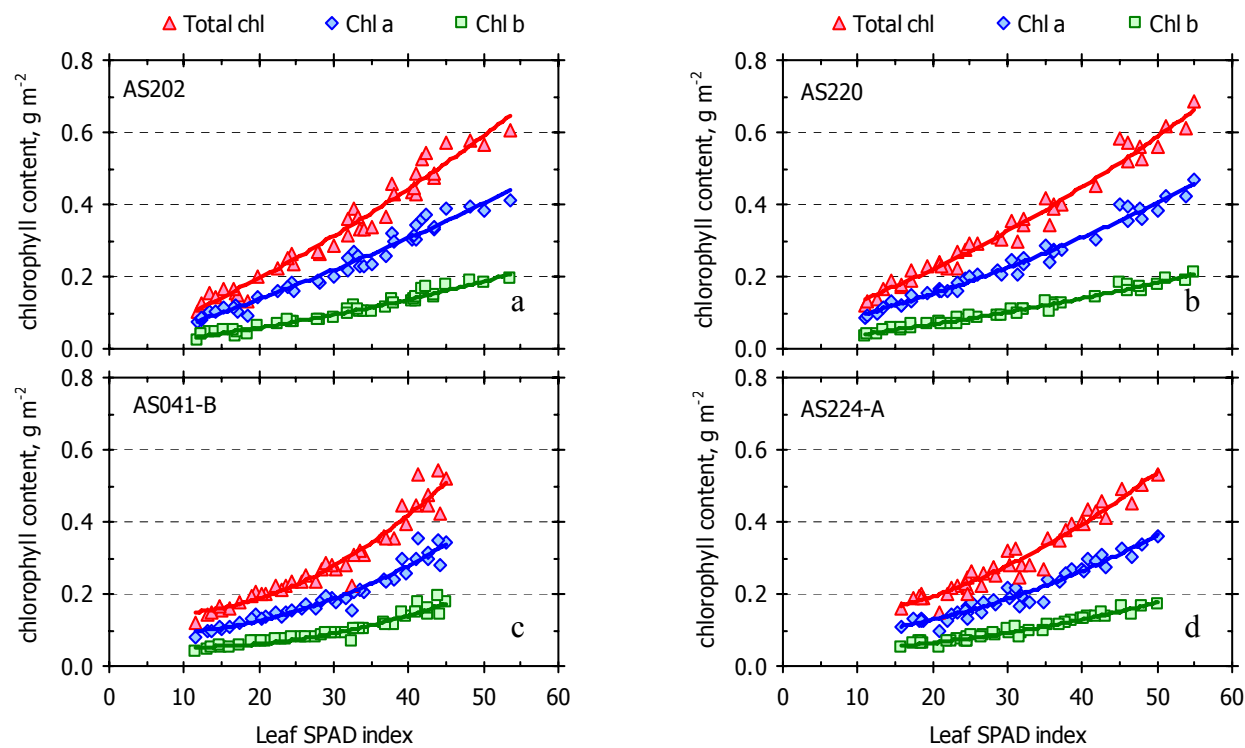
$$g_m^{\text{CO}_2} = A / (C_i - \Gamma)$$

ผลและวิจารณ์

1. ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม

1.1 ค่าครุฑนัความเชืว ปริมาณคลอโรฟิลล์และพัฒนาการของขนาดของใบผักโขม

ความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอโรฟิลล์กับครุฑนัความเชืวทำให้สามารถติดตามพัฒนาการของคลอโรฟิลล์ตามอายุใบจากค่าครุฑนัความเชืวได้โดยไม่ต้องทำลายใบ เส้นความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์รวมกับครุฑนัความเชืวแสดงในภาพที่ 1 และรูปสมการในตารางที่ 1 พบว่าใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์มีค่าครุฑนัความเชืวสัมพันธ์กับปริมาณคลอโรฟิลล์แบบ polynomial ในรูปสมการ $Y=ax^2+bx+c$



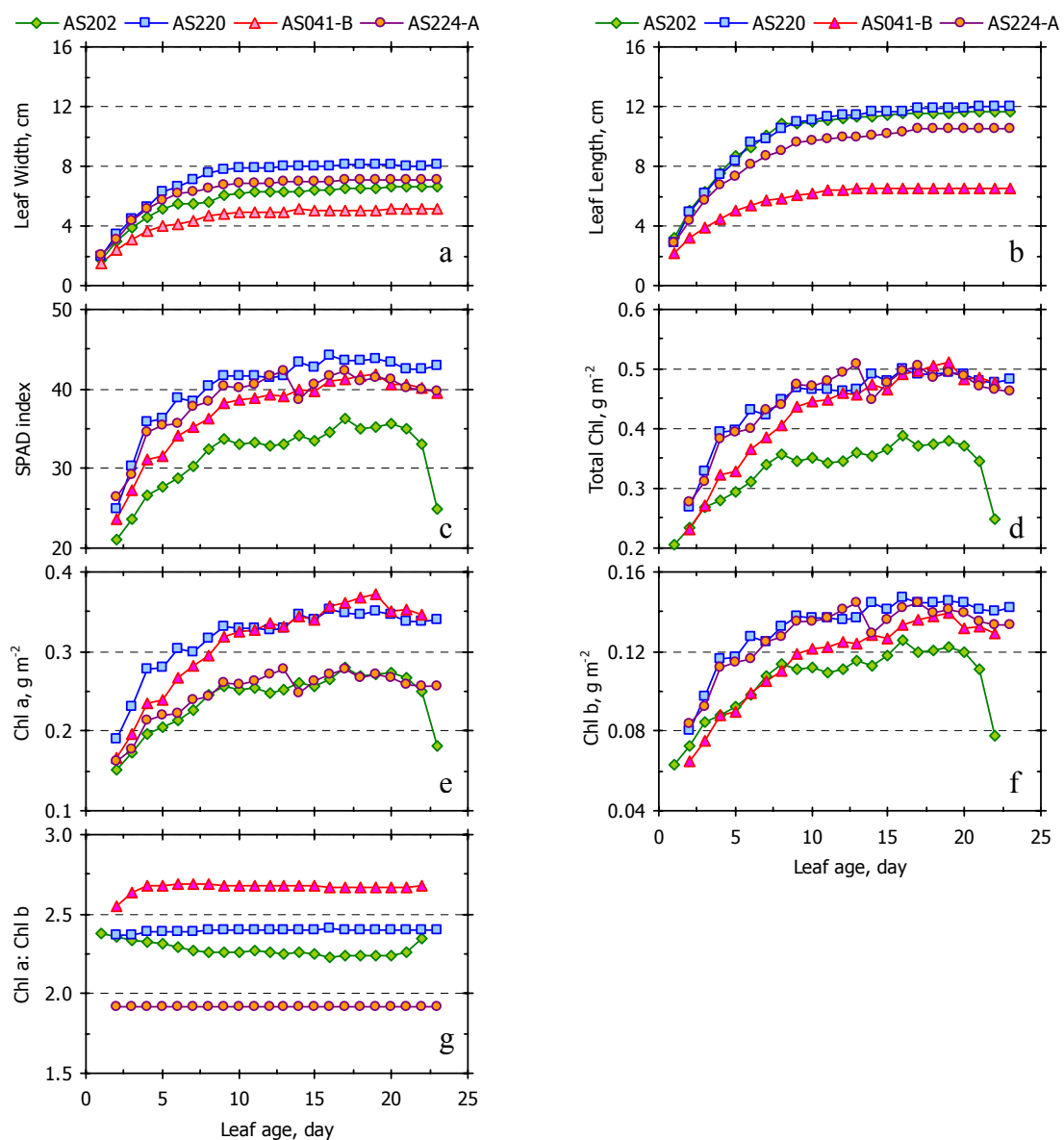
ภาพที่ 1 ความสัมพันธ์ระหว่างค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) กับปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) และคลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) ของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B และ d) AS224-A

ตารางที่ 1 สมการเส้นตรงเทียบระหว่างค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) กับปริมาณ
คลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) และคลอโรฟิลล์รวม (Total Chl)
(หน่วย g m^{-2}) ของใบผักโขม 4 สายพันธุ์

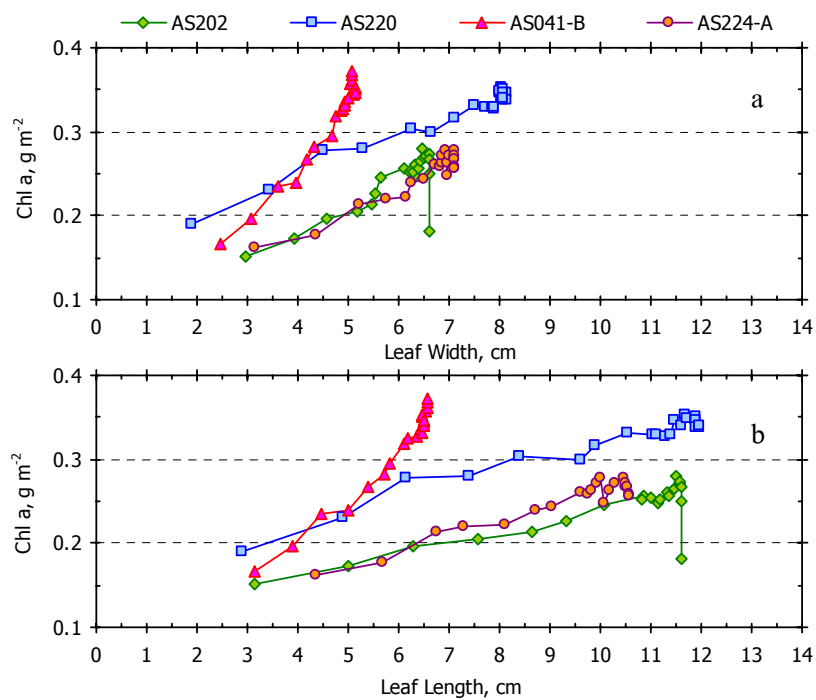
สายพันธุ์	คลอโรฟิลล์	รูปความสัมพันธ์	ค่าสหสัมพันธ์
AS202	Chl a	$=0.00004(\text{SPAD})^2+0.0062(\text{SPAD})-0.0022$	0.9649
green leaf	Chl b	$=0.00004(\text{SPAD})^2+0.0018(\text{SPAD})+0.0076$	0.9594
	Total Chl	$=0.00007(\text{SPAD})^2+0.0080(\text{SPAD})+0.0054$	0.9652
AS220	Chl a	$=0.00006(\text{SPAD})^2+0.0044(\text{SPAD})+0.0422$	0.9781
green leaf	Chl b	$=0.00002(\text{SPAD})^2+0.0021(\text{SPAD})+0.0152$	0.9746
	Total Chl	$=0.00008(\text{SPAD})^2+0.0065(\text{SPAD})+0.0573$	0.9777
AS041-B	Chl a	$=0.00020(\text{SPAD})^2-0.0019(\text{SPAD})+0.1002$	0.9201
red leaf	Chl b	$=0.00010(\text{SPAD})^2-0.0025(\text{SPAD})+0.0687$	0.8922
	Total Chl	$=0.00030(\text{SPAD})^2-0.0044(\text{SPAD})+0.1689$	0.9124
AS224-A	Chl a	$=0.00010(\text{SPAD})^2+0.0005(\text{SPAD})+0.0777$	0.9421
red leaf	Chl b	$=0.00005(\text{SPAD})^2+0.0004(\text{SPAD})+0.0382$	0.9519
	Total Chl	$=0.00020(\text{SPAD})^2+0.0008(\text{SPAD})+0.1159$	0.9483

ผลการติดตามวัดขนาดความกว้าง ความยาวและค่าครรชนีความเขียวของใบผักโขม สายพันธุ์ละ 2 ใบ ตลอดช่วงอายุใบ ตั้งแต่อายุใบ 2 ถึง 23 วัน (ใบเริ่มคลี่เต็มที่นับเป็นอายุใบวันที่ 1) แสดงค่าเฉลี่ยในภาพที่ 2 พบว่าใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีการยืดขนาดอย่างรวดเร็วในช่วงแรก และขยายเต็มที่ที่อายุใบประมาณ 10 วัน ซึ่งสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของค่าครรชนีความเขียวและปริมาณคลอโรฟิลล์ที่คำนวณได้จากการแทนค่าครรชนีความเขียวตามอายุใบในสมการเส้นตรงเทียบ (ตารางที่ 1) หลังจากนั้นขนาด ครรชนีความเขียวและปริมาณคลอโรฟิลล์จะเริ่มมีค่าคงที่ อย่างไรก็ตามเมื่อใบมีอายุ 23 วัน ค่าครรชนีความเขียวเริ่มลดลง โดยที่สายพันธุ์ AS202 มีค่าลดลงชัดเจน ใบเริ่มเป็นสีเหลือง ซึ่งคาดว่าใบหมดสภาพเนื่องจากคลอโรฟิลล์สลายตัว สำหรับปริมาณคลอโรฟิลล์โดยภาพรวมพบว่าผักโขมสายพันธุ์ AS220 AS041-B และ AS224-A มีคลอโรฟิลล์รวมใกล้เคียงกันและมีปริมาณมากกว่าสายพันธุ์ AS202 อย่างชัดเจน แต่ปริมาณคลอโรฟิลล์ของสายพันธุ์ AS220 และ AS041-B มีค่าใกล้เคียงกันและมีปริมาณมากกว่าสายพันธุ์ AS202 และ AS224-A ในขณะที่คลอโรฟิลล์บีของใบผักโขมสายพันธุ์ AS224-A กลับมีลำดับค่าสูงขึ้น จนทำให้คลอโรฟิลล์รวมใกล้เคียงกับสายพันธุ์ AS220 และ AS041-B

ความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอโรฟิลล์เอกับการยืดขนาดด้านกว้าง (ภาพที่ 3a) และด้านยาว (ภาพที่ 3b) ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ พบว่าในช่วงที่ใบกำลังยืดขยาย ปริมาณคลอโรฟิลล์เอจะเพิ่มสูงขึ้นอย่างต่อเนื่องและยังเพิ่มสูงขึ้นได้เรื่อยๆ แม้ว่าการยืดขนาดใบเริ่มชะลอตัว ซึ่งเห็นชัดเจนในผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B ต่อมาหลังจากที่ขนาดของใบคงที่ได้ช่วงระยะหนึ่ง กลับพบว่าปริมาณคลอโรฟิลล์เอเริ่มลดลง ใบเริ่มหมดสภาพ โดยเฉพาะในผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202



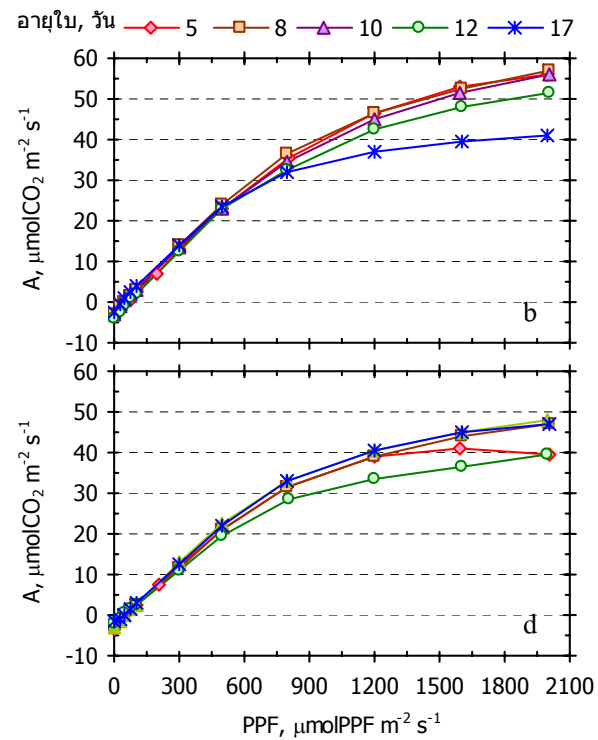
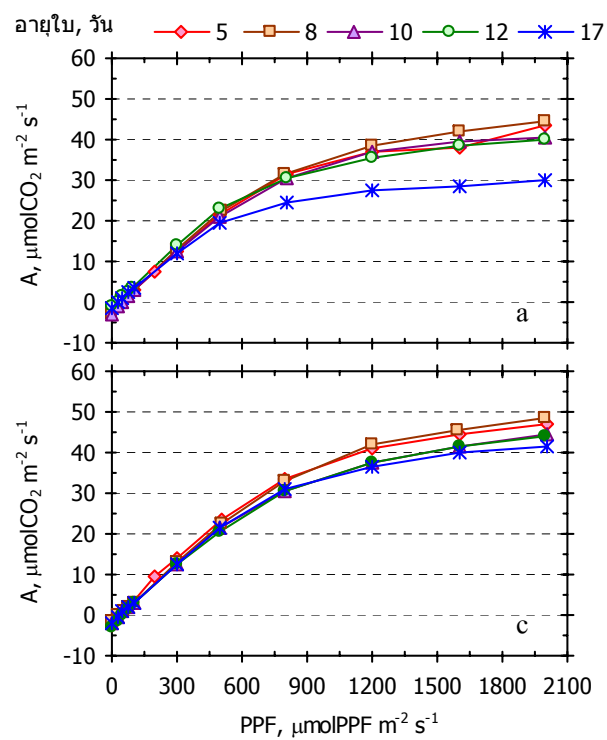
ภาพที่ 2 การพัฒนาการของผักโขมตามอายุใบ a) ความกว้าง b) ความยาว c) ค่าดัชนีความเขียว d) ปริมาณคลอโรฟิลล์รวม e) คลอโรฟิลล์เอ f) คลอโรฟิลล์บี g) สัดส่วนคลอโรฟิลล์เอต่อคลอโรฟิลล์บี (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)



ภาพที่ 3 ความสัมพันธ์ระหว่างปริมาณคลอโรฟิลล์เอกับ a) ความกว้าง b) ความยาว ของใบ
ผักโขมตามอายุใบ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)

1.2 เส้นตอบสนองต่อแสง

เส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน (ภาพที่ 4a-4d) แสดงว่าในช่วงแรกที่ใบอยู่ในสภาพมืด ($0 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ใบผักโขมยังไม่เกิดการสังเคราะห์แสง เนื่องจากอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) เป็นค่าติดลบ แต่เมื่อใบได้รับความเข้มแสงเพิ่มสูงขึ้นถึง $500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ค่า A จะเพิ่มสูงขึ้นเรื่อยๆ และสัมพันธ์เชิงเส้นตรงกับความเข้มแสง ต่อมาเมื่อความเข้มแสงเพิ่มสูงขึ้นอีก อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิจะเพิ่มขึ้นในอัตราที่ลดลง ทั้งนี้พบว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A_{2000}) ที่ความเข้มแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าสูงสุดเท่ากับ $44.5\text{-}55.8 \mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ขณะที่อายุ 8-10 วัน (ตารางที่ 2a-2b) ซึ่งมากกว่าค่าที่ Lin and Ehleringer (1983) รายงานไว้ในผักโขมชนิดเดียวกันคือ $48 \pm 1 \mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และเป็นค่าที่สูงใกล้เคียงกับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของพืช C4 ทั่วไป อาทิ หญ้าเบอร์มิวด้า ข้าวโพด ข้าวฟ่าง อ้อย ซึ่งมีค่าสูงกว่า $40 \mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Nobel, 2005)



ภาพที่ 4 เส้นตอบสนองต่อแสงที่อายุใบ 5 ช่วง ของผักโขม 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B และ AS224-A

พารามิเตอร์หลักที่คำนวณได้จากสมการ (1) เข้ารูปฟังก์ชันของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ ในช่วงความเข้มแสงตั้งแต่ 0-2,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ของใบผักโขมที่อายุใบช่วง 5-17 วัน แสดงใน ตารางที่ 2a-2b และภาพที่ 5a พบว่าค่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) ของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีค่าสูงกว่าสายพันธุ์อื่นเด่นชัด โดยมีค่ามากที่สุดเท่ากับ $65.6 \mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ รองลง ไปเป็นใบสีแดงสายพันธุ์ AS224-A ที่มีค่ามากที่สุดเป็น $53.8 \mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ที่อายุใบ 10 วัน แต่ สายพันธุ์ AS041-B และ AS202 มี P_m มากที่สุดที่อายุใบ 8 วัน โดยมีค่าเป็น 52.7 และ 49.3 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ตามลำดับ ดังนั้นใบผักโขม 4 สายพันธุ์นี้ จึงมี P_m สูงสุดเมื่อใบมีอายุ 8-10 วัน และ ค่า P_m สูงสุดอยู่ในช่วง 49-65 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ซึ่งเป็นค่าที่สูงมากเมื่อเทียบกับพืช C_3 ใบเลี้ยงคู่ ได้แก่ มะละกอ พริกขี้หนู กระเทียม เตย กล้วย ที่มีค่าในช่วง 23-41 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (กัทลิยาและคณะ, 2548; สุทินและคณะ, 2549; สุภาพร, 2547 และธาดา, 2547) หรือพืช C_3 ใบเลี้ยงเดี่ยวคือ กล้วย น้ำมันและสะระแหน่ซึ่งมีค่าเป็น 3-34 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (พรชัย, 2550; สุนทรีและพัชรนันท์, 2551) และ มากกว่าพืช CAM (Crassulacean acid metabolism) คือ กล้วยไม้สกุลหอยทากพันธุ์บอมโง ที่มีค่า P_m เพียง 6-7 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (พรรณี, 2550) แต่อย่างไรก็ดีเมื่ออายุใบของผักโขมมากขึ้นค่า P_m ของใบ ผักโขมจะลดต่ำลง

ตารางที่ 2 คำนวณไหลปากใบ (g_{s2000}) ที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่ความเข้มแสงสูงสุด (A_{2000}) และพารามิเตอร์จากเส้นตอบสนองต่อแสงของผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ตามอายุใบ ได้แก่ อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) ประสิทธิภาพการใช้แสง (α) จุดชดเชยแสง (I_c) ความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (θ) และอัตราหายใจในที่มืด (R_d)

a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220

Line	Leaf age day	A_{2000} $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g_{s2000} $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	P_m $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	α $\frac{\text{molCO}_2}{\text{mol}^{-1}\text{PPF}}$	I_c $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$	I_s $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$	θ	R_d $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$
AS202 green leaf	5	43.4	380	39.9	0.047	35	676	0.98	1.6
	8	44.5	386	49.3	0.050	41	895	0.92	2.0
	10	40.4	412	44.3	0.047	43	1011	0.94	2.0
	12	40.0	364	42.3	0.048	13	918	0.92	0.6
	17	30.0	376	31.0	0.042	18	694	0.94	0.7
AS220 green leaf	5	56.2	441	64.8	0.053	57	1033	0.92	3.0
	8	56.8	588	65.3	0.054	44	1243	0.90	2.3
	10	55.8	559	65.6	0.052	41	1069	0.89	2.1
	12	51.5	502	61.7	0.053	62	1102	0.87	3.3
	17	40.9	485	43.7	0.051	29	794	0.93	1.5

b. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A

Line	Leaf age day	A_{2000} $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	gS_{2000} $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	P_m $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	α $\frac{\text{molCO}_2}{\text{mol}^{-1} \text{PPF}}$	I_c $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	I_s $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	θ	R_d $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
AS041-B red leaf	5	47.0	455	51.6	0.052	30	944	0.91	1.6
	8	48.7	440	52.7	0.048	28	942	0.93	1.3
	10	44.6	409	43.8	0.046	41	823	0.95	1.9
	12	43.8	396	49.8	0.047	29	975	0.89	1.3
	17	41.4	472	44.7	0.047	29	863	0.93	1.4
AS224-A red leaf	5	39.6	399	43.7	0.047	47	825	0.97	2.2
	8	47.1	290	53.3	0.047	45	1031	0.91	2.3
	10	47.8	550	53.8	0.051	45	906	0.91	2.2
	12	39.6	393	45.6	0.048	44	1055	0.85	2.1
	17	47.2	427	51.9	0.048	38	1018	0.93	1.8

ค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (α) ซึ่งบ่งบอกสัดส่วนของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วยแสงที่ใบได้รับ พบว่าผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีค่าสูงกว่าสายพันธุ์อื่นๆ ทุกช่วงอายุใบ โดยมีค่าสูงสุดเท่ากับ $0.054 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1}\text{PPF}$ และใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B มีค่าน้อยสุดคือ $0.048 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1}\text{PPF}$ ขณะใบอายุ 8-10 วัน (ตารางที่ 2a-2b และ ภาพที่ 5b) ค่า α ที่ได้ใกล้เคียงกับการรายงานของ Lin and Ehleringer (1983) ที่รายงานว่าใบผักโขมชนิดเดียวกัน (*A. tricolor*) มีค่า α เท่ากับ $0.056 \text{ molCO}_2 \text{ mol}^{-1}\text{PPF}$

ความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ของผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ จะมีค่าสูงในช่วงอายุ 8-10 วัน เช่นกัน โดยมีค่าอยู่ในช่วง $895\text{-}1,069 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 2a-2b และ ภาพที่ 5c) ค่า I_s ที่สูงถึง $1,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ แสดงว่าใบผักโขมต้องการความเข้มแสงสูงเพื่อให้เกิดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดได้

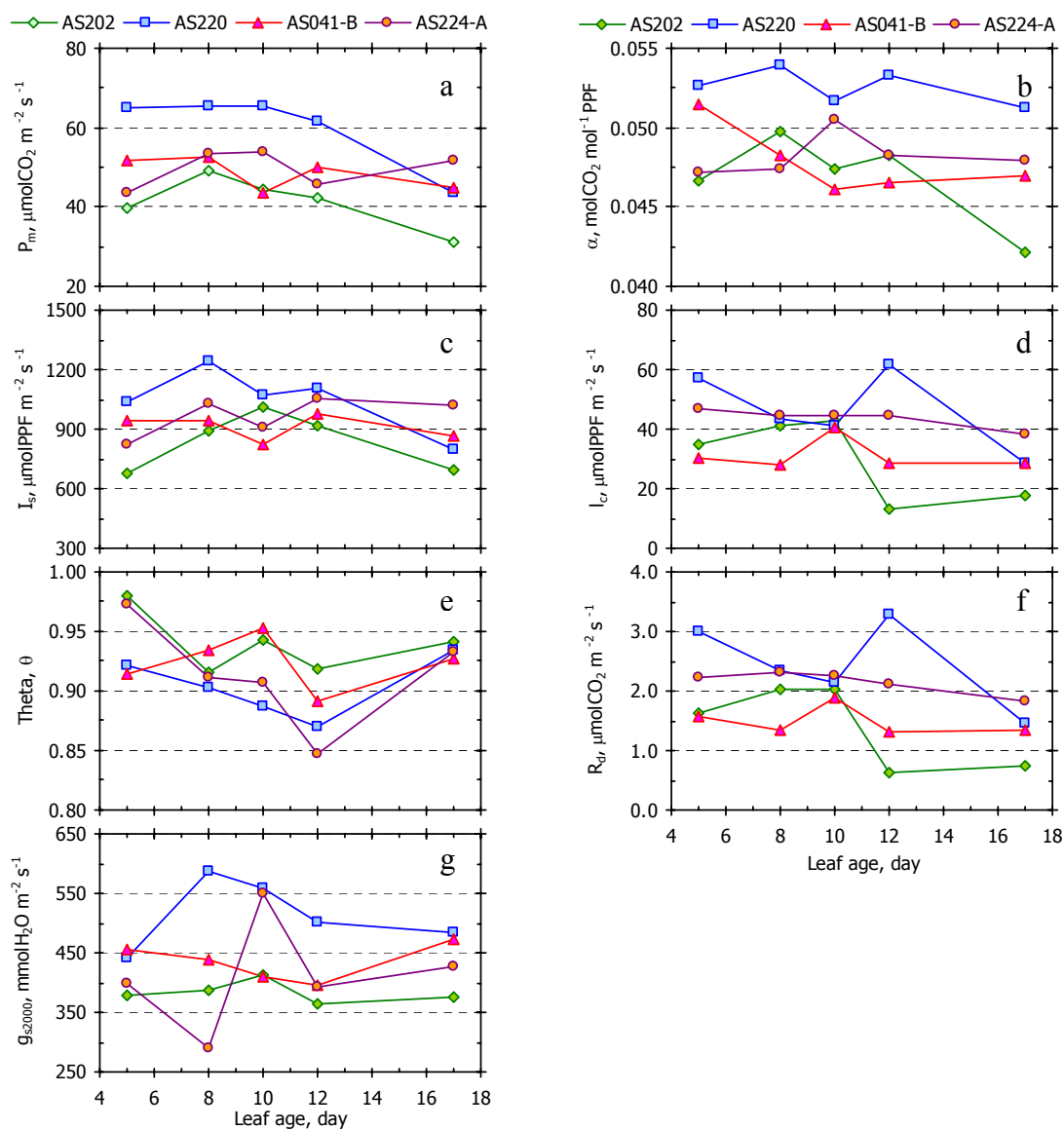
จุดชดเชยแสง (I_c) ของใบผักโขม จะมีค่าไม่ผันแปรมากตามอายุใบ โดยเฉพาะใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A ส่วนใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 มีค่า I_c ลดลงชัดเจนเมื่อใบมีอายุมากขึ้น (ที่ 17 วัน) (ตารางที่ 2a-2b และ ภาพที่ 5d) ค่า I_c ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ขณะใบพัฒนาเต็มที่ มีค่าอยู่ในช่วง $28\text{-}45 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ แสดงว่าแสงในช่วงที่ต่ำกว่า $28 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ จะส่งผลให้ใบผักโขมมีอัตราหายใจสูงกว่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมได้ (คืออัตราสังเคราะห์แสงสุทธิมีค่าติดลบ)

ค่าควบคุมความโค้ง (θ) ของเส้นกราฟสะท้อนลักษณะการเปลี่ยนสภาพจากช่วงที่ความเข้มแสงเป็นปัจจัยจำกัดต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงเป็นช่วงที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์เป็นปัจจัยจำกัด พบว่าค่า θ ของใบผักโขมมีค่าเข้าใกล้ 1 คือมีค่าในช่วง $0.89\text{-}0.93$ แสดงว่าเป็นการเปลี่ยนสภาพแบบค่อนข้างกะทันหัน (ตารางที่ 2a-2b และ ภาพที่ 5e) เมื่อพิจารณาค่า θ ตามสมการ (3) แสดงว่าค่านำไหลของกระบวนการแพร่คาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศถึงเมสโซฟิลล์ ($g_a^{\text{CO}_2}$) (กระบวนการทางฟิสิกส์) เป็นปัจจัยจำกัดมากกว่าค่านำไหลของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเมสโซฟิลล์ ($g_m^{\text{CO}_2}$) ของการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (กระบวนการเชิงชีวเคมี) โดยในช่วงแรกใบผักโขมอายุน้อยมักมีค่า θ สูงกว่า แสดงว่าการแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่ใบเกิดขึ้นยากกว่า แต่เมื่อใบอายุเพิ่มขึ้น ค่า θ ลดต่ำลงจากเดิม สะท้อนว่าคาร์บอนไดออกไซด์แพร่เข้าสู่ใบง่ายขึ้น หรือเป็นไปได้อีกว่าค่านำไหลของคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเมสโซฟิลล์จากเมมเบรนไปถึงจุดเกิดคาร์บอกซิเลชันมีค่าลดลง อย่างไรก็ตามค่า θ กลับเพิ่มสูงขึ้นอีกครั้งเมื่อใบผักโขมอายุ 17 วัน

โดยรวมกล่าวได้ว่าผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีค่า θ ต่ำกว่าสายพันธุ์อื่น การแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้นได้ดีกว่าสอดคล้องกับค่านำไหลปากใบ (g_{s2000}) ที่สูงกว่า ทั้งนี้ตรงข้ามกับผักโขมใบสีเขียวยสายพันธุ์ AS202 ที่มีค่า θ สูงกว่า คาร์บอนไดออกไซด์แพร่เข้าสู่ใบได้ยาก สอดคล้องกับใบมีค่านำไหลปากใบต่ำ ใบผักโขมมีค่า θ สูงกว่าใบพริกและปาล์มน้ำมันซึ่งเป็นพืช C3 ที่มีค่าในช่วง 0.23-0.79 และมีค่าสูงกว่าใบกล้วยไม้สกุลหวาย (พืช CAM) ซึ่งมีค่าในช่วง 0.77-0.85 (สุทิน, 2547; พรชัย, 2550 และ พรณี, 2550) จึงกล่าวได้ว่าเมื่อเปรียบเทียบกับพืชอื่นแล้ว หากใบผักโขมได้รับแสงสูงกว่าระดับความเข้มแสงอิ่มตัวขึ้นไป กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ด้านชีวเคมีของใบผักโขมมีอัตราที่เร็ว ในขณะที่อัตราแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์จากบรรยากาศเข้าสู่ใบ (กระบวนการทางฟิสิกส์) เป็นปัจจัยจำกัดการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์

อัตราหายใจในที่มืด (R_d) มีค่าสูงในระยะแรกของการเจริญเติบโต และลดต่ำลงเมื่อใบผ่านช่วงที่มีพัฒนาการเต็มที่แล้ว ค่า R_d ของใบพัฒนาเต็มที่ของผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าเท่ากับ 1.3-2.2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 2a-2b และ ภาพที่ 5f) ใกล้เคียงกับผัก C3 ใบเลี้ยงคู่ ได้แก่ พริกขี้หนู, แตงกวาและคะน้าที่มีค่าในช่วง 1.7-2.6 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

ค่านำไหลปากใบ (g_{s2000}) ขณะได้รับความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ของผักโขมใบสีเขียวยสายพันธุ์ AS220 มีค่าสูงสุดและสูงกว่าสายพันธุ์อื่นทุกช่วงอายุใบ รองมาเป็นสายพันธุ์ AS224-A ส่วนค่า g_{s2000} ของสายพันธุ์ AS202 มีค่าต่ำสุด โดยช่วงที่ใบมีค่า P_m สูงสุด ค่า g_{s2000} ของใบผักโขมมีค่าในช่วง 386-559 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 2a-2b และภาพที่ 5g) อย่างไรก็ตาม ค่า g_{s2000} ของใบผักโขมเป็นค่าต่ำกว่าของใบคะน้าที่มีระดับ g_{s2000} สูงถึง 740-2,029 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (สุภาพร, 2547) และเป็นค่าที่ใกล้เคียงกับพริกขี้หนูที่มีค่า g_{s2000} เท่ากับ 508-770 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (สุทิน, 2549) แต่ผักโขมกลับมีอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) สูงกว่า 2-3 เท่า โดยภาพรวมกล่าวได้ว่า ผักโขมมีค่านำไหลปากใบสูงกว่ามากเมื่อเปรียบเทียบกับพืชอื่นๆ อีกหลายชนิด ได้แก่ มะละกอ กล้วยไม้สกุลหวาย ปาล์มน้ำมัน และสะละ ที่มีค่านำไหลปากใบเพียง 29-281 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (คัทลียา, 2547; พรณี, 2550; พรชัย, 2550 และ สุนทรีและพัทธนันท์, 2551)



ภาพที่ 5 พารามิเตอร์ของการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ที่อายุใบต่างๆ

- a) อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด b) ประสิทธิภาพการใช้แสง c) ความเข้มแสงอิ่มตัว
d) จุดชดเชยแสง e) ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ f) อัตราหายใจในที่มืด และ
g) คำนวณไหลปากใบที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

ผลการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขมสรุปได้ว่า อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) ของใบผักโขมเพิ่มสูงขึ้นตามอายุใบ และมีค่าสูงสุดในช่วง $49-65 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ขณะที่ใบพัฒนาเต็มที่ที่อายุ 8-10 วัน ค่าความเข้มแสง (I_s) และค่านำไหลปากใบ (g_{s2000}) มีระดับสูง ส่วนค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (α) จุดชดเชยแสง (I_c) และอัตราหายใจในที่มืด (R_d) ไม่ผันแปรตามอายุใบมากนัก แต่เมื่อใบอายุมากขึ้นค่า P_m , I_s , g_{s2000} ลดต่ำลง โดยผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีค่า P_m สูงสุดตรงกับค่า α , I_s , g_{s2000} ที่สูง จึงเป็นสายพันธุ์ที่มีศักยภาพการสังเคราะห์แสงสูงสุด ส่วนผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 มีศักยภาพการสังเคราะห์แสงต่ำที่สุด

1.3 ประสิทธิภาพของระบบรับแสง

1.3.1 ปริมาณคลอโรฟิลล์

จากการวัดค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) และแทนค่าในสมการเส้นตรงเทียบ (ตารางที่ 1) เพื่อคำนวณหาปริมาณคลอโรฟิลล์เอ พบว่าผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีปริมาณคลอโรฟิลล์เอสูงกว่าสายพันธุ์อื่นชัดเจนทุกช่วงอายุ ส่วนใบผักโขมอีก 3 สายพันธุ์ มีปริมาณคลอโรฟิลล์เอไม่แตกต่างกันมาก โดยขณะที่ใบพัฒนาเต็มที่ปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าเท่ากับ $0.30\text{--}0.36 \text{ g m}^{-2}$ (ตารางที่ 3a-3b และ ภาพที่ 6a)

1.3.2 ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (PSII quantum yield)

ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพได้แสง (ΦPSII) ที่แสดงสัดส่วนของความเข้มแสงที่ใบใช้ในกระบวนการใช้แสง (photochemistry) เทียบกับความเข้มแสงทั้งหมดที่ถูกใบดูดกลืนของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน พบว่าค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองลดลงอย่างต่อเนื่องเมื่อได้รับความเข้มแสงเพิ่มสูงขึ้นและไม่มีแนวโน้มว่ามีค่าต่ำสุดลงที่เมื่อใบได้รับความเข้มแสงสูงสุดที่ $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ภาพที่ 7a-7d) หมายความว่าขณะที่ใบได้รับความเข้มแสงสูงขึ้น พลังงานแสงที่ใบดูดกลืนเข้ามาจะถูกนำไปใช้ในกระบวนการใช้แสงได้น้อยลง ซึ่ง Maxwell and Johnson (2000) กล่าวว่าเมื่อใบได้รับพลังงานแสงมากขึ้น plastoquinone คือ Q_A , Q_B จะเกิดการรีดักชันทำให้ศูนย์กลางปฏิกิริยาของระบบแสงสองอยู่ในสภาพปิดคือไม่สามารถรับอิเล็กตรอนได้อีก อย่างไรก็ตามขณะที่ใบได้รับความเข้มแสงสูงถึง $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ค่า ΦPSII₂₀₀₀ มีค่าในช่วง $0.26\text{--}0.30 \text{ molE mol}^{-1}\text{PPF}$ (ตารางที่ 3a-3b) ขณะที่ใบพัฒนาเต็มที่ที่ 8-10 วัน และค่า ΦPSII₂₀₀₀ มีแนวโน้มลดลงเมื่ออายุใบมากขึ้น โดยใบผักโขมสายพันธุ์ AS220 มีค่าสูงกว่าสายพันธุ์อื่นในเกือบทุกอายุใบเช่นเดียวกับปริมาณคลอโรฟิลล์เอที่สูงกว่า ส่วนสายพันธุ์ AS202 มีทั้งสองค่าต่ำที่สุด ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A มีค่าอยู่ในช่วงของค่า ΦPSII ของผักโขมใบสีเขียว 2 สายพันธุ์ กล่าวคือขณะที่ใบได้รับความเข้มแสงสูงสุด ระบบรับแสงสองของใบผักโขมสามารถนำพลังงานแสงไปใช้ในกระบวนการใช้แสงได้อีกประมาณ 30% ของความเข้มแสงที่ใบดูดกลืน

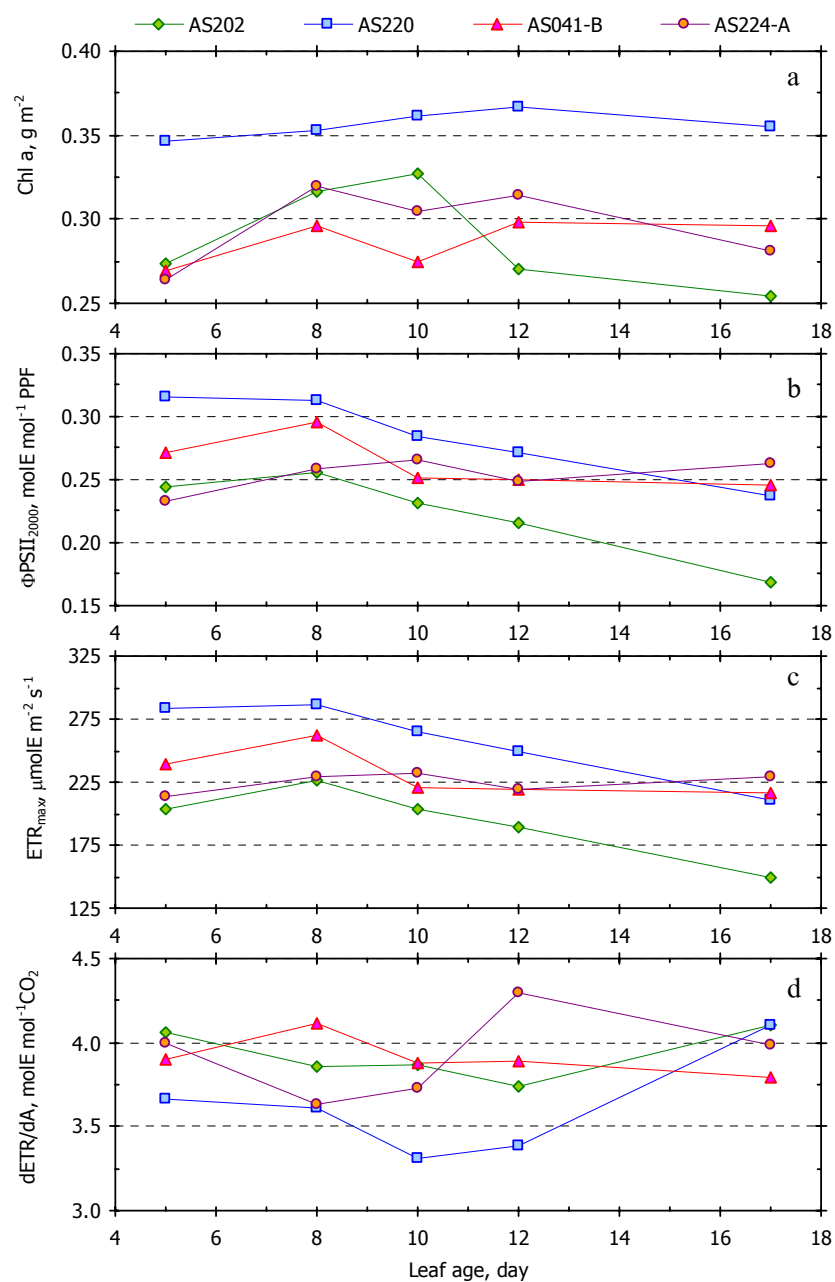
ตารางที่ 3 ค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl a) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง ($\Phi PSII_{2000}$) ที่ความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ความเข้มแสงสูงสุด (ETR_{2000}) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ (ETR_{max}) ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วยอิเล็กตรอน ($dA/dETR$) และปริมาณอิเล็กตรอนที่ต้องการต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ของใบผักโขมที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน

a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220

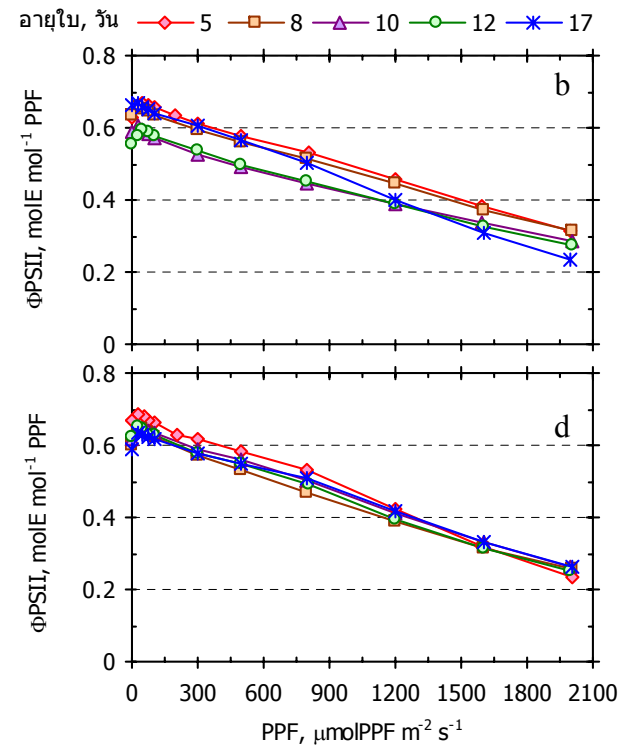
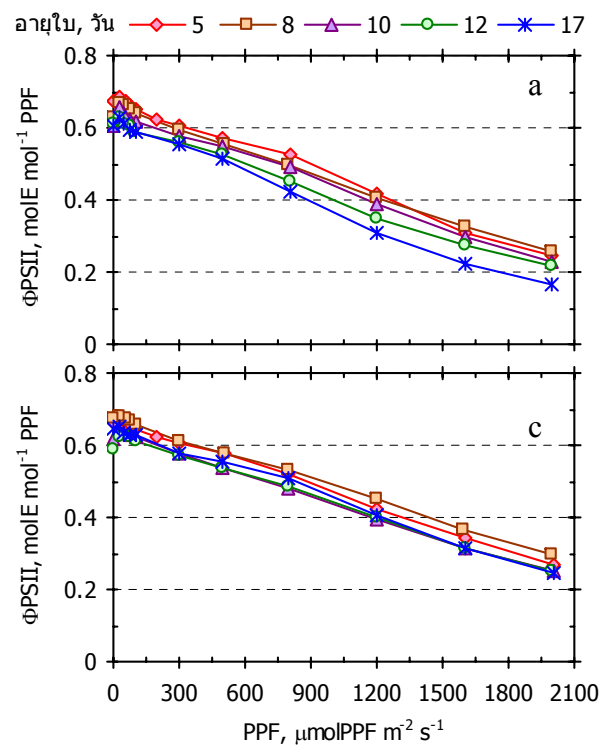
Line	Leaf age day	SPAD index	Chl a g m^{-2}	$\Phi PSII_{2000}$ $\text{molE mol}^{-1} \text{PPF}$	ETR_{2000} $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	ETR_{max} $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$dA/dETR$ $\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1} \text{E}$	$dETR/dA$ $\text{molE mol}^{-1} \text{CO}_2$
AS202 green leaf	5	35.6	0.27	0.24	166	204	0.25	4.07
	8	40.2	0.32	0.26	174	226	0.26	3.86
	10	41.4	0.33	0.23	157	204	0.26	3.87
	12	35.2	0.27	0.22	146	189	0.27	3.74
	17	33.4	0.25	0.17	114	150	0.24	4.11
AS220 green leaf	5	43.4	0.35	0.32	214	283	0.27	3.66
	8	44.1	0.35	0.31	213	287	0.28	3.61
	10	45	0.36	0.28	193	265	0.30	3.31
	12	45.5	0.37	0.27	185	250	0.30	3.38
	17	44.3	0.35	0.24	161	211	0.24	4.11

b. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A

Line	Leaf age day	SPAD index	Chl a g m ⁻²	Φ PSII ₂₀₀₀ molE mol ⁻¹ PPF	ETR ₂₀₀₀ μmolE m ⁻² s ⁻¹	ETR _{max} μmolE m ⁻² s ⁻¹	dA/dETR molCO ₂ mol ⁻¹ E	dETR/dA molE mol ⁻¹ CO ₂
AS041-B red leaf	5	34.2	0.27	0.27	184	239	0.26	3.90
	8	36.4	0.30	0.30	201	262	0.24	4.11
	10	34.7	0.28	0.25	171	221	0.26	3.88
	12	36.6	0.30	0.25	170	220	0.26	3.89
	17	36.4	0.30	0.25	167	216	0.26	3.79
AS224-A red leaf	5	40.7	0.26	0.23	159	214	0.25	4.00
	8	46.7	0.32	0.26	176	230	0.28	3.63
	10	45.2	0.30	0.27	180	232	0.27	3.72
	12	46.2	0.31	0.25	169	219	0.23	4.30
	17	42.7	0.28	0.26	179	230	0.25	3.99

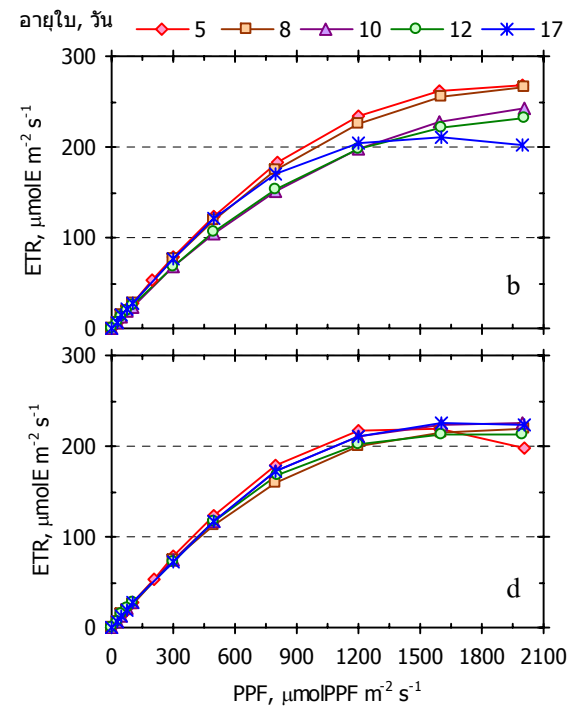
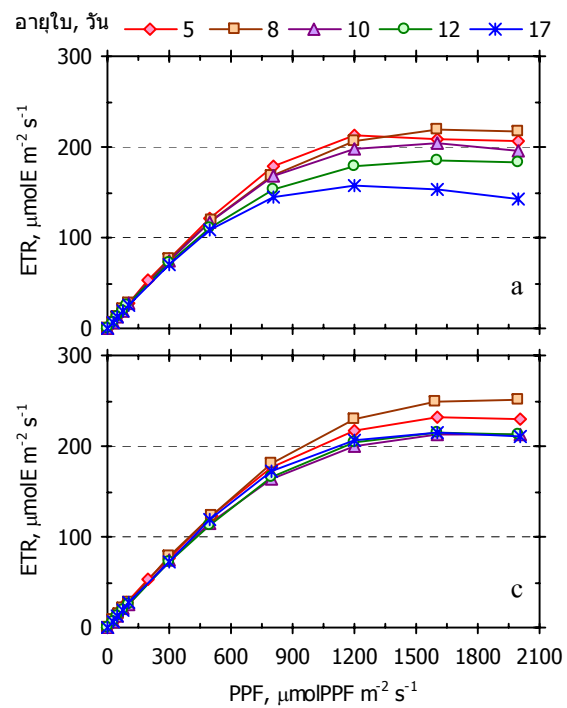


ภาพที่ 6 พัฒนาการของกระบวนการใช้แสงของใบผักโขมที่ช่วงอายุใบ 5-17 วัน ได้แก่ a) ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ b) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองที่ความเข้มแสงสูงสุด (2,000 μmolPPF m⁻² s⁻¹) c) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ d) ปริมาณอิเล็กตรอนที่ต้องการต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้



ภาพที่ 7 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพได้รับแสง (Φ_{PSII}) ของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 กับใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B d) AS224-A

อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR) ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ สัมพันธ์กับความเข้มแสง ทำนองเดียวกับเส้นตอบสนองต่อแสงคือ อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนจะเพิ่มขึ้นตามความเข้มแสง ในเชิงเส้นตรง ในช่วงความเข้มแสง 0-500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ต่อมาเมื่อใบได้รับความเข้มแสงสูงขึ้นอีก อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนจะเพิ่มขึ้นในอัตราที่ลดลง (ภาพที่ 8a-8d) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนของใบผักโขมจะค่อยๆ เพิ่มขึ้นตามอายุใบ และค่าจะลดลงเมื่ออายุใบมากขึ้น (ภาพที่ 6c) โดยอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR_{2000}) ที่วัดได้จริงที่ความเข้มแสงสูงสุด (2,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) มีค่าเท่ากับ 174-201 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$ อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ (ETR_{max}) ที่คำนวณได้จากสมการ (7) มีค่าในช่วง 181-212 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ขณะใบพัฒนาเต็มที่ที่อายุ 8-10 วัน ปริมาณ CO_2 ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วยอิเล็กตรอน (dA/dETR) มีค่าเท่ากับ 0.24-0.30 $\text{molCO}_2 \text{molE}^{-1}$ หรือกล่าวได้ว่าต้องใช้อิเล็กตรอน 3.3-4.1 โมล ต่อการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมล (ตารางที่ 3a-3b) ทั้งนี้ค่าที่ได้ใกล้เคียงกับพืช C4 ซึ่งใช้อิเล็กตรอน 4-6 โมลต่อการตรึง คาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมล แต่พืช C3 ต้องการอิเล็กตรอนถึง 10-12 โมล เพราะเกิดการสูญเสียพลังงานส่วนหนึ่งจากการถ่ายทอดอิเล็กตรอนไปกับการหายใจเชิงแสง (Singsaas *et al.*, 2001; Krall and Edwards, 1992)

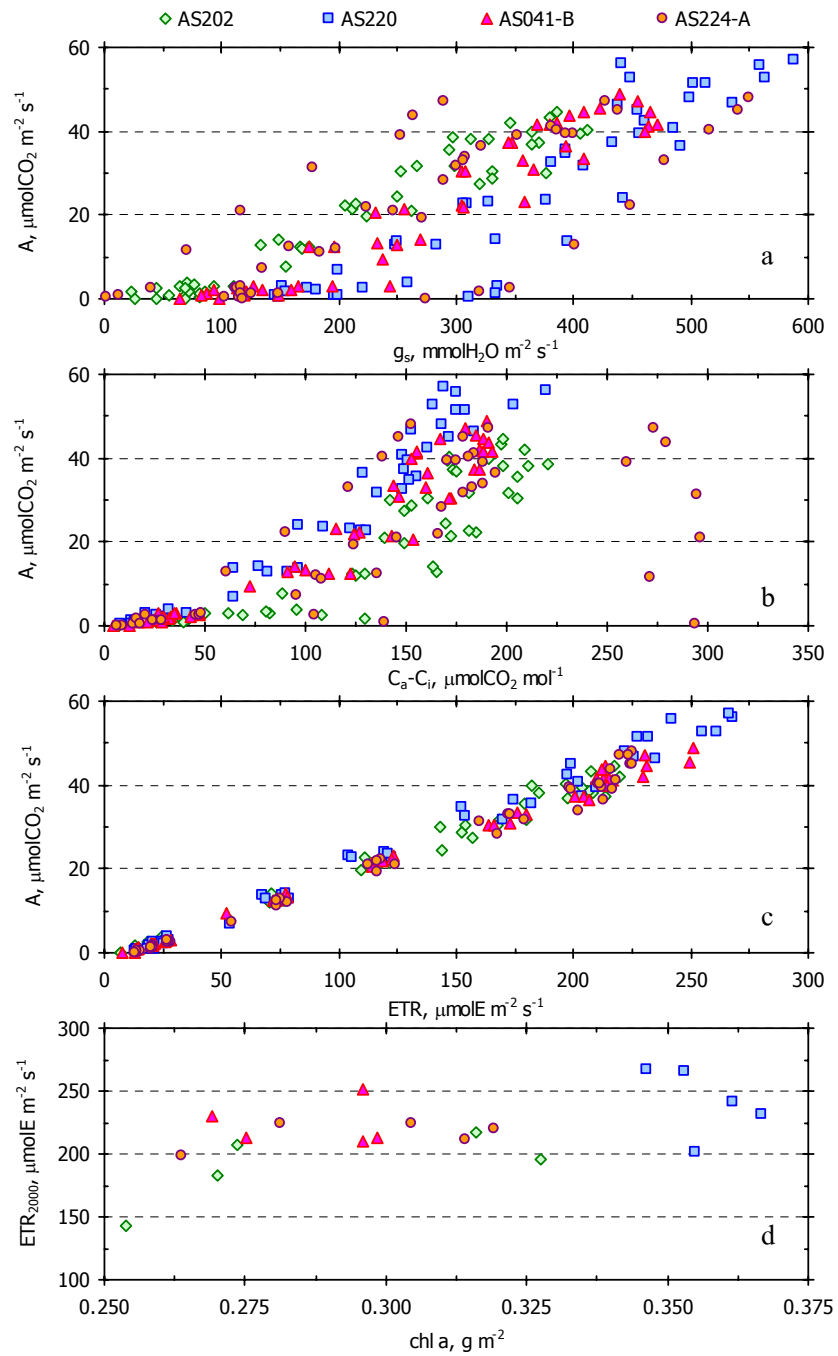


ภาพที่ 8 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ได้แก่ ใบสีเขียวสายพันธุ์ a) AS202 และ b) AS220 และใบสีแดงสายพันธุ์ c) AS041-B และ d) AS224-A

1.4 ความสัมพันธ์ระหว่างพารามิเตอร์ปัจจัยต่างๆ ที่ได้จากการวัดศักยภาพ การสังเคราะห์แสง

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) สัมพันธ์กับค่านำไหลปากใบ (g_s) เนื่องจากคาร์บอนไดออกไซด์จะแพร่โมเลกุลเข้าสู่กระบวนการสังเคราะห์แสงได้ต้องมีช่องเปิดของปากใบ แต่เป็นความสัมพันธ์ในลักษณะค่อนข้างกระจายตัว โดยอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิหนึ่งๆ เกิดได้เมื่อค่านำไหลปากใบมีช่วงกว้าง (ภาพที่ 9a) เพราะนอกจากค่านำไหลปากใบแล้ว แรงขับเคลื่อนก็มีผลต่ออัตราสังเคราะห์แสงสุทธิด้วย ดังในภาพที่ 9b แสดงได้ว่าแรงขับเคลื่อน คือความแตกต่างของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_a) กับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างภายในใบ (C_i) สัมพันธ์กับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเช่นกัน โดยเฉพาะผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220, AS202 และใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B สะท้อนว่าที่อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิหนึ่งถูกควบคุมโดย 2 ปัจจัย คือ ค่านำไหลปากใบและความแตกต่างของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศกับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างภายในใบ

เนื่องจากการวัดเส้นตอบสนองต่อความเข้มแสงทำไปพร้อมกับการวัดประสิทธิภาพการใช้แสง จึงสามารถสร้างความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) กับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR) ซึ่งพบว่าเป็นความสัมพันธ์เชิงเส้นตรงในลักษณะควมค่อนข้างแน่น (ภาพที่ 9c) สะท้อนว่าอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนมีบทบาทโดยตรงต่ออัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเป็นอย่างมาก และปัจจัยที่ส่งผลต่ออัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน คือปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (ภาพที่ 9d) ทั้งนี้เพราะคลอโรฟิลล์เอคือโมเลกุลที่ถ่ายทอดพลังงานแสงซึ่งขับเคลื่อนกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนเพื่อนำไปสู่การสร้าง NADPH และ ATP สำหรับใช้ในกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์



ภาพที่ 9 ความสัมพันธ์ของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของใบผักโขมที่ช่วงอายุ 5-17 วัน กับ
 a) คำนวณไหลปากใบ b) ความแตกต่างของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ
 กับช่องว่างภายในใบ c) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน และความสัมพันธ์ของ d) ปริมาณ
 คลอโรฟิลล์กับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ความเข้มแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

2. จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation) และประสิทธิภาพการบอกละชั้น (carboxylation efficiency)

2.1 จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์

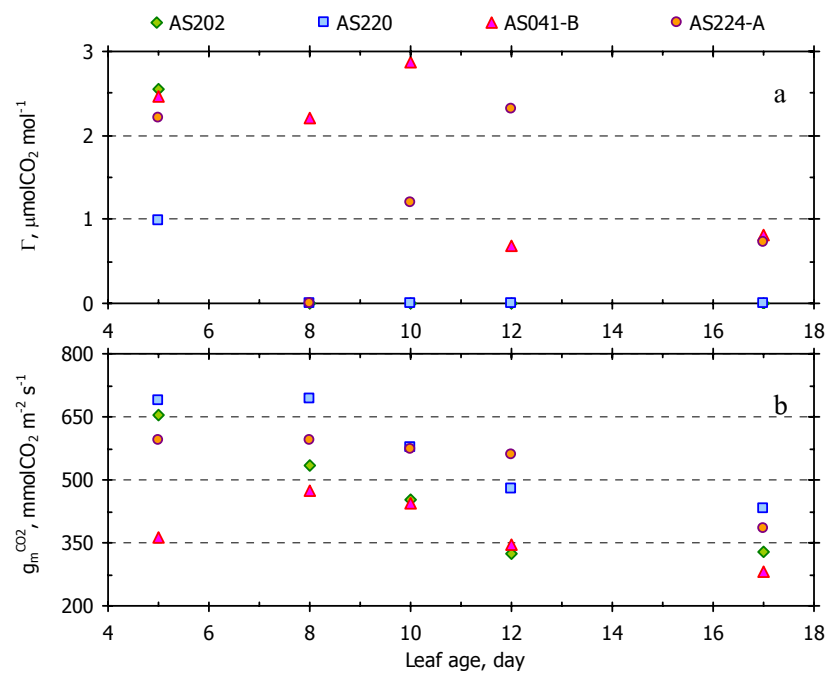
จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) บ่งบอกถึงความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบขณะที่อัตราหายใจเท่ากับอัตราสังเคราะห์แสง กล่าวคือขณะที่อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเป็นศูนย์ พบว่าจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าต่ำคืออยู่ในช่วง 0 ถึง 3 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ที่อายุใบ 5-17 วัน (ตารางที่ 4) โดยจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์สูงกว่าศูนย์เมื่อใบยังมีอายุน้อย ต่อมาผักโขมใบสีเขียวมีจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์เป็นศูนย์ ส่วนใบสีแดงมีค่ามากกว่าศูนย์เล็กน้อย จึงบ่งชี้ได้ว่าผักโขมเป็นพืช C_4 เนื่องจากมีจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์เข้าใกล้ศูนย์ (Taiz and Zeiger, 2006) โดยภาพรวมพบว่าจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ ไม่เปลี่ยนแปลงมากตามอายุใบ (ตารางที่ 4 และ ภาพที่ 10a) เนื่องจากอัตราหายใจในที่มืด (R_d) ลดลงพร้อมกับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่ลดต่ำลง (ตารางที่ 2)

2.2 ประสิทธิภาพการบอกละชั้น

ประสิทธิภาพการบอกละชั้นหรือค่านำไหลเมสโซฟิลล์ (carboxylation efficiency or mesophyll conductance, $g_m^{\text{CO}_2}$) ของใบผักโขมที่พัฒนาเต็มที่ที่อายุ 8-10 วัน มีค่าในช่วง 475-577 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 4 และ ภาพที่ 10b) เป็นค่าที่สูงมากเมื่อเปรียบเทียบกับพืช C_3 คือ ปอสาพริก ยูคาลิปตัสและมังคุด ซึ่งมีค่าในช่วง 6-137 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (กูริพงศ์, 2547; สุทิน, 2549; สุนทรและคัทลิยา, 2547 และ สุนทรและพรณี, 2551) ทั้งนี้เพราะผักโขมเป็นพืช C_4 ที่มีโครงสร้างของ Kranz anatomy และเอนไซม์ PEPC (Fisher and Evert; 1982, Kiirat, 2002 and Ueno, 2000) ซึ่งเป็นองค์ประกอบที่ช่วยเพิ่มสัดส่วนความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อออกซิเจนก่อนเข้าทำปฏิกิริยาการบอกละชั้นใน Calvin cycle ส่งผลให้เอนไซม์ Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase จับกับโมเลกุลคาร์บอนไดออกไซด์มากกว่าจับกับออกซิเจน ค่าประสิทธิภาพการบอกละชั้นของใบผักโขมจึงมีระดับสูง อย่างไรก็ตามประสิทธิภาพการบอกละชั้นมีระดับลดลงเมื่อใบอายุมากขึ้น

ตารางที่ 4 จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) และประสิทธิภาพการรับออกซิเจน ($g_m^{CO_2}$) ตามอายุใบของใบผักโขม ขณะที่ใบอุณหภูมิใบ (T_{leaf}) เท่ากับ 30C

Parameter	Leaf age	Line			
	day	green leaf		red leaf	
		AS202	AS220	AS041-B	AS224-A
CO ₂ compensation (Γ) $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$	5	3	1	3	2
	8	0	0	2	0
	10	0	0	3	1
	12	0	0	3	2
	17	0	0	1	1
carboxylation efficiency ($g_m^{CO_2}$) $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	5	656	687	364	592
	8	536	693	475	594
	10	451	577	444	571
	12	326	480	346	561
	17	331	431	283	384



ภาพที่ 10 ความสัมพันธ์ระหว่างอายุใบของผักโขมกับ a) จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ และ b) ประสิทธิภาพการบอกละชั้นของใบผักโขม 4 สายพันธุ์

3. การแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม

3.1 สภาพอากาศ

สภาพอากาศในรอบวันที่ใบผักโขมสัมผัสภายในภาชนะบรรจุใบของเครื่องวัดอัตราสังเคราะห์แสงระบบเปิด (LI-6400) ตั้งแต่เวลา 7-18 น. แสดงค่าในตารางที่ 5a-5b และภาพที่ 11 ความเข้มแสงมีค่าเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องในช่วงเช้าจนถึงจุดสูงสุดที่ความเข้มแสงประมาณ $1,500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ เมื่อเวลา 11-12 น. แต่ลดต่ำลงทันทีที่ 13 น. เนื่องจากมีเมฆ หลังจากนั้นความเข้มแสงจะเพิ่มขึ้นอีกเล็กน้อยแล้วกลับลดต่ำลงจนกระทั่งเข้าใกล้ $0 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ เมื่อเวลา 18 น. (ภาพที่ 11a) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศมีระดับสูงในช่วงเช้าเวลาประมาณ 7 น. ที่ $450 \mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ซึ่งเป็นช่วงเดียวกับที่ความเข้มแสงยังต่ำ ทำให้พืชโดยรอบบริเวณยังมีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์จากบรรยากาศในระดับต่ำ หลังจากนั้นความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์จะลดลงอย่างรวดเร็วเมื่อความเข้มแสงเริ่มสูงขึ้นจนกระทั่งคงที่ที่ประมาณ $360 \mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ในช่วง 8-16 น. แล้วความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์เริ่มกลับเพิ่มขึ้นอีกครั้งหลังเวลาประมาณ 17 น. (ภาพที่ 11b) เมื่อความเข้มแสงลดลงเกือบหมด ส่วนอุณหภูมิอากาศในรอบวันจะแปรผันตามความเข้มแสง และค่าจะแกว่งอยู่ในช่วงประมาณ 10°C โดยมีอุณหภูมิประมาณ 30°C ในช่วงเช้าและเย็น และมีอุณหภูมิสูงสุดที่ 41°C เมื่อเวลา 12 น. (ภาพที่ 11c) ซึ่งเป็นเวลาเดียวกับที่มีความเข้มแสงสูงสุด และมีความชื้นสัมพัทธ์ในอากาศต่ำสุดอยู่ที่ประมาณ 30% โดยความชื้นสัมพัทธ์มีค่าสูงกว่า 55% ในช่วงเช้าเวลา 7 น. และช่วงเย็นตั้งแต่ 17 น. (ภาพที่ 11d) ค่าแรงดึงระเหยน้ำ (VPD_{air}) มีค่าอยู่ในช่วง 2.3-6.9 kPa โดยค่าแรงดึงระเหยน้ำจะค่อยๆ เพิ่มขึ้นจากประมาณ 2 kPa ในช่วงเช้า จนกระทั่งมีค่าแรงดึงระเหยน้ำสูงสุดซึ่งสะท้อนสภาพอากาศแห้งที่สุดอยู่ที่เกือบถึง 7 kPa ในช่วงเที่ยงเวลา 12 น. หลังจากนั้นจึงลดต่ำอีกจนใกล้เคียงกับค่าแรงดึงระเหยน้ำในช่วงเช้า (ภาพที่ 11e)

สภาพอากาศในรอบวันของวันที่ 14 กรกฎาคม 2550 ที่วัดการแลกเปลี่ยนแก๊สของใบผักโขมจึงเป็นวันที่มีแดดจัดในช่วงก่อนเที่ยงแล้วมีเมฆปกคลุมในช่วงบ่าย อากาศร้อนจัด และสภาพอากาศแห้งมาก

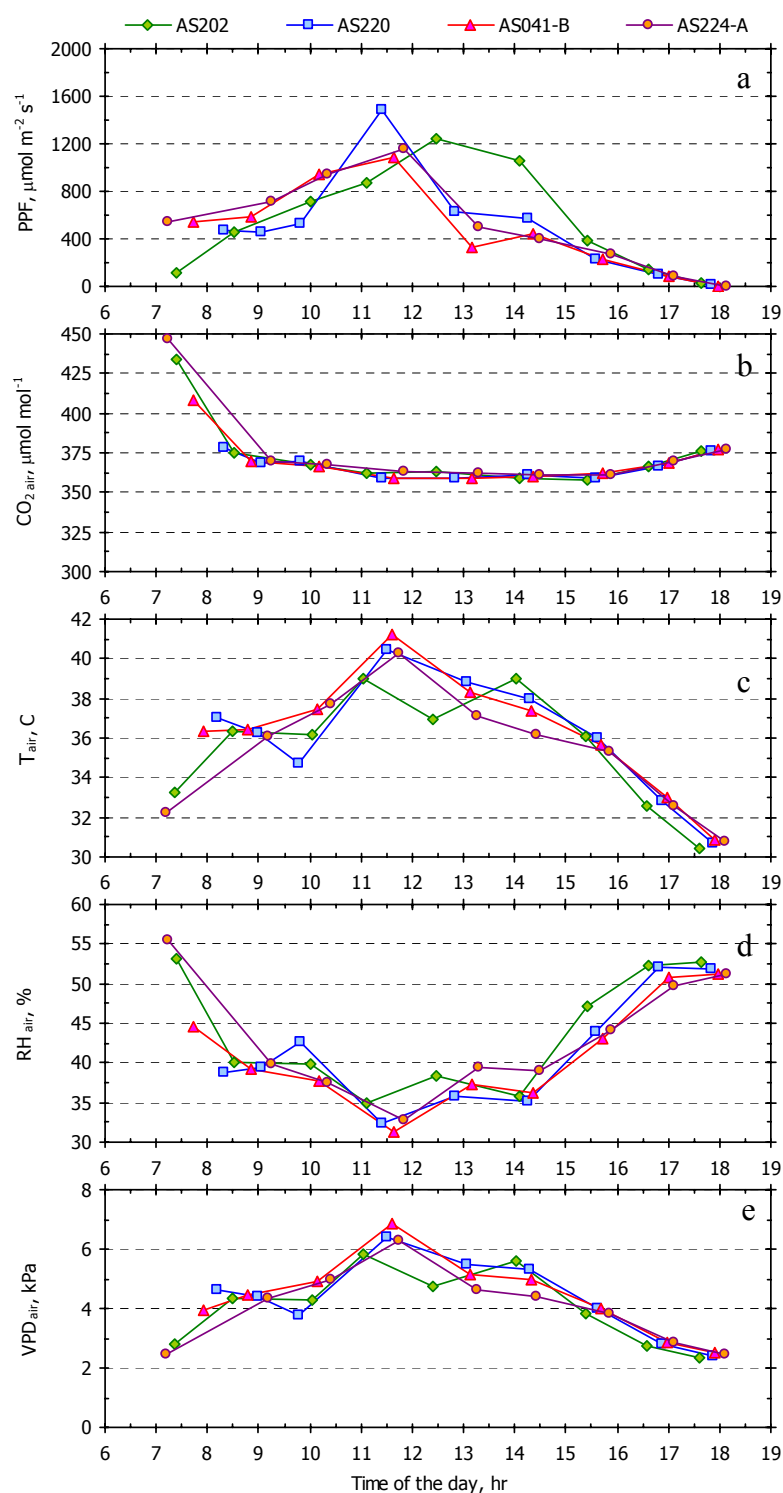
ตารางที่ 5 สภาพอากาศที่ใบผักโขมสัมผัสได้แก่ ความเข้มแสง (PPF) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ ($\text{CO}_{2\text{ air}}$) อุณหภูมิอากาศ (T_{air}) ความชื้นสัมพัทธ์ (RH_{air}) และแรงดึงระเหยน้ำ (VPD_{air}) ในวันที่ 14 กรกฎาคม 2550 (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)

a) ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220

Line	Hour	PPF $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{CO}_{2\text{ air}}$ $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$	T_{air} C	RH_{air} %	VPD_{air} kPa
AS202 green leaf	7.2	120	434	33	53	2.8
	8.3	464	375	36	40	4.4
	10.3	717	368	36	40	4.3
	11.1	878	362	39	35	5.8
	12.3	1249	363	37	38	4.8
	14.1	1054	359	39	36	5.6
	15.3	381	358	36	47	3.8
	16.4	148	367	33	52	2.7
	17.4	27	376	31	53	2.3
	average	659	369	36	42	4.0
AS220 green leaf	8.2	477	378	37	39	4.6
	9.0	454	369	36	40	4.4
	9.5	523	370	35	43	3.8
	11.3	1485	359	41	32	6.4
	13.0	626	359	39	36	5.5
	14.2	569	361	38	35	5.3
	15.4	235	359	36	44	4.0
	16.5	107	367	33	52	2.8
	17.5	16	376	31	52	2.4
	average	577	364	37	40	4.6

b) ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A

Line	Hour	PPF $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	CO ₂ air $\mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$	T _{air} C	RH _{air} %	VPD _{air} kPa
AS041-B red leaf	7.4	537	408	36	45	3.9
	8.5	586	369	36	39	4.5
	10.1	947	366	37	38	4.9
	11.4	1090	359	41	31	6.9
	13.1	331	359	38	37	5.2
	14.2	445	360	37	36	5.0
	15.4	229	362	36	43	4.0
	16.3	86	368	33	51	2.9
	17.3	7	377	31	51	2.5
	average	526	366	37	40	4.7
AS224-A red leaf	7.1	544	446	32	56	2.5
	9.1	719	370	36	40	4.3
	10.2	937	368	38	38	5.0
	11.5	1153	363	40	33	6.3
	13.1	493	362	37	40	4.6
	14.3	398	361	36	39	4.4
	15.5	266	361	35	44	3.8
	17.1	91	369	33	50	2.9
	18.0	2	377	31	51	2.5
	average	569	373	36	42	4.2



ภาพที่ 11 สภาพอากาศที่ใบผักโขมได้รับในรอบวัน a) ความเข้มแสง b) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ c) อุณหภูมิอากาศ d) ความชื้นสัมพัทธ์ e) แรงดึงระเหยน้ำ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)

3.2 อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม

ภายใต้สภาพที่มีแดดจัดเพิ่มขึ้นในช่วงเช้าจนถึงเที่ยงก่อนมีเมฆบังแดดในช่วงบ่าย อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สของใบผักโขมแสดงค่าผันแปรในแนวเดียวกัน คือมีค่าเพิ่มขึ้นจนถึงจุดสูงสุดในเวลาเดียวกับความเข้มแสง ก่อนมีค่าลดระดับลง ค่าที่วัดได้ที่เวลาต่างๆ แสดงสรุปในตารางที่ 6a-6d และภาพที่ 12-13

3.2.1 อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของผักโขมมีแนวโน้มเดียวกันทั้ง 4 สายพันธุ์ คือ อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิจะค่อยๆ เพิ่มขึ้นในช่วงเช้าจนกระทั่งสูงสุดเมื่อเวลาประมาณ 11-12 น. (ภาพที่ 12a) ซึ่งเป็นช่วงที่ความเข้มแสงสูงสุด (ภาพที่ 11a) หลังจากนั้นอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิจะค่อยๆ ลดต่ำลงจนมีค่าเป็นศูนย์หลังเวลา 17 น. ขณะที่แสงแดดหมดลง โดยผักโขมใบสีเขียว สายพันธุ์ AS220 มีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่จุดสูงสุดอยู่ที่ $40 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ขณะที่สายพันธุ์ ใบสีเขียว AS202 มีอัตราสังเคราะห์สุทธิสูงสุดในรอบวันต่ำสุดใน 4 สายพันธุ์ คืออยู่ที่ $28 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 6a-6d) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิตรงจุดที่มีค่าสูงสุดในรอบวันของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าต่ำกว่าค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดที่ความเข้มแสง $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (A_{2000}) ประมาณ 30-39% หรือต่ำกว่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) ประมาณ 39-43% ส่วน ค่าน้ำไหลปากใบขณะที่อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิขึ้นสูงสุดในรอบวันมีค่าในช่วง 236-401 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ซึ่งต่ำกว่าค่าน้ำไหลปากใบ (g_{s2000}) ขณะได้รับความเข้มแสงสูงสุด ($2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) เช่นเดียวกัน (ตารางที่ 2a-2b) เมื่อถึงเวลาประมาณ 13 น. อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของใบผักโขมมีค่าลดลง เนื่องจากเป็นช่วงที่มีเมฆบังแสง (ภาพที่ 11a) และเป็นขณะเดียวกับที่ ค่าน้ำไหลปากใบลดลง (ภาพที่ 12b) ค่าสัดส่วนความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบกับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) มีค่าสูงในช่วงเริ่มต้นแล้ว ลดต่ำลงเรื่อยๆ ในช่วงเช้าจนมีค่าต่ำมากในช่วงเที่ยงขณะที่ใบมีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุด สะท้อนว่าค่า C_i/C_a ที่ลดลงเกิดจากคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างภายในใบถูกตรึงเข้าสู่ Calvin cycle ในกระบวนการสังเคราะห์แสง และค่า C_i/C_a จะกลับสูงขึ้นอีกครั้งเมื่อเวลา 16 น. (ภาพที่ 12c) ทั้งนี้ค่า C_i/C_a เฉลี่ยทั้งวันของใบผักโขมมีค่า 0.7-0.8 ซึ่งเป็นค่าที่เท่ากับพืช C3 ที่ควรได้ตามทฤษฎี คือ 0.7 (Caemmerer and Farquhar, 1981) ส่วนค่าประสิทธิภาพการบ่งบอกขีดขั้น ($g_m^{CO_2}$) ที่คำนวณได้จากการให้จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) ขณะที่ใบพัฒนาเต็มที่ มีค่าในช่วง 0-2

$\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ (ตารางที่ 4) และใช้ค่า C_i ในรอบวันไปแทนค่าในสมการ (8) พบว่าค่า $g_m^{\text{CO}_2}$ ในรอบวันมีค่าไม่คงที่ โดยจะเพิ่มสูงขึ้นเรื่อยๆ ในช่วงเช้า จนถึงสูงสุดที่เวลา 11-13 น. ค่า $g_m^{\text{CO}_2}$ สูงสุดในรอบวันของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าเท่ากับ $197\text{-}386 \text{ mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ตามลำดับ (ภาพที่ 12d) ซึ่งคิดเป็น 41-66% ของค่า $g_m^{\text{CO}_2}$ จากเส้นตอบสนองของคาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งมีค่าถึง $475\text{-}577 \text{ mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ในสภาพที่ได้รับแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 4)

3.2.2 อัตราคายน้ำ

อัตราการคายน้ำของใบผักโขมมีค่าเพิ่มสูงขึ้นตลอดช่วงเช้า โดยมีค่าสูงสุดเมื่อเวลาประมาณ 11-12 น. (ภาพที่ 13a) เป็นลักษณะการเปลี่ยนแปลงทำนองเดียวกับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ ตรงกับช่วงที่ใบมีค่าน้ำไหลปากใบ (ภาพที่ 12b) และค่าแรงดึงคายน้ำ ($\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$) มีค่าสูง (ภาพที่ 13b) จึงเป็นสภาวะที่ใบผักโขมมีทั้งช่องทางการไหลและแรงขับเคลื่อนที่เอื้อต่อการคายน้ำ โดยใบผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีอัตราการคายน้ำสูงสุดที่ $11.6 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ส่วนใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 มีอัตราการคายน้ำสูงสุด ($7.6 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) เป็นระดับที่ต่ำสุดของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ โดยอัตราการคายน้ำสูงสุดเกิดขึ้นที่อุณหภูมิใบมีค่าขึ้นสูงสุดในรอบวันที่สูงถึง 39°C (ภาพที่ 13c) เป็นค่าน่าสังเกตว่าสภาพอากาศขณะที่วัดการแลกเปลี่ยนแก๊สของใบผักโขมเป็นสภาพอากาศที่แห้งมากจนแรงดึงระเหยน้ำ (VPD_{air}) ขึ้นสูงถึง 7 kPa แต่แรงดึงคายน้ำ ($\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$) กลับมีค่าต่ำกว่ามาก โดยมีค่าสูงสุดเพียง 3.3 kPa ทั้งนี้เพราะใบผักโขมสามารถคายน้ำเพื่อระบายความร้อนได้มากจนอุณหภูมิใบ (T_{leaf}) มีค่าต่ำกว่าอุณหภูมิอากาศ (T_{air}) กล่าวได้ว่าลักษณะนี้ของผักโขมเป็นลักษณะที่โดดเด่นและเอื้อให้กระบวนการทางชีวเคมีในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์สามารถดำเนินไปได้ภายใต้สภาพอุณหภูมิสูง (ภาพที่ 13d) ดังนั้นใบผักโขมจึงคงประสิทธิภาพการใช้น้ำในรอบวันได้นานและค่อนข้างนิ่งจนกระทั่งเวลาประมาณ 15 น. (ภาพที่ 13e และ ตารางที่ 6a-6d)

ตารางที่ 6 ผลการวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สที่เวลาต่างๆ (เวลาแสดงเป็นทศนิยม) ในรอบวัน ได้แก่ อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A , $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ค่านำไหลปากใบ (g_s , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่น ($g_m^{\text{CO}_2}$, $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) สัดส่วนความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบต่อคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_i/C_a) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (C_i , $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$) อัตราคายน้ำ (E , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ค่าแรงดึงคายน้ำ ($\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$, kPa) อุณหภูมิใบ (T_{leaf} , °C) ความแตกต่างของอุณหภูมิใบกับอุณหภูมิอากาศ ($T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$, °C) และประสิทธิภาพการใช้น้ำ ($A:E$, $\mu\text{molCO}_2 \text{ mmolH}_2\text{O}^{-1}$) (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)

a. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202

Line	Hour	A	g_s	$g_m^{\text{CO}_2}$	C_i/C_a	C_i	E	$\text{VPD}_{\text{leaf-air}}$	T_{leaf}	$T_{\text{leaf}} - T_{\text{air}}$	A:E
AS202 green leaf	7.2	3.6	173	9	0.89	381	3.0	1.8	32.4	-0.9	1.2
	8.3	13.6	159	69	0.56	198	4.2	2.7	35.4	-1.0	3.2
	10.3	27.7	308	177	0.48	157	6.8	2.4	35.3	-0.9	4.1
	11.1	28.2	236	281	0.32	100	7.6	3.3	38.6	-0.4	3.7
	12.3	27.6	230	293	0.30	94	6.6	2.9	37.0	0.0	4.4
	14.1	19.7	195	149	0.41	133	6.0	3.3	38.1	-1.0	3.3
	15.3	10.9	195	49	0.66	224	4.3	2.3	35.4	-0.7	2.6
	16.4	3.3	128	11	0.85	308	2.3	1.8	31.8	-0.8	1.4
	17.4	-0.9	30	-2	1.10	415	0.6	1.9	30.1	-0.4	-1.6
	average	17.3	197	136	0.55	193	5.1	2.6	35.6	-0.7	2.9

b. ผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220

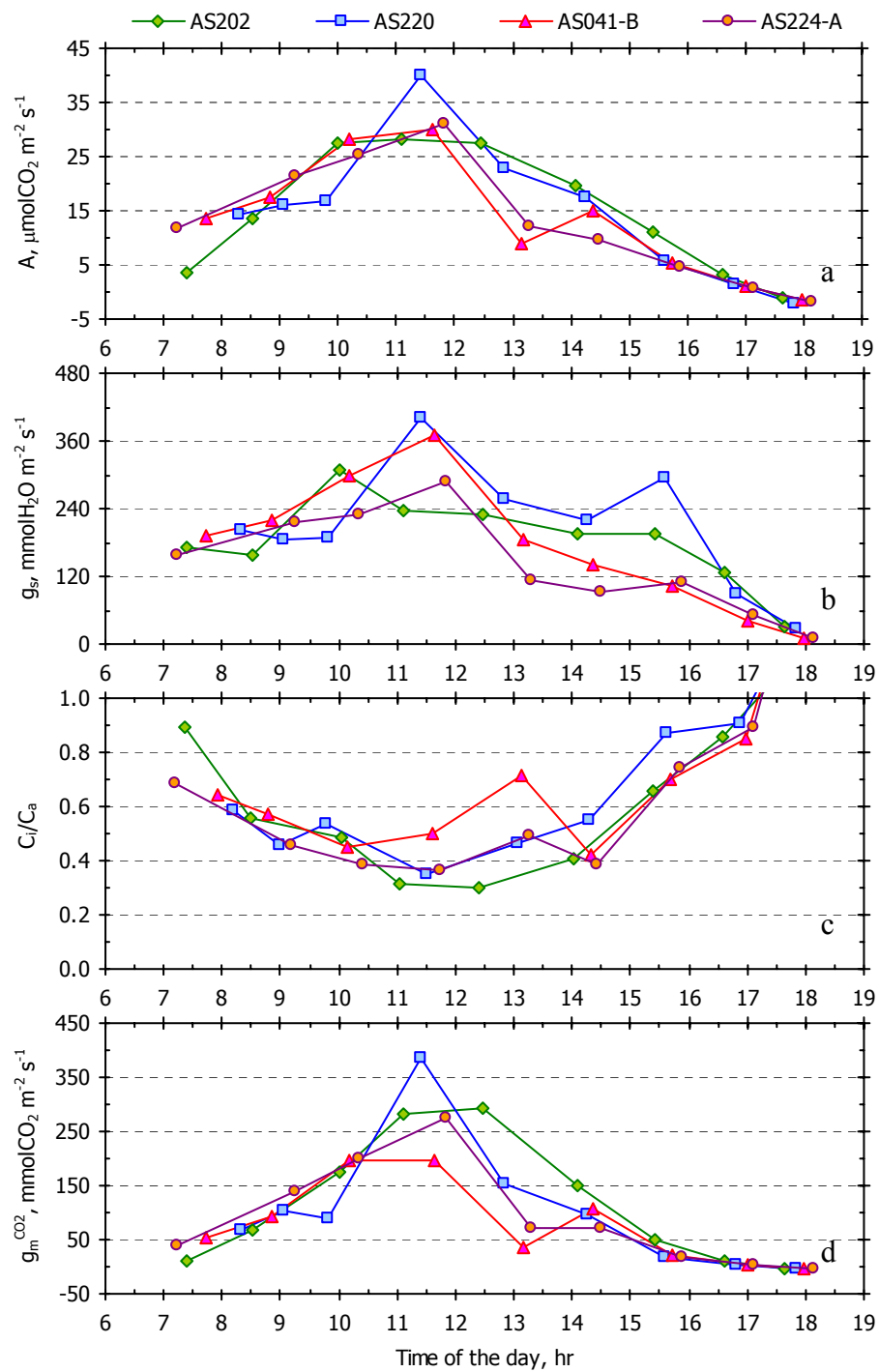
Line	Hour	A	g_s	$g_m^{CO_2}$	C_i/C_a	C_i	E	$VPD_{leaf-air}$	T_{leaf}	$T_{leaf}-T_{air}$	A:E
AS220 green leaf	8.2	14.2	202	68	0.59	208	5.0	2.6	35.5	-1.6	3.1
	9.0	16.2	186	105	0.46	155	4.6	2.7	35.4	-0.8	3.8
	9.5	16.7	189	91	0.53	184	4.4	2.4	34.1	-0.6	3.8
	11.3	40.0	401	386	0.35	104	11.6	3.1	39.6	-0.8	3.5
	13.0	22.8	259	153	0.46	150	7.3	3.0	37.7	-1.1	3.2
	14.2	17.6	220	96	0.55	183	6.2	3.0	36.7	-1.3	2.8
	15.4	5.6	294	18	0.87	305	5.3	1.9	33.9	-2.2	1.1
	16.5	1.3	88	4	0.90	329	1.7	2.0	32.2	-0.7	0.8
	17.5	-2.2	27	-4	1.32	502	0.5	1.9	30.2	-0.5	-4.3
	average	17.0	231	123	0.62	215	5.9	2.6	35.6	-1.1	2.3

c. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B

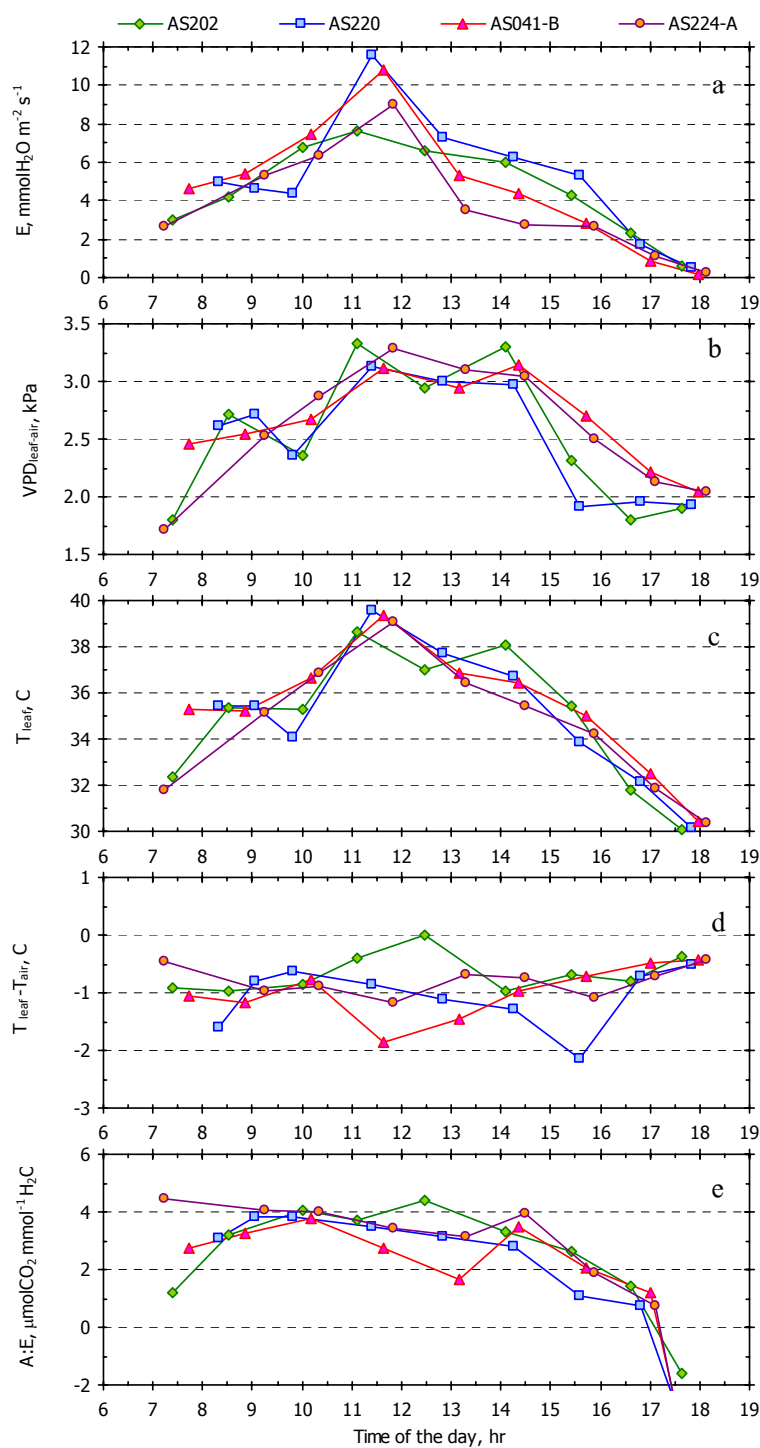
Line	Hour	A	g_s	$g_m^{CO_2}$	C_i/C_a	C_i	E	VPD_{leaf}	T_{leaf}	$T_{leaf}-T_{air}$	A:E
AS041-B red leaf	7.4	13.4	191	53	0.64	254	4.6	2.5	35.3	-1.1	2.8
	8.5	17.5	220	91	0.57	194	5.4	2.6	35.3	-1.2	3.3
	10.1	28.2	297	197	0.45	145	7.5	2.7	36.6	-0.8	3.8
	11.4	29.9	372	196	0.50	155	10.8	3.1	39.3	-1.9	2.8
	13.1	9.1	185	37	0.72	246	5.3	2.9	36.8	-1.5	1.7
	14.2	14.9	142	107	0.42	142	4.4	3.1	36.4	-1.0	3.5
	15.4	5.5	105	22	0.70	247	2.8	2.7	35.0	-0.7	2.0
	16.3	1.1	40	3	0.85	310	0.9	2.2	32.5	-0.5	1.2
	17.3	-1.3	10	-2	1.51	572	0.2	2.0	30.4	-0.4	-6.2
	average	14.8	192	91	0.64	223	5.2	2.7	35.8	-1.1	2.2

d. ผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS224-A

Line	Hour	A	g_s	$g_m^{CO_2}$	C_i/C_a	C_i	E	VPD _{leaf-}	T _{leaf}	T _{leaf} -T _{air}	A:E
AS224-A red leaf	7.1	11.8	159	40	0.68	295	2.7	1.7	31.8	-0.5	4.4
	9.1	21.3	218	139	0.46	154	5.3	2.5	35.1	-1.0	4.1
	10.2	25.3	229	202	0.39	127	6.3	2.9	36.8	-0.9	4.0
	11.5	30.9	287	275	0.36	113	9.0	3.3	39.1	-1.2	3.4
	13.1	12.2	115	72	0.49	172	3.5	3.1	36.4	-0.7	3.1
	14.3	9.6	91	73	0.39	133	2.7	3.0	35.4	-0.8	3.9
	15.5	4.7	110	18	0.74	262	2.6	2.5	34.2	-1.1	1.9
	17.1	0.8	51	2	0.90	330	1.1	2.1	31.9	-0.7	0.7
	18.0	-1.6	10	-3	1.69	642	0.2	2.0	30.4	-0.4	-8.3
	average	14.5	156	104	0.59	212	4.2	2.7	35.1	-0.8	2.7



ภาพที่ 12 อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ a) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ
 b) ค่านำไหลดปากใบ c) สัดส่วนของการบอนด์ออกไซด์ภายในช่องว่างของใบต่อการบอนด์ออกไซด์ในอากาศ d) ประสิทธิภาพการบอนด์ออกซิเลชั่น (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)



ภาพที่ 13 อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ a) อัตราคายน้ำ b) แรงดึงคายน้ำ c) อุณหภูมิใบ d) ความแตกต่างของอุณหภูมิใบกับอุณหภูมิอากาศ e) ประสิทธิภาพการใช้น้ำ (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 2 ใบ)

3.3 ความสัมพันธ์ระหว่างพารามิเตอร์ต่างๆ ของกระบวนการแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวัน

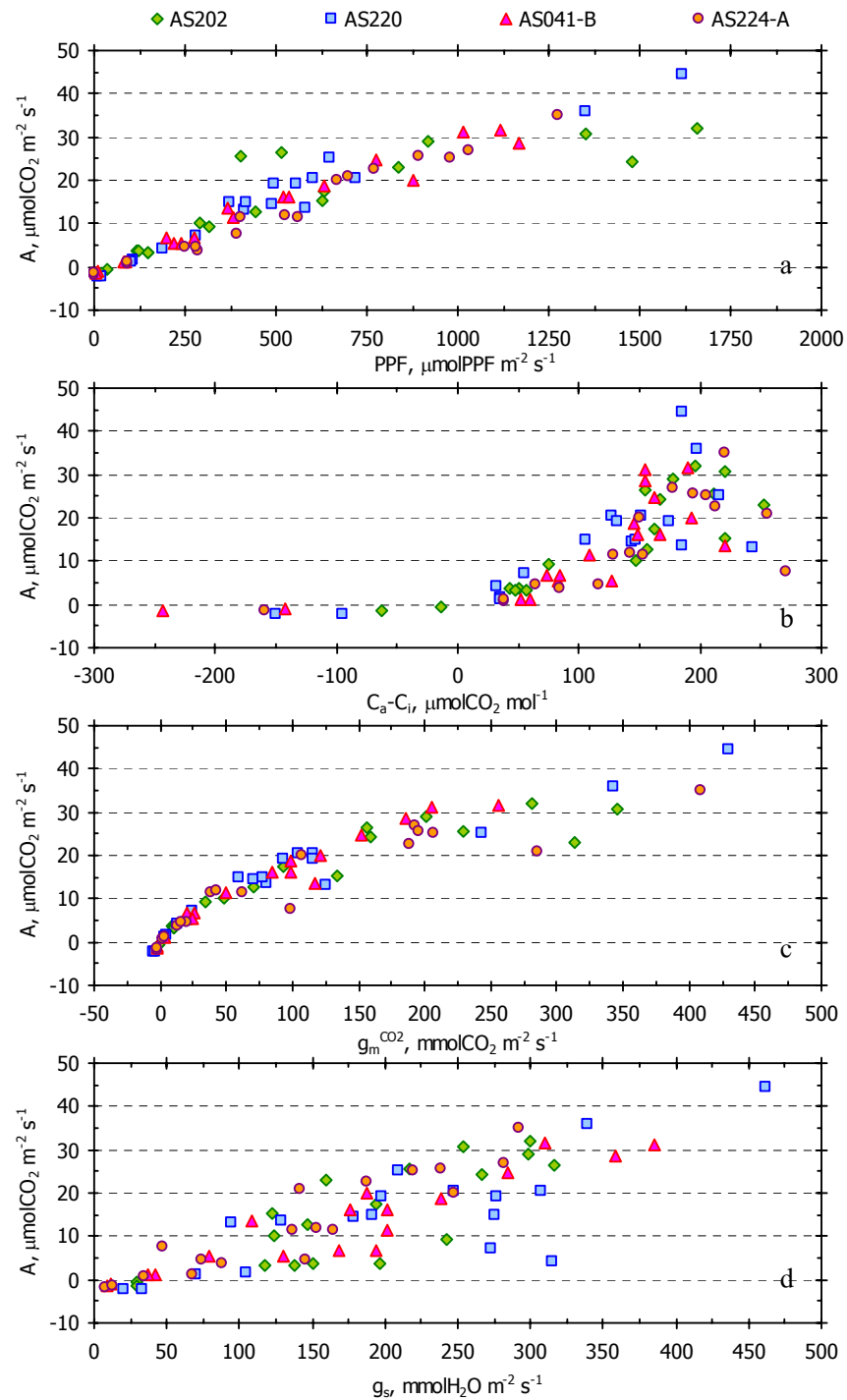
3.3.1 ความสัมพันธ์ของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิกับปัจจัยต่างๆ

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ในรอบวันของใบผักโขมถูกควบคุมด้วยความเข้มแสง ประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่น ($g_m^{CO_2}$) และค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) โดยแสงเป็นปัจจัยที่มีบทบาทชัดเจนที่สุด

ความสัมพันธ์ของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิกับความเข้มแสง (ภาพที่ 14a) แสดงว่าอัตราสังเคราะห์แสงของใบผักโขมแปรผันเชิงเส้นตรงกับความเข้มแสง คืออัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเพิ่มสูงขึ้นตามความเข้มแสงที่สูงขึ้น โดยผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีรูปแบบความสัมพันธ์เป็นเส้นตรงจนถึง $1,500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ แต่อีก 3 สายพันธุ์ แสดงระดับความเข้มแสงอิ่มตัวที่ประมาณ $1,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$

ความแตกต่างของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศกับเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ ($C_a - C_i$) เป็นแรงขับเคลื่อนของกระบวนการสังเคราะห์แสง ค่าที่เพิ่มขึ้นในช่วงมากกว่า $100 \mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ส่งผลให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิสูงขึ้นดังภาพที่ 14b โดยที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_a) ในรอบวันไม่แตกต่างกันมาก ดังนั้นความแตกต่างของความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นจึงมาจากการลดลงของ C_i เนื่องจากเมื่อใบมีอัตราสังเคราะห์สุทธิมากขึ้น ค่า C_i ลดลง และเมื่อ A ลดลงถึง $0 \mu\text{molCO}_2 \text{mol}^{-1}$ ค่า C_i ที่เพิ่มขึ้นนั้นจะมาจากการปลดปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจในที่มืดของเซลล์ในใบ (ภาพที่ 14c) ส่วนค่าประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่น ($g_m^{CO_2}$) ที่คำนวณได้จะแสดงว่าปฏิกิริยาเชิงชีวเคมีในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มขึ้นตรงกับค่า A ที่มีค่าเพิ่มขึ้น (ภาพที่ 14d)

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิกับค่าน้ำไหลปากใบ (ภาพที่ 14e) พบว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าสูงขึ้นตามค่าน้ำไหลปากใบที่เพิ่มขึ้น ทำนองเดียวกับความเข้มแสง แต่ค่าควบกันแน่นน้อยกว่า ซึ่งตรงกับความจริงว่าขณะที่ g_s เท่ากันค่า A สูงกว่าได้ เมื่อได้รับความเข้มแสงที่สูงกว่า

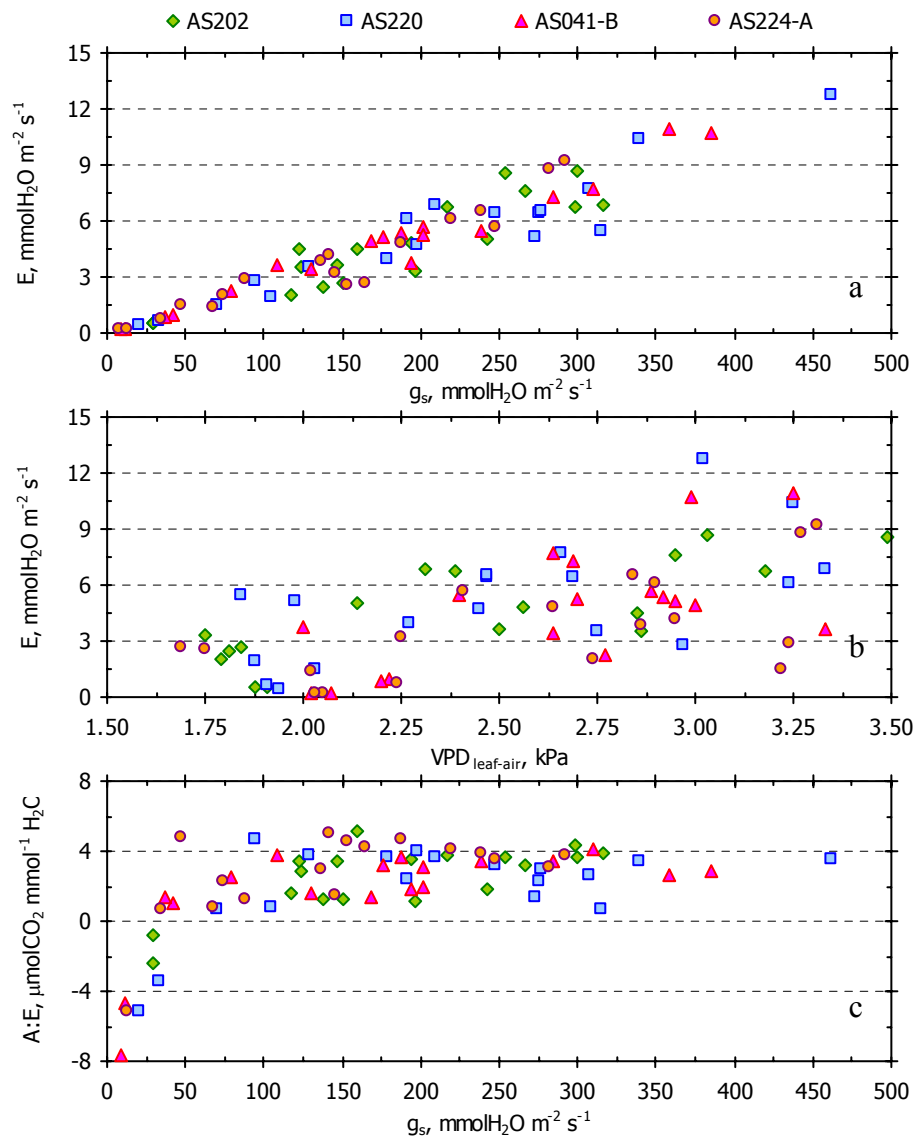


ภาพที่ 14 ความสัมพันธ์ของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิในรอบวันกับ a) ความเข้มแสง b) ความแตกต่างของความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศกับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างภายในใบ c) ประสิทธิภาพการบอกลำต้น d) ค่าน้ำไหลปากใบ

3.3.2 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการคายน้ำกับปัจจัยต่างๆ

อัตราการคายน้ำของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ เพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องตาม ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) ที่เพิ่มขึ้นจนเกือบเป็นเส้นตรงชัดเจน (ภาพที่ 15a) และสัมพันธ์กับค่าแรงดึงคายน้ำ ($VPD_{leaf-air}$) ซึ่งเป็นแรงขับเคลื่อนของกระบวนการคายน้ำ โดยอัตราการคายน้ำมีค่าเพิ่มขึ้นเมื่อค่าแรงดึงคายน้ำเพิ่มสูงขึ้น (จนถึง 3.3 kPa) แต่ความสัมพันธ์ค่อนข้างกระจายตัว (ภาพที่ 15b) แสดงว่าขณะที่วัด ค่าแรงดึงคายน้ำสูงเพียงพอที่ทำให้เกิดการคายน้ำ อัตราการคายน้ำแปรผันตาม ค่าน้ำไหลปากใบที่เป็นช่องออกของไอน้ำ ค่าน้ำไหลปากใบจึงเป็นปัจจัยจำกัดกระบวนการคายน้ำของใบผักโขมชัดเจน กล่าวได้ว่าปากใบมีบทบาทมากกว่าแรงขับเคลื่อนของอัตราการคายน้ำของใบผักโขม

ความสัมพันธ์ระหว่างค่าน้ำไหลปากใบกับประสิทธิภาพการใช้น้ำ (A:E) พบว่าประสิทธิภาพการใช้น้ำจะเพิ่มสูงขึ้นเรื่อย ๆ เมื่อค่าน้ำไหลปากใบเพิ่มขึ้น (ทำให้ A เพิ่มขึ้น) จนค่าน้ำไหลปากใบสูงประมาณ $100 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ประสิทธิภาพการใช้น้ำของผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ จึงมีค่าสูงถึงประมาณ $3\text{-}4 \mu\text{molCO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ ค่อนข้างคงที่อย่างต่อเนื่อง (ภาพที่ 15c) จึงกล่าวได้ว่าผักโขมเป็นพืชที่มีศักยภาพสูงในการเปิดปากใบเพื่อรักษาประสิทธิภาพการใช้น้ำของใบให้สูงเสมอ



ภาพที่ 15 ความสัมพันธ์ของอัตราคายน้ำในรอบวันกับ a) ค่าน้ำไหลปากใบ b) ค่าแรงดึงคายน้ำ c) ประสิทธิภาพการใช้น้ำ

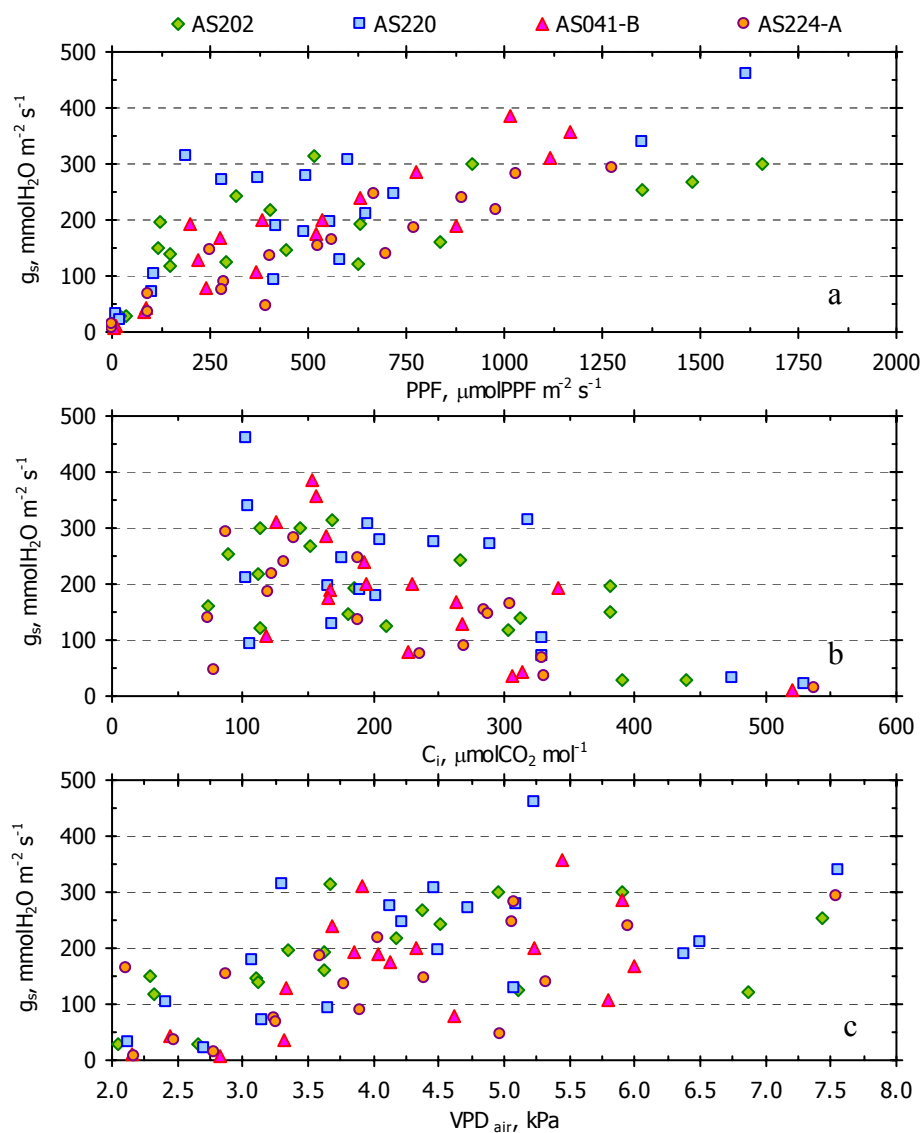
3.3.3 ความสัมพันธ์ระหว่างค่านำไหลปากใบกับปัจจัยต่างๆ

ปัจจัยที่มีบทบาทต่อค่านำไหลปากใบ (g_s) ของผักโขม คือความเข้มแสง (PPF) แรงดึงระเหยน้ำ ($VPD_{leaf-air}$) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในช่องว่างภายในใบ (C_i) และอุณหภูมิใบ (T_{leaf})

ค่านำไหลปากใบของใบผักโขมทั้ง 4 สายพันธุ์ สัมพันธ์เชิงเส้นตรงกับความเข้มแสงอย่างชัดเจน แสดงว่าความเข้มแสงเป็นปัจจัยที่มีบทบาทต่อการเปิดปากใบของใบผักโขม เมื่อความเข้มแสงเกือบถึง $1,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ซึ่งใกล้เคียงกับความเข้มแสงอิ่มตัวพบว่า ค่านำไหลปากใบของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 มีค่าค่อนข้างคงที่ (ภาพที่ 16a)

ค่านำไหลปากใบสัมพันธ์แบบผกผันกับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ (C_i) (ภาพที่ 16b) โดยขณะที่ค่านำไหลปากใบสูง ค่า C_i ต่ำ ซึ่งน่าจะเป็นเพราะคาร์บอนไดออกไซด์ตรงช่องว่างภายในใบถูกตรึงเข้าสู่ Calvin cycle แต่เมื่อค่า C_i สูง $200-400 \text{ mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ พบว่าเป็นช่วงเดียวกับที่ค่านำไหลปากใบลดต่ำลงมาก

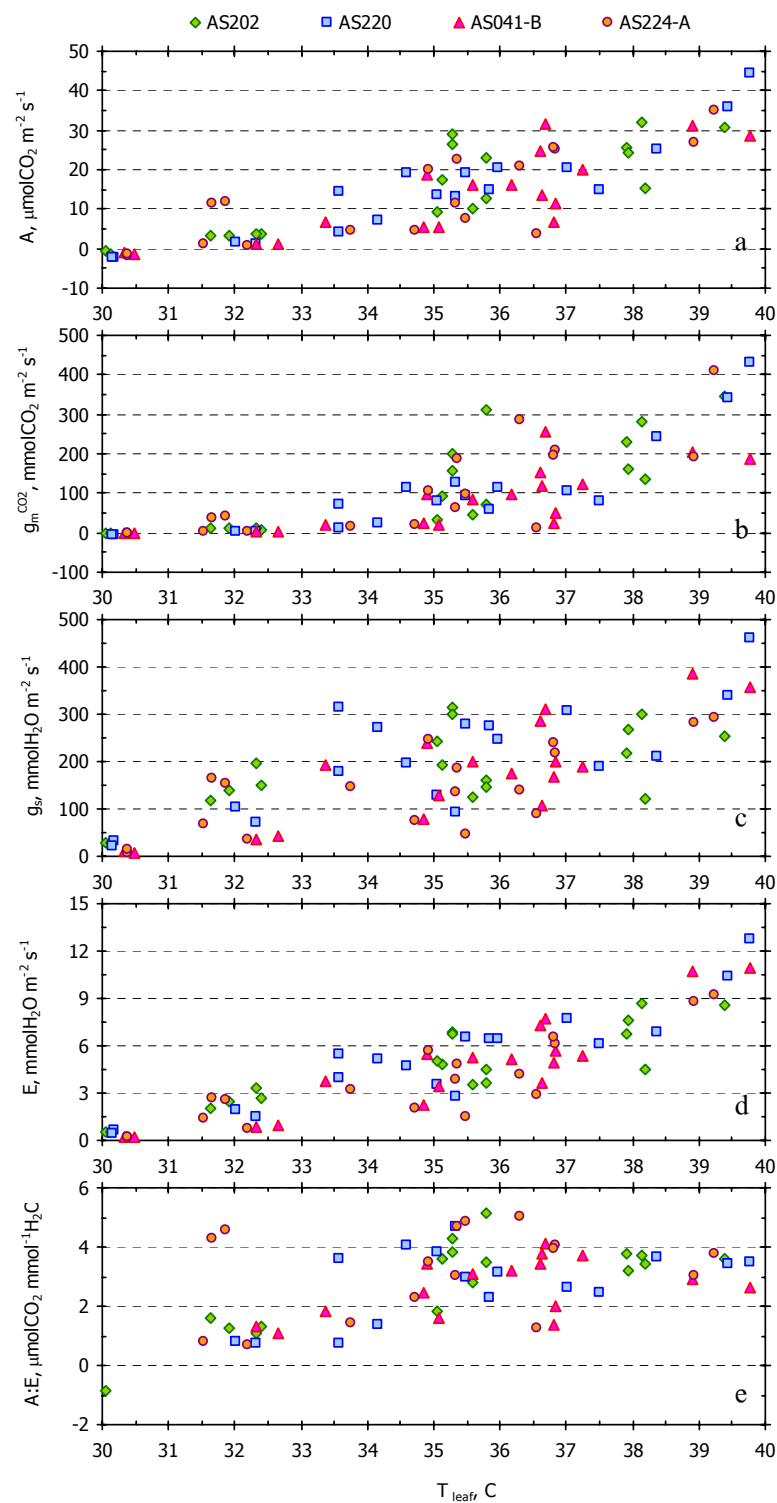
ค่านำไหลปากใบถูกจำกัดด้วยค่าแรงดึงระเหยน้ำ (VPD_{air}) ที่สูงกว่า 5 kPa (ภาพที่ 16c) เนื่องจากเมื่อใบเผชิญกับสภาพอากาศที่แห้งมาก ผักโขมจึงถูกชักนำให้ปิดปากใบแคบลง นอกจากนี้ค่านำไหลปากใบยังสัมพันธ์โดยตรงกับอุณหภูมิใบด้วย ซึ่งจะกล่าวถึงรายละเอียดในข้อ 3.3.4



ภาพที่ 16 ความสัมพันธ์ระหว่างค่าน้ำไหลปากใบกับ a) ความเข้มแสง b) ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในช่องว่างของใบ c) ค่าแรงดึงระเหยน้ำ

3.3.4 ผลของอุณหภูมิใบที่เพิ่มสูงขึ้นกับพารามิเตอร์ต่างๆ ในกระบวนการแลกเปลี่ยนแก๊ส

ขณะที่อุณหภูมิใบของผักโขมเพิ่มสูงขึ้นในช่วง 30-39°C อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) อัตราคายน้ำ (E) และค่าประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่น ($g_m^{CO_2}$) ยังมีค่าเพิ่มสูงตาม (ภาพที่ 17a-17d) ในขณะที่พืช C3 จะทำงานได้ดีในช่วงอุณหภูมิใบ 20-35°C (Nobel, 2005) ผักโขมสามารถเปิดปากใบเพื่อแลกเปลี่ยนไอน้ำในกระบวนการคายน้ำและแลกเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ในกระบวนการสังเคราะห์แสงได้ดี แม้ว่าอุณหภูมิใบจะสูงถึง 39°C ที่น่าสนใจคือการที่ค่าประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่นเพิ่มสูงขึ้นตามอุณหภูมิใบ (ภาพที่ 17b) บ่งบอกว่าในสภาวะที่ใบได้รับอุณหภูมิสูง อัตราการแพร่คาร์บอนไดออกไซด์จากผนังเมสโซฟิลล์จนถึงคลอโรพลาสต์เกิดขึ้นได้เร็ว และแสดงว่ากระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เชิงชีวเคมีตรงปฏิกิริยาการรับออกซิเลชั่นไม่ได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิใบที่สูงขึ้น อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่เพิ่มขึ้นตามอุณหภูมิใบของผักโขมให้ผลสอดคล้องกับการศึกษาในพืช C4 คือข้าวฟ่าง (*Sorghum bicolor*) ที่รายงานว่าค่าเพิ่มสูงขึ้นของอุณหภูมิใบในช่วง 18-38°C เป็นสาเหตุให้การเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนในกระบวนการใช้แสงเกิดในอัตราสูงขึ้นและมีผลโดยตรงต่อการเพิ่มขึ้นของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (Loreto *et al.*, 1995) อีกสาเหตุหนึ่งที่ทำให้ใบไม่ได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิใบที่สูงขึ้นคือกระบวนการคายน้ำ เนื่องจากเมื่ออุณหภูมิใบเพิ่มสูงขึ้น การคายน้ำเกิดในอัตราที่สูงขึ้นด้วย (ภาพที่ 17d) ซึ่งทำให้ใบสามารถถ่ายเทความร้อนได้มากจนอุณหภูมิใบมีระดับต่ำกว่าอุณหภูมิอากาศตลอดทั้งวัน (ภาพที่ 13d) ทั้งนี้เพราะการคายน้ำเป็นกระบวนการที่นำความร้อนภายในใบพืชมาใช้เป็นความร้อนแฝงเพื่อเปลี่ยนน้ำเหลวเป็นไอน้ำและแพร่ออกจากใบในรูปของการคายน้ำ จึงเป็นผลให้ความร้อนที่ใบถูกถ่ายเทไป (Nobel, 2005) นอกจากนี้ประสิทธิภาพการใช้น้ำของใบผักโขมมีค่าสูงขึ้นตามอุณหภูมิใบเช่นกัน จนถึงอุณหภูมิตั้งแต่ 35°C ขึ้นไป ประสิทธิภาพการใช้น้ำจึงมีค่าคงที่ โดยมีระดับอยู่ในช่วงประมาณ 3-4 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ อย่างต่อเนื่อง (ภาพที่ 17e) การที่ผักโขมสามารถรักษาประสิทธิภาพการใช้น้ำให้สูงอยู่ได้เป็นอย่างดี เพราะคาร์บอนไดออกไซด์ที่เข้าสู่ใบของพืช C4 จะอยู่ในรูปของ HCO_3^- ในสภาพของของเหลว ทำให้เกิดการสูญเสียคาร์บอนไดออกไซด์โดยการแพร่ออกจากใบน้อยมากเมื่อพืชเปิดปากใบเพื่อคายน้ำ (Nobel, 2005) จึงไม่จำเป็นต้องเปิดปากใบกว้างเพื่อเปิดรับคาร์บอนไดออกไซด์ จึงลดอัตราการสูญเสียไอน้ำออกจากใบ (Taiz and Zeiger, 2006) แม้อุณหภูมิใบของผักโขมจะสูงถึง 39°C แต่ยังสามารถดำเนินกระบวนการสังเคราะห์แสงได้เป็นอย่างดี เป็นลักษณะที่สอดคล้องกับพืช C4 โดยทั่วไปซึ่งสามารถสังเคราะห์แสงได้ดีที่อุณหภูมิใบ 30-45°C (Nobel, 2005)



ภาพที่ 17 ผลของอุณหภูมิใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ต่อ a) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ b) ประสิทธิภาพการบอกละชั้น c) คำนวณไหลปากใบ d) อัตราคายน้ำ และ e) ประสิทธิภาพการใช้น้ำ

4. บทบาทของสีใบกับศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม

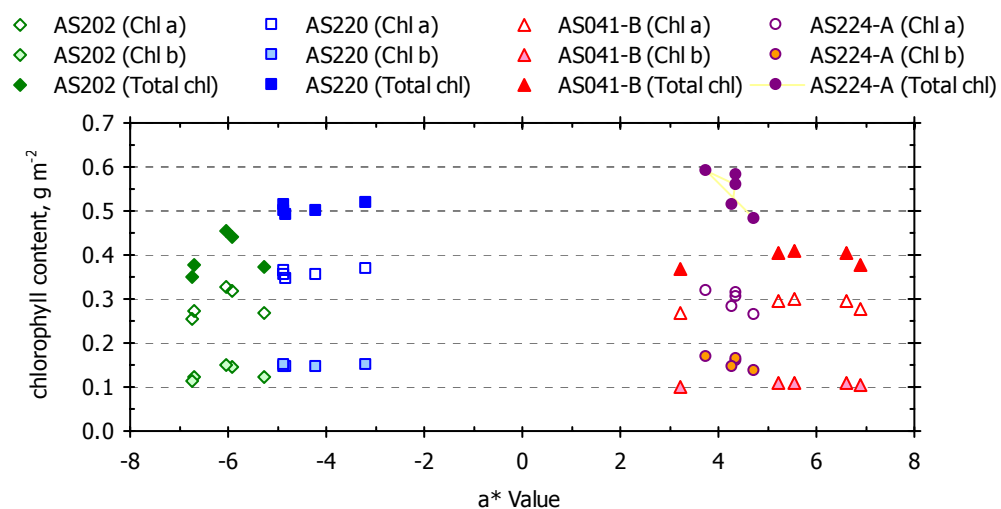
จากการวัดค่าสีของใบผักโขมด้วยเครื่องอ่านค่าสีระบบ $L^*a^*b^*$ color space ซึ่งอ่านค่าสีจากแสงที่สะท้อนมาจากวัตถุ บ่งชี้ได้ว่าผักโขมสายพันธุ์ AS202 และ AS220 มีค่าสีอยู่ในทิศทางของสีเขียว คือมีค่า a^* เป็นลบอยู่ในช่วง -5.3 ถึง -6.8 และ -3.2 ถึง -4.9 ตลอดช่วงอายุใบ ส่วนผักโขมสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A มีค่าสีอยู่ในทิศทางของสีแดง โดยมีค่า a^* เป็นบวกอยู่ในช่วง 3.2-6.9 และ 3.8-4.8 เมื่อเทียบกับแผ่นเทียบสีซึ่งเป็นสีมาตรฐานรหัส 202-A ของ R. H. S. colour chart ซึ่งเป็นสีที่สะท้อนแสงต่ำที่สุด พบว่าใบผักโขมที่มีใบสีเขียวมีค่าความแตกต่างของสี (ΔE_{ab}^*) อยู่ในช่วง 10.7-21.5 ซึ่งมากกว่าใบสีแดงที่มีค่าเพียง 4.5-8.4 อย่างชัดเจน (ตารางที่ 7) จึงกล่าวได้ว่าผักโขมใบสีเขียวน่าจะมีการสะท้อนแสงออกมามากกว่าใบสีแดง

คลอโรฟิลล์เป็นโมเลกุลที่ดูดกลืนแสงสีแดง แสงสีน้ำเงินมีพลังงานสูงกว่าจะต้องปลดปล่อยพลังงานส่วนหนึ่งไปในรูปความร้อนจนระดับพลังงานลดลงเท่ากับแสงสีแดง คลอโรฟิลล์ไม่ดูดกลืนแสงสีเขียวจึงสะท้อนแสงสีเขียวออกมาส่งผลให้ตามนุษย์เห็นใบพืชทั่วไปมีสีเขียว (Taiz and Zeiger, 2006) จากการวัดค่าดัชนีความเขียวเพื่อคำนวณหาปริมาณคลอโรฟิลล์ควบคู่กับการวัดค่าสีใบ พบว่าผักโขมสายพันธุ์ AS202 และ AS220 ซึ่งมีค่าสีใบอยู่ในทิศทางของสีเขียว ($-a^*$) และผักโขมสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A ซึ่งมีค่าสีอยู่ในทิศทางของสีแดง ($+a^*$) มีปริมาณคลอโรฟิลล์เอ คลอโรฟิลล์บี และปริมาณคลอโรฟิลล์รวมใกล้เคียงกัน (ภาพที่ 18a-18b) เมื่อเปรียบเทียบระหว่างผักโขมใบสีเขียวด้วยกัน พบว่าผักโขมสายพันธุ์ AS202 มีค่าสีอยู่ในทิศทางของสีเขียวมากกว่าสายพันธุ์ AS220 แต่มีปริมาณคลอโรฟิลล์น้อยกว่า ส่วนผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS224-A แม้ว่าจะมีคลอโรฟิลล์เอใกล้เคียงกับใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B แต่มีปริมาณคลอโรฟิลล์บีและคลอโรฟิลล์รวมสูงกว่า และค่าสีในทิศทางสีแดง ($+a^*$) ของสายพันธุ์ AS041-B มีค่าในช่วงกว้างกว่าสายพันธุ์ AS224-A (ตารางที่ 7) แสดงว่าปริมาณคลอโรฟิลล์ในใบผักโขมไม่สัมพันธ์กับค่าสีของใบผักโขมโดยเฉพาะกับผักโขมที่มีใบสีแดง

ตารางที่ 7 ค่าต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกับสีของใบผักโขม 4 สายพันธุ์ ที่ช่วงอายุใบ 5- 17 วัน ได้แก่

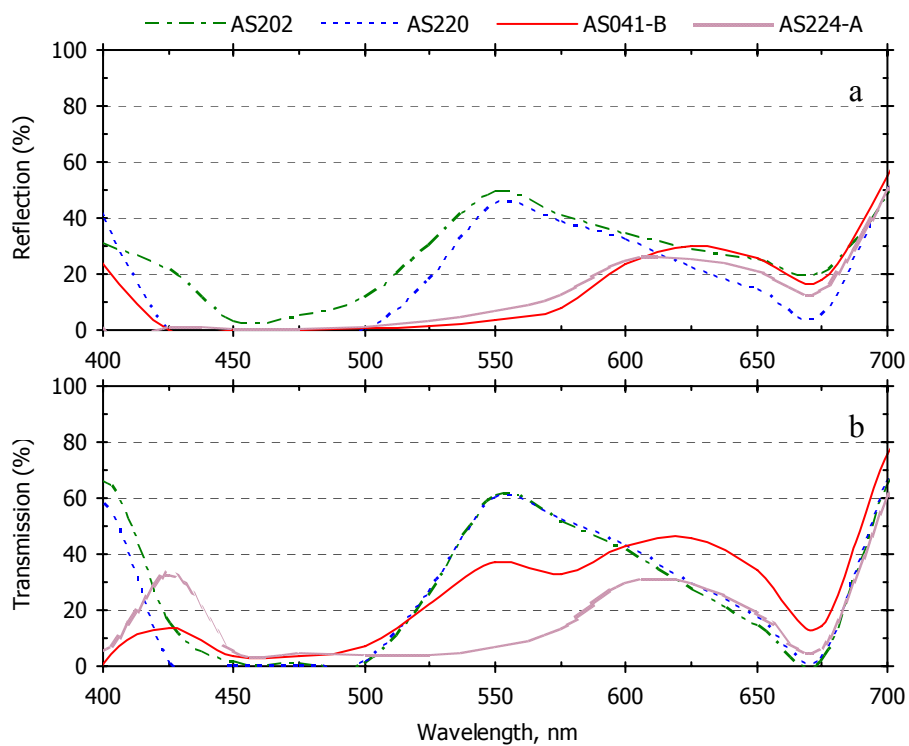
ค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) ปริมาณคลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) คลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) และค่าสีตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space เมื่อ L^* คือค่าความสว่าง a^* และ b^* คือค่าสัมประสิทธิ์ของสี จะบ่งบอกถึงทิศทางของสี คือ หาก a^* มีค่าเป็นบวกหมายถึงอยู่ในทิศทางของสีแดง a^* มีค่าเป็นลบหมายถึงอยู่ในทิศของสีเขียว b^* มีค่าเป็นบวกหมายถึงอยู่ในทิศทางของสีเหลือง และ b^* มีค่าเป็นลบหมายถึงอยู่ในทิศทางของสีน้ำเงิน และ ΔE_{ab}^* คือความแตกต่างของค่าสีของใบผักโขมกับสีอ้างอิง คือ สีดำ รหัส 202-A ของ R. H. S. colour chart (ค่าเฉลี่ยจากการวัด 4 จุด ของ 1 ใบ)

Line	Leaf age day	SPAD Index	Chlorophyll content, g m ⁻²			ค่าสีตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space			
			Chl a	Chl b	Total Chl	L^*	a^*	b^*	ΔE_{ab}^*
AS202 green leaf	5	35.6	0.27	0.12	0.38	36.6	-6.7	17.7	21.5
	8	40.2	0.32	0.14	0.44	37.2	-5.9	13.9	19.6
	10	41.4	0.33	0.15	0.46	34.1	-6.0	13.5	17.2
	12	35.2	0.27	0.12	0.37	32.8	-5.3	12.1	15.2
	17	33.4	0.25	0.11	0.35	36.0	-6.8	16.3	20.4
AS220 green leaf	5	43.4	0.35	0.14	0.49	33.2	-4.8	11.4	15.0
	8	44.1	0.35	0.15	0.50	33.8	-4.9	13.4	16.3
	10	45	0.36	0.15	0.51	36.3	-4.9	13.4	18.3
	12	45.5	0.37	0.15	0.52	29.0	-3.2	10.4	10.7
	17	44.3	0.35	0.15	0.50	31.4	-4.2	11.8	13.6
AS041-B red leaf	5	34.2	0.27	0.10	0.37	27.2	3.2	3.5	5.5
	8	36.4	0.30	0.11	0.41	28.9	6.6	3.6	7.8
	10	34.7	0.28	0.10	0.38	27.5	6.9	3.4	6.8
	12	36.6	0.30	0.11	0.41	26.1	5.6	3.3	5.1
	17	36.4	0.30	0.11	0.41	25.7	5.2	2.9	4.8
AS224-A red leaf	5	40.7	0.26	0.14	0.48	28.1	4.8	4.6	6.2
	8	46.7	0.32	0.17	0.59	30.4	3.8	4.2	8.4
	10	45.2	0.30	0.16	0.56	27.9	4.4	3.1	6.4
	12	46.2	0.31	0.16	0.58	28.6	4.4	2.7	7.1
	17	42.7	0.28	0.15	0.51	25.7	4.3	2.9	4.5
Black						22.1	3.3	-5.4	



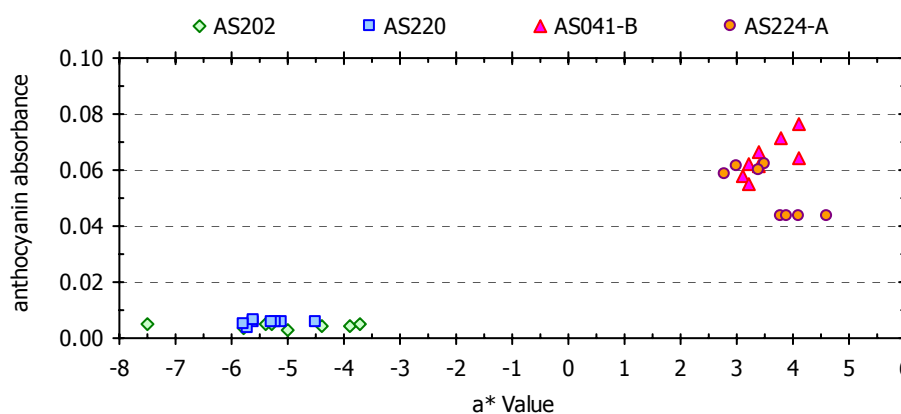
ภาพที่ 18 ความสัมพันธ์ระหว่างค่า a^* ตามระบบ L^*a^*b color space ซึ่งอยู่ในทิศทางของสีเขียวเมื่อค่าเป็นลบ ($-a^*$) และอยู่ในทิศทางของสีแดงเมื่อค่าเป็นบวก ($+a^*$) กับปริมาณคลอโรฟิลล์ ได้แก่ คลอโรฟิลล์เอ (Chl a) คลอโรฟิลล์บี (Chl b) และคลอโรฟิลล์รวม (Total Chl) ของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 และผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A

อย่างไรก็ดี สีของใบสัมพันธ์กับลักษณะการสะท้อนแสง (reflection) ของใบผักโขม โดยผักโขมสายพันธุ์ AS202 และ AS220 มีค่าสีใบในทิศทางของสีเขียว ($-a^*$) เพราะสะท้อนแสงสูงสุดในช่วงแสงสีเขียวที่ความยาวคลื่นประมาณ 550 nm ส่วนใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A มีสีใบในทิศทางของสีแดง ($+a^*$) เนื่องจากสะท้อนแสงสูงสุดในช่วงแสงสีแดงที่ความยาวคลื่นประมาณ 600-625 nm (ภาพที่ 19a) ลักษณะของแถบการส่องผ่านแสง (transmission) มีแนวโน้มเดียวกันกับแถบการสะท้อนแสง (ภาพที่ 19b) อย่างไรก็ตามแม้ว่าผักโขมใบสีเขียวและสีแดงสะท้อนและส่องผ่านแสงออกมาในช่วงความยาวคลื่นที่แตกต่างกัน แต่ในช่วงคลื่นที่คลอโรฟิลล์เอและบีดูดกลืนแสงสูงมาก คือช่วงความยาวคลื่นสีน้ำเงินประมาณ 460 nm และคลื่นสีแดง 680 nm (Mc Donald, 2003) พบว่าการสะท้อนและส่องผ่านแสงของใบในช่วงดังกล่าวมีค่าต่ำและแตกต่างกันน้อยมาก นอกจากนี้พบว่าผักโขมใบสีเขียวมีการสะท้อนแสงสูงกว่าใบสีแดง สอดคล้องกับค่า ΔE_{ab}^* ที่เทียบกับแผ่นมาตรฐานสีดำซึ่งบ่งบอกว่าใบสีเขียวน่าจะมีการสะท้อนแสงมากกว่าใบสีแดง



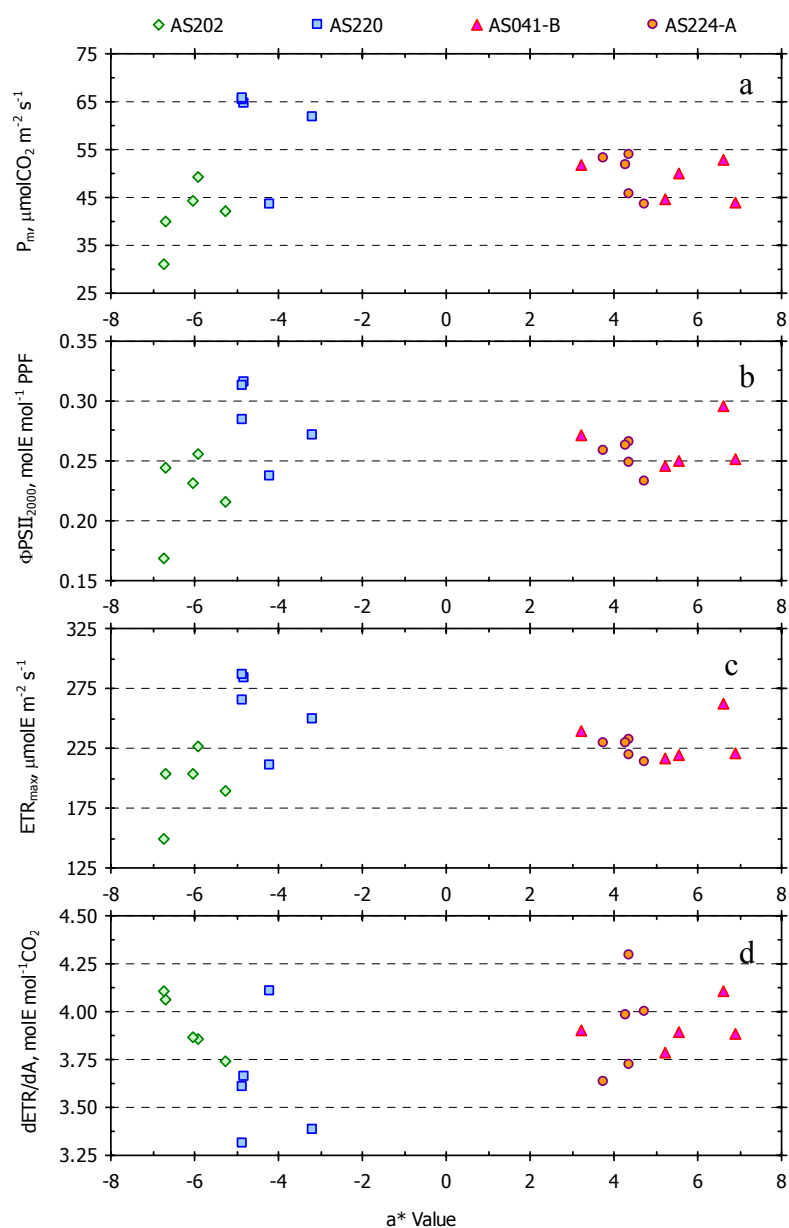
ภาพที่ 19 a) สเปกตรัมการสะท้อนแสง และ b) สเปกตรัมการส่องผ่านของแสง ของผักโขม
ใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 กับผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ
AS224-A ขณะใบพัฒนาเต็มที่ที่อายุ 8-10 วัน จำนวน 2 ใบ ใบละ 1 จุด

จากการสกัดและวัดการดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานินซึ่งเป็นรงควัตถุที่มีรายงานว่าส่งผลให้ใบพืชมีสีแดง ตามวิธีของ Murry and Hackett (1991) พบว่าผักโขมสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A ที่มีค่าสีในทิศทางของสีแดง (+a*) มีการดูดกลืนแสง (absorbance) ในช่วงคลื่นที่จำเพาะกับแอนโทไซยานินสูงกว่าผักโขมสายพันธุ์ AS202 และ AS220 ที่มีค่าสีในทิศทางของสีเขียว (-a*) ประมาณ 10 เท่า (ภาพที่ 20) โดยค่าการดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานินของสายพันธุ์ AS041-B สัมพันธ์กับค่าสีในทิศทางสีแดงชัดเจน ดังนั้นแอนโทไซยานินจึงมีบทบาทสำคัญต่อค่าสีในทิศทางของสีแดงของใบผักโขม



ภาพที่ 20 ความสัมพันธ์ระหว่างค่า a* ตามระบบ L*a*b* color space ซึ่งอยู่ในทิศทางของสีเขียวเมื่อค่าเป็นลบ (-a*) และอยู่ในทิศทางของสีแดงเมื่อค่าเป็นบวก (+a*) กับค่าการดูดกลืนแสงของแอนโทไซยานินของผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 กับผักโขมใบสีแดงสายพันธุ์ AS041-B และ AS224-A (ใบอายุ 8-10 วัน จำนวน 4 ใบ ใบละ 2 จุด)

จากความสัมพันธ์ระหว่างค่า a^* กับพารามิเตอร์ต่างๆ ของกระบวนการสังเคราะห์แสง ได้แก่ อัตราสังเคราะห์รวมสูงสุด (P_m) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง ($\Phi PSII_{2000}$) ในสภาพได้รับแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ (ETR_{max}) พบว่าผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS202 และ AS220 มีค่าพารามิเตอร์เหล่านี้สูงเมื่อใบมีค่า a^* ในทิศทางของสีเขียวลดลง ส่วนผักโขมที่มีค่าสีในทิศทางของสีแดง ค่า P_m , $\Phi PSII_{2000}$ และ ETR_{max} มีค่าใกล้เคียงกัน ไม่ผันแปรตามค่า a^* (ภาพที่ 21a-21c) อีกทั้งปริมาณอิเล็กตรอนที่สร้างขึ้นในกระบวนการใช้แสงหลังจากถูกกระตุ้นด้วยอนุภาคโฟตอนต่อหนึ่งหน่วยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ ($dETR/dA$) มีค่าไม่แตกต่างกันชัดเจนระหว่างผักโขมที่มีใบสีเขียวและสีแดง (ภาพที่ 21d) แสดงว่า การใช้พลังงานแสงเพื่อการสังเคราะห์แสงในเชิงอนุภาคของใบผักโขมสีเขียวและสีแดงไม่แตกต่างกัน ดังนั้นสีใบจึงไม่มีบทบาทต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม (ตารางที่ 3a-3b)



ภาพที่ 21 ความสัมพันธ์ระหว่างค่า a^* ตามระบบ $L^*a^*b^*$ color space ซึ่งอยู่ในทิศทางของสีเขียวเมื่อค่าเป็นลบ ($-a^*$) และอยู่ในทิศทางของสีแดงเมื่อค่าเป็นบวก ($+a^*$) กับ a) อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด b) ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสองในสภาพได้รับแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ c) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดทั้งระบบ และ d) ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ตรึงได้ต่อหนึ่งหน่วยอิเล็กตรอนที่สร้างขึ้นในกระบวนการใช้แสงหลังจากถูกกระตุ้นด้วยอนุภาคโฟตอน (ค่าที่ได้จากเส้นตอบสนองต่อแสง)

สรุป

ผักโขม (*Amaranthus tricolor*) เป็นพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C4 มีจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) เข้าใกล้ศูนย์ ค่าประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่น ($g_m^{CO_2}$) สูง มีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (P_m) ตามศักยภาพเท่ากับ $49-66 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ขณะใบพัฒนาเต็มที่ที่อายุใบ 8-10 วัน ซึ่งสูงกว่าพืช C3 และ CAM โดยผักโขมใบสีเขียวสายพันธุ์ AS220 มีศักยภาพการสังเคราะห์แสงโดดเด่นกว่าสายพันธุ์อื่น ขณะที่ใบสีเขียวยสายพันธุ์ AS202 มีค่าต่ำสุดเนื่องจากใบสูญเสียคลอโรฟิลล์เร็ว การแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันภายใต้สภาพอากาศจริงของใบผักโขม แสดงว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) มีค่าต่ำกว่าอัตราสังเคราะห์สุทธิ (A_{2000}) ที่ความเข้มแสงสูงสุด $2,000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ และอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) เนื่องจากการแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบผักโขมถูกควบคุมด้วยความเข้มแสงซึ่งมีผลชักนำการเปิดของปากใบ ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ ประสิทธิภาพการรับออกซิเลชั่นและค่าน้ำไหลปากใบ ผักโขมเป็นพืช C4 ที่มีอัตราของกระบวนการแลกเปลี่ยนแก๊สเกิดขึ้นรวดเร็ว ดังนั้นปัจจัยที่มีบทบาทสำคัญจึงเป็นค่าน้ำไหลปากใบ ปรากฏการณ์ที่น่าสนใจคืออัตราแลกเปลี่ยนแก๊สไม่ได้รับผลกระทบจากอุณหภูมิใบที่สูงถึง 39°C โดยใบสามารถคายน้ำในอัตราสูง ทำให้อุณหภูมิใบต่ำกว่าอุณหภูมิอากาศตลอดทั้งวัน ทั้งนี้ไม่ว่าใบผักโขมจะปรากฏสีเขียวหรือสีแดง การใช้พลังงานแสงในเชิงอนุภาคของกระบวนการสังเคราะห์แสงไม่แตกต่างกัน

เอกสารและสิ่งอ้างอิง

- คัทลียา ฉัตรเที่ยง. 2547. ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบมะละกอพันธุ์แขกนวลต้นตัวเมียและต้นสมบูรณ์เพศ. วารสารวิทยาศาสตร์เกษตร. 36: 77-86.
- เต็ม สมิตินันท์. 2544. ชื่อพรรณไม้แห่งประเทศไทย. ส่วนพฤกษศาสตร์ป่าไม้ สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ. 810 น.
- ปัทมา วิตยกร. 2530. ผักพื้นบ้านของไทย. แก่นเกษตร 15(5): 205-210
- ธาดา ชัยสีหา. 2547. การเปลี่ยนแปลงค่าพลังงานศักย์ของน้ำในรอบวันของใบและผลแตงกวา (*Cucumis sativas* L.) ที่อายุผลต่างๆ กัน. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- พรรณี ชื่นนคร. 2550. ศักยภาพการสังเคราะห์แสงและอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในรอบวันของใบกล้วยไม้สกุลหวายพันธุ์บอม โจ. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- พรชัย ไพบูลย์. 2550. ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์มน้ำมันระหว่างสายต้นที่ได้จากเนื้อเยื่อและต้นที่ได้จากเมล็ด. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- ภูริพงศ์ ดำรงวุฒิ. 2547. อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สและสถานภาพของน้ำในใบของต้นปอสาพันธุ์โคโซ (kozo) และพันธุ์ศรีสำริดในแปลงทดลอง. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- สุทิน หิรัญอ่อน. 2547. สรีรวิทยาการเจริญเติบโตของพริกชี้หูสายพันธุ์พ่อแม่ (83-168 และพริกขี้หนุ มข.) ลูกผสมตรง และลูกผสมกลับ. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

สุภาพร เรื่องวิทยาศาสตร์. 2547. การพร่างแสงของตาข่ายสีขาว สีฟ้า และสีเขียวที่ส่งผลต่อการตอบสนองต่อแสงของใบ และการเจริญเติบโตของคะน้า. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์ และ คัทลียา ฉัตรเที่ยง. 2547. รายงานสรุปโครงการพัฒนาวิชาการ: ข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาเพื่อความเข้าใจปัญหาการเกิดอาการยอดตายของยูคาลิปตัสในเขตภาคตะวันตก. ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, จินตนา บางจั่น และ ธาดา ชัยสีหา. 2543ก. ปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบมะม่วงภายใต้สภาพน้ำขัง. น. 57-62. ใน สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, บรรณาธิการ. รายงานโครงการวิจัยการให้อากาศเพื่อถ่วงชีวิตต้นมะม่วงที่ประสบอุทกภัย. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, จินตนา บางจั่น และ ธาดา ชัยสีหา. 2543ข. จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ของใบมะม่วงภายใต้สภาพน้ำขัง. น. 57-62. ใน สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, บรรณาธิการ. รายงานโครงการวิจัยการให้อากาศเพื่อถ่วงชีวิตต้นมะม่วงที่ประสบอุทกภัย. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, คัทลียา ฉัตรเที่ยง, ธาดา ชัยสีหา, จิตรฤทัย ชูมาก, สุทิน หิรัญอ่อน และ ภูริพงศ์ ดำรงวุฒิ. 2544. อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิและคายน้ำในรอบวันของใบส้มเขียวหวาน. น. 62-81. ใน สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, บรรณาธิการ. รายงานโครงการพัฒนาวิชาการ: ข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาของส้มเขียวหวาน. คณะศิลปศาสตร์และวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์ และ พัทธนันท์ เรื่องวิทยาศาสตร์. 2551. ข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาของสะละของจันทบุรี. ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม. 65 น.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์ และ พรรณี ชื่นนคร. 2550. ข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาของมังคุดของจันทบุรี. ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม. 60 น.

อรัญ หาญสืบมา. มมป. การสื่อสารสื่ออย่างแม่นยำ: การควบคุมสื่อจากการรับรู้ไปสู่อุปกรณ์วัดสี.
มินอลต้า, กรุงเทพฯ. 59 น.

Anonymous. 1989. **Chlorophyll meter, SPAD-502**. A Manual. Minota Camera Company.
Osaka. 22 p.

Brown N. J., K. parsley and J. M. Hibberd. The future of C4 research – Maize, Flaveria or
Cleome? **Trends in Plant Science** 10: 215-221.

Caemmerer S. V. and G.D. Farquhar. 1981. Some relationships between the biochemistry of
photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta** 153: 376-387.

Dias-Filho M. B. 2002. Photosynthetic light response curve of the C4 grasses *Brachiaria*
brizantha and *B. humidicola* under shade. **Scientia Agricola** 59: 65-68.

Ehleringer J. and R. W. Pearcy. 1983. Variation in Quantum Yield for CO₂ Uptake among
C3 and C4 Plants. **Plant Physiol** 73: 555-559.

Ehleringer J. R., T. E. Cerling and B. R. Helliker. 1997. C4 photosynthesis, atmospheric
CO₂, and climate. **Oecologie** 112: 285-299.

Field T. S., D. W. Lee and N. M. Holbrook. 2001. Why Leaves Turn Red in Autumn. The
role of Anthocyanins in Senescing Leaves of Red-Osier Dogwood. **Plant Physiol** 127:
566-574.

Fisher D. G. and R. F. Evert. 1982. Studies on the leaf of *Amaranthus retroflexus*
(Amaranthaceae): ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute
concentration in relation to phloem loading. **Planta** 155: 377-387.

- Govindjee. 2004. Chlorophyll a fluorescence: A Bit of Basics and History, 1-42 p. *In*: G. C. Papageorgiou and Govindjee, eds. **Chlorophyll a fluorescence : a signature of photosynthesis**. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Hatch M. D. 1971. The C₄-Pathway of Photosynthesis. **Biochem. J.** 125: 425-423.
- Hong J., D. A. Jiang, X. Y. Weng, W. B. Wang and D. W. Hu. 2005. Leaf anatomy, chloroplast ultrastructure and cellular localization of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBPCO) and RuBPCO activase in *Amaranthus tricolor* L. **Photosynthetica** 43(4): 519-528.
- Huang Y., F. A. Street-Perrott, S. E. Metcalfe, M. Brenner, M. Moreland and K.H. Freeman. 2001. Climate change as the Dominant Control on Glacial-Interglacial Variations in C₃ and C₄ Plant Abundance. **Science** 293: 1647-1648.
- Kanai R. and G. E. Edwards. 1999. **The biochemistry of Photosynthesis**. 49-88 p. *In*: R. F. Sage and R. K. Monson, eds. C₄ Plant Biology. Academic Press, New York.
- Kiirats O., P. J. Lea, V. R. Franceschi, and G. E. Edwards. 2002. Bundle Sheath Diffusive Resistance to CO₂ and Effectiveness of C₄ Photosynthesis and Refixation of Photorespired CO₂ in a C₄ Cycle Mutant and Wild-Type *Amaranthus edulis*. **Plant physiol.** 130: 964-976.
- Konica Minolta. 2007. **Precise color communication: color control from perception to instrumentation**. Konica Minolta sensing, Japan. 59 p.
- Krause G. H., P. Johns. 2004. Non-photochemical Energy Dissipation Determined by Chlorophyll Fluorescence Quenching: Characterization and Function, 463-495p. *In* : G. C. Papageorgiou and Govindjee, eds. **Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis**. Kluwer Academic, Dordrecht.

- Kürschner W. M., Z Kvacek and D. L. Dilcher. 2008. The impact of Miocene atmospheric carbon dioxide fluctuations on climate and the evolution of terrestrial ecosystems. **PNAS** 105: 449-453.
- Lee D. W. and K. S. Gould. 2002. Why leaves turn Red: Pigments called anthocyanins probably protect leaves from light damage by direct shielding and by scavenging free radicals. **American Scientist** 90: 524-531.
- Li cor, 2002. **Leaf Chamber Fluorometer**. 1-76 p. *In* Li-cor; Using the LI-6400. LI-COR, Inc. Nebraska.
- Lin, Z. F. and J. Ehleringer. 1991. Photosynthetic characteristics of *Amaranthus tricolor*, a C4 tropical leafy vegetable. **Photosynthesis Research** 4: 171-178.
- Loreto F., D. Tricoli and G. D. Marco. 1995. On the Relationship between Electron Transport Rate and Photosynthesis in Leaves of the C4 Plant *Sorghum bicolor* Exposed to Water Stress, Temperature Changes and Carbon Metabolism Inhibition. **Aust. J. Plant Physiol** 22: 885-892.
- Marjorie Barrick Museum, 2007. **Typical Foods**. <http://hrc.nevada.edu/museum/Education/MayaEducation/foods.html>, October 1, 2007.
- Matsuoka M., R. T. Furbank, H. Fukayama and M. Miyao. 2001. Molecular Engineering of C4 Photosynthesis. **Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.** 52: 297-314.
- Maurice S. Mc Donald. 2003. **Photobiology of higher plants**. Wiley. Chichester. 354 p.

- Maxwell K., G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. **Journal of Experimental Botany**. 51: 659-668.
- McCormac, D., J. J. Boinski, V. C. Ramsperger and J. O. Berry. 1997. C4 Gene Express in Photosynthetic and Nonphotosynthetic Leaf Regions of *Amaranthus tricolor*. **Plant Physiol.** 114: 801-815.
- Moran, R. 1982. Formulae for determination of chlorophylls pigments extracted with N,N-dimethylformamide. **Plant Physiol.** 69:1376-1381.
- Murry J. R. and W. P. Hackett. 1991. Dihydroflavonol Reductase Activity in Relation to Differential Anthocyanin Accumulation in Juvenile and Mature Phase *Hedera helix* L. **Plant Physiol.** 93: 343-351.
- Myers, R. L. 2002. **Grain Amaranth: A lost Crop of the Americas**. The Jefferson Institute. Available source: www.jeffersoninstitute.org/pubs/amaranth_guide.pdf, December 25, 2006.
- National Research Council. 1984. **Amaranth: Modern Prospects for an Ancient Crop**. National Academy Press, Washington, D.C. 63p.
- Neito, M. S., A. P. Barba de la Rosa and O. Paredes-Lo'pez. 1994. Biochemistry of Amaranth Proteins. In O. Paredes-Lo'pez, ed. **Amaranth: biology, chemistry, and technology**. CRC press, Inc., Florida.
- Nobel, P. S. 2005. **Physicochemical and environmental plant physiology**. Elsevier Academic Press, Burlington, USA. 567 p.

- Ocean Optics. 2006. **SpectraSuite Spectrometer Operating Software: Installation and Operation Manual**. Ocean Optics, Inc. Florida. 68 p.
- Osamu Ueno. 2000. Ultrastructural localization of photosynthetic and photorespiratory enzymes in epidermal, mesophyll, bundle sheath, and vascular bundle cells of the C4 dicot *Amaranthus viridis*. **Journal of Experimental Botany**. 52: 1003-1013.
- Pagani M., K. H. Freeman and M. A. Arthur. 1999. Late Miocene Atmospheric CO₂ Concentrations and the Expansion of C4 Grasses. **Science** 285: 876-878.
- Pearcy R. W. and Ehleringer. 1997. Comparative ecophysiology of C3 and C4 plants. **Plant, cell and Environment** 7: 1-13.
- Rajendrudu G, J. S. R. Prasad and V. S. R. DAS. 1986. C3-C4 Intermediate Species in *Alternanthera* (Amaranthaceae). **Plant Physiol** 80: 409-414.
- Richard E. and J. Barrans. 2009. **Black and White and Colors**. Department of Energy, United states of America. <http://www.newton.dep.anl.gov/askasci/gen99457.htm>. January 28, 2004.
- Rosenqvist, E. and O. V. Kooten. 2003. Chlorophyll fluorescence: A general description and nomenclature. pp.31-77. *In*: DeEll, J. R. and Toivonen, P.M.A., eds. **Practical Applications of chlorophyll Fluorescence in Plant Biology**. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Sage R. F. 1999. Why C4 Photosynthesis? *In*: Sage R. F. and R. K. Monson, eds. 1999. **C4 Plant Biology**. Academic Press, London. 596 p.
- Sage R. F. 2004. The evolution of C4 Photosynthesis. **New Phytologist** 161: 341-370.

- Sage R. F., T. L. Sage, R. W. Pearcy and T. Borsch. 2007. The taxonomic distribution of C4 photosynthesis in *Amaranthaceae sensu stricto*. **American Journal of Botany**. 94: 1992-2003.
- Selinioti E., Y. Manetas and N. A. Gavalas. 1986. Cooperative Effects of Light and Temperature on the Activity of Phosphoenolpyruvate Carboxylase from *Amaranthus paniculatus* L. **Plant Physiol** 82: 518-522.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. **Plant physiology** 4^{ed}. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 764 p.
- Thornley J. H. M. and I. R. Johnson. 1990. **Plant and Crop Modelling**. Oxford University Press, New York. 213-242 p.
- Tipple B. J. and M. Pagani. 2007. The Early Origins of Terrestrial C4 Photosynthesis. **Annu. Rev. Earth Planet. Sci.** 35: 435-461
- Willis, J. C. 1973. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns. *In*: National Research Council, ed. 1984. **Amaranth: Modern Prospects for an Ancient Crop**. National Academy Press. Washington, D.C.

ประวัติการศึกษา และการทำงาน

ชื่อ –นามสกุล	นางสาวรุ่งนภา แก้วทองราช
วัน เดือน ปี ที่เกิด	20 มิถุนายน 2525
สถานที่เกิด	จังหวัดสงขลา
ประวัติการศึกษา	วท.บ. (เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร) มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน
ตำแหน่งหน้าที่การงานปัจจุบัน	เจ้าหน้าที่วิจัย
สถานที่ทำงานปัจจุบัน	บมจ. ชุมพรอุตสาหกรรมน้ำมันปาล์ม
ผลงานดีเด่นและรางวัลทางวิชาการ	-
ทุนการศึกษาที่ได้รับ	-