

การตอบสนองต่อแสงของใบมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 ภายใต้ความเข้มข้น O_2
ระดับปกติและระดับต่ำ ร่วมกับ ความเข้มข้น CO_2 3 ระดับ
Leaf Light Response of Cassava cv. Huay Bong 60 under Normal and Low O_2
in Combination with 3 CO_2 Concentrations

พรชัย ไพบูลย์^{1/2/} สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์^{1/2/*}
Pornchai Paiboon^{1/2/} Suntaree Yingjajaval^{1/2/*}

Received 10 July 2020 / Revised 19 Sep 2020 / Accepted 30 Sep 2020

ABSTRACT

The light response functions of cassava cv. Huay Bong 60 were determined under 3 levels of CO_2 concentration inside the leaf chamber (C_a) at 400, 800, and 1,200 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ to enhance the carboxylation process in combination with 2 levels of O_2 concentration at 21% and 2% to suppress the oxygenation process. Results showed that under ambient air (C_a 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ with 21% O_2) cassava leaf had maximum gross photosynthetic rate (P_{max}) of 31 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. The light saturation range was 1,100-1,300 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Maximum electron transport rate (J_{max}) was as high as 289 $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and maximum photorespiration, ($R_{\text{p max}}$) was 12.4 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Elevation of C_a could increase P_{max} (26-76% increase) more than the lowering of O_2 concentration (6-33% increase), as higher C_a enhanced carboxylation as well as suppressed oxygenation. However, the combination of both enabled P_{max} to reach 61.2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, or 97% increase, coupling with the reduction in R_p and J .

Keywords: C3 photosynthesis, Maximum gross photosynthetic rate, Light saturation, Photorespiration

^{1/} ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จ.นครปฐม 73140

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

^{2/} ศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนานวัตกรรมการศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา กรุงเทพฯ 10900

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

* Corresponding Author: suntaree.y@ku.ac.th

บทคัดย่อ

งานวิจัยนี้ศึกษาการตอบสนองต่อแสงของใบมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 ภายใต้ความเข้มข้น CO_2 3 ระดับที่ 400, 800 และ 1,200 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ในภาชนะบรรจุใบ (C_a) เพื่อเร่งกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน (ตรึง CO_2) ร่วมกับการให้ความเข้มข้น O_2 2 ระดับที่ 21% และ 2% เพื่อยับยั้งกระบวนการออกซีจีเนชัน (หายใจเชิงแสง) ผลการศึกษาพบว่า ภายใต้สภาพอากาศปกติ (C_a 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ และ 21% O_2) ใบมีอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_{max}) 31 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ความเข้มแสงที่ทำให้กระบวนการใช้แสง และกระบวนการคาร์บอกซิเลชันเริ่มอิ่มตัวมีค่าในช่วง 1,100-1,300 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุด (J_{max}) คือ 289 $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ และอัตราหายใจเชิงแสงสูงสุด ($R_{\text{p,max}}$) 12.4 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ การเพิ่ม C_a ทำให้ P_{max} เพิ่มขึ้น (26-76%) ได้มากกว่าการลดความเข้มข้น O_2 (6-33%) เนื่องจาก C_a ที่สูงขึ้นเร่งกระบวนการคาร์บอกซิเลชันพร้อมกับกดกระบวนการออกซีจีเนชัน ทั้งนี้ การเพิ่ม C_a ร่วมกับการให้ความเข้มข้น O_2 ระดับต่ำ สามารถยกกระดับ P_{max} ขึ้นสู่ระดับสูงสุดที่ 61.2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ เป็นการเพิ่มขึ้น 97% โดยเกิดร่วมกับการลดลงของอัตราหายใจเชิงแสงและอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน

คำสำคัญ: การสังเคราะห์แสงแบบ C3, อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด, ความเข้มแสงอิ่มตัว, อัตราหายใจเชิงแสง

บทนำ

กระบวนการสังเคราะห์แสงของใบพืชทุกชนิดประกอบด้วย 2 กระบวนการหลักต่อเนื่องกัน คือ กระบวนการใช้แสง (light reaction) และกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน (Carboxylation reaction) โดยกระบวนการใช้แสงเกิดขึ้นที่เยื่อหุ้ม

ไทลาคอยด์ในคลอโรพลาสต์ อิเล็กตรอน (electron, e^-) จะถูกขนส่งผ่านเส้นทางหลัก (linear electron transport, LET) จากระบบรับแสง 2 (photosystem II, PSII) และระบบรับแสง 1 (photosystem I, PSI) จนได้สารพลังงานสูงในรูป NADPH และ ATP อัตราเคลื่อนย้าย e^- สอดคล้องกับระดับความเข้มแสงแดด (supply) ที่ส่องกระทบใบซึ่งเปลี่ยนแปลงอย่างรวดเร็ว และตรงตามระดับความต้องการ ATP และ NADPH (demand) เพื่อใช้ในกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน และกระบวนการหายใจเชิงแสง (photorespiration; R_p) ที่เกิดควบคู่กัน (Taiz and Zeiger, 2006) การหายใจเชิงแสงเป็นกระบวนการที่ลดทอนประสิทธิภาพสูงสุดของการเปลี่ยนพลังงานแสงแดดที่ใบได้รับไปเป็นมวลชีวภาพ (maximal energy conversion efficiency) ให้ต่ำลงได้ถึง 49% ในพืช C3 (Zhu et al., 2008) การเพิ่มความเข้มข้นของ CO_2 ช่วยส่งเสริมกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน และการลดความเข้มข้นของ O_2 ช่วยยับยั้งกระบวนการหายใจเชิงแสง ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงของใบพืช C3 สูงขึ้นได้ (Taiz and Zeiger, 2006)

มันสำปะหลัง (*Manihot esculenta* Crantz) เป็นพืชที่โดดเด่นในเรื่องการเจริญเติบโตของต้นและการสร้างรากสะสมอาหารที่เร็ว สะท้อนให้เห็นว่า ใบมันสำปะหลังน่าจะมีศักยภาพสูงในการสังเคราะห์แสง แต่การศึกษากระบวนการสังเคราะห์แสงของใบมันสำปะหลังพันธุ์การค้าที่ปลูกในประเทศไทยมีข้อมูลน้อยมาก มีเพียงรายงานการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างตำแหน่งใบและอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของใบมันสำปะหลังพันธุ์เกษตรศาสตร์ 50 ศรีราชา 1 และระยอง 1 (พูนพิภพและคณะ, 2537) การศึกษาการตอบสนองของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิต่อสภาพแห้งแล้งในใบมันสำปะหลัง พันธุ์ระยอง 11 ระยอง 86-13 และ CMR43-8-89 (วัลย์พรและคณะ, 2562) และการศึกษาความผันแปรของ

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบมันสำปะหลัง พันธุ์ระยอง 9 ในแต่ละฤดู (Vongcharoen *et al.*, 2018) การศึกษาเหล่านี้ยังไม่มีการวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สของใบ (leaf gas exchange; GE) ควบคู่กับการวัดรังสีคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนส์ (chlorophyll fluorescence; CF) เพื่อคำนวณอัตราเคลื่อนย้าย e^- (electron transport rate; J) ซึ่งเป็นเทคนิคการประเมินประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบ PSII ได้โดยตรงที่แม่นยำ และเป็นที่ยอมรับในสากล อีกทั้งยังไม่มีการศึกษาเรื่องระดับความเข้มข้นของ CO_2 และ O_2 ว่ามีผลส่งเสริมหรือยับยั้งกระบวนการคาร์บอกซิเลชันและออกซิจีเนชันได้มากน้อยเพียงใด

มันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60 เป็นพันธุ์การค้าที่มีการส่งเสริมให้เกษตรกรปลูกมากกว่า 10 ปี ให้ผลผลิตหัวสดสูงเฉลี่ย 5.5 ตัน/ไร่ (มูลนิธิสถาบันพัฒนามันสำปะหลังแห่งประเทศไทย, 2558) แต่ไม่ปรากฏข้อมูลการศึกษาศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบในพันธุ์นี้ ในการประเมินศักยภาพการสังเคราะห์แสง เมื่อศึกษาครอบคลุมทั้งกระบวนการใช้แสง และกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน จะสามารถอธิบายกลไกการทำงานของทั้ง 2 กระบวนการที่เกิดขึ้นควบคู่กันได้ที่ผ่านมา คณะผู้วิจัยได้ประเมินประสิทธิภาพของกระบวนการตรึง CO_2 ในใบมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60 แล้วพบว่า ใบมีค่าประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน (Carboxylation efficiency; CE) ที่สูงกว่าพืช C3 ชนิดอื่น แต่ต่ำกว่าใบผักโขมซึ่งเป็นพืช C4 ถึง 3 เท่า (พรชัยและสุนทร, 2563ก) การศึกษานี้มีวัตถุประสงค์เพื่อประเมินประสิทธิภาพของกระบวนการใช้แสงของใบมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60 และศึกษาอิทธิพลของความเข้มข้นของ CO_2 ต่อกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน ควบคู่กับอิทธิพลของความเข้มข้นของ O_2 ต่อกระบวนการออกซิจีเนชัน เพื่อความเข้าใจกลไกการทำงาน บทบาทของปัจจัยที่ช่วยส่งเสริมกระบวนการใช้แสง และยกระดับ

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบมันสำปะหลังให้สูงขึ้นได้

อุปกรณ์และวิธีการ

การประเมินการใช้แสง (Evaluation on light reaction)

การเตรียมพืชและแผนการทดลอง

ปลูกมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 แบบยกร่องบนดินทรายร่วน โดยใช้ท่อนพันธุ์ยาว 20 ซม. ปักตั้งตรงที่ระยะปลูก 1×1 ม. ในแปลงแบบอาศัยน้ำฝนของสถานีวิจัยเขาคันทิง มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ จ.ฉะเชิงเทรา (N13° 44.821' E101° 33.720') ประเมินกระบวนการใช้แสงของใบที่มีพัฒนาการสร้างคลอโรฟิลล์ และระบบรับแสงเต็มที่แล้ว ตรงกับช่วงลำต้นใบที่ 5-10 (ลำต้นที่ 1 คือ ใบอ่อนสุดที่คลี่เต็มที่แล้ว) (พรชัยและคณะ, 2556) วัดการตอบสนองต่อแสง (Light response; LR) ด้วยเครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (leaf gas exchange, GE) ควบคู่กับการวัดรังสีคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนส์ (chlorophyll fluorescence, CF) รุ่น LI6400-40 บริษัท LI-COR Biosciences ประเทศสหรัฐอเมริกา วางแผนการทดลองแบบสุ่มตลอด (Completely Randomized Design, CRD) มี 6 กรรมวิธี คือให้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในภาชนะบรรจุใบ (C_a) 3 ระดับที่ 400, 800 และ 1,200 $\mu mol CO_2 mol^{-1}_{air}$ ร่วมกับความเข้มข้นของออกซิเจน (O_2) 2 ระดับที่ 21% และ 2% โดย O_2 ระดับปกติที่ 21% ให้จากอากาศในถังพลาสติกขนาด 20 ลิตร (air buffer) ที่ภายในแห้งสนิท และชุดที่ 2 ให้ O_2 ระดับต่ำที่ 2% ให้จากถังแก๊สผสม (98% N_2 และ 2% O_2) ที่มีการรับรองความเข้มข้นแก๊สตามมาตรฐานโรงงานผู้ผลิต ดัดแปลงตามคำแนะนำของบริษัทผู้ผลิตเครื่องมือ (LI-COR, 2011)

ขั้นตอนการวัดการใช้แสง

การวัดเริ่มจาก C_a 400 μmolCO_2 $\text{mol}_{\text{air}}^{-1}$ ร่วมกับ O_2 21% พร้อมกับการวัดที่ C_a เดียวกันภายใต้ O_2 2% บนใบเดียวกัน โดยหนีบภาชนะบรรจุใบบริเวณกึ่งกลางแฉก (lobe) ที่ 3 และ 5 ของใบ (Figure 1) ตามลำดับ กำหนดให้อัตราเร็วของอากาศไหลผ่านใบ (flow rate) 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$ อุณหภูมิภาชนะบรรจุใบ 28-30°C. สัดส่วนค่านำไหลปากใบ (stomatal ratio) เท่ากับ 1

ปรับความเข้มแสงที่ใบได้รับภายในหัววัดให้ลดลงเป็นลำดับขั้น ตั้งแต่ 2,000 จนถึง 0 $\mu\text{molPPF m}^{-2}\text{s}^{-1}$ เสร็จแล้ววัดที่ C_a 800 และ 1,200 μmolCO_2 $\text{mol}_{\text{air}}^{-1}$ ตามลำดับ โดยเปลี่ยนใบวัดใหม่ในต้นเดียวกันทุกครั้ง วัดในช่วงเวลา 8-11 น. ที่สภาพอากาศไม่แห้งรุนแรงจนชักนำไปปากใบปิดแคบตามวิธีการของ พรชัยและสุนทรี (2559) และทำการวัดซ้ำทั้งหมดอีก 2 ครั้งใน 2 วันถัดไป โดยเปลี่ยนต้นใหม่ รวม 3 ต้น (ซ้ำ) ต้นละ 3 ใบ

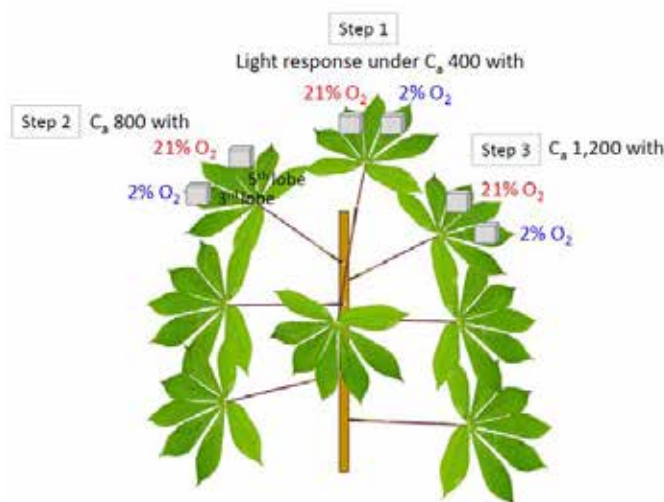


Figure 1 Sequence of light response measurement during 8-11 a.m

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (J) ที่ได้จากการวัดรังสีคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนส์กับความเข้มแสง (I) อธิบายได้ด้วยฟังก์ชัน non-rectangular hyperbola (Yin *et al.*, 2009) ดังนี้

$$J = \frac{1}{2\theta_j} \left[\alpha_j I + J_{max} - \sqrt{(\alpha_j I + J_{max})^2 - 4\theta_j \alpha_j I J_{max}} \right] \quad (1)$$

เมื่อ

α_j = ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII เพื่อใช้ในกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนภายใต้สภาพความเข้มแสงต่ำช่วง 0-100 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ประเมินตามวิธีการของ Yin *et al.* (2009)

I = ความเข้มแสงในภาชนะบรรจุใบ

θ_j = ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ

J_{max} = อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุด

ค่า θ_j และ J_{max} คำนวณจากการใช้คำสั่ง solver ในโปรแกรม Microsoft Excel ให้ค่า sum of square (SSD) ของค่า J ที่คำนวณตามวิธีการของ Yin *et al.* (2009) กับค่า J ที่ได้จากการสมการ 1 มีค่าน้อยที่สุด โดยกำหนดเงื่อนไขให้ค่า θ_j อยู่ในช่วง 0-1 ค่าที่ได้ใช้คำนวณอัตราหายใจ

เชิงแสง (R_p) ตามวิธีการของ Farquhar *et al.* (1980) และ Von Caemmerer (2000) ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) กับความเข้มแสง (I) มีรูปฟังก์ชันเป็น non-rectangular hyperbola เช่นเดียวกัน (Thornley and Johnson, 1990) ดังนี้

$$A = \frac{1}{2\theta_j} \left[\alpha I + P_{max} - \sqrt{(\alpha I + P_{max})^2 - 4\theta_j \alpha I P_{max}} \right] - R_d \quad (2)$$

เมื่อ

- α = ประสิทธิภาพการใช้แสงสูงสุดสำหรับกระบวนการตรึง CO_2 คำนวณจากค่าความชันเริ่มต้นที่ความเข้มแสงต่ำช่วง $0-100 \mu molPPF m^{-2} s^{-1}$
- I = ความเข้มแสงในภาชนะบรรจุใบ
- θ_j = ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ
- P_{max} = อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด
- R_d = อัตราหายใจในช่วงกลางวัน ที่คำนวณตามวิธีการของ Yin *et al.* (2009)

พารามิเตอร์ θ_j และ P_{max} ได้จากคำสั่ง solver ให้ SSD ของค่า A ที่ได้จากการวัดจริง และค่า A ที่ได้จากสมการ 2 มีค่าน้อยที่สุด โดยกำหนดเงื่อนไขให้ค่า θ_j อยู่ในช่วง $0-1$ คำนวณความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ที่ 85% ของ A_{max}

วิเคราะห์ความแปรปรวนของค่าพารามิเตอร์ที่ได้ตามแผนการทดลอง ด้วยวิธีการวิเคราะห์ความแปรปรวนทางเดียว (One-Way Analysis of Variance, ANOVA) และเปรียบเทียบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยทางสถิติด้วยวิธี Duncan's multiple range test (DMRT) ที่ระดับ $p < 0.05$ โดยใช้โปรแกรม IBM SPSS Statistics 17

ผลการทดลองและวิจารณ์

การตอบสนองต่อแสงของใบมันสำปะหลัง

การตอบสนองต่อแสงของใบมันสำปะหลัง ภายใต้ O_2 ระดับปกติที่ 21% และระดับต่ำที่ 2% ร่วมกับ C_u 3 ระดับ มีรูปแบบที่คล้ายคลึงกัน คือ ในช่วงแรกอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (J) และอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ถูกจำกัดด้วยความเข้มแสงตั้งแต่ใบเริ่มได้รับแสง จนถึงความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ในช่วง $1,100-1,300 \mu molPPF m^{-2} s^{-1}$ ทำให้ทั้งค่า J และ A เพิ่มขึ้นตามความ

เข้มแสง (Figure 2a and 2b) ความเข้มแสงต่ำในช่วง $0-100 \mu molPPF m^{-2} s^{-1}$ กระตุ้นให้ปากใบเปิดกว้างขึ้น คำนวณไหลปากใบ (g_s) จึงเพิ่มขึ้นตามแสงอย่างรวดเร็ว (Figure 2c) ปล่อยให้ C_a แพร่เข้าสู่ช่องว่างใบและคลอโรพลาสต์ได้มากขึ้น โดยธรรมชาติพืชที่ใช้เอนไซม์รูบิสโก (Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) ในกระบวนการสังเคราะห์แสงเร่งปฏิกิริยาระหว่างสารตั้งต้นคือ RuBP ได้ทั้งกับ CO_2 (carboxylation) และกับ O_2 (oxygenation) ด้วยเสมอ ดังนั้น อัตราหายใจเชิงแสง (R_p) จึงเพิ่มขึ้นตามความเข้มแสงด้วยเช่นกัน (Figure 2d) ช่วงที่สองเมื่อความเข้มแสงสูงกว่าค่า I_s ทำให้กระบวนการใช้แสงของใบทำงานได้เต็มที่จนอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนเกิดสูงสุด (Figure 2a and Table 1) จึงไม่จำกัดการสร้าง NADPH และ ATP แต่ปัจจัยอื่นที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน ได้แก่ ประสิทธิภาพการตรึง CO_2 ของ Rubisco และการใช้ไตรโอสฟอสเฟต (triose phosphate utilization) เข้ามาเป็นปัจจัยจำกัดกระบวนการแทน (Taiz and Zeiger, 2006) ทำให้ค่า J และ A เริ่มสู่เข้าสู่ระดับคงที่และไม่เพิ่มตามความเข้มแสง (Figure 2a and 2b)

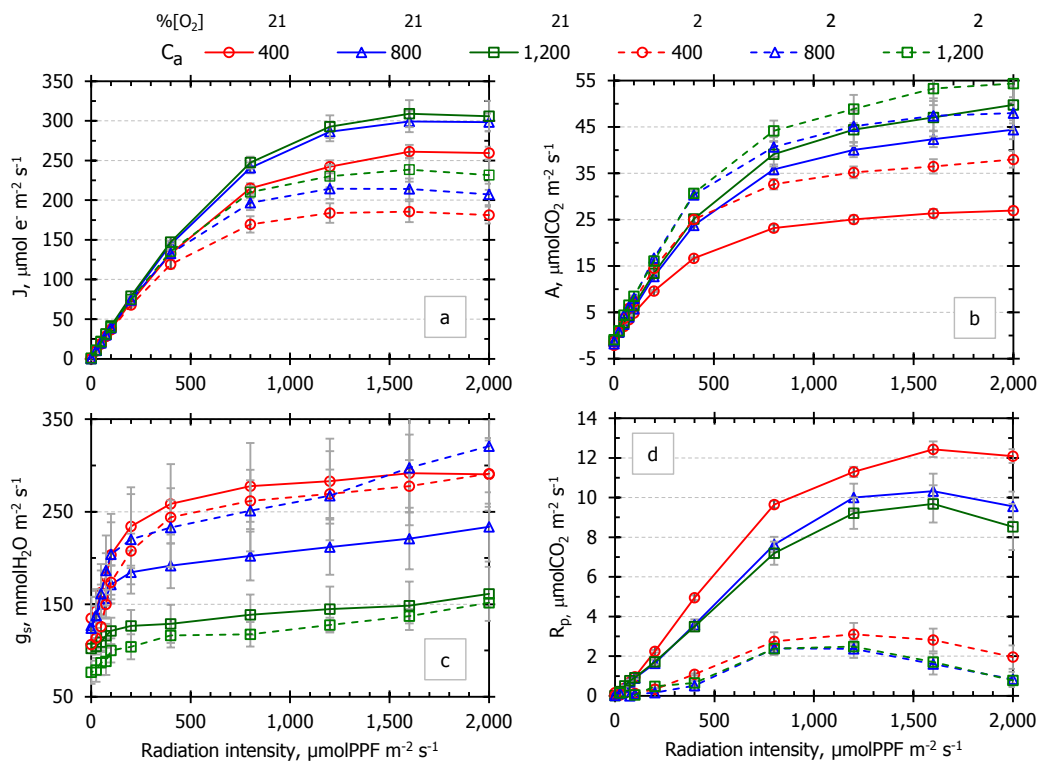


Figure 2 Light response curve of cassava cv. Huay Bong 60 (a) Electron transport rate through PSII, (b) Net photosynthetic rate, (c) Stomatal conductance and (d) Photorespiration rate. Each data point represents the average value \pm SE from 3 replicated plants

ภายใต้สภาพอากาศปัจจุบัน

การตอบสนองต่อแสงของใบภายใต้สภาพอากาศปัจจุบัน (ambient air) ที่ C_a 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}_{\text{air}}$ และ O_2 21% พบว่า ใบมีค่า I_s ในช่วง 1,100-1,300 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ซึ่งเป็นความเข้มแสงแดดระดับปานกลางเทียบกับความเข้มแสงแดดสูงสุดของวันประมาณ 2,500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ข้อมูลของสถานีอากาศที่ติดตั้งในแปลงและติดตามต่อเนื่อง 3 ปี (พรชัยและสุนทรี, 2559) แสดงได้ว่าความเข้มแสงแดดที่ใบได้รับในแต่ละวันสูงมากพอและไม่ได้เป็นปัจจัยจำกัดกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบ ยกเว้นช่วงมรสุมที่ฝนชุกติดต่อกันนานหลายวัน ค่า I_s ที่ได้สูงกว่า ซึ่ง Edwards *et al.* (1990) รายงานว่า ใบมันสำปะหลัง 2 สายพันธุ์ คือ Amarillo และ ITU มีค่า I_s ที่ 1,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ขณะที่ C_a อยู่ที่ 345 $\mu\text{l liter}^{-1}$ ($\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}_{\text{air}}$)

ใบมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 ภายใต้สภาพอากาศปัจจุบันมีอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_{max}) 31 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุด (J_{max}) 289 $\mu\text{mol e}^- \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ และอัตราหายใจเชิงแสงสูงสุด ($R_{\text{p max}}$) 12.4 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ซึ่งเกิดในช่วงความเข้มแสงสูง 1,600 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ค่า P_{max} ของใบมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60 ที่ได้เท่ากับพันธุ์ระยะของ 9 (Vongcharoen *et al.*, 2018) แต่ต่ำกว่าหลายสายพันธุ์ในธนาคารเชื้อพันธุ์พืช (genebank) ของศูนย์เกษตรเขตร้อนนานาชาติ (International Center for Tropical Agriculture; CIAT) ที่รายงานว่าสายพันธุ์ในกลุ่มที่มีอัตราสังเคราะห์แสงสูง มีค่าสูงสุดในช่วง 42-50 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (El-Sharkawy *et al.*, 1992; El-Sharkawy *et al.*, 1993; El-Sharkawy and De Tafur, 2010) ค่า P_{max} ที่ได้จากการศึกษานี้อยู่ในระดับเดียวกัน

กับกลุ่มพืช C3 ที่โตเร็ว เช่น ข้าว กข41 ปทุมธานี1 และชาวดอกมะลิ105 ($30.1-31.4 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ยูคาลิปตัส ($33.2 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) และสูงกว่ากลุ่มไม้ผลยืนต้น เช่น มังคุด ($7.6-8.4 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ส้มเขียวหวาน ($8.6 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) สลละ ($12 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) มะม่วง ($12.4 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) และปาล์มน้ำมัน ($22.5-28.7 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (พรชัยและสุนทร, 2563ข)

ภายใต้การตัดแปรสภาพอากาศ

เมื่อมีการปรับความเข้มข้นของ O_2 และ C_a ให้แตกต่างจากสภาพปัจจุบัน พบการเปลี่ยนแปลงพารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสงที่มีแนวทางชัดเจนอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติทุกพารามิเตอร์ (Table 1) ผลจากการลดระดับ O_2 ทำให้ค่าอัตราการหายใจเชิงแสง (R_p) และค่าอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (J) ลดลงอย่างชัดเจน การลดลงอย่างมากของค่า R_p มีผลลัพธ์ให้ค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) เพิ่มขึ้น ส่วนการเพิ่มระดับ C_a ทำให้ค่า J เพิ่มขึ้นตามความต้องการที่เพิ่มขึ้นของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน และทำให้ค่า A เพิ่มขึ้นด้วย ทั้งนี้แม้การลด O_2 มีค่ามากกว่า (ค่าเป็น %) การเพิ่มขึ้นของความเข้มข้น CO_2 (ค่าเป็น $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$) แต่ผลกระทบจากการเพิ่ม CO_2 มีสูงกว่า กล่าวคือ การลด O_2 จาก 21% เป็น 2% ทำให้ P_{max} เพิ่มขึ้น 6-33% ในขณะที่การเพิ่ม C_a ขึ้น 2 เท่า ทำให้ P_{max} เพิ่มขึ้น 26-57% และเมื่อเพิ่ม C_a ขึ้นเป็น 3 เท่า ทำให้ P_{max} เพิ่มขึ้น 48-76% ซึ่งเป็นการยืนยันว่า C_a มีผลกระทบต่อการเพิ่มอัตราการตรึง CO_2 และลดค่า R_p ในขณะที่การลด O_2 มีผลต่อการลดค่า R_p เพียงอย่างเดียว โดยรวมแล้วเมื่อปรับสภาพอากาศปัจจุบันให้มี O_2 ลดลงเหลือ 2% และ C_a เพิ่มขึ้น 3 เท่าเป็น $1,200 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ มีผลให้ P_{max} เพิ่มจาก 31.0 เป็น $61.2 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ หรือเพิ่มขึ้นได้ถึง 97%

สำหรับพฤติกรรมของปากใบ การเปลี่ยนแปลง O_2 ไม่มีผลต่อค่านำไหลปากใบ (g_s) แต่การเพิ่มขึ้นของ C_a ทำให้ค่า g_s ลดต่ำลงชัดเจน (Figure 2c)

แสดงให้เห็นว่าปากใบปิดแคบลง ซึ่งเป็นธรรมชาติการตอบสนองของปากใบเมื่อ C_a ยกระดับขึ้น ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้น CO_2 ในอากาศภายนอกกับภายในใบจะเพิ่มขึ้น ซึ่งเอื้อให้ CO_2 แพร่เข้าไปได้มากพอ โดยปากใบไม่ต้องเปิดกว้างมาก การปิดปากใบแคบลงเป็นกลไกลดการสูญเสียน้ำจากใบ (สุนทร, 2535; Engineer et al., 2016; Xu et al., 2016)

ค่าอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนมีระดับตรงตามความต้องการ NADPH ที่ใช้ในกระบวนการคาร์บอกซิเลชันและออกซีจีเนชัน ค่า J จึงสัมพันธ์กับค่า A โดยมีรูปฟังก์ชันเป็นเส้นตรง (Figure 3) โดยที่ค่า A หนึ่ง ๆ ค่า J จะสูงสุดภายใต้สภาพอากาศปัจจุบัน เนื่องจากเป็นสภาพที่เกิด R_p สูงสุด การลด O_2 ร่วมกับการเพิ่มระดับ C_a กดค่า R_p ให้ต่ำลง และมีผลให้ค่า J ลดต่ำลงด้วย ค่าความชันของฟังก์ชัน (J/A) แสดงถึงจำนวนโมล e^- ที่ใช้ต่อหน่วยโมล CO_2 ที่ตรึงได้ พบว่าภายใต้ความเข้มข้นของ O_2 21% และ C_a ทั้ง 3 ระดับ ค่า J/A มีค่าในช่วง $6.3-9.4 \text{ mol } e^- \text{ molCO}_2^{-1}$ ซึ่งสูงกว่าค่าที่ O_2 2% ที่มีค่าในช่วง $4.4-4.9 \text{ mol } e^- \text{ molCO}_2^{-1}$ (Table 1)

ผลการศึกษากการตอบสนองต่อแสงที่ได้เป็นข้อมูลประจำพันธุ์ที่แสดงศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบ ซึ่งสามารถใช้เป็นข้อมูลประกอบการปรับปรุงและคัดเลือกสายพันธุ์มันสำปะหลังได้ การศึกษาการตัดแปรสภาพอากาศแสดงให้เห็นว่า ภายใต้สภาวะโลกร้อนที่ความเข้มข้น CO_2 เพิ่มขึ้นต่อเนื่องทุกปี อัตราสังเคราะห์แสงของใบมันสำปะหลังน่าจะเพิ่มสูงขึ้น ซึ่งเป็นผลจากค่าอัตราการหายใจเชิงแสงที่ลดลง และอัตราการตรึง CO_2 ที่สูงขึ้น ค่า I_p สามารถนำไปใช้เป็นแนวทางจัดการระยะปลูกให้ใบสังเคราะห์แสงได้เต็มที่ เมื่อทำควบคู่กับการกำหนดสูตรและอัตราปุ๋ยและการให้น้ำที่ตรงตามความต้องการของต้น จะช่วยยกระดับผลผลิตมันสำปะหลังให้สูงขึ้นได้

Table 1 The light response parameters of cassava cv. Huay Bong 60 under 3 levels of CO₂ concentration inside the leaf chamber (C_a) at 400, 800, and 1,200 μmolCO₂ mol⁻¹ air in combination with 2 levels of O₂ concentration at 21% and 2%

Parameter ^{2/}	O ₂ 21% with			O ₂ 2% with			p-value
	C _a , μmolCO ₂ mol ⁻¹ air			C _a , μmolCO ₂ mol ⁻¹ air			
	400	800	1,200	400	800	1,200	
J _{max}	289±10 ^{ab}	331±15 ^a	343±25 ^a	199±13 ^d	227±15 ^{cd}	257±20 ^{bc}	**
P _{max}	31.0±1.5 ^d	48.9±2.2 ^{bc}	54.6±4.7 ^{ab}	41.3±2.2 ^{cd}	52.1±4.2 ^{abc}	61.2±5.2 ^a	**
g _{s max}	296±42 ^a	233±37 ^{ab}	161±29 ^b	293±35 ^a	321±62 ^a	151±5.0 ^b	**
R _{p max}	12.4±0.4 ^a	10.4±0.9 ^b	9.7±1.0 ^b	3.1±0.6 ^c	2.5±0.4 ^c	2.7±0.0 ^c	**
J/A	9.45±0.20 ^a	6.78±0.20 ^b	6.34±0.34 ^b	4.92±0.17 ^c	4.48±0.13 ^c	4.44±0.03 ^c	**

^{1/} Means ± SE (n=3) within the same row followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT. ** = statistically significant difference at p < 0.05

^{2/} J_{max} = maximum electron transport, μmol e⁻ m⁻² s⁻¹; P_{max} = maximum gross photosynthetic rate, μmolCO₂ m⁻² s⁻¹; g_{s max} = maximum stomatal conductance, μmolH₂O m⁻² s⁻¹; R_{p max} = maximum photorespiration rate, μmolCO₂ m⁻² s⁻¹ and J/A = the slope of a linear function of the electron transport rate (J) and net photosynthetic rate (A) relation, mol e⁻ molCO₂⁻¹.

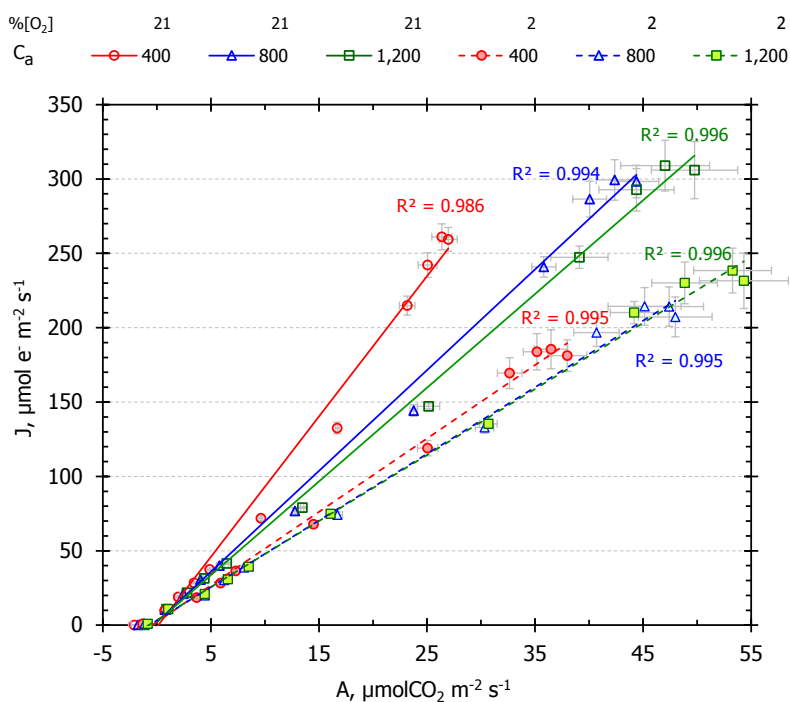


Figure 3 The relation of electron transport rate (J) and net photosynthetic rate (A). Solid lines are data under 21% O₂ with 3 levels of C_a. Dash lines are data under 2% O₂ with 3 levels of C_a. Each data point represents the average value±SE from 3 replicated plants

สรุปผลการทดลอง

ภายใต้สภาพอากาศปัจจุบันที่มีความเข้มข้นของ CO_2 $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ และ O_2 21% ไบมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60 มีค่าอัตราการสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_{max}) $31 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) อยู่ในช่วง $1,100-1,300 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ความเข้มแสงแดดในแต่ละวันไม่ได้เป็นปัจจัยจำกัด แต่ศักยภาพการสังเคราะห์แสงถูกจำกัดด้วยสภาพอากาศปัจจุบันที่ C_a $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ และ O_2 21% การเพิ่ม C_a 2-3 เท่า สามารถเพิ่มค่า P_{max} ได้มากกว่าการลด O_2 ให้เหลือ 2% แต่การปรับความเข้มข้นของทั้ง CO_2 และ O_2 สามารถยกระดับ P_{max} ได้เท่าตัวจนมีระดับสูงสุดที่ $61.2 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

คำขอบคุณ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา กระทรวงการอุดมศึกษา วิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม และขอขอบคุณสถานีวิจัยเขาคันทรง มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ และ ดร. กิ่งกานท์พานิชนอก ที่อนุเคราะห์ให้เข้าใช้พื้นที่แปลงวิจัยพืชทดลอง และให้ความช่วยเหลืออย่างเต็มที่

เอกสารอ้างอิง

พูนพิภพ เกษมทรัพย์ เจษฎา ภัทรเลอพงษ์ เจริญศักดิ์ โรจนฤทธิ์พิเชษฐ์ และเพ็ญ สายขุนทด. 2537. ความสัมพันธ์ระหว่างตำแหน่งใบและอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของไบมันสำปะหลัง 3 พันธุ์. หน้า 105-113. ใน: การประชุมทางวิชาการของมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ครั้งที่ 32 สาขาพืช 3-5 กุมภาพันธ์ 2537.
พรชัย ไพบูลย์ พรณี ชื่นนคร และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2556. พัฒนาการของไบมัน

สำปะหลังตามลำดับใบ และศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบ. หน้า 1-10. ใน: รายงานโครงการวิจัย. ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2559. ปัจจัยสภาพอากาศที่มีผลต่อการเปิดปากใบของมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60. หน้า 7-12. ใน: รายงานโครงการวิจัย. ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2563ก. ประสิทธิภาพของกระบวนการตรึง CO_2 ในไบมันสำปะหลังและผักโขม. ว.วิจัยและพัฒนา วไลยอลงกรณ์ ในพระบรมราชูปถัมภ์ สาขาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี 15 (2): 17-27.

พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2563ข. การสร้างฐานข้อมูลการสังเคราะห์แสงของพืชเศรษฐกิจเพื่อนำมาใช้ประโยชน์ในการผลิตพืชที่มีประสิทธิภาพ. หน้า 3-5. ใน: รายงานโครงการวิจัย. ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

มูลนิธิสถาบันพัฒนามันสำปะหลังแห่งประเทศไทย. 2558. มันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60. เอกสารวิชาการ ฉบับที่ 3/2558. คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.

วัลย์พร ศะศิประภา วิชณีย์ ออมทรัพย์สิน รวีวรรณ เชื้อกิตติศักดิ์ และกุลสุมา รอดแผ้วพาล. 2562. การตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของมันสำปะหลังต่อสภาพแห้งแล้ง. ว. วิชาการเกษตร 37 (1): 93-104.

สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2535. ชลศาสตร์ในระบบดิน-พืช มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ กรุงเทพฯ. 200 หน้า.

Edwards, G.E., E.,Sheta, B.d.,Moore, Z.,Dai, V.R.,Franceschi, S.-H.,Cheng, C.-H.,Lin, and M.S.B. Ku, 1990. Photosynthetic characteristics of cassava (*Manihot*

- esculenta* Crantz), a C₃ species with chlorenchymatous bundle sheath cells. *Plant Cell Physiol.* 31(8): 1199–1206.
- El-Sharkawy, M. A., S. M. De Tafur and L. F. Cadavid. 1992. Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. *Crop Sci* 32(6): 1336-1342.
- El-Sharkawy, M. A., S. M. De Tafur and L. F. Cadavid. 1993. Photosynthesis of cassava and its relation to crop productivity. *Photosynthetica* 28: 431-438.
- El-Sharkawy, M. A. and S. M. De Tafur. 2010. Comparative photosynthesis, growth, productivity, and nutrient use efficiency among tall- and short-stemmed rain-fed cassava cultivars. *Photosynthetica* 48(2): 173-188.
- Engineer, C., M. Hashimoto-Sugimoto, J. Negi, M. Israelsson-Nordström, T. Azoulay-Shemer, W.-J. Rappel, K. Iba and J. Schroeder. 2016. CO₂ sensing and CO₂ regulation of stomatal conductance: advances and open questions. *Trends Plant Sci.* 21 (1): 16–30.
- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer and J.A. Berry. 1980. A biochemical-model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta.* 149(1): 78–90.
- LI-COR. 2011. *Instruction manual for using the LI-6400/LI-6400XT Portable Photosynthesis System, OPEN software version 6.2.* LI-COR Biosciences Inc., Nebraska. U.S.A. 1312 p.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology.* 4th ed. Sinauer Associates. 764 p.
- Thornley, J. H. M. and I. R. Johnson. 1990. *Plant and Crop Modelling. A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology.* Oxford Univ. Press, UK. 669 p.
- Von Caemmerer, S. 2000. *Biochemical models of leaf photosynthesis.* CSIRO Publishing. 165 p.
- Vongcharoen, K., S. Santanoo, P. Banterng, S. Jogloy, N. Vorasoot and P. Theerakulpisut. 2018. Seasonal variation in photosynthesis performance of cassava at two different growth stages under irrigated and rainfed conditions in a tropical savanna climate. *Photosynthetica* 56(4): 1398–1413.
- Xu, Z., J. Yanling, J. Bingrui and Z. Guangsheng. Elevated-CO₂ response of stomata and its dependence on environmental factors. *Front. Plant. Sci.* 7 (657): 1-15.
- Yin, X., P. C. Struik, P. Romero, J. Harbinson, J. B. Evers, P. E. L. van der Putten and J. Vos. 2009. Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to estimate parameters of a biochemical C₃ photosynthesis model: a critical appraisal and a new integrated approach applied to leaves in a wheat (*Triticum aestivum*) canopy. *Plant. Cell. Environ.* 32(5): 448–464.
- Zhu, X.-G., S. P. Long and D. R. Ort. 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass?. *Curr. Opin. Biotech.* 19 (2): 153–159.