

ประสิทธิภาพของกระบวนการตรึง CO₂ ในใบมันสำปะหลังและผักโขมพรชัย ไพบูลย์^{1*} สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์²

Received : July 13, 2020

Revised : August 3, 2020

Accepted : August 4, 2020

บทคัดย่อ

งานวิจัยนี้ศึกษาการตอบสนองต่อ CO₂ ของใบพืช C3 ในมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 และพืช C4 ในผักโขมใบสีเขียว สายพันธุ์ AS220 เพื่อเปรียบเทียบศักยภาพของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน ค่าประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน (CE) และจุดดขย CO₂ ในช่องว่างใบ (Γ) ได้จากการวัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ภายใต้ความเข้มข้นของ CO₂ ในภาชนะบรรจุใบ (C_a) ในช่วง 0-2,000 μmolCO₂ mol_{air}⁻¹ ผลการศึกษาพบว่า ใบมันสำปะหลังมีค่า CE 183 mmol m⁻² s⁻¹ และค่า Γ 65 μmolCO₂ mol_{air}⁻¹ ที่อุณหภูมิใบ 33.4°C ขณะที่ผักโขมใบสีเขียวมีค่า CE 564 mmol m⁻² s⁻¹ และค่า Γ ใกล้ศูนย์ แม้ว่ามันสำปะหลังมีค่า CE ที่สูงกว่าพืช C3 ชนิดอื่น แต่ค่าที่ได้ต่ำกว่าใบผักโขมถึง 3 เท่า ค่า Γ ของมันสำปะหลังสูงในระดับเดียวกับพืช C3 ชนิดอื่นและสอดคล้องกับที่คณะวิจัยเคยรายงานก่อนหน้านี้ว่าใบมันสำปะหลังมีอัตราหายใจเชิงแสงที่สูงฟังก์ชันการตอบสนองต่อ CO₂ แสดงว่า ค่า A ของใบผักโขมเริ่มถึงจุดอิ่มตัวที่ C_a ในระดับปัจจุบันที่ 400 μmolCO₂ mol_{air}⁻¹ เร็วกว่าใบมันสำปะหลังอย่างชัดเจน ดังนั้นการเพิ่ม C_a ไม่ได้เร่งกระบวนการคาร์บอกซิเลชันของใบผักโขม ขณะที่ค่า A ของใบมันสำปะหลังยังไม่อิ่มตัวจนกระทั่ง C_a เพิ่มขึ้น 3-4 เท่าของระดับปัจจุบัน ดังนั้น กระบวนการคาร์บอกซิเลชันในใบมันสำปะหลังจึงแสดงการตอบสนองต่อ C_a ที่เพิ่มขึ้นได้ดี โดยสามารถทำให้ค่า A เพิ่มขึ้นมากถึง 93% จนมีค่าสูงสุดได้ถึง 53 μmolCO₂ m⁻² s⁻¹

คำสำคัญ: จุดดขย CO₂ ประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน ผักโขม มันสำปะหลัง

¹ นิสิตหลักสูตรปรัชญาดุษฎีบัณฑิต สาขาเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ และนักวิจัย ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ อีเมล: pornchai.p@ku.ac.th

² ศาสตราจารย์ และนักวิจัยอาวุโส ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ อีเมล: suntaree.y@ku.ac.th

* ผู้นิพนธ์หลัก อีเมล: pornchai.p@ku.ac.th

CARBOXYLATION EFFICIENCY IN CASSAVA AND AMARANTH LEAVES

Pornchai Paiboon^{1*} Suntaree Yingjajaval²**Abstract**

The CO₂ response functions were evaluated for the leaves of C3 cassava cv. Huai Bong 60 and the C4 green amaranth cv. AS220 to compare their carboxylation capacity. The carboxylation efficiency (CE) and the CO₂ compensation point (Γ) were obtained from the measurement of net photosynthesis rate (A) under varying air CO₂ concentration (C_a), ranging from 0-2,000 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$. The result showed that CE of cassava was $183 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and Γ was $65 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ at leaf temperature of 33.4°C. In comparison, CE of amaranth was $564 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and its Γ was closed to zero. Although CE of cassava was remarkably high among the C3 leaves, its level was 3 times smaller than that of amaranth. The high Γ of cassava, within the range of typical C3, agreed with its reported high photorespiration rate. The CO₂ response function clearly showed that A of amaranth reached its plateau very quickly at current C_a of $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$, so any increase in C_a was not beneficial to its carboxylation process. Cassava, on the other, did not have its saturating A until C_a increased by 3-4 times the current level. Therefore, carboxylation process of cassava showed good response to the elevated C_a, which could increase its A by 93% to be as high as $53 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Keywords: CO₂ compensation point, Carboxylation efficiency, Amaranth, Cassava

¹ Graduate student, Doctor of Philosophy Program in Agricultural Biotechnology, Kasetsart University. Researcher, Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, e-mail: pornchai.p@ku.ac.th

² Professor and Senior researcher, Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, e-mail: suntaree.y@ku.ac.th

* Corresponding author, e-mail: pornchai.p@ku.ac.th

บทนำ

ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) ในอากาศเพิ่มขึ้นต่อเนื่องทุกปี ตั้งแต่ปี 1958 จนถึงระดับปัจจุบันที่ 415 ppm โดยมีอัตราเพิ่มปีละ 2-3 ppm (Tans & Keeling, 2020) เป็นประเด็นที่นักวิทยาศาสตร์ทั่วโลกตื่นตัวศึกษาว่ามีผลกระทบต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงและผลผลิตของพืชปลูกอย่างไร ก่อนหน้านี้มีข้อถกเถียงกันว่า มันสำปะหลังใช้วิธีการสังเคราะห์แสงแบบ C3 หรือวิถีใหม่ (C3-C4) ที่อยู่ในช่วงการพัฒนาจาก C3 เป็น C4 เพราะพบว่ามีคุณลักษณะเฉพาะของพืช C4 บางประการ เช่น การมีเซลล์บันเดิลชีท (bundle sheath cell, BS) การมีอัตราสังเคราะห์แสงที่สูงและยังไม่อิ่มตัวที่ความเข้มแสงสูง การมีอุณหภูมิที่เอื้อต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบ (optimum temperature) กว้างในช่วง 20-45°C ซึ่งปรากฏในใบมันสำปะหลังบางสายพันธุ์ แต่จากหลักฐานทางวิทยาศาสตร์ด้านกิจกรรมของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการตรึง CO_2 ในพืช C3 และ C4 ได้ยืนยันแล้วว่า มันสำปะหลังเป็นพืช C3 (Edwards et al., 1990; Angelov et al., 1993; Calatayud et al., 2002) ทั้งนี้ พารามิเตอร์หนึ่งที่ใช้แบ่งพืช C3 จาก C4 ในขั้นต้น คือค่าความเข้มข้นของ CO_2 ในคลอโรพลาสต์ที่เรียกว่าจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation point, Γ) โดยที่พืช C3 มีค่าสูงกว่า $40 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรียัง ชัชวาลย์, 2563) เนื่องจากจุดที่เกิดปฏิกิริยาการบวกลูกลูเลชันโดยเอนไซม์ Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) ของพืช C3 เกิดในคลอโรพลาสต์ของเซลล์เมโสฟิลล์ (mesophyll cell, MS) ที่ตั้งอยู่รอบช่องว่างของใบ ทำให้ rubisco มีโอกาสทำปฏิกิริยาทั้งกับ CO_2 (carboxylation) และ O_2 (oxygenation) ทำให้มี CO_2 ที่เกิดขึ้นจากกระบวนการหายใจเชิงแสง (photorespiration, R_p) ได้มาก ค่า Γ จึงมีค่าสูง ขณะที่พืช C4 มีค่า Γ ต่ำมากใกล้เคียงศูนย์ เนื่องจากใบมีการพัฒนากลไกในการเพิ่ม $[\text{CO}_2]$ ภายในเซลล์ให้สูงขึ้น (CO_2 concentrating mechanism, CCM) เพื่อส่งเสริมกระบวนการคาร์บอซิเลชัน และยับยั้งกระบวนการหายใจเชิงแสง โดยปรับโครงสร้างทางด้านสัณฐานวิทยาและขั้นตอนของกระบวนการสังเคราะห์แสงใหม่ ให้เชื่อมต่อเนื่องภายในเซลล์ที่แตกต่างกัน 2 ชนิดคือ MS และ BS (Hatch, 1992) ทั้งยังมีการเพิ่มประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอซิเลชันให้สูงขึ้นโดยใช้เอนไซม์หลัก 2 ชนิด คือ Phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPc) ในวัฏจักร C4 ที่เกิดขึ้นใน MS และใช้ rubisco ในวัฏจักร C3 ที่เกิดขึ้นใน BS (Taiz & Zeiger, 2006)

กระบวนการสังเคราะห์แสงของใบพืชทุกชนิดประกอบด้วย 2 กระบวนการหลักที่เกิดขึ้นต่อเนื่องกันคือ กระบวนการใช้แสง และกระบวนการคาร์บอซิเลชัน การประเมินศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบพืชจึงจำเป็นต้องทำให้ครอบคลุมทั้ง 2 กระบวนการ โดยวัดเส้นตอบสนองต่อแสง ซึ่งให้ค่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (maximum gross photosynthesis rate, P_{max}) และเส้นตอบสนองต่อคาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งให้ค่าประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอซิเลชัน (carboxylation efficiency, CE) พร้อมกับค่า Γ ในกรณีของมันสำปะหลังแม้เป็นพืช C3 แต่มีความโดดเด่นของอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่สูง คณะวิจัยได้วัดเส้นตอบสนองของ

ใบมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60 แล้วพบว่าใบมีค่า $P_{\max}$ $31 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ซึ่งอยู่ในระดับเดียวกับพืชกลุ่มพืชโตเร็ว เช่น ข้าว และยูคาลิปตัส นอกจากนี้ยังพบว่า กระบวนการสังเคราะห์แสงของใบเริ่มอิ่มตัวที่ความเข้มแสงระดับปานกลางในช่วง $1,100\text{-}1,300 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, 2563) ในการศึกษาครั้งนี้ จึงเป็นการประเมินกระบวนการคาร์บอกซิเลชันของใบมันสำปะหลัง เพื่อความสมบูรณ์ของการรวบรวมพารามิเตอร์ที่อธิบายศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบมันสำปะหลัง ขณะที่ผักโขมซึ่งเป็นพืชที่ทราบโดยสากลว่าเป็นหนึ่งในพืช C4 ใบเลี้ยงคู่เพียงไม่กี่ชนิดในโลก นิยมใช้เป็นพืชต้นแบบในการศึกษาและเปรียบเทียบกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบพืช C4 ใบเลี้ยงคู่ และมีปรากฏในประเทศไทย

วัตถุประสงค์ของการวิจัย

ศึกษารูปแบบการตอบสนองของอัตราคาร์บอกซิเลชันต่อการเพิ่มขึ้นของความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ ของใบมันสำปะหลังที่เป็นพืช C3 กับใบผักโขมที่เป็นพืช C4

วิธีดำเนินการวิจัย

พืช C3 ที่ใช้เป็นตัวแทนศึกษา คือ มันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 (เกษตรศาสตร์ 50 × ระยะยง 5) ปลูกแบบยกร่องบนดินทรายร่วน โดยใช้ท่อนพันธุ์ยาว 20 ซม. ปักตั้งตรงที่ระยะปลูก 1×1 เมตร เมื่อวันที่ 18 สิงหาคม 2556 ในแปลงแบบอาศัยน้ำฝนของสถานีวิจัยเขาคันทรง มหาวិทยาลัยเกษตรศาสตร์ จ.ฉะเชิงเทรา ($\text{N}13^\circ 44.821' \text{ E}101^\circ 33.720'$) หลังจากปลูกได้ 1 เดือน ใส่ปุ๋ยเคมีสูตร 13-13-21 แบบเจาะหลุมด้านข้างแล้วกลบ อัตรา 32 กรัมต่อต้น ควบคุมกำจัดวัชพืชโดยเจ้าหน้าที่ของสถานีวิจัยเขาคันทรง เข้าวัดใบมันสำปะหลังในช่วงที่ต้นโตเต็มที่อายุต้น 7 เดือน ส่วนพืช C4 ที่ใช้เป็นตัวแทนศึกษา คือ ผักโขมใบสีเขียว สายพันธุ์ AS220 ปลูกโดยใช้เมล็ดพันธุ์ของศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน (Tropical Vegetable Research Center, TVRC) และย้ายปลูกลงในกระถางภายใต้สภาพอากาศกลางแจ้งที่ TVRC ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จ.นครปฐม ($\text{N}14^\circ 01.711' \text{ E}99^\circ 58.137'$) ใส่ปุ๋ยยูเรีย (46-0-0) ผสมกับวัสดุปลูกอัตรา 15 กรัมต่อกระถาง และควบคุมกำจัดวัชพืชโดยเจ้าหน้าที่ของ TVRC เข้าวัดใบผักโขมในช่วงที่ต้นโตเต็มที่อายุต้น 45 วัน ศึกษากระบวนการคาร์บอกซิเลชันของใบที่มีพัฒนาการด้านโครงสร้างและระบบสังเคราะห์แสงแล้วเต็มที่ ของมันสำปะหลังตรงกับช่วงลำดับใบที่ 5-10 (ลำดับที่ 1 คือใบอ่อนสุดที่คลี่เต็มที่แล้ว) (พรชัย ไพบูลย์ และคณะ, 2556ก) ของผักโขมตรงกับใบที่มีอายุใบ 8-10 วันหลังจากใบผักโขมเริ่มคลี่ (รุ่งนภา แก้วทองราช และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, 2552) โดยวัดการตอบสนองต่อ CO_2 ควบคู่กับการวัดรังสีคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนส์ (chlorophyll fluorescence) ด้วยเครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (รุ่น LI6400-40 บริษัท LI-COR Biosciences ประเทศสหรัฐอเมริกา) หนีบภาชนะบรรจุใบบริเวณกึ่งกลางใบที่มี

พัฒนาการเต็มที่ กำหนดให้ค่าความเข้มข้นของ CO_2 ในภาชนะบรรจุใบ (C_a) ผันแปรในช่วง $0-2,000 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ และให้ความเข้มข้นแสงสูงคงที่ในระดับที่เพียงพอกระตุ้นให้กระบวนการใช้แสงอิมตัว เท่ากับ $1,500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ในมันสำปะหลัง และ $2,500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ในผักโขม (ข้อมูลจากการศึกษาขั้นต้น) กำหนดให้อัตราเร็วของอากาศไหลผ่านใบ (flow rate) เท่ากับ $400 \mu\text{mol s}^{-1}$ อุณหภูมิภาชนะบรรจุใบ $28-30^\circ\text{C}$ ค่าสัดส่วนการนำไอละหว่างผิวใบบนกับผิวใบล่าง (stomatal ratio) เท่ากับ 1 และเพื่อไม่ให้อากาศผันแปรมากขณะวัด ได้ต่อสายยางอ่อนดึงอากาศเข้าเครื่องจากถังพลาสติกขนาด 20 ลิตร (air buffer) ซึ่งภายในแห้งสนิท วัดการตอบสนองต่อ CO_2 ในช่วงเดือนมีนาคม-มิถุนายน 2557 โดยวัดใบมันสำปะหลังทั้งหมด 3 ใบ (ข้า) และใบผักโขม 4 ใบ แต่ละใบมาจากคนละต้น

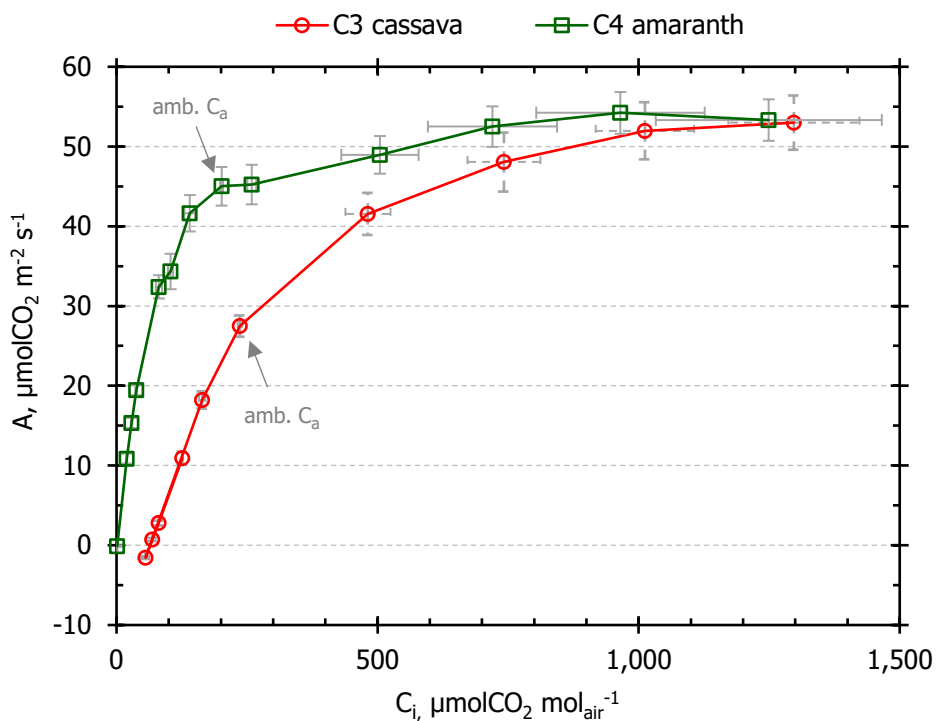
ฟังก์ชันความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) กับ C_i (ความเข้มข้น CO_2 ในช่องว่างใบ) มีลักษณะเชิงเส้นตรง ในรูปสมการ $A=CE \times (C_i - \Gamma)$ ปรากฏในช่วงแรกของเส้นตอบสนองต่อ CO_2 ขณะที่ C_a มีค่า $50-300 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ สำหรับใบมันสำปะหลัง และ $0-100 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ สำหรับใบผักโขม ค่าความชันของฟังก์ชันจะเป็นค่าประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน (CE) และคำนวณจุดชดเชย CO_2 ในช่องว่างใบ (Γ) เป็นค่า C_i ขณะที่ A เป็นศูนย์

พารามิเตอร์ที่ได้นำมาหาค่าเฉลี่ย และทดสอบความแตกต่างทางสถิติของค่าเฉลี่ย 2 กลุ่ม (Two-sample test on means, t-test) ที่ระดับ $p < 0.05$ ด้วยโปรแกรม IBM SPSS Statistics 17

ผลการวิจัยและอภิปรายผล

เส้นตอบสนองต่อ CO_2 ของใบมันสำปะหลังและผักโขม มีรูปแบบที่แตกต่างกัน (ภาพที่ 1) ที่ค่า C_i เท่ากัน ใบผักโขมมีระดับของ A สูงกว่าใบมันสำปะหลังอย่างชัดเจน โดยเฉพาะในช่วง C_i ต่ำจนถึงประมาณ $500 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ เมื่อ C_i เพิ่มขึ้น ค่า A ของพืชทั้งสองชนิดเริ่มลู่อู่เข้าสู่ระดับสูงสุดและบรรจบกันที่ C_i เกิน $1,000 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ ทั้งนี้ ในช่วงเริ่มต้นที่ค่า A ถูกจำกัดด้วยกิจกรรมของ rubisco (Farquhar et al., 1980; von Caemmerer, 2000) ค่า A ของทั้ง 2 พืชเพิ่มขึ้นตามค่า C_i ด้วยความชันที่ต่างกันชัดเจน ค่าความชันเริ่มต้นนี้แสดงถึงประสิทธิภาพสูงสุดของกระบวนการคาร์บอกซิเลชัน (CE) ซึ่งใบมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 มีค่า CE เฉลี่ย $183 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) เป็นค่าที่สูงกว่ามันสำปะหลังป่า (*Manihot rubricaulis*) ที่มีค่า CE $120 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ แต่ต่ำกว่าสายพันธุ์ M Col 1684 ที่ศูนย์วิจัยเกษตรเขตร้อนนานาชาติ (CIAT) เคยใช้ส่งเสริมเป็นพันธุ์การค้าที่มีค่า CE สูงถึง $220 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (El-Sharkawy, 2006) เมื่อเปรียบเทียบกับพืช C_3 ชนิดอื่นกว่า 20 ชนิดในฐานข้อมูลการสังเคราะห์แสงของพืชเศรษฐกิจ ที่ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตรมหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ได้รวบรวมจากงานวิจัยตลอด 20 ปี (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรียังษ์ชาลย์, 2563) พบว่า ค่า CE ของมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 สูงกว่าพืช C_3 ทุกชนิดทั้งในกลุ่มไม้ผลยืนต้น กลุ่มไม้ยืนต้น

กลุ่มพืชล้มลุก และกลุ่มไม้ดอก ซึ่งมีค่า CE ที่ประเมินด้วยวิธีการเดียวกันอยู่ในช่วง 36-182 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ทั้งนี้ โดยที่ค่า CE ของพืช C3 แสดงความสัมพันธ์เชิงเส้นตรงกับค่าอัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_{max}) (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, 2563) ค่า CE ที่สูงของมันสำปะหลังจึงสอดคล้องกับค่า P_{max} ที่พบว่ามีระดับสูงด้วย ซึ่งส่วนหนึ่งน่าจะเกี่ยวข้องกับแผ่นใบมันสำปะหลังที่บางมากอยู่ในช่วง 36-63 g m^{-2} (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, 2559) ขณะที่ใบยูคาลิปตัสซึ่งมีค่า CE 148 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ มีแผ่นใบหนา 115 g m^{-2} (พรชัย ไพบูลย์ และคณะ, 2556ข) และสับปะรดซึ่งเป็นพืช CAM มีค่า CE ต่ำเพียง 25 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ โดยมีแผ่นใบหนาถึง 175-249 g m^{-2} (พรณิ ชื่นนคร และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, 2559) แผ่นใบที่บางมากหมายถึงเส้นทางการแพร่ CO_2 ไปยังจุดที่เกิดปฏิกิริยาการบวกลดคาร์บอนมีช่วงสั้น อัตราการแพร่โมเลกุลแก๊สจึงเกิดขึ้นได้เร็ว และอีกเหตุผลหนึ่งน่าจะเกี่ยวข้องกับการที่ใบมันสำปะหลังมีปริมาณไนโตรเจน (N) ที่สูง (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์, 2559) ซึ่งสะท้อนได้ว่าใบมีปริมาณ rubisco ที่สูงด้วย เนื่องจากมีรายงานว่าปริมาณ rubisco สัมพันธ์กับปริมาณ N ในใบพืช C3 โดย 20-30% ของ N ถูกนำไปใช้สร้าง rubisco ซึ่งเป็นโปรตีนที่มีมากที่สุดในใบ และถือเป็นโปรตีนที่มีมากที่สุดในโลก (Ellis, 1979; Makino, 2003)



ภาพที่ 1 เส้นตอบสนองต่อ CO_2 ของใบมันสำปะหลัง และผักโขม ค่าแต่ละจุดคือค่าเฉลี่ย $\pm$ S.E. จำนวน 3-4 ซ้ำ จุดที่ถูกครีซี คือค่าที่ C_a ระดับปัจจุบันที่ 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ air}$

ตารางที่ 1 ค่าเฉลี่ย $\pm$ ความคลาดเคลื่อนมาตรฐาน (Standard Error, SE) ของพารามิเตอร์เส้นตอบสนองต่อ CO_2 ใบมันสำปะหลัง ($n=3$) และผักโขม ($n=4$)

พารามิเตอร์	มันสำปะหลัง	ผักโขม	p-value	หน่วย
CE	183 ± 2	564 ± 41	*	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Γ	65.0 ± 2.1	1.2 ± 0.6	*	$\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$
T_{leaf}	33.4 ± 0.7	33.4 ± 0.4	ns	C

* คือ แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95%

ns คือ ไม่แตกต่างทางสถิติ

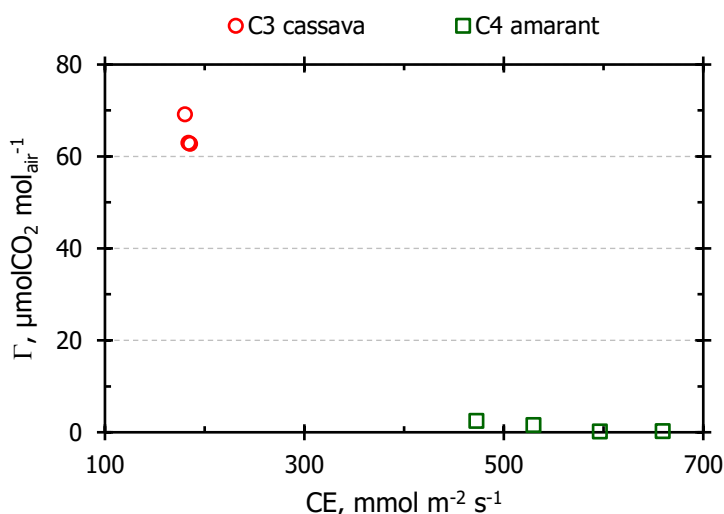
เมื่อคำนวณจุดชดเชย CO_2 ของใบมันสำปะหลัง พบว่า Γ มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ $65 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ ที่อุณหภูมิใบ 33.4C (ตารางที่ 1) ซึ่งสะท้อนว่าใบมันสำปะหลังมีค่า R_p ที่สูง สอดคล้องกับผลการศึกษาก่อนหน้านี้ที่พบว่า ใบมันสำปะหลัง พันธุ์ห้วยบง 60 มี R_p สูงสุด $12.4 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ภายใต้สภาพอากาศระดับปัจจุบัน (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรียังษ์ชาลย์, 2563) ค่า Γ ที่ได้อยู่ในช่วงเดียวกับมันสำปะหลังหลายสายพันธุ์จากทวีปเอเชีย อเมริกาเหนือ อเมริกากลาง อเมริกาใต้ และที่ปลูกในแปลงทดลองของมหาวิทยาลัยจอร์เจียและศูนย์วิจัยเกษตรเขตร้อนนานาชาติ (CIAT) ที่มีค่าในช่วง $49-65 \mu\text{l liter}^{-1} (\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1})$ ที่อุณหภูมิใบช่วง $30-32\text{C}$ (Edwards et al., 1990; Angelov et al., 1993) และอยู่ในระดับเดียวกับพืช C_3 ทุกชนิดที่เคยศึกษาก่อนหน้านี้ที่มีค่าในช่วง $48-87 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ (พรชัย ไพบูลย์ และสุนทรียังษ์ชาลย์, 2563) ดังนั้น ระดับของ Γ ที่ได้นี้จึงยืนยันว่าใบมันสำปะหลังมีวิถีการสังเคราะห์แสงแบบ C_3

ผักโขมใบสีเขียว สายพันธุ์ AS220 มีค่า CE สูงเท่ากับ $564 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ที่อุณหภูมิใบเดียวกัน (ตารางที่ 1) สอดคล้องกับค่า P_{max} ของใบผักโขมสีเขียวที่มีค่าสูงเท่ากับ $53.6 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ภายใต้สภาพอากาศปัจจุบันที่ C_a $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ (ข้อมูลจากการศึกษาขั้นต้น) ซึ่งเป็นผลของ PEPC ใน MS และ rubisco ใน BS ร่วมกับที่ผักโขมใบสีเขียวมีแผ่นใบที่บางมากขึ้น นอกจากนี้ ระบบ CCM ของพืชผักโขมช่วยส่งเสริมกระบวนการคาร์บอกซิเลชันควบคู่กับช่วยกด R_p ให้อยู่ในอัตราต่ำที่ $2.5 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ข้อมูลจากการศึกษาขั้นต้น) ทำให้ค่า Γ มีค่าใกล้เคียงศูนย์คืออยู่ที่ $1.2 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งเป็นค่าตรงตามลักษณะของใบพืช C_4

ค่า CE ที่สูงมากของใบผักโขม ทำให้ค่า A เริ่มถึงจุดอิ่มตัวที่ C_a ระดับปัจจุบัน (ambient C_a) ที่ $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ (ลูกศรสีเทาในภาพที่ 1) เร็วกว่าใบมันสำปะหลังที่ยังไม่ถึงจุดอิ่มตัวอย่างชัดเจน การเพิ่ม C_a ให้สูงขึ้น 2-5 เท่าของระดับปัจจุบัน สามารถยกระดับค่า A ของใบมันสำปะหลังให้สูงขึ้นได้อีกมาก (ภาพที่ 1) จน

มีค่า A สูงสุดได้ถึง $53 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (เพิ่มขึ้น 93%) มีการศึกษาก่อนหน้านี้ที่รายงานว่า การเพิ่ม C_a ให้สูงขึ้น 2 เท่าของระดับปัจจุบัน ในช่วง $700\text{--}800 \mu\text{l liter}^{-1}$ ทำให้ A เริ่มอิ่มตัว จนมีค่าสูงสุดได้ถึง $50 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Edwards et al., 1990; Angelov et al., 1993) ดังนั้น การสร้างมวลของมันสำปะหลังจึงมีโอกาสดำเนินการได้จากการเพิ่มระดับ C_a ในบรรยากาศ ในทางกลับกันการเพิ่ม C_a ให้สูงขึ้น 2-5 เท่าของระดับปัจจุบันไม่ได้เร่งกระบวนการคาร์บอนกสิกรรมของใบผักโขมให้สูงขึ้นมากนัก (ภาพที่ 1) เนื่องจากมีกลไกในการเพิ่ม $[\text{CO}_2]$ ภายในใบให้อยู่ในระดับที่สูงได้อย่างมีประสิทธิภาพอยู่แล้ว

ความแตกต่างของกระบวนการคาร์บอนกสิกรรมระหว่างใบพืช C_3 กับ C_4 ของมันสำปะหลังกับผักโขม แสดงได้ชัดเจนด้วยความสัมพันธ์ระหว่างค่า Γ กับค่า CE (ภาพที่ 2) ทำให้เห็นการแยกกลุ่มว่า ใบพืช C_4 มีค่า CE สูง แสดงว่าเส้นทางการแพร่ CO_2 จากช่องว่างในใบเข้าสู่จุดที่เกิดปฏิกิริยาตรึง CO_2 มีลักษณะที่เอื้อให้เกิดการเคลื่อนที่ของ CO_2 ได้รวดเร็ว เมื่อ Γ มีค่าต่ำใกล้เคียงศูนย์ แรงขับเคลื่อนของ CO_2 (ความแตกต่างของ $C_i\text{--}\Gamma$) จึงมีระดับสูง ผลลัพธ์คือ ทำให้อัตราไหลของ CO_2 เข้าใบหรือค่า A ของใบผักโขมมีค่าสูงได้ ในขณะที่ใบมันสำปะหลังแม้มีค่า CE ที่สูงกว่าใบพืชในกลุ่ม C_3 แต่ยังมีค่าต่ำกว่าค่าของใบผักโขมสี่เท่าถึง 3 เท่า เส้นทางการไหลจึงมีลักษณะที่ทำให้การแพร่โมเลกุลเกิดได้ช้ากว่า เมื่อค่า Γ มีระดับสูง แรงขับเคลื่อนของ CO_2 จึงต่ำกว่า ทำให้ค่า A ของใบมันสำปะหลังมีค่าต่ำกว่าใบผักโขม กล่าวได้ว่าใบพืช C_3 และ C_4 ไม่เพียงมีกระบวนการตรึง CO_2 ที่ทำให้มีค่า Γ ต่างกัน แต่เส้นทางการแพร่ก็มีลักษณะที่ปรับเปลี่ยนความยากง่ายให้สอดคล้องไปด้วยกัน



ภาพที่ 2 ความสัมพันธ์ระหว่างจุดชดเชย CO_2 (Γ) กับค่าประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอนกสิกรรม (CE) ของใบมันสำปะหลังและผักโขม ค่าที่แสดงแต่ละจุดคือค่าจาก 1 ใบ

สรุป

ผักโขมใบสีเขียวที่เป็นพืช C4 มีประสิทธิภาพของกระบวนการคาร์บอกซิเลชันที่สูงกว่าใบมันสำปะหลังที่เป็นพืช C3 มากถึง 3 เท่า และมีจุดชดเชย CO_2 ที่ต่ำมากใกล้ศูนย์ สะท้อนถึงระบบ CCM ของใบพืช C4 ที่ทำงานได้อย่างมีประสิทธิภาพสูงภายใต้สภาพอากาศปัจจุบัน

ข้อเสนอแนะ

1. การเพิ่ม C_a ให้สูงขึ้นจากระดับปัจจุบันที่ $400 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}_{\text{air}}^{-1}$ ไม่ได้ช่วยยกค่า A ของใบผักโขมมากนัก แต่กลับช่วยยกค่า A ของใบมันสำปะหลังให้สูงขึ้นได้มาก ดังนั้น ภายใต้สภาวะโลกร้อนที่ $[\text{CO}_2]$ เพิ่มขึ้นต่อเนื่องทุกปี จึงอาจช่วยส่งเสริมกระบวนการคาร์บอกซิเลชันและยกระดับศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบมันสำปะหลังให้สูงขึ้นได้
2. การเพิ่ม C_a ให้สูงขึ้นจะช่วยเพิ่มผลผลิตมันสำปะหลังได้มากขึ้นเพียงใด ยังเป็นโจทย์ที่น่าสนใจและท้าทายให้ศึกษาต่อไป

กิตติกรรมประกาศ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา กระทรวงการอุดมศึกษา วิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม ขอขอบคุณ ดร. กิ่งกานท์ พานิชนอก สถาบันวิจัยเขาคันทรง คณະเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ และ ดร. สิริกุล วะสี ศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ที่อนุเคราะห์ให้เข้าใช้พื้นที่แปลงวิจัย พืชทดลอง และให้ความช่วยเหลืออย่างเต็มที่

เอกสารอ้างอิง

- พรชัย ไพบูลย์, พรรณี ชื่นนคร, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2556ก). **พัฒนาการของไขมันสำปะหลังตามลำดับใบและศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบ**. นครปฐม: ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- พรชัย ไพบูลย์, พรรณี ชื่นนคร, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2556ข). **ลักษณะสำคัญทางสรีรวิทยาของสายต้นยูคาลิปตัสที่ได้รับการถ่ายยีนเทียบกับสายต้นธรรมชาติ**. นครปฐม: ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- พรชัย ไพบูลย์, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2559). **มวลชีวภาพและปริมาณธาตุอาหารพืชหลักของต้นมันสำปะหลังพันธุ์ห้วยบง 60**. นครปฐม: ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- พรชัย ไพบูลย์, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2563). **การสร้างฐานข้อมูลการสังเคราะห์แสงของพืชเศรษฐกิจเพื่อนำมาใช้ประโยชน์ในการผลิตพืชที่มีประสิทธิภาพ**. นครปฐม: ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- พรรณี ชื่นนคร, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2559). **มวลชีวภาพและธาตุอาหารพืชหลักของสับปะรดพันธุ์ปัตตาเวีย**. นครปฐม: ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์.
- รุ่งนภา แก้วทองราช, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2552). **ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบผักโขม, วารสารวิทยศาสตร์เกษตร, 40(3), 401–410.**
- Angelov, M. N., Sun, J., Byrd, G. T., Brown, R. H., & Black, C. C. (1993). Novel characteristics of cassava, *Manihot esculenta* Crantz, a reputed C3–C4 intermediate photosynthesis species, **Photosynthesis Research**, 38, 61–72.
- Calatayud, P. A., Barón, C. H., Velásquez, H., Arroyave, J. A., & Lamaze, T. (2002). Wild manihot species do not possess C4 photosynthesis, **Annals of Botany**, 89(1), 125–127.
- Edwards, G. E., Sheta, E., Moore, B. D., Dai, Z., Franceschi, V. R., Cheng, S.-H., Lin, C.-H., & Ku, M. S. B. (1990). Photosynthetic characteristics of cassava (*Manihot esculenta* Crantz), a C3 species with chlorenchymatous bundle sheath cells, **Plant and Cell Physiology**, 31, 1199–1206.
- Ellis, R. J. (1979). The most abundant protein in the world, **Trends in Biochemical Sciences**, 4(11), 241–244.

- El-Sharkawy, M. A. (2006). International research on cassava photosynthesis, productivity, eco-physiology, & responses to environmental stresses in the tropics, **Photosynthetica**, 44(4), 481–512.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., & Berry, J. A. (1980). A biochemical-model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species, **Planta**, 149, 78–90.
- Hatch, M. D. (1992). C4 photosynthesis: An unlikely process full of surprises, **Plant and Cell Physiology**, 33, 333–342.
- Makino, A. (2003). Rubisco and Nitrogen Relationships in Rice: Leaf Photosynthesis and Plant Growth, **Soil Science and Plant Nutrition**, 49(3), 319-327.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). **Plant Physiology** (4th ed.). Sunderland: Sinauer Associates.
- Tans, P., & Keeling, R. (2020). **Atmospheric CO₂ at Mauna Loa Observatory, Hawaii**. Retrieved from <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends>
- von Caemmerer, S. (2000). **Biochemical models of leaf photosynthesis**. Victoria: CSIRO Publishing.