

เส้นตอบสนองต่อแสงของกัญชง 4 สายพันธุ์ ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

วินัย อุดขาว¹ วสันต์ ปานนิ่ม² ศัลยพงศ์ ชันทองดี³ โกศล นันทิลีพงศ์⁴ เกรียงไกร สุวรรณสนธิ⁵วีรศิลป์ สอนจรรยา^{6*}

Received : May 30, 2024

Revised : July 25, 2025

Accepted : August 27, 2025

บทคัดย่อ

พลังงานแสงเป็นแรงขับเคลื่อนที่สำคัญของกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช งานทดลองนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อประเมินระดับความต้องการแสงที่ทำให้กัญชงมีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด โดยศึกษากระบวนการสังเคราะห์แสงของกัญชง 4 สายพันธุ์ ได้แก่ Auto Blues (Sandy), Sour RNA Seedless, Early Remedy และ Sour Suver Haze Seedless ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ความเข้มแสง (PPF) แตกต่างกัน 13 ระดับ ในช่วง 0–2000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ผลการศึกษาพบว่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) ของกัญชงเพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วตามระดับ PPF ที่เพิ่มขึ้นในช่วง 0–1000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ แล้วเพิ่มขึ้นในอัตราที่ลดลงเมื่อระดับความเข้มแสงสูงขึ้น โดยอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (A_{max}) ของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าใกล้เคียงกันอยู่ในช่วง 36.8–44.2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ กัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีระดับความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ซึ่งเป็นระดับความเข้มแสงที่ทำให้ค่า A เพิ่มขึ้นสูงสุด อยู่ในช่วง 916.9–1030.2 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และมีค่าจุดชดเชยแสง (I_c) อยู่ในช่วง 77.0–99.0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ โดยกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าอัตราหายใจเชิงแสงสูงสุด (R_{max}) อยู่ในช่วง 7.9–11.6 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ซึ่งข้อมูลความต้องการแสงที่ได้จากการศึกษาในครั้งนี้สามารถใช้ในการจัดการแสงในการปลูกกัญชงต่อไปได้

คำสำคัญ: การสังเคราะห์แสง การหายใจเชิงแสง จุดชดเชยแสง ระดับความเข้มแสงอิ่มตัว

¹ อาจารย์ ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน อีเมล: winai.ut@ku.th

² ผู้ช่วยนักวิจัย ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน อีเมล: wason.pa@ku.th

³ ผู้ช่วยนักวิจัย ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน

อีเมล: sanyapongkh@hotmail.com

⁴ นักวิจัย บริษัท ซีพีไอ อะโกรเทค จำกัด อีเมล: kosol@cpi-th.com

⁵ นักวิจัย บริษัท ซีพีไอ อะโกรเทค จำกัด อีเมล: ks409114@cpi-th.com

⁶ อาจารย์ ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ อีเมล: weerasin.s@ku.th

* ผู้นิพนธ์หลัก อีเมล: weerasin.s@ku.th

PHOTOSYNTHETIC-LIGHT RESPONSE CURVE OF FOUR HEMP (*Cannabis sativa* L.)
VARIETIES AT VEGETATIVE STAGE

Winai Utkhao¹ Wason Pannim² Sanyapong Khantongdee³ Kosol Nuntileepong⁴
Kriangkri Suwannason⁵ Weerasin Sonjaroon^{6*}

Abstract

Light energy is an important driving force of photosynthesis in plants. The objective of the current experiment was to determine the light requirement for maximal photosynthesis in hemp (*Cannabis sativa* L.). Researchers examined the response of photosynthesis under thirteen different levels of light intensity (PPF) from 0–2000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of four hemp varieties including Auto Blues (Sandy), Sour RNA Seedless, Early Remedy, and *Sour Suver Haze Seedless* at vegetative stage. The result showed that net photosynthetic rate (A) rapidly increased in response to increasing PPF range of 0–1000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$, then slightly increased based on increasing PPF. The maximum gross photosynthetic rates (A_{max}) among four hemp varieties were in the range of 36.8–44.2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The light saturation points (I_s) where the A reached their maximum ranged between 916.9–1030.2 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and the light compensation points (I_c) ranged between 77.0–99.0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The maximum photorespiration rates ($R_{i \text{ max}}$) were in the range of 7.9–11.6 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The light requirement data from this study could be used for light management in hemp cultivation.

Keywords: Photosynthesis, Photorespiration, Light compensation point,
Light saturation point

¹ Lecturer, Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, e-mail: winai.ut@ku.th

² Assistant researcher, Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, e-mail: wason.pa@ku.th

³ Assistant researcher, Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, e-mail: sanyapongkh@hotmail.com

⁴ Researcher, CPI Agrotech Company Limited, e-mail: kosol@cpi-th.com

⁵ Researcher, CPI Agrotech Company Limited, e-mail: ks409114@cpi-th.com

⁶ Lecturer, Department of horticulture, Faculty of Agriculture, Kasetsart University, e-mail: weerasin.s@ku.th

* Corresponding author, e-mail: weerasin.s@ku.th

บทนำ

กัญชง (*Cannabis sativa* L.) เป็นพืชที่สามารถนำส่วนต่างๆ ของต้น เช่น น้ำมันจากเมล็ด เส้นใยจากลำต้น และสารสำคัญจากช่อดอก มาใช้ประโยชน์ในทางการแพทย์ อุตสาหกรรมอาหาร เครื่องสำอาง และวัสดุศาสตร์ (Oomah et al., 2002; Bertoli et al., 2010; Sangkanu et al., 2023) ซึ่งปัจจุบันได้มีการปลูกกัญชงเชิงพาณิชย์ในหลายรูปแบบในประเทศไทย ทั้งสภาพแปลงปลูกกลางแจ้ง การปลูกในโรงเรือน และการปลูกในโรงงานผลิตพืช (plant factory) โดยปัจจัยสำคัญที่ส่งผลต่อระดับผลผลิตและคุณภาพของกัญชงที่ปลูกได้ คือ สภาพอากาศที่ต้นกัญชงสัมผัส ซึ่งข้อมูลความต้องการสภาพอากาศ (climatic requirement) เพื่อใช้สำหรับจัดการปัจจัยการผลิตโดยเฉพาะการปลูกในเขตร้อนชื้น เพื่อให้เอื้อต่อการเติบโตและการสร้างผลผลิตของกัญชงยังมีการศึกษากันไม่มากนัก (Sengloung et al., 2009) ซึ่งแสงเป็นปัจจัยสภาพอากาศที่เป็นแรงขับเคลื่อนกระบวนการสังเคราะห์แสง การพัฒนา การเติบโต และการสร้างผลผลิตของพืชที่สำคัญปัจจัยหนึ่ง (Toledo-Ortiz et al., 2014) โดยการศึกษาอิทธิพลของพารามิเตอร์ที่เกี่ยวข้องกับแสงในกัญชงส่วนใหญ่มุ่งเน้นศึกษาเกี่ยวกับคุณภาพของแสง (light quality) และช่วงเวลาในการให้แสง (light duration) ซึ่งเป็นปัจจัยที่เกี่ยวข้องโดยตรงกับการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยา การเติบโต การออกดอก และการสร้างผลผลิตของต้นกัญชง (Islam et al., 2021; Cheng et al., 2022; Gajdošik et al., 2022) แต่ข้อมูลอิทธิพลของความเข้มแสง (light intensity) ที่เป็นปัจจัยหลักที่ส่งผลโดยตรงต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของต้นกัญชงยังมีอยู่อย่างจำกัด นอกจากนี้พารามิเตอร์ของกระบวนการสังเคราะห์แสงยังสัมพันธ์โดยตรงกับการเติบโตและการสร้างผลผลิตของพืช จึงสามารถใช้เป็นฐานข้อมูลสำหรับการคัดเลือกและปรับปรุงพันธุ์ได้ (Keller et al., 2024; Nowak et al., 2024) วัตถุประสงค์ของงานวิจัยนี้ต้องการศึกษาอิทธิพลของความเข้มแสงต่ออัตราสังเคราะห์แสง ประสิทธิภาพการใช้แสง อัตราหายใจเชิงแสง และประเมินระดับความต้องการแสง (light requirement) ของกัญชง 4 สายพันธุ์ คือ พันธุ์ Auto Blues (Sandy) พันธุ์ Sour RNA Seedless พันธุ์ Early Remedy และพันธุ์ Sour Suver Haze Seedless ซึ่งเป็นพันธุ์ที่มีศักยภาพสูงสำหรับการผลิตในพื้นที่ภาคใต้ตอนบนของไทย จากการรวบรวมและทดสอบการปลูกทั้งในสภาพแปลงสภาพโรงเรือน และภายในโรงงานผลิตพืชของบริษัท ซีพีไอ อะโกรเทค จำกัด โดยข้อมูลที่ได้จากการทดลองในครั้งนี้สามารถใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานในการพัฒนารูปแบบและเทคนิคเชิงปฏิบัติการในการจัดการแสงให้ตรงตามความต้องการของกัญชง เพื่อเพิ่มศักยภาพการสังเคราะห์แสงและยกระดับผลผลิตต่อไปได้

วัตถุประสงค์ของการวิจัย

ศึกษาอิทธิพลของระดับความเข้มแสงต่อกระบวนการสังเคราะห์แสง ประสิทธิภาพการใช้แสง และการหายใจเชิงแสงของกัญชง 4 สายพันธุ์ ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น

วิธีดำเนินการวิจัย

การเตรียมต้นพืชทดลอง

ในการศึกษานี้ได้ปลูกต้นกัญชง 4 สายพันธุ์ ได้แก่ พันธุ์ Auto Blues (Sandy) และ Sour RNA Seedless ซึ่งเป็นสายพันธุ์ไม่ไวแสง (autoflowering cultivars) เปรียบเทียบกับพันธุ์ Early Remedy และ Sour Suver Haze Seedless ซึ่งเป็นสายพันธุ์ไวแสง (photoperiod-sensitive cultivars) ในสภาพแปลงปลูกกลางแจ้ง (open field) ในพื้นที่ตำบลท่าชะ อำเภอนาทม จังหวัดอุดรธานี โดยเพาะเมล็ดในวัสดุปลูกพีทมอส จนกระทั่งต้นกล้ามีอายุ 14 วัน จึงย้ายลงปลูกในวัสดุปลูกที่ประกอบด้วยทราย ขุยมะพร้าว และซีเมนต์แกลบ อัตราส่วน 1:1:1 โดยปริมาตร ในกระถางขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 15 นิ้ว ให้น้ำพร้อมกับปุ๋ย (fertigation) ผ่านทางระบบน้ำหยด ประกอบด้วย ปุ๋ยผสมสูตร 15-5-20 ปริมาณ $1.5 \text{ g plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$ แมกนีเซียมซัลเฟตเฮปตะไฮเดรต ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) ปริมาณ $0.5 \text{ g plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$ แคลเซียมคลอไรด์ (CaCl_2) ปริมาณ $0.5 \text{ g plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$ และจุลธาตุรวม UNILATE FC ปริมาณ $0.2 \text{ g plant}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ให้น้ำแก่ต้นพืชวันละ 1 L plant^{-1} ติดตั้งสถานีอากาศ (WatchDog Wireless Weather Stations รุ่น 3540, Spectrum Technologies Inc., USA) ที่ระดับสูงจากพื้น 2 เมตร เพื่อเก็บข้อมูลสภาพอากาศภายในแปลงปลูกตลอดเวลาที่ทำการทดลอง ตั้งแต่เดือนมกราคม ถึง กุมภาพันธ์ 2565 โดยค่าความเข้มแสงในช่วงกลางวัน (6–18 น.) มีค่าเฉลี่ย $858.6 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ อุณหภูมิอากาศเฉลี่ยในช่วงกลางวัน $28.2 \text{ }^\circ\text{C}$ ความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศเฉลี่ยในช่วงกลางวันเท่ากับ 80.5% และกลางคืนเฉลี่ยเท่ากับ 94.1%

เส้นตอบสนองต่อแสง

เมื่อต้นกัญชงมีอายุ 36 วัน ซึ่งอยู่ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative stage) ทำการประเมินศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบกัญชงโดยวัดเส้นตอบสนองต่อแสง (photosynthetic light-response curve) โดยเลือกวัดใบในลำดับที่ 4–5 นับจากปลายยอด ซึ่งมีค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) วัดด้วยเครื่อง chlorophyll meter (SPAD-502, Konica Minolta Inc., Japan) อยู่ในช่วง 40–45 ในช่วงเวลา 8–12 น. วัดใบด้วยเครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (LI-6800, Licor Inc., USA) ใช้หัววัดแบบ *multi-phase flash fluorometer chamber* (6800-01A) ทำการปรับตั้งสภาพอากาศภายในหัววัด โดยกำหนดให้อัตราเร็วของอากาศที่ไหลผ่านใบ เท่ากับ $400 \mu\text{mol}$

s^{-1} อุณหภูมิภายในหัววัดคงที่ เท่ากับ $28^{\circ}C$ ความชื้นสัมพัทธ์อยู่ในช่วง 65–70% และความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (air CO_2 concentration) ที่ระดับ $400 \mu mol CO_2 mol^{-1}$ วัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สภายใต้ระดับความเข้มแสง (photosynthetic photon flux, PPF) ที่ปรับลดลงเป็นขั้นทั้งหมด 13 ระดับ ตั้งแต่ 2000, 1600, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 100, 75, 50, 25 และ $0 \mu mol PPF m^{-2} s^{-1}$ โดยตัดแปลงจากวิธีการของ Tang et al. (2017) เครื่องมือประเมินค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthetic rate, A) ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) และอัตราการคายน้ำ (transpiration rate, E) คำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (water use efficiency, WUE) ได้จากสัดส่วนระหว่างค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิต่ออัตราการคายน้ำ (A/E) นอกจากนี้ ประเมินประสิทธิภาพการใช้น้ำของระบบแสงสอง (photosystem II, PSII) จากค่าปริมาณแสงฟลูออเรสเซนซ์ในขณะที่ไปได้รับแสงขณะนั้น (steady-state fluorescence, F_s) และปริมาณแสงฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดในขณะที่ไปได้รับความเข้มแสงสูงมาก (maximum fluorescence, F_m') คำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำของ PSII ในขณะที่ไปได้รับแสง (light-adapted quantum efficiency of PSII, ϕ_{PSII}) ได้ว่า $\phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$ และคำนวณอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (electron transport rate, ETR) ได้ว่า $ETR = \phi_{PSII} \times f \times I \times \alpha_{leaf}$ เมื่อ f คือ สัดส่วนของแสงที่ถูกดูดกลืนโดย PSII เทียบกับ PSI (สำหรับพืช C3 มีค่า 0.5) I คือความเข้มแสงในช่วงคลื่นสำหรับการสังเคราะห์แสง (PPF) และ α_{leaf} คือ สัมประสิทธิ์การดูดกลืนแสงของใบมีค่า 0.85 (Schreiber et al., 1998)

การประเมินค่าพารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสง

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิต่อความเข้มแสง อยู่ในรูปของสมการ non-rectangular hyperbola (Thornley & Johnson, 1990) ดังนี้

$$A = \frac{1}{2\theta} [\alpha PPF + A_{max} - \sqrt{(\alpha PPF + A_{max})^2 - 4\theta \alpha PPF A_{max}}] - R_d \quad (1)$$

เมื่อ α คือ ประสิทธิภาพการใช้น้ำ (apparent quantum efficiency) เป็นค่าความชันในช่วง PPF ต่ำ ($0-100 \mu mol PPF m^{-2} s^{-1}$) θ คือ ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (curvature factor) R_d คือ อัตราหายใจในที่มืด (dark respiration rate) A คือ อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthetic rate) และ A_{max} คือ อัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (maximum gross photosynthetic rate)

นอกจากนี้ ฟังก์ชันของค่า ETR กับ PPF มีลักษณะเช่นเดียวกันกับความสัมพันธ์ระหว่าง A กับ PPF จึงให้ข้อมูลเข้าสู่สมการด้วยวิธีเดียวกันโดยแทนค่า A ด้วยค่าอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน

(ETR) และ A_{\max} ด้วยอัตราสูงสุดของการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (maximum rate of linear whole-chain electron transport, ETR_{\max}) ดังนี้

$$ETR = \frac{1}{2\theta} [\alpha PPF + ETR_{\max} - \sqrt{(\alpha PPF + ETR_{\max})^2 - 4\theta \alpha PPF ETR_{\max}}] - R_d \quad (2)$$

คำนวณพารามิเตอร์ต่างๆ ของสมการเส้นตอบสนองต่อแสงข้างต้นด้วยวิธี non-linear regression โดยใช้ solver ของโปรแกรม Microsoft Excel คำนวณค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (light saturation point, I_s) โดยกำหนดเป็นค่าความเข้มแสง เมื่อ $A = 0.85A_{\max}$ และจุดชดเชยแสง (light compensation point, I_c) โดยกำหนดเป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $A = 0 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

จากคุณสมบัติของเอนไซม์รูบิสโก (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) ที่มีความสามารถในการตรึง CO_2 (carboxylation) เพื่อสร้างสารประกอบอินทรีย์ในกระบวนการสังเคราะห์แสงแล้ว ยังสามารถตรึง O_2 (oxygenation) เพื่อเกิดกระบวนการหายใจเชิงแสง (photorespiration) ได้อีกด้วย จึงทำให้สามารถประเมินอัตราหายใจเชิงแสง (photorespiration rate, R_i) ได้ดังสมการของ Valentini et al. (1995) ดังนี้

$$R_i = \frac{1}{12} [ETR - 4(A - R_d)] \quad (3)$$

เพื่อการเปรียบเทียบ ได้คำนวณค่านำไหลปากใบสูงสุด (maximum stomatal conductance, $g_{s \max}$) อัตราคายน้ำสูงสุด (maximum transpiration rate, E_{\max}) ประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงสุด (maximum water use efficiency, WUE_{\max}) และอัตราหายใจเชิงแสงสูงสุด (maximum photorespiration rate, $R_{i \max}$) โดยคำนวณจากค่าเฉลี่ยของ g_s , E , WUE , และ R_i ที่ระดับความเข้มแสงสูงกว่าค่าความเข้มแสงอิ่มตัว ($PPF > 1000 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ตามวิธีการของ วินัย อุดขาว และคณะ (2559) และคำนวณสัดส่วนของอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดต่ออัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (ETR_{\max}/A_{\max}) ที่ได้จากการเข้ารูปสมการของเส้นตอบสนองต่อแสง

การวิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติ

วิเคราะห์ข้อมูลด้วยโปรแกรมสำเร็จรูป IBM SPSS Statistics 26 วิเคราะห์อิทธิพลของสายพันธุ์กัญชงด้วยวิธี one-way analysis of variance (ANOVA) โดยทดสอบระดับนัยสำคัญทางสถิติที่ $p < 0.05$ และเปรียบเทียบค่าเฉลี่ย ด้วยวิธี Duncan's New Multiple Range Test

ผลการวิจัยและอภิปรายผล

เส้นตอบสนองต่อแสง

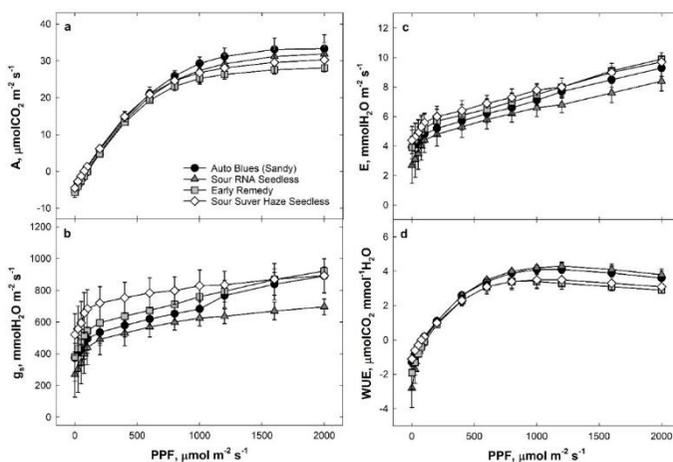
ความสัมพันธ์ระหว่างค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) และค่าความเข้มแสง (PPF) หรือเส้นตอบสนองต่อแสงของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีรูปแบบการเปลี่ยนแปลงที่คล้ายคลึงกันแต่มีระดับค่าที่แตกต่างกัน (ภาพที่ 1a) พบว่า ค่า A ในช่วงแรกที่ระดับความเข้มแสงต่ำตั้งแต่ 0 จนถึง 75 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ มีค่าติดลบ เป็นค่าสะท้อนอัตราหายใจ (respiration rate) แสดงว่าใบกัญชงยังไม่สังเคราะห์แสง (ภาพที่ 1a) โดยค่า A เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วตามระดับของ PPF ที่เพิ่มขึ้นในช่วงแรกตั้งแต่ระดับ 0–1000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ แล้วเริ่มเพิ่มขึ้นอย่างช้าลง โดยค่า A เข้าสู่ค่าสูงคงที่เมื่อระดับ PPF ถึงจุดอิ่มตัวแสง (I_s) ซึ่งเป็นช่วงที่ค่า A ถูกจำกัดด้วยความเข้มข้นของ CO_2 (Huber et al., 2021)

เมื่อพิจารณาการเปลี่ยนแปลงของค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) และค่าอัตราคายน้ำ (E) จากการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ พบว่ามีรูปแบบการเปลี่ยนแปลงของพารามิเตอร์ทั้งสองคล้ายคลึงกัน โดยทั้งค่า g_s และ E มีค่าเพิ่มขึ้นตามระดับ PPF ที่เพิ่มสูงขึ้นตลอดช่วง (ภาพที่ 1b–1c) โดยใบกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าน้ำไหลปากใบสูงสุด ($g_{s \text{ max}}$) เฉลี่ยอยู่ในช่วง 657.5–856.8 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และมีค่าอัตราคายน้ำสูงสุด (E_{max}) เฉลี่ยอยู่ในช่วง 7.3–8.6 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ในขณะที่ความสัมพันธ์ระหว่างค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (WUE) กับค่า PPF มีลักษณะคล้ายกันกับความสัมพันธ์ระหว่างค่า A และ PPF (ภาพที่ 1a และ 1d) โดยค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงสุด (WUE_{max}) ของใบกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าเฉลี่ยอยู่ในช่วง 3.2–4.1 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ (ตารางที่ 1)

พารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสงของกัญชงที่ได้จากการเข้ารูปสมการ non-rectangular hyperbola แสดงในตารางที่ 1 พบว่าใบกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีระดับของพารามิเตอร์ต่างๆ ที่คำนวณได้จากเส้นตอบสนองต่อแสงมีค่าใกล้เคียงกัน โดยกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าจุดชดเชยแสง (I_c) อยู่ในช่วง 77.0–99.0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งเป็นระดับ PPF ที่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงเท่ากับอัตราหายใจ หรือเป็นระดับที่ใบพืชเริ่มสังเคราะห์แสง ซึ่งค่าที่ประเมินได้สูงกว่าค่าที่วัดได้จากการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสงของพืช C3 หลายชนิด ได้แก่ ถั่วพุ่ม ที่มีค่า I_c อยู่ในช่วง 30.2–60.5 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Surabhi et al., 2009) มะเขือเทศ ซึ่งมีค่า I_c เท่ากับ 29.3 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Li et al., 2024) และทานตะวันซึ่งมีค่า I_c อยู่ที่ 31.0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Scartazza et al., 2020) สำหรับค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ซึ่งเป็นระดับ PPF ที่ทำให้ค่า A เพิ่มขึ้นสูงสุดของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าอยู่ในช่วง 916.9–1030.2 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งค่าที่ได้สอดคล้องกับการศึกษาของ Murovec et al. (2022) ที่พบว่าต้นกัญชงมีค่าความเข้มแสงอิ่มตัวสูงกว่า 600 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และมีค่าสูงกว่าค่า I_s ที่ประเมินได้ของการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของพืชในวงศ์เดียวกัน เช่น *Humulus lupulus* L. ที่มีค่า I_s อยู่ที่ 341.0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Bauerle, 2023) โดยค่า I_s สามารถใช้เป็นระดับค่าความเข้มแสงอ้างอิงสำหรับการให้แสงเทียม (artificial light) แก่ต้นพืชที่ปลูกในโรงเรือนและโรงงานผลิตพืช เพื่อชักนำให้

พืชมีประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงสูงสุดได้ (Bilodeau et al., 2019) เมื่อพิจารณาค่าอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (A_{max}) ของกัญชงที่ประเมินได้ พบว่ากัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่า A_{max} อยู่ในช่วง 36.8–44.2 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งมีค่าสูงกว่าค่า A_{max} ที่ได้จากการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสงของกัญชงก่อนหน้านี้ที่พบว่าใบกัญชงสายพันธุ์ Stillwater มีค่า A_{max} อยู่ที่ 23.9 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Rodriguez-Morrison et al., 2021)

ประสิทธิภาพการใช้แสง (α) เป็นค่าที่แสดงถึงประสิทธิภาพในการตรึง CO_2 ต่อหนึ่งหน่วยแสงของ ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) โดยมีเอนไซม์รูบิสโกเป็นตัวเร่งปฏิกิริยา carboxylation พบว่ากัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่า α อยู่ในช่วง 0.059–0.061 $\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ PPF}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งใกล้เคียงกับพืช C3 โดยทั่วไปที่มีค่า 0.05 $\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ PPF}$ (Taiz & Zeiger, 2006) นอกจากนี้กัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าควบคุมความโค้งของกราฟ (θ) อยู่ในช่วง 0.75–0.81 และค่าอัตราหายใจในที่มืด (R_d) อยู่ในช่วง 4.50–5.70 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งค่า R_d ที่ประเมินได้จากการศึกษาในครั้งนี้ มีค่าสูงกว่าค่าที่วัดได้จากการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสงของพืช C3 ซึ่งมีค่า R_d อยู่ในช่วง 0.50–3.10 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Byrd et al., 1992) จากข้อมูลดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าต้นกัญชงมีความสามารถในการย่อยสลายน้ำตาลที่ได้จากกระบวนการสังเคราะห์แสงเพื่อใช้ในการสร้าง ATP สำหรับใช้ในกิจกรรมต่างๆ ของเซลล์และการเติบโตได้มาก เมื่อเทียบกับพืช C3 โดยทั่วไป (Rashid et al., 2020) นอกจากนี้ค่า R_d ที่สูงยังชี้ให้เห็นว่าใบกัญชงมีประสิทธิภาพในการควบคุมปฏิกิริยารีดอกซ์บริเวณสโตรมา (stroma) ภายในคลอโรพลาสต์ระหว่างที่เกิดกระบวนการสังเคราะห์แสงได้ดี (Wang et al., 2001)



ภาพที่ 1 การเปลี่ยนแปลงของ **a.** อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A), **b.** ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s), **c.** อัตราการคายน้ำ (E) และ **d.** ประสิทธิภาพการใช้น้ำ (WUE) ที่ระดับความเข้มแสง (PPF) ต่างกันของกัญชง 4 สายพันธุ์ ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ค่าที่แสดงเป็นค่าเฉลี่ย \pm SE ที่ได้จาก 3 ซ้ำ ($n = 3$)

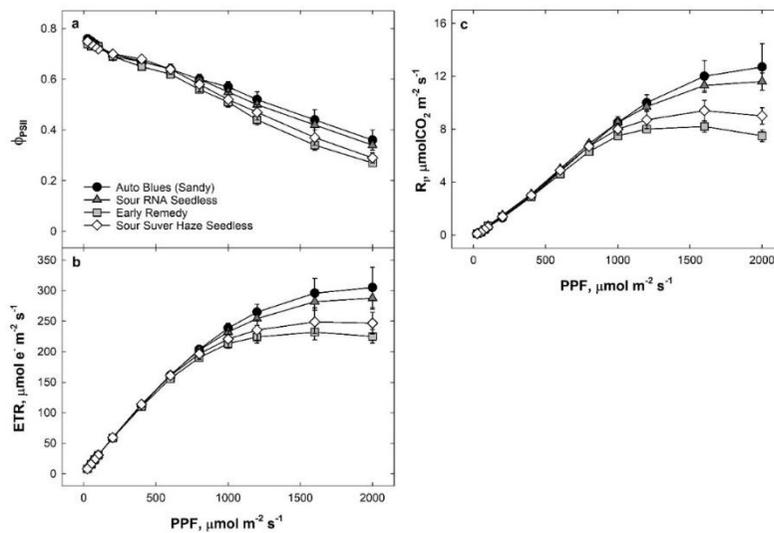
ประสิทธิภาพการใช้แสงของใบ

ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (ϕ_{PSII}) คือ สัดส่วนของปริมาณโฟตอนแสงที่นำไปใช้ในปฏิกิริยาจากแสง (photochemical reaction) ต่อปริมาณโฟตอนแสงทั้งหมดที่ใบพืชดูดซับไว้ได้ในขณะที่ใบได้รับแสง พบว่าค่า ϕ_{PSII} ของแต่ละเส้นตอบสนองต่อแสงมีค่าลดลงเมื่อระดับ PPF เพิ่มขึ้น (ภาพที่ 2a) ในขณะที่การเปลี่ยนแปลงของค่าอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR) มีลักษณะคล้ายกันกับการเปลี่ยนแปลงระหว่างค่า A กับ PPF (ภาพที่ 1a และ 2b) เมื่อคำนวณค่าอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุด (ETR_{max}) จากการเข้ารูปสมการเส้นตอบสนองต่อแสง ซึ่งค่าดังกล่าวสะท้อนความสามารถในการดูดซับพลังงานแสงและเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนเพื่อขับเคลื่อนปฏิกิริยาจากแสง (Bheemanahalli et al., 2022; Zhang et al., 2020) พบว่ากัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่า ETR_{max} เฉลี่ยอยู่ในช่วง $244.3\text{--}362.8 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 1) ซึ่งค่าที่ประเมินได้มีค่าสูงกว่าค่าที่ประเมินได้จากการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของพืช C3 หลายชนิด ได้แก่ ถั่วเหลือง ที่มีค่า ETR_{max} อยู่ที่ $216.6 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yao et al., 2017) มะเขือเทศ มีค่า ETR_{max} เท่ากับ $204.1 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lu et al., 2019) และผักกาดเขียว มีค่า ETR_{max} อยู่ในช่วง $152.6\text{--}177.3 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Mittal et al., 2012) แสดงให้เห็นว่ากัญชงเป็นพืชที่มีการขับเคลื่อนอิเล็กตรอนเพื่อใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสงได้สูง เมื่อเทียบกับพืช C3 โดยทั่วไป เมื่อพิจารณาค่าสัดส่วนของอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดต่ออัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (ETR_{max}/A_{max}) ซึ่งแสดงปริมาณอิเล็กตรอนต่อหนึ่งหน่วย CO_2 ที่ตรึงได้ จากการคำนวณพารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสง พบว่าค่า ETR_{max}/A_{max} ของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่าเฉลี่ยอยู่ในช่วง $6.7\text{--}8.1 \mu\text{mol e}^- \mu\text{mol}^{-1}\text{CO}_2$ (ตารางที่ 1) ซึ่งใกล้เคียงกับพืช C3 โดยทั่วไปในสภาวะปกติที่ไม่ได้รับความเครียด ที่มีค่าสัดส่วนนี้อยู่ในช่วง $7.5\text{--}10.5 \mu\text{mol e}^- \mu\text{mol}^{-1}\text{CO}_2$ (Perera-Castro & Flexas, 2023)

อัตราหายใจเชิงแสงของใบ

การหายใจเชิงแสง (photorespiration) ของพืช C3 เป็นผลจากการที่เอนไซม์รูบิสโก (Rubisco) สามารถทำปฏิกิริยาได้ทั้งกับ CO_2 (carboxylation) และกับ O_2 (oxygenation) (Eisenhut et al., 2017) ซึ่งกระบวนการหายใจเชิงแสงทำหน้าที่เป็นระบบหมุนเวียนคาร์บอน (carbon recovery system) ซึ่งจะเปลี่ยน 2-ฟอสโฟไกลิโคลเลต (2-phosphoglycolate, 2-PG) ไปเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรต (3-phosphoglycerate, 3-PGA) ที่สามารถกลับเข้าสู่วัฏจักรคัลวินได้ (Bauwe et al., 2012) โดยอัตราหายใจเชิงแสง (R_i) ของพืช C3 สามารถประเมินได้จากการวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สควบคู่กับการวัดปริมาณรังสีฟลูออเรสเซนซ์จากการวัดเส้นตอบสนองต่อแสง ซึ่งจากผลการทดลองในครั้งนี้พบว่าค่า R_i ของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ เพิ่มขึ้นตามระดับ PPF ในช่วง $0\text{--}1200 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ หลังจากนั้น R_i

จะมีค่าสูงคงที่ (ภาพที่ 2c) เมื่อคำนวณค่าอัตราหายใจเชิงแสงสูงสุด ($R_{i \max}$) ของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ พบว่ามีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ โดยกัญชงสายพันธุ์ Auto Blues (Sandy) มีค่า $R_{i \max}$ สูงสุดอยู่ที่ $11.6 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ รองลงมาคือ สายพันธุ์ Sour RNA Seedless, Sour Suver Haze Seedless และ Early Remedy ซึ่งมีค่า $R_{i \max}$ เท่ากับ 10.9, 9.0 และ $7.9 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ตามลำดับ (ตารางที่ 1) ซึ่งค่าที่ประเมินได้มีค่าใกล้เคียงกับค่าที่วัดได้ในพืช C3 หลายชนิด ได้แก่ ข้าวสาลี ที่มีค่าอยู่ในช่วง $9.5\text{--}13.1 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Ye et al., 2019) องุ่น มีค่าอยู่ในช่วง $6\text{--}8 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Zufferey et al., 2000) และพริก มีค่าเท่ากับ $12.7 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Qiu et al., 2019)



ภาพที่ 2 การเปลี่ยนแปลงของ a. ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (ϕ_{PSII}), b. อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR) และ c. อัตราหายใจเชิงแสง (R_i) ที่ระดับความเข้มแสง (PPF) ต่างกันของกัญชง 4 สายพันธุ์ ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ค่าที่แสดงเป็นค่าเฉลี่ย \pm SE ที่ได้จาก 3 ซ้ำ ($n = 3$)

ตารางที่ 1 พารามิเตอร์ที่ได้จากการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงของกัญชง 4 สายพันธุ์ ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ได้แก่ ค่าน้ำไหลปากใบสูงสุด ($g_{s\ max}$), อัตราคายน้ำสูงสุด (E_{max}), ประสิทธิภาพการใช้น้ำสูงสุด (WUE_{max}), จุดชดเชยแสง (I_c), ค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s), อัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (A_{max}), ค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (α), ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (θ), อัตราหายใจในที่มืด (R_d), อัตราสูงสุดของการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (ETR_{max}), สัดส่วนของอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนสูงสุดต่ออัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (ETR_{max}/A_{max}) และอัตราหายใจเชิงแสงสูงสุด ($R_{l\ max}$) ค่าที่แสดงเป็นค่าเฉลี่ย \pm SE ที่ได้จาก 3 ซ้ำ ($n = 3$)

Parameters	Hemp varieties				p-value
	Auto Blues (Sandy)	Sour RNA Seedless	Early Remedy	Sour Suver Haze Seedless	
$g_{s\ max}$, mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	794.8 \pm 77.6	657.5 \pm 50.0	836.2 \pm 56.0	856.8 \pm 98.0	ns
E_{max} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	8.2 \pm 0.5	7.3 \pm 0.6	8.6 \pm 0.6	8.6 \pm 0.3	ns
WUE_{max} , μ molCO ₂ mmol ⁻¹ H ₂ O	3.9 \pm 0.4	4.1 \pm 0.2	3.2 \pm 0.3	3.4 \pm 0.4	ns
I_c , μ molPPF m ⁻² s ⁻¹	82.5 \pm 7.3	92.2 \pm 18.2	99.0 \pm 19.0	77.0 \pm 13.7	ns
I_s , μ molPPF m ⁻² s ⁻¹	1030.2 \pm 92.2	1018.5 \pm 52.9	916.9 \pm 45.9	928.3 \pm 20.9	ns
A_{max} , μ molCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	44.2 \pm 4.8	41.6 \pm 3.6	36.8 \pm 2.2	38.0 \pm 2.7	ns
α , molCO ₂ mol ⁻¹ PPF	0.061 \pm 0.004	0.059 \pm 0.001	0.059 \pm 0.003	0.061 \pm 0.001	ns
θ	0.75 \pm 0.05	0.77 \pm 0.02	0.81 \pm 0.04	0.79 \pm 0.03	ns
R_d , μ molCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	4.88 \pm 0.56	5.20 \pm 0.99	5.70 \pm 1.35	4.50 \pm 0.72	ns
ETR_{max} , μ mol e ⁻ m ⁻² s ⁻¹	362.8 \pm 53.6	323.7 \pm 22.7	244.3 \pm 14.0	256.2 \pm 21.1	ns
ETR_{max}/A_{max} , μ mol e ⁻ μ mol ⁻¹ CO ₂	8.1 \pm 0.7	7.8 \pm 0.1	6.7 \pm 0.1	7.0 \pm 0.1	ns
$R_{l\ max}$, μ molCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	11.6 \pm 1.2 ^a	10.9 \pm 0.5 ^{ab}	7.9 \pm 0.3 ^c	9.0 \pm 0.7 ^{bc}	**

ค่าเฉลี่ยในแนวนอนที่ตามด้วยอักษรเหมือนกันไม่แตกต่างทางสถิติโดยวิธี Duncan's New Multiple Range Test

** = แตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติที่ $p < 0.05$, ns = ไม่แตกต่างทางสถิติ

สรุป

การตอบสนองของกระบวนการสังเคราะห์แสงของกัญชงในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น ภายใต้ PPF หลายระดับในช่วง 0–2000 μ molPPF m⁻² s⁻¹ พบว่าใบกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่า A เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วตามระดับ PPF ที่เพิ่มขึ้นในช่วง 0–1000 μ molPPF m⁻² s⁻¹ แล้วเพิ่มขึ้นอย่างช้าลงเมื่อระดับความเข้มแสงเข้าสู่จุดอิ่มตัวแสง การเพิ่มขึ้นของระดับ PPF ส่งผลให้ปากใบเปิดกว้างมากขึ้นและค่า E เพิ่มขึ้นด้วย โดยค่า A_{max} ของกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์มีค่าอยู่ในช่วง 36.8–44.2 μ molCO₂ m⁻² s⁻¹ มีค่า I_s ซึ่งเป็นระดับ PPF ที่ทำให้ค่า A

เพิ่มขึ้นสูงสุด อยู่ในช่วง 916.9–1030.2 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และมีค่า I_c ซึ่งเป็นระดับ PPF ที่ทำให้ใบพืชเริ่มสังเคราะห์แสง ($A=0$) อยู่ในช่วง 77.0–99.0 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ โดยกัญชงทั้ง 4 สายพันธุ์ มีค่า $\text{ETR}_{\text{max}}/A_{\text{max}}$ อยู่ในช่วง 6.7–8.1 $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol}^{-1}\text{CO}_2$ และมีค่า $R_{l \text{ max}}$ อยู่ในช่วง 7.9–11.6 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ซึ่งระดับความต้องการแสงที่ได้จากการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสงในครั้งนี้สามารถใช้เป็นระดับอ้างอิงสำหรับการจัดการแสงในการปลูกกัญชงต่อไปได้

กิตติกรรมประกาศ

งานวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจาก บริษัท ซีพีโอ อะโกรเทค จำกัด ภายใต้โครงการความร่วมมือวิจัยและพัฒนาสายพันธุ์ และวิธีการปลูกกัญชง ขอขอบคุณการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักงานปลัดกระทรวงการอุดมศึกษา วิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม ขอขอบคุณศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ สำหรับอุปกรณ์และเครื่องมือที่ใช้ในการทดลอง และขอขอบคุณบริษัท ซีพีโอ อะโกรเทค จำกัด สำหรับตัวอย่างพืช และสถานที่ในการทดลอง

เอกสารอ้างอิง

- วินัย อุดขาว, ภฤศนันท์ เอี่ยมเอกสุวรรณ, และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. (2559). การตอบสนองของปากใบและกระบวนการสังเคราะห์แสงของยูคาลิปตัส คามาลดูเลนซิส ต่อสภาวะขาดน้ำจากการชักนำด้วยพอลิเอทิลีนไกลคอล. *วารสารวิทยาศาสตร์เกษตร*, 47(2), 149–161.
- Bauwe, H., Hagemann, M., Kern, R., & Timm, S. (2012). Photorespiration has a dual origin and manifold links to central metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 15(3), 269–275.
- Bauerle, W.L. (2023). *Humulus lupulus* L. strobilus photosynthetic capacity and carbon assimilation. *Plants*, 12(9), 1816.
- Bertoli, A., Tozzi, S., Pistelli, L., & Angelini, L.G. (2010). Fibre hemp inflorescences: From crop-residues to essential oil production. *Industrial Crops and Products*, 32(3), 329–337.
- Bilodeau, S.E., Wu, B., Rufyikiri, A., MacPherson S, & Lefsrud, M. (2019). An update on plant photobiology and implications for cannabis production. *Frontiers in Plant Science*, 10, 296.\

- Bheemanahalli, R., Ramamoorthy, P., Poudel, S., Samiappan, S., Wijewardane, N., & Reddy, K.R. (2022). Effects of drought and heat stresses during reproductive stage on pollen germination, yield, and leaf reflectance properties in maize (*Zea mays* L.). **Plant Direct**, 6(8), 1–14.
- Byrd, G.T., Sage, R.F., & Brown, R.H. (1992). A comparison of dark respiration between C3 and C4 plants. **Plant Physiology**, 100(1), 191–198.
- Cheng, X., Wang, R., Liu, X., Zhou, L., Dong, M., Rehman, M., Fahad, S., Liu, L., & Deng, G. (2022). Effects of light spectra on morphology, gaseous exchange, and antioxidant capacity of industrial hemp. **Frontiers in Plant Science**, 13, 937436.
- Eisenhut, M., Brautigam, A., Timm, S., Florian, A., Tohge, T., Fernie, A.R., Bauwe, H., & Weber, A.P.M. (2017). Photorespiration is crucial for dynamic response of photosynthetic metabolism and stomatal movement to altered CO₂ availability. **Molecular Plant**, 10(1), 47–61.
- Gajdošik, M.S., Vicić, A., Gvozdić, V., Galić, V., Begović, L., & Mlinarić, S. (2022). Effect of prolonged photoperiod on light-dependent photosynthetic reactions in *Cannabis*. **International Journal of Molecular Sciences**, 23(17), 1–19.
- Huber, B.M., Louws, F.J., & Hernández, R. (2021). Impact of different daily light integrals and carbon dioxide concentrations on the growth, morphology, and production efficiency of tomato seedlings. **Frontiers in Plant Science**, 12, 615853.
- Islam, M.J., Ryu, B.R., Azad, M.O.K., Rahman, M.H., Rana, M.S., Kang, C.W., Lim, J.D., & Lim, Y.S. (2021). Comparative growth, photosynthetic pigments, and osmolytes analysis of hemp (*Cannabis sativa* L.) seedlings under an aeroponics system with different LED light sources. **Horticulturae**, 7(8), 239.
- Keller, B., Soto, J., Steier, A., Portilla-Benavides, A.E., Raatz, B., Studer, B., Walter, A., Muller, O., & Urban, M.O. (2024). Linking photosynthesis and yield reveals a strategy to improve light use efficiency in a climbing bean breeding population. **Journal of Experimental Botany**, 75(3), 901–916.

- Li, J., Wu, Y., Feng, X., Hussain, T., Guo, K., & Liu, X. (2024). Nonuniform salinity regulate leaf characteristics and improve photosynthesis of cherry tomatoes under high salinity. **Environmental and Experimental Botany**, 217, 105565.
- Lu, T., Yu, H., Li, Q., Chai, L., & Jiang, W. (2019). Improving plant growth and alleviating photosynthetic inhibition and oxidative stress from low-light stress with exogenous GR24 in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings. **Frontiers in Plant Science**, 10, 490.
- Mittal, S., Kumari, N., & Sharma, V. (2012). Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes. **Plant Physiology and Biochemistry**, 54, 17–26.
- Murovec, J., Eržen, J.J., Flajšman, M., & Vodnik, D. (2022). Analysis of morphological traits, cannabinoid profiles, *THCAS* gene sequences, and photosynthesis in wide and narrow leaflet high-Cannabidiol breeding populations of medical cannabis. **Frontiers in Plant Science**, 13, 786161.
- Nowak, R., Szczepanek, M., Błaszczuk, K., & Hassanpouraghdam, M.B. (2024). Response of photosynthetic efficiency parameters and leaf area index of alternative barley genotypes to increasing sowing density. **Scientific Reports**, 14(1), 29779.
- Oomah, B.D., Busson, M., Godfrey, D.V., & Drover, J.C.G. (2002). Characteristics of hemp (*Cannabis sativa* L.) seed oil. **Food Chemistry**, 76(1), 33–43.
- Perera-Castro, A.V., & Flexas, J. (2023). The ratio of electron transport to assimilation (ETR/A_N): underutilized but essential for assessing both equipment's proper performance and plant status. **Planta**, 257(2), 29.
- Qiu, R., Liu, C., Li, F., Wang, Z., Yang, Z., & Cui, N. (2019). An investigation on possible effect of leaching fractions physiological responses of hot pepper plants to irrigation water salinity. **BMC Plant Biology**, 19, 297.
- Rashid, F.A.A., Scafaro, A.P., Asao, S., Fenske, R., Dewar, R.C., Masle, J., Taylor, N.L., & Atkin, O.K. (2020). Diel- and temperature-driven variation of leaf dark respiration rates and metabolite levels in rice. **New Phytologist**, 228(1), 56–69.

- Rodriguez-Morrison, V., Llewellyn, D., & Zheng, Y. (2021). Cannabis yield, potency, and leaf photosynthesis respond differently to increasing light levels in an indoor environment. **Frontiers in Plant Science**, 12, 646020.
- Sangkanu, S., Pitakbut, T., Phoopha, S., Khanansuk, J., Chandarajoti, K., & Dej-adisai, S. (2023). A comparative study of chemical profiling and bioactivities between Thai and foreign hemp seed species (*Cannabis sativa* L.) plus an in-silico investigation. **Foods**, 13(1), 55.
- Scartazza, A., Fambrini, M., Mariotti, L., Picciarelli, P., & Pugliesi, C. (2020). Energy conversion processes and related gene expression in a sunflower mutant with altered salicylic acid metabolism. **Plant Physiology and Biochemistry**, 148, 122–132.
- Schreiber, U., Bilger, W., Hormann, H. & Neubauer C. (1998). **Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance**. In A.S. Raghavendra (Ed.), *Photosynthesis: A Comprehensive Treatise* (pp. 320–336). Cambridge University Press.
- Senglong, T., Kaveeta, L., & Nanakorn, W. (2009). Effect of sowing date on growth and development of Thai hemp (*Cannabis sativa* L.). **Agriculture and Natural Resources**, 43(3), 423–431.
- Surabhi, G.K., Reddy, K.R., & Singh, S.K. (2009). Photosynthesis, fluorescence, shoot biomass and seed weight responses of three cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) cultivars with contrasting sensitivity to UV-B radiation. **Environmental and Experimental Botany**, 66(2), 160–171.
- Taiz, L., & Zeiger E. (2006). **Plant Physiology**. (4th ed.). Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Tang, K., Struik, P.C., Amaducci, S., Stomph, T.J., & Yin, X. (2017). Hemp (*Cannabis sativa* L.) leaf photosynthesis in relation to nitrogen content and temperature: implications for hemp as a bio-economically sustainable crop. **Global Change Biology Bioenergy**, 9(10), 1573–1587.
- Thornley, J.H., & Johnson. I.R. (1990). **Plant and Crop Modeling—A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology**. (p. 660) In Clarendon Press, Oxford. UK.

- Toledo-Ortiz, G., Johansson, H., Lee, K.P., Bou-Torrent, J., Stewart, K., Steel, G., Rodriguez-Concepción, M., & Halliday, K.J. (2014). The HY5-PIF regulatory module coordinates light and temperature control of photosynthetic gene transcription. **PLOS Genetics**, 10(6), e1004416.
- Valentini, R., Epron, De Angelis, P., Matteucci G., & Dreyer, E. (1995). *In situ* estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell & Environment**, 18(6), 631–640.
- Wang, X., Lewis, J.D., Tissue, D.T., Seemann, J.R., & Griffin K.L. (2001). Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on leaf dark respiration of *Xanthium strumarium* in light and in darkness. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 98(5), 2479–2484.
- Yao, X., Li, C., Li, S., Zhu, Q., Zhang, H., Wang, H., Yu, C., Martin, S.K.S., & Xie, F. (2017). Effect of shade on leaf photosynthetic capacity, light-intercepting, electron transfer and energy distribution of soybeans. **Plant Growth Regulator**, 83, 409–416.
- Ye, Z.P., Liu, Y.G., Kang, H.J., Duan, H.L., Chen, X.M., & Zhou, S.X. (2019). Comparing two measures of leaf photorespiration rate across a wide range of light intensities. **Journal of Plant Physiology**, 240, 153002.
- Zhang, P., Zhang, Z., Li, B., Zhang, H., Hu, J., & Zhao, J. (2020). Photosynthetic rate prediction model of newborn leaves verified by core fluorescence parameters. **Scientific Reports**, 10(1), 3013.
- Zufferey, V., Murisier, F., & Schultz, H.R. (2000). A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. **Vitis**, 39(1), 19–26.