เส้นตอบสนองต่อแสงของกะเพราภายใต้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์หลายระดับ

Photosynthetic Light-Response Curve of Holy Basil (*Ocimum tenuiflorum* L.) under Different Levels of CO_2 Concentrations

วสันต์ ปานนิ่ม[1,2] วินัย อุดขาว[1,2*] อนุชา วงศ์ปราณีกุล[3] รสริน มังกะโรทัย[1,2]
วันณิสา พูลเดช[3] จุฑามณี เวียงวีระชาติ[4] และสรวิศ สิทธิธรรม[4]

Wason Pannim[1,2], Winai Utkhao[1,2*], Anucha Wongpraneekul[3], Rossarin Mongkarothai[1,2],
Wannisa Pooldesh[3], Jutamanee Wiangwirachat[4] and Sorawit Sittitham[4]

Received: October 19, 2023
Revised: December 6, 2023
Accepted: December 12, 2023

Abstract: Light intensity and atmospheric CO_2 concentration (C_a) play important roles in plant photosynthesis. The objectives of this research were to determine the light and CO_2 requirements for maximal photosynthesis and to investigate the effect of elevated C_a on photosynthesis process in holy basil (*Ocimum tenuiflorum* L. 'OC059'). We examined the response of photosynthetic rate under the different levels of light intensity from 0–2500 μmolPPF m^{-2} s^{-1} and C_a from 400–1600 μmolCO_2 mol^{-1}. The result indicated that the maximum gross photosynthetic rate (A_{max}) of holy basil was 35.0 μmolCO_2 m^{-2} s^{-1} at ambient C_a (400 μmolCO_2 mol^{-1}). The light saturation point (I_s) where the net photosynthetic rate (A) reached its maximum was 918.1 μmolPPF m^{-2} s^{-1} and the light compensation point (I_c) was 64.6 μmolPPF m^{-2} s^{-1}. Increasing C_a induced stomatal closure in holy basil, the stomatal conductance (g_s) decreased markedly with elevating the level of C_a. The A_{max} and Is increased with increasing C_a, whereas the quantum efficiency ($\propto$) and dark respiration rate (R_d) decreased. The optimal level of C_a for enhancing maximal photosynthesis in holy basil was 1000 μmolCO_2 mol^{-1}.

Keywords: Holy basil, photosynthesis, light response curve, elevated CO_2 concentration

---

[1] ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จ.นครปฐม 73140
[1] Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom, 73140, Thailand
[2] ศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักงานปลัดกระทรวงการอุดมศึกษา วิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม กรุงเทพฯ 10900
[2] Center of Excellence on Agricultural Biotechnology: (AG-BIO/MHESI), Bangkok 10900, Thailand
[3] ศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน ภาควิชาพืชสวน คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน นครปฐม 73140
[3] Tropical Vegetable Research Center, Department of Horticulture, Faculty of Agriculture at Kamphaeng Saen, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom, 73140, Thailand
[4] สาขาวิชาเทคโนโลยีชีวภาพทางการเกษตร คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ นครปฐม 73140
[4] Program in Agricultural Biotechnology, Faculty of Agriculture at Kamphaeng Saen, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom, 73140, Thailand
*Corresponding author: winai.ut@ku.th

บทคัดย่อ: ระดับความเข้มแสงและความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_a) มีบทบาทสำคัญต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืช งานวิจัยนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อประเมินระดับความต้องการแสงและคาร์บอนไดออกไซด์ที่ทำให้ใบกะเพรามีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด และศึกษาอิทธิพลของระดับ C_a ที่เพิ่มขึ้นต่อกระบวนการสังเคราะห์แสง โดยใช้กะเพราพันธุ์ OC059 เป็นพืชทดลอง ศึกษากระบวนการสังเคราะห์แสงภายใต้ความเข้มแสงหลายระดับในช่วง 0–2500 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และความเข้มข้นของ C_a หลายระดับในช่วง 400–1600 μmolCO_2 mol^{-1} ผลการศึกษาพบว่า ที่ระดับ C_a ของอากาศปกติที่ 400 μmolCO_2 mol^{-1} ใบกะเพรามีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (A_{max}) เท่ากับ 35.0 μmolCO_2 m^{-2} s^{-1} มีค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (Is) ซึ่งเป็นระดับความเข้มแสงที่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) เพิ่มขึ้นสูงสุด เท่ากับ 918.1 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และมีค่าจุดชดเชยแสง (I_c) เท่ากับ 64.6 μmolPPF m^{-2} s^{-1} การเพิ่มขึ้นของระดับ C_a ชักนำให้ปากใบของกะเพราปิดแคบลงมากขึ้น โดยค่านำไหลปากใบ (g_s) ลดลงตามระดับ C_a ที่เพิ่มสูงขึ้น ทั้งค่า A_{max} และ I_s มีค่าเพิ่มขึ้น ในขณะที่ค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (∝) และอัตราหายใจในความมืด (Rd) มีระดับลดลง เมื่อค่า C_a เพิ่มขึ้น โดยระดับ C_a ที่เหมาะสมต่อการชักนำให้กะเพรามีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด คือ 1000 μmolCO_2 mol^{-1}

คำสำคัญ: กะเพรา, การสังเคราะห์แสง, เส้นตอบสนองต่อแสง, ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มขึ้น

คำนำ

กะเพรา (*Ocimum tenuiflorum* L.) เป็นพืชผักที่มีความต้องการบริโภคสูง และใช้ในอุตสาหกรรมอาหาร เช่น อาหารสำเร็จรูปพร้อมรับประทาน อาหารแปรรูป และอาหารแช่แข็งเป็นอย่างมาก (Imaizumi *et al*., 2021; Raksakantong *et al*., 2011) แม้ว่าในปัจจุบันมีการปลูกกะเพราเชิงการค้ากันอย่างแพร่หลาย แต่ข้อมูลและรูปแบบการจัดการปัจจัยการผลิตของกะเพรา เพื่อยกระดับกำลังผลิตให้เต็มศักยภาพของพืชยังมีอยู่อย่างจำกัด โดยเฉพาะข้อมูลความต้องการสภาพอากาศ (climatic requirements) เพื่อใช้ในการจัดการให้เอื้อต่อการเจริญเติบโตและการสร้างผลผลิตของกะเพรายังมีการศึกษากันไม่มากนัก โดยปัจจัยสภาพอากาศที่สำคัญ คือ แสง และก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) ซึ่งเป็นปัจจัยหลักสำหรับใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสงของพืชเพื่อการเติบโต การสร้างมวลชีวภาพ และการสร้างผลผลิต (Gestel *et al*., 2005; Simkin *et al*., 2015) วัตถุประสงค์ของงานวิจัยนี้ ต้องการศึกษาอิทธิพลของความเข้มแสงและระดับของ CO_2 ในอากาศ ต่ออัตราการสังเคราะห์แสงของใบกะเพรา โดยใช้กะเพราพันธุ์ OC059 เป็นพืชทดลอง ซึ่งมีลักษณะใบใหญ่ มีกลิ่นหอม และให้ผลผลิตสูง อีกทั้งยังมีการส่งเสริมให้ปลูกเพื่อบริโภคและผลิตเชิงการค้าโดยศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน (Wongpraneekul *et al*., 2022) โดยข้อมูลที่ได้จากการทดลองในครั้งนี้สามารถใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานในการพัฒนารูปแบบและเทคนิคเชิงปฏิบัติการในการจัดการแสงและระดับ CO_2 ให้ตรงตามความต้องการของกะเพรา เพื่อเพิ่มศักยภาพในการสังเคราะห์แสงและยกระดับผลผลิตพืช นอกจากนี้ยังสร้างความเข้าใจกลไกการตอบสนองของต้นกะเพราภายใต้ระดับ CO_2 ในอากาศที่เพิ่มสูงขึ้นจากผลกระทบของการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศของโลก (climate change) อีกด้วย

อุปกรณ์และวิธีการ

การเตรียมต้นพืชทดลอง

ในการศึกษาครั้งนี้ได้ปลูกต้นกะเพราพันธุ์ OC059 ในโรงเรือนมุ้งตาข่าย ตั้งอยู่ที่ศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จังหวัดนครปฐม โดยเพาะเมล็ดในวัสดุปลูกพีทมอสจนกระทั่งต้นกล้ามีอายุ 30 วัน จึงย้ายปลูกในวัสดุปลูกที่ประกอบด้วยทราย ขุยมะพร้าว และขี้เถ้าแกลบ อัตราส่วน 1:1:1 โดยปริมาตร ในกระถางขนาดเส้นผ่านศูนย์กลาง 12 นิ้ว ให้น้ำพร้อมกับปุ๋ย (fertigation)

ผ่านทางระบบน้ำหยด ประกอบด้วย ปุ๋ยผสมสูตร 15-5-20 ปริมาณ 0.03 กรัมต่อต้นต่อวัน แมกนีเซียมซัลเฟตเฮปตะไฮเดรต ($MgSO_4 \cdot 7H_2O$) ปริมาณ 0.04 กรัมต่อต้นต่อวัน แคลเซียมคลอไรด์ ($CaCl_2$) ปริมาณ 0.07 กรัมต่อต้นต่อวัน และจุลธาตุรวม UNILATE FC ปริมาณ 0.01 กรัมต่อต้นต่อวัน ให้น้ำแก่ต้นพืชวันละ 600 มิลลิลิตรต่อต้นต่อวัน ติดตั้งสถานีอากาศ (WatchDog Mini-Weather Stations รุ่น 2475, Spectrum Technologies Inc., USA) ที่ระดับสูงจากพื้น 2 เมตร เพื่อเก็บข้อมูลสภาพอากาศภายในโรงเรือนตลอดเวลาที่ทำการทดลอง ตั้งแต่เดือนมิถุนายนถึงสิงหาคม 2566 โดยความเข้มแสงในช่วงกลางวัน (6–18 น.) ภายในโรงเรือนมีค่าเฉลี่ย 440.0 μmolPPF m^{-2} s^{-1} อุณหภูมิอากาศเฉลี่ยในช่วงกลางวัน 32 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์ของอากาศช่วงกลางวัน เฉลี่ย 68% และกลางคืน เฉลี่ย 84%

เส้นตอบสนองต่อแสง

นำต้นกะเพราที่มีอายุต้น 57 วัน ซึ่งอยู่ในระยะการเจริญเติบโตทางลำต้น (vegetative stage) มาทำการประเมินกระบวนการสังเคราะห์แสงของใบกะเพราโดยวัดเส้นตอบสนองต่อแสง (photosynthetic light-response curve) ที่ระดับความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ 6 ระดับ วัดใบกะเพราในลำดับที่ 3 นับจากปลายยอด ซึ่งมีค่าดัชนีความเขียว (SPAD index) อยู่ในช่วง 40–45 ในช่วงเวลา 8–12 น. วัดใบด้วยเครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (LI-6800, Licor Inc., USA) ใช้หัววัดแบบ multiphase flash fluorometer chamber (6800-01A) ตั้งให้อุณหภูมิภายในหัววัดคงที่ที่ 28 องศาเซลเซียส ความชื้นสัมพัทธ์อยู่ในช่วง 65–70% อัตราเร็วของอากาศที่ไหลผ่านใบ 400 μmol s^{-1} ขั้นตอนการวัด เริ่มที่ความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ (air CO_2 concentration, C_a) ที่ระดับหนึ่ง วัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สภายใต้ระดับความเข้มแสง (photosynthetic photon flux, PPF) ที่ปรับลดลงเป็นขั้นทั้งหมด 14 ระดับ ตั้งแต่ 2500 จนถึง 0 μmolPPF m^{-2} s^{-1} หลังจากวัดเส้นตอบสนองต่อแสงหนึ่งเส้นแล้ว จึงปรับเปลี่ยน C_a เพิ่มขึ้นอีกทีละระดับ รวมทั้งหมด 6 ระดับ คือ 400, 600, 800, 1000, 1200 และ 1600 μmolCO_2 mol^{-1} เครื่องมือให้ค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthetic rate, A) อัตราคายน้ำ (transpiration rate, E) และค่านำไหลปากใบ (g_s) คำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (water use efficiency, WUE = A/E) นอกจากนี้เครื่องมือยังวัดพารามิเตอร์ที่ใช้ประเมินประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (Photosystem II, PSII) จากค่าปริมาณรังสีฟลูออเรสเซนต์ในขณะที่ใบได้รับแสงขณะนั้น (steady-state fluorescence, F_s) และปริมาณรังสีฟลูออเรสเซนต์สูงสุดในขณะที่ใบได้รับความเข้มแสงสูงมาก (maximum fluorescence, F_m') คำนวณค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในขณะที่ใบได้รับแสง (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 C_3 มีค่า 0.5) I คือความเข้มแสงในช่วงคลื่นสำหรับการสังเคราะห์แสง (PPF) และ α_{leaf} คือ สัมประสิทธิ์การดูดกลืนแสงของใบมีค่า 0.85 (Schreiber *et al.*, 1998) ค่าที่ได้ใช้คำนวณสัดส่วนของอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนต่ออัตราสังเคราะห์สุทธิ (ETR/A) เพื่อการเปรียบเทียบ คำนวณค่านำไหลปากใบสูงสุด (g_s max) และอัตราคายน้ำสูงสุด (E_{max}) โดยเฉลี่ยค่า g_s และ E ที่ระดับความเข้มแสง PPF สูงกว่า 1200 μmolPPF m^{-2} s^{-1} ตามวิธีการของวินัยและคณะ (2559)

การประเมินค่าพารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสง

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิกับความเข้มแสง อยู่ในรูปของสมการ non-rectangular hyperbola (Thornley and Johnson, 1990) ดังนี้

$$A = \frac{\alpha I + A_{max} - \sqrt{(\alpha I + A_{max})^2 - 4\theta\alpha I A_{max}}}{2\theta} - R_d$$

เมื่อ $\propto$ คือ ประสิทธิภาพการใช้แสง (quantum efficiency) เป็นค่าความชันในช่วงความเข้มแสงต่ำ (0–100 μmolPPF m^{-2} s^{-1}) θ คือ ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (curvature factor) R_d คืออัตราหายใจในที่มืด (dark respiration rate) A คืออัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthetic rate) และ A_{max} คือ อัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (maximum gross photosynthetic rate) 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

การวิเคราะห์ข้อมูลทางสถิติ

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

ผลการทดลองและวิจารณ์

เส้นตอบสนองต่อแสง

ความสัมพันธ์ระหว่างค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) กับค่าความเข้มแสง (PPF) หรือเส้นตอบสนองต่อแสงของใบกะเพรา ภายใต้ระดับความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศ (C_a) ที่แตกต่างกันตั้งแต่ 400–1600 μmolCO_2 mol^{-1} แสดงลักษณะคล้ายกันแต่มีระดับค่าที่ต่างกัน (Figure 1a) โดยค่า A เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วตาม PPF ที่เพิ่มขึ้นในช่วงแรกตั้งแต่ระดับ 0–1000 μmolCO_2 mol^{-1} แล้วเริ่มเพิ่มขึ้นอย่างช้าลง ค่า A มีระดับลู่เข้าสู่ค่าสูงคงที่เมื่อความเข้มแสงถึงจุดอิ่มตัวแสง (I_s) (Figure 1a) ซึ่งเป็นช่วงที่ค่า A ถูกควบคุมด้วยความเข้มข้นของ CO_2 (Lang *et al.*, 2013) โดยค่า A เพิ่มขึ้นตามระดับ C_a ที่เพิ่มสูงขึ้นในช่วง 400–1000 μmolCO_2 mol^{-1} และมีค่าคงที่ในช่วง 1000–1200 μmolCO_2 mol^{-1} และมีค่าลดลงอย่างมีนัยสำคัญเมื่อระดับ C_a เท่ากับ 1600 μmolCO_2 mol^{-1} (Figure 1a) เมื่อเปรียบเทียบค่า A ของใบกะเพราภายใต้ความเข้มแสง 2500 μmolPPF m^{-2} s^{-1} พบว่า ค่า A2500 สูงสุดเกิดขึ้นที่ระดับ Ca 1000 μmolCO_2 mol^{-1} มีค่า 47.3 μmolCO_2 m^{-2} s^{-1} และค่า A2500 ต่ำสุดเกิดขณะที่ C_a อยู่ในระดับอากาศปกติที่ 400 μmolCO_2 mol^{-1} มีค่า 29.5 μmolCO_2 mol^{-1} (Table 1) แสดงให้เห็นว่า ค่า A ของใบกะเพราสามารถเพิ่มขึ้นเมื่อได้รับ CO_2 เพิ่มขึ้นในสภาพที่มีความเข้มแสงเพียงพอ

เมื่อพิจารณาการเปลี่ยนแปลงของค่านำไหลปากใบ (g_s) กับค่า PPF ที่ระดับ C_a ของอากาศปกติ (400 μmolCO_2 mol^{-1}) พบว่าค่า g_s เพิ่มขึ้นตาม PPF ตั้งแต่ระดับ 0–400 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และลู่เข้าสู่ค่าสูงสุดคงที่เมื่อระดับ PPF สูงกว่าระดับนี้ (Figure 1b) โดยที่ระดับ C_a 400 μmolCO_2 mol^{-1} นี้ ใบกะเพรามีค่านำไหลปากใบสูงสุด ($g_{s\,max}$) เท่ากับ 782.8 mmolH_2O m-2 s-1 และมีค่าอัตราคายน้ำสูงสุด (E_{max}) อยู่ที่ 10.3 mmolH_2O m^{-2} s^{-1} (Table 1) แต่เมื่อระดับ C_a สูงขึ้นจากระดับอากาศปกติตั้งแต่ 600–1600 μmolCO_2 mol^{-1} พบว่ารูปแบบการเปลี่ยนแปลงของค่า g_s และ PPF มีลักษณะที่ต่างออกไป โดยค่า g_s เพิ่มขึ้นตามระดับ PPF ในช่วง 0–400 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และโค้งเข้าหาระดับสูงสุดคงที่ในช่วง PPF ที่ 600–1200 μmolCO_2 mol^{-1} และ g_s มีค่าลดลงเมื่อระดับความเข้มแสงสูงกว่า 1200 μmolPPF m^{-2} s^{-1} (Figure 1b) โดย g_s มีค่าลดลงเมื่อระดับ C_a เพิ่มสูงขึ้นจากระดับอากาศปกติ ซึ่งส่งผลให้อัตราคายน้ำ (E) ของใบกะเพราลดลงตามไปด้วย (Figure 1c) โดยการเพิ่มขึ้นของ CO_2 จากระดับอากาศปกติสู่ระดับ 600, 800, 1000, 1200 และ 1600 μmolCO_2 mol^{-1} ส่งผลให้ค่า $g_{s\,max}$ ลดลง 40.9, 51.6, 54.2, 61.0 และ 70.4% ตามลำดับและค่า E_{max} ลดลง 35.7, 39.3, 46.3, 51.8 และ 63.8% ตามลำดับ เมื่อเทียบกับค่าที่ระดับ C_a ปกติ (Table 1)

การเพิ่มขึ้นของค่า A และการลดลงของค่า E ภายใต้ระดับ C_a เพิ่มขึ้น ส่งผลโดยตรงให้ค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำ (WUE) ของใบกะเพราเพิ่มสูงขึ้นตามไปด้วย (Figure 1d) สอดคล้องกับ

การศึกษาอิทธิพลของระดับ C_a ต่ออัตราแลกเปลี่ยนแก๊สของพืช C3 หลายชนิด ได้แก่ ข้าวบาร์เลย์ (Pérez-López *et al*., 2009) ทานตะวัน (Vanaja *et al*., 2011) มะเขือเทศ (Mamatha *et al*., 2014) และแตงกวา (Li *et al*., 2022) ที่พบว่า การเพิ่มขึ้นของระดับ C_a ของอากาศที่ต้นพืชสัมผัสจากระดับปกติ (400 μmolCO_2 mol^{-1}) ส่งผลให้อัตราสังเคราะห์แสงของใบเพิ่มขึ้น แต่ชักนำให้ปากใบปิดแคบลง และมีอัตราคายน้ำของใบลดลง และส่งผลต่อเนื่องให้ใบพืชมีค่าประสิทธิภาพการใช้น้ำเพิ่มสูงขึ้น (Barton *et al*., 2012; Dong *et al.* 2018)

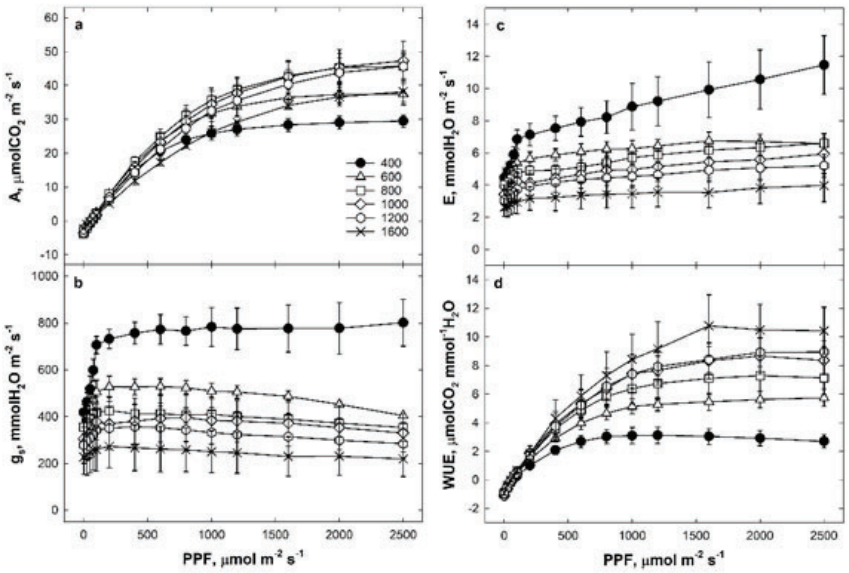

Figure 1 Light response curves of a. net photosynthetic rate (A), b. stomatal conductance (g_s), c. transpiration rate (E) and d. water use efficiency (WUE) of holy basil 'OC059' under six levels of CO_2 concentrations. Values are means ± SE (n = 3).

Table 1 Parameters of light response measurement of holy basil 'OC059' under six levels of CO_2 concentrations (C_a). Net photosynthetic rate at PPF 2500 μmol m^{-2} s^{-1}(A_{2500}), maximum stomatal conductance ($g_{s\,max}$), and maximum transpiration rate (E_{max}).

Parameters	C_a, μmolCO_2 mol^{-1}						p-value
	400	600	800	1000	1200	1600	
A_{2500}, μmolCO_2 m^{-2} s^{-1}	29.5 ± 1.8^b	37.5 ± 3.1^{ab}	45.7 ± 3.6^a	47.3 ± 5.9^a	45.7 ± 5.4^a	38.2 ± 3.1^{ab}	**
$g_{s\,max}$, mmolH_2O m^{-2} s^{-1}	782.8 ± 99.8^a	462.3 ± 15.6^b	378.8 ± 21.5^b	358.9 ± 50.3^b	305.4 ± 73.4^b	231.5 ± 82.6^b	**
E_{max}, mmolH_2O m^{-2} s^{-1}	10.3 ± 1.7^a	6.6 ± 0.4^b	6.3 ± 0.5^b	5.5 ± 1.1^b	5.0 ± 0.7^b	3.7 ± 1.0^b	**

Values are means ± SE (n = 3). Means within a row followed by the different letters are significantly different (Duncan's New Multiple Range test, $p < 0.05$). **, statistically significant difference at $p < 0.05$;

ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง

ประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบแสงสอง (ϕ_{PSII}) ของแต่ละเส้นตอบสนองต่อแสงมีค่าลดลงเมื่อระดับ PPF เพิ่มสูงขึ้น (Figure 2a) แสดงว่าระดับ PPF ที่สูงขึ้นนั้นทำให้สัดส่วนของปริมาณโฟตอนแสงที่นำไปใช้ในปฏิกิริยาจากแสง (photochemical reaction) ต่อปริมาณโฟตอนแสงทั้งหมดที่ใบพืชดูดรับไว้ในขณะที่ใบได้รับแสงลดต่ำลง โดย ϕ_{PSII} มีค่าลดลงตามระดับ C_a ที่เพิ่มขึ้น (Figure 2a) ในขณะที่ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (ETR) กับค่า PPF มีลักษณะคล้ายกันกับความสัมพันธ์ระหว่างค่า A และ PPF (Figure 1a และ 2b) นอกจากนี้ยังพบว่าสัดส่วนของอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนต่ออัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (ETR/A) มีค่าลดลงเมื่อระดับ C_a เพิ่มสูงขึ้น (Figure 2c) สะท้อนว่าพลังงานแสงที่ใบดูดซับไว้อาจถูกนำไปใช้ในกระบวนการอื่นที่ไม่เกี่ยวข้องกับกระบวนการสังเคราะห์แสง เช่น กระบวนการหายใจเชิงแสง (photorespiration) ลดลง (Biehler and Fock, 1996) ซึ่งเมื่อสัดส่วนของ CO_2 ต่อ O_2 ในอากาศเพิ่มขึ้น จะส่งผลให้กระบวนการคาร์บอกซิเลชันของเอนไซม์ Rubisco สามารถเกิดได้รวดเร็วขึ้น ในขณะที่กระบวนการออกซิจีเนชันเกิดลดลง ซึ่งส่งผลต่อเนื่องให้กระบวนการหายใจเชิงแสงของพืช C3 เกิดลดลงหรือช้าลงตามไปด้วย (Bowes, 1993)

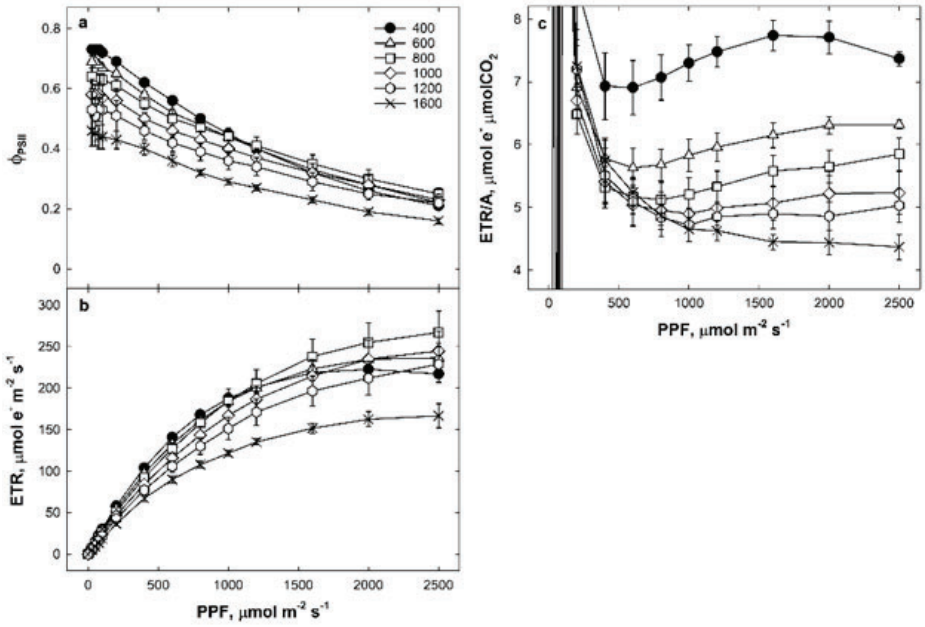

Figure 2 Light response curves of a. quantum efficiency of PSII (ϕ_{PSII}), b. electron transport rate (ETR) and c. ratio of apparent electron transport rate to net photosynthetic rate (ETR/A) of holy basil 'OC059' under six levels of CO_2 concentrations. Values are means ± SE (n = 3).

พารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสง

พารามิเตอร์ที่ได้จากการเข้ารูปสมการเส้นตอบสนองต่อแสง แสดงใน (Table 2) พบว่าใบกะเพราที่ระดับ C_a ปกติ (400 µmolCO_2 mol^{-1}) มีค่าประสิทธิภาพการใช้แสง ($\propto$) เท่ากับ 0.056 ซึ่งใกล้เคียงกับค่า $\propto$ ของพืช C3 โดยทั่วไปที่มีค่า 0.05 (Taiz and Zeiger, 2006) มีค่าอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (A_{max}) เท่ากับ 35.0 µmolCO_2 m^{-2} s^{-1} มีค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (I_s) ซึ่งเป็นระดับความเข้มแสงที่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิขึ้นสูงสุด อยู่ที่ระดับ 918.1 µmolPPF m^{-2} s^{-1} และมีค่าจุดชดเชยแสง (I_c) ซึ่งเป็นระดับความเข้มแสงที่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงเท่ากับอัตราหายใจ อยู่ที่ 64.6 µmolPPF m^{-2} s^{-1} (Table 2) ซึ่งค่าพารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสงของกะเพรา

ที่ประเมินได้สูงกว่าค่าที่วัดได้จากการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสงของพืชในสกุลเดียวกัน เช่น โหระพา (*Ocimum basilicum* L.) ที่มีค่า A_{max} อยู่ในช่วง 24.9–28.1 μmolCO_2 m^{-2} s^{-1} ค่า I_s อยู่ในช่วง 419.8–545.3 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และค่า I_c อยู่ในช่วง 26.5–26.8 μmolPPF m^{-2} s^{-1} (Park *et al*., 2016)

ประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงของใบกะเพราสามารถยกระดับให้สูงขึ้นได้เมื่อเพิ่มระดับ C_a ในอากาศ โดยระดับของ CO_2 ที่เพิ่มขึ้นจากระดับอากาศปกติที่ 400 μmolCO_2 mol^{-1} เป็นระดับ 600, 800, 1000, 1200 และ 1600 μmolCO_2 mol^{-1} ทำให้ค่า A_{max} เพิ่มขึ้น 26.8, 57.6, 62.9, 49.7 และ 35.8% ตามลำดับ เมื่อเทียบกับค่าที่ระดับ C_a ปกติ (Table 2) จากผลการทดลองแสดงให้เห็นว่า การเพิ่มระดับ C_a ที่ 1000 μmolCO_2 mol^{-1} จะส่งผลให้ใบกะเพรามีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด ซึ่งการเพิ่ม C_a ที่ระดับสูงกว่านี้จะไม่คุ้มทุนต่อการเพิ่มประสิทธิการสังเคราะห์แสงของกะเพรา ซึ่งเป็นผลมาจากกลไกการปิดแคบลงมากของปากใบภายใต้ระดับ C_a ที่สูงขึ้นมาก (Figure 1a และ Table 1) ทำให้กระบวนการคาร์บอกซิเลชันถูกจำกัดด้วยอัตราการแพร่เข้าของ CO_2 (Sharkey *et al*., 2007; Pan *et al*., 2020)

เมื่อพิจารณาความสัมพันธ์ของพารามิเตอร์ของเส้นตอบสนองต่อแสงกับค่า C_a พบว่า การเพิ่มขึ้นของค่า C_a ไม่มีผลต่อค่าควบคุมความโค้ง (θ) ของเส้นตอบสนองต่อแสงและค่า I_c ของใบกะเพรา (Table 2) โดยการเพิ่มขึ้นของระดับ C_a ทำให้ค่า θ และค่าอัตราหายใจในที่มืด (R_d) ลดลงอย่างมีนัยสำคัญ ในขณะที่ค่า I_s มีค่าเพิ่มสูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญตามการเพิ่มขึ้นของค่า C_a (Table 2) ซึ่งการลดลงของค่า R_d และการเพิ่มขึ้นของค่า I_s ภายใต้การเพิ่มขึ้นของระดับ CO_2 ของอากาศ ยังพบในพืชอื่นหลายชนิด เช่น ฝ้าย (Zhao *et al*. , 2004), ถั่วปากอ้า (Avola *et al*., 2008), ผักโขม (ศรีสังวาลย์ และสุนทรี, 2554), ข้าว (ศรีสังวาลย์ และสุนทรี, 2559) และผักกาดหอม (Song *et al*., 2022)

Table 2 Summary of parameters of light response curves of holy basil 'OC059' under six levels of CO_2 concentrations (C_a). Maximum gross photosynthetic rate (A_{max}), quantum efficiency ($\propto$), curvature factor (θ), dark respiration rate (R_d), light saturation point (I_s), and light compensation point (I_c).

Parameters	C_a, μmolCO_2 mol^{-1}						p-value
	400	600	800	1000	1200	1600	
A_{max}, μmolCO_2 m^{-2} s^{-1}	35.0 ± 2.2b	44.5 ± 3.2^{ab}	55.2 ± 3.8^{a}	57.1 ± 7.0^{a}	52.5 ± 3.1^{a}	47.6 ± 5.1^{ab}	**
$\propto$, molCO_2 mol^{-1} PPF	0.056 ± 0.001^{ab}	0.061 ± 0.003^{a}	0.060 ± 0.005^{a}	0.052 ± 0.005^{ab}	0.044 ± 0.006^{bc}	0.037 ± 0.003^{c}	**
θ	0.82 ± 0.08	0.80 ± 0.06	0.78 ± 0.06	0.81 ± 0.02	0.84 ± 0.09	0.80 ± 0.07	ns
R_d, μmolCO_2 m^{-2} s^{-1}	3.51 ± 0.51^{ab}	3.42 ± 0.51^{ab}	3.58 ± 0.42^{a}	3.22 ± 0.22^{abc}	2.30 ± 0.27^{bc}	2.08 ± 0.14^{c}	**
I_s, μmolPPF m^{-2} s^{-1}	918.1 ± 126.2^{c}	1052.5 ± 55.9^{bc}	1254.6 ± 78.6^{abc}	1348.5 ± 117.9^{ab}	1382.1 ± 91.2^{ab}	1450.1 ± 165.7^{a}	**
I_c, μmolPPF m^{-2} s^{-1}	64.6 ± 9.5	57.3 ± 7.0	60.4 ± 2.6	62.8 ± 2.0	53.6 ± 2.4	57.7 ± 8.1	ns

Values are means ± SE (n = 3). Means within a row followed by the different letters are significantly different (Duncan's New Multiple Range test, $p < 0.05$). **, statistically significant difference at $p < 0.05$; ns = non-significant difference at $p < 0.05$.

สรุป

การตอบสนองของกระบวนการสังเคราะห์แสงของกะเพรา ภายใต้ PPF หลายระดับในช่วง 0–2500 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และค่า C_a หลายระดับในช่วง 400–1600 μmolCO_2 mol^{-1} พบว่า ใบกะเพราภายใต้ระดับ C_a ในอากาศปกติที่ 400 μmolCO_2 mol^{-1} มีค่า A_{max} เท่ากับ 35.0 μmolCO_2 m^{-2} s^{-1} มีค่า I_s ซึ่งเป็นระดับ PPF ที่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิขึ้นสูงสุด อยู่ที่ 918.1 μmolPPF m^{-2} s^{-1} และมีค่า I_c ซึ่งเป็นระดับ PPF ที่ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงเท่ากับอัตราหายใจ เท่ากับ 64.6 μmolPPF m^{-2} s^{-1} การเพิ่มสูงขึ้นของค่า C_a ส่งผลโดยตรงให้ปากใบของกะเพราปิดแคบลงมากขึ้น ทั้งค่า g_s, $g_{s\ max}$, E, E_{max}, ϕ_{PSII}, ETR/A, $\propto$ และ Rd ลดลง ในขณะที่ค่า A, A_{max}, WUE และ I_s เพิ่มสูงขึ้น เมื่อค่า C_a เพิ่มขึ้นจากระดับอากาศปกติ โดยระดับ C_a ที่เหมาะสมต่อการชักนำให้กะเพรามีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด คือ 1000 μmolCO_2 mol^{-1}

กิตติกรรมประกาศ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักงานปลัดกระทรวงการอุดมศึกษา วิทยาศาสตร์ วิจัยและนวัตกรรม ขอขอบคุณศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ สำหรับอุปกรณ์และเครื่องมือที่ใช้ในการทดลอง และขอขอบคุณศูนย์วิจัยและพัฒนาพืชผักเขตร้อน คณะเกษตร กำแพงแสน มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ สำหรับเมล็ดพันธุ์ โรงเรือน และสถานที่ในการทดลอง

เอกสารอ้างอิง

วินัย อุดขาว, ภฤศนันท์ เอี่ยมเอกสุวรรณ และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2559. การตอบสนองของปากใบและกระบวนการสังเคราะห์แสงของยูคาลิปตัส คามาลดูเลนซิส ต่อสภาวะขาดน้ำจากการชักนำด้วยพอลิเอทิลีนไกลคอล. วารสารวิทยาศาสตร์เกษตร 47(2): 149–161.

ศรีสังวาลย์ ลายวิเศษกุล และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2554. เส้นตอบสนองต่อแสงของใบผักโขมภายใต้ความเข้มข้นหลายระดับของคาร์บอนไดออกไซด์. วารสารวิทยาศาสตร์เกษตร 42(2): 193–202.

ศรีสังวาลย์ ลายวิเศษกุล และสุนทรี ยิ่งชัชวาลย์. 2559. ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบธงของข้าวพันธุ์ กข41, ปทุมธานี1 และขาวดอกมะลิ105 ภายใต้การเพิ่มขึ้นของ CO_2. วารสารวิทยาศาสตร์เกษตร 48(1): 36–47.

Avola, G., V. Cavallaro, C. Patane` and E. Riggi. 2008. Gas exchange and photosynthetic water use efficiency in response to light, CO_2 concentration and temperature in *Vicia faba*. Journal of Plant Physiology 165(8): 796–804.

Barton, C.V.M., R.A. Duursma, B.E. Medlyn, D.S. Ellsworth, D. Eamus, D.T. Tissue, M.A. Adams, J. Conroy, K.Y. Crous, M. Liberloo, M. Löw, S. Linder and R.E. McMurtrie. 2012. Effects of elevated atmospheric [CO_2] on instantaneous transpiration efficiency at leaf and canopy scales in *Eucalyptus saligna*. Global Change Biology 18(2): 585–595.

Biehler, K and H. Fock. 1996. Evidence for the contribution of the mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. Plant Physiology 112(1): 265–272.

Bowes., G. 1993. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO_2. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 44: 309–332.

Dong, J., N. Gruda, S. K. Lam, X. Li and Z. Duan. 2018. Effects of elevated CO_2 on nutritional quality of vegetables: A review. Frontiers in Plant Science 9(924): 1–11.

Gestel, N.C., A.D. Nesbit, E.P. Gordon, C. Green, P.W. Pare, L. Thompson, E.B. Peffley and D.T. Tissue. 2005. Continuous light may induce photosynthetic downregulation in onion – consequences for growth and biomass partitioning. Physiologia Plantarum 125(2): 235–246.

Imaizumi, T., P. Jitareerat, N. Laohakunjit and N. Kaisangsri. 2021. Effect of microwave drying on drying characteristics, volatile compounds and color of holy basil (*Ocimum tenuiflorum* L.). Agriculture and Natural Resources 55: 1–6.

Lang, Y., M. Wang, G.C. Zhang and Q.K. Zhao. 2013. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions. Photosynthetica 51(3): 370–378.

Li, D., J. Dong, N.S. Gruda, X. Li and Z. Duan. 2022. Elevated root-zone temperature promotes the growth and alleviates the photosynthetic acclimation of cucumber plants exposed to elevated [CO_2]. Environmental and Experimental Botany 194: 1–16.

Mamatha, H., N.K. Srinivasa Rao, R.H. Laxman, K.S. Shivashankara, R.M. Bhatt and K.C. Pavithra. 2014. Impact of elevated CO_2 on growth, physiology, yield, and quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) cv. Arka Ashish. Photosynthetica 52(4): 519–528.

Pan, T., Y. Wang, L. Wang, J. Ding, Y. Cao, G. Qin, L. Yan, L. Xi, J. Zhang and Z. Zou. 2020. Increased CO_2 and light intensity regulate growth and leaf gas exchange in tomato. Physiologia Plantarum 168(3): 694–708.

Park, K.S., K. Bekhzod, J.K. Kwon and J.E. Son. 2016. Development of a coupled photosynthetic model of sweet basil hydroponically grown in plant factories. Horticulture Environment and Biotechnology 57(1): 20–26.

Pérez-López, U., A. Robredo, M. Lacuesta, A. Mena-Petite and A. Munoz-Rueda. 2009. The impact of salt stress on the water status of barley plants is partially mitigated by elevated CO_2. Environmental and Experimental Botany 66(3): 463–470.

Raksakantong, P., S. Siriamornpun, J. Ratseewo and N. Meeso. 2011. Optimized drying of kaprow leaves for industrial production of holy basil spice powder. Drying Technology 29: 974–983.

Schreiber, U., W. Bilger, H. Hormann and C. Neubauer. 1998. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance. 320-336 pp.*in*: A.S. Raghavendra AS (ed) Photosynthesis: A Comprehensive Treatise. Cambridge University Press, Cambridge.

Sharkey, T.D., C.J. Bernacchi, G.D. Farquhar and E.L. Singsaas. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. Plant, Cell and Environment 30(9): 1035–1040.

Simkin, A.J., L. McAusland, L.R. Headland, T. Lawson and C. A. Raines. 2015.

Multigene manipulation of photosynthetic carbon assimilation increases CO_2 fixation and biomass yield in tobacco. Journal of Experimental Botany 66(13): 4075–4090.

Song, H., P. Wu, X. Lu, B. Wang, T. Song, Q. Lu, M. Li and X. Xu. 2022. Comparative physiological and transcriptomic analyses reveal the mechanisms of CO_2 enrichment in promoting the growth and quality in *Lactuca sativa*. PLOS ONE. 18(2).

Taiz, L and E. Zeiger. 2006. Plant Physiology. 4th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts. 764 p.

Thornley, J.H and I.R. Johnson. 1990. Plant and Crop Modeling — A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology. Clarendon Press, Oxford. UK. 660 p.

Vanaja, M., S.K. Yadav, G. Archana, N. Jyothi Lakshmi, P.R. Ram Reddy, P. Vagheera, S.K. Abdul Razak, M. Maheswari and B. Venkateswarlu. 2011. Response of C_4 (maize) and C_3 (sunflower) crop plants to drought stress and enhanced carbon dioxide concentration. Plant, Soil and Environment 57(5): 207–215.

Wongpraneekul, A., T. Havananda and K. Luengwilai. 2022. Variation in aroma level of holy basil (*Ocimum tenuiflorum* L.) leaves is related to volatile composition, but not trichome characteristics. Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants 27: 1–8.

Zhao, D., K.R. Reddy, V.G. Kakani, A.R. Mohammed, J.J. Read and W. Gao. 2004. Leaf and canopy photosynthetic characteristics of cotton (*Gossypium hirsutum*) under elevated CO_2 concentration and UV-B radiation. Journal of Plant Physiology 161(5): 581–590.