

ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบธงของข้าวพันธุ์ กข41, ปทุมธานี1 และขาวดอกมะลิ105 ภายใต้การเพิ่มขึ้นของ CO₂

Flag Leaf Photosynthesis of Rice var. RD41, Pathum Thani1 and Khao Dawk Mali105 under Elevated CO₂

ศรีสังวาลย์ ลายวิเศษกุล^{1,2,3} และ สุนทรี ยิ่งัชชาลย์^{1,2*}
Srisangwan Laywisadkul^{1,2,3} and Suntaree Yingjajaval^{1,2*}

¹ ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน จ.นครปฐม 73140

² ศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี
สำนักงานคณะกรรมการอุดมศึกษา กรุงเทพฯ 10900

³ ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยนเรศวร จ.พิษณุโลก 65000

¹ Center for Agricultural Biotechnology, Kasetsart University, Kamphaeng Saen Campus, Nakhon Pathom 73140 Thailand

² Center of Excellence on Agricultural Biotechnology: (AG-BIO/PERDO-CHE), Bangkok 10900 Thailand

³ Biology Department, Faculty of Science, Naresuan University, Phisanulok 65000 Thailand

รับเรื่อง: กรกฎาคม 2559

Received: July 2016

รับตีพิมพ์: กันยายน 2559

Accepted: September 2016

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

ABSTRACT: Photosynthesis potential of the flag leaf of three varieties of rice, RD41, Pathum Thani1 (PTT1) and Khao Dawk Mali 105 (KDML105) were evaluated. The plants were grown in pots under natural light condition until flowering. Measurement included light response functions under three levels of air CO₂ concentration, C_a = 400, 600, and 800 μmolCO₂ mol⁻¹. At C_a 400 μmolCO₂ mol⁻¹, all varieties had similar maximum gross photosynthetic rate (P_m) of 30–31 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹. KDML105 required the highest light saturation, generated the highest rates of electron transport (ETR), and photo-respiration (R_p), resulting in having the lowest ratio of CO₂ fixed per electron transported (dA/dETR). On the other hand, KDML105 had the lowest level of stomatal conductance (g_s), which potentially limited the rate of its net photosynthesis. As C_a levels increased, the whole light response functions were elevated. P_m of RD41 and PTT1 increased 77–103%, while increase of KDML105 was 32%. ETR increased but R_p decreased substantially. Consequently, dA/dETR improved by 40–50%. Of most interest, RD41 and PTT1 could maintain high g_s under increasing C_a. KDML105, on the contrary, responded by reducing g_s in succession, resulting in gaining less benefit from higher C_a. Measurement of carboxylation process showed that all 3 varieties had similar CO₂ compensation points of 58–59 μmolCO₂ mol⁻¹ with leaf temperature between 31.2–32.7 °C. The carboxylation efficiency was high in the range of 124–156 mmolCO₂ m⁻² s⁻¹.

Keywords: Rice, light response, elevated CO₂ concentration, stomatal conductance, carboxylation efficiency

บทคัดย่อ

การศึกษานี้ประเมินศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบธงข้าว 3 พันธุ์ คือ กข41 (RD41) ปทุมธานี1 (PTT1) และ ขาวดอกมะลิ105 (KDML105) ปลูกลงในกระถางภายใต้สภาวะแสงธรรมชาติจนถึงระยะออกดอก วัดเส้นตอบสนองต่อแสงภายใต้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศ (C_a) 3 ระดับ คือ 400, 600 และ 800 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ผลการศึกษาพบว่า ที่ C_a 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ทุกพันธุ์มีอัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (P_m) ใกล้เคียงกันที่ 30–31 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ พันธุ์ KDML105 มีความต้องการความเข้มแสง มีอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (ETR) และมีอัตราหายใจเชิงแสง (R_L) สูงกว่าอีก 2 พันธุ์ ส่งผลให้มีประสิทธิภาพการตรึง CO_2 ต่อจำนวนอิเล็กตรอน ($dA/dETR$) ต่ำที่สุด ค่านำไหลปากใบ (g_s) ของ KDML105 มีระดับต่ำที่สุด ซึ่งทำให้น่าจะเป็นปัจจัยที่จำกัดอัตราการสังเคราะห์แสงเมื่อเพิ่มระดับ C_a สูงขึ้น พบว่า P_m ของ RD41 และ PTT1 มีค่าเพิ่มขึ้นอีก 77–103% แต่ KDML105 เพิ่มได้ก็เพียง 32% ในขณะที่ ETR และ R_L ลดลง ทำให้ประสิทธิภาพค่า $dA/dETR$ ของข้าวมีระดับเพิ่มขึ้นได้อีก 40–50% ประเด็นที่น่าสนใจที่สุดคือ ภายใต้ C_a ที่เพิ่มขึ้นอีก 2 ระดับ RD41 และ PTT1 สามารถรักษาค่า g_s ให้สูงอยู่ได้ ในทางตรงข้าม KDML105 ตอบสนองโดยปิดปากใบแคบลงตามลำดับ ทำให้ข้าวพันธุ์นี้ได้รับประโยชน์น้อยกว่าจากการเพิ่มขึ้นของปริมาณ CO_2 ในอากาศ

การศึกษาระบบการคาร์บอกซิเลชันให้ผลว่า ข้าวทั้ง 3 พันธุ์ มีจุดชดเชย CO_2 ใกล้เคียงกัน คือ 58–59 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ โดยมีอุณหภูมิใบอยู่ระหว่าง 31.2–32.7 °C ประสิทธิภาพการคาร์บอกซิเลชันมีค่าสูงอยู่ในช่วง 124–156 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

คำสำคัญ: ข้าว, เส้นตอบสนองต่อแสง, ระดับคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มขึ้น, ค่านำไหลปากใบ, ประสิทธิภาพการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์

บทนำ

ปริมาณแสงที่ข้าวได้รับในแต่ละระยะการเจริญเติบโตมีผลกระทบต่อ การสร้างมวลชีวภาพและผลผลิตแตกต่างกัน มีรายงานว่าปริมาณแสงที่ต้นข้าวได้รับที่ระยะ 45 วันก่อนการเก็บเกี่ยวสัมพันธ์ใกล้ชิดกับผลผลิต (De Datta, 1933) ต้นข้าวที่มีการพร่างแสง 53% ในระยะที่เมล็ดกำลังพัฒนามีปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบธงเพิ่มขึ้น แต่อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิลดลง ส่งผลให้ผลผลิตลดลงอย่างชัดเจนเนื่องจากการติดเมล็ด (spikelet filling) และน้ำหนักเมล็ดลดลง (Wang *et al.*, 2015) นอกจากนี้ยังพบว่า สภาพความเข้มแสงต่ำต่อเนื่องเช่นเมื่อมีเมฆมากหรือฝนตกในระยะที่เมล็ดกำลังพัฒนาทำให้ผลผลิตลดลงและเมล็ดมีคุณภาพต่ำ (Liu *et al.*, 2014) แต่ไม่มีผลกระทบต่อคุณค่าทางอาหาร (Liang *et al.*, 2015)

ใบข้าวมีอายุต่างกันตามตำแหน่งที่เกิด โดยใบที่อยู่ด้านบนมีอายุน้อยที่สุด อีกทั้งตำแหน่งของใบยังเป็นตัวกำหนดทิศทางการลำเลียงสารอาหาร ใบข้าวที่อยู่ด้านบนจะส่งสารอาหารขึ้นไปยังรวง ในระยะออกดอกมีใบข้าวที่ทำงานได้อยู่ประมาณ 5–6 ใบ เมื่อถึงระยะสุกแก่ จะเหลือใบที่เกิดขึ้นทีหลังที่ยังทำงานได้ 2 ใบ คือใบธงที่อยู่ด้านบนสุด และใบที่อยู่ต่ำลงจากใบธง สองใบนี้มีอายุใบยาวนานที่สุด (Yoshida, 1981) การสังเคราะห์แสงของใบธงมีอิทธิพลมากในระยะที่ข้าวออกดอก ผสมเกสรและสร้างเมล็ด ถ้าใบธงได้รับแสงแดดตลอดทั้งวัน ใบจะสังเคราะห์แสงได้มาก ทำให้มีสารอาหารส่งไปยังช่อดอกมากด้วย ช่อดอกจึงสมบูรณ์ มีการติดเมล็ดและน้ำหนักเมล็ดดี (Thasanasongchan, 1987) ผลผลิตของเมล็ดจะต่ำหากสารอาหารที่ได้รับในระยะที่เมล็ดกำลังพัฒนาถูกจำกัด อัตราการสังเคราะห์แสงของใบธงหลังการโผล่ของช่อดอก (heading) มีระดับลดลงตามอายุใบที่เพิ่มขึ้น (Sasaki and Ishii, 1992) ข้อมูลการสังเคราะห์แสงของใบจึงเป็นข้อมูลสำคัญต่อความเข้าใจถึงบทบาทของความเข้มแสง และใช้เป็นข้อมูลในการคัดเลือก

พันธุ์ข้าวได้ ในปัจจุบันยังไม่ปรากฏพันธุ์ข้าวที่มีศักยภาพของผลผลิตสูงกว่าพันธุ์เดิมที่มีมาแล้วกว่า 30-40 ปี (Dingkuhn *et al.*, 2015) จึงมีแนวความคิดใหม่ในการปรับปรุงพันธุ์ข้าว ด้วยการเพิ่มประสิทธิภาพการใช้แสง (radiation use efficiency, RUE) เพราะการปรับปรุงทรงต้นและการแบ่งสัดส่วนสารอาหารของพันธุ์ข้าวที่มีอยู่เดิมมีค่าใกล้เคียงกับค่าทางทฤษฎีแล้ว แนวความคิดนี้ทำให้มี Super hybrid rice ของจีน ที่มีผลผลิตสูงกว่าข้าวลูกผสมปกติ 11% ผลผลิตที่สูงกว่านี้เป็นผลจากการเพิ่มค่า RUE เพราะพันธุ์ข้าวที่เปรียบเทียบกันมีค่าดัชนีการเก็บเกี่ยวใกล้เคียงกัน (Wang *et al.*, 2015)

ประเทศไทยมีพันธุ์ข้าวจำนวนมาก สำนักงานคุ้มครองพันธุ์พืชแห่งชาติและสถาบันวิจัยข้าว ได้จัดทำระบบฐานข้อมูลเชื้อพันธุ์ตามลักษณะประจำพันธุ์ของข้าว (Department of Agriculture, 2001) อย่างไรก็ตาม ข้อมูลดังกล่าวยังไม่รวมข้อมูลเกี่ยวกับศักยภาพการสังเคราะห์แสงของแต่ละพันธุ์ อีกทั้งสภาวะโลกในปัจจุบันที่มีระดับของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศเพิ่มสูงขึ้นมาโดยตลอด แต่แก๊สนี้เป็นวัตถุดิบสำหรับการสังเคราะห์แสงของใบพืช จึงเป็นเรื่องที่ต้องศึกษาว่าใบพืชจะสามารถดูดใช้ CO₂ ได้มากน้อยเพียงไร ข้อมูลเกี่ยวกับศักยภาพในการสังเคราะห์แสงภายใต้ระดับ CO₂ ที่สูงขึ้น จะเป็นข้อมูลหนึ่งที่ใช้ในการคัดเลือกเพื่อหาพันธุ์ข้าวสำหรับเผชิญปัญหาสภาพอากาศที่เปลี่ยนแปลงของโลก

การทดลองนี้ต้องการสร้างข้อมูลพื้นฐาน เพื่อความเข้าใจการตอบสนองของข้าวภายใต้สภาพแสงและความเข้มข้นของ CO₂ ที่เพิ่มขึ้นในบรรยากาศ รวมทั้งเพื่อให้สามารถบ่งชี้บทบาทของปัจจัยเหล่านี้ในการกำหนดการเติบโตและสร้างผลผลิตของข้าว โดยเลือกข้าวไทย 3 พันธุ์ ที่มี การปลูกในพื้นที่กว้าง ได้แก่ พันธุ์ กข41 ปทุมธานี1 (อยู่ในกลุ่มข้าวไม่ไวแสง) และข้าว ดอกมะลิ105 (อยู่ในกลุ่มข้าวไวแสง)

อุปกรณ์และวิธีการ

ประเมินศักยภาพการสังเคราะห์ของใบข้าวโดยวัดเส้นตอบนองต่อแสงที่ระดับความเข้มข้นของ CO₂ คงที่ 3 ระดับ และวัดเส้นตอบนองต่อ CO₂ ที่ความเข้มข้นคงที่ ของใบธงระยะออกดอก ศึกษาพันธุ์ข้าว กข41 ปทุมธานี1 และข้าวดอกมะลิ105 ได้รับเมล็ดพันธุ์และดำเนินการที่ศูนย์วิจัยข้าวพิษณุโลก อ.วังทอง จ.พิษณุโลก ปลูกข้าวในกระถางเส้นผ่านศูนย์กลางขนาด 20 ซม. ใช้ดินนาในพื้นที่ประมาณ 2 กิโลกรัมต่อกระถาง ๆ ละ 1 เมล็ด ตั้งกระถางในโรงเรือนที่มีโครงตาข่ายเหล็กกันนกที่อยู่กลางแจ้ง รักษาระดับน้ำเหนือผิวดินตลอดเวลา ดูแลจนข้าวเริ่มออกดอก เลือกใบธงที่มีดอกกำลังบานโผล่พ้นใบแล้วของต้นที่สมบูรณ์ วัดอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่ความเข้มแสงเต็มที่ในสภาพธรรมชาติ (full sunlight) ที่ 2,000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A₂₀₀₀) ของหลายต้นก่อน เลือกใช้ใบธงที่มีค่า A₂₀₀₀ ใกล้เคียงกัน วัดเส้นตอบนองต่อแสงช่วงปลายฤดูฝนระหว่างวันที่ 13 กันยายน - 11 ตุลาคม 2555 ในช่วงเวลา 9-13 น. ซึ่งอากาศมีแรงดึง ระเหยน้ำที่ต่ำพอที่เอื้อต่อการเปิดปากใบ ใช้เครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (รุ่น LI6400-40, Licor., USA.) ที่ปรับความเข้มแสงและความเข้มข้นของ CO₂ ได้ เครื่องให้ค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) อัตราคายน้ำ (E) ค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) การวัดรังสีฟลูออเรสเซนซ์ของใบควบคู่กันจะให้ค่าประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII (quantum efficiency of PSII electron transport in illuminated leaf, ϕ_{PSII}) ที่ใช้คำนวณอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (electron transport rate, ETR) ขั้นตอนการวัด เริ่มที่ความเข้มข้นของ CO₂ ในอากาศที่ระดับหนึ่ง (air CO₂ concentration, C) วัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สภายใต้ความเข้มแสงที่ปรับในช่วง 0-2,500 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ หลังจากวัดหนึ่งเส้นแล้วจะปรับให้ใบได้รับ C_a เพิ่มขึ้นอีกทีละระดับ ทำให้ได้เส้นตอบนองต่อแสง 3 เส้นภายใต้ค่า C_a ที่ 400, 600 และ 800 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$

ความสัมพันธ์ของความเข้มแสงกับอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิมีรูปร่างกึ่งชันเป็น non-rectangular hyperbola (Thornley and Johnson, 1990) ประเมินพารามิเตอร์ต่างๆ ตามวิธีการศึกษาเส้นตอบสนองต่อแสง (Laywisadkul and Yingjajaval, 2011a)

อิเล็กตรอนที่เกิดขึ้นถูกใช้ในการตรึง CO₂ และในการหายใจเชิงแสง (photorespiration) ซึ่งเป็นผลจากการที่เอนไซม์รูบิสโก (RuBisCO) สามารถทำปฏิกิริยาได้ทั้งกับ CO₂ (carboxylation) และกับ O₂ (oxygenation) อัตราการปล่อย CO₂ จากการหายใจเชิงแสง (R_l) ประเมินตามวิธีของ Valentini *et al.* (1995) ได้ดังนี้

$$R_l = \frac{ETR - 4(A + R_d)}{12}$$

การศึกษากระบวนการตรึง CO₂ โดยเอนไซม์รูบิสโก (carboxylation) ในมิโซฟิลล์ ทำโดยวัดอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิภายใต้ความเข้มแสงคงที่ที่ 2,000 μmolPPF m⁻² s⁻¹ ปรับให้ใบได้รับ C₃ ผันแปรในช่วง 0–400 μmolCO₂ mol⁻¹ ใช้เครื่องวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สระบบเปิด (รุ่น LI6400, Licor., USA.) อีกชุดหนึ่ง ประเมินพารามิเตอร์ต่าง ๆ ตามวิธีการศึกษาเส้นตอบสนองต่อ CO₂ ของใบ (Laywisadkul and Yingjajaval, 2011b)

ปรับสภาพอากาศภายในกล่องบรรจุใบ กำหนดอัตราเร็วของอากาศไหลผ่านใบ 400 μmol s⁻¹ อุณหภูมิกล่อง 30 °C ความชื้นสัมพัทธ์ 70–75% ทำให้ค่าแรงดึงระเหยน้ำของอากาศ (air vpd) มีค่า 1.1–1.2 kPa ดึงอากาศเข้าเครื่องจากถังพลาสติกขนาด 20 ลิตร (air buffer) ซึ่งภายในแห้งสนิท ข้อมูลของเส้นตอบสนองต่อแสงและต่อ CO₂ มาจากการวัดใบเดียวกัน 1 ใบ

ผลการทดลองและวิจารณ์

เส้นตอบสนองต่อแสง

อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) เพิ่มขึ้นตามความเข้มแสง (PPF) ที่เพิ่มขึ้น ภายใต้ระดับความเข้มข้น CO₂ ในอากาศ (C_a) คงที่หนึ่ง ๆ การเปลี่ยนแปลงของค่า A กับ PPF แสดงลักษณะคล้ายกัน (Figure 1a) ที่ระดับ C_a ปกติ (400 μmolCO₂ mol⁻¹) ในช่วงความเข้มแสงต่ำ เส้นตอบสนองต่อแสงมีลักษณะเป็นเส้นตรง ความชันของเส้นแสดงค่าประสิทธิภาพการใช้แสง (α) ในที่นี้ กข41 และ ปทุมธานี1 มีค่า α เท่ากับ 0.047–0.057 ซึ่งสูงกว่า ขาวดอกมะลิ105 ที่มีค่า 0.036 μmolCO₂ μmolPPF⁻¹ (Table 1) ค่า α ของพืช C3 ทั่วไปมีค่าที่ 0.05 μmolCO₂ μmolPPF⁻¹ (Taiz and Zeiger, 2006) อัตราสังเคราะห์แสงสูงสุด (P_m) ของทั้ง 3 สายพันธุ์มีค่าใกล้เคียงกันอยู่ในช่วง 30–31 μmolCO₂ m⁻² s⁻¹ เช่นเดียวกับอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิที่ความเข้มแสงอิ่มตัว (A₂₀₀₀) ที่มีค่าใกล้เคียงกันในช่วง 26–27 μmolCO₂ m⁻² s⁻¹ ใบขาวดอกมะลิ105 มีความต้องการความเข้มแสงอิ่มตัว (I₀) ที่ให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิขึ้นสูงสุด สูงอยู่ที่ระดับ 1,028 μmolPPF m⁻² s⁻¹ ซึ่งสูงกว่าเมื่อเทียบกับค่าในช่วง 830–936 μmolPPF m⁻² s⁻¹ ของอีกสองพันธุ์ เช่นเดียวกับจุดชดเชยแสง (I_c) ที่ของขาวดอกมะลิ105 มีค่าสูงกว่าด้วย ซึ่งสะท้อนว่าใบขาวดอกมะลิ105 ต้องการความเข้มแสงที่สูงกว่า จึงจะได้อัตราการสังเคราะห์แสงเพิ่มขึ้นพอที่จะหักลบเท่ากับอัตราการหายใจ และสอดคล้องค่าอัตราการหายใจในความมืด (R_d) ของขาวดอกมะลิ105 ที่มีระดับสูงสุดที่ 2.3 μmolCO₂ m⁻² s⁻¹

ระบบใช้แสงประเมินโดยตรงด้วยค่าประสิทธิภาพการใช้แสงด้วยพารามิเตอร์อีก 2 ตัว คือค่า ϕ_{PSII} และ ETR ซึ่งขาวดอกมะลิ105 มีค่าสูงสุดทั้ง 2 ตัว (Figure 1c–1d และ Table 1) แสดงว่า ขาวดอกมะลิ105 สามารถใช้พลังงานแสงในสัดส่วนที่สูงกว่า และทำให้เกิดอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่เร็วกว่า กข41 และ ปทุมธานี1 ในอีกด้านหนึ่ง

อัตราการหายใจเชิงแสง (R_L) ของข้าวดอกมะลิมีค่าสูงที่สุด (Figure 1e) แสดงว่ามีการใช้อิเล็กตรอนในการตรึง CO_2 หนึ่งโมล สูงกว่าอีกสองพันธุ์ หรือแสดงว่าประสิทธิภาพการตรึง CO_2 ต่อหนึ่งหน่วยของอิเล็กตรอน (A/ETR) ของข้าวดอกมะลิมีระดับต่ำที่สุดทั้งหมดนี้เป็นการชี้ว่า ใบข้าวข้าวดอกมะลิ 105 มีประสิทธิภาพต่ำกว่าในการตรึง CO_2 ทั้งต่อหน่วยความเข้มแสง ($\alpha = dA/dPPF$) และต่อหน่วยอิเล็กตรอน ($dA/dETR$) ของระบบใช้แสง เมื่อเทียบกับใบข้าวอีกสองพันธุ์ แต่ค่า A_{2000} ของทั้งสามพันธุ์มีค่าใกล้เคียงกัน สะท้อนว่าข้าวดอกมะลิ 105 มีการใช้อิเล็กตรอนที่เพิ่มขึ้นสำหรับกระบวนการหายใจเชิงแสงที่มีค่าสูงกว่า ทั้งนี้ตามทฤษฎี การตรึง CO_2 1 โมล จะใช้อิเล็กตรอน 4 โมล แต่ค่า R_L ที่ได้มีระดับต่ำกว่าค่านี้เป็นส่วนใหญ่ ซึ่งเป็นผลสืบเนื่องจากการใช้อุปกรณ์วัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊ส ควบคู่กับการวัดรังสีฟลูออเรสเซนซ์ (Long and Bernacchi, 2003) ดังนั้น ในที่นี้ ค่าสัมบูรณ์ของ R_L อาจเกิดจากการประเมินที่ต่ำกว่าจริง (ได้ค่าติดลบ) อย่างเป็นระบบ

ประเด็นที่น่าสนใจมากกว่าคือ รูปแบบการเปลี่ยนแปลงของค่า R_L กับ PPF และ C_L กล่าวคือ ค่า R_L เพิ่มขึ้นในระยะแรกกับความเข้มแสงที่มากขึ้น แล้วมีค่าค่อนข้างคงที่ จนถึงความเข้มแสงเกิน $1,500 \mu molPPF m^{-2} s^{-1}$ ที่พบว่าค่า R_L กลับมีระดับลดลง สาเหตุที่เป็นไปได้คือเกิดจาก ETR ที่มีค่าลดลง ซึ่งเป็นผลมาจากว่าที่ความเข้มแสงสูงๆนี้ สัดส่วนที่ลดลงของค่า ϕ_{PSII} มีระดับมากกว่าสัดส่วนการเพิ่มขึ้นของค่า PPF จึงทำให้ ETR และ R_L ที่ได้จากการคำนวณมีค่าลดลง

ค่านาไหลปากใบสูงสุด ($g_{s,2000}$ ค่าที่ความเข้มแสง $2,000 \mu molPPF m^{-2} s^{-1}$) แสดงชัดเจนว่าอัตราการแพร่เข้าของ CO_2 เป็นปัจจัยจำกัดของใบข้าวข้าวดอกมะลิ 105 โดยค่า $g_{s,2000}$ ของข้าวดอกมะลิ 105 ที่ $343 mmolH_2O m^{-2} s^{-1}$ เป็นค่าต่ำที่สุด เมื่อเทียบกับค่า $g_{s,2000}$ ที่ $403-493 mmolH_2O m^{-2} s^{-1}$ ของอีกสองพันธุ์ (Figure 1b และ Table 1) ข้าวดอกมะลิ 105 จึงมีปากใบที่เปิดได้แคบกว่าและ/หรือมีความหนาแน่นของจำนวนปากใบต่ำกว่า ทำให้กระบวนการคาร์บอนกซิเลชันถูกจำกัดด้วยอัตราแพร่เข้าของ CO_2

Table 1 Parameters of light response and quantum efficiency functions of the flag leaf of rice varieties RD41, PTT1 and KDML105 under three levels of air CO₂ concentrations

Variety	Parameter	C _a , μmolCO ₂ mol ⁻¹		
		400	600	800
RD41	A ₂₀₀₀ , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	26.0	34.0	44.8
	P _m , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	30.1	34.4	53.3
	α, μmolCO ₂ μmolPPF ⁻¹	0.047	0.039	0.070
	θ	0.86	0.97	0.64
	R _{cl} , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	2.03	0.58	1.63
	I _s , μmolPPF m ⁻¹ s	830	837	1091
	I _c , μmolPPF m ⁻¹ s	43	15	23
	g _{s,2000} , mmolH ₂ O m ⁻¹ s	493	370	599
	φ _{PSII2000}	0.17	0.19	0.19
	ETR _{max} , μmolE m ⁻¹ s	152.6	160.4	160.6
	dA/dETR, molCO ₂ molE ⁻¹	0.191	0.222	0.290
	dETR/dA, molE ⁻¹ molCO ₂ ⁻¹	5.19	4.44	3.36
	PTT1	A ₂₀₀₀ , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	25.7	35.4
P _m , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s		31.5	37.7	63.8
α, μmolCO ₂ μmolPPF ⁻¹		0.057	0.045	0.070
θ		0.62	0.94	0.25
R _{cl} , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s		1.79	1.64	1.88
I _s , μmolPPF m ⁻¹ s		936	871	1276
I _c , μmolPPF m ⁻¹ s		32	36	27
g _{s,2000} , mmolH ₂ O m ⁻¹ s		403	367	439
φ _{PSII2000}		0.17	0.19	0.19
ETR _{max} , μmolE m ⁻¹ s		145.85	159.89	158.35
dA/dETR, molCO ₂ molE ⁻¹		0.189	0.244	0.290
dETR/dA, molE ⁻¹ molCO ₂ ⁻¹		5.25	4.08	3.39
KDML105		A ₂₀₀₀ , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	26.9	38.0
	P _m , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	31.4	37.9	41.2
	α, μmolCO ₂ μmolPPF ⁻¹	0.0363	0.0296	0.0334
	θ	0.87	0.99	0.99
	R _{cl} , μmolCO ₂ ⁻² m ⁻¹ s	2.32	0	0.21
	I _s , μmolPPF m ⁻¹ s	1028	1122	1068
	I _c , μmolPPF m ⁻¹ s	65	0	6
	g _{s,2000} , mmolH ₂ O m ⁻¹ s	343	278	224
	φ _{PSII2000}	0.20	0.21	0.22
	ETR _{max} , μmolE m ⁻¹ s	174.7	187.1	188.8
	dA/dETR, molCO ₂ molE ⁻¹	0.170	0.216	0.241
	dETR/dA, molE ⁻¹ molCO ₂ ⁻¹	5.80	4.54	4.09

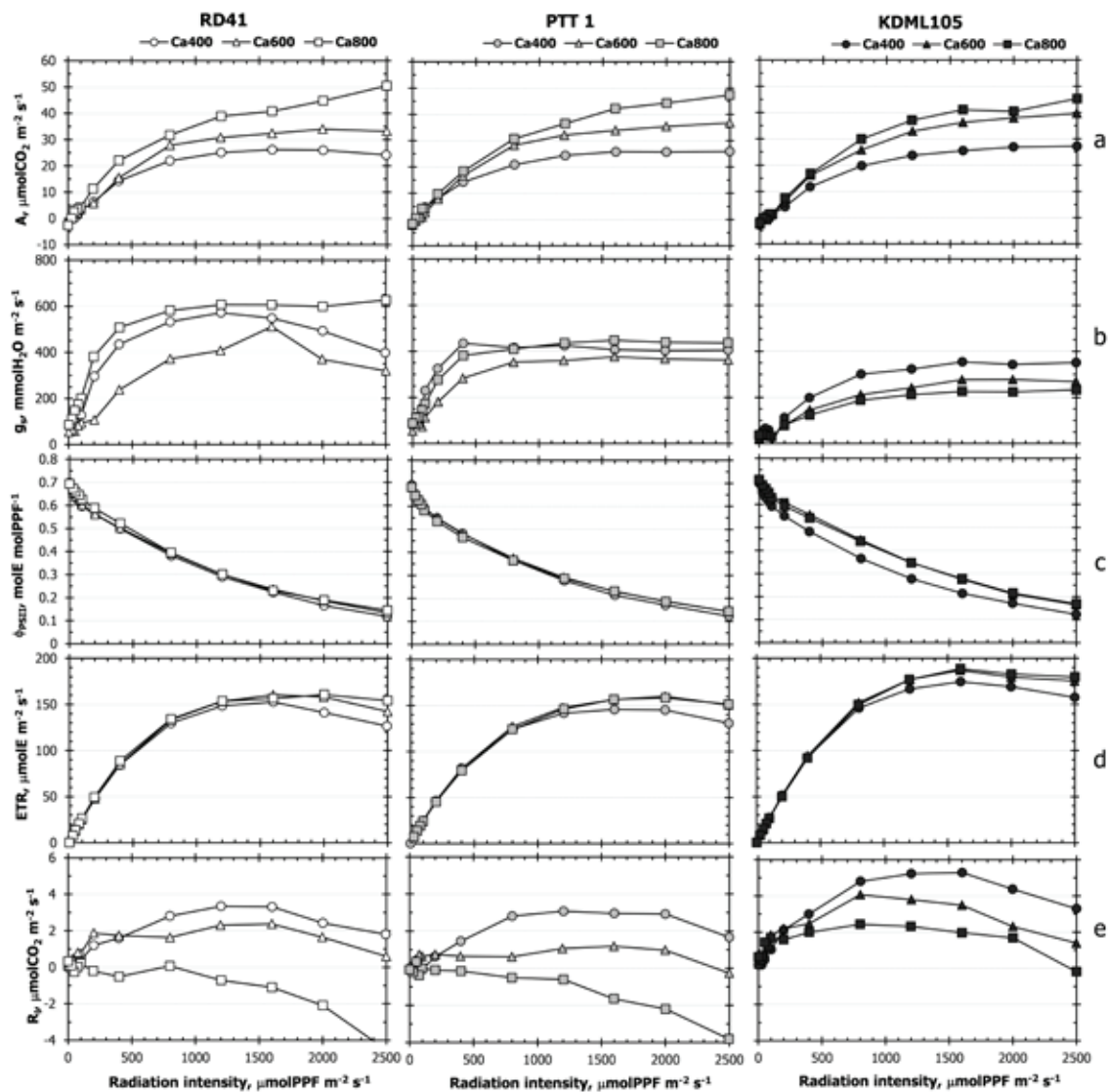


Figure 1 Light response functions of rice flag leaves, RD41, Pathum Thani 1 (PTT1) and Khao Dawk Mali 105 (KDML105) measured under air CO_2 concentration, $C_a = 400, 600,$ and $800 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$. (a) net photosynthetic rate (A), (b) stomatal conductance (g_s), (c) quantum efficiency of PSII (ϕ_{PSII}), (d) electron transport rate (ETR) and (e) photo-respiration (R_p)

เมื่อเพิ่มค่า C_a ขึ้นอีก 2 ระดับเป็น 600 และ 800 $\mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}$ พบว่าสามารถทำให้อัตราสังเคราะห์แสงของใบข้าวทั้ง 3 พันธุ์เพิ่มขึ้น (Table 1) ค่า P_m ของ กข41 เพิ่มขึ้นอีกถึง 77% ปทุมธานี1 เพิ่มขึ้นได้ถึงเท่าตัว (103%) ในขณะที่ข้าวดอกมะลิ105 มีค่าเพิ่มขึ้นได้มากที่สุดเพียง 32% ทั้งนี้ ค่า C_a ที่เพิ่มขึ้นทำให้ค่าคำนวณของอัตราหายใจในความมืด (R_d) ของข้าวดอกมะลิ105 ลดลงอย่างชัดเจนเหลืออยู่ที่ 10% ของค่าที่ C_a ปกติ นอกจากนี้ เมื่อปริมาณ CO_2 เพิ่มขึ้น ความต้องการความเข้มแสงเพิ่มขึ้นตาม ค่า I_5 มีค่าเพิ่มขึ้นมากในข้าวสองพันธุ์จนมีระดับสูงกว่าของข้าวดอกมะลิ105 ในขณะที่ค่า I_c แสดงแนวโน้มลดลง การเพิ่มขึ้นของระดับ C_a ถึง 800 $\mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}$ ทำให้ กข41 และปทุมธานี1 มีประสิทธิภาพการตรึง CO_2 ต่อหน่วยแสง (α) เพิ่มขึ้น แต่กลับลดลงในข้าวดอกมะลิ105 ในขณะที่ประสิทธิภาพการตรึง CO_2 ต่อหน่วยอิเล็กตรอน ($dA/dETR$) ของ กข41 และปทุมธานี1 เพิ่มขึ้น 52% แต่เพิ่มขึ้นเพียง 8% ในข้าวดอกมะลิ105 กล่าวได้ว่า การเพิ่มขึ้นของวัตถุดิบที่ใบข้าวสัมผัส ทำให้อัตราการตรึง CO_2 ของกระบวนการคาร์บอกซิเลชันเร็วขึ้น จึงทำให้มีความต้องการการใช้แสงและอิเล็กตรอนสูงขึ้นตาม

ผลที่ได้เป็นการยืนยันที่ดีว่า เมื่อสัดส่วนของ CO_2 ต่อ O_2 เพิ่มขึ้น กระบวนการคาร์บอกซิเลชันของเอนไซม์รูบิสโกจะเกิดได้เร็วขึ้น ในขณะที่กระบวนการออกซิจีเนชันลดลง (Bowes, 1993) คืออัตราหายใจเชิงแสงลดลง ซึ่งตรงกับผลที่ได้ของค่าคำนวณ R_i ที่มีระดับลดลงเมื่อ C_a เพิ่มขึ้น เมื่อให้ C_a ที่ 800 $\mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}$ พบว่า ค่า R_i ของ กข41 และปทุมธานี1 มีระดับลดลงอย่างมาก ในขณะที่ของข้าวดอกมะลิ105 มีการลดลงในสัดส่วนที่น้อยกว่ามาก ทั้งนี้กระบวนการหายใจเชิงแสงเป็นแหล่งรับพลังงานที่สำคัญของพืช C3 เพื่อช่วยป้องกันความเสียหายของระบบรับแสงเมื่อมีแสงส่วนเกินมาก (Osmand *et al.*, 1999) เป็นไปได้ว่าใบข้าวข้าวดอกมะลิ105 มีธรรมชาติที่ต้องการความเข้มแสงสูง จึงมีกลไกที่ให้ระบบรับแสงทนความเข้มแสงสูง

ได้ดีกว่า ผลการทดลองนี้สอดคล้องกับรายงานที่ว่าข้าว IR-72 ที่ปลูกในสภาพที่ได้รับ C_a เพิ่มขึ้น 2 เท่าอย่างต่อเนื่องจาก 330 เป็น 660 $\mu\text{molCO}_2\text{mol}^{-1}$ มีอัตราการสังเคราะห์แสงของใบเพิ่มขึ้นประมาณ 60% (Vu *et al.*, 1997) ทั้งหมดนี้ ชี้ไปที่ปัจจัยจำกัดคือค่าน้ำไหลปากใบ (g_s) ซึ่งแสดงปรากฏการณ์ที่น่าสนใจที่ว่า ใบข้าว กข41 และ ปทุมธานี1 มีค่าน้ำไหลปากใบที่ยังรักษาระดับหรือเพิ่มขึ้นได้เมื่อ C_a เพิ่มขึ้นอีกหนึ่งเท่าตัวของระดับปกติ แต่ใบข้าวข้าวดอกมะลิ105 แสดงชัดเจนว่าเมื่อค่า C_a เพิ่มขึ้น ค่าน้ำไหลปากใบกลับมีระดับลดลงเป็นลำดับ (Figure 1b) จึงเป็นเหตุผลอธิบายได้ว่า การเพิ่มขึ้นของ C_a มีผลน้อยกว่าต่อกระบวนการสังเคราะห์แสงของข้าวดอกมะลิ105 เพราะแทนที่จะได้ประโยชน์จากความเข้มข้นของ CO_2 ที่สูงขึ้น ใบกลับตอบสนองด้วยการปิดปากใบแคบลงอีกจากเดิมที่เปิดน้อยกว่าอีกสองพันธุ้อยู่แล้ว ทำให้อัตราแพร่เข้าสู่ใบของวัตถุดิบยังคงเป็นตัวจำกัดของกระบวนการสังเคราะห์แสง

ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงกับปัจจัยควบคุม

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิถูกกำหนดโดยความเข้มแสง ค่าน้ำไหลปากใบ และแรงขับเคลื่อนของความเข้มข้นของ CO_2 ($C_a - C_i$) ความสัมพันธ์นี้แสดงได้โดยตรงดังใน Figure 2a-2b ค่า A ที่ต่ำเกิดในช่วงที่ปากใบเปิดได้น้อย ซึ่งเป็นช่วงที่ให้ความเข้มแสงต่ำแก่ใบ มีผลให้ค่า $C_a - C_i$ มีระดับต่ำด้วย (เมื่อกระบวนการสังเคราะห์แสงเกิดได้น้อย ความเข้มข้นของ CO_2 ในใบจะลดต่ำกว่าระดับในอากาศเพียงเล็กน้อย) ในอีกทางหนึ่ง A มีค่าสูงในช่วงที่ปากใบเปิดได้มากเมื่อให้ความเข้มแสงสูง ทำให้ค่าของ $C_a - C_i$ มีระดับสูง

กข41 และปทุมธานี1 มีค่า g_s ควบคุมค่า A ในลักษณะเดียวกันภายใต้ค่า C_a ทั้ง 3 ระดับ (Figure 2a) โดยที่แรงขับเคลื่อน ($C_a - C_i$) มีค่าใกล้เคียงกัน (Figure 2b) ในช่วงแรกของค่า g_s ค่า A แปรเพิ่มขึ้น

ตามเชิงเส้นตรง คือปากใบที่เปิดกว้างขึ้น ทำให้ วัตฤติบแพร่เข้าสู่ใบเพิ่มขึ้นตามไปด้วย และเมื่อปาก ใเปิดเต็มที่แล้ว (กข41 ที่ $g_s=600$ และ ปทุมธานี1 ที่ $g_s=400 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ค่า A ยังคงเพิ่มขึ้น ได้อีก แสดงว่าในช่วงที่ปากใบเปิดได้เต็มที่ CO_2 สามารถแพร่เข้าไปได้อย่างไม่จำกัด เมื่อความเข้มข้น ของ CO_2 ในอากาศเพิ่มขึ้น ทำให้แรงขับเคลื่อน $C_a - C_i$ เพิ่มขึ้นตามไปด้วย ค่า $C_a - C_i$ ในข้าวทั้งสองพันธุ์มี ระดับสูงสุดอยู่ที่ 150–200 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ข้าวดอก มะลิ105 แสดงความสัมพันธ์ A กับ g_s ที่แตกต่างออกไปอย่างชัดเจน โดยที่ค่านำไหลปากใบมีระดับต่ำกว่า ระดับการเปิดของปากใบจึงควบคุมค่า A โดยตรงใน

ลักษณะเชิงเส้นตรง ภายใต้ C_a ที่เพิ่มขึ้น ความลาดชันของฟังก์ชันความสัมพันธ์แยกจากกันเป็น 3 ระดับ กล่าวคือเมื่อเพิ่มความเข้มข้นของ CO_2 ในอากาศสูงขึ้น ความลาดชันมีค่าเพิ่มขึ้น คือมีแรงขับเคลื่อนของ วัตฤติบ ($C_a - C_i$) ที่สูงขึ้น (Figure 2b) ทั้งนี้เพราะปาก ใของข้าวดอกมะลิ105 ปิดแคบลงเมื่อ C_a สูงขึ้น แรง ขับเคลื่อน ($C_a - C_i$) ที่มีค่าเพิ่มขึ้นได้ชดเชยกับการลด ลงของค่านำไหลปากใบ แรงขับเคลื่อนของ CO_2 ใน ข้าวดอกมะลิ105 มีระดับสูงสุดอยู่ที่ 350 $\mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ดังนั้น ที่ระดับอัตราสังเคราะห์แสง สุทธิที่เท่ากัน ค่านำไหลปากใบของข้าวดอกมะลิ105 มีระดับต่ำกว่า

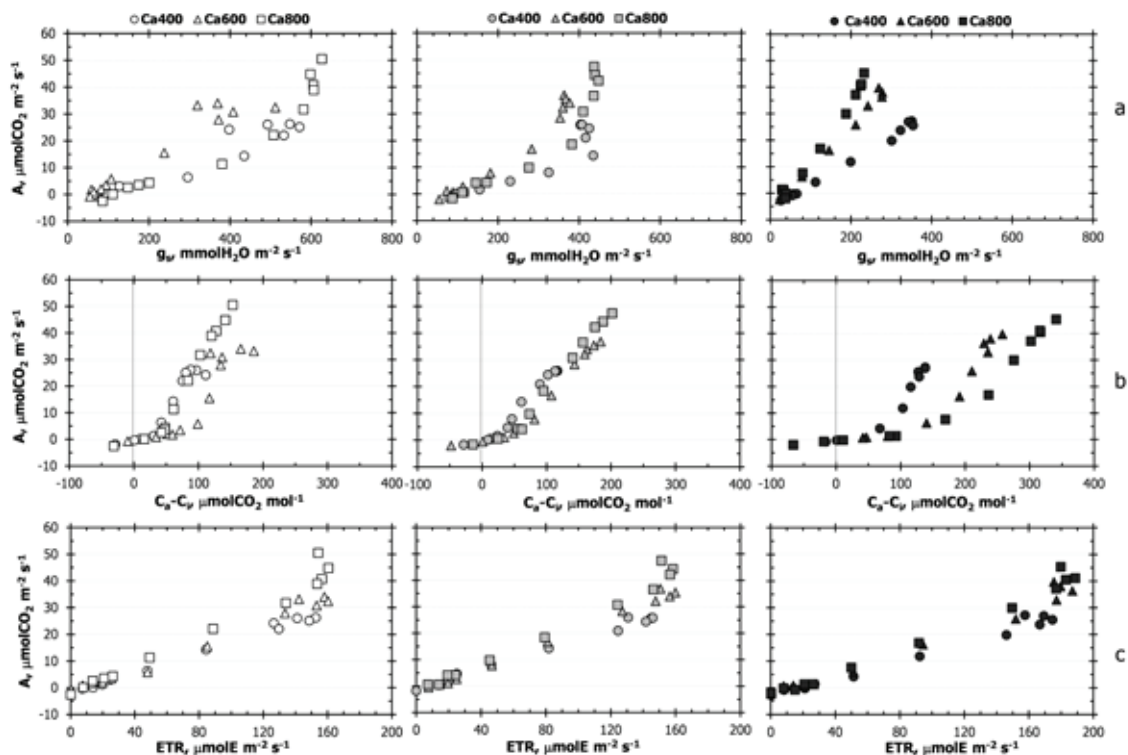


Figure 2 Net photosynthetic rate as functions of (a) stomatal conductance (g_s), (b) CO_2 difference between air and intercellular space ($C_a - C_i$) and (c) electron transport rate (ETR) of the flag leaf of rice varieties RD41, PTT1 and KDML105 under $C_a = 400, 600$ and $800 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$

อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิมีค่าผันแปรควบกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน (Figure 2c) กข41 และ ปทุมธานี1 มีค่า A เพิ่มขึ้นเชิงเส้นตรงตาม ETR จนเมื่อ ETR มีค่าขึ้นสูงสุดแล้ว (ประมาณ $160 \mu\text{molE m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ปรากฏว่า ค่า A ยังเพิ่มขึ้นได้อีกโดยที่ค่า ETR มีระดับคงที่อยู่ ในขณะที่ชาวดอกมะลิ105 แสดงปรากฏการณ์นี้ไม่ชัดเจน ซึ่งสะท้อนว่า ในสองพันธุ์แรก CO_2 ภายนอกใบสามารถแพร่เข้าสู่ใบได้มาก ทำให้ค่า C_i มีระดับสูงไปได้ถึง $600\text{--}650 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ซึ่งจะมีผลให้กระบวนการออกซิเจเนชัน (อัตราการหายใจเชิงแสง) ลดลง (Miyazawa *et al.*, 2014) ส่งผลให้อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเพิ่มขึ้นโดยไม่ต้องเพิ่มอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน ในขณะที่ปากใบของชาวดอกมะลิ105 จำกัดการแพร่เข้าของ CO_2 ทำให้ค่า C_i ในใบขณะมีค่า A สูงสุด มีระดับอยู่ที่ $450 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ แสดงว่าการเพิ่มขึ้นของ C_i มีระดับไม่สูงมากพอที่จะลดอัตราการหายใจเชิงแสงของใบชาวดอกมะลิ105 ได้มากเท่ากับอีกสองพันธุ์

การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์

ข้าวทั้งสามพันธุ์มีจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) ใกล้เคียงกันอยู่ในช่วง $58\text{--}59 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ (Table 2) และค่าประสิทธิภาพคาร์บอกซิเลชัน (g_m) มีค่าในช่วง $124\text{--}152 \text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ โดยที่ชาวดอกมะลิ105 มีค่าสูงสุดใกล้เคียงกับ กข41 (Table 2) ค่า g_m ที่สูงแสดงถึงประสิทธิภาพการนำ CO_2 เข้าสู่กระบวนการ carboxylation ใน Calvin cycle ที่สูง พืช C3 ที่ศึกษามาก่อนมีค่า Γ อยู่ในช่วง $50\text{--}100 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ และค่า g_m ในช่วง $30\text{--}145 \text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Yingjajaval *et al.*, 2001; Yingjajaval and Hirun-on, 2004; Chutteang *et al.*, 2005; Hirun-on *et al.*, 2006) นอกจากนี้ การวัดเส้นตอบสนองต่อ CO_2 ภายใต้อุณหภูมิและความเข้มแสงสูงสุดคงที่ พบว่าเมื่อลดระดับ C_u ลง ระดับ C_i ลดลงตามอย่างชัดเจน จนเมื่อ C_i มีระดับต่ำกว่าประมาณ $300 \mu\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$ จึงเริ่มมีบทบาทในการชักนำให้ปากใบเปิดมากขึ้น โดยเปิดมากที่สุดเมื่อ C_i เป็นศูนย์

Table 2 Parameters of CO₂ response functions at light intensity 2,000 μmolPPF m⁻² s⁻¹ of the flag leaf of rice varieties RD41, PTT1 and KDML105. Γ = CO₂ compensation point, g_m = carboxylation efficiency, A_{Ca400} = net photosynthetic rate and g_{s, Ca400} = stomatal conductance at air CO₂ concentration 400 μmolCO₂ mol⁻¹, g_{s, max} = maximal stomatal conductance and T_{leaf} = leaf temperature

Variety	Parameter	
RD41	Γ, μmolCO ₂ mol ⁻¹	56.7
	g _m , mmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	146.6
	A _{Ca400} , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	32.9
	g _{s, Ca400} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	612
	g _{s, max} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	802
	T _{leaf} , C	31.2
	PTT1	Γ, μmolCO ₂ mol ⁻¹
g _m , mmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹		124.4
A _{Ca400} , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹		20.8
g _{s, Ca400} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹		227
g _{s, max} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹		475
T _{leaf} , C		32.7
KDML105		Γ, μmolCO ₂ mol ⁻¹
	g _m , mmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	152.0
	A _{Ca400} , μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	28.4
	g _{s, Ca400} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	353
	g _{s, max} , mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹	516
	T _{leaf} , C	32.6

สรุป

ภายใต้ความเข้มข้นของ CO₂ ในอากาศปกติ ข้าวดอกมะลิ105 มีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่สูงเท่ากับ กข41 และปทุมธานี1 แต่เมื่อความเข้มข้น CO₂ ในอากาศสูงขึ้นถึงหนึ่งเท่าตัว (C = 800 μmolCO₂ mol⁻¹) กข41 และปทุมธานี1 สามารถใช้ประโยชน์จากการเพิ่มขึ้นของปริมาณ CO₂ ในการสังเคราะห์แสงได้มากขึ้น

อย่างมาก โดยที่ปากใบเปิดมากขึ้นตามความเข้มแสง และไม่ตอบสนองต่อระดับความเข้มข้นของ CO₂ ภายในใบที่เพิ่มขึ้นเกินกว่า 300 μmolCO₂ mol⁻¹ ส่วนข้าวดอกมะลิ105 มีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเพิ่มขึ้นในสัดส่วนที่ต่ำกว่าเป็นอย่างมาก โดยมีค่านำไหลปากใบเป็นตัวจำกัดที่สำคัญ ปากใบของข้าวดอกมะลิ105 เปิดได้มากขึ้นเมื่อความเข้มแสงเพิ่มขึ้น แต่เมื่อระดับ C_a สูงกว่าปกติ ค่านำไหลปากใบกลับลดลง

กิตติกรรมประกาศ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านเทคโนโลยีชีวภาพเกษตร สำนักพัฒนาบัณฑิตศึกษาและวิจัยด้านวิทยาศาสตร์

และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการอุดมศึกษา กระทรวงศึกษาธิการ (AG-BIO/PERDO-CHE) และขอขอบคุณศูนย์วิจัยข้าวพิษณุโลก อ.วังทอง จ.พิษณุโลก สำหรับสถานที่ในการทดลอง

เอกสารอ้างอิง

- Bowes, G. 1993. Facing the inevitable: Plants and increasing atmospheric CO₂. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 309–332.
- Chutteang, C., S. Yingjajaval and S. Wasee. 2005. Leaf photosynthesis potential of female and hermaphrodite papaya (*Carica papaya* cv. Khaeg Nuan). *Agricultural Sci. J.* 36(1–2): 77–86. (in Thai)
- De Datta, S.K. 1933. Principles and Practices of Rice Production. John Willey & Sons. New York. 618p. Department of Agriculture. Plant Varieties Protection Division and Bureau of Rice Research.
2001. Plant Germplasm Database: Rice. The Agricultural Co-operative Federation of Thailand, Bangkok. 682p. (in Thai)
- Dingkuhn, M., R.C. Laza, U. Kumara, K.S. Mendeza, B. Collarda, K. Jagadisha, R.K. Singha, T. Padolinac, M. Malabayabasc, E. Torresd, M.C. Rebolledod, B. Mannehe and A. Sowe. 2015. Improving yield potential of tropical rice: Achieved levels and perspectives through improved ideotypes. *Field Crops Res.* 182: 43–59.
- Hirun-on, S., S. Yingjajaval and S. Wasee. 2006. Leaf photosynthetic potential of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) in parental lines 83-168 and KKU Cluster, F1 and F1 reciprocal. *Agricultural Sci. J.* 37(1): 65–75. (in Thai)
- Liang, C.G., J. Liu, Y. Wang, D. Xiong, C.B. Ding and T. Li. 2015. Low light during grain filling stage deteriorates rice cooking quality, but not nutritional value. *Rice Sci.* 22(4): 197–206.
- Liu, Q., X. Wu, B. Chen, J. Ma and J. Gao. 2014. Effects of low light on agronomic and physiological characteristics of rice including grain yield and quality. *Rice Sci.* 21(5): 243–251.
- Long, S.P. and C.J. Bernacchi. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *J. Exp. Bot.* 54(392): 2393–2401.