



วารสาร

ISSN 0125-0369

วิทยาศาสตร์เกษตร

AGRICULTURAL SCIENCE JOURNAL

ปีที่ 38 ฉบับที่ 6 พฤศจิกายน - ธันวาคม 2550

Vol. 38 No.6 November - December 2007



ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์มน้ำมัน Leaf Photosynthetic Potential of Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.)

พรชัย ไพบูลย์¹ และ สุนทรี ยิ่งชัชวาลย์^{1,2}
Pornchai Paiboon¹ and Suntaree Yingjajaval^{1,2}

Abstract

Heavy load of bunch bearing requires that the photosynthesis rate of oil palm leaves must be high. Under the same management, different plant materials showed different levels of yield. This study wants to acquire data on photosynthesis capacity of oil palm, with the plant materials selected based on their yields, namely, 3 clones of high (Hi), medium (Me) and low (Lo) and one seed line from Costa Rica (Sd). The trees are 13.5 years old. The photosynthesis potential from leaflets of 13th frond is evaluated using gas exchange measurement system with the leaf chamber maintained at 28C, RH 75- 80% and air vapor pressure deficit (VPD_{air}) not over 1 kPa to maximize stomatal opening. Net photosynthesis rate is limited when radiation intensity is less than 750 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Clone Hi has the best performance with the highest gross photosynthesis rate (P_m) 22.5 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$, resulting from having the highest stomatal conductance ($g_{s,max}$) 214 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and the highest rate of linear whole chain electron transport (J_{max}) 189 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The clone Lo has the lowest capacity with P_m 18.7 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $g_{s,max}$ 135 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and J_{max} 152 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$. On the carboxylation process of oil palm, the CO_2 compensation is in the range of 61-72 $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$ and the mesophyll conductance 73-106 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$. All the parameters show that the high photosynthesis capacity is one of the factors contributing to the corresponding high yield of oil palm.

Keywords : PSII quantum efficiency, electron transport rate, light response, mesophyll conductance, CO_2 compensation

¹ ศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน อ. กำแพงแสน จ. นครปฐม 73140

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

² คณะศิลปศาสตร์และวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตกำแพงแสน นครปฐม 73140

Faculty of Liberal Arts and Science, Kasetsart University, Kamphaeng Saen, Nakhon Pathom 73140, Thailand

บทคัดย่อ

การสร้างผลผลิตของปาล์มน้ำมันเป็นภาระที่หนัก แสดงว่าใบปาล์มน้ำมันต้องมีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่สูง อีกทั้งผลผลิตภายใต้สภาพการจัดการเดียวกันมีระดับแตกต่างกันระหว่างสายต้น การศึกษานี้ต้องการสร้างข้อมูลด้าน ศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์มน้ำมัน โดยเลือกต้นที่มีอายุ 13.5 ปี จากสายต้น (clone) ที่ให้ผลผลิตสูง (Hi) ปาน กลาง (Me) และต่ำ (Lo) และต้นที่ขยายพันธุ์จากเมล็ด (Sd) วัดศักยภาพการตอบสนองต่อแสงของใบย่อยบริเวณกิ่งกลาง ทางใบที่ 13 โดยใช้หลักการของกระบวนการแลกเปลี่ยนแก๊ส กำหนดให้อากาศภายในกล่องบรรจุใบมีอุณหภูมิ 28 °C ความชื้นสัมพัทธ์ 75-80% แรงแดึงระเหยน้ำของอากาศ (VPD_{air}) ไม่เกิน 1 kPa เพื่อให้ปากใบเปิดได้เต็มที่ พบว่า กระบวนการใช้แสงของใบปาล์มน้ำมันถูกจำกัดเมื่อความเข้มแสงต่ำกว่า 750 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ใบของสายต้น Hi มี ศักยภาพการสังเคราะห์แสงสูงสุด โดยพิจารณาจากค่านำไหลปากใบสูงสุด ($g_{s,max}$) มีค่า 214 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ อัตรา สูงสุดของการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (J_{max}) มีค่า 189 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$ จึงส่งผลให้อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (P_m) ของใบสายต้น Hi มีค่า 22.5 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ในขณะที่สายต้น Lo มีศักยภาพการสังเคราะห์แสงต่ำสุด โดยมีค่า $g_{s,max}$ เท่ากับ 135 $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ค่า J_{max} เท่ากับ 152 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และ P_m เท่ากับ 18.7 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ในขณะที่กระบวนการด้าน carboxylation มีช่วงของจุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์เท่ากับ 61-72 $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$ และ ค่านำไหลเมสโซฟิลล์ 73-106 $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ พารามิเตอร์ของศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์มน้ำมันที่ได้ ทำให้ กล่าวได้ว่าศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์มน้ำมันมีความแตกต่างกันระหว่างต้นที่มีระดับผลผลิตทะเลาะสดต่างกัน

คำนำ

ปาล์มน้ำมันผลิตทะเลาะสดได้ทั้งปีต้นปาล์มที่สมบูรณ์ สามารถสร้างทางใบโดยเฉลี่ย 2 ทางใบต่อเดือน ทุกทางใบ มีตาดอก ซึ่งจะพัฒนาไปเป็นช่อดอกตัวเมียและทะเลาะสดต่อไป หากสภาพอากาศที่ยอดต้นมีความชื้นสัมพัทธ์เพียงพอ การ สร้างผลผลิตเป็นภาระที่หนัก เนื่องจากทะเลาะสดปาล์มน้ำมัน ต้องการอาหารและน้ำไปเลี้ยงจำนวนมากเพราะแต่ละทะเลาะสด สามารถมีขนาดเฉลี่ย 20-30 กก. และเก็บเกี่ยวภายใน 4-5 เดือน ปาล์มน้ำมันจึงต้องมีอัตราการสร้างอาหารที่สูง จากรายงานการศึกษาจากก่อนหน้านี้ พบว่าอัตราสังเคราะห์แสง สูงสุดที่ระดับความเข้มแสงอิมตัว มีค่าแตกต่างกันมากตั้งแต่ ต่ำกว่า 5 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Smith, 1989), เท่ากับ 13-14 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Haniff, 2006), 14-20 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Corley, 1983), 23 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Dufrene and Saugier, 1993) และ 32 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Lamade and Setiyo, 1996) เนื่องจากความแตกต่างกันของปัจจัยหลายด้าน ได้แก่ พื้นที่ปลูก (ความรุนแรงของสภาพอากาศและน้ำในดิน) พืชที่ศึกษา (พันธุ์หรือสายต้น) ทางใบที่ศึกษา อุปกรณ์และ วิธีการวัด แต่ในประเทศไทยยังไม่มีรายงานข้อมูลพื้นฐาน เหล่านี้ ในที่นี้จึงต้องการสร้าง

ฐานข้อมูลเรื่องศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์ม น้ำมันโดยมีการวัดกระบวนการที่เกี่ยวข้องกัน 3 ด้าน คือ 1) ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพรับแสง (Φ_{PSII}) และอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (J_e) 2) เส้นตอบสนองต่อความเข้มข้นของ CO_2 เพื่อประเมิน ประสิทธิภาพการตรึง CO_2 โดยเอนไซม์รูบิสโก้ (Γ และ g_m) และ 3) เส้นตอบสนองต่อแสง เพื่อประเมินอัตราสังเคราะห์ แสงรวมสูงสุด (P_m) และศึกษาพฤติกรรมของการเปิดปาก ใบ (g_s)

อุปกรณ์และวิธีการ

ต้นปาล์มน้ำมันที่ใช้ศึกษา ปลูกในสวนของบริษัท ชุมพรอุตสาหกรรมน้ำมันปาล์ม จำกัด (มหาชน) ต.คลองวัง-ช้าง อ.ปะทิว จ.ชุมพร (10° 46' 45.2" N, 99° 20' 53.0" E) ปลูกในปี 2534 วัดใบในช่วงเดือนมิถุนายน-กรกฎาคม 2548 ต้นปาล์มน้ำมันมีอายุประมาณ 13.5 ปี ในที่นี้เพื่อให้ตัวอย่าง ครอบคลุมระดับศักยภาพได้กว้าง จึงเลือกตัวอย่างโดยใช้ ข้อมูลผลผลิตทะเลาะสด (fresh fruit bunch; FFB) เฉลี่ยของ

ต้นจำนวน 20 ต้นตั้งแต่เริ่มให้ผลผลิตในช่วงระหว่างปี พ.ศ. 2538-2547 เป็นเกณฑ์ เลือกสายต้นปาล์มน้ำมันที่ได้จากการเพาะเลี้ยงเนื้อเยื่อ (clone) 3 ตัวอย่าง และต้นที่เพาะจากเมล็ดนำเข้าจากประเทศออสเตรเลีย (seed, Sd) 1 ตัวอย่าง โดยมีลักษณะการเติบโตและผลผลิตแสดงในตารางที่ 1 สายต้น Hi เป็นตัวแทนของต้นที่มี FFB ≥ 4 ตันต่อไร่ สายต้น Me เป็นตัวแทนของต้นที่มี FFB ในช่วง 3.5-4.0 ตันต่อไร่ สายต้น Lo เป็นตัวแทนในช่วง 3.0-3.5 ตันต่อไร่ เลือกศึกษาใบย่อยที่อยู่บริเวณกึ่งกลางของทางใบที่ 13 (ใบยอดที่เริ่มคลี่นับเป็นทางใบที่ 1) เนื่องจากข้อมูลที่ได้จากการศึกษาก่อนหน้านี้ (สุนทร และคณะ, ไม่ได้ตีพิมพ์) พบว่าศักยภาพการสังเคราะห์แสงของใบปาล์มน้ำมันทางใบที่ 13 มีค่าสูงที่สุด โดยมีรายละเอียดของวิธีการดังนี้

1. ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII และอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ

ใช้เครื่องวัดอัตราสังเคราะห์แสงระบบเปิด (รุ่น LI6400-40 บริษัท LICOR ประเทศสหรัฐอเมริกา) ซึ่งมีหัววัดแบบ leaf chamber fluorometer ทำให้สามารถวัดปริมาณรังสีฟลูออเรสเซนซ์ที่เรืองออกมาจากใบได้ในเวลาเดียวกันกับการวัดอัตราแลกเปลี่ยนแก๊ส ปรับอุณหภูมิของกล่องบรรจุใบให้คงที่ที่ 28C ความชื้นสัมพัทธ์ในช่วง 75-80% ซึ่งทำให้แรงดึงระเหยน้ำของอากาศ (air vapor pressure deficit, VPD_{air}) มีค่าไม่เกิน 1 kPa เพื่อให้ปากใบเปิดได้เต็มที่ กำหนดระดับความเข้มข้น CO₂ ของอากาศที่เข้ากล่องบรรจุใบคงที่ที่ระดับ 400 $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$ วัด

ใบย่อยที่อยู่บริเวณกึ่งกลางทางใบที่ 13 ในช่วงเวลา 9-13 น. บริเวณที่วัดเป็นรูปร่างกลมครอบใบเป็นพื้นที่ 2 cm² ปรับความเข้มแสงในกล่องบรรจุใบให้อยู่ที่ระดับสูงสุด 2000 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ นานประมาณ 10 นาที เพื่อให้ใบปรับตัวต่อสภาพแสงและกระตุ้นให้ปากใบเปิดเต็มที่ บันทึกค่าที่ได้หลังจากนั้นจึงลดความเข้มแสงลงเป็นลำดับจนถึง 0 $\mu\text{mol PPF m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ เครื่องจะวัดปริมาณรังสีฟลูออเรสเซนซ์ในขณะทีใบได้รับความเข้มแสงในขณะนั้น (steady state fluorescence, F_s) และปริมาณรังสีฟลูออเรสเซนซ์สูงสุดในขณะทีใบได้รับความเข้มแสงที่สูงมาก (maximal luorescence during a saturating light flash, F_m') แล้วคำนวณประสิทธิภาพการใช้แสงของระบบ PSII ในสภาพรับแสง (quantum efficiency of PSII electron transport in illuminated leaf, $\mu\text{molE } \mu\text{molPPF}^{-1}$) $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m'$ และอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (rate of linear whole-chain electron transport, $\mu\text{molE m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $J_e = \text{PPF} \times \alpha_{\text{leaf}} \times f \times \Phi_{\text{PSII}}$ เมื่อ α_{leaf} คือ ค่าการดูดกลืนพลังงานแสงของใบ (light absorption of leaf) เท่ากับ 0.85 ค่า f คือ สัดส่วนของพลังงานแสงที่ถูกดูดกลืนโดยระบบ PSII ของพืช C3 ซึ่งมีค่าเท่ากับ 0.5 คือ ถือว่าแสงตกสู่ระบบ PSII เท่ากันกับที่ตกสู่ระบบ PSI (Anonymous, 2002) วัดใบตำแหน่งเดียวกัน จำนวน 3 ซ้ำ

ตารางที่ 1 ลักษณะของต้นปาล์มน้ำมันตัวอย่าง อัตราเพิ่มความเสี่ยงและอัตราสร้างทางใบเป็นข้อมูลเฉลี่ยในช่วง ปี 2542-2547 ส่วนข้อมูลผลผลิตเป็นข้อมูลในช่วง 2538-2547 (ปาล์มน้ำมันอายุ 4-13 ปี) ค่าผลผลิตสูงสุดเป็นค่าที่เกิดขึ้นในช่วงปี 2542-2545 ซึ่งแต่ละตัวอย่างจะได้ค่าสูงสุดคนละปีกัน

ตัวอย่าง	อัตราเพิ่มความเสี่ยง cm y ⁻¹	อัตราสร้างทางใบ no. leaf y ⁻¹	จำนวนทะลาย no. bunch y ⁻¹	น้ำหนักทะลาย kg bunch ⁻¹	ผลผลิตเฉลี่ย ton rai ⁻¹	ผลผลิตสูงสุด ton rai ⁻¹
Hi	53.3	23.3	15.4	12.3	4.15	5.96
Me	57.3	23.7	13.1	13.8	3.85	5.49
Lo	43.1	21.4	9.1	14.9	3.04	5.36
Sd	65.3	23.6	12.1	14.8	3.89	5.69

ความสัมพันธ์ของความเข้มแสงกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบมีรูปร่างเป็น non-rectangular hyperbola ดังนี้

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

เมื่อ α_j = ประสิทธิภาพการใช้แสงของกระบวนการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (quantum efficiency of linear whole-chain electron transport, molE molPPF⁻¹) θ_j = ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (curvature factor) I = ความเข้มแสง (photosynthetic photon flux, $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$) และ J_{\max} = อัตราสูงสุดของการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (maximum rate of linear whole-chain electron transport, $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Yin *et al.*, 2004)

สมการที่ 1 มีพารามิเตอร์หลายค่า สำหรับค่า α_j (initial slope) ประเมินก่อนโดยนำข้อมูลอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ (J_e) ที่ระดับความเข้มแสง 0-100 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ มาเข้ารูปร่างเส้นตรง ซึ่งมีรูปสมการว่า

$$J_e = \alpha_j I + \beta_j \quad (2)$$

เมื่อ β_j = ค่าคงที่ (คือค่า y-intercept, $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ส่วนพารามิเตอร์อื่นที่เหลือ ได้แก่ ค่า θ_j และ J_{\max} คำนวณได้โดยใช้วิธี nonlinear least-square regression (ฟังก์ชัน solver ในโปรแกรม Microsoft Excel)

เมื่อได้พารามิเตอร์ของสมการข้างต้นแล้วจึงคำนวณจุดชดเชยแสง (light compensation point, I_{cl}) โดยกำหนดเป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $J_e = 0$ และคำนวณค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (light saturation point, I_s) ที่กำหนดเป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $J_e = 0.85J_{\max}$ คำนวณค่าพารามิเตอร์ด้วยวิธี regression เช่นข้างต้น

2. เส้นตอบสนองต่อแสง

เครื่องวัดอัตราสังเคราะห์แสงระบบเปิด (LI6400-40) นอกจากวัดประสิทธิภาพการใช้แสงดังวิธีการข้างต้นแล้วยังสามารถวัดความเข้มข้น CO_2 และไอน้ำใน

กล่องบรรจุใบไปพร้อมกัน ทำให้ได้ค่าอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (net photosynthetic rate, A , $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) อัตราคายน้ำ (leaf transpiration rate, E , $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) และค่าน้ำไหลปากใบสำหรับไอน้ำ (g_s , stomatal conductance, $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

ความสัมพันธ์ของความเข้มแสงกับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิมีฟังก์ชันเป็น non-rectangular hyperbola (Thornley and Johnson, 1990) ซึ่งมีรูปคล้ายคลึงสมการที่ 1 ดังนี้

$$A = \frac{1}{2\theta} \left[\alpha I + P_m - \sqrt{(\alpha I + P_m)^2 - 4\theta \alpha P_m} \right] - R_d \quad (3)$$

เมื่อ α = ประสิทธิภาพการใช้แสงของกระบวนการตรึง CO_2 (photochemical efficiency, $\text{molCO}_2 \text{ molPPF}^{-1}$) θ = ค่าควบคุมความโค้งของเส้นกราฟ (curvature factor) P_m = อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (maximum gross photosynthetic rate, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) และ R_d = อัตราหายใจในช่วงมืด dark respiration, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

ประเมินค่า α (initial slope) ก่อนด้วยการใช้ความสัมพันธ์ของค่า A กับ I ในช่วงความเข้มแสง 0-100 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ที่มีลักษณะเป็นเส้นตรงในรูปสมการว่า

$$A = \alpha I + \beta \quad (4)$$

เมื่อ β = ค่าคงที่ (y-intercept, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ส่วนพารามิเตอร์อื่นที่เหลือคำนวณโดยใช้วิธี nonlinear least-square regression เดียวกับข้างต้น

เมื่อได้พารามิเตอร์ของสมการข้างต้นแล้วจึงคำนวณจุดชดเชยแสง (light compensation point, I_c) โดยกำหนดเป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $A = 0$ และคำนวณค่าความเข้มแสงอิ่มตัว (light saturation point, I_s) ที่กำหนดเป็นค่าความเข้มแสงเมื่อ $A = 0.85P_m$ คำนวณค่าพารามิเตอร์ด้วยวิธีเดียวกับข้างต้น

3. เส้นตอบสนองต่อความเข้มข้นของ CO_2

วัดโดยใช้เครื่องวัดอัตราสังเคราะห์แสงระบบเปิด (รุ่น LI6400 บริษัท LICOR ประเทศสหรัฐอเมริกา) อีกชุด

หนึ่ง ซึ่งมีอุปกรณ์เสริมที่ให้แสง (LED light source) โดยวัดพร้อมกันกับการวัดเส้นตอบสนองต่อแสงที่บริเวณกึ่งกลางใบของใบย่อยเดียวกันแต่คนละฝั่งของเส้นกลางใบ เพื่อลดระดับการรบกวนของแต่ละการศึกษา กำหนดระดับความเข้มแสงให้ใบได้รับแสงสูงสุดคงที่ที่ระดับ 2000 $\mu\text{mol PPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ปรับอุณหภูมิของกล่องบรรจุใบให้อยู่ที่ 28C ความชื้นสัมพัทธ์ในช่วง 75-80% ($\text{VPD}_{\text{air}} \leq 1$) ปรับระดับความเข้มข้นของ CO_2 ที่เข้ากล่องบรรจุใบให้ลดลงเป็นระดับขั้นโดยปรับลดจากระดับ 400 จนถึง 0 $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$ วัดในตำแหน่งเดียวกัน จำนวน 3 ซ้ำ ข้อมูลที่ได้นำมาสร้างความสัมพันธ์เชิงเส้นตรงระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ กับระดับความเข้มข้นของ CO_2 ภายในช่องว่างใบดังสมการ

$$A = g_m (C_i - \Gamma) \quad (5)$$

เมื่อ g_m = ค่านำไหลเมสไซฟิลล์ (mesophyll conductance, $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) C_i = ความเข้มข้น CO_2 ภายในใบ (intercellular space CO_2 concentration, $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$) Γ = จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 compensation, $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$) ที่ถือว่าเป็นความเข้มข้นของ CO_2 ในคลอโรพลาสต์

พารามิเตอร์ที่ได้จากการวัดกระบวนการทั้ง 3 ด้าน นำมาวิเคราะห์ความแปรปรวนแบบทางเดียว (One-Way Analysis of Variance, ANOVA) เพื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยและตรวจสอบความแตกต่างของค่าเฉลี่ยโดยวิธี Duncan's New Multiple Range Test (DMRT) ที่ระดับนัยสำคัญ 0.05 ด้วยโปรแกรม Statistical Analysis System (SAS Institute Inc., 1988)

ผลและวิจารณ์

1. ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพรับแสงและอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ

ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับค่า Φ_{PSII} และ J_e แสดงในภาพที่ 1a และ 1b ตามลำดับ เมื่อความเข้มแสงภายในกล่องบรรจุใบมีค่าเป็นศูนย์ Φ_{PSII} จะมี

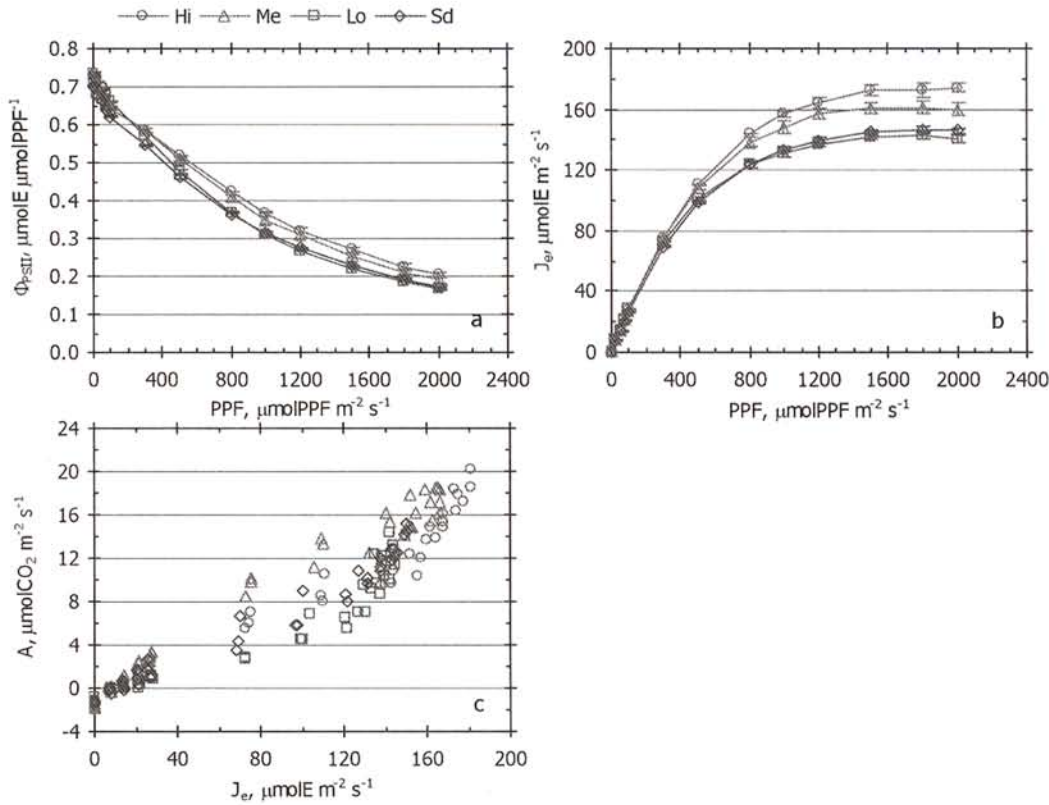
ค่าสูงสุด เนื่องจากตัวรับอิเล็กตรอนที่สำคัญของระบบ PSII (quinone acceptor molecules, Q_A , Q_B และ PQ) อยู่ในสภาพออกซิไดซ์ คือ เปิดเต็มที่ในการรับอิเล็กตรอน (Rosenqvist and Kooten, 2003) Φ_{PSII} สูงสุดของใบปาล์ม น้ำมันที่ได้มีค่าเฉลี่ยอยู่ในช่วง 0.70-0.74 $\mu\text{molE} \mu\text{mol PPF}^{-1}$ หมายความว่า 70-74% ของปริมาณของโฟตอนที่ใบดูดกลืนถูกถ่ายทอดไปยังศูนย์กลางปฏิกิริยาทำให้เกิดปริมาณอิเล็กตรอนได้ เมื่อเพิ่มความเข้มแสงภายในกล่องบรรจุใบให้สูงขึ้น Φ_{PSII} จะมีค่าลดลง เนื่องจาก quinone acceptor บางส่วนรับอิเล็กตรอนและอยู่ในสภาพที่ถูกรีดิวซ์ ทำให้สัดส่วนของแสงที่ถูกนำไปใช้ในการปล่อยอิเล็กตรอนได้มีค่าลดลง เมื่อเปรียบเทียบค่า Φ_{PSII} ระหว่างตัวอย่าง (ภาพที่ 1a) พบว่า ค่า Φ_{PSII} ของสายต้น Hi อยู่ในระดับสูงกว่าตัวอย่างอื่น ทำให้ค่า J_e อยู่ในระดับสูงกว่าตัวอย่างอื่นอย่างชัดเจนด้วย (ภาพที่ 1b) เส้น J_e แสดงรูปฟังก์ชันเป็น hyperbola คือ มีค่าลู่อู่ระดับเพดานของค่าสูงสุด (J_{max}) โดยมีจุดอิ่มตัวแสง (light saturation, I_s) อยู่ในช่วง 750-900 $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 2) แสดงว่าระบบใช้แสงของใบปาล์มน้ำมันทำงานได้เต็มที่ เมื่อใบได้รับความเข้มแสงในช่วงนี้ความเข้มแสงที่ต่ำกว่า 750 $\mu\text{mol PPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ จะเป็นปัจจัยจำกัดระบบใช้แสงของใบปาล์ม น้ำมัน J_{max} มีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ โดยมีค่าสูงที่สุดในสายต้น Hi เท่ากับ 189 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และต่ำสุดในสายต้น Lo เท่ากับ 152 $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$

เนื่องจากอัตราตรึง CO_2 จะควบกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ ความสัมพันธ์ระหว่างค่า A กับ J_e จึงมีลักษณะเชิงเส้นตรง (ภาพที่ 1c) ทำให้สามารถคำนวณพารามิเตอร์ที่สำคัญได้อีก 2 ค่า พารามิเตอร์ที่หนึ่ง คือ ค่าความชันที่ได้จากสมการความสัมพันธ์แบบเส้นตรง (dA/dJ_e , $\text{molCO}_2 \text{ molE}^{-1}$) dA/dJ_e ของใบปาล์มน้ำมันมีค่าเฉลี่ยในช่วง 0.084-0.108 $\text{molCO}_2 \text{ molE}^{-1}$ (ตารางที่ 2) หรือกล่าวในทางกลับกันได้ว่าในการตรึง CO_2 1 โมล ต้องใช้อิเล็กตรอนจำนวน 9.3-11.9 โมล (dJ_e/dA) เมื่อเปรียบเทียบค่า dA/dJ_e ระหว่างตัวอย่าง พบว่า มีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ โดยสายต้น Me มีค่าสูงที่สุดเท่ากับ 0.108 $\text{molCO}_2 \text{ molE}^{-1}$ กล่าวคือ ตัวอย่างนี้ตรึงปริมาณ CO_2 ได้มากที่สุดต่อหนึ่งโมลของอิเล็กตรอนที่ได้จาก PSII

พารามิเตอร์ที่สอง คือ จุดตัดแกน A เมื่อ J_e มีค่าเท่ากับ 0 (A-intercept, $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) A-intercept เป็นค่าที่สะท้อนอัตราหายใจ ค่าติดลบมาก แสดงว่า ใบมีอัตราหายใจในช่วงมืดสูง A-intercept ของใบปาล์มน้ำมันที่ได้ มีค่าเฉลี่ยในช่วง -0.38 ถึง $-1.55 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ตารางที่ 2) เมื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยระหว่างตัวอย่าง พบว่ามีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ สายต้น Me มีอัตราหายใจต่ำสุดเท่ากับ $-0.38 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ และสายต้น Lo มีอัตราหายใจสูงสุดเท่ากับ $-1.55 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ (Γ) สะท้อนดุล CO_2 ภายในคลอโรพลาสต์ของใบระหว่างกระบวนการสังเคราะห์แสงกับกระบวนการหายใจในแสง ค่าที่สูงหมายถึงถึงกระบวนการตรึง CO_2 ภายในคลอโรพลาสต์ (carboxylation) มีอัตราต่ำ ทำให้อัตราสังเคราะห์แสงจริงมีค่าต่ำ และ/หรือกระบวนการหายใจมีค่าสูง ค่า Γ เฉลี่ยที่ได้ของใบปาล์มน้ำมันอยู่ในช่วง $61-72 \mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$ และมีความไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญระหว่างตัวอย่าง (ตารางที่ 2) ค่าที่ได้ใกล้เคียงกับที่พบในมะม่วงน้ำดอกไม้ ส้มเขียวหวาน และยูคาลิปตัส (สุนทร และคณะ, 2543; 2544; 2547) ที่มีค่าอยู่ในช่วง $50-100 \mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$ ซึ่งเป็นค่าที่พบได้ในใบพืช C3 ปกติ

2. เส้นตอบสนองต่อความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 response)

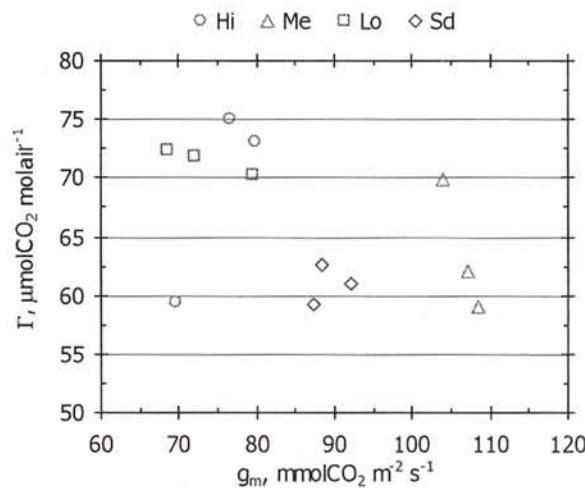


ภาพที่ 1 ความสัมพันธ์ระหว่างความเข้มแสงกับ (a) ประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพรับแสง (b) อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ ส่วน (c) แสดงความสัมพันธ์ระหว่างอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิกับอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนทั้งระบบ ของใบปาล์มน้ำมันในทางใบที่ 13 ค่าที่แสดงในภาพ a และ b เป็น ค่าเฉลี่ย \pm SE (เส้นแนวตั้งซึ่งมีค่าต่ำมาก) ส่วนภาพ c เป็นค่าจริงที่ได้จากการวัด 1 ใบๆละ 3 ซ้ำ

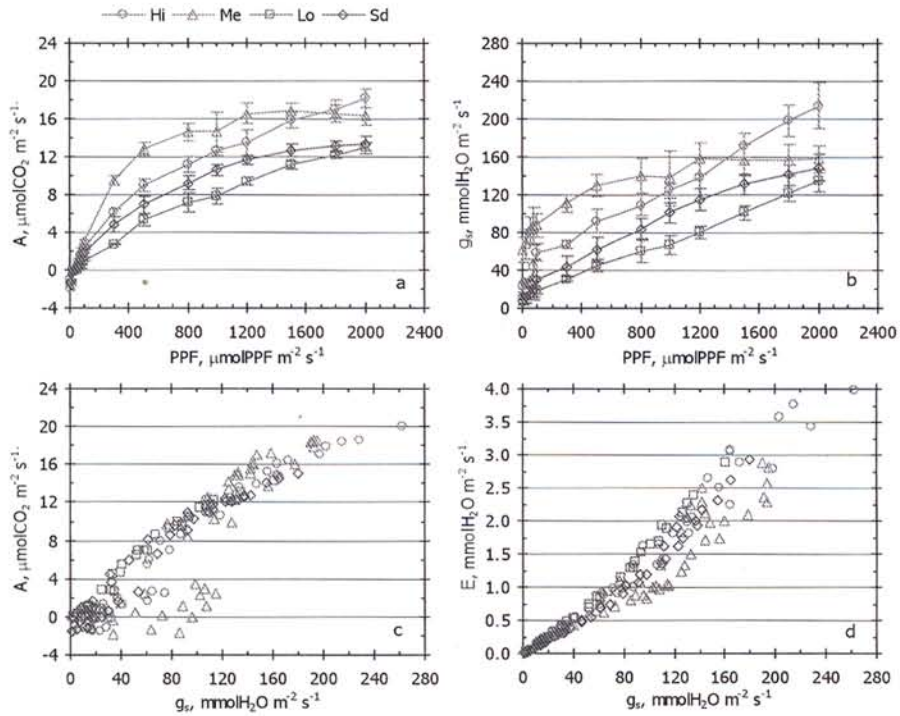
ค่านำไหลเมสไซฟิลล์ (g_m) สะท้อนอัตราการแพร่ของ CO_2 ในเส้นทางจากผนังเซลล์เมสไซฟิลล์ไปยังจุดที่เกิดปฏิกิริยาการตรึงระหว่าง CO_2 กับ RuBP โดยเอนไซม์รูบิสโก้ในคลอโรพลาสต์ บางครั้งจึงเรียกค่านี้อีกว่าประสิทธิภาพของกระบวนการตรึง CO_2 โดยเอนไซม์รูบิสโก้ (carboxylation efficiency) ค่าที่สูงหมายความว่า CO_2 ภายในช่องว่างใบสามารถแพร่โมเลกุลเข้าสู่คลอโรพลาสต์และถูกตรึงได้อย่างรวดเร็ว ค่า g_m เฉลี่ยของใบปาล์มน้ำมันอยู่ในช่วง 73-106 $mmolCO_2 m^{-2} s^{-1}$ และมีค่าแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญระหว่างตัวอย่าง (ตารางที่ 2) โดยมีค่าสูงสุดเป็นของสายต้น Me เท่ากับ 106 $mmolCO_2 m^{-2} s^{-1}$ และต่ำที่สุดเป็นของสายต้น Hi และ Lo เท่ากับ 75 และ 73 $mmolCO_2 m^{-2} s^{-1}$ ตามลำดับ ความสัมพันธ์ระหว่าง Γ กับ g_m แสดงในภาพที่ 2 พบว่า ค่า Γ แปรผกผันกับ g_m กล่าวคือ เมื่อประสิทธิภาพการตรึง CO_2 มีระดับสูง จะทำให้ความเข้มข้นของ CO_2 ภายในคลอโรพลาสต์ของใบมีค่าต่ำ แม้ในที่นี้จะมียางจุดที่หลุดจากกลุ่ม แต่เป็นแนวโน้มเดียวกันกับใบพืช C_3 อื่น (สุนทรี และคณะ, 2543; ธาดา, 2547; คัทลียา, 2547)

3. เส้นตอบสนองต่อแสง (light response)

เส้นตอบสนองต่อแสง แสดงผลรวมของกระบวนการสังเคราะห์แสงทั้งหมด ซึ่งเป็นการควบคุมของปฏิกิริยาแสงและกระบวนการตรึง CO_2 ผลที่ได้ของทางใบที่ 13 ทั้ง 4 ตัวอย่างแสดงในภาพที่ 3a เมื่อเริ่มมีแสง ค่า A เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วตามความเข้มแสงในช่วงแรก และเริ่มมีค่าสูงคงที่เมื่อความเข้มแสงถึงจุดอิ่มตัวแสง อัตราสังเคราะห์แสงรวมสูงสุด (maximum gross photosynthetic rate, P_m) ของใบปาล์มน้ำมันมีค่าเฉลี่ยอยู่ในช่วง 18.3-22.5 $\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$ มีค่าไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญระหว่างตัวอย่าง (ตารางที่ 2) โดยที่สายต้น Hi มีค่า P_m สูงกว่าตัวอย่างอื่น และเป็นค่าใกล้เคียงกับที่เคยวัดได้มาก่อน (สุนทรีและคณะ, ไม่ได้ตีพิมพ์) ค่า P_m ของใบปาล์มน้ำมันมีระดับสูงกว่าใบของไม้ผลยืนต้นอื่น เช่น ใบมะม่วงน้ำดอกไม้ที่มีค่าเท่ากับ 13.0 $\mu molCO_2 m^{-2} s^{-1}$ (จิตรฤทัย และคณะ, 2543) ใบส้มเขียวหวานที่มีค่าในช่วง 8.2-9.3 $\mu molCO_2 m^{-2} s^{-1}$ (สุนทรี และคณะ, 2544) จึงเป็นข้อมูลสนับสนุนว่าใบปาล์มน้ำมันมีความสามารถในการสร้างอาหารเพื่อเลี้ยงผลผลิตทะลายที่มากได้



ภาพที่ 2 เมื่อประสิทธิภาพการตรึง CO_2 (g_m) มีระดับสูงขึ้น จะทำให้จุดขาดเขยคาร์บอนไดออกไซด์มีค่าต่ำลง (ค่าจริงที่ได้จากการวัด 1 ใบๆละ 3 ซ้ำ)



ภาพที่ 3 ภายใต้อสภาพที่มีค่าแรงดึงระเหยน้ำต่ำ ความเข้มแสงส่งผลโดยตรงให้ (a) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิเพิ่มขึ้นตาม และมีผลให้ (b) ค่านำไหลปากใบเพิ่มขึ้นด้วย ค่านำไหลปากใบจึงควบคุม (c) อัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ และ (d) อัตราคายน้ำ ของใบปาล์มน้ำมันของทางใบที่ 13 (ค่าในภาพ a และ b เป็นค่าเฉลี่ย เส้นแนวตั้งเป็นค่า \pm SE ค่าในภาพ c และ d เป็นค่าจริงที่ได้จากการวัด 1 ใบๆละ 3 ชั่วโมง)

เป็นที่น่าสังเกตว่า มีเพียงเส้นตอบสนองของสายต้น Me ที่แสดงรูป hyperbola ชัดเจน คือ A มีค่าคงที่เมื่อความเข้มแสงสูงไปถึง $1200 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ในขณะที่ฟังก์ชันของอีก 3 ตัวอย่างจะเพิ่มค่าขึ้นตามความเข้มแสงได้เรื่อยๆ สายต้น Me มีค่า A สูงกว่าสายต้น Hi ตลอดช่วงแสงจนมาถึงจุดความเข้มแสงที่สูงกว่า $1500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ทั้งนี้เพราะสายต้น Me มีพฤติกรรมของปากใบที่แตกต่างออกไป (ภาพที่ 3b) กล่าวคือ ค่านำไหลปากใบมีค่าสูงสู่เข้าหาระดับเพดาน ทำให้ค่านำไหลปากใบสูงสุด ($g_{s,max}$) ของสายต้น Me เท่ากับ $165 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ซึ่งต่ำกว่าสายต้น Hi ที่มีค่าเท่ากับ $214 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ตารางที่ 2) ใบของสายต้น Me แสดงว่ามีอัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอน กล่าวคือกระบวนการใช้แสง และค่านำไหลปากใบสูงสุดที่ด้อยกว่าใบของสายต้น Hi แม้ว่าจะมีประสิทธิภาพของกระบวนการ carboxylation ที่สูงกว่าและอัตราหายใจที่ต่ำกว่า จึงทำให้มีค่า P_m ต่ำกว่าของสายต้น Hi แต่ภายใต้สภาพความเข้มแสงที่ต่ำกว่า $1500 \mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ใบ

ของสายต้น Me จะมีอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิที่สูงกว่าใบของตัวอย่างอื่น

ค่านำไหลปากใบได้แสดงบทบาทสำคัญในการควบคุมอัตราแลกเปลี่ยนแก๊สในใบพืช ทั้งอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิ (A) และอัตราคายน้ำ (E) โดย A ผันแปรตามค่านำไหลปากใบในช่วง $0-100 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ภาพที่ 3c) แสดงว่า ปากใบควบคุมการแพร่ CO_2 จากอากาศภายนอกเข้าสู่ภายในใบ หลังจากนั้น A ผันแปรตามค่านำไหลปากใบน้อยลง แสดงว่า ในช่วงนี้ปากใบมีบทบาทน้อยกว่ากระบวนการ carboxylation ค่า E ของใบปาล์มน้ำมันผันแปรตามค่านำไหลปากใบ (ภาพที่ 3d) เพราะภายในกล่องบรรจุใบได้ตั้งสภาพให้ค่าแรงดึงระเหยน้ำ (VPD_{air}) ค่อนข้างคงที่ทำให้ปากใบเป็นตัวกำหนดอัตราการคายน้ำโดยตรง อย่างไรก็ตาม ค่า $g_{s,max}$ ที่วัดได้ มีระดับต่ำกว่าที่สุนทรและคณะ (ไม่ได้ตีพิมพ์) เคยวัดได้ในช่วงฤดูฝน ที่มีค่าสูงได้ถึง $600 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ อัตราหายใจในช่วงมืดของใบปาล์มน้ำมัน (R_d) มีค่าในช่วง $1.20-1.53 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และไม่แตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (ตารางที่ 2)

ตารางที่ 2 พารามิเตอร์ที่ได้จากการวัดประสิทธิภาพการใช้แสงของ PSII ในสภาพรับแสง อัตราเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนที่ระบบ เส้นตอบสนองต่อแสงและเส้นตอบสนองต่อ CO₂ ของใบปาล์มน้ำมันในทางใบที่ 13 ค่าที่แสดงเป็นค่าเฉลี่ย±SD ที่ได้จากการวัดโดยย่อยของทางใบที่ 13 จำนวน 1 ใบ 3 ซ้ำ

Sample	J_{max} $\mu\text{molE m}^{-2} \text{s}^{-1}$	I_{c_j} $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$	I_{s_j} $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$	α_j molE molPPF^{-1}	θ_j fraction	dA/dJ_e $\text{molCO}_2 \text{ molE}^{-1}$	A-intercept $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	R_d $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Hi	189±13.3 ^a	0	904±49	0.273±0.005 ^b	0.82±0.02	0.096±0.005 ^{ab}	1.01±0.27 ^{ab}	1.53±0.23
Me	173±8.6 ^b	0	796±13	0.272±0.003 ^b	0.86±0.01	0.108±0.009 ^a	0.38±0.33 ^a	1.35±0.21
Lo	152±4.4 ^c	0	752±27	0.279±0.001 ^a	0.82±0.02	0.084±0.009 ^b	1.55±0.21 ^b	1.20±0.15
Sd	160±3.0 ^{bc}	0	848±10	0.264±0.003 ^c	0.79±0.02	0.092±0.006 ^b	1.14±0.54 ^b	1.21±0.17
P-Value	*	ns	ns	*	ns	*	*	ns
CV (%)	4.98	0.00	6.53	1.16	3.44	7.92	35.16	14.49

Sample	P_m $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	I_c $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$	I_s $\mu\text{molPPF m}^{-2} \text{s}^{-1}$	α $\text{molCO}_2 \text{ molPPF}^{-1}$	θ fraction	$\delta_{s,max}$ $\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Γ $\mu\text{molCO}_2 \text{ molair}^{-1}$	δ_m $\text{mmolCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Hi	22.5±3.0	44±9 ^b	1108±112 ^b	0.037±0.004 ^{ab}	0.37±0.06 ^b	214±50	69.2±8.5	75.3±5.1 ^c
Me	19.1±1.7	30±5 ^b	662±89 ^c	0.046±0.005 ^a	0.79±0.06 ^a	165±27	63.7±5.6	106.4±2.4 ^a
Lo	18.7±2.0	67±8 ^a	1327±39 ^a	0.019±0.001 ^c	0.29±0.09 ^{bc}	135±24	71.5±1.1	73.4±5.6 ^c
Sd	18.3±1.4	45±17 ^b	1151±116 ^{ab}	0.030±0.009 ^b	0.23±0.05 ^c	149±29	61.0±1.7	89.3±2.5 ^b
P-Value	ns	*	*	*	*	ns	ns	*
CV (%)	10.76	22.77	8.86	16.23	14.99	20.38	7.81	4.85

ค่าเฉลี่ยในแนวนอนที่ตามด้วยอักษรเหมือนกัน ไม่แตกต่างกันทางสถิติ โดยวิธี DMRT

* = มีค่าแตกต่างกันทางสถิติที่ระดับความเชื่อมั่น 95 %

ns = ไม่แตกต่างกันทางสถิติ

คำขอบคุณ

งานวิจัยนี้ได้รับการสนับสนุนจากโครงการศูนย์เทคโนโลยีชีวภาพเกษตร ภายใต้โครงการบัณฑิตศึกษา และการวิจัยสาขาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี สำนักงานคณะกรรมการอุดมศึกษา กระทรวงศึกษาธิการ

เอกสารอ้างอิง

- จิตรฤทัย ชูมาก, สุนทรีย ยิ่งชัชวาลย์, ธาดา ชัยสีหา และ ศรีสังวาลย์ ลายวิเศษกุล, 2543. ความเข้มแสงกับอัตราสังเคราะห์แสงสุทธิของใบมะม่วง ภายใต้สภาพน้ำขัง. น. 63-68. ใน รายงานโครงการวิจัยการให้อากาศเพื่อผู้ชีวิตต้นมะม่วงที่ประสบอุทกภัย. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.
- ธาดา ชัยสีหา. 2547. การเปลี่ยนแปลงค่าพลังงานศักย์ในรอบวันของใบและผลแดงกวาที่อายุต่างๆกัน. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- ศัทธียา ฉัตรเที่ยง. 2547. อัตราแลกเปลี่ยนแก๊สและพลังงานศักย์ของน้ำในใบมะม่วงกึ่งพันธุ์แยกนวลต้นตัวเมียและต้นสมบูรณ์เพศ. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- สุนทรีย ยิ่งชัชวาลย์, จินตนา บางจัน และ ธาดา ชัยสีหา. 2543. จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ของใบมะม่วงภายใต้สภาพน้ำขัง. น. 57-62. ใน รายงานโครงการวิจัยการให้อากาศเพื่อผู้ชีวิตต้นมะม่วงที่ประสบอุทกภัย. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.
- สุนทรีย ยิ่งชัชวาลย์, ศัทธียา ฉัตรเที่ยง, จิตรฤทัย ชูมาก, ธาดา ชัยสีหา, สุทิน หิรัญอ่อน, จินตนา บางจัน, สุภาพร เรืองวิทยาโชติ และ ภูริพงศ์ ดำรงวุฒิ. 2544. เส้นตอบสนองต่อแสง จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ ค่าน้ำไหลของผิวใบสองด้าน และปริมาณคลอโรฟิลล์ของใบส้มเขียวหวาน. น. 82-96. ใน รายงานโครงการพัฒนาวิชาการข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาของส้มเขียวหวาน. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.
- สุนทรีย ยิ่งชัชวาลย์ และ ศัทธียา ฉัตรเที่ยง. 2547. จุดชดเชยคาร์บอนไดออกไซด์ของใบและค่าน้ำไหลเมสโซฟิลล์. น. 58-59. ใน รายงานข้อมูลพื้นฐานทางสรีรวิทยาเพื่อความเข้าใจการเกิดอาการยอดตายของยูคาลิปตัสในเขตภาคตะวันตก. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, นครปฐม.
- Anonymous. 2002. Leaf Chamber Fluorometer. Portable Photosynthesis System (LI-6400) Manual. Part 27. 76 p. LI-COR, Inc., Nebraska, U.S.A.
- Corley, R.H.V. 1983. Photosynthesis and age of oil palm leaves. *Photosynthetica*. 17: 97-100.
- Dufrene, E. and B. Saugier. 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Functional Ecology*. 7: 97-104.
- Haniff, M.H. 2006. Gas exchange of excised oil palm (*Elaeis guineensis*) fronds. *Asian J. Plant Sci*. 5: 9-13.
- Lamade, E. and I. Setiyo. 1996. Variation in maximum photosynthesis of oil palm in Indonesia: Comparison of three morphologically contrasting clones. *Plantations Recherche Developpement* 3(6): 429-438.
- Rosenqvist, E. and O.V. Kooten. 2003. Chlorophyll fluorescence : A general description and nomenclature. pp.31-77. In J.R. DeEll and P.M.A. Toivonen, eds. *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- SAS Institute Inc. 1988. SAS/STAT™ User's Guide, Release 6.03 Edition. SAS Institute Inc., North Carolina, USA. 1028 p.
- Smith, B.G. 1989. The effects of soil water and atmospheric vapour pressure deficit on stomatal behaviour and photosynthesis in the oil palm. *Journal of Experimental Botany* 40 (215): 647-651.
- Thornley, J.H.M. and I.R. Johnson. 1990. *Plant and Crop Modelling: A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology*. Oxford Univ. Press, New York. 669 p.
- Yin, X., M. Van Oijen and A. H. C. M. Schapendonk. 2004. Extension of a biochemical model for the generalized stoichiometry of electron transport limited C3 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*. 27: 1211-1222.