

สภาวะเหมาะสมสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *Parmotrema tinctorum* (Nyl.) Hale
จากป่าดิบแล้งในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่

Optimum photosynthetic condition of the lichen *Parmotrema tinctorum* (Nyl.) Hale
from dry evergreen forest in Khao Yai National Park

ชัยวัฒน์ บุญเพ็ง*¹ บังอร วรณลัก¹ และ กัณษริย์ บุญประกอบ¹

Chaiwat Boonpeng*¹, Bungon Wannalux¹ and Kansri Boonpragob¹

บทคัดย่อ

ไลเคนไม่มีสารขี้ผึ้ง (wax) และสารเคลือบผิวด้านนอก (cuticle) ในการรักษาความชื้นไว้ในแทลลัส กระบวนการเมแทบอลิซึมทำงานเมื่อได้รับความชื้นและพักเมื่อแทลลัสแห้ง การดูดกลืนคาร์บอนไดออกไซด์ของไลเคนได้รับอิทธิพลสูงจากสภาวะแวดล้อม รวมทั้งลักษณะทางสรีระที่แตกต่างกันของไลเคนแต่ละชนิด การศึกษาในครั้งนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อทดลองหาสภาวะที่เหมาะสมที่ทำให้ไลเคน *Parmotrema tinctorum* ซึ่งพบแพร่กระจายทั่วไปในป่าเขตร้อนในประเทศไทยมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด ผลการศึกษาพบว่าการบ่ม ไลเคนชนิดนี้ในสภาพชื้นภายใต้แสง 50 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ นาน 125 นาที จำเป็นต่อการทำให้ไลเคนฟื้นตัวเต็มที่ และมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt s}^{-1}$ ภายใต้ความเข้มแสงอิ่มตัวที่ 350 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ปริมาณน้ำในแทลลัสที่พอเหมาะคือ 100±20 % ของน้ำหนักแห้ง อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงเมื่อน้ำในแทลลัสมากหรือน้อยเกินไป

คำสำคัญ: ไลเคน, *Parmotrema tinctorum*, อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง, น้ำในแทลลัส

ABSTRACT

Lichens have neither wax nor cuticle to keep moisture in thalli. They are metabolically active when thalli got moist and become inactive when thalli dry out. Carbon dioxide assimilation of lichen is strongly influenced by surrounding environment as well as physiological characteristic of different species. The objectives of this study were to investigate the optimum condition to achieve maximum photosynthetic activity of the lichen *Parmotrema tinctorum*, which is widely distributes in every tropical forest in Thailand. The results showed that this lichen required wet incubation period of 125 minutes under 50 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ illumination to be fully active. Maximum photosynthetic rate of 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt s}^{-1}$ was achieved under light saturation of 350 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ with thallus water content 100±20 % dry weight. Photosynthetic rate was depressed by too high or too low in thallus water content.

Keywords: lichen, *Parmotrema tinctorum*, photosynthesis rate, thallus water content

*Corresponding author: chaiwat_u@hotmail.com

¹หน่วยวิจัยไลเคน ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง บางกะปิ กรุงเทพฯ 10240

¹Lichen Research Unit, Department of Biology, Faculty of Science, Ramkhamhaeng University, Bangkok, Bangkok 10240

คำนำ

ไลเคนเป็นสิ่งมีชีวิตพวกอิงอาศัย (epiphyte) ที่ไม่สามารถรักษาน้ำไว้ในเซลล์คือเป็นพวก poikilohydric ปริมาณน้ำในเซลล์ผันแปรตามสภาพแวดล้อม และมีผลต่อกระบวนการเมแทบอลิซึม (Lange and Green, 1996) ซึ่งเป็นทั้งผลดีและผลเสียต่อการดำรงชีวิต ข้อดีคือเมื่อน้ำหมดไปจากเซลล์ ไลเคนเข้าสู่สภาวะพักตัวทำให้ทนต่อความแห้งแล้ง ซึ่งเป็นคุณสมบัติที่สำคัญทำให้ไลเคนสามารถปรับตัวอาศัยอยู่ในบริเวณที่มีสภาวะแวดล้อมรุนแรงเช่น แห้งแล้ง ร้อนจัด เย็นจัด ได้ (Palmqvist, 2000) ข้อเสียคือ เติบโตช้า (Nash, 2008) เมื่อเซลล์ได้รับน้ำกระบวนการเมแทบอลิซึมเริ่มฟื้นตัว โดยในสภาพที่มีแสงไลเคนจะเริ่มกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง จนกระทั่งมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด (Pmax) เมื่อฟื้นตัวเต็มที่ซึ่งใช้เวลาต่างกัน ตั้งแต่ 10 ถึง เกินกว่า 120 นาที (Palmqvist, 2000) ปริมาณน้ำในเซลล์ที่มากหรือน้อยเกินไปทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง (Lange and Tenhunen, 1981; Kershaw, 1985; Lange et al., 1993; Nash, 2008) นอกจากนี้ความเข้มแสงอิมพัลส์ที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงคงที่ในสภาพ Pmax แตกต่างกันตามชนิดของไลเคนด้วย ข้อมูลพื้นฐานเหล่านี้จำเป็นต่อการจัดการทรัพยากรธรรมชาติเพื่อการอนุรักษ์และใช้ประโยชน์อย่างยั่งยืน ซึ่งมีการศึกษากันมานานในเขตอบอุ่น และเขตร้อน (Kappen et al., 1998; Lange et al., 2007, 1998; Green et al., 1993, 1997; Lange and Tenhunen 1981; Rundel et al., 1979; Kershaw, 1985; Nash, 2008) แต่ข้อมูลของไลเคนในเขตร้อนยังมีน้อย (Zotz et al., 2003; Lange, et al., 2000) ซึ่งอุดมด้วยหลากหลายทางชีวภาพของไลเคน และมีศักยภาพในการนำมาพัฒนาใช้ประโยชน์ได้อีกมาก (หน่วยวิจัยไลเคน, 2004; Nash, 2008) การศึกษาในครั้งนี้จึงต้องการตอบคำถามว่า สภาพแวดล้อมที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนในเขตร้อนของประเทศไทยเป็นอย่างไร โดยใช้ไลเคน *Parmotrema tinctorum* ซึ่งพบแพร่กระจายทั่วไปในทุกระบบนิเวศในเขตร้อนเป็นตัวอย่างศึกษา ซึ่งไลเคนชนิดนี้มีศักยภาพในการนำมาพัฒนาใช้ประโยชน์ได้หลากหลาย (Boonpeng, et al., 2009; Ohmura, et al., 2009) โดยมีสมมุติฐานว่าไลเคนในเขตร้อนมีการตอบสนองของการสังเคราะห์ด้วยแสงต่อสภาวะแวดล้อมต่างจากไลเคนในเขตอบอุ่น และมีวัตถุประสงค์ คือเพื่อศึกษา 1) ระยะเวลาที่ทำให้กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงฟื้นตัวเต็มที่ภายหลังจากเซลล์แห้งได้รับน้ำ 2) ปริมาณน้ำในเซลล์ที่เหมาะสม และความเข้มแสงอิมพัลส์ที่ทำให้ไลเคนชนิดนี้มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด

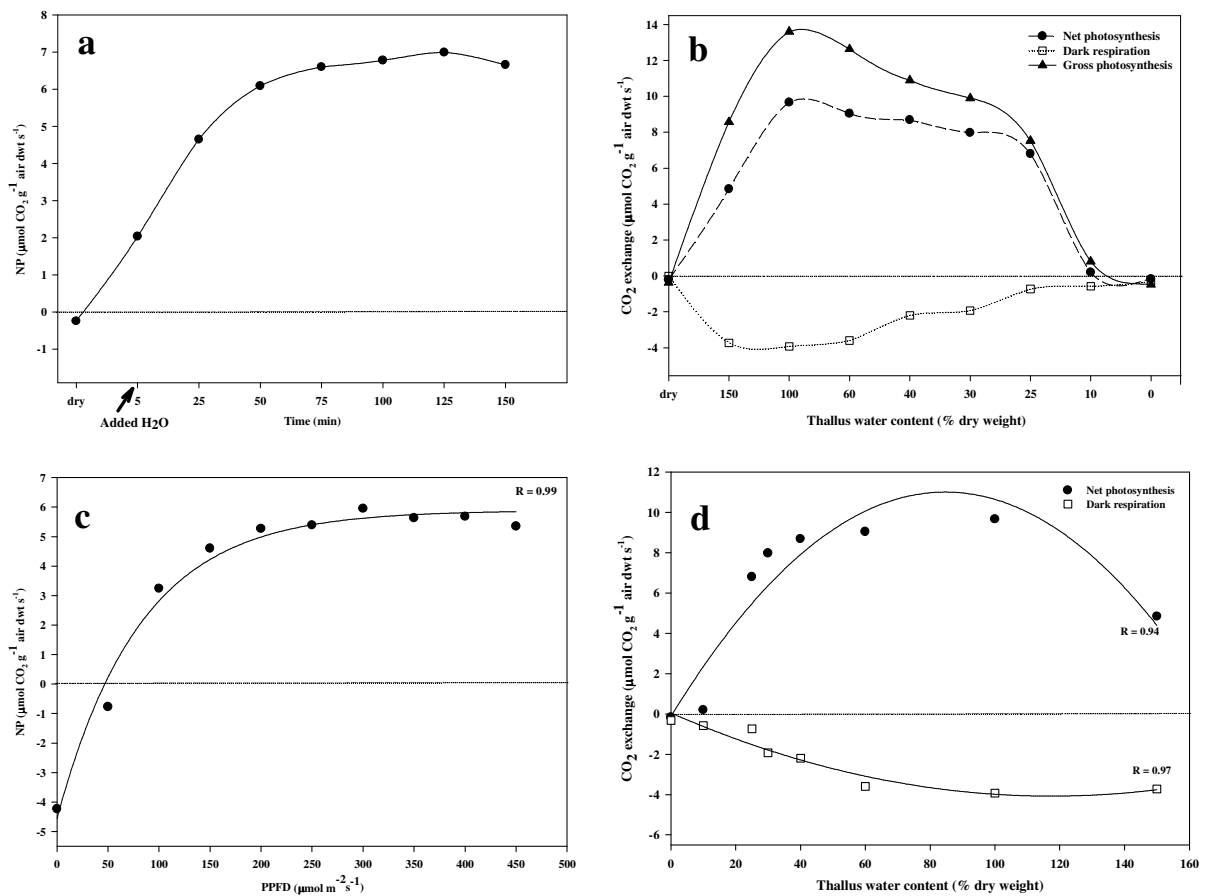
วิธีการทดลอง

เก็บไลเคน *Parmotrema tinctorum* (Nyl.) Hale จากป่าดิบแล้ง ณ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ที่ละติจูด 14° 24' N และ 101° 22' E สูงจากระดับน้ำทะเลประมาณ 700 เมตร ในเดือนกันยายน 2553 โดยเลือกเก็บเฉพาะไลเคนที่มีสภาพสมบูรณ์ เติบโตบนต้นไม้ และขนาดเซลล์ใกล้เคียงกัน ทั้งหมด 15 เซลล์ แบ่งไลเคนออกเป็น 3 ส่วนเท่ากัน ในแต่ละส่วนนำไปหาสภาวะพื้นฐานที่เหมาะสมสำหรับการสังเคราะห์ด้วยแสง ด้วยเครื่อง Infra-red Gas Analyzer (IRGA, LI-6400) โดยใช้ conifer chamber ที่อัตราการไหลของอากาศ (flow rate) 100 $\mu\text{mol s}^{-1}$ โดยทำในห้องปฏิบัติการที่ควบคุมอุณหภูมิ 25±2 °C มีความเข้มข้นของ CO₂ โดยรอบ (ambient CO₂) ประมาณ 395 $\mu\text{mol mol}^{-1}$

1. **ระยะเวลาการบ่มภายใต้ความชื้นที่ทำให้มีการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด** นำตัวอย่างไลเคนซึ่งน้ำหนักแห้งและวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาวะแห้ง ต่อมาจุ่มตัวอย่างในน้ำสะอาดนาน 1 นาที ซับให้มาด ๆ ด้วยผ้าขาวบาง เพื่อกำจัดน้ำส่วนเกิน นำไปวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาวะเปียก ภายใต้แสง $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ใช้เวลา 5 นาทีต่อแทลลัส ตัวอย่างที่วัดแล้วนำไปบ่มไว้ในกล่องกระจกใสและให้แสง $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ตลอดเวลาเพื่อเหนี่ยวนำให้เกิดการสังเคราะห์ด้วยแสง ทำในลักษณะเดียวกันต่อไปทุก ๆ 25 นาที จนกระทั่งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงมีค่าคงที่
2. **ปริมาณน้ำในแทลลัสที่เหมาะสมที่ทำให้ไลเคนมีการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด และปริมาณน้ำในแทลลัสที่มีผลต่อการหายใจ** เป็นการวัดอัตราการดูดกลืนหรือคายก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของไลเคนเมื่อแทลลัสมีความชื้นต่างกัน ตั้งแต่ชุ่มน้ำถึงแห้ง โดยทำการวัดในที่ที่มีแสง $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ และในที่มืด นำตัวอย่างไลเคนซึ่งน้ำหนักแห้งและวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในสภาวะแห้ง ต่อมาจุ่มตัวอย่างในน้ำสะอาด 1 นาที บ่มในกล่องกระจกใส ในกรณีการวัดอัตราการดูดกลืน CO_2 หรือการสังเคราะห์ด้วยแสง บ่มภายใต้แสง $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ส่วนการวัดการคาย CO_2 หรือการหายใจ บ่มในที่มืด นาน 2 ชั่วโมง ฉีดน้ำให้ชุ่มทุก ๆ 15 นาทีระหว่างการบ่มตัวอย่าง เมื่อครบเวลา 120 นาทีนำตัวอย่างจุ่มในน้ำสะอาด 1 นาที สบัดไป-มาเบา ๆ เพื่อให้ให้น้ำส่วนเกินหลุดออกจากแทลลัส (Lange et al., 1993) นำแทลลัสไปซึ่งน้ำหนักและวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง แล้วทำการชั่งน้ำหนักอีกครั้ง ทำซ้ำเช่นนี้ ทุก 25 นาที จนกระทั่งแทลลัสแห้ง
3. **ความเข้มแสงที่อิ่มตัว** นำตัวอย่างไลเคนจุ่มในน้ำสะอาด 1 นาที บ่มในกล่องกระจกใสพร้อมให้แสงเหนี่ยวนำ $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ นาน 2 ชั่วโมง จากนั้นนำตัวอย่างที่ผ่านการบ่มแล้วจุ่มในน้ำสะอาด 1 นาที ซับให้มาด ๆ ด้วยผ้าขาวบาง นำไปวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้ความเข้มแสง 0, 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400 และ $450 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

ผลการทดลอง

1. **ระยะเวลาการบ่มภายใต้ความชื้นที่ทำให้มีการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด** แทลลัสของ *Parmotrema tinctorum* ในสภาวะแห้งและเปียก มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (Net photosynthesis : NP) มีค่า -0.24 ถึง $6.99 \mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt s}^{-1}$ โดยในสภาวะที่แทลลัสแห้ง NP มีค่า $-0.24 \mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt s}^{-1}$ แสดงว่าไลเคนมีการปลดปล่อย CO_2 หรือการหายใจ (respiration) ต่อจากนั้น NP จึงเพิ่มขึ้นจนมีค่าเท่า $0 \mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt}$ เป็นสภาวะที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเท่ากับหายใจหรือภาวะชดเชยการหายใจ (compensation respiration) หลังจากนั้นจึงเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องเมื่อระยะเวลาการบ่มยาวนานขึ้น วัดได้ $2.04 \mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt s}^{-1}$ ในเวลา 5 นาที เมื่อระยะเวลาผ่านไป 75 นาที อัตรา NP ยังคงสูงอย่างคงที่ ใกล้เคียงกับค่าสูงสุดและมีค่าสูงสุดคือ $6.99 \mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{air dwt s}^{-1}$ ในเวลา 125 นาที หลังจากนั้น NP มีค่าคงที่หรืออาจลดลงเพิ่มขึ้น ในอัตราใกล้เคียงกับจุดสูงสุดแสดงถึงพลวัตของภาวะสมดุล (dynamic equilibrium) บ่งบอกถึงคลอโรฟิลล์ทุกโมเลกุลทำงานเต็มที่ ดังแสดงในภาพที่ 1a



ภาพที่ 1 อัตราการแลกเปลี่ยน CO_2 ของไลเคน *Parnotrema tinctorum* ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (Net photosynthesis: NP) และการหายใจ (Dark respiration: DR) ในสภาวะต่าง ๆ a) อัตรา NP เมื่อเทลลัสแห้งและหลังจากการบ่มในสภาพมีแสงและมีปริมาณน้ำในเทลลัสประมาณ 130-150 % ของน้ำหนักแห้ง จนถึงภาวะที่มี NP สูงสุดและคงที่ในเวลา 125 นาที ภายใต้แสง $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ตลอดการทดลอง b) ปริมาณน้ำในเทลลัส (Thallus water content : WC) ที่มีอิทธิพลต่ออัตราการแลกเปลี่ยน CO_2 ในสภาพที่มีแสง ($400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) และที่มีมืด c) การตอบสนองของ NP กับความเข้มของแสง (Photosynthetically active Photon Flux Density : PPFD) เมื่อเทลลัสมีน้ำประมาณ 130-150 % ของน้ำหนักแห้ง ไลเคนถึงจุดอิ่มตัวด้วยแสงที่ PPFD $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ d) ปริมาณน้ำในเทลลัสที่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการหายใจ ภายใต้ภาวะแสงอิ่มตัวที่ $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ โดยปริมาณน้ำในเทลลัสที่ 100 ± 20 % ของน้ำหนักแห้ง ทำให้ไลเคนมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด

2. ปริมาณน้ำในเทลลัสมีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการหายใจ ในสภาวะที่แห้งสนิท NP มีค่า $-0.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ ต่อมาเมื่อได้รับน้ำจนอิ่มตัวที่ 150 % ของน้ำหนักแห้ง NP มีค่า $4.84 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ ต่อมาเมื่อน้ำระเหยออกไปจากเทลลัสจนเหลือน้ำ 100 % ของน้ำหนักแห้ง NP มีค่าสูงสุด $9.66 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ หลังจากน้ำในเทลลัสระเหยออกไปจนแห้ง NP ลดลงเช่นกันและมีค่า $-0.17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$

dwt s⁻¹ หรือมีเพียงการหายใจเกิดขึ้น เมื่อเทลลัสแห้งปราศจากน้ำ ส่วนการหายใจ (Dark respiration : DR) มีรูปแบบที่แตกต่างจาก NP คือ ในภาวะที่เทลลัสอิ่มตัวด้วยน้ำ (ปริมาณน้ำในเทลลัส 150 % ของน้ำหนักแห้ง) DR มีการปล่อย CO₂ ใกล้เคียงกับการปล่อย CO₂ สูงสุดคือ -3.73 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ โดย DR ที่มีค่าสูงสุดคือ -3.92 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ เกิดขึ้นเมื่อเทลลัสมีน้ำ 100 % ของน้ำหนักแห้ง หลังจากนั้นจึงมีค่าลดลงอย่างต่อเนื่อง และมีค่าการปล่อย CO₂ เป็น -0.32 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ เมื่อเทลลัสแห้ง นอกจากนี้ อัตราการแลกเปลี่ยน CO₂ ทั้งหมด (Gross photosynthesis : GP) มีรูปแบบการเปลี่ยนแปลงคล้ายกับ NP แสดงดังภาพที่ 1b

3. ความเข้มแสงที่อิ่มตัว ภายใต้สภาวะที่มีแดดและเปียกไลเคนหายใจเพียงอย่างเดียวเท่านั้น โดยมีอัตราการคาย CO₂ เท่ากับ -4.23 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ จากนั้นเมื่อได้รับแสง กระบวนการดูดกลืน CO₂ จากกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเริ่มต้นขึ้น จนกระทั่ง NP มีค่าเท่ากับ DR เรียกความเข้มแสงที่สภาวะดังกล่าวว่า จุดชดเชยแสง (light compensation point: LCP) ซึ่งมีค่า 48 μmol m⁻²s⁻¹ ต่อมาความเข้มแสงที่เพิ่มมากขึ้นทำให้ NP เพิ่มขึ้นตามกัน จนกระทั่งที่ความเข้มแสง 300 μmol m⁻²s⁻¹ ค่า NP เริ่มมีค่าคงที่และอิ่มตัวที่ความเข้มแสง 350 μmol m⁻²s⁻¹ ในขณะที่ NP มีค่า 5.91 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ สภาวะนี้คือ จุดอิ่มตัวของแสง (light saturation point: LSP) เมื่อเพิ่มความเข้มแสงให้มากขึ้น NP ยังคงมีค่าคงที่ ดังแสดงดังภาพที่ 1c

4. ความสัมพันธ์ของปริมาณน้ำในเทลลัสต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและอัตราการหายใจ เมื่อปริมาณน้ำในเทลลัสเพิ่มขึ้นอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นด้วย จนถึงระดับที่พอดี 100±20 % ของน้ำหนักแห้ง ให้ค่าสูงสุด 10 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ ต่อมาเมื่อปริมาณน้ำเพิ่มมากขึ้นอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงเท่ากับ 5 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ ที่ระดับน้ำในเทลลัส 150 % น้ำหนักแห้ง ส่วนอัตราการหายใจเพิ่มขึ้นเมื่อน้ำในเทลลัสเพิ่มขึ้นและสูงสุดคือ -4 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ ที่ระดับน้ำในเทลลัส 100 % น้ำหนักแห้ง ต่อมาเมื่อค่าคงที่ใกล้เคียงกับค่าสูงสุดเมื่อระดับน้ำในเทลลัสเพิ่มมากขึ้น แสดงดังภาพ 1d

อภิปรายผลการทดลอง

กระบวนการเมแทบอลิซึมของไลเคน *Parmotrema tinctorum* จากป่าเขตร้อนขึ้นอยู่กับปริมาณน้ำในเทลลัสและความเข้มของแสงเช่นเดียวกับไลเคนที่พบในที่อื่น แต่มีความแตกต่างกันบ้าง ขึ้นอยู่กับการปรับตัวให้เข้ากับสภาพแวดล้อมในแต่ละแห่ง โดยในสภาพที่เทลลัสแห้งกระบวนการเมแทบอลิซึมข้างไลเคนเข้าสู่การพักตัว มีเพียงการหายใจเพียงเล็กน้อยเพื่อดำรงชีวิต โดยวัดได้ -0.2 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ เท่านั้น (ภาพที่ 1a,b) สภาวะการณีนี้อาจเกิดขึ้นในเวลากลางวันเมื่อความชื้นในบรรยากาศต่ำน้ำระเหยออกไปจากเทลลัสเกือบหมด เมื่อน้ำไม่เป็นปัจจัยจำกัด กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงฟื้นตัวโดยอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นเรื่อยๆ ภายใน 5 และ 10 นาที มีค่าถึง 30 และ 60 % ของอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด ซึ่งเกิดขึ้นใน 75 นาทีภายหลังจากได้รับน้ำ ซึ่งวัดได้ 6.99 μmol CO₂ g⁻¹ air dwt s⁻¹ ในนาที่ที่ 125 ต่างกับการศึกษาของ Palmqvist (2000) ที่รายงานว่า NP ของไลเคน *Cetraria islandica* ซึ่งมีสาหร่าย *Trebouxia* เป็นองค์ประกอบเช่นเดียวกับ *P. tinctorum* สูงถึง 75-80% ของค่าสูงสุด ภายในระยะเวลา 10 นาทีหลังจากได้รับน้ำ สาเหตุเกิดจาก 1) ความเข้มแสงเหนียวน้ำ (50 μmol m⁻²s⁻¹) ต่ำเกินไป 2) การ oversaturation ของน้ำขณะวัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง 3) ความแตกต่างระหว่างชนิดและแหล่งที่

อยู่อาศัยของไลเคน (species specific) อย่างไรก็ตาม ระยะเวลาในการบ่มของไลเคน *P. tinctorum* นี้ ใกล้เคียงกับไลเคน *Peltigera aphthosa* ซึ่งมีสาหร่ายสีเขียว *Coccomyxa* เป็นองค์ประกอบของ photobiont ซึ่งใช้เวลา 60 นาที

ภายใต้สภาวะที่ไลเคน *P. tinctorum* พื้ต้นตัวเต็มทีและสภาวะแวดล้อมอื่นเหมาะสม ปริมาณน้ำในแทลลัส 80-120% ของน้ำหนักแห้งทำให้ NP มีค่าสูงสุด (ภาพที่ 1b,d) ปริมาณน้ำในแทลลัสที่มากหรือน้อยเกินไปสามารถยับยั้งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง (Lange and Tenhunen, 1981; Kershaw, 1985; Lange et al., 1993; Lange, 1980; Nash, 2008) Lange and Green (1996) พบว่า ปริมาณน้ำในแทลลัสที่เกินพอดี (supraoptimum) หรืออยู่ในสภาพที่เรียกว่าเกินอิ่มตัว (suprasaturation) มีผลให้ NP ลดลงได้ตั้งแต่ 50-85% ของค่าสูงสุด ทั้งในห้องปฏิบัติการและในสภาวะธรรมชาติ (Lange and Tenhunen, 1981; Lange et al., 1993) เนื่องจากน้ำเข้าไปบรรจุอยู่เต็มช่องว่างระหว่างเซลล์ และทำให้เส้นใยราเกิดการบวมต่ง CO_2 ไม่สามารถแพร่ผ่านไปยัง carboxylation site ของสาหร่ายได้ ขณะเดียวกันกระบวนการหายใจได้ถูกยับยั้งเมื่อมีน้ำมาก เนื่องจากปริมาณออกซิเจนในอากาศมีความเข้มข้นสูงกว่า CO_2 มาก (Brown, 1984; Kershaw, 1985; Nash, 2008) การศึกษาในครั้งนี้พบว่าปริมาณน้ำในแทลลัส 150 % ของน้ำหนักแห้ง อยู่ในภาวะที่เกินความอิ่มตัว (suprasaturation) โดยทำให้ NP ลดลงถึง 50% ของค่าสูงสุด (ภาพที่ 1b,d)

Lange et al (1993) พบว่าการตอบสนองของ NP ของไลเคนต่อปริมาณน้ำในแทลลัสที่ suprasaturation ในธรรมชาติพบได้ 4 รูปแบบ คือ 1) NP ไม่ลดลงที่ suprasaturation 2) ลดลงเล็กน้อย 3) ลดลงอย่างมาก และ 4) ลดลงแล้วคงที่แต่ไม่ต่ำกว่า $0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ ขึ้นอยู่กับชนิดของไลเคน (species specific) สำหรับ *P. tinctorum* ที่ใช้ในการศึกษานี้สามารถจัดอยู่ในกลุ่มที่ 2 โดยทั่วไปไลเคนเกิด NP สูงสุดได้เมื่อมีปริมาณน้ำในแทลลัสเหมาะสม ซึ่งมีค่าแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดของไลเคนและสาหร่ายที่เป็นองค์ประกอบ (Lange et al., 1993; Lange et al., 1998; Green et al., 1993) การศึกษาในห้องปฏิบัติการนี้ระยะเวลาที่แทลลัสเปียกเพียง 150 นาที เท่านั้นที่ทำให้ NP ของไลเคนสูงเกิน 25 % ของค่าสูงสุด (ภาพที่ 1b,d) ซึ่งต่างจากในสภาพธรรมชาติระยะเวลาที่ไลเคนเกิด NP เกิน 25 % ของค่าสูงสุดนานประมาณ 3-6 ชั่วโมง (Nash, 2008) ช่วงของการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนในรอบวันยังน้อยเมื่อเทียบกับพืชทั่วไปซึ่งสามารถเกิดขึ้นตลอดเวลาที่มีแสง (Larcher, 1995) จึงเป็นสาเหตุทำให้ไลเคนเติบโตช้า

อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของ *P. tinctorum* ในสภาพแวดล้อมที่เหมาะสม มีค่าใกล้เคียงกับของไลเคนในเขตอบอุ่น ซึ่งวัดได้ $10-17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ (Lange et al., 1993) แต่มีค่าสูงกว่าไลเคนในเขตทะเลทรายซึ่งมีค่า $0.004-0.019 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ (Lange et al., 2007) และมีค่าต่ำกว่ามากเมื่อเปรียบเทียบกับพืชที่มีต่อลำเลียงทั่วไปคือ $15-68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ หรือ $\sim 50-220 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air dwt s}^{-1}$ (Larcher, 1995)

ระดับความเข้มแสงเพียง $48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ทำให้ไลเคน *P. tinctorum* มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง เท่ากับการหายใจ ในสภาวะนี้สารอินทรีย์ที่ได้รับจากการสังเคราะห์ด้วยแสงถูกใช้ไปหมดโดยการหายใจ ไลเคนไม่มีการเติบโต เพียงแค่ดำรงชีวิตอยู่ได้ เมื่อแสงมีความเข้ม $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ทำให้ไลเคนถึงจุดอิ่มตัวด้วยแสงโดยมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด แสดงว่าไลเคนชนิดนี้ไม่ต้องการแสงจ้าในการเติบโต คล้ายคลึงกับพืชในร่ม (shade

plant) และมอสส์ ซึ่งเติบโตในที่ที่มีแสง $150-300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ส่วนพืชกลางแจ้ง (sun plants) เติบโตในที่ที่มีแสง $600-1,500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Larcher, 1995) ความต้องการแสงน้อยของ *P. tinctorum* เป็นข้อได้เปรียบ หรือเป็นคุณสมบัติที่ทำให้ไลเคนชนิดนี้เติบโตได้ในที่ต่าง ๆ ในที่โล่งแจ้งเพื่อรับแสงให้เพียงพอในเวลาเช้าตรู่ เนื่องจากไลเคนต้องเร่งการสังเคราะห์ด้วยแสงให้ได้มากที่สุดในเวลาเช้าซึ่งมีแสงสลัว ในขณะที่แทลลัสยังขึ้นจากการดูดซับน้ำจากบรรยากาศไว้ตลอดคืน แต่แทลลัสสูญเสียน้ำอย่างรวดเร็วภายหลังได้รับแสงจากดวงอาทิตย์ และอุณหภูมิสูงขึ้น ความเข้มแสงประมาณ $48-350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ นี้เกิดขึ้นในเวลาประมาณ 6.00 – 9.00 น. ในที่อยู่อาศัยตามธรรมชาติของไลเคนในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ในขณะที่ความเข้มแสงสูงสุดวัดได้ $1,600-1,800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ในเวลา 12.00-13.00 (Pangpet, in press) ซึ่งเป็นเวลาที่ไลเคนอยู่ในภาวะพักตัวเนื่องจากแทลลัสแห้ง

อุณหภูมิเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่มีความสำคัญ เนื่องจากอุณหภูมิมิมีผลต่อการทำงานของเอนไซม์และกระบวนการเมแทบอลิซึมหลายกระบวนการ (Lange, 1980; Brown, 1984; Kershaw; Nash, 2008) การศึกษาในครั้งนี้ไม่ได้ศึกษาอิทธิพลของอุณหภูมิต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน เนื่องจากอุณหภูมิเฉลี่ยรอบวันในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่อยู่ในช่วงความเหมาะสม (25°C ; Pangpet, in press) ต่อการทำงานของกระบวนการเมแทบอลิซึมของสิ่งมีชีวิต

สรุปผลการทดลอง

ไลเคน *Parmotrema tinctorum* ต้องการน้ำและความเข้มแสง $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ นาน 125 นาที ในการฟื้นตัวเต็มที่ และมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด ที่ความเข้มแสง $350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ โดยมีน้ำในแทลลัส $100\pm 20\%$ ของน้ำหนักแห้ง ในสภาพธรรมชาติไลเคนชนิดนี้จึงเติบโตได้ดีที่สุดในบริเวณที่มีความเข้มแสงในเวลาเช้าตรู่สูงถึง $350 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ในขณะที่แทลลัสยังมีความชื้น ผลลัพธ์นี้ทำให้สามารถนำไปประยุกต์ใช้กับงานอื่น ๆ ได้เช่น การเปลี่ยนแปลงของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนเมื่อได้รับอิทธิพลจากมลพิษทางอากาศ (bioindicator) ความผันแปรของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงในฤดูกาลต่าง ๆ การย้ายปลูกไลเคนนอกที่อยู่อาศัยธรรมชาติ เป็นต้น นอกจากนี้ อิทธิพลของอุณหภูมิต่อกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคนชนิดต่าง ๆ ในป่าเขตร้อนจำเป็นต้องทำการศึกษาต่อไปในอนาคต ทั้งในห้องปฏิบัติการและในสภาพธรรมชาติ ซึ่งยังไม่มีการศึกษามาก่อนในประเทศไทย เพื่อนำไปสู่แนวทางในการจัดการ การอนุรักษ์ และใช้ประโยชน์ทรัพยากรชีวภาพไลเคนอย่างยั่งยืน

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบพระคุณ สมาชิกหน่วยวิจัยไลเคน ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง, อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ช่วยเหลืองานทั้งในห้องปฏิบัติการและภาคสนาม งานนี้ได้รับการสนับสนุนจากทุนงบประมาณแผ่นดินผ่านมหาวิทยาลัยรามคำแหงและโครงการพัฒนาคณาจารย์ด้านวิทยาศาสตร์ (ทุนเรียนดีวิทยาศาสตร์แห่งประเทศไทย)

เอกสารอ้างอิง

- หน่วยวิจัยไลเคน ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง. 2547. **ความหลากหลายชนิดของไลเคน ณ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่**. พิมพ์ครั้งที่ 1 สำนักงานนโยบายและแผนทรัพยากรธรรมชาติและสิ่งแวดล้อม, กรุงเทพฯ ฯ.
- Boonpeng, C., Sangvichien, E. and Boonpragob, K. 2009. Efficiency of PS II in epiphytic lichen *Parmotrema tinctorum* after transplantation to air polluted area. **35th Congress on Science and Technology of Thailand**, The science society of Thailand under the patronage of his majesty the king.
- Brown, D.H. 1985. **Lichen physiology and cell biology**. Plenum press, New York.
- Green, T.G.A., Budel, B., Heber, U., Meyer, A., Zellner, H. and Lange, O.L. 1993. Differences in photosynthetic performance between cyanobacterial and green algal components of lichen photosymbiodemes measured in the field. **New Phytol.** 125: 723-731.
- Green, T.G.A., Budel, B., Myer, A., Zellner, H. and Lange, O.L. 1997. Temperate rainforest lichens in New Zealand: light response of photosynthesis. **New Zealand Journal of Botany.** 35: 493-504.
- Kappen, L., Schroeter, B., Green, T.G.A. and Seppelt, R.D. 1998. Chlorophyll a fluorescence and CO₂ exchange of *Umbilicaria aprina* under extreme light stress in the cold. **Oecologia.** 113: 325-331.
- Kershaw, K.A. 1985. **Physiological Ecology of lichen**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lange, O. L. 1980. Moisture Content and CO₂ Exchange of Lichens : I. Influence of temperature on moisture-dependent net photosynthesis and dark respiration in *Ramalina maciformis*. **Oecologia.** 45: 82-87.
- Lange, O.L., Belnap, J. and Reichenberger, H. 1998. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. **Functional Ecology.** 12: 195-202.
- Lange, O.L., Budel, B., Beber, U., Meyer, A., Zellner, H. and Green, T.G.A. 1993. Temperate rain forest lichens in New Zealand: high thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange. **Oecologia.** 95: 303-313.
- Lange, O.L., Budel, B., Meyer, A., Zellner, H. and Zotz, G. 2000. Lichen carbon gain under tropical conditions: water relations and CO₂ exchange of three *Leptogium* species of a lower montane rain forest in Panama. **Flora.** 195: 172-190.
- Lange, O.L. and Green, T.G.A. 1996. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions. **Oecologia.** 108: 13-20.

- Lange, O.L., Green, T.G.A., Meyer, A. and Zellner, H. 2007. Water relations and carbon dioxide exchange of epiphytic lichens in the Namib fog desert. *Flora*. 202: 479-487.
- Lange, O.L. and Tenhunen, J.D. 1981. Moisture Content and CO₂ Exchange of Lichens: II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance. *Oecologia*. 51: 426-429.
- Larcher, W. 1995. **Physiological plant ecology**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany.
- Pangpet, M. in press. **Realized ecological niches of transplanted lichens in various ecosystems in the tropic**. Master,s Thesis, Ramkhamhaeng University, Bangkok, Thailand.
- Nash III, T.H. 2008. **Lichen Biology**. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ohmura, Y., Kawachi, M., Kasai, F., Sugiura, H., Ohtara, K., Kon, Y. and Hamada, N. 2009. Morphology and chemistry of *Parmotrema tinctorum* (Parmeliaceae, Lichenized Ascomycota) transplanted into sites with different air pollution levels. *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci.* 35(2): 91-98.
- Palmqvist, K. 2000. Carbon economy in lichen. *New Phytol.* 148: 11-36.
- Rundel, P. W., Bratt, G.C. and Lange, O.L. 1979. Habitat ecology and physiological response of *Sticta filix* and *Pseudocyphellaria delisei* from Tasmania. *Bryologist*. 82: 171-180.
- Zotz, G., Schultz, S. and Rottenberger, S. 2003. Are tropical lowlands a marginal habitat for macrolichens? Evidence from a field study with *Parmotrema endosulphureum* in Panama. *Flora*. 198: 71-77.