THAI JOURNAL OF BOTANY 11 (2): 169–181. 2019.

วารสารพฤกษศาสตร์ไทย 11 (2): 169–181. 2562.

รูปแบบการแปรผันของการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ในรอบวันของไลเคน *Parmotrema tinctorum* ในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่

Diel patterns of CO_2 gas exchange and chlorophyll florescence in the lichen *Parmotrema tinctorum* in Khao Yai National Park

มงคล แผงเพ็ชร[1,*], พิทักษ์ชัย เฟืองแก้ว[1], เวชศาสตร์ พลเยี่ยม[1], ชัยวัฒน์ บุญเพ็ง[1], สันติ วัฒฐานะ[2] และ กันฑรีย์ บุญประกอบ[1]

MONGKOL PHAENGPHECH[1,*], PITAKCHAI FANGKAEW[1], WETCHASART POLYIAM[1], CHAIWAT BOONPENG[1], SANTI WATTHANA[2] & KANSRI BOONPARGOB[1]

[1] หน่วยวิจัยไลเคน ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง กรุงเทพฯ 10240

[2] สาขาวิชาชีววิทยา สำนักวิชาวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีสุรนารี, จังหวัดนครราชสีมา 30000

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

[2] School of Biology, Institute of Science, Suranaree University of Technology, Nakhon Ratchasima 30000, Thailand

บทคัดย่อ. กระบวนการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในไลเคนเป็นองค์ความรู้พื้นฐานสำคัญต่อการเพาะเลี้ยงไลเคนเพื่อการอนุรักษ์และใช้ประโยชน์ ดังนั้นการศึกษาจึงมีวัตถุประสงค์เพื่อวัดอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในรอบวันของไลเคน โดยเลือกไลเคนชนิด *Parmotrema tinctorum* ในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่เป็นตัวอย่างศึกษา พบว่าไลเคนเริ่มกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงในช่วงเช้าประมาณ 6:30 น. กระบวนการนี้ดำเนินไปเรื่อย ๆ และมีค่าสูงสุด ประมาณ 9:00 น. จากนั้นมีค่าลดลงและหยุดที่เวลาประมาณ 10:00 น. รวมระยะเวลาทั้งสิ้นประมาณ 3.5 ชั่วโมง หลังจากนั้นไลเคนเข้าสู่สภาวะการพักตัวประมาณ 7 ชั่วโมง เนื่องจากแทลลัสแห้ง และเริ่มฟื้นตัวในช่วงค่ำเมื่อความชื้นในบรรยากาศเพิ่มขึ้นและไลเคนเริ่มดูดซับน้ำเข้าสู่แทลลัสอีกครั้ง การหายใจในที่มืดเกิดขึ้นและยาวนานตลอดทั้งคืนประมาณ 13.5 ชั่วโมง จนกว่าไลเคนจะได้รับแสงอีกครั้ง วัฏจักรนี้จึงจะเริ่มขึ้นใหม่ สภาวะแวดล้อมที่ทำให้ไลเคนชนิดนี้เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด 1.56 (±0.79) μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ คือ ความเข้มแสง 320–365 μmol $m^{-2}s^{-1}$ อุณหภูมิอากาศ 25 องศาเซลเซียส ความชื้นในบรรยากาศ 86 เปอร์เซ็นต์ และมี

* Corresponding author: mongkolpp@gmail.com
Received: 22 July 2019
Accepted: 22 October 2019

ปริมาณน้ำในแทลลัส 75–106 เปอร์เซ็นต์ ผลการศึกษานี้ช่วยเพิ่มพูนความรู้และความเข้าใจเกี่ยวกับนิเวศสรีรวิทยาของไลเคนในเขตร้อน โดยเฉพาะในประเทศไทยซึ่งขาดแคลนองค์ความรู้ด้านนี้ และการศึกษาเพิ่มเติมในไลเคนชนิดอื่น ๆ เป็นสิ่งจำเป็นเพื่อเติมเต็มองค์ความรู้พื้นฐานที่สำคัญนี้

ABSTRACT. The process of CO_2 gas exchange in lichens is the fundamental knowledge for cultivating lichens for conservation and utilization. Thus, this study aimed to measure diel CO_2 gas exchange rates in the lichen *Parmotrema tinctorum* in natural habitat at Khao Yai National Park. We observed that photosynthesis, positive CO_2 assimilation, of the lichen began at around 6:30 a.m. The process gradually increased and reached a maximum at around 9:00 a.m. Then, it gradually decreased and ended at around 10:00 a.m. This net positive CO_2 uptake, was sustained at approximately 3.5 hr. Thereafter, a dormant state began and lasted for 7 hr. when thallus dried out. The lichen was then reactivated near dusk when air humidity increased, and rehydrated. Subsequently, respiration resumed and continued throughout the night for about 13.5 hr. As sunlight of the next morning appeared, this cycle is repeated. The average maximum photosynthesis measured 1.56 (±0.79) µmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ occurred at 320–365 µmol $m^{-2}s^{-1}$ of light intensity, 25 ^{o}C air temperature, 86% relative humidity, and 75–106% thallus water content. This result enhances our understanding of lichen ecophysiology in the tropical region, especially in Thailand where this knowledge is scarce. Most importantly, studies on other lichens are necessary and encourage to fullfill gaps of this information.

คำสำคัญ: คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์, ภูมิอากาศจุลภาค, การสังเคราะห์ด้วยแสง, การหายใจ, ปริมาณน้ำในแทลลัส

KEYWORDS: chlorophyll florescence, microclimate, photosynthesis, respiration, thallus water content

บทนำ

ไลเคน (lichen) เกิดจากการมาอยู่ร่วมกันของรา (fungi) และสาหร่าย (algae) และ/หรือ ไซยาโนแบคทีเรีย (cyanobacteria) ไลเคนสามารถสร้างอาหารได้ด้วยตนเองจากกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งระยะเวลาและอัตราที่เกิดขึ้นในรอบวันมีผลต่ออัตราการเติบโต (Lange *et al.*, 2004) การวัดอัตราการสร้างและการใช้สารประกอบอินทรีย์ในไลเคน (การสังเคราะห์ด้วยแสงและการหายใจ) ช่วยให้เข้าใจธรรมชาติการดำรงชีวิตของไลเคน และเป็นข้อมูลพื้นฐานที่สำคัญสำหรับการเพาะเลี้ยงไลเคนเพื่อนำมาใช้ประโยชน์

ปัจจัยสิ่งแวดล้อมหลักที่ควบคุมกระบวนการเมแทบอลิซึมในไลเคนคือ ปริมาณน้ำในแทลลัส (thallus water content; WC) และความเข้มแสง (photosynthetically active radiation; PAR) ไลเคนจัดอยู่ในกลุ่มสิ่งมีชีวิตพวก Poikilohydric เช่นเดียว

กับสาหร่ายไซยาโนแบคทีเรีย และไบรโอไฟต์ (bryophytes) สิ่งมีชีวิตกลุ่มนี้ไม่มีโครงสร้างพิเศษสำหรับเก็บรักษาน้ำไว้ในร่างกาย ดังนั้นปริมาณน้ำในร่างกายจึงผันแปรตามปริมาณน้ำหรือความชื้นในบรรยากาศ (Gauslaa, 2014) โดยทั่วไป ไลเคนดูดซับน้ำจากบรรยากาศในเวลากลางคืน เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงตอนเช้าตรู่ และหยุดกระบวนการนี้เมื่อน้ำหมดไปจากแทลลัสในช่วงสายประมาณ 10–11 นาฬิกา (Lange *et al.*, 2004; Green *et al.*, 2008) อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิ (net photosynthesis, P_N) ของไลเคนที่มีสภาพสมบูรณ์มีค่าอยู่ระหว่างต่ำกว่า 1 ถึง 9 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ (Palmqvist *et al.*, 2008; Piccotto & Tretiach, 2010) ซึ่งต่ำกว่าเมื่อเทียบกับพืชไร่ (crops, 20–40 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) และพืชกลางแจ้ง (sun plants, 10–50 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) แต่เทียบได้กับพืชในที่ร่ม (shade plants, 3–6 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) และมอสส์ (2–3 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$) (Larcher, 1995) สารประกอบคาร์บอนที่สังเคราะห์ขึ้นมาได้ ส่วนใหญ่ถูกใช้ไปในกระบวนการหายใจของรา (mycobiont) ซึ่งมีสัดส่วนมากถึง 90% ในแทลลัส (Green *et al.*, 2008) จึงเหลือคาร์บอนสำหรับใช้เพื่อการเติบโตน้อย และเป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้ไลเคนมีอัตราการเติบโตต่ำ (Armstrong & Bradwell, 2011)

ไลเคนเขตร้อน (tropical lichens) สูญเสียคาร์บอนไปกับกระบวนการหายใจในเวลากลางคืน (nocturnal respiration) ค่อนข้างมาก เนื่องจากอุณหภูมิสูงเร่งให้มีอัตราการหายใจมากขึ้น ซึ่งเป็นสาเหตุที่ทำให้สมดุลคาร์บอนในรอบวันของไลเคนในเขตร้อนส่วนใหญ่มีค่าติดลบ (การสร้างน้อยกว่าการใช้) (Zotz *et al.*, 2003) การวัดอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 gas exchange) ของไลเคนในรอบวัน ส่วนใหญ่ทำในเขตอบอุ่นและเขตหนาว ส่วนเขตร้อนพบที่ประเทศปานามา (Zotz *et al.*, 2003) และยังไม่เคยมีรายงานมาก่อนในประเทศเขตร้อนของซีกโลกเหนือ (northern hemisphere) ซึ่งมีความหลากหลายของไลเคนสูง

ไลเคน *Parmotrema tinctorum* (Despr. ex Nyl.) Hale ในประเทศไทย ส่วนใหญ่พบบนภูเขาในบริเวณที่แสงส่องถึง มีความชื้นเฉลี่ยรายปีสูงกว่า 80 เปอร์เซนต์ และมีอุณหภูมิเฉลี่ยรายปี 20–25 องศาเซลเซียส ไลเคนชนิดนี้สามารถนำมาใช้ประโยชน์ได้หลากหลาย เช่น เป็นดัชนีชี้วัดคุณภาพอากาศ (Boonpeng *et al.*, 2018) ทำสีย้อม (Casselman, 2001) และมีสารต้านอนุมูลอิสระและเอนไซม์ไทโรซิเนส (GomesI *et al.*, 2002) เนื่องจากไลเคนชนิดนี้มีอัตราการเติบโตต่ำมาก (บังอร วรรณลัก, 2557) การเพาะเลี้ยงเพื่อนำมาใช้ประโยชน์แทนการเก็บจากธรรมชาติโดยตรงจึงเป็นวิธีการที่ยั่งยืนกว่า อย่างไรก็ตาม การเพาะเลี้ยงไลเคนให้ได้ผลผลิตมากเท่าที่ต้องการ จำเป็นต้องเข้าใจธรรมชาติการดำรงชีวิตของไลเคนอย่างถ่องแท้ โดยเฉพาะอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในรอบวัน ดังนั้น งานวิจัยนี้จึงมุ่งเน้นศึกษาอิทธิพลของภูมิอากาศจุลภาค (microclimate) ต่ออัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในรอบวันของไลเคน *P. tinctorum*

วิธีการศึกษา

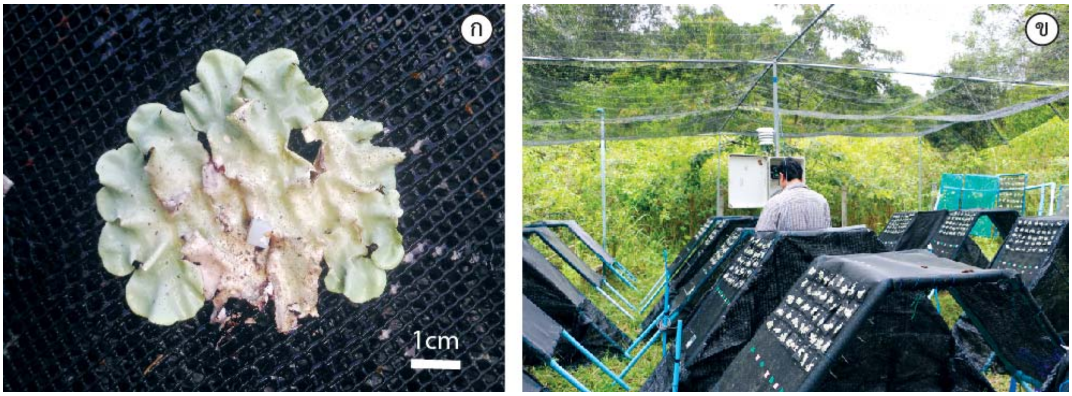
1. พื้นที่ศึกษา

การศึกษานี้ดำเนินการในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ในพื้นที่ของจังหวัดนครราชสีมา บริเวณละติจูดและลองจิจูดที่ 14° 24’ 52” N และ 101° 22’ 36” E สูงจากระดับน้ำทะเลประมาณ 745 เมตร มีปริมาณน้ำฝนเฉลี่ย 2,073 มิลลิเมตรต่อปี ซึ่งส่วนใหญ่เกิดขึ้นระหว่างเดือนพฤษภาคมถึงตุลาคม อุณหภูมิเฉลี่ยต่ำสุด–สูงสุด คือ 18–28 องศาเซลเซียส เดือนเมษายนถึงพฤษภาคมคือช่วงที่ร้อนที่สุด และเดือนธันวาคมถึงมกราคมคือช่วงที่เย็นที่สุด (Brockelman

et al., 2017) ความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศในเวลากลางคืนของฤดูฝนสูงเกิน 93 เปอร์เซนต์ (Boonpragob & Polyaim, 2007) อุทยานฯ นี้ มีความหลากหลายของสิ่งมีชีวิตและระบบนิเวศ ประกอบด้วย ป่าดิบชื้น ป่าดิบแล้ง ป่าเต็งรัง และป่ารุ่นสอง การศึกษานี้ทำในป่ารุ่นสองซึ่งเคยเป็นป่าดิบชื้นมาก่อน แต่ถูกบุกรุกและทำลายเพื่อสร้างที่อยู่อาศัย ต่อมาเมื่อถูกประกาศให้เป็นอุทยานแห่งชาติเมื่อ พ.ศ. 2505 กระบวนการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของพืช (succession) จึงเริ่มเกิดขึ้น ซึ่งปัจจุบันอยู่ในขั้นกลาง (intermediate stage) พืชเด่นที่พบได้ เช่น ตุ้มเต้น (*Duabanga grandiflora*) กระทุ่ม (*Anthocephalus chinensis*) และปอตูบ (*Talipariti marcophyllus*) เป็นต้น มีเรือนยอดสูงประมาณ 15–25 เมตร (ก่องกานดา ชยามฤต, 2549)

2. การวัดค่าทางสรีรวิทยาของไลเคน

เก็บตัวอย่างไลเคน *P. tinctorum* ขนาดแทลลัสประมาณ 9–16 ตารางเซนติเมตร (ภาพที่ 1ก) จากแหล่งที่อยู่อาศัยตามธรรมชาติ และทำการย้ายปลูกลงบนโครงตาข่ายพลาสติกดำ หันไปทางทิศตะวันออก ภายใต้ตาข่ายพลางแสง 50 เปอร์เซนต์ นาน 1 ปี (ภาพที่ 1ข) จากนั้น ทำการวัดค่าทางสรีรวิทยาโดยสุ่มเลือกจากไลเคน 20 แทลลัส ระหว่างวันที่ 20–21 ตุลาคม 2559



ภาพที่ 1 ไลเคนและพื้นที่ย้ายปลูก: ก. ไลเคน *Parmotrema tinctorum* ที่ย้ายปลูกบนตาข่ายพลาสติกดำ หันไปทางทิศตะวันออก ทำมุม 45° กับพื้นดิน; ข. พื้นที่ย้ายปลูกไลเคนภายใต้ตาข่ายพลางแสง 50 เปอร์เซ็นต์ ภายในระบบนิเวศป่ารุ่นสอง ณ ศูนย์ฝึกอบรมที่ 2 อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ จังหวัดนครราชสีมา

2.1 อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ วัดด้วยเครื่อง Infrared Gas Analyzer (IRGA) รุ่น LI-6400 (LiCor Inc., Lincoln, NE, USA) โดยการนำแทลลัสไลเคนที่เตรียมไว้วางใน Conifer chamber ที่มีอัตราการไหลของอากาศ (flow rate) 500 µmol s^{-1} ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ (ambient CO_2) ในขณะทำการทดลองมีค่า 390–420 ppm และทำภายใต้สภาวะแวดล้อม (แสง อุณหภูมิ ความชื้น) ตามธรรมชาติ (field condition) โดยทำการวัดทุก ๆ 1 ชั่วโมง เริ่มวัดเวลา 4 นาฬิกา จนครบรอบวัน (24 ชั่วโมง)

2.2 คลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ (chlorophyll fluorescence) วัดด้วยเครื่อง Pulse Amplitude Modulated (PAM) fluorometer รุ่น MINI-PAM

(Heinz Walz GmbH, Germany) ประกอบด้วยค่า Fv/Fm = (Fm-Fo)/Fm บ่งบอกถึงประสิทธิภาพสูงสุดของ photosystem II (PSII) ซึ่งวัดได้จากสภาวะมืด (dark-adapt, กลางคืน) ค่า Φ_{PSII} = (Fm'-F)/Fm' บ่งบอกถึงประสิทธิภาพจริงของ PSII ในขณะที่เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง โดยวัดได้ขณะที่ไลเคนได้รับแสง (light-adapt, กลางวัน) และค่า Electron Transport Rate (ETR) = Φ_{PSII} x PAR x 0.84 x 0.5 คือ บ่งบอกถึงอัตราการส่งผ่านอิเล็กตรอนในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (White & Critchley, 1999) ทำการวัดค่าทุก ๆ 30 นาทีในเวลากลางวัน และทุก ๆ 1 ชั่วโมง ในเวลากลางคืน เริ่มวัดเวลา 4 นาฬิกา จนครบรอบวัน (24 ชั่วโมง)

2.3 ปริมาณน้ำในแทลลัส (thallus water content; WC) ชั่งน้ำหนักไลเคนและคำนวนหาเปอร์เซ็นต์ปริมาณน้ำในแทลลัส โดยคิดจาก [(น้ำหนักสดแทลลัสก่อนวัด – น้ำหนักแห้งแทลลัส) / น้ำหนักแห้งแทลลัส) × 100] มีหน่วยเป็นเปอร์เซ็นต์น้ำหนักแห้ง (% air dry weight) ตรวจวัดพร้อมกับการวัดอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์

3. การตรวจวัดภูมิอากาศจุลภาค (microclimate) และอุณหภูมิแทลลัส

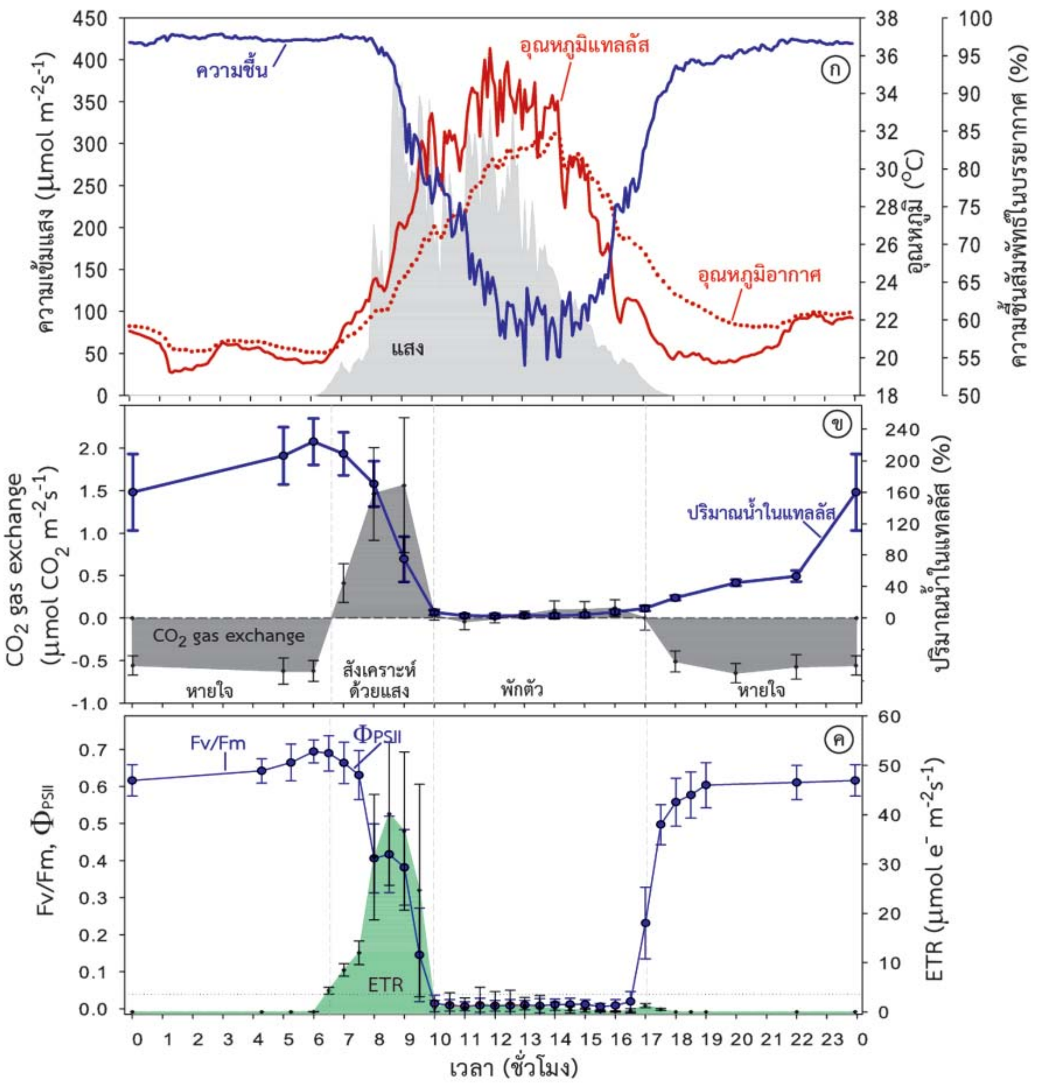
ติดตั้งเครื่องตรวจวัดภูมิอากาศจุลภาคในบริเวณที่ทำการศึกษา เพื่อวัดความเข้มแสง (PAR) ด้วยเซนเซอร์ LI190SB (LiCor Inc., Lincoln, NE, USA) อุณหภูมิอากาศ (air temperature, T_a) และความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศ (relative humidity) วัดด้วยเซนเซอร์ HMP 50 (Vaisala Corporation, Finland) ส่วนอุณหภูมิแทลลัส (thallus temperature) วัดด้วยเทอร์โมคัปเปิล (thermocouple Type T) โดยวัดที่ผิวแทลลัสด้านล่าง (lower surface) บันทึกข้อมูลทุก ๆ 5 นาที ด้วยเครื่อง Datalogger CR10X (Campbell Scientific, Inc. USA)

4. การวิเคราะห์ข้อมูล

ข้อมูลทางสรีรวิทยาของไลเคน (P_N, WC, Fv/Fm, Φ_{PSII}, ETR) ภูมิอากาศจุลภาค และอุณหภูมิแทลลัส นำมาหาค่าเฉลี่ย เพื่อสร้างกราฟการตอบสนองของค่าทางสรีรวิทยาของไลเคนต่อภูมิอากาศจุลภาคในรอบวัน และสมการ nonlinear ด้วยโปรแกรม Sigmaplot V. 11 (Systat Software, Inc., registration number; 775050001)

ผลการศึกษาและอภิปรายผลการศึกษา

ภูมิอากาศจุลภาคในขณะทำการทดลองเปลี่ยนแปลงไปตามรอบวัน โดยความเข้มแสงวัดค่าสูงสุดได้ 400 μmol $m^{-2}s^{-1}$ ที่เวลา 8:45 น. อุณหภูมิอากาศและอุณหภูมิแทลลัส ผันแปรตามความเข้มแสง (ภาพที่ 2ก) โดยอุณหภูมิอากาศมีค่าระหว่าง 20.4–31.9 องศาเซลเซียส สูงสุดที่เวลา 14:00 น. ส่วนแทลลัสมีอุณหภูมิระหว่าง 19.2–36.4 องศาเซลเซียส และสูงสุดที่เวลา 12:00 น. อุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นทำให้น้ำในแทลลัส (WC) ระเหยออกจากแทลลัสมากยิ่งขึ้น (Kershaw, 1977; Lange, 1980; Lange *et al.*, 2004; Palmqvist *et al.*, 2008; Gauslaa, 2014) ความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศเป็นแหล่งน้ำที่ไลเคนนำมาใช้ในกระบวนเมแทบอลึซึม (Gauslaa, 2014) มีค่าเฉลี่ย 87 เปอร์เซ็นต์ โดยมีค่าสูงสุด 97 เปอร์เซ็นต์ (เมื่อเวลา 1:30 น.) และต่ำสุด 54 เปอร์เซ็นต์ (เมื่อเวลา 13:00 น.) (ภาพที่ 2ก) การเปลี่ยนแปลงของปัจจัยสิ่งแวดล้อมเหล่านี้มีผลต่ออัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์และค่าทางสรีรวิทยาอื่น ๆ ของไลเคน (ภาพที่ 2ข และ 2ค)



ภาพที่ 2 ความแปรผันในรอบวันของภูมิอากาศจุลภาค (microclimate) และค่าทางสรีรวิทยาของไลเคน *Parmotrema tinctorum* จำนวน 20 แทลลัส ที่ย้ายปลูกในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ระหว่างวันที่ 20–21 ตุลาคม 2559: ก. ค่าเฉลี่ยความเข้มแสง ความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศ อุณหภูมิอากาศ และอุณหภูมิแทลลัส; ข. อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 gas exchange) และปริมาณน้ำในแทลลัส; ค. ค่าคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซ็นซ์ Fv/Fm, Φ_{PSII} และ ETR

<u>ช่วงที่ 1</u> เมื่อไลเคนได้รับแสงตอนเช้าตรู่ประมาณ 6:00 น. กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเริ่มเกิดขึ้น และมีค่าเพิ่มมากขึ้นเรื่อย ๆ ตามความเข้มแสง (ภาพที่ 2ข) จนกระทั่งถึงจุดชดเชยแสง (light compensation points; LCP) หรือความเข้มแสงที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเท่ากับการหายใจ เกิดขึ้นเมื่อเวลาประมาณ 6:30 น. ที่ความเข้มแสง 25–30 μmol $m^{-2}s^{-1}$ ปริมาณน้ำในแทลลัส

208 เปอร์เซ็นต์ และความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศ 97 เปอร์เซ็นต์ ส่วนอัตราสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิเฉลี่ยสูงสุด (P_{Nmax}) วัดได้ 1.56 (±0.79) μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ ณ เวลา 9:00 น. มีปริมาณน้ำในแทลลัส 75–106 เปอร์เซ็นต์ ที่ความเข้มแสง 320–365 μmol $m^{-2}s^{-1}$ ความชื้นสัมพัทธ์ในบรรยากาศ 86 เปอร์เซ็นต์ อุณหภูมิอากาศ 25 องศาเซลเซียส อุณหภูมิแทลลัส 31 องศาเซลเซียส (ภาพที่ 2ก)

ส่วนค่าคลอโรฟิลล์ฟลูเรสเซ็นซ์ (ภาพที่ 2ค) พบว่า ETR เพิ่มขึ้นในลักษณะเดียวกันกับ P_N มีค่าเฉลี่ยสูงสุด 40 (±14.5) μmol e^- $m^{-2}s^{-1}$ ส่วน Fv/Fm หรือ Φ_{PSII} ค่าสูงสุดวัดได้ก่อนสว่าง (6:00 น.) มีค่า 0.695 จากนั้นลดลงเรื่อย ๆ เมื่อความเข้มแสงเพิ่มมากขึ้น โดยขณะที่เกิด P_{Nmax} วัดค่าได้ 0.382 ต่อมา (หลัง 9:00 น.) ปริมาณน้ำในแทลลัสลดลงอย่างต่อเนื่อง ค่า P_N, ETR และ Φ_{PSII} จึงลดลงเช่นเดียวกัน และเมื่อถึงเวลา 10:00 น. ไลเคนมีน้ำเหลืออยู่เพียง 7 เปอร์เซ็นต์ กระบวนการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้นน้อยมาก ในที่สุดเมื่อน้ำหมดไปจากแทลลัส กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงจึงสิ้นสุดลง และมีเฉพาะกระบวนการหายใจที่เกิดขึ้นเพียงเล็กน้อย เป็นช่วงเวลาที่ไลเคนพักตัว (dormancy) กระบวนการเมแทบอลิซึมเกิดขึ้นน้อยมาก (ภาพที่ 2ข) ดังนั้น ไลเคน *P. tinctorum* มีช่วงเวลาการสร้างสารประกอบอินทรีย์ (organic compound) ประมาณ 3.5 ชั่วโมงต่อวัน ตั้งแต่ 6:30–10:00 น. ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาของ Lange *et al.* (2006) พบว่าไลเคน *Teloschistes capensis* เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงประมาณ 3 ชั่วโมงต่อวัน

ช่วงที่ 2 เป็นช่วงที่ไลเคนพักตัวเนื่องจากแทลลัสแห้ง เกิดขึ้นระหว่าง 10:00–17:00 น. (ภาพที่ 2ข และ 2ค) เป็นช่วงที่อุณหภูมิอากาศและอุณหภูมิแทลลัสมีค่าสูงสุด แต่มีความชื้นต่ำสุด อุณหภูมิแทลลัสสูงเกิน 30 องศาเซลเซียส ปริมาณน้ำในแทลลัสเฉลี่ย 4.3 เปอร์เซ็นต์ กระบวนการเมแทบอลึซึมเกิดขึ้นเพียงเล็กน้อย ค่า Φ_{PSII} และ ETR มีค่า 0.01 และ 0.9 μmol e^- $m^{-2}s^{-1}$ บ่งชี้ว่าไลเคนแห้งและพักตัว (Leisner *et al.*, 1996; Lakatos *et al.*, 2012) การพักตัวของไลเคนเป็นกลยุทธ์อย่างหนึ่งที่ช่วยปกป้องไลเคนจากอันตรายของแสงแดดและความร้อน เพราะอุณหภูมิอากาศอาจเพิ่มขึ้นมากกว่า 40 องศาเซลเซียส หากไลเคนยังเปียกอยู่อาจเป็นอันตรายต่อระบบแสง II (photosystem II) (Oukarroum *et al.,* 2012) ทำให้เกิด photoinhibition (Gauslaa & Solhaug, 2000; 2004) จากภาพที่ 2ข และ 2ค แสดงให้เห็นว่าไลเคน *P. tinctorum* มีช่วงเวลาพักตัวประมาณ 7 ชั่วโมงต่อวัน สอดคล้องกับการศึกษาของ Lange *et al.* (2004) พบว่าไลเคนสามารถพักตัวได้นานเกือบ 7 ชั่วโมงต่อวัน อย่างไรก็ตาม ช่วงเวลาการพักตัวของไลเคนอาจสั้นหรือยาวกว่านั้นขึ้นอยู่กับสภาพอากาศในแต่ละวัน ซึ่งเกิดจากปริมาณน้ำในแทลลัสของไลเคน (Lange & Green, 1996; Zotz *et al.,* 1998; Lange *et al.,* 2004)

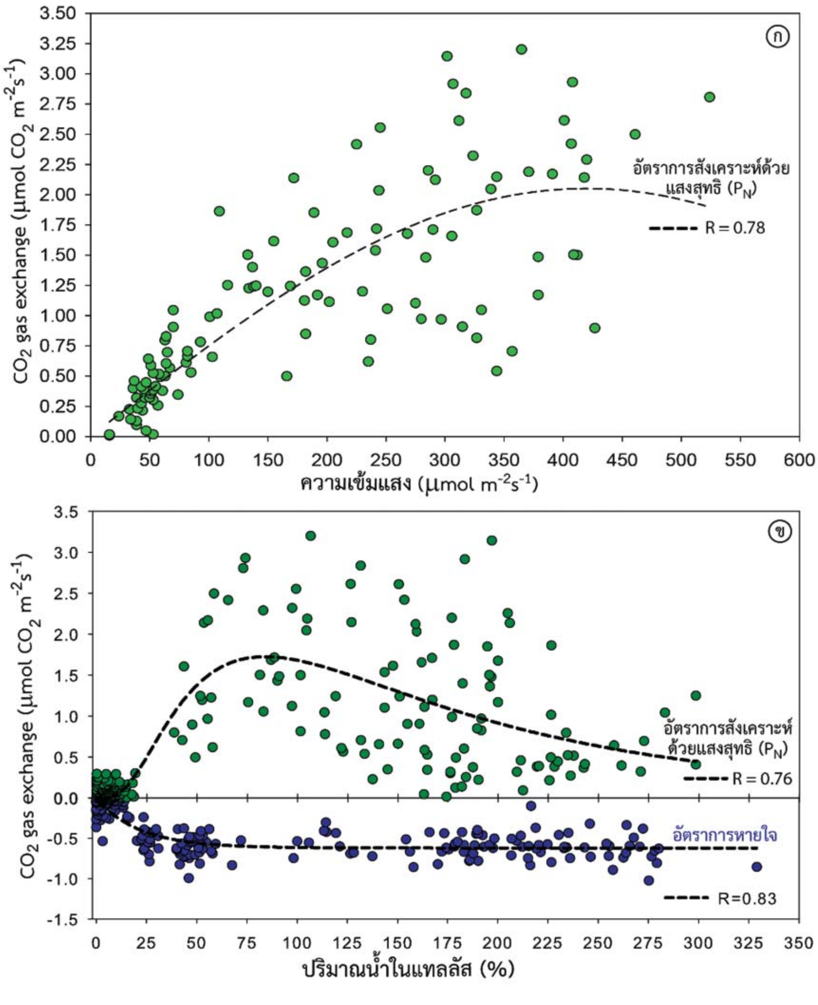
ช่วงที่ 3 เป็นช่วงที่ไลเคนดูดซับน้ำ (rehydration) และหายใจ (respiration) เกิดขึ้นเวลา 17:00–6:00 น. ช่วงเวลานี้ความชื้นในบรรยากาศเพิ่มสูงขึ้น ไลเคนจึงดูดซับน้ำเข้าสู่แทลลัสอีกครั้ง ปริมาณน้ำในแทลลัสเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่อง และมีค่าสูงสุดที่เวลา 6:00 น. (224 เปอร์เซ็นซ์) (ภาพที่ 2ข) เนื่องจากไม่มีแสง จึงมีเฉพาะกระบวนการหายใจเกิดขึ้น โดยมีอัตราเพิ่มขึ้นตามปริมาณน้ำในแทลลัส และมีค่าสูงสุด -0.65 μmol CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ เมื่อแทลลัสมีน้ำประมาณ 45 เปอร์เซ็นซ์ ที่เวลา 20:00 น. จากนั้นมีค่าคงที่แม้ว่าปริมาณน้ำในแทลลัสเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่อง ค่า Fv/Fm/Φ_{PSII} มีค่าเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องตามปริมาณน้ำในแทลลัส บ่งชี้ว่าไลเคนเริ่มฟื้นตัว (active) จากนั้นเริ่มคงที่ เมื่อปริมาณน้ำในแทลลัสมีค่ามากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ และสูงสุดก่อนเช้าตรู่ (pre-dawn) ช่วงเวลาการหายใจในสภาวะมืดของไลเคน *P. tinctorum* ยาวนานถึง 13.5 ชั่วโมงต่อวัน

อัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 gas exchange) ของไลเคน *P. tinctorum* มีความแปรผันในรอบวัน ไลเคนใช้เวลาสั้น ๆ ในช่วงเช้าเพื่อสร้างคาร์โบไฮเดรต (carbohydrate) แต่คาร์โบไฮเดรตส่วนใหญ่ที่สร้างขึ้นมาได้สูญเสียไปกับการหายใจในเวลากลางคืน จึงไม่เพียงพอในการชดเชยคาร์บอนที่เสียไปจากแทลลัส เป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้ไลเคนเติบโตช้ามาก (Armstrong, 1974; Lange & Green, 2005; Palmqvist *et al.*, 2008) ไลเคน *P. tinctorum* ที่เติบโตในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่มีอัตราการเติบโตสูงในช่วงฤดูฝน (สุปราณี แสนธนู และกัณฑรีย์ บุญประกอบ, 2556; บังอร วรรณลัก, 2557) อาจเนื่องมาจากการมีฝนตกในช่วงกลางวัน ซึ่งช่วยให้ไลเคนเกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงอีกครั้งหรือหลายครั้งในช่วงบ่าย (Lange *et al.*, 2004; Lakatos *et al.*, 2012) การศึกษาก่อนหน้านี้ใช้ค่า ETR ประเมินช่วงเวลาที่เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *P. tinctorum* ในรอบวันในช่วงฤดูฝน (วัดในวันที่ไม่มีฝน) พบว่าช่วงเวลาที่เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเกิดขึ้นในช่วงเช้าประมาณ 5 ชั่วโมง และช่วงก่อนมืดอีก 2 ชั่วโมง และไลเคนพักตัวนาน 5 ชั่วโมง (Phaengphech *et al.*, 2014) ขณะที่ Lange *et al.* (2006) คำนวณการสะสมคาร์บอน (carbon income) แต่ละวันในไลเคน *Ramalina* sp. และ *Teloschistes capensis* พบว่ามีค่าเฉลี่ยเพียง 2.76 และ 2.31 $mg_C\ g_C^{-1}\ day^{-1}$ ตามลำดับ ซึ่งเกิดขึ้นในช่วงฤดูใบไม้ผลิ

การศึกษาครั้งนี้พบว่าไลเคน *P. tinctorum* มีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิเฉลี่ยสูงสุด (P_{Nmax}) ที่เวลา 9:00 น. วัดได้ 1.56 (±0.79) µmol $CO_2\ m^{-2}s^{-1}$ หรือ 12.4 nmol $CO_2\ g^{-1}\ s^{-1}$ ซึ่งมีค่าต่ำกว่าเล็กน้อยเมื่อเทียบกับการศึกษาก่อนหน้านี้ในไลเคนชนิดเดียวกันที่วัดได้ 16.2 nmol $CO_2\ g^{-1}\ s^{-1}$ (วันวิสาข์ เพาะเจริญ, 2555) และค่อนข้างต่ำกว่ามากเมื่อเทียบกับงานวิจัยของ Boonpeng *et al.* (2014) ที่วัดได้ 27.8 nmol $CO_2\ g^{-1}\ s^{-1}$ อย่างไรก็ตาม งานวิจัยทั้งสองนี้วัดค่าในห้องปฏิบัติการ (lab experiment) ภายใต้สภาวะ (แสง ปริมาณน้ำในแทลลัส และอุณหภูมิ) ที่เหมาะสม เมื่อเทียบกับไลเคนชนิดอื่น ๆ ในต่างประเทศ พบว่าค่าที่วัดในครั้งนี้ต่ำกว่าไลเคน *Sticta weigelii* และ *S. sublimbata* ที่เติบโตในป่าฝนของประเทศปานามา ที่วัดได้ 4.9 และ 5.9 µmol $CO_2\ m^{-2}s^{-1}$ ตามลำดับ (Lange *et al.*, 2004) ซึ่งอาจเกิดจากความแตกต่างของชนิดไลเคน ช่วงเวลาและสถานที่ศึกษามีอิทธิพลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน

เมื่อพิจารณาความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงกับความเข้มแสง และปริมาณน้ำในแทลลัสจากการวัดแต่ละครั้ง (ภาพที่ 3) พบว่าอัตราสังเคราะห์ด้วยแสงสุทธิของบางแทลลัสวัดได้สูงสุดถึง 3.2 µmol $CO_2\ m^{-2}s^{-1}$ ที่ความเข้มแสง 320–365 µmol $m^{-2}s^{-1}$ (ภาพที่ 3ก) ปริมาณน้ำในแทลลัส 75–106 เปอร์เซ็นต์ อุณหภูมิอากาศ 25 องศาเซลเซียส อุณหภูมิแทลลัส 31 องศาเซลเซียส บ่งชี้ว่าอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่มีค่าสูงกว่าค่าเฉลี่ยรายชั่วโมงเกิดขึ้นได้ในสภาพธรรมชาติในบางขณะ เมื่อไลเคนได้รับแสงที่มีความเข้มสูงในเวลาสั้น ๆ จากช่องแสง (light gap) เมื่อท้องฟ้าเปิด (เมฆเคลื่อนไม่บังแสงอาทิตย์) หรือร่มเงาของเรือนยอดของต้นไม้ใกล้เคียงเคลื่อนไปตามกระแสลมแม้ชั่วขณะแต่ทำให้บริเวณที่ไลเคนเจริญอยู่ได้รับแสงเต็มที่ ซึ่งอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดที่วัดได้ในธรรมชาตินี้ใกล้เคียงกับการศึกษาของชัยวัฒน์ บุญเพ็ง และคณะ (2554) ในห้องปฏิบัติการภายใต้อุณหภูมิประมาณ 25 องศาเซลเซียส พบว่าไลเคน *P. tinctorum* มีสภาวะที่เหมาะสมที่ทำให้เกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดคือ ความเข้มแสง 350 µmol $m^{-2}s^{-1}$ และปริมาณน้ำในแทลลัส 80–100 เปอร์เซ็นต์ นอกจากนี้ การศึกษาครั้งนี้พบว่า ไลเคน *P. tinctorum* มีค่า light compensation

points (LCP) 25–30 μmol $m^{-2}s^{-1}$ ซึ่งตรงกันกับการศึกษาก่อนหน้าที่วัดค่าได้ประมาณ 30 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (ชัยวัฒน์ บุญเพ็ง และคณะ, 2554) และมีค่า moisture compensation point (MCP) (จุดที่ปริมาณน้ำในแทลลัสทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเท่ากับอัตราการหายใจ) ประมาณ 12–20 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งสูงกว่าเมื่อเทียบกับไลเคน *Usnea undulata* ที่เติบโตในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ที่วัดได้ประมาณ 5 เปอร์เซ็นต์ (วันวิสาข์ เพาะเจริญ และกัณฑรีย์ บุญประกอบ, 2554) แต่มีค่าคล้ายกับไลเคน *Ramalina* sp. ที่เติบโตในเขตทะเลทราย Namibia มีค่าประมาณ 13–18 เปอร์เซ็นต์ (Lange *et al.*, 2006)



ภาพที่ 3 ความสัมพันธ์ระหว่างอัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2 gas exchange) ของไลเคน *Parmotrema tinctorum* ที่ย้ายปลูกภายใต้สภาวะแวดล้อมธรรมชาติในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่: ก. ความเข้มแสง; ข. ปริมาณน้ำในแทลลัส (วัดจากไลเคนจำนวน 20 แทลลัส ทุก 1 ชั่วโมงที่มีการสังเคราะห์ด้วยแสงในช่วง 7:00–10:00 น. ในวันที่ 20 และ 21 ตุลาคม 2559)

สรุปผลการศึกษา

กระบวนการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ของไลเคน *P. tinctorum* ที่ย้ายปลูกในเดือนตุลาคม ภายใต้สภาพแวดล้อมตามธรรมชาติในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่เกิดขึ้นภายใต้อิทธิพลของสภาพแวดล้อม ดังนี้

1. การสังเคราะห์ด้วยแสงในช่วงเช้าเกิดขึ้นเมื่อเวลาประมาณ 6:30–10:00 น. โดยมีค่าสูงสุดที่เวลา 9:00 น. รวมระยะเวลาที่เกิดขึ้นประมาณ 3.5 ชั่วโมง หลังจากนั้นไลเคนเข้าสู่สภาวะการพักตัวประมาณ 7 ชั่วโมง โดยมีเพียงการหายใจเกิดขึ้นเพียงเล็กน้อยเท่านั้น ช่วงเย็นเมื่อความชื้นในบรรยากาศเพิ่มขึ้น ไลเคนเริ่มดูดซับน้ำเข้าสู่แทลลัส อัตราการหายใจเพิ่มขึ้น บ่งชี้ว่าไลเคนเริ่มฟื้นตัว แต่อยู่ในสภาวะที่ไม่มีแสงจึงมีเฉพาะกระบวนการหายใจที่เกิดขึ้นและยาวนานตลอดทั้งคืน ประมาณ 13.5 ชั่วโมง

2. ความเข้มแสง ความชื้น และอุณหภูมิมีบทบาทสำคัญต่ออัตราการแลกเปลี่ยนก๊าซคาร์บอนไดออกไซด์ในไลเคน การศึกษาครั้งนี้พบว่าไลเคนเกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดเมื่อมีปริมาณน้ำในแทลลัส 75–106 เปอร์เซ็นต์ ภายใต้ความเข้มแสง 320–365 µmol $m^{-2}s^{-1}$ ความชื้นในบรรยากาศ 86 เปอร์เซ็นต์ มีอุณหภูมิอากาศ 25 องศาเซลเซียส และอุณหภูมิแทลลัส 31 องศาเซลเซียส

3. ค่าคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์ โดยเฉพาะค่า ETR มีรูปแบบความแปรผันในเวลากลางวันคล้ายกับค่า P_N บ่งชี้ว่าค่า ETR มีศักยภาพที่สามารถใช้ประเมินอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงได้

4. องค์ความรู้เกี่ยวกับนิเวศสรีรวิทยาของไลเคนจากการศึกษาในครั้งนี้ เป็นพื้นฐานที่นำไปสู่การเพาะเลี้ยงไลเคนเพื่ออนุรักษ์และใช้ประโยชน์อย่างยั่งยืน อย่างไรก็ตาม ไลเคนแต่ละชนิดและระบบนิเวศอาจมีความแตกต่างกัน จึงควรมีการศึกษาเพิ่มเติมโดยจำเพาะพื้นที่ ด้วยการประยุกต์วิธีการและหลักการจากการศึกษาในครั้งนี้เพื่อให้เกิดองค์ความรู้และข้อมูลที่ครอบคลุมระบบนิเวศที่สำคัญ อันนำมาสู่ความมั่นคงของทรัพยากรธรรมชาติในประเทศไทย

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณสมาชิกหน่วยวิจัยไลเคน มหาวิทยาลัยรามคำแหง ทุกท่าน ที่ช่วยเหลืองานภาคสนาม อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ที่ให้ความร่วมมือและเอื้อเฟื้อพื้นที่ศึกษา งานวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากสำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ (วช.)

เอกสารอ้างอิง

ก่องกานดา ชยามฤต. 2549. **พรรณไม้ในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่**. สำนักอุทยานแห่งชาติ, กรุงเทพฯ.

ชัยวัฒน์ บุญเพ็ง, บังอร วรรณลัก และกัณฑรีย์ บุญประกอบ. 2554. สภาวะที่เหมาะสมในการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *Parmotrema tinctorum* (Nyl.) Hale จากป่าดิบแล้งในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่, หน้า 46. ใน: **รายงานสืบเนื่องจากการประชุมวิชาการพฤกษศาสตร์แห่งประเทศไทย ครั้งที่ 5**, 30 มีนาคม – 1 เมษายน 2554. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

บังอร วรรณลัก. 2557. **การเติบโตและอายุขัยของไลเคนเขตร้อน ณ อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่**. วิทยานิพนธ์ปริญญามหาบัณฑิต สาขาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยรามคำแหง.

วันวิสาข์ เพาะเจริญ. 2555. **ความผันแปรของการตรึงคาร์บอนและการผลิตสารทุติยภูมิของไลเคนในฤดูกาลและระบบนิเวศต่าง ๆ ในเขตร้อน**. วิทยานิพนธ์ปริญญามหาบัณฑิต สาขาชีววิทยา บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยรามคำแหง.

วันวิสาข์ เพาะเจริญ และกัณฑรีย์ บุญประกอบ. 2554. สภาวะที่เหมาะสมในการสังเคราะห์ด้วยแสงของไลเคน *Usnea undulata* จากป่าร้อนในประเทศไทย, หน้า 120. ใน: **รายงานสืบเนื่องจากการประชุมวิชาการพฤกษศาสตร์แห่งประเทศไทย ครั้งที่ 5**, 30 มีนาคม – 1 เมษายน 2554. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.

สุปราณี แสนธนู และกัณฑรีย์ บุญประกอบ. 2556. ทิศทางการรับแสงและการให้น้ำต่อการเติบโตของไลเคน *Parmotrema tinctorum* (Nyl.) Hale ที่ย้ายปลูกบนวัสดุเทียม. **วารสารพฤกษศาสตร์ไทย** 5 (ฉบับพิเศษ): 151–159.

Armstrong, R.A. 1974. Growth phases in the life of a lichen thallus. **New Phytologist** 73: 913–918.

Armstrong, R. & Bradwell, T. 2011. Growth of foliose lichens: a review. **Symbiosis** 53: 1–16.

Boonpeng, C., Boonpragob, K. & Homsud, K. 2014. The relationship between photosynthetic processes of the lichen *Parmotrema tinctorum* and rainfall at Khao Yai National Park. **Thai Journal of Botany** 6 (special issue): 67–76.

Boonpeng, C., Sriviboon, C., Polyiam, W., Sangiamdee, D., Watthana, S. & Boonpragob, K. 2018. Assessing atmospheric pollution in a petrochemical industrial district using a lichen-air quality index (LiAQI). **Ecological Indicators** 95: 589–594.

Boonpragob, K. & Polyaim, W. 2007. Ecological groups of lichen along environmental gradients on two different host tree species in the tropical rain forest at Khao Yai National Park, Thailand. **Bibliotheca Lichenologica** 96: 25–48.

Brockelman, W.Y., Nathalang, A. & Maxwell, J.F. 2017. **Mo Singto forest dynamics plot: flora and ecology**. National Science and Technology Development Agency (NSTDA), Pathum Thani, Thailand.

Casselman, K.D. 2001. **Lichen Dyes: The New Source Book**. Dover Publications Inc., New York.

Gauslaa, Y. 2014. Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. **The Lichenologist** 46(1): 1–16.

Gauslaa, Y. & Solhaug, K.A. 2000. High-light-intensity damage to the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* within a natural forest: the applicability of chlorophyll fluorescence methods. **The Lichenologist** 32: 271–289.

_______. 2004. Photoinhibition in lichens depends on cortical characteristics and hydration. **The Lichenologist** 36: 133–143.

GomesI, A.T., HondaI, N.K., RoeseI, F.M., MuzziI, R M. & Marques, M.R. 2002. Bioactive derivatives obtained from lecanoric acid, a constituent of the lichen *Parmotrema tinctorum* (Nyl.) Hale (Parmeliaceae). **Revista Brasileira de Farmacognosia** 12: 74–75.

Green, T.G.A., Nash III, T.H. & Lange, O.L. 2008. Physiological ecology of carbon dioxide exchange. In: **Lichen Biology**. T.H. Nash III (Ed.), 2nd ed., pp. 152–181. Cambridge University Press.

Kershaw, K.A. 1977. Physiological-environmental interactions in lichens II. The pattern of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* (L.) Willd var. *praetextata* (Floerke in Somm.) Hue and *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. **New Phytologist** 79: 377–390.

Lakatos, M., Obregón, A., Büdel, B. & Bendix, J. 2012. Midday dew - an overlooked factor enhancing photosynthetic activity of corticolous epiphytes in a wet tropical rain forest. **New phytologist** 194: 245–253.

Lange, O.L. 1980. Moisture content and CO_2 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., Budel, B., Meyer, A., Zellner, H. & Zotz, G. 2004. Lichen carbon gain under tropical conditions: water relations and CO2 exchange of Lobariaceae species of a lower montane rainforest in Panama. **The Lichenologist** 36: 329–342.

Lange, O.L., & 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.

_______. 2005. Lichens show that fungi can acclimate their respiration to seasonal changes in temperature, **Oecologia** 142: 11–19.

Lange, O.L., Green, T.G.A., Melzer, B., Meyer, A. & Zellner, H. 2006. Water relations and CO2 exchange of the terrestrial lichen *Teloschistes capensis* in the Namib fog desert: measurements during two seasons in the field and under controlled conditions. **Flora** 201: 268–280.

Larcher, W. 1995. **Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Leisner, J.M.R., Bilger, W. & Lange, O.L. 1996. Chlorophyll fluorescence characteristics of the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens* under field conditions. I. Seasonal patterns of photochemical activity and the occurrence of photosystem II inhibition. **Flora** 191: 261–273.

Oukarroum, A., Strasser, R.J. & Schansker, G. 2012. Heat stress and the photosynthetic electron transport chain of the lichen *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Ach. in the dry and the wet state: differences and similarities with the heat stress response of higher plants. **Photosynthesis Research** 111(3): 303–314.

Palmqvist, K., Dahlman, L., Jonsson, A. & Nash III, T.H. 2008. The carbon economy of lichens. In: **Lichen Biology**. T.H. Nash III (Ed.), 2nd ed., pp. 182–215. Cambridge University Press.

Phaengphech, M., Fuangkaew, P., Senglek, S., Polyiam, W., Srinoppawan, K., Watthana, S. & Boonpragob, K. 2014. Daily microclimatic factor of the horizontally transplanted habitat and its influences on metabolic activity and growth of the lichen *Parmotrema tinctorum* at Khao Yai National Park, pp. 882–886. In: **Proceedings of the 40th Congress on Science and Technology of Thailand (STT40)**, 2–4 December 2014. Hotel Pullman Khon Kaen Raja Orchid.

Piccotto, M. & Tretiach, M. 2010. Photosynthesis in chlorolichens the influence of the habitat light regime. **Journal of Plant Research** 123: 763–775.

White, A.J. & Critchley, C. 1999. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. **Photosynthesis Research** 59(1): 63–72.

Zotz, G., Büdel, B., Meyer, A., Zellner, H. & Lange, O.L. 1998. *In situ* studies of water relations and CO2 exchange of the tropical macrolichen, *Sticta tomentosa*. **New Phytologist** 139: 525–535.

Zotz, G., Schultz, S. & 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.