

บทที่ 2

การสังเคราะห์แสง และหลักนิเวศวิทยา

ความเข้าใจในการอนุรักษ์ทรัพยากรธรรมชาติจำเป็นต้องอาศัยความรู้พื้นฐานทางชีววิทยาโดยเฉพาะหลักนิเวศวิทยา นักประวัติศาสตร์และนักภูมิศาสตร์สนใจเรื่องของสภาพแวดล้อมมาเป็นเวลานานแล้ว แต่มีโอกาสเป็นไปได้ที่ความคิดและความเข้าใจอาจเป็นเพียงแง่เดียวหรือแนวเดียวเท่านั้น ในตำราภูมิศาสตร์และประวัติศาสตร์ส่วนมากมีการศึกษาปัจจัยสภาพแวดล้อมโดยมุ่งในสิ่งที่เกี่ยวกับสังคม เป็นต้นว่าสังคมสมัยนั้นพัฒนาหรือไม่ สามารถพัฒนาเนื่องจากสภาพแวดล้อมใดเป็นเหตุ การเน้นความสัมพันธ์ระหว่างสภาพแวดล้อมและสังคมส่วนมากเป็นแบบคงที่ (stable relationships) ไม่ว่าจะสภาพแวดล้อมนั้นจะเป็นชายทะเลภูเขา เหมือนถ่านหิน โขลงช้างป่า การวิเคราะห์มักเป็นในรูปที่สัมพันธ์กับสังคมมนุษย์ และเป็นการวิเคราะห์แบบธรรมดา น้อยครั้งนักที่การเน้นความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งแวดล้อมและสิ่งมีชีวิตเป็นในรูปของการเปลี่ยนแปลงตลอดเวลาที่เรียกว่า พลวัต (dynamic) น้อยครั้งที่นักประวัติศาสตร์หรือนักภูมิศาสตร์จะพูดถึงผลของสังคมมนุษย์ที่มีต่อ natural community ซึ่งเป็นทัศนะในมุขกลับ คำถามที่ว่า การเปลี่ยนจากวัวเป็นม้า จากม้าเป็นแทรกเตอร์มีผลอย่างไรกับความอุดมสมบูรณ์ของดิน หรือมีผลต่อชีวิตปลาในน้ำอย่างไร มักไม่ค่อยพบในตำราประวัติศาสตร์และภูมิศาสตร์ ที่จริงแล้วการศึกษานิติศาสตร์ในต่างประเทศเขาได้พยายามสอดแทรกความคิดแบบนักวิทยาศาสตร์เข้าไปในหลักสูตรปริญญาตรี โดยบังคับให้เรียนวิชาพื้นฐานเคมี ชีววิทยา ฟิสิกส์ คณิตศาสตร์ สถิติ และธรณีวิทยาไว้อย่างเพียงพอ เขามักแนะนำให้นักศึกษาเรียนกระบวนการทางชีววิทยามากกว่าสาขาอื่น เป็นการแก้ปัญหาการมองโลกแง่เดียวดังกล่าวข้างต้น

ในบทนี้จะกล่าวถึงขบวนการพื้นฐานที่สำคัญทางชีววิทยา คือ การสังเคราะห์แสง และหลักนิเวศวิทยาเพื่อเป็นพื้นฐานของความเข้าใจในบทต่อไป

การสังเคราะห์แสง (Photosynthesis)

เชื่อแน่นอนว่าทุกคนรู้จักขบวนการสังเคราะห์แสงตั้งแต่เรียนในชั้นประถมและรู้ขั้นตอนละเอียดมากขึ้นเมื่อเรียนสูงขึ้น ทุกคนทราบว่าเป็นขบวนการที่พืชใบเขียวสังเคราะห์อาหารโดยใช้แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ น้ำ และแสงแดด ผลที่ได้คือน้ำตาลซึ่งจะรวมกันเป็น

แป้ง การสังเคราะห์แสงมีคลอโรฟิลล์ (chlorophyll) ซึ่งเป็น pigment สีเขียวในคลอโรพลาสต์ (chloroplast) ในเซลล์พืชเป็นส่วนสำคัญของขบวนการ พืชมี pigment ที่ใช้ในการสังเคราะห์แสง 3 ชนิด คือ chlorophylls, carotenoids และ phycobilins โดยทั่วไปพืชที่สังเคราะห์แสงมีคลอโรฟิลล์และคาโรทีนอยมากกว่า 1 ชนิด ส่วนไฟโคบิลินมักพบในสาหร่ายสีแดง (red algae) และสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียว (blue green algae)

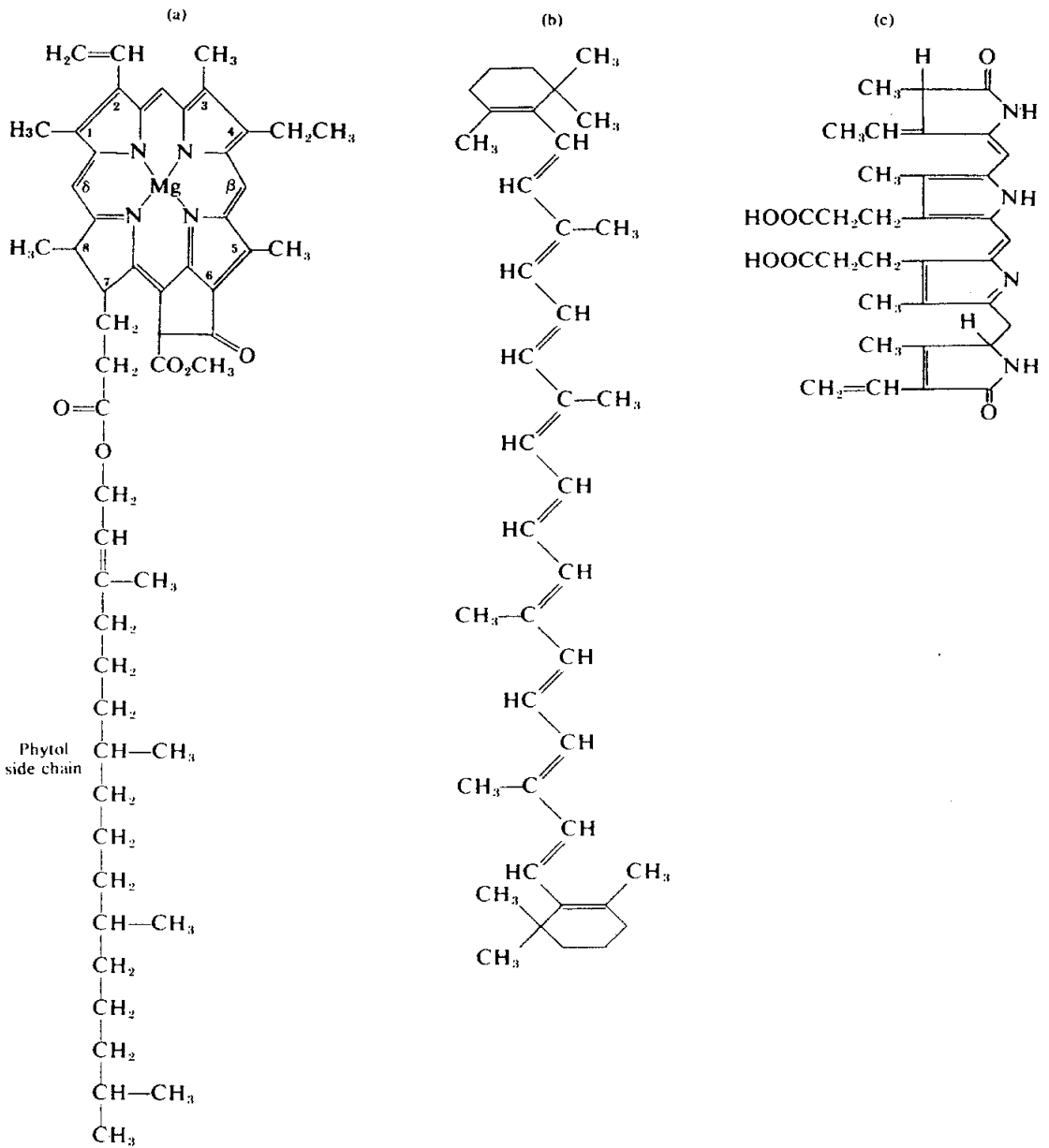
pigment ที่พบมากในพืชสีเขียวคือ คลอโรฟิลล์ซึ่งสามารถดูดซับพลังงานแสงในช่วงคลื่นสีแดงและน้ำเงิน คลอโรฟิลล์เป็นสารที่สกัดได้ง่ายเพราะละลายในไขมัน (lipid soluble) โครงสร้างประกอบด้วยพอร์ไฟริน (porphyrin) มีไนโตรเจนเป็นอะตอมตัวกลางยึดเกาะกับแมกนีเซียมไอออนและมีไฟตอน (phyton) เป็นตัวเกาะด้านข้าง (side chain) ที่ยาวพอสมควร (รูป 2.1) คลอโรฟิลล์ของพืชมี 4 ชนิด คือ คลอโรฟิลล์ เอ บี ซี และดี พืชสีเขียวทุกชนิดมีคลอโรฟิลล์ เอ (พืชชั้นสูง สาหร่ายรวมทั้งพวกสีน้ำเงินแกมเขียว) พืชที่มีโครงสร้างเซลล์และส่วนประกอบภายในเซลล์ที่สมบูรณ์ (มีนิวเคลียสที่มีผนังห่อหุ้ม และมี cell organelles) ที่เรียกว่า eukaryote นั้น จะมีคลอโรฟิลล์ชนิดที่สองซึ่งอาจเป็น คลอโรฟิลล์ บี (พืชชั้นสูงและสาหร่ายสีเขียวเกือบทุกชนิด) หรือคลอโรฟิลล์ ซี (สาหร่ายสีน้ำตาล, diatoms, dinoflagellates) หรือคลอโรฟิลล์ ดี (สาหร่ายแดง)

คลอโรฟิลล์อยู่ในส่วนประกอบของเซลล์ที่เรียกว่า คลอโรพลาสต์ซึ่งมีรูปร่างแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช อาจเป็นในรูปถ้วยเช่นใน Chlamydomonas หรือเป็นแผ่นกลมเช่นใน Ulotrix หรือเป็นเกลียวเช่นใน Spirogyra หรือเป็นรูปดาวเช่นใน Zygnema โครงสร้างคลอโรพลาสต์ประกอบด้วยผนังชั้นนอก 2 ชั้น ภายในมีระบบผนังที่พับซ้อนกัน (folded membranes system) อยู่ในช่องเหลวที่เรียกว่า stroma กลุ่มผนังที่พับซ้อนกันเรียกว่า grana (เอกพจน์ granum) ในปี 1962 W.Menke ได้ใช้ศัพท์ thylakoid เรียกผนังบางที่ซ้อนกัน ที่จริงผนังบางที่ซ้อนกันนี้มีช่องว่างระหว่างชั้นที่ซ้อนกันเมื่อดูรูปหน้าตัดจะเห็นคล้ายถุงบาง ๆ ช่องว่างนี้เรียกว่า thylakoid space Thylakoid ที่เชื่อมต่อกันระหว่าง grana เรียกว่า stroma thylakoid (รูป 2.3) แต่ละ granum อาจมีจำนวน thylakoid มากถึงหนึ่งร้อยหรือมากกว่า แต่ก็มีเซลล์อีกหลายชนิดที่มีจำนวน thylakoid น้อย

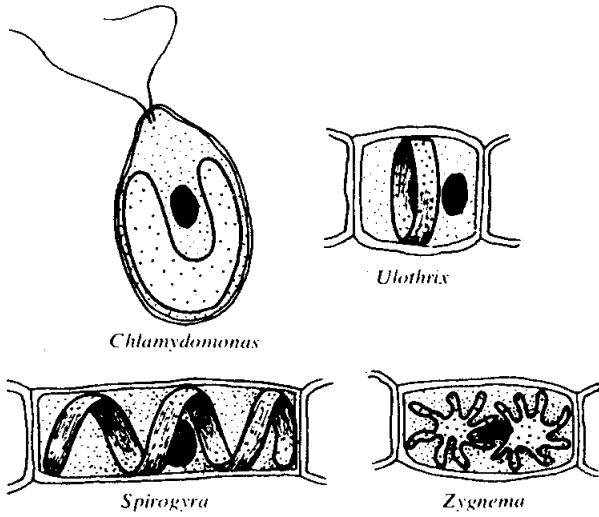
คลอโรพลาสต์มีรูปร่างลักษณะคล้ายไมโทคอนเดรีย (mitochondria) หลายประการ (1) มีผนังที่มีคุณสมบัติยอมให้สารบางอย่างผ่านได้ (selective permeability) หุ้มส่วนภายในมากกว่า 1 ชั้น

(2) มี DNA และ ribosome เป็นส่วนสำคัญทางพันธุศาสตร์

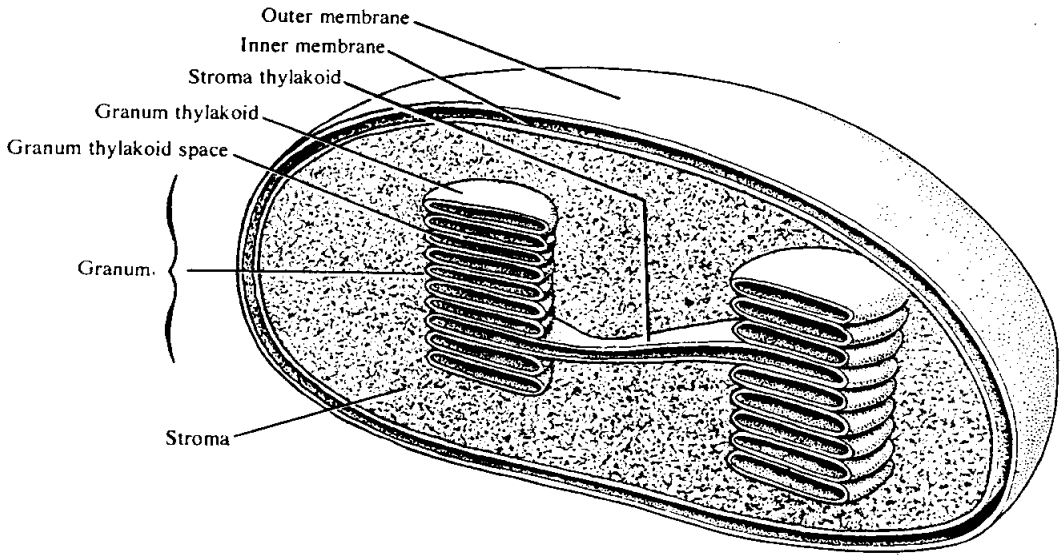
(3) มีผนังประเภท Lipoprotein membrane อยู่ภายในซึ่งมีขบวนการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์



รูป 2.1 (a) สูตรโครงสร้างของคลอโรฟิลล์ เอ (b) สูตรโครงสร้าง B-carotene
(c) สูตรโครงสร้างไฟโคอีริโทรบิลิน (Avers, 1976)



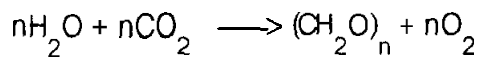
รูป 2.2 รูปแบบต่างๆ ของคลอโรพลาสต์ รูปถ้วยใน *Chlamydomonas*
รูปวงกลมแบนใน *Ulothrix* รูปเกลียว *Spirogyra*
และรูปดาวใน *Zygnema* (Avers, 1976)



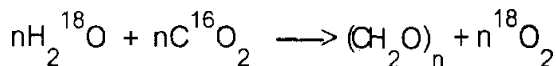
รูป 2.3 คลอโรพลาสต์แสดงผนังภายนอก ผนังชั้นใน
และส่วนประกอบภายใน (Avers, 1976)

(electron transport) และขบวนการเปลี่ยน ADP เป็น ATP (ADP Phosphorylation) บนผนังนี้ อย่างไรก็ตามก็มีส่วนประกอบของเซลล์ทั้งสองยังมีความแตกต่างที่สำคัญคือ เมื่อไมโทคอนเดรียขาดจากกันเป็นท่อน ๆ (fragment) จะมีขบวนการหายใจ (aerobic respiration) ได้ก็ต่อเมื่อมีผนังชั้นในอยู่ในส่วนที่ขาดเป็นท่อน แต่ถ้าคลอโรพลาสต์ขาดเป็นท่อนจะมีขบวนการสังเคราะห์แสงได้ก็ต่อเมื่อมี thylakoid ผนังชั้นในของคลอโรพลาสต์ที่ไม่มีส่วนเกี่ยวข้องกับขบวนการสังเคราะห์แสง นอกจากนี้ผนังของ thylakoid แยกจากผนังชั้นในของคลอโรพลาสต์ ส่วน christae ซึ่งเป็นส่วนที่ขบวนการต่าง ๆ ในไมโทคอนเดรียเกิดขึ้นเป็นส่วนของผนังชั้นในที่พับเข้าทำให้ผนังชั้นในมีพื้นที่มากขึ้น

แม้ว่าเราจะเรียนเรื่องชีวิตและระบบนิเวศ แต่คิดว่ายังจำเป็นต้องทราบขบวนการสังเคราะห์แสงอย่างละเอียด ในขบวนการสังเคราะห์แสง แสงแดดถูกดูดซับไว้โดยคลอโรฟิลล์ แสงแดดเป็นตัวรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำเป็นตัวให้อิเล็กตรอนและไฮโดรเจนในขบวนการรีดักชันนี้

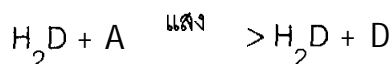


เดิมเข้าใจกันว่าออกซิเจนที่ได้จากการสังเคราะห์แสงมาจากโมเลกุลคาร์บอนไดออกไซด์ ต่อมามีการใช้น้ำที่มีไอโซโทปของออกซิเจนคือ ^{18}O



เพื่อเป็นการเช็คผลให้แน่นอนจึงได้มีการทดลองอีกครั้งโดยใช้คาร์บอนไดออกไซด์ที่มี ^{18}O และใช้น้ำที่มีออกซิเจนปกติ (^{16}O) บ้าง ผลที่ได้คือออกซิเจนที่ได้จากการสังเคราะห์แสงเป็น ^{16}O ซึ่งเป็นการยืนยันว่าออกซิเจนที่เกิดในขบวนการนี้มาจากน้ำ

คาร์บอนไดออกไซด์เป็นตัวรับอิเล็กตรอนและไฮโดรเจน แต่พืชส่วนมากสามารถใช้ไนเตรทหรืออาจใช้ไฮโดรเจนไอออน (H^+) เป็นตัวรับอิเล็กตรอนได้ พืชที่สามารถฟิกซ์ไนโตรเจน (nitrogen fixing plant) สามารถใช้ไนโตรเจนโมเลกุลเป็นตัวรับอิเล็กตรอนในขบวนการสังเคราะห์แสงได้ เนื่องจากตัวรับอิเล็กตรอนต่างกันไปตามชนิดของพืช สมการสังเคราะห์แสงทั่วไปจึงเป็น



กลับมาพิจารณารายละเอียดเกี่ยวกับแสงแดดกันดูบ้างว่ามีส่วนสำคัญในการสังเคราะห์แสงอย่างไร แสงอาทิตย์ที่ส่องมายังโลกทั้งหมดเรียกว่า solar radiation มีเพียงส่วนหนึ่งของแสงอาทิตย์ที่อยู่ในช่วงคลื่น 400-700 nm เท่านั้นที่เรามองเห็น แสงจากดวงอาทิตย์หรือจากหลอดไฟมาถึงตัวเราในรูปของโฟตอน (Photon) พลังงานของโฟตอนเรียกว่า quantum พลังงานนี้สามารถแสดงเป็นสมการได้ดังนี้คือ $E = hc/\lambda$ Max Planck เป็นผู้เสนอสมการนี้ในปี 1900 $E =$ พลังงาน $h =$ Planck's constant ซึ่งมีค่าเท่ากับ 1.585×10^{-34} $c =$ ความเร็วของแสง (3×10^{10} cm/sec) และ $\lambda =$ ความยาวของคลื่นแสง จากสมการจะเห็นว่าพลังงานโฟตอนเป็นสัดส่วนกลับกับความยาวคลื่นแสง จากสมการจะเห็นว่าพลังงานโฟตอนเป็นสัดส่วนกลับกับความยาวคลื่นแสง ดังนั้นแสงคลื่นสั้นจึงมีพลังงานมากกว่าแสงคลื่นยาว ปกติแล้วพลังงานโฟตอนนี้ควรอยู่ในรูปที่สามารถแสดงความสัมพันธ์หรือเปรียบเทียบกับจำนวนโมเลกุลได้ ทางหนึ่งที่ทำได้คือแสดงในรูปของแคลอรีหรือกิโลแคลอรีต่อไอส์ไตน์ (einstein) ไอส์ไตน์หมายถึง 1 mole of light ซึ่งเท่ากับ 6.023×10^{23} quanta ตัวเลข 6.023×10^{23} คือจำนวนโมเลกุลใน 1 mole ซึ่งเป็น Avogadro's number นั่นเอง ดังนั้น 1 mole ของ pigment จะมีจำนวนโมเลกุล 6.023×10^{23} โมเลกุล ซึ่งสามารถดูดรับแสง 1 ไอส์ไตน์ในช่วงคลื่นแสงนั้น ถ้าคลื่นแสงเท่ากับ 600 nm 1 ไอส์ไตน์ของโฟตอนมีพลังงานเท่ากับ 47.67 กิโลแคลอรี สมการของ Planck จึงสามารถเขียนใหม่ได้ดังนี้ $N_{Av} hc/\lambda$ (k cal/einstein) N_{Av} คือ Avogadro's number (ดู energy equivalent ของแสงแต่ละช่วงคลื่นในตารางที่ 2.2)

เมื่อแสงส่องมากกระทบอิเล็กตรอนซึ่งเคลื่อนที่อยู่รอบนิวเคลียสของอะตอม อิเล็กตรอนจะถูกยกกระดืบจากวงรอบเดิมมาอยู่ในวงรอบ (orbit) ใหม่ที่มีพลังงานสูงกว่า เนื่องจากอะตอมดูดรับพลังงานแสงไว้ กล่าวได้ว่าอิเล็กตรอนถูกเปลี่ยนจาก ground state มาเป็น excited state ในสภาพ excited state อะตอมสามารถส่งอิเล็กตรอนไปยังอะตอมอื่นที่อยู่

ตาราง 2.1 Energy equivalent ของแสงแต่ละช่วงคลื่น (Avers, 1976)

WAVELENGTH (nm)	SPECTRUM COLOR	kcal per einstein
400	Violet	71.5
500	Blue	57.2
600	Yellow	47.7
675	Red	42.3
700	Near-red	40.9

ในสภาพ ground state ได้ อิเล็กตรอนที่ถูกส่งออกไปอาจเปรียบได้ว่าอยู่ในสภาพก่อกอนหินกำลังลงเขา ระยะเวลาที่เกิด excitation ของอะตอมใช้เวลาเพียง 10^{-15} วินาที อะตอมจะอยู่ในสภาพ excited state เพียง 10^{-8} - 10^{-9} วินาที พลังงานที่ถูกปล่อยออกไปในระยะเวลาอันสั้นนี้เท่ากับพลังงานแสงที่อะตอมดูดซับเอาไว้ พลังงานที่ปล่อยไปนี้อาจไปในรูปของความร้อนหรือรังสี (ในกรณีของคลอโรฟิลล์เรียกว่า fluorescence) หรืออาจถูกเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมีประสิทธิภาพในการดูดซับพลังงานโฟตอนของแสงช่วงคลื่นต่าง ๆ ขึ้นอยู่กับชนิดของ pigment

ปฏิกิริยาที่ต้องการแสง (Light Reaction)

ขบวนการสังเคราะห์แสงแบ่งได้เป็นระยะใหญ่ ๆ 2 ระยะ คือ light reaction และ dark reaction รายละเอียดของทั้งสองระยะเพิ่งทราบกัน ในศตวรรษที่ 20 ในปี 1937 Robert Hill เป็นคนแรกที่ทดลองพิสูจน์ว่า light reaction เกิดขึ้นที่คลอโรพลาสต์และเป็นปฏิกิริยาที่ต้องการแสง ในปฏิกิริยานี้ น้ำเป็นตัวให้อิเล็กตรอนส่วนคาร์บอนไดออกไซด์ไม่ได้เกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาในระยะนี้ ปฏิกิริยาที่น้ำให้อิเล็กตรอนและมีออกซิเจนที่มาจากน้ำเกิดขึ้นนี้เรียกว่า Hill reaction ในปี 1950 S. Ochoa และ R. Vishniac ได้ทดลองพิสูจน์ว่า NADP^+ (nicotinic amide dinucleotide phosphate) เป็นตัวรับอิเล็กตรอนใน Hill reaction ในปี 1954 Daniel Arnon ได้รับเครดิตที่ค้นพบขบวนการ photophosphorylation เขาได้ทดลองพบว่าคลอโรพลาสต์ของสปีแนช (spinach) สามารถสร้าง ATP (Adenosine triphosphate) จาก ADP (Adenosine diphosphate) ปฏิกิริยานี้เกิดได้เมื่อมีแสง ในการทดลองนี้เขายังยืนยันอีกว่าคาร์บอนไดออกไซด์ไม่ได้ถูกใช้หรือมีส่วนเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาในระยะนี้เลย ก่อนปี 1950 เชื่อกันว่าการดูดซับแสง การเกิดออกซิเจน ขบวนการรีดักชันของ NADP^+ และการเกิด ATP จาก ADP เกิดใน pathway เดียวกัน ต่อมาจึงมีผู้ทดลองพิสูจน์ดังกล่าวข้างต้น โมเดลของ light reaction ประกอบด้วย photosystem I และ photosystem II (รูป 2.4) ทั้งสองระบบนี้ทำงานเป็นทีม เหตุการณ์แรกที่เกิดขึ้นในระบบที่หนึ่งหรือ photosystem I คือคลอโรฟิลล์ เอ ซึ่งดูดซับแสงได้สูงสุดที่ช่วงคลื่น 683 nm จะดูดซับแสงไว้ทำให้อิเล็กตรอนของคลอโรฟิลล์ เอ อยู่ในสภาพ excitation อิเล็กตรอนจะหลุดจากอะตอมและถูกส่งไปที่ ferredoxin reducing substance และส่งต่อไปที่ ferredoxin จาก ferredoxin อิเล็กตรอนถูกส่งต่อไปที่ ferredoxin NADP reductase และในที่สุดไปที่ NADP^+ NADP^+ จะถูกรีดิวส์เป็น NADPH ในการนี้พลังงานเคมีถูกเก็บไว้เพื่อการชีวสังเคราะห์ (biosyntheses) ของเซลล์ใน dark reaction

อิเล็กตรอนที่ถูกส่งไปที่ ferredoxin ในระบบที่หนึ่งมีโอกาสมากมายที่จะกลับมายังคลอโรฟิลล์ เอ

โดยขบวนการ cyclic photophosphorylation ซึ่งเป็นขบวนการย่อยของระบบที่หนึ่งที่สัมพันธ์กับระบบที่สอง ในขบวนการย่อยนี้อิเล็กตรอนถูกส่งจาก ferredoxin ไปที่ plastoquinone และไปที่ cytochrome-559 ขั้นตอนนี้ยังไม่เป็นที่แน่ชัด เพราะการทดลองในระยะหลังมีหลักฐานพอที่จะเชื่อได้ว่าอิเล็กตรอนไปที่ cytochrome-559 ก่อนแล้วจึงไปที่ plastoquinone อย่างไรก็ตามไม่ว่าจะเป็นกรณีใดอิเล็กตรอนจะถูกส่งต่อไปที่ cytochrome-553 หรือที่ทราบกันอีกชื่อหนึ่งว่า cytochrome f และไปที่ plastocyanin ก่อนกลับไปคลอโรฟิลล์ เอ การส่งอิเล็กตรอนใน cyclic photophosphorylation มี ATP เกิดขึ้นโดยเปลี่ยนจาก ADP

ในระบบที่สองหรือ photosystem II อิเล็กตรอนจะหลุดจากคลอโรฟิลล์ เอ ซึ่งดูดซับแสงช่วงคลื่น 672 nm ได้มากที่สุด ขณะเดียวกันอิเล็กตรอนก็มาจากคลอโรฟิลล์ บี และ pigment อื่น เช่น ไฟโคบิลินได้ แต่ pigment อื่นจะถูกส่งผ่านคลอโรฟิลล์ เอ อิเล็กตรอนนี้จะถูกส่งไปยัง plastoquinone ซึ่งเป็น carbon-ring compound แล้วอิเล็กตรอนจะถูกส่งผ่านไปที่ cytochrome-559 cytochrome-553 plastocyanin และกลับไปคลอโรฟิลล์ เอ ในระบบที่หนึ่ง การส่งอิเล็กตรอนของระบบสองนี้เรียกว่า noncyclic photophosphorylation เพราะว่าอิเล็กตรอนไม่ได้เดินทางเป็นวงจรมกลับไปคลอโรฟิลล์ เอ ของระบบที่สอง มี ATP เกิดจาก ADP ในช่วงการส่งอิเล็กตรอนจาก cytochrome-559 ไปยัง cytochrome-553 และจาก cytochrome-553 ไปยัง plastocyanin อีกเช่นเดียวกัน คลอโรฟิลล์ เอ และ pigment อื่นในระบบที่สองได้รับอิเล็กตรอนมาชดเชยจากการแยกตัวของน้ำ ออกซิเจนเกิดขึ้นจากการแยกตัวนี้

ปฏิกิริยาที่ไม่ต้องการแสง (Dark Reaction)

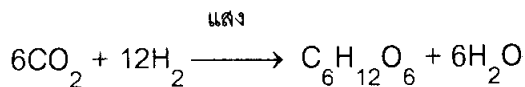
แหล่งของคาร์บอนในขบวนการสังเคราะห์แสงมาจากคาร์บอนไดออกไซด์ การเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ไปเป็นคาร์โบไฮเดรตบางครั้งเรียกว่า carbon fixation ขบวนการนี้เกิดขึ้นโดยไม่ต้องอาศัยแสงจึงเรียกกันว่า dark reaction Dr.Melvin Calvin ได้รับเครดิตในการค้นพบขั้นตอนต่าง ๆ ของคาร์บอนในขบวนการสังเคราะห์แสง การค้นพบนี้ทำให้เขาได้รับรางวัลโนเบลในปี 1961 เทคนิคที่เขาใช้ศึกษาคือใช้ไอโซโทปของคาร์บอน ^{14}C ($^{14}\text{CO}_2$)

ในขบวนการฟิกส์คาร์บอนนี้มีทางเดินของคาร์บอนอยู่ 2 ทางใหญ่ (two path-ways) ซึ่งรู้จักกันในชื่อของ C_3 และ C_4 cycle ทางเดินของคาร์บอนนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พบว่าพืชใบเลี้ยงเดี่ยว เช่น ข้าว ข้าวสาลี ข้าวโพด อ้อย ไม้ และพืชประเภท summer annuals ในทะเลทรายหลายชนิดเป็นพืชประเภท C_4 ส่วนพืชโดยทั่วไปเป็นพืชประเภท C_3

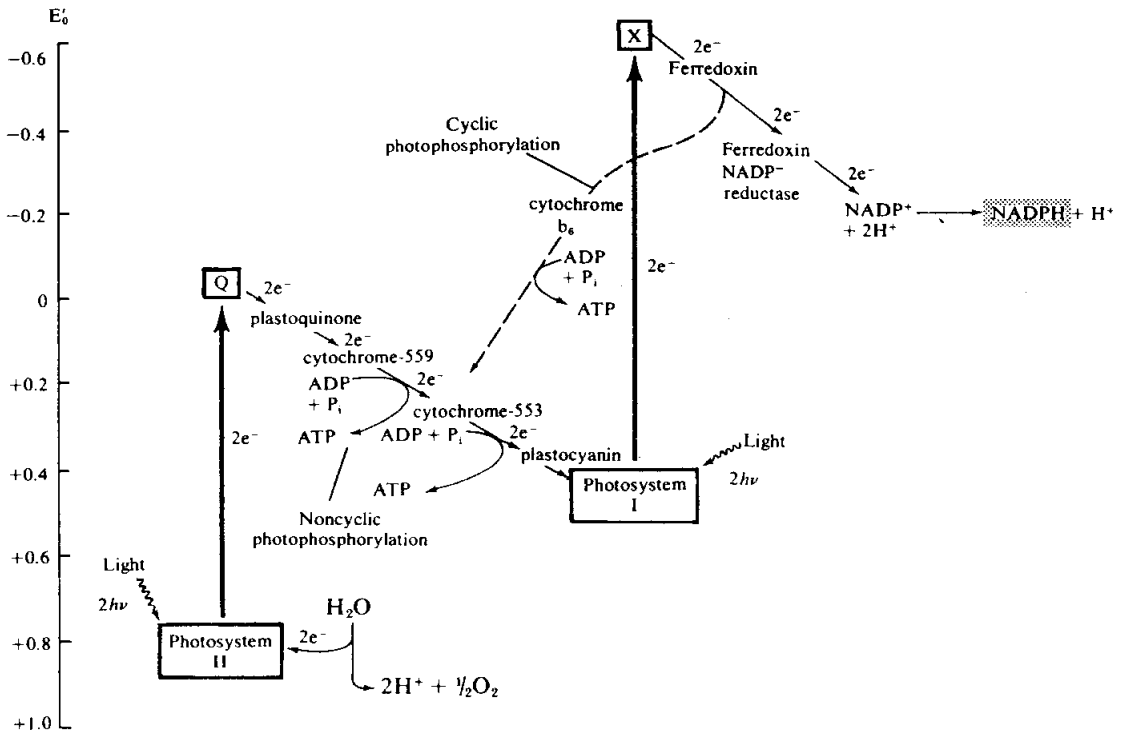
ในทางเดินหรือวงจรของ C_3 ใน dark reaction เริ่มต้นจากคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกดูดเข้ามาในใบพืชมารวมกับ ribulose 1, 5-diphosphate carbonxylase (RuDP) ซึ่งเป็นสาร

ที่มีคาร์บอน 5 อะตอม ปฏิกริยานี้เอนไซม์ที่สำคัญ คือ ribulose 1,5 -diphosphate carboxylase ทำหน้าที่เป็นตัวคะทาลิสต์ เอนไซม์นี้มีอยู่ใน stroma ของคลอโรพลาสต์ ผลที่ได้คือสารประกอบที่มีคาร์บอน 6 อะตอมซึ่งจะแตกตัวเป็นสารที่มีคาร์บอน 3 อะตอมที่เรียกว่า 3 phosphoglycerate 2 โมเลกุล สารที่มีคาร์บอน 3 อะตอมนี้จะรับฟอสเฟตจาก ATP ทำให้สามารถรับอิเล็กตรอนและไฮโดรเจนจาก NADPH ได้ ผลที่ได้คือ 3 phosphoglyceraldehyde ซึ่งมีคาร์บอน 3 อะตอมเท่าเดิม สารประกอบใหม่นี้จะถูกรีดิวส์เป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 6 อะตอม (hexose sugar) Dr. Calvin พบว่า C₃ cycle จากการทดลองระหว่างปี 1940-1950 ส่วนเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องในวงจรนี้ E. Racker และ B. Horecker เป็นผู้พบ ในวงจร C₃ จะมี RuDP เกิดขึ้นทุก ๆ 1 โมเลกุลของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกฟิกซ์ การเกิด RuDP ใหม่ที่เรียกว่า RuDP regeneration นี้ต้องอาศัยเอนไซม์ไม่น้อยกว่า 12 ชนิด ผลที่ได้จากการคะทาลิสต์ของเอนไซม์แต่ละชนิดเป็นสารประกอบที่มีจำนวนคาร์บอน 3, 4, 5, 6 และ 7 อะตอมแล้วแต่ระยะของการคะทาลิสต์ ในที่สุดจะได้ RuDP ออกมาเข้าวงจร C₃ ได้ต่อไป (รูป 2.5)

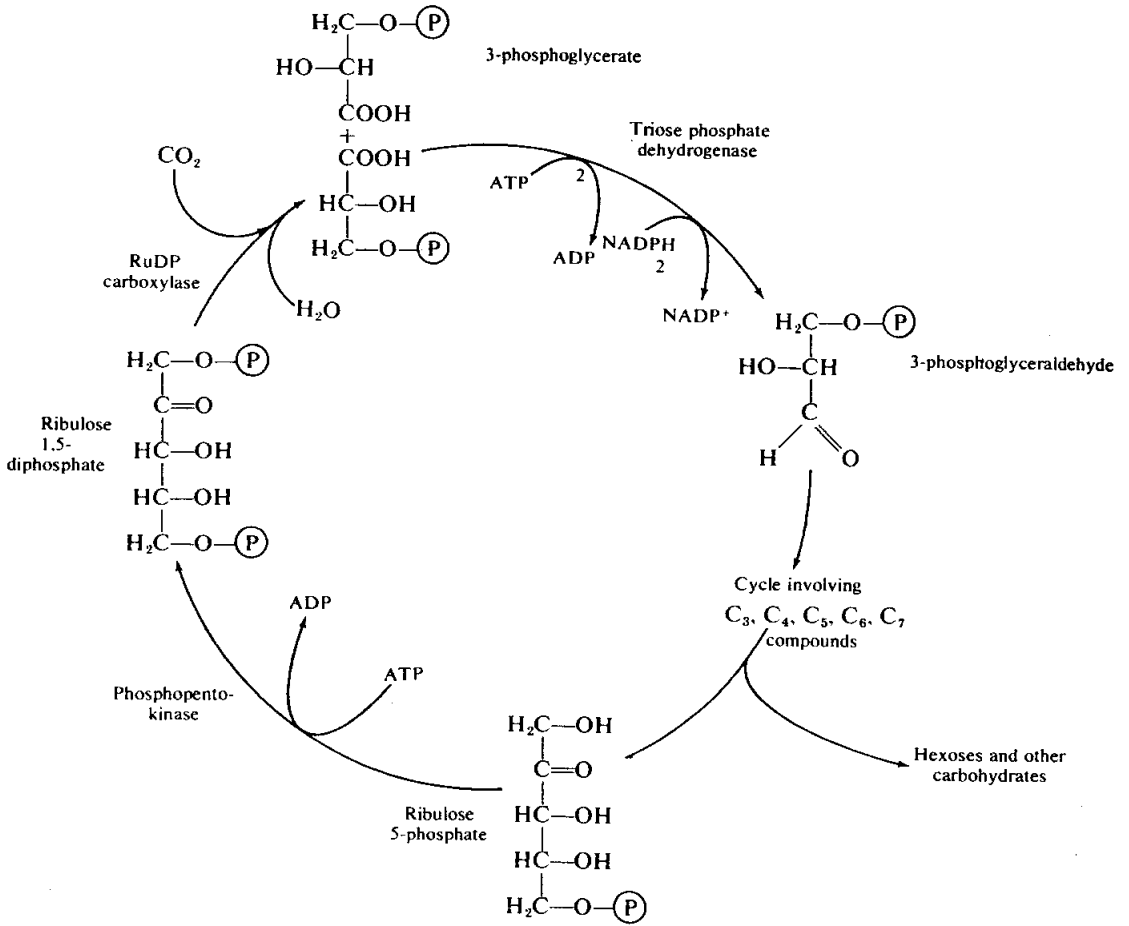
เนื่องจากน้ำตาลที่ได้ในวงจร C₃ ในตอนต้นเป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 3 อะตอม (triose sugar) ก่อนที่จะถูกเปลี่ยนเป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 6 อะตอม (hexose sugar) และเนื่องจากในวงจรหนึ่งรอบใช้คาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมเลกุล ดังนั้นจะต้องเกิดวงจรมันนี้ถึงหกรอบ ต้องใช้คาร์บอนไดออกไซด์ 6 โมเลกุลจึงจะได้น้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล และจะต้องใช้น้ำถึง 12 โมเลกุล



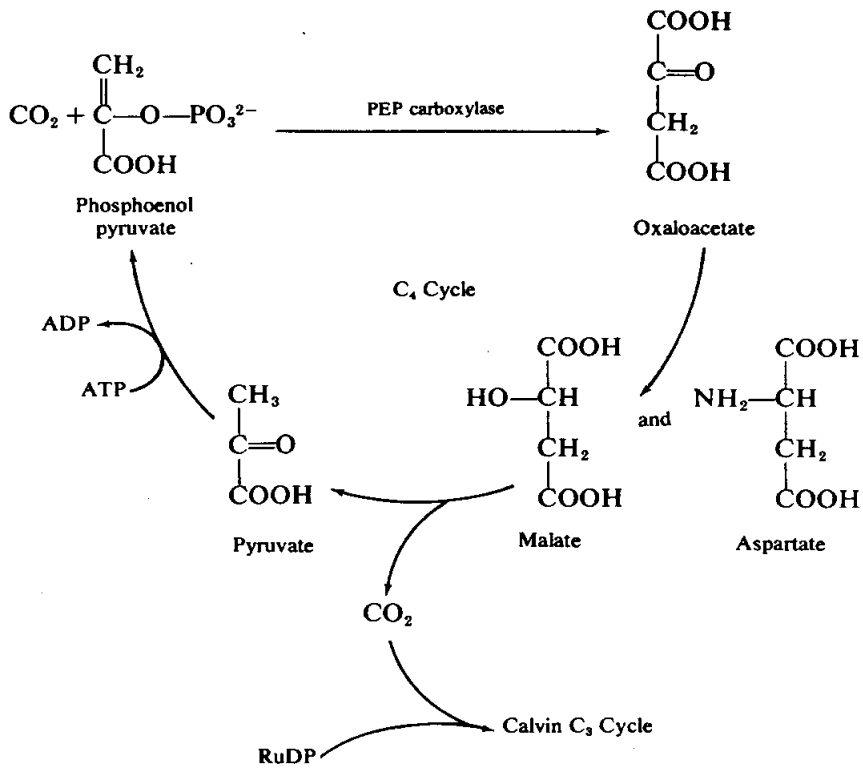
ในปี 1966 M.D. Hatch และ C.R. Slack ได้เสนอวงจร C₄ ซึ่งเป็นผลจากการวิจัยการสังเคราะห์แสงในอ้อย ทางเดินของคาร์บอนในวงจรนี้เริ่มจากคาร์บอนไดออกไซด์รวมตัวกับสารประกอบคาร์บอนสามอะตอมที่มีชื่อว่า phosphoenolpyruvate โดยเอนไซม์ phosphoenolpyruvate carboxylase ผลที่ได้คือสารประกอบที่มีคาร์บอน 4 อะตอมที่เรียกว่า oxaloacetate สารประกอบนี้จะแตกตัวเป็น malate และ aspartate ทั้งสองตัวนี้เป็น dicarboxylic acids ซึ่งมีคาร์บอน 4 อะตอมเท่าเดิม กรดทั้งสองตัวนี้สลายตัวให้ pyruvate และคาร์บอนไดออกไซด์ pyruvate จะได้ฟอสเฟตจาก ATP และเปลี่ยนไปเป็น phosphoenolpyruvate เพื่อรวมกับคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศต่อไปอีก (รูป 2.6) ส่วนคาร์บอนไดออกไซด์ที่ด้จากการสลายตัวของกรดดังกล่าวจะเข้าสู่ Calvin C₃ cycle แล้วได้น้ำตาลกลูโคส ในที่สุด



รูป 2.4 ขบวนการสังเคราะห์แสงแสดง photosystem I และ photosystem II ใน light reaction (Avers, 1976)



2.5 คาร์บอนไดออกไซด์ถูกเปลี่ยนเป็นคาร์โบไฮเดรตใน dark reaction ของการสังเคราะห์แสง รูปนี้แสดงผลที่ได้และเอนไซม์ที่เกี่ยวข้อง ใน C₃ cycle (Avers, 1976)



2.6 ขบวนการรีดักชันคาร์บอนไดออกไซด์ใน C₄ cycle (Avers, 1976)

เมื่อพิจารณาพืช C_4 จะเห็นว่ามีความสามารถในการฟiksคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้นอีกหนึ่งกระบวนการ ขณะเดียวกันก็มีวงจร C_3 รองรับเพื่อฟiksคาร์บอนไดออกไซด์เป็นลำดับต่อไปอีก ปัจจุบันพบพืชที่มีวงจร C_4 ประมาณ 100 ชนิด (species) ซึ่งอยู่ในตระกูลต่างกัน บางชนิดเป็นสาหร่าย พืชชั้นสูงมีวงจร C_4 แม้ว่าจะต่างตระกูลกันแต่มีลักษณะที่เหมือนกันคือ

(1) รูปร่างและการจัดเรียงตัวของเซลล์ในใบเป็นลักษณะเดียวกัน (รูป 2.7)

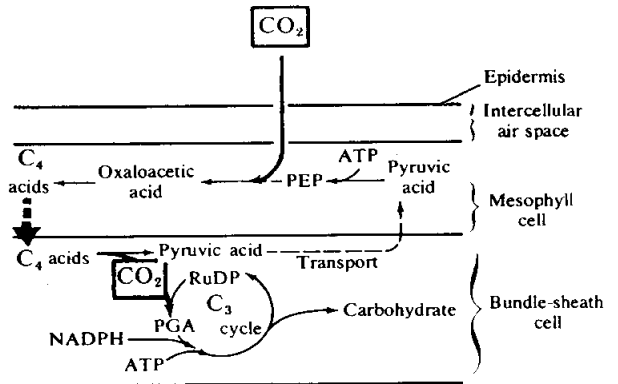
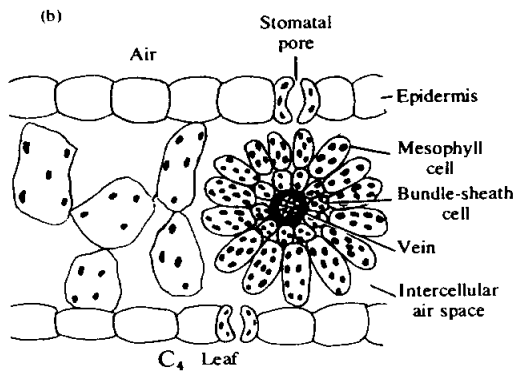
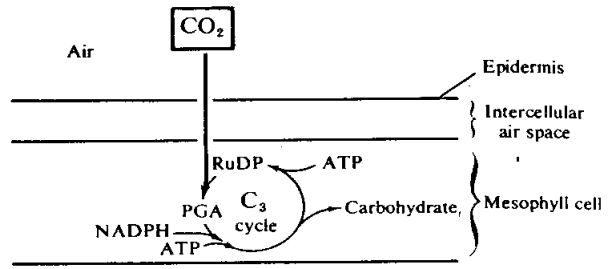
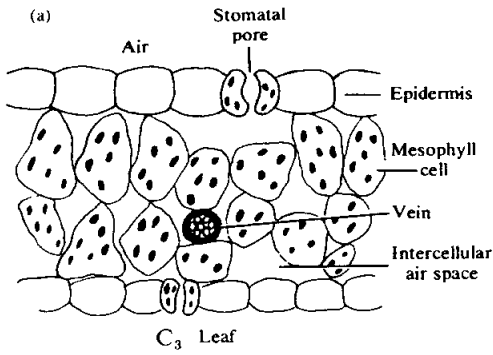
(2) สามารถเจริญเติบโตได้ดีในสภาพที่มีคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศน้อยกว่าปกติ ปกติความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศมีประมาณ 300 ppm พืช C_3 หยุดสังเคราะห์แสงเมื่อคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศลดลงเหลือ 50 ppm ส่วนพืช C_4 สามารถสังเคราะห์แสงต่อไปได้แม้ว่าจะมีคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศเพียง 1-2 ppm การแลกเปลี่ยนแก๊สของพืชทั้งสองประเภทนี้ยังคงอาศัยรูใบ (stomata)

ในเขตที่มีความเข้มของแสงสูง อุณหภูมิสูงและน้ำน้อยเช่นในทะเลทราย รูใบของพืช C_3 จะปิดเพื่อป้องกันการสูญเสียน้ำโดยการ diffusion แต่รูใบของพืช C_4 จะเปิดเล็กน้อยให้คาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเข้าไปได้ เมื่อเข้าไปในใบคาร์บอนไดออกไซด์ถูกเปลี่ยนเป็น malic และ aspartic acids ในวงจร C_4 ทำให้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในใบน้อยกว่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศรอบใบ คาร์บอนไดออกไซด์จึงถูกดูดซึมเข้าไปในใบได้เรื่อย ๆ ส่วนพืช C_3 RuDP carboxylase มีประสิทธิภาพในการฟiksคาร์บอนไดออกไซด์ต่ำทำให้ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใบดูดเข้าไปมีความเข้มข้นสูงกว่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์นอกใบ เมื่อความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศลดต่ำลงถึง 50 ppm ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในใบพืชและในอากาศภายนอกมีมากจนไม่สามารถทำให้เกิด diffusion gradient คาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศจึงซึมเข้าไปอีกไม่ได้ ขบวนการสังเคราะห์แสงจึงหยุด

ลักษณะที่ดีของพืช C_4 ถ้าสามารถนำมารวมกับพืช C_3 พันธุ์พื้นเมืองในเขตร้อน และแห้งแล้ง จะเป็นการช่วยเพิ่มผลผลิตให้มากขึ้น โปรแกรมผสมพันธุ์พืชให้ได้ลักษณะพืชแบบ C_4 จึงเป็นเรื่องที่น่าสนใจมาก เพราะถ้าทำได้สำเร็จพันธุ์พืชที่ได้จะสามารถปลูกให้ผลผลิตดีในท้องที่แห้งแล้ง เช่น ภาคอีสานของบ้านเรา นอกจากนี้การคัดพันธุ์ C_4 ที่มีอยู่แล้วเพื่อให้ได้สายพันธุ์ที่มีผลผลิตสูงก็เป็นโปรแกรมสำคัญที่คำทำให้ประเทศที่กำลังพัฒนา

หลักนิเวศวิทยา (Ecological Principles)

ก่อนที่จะกล่าวถึงหลักนิเวศวิทยาที่สำคัญ ขอให้ศึกษามาพิจารณาลักษณะสำคัญประการหนึ่งของสิ่งมีชีวิต คือ ลักษณะการจัดลำดับหน้าที่ขององค์ประกอบสิ่งมีชีวิตที่เรียกว่า



รูป 2.7 เปรียบเทียบลักษณะใบพืชที่มี C_3 และ C_4 cycle และแผนภาพของ ขบวนการรีดักชันในพืชที่มีการสังเคราะห์แสงดังกล่าว (Avers, 1976)