

บทที่ 11

PHOTOSYNTHESIS : LIGHT REACTION

PHOTOSYNTHESIS : LIGHT REACTION

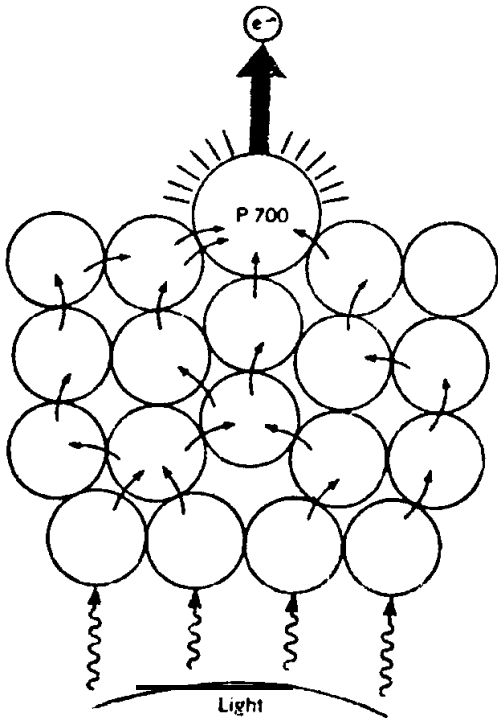
1. บทนำ

จากการศึกษารายละเอียดของการสังเคราะห์แสงในตอนที่ต้องใช้แสง พบว่ามีรงควัตถุหลายชนิดเข้าเกี่ยวข้อง คลอโรฟิลล์เป็นรงควัตถุที่มีความสำคัญที่สุด รงควัตถุชนิดอื่น (ทั้งที่ทราบหน้าที่ของมันบ้างแล้ว และยังไม่ทราบหน้าที่แน่นอน) ทำหน้าที่สำคัญรองลงมา รงควัตถุเหล่านี้ที่อยู่กันเป็นกลุ่ม ๆ แต่ละกลุ่มจะมีคลอโรฟิลล์ ประมาณ 200-300 โมเลกุล และมีรงควัตถุชนิดอื่น ๆ เช่น แคโรทีนอยด์และไฟโคบิลิน เป็นองค์ประกอบอยู่ด้วย เราเรียกรงควัตถุแต่ละกลุ่มนั้นว่า pigment system

2. Pigment System

Pigment system ทำหน้าที่ในการรับแสงและส่งถ่ายอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาการสังเคราะห์ เมื่อรงควัตถุใน pigment system ดูดรับพลังงานจากแสงแล้ว ไม่ใช่ว่ารงควัตถุทุกโมเลกุลจะส่งถ่ายอิเล็กตรอนไปใช้ในปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงได้ทั้งหมด แต่พลังงานที่รงควัตถุรับไว้ จะถูกส่งถ่ายต่อ ๆ ไปจนถึงคลอโรฟิลล์โมเลกุลพิเศษโมเลกุลหนึ่ง ซึ่งจะทำหน้าที่ส่งถ่ายอิเล็กตรอนออกจาก pigment system นั้น ๆ คลอโรฟิลล์ที่ทำหน้าที่รับพลังงานจากแสงและรับพลังงานจากรงควัตถุโมเลกุลอื่น ๆ แล้วส่งถ่ายอิเล็กตรอนไปใช้ในปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงเรียกว่า reaction center จากรูปที่ 1 P_{700} เป็น reaction center รับพลังงานจากรงควัตถุที่ส่งถ่ายมาเป็นทอด ๆ

การส่งถ่ายพลังงานระหว่างรงควัตถุไปสู่ reaction center จะเกิดขึ้นระหว่างรงควัตถุที่มีโมเลกุลอยู่ติดกันเท่านั้น รงควัตถุชนิดต่าง ๆ มีความสามารถส่งถ่ายพลังงานที่รับไว้จากแสงไปสู่ reaction center ได้แตกต่างกัน เช่น ไฟโคบิลินสามารถส่งถ่ายพลังงานไปถึง reaction center ได้ประมาณ 60-100 เปอร์เซ็นต์ พลังงานแสงจากแซนโทฟิลล์ส่งไปถึง reaction center ได้ประมาณ 80 เปอร์เซ็นต์ ขณะที่แคโรทีนสามารถส่งถ่ายพลังงานไปถึง reaction center ได้

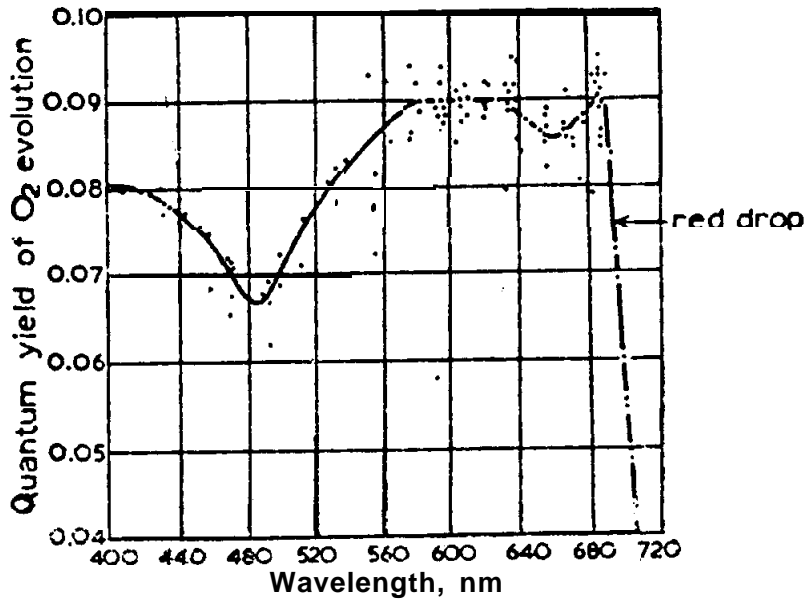


รูปที่ 1
แสดง pigment system
รงควัตถุหลายโมเลกุลรับพลังงาน
จากแสง และส่งถ่ายพลังงานต่อกัน
เป็นทอด ๆ จนกระทั่งถึง P₇₀₀
ซึ่งเป็น reaction center และ
อิเล็กตรอนถูกส่งออกจาก reaction
center

เพียง 20-50 เปอร์เซ็นต์เท่านั้น

3. Red Drop and Emerson Effect

Emerson & Lewis (1943) ได้ทำการทดลองเพื่อหาว่าแสงชนิดใด
จะมีผลต่อการสังเคราะห์แสงมากที่สุด โดยให้แสงที่มีความยาวคลื่นตั้งแต่ 400-720 nm
แก่สาหร่ายสีเขียวแล้ววัดการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นโดยคิดเป็น quantum yield
(ปริมาณ O₂ ที่ได้จากการสังเคราะห์แสงต่อจำนวน quantum ของแสง) จากผลการ
ทดลองพบว่า แสงสีแดงให้ quantum yield สูงสุด และแสงที่มีความยาวคลื่นต่ำกว่า
600 nm ลงมาให้ผลรองลงมา (ดูรูปที่ 2) เมื่อนำ action spectrumของการสัง-
เคราะห์แสง (ดูรูปที่ 2) มาเปรียบเทียบกับ absorption spectrum ของรงคว-
ัตถุหลาย ๆ ชนิด จะพบว่าคลอโรฟิลล์-เอ ทำให้การสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นได้สูงสุด
รองลงมาได้แก่ คลอโรฟิลล์-บี หรือไฟโคบิลิน สำหรับพวกแคโรทีนอยด์ (ยกเว้น
fucoxanthin) จะเป็นรงควัตถุที่ทำให้การสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นได้ต่ำมาก



รูปที่ 2 แสดง action spectrum ของสาหร่ายสีเขียว และแสดงปรากฏการณ์ red drop

จาก action spectrum ของการสังเคราะห์แสงในรูปที่ 2 จะพบว่า การสังเคราะห์แสงลดลงในแสงที่มีความยาวคลื่นระหว่าง 440 ถึง 520 nm ซึ่งเป็นแสงที่แคโรทีนอยด์ดูดซับได้ดี ที่เป็นเช่นนี้ก็เพราะว่าแคโรทีนอยด์จะส่งถ่ายพลังงานแสงที่ดูดซับไว้ไปยัง reaction center ได้น้อย การสังเคราะห์แสงจะเกิดขึ้นได้ดีในแสงที่มีความยาวคลื่นระหว่าง 600 ถึง 680 nm ซึ่งแสงที่ทั้งคลอโรฟิลล์-เอ และคลอโรฟิลล์บี ดูดซับได้ดี และการสังเคราะห์แสงจะลดลงอย่างรวดเร็วในแสงที่มีความยาวคลื่นยาวกว่า 680 nm (เป็นแสงที่เฉพาะคลอโรฟิลล์-เอดูดซับไว้ดี) Emerson & Lewis ได้เรียกปรากฏการณ์ที่การสังเคราะห์ของสาหร่ายสีเขียวลดลงอย่างรวดเร็วในแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาว (ยาวกว่า 680 nm) นี้ว่า "Red drop" และปรากฏการณ์ red drop เกิดขึ้นในพืชชั้นสูงเช่นเดียวกัน

Emerson และคณะ (1957) พบว่า ถ้าให้แสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาวกว่า 680 nm จะเกิดการสังเคราะห์แสงขึ้นในอัตราหนึ่ง (สมมุติเท่ากับ X) และถ้าให้แสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นสั้นกว่า 680 nm จะเกิดการสังเคราะห์แสงขึ้นอีกอัตราหนึ่ง (สมมุติเท่ากับ Y) แต่ให้ถ้าแสงสีแดงทั้งสองชนิดดังกล่าวพร้อมกัน สาหร่ายจะสังเคราะห์แสงได้ดีที่สุด (สมมุติได้อัตราการสังเคราะห์แสงเท่ากับ Z) และอัตราการสังเคราะห์แสงได้จะมากกว่าผลรวมของอัตราการสังเคราะห์แสงของแต่ละครั้ง หรือจะได้อะไร

$$Z \text{ มีค่าสูงกว่า } X + Y$$

ผลจากการใช้แสงสีที่มีความยาวคลื่นสั้นพร้อมกับแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาว ทำให้การสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นได้สูงกว่าผลรวมของการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นเนื่องจากการใช้แสงเดี่ยวทั้งสองชนิด เรียกว่า Emerson effect or Emerson enhancement effect or enhance effect

$$E = \text{Emerson effect}$$

$$X = \text{อัตราการเกิด } O_2 \text{ ในแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาว}$$

$$Y = \text{อัตราการเกิด } O_2 \text{ ในแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นสั้น}$$

$$Z = \text{อัตราการเกิด } O_2 \text{ ในแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นสั้นพร้อมกับแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาว}$$

$$E = \frac{Z-Y}{X}$$

4. Two Pigment Systems

จากหลักฐานเรื่อง red drop และ Emerson effect ทำให้เราทราบว่า การสังเคราะห์แสงในตอนที่ต้องการแสง (light reaction) ประกอบด้วย

ขบวนการเคมีแสง (photocnematic reaction) 2 จุด แสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาวกว่า 680 nm มีผลทำให้เกิดขบวนการเคมีแสงเพียงจุดเดียวและแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นสั้นกว่า 680 nm มีผลทำให้เกิดขบวนการเคมีแสงได้ทั้งสองจุด ขบวนการเคมีแสงแต่ละจุดมีกลุ่มรงควัตถุเฉพาะเป็นตัวดูดซับแสง รงควัตถุกลุ่มที่ดูดซับแสงสีแดงที่มีความยาวคลื่นยาวกว่า 680 nm ได้ดี เรียกว่า pigment system I (PS I) และรงควัตถุกลุ่มที่ดูดซับแสงที่มีความยาวคลื่นสั้นกว่า 680 nm ได้ดี เรียกว่า pigment system II (PS II) รายละเอียดของส่วนประกอบใน PS I และ PS II มีความแตกต่างกัน (ดูตารางที่ 1)

ตารางที่ 1 แสดงการกระจายของรงควัตถุและสารอื่น ๆ ใน pigment system I และ pigment system II

Pigment system I	อ้างอิงตาม	Pigment system II	อ้างอิงตาม
P ₇₀₀ (reaction center)	Hall, 1976	Chl a ₆₉₀ (reaction center)	Hall, 1976
Chl a ₆₈₀	Hall, 1976	Chl a ₆₈₀	Hall, 1976
Chl a ₆₈₃	Davlin, 1969	Chl a ₆₇₀	Hall, 1976
Chl a ₆₉₅	Hall, 1976	Chl a ₆₇₃	Davlin, 1969
Chl a ₇₀₅	Hall, 1976	Chl b	Noggle, 1976
some carotenoids	Kumar et.al., 1976	carotenoids	Kumar et.al., 1976
phycobilin	Kumar, et.al., 1976	phycocyanin, Cu.	Nobel, 1970
Fe in cytochrome	Jacop, 1974	Mn in ionic form	Jacop, 1970
Cu in plastocyanin	Jacop, 1974	Cl in ionic form	Hall, 1976
Mg in chlorophylls	Jacop, 1974	Mg in chlorophylls	Jacop, 1974

4.1 Pigment System I

PS I ประกอบด้วยคลอโรฟิลล์-เอ หลายแบบ ส่วนมากดูดแสงที่มีความยาวคลื่นยาวกว่า 680 nm ได้ดี เช่น Chl a₆₈₀, Chl a₆₈₃, Chl a₆₉₅ เป็นต้น และมีคลอโรฟิลล์ชนิดพิเศษเป็น reaction center ซึ่งได้แก่ P₇₀₀ ใน PS I อาจพบคลอโรฟิลล์-บีได้บ้าง แต่มีปริมาณน้อยมาก แต่ส่วนมากจะไม่พบคลอโรฟิลล์-บี ใน PS I เลย ใน PS I จะพบแคโรทีนอยด์บางชนิด และอาจพบไฟโคบิลินได้บ้าง (ดูตารางที่ 1 ประกอบ)

4.2 Pigment System II

PS II ประกอบด้วยคลอโรฟิลล์หลายชนิด ส่วนมากจะเป็น Chl a₆₇₀ รองลงมาได้แก่คลอโรฟิลล์-บี ซึ่งมีปริมาณมากกว่า 1 ใน 3 ของปริมาณคลอโรฟิลล์ทั้งหมด นอกจากนั้นอาจพบ Chl a₆₇₃ และ Chl a₆₈₀ ใน PS II จะไม่พบ P₇₀₀ แต่มี Chl a₆₉₀ เป็น reaction center สำหรับรงควัตถุอื่นที่พบได้ใน PS II ได้แก่ไฟโคบิลินและแคโรทีนอยด์ ในสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินมี pigment system 2 ระบบเช่นเดียวกัน แต่ไม่มีคลอโรฟิลล์-บี (ดูตารางที่ 1 ประกอบ)

5. Photooxidation

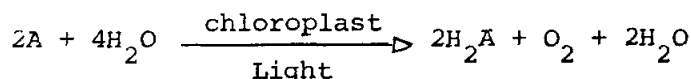
ขบวนการ photooxidation ใน light reaction มีชื่อเฉพาะหลายชื่อ เช่นอาจเรียกว่า Hill reaction หรือ photolysis Robert Hill ผู้ค้นพบขบวนการ photooxidation ในปี ค.ศ.1937 ปฏิกริยาของ photo-oxidation โดยสรุปมีดังนี้

(1) เมื่อ PS II ได้รับพลังงานจากแสงแล้วรงควัตถุต่าง ๆ จะส่งพลังงานไปยัง reaction center ทำให้อิเล็กตรอนที่ reaction center ได้รับพลังงานสูงขึ้น และออกไปโคจรนอกวงเดิม หลังจากนั้น reaction center จะมีปฏิกิริยา

(2) ในขณะที่ reaction center ได้รับพลังงานจากแสง และมีภาว

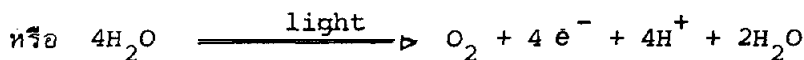
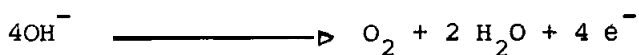
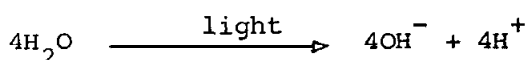
ส่งถ่ายพลังงานใน PS II พลังงานจาก reaction center บางส่วนจะถูกนำไปใช้ในการ oxidise น้ำ และได้ O₂ ออกมา ปฏิกริยาการออกซิไดส์น้ำด้วยพลังงานจากแสงเกิดขึ้นได้ดังนี้

(ก) ตามความคิดของ R. Hill

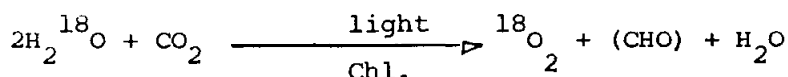


A = Oxidising agent

(ข) ในปัจจุบันพบว่าปฏิกริยา photooxidation สรุปได้ดังนี้



Ruben และคณะ (1943) เป็นผู้พิสูจน์ว่าแก๊สออกซิเจนที่ได้จากขบวนการสังเคราะห์แสงออกมาจากโมเลกุลของน้ำ นักสรีรวิทยาคนนี้ได้ ¹⁸O (ซึ่งเป็น isotope ของ ¹⁶O) ในการทดลอง เมื่อการสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นโดยใช้ H₂¹⁸O จะได้ ¹⁸O₂ ออกมาดังสมการ



(3) อิเล็กตรอนที่ได้จากการออกซิไดส์น้ำจะเข้าแทนที่อิเล็กตรอนใน reaction center ของ PS II ด้วยแรงปฏิกิริยาที่ต่างกัน และ H⁺ จะถูกนำไปใช้รีดิวซ์ NADP⁺ ให้เป็น NADPH + H⁺ ต่อไป

ปฏิกริยาการออกซิไดส์น้ำด้วยพลังงานแสงเกิดขึ้นได้รวดเร็วมากหลังจากที่ได้รับแสง ถึงแม้เป็นแสงที่ PS II ได้รับในเวลาอันสั้นมาก (ประมาณ 0.3 sec) ก็ทำให้เกิดปฏิกริยานี้ได้ และได้ O₂ ออกมา การออกซิไดส์น้ำที่ PS II มี Mn⁺⁺ และ Cl⁻ เป็นตัวช่วย ถ้าหากขาด Mn⁺⁺ จะทำให้การออกซิไดส์น้ำที่ PS II ลดลง ถ้า PS II ขาด Cl⁻ จะทำให้ปริมาณออกซิเจนที่ได้ลดลง โดยเฉพาะอย่างยิ่ง

ในสภาพที่เป็นด่าง pH มากกว่า 7.5 จากรายงานพบว่า O_2 ที่ได้จากการสังเคราะห์แสงจะลดลงประมาณ 50-90 เปอร์เซ็นต์ในขณะที่ขาด Cl^- หน้าที่ที่สำคัญของ Cl^- คือช่วยป้องกันมิให้เกิดการไม่ทำงานของขบวนการส่งถ่ายอิเล็กตรอนในขบวนการ photooxidation

ปฏิกิริยาทั้งหมดของการออกซิโดส่น้ำด้วยพลังงานจากแสงที่ PS II เกิดขึ้นที่ผนังของ thylakoids ดังนั้นแก๊สออกซิเจนที่เกิดขึ้นจากการออกซิโดส่น้ำจึงออกมาจากผนังของ thylakoids

6. Non-cyclic Electron Transport

อิเล็กตรอนที่ถูกส่งมาจาก PS II จะมี electron acceptor รับไว้ และส่งต่อ ๆ ให้ electron acceptors ตัวอื่น ๆ ต่อไป จนกระทั่งถึง reaction center ของ PS II อิเล็กตรอนที่ออกไปจาก PS II มีพลังงานสูงเมื่อพลังงานถูกปล่อยมาจากอิเล็กตรอน พลังงานเหล่านี้จะถูกนำไปใช้การสร้างสาร ATP (adenosine triphosphate) ต่อไป

ขณะที่ PS II ได้รับความสว่าง และมีการส่งถ่ายอิเล็กตรอนอยู่นั้น ที่ PS I ก็จะได้รับแสงและมีการส่งถ่ายอิเล็กตรอนเช่นเดียวกัน ทำให้ reaction center ของ PS I เกิดปฏิกิริยาขึ้น ต่อมาเมื่อได้รับอิเล็กตรอนจาก PS II ก็จะทำให้ reaction center ของ PS I เป็นกลางตามเดิม อิเล็กตรอนที่ถูกถ่ายออกจาก PS I จะปล่อยพลังงานออกมา ซึ่งจะถูกนำไปใช้ในการสร้างสาร $NADPH + H^+$ (reduced form of nicotinamide adenine dinucleotide phosphate) การสร้างสาร ATP และ $NADPH + H^+$ จัดเป็นขบวนการรีดักชันทั้งสองขบวนการ

Electron acceptors ที่ทำหน้าที่รับและส่งถ่ายอิเล็กตรอนจาก PS II และ PS I อาจแบ่งเป็นสองพวกดังนี้คือ (1) primary electron acceptors ได้แก่ electron acceptors ที่รับอิเล็กตรอนโดยตรงจาก reaction center และ (2) secondary electron acceptors ได้แก่ electron acceptors ตัวที่รับ

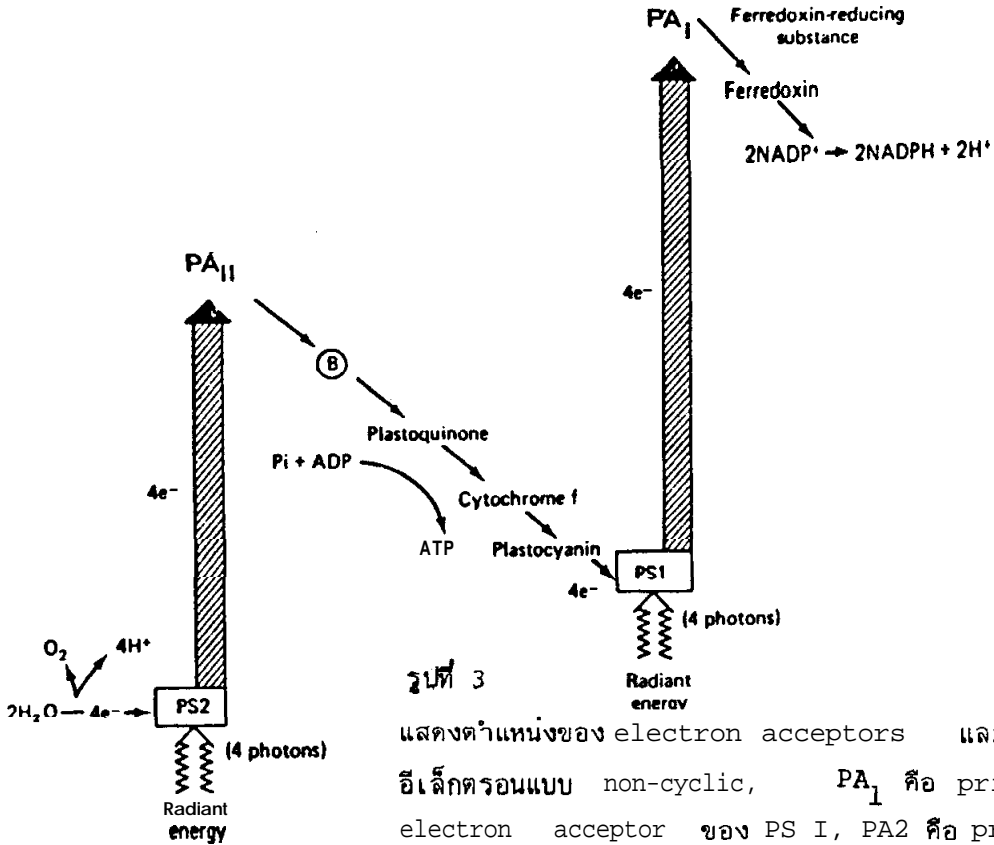
อีเล็กตรอนอื่นจาก reaction center เช่นรับจาก primary electron acceptor หรือจาก electron acceptors ตัวอื่น ๆ

เรายังไม่ทราบแน่ชัดว่ามีสารใดบ้างที่เป็น primary electron acceptors ที่รับอีเล็กตรอนจาก PS II และ PS I มีรายงานว่า X-320, C-550 และ plastoquinone A อาจเป็น primary electron acceptors ของ PS II และ Chlorophyll, heme, pteridines, flavin, ferredoxin หรือ porphyrine อาจเป็น primary electron acceptor ของ PS I สำหรับ secondary electron acceptors มีรายงานที่แน่นอนมากกว่า primary electron acceptors ในปัจจุบันพบว่า cytochrome b_{559} , plastoquinone, cytochrome f และ plastocyanin เป็น secondary electron acceptors ของ PS II และ ferredoxin-reducing substance และ ferredoxin อาจเป็น secondary electron acceptors ของ PS I ได้

การส่งถ่ายอีเล็กตรอนแบบ non-cyclic เกี่ยวข้องกับ PS II และ PS I ตำแหน่งของ electron acceptor แต่ละตัวแสดงอยู่ในรูปที่ 3

7. Cyclic Electron Transport

การส่งถ่ายอีเล็กตรอนแบบ cyclic เริ่มจากอีเล็กตรอนถูกส่งออกจาก reaction center ของ PS I โดยมี primary electron acceptor มารับไว้ และส่งถ่ายต่อให้ secondary electron acceptors ตัวอื่น ๆ ต่อไปจนกระทั่งถึง reaction center ของ PS I. Secondary electron acceptors ของการส่งถ่ายอีเล็กตรอนแบบ cyclic อาจมีลำดับดังนี้คือ ferredoxin-reducing substance, ferredoxin, cytochrome b_6 , cytochrome f, และ plastocyanin สำหรับ plastoquinone จะเป็น secondary electron acceptor ของการส่งถ่ายอีเล็กตรอนแบบ cyclic หรือไม่นั้น ยังไม่ทราบแน่ชัด ดังนั้นอาจสรุปการส่งถ่ายอีเล็กตรอนแบบ cyclic ได้ดังนี้คือ อีเล็กตรอนจาก PS I primary



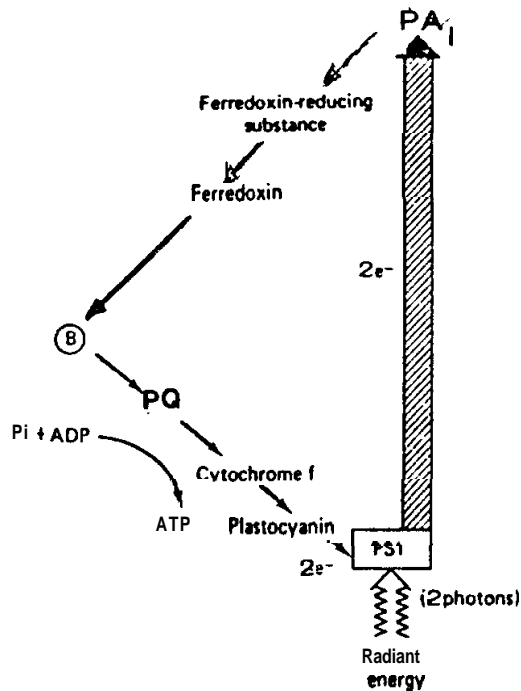
รูปที่ 3

แสดงตำแหน่งของ electron acceptors และส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ non-cyclic, PA_1 คือ primary electron acceptor ของ PS I, PA_2 คือ primary electron acceptor ของ PS II

electron acceptor \rightarrow ferredoxin-reducing substance \rightarrow ferredoxin
 \rightarrow cytochrome b_6 \rightarrow cytochrome f \rightarrow plastoquinone \rightarrow PS I
 (รูปที่ 4 ประกอบ)

a. Other concepts of Electron Transport

จากการศึกษารายละเอียดเกี่ยวกับการส่งถ่ายอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสงในการสังเคราะห์แสง ทำให้นักสรีรวิทยาหลายคนมีความเห็นในเรื่อง pigment system ที่แตกต่างไปจากที่ได้อธิบายไว้แล้วในข้อ 6 และข้อ 7. Park & Sane ได้ให้ความเห็นว่า pigment system ในคลอโรพลาสต์ แบ่งเป็น PS I 2 พวกและ PS II 1 พวก แต่ Arnon มีความเห็นว่า PS I ในคลอโรพลาสต์มีอยู่พวกเดียว ส่วน PS II มีอยู่ 2 พวก รายละเอียดของแต่ละ concept มีดังนี้

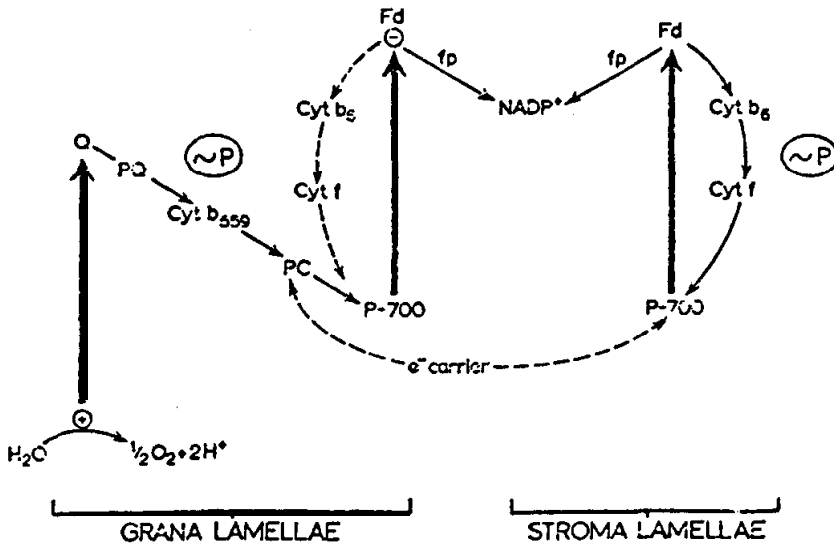


รูปที่ 4 แสดงตำแหน่งของ electron acceptors และการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ cyclic, PA_1 คือ Primary electron acceptor, B คือ cytochrome b_6 .

8.1 Two PS I and one PS II (Park & Sane)

ความเห็นที่ว่าในคลอโรพลาสต์มี PS I 2 พวกและ PS II 1 พวก เป็นที่ยอมรับของนักสรีรวิทยาหลายท่าน แต่ยังไม่ทราบว่า การส่งถ่ายอิเล็กตรอนที่เกิดขึ้น PS I ทั้งสองพวกนั้นจะเหมือนกันหรือไม่ เท่าที่ทราบมีอยู่ว่า PS I พวกหนึ่งจะอยู่ใน stromal thylakoid พวกนี้จะทำหน้าที่เกี่ยวกับการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ cyclic เป็นส่วนใหญ่ PS I อีกพวกหนึ่งพบใน granal thylakoid ซึ่งจะทำหน้าที่ร่วมกับ PS II ในการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ non-cyclic เป็นส่วนใหญ่ ในบางกรณี PS I ใน stromal thylakoid อาจทำหน้าที่ส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ non-cyclic ได้ ถ้ามีตัวนำอิเล็กตรอนจาก plastocyanin ใน granal thylakoid มาให้ P_{700} ของ PS I ใน stromal thylakoid. สำหรับ PS I ใน granal thylakoid ก็อาจทำ

หน้าที่ในการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ cyclic ได้ หากมีการนำอิเล็กตรอนจาก plastocyanin ไปใช้ใน PS I ของ stromal thylakoid จากความเห็นของ Park & Sane อาจสรุปการส่งถ่ายอิเล็กตรอนได้ 4 แบบดังนี้



รูปที่ 5 แสดงการส่งถ่ายอิเล็กตรอนความแนวความคิด two PS I and one PS II

(1) Major non-cyclic electron transport เริ่มด้วยอิเล็กตรอนจากการแตกตัวของน้ำเข้าสู่ PS II ใน granal thylakoid แล้วถูกส่งถ่ายไปยัง primary electron acceptor และ เรื่อย ๆ ไปตามลำดับดังนี้
 plastoquinone \longrightarrow cytochrome b_{559} \longrightarrow plastocyanin \longrightarrow PS I ใน granal thylakoid \longrightarrow ferredoxin \longrightarrow NADP⁺ (รูปที่ 5)

(2) Major cyclic electron transport อิเล็กตรอนมีการเคลื่อนที่ตามลำดับดังนี้ จาก PS I ใน stromal thylakoid \longrightarrow ferredoxin \longrightarrow cytochrome b_6 \longrightarrow cytochrome f \longrightarrow PS I ใน stromal thylakoid (รูปที่ 5)

(1) Non-cyclic electron transport อิเล็กตรอนที่ได้จากการ
 ออกซิไดส์น้ำที่ PS II_b จะเข้าสู่ PS II_b → cytochrome C₅₅₀ → plastoquinone
 → cytochrome b₅₅₉ → plastocyanin → PS II_a → ferredoxin
 → NADP⁺

(2) Cyclic electron transport อิเล็กตรอนจาก PS I →
 ferredoxin → cytochrome b₆ → cytochrome f → PS I

ความเห็นของ Arnon และคณะในเรื่อง one PS I and two PS II
 นี้ได้รับการโต้แย้งในรายละเอียดหลายประการ เช่นการให้ชื่อ PS II และการวัด
 action spectrum ของ P₇₀₀ เป็นต้น

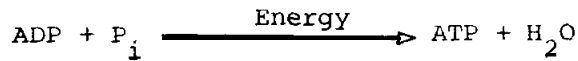
9. Energy-Storage Compound Formation

การส่งถ่ายอิเล็กตรอนใน light reaction จะมีการปล่อยพลังงาน
 ออกมา และมีการสร้างสาร ATP หรือ ATP และ NADPH + H⁺ ในการ
 ส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ cyclic จะมีการสร้างสาร ATP แต่เพียงชนิดเดียว
 สำหรับการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ non-cyclic จะมีการสร้างสาร ATP และ
 NADPH + H⁺ ด้วย

9.1 ATP Formation

การสร้างสาร ATP ใน light reaction เรียกว่า photophos-
 phorylation ซึ่งหมายถึงการสร้างสาร ATP จากสาร ADP และ
 ฟอสเฟต โดยใช้พลังงานจากการส่งถ่ายอิเล็กตรอนในคลอโรพลาสต์ การสร้างสาร
 ATP โดยขบวนการ photophosphorylation ได้รับการค้นพบครั้งแรกในปี
 1954 Frenkel พบว่า chromatophore ของแบคทีเรียมีการสร้างสาร ATP
 และในปีเดียวกันนั้น Arnon ได้พบว่าคลอโรพลาสต์ของสปีแนกมีการสร้างสาร ATP
 ในสภาพที่มีแสงได้เช่นกัน รายละเอียดเกี่ยวกับการสร้างสาร ATP ใน light
 reaction มีอยู่น้อยมาก ทั้งนี้เพราะว่าเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการสร้างสารดังกล่าว
 อยู่ในผนังของ thylakoid ซึ่งทำให้ศึกษารายละเอียดของการทำงานได้ยากมาก

นอกจากนั้นสาร ATP, ADP และฟอสเฟตเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาชีวเคมีอื่น ๆ ในเซลล์อีกมากมาย จึงเป็นการยากที่จะศึกษาเรื่อง ATP ที่เกิดขึ้นใน light reaction แต่เพียงอย่างเดียว อย่างไรก็ตามนักสรีรวิทยาได้สรุปปฏิกิริยาการสร้างสาร ATP อย่างสั้น ๆ ไว้ดังนี้



9.2 NADPH + H⁺ Formation

ปฏิกิริยาการสร้างสาร NADPH + H⁺ เกิดขึ้นในตอนท้ายของการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแบบ non-cyclic โดยเริ่มจาก reducing substance ให้อิเล็กตรอนกับ ferredoxin แล้ว ferredoxin ที่ถูกรีดิวส์จะให้อิเล็กตรอนกับ NADP⁺ ในเวลาเดียว NADP⁺ ก็จะได้รับ H⁺ จากการแตกตัวของน้ำใน PS II และจะเกิดการสร้างสาร NADPH + H⁺ ขึ้นดังสมการ

