

บทที่ 14
PHOTORESPIRATION

PHOTORESPIRATION

1. บทนำ

ในสมัยก่อนเชื่อกันว่า พืชมีการหายใจ (respiration) เกิดขึ้นเพียงอย่างเดียว และมีการคาดคิดกันว่าเนื้อเยื่อพืชที่มีสีเขียวจะมีการหายใจเท่ากันทั้งในขณะที่มีการสังเคราะห์แสงและในขณะที่ไม่มีการสังเคราะห์แสง (สภาพอย่างอื่นเหมือนกัน) ต่อมาระหว่างปี ค.ศ. 1955 มีการค้นพบว่า เนื้อเยื่อที่มีสีเขียวของพืชบางชนิดจะมีการหายใจเกิดขึ้นในขณะที่มีการสังเคราะห์แสง สูงกว่า ในขณะที่ไม่มีการสังเคราะห์แสง โดยพบว่าในเวลาที่พืชได้รับแสง จะมีการคายคาร์บอนไดออกไซด์ และจะมีการใช้ออกซิเจนเพิ่มมากขึ้น แสดงให้เห็นว่ามีการหายใจเกิดขึ้นในพืชในเวลาที่พืชได้รับแสงสูงกว่าในเวลาที่พืชไม่ได้รับแสง นักสรีรวิทยาเรียกการหายใจที่เกิดขึ้นในเนื้อเยื่อที่มีการสังเคราะห์แสงว่า *photorespiration* การหายใจประเภทนี้จะเกิดขึ้นได้ในสภาพที่มีแสงเท่านั้น สำหรับการหายใจของพืชและสัตว์ทั่วไปมีชื่อเรียกว่า *respiration* หรือ "dark" *respiration* ซึ่งมีปฏิกิริยาทางเคมีแตกต่างจาก *photorespiration* มาก และที่เกิดของปฏิกิริยาทางเคมีก็แตกต่างกันด้วย

2. Observations in Photorespiration

หลักฐานในระยะแรก ๆ ของเรื่อง โฟโตเรสปีเรชัน ได้จากผลการทดลองในเรื่องต่าง ๆ ดังนี้

2.1 คาร์บอนไดออกไซด์จากใบยาสูบ

Decker (1955) ได้พบว่า ใบยาสูบคายคาร์บอนไดออกไซด์ออกมาอย่างมากมายในเวลาที่เปลี่ยนสภาพจากที่มีแสงมาเป็นสภาพความมืด และปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใบยาสูบคายออกมาจะลดลงอย่างรวดเร็วจนถึงระดับต่ำระดับหนึ่ง ถ้าปล่อยให้ต้นยาสูบอยู่ในมืดเช่นนั้นต่อไป ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใบยาสูบคายออกก็จะอยู่ในระดับต่ำเช่นนั้นตลอดเวลาที่พืชอยู่ในความมืด

2.2 คาร์บอนไดออกไซด์จากใบถั่วลิสง

Forrester และคณะ (1966) ได้รายงานว่ ใบถั่วลิสงจะสร้างคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาพที่มีแสงได้ดีกว่าในสภาพความมืด และในสภาพที่มีแสง อัตราการสร้างคาร์บอนไดออกไซด์จะเป็นปฏิกิริยาโดยตรงกับปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศ แต่ในสภาพความมืด ปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศมีผลต่ออัตราการสร้างคาร์บอนไดออกไซด์น้อยมาก

2.3 การหายใจในคลอโรพลาสต์

โฟโตเรสปีเรชัน เกิดขึ้นเฉพาะในเซลล์ที่มีการสังเคราะห์แสงเท่านั้น หากเซลล์ใดไม่มีคลอโรฟิลล์ ก็จะไม่มีการโฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้น ตัวอย่างเช่นใบทานตะวันที่ไม่มีคลอโรฟิลล์ (mutant) จะไม่มีโฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้น และพบว่าอัตราการคายคาร์บอนไดออกไซด์ของใบทานตะวันในสภาพที่มีแสงจะเท่ากับใบสภาพความมืด เมื่อเปรียบเทียบใบทานตะวันที่มีสีเขียว (มีคลอโรฟิลล์เป็นปกติ) จะพบว่าอัตราการคายคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาพที่มีแสงจะสูงเป็น 5 เท่าของในสภาพความมืด

2.4 Cell Organelles Associated with Photorespiration

ในระยะแรก ๆ เชื่อกันว่า photorespiration เกิดขึ้นเฉพาะในคลอโรพลาสต์เท่านั้น แต่ต่อมาพบว่ามี cell organelles อีก 2 ชนิดเกี่ยวข้องกับขบวนการเคมีที่เกิดขึ้นในโฟโตเรสปีเรชัน Mollenhauer และคณะ (1966) ได้รายงานว่ peroxisome มีเอนไซม์ของ glycolic acid pathway อยู่หลายชนิด และเชื่อว่าขบวนการโฟโตเรสปีเรชันส่วนใหญ่เกิดขึ้นใน peroxisome โดยมีปฏิกิริยาทางเคมีบางส่วนเกิดขึ้นในคลอโรพลาสต์ (Kumar et. al., 1976) นอกจากนี้ยังมีปฏิกิริยาโฟโตเรสปีเรชันบางส่วนเกิดขึ้นใน mitochondria อีกด้วย (Kelly et. al., 1976)

2.5 Precursor of Photorespiration

Zelitch (1964) พบว่ คาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดจากโฟโตเรส-

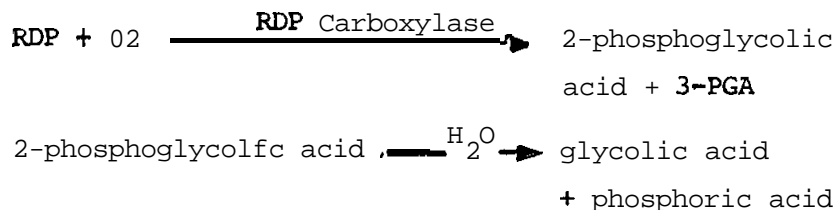
ชั้นได้มาจาก glycolic acid ดังนั้นจึงถือว่า glycolic acid เป็นสารเริ่มต้น (precursor) ของ photorespiration

3. Metabolism of Photorespiration

ตามปกติสาร glycolic acid เป็นสารที่สิ่งมีชีวิตไม่ต้องการสามารถขับสาร glycolic acid ออกไปสู่สิ่งแวดล้อมได้ สำหรับพืชมีวิธีการกำจัดสารชนิดนี้ โดยการนำไปใช้ในขบวนการเมแทบอลิซึม ซึ่งเราเรียกว่า glycolic acid pathway ขบวนการทางเคมีของ pathway นี้เกิดขึ้นในสภาพที่มีแสงและออกซิเจน จึงเรียกว่า โฟโตเรสปีเรชัน ประกอบด้วยปฏิกิริยา 3 ขั้นตอน คือ (1) การสร้างสาร glycolic acid (2) การออกซิไดส์ glycolic acid และ (3) การสร้างสารคาร์บอนไฮเดรท (ดูรูปที่ 1 ประกอบ)

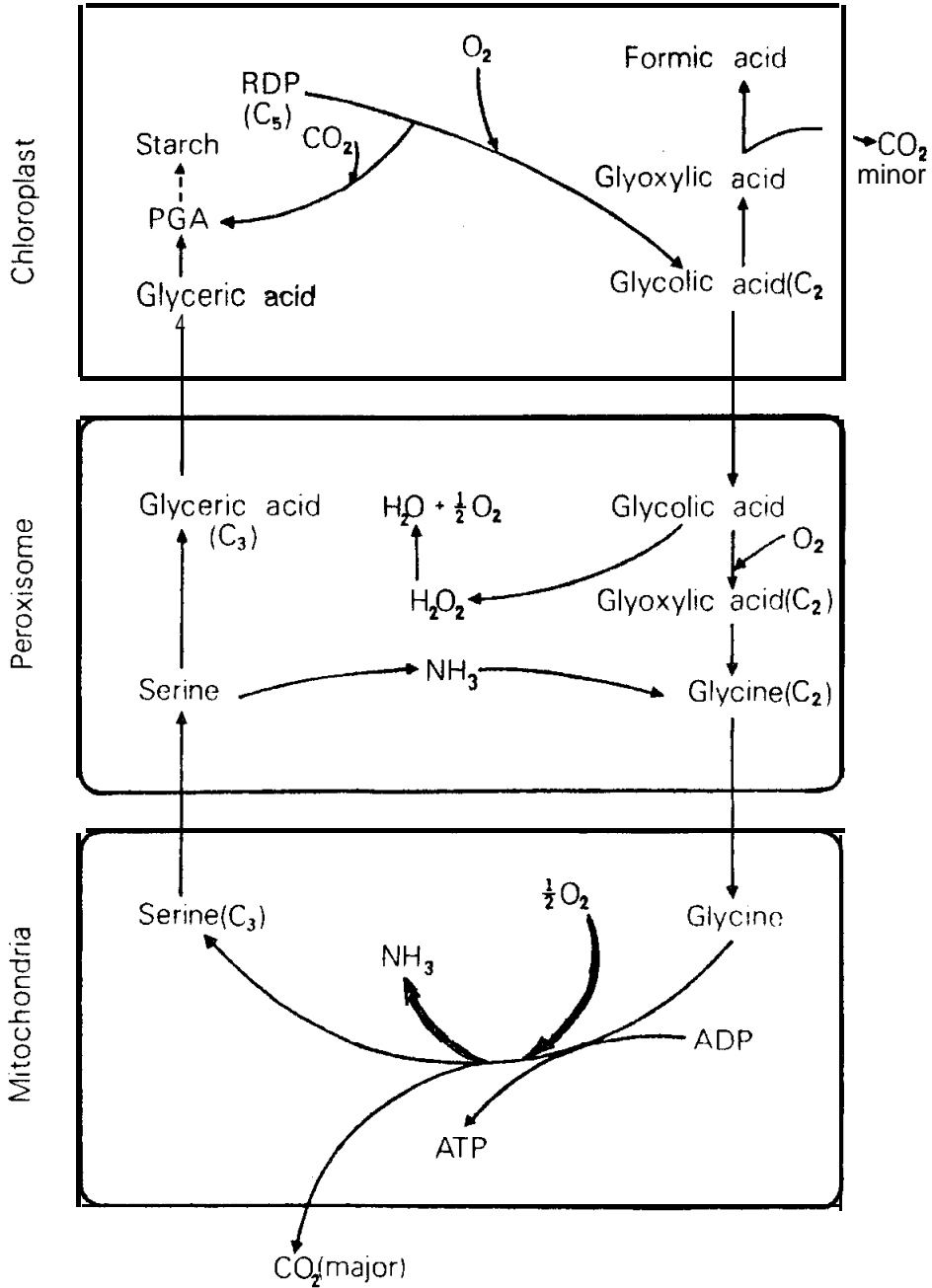
3.1 Glycolic Acid Synthesis

Coanbs & Whittingham (1966) พบว่าในสภาพที่บรรยากาศมีคาร์บอนไดออกไซด์อยู่น้อยและมีออกซิเจนอยู่มาก จะเกิดสาร 3-PGA ในปริมาณเล็กน้อย และจะมี H_2O_2 เกิดขึ้นมาก ต่อมา Ogren & Bowes ได้อธิบายการเกิด glycolic acid ในขบวนการ photorespiration ไว้ดังนี้



ปฏิกิริยาการสร้าง glycolic acid เกิดขึ้นในคลอโรพลาสต์ ในสภาพที่มีออกซิเจนอยู่มากและมีเอนไซม์ Ribulose diphosphate carboxylase (RDP carboxylase) RDP จะถูกออกซิไดส์ให้ glycolic acid แต่ ถ้า RDP อยู่ในสภาพที่มีคาร์บอนไดออกไซด์อยู่มากและมี RDP carboxylase RDP จะทำปฏิกิริยากับคาร์บอนไดออกไซด์ได้สาร 3-PGA (รูปที่ 1) ซึ่งจะถูกใช้ไปในวัฏจักรเคลวินต่อไป

Glycolic acid pathway



รูปที่ 1 แสดงแผนภาพ glycolic acid pathway ข้อสัง เกตมี cell organelles ชนิด เข้าเกี่ยวข้อง

3.2 Glycolic Acid Oxidation

glycolic acid ที่เกิดในคลอโรพลาสต์จะเข้าสู่ peroxisome ใน peroxisome จะมีเอ็นไซม์ทำหน้าที่เปลี่ยน glycolic acid ให้เป็น H_2O_2 ซึ่งเป็น oxidising agent ที่เป็นอันตรายต่อพืชมาก นอกจากนั้นใน peroxisome ยังมีเอ็นไซม์ catalase ที่จะทำได้ H_2O_2 เปลี่ยนเป็นน้ำและออกซิเจน ในการออกซิไดส์ glycolic acid ดังกล่าวจะได้สารออกมาอีกชนิดหนึ่งคือ glyoxylic acid ต่อจากนั้น glyoxylic acid จะเปลี่ยนเป็น glycine โดยใช้ amino group จาก glutamate และตอนท้ายของปฏิกิริยาในขั้นตอนนี้ glycine จะถูกเปลี่ยนเป็น serine และได้แอมโมเนียและคาร์บอนไดออกไซด์ออกมา Zelitch ได้กล่าวว่า คาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดจากปฏิกิริยาการเปลี่ยนสาร glycine ให้เป็น serine มีปริมาณมากกว่าที่เกิดจากปฏิกิริยาในขั้นตอนอื่น ๆ ในโฟโตเรสปีเรชัน จากรายงานต่าง ๆ ในปัจจุบัน พบว่ายังไม่มีข้อสรุปที่แน่ชัดว่า การออกซิไดส์ glycine ให้เป็น serine เกิดขึ้น cell organelle ชนิดใด ในเรื่องนี้อาจพิจารณาได้ 2 ประเด็นดังนี้

(1) การออกซิไดส์ glycine ใน peroxisome Malik & Srivastava (1979) ได้กล่าวว่า การออกซิไดส์ glycine ให้เป็น serine เกิดขึ้นใน peroxisome และมีสาร ATP เกิดขึ้น 2 โมเลกุลจาก glycine 2 โมเลกุล นอกจากนั้นยังมีคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้น 1 โมเลกุลใน peroxisome ด้วย

(2) การออกซิไดส์ glycine ใน mitochondria Kelly และคณะ (1976) กล่าวว่า การออกซิไดส์ glycine เกิดขึ้นใน mitochondria กล่าวคือ glycine ที่เกิดขึ้นใน peroxisome จะเคลื่อนที่จาก peroxisome เข้าสู่ mitochondria และจะถูกออกซิไดส์ให้เป็น serine ใน mitochondria glycine 2 โมเลกุล จะถูกออกซิไดส์เป็น serine 1 โมเลกุล ได้คาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมเลกุลและสาร ATP 2 โมเลกุล จากนั้น serine ที่เกิดขึ้นจะเคลื่อนที่กลับ

เข้าสู่ peroxisome เพื่อทำปฏิกิริยาต่อไป ในเรื่องนี้ Bird และคณะ (1972) ได้รายงานว่ามีสาร ATP เกิดมากขึ้นใน mitochondria ในขณะที่พืชได้รับแสงจากรายงานนี้อาจนำมาสนับสนุนการออกซิไดส์ glycine ใน mitochondria ได้ (อ้างตาม Kelly et. al., 1976)

Glycolic acid ที่เกิดขึ้นในคลอโรพลาสต์อาจถูกออกซิไดส์ให้เป็น glyoxylic acid ก่อนที่จะเคลื่อนที่ออกจากคลอโรพลาสต์ Zelith ได้รายงานว่า glycolic acid อาจถูกออกซิไดส์ในคลอโรพลาสต์ให้เป็น glyoxylic acid และต่อมา glyoxylic acid ทำปฏิกิริยากับ H_2O_2 ได้ formic acid และคาร์บอนไดออกไซด์จากรายงานนี้อาจสรุปได้ว่า คาร์บอนไดออกไซด์จากขบวนการ photorespiration ส่วนหนึ่งเกิดขึ้นในคลอโรพลาสต์ แต่มีปฏิกิริยาการออกซิไดส์ glycolic acid ในคลอโรพลาสต์เกิดขึ้นเพียงเล็กน้อย คาร์บอนไดออกไซด์จึงเกิดขึ้นในคลอโรพลาสต์เพียงเล็กน้อยเท่านั้น (ดูรูปที่ 1 ประกอบ)

การออกซิไดส์ glycolic acid อาจสรุปได้ดังนี้

(1) glycolic acid ถูกออกซิไดส์ใน peroxisome ในปริมาณมาก ได้ H_2O_2 (ไม่อยู่ตัวเปลี่ยนเป็นน้ำและออกซิเจน) และ glyoxylic acid ซึ่งจะถูกนำไปใช้สร้างสาร serine ใน peroxisome หรือใน mitochondria ต่อไป ปฏิกิริยาในตอนหลังนี้มีคาร์บอนไดออกไซด์ออกมาในปริมาณมาก

(2) glycolic acid อาจถูกออกซิไดส์ในคลอโรพลาสต์ ซึ่งจะได้ glyoxylic acid และสารนี้จะแตกตัวให้คาร์บอนไดออกไซด์ ปฏิกิริยาทั้งหมดเกิดขึ้นเพียงเล็กน้อย จึงมีคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้นเพียงเล็กน้อย

3.3 Conversion Serine to Carbohydrate

Serine ที่เกิดขึ้นใน mitochondria หรือ peroxisome จะถูกนำไปใช้ในการสร้างคาร์โบไฮเดรต จากการศึกษาด้วย เทคนิคแก๊สมันดภาพรังสี

พบว่า serine จะเปลี่ยนเป็นคาร์บอนไฮเดรทได้ก็ต่อเมื่อมีแสง ฉะนั้นจึงอาจกล่าวได้ว่า การเปลี่ยน serine ให้เป็นคาร์บอนไฮเดรทจะต้องใช้พลังงานเข้าช่วย ขั้นตอนของปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นอาจสรุปได้ดังนี้ Serine จาก mitochondria หรือ peroxisome จะถูกนำไปใช้คลอโรพลาสต์ และเปลี่ยนเป็น hydroxypyruvate ต่อมาจะได้ glyceric acid หลังจากนั้นสาร ATP จะทำปฏิกิริยากับ glyceric acid ได้ 3-PGA สาร 3-PGA จะถูกนำไปใช้สร้างน้ำตาลในวัฏจักรเคลวินต่อไป ปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นในวัฏจักรเคลวินจะต้องมีสาร ATP และ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ เป็นแหล่งพลังงาน และสาร ATP และ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ในคลอโรพลาสต์ได้จากปฏิกิริยาใน light reaction ซึ่งจะต้องใช้แสง ดังนั้นการเปลี่ยน serine ให้เป็นคาร์บอนไฮเดรทจึงเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาการสังเคราะห์แสงด้วย

4. Measurements of Photosynthesis and Photorespiration

ในสภาพที่มีออกซิเจน คาร์บอนไดออกไซด์และแสง เซลล์ที่มีคลอโรพลาสต์จะมีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในขบวนการสังเคราะห์แสง และคายออกซิเจนออกมา ในเวลาเดียวกัน ก็จะมีการใช้ออกซิเจนในขบวนการหายใจ และโฟโตเรสปีเรชันควบคู่ไปด้วย และคายคาร์บอนไดออกไซด์ออกมา ฉะนั้นการวัดอัตราการสังเคราะห์แสงและโฟโตเรสปีเรชันในสภาพดังกล่าวจึงทำได้ยากและค่อนข้างจะสับสน ในทางปฏิบัติ ถ้าเราต้องการวัดอัตราการเกิดโฟโตเรสปีเรชัน เราจะต้องยับยั้งการสังเคราะห์แสงไม่ให้เกิดขึ้น ซึ่งอาจทำได้โดย ให้อัตนพืชอยู่ในสภาพได้รับแสงแต่ไม่มีคาร์บอนไดออกไซด์ เราก็จะทราบปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกมา จะเห็นได้ว่าการวัดปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาพดังกล่าว ก็ยังไม่ได้โฟโตเรสปีเรชันที่แท้จริง เพราะคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นอาจได้มาจากการหายใจ ("dark" respiration) ได้ และบางส่วนอาจถูกนำไปใช้ในขบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ (ปฏิกิริยาส่วนนี้ไม่ต้องการแสงโดยตรง) ในกรณีนี้หากเราทราบ CO_2 compensation point (ขนาดความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ = เป็นเปอร์เซ็นต์หรือส่วนในล้านส่วน=ที่ทำให้ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกตรึงในขบวนการสังเคราะห์แสงเท่ากับปริมาณ

คาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกจากขบวนการหายใจ) ของพืชที่ต้องการวัดแล้ว จะทำให้เราสามารถวัดอัตราการเกิดโฟโตเรสปีเรชันได้ใกล้เคียงกับความเป็นจริงมากขึ้น

ก่อนที่จะทำความเข้าใจในเรื่องนี้ต่อไป มีความจำเป็นต้องทำความเข้าใจศัพท์ต่าง ๆ เหล่านี้ก่อน คือ

(1) Total photosynthetic rate คืออัตราการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นจริง อาจเรียกอีกอย่างหนึ่งว่า gross photosynthetic rate มีหน่วยเป็น $\text{mg CO}_2/\text{gm tissue/hr}$ or $\text{mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ leaf area/hr}$ or $\mu\text{mol CO}_2/\text{dm}^2 \text{ leaf area/hr}$.

(2) Net photosynthetic rate คืออัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ ซึ่งทราบได้จากอัตราการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ของพืชในที่ที่มีแสง อัตราการสังเคราะห์แสงประเภทนี้สามารถวัดได้จากสภาพการทดลอง จึงอาจเรียกอีกอย่างหนึ่งว่า apparent photosynthetic rate ใช้หน่วยเช่นเดียวกับ total photosynthetic rate

(3) Dark respiratory rate อาจเรียกว่า true respiratory rate คืออัตราการหายใจที่เกิดขึ้นตามปกติทั้งในสภาพที่มืดและสภาพที่มีแสง อัตราการหายใจของพืชทราบได้จากปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นในที่มืด ใช้หน่วยเช่นเดียวกับ total photosynthetic rate

(4) Photorespiratory rate คืออัตราการเกิดโฟโตเรสปีเรชัน ใช้หน่วย r_u เดียวกับ total photosynthetic rate

อัตราทั้ง 4 ประเภทมีความสัมพันธ์กันดังนี้คือ

$$\begin{aligned} \text{total photosynthetic rate} &= \text{net photosynthetic rate} \\ &+ \text{dark respiratory rate} \\ &+ \text{photorespiratory rate} \end{aligned}$$

หรือ net photosynthetic rate = total photosynthetic rate
 - dark respiratory rate
 - photorespiratory rate

หรือ photorespiratory rate = total photosynthetic rate
 - net photosynthetic rate
 - dark respiratory rate

จากการทดลองหาอัตราการสังเคราะห์แสงของใบยาสูบ โดยให้ใบยาสูบ อยู่ในสภาพแสงความเข้มสูง อุณหภูมิ 25°C และคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศเท่ากับ 300 ppm. พบว่า

net photosynthetic rate = 15 mg CO₂/dm²/hr.

dark respiratory rate = 3 mg CO₂/dm²/hr.

photorespiratory rate = 7 mg CO₂/dm²/hr.

จากสูตร total photosynthetic rate = net photosynthetic rate
 + dark respiratory rate
 + photorespiratory rate

เราจะได้ total photosynthetic rate = 15 + 3 + 7
 = 25 mg CO₂/dm²/hr.

ในกรณีที่เราสามารถยับยั้งไม่ให้โฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้นได้ เราจะได้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงขึ้นดังนี้

net photosynthetic rate = (total photosynthetic rate) - (dark respiratory rate) - (photorespiratory rate)

$$\begin{aligned} \text{net photosynthetic rate} &= 25 - 3 - 0 \\ &= 22 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr.} \end{aligned}$$

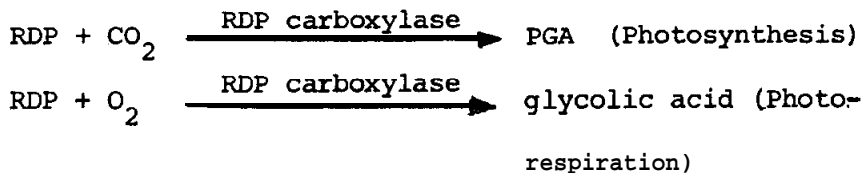
จะเห็นได้ว่าในสภาพความเข้มของแสง อุณหภูมิและความเข้มของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศเหมือนกับ ถ้าหากเราสามารถยับยั้งมิให้โฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้นได้ เราจะได้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงขึ้นจาก $15 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$ เป็น $22 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$

5. Attempts to Decrease Photorespiration in C_3 Plants

พืชจะมีกำลังผลิตสูงขึ้น ถ้าพืชนั้นไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน ดังนั้นนักสรีรวิทยาจึงได้ใช้ความพยายามหาวิธีการที่จะลดหรือกำจัดโฟโตเรสปีเรชันออกไปจากพืช C_3 ซึ่งอาจสรุปเป็นหัวข้อได้ดังนี้

5.1 การเพิ่มปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ

ปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_3 กับปฏิกิริยาการเกิดโฟโตเรสปีเรชันมีเอนไซม์ RDP carboxylase ชนิดเดียวกันและปฏิกิริยาทั้งสองเกิดขึ้น ณ ที่ (site) เดียวกันของเอนไซม์ ปฏิกิริยาทั้งสองเกิดขึ้นดังสมการ



ดังนั้น ถ้าเพิ่มคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศให้สูงขึ้น คาร์บอนไดออกไซด์ก็จะมีโอกาสแย่งที่ทำปฏิกิริยากับ RDP ได้มากขึ้น ซึ่งเป็นการจำกัดไม่ให้ออกซิเจนมีโอกาสเข้าทำปฏิกิริยากับ RDP ไปในตัว ทำให้ปริมาณ glycolic acid ลดลง และโฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้นได้น้อยลง การเพิ่มปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศสามารถทำได้กับการปลูกพืชในเรือนกระจก แต่ต้องระวังไม่ให้มีคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศสูงเกินไป เพราะจะทำให้ stomata ปิด ซึ่งเป็นอุปสรรคต่อคาร์บอนไดออกไซด์ที่จะเข้าไปในใบพืช

5.2 การใช้สารยับยั้ง (inhibitors)

ความพยายามที่จะลดหรือกำจัดโฟโตเรสปีเรชันในพืชอควริธหนึ่ง อาจทำได้โดยใช้สารยับยั้งการสร้าง glycolic acid หรือปฏิกิริยาต่อ ๆ ไปในโฟโตเรสปีเรชัน เช่น การแตกตัวของ glycolic acid เป็นคาร์บอนไดออกไซด์ สารที่ใช้คือมีวิธีการใช้แบบง่าย ๆ เช่น ฉีดพ่นให้กับใบพืช ในปัจจุบัน การใช้สารยับยั้งโฟโตเรสปีเรชันยังได้รับผลสำเร็จน้อยมาก อย่างไรก็ตามมีรายงานว่า α -hydroxyl-2-pyridinemethane sulphonate (MPMS) สามารถยับยั้งการแตกตัวของ glycolic acid ในใบยาสูบและพืช C_3 ชนิดอื่น ๆ และทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของใบยาสูบสูงขึ้นประมาณ 50 เปอร์เซ็นต์

5.3 การคัดเลือกพันธุ์และการผสมพันธุ์พืช

มีนักวิทยาศาสตร์หลายคณะที่ใช้ความพยายามในการคัดเลือกหรือผสมพันธุ์พืช เพื่อลดหรือกำจัดโฟโตเรสปีเรชันในพืช C_3 หรือเปลี่ยนพืช C_3 ให้เป็นพืช C_4 ในสภาพธรรมชาติ มีพืช C_3 บางชนิดที่มีโฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้นน้อยมาก จึงทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงเท่ากับพืช C_4 บางชนิด ตัวอย่างเช่น Typha latifolia เป็นพืช C_3 แต่มีโฟโตเรสปีเรชันต่ำมาก และวัดอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงถึง $60 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{hr}$. จัดว่าเป็นพืช C_3 ที่มีกำลังผลิตสูงที่สุดเท่าที่ค้นพบได้ ในปัจจุบัน ในเรื่องการคัดเลือกพันธุ์และการผสมพันธุ์พืช เพื่อให้ได้พืชที่มีกำลังผลิตสูง (มีโฟโตเรสปีเรชันต่ำ) มีรายงานดังนี้ Zelitch & Day (1973) รายงานว่า ได้ประสบความสำเร็จในการคัดเลือกพันธุ์ยาสูบที่มีโฟโตเรสปีเรชันต่ำ แต่ยังไม่สามารถเพิ่มจำนวนต้นพืชได้สำเร็จ Bjorkmann & Berry (1973) ได้กล่าวว่า ในการทดลองผสมพันธุ์พืชในสกุลผักโขม 2 ชนิด คือ Atriplex patula ซึ่งเป็นพืช C_3 และ A. rosea ซึ่งเป็นพืช C_4 เพื่อสร้างลูกผสมที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน ผลการทดลองยังไม่ประสบความสำเร็จ ต่อมาในปี 1975 Brown รายงานว่าได้พบพืชชนิดหนึ่ง (Panicum milioids) มีลักษณะหลายอย่างที่อยู่กึ่งกลางระหว่างพืช C_3 และพืช C_4 และมีโฟโตเรสปีเรชันต่ำกว่าพืช C_3 ชนิดอื่น ๆ มาก ผลการค้นพบนี้เป็นเรื่องที่น่า

สนใจมากเพราะในธรรมชาติอาจจะมิใช่มีอีกหลายชนิดที่มีลักษณะเช่นนี้ Moss & Organ ได้พยายามศึกษาพืชหลายพันธุ์ เพื่อหา mutant ที่มีลักษณะของพืช C_4 แต่ยังไม่พบ จะเห็นได้ว่า การคัดเลือกพันธุ์หรือการผสมพันธุ์เพื่อให้ได้พืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันต่ำกว่าปกติ ได้รับความสำเร็จไม่มากนัก นักวิทยาศาสตร์ยังได้ใช้การ treat เมล็ดด้วยวิธีการต่าง ๆ เพื่อให้ได้ mutant ตามความมุ่งหมาย วิธีการที่ใช้ได้แก่ การใช้รังสีแกมมา การยิงนิวตรอน หรือใช้สารเคมีที่มีผลต่อโครโมโซม treat กับเมล็ด แล้วนำไปปลูกและขยายพันธุ์ต่อไป แต่ยังไม่ทราบรายละเอียดมากนัก

6. Some Different Characters Between Photorespiratory and Non-photorespiratory Plants

พืชที่มีโฟโตเรสปีเรชัน เรียกว่า photorespiratory plants และพืชมีโฟโตเรสปีเรชันเพียงเล็กน้อยหรือไม่มีเลย เราจัดอยู่ในประเภท non-photorespiratory plants พืชทั้งสองประเภทมีข้อแตกต่างที่เห็นได้ชัดเจนดังนี้

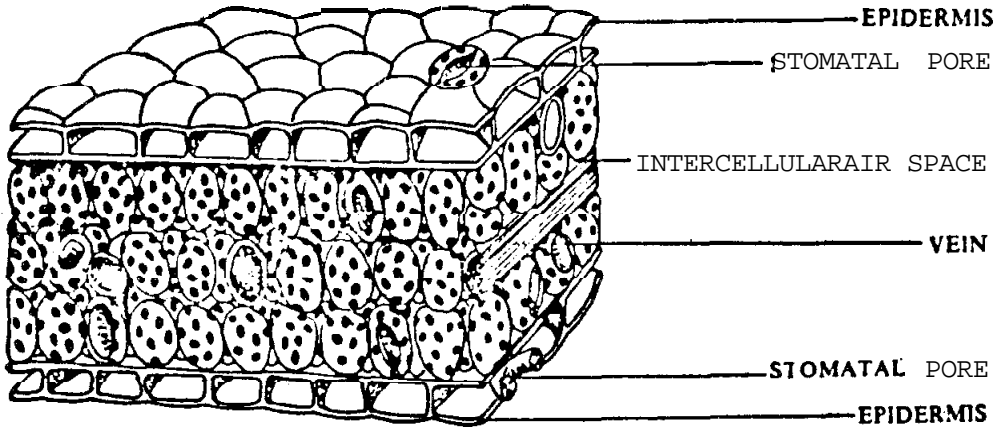
6.1 ประเภทของพืช

พืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันมักจะเป็นพืชเขตอบอุ่น (temperate plants) ตัวอย่างเช่น ข้าวโอ๊ต ข้าวสาลี รุทบิท แคร้รอต ทานตะวัน สปีแนช ยาสูบ ถั่วลิสง เป็นต้น ส่วนพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชันมักจะเป็นพืชในเขตร้อน ตัวอย่างเช่น อ้อย ข้าวฟ่าง ข้าวโพด เป็นต้น อย่างไรก็ตามมีพืชหลาย genera ที่มีทั้งพืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันและพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน ตัวอย่างเช่น Atriplex hastata, A. patula, Cyperus paparus and Panicum lindheimevi เป็นพืชที่มีโฟโตเรสปีเรชัน แต่ A. rosea, C. rotundus and P. virgatum เป็นพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน

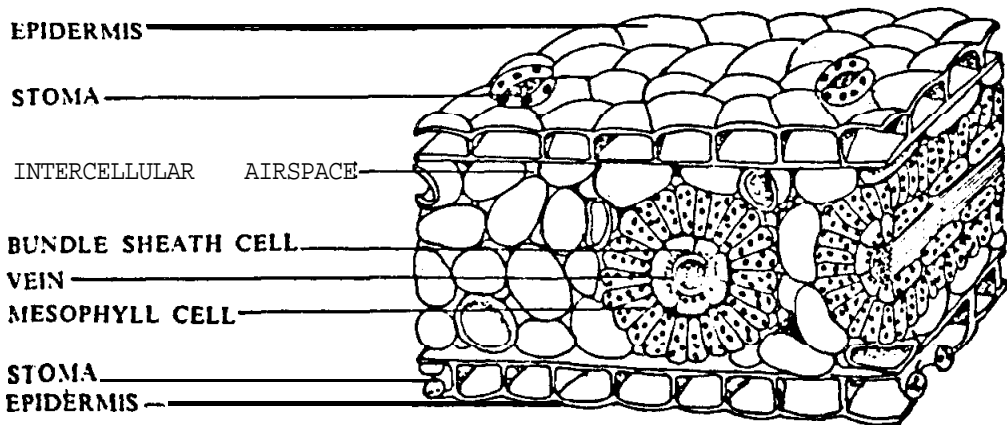
6.2 ส่วนประกอบของใบ

ส่วนประกอบของใบพืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันและพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชันมีความแตกต่างกันหลายอย่าง ที่สำคัญคือ พืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันจะไม่มี bundle sheath (ดูรูปที่ 2) คลอโรพลาสต์ที่พบในเซลล์ของใบจะมีลักษณะและขนาดคล้ายคลึงกัน คลอโร-

พลาสต์ peroxisome และ mitochondria มีจำนวนตามปกติ สำหรับพืชที่ไม่มี
โฟโตเรสปีเรชัน เช่น Atriplex rosea, Digitaria sp., Cyperus rotundus
and Saccharum sp. จะพบว่ามี bundle sheath หุ้มท่อลำเลียงน้ำและท่อลำ-
เลียงอาหารอยู่ (ดูรูปที่ 3) ในพืชหลายชนิดที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน เช่น



รูปที่ 2 แสดงส่วนประกอบของใบพืชที่มีโฟโตเรสปีเรชัน Atriplex patula ขอให้สังเกตว่าไม่มี bundle sheath



รูปที่ 3 แสดงส่วนประกอบของใบพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน Atriplex rosea ขอให้สังเกตมี bundle sheath หุ้มท่อลำเลียงน้ำและท่อลำเลียงอาหาร

พืชใน genera Amaranthus, Atriplex, Cynodon, Digitaria, Eragrostis, Saccharum จะมีจำนวนคลอโรพลาสต์ peroxisome และ mitochondria ใน bundle sheath มากกว่าใน mesophyll คลอโรพลาสต์ใน bundle sheath จะมีขนาดใหญ่ มีแป้งมาก แต่ไม่มี grana ส่วนคลอโรพลาสต์ที่อยู่ใน mesophyll มีขนาดเล็ก มี grana และไม่พบว่ามีการแบ่งสะสมอยู่ในพืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันจะมี microtubule จำนวนมากที่ผนังด้านในของคลอโรพลาสต์ และพบว่าคลอโรพลาสต์ของ bundle sheath และ mesophyll จะมี microtubule ในปริมาณใกล้เคียงกัน

6.3 การใช้และการคายคาร์บอนไดออกไซด์

พืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันจะมีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C_3 cycle ในขณะที่พืชที่ได้รับแสง จะมีคาร์บอนไดออกไซด์คายออกมาในปริมาณสูงมาก และคาร์บอนไดออกไซด์ที่ได้จากการหายใจอาจถูกนำไปใช้ในขบวนการสังเคราะห์แสงน้อยมากหรือไม่เลย สำหรับพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน จะมีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C_4 -cycle และมีแบบ C_3 -cycle เกิดขึ้นควบคู่ไปด้วย มีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ที่ได้จากการหายใจในขบวนการสังเคราะห์แสงได้ ในขณะที่พืชที่ได้รับแสง จึงมีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในปริมาณสูงมาก และมีการสูญเสียคาร์บอนไดออกไซด์ในปริมาณน้อยมากหรือไม่เลย

6.4 ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสง

พืชที่มีโฟโตเรสปีเรชันมีประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงต่ำ อัตราการสังเคราะห์แสงจะสูงสุด ในขณะที่ความเข้มแสงต่ำ อุณหภูมิต่ำ ปริมาณออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศต่ำเพราะแสง อุณหภูมิและออกซิเจนเป็นตัวเร่งปฏิกิริยาโฟโตเรสปีเรชัน ถ้ามีปัจจัยเหล่านี้อยู่มากจะทำให้โฟโตเรสปีเรชันเกิดได้ดีมาก ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิลดลง สำหรับพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน จะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงขึ้นในขณะที่ความเข้มของแสงสูงขึ้น อุณหภูมิสูงขึ้น ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ และปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศสูงขึ้น เพราะปัจจัยสามตัวแรกจะเร่งการสังเคราะห์แสงจริงให้สูงขึ้น ในขณะที่ออกซิเจนไม่มีผลหรือมีน้อยมากต่อโฟโตเรสปีเรชัน (ในพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปีเรชัน) จึงทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงขึ้น ในสภาพธรรมชาติ เมื่อมีแสงอาทิตย์ส่องมายังโลกจะทำให้อุณหภูมิสูงขึ้น ในสภาพเช่นนี้จะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืชที่ไม่มีโฟโตเรสปี-

เรซิ่นสูงมากขึ้น

7. Low and High Photosynthetic Efficiency Plants

การสังเคราะห์แสงของพืชเป็นขบวนการเริ่มต้นในการสร้างอาหารของพืช สัตว์ และมนุษย์ นักวิทยาศาสตร์ได้คำนวณไว้ว่า พืชสามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์ปีละหลายพันล้านตันในการสร้างสารอินทรีย์ ในปี 1951 Rabinowitch ได้คำนวณว่า พืชทั้งโลกสามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์แสงประมาณ 150 พันล้านตันต่อปี Bolin (1970) ได้แยกการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ของพืชบกและพืชน้ำ โดยคาดว่า พืชบกสามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์แสงได้ประมาณ 20-30 พันล้านตัน ในขณะที่พืชน้ำสามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์ได้ถึง 40 พันล้านตันต่อปี Leopold & Kriedermann (1975) ได้ประมาณไว้ว่า พืชทั้งโลกสามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์ได้สูงถึง 100 พันล้านตันต่อปี

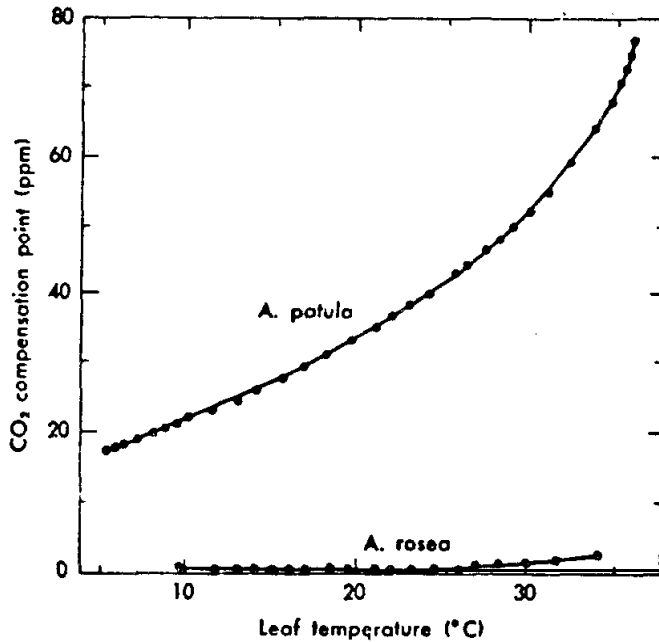
อาหารจากพืชของประชากรโลกส่วนใหญ่ได้มาจากพืชบก ดังนั้นนักวิทยาศาสตร์จึงมีความสนใจในความสามารถในการผลิตอาหารของพืชบกมาก อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืชเป็นปัจจัยสำคัญที่จะบอกได้ว่า พืชชนิดใดมีความสามารถในการผลิตอาหารได้มากน้อยเพียงใด พืชชนิดใดที่มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิต่ำ (Low photosynthetic efficiency plants) ก็แสดงให้เห็นว่า พืชชนิดนั้นจะมีแนวโน้มในการผลิตอาหารได้ต่ำ และในทางตรงข้าม หากพืชใดที่มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูง (high photosynthetic efficiency plants) ก็อาจคาดคะเนได้ว่าพืชชนิดนั้นมีความสามารถที่จะผลิตอาหารได้สูงด้วย นักสรีรวิทยาได้พิจารณาความสามารถในการสังเคราะห์แสงของพืชจากอัตราการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในขณะที่พืชได้รับแสง ในปัจจุบันอาจสรุปได้ว่า พืชที่มีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบ C_3 cycle มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูง จัดพืชจำพวกนี้อยู่ใน high photosynthetic efficiency plants

Black (1973) ได้รวบรวมข้อมูลจากผลการทดลองต่าง ๆ และได้ประมาณการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในอัตราสูงสุดของพืชทั้งสองประเภทไว้ดังนี้ พืช C_3 มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดประมาณ $15-40 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ leaf area/hr.}$ และมีอัตราการเพิ่มน้ำหนักแห้งของต้นพืชสูงสุดประมาณ $19.5 \pm 3.9 \text{ gm/m}^2 \text{ leaf area/day}$ ในขณะที่พืช C_4 มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดได้ถึง $40-80 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ leaf area/hr.}$ และมีอัตราการเพิ่มน้ำหนักแห้งสูงสุดประมาณ $30.3 \pm 13.8 \text{ gm/m}^2 \text{ leaf area/day}$ สำหรับพืช CAM จะมีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์ในอัตราที่ต่ำมาก คือ อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืช CAM ตามปกติจะเท่ากับ $1-4 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ leaf area/hr.}$ และอัตราสูงสุดเท่าที่พบในรายงานมีเพียง 11 ถึง $14 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ leaf area/hr.}$ เท่านั้น ดังนั้นพืช CAM จึงยังไม่ได้ได้รับความสนใจในแง่ของแหล่งผลิตอาหารของประชากรโลกเท่าที่ควร

สิ่งที่เราควรให้ความสนใจอีกประเด็นหนึ่งคือ สาเหตุที่ทำให้พืช C_4 มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ และการเจริญเติบโตได้สูงกว่าพืช C_3 ซึ่งอาจจะแยกพิจารณาเป็นข้อ ๆ ดังนี้

7.1 Capacity to fix CO_2

โดยทั่วไปพืช C_3 มี CO_2 compensation point สูง และพืช C_4 มี CO_2 compensation point ต่ำ การที่พืช C_4 มี CO_2 compensation point ต่ำกว่าพืช C_3 (ดูรูปที่ 4) แสดงให้เห็นว่า พืช C_4 มีความสามารถตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศได้ดีกว่าพืช C_3 ถึงแม้ว่าในบรรยากาศมีคาร์บอนไดออกไซด์ปริมาณต่ำมาก (ใกล้ 0 ppm) ก็ตาม พืช C_4 ก็ยังสามารถตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใช้ไปในการสังเคราะห์แสง เท่ากับปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่คายออกมาจากการหายใจในสภาพที่มีคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศในปริมาณต่ำ สำหรับพืช C_3 จะต้องมีคาร์บอนไดออกไซด์ในปริมาณสูงจึงจะสามารถสังเคราะห์แสง (ใช้คาร์บอนไดออกไซด์) ในอัตราเดียวกับการหายใจ (คายคาร์บอนไดออกไซด์)



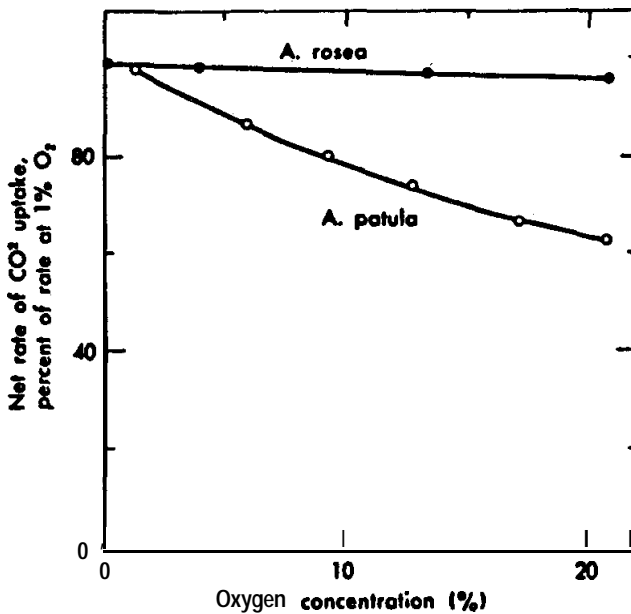
รูปที่ 4 แสดง CO₂ compensation point ของพืช C₃, Atriplex patula และของพืช C₄, A. rosea ในสภาพอุณหภูมิ ตั้งแต่ 10^o - 35^oC.

ที่เป็นเช่นนี้ก็อาจเป็นเพราะว่า (1) พืช C₄ มี PEP carboxylase เข้าช่วยในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ สำหรับพืช C₃ มี RDP carboxylase ช่วยในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ และ PEP carboxylase มีความสามารถทำให้ PEP ทำปฏิกิริยากับคาร์บอนไดออกไซด์ได้ดีกว่า RDP carboxylase ช่วยทำให้ RDP ทำปฏิกิริยากับคาร์บอนไดออกไซด์ (2) ในพืช C₄ มีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ทั้งแบบ C₄ cycle และแบบ C₃ cycle ควบคู่กันไป จึงมีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์สองแห่งในการสังเคราะห์แสงของพืช C₄ ด้วยเหตุผลดังกล่าวจึงทำให้พืช C₄ มีความสามารถตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ดีกว่าพืช C₃ การที่พืช C₄ มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ดีกว่าพืช C₃ นี้ ทำให้พืช C₄ มีความทนทานต่อสภาพแล้งได้ดีกว่าพืช C₃ ในสภาพที่แห้งแล้งและมีแสง พืชจะขาดน้ำได้ง่าย ทำให้ stomata

ปิดหรือเกือบปิด ซึ่งเท่ากับว่าไปปิดทางเข้าของคาร์บอนได้ออกไซด์ ดังนั้น คาร์บอนได้ออกไซด์จึงเข้าไปในใบได้น้อย แต่เนื่องจากพืช C_4 มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนได้ออกไซด์ได้สูง จึงทำให้พืช C_4 ยังคงใช้คาร์บอนได้ออกไซด์ ปริมาณเล็กน้อยที่อยู่ในใบ-ในการสังเคราะห์แสงได้ดี แต่สำหรับพืช C_3 มีความสามารถตรึงคาร์บอนได้ออกไซด์ได้น้อยแล้ว เมื่อมาประสบกับสภาพที่มีคาร์บอนได้ออกไซด์ในใบน้อย ก็ยิ่งทำให้การตรึงคาร์บอนได้ออกไซด์เกิดขึ้นได้น้อยลง

7.2 Effect of O_2 Concentration

ถ้าเราเพิ่มปริมาณออกซิเจนในบรรยากาศตั้งแต่ 1 ถึง 21 เปอร์เซ็นต์ จะพบว่าอัตราการสังเคราะห์แสงของพืช C_3 จะลดลงเรื่อย ๆ ตามปริมาณออกซิเจนที่เพิ่มขึ้น แต่อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืช C_4 จะไม่เปลี่ยนแปลงมากนัก (ดูรูปที่ 5) ทั้งนี้ เพราะพืช C_4 "ไม่มี" โฟโตเรลปิเรชั่น แต่พืช C_3 มีโฟโตเรลปิเรชั่น ถ้ามีออกซิเจนปริมาณสูงจะทำให้โฟโตเรลปิเรชั่นเกิดได้ดีขึ้น ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิลดลง (ดูคำอธิบายก่อนหน้านี)

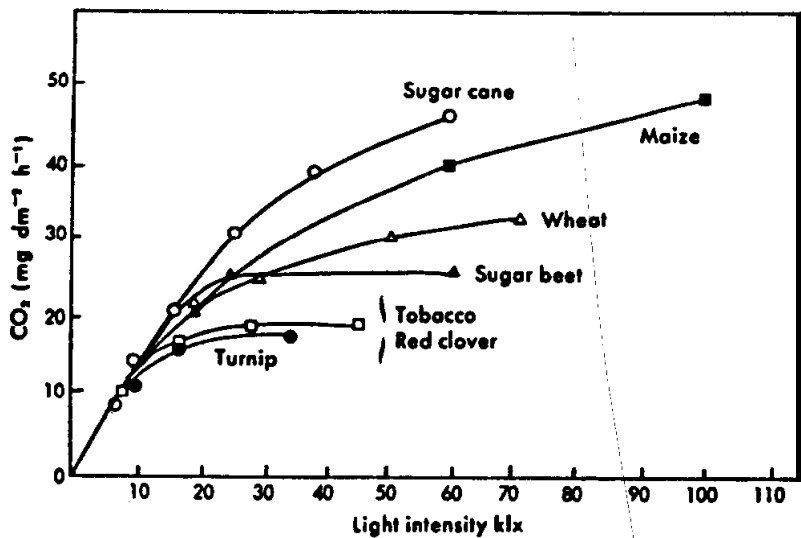


รูปที่ 5 แสดงผลของออกซิเจนต่ออัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของ C_3 Atriplex patula และพืช C_4 , A. rosea

จากรูปที่ 5 จะเห็นว่าอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืช C_3 ลดลงตามลำดับ ขณะที่เพิ่มออกซิเจน และอัตราการสังเคราะห์แสงจะลดลงถึงประมาณ 40 เปอร์เซ็นต์ ในขณะที่ออกซิเจนในบรรยากาศเพิ่มเป็น 21 เปอร์เซ็นต์ Hesketh (1967) พบว่ามีพืชบางชนิดที่มีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิในสภาพที่ไม่มีออกซิเจนสูงกว่าในสภาพที่มีออกซิเจนถึง 44-85 เปอร์เซ็นต์

7.3 Effect of Light

พืช C_3 มี light saturated point (ความเข้มของแสงที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิเกิดขึ้นได้สูงสุด) ต่ำกว่าพืช C_4 , light saturated point ของพืช C_3 ประมาณ 20,000-30,000 lux ในขณะที่ของพืช C_4 สูงถึง 100,000-120,000 lux (แสงแดดเต็มที่ \approx full sunlight) พืชทั้งสองประเภทจะมีอัตราการสังเคราะห์แสงเท่ากันในขณะที่ความเข้มของแสงต่ำกว่า 10,000 lux (ดูรูปที่ 6)



รูปที่ 6 แสดงอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืชชนิดต่าง ๆ ในสภาพความเข้มของแสงต่างกัน อ้อยและข้าวโพดเป็นพืช C_4 นอกจากนั้นเป็นพืช C_3

การที่พืช C_3 มี light saturated point ต่ำอาจเนื่องมาจากพืช C_3 มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในอัตราจำกัด (ต่ำ) ถึงแม้ว่ามีแสงที่มีความเข้มสูง มีสาร ATP และ $NADPH + H^+$ มากขึ้นก็ตาม ก็จะไม่สามารเพิ่มอัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้มากขึ้น และสาเหตุที่พืช C_4 มี light saturated point สูง เพราะว่าพืช C_4 มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้สูงมากอยู่แล้ว เมื่อเพิ่มความเข้มของแสงให้กับใบพืช ก็จะมีการสร้างสาร ATP และ $NADPH + H^+$ เพิ่มมากขึ้น ซึ่งจะถูกนำไปใช้ในขบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้มากขึ้น ในขณะที่แสงมีความเข้มต่ำมาก ๆ (ต่ำกว่า 10,000 lux) แสงจะเป็นปัจจัยสำคัญที่จะควบคุมอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิ เพราะในสภาพความเข้มแสงต่ำ ทั้งพืช C_3 และพืช C_4 จะสร้างสาร ATP และ $NADPH + H^+$ ได้น้อย จึงถูกนำไปใช้ในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้น้อย ดังนั้นทั้งพืช C_3 และพืช C_4 จึงมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิเท่ากันในขณะที่แสงมีความเข้มต่ำ สภาพเช่นนี้อาจเกิดขึ้นในขณะที่มีเมฆมาบดบัง แสงอาทิตย์หรือตอนเช้าตรู่ และเวลาที่ดวงอาทิตย์ใกล้จะตกดิน

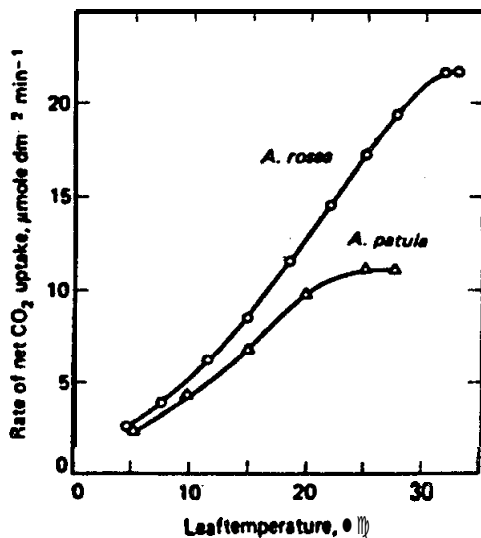


Figure 7 Rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake as a function of leaf temperature for a C_3 plant (*Atriplex patula*) and a C_4 plant (*Atriplex rosea*). The data were obtained in air (= 21% oxygen and 0.03% carbon dioxide) ● d at near-optimal light intensities for each plant. (Nor.: To convert μmole of carbon dioxide $\text{dm}^{-2} \text{min}^{-1}$ on the vertical axis to mg of carbon dioxide $\text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$, use the factor 20 μmole of carbon dioxide $\text{dm}^{-2} \text{min}^{-1} = 52.8 \text{ mg}$ of carbon dioxide $\text{dm}^{-2} \text{h}^{-1}$.) After Carnegie Institution of Washington Year Book No. 69, 1970 (Fig. 9), I. O. Björkman, R. W. Pearcy, ● Δ M., ● Nob.s.)

7.4 Effect of Temperature

ถ้าเพิ่มอุณหภูมิตั้งแต่ 5°C ถึง 35°C จะพบว่าพืช C_3 จะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดขณะที่อุณหภูมิอยู่ระหว่างประมาณ 20°C ถึง 25°C แต่พืช C_4 จะมีอัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิสูงสุดที่อุณหภูมิประมาณ 30°C ถึง 35°C (ดูรูปที่ 7) อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืชทั้งสองประเภทสูงขึ้นเรื่อย ๆ ขณะที่อุณหภูมิสูงจนกระทั่งถึง optimum temperature (อุณหภูมิที่ทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิเกิดขึ้นได้สูงสุด)

การที่พืช C_3 มี optimum temperature ต่ำกว่าพืช C_4 ก็เพราะว่าพืช C_3 มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ต่ำกว่าพืช C_4 และพืช C_3 มีโฟโตเรสปีเรชันอยู่ด้วย ในขณะที่อุณหภูมิสูงขึ้นโฟโตเรสปีเรชันเกิดได้สูงขึ้นเรื่อย ๆ ในช่วงอุณหภูมิต่ำกล่าว จึงทำให้การใช้คาร์บอนไดออกไซด์สุทธิ (net) ลดลง สำหรับพืช C_4 มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ดีกว่าพืช C_3 อยู่แล้ว และไม่มีโฟโตเรสปีเรชันเกิดขึ้น จึงทำให้พืช C_4 มีการใช้คาร์บอนไดออกไซด์สุทธิได้สูงขึ้นขณะที่อุณหภูมิสูงขึ้นจนถึงประมาณ 30°C ถึง 35°C อย่างไรก็ตามก็จากผลการทดลอง (ในรูปที่ 7) แสดงให้เห็นว่าอุณหภูมิเป็นปัจจัยที่สำคัญอีกอย่างหนึ่งที่ควบคุมอัตราการสังเคราะห์แสง โดยเฉพาะอย่างยิ่งในส่วนของ การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ อุณหภูมิต่ำประมาณ $2 - 10^{\circ}\text{C}$ จะทำให้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืชทั้งประเภทเพิ่มขึ้นตามอุณหภูมิที่สูงขึ้น อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิของพืชทั้งประเภทในช่วงอุณหภูมินี้จะไม่แตกต่างกันมาก แต่หากอุณหภูมิสูงกว่านี้อัตราการสังเคราะห์แสงสุทธิจึงจะแตกต่างกันมากและเห็นได้ชัดเจน

7.5 Effect of Anatomical and Chemical Differences

เราได้ทราบมาแล้วว่าพืช C_3 มีเฉพาะ mesophyll ที่ทำหน้าที่สำคัญในการสังเคราะห์แสง แต่พืช C_4 มีทั้ง mesophyll และ bundle sheath (ดูรูปที่ 2. และรูปที่ 3) จากการที่พืช C_4 มี mesophyll และ bundle sheath จึงเป็นปัจจัยอีกอย่างหนึ่งที่ทำให้พืช C_4 มีอัตราการสังเคราะห์แสงและการเจริญเติบโตได้

ดีกว่าพืช C_3 Mesophyll ของพืช C_3 มี RDP carboxylase เมื่อมีคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเข้ามาจะถูกตรึงไว้ และปฏิกิริยาจะดำเนินต่อไปจนกระทั่งได้น้ำตาล น้ำตาลที่เกิดขึ้นในแต่ละเซลล์จะถูกลำเลียงผ่านเซลล์ใน mesophyll จากเซลล์หนึ่งไปสู่อีกเซลล์หนึ่งจนถึงท่อลำเลียงอาหาร สำหรับในพืช C_4 , mesophyll จะมี PEP carboxylase ในปริมาณสูง และ bundle sheath จะมี RDP carboxylase ในปริมาณสูง หลังจาก PEP ทำปฏิกิริยากับคาร์บอนไดออกไซด์ (โดยมี PEP carboxylase ช่วย) ใน mesophyll แล้ว สารที่เกิดขึ้นจะถูกลำเลียงเข้าสู่ bundle sheath เพื่อสร้างน้ำตาลใน C_3 -cycle ต่อไป จะเห็นได้ว่าการเรียงตัวของเนื้อเยื่อที่ดี ชนิดและปริมาณของเอ็นไซม์ที่พบในเนื้อเยื่อของพืช C_4 ก็ดี จะเสริมความสามารถการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ ของพืช C_4 ได้เป็นอย่างดี ทั้งนี้ เพราะการที่ mesophyll มี PEP carboxylase ในปริมาณสูงและ PEP carboxylase มีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้สูง นอกจากจะตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ที่ผ่านเข้ามาได้ดีแล้ว ยังสามารถดึงคาร์บอนไดออกไซด์ที่ออกมาจาก bundle sheath ได้ดีอีกด้วย (เนื่องจาก mesophyll ล้อมรอบ bundle sheath อยู่)

สารที่เกิดจากขบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 จะถูกลำเลียงออกจากใบได้ดีกว่าในพืช C_3 , Black (1973) ได้กล่าวว่า สารที่เกิดขึ้นจากการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 สามารถลำเลียงออกจากใบที่ได้รับแสงได้มากกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ในเวลา 6 ชั่วโมง ในขณะที่ในพืช C_3 การลำเลียงเกิดขึ้นน้อยกว่า 50 เปอร์เซ็นต์ในเวลาเท่ากัน ทั้งนี้อาจเนื่องมาจาก สารที่เกิดจากใน bundle sheath ของพืช C_4 สามารถเคลื่อนที่เข้าสู่ท่อลำเลียงอาหารได้โดยตรง และรวดเร็ว เพราะ bundle sheath อยู่ติดกับท่อลำเลียงอาหาร แต่สารที่เกิดขึ้นใน mesophyll ของพืช C_3 จะต้องเคลื่อนที่จากเซลล์หนึ่งไปสู่อีกเซลล์หนึ่ง จนกระทั่งถึงท่อลำเลียงอาหาร จึงจะถูกลำเลียงออกจากใบไปได้