

บทที่ 2

การสังเคราะห์แสง และหลักนิเวศวิทยา

ความเข้าใจในการอนุรักษ์ทรัพยากรธรรมชาติจำเป็นต้องอาศัยความรู้พื้นฐานทางชีววิทยาโดยเฉพาะหลักนิเวศวิทยา นักประวัติศาสตร์และนักภูมิศาสตร์สนใจเรื่องของสภาพแวดล้อมมาเป็นเวลานานแล้ว แต่มีโอกาสเป็นไปได้ที่ความคิดและความเข้าใจอาจเป็นเพียงแง่เดียวหรือแนวเดียวเท่านั้น ในตำราภูมิศาสตร์และประวัติศาสตร์ส่วนมากมีการศึกษาปัจจัยสภาพแวดล้อมโดยมุ่งในส่วนที่เกี่ยวกับสังคม เป็นต้นว่าสังคมสมัยนั้นพัฒนาหรือไม่ สามารถพัฒนาเนื่องจากสภาพแวดล้อมใดเป็นเหตุ การเน้นความสัมพันธ์ระหว่างสภาพแวดล้อมและสังคมส่วนมากเป็นแบบคงที่ (stable relationships) ไม่ว่าสภาพแวดล้อมนั้นจะเป็นชายทะเลภูเขา เหมือนถ้ำหิน โขลงช้างป่า การวิเคราะห์มักเป็นในรูปที่สัมพันธ์กับสังคมมนุษย์ และเป็นการวิเคราะห์แบบธรรมดา น้อยครั้งนักที่การเน้นความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งแวดล้อมและสิ่งมีชีวิตเป็นในรูปของการเปลี่ยนแปลงตลอดเวลาที่เรียกว่า พลวัต (dynamic) น้อยครั้งที่นักประวัติศาสตร์หรือนักภูมิศาสตร์จะพูดถึงผลของสังคมมนุษย์ที่มีต่อ natural community ซึ่งเป็นทัศนคติในมุมมองกลับ คำถามที่ว่า การเปลี่ยนจากวัวเป็นม้า จากม้าเป็นแทรกเตอร์มีผลอย่างไรกับความอุดมสมบูรณ์ของดิน หรือมีผลต่อชีวิตปลาในน้ำอย่างไร มักไม่ค่อยพบในตำราประวัติศาสตร์และภูมิศาสตร์ ที่จริงแล้วการศึกษาสาขาภูมิศาสตร์ในต่างประเทศเขาได้พยายามสอดแทรกความคิดแบบนักวิทยาศาสตร์เข้าไปในหลักสูตรปริญญาตรี โดยบังคับให้เรียนวิชาพื้นฐานเคมี ชีววิทยา ฟิสิกส์ คณิตศาสตร์ สถิติ และธรณีวิทยาไว้เพียงพอ เขามักแนะนำให้นักศึกษาเรียนกระบวนการวิชาทางชีววิทยามากกว่าสาขาอื่น เป็นการแก้ปัญหาการมองโลกแง่เดียวดังกล่าวข้างต้น

ในบทนี้จะกล่าวถึงขอบข่ายการพื้นฐานที่สำคัญทางชีววิทยา คือ การสังเคราะห์แสง และหลักนิเวศวิทยาเพื่อเป็นพื้นฐานของความเข้าใจในบทต่อไป

การสังเคราะห์แสง (Photosynthesis)

เชื่อแน่อนว่าทุกคนรู้จักขอบข่ายการสังเคราะห์แสงตั้งแต่เรียนในชั้นประถมและรู้ขั้นตอนละเอียดมากขึ้นเมื่อเรียนสูงขึ้น ทุกคนทราบว่าเป็นกระบวนการที่พืชใบเขียวสังเคราะห์อาหารโดยใช้แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ 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) มีไนโตรเจนเป็นอะตอมตัวกลางยึดเกาะกับแมกนีเซียมไอออนและมีไฟทอน (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)

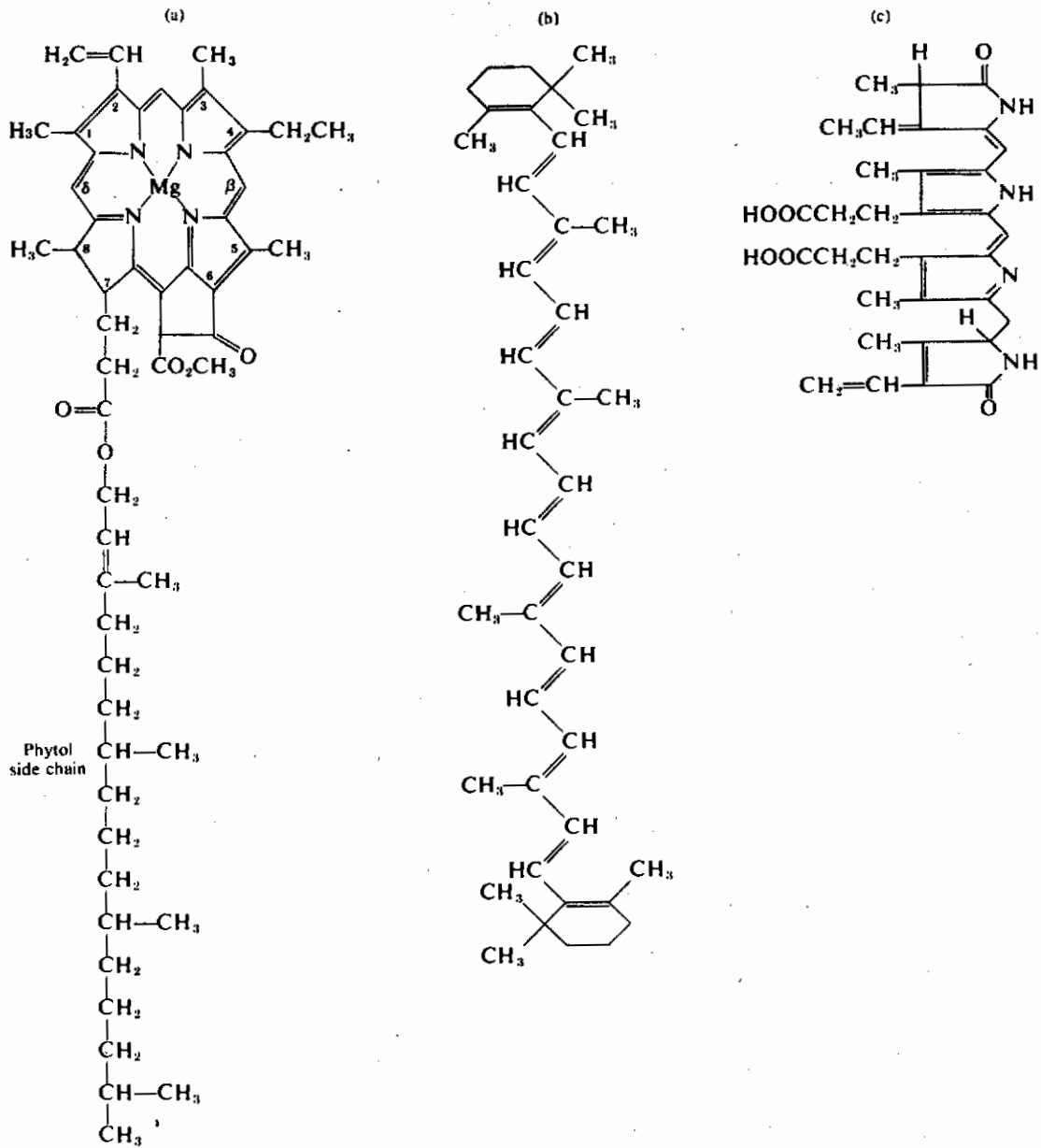
คลอโรฟิลล์อยู่ในส่วนประกอบของเซลล์ที่เรียกว่า คลอโรพลาสต์ซึ่งมีรูปร่างแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช อาจเป็นในรูปถ้วยเช่นใน Chlamydomonas หรือเป็นแผ่นกลมเช่นใน Ulotrix หรือเป็นเกลียวเช่นใน Spirogyra หรือเป็นรูปดาวเช่นใน Zygnema โครงสร้างคลอโรพลาสต์ประกอบด้วยผนังชั้นนอก 2 ชั้น ภายในมีระบบผนังที่พับซ้อนกัน (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

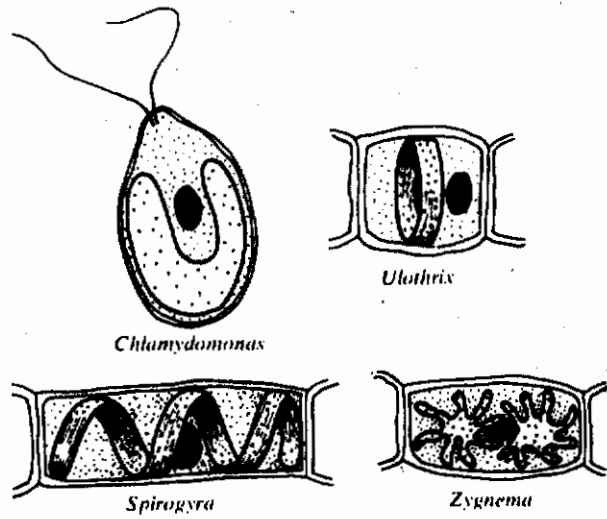
(1) มีผนังที่มีคุณสมบัติยอมให้สารบางอย่างผ่านได้ (selective permeability) หุ้มส่วนภายในมากกว่า 1 ชั้น

(2) มี DNA และ ribosome เป็นส่วนสำคัญทางพันธุศาสตร์

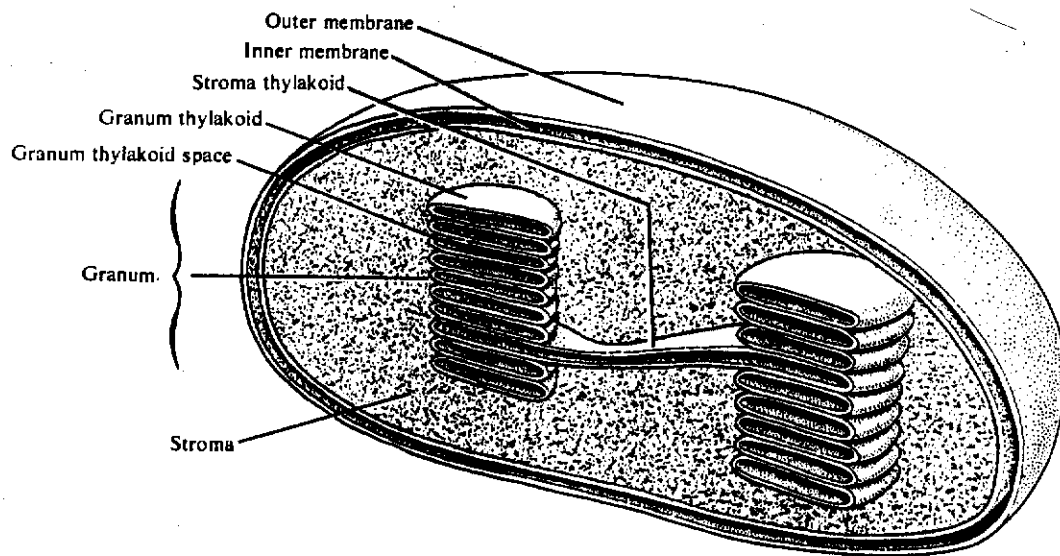
(3) มีผนังประเภท Lipoprotein membrane อยู่ภายในซึ่งมีขบวนการส่งอิเล็กตรอน



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



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



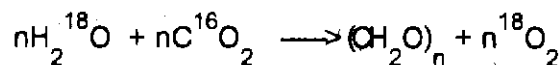
รูป 2.3 คลอโรพลาสต์แสดงผนังภายนอก ผนังชั้นใน และส่วนประกอบภายใน (Avers, 1976)

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

แม้ว่าเราจะเรียนเรื่องชีวิตและระบบนิเวศ แต่คิดว่ายังจำเป็นต้องทราบขบวนการสังเคราะห์แสงอย่างละเอียด ในขบวนการสังเคราะห์แสง แสงแดดถูกดูดซับไว้โดยคลอโรฟิลล์ แสงแดดเป็นตัววิวัฒนาการคาร์บอนไดออกไซด์ และน้ำเป็นตัวให้อิเล็กตรอนและไฮโดรเจนในขบวนการรีดักชันนี้

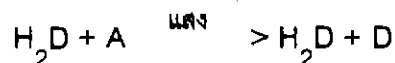


เดิมเข้าใจกันว่าออกซิเจนที่ได้จากการสังเคราะห์แสงมาจากโมเลกุลคาร์บอนไดออกไซด์ ต่อมามีการใช้น้ำที่มีไอโซโทปของออกซิเจนคือ ^{18}O



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

คาร์บอนไดออกไซด์เป็นตัวรับอิเล็กตรอนและไฮโดรเจน แต่พืชส่วนมากสามารถใช้ไนโตรเจนหรืออาจใช้ไฮโดรเจนไอออน (H^+) เป็นตัวรับอิเล็กตรอนได้ พืชที่สามารถฟิสิกซ์ไนโตรเจน (nitrogen fixing plant) สามารถใช้ในโตรเจนโมเลกุลเป็นตัวรับอิเล็กตรอนในขบวนการสังเคราะห์แสงได้ เนื่องจากตัวรับอิเล็กตรอนต่างกันไปตามชนิดของพืช สมการสังเคราะห์แสงทั่วไปจึงเป็น



กลับมาพิจารณารายละเอียดที่เกี่ยวกับแสงแดดกันดูบ้างว่ามีส่วนสำคัญในการสังเคราะห์แสงอย่างไร 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 ปกติแล้วพลังงานโฟตอนนี้ควรอยู่ในรูปที่สามารถแสดงความสัมพันธ์หรือเปรียบเทียบับจำนวนโมเลกุลได้ 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 ซึ่งสามารถดูดซับแสง 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 เนื่องจากอะตอมดูดซับพลังงานแสงไว้ 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 อิเล็กตรอนที่ถูกส่งออกไปอาจเปรียบได้ว่าอยู่ในสภาพก่อนหินกลิ้งลงเขา 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 รายละเอียดของทั้งสองระยะเพ่งทราบกันในศตวรรษที่ 20 ในปี 1937 Robert Hill เป็นคนแรกที่ทดลองพิสูจน์ว่า light reaction เกิดขึ้นที่คลอโรพลาสต์และเป็นปฏิกิริยาที่ต้องการแสง ในปฏิกิริยานี้ น้ำเป็นตัวให้อิโตรเจนส่วนคาร์บอนไดออกไซด์ไม่ได้เกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาในระยะนี้ ปฏิกิริยาที่น้ำให้อิโตรเจนและมีออกซิเจนที่มาจากน้ำเกิดขึ้นนี้เรียกว่า Hill reaction ในปี 1950 S. Ochoa และ R. Vishniac ได้ทดลองพิสูจน์ว่า NADP^+ (nicotinic amide dinucleotide phosphate) เป็นตัวรับอิโตรเจนใน 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 ในระบบที่หนึ่งมีโอกาสมากมายกลับมายังคลอโรฟิลล์ เอ

โดยขบวนการ cyclic photophosphorylation ซึ่งเป็นขบวนการย่อยของระบบที่หนึ่งที่สัมพันธ์กับระบบที่สอง ในขบวนการย่อยนี้ อิเล็กตรอนถูกส่งจาก ferredoxin ไปที่ plastoquinone และไปที่ cytochrome-559 ขั้นตอนนี้ยังไม่เป็นที่แน่ชัด เพราะการทดลองในระยะหลังมีหลักฐานพอที่จะเชื่อได้ว่าอิเล็กตรอนไปที่ cytochrome-559 ก่อนแล้วจึงไปที่ plastoquinone อย่างไรก็ดีตามไม่ว่าจะเป็นกรณีใดอิเล็กตรอนจะถูกส่งต่อไปที่ 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 แล้วอิเล็กตรอนจะถูกส่งไปที่ cytochrome-559 cytochrome-553 plastocyanin และกลับไปคลอโรฟิลล์ เอ ในระบบที่หนึ่ง การส่งอิเล็กตรอนของระบบสองนี้เรียกว่า noncyclic photophosphorylation เพราะว่าอิเล็กตรอนไม่ได้เดินทางเป็นวงจรมุ่งกลับไปคลอโรฟิลล์ 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)

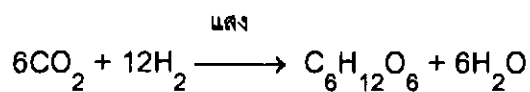
แหล่งของคาร์บอนในขบวนการสังเคราะห์แสงมาจากคาร์บอนไดออกไซด์ การเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ไปเป็นคาร์โบไฮเดรตบางครั้งเรียกว่า carbon fixation ขบวนการนี้เกิดขึ้นโดยไม่ต้องอาศัยแสงจึงเรียกกันว่า dark reaction Dr. Melvin Calvin ได้รับเครดิตในการค้นพบขั้นตอนต่าง ๆ ของคาร์บอนในขบวนการสังเคราะห์แสง การค้นพบนี้ทำให้เขาได้รับรางวัลโนเบลในปี 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

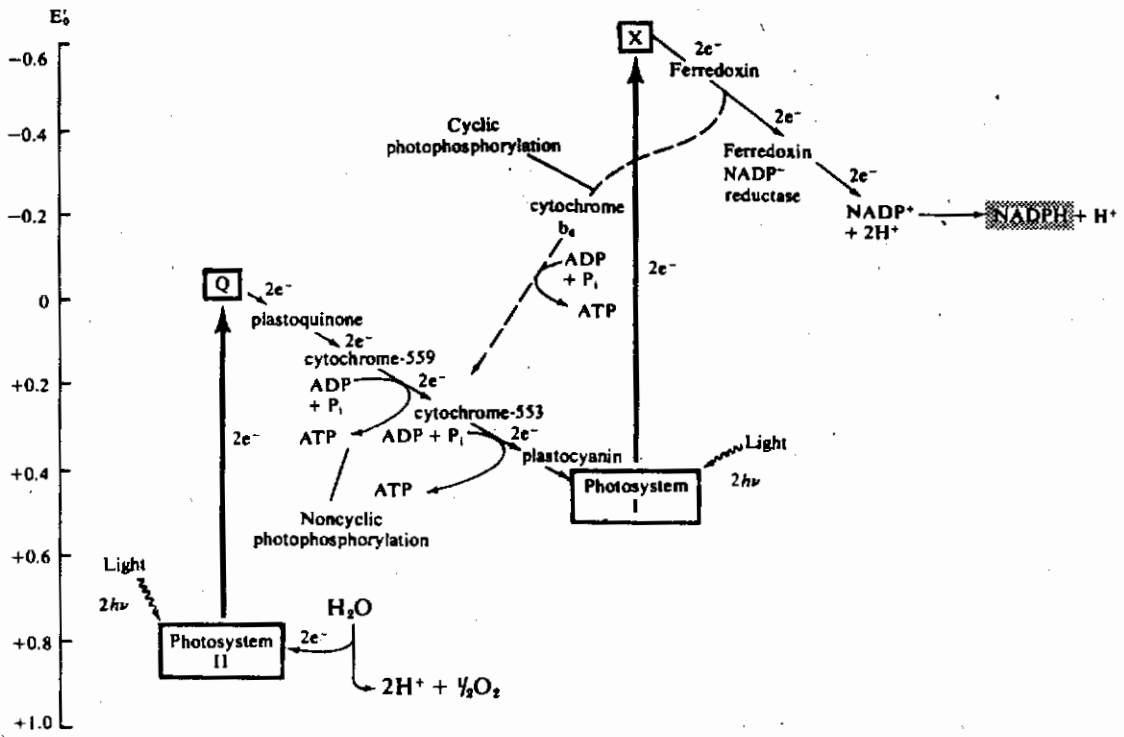
ในทางเดินหรือวงจรของ C_3 ใน dark reaction เริ่มต้นจากคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกดูดเข้ามาในใบพืชมารวมกับ ribulose 1, 5-diphosphate carbonxylase (RuDP) ซึ่งเป็นสาร

ที่มีคาร์บอน 5 อะตอม ปฏิกริยานี้อาศัยเอนไซม์ที่สำคัญ คือ ribulose 1,5 -diphosphate carboxylase ทำหน้าที่เป็นตัว катаลิสท์ เอนไซม์นี้มีอยู่ใน stroma ของคลอโรพลาสต์ ผลที่ได้คือสารประกอบที่มีคาร์บอน 6 อะตอม ซึ่งจะแตกตัวเป็นสารที่มีคาร์บอน 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 โมเลกุลของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกฟิกส์ การเกิด RuDP ใหม่ที่เรียกว่า RuDP regeneration นี้ต้องอาศัยเอนไซม์ไม่น้อยกว่า 12 ชนิด ผลที่ได้จากการคะตะไลส์ของเอนไซม์แต่ละชนิดเป็นสารประกอบที่มีจำนวนคาร์บอน 3, 4, 5, 6 และ 7 อะตอมแล้วแต่ระยะของการคะตะไลส์ ในที่สุดจะได้ RuDP ออกมาเข้าวงจร C₃ ได้ต่อไป (รูป 2.5)

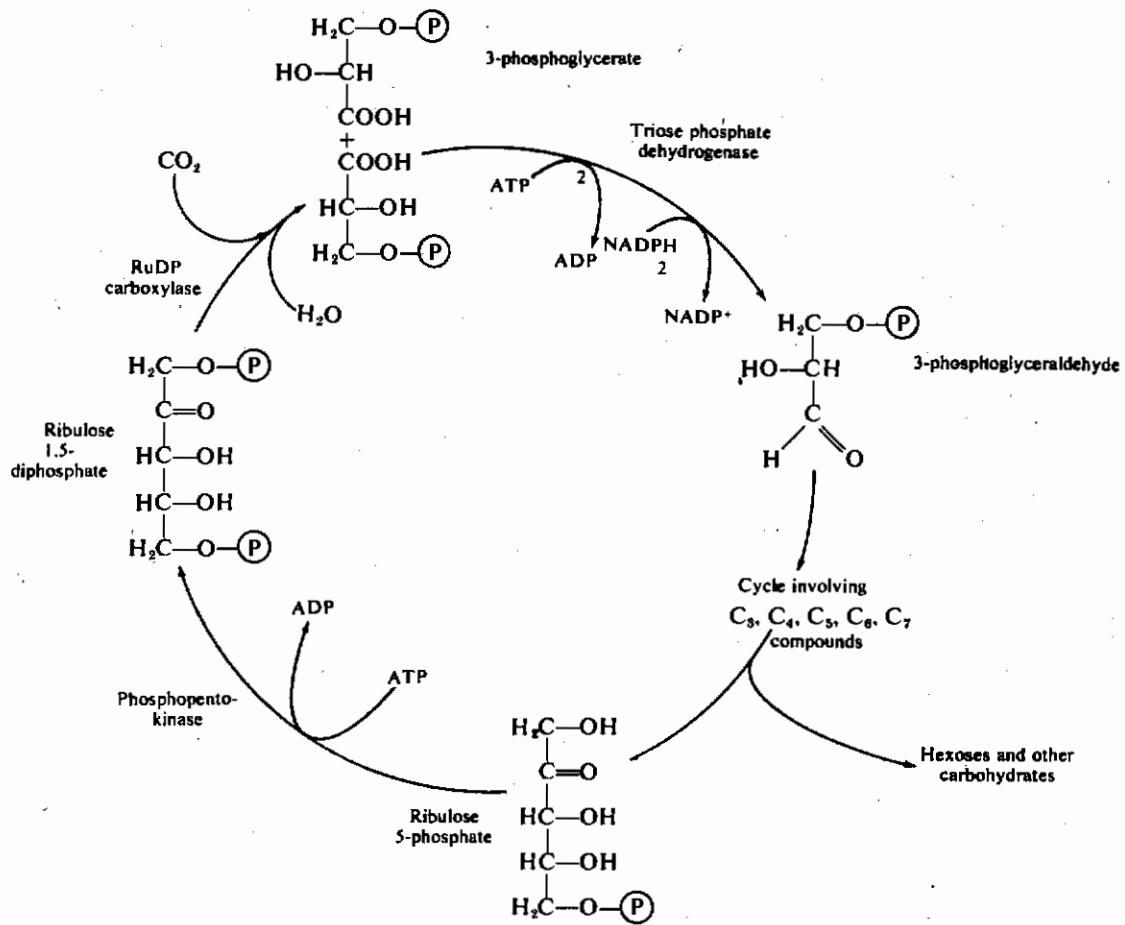
เนื่องจากน้ำตาลที่ได้ในวงจร C₃ ในตอนต้นเป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 3 อะตอม (triose sugar) ก่อนที่จะถูกเปลี่ยนเป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 6 อะตอม (hexose sugar) และเนื่องจากในวงจรหนึ่งรอบใช้คาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมเลกุล ดังนั้นจะต้องเกิดวงจรเช่นนี้ถึงหกรอบ ต้องใช้คาร์บอนไดออกไซด์ 6 โมเลกุลจึงจะได้น้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล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



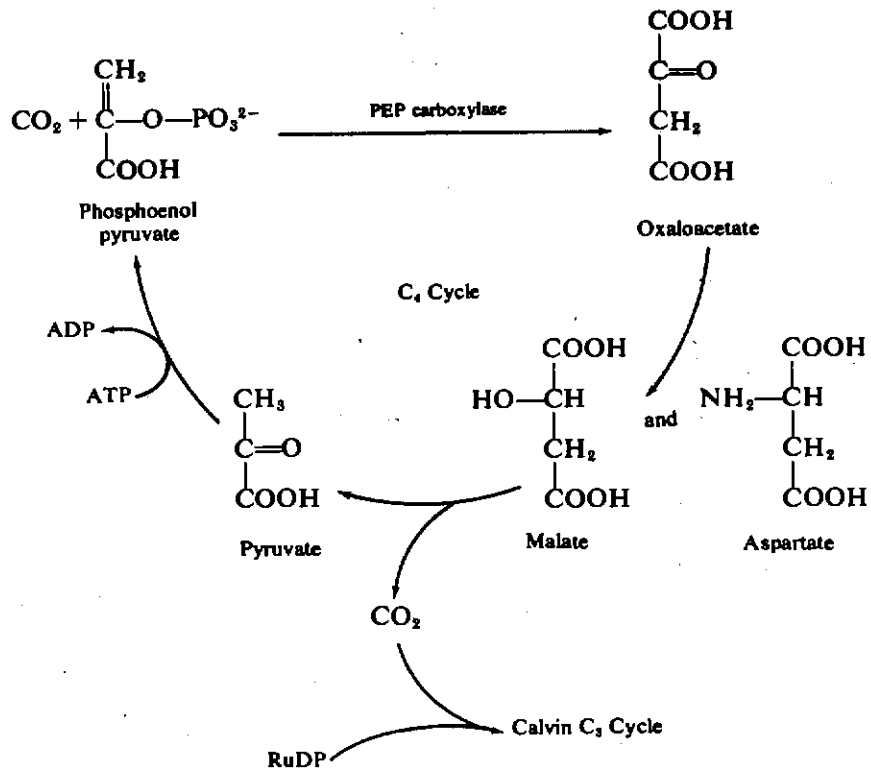
ในปี 1966 M.D. Hatch และ C.R. Slack ได้เสนอวงจร C₄ ซึ่งเป็นผลจากการวิจัยการสังเคราะห์แสงในช่อย ทางเดินของคาร์บอนในวงจรนี้เริ่มจากคาร์บอนไดออกไซด์รวมตัวกับสารประกอบคาร์บอนสามอะตอมที่มีชื่อว่า phosphoenolpyruvate โดยอาศัยเอนไซม์ phosphoenolpyruvate carboxylase ผลที่ได้คือสารประกอบที่มีคาร์บอน 4 อะตอมที่เรียกว่า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



รูป 2.4 ขบวนการสังเคราะห์แสงแสง 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 จะเห็นว่ามีความสามารถในการฟiksคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้นอีกหนึ่ง ขบวนการ ขณะเดียวกันก็มีวงจร C_3 รองรับเพื่อฟiksคาร์บอนไดออกไซด์เป็นลำดับต่อไปอีก ปัจจุบันพบพืชที่มีวงจร C_4 ประมาณ 100 ชนิด (species) ซึ่งอยู่ในตระกูลต่างกัน บางชนิดเป็นสาหร่าย พืชชั้นสูงมีวงจร C_4 แม้ว่าจะต่างตระกูลกันแต่มีลักษณะที่เหมือนกันคือ

(1) รูปร่างและการจัดเรียงตัวของเซลล์ในใบเป็นลักษณะเดียวกัน (รูป 2.7)

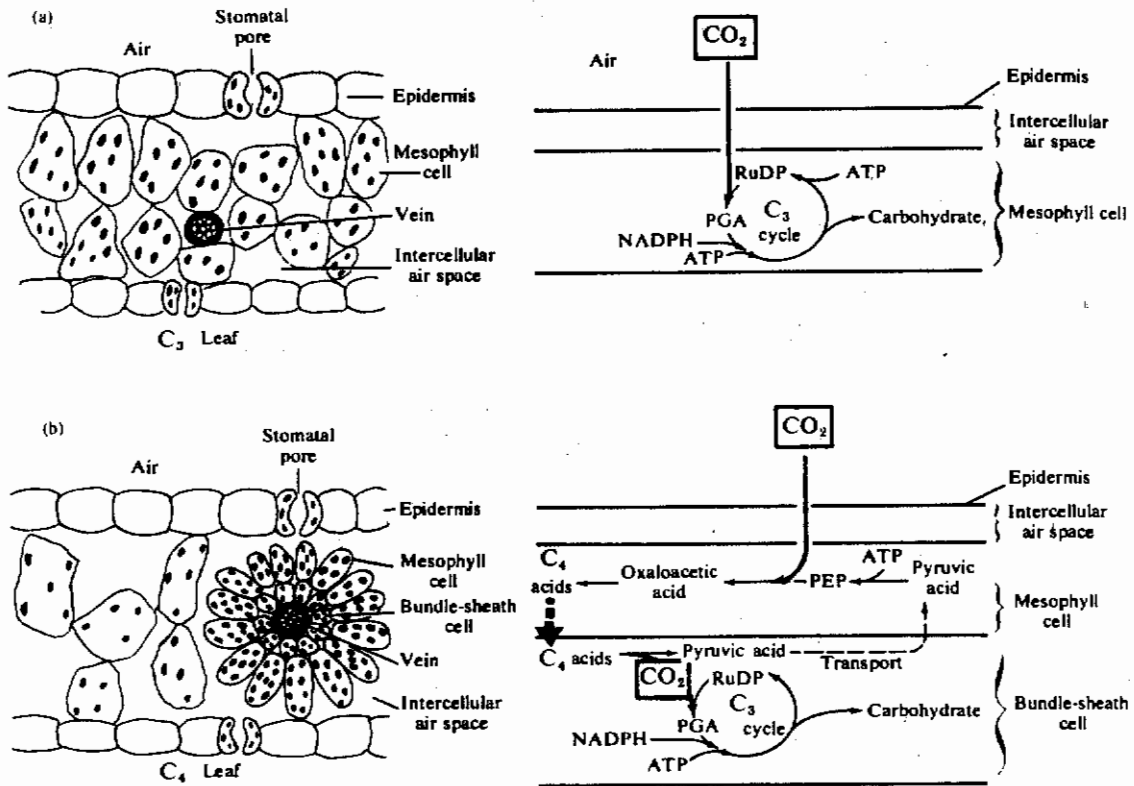
(2) สามารถเจริญเติบโตได้ดีในสภาพที่มีคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศน้อยกว่าปกติ ปกติความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศมีประมาณ 300 ppm พืช C_3 หยุดสังเคราะห์แสงเมื่อคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศลดลงเหลือ 50 ppm ส่วนพืช C_4 สามารถสังเคราะห์แสงต่อไปได้แม้ว่าจะมีคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศเพียง 1-2 ppm การแลกเปลี่ยนแก๊สของพืชทั้งสองประเภทนี้ยังคงอาศัยรูโบ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

ในเขตที่มีความเข้มข้นของแสงสูง อุณหภูมิสูงและน้ำน้อยเช่นในทะเลทราย รูโบของพืช C_3 จะปิดเพื่อป้องกันการสูญเสียน้ำโดยการ diffusion แต่รูโบของพืช C_4 จะเปิดเล็กน้อยให้คาร์บอนไดออกไซด์ผ่านเข้าไปได้ เมื่อเข้าไปในใบคาร์บอนไดออกไซด์ถูกเปลี่ยนเป็น malic และ aspartic acids ในวงจร C_4 ทำให้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในใบน้อยกว่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศรอบใบ คาร์บอนไดออกไซด์จึงถูกดูดซึมเข้าไปในใบได้เรื่อย ๆ ส่วนพืช C_3 RuDP carboxylase มีประสิทธิภาพในการฟiksคาร์บอนไดออกไซด์ต่ำทำให้ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใบดูดเข้าไปมีความเข้มข้นสูงกว่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์นอกใบ เมื่อความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศลดลงต่ำลงถึง 50 ppm ความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในใบพืชและในอากาศภายนอกมีมากจนไม่สามารถทำให้เกิด diffusion gradient คาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศจึงซึมเข้าใบต่อไปอีกไม่ได้ ขบวนการสังเคราะห์แสงจึงหยุด

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

หลักนิเวศวิทยา (Ecological Principles)

ก่อนที่จะกล่าวถึงหลักนิเวศวิทยาที่สำคัญ ขอให้ นักศึกษามาพิจารณาลักษณะสำคัญประการหนึ่งของสิ่งมีชีวิต คือ ลักษณะการจัดลำดับหน้าที่ขององค์ประกอบสิ่งมีชีวิตที่เรียกว่า



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

organization levels ซึ่งมีตั้งแต่ระดับอะตอมขึ้นไปจนถึงระบบนิเวศ การจัดเริ่มจากระดับอะตอม โมเลกุล เซล เนื้อเยื่อ อวัยวะสิ่งมีชีวิตทั้งตัว organism, population, community ระบบนิเวศและชีวภาพ (biosphere) ระดับที่ถือว่าเป็นหน่วยเล็กที่สุดทางนิเวศวิทยา คือ individual organism

มีศัพท์ 2 คำที่ได้กล่าวถึงในบทที่ 1 คือ population และ community population ที่คนทั่วไปเข้าใจกันคือประชากรซึ่งหมายถึงจำนวนคนในท้องที่ใดท้องที่หนึ่ง แต่ในความหมายของนักนิเวศวิทยาหมายถึงจำนวนสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิด (species) ซึ่งอาจเป็น คน สัตว์ พืช หรือจุลชีวันก็ได้ นักนิเวศวิทยาทางพฤกษศาสตร์อาจพูดถึง population ของต้นสัก ประดู่ ยาง ฯลฯ ส่วนทางสัตวก็อาจมีการกล่าวถึง population ของกวาง ปลาหมึก จิ้งหรีด ฯลฯ community หมายถึงสิ่งมีชีวิตทั้งหมดในท้องที่หนึ่ง ๆ community ในสนามหญ้าหน้าบ้านเราจะมีสิ่งมีชีวิตเป็นจำนวนหลายพันหรือมากกว่าตั้งแต่แบคทีเรียในดิน ไล่เดือน ไปจนถึงต้นหญ้า และไม้ยืนต้นที่มีในบริเวณนั้น

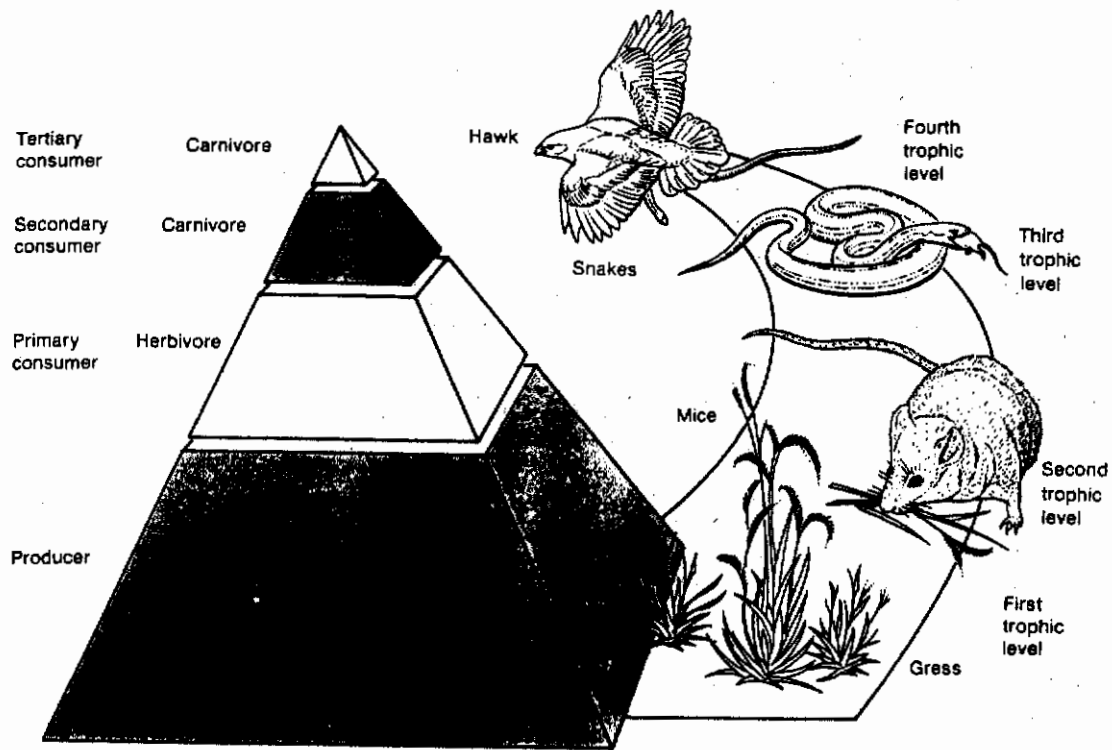
กฎทางฟิสิกส์ที่เกี่ยวข้องกับนิเวศวิทยาในแง่ของอาหารและพลังงานคือ Laws of thermodynamics ซึ่งมีอยู่ 2 ข้อ กฎข้อแรกกล่าวไว้ว่าพลังงานไม่สามารถสร้างขึ้นใหม่ หรือทำให้สูญหายได้ แต่สามารถเปลี่ยนรูปได้ น้ำมัน ถ่านหิน แก๊ส หรือแม้แต่พืชที่ใช้หุงต้มเป็นพลังงานที่ได้จากแสงอาทิตย์ทั้งสิ้น พลังงานแสงอาทิตย์ถูกพืชเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมีไว้ในโมเลกุลของเซลลูโลสโดยขบวนการสังเคราะห์แสง ถ้าเผาพืชพลังงานเคมีถูกเปลี่ยนมาเป็นพลังงานความร้อน ถ้าเผ่าถ่านหินพลังงานเคมีในถ่านหินซึ่งเกิดจากซากพืชที่ทับถมกันเป็นเวลาด้าน ๆ ปีก็ถูกเปลี่ยนมาเป็นพลังงานความร้อนเช่นเดียวกัน ถ้าใช้ความร้อนนี้ต้มน้ำเพื่อให้ไอน้ำไปหมุนเครื่องจักร พลังงานความร้อนก็ถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานกล ถ้าพลังงานกลนี้ใช้หมุนเจนเนอเรเตอร์เพื่อผลิตกระแสไฟฟ้า พลังงานกลก็ถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานไฟฟ้า ถ้าเราเปิดไฟพลังงานไฟฟ้าก็ถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานแสง ตัวอย่างที่กล่าวมานี้ใช้ประกอบการอธิบายกฎข้อหนึ่งของเทอร์โมไดนามิกส์ได้เป็นอย่างดี กฎข้อที่สองกล่าวว่าเมื่อพลังงานรูปหนึ่งถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานอีกรูปหนึ่ง จะมีการสูญเสียพลังงานจำนวนหนึ่งไปในรูปของความร้อน แสงอาทิตย์ที่สองมายังโลกมีเพียง 1 เปอร์เซ็นต์เท่านั้นที่พืชใช้สังเคราะห์แสงและพืชยังไม่สามารถใช้แสง 1 เปอร์เซ็นต์นี้ได้หมด รถที่วิ่งบนถนนใช้พลังงานจากน้ำมันเพียง 25 เปอร์เซ็นต์เพื่อดันลูกสูบและหมุนเพลงให้รถวิ่ง ส่วนน้ำมันที่เหลืออีก 75 เปอร์เซ็นต์สูญเสียไปในรูปของความร้อนโดยไม่มีประโยชน์ ในทางนิเวศวิทยาการถ่ายทอดพลังงานในอาหารโดยการกินและถูกกินเป็นทอดเป็นตอนเรียกว่าลูกโซ่อาหาร (food chain) การถ่ายทอดพลังงานในลูกโซ่อาหารก็เป็นไปตามกฎข้อที่สองของเทอร์โมไดนามิกส์คือมีพลังงานสูญเสีย

ไปในการส่งถ่ายพลังงานแต่ละครั้ง ความไม่มีประสิทธิภาพในการเปลี่ยนพลังงานในอาหาร เป็นเหตุสำคัญที่ทำให้ลูกโซ่อาหารสั้น และยังเป็นเหตุให้ ecological pyramid ไม่สูง ecological pyramid หมายถึงแผนภาพที่แสดงการถ่ายทอดพลังงานในลูกโซ่อาหาร ปริมาตรนี้มี 3 ประเภทด้วยกัน คือ pyramid of energy, pyramid of numbers และ pyramid of biomass ถ้าแผนภาพแสดงการถ่ายทอดพลังงานในรูปของแคลอรีก็จัดเป็น pyramid of energy ถ้าแสดงจำนวนสิ่งมีชีวิตก็เป็น pyramid of numbers ถ้าแสดงการถ่ายทอดพลังงานในรูปของ น้ำหนักสิ่งมีชีวิตก็เป็น pyramid of biomass biomass หมายถึง น้ำหนักสิ่งมีชีวิตทั้งตัว ถ้าเป็นพืชก็เป็นน้ำหนักรวมของทั้งส่วนบนดินและส่วนรากที่อยู่ใต้ดิน เมื่อกล่าวถึง biomass ศัพท์ที่เกี่ยวข้องกันที่ควรทราบอีกคำหนึ่งคือ standing crop คำนี้หมายถึงน้ำหนักของพืชที่สามารถเก็บเกี่ยวได้ในเวลาใดเวลาหนึ่ง น้ำหนักนี้ไม่รวมส่วนของพืชที่อยู่ใต้ดิน ศัพท์อีกคำ ที่ได้ยินคุ้นหูคือ yeild หมายถึงอัตราของผลผลิตต่อพื้นที่ คำนี้ใช้กันมากในการเกษตร เรา มักได้ยินเสมอว่า ผลผลิตข้าว 80 ถังต่อปี ผลผลิตอ้อย 5 ตันต่อไร่ ฯลฯ

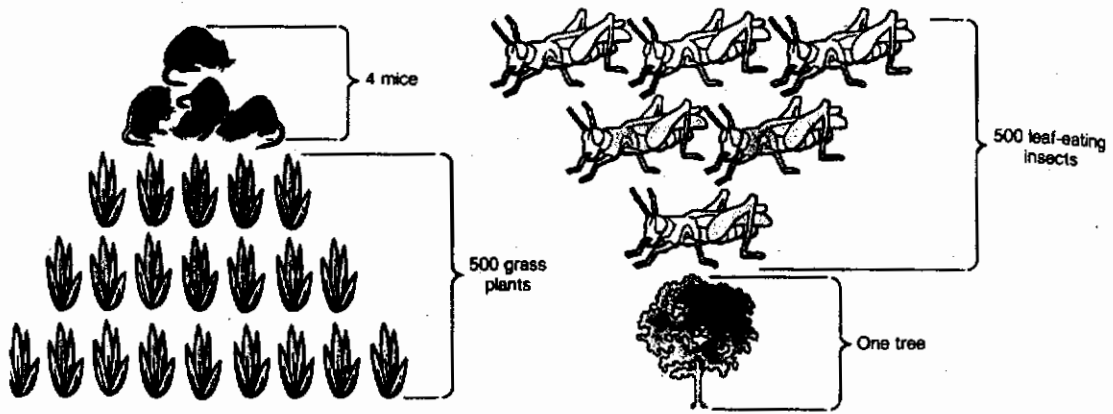
เหตุที่กฎข้อที่สองของเทอร์โมไดนามิกส์ใช้อธิบายแผนภาพปริมาตรได้ เนื่องจากการถ่ายทอดพลังงานไม่มีประสิทธิภาพ มีการสูญเสียพลังงานจำนวนหนึ่งไปในแต่ละครั้งของการถ่ายทอด ฐานปริมาตรจึงกว้างสำหรับชั้นล่างสุดและแคบเข้าในชั้นสูงถัดขึ้นไป แต่ละชั้นของ ปริมาตรจัดเป็นระดับพลังงานหนึ่งมีเรียกกันว่า trophic level ในลูกโซ่อาหารตอนต้นหรือฐาน ชั้นล่างสุดของปริมาตรได้แก่พืชสีเขียวที่ทำหน้าที่เป็นผู้ผลิต (producer) อาหารโดยเปลี่ยน พลังงานแสงแดดมาเป็นพลังงานเคมีในต้นพืช ถัดมาในลูกโซ่อาหารหรือในชั้นที่สูงขึ้นมาของ แผนภาพปริมาตรเป็นสิ่งมีชีวิตที่ไม่สามารถสร้างอาหารเองได้ ต้องกินพืชหรือกินสัตว์ด้วยกัน เพื่อให้ได้พลังงานมาใช้ในการดำรงชีพ พวกนี้จัดเป็นผู้บริโภค (consumer) พวกที่กินพืชเรียกว่า herbivore พวกที่กินสัตว์เรียกว่า camivore พวกที่กินทั้งพืชและสัตว์เรียกว่า omnivore วงจร ธาตุอาหารกลับมาสู่พืชโดยพวก decomposers พวกนี้ย่อยซากพืช ซากสัตว์ให้เน่าเปื่อย สลายกลายเป็นอนินทรีย์สารซึ่งเป็นวัตถุดิบสำหรับการสังเคราะห์แสงของพืชต่อไป decomposers ส่วนมากเป็นเชื้อราและแบคทีเรีย

ในธรรมชาติลูกโซ่อาหารแต่ละลูกโซ่เกี่ยวพันกัน เนื่องจากสัตว์แต่ละชนิดไม่ได้กิน อาหารชนิดเดียว เสืออาจกินกวาง เก้ง ลิง คน นกกระสาอาจกินปลา กบ หอย ปู จั๋วไม่ได้กิน หญ้าชนิดเดียวกันเป็นอาหาร ด้วยเหตุนี้ลูกโซ่อาหารจึงเกี่ยวโยงกันเหมือนใยแมลงมุม จึงเรียกว่าลูกโซ่อาหารประเภทนี้ว่า food web

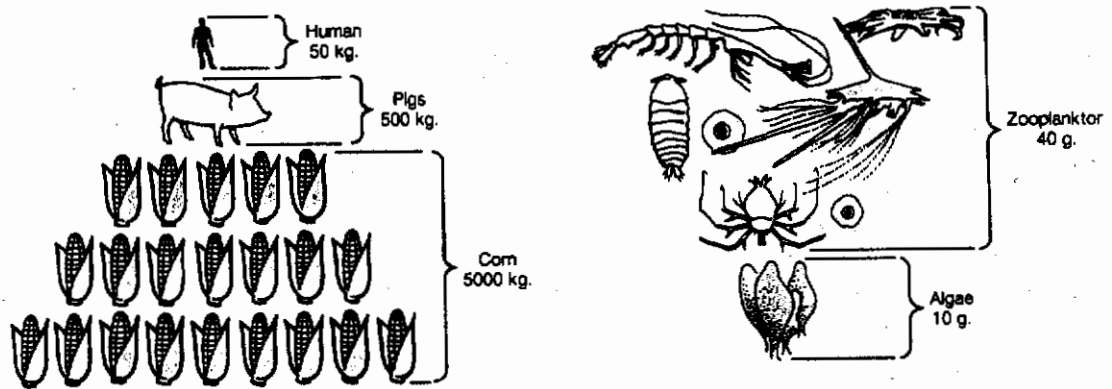
หลักนิเวศวิทยาที่สำคัญและควรทราบอีกข้อหนึ่งคือ Principle of limiting factors เดิมรู้จักกันในชื่อของ Law of minimum นักชีวเคมีชาวเยอรมันชื่อ Justus Liebig เป็นผู้เสนอ



รูป 2.8 พลังงานที่ไหลผ่านระบบนิเวศ พลังงานไหลจากระดับหนึ่งไปสู่อีกระดับหนึ่ง
ประมาณ 90% ของพลังงานหายไป (Enger, et.al.,1988)



รูป 2.9 ปริมาณจำนวน (Enger, et. al., 1988)



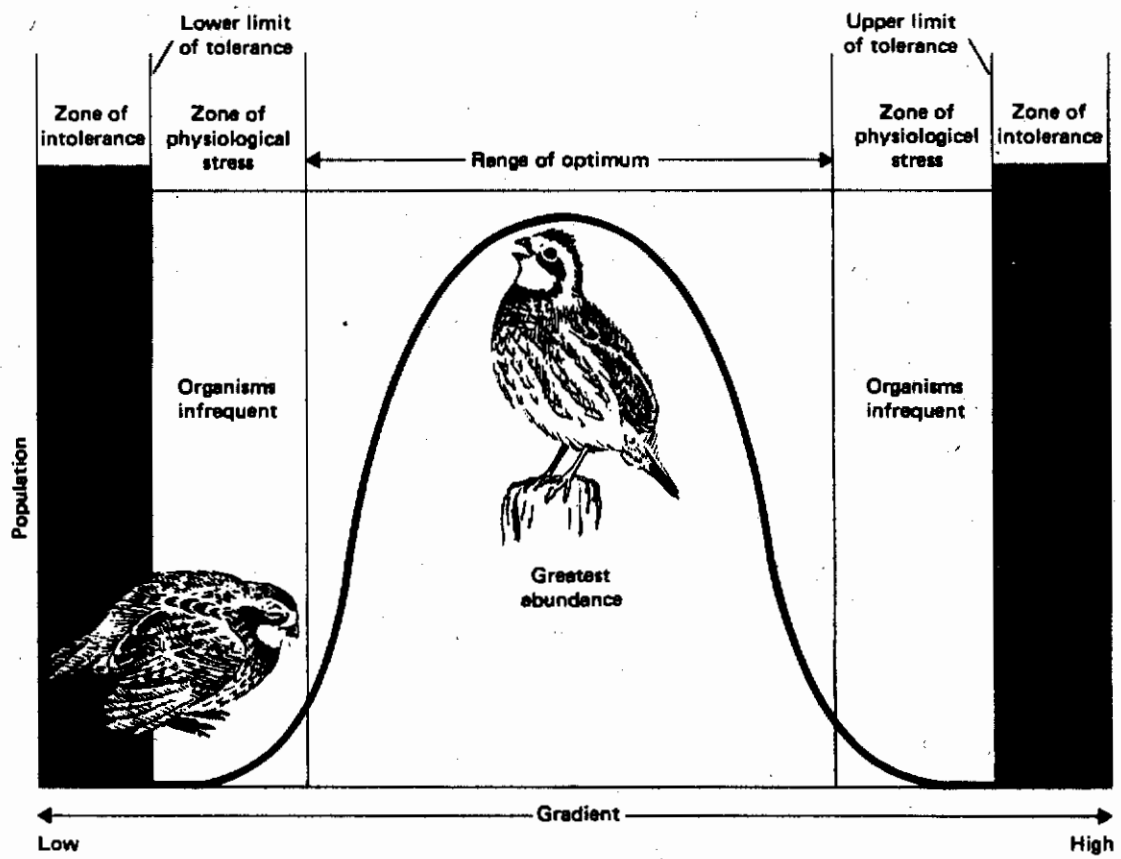
รูป 2.10 ปริมาณน้ำหนัก (Enger, et. al., 1988)

กฎนี้ในปี 1840 เขาพบว่าพืชไม้เจริญเติบโตและแสดงอาการเป็นโรคถ้าขาดธาตุอาหารที่จำเป็น ธาตุอาหารที่จำเป็นบางธาตุพืชต้องการในปริมาณที่น้อยมาแต่ขาดไม่ได้ ต่อมา Victor Shelford นักนิเวศวิทยาหุ่นบุกเบิกของสหรัฐอเมริกา (ประธานคนแรกของ Ecological Society of America) ได้พบว่าสิ่งมีชีวิตไม่ว่าจะเป็นพืชหรือสัตว์จะไม่เจริญเติบโตและเป็นโรคถ้าได้รับธาตุอาหารที่จำเป็นหรือมีปัจจัยสภาพแวดล้อมที่จำเป็นมากเกินไป ด้วยเหตุนี้สิ่งมีชีวิตจึงมีขีดจำกัดต่ำสุดของการเจริญเติบโตและขบวนการต่าง ๆ ภายในร่างกายที่เรียกว่า lower limit และในขณะเดียวกันก็มีขีดจำกัดสูงสุดที่เรียกว่า upper limit ช่วงระหว่างขีดต่ำสุดและสูงสุดที่สิ่งมีชีวิตแต่ละชีวิตดำรงอยู่ได้เรียกว่า tolerance range ภายใน tolerance range จะมีช่วงที่เหมาะสม (optimum range) สำหรับการดำรงชีวิตซึ่งจะพบจำนวนสิ่งมีชีวิตชนิดนั้น ๆ มากที่สุด ช่วงที่อยู่เหนือและต่ำกว่าจากช่วงที่เหมาะสมเป็นช่วงที่ปัจจัยสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสมกับการดำรงชีพเป็นเหตุให้เกิดความกดดันทางสรีระช่วงนี้เรียกว่า zone of physiological stress ซึ่งจะมีสิ่งมีชีวิตชนิดนั้น ๆ อยู่เป็นจำนวนน้อย (รูป 2.11)

ที่น่าสังเกตเกี่ยวกับลูกโซ่อาหารในบึงหรือทะเลสาบซึ่ง communities อยู่ในระยะต้นของ succession คือ ลูกโซ่อาหารไม่ได้เป็นอย่างที่เข้าใจกันทั่วไปแบบพืช สัตว์กินพืช สัตว์กินสัตว์ ทั้งนี้เพราะพืชน้ำส่วนมากโดยเฉพาะพวกที่ส่วนยอดอยู่น้ำและส่วนรากอยู่ในดินใต้น้ำที่เรียกว่า emergent macrophyte มีธาตุอาหารพวกไนโตรเจนและฟอสฟอรัสต่ำ มีอัตราส่วนของคาร์บอนกับไนโตรเจนสูง (C:N ratio) มากกว่า 90 เปอร์เซ็นต์ของ biomass ของพืชพวกนี้ไม่ผ่าน herbivore แต่กลับผ่านโดยตรงไปยังพวก decomposer ทันทีที่ส่วนของพืชที่ตายล้มลงแช่น้ำ ธาตุอาหารที่ละลายน้ำได้จะละลายไปกับน้ำเกือบหมด ต่อมาพวกเชื้อราและแบคทีเรียจึงเข้าย่อยทำลายซากพืชให้เปื่อยแตกสลายเป็นชิ้นเล็ก ๆ ที่เรียกว่า detritus detritus นี้กลับมีธาตุอาหารพวกไนโตรเจนและฟอสฟอรัสสูงขึ้นในระยะหลังของการเน่าเปื่อยซึ่งเป็นผลจาก biomass ของ decomposers ที่อาศัยอยู่บน detritus พวกสัตว์น้ำเล็ก ๆ ที่กินชิ้นส่วนของซากพืชจะได้อาหารจาก biomass ของ decomposers ไม่ใช่จากพืช สัตว์พวกนี้เรียกว่า detritivores แมลงน้ำและปลาเล็ก ๆ จะกิน detritivores ลูกโซ่อาหารจึงเป็นแบบ detritus food chain ไม่ผ่าน herbivores ดังนั้นการจัดการทรัพยากรประเภทบึง ทะเลสาบ จึงจำเป็นต้องคำนึงถึงลูกโซ่อาหารธรรมชาติของพืชน้ำ succession รวมทั้งวงจรธาตุอาหารที่หมุนเวียนในบึงหรือทะเลสาบ (Puriveth, 1979, 1980)

การหมุนเวียนของธาตุอาหารที่สำคัญ (Nutrient Cycles)

ได้กล่าวในตอนต้นแล้วว่าสิ่งมีชีวิตประเภท decomposers เป็นพวกที่เปลี่ยนแปลงสภาพอินทรีย์สารให้กลับเป็นอนินทรีย์สารทำให้แร่ธาตุอาหารต่าง ๆ หมุนเวียนเป็นวงจร การหมุนเวียนของธาตุอาหารที่สำคัญที่ควรทราบคือ ไนโตรเจน คาร์บอน ออกซิเจน และฟอสฟอรัส

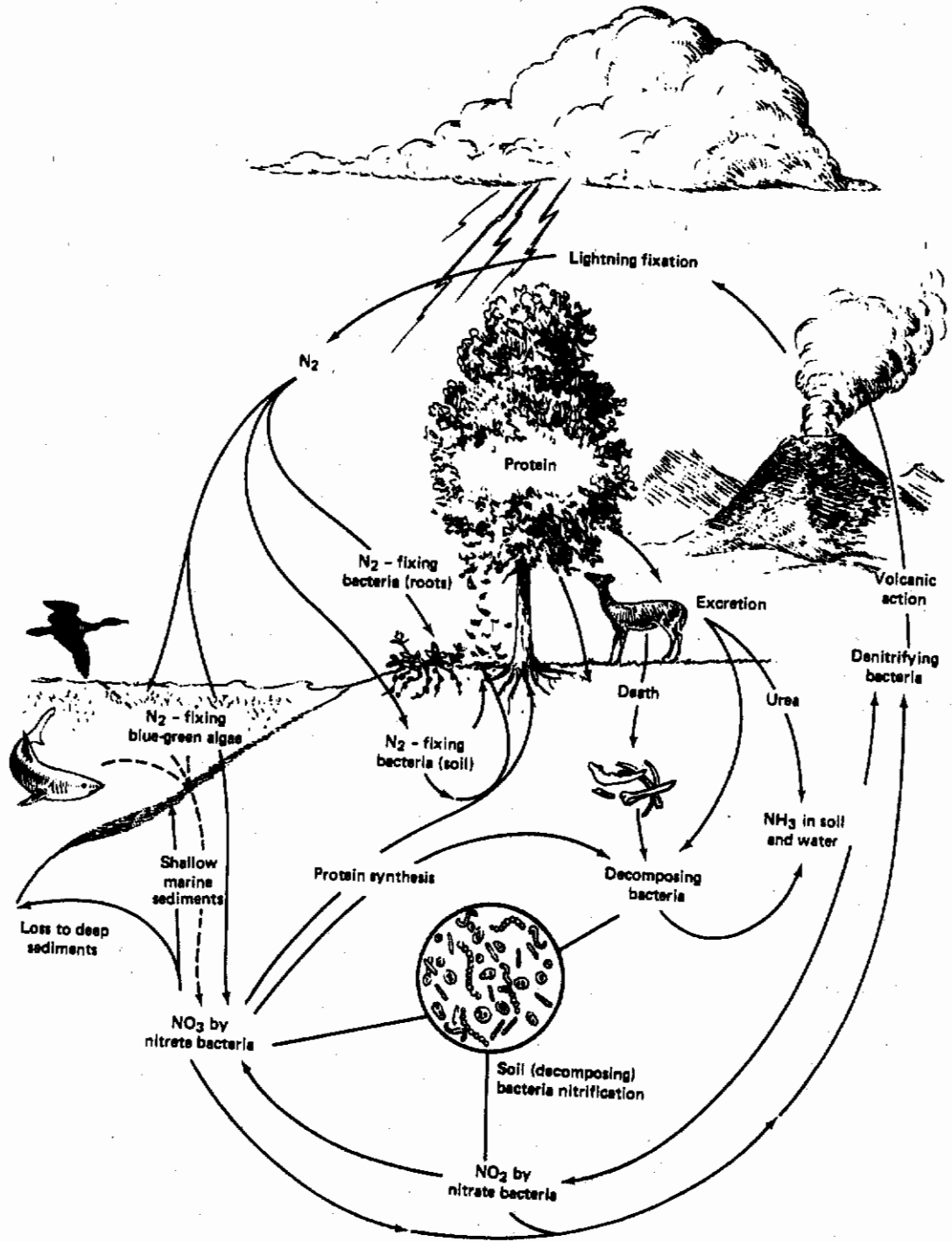


รูป 2.11 แสดงพิสัยความทนทานของสิ่งมีชีวิต (tolerance range) (Smith, 1977)

ปกติธาตุไนโตรเจนมีอยู่ในโปรโตพลาสซึม (protoplasm) ประมาณ 3 เปอร์เซ็นต์ สารประกอบที่สำคัญ เช่น คลอโรฟิลล์ ฮีโมโกลบิน อินซูลิน และ DNA มีธาตุไนโตรเจนเป็นองค์ประกอบ การหมุนเวียนของไนโตรเจนเริ่มจากแก๊สไนโตรเจน ไนโตรเจนซึ่งมีอยู่ในอากาศประมาณ 78 เปอร์เซ็นต์ แก๊สไนโตรเจนถูกเปลี่ยนมาเป็นไนเตรทโดยแบคทีเรีย สาหร่ายบลูกรีน และแบคทีเรียในรากพืชตระกูลถั่ว (รูป 2.12) ไนเตรทในดินอาจเกิดจากสารอินทรีย์ที่มีไนโตรเจน (มูลสัตว์ ซากพืช และสัตว์ ขยะมูลฝอย) ถูกเปลี่ยนเป็นแอมโมเนีย ขบวนการนี้เรียกว่า ammonification ต่อมาไนไตรท์แบคทีเรีย (nitrite bacteria) จะเปลี่ยนแอมโมเนียมาเป็นไนไตรท์ และไนเตรทแบคทีเรียจะเปลี่ยนไนไตรท์มาเป็นไนเตรท สารประกอบไนเตรทนี้พืชดูดเอาไปใช้ได้ ขบวนการเปลี่ยนแอมโมเนียเป็นไนเตรทเรียกว่า nitrification ขณะเดียวกันมีขบวนการ denitrification เปลี่ยนสารประกอบแอมโมเนีย ไนไตรท์และไนเตรทกลับไปเป็นไนโตรเจนแก๊ส แบคทีเรียที่ทำหน้าที่นี้ (denitrifying bacteria) ได้พลังงานในการดำรงชีพจากการแตกสลายของสารประกอบดังกล่าว ขบวนการฟิกส์ไนโตรเจนอาจเกิดโดยอาศัยกระแสไฟฟ้าในขณะที่เกิดพายุฟ้าคะนองและจากการระเบิดของภูเขาไฟ แต่ปริมาณไนเตรทที่ได้น้อยมากเมื่อเทียบกับปริมาณที่ได้จากการฟิกส์ของแบคทีเรียและสาหร่ายบลูกรีน turnover rate ของแก๊สไนโตรเจนในบรรยากาศช้ากินเวลาเป็นร้อย ๆ ปี อย่างไรก็ตามการใช้ไนโตรเจนของสิ่งมีชีวิตไม่ได้ทำได้ทำให้เปอร์เซ็นต์แก๊สไนโตรเจนในบรรยากาศลดลง

การหมุนเวียนของออกซิเจนต่างไปจากไนโตรเจน ออกซิเจนเป็นแก๊สที่ไวต่อปฏิกิริยาเคมีจึงเป็นเหตุให้ออกซิเจนมักรวมอยู่กับธาตุอื่น ๆ ในรูปของออกไซด์ แก๊สออกซิเจนในอากาศและในน้ำที่สิ่งมีชีวิตใช้ในการหายใจมาจากการสังเคราะห์แสงของพืช พืชก็ใช้แก๊สออกซิเจนในการหายใจเช่นเดียวกับสิ่งมีชีวิตอื่น ๆ แต่ออกซิเจนที่เป็นผลพลอยได้จากการสังเคราะห์แสงมากกว่าออกซิเจนที่ใช้ในการหายใจ เมื่อพืชและสัตว์ตายก็จะเน่าเปื่อยโดยการออกซิเดชัน (oxidation) แต่ซากพืชและสัตว์ที่ตายทับถมลึกลงไปในดินไม่ถูกออกซิไดซ์ เพราะอยู่ในสภาพที่ขาดอากาศ นานเข้าก็กลายเป็นถ่านหิน น้ำมันที่เราขุดขึ้นมาใช้เป็นพลังงาน เป็นที่น่าวิตกกันว่าถ้าชุด fossil fuel มาใช้กันมากการเผาไหม้เชื้อเพลิงเหล่านี้ต้องใช้ออกซิเจนในอากาศมากจนเปอร์เซ็นต์ออกซิเจนในอากาศลดลง แต่ในระยะยี่สิบปีที่ผ่านมาปรากฏว่าออกซิเจนในบรรยากาศไม่ลดลงและไม่มีแนวโน้มที่จะลดลงอย่างที่เรานวันแองกัน

ธาตุสำคัญที่เป็นส่วนประกอบของอินทรีย์สารทั้งหมดคือคาร์บอน คาร์บอนในบรรยากาศอยู่ในรูปของคาร์บอนไดออกไซด์ แก๊สนี้ต่างไปจากแก๊สออกซิเจน เพราะมีรายงานการวิจัยว่ามีเปอร์เซ็นต์ในบรรยากาศสูงขึ้นซึ่งเป็นผลจากการเผาไหม้ fossil fuels ที่เราใช้กันมากขึ้นทุกวัน (Wong, 1978) คาร์บอนไดออกไซด์มีบทบาทสำคัญเกี่ยวกับอุณหภูมิของบรรยากาศเพราะโมเลกุลของแก๊สนี้ยอมให้รังสีคลื่นสั้นผ่านเข้ามายังผิวโลกได้ แต่กลับรบกวน

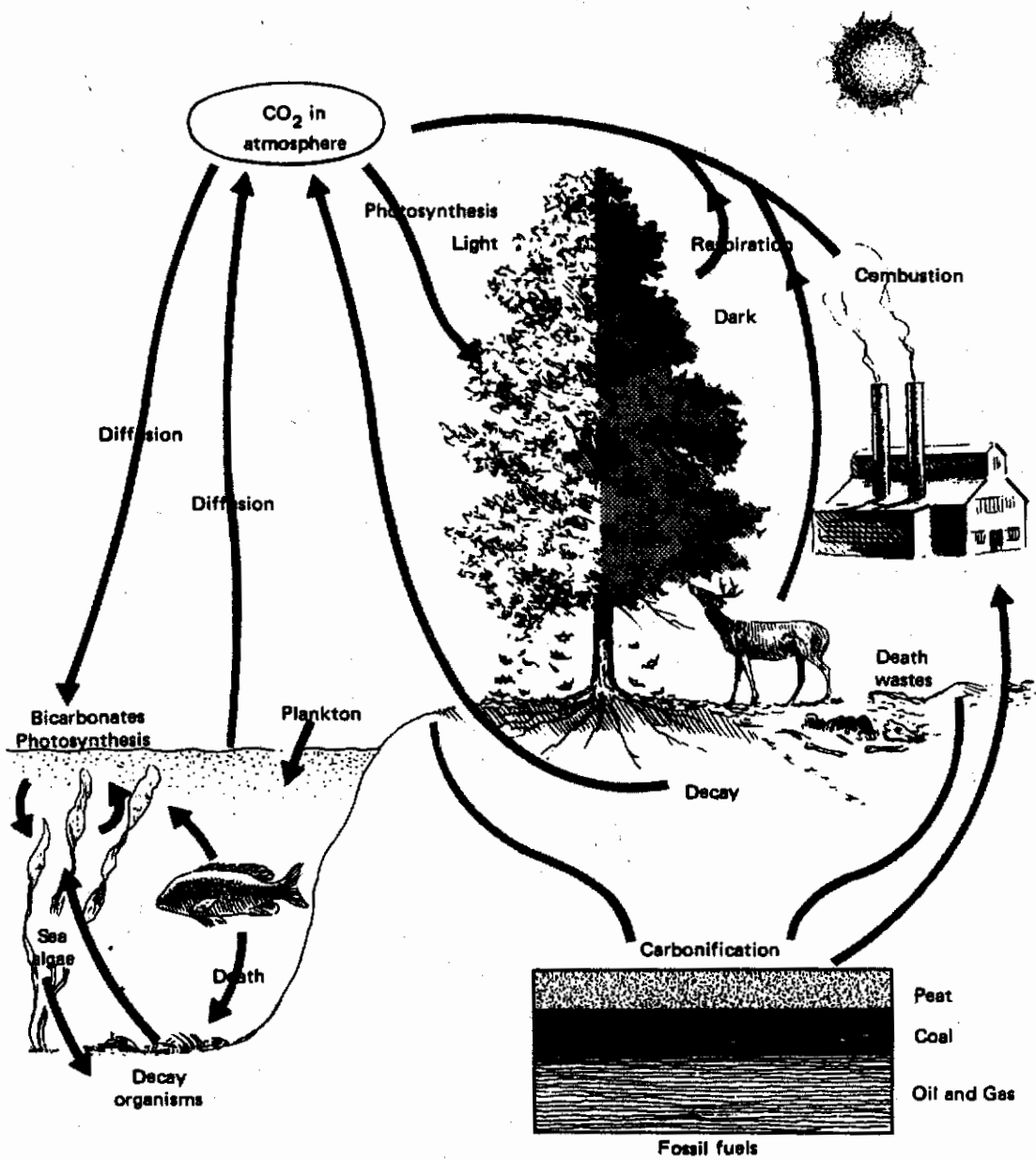


รูป 2.12 วงจรไนโตรเจนในระบบนิเวศ (Smith, 1977)

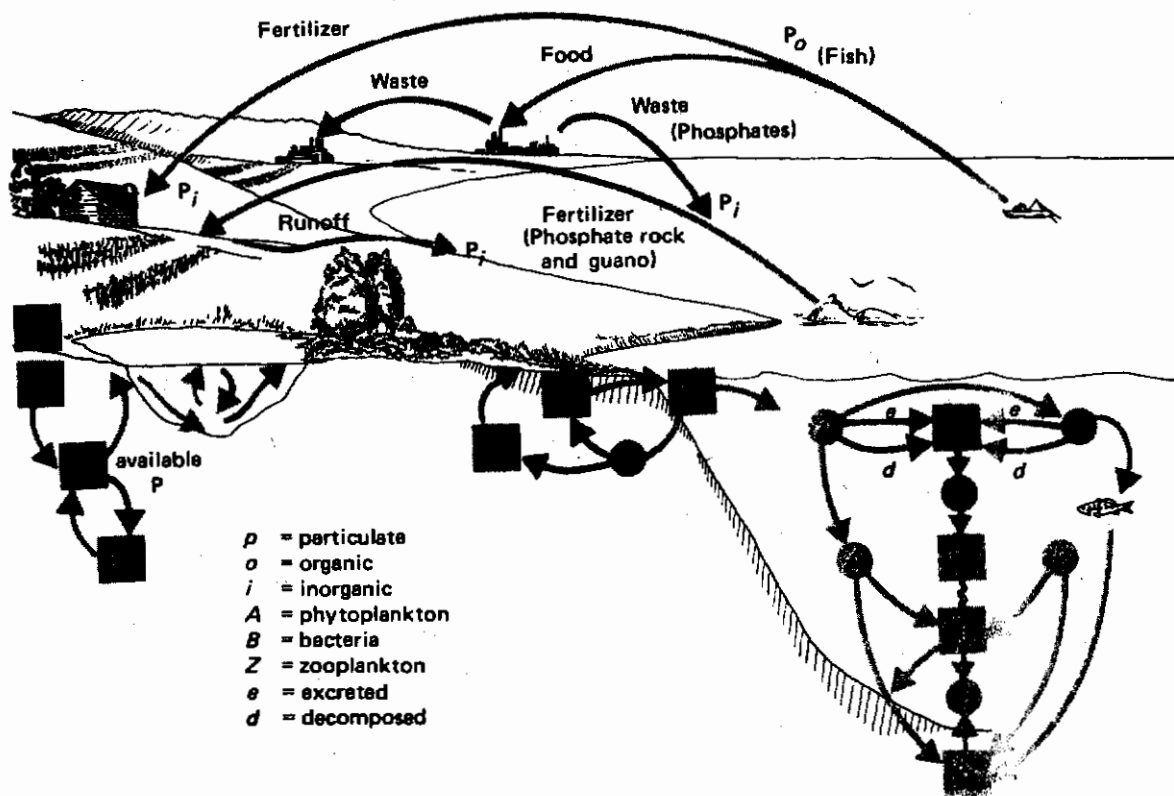
รังสีคลื่นยาวที่ออกจากผิวโลกในรูปของความร้อน ผลข้อนี้เรียกว่า green house effect ดังนั้น ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่เพิ่มขึ้นในบรรยากาศจึงอาจทำให้อุณหภูมิของ บรรยากาศบางส่วนร้อนขึ้นและบางส่วนเย็นลงกว่าเดิม คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแก๊สที่ได้จากการหายใจของสิ่งมีชีวิต จากการเผาไหม้อินทรีย์สารและ fossil fuel ขณะเดียวกันพืชใช้แก๊สนี้ ในการสังเคราะห์แสงและให้ออกซิเจนจากกระบวนการนี้ (รูป 2.13)

วงจรของธาตุฟอสฟอรัสดูง่ายกว่าวงจรของไนโตรเจน ถ้าเทียบกับไนโตรเจนแล้ว ฟอสฟอรัสเป็นธาตุที่มีในธรรมชาติน้อยกว่ามาก แหล่งฟอสฟอรัสที่สำคัญคือหินซึ่งให้ ฟอสเฟตเมื่อสึกกร่อน (weathering) และเมื่อถูกชะล้าง (leaching) ฟอสฟอรัสถูกเปลี่ยนเป็น อินทรีย์สารโดยพืชเช่นเดียวกับธาตุอื่น ๆ จากพืชฟอสฟอรัสถูกผ่านไปยัง trophic levels ต่างๆ เช่นเดียวกับธาตุอื่นอีกที่ต้องอาศัยแบคทีเรียเป็นตัวเปลี่ยนให้กลับมาเป็นอินทรีย์สาร มีบาง กรณีที่เนื้อเยื่อพืชหรือสัตว์แตกสลายให้อินทรีย์ฟอสเฟตเองโดยไม่ต้องอาศัยแบคทีเรีย เป็นไปได้ที่เนื้อเยื่อของพืชหรือสัตว์อีกชนิดหรือเป็นแผลโดยภัยธรรมชาติซึ่งเป็น mechanical breakdown ในกรณีเช่นว่านี้ orthophosphate และ dissolved organic phosphorus ถูกชะ ล้างละลายไปได้ แบคทีเรียและแพลงตอนสามารถใช้ orthophosphate ได้ทันที ในน้ำ turnover time ของฟอสฟอรัสบางครั้งไม่เกิน 5 นาที วงจรของฟอสฟอรัสในน้ำเกี่ยวข้องกับวงจร ฟอสฟอรัสบนบกโดยถูกใช้อาหาร การที่คนและนกกินปลาและสัตว์น้ำเป็นการนำฟอสฟอรัส จากน้ำกลับมาสู่ส่วนพื้นดิน อย่างไรก็ตามมีฟอสเฟตที่ไม่ละลายน้ำบางส่วนจมลงสู่ก้น มหาสมุทร ฟอสฟอรัสส่วนนี้ขาดสูญเสียจากวงจรไปโดยสิ่งมีชีวิตไม่ได้ใช้ การหมุนเวียนของ ฟอสฟอรัสแสดงไว้ในรูป 2.14

วงจรธาตุสำคัญที่ยกมากกล่าวเป็นตัวอยางนี้ เชื่อว่าช่วยให้นักศึกษาเข้าใจปัญหา ทรัพยากร และมลภาวะ (pollution) ในบทหลังได้ดีขึ้น ทั้งยังช่วยให้แนวคิดทางการทดลอง วิจัยธาตุอื่น ๆ ที่มีบทบาทสำคัญสำหรับสิ่งมีชีวิต การศึกษาวงจรหรือวัฏจักรธาตุเคมีกำลัง เป็นที่สนใจของนักนิเวศวิทยาในปัจจุบัน แนวทางในการศึกษาด้านนี้ทำให้นักนิเวศวิทยาเข้าใจหน้าที่ (function) ของระบบนิเวศละเอียดขึ้น สาขาย่อยของนิเวศวิทยาที่ศึกษาเกี่ยวกับ วงจรธาตุ ผลผลิต (productivity) รูปแบบหรือโมเดลของระบบนิเวศ การหมุนเวียนของพลังงาน การวิเคราะห์ระบบ (system analysis) และปฏิกริยาร่วมกันระหว่างพืช-สัตว์ (plant-animal interactions) เรียกว่า system ecology



รูป 2.13 วงจรคาร์บอนในระบบนิเวศ (Smith, 1977)



รูป 2.14 วงจรฟอสฟอรัสในระบบนิเวศทั้งบนบกและในน้ำ (Smith, 1977)

สรุป

ในด้านชีววิทยาขบวนการที่สำคัญที่สุดที่ทำให้สิ่งมีชีวิตทุกชนิดในโลกมีชีวิตอยู่ได้ คือ ขบวนการสังเคราะห์แสง คลอโรฟิลล์ที่อยู่ในคลอโรพลาสต์เป็นสารสีเขียวที่พืชใช้ในการสังเคราะห์แสง ขบวนการสังเคราะห์แสงแบ่งได้เป็น 2 ระยะใหญ่ ๆ คือ ปฏิกริยาที่ต้องใช้แสง และปฏิกริยาที่เกิดในที่มืด ปฏิกริยาที่เกิดโดยไม่ใช้แสงเป็นขบวนการฟิกส์คาร์บอนจากคาร์บอนไดออกไซด์ ในปฏิกริยานี้คาร์บอนจะผ่านวงจร C_3 และ C_4 ปกติพืชทั่วไปมีวงจร C_3 แต่พืชบางชนิด เช่น ข้าว พืชในตระกูลหญ้าบางชนิด และพืชทะเลทรายบางชนิดเป็นพืชที่มีวงจร C_4 เพิ่มเข้ามาอีกวงจรหนึ่งในขั้นตอนนี้ ลักษณะที่ดีของพืชที่วงจร C_4 คือสามารถสังเคราะห์แสงได้ทั้ง ๆ ที่ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในอากาศมีน้อย เมื่อเป็นเช่นนั้นผลผลิตของพืชก็จะสูงขึ้น การปรับปรุงพันธุ์พืชให้มีวงจร C_4 จึงเป็นสิ่งที่ควรคำนึง

นิเวศวิทยาเป็นศาสตร์ที่เป็นพื้นฐานสำคัญของการอนุรักษ์ทรัพยากร ระดับทางชีววิทยาที่มีนิเวศวิทยาเกี่ยวข้องโดยทั่วไปเป็นระดับสิ่งมีชีวิตหนึ่งตัวขึ้นไปจนถึงระดับระบบนิเวศ หลักที่สำคัญทางนิเวศวิทยาที่ควรเข้าใจคือหลักของปัจจัยจำกัด (principles of limiting factors) ซึ่งชี้ให้เห็นว่าสิ่งมีชีวิตทุกชนิดมีปัจจัยที่จำกัดการเจริญเติบโตและสิ่งมีชีวิตทุกชนิดจะมีช่วงระดับความทนทานที่เรียกว่า tolerance range สิ่งมีชีวิตจะอยู่รวมกันเป็น community ซึ่งจะเปลี่ยนแปลงไปตามกาลเวลา ปากฎการณ์ที่ community หนึ่งเข้าแทนที่อีก community หนึ่ง เรียกว่า succession สัตว์ที่อยู่ในแต่ละ community ได้พลังงานมาโดยการกินเป็นต่อ ๆ หรือทอด ๆ ซึ่งเรียกว่า ลูกโซ่อาหาร ในการกินกันเป็นลูกโซ่อาหารนี้ พลังงานส่วนหนึ่งจะสูญเสียไปในรูปของความร้อนซึ่งไม่สามารถเอากลับมาใช้ได้อีก ความจริงข้อนี้เป็นไปตามกฎของเทอร์โมไดนามิกส์กฎที่สอง ธาตุอาหารที่สัตว์กินเข้าไปส่วนใหญ่ได้มาจากพืช ธาตุอาหารต่าง ๆ จะหมุนเวียนกันเป็นวงจร วงจรธาตุอาหารที่สำคัญคือ ไนโตรเจน คาร์บอน และฟอสฟอรัส ความเข้าใจเรื่องวงจรธาตุอาหารและลูกโซ่อาหารทำให้นักนิเวศวิทยาสามารถติดตามสารพิษที่เข้ามาปะปนอยู่ในระบบนิเวศได้ ทั้งยังเป็นแนวทางในการวิจัยศึกษาปัญหาไม่สมดุลงของสิ่งแวดล้อมอื่น ๆ อีก

คำถาม

1. เหตุใดการสังเคราะห์แสงจึงเป็นขบวนการพื้นฐานของชีวิตในโลก ขั้นตอนในการสังเคราะห์แสงมีอะไรบ้าง
2. พืชที่มี C_3 และ C_4 cycle ต่างกันอย่างไรในเรื่องการสังเคราะห์แสง
3. จากเนื้อหาที่เรียนในบทนี้ ท่านมีแนวทางแก้ไขปัญหากการขาดแคลนอาหารอย่างไร
4. การศึกษาวจรธาตุต่าง ๆ นั้นสำคัญอย่างไร ความรู้เรื่องนี้นำมาประยุกต์ใช้กับสังคมมนุษย์ได้อย่างไร
5. เมื่อพิจารณากันในแง่ของระบบองค์ประกอบของชีววิทยา นักนิเวศวิทยาสนใจศึกษาวิจัยสิ่งมีชีวิตตั้งแต่ระดับใด ทำไมจึงเป็นเช่นนั้น
6. population และ community ในทางนิเวศวิทยาต่างจากสังคมวิทยาอย่างไร
7. จากการศึกษาปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศ พบว่ามีปริมาณเพิ่มขึ้น จากการศึกษาวงจรของธาตุนี้คิดว่าเป็นไปได้มากน้อยเพียงใด
8. รถยนต์ อาคารบ้านเรือน ตลอดจนสังขาร เราหลุดโรยไปตามกาลเวลา ท่านคิดว่าเป็นไปตามกฎของเทอร์โมไดนามิกส์หรือไม่ จงให้เหตุผล
9. โยคีในอินเดียมีชีวิตอยู่ได้โดยกินอาหารน้อยมาก จงอธิบายเรื่องนี้ โดยอาศัยมโนทัศน์ทางนิเวศวิทยาอย่างไร

บรรณานุกรมและเชิงอรรถ

- Avers, J.C. 1976. Cell biology. D. Van Nostrand Company, New York.
- Enger, E.D., et.al. 1988. Concepts in Biology. Wm. C. Publishers. Dubuque, Iowa.
- Ford, J.M., and J.E. Monroe. 1971. Living system. Harper & Row, Publisher, Inc., New York
- Lehninger, A.L. 1970. Biochemistry. Worth Publishers, Inc., New York
- McIntosh, R.P. 1974. Plant ecology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61 : 132-165.-
- Puriveth, P. 1979. Decomposition of emergent macrophytes in Theresa Marsh. PhD. Thesis. University of Wisconsin - Milwaukee
- Puriveth, P. 1980. Decomposition of emergent macrophytes in a Wisconsin marsh. *Hydrobiologia* 72 : 231-242
- Rigler, F.H. 1964. The phosphorus fractions and the turnover time of inorganic phosphorus in different types of lakes. *Limnol. Oceanogr.* 9 : 511-518
- Rusell - Hunter, W.D. 1970. Aquatic productivity. Macmillan Publishing Co., Inc., New York
- Salisbury, F.B., and C. Ross. 1969. Plant physiology. Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California.
- Smith, R.L. 1977. Elements of ecology and field biology. Harper & Row, Publishers, Inc., New York
- Wong, C.S. 1978. Atmospheric input of carbon dioxide from burning wood. *Science* 200 : 197-200
- Woodwell, G.M., P.H. Rich, and C.A.S. Hall. 1973. The carbon cycle of estuaries. In: G.M. Woodwell and E.V. Pecan (eds.). Carbon and the biosphere. Pro. 24th Brookhaven Symposium in Biology. Brookhaven, N.Y., U.S. Atomic Energy Commission Symp. Ser. CONF - 720510. pp. 221-240