

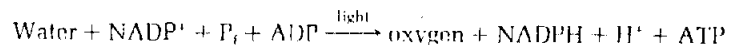
บทที่ 9

การสังเคราะห์แสง

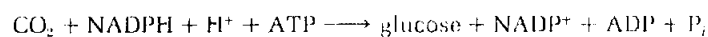
(Photosynthesis)

การสังเคราะห์แสง คือการที่สิ่งมีชีวิตบางชนิด เช่น เซลล์พืชนำเอาพลังงานจากแสงมาใช้ประโยชน์ในการสังเคราะห์ส่วนประกอบของเซลล์

ขบวนการสังเคราะห์แสงสามารถแบ่งได้เป็น 2 ช่วงใหญ่ โดยที่ช่วงแรกคือการที่รงควัตถุที่เป็นตัวดูดกลืนแสงจะรับเอาพลังงานแสงเข้ามา แล้วนำไปเปลี่ยนให้เป็นพลังงานเคมีในรูปของ ATP และตัวรีดิวซ์บางชนิด เช่น NADPH ปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นคือ ไฮโดรเจนอะตอมจากโมเลกุลของน้ำจะถูกใช้ไปในการรีดิวซ์ NADP^+ ทำให้ออกซิเจนที่เหลือกลายเป็นออกซิเจนโมเลกุล ซึ่งเป็นผลผลิตข้างเคียงที่ได้จากการสังเคราะห์แสงของพืช และในขณะเดียวกัน ADP ก็จะถูกเติมหมู่ฟอสเฟตแล้วกลายเป็น ATP เกิดขึ้น ปฏิกิริยาทั่ว ๆ ไปของช่วงแรกของขบวนการนี้ สามารถเขียนได้ดังนี้



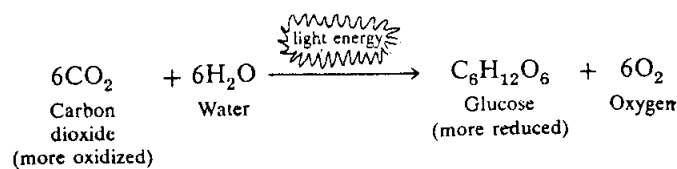
NADPH และ ATP ซึ่งได้ออกมานี้จะเข้าสู่ช่วงที่สองของขบวนการต่อไป โดยที่ทั้งสองตัวจะถูกใช้เป็นแหล่งพลังงานในการรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ให้เป็นน้ำตาลกลูโคส และในขณะเดียวกัน NADPH ก็จะถูกทำให้กลับไปอยู่ในรูปออกซิไดส์คือ NADP^+ ส่วน ATP ก็จะถูกสลายได้ ADP และฟอสเฟตอีกครั้งหนึ่ง ปฏิกิริยาทั่ว ๆ ไปของช่วงนี้เขียนได้เป็น



ปฏิกิริยาช่วงหลังนี้อาศัยการทำงานของเอนไซม์ซึ่งไม่ต้องการแสง และพบว่าเอนไซม์หลายตัวในหมู่นี้ นอกจากจะมีในพืชแล้วยังพบในเนื้อเยื่อของสัตว์ชั้นสูงด้วย

เนื่องจากว่าปฏิกิริยาย่อย ๆ ในช่วงแรกของขบวนการสังเคราะห์แสง ซึ่งเกี่ยวข้องกับ การเปลี่ยนพลังงานแสงให้กลายเป็นพลังงานเคมีในรูปของ ATP และ NADPH นั้นต้องการแสง ดังนั้นจึงมักเรียกปฏิกิริยาในช่วงนี้ว่า light reactions ส่วนปฏิกิริยาย่อย ๆ ในช่วงที่สองซึ่งเป็นการรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ให้กลายเป็นกลูโคส นั้นไม่ต้องใช้แสงจึงเรียกปฏิกิริยาในช่วงหลังนี้ว่า dark reactions

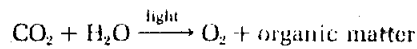
เมื่อนำปฏิกิริยาทั้งสองช่วงที่เกิดขึ้นมารวมกัน จะได้สมการของขบวนการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นในพืชชั้นสูงเป็น



ประวัติการค้นพบรายละเอียดของการสังเคราะห์แสง

ในช่วงปีคริสต์ศักราช 1770-1777 โจเซฟ พริสทลีย์ (Joseph Priestley) ซึ่งเป็นนักวิทยาศาสตร์ผู้หนึ่งที่ค้นพบก๊าซออกซิเจน ได้ทำการทดลองที่สำคัญในเรื่องของการสังเคราะห์แสง พบว่าถ้ามีภาชนะปิดซึ่งภายในมีเทียนไขอยู่ 1 เล่ม และหนูอยู่ 1 ตัว เมื่อจุดเทียนไขแล้ว จะไม่มีออกซิเจนเหลือพอที่จะใช้ในการหายใจของหนู แต่ถ้านำเอาต้นไม้เข้าไปใส่ไว้ในภาชนะปิดนั้นด้วยแล้ว เมื่อทิ้งเวลาให้นานเป็นอาทิตย์ จะกลับมีออกซิเจนขึ้นมาอย่างพอเพียงที่จะใช้ในการหายใจของหนู หรือใช้ในการจุดเทียนไขได้อีกครั้งหนึ่ง พริสทลีย์จึงสรุปว่า พืชสีเขียวจะให้ ออกซิเจนออกมาได้จากขบวนการที่ตรงข้ามกับขบวนการหายใจของสัตว์ซึ่งต้องใช้ออกซิเจน แต่อย่างไรก็ตาม พริสทลีย์มิได้สังเกตว่าการสังเคราะห์แสงของพืชสีเขียวนี้ต้องการแสง จนกระทั่งต่อมา J. Ingenhousz นักฟิสิกส์ชาวฮอลันดาจึงเป็นผู้แรกที่เสนอว่า เฉพาะส่วนสีเขียวของพืชเท่านั้นที่จะสามารถทำให้เกิดออกซิเจนได้เมื่อมีแสง ต่อมาในต้นคริสต์ศตวรรษที่ 19 จึงได้มีการศึกษาทางเชิงปริมาณถึงจำนวนของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใช้ไป จำนวนออกซิเจนที่ถูกปล่อยออก

มา และจำนวนสารที่เป็นส่วนประกอบของพืชที่เกิดขึ้น การศึกษาต่าง ๆ เหล่านี้รวมกับการค้นพบของโรเบิร์ต เมเยอร์ (Robert Mayer) ที่ว่า แสงจากดวงอาทิตย์จะให้พลังงานในการเกิดผลิตภัณฑ์ของขบวนการสังเคราะห์แสง ทำให้สามารถเขียนสมการทั่ว ๆ ไปของขบวนการนี้ออกมาได้ ในกลางคริสต์ศตวรรษที่ 19 นั้นว่า



ในปีคริสต์ศักราช 1880 แองเจลมานน์ (G. Engelmann) ได้พบต่อมาว่า ส่วนของพืชที่เกี่ยวข้องกับการปล่อยออกซิเจนออกมานั้นได้แก่คลอโรพลาสต์ เขาทำการทดลองโดยใช้แบคทีเรียชนิดหนึ่งซึ่งต้องการออกซิเจน ใส่ลงไปในส่วนแขวนลอยของสาหร่ายชนิดหนึ่งคือ Spirogyra ปรากฏว่าแบคทีเรียจะเคลื่อนที่ไปรวมกันอยู่ที่บริเวณผิวหน้าของเซลล์สาหร่ายตรงส่วนที่เป็นคลอโรพลาสต์ของสาหร่าย แต่เหตุการณ์นี้จะเกิดขึ้นเฉพาะเมื่อ Spirogyra เกิดการเรืองแสงเท่านั้น เนื่องจากแบคทีเรียเหล่านี้จะต้องพยายามหาส่วนที่มีออกซิเจนอยู่เป็นจำนวนมาก ดังนั้นแองเจลมานน์ จึงสรุปว่าคลอโรพลาสต์เป็นสถานที่ผลิตออกซิเจน

แหล่งที่เกิดการสังเคราะห์แสงในธรรมชาติ

การสังเคราะห์แสงสามารถเกิดได้ในสิ่งมีชีวิตทั้งพวกโปรคาริโอทและยูคาริโอทหลายชนิด สำหรับพวกยูคาริโอท นอกจากจะได้แก่พืชสีเขียวแล้ว ยังรวมถึงพวกสาหร่ายสีเขียว สีน้ำตาล สีแดง ทั้งชนิดที่มีเซลล์เดียวและหลายเซลล์ตลอดจนพวกยูกลีโนออยด์ (euglenoids) ไดโนแฟลกเจลเลท (dinoflagellates) และไดอะตอม (diatoms) ด้วย

ส่วนพวกโปรคาริโอทจะได้แก่ สาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียว (blue-green algae) green sulfur bacteria และ purple bacteria พวกนี้แม้จะไม่ค่อยเป็นที่คุ้นหูนัก แต่ก็มีความสำคัญในธรรมชาติและถูกใช้มากในการศึกษาเกี่ยวกับเรื่องราวของการสังเคราะห์แสง โปรคาริโอททั้งสามชนิดนี้จัดว่าเป็นสิ่งมีชีวิตที่เก่าแก่มาก โดยเป็นรุ่นที่สืบเนื่องมาจากเซลล์ที่สังเคราะห์แสงได้เป็นชนิดแรก เนื่องจากโปรคาริโอททั้งสามมีความสำคัญดังที่กล่าวมา ฉะนั้นจึงจะกล่าวถึงรายละเอียดของแต่ละพวกโดยสังเขป กล่าวคือ สาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียวสามารถอยู่ได้ทั้งแบบที่เป็นเซลล์

เดี่ยวหรือรวมเป็นโคโลนี (colonies) พบมากในดิน น้ำสะอาดและมหาสมุทร สำหรับพวกนี้สามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งที่ให้คาร์บอนเพียงแหล่งเดียวได้ และบางชนิดยังสามารถตรึงไนโตรเจนในบรรยากาศได้ด้วย สำหรับ green sulfur bacteria จะเป็นแบคทีเรียที่ไม่ต้องการออกซิเจนเลย พบมากตามบ่อและทะเลสาบที่มีสารอินทรีย์ชนิดที่มีกำมะถันเป็นองค์ประกอบ ตัวอย่างของแบคทีเรียพวกนี้ได้แก่ **Chlorobium** ซึ่งทำให้สีของทะเลสาบตามภูเขาบางแห่งเป็นสีเขียว ส่วน purple sulfur bacteria ก็เป็นแบคทีเรียที่ไม่ต้องการออกซิเจนเลยเช่นกัน พวกนี้ต้องการไฮโดรเจนซัลไฟด์ กำมะถันหรือไธโอซัลเฟต (thiosulfate) พบมากตามบ่อและน้ำพุร้อนที่มีกำมะถัน ตัวอย่างของแบคทีเรียชนิดนี้ได้แก่ **Chromatium purple bacteria** ยังมีชนิดย่อยอีกชนิดหนึ่งคือ nonsulfur purple bacteria ซึ่งพวกนี้ต้องการสารอินทรีย์บางชนิด เช่นเอธานอล อีซีเตท เบต้าไฮดรอกซีบิวไทเรท หรือไอโซโพรพานอล ตัวอย่างแบคทีเรียพวกหลังนี้ได้แก่ **Rhodospirillum rubrum**

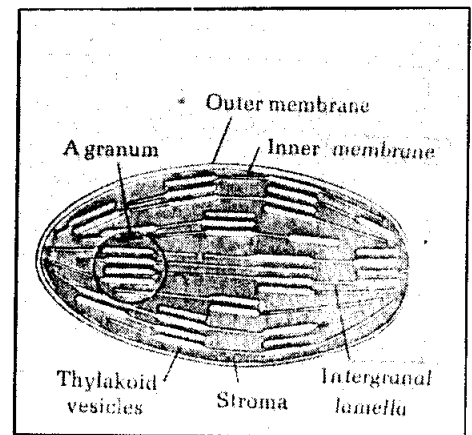
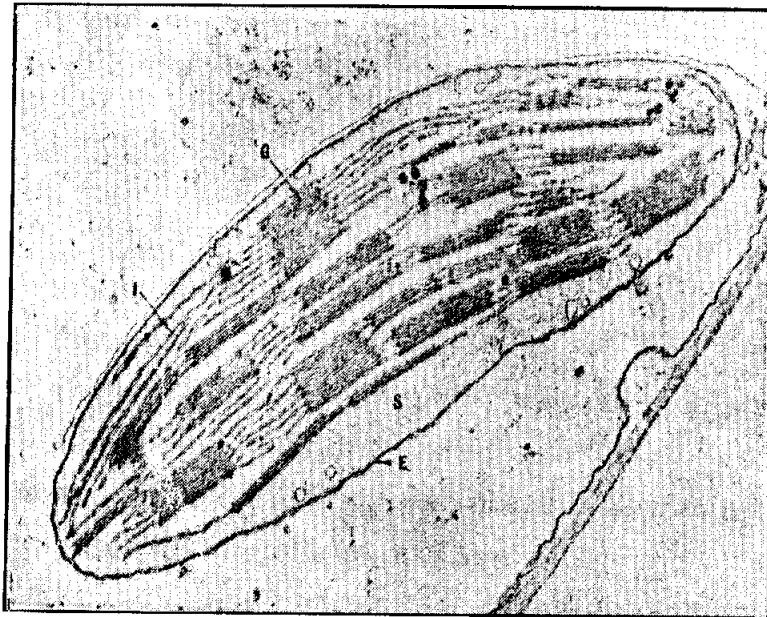
โดยทั่วไปมักจะเข้าใจกันว่า การสังเคราะห์แสงนั้นส่วนใหญ่เกิดในพืชชั้นสูง แต่ที่จริงแล้วมากกว่าครึ่งของขบวนการสังเคราะห์แสงทั้งหมดที่เกิดขึ้นบนผิวโลกนี้เกิดในมหาสมุทร โดยพวกสาหร่าย ไดอะตอม และไดโนแฟลกเจลเลท

ส่วนประกอบภายในเซลล์ที่สังเคราะห์แสงได้

1. **พวุกยูคาริโอติกเซลล์** การสังเคราะห์แสงจะเกิดที่คลอโรพลาสต์ซึ่งเป็นพลาสติด (plastids) ชนิดหนึ่ง และคลอโรพลาสต์จะเป็นส่วนของเซลล์พืชซึ่งมีเยื่อหุ้ม นอกจากนี้ยังมี DNA อยู่ด้วย จึงทำให้สามารถลอกแบบ (replicate) ตัวเองได้ คลอโรพลาสต์โดยทั่ว ๆ ไปจะใหญ่กว่าไมโทคอนเดรียมาก และขนาดก็จะแปรผันได้ โดยมีเส้นผ่าศูนย์กลางตั้งแต่ 1 ถึง 10 ไมโครเมตร ลักษณะที่พบมากจะเป็นรูปค่อนข้างกลมหรือ discoid แต่บางครั้งก็จะมีลักษณะแปลกออกไป เช่นที่พบใน **Spirogyra** จะขดเป็นเกลียว สาหร่ายพวุกยูคาริโอทบางชนิดจะมีเพียงหนึ่งคลอโรพลาสต์ต่อหนึ่งเซลล์ แต่ในพวกพืชชั้นสูงอาจจะมีได้ถึง 40 คลอโรพลาสต์ต่อเซลล์

คลอโรพลาสต์สามารถที่จะถูกสกัดออกมาได้จากเนื้อเยื่อของพืชสีเขียวบางชนิด โดยเฉพาะอย่างยิ่งจากใบของผักโขม (spinach) เมื่อนำมาศึกษาดูจะพบว่า คลอโรพลาสต์จะมีเยื่อชั้นนอกบาง ๆ หุ้มโดยรอบซึ่งเยื่อนี้ไม่ค่อยแข็งแรงนัก ส่วนเยื่อชั้นในจะมีการจัดเรียงตัวขดไปมา เรียกว่าลามลลา (lamellae) (รูปที่ 9-1) ซึ่งจะป้องกันไม่ให้เห็นประกอบภายในคือสโตรมา

(stroma) อันเปรียบได้กับเมทริกซ์ (matrix) ของไมโทคอนเดรียหลุดลอดออกมา ลามेलลา จะมีการพองตัวออกเป็นช่วง ๆ ทำให้เกิดเป็นถุงเยื่อชั้น (membrane sacs) เรียกว่าธิลลาคอยด์ (thylakoids) ซึ่งจะเกิดในลักษณะที่เรียงซ้อนทับกันเป็นตั้ง เรียกว่า กรานา (grana) เยื่อของธิลลาคอยด์และลามेलลาที่อยู่ระหว่างกรานา (intergranal lamellae) จะเป็นส่วนที่ประกอบไปด้วยรงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงของคลอโรพลาสต์และเอนไซม์ที่ใช้ในปฏิกิริยาสังเคราะห์แสงช่วงที่เป็น light reactions ดังนั้นทั้งสองส่วนนี้จึงเปรียบได้กับคริสตี (cristae) ของไมโทคอนเดรีย



รูปที่ 9-1 (ซ้าย) รูปแสดงส่วนประกอบในคลอโรพลาสต์ของผักกะหล่ำ ชนิด *Lactuca sativa* จากกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนโดย G คือกรานัม I คือลามेलลาที่อยู่ระหว่างกรานัม S คือสโตรมา และ E คือเยื่อหุ้มชั้นนอก

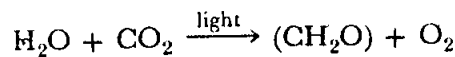
(ขวา) รูปวาดแสดงส่วนประกอบในคลอโรพลาสต์ของยูคาริโอท

การสกัดเอาคลอโรพลาสต์ที่สมบูรณ์ออกมาจากพืชสีเขียวที่ดี หรือสกัดเอาคลอโรพลาสต์ที่ระบบภายในมีเพียงธิลลาคอยด์และกรานาก็ดี สามารถทำได้โดยอาศัยการเซนตริฟิวจ์ (centrifuge) โดยใช้แรงเหวี่ยงต่าง ๆ กัน ดังนั้น จึงทำให้สามารถที่จะศึกษาถึงรายละเอียดของขบวนการสังเคราะห์แสงทั้งหมดหรือเฉพาะช่วงก็ได้

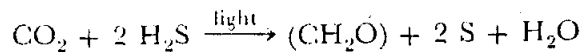
2. พวกโปรคาริโอติกเซลล์ อันได้แก่แบคทีเรียชนิดที่สังเคราะห์แสงได้และสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียว พวกนี้ไม่มีคลอโรพลาสต์ ดังนั้นส่วนประกอบของโมเลกุลที่เป็นระบบรับแสงจะอยู่ที่เยื่อหุ้มเซลล์หรือที่ส่วนที่เรียกว่า โครมาโตพอร์ (chromatophores) ซึ่งมีลักษณะเป็นถุง และคิดว่าอาจจะถูกตัดแปลงมาจากเยื่อหุ้มเซลล์นั่นเอง

ปฏิกิริยาทั่วไปของขบวนการสังเคราะห์แสง

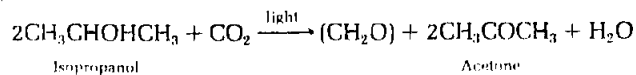
สิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ทุกชนิดยกเว้นแบคทีเรีย จะใช้น้ำเป็นตัวให้อิเล็กตรอนหรือไฮโดรเจน เพื่อไปรีดิวซ์ตัวรับอิเล็กตรอนทั้งหลาย และจากน้ำนี่เองที่ทำให้ได้ออกซิเจนโมเลกุลออกมาเป็นผลข้างเคียงด้วย ถ้าจะเขียนสมการสรุปของขบวนการสังเคราะห์แสงของสิ่งมีชีวิตประเภทนี้ จะได้ว่า



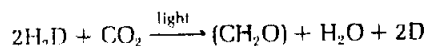
เมื่อ (CH_2O) คือคาร์โบไฮเดรตที่เป็นผลิตภัณฑ์ของขบวนการนี้ แต่อย่างไรก็ดี สมการข้างบนก็ไม่สามารถใช้กับสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ทุกชนิดไป ทั้งนี้เนื่องจากว่าแบคทีเรียพวกที่สังเคราะห์แสงได้ทุกชนิดไป ทั้งนี้เนื่องจากว่าแบคทีเรียพวกที่สังเคราะห์แสงได้นั้น ส่วนใหญ่แล้วจะเป็นพวกที่ไม่ต้องการออกซิเจนเลย และออกซิเจนยังเป็นพิษกับแบคทีเรียพวกนี้อีกด้วย ดังนั้นพวกนี้จะไม่ใช้หรือผลิตก๊าซชนิดนี้เลย และจะเลียงไปใช้สารอื่นที่ไม่ใช้น้ำเป็นตัวให้อิเล็กตรอนแทน ตัวอย่างเช่น green sulfur bacteria และ purple sulfur bacteria จะใช้ไฮโดรเจนซัลไฟด์แทนน้ำ ดังสมการ



กัมมะถันที่ได้จากปฏิกิริยาจะรวมตัวกันเป็นกลุ่มก้อนแล้วสะสมอยู่ภายในเซลล์ของแบคทีเรียหรือบางครั้งก็จะถูกปล่อยออกสู่ภายนอก ส่วน nonsulfur purple bacteria บางชนิดจะใช้ตัวให้อิเล็กตรอนที่เป็นสารอินทรีย์เช่น ไอโซโพรพานอล ซึ่งหลังจากเกิดปฏิกิริยาแล้ว จะถูกออกซิไดส์ให้ได้เป็นอะซิโตน

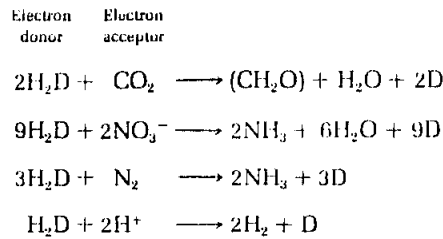


ต่อมาเมื่อนักวิทยาศาสตร์ผู้หนึ่งคือ นีล (C. Van Niel) ได้เป็นผู้เริ่มศึกษาเปรียบเทียบแง่ต่าง ๆ ของขบวนการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นทั้งในพืชและแบคทีเรีย พบว่าสมการของการสังเคราะห์แสงนี้ สามารถที่จะเขียนให้อยู่ในรูปทั่ว ๆ ไปได้มากยิ่งขึ้น ถ้าเขียนเป็น

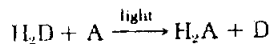


โดยที่ H_2D คือตัวให้อิเล็กตรอน และ D คือรูปที่อยู่ในสถานะออกซิไดส์ของ H_2D นั้น เพราะฉะนั้นถ้าเขียนเช่นนี้ H_2D ก็อาจจะเป็นน้ำ ไฮโดรเจนซัลไฟด์ ไอโซโพรพานอล หรือตัวให้อิเล็กตรอนอื่น ๆ อีกก็ได้ ทั้งนี้ขึ้นกับสปีชีส์ของสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้นั้น ๆ นิลได้อธิบายด้วยว่า ออกซิเจนโมเลกุลที่เกิดขึ้นจากขบวนการเป็นผลสืบเนื่องมาจากออกซิเจนอะตอมของน้ำมิใช่ของคาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งต่อมาได้มีการทดลองพบว่าแนวความคิดของนิลนี้เป็นจริง

การศึกษาในเรื่องความคล้ายคลึงของขบวนการสังเคราะห์แสง ยังทำให้ทราบต่อไปอีกว่า คาร์บอนไดออกไซด์แม้ว่าจะเป็นตัวรับอิเล็กตรอนที่พบมากก็ตาม แต่ในสิ่งมีชีวิตบางชนิดก็จะใช้ตัวรับอิเล็กตรอนซึ่งต่างออกไปอีก โดยคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกใช้โดยสิ่งมีชีวิตชนิดที่สามารถสร้างอาหารเองได้จากการสังเคราะห์แสง (photosynthetic autotrophs) เช่น พืชชั้นสูง ส่วนสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ชนิดอื่น ๆ เช่น พวกที่สามารถตรึงไนโตรเจนได้นั้น ก็อาจจะใช้คาร์บอนไดออกไซด์หรือไนโตรเจนโมเลกุลเป็นตัวรับอิเล็กตรอน ซึ่งถ้าเป็นในกรณีหลังไนโตรเจนจะถูกรีดิวส์ให้เป็นแอมโมเนีย ยังมีสิ่งมีชีวิตอีกหลายชนิดที่ใช้ไฮโดรเจนไอออนเป็นตัวรับอิเล็กตรอนแล้วได้ไฮโดรเจนโมเลกุลเกิดขึ้น นอกจากนี้ก็ยังมีพวกที่สามารถใช้ซัลเฟตเป็นตัวรับอิเล็กตรอนได้ด้วย สำหรับพืชชั้นสูง นอกจากจะใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์สารชีวโมเลกุลแล้ว ในบางครั้งยังใช้ในเตรทได้อีก โดยในเตรทก็จะถูกรีดิวส์ให้ได้แอมโมเนียเช่นเดียวกับในกรณีของไนโตรเจน ถ้าจะเขียนสมการของการสังเคราะห์แสงซึ่งใช้ตัวรับอิเล็กตรอนต่าง ๆ กัน จะได้ดังนี้คือ



เมื่อก้าวมาถึงขณะนี้ จะเห็นได้ว่าการสังเคราะห์แสงเกี่ยวข้องกับตัวรับและตัวให้อิเล็กตรอนที่แตกต่างกันไปได้ ขึ้นกับสปีชีส์ของสิ่งมีชีวิต ดังนั้นถ้าจะเขียนสมการทั่วไปที่สมบูรณ์แบบของขบวนการนี้ ก็จะได้ว่า



เมื่อ H_2D คือตัวให้อิเล็กตรอนหรือไฮโดรเจน ส่วน A คือตัวรับอิเล็กตรอนหรือไฮโดรเจน และต้องไม่จำกัดความของการสังเคราะห์แสงว่าเป็นขบวนการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตจากคาร์บอนไดออกไซด์ เพราะจริง ๆ แล้ว ผลิตภัณฑ์ที่ได้จาก light reactions คือ ATP และ NADPH นั้น จะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์ส่วนประกอบอื่น ๆ ของเซลล์ที่นอกเหนือไปจากคาร์โบไฮเดรตด้วย

Light Reactions และ Dark Reactions

ดังที่ได้กล่าวแล้วว่า ขบวนการสังเคราะห์แสงสามารถแบ่งออกเป็นช่วงใหญ่ ๆ ได้ 2 ช่วง คือช่วงที่ต้องการแสงและช่วงที่ไม่ต้องการแสงนั้น มีข้อพิสูจน์โดยตรงมาจากการทดลองของอาร์นอน (D.I. Arnon) และคณะในปีคริสต์ศักราช 1958 ซึ่งได้แสดงให้เห็นว่า light และ dark reactions สามารถแยกออกจากกันได้ โดยเริ่มต้นอาร์นอนจะให้คลอโรพลาสต์ได้รับแสง แต่ไม่ให้คาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งผลที่เกิดขึ้นจะทำให้พลังงานแสงถูกดูดซับเอาไว้และเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมี จากนั้นก็ทำให้คลอโรพลาสต์แตกออก แล้วเอาส่วนกรานาซึ่งเป็นส่วนที่ทำให้เกิดปฏิกิริยาการดูดซับแสงขึ้นออกทิ้งไป พร้อม ๆ กับที่ให้คาร์บอนไดออกไซด์ในรูปที่เป็นสารกัมมันตภาพรังสี (radioactive carbon dioxide) ลงไปในสโตรมาที่เหลือนอยู่ พบว่าคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกเปลี่ยนให้เป็นน้ำตาลเฮกโซส (hexose) ในรูปสารกัมมันตภาพรังสีเช่นกัน ซึ่งปฏิกิริยานี้เกิดได้โดยใช้พลังงานเคมีที่เป็นผลิตภัณฑ์จาก light reactions และข้อสำคัญอีกประการก็คือ ปฏิกิริยาการเกิดน้ำตาลนี้ไม่ต้องใช้แสงเลย ดังนั้นการทดลองของอาร์นอนและคณะจึงเป็นการแสดงให้เห็นทราบว่า คลอโรพลาสต์จะเป็นสถานที่ที่ทำให้เกิดขบวนการสังเคราะห์แสงขึ้นจนกระทั่งได้เฮกโซสออกมา หรือกล่าวอีกอย่างหนึ่งก็หมายความว่า คลอโรพลาสต์เป็นส่วนหรือหน่วยที่ทำให้เกิดขบวนการสังเคราะห์แสงขึ้นได้อย่างสมบูรณ์ ซึ่งถ้าจะเปรียบเทียบแล้ว ก็จะเป็นทำนองเดียวกับที่ไมโทคอนเดรียเป็นส่วนหรือหน่วยที่ทำให้เกิดขบวนการหายใจขึ้นได้อย่างสมบูรณ์นั่นเอง

ปฏิกิริยาทั้งในช่วง light และ dark reactions นั้น แต่ละช่วงก็จะมีลักษณะเฉพาะตัว สำหรับช่วง light reactions จะมีลักษณะพิเศษคือ การส่งผ่านอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาช่วงนี้ จะสวนทางกับที่เกิดในขบวนการหายใจ แต่อย่างไรก็ตาม ทิศทางของการส่งผ่านก็ได้ขัดกับกฎของเทอร์โมไดนามิกส์ (thermodynamics) ทั้งนี้เนื่องมาจากว่า พลังงานแสงที่พืชดูดกลืนไว้จะเป็น

ตัวการสำคัญที่ทำให้อิเล็กตรอนถูกส่งจากที่ ๑ มีพลังงานต่ำกว่าไปยังที่ ๑ มีพลังงานสูงกว่า ส่วนช่วง dark reactions นั้น มีชื่อหมายความว่าปฏิกิริยาในช่วงจะเกิดได้เฉพาะในที่มืดหรือเวลากลางคืนเท่านั้น ในเวลากลางวันก็เกิดได้ เพียงแต่ว่าไม่ต้องการใช้แสงในปฏิกิริยาเท่านั้น ตัวอย่างเช่น พืชสีเขียวในเวลากลางวัน dark reactions ก็จะเกิดควบคู่ไปกับ light reactions ด้วย ส่วนในเวลากลางคืน เซลล์ที่ใบของพืชจะเกิดการหายใจโดยใช้ออกซิเจน กลูโคส และสารอินทรีย์ต่าง ๆ ที่สร้างขึ้นมาจากการสังเคราะห์แสงในเวลากลางวัน

การเร้า (excite) โมเลกุลโดยแสงจากดวงอาทิตย์

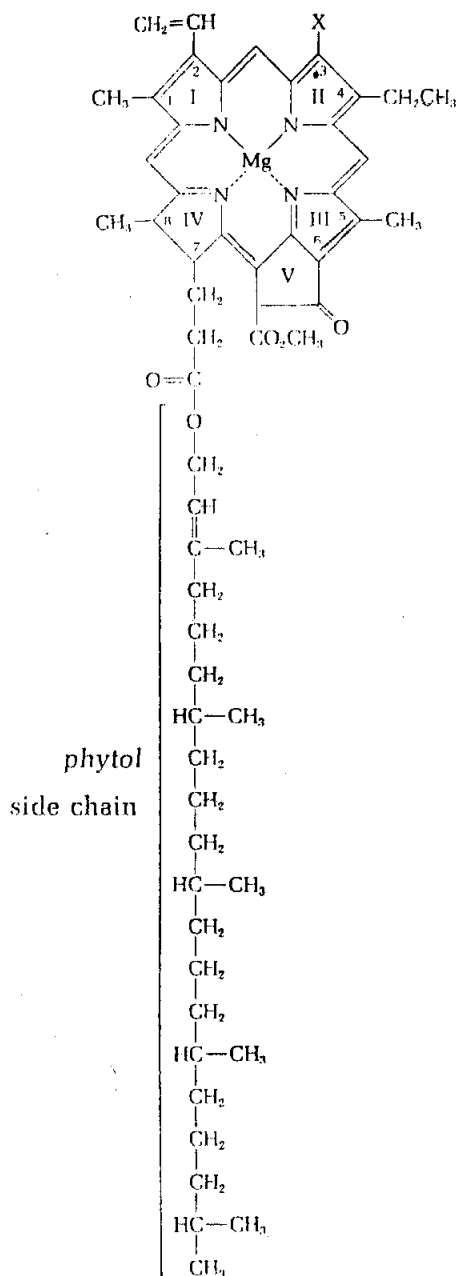
แสงจากดวงอาทิตย์จะส่งมายังโลกในรูปที่เป็นคลื่นแม่เหล็กไฟฟ้า ซึ่งมีความยาวคลื่นอยู่ในช่วง 400 ถึง 700 นาโนเมตร โดยที่อนุภาคของคลื่นที่ส่งมานี้ เรียกว่าอนุภาคโฟตอน (photons) พลังงานจากดวงอาทิตย์ที่ส่งมายังผิวโลกทั้งหมดในรูปของโฟตอนมีจำนวนมากถึง 2×10^{25} แคลอรี (calorie) ต่อปี แต่ที่พืชนำมาใช้ประโยชน์นั้นเป็นเพียงแค่ 12% เท่านั้น สำหรับที่เหลือ บางส่วนก็จะอยู่นอกช่วงที่ตามองเห็น หรือบางส่วนก็จะถูกดูดกลืนไว้ในบรรยากาศหรือผิวโลกส่วนที่ไม่มีชีวิต

พลังงานของโฟตอนสามารถแทนได้ด้วย $h\nu$ โดยที่ h คือค่าคงที่ของพลังค์ (Planck's constant) ซึ่งมีค่า 1.58×10^{-34} แคลอรี.วินาที และ ν คือความถี่ของการแผ่รังสี ความสามารถของสารประกอบที่จะดูดกลืนโฟตอนขึ้นกับโครงสร้างของอะตอม โดยเฉพาะอย่างยิ่งคือการจัดเรียงตัวของอิเล็กตรอนรอบนิวเคลียสของอะตอมนั้น อิเล็กตรอนเหล่านี้บางตัวจะสามารถดูดกลืนพลังงานแสงได้เมื่อโฟตอนมาตกกระทบที่อะตอมหรือโมเลกุลที่มีความสามารถดูดแสงได้ที่ความยาวคลื่นที่กำหนดให้ เมื่ออะตอมหรือโมเลกุลนั้นดูดกลืนพลังงานแสงไว้แล้ว ก็จะเข้าสู่สภาวะที่เรียกว่าสภาวะเร้า (excited state) ซึ่งมีระดับพลังงานสูงขึ้น การเร้าโมเลกุลโดยแสงนี้เกิดในเวลาอันรวดเร็วมากคือใช้เวลาเพียงน้อยกว่า 10^{-5} วินาทีเท่านั้น โมเลกุลที่ขึ้นสู่สภาวะเร้าแล้วจะต้องกลับลงสู่สถานะพื้น (ground state) ซึ่งมีระดับพลังงานต่ำ โดยการกลับลงมานี้ทำได้ 2 แบบ คือ แบบแรกโมเลกุลในสภาวะเร้าจะปล่อยพลังงานที่ดูดกลืนเอาไว้ในขณะที่ถูกเร้า นั้น ออกมาในรูปของแสงหรือความร้อนเพียงอย่างเดียวหรือทั้งสองอย่าง แสงที่ปล่อยออกมานี้คือแสงฟลูออเรสเซนซ์ (fluorescence) ซึ่งมีความยาวคลื่นมากกว่าความยาวคลื่นของแสงที่มาเร้าโมเลกุล สำหรับการกลับลงสู่สถานะพื้นแบบที่สองคือ โมเลกุลในสภาวะเร้าจะทำปฏิกิริยาต่อไปกับโมเลกุลชนิดอื่น แล้วสูญเสียอิเล็กตรอนไปให้กับโมเลกุลที่มาทำปฏิกิริยาด้วยนั้น

รงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์แสง

โมเลกุลของสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ ซึ่งเกี่ยวข้องโดยตรงกับการดูดกลืนแสงนั้น ได้แก่ โมเลกุลของรงควัตถุชนิดต่าง ๆ ตัวอย่างเช่น คลอโรฟิลล์ (chlorophyll) ซึ่งส่วนมากจะมีสีเขียว แต่อย่างไรก็ดี สิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ไม่จำเป็นว่าจะต้องมีสีเขียวเสมอไป เช่น สาหร่ายและแบคทีเรียที่สังเคราะห์แสงได้อาจจะมีสีเขียว น้ำตาลแดง หรือม่วงก็ได้ ขึ้นกับว่าเป็นสปิชีส์ใด สปีชีส์ต่าง ๆ ที่นอกเหนือจากสีเขียวนี้ เป็นผลเนื่องมาจากว่า สิ่งมีชีวิตเหล่านั้นจะมีรงควัตถุชนิดอื่น ๆ อยู่อีกด้วย ได้แก่ คาโรทีนอยด์ (carotenoid) ซึ่งมีสีเหลืองแดง หรือม่วง และไฟโคบิลิน (phycobilin) ซึ่งมีสีน้ำเงิน หรือแดง

คลอโรฟิลล์ เป็นรงควัตถุที่พบในใบของพืช โดยที่จะสามารถสกัดออกมาได้ด้วยอัลกอฮอล์หรือเอซีโตน พืชชั้นสูงจะมีคลอโรฟิลล์ 2 ชนิดคือ คลอโรฟิลล์ เอ และบี โครงสร้างของคลอโรฟิลล์เอถูกค้นพบเป็นครั้งแรกในปีคริสตศักราช 1940 โดยนักวิทยาศาสตร์ชาวเยอรมันชื่อ ฟิชเชอร์ (H. Fischer) และต่อมาในปี 1960 วูดวาร์ด (R.B. Woodward) ก็ได้ทำการพิสูจน์ยืนยันโครงสร้างนี้อีกครั้งหนึ่ง คลอโรฟิลล์ เอ (รูปที่ 9-2) เป็นคอมเพล็กซ์ของแมกนีเซียมและพอร์ฟิริน โดยที่พอร์ฟิรินจะมีหมู่ที่มากเกาะกับวงแหวนไพโรล (pyrrole) ต่างชนิดและต่างตำแหน่งไปจากที่พบในโปรโตพอร์ฟิริน อันเป็นพอร์ฟิรินที่พบในฮีโมโกลบินและไซโตโครมต่าง ๆ นอกจากนี้พอร์ฟิรินของคลอโรฟิลล์เอ ยังประกอบไปด้วยวงแหวนปิดของไซโคลเพนตาโนน (fused cyclopentanone ring) ด้วย (วงแหวน V ในรูปที่ 9-2) และที่ตรงกลางของพอร์ฟิริน จะมีไนโตรเจน 4 อะตอมยึดเหนี่ยวอยู่กับแมกนีเซียมไอออน ทำให้เกิดเป็นคอมเพล็กซ์ที่อยู่ตัวมาก ส่วนที่เป็นพอร์ฟิรินของคลอโรฟิลล์ จะต่อกับสายยาวของอัลกอฮอล์ตัวหนึ่งคือไฟตอล (phytol) โดยที่การต่อกันเกิดระหว่างวงแหวน IV ของพอร์ฟิริน ซึ่งมีกรดโปรปิโอนิกอยู่ที่ตำแหน่งที่ 7 เกิดพันธะเอสเทอร์กับปลายหนึ่งของไฟตอล ถ้าย่อยสลายคลอโรฟิลล์เอโดยใช้เอนไซม์ตัวหนึ่งคือคลอโรฟิลเลส (chlorophyllase) แล้ว ส่วนไฟตอลจะหลุดออกไป และส่วนที่เหลือจะถูกเรียกว่าคลอโรฟิลไลด์เอ (chlorophyllide a) ซึ่งเป็นสารตัวกลางตัวหนึ่งที่พบในขบวนการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์



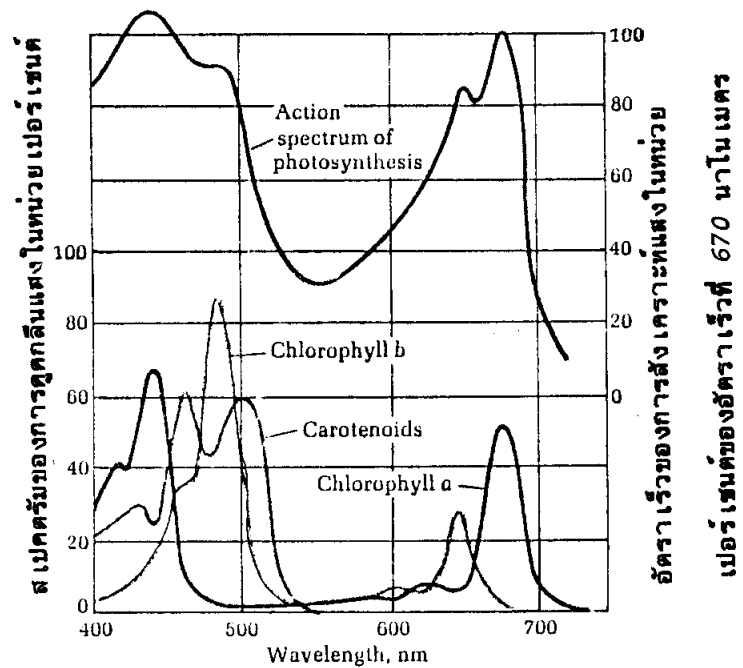
รูปที่ 9-2 โครงสร้างของคลอโรฟิลล์ โดยที่ในคลอโรฟิลล์เอ X จะเป็น $-\text{CH}_3$ ส่วนในคลอโรฟิลล์บี X จะเป็น $-\text{CHO}$

คลอโรฟิลล์เอ บริสุทธิ์ในซีโตนจะดูดกลืนแสงได้มากที่สุดที่ความยาวคลื่น 663 และ 420 นาโนเมตร แต่อย่างไรก็ตาม คลอโรฟิลล์เอในเซลล์สิ่งมีชีวิตจะมีค่านี้แตกต่างกันไป คือจะดูดกลืนแสงได้มากที่สุดที่ 660, 670, 678 และ 685 นาโนเมตร ที่เป็นเช่นนี้ก็เนื่องมาจากว่า คลอโรฟิลล์เอ ในธรรมชาติจะรวมอยู่กับโปรตีนบางชนิดที่พบในเซลล์พืช

สิ่งมีชีวิตพวกที่ผลิตก๊าซออกซิเจนออกมาจากขบวนการสังเคราะห์แสงด้วยนั้น จะประกอบด้วยคลอโรฟิลล์ 2 ชนิด โดยที่ชนิดหนึ่งจะต้องเป็นคลอโรฟิลล์เอ เสมอ ส่วนอีกชนิดหนึ่ง จะแตกต่างกันไปในแต่ละสิ่งมีชีวิต ตัวอย่างเช่น ถ้าเป็นในพืชสีเขียว คลอโรฟิลล์ชนิดที่สองจะได้แก่ คลอโรฟิลล์บี ในสาหร่ายสีน้ำตาล ไดอะตอม และไดโนแฟลกเจลเลทจะเป็นคลอโรฟิลล์ซี สำหรับ โปรคาริโอทพวกที่ไม่ให้ก๊าซออกซิเจนจากขบวนการสังเคราะห์แสงนั้น จะไม่มีคลอโรฟิลล์เอ โดยจะมีแบคทีริโอคลอโรฟิลล์ (bacteriochlorophyll) เอหรือบีแทน และถ้าเป็น green bacteria แล้ว ก็จะมีคลอโรเบียมคลอโรฟิลล์ (chlorobium chlorophyll) เพิ่มขึ้นมาอีก ด้วย แบคทีริโอคลอโรฟิลล์เอ ต่างจากคลอโรฟิลล์เอของพืชชั้นสูงตรงที่ วงแหวน I จะมีหมู่ อเซทิล และวงแหวน II อยู่ในสภาพที่ถูกรีดิวส์ คลอโรฟิลล์ทุกชนิดดูดกลืนแสงในช่วงที่ตามองเห็นได้ดี ก็เพราะมีส่วนประกอบที่เป็นพันธะคู่อยู่มากมายนั่นเอง นอกจากนี้พลังงานแสงของโฟตอน ที่ถูกดูดกลืนนั้น ก็สามารถที่จะแผ่กระจายไปทั่วโครงสร้างอิเล็กทรอนิกส์ (electronic structure) ของคลอโรฟิลล์ได้ด้วย

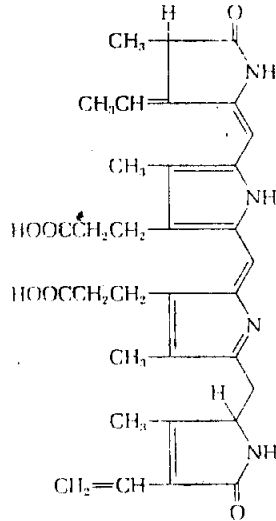
ได้มีการค้นพบว่าคลอโรฟิลล์นี้เป็นโมเลกุลหลักที่ทำหน้าที่ดูดกลืนแสงให้แก่เซลล์ของ พืชสีเขียว ซึ่งการทดลองทำได้โดยการวัดสเปกตรัม (spectrum) ของการสังเคราะห์แสง (รูปที่ 9-3) เทียบกับสเปกตรัมของการดูดกลืนแสงโดยรงควัตถุของพืชสีเขียว ผลปรากฏว่าสเปกตรัมของการสังเคราะห์แสงจะสอดคล้องและมีค่าใกล้เคียงกับผลรวมของสเปกตรัมของการดูดกลืนแสงของคลอโรฟิลล์และคาโรทีนอยด์ โดยที่ตัวที่ให้ค่าสเปกตรัมมากจะได้แก่คลอโรฟิลล์เอ และมี

คาโรทีนอยด์และไฟโคบิลิน รงควัตถุทั้งสองชนิดนี้จะทำหน้าที่ช่วยดูดกลืนพลังงาน จากแสงเช่นกัน จึงเรียกว่ารงควัตถุช่วย (accessory pigments) โดยจะทำงานในช่วงสเปกตรัม ที่คลอโรฟิลล์ครอบคลุมไปไม่ถึง แต่อย่างไรก็ตาม ถ้าพลังงานแสงถูกดูดกลืนโดยคาโรทีนอยด์ หรือไฟโคบิลินแล้ว ก็จะต้องถูกส่งต่อไปยังคลอโรฟิลล์ในรูปของพลังงานเร้า (excitation energy) อีกทอดหนึ่งก่อนที่จะถูกใช้ในการสังเคราะห์แสงได้ต่อไป



รูปที่ 9-3 รูปแสดงสเปกตรัมของการสังเคราะห์แสงในพืชสีเขียวเปรียบเทียบกับสเปกตรัมของการดูดกลืนแสงของคลอโรฟิลล์และคาโรทีนอยด์บางชนิด

โมเลกุลของคาโรทีนอยด์จะเป็นโพลีไอโซพรีนอยด์ (polyisoprenoid) สายยาวที่มีพันธะคู่แบบคอนจูเกต (conjugated double bonds) อยู่ด้วย และที่ปลายแต่ละด้านของโมเลกุลจะประกอบด้วยวงแหวนไซโคลเฮกเซนชนิดที่เป็น unsaturated substituted cyclohexane ring ด้านละหนึ่งตัว รังควัตถุคาโรทีนอยด์ในคลอโรพลาสต์จะมี 2 ประเภทใหญ่ ๆ ด้วยกัน คือ พวกที่เป็นคาโรทีน (carotene) ซึ่งเป็นไอโซพรีนอยด์ไฮโดรคาร์บอนและไม่มีออกซิเจน กับพวกแซนโทฟิลล์ (xanthophyll) ซึ่งมีโครงสร้างคล้ายคลึงกับคาโรทีนมาก ต่างกันเพียงว่าแซนโทฟิลล์มีออกซิเจนอะตอมอยู่ในวงแหวนตรงปลายสุดของโมเลกุลเท่านั้น รูปที่ 9-4 จะแสดงถึงโครงสร้างของเบต้าคาโรทีน (β -carotene) อันเป็นคาโรทีนชนิดที่มีมากที่สุด กับสไปริลโลแซนทิน (spirilloxanthin) ซึ่งเป็นตัวอย่างของแซนโทฟิลล์



รูปที่ 9-5 โครงสร้างของไฟโคบิลินชนิดที่มีสีแดง (phycoerythrobilin) แสดงให้เห็นถึงลักษณะที่เป็นเตตระไพโรลเส้นตรง

รงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงที่พบในคลอโรพลาสต์ของพืชนั้น จะจัดตัวอยู่ในรูปที่เป็นกลุ่มก้อนหรือเซต (set) สองเซตด้วยกัน และเซตนั้นก็จะไปเชื่อมต่อกับลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนอีกทอดหนึ่ง เรียกหน่วยทั้งหมดนี้ว่าโฟโตซิสเต็ม (photosystem) I และ II ซึ่งจะได้กล่าวถึงต่อไป

P700 และ P680 เป็นรงควัตถุอีกสองชนิดที่พบในเซลล์ที่สังเคราะห์แสงได้ชนิดที่ให้ออกซิเจนออกมาเป็นผลข้างเคียง P700 ถูกค้นพบโดย B.kok ซึ่งทำการศึกษาด้วยเทคนิคทางสเปคโตรนิคพบว่า รงควัตถุชนิดนี้สามารถดูดแสงได้มากที่สุดที่ความยาวคลื่น 700 นาโนเมตร และจะถูกฟอกจางสี (bleach) เมื่อเซลล์เกิดการเรืองแสง การฟอกจางสีนี้คิดว่าเกิดขึ้นจากการสูญเสียอิเล็กตรอนออกไปจากรงควัตถุ ทั้งนี้เพราะปรากฏการณ์นี้สามารถที่จะเกิดได้โดยใช้ ออกซิไดซิงเอเจนต์ เช่น เฟอร์ริไซยาไนด์ (ferricyanide) ด้วย เชื่อกันว่า P700 ประกอบขึ้นจากคลอโรฟิลล์เอรวมตัวอยู่กับโปรตีนที่เฉพาะเจาะจงชนิดหนึ่ง แต่อย่างไรก็ตาม คลอโรฟิลล์

ที่เป็นส่วนประกอบใน P700 นี้จะเป็นเพียง 1 ของจำนวนคลอโรฟิลล์ทั้งหมดที่มีในคลอโร-

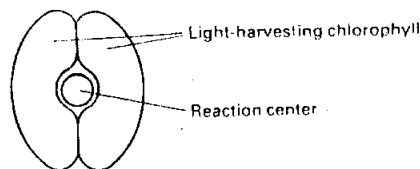
400

พลาสต์เท่านั้น สำหรับหน้าที่ของ P700 ปัจจุบันได้มีหลักฐานยืนยันว่า P700 จะเป็นที่รวบรวมพลังงานร้าวจากคลอโรฟิลล์อื่น ๆ ที่อยู่ใต้อิทธิพลของแสง เมื่อพลังงานนี้ถูกจับ (trap) ไว้แล้ว P700 ก็จะสูญเสียอิเล็กตรอนออกไป สำหรับ P680 ก็พบว่าเป็นคอมเพล็กซ์ของคลอโรฟิลล์กับโปรตีนเช่นกัน และทำหน้าที่เหมือนกับ P700 ด้วย คือเป็นรงควัตถุที่รวบรวมพลังงานร้าวที่พบในเซลล์ของพืชสีเขียว แต่จะพบ P700 และ P680 นี้ในโฟโตซิสเต็มที่แตกต่างกัน

ขบวนการช่วงแรก (light reactions)

ขบวนการช่วงนี้จะทำให้มี NADPH, ATP และออกซิเจนเกิดขึ้น โดยถ้าเป็นในสาหร่ายทุกชนิดและพืชสีเขียวแล้ว light reactions จะประกอบขึ้นจาก 2 โฟโตซิสเต็มด้วยกันคือ โฟโตซิสเต็ม I และโฟโตซิสเต็ม II ซึ่งอยู่เป็นหน่วยที่แยกกันในคลอโรพลาสต์ แต่ทำหน้าที่เหมือนกันคือรับพลังงานแสง (hv) และส่งผ่านอิเล็กตรอนไปยังโมเลกุลที่เป็นตัวรับ ระบบทั้งสองนี้จะทำงานต่อเนื่องกันโดยมีระบบขนส่งอิเล็กตรอนเข้ามาเกี่ยวข้องด้วย

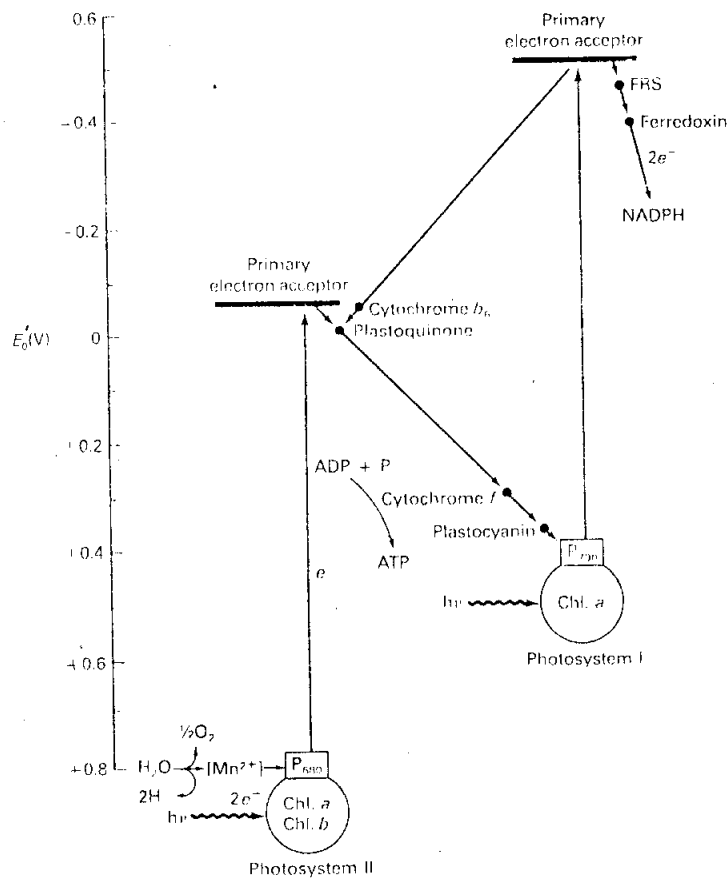
โดยทั่วไปแล้ว โฟโตซิสเต็ม I และ II จะถูกกระตุ้นได้โดยแสงที่มีความยาวคลื่นต่ำกว่า 680 นาโนเมตร แต่อย่างไรก็ดี โฟโตซิสเต็ม I สามารถตอบสนองต่อแสงที่มีความยาวคลื่นสูงกว่านั้นได้จนถึง 700 นาโนเมตร โฟโตซิสเต็ม I จะรับผิดชอบในการผลิต NADPH และ ATP ส่วนโฟโตซิสเต็ม II จะเกี่ยวข้องกับการผลิตออกซิเจน สำหรับในแบคทีเรียที่สังเคราะห์แสงได้ จะไม่มีการผลิตออกซิเจน ดังนั้นสิ่งมีชีวิตชนิดนี้จะมีเพียงโฟโตซิสเต็มเดียวเท่านั้น ในแต่ละโฟโตซิสเต็มจะมีรงควัตถุสำหรับดูดแสงที่แตกต่างกันคือ P700 ในโฟโตซิสเต็ม I และ P680 ในโฟโตซิสเต็ม II โดยรงควัตถุเหล่านี้จะอยู่ที่ศูนย์กลาง (reaction center) ของโฟโตซิสเต็ม



รูปแสดงโฟโตซิสเต็ม

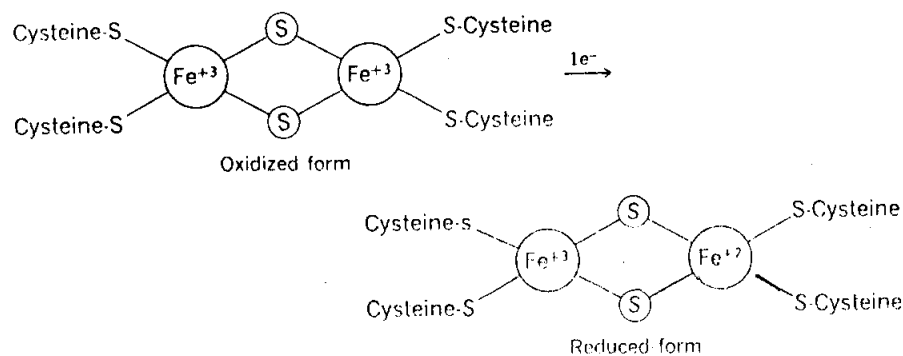
ความเข้มข้นของคลอโรฟิลล์ในคลอโรพลาสต์สูงกว่าที่มีอยู่ในตัวกลางต่าง ๆ ของโฟโตซิสเต็มมาก โดยจะมีประมาณ 80-400 คลอโรฟิลล์โมเลกุลรวมตัวกันอยู่รอบ ๆ ศูนย์กลางของแต่ละโฟโตซิสเต็ม เมื่อคลอโรฟิลล์ดูดกลืนโฟตอนของแสงก็จะถูกกระตุ้น โดยอิเล็กตรอนตัวหนึ่งจะขึ้นไปอยู่ที่สถานะเร้า แล้วการเร้านี้ก็จะถูกส่งผ่านไปยังคลอโรฟิลล์โมเลกุลที่อยู่ใกล้เคียงอย่างรวดเร็ว จนกว่าจะไปถึง P700 หรือ P680 ที่อยู่ตรงกลาง เนื่องจาก P700 หรือ P680 เป็นโมเลกุลที่ถูกเร้าได้ง่าย ดังนั้นแม้ว่าพลังงานที่ถูกถ่ายทอดมาจะไม่มากนัก แต่ก็เพียงพอที่จะเร้าโมเลกุลของรงควัตถุทั้งสองนี้ให้ไปอยู่ในสถานะที่สูญเสียอิเล็กตรอนออกไปตัวหนึ่งได้ นั่นคือรงควัตถุที่ถูกเร้าจะอยู่ในรูปออกซิไดส์

โฟโตซิสเต็ม I (Light reaction I)



รูปที่ 9-6 แผนผังแสดงโฟโตซิสเต็ม I และ II E_0' ในรูปคือ Standard reduction potential ของตัวขนส่งอิเล็กตรอนแต่ละตัว

การทำงานของโฟโตซิสเต็ม I (รูปที่ 9-6) เริ่มจากการที่รงควัตถุที่เกี่ยวข้องโดยตรงกับการดูดแสงคือคลอโรฟิลล์เอ หรือรงควัตถุช่วยในการดูดแสงคือคาโรทีนอยด์กับแซนโทฟิลล์ดูดกลืนพลังงานแสงเข้าไปแล้วทำให้โมเลกุลถูกเร้า จากนั้นพลังงานเหล่านี้จะถูกส่งผ่านต่อไปยัง P700 ซึ่งอยู่ที่ศูนย์กลางของระบบ โดยถ้าเป็นพลังงานเร้าจากรงควัตถุช่วยแล้ว จะถูกส่งไปยัง P700 ได้โดยผ่านทางคลอโรฟิลล์เอ P700 ในสถานะพื้นจะมี standard reduction potential (E_0') เพียงประมาณ +0.4 V จึงมีโอกาที่จะสูญเสียอิเล็กตรอนได้ยาก แต่เมื่อเกิดการเร้าแล้ว reduction potential จะเปลี่ยนไปคือเป็น -0.5V อันเป็นสถานะที่มีพลังงานสูง ทำให้ P700 สามารถให้อิเล็กตรอนตัวหนึ่งแก่ตัวรับอิเล็กตรอนตัวแรก (primary electron acceptor) ได้ (ในปัจจุบันยังไม่ทราบแน่ชัดว่าตัวรับนี้เป็นสารชนิดใด) จากนี้อิเล็กตรอนจะถูกส่งผ่านไป ตามลูกโซ่ของขบวนการขนส่ง เพื่อไปเกิดเป็น NADPH โดยที่ในลูกโซ่ประกอบด้วย ferredoxin-reducing substance (FRS) ซึ่งจะส่งอิเล็กตรอนต่อไปยังโปรตีนตัวหนึ่งคือเฟอร์ริดอกซิน (ferredoxin) โปรตีนนี้มีน้ำหนักโมเลกุล 11,600 ดาลตัน และมี 2 iron-sulfur center ในโมเลกุล



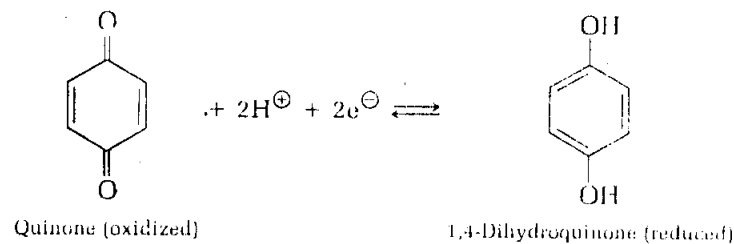
โครงสร้างของเฟอร์ริดอกซิน

จากนี้อิเล็กตรอนก็จะผ่านไปยัง $NADP^+$ โดยเฟอร์ริดอกซินแต่ละโมเลกุลก็จะให้อิเล็กตรอนได้ 1 ตัว ดังนั้นการที่ $NADP^+$ จะถูกรีดิวส์เป็น NADPH แต่ละตัว จะต้องได้อิเล็กตรอนมาจาก เฟอร์ริดอกซิน 2 โมเลกุลด้วยกัน สำหรับเอนไซม์ที่ใช้ในปฏิกิริยาการเกิด NADPH ได้แก่ ferredoxin- $NADP^+$ oxidoreductase อันเป็นฟลาโวโปรตีน (FAD) เมื่อเกิด NADPH

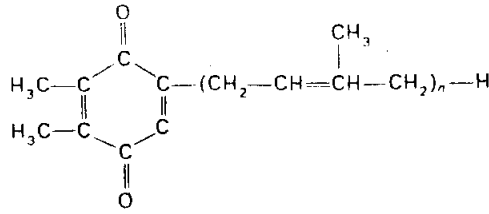
ขึ้นแล้ว P700 ก็จะมีอยู่ในสภาพออกซิไดส์ซึ่งไม่มีสี และรงควัตถุนี้จะต้องได้รับอิเล็กตรอนกลับมา 1 ตัวเสียก่อน จึงจะสามารถทำงานได้อีกครั้งหนึ่ง

โฟโตซิสเต็ม II (Light reaction II)

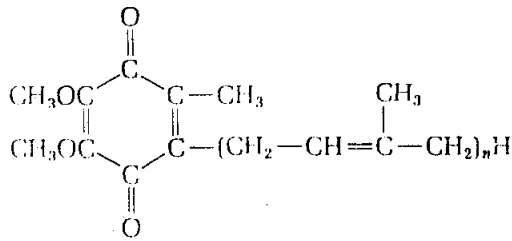
หน้าที่สำคัญของโฟโตซิสเต็ม II ก็คือ ทำให้ P700 ในสภาพออกซิไดส์ของโฟโตซิสเต็ม I กลับคืนสู่สถานะพื้น โดยส่งผ่านอิเล็กตรอนไปให้ ซึ่งในการนี้จะทำให้เกิด ATP ขึ้นด้วย โฟโตซิสเต็ม II นี้ใช้คลอโรฟิลล์สองชนิดในการดูดกลืนพลังงานแสง คือคลอโรฟิลล์เอและบี จากนั้นพลังงานแสงจะถูกถ่ายทอดไปยัง P680 ที่ศูนย์กลางของระบบได้โดยผ่านทางคลอโรฟิลล์เอ เมื่อถูกกระตุ้น standard reduction potential ของ P680 จะเปลี่ยนจาก $+0.8V$ ไปเป็น $-0.05 V$ ซึ่งในสถานะนี้ P680 จะสามารถส่งผ่านอิเล็กตรอนตัวหนึ่งไปให้แก่ตัวรับอิเล็กตรอนตัวแรก (อันอาจจะเป็น quinone) ได้ จากนั้นอิเล็กตรอนก็จะถูกส่งต่อไปตามตัวกลางต่าง ๆ จนไปถึง P700 สำหรับตัวกลางในลูกลำไส้การขนส่งอิเล็กตรอนเท่าที่ทราบ มี 3 ตัวด้วยกันตามลำดับคือ พลาสโตควิโนน (plastoquinone) โซโตโครมเอฟและโปรตีนพลาสโตไซยานิน (plastocyanin) สำหรับพลาสโตควิโนนนั้นจะมีโครงสร้างที่คล้ายคลึงกับโคเอนไซม์ Q อันเป็นตัวขนส่งอิเล็กตรอนในไมโทคอนเดรีย



โครงสร้างของควิโนน (quinone)



Plastoquinone



Oxidized form of coenzyme Q
(quinone state)

การเกิดออกซิเจน

เมื่อ P680 ของโฟโตซิสเต็ม II สูญเสียอิเล็กตรอนไปหนึ่งตัว ก็จะอยู่ในสภาพออกซิไดส์ ดังนั้นจะต้องได้รับอิเล็กตรอนเข้ามาแทนที่ โดยจะรับจากน้ำ (H₂O) แต่อย่างไรก็ดี กลไกของการที่น้ำ 2 โมเลกุลจะให้ 4 อิเล็กตรอนไปกับ P680 แล้วได้เป็นออกซิเจนเกิดขึ้นโมเลกุลหนึ่งนั้น ยังไม่เป็นที่กระจ่างชัดนัก ทราบเพียงแต่ว่าปฏิกิริยานี้ต้องการ Mn²⁺

การเกิดออกซิเจนของโฟโตซิสเต็ม II

เมื่อ P680 ของโฟโตซิสเต็ม II สูญเสียอิเล็กตรอนไป ก็จะอยู่ในสภาพออกซิไดส์ จึงต้องได้รับอิเล็กตรอนเข้ามาเพื่อกลับสู่สถานะพื้น โดยในการนี้โมเลกุลของน้ำจะถูกสลายเป็น ½O₂, 2H⁺ และ 2e⁻ แล้ว 2e⁻ ถูกส่งไปให้ P680 ดังนั้น จะเห็นได้ว่า การเกิดออกซิเจน

1 โมเลกุลต้องสลายน้ำ 2 โมเลกุล และ P680 จะได้รับทั้งหมด 4 อิเล็กตรอน ปฏิกริยานี้ต้องการ Mn^{2+} ด้วย

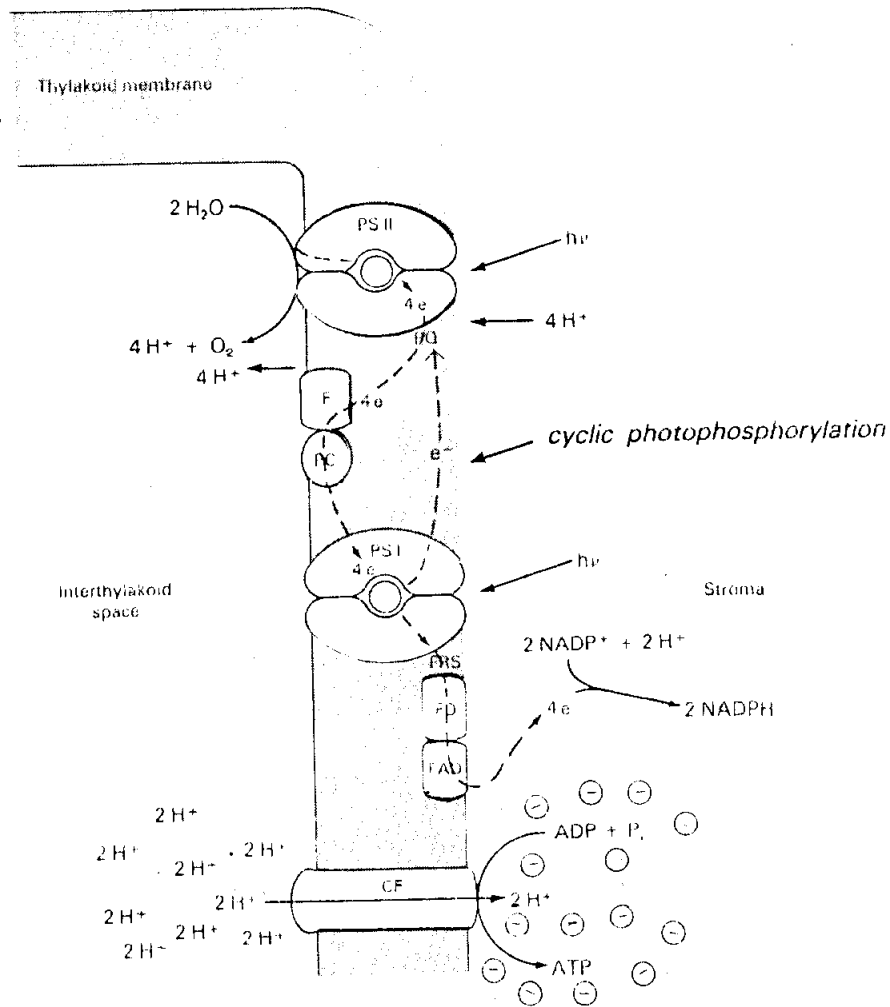
การเกิด ATP (photophosphorylation)

แบบไม่เป็นวงปิด (noncyclic)

ระหว่างทางที่อิเล็กตรอนจากตัวรับอิเล็กตรอนตัวแรกของโฟโตซิสเต็ม II จะไปยัง P700 นั้น จะเกิดการสร้าง ATP ขึ้นด้วย ขบวนการนี้เรียกว่า photophosphorylation (รูปที่ 9-7) อันเกิดขึ้นจากการที่มีโปรตอนไปสะสมอยู่ในช่องว่างระหว่างธิลาคอยด์ขณะที่เกิดการสังเคราะห์แสง โดยโปรตอนเหล่านี้มาจากการขนส่งอิเล็กตรอนของโฟโตซิสเต็ม I และการแตกตัวของน้ำในโฟโตซิสเต็ม II ทำให้มี proton gradient เกิดขึ้นระหว่างเยื่อธิลาคอยด์ แรงเคมีไฟฟ้าที่เกิดขึ้นนี้จะผลักดันให้เกิดการสร้าง ATP ขึ้นจาก ADP และ P_i จะเห็นได้ว่าการเกิด ATP ในกรณีนี้เกี่ยวข้องกับโฟโตซิสเต็มทั้งสอง และจะเรียกว่า noncyclic photophosphorylation เพื่อจะได้ไม่สับสนกับการเกิด ATP อีกประเภทหนึ่งคือ cyclic photophosphorylation อันเกิดในโฟโตซิสเต็ม I เท่านั้น

แบบวงปิด (cyclic)

จากรูปที่ 9-6 จะเห็นว่า อิเล็กตรอนจาก P700 ที่ถูกเร้าของโฟโตซิสเต็ม I เมื่อส่งไปยังตัวรับอิเล็กตรอนตัวแรกแล้ว อาจจะถูกส่งต่อไปตามระบบขนส่งอื่นที่ไม่ใช่ทางที่จะไปทำให้เกิด NADPH ก็ได้ ระบบขนส่งที่กล่าวถึงนี้มีลักษณะเป็นวงปิด กล่าวคือ อิเล็กตรอนจะถูกส่งวนกลับไปยัง P700 สำหรับตัวรับอิเล็กตรอนในขบวนการนี้เท่าที่ทราบประกอบด้วยไซโตโครม b_6 พลาสโตควิโนน ไซโตโครมเอฟ และพลาสโตไซยานิน ระหว่างที่ขนส่งอิเล็กตรอนไปตามลูกโซ่ วงปิดนี้จะมีการปล่อยพลังงานออกมา ซึ่งพลังงานบางส่วนจะทำให้เกิดการสร้าง ATP ขึ้น (cyclic photophosphorylation) โดยการที่จะเกิด ATP ได้นั้นขึ้นกับปริมาณของ $NADP^+$ ด้วย กล่าวคือ ถ้า $NADP^+$ มีปริมาณไม่เพียงพอที่จะรับอิเล็กตรอนจากโฟโตซิสเต็ม I เพื่อไปเกิดเป็น NADPH แล้ว ในกรณีนี้จะมีการสังเคราะห์ ATP ขึ้นได้ สำหรับโฟโตซิสเต็ม II จะไม่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ ATP แบบ cyclic photophosphorylation นี้เลย



รูปที่ 9-7 แผนผังแสดงโฟโตซิสเต็ม I, II และขบวนการ photophosphorylation
ตัวย่อที่ใช้มีดังนี้

PS I และ II คือ โฟโตซิสเต็ม I และ II

hv คือ พลังงานแสง

PQ คือ พลาสโตควิโนน

F คือ ไซโตโครมเอฟ

PC คือ พลาสโตไซยานิน

FRS คือ ferredoxin-reducing substance

FD คือ เฟอริดอกซิน

FAD คือ ferredoxin-NADP⁺ oxidoreductase

CF คือ coupling factor

สรุปการเกิด ATP, NADPH และออกซิเจน

จากรูปที่ 9-7 สรุปได้ว่า ออกซิเจน 1 โมเลกุลจะเกิดจากการสลายน้ำ 2 โมเลกุล ปฏิกิริยานี้จะให้อิเล็กตรอนและโปรตอนอย่างละ 4 ตัวด้วย ซึ่งอิเล็กตรอน 4 ตัวนี้จะไปทำให้เกิด 2 NADPH สำหรับการเกิด ATP นั้น เนื่องมาจากว่าทุก 3 โปรตอน (H^+) ไม่ว่าจะโปรตอนที่อยู่ในช่องว่างระหว่างธิลาคอยด์ หรือจะเป็นโปรตอนจากการสลายตัวของน้ำ จากขบวนการขนส่งอิเล็กตรอนช่วงโฟโตซิสเต็ม II ไปยังโฟโตซิสเต็ม I หรือจาก cyclic photophosphorylation ก็ดี จะทำให้เกิด 1 ATP ได้ทั้งสิ้น ดังนั้นเมื่อรวมแล้วจะได้ว่า ทุก ๆ 2 โมเลกุลของน้ำที่ถูกใช้ไปโดยโฟโตซิสเต็ม II จะทำให้เกิด 3 ATP สิ่งที่น่าสังเกตประการหนึ่งก็คือ ทั้ง NADPH และ ATP นั้นจะเกิดขึ้นในส่วนสโตรมาของคลอโรพลาสต์ อันเป็นสถานที่ ๆ เกิดขบวนการช่วงที่สอง

สรุปการเคลื่อนย้ายอิเล็กตรอนในขบวนการช่วงแรก

สำหรับขบวนการช่วงแรกที่เกิดในสาหร่ายและพืชสีเขียว นั้น ถ้าจะสรุปการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนทั้งในโฟโตซิสเต็ม I และ II แล้ว จะได้ว่าอิเล็กตรอนจากน้ำจะถูกส่งไปให้ $NADP^+$ ดังปฏิกิริยา



$$(E'_0 = -0.32 \text{ V})$$

$$(E'_0 = +0.82 \text{ V})$$

การส่งผ่านอิเล็กตรอนในที่นี้ จะตรงกันข้ามกับที่พบในไมโทคอนเดรีย ดังนั้นเมื่อดูผิวเผิน ๆ จึงเหมือนกับว่า ขบวนการช่วง light reactions นี้ไม่เป็นไปตามกฎของ Maxim ซึ่งกล่าวว่า ในปฏิกิริยารีดอกซ์ ตัวที่มี standard reduction potential เป็นบวกมากกว่าจะเป็นตัวถูกรีดิวซ์ สำหรับขบวนการสังเคราะห์แสงที่เป็นเช่นนี้ก็เพราะพลังงานแสงที่เข้าสู่ระบบไปเป็นตัวทำให้เกิดการรีดิวซ์ $NADP^+$ อันดูเหมือนว่าขัดกับหลักเทอร์โมไดนามิกส์ แต่อย่างไรก็ตาม ถ้าดูในแต่ละช่วงของการขนส่งอิเล็กตรอนของวิถีแล้ว จะพบว่าแต่ละปฏิกิริยานั้นประพศิตตามกฎของ Maxim

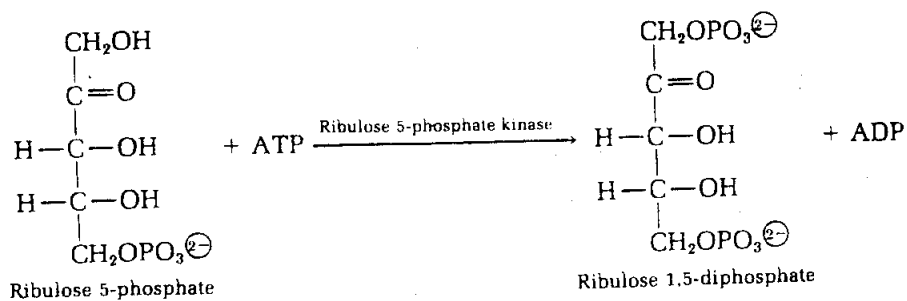
ขบวนการช่วงที่สอง (dark reactions)

ในขณะที่ขบวนการช่วงแรกใช้ปฏิกิริยาที่พบเฉพาะในสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้นั้น ขบวนการช่วงที่สองซึ่งเป็นการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์และผลิตน้ำตาลกลับใช้เอนไซม์ที่พบทั่วไปแม้ในสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงไม่ได้ อันได้แก่ เอนไซม์ของกลัยโคไลซิสและวิถีเพนโทส-ฟอสเฟต ในการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรตนี้ต้องใช้ ATP และ NADPH ที่ได้จากขบวนการช่วงแรกเข้ามาร่วมด้วย โดยผู้ค้นพบวิถีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เป็นคนแรก คือ Melvin Calvin (ได้รับรางวัลโนเบลในปีคริสตศักราช 1961) และคณะ ซึ่งเสนอแนะออกมาเป็นวัฏจักรแคลวิน (Calvin cycle) ในวัฏจักรนี้จะกล่าวถึงการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ ตลอดจนกล่าวถึงอีก 2 วิธี คือวิถีการสังเคราะห์กลูโคส โดยมีคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกตรึงเป็นส่วนประกอบอยู่ด้วย กับวิถีการสังเคราะห์ไรบูโลส 5-ฟอสเฟต (ribulose 5-phosphate) อันเป็นสารเริ่มต้นที่จะทำให้เกิดไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟต (ribulose 1, 5-diphosphate, RuDP) ซึ่งเป็นตัวรับคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรแคลวินช่วงแรก ปฏิกิริยาทั้งหลายที่เกี่ยวข้องกับการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์โดยขบวนการสังเคราะห์แสงนี้ จะแตกต่างจากปฏิกิริยาของวิถีเพนโทสฟอสเฟตและกลัยโคไลซิสธรรมดาตรงที่เกิดในสโตรมาของคลอโรพลาสต์ มิใช่เกิดในไซโทซอลตามปกติ

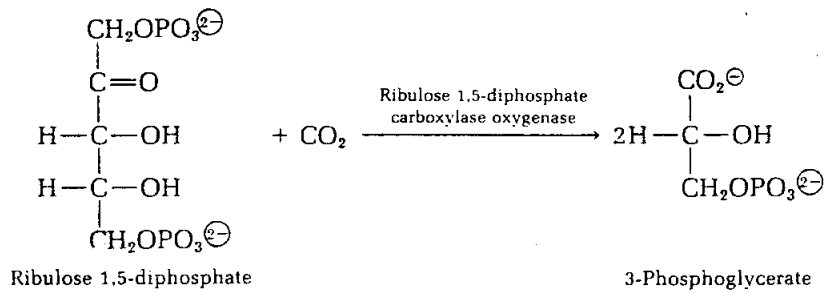
วัฏจักรแคลวินช่วงแรก

ช่วงนี้จะเป็นการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปในไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟต (RuDP หรือ ribulose 1, 5-bisphosphate) แล้วเกิดปฏิกิริยาต่อไปจนได้ไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟตเกิดขึ้น ทั้งหมดจะมีด้วยกัน 5 ปฏิกิริยา และเกิดขึ้นในส่วนสโตรมาทั้งสิ้น

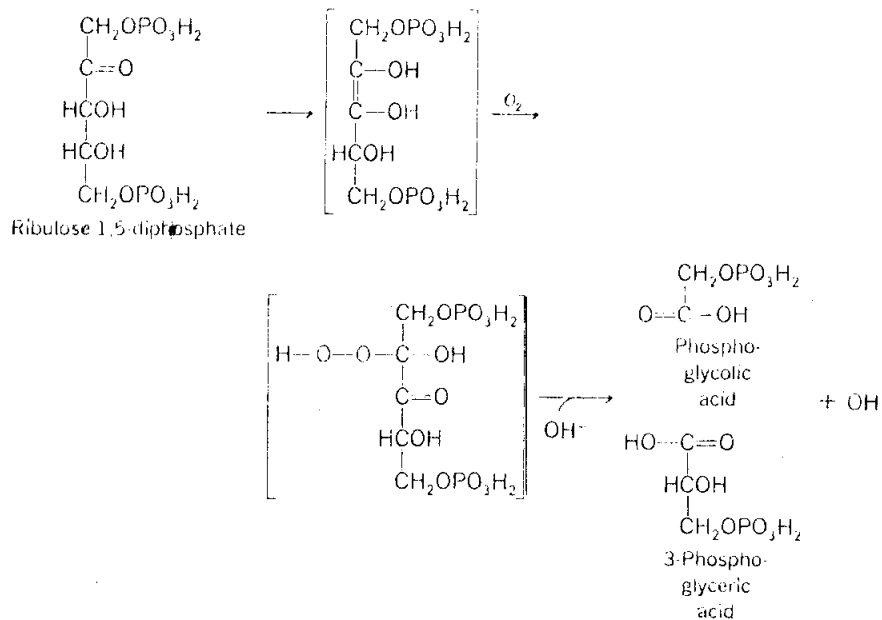
ปฏิกิริยาแรกคือการเคลื่อนย้ายหมู่ฟอสเฟตจาก ATP ไปยังไรบูโลส 5-ฟอสเฟตแล้วได้ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟตขึ้น โดยเอนไซม์ที่ใช้ได้แก่ ไรบูโลส 5-ฟอสเฟตไคเนส



ต่อไปปฏิกิริยาที่สองจะเป็นการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปในไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟต ทำให้ได้ตัวกลางที่มีคาร์บอน 6 ตัวเกิดขึ้น แล้วตัวกลางนี้จะแตกตัวออกเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท จำนวน 2 โมเลกุลอีกต่อหนึ่ง ปฏิกิริยาย่อยทั้งสองนี้ใช้เอนไซม์ตัวเดียวกันคือ ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส

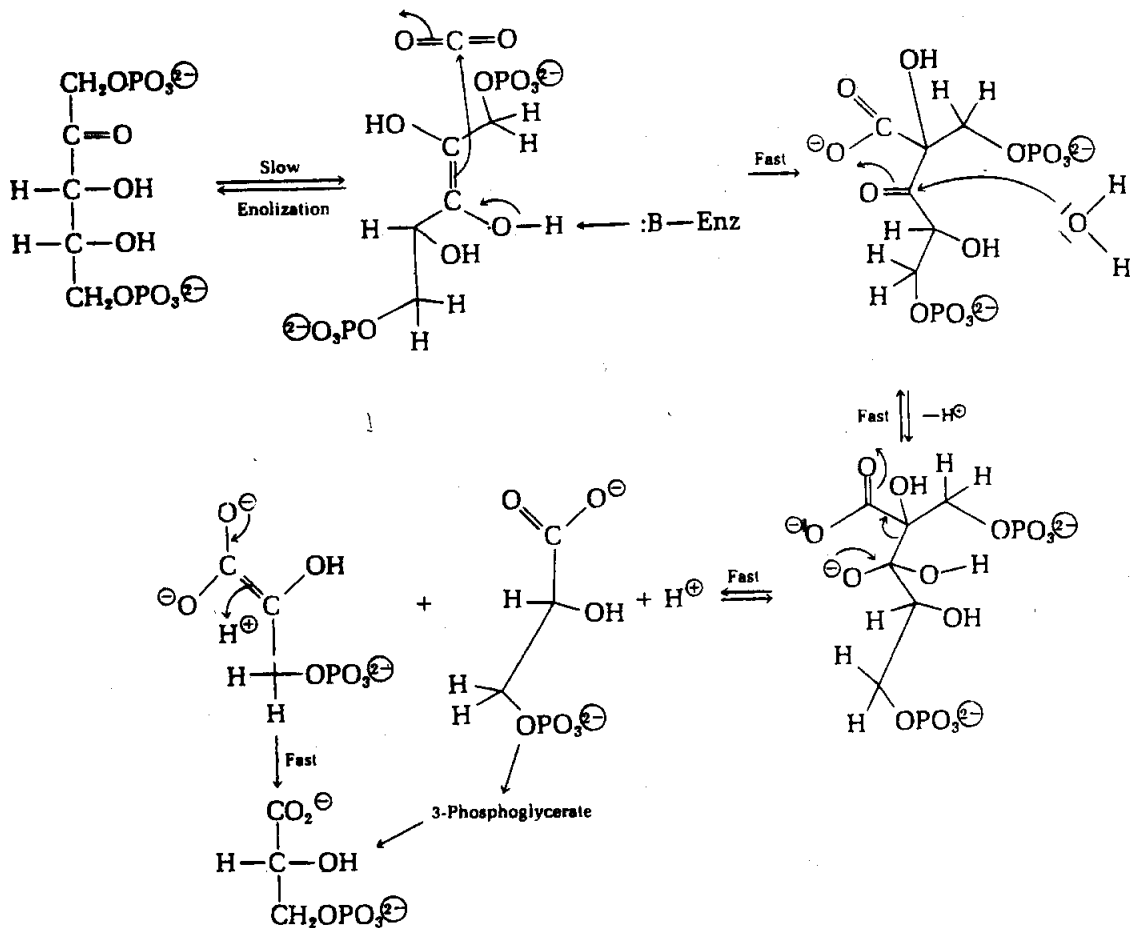


เอนไซม์ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส นอกจากจะพบในขบวนการสังเคราะห์แสงแล้ว ยังพบในขบวนการหายใจของพืชด้วย โดยในขบวนการหลังจะทำหน้าที่เป็นโมโนออกซิเจเนส เร่งปฏิกิริยาแรกขบวนการหายใจ ซึ่งเป็นปฏิกิริยาระหว่างไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟตกับออกซิเจน แล้วได้ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท กับ 2-ฟอสโฟกลัยโคลเลท (2-phosphoglycolate)



รายละเอียดของเอนไซม์ตัวนี้แม้ยังไม่ทราบมากนัก แต่ก็มีหลักฐานบางประการยืนยันว่า คาร์บอนไดออกไซด์และออกซิเจนจะแข่งขันกันในการเข้าร่วมตัว ณ บริเวณเดียวกันบนเอนไซม์ ซึ่งการแข่งขันกันนี้ก็จะเป็นเครื่องชี้ถึงอัตราในการเกิดการสังเคราะห์แสงและการหายใจของพืชนั่นเอง

ถ้าจะพิจารณาทางด้านโครงสร้างของไรบูลอส 1, 5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจนเนส จะพบว่ามันน้ำหนักโมเลกุลประมาณ 550,000 ดาลตัน และประกอบด้วย 2 หน่วยย่อย คือหน่วยย่อยใหญ่ (น้ำหนักโมเลกุลประมาณ 55,000 ดาลตัน) กับหน่วยย่อยเล็ก (น้ำหนักโมเลกุลประมาณ 14,000 ดาลตัน) ในรูปที่ว่องไวจะมี 16 โปรโตเมอร์ ซึ่งเป็นหน่วยย่อยเล็กและหน่วยย่อยใหญ่อย่างละ 8 หน่วย สิ่งที่น่าสนใจอีกประการก็คือ หน่วยย่อยใหญ่จะถูกแปลรหัสออกมาจาก -

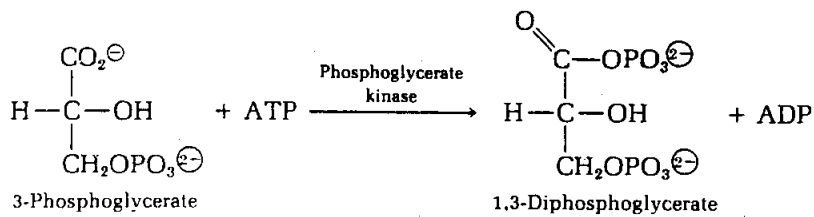


รูปที่ 9-8 กลไกการทำงานของเอนไซม์ไรบูลอส 1, 5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจนเนส

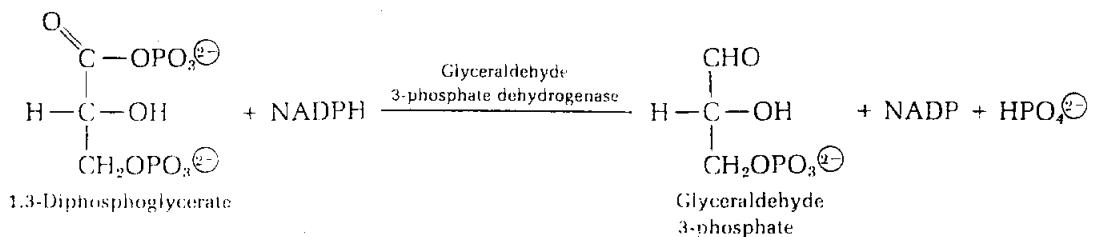
DNA ของคลอโรพลาสต์ ในขณะที่หน่วยย่อยเล็กจะถูกแปลรหัสจาก DNA ของนิวเคลียส

สำหรับกลไกของปฏิกิริยาที่สองนี้แสดงในรูปที่ 9-8 โดยจะมีการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทก่อน คือที่คาร์บอนตำแหน่ง 2 และ 3 จะเกิดรูปแบบอินอล (enol) ขึ้น ทำให้ที่คาร์บอนตำแหน่ง 2 เป็น carbanion center จึงรับคาร์บอนไดออกไซด์เข้ามาได้ เกิดเป็น 2-carboxy-3-ketoribitol 1, 5-diphosphate ซึ่งจะถูกไฮโดรไลซ์ต่อไปได้ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท 2 โมเลกุล โดยคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกตรึงเข้ามาจะปรากฏอยู่ที่หมู่คาร์บอกซิลของฟอสโฟกลีเซอเรทตัวหนึ่ง

ฟอสโฟกลีเซอเรทจากปฏิกิริยาที่สองจะถูกเติมหมู่ฟอสเฟทในปฏิกิริยาที่สาม ซึ่งใช้เอนไซม์ฟอสโฟกลีเซอเรทไคเนส แล้วได้ 1, 3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท

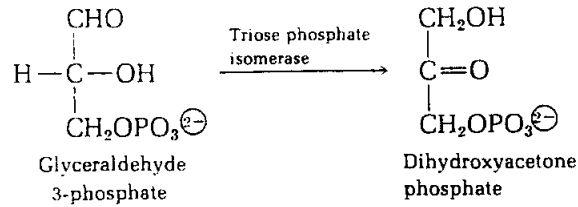


ปฏิกิริยาที่สี่ ไดฟอสโฟกลีเซอเรทจะถูกรีดิวซ์หมู่เอซิลฟอสเฟทด้วยเอนไซม์กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟท ดีไฮโดรจีเนส แล้วเกิดเป็นอัลดีไฮด์คือกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทขึ้น โดยเอนไซม์กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทดีไฮโดรจีเนสของคลอโรพลาสต์สามารถใช้ NADPH เป็นโคเอนไซม์ได้ ซึ่งแตกต่างจากเอนไซม์ตัวเดียวกันนี้ของขบวนการกลัยโคไลซิสซึ่งจะใช้ NADH เป็นโคเอนไซม์ ข้อที่น่าสังเกตอีกประการก็คือ ATP ที่ใช้ในปฏิกิริยาที่สาม และ

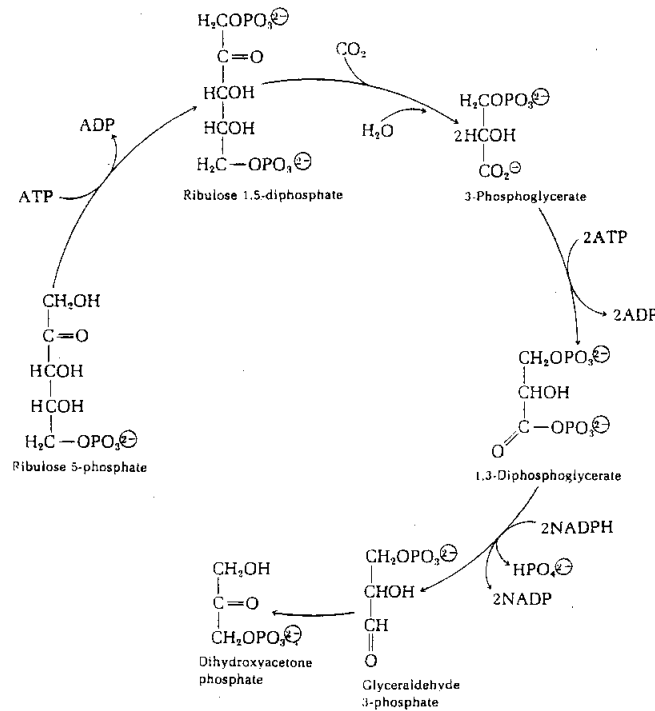


NADPH ที่ใช้ในปฏิกิริยาที่สี่นี้ ต่างก็ได้มาจากช่วงแรกของการสังเคราะห์แสงคือช่วง light reactions นั้นเอง

จากนี้ก็จะมาถึงปฏิกิริยาที่ห้าซึ่งเป็นปฏิกิริยาสุดท้ายของวัฏจักรแคลวินช่วงแรก โดยกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟตจะถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต จากการทำงานของเอนไซม์ไตรโอสฟอสเฟตไอโซเมอเรส

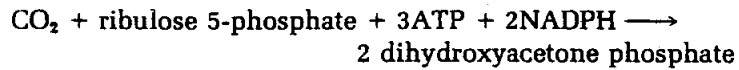


ดังนั้นถ้าจะสรุปช่วงแรกของวัฏจักรแคลวินแล้ว จะได้เป็นแผนผังตามรูปที่ 9-9 ซึ่งในช่วงนี้เป็นขบวนการที่ใช้พลังงานมาก แต่อย่างไรก็ตาม พลังงานเหล่านี้คือ NADPH และ



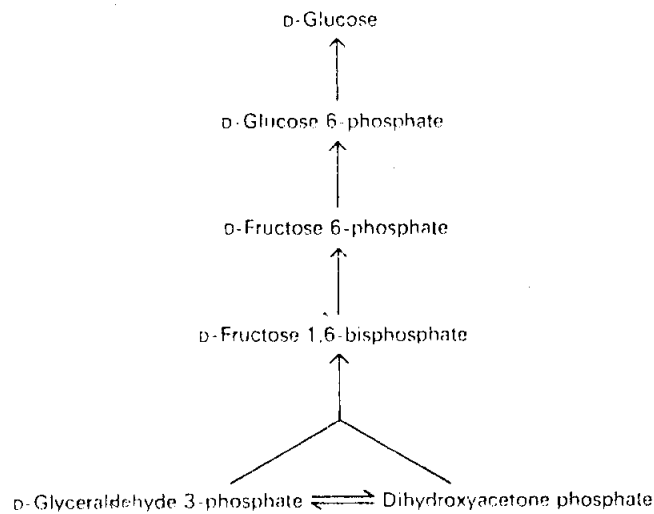
รูปที่ 9-9 แผนผังแสดงช่วงแรกของวัฏจักรแคลวิน

ATP ก็ได้มาอย่างเพียงพอจากช่วงแรกของขบวนการสังเคราะห์แสงนั่นเอง สำหรับปฏิกิริยารวมของการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรแคลวินช่วงแรก จะเขียนได้เป็น



วัฏจักรแคลวินช่วงหลัง

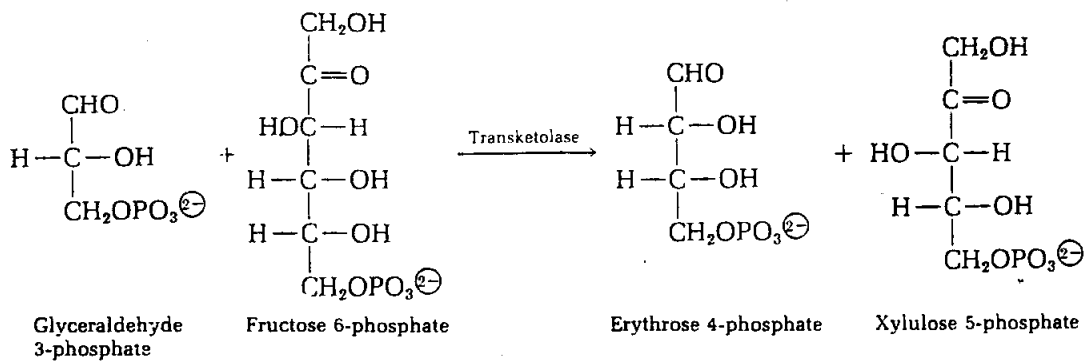
ไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟตที่ได้จากวัฏจักรแคลวินช่วงแรกจะถูกใช้ไปได้ 2 ทาง คือ ประมาณ 17% จะเข้าขบวนการกลูโคสไอน์โอเจเนซิสเพื่อไปเกิดเป็นกลูโคส (รูปที่ 9-10) ส่วนอีกประมาณ 83% ที่เหลือจะถูกเปลี่ยนไปเป็นไรบูโลส 5-ฟอสเฟต เพื่อเข้าสู่วัฏจักรแคลวินช่วงแรกใหม่ต่อไป



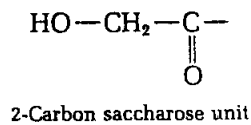
รูปที่ 9-10 การเกิดกลูโคสจากไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต

ปฏิกิริยาช่วงหลังเริ่มจากการที่เอนไซม์ทรานส์คีโตเลส (transketolase) เปลี่ยนฟรุคโตส 6-ฟอสเฟต (คาร์บอน 6 ตัว) และกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟต (คาร์บอน 3 ตัว) ไปเป็น

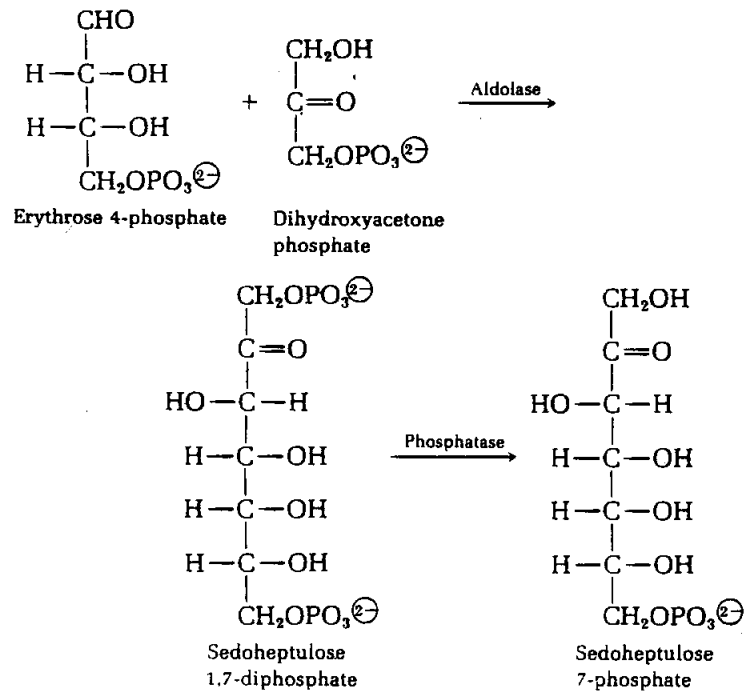
อีริทโรส 4-ฟอสเฟต (คาร์บอน 4 ตัว) และไซลูลอส 5-ฟอสเฟต (คาร์บอน 5 ตัว)



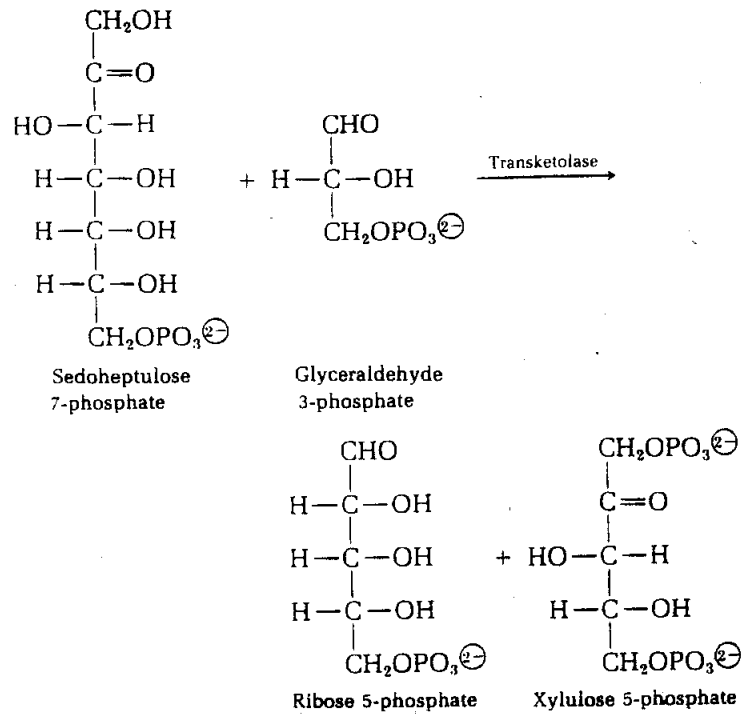
ทรานส์คีโตเลสเป็นเอนไซม์ที่ต้องการไรอามีนไพโรฟอสเฟต (thiamine pyrophosphate) ในการทำงาน โดยหน้าที่ของเอนไซม์นี้ได้แก่การเคลื่อนย้ายหน่วยของแซคคาไรสที่มีคาร์บอน 2 ตัว



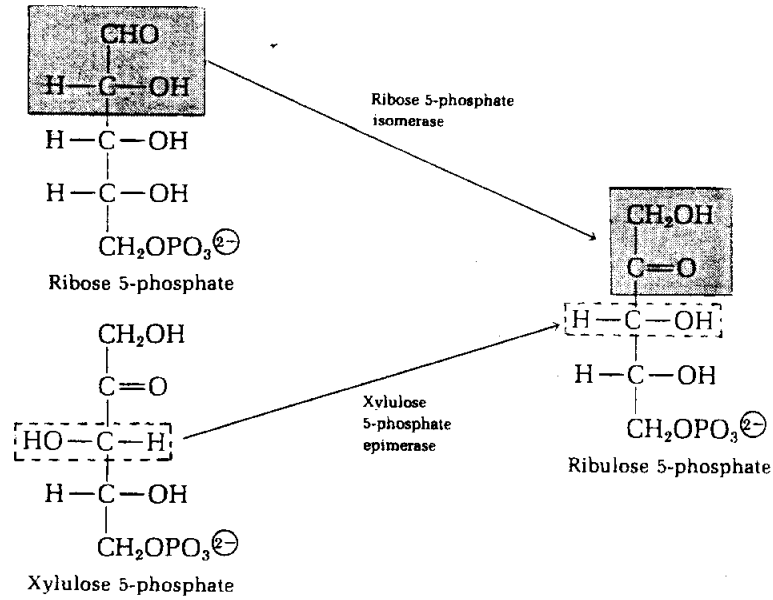
ต่อไปอีริทโรส 4-ฟอสเฟตจะรวมตัวกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต ได้เป็นเซโดเฮปทูโลส 1,7-ไดฟอสเฟต (คาร์บอน 7 ตัว) โดยใช้เอนไซม์อัลโดเลส (aldolase) แล้วเอนไซม์ฟอสฟาเทสจะมาตัดฟอสเฟตเอสเทอร์ที่คาร์บอนตำแหน่ง 1 ออก เกิดเป็นเซโดเฮปทูโลส 7-ฟอสเฟต



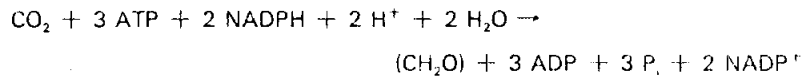
เซโดเฮปทูโลส 7-ฟอสเฟตจะเป็นสับสเตรทคู่กับกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟตต่อไปในปฏิกิริยาของทรานส์คีโตเลส แล้วเกิดเป็นน้ำตาลที่มี 5 คาร์บอนสองตัวด้วยกัน คือ ไรโบส 5-ฟอสเฟตกับไซลูลูโลส 5-ฟอสเฟต



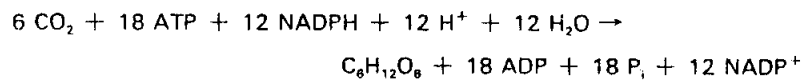
ขั้นตอนสุดท้าย ไรโบส 5-ฟอสเฟตและไซลูโลส 5-ฟอสเฟต จะถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นไรบูโลส 5-ฟอสเฟต โดยใช้เอนไซม์ไอโซเมอเรสและอีพิเมอเรส (epimerase) ของวิถีเพนโตสฟอสเฟตตามลำดับ

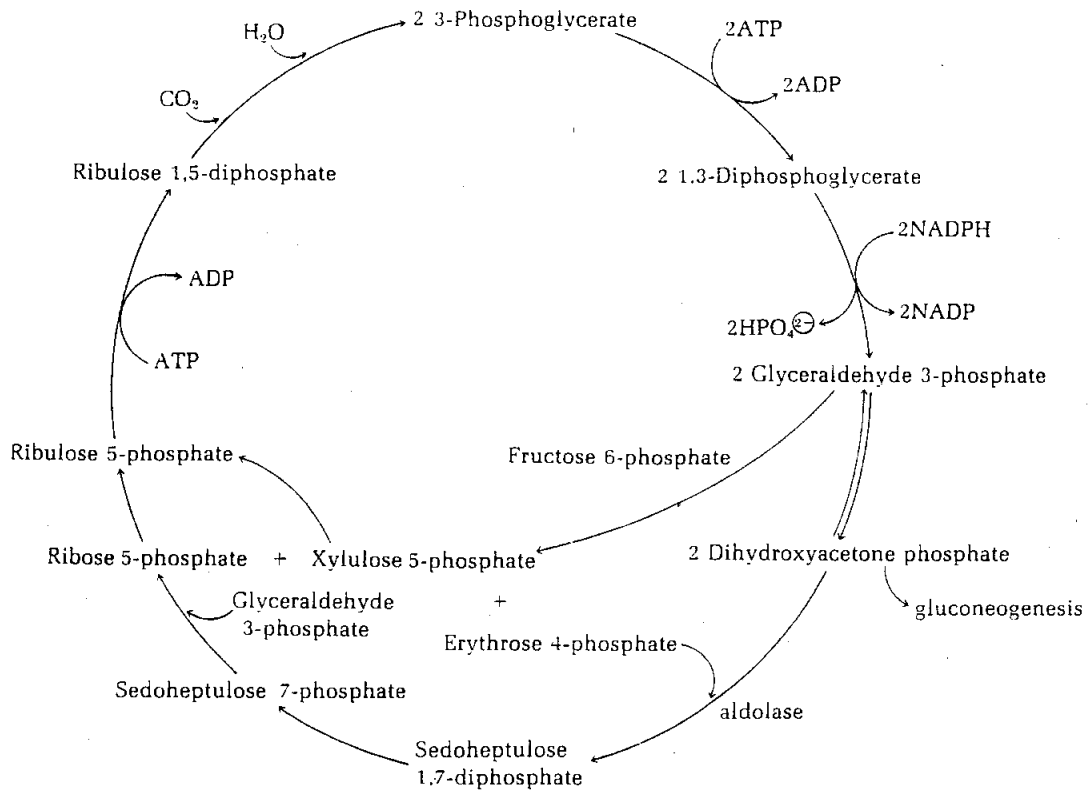


เมื่อรวมทั้งสองช่วงเข้าด้วยกันแล้ว จะได้แผนผังของวัฏจักรแคลวินที่สมบูรณ์ตามรูปที่ 9-11 สำหรับปฏิกิริยารวมของวัฏจักรนี้ เขียนได้ว่า



นั่นคือในแต่ละรอบของวัฏจักรแคลวิน จะสามารถตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ 1 ตัว โดยใช้ 3 ATP และ 2 NADPH แต่กลูโคสแต่ละโมเลกุลมีคาร์บอน 6 ตัว ดังนั้นต้องเกิดวัฏจักรแคลวิน 6 รอบ ซึ่งเขียนเป็นสมการได้ดังนี้





รูปที่ 9-11 วัฏจักรแคลวินที่สมบูรณ์

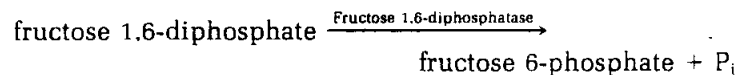
เมื่อได้กลูโคสแล้ว พืชก็จะนำกลูโคสไปใช้ประโยชน์ต่อไป

การควบคุมวัฏจักรแคลวิน

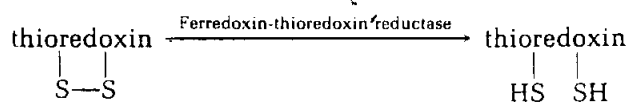
หน้าที่สำคัญของวัฏจักรแคลวินคือการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์โดยใช้เอนไซม์ไรบูลอส 1, 5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส ดังนั้นเอนไซม์นี้จึงเป็นศูนย์กลางของการควบคุมระบบ ความว่องไวของเอนไซม์นี้เกี่ยวข้องกับอย่างใกล้ชิดกับช่วง light reactions ของขบวนการ

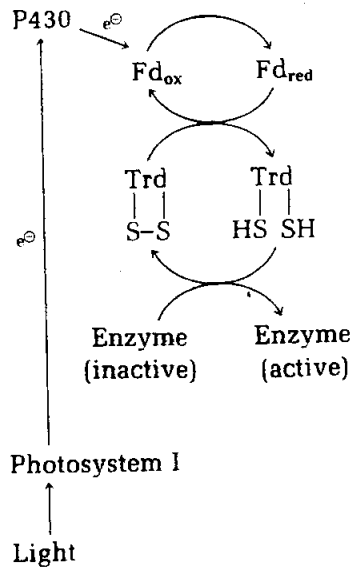
สังเคราะห์แสง กล่าวคือ ขณะที่ได้รับแสง ส่วนสโตรมาของคลอโรพลาสต์จะมีความเป็นเบสเพิ่มขึ้น เนื่องจากมีโปรตอนผ่านเข้าไปในช่องว่างระหว่างทิลลาคอยด์ ในสภาวะนี้ pH จะเพิ่มจาก 7 เป็น 9 ซึ่งทำให้ไรโบโลส 1,5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสมีความว่องไวมากขึ้น นั่นก็คือ แสงจะไปเพิ่มความว่องไวของเอนไซม์ตัวนี้ นอกจากแสงแล้ว NADPH และ Mg^{2+} ก็ช่วยกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์นี้ด้วย

แสงจะควบคุมเอนไซม์ไรโบโลส 1,5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสได้อีกวิธีหนึ่ง ซึ่งเป็นทางอ้อม โดยการไปควบคุมความว่องไวของเอนไซม์ฟรุกโตส 1,6-ไดฟอสฟาเทสในคลอโรพลาสต์ อันใช้ในปฏิกิริยา



ผลิตภัณฑ์จากปฏิกิริยาคือฟรุกโตส 6-ฟอสเฟตจะกระตุ้นไรโบโลส 1,5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส ในขณะที่สับสเตรทของปฏิกิริยา คือ ฟรุกโตส 1,6-ไดฟอสเฟตจะยับยั้งไรโบโลส 1,5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส นอกจากนี้แสงยังสามารถกระตุ้นเอนไซม์อีก 3 ตัวในวัฏจักรแคลวินอันได้แก่ เอนไซม์เซโตเฮปทุโลส 1,7-ไดฟอสฟาเทส กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟตดีไฮโดรจีเนส และไรโบโลส 5-ฟอสเฟตไคเนสได้ด้วย โดยใช้กลไกดังแสดงในรูปที่ 9-12 กล่าวคือเมื่อพลังงานแสงถูกดูดกลืนไว้โดยโฟโตซิสเต็ม I แล้ว อิเล็กตรอนก็จะถูกส่งผ่านไปจนถึงเฟอร์ริดอกซิน ทำให้เฟอร์ริดอกซินถูกรีดิวซ์ จากนั้นสมมูลรีดิวซ์จะถูกส่งต่อไปยังโปรตีนตัวหนึ่งคือไทโอรีดอกซิน แล้วไปทำให้โปรตีนตัวนี้อยู่ในสภาพรีดิวซ์ดังปฏิกิริยา

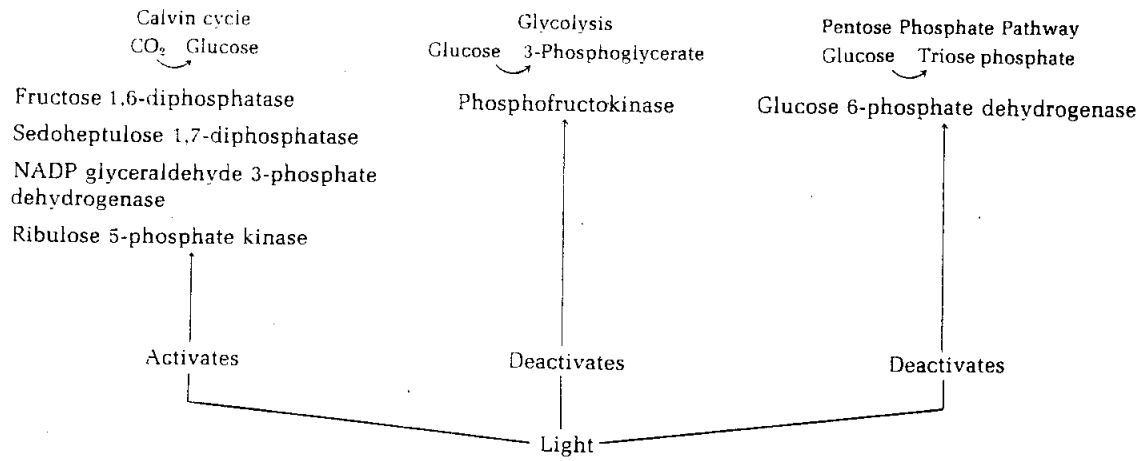




รูปที่ 9-12 การกระตุ้นแอนไซม์ฟรุกโตส 1,6-ไดฟอสฟาเทส เซโคเฮปทุโลส 1,7-ไดฟอสฟาเทส ไบบูโลส 5-ฟอสเฟตไคเนส และกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟตดีไฮโดรจีเนสโดยแสง
 ตัวย่อที่ใช้ Fd คือ เฟอริดอกซิน
 Trd คือ ไทโอรีดอกซิน

ไทโอรีดอกซินในสภาพรีดิวส์นี้ จะมีความสามารถไปกระตุ้นการทำงานของแอนไซม์ทั้งสี่ชนิดที่กล่าวมาแล้วได้

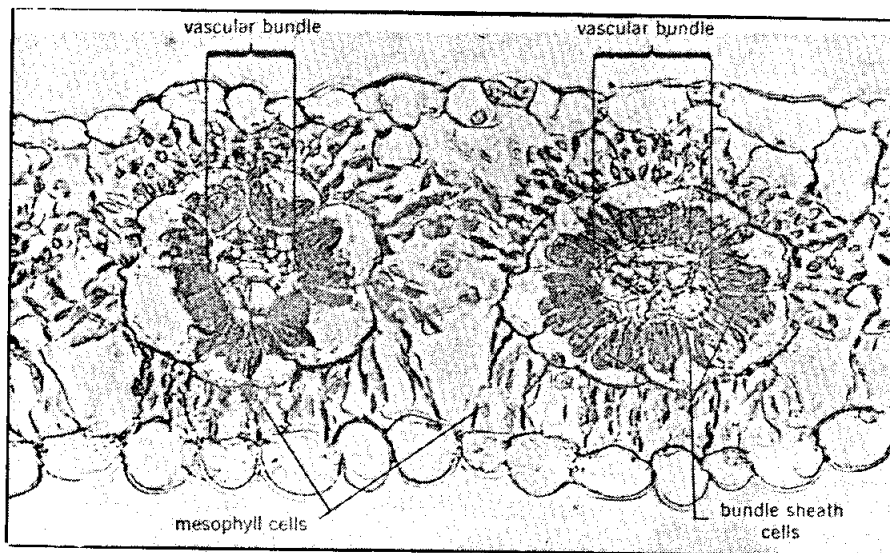
ในเวลากลางวัน พืชจะดูดกลืนพลังงานจากแสงอาทิตย์ แล้วใช้ไปใน light reactions ของขบวนการสังเคราะห์แสงเพื่อสร้างเป็นคาร์โบไฮเดรตขึ้น ส่วนในเวลากลางคืน พืชจะประพฤติตัวเหมือนสัตว์ คือจะได้รับพลังงานมาจากกลัยโคไลซิสและวัฏจักรออกซิเดทีฟเพนโทสเฟส ปฏิกิริยาทั้งสองประเภทจะเกิด ณ ที่เดียวกันคือภายในคลอโรพลาสต์ โดยฟรุกโตส 1,6-ไดฟอสฟาเทสจะเป็นแอนไซม์สำคัญที่ควบคุมขบวนการกลูโคสิโอเจเนซิส (สังเคราะห์กลูโคส) และฟอสโฟฟรุกโตไคเนสจะควบคุมกลัยโคไลซิส (สลายกลูโคส) ขบวนการสังเคราะห์และสลายกลูโคสนี้จะเกิดต่างเวลากัน โดยมีแสงเป็นตัวควบคุม รูปที่ 9-13 จะแสดงถึงผลของแสงที่มีต่อแอนไซม์ของปฏิกิริยาทั้งหลายที่เกิดในคลอโรพลาสต์



รูปที่ 9-13 ผลของแสงที่มีต่อความว่องไวของเอนไซม์ต่าง ๆ ในวัฏจักรแคลวิน กลัยโคไลซิส และวิถีเพนโทสฟอสเฟต

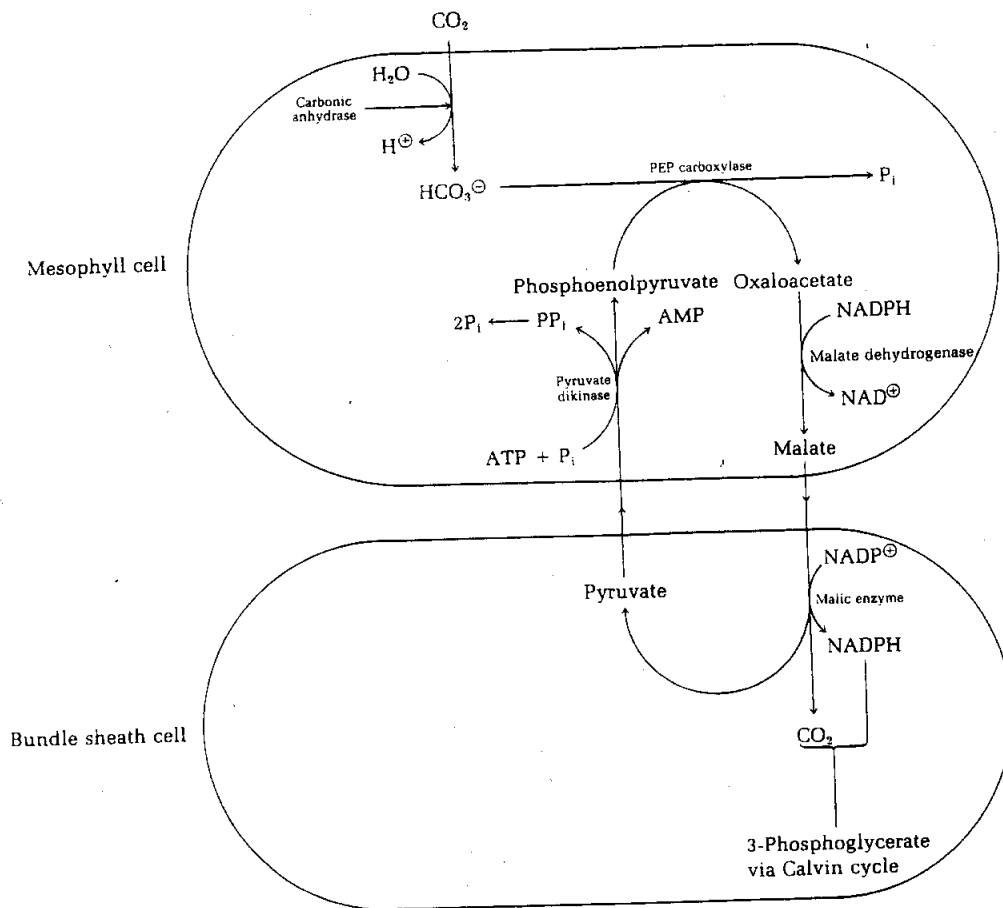
วิถี C₄ (C₄ pathway)

ในปีคริสต์ทศวรรษ 1960 แฮทช์ (M.D. Hatch) และสลัค (C.R. Slack) ได้ค้นพบว่า



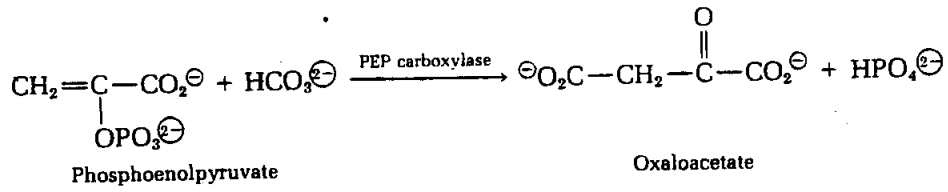
รูปที่ 9-14 รูปแสดงเมโซฟิลล์และบันเดิลชีทเซลล์

พืชดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์โดยใช้เซลล์ชนิดหนึ่งคือเมโซฟิลล์เซลล์ (mesophyll cells) (รูปที่ 9-14) ซึ่งอยู่ในไซโทพลาสม โดยที่เซลล์เหล่านี้จะอยู่ที่ผิวหน้าของใบไม้และสัมผัสกับอากาศโดยตรง สำหรับตัวรับคาร์บอนไดออกไซด์ ก็คือฟอสโฟอินอลไพรูเวท (PEP) ซึ่งจะเปลี่ยนเป็นออกซาโลอะซีเตท (รูปที่ 9-15) จากนั้นจะถูกรีดิวซ์ต่อได้มาเลท หรือเกิดทรานส์อิมเนชันได้ออกซาเลต มาเลทจากเมโซฟิลล์จะถูกส่งผ่านไปยังบันเดิลชีทเซลล์ (bundle sheath cells) อันเป็นสถานที่เกิดวัฏจักรแคลวิน แล้วคาร์บอนไดออกไซด์จะหลุดออกเป็นอิสระเพื่อเข้าสู่วัฏจักรแคลวินต่อไป สำหรับผลิตภัณฑ์ที่เกิดขึ้นคือไพรูเวท จะถูกส่งกลับไปเมโซฟิลล์เพื่อเปลี่ยนให้กลับเป็นฟอสโฟอินอลไพรูเวทอีกครั้งหนึ่ง ดังนั้นจะเห็นว่าวิถี C_4 ทำหน้าที่นำคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปที่บันเดิลชีทเซลล์ เพื่อให้วัฏจักรแคลวินเกิดได้อย่างมีประสิทธิภาพ วิถี C_4 นี้แต่เดิมคิดว่าเกิดเฉพาะในหญ้าเขตร้อนบางชนิดเท่านั้น แต่ในปัจจุบันปรากฏว่ามีพืชจำนวนมากที่ใช้วิถีนี้

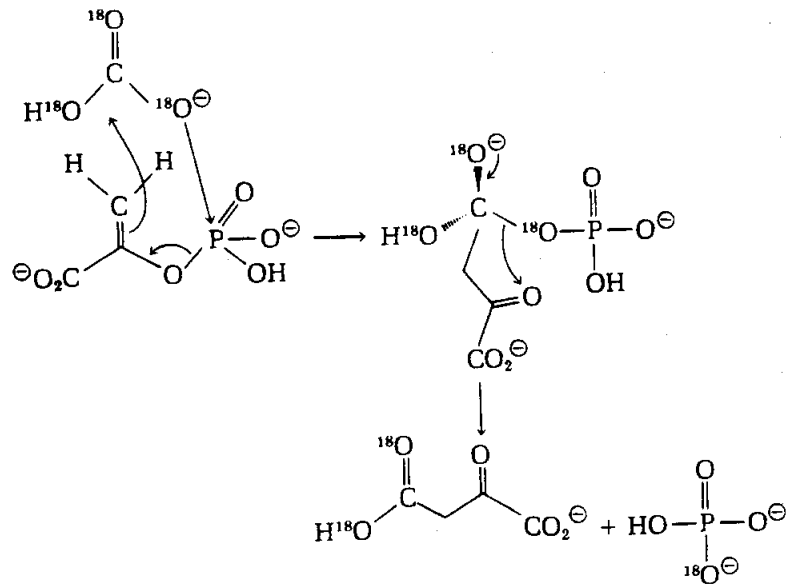


รูปที่ 9-15 แผนผังของวิถี C_4

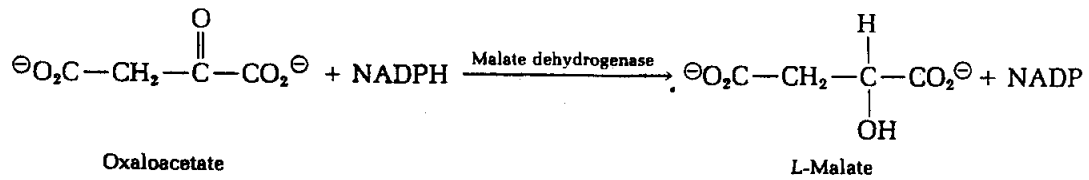
รายละเอียดแต่ละขั้นตอนของวิถี C₄ เริ่มจากคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกดูดกลืนเข้าสู่เมโซฟิลล์เซลล์ และด้วยการทำงานของเอนไซม์คาร์บอนิกแอนไฮเดรส (carbonic anhydrase) ก็จะถูกเปลี่ยนไปเป็นไบคาร์บอเนต ซึ่งจะทำปฏิกิริยาต่อไปกับฟอสโฟอีนอลไพรูเวต ดังปฏิกิริยา



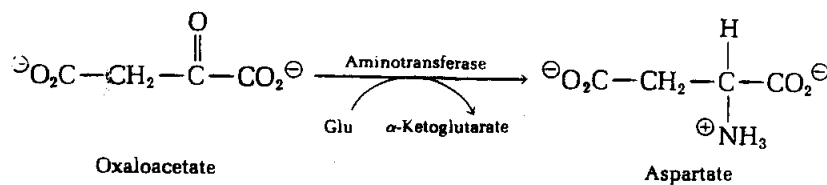
ถ้าใช้ไบคาร์บอเนตที่ออกซิเจนอะตอมเป็นสารรังสี (¹⁸O) จะพบว่า ¹⁸O 2 อะตอม จะปรากฏอยู่ในออกซาโลซีเตต ส่วน ¹⁸O อีก 1 อะตอมจะอยู่ในออร์โทฟอสเฟต ซึ่งกลไกการทำงานของฟอสโฟอีนอลไพรูเวตคาร์บอกซีเลส จะเป็นดังนี้



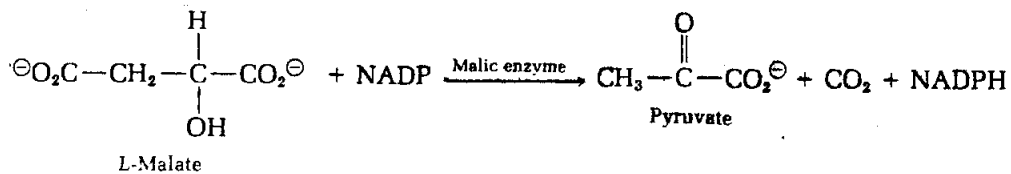
ต่อไปออกซาโลซีเตทจะถูกรีดิวส์เป็นมาเลท แล้วมาเลทก็จะถูกส่งเข้าไปยังบันเดิลชีทเซลล์



ในบางกรณีออกซาโลซีเตทอาจจะเกิดทรานส์อะมิเนชันได้แอสพาเตท แล้วส่งต่อไปยังบันเดิลชีทเซลล์เช่นกัน

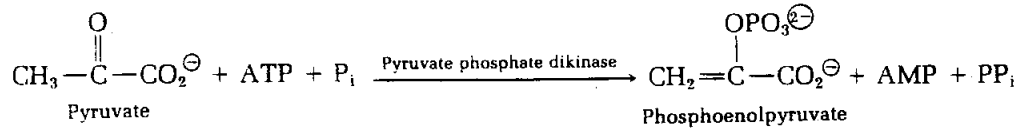


เมื่อไปถึงบันเดิลชีทเซลล์แล้ว มาเลทจะถูกดึงคาร์บอนออก 1 ตัว เกิดเป็นไพรูเวทขึ้น

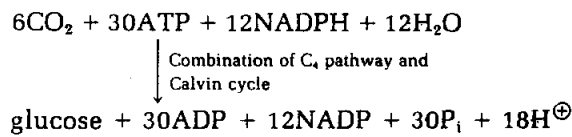


สำหรับแอสพาเตทจะต้องเกิดทรานส์อะมิเนชันอีกครั้งหนึ่ง ได้เป็นออกซาโลซีเตท แต่ปฏิกิริยานี้เกิดในไมโทคอนเดรีย มิใช่ในคลอโรพลาสต์ แล้วออกซาโลซีเตทจะถูกรีดิวส์ต่อได้มาเลทเกิดขึ้น ซึ่งต่อจากนั้นก็จะมีคาร์บอนออก 1 ตัวเช่นกัน โดยใช้มาลิกเอนไซม์ของไมโทคอนเดรีย

ไพรูเวทจากบันดิลซีธจะถูกส่งกลับไปยังเมโซฟิลล์เซลล์ แล้วเปลี่ยนกลับเป็นฟอสโฟอินอลไพรูเวทขึ้นมาใหม่



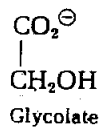
ในปฏิกิริยานี้จะมีการสลายพันธะฟอสโฟแอนไฮไดรต์ 2 พันธะด้วยกัน ซึ่งเท่ากับว่าต้องใช้ 2 ATP ดังนั้นถ้าคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใช้ในการเกิดกลูโคสโดยวัฏจักรแคลวินนั้น มาจากวิถี C₄ แล้ว จะสรุปได้ว่า ในการเกิดกลูโคสต้องใช้ทั้งสิ้น 30 ATP ด้วยกัน

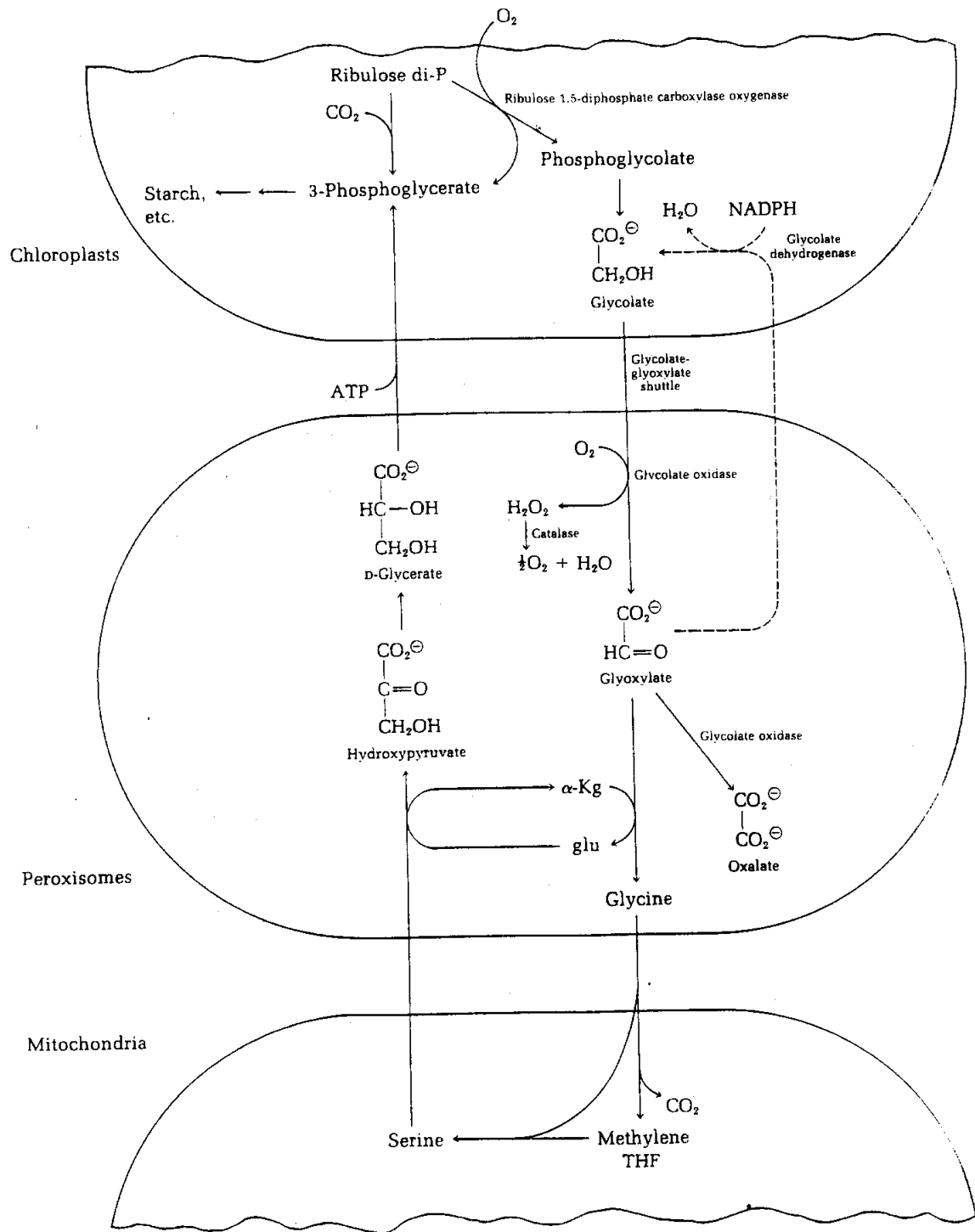


การหายใจของพืช (Photorespiration)

พืชหลายชนิดสามารถปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์ออกได้ทางใบ ขบวนการนี้เรียกว่า การหายใจของพืช ซึ่งจะเกิดเฉพาะในเวลาที่มีแสง การหายใจจะทำให้ประสิทธิภาพในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของพืชลดลงอย่างมาก ในพืชบางสปีชีส์ อัตราการหายใจจะเร็วเท่ากับหรือมากกว่า 50% ของการดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์ที่เดียว

อัตราเร็วของการหายใจจะมีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับอัตราการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์

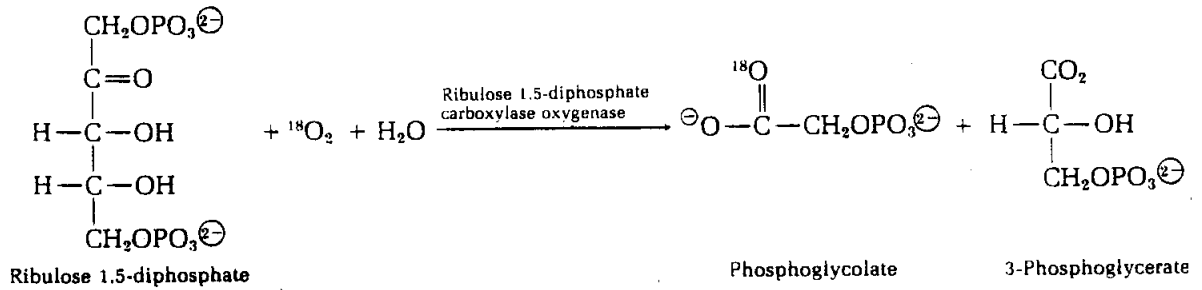




รูปที่ 9-16 วิธีของกลัยโคเลทตามออลิสม (การหายใจของพืช)

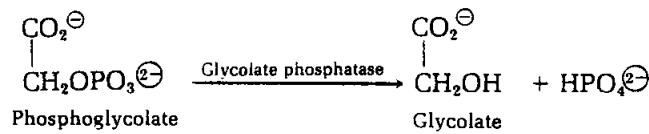
โคเลท (glycolate) เมตาบอลิซึมของกลัยโคเลทมีความซับซ้อนมาก โดยปฏิกิริยาที่เกี่ยวข้องจะมีอยู่ทั้งในคลอโรพลาสต์ เพอร์ออกซิโซม (peroxisomes) และไมโทคอนเดรีย (รูปที่ 9-16)

ในขบวนการหายใจเอนไซม์ไรบูลอส 1,5-ไดฟอสเฟตคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสจะเร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนไรบูลอส 1,5-ไดฟอสเฟตเป็นฟอสโฟกลัยโคเลท และฟอสโฟกลีเซอเรทดังปฏิกิริยา

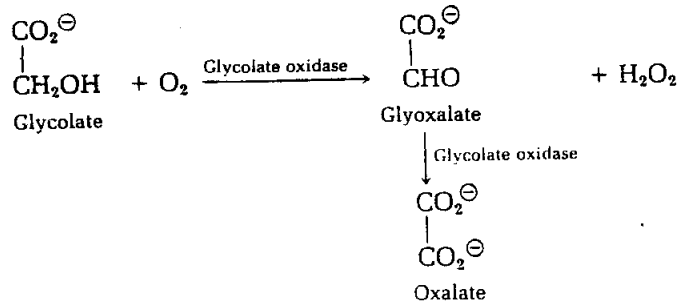


โดยในที่นี้ เอนไซม์จะใช้ oxygenase activity อันมีคาร์บอนไดออกไซด์เป็นตัวยับยั้งแบบแข่งขัน มิใช่ใช้ carboxylase activity อันมีออกซิเจนเป็นตัวยับยั้งแบบแข่งขัน เอนไซม์มี K_m ที่เกือบเท่ากันระหว่างสับสเตรททั้งสองนี้ และเมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้น อัตราเร็วของปฏิกิริยาที่ตรงข้ามกันทั้งสองนี้ก็เพิ่มขึ้นไม่เท่ากันด้วย โดยอัตราการเกิดฟอสโฟกลัยโคเลทจะเพิ่มมากกว่าการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์

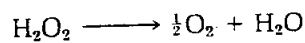
ฟอสโฟกลัยโคเลทจะถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นกลัยโคเลทในคลอโรพลาสต์ โดยใช้เอนไซม์กลัยโคเลทฟอสฟาเทส



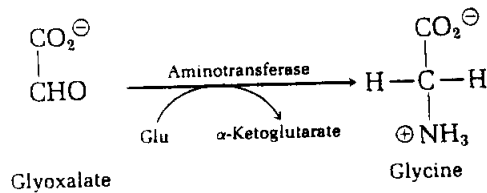
จากนั้นกลัยโคเลทจะถูกส่งออกจากคลอโรพลาสต์ไปยังออร์แกเนลล์ (organelles) ชนิดหนึ่งคือเพอร์ออกซิโซม ซึ่งที่นเอนไซม์กลัยโคเลทออกซิเดสอันเป็นฟลาโวโปรตีนจะทำให้เกิดกลัยออกซาเลทและออกซาเลทขึ้นตามลำดับ



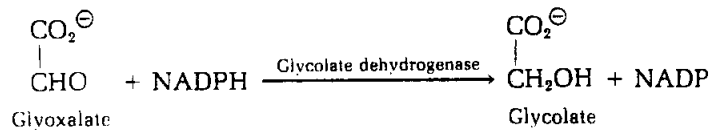
ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ที่เกิดจากการทำงานของกลัยโคเลทออกซิเดส จะถูกทำลายอย่างรวดเร็วด้วยเอนไซม์คะตาเลส (catalase) ทั้งนี้เนื่องจากเป็นสารที่เป็นพิษอย่างรุนแรง



กลัยออกซาเลทส่วนน้อยที่มีได้เปลี่ยนเป็นออกซาเลทนั้น บางส่วนจะเกิดทรานส์อะมิเนชันกับกลูตาเมตได้กลัยซีนเกิดขึ้น และอีกบางส่วนก็จะถูกส่งกลับไปยังคลอโรพลาสต์เพื่อกลับเป็นกลัย-



โคเลทใหม่ วัฏจักรนี้เรียกว่า glycolate-glyoxalate shuttle ซึ่งต้องใช้ NADPH ด้วย



กลัยซีนจากเปอร้ออกซิโซมจะถูกส่งต่อไปยังไมโทคอนเดรียแล้วเปลี่ยนเป็นซีรีน โดยกลัยซีนตัวหนึ่งจะต้องเปลี่ยนเป็นเมธิลีนเตตระไฮโดรโฟเลต (methylene tetrahydrofolate, methylene THF) กับคาร์บอนไดออกไซด์เสียก่อน แล้วเมธิลีนเตตระไฮโดรโฟเลตจึงไปรวมตัวกับกลัยซีนอีกตัว จึงจะเกิดเป็นซีรีน ส่วนคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นก็จะถูกปล่อยออกไปจากการหายใจของพืช ถ้าเป็นพืชที่ใช้วิถี C_4 เมโซฟิลล์เซลล์จะดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์นี้เอาไว้ใหม่ แล้วส่งกลับไปยังไมโทคอนเดรีย เพราะถึงแม้ว่าในการทำเช่นนี้จะต้องใช้พลังงานไปบ้าง (คือใช้ 2 ATP ตอนที่สังเคราะห์ฟอสโฟอินอลไพรุเวทกลับมาใหม่) แต่ก็ยังดีกว่าที่จะปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์นั้นออกไปเลย

สำหรับซีรีน ก็จะถูกส่งกลับไปเปอร้ออกซิโซม แล้วเกิดทรานส์อะมิเนชันได้ไฮดรอกซีไพรุเวท ซึ่งจะถูกรีดิวส์ต่อไปเป็นกลีเซอเรท แล้วออกจากเปอร้ออกซิโซมกลับไปคลอโรพลาสต์อีกครั้ง เมื่อไปถึงไซโตพลาสซึมของคลอโรพลาสต์ ก็จะมีการเติมหมู่ฟอสเฟตให้กับกลีเซอเรท เพื่อเกิดเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท อันเป็นการสิ้นสุดขบวนการหายใจของพืช จะเห็นว่าการหายใจนั้นนับว่าเป็นการสูญเสียพลังงาน ทั้งนี้เพราะขั้นตอนจากไรบูลอส 1,5-ไดฟอสเฟตไปจนได้ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทนั้น จะไม่มีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้ามาไว้เกิดเป็นกลูโคสเลย และนอกจากนี้ยังต้องใช้ NADPH ใน glycolate-glyoxalate shuttle ด้วย