บทที่ 9
การสังเคราะห์แสง
(Photosynthesis)

วัตถุประสงค์ เมื่ออ่านบทนี้ตลอดจนทำแบบฝึกหัดแล้ว นักศึกษาจะต้อง

1. เขียนและอธิบายปฏิกริยาออกซิเดชั่นและรีดัคชั่นที่เกิดขึ้น ในการเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ ไปเป็นน้ำตาลและออกซิเจนได้
2. แจกแจงการสังเคราะห์แสงของพืชทั้งส่วนที่เป็น light และ dark reactions ได้
3. ระบุบทบาทและหน้าที่ของคลอโรพลาสต์ รวมทั้งส่วนประกอบของออร์แกเนลล์นี้ที่มีต่อขบวนการสังเคราะห์แสงได้
4. เปรียบเทียบความคล้ายคลึงและความแตกต่าง ระหว่างขบวนการขนส่งอีเลคตรอนที่เกิดขึ้น ในไมโตคอนเดรียและคลอโรพลาสต์
5. เปรียบเทียบความคล้ายคลึงและความแตกต่างระหว่างโมเลกุลของคลอโรฟิลล์และฮีม
6. อธิบายธรรมชาติของคลอโรฟิลล์ทั้งสองชนิดได้
7. อธิบายกลไกในการผลิต ATP จากขบวนการสังเคราะห์แสงได้
8. เขียนวิถีการเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์ไปเป็นกลูโคส พร้อมทั้งอธิบายได้ว่า วิถีนี้ต่างไปจากวิถีกลูโคนีโอเจเนซิสที่เกิดในสัตว์

CM 352 255

อย่างไร

9. แสดงปฏิกริยาเคมีที่คะตะไลซ์โดย เอนไซม์ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสที่เกี่ยวข้องกับ CO_2 ได้
10. ใช้ความรู้ในเรื่องของเอนไซม์ ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส ไปอธิบายขบวนการหายใจของพืชได้
11. อธิบายความสามารถพิเศษของวิถี C_4 ที่เกิดขึ้นในพืชบางชนิดได้

การสังเคราะห์แสง คือการที่สิ่งมีชีวิตบางชนิด เช่น เซลล์พืชนำเอาพลังงานจากแสงมาใช้ประโยชน์ในการสังเคราะห์ส่วนประกอบของเซลล์

ขบวนการสังเคราะห์แสงสามารถแบ่งได้เป็น 2 ช่วงใหญ่ โดยที่ช่วงแรกคือการที่รงควัตถุที่เป็นตัวดูดกลืนแสงจะรับเอาพลังงานแสงเข้ามา แล้วนำไปเปลี่ยนให้เป็นพลังงานเคมีในรูปของ ATP และตัวรีดิวส์บางชนิด เช่น NADPH ปฏิกริยาที่เกิดขึ้นคือ ไฮโดรเจนอะตอมจากโมเลกุลของน้ำจะถูกใช้ไปในการรีดิวส์ $NADP^+$ ทำให้ออกซิเจนที่เหลือกลายเป็นออกซิเจนโมเลกุล ซึ่งจะเป็นผลผลิตข้างเคียงที่ได้จากการสังเคราะห์แสงของพืช และในขณะเดียวกัน ADP ก็จะถูกเติมหมู่ฟอสเฟทแล้วกลายเป็น ATP เกิดขึ้น ปฏิกริยาทั่ว ๆ ไปของช่วงแรกของขบวนการนี้ สามารถเขียนได้ดังนี้

$$\text{Water} + NADP^+ + P_i + ADP \xrightarrow{\text{light}} \text{oxygen} + NADPH + H^+ + ATP$$

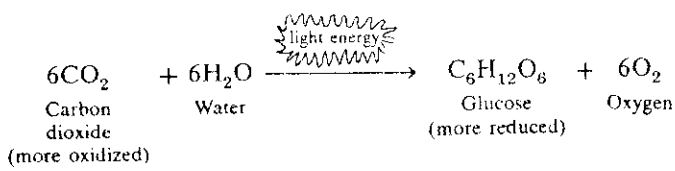
NADPH และ ATP ซึ่งได้ออกมานี้จะเข้าสู่ช่วงที่สองของขบวนการต่อไป โดยที่ทั้งสองตัวจะถูกใช้เป็นแหล่งพลังงานในการรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ให้เป็นน้ำตาลกลูโคส และในขณะเดียวกัน NADPH ก็จะถูกทำให้กลับไปอยู่ในรูปออกซิไดส์คือ $NADP^+$ ส่วน ATP ก็จะถูกสลายได้ ADP และฟอสเฟทอีกครั้งหนึ่ง ปฏิกริยาทั่ว ๆ ไปของช่วงนี้เขียนได้เป็น

$$CO_2 + NADPH + H^+ + ATP \longrightarrow \text{glucose} + NADP^+ + ADP + P_i$$

ปฏิกริยาช่วงหลังนี้อาศัยการทำงานของเอนไซม์ซึ่งไม่ต้องการแสง และพบว่าเอนไซม์หลายตัวในหมู่นี้ นอกจากจะมีในพืชแล้วยังพบในเนื้อเยื่อของสัตว์ชั้นสูงด้วย

เนื่องจากว่าปฏิกริยาย่อย ๆ ในช่วงแรกของขบวนการสังเคราะห์แสง ซึ่งเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนพลังงานแสงให้กลายเป็นพลังงานเคมีในรูปของ ATP และ NADPH นั้นต้องการแสง ดังนั้นจึงมักเรียกปฏิกริยาในช่วงนี้ว่า light reactions ส่วนปฏิกริยาย่อย ๆ ในช่วงที่สองซึ่งเป็นการรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ให้กลายเป็นกลูโคสนั้นไม่ต้องใช้แสงจึงเรียกปฏิกริยาในช่วงหลังนี้ว่า dark reactions

เมื่อนำปฏิกริยาทั้งสองช่วงที่เกิดขึ้นมารวมกัน จะได้สมการของขบวนการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้นในพืชชั้นสูงเป็น



ประวัติการค้นพบรายละเอียดของการสังเคราะห์แสง

ในช่วงปีคริสตศักราช 1770-1777 โจเซฟ พริสเล่ย์ (Joseph Priestley) ซึ่งเป็นนักวิทยาศาสตร์ผู้หนึ่งที่ค้นพบก๊าซออกซิเจน ได้ทำการทดลองที่สำคัญในเรื่องของการสังเคราะห์แสง พบว่าถ้ามีภาชนะปิดซึ่งภายในมีเทียนไขอยู่ 1 เล่ม และหนูอยู่ 1 ตัว เมื่อจุดเทียนไขแล้วจะไม่มีออกซิเจนเหลือพอที่จะใช้ในการหายใจของหนู แต่ถ้านำเอาต้นไม้เข้าไปใส่ไว้ในภาชนะปิดนั้นด้วยแล้ว เมื่อทิ้งเวลาให้นานเป็นอาทิตย์ จะกลับมีออกซิเจนขึ้นมาอย่างพอเพียงที่จะใช้ในการหายใจของหนู หรือใช้ในการจุดเทียนไขได้อีกครั้งหนึ่ง พริสเล่ย์จึงสรุปว่า พืชสีเขียวจะให้ออกซิเจนออกมาได้จากขบวนการที่ตรงข้ามกับขบวนการหายใจของสัตว์ซึ่งต้องใช้ออกซิเจน แต่อย่างไรก็ตาม พริสเล่ย์มิได้สังเกตว่าการสังเคราะห์แสงของพืชสีเขียวนี้ต้องการแสง จนกระทั่งต่อมา J. Ingenhousz นักฟิสิกส์ชาวฮอลันดาจึงเป็นผู้แรกที่เสนอว่า เฉพาะส่วนสีเขียวของพืชเท่านั้นที่จะสามารถทำให้เกิดออกซิเจนได้เมื่อมีแสง ต่อมาในต้นคริสตศตวรรษที่ 19 จึงได้มีการศึกษาทางเชิงปริมาณถึงจำนวนของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใช้ไป จำนวนออกซิเจนที่ถูกปล่อยออก

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

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{\text{light}} O_2 + \text{organic matter}$$

ในปีคริสตศักราช 1880 แองเจลมานน์ (G. Engelmann) ได้พบต่อมาว่า ส่วนของพืชที่เกี่ยวข้องกับการปล่อยออกซิเจนออกมานั้นได้แก่คลอโรพลาสต์ เขาทำการทดลองโดยใช้แบคทีเรียชนิดหนึ่งซึ่งต้องการออกซิเจน ใส่ลงไปในสารแขวนลอยของสาหร่ายชนิดหนึ่งคือ **Spirogyra** ปรากฏว่าแบคทีเรียจะเคลื่อนที่ไปรวมกันอยู่ที่บริเวณผิวหน้าของเซลล์สาหร่ายตรงส่วนที่เป็นคลอโรพลาสต์ของสาหร่าย แต่เหตุการณ์นี้จะเกิดขึ้นเฉพาะเมื่อ **Spirogyra** เกิดการเรืองแสงเท่านั้น เนื่องจากแบคทีเรียเหล่านี้จะต้องพยายามหาส่วนที่มีออกซิเจนอยู่เป็นจำนวนมาก ดังนั้นแองเจลมานน์ จึงสรุปว่าคลอโรพลาสต์เป็นสถานที่ผลิตออกซิเจน

แหล่งที่เกิดการสังเคราะห์แสงในธรรมชาติ

การสังเคราะห์แสงสามารถเกิดได้ในสิ่งมีชีวิตทั้งพวกโปรคาริโอทและยูคาริโอทหลายชนิด สำหรับพวกยูคาริโอท นอกจากจะได้แก่พืชสีเขียวแล้ว ยังรวมถึงพวกสาหร่ายสีเขียว สีน้ำตาล สีแดง ทั้งชนิดที่มีเซลล์เดียวและหลายเซลล์ตลอดจนพวกยูกลีนอยด์ (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 น้ำสะอาด และ มหาสมุทร สาหร่ายพวกนี้สามารถที่จะใช้คาร์บอนไดออกไซด์ เป็นแหล่งที่ให้คาร์บอนเพียงแหล่งเดียวได้ และบางชนิดยังสามารถตรึงไนโตรเจนในบรรยากาศได้ด้วย สำหรับ green sulfur bacteria จะเป็นแบคทีเรียที่ไม่ต้องการออกซิเจนเลย พบมากตามบ่อและทะเลสาบที่มีสารอินทรีย์ชนิดที่มีกำมะถันเป็นองค์ประกอบ ตัวอย่างของแบคทีเรียพวกนี้ได้แก่ Chlorobium ซึ่งทำให้สีของทะเลสาบตามภูเขาบางแห่งเป็นสีเขียว ส่วน purple sulfur bacteria ก็เป็นแบคทีเรียที่ไม่ต้องการออกซิเจนเลยเช่นกัน พวกนี้ต้องการไฮโดรเจนซัลไฟด์ กำมะถัน หรือไธโอซัลเฟท(thiosulfate) พบมากตามบ่อและน้ำพุร้อนที่มีกำมะถัน ตัวอย่างของแบคทีเรียชนิดนี้ได้แก่ Chromatium purple bacteria ยังมีชนิดย่อยอีกชนิดหนึ่งคือ nonsulfur purple bacteria ซึ่งพวกนี้ต้องการสารอินทรีย์บางชนิด เช่น เอธานอล อซีเตท เบต้าไฮดรอกซีบิวไทเรท หรือ ไอโซโปรปานอล ตัวอย่างแบคทีเรียพวกหลังนี้ได้แก่ Rhodospirillum rubrum

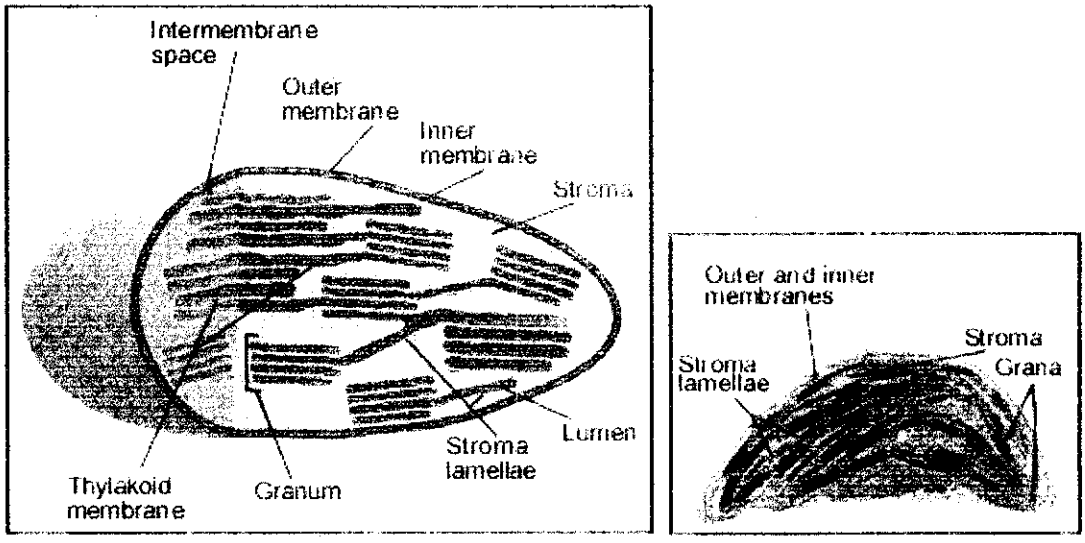
โดยทั่วไปมักจะเข้าใจกันว่า การสังเคราะห์แสงนั้น ส่วนใหญ่เกิดในพืชชั้นสูง แต่ที่จริงแล้ว มากกว่าครึ่งของขบวนการสังเคราะห์แสงทั้งหมดที่เกิดขึ้นบนผิวโลกนี้เกิดในมหาสมุทร โดยพวกสาหร่ายไดอะตอม และไดโนแฟลกเจลเลท

ส่วนประกอบภายในเซลล์ที่สังเคราะห์แสงได้

1. พวกยูคาริโอติคเซลล์ การสังเคราะห์แสงจะเกิดที่คลอโรพลาสต์ซึ่งเป็นพลาสติด (plastids) ชนิดหนึ่ง และคลอโรพลาสต์จะเป็นส่วนของเซลล์พืชซึ่งมีเยื่อหุ้ม นอกจากนี้ยังมี DNA อยู่ด้วย จึงทำให้สามารถลอกแบบ (replicate) ตัวเองได้ คลอโรพลาสต์โดยทั่วๆไปจะใหญ่กว่าไมโตคอนเดรียมาก และขนาดก็จะแปรผันได้ โดยมีเส้นผ่าศูนย์กลางตั้งแต่ 1 ถึง 10 ไมโครเมตร ลักษณะที่พบมากจะเป็นรูปค่อนข้างกลมหรือdiscoid แต่บางครั้งก็จะมีลักษณะแปลกออกไป เช่นที่พบใน Spirogyra จะขดเป็นเกลียว สาหร่ายพวกยูคาริโอทบางชนิดจะมีเพียง 1คลอโรพลาสต์ต่อเซลล์ แต่ในพวกพืชชั้นสูงอาจจะมีได้ถึง 40 คลอโรพลาสต์ต่อเซลล์

คลอโรพลาสต์สามารถที่จะถูกสกัดออกมาได้ จากเนื้อเยื่อของพืชสีเขียวบางชนิด เมื่อนำมาศึกษาดูจะพบว่า คลอโรพลาสต์มีเยื่อหุ้ม 2 ชั้น ชั้นนอกมีคุณสมบัติ

ของการซึมผ่านแบบอิสระ ในขณะที่ชั้นในมีการซึมผ่านแบบคัดเลือก ภายในเยื่อหุ้มชั้นในมีของเหลวที่เรียกว่าสโตรมา(stroma)บรรจุอยู่ (รูปที่ 9-1) ซึ่งเปรียบได้กับเมทริกซ์(matrix)ของไมโตคอนเดรีย ในสโตรมานี้จะพบระบบเยื่อธิลลาคอยด์(thylakoid) ซึ่งมีลูเมน(lumen)อยู่ภายใน ธิลลาคอยด์อาจจะอยู่ในรูปเดี่ยวที่เรียกว่าสโตรมาลาเมลลา(stroma lamellae) ซึ่งจะสัมผัสกับสโตรมาอยู่ตลอด หรืออยู่ในรูปที่ขดไปมาทำให้เกิดซ้อนทับกันเป็นตั้งที่เรียกว่า กรานา(grana) ก็ได้ โดยเยื่อธิลลาคอยด์ที่อยู่ในระหว่างกรานานี้จะไม่สัมผัสกับสโตรมาเลย และถูกเรียกว่ากรานัลลาเมลลา (granal lamellae) บริเวณเยื่อธิลลาคอยด์จะเป็นสถานที่เกิดของ light reactions อันทำให้ได้ NADPH และ ATP ส่วนสโตรมาจะเป็นสถานที่เกิด dark reactions ที่มีการรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ไปเป็นคาร์โบไฮเดรท



รูปที่ 9-1 (ซ้าย) รูปวาดแสดงส่วนประกอบในคลอโรพลาสต์
(ขวา) อีเลคตรอนไมโครกราฟของคลอโรพลาสต์จากใบของหญ้า timothy grass

การสกัดเอาคลอโรพลาสต์ที่สมบูรณ์ออกมาจากพืชสีเขียวก็ดี หรือสกัดเอาคลอโรพลาสต์ที่ระบบภายในมีเพียงธิลลาคอยด์และกรานาก็ดี สามารถทำได้โดยอาศัยการเซนตริฟิวจ์ (centrifuge) โดยใช้แรงเหวี่ยงต่างๆกัน ดังนั้น จึงทำให้สามารถที่จะศึกษาถึงรายละเอียดของขบวนการสังเคราะห์แสงทั้งหมดหรือเฉพาะช่วงก็ได้

2. **พวกโปรคาริโอติคเซลล์** อันได้แก่แบคทีเรียชนิดที่สังเคราะห์แสงได้และสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียว พวกนี้ไม่มีคลอโรพลาสต์ ดังนั้นส่วนประกอบของโมเลกุลที่เป็นระบบรับแสงจะอยู่ที่เยื่อหุ้มเซลล์ หรือส่วนที่เรียกว่า โครมาโตฟอร์ (chromato phores)ซึ่งมีลักษณะเป็นถุง และคิดว่าอาจจะถูกดัดแปลงมาจากเยื่อหุ้มเซลล์นั่นเอง

ปฏิกริยาทั่วไปของขบวนการสังเคราะห์แสง

สิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ทุกชนิด ยกเว้นแบคทีเรีย จะใช้น้ำเป็นตัวให้อีเลคตรอนหรือไฮโดรเจนเพื่อไปรีดิวส์ตัวรับอีเลคตรอนทั้งหลาย และจากน้ำนี้เองที่ทำให้ได้ออกซิเจนโมเลกุลออกมาเป็นผลข้างเคียงด้วย ถ้าจะเขียนสมการสรุปของการสังเคราะห์แสงของสิ่งมีชีวิตประเภทนี้จะได้ว่า $H_2O + CO_2 \xrightarrow{light} (CH_2O) + O_2$ เมื่อ (CH_2O)คือคาร์โบไฮเดรทที่เป็นผลิตภัณฑ์ของขบวนการนี้ แต่อย่างไรก็ดีสมการนี้ก็ไม่สามารถใช้กับสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ทุกชนิดไป ทั้งนี้เนื่องจากว่า แบคทีเรียพวกที่สังเคราะห์แสงได้นั้น ส่วนใหญ่แล้วจะเป็นพวกที่ไม่ต้องการออกซิเจนเลย และออกซิเจนยังเป็นพิษกับแบคทีเรียพวกนี้อีกด้วย ดังนั้น พวกนี้จะไม่ใช้หรือผลิตกาซชนิดนี้เลย และจะเลี่ยงไปใช้สารอื่นที่ไม่ใช่น้ำเป็นตัวให้อีเลคตรอนแทนตัวอย่างเช่น green sulfur bacteria และ purple sulfur bacteria จะใช้ไฮโดรเจนซัลไฟด์แทนน้ำ ดังสมการ $CO_2 + 2\ H_2S \xrightarrow{light} (CH_2O) + 2\ S + H_2O$ กำมะถันที่ได้จากปฏิกริยาจะรวมตัวกันเป็นกลุ่มก้อนแล้วสะสมอยู่ภายในเซลล์ของแบคทีเรีย หรือบางครั้งก็จะถูกปล่อยออกสู่ภายนอก ส่วน nonsulfur purple bacteria บางชนิดจะใช้ตัวให้ไฮโดรเจนที่เป็นสารอินทรีย์ เช่น ไอโซโปรปานอล ซึ่งหลังจากเกิดปฏิกริยาแล้วจะถูกออกซิไดส์ให้ได้เป็นอซีโตน $2CH_3CHOHCH_3 + CO_2 \xrightarrow{light} (CH_2O) + 2CH_3COCH_3 + H_2O$

Isopropanol Acetone

ต่อมามีนักวิทยาศาสตร์ผู้หนึ่งคือนีล (C. Van Niel) ได้เป็นผู้เริ่มศึกษาเปรียบเทียบแง่ต่างๆของขบวนการสังเคราะห์แสงที่เกิดขึ้น ทั้งในพืชและแบคทีเรีย พบว่าสมการของการสังเคราะห์แสงนี้สามารถที่จะเขียนให้อยู่ในรูปทั่วๆไปได้มากยิ่งขึ้น ถ้าเขียนเป็น $2\ H_2D + CO_2 \xrightarrow{light} (CH_2O) + H_2O + 2\ D$

โดยที่ H_2D คือตัวให้ไฮโดรเจน และ D คือรูปที่อยู่ในสถานะออกซิไดส์ของ H_2D นั้น เพราะฉะนั้นถ้าเขียนเช่นนี้ H_2D ก็อาจจะเป็นน้ำ ไฮโดรเจนซัลไฟด์ ไอโซโปรปานอล หรือตัวให้ไฮโดรเจนอื่น ๆ อีกก็ได้ ทั้งนี้ขึ้นกับสปีชีส์ของสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้นั้น ๆ นีลได้อธิบายด้วยว่า ออกซิเจนโมเลกุลที่เกิดขึ้นจากขบวนการเป็นผลสืบเนื่องมาจากออกซิเจนอะตอมของน้ำ มิใช่ของคาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งต่อมาได้มีการทดลองพบว่าแนวความคิดของนีลนี้เป็นจริง

การศึกษาในเรื่องความคล้ายคลึงของขบวนการสังเคราะห์แสง ยังทำให้ทราบต่อไปอีกว่า คาร์บอนไดออกไซด์แม้ว่าจะเป็นตัวรับอีเลคตรอนที่พบมากก็ตาม แต่ในสิ่งมีชีวิตบางชนิดก็จะใช้ตัวรับอีเลคตรอนซึ่งต่างออกไปอีก โดยคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกใช้โดยสิ่งมีชีวิตชนิดที่สามารถสร้างอาหารเองได้จากการสังเคราะห์แสง (photosynthetic autotrophs) เช่น พืชชั้นสูง ส่วนสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ชนิดอื่น ๆ เช่น พวกที่สามารถตรึงไนโตรเจนได้นั้น ก็อาจจะใช้คาร์บอนไดออกไซด์หรือไนโตรเจนโมเลกุลเป็นตัวรับอีเลคตรอน ซึ่งถ้าเป็นในกรณีหลังไนโตรเจนจะถูกรีดิวส์ให้เป็นแอมโมเนีย ยังมีสิ่งมีชีวิตอีกหลายชนิดที่ใช้ไฮโดรเจนอิออนเป็นตัวรับอีเลคตรอนแล้วได้ไฮโดรเจนโมเลกุลเกิดขึ้น นอกจากนี้ก็ยังมีพวกที่สามารถใช้ซัลเฟทเป็นตัวรับอีเลคตรอนได้ด้วย สำหรับพืชชั้นสูง นอกจากจะใช้คาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์สารชีวโมเลกุลแล้ว ในบางครั้งยังใช้ไนเตรทได้อีก โดยไนเตรทก็จะถูกรีดิวส์ให้ได้แอมโมเนียเช่นเดียวกับในกรณีของไนโตรเจน ถ้าจะเขียนสมการของการสังเคราะห์แสงซึ่งใช้ตัวรับอีเลคตรอนต่าง ๆ กันจะได้ดังนี้คือ

Electron donor	Electron acceptor	
$2H_2D$	+ CO_2	$\longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2D$
$9H_2D$	+ $2NO_3^-$	$\longrightarrow 2NH_3 + 6H_2O + 9D$
$3H_2D$	+ N_2	$\longrightarrow 2NH_3 + 3D$
H_2D	+ $2H^+$	$\longrightarrow 2H_2 + D$

เมื่อกล่าวมาถึงขณะนี้ จะเห็นได้ว่าการสังเคราะห์แสงเกี่ยวข้องกับตัวรับและตัวให้อีเลคตรอนที่แตกต่างกันไปได้ ขึ้นกับสปีชีส์ของสิ่งมีชีวิต ดังนั้นถ้าจะเขียนสมการทั่วไปที่สมบูรณ์แบบของขบวนการนี้ ก็จะได้ว่า

$$H_2D + A \xrightarrow{\text{light}} H_2A + D$$

เมื่อ H_2D คือตัวให้อีเลคตรอนหรือไฮโดรเจน ส่วน A คือตัวรับอีเลคตรอนหรือไฮโดรเจน และต้องไม่จำกัดความของการสังเคราะห์แสงว่าเป็นขบวนการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรทจากคาร์บอนไดออกไซด์ เพราะจริง ๆ แล้ว ผลิตภัณฑ์ที่ได้จาก light reactions คือ ATP และ NADPH นั้น จะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์ส่วนประกอบอื่น ๆ ของเซลล์ที่นอกเหนือไปจากคาร์โบไฮเดรทด้วย

Light Reactions และ Dark Reactions

ดังที่ได้กล่าวแล้วว่า ขบวนการสังเคราะห์แสงสามารถแบ่งออกเป็นช่วงใหญ่ ๆ ได้ 2 ช่วง คือช่วงที่ต้องการแสงและช่วงที่ไม่ต้องการแสงนั้น มีข้อพิสูจน์โดยตรงมาจากการทดลองของอาร์นอน (D.I. Arnon) และคณะในปีคริสตศักราช 1958 ซึ่งได้แสดงให้เห็นว่า light และ dark reactions สามารถแยกออกจากกันได้ โดยเริ่มต้นอาร์นอนจะให้คลอโรพลาสต์ได้รับแสง แต่ไม่ให้คาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งผลที่เกิดขึ้นจะทำให้พลังงานแสงถูกดูดซับเอาไว้และเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมี จากนั้นก็ทำให้คลอโรพลาสต์แตกออก แล้วเอาส่วนกรานาซึ่งเป็นส่วนที่ทำให้เกิดปฏิกริยาการดูดซับแสงขึ้นออกทิ้งไป พร้อม ๆ กับที่ให้คาร์บอนไดออกไซด์ในรูปที่เป็นสารกัมมันตภาพรังสี (radioactive carbon dioxide) ลงไปในสโตรมาที่เหลืออยู่ พบว่าคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกเปลี่ยนให้เป็นน้ำตาลเฮกโซส (hexose) ในรูปสารกัมมันตภาพรังสีเช่นกัน ซึ่งปฏิกริยานี้เกิดได้โดยใช้พลังงานเคมีที่เป็นผลิตภัณฑ์จาก light reactions และข้อสำคัญอีกประการก็คือ ปฏิกริยาการเกิดน้ำตาลนี้ไม่ต้องใช้แสงเลย ดังนั้นการทดลองของอาร์นอนและคณะจึงเป็นการแสดงให้ทราบว่า คลอโรพลาสต์จะเป็นสถานที่ที่ทำให้เกิดขบวนการสังเคราะห์แสงขึ้นจนกระทั่งได้เฮกโซสออกมา หรือกล่าวอีกอย่างหนึ่งก็หมายความว่า คลอโรพลาสต์จะเป็นส่วนหรือหน่วยที่ทำให้เกิดขบวนการสังเคราะห์แสงขึ้นได้อย่างสมบูรณ์ ซึ่งถ้าจะเปรียบเทียบแล้วก็จะเป็นทำนองเดียวกับที่ไมโตคอนเดรียเป็นส่วนหรือหน่วยที่ทำให้เกิดขบวนการหายใจขึ้นได้อย่างสมบูรณ์นั่นเอง

ปฏิกริยาทั้งในช่วง light และ dark reactions นั้น แต่ละช่วงก็จะมีลักษณะเฉพาะตัว สำหรับช่วง light reactions จะมีลักษณะพิเศษคือ การส่งผ่านอีเลคตรอนในปฏิกริยาช่วงนี้จะสวนทางกับที่เกิดในขบวนการหายใจ แต่อย่างไรก็ตาม ทิศทางของการส่งผ่านก็มิได้ขัดกับกฎของเทอร์โมไดนามิคส์ (thermodynamics) ทั้งนี้เนื่องมาจากว่า พลังงานแสงที่พืชดูดกลืนไว้จะเป็น

ตัวการสำคัญที่ทำให้อีเลคตรอนถูกส่งจากที่ ๆ มีพลังงานต่ำกว่าไปยังที่ ๆ มีพลังงานสูงกว่า ส่วนช่วง dark reactions นั้น มิใช่หมายความว่าปฏิกริยาในช่วงจะเกิดได้เฉพาะในที่มืดหรือเวลากลางคืนเท่านั้น ในเวลากลางวันก็เกิดได้ เพียงแต่ว่าไม่ต้องการใช้แสงในปฏิกริยาเท่านั้น ตัวอย่างเช่น พืชสีเขียวในเวลากลางวัน dark reactions ก็จะเกิดควบคู่ไปกับ light reactions ด้วย ส่วนในเวลากลางคืน เซลล์ที่ใบของพืชจะเกิดการหายใจโดยใช้ออกซิเจน กลูโคส และสารอินทรีย์ต่าง ๆ ที่สร้างขึ้นมาจากการสังเคราะห์แสงในเวลากลางวัน

การเร้า (excite) โมเลกุลโดยแสงจากดวงอาทิตย์

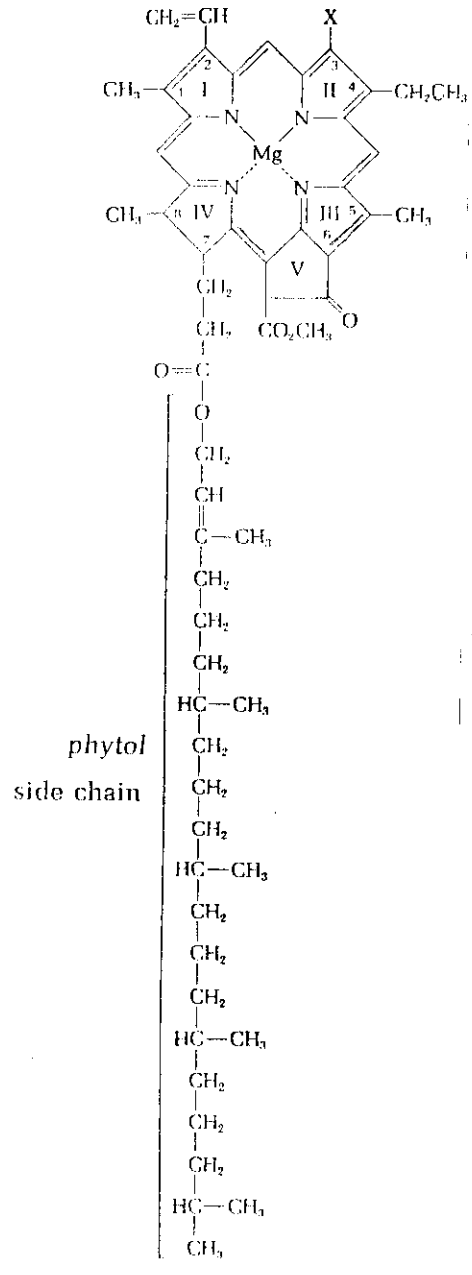
แสงจากดวงอาทิตย์จะส่งมายังโลกในรูปที่เป็นคลื่นแม่เหล็กไฟฟ้า ซึ่งมีความยาวคลื่นอยู่ในช่วง 400 ถึง 700 นาโนเมตร โดยที่อนุภาคของคลื่นที่ส่งมานี้ เรียกว่าอนุภาคโฟตอน (photons) พลังงานจากดวงอาทิตย์ที่ส่งมายังผิวโลกทั้งหมดในรูปของโฟตอนมีจำนวนมากถึง 2×10^{25} คาลอรี่ (calorie) ต่อปี แต่ที่พืชนำมาใช้ประโยชน์นั้นเป็นเพียงแค่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

พลังงานของโฟตอนสามารถแทนได้ด้วย $h\nu$ โดยที่ h คือค่าคงที่ของแพลงค์ (Planck's constant) ซึ่งมีค่า 1.58×10^{-34} คาลอรี่.วินาที และ ν คือความถี่ของการแผ่รังสี ความสามารถของสารประกอบที่จะดูดกลืนโฟตอนขึ้นกับโครงสร้างของอะตอม โดยเฉพาะอย่างยิ่งคือการจัดเรียงตัวของอีเลคตรอนรอบนิวเคลียสของอะตอมนั้น อีเลคตรอนเหล่านี้บางตัวจะสามารถดูดกลืนพลังงานแสงได้เมื่อโฟตอนมาตกกระทบที่อะตอมหรือโมเลกุลที่มีความสามารถดูดแสงได้ที่ความยาวคลื่นที่กำหนดให้ เมื่ออะตอมหรือโมเลกุลนั้นดูดกลืนพลังงานแสงไว้แล้ว ก็จะเข้าสู่สภาวะที่เรียกว่าสภาวะเร้า (excited state) ซึ่งมีระดับพลังงานสูงขึ้น การเร้าโมเลกุลโดยแสงนี้เกิดในเวลาอันรวดเร็วมาก คือใช้เวลาเพียงน้อยกว่า 10^{-5} วินาทีเท่านั้น โมเลกุลที่ขึ้นสู่สภาวะเร้าแล้วจะต้องกลับลงสู่สถานะพื้น (ground state) ซึ่งมีระดับพลังงานต่ำ โดยการกลับลงมานี้ทำได้ 2 แบบ คือ แบบแรกโมเลกุลในสภาวะเร้าจะปล่อยพลังงานที่ดูดกลืนเอาไว้ในขณะที่ถูกเร้านั้น ออกมาในรูปของแสงหรือความร้อนเพียงอย่างเดียวหรือทั้งสองอย่าง แสงที่ปล่อยออกมานี้คือแสงฟลูออเรสเซนซ์ (fluorescence) ซึ่งมีความยาวคลื่นมากกว่าความยาวคลื่นของแสงที่มาเร้าโมเลกุล สำหรับการกลับลงสู่สถานะพื้นแบบที่สองคือ โมเลกุลในสภาวะเร้าจะทำปฏิกริยาต่อไปกับโมเลกุลชนิดอื่น แล้วสูญเสียอีเลคตรอนไปให้กับโมเลกุลที่มาทำปฏิกริยาด้วยนั้น

รงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์แสง

โมเลกุลของสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ ซึ่งเกี่ยวข้องโดยตรงกับการดูดกลืนแสงนั้น ได้แก่ โมเลกุลของรงควัตถุชนิดต่าง ๆ ตัวอย่างเช่น คลอโรฟิลล์ (chlorophyll) ซึ่งส่วนมากจะมีสีเขียว แต่อย่างไรก็ดี สิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ไม่จำเป็นว่าจะต้องมีสีเขียวเสมอไป เช่น สาหร่ายและแบคทีเรียที่สังเคราะห์แสงได้อาจจะมีสีเขียว น้ำตาล แดง หรือม่วงก็ได้ ขึ้นกับว่าเป็นสปีชีส์ใด สีต่าง ๆ ที่นอกเหนือจากสีเขียวนี้ เป็นผลเนื่องมาจากว่า สิ่งมีชีวิตเหล่านั้นจะมีรงควัตถุชนิดอื่น ๆ อยู่อีกด้วย ได้แก่ คาโรตีนอยด์ (carotenoid) ซึ่งมีสีเหลือง แดง หรือม่วง และไฟโคบิลิน (phycobilin) ซึ่งมีสีน้ำเงิน หรือแดง

คลอโรฟิลล์ เป็นรงควัตถุที่พบในใบของพืช โดยที่จะสามารถสกัดออกมาได้ด้วยอัลกอฮอล์หรืออะซีโตน 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 โดยที่พอร์ฟิรินจะมีหมู่ที่มาเกาะกับวงแหวนไพโรล (pyrrole) ต่างชนิดและต่างตำแหน่งไปจากที่พบในโปรโตพอร์ฟิริน อันเป็นพอร์ฟิรินที่พบในฮีโมโกลบินและไซโตโครมต่าง ๆ นอกจากนี้พอร์ฟิรินของคลอโรฟิลล์เอ ยังประกอบไปด้วยแหวนปิดของไซโคลเพนตาโนน (fused cyclopentanone ring) ด้วย (วงแหวน V ในรูปที่ 9-2) และที่ตรงกลางของพอร์ฟิริน จะมีไนโตรเจน 4 อะตอมยึดเหนี่ยวอยู่กับแมกนีเซียมไอออน ทำให้เกิดเป็นคอมเพล็กซ์ที่อยู่ตัวมาก ส่วนที่เป็นพอร์ฟิรินของคลอโรฟิลล์ จะต่อกับสายยาวของอัลกอฮอล์ตัวหนึ่งคือไฟตอล (phytol) โดยที่การต่อนี้เกิดระหว่างวงแหวน IV ของพอร์ฟิริน ซึ่งมีกรดโปรปิโอนิคอยู่ที่ตำแหน่งที่ 7 เกิดพันธะเอสเทอร์กับปลายหนึ่งของไฟตอล ถ้าย่อยสลายคลอโรฟิลล์เอโดยใช้เอนไซม์ตัวหนึ่งคือคลอโรฟิลเลส (chlorophyllase) แล้ว ส่วนไฟตอลจะหลุดออกไป และส่วนที่เหลือจะถูกเรียกว่าคลอโรฟิลไลด์เอ (chlorophyllide a) ซึ่งเป็นสารตัวกลางตัวหนึ่งที่พบในขบวนการสังเคราะห์คลอโรฟิลล์



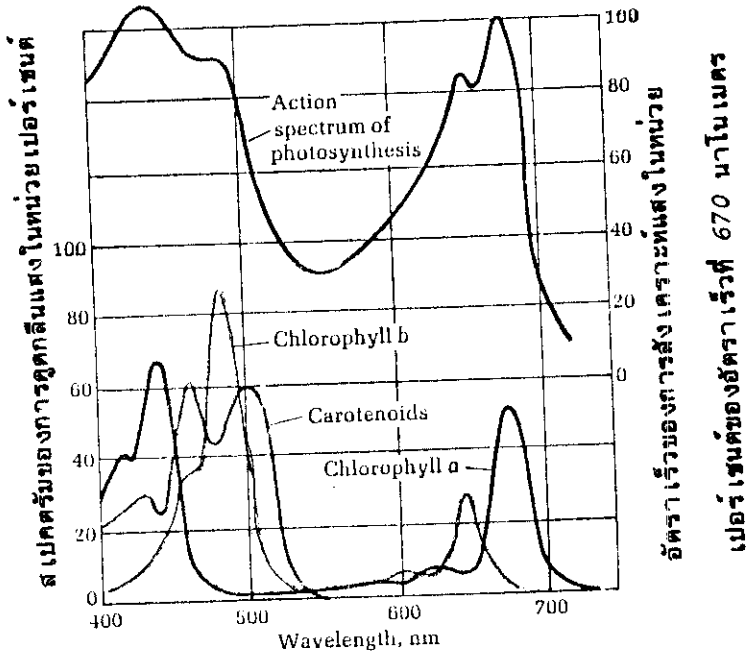
รูปที่ 9–2 โครงสร้างของคลอโรฟิลล์ โดยที่ในคลอโรฟิลล์เอ X จะเป็น $-CH_3$ ส่วนในคลอโรฟิลล์บี X จะเป็น -CHO

คลอโรฟิลล์เอ บริสุทธิ์ในอซีโตนจะดูดกลืนแสงได้มากที่สุดที่ความยาวคลื่น 663 และ 420 นาโนเมตร แต่อย่างไรก็ตาม คลอโรฟิลล์เอในเซลล์สิ่งมีชีวิตจะมีค่านี้แตกต่างไป คือจะดูดกลืนแสงได้มากที่สุดที่ 660, 670, 678 และ 685 นาโนเมตร ที่เป็นเช่นนี้ก็เนื่องมาจากว่า คลอโรฟิลล์เอในธรรมชาติจะรวมอยู่กับโปรตีนบางชนิดที่พบในเซลล์พืช

สิ่งมีชีวิตพวกที่ผลิตก๊าซออกซิเจนออกมาจากขบวนการสังเคราะห์แสงด้วยนั้น จะประกอบด้วยคลอโรฟิลล์ 2 ชนิด โดยที่ชนิดหนึ่งจะต้องเป็นคลอโรฟิลล์เอ เสมอ ส่วนอีกชนิดหนึ่งจะแตกต่างกันไปในแต่ละสิ่งมีชีวิต ตัวอย่างเช่น ถ้าเป็นในพืชสีเขียว คลอโรฟิลล์ชนิดที่สองจะได้แก่ คลอโรฟิลล์บี ในสาหร่ายสีน้ำตาล ไดอะตอม และไดโนแฟลกเจลเลทจะเป็นคลอโรฟิลล์ซี สำหรับโปรคาริโอทพวกที่ไม่ให้ก๊าซออกซิเจนจากขบวนการสังเคราะห์แสงนั้น จะไม่มีคลอโรฟิลล์เอ โดยจะมีแบคเทอริโอคลอโรฟิลล์ (bacteriochlorophyll) เอหรือบีแทน และถ้าเป็น green bacteria แล้ว ก็จะมีคลอโรเบียมคลอโรฟิลล์ (chlorobium chlorophyll) เพิ่มขึ้นมาอีกด้วย แบคเทอริโอคลอโรฟิลล์เอ ต่างจากคลอโรฟิลล์เอของพืชชั้นสูงตรงที่ วงแหวน I จะมีหมู่อเซทิล และวงแหวน II อยู่ในสภาพที่ถูกรีดิวส์ คลอโรฟิลล์ทุกชนิดดูดกลืนแสงในช่วงที่ตามองเห็นได้ดี ก็เพราะมีส่วนประกอบที่เป็นพันธะคู่อยู่มากมายนั่นเอง นอกจากนี้พลังงานแสงของโฟตอนที่ถูกดูดกลืนนั้น ก็สามารถที่จะแผ่กระจายไปทั่วโครงสร้างอีเลคโทรนิค (electronic structure) ของคลอโรฟิลล์ได้ด้วย

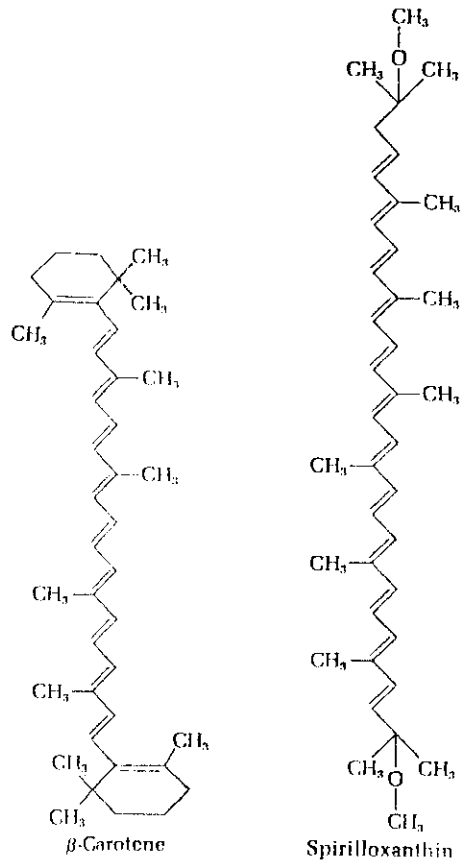
ได้มีการค้นพบว่าคลอโรฟิลล์นี้เป็นโมเลกุลหลักที่ทำหน้าที่ดูดกลืนแสงให้แก่เซลล์ของพืชสีเขียว ซึ่งการทดลองทำได้โดยการวัดสเปคตรัม (spectrum) ของการสังเคราะห์แสง (รูปที่ 9-3) เทียบกับสเปคตรัมของการดูดกลืนแสงโดยรงควัตถุของพืชสีเขียว ผลปรากฏว่าสเปคตรัมของการสังเคราะห์แสงจะสอดคล้องและมีค่าใกล้เคียงกับผลรวมของสเปคตรัมของการดูดกลืนแสงของคลอโรฟิลล์และคาโรตีนอยด์ โดยที่ตัวที่ให้ค่าสเปคตรัมมากจะได้แก่คลอโรฟิลล์เอ และบี

คาโรตีนอยด์และไฟโคบิลิน รงควัตถุทั้งสองชนิดนี้จะทำหน้าที่ช่วยดูดกลืนพลังงานจากแสงเช่นกัน จึงเรียกว่ารงควัตถุช่วย (accessory pigments) โดยจะทำงานในช่วงสเปคตรัมที่คลอโรฟิลล์ครอบคลุมไปไม่ถึง แต่อย่างไรก็ตาม ถ้าพลังงานแสงถูกดูดกลืนโดยคาโรตีนอยด์หรือไฟโคบิลินแล้ว ก็จะต้องถูกส่งต่อไปยังคลอโรฟิลล์ในรูปของพลังงานเร้า (excitation energy) อีกทอดหนึ่งก่อนที่จะถูกใช้ในการสังเคราะห์แสงได้ต่อไป



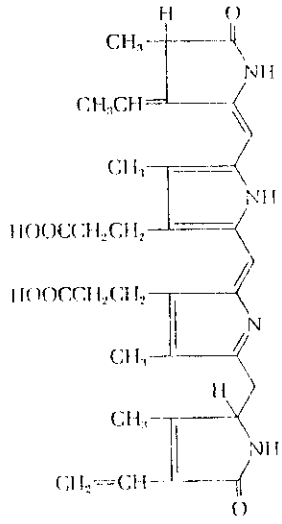
รูปที่ 9-3 รูปแสดงสเปคตรัมของการสังเคราะห์แสงในพืชสีเขียวเปรียบเทียบกับสเปคตรัมของการดูดกลืนแสงของคลอโรฟิลล์และคาโรตีนอยด์บางชนิด

โมเลกุลของคาโรตีนอยด์จะเป็นโพลีไอโซปรีนอยด์ (polyisoprenoid) สายยาวที่มีพันธะคู่แบบคอนจูเกท (conjugated double bonds) อยู่ด้วย และที่ปลายแต่ละด้านของโมเลกุลจะประกอบด้วยวงแหวนไซโคลเฮกเซนชนิดที่เป็น unsaturated substituted cyclohexane ring ด้านละหนึ่งตัว รงควัตถุคาโรตีนอยด์ในคลอโรพลาสต์จะมี 2 ประเภทใหญ่ ๆ ด้วยกัน คือ พวกที่เป็นคาโรตีน (carotene) ซึ่งเป็นไอโซปรีนอยด์ไฮโดรคาร์บอนและไม่มีออกซิเจน กับพวกแซนโธฟิลล์ (xanthophyll) ซึ่งมีโครงสร้างคล้ายคลึงกับคาโรตีนมาก ต่างกันเพียงว่าแซนโธฟิลล์มีออกซิเจนอะตอมอยู่ในวงแหวนตรงปลายสุดของโมเลกุลเท่านั้น รูปที่ 9-4 จะแสดงถึงโครงสร้างของเบต้าคาโรตีน (β - carotene) อันเป็นคาโรตีนชนิดที่มีมากที่สุด กับสไปริลโลแซนธิน (spirilloxanthin) ซึ่งเป็นตัวอย่างของแซนโธฟิลล์



รูปที่ 9–4 โครงสร้างของเบต้าคาโรตีนและสไปริลโลแซนธิน

รงควัตถุไฟโคบิลินจะพบเฉพาะในสาหร่ายสีแดงและสีน้ำเงินแกมเขียวโดยที่จะไม่พบในพืชชั้นสูงเลย โครงสร้างของพวกนี้จะเป็นเตตระไพโรลเส้นตรง (linear tetrapyrrole) (รูปที่ 9-5) ซึ่งต่างจากคลอโรฟิลล์อันมีเตตระไพโรลวงปิด และนอกจากนี้ไฟโคบิลินก็ไม่มีแม็กนีเซียมอิออนด้วย ไฟโคบิลินนี้จะพบอยู่ในรูปที่รวมตัวกับโปรตีนพิเศษบางชนิด



รูปที่ 9–5 โครงสร้างของไฟโคบิลินชนิดที่มีสีแดง (phycoerythrobilin) แสดงให้เห็นถึงลักษณะที่เป็นเตตระไพโรลเส้นตรง

รงควัตถุที่ใช้ในการสังเคราะห์แสงที่พบในคลอโรพลาสต์ของพืชนั้น จะจัดตัวอยู่ในรูปที่เป็นกลุ่มก้อนหรือเซ็ท (set) สองเซ็ทด้วยกัน และเซ็ทนี้ก็จะไปเชื่อมต่อกับลูกโซ่การขนส่งอีเลคตรอนอีกทอดหนึ่ง เรียกหน่วยทั้งหมดนี้ว่าโฟโตซิสเต็ม (photosystem) I และ II ซึ่งจะได้กล่าวถึงต่อไป

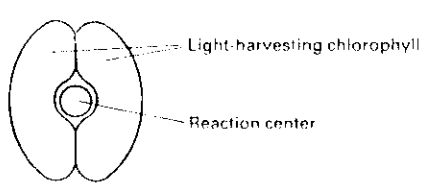
P700 และ P680 เป็นรงควัตถุอีกสองชนิดที่พบในเซลล์ที่สังเคราะห์แสงได้ชนิดที่ให้ออกซิเจนออกมาเป็นผลข้างเคียง P700 ถูกค้นพบโดย B.kok ซึ่งทำการศึกษาด้วยเทคนิคทางสเปคโตรนิคพบว่า รงควัตถุชนิดนี้สามารถดูดแสงได้มากที่สุดที่ความยาวคลื่น 700 นาโนเมตร และจะถูกฟอกจางสี (bleach) เมื่อเซลล์เกิดการเรืองแสง การฟอกจางสีนี้คิดว่าเกิดขึ้นจากการสูญเสียอีเลคตรอนออกไปจากรงควัตถุ ทั้งนี้เพราะปรากฏการณ์นี้สามารถที่จะเกิดได้โดยใช้ออกซิไดซิ่งเอเจนต์ เช่น เฟอริไซยาไนด์ (ferricyanide) ด้วย เชื่อกันว่า P700 ประกอบขึ้นจากคลอโรฟิลล์เอรวมตัวอยู่กับโปรตีนที่เฉพาะเจาะจงชนิดหนึ่ง แต่อย่างไรก็ตาม คลอโรฟิลล์

ที่เป็นส่วนประกอบใน P700 นี้จะเป็นเพียง $\frac{1}{400}$ ของจำนวนคลอโรฟิลล์ทั้งหมดที่มีในคลอโรพลาสต์เท่านั้น สำหรับหน้าที่ของ P700 ปัจจุบันได้มีหลักฐานยืนยันว่า P700 จะเป็นที่รวบรวมพลังงานเร้าจากคลอโรฟิลล์อื่น ๆ ที่อยู่ในเนื้อเยื่อธิลลาคอยด์ เมื่อพลังงานนี้ถูกจับ (trap) ไว้แล้ว P700 ก็จะสูญเสียอีเลคตรอนออกไป สำหรับ P680 ก็พบว่าเป็นคอมเพล็กซ์ของคลอโรฟิลล์กับโปรตีนเช่นกัน และทำหน้าที่เหมือนกับ P700 ด้วย คือเป็นรงควัตถุที่รวบรวมพลังงานเร้าที่พบในเซลล์ของพืชสีเขียว แต่จะพบ P700 และ P680 นี้ในโฟโตซิสเต็มที่ต่างกัน

ขบวนการช่วงแรก (light reactions)

ขบวนการช่วงนี้จะทำให้มี NADPH, ATP และออกซิเจนเกิดขึ้น โดยถ้าเป็นในสาหร่ายทุกชนิดและพืชสีเขียวแล้ว light reactions จะประกอบขึ้นจาก 2 โฟโตซิสเต็มด้วยกันคือ โฟโตซิสเต็ม I และโฟโตซิสเต็ม II ซึ่งอยู่เป็นหน่วยที่แยกกันในคลอโรพลาสต์ แต่ทำหน้าที่เหมือนกันคือรับพลังงานแสง ($h\nu$) และส่งผ่านอีเลคตรอนไปยังโมเลกุลที่เป็นตัวรับ ระบบทั้งสองนี้จะทำงานต่อเนื่องกันโดยมีระบบขนส่งอีเลคตรอนเข้ามาเกี่ยวข้องด้วย

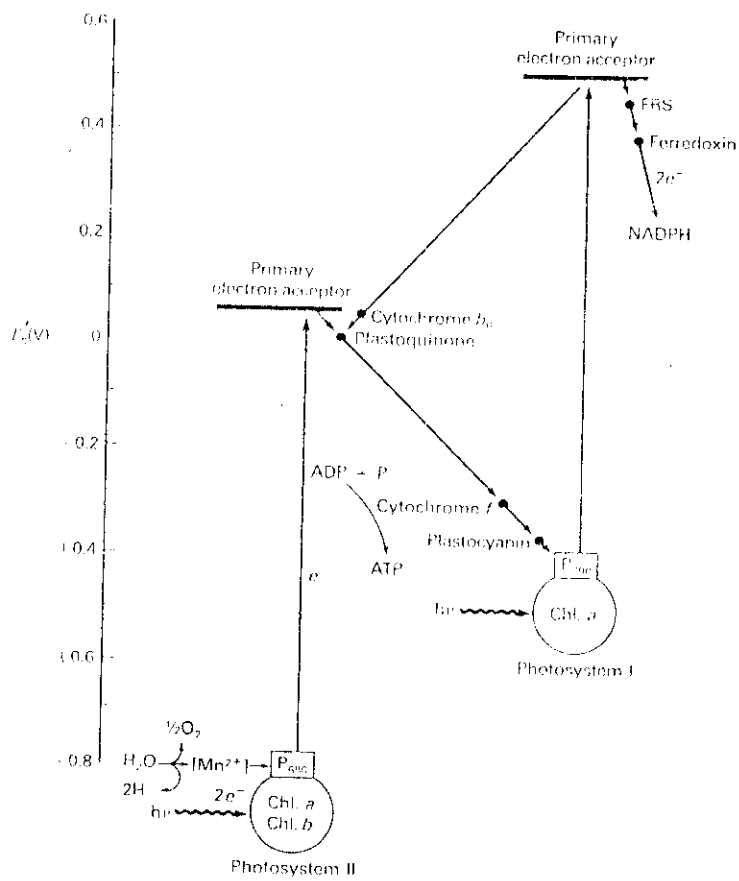
โดยทั่วไปแล้ว โฟโตซิสเต็ม I และ II จะถูกกระตุ้นได้โดยแสงที่มีความยาวคลื่นต่ำกว่า 680 นาโนเมตร แต่อย่างไรก็ดี โฟโตซิสเต็ม I สามารถตอบสนองต่อแสงที่มีความยาวคลื่นสูงกว่านั้นได้จนถึง 700 นาโนเมตร โฟโตซิสเต็ม I จะรับผิดชอบในการผลิต NADPH และ ATP ส่วนโฟโตซิสเต็ม II จะเกี่ยวข้องกับการผลิตออกซิเจน สำหรับในแบคทีเรียที่สังเคราะห์แสงได้จะไม่มีการผลิตออกซิเจน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



รูปแสดงโฟโตซิสเต็ม

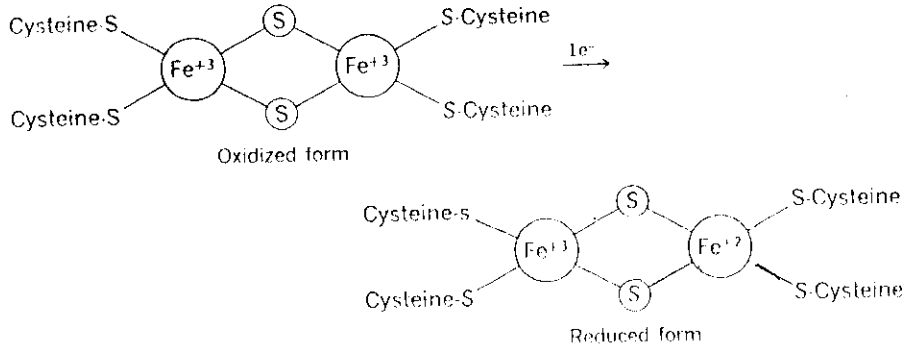
ความเข้มข้นของคลอโรฟิลล์ในคลอโรพลาสต์สูงกว่าที่มีอยู่ในตัวกลางต่าง ๆ ของโฟโตซิสเต็มมาก โดยจะมีประมาณ 80-400 คลอโรฟิลล์โมเลกุลรวมตัวกันอยู่รอบ ๆ ศูนย์กลางของแต่ละโฟโตซิสเต็ม เมื่อคลอโรฟิลล์ดูดกลืนโฟตอนของแสงก็จะถูกกระตุ้น โดยอีเลคตรอนตัวหนึ่งจะขึ้นไปอยู่ที่สถานะเร้า แล้วการเร้านี้ก็จะถูกส่งผ่านไปยังคลอโรฟิลล์โมเลกุลที่อยู่ใกล้เคียงอย่างรวดเร็วจนกว่าจะไปถึง P700 หรือ P680 ที่อยู่ตรงกลาง เนื่องจาก P700 หรือ P680 เป็นโมเลกุลที่ถูกเร้าได้ง่าย ดังนั้นแม้ว่าพลังงานที่ถูกถ่ายทอดมาจะไม่มากนัก แต่ก็เพียงพอที่จะเร้าโมเลกุลของรงควัตถุทั้งสองนี้ให้ไปอยู่ในสถานะที่สูญเสียอีเลคตรอนออกไปตัวหนึ่งได้ นั่นคือรงควัตถุที่ถูกเร้าจะอยู่ในรูปออกซิไดส์

โฟโตซิสเต็ม I (Light reaction I)



รูปที่ 9-6 แผนผังแสดงโฟโตซิสเต็ม I และ II E_o ในรูปคือ Standard reduction potential ของตัวขนส่งอีเลคตรอนแต่ละตัว

การทำงานของโฟโตซิสเต็ม I (รูปที่ 9-6) เริ่มจากการที่รงควัตถุที่เกี่ยวข้องโดยตรงกับการดูดแสงคือคลอโรฟิลล์เอ หรือรงควัตถุช่วยในการดูดแสงคือคาโรตีนอยด์กับแซนโธฟิลล์ดูดกลืนพลังงานแสงเข้าไปแล้วทำให้โมเลกุลถูกเร้า จากนั้นพลังงานเหล่านี้จะถูกส่งผ่านต่อไปยัง P700 ซึ่งอยู่ที่ศูนย์กลางของระบบ โดยถ้าเป็นพลังงานเร้าจากรงควัตถุช่วยแล้ว จะถูกส่งไปยัง P700 ได้โดยผ่านทางคลอโรฟิลล์เอ P700 ในสถานะพื้นจะมี standard reduction potential (E_o') เพียงประมาณ +0.4 V จึงมีโอกาสที่จะสูญเสียอีเลคตรอนได้ยาก แต่เมื่อเกิดการเร้าแล้ว reduction potential จะเปลี่ยนไปคือเป็น −0.5V อันเป็นสถานะที่มีพลังงานสูง ทำให้ P700 สามารถให้อีเลคตรอนตัวหนึ่งแก่ตัวรับอีเลคตรอนตัวแรก (primary electron acceptor) ได้ (ในปัจจุบันยังไม่ทราบแน่ชัดว่าตัวรับนี้เป็นสารชนิดใด) จากนี้อีเลคตรอนจะถูกส่งผ่านต่อไปตามลูกโซ่ของขบวนการขนส่ง เพื่อไปเกิดเป็น NADPH โดยที่ในลูกโซ่ประกอบด้วย ferredoxin-reducing substance (FRS) ซึ่งจะส่งอีเลคตรอนต่อไปยังโปรตีนตัวหนึ่งคือเฟอริดอกซิน (ferredoxin) โปรตีนนี้มีน้ำหนักโมเลกุล 11,600 ดาลตัน และมี 2 iron-sulfur center ในโมเลกุล



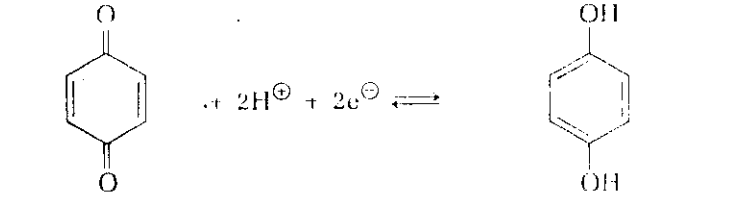
โครงสร้างของเฟอริดอกซิน

จากนี้อีเลคตรอนก็จะผ่านต่อไปยัง $NADP^+$ โดยเฟอริดอกซินแต่ละโมเลกุลก็จะให้อีเลคตรอนได้ 1 ตัว ดังนั้นการที่ $NADP^+$ จะถูกรีดิวส์เป็น NADPH แต่ละตัว จะต้องได้อีเลคตรอนมาจากเฟอริดอกซิน 2 โมเลกุลด้วยกัน สำหรับเอนไซม์ที่ใช้ในปฏิกริยาการเกิด NADPH ได้แก่ ferredoxin-$NADP^+$ oxidoreductase อันเป็นฟลาโวโปรตีน (FAD) เมื่อเกิด NADPH

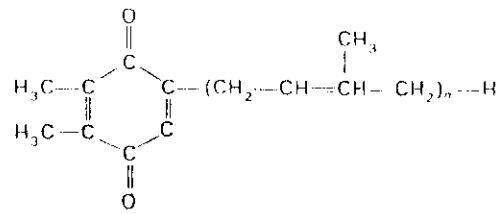
ขึ้นแล้ว P700 ก็จะอยู่ในสภาพออกซิไดส์ซึ่งไม่มีสี และรงควัตถุนี้จะต้องได้รับอีเลคตรอนกลับมา 1 ตัวเสียก่อน จึงจะสามารถทำงานได้อีกครั้งหนึ่ง

โฟโตซิสเต็ม II (Light reaction II)

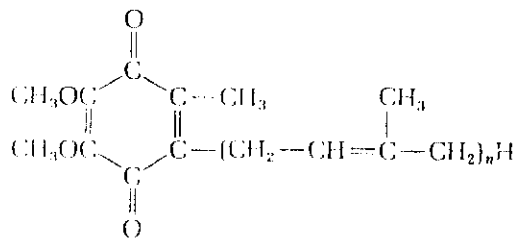
หน้าที่สำคัญของโฟโตซิสเต็ม II ก็คือ ทำให้ P700 ในสภาพออกซิไดส์ของโฟโตซิสเต็ม I กลับคืนสู่สถานะพื้น โดยส่งผ่านอีเลคตรอนไปให้ ซึ่งในการนี้จะทำให้เกิด ATP ขึ้นด้วย โฟโตซิสเต็ม II นี้ใช้คลอโรฟิลล์สองชนิดในการดูดกลืนพลังงานแสง คือคลอโรฟิลล์เอและบี จากนั้นพลังงานแสงจะถูกถ่ายทอดไปยัง P680 ที่ศูนย์กลางของระบบได้โดยผ่านทางคลอโรฟิลล์เอ เมื่อถูกกระตุ้น standard reduction potential ของ P680 จะเปลี่ยนจาก +0.8V ไปเป็น −0.05 V ซึ่งในสถานะนี้ P680 จะสามารถส่งผ่านอีเลคตรอนตัวหนึ่งไปให้แก่ตัวรับอีเลคตรอนตัวแรก (อันอาจจะเป็น quinone) ได้ จากนี้อีเลคตรอนก็จะถูกส่งต่อไปตามตัวกลางต่าง ๆ จนไปถึง P700 สำหรับตัวกลางในลูกโซ่การขนส่งอีเลคตรอนเท่าที่ทราบ มี 3 ตัวด้วยกันตามลำดับคือ พลาสโตควิโนน (plastoquinone) ไซโตโครมเอฟและโปรตีนพลาสโตไซยานิน (plastocyanin) สำหรับพลาสโตควิโนนนั้นจะมีโครงสร้างที่คล้ายคลึงกับโคเอนไซม์ Q อันเป็นตัวขนส่งอีเลคตรอนในไมโตคอนเดรีย



โครงสร้างของควิโนน (quinone)



Plastoquinone



Oxidized form of coenzyme Q
(quinone state)

การเกิดออกซิเจน

เมื่อ P680 ของโฟโตซิสเต็ม II สูญเสียอีเลคตรอนไปหนึ่งตัว ก็จะอยู่ในสภาพออกซิไดส์ ดังนั้นจะต้องได้รับอีเลคตรอนเข้ามาแทนที่ โดยจะรับจากน้ำ (H_2O) แต่อย่างไรก็ดี กลไกของการที่น้ำ 2 โมเลกุลจะให้ 4 อีเลคตรอนไปกับ P680 แล้วได้เป็นออกซิเจนเกิดขึ้นโมเลกุลหนึ่งนั้น ยังไม่เป็นที่กระจ่างชัดนัก ทราบเพียงแต่ว่าปฏิกริยานี้ต้องการ Mn^{2+}

การเกิดออกซิเจนของโฟโตซิสเต็ม II

เมื่อ P680 ของโฟโตซิสเต็ม II สูญเสียอีเลคตรอนไป ก็จะอยู่ในสภาพออกซิไดส์ จึงต้องได้รับอีเลคตรอนเข้ามาเพื่อกลับสู่สถานะพื้น โดยในการนี้โมเลกุลของน้ำจะถูกสลายเป็น $\frac{1}{2}O_2$, $2H^+$ และ $2e^-$ แล้ว $2e^-$ ถูกส่งไปให้ P680 ดังนั้น จะเห็นได้ว่า การเกิดออกซิเจน

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

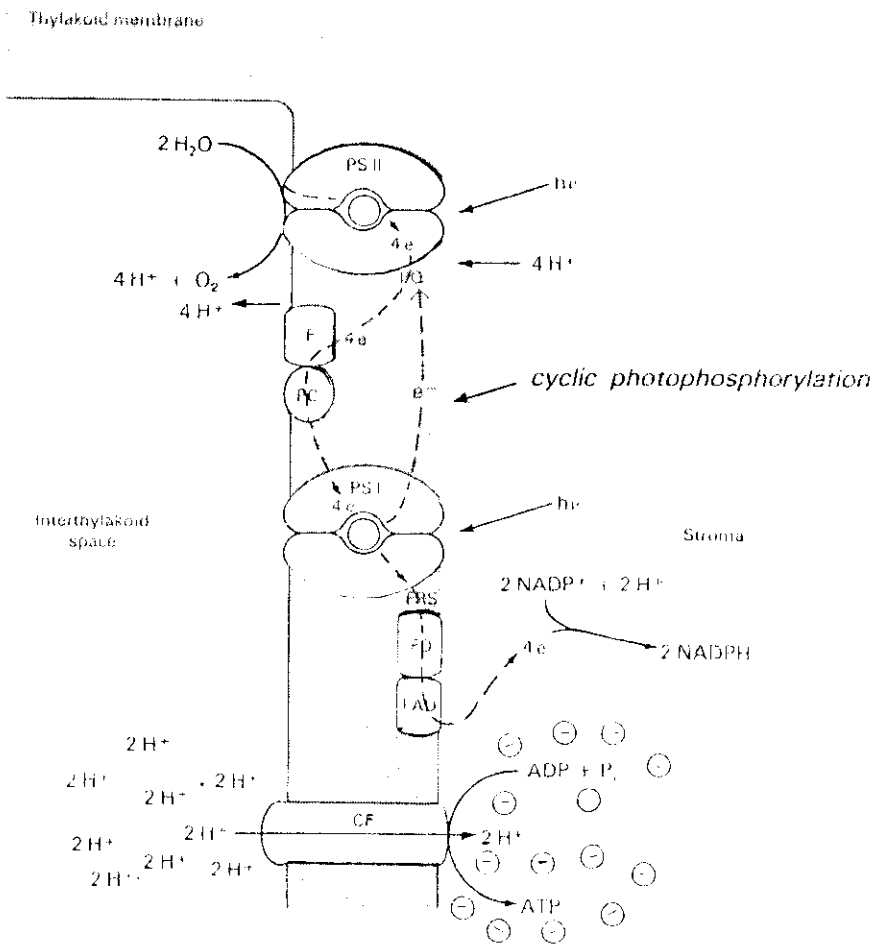
การเกิด ATP (photophosphorylation)

แบบไม่เป็นวงปิด (noncyclic)

ระหว่างทางที่อีเลคตรอนจากตัวรับอีเลคตรอนตัวแรกของโฟโตซิสเต็ม II จะไปยัง P700 นั้น จะเกิดการสร้าง ATP ขึ้นด้วย ขบวนการนี้เรียกว่า photophosphorylation (รูปที่ 9-7) อันเกิดขึ้นจากการที่มีโปรตอนไปสะสมอยู่ในช่องว่างระหว่างธิลลาคอยด์ขณะที่เกิดการสังเคราะห์แสง โดยโปรตอนเหล่านี้มาจากการขนส่งอีเลคตรอนของโฟโตซิสเต็ม I และการแตกตัวของน้ำในโฟโตซิสเต็ม II ทำให้มี proton gradient เกิดขึ้นระหว่างเยื่อธิลลาคอยด์ 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 อีเลคตรอนจาก P700 ที่ถูกเร้าของโฟโตซิสเต็ม I เมื่อส่งไปยังตัวรับอีเลคตรอนตัวแรกแล้ว อาจจะถูกส่งต่อไปตามระบบขนส่งอื่นที่ไม่ใช่ทางที่จะไปทำให้เกิด NADPH ก็ได้ ระบบขนส่งที่กล่าวถึงนี้มีลักษณะเป็นวงปิด กล่าวคือ อีเลคตรอนจะถูกส่งวนกลับไปยัง P700 สำหรับตัวรับอีเลคตรอนในขบวนการนี้เท่าที่ทราบประกอบด้วยไซโตโครม b_6 พลาสโตควิโนน ไซโตโครมเอฟ และพลาสโตไซยานิน ระหว่างที่ขนส่งอีเลคตรอนไปตามลูกโซ่วงปิดนี้จะมีการปล่อยพลังงานออกมา ซึ่งพลังงานบางส่วนจะทำให้เกิดการสร้าง ATP ขึ้น (cyclic photophosphorylation) โดยการที่จะเกิด ATP ได้นั้นขึ้นกับปริมาณของ$NADP^+$ ด้วย กล่าวคือ ถ้า $NADP^+$ มีปริมาณไม่เพียงพอที่จะรับอีเลคตรอนจากโฟโตซิสเต็ม 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

hυ	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 ปฏิกริยานี้จะให้อีเลคตรอนและโปรตอนอย่างละ 4 ตัวด้วย ซึ่งอีเลคตรอน 4 ตัวนี้จะไปทำให้เกิด 2 NADPH สำหรับการเกิด ATP นั้น เนื่องมาจากว่าทุก 3 โปรตอน (H^+) ไม่ว่าจะเป็นโปรตอนที่อยู่ในช่องว่างระหว่างธิลลาคอยด์ หรือจะเป็นโปรตอนจากการสลายตัวของน้ำ จากขบวนการขนส่งอีเลคตรอนช่วงโฟโตซิสเต็ม 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

สรุปการเคลื่อนย้ายอีเลคตรอนในขบวนการช่วงแรก

สำหรับขบวนการช่วงแรกที่เกิดในสาหร่ายและพืชสีเขียวนั้น ถ้าจะสรุปการเคลื่อนที่ของอีเลคตรอนทั้งในโฟโตซิสเต็ม I และ II แล้ว จะได้ว่าอีเลคตรอนจากน้ำจะถูกส่งไปให้ $NADP^+$ ดังปฏิกริยา

$$H_2O + NADP^+ \rightarrow NADPH + H^+ + \tfrac{1}{2} O_2$$

$(E'_o = -0.32\ V)$ $\qquad$ $(E'_o = +0.82\ V)$

การส่งผ่านอีเลคตรอนในที่นี้ จะตรงกันข้ามกับที่พบในไมโตคอนเดรีย ดังนั้นเมื่อดูเผิน ๆ จึงเหมือนกับว่า ขบวนการช่วง light reactions นี้ไม่เป็นไปตามกฎของ Maxim ซึ่งกล่าวว่า ในปฏิกริยารีดอกส์ ตัวที่มี standard reduction potential เป็นบวกมากกว่าจะเป็นตัวถูกรีดิวส์ สำหรับขบวนการสังเคราะห์แสงที่เป็นเช่นนี้ก็เพราะพลังงานแสงที่เข้าสู่ระบบไปเป็นตัวทำให้เกิดการรีดิวส์ $NADP^+$ อันดูเหมือนว่าขัดกับหลักเทอร์โมไดนามิคส์ แต่อย่างไรก็ตาม ถ้าดูในแต่ละช่วงของการขนส่งอีเลคตรอนของวิถีแล้ว จะพบว่าแต่ละปฏิกริยานั้นประพฤติตามกฎของ Maxim

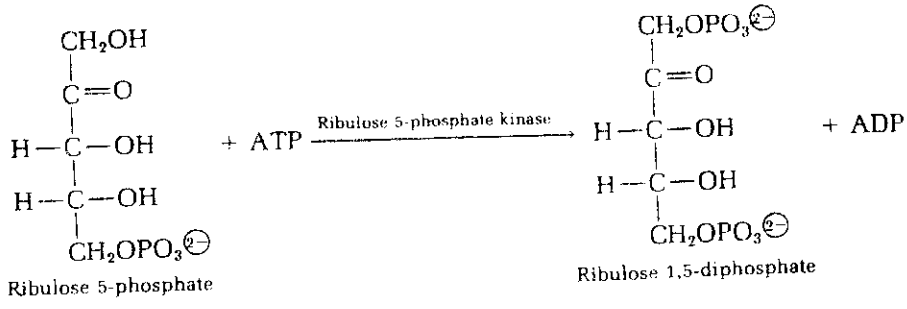
ขบวนการช่วงที่สอง (dark reactions)

ในขณะที่ขบวนการช่วงแรกใช้ปฏิกริยาที่พบเฉพาะในสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้นั้น ขบวนการช่วงที่สองซึ่งเป็นการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์และผลิตน้ำตาลกลับใช้เอนไซม์ที่พบทั่วไปแม้ในสิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงไม่ได้ อันได้แก่ เอนไซม์ของกลัยโคไลซิสและวิถีเพนโตส-ฟอสเฟท ในการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรทนี้ต้องใช้ ATP และ NADPH ที่ได้จากขบวนการช่วงแรกเข้ามาร่วมด้วย โดยผู้ค้นพบวิถีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เป็นคนแรก คือ Melvin Calvin (ได้รับรางวัลโนเบลในปีคริสตศักราช 1961) และคณะ ซึ่งเสนอแนะออกมาเป็นวัฏจักรแคลวิน (Calvin cycle) ในวัฏจักรนี้จะกล่าวถึงการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ ตลอดจนกล่าวถึงอีก 2 วิถี คือวิถีการสังเคราะห์กลูโคส โดยมีคาร์บอนไดออกไซด์ที่ถูกตรึงเป็นส่วนประกอบอยู่ด้วย กับวิถีการสังเคราะห์ไรบูโลส 5-ฟอสเฟท (ribulose 5-phosplate) อันเป็นสารเริ่มต้นที่จะทำให้เกิดไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟท (ribulose 1, 5-diphosplate, RuDP) ซึ่งเป็นตัวรับคาร์บอน-ไดออกไซด์ในวัฏจักรแคลวินช่วงแรก ปฏิกริยาทั้งหลายที่เกี่ยวข้องกับการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์โดยขบวนการสังเคราะห์แสงนี้ จะแตกต่างจากปฏิกริยาของวิถีเพนโตสฟอทเฟทและกลัยโคไลซิสธรรมดาตรงที่เกิดในสโตรมาของคลอโรพลาสต์ มิใช่เกิดในไซโตซอลตามปกติ

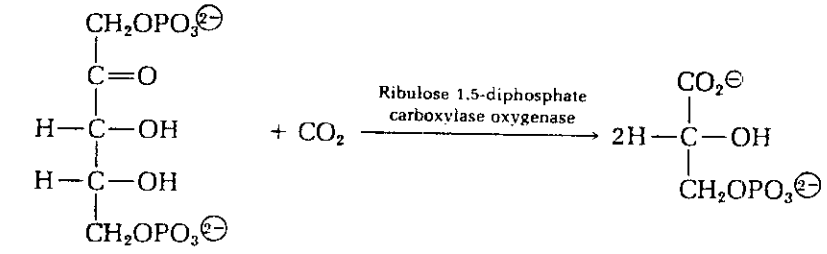
วัฏจักรแคลวินช่วงแรก

ช่วงนี้จะเป็นการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปในไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟท (RuDP หรือ ribulose 1, 5-bisphosphate) แล้วเกิดปฏิกริยาต่อไปจนได้ไดไฮดรอกซีอะซีโตนฟอสเฟทเกิดขึ้น ทั้งหมดจะมีด้วยกัน 5 ปฏิกริยา และเกิดขึ้นในส่วนสโตรมาทั้งสิ้น

ปฏิกริยาแรกคือการเคลื่อนย้ายหมู่ฟอสเฟทจาก ATP ไปยังไรบูโลส 5-ฟอสเฟทแล้วได้ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทขึ้น โดยเอนไซม์ที่ใช้ได้แก่ ไรบูโลส 5-ฟอสเฟทไคเนส



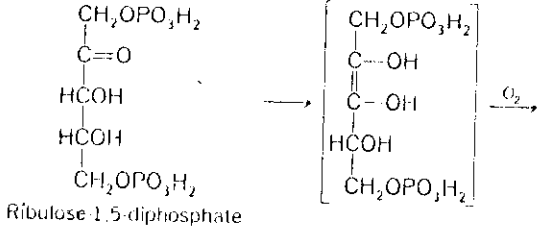
ต่อไปปฏิกริยาที่สองจะเป็นการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปในไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟท ทำให้ได้ตัวกลางที่มีคาร์บอน 6 ตัวเกิดขึ้น แล้วตัวกลางนี้จะแตกตัวออกเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท จำนวน 2 โมเลกุลอีกต่อหนึ่ง ปฏิกริยาย่อยทั้งสองนี้ใช้เอนไซม์ตัวเดียวกันคือ ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส



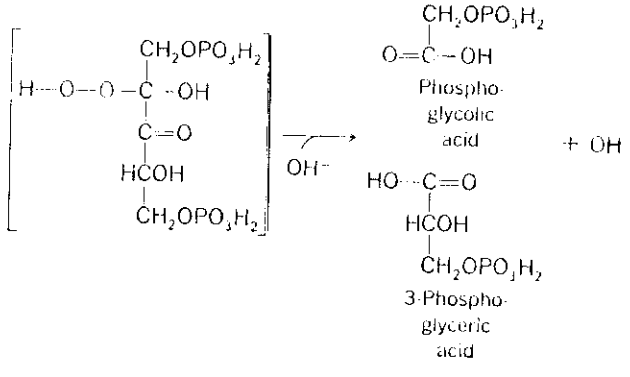
Ribulose 1,5-diphosphate

3-Phosphoglycerate

เอนไซม์ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส นอกจากจะพบในขบวนการสังเคราะห์แสงแล้ว ยังพบในขบวนการหายใจของพืชด้วย โดยในขบวนการหลังจะทำหน้าที่เป็นโมโนออกซิเจเนส เร่งปฏิกริยาแรกของขบวนการหายใจ ซึ่งเป็นปฏิกริยาระหว่างไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทกับออกซิเจน แล้วได้ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท กับ 2-ฟอสโฟกลัยโคเลท (2-phosphoglycolate)

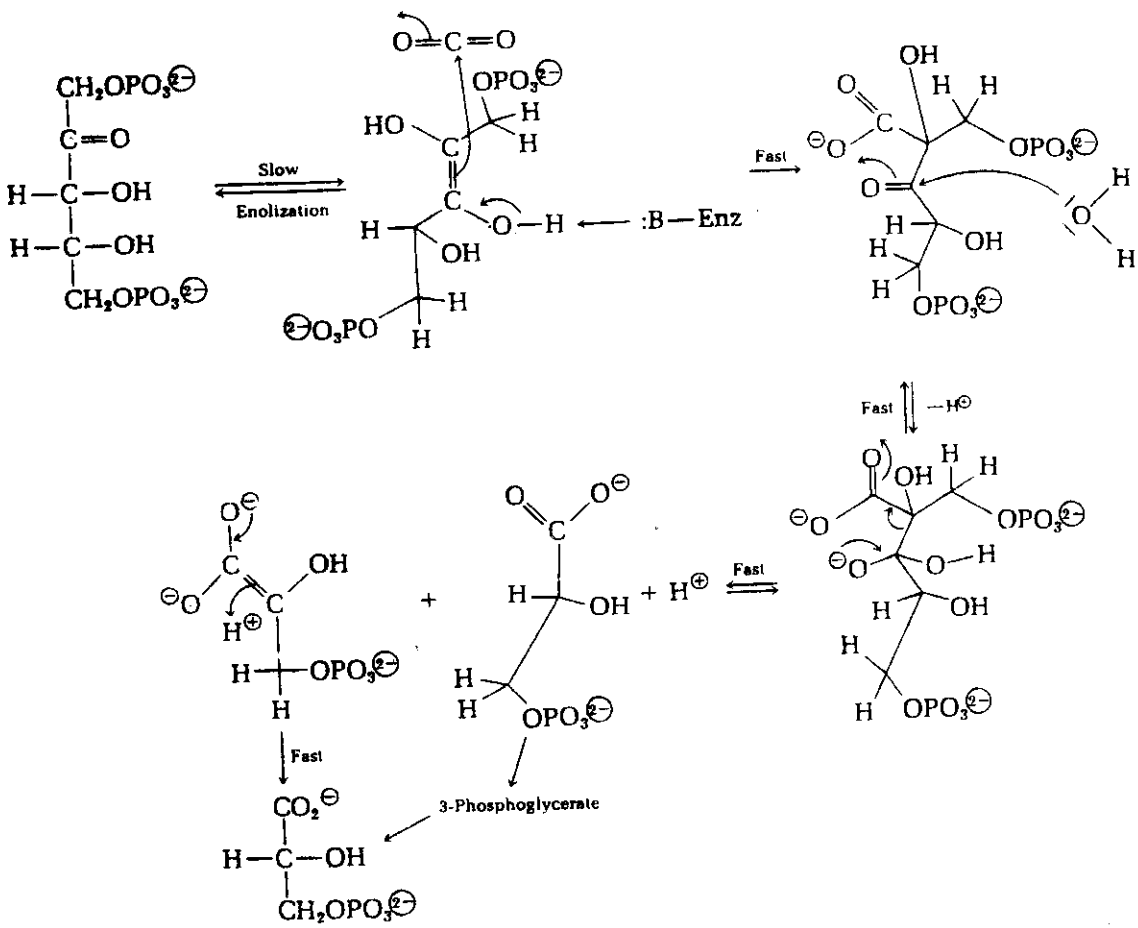


Ribulose 1,5-diphosphate



รายละเอียดของเอนไซม์ตัวนี้แม้ยังไม่ทราบมากนัก แต่ก็มีหลักฐานบางประการยืนยันว่าคาร์บอนไดออกไซด์และออกซิเจนจะแข่งขันกันในการเข้ารวมตัว ณ บริเวณเดียวกันบนเอนไซม์ ซึ่งการแข่งขันกันนี้ก็จะเป็นเครื่องชี้ถึงอัตราในการเกิดการสังเคราะห์แสงและการหายใจของพืชนั่นเอง

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

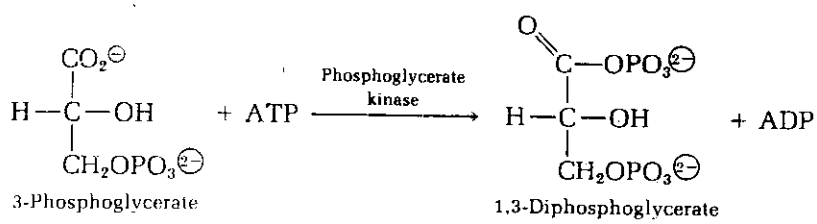


รูปที่ 9-8 กลไกการทำงานของเอนไซม์ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส

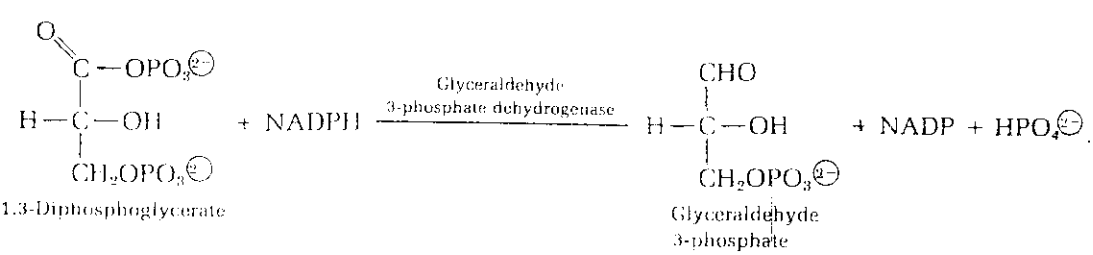
DNA ของคลอโรพลาสต์ ในขณะที่หน่วยย่อยเล็กจะถูกแปลรหัสจาก DNA ของนิวเคลียส

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

ฟอสโฟกลีเซอเรทจากปฏิกริยาที่สองจะถูกเติมหมู่ฟอสเฟทในปฏิกริยาที่สาม ซึ่งใช้เอนไซม์ฟอสโฟกลีเซอเรทไคเนส แล้วได้ 1, 3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท

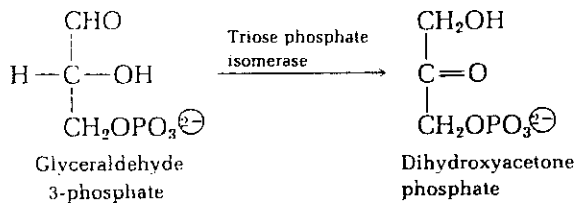


ปฏิกริยาที่สี่ ไดฟอสโฟกลีเซอเรทจะถูกรีดิวส์หมู่เอซิลฟอสเฟทด้วยเอนไซม์กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟท ดีไฮโดรจีเนส แล้วเกิดเป็นอัลดีไฮด์คือกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทขึ้น โดยเอนไซม์กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทดีไฮโดรจีเนสของคลอโรพลาสต์สามารถใช้ NADPH เป็นโคเอนไซม์ได้ ซึ่งแตกต่างจากเอนไซม์ตัวเดียวกันนี้ของขบวนการกลัยโคไลซิสซึ่งจะใช้ NADH เป็นโคเอนไซม์ ข้อที่น่าสังเกตอีกประการก็คือ ATP ที่ใช้ในปฏิกริยาที่สาม และ

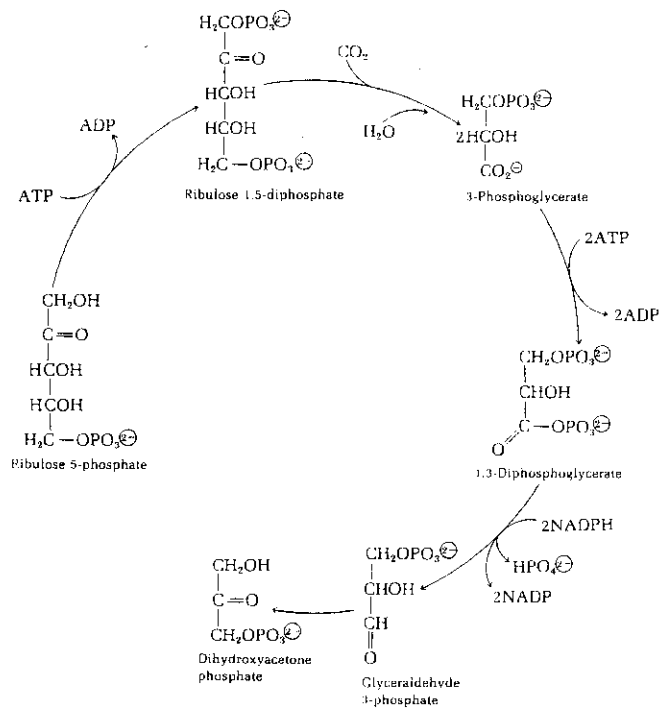


NADPH ที่ใช้ในปฏิกริยาที่สี่นี้ ต่างก็ได้มาจากช่วงแรกของการสังเคราะห์แสงคือช่วง light reactions นั่นเอง

จากนี้ก็จะมาถึงปฏิกริยาที่ห้าซึ่งเป็นปฏิกริยาสุดท้ายของวัฏจักรแคลวินช่วงแรก โดย กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทจะถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นไดไฮดรอกซีอะซีโตนฟอสเฟท จากการทำงานของเอนไซม์ไทรโอสฟอสเฟทไอโซเมอเรส



ดังนั้นถ้าจะสรุปช่วงแรกของวัฏจักรแคลวินแล้ว จะได้เป็นแผนผังตามรูปที่ 9-9 ซึ่งในช่วงนี้เป็นขบวนการที่ใช้พลังงานมาก แต่อย่างไรก็ตาม พลังงานเหล่านี้คือ NADPH และ



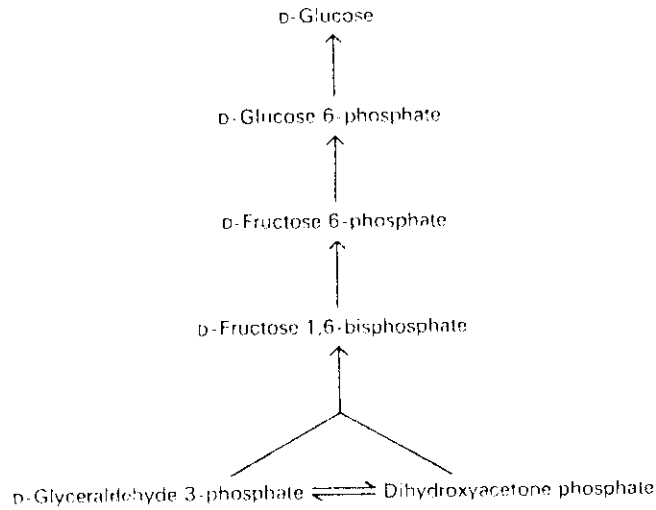
รูปที่ 9–9 แผนผังแสดงช่วงแรกของวัฏจักรแคลวิน

ATP ก็ได้มาอย่างเพียงพอจากช่วงแรกของขบวนการสังเคราะห์แสงนั่นเอง สำหรับปฏิกริยารวมของการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรแคลวินช่วงแรก จะเขียนได้เป็น

$$CO_2 + \text{ribulose 5-phosphate} + 3ATP + 2NADPH \longrightarrow 2 \text{ dihydroxyacetone phosphate}$$

วัฏจักรแคลวินช่วงหลัง

ไดไฮดรอกซีอซีโตนฟอสเฟทที่ได้จากวัฏจักรแคลวินช่วงแรกจะถูกใช้ไปได้ 2 ทาง คือ ประมาณ 17% จะเข้าขบวนการกลูโคนีโอเจเนซิสเพื่อไปเกิดเป็นกลูโคส (รูปที่ 9-10) ส่วนอีกประมาณ 83% ที่เหลือจะถูกเปลี่ยนไปเป็นไรบูโลส 5-ฟอสเฟท เพื่อเข้าสู่วัฏจักรแคลวินช่วงแรกใหม่ต่อไป

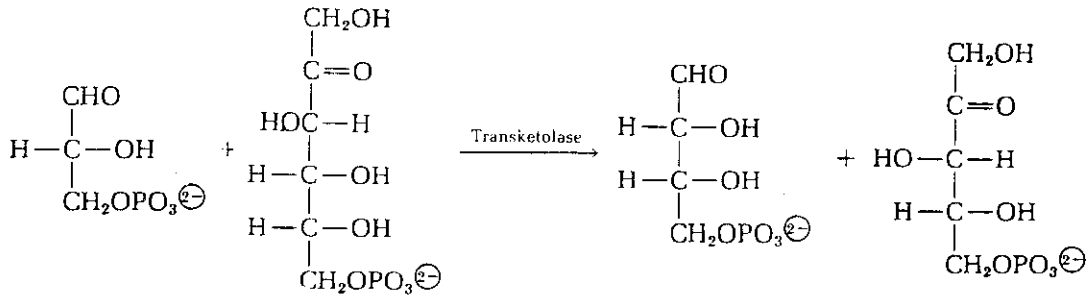


รูปที่ 9–10 การเกิดกลูโคสจากไดไฮดรอกซีอซีโตนฟอสเฟท

ปฏิกริยาช่วงหลังเริ่มจากการที่เอนไซม์ทรานส์คีโตเลส (transketolase) เปลี่ยนฟรุคโตส 6-ฟอสเฟท (คาร์บอน 6 ตัว) และกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟท (คาร์บอน 3 ตัว) ไปเป็น

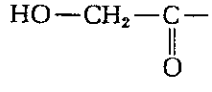
285

อีริทโธรส 4-ฟอสเฟท (คาร์บอน 4 ตัว) และไซลูโลส 5-ฟอสเฟท (คาร์บอน 5 ตัว)



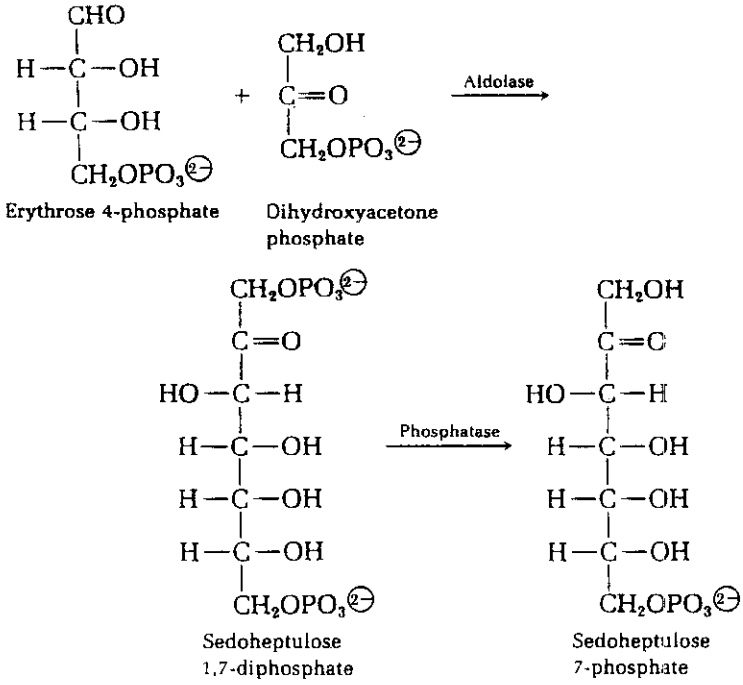
Glyceraldehyde 3-phosphate | Fructose 6-phosphate | Erythrose 4-phosphate | Xylulose 5-phosphate

ทรานส์คีโตเลสเป็นเอนไซม์ที่ต้องการไธอามีนไพโรฟอสเฟท (thiamine pyrophosphate) ในการทำงาน โดยหน้าที่ของเอนไซม์นี้ได้แก่การเคลื่อนย้ายหน่วยของแซคคาโรสที่มีคาร์บอน 2 ตัว

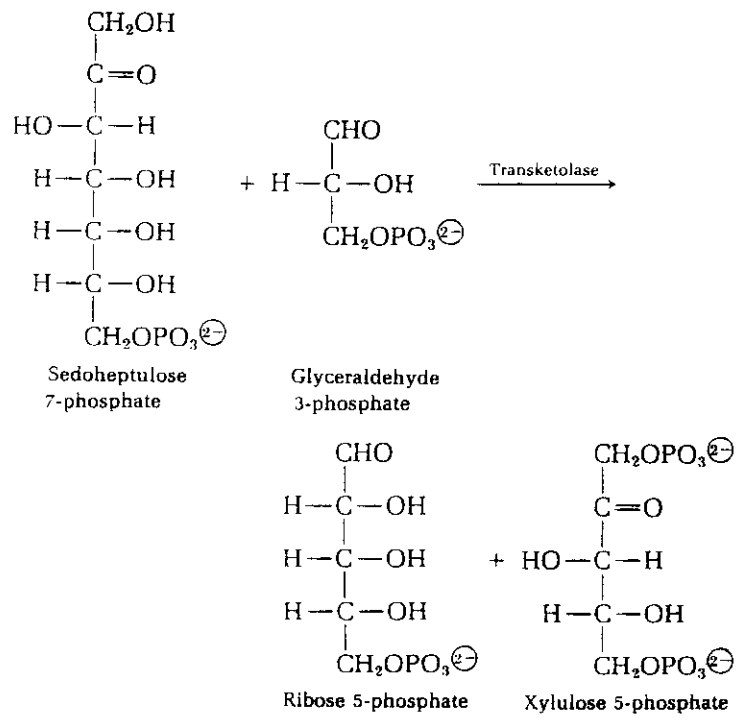


2-Carbon saccharose unit

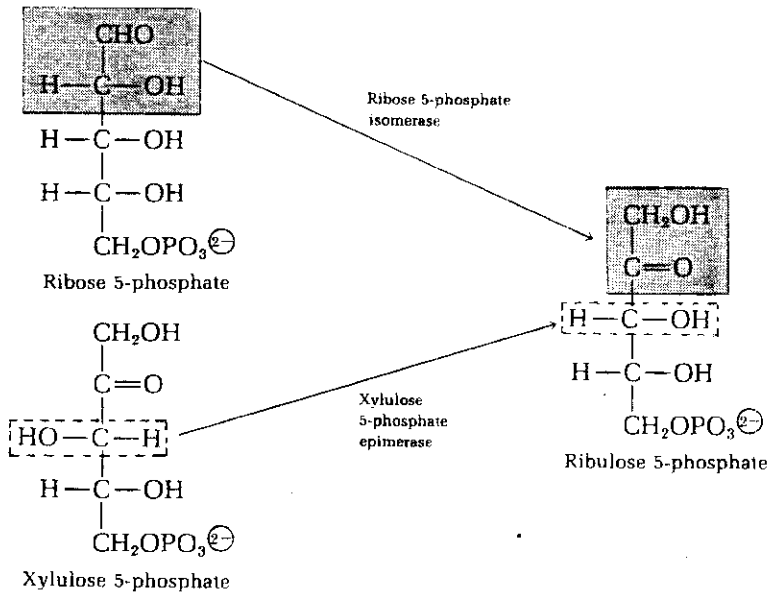
ต่อไปอีริทโธรส 4-ฟอสเฟทจะรวมตัวกับไดไฮดรอกซีอซีโตนฟอสเฟท ได้เป็นเซโดเฮปทูโลส 1,7-ไดฟอสเฟท (คาร์บอน 7 ตัว) โดยใช้เอนไซม์อัลโดเลส (aldolase) แล้วเอนไซม์ฟอสฟาเทสจะมาตัดฟอสเฟทเอสเทอร์ที่คาร์บอนตำแหน่ง 1 ออก เกิดเป็นเซโดเฮปทูโลส 7-ฟอสเฟท



เซโดเฮปทูโลส 7-ฟอสเฟทจะเป็นสับสเตรทคู่กับกลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทต่อไปในปฏิกริยาของทรานส์คีโตเลส แล้วเกิดเป็นน้ำตาลที่มี 5 คาร์บอนสองตัวด้วยกัน คือ ไรโบส 5-ฟอสเฟทกับไซลูโลส 5-ฟอสเฟท



ขั้นตอนสุดท้าย ไรโบส 5-ฟอสเฟทและไซลูโลส 5-ฟอสเฟท จะถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นไรบูโลส 5-ฟอสเฟท โดยใช้เอนไซม์ไอโซเมอเรสและอีพิเมอเรส (epimerase) ของวิถีเพนโตสฟอสเฟทตามลำดับ

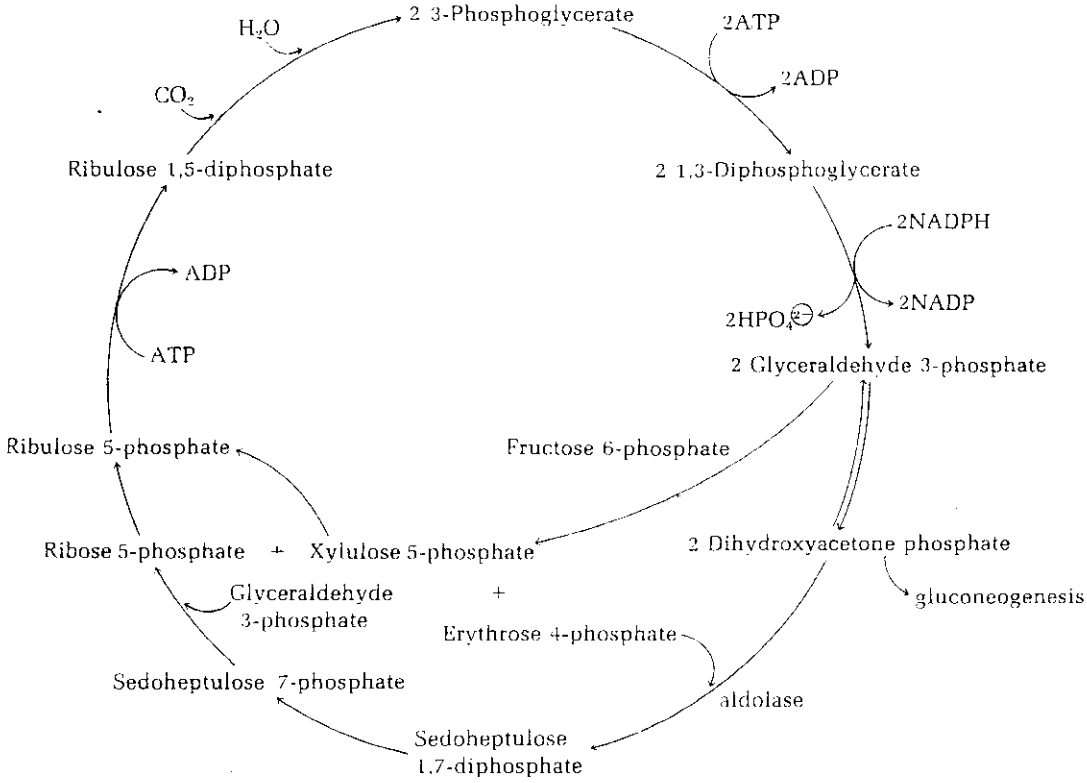


เมื่อรวมทั้งสองช่วงเข้าด้วยกันแล้ว จะได้แผนผังของวัฏจักรแคลวินที่สมบูรณ์ตามรูปที่ 9-11 สำหรับปฏิกริยารวมของวัฏจักรนี้ เขียนได้ว่า

$$CO_2 + 3\ ATP + 2\ NADPH + 2\ H^+ + 2\ H_2O \rightarrow (CH_2O) + 3\ ADP + 3\ P_i + 2\ NADP^+$$

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

$$6\ CO_2 + 18\ ATP + 12\ NADPH + 12\ H^+ + 12\ H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 18\ ADP + 18\ P_i + 12\ NADP^+$$



รูปที่ 9–11 วัฏจักรแคลวินที่สมบูรณ์

เมื่อได้กลูโลสแล้ว พืชก็จะนำกลูโคสไปใช้ประโยชน์ต่อไป

การควบคุมวัฏจักรแคลวิน

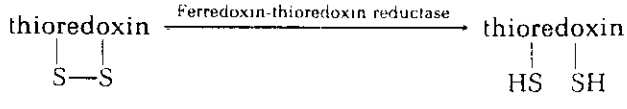
หน้าที่สำคัญของวัฏจักรแคลวินคือการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์โดยใช้เอนไซม์ไรบูโลส 1, 5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส ดังนั้นเอนไซม์นี้จึงเป็นศูนย์กลางของการควบคุมระบบ ความว่องไวของเอนไซม์นี้เกี่ยวข้องอย่างใกล้ชิดกับช่วง light reactions ของขบวนการ

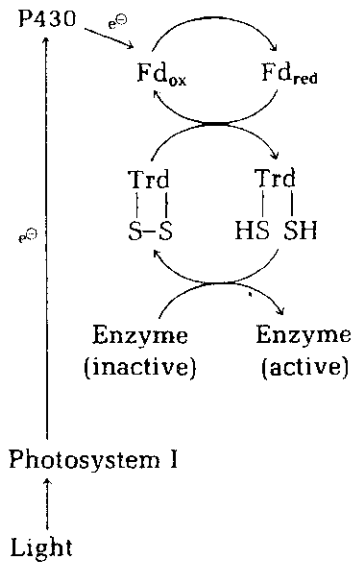
สังเคราะห์แสง กล่าวคือ ขณะที่ได้รับแสง ส่วนสโตรมาของคลอโรพลาสต์จะมีความเป็นเบสเพิ่มขึ้น เนื่องจากมีโปรตอนผ่านเข้าไปในช่องว่างระหว่างธิลลาคอยด์ ในสภาวะนี้ pH จะเพิ่มจาก 7 เป็น 9 ซึ่งทำให้ไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสมีความว่องไวมากขึ้น นั่นก็คือ แสงจะไปเพิ่มความว่องไวของเอนไซม์ตัวนี้ นอกจากแสงแล้ว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

แสงจะควบคุมเอนไซม์ไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสได้อีกวิธีหนึ่ง ซึ่งเป็นทางอ้อม โดยการไปควบคุมความว่องไวของเอนไซม์ฟรุคโตส 1.6-ไดฟอสฟาเทสในคลอโรพลาสต์ อันใช้ในปฏิกริยา

$$\text{fructose 1,6-diphosphate} \xrightarrow{\text{Fructose 1,6-diphosphatase}} \text{fructose 6-phosphate} + P_i$$

ผลิตภัณฑ์จากปฏิกริยาคือฟรุคโตส 6-ฟอสเฟทจะกระตุ้นไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลส-ออกซิเจเนส ในขณะที่สับสเตรทของปฏิกริยาคือ ฟรุคโตส 1,6-ไดฟอสเฟทจะยับยั้งไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส นอกจากนี้แสงยังสามารถกระตุ้นเอนไซม์อีก 3 ตัวในวัฏจักรแคลวินอันได้แก่ เอนไซม์เซโดเฮปทูโลส 1,7-ไดฟอสฟาเทส กลีเซอรอลดีไฮด์ 3-ฟอสเฟทดีไฮโดรจีเนส และไรบูโลส 5-ฟอสเฟทไคเนสได้ด้วย โดยใช้กลไกดังแสดงในรูปที่ 9-12 กล่าวคือเมื่อพลังงานแสงถูกดูดกลืนไว้โดยโฟโตซิสเต็ม I แล้ว อีเลคตรอนก็จะถูกส่งผ่านไปจนถึงเฟอริดอกซิน ทำให้เฟอริดอกซินถูกรีดิวส์ จากนี้สมมูลย์รีดิวซึ่งจะถูกส่งต่อไปยังโปรตีนตัวหนึ่งคือไทโอรีดอกซิน แล้วไปทำให้โปรตีนตัวนี้อยู่ในสภาพรีดิวส์ดังปฏิกริยา





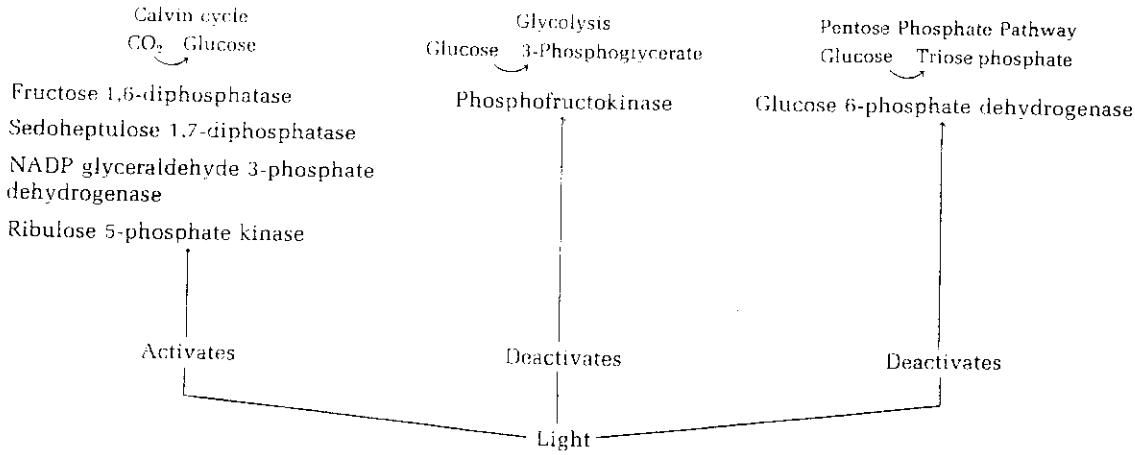
รูปที่ 9–12 การกระตุ้นเอนไซม์ฟรุคโตส 1,6–ไดฟอสฟาเทส เซโดเฮปทูโลส 1,7–ไดฟอสฟาเทส ไรบูโลส 5–ฟอสเฟทไคเนส และกลีเซอรอลดีไฮด์ 3–ฟอสเฟทดีไฮโดรจีเนสโดยแสง

ตัวย่อที่ใช้ Fd คือ เฟอริดอกซิน

Trd คือ ไทโอรีดอกซิน

ไทโอรีดอกซินในสภาพรีดิวส์นี้ จะมีความสามารถไปกระตุ้นการทำงานของเอนไซม์ทั้งสี่ชนิดที่กล่าวมาแล้วได้

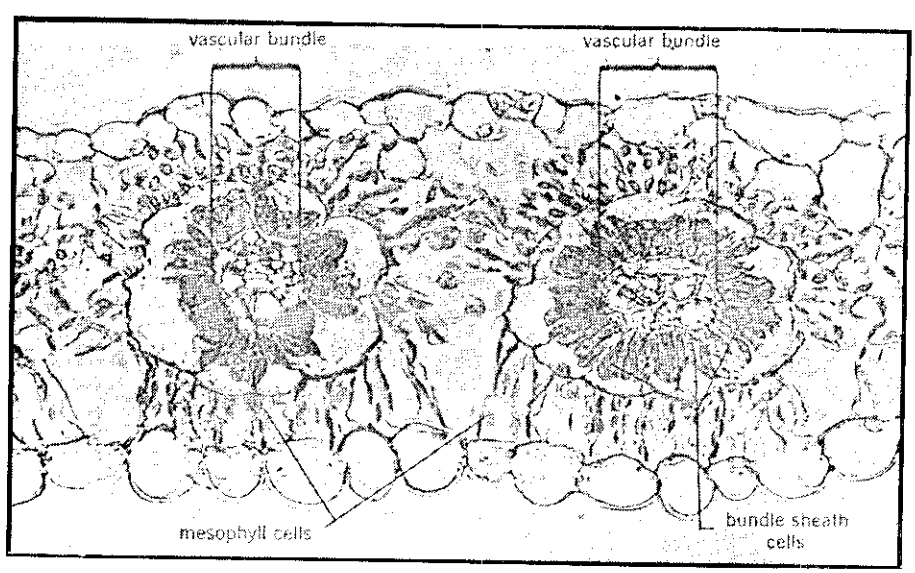
ในเวลากลางวัน พืชจะดูดกลืนพลังงานจากแสงอาทิตย์ แล้วใช้ไปใน light reactions ของขบวนการสังเคราะห์แสงเพื่อสร้างเป็นคาร์โบไฮเดรทขึ้น ส่วนในเวลากลางคืน พืชจะประพฤติตัวเหมือนสัตว์ คือจะได้รับพลังงานมาจากกลัยโคไลซิสและวัฏจักรออกซิเดทีฟเพนโตสฟอสเฟท ปฏิกริยาทั้งสองประเภทจะเกิด ณ ที่เดียวกันคือภายในคลอโรพลาสต์ โดยฟรุคโตส 1,6-ไดฟอส-ฟาเทสจะเป็นเอนไซม์สำคัญที่ควบคุมขบวนการกลูโคนีโอเจเนซิส (สังเคราะห์กลูโลส) และฟอสโฟฟรุคโตไคเนสจะควบคุมกลัยโคไลซิส (สลายกลูโคส) ขบวนการสังเคราะห์และสลายกลูโคสนี้จะเกิดต่างเวลากัน โดยมีแสงเป็นตัวควบคุม รูปที่ 9-13 จะแสดงถึงผลของแสงที่มีต่อเอนไซม์ของปฏิกริยาทั้งหลายที่เกิดในคลอโรพลาสต์



รูปที่ 9–13 ผลของแสงที่มีต่อความว่องไวของเอนไซม์ต่าง ๆ ในวัฏจักรแคลวิน กลัยโคไลซิส และวิถีเพนโตสฟอสเฟท

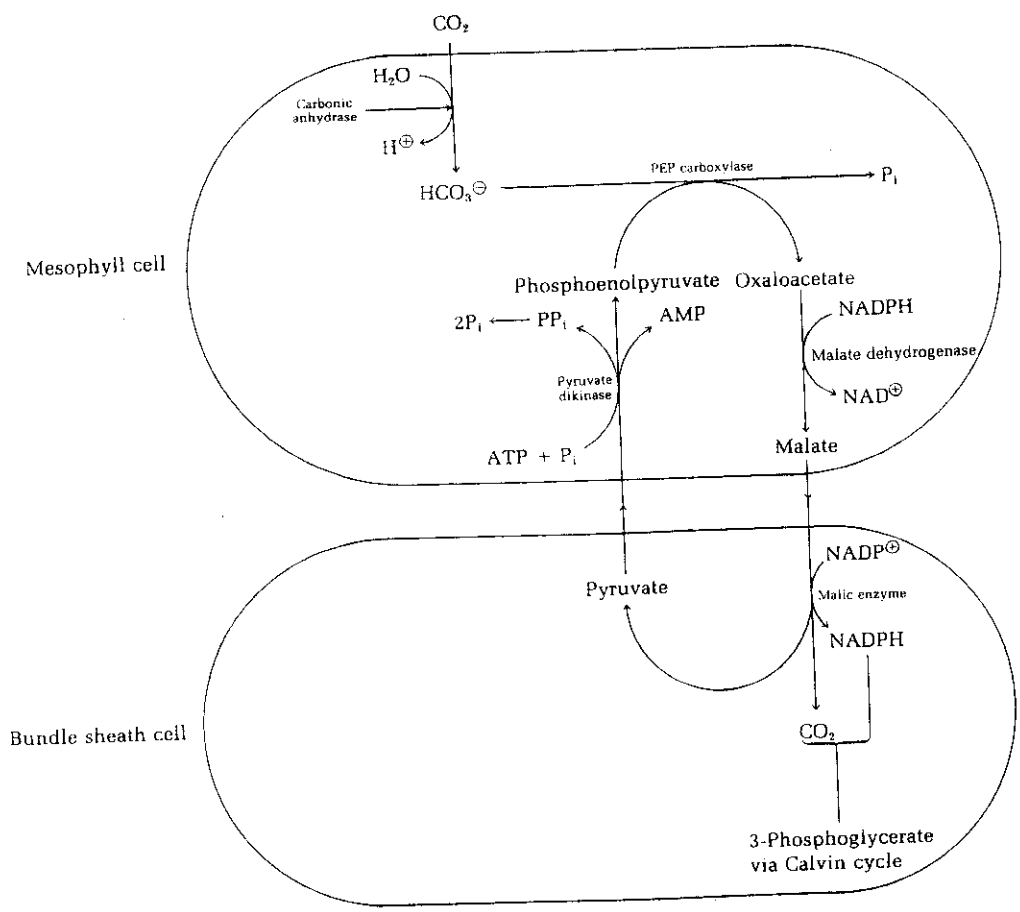
วิถี C_4 (C_4 pathway)

ในปีคริสตศักราช 1966 แฮทช์ (M.D. Hatch) และแสลค (C.R. Slack) ได้ค้นพบว่า



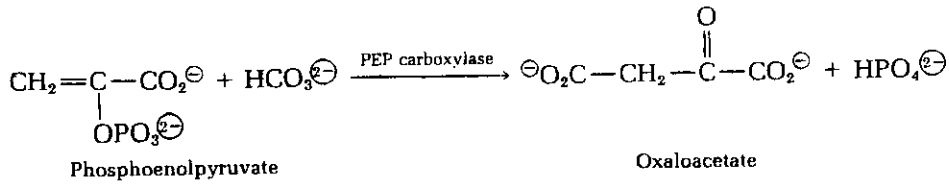
รูปที่ 9–14 รูปแสดงเมโซฟิลล์และบันเดิลชีธเซลล์

พืชดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์โดยใช้เซลล์ชนิดหนึ่งคือเมโซฟิลล์เซลล์ (mesophyll cells) (รูปที่ 9-14) ซึ่งอยู่ในไซโตปลาสม โดยที่เซลล์เหล่านี้จะอยู่ที่ผิวหน้าของใบไม้และสัมผัสกับอากาศโดยตรง สำหรับตัวรับคาร์บอนไดออกไซด์ ก็คือฟอสโฟอีนอลไพรูเวท (PEP) ซึ่งจะเปลี่ยนเป็นออกซาโลอซีเตท (รูปที่ 9-15) จากนั้นจะถูกรีดิวส์ต่อได้มาเลท หรือเกิดทรานส์อมิเนชั่นได้แอสพาเตท มาเลทจากเมโซฟิลล์จะถูกส่งผ่านไปยังบันเดิลชีธเซลล์ (bundle sheath cells) อันเป็นสถานที่เกิดวัฏจักรแคลวิน แล้วคาร์บอนไดออกไซด์จะหลุดออกเป็นอิสระเพื่อเข้าสู่วัฏจักรแคลวินต่อไป สำหรับผลิตภัณฑ์ที่เกิดขึ้นคือไพรูเวท จะถูกส่งกลับไปที่เมโซฟิลล์เพื่อเปลี่ยนให้กลับเป็นฟอสโฟอีนอลไพรูเวทอีกครั้งหนึ่ง ดังนั้นจะเห็นว่าวิถี C_4 ทำหน้าที่นำคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปที่บันเดิลชีธเซลล์ เพื่อให้วัฏจักรแคลวินเกิดได้อย่างมีประสิทธิภาพ วิถี C_4 นี้แต่เดิมคิดว่าเกิดเฉพาะในหญ้าเขตร้อนบางชนิดเท่านั้น แต่ในปัจจุบันปรากฏว่ามีพืชจำนวนมากที่ใช้วิถีนี้



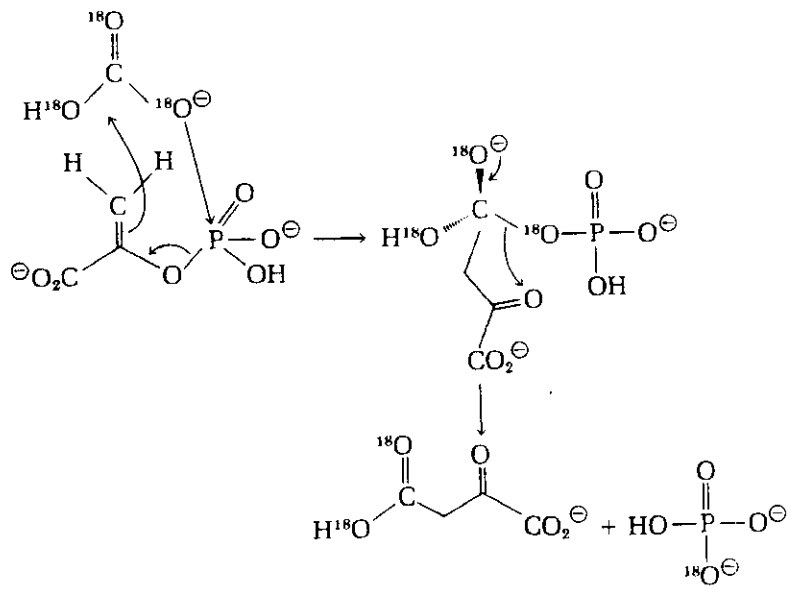
รูปที่ 9–15 แผนผังของวิถี C_4

รายละเอียดแต่ละขั้นตอนของวิถี C_4 เริ่มจากคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกดูดกลืนเข้าสู่เมโซฟิลล์เซลล์ และด้วยการทำงานของเอนไซม์คาร์บอนิคแอนไฮเดรส (carbonic anhydrase) ก็จะถูกเปลี่ยนไปเป็นไบคาร์บอเนท ซึ่งจะทำปฏิกริยาต่อไปกับฟอสโฟอีนอลไพรูเวท ดังปฏิกริยา

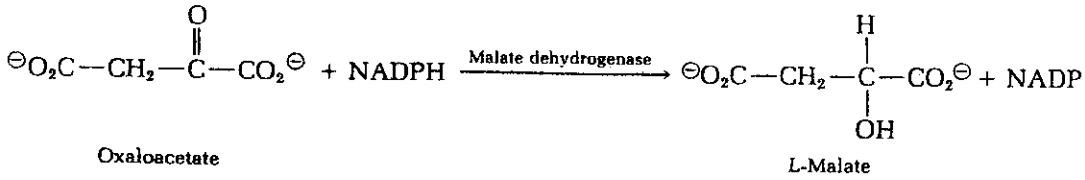


Phosphoenolpyruvate Oxaloacetate

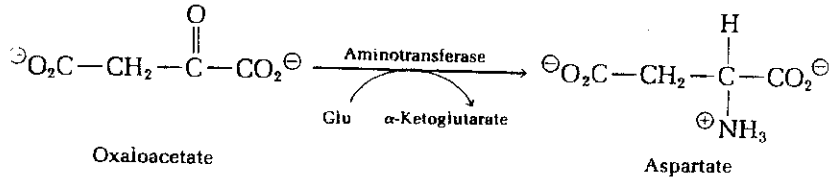
ถ้าใช้ไบคาร์บอเนทที่ออกซิเจนอะตอมเป็นสารรังสี (^{18}O) จะพบว่า ^{18}O 2 อะตอม จะปรากฏอยู่ในออกซาโลอซีเตท ส่วน ^{18}O อีก 1 อะตอมจะอยู่ในออร์โธฟอสเฟท ซึ่งกลไกการทำงานของฟอสโฟอีนอลไพรูเวทคาร์บอกซีเลส จะเป็นดังนี้



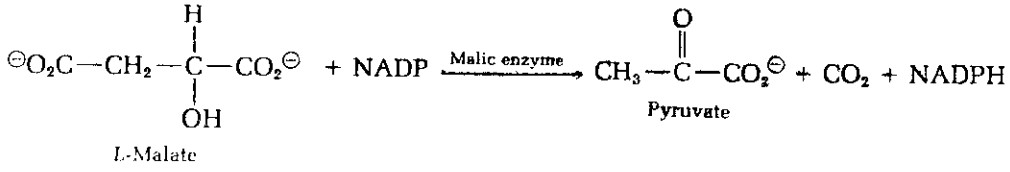
ต่อไปออกซาโลอซีเตทจะถูกรีดิวส์เป็นมาเลท แล้วมาเลทก็จะถูกส่งเข้าไปยังบันเดิลชีธเซลล์



ในบางกรณีออกซาโลอซีเตทอาจจะเกิดทรานส์อมิเนชั่นได้แอสพาเตท แล้วส่งต่อไปยังบันเดิลชีธเซลล์เช่นกัน

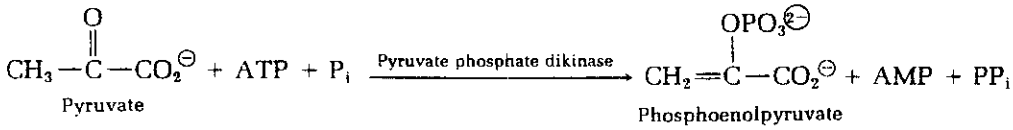


เมื่อไปถึงบันเดิลชีธเซลล์แล้ว มาเลทจะถูกดึงคาร์บอนออก 1 ตัว เกิดเป็นไพรูเวทขึ้น

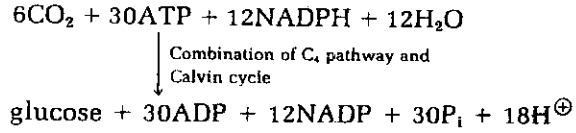


สำหรับแอสพาเตทจะต้องเกิดทรานส์อมิเนชั่นอีกครั้งหนึ่ง ได้เป็นออกซาโลอซีเตท แต่ปฏิกริยานี้เกิดในไมโตคอนเดรีย มิใช่ในคลอโรพลาสต์ แล้วออกซาโลอซีเตทจะถูกรีดิวส์ต่อได้มาเลทเกิดขึ้น ซึ่งต่อจากนั้นก็จะมีการดึงคาร์บอนออก 1 ตัวเช่นกัน โดยใช้มาลิคเอนไซม์ของไมโตคอนเดรีย

ไพรูเวทจากบันเดิลชีธจะถูกส่งกลับไปยังเมโซฟิลล์เซลล์ แล้วเปลี่ยนกลับเป็นฟอสโฟอีนอลไพรูเวทขึ้นมาใหม่



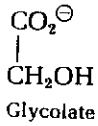
ในปฏิกริยานี้จะมีการสลายพันธะฟอสโฟแอนไฮไดรด์ 2 พันธะด้วยกัน ซึ่งเท่ากับว่าต้องใช้ 2 ATP ดังนั้นถ้าคาร์บอนไดออกไซด์ที่ใช้ในการเกิดกลูโคสโดยวัฏจักรแคลวินนั้น มาจากวิถี C_4 แล้ว จะสรุปได้ว่า ในการเกิดกลูโคสต้องใช้ทั้งสิ้น 30 ATP ด้วยกัน

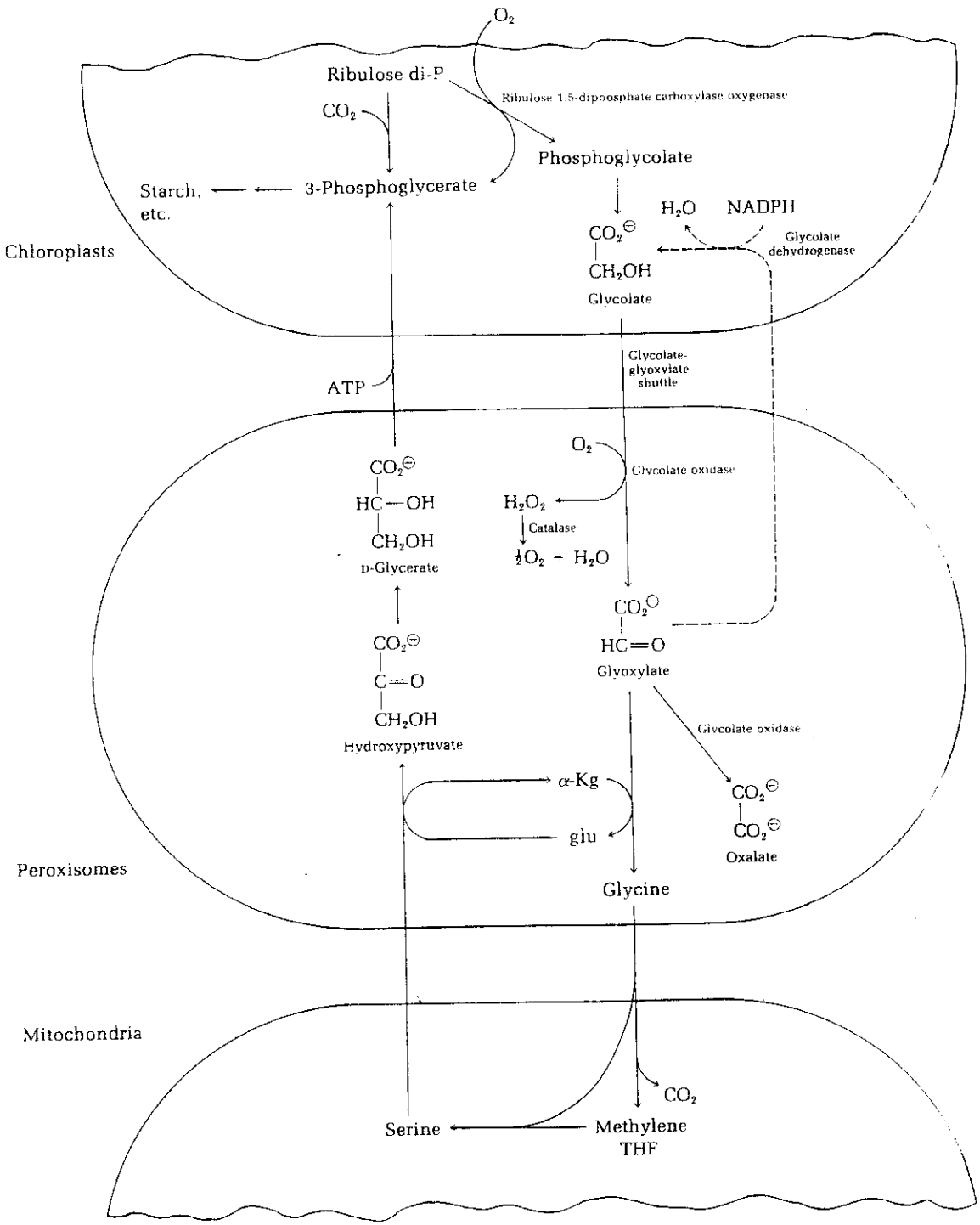


การหายใจของพืช (Photorespiration)

พืชหลายชนิดสามารถปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์ออกได้ทางใบ ขบวนการนี้เรียกว่า การหายใจของพืช ซึ่งจะเกิดเฉพาะในเวลาที่มีแสง การหายใจจะทำให้ประสิทธิภาพในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของพืชลดลงอย่างมาก ในพืชบางสปีชีส์ อัตราการหายใจจะเร็วเท่ากับหรือมากกว่า 50% ของการดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์ทีเดียว

อัตราเร็วของการหายใจจะมีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับอัตราการสังเคราะห์กลัย-

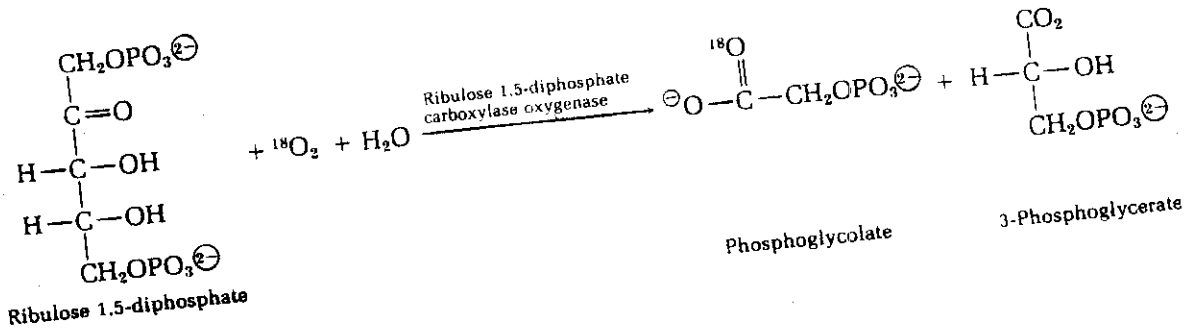




รูปที่ 9–16 วิถีของกลัยโคเลทเมตาบอลิสม (การหายใจของพืช)

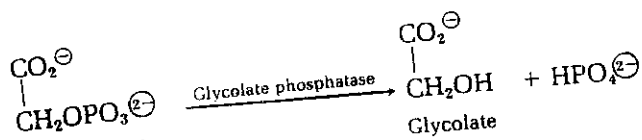
โคเลท (glycolate) เมตาบอลิสมของกลัยโคเลทมีความซับซ้อนมาก โดยปฏิกริยาที่เกี่ยวข้องจะมีอยู่ทั้งในคลอโรพลาสต์ เปอร์ออกซิโซม (peroxisomes) และไมโตคอนเดรีย (รูปที่ 9-16)

ในขบวนการหายใจนี้ เอนไซม์ไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส จะเร่งปฏิกริยาการเปลี่ยนไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทเป็นฟอสโฟกลัยโคเลท และฟอสโฟกลีเซอเรท ดังปฏิกริยา

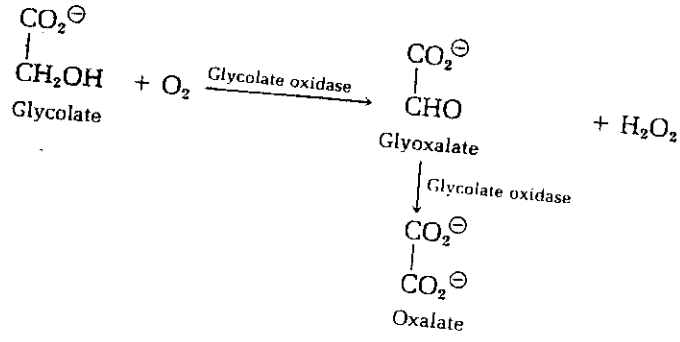


โดยในที่นี้ เอนไซม์จะใช้ oxygenase activity อันมีคาร์บอนไดออกไซด์เป็นตัวยับยั้งแบบแข่งขัน มิใช่ใช้ carboxylase activity อันมีออกซิเจนเป็นตัวยับยั้งแบบแข่งขัน เอนไซม์มี K_m ที่เกือบเท่ากันระหว่างสับสเตรททั้งสองนี้ และเมื่ออุณหภูมิเพิ่มขึ้น อัตราเร็วของปฏิกริยาที่ตรงข้ามกันทั้งสองนี้ก็จะเพิ่มขึ้นไม่เท่ากันด้วย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

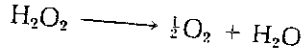
ฟอสโฟกลัยโคเลทจะถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นกลัยโคเลทในคลอโรพลาสต์ โดยใช้เอนไซม์กลัยโคเลทฟอสฟาเทส



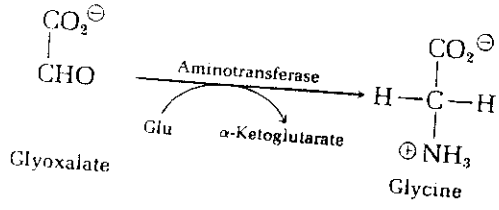
จากนั้นกลัยโคเลทจะถูกส่งออกจากคลอโรพลาสต์ไปยังออร์แกนเนลส์ (organelles) ชนิดหนึ่งคือเปอร์ออกซิโซม ซึ่งที่นี่เอนไซม์กลัยโคเลทออกซิเดสอันเป็นฟลาโวโปรตีนจะทำให้เกิดกลัยออกซาเลทและออกซาเลทขึ้นตามลำดับ



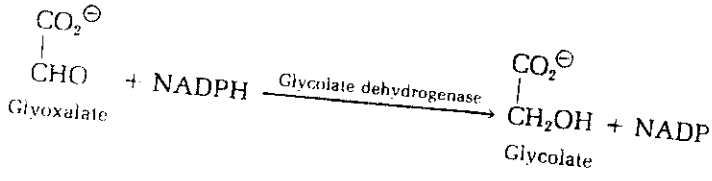
ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ที่เกิดจากการทำงานของกลัยโคเลทออกซิเดส จะถูกทำลายอย่างรวดเร็ว ด้วยเอนไซม์คะตาเลส (catalase) ทั้งนี้เนื่องจากเป็นสารที่เป็นพิษอย่างรุนแรง



กลัยออกซาเลทส่วนน้อยที่มิได้เปลี่ยนเป็นออกซาเลทนั้น บางส่วนจะเกิดทรานส์อมิเนชั่นกับกลูตาเมทได้กลัยซีนเกิดขึ้น และอีกบางส่วนก็จะถูกส่งกลับไปยังคลอโรพลาสต์เพื่อกลับเป็นกลัย-



โคเลทใหม่ วัฏจักรนี้เรียกว่า glycolate-glyoxalate shuttle ซึ่งต้องใช้ NADPH ด้วย



กลัยซีนจากเปอร์ออกซิโซมจะถูกส่งต่อไปยังไมโตคอนเดรียแล้วเปลี่ยนเป็นซีรีน โดยกลัยซีนตัวหนึ่งจะต้องเปลี่ยนเป็นเมธิลีนเตตระไฮโดรโฟเลท (methylene tetrahydrofolate, methylene THF) กับคาร์บอนไดออกไซด์เสียก่อน แล้วเมธิลีนเตตระไฮโดรโฟเลทจึงไปรวมตัวกับกลัยซีนอีกตัว จึงจะเกิดเป็นซีรีน ส่วนคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นก็จะถูกปล่อยออกไปจากการหายใจของพืช ถ้าเป็นพืชที่ใช้วิถี C_4 เมโซฟิลล์เซลล์จะดูดซับคาร์บอนไดออกไซด์นี้เอาไว้ใหม่แล้วส่งกลับไปยังไมโตคอนเดรีย เพราะถึงแม้ว่าในการทำเช่นนี้จะต้องใช้พลังงานไปบ้าง (คือใช้ 2 ATP ตอนที่จะสังเคราะห์ฟอสโฟอีนอลไพรูเวทกลับมาใหม่) แต่ก็ยังดีกว่าที่จะปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์นั้นออกไปเลย

สำหรับซีรีน ก็จะถูกส่งกลับไปที่เปอร์ออกซิโซม แล้วเกิดทรานส์อมิเนชั่นได้ไฮดรอกซีไพรูเวท ซึ่งจะถูกรีดิวส์ต่อไปเป็นกลีเซอเรท แล้วออกจากเปอร์ออกซิโซมกลับไปที่คลอโรพลาสต์อีกครั้ง เมื่อไปถึงไซโตปลาสมของคลอโรพลาสต์ ก็จะมีการเติมหมู่ฟอสเฟทให้กับกลีเซอเรท เพื่อเกิดเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท อันเป็นการสิ้นสุดขบวนการหายใจของพืช จะเห็นว่าการหายใจนี้นับว่าเป็นการสูญเสียพลังงาน ทั้งนี้เพราะขั้นตอนจากไรบูโลส 1,5-ไดฟอสเฟทไปจนได้ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทนั้น จะไม่มีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้ามาไว้เกิดเป็นกลูโคสเลย และนอกจากนี้ยังต้องใช้ NADPH ใน glycolate-glyoxalate shuttle ด้วย

สรุปเนื้อหาสาระสำคัญ

ขบวนการสังเคราะห์แสงประกอบขึ้นจากสองส่วน คือ (i) light reactions ซึ่งเป็นปฏิกริยาการขนส่งอีเลคตรอนที่ต้องใช้แสง ปฏิกริยาช่วงนี้จะทำให้เกิด NADPH และ ATP (ii) dark reactions จะเป็นช่วงที่ใช้ NADPH และ ATP ไปในการเปลี่ยนคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศให้ได้เป็นคาร์โบไฮเดรท (CH_2O)

สถานที่เกิดการสังเคราะห์แสงได้แก่คลอโรพลาสต์ซึ่งมีเยื่อหุ้ม 2 ชั้น ภายในมีของเหลวที่เรียกว่าสโตรมาบรรจุอยู่ ภายในสโตรมาจะมีระบบเยื่อธิลลาคอยด์ขดไปมาอยู่ทั่วไป บริเวณเยื่อธิลลาคอยด์นี้จะเป็นสถานที่เกิด light reactions ที่ทำให้ได้ NADPH และ ATP โดยใช้โฟโตซิสเต็ม I และ II ส่วนสโตรมาจะเป็นสถานที่เกิด dark reactions ซึ่งจะมีการรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ไปเป็นคาร์โบไฮเดรท โดยใช้วัฏจักรแคลวิน

คลอโรฟิลล์และรงควัตถุช่วยจะสามารถดูดกลืนพลังงานจากแสงได้ ซึ่งในที่สุดจะไปทำให้โมเลกุลของคลอโรฟิลล์ที่อยู่ที่ศูนย์กลางของโฟโตซิสเต็ม อยู่ในสถานะเร้า คือมีค่า standard reduction potential ที่ต่ำลง เหตุการณ์ดังกล่าวนี้จะเกิดขึ้นในทั้งสองโฟโตซิสเต็ม และจะไปทำให้เกิดการส่งอีเลคตรอนจากน้ำผ่านทางโฟโตซิสเต็มไปยัง $NADP^+$ โดยที่การส่งผ่านนี้จะฝืน electrochemical potential ขบวนการส่งผ่านอีเลคตรอนในช่วง light reactions จะให้ผล 2 ประการดังนี้ (i) โปรตอนจะถูกส่งข้ามเยื่อ เพื่อทำให้เกิด proton gradient ที่จะผลักดันให้ ADP และ P_i เปลี่ยนเป็น ATP และ (ii) อีเลคตรอนจะถูกส่งไปให้ตัวรับตัวสุดท้ายเพื่อเกิดเป็น NADPH ขึ้น

NADPH และ ATP จะถูกใช้ต่อในช่วงของ dark reactions ซึ่งเกิดโดยวัฏจักรแคลวิน ในวัฏจักรนี้จะมี 3 ขั้นตอนใหญ่ คือ (i) การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ด้วยเอนไซม์ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซิเลสออกซิเจเนส (ii) การรีดิวส์คาร์บอนไดออกไซด์ไปเป็นคาร์โบไฮเดรทและ (iii) การสร้างไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟท ซึ่งเป็นโมเลกุลที่เป็นตัวรับคาร์บอนไดออกไซด์กลับคืนมา ความร่วมมือระหว่าง light และ dark reactions จะมีมากน้อยเท่าไรนั้น ขึ้นอยู่กับการควบคุมของแสงที่มีต่อเอนไซม์หลายๆชนิดในวัฏจักรแคลวิน, ความเข้มข้นของแมกนีเซียมอิออนและpH

ซึ่งความร่วมมือนี้ จะช่วยรักษาระดับสมดุลย์ของอินเทอร์มีเดียทต่างๆในวัฏจักรแคลวินในระหว่างที่มีการเปลี่ยนสภาพทางการสังเคราะห์แสง

ยังมีวิถีเมตาบอลิสมอีก 2 วิถี ที่ทำงานไปพร้อมๆกับวัฏจักรแคลวินด้วย คือ (i) ขบวนการหายใจของพืช ในขบวนการนี้ เอนไซม์ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนสจะใช้ความเป็นออกซิเจเนส คือเติมออกซิเจนเข้าไปให้ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟท โดยมิได้ใช้ความเป็นคาร์บอกซีเลสเหมือนในวัฏจักรแคลวินเลย ปฏิกริยาของขบวนการหายใจของพืช จะเกิดในออร์แกเนลล์ต่างๆกัน 3 แห่งด้วยกันภายในเซลล์ (ii) วิถี C_4 วิถีนี้ทำหน้าที่ช่วยดูดกลืนคาร์บอนไดออกไซด์เพื่อส่งต่อให้วัฏจักรแคลวินเกิดได้อย่างมีประสิทธิภาพ โดยการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวิถีนี้จะใช้การทำงานของเอนไซม์ฟอสโฟอีนอลไพรูเวทคาร์บอกซีเลส

ผลิตภัณฑ์สุดท้ายของขบวนการสังเคราะห์แสงก็คือแป้งและน้ำตาล โดยที่แป้งจะถูกสังเคราะห์ขึ้นในคลอโรพลาสต์ ส่วนน้ำตาลจะถูกสังเคราะห์ขึ้นจากไทรโอสฟอสเฟทในไซโตซอล สิ่งสำคัญที่จะเป็นตัวควบคุมอัตราเร็วของการสังเคราะห์แป้งและน้ำตาลก็คือ อัตราส่วนระหว่างฟอสเฟทเอสเทอร์กับอนินทรีย์ฟอสเฟท ซึ่งอัตราส่วนนี้จะเป็นตัวบ่งชี้อัตราเร็วของขบวนการหายใจของพืช และขบวนการสังเคราะห์แสง

คำถามท้ายบท

1. เราจะพบคลอโรฟิลล์ ณ ที่ใดภายในเซลล์
2. อิออนของโลหะชนิดใดที่พบในคลอโรฟิลล์
3. เราจะได้อีเลคตรอนกี่ตัวจากน้ำแต่ละโมเลกุล
4. โฟโตซิสเต็ม I หรือ II ที่สามารถดูดแสงได้
5. ในการสังเคราะห์ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟทแต่ละตัวในวัฏจักรแคลวิน ต้องใช้พลังงานเท่าใด
6. จงเขียนปฏิกริยาสุทธิที่เกิดในพืชที่ใช้วิถี C_4 ในการขนส่งคาร์บอนไดออกไซด์จากเมโซฟิลล์เซลล์ไปยังบันเดิลชีธเซลล์ และจงอธิบายว่าปฏิกริยานี้เป็นการสูญเปล่าทางพลังงานใช่หรือไม่
7. เอนไซม์ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส มีทั้งแอคติวิตีของความเป็นคาร์บอกซีเลสและออกซีเจเนสอยู่ในตัวเดียวกัน ดังนั้นจริงหรือไม่ที่จะกล่าวว่า 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทที่ถูกผลิตขึ้นมาจากออกซิเจเนสแอคติวิตีของเอนไซม์ตัวนี้ จะถูกเมตาบอไลซ์ต่อไปในแนวทางเดียวกันกับ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทที่ถูกผลิตขึ้นมาจากคาร์บอกซีเลสแอคติวิตี
8. เนื่องจากเอนไซม์ไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟทคาร์บอกซีเลสออกซิเจเนส สามารถใช้ได้ทั้งคาร์บอนไดออกไซด์และออกซิเจนเป็นสับสเตรท ดังนั้น ท่านคิดว่าเอนไซม์ฟอสโฟอีนอลไพรูเวทคาร์บอกซีเลส จะใช้ออกซิเจนเป็นสับสเตรทแทนที่ไบคาร์บอเนทได้บ้างหรือไม่

คำถามจากข้อ 9-22 จงเลือกข้อย่อยที่ถูกต้องที่สุดเพียงข้อเดียวเป็นคำตอบ

9. สมการรวมในข้อย่อยใดที่เป็นสมการที่ถูกต้องของขบวนการสังเคราะห์แสง

ก. $6CO_2 + 12NH_3 + \text{แสง} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6H_2N_2$

ข. $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O + \text{แสง} \rightarrow 6CO_2 + 12H_2O$

ค. $6CO_2 + 12H_2O + \text{แสง} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$

ง. $3CO_2 + 6H_2O + \text{แสง} \rightarrow C_3H_6O_3 + 3O_2 + 3H_2O$

10. ออกซิเจนอะตอมในกาซออกซิเจนที่พืชปล่อยออกมานั้น ได้มาจาก

ก. H_2O ข. CO_2 ค. $C_6H_{12}O_6$ ง. O_3

11. รงควัตถุของคลอโรพลาสต์จะอยู่ใน

ก. เยื่อหุ้มชั้นนอก ข. เยื่อธิลลาคอยด์

ค. เยื่อหุ้มชั้นใน ง. ช่องว่างระหว่างเยื่อหุ้มชั้นนอกและชั้นใน

12. ตัวขนส่งอีเลคตรอนของคลอโรพลาสต์จะอยู่ใน

ก. เยื่อหุ้มชั้นนอก ข. เยื่อธิลลาคอยด์

ค. เยื่อหุ้มชั้นใน ง. ช่องว่างระหว่างเยื่อหุ้มชั้นนอกและชั้นใน

13. proton gradient ในคลอโรพลาสต์ได้รับโปรตอนมาจากแหล่งใด

ก. CH_2O ข. ฟอสโฟลิปิดภายในเยื่อธิลลาคอยด์

ค. คลอโรฟิลล์ ง. น้ำ

14. NADPH ถูกผลิตขึ้นในคลอโรพลาสต์ในระหว่างที่เกิดขบวนการ

ก. cyclic photophosphorylation

ข. series photophosphorylation

ค. noncyclic photophosphorylation

ง. substrate-level photophosphorylation

15. พลังงานที่ใช้ในการผลักดันให้ ADP รวมตัวกับ P_i เพื่อเกิดเป็น ATP ในโฟโตซิสเต็ม II ของขบวนการสังเคราะห์แสงนั้น ได้มาจาก

ก. proton gradient

ข. การออกซิไดส์กลูโคส

ค. การรีดิวส์กลูโคส

ง. substrate-level phosphorylation

16. กาซออกซิเจนที่ถูกปล่อยออกมาระหว่างเกิดขบวนการสังเคราะห์แสงนั้น จะเกิดขึ้นมาจาก

ก. oxidative phosphorylation

ข. การตรึงคาร์บอนใน dark reactions

ค. cyclic photophosphorylation

ง. noncyclic photophosphorylation

17. ขบวนการหายใจของพืชที่เกิดในคลอโรพลาสต์นั้น จะคล้ายที่สุดกับขบวนการใดของไมโตคอนเดรีย

ก. substrate-level phosphorylation

ข. oxidative decarboxylation

ค. oxidative phosphorylation

ง. hydrolysis

18. ในวัฏจักรแคลวิน โมเลกุลที่รวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์ ได้แก่

ก. กลีเซอราลดีไฮด์ฟอสเฟท

ข. ไรบูโลสไดฟอสเฟท

ค. ฟอสโฟอีนอลไพรูเวท

ง. กรดซิตริค

19. ในวิถี C_4 โมเลกุลที่รวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์ ได้แก่

ก. กลีเซอราลดีไฮด์ฟอสเฟท

ข. ไรบูโลสไดฟอสเฟท

ค. ฟอสโฟอีนอลไพรูเวท

ง. กรดซิตริค

20. แหล่งที่ให้ไฮโดรเจนอะตอมในการสังเคราะห์กลูโคส คือ

ก. NADPH ข. H_2O ค. $FADH_2$ ง. $n(CH_2O)$

21. พืชจะเก็บสะสมกลูโคสไว้ในรูปของ

ก. เซลลูโลส ข. โมโนแซคคาไรด์ ค. กลัยโคเจน ง. แป้ง

22. การที่พืชไม่เก็บสะสมคาร์โบไฮเดรทไว้ในรูปของกลูโคส ก็เพราะกลูโคสนั้น

ก. ดึงดูดแมลงให้มาทำลายต้นพืช

ข. ละลายน้ำ ทำให้สมดุลย์ออสโมติคเปลี่ยนแปลงไป

ค. เป็นโมเลกุลที่ไม่เสถียร

ง. จะไปแทนที่ไรโบสในการสังเคราะห์ DNA