บทที่ 24
แบบจำลองทางคณิตศาสตร์เกี่ยวกับอัตโนมัติสังเคราะห์ของชีวมวล

24.1 คำนำ

เนื่องจากการเจริญเติบโตของเซลล์ที่มีชีวิตเป็นขบวนการอย่างหนึ่งของอัตโนมัติสังเคราะห์(autosynthesis) และการเจริญเติบโตจะต้องคล้อยตามกันกับหลักการของอัตโนมัติสังเคราะห์ทางเคมี ดังนั้นเพื่อให้ตรงกับกรณีจึงจำเป็นต้องมองดูที่แบบจำลองของอัตโนมัติสังเคราะห์เพื่อให้เห็นว่าสามารถช่วยเพิ่มเติมความเข้าใจเกี่ยวกับขบวนการของการเจริญเติบโตและช่วยให้สามารถอนุมานและทำนายเกี่ยวกับคุณสมบัติต่าง ๆ ของชีวมวลได้

แบบจำลองของอัตโนมัติสังเคราะห์ได้ถูกปรับปรุงขึ้นเป็นครั้งแรกโดย Hinshelwood(Dean & Hinshelwood, 1966) ซึ่งจะกล่าวถึงต่อไป แบบจำลองนี้ได้ถูกทำให้ง่ายขึ้นเป็นอย่างมากแต่ก็ยังมีคุณค่าในการชี้แสดงต่าง ๆ เกี่ยวกับพฤติกรรมในการเจริญเติบโตของชีวมวลโดยเฉพาะเมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงซึ่งอาจเกิดขึ้นได้ในการหมักแบบคงที่ทางเคมี อย่างไรก็ตามแบบจำลองนี้อาจถูกใช้ได้ในขอบเขตจำกัดสำหรับสภาวะที่อาจเปลี่ยนแปลงได้เช่นการหมักแบบเก็บกัก

24.2 การสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกัน

24.2.1 การสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกันเป็นวงจร

อัตโนมัติสังเคราะห์ของชีวมวลที่เป็นผลลัพธ์จากการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกันในกรณีอย่างง่ายก็คือระบบสองส่วนประกอบ(รูปที่ 24.1 a) ลูกศรอันหนึ่งคือ $X \leftarrow Y$ หมายถึงว่าการสังเคราะห์ส่วนประกอบ X ที่ขึ้นอยู่กับการกระทำของส่วนประกอบ Y โดยไม่จำเป็นว่า X จะต้องเป็นผลผลิตของ Y ตัวอย่างของการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกันเป็นวงจร

อาจสรุปได้จากการสังเคราะห์ชีวมวลดังแสดงในรูปที่ 24.2 ส่วนประกอบสองส่วนของระบบคือการสังเคราะห์ดีเอนเอซึ่งขึ้นอยู่กับเอนไซม์ดีเอนเอโพลีเมอเรสและการสังเคราะห์เอนไซม์ดีเอนเอโพลีเมอเรสซึ่งขึ้นอยู่กับดีเอนเอที่จัดทำให้มีเมสเซนเจอร์อาร์เอนเอ

ถ้าแทนค่าชีวมวลทั้งหมดด้วย x ตลอดช่วงของการเจริญเติบโตแบบขยายในสภาวะแวดล้อมคงที่จะได้ว่า

$$x = x_0 e^{\mu t} \qquad 24.1$$

ซึ่ง μ คืออัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะ จึงอาจเป็นไปได้ว่าถ้าแต่ละส่วนของระบบมีสัดส่วนต่อชีวมวลคงที่ก็จะเพิ่มปริมาณขึ้นด้วยอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะ μ คงที่ด้วยเช่นเดียวกัน

การพึ่งพาอาศัยกันของอัตราความเร็วในการสังเคราะห์ X และ Y ในระบบสองส่วนประกอบนี้(รูปที่ 24.1 a) อาจถูกแสดงออกได้ด้วยสมการคือ

$$dX/dt = \alpha Y \qquad 24.2$$

และ

$$dY/dt = \beta X \qquad 24.3$$

ซึ่ง X และ Y ถูกใช้แทนจำนวนของส่วนประกอบ α และ β เป็นค่าคงที่ซึ่งค่านี้ก็ขึ้นอยู่กับสภาวะแวดล้อมรวมทั้งการจัดทำหรือจัดหาให้มีสิ่งที่อยู่ระหว่างกลางซึ่งสามารถแพร่กระจายออกได้ ตัวอย่างเช่น mRNA ในรูปที่ 24.2(a) และกรดอะมิโนในรูปที่ 24.2 สมการที่ 24.2 และ 24.3 อาจถูกสรุปได้ว่า

$$X = \tfrac{1}{2}\left(X_0+\frac{\alpha}{k}Y_0\right)e^{kt}+\tfrac{1}{2}\left(X_0-\frac{\alpha}{k}Y_0\right)e^{-kt} \qquad 24.4$$

และ

$$Y = \tfrac{1}{2}\left(Y_0+\frac{k}{\alpha}X_0\right)e^{kt}+\tfrac{1}{2}\left(Y_0-\frac{k}{\alpha}X_0\right)e^{-kt} \qquad 24.5$$

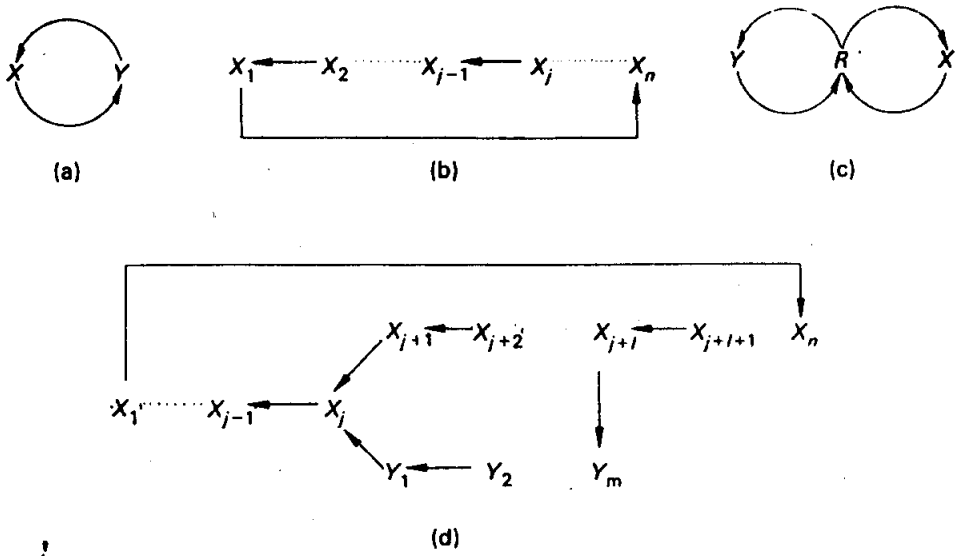
ซึ่ง $\alpha\beta=k^2$ และ X_0 และ Y_0 คือจำนวนของ X และ Y ที่เวลาตั้งต้น เมื่อ t มีค่ามากขึ้นพจน์ e^{-kt} ก็จะหายไปหรือกลายเป็นศูนย์และสัดส่วน $X:Y$ จะกลายเป็น

$$\frac{X}{Y} = \left(X_0+\frac{\alpha}{k}Y_0\right)\Big/\left(Y_0+\frac{k}{\alpha}X_0\right) = \frac{\alpha}{k} \qquad 24.6$$

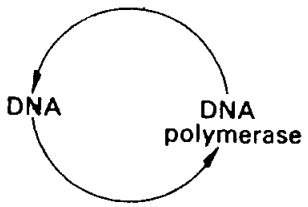
นั่นก็คือสัดส่วน $X:Y$ เป็นสัดส่วนแน่นอนจนกลายเป็นค่าคงที่ ถ้าบางส่วนของระบบถูกแยกออก

ไปเพื่อเริ่มต้นใหม่โดยที่ $X_0/Y_0=\alpha/k$ ดังนั้นสมการที่ 24.4 และ 24.5 จึงอาจถูกลดรูปได้อีกเป็น

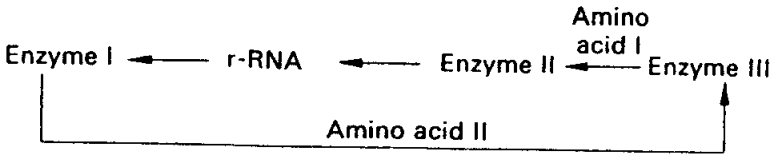
$$X = X_0 e^{kt} \quad \text{and} \quad Y = Y_0 e^{kt} \qquad 24.7$$



รูปที่ 24.1 Diagrams of autosynthetic systems. The X and Y symbols represent structures in the cell, such as enzymes, DNA and ribosomal RNA. An arrow between two structures, for instance, $X \leftarrow Y$, means that the synthesis of X is dependent on the action of Y. All the systems are composed of cycles of interdependent syntheses. (a) Two-component cycle; (b) n component structures in a cycle; (c) and (d) branched cycles.



(a)



(b)

Fig. 24.2 Examples of interdependent syntheses. (a) Two-component system; DNA synthesis depends on DNA polymerase, and DNA polymerase synthesis depends on DNA for the supply of messenger (m-)RNA. (b) Four-component system. Synthesis of enzyme I depends on ribosomal (r-)RNA; synthesis of r-RNA depends on enzyme II; synthesis of enzyme II depends on enzyme III because it produces amino acid I which is required for synthesis of enzyme II; synthesis of enzyme III depends on enzyme I because it produces amino acid II required in synthesis of enzyme III.

ดังนั้นแบบจำลองนี้จึงถือได้ว่าเป็นการเจริญเติบโตแบบชยายแต่เนื่องจากส่วนประกอบทุกส่วนทั้งหมดในระบบต้องมีอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะเหมือนกันกับของชีวมวลจึงถือได้ว่า $k=\mu$

ผลลัพธ์โดยทั่วไปในแง่ของการใช้ประโยชน์คือถ้ามีส่วนประกอบ n ส่วนในระบบ(รูปที่ 24.1b) ซึ่ง $dX_1/dt=\alpha_1 X_2, dX_2/dt=\alpha_2 X_3, \ldots dX_j/dt= x_j X_{j+1}$ และท้ายที่สุดคือ $dX_n/dt=\alpha_n/X_1$ ซึ่ง α_1, α_2 ฯลฯ คือค่าคงที่ เมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงสามารถแทนค่า $dX_1/dt=\mu X_1$, $dX_2/dt=\mu X_2$ ฯลฯ และสัดส่วนปริมาณของ X_j ต่อ X_{j+1} ก็คงที่ด้วยโดย $X_j/X_{j+1}=\alpha_j/\mu$ ซึ่ง

$$\mu^n = \alpha_1\alpha_2\ldots\alpha_n \qquad 24.8$$

ถ้ามีส่วนประกอบโครงสร้างในระบบมากกว่าสองส่วนประกอบข้อสรุปของสมการเมื่ออยู่ในสถานะเปลี่ยนแปลงจะมีพจน์ต่าง ๆ ในรูปของ $\sin kt$ (Hinshelwood, 1952;1969) จึงแสดงว่าสัดส่วนของส่วนประกอบต่าง ๆ มีการกวัดแกว่งก่อนที่จะลงตัวเป็นค่าคงที่ที่สถานะมั่นคงในขั้นสุดท้าย

24.2.2 การแตกแขนงของวงจรสำคัญ

การสังเคราะห์ส่วนประกอบที่เป็นโครงสร้างซับซ้อนเช่น เอนไซม์โดยทั่วไปมักเป็นผลลัพธ์เนื่องมาจากการแตกแขนงของวงจรการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยซึ่งกันและกัน ในกรณีอย่างง่ายจะเป็นแบบระบบสามส่วนประกอบดังแสดงในรูปที่ 24.1(c) การแตกแขนงของวงจรอาจถูกแบ่งออกได้เป็นสองแบบ คือแบบที่แต่ละวงจรต่างก็เป็นวงจรสำคัญ และแบบที่วงจรต่างก็เป็นระบบการสังเคราะห์ที่สลับกัน(ตอนที่ 24.5) ตัวอย่างของวงจรที่ต่างก็เป็นวงจรสำคัญได้ให้ไว้ในรูปที่ 24.1(c) ถ้าให้ R=จำนวนของไรโบโซมอลอาร์เอนเอ Xและ Yคือจำนวนเอนไซม์สำหรับการจัดเตรียมนิวคลีโอไทด์เพื่อการสังเคราะห์อาร์เอนเอ ดังนั้นวงจร R-X จึงถูกทำเป็นแบบจำลองได้ว่า $dX/dt=\alpha R$ และ $dR/dt=\beta X$ เมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงจะได้ว่า $dX/dt=\mu X$ และ $dR/dt=\mu R$ ดังนั้น

$$X/R = \alpha/\mu \quad \text{and} \quad \alpha\beta = \mu^2 \qquad 24.9$$

สำหรับวงจรสำคัญอีกวงจรหนึ่งคือวงจร Y-R ถูกทำเป็นแบบจำลองได้โดย $dY/dt = aR$ และ $dR/dt = bY$ เมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงจะได้ว่า

$$Y/R = a/\mu \quad \text{and} \quad ab = \mu^2 \qquad 24.10$$

ดังนั้น $\mu^2 = ab = \alpha\beta$ และยังอาจเป็นไปได้ว่า $X/Y = \alpha/a$ ดังนั้นถึงแม้ว่าสัดส่วนของ $X:R$ และของ $Y:R$ สามารถเปลี่ยนแปลงได้ตามอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะแต่สัดส่วน $X:Y$ ก็เป็นอิสระจาก μ

24.3 การปรุงแต่งโดยอัตโนมัติเมื่อสภาพแวดล้อมเปลี่ยนแปลงไป

ผลกระทบจากการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมต่อขบวนการของอัตโนมัติสังเคราะห์อาจถูกอนุมานได้ดังต่อไปนี้ (Dean & Hinshelwood, 1966, p.130) ในระบบสองส่วนประกอบที่ได้เสนอไว้ในรูปที่ 24.1 (a) อาจสมมุติให้โครงสร้าง X เป็นเอนไซม์หนึ่งซึ่งจัดเตรียมให้มีเมตาโบไลต์ที่จำเป็นและสามารถแพร่กระจายได้เพื่อการสังเคราะห์เอนไซม์ชนิดที่สองคือ Y ให้ปริมาณทั้งหมดของเอนไซม์ในประชากรเซลล์เป็น X และถ้า n คือจำนวนของเซลล์ที่กำลังเจริญเติบโต ดังนั้นสัดส่วนปริมาณเอนไซม์ต่อเซลล์คือ X/n ในทำนองเดียวกันสัดส่วนปริมาณเอนไซม์ชนิดที่สองต่อเซลล์คือ Y/n ให้ c เป็นความเข้มข้นของเมตาโบไลต์ที่แพร่กระจายได้ในเซลล์ ดังนั้นอัตราความเร็วสุทธิของการสะสมเมตาโบไลต์ในเซลล์เดียวกันคือ

$$dc/dt = A(X/n) - B(Y/n)c - Cc \qquad 24.11$$

ซึ่ง A, B และ C คือค่าคงที่ ในสมการที่ 24.11 พจน์แรกทางขวามือหมายถึงอัตราความเร็วในการผลิตเมตาโบไลต์ พจน์ที่สองคืออัตราความเร็วในการใช้หรือบริโภค และพจน์ที่สามหมายถึงการสูญเสียโดยการสลายตัวหรือโดยกลไกอื่น เมื่อถือเอาอย่างง่ายว่าระบบอยู่ในสถานะมั่นคงจนกระทั่งการผลิตเมตาโบไลต์สื่อกลางสมดุลย์กันพอดีกับการบริโภคและการสูญเสีย ดังนั้น $dc/dt = 0$ และ

$$dX/dt = k_1 X \qquad 24.12$$

และ

$$dY/dt = k_2 Yc \qquad 24.13$$

ซึ่ง k_1 และ k_2 คือค่าคงที่ สมการที่ 24.13 แสดงว่าการสังเคราะห์ Y ขึ้นอยู่กับปริมาณดั้งต้นของตนเองและปริมาณของเมตาโบไลต์ที่แพร่กระจายได้ และยังอาจถือต่อไปได้อีกว่าการแบ่งตัวของเซลล์ถูกยั้วยุให้เกิดขึ้นเมื่อความเข้มข้นของ Y มีค่าวิกฤติที่ถูกกำหนดโดย $\beta = Y/n$ ซึ่ง β คือค่าคงที่ แทนค่าสำหรับ n ในสมการที่ 24.11 จะได้ว่า

$$c = \alpha X/Y \qquad 24.14$$

ซึ่ง α คือค่าคงที่อันใหม่ จากสมการที่ 24.13 และ 24.14 จะได้ว่า

$$dY/dt = k_2 \alpha X \qquad 24.15$$

กำหนดให้ $v = X/Y$ เมื่อทำการดิฟเฟอเรนติเอชั่นจะได้ว่า

$$dv/dt = \frac{Y(dX/dt) - X(dY/dt)}{Y^2} \qquad 24.16$$

นั่นก็คือ

$$dv/dt = v(k_1 - k_2 \alpha v) \qquad 24.17$$

ถ้าให้ μ = อัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะของชีวมวล จากสมการที่ 24.12 , 24.13 และ 24.15 จะได้ว่า

$$\mu = k_1 = k_2 c = k_2 \alpha v \qquad 24.18$$

เมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงจะได้ว่า $dv/dt = 0$ สมมุติว่ามีปัจจัยบางอย่าง เช่นสารพิษทำให้ความเข้มข้น c ของเมตาโบไลต์ลดลง จึงหมายความว่าค่า αv ถูกทำให้ลดลงด้วยสมการที่ 24.14 และจากสมการที่ 24.17 จะปรากฏว่า dv/dt กลายเป็นผลบวก ดังนั้นสัดส่วน $v = X/Y$ จึงเพิ่มขึ้นและดำเนินต่อไปจนกระทั่งปรากฏอีกครั้งหนึ่งว่า $k_2 \alpha v = k_1 = \mu$ นั่นก็คืออัตราความเร็วในการเจริญเติบโตถูกทำให้กลับคืนมาอีกด้วยค่าที่สถานะมั่นคงใหม่ของ X/Y ดังนั้นตามแบบจำลองนี้จึงอาจทำนายว่าในระบบอัตโนมัติสังเคราะห์หนึ่งเช่นการสังเคราะห์ชีวมวลจะมีการเปลี่ยนแปลงเมื่ออยู่ในสภาวะซึ่งมีผลกระทบต่ออัตราความเร็วในการเจริญเติบโตโดยการเปลี่ยนแปลงสัดส่วนของส่วนประกอบโครงสร้างต่าง ๆ เพื่อทำให้อัตราความเร็วในการเจริญเติบโตกลับคืนมาดังเดิม

24.4 ความสำคัญของผลกระทบเนื่องจากสิ่งแวดล้อมต่ออัตราความเร็วในการเจริญเติบโต

ตามแบบจำลองข้างต้นชี้แสดงว่าอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะ (μ) อาจได้รับผลกระทบมาจากการเปลี่ยนแปลงปริมาณของเอนไซม์อย่างใดอย่างหนึ่งหรือโครงสร้างอย่างอื่นที่สำคัญในวงจรแห่งการพึ่งพาอาศัยกัน จากสมการที่ 24.8 จะได้ว่า $\mu=(\alpha_1\alpha_2\ldots\alpha_n)^{1/n}$ ค่าสัมประสิทธิ α สท้อนให้เห็นถึงการจัดเตรียมหรือจัดหาใหม่มีสารเมตาโบไลต์ระหว่างกลางการเมตาโบลิซึ่ม ถ้าสมมุติว่าสารยับยั้งบางอย่างหรือผลกระทบจากสิ่งแวดล้อมบางอย่างลดการจัดหาหรือจัดเตรียมใหม่เมตาโบไลต์จนกระทั่งสัมประสิทธิ α_1 ลดลงไปห้าเท่าของค่าเริ่มต้น สัดส่วนของค่า μ ใหม่ต่อค่าเริ่มต้นจะเป็นไปตามสมการที่ 24.8 คือ $(0{\cdot}2)^{1/n}$ ดังนั้นถ้าจำนวนโครงสร้างทั้งหมดในวงจรคือ 20 สัดส่วนของค่า μ ใหม่ต่อค่าเก่าจะกลายเป็น $(0.2)^{0.05} = 0.91$ หรือค่าของ μ ถูกทำให้ลดลงไปเพียง 9% เท่านั้น สัดส่วนปริมาณของโครงสร้าง X_1 และ X_2 จะเปลี่ยนแปลงจาก α_1/μ เป็น $0{\cdot}2\alpha_1/\mu$ ดังนั้นแบบจำลองนี้จึงชี้แสดงให้เห็นว่าสัดส่วนของเอนไซม์ในชีวมวลอาจทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงอย่างนี้เนื้อหาไม่มากนักต่ออัตราความเร็วในการเจริญเติบโต

24.5 วงจรสลับในการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกัน

24.5.1 วงจรสลับที่แตกแขนง

ในระบบวงจรที่แตกแขนงของการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกันดังแสดงในรูปที่ 24.1 (c) แต่ละวงจรสามารถสลับกันได้ ระบบนี้ถูกทำเป็นแบบจำลองได้คือ $dX/dt=\alpha R$, $dY/dt=aR$ และ $dR/dt=\beta X+bY$ ซึ่ง α, a, β และ b คือค่าคงที่ ในระบบนี้ α และ a แสดงถึงการแข่งขันหรือการพึ่งพาอาศัยสลับกัน ท้ายที่สุดเมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงจะพบว่า $X/R=\alpha/\mu$ และ $Y/R=a/\mu$ และอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตเฉพาะ μ อาจถูกกำหนดได้โดย

$$\mu^2 = \alpha\beta+ab \qquad 24.19$$

(Hinshelwood, 1953) ดังนั้นระบบนี้จึงสอดคล้องกับผลลัพธ์โดยทั่วไปว่าสัดส่วนจำนวนโครงสร้างทั้งหมดมักลงตัวเป็นค่าคงที่

24.5.2 ทฤษฎีร่างแห

ความสำคัญอย่างอื่นที่ลดรูปมาจากแบบจำลองซึ่งเกี่ยวข้องกับการพัฒนาการเปลี่ยนแปลงเส้นทางเอนไซม์อย่างสลับ (Dean & Hinshelwoo, 1966, p.11)ด้วยการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกันดังแสดงในรูปที่ 24.1 (d) ได้ถูกสมมุติว่าการสังเคราะห์เอนไซม์ X_j ต้องการเมตาโบไลต์ C ที่เกิดจากเอนไซม์ X_{j+1} หรือเอนไซม์ Y_1 อย่างใดอย่างหนึ่งซึ่งอยู่ในแขนงที่แตกต่างกันของระบบ ให้ความเข้มข้นของเมตาโบไลต์ในกรณีนี้เป็น c ดังนั้นจะได้ความสมดุลย์ที่สถานะมั่นคงคือ

$$dc/dt = \beta X_{j+1} + \gamma Y_1 - \delta c = 0 \qquad 24.20$$

ซึ่ง β, γ และ δ คือค่าคงที่ พจน์แรกทางด้านขวามือของสมการหมายถึงการผลิต C จาก X_{j+1} พจน์ที่สองหมายถึงการผลิตจาก Y_1 และพจน์ที่สามหมายถึงการบริโภค C เพื่อสังเคราะห์ X_j รวมทั้งการสูญเสีย C ไปในทางอื่น ๆ ด้วย ดังนั้นจึงอาจเป็นไปได้ว่า

$$c = (\beta/\delta) X_{j+1} + (\gamma/\delta) Y_1 \qquad 24.21$$

และถ้า dX_j/dt เป็นสัดส่วนโดยตรงต่อ c จะได้ว่า

$$dX_j/dt = \alpha_j X_{j+1} + \beta_j Y_1 \qquad 24.22$$

ซึ่ง α_j และ β_j คือค่าคงที่ใหม่ จากสมการสำหรับการพึ่งพาอาศัยกันเป็นร่างแหที่ได้ให้ไว้ในรูปที่ 24.1 (d) จะได้ว่า $dX_1/dt = \alpha_1 X_2$ ฯลฯ ถึง $dX_n/dt = \alpha_n X_1$ และ$dY_1/dt = b_1 Y_2$ฯลฯ ถึง $dY_m/dt = b_m X_{j+1}$ และสมการที่ 24.22 จึงเป็นไปได้ว่าเมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงสามารถแทนค่า $dX_1/dt = \mu X_1$ ฯลฯ

$$\mu^n = \alpha_1 \alpha_2 \ldots \alpha_{j-1} (\alpha_j \ldots \alpha_{j+l-1} + \beta_j b_1 \ldots b_m \mu^{l-m-1}) \alpha_{j+l} \ldots \alpha_n \qquad 24.23$$

ถ้ามีแต่ Y เท่านั้นที่สามารถทอดข้ามช่องว่างระหว่าง X_j และ X_{j+2} ดังนั้นสมการที่ 24.23 จึงกลายเป็น

$$\mu^n = \alpha_1 \alpha_2 \ldots \alpha_{j-1} (\alpha_j \alpha_{j+1} + \beta_j b_1) \alpha_{j+2} \ldots \alpha_n \qquad 24.24$$

การลดลงใด ๆ ของค่า α_j หรือ α_{j+1} สามารถถูกชดเชยได้จากการเพิ่มขึ้นของค่า β_j หรือ b_1 การเปลี่ยนแปลงสิ่งแวดล้อมซึ่งมีผลกระทบต่อเพียงแขนงเดียวของระบบสามารถอนุมานได้ดังต่อไปนี้ เมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงได้ว่า $dX_j/dt = \mu X_j$ ดังนั้นจากสมการที่ 24.22 จะได้ว่า

$$\mu = \alpha_j \frac{X_{j+1}}{X_j} + \beta_j \frac{Y_1}{X_j} \qquad 24.25$$

ถ้าในสภาวะแวดล้อมอย่างหนึ่งพจน์ $\beta_i Y_1/X_i$ อาจมีค่าน้อยมากจนกระทั่งสภาพแวดล้อมมีผลกระทบต่อองค์ประกอบ X_{i+1} โดดเด่นกว่าของ Y_1 การเปลี่ยนแปลงสภาวะแวดล้อมที่ทำให้ค่าสัมประสิทธิ α_i ลดลงจนอยู่ในระดับต่ำแล้วการผลิต Y_1 จะถูกกระตุ้นเร่งเร้าขึ้นเนื่องจากกลไกของอัตโนมัติสังเคราะห์ดังที่ได้บรรยายมาแล้วในตอนที่ 24.3 ดังนั้นอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตจึงสามารถค่อยถูกทยอยทำให้กลับคืนมาถึงระดับเดิมได้ด้วยผลกระทบเนื่องจากมีองค์ประกอบ Y_1 โดดเด่นกว่าของ X_{i+1} การโต้แย้งเช่นนี้ถูกเรียกว่าทฤษฎีร่างแห (network theorem) (Dean & Hinshelwood, 1966, p.113) เพื่อทำนายถึงพฤติกรรมซึ่งคล้ายคลึงกันกับการสกดและการกระตุ้นชักนำให้เกิดเอนไซม์

24.6 สรุป

จากแนวความคิดพื้นฐานว่าการเจริญเติบโตของสิ่งมีชีวิตขึ้นอยู่กับวงจรปิดในการสังเคราะห์ที่พึ่งพาอาศัยกัน การเคลื่อนไหวแบบ Hinshelwood ทำนายว่าเมื่อสภาวะแวดล้อมคงที่และชีวมวลอยู่ในสถานะมั่นคงสัดส่วนขององค์ประกอบต่าง ๆ จะลงตัวอยู่ที่ค่าคงที่ต่าง ๆ ลักษณะเด่นอย่างอื่นของการเคลื่อนไหวโดยอัตโนมัติสังเคราะห์คือขบวนการซึ่งถูกควบคุมด้วยตนเองการควบคุมตนเองนี้มีสาเหตุมาจากคุณสมบัติของเอนไซม์ กรดนิวคลีอิกและสารโครงสร้างที่สำคัญอย่างอื่นในการเปลี่ยนแปลงเพื่อตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมทั้งนี้เพื่อรักษาไว้ให้อัตราความเร็วในการเจริญเติบโตของชีวมวลคงที่และในทางกลับกันส่วนประกอบของชีวมวลจะต้องเปลี่ยนแปลงตามอัตราความเร็วในการเจริญเติบโต ได้มีการทดลองแสดงว่าปริมาณอาร์เอนเอและกิจกรรมเอนไซม์ของชีวมวลมีการเปลี่ยนแปลงตามอัตราความเร็วในการเจริญเติบโต (Pirt, 1969) และได้มีการศึกษากันบ้างแล้วเกี่ยวกับผลกระทบเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงสภาวะแวดล้อมทางโภชนาการและสภาวะแวดล้อมทางกายภาพต่อกิจกรรมเอนไซม์เมื่ออัตราความเร็วในการเจริญเติบโตถูกรักษาไว้ให้คงที่โดยวิธีการหมักแบบคงที่ทางเคมี การลดลงของความเครียดออกซิเจนที่ละลายสามารถเปลี่ยนแปลงกิจกรรมของเอนไซม์บางอย่างได้เป็นอย่างมาก (ตอนที่ 11.5) ปริมาณของไกลโคไลติกเอนไซม์บางอย่างในการหมักแบบคงที่ทางเคมีเมื่ออยู่ในสถานะมั่นคงของ Lactobacillus อาจเปลี่ยนแปลงไปได้หลายเท่าเมื่อมีการเปลี่ยนแปลงของค่าพีเอช

และจะมีการเปลี่ยนแปลงได้เป็นสองเท่าเมื่อมีการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิ มีหลักฐานบางอย่างจากการศึกษาเกี่ยวกับการหมักแบบลงที่ทางเคมีแสดงว่าสารยับยั้งเปลี่ยนแปลงปริมาณของเอนไซม์ภายในเซลล์ได้(ตอนที่ 17.1) จากการศึกษาถึงสารยับยั้งเหล่านี้ยังแสดงด้วยว่าถ้ามีการเติมสารยับยั้งลงไปอย่างทันทีทันใด การกวัดแกว่งของอัตราความเร็วในการเจริญเติบโตสามารถปรากฏขึ้นได้เหมือนดังที่ได้ทำนายไว้โดยหลักแห่งการเคลื่อนไหว เมื่ออยู่ในสถานะเปลี่ยนแปลง ดังนั้นการเจริญเติบโตของชีวมวลเมื่ออยู่ในสถานะเปลี่ยนแปลง (**dynamic**) จึงอาจถูกทำนายได้โดยแบบจำลองของอัตโนมัติสังเคราะห์ซึ่งสอดคล้องกันกับการสังเกตุเชิงคุณภาพจากการทดลอง

Dean และ **Hinshelwood** (1966, **p.** 113) ได้วิจารณ์ว่าแบบจำลองเกี่ยวกับธรรมชาติของการพึ่งพาอาศัยกันนี้อาจถูกทำให้ง่ายเกินไป แต่อย่างไรก็ตามก็ไม่ควรที่จะปล่อยปละละเลยให้ไม่มีการทำนายเกี่ยวกับความที่อาจจะเป็นไปได้นี้ และโดยพฤติกรรมที่แท้จริงแล้วสิ่งมีชีวิตอาจมีการปรับตัวได้อย่างฉลาดมากกว่าที่ได้เคยพบเห็นกันมาแล้ว กลไกการสกดและการยับยั้งแบบย้อนกลับหรือแบบลวงหน้าหรือการกระตุ้นอาจถูกถือได้ว่าเป็นการควบคุมในระดับย่อยเท่านั้น (**microregulation**) ทั้งนี้เพื่อเป็นการชักเกลาอย่างค่อยเป็นค่อยไปและทำให้รู้สึกไวยิ่งขึ้นต่อการควบคุมระดับใหญ่ (**macroregulation**) ของขบวนการอัตโนมัติสังเคราะห์ในชีวมวล.