

Concept 11-2

1. การสังเคราะห์ด้วยแสง \Rightarrow เป็นกระบวนการที่ผู้ผลิตนำพลังงานแสงมาใช้สร้างอาหารจำพวกน้ำตาลจากปฏิกิริยาระหว่าง CO_2 กับ H ของ H_2O หรือ H_2S และได้ O_2 หรือ S เป็นผลิตภัณฑ์พลอยได้
2. การสังเคราะห์ด้วยแสงของผู้ผลิตกลุ่มต่าง ๆ จะใช้วัตถุดิบและเกิดผลิตภัณฑ์ที่แตกต่างกันดังนี้
 - 2.1. ปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชและสาหร่าย

$$6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{พลังงานแสง, คลอโรพลาสต์}} \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{O}_2$$
 - 2.2. ปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสงของแบคทีเรียสีเขียวและแบคทีเรียสีม่วง

$$6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{S} \xrightarrow{\text{พลังงานแสง, แบคทีเรียโอคโคลโรฟิลล์, แบคทีเรียโอวิรีดิน}} \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 12\text{S}$$
3. คลอโรพลาสต์
 - 3.1. แม้คลอโรพลาสต์จะถูกทำลาย แต่ถ้ายังมีกรานูมและสโตรมาแล้ว การสังเคราะห์ด้วยแสงก็ยังสามารถเกิดขึ้นได้

<p>รูปร่างลักษณะ</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Chloroplast เป็น Plastid หรือเม็ดสีที่จัดเป็นออร์แกเนลล์ชนิดหนึ่งที่เป็นองค์ประกอบของเซลล์พืชและสาหร่ายหลายชนิด เพราะทำหน้าที่โดยตรงกับการสังเคราะห์ด้วยแสง • ในพืชส่วนใหญ่จะมีรูปร่างกลมรี มีความยาวประมาณ 5 ไมครอน กว้าง 2-3 ไมครอน หนา 1-2 ไมครอน • สามารถบรรจุอยู่ได้แทบทุกส่วนของพืชที่ได้รับแสง แต่ที่พบมากที่สุด ได้แก่ บริเวณใบในส่วนที่เรียกว่า palisade mesophyll • ในเซลล์ของใบแต่ละเซลล์จะมีคลอโรพลาสต์เป็นสิบ ๆ ชิ้น ไปจนถึงเป็นร้อย ซึ่งขึ้นอยู่กับชนิดของพืช • จากการศึกษาพบว่า คลอโรพลาสต์สามารถเพิ่มจำนวนได้โดยการแบ่งตัวเอง
-----------------------------	---

CONCEPT 11-2

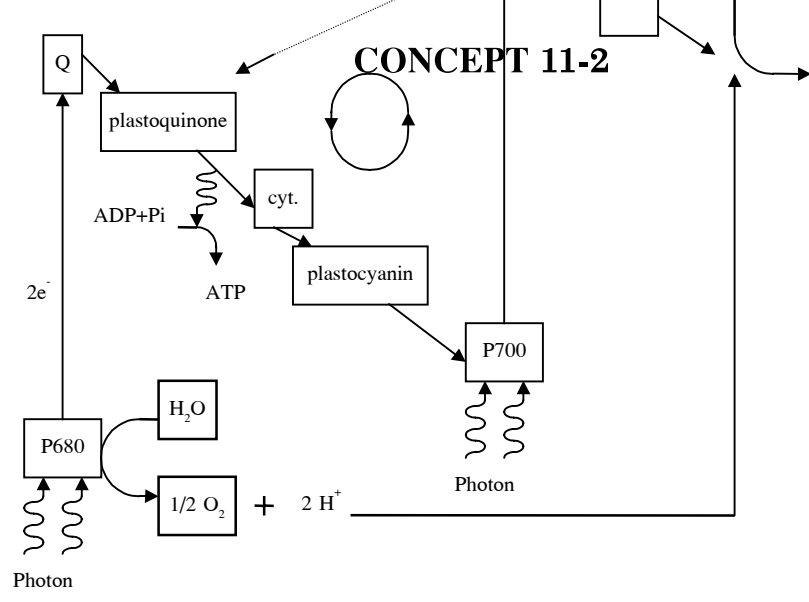
โครงสร้าง	<p>1. เยื่อหุ้ม 2 ชั้น (Double unit membrane)</p> <p>เยื่อชั้นนอกทำหน้าที่เป็นขอบเขตของเม็ดคลอโรพลาสต์ และคัดเลือกสารที่จะผ่านเข้าออก เยื่อชั้นในจะม้วนตัวยื่นเข้าไปข้างใน ทำให้เกิดระบบเยื่อที่ซับซ้อน เรียกเยื่อนี้ว่า lamella</p> <p>lamella ในพืชชั้นสูง เช่นในพืชดอก จะมีการจัดเรียงตัวเป็น 2 แบบ คือ</p> <p style="padding-left: 20px;">thylakoid \Rightarrow ถูกลม ๆ และแบน</p> <p style="padding-left: 20px;">เรียงซ้อนกันเป็นตึก ๆ คล้ายกองเหรียญ เรียกแต่ละตึกนี้ว่า granum</p> <p style="padding-left: 20px;">ในแต่ละคลอโรพลาสต์จะมีหลาย granum</p> <p style="padding-left: 20px;">thylakoid เป็นตำแหน่งที่เกิดของปฏิกิริยาสังเคราะห์ด้วยแสงในขั้นปฏิกิริยาที่ใช้แสง</p> <p style="padding-left: 20px;">ที่ผิวหน้าของ thylakoid จะมี granule อยู่เป็นจำนวนมาก</p> <p style="padding-left: 40px;">granule ขนาดใหญ่ \Rightarrow quantaosome (หมายถึง แหล่งรับพลังงานแสง) \Rightarrow มีรงควัตถุจำพวกคลอโรฟิลล์และแคโรทีนอยด์ ติดอยู่ \Rightarrow เป็นแหล่งรับพลังงานแสง</p> <p style="padding-left: 40px;">granule ขนาดเล็ก \Rightarrow เป็นที่อยู่ของเอนไซม์ต่าง ๆ ที่เกี่ยวข้องกับกระบวนการถ่ายทอดอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาที่ใช้แสง</p> <p style="padding-left: 20px;">กรานุม เป็นโครงสร้างที่พบเฉพาะในพืชชั้นสูงเท่านั้น ส่วนสาหร่ายชนิดต่าง ๆ นั้นพบว่าไม่มีเส้นสายของลามลลาเท่านั้น สำหรับสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินไม่มีคลอโรพลาสต์ ดังนั้นเส้นสายของลามลลาจึงกระจายอยู่ภายในเซลล์ เช่น nostoc หรือ อาจจัดเรียงตัวกันเป็นระเบียบก็ได้ เช่น oscillatoria</p> <p style="padding-left: 20px;">stroma thylakoid , stroma lamella , inter granum , fretmembrane \Rightarrow เยื่อที่เชื่อมต่อระหว่าง granum ต่าง ๆ</p> <p style="padding-left: 20px;">ของเหลว \Rightarrow สโตรมา (stroma / matrix)</p> <p style="padding-left: 20px;">ของเหลวไม่มีสี รอบ ๆ ส่วนที่เป็น lamella ภายในคลอโรพลาสต์</p> <p style="padding-left: 20px;">มีเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับปฏิกิริยาที่ไม่ใช้แสง \Rightarrow เป็นตำแหน่งที่เกิดปฏิกิริยาที่ไม่ใช้แสง</p> <p style="padding-left: 20px;">มีสาร DNA ไรโบโซม เม็ดไขมัน (plastoglobuli) เม็ดแป้ง (Starch granule) อีกด้วย</p>
-----------	---

1. ขั้นตอนของปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง

ปฏิกิริยาใช้แสง (Light reaction, Photochemical reaction)	ปฏิกิริยาไม่ใช้แสง (Dark reaction, Enzyme reaction, Chemical reaction, Carbondioxide Fixation)
เป็นปฏิกิริยาที่พืชรับพลังงานแสงมาใช้สร้างสารอินทรีย์พลังงานสูง 2 ชนิด คือ ATP และ $NADPH+H^+$ โดยใช้ H_2O เข้าร่วมปฏิกิริยา และได้ O_2 เป็นผลผลิตพลอยได้	เป็นปฏิกิริยาที่พืชสร้างน้ำตาล ($C_6H_{12}O_6$) จาก CO_2 กับ H ของ H_2O ที่อยู่ในรูป $NADPH+H^+$ โคนอาศัยพลังงานจาก ATP เข้าร่วม

1. แผนภาพแสดงการถ่ายทอด e^- ในปฏิกิริยาที่ต้องใช้แสง

$NADPH+H^+$



CONCEPT 11-2

1. กลุ่มรงควัตถุ (pigment) มี 2 ชนิด คือ
 - 1.1. กลุ่มรงควัตถุที่รับพลังงานแสงในช่วงคลื่น 700 nm \Rightarrow ระบบแสง I (photosystem I : PS-I) หรือ P700
 - 1.2. กลุ่มรงควัตถุที่รับพลังงานแสงในช่วงคลื่น 680 nm \Rightarrow ระบบแสง II (photosystem II : PS-II) หรือ P680
 - ระบบแสงทั้ง / ชนิดจะทำงานพร้อม ๆ กัน หรือในระยะเวลาใกล้เคียงกันมากในเยื่อ ไทลาคอยด์
2. ปฏิกริยาที่เกิดขึ้นในปฏิกริยาใช้แสง
 - 2.1. เมื่อ P 700 ใน PS I ได้รับพลังงานแสงในช่วงความยาวคลื่นพอเหมาะ จะถ่ายทอดพลังงานให้ e^- ทำให้ e^- ใน P 700 มีระดับพลังงานสูงขึ้น หรือ อยู่ในสถานะที่ตื่นตัว (excited state) จนกระทั่งถึงจุดหนึ่ง e^- หลุดออกไป ซึ่งจะมีการถ่ายทอด e^- เกิดขึ้น 2 ลักษณะ คือ

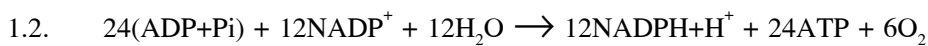
สิ่งเปรียบเทียบ	แบบเป็นวัฏจักร	แบบไม่เป็นวัฏจักร
แหล่งที่เกิด	PS I (P700)	PS II (P680), PS I (P700)
จำนวน ATP ที่ได้ / $2e^-$	2 ATP	
ขั้นที่ให้ ATP	Plastoquinone $\xrightarrow{2e^-}$ Cyt.f	
NADPH+H ⁺ , O ₂ , photolysis ของน้ำ	ไม่เกิด	เกิด
ปัจจัยสำคัญที่ทำให้เกิด ปฏิกริยา	รงควัตถุ, แสง, โคเอนไซม์	รงควัตถุ, แสง, โคเอนไซม์, น้ำ
ผลลัพธ์รวม	ATP	ATP, NADPH+H ⁺ , O ₂
การถ่ายทอด e^- แบบเป็นวัฏจักร (Cyclic electron transfer)	การถ่ายทอดอิเล็กตรอนแบบไม่เป็นวัฏจักร (Non-cyclic electron transfer) \Rightarrow Hill's reaction	

CONCEPT 11-2

รงควัตถุใน PS-I ได้รับพลังงานแสงในช่วงคลื่นที่เหมาะสม ทำให้ e^- ในแต่ละโมเลกุลของรงควัตถุมีระดับพลังงานสูงขึ้นและอยู่ในสถานะตื่นตัว (excited state) [ซึ่งถือว่าเป็นสถานะที่ไม่มีอยู่ตัวพร้อมที่จะกลับคืนสู่ภาวะปกติ (ground state) ได้] จึงมีการถ่ายทอดพลังงานให้แก่โมเลกุลที่อยู่ติดกัน จนในที่สุดพลังงานจะไปรวมกันที่คลอโรฟิลล์ เอ ชนิดพิเศษ หรือ p 700 ซึ่งทำหน้าที่เป็น photochemical reaction center (ศูนย์ปฏิกิริยาโฟโตเคมีคัล) ของ PS-I e^- ของ P 700 จึงอยู่ในสถานะตื่นตัว [P 700 เมื่อถูกกระตุ้นโดยพลังงานแสง (2 photon, 2hV) จะทำให้ค่าศักย์ไฟฟ้ามาตรฐานของครึ่งเซลล์ (oxidation reduction potential : E'_0) เปลี่ยนจาก $E'_0 = +0.4 \text{ eV}$ มีค่าเป็น -0.6 eV] เนื่องจากมีระดับพลังงานสูงขึ้น จนกระทั่งเคลื่อนที่หลุดออกไปจากโมเลกุล และจะมีสาร X มารับ e^- ที่มีพลังงานสูงนี้ไว้ (สาร X นี้ยังไม่ทราบแน่นอนว่าเป็นสารอะไร แต่มีผู้ให้ความเห็นว่าเป็น ferredoxin-reducing substance เนื่องจากสารนี้จะรีดิวซ์เฟอริดอกซินได้นั่นเอง) และจะมีตัวมารับและถ่ายทอด (electron acceptor โดย โคเอนไซม์) ต่อไปอีกเป็นทอด ๆ คือ $X \Rightarrow \text{ferredoxin} \Rightarrow \text{Cyt. } b_6 \Rightarrow \text{Cyt. } f \Rightarrow \text{plastocyanin} \Rightarrow \text{P 700}$ ครบวงจร ทำให้ P 700 กลับสู่สภาพเดิมอีกครั้งหนึ่ง สามารถรับพลังงานแสงได้ใหม่และกลับเข้าสู่วงจรเดิมได้ต่อไป

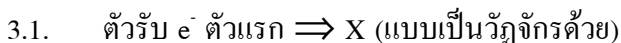
- เมื่อพืชได้รับพลังงานแสง (2hV) ทำให้รงควัตถุระบบที่ 1 ใน PS-I และรงควัตถุระบบที่ 2 ใน PS-II มีระดับพลังงานสูงขึ้นจนอยู่ในสถานะตื่นตัว ทำให้มีอิเล็กตรอนหลุดออกจากโมเลกุลของรงควัตถุ
- ใน PS-I นั้น มี P 700 ทำหน้าที่เป็น photochemical reaction center เมื่อ e^- ของ P 700 หลุดออกมาจากโมเลกุล จะมีสาร X (หรือ ferredoxin-reducing substance) มารับ และส่งต่อไปให้กับ Ferredoxin และ NADP^+ ในที่สุด แทนที่จะกลับไปสู่ PS I แบบเป็นวัฏจักร ดังนั้นจึงทำให้ P 700 ขาดอิเล็กตรอนไป อยู่ในสภาพที่มีประจุไฟฟ้าบวกและพร้อมที่จะรับ e^- เข้ามาใหม่ เพื่อกลับเข้าสู่ภาวะปกติตามเดิม
- เพื่อที่จะคงสภาพความเป็นผู้ให้อิเล็กตรอนไว้ P 700 จึงต้องรับอิเล็กตรอนมาจากสารอื่นที่มีค่าศักย์ไฟฟ้ามาตรฐานจากครึ่งเซลล์ต่ำกว่า (มีกำลังรีดิวซ์มากกว่า) โดยจะรับมาจาก Plastocyanin ทั้งนี้ อิเล็กตรอนของ Plastocyanin ที่สูญเสียก็จะได้รับชดเชยมาจาก P 680 ในรงควัตถุระบบ II โดยที่เมื่อรงควัตถุระบบที่ 2 ใน PS-II ซึ่งมี P 680 ทำหน้าที่เป็น photochemical reaction center ถูกกระตุ้นด้วยพลังงานแสง จะทำให้มีการถ่ายทอดอิเล็กตรอนไปยังสาร Q จากนั้น สาร Q จะถ่ายทอดอิเล็กตรอนไปยัง Plastocyanin $\Rightarrow \text{Cyt. } b_{559} \Rightarrow \text{Cytochrome } f \Rightarrow \text{Plastocyanin}$ ในที่สุด
- ภายหลังจากการถ่ายทอดอิเล็กตรอนให้แก่สาร Q แล้ว รงควัตถุระบบ II จะรับอิเล็กตรอนเพื่อชดเชยกับที่สูญเสียไป โดยจะรับอิเล็กตรอนมาจากการแยกสลายน้ำใน PS II ที่เรียกว่า Photolysis นั่นเอง $\text{H}_2\text{O} \xrightarrow{\text{Mn}^{2+}, \text{Cl}^-, \text{แสง (ทางอ้อม)}} 2\text{H}^+ + 2e^- + 1/2\text{O}_2$ ในสภาพจริง ๆ ตามธรรมชาติ ในการเกิด O_2 1 โมเลกุล ต้องใช้ H_2O อย่างน้อย 4 โมเลกุล (ได้น้ำกลับมา 2 โมเลกุล)
- เมื่อเกิด Photolysis ของน้ำ 2H^+ จากน้ำจะถูกส่งผ่านไปยังพลาสโตควิโนน และเข้าไปรวมกับ NADP^+ พร้อมกับที่ NADP^+ รับอิเล็กตรอนมาจาก PS I กลายเป็น $\text{NADPH} + \text{H}^+$

1. สมการสรุปปฏิกิริยาใช้แสง



2. ปฏิกิริยาใช้แสงแบบเป็นวัฏจักร เกิดขึ้นเนื่องจาก PS II ไม่ทำงาน หรือขาดประสิทธิภาพ อาจเนื่องจากถูกยับยั้งด้วยสารเคมีบางชนิด หรือได้รับแสงที่มีช่วงคลื่นยาวกว่า 680 nm

3. ปฏิกิริยาใช้แสงแบบไม่เป็นวัฏจักร



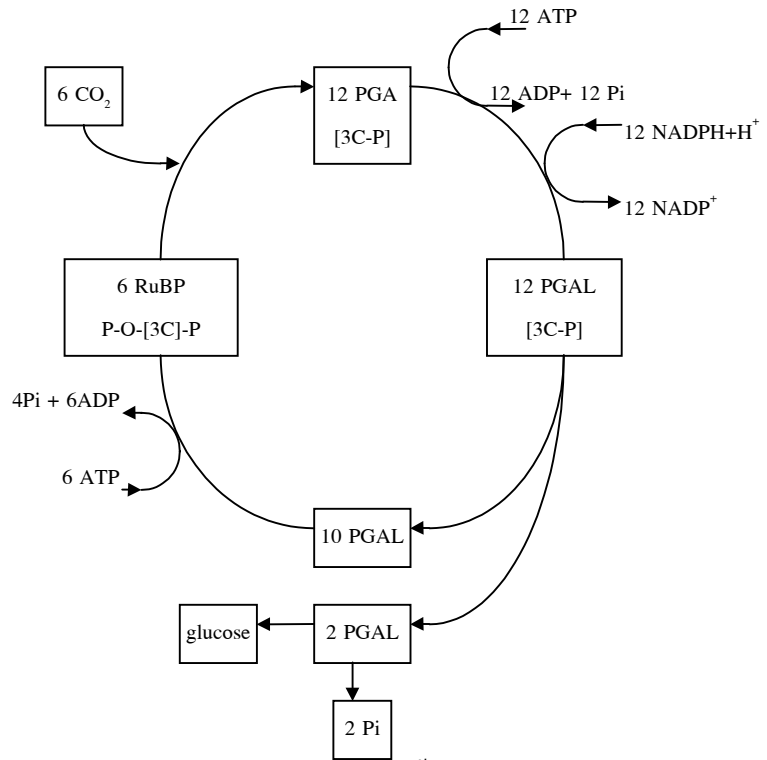
CONCEPT 11-2

- 3.3. ตัวให้ e^- ตัวแรก \Rightarrow P700 (แบบเป็นวัฏจักรด้วย)
- 3.4. ตัวให้ e^- ตัวสุดท้าย \Rightarrow H_2O
- 3.5. ตัวรับ H^+ ตัวสุดท้าย \Rightarrow $NADP^+$

CONCEPT 11-2

4. แผนภาพวัฏจักรของคัลวิน

RuBP (P-O-5C-P)
 = ribulose 1,5-bisphosphate
 PGA (3C-P)
 = Phosphoglyceric acid
 PGAL (3C-P)
 = phosphoglyceraldehyde



1. ปฏิกริยาไม่ใช้แสง, การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (CO₂ fixation) เกิดขึ้นโดยไม่ต้องใช้แสง (แม้จะมีแสงปรากฏอยู่ก็ตาม)
2. Calvin cycle, C₃ Cycle

<p>ปฏิกิริยาขั้นที่ 1 (Carboxylation, carboxylative phase, carbon fixation)</p>	<p>$6[\text{RuBP} + \text{CO}_2] \rightarrow$ สาร 6C ที่ไม่อยู่ตัว —ribulose diphosphate carboxylase $\rightarrow 6[2\text{PGA}]$</p> <ul style="list-style-type: none"> • RuBP (P-O-5C-P) เป็นน้ำตาลที่ได้มาจากกระบวนการเมแทบอลิซึมภายในเซลล์ • PGA (Phosphoglyceric acid, phosphoglycerate) (3C-P) เป็นสารประกอบอินทรีย์ที่อยู่ตัวชนิดแรก ในการตรึง CO₂ • การที่ PGA ซึ่งเป็นสารอินทรีย์ชนิดแรกที่เกิดจากการตรึง CO₂ ของวัฏจักรนี้ เป็นสารที่มีคาร์บอน 3 อะตอม จึงอาจเรียกวัฏจักรนี้ว่า C₃ cycle , C₃-pathway และเรียกพืชที่ตรึง CO₂ โดยวิธีนี้ว่า พืช C₃ (C₃ plant)
<p>ปฏิกิริยาขั้นที่ 2 (reduction, reductive phase)</p>	<p>$12[\text{PGA} + \text{ATP} + \text{NADPH} + \text{H}^+] \rightarrow 12[\text{PGAL} + \text{ADP} + \text{Pi} + \text{NADP}^+]$</p> <ul style="list-style-type: none"> • PGAL (Phosphoglyceraldehyde) (3C-P) ถือว่าเป็นน้ำตาลชนิดแรกสุดที่เป็นผลผลิตสำคัญของปฏิกิริยาที่ไม่ใช้แสง • NADPH + H⁺ ทำหน้าที่เป็นตัวรีดิวซ์ (reducer, reductant)
<p>ปฏิกิริยาที่ 3 (regenerative phase)</p>	<p>PGAL 12 โมเลกุล จะมีการเปลี่ยนแปลงต่อไป 2 วิธีทาง</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. regeneration $10\text{PGAL} + 6\text{ATP} \rightarrow 6\text{RuBP} + 6\text{ADP} + 4\text{Pi}$ <ul style="list-style-type: none"> • $6\text{RuBP} (30\text{C}, 12\text{Pi}) = 10\text{PGAL} (30\text{C}, 10\text{Pi}) + 2\text{Pi}$ 2. การสังเคราะห์ (Synthesis) \Rightarrow PGAL ที่เหลือ 2 โมเลกุล เปลี่ยนไปเป็นสารอื่น ๆ $2\text{PGAL} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 2\text{Pi}$

CONCEPT 11-2

1. PGAL ที่พืชนำไปใช้สร้างน้ำตาลหรือคาร์โบไฮเดรตอื่น ๆ และสารอินทรีย์อื่น ๆ เช่น ไขมัน และ กรดอะมิโนต่าง ๆ ซึ่งจะต้องใช้แร่ธาตุที่รากพืชดูดและลำเลียงมาที่ใบเพื่อใช้ในการสังเคราะห์สารเหล่านี้ เซลล์จะนำสารดังกล่าวไปใช้ประโยชน์ได้หลายทาง นอกจากนี้พืชยังนำ PGAL ไปใช้สร้าง RuBP ซึ่งเป็นสารตั้งต้นในวัฏจักรของคัลวินขึ้นมาใหม่ PGAL ที่ได้จากวัฏจักรคัลวินบางส่วนพืชจะนำไปใช้ในกระบวนการหายใจโดยเข้าสู่ช่วงไกลโคลิซิส
2. รวมสมการวัฏจักรคัลวิน
 - 2.1. $6\text{CO}_2 + 18\text{ATP} + 12\text{NADPH} + \text{H}^+ \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 18\text{ADP} + 18\text{P}_i + 12\text{NADPH} + \text{H}^+ + 6\text{H}_2\text{O} \Rightarrow$
 สมการผลิตกลูโคส
 - เนื่องจาก จากสมการสรุปปฏิกิริยาใช้แสง ได้ $12 \text{NADPH} + \text{H}^+ + 24 \text{ATP}$ ดังนั้นเหลือ 6 ATP
 - ออกซิเจนในน้ำที่เกิดขึ้น มาจาก CO_2
 - 2.2. $3\text{CO}_2 + 6\text{NADPH} + \text{H}^+ + 9\text{ATP} \rightarrow \text{PGAL} + 3\text{H}_2\text{O} + 9\text{ADP} + 8\text{P}_i + 6\text{NADPH} + \text{H}^+ \Rightarrow$ สมการผลิต PGAL
3. คัลวิน (Melvin Calvin) และ เบนสัน (Andrew A. Benson) และคณะ

การทดลองตอนแรก	<ul style="list-style-type: none"> ● ใช้ $^{14}\text{CO}_2$ (อยู่ในรูปของไฮโดรเจนคาร์บอเนตไอออน : $\text{HC}^{14}\text{O}_3^-$) กับสาหร่ายสีเขียวเซลล์เดียวชื่อ chlorella ใสในขวดแก้วชนิดพิเศษ ซึ่งมีน้ำบรรจุอยู่ และสามารถหยุดปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสงได้เป็นช่วง ๆ ตามความต้องการ ● นำสาหร่ายที่สังเคราะห์ด้วยแสงแล้วกับน้ำไปวิเคราะห์เป็นระยะ ๆ (มีหลอดเก็บตัวอย่างสาหร่ายเป็นระยะ ๆ ภายในบรรจุเมทานอลที่ร้อนเพื่อฆ่าสาหร่ายในทันที) เพื่อตรวจหา ^{14}C ในสารประกอบที่เกิดขึ้น ● หลังจากสังเคราะห์ด้วยแสงแล้วประมาณ 5 วินาที ตรวจพบ ^{14}C อยู่ในสารประกอบที่มีคาร์บอน 3 อะตอม คือ PGA (Phosphoglyceric acid) แต่คาร์บอนที่เป็นองค์ประกอบของ PGA มีเพียงอะตอมเดียวเท่านั้นที่เป็น ^{14}C ส่วนอีก 2 อะตอมเป็นอะตอมของคาร์บอนปกติ $\{\text{CO}_2 (1\text{C}) + \text{RuBP} (5\text{C}) \rightarrow 2\text{PGA} \Rightarrow ^{14}\text{CO}_2 + \text{RuBP} \rightarrow \text{PGA} (3\text{C}) + \text{PGA} (2\text{C} + ^{14}\text{C})\}$ ● หลังจากเกิดการสังเคราะห์ด้วยแสงแล้วประมาณ 60 วินาที จะพบ ^{14}C อยู่ในสารประกอบ 3C, 5C, 6C ● ประมาณ 90 วินาที พบว่ามี ^{14}C ในสารประกอบชนิดอื่น ๆ อีกหลายชนิด รวมทั้งน้ำตาลกลูโคสและไขมันด้วย
----------------	---

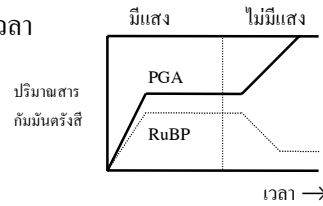
CONCEPT 11-2

<p>ข้อสันนิษฐานจากการทดลอง</p>	<ul style="list-style-type: none">● จากผลการทดลองครั้งแรก คัลวินคิดว่า จะต้องมีการประกอบที่มีคาร์บอน 2 อะตอมมารวมตัวกับ $^{14}\text{CO}_2$ ได้ PGA ซึ่งมี 3 อะตอม แต่จากการศึกษาไม่พบสารที่มีคาร์บอน 2 อะตอมอยู่ในเซลล์เลย● แต่เมื่อมีการตรวจสอบกลับพบว่า เมื่อให้ $^{14}\text{CO}_2$ กับสาหร่ายไประยะหนึ่งแล้วหยุด สารประกอบจำพวกน้ำตาลที่มีคาร์บอน 5 อะตอม ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP) จะมี ^{14}C เป็นองค์ประกอบสะสมอยู่มากกว่าสารอื่น และสารนี้จะเกิดขึ้นอยู่ตลอดเวลาถึงแม้จะเกิดปฏิกิริยาการสังเคราะห์ด้วยแสงขึ้นแล้วเป็นเวลานาน● จึงตั้งสมมติฐานว่า RuBP น่าจะเป็นสารตัวแรกที่เข้ามารวมกับ $^{14}\text{CO}_2$ เกิดเป็นสารประกอบใหม่ที่มีคาร์บอน 6 อะตอม แต่สารนี้ไม่อยู่ตัว จะสลายเป็นสารประกอบที่มีคาร์บอน 3 อะตอม คือ PGA 2 โมเลกุล
--------------------------------	---

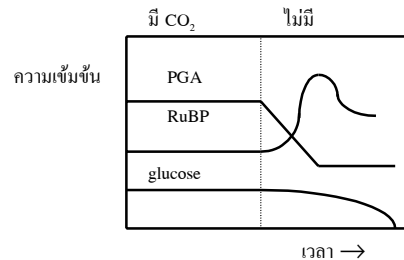
CONCEPT 11-2

การทดลองเพื่อทดสอบสมมติฐาน โดย ได้ทดลองวัดปริมาณของ RuBP และ PGA ที่เกิดขึ้นในขบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ในภาวะต่าง ๆ กัน

- ในภาวะปกติที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง คือ มีแสง และ $^{14}\text{CO}_2$ อยู่ตลอดเวลา พบว่าปริมาณของ PGA และ RuBP จะคงที่
- กรณีที่หนึ่ง สารทั้งสองไม่มีการเปลี่ยนแปลง
- กรณีที่สอง มีการเปลี่ยนแปลงทั้งคู่ โดยเปลี่ยนจาก PGA และ RuBP เป็นสารใหม่ และมีการเปลี่ยนแปลงเป็นสารอื่น ๆ มาเป็น PGA และ RuBP ในปริมาณเท่า ๆ กัน
 - จากผลการทดลองการสังเคราะห์ด้วยแสงของคลอเรลลา ยืนยันว่ามีการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้น ดังนั้นจึงเข้าข่ายกรณีที่
- กราฟแสดงการเปลี่ยนแปลงปริมาณของ ^{14}C ใน RuBP และ PGA เมื่อมีแสง และไม่มีแสง ขณะมี CO_2 อยู่ตลอดเวลา



- อธิบาย \Rightarrow เมื่อไม่มีแสง ปฏิกิริยาใช้แสงจึงไม่เกิด ดังนั้น จึงไม่มี ATP และ $\text{NADPH}+\text{H}^+$ สำหรับใช้ในวัฏจักรคัลวินขั้นที่ 2 ดังนั้น ทั้ง 2 ขั้นนี้จึงไม่เกิด เกิดแต่ขั้นที่ 1 คือ RuBP รวมกับ CO_2 เกิดเป็น 2PGA ทำให้ปริมาณ PGA เพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ เนื่องจากไม่ถูกเปลี่ยนเป็น PGAL ส่วน RuBP มีปริมาณลดลงเรื่อย ๆ เนื่องจากเปลี่ยนไปเป็น PGA และไม่มี PGAL เปลี่ยนกลับมาเป็น RuBP ซดเซย (PGA เพิ่มสูงขึ้นระยะหนึ่งแล้วก็จะลดลง)
- กราฟแสดงการเปลี่ยนแปลงปริมาณของ RuBP และ PGA เมื่อมีและไม่มี CO_2 แต่มีแสงอยู่ตลอดเวลา



- อธิบาย \Rightarrow เมื่อมีแสงทำให้เกิดปฏิกิริยาใช้แสง ได้ ATP และ $\text{NADPH}+\text{H}^+$ สำหรับใช้ในวัฏจักรคัลวินขั้นที่ 2 และ 3 ดังนั้น PGA จึงถูกเปลี่ยนไปเป็น PGAL ตลอดเวลา ในขณะที่ RuBP ไม่ถูกเปลี่ยนไปเป็น PGA เนื่องจากไม่มี CO_2 จึงทำให้ PGA มีปริมาณลดลง และ PGAL จะเปลี่ยนกลับไปเป็น RuBP ทำให้ RuBP มีปริมาณสูงขึ้น

1. Hatch-Slack cycle(Pathway), C_4 Pathway, C_4 -Dicarboxylic Acid Pathway

พืช C_4

มีเซลล์ห่อหุ้มท่อลำเลียงหรือ bundle sheath cell ที่มีคลอโรพลาสต์ ที่บันเดิลชีทเซลล์นี้จะมี การสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นด้วย

CONCEPT 11-2

ปฏิกิริยาขั้นตอนที่สำคัญของ Hatch-Slack Pathway	<ul style="list-style-type: none"> ● สารตัวแรกที่ตรึง CO₂ ที่เนื้อเยื่อมีโซฟิลล์ คือ Phosphoenolpyruvic acid (PEP) มี C 3 อะตอม กลายเป็น oxaloacetic acid (OAA) มี C 4 อะตอม ซึ่งถือว่าเป็นผลิตภัณฑ์ตัวแรกของพืช พืชพวกนี้จึงเรียกว่า พืช C₄ ● สารที่มี C 4 อะตอมนี้จะเคลื่อนที่เข้าสู่บันเดิลชีทเซลล์แล้วมีการปล่อย CO₂ ให้แก่ RuBP ในวัฏจักรคัลวิน การตรึง CO₂ ในบันเดิลชีทเซลล์นี้ถือว่าการตรึง CO₂ เป็นครั้งที่สอง ● $OAA + NADPH + H^+ \rightarrow \text{malic acid (หรือ aspartic acid)} + NADP^+$ ● $\text{malic acid} + NADP^+ \rightarrow \text{Pyruvic acid} + CO_2 + NADPH + H^+$ ● กรดไพรูวิกที่เกิดขึ้น จะถูกเปลี่ยนให้เป็น PEP ซึ่งจะเป็สารตั้งต้นของปฏิกิริยาอีกครั้งหนึ่ง ส่วน CO₂ ที่เกิดขึ้น จะทำปฏิกิริยากับ RuBP เพื่อจะสร้างเป็นน้ำตาลและแป้งต่อไป โดยวิธีการเช่นเดียวกับที่กล่าวมาแล้วในวัฏจักรคัลวิน
---	--

1. ในสภาพของบรรยากาศโดยปกติ การตรึง CO₂ โดยรวมกับ RuBP ในเซลล์มีโซฟิลล์ของพืช C₃ จะเกิดได้ประมาณ 70 % แต่ในพืช C₄ เนื่องจากเอนไซม์ที่ใช้ตรึง CO₂ ครั้งแรกในมีโซฟิลล์ มีความสามารถในการตรึง CO₂ สูง แล้วส่งผลิตภัณฑ์ไปสะสมที่บันเดิลชีทเซลล์ ทำให้ CO₂ ในบันเดิลชีทเซลล์มีความเข้มข้นสูงอย่างต่อเนื่อง การตรึง CO₂ ครั้งที่สองที่มี RuBP เป็นตัวรับ จึงเป็นไปได้อย่างรวดเร็ว
2. ข้อแตกต่างระหว่างพืช C₃ กับพืช C₄

สิ่งเปรียบเทียบ	พืช C ₃	พืช C ₄
การตรึง CO ₂	เกิดครั้งเดียวใน Calvin Cycle โดยมี RuBP เป็นตัวตรึง	เกิด 2 ครั้ง ตรึงโดย PEP ใน Hatch-Slack Pathway ตรึงโดย RuBP ใน Calvin Cycle ● ในสภาพที่มี CO ₂ โดยปกติ (300 ppm) พืช C ₄ จะตรึง CO ₂ ได้ดีกว่าพืช C ₃ ถึง 3 เท่า
แหล่งที่เกิดการตรึง CO ₂	มีโซฟิลล์	มีโซฟิลล์และเซลล์บันเดิลชีท
แหล่งที่เกิดการสังเคราะห์ด้วยแสง	มีโซฟิลล์	บันเดิลชีทเซลล์มาก มีโซฟิลล์เล็กน้อย
เอนไซม์ที่ใช้ในการตรึง CO ₂ ครั้งแรกสุด	RuBP carboxylase (มีประสิทธิภาพด้อยกว่า)	PEP carboxylase (มีประสิทธิภาพดีกว่า)
อุณหภูมิที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง	25°C	30-40°C
ในกรณีอุณหภูมิตั้งแต่ 20°C ลงไปนั้น ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชทั้งสองชนิดไม่แตกต่างกันมากนัก		
ความเข้มแสงที่เหมาะสมต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง	น้อย	มาก

CONCEPT 11-2

ถ้าปริมาณ O_2 เพิ่มขึ้น	ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง เกิด warburg effect เนื่องจาก $RuBP + O_2 \rightarrow$ glycolic acid + PGA (ถ้าเป็น CO_2 จะได้ 2 PGA)	ประสิทธิภาพในการสังเคราะห์ด้วยแสงปกติ
photorespiration \Rightarrow การสลายคาร์โบไฮเดรต ทั้งในขณะที่มีแดดจ้า และอุณหภูมิสูง \Rightarrow ทำให้ RuBP เปลี่ยนเป็น PGA ลดน้อยลง	เกิด	ไม่เกิด
แหล่งที่พบ	ข้าวเจ้า, ข้าวสาลี, ข้าวบาร์เลย์, ถั่ว และพืชโดยทั่ว ๆ ไปเกือบทุกชนิด	ข้าวโพด, อ้อย, ข้าวฟ่าง และพืชตระกูลหญ้าในเขตร้อนอีกหลายชนิด เช่น หญ้าแพรก หญ้าแห้วหมู
สารที่เกิดตัวแรก	PGA (3C)	OAA (4C)
การอิ่มแสง (light saturation) เมื่อเพิ่มความเข้มแสง (light intensity)	มี สังเคราะห์ด้วยแสงได้มากที่สุด ที่ความเข้มของแสงระดับหนึ่งเท่านั้น	no light saturation ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นเรื่อย ๆ

- พืช C_4 ส่วนมากจะไม่มีเรียกขบวนการนี้ว่า Photorespiration ซึ่งมักจะพบในพืช C_3 และการที่พืช C_3 มี Photorespiration จะด้วย ซึ่งเป็นสาเหตุหนึ่งที่ทำให้ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช C_3 ลดน้อยลง
 - เพิ่มเติม Crassulacean Acid Metabolism (CAM)

อธิบายทั่วไป	<ul style="list-style-type: none"> ● พืชที่เจริญอยู่ในที่แห้งแล้ง \Rightarrow Xerophyte \Rightarrow มีชั้น cuticle หนามาก ใบมีขนาดเล็กมาก ผิวใบมีปากใบน้อยและอยู่ในผิวใบที่บุ๋มลึกลงไป (sunken stoma) \Rightarrow การคายน้ำลดลง + ป้องกันมิให้ CO_2 เข้าไปในดินพืชได้ง่าย ๆ ● ปากใบส่วนมากจะปิดในเวลากลางวัน และจะเปิดในเวลากลางคืน ● ค้นพบปฏิกิริยาการตรึง CO_2 แบบใหม่เป็นครั้งแรกในพืชชื่อ Bryophyllum calycium อยู่ใน family Crassulaceae จึงได้ชื่อของปฏิกิริยาหรือวัฏจักรของปฏิกิริยานี้ว่า Crassulacean acid metabolism หรือ CAM ● มีรายงานเพิ่มเติมว่า พืชหลายตระกูลมีการตรึง CO_2 แบบ CAM รวมทั้งพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและพืชใบเลี้ยงคู่ พืชที่มีการตรึง CO_2 แบบ CAM ทั้งหมดเป็นพืชอวบน้ำ (Succulent plants) ซึ่งจะมีใบที่ประกอบด้วย mesophyte และเนื้อเยื่อลำเลียง นอกจากนั้นปากใบจะปิดในเวลากลางวันและเปิดในเวลากลางคืน
--------------	---

CONCEPT 11-2

<p>การตรึง (Assimilation) CO₂ ใน CAM Plant</p>	<ol style="list-style-type: none"> 1. การสร้างกรดในที่มีมืด $CO_2 + PEP \xrightarrow{\text{PEP carboxylase}} OAA \xrightarrow{\text{malic dehydrogenase}} \text{malic acid}$ <ul style="list-style-type: none"> ● malic acid ที่พืช CAM สร้างขึ้นในคลอโรพลาสต์จะถูกนำไปสะสมในแวคิวโอล เพื่อรอการใช้งานต่อไป 2. การใช้กรดในที่มีมืด \Rightarrow เกิดขึ้นในปริมาณเล็กน้อย 3. การใช้กรดในที่มีแสง <ul style="list-style-type: none"> ● malic acid จะเปลี่ยนเป็น pyruvic acid และ CO₂ ● pyruvic acid ที่เกิดขึ้นอาจถูกนำไปเปลี่ยนเป็น PEP ● PEP ที่เกิดขึ้น อาจถูกนำไปใช้ใน glycolic acid cycle ได้ ● CO₂ ที่ได้จากการแตกตัวของ malic acid จะถูกนำไปใช้สร้างน้ำตาลทั้งหมด ทั้งนี้อาจเป็นเพราะในสภาพที่มีแสง มีสาร ATP และ NADPH+H⁺ เกิดขึ้นจากปฏิกิริยาใช้แสงในปริมาณมาก
---	--