



คู่มือประกอบสื่อการสอนวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ ระดับมัธยมศึกษาตอนปลาย

วิชาชีววิทยา

เรื่อง

กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4

โดย

รองศาสตราจารย์ ดร.ศุภจิตรา ชัชวาลย์

พุทธศักราช 2554



กองบรรณาธิการ

รองศาสตราจารย์ นันทนา อังกินันท์

รองศาสตราจารย์ สุมิตรา คงชื่นสิน

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ พัทธรา ลิ้มปะนะเวช

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.ต่อศักดิ์ สีลนันท์

นางปริญญา กุลรัตน์

นางจุฬนา บางยี่ขัน

สถานที่ให้ความอนุเคราะห์ภาพ/ข้อมูล

ห้องปฏิบัติการกลาง ภาควิชาพฤกษศาสตร์

คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ผู้ให้ความอนุเคราะห์ภาพประกอบ

นายปิยวัช นิตกุล (ภาพ x-section ใบข้าว)



คำชี้แจง

สื่อนำเข้าสู่บทเรียน เรื่องกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 เป็นตอน
หนึ่งของสื่อประกอบการสอน เรื่องการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งมีสื่อทั้งหมด 14 ตอน ได้แก่

1. พลังงานชีวิต
2. ปฏิกริยาแสง
3. สรุปปฏิกริยาแสง
4. ความสามารถในการดูดกลืนแสงของสารสีชนิดต่าง ๆ
5. ปฏิกริยาคาร์บอน (carbon reaction) – Calvin cycle
6. สรุปปฏิกริยาคาร์บอน (carbon reaction) – Calvin cycle II
7. กระบวนการเกิดโฟโตเรสไพเรชัน
8. ปัจจัยทางกายภาพและการเกิดโฟโตเรสไพเรชัน
9. กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4
10. ทบทวนกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4
11. กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช CAM
12. ปัจจัยจำกัดในการสังเคราะห์ด้วยแสง
13. สรุปกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง
14. คำถามทบทวนเรื่องการสังเคราะห์ด้วยแสง

คู่มือการใช้สื่อประกอบการสอนวิชาชีววิทยา เรื่อง กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของ
คาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 นี้ จัดทำขึ้นเพื่อช่วยให้ผู้สอนเข้าใจจุดประสงค์ของสื่อการสอนที่ผลิตขึ้น
และเสนอแนวทางการใช้สื่อดังกล่าวเพื่อกระตุ้นการเรียนรู้ของผู้เรียนในเรื่องกระบวนการสังเคราะห์ด้วย
แสง รวมถึงให้ความกระจ่างเกี่ยวกับศัพท์ทางวิชาการที่ควรทราบ เพื่อให้การจัดการเรียนการสอนมี
ประสิทธิภาพยิ่งขึ้น

รองศาสตราจารย์ ดร. ศุภจิตรา ชัชวาลย์ ผู้จัดทำคู่มือ
ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.บุญธิดา โฆษิตทรัพย์ ผู้ตรวจคู่มือ



สารบัญ

	หน้า
จุดประสงค์	5
ผลการเรียนรู้ที่คาดหวัง	5
เนื้อหา	6
แนวทางในการจัดการเรียนรู้	11
ภาคผนวก	15
ก. คำอธิบายศัพท์	
ข. แหล่งเรียนรู้เพิ่มเติม	
รายชื่อสื่อการสอนวิชาชีววิทยาจำนวน 92 ตอน	19



จุดประสงค์

เพื่อให้ผู้เรียนสามารถ

1. อธิบายกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4
2. อธิบายโครงสร้างภายในใบของพืช C_4 ที่เกี่ยวข้องกับการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์

ผลการเรียนรู้ที่คาดหวัง

เมื่อผู้เรียนได้ดูสื่อประกอบการสอนเรื่องกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 แล้วสามารถ

1. ระบุโครงสร้างภายในของพืช C_4 ที่เกี่ยวข้องและจำเป็นต่อการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์
2. อธิบายกระบวนการที่ใช้ในการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4
3. ยกตัวอย่างพืช C_4 บางชนิดในประเทศไทย



เนื้อหา

ในการสร้างอาหารของพืชทุกชนิดด้วยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงประกอบด้วย 2 ขั้นตอนหลัก คือ ปฏิกริยาแสงและการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ด้วยวัฏจักรคัลวิน แต่มีพืชบางชนิดที่มีกระบวนการตรึงคาร์บอนที่นอกเหนือไปจากวัฏจักรคัลวิน พืชเหล่านี้ ได้แก่ พืช C_4 เช่น ข้าวโพด (*Zea mays* L.) อ้อย (*Saccharum officinarum* L.) พืชหลายชนิดในวงศ์หญ้า (Poaceae) พืชหลายชนิดในวงศ์ Amaranthaceae เช่น บานไม่รู้โรย (*Gomphrena globosa* L.) ผักขม (*Amaranthus vilidus* L.) เป็นต้น และพืช CAM เช่น กระบองเพชร วานหางจรเข้ สับปะรด และกล้วยไม้ เป็นต้น

ตามทฤษฎีวิวัฒนาการของพืชนั้น พืชมีวิวัฒนาการจากการดำรงชีวิตในน้ำขึ้นสู่บก ซึ่งทำให้พืชต้องเผชิญภาวะที่มีน้ำน้อยลง พืชบกจึงมีกลไกการปรับตัวมากมายเพื่อการสงวนรักษาน้ำ พืชที่ต้องเผชิญกับสภาวะแวดล้อมที่ร้อนและ/หรือแล้งก็ยิ่งต้องมีการปรับตัวเพิ่มมากขึ้นเพื่อคงไว้ซึ่งประสิทธิภาพในการดำรงชีวิต

เมื่อพืชที่มีกลไกการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์โดยใช้วัฏจักรคัลวินเพียงอย่างเดียวเผชิญกับภาวะที่มีอุณหภูมิสูงขึ้น อัตราส่วนระหว่างความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อความเข้มข้นของออกซิเจนที่ละลายในสารละลายภายในเซลล์มีค่าลดลง ทำให้เอนไซม์รูบิสโก (rubisco) ซึ่งสามารถเร่งปฏิกิริยาทั้ง carboxylation และ oxygenation ได้ ทำงานทางด้านการเร่งปฏิกิริยา oxygenation มากขึ้น การเข้าทำปฏิกิริยาระหว่าง ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP) กับออกซิเจนโดยมี rubisco เป็นตัวเร่งปฏิกิริยานี้ ทำให้ได้ผลิตภัณฑ์ที่ยังไม่สามารถเข้าสู่วัฏจักรคัลวินได้ทันที แต่จะมีกระบวนการอื่นเพื่อเปลี่ยนสารตัวกลางดังกล่าวให้กลับมาเป็น phosphoglycerate (PGA) และเข้าสู่วัฏจักรคัลวินได้ ซึ่งในกระบวนการนั้นสารอินทรีย์บางส่วนจะถูกสลายเป็นคาร์บอนไดออกไซด์ เรียกกระบวนการเช่นนี้ว่า โฟโตเรสไพเรชัน (photorespiration) จากการศึกษาในถั่วเหลืองพบว่า การเกิดปรากฏการณ์เช่นนี้ ทำให้มีผลในการสลายคาร์บอนในสารอินทรีย์ที่ได้จากวัฏจักรคัลวินกลับคืนเป็นสารอินทรีย์ คือ คาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) ถึง 50%

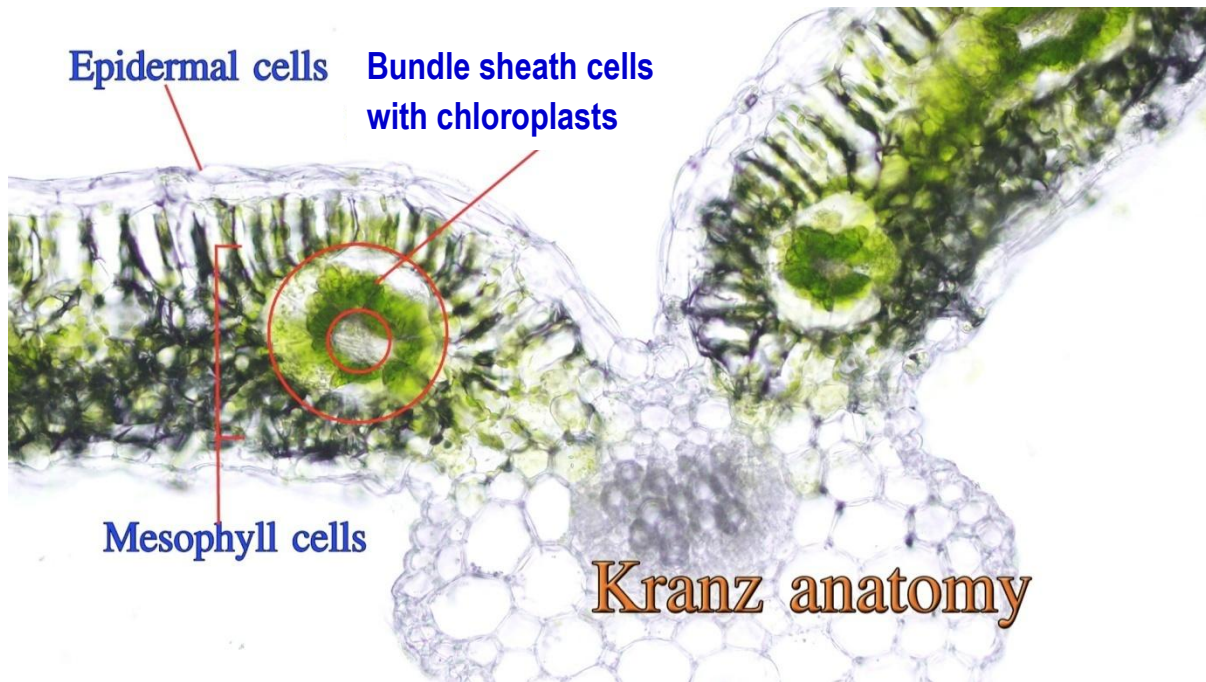
ในธรรมชาติพบว่าพืชบางกลุ่มมีการปรับตัวให้เข้ากับสภาวะร้อนหรือแล้ง โดยการปรับกระบวนการเมแทบอลิซึมของการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ โดยมีกลไกเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายในเซลล์ที่มีวัฏจักรคัลวินซึ่งจะทำให้มีโอกาสเกิด oxygenation โดย rubisco น้อยมากหรือไม่พบเลย กลไกเหล่านี้ได้แก่ กระบวนการที่พบในพืช C_4 และพืช CAM ในคู่มือสื่อบทนี้จะเน้นกระบวนการที่เกิดขึ้นในพืช C_4

โครงสร้างทางกายวิภาคของใบพืช C_4

พืช C_4 มีลักษณะโครงสร้างภายในใบที่แตกต่างไปจากพืช C_3 โครงสร้างภายในใบพืช C_4 ประกอบด้วย epidermal cell, mesophyll cell และ bundle sheath cell ที่มีคลอโรพลาสต์ ซึ่ง bundle sheath cell เป็นเซลล์ที่อยู่ล้อมรอบมัดท่อลำเลียงน้ำ (vascular bundle) โครงสร้างแบบนี้เรียกว่า Kranz anatomy (รูปที่ 1)



กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 พบทั้งใน bundle sheath cell และใน mesophyll cell ในขณะที่พืช C_3 บางชนิด อาจพบโครงสร้างของ bundle sheath cell แต่จะไม่พบคลอโรพลาสต์ภายในเซลล์เมื่อศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง อย่างไรก็ตาม มีรายงานว่าพบคลอโรพลาสต์ใน bundle sheath cell ของข้าวซึ่งเป็นพืช C_3 เมื่อศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์แบบอิเล็กตรอน (Yamane et al., 2003)



รูปที่ 1 ภาคตัดขวาง (x-section) Kranz anatomy ของใบพืช C_4 (ผักขม *Amaranthus viridis* L.)

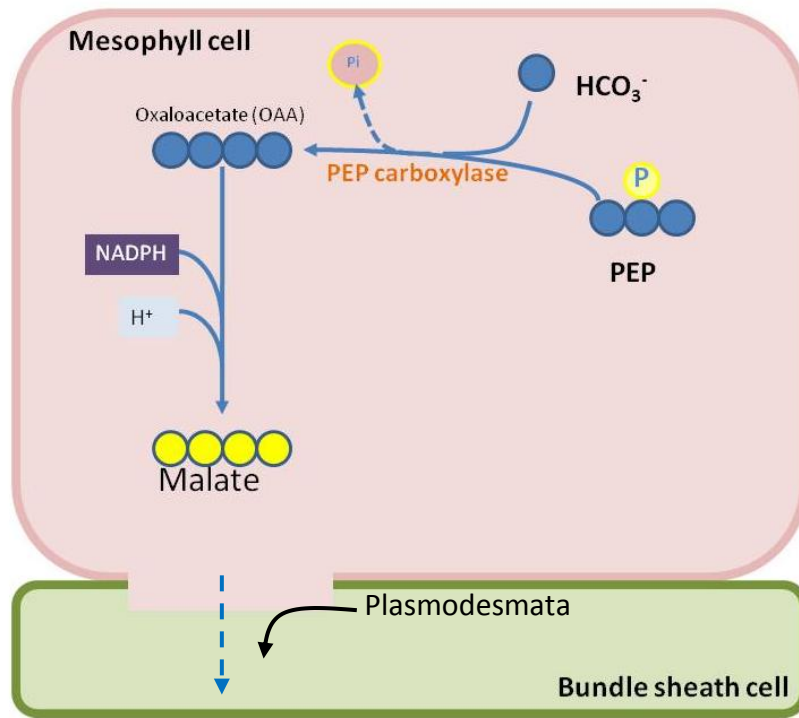
กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4

กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 เริ่มต้นใน mesophyll cell ดังนี้

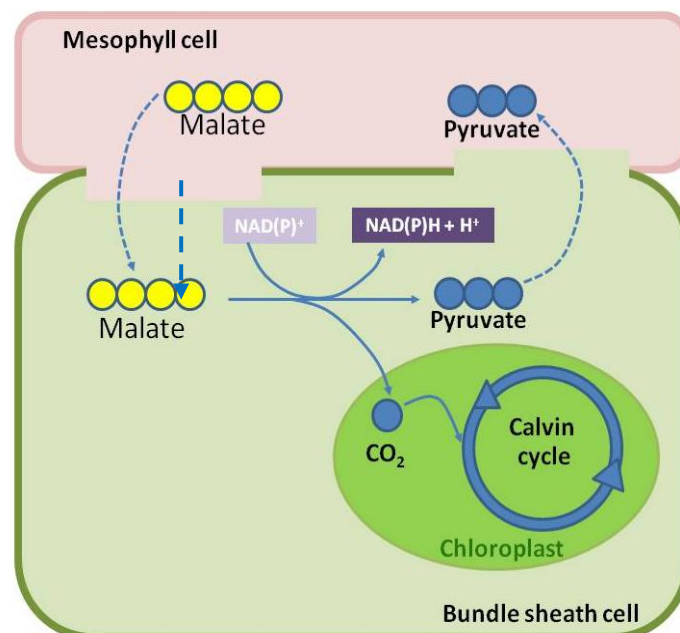
1. คาร์บอนไดออกไซด์ละลายในไซโทพลาสซึม และแตกตัวเป็น HCO_3^- (hydrogencarbonate ion) ซึ่งคาร์บอนอนินทรีย์ในรูปของ HCO_3^- นี้จะเข้าทำปฏิกิริยากับ phosphoenolpyruvate (PEP) โดยมีเอนไซม์ PEP carboxylase เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา ได้เป็น oxaloacetate (OAA) ซึ่งเป็นสารประกอบที่มีคาร์บอน 4 อะตอม (รูปที่ 2)

2. จากนั้น เมื่อ OAA รับอิเล็กตรอนจาก NADPH เปลี่ยนเป็น malate หรือ aspartate ซึ่งจะเคลื่อนย้ายจาก mesophyll cell เข้าสู่ bundle sheath cell โดยการแพร่ผ่านทางพลาสโมเดสมตา (plasmodesmata)

3. เมื่อ malate หรือ aspartate เข้าสู่ bundle sheath cell จะสลายเป็นคาร์บอนไดออกไซด์และไพรูเวท (pyruvate) ซึ่งมีคาร์บอน 3 อะตอม จากนั้นคาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่วัฏจักรคัลวินต่อไป ซึ่งกระบวนการเช่นนี้ทำให้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายใน bundle sheath cell สูงกว่าความเข้มข้นปกติเมื่อเทียบกับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ใน mesophyll cell ที่มีอยู่ต่ำ นับเป็นกลไกการเพิ่มความเข้มข้นคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 (รูปที่ 3)



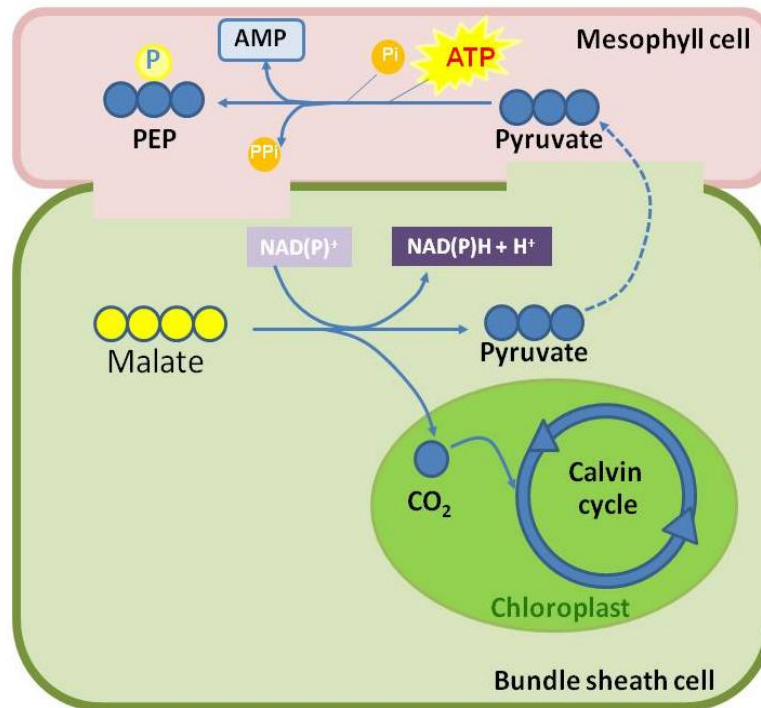
รูปที่ 2 การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในรูป HCO_3^- ที่ไซโทพลาสซึมของ mesophyll cell โดย phosphoenolpyruvate (PEP) และมี PEP carboxylase เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา ได้เป็น oxaloacetate (OAA) ซึ่งจะถูก reduced เป็น malate ก่อนลำเลียงผ่าน plasmodesmata ไปยัง bundle sheath cell



รูปที่ 3 เมื่อ malate ลำเลียงเข้าสู่ bundle sheath cell จะสลายเป็นคาร์บอนไดออกไซด์ และ pyruvate ซึ่งคาร์บอนไดออกไซด์จะถูกนำไปใช้ในวัฏจักรคัลวินเพื่อสร้างน้ำตาล ในขณะที่ pyruvate จะถูกลำเลียงกลับไปยัง mesophyll cell ผ่านทาง plasmodesmata



4. Pyruvate ที่เกิดขึ้นจะถูกลำเลียงกลับไป mesophyll cell เพื่อนำไปสร้างกลับเป็น PEP โดยอาศัยพลังงานจาก ATP ดังรูปที่ 4



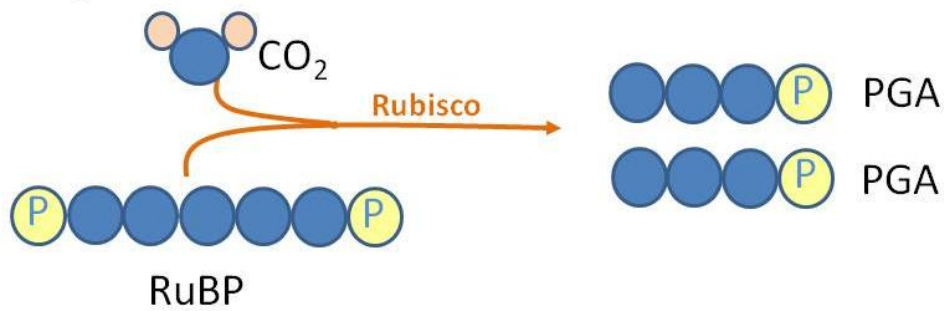
รูปที่ 4 Pyruvate ถูกเปลี่ยนกลับเป็น PEP อีกครั้งใน mesophyll cell โดยอาศัยพลังงานจาก ATP

เนื่องจากสารประกอบตัวแรกจากกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ที่พืชสร้างขึ้นนี้ เป็นสารประกอบอินทรีย์ที่มีคาร์บอน 4 อะตอม จึงเรียกพืชที่มีกระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์แบบนี้ว่า พืช C_4 วัฏจักรในส่วนนี้ เรียกว่า C_4 cycle หรือ Hatch Slack Pathway ซึ่งเรียกตามชื่อของ M.D.Hatch และ C.R.Slack ที่เป็นนักวิทยาศาสตร์ผู้ค้นพบวัฏจักรนี้โดยติดตามเส้นทางการเคลื่อนที่ของคาร์บอนในใบอ้อย ในปี ค.ศ.1966

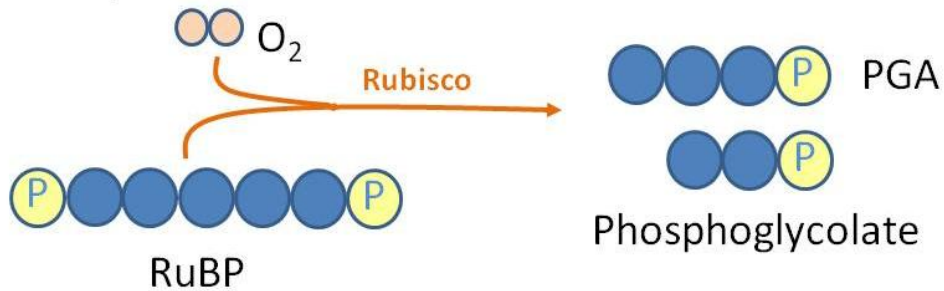
การที่พืช C_4 สามารถเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ภายใน bundle sheath cell ให้สูงมาก ทำให้พืช C_4 มีข้อได้เปรียบพืช C_3 บางประการ เช่น พืช C_4 มีโอกาสเกิด photorespiration (รูปที่ 5) น้อยมากหรือแทบจะไม่เกิดเลย เนื่องจากคาร์บอนไดออกไซด์มีความเข้มข้นสูงเมื่อเทียบกับอัตราความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่อความเข้มข้นของออกซิเจนในบรรยากาศ ทำให้ RuBP มีโอกาสที่จะจับกับคาร์บอนไดออกไซด์มากกว่าที่จะจับกับออกซิเจน (O_2) โดยปกติเอนไซม์ rubisco สามารถเร่งปฏิกิริยาให้ RuBP ตรึงคาร์บอนไดออกไซด์และออกซิเจนได้ ซึ่งจะได้กล่าวรายละเอียดเรื่องนี้ในตอนต่อไป



Calvin cycle



Photorespiration



รูปที่ 5 Rubisco สามารถเร่งปฏิกิริยา caboxylation ในวัฏจักรคัลวิน และ oxygenation ในกระบวนการ photorespiration โดยมี RuBP เป็นสารตั้งต้น ซึ่งการที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์สูง จะทำให้เกิด carboxylation สูงและมี photorespiration ต่ำ



แนวทางในการจัดการเรียนรู้

สื่อประกอบการสอนเรื่อง กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C₄ นี้ ผู้สอนสามารถใช้สื่อการสอนนี้เพื่อให้นักเรียนเห็นภาพรวมของขั้นตอนการตรึงคาร์บอนอินทรีย์ที่เพิ่มขึ้นจากวัฏจักรคัลวิน ซึ่งเป็นผลให้พืชกลุ่มนี้สามารถเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในเซลล์ที่มีการสร้างน้ำตาล

ในการจัดการเรียนการสอนเรื่องกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช อาจทำได้ดังนี้

1. ผู้สอนแนะนำให้ผู้เรียนสังเกตลักษณะของโครงสร้างภายในใบของพืชว่ามีความแตกต่างกัน โดยอาจให้ศึกษาจากภาพถ่ายของ x-section ใบพืชของพืช C₃ และพืช C₄ โดยที่ยังไม่ระบุกลุ่มพืช แต่ละชนิดพืช เช่น อาจใช้ตัวอย่างใบข้าว ใบตอยตุง เป็นตัวแทนของพืช C₃ และใช้ใบข้าวโพด ใบอ้อยเป็นตัวแทนของพืช C₄ (รูปที่ 6) หรือผู้สอนอาจให้นักเรียนตัด x-section ของใบพืชเองแล้วให้ศึกษาจากกล้องจุลทรรศน์ ดังกิจกรรมทางเลือกในข้อ 2

2. การศึกษาโครงสร้างใบของพืช C₃ และพืช C₄ (กิจกรรมทางเลือก)

รายการวัสดุและอุปกรณ์

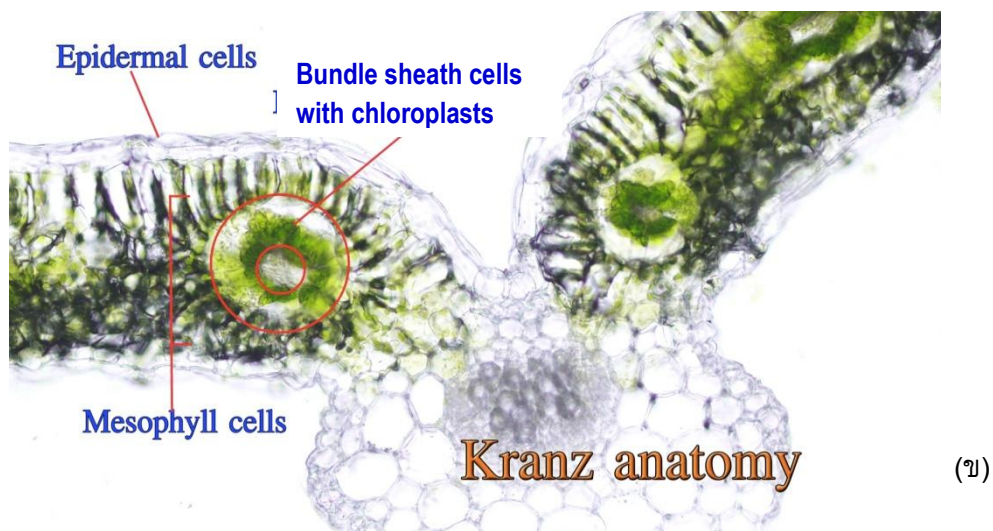
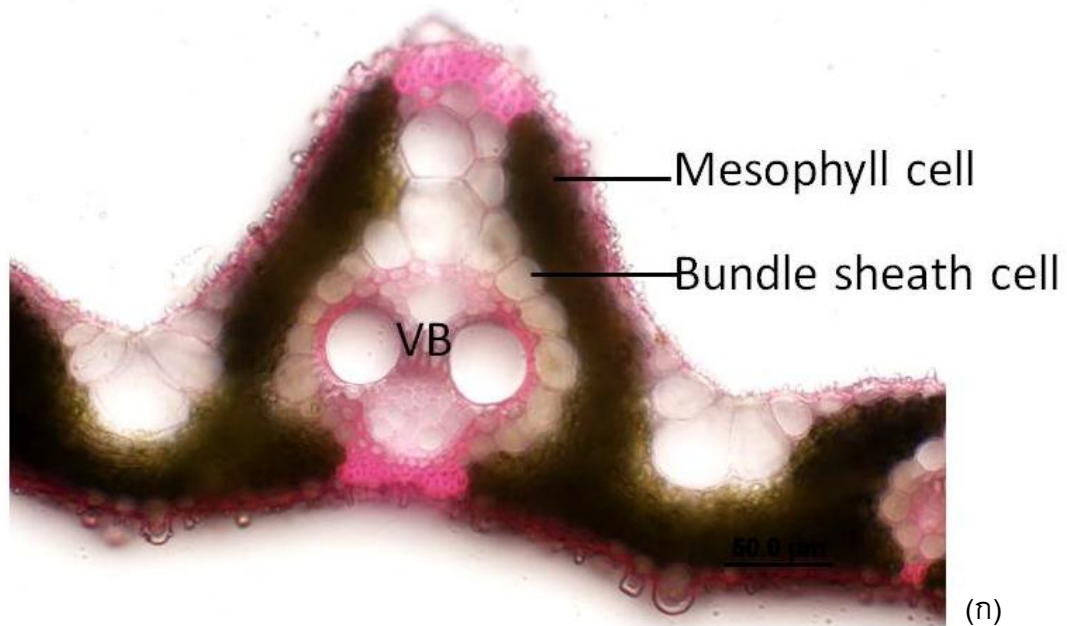
1. ตัวอย่างใบพืช C₃ เช่น ข้าว ตอยตุง ตำลึง จามจุรี เป็นต้น
2. ตัวอย่างใบพืช C₄ เช่น ข้าวโพด อ้อย บานไม่รู้โรย ผักโขม ผักเป็ด เป็นต้น
3. Petri dish
4. อุปกรณ์สำหรับการตัด section เนื้อเยื่อใบพืช ได้แก่ ใบมีดโกน โฟม หรือ ม้านั่ง
5. สไลด์ กระจกปิดสไลด์ พู่กัน
6. กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง
7. สีย้อม Safranin-O (หากมี)
8. สารละลายไอโอดีน (I₂) ความเข้มข้น 0.5% (w/v) ใน potassium iodide (KI) ความเข้มข้น 1.5% (w/v)

กิจกรรม

1. ตัด x-section ใบพืชตัวอย่างทั้งพืช C₃ และพืช C₄ แล้วย้อมด้วยสีย้อม Safranin-O
2. ศึกษาโครงสร้างทางกายวิภาคของใบด้วยกล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง
3. วาดรูปเพื่อเปรียบเทียบเซลล์ชนิดต่างๆที่พบ



4. นำชิ้นตัวอย่างเนื้อเยื่อพืชแต่ละชนิด มาย้อมเม็ตแบ็ง ด้วยสารละลายไอโอดีน แล้วสังเกตการติดสี
น้ำเงินของเม็ตแบ็งด้วยกล้องจุลทรรศน์



รูปที่ 6 ตัวอย่าง x-section (ก) ใบข้าว (พืช C_3) แสดง mesophyll cell, bundle sheath cell ล้อมรอบมัดท่อลำเลียง (vascular bundle – VB) เปรียบเทียบกับ (ข) ใบผักขม (พืช C_4) แสดง Kranz anatomy



เมื่อทำกิจกรรมแล้วให้ผู้เรียนตอบคำถามต่อไปนี้

2.1 คำถาม จงระบุความแตกต่างระหว่างเนื้อเยื่อใบของพืช C_3 และพืช C_4

ตอบ พืช C_3 บางชนิดไม่พบ bundle sheath cell บางชนิดมี bundle sheath cell แต่ไม่สามารถเห็นคลอโรพลาสต์ได้ชัดเจน ซึ่งแตกต่างจากเนื้อเยื่อใบของพืช C_4 ซึ่งจะพบ bundle sheath cell ที่มีคลอโรพลาสต์อย่างชัดเจน

2.2 คำถาม พืชแต่ละชนิดมีการสะสมเม็ตแบ่งไว้ในเซลล์ชนิดใด

ตอบ พืช C_3 มีการสร้างเม็ตแบ่งใน mesophyll cell ในขณะที่พืช C_4 มีการสร้างเม็ตแบ่งใน bundle sheath cell ซึ่งแบ่งที่ทำปฏิกิริยากับไอโอดีนจะเห็นติดสีน้ำเงิน

3. ผู้สอนนำเข้าสู่บทเรียนเกี่ยวกับโครงสร้างใบและกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่พบในพืช C_4 ดังเนื้อหาข้างต้น

4. ให้ผู้เรียนศึกษาจากสื่อการสอน แล้วตอบคำถามต่อไปนี้

4.1 **คำถาม** การตรึงคาร์บอนอนินทรีย์ในพืช C_4 เกิดขึ้นที่ใดบ้าง ในแต่ละตำแหน่งมีกลไกเหมือนกันหรือต่างกันอย่างไร

ตอบ การตรึงคาร์บอนอนินทรีย์ในพืช C_4 เกิดขึ้นที่ mesophyll cell และ bundle sheath cell ที่ไซโทพลาสซึมของ mesophyll cell มีการตรึงคาร์บอนอนินทรีย์ในรูปของ HCO_3^- ซึ่งจะเข้าทำปฏิกิริยากับ phosphoenolpyruvate (PEP) โดยการเร่งปฏิกิริยาของเอนไซม์ PEP carboxylase ได้เป็นสารประกอบที่มีคาร์บอน 4 อะตอมเป็นองค์ประกอบ คือ oxaloacetate (OAA)

ในขณะที่ bundle sheath cell มีการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรคัลวิน ซึ่งเกิดในคลอโรพลาสต์ โดยคาร์บอนไดออกไซด์ จะเข้ารวมกับ RuBP โดยการเร่งปฏิกิริยาของเอนไซม์ rubisco ได้ผลิตภัณฑ์เป็น phosphoglycerate (PGA) 2 โมเลกุล

4.2 **คำถาม** ที่ mesophyll cell ของพืช C_4 มีวัฏจักรคัลวินหรือไม่

ตอบ ไม่มี เนื่องจากที่ mesophyll cell ของพืช C_4 ไม่มี rubisco

4.3 **คำถาม** กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 เป็นกลไกที่ต้องใช้พลังงานหรือไม่ หากใช้ต้องใช้ในรูปใด

ตอบ กลไกนี้ต้องใช้พลังงาน รูปของ NAD(P)H ในกระบวนการเปลี่ยน OAA ให้เป็น malate หรือ aspartate ก่อนลำเลียงไปยัง bundle sheath cell และ NAD(P)H จะถูกสร้างกลับมาเมื่อมีการสลาย C_4 เพื่อปลดปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์ให้เข้าสู่วัฏจักรคัลวินใน bundle sheath cell

การใช้พลังงานยังมีในส่วนที่จะเปลี่ยน pyruvate กลับไปเป็น phosphoenolpyruvate ซึ่งต้องมีการใช้พลังงานจาก ATP



4.4 คำถาม จากสื่อการสอน นักเรียนสังเกตเห็นพืช C_4 ชนิดใดบ้าง

ตอบ ข้าวโพด ข้าวฟ่าง อ้อย บานไม่รู้โรย ผักเป็ด ผักโขม

4.5 คำถาม ที่ mesophyll cell ของพืช C_4 มี photorespiration หรือไม่ เพราะเหตุใด

ตอบ ไม่มี เพราะไม่มี rubisco ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยา oxygenation

4.6 คำถาม ที่ bundle sheath cell ของพืช C_4 มี photorespiration หรือไม่ เพราะเหตุใด

ตอบ ไม่มี หรือมีน้อยมาก เนื่องจากความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ใน bundle sheath cell สูงกว่าบรรยากาศ rubisco จึงเร่งปฏิกิริยา carboxylation มากกว่า oxygenation



ภาคผนวก

ก. คำอธิบายศัพท์

AMP	ชื่อเต็มว่า adenosine monophosphate เป็นผลิตภัณฑ์ที่เกิดจาก dephosphorylation ของ ADP หรือในกรณีการสร้าง PEP จาก pyruvate เกิดจาก hydrolysis ของ ATP และได้ AMP + PPi
Aspartate	กรดอะมิโนชนิดหนึ่ง เป็นสารตัวกลางในกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของ คาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C_4 บางชนิด ซึ่งหลังจากการสร้าง OAA จากการตรึง HCO_3^- กับ phosphoenolpyruvate แล้ว เอนไซม์ aspartate aminotransferase จะเร่งปฏิกิริยาระหว่าง OAA และ glutamate ได้ aspartate เป็นผลิตภัณฑ์ ซึ่งจะถูกลำเลียงต่อไปยัง bundle sheath cell
ATP	ชื่อเต็มว่า adenosine triphosphate เป็นสารพลังงานสูงที่สร้างขึ้นในกระบวนการหายใจและกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง
Bundle sheath cell	เซลล์ที่เรียงล้อมรอบมัดท่อลำเลียง (vascular bundle) โดยทั่วไปมักเป็น parenchyma cell
Carboxylation	การเติมหมู่คาร์บอกซิลให้กับผลิตภัณฑ์ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง carboxylation เกิดขึ้นโดยการเข้าทำปฏิกิริยาของคาร์บอนไดออกไซด์กับ RuBP ในวัฏจักรคัลวิน หรือการเข้าทำปฏิกิริยาของ HCO_3^- กับ phosphoenolpyruvate ในพืช C_4 หรือ CAM
Hatch Slack pathway	กระบวนการตรึง HCO_3^- ด้วย phosphoenolpyruvate ในพืช C_4 ซึ่งค้นพบโดย M.D.Hatch และ C.R.Slack
Kranz anatomy	โครงสร้างทางกายวิภาคของใบพืช C_4 ซึ่งประกอบด้วย bundle sheath cells ที่ภายในมีคลอโรพลาสต์และเรียงตัวล้อมรอบมัดท่อลำเลียงอย่างชัดเจน
Malate	สารประกอบอินทรีย์ซึ่งประกอบด้วยคาร์บอน 4 อะตอม ในพืช C_4 บางชนิดเป็นตัวนำคาร์บอนเข้าสู่ bundle sheath cell การสลายของ malate ใน bundle sheath cell จะได้คาร์บอนไดออกไซด์เข้าสู่วัฏจักรคัลวิน และ pyruvate กลับสู่ mesophyll cell นอกจากนี้ malate ยังเป็นสารตัวกลางในวัฏจักรเครปส์ (Krebs cycle) หรือ citric acid cycle ของกระบวนการหายใจระดับเซลล์ด้วย



Mesophyll cell	เซลล์ในเนื้อเยื่อใบพืชที่อยู่ระหว่าง upper epidermis และ lower epidermis เป็นเซลล์ที่มีคลอโรพลาสต์มีหน้าที่ในการสังเคราะห์ด้วยแสง
NADPH	ย่อมาจาก Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate NADPH เป็น reducing power ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งเป็นสารพลังงานสูงทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนในวัฏจักรคัลวิน NADP^+ เป็น oxidized form ที่รับอิเล็กตรอนจากการถ่ายทอดอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาแสง เพื่อนำพลังงานมาใช้ในการสังเคราะห์สารอินทรีย์ในวัฏจักรคัลวิน
Oxaloacetate	สารประกอบอินทรีย์ที่มีคาร์บอน 4 อะตอมเป็นองค์ประกอบ เป็นผลิตภัณฑ์แรกที่เกิดจากการตรึง HCO_3^- กับ phosphoenolpyruvate โดยเอนไซม์ PEP carboxylase นอกจากนี้ยังเป็นสารตัวกลางในวัฏจักรเครปส์ (Krebs cycle) หรือ citric acid cycle อีกด้วย
Oxygenation	ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง หมายถึงกระบวนการที่ออกซิเจนเข้าทำปฏิกิริยากับ RuBP โดยการเร่งปฏิกิริยาของเอนไซม์ rubisco
Phosphoglycerate (PGA)	สารอินทรีย์ตัวแรกที่เกิดจากการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในวัฏจักรคัลวิน
Phosphoenolpyruvate (PEP)	สารตัวกลางในปฏิกิริยาทางชีวเคมีหลายปฏิกิริยา เช่น ในกระบวนการไกลโคไลซิส และ gluconeogenesis ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง PEP เป็นสารอินทรีย์ที่ทำหน้าที่ในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในรูปของ HCO_3^- โดยอาศัย PEP carboxylase เป็นตัวเร่งปฏิกิริยา ซึ่งจะพบมากใน mesophyll cell ของพืช C_4 และพืช CAM
Phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP carboxylase)	เอนไซม์ที่ทำหน้าที่ในการเร่งปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในรูปของ HCO_3^- เข้ากับ PEP ใน mesophyll cell ของพืช C_4 และพืช CAM
Photorespiration	กระบวนการที่ RuBP เข้าทำปฏิกิริยากับออกซิเจนโดยการเร่งปฏิกิริยาของเอนไซม์ rubisco มีผลลดประสิทธิภาพการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ในการสังเคราะห์ด้วยแสง
Plasmodesmata	ช่องทางเชื่อมต่อระหว่างเซลล์พืชสองเซลล์ที่อยู่ติดกัน



Rubisco	ย่อมาจาก ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase เป็นเอนไซม์เร่งปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์กับ RuBP ในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งสามารถเร่งปฏิกิริยาการตรึงออกซิเจนกับ RuBP ได้ด้วย ทำให้เกิด photorespiration
Ribulose 1,5-bisphosphate (RuBP)	สารอินทรีย์ที่ประกอบด้วยคาร์บอน 5 อะตอมเป็นตัวรับคาร์บอนไดออกไซด์ในปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอน (วัฏจักรคัลวิน)
ปฏิกิริยาตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ (CO ₂ fixation)	ขั้นตอนหนึ่งในกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงเกิดขึ้นที่ stroma ของคลอโรพลาสต์มีบทบาทในการสังเคราะห์สารอินทรีย์โดยการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้เป็นน้ำตาลโดยมีการใช้พลังงานจาก ATP และ NADPH ที่ได้จากปฏิกิริยาแสง
พืช C ₃	กลุ่มพืชที่มีการสร้างสารอินทรีย์ตัวแรกจากคาร์บอนไดออกไซด์เป็นสารที่ประกอบด้วยคาร์บอน 3 อะตอม คือ phosphoglyceraldehyde (PGAL)
พืช C ₄	กลุ่มพืชที่มีการสร้างสารอินทรีย์ตัวแรกจากคาร์บอนไดออกไซด์เป็นสารที่ประกอบด้วยคาร์บอน 4 อะตอม คือ oxaloacetate ทำให้สามารถเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่จะเข้าสู่วัฏจักรคัลวิน
พืช CAM	ย่อมาจาก พืช crassulacean acid metabolism เป็นกลุ่มพืชที่มีการสร้างสารอินทรีย์ตัวแรกจากคาร์บอนไดออกไซด์เป็นสารที่ประกอบด้วยคาร์บอน 4 อะตอม คือ oxaloacetate มีการตรึงคาร์บอนในเวลากลางคืน ทำให้สามารถเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่จะเข้าสู่วัฏจักรคัลวินและมีประสิทธิภาพการใช้น้ำได้ดีกว่าพืช C ₃ และ พืช C ₄
วัฏจักรคัลวิน (Calvin cycle)	กระบวนการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ ค้นพบโดย M. Calvin, A. Benson, J.A. Bassham และคณะ ในปี 1950 บางครั้งเรียกว่า Calvin-Benson cycle ประกอบด้วย 3 ขั้นตอนหลัก คือ carboxylation, reduction และ regeneration



ข. แหล่งเรียนรู้เพิ่มเติม

1. Postlethwait, J.H., Hopson, J.L. and Veres, R.C. 1991. Biology : Bringing Science to Life. McGraw Hill, Inc, USA.
2. Taiz, L. and Zeiger, E. Plant Physiology. 5th edition. 2010. Sinauer Associates Inc. Publishers, USA.
3. Yamane, K., Hayakawa, K., Kawasaki, M., Taniguchi, M., Miyake, H. 2003. Bundle sheath chloroplasts of rice are more sensitive to drought stress than mesophyll chloroplasts. *Journal of Plant Physiology*, 160: 1319-1327.



รายชื่อสื่อการสอนวิชาชีววิทยาจำนวน 92 ตอน

ตอนที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
1	ชีววิทยาคืออะไร	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
2	ชีวจริยธรรม	รศ.ดร.สุจินดา มัลย์วิจิตรนนท์
3	การวางแผนการทดลอง และการตรวจสอบสมมติฐาน	ผศ.ดร.พงษ์ หาญยุทธนากร
4	ตัวอย่างการทดลองทางชีววิทยา	ผศ.ดร.พงษ์ หาญยุทธนากร
5	ส่วนประกอบและวิธีการใช้กล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง	อ.ดร.จิรารัช กิตนะ
6	การเตรียมตัวอย่างเพื่อศึกษาและประมาณขนาดด้วยกล้องจุลทรรศน์แบบใช้แสง	อ.ดร.จิรารัช กิตนะ
7	ปฏิกิริยา polymerization และ hydrolysis	อ.ดร.จุฑาพันธุ์ พิณสวัสดิ์
8	โปรตีน	ผศ.ดร.พงษ์ หาญยุทธนากร
9	กรดนิวคลีอิก	ผศ.ดร.พงษ์ หาญยุทธนากร
10	การดำรงชีวิตของเซลล์	ผศ.ดร.พงษ์ หาญยุทธนากร
11	การสื่อสารระหว่างเซลล์; บทนำ	ผศ.ดร.อรรธรณ สัตยาลัย
12	การสื่อสารระหว่างเซลล์; การสื่อสารระยะไกลในพืชและสัตว์	ผศ.ดร.อรรธรณ สัตยาลัย
13	การสื่อสารระยะไกลในสัตว์	ผศ.ดร.อรรธรณ สัตยาลัย
14	องค์ประกอบของการสื่อสารระหว่างเซลล์	ผศ.ดร.อรรธรณ สัตยาลัย
15	ทางเดินอาหารและกระบวนการย่อยอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง	ผศ.ดร.พัชนี สิงห์อาษา
16	การย่อยอาหารในลำไส้เล็ก	ผศ.ดร.พัชนี สิงห์อาษา
17	ภาพรวมของการสลายอาหารระดับเซลล์	อ.ดร.จุฑาพันธุ์ พิณสวัสดิ์
18	ลูกโซ่หายใจ	อ.ดร.จุฑาพันธุ์ พิณสวัสดิ์
19	oxidative phosphorylation	อ.ดร.จุฑาพันธุ์ พิณสวัสดิ์
20	การแลกเปลี่ยนแก๊สของสัตว์น้ำและสัตว์บก	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
21	เรื่องกลไกการหายใจและศูนย์ควบคุมการหายใจในคน	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
22	ไต: หน่วยไต และการสร้างปัสสาวะของไตคน	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
23	ระบบหมุนเวียนเลือดแบบเปิด (open circulatory system) และแบบปิด (closed circulatory system)	รศ.ดร.วิทยา ยศยิ่งยวด



ตอนที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
24	องค์ประกอบของเลือด หมู่เลือด และ การแข็งตัวของเลือด	รศ.ดร.วิทยา ยศยิ่งยวด
25	การป้องกันตนเองของร่างกาย และ ระบบภูมิคุ้มกัน	รศ.ดร.วิทยา ยศยิ่งยวด
26	การเคลื่อนที่ของปลา	รศ.วีณา เมฆวิชัย
27	กลไกการหดตัวของกล้ามเนื้อโครงร่าง	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพจน์กุล
28	การทำงานของเซลล์ประสาท	อ.ดร.นพดล กิตนะ
29	การถ่ายทอดกระแสประสาทระหว่างเซลล์ประสาท	อ.ดร.นพดล กิตนะ
30	เซลล์รับความรู้สึก	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพจน์กุล
31	หูและการได้ยิน	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพจน์กุล
32	ฮอร์โมนคืออะไร	รศ.ดร.สุจินดา มัลย์วิจิตรนนท์
33	ชนิดของฮอร์โมนและชนิดของเซลล์เป้าหมาย	รศ.ดร.สุจินดา มัลย์วิจิตรนนท์
34	การสืบพันธุ์ระดับเซลล์ 1 วัฏจักรเซลล์ อินเทอร์เฟส และ division phase	ผศ.ดร.อรรพรรณ สัตยาลัย
35	การสืบพันธุ์ระดับเซลล์ 2 วัฏจักรเซลล์ division phase mitosis	ผศ.ดร.อรรพรรณ สัตยาลัย
36	การสืบพันธุ์ระดับเซลล์ 3 วัฏจักรเซลล์; division phase; meiosis	ผศ.ดร.อรรพรรณ สัตยาลัย
37	เซลล์พืช	ผศ.ดร.มานิต คีตอยู่
38	เนื้อเยื่อพืช	ผศ.ดร.มานิต คีตอยู่
39	ปากใบและการควบคุมการเปิด-ปิดของปากใบ	อ.ดร.อัญชลี ใจดี
40	การลำเลียงน้ำของพืช	รศ.ดร.ปรีดา บุญ-หลง
41	พลังงานชีวิต	รศ.ดร.ศุภจิตรา ชัชวาลย์
42	ปฏิกิริยาแสง (Light reaction)	รศ.ดร.ศุภจิตรา ชัชวาลย์
43	ปฏิกิริยาคาร์บอน (carbon reaction) – Calvin cycle	ผศ.ดร.บุญธิดา โฆษิตทรัพย์
44	กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช C ₄	ผศ.ดร.บุญธิดา โฆษิตทรัพย์
45	กลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในพืช CAM	ผศ.ดร.บุญธิดา โฆษิตทรัพย์
46	ปัจจัยจำกัดในการสังเคราะห์ด้วยแสง	รศ.ดร.ปรีดา บุญ-หลง



ตอนที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
47	โครงสร้างของดอก (Structure of Flower)	ผศ.ดร.ต่อศักดิ์ สีสานันท์
48	การปฏิสนธิในพืชดอก	ผศ.ดร.ต่อศักดิ์ สีสานันท์
49	การเกิดและโครงสร้างผล	อ.ดร.สร้อยนภา ญาณวัฒน์
50	การงอกของเมล็ด	รศ.นันทนา อังกนันท์
51	การวัดการเจริญเติบโตของพืช	อ.ดร.อัญชลี ใจดี
52	ออกซิน	ผศ.ดร.กนกวรรณ เสรีภาพ
53	การใช้สารควบคุมการเจริญเติบโตของพืชในการเกษตร	ผศ.พัชรา ลิ้มปะนะเวช
54	การเคลื่อนไหวของพืช	ผศ.ดร.กนกวรรณ เสรีภาพ
55	ความน่าจะเป็นและกฎแห่งการแยก	ผศ. เรืองวิทย์ บรรจงรัตน์
56	กฎแห่งการรวมกลุ่มอย่างอิสระ	ผศ. เรืองวิทย์ บรรจงรัตน์
57	มัลติเปิลแอลลีล (Multiple alleles)	อ.ดร.วรลักษณ์ เกษตรานันท์
58	พอลิยีน (Polygene)	อ.ดร.วรลักษณ์ เกษตรานันท์
59	โครงสร้างของดีเอ็นเอ (DNA structure)	อ.ดร.เพลินพิศ โชคชัยชำนาญกิจ
60	โครงสร้างของโครโมโซม (Chromosome structure)	อ.ดร.เพลินพิศ โชคชัยชำนาญกิจ
61	การถอดรหัส (Transcription)	อ.ดร.ธนะกาญจน์ มัญชุพานี
62	การแปลรหัส (Translation)	อ.ดร.ธนะกาญจน์ มัญชุพานี
63	แนะนำพันธุวิศวกรรม	อ.ดร.ปฐมวดี ญาณทัศน์ย์จิต
64	ขั้นตอนของพันธุวิศวกรรม	อ.ดร.ปฐมวดี ญาณทัศน์ย์จิต
65	สิ่งมีชีวิตดัดแปลงพันธุกรรม (Genetically modified organisms: GMOs)	อ.ดร.รัชนิกร ธรรมโชติ
66	ชาร์ล ดาร์วิน คือใคร	ผศ.ดร.เจษฎา เด่นดวงบริพันธ์
67	หลักฐานการเกิดวิวัฒนาการ	ผศ.ดร.เจษฎา เด่นดวงบริพันธ์
68	ทฤษฎีวิวัฒนาการของดาร์วิน	ผศ.ดร.เจษฎา เด่นดวงบริพันธ์
69	วิวัฒนาการของเชื้อดื้อยา	ผศ.ดร.เจษฎา เด่นดวงบริพันธ์
70	วิวัฒนาการของมนุษย์	ผศ.ดร.เจษฎา เด่นดวงบริพันธ์
71	อาณาจักรมอเนอรา	ผศ.ดร.รสริน พลวัฒน์



ตอน ที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
72	อาณาจักรโปรทิสตา	ผศ.ดร.รสริน พลวัฒน์
73	อาณาจักรฟังไจ	ผศ.ดร.จิตรตรา เพ็ญภูเขียว
74	ความหลากหลายของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง	ผศ.ดร.อาจอง ประทัดสุนทรสาร
75	ความหลากหลายของสัตว์มีกระดูกสันหลัง	รศ.วีณา เมฆวิชัย
76	กลไกของพฤติกรรม	รศ.ดร.อุษณีย์ ยศยิ่งยวด
77	พฤติกรรมการเรียนรู้แบบต่าง ๆ	รศ.ดร.อุษณีย์ ยศยิ่งยวด
78	การสื่อสารระหว่างสัตว์	รศ.ดร.อุษณีย์ ยศยิ่งยวด
79	แนวคิดเกี่ยวกับระบบนิเวศ	ผศ.ดร.อาจอง ประทัดสุนทรสาร
80	ไบโอมบนบก	ผศ.ดร.อาจอง ประทัดสุนทรสาร
81	การสำรวจระบบนิเวศบนบก	ผศ.ดร.อาจอง ประทัดสุนทรสาร
82	ความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งมีชีวิตกับปัจจัยทางกายภาพ	ผศ.ดร.วิเชฐฐ์ คนชื้อ
83	ความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งมีชีวิตชนิดต่าง ๆ ในระบบนิเวศ	ผศ.ดร.วิเชฐฐ์ คนชื้อ
84	โซ่อาหารและใยอาหาร	ผศ.ดร.วิเชฐฐ์ คนชื้อ
85	วัฏจักรสาร	ผศ.ดร.วิเชฐฐ์ คนชื้อ
86	ความหมายของคำว่าประชากร(population) และประวัติ การศึกษาประชากร	รศ.ดร.กำธร ชีรคุปต์
87	วิธีการหาค่าความหนาแน่นของประชากรโดยวิธีการสุ่ม ตัวอย่างแบบวางแปลง (quadrat sampling method)	รศ.ดร.กำธร ชีรคุปต์
88	การเพิ่มขนาดของประชากร (population growth)	รศ.ดร.กำธร ชีรคุปต์
89	โครงสร้างอายุ (age structure) ของประชากร	รศ.ดร.กำธร ชีรคุปต์
90	ประเภทของทรัพยากร	อ.ดร.พงษ์ชัย ดำรงโรจน์วัฒนา
91	ปัญหาที่มีต่อทรัพยากรธรรมชาติและสภาพแวดล้อม	อ.ดร.พงษ์ชัย ดำรงโรจน์วัฒนา
92	หลักการอนุรักษ์ทรัพยากรธรรมชาติ	อ.ดร.พงษ์ชัย ดำรงโรจน์วัฒนา