



คู่มือประกอบสื่อการสอนวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ ระดับมัธยมศึกษาตอนปลาย

วิชาชีววิทยา

เรื่อง

ปัจจัยจำกัดในการสังเคราะห์ด้วยแสง

โดย

รองศาสตราจารย์ ดร.ปรีดา บุญ-หลง

พุทธศักราช 2554



กองบรรณาธิการ

รองศาสตราจารย์ นันทนา อังกินันท์

รองศาสตราจารย์ สุมิตรา คงชื่นสิน

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ พัทธรา ลิ้มปะนะเวช

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.ต่อศักดิ์ สีลานันท์

นางปริญญาช กลิ่นรัตน์

นางรุปนา บางยี่ขัน

สถานที่ให้ความอนุเคราะห์ภาพ/ ข้อมูล

ภาควิชาพฤกษศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย



คำชี้แจง

สื่อนำเข้าสู่บทเรียน เรื่องปัจจัยจำกัดในการสังเคราะห์ด้วยแสง เป็นตอนหนึ่งของสื่อ
ประกอบการสอน 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 ปัจจัยจำกัดในการสังเคราะห์ด้วยแสง นี้
จัดทำขึ้นเพื่อช่วยให้ผู้สอนเข้าใจจุดประสงค์ของสื่อประกอบการสอนที่ผลิตขึ้น รวมทั้งทราบขอบเขตของ
เนื้อหาสาระที่สื่อประกอบการสอนเรื่องนี้กล่าวถึง และมีแนวทางในการใช้สื่อประกอบการสอนอย่าง
เหมาะสม เพื่อช่วยส่งเสริมความเข้าใจในเนื้อหาบทเรียนของนักเรียน ตลอดจนกระตุ้นความสนใจ
รวมถึงให้ความกระจ่างเกี่ยวกับศัพท์ทางวิชาการที่ควรทราบ และเปิดโอกาสให้นักเรียนได้บูรณาการ
ความรู้ที่ได้รับจากการอภิปรายได้อย่างกว้างขวาง เพื่อให้การจัดการเรียนการสอนมีประสิทธิภาพยิ่งขึ้น

รองศาสตราจารย์ ดร.ปรีดา บุญ-หลง ผู้จัดทำคู่มือ
ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.บุญธิดา โฉมจิตทรัพย์ ผู้ตรวจคู่มือ



สารบัญ

	หน้า
จุดประสงค์	5
ผลการเรียนรู้ที่คาดหวัง	5
เนื้อหา	6
แนวทางในการจัดการเรียนรู้	20
ภาคผนวก	23
ก. คำอธิบายศัพท์	
ข. แหล่งเรียนรู้เพิ่มเติม	
รายชื่อสื่อการสอนวิชาชีววิทยาจำนวน 92 ตอน	24



จุดประสงค์

เพื่อให้ผู้เรียนสามารถอธิบาย

1. ความหมายของปัจจัยจำกัด (limiting factors) ในการสังเคราะห์ด้วยแสงตาม Law of the Minimum หรือ Law of limiting factors ได้
2. การตอบสนองของอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงต่อการแปรปัจจัยที่จำกัดได้ทั้งแบบที่เป็นการแปรที่ละปัจจัยในขณะที่ปัจจัยอื่นคงที่และแบบที่เป็นการแปรปัจจัยหนึ่งเมื่อให้ปัจจัยที่เกี่ยวข้องเพิ่มขึ้น

ผลการเรียนรู้ที่คาดหวัง

เมื่อผู้เรียนได้ดูสื่อประกอบการสอนตอนนี้แล้วสามารถอธิบาย

1. ความหมายของปัจจัยจำกัด (limiting factors) ในการสังเคราะห์ด้วยแสง
2. ผลของปัจจัยต่าง ๆ ที่มีต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง
 - 2.1 การตอบสนองต่อการแปรปัจจัยหนึ่งเมื่อปัจจัยอื่นคงที่
 - 2.1.1 ผลจากการแปรความเข้มแสง
 - 2.1.2 ผลจากการแปรความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์
 - 2.1.3 ผลจากการแปรอุณหภูมิ
 - 2.2 การตอบสนองต่อการแปรปัจจัยหนึ่งเมื่อให้ปัจจัยที่เกี่ยวข้องเพิ่มขึ้น
 - 2.2.1 ผลจากการแปรความเข้มแสงเมื่อเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์
 - 2.2.2 ผลจากการแปรความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์เมื่อเพิ่มความเข้มแสง
 - 2.2.3 ผลจากการแปรอุณหภูมิ เมื่อเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์หรือความเข้มแสง



เนื้อหา

หลักการ

ปัจจัยจำกัดหรือ limiting factors คือปัจจัยที่จำเป็นต่อการเกิดกระบวนการใดกระบวนการหนึ่ง และมีอยู่ในปริมาณที่น้อยจนมีผลจำกัดการเกิดกระบวนการหรือปฏิกิริยานั้นๆ การเรียนเรื่องนี้ควรจะช่วยให้เกิดความเข้าใจดีขึ้นว่าเหตุใดกระบวนการหรือปฏิกิริยาทางชีวภาพต่างๆดำเนินไปด้วยอัตราที่เป็นอยู่

ถ้าเราลดปัจจัยที่จำเป็นต่อการเกิดกระบวนการลง กระบวนการหรือปฏิกิริยานั้นๆ ก็ยังเกิดช้าลง แต่ถ้าเป็นการลดปัจจัยที่ไม่จำเป็นต่อการเกิดปฏิกิริยา ก็จะไม่ส่งผลต่อการเกิดกระบวนการ

ส่วนปัจจัยใดที่จำเป็นต่อการเกิดกระบวนการ แต่มีอยู่ในปริมาณที่มากพอ ก็ไม่มีผลจำกัดการเกิดกระบวนการ หรือไม่ใช่ limiting factor ในขณะนั้น

ถ้าเราเพิ่มปริมาณของปัจจัยที่กำลังขาดแคลนหรือกำลังจำกัดการเกิดปฏิกิริยาอยู่ ปฏิกิริยาหรือกระบวนการก็จะเกิดได้เร็วขึ้นจนกระทั่งปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแทน

ประวัติ

Liebig เป็นชาวเยอรมันที่ได้รับการยอมรับว่าเป็นผู้ริเริ่มตั้งกฎที่เกี่ยวข้องกับปัจจัยที่จำกัดขึ้นในปี ค.ศ. 1828 ซึ่งเดิมเรียกว่า Law of the Minimum แต่ต่อมาได้มีการสันนิษฐานว่า กฎนี้อาจได้แนวคิดมาจาก Carl Sprengel ซึ่งเป็นนักวิทยาศาสตร์อีกคนหนึ่งในสมัยนั้น ซึ่งกฎนี้เสนอว่าการเจริญเติบโตของพืชจะถูกควบคุมโดยทรัพยากรตัวที่มีอยู่น้อยที่สุด ไม่ใช่โดยทรัพยากรที่มีอยู่มาก หรือทรัพยากรทั้งหมด และต่อมา Blackman ได้เสนอ Law of limiting factors ขึ้นในปี ค.ศ. 1905 ซึ่งมีใจความว่า อัตราของกระบวนการที่ขึ้นกับปัจจัยหลายๆปัจจัยจะถูกจำกัดโดยปัจจัยตัวที่มีอยู่น้อยที่สุด

นั่นคือ การเจริญเติบโตของพืชไม่ได้ถูกจำกัดโดยปัจจัย ทั้งหมด แต่ถูกจำกัดโดยปัจจัยที่จำเป็นตัวที่มีน้อยที่สุด

การที่จะเพิ่มการเจริญเติบโตของพืชได้จะต้องให้ปัจจัยตัวที่มีจำกัดหรือตัวที่ขาดแคลนนั้นเพิ่มขึ้นเท่านั้น ไม่ใช่ไปเพิ่มปัจจัยอื่นๆให้ซึ่งจะไม่เกิดประโยชน์



ปัจจัยที่อาจมีผลต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง

การสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นกระบวนการซึ่งขึ้นอยู่กับปัจจัยหลายปัจจัย เช่น

1. แสงและความเข้มแสง
2. ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์
3. อุณหภูมิ
4. น้ำ
5. ธาตุอาหาร

ซึ่งปัจจัยต่าง ๆ เหล่านี้ล้วนแต่เป็นปัจจัยที่จำเป็น ถ้าปัจจัยที่จำเป็นตัวใดมีน้อยที่สุดหรือไม่เหมาะสมที่สุดก็สามารถจะเป็นปัจจัยจำกัดได้เสมอตามกฎที่เกี่ยวข้องกับปัจจัยที่จำกัด

ในการทดลองที่จะแสดงในสื่อนี้จะทดลองให้ดูเฉพาะผลจากการเพิ่มความเข้มแสง (light intensity) ผลจากการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2) และผลของการแปรอุณหภูมิ แต่ทดลองในลักษณะที่ทำให้เห็นถึงการแปรปัจจัยหนึ่งเมื่อรักษาปัจจัยอื่นให้คงที่ เช่น เพิ่มความเข้มแสงแต่รักษาปัจจัยอื่นคือความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์และอุณหภูมิให้คงที่ และการแปรปัจจัยหนึ่งเมื่อให้ปัจจัยอื่นที่เกี่ยวข้องเพิ่มขึ้น เช่น เพิ่มความเข้มแสงทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นจนถึงระดับที่คงที่ซึ่งในกรณีนี้มักจะเป็นการถูกจำกัดด้วยความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ไม่พอเพียง สำหรับในสถานการณ์นั้น เมื่อเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ให้จึงทำให้สามารถเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงขึ้นต่อไปได้อีก

การตอบสนองต่อการแปรปัจจัยหนึ่งเมื่อรักษาปัจจัยอื่นให้คงที่

การทดลองนี้มักจะนิยมใช้ต้นสาหร่ายหางกระรอกเพราะถ้าเรานำต้นสาหร่ายหางกระรอกมาตัดโคนทิ้ง แล้วใส่ลงในน้ำในกระบอกตวงโดยให้ปลายยอดชี้ลง แล้วเปิดไฟส่องสว่าง เมื่อสาหร่ายได้รับแสงและได้รับคาร์บอนไดออกไซด์ที่ละลายอยู่ในน้ำก็จะเกิดการสังเคราะห์ด้วยแสงซึ่งเราสังเกตเห็นได้ง่ายจากฟองแก๊สออกซิเจนที่เกิดขึ้นที่รอยตัด ผู้เรียนสามารถนับจำนวนฟองแก๊สที่เกิดขึ้นต่อหน่วยเวลาเพื่อใช้แสดงอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงได้สะดวก

ข้อควรระวัง

- 1) การวางสาหร่ายหางกระรอกลงในกระบอกตวงให้วางในลักษณะปลายยอดชี้ลง ในลักษณะนี้แก๊สออกซิเจนที่เกิดขึ้นจะหลุดออกมาตามปลายของรอยตัดได้ง่าย ถ้าวางสาหร่ายหางกระรอกในลักษณะปลายยอดชี้ขึ้นก็จะมีฟองแก๊สออกมาตามใบแต่ก็มักจะเป็นฟองแก๊สเล็กๆจำนวนมาก ทำให้นับจำนวนไม่ได้
- 2) ในการทดลองนี้เมื่อใช้สาหร่ายหางกระรอกต้นไหนแล้วก็ควรใช้ต้นนั้นไปจนเสร็จการทดลองเนื่องจากหากเปลี่ยนต้น ขนาดของฟองอากาศก็จะเปลี่ยนไปและอัตราการเกิดฟองก็จะเปลี่ยนแปลงไปด้วย แม้แต่ต้นเดิมหากมีการตัดส่วนโคนต้นใหม่เพื่อให้ฟองอากาศออกดีขึ้น ขนาดของฟองก็อาจเปลี่ยนไป ดังนั้นถ้าตัดส่วนโคนต้นใหม่เพื่อให้ฟองอากาศออกดีขึ้นก็ควรทดลองใหม่ทั้งหมด



ตัวอย่างการทดลองในลักษณะที่ให้เห็นการตอบสนองต่อการแปรปัจจัยหนึ่ง เมื่อรักษาปัจจัยอื่นให้คงที่

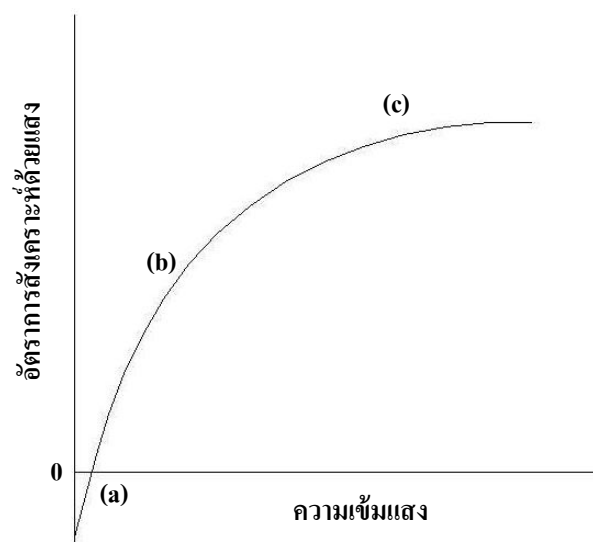
1. ผลของการเพิ่มความเข้มแสง

ในการเพิ่มความเข้มแสงโดยเลื่อนโคมไฟให้ใกล้สาหร่ายทางกระจกเข้ามา อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มขึ้น เพราะความเข้มแสงเป็นปัจจัยที่จำเป็นต่อการเกิดกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งเราสังเกตได้จากฟองอากาศคือแก๊สออกซิเจนที่ออกมาจากรอยตัดของสาหร่ายทางกระจกจะเกิดเร็วขึ้น

แต่การเพิ่มขึ้นนี้จะเพิ่มขึ้นได้จนถึงระดับหนึ่งที่ปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแล้วก็จะคงที่ เพิ่มขึ้นต่อไปไม่ได้ ถ้าจะให้เพิ่มขึ้นก็ต้องให้ปัจจัยตัวอื่นที่มาจำกัดอยู่เพิ่มขึ้น

อธิบายเพิ่มเติม เนื่องจากความเข้มแสงแปรผกผันกับระยะทางยกกำลังสอง (รูปที่ 1) ดังนั้นเมื่อลดระยะห่างจากโคมไฟลงเท่าตัว ความเข้มแสงที่สาหร่ายได้รับจะเพิ่มขึ้นสี่เท่า

ข้อควรระวัง การทดลองนี้ถ้าเลื่อนโคมไฟให้เข้ามาใกล้เกินไปและทดลองอยู่เป็นเวลานาน มีโอกาสที่จะทำให้อุณหภูมิของน้ำเปลี่ยนแปลงสูงขึ้นได้ซึ่งก็จะไปมีผลทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเปลี่ยนแปลงไปด้วย



รูปที่ 1 ผลของความเข้มแสงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

จุดต่างๆที่ผู้สอนควรอธิบายคือ

(a) บริเวณที่ความเข้มแสงที่ต่ำเกินไป พืชจะมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงต่ำกว่าอัตราการหายใจ คือปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์ออกมามากกว่าที่ตรึงเข้าไป



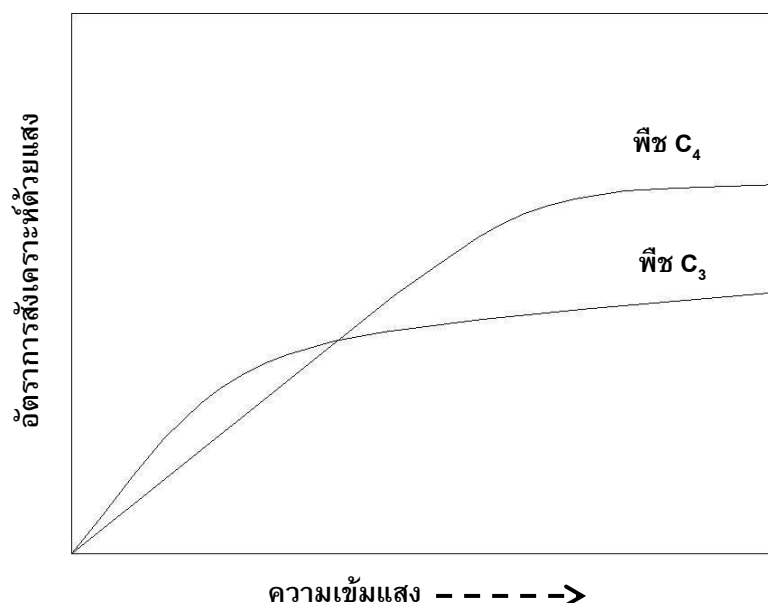
(b) บริเวณที่เมื่อเพิ่มความเข้มแสงให้ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มสูงขึ้น กล่าวคือเป็นบริเวณที่ความเข้มแสงเป็นปัจจัยจำกัด

(c) บริเวณที่ความเข้มแสงที่สูงมากขึ้นไม่สามารถจะเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงให้สูงขึ้นต่อไปอีกได้เนื่องจากมีปัจจัยอื่นที่ไม่ใช่ความเข้มแสงมาเป็นปัจจัยจำกัด

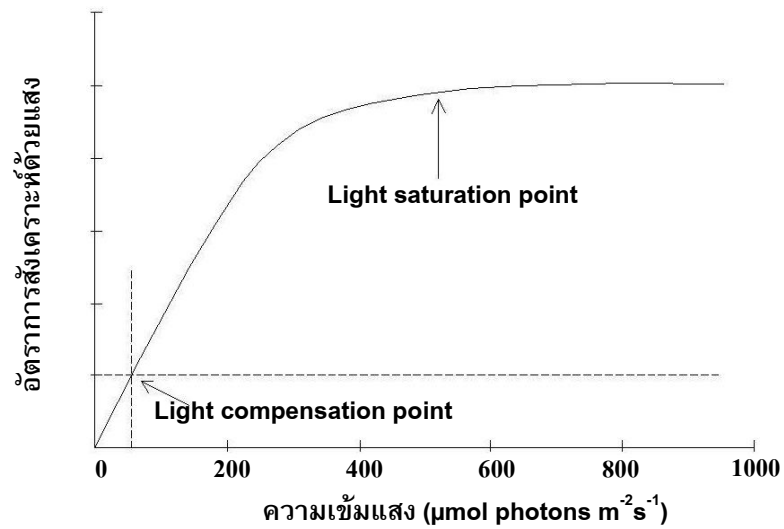
อธิบายเพิ่มเติม ถ้าเพิ่มความเข้มแสงให้แก่พืช อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงหรืออัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ก็จะเพิ่มขึ้นจนถึงจุดหนึ่งที่เมื่อเพิ่มความเข้มแสงแล้ว อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่เพิ่มขึ้น เราเรียกค่าความเข้มแสง ณ จุดนี้ว่า จุดอิ่มตัวด้วยแสง (light saturation point) (รูปที่ 3) พืชส่วนใหญ่จะมี light saturation point อยู่ในช่วงประมาณ 300-1,000 μmol ของโฟตอน $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ และข้อควรจำคือพืช C_4 จะมี light saturation point สูงกว่าพืช C_3 และจะยังไม่ถึงจุดอิ่มตัวในสภาพที่ได้รับแสงแดดภายนอกเต็มที่ (รูปที่ 2)

ในทำนองกลับกัน ถ้าลดความเข้มแสงให้แก่พืช อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะลดลงจนถึงจุดหนึ่งที่พืชมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงน้อยเท่ากับอัตราการหายใจ เราเรียกค่าความเข้มแสงที่จุดนี้ว่า ไลต์คอมเพนเซชันพอยท์ (light compensation point) (รูปที่ 3) ถ้าลดความเข้มแสงลงไปต่ำกว่านี้อีก พืชจะปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจมากกว่าตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปโดยการสังเคราะห์ด้วยแสง

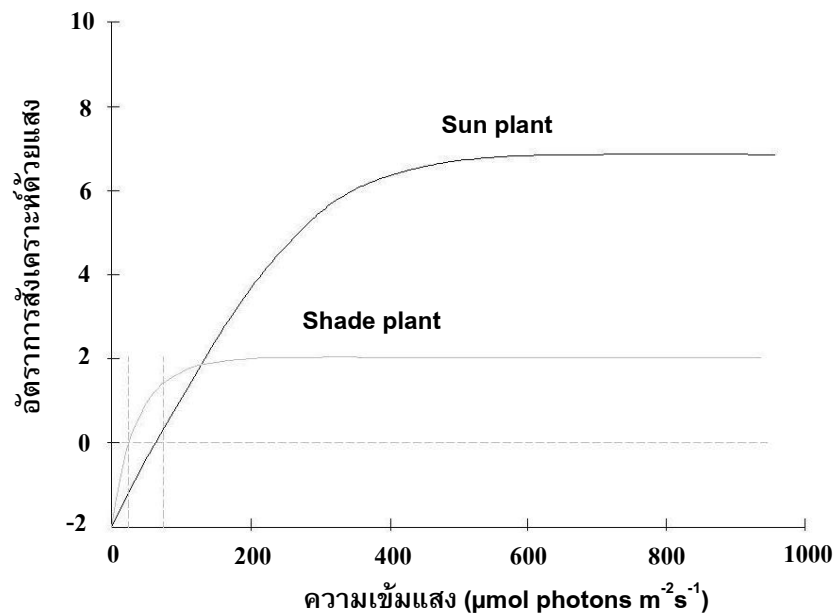
ข้อสังเกต ทั้งพืช C_3 และพืช C_4 มี light compensation point คล้ายกัน ระบบเอนไซม์ของพืช C_4 ทำให้พืช C_4 สามารถตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ดีกว่าพืช C_3 แต่ในเรื่องการตอบสนองต่อแสงความเข้มต่ำๆ พืช C_4 ไม่ได้มีความสามารถมากไปกว่าพืช C_3 เพราะถึงอย่างไรก็ต้องอาศัยเอนไซม์ rubisco ในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์เหมือนกัน พืชที่จะมีความสามารถในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้ดีกว่าพืชทั้งสองชนิดที่กล่าวมานี้ภายใต้สภาวะแสงน้อยคือพืชที่ได้ปรับตัวให้เข้ากับสภาวะแสงน้อยได้ ซึ่งเรียกกันว่า shade plants ในขณะที่พืชที่ต้องการแสงมากทั่วๆ ไปเรียกว่า sun plants โดยไม่แยกว่าเป็นพืช C_3 หรือ C_4 (รูปที่ 4)



รูปที่ 2 ผลของความเข้มแสงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช C_3 และพืช C_4



รูปที่ 3 ผลของความเข้มแสงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงโดยแสดงให้เห็นถึง light compensation point และ light saturation point

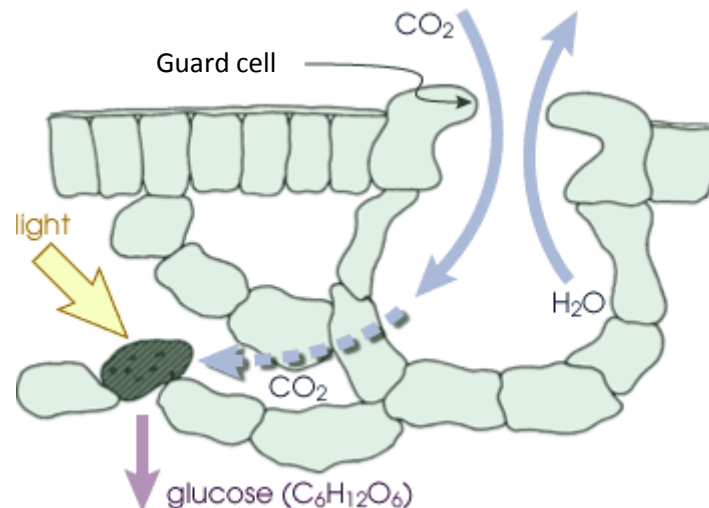


รูปที่ 4 ผลของความเข้มแสงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช sun plants และ shade plants



2. ผลของการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2)

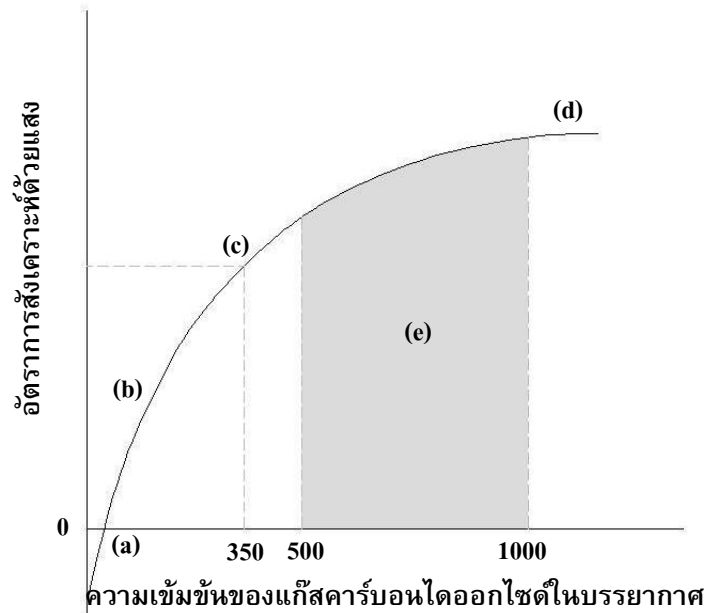
ในที่นี้ทำได้โดยการเติมโซเดียมไฮโดรเจนคาร์บอเนต (NaHCO_3) ลงไปในกระบอกตวง และทำการทดลองคล้ายการทดลองแรก แต่ไม่ได้เลื่อนระยะโคมไฟเข้ามา ในน้ำโซเดียมไฮโดรเจนคาร์บอเนตจะแตกตัวให้ไฮโดรเจนคาร์บอเนต (HCO_3^-) ซึ่งเป็นรูปที่เกิดขึ้นเป็นปกติอยู่แล้วเวลาคาร์บอนไดออกไซด์ละลายน้ำเข้าไปในเซลล์ และสาหร่ายก็สามารถนำไปใช้ในการสังเคราะห์ด้วยแสงได้ (รูปที่ 5)



รูปที่ 5 เส้นทางแพร่ของคาร์บอนไดออกไซด์เข้าไปในใบ (ปกติเมื่อคาร์บอนไดออกไซด์ละลายเข้าไปในเซลล์แล้วจะอยู่ในรูปของไฮโดรเจนคาร์บอเนต)

ดังนั้น เมื่อเติมโซเดียมไฮโดรเจนคาร์บอเนตให้ ก็เปรียบได้กับการทำให้สาหร่ายได้รับคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้นนั่นเอง อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มขึ้น (รูปที่ 6) ซึ่งจะเห็นได้จากฟองแก๊สที่ออกมาจากรอยตัดที่โคนต้นจะเกิดเร็วขึ้น แต่สาหร่ายก็จะสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นในระดับหนึ่งเท่านั้นแล้วก็จะคงที่ ซึ่งถ้าจะให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นอีก ก็ต้องเพิ่มปัจจัยตัวอื่นที่จำกัดอยู่

ข้อควรระวัง การเติมโซเดียมไฮโดรเจนคาร์บอเนตมักจะเติมในปริมาณน้อยๆ เช่นคำนวณปริมาณที่เติมให้เมื่อเติมและคนให้ละลายแล้วทำให้ความเข้มข้นของโซเดียมไฮโดรเจนคาร์บอเนตในน้ำที่แช่สาหร่ายอยู่นั้นเพิ่มขึ้นครั้งละ 0.1%



รูปที่ 6 ผลของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

จุดต่างๆที่ผู้สอนควรอธิบายคือ

(a) บริเวณที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ำเกินไปจนทำให้พืชปล่อยคาร์บอนไดออกไซด์จากการหายใจออกมาแทน O_2

(b) บริเวณที่เมื่อเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ให้ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มขึ้น กล่าวคือเป็นบริเวณที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์เป็นปัจจัยจำกัด

(c) บริเวณที่เป็นระดับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศปกติ ประมาณ 350-370 ส่วนในล้านส่วน (ppm)

(d) บริเวณที่เป็นอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุดของการทดลองนี้ซึ่งหมายความว่าที่จุดนี้เป็นจุดอิ่มตัวด้วยคาร์บอนไดออกไซด์ (carbon dioxide saturation point) คือความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ไม่ใช่ปัจจัยที่จำกัดการเกิดปฏิกิริยาที่จุดนี้

(e) บริเวณที่ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศสูงมากกว่าในปัจจุบัน อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช C_3 จะสูงขึ้น

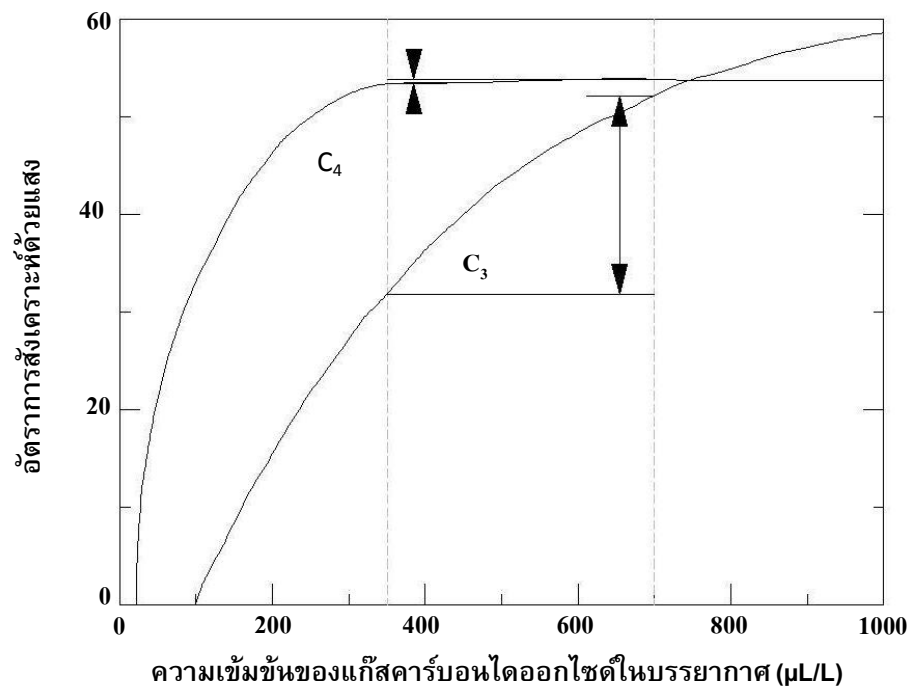


อธิบายเพิ่มเติม ถ้าเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ให้แก่พืช อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง หรืออัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ก็จะเพิ่มขึ้นจนถึงจุดๆหนึ่งที่เมื่อเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ให้แก่พืชแล้ว อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงไม่เพิ่มขึ้น ก็จะถึง carbon dioxide saturation point ที่จุดๆนี้ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ก็ไม่ใช่ปัจจัยจำกัด แต่ปัจจัยอย่างอื่นมาเป็นตัวจำกัด

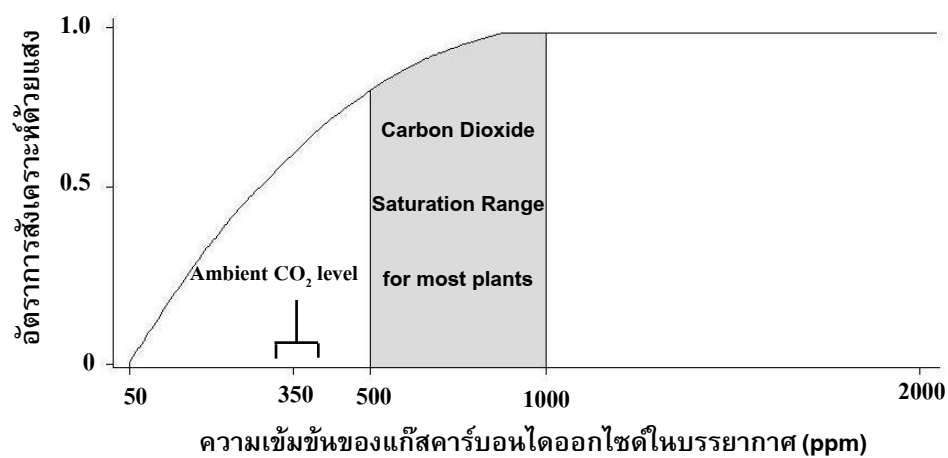
ในสภาวะบรรยากาศปัจจุบันที่มีความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ประมาณ 360 ppm นี้ (รูปที่ 8) การตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของพืช C_4 จะอึดตัวด้วยคาร์บอนไดออกไซด์เนื่องจากพืช C_4 มีวิธีเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ ในขณะที่พืช C_3 จะยังไม่อึดตัวด้วยคาร์บอนไดออกไซด์ ดังนั้น ถ้าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศสูงขึ้นอย่างที่กำลังเป็นอยู่ในปัจจุบัน พืช C_3 จะมีอัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์สูงขึ้น และถ้าเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ให้สูงมากๆ พืช C_3 สามารถจะมีอัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์สูงกว่าพืช C_4 ได้ เพราะไม่เกิด photorespiration และมีประสิทธิภาพในการใช้พลังงานแสงสูงกว่าดังแสดงในรูปที่ 7

ในทำนองกลับกัน ถ้าเราลดความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ให้แก่พืช อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะลดลงจนถึงจุดๆหนึ่งที่พืชมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงน้อยเท่ากับอัตราการหายใจ เราเรียกค่าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่จุดๆนี้ว่าคาร์บอนไดออกไซด์คอมเพนเซชันพอยท์ (carbon dioxide compensation point)

พืช C_4 จะมี carbon dioxide compensation point ต่ำกว่าพืช C_3 ดังแสดงในรูปที่ 7 เนื่องจากพืช C_4 มีเอนไซม์ PEP carboxylase ซึ่งมีประสิทธิภาพในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ สูงกว่าเอนไซม์ Rubisco และมีกลไกการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในเซลล์บันเดิลชีท (bundle sheath cell)



รูปที่ 7 ผลของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช C₃ และพืช C₄



รูปที่ 8 ผลของการเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชส่วนใหญ่ในโลกซึ่งเป็นพืช C₃

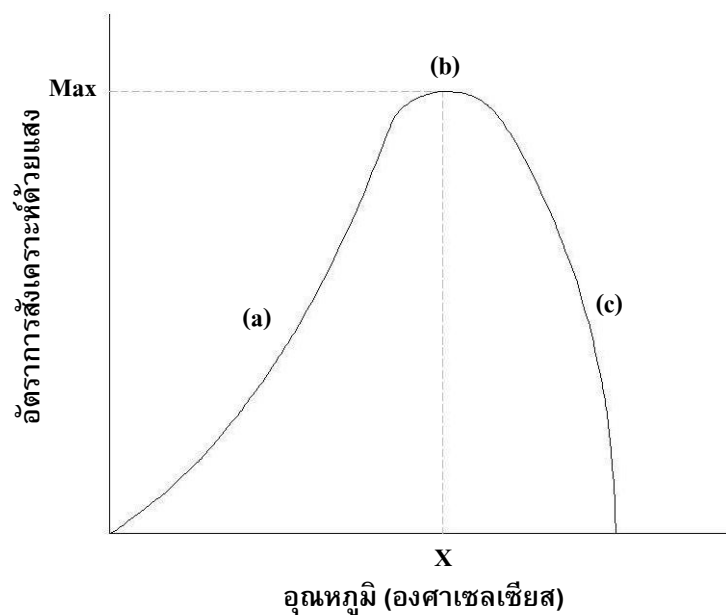


3. ผลของการแปรอุณหภูมิ

ถ้าเพิ่มอุณหภูมิ เช่น จาก 25 °C เป็น 30 °C อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงที่สังเกตได้จากการเกิดฟองแก๊สก็จะเพิ่มขึ้น เพราะเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องทำงานได้ดีขึ้น

แต่ถ้าอุณหภูมิสูงเกินไป อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะกลับลดลง เพราะโปรตีนซึ่งทำหน้าที่เป็น enzymes ต่างๆ เริ่มสลายตัว

ในทางตรงข้าม ถ้าลดอุณหภูมิลงเหลือ 15 °C อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะลดลงด้วย เพราะเอนไซม์ต่างๆ ทำงานได้ช้าลง (รูปที่ 9)



รูปที่ 9 ผลของการแปรอุณหภูมิต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

จุดต่างๆ ที่ผู้สอนควรอธิบายคือ

(a) บริเวณที่การเพิ่มอุณหภูมิทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้น เอนไซม์ทำงานได้เร็วขึ้น

(b) จุด optimum ของอุณหภูมิที่ทำให้ได้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงสุด

(c) บริเวณที่อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงเนื่องจากอุณหภูมิที่สูงเกินไปทำให้เอนไซม์เริ่มสลายตัว อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลง



อธิบายเพิ่มเติม ถ้าเพิ่มอุณหภูมิให้แก่พืช อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงหรืออัตราการตรึง

คาร์บอนไดออกไซด์ก็จะเพิ่มขึ้นจนถึงจุดหนึ่งที่พืชมีอัตราการสังเคราะห์แสงสูงสุด แต่เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นต่อไปอีก อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะลดลงเนื่องจากเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องเริ่มเสียสภาพ

พืช C_4 จะสังเคราะห์ด้วยแสงได้ที่อุณหภูมิสูงกว่าพืช C_3 เนื่องจากเป็นพืชที่มีวิวัฒนาการมาในเขตร้อน สามารถสังเคราะห์ด้วยแสงได้ดีที่อุณหภูมิสูงเช่น $30-35^{\circ}\text{C}$ ในขณะที่พืช C_3 จะสังเคราะห์ด้วยแสงได้ดีที่อุณหภูมิต่ำกว่านั้น เช่น 25°C ส่วนพืช CAM เช่นกระบองเพชรซึ่งปรับตัวเข้ากับอากาศร้อนแบบทะเลทรายได้จะสังเคราะห์ด้วยแสงได้ที่อุณหภูมิสูงขึ้นกว่าของพืช C_4 และยังทนต่อสภาวะแล้งได้ดีมากเนื่องจากเลี้ยงใบใช้วิธีเปิดปากใบเพื่อรับคาร์บอนไดออกไซด์เข้ามาในใบในเวลากลางคืน ข้อด้อยของวิธีการนี้คือจะทำให้ค่า pH ใน vacuole ลดต่ำลงมากจึงใช้วิธีการนี้เก็บคาร์บอนไดออกไซด์ได้ไม่มากนัก พืช CAM จึงมักจะเป็นพืชที่มีอัตราการเจริญเติบโตช้า

การตอบสนองต่อการแปรปัจจัยหนึ่ง เมื่อให้ปัจจัยอื่นที่เกี่ยวข้องเพิ่มขึ้น

จากการทดลองที่หนึ่ง เมื่อเพิ่มความเข้มแสง อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มขึ้น จนถึงระดับหนึ่งแล้วคงที่ซึ่งที่จุดนั้นอธิบายได้ว่าความเข้มแสงไม่ได้เป็นปัจจัยจำกัดแล้ว ที่จุดนั้นถ้าเราเพิ่มปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ให้โดยการเติมไฮโดรเจนคาร์บอเนตอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็มีโอกาสจะเพิ่มมากขึ้นต่อไปอีก

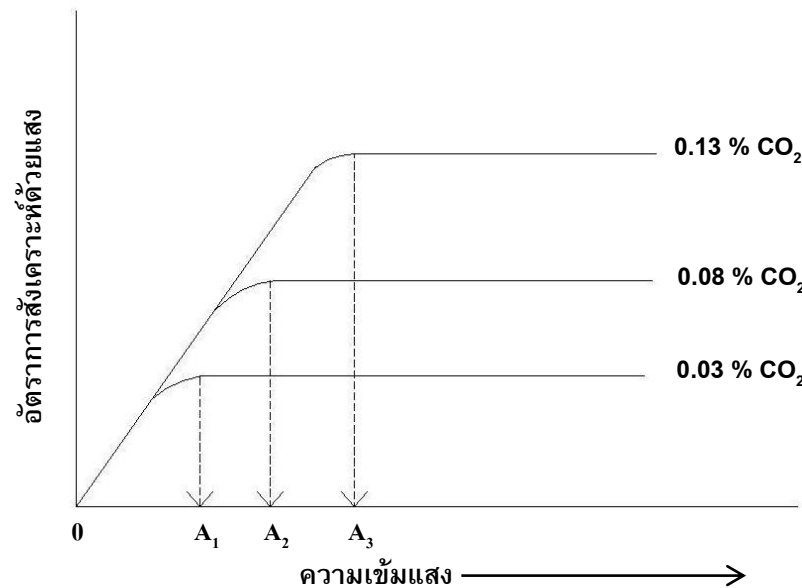
อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มขึ้นจนถึงอีกระดับหนึ่งที่มีปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแล้วก็จะคงที่ จะให้เพิ่มขึ้นต่อไปก็ต้องให้ปัจจัยตัวที่ขณะนั้นกำลังจำกัดอยู่เพิ่มมากขึ้น

เนื่องจากปัจจัยจำกัดหลักๆของการสังเคราะห์ด้วยแสงคือ ความเข้มแสง ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ อุณหภูมิ และน้ำ แต่ในการทดลองนี้พืชไม่ขาดน้ำ ทำให้ความเข้มแสง ความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ และอุณหภูมิเป็นปัจจัยจำกัด

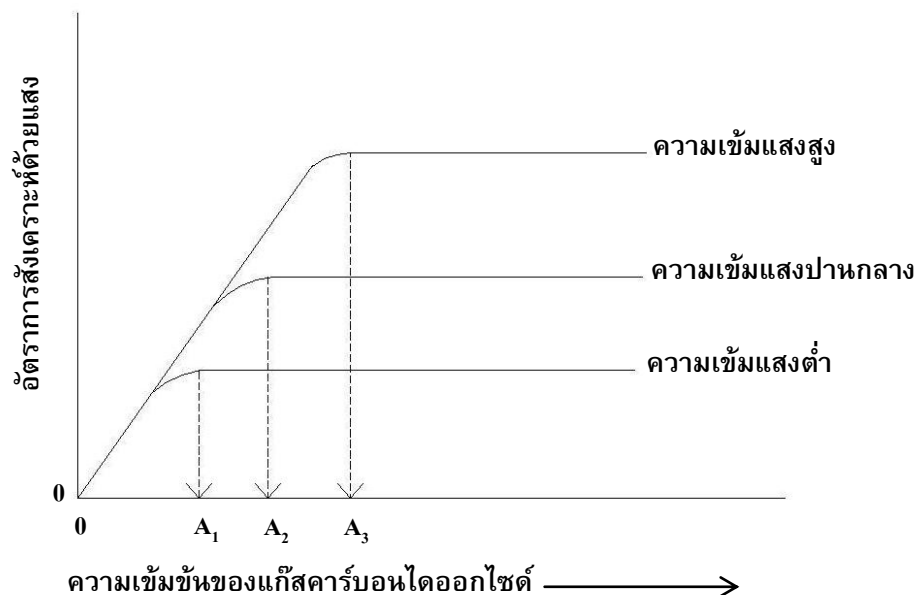
ถ้าเพิ่มความเข้มแสง อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มมากขึ้นจนถึงระดับที่คงที่ (เมื่อความเข้มแสงไม่เป็นปัจจัยจำกัดแล้ว) แต่ในขณะนั้นถ้าเราเพิ่มปริมาณ CO_2 ให้ด้วย อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มมากขึ้นต่อไปได้ จนถึงอีกระดับหนึ่งที่ปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแล้วก็จะคงที่ดังแสดงในรูปที่

10

ถ้าเพิ่มปริมาณ CO_2 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มมากขึ้นจนถึงระดับที่คงที่ (เมื่อความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ไม่เป็นปัจจัยจำกัดแล้ว) แต่ในขณะนั้นถ้าเราเพิ่มปริมาณความเข้มแสงให้ด้วย อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มมากขึ้นต่อไปได้ จนถึงอีกระดับหนึ่งที่ปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแล้วก็จะคงที่ดังแสดงในรูปที่ 11



รูปที่ 10 ผลของความเข้มแสงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชเมื่อเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ (A_1 คือระดับ light saturation ที่ระดับความเข้มข้นของ CO_2 0.03% A_2 คือระดับ light saturation ที่ระดับความเข้มข้นของ CO_2 0.08% A_3 คือระดับ light saturation ที่ระดับความเข้มข้นของ CO_2 0.13%)

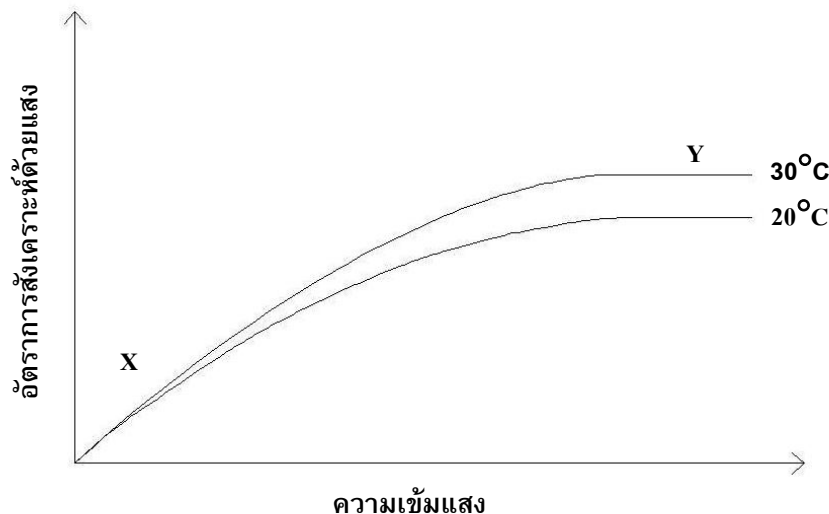


รูปที่ 11 ผลของความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเมื่อเพิ่มความเข้มแสง (A_1 คือระดับ carbon dioxide saturation ที่ระดับความเข้มแสงต่ำ A_2 คือระดับ carbon dioxide



saturation ที่ระดับความเข้มแสงปานกลาง A_3 คือระดับ carbon dioxide saturation ที่ระดับความเข้มแสงสูง)

ถ้าเพิ่มปริมาณ CO_2 อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มมากขึ้นจนถึงระดับที่คงที่ (เมื่อปริมาณ CO_2 ไม่เป็นปัจจัยจำกัดแล้ว) แต่ในขณะนั้นถ้าเราเพิ่มปริมาณความเข้มแสงให้ด้วย อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มมากขึ้นต่อไปได้ จนถึงอีกระดับหนึ่งที่ปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแล้วก็จะคงที่



รูปที่ 12 ผลของความเข้มแสงต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเมื่อเพิ่มอุณหภูมิ

เช่นเดียวกัน ถ้าเพิ่มความเข้มแสง อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะเพิ่มมากขึ้นจนถึงระดับที่คงที่ (เมื่อความเข้มแสงไม่เป็นปัจจัยจำกัดแล้ว) แต่ในขณะนั้นถ้าเราเพิ่มอุณหภูมิให้ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็จะเพิ่มมากขึ้นต่อไปได้ จนถึงอีกระดับหนึ่งที่ปัจจัยอื่นมาเป็นตัวจำกัดแล้วก็จะคงที่ (รูปที่ 12)

อธิบายเพิ่มเติม นอกจากปัจจัยที่ได้กล่าวมาแล้วยังมีปัจจัยอื่นๆอีกที่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช เช่น

1. อายุใบ ใบพืชที่อ่อนเกินไปหรือแก่เกินไปจะมีความสามารถในการสังเคราะห์ด้วยแสงต่ำกว่าใบพืชที่เจริญเต็มที่ ในใบพืชที่อ่อนเกินไปการพัฒนาของคลอโรพลาสต์ยังไม่เจริญเต็มที่ ส่วนในใบพืชที่แก่เกินไป จะมีการสลายตัวของกรานาและคลอโรฟิลล์ ทำให้พืชสังเคราะห์ด้วยแสงได้ไม่เต็มที่

2. ปริมาณน้ำที่พืชได้รับ เมื่อพืชขาดน้ำ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจะลดลงเนื่องจากปากใบของพืชจะปิดหรือหุบเพื่อลดการสูญเสียน้ำจากการคายน้ำ ทำให้คาร์บอนไดออกไซด์ที่ปกติแพร่เข้าทางปากใบแพร่เข้าไม่ได้หรือได้น้อยลง อัตราการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ของใบพืชก็จะลดลง

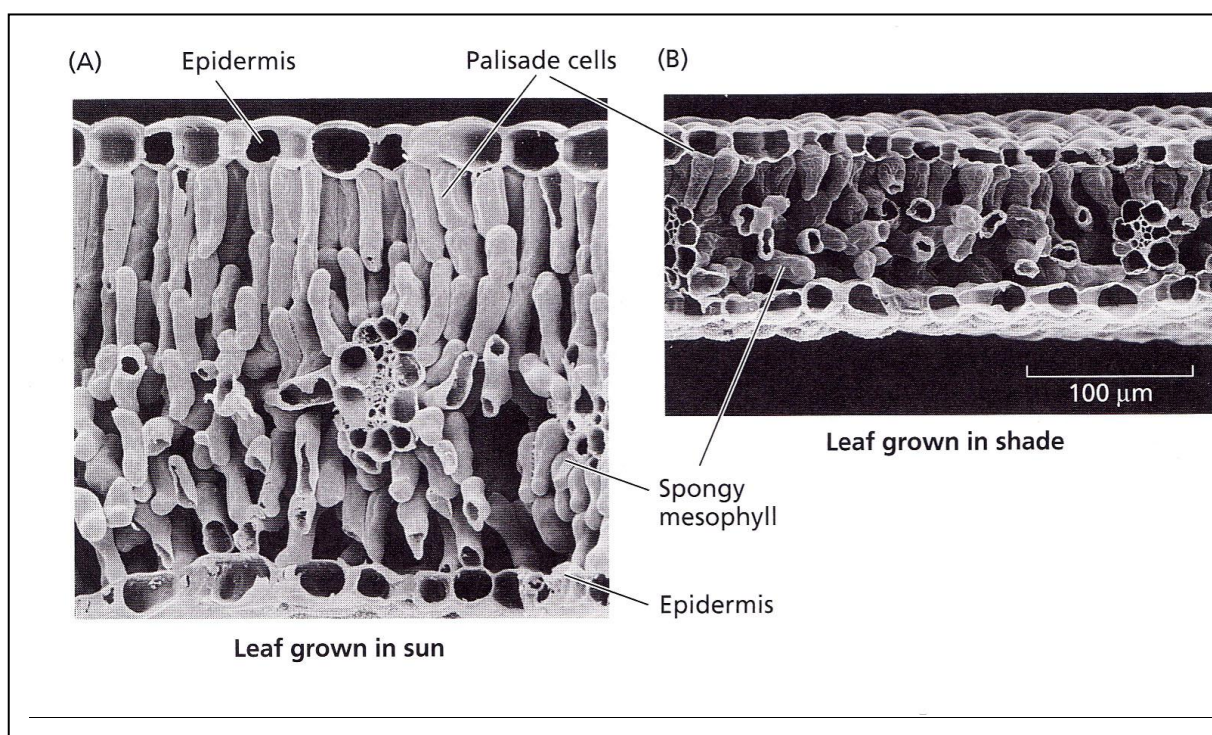
3. ธาตุอาหาร การขาดแคลนธาตุอาหารที่จำเป็นต่อพืชก็จะทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงลดลงตามความจำเป็นหรือหน้าที่ของธาตุอาหารนั้นๆ เช่น ธาตุแมกนีเซียม และธาตุไนโตรเจนเป็นธาตุสำคัญในองค์ประกอบของคลอโรฟิลล์ หรือธาตุเหล็กจำเป็นต่อการสร้างคลอโรฟิลล์ เมื่อขาดธาตุเหล่านี้ อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงก็ย่อมลดลง



ปัจจัยต่างๆ เหล่านี้ล้วนแต่มีผลต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงตามแบบที่ได้กล่าวกันมาแล้วในเรื่องปัจจัยจำกัด หรือ limiting factors กล่าวคือจะมีผลในแง่ลบเมื่อมีอยู่ในปริมาณที่น้อยเกินไป และในบางครั้งก็จะมีผลในแง่ลบเมื่อมีอยู่ในปริมาณที่มากเกินไปด้วย แต่หากมีอยู่ในปริมาณที่พอเพียงแล้วก็ไม่ใช่ว่าปัจจัยที่จะมาจำกัดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง

การปรับตัวของพืชเพื่อรับแสง

เมื่อพืชได้รับแสงมากเกินไปหรือน้อยเกินไป พืชจะมีการปรับตัวให้เหมาะสมแก่การรับแสงระดับนั้นๆ เช่น เมื่อได้รับแสงความเข้มสูงๆ ก็ปรับตัวให้ใบมีชั้นของ mesophyll หนาขึ้น เช่น มีชั้นของ palisade 2 ชั้นแทนที่จะเป็นชั้นเดียว เพื่อให้ดูดซับแสงไว้ได้มากขึ้น หรือมี cuticle หนาขึ้นเพื่อช่วยสะท้อนแสงออกมากขึ้น ในทำนองกลับกันเมื่อได้รับแสงความเข้มต่ำ ก็อาจปรับให้ใบบางลงแต่แผ่กว้างมากขึ้นเพื่อให้เหมาะสมแก่การดูดซับแสงที่ความเข้มต่ำมากขึ้น (รูปที่ 13)



รูปที่ 13 ความหนาของใบและจำนวนชั้นของ mesophyll cells ในใบที่ได้รับความเข้มแสงแตกต่างกันในพืชต้นเดียวกัน ภาพ (A) พืชได้รับความเข้มแสงมาก ภาพ (B) พืชได้รับความเข้มแสงน้อย (ภาพจากหนังสือ Plant Physiology โดย Taiz and Zeiger, 2006)

การปรับตัวเหล่านี้พืชจะปรับใบใหม่ที่จะออกมาหลังจากได้รับความเข้มแสงที่เปลี่ยนไปนั้น ไม่สามารถปรับโครงสร้างใบเดิมที่มีอยู่แล้ว นอกจากนี้พืชอาจมีการปรับปริมาณคลอโรฟิลล์ เอ และ ปริมาณคลอโรฟิลล์ บี อีกด้วย



แนวทางในการจัดการเรียนรู้

ในการเรียนเรื่องปัจจัยจำกัดนี้จะทำให้เข้าใจว่า ถ้าพยายามจะเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง ก็ต้องเพิ่มปัจจัยตัวที่มีผลจำกัดอยู่ คือจะต้องทราบก่อนว่าปัจจัยอะไรที่เป็นตัวจำกัดการเกิดกระบวนการนั้นอยู่ และเพิ่มปัจจัยนั้นๆ ให้ในปริมาณที่เหมาะสม ถ้าเพิ่มมากเกินไปก็ไม่มีประโยชน์และอาจเป็นโทษ เช่น ในการปลูกพืชทั่วไป

- ถ้าพืชขาดน้ำแล้วให้น้ำแก่พืชน้อยเกินไป → การขาดน้ำเป็นปัจจัยจำกัดต่อการสังเคราะห์ด้วยแสง และทำให้ปากใบปิด คาร์บอนไดออกไซด์แพร่เข้าสู่ใบได้น้อยลง
- ถ้าพืชขาดน้ำแล้วให้น้ำแก่พืชมากเกินไป → ไม่มีประโยชน์ในการเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง นอกจากนี้ส่วนเกินจะไหลทิ้งไป เป็นการสูญเสียน้ำ และมักจะเกิดผลเสียแก่พืช
- ถ้าพืชขาดธาตุอาหารแล้วให้ธาตุอาหารหรือปุ๋ยแก่พืชน้อยเกินไป → การขาดแคลนธาตุอาหารบางชนิดจะเป็นปัจจัยจำกัดต่ออัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเจริญเติบโตของพืช
- ถ้าพืชขาดธาตุอาหารแล้วให้ธาตุอาหารหรือปุ๋ยแก่พืชมากเกินไป → ไม่มีประโยชน์ในการเพิ่มอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง นอกจากนี้ธาตุอาหารส่วนที่เหลือจากการถูกดูดซับโดยดินและรากพืชจะถูกชะล้างลงแหล่งน้ำ เป็นการสร้างมลภาวะแก่สิ่งแวดล้อม

ถ้าเข้าใจกฎเรื่องปัจจัยที่จำกัดแล้วก็จะเข้าใจว่า ถ้าพยายามเพิ่มปัจจัยบางตัวที่ไม่ได้มีผลจำกัดอยู่ก็จะไม่ทำให้อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นเลย เช่น ถ้าเพิ่มปริมาณ CO_2 ให้แก่พืชที่กำลังขาดน้ำและปิดปากใบ พืชนั้นก็ยังไม่รับเอา CO_2 เข้าไปในใบ หรือใส่ปุ๋ยให้แก่พืชที่ได้รับแสงไม่เพียงพอ พืชก็ยังไม่สังเคราะห์ด้วยแสงเพิ่มขึ้นเช่นเดียวกัน

ผู้สอนให้ผู้เรียนอภิปราย โดยใช้คำถามและแนวทางคำตอบเป็นตัวอย่างดังนี้

1. คำถาม : เหตุใดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจึงสูงขึ้นเมื่อเพิ่มความเข้มแสงให้

ตอบ : เมื่อพืชได้รับพลังงานแสงมากขึ้น ก็จะสามารถสร้าง ATP และ NADPH ได้มากขึ้นซึ่งไปสนับสนุนปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้มากขึ้นและเร็วขึ้น (ซึ่งแสดงว่าในขณะนั้นความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ที่ได้รับไม่ใช่ปัจจัยที่จำกัดอยู่)

2. คำถาม : ตามปกติพืชได้รับความเข้มแสงพอเพียงหรือไม่

ตอบ: พืชที่ปลูกอยู่กลางแจ้งปกติจะได้รับความเข้มแสงพอเพียง ในกรณีของพืช C_3 ความเข้มแสงภายนอกปกติจะสูงกว่าจุดอิ่มตัวด้วยแสงของพืชมาก ในกรณีของพืช C_4 ความเข้มแสงภายนอกจะยังไม่ถึงจุดอิ่มตัวด้วยแสงแต่ก็สูงพอที่จะทำให้พืชมีการเจริญเติบโตที่ดี ส่วนในกรณีของพืชที่ปลูกอยู่ในอาคารได้รับแสงน้อยก็จะขึ้นอยู่กับชนิดของพืช พืชบางชนิดมีความต้องการแสงน้อยที่เรียกกันว่า shade plants ก็สามารถเจริญเติบโตได้ดี แต่พืชทั่วไปส่วนใหญ่จะเติบโตได้ไม่ดีและไม่สามารถทนอยู่ในสภาพนั้นได้นาน



3. คำถาม : เหตุใดอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงจึงสูงขึ้นเมื่อความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้น

ตอบ : เมื่อพืชได้รับความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้นก็จะมีวัตถุดิบสำหรับปฏิกิริยาการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์มากขึ้น จึงมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้น (ซึ่งแสดงว่าในขณะนั้นความเข้มแสงที่ได้รับไม่ใช่ปัจจัยจำกัด)

4. คำถาม : ตามปกติพืชได้รับคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาพบรรยากาศปกติภายนอกพอเพียงหรือไม่

ตอบ : พืช C_4 ปกติจะถึงจุดอิ่มตัวด้วยคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาพบรรยากาศปกติภายนอก เพราะมีวิธีเพิ่มความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ ส่วนพืช C_3 จะยังไม่ถึงจุดอิ่มตัวด้วยคาร์บอนไดออกไซด์ในสภาพบรรยากาศปกติภายนอก ถ้าความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ในบรรยากาศสูงขึ้นเช่นอย่างในปัจจุบัน พืช C_3 ก็จะสามารถตรึงคาร์บอนไดออกไซด์ได้มากขึ้น หรือมีอัตราการสังเคราะห์ด้วยแสงสูงขึ้น

5. คำถาม : ถ้าเราทราบว่าปัจจัยอะไรเป็นสิ่งจำเป็นสำหรับพืช ทำไมถึงไม่ควรเพิ่มปัจจัยนั้นให้มากๆ

ตอบ : เพราะการเอาแต่จะเพิ่มปัจจัยให้ไม่มีประโยชน์ถึงแม้ปัจจัยนั้นจะเป็นปัจจัยที่มีผลจำกัดต่อกระบวนการนั้นๆ แต่พอเราเพิ่มปัจจัยนั้นให้ ปัจจัยนั้นก็ไม่ใช่ปัจจัยที่จำกัดอีกแล้ว แต่ปัจจัยอื่นอาจมาเป็นปัจจัยที่จำกัดแทน และการให้ปัจจัยหนึ่งๆมากเกินไปก็อาจให้โทษอยู่ดี เช่น การใส่ปุ๋ยให้ต้นไม้มากเกินไป ต้นไม้ก็อาจตายได้ถึงแม้ธาตุอาหารจะเป็นสิ่งจำเป็นต่อพืช โดยสรุปก็คือสิ่งมีชีวิตจะเจริญเติบโตได้ดีจะต้องอยู่ในภาวะที่ได้รับปัจจัยต่างๆอย่างสมดุลจึงจะเหมาะสม

6. คำถาม : เราสามารถนำแนวความคิดเรื่องปัจจัยจำกัดมาประยุกต์ใช้ให้เป็นประโยชน์ในการเพิ่มผลผลิตการเกษตรได้อย่างไร

ตอบ : การเพิ่มผลผลิตการเกษตรในหลายๆ กรณีไม่ต้องอาศัยการลงทุนราคาสูง แต่อาศัยการพยายามปรับแก้ไขให้พืชได้รับปัจจัยที่จำกัดอย่างเหมาะสมเท่าที่ทำได้ เช่น การปรับระยะปลูกระหว่างต้นให้พอเหมาะเพื่อให้พืชที่ปลูกได้รับแสงแดดและธาตุอาหารอย่างเหมาะสม ไม่บังกันหรือแย่งกันดูดธาตุอาหารจากดินมากเกินไปแต่ในขณะเดียวกันก็ไม่ห่างเกินไปจนปล่อยให้แสงแดดส่องลงดินโดยที่พืชไม่ค่อยได้รับประโยชน์ โดยที่พยายามให้ได้จำนวนต้นต่อหน่วยพื้นที่สูงเท่าที่เหมาะสมเพื่อให้ได้ผลผลิตสูง



7. คำถาม: จงยกตัวอย่างการแสดงออกของกฎปัจจัยจำกัดนี้ในชีวิตประจำวันของเรา

ตอบ: เรื่องปัจจัยจำกัด หรือ limiting factor นี้เป็นเรื่องที่สำคัญมาก สามารถนำมาประยุกต์ใช้ให้เป็นประโยชน์ในชีวิตประจำวันของเราได้ การทำงานของเราทุกอย่างจะได้เร็วหรือช้าก็อยู่ภายใต้กฎนี้ ไม่ได้จำกัดอยู่เฉพาะเรื่องการสังเคราะห์ด้วยแสง ซึ่งทำให้เราเข้าใจว่าการทำงานของเรทุกคนต่างก็มีปัจจัยที่มาจำกัดอยู่ตลอดเวลาโดยที่เราไม่สามารถห้ามได้ ดังนั้นเราจึงควรที่จะตรวจสอบดูว่าอะไรเป็นปัจจัยที่มาจำกัดในการทำงานของเรามากที่สุด และพยายามลงมือแก้ไขหรือลดปัจจัยที่มาจำกัดนั้นให้ลดน้อยลงอย่างมีเหตุผล แทนที่จะไปเสียเวลาแก้ไขเรื่องต่างๆที่เราอาจหลงคิดว่าสำคัญ แต่จริงๆแล้วไม่ได้เป็นปัจจัยที่จำกัดเลย



ภาคผนวก

ก. คำอธิบายศัพท์

1. Spongy mesophyll cells คือ เซลล์ parenchyma ที่มีรงควัตถุคลอโรฟิลล์สังเคราะห์ด้วยแสงได้ ซึ่งกระจายกันอยู่แบบหลวมๆในใบ
2. Palisade cells คือเซลล์ parenchyma ที่มีรงควัตถุคลอโรฟิลล์สังเคราะห์ด้วยแสงได้ซึ่งเรียงตัวกันค่อนข้างชิดในใบ

ข. แหล่งเรียนรู้เพิ่มเติม

1. Reece, J.B, L.A. Urry, M.J. Cain, S.A. Wasserman, P.V. Minorsky and R.B. Jackson. 2011. Campbell Biology, 9th edition (Global Edition). Pearson Education, Inc. San Francisco.
2. Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. Plant Physiology, 3rd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.



รายชื่อสื่อการสอนวิชาชีววิทยาจำนวน 92 ตอน

ตอนที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
1	ชีววิทยาคืออะไร	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
2	ชีวจริยธรรม	รศ.ดร.สุจินดา มัลย์วิจิตรนนท์
3	การวางแผนการทดลอง และการตรวจสอบสมมติฐาน	ผศ.ดร.พงษ์ชัย หาญยุทธนากร
4	ตัวอย่างการทดลองทางชีววิทยา	ผศ.ดร.พงษ์ชัย 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.พงษ์ชัย หาญยุทธนากร
9	กรดนิวคลีอิก	ผศ.ดร.พงษ์ชัย หาญยุทธนากร
10	การดำรงชีวิตของเซลล์	ผศ.ดร.พงษ์ชัย หาญยุทธนากร
11	การสื่อสารระหว่างเซลล์; บทนำ	ผศ.ดร.อรรณณ สัตยาลัย
12	การสื่อสารระหว่างเซลล์; การสื่อสารระยะไกลในพืชและสัตว์	ผศ.ดร.อรรณณ สัตยาลัย
13	การสื่อสารระยะไกลในสัตว์	ผศ.ดร.อรรณณ สัตยาลัย
14	องค์ประกอบของการสื่อสารระหว่างเซลล์	ผศ.ดร.อรรณณ 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



ตอน ที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
23	ระบบหมุนเวียนเลือดแบบเปิด (open circulatory system) และ แบบปิด (closed circulatory system)	รศ.ดร.วิทยา ยศยิ่งยวด
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 ตั้งประพฤทธิกุล
28	การทำงานของเซลล์ประสาท	อ.ดร.นพดล กิตนะ
29	การถ่ายทอดกระแสประสาทระหว่างเซลล์ประสาท	อ.ดร.นพดล กิตนะ
30	เซลล์รับความรู้สึก	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
31	หูและการได้ยิน	รศ.ดร.ประคอง ตั้งประพฤทธิกุล
32	ฮอร์โมนคืออะไร	รศ.ดร.สุจินดา มัลย์วิจิตรนนท์
33	ชนิดของฮอร์โมนและชนิดของเซลล์เป้าหมาย	รศ.ดร.สุจินดา มัลย์วิจิตรนนท์
34	การสืบพันธุ์ระดับเซลล์ 1 วัฏจักรเซลล์ อินเทอร์เฟส และ division phase	ผศ.ดร.อรรวรรณ สัตย์าลัย
35	การสืบพันธุ์ระดับเซลล์ 2 วัฏจักรเซลล์ division phase mitosis	ผศ.ดร.อรรวรรณ สัตย์าลัย
36	การสืบพันธุ์ระดับเซลล์ 3 วัฏจักรเซลล์; division phase; meiosis	ผศ.ดร.อรรวรรณ สัตย์าลัย
37	เซลล์พืช	ผศ.ดร.มานิต คิตอยู่
38	เนื้อเยื่อพืช	ผศ.ดร.มานิต คิตอยู่
39	ปากใบและการควบคุมการเปิด-ปิดของปากใบ	อ.ดร.อัญชลี ใจดี
40	การลำเลียงน้ำของพืช	รศ.ดร.ปรีดา บุญหลง
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



ตอนที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
46	ปัจจัยจำกัดในการสังเคราะห์ด้วยแสง	รศ.ดร.ปรีดา บุญหลง
47	โครงสร้างของดอก (Structure of Flower)	ผศ.ดร.ต่อศักดิ์ สีลานันท์
48	การปฏิสนธิในพืชดอก	ผศ.ดร.ชุมพล คุณวาสี
49	การเกิดและโครงสร้างผล	อ.ดร.สร้อยนภา ญาณวัฒน์
50	การงอกของเมล็ด	รศ.นันทนา อังกินันท์
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 เกษตรนันท์
58	พอลิยีน (Polygene)	อ.ดร.วรลักษณ์ เกษตรนันท์
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 ญาณทัศนียิจิต
64	ขั้นตอนของพันธุวิศวกรรม	อ.ดร.ปฐมวดี ญาณทัศนียิจิต
65	สิ่งมีชีวิตดัดแปลงพันธุกรรม (Genetically modified organisms: GMOs)	อ.ดร.รัชนิกร ธรรมโชติ
66	ชาร์ล ดาร์วิน คือใคร	ผศ.ดร.เจษฎา เต็มดวงบริพันธ์
67	หลักฐานการเกิดวิวัฒนาการ	ผศ.ดร.เจษฎา เต็มดวงบริพันธ์
68	ทฤษฎีวิวัฒนาการของดาร์วิน	ผศ.ดร.เจษฎา เต็มดวงบริพันธ์
69	วิวัฒนาการของเชื้อดื้อยา	ผศ.ดร.เจษฎา เต็มดวงบริพันธ์



ตอน ที่	ชื่อตอน	อาจารย์ผู้จัดทำสื่อ
70	วิวัฒนาการของมนุษย์	ผศ.ดร.เจษฎา เต็มดวงบริพันธ์
71	อาณาจักรมอเนอรา	ผศ.ดร.รสริน พลวัฒน์
72	อาณาจักรโพรทิสตา	ผศ.ดร.รสริน พลวัฒน์
73	อาณาจักรฟังไจ	ผศ.ดร.จิตรตรา เพ็ญเขียว
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.วิเชษฐ کنzio
83	ความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งมีชีวิตชนิดต่างๆ ในระบบนิเวศ	ผศ.ดร.วิเชษฐ کنzio
84	โซ่อาหารและใยอาหาร	ผศ.ดร.วิเชษฐ کنzio
85	วัฏจักรสาร	ผศ.ดร.วิเชษฐ کنzio
86	ความหมายของคำว่าประชากร(population) และประวัติการศึกษาประชากร	รศ.ดร.กำธร ชีรคุปต์
87	วิธีการหาความหนาแน่นของประชากรโดยวิธีการสุ่มตัวอย่างแบบวางแปลง (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