
บทที่ 13
RESPIRATION

RESPIRATION

1. บทนำ

ในขบวนการสังเคราะห์แสง พืชจะเปลี่ยนพลังงานแสงให้ไปอยู่ในรูปของพลังงานเคมีในสารอินทรีย์ และเมื่อ chemical bond ของสารแตกออก ก็จะปล่อยพลังงานที่สะสมไว้ออกมา ในพืชมีการสะสมพลังงานไว้ในอินทรีย์สารหลายชนิด เช่น คาร์โบไฮเดรต โปรตีน และไขมัน เป็นต้น เมื่อพืชต้องการใช้พลังงานในการดำรงชีพและเจริญเติบโต พืชก็จะออกซิไดส์สารเหล่านั้นและได้พลังงานไปใช้ การออกซิไดส์เพื่อให้ได้พลังงานมีทั้งต้องใช้ ออกซิเจนและไม่ต้องใช้ ออกซิเจน ปฏิกริยาที่ต้องใช้ออกซิเจนเข้าทำปฏิกิริยาเรียกว่า ขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจน (aerobic respiration) เมื่อปฏิกิริยาของขบวนการหายใจแบบนี้สิ้นสุดลงจะได้พลังงานออกมามาก และมีผลพลวง (by products) ออกมา ซึ่งได้แก่ คาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ สำหรับการออกซิไดส์สาร โดยไม่ต้องใช้ออกซิเจน เรียกว่า ขบวนการหายใจแบบไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) การออกซิไดส์สารโดยผ่านขบวนการนี้จะได้พลังงานเพียงเล็กน้อย และผลพลวงที่ได้จากสารอินทรีย์และอาจมีคาร์บอนไดออกไซด์หรือไม่มีเกิดขึ้นมาด้วยก็ได้ พลังงานที่ได้จากขบวนการหายใจทั้งสองประเภทจะถูกสะสมไว้ในรูปของสาร ATP (adenosine triphosphate) ทำให้พลังงานที่อาจจะเปลี่ยนเป็นพลังงานความร้อนถูกเก็บไว้ใช้ได้มาก และเป็นการลดความร้อนให้กับต้นพืชได้เป็นอันมาก

2. Mechanism of Aerobic Respiration

การออกซิไดส์สารในขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจนในตอนต้น ๆ จะเป็นปฏิกิริยาระหว่างสารประกอบ การแตกตัวของสารและมีได้เกี่ยวข้องกับการใช้ ออกซิเจน ปฏิกริยาที่เกิดขึ้นบางตอน มีไฮโดรเจนอะตอม (hydrogen atom) ถูกปล่อยออกมา และจะถูกนำไปใช้ในตอนท้าย ๆ ของขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจน ไฮโดรเจนอะตอม (ประกอบด้วยอิเล็กตรอนและโปรตอน) จะไปทำปฏิกิริยากับออกซิเจน เกิดเป็นน้ำในช่วงสุด-

ท้ายของปฏิกิริยา การออกซิไดซ์แป้งหรือน้ำตาลในพืชเป็นปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นอย่างต่อเนื่องกัน จนได้พลังงานให้เซลล์นำไปใช้ ซึ่งแบ่งออกเป็นตอน ๆ ได้ดังนี้คือ glycolysis, oxidative decarboxylation, tricarboxylic acid cycle (TCA cycle), electron transport system, oxidative phosphorylation

2.1 Glycolysis

ไกลโคไลซิส (glycolysis) เป็นปฏิกิริยาที่น้ำตาลกลูโคสแตกตัวเป็นสารประกอบ C-3 ซึ่งได้แก่ pyruvic acid ปฏิกิริยาในตอนนี้เกิดขึ้นได้ทั้งในสภาพที่มีออกซิเจนและไม่มีออกซิเจน เป็นปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นใน cytoplasm ถึงแม้ว่า cytoplasm จะไม่มี cell organelles ที่สำคัญ ๆ เช่น nucleus, mitochondria และ chloroplast ปฏิกิริยาไกลโคไลซิสก็จะเกิดขึ้นได้

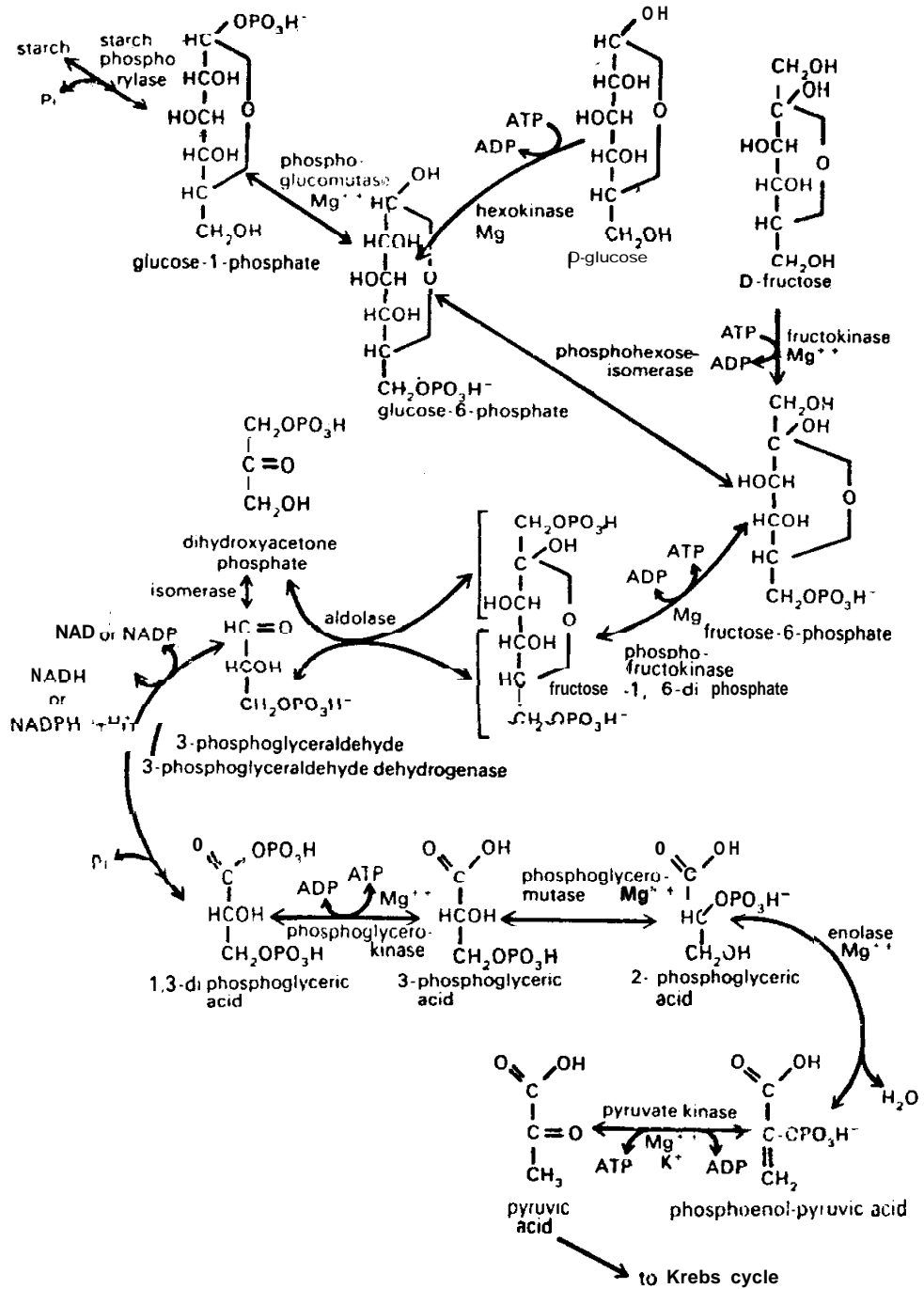
ปฏิกิริยาในไกลโคไลซิสอาจเริ่มต้นได้จากสารประกอบหลายชนิด ดังนี้ (ดูรูปที่ 1)

(1) น้ำตาลกลูโคสทำปฏิกิริยากับสาร ATP ได้เป็นสารประกอบฟอสเฟต ซึ่งได้แก่ glucose-6-phosphate (G-6-P) หรือ

(2) อาจเริ่มต้นด้วยแป้งทำปฏิกิริยากับสาร ATP ก่อน แล้วต่อมาสารที่เกิดขึ้นจะแตกตัวให้ glucose-1-phosphate และได้ G-6-P ในเวลาต่อมา ปฏิกิริยาระหว่างแป้งกับสาร ATP เกิดขึ้นได้ง่ายกว่าปฏิกิริยาระหว่างน้ำตาลกลูโคสกับสาร ATP

G-6-P ที่ได้จะเปลี่ยนเป็น fructose-6-phosphate ในกรณีที่เซลล์มีน้ำตาลฟรุคโตสอยู่มาก อาจทำปฏิกิริยากับสาร ATP ได้โดยตรงและได้สาร fructose-6-phosphate ต่อมาสาร ATP จะเข้าทำปฏิกิริยากับ fructose-6-phosphate ได้สาร fructose-1,6-diphosphate

สาร fructose-1,6-diphosphate จะแตกตัวเป็นสารประกอบ C-3 จำนวน 2 โมเลกุล ซึ่งได้แก่ dihydroxyacetone phosphate (DHAP) และ 3-phosphoglyceraldehyde (3-PGAL) ต่อมา DHAP จะถูกนำไปใช้ได้ 2 ทางคือ



รูปที่ 1 แผนภาพแสดงปฏิกิริยาสะสารประกอบที่เกิดขึ้นใน glycolysis

(1) DHAP จะเปลี่ยนเป็น 3-PGAL

(2) ในสภาพที่พืชกำลังสร้างเมล็ด, DHAP อาจถูกรีดิวส์เป็น α -glycerophosphate ซึ่งเป็นสารสำคัญในการสร้าง glycerol และต่อไปจะเปลี่ยนเป็น fat หรือ oil สะสมอยู่ในเมล็ดพืช

ฉะนั้นอาจกล่าวได้ว่า DHAP จะเปลี่ยนเป็น 3-PGAL เกือบทั้งหมด ยกเว้นในบางสภาพที่ได้กล่าวมาแล้ว สาร 3-PGAL ที่เกิดขึ้นจะถูกออกซิไดส์เป็น 3-phosphoglyceric acid (3-PGA) โดยมี nicotinamide adenosine dinucleotide (NAD^+) หรือ nicotinamide adenosine dinucleotide phosphate (NADP^+) รับไฮโดรเจนอะตอมไปจาก 3-PGAL ปฏิกริยาการเปลี่ยนสาร 3-PGAL ให้เป็นสาร 3-PGA เป็นปฏิกริยาออกซิเดชันที่เกิดขึ้นเป็นครั้งแรกในไกลโคไลซิส ต่อมาสาร 3-PGA จะรับ inorganic phosphate (P_i) และเปลี่ยนเป็นสาร 1,3-diphosphoglyceric acid (1,3-DPGA) ฟอสเฟตที่เป็นองค์ประกอบของสาร 1,3-DPGA มีพลังงานและสามารถให้พลังงานได้แตกต่างกัน ฟอสเฟตที่เกาะอยู่กับคาร์บอนตำแหน่งที่ 1 ของสารนี้เป็นแบบ anhydride สามารถส่งถ่ายพลังงานได้ดีมาก สำหรับฟอสเฟตอีกหมู่หนึ่งเกาะอยู่กับคาร์บอนตำแหน่งที่ 3 อยู่ในรูปของ ester ให้พลังงานได้น้อย

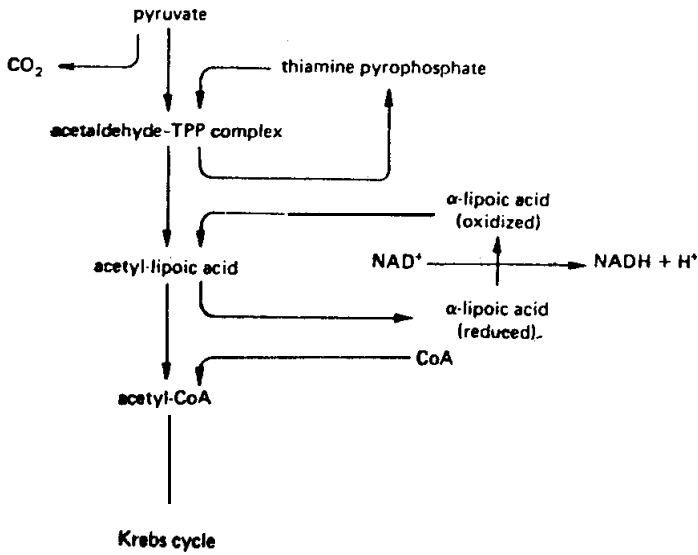
ปฏิกริยาของไกลโคไลซิสในขั้นต่อมา จะเป็นการสร้างสาร ATP โดยมีสาร ADP (adenosine diphosphate) รับ P_i จากคาร์บอนตำแหน่งที่ 1 ของสาร 1,3-DPGA ได้สาร ATP และ 3-PGA ต่อมาฟอสเฟตของ 3-PGA จะย้ายมาอยู่ที่คาร์บอนตำแหน่งที่ 2 ได้สาร 2-phosphoglyceric acid (2-PGA) สาร 2-PGA จะเสียน้ำไป 1 โมเลกุล และเปลี่ยนสาร PEP ปฏิกริยาการเปลี่ยนสาร 2-PGA เป็นสาร PEP นี้จะถูกยับยั้งได้โดย fluoride ion (F^-) ดังนั้น F^- ในความเข้มข้นสูงจึงเป็นพิษต่อการดำรงชีพของพืช รวมทั้งสิ่งมีชีวิตอื่น ๆ ด้วย สาร PEP ที่ได้จะไม่ stable และจะเปลี่ยนเป็น pyruvic acid ปฏิกริยาการเปลี่ยนสาร PEP ให้เป็น pyruvic acid เป็นปฏิกริยาขั้นสุดท้ายของไกลโคไลซิส

2.2 Oxidative Decarboxylation

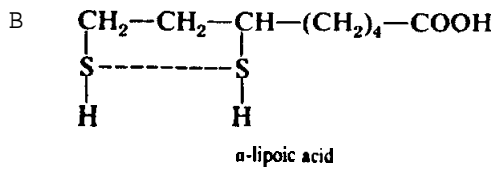
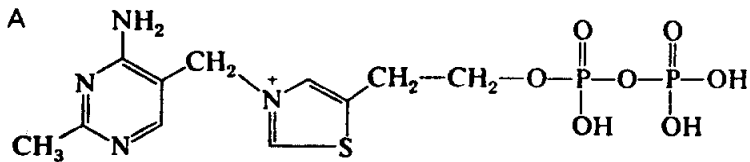
กรดไพรูวิกที่ได้จากไกลโคไลซิสจะเปลี่ยนเป็น acetyl CoA ก่อนที่จะเข้าทำปฏิกิริยาใน TCA cycle ปฏิกิริยาการเปลี่ยนแปลง (ดูรูปที่ 2) เริ่มจากกรดไพรูวิกเข้าทำปฏิกิริยากับ Thiamine pyrophosphate (TPP) (ดูรูปโครงสร้างของ TPP ในรูปที่ 3A) และได้ acetaldehyde-TPP complex กับคาร์บอนไดออกไซด์ ในสภาพที่มี NAD^+ สารคอมเพล็กซ์ที่เกิดขึ้นจะทำปฏิกิริยากับ α -lipoic acid (ดูรูปโครงสร้างในรูปที่ 3B) และได้สาร acetyl lipoic acid กับสาร TPP กลับคืนมา ในขั้นตอนสุดท้าย acetyl lipoic acid จะทำปฏิกิริยากับ CoA ได้สาร acetyl CoA และ lipoic acid จะเห็นได้ว่าปฏิกิริยาการเปลี่ยนกรดไพรูวิกให้เป็น acetyl CoA ประกอบด้วยการออกซิไดส์ 3 ครั้ง คือ (1) การแตกตัวของ carboxyl group ในกรดไพรูวิกให้เป็นคาร์บอนไดออกไซด์ (2) ปฏิกิริยาการออกซิไดส์ acetaldehyde ให้เป็น acetyl-lipoic acid โดยใช้ α -lipoic acid (oxidised form) เป็น oxidizing agent และ (3) การออกซิไดส์ α -lipoic acid (reduced form) ให้เป็น α -lipoic acid (oxidised form) โดยมี NAD^+ รับไฮโดรเจนไป 2 อะตอม (ดูรูปที่ 2) ดังนั้นปฏิกิริยาทั้งหมดที่เกิดขึ้นระหว่างการเปลี่ยนกรดไพรูวิกให้ acetyl CoA จึงจัดเป็นปฏิกิริยาประเภท oxidative decarboxylation ปฏิกิริยาในขั้นตอนนี้เกิดขึ้นที่ผนังชั้นในของ mitochondria

2.3 Tricarboxylic Acid Cycle (TCA Cycle)

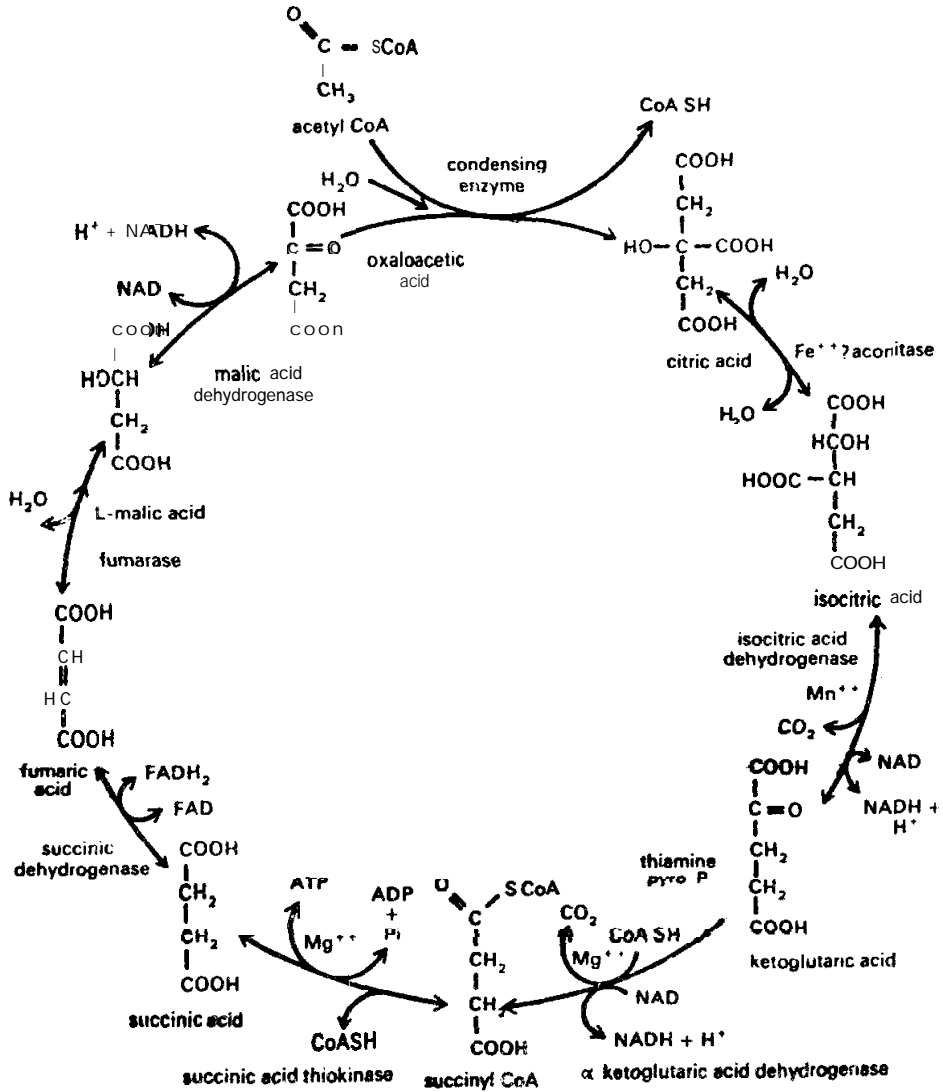
Acetyl CoA เป็นสารเริ่มต้นของ TCA cycle จะทำปฏิกิริยากับ oxaloacetic acid ได้สารประกอบที่มีคาร์บอน 6 อะตอม และมี carboxyl group 3 หมู่ สารนี้มีชื่อว่า citric acid (ดูรูปที่ 4) ซึ่งจะเปลี่ยนเป็น isocitric acid ในขั้นตอนถัดมา ต่อมา isocitric acid จะสูญเสียไฮโดรเจนไป 2 อะตอม และเกิดการแตกตัวของ carboxyl group ได้สาร α -ketoglutaric acid และคาร์บอนไดออกไซด์ ในปฏิกิริยานี้มี NAD^+ รับไฮโดรเจนไว้ 2 อะตอม และเปลี่ยนเป็น $\text{NADH} + \text{H}^+$ ส่วนคาร์บอนไดออกไซด์ที่เกิดขึ้นจะเคลื่อนที่ออกไปจาก mitochondria ต่อมา α -ketoglutaric acid จะถูก



รูปที่ 2 แสดงแผนภาพการออกซิโดสเตรดไพรูวิกให้เป็น acetyl CoA



รูปที่ 3 แสดงโครงสร้างโมเลกุลของสารประกอบ (A) TPP, (B) α -lipoic acid



รูปที่ 4 แสดงแผนภาพการเกิดปฏิกิริยาและสารประกอบใน TCA cycle

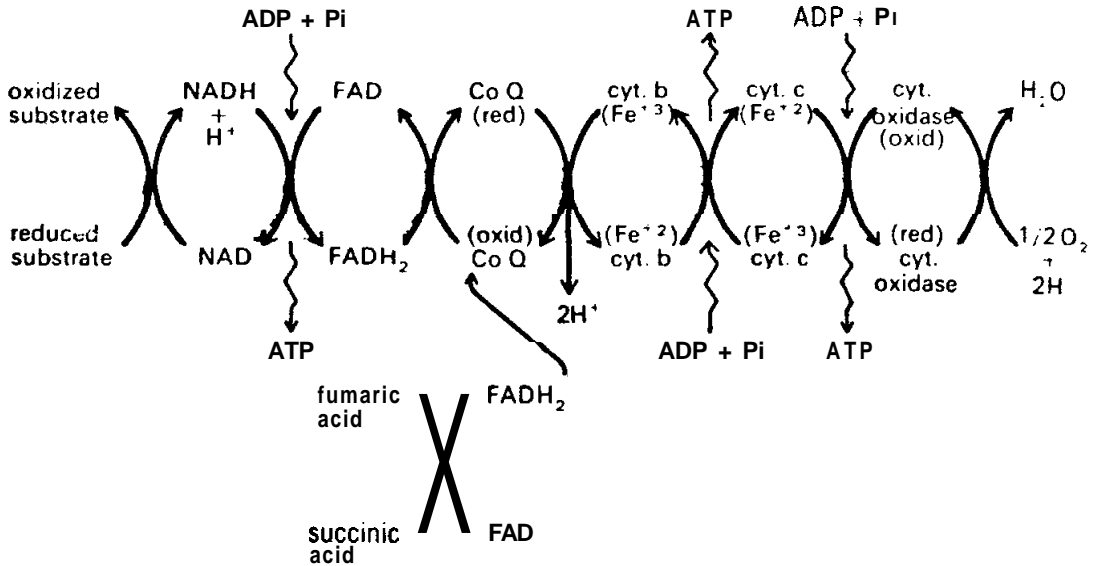
ออกซิโดส และมีการแตกตัวของ carboxyl group โดยมี CoA และ TPP เข้าช่วย ได้ สาร succinyl CoA และคาร์บอนไดออกไซด์ พร้อมมีการปล่อยไฮโดรเจนออกมา 2 อะตอม โดยมี NAD^+ รับไว้. สาร succinyl CoA เป็นสารที่มีพลังงานสูง เมื่อแตกตัวเป็น succinic acid และ CoA แล้ว จะปล่อยพลังงานออกมาอย่างมาก และนำไปใช้สร้างสาร ATP ได้, Succinic acid ที่ได้จะเสียไฮโดรเจน 2 อะตอมให้แก่ FAD (flavin adenine dinucleotide), และเกิดเป็น fumaric acid, ต่อมา fumaric acid ถูกไฮโดรไลซ์ เป็น malic acid ในสภาพที่มี NAD^+ malic acid จะเสียไฮโดรเจนให้แก่ NAD^+ และได้ oxaloacetic acid ซึ่งพร้อมที่จะทำปฏิกิริยากับ acetyl CoA ในรอบต่อ ๆ ไป. ปฏิกิริยาใน TCA cycle นี้เกิดขึ้นใน mitochondria และมีเอนไซม์เฉพาะตัวเข้าช่วยทุกขั้น

H.A. Krebs เป็นผู้แรกที่ร่าง TCA cycle ไว้ในปี ค.ศ. 1937 โดยได้อธิบายสารต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นในกล้ามเนื้อหัวใจของนกพิราบ เขาได้ให้ชื่อ cycle ที่ค้นพบว่า citric acid cycle เพราะพบว่า citric acid เป็นสารสำคัญของ cycle ต่อมาได้มีการศึกษาในเรื่องนี้อย่างกว้างขวาง และพบว่า TCA cycle สามารถตรวจพบได้ทั้งพืชและสัตว์ และเป็นปฏิกิริยาที่ใช้ผลิตพลังงานที่สำคัญของสิ่งมีชีวิต นักสรีรวิทยาจึงให้ชื่อ cycle นี้ว่า Krebs cycle เพื่อเป็นเกียรติแก่ผู้ที่พบ ฉะนั้น TCA cycle จึงอาจเรียกว่า citric acid cycle หรือ Krebs cycle ได้

2.4 Electron Transport System

ปฏิกิริยาสำคัญที่ทำให้เกิดพลังงานของขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจนคือ ปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอน (electron transport system) ซึ่งมีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับ glycolysis, oxidative decarboxylation, TCA cycle และ oxidative phosphorylation ในปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนประกอบด้วยสารรับและส่งถ่าย อิเล็กตรอนหลายชนิด ซึ่งอาจจะแตกต่างกันไปตามกลุ่มของสิ่งมีชีวิต ปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอน, ออกซิเจนมีความสามารถในการถูกรีดิวส์สูงที่สุด (หรือไปรับอิเล็กตรอนจากสารอื่นได้ดี) การส่ง

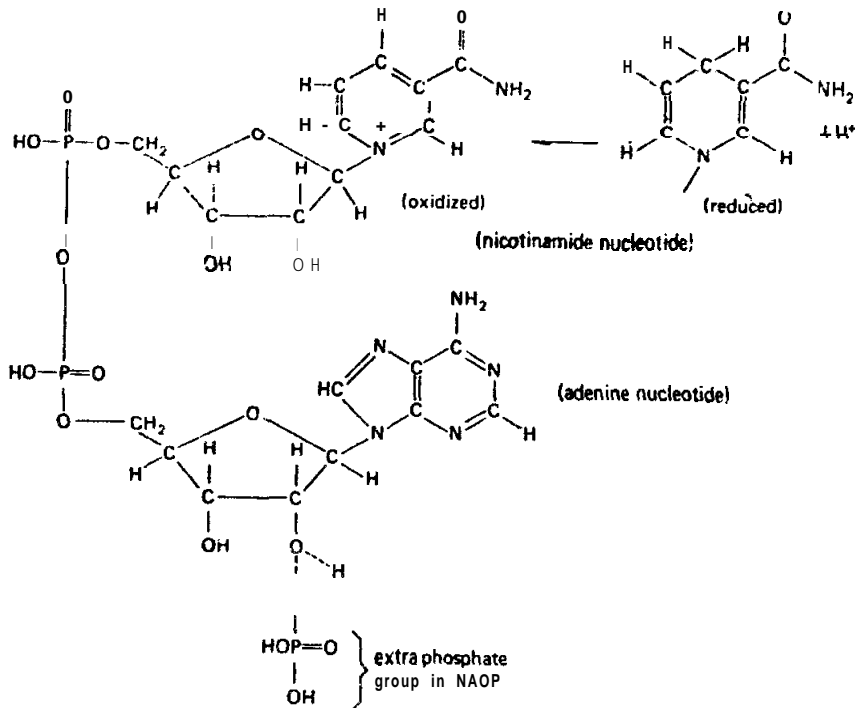
ถ่ายอิเล็กตรอนเป็นตามลำดับจากสารหนึ่งไปสู่อีกสารหนึ่ง จะไม่มีการข้ามสารกัน เพราะมีเอ็นไซม์เฉพาะสารควบคุมการส่งถ่ายอิเล็กตรอนทุกขั้นตอน ตัวอย่างของการส่งถ่ายอิเล็กตรอนในพืชอยู่ในรูปที่ 5



รูปที่ 5 แสดง electron transport system ในพืช ถ้า substrate เป็น succinic acid จะมี FAD เป็นรับไฮโดรเจนอะตอม

ปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนเริ่มต้นด้วยสารที่เป็น substrate เช่น 3-PGAL จากไกลโคไลซิส, กรดไพรูวิกจากออกซิเดทีฟ ดีคาร์บอกซิเลชันหรือกรดไอโซซิตรีค กรดมาลิกจาก TCA cycle ให้ H 2 อะตอม (ซึ่งประกอบด้วยอิเล็กตรอน 2 ตัว และโปรตอน 2 ตัว) แก่ NAD^+ และรีดิวส์ NAD^+ ให้เป็น $NADH+H^+$ (บางครั้งอาจเรียกว่า $NADH_2^+$ หรือ $NADH_2$ รูปที่ 6)

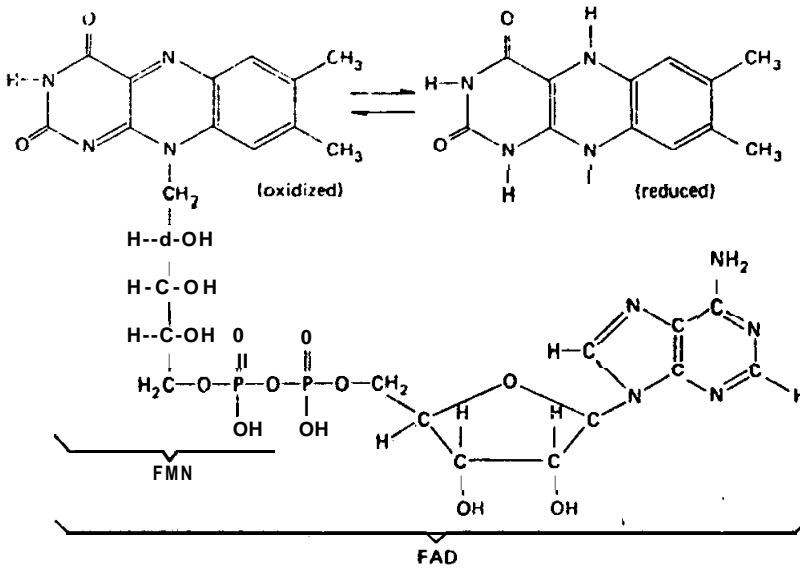
ต่อจากนั้น $NADH+H^+$ ที่ได้จะปล่อยไฮโดรเจน 2 อะตอม ให้แก่ FAD ได้ NAD^+ กลับคืนมา และ FAD จะเปลี่ยนเป็น $FADH_2$ (รูปที่ 7) ถ้า substrate เป็น succinic acid, FAD จะรับอิเล็กตรอนโดยตรงจาก succinic acid โดยไม่ต้องผ่าน NAD^+ (รูปที่ 5) เนื่องจากการรีดิวส์ FAD ให้เป็น $FADH_2$ ใช้พลังงานน้อยกว่าการออก-



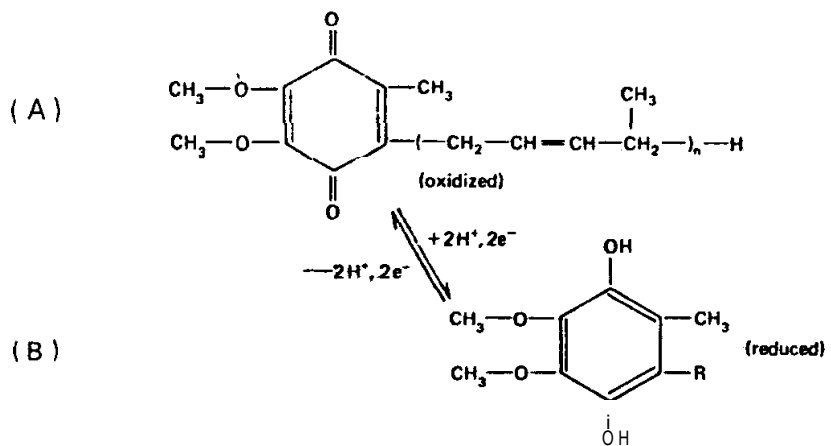
รูปที่ 6 แสดงโครงสร้างของสาร NAD^+ และ NADP^+ รวมทั้งโครงสร้างของสารทั้งสองในสภาพถูกรีดิวส์เป็น $\text{NADH}+\text{H}^+$ และ $\text{NADPH}+\text{H}^+$

อ็อกซิไดส์ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ให้เป็น NAD^+ จึงทำให้ปฏิกิริยาในตอนนี้มีพลังงานออกมาพอเพียงที่จะใช้สร้างสาร ATP ได้ ในตอนถัดมา FADH_2 จะรีดิวส์สาร quinone ซึ่งมีชื่อเรียกว่า coenzyme Q (CoQ) หรืออาจเรียกอีกอย่างหนึ่งว่า ubiquinone (ดูรูปที่ 8) ได้สาร CoQ (reduced form) และ FAD กลับคืนออกมาตามเดิม CoQ ที่ได้จะถ่ายอิเล็กตรอนให้ cytochrome b (Fe^{+3}) ได้เป็น cytochrome b (Fe^{+2}) ในปฏิกิริยานี้จะมีการปล่อยโปรตอนออกมา 2 ตัว ปฏิกิริยาต่อมา cytochrome b (Fe^{+2}) จะไปรีดิวส์ cytochrome c (Fe^{+3}) ให้เป็น cytochrome c (Fe^{+2}) การรีดิวส์ cytochrome c ใช้พลังงานน้อยกว่า การอ็อกซิไดส์ cytochrome b ดังนั้นจึงมีพลังงานเหลือออกมาสร้าง ATP ได้ 1 โมเลกุล ในทำนองเดียวกัน ขณะที่อิเล็กตรอนจาก cytochrome c ถูกส่งถ่ายให้กับ cytochrome oxidase จะมีพลังงาน

ปล่อยออกมาและสามารถสร้าง ATP ได้อีก 1 โมเลกุล และปฏิกิริยาในขั้นสุดท้ายออกซิเจนจะรับอิเล็กตรอนจาก cytochrome oxidase และรวมตัวกับโปรตอน 2 ตัว ได้เป็นน้ำ ดังสมการ



รูปที่ 7 แสดงโครงสร้างของสารประกอบ FAD และ FADH₂ สำหรับ FADH₂ แสดงเฉพาะส่วนของ flavin ที่ถูกรีดิวส์



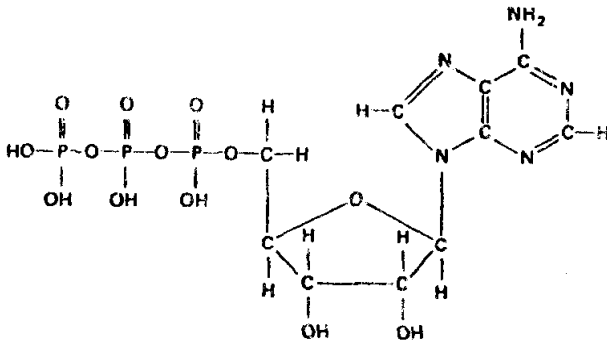
รูปที่ 8 แสดงโครงสร้างของสารประกอบ Coenzyme Q (A) Oxidised form, (B) reduced form



ฉะนั้นจากกล่าวโดยสรุปได้ดังนี้ หากมี substrate ที่ให้ไฮโดรเจนจำนวน 2 อะตอมแก่ NAD^+ และมีการส่งถ่ายอิเล็กตรอนจนถึงออกซิเจนในปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแล้ว จะมีพลังงานเกิดขึ้นพอที่จะนำไปใช้สร้าง ATP ได้ 3 โมเลกุล และหาก substrate ให้ไฮโดรเจนจำนวน 2 อะตอมแก่ FAD ในปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอน พลังงานที่เกิดขึ้นจะนำไปสร้าง ATP ได้เพียง 2 โมเลกุล

2.5 Oxidative Phosphorylation

ปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนแต่ละขั้นตอนจะปล่อยพลังงานออกมา และพลังงานจะถูกสะสมไว้ในสารชนิดพิเศษ ที่สามารถแตกตัวให้พลังงานได้แก่ ซึ่งได้แก่ adenosine triphosphate (ATP) โครงสร้างของสาร ATP ในรูปที่ 9

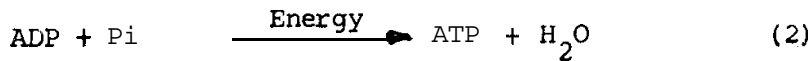


รูปที่ 9 แสดงโครงสร้างของสาร ATP

การสร้างสาร ATP จากสาร ADP และ P_i ต้องอาศัยพลังงานที่ได้จากการส่งถ่ายอิเล็กตรอนและมีความสัมพันธ์กับการใช้ออกซิเจน จึงให้ชื่อปฏิกิริยาการสร้างสาร ATP ประเภทนี้ว่า Oxidative phosphorylation ซึ่งแตกต่างจากการสร้างสาร ATP ที่เกิดขึ้นในไกลโคไลซิส และจากปฏิกิริยาการเปลี่ยน succinyl CoA ให้เป็น succinic acid ใน

TCA cycle การสร้างสาร ATP ประเภทหลังนี้ได้พลังงานจากปฏิกิริยาการเปลี่ยนแปลงสาร substrate โดยตรง จึงมีชื่อว่า substrate phosphorylation

ปฏิกิริยา oxidative phosphorylation เริ่มต้นด้วย P_i เข้าทำปฏิกิริยากับ ADP โดย พลังงานจากการส่งถ่ายอิเล็กตรอน และมีการสูญเสียน้ำ 1 โมเลกุล ดังสมการ



การสร้างสาร ATP จากขบวนการนี้มีความสัมพันธ์อย่างใกล้ชิดกับการส่งถ่ายอิเล็กตรอน ในเรื่องนี้ได้มีการทดลองโดยแยก mitochondria ออกจากเซลล์ และศึกษาการสร้างสาร ATP ในหลอดทดลอง พบว่าในสภาพที่มีออกซิเจนเพียงพอ แต่ขาด ADP และ P_i การใช้ ออกซิเจนของ mitochondria ไม่สามารถเกิดได้และจะไม่มีการสร้างสาร ATP ด้วย ผลการทดลองอาจบอกความสัมพันธ์ได้ดังนี้

(1) ถ้า ADP และ P_i ขาด จะไม่มีการสร้างสาร ATP

(2) การที่ไม่มีการใช้ออกซิเจนใน mitochondria แสดงให้เห็นว่าไม่มีอิเล็กตรอนและโปรตอนผ่านมาถึงออกซิเจน

ฉะนั้นจากข้อ (1) และข้อ (2) แสดงให้เห็นว่า การส่งถ่ายอิเล็กตรอนขึ้นอยู่กับ การสร้างสาร ATP ด้วย หากขาดการสร้าง ATP, การส่งถ่ายอิเล็กตรอนก็จะเกิดขึ้นไม่ได้ และถ้าไม่มีการส่งถ่ายอิเล็กตรอน การสร้างสาร ATP ก็จะไม่สามารถเกิดได้โดยปฏิกิริยา oxidative phosphorylation ได้เช่นเดียวกัน

2.6 Some Balances in Aerobic Respiration

ถ้าเราพิจารณาสารที่ใช้ไป และพลังงานจากขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจน โดยเริ่มจากน้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล เราจะได้ดังนี้

(1) ออกซิเจน ปฏิกิริยาการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจนจะใช้ออกซิเจนในช่วงท้ายของการส่งถ่ายอิเล็กตรอน โดยออกซิเจนจะรับอิเล็กตรอนและโปรตอน แล้วรวมตัวกันเป็นน้ำ

ตั้งสมการ



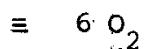
จากสมการที่ (3) จะได้



จากปฏิกิริยาการหายใจแบบใช้ออกซิเจน จะได้ไฮโดรเจนอะตอมออกมาจากสารต่าง ๆ โดยเริ่มจากน้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล ดังนี้

Pathway	Substrate	Hydrogen Atom released
(1) glycolysis	3-PGAL	4
(2) oxidative de-carboxylation	pyruvic acid	4
(3) TCA cycle	isocitric acid	4
	α -ketoglutaric acid	4
	succinic acid	4
	malic acid	4
Total		<u>24</u>

จากสมการที่ (4)



ฉะนั้นการออกซิโคซ์น้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุลจะต้องใช้ออกซิเจน 6 โมเลกุล

(2) คาร์บอนไดออกไซด์ที่ได้

ขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจนของน้ำตาลกลูโคส การแตกตัวของ carboxyl group และได้คาร์บอนไดออกไซด์จากปฏิกิริยาต่าง ๆ ต่อไปนี้

ปฏิกิริยาแรกคือ การเปลี่ยน pyruvic acid ให้เป็น acetyl CoA

ปฏิกิริยาที่สองคือ การเปลี่ยน isocitric acid ให้เป็น α - ketoglutaric acid

ปฏิกิริยาที่สามคือ การเปลี่ยน α - ketoglutaric acid ให้เป็น succinyl CoA

การแตกตัวของ carboxyl group แต่ละครั้งจะได้คาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมเลกุล ฉะนั้นจากน้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล จึงมีการแตกตัวของ carboxyl group เท่ากับ $3 \times 2 = 6$ ครั้ง และได้คาร์บอนไดออกไซด์ 6 โมเลกุล

(3) พลังงานที่ได้

เราได้ทราบมาแล้วว่า ถ้าไฮโดรเจน 2 อะตอม เข้าที่ NAD^+ และปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนเกิดขึ้นโดยสมบูรณ์ เราจะได้สาร ATP 3 โมเลกุล หากไฮโดรเจน 2 อะตอม เข้าที่ FAD จะได้สาร ATP เพียง 2 โมเลกุล (ดูรูปที่ 5 ประกอบ) จากปฏิกิริยาในขบวนการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจน ไฮโดรเจนอะตอมที่ออกมาจาก substrate ทุกตัวจะมี NAD^+ รับไว้ ยกเว้นถ้า substrate เป็น succinic acid จะมี FAD รับไว้ ฉะนั้นถ้าเราพิจารณาปริมาณการสร้างและปริมาณการใช้สาร ATP ในปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นทั้งหมดจะพบว่า มีสาร ATP เกิดขึ้นสุทธิโดยผ่านปฏิกิริยาในตอนต่าง ๆ ดังนี้

Pathway & Substrate	Hydrogen Atom Acceptor	ATP Production
---------------------	------------------------	----------------

(1) glycolysis

glucose

Pathway & Substrate	Hydrogen Atom Acceptor	ATP	Production
F-6-P			-1
1,3-DPGAL	NAD⁺		+6
1,3-DPGA			+2
PEP			+2
Sub total (1)			+8
(2) <u>Oxidative Decarboxylation</u>			
pyruvic acid	NAD⁺		+6
sub total (2)			+6
(3) <u>TCA cycle</u>			
isocitric acid	NAD⁺		+6
α - ketoglutaric acid	NAD⁺		+6
succinyl CoA			+2
succinic acid	FAD		+4
malic acid	NAD⁺		+6
Sub total (3)			+24
Grand total			+38

จากปฏิกิริยาการออกซิไดส์น้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล จะได้พลังงานในรูปของสาร ATP จำนวน 38 โมเลกุล

2.7 ATP Hydrolysis

สาร ATP ที่ได้จากการออกซิไดส์น้ำตาลกลูโคส จะถูก hydrolyze เมื่อพืช

ต้องการใช้พลังงาน.ATP 1 โมเลกุล จะปล่อยพลังงานออกมาประมาณ 12 kcal การไฮโดรไลสสาร ATP 38 โมเลกุล จะได้พลังงานทั้งสิ้น 456 kcal เมื่อเปรียบเทียบกับพลังงานที่สะสมอยู่ในน้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล ซึ่งมีค่าเท่ากับ 673 kcal แสดงให้เห็นว่าการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจน มีประสิทธิภาพการเปลี่ยนแปลงพลังงานได้สูงมากคือประมาณ 60 เปอร์เซ็นต์ ส่วนพลังงานส่วนเหลือจะเปลี่ยนเป็นพลังงานในรูปแบบอื่น ๆ

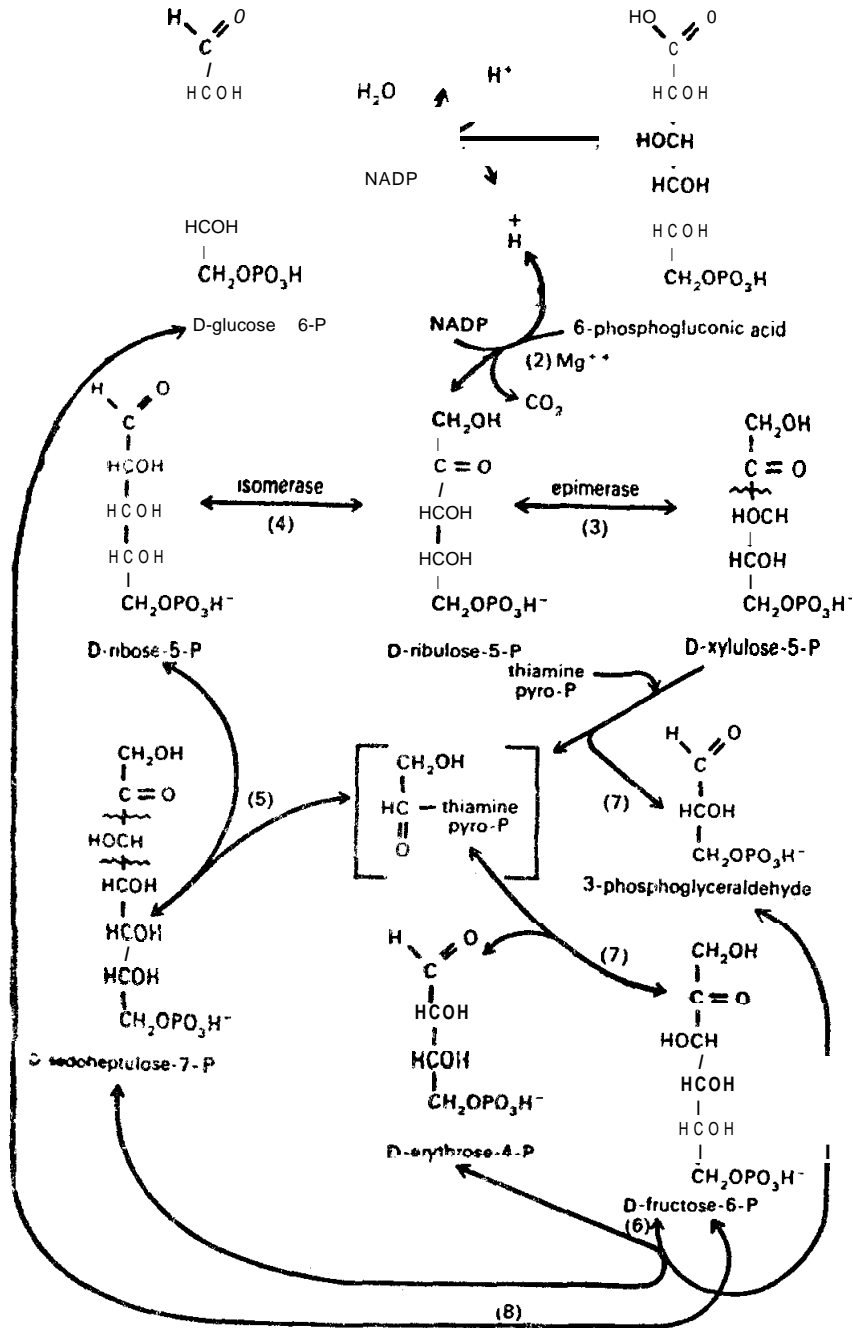
3. Pentose Phosphate Pathway

ระหว่างปี ค.ศ. 1930-40, O.Warburg & W.Christian ได้ค้นพบว่า G-6-P สามารถถูกออกซิไดส์โดยที่ปฏิกิริยาที่แตกต่างจากปฏิกิริยาใน glycolysis และพบว่า NADP^+ เกี่ยวข้องอยู่ในปฏิกิริยาที่ค้นพบมากกว่าจะเป็นสาร NAD^+ เช่นใน glycolysis และ TCA cycle และต่อมา F.Deckens & F.Lipmann ได้ค้นพบว่ามีสาร 6-phosphogluconic acid เป็น intermediate ของปฏิกิริยาที่เกิดขึ้น

ระหว่างปี 1950-60, E.Racker & B.L.Horecker ค้นพบเพิ่มเติมว่า มี Pentose PO_4 & heptose phosphate อยู่ในปฏิกิริยานี้ด้วย เนื่องจากปฏิกิริยาการแตกตัวของ G-6-P ที่ค้นพบใหม่นี้มี pentose phosphate เป็น intermediate อยู่ จึงให้ชื่อว่า Pentose phosphate pathway (PPP) และ pathway นี้อาจเรียกชื่อได้หลายชื่อตั้งนี้คือ direct oxidation pathway, Warburg-Dickens pathway, Pentose phosphate shunt, หรือ hexose monophosphate shunt

3.1 Reaction of PPP

ปฏิกิริยา PPP เริ่มต้นด้วย G-6-P ถูกออกซิไดส์ให้เป็นสาร 6-phosphogluconic acid ในการออกซิไดส์ G-6-P, NADP^+ จะถูกรีดิวส์ให้เป็น $\text{NADPH}+\text{H}^+$ ต่อมา 6-phosphogluconic acid จะถูกดึงเอาไฮโดรเจนออกและมีการแตกตัวของ carboxyl group ได้เป็นสาร ribulose-5-phosphate (Ru-5-P) พลังงานที่เกิดขึ้นจะถูกนำไปรีดิวส์ NADP^+ ให้เป็น $\text{NADPH}+\text{H}^+$ อีก 1 โมเลกุล เมื่อได้ Ru-5-P แล้ว จะมีปฏิกิริยาการสร้างน้ำตาลชนิดอื่น ๆ ออกมาอีกหลายชนิด ได้แก่ ribose-5-phosphate, xylulose-



รูปที่ 10 แสดงแผนภาพปฏิกิริยาของ PPP

5 phosphate, sedoheptulose-7-phosphate, erythrose-4-phosphate, 3-PGAL และ F-6-P. ในขั้นสุดท้าย F-6-P จะ เปลี่ยน เป็น G-6-P และพร้อมที่จะทำปฏิกิริยาในรอบต่อ ๆ ไป (รูปที่ 10)

3.2 Control of PPP Activity

ปฏิกิริยาของ PPP มีสารต่าง ๆ ควบคุมดังนี้

(1) เอ็นไซม์ เอ็นไซม์สำคัญที่ควบคุมปฏิกิริยา PPP มีหลายชนิดเช่น glucose-6-Phosphate dehydrogenase, 6-phosphogluconic acid dehydrogenase

(2) ปริมาณ $NADP^+$ $NADP^+$ เป็นตัวรับอิเล็กตรอนของปฏิกิริยา PPP ถ้าหากมี $NADP^+$ อยู่มาก ปฏิกิริยา PPP ก็ จะเกิดขึ้นได้มากและเร็วขึ้น แต่ถ้า $NADP^+$ มีอยู่น้อย ปฏิกิริยา PPP ก็ จะเกิดขึ้นได้ช้า

(3) ปริมาณออกซิเจน $NADPH+H^+$ ที่เกิดขึ้นในปฏิกิริยา PPP จะถูกออกซิไดส์โดยออกซิเจนได้ง่าย หากมีออกซิเจนในความเข้มข้นสูง $NADPH+H^+$ จะถูกเปลี่ยนเป็น $NADP^+$ ทำให้ปฏิกิริยา PPP เกิดขึ้นได้ตลอดเวลา

(4) การสร้างสารในขบวนการเมตาบอลิซึมอื่น ๆ ขบวนการเมตาบอลิซึมในเซลล์หลายอย่างต้องการใช้ $NADPH+H^+$ โดยตรงเช่นขบวนการสร้างกรดไขมันจาก acetyl CoA และขบวนการสร้างสารประเภท aromatic ชนิดต่าง ๆ ขบวนการเหล่านี้จะทำให้ $NADPH+H^+$ หมดไป และได้ $NADP^+$ มาแทนที่ จะทำให้ปฏิกิริยา PPP เกิดขึ้นได้ตลอดเวลา ซึ่งเท่ากับว่าการใช้สาร $NADPH+H^+$ ในขบวนการอื่น ๆ เป็นการควบคุมการเกิดปฏิกิริยา PPP ทางอ้อมนั่นเอง

3.3 Significances of the PPP

ปฏิกิริยา PPP มีประโยชน์แก่พืชทั้งในด้านพลังงานที่พืชได้รับและสารประกอบชนิดต่าง ๆ ที่เกิดขึ้นระหว่างปฏิกิริยา ซึ่งพืชจะนำไปใช้ในขบวนการอื่น ๆ ได้

(1) พลังงานที่พืชได้รับ จากปฏิกิริยาที่เกิดขึ้นใน PPP ทั้งหมด

จะมีการออกซิโดสเกิดขึ้น 2 ครั้ง ได้ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ 2 โมเลกุล และคาร์บอน-ไดออกไซด์ 1 โมเลกุล (ดูคำอธิบายก่อนหน้านี้) จากปฏิกิริยา PPP 1 รอบ, G-6-P จะเสียคาร์บอนไป 1 อะตอม และได้ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ 2 โมเลกุล ฉะนั้นจะต้องเกิดปฏิกิริยาถึง 6 รอบ, จึงจะออกซิโดส G-6-P 1 โมเลกุลได้อย่างสมบูรณ์ ซึ่งจะได้คาร์บอนไดออกไซด์ 6 โมเลกุล และ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ รวม 12 โมเลกุล (หรือเท่ากับ ATP 36 โมเลกุล) แต่ในตอนต้นของ PPP ใช้ ATP ไป 1 โมเลกุล ฉะนั้นการออกซิโดสน้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล โดยผ่านปฏิกิริยา PPP จะได้สาร ATP 35 โมเลกุล เมื่อเปรียบเทียบกับ การออกซิโดสน้ำตาลกลูโคสผ่าน glycolysis, oxidative decarboxylation และ TCA cycle แล้ว จะพบว่าปฏิกิริยา PPP จะให้ ATP เกือบเท่ากับ นอกจากนี้ถ้า 3-PGAL จาก PPP ผ่านเข้าไปใน glycolysis และมีการออกซิโดสเกิดขึ้นอย่างสมบูรณ์แล้ว ก็จะได้ ATP เกิดขึ้นอีกอย่างน้อย 30 โมเลกุล (จากน้ำตาลกลูโคส 1 โมเลกุล) แต่พลังงานที่ได้จากปฏิกิริยาเกิดขึ้นถึง 6 รอบจึงจะออกซิโดสน้ำตาลกลูโคสได้ครบทั้งโมเลกุล

(2) ประโยชน์ของสาร (intermediate) ที่เกิดขึ้นระหว่างปฏิกิริยา PPP
 สารที่เกิดขึ้นระหว่างปฏิกิริยา PPP สามารถนำไปใช้ประโยชน์ในขบวนการเมตาบอลิซึมต่าง ๆ ได้หลายอย่างเช่น ribose-5-phosphate นำไปสร้าง nucleic acid, erythrose-4-phosphate นำไปใช้สร้างสารลิกนินและสารประเภท aromatic หลายชนิด

ในสภาพธรรมชาติพบว่า PPP, glycolysis (และปฏิกิริยาต่อเนื่อง) เกิดขึ้นผสมผสานกัน และได้มีคาดคะเนว่า ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ที่ออกมาจากใบ ลำต้น และส่วนต่าง ๆ ของพืชที่อยู่ใต้ดินโดยผ่าน PPP จะมีปริมาณถึง 25-50 % ของปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ทั้งหมดที่ออกมาจากพืช แต่ในต้นกล้าปฏิกิริยา PPP มีความสำคัญน้อยมาก

4. Anaerobic Respiration

ในสภาพที่ขาดออกซิเจน พืชสามารถออกซิโดส substrate ได้โดยผ่านขบวนการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจน (anaerobic respiration) ปฏิกิริยาในขบวนการนี้อาจมีขั้นตอนแตกต่างกัน ซึ่งขึ้นอยู่กับชนิดของพืช แต่มีสิ่งที่เหมือนกันคือ ไม่มีออกซิเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอนและโปรตอนจากปฏิกิริยาตลอดขบวนการหายใจแบบนี้ปฏิกิริยาการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออก-

ซิเจนเป็นการออกซิไดส์สาร (substrate) เพียงบางส่วน ผลที่ได้เป็นสารประกอบประเภท แอลกอฮอล์หรือกรดอินทรีย์ อาจจะมีคาร์บอนไดออกไซด์ปล่อยออกมาจากปฏิกิริยาหรือไม่ก็ได้ ขบวนการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจน บางครั้งเรียกว่า fermentation แต่ศัพท์ทั้งสองคำนี้มิได้มีความหมายเหมือนกันทีเดียวนัก ตัวอย่างเช่น fermentation ของ acetic acid จะต้องมีออกซิเจนมาเกี่ยวข้องด้วยจึงเป็นปฏิกิริยาประเภท aerobic respiration

การหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจนที่เกิดขึ้นในจุลินทรีย์หลายชนิดมีประโยชน์ในทางการค้า และทางอุตสาหกรรม เช่น ถ้ายีสต์มีการหายใจโดยไม่ต้องใช้ออกซิเจนและมีคาร์บอนไฮเดรตเป็น substrate จะได้คาร์บอนไดออกไซด์ออกมา ซึ่งสามารถนำไปใช้ประโยชน์ในทางอุตสาหกรรมทำขนมปังได้ ตามปกติยีสต์จะดำรงชีพด้วยการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจนได้ แต่ในสภาพที่มีการถ่ายเทอากาศได้ดียีสต์มีการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจนได้เหมือนกัน แต่ปริมาณการเกิดขั้มน้อยกว่า 1/3 ของการหายใจทั้งหมด สำหรับในเนื้อเยื่อของพืช ก็มีการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจนได้เช่นเดียวกัน ถ้าพืชอยู่ในสภาพที่ขาดออกซิเจน

4.1 The Reaction of Alcoholic Formation

ขณะที่พืชขาดออกซิเจน พืชจะออกซิไดส์น้ำตาลกลูโคสให้เป็นกรดไพรูวิก และได้ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ปฏิกิริยาที่เกิดเหมือนกับ glycolysis ทั่วไป แต่ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ไม่สามารถถูกออกซิไดส์ในปฏิกิริยาการส่งถ่ายอิเล็กตรอนต่อไปได้ เพราะไม่มีออกซิเจนมารับอิเล็กตรอนและโปรตอนจากปฏิกิริยาในขั้นสุดท้าย ดังนั้นในกรณีนี้จะต้องมีปฏิกิริยาอื่น ๆ ที่คอยใช้ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ที่เกิดขึ้นมาจาก glycolysis และได้ NAD^+ ออกมา เพื่อให้ NAD^+ กลับไปรับไฮโดรเจนอะตอมจาก glycolysis ต่อไป สำหรับในพืชจะมีใช้ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ไปในการเปลี่ยนกรดไพรูวิกให้เป็นแอลกอฮอล์และได้คาร์บอนไดออกไซด์ (ดูรูปที่ 11) จากแผนภาพในรูปที่ 11 กรดไพรูวิกจะแตกตัวให้ acetaldehyde และคาร์บอนไดออกไซด์ ต่อมา acetaldehyde จะถูกรีดิวส์ให้เป็นแอลกอฮอล์ โดยมีการออกซิไดส์ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ให้เป็น NAD^+ ควบคู่ไปด้วย

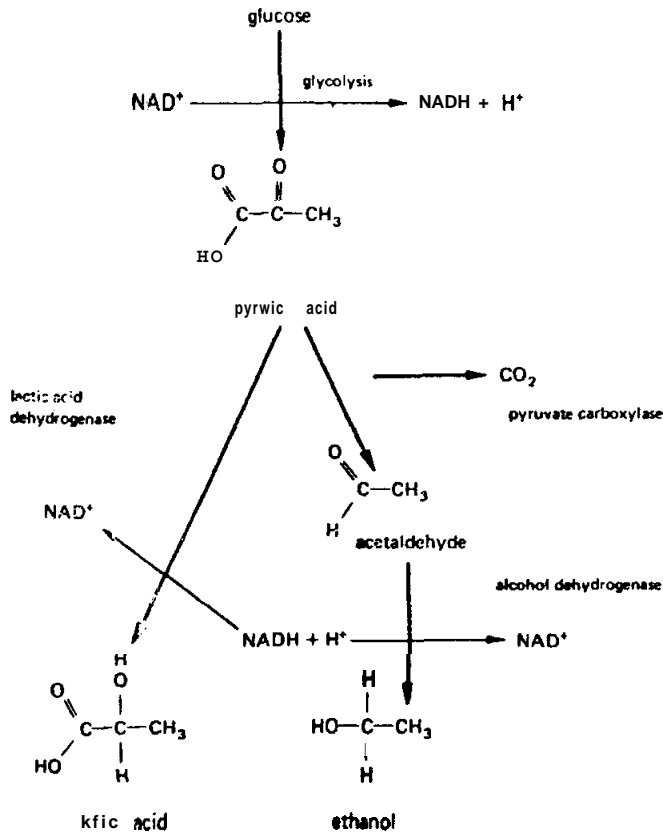
เนื่องด้วย $\text{NADH}+\text{H}^+$ จาก glycolysis ถูกใช้ไปในการแตกตัวของกรดไพรูวิก ฉะนั้นพลังงานที่เกิดขึ้นจากออกซิไดส์น้ำตาลกลูโคสโดยไม่ต้องใช้ออกซิเจนจึงเกิดขึ้นน้อยมาก เป็น

พลังงานที่ได้จากการอ็อกซิไดส์น้ำตาลกลูโคสให้เป็นกรดไพรูวิก ซึ่งสะสมอยู่ในสาร ATP เพียง 2 โมเลกุลเท่านั้น (ดูเรื่อง glycolysis) จะเห็นได้ว่า การอ็อกซิไดส์น้ำตาลกลูโคสในสภาพที่ขาดอ็อกซิเจนจะได้พลังงานน้อยกว่าในสภาพที่มีอ็อกซิเจนอย่างมากมาย (2 ATP : 38 ATP) ฉะนั้นสิ่งมีชีวิตที่ดำรงชีพโดยได้พลังงานจากการหายใจแบบไม่ต้องใช้อ็อกซิเจนจะต้องใช้สารที่เป็น substrate ปริมาณมากในการผลิตพลังงานให้พอกับความต้องการ

4.2 Anaerobic Respiration in Vascular Plant

ได้กล่าวมาแล้วว่า พืชสามารถอ็อกซิไดส์สาร substrate ในสภาพที่มีอ็อกซิเจนไม่เพียงพอได้ ในสภาพธรรมชาติพืชจะหายใจแบบไม่ต้องใช้อ็อกซิเจนในบางสภาพเท่านั้น เช่น ในสภาพน้ำท่วมทำให้อากาศ ในดินถ่ายเทได้น้อย และน้ำเข้าไปแทนที่อากาศเสียหมด ในสภาพเช่นนี้พืชจะได้พลังงานจากการหายใจแบบไม่ต้องใช้อ็อกซิเจน ตามปกติส่วนมาก พืชไม่สามารถทนต่อสภาพผิดปกติอย่างนี้ได้ทนนาน ๆ พืชบางชนิดอาจจะตายอย่างรวดเร็วในเวลาเพียง 2-3 วัน สาเหตุที่พืชตายอาจเนื่องมาจาก พืชมีพลังงานไม่เพียงพอ หรืออาจเนื่องมาจากเกิดแอลกอฮอล์สะสมอยู่ในเนื้อเยื่อมากเกินไปก็ได้ แต่มีพืชบางชนิดสามารถขยับในน้ำได้โดยที่ไม่เป็นอันตราย พืชเหล่านั้นได้แก่ ผักตบชวา บอน, บัว, และข้าวจ้าว เป็นต้น ทั้งนี้อาจจะเป็นเพราะว่ารากพืชเหล่านั้นสามารถใช้อ็อกซิเจนที่มีอยู่น้อยในน้ำ ในการหายใจแบบต้องใช้อ็อกซิเจนได้เป็นอย่างดีก็ได้ ในทางตรงข้ามถ้าน้ำแห้ง พืชเหล่านั้นอาจตายได้เพราะได้รับอ็อกซิเจนมากเกินไปเกินความต้องการ

ถ้าเราพิจารณาเนื้อเยื่อของพืชที่อยู่ส่วนใด จะพบว่า เนื้อเยื่อเหล่านั้นจะมีอ็อกซิเจนเข้าไปได้น้อยมาก เพราะอ็อกซิเจนที่ซึมผ่านเนื้อเยื่อส่วนนอกอาจจะถูกใช้ไปเกือบหมดแล้ว ที่เหลือซึมผ่านเข้าไปถึงเนื้อเยื่อส่วนในก็จะน้อยมาก ซึ่งมีผลให้เนื้อเยื่อส่วนในมีอ็อกซิเจนไม่เพียงพอที่จะนำไปใช้ในการหายใจแบบต้องใช้อ็อกซิเจน เนื้อเยื่อส่วนในจึงมีการหายใจแบบไม่ต้องใช้อ็อกซิเจนมากกว่าแบบต้องใช้อ็อกซิเจน ตัวอย่างในเรื่องนี้จะได้จากผลองุ่น, มันฝรั่ง หัวขนาดใหญ่น้ำ ฯลฯ เมล็ดพืชที่เริ่มงอกก็อยู่ในสภาพเดียวกัน ตอนนั้นอากาศยังซึมผ่านเข้าเมล็ดได้น้อย จึงมีการหายใจแบบไม่ต้องใช้อ็อกซิเจนในช่วงระยะหนึ่งก่อน หลังจากที่เปลือกเมล็ดแตก



รูปที่ 11 แผนภาพแสดงปฏิกิริยาการเกิดการหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจน และได้แอลกอฮอล์

ออก อากาศจึงเข้าไปได้มาก และการหายใจแบบต้องใช้ออกซิเจนจึงจะเกิดขึ้นมาก แต่มีพืชบางชนิดสามารถงอกได้ในสภาพที่ออกซิเจนต่ำ เช่น เมล็ดข้าวจะงอกใต้น้ำได้ และพบว่า การหายใจของเมล็ดข้าวจะเกิดได้ทั้งสองแบบ ในอัตราส่วนที่เท่า ๆ กัน นอกจากนี้มีพืชหลายชนิดที่ตามปกติต้องการออกซิเจนในการงอกในปริมาณสูงมาก แต่ก็สามารถงอกได้ดีในสภาพที่มีออกซิเจนน้อย พืชเหล่านั้นได้แก่ ข้าวสาลี ข้าวโพด ถั่ว และทานตะวัน เป็นต้น แต่ถ้าเมล็ดพืชพวกนี้งอกแล้ว และ