

## บทที่ 3 วิถีไกลโคลย์ซิส

**วัตถุประสงค์** เมื่อนักศึกษาเรียนจบบทนี้แล้ว ควรจะมีความสามารถในการ

1. เขียนกลไกการเกิดปฏิกิริยารับคอนดาง ๆ ในวิถีไกลโคลย์ซิส
2. บอกทางเข้าสู่วิถีไกลโคลย์ซิสของคาร์โบไฮเดรตอื่น ๆ
3. อธิบายความบกพร่องของวิถีไกลโคลย์ซิสในเม็ดเลือดแดงที่มีผลถึงการขนส่งออกซิเจน
4. บอกวิถีทางที่ไพรูเวทผลิตผลสุดท้ายของไกลโคลย์ซิสจะถูกเผาผลาญต่อไป

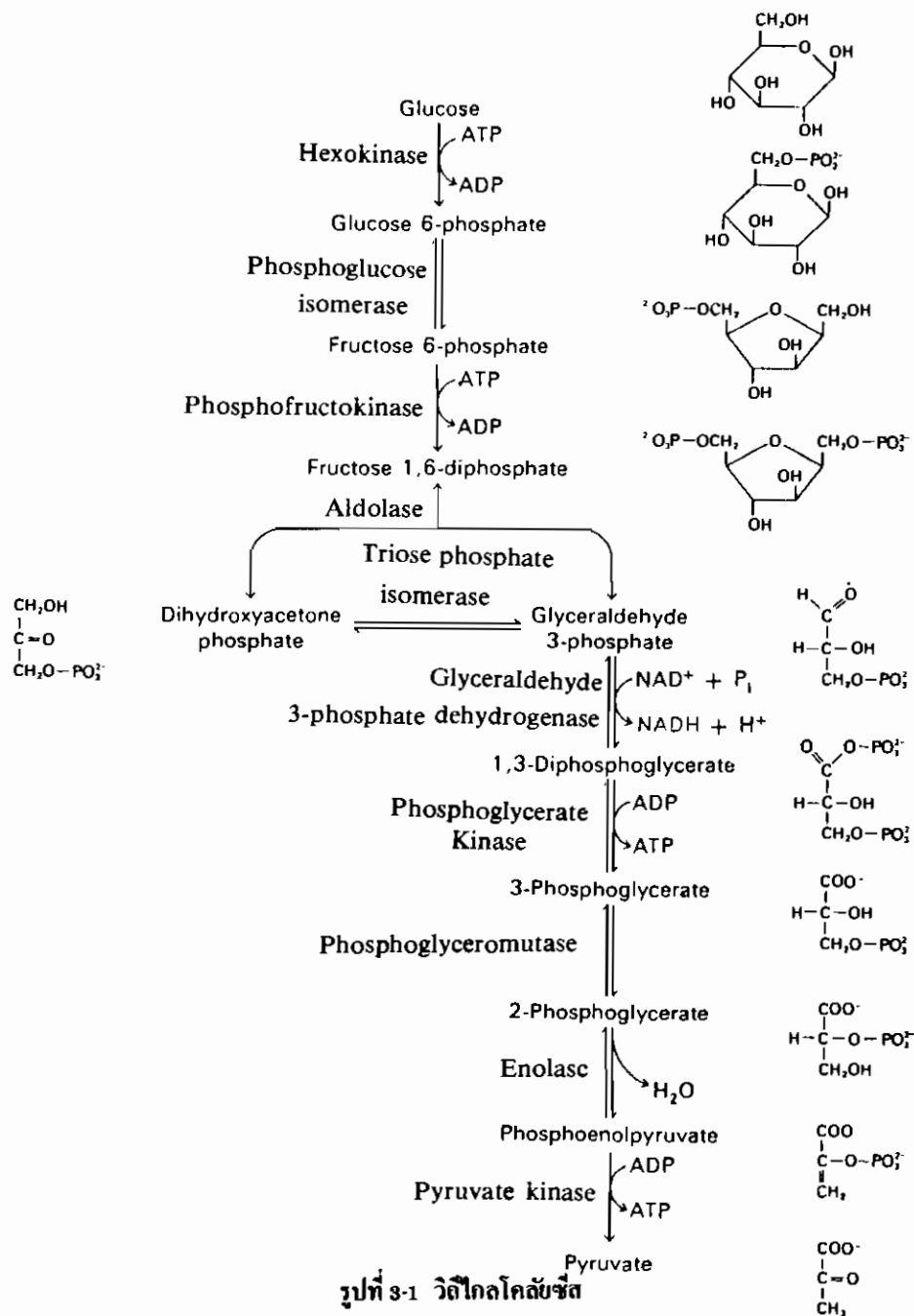
## บทนำ

คาร์โบไฮเดรตเป็นสารให้พลังงานที่สำคัญยิ่ง คาร์โบไฮเดรตในอาหารที่รับประทาน มักจะเป็นโพลีแซคคาไรด์ เช่น อะมัยโลส อะมัยโลเปคติน หรือเป็นไดแซคคาไรด์ เช่น ซูโครส และแลคโตส คาร์โบไฮเดรตที่มีโมเลกุลใหญ่จะถูกย่อยสลายโดยเอนไซม์ให้เป็นโมเลกุลเล็กเสียก่อน จึงจะถูกส่งผ่านเข้าไปภายในเซลล์และเซลล์จึงสามารถนำไปใช้ได้ ผลผลิตที่ได้จากการย่อยสลาย คาร์โบไฮเดรตส่วนใหญ่คือกลูโคส กลูโคสเป็นสารโมเลกุลเล็กที่ไม่มีประจุ เมื่อผ่านเข้าไปใน เซลล์จะเกิดปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟตซึ่งมีประจุ เมตาโบไลต์ต่าง ๆ ในวิถี ไกลโคลิตีซีสมักจะอยู่ในรูปฟอสเฟตซึ่งมีประจุลบเสมอ ผลก็คือทำให้เมตาโบไลต์เหล่านั้นไม่สามารถออกมานอกเซลล์ได้อีก และประจุลบของฟอสเฟตอาจจะช่วยให้เมตาโบไลต์นั้นรวมตัว กับเอนไซม์ได้ดียิ่งขึ้น นอกจากนั้นหมู่ฟอสเฟตของเมตาโบไลต์อาจจะถูกส่งให้โมเลกุล ADP เกิดปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันของ ADP เป็น ATP ได้

ผลผลิตสุดท้ายของกลูโคสเมตาบอลิซึมในสภาวะที่ใช้ ออกซิเจน (aerobic condition) จะเหมือนกับผลผลิตที่เราได้เมื่อนำน้ำตาลไปเผาไฟ จะได้  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  และพลังงานความร้อน จำนวนหนึ่ง สำหรับภายในเซลล์พลังงานความร้อนจะไม่ถูกปล่อยออกมาครั้งละมาก ๆ เพราะจะทำให้โปรตีนสูญเสียสภาพธรรมชาติและเซลล์เสียหายได้ ดังนั้นการออกซิไดซ์กลูโคสภายในเซลล์ จึงเกิดทีละขั้นตอนต่อเนื่องกันไป ค่อย ๆ ปลดปล่อยพลังงานออกมาทีละน้อย เก็บไว้ในสภาพ พลังงานเคมีในโมเลกุล ATP เช่นนี้ อุณหภูมิภายในเซลล์ก็จะไม่เปลี่ยนแปลงมากนัก

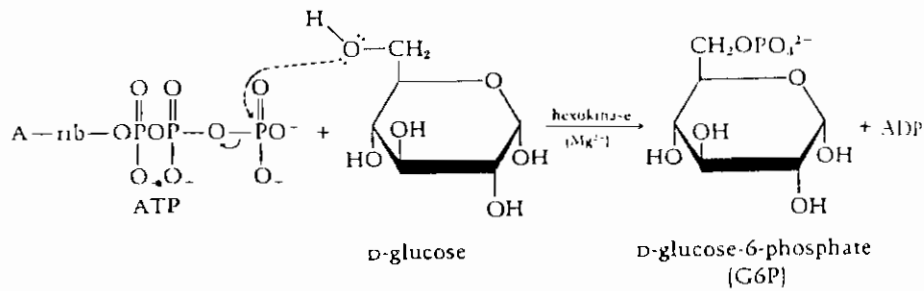
### 3.1 วิถีไกลโคลิตีซีส

เป็นวิถีอะตาบอลิซึมที่สำคัญมากของกลูโคสและสารคาร์โบไฮเดรตอื่น ๆ เกิดขึ้นใน เนื้อเยื่อร่างกายส่วนต่าง ๆ แทบทุกชนิด แม้กระทั่งจุลินทรีย์ก็ยังชีพอยู่ได้ด้วยกระบวนการนี้ วิถี ไกลโคลิตีซีสเป็นกระบวนการที่ให้พลังงานแก่เซลล์ อาจเรียกอีกชื่อหนึ่งว่าวิถี Embden-Meyerhof เกิดขึ้นในไซโตพลาสซึมที่สภาวะไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic condition) ทำการย่อยสลายน้ำตาล ที่มีจำนวนคาร์บอนหกอะตอม ไปเป็นผลผลิตที่มีคาร์บอนเพียงสามอะตอม ผลผลิตสุดท้ายคือ ไพรูเวท (รูปที่ 3-1)



รูปที่ 3-1 วิถีไกลโคไลซิส

ปฏิกิริยาที่ 1 กลูโคสเกิดปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟต เร่งโดยเอนไซม์ hexokinase (HK) กลไกการเกิดนั้นเกิดขึ้นโดยอิเล็กตรอนคู่โดดเดี่ยวของออกซิเจนที่หมู่ไฮดรอกซิลของคาร์บอนอะตอมที่ 6 ของกลูโคส ไปทำปฏิกิริยาที่ฟอสฟอรัสอะตอมของหมู่ฟอสเฟตตัวสุดท้ายในโมเลกุล ATP เป็นผลให้พันธะฟอสเฟตอันสุดท้ายแตกออกเหลือเป็นเพียง ADP



ปฏิกิริยานี้ผันกลับไม่ได้เนื่องจาก

1. พลังงานอิสระที่เปลี่ยนไปของปฏิกิริยานี้มีค่าเป็นลบค่อนข้างมาก
2. อัตราเร็วของปฏิกิริยาที่จะผันกลับจากกลูโคส-6-ฟอสเฟต → กลูโคสนั้นมีเพียง 1/50 ของอัตราเร็วที่จะเกิดฟอสฟอริเลชันเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟต
3. ค่าคงที่ Michaelis-Menten หรือค่า  $K_M$  สำหรับกลูโคสและ ATP มีค่าเท่ากัน คือ  $10^{-4}$  โมลาร์ ส่วนค่า  $K_M$  สำหรับกลูโคส-6-ฟอสเฟตและ ADP สูงกว่าเป็น  $8 \times 10^{-2}$  และ  $3 \times 10^{-3}$  โมลาร์ ตามลำดับ ดังนั้นเอ็นไซม์จะมีสัมพรรคภาพกับกลูโคสและ ATP ดีกว่ากลูโคส-6-ฟอสเฟตและ ADP

ในเซลล์ส่วนใหญ่ปฏิกิริยานี้เร่งโดยเอ็นไซม์ hexokinase แต่ที่เซลล์ตับจะเร่งโดยเอ็นไซม์ glucokinase (GK) ทั้งสองเอ็นไซม์อาศัย  $Mg^{+2}$  และ  $Mn^{+2}$  เป็นโคแฟกเตอร์ ATP จะจับกับโคแฟกเตอร์เป็นสารประกอบเชิงซ้อน  $[Mg-ATP]^{-2}$  หรือ  $[Mn-ATP]^{-2}$  ก่อนที่จะเกิดการเร่งปฏิกิริยาโดยเอ็นไซม์

ข้อแตกต่างระหว่างเอ็นไซม์ทั้งสอง

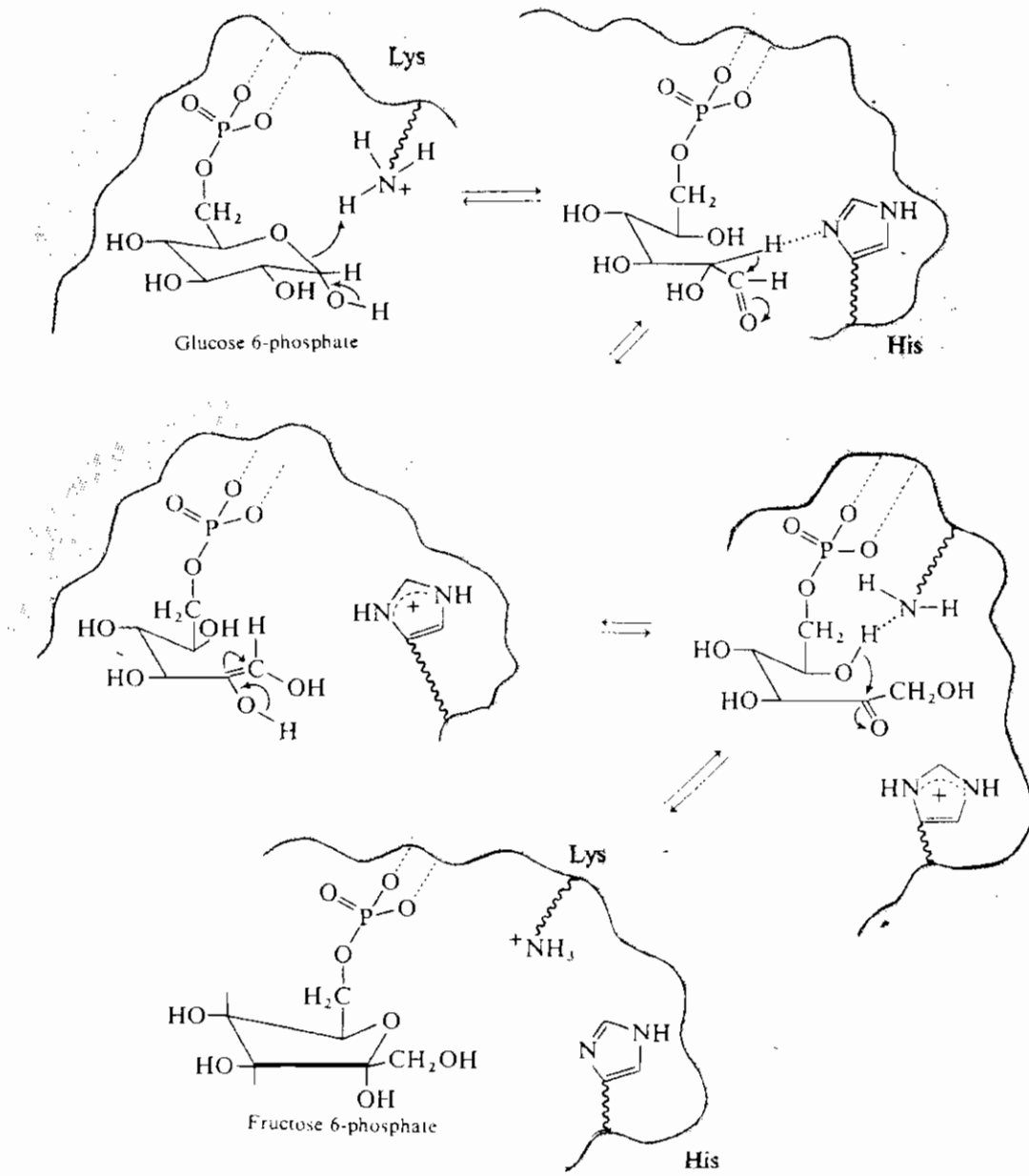
	hexokinase (HK)	glucokinase (GK)
1. ความจำเพาะต่อซับสเตรท	เอกไซสทั่วไปรวมถึงเอกไซซามีนด้วย แสดงให้เห็นถึงความจำเพาะแบบ broad specificity	เฉพาะกลูโคสเท่านั้น แสดงให้เห็นถึงความจำเพาะแบบ absolute specificity
2. สัมพรรคภาพต่อกลูโคส	สัมพรรคภาพต่อกลูโคสสูงกว่า GK เพราะค่า $K_M$ ของเอ็นไซม์ HK ที่มีต่อกลูโคสนั้นต่ำ	สัมพรรคภาพต่อกลูโคสต่ำกว่า HK เพราะค่า $K_M$ ของเอ็นไซม์ GK ที่มีต่อกลูโคสนั้นสูง

3. การยับยั้งแบบป้อนกลับ (feed-back inhibition) HK เป็นเอ็นไซม์ควบคุมถูก GK ไม่ถูกยับยั้งโดยกลูโคส-6-ฟอสเฟต

**ปฏิกิริยาที่ 2** กลูโคส-6-ฟอสเฟตเกิดการไอซอเมอไรซ์โดยผ่านตัวกลาง enediol ไปเป็นไอซอเมอเมอร์ฟรุกโตส-6-ฟอสเฟต เร่งปฏิกิริยาโดย phosphoglucosomerase (รูปที่ 3-2)

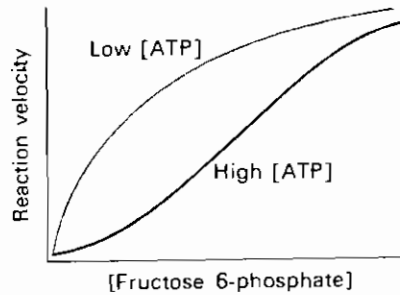
**ปฏิกิริยาที่ 3** ฟรุกโตส-6-ฟอสเฟตเกิดปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันเป็นฟรุกโตส-1,6-ไดฟอสเฟต เร่งโดยเอ็นไซม์ phosphofructokinase (PFK) กลไกการเกิดเหมือนปฏิกิริยาที่หนึ่ง เพียงแต่ว่าตัวที่เข้าทำปฏิกิริยาคืออิเล็กตรอนคู่โดดเดี่ยวของออกซิเจนที่หมู่ไฮดรอกซิลของคาร์บอนอะตอมที่หนึ่งของฟรุกโตส-6-ฟอสเฟต ปฏิกิริยาผันกลับไม่ได้เช่นกัน

เอ็นไซม์ phosphofructokinase เป็นเอ็นไซม์ควบคุมที่สำคัญที่สุดของวิถีไกลโคไลซิส เพราะสามารถควบคุมปฏิกิริยาทั้งกระบวนการนี้ได้ อาศัย  $Mg^{+2}$  เป็นโคแฟกเตอร์ มีฟรุกโตส-6-ฟอสเฟต, AMP และ ADP เป็นโพสิทีฟโมดูเลเตอร์ มีซิเตรทและ ATP เป็นเนกาทีฟโมดูเลเตอร์



รูปที่ 3-2 กลไกการเกิดปฏิกิริยาไอซอเมอไรเซชันของกลูโคส-6- ฟอสเฟตไปเป็นฟรุคโตส-6- ฟอสเฟต โดย เอนไซม์ phosphoglucose isomerase

เมื่อใดที่วิถีไกลโคไลซิสให้พลังงานในรูป ATP ออกมามากเกินไป ATP ซึ่งเป็นเนกาทีฟโมดูเลเตอร์ จะไปจับที่บริเวณควบคุมของเอ็นไซม์ควบคุม phosphofructokinase ทำให้แอกติวิตีของเอ็นไซม์ ลดลง (รูปที่ 3-3) ซึ่งมีผลทำให้อัตราเร็วของวิถีไกลโคไลซิสลดช้าลงด้วย



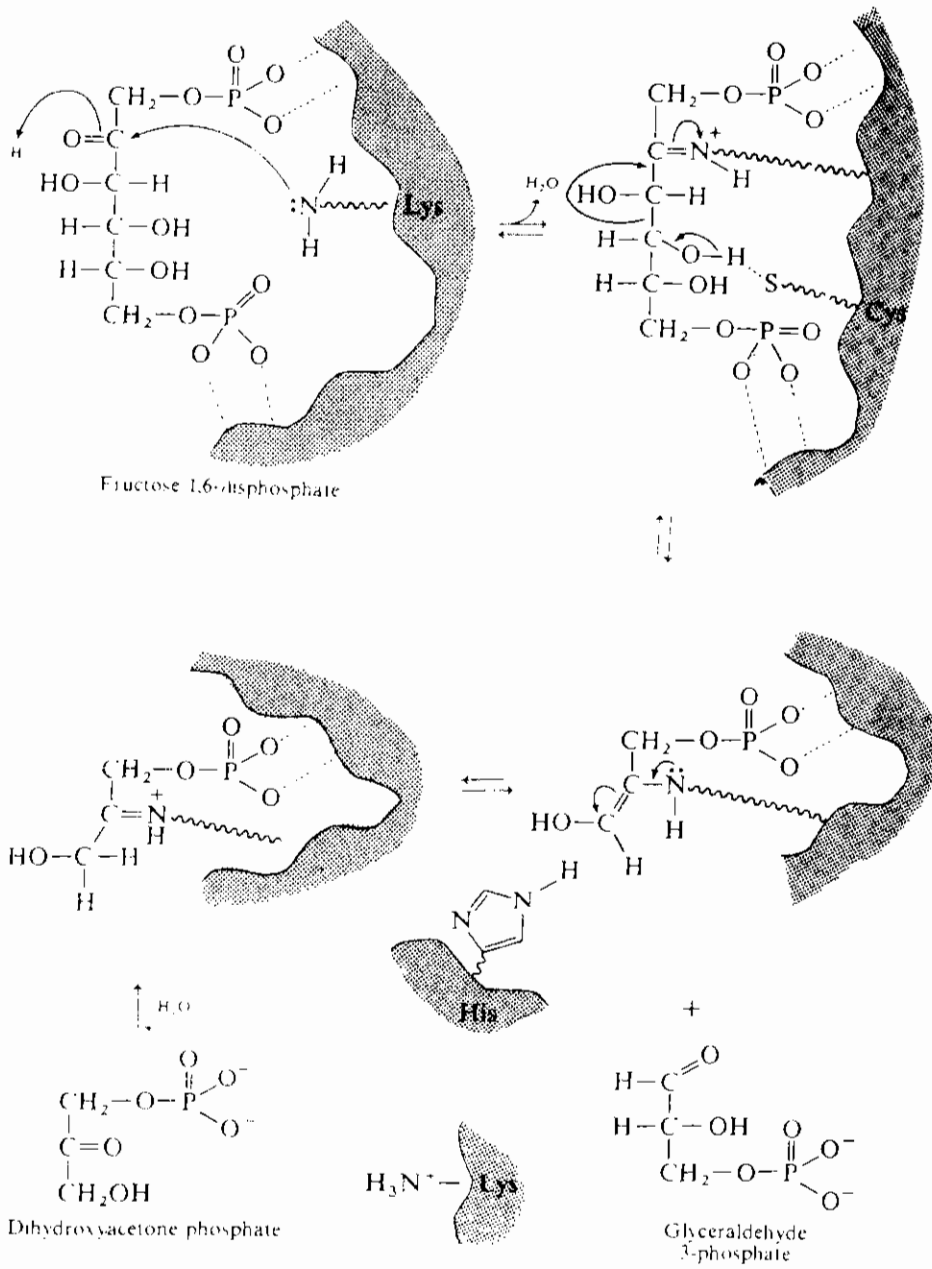
รูปที่ 3-3 การควบคุมแอกติวิตีของเอ็นไซม์ phosphofructokinase โดย ATP ซึ่งเป็นเนกาทีฟโมดูเลเตอร์ ซิเตรทช่วยเพิ่มผลการยับยั้งโดย ATP และ AMP ช่วยลดผลการยับยั้งโดย ATP นี้

#### ปฏิกิริยาที่ 4 ฟรุกโตส-1, 6- ไดฟอสเฟต $\xrightleftharpoons{\text{aldolase}}$ DHAP + กลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต

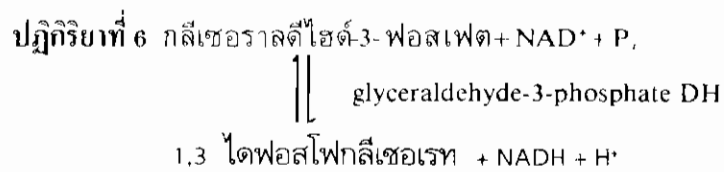
เอ็นไซม์ aldolase จะเร่งปฏิกิริยาการย่อยสลาย C<sub>6</sub> ออกเป็น C<sub>3</sub> จำนวน 2 โมเลกุล คือ DHAP (dihydroxyacetone phosphate) กับกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต C<sub>3</sub> ทั้งสองโมเลกุล นี้ต่างเป็นไอซอเมอร์ซึ่งกันและกัน เอ็นไซม์ aldolase มี lys และ cys เป็นหน่วยเร่งที่สำคัญ (รูปที่ 3-4) กลไกการเกิดเป็นปฏิกิริยาการสร้าง Schiff base ระหว่างหมู่  $\alpha$ -อะมิโนของไลซีน จำเพาะของเอ็นไซม์ กับหมู่คีโตนของซับสเตรท

#### ปฏิกิริยาที่ 5 DHAP $\xrightleftharpoons[\text{isomerase}]{\text{triosephosphate}}$ กลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต

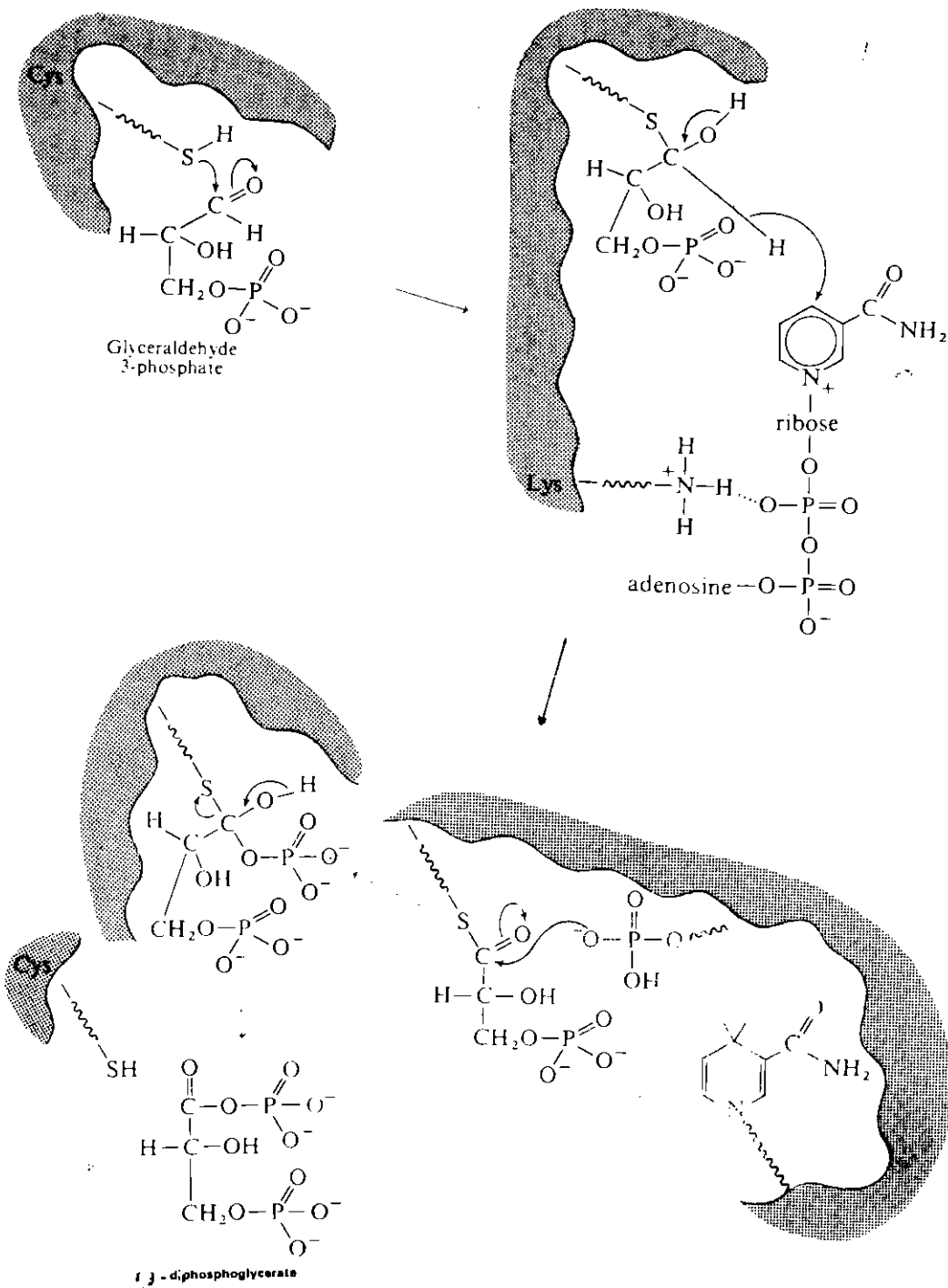
เอ็นไซม์ triosephosphate isomerase เร่งปฏิกิริยาไอซอเมอร์ไรเซชันระหว่างไตรโอส ทั้งสองโมเลกุล กลไกการเกิดคล้ายกับปฏิกิริยาที่สอง เฉพาะกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตเท่านั้น ที่จะเกิดปฏิกิริยาต่อไปในวิถีไกลโคไลซิส ดังนั้น DHAP จึงต้องเปลี่ยนเป็นกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต จึงจะเป็นการออกซิไดซ์กลูโคสครบทั้งหกคาร์บอนอะตอมในวิถีไกลโคไลซิส



รูปที่ 3-4 กลไกการย่อยสลายฟรุคโตส-1, 6-ไดฟอสเฟตออกเป็น DHAP และกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต โดยเอนไซม์ aldolase

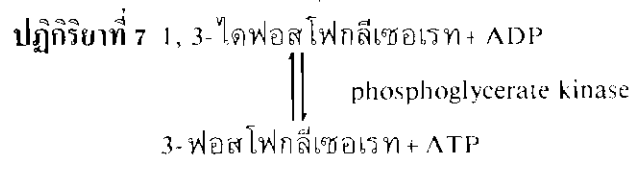




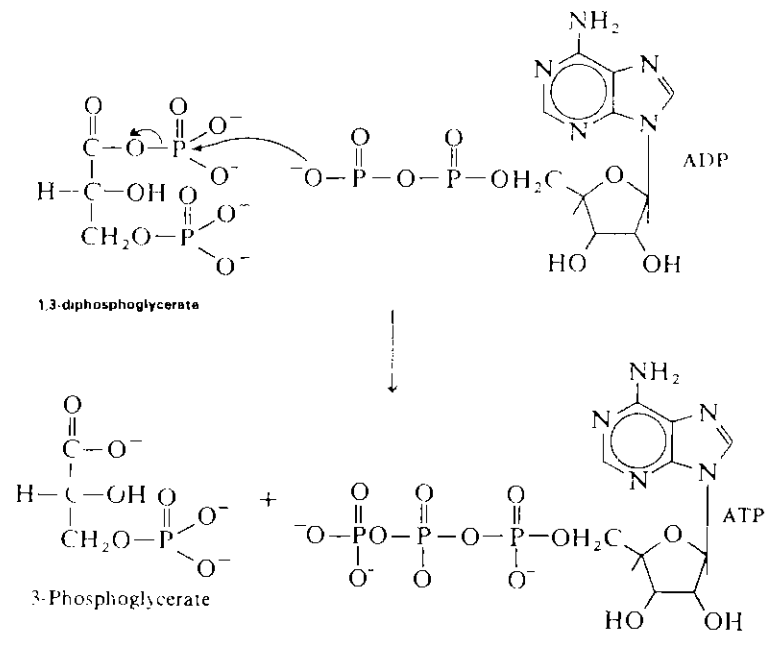


รูปที่ 3-5 การเปลี่ยนกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตไปเป็น 1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท โดยเอ็นไซม์ glyceraldehyde-3-phosphate DH

เอ็นไซม์ glyceraldehyde-3-phosphate DH เร่งปฏิกิริยาดำเนินการใช้หมู่ -SH ของซีสเตอีนจำเพาะในโมเลกุลเอ็นไซม์ ไปทำปฏิกิริยากับคาร์บอนิลคาร์บอนของหมู่อัลดีไฮด์ของซีสเตอีนกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต (รูปที่ 3-5) สร้างพันธะโควาเลนต์ระหว่างเอ็นไซม์และซีสเตอีนเป็น hemithioacetal จากนั้นเป็นการโยกย้ายไฮโดรเจนอะตอมจาก hemithioacetal ไปให้โคเอ็นไซม์ NAD<sup>+</sup> เข้าใจว่า NAD<sup>+</sup> จับกับเอ็นไซม์ด้วยพันธะไอออนิก NAD<sup>+</sup> รับไฮโดรเจนได้เพียงอะตอมเดียวในสภาพไฮดรอกซีไอออนกลายเป็น NADH+H<sup>+</sup> ซีสเตอีนกลายเป็นสารประเภทไธโอเอซิล (thioacyl) ซึ่งยังจับอยู่ที่บริเวณเร่งของเอ็นไซม์ด้วยพันธะโควาเลนต์ เมื่อมี P<sub>i</sub> (orthophosphate) อยู่ด้วย P<sub>i</sub> จะเข้าทำปฏิกิริยาที่คาร์บอนอะตอมตรงหมู่ไธโอเอซิล ให้ผลิตภัณฑ์เป็นแอซิลฟอสเฟตที่ชื่อ 1,3- ไดฟอสโฟกลีเซอเรทแล้วหลุดจากเอ็นไซม์ไป ปฏิกิริยานี้เป็นออกซิเดชันควบคู่กับฟอสฟอริเลชัน

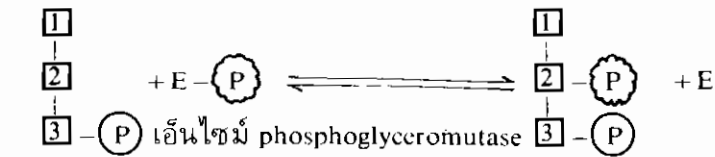


เอ็นไซม์ phosphoglycerate kinase เร่งปฏิกิริยาการโยกย้ายหมู่ฟอสเฟตจากซีสเตอีน 1, 3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรทไปให้ ADP ให้ผลิตภัณฑ์ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทซึ่งเหลือหมู่ฟอสเฟตเพียงหมู่เดียวและให้ ATP

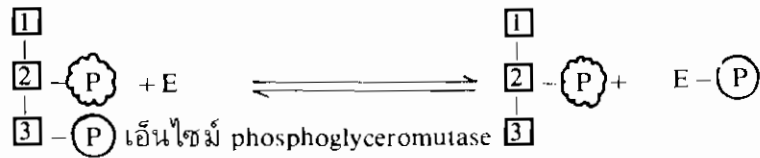


## ปฏิกิริยาที่ 8

3-ฟอสโฟกลีเซอเรท  $\xrightleftharpoons{\text{phosphoglyceromutase}}$  2-ฟอสโฟกลีเซอเรท



ซับสเตรท

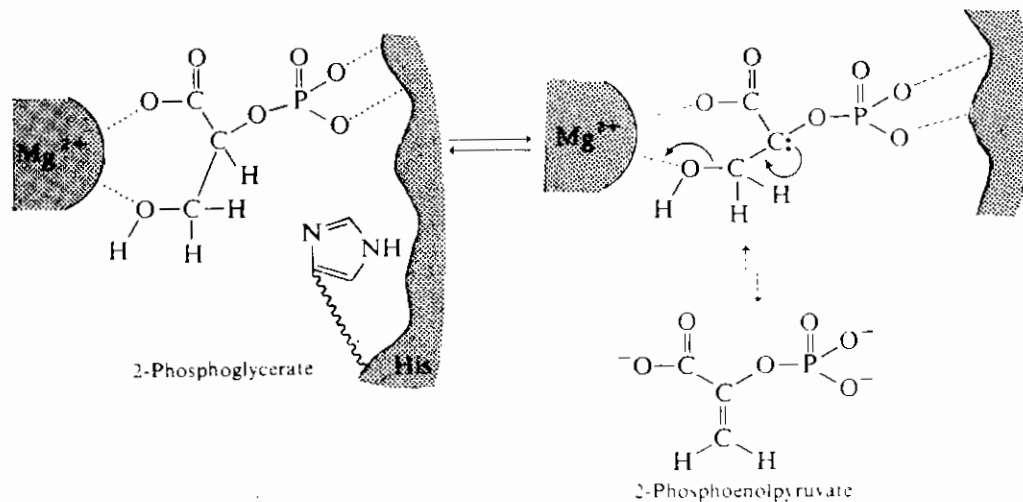


ผลิตภัณฑ์

หมู่ฟอสเฟตที่คาร์บอนตำแหน่งที่สองของ 2-ฟอสโฟกลีเซอเรท มีหมู่ฟอสเฟตเดิมที่คาร์บอนตำแหน่งที่สามของ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท แต่เป็นหมู่ฟอสเฟตที่มากับเอ็นไซม์ ดังนั้นสิ่งที่เกิดขึ้นจริงจึงมิใช่การโยกย้ายหมู่ฟอสเฟตจากตำแหน่งที่สามไปยังตำแหน่งที่สอง

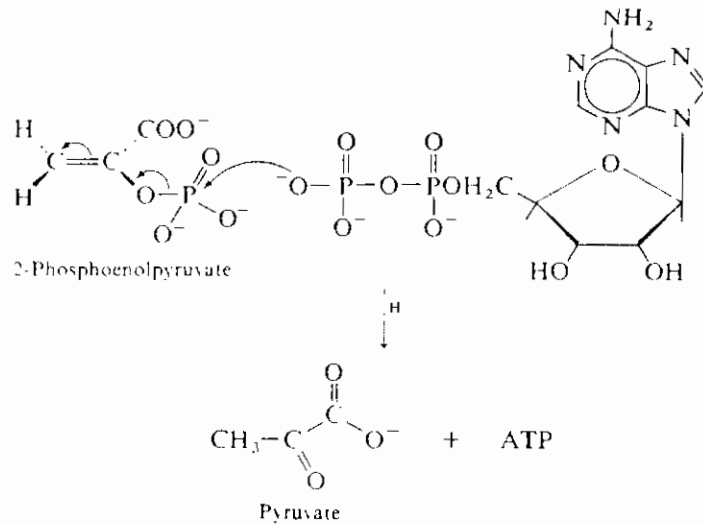
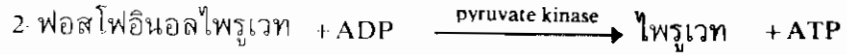
## ปฏิกิริยาที่ 9

2-ฟอสโฟกลีเซอเรท  $\xrightleftharpoons{\text{enolase}}$  2-ฟอสโฟอินอลไพรูเวท



เอ็นไซม์ enolase เร่งปฏิกิริยาการดึงน้ำออกจาก 2-ฟอสโฟกลีเซอเรท ให้ 2-ฟอสโฟอินอลไพรูเวทซึ่งเป็นโมเลกุลที่ว่องไวมาก จะเกิดปฏิกิริยาต่อไปโดยเร็ว

ปฏิกิริยาที่ 10

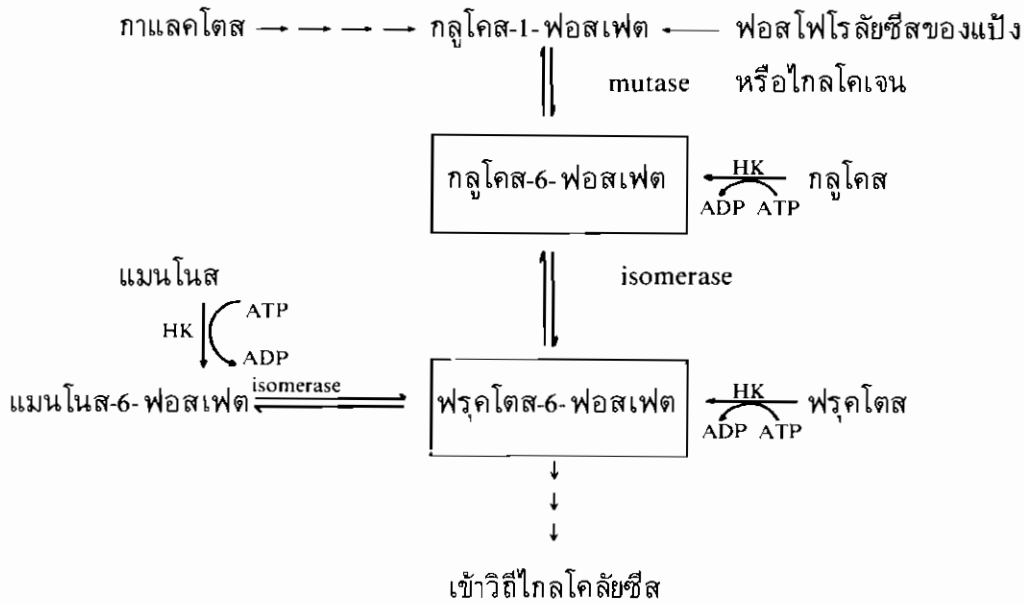


เอ็นไซม์ pyruvate kinase เร่งปฏิกิริยา nucleophilic attack จากออกซิเจนอะตอมของ โมเลกุล ADP ไปยังฟอสฟอรัสอะตอมของ 2-ฟอสโฟอินอลไพรูเวท ให้ ATP และกรดดีได คือไพรูเวท ปฏิกิริยานี้ผันกลับไม่ได้

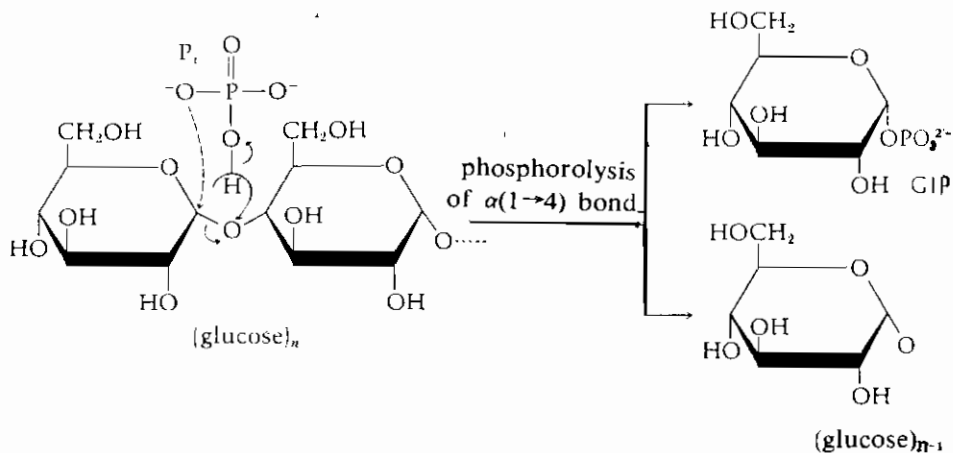
การคิดพลังงานที่ได้จากวิถีไกลโคลีสซิส

	ATP/โมลกลูโคส
กลูโคส $\xrightarrow{\text{hexokinase}}$ กลูโคส-6-ฟอสเฟต	- 1
ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต $\xrightarrow{\text{phosphofruktokinase}}$ ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต	- 1
2(1, 3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท) $\xrightarrow{\text{phosphoglycerate kinase}}$ 2(3-ฟอสโฟกลีเซอเรท)	+ 2
2(ฟอสโฟอินอลไพรูเวท) $\xrightarrow{\text{pyruvate kinase}}$ 2(ไพรูเวท)	+ 2
<b>พลังงานสุทธิ</b>	<b>+ 2</b>

### 3.2 การเข้าสู่วิถีไกลโคไลซิสของคาร์โบไฮเดรตอื่น ๆ



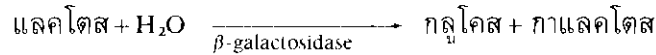
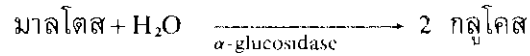
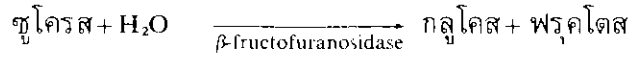
ถ้าเป็นคาร์โบไฮเดรตโมเลกุลใหญ่ เช่น แป้งหรือไกลโคเจน จะต้องถูกย่อยสลายโดยวิธีพอสฟอโรไลซิส (phosphorolysis) ก่อน โดยการใช้  $P_i$  และเอ็นไซม์ phosphorylase แล้วแต่ว่าจะเป็น glycogen phosphorylase หรือ starch phosphorylase



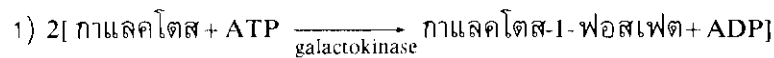
การย่อยสลายคาร์โบไฮเดรตโดยปฏิกิริยาพอสฟอโรไลซิส เกิดขึ้นทางด้านปลายที่ไม่มีคุณสมบัติในการรีดิวซ์ (ปลาย 4')  $P_i$  เข้าไปทำปฏิกิริยาที่  $C_1$  ของกลูโคสตัวสุดท้ายทางปลาย 4' ทำให้พันธะไกลโคซิดิก  $\alpha(1 \rightarrow 4)$  แตกออก กลูโคสตัวสุดท้ายหลุดออกไปเป็นกลูโคส-1-ฟอสเฟต

ส่วนไกลโคเจนหรือแป้งก็จะมีกลูโคสน้อยลงไปหนึ่งหน่วย ฟอสโฟโรลัยซีสไม่เกิดกับพันธะไกลโคซิดิก  $\alpha$  (1  $\rightarrow$  6) เมื่อกลูโคส-1-ฟอสเฟตเปลี่ยนเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟต ก็จะเข้าวิถีไกลโคลัยซีสได้

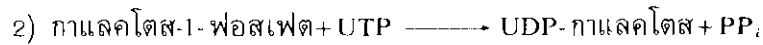
สำหรับไดแซคคาไรด์ ต้องถูกย่อยสลายเป็นโมโนแซคคาไรด์แล้วเข้าวิถีไกลโคลัยซีสตามแผนผังที่แสดงไว้ข้างต้น



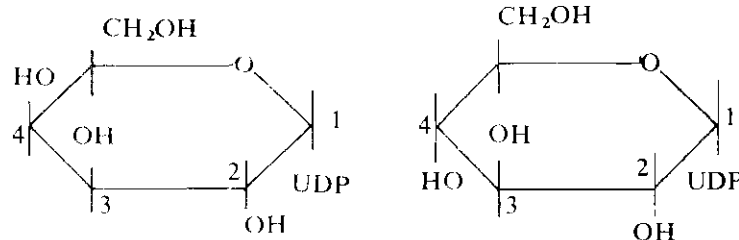
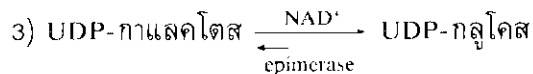
ในบรรดาโมโนแซคคาไรด์ทั้งหลาย กาแลคโตสเข้าวิถีไกลโคลัยซีสด้วยวิธีการที่แตกต่างออกไป อาศัยปฏิกิริยาทั้งสี่ดังนี้ คือ



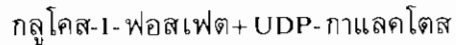
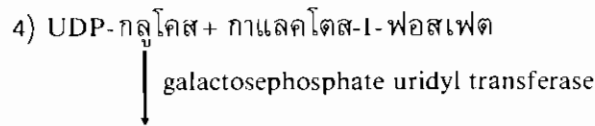
เอนไซม์ galactokinase เร่งปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันที่หมู่ไฮดรอกซิลของ C<sub>1</sub> ของน้ำตาล ต่างไปจาก kinase อื่น ๆ ที่เร่งปฏิกิริยาฟอสฟอริเลชันที่หมู่ไฮดรอกซิลของ C<sub>6</sub> ของน้ำตาล



UTP เป็นตัวพาของน้ำตาล



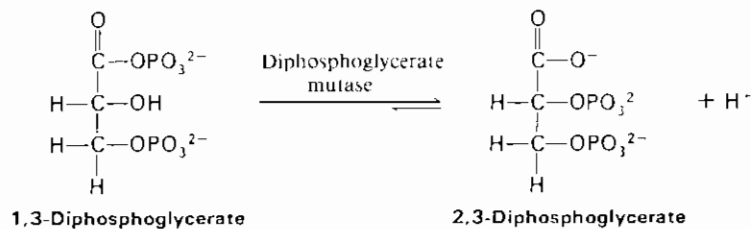
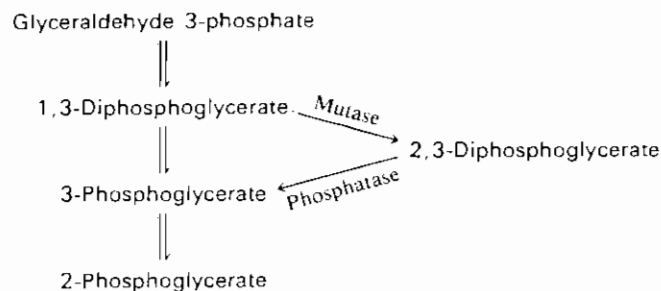
คาดกันว่าการเปลี่ยนกาแลคโตสไปเป็นกลูโคสนั้น มีการออกซิไดซ์หมู่-OH ของ C<sub>2</sub> ไปเป็น >C=O ก่อน มี NAD<sup>+</sup> เป็นโคเอนไซม์ จากนั้นจึงรีดิวซ์กลับไปเป็นหมู่-OH ใหม่อีกครั้งหนึ่ง แต่คนละระนาบกับตอนแรก จึงทำให้ได้กลูโคสซึ่งคอนฟิกูเรชันที่ C<sub>2</sub> เปลี่ยนไป



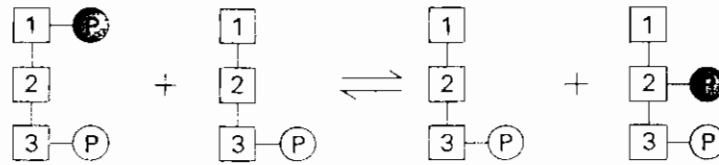
หมายถึงว่า: 1 กาแลคโตส  $\rightarrow$  1 กลูโคส

### 3.3 ความบกพร่องของวิถีไกลโคลิซิสในเม็ดเลือดแดงที่มีผลต่อการขนส่งออกซิเจน

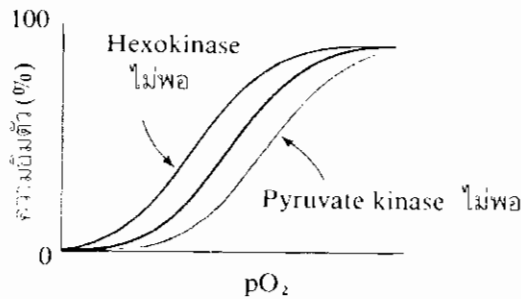
1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรทเป็นเมตาโบไลต์ในวิถีไกลโคลิซิส ที่สามารถเปลี่ยนไปเป็น 2,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรทได้โดยเอนไซม์ diphosphoglycerate mutase



การเร่งปฏิกิริยาของ diphosphoglycerate mutase ต้องอาศัย 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทเข้าช่วย เป็นกลไกการทำงานที่น่าสนใจของพวก mutase เพราะโมเลกุล 2,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรทที่ได้นั้น มาจากโมเลกุลเดิมของ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท มิได้มาจากขั้นตอนที่ 1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท



เมตาโบไลต์ 2,3-DPG นี้จะเชื่อมวิถีไกลโคไลซิสและการขนส่งออกซิเจนของเม็ดเลือดแดงเข้าด้วยกัน โดยที่ 2,3-DPG จะมีผลทำให้การขนส่งออกซิเจนน้อยลงกว่าที่ควรจะเป็น



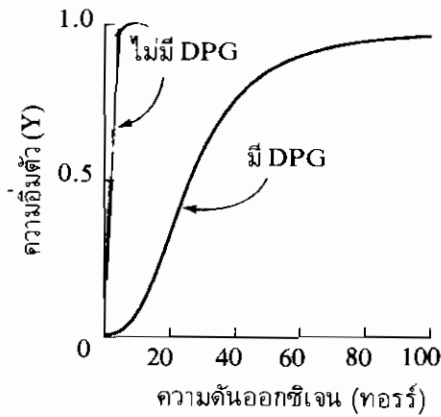
รูปที่ 3-6 Oxygen dissociation curve ของเซลล์เม็ดเลือดแดงที่ปกติ, ของเซลล์เม็ดเลือดแดงที่เอ็นไซม์ hexokinase ไม่เพียงพอ, ของเซลล์เม็ดเลือดแดงที่เอ็นไซม์ pyruvate kinase ไม่เพียงพอ

จากรูปที่ 3-6 กรณีที่เอ็นไซม์ hexokinase ไม่เพียงพอทำให้ปฏิกิริยาที่ 1 ของวิถีไกลโคไลซิสเกิดขึ้นได้น้อยลง เมตาโบไลต์ต่างๆ ที่จะเกิดขึ้นในปฏิกิริยาต่อๆ ไปก็มีน้อย รวมทั้ง 2,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท (2,3-DPG) ก็น้อยด้วย เม็ดเลือดแดงกลับมีเปอร์เซ็นต์ความอิ่มตัวด้วย  $O_2$  สูงขึ้นเมื่อเทียบกับเม็ดเลือดแดงปกติ เมื่อพิจารณากรณีเอ็นไซม์ pyruvate kinase ไม่พอเพียง ปฏิกิริยาที่ 10 จะเกิดขึ้นได้น้อยลง ทำให้เมตาโบไลต์ต่างๆ ในขั้นตอนก่อนปฏิกิริยาที่ 10 จะถูกสะสมเอาไว้มาก รวมทั้ง 2,3-DPG ก็มากด้วย เป็นผลให้เปอร์เซ็นต์ความอิ่มตัวด้วย  $O_2$  ลดต่ำลงเมื่อเทียบกับเม็ดเลือดแดงปกติ

สรุปได้ว่าเมื่อเอ็นไซม์ hexokinase ไม่พอ 2,3-DPG น้อยทำให้เปอร์เซ็นต์ความอิ่มตัวด้วย  $O_2$  สูงกว่าปกติ ถ้าเอ็นไซม์ pyruvate kinase ไม่พอ 2,3-DPG มากทำให้เปอร์เซ็นต์ความอิ่มตัวด้วย  $O_2$  ต่ำกว่าปกติ

ในปี ค.ศ. 1967 Reinhold Benesch และ Ruth Benesch พบว่า ถ้า 2,3-DPG ไปจับโมเลกุลฮีโมโกลบิน จะมีผลต่อการจับออกซิเจนของฮีโมโกลบินเป็นอย่างมาก เพราะ 2,3-DPG ไปลดสัมพรรคภาพของโมเลกุลฮีโมโกลบินที่มีต่อออกซิเจน (รูปที่ 3-7)





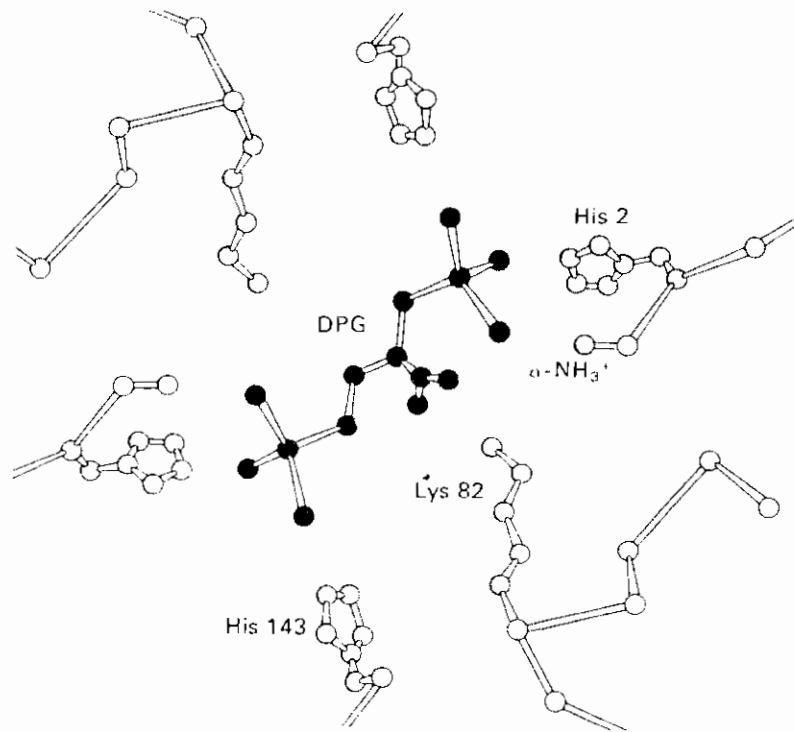
รูปที่ 3-7 DPG สดัมพรภาพของโมเลกุลฮีโมกลอบินที่มีต่อออกซิเจน

ความเข้มข้นของ 2,3-DPG ในเม็ดเลือดแดงคนพอ ๆ กับความเข้มข้นของฮีโมกลอบิน เมื่อไม่มี DPG ค่า  $*P_{50}$  ของฮีโมกลอบินมีค่าเท่ากับ 1 ทอรร เมื่อมี DPG ค่า  $P_{50}$  ของฮีโมกลอบินเพิ่มเป็น 26 ทอรร แสดงว่า 2,3-DPG ไปลดสัมพรภาพของฮีโมกลอบินที่มีต่อออกซิเจนลงไป 26 เท่า ดังนั้น 2,3-DPG จึงมีความสำคัญทางสรีรวิทยามาก ถ้า 2,3-DPG ไปจับโมเลกุลฮีโมกลอบินจะทำให้คอนฟอร์เมชันของฮีโมกลอบินเปลี่ยนไป ไม่สามารถจับออกซิเจนได้ เป็นผลทำให้ปริมาณออกซิฮีโมกลอบิน (ฮีโมกลอบินที่จับออกซิเจนแล้ว) ลดน้อยลง ออกซิเจนที่จะไปตามเนื้อเยื่อต่าง ๆ ของร่างกายก็น้อยลงด้วย

2,3-DPG จะจับกับฮีโมกลอบินเท่านั้น ด้วยอัตราส่วน 1 ฮีโมกลอบิน : 1 DPG ปรกติ 1 โมเลกุลของฮีโมกลอบินจะเป็นเตทระเมอร์ มีโพลีเปปไทด์สี่สาย คือ  $\alpha_2\beta_2$  ตรงกลางโมเลกุลเป็นโพรง (central cavity) DPG จะฝังตัวอยู่ในโพรงตรงกลางนี้ใช้ประจุ  $-4$  เนื่องจากหมู่ฟอสเฟตภายในโมเลกุล จับกับประจุ  $+3$  อันเนื่องมาจาก  $his_2$ ,  $lys_2$  และ  $his_{43}$  ของ  $\beta$ -เปปไทด์หนึ่งสาย (รูปที่ 3-8) แต่  $\beta$ -เปปไทด์มีทั้งหมดสองสายจึงกลายเป็นประจุ  $+6$  ดังนั้น DPG จับกับฮีโมกลอบินด้วยพันธะไอออนิก

---

ค่า  $*P_{50}$  หมายถึง ค่าความดันออกซิเจนที่ทำให้เกิดความอิ่มตัวของโมเลกุลฮีโมกลอบิน 50% หรือค่าความดันออกซิเจนที่ทำให้ครึ่งหนึ่งของโมเลกุลฮีโมกลอบินทั้งหมดอิ่มตัวด้วยออกซิเจน



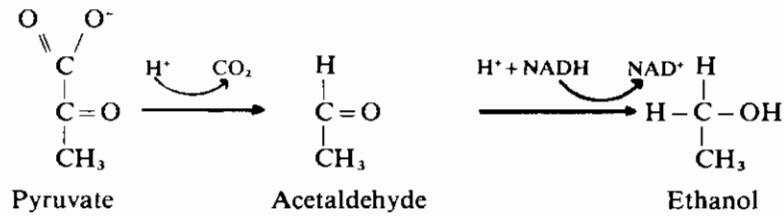
รูปที่ 3-8 แบบจำลอง(model) ของการรวมตัวระหว่าง 2, 3-DPG กับไดออกซีฮีโมกลอบินของมนุษย์ 2,3-DPG จะถูกยึดไว้ด้วยประจุ + 3 ของเปปไทด์สาย  $\beta$  แต่ละสาย

2,3-DPG ไม่สามารถจับกับออกซีฮีโมกลอบิน เพราะเมื่อไดออกซีฮีโมกลอบินจับออกซิเจนกลายเป็นออกซีฮีโมกลอบินแล้ว คอนฟอร์เมชันกระชับขึ้นกว่าเดิม โปร่งตรงกลางโมเลกุลนั้นแคบเกินกว่า 2, 3-DPG จะเข้าไปฝังตัวอยู่ได้

### 3.4 การย่อยสลายไพรูเวตต่อไปเป็นเอธานอล หรือ แลคเตท หรือ อะเซทิลโคเอ

ไพรูเวตผลิตภัณฑ์สุดท้ายของวิถีไกลโคไลซิสภายใต้สภาวะที่ไม่ใช้ออกซิเจน จะถูกย่อยสลายต่อไปได้อีกสามทางคือ อาจจะถูกเปลี่ยนไปเป็นเอธานอลหรือแลคเตทหรืออะเซทิลโคเอ

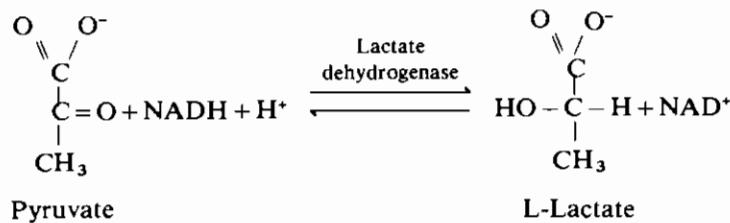
1. การเปลี่ยนไพรูเวตไปเป็นเอธานอล เกิดในไซโตพลาสซึมของพวกยีสต์และจุลินทรีย์ ภายใต้สภาวะที่ไม่ใช้ออกซิเจน ปฏิกิริยาถัดไปอีกสองขั้นตอนก็ได้เอธานอล เร่งปฏิกิริยาโดยเอ็นไซม์ pyruvate decarboxylase และ alcohol dehydrogenase ตามลำดับ



กระบวนการตั้งแต่มอลโทสจนถึงเอทานอลเรียกว่า กระบวนการหมักแอลกอฮอล์ (alcohol fermentation) ได้พลังงาน 2 ATP/โมลกลูโคสเหมือนวิธีไกลโคไลซิส NADH ที่ได้จากปฏิกิริยาของเอ็นไซม์ glyceraldehyde-3-phosphate DH นั้นถูกนำมาใช้ในการรีดิวซ์อะเซทัลดีไฮด์เป็นเอทานอล

สมการสุทธิ: กลูโคส + 2P<sub>i</sub> + 2ADP → 2 เอทานอล + 2CO<sub>2</sub> + 2ATP

2) การเปลี่ยนไพรูเวทไปเป็นแลคเตท เกิดในจุลินทรีย์และเนื้อเยื่อสัตว์ชั้นสูงที่มีการใช้ออกซิเจนอย่างจำกัด เป็นการเปลี่ยนแปลงในไซโตพลาสซึมที่สภาวะไม่ใช้ออกซิเจน



สมการสุทธิ: กลูโคส + 2P<sub>i</sub> + 2ADP → 2 แลคเตท + 2ATP

ได้พลังงาน 2 ATP/โมลกลูโคสเท่ากับวิธีไกลโคไลซิส การรีดิวซ์ไพรูเวทไปเป็นแลคเตทโดยเอ็นไซม์ lactate dehydrogenase นี้ใช้ NADH ที่มาจากปฏิกิริยาของเอ็นไซม์ glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase เช่นกัน

พวกนักกรีฑาจะมีการสะสมแลคเตทคั่งค้างมากที่เซลล์กล้ามเนื้อระหว่างที่มีการออกกำลังกายอย่างหนัก ทำให้เกิดอาการของกล้ามเนื้อล้า (fatigue) เหตุที่มีการคั่งค้างของแลคเตทมากเนื่องจากออกซิเจนเข้าเซลล์ไม่ทันกับความต้องการในขณะนั้นซึ่งต้องใช้พลังงานมาก ทำให้ไพรูเวทถูกเปลี่ยนไปเป็นแลคเตทแทนที่จะเปลี่ยนเป็นอะเซทิลโคเอ การหายใจเข้าลึก ๆ จะช่วยเพิ่มปริมาณออกซิเจนได้มาก

แบคทีเรียที่สามารถผลิตแลคเตทได้ (lactate producing bacteria) เป็นประโยชน์ในทางอุตสาหกรรมเกี่ยวกับผลิตภัณฑ์นมเปรี้ยว เช่น โยเกิร์ต (yogurt) ครีมเปรี้ยว ยาคูลท์ ฯลฯ เป็นต้น กระทำโดยใส่เชื้อแบคทีเรียชนิดนี้ลงไปในการผลิตผลิตภัณฑ์นม เมื่อแบคทีเรียผลิตกรดออกมา ก็จะทำให้โปรตีนในน้ำนมตกตะกอนเป็นผลิตภัณฑ์กึ่งแข็ง (semi-solid product) อาจจะทำโดยวิธีอื่นได้เช่นกัน โดยการหยดน้ำส้มสายชูลงในผลิตภัณฑ์นมแทนการใส่เชื้อแบคทีเรีย

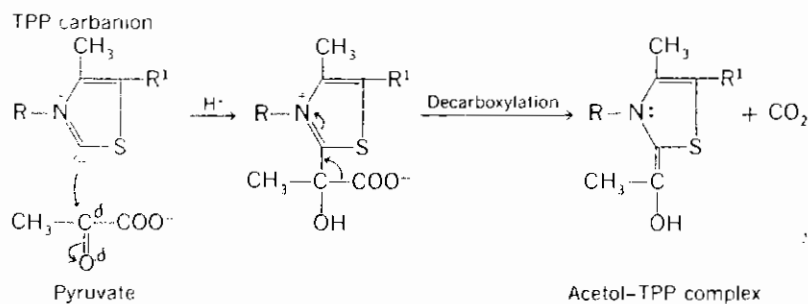
3. การเปลี่ยนไพรูเวทไปเป็นอะเซทิลโคเอ สำคัญมากเพราะอะเซทิลโคเอจะถูกย่อยสลายอย่างสมบูรณ์ต่อไปในวัฏจักรเครบส์และได้พลังงานออกมามากมาย ไพรูเวทที่ได้จากวิถีไกลโคไลซิสอยู่ในไซโตพลาสซึม ต้องเคลื่อนตัวเข้าสู่ไมโทคอนเดรียก่อนแล้วเกิดปฏิกิริยาออกซิเดทีฟดีคาร์บอกซิเลชันภายใต้สภาวะที่ใช้ออกซิเจน เร่งโดยเอนไซม์ pyruvate dehydrogenase complex ปฏิกิริยานี้เชื่อมระหว่างวิถีไกลโคไลซิสกับวัฏจักรเครบส์

**กลไกการทำงานของเอนไซม์ pyruvate dehydrogenase complex ใน E.Coli**

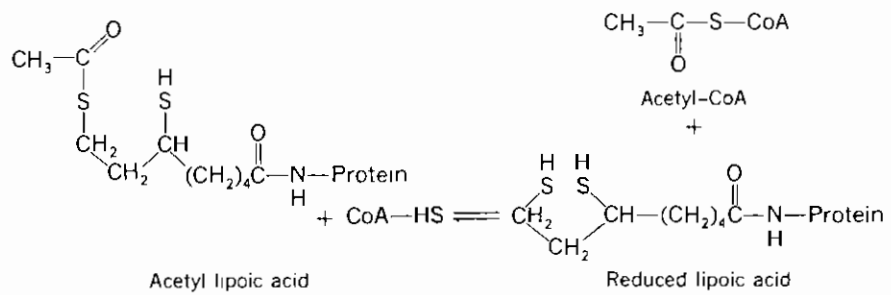
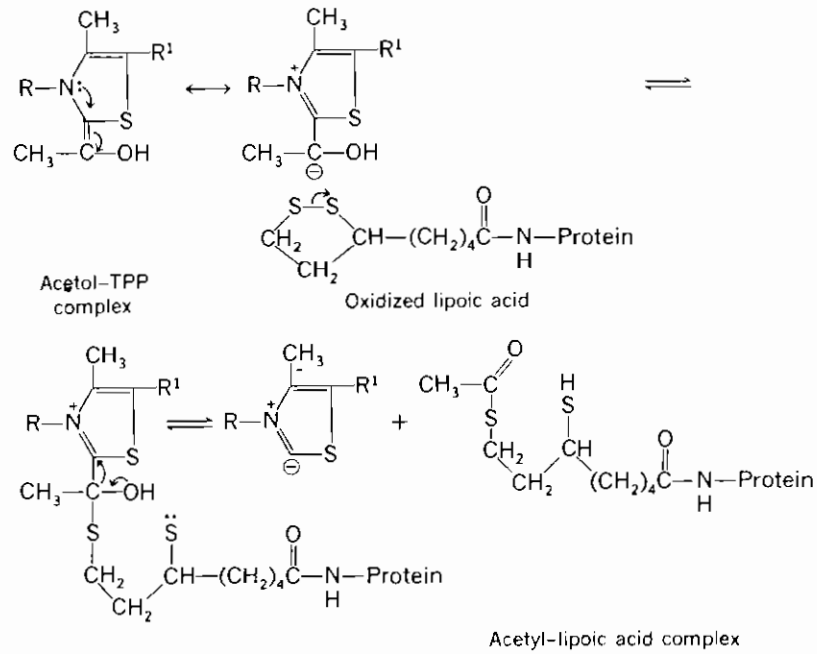
เอนไซม์คอมเพล็กซ์นี้ประกอบด้วยเอนไซม์ย่อย 3 ชนิดคือ

เอนไซม์	จำนวนสายเปปไทด์	หมู่พรอสเทติก	การเร่งปฏิกิริยา
1. pyruvate DH	24	TPP	ดีคาร์บอกซิเลชัน
2. dihydrolipoyl transacetylase	24	ไลโปแอมิต	ออกซิไดซ์ C <sub>2</sub> -ยูนิตแล้ว ส่งให้โคเอนไซม์เอ
3. dihydrolipoyl DH	12	FAD	เปลี่ยนไลโปแอมิตจากรูปแบบรีดิวซ์ให้อยู่ในรูปแบบออกซิไดซ์

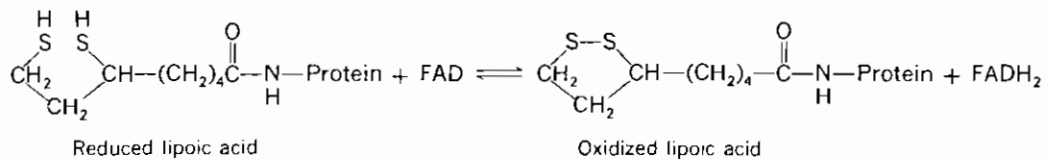
**ปฏิกิริยาที่ 1** การทำงานของเอนไซม์ pyruvate DH และ TPP ดึง CO<sub>2</sub> ออกจากโมเลกุลของไพรูเวท เป็นปฏิกิริยาดีคาร์บอกซิเลชัน



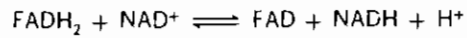
**ปฏิกิริยาที่ 2** การออกซิไดซ์ C<sub>2</sub>-ยูนิตโดยเอนไซม์ dihydrolipoyl transacetylase แล้วส่งผลิตผลต่อให้โคเอนไซม์เอ



**ปฏิกิริยาที่ 3** การทำงานของเอนไซม์ dihydrolipoyl DH และ FAD



FADH<sub>2</sub> ก็จะถูกออกซิไดซ์กลับโดย NAD<sup>+</sup>



การทำงานร่วมกันระหว่างแต่ละเอ็นไซม์ย่อยในเอ็นไซม์คอมเพล็กซ์นี้จะช่วยเพิ่มอัตราเร็วปฏิกิริยา และลดปฏิกิริยาข้างเคียง (side reaction) เนื่องจากโมเลกุลของสารจากบริเวณเร่งของเอ็นไซม์หนึ่งจะถูกส่งไปยังบริเวณเร่งของอีกเอ็นไซม์หนึ่งอย่างรวดเร็ว

ปฏิกิริยาที่กล่าวมาเป็นปฏิกิริยาออกซิเดทีฟดีคาร์บอกซิเลชันของไพรูเวทไปเป็นอะเซทิลโคเอ อะเซทิลโคเอนี้จะไปทำปฏิกิริยากับออกซาโลอะซิเตทในวัฏจักรเครบส์ต่อไป

## บทสรุป

กระบวนการไกลโคไลซิสเป็นวิถีคะตาบอลิซึมที่สำคัญที่สุดของคาร์โบไฮเดรต เรียกอีกชื่อหนึ่งว่ากระบวนการ Embden Meyerhof เกิดขึ้นในไซโตพลาสซึมที่สภาวะไม่ใช้ออกซิเจนย่อยสลายกลูโคสซึ่งเป็นน้ำตาลที่มีจำนวนคาร์บอนหกอะตอมไปเป็นผลิตภัณฑ์สุดท้ายคือ ไพรูเวทที่มีจำนวนคาร์บอนสามอะตอม

ปฏิกิริยาที่หนึ่งเป็นการเปลี่ยนกลูโคสเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟตโดยเอนไซม์ hexokinase เป็นปฏิกิริยาที่ผันกลับไม่ได้ ปฏิกิริยาที่สองกลูโคส-6-ฟอสเฟตเกิดปฏิกิริยาไอโซมเมอไรเซชันเร่งโดยเอนไซม์ phosphoglucoisomerase ไปเป็นฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต ปฏิกิริยาที่สามฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตเกิดฟอสฟอริเลชันเหมือนปฏิกิริยาที่หนึ่งไปเป็นฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต ปฏิกิริยานี้ผันกลับไม่ได้เช่นกัน เร่งโดยเอนไซม์ phosphofructokinase ซึ่งเป็นเอนไซม์ควบคุมที่สามารถควบคุมวิถีไกลโคไลซิสทั้งกระบวนการ มี ATP และซีเตรทเป็นเนกาทีฟโมดูเลเตอร์ ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต, ADP, AMP เป็นโพซิทีฟโมดูเลเตอร์ ปฏิกิริยาที่สี่ ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟตจะแตกสลายออกเป็น C<sub>3</sub> สองโมเลกุล คือ DHAP และกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต เร่งปฏิกิริยาโดยเอนไซม์ aldolase ปฏิกิริยาที่ห้าเป็นการไอโซมเมอไรเซชันของ DHAP ไปเป็นไอโซมเมอร์กลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตโดยเอนไซม์ triosephosphate isomerase กลไกเหมือนปฏิกิริยาที่สอง เฉพาะกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตเท่านั้นที่จะถูกเผาผลาญต่อไปในวิถีไกลโคไลซิส ปฏิกิริยาที่หก กลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตเกิดออกซิเดชันและฟอสฟอริเลชันไปเป็น 1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรท เร่งโดยเอนไซม์ glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase มี NAD<sup>+</sup> เป็นโคเอนไซม์ ปฏิกิริยาที่เจ็ด 1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรทให้หมู่ฟอสเฟตแก่ ADP แล้วกลายเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรท เร่งโดยเอนไซม์ phosphoglycerate kinase ปฏิกิริยาที่แปด 3-ฟอสโฟกลีเซอเรทเปลี่ยนเป็น 2-ฟอสโฟกลีเซอเรทเร่งโดยเอนไซม์ phosphoglyceromutase ปฏิกิริยาที่เก้า เอนไซม์ enolase เร่งปฏิกิริยาการดึงน้ำออกจาก 2-ฟอสโฟกลีเซอเรทกลายเป็นฟอสโฟอินอลไพรูเวท ปฏิกิริยาที่สิบ ฟอสโฟอินอลไพรูเวทยกหมู่ฟอสเฟตให้กับ ADP แล้วกลายเป็นไพรูเวท เร่งโดยเอนไซม์ pyruvate kinase ปฏิกิริยานี้ผันกลับไม่ได้ การเผาผลาญกลูโคสไปเป็นไพรูเวทในสภาวะไม่ใช้ออกซิเจนได้พลังงาน 2 ATP/โมลกลูโคส

คาร์โบไฮเดรตที่โมเลกุลใหญ่ เช่น แป้งหรือไกลโคเจน ต้องถูกย่อยสลายโดยกระบวนการฟอสโฟโรไลซิสก่อน โดยใช้เอนไซม์ starch phosphorylase หรือ glycogen phosphorylase กับ P ให้ผลิตภัณฑ์เป็นกลูโคส-1-ฟอสเฟต ซึ่งเมื่อเปลี่ยนเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟตก็จะสามารถเข้า

วิถีไกลโคไลซิส พวกไดแซคคาไรด์ก็ต้องถูกย่อยสลายเป็นโมโนแซคคาไรด์ก่อน โมโนแซคคาไรด์ เช่น ฟรุกโตสเมื่อเกิดฟอสฟอริเลชันเป็นฟรุกโตส-6-ฟอสเฟตก็จะเข้าวิถีไกลโคไลซิสได้เลย แมนโนสเมื่อเกิดฟอสฟอริเลชันเป็นแมนโนส-6-ฟอสเฟต ต้องเปลี่ยนเป็นไอซอซอมเมอร์ฟรุกโตส-6-ฟอสเฟตก่อนจึงสามารถเข้าวิถีไกลโคไลซิสได้ สำหรับกาแลคโตสนั้นจะถูกเปลี่ยนเป็นกลูโคส-1-ฟอสเฟตโดยอาศัยเอ็นไซม์และปฏิกิริยาถึงสี่ขั้นตอนด้วยกัน แล้วกลูโคส-1-ฟอสเฟตเปลี่ยนเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟตซึ่งจะเข้าวิถีไกลโคไลซิสต่อไป

ถ้าหากวิถีไกลโคไลซิสของเม็ดเลือดแดงบกพร่องจะมีผลต่อการขนส่งออกซิเจน กล่าวคือเมื่อเอ็นไซม์ hexokinase ไม่เพียงพอ ปริมาณ 2,3-DPG จะมีน้อย เปอร์เซ็นต์ความอิ่มตัวของออกซิเจนจะสูง แต่ถ้าเอ็นไซม์ pyruvate kinase ไม่เพียงพอ ปริมาณ 2, 3-DPG จะมีมากและเปอร์เซ็นต์ความอิ่มตัวของออกซิเจนจะต่ำ 2, 3-DPG จะไปลดสัมพรรคภาพของโมเลกุลฮีโมโกลบินที่มีต่อออกซิเจน โดยที่ 2, 3-DPG จะไปฝังตัวอยู่ในโพรงตรงกลางโมเลกุลฮีโมโกลบิน ใช้ประจุ  $-4$  ในโมเลกุลจับกับประจุ  $+6$  ของเปปไทด์สายเบต้าสองสาย 2, 3-DPG จะไม่สามารถจับกับออกซิฮีโมโกลบินเพราะโพรงตรงกลางของโมเลกุลฮีโมโกลบินแคบเกินไป เมื่อ 2, 3-DPG จับกับฮีโมโกลบิน ปริมาณฮีโมโกลบินที่จะไปจับออกซิเจนเป็นออกซิฮีโมโกลบินก็น้อยลง การพาออกซิเจนไปเลี้ยงตามเนื้อเยื่อต่าง ๆ ก็น้อยลงด้วย

ไพรูเวทถูกเผาผลาญต่อไปได้อีกสามทาง คือไปเป็นเอทานอลหรือแลคเตทหรืออะเซทิลโคเอ การเปลี่ยนไพรูเวทไปเป็นเอทานอลเกิดในไซโตพลาสซึมของยีสต์และจุลินทรีย์ที่สภาวะไม่ใช้ออกซิเจน การเปลี่ยนจากกลูโคสแรกเริ่มไปจนถึงเอทานอล เราเรียกว่ากระบวนการหมัก การเปลี่ยนไพรูเวทไปเป็นแลคเตทเกิดขึ้นไซโตพลาสซึมของจุลินทรีย์ที่สภาวะไม่ใช้ออกซิเจน และในเนื้อเยื่อสัตว์ชั้นสูงที่มีการใช้ออกซิเจนอย่างจำกัด การเปลี่ยนไพรูเวทไปเป็นอะเซทิลโคเอเกิดในไมโทคอนเดรียที่สภาวะการใช้ออกซิเจน เร่งปฏิกิริยาโดยเอ็นไซม์ pyruvate dehydrogenase complex และโคเอ็นไซม์ห้ำชนิด ให้ผลิตภัณฑ์ที่สำคัญคืออะเซทิลโคเอซึ่งจะเข้าวัฏจักรเครบส์ต่อไป



## คำถามท้ายบท

1. เขียนคำจำกัดความของคำว่าวิถีไกลโคลิซิสและบอกแหล่งที่เกิด
2. ปฏิกริยาใดที่สามารถควบคุมวิถีไกลโคลิซิสทั้งกระบวนการ เพราะเหตุใดบอกเหตุผลด้วย
3. กลูโคสถูกเปลี่ยนเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟตได้โดยเอ็นไซม์ hexokinase หรือ glucokinase ก็ได้ ให้ออกความแตกต่างในการเร่งปฏิกริยาของเอ็นไซม์ทั้งสอง
4. เขียนกลไกการเร่งปฏิกริยาของเอ็นไซม์ aldolase ที่ย่อยสลายฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต (C<sub>6</sub>) ไปเป็น DHAP (C<sub>3</sub>) และกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต (C<sub>3</sub>)
5. ปฏิกริยาเร่งโดยเอ็นไซม์ glyceraldehyde-3-phosphate DH เป็นปฏิกริยาเดียวในวิถีไกลโคลิซิส ที่ให้รีดิวซิงโคเอ็นไซม์ NADH ออกมา จงเขียนกลไกการเร่งปฏิกริยาของเอ็นไซม์นี้
6. เขียนแผนภาพแสดงการเปลี่ยนตำแหน่งของหมู่ฟอสเฟตภายในโมเลกุล โดยการเร่งปฏิกริยาของเอ็นไซม์ phosphoglyceromutase
7. ผลิตผลสุดท้ายที่ได้จากการเผาผลาญกลูโคสที่สภาวะไม่ใช้ออกซิเจนในไซโตพลาสซึมคือผลิตผลใด เขียนสูตรโครงสร้างด้วย
8. คิดพลังงานที่ได้จากการเผาผลาญกลูโคสในวิถีไกลโคลิซิส
9. ปฏิกริยาฟอสโฟริลลีสของไกลโคเจนหมายถึงอะไร
10. โมโนแซคคาไรด์กาแลคโตสเข้าวิถีไกลโคลิซิสได้อย่างไร
11. เขียน oxygen dissociation curve ของเฮลมัดเลือดแดงในยามปรกติ, เมื่อเอ็นไซม์ hexokinase ไม่เพียงพอ และเมื่อเอ็นไซม์ pyruvate kinase ไม่เพียงพอ เปรียบเทียบกันพร้อมคำอธิบาย
12. จากข้อ 11 ความผิดปกติอันเนื่องมาจากการขาดเอ็นไซม์ทั้งสองชนิดมีผลถึงปริมาณเมตาบอไลต์ 2, 3-DPG อย่างไร สัมพันธ์กับการขนส่งออกซิเจนอย่างไร
13. เขียนกราฟแสดงว่า 2, 3-DPG ไปลดสัมพรรคภาพของโมเลกุลฮีโมโกลบินที่มีต่อออกซิเจน และอธิบายว่า 2, 3-DPG ทำการลดสัมพรรคภาพได้อย่างไร
14. 2, 3-DPG จับกับโมเลกุลฮีโมโกลบินอย่างไร
15. ไพรูเวทที่ได้จากวิถีไกลโคลิซิสถูกย่อยสลายต่อไปเป็นอะไรได้บ้าง
16. เขียนกลไกการเร่งปฏิกริยาการเปลี่ยนไพรูเวทไปเป็นอะเซทิลโคเอ โดยเอ็นไซม์ pyruvate dehydrogenase complex และให้รายละเอียดของเอ็นไซม์ตามสมควร
17. กระบวนการหมักเกี่ยวข้องกับวิถีไกลโคลิซิสอย่างไร