

## บทที่ 8

### พลังงานและชีวิต (Energy and Life)

วัตถุประสงค์ เมื่ออ่านบทนี้ตลอดจนทำแบบฝึกหัดแล้ว นักศึกษาจะต้อง

1. อธิบายภาพรวมของการออกซิเดสกูโคลสจนสมบูรณ์ได้
2. แยกแยะเพสทั้งสามของการผลิตพลังงานจากกูโคลสได้ถูกต้องคือ วิดีกลัยโคลาลิส, วภจักรเครบส์ และกูโคลใช้การชนส่งยีเลคตรอน
3. บอกความแตกต่างระหว่างรูปออกซิเดส์ และ รูปรีดิวส์ ของโคลาเฟคเตอร์สองตัวคือ NADH และ FADH<sub>2</sub> ได้
4. แยกแยะจำนวนและชนิดของสมมูลย์พลังงาน ที่ได้มาจากการแต่ละ เพสได้
5. เชียนชั้นตอนที่เกี่ยวข้อง ในการเปลี่ยนไขมูรูเวยไปเป็น acetyl CoA ได้
6. ระบุสถานที่ภายในเซลล์ที่เกิดขบวนการชนส่งยีเลคตรอนได้
7. อธิบายถึงการเกิดควบคู่กันของ ขบวนการออกซิเดทีฟฟอสฟอร์ เลชั่นกับกูโคลใช้การชนส่งยีเลคตรอนได้
8. หาค่าพลังงานที่สิ่งมีชีวิตจะได้รับในรูปของ ATP จากการสลาย กูโคลสได้
9. อธิบายขบวนการเบต้าออกซิเดชั่น ซึ่งใช้ในการสลายไขมันได้
10. หาค่าพลังงานในรูป ATP ที่จะได้จากการสลายกรดไขมันได้



สิ่งมีชีวิตทุกชนิดต้องการพลังงานในการรักษาสภาพความมีชีวิตเอาไว้ โดยถ้าเป็นพวงที่สั่งเคราะห์แสงได้ ก็จะใช้พลังงานจากแสงมาสร้างเป็นกลูโคส แล้วจากนั้นกลูโคสก็จะถูกนำไปใช้ในการสร้างโครงสร้างคาร์บอนของคาร์บอไฮเดรท ในมัน กรณีมีโนและชีวโมเลกุลอื่น ๆ ต่อไป สำหรับสัตว์ซึ่งสั่งเคราะห์แสงไม่ได้ จะได้รับสารเหล่านี้โดยการกินพืชและ/หรือสัตว์ที่กินพืชเป็นอาหารเข้าไปโดยตรง และเมื่อต้องการใช้พลังงาน ก็จะทำได้โดยออกซิไดส์สารอาหารให้กลายเป็นคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ ซึ่งในขั้นตอนการคatabolismนี้จะได้พลังงานออกมามากกว่าส่วนตัวยกัน ส่วนหนึ่งจะเป็นพลังงานที่นำไปใช้ในการทำงานไม่ได้ และจะสูญเสียไปในรูปของความร้อน อีกส่วนหนึ่งคือพลังงานอิสระ (free energy) ซึ่งจะถูกใช้ในการทำงานต่าง ๆ ของเซลล์สิ่งมีชีวิต โดยจะต้องถูกเปลี่ยนรูปไปให้อยู่ในรูปของ ATP ก่อน และ ATP จะเป็นตัวถ่ายทอดพลังงานไปให้แก่ขั้นการที่ต้องการใช้พลังงานอีกทีหนึ่ง

สารอาหารที่เป็นแหล่งพลังงานใหญ่ ๆ ของสิ่งมีชีวิต ได้แก่ คาร์บอไฮเดรทและไขมัน ดังนั้นในบทนี้ จะกล่าวถึงขั้นตอนการสลายสารทั้งสองชนิดนี้ เพื่อให้เกิดพลังงานในรูปของ ATP

## การสลายคาร์บอไฮเดรท

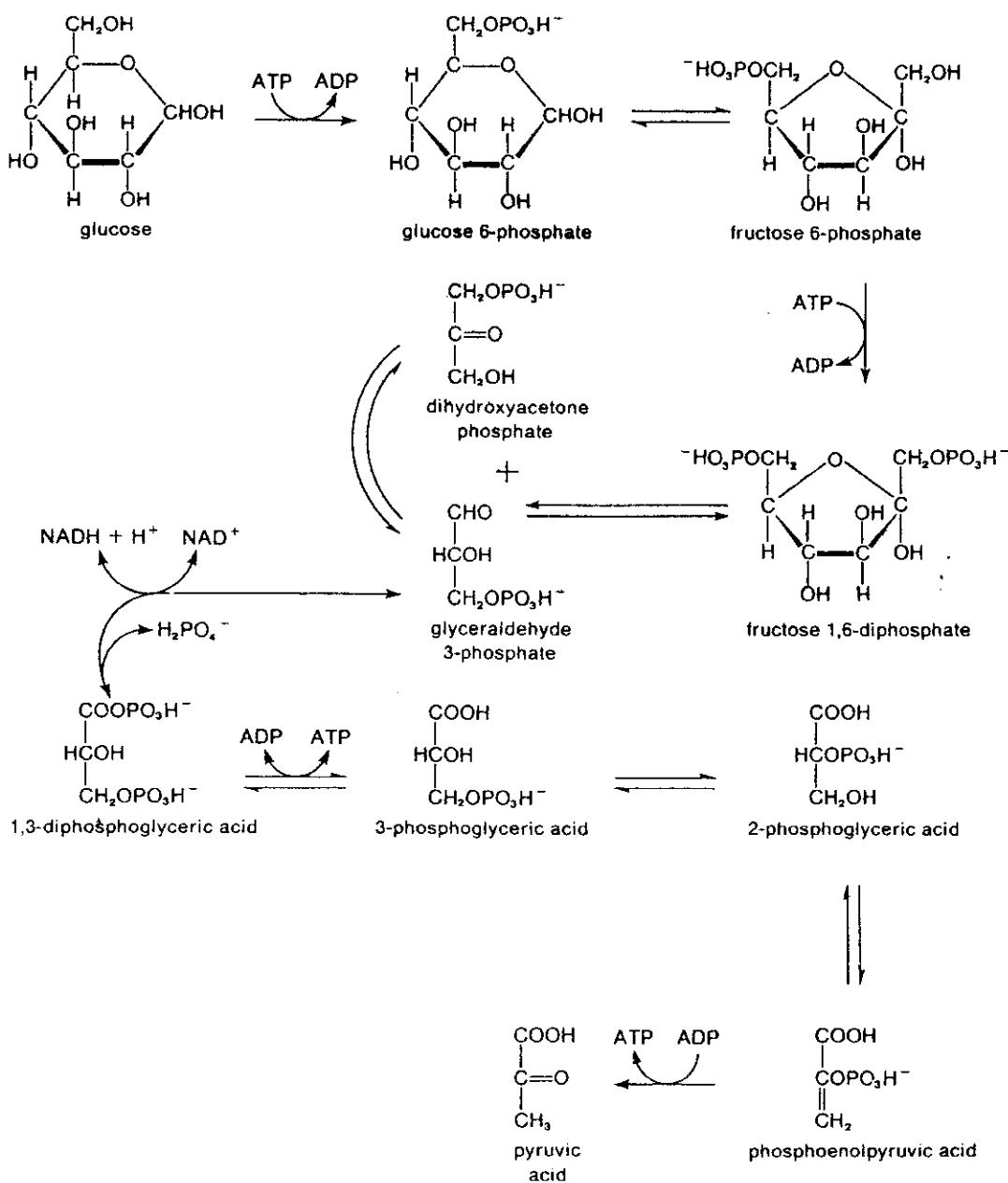
คาร์บอไฮเดรทตัวที่เป็นแหล่งพลังงานสำคัญคือกลูโคส ซึ่งเมื่อร่างกายได้รับเข้าไปแล้ว ก็จะส่งไปตามกระแสเลือดจนกระทั่งถึงเซลล์ แล้วจึงจะถูกออกซิไดส์ภายในเซลล์จนเกิดเป็นคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำในที่สุด

วิธีที่เซลล์ออกซิไดส์กลูโคสจนสมบูรณ์นั้น ถ้าเป็นในสัตว์ที่เชื้ออ๊อกซิเจน (aerobic animal) จะเกิดขึ้นเป็น 3 ระยะคือ

ระยะแรก เป็นการสลายกลูโคสให้ได้ไฟฟ์วีตอัลกออล โดยใช้วิถีกัดลั่ยโคลาลิซิส (glycolysis)  
 ระยะที่สอง เป็นการเปลี่ยนไฟฟ์วีตอัลกออลให้กลายเป็น acetyl CoA  
 ระยะที่สาม acetyl CoA ที่ได้จะเข้าสู่วัฏจักรเครบส์ ซึ่งในวัฏจักรนี้จะทำให้เกิดขบวนการออกซิเดชันของกลูโคสที่สมบูรณ์ขึ้น

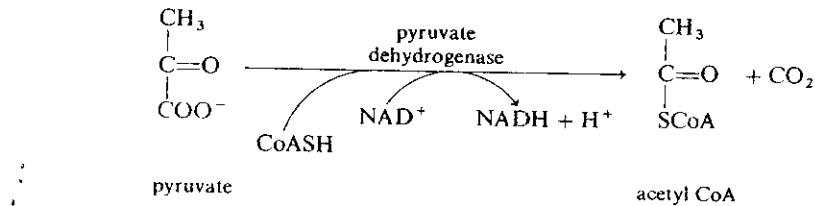
## วิถีกัดลั่ยโคลาลิซิส

วิถีนี้เรียกอีกชื่อว่าวีตี Embden-Meyerhof ตามชื่อนักชีวเคมีชาวเยอรมันสองท่านคือ Otto Embden และ Otto Meyerhof ซึ่งเป็นผู้อธิบายถึงรายละเอียดของวิถีในปีค.ศ. 1919 เป็นขบวนการสลายกลูโคสซึ่งเป็นน้ำตาลที่มีคาร์บอน 6 ตัวให้ได้ 2 โมเลกุลของไฟฟ์วีตอัลกออล ซึ่งมีคาร์บอน 3 ตัว ขั้นตอนของวิถีนี้ (รูปที่ 8-1) เริ่มจาก กลูโคสจะถูกเปลี่ยนให้อยู่ในรูปของฟอสเฟทอะเซโรร์โดยใช้ ATP 1 โมเลกุล จากนั้นจะถูกเปลี่ยนไปเป็นฟรุคโตสแล้วมีการเติมฟอสเฟทอิก 1 หมู่โดยใช้ ATP อีก 1 โมเลกุล ได้เป็นฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟท ซึ่งต่อไปจะแยกตัวออกเป็นไฟฟ์ฟอสเฟทสองตัวด้วยกัน โดยตัวหนึ่งคือกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟท และอีกด้วยหนึ่งคือไดไฮดรอกซีอีโซชีโโนฟอสเฟท ไฟฟ์ฟอสเฟททั้งสองตัวนี้จะเปลี่ยนรูปกลับไปมาซึ่งกันและกันได้ โดยในวิถีกัดลั่ยโคลาลิซิสนี้ ไดไฮดรอกซีอีโซชีโโนฟอสเฟทจะเปลี่ยนมาอยู่ในรูปของกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟท ทำให้ได้น้ำตาลตัวหลังนี้ 2 โมเลกุลด้วยกัน ดังนั้นจากขั้นตอนนี้เป็นต้นไป จำนวนตัวทำปฏิกิริยา (reactant) และจำนวนผลิตภัณฑ์ที่เกิดขึ้นจะต้องคูณด้วย 2 เสมอ กลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟทจะถูกออกซิไดร์เจนไดออกไซด์จัดการ ให้เกิดการรับออกซิลิกตัวหนึ่งคือ 3-ฟอสโฟกลีเซโรเรท ซึ่งในการนี้  $2 \text{NAD}^+$  จะถูกรีดิวส์ไปเป็น  $2\text{NADH} + 2\text{H}^+$  และจะมีการสร้าง ATP ขึ้นมา 2 โมเลกุลด้วย ต่อไป 3-ฟอสโฟกลีเซโรเรทจะมีการจัดเรียงตัวเองใหม่ และจะถูกดึงออกจากโมเลกุลเพื่อให้ได้ฟอสโฟอินอลไฟฟ์วีตอัลกออล เมื่อถึงขั้นตอนนี้แล้ว หมู่ฟอสเฟทจะถูกย้ายไปให้ ADP เพื่อเกิดเป็น ATP อีก 2 โมเลกุล กับไฟฟ์วีตอัลกออลเกิดขึ้น 2 โมเลกุลด้วย ดังนั้นถ้าจะดูว่าวิถีกัดลั่ยโคลาลิซิสให้พลังงานมากน้อยเท่าใด จะพบว่าในการสลายกลูโคส 1 โมเลกุล จะได้พลังงานในรูป ATP เกิดขึ้นทั้งหมด 4 โมเลกุล แต่ในขั้นตอนต้นๆ ของวิถีนี้ได้มีการใช้ ATP ไปรวม 2 โมเลกุล ดังนั้น ATP สุทธิที่ร่างกายได้จริงจะเท่ากับ 2 ATP

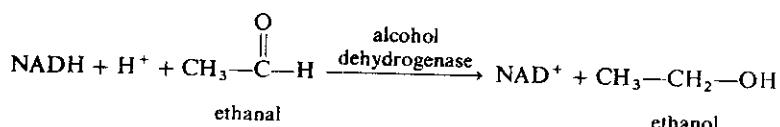
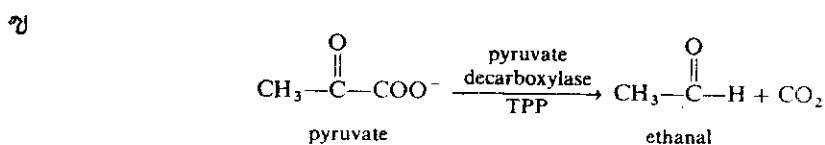
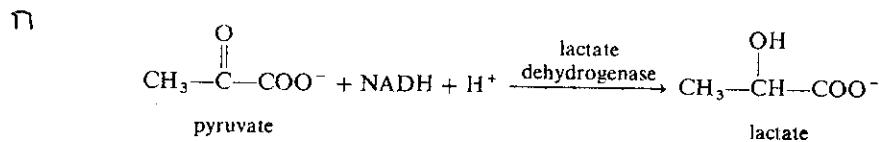


รูปที่ 8-1 รูปแสดงขั้นตอนของวิถีกลั่นโภคไซต์

จากนี้สำคัญในสิ่งมีชีวิตที่ใช้ออกซิเจน ไฟฟ้าเวทก็จะถูกดึงเอาหมุคาร์บอนไดออกไซด์ออกถูกออกซิไಡส์และเติมหมู่ CoA เข้าไป และได้เป็น acetyl CoA ซึ่งจะเข้าสู่วัฏจักรเครบส์ต่อไป



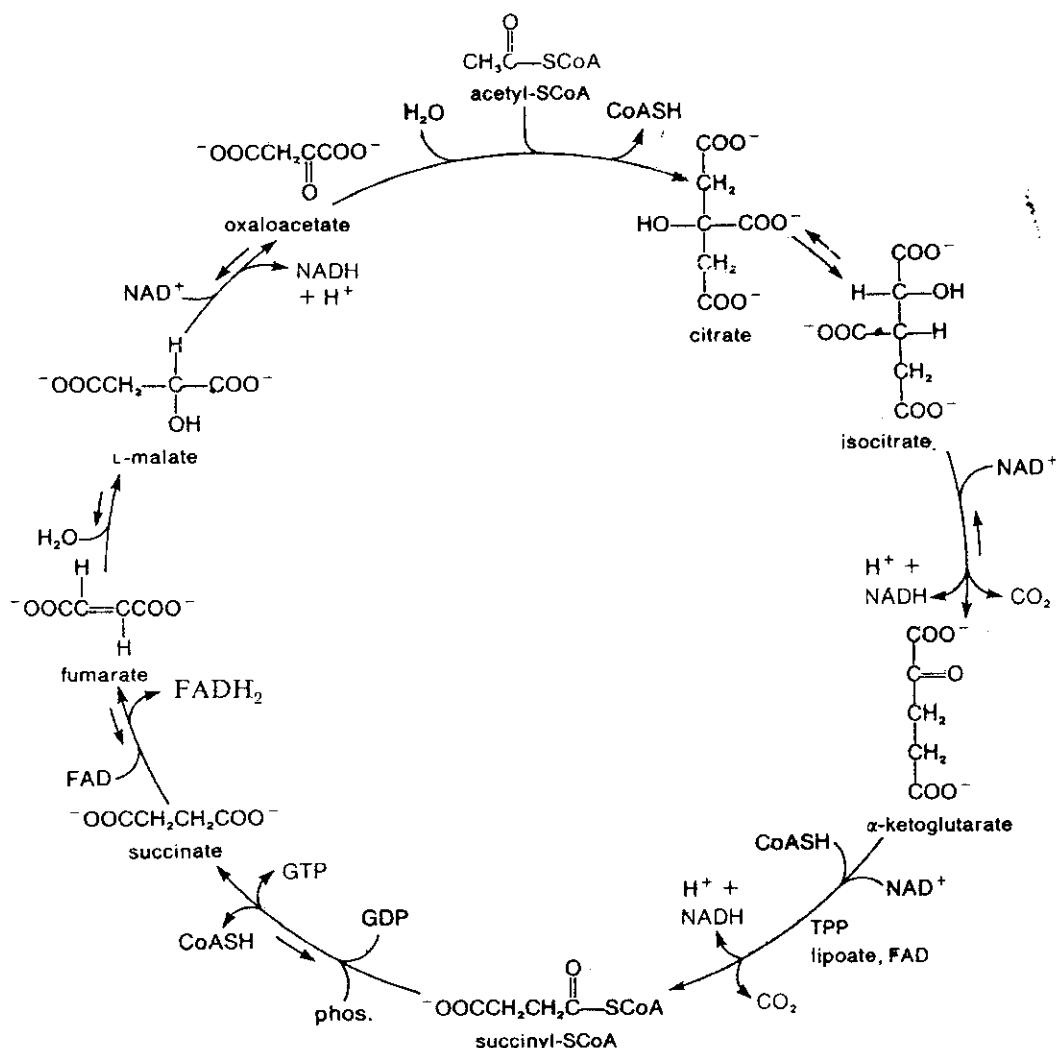
ถ้าเป็นในสิ่งมีชีวิตที่ไม่ใช้ออกซิเจน (anaerobic animal) กลูโคสจะถูกสลายโดยใช้วิธีกลั้ยโคลาลีซิส เช่น กัน แต่เมื่อได้พิรูเวทแล้ว ให้รูเวทจะถูกรีดิวส์ต่อ (รูปที่ 8-2) ให้ได้แอลกอเท หรือไม่ เช่นนั้น ก็จะถูกดึงเอาหมู่คาร์บอนไดออกไซด์ออกก่อน และจึงถูกรีดิวส์ให้ได้ออราโนล (ethanol) สำหรับขบวนการสลายกลูโคสจะได้เป็นเอทานอลนี้ เรียกว่า ขบวนการหมักสุรา (alcohol fermentation)



รูปที่ 8-2 การรีดิวส์พิรูเวทให้ได้เป็นแอลกอเท (ก) หรือเอทานอล (ข)

## วัฏจักรเครบส์

วัฏจักรเครบส์หรือวัฏจักรกรดซิตริก (citric acid cycle) หรือวัฏจักรกรดไตรкарบอยูคิลิก (tricarboxylic acid cycle, TCA cycle) เกิดในไมโตคอนเดรียของเซลล์ ปฏิกริยาในวัฏจักร



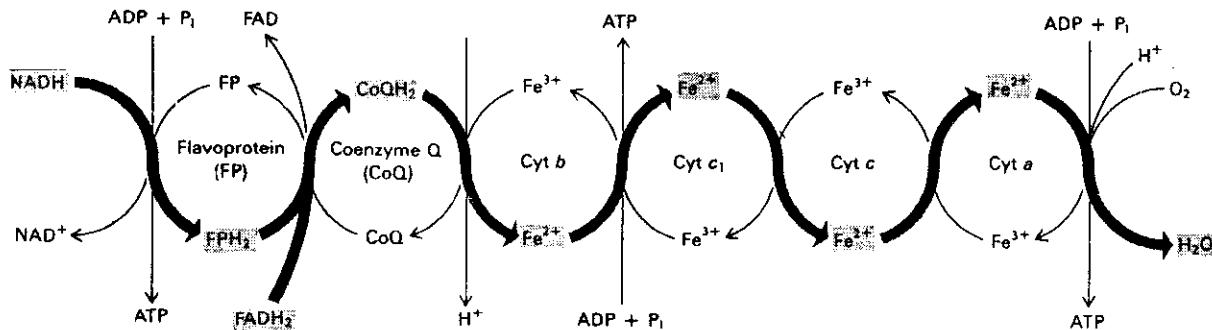
รูปที่ 8-3 รูปแสดงขั้นตอนของวัฏจักรเกรบส์หรือวัฏจักรกรดซิตริก (citric acid cycle)  
โดยเน้นให้เห็นถึงการถ่ายเทองคาร์บอนในวัฏจักร และการเปลี่ยนแปลงของ  
โคเอนไซม์ที่เกิดขึ้น

นี้จะทำให้คาร์บอนของกลูโคสถูกออกซิได้สอย่างสมบูรณ์ จนได้เป็นคาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้น ขั้นตอนของวัฏจักรนี้ (รูปที่ 8-3) เริ่มจากหมู่อเซทิลของ acetyl CoA จะรวมตัวกับการได้คาร์บออกซีลิกที่มีคาร์บอน 4 ตัว ตัวหนึ่งคือออกชาโลอซีเตท ได้เป็นชีเตรทซึ่งเป็นกรดไฮยาคาร์บออกซีลิกที่มีคาร์บอน 6 ตัว แล้วชีเตรทจะเปลี่ยนรูปไปเป็นไอโซชีเตรท ขั้นตอนต่อไปอีก 2 ขั้นตอนจะเป็นปฏิกิริยาออกซิเดชันซึ่งต้องใช้โคเอนไซม์ NAD<sup>+</sup> เป้ามาช่วย แล้วได้ 2 คาร์บอนไดออกไซด์เกิดขึ้น ต่อจากนี้ปฏิกิริยาส่วนที่เหลือของวัฏจักรก็จะเป็นการเปลี่ยน succinyl CoA กลับไปเป็นออกชาโลอซีเตท เพื่อเริ่มวัฏจักรต่อไป ดังนั้นสำคัญทั้งวัฏจักรแล้วจะพบว่า แต่ละรอบของวัฏจักรจะมีการรีดิวส์ 1 FAD และ 3 NAD<sup>+</sup> กับจะได้พลังงานในรูป GTP อีก 1 โมเลกุล

## ออกซิเดทฟอสฟอรีเลชัน (oxidative phosphorylation) และถูกใช้ การขนส่งอีเลคตรอน (electron transport chain)

รีดิวส์โคเอนไซม์ NADH และ FADH<sub>2</sub> ที่ได้จากการลัดวงจรเครนส์ จะมีพลังงานสะสมอยู่ในโมเลกุลในรูปของพลังรีดิวส์ (reducing power) ซึ่งจะถูกใช้ในการรีดิวส์ออกซิเจนให้เป็นน้ำ โดยกระบวนการที่เรียกว่าถูกใช้การขนส่งอีเลคตรอนหรือถูกใช้การหายใจ (respiratory chain) ในขณะเดียวกันนั้น พลังงานจากถูกใช้การขนส่งอีเลคตรอนก็จะถูกนำไปใช้ในการเติมหมู่ฟอสเฟทให้แก่ ADP เพื่อเกิดเป็น ATP โดยกระบวนการออกซิเดทฟอสฟอรีเลชันด้วย เนื่องจากทั้งสองกระบวนการนี้เกิดขึ้นพร้อมๆ กันไป จึงเรียกว่าเป็นกระบวนการที่เกิดควบคู่กัน (coupling process)

ในถูกใช้การขนส่งอีเลคตรอน (รูปที่ 8-4) รีดิวส์โคเอนไซม์จะส่งผ่านอีเลคตรอน 2 ตัวไปตามตัวกลางต่างๆ ของกระบวนการ ซึ่งตัวกลางเหล่านี้จะพบได้ที่เยื่อหุ้มไมโทคอนเดรียชันในของยูคาริโอท ตัวกลางทั้งหมดมีด้วยกัน 6 ตัว ตัวแรกเป็นเอนไซม์ชีมีโคเอนไซม์เกาทีด้อยด้วยอย่างแน่นหนา โครงสร้างของโคเอนไซม์มีลักษณะคล้ายคลึงกับไรโบฟลาวิน (riboflavin) และ FAD ดังนั้นจึงเรียกเอนไซม์ตัวนี้ว่าฟลาโวโปรตีน (flavoprotein) ฟลาโวโปรตีนจะรับ 2 อีเลคตรอนมาจาก NADH ทำให้ NADH กลายเป็น NAD<sup>+</sup> และตัวฟลาโวโปรตีนเองจะ



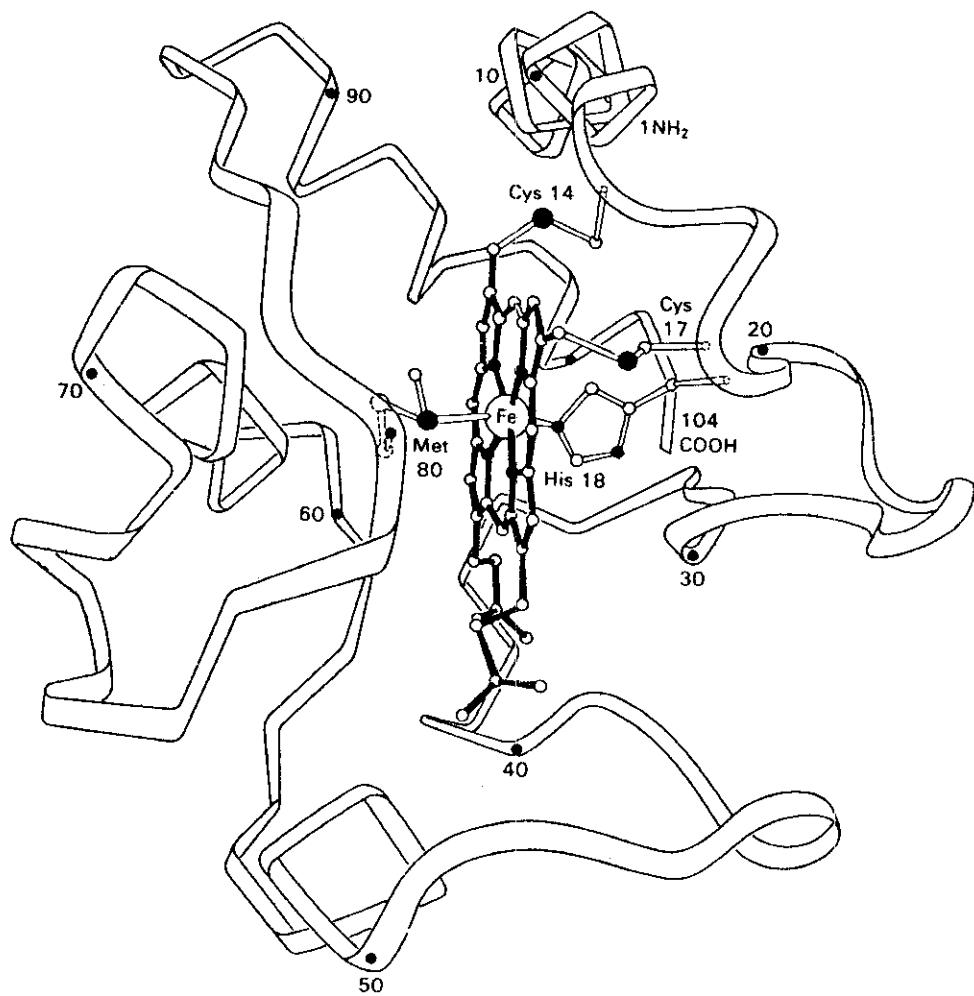
รูปที่ 8 – 4 รูปแสดงถูกใช้การขนส่งอีเลคตรอน ซึ่งเกิดความคุ้นเคยกับขั้นตอนการออกซิเดชันฟอสฟอรีเลชัน ลูกศรที่เป็นเส้นหนาแสดงถึงวิถีทางที่อีเลคตรอนถูกส่งผ่านจากตัวกลางหนึ่งไปยังอีกตัวกลางหนึ่ง จนกระทั่งถึงขั้นตอนสุดท้ายคือ ไซโตคرومออกไซเจนให้เป็นน้ำ

ถูกวีดิวส์ จากนี้ฟลาโวโปรตีนก็จะส่งอีเลคตรอนต่อให้กับตัวกลางตัวที่สองคือโคเอนไซม์ Q เพื่อกลับสู่ส่วนของออกซิไดส์ตามเดิม ส่วนโคเอนไซม์ Q เมื่อรับอีเลคตรอนมาแล้ว ก็จะอยู่ในสภาพรีดิวส์ ดังนั้นก็จะส่งอีเลคตรอนต่อไปยังตัวกลางที่อยู่ถัดไป ซึ่งได้แก่ ไซโตคروم (cytochrome) 4 ชนิดคือ ไซโตคروم b, c<sub>1</sub>, c และ a ตามลำดับ

ไซโตคروم (รูปที่ 8-5) คือโปรตีนที่มีเหล็ก-ชีมคอมเพล็กซ์เป็นส่วนประกอบ ลักษณะจะคล้ายกับที่พบในเอโนโกลบิน แต่ต่างกันตรงที่เหล็กในเอโนโกลบินในสภาพปกติจะอยู่ในสถานะเป็น Fe<sup>2+</sup> ส่วนเหล็กในไซโตคرومจะเปลี่ยนไปนาไตระระหว่าง Fe<sup>2+</sup> และ Fe<sup>3+</sup>

เมื่ออีเลคตรอนถูกส่งมาให้ไซโตคروم b อยู่ในสภาพรีดิวส์แล้ว ไซโตคروم b ก็จะส่งอีเลคตรอนต่อไปให้ไซโตคرومตัวถัด ๆ ไป คือ ไซโตคروم c<sub>1</sub>, c และ a จากนั้นไซโตคروم a ก็จะส่งอีเลคตรอนต่อให้กับออกไซเจน ทำให้ออกไซเจนถูกวีดิวส์เป็นน้ำเกิดขึ้น

ในระหว่างที่มีการขนส่งอีเลคตรอนนี้ จะเกิดพลังงานขึ้นซึ่งมากพอที่จะนำไปทำให้เกิดการเติมหมุนฟอสเฟทให้แก่ ADP เพื่อเกิดเป็น ATP โดยทุก ๆ 1 NADH ที่ถูกออกซิไดส์เป็น NAD<sup>+</sup> ในลูกโซ่การหายใจนี้ จะทำให้เกิด 3 ATP ขึ้นจากออกไซเดที่ฟอสฟอรีเลชัน แต่ถ้า



รูปที่ 8-5 โครงสร้างของไซโตโคโรม c

เป็น  $\text{FADH}_2$  รีดิวส์โคเอนไซม์ตัวนี้เข้าสู่ลูกโซ่การหายใจที่ตำแหน่งหลังจาก NADH เข้าสู่ลูกโซ่ ทำให้ในการออกซิไดส์ 1  $\text{FADH}_2$  เป็น  $\text{FAD}^+$  นั้น ให้พลังงานเพียง 2 ATP เท่านั้น

## พลังงานจากการใบไธเดรท

ถ้าจะสรุปพลังงานที่สิ่งมีชีวิตที่ใช้ออกซิเจนได้รับในรูปของ ATP จากการสลายกลูโคส 1 โมเลกุล จะได้ดังแสดงในตารางที่ 8-1 คือได้รวมทั้งสิ้น 38 ATP

วิธี	ATP ที่ได้
1. กลัยโคไลซิส	2
(เกิด 4 ATP แต่ใช้ไป 2 ATP)	
2. วัฏจักรเครบส์	2
(1 กลูโคสสลายได้ 2 acetyl CoA จึงเข้าวัฏจักรเครบส์ 2 รอบ ดังนั้นได้ 2 GTP ซึ่งเท่ากับ 2 ATP)	
3. ขบวนการออกซิเดทีฟพอสฟอริเลชัน	
3.1 2 NADH จากกลัยโคไลซิส	6
3.2 2 NADH จากการเปลี่ยนไฟฟ้าเวทเป็น acetyl CoA	6
3.3 6 NADH จากวัฏจักรเครบส์	18
3.4 2 $\text{FADH}_2$ จากวัฏจักรเครบส์	—4
	38

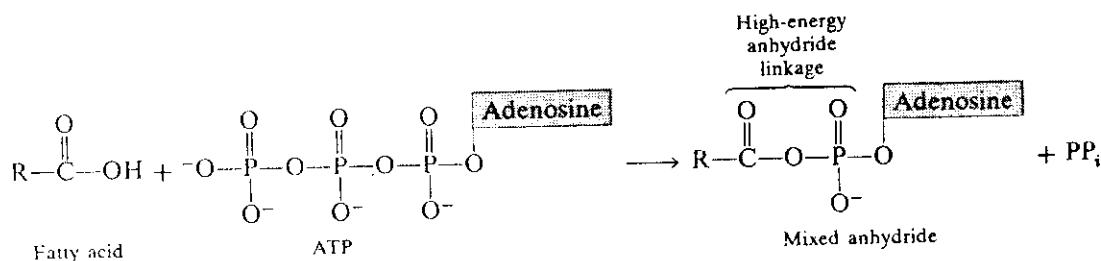
ตารางที่ 8-1 ตารางแสดงจำนวน ATP ที่ได้จากการสลายกลูโคส 1 โมเลกุล ในสิ่งมีชีวิตที่ใช้ออกซิเจน

## การถ่ายไขมัน

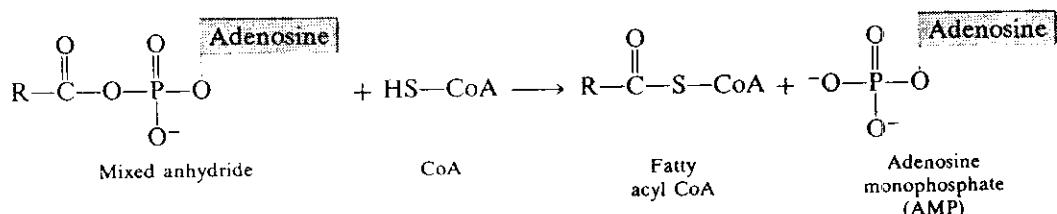
เมื่อสิ่งมีชีวิตต้องการใช้พลังงานนั้น ร่างกายจะทำการถ่ายไขมันมาใช้ก่อนที่จะไปถ่ายโมเลกุลอื่น ๆ เช่น คาร์บอไฮเดรต โดยเมื่อมีความต้องการพลังงานเกิดขึ้น กรดไขมัน (fatty acid) จะถูกขนส่งไปยังเซลล์ที่ต้องการพลังงานนั้น และถูกเปลี่ยนรูปไปเป็น fatty acyl CoA ก่อน จากนั้นจึงจะผ่านเข้าไปในไมโทคอนเดรีย เพื่อเกิดการถ่ายต่อไปได้

กลไกการเกิด fatty acyl CoA นี้ ต้องอาศัยพลังงานจากพันธะฟอสเฟทของ ATP มาช่วยด้วย โดยเริ่มจาก

(i) กรดไขมันจะทำปฏิกิริยากับ ATP ทำให้ ATP แตกออกเป็น AMP และไฟโรฟอสเฟท และส่วน AMP จะเกิดพันธะ anhydride กับกรดไขมัน ซึ่งพันธะนี้จะมีพลังงานสูง



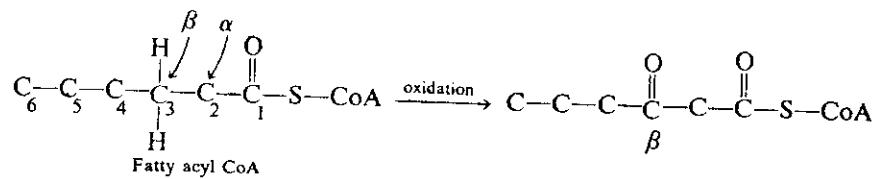
(ii) สารประกอน anhydride จาก (i) จะเข้าทำปฏิกิริยากับหมู่ -SH ของ CoA เกิดเป็น fatty acyl CoA และส่วน AMP จะถูกปล่อยออกเป็นอิสระ พันธะไฟโรอีสเทอร์ของ fatty acyl CoA นี้ก็มีพลังงานสูง เนื่องจากพลังงานบางส่วนในการถ่าย ATP เป็น AMP จะถูกเก็บไว้ที่พันธะนี้



สรุปได้ว่า ในการเปลี่ยนกรดไขมัน 1 โมเลกุลให้เป็น fatty acyl CoA จะต้องสลายพันธะฟอสเฟทที่มีพลังงานสูงไป 2 พันธะด้วยกัน โดยพันธะแรกใช้ในการเปลี่ยน ATP เป็น AMP และพันธะที่สองใช้ในการสลายไฟโบรฟอสเฟทเป็น  $2P_i$

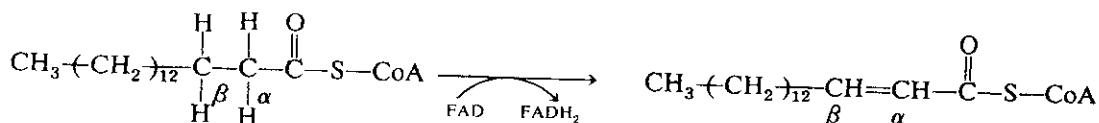
## เบต้าออกซิเดชัน (beta oxidation)

เมื่อ fatty acyl CoA เข้าไปในไมโตคอนเดรียของเซลล์แล้ว ก็จะเกิดการสลายขั้นโดยใช้ขบวนการที่เรียกว่าเบต้าออกซิเดชัน ที่ได้ชื่อเช่นนี้ เพราะในระหว่างขบวนการนี้ คาร์บอนที่ตำแหน่งที่ 3 (หรือตำแหน่งเบต้า) ของกรดไขมันอิมตัวในโมเลกุลของ fatty acyl CoA จะถูกออกซิได้ส์ไปเป็นคิโตน

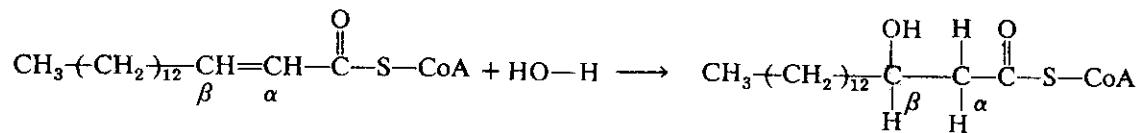


ขบวนการเบต้าออกซิเดชันประกอบขึ้นด้วยปฏิกิริยา 4 ขั้นตอนตัวยกัน ในที่นี้จะยกตัวอย่างการสลาย palmitoyl CoA ซึ่งเป็น fatty acyl CoA ที่เกิดจากกรดพัลմิติก (palmitic acid) ซึ่งมีคาร์บอน 16 ตัว

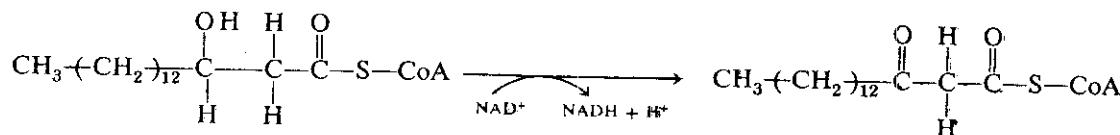
ขั้นตอนที่ 1 เป็นการดึงเอาไฮโดรเจนออก (dehydrogenation) แล้วเกิดเป็นพันธะคู่ระหว่างคาร์บอนตัวที่ 2 และ 3 ของ palmitoyl CoA ขั้นตอนนี้ได้  $1 FADH_2$  ด้วย



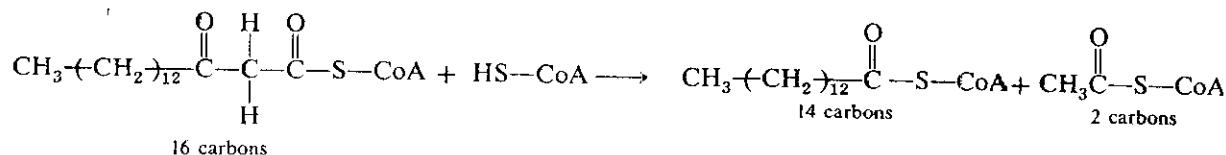
ขั้นตอนที่ 2 จะมีการเติมโมเลกุลของน้ำ (hydration) เข้าไปที่พันธะคู่ที่เกิดขึ้นจากขั้นตอนที่ 1



ขั้นตอนที่ 3 เป็นปฏิกิริยาออกซิเดชัน (oxidation) โดยหมู่ไฮดรอฟอฟิลที่ตำแหน่งเบต้าจะถูกออกซิได้ส์ให้เป็นคีโตน ขั้นตอนนี้ทำให้ได้ 1 NADH ด้วย



ขั้นตอนที่ 4 เป็นการตัดพันธะคาร์บอนระหว่างคาร์บอนตัวที่ 2 และ 3 ออก (carbon-carbon bond cleavage) ทำให้ได้ acetyl CoA และ fatty acyl CoA ตัวใหม่ที่มีคาร์บอนน้อยลงกว่าเดิม 2 ตัวเกิดขึ้น ปฏิกิริยานี้ต้องใช้ CoA 1 โมเลกุลแต่ไม่ต้องใช้พลังงานจาก ATP เลย



จากนี้ fatty acyl CoA ตัวที่สั้นลงนี้ก็จะเข้าสู่ขั้นการเบต้าออกซิเดชันรอบใหม่อีก จนกว่าจะถลายได้เป็น acetyl CoA ทั้งหมด โดยที่แต่ละรอบของเบต้าออกซิเดชัน จะให้ acetyl CoA, NADH และ FADH<sub>2</sub> อย่างละ 1 โมเลกุล จนกระทั่งเมื่อ fatty acyl CoA เหลือการบอนเพียง 4 ตัวในโมเลกุลแล้ว ก็จะเข้าสู่ขั้นการเบต้าออกซิเดชันรอบสุดท้าย ซึ่งในขั้นตอนที่ 3 จะได้ acetoacetyl CoA เกิดขึ้น แล้วเข้าสู่ขั้นตอนที่ 4 ต่อไป คือทำปฏิกิริยากับ CoA เพื่อเกิดเป็น acetyl CoA ซึ่งในครั้งนี้จะได้ acetyl CoA 2 โมเลกุลด้วยกัน สรุปได้ว่า การถลายน้ำมัน 1 โมเลกุล จะต้องเข้าสู่ขั้นการเบต้าออกซิเดชัน 7

รอบ แล้วได้ acetyl CoA 8 มोเลกุล กับ NADH และ FADH<sub>2</sub> อีกอย่างละ 7 มोเลกุล ร้าจะคิดเป็นพลังงานในรูปของ ATP ก็จะได้ตั้งแสดงในตารางที่ 8-2 คือได้รวมทั้งสิ้น 129 ATP ทั้งนี้โดยคิดว่าในตอนเปลี่ยนกรดพัลเมติกให้เป็น palmitoyl CoA นั้น ต้องสลายพันธะฟอสเฟท ไป 2 พันธะด้วยกัน ซึ่งมีค่าเท่ากับการสลาย 2 ATP ไปเป็น 2 ADP + 2P<sub>i</sub>

วิธี	ATP ที่ได้
1. ขบวนการเบต้าออกซิเดชัน	-2
(ตอนเปลี่ยนกรดพัลเมติกเป็น palmitoyl CoA ต้องใช้พลังงานเท่ากับสลาย 2ATP)	
2. วัฏจักรเครบส์	8
(acetyl CoA 8 มोเลกุลจากเบต้าออกซิเดชัน จะเข้าสู่วัฏจักรเครบส์ 8 รอบ)	
3. ขบวนการออกซิเดทีฟฟอสฟอริเลชัน	
3.1 7 NADH จากเบต้าออกซิเดชัน	21
3.2 7 FADH <sub>2</sub> จากเบต้าออกซิเดชัน	14
3.3 24 NADH จากวัฏจักรเครบส์ 8 รอบ	72
3.4 8 FADH <sub>2</sub> จากวัฏจักรเครบส์ 8 รอบ	<u>16</u>
	129

ตารางที่ 8-2 ตารางแสดงจำนวน ATP ที่ได้จากการสลายกรดพัลเมติก 1 มोเลกุลอย่างสมบูรณ์ ในสิ่งมีชีวิตที่ใช้ออกซิเจน

การสลายกรดไขมันออกจากราชให้พลังงานอย่างมากมายกับเซลล์แล้ว ยังมีผลพลอยได้อีกคือ NADH และ FADH<sub>2</sub> ที่เกิดขึ้นจะเข้าสู่ลูกโซ่การหายใจเพื่อรีดิวส์ออกซิเจนให้เกิดเป็นน้ำ สัตว์บางชนิดเช่นอูฐ ได้อาศัยผลพลอยได้นี้นำมาใช้เป็นประโยชน์คือ ในขณะปกติอูฐจะกินสะสومอาหารไว้ที่หนอกในรูปของไขมัน ซึ่งจะถูกสลายนำมาใช้มืออูฐต้องอยู่ในทะเลรายนาน ๆ ไขมันนี้จะให้ทั้งพลังงานและน้ำอย่างเพียงพอแก่อูฐ ทำให้มันสามารถดำรงชีวิตอยู่ในสภาพแห้งแล้งได้นานกว่าสัตว์อื่น

## สรุปเนื้อหาสาระสำคัญ

การนำไปใช้เครื่องตัวที่เป็นแหล่งพลังงานสำคัญของสิ่งมีชีวิตได้แก่ กูโคส เมื่อร่างกายต้องการใช้พลังงาน กูโคสก็จะถูกย่อยสลายออกเป็นระยะๆ จนกว่าจะสมบูรณ์ ระยะแรกของการย่อยสลายได้แก่ วิถีกลัพโคลิสซิส วิถีนี้จะเปลี่ยนน้ำตาลเยกโซลให้ได้เป็นไฟรูเวท โดยเมื่อสิ้นสุดวิถีแต่ละรอบ จะได้ ATP และ NADH อย่างละ 2 โมเลกุล กลัพโคลิสซิสแบ่งได้เป็น 2 ช่วง คือช่วงแรกซึ่งเป็นช่วงของน้ำตาลเยกโซลนั้น จะเป็นช่วงที่มีการใช้พลังงานในรูปของ ATP ส่วนช่วงหลังซึ่งเป็นช่วงของน้ำตาลไฟรูเวท จะเป็นช่วงของการได้พลังงานในรูปของ ATP มากขึ้น ในวิถีกลัพโคลิสซิสซึ่งมีอยู่ทั้งหมด 10 ขั้นตอนย่อยด้วยกันนั้น จะมีอยู่ 3 ขั้นตอนย่อยที่ผันกลับไม่ได้ ขั้นตอนย่อยเหล่านั้นได้แก่ ขั้นตอนที่ได้กูโคส-6-ฟอสเฟท, ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟท และไฟรูเวทออกมาเป็นผลิตภัณฑ์

เมื่อได้ไฟรูเวทแล้ว ก็จะเข้าสู่ระยะที่สองต่อไป โดยถ้าเป็นในสิ่งมีชีวิตที่ไม่ใช้ออกซิเจน ไฟรูเวทจะถูกปรับตัวส์ต่อให้ได้กรดแลคติกหรือเอทานอล แต่ถ้าเป็นสิ่งมีชีวิตที่ใช้ออกซิเจน ไฟรูเวทจะถูกออกซิไดส์ให้ได้เป็น acetyl CoA

acetyl CoA ที่เกิดขึ้นจะเข้าสู่ระยะที่สามของการย่อยสลายต่อไป โดยใช้วัฏจักรเครบส์ (หรืออีกชื่อหนึ่งว่าวัฏจักรกรดอะซิติก หรือวัฏจักรกรดไฟร์บาร์บอชลิก) ซึ่งมีทั้งหมด 8 ขั้นตอนย่อย อินเทอร์มีเดียที่พบในวัฏจักรนี้ 1 รอบเรียงตามลำดับจะได้แก่ acetyl CoA → ชีเตอร์ → ไอโซชีเตอร์ → อัลฟ้าคิโตกูต้าเรท → succinyl CoA → ชัคซิเนท → ฟูมาเรท → มาเลท → ออกชาโลชีเตอร์ เมื่อจบวัฏจักรแต่ละรอบจะได้พลังงานในรูป GTP ออกมาก 1 โมเลกุล และจะได้ FADH<sub>2</sub> และ NADH อีก 1 และ 3 โมเลกุลตามลำดับ

ริบิวส์โคเอนไซม์ NADH และ FADH<sub>2</sub> ที่ได้จากทั้งวิถีกลัพโคลิสซิสและวัฏจักรเครบส์ จะถูกใช้ต่อไปในการรีบิวส์ออกซิเจนให้เป็นน้ำ ด้วยกระบวนการที่เรียกว่าถูกโซ่การชนส่งอีเลคตรอน(หรือถูกโซ่การหายใจ) พลังงานที่ได้ออกมาจะถูกนำไปใช้ในการเติมหมุนฟอสเฟทให้ ADP กลายเป็น ATP ซึ่งเรียกว่ากระบวนการออกซิเดททีฟฟอส

ฟอร์เลชัน โดยทุกๆ 1 NADH จากสูญเสียการหายใจ จะทำให้เกิด 3 ATP ขึ้นจากออกซิเดทีฟฟอสฟอร์เลชัน แต่ในกรณีของ  $\text{FADH}_2$  นั้น 1  $\text{FADH}_2$  จะให้พลังงานเพียง 2 ATP เท่านั้น อนึ่ง ขบวนการทั้งสองที่กล่าวถึงหลังสุดนี้จะเกิดขึ้นพร้อมๆ กันไป จึงเรียกว่าเป็นขบวนการที่เกิดควบคู่กัน (coupling process)

แหล่งพลังงานอีกแหล่งหนึ่งของสิ่งมีชีวิต ได้แก่ไขมัน โดยเมื่อมีความต้องการพลังงานเกิดขึ้น กรดไขมันจะถูกเปลี่ยนรูปไปเป็น fatty acyl CoA เสียก่อน แล้วจึงผ่านเข้าไปในไมโตคอนเดรีย เพื่อเข้าสู่ขบวนการสลายที่เรียกว่าเบต้าออกซิเดชัน ที่ได้ชื่อเช่นนี้ เพราะ ในระหว่างขบวนการ คาร์บอนที่ตำแหน่งเบต้า(ตำแหน่งที่ 3)ของกรดไขมันอิมตัวในโมเลกุลของ fatty acyl CoA จะถูกออกซิเดตไปเป็นคีโตэн ทุกๆ 1 รอบของเบต้าออกซิเดชันจะให้ acetyl CoA, NADH และ  $\text{FADH}_2$  อย่างละ 1 โมเลกุล กรดไขมันแต่ละตัวเมื่อจะถูกสลาย จะเข้าสู่ขบวนการนี้ก่อรอบ ก็ชึ้นอยู่กับความยาวของกรดไขมันตัวนั้น NADH และ  $\text{FADH}_2$  ที่เกิดขึ้นทั้งหมด จะถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานในรูปของ ATP อีกทอดหนึ่งต่อไป

## คำถ้ามห้ายบท

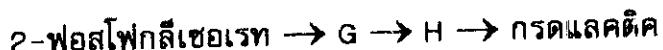
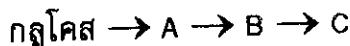
1. จงเขียนสมการเคมีโดยรวม (overall equation) ของขบวนการกลั่นโคโลสิส
2. ชั้นตอนอย่างที่ 1, 3 และ 10 ของขบวนการกลั่นโคโลสิส มีความเหมือนกันในแต่
3. มีเหตุผลอย่างไรที่ทำให้อินเทอร์มีเดียทของวิตีกลัลโคโลสิส ไม่ออกไปจากเซลล์
4. วิตีกลัลโคโลสิสสามารถที่จะเกิดในพิศทางที่ย้อนกลับได้หรือไม่ กล่าวคือไฟว์เวท จะถูกเปลี่ยนไปเป็นกรูโคสได้หรือไม่
5. เนื่องจากวัฏจักรเครบส์ถูกจัดเป็นส่วนหนึ่งของขบวนการหายใจ ดังนั้นออกซิเจน จะเข้ามาเกี่ยวซึ่งโดยตรงในปฏิกริยาใดของวัฏจักรนี้บ้างหรือไม่
6. จงเขียนสมการเคมีโดยรวมของวัฏจักรเครบส์ 1 รอบ และจงอธิบายถึงการเปลี่ยนแปลงทางเคมีที่เกิดขึ้นด้วย
7. ในแต่ละรอบของวัฏจักรเครบส์ จะได้พลังงานออกมาทั้งหมดเพียง 1 GTP จากชั้นตอนการเกิดซัคชิเนท ใช่หรือไม่
8. ทำไนในสภาวะที่ไร้ออกซิเจน (anaerobic condition) วัฏจักรเครบส์จะหยุดลง แต่กลัลโคโลสิสยังทำงานได้
9. คาร์บอน 2 จะตอบที่เข้าสู่วัฏจักรเครบส์ในรูปของ acetyl CoA นั้น จะออกมาจากวัฏจักรในรูปของสารใด
10. ตัวรับอีเลคตรอนตัวสุดท้ายที่ป่วยถูกใช้การหายใจคือตัวใด? และผลิตภัณฑ์สุดท้ายที่เกิดขึ้นคืออะไร?
11. จงบอกชื่อสิมโปรดีนที่ไม่ใช่ไซโตโครมมาสัก 2 ชื่อ
12. การส่งผ่านอีเลคตรอนโดย  $\text{NAD}^+/\text{NADH}$  จะถูกวัดได้อย่างไร
13.  $\text{FADH}_2$  จากเบต้าออกซิเดชั่นจะถูกเปลี่ยนกลับเป็น FAD ได้ที่ไหนและอย่างไร
14. กรดไขมันอิมตัวตัวหนึ่งมีทั้งหมด 19 คาร์บอน จงหาว่า
  - ก. ถ้าจะออกซิได้ส์กรดไขมันตัวนี้อย่างสมบูรณ์ จะต้องใช้ขบวนการเบต้าออกซิเดชั่นทั้งหมดกี่รอบด้วยกัน

- ช. จากข้อ ก. จะได้ acetyl CoA เกิดขึ้นทั้งหมดเป็นจำนวนเท่าไร  
ค่าถูกต้องแต่ละข้อ 15- 22 จงเลือกข้อย่อที่ถูกต้องที่สุดเพียงข้อเดียวเป็นคำตอบ
15. ขบวนการกลั่ยโคลัมบิสที่เกิดในสภาวะไม่มีออกซิเจนนั้น ไฟรูเวทจะไม่สะสมอยู่  
 เพราะ
- ก. เอนไซม์แอลกอเตทดีไซด์โรจีเนสจะว่องไวมาก
  - ข. ไฟรูเวทจะไปออกซิไดส์ NADH ที่ถูกผลิตขึ้นมาจากการทำงานของกลีเซอ  
 ราลตี้ไฮด์-3-ฟอสเฟท ดีไซด์โรจีเนส
  - ค. อัตราส่วนระหว่าง NADH/NAD<sup>+</sup> จะต่ำ
  - ง. ไฟรูเวทจะถูกเปลี่ยนไปเป็น acetyl CoA โดยไฟรูเวทดีไซด์โรจีเนส
16. วัฏจักรเครบส์จะให้พลังงานออกมาในหลายรูปแบบ ตามว่าพลังงานในรูปแบบที่  
 เป็น high-energy phosphate compound จะถูกปล่อยออกมานั้นตอนใด
- ก. อัลฟารีโตกฤตาเรท → ชัคชีเนท
  - ข. ชัคชีเนท → ฟูมาเรท
  - ค. ฟูมาเรท → มาเลท
  - ง. มาเลท → ออกซิโลชีเนท
17. ข้อมูลเกี่ยวกับพลังงานอิสระของ 2 ขั้นตอนย่อยในกลั่ยโคโลสิส มีดังนี้
- (i) glyceraldehyde-3-phosphate + NAD<sup>+</sup> + P<sub>i</sub> ⇌  

$$1,3\text{-diphosphoglycerate} + \text{NADH} + \text{H}^+ : \Delta G^\circ = +1.5 \text{ kcal/mol}$$
  - (ii) 1,3-diphosphoglycerate + ADP ⇌  

$$3\text{-phosphoglycerate} + \text{ATP} : \Delta G^\circ = -4.5 \text{ kcal/mol}$$
- จากข้อมูลดังกล่าว เมื่อเปลี่ยน glyceraldehyde-3-phosphate ไปเป็น 3-phosphoglycerate การเปลี่ยนแปลงพลังงานอิสระทั้งหมดจะเป็นเท่าไร
- ก.  $\Delta G^\circ = -6.0 \text{ kcal/mol}$
  - ข.  $\Delta G^\circ = +6.0 \text{ kcal/mol}$
  - ค.  $\Delta G^\circ = -3.0 \text{ kcal/mol}$
  - ง.  $\Delta G^\circ = +3.0 \text{ kcal/mol}$

18. ในวิถีกลัย์โคลัยชิสข้างล่างนี้ ATP จะถูกผลิตขึ้นที่ชั้นตอนใด



- ก.  $\text{A} \rightarrow \text{B}$       ข.  $\text{C} \rightarrow \text{D}$       ค.  $\text{E} \rightarrow \text{F}$       ง.  $\text{G} \rightarrow \text{H}$

19. ปฏิกริยาในข้ออย่างใดที่ทำให้เกิดไอยเมอร์ขึ้น

- ก. กลูโคส-6-ฟอสเฟท  $\leftrightarrow$  พรุคโตส-6-ฟอสเฟท  
ข. 1,3-ไดฟอสฟอกลีเซอเรท  $\leftrightarrow$  3-ฟอสฟอกลีเซอเรท  
ค. กลูโคส  $\leftrightarrow$  กลูโคส-6-ฟอสเฟท  
ง. 2-ฟอสฟอกลีเซอเรท  $\leftrightarrow$  3-ฟอสฟอกลีเซอเรท

20. การออกซิไดส์สับสเตรทตัวใดในวัฏจักรเครบส์ข้างล่างนี้ ที่จะทำให้ได้สมมูลย์รีดิวชิงเกิดขึ้น

- ก. ชีตรทร.    ข. มาเลಥ    ค. ฟูมาเรท    ง. ออกชาโลอีเตท

21. ในแต่ละรอบของเบต้าออกซิเดชัน จะทำให้เกิดสารประกอบข้างล่างนี้ขึ้นทุกตัวยกเว้น

- ก. NADH    ข. acetyl CoA    ค. น้ำ    ง. fatty acyl CoA

22. ข้อใดผิดเกี่ยวกับเบต้าออกซิเดชัน

- ก. มีการดึงไอยดรอเจนออกจาก fatty acyl CoA ester โดยใช้เอนไซม์ที่มี FAD เป็นส่วนประกอบ และทำให้เกิดอนุพันธ์ที่ไม่อิมตัวระหว่างตำแหน่งอัลฟ่าและเบต้า  
ข. มีการเติมน้ำให้สารประกอบ fatty acyl และทำให้เกิดสารประกอบไอยดรอเจชี  
ค. มีการดึงไอยดรอเจนออก โดยใช้  $\text{NAD}^+$  มาช่วย และทำให้เกิดอนุพันธ์เบต้าคิโเตอีซิส  
ง. มีการตัดสารประกอบเบต้าคิโเตอีซิลออก และได้อีเทกและอนุพันธ์เออีซิลที่มีคาร์บอนห้อยลง 2 อะตอม

