

บทที่ 10

เมตาโบลิซึมของแบคทีเรีย : การสร้างพลังงาน

ขบวนการทุกอย่างที่เกิดขึ้นโดยระบบทางชีววิทยาอาจกล่าวได้ว่าเป็นผลทางตรง หรือทางอ้อมจากปฏิกิริยาเคมีต่าง ๆ แม้แต่รูปร่างของแบคทีเรียก็ขึ้นอยู่กับปฏิกิริยาเคมีรูปร่างของแบคทีเรียเกิดขึ้นโดยโครงสร้างซึ่งแข็งของ peptidoglycan ที่เป็นส่วนประกอบของผนังเซลล์ แต่ peptidoglycan เป็นโครงสร้างซึ่งถูกสังเคราะห์ขึ้นโดยลำดับของปฏิกิริยาเคมีที่ต่อเนื่องกัน คำว่าเมตาโบลิซึม (metabolism) หมายถึงกิจกรรมทางเคมีอย่างมีระเบียบทุกอย่างซึ่งเกิดขึ้นโดยเซลล์ แบ่งออกได้เป็นสองแบบใหญ่คือ การสร้างพลังงานและการใช้พลังงาน พลังงานคือความสามารถในการทำงานและงานของเซลล์แบคทีเรียนั้นมีหลายแบบอย่าง พลังงานถูกใช้เพื่อการก่อสร้างส่วนต่าง ๆ ทางสรีรวิทยาของเซลล์ เช่น ผนังเซลล์หรือเยื่อหุ้มเซลล์ ถูกใช้เพื่อการสังเคราะห์เอนไซม์ กรดนิวคลีอิก โพลีแซ็กคาไรด์ และองค์ประกอบทางเคมีอื่น ๆ ถูกใช้เพื่อการซ่อมแซมส่วนที่เสียหาย และถูกใช้เพื่อการรักษาสถานะสภาพความเป็นอยู่ของเซลล์เช่นเดียวกับ เพื่อการเจริญเติบโตและขยายพันธุ์ พลังงานมีความจำเป็นต่อการสะสมอาหารบางอย่าง เพื่อทำให้มีความเข้มข้นสูงในเซลล์และเพื่อกำจัดสารบางอย่างออกจากเซลล์ และพลังงานมีความจำเป็นต่อการเคลื่อนที่ของเซลล์ เพื่อสนองต่อกิจกรรมซึ่งมากมาย พลังงานจำนวนมากจะต้องถูกจัดเตรียมขึ้น ภายใต้ภาวะซึ่งเหมาะสมพบว่าแบคทีเรียบางอย่างสามารถทำให้เกิดปฏิกิริยากับสารอาหารได้ในปริมาณเท่ากับน้ำหนักตัวเพื่อสร้างพลังงานเพียงชั่วระยะเวลาไม่กี่วินาที เซลล์แบคทีเรียอาจเปรียบเสมือนไดนาโมของการสร้างพลังงานขนาดใหญ่

หลักการพื้นฐานเกี่ยวกับพลังงาน

แบคทีเรียส่วนใหญ่ได้รับพลังงานโดยการทำให้เกิดปฏิกิริยาเคมีต่าง ๆ ซึ่งปลดปล่อยพลังงาน แบคทีเรียบางชนิดสามารถใช้แสงเป็นแหล่งของพลังงาน แม้แต่ในกรณีเช่นนี้พลังงานแสงก็ยังคงต้องถูกเปลี่ยนไปเป็นพลังงานทางเคมีจึงจะอยู่ในรูปแบบที่เซลล์นำไปใช้งานได้

ในปฏิกิริยาเคมีต่าง ๆ มีความสัมพันธ์เกี่ยวข้องกับพลังงานทั้งในแง่ที่ถูกดูดซับหรือถูกปลดปล่อยปริมาณพลังงานที่ถูกดูดซับหรือถูกปลดปล่อยในระหว่างการเกิดปฏิกิริยา หมายถึงการเปลี่ยนแปลงพลังงานอิสระ (AG หรือ AF) ของปฏิกิริยา พลังงานอิสระที่ถูกเปลี่ยนแปลงอาจถือได้ว่าเป็นพลังงานซึ่งมีประโยชน์ AG อาจถูกแสดงออกในรูปของความร้อนซึ่งมีหน่วยเป็นแคลอรี (calory)

อย่างไรก็ตามการกำหนดเช่นนี้เป็นเพียงเพื่อความสะดวกเท่านั้นเนื่องจากพลังงานอิสระไม่ได้อยู่ในรูปของความร้อนเสมอไปแต่อาจอยู่ในรูปของพลังงานเคมีก็ได้ ถ้า AG ของปฏิกิริยาเคมีที่มีค่าเป็นลบ เช่น -8000 แคลอรี ปฏิกิริยาจะปลดปล่อยพลังงาน (exergonic reaction) ถ้า AG ของปฏิกิริยามีค่าเป็นบวก เช่น +3000 แคลอรี ปฏิกิริยานี้จะต้องการพลังงาน (endergonic reaction)

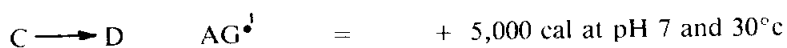
ความเข้มข้นของสารปฏิกิริยามีผลต่อค่า AG ของปฏิกิริยาเคมี ดังนั้นเพื่อให้สามารถเปรียบเทียบพลังงานในระหว่างปฏิกิริยาต่าง ๆ ได้อย่างถูกต้องสมบูรณ์จึงต้องใช้พื้นฐานอย่างเดียวกัน เพื่อจุดประสงค์ของการเปรียบเทียบจึงถือว่าความเข้มข้นของสารปฏิกิริยาทั้งหมดในภาวะคงที่เท่ากับ 1.0 โมลาร์ (Molar) หรือหมายถึงความเข้มข้นมาตรฐาน

ภายใต้ภาวะต่าง ๆ ของความเข้มข้นมาตรฐาน การเปลี่ยนแปลงพลังงานอิสระ (AG) ของปฏิกิริยาถูกกำหนดเป็น AG° หรือกล่าวอีกนัยหนึ่งคือ ภายใต้ภาวะมาตรฐาน $AG = AG^\circ$ นอกจากนี้อุณหภูมิและพีเอช (pH) ยังมีผลต่อค่า AG° ของปฏิกิริยา ในการเปรียบเทียบพลังงานของสองปฏิกิริยาโดยเปรียบเทียบค่า AG° จะต้องแน่ใจว่าได้ใช้ภาวะของพีเอชและอุณหภูมิเหมือนกัน เมื่อเขียนค่า AG° ของปฏิกิริยาจะต้องเขียนบอกค่าพีเอชและอุณหภูมิที่ทำการตรวจสอบไว้ด้วยเสมอ

ค่า AG° หรือการเปลี่ยนแปลงพลังงานอิสระมาตรฐานสามารถคำนวณได้จากค่าความสมดุลคงที่ (equilibrium constant) ของปฏิกิริยาเคมีที่เกิดขึ้นภายใต้ภาวะมาตรฐานของอุณหภูมิ ความดัน และความเข้มข้นขององค์ประกอบต่าง ๆ อย่างไรก็ตามในบางกรณีค่าความสมดุลคงที่ของปฏิกิริยาอาจไม่สามารถวัดได้จึงต้องใช้วิธีการอื่นเพื่อตรวจสอบพลังงานที่ถูกปลดปล่อยออกมาจากปฏิกิริยา กรณีเช่นนี้มักเกิดขึ้นกับปฏิกิริยา oxidation-reduction เนื่องจากปฏิกิริยาพวกนี้จะต้องอาศัยการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอน ดังนั้นจึงจำเป็นจะต้องรู้ถึงวิธีการคำนวณการเปลี่ยนแปลงพลังงานอิสระจากการเปลี่ยนระดับพลังงานศักย์ (potential energy) ของอิเล็กตรอน หรือจากความต่างศักย์ไฟฟ้าระหว่างระบบ oxidation-reduction ทั้งสอง ในการศึกษาวิชาจุลชีววิทยาเบื้องต้นยังไม่จำเป็นต้องก้าวลึกเข้าไปถึงวิธีการคำนวณในเรื่องนี้แต่กล่าวไว้เพียงเพื่อให้เข้าใจถึงพลังงานที่จุลินทรีย์ได้รับ

สำหรับชีวิตของแบคทีเรียมีความจำเป็นต้องใช้พลังงานที่ถูกปลดปล่อยออกมาจาก exergonic reaction ไปใช้ในการทำให้เกิดปฏิกิริยา endergonic reaction และสิ่งมีชีวิตก็มีกลวิธีการทำให้ปฏิกิริยา endergonic เกิดขึ้นคู่ควบกับปฏิกิริยา exergonic หลักการพื้นฐานของวิธีการนี้คือการมีสารปฏิกิริยาร่วม (common reactant) ดังตัวอย่างต่อไปนี้

สมมุติว่ามีสองปฏิกิริยา ปฏิกิริยาหนึ่งปล่อยพลังงานและอีกปฏิกิริยาหนึ่งใช้พลังงาน ดังสมการคือ



(ΔG° ที่พีเอช 7 ถูกเรียกว่า ΔG°) พลังงานที่ถูกปลดปล่อยออกจากปฏิกิริยาแรก (exergonic) สามารถใช้ในการขับเคลื่อนให้เกิดปฏิกิริยาที่สอง (endergonic) ได้โดยการคู่ควบสองปฏิกิริยาในลักษณะต่อไปนี้



ในที่นี้ Y เป็นสารปฏิกิริยาร่วมของทั้งสองปฏิกิริยา ในปฏิกิริยาแรก ΔG° ทั้งหมดเท่ากับ -2,000 แคลอรี แสดงว่าพลังงานจำนวน 8,000 แคลอรีจากทั้งหมด 10,000 แคลอรี ถูกใช้ไปในการเปลี่ยน X ให้เป็น Y ในปฏิกิริยาที่สอง Y ถูกเปลี่ยนกลับให้เป็น X จึงปลดปล่อยพลังงานที่เก็บไว้จำนวน 8,000 แคลอรีออกมาขับเคลื่อนให้ $C \longrightarrow D$ ซึ่งต้องใช้พลังงาน ดังนั้น ΔG° ทั้งหมดของปฏิกิริยาที่สองจึงเป็น $5,000 - 8,000$ หรือเท่ากับ -3,000 แคลอรี สารปฏิกิริยาร่วม Y แบบนี้จึงถูกเรียกว่าพวกสารอุดมพลังงานหรือสารถ่ายพลังงาน (energy-rich or energy-transfer compound)

สารปฏิกิริยาร่วมที่เซลล์ใช้ในการถ่ายพลังงานอิสระจำนวนมากถูกเรียกว่าสารถ่ายพลังงานสูง (high-energy-transfer compound) สารประกอบเหล่านี้มีหลายชนิดที่อยู่ในเซลล์ ถึงแม้ว่าสารประกอบเหล่านี้จะมีพลังงานทั้งหมดไม่มากเกินกว่าสารประกอบอื่นแต่พลังงานถูกเก็บไว้ในลักษณะซึ่งทำให้เกิดการขัดแย้งที่จุดหนึ่งของโมเลกุล จึงมีผลทำให้เกิดความเครียดขึ้นในโมเลกุล การลั่นไกให้โมเลกุลแตกหักออกเช่นโดยปฏิกิริยาการเร่งด้วยเอนไซม์มีผลทำให้พลังงานถูกปลดปล่อยออกมาโดยทันทีไม่อาจหยุดยั้งได้ โมเลกุลของสารถ่ายพลังงานสูงจึงคล้ายกันกับดักหนู เมื่อตั้งไถไว้แล้วกับดักจะมีพลังงานสูงแต่พลังงานของสปริงจะถูกขัดขวาง

ไว้ด้วยตะขอหรือที่ยึด เมื่อมีการสะกดตะขอที่ยึดข้อซึ่งก็คล้ายกับการกระตุ้นให้โมเลกุลของสารถ่ายพลังงานสลายตัว สปริงจะปล่อยพลังงานออกมา

ตารางที่ 10-1 แสดงรายชื่อของสารถ่ายพลังงานสูงบางอย่างในเซลล์แบคทีเรีย ATP เป็นสารซึ่งสำคัญที่สุด ATP ก็คล้ายกับกระแสเงินตราที่ใช้เป็นสื่อกลางแลกเปลี่ยนสินค้า แต่ ATP ถูกใช้เป็นตัวสื่อกลางแลกเปลี่ยนพลังงานภายในเซลล์ระหว่างปฏิกิริยา exergonic และ endergonic

ตารางที่ 10-1

Some High-energy-transfer Compounds Found in Bacteria, with Their Standard Free-energy Changes upon Hydrolysis

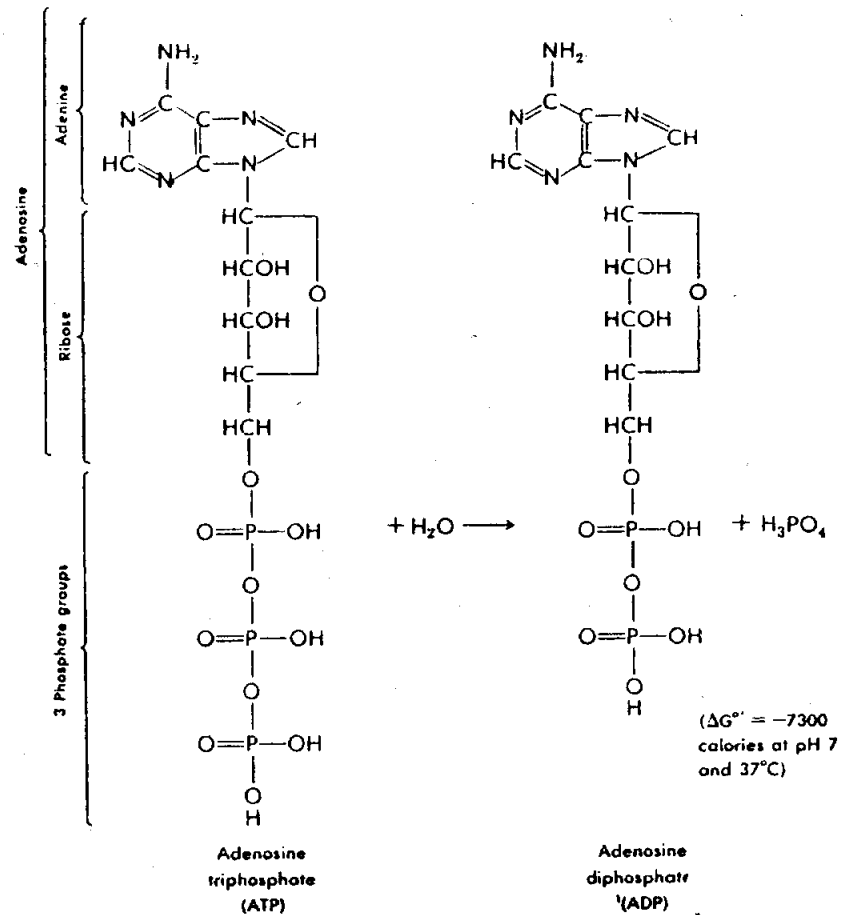
COMPOUND	ΔG° , kcal
Adenosine triphosphate (ATP)	-13
Guanosine triphosphate (GTP)	-7.3
Uridine triphosphate (UTP)	-7.3
Cytidine triphosphate (CTP)	-7.3
Acetyl phosphate	-10.1
1,3-Diphosphoglyceric acid	-11.8
Phosphoenolpyruvic acid (PEP)	-14.8

เป็นที่น่าสังเกตว่าสารประกอบทุกอย่างในตารางที่ 10-1 สามารถถ่ายพลังงานของตนเองให้แก่ปฏิกิริยา endergonic ได้โดยตรงหรือถ่ายทางอ้อมเพื่อสังเคราะห์ ATP เสียก่อนแล้ว ATP จึงถูกนำไปใช้ถ่ายพลังงานให้แก่ปฏิกิริยา endergonic อีกต่อหนึ่ง ตัวอย่างเช่น

1, 3-diphosphoglyceric acid + ADP → 3-phosphoglyceric acid + ATP

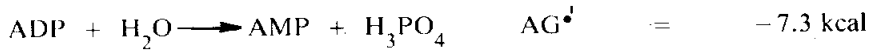
ปริมาณพลังงานที่ถูกปลดปล่อยออกจาก ATP โดยการ hydrolysis ดังรูปที่ 10-1 ถือได้ว่าเป็นปริมาณพลังงานที่ ATP สามารถถ่ายออกมาได้ อย่างไรก็ตามค่า ΔG° ของ ATP ซึ่งเท่ากับ -7.3 kcal ไม่จำเป็นจะต้องคงอยู่เป็นมาตรฐานเสมอภายในเซลล์ เนื่องจากพีเอชและความเข้มข้นของ ATP, ADP, Mg^{2+} และอื่น ๆ ภายในเซลล์ไม่ได้อยู่ที่ภาวะมาตรฐานซึ่งใช้ในการตรวจสอบค่า ΔG° ถ้ามีการปรับค่าต่าง ๆ อย่างเหมาะสมพลังงานอิสระที่ได้จากการ hydrolysis ของ ATP ภายในเซลล์จะใกล้เคียงกับ -12.5 kcal ในหลายกรณีค่านี้ภายในเซลล์ก็ยังคงที่แต่มีการเปลี่ยนแปลงขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของสารต่าง ๆ ภายในเซลล์ อย่างไรก็ตามการเปรียบเทียบและการคำนวณทางด้าน thermodynamic ของการเปลี่ยนแปลงพลังงานทางชีววิทยาจะต้องกำหนดที่ภาวะมาตรฐาน

รูปที่ 10-1 Hydrolysis of adenosine triphosphate.

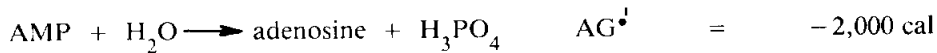


Overall reaction:
 $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{ADP} + \text{H}_3\text{PO}_4; \Delta G^\circ = -7300 \text{ cal}$

สารประกอบ ADP (adenosine diphosphate) ก็เป็นสารถ่ายพลังงานสูงเช่นเดียวกัน เนื่องจากเมื่อไฮโดรไลสจะปล่อยพลังงานออกมาเป็นจำนวนมาก



AMP คือ adenosine monophosphate เป็นสารพลังงานต่ำเมื่อถูกไฮโดรไลสจะปล่อยพลังงานออกมาจำนวนเล็กน้อย

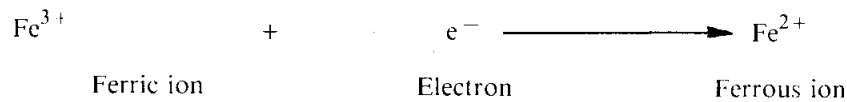


ปฏิกิริยาเคมีซึ่งปลดปล่อยพลังงานมีหลายแบบแต่ปฏิกิริยา oxidation-reduction เป็นปฏิกิริยาที่คุ้นเคยมากที่สุด oxidation คือการสูญเสียอิเล็กตรอนส่วน reduction คือการได้รับ

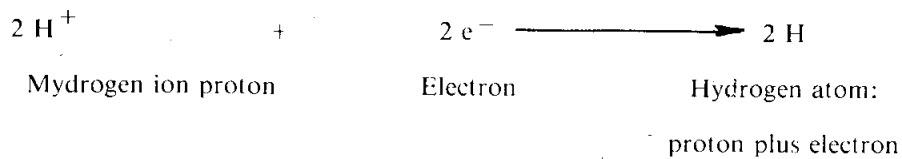
อิเล็กตรอน Oxidation ซึ่งง่ายที่สุดก็คือการ dehydrogenation เป็นปฏิกิริยาซึ่งทำให้สูญเสียอะตอมของไฮโดรเจน เนื่องจากอะตอมของไฮโดรเจนประกอบด้วยโปรตรอนกับอิเล็กตรอน ดังนั้นสารประกอบซึ่งสูญเสียไฮโดรเจนจึงจำเป็นต้องสูญเสียอิเล็กตรอนด้วยและถือได้ว่าสารประกอบนั้นถูกออกซิไดซ์

สารออกซิไดซ์ (oxidizing agent หรือ oxidant) จะดูคืออิเล็กตรอนและถูกรีดิวซ์ ดังตัวอย่างต่อไปนี้

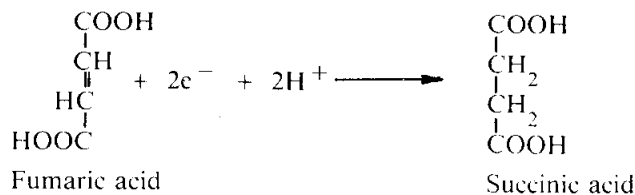
Ferric ion เป็นสารออกซิไดซ์เมื่อถูกรวมตัวกับอิเล็กตรอนจะกลายเป็นสารรีดิวซ์คือ ferrous ion ดังสมการ



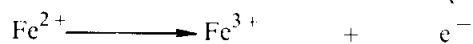
ไฮโดรเจนไอออนเป็นสารออกซิไดซ์เมื่อถูกรวมกับตัวอิเล็กตรอนจะกลายเป็นสารรีดิวซ์คือไฮโดรเจนอะตอม



Fumaric acid เป็นสารออกซิไดซ์ถูกรวมตัวกับไฮโดรเจนอะตอมซึ่งมีอิเล็กตรอนแล้วกลายเป็นสารรีดิวซ์คือ succinic acid



สารรีดิวซ์ (reducing agent หรือ reductant) เป็นสารให้อิเล็กตรอนจึงกลายเป็นถูกออกซิไดซ์ในขบวนการ Ferrous ion เป็นสารรีดิวซ์ให้อิเล็กตรอนแล้วกลายเป็นสารออกซิไดซ์คือ



จากตัวอย่างอันนี้จะเห็นได้ว่าสิ่งที่กลับกันกับปฏิกิริยาออกซิเดชันคือรีดักชันและสิ่งที่กลับกันกับปฏิกิริยารีดักชันคือออกซิเดชัน นอกจากนี้ในแต่ละปฏิกิริยายังประกอบด้วยคู่ของสารสองอย่างคือ อย่างหนึ่งอยู่ในรูปรีดิวซ์และอีกอย่างหนึ่งอยู่ในรูปออกซิไดซ์ เช่น ferrous ion กับ

ferric ion และกรด fumaric เป็นต้น แต่ละคู่ของสารเช่นนี้จึงเรียว่าระบบออกซิเดชันรีดักชัน (oxidation-reduction system หรือ O/R system)

ระบบ O/R หนึ่งอาจดึงคู่อิเล็กตรอนจากระบบ O/R อื่นก็ได้ ดังนั้นระบบที่หนึ่งจึงออกซิไดซ์ระบบที่สอง ในทางกลับกันระบบแรกอาจมีแรงดึงคู่อิเล็กตรอนน้อยกว่าระบบที่สอง ดังนั้นระบบที่สองจึงออกซิไดซ์ระบบแรก แรงดึงคู่อิเล็กตรอนแบบนี้ถูกแสดงได้โดย standard reduction potential หรือ eletromotive potential (E_0) ของระบบ O/R ซึ่งถูกวัดทางไฟฟ้าภายใต้สภาวะมาตรฐานเปรียบเทียบกันแล้วแสดงค่าเป็นโวลต์ (volt) ถ้า E_0 มีค่าเป็นบวกมากหมายถึงระบบมีความสามารถในการออกซิไดซ์สูง ระบบต่าง ๆ ที่เรียงอยู่ในตารางที่ 10-2 ระบบที่อยู่แถวล่างจะออกซิไดซ์ระบบต่าง ๆ ที่อยู่เหนือขึ้นไปได้แต่ไม่สามารถออกซิไดซ์ระบบที่อยู่ถัดลงมาภายใต้สภาวะมาตรฐาน ความสัมพันธ์เช่นนี้มีความสำคัญมากต่อการเข้าใจถึงระเบียบลำดับในการออกซิเดชันที่ปรากฏขึ้นทางชีววิทยา

ตารางที่ 10-2

Table 10-2, Component O/R Systems of the Respiratory Chain, with Their Corresponding E_0 Values

O/R SYSTEM	E_0 IN VOLTS. AT pH 7 AND 25°C
NAD ⁺ /NADH + H ⁺	-0.32
Flavoprotein/flavoprotein - H ₂	-0.03
CoQ/CoQ - H ₂	+0.10
Cyt b - Fe ³⁺ /cyt b - Fe ²⁺	+0.05
Cyt c ₁ - Fe ³⁺ /cyt c ₁ - Fe ²⁺	+0.21
Cyt c - Fe ³⁺ /cyt c - Fe ²⁺	+0.23
Cyt a - Fe ³⁺ /cyt a - Fe ²⁺	+0.29
Cyt a ₃ - Fe ³⁺ /cyt a ₃ - Fe ²⁺	+0.53
Oxygen/water	+0.82

NOTE: The relative position of CoQ to Cyt b is uncertain. E_0 for CoQ measured under artificial conditions

ดังที่ได้กล่าวมาแล้วเมื่อ O/R ระบบหนึ่งออกซิไดซ์ระบบอื่นจะมีการปลดปล่อยพลังงานออกมา ดังนั้นจึงมีความสำคัญที่ต้องรู้ถึงค่า E_0 ของแต่ละระบบ เนื่องจาก ΔG° ของทั้งปฏิกิริยามีค่าเป็นสัดส่วนโดยตรงกับความแตกต่างของค่า E_0 ถ้าโวลเตจแตกต่างกันมากปริมาณพลังงานอิสระก็จะถูกขับออกมามากเพียงพอที่จะใช้ในการสังเคราะห์ ATP

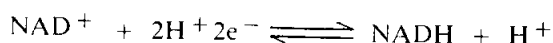
การสร้างพลังงานโดยแบคทีเรียอาจแบ่งออกได้อย่างหยาบ ๆ เป็นสามกรณีคือ การสร้างพลังงานโดยใช้แกสอ็อกซิเจน (aerobic energy production) การสร้างพลังงานโดยไม่ใช้แกสอ็อกซิเจน (anaerobic energy production) และการสร้างพลังงานโดยใช้แสงเป็นแหล่งของพลังงาน (light-dependent or photosynthetic, energy production)

การสร้างพลังงานโดยการหายใจใช้แกสอ็อกซิเจนและระบบไซโตโครม

ลูกโซ่การหายใจ (respiratory chain) ซึ่งรู้จักกันในนามของระบบไซโตโครม หรือระบบส่งผ่านอิเล็กตรอน (cytochrome system or electron-transport system) คือลำดับปฏิกิริยาการออกซิเดชันอย่างหนึ่ง การทำงานของลำดับปฏิกิริยานี้คือรับอิเล็กตรอน หรือไฮโดรเจนจากสารประกอบรีดิวซ์แล้วส่งไปให้แก่อ็อกซิเจนซึ่งจะรวมตัวกันเป็นน้ำ ที่หลายขั้นตอนในลูกโซ่ปฏิกิริยามีความแตกต่างของค่า E_0 มากจนได้พลังงานเพียงพอต่อการสังเคราะห์ ATP

ลูกโซ่การหายใจประกอบด้วยเอนไซม์ซึ่งมี prosthetic group หรือโคเอนไซม์ต่าง ๆ โคเอนไซม์เหล่านี้ถือว่าเป็นส่วนทำงานของเอนไซม์และในกรณีของลูกโซ่การหายใจแต่ละโคเอนไซม์ก็คือ O/R ระบบหนึ่ง Prosthetic group หรือโคเอนไซม์เมื่ออยู่ในรูปอ็อกซิไดซ์จะมีการดูดซับแสงในช่วงคลื่น (absorption spectrum) ซึ่งแตกต่างจากที่อยู่ในรูปรีดิวซ์ ดังนั้นทั้งสองสภาพจึงสามารถบอกความแตกต่างกันได้ด้วยเครื่องตรวจสอบแสง (spectrophotometer) โคเอนไซม์ต่าง ๆ อาจสรุปได้ดังนี้

NAD และ NADP NAD คือ nicotinamide-adenine-dinucleotide ส่วน NADP คือ nicotinamide-adenine-dinucleotide-phosphate เอนไซม์บางชนิดซึ่งกำจัดอิเล็กตรอนและไฮโดรเจนไปอ่อนออกจากรีดิวซ์ซับสเตรตเช่น dehydrogenase enzyme มี NAD^+ หรือ $NADP^+$ เป็นโคเอนไซม์ NAD^+ สามารถอยู่ในสภาพรีดิวซ์คือ $NADH + H^+$ ได้จึงเป็นระบบ O/R ระบบหนึ่ง

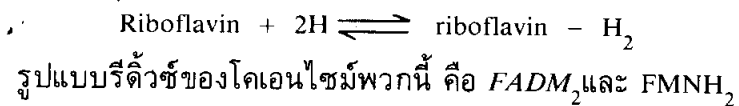


NADP ก็เช่นเดียวกันสามารถอยู่ในสภาพรีดิวซ์ได้

วิตามิน *niacin (nicotinic acid)* เป็นองค์ประกอบส่วนหนึ่งของโครงสร้างของ NAD และ NADP และเป็นโครงสร้างหลักในการสังเคราะห์สารทั้งสอง

FAD และ FMN FAD คือ flavin-adenine-Dinucleotide ส่วน FMN คือ flavin-mononucleotide เอนไซม์ dehydrogenase บางชนิดเป็นโปรตีนพวก flavoprotein และมี FAD หรือ

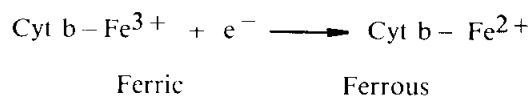
FMN เป็นโคเอนไซม์ โครงสร้างพื้นฐานของโคเอนไซม์เหล่านี้คือวิตามิน riboflavin Riboflavin อาจอยู่ได้ทั้งในรูปออกซิไดซ์และรีดิวซ์



COENZYME Q โคเอนไซม์ Q อาจถูกเรียกว่า ubiquinone เนื่องจากเป็นสารประกอบพวก quinone และมีอยู่ในเซลล์ทุกเซลล์ โคเอนไซม์ Q เป็นโคเอนไซม์ที่ละลายในไขมัน มีหน้าที่รับอิเล็กตรอนหรือไฮโดรเจนจากเอนไซม์ dehydrogenase ซึ่งมี flavin เกาะติดอยู่

$\text{Flavoprotein} - \text{H}_2 + \text{ubiquinone} \longrightarrow \text{ubiquinone} - \text{H}_2 + \text{flavoprotein}$ NAD⁺, NADP⁺, flavoprotein และ ubiquinone จะรับเอาทั้ง 2H⁺ และ 2e⁻ แต่ cytochrome ซึ่งจะกล่าวถึงต่อไป จะรับเอาแต่อิเล็กตรอนเท่านั้น ส่วนโปรตรอน (H⁺) จะถูกทำให้รวมตัวกับ -NH₂ group หรือ -COO⁻ group ของส่วนที่เป็นโปรตีนแล้วท้ายที่สุดจะถูกส่งให้แก่ออกซิเจน ดังรูปที่ 10-2

CYTOCHROME เป็นเอนไซม์เพื่อการออกซิเดชันอยู่ในลูกโซ่การหายใจ มี prosthetic group หรือโคเอนไซม์เป็นสารซึ่งเปลี่ยนแปลงมาจาก heme ประกอบด้วยธาตุเหล็กหนึ่งอะตอมซึ่งมีผลทำให้เอนไซม์มีคุณสมบัติในการออกซิเดชันและรีดักชันไซโตโครมอาจถูกแบ่งออกได้เป็นสามพวกใหญ่ตามคุณสมบัติในการดูดซับแสงในช่วงคลื่นแตกต่างกัน คือ cytochrome a, cytochrome b และ cytochrome c แต่ละหมู่มีการทำงานแตกต่างกันในลูกโซ่การหายใจและสามารถจัดแบ่งเป็นกลุ่มย่อยได้อีกตามความแตกต่างกันในด้านการดูดแสงที่ช่วงคลื่นต่าง ๆ ตัวอย่างเช่น cytochrom c และ c₁ หรือ cytochrome a และ a₃ ไซโตโครมแต่ละประเภทสามารถอยู่ได้ทั้งในรูปแบบที่เป็นรีดิวซ์หรือออกซิไดซ์ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับสถานะภาพของอะตอมธาตุเหล็กในโครงสร้างดังสมการ

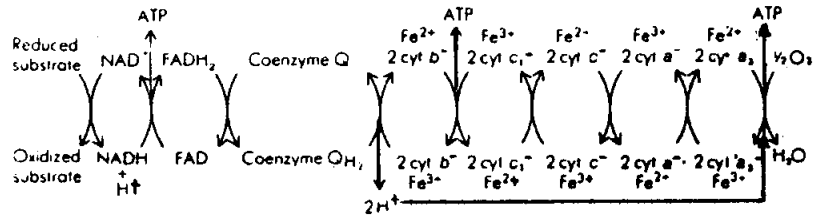


ไซโตโครมจะรับอิเล็กตรอนจาก coenzyme Q ไปส่งให้แก่ออกซิเจน Cytochrome a และ a₃ รวมกันอาจถูกเรียกว่า cytochrome oxidase ไซโตโครมทั้งสองมีธาตุทองแดงประกอบอยู่ด้วย แต่ cytochrome a₃ เท่านั้นที่สามารถกระทำกับออกซิเจนได้โดยตรง

ลำดับของการออกซิเดชัน

ระบบ O/R ในตารางที่ 10-2 ถูกจัดเรียงลำดับตามค่า E_0 ซึ่งได้จากการทดลองตรวจสอบลำดับปฏิกิริยาออกซิเดชันในลูกโซ่การหายใจดังรูปที่ 10-2 พลังงานที่ถูกขับออกมาซึ่งเพียงพอต่อการสังเคราะห์ ATP มีอยู่สามจุดในลูกโซ่การหายใจ ขบวนการนี้จึงถูกเรียกว่า oxidative phosphorylation การที่ค่อย ๆ ปลดปล่อยพลังงานในลูกโซ่การหายใจทำให้สามารถดักจับพลังงานมาใช้ในการสังเคราะห์ ATP ได้อย่างมีประสิทธิภาพมากกว่าออกซิเดชันสารรีดิวซ์โดยตรงด้วยออกซิเจน

รูปที่ 10-2 The respiratory chain, showing sequential oxidation steps and points where sufficient energy is liberated to permit synthesis of ATP



ลูกโซ่การหายใจของแบคทีเรียอยู่ร่วมกับเยื่อหุ้มเซลล์ (cell membrane) อิเล็กตรอนจำนวนมากถูกถ่ายทอดไปในเยื่อหุ้มต่าง ๆ อย่างซับซ้อนจึงต้องใช้วิชาความรู้ทางฟิสิกส์ช่วยอธิบายเพื่อความเข้าใจ

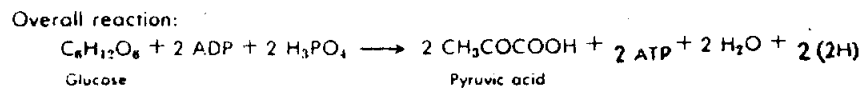
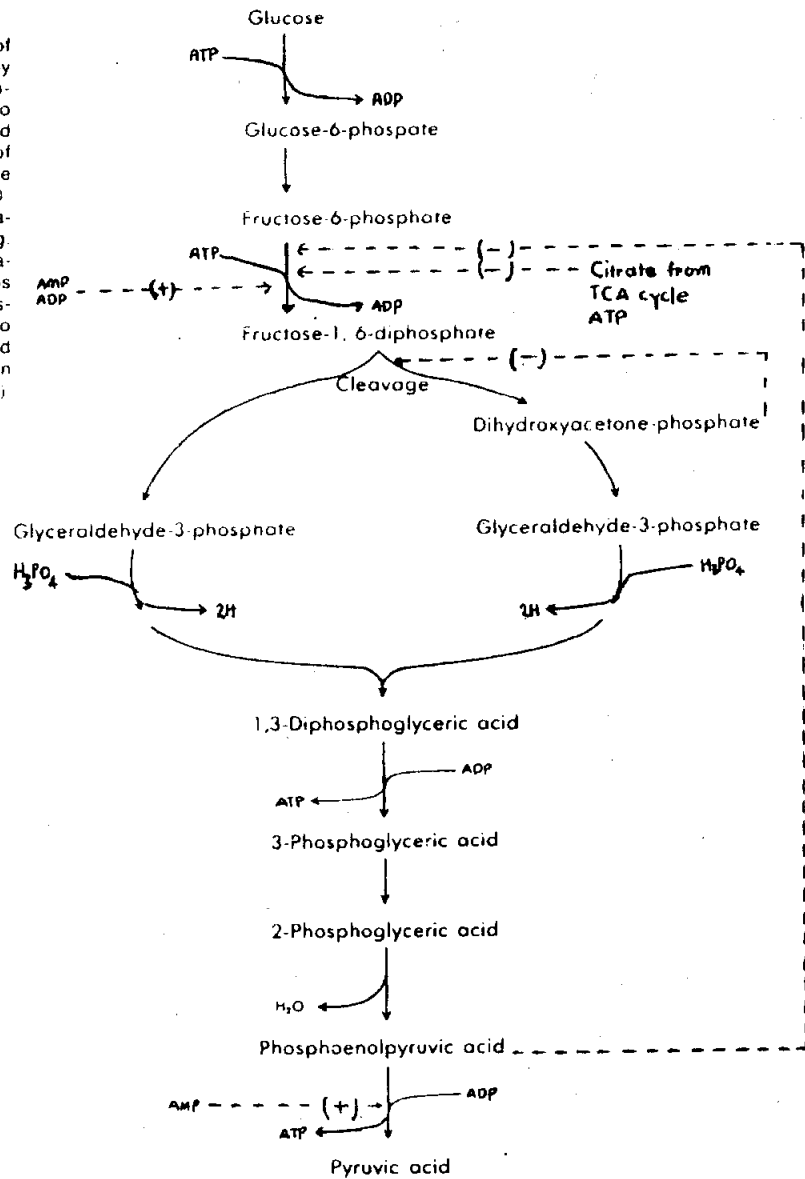
แหล่งของอิเล็กตรอนสำหรับลูกโซ่การหายใจ

แบคทีเรียในหมู่ซึ่งต้องการสารอินทรีย์เป็นแหล่งพลังงานทางอาหารโดยทั่วไปมักใส่น้ำตาลกลูโคส วิธีทางโดยอ้อมที่น้ำตาลกลูโคสปลดปล่อยอิเล็กตรอนให้แก่ลูกโซ่การหายใจจะได้กล่าวถึงต่อไป

HETEROTROPHIC BACTERIA

GLYCOLYSIS: การสลายตัวของโมเลกุลน้ำตาลกลูโคส (น้ำตาลหกคาร์บอน) อาจเกิดขึ้นโดยลำดับปฏิกิริยาที่ถูกเร่งด้วยเอนไซม์ซึ่งเรียกว่าขบวนการ glycolysis หรือ Embden Meyerhof pathway มีผลทำให้เกิดกรด pyruvic (สารประกอบสามคาร์บอน) สองโมเลกุล ดังรูปที่ 10-3 ที่ขั้นตอนหนึ่งซึ่งมีการออกซิไดซ์ glyceraldehyde-3-phosphate อิเล็กตรอนหนึ่งคู่จะถูกกำจัดออก อิเล็กตรอนคู่นี้อาจถูกส่งเข้าสู่ลูกโซ่การหายใจโดย NAD มารับกลายเป็น NADH + H⁺ ดังแสดงในรูปที่ 10-2

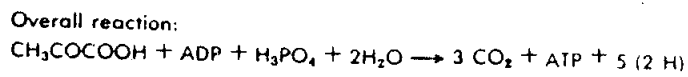
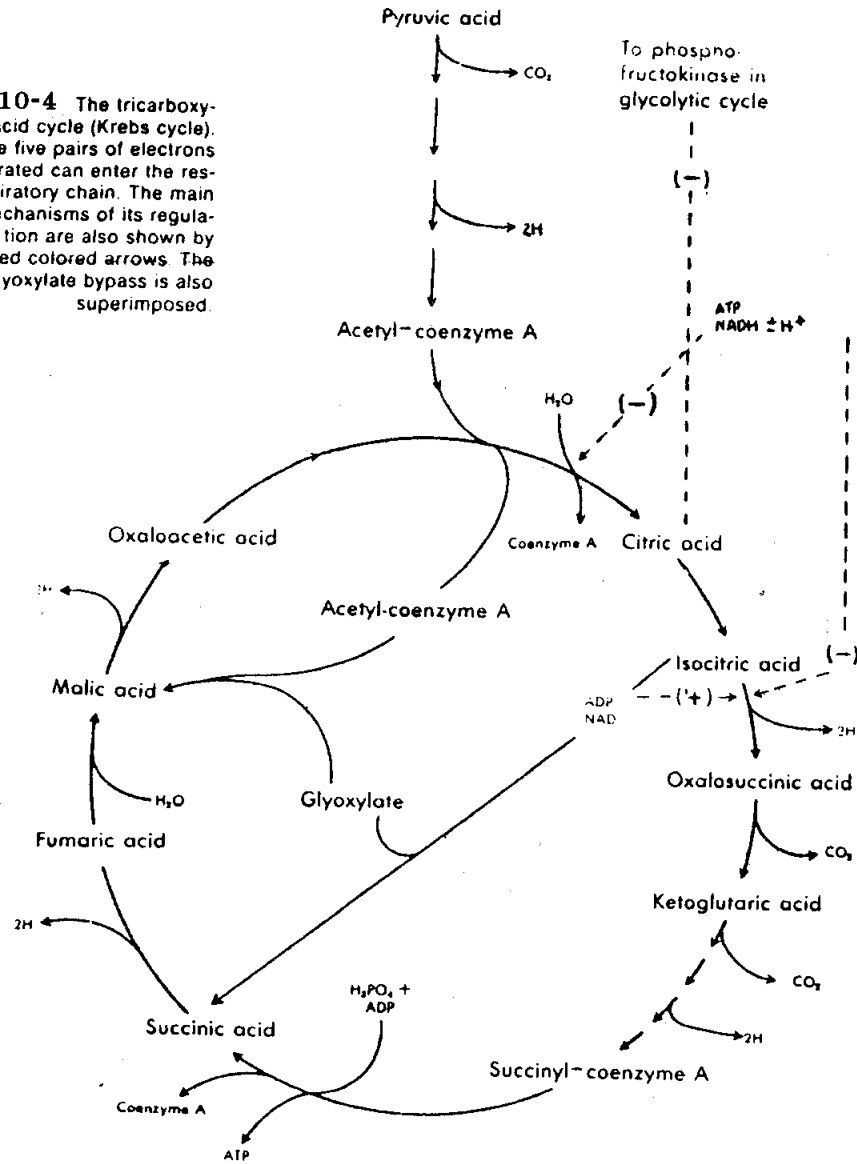
รูปที่ 10-3 Dissimilation of glucose to pyruvic acid by glycolysis (Embden-Meyerhof pathway). The two pairs of electrons liberated from the oxidation of glyceraldehyde-3-phosphate can be accepted by NAD and thus enter the respiratory chain. In this and Fig. 10-4, the important regulatory mechanisms by means of allosteric enzymes (discussed in Chap. 9) are also shown. The dashed colored arrows indicate activation (+) or inhibition (-)



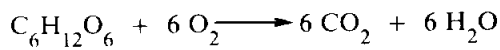
กรด pyruvic ที่เกิดขึ้นจากขบวนการ glycolysis อาจถูกออกซิไดซ์ต่อไป ดังแผนภูมิ ในรูปที่ 10-4 ลำดับของปฏิกิริยาที่ถูกเร่งด้วยเอนไซม์ชุดนี้มีผลทำให้เกิด acetyl-coenzyme A (acetyl-CoA) ซึ่งอาจเข้าสู่วงจรปฏิกิริยาที่เรียก tricarboxylic acid (TCA) cycle (Krebs cycle) ในลำดับของปฏิกิริยานี้มีอิเล็กตรอนหลุดออกมาซึ่งอาจเข้าสู่ลูกโซ่การหายใจได้

TRICARBOXYLIC ACID CYCLE (KREBS CYCLE): Acetyl-CoA อาจถูกออกซิไดซ์
 ได้ด้วยวงจรลำดับปฏิกิริยาที่ถูกเร่งด้วยเอนไซม์ ดังในรูปที่ 10-4 อิเล็กตรอนที่ปล่อยจะถูกขับ
 ออกมาจากทุก ๆ โมเลกุลของ acetyl-CoA ที่เข้าสู่วงจร อิเล็กตรอนหลุดออกมาสามารถเข้า
 ไปสู่ลูกโซ่การหายใจได้

รูปที่ 10-4 The tricarboxylic acid cycle (Krebs cycle). The five pairs of electrons liberated can enter the respiratory chain. The main mechanisms of its regulation are also shown by dashed colored arrows. The glyoxylate bypass is also superimposed.



ขบวนการทำให้สลายตัวทั้งสามขั้นตอนนี้รวมกับลูกโซ่การหายใจสามารถออกซิไดซ์ น้ำตาลกลูโคสให้เป็นคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำได้อย่างสมบูรณ์ ดังสมการ

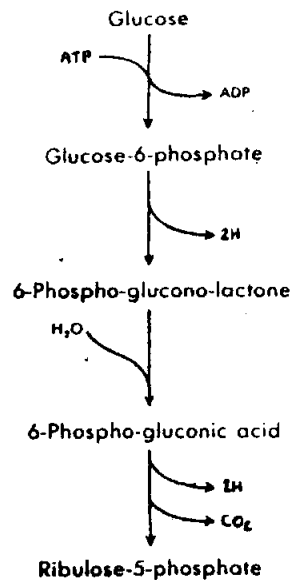


Glucose

โดยทางทฤษฎีการกระทำของลูกโซ่การหายใจร่วมกับขบวนการทำให้สลายตัว ทั้งสามขั้นตอนนี้จะมีผลทำให้สามารถสังเคราะห์ ATP ได้ถึง 34 โมเลกุลต่อหนึ่งโมเลกุลของ น้ำตาลกลูโคสที่ถูกทำให้สลายตัว

PENTOSE CYCLE: น้ำตาลกลูโคสอาจถูกออกซิไดซ์โดยวงจรปฏิกิริยาที่เรียกว่า pentose cycle ซึ่งมีผลทำให้คู่ของอิเล็กตรอนถูกปลดปล่อยออกมาและอาจถูกส่งเข้าสู่ลูกโซ่ การหายใจได้ ดังแสดงในรูปที่ 10-5 เป็นขั้นตอนช่วงแรกก่อนเข้าสู่วงจร pentose cycle

รูปที่ 10-5 The first few reactions of the pentose cycle. The pairs of electrons liberated can enter the respiratory chain.



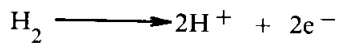
อิเล็กตรอนที่ถูกส่งไปยังลูกโซ่การหายใจอาจถูกรับไว้ด้วย NAD หรือ FAD หรือ สารอื่นในระบบส่งผ่านอิเล็กตรอน ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับระดับพลังงานของอิเล็กตรอนที่หลุดออกมา

นอกจากนี้อิเล็กตรอนที่หลุดออกมาจากขบวนการอื่น ๆ ก็อาจถูกส่งเข้าสู่ลูกโซ่การหายใจได้ เช่น จาก glyoxylate cycle จากการเมตาโบลิซึมของลิพิด และการคาตาโบลิซึมของโปรตีนต่าง ๆ

CHEMOAUTOTROPHIC BACTERIA

แบคทีเรียในหมู่นี้บางครั้งก็เรียกว่าพวก chemolithotrophic bacteria ไม่ต้องการอาหารที่เป็นสารอินทรีย์สามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งของธาตุคาร์บอนแต่เพียงอย่างเดียวได้ คาร์บอนไดออกไซด์จะถูกรีดิวซ์เป็น glyceraldehyde-3-phosphate (หมายถึงการจับยึดคาร์บอนไดออกไซด์) แล้วถูกใช้ไปในขบวนการเมตาโบลิซึมของเซลล์ วงจรปฏิกิริยาที่ใช้ในการจับยึดคาร์บอนไดออกไซด์ถูกเรียกว่า Calvin-Bassham cycle ซึ่งจะได้กล่าวถึงในบทที่ 11 ขบวนการรีดิวซ์เช่นนี้ต้องการพลังงานจำนวนมากแต่พลังงานไม่ได้เกิดจากการออกซิเดชันของสารประกอบอินทรีย์เช่นน้ำตาลกลูโคสแต่ได้จากการออกซิเดชันของสารประกอบอนินทรีย์เช่นโมเลกุลของไฮโดรเจน, แอมโมเนีย, nitrite และ thiosulfate เป็นต้น อิเล็กตรอนที่ได้จากการออกซิเดชันเช่นนี้สามารถเข้าสู่ลูกลูโซการหายใจเพื่อใช้ในการสังเคราะห์ ATP ได้ ตัวอย่างเช่น

Hydrogenomonas แบคทีเรียในจินส์นี้ได้รับพลังงานโดยการออกซิไดซ์แก๊สไฮโดรเจน (ไฮโดรเจนโมเลกุล) ทั้งนี้เนื่องจากมีเอนไซม์ hydrogenase ทำให้เกิดปฏิกิริยา

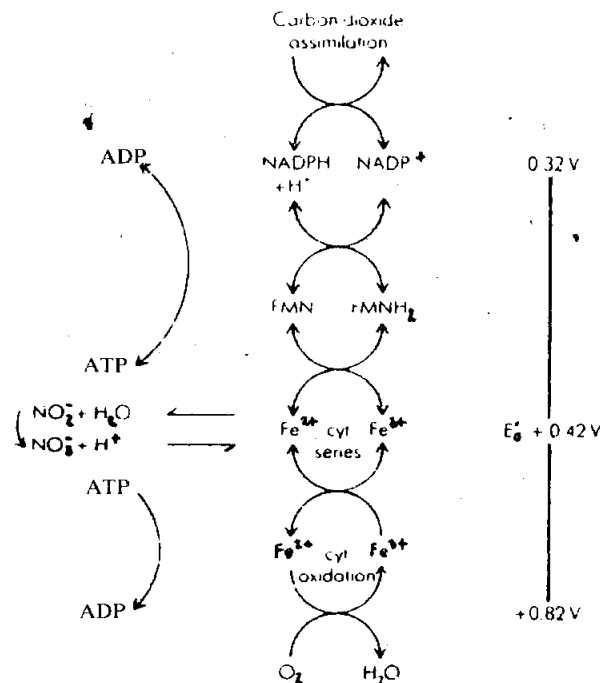


อิเล็กตรอนและไฮโดรเจนไอออนจะถูกจับไว้ด้วย NAD กลายเป็น NADH + H⁺ แล้วถูกส่งต่อไปยังออกซิเจนโดยผ่านลูกลูโซการหายใจ

Nitrobacter แบคทีเรียในจินส์นี้ได้รับพลังงานจากการออกซิไดซ์ไนไตรต์ให้อ่อนให้เป็นไนเตรตให้อ่อน โดยมีเอนไซม์พิเศษคือ cytochrome C reductase ใช้ในการเร่งปฏิกิริยานี้ อิเล็กตรอนถูกส่งเข้าสู่ลูกลูโซการหายใจที่ cytochrome C ดังนั้นจึงทำให้ได้ ATP น้อยเมื่ออิเล็กตรอนถูกส่งผ่านไปยังออกซิเจน ทั้งนี้เนื่องจากค่า E₀ ของระบบ nitrate-nitrite O/R system นั้นค่อนข้างสูง คือเท่ากับ 0.42 โวลต์ จึงไม่อาจรีดิวซ์ cytochrome b, FAD, FMN หรือ NAD⁺ ซึ่งค่า E₀ ของระบบ O/R system ต่ำกว่าได้ ดังรูปที่ 10-6

แบคทีเรียพวก nonphotosynthetic sulfur bacteria ซึ่งได้พลังงานจากการออกซิไดซ์ซัลไฟด์ให้เป็นธาตุกำมะถันก็ในทำนองเดียวกันกับไฮโดรเจนแบคทีเรีย (*hydrogenomonas*) อิเล็กตรอนที่ได้จะถูกถ่ายให้แก่ NADP⁺ ซึ่งเป็นสารเริ่มต้นของลูกลูโซการหายใจได้โดยตรง จึงทำให้สามารถสร้าง ATP ได้มาก ทั้งนี้เนื่องจากระบบ sulfur-sulfide O/R system มีค่า E₀ ค่อนข้างต่ำ

รูปที่ 10-6 Assimilation of energy from an inorganic source and generation of reducing power in chemoautotrophs, such as in species of *Nitrobacter*



การสร้างพลังงานภายใต้สภาพที่ไม่มีแกสออกซิเจน

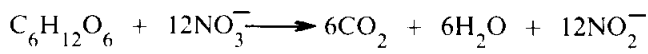
1. การหายใจโดยไม่ใช้แกสออกซิเจน (ANAEROBIC RESPIRATION) ได้แก่

ก. การหายใจโดยใช้ไนเตรต (Nitrate Respiration) :

แบคทีเรียบางชนิดปกติสร้างพลังงานจากการหายใจโดยใช้แกสออกซิเจนแต่เมื่ออยู่ในสภาพที่ไม่มีแกสออกซิเจนก็อาจเจริญเติบโตได้ ถ้ามีไนเตรตปรากฏอยู่ ตัวอย่างเช่น *Spirillum itersonii* ซึ่งมีการเจริญเติบโตขึ้นอยู่กับแกสออกซิเจนจนกว่าจะมีการเติมโปแตสเซียมไนเตรตลงในอาหาร ในกรณีเช่นนี้ไนเตรตถูกใช้เป็นสารรับอิเล็กตรอนในขั้นสุดท้ายจากลูกโซ่การหายใจแทนออกซิเจน เซลล์จะต้องมีเอนไซม์พิเศษ คือ respiratory nitrate reductase ซึ่งเร่งปฏิกิริยาคู่ควบการรีดักชันของไนเตรตกับการออกซิเดชันของไซโตโครม ผลผลิตการรีดักชันของไนเตรตคือไนไตรต์ซึ่งอาจสะสมอยู่ในอาหารเพาะเลี้ยงแต่เนื่องจากไนไตรต์เป็นพิษต่อแบคทีเรียหลายชนิด ดังนั้นจึงอาจถูกรีดิวซ์ต่อไปเป็นแกสซึ่งไม่มีพิษได้เช่น *nitric oxide*, *nitrous oxide* หรือแกสไนโตรเจน ขบวนการทั้งหมดเช่นนี้ถูกเรียกว่า denitrification ไนเตรตเหมาะสมที่จะนำมาใช้เป็นตัวรับอิเล็กตรอนในขั้นสุดท้ายจากลูกโซ่การหายใจเนื่องจากระบบ nitrate-nitrite O/R system มีค่า E_0' ค่อนข้างสูง (+ 0.42 volt at pH7, 30°C) อย่างไรก็ตาม

ตามจำนวน ATP ที่ได้ก็ไม่มากเท่ากับการหายใจโดยใช้แกสออกซิเจน ทั้งนี้เนื่องจากในแตรดถูกใช้รับอิเล็กตรอนได้เพียงแคที่ cytochrome C เท่านั้น ดังรูปที่ 10-6 อิเล็กตรอนจึงไม่สามารถวิ่งผ่านตลอดลูกโซ่การหายใจจนสิ้นสุดถึง cytochrome a₃ เหมือนดังการรับอิเล็กตรอนด้วยแกสออกซิเจน

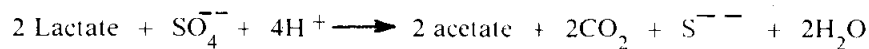
ด้วยการหายใจโดยใช้ในแตรดปฏิกิริยาการออกซิเดชันน้ำตาลกลูโคสทั้งหมดคือ



Glucose

ข. การหายใจโดยใช้ซัลเฟต (Sulfate Respiration) :

แบคทีเรียในจีนัส *Desulfovibrio* ได้พลังงานจากการออกซิไดซ์พวกรีดิวซ์ซัลเฟต เช่น sodium lactate หรือแกสไฮโดรเจน ที่น่าสนใจคือแบคทีเรียจีนัสนี้เป็นพวกที่ไม่ต้องการแกสออกซิเจนอย่างแท้จริงและส่งผ่านอิเล็กตรอนให้แก่ซัลเฟตมีผลทำให้ซัลเฟตถูกรีดิวซ์เป็นซัลไฟด์ ปฏิกิริยาทั้งหมดของการออกซิไดซ์แลคเตท คือ

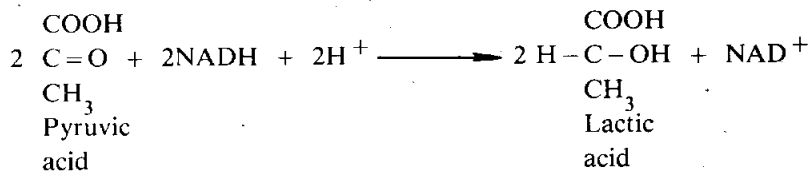


แบคทีเรียจีนัส *Desulfovibrio* ไม่มีลูกโซ่การหายใจแต่มี cytochrome C₃ เพียงอย่างเดียว ออกซิเดชันของไฮโดโครมนี้มีผลทำให้เกิดการรีดักชันของซัลเฟตไปเป็นซัลไฟด์และเชื่อว่ามี การสังเคราะห์ ATP ควบคู่ไปด้วย

2. การหมัก (FERMENTATION):

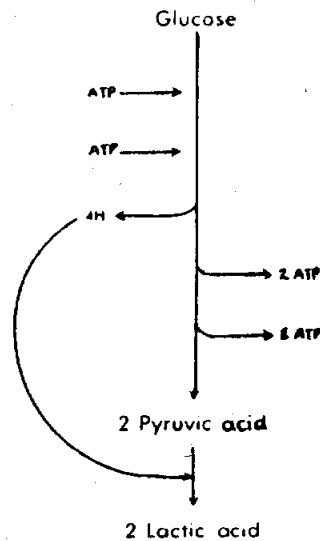
กลไกการสร้างพลังงานซึ่งไม่เกี่ยวข้องกับแกสออกซิเจนและไม่เกี่ยวข้องกับลูกโซ่การหายใจหรือไฮโดโครมถูกเรียกว่าการหมัก (fermentation) แบคทีเรียพวกที่เจริญเติบโตได้ทั้งในสภาพที่มีแกสออกซิเจนและไม่มีแกสออกซิเจนและพวกที่ไม่ต้องการแกสออกซิเจนอย่างแท้จริงอาจสร้างพลังงานโดยการหมักซึ่งมีหลายอย่างแตกต่างกัน ตัวอย่างเช่น การหมักกรดแลคติก (Lactic fermentation)

Streptococcus lactis ทำให้น้ำตาลกลูโคสสลายตัวเป็นกรดแลคติกสะสมอยู่ในอาหารเพาะเลี้ยงโดยขบวนการ glycolysis ในรูปที่ 10-3 น้ำตาลกลูโคสหนึ่งโมเลกุลถูกเปลี่ยนแปลงให้เป็นกรดไพรูวิกสองโมเลกุลและอิเล็กตรอนสองคู่ออกมาด้วย แต่เนื่องจาก *S. lactis* ไม่มีลูกโซ่การหายใจเพื่อลดซัลไฟด์อิเล็กตรอน ดังนั้นจึงต้องกำจัดอิเล็กตรอนโดยวิธีทางอื่น ดังสมการ



ในการกำจัดอิเล็กตรอนโดยวิธีนี้ไม่มีพลังงานเพียงพอต่อการสังเคราะห์ ATP แต่อย่างไรก็ตามกลวิธีนี้ช่วยให้เซลล์มี NAD^+ กลับคืนเอาไว้ใช้รับอิเล็กตรอน ทำให้ขบวนการ glycolysis ดำเนินต่อไปใช้น้ำตาลกลูโคสได้อีก (NAD^+ มักถูกใช้รับอิเล็กตรอนเพื่อส่งให้แก่ขบวนการต่าง ๆ) ดังนั้น streptococcus พวกนี้จึงได้พลังงานจากขบวนการ glycolysis แต่เพียงอย่างเดียว รูปที่ 10-3 แสดงถึงการใช้ ATP สองโมเลกุล เมื่อตอนเริ่มต้นเพื่อทำให้น้ำตาลกลูโคสหนึ่งโมเลกุลดำเนินการสลายตัวในขบวนการ glycolysis แต่ต่อมาเมื่อได้ผลผลิตในขบวนการเป็น 1, 3— diphosphoglyceric acid สองโมเลกุลและสองโมเลกุลของ phosphopyruvic acid ซึ่งเป็นสารถ่ายพลังงานสูงก็สามารถถ่ายพลังงานเพื่อการสังเคราะห์ ATP ได้ถึงสี่โมเลกุล ดังนั้นแต่ละโมเลกุลของน้ำตาลกลูโคสเมื่อเข้าสู่ขบวนการ glycolysis จึงได้พลังงานทั้งหมดเป็นจำนวน 2 ATP รูปที่ 10-7 แสดงถึงการหมักกรดแลคติก

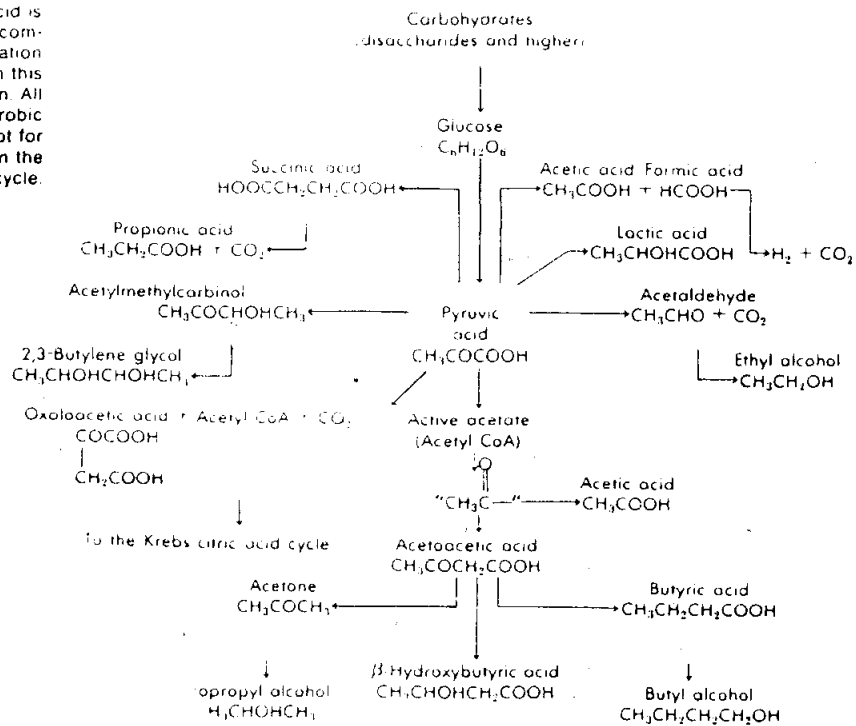
รูปที่ 10-7 The lactic fermentation. In glycolysis, glyceraldehyde-3-phosphate is oxidized, with the release of two electrons. These electrons reduce NAD^+ to $\text{NADH} + \text{H}^+$. Subsequently, $\text{NADH} + \text{H}^+$ reduces pyruvic acid to lactic acid, regenerating NAD^+ for oxidation of more glyceraldehyde-3-phosphate. There is a net gain of 2 ATP per molecule of glucose used.



ในการหมักแบบอื่นซึ่งเริ่มต้นด้วยการสลายตัวของน้ำตาลกลูโคสมักเป็นไปตามแผนภูมิของขบวนการ glycolysis ดังแสดงในรูปที่ 10-3 แต่ไม่เสมอไปในทุกกรณี ข้อแตกต่างในการหมักโดยทั่วไปมักเกิดขึ้นโดยวิธีการใช้กรดไพรูวิก ดังนั้นไพรูเวตจึงอาจถือได้ว่าเป็นศูนย์กลางหรือกุญแจของการหมักคาร์โบไฮเดรต ดังแสดงในรูปที่ 10-8 แสดงถึงผลผลิตต่างๆ ที่ได้จากการเมตาโบลิซึมต่อไปของไพรูเวต

Heterotrophic bacteria ส่วนใหญ่ผลิตสารขั้นสุดท้ายต่างๆ จากการสลายตัวของน้ำตาลกลูโคสดังแสดงในรูปที่ 10-8 แต่ไม่ใช่แบคทีเรียเพียงสายพันธุ์เดียว จะทำให้ได้ผลผลิตทุกอย่าง จุลินทรีย์อาจถูกจัดแบ่งเป็นหมวดหมู่ตามพื้นฐานของสารซึ่งผลิตได้จากการหมักดังแสดงในตารางที่ 10-3 ตัวอย่างเช่นแบคทีเรียพวกที่ผลิตกรดแลคติกหรือพวกที่ผลิตกรดโพรพิอิกเป็นต้น

รูปที่ 10-8 Pyruvic acid is regarded as the key compound in the dissimilation of glucose as shown in this schematic illustration. All reactions are anaerobic (fermentative) except for those occurring in the Krebs (citric acid) cycle.



ตารางที่ 10-3

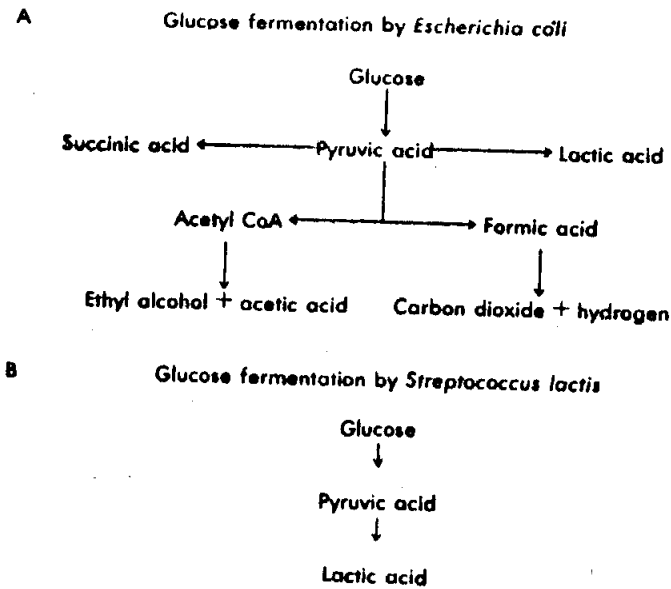
Bacteria Grouped According to Major Products of Glucose Dissimilation

GROUPS WITH EXAMPLES OF SOME GENERA	REPRESENTATIVE PRODUCTS
Lactic acid bacteria <i>Streptococcus</i> <i>Lactobacillus</i> <i>Leuconostoc</i>	Lactic acid only or lactic acid plus acetic acid, formic acid, and ethyl alcohol; species producing only lactic acid are <i>homofermentative</i> , and those producing lactic acid plus other compounds are <i>heterofermentative</i>
Propionic acid bacteria <i>Propionibacterium</i> <i>Veillonella</i>	Propionic acid plus acetic acid and carbon dioxide.
Coli-aerogenes-typhoid bacteria <i>Escherichia</i> <i>Enterobacter</i> <i>Salmonella</i>	Formic acid, acetic acid, lactic acid, succinic acid, ethyl alcohol, carbon dioxide, hydrogen, 2,3-butylene glycol (produced in various combinations and amounts depending on genus and species)
Acetone, butyl alcohol bacteria <i>Clostridium</i> <i>Eubacterium</i> <i>Bacillus</i>	Butyric acid, butyl alcohol, acetone, isopropyl alcohol, acetic acid, formic acid, ethyl alcohol, hydrogen, and carbon dioxide (produced in various combinations and amounts depending on species)
Acetic acid bacteria <i>Acetobacter</i>	Acetic acid, gluconic acid, kojic acid

การจัดแบ่งเช่นนี้มักใช้ผลผลิตส่วนใหญ่ซึ่งได้ในขั้นสุดท้ายจากขบวนการหมักคาร์โบไฮเดรต จากนี้ยังเป็นหลักฐานแสดงได้ว่าแบคทีเรียหรือจุลินทรีย์ไม่ทุกชนิดมีการเมตาโบไลซ์สารอย่างเดียวกันในลักษณะที่เหมือนกัน ตัวอย่างเช่น *Streptococcus lactis* และ *Escherichia coli* ซึ่งทั้งคู่มีการหมักน้ำตาลกลูโคสแต่ด้วยวิถีทางที่แตกต่างกันดังแสดงในรูปที่ 10-9

อย่างไรก็ตามพวก anaerobe บางชนิดก็ไม่มีขบวนการ glycolysis และไม่ใช้น้ำตาลกลูโคสเพื่อการเจริญเติบโตแต่ใช้สารประกอบอื่นเพื่อทำให้สลายตัวในวิถีทางซึ่งได้พลังงาน ตัวอย่างสารประกอบเหล่านี้ได้แก่ glutamic acid, glycine, histidine, lysine และ purine พวก clostridia บางชนิดก็ใช้ระบบซึ่งมีเอนไซม์พิเศษต่าง ๆ ร่วมกันทำให้สามารถหมักคู่ของกรดอะมิโนต่าง ๆ ร่วมกันได้ ระบบเช่นนี้โดยทั่วไปเรียกว่า Stickland reaction ในปฏิกิริยานี้กรดอะมิโนบางชนิดก็ถูกออกซิไดซ์แต่อีกบางชนิดก็ถูกรีดิวซ์หรือใช้เป็นสารรับอิเล็กตรอนพลังงานเพื่อการเจริญเติบโตที่ได้จะถูกนำไปใช้สังเคราะห์ฟอสเฟตพลังงานสูงหรือ ATP

รูปที่ 10-9 Glucose is fermented by many different bacteria and in many different ways. (A) *Escherichia coli* fermentation of glucose results in a mixture of products (acids, gases, and a neutral product), whereas (B) *Streptococcus lactis* produces practically all lactic acid.

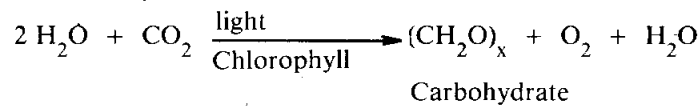


โดยส่งผ่านอิเล็กตรอนและไฮโดรเจนไปในลำดับของสารรับอิเล็กตรอนซึ่งเป็นตัวกลางต่าง ๆ คล้ายกับในลูกโซ่การหายใจและมีขบวนการ oxidative phosphorylation แต่สารรับอิเล็กตรอนในขั้นสุดท้ายนั้นแทนที่จะเป็นแกสออกซิเจนกลับเป็นกรดอะมิโนอีกชนิดหนึ่ง

การสร้างพลังงานโดยการสังเคราะห์แสง

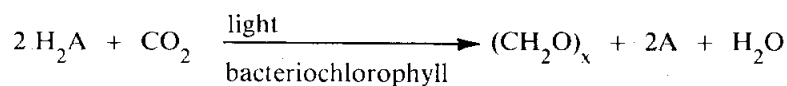
พืชสีเขียวสามารถดำรงชีพอยู่ได้ภายในสภาพซึ่งมีแสงโดยใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งของธาตุคาร์บอนแต่เพียงอย่างเดียว เช่นเดียวกับพวก autotroph ทั้งหลาย คาร์บอนไดออกไซด์ในขั้นแรกจะต้องถูกรีดิวซ์ให้เป็นคาร์โบไฮเดรตเสียก่อนจึงจะเป็นประโยชน์ต่อขบวนการเมตาโบลิซึม ปัจจัยที่จำเป็นต่อขบวนการรีดักชันซึ่งสำคัญมีสองประการคือ (1) พลังงานจำนวนมากในรูปของ ATP และ (2) สารเคมีรีดักแตนท์จำนวนมาก ปัจจัยทั้งสองนี้ถูกจัดเตรียมขึ้นจากปฏิกิริยาเคมีซึ่งเกี่ยวข้องกับแสงร่วมกับคลอโรฟิลล์ซึ่งเป็นสารสีเขียวเพื่อนำไปใช้ในการรีดักชันแกสคาร์บอนไดออกไซด์ ขบวนการทั้งหมดที่พืชสีเขียวใช้แสงเปลี่ยนแกสคาร์บอนไดออกไซด์ให้เป็นคาร์โบไฮเดรตถูกเรียกว่า การสังเคราะห์แสง

(photosynthesis) และอาจสรุปเป็นสมการได้ดังนี้



(CH₂O) ในที่นี้หมายถึงหน่วยโครงสร้างพื้นฐานของคาร์โบไฮเดรตไม่ได้หมายถึงสารประกอบที่แท้จริงใด ๆ โดยเฉพาะ สมการนี้เป็นแต่เพียงแสดงให้เห็นถึงสารปฏิกิริยาเบื้องต้นและผลผลิตสุดท้ายต่าง ๆ เท่านั้นไม่ได้แสดงรายละเอียดปฏิกิริยาเคมีเฉพาะต่าง ๆ

แบคทีเรียหลายหมู่เช่นแบคทีเรียสีเขียวและแบคทีเรียสีม่วงก็ถูกจำแนกลักษณะโดยความสามารถในการสังเคราะห์แสงแต่ต่างจากพืชคือไม่ได้ทำให้เกิดแกสออกซิเจนเป็นผลผลิตอย่างหนึ่งในขั้นสุดท้าย อย่างไรก็ตามสมการทั่วไปในการสังเคราะห์แสงของแบคทีเรียก็คล้ายกับของพืช คือ



ในปฏิกิริยาของแบคทีเรีย H₂A ใช้เป็นสูตรทั่วไปของสารประกอบอินทรีย์และอนินทรีย์กำมะถันซึ่งอยู่ในสภาพรีดิวซ์ เช่น ถ้า H₂A หมายถึงไฮโดรเจนซัลไฟด์ (H₂S) A ก็หมายถึงธาตุกำมะถัน

การรีดักชันของคาร์บอนไดออกไซด์ให้กลายเป็นคาร์โบไฮเดรตเป็นปฏิกิริยาซึ่งไม่เกี่ยวข้องกับแสงและมีความคล้ายคลึงกันในระหว่างพืชสีเขียว photoautotrophic bacteria และ chemoautotrophic bacteria ผลงานที่ใช้ในขบวนการนี้จะได้กล่าวถึงต่อไปในบทที่ 11 ในบทนี้จะกล่าวถึงแต่เฉพาะขบวนการสร้างพลังงานจากแสง โดย bacteriochlorophyll

CYCLIC PHOTOPHOSPHORYLATION: แบคทีเรียสังเคราะห์แสงมีคลอโรฟิลล์ (bacteriochlorophyll) แตกต่างจากพืชในด้านโครงสร้างและคุณสมบัติในการดูดซับแสงคลอโรฟิลล์ของแบคทีเรียดูดแสงในช่วงคลื่นที่ใกล้กับอินฟราเรดมาก คือระหว่าง 660-870 นาโนเมตร คลอโรฟิลล์ของแบคทีเรียไม่ได้ถูกบรรจุอยู่ในคลอโรพลาสต์แต่พบมากอยู่ในบริเวณที่ใกล้ ๆ กับระบบเยื่อหุ้ม (membrane system) ดังรูปที่ 10-10

เมื่อคลอโรฟิลล์ของแบคทีเรียดูดซับคลื่นแสงพลังงานจากแสงจะกระตุ้นโมเลกุลของคลอโรฟิลล์ทำให้อิเล็กตรอนถูกขับออกมา คลอโรฟิลล์จะกลายเป็นสารประจุบวกและกลับทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนหรือเป็นสารออกซิไดซ์ที่แรง

รูปที่ 10-10 Fine structure of the photosynthetic bacterium *Rhodospirillum rubrum*. Note the position and the lamellar stack type of the intracytoplasmic membrane system. $\times 60,000$. (Courtesy of G. Drews and R. Ladwig and the Williams & Wilkins Company, Baltimore.)



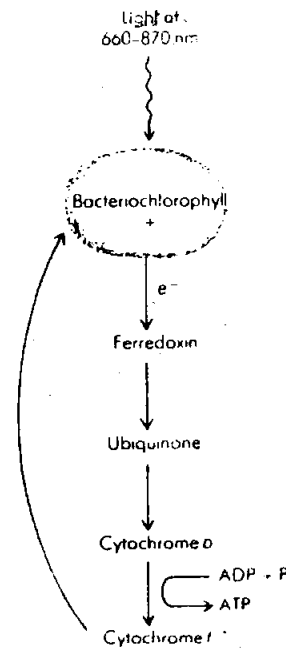
อิเล็กตรอนที่หลุดออกจากโมเลกุลของคลอโรฟิลล์ในขณะนี้เป็นอิเล็กตรอนซึ่งมีพลังงานสูงจึงกลายเป็นแหล่งของพลังงาน ถูกส่งผ่านไปในสารประกอบโปรตีนพวกฮีม ซึ่งเรียกว่า ferredoxin มีธาตุเหล็กประกอบอยู่แล้วผ่านไปยัง ubiquinone, cytochrome b และ cytochrome f (ลักษณะคล้ายกับ cytochrome c) ตามลำดับและกลับเข้าสู่คลอโรฟิลล์ของแบคทีเรียซึ่งมีประจุบวกทำให้กลับเป็นกลางตามเดิม

ในช่วงระหว่าง cytochrome b และ cytochrome f จะมีการ photophosphorylation เกิดขึ้นทำให้ ADP รวมตัวกับฟอสเฟตกลายเป็น ATP โดยใช้พลังงานจากอิเล็กตรอน ที่สำคัญก็คืออิเล็กตรอนที่วิ่งออกจากโมเลกุลของคลอโรฟิลล์ผ่านตัวกลางต่าง ๆ จนหมดพลังงานแล้วก็วิ่งกลับเข้าสู่โมเลกุลของคลอโรฟิลล์ตามเดิม ขบวนการแบบนี้จึงถูกเรียกว่า cyclic phosphorylation ซึ่งเป็นขบวนการที่ค่อนข้างง่ายเกิดขึ้นในแบคทีเรียสังเคราะห์แสง ดังรูปที่ 10-11

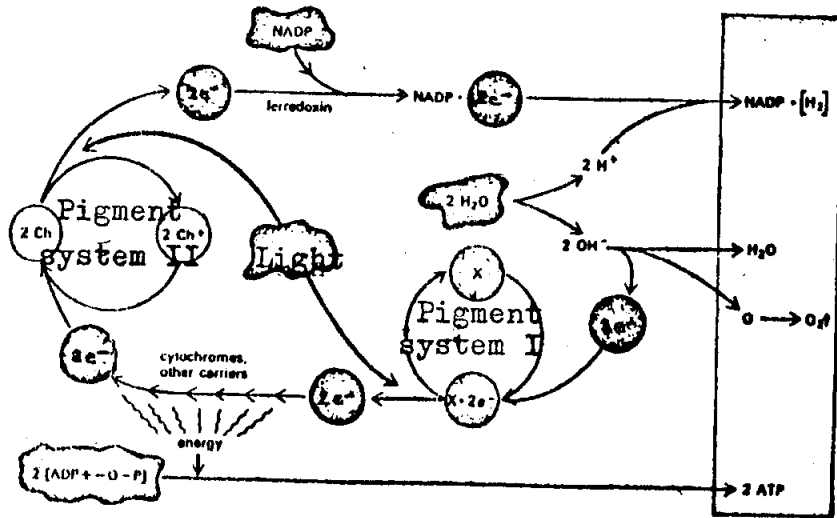
เป็นที่น่าสังเกตว่าไม่มีการรีดักชันของ NADP ในปฏิกิริยานี้ การรีดักชันของ NADP ในแบคทีเรียสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นโดยพลังงานการรีดิวซ์ของสิ่งที่อยู่ในสภาพแวดล้อมเช่น H_2S และสารอินทรีย์เป็นต้น สารประกอบรีดิวซ์พวกนี้ปกติมักมีอยู่ในสภาพแวดล้อมที่ปราศจากออกซิเจนของแบคทีเรีย

NONCYCLIC PHOTOPHOSPHORYLATION: ในพืชและสาหร่ายมีขบวนการซึ่งเรียกว่า noncyclic photophosphorylation เกิดขึ้น ในทำนองเดียวกันกับ cyclic photophosphorylation คือมีการแยกประจุเกิดขึ้นเมื่อระบบสีได้รับแสง ในขบวนการนี้มีระบบสีซึ่งเกี่ยวข้องกับแสงสองระบบ คือ ระบบที่หนึ่งใช้แสงสีแดงคล้ายกับพวกแบคทีเรียสังเคราะห์แสง และระบบที่สองใช้แสงสีน้ำเงิน ระบบสีระบบที่หนึ่งประกอบด้วย chlorophyll a และ pigment P 700 ระบบสีระบบที่สองประกอบด้วย chlorophyll a_2 เมื่อระบบสีระบบที่สองได้รับแสงจะ

รูปที่ 10-11 Cyclic photo-phosphorylation as it occurs in photosynthetic bacteria. The electron returns, at a lower energy state, to the bacteriochlorophyll which had become positively charged after the initial ejection of the electron. No NADP is reduced and no external electron donor is necessary for this process.



ปล่อยอิเล็กตรอนพลังงานสูงออกมาผ่านไปใน ferredoxin แล้วถูกรับไว้ด้วย NADP ทำให้ NADP มีประจุเป็นลบจึงรวมตัวกับไฮโดรเจนไอออนจากโมเลกุลของน้ำได้เป็น $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ส่วนไฮดรอกซิลไอออน (HO^-) ของน้ำที่เหลือไม่อาจอยู่อย่างอิสระได้จึงรวมตัวกันใหม่กลายเป็นโมเลกุลของน้ำแล้วปล่อยออกซิเจนและอิเล็กตรอนอิสระออกมาขบวนการนี้ถูกเรียกว่า photolysis อิเล็กตรอนที่ได้จากโมเลกุลของน้ำจะถูกรับไว้ด้วยระบบสีระบบที่หนึ่ง เมื่อระบบสีระบบที่หนึ่งได้รับแสงจะปล่อยอิเล็กตรอนที่รับไว้ออกมาเป็นอิเล็กตรอนพลังงานสูงและผ่านไปในระบบไซโตโครมทำให้เกิดการสังเคราะห์ ATP เมื่ออิเล็กตรอนมีพลังงานลดลงแล้วจะถูกรับไว้ด้วยระบบสีระบบที่สองซึ่งมีประจุเป็นบวกทำให้มีภาวะเป็นกลางตามเดิม ดังแสดงในรูปที่ 10-12



รูปที่ 10-12 Noncyclic photophosphorylation as it occurs in green plants and algae. In this process, electrons raised to a high energy state ultimately reduce NADP⁺ and are *not* recycled to the light-pigment systems. The protons necessary for reduction come from the dissociation of water which results in the evolution of oxygen.

ขบวนการแบบ noncyclic photophosphorylation อิเล็กตรอนที่หลุดออกจากระบบสี จะไม่หวนกลับคืนมาอีก แต่อิเล็กตรอนที่วิ่งเข้าระบบสีเป็นอิเล็กตรอนที่ได้จากโมเลกุลของน้ำ