

## บทที่ 11

### เมตาโบลิซึมของแบคทีเรีย : การใช้พลังงานและการสังเคราะห์ทางชีวเคมี

ในบทที่ 10 ได้กล่าวถึงกลวิธีการทางเคมีบางอย่างซึ่งทำให้แบคทีเรียได้รับพลังงาน แต่ในบทนี้จะกล่าวถึงการใช้พลังงานโดยแบคทีเรียเช่นเดียวกับสิ่งมีชีวิตอื่น

#### การใช้จ่ายของพลังงาน

ATP ซึ่งได้จากปฏิกิริยาการสร้างพลังงานต่าง ๆ ในเซลล์แบคทีเรียจะถูกใช้จ่ายในวิถีต่าง ๆ ATP ส่วนใหญ่จะถูกใช้ในการสังเคราะห์องค์ประกอบใหม่ของเซลล์ รวมทั้งการเก็บสะสมพลังงานไว้ในก้อนตะกอนต่าง ๆ เช่น ไกลโคเจนและ poly- $\beta$ -hydroxybutyrate ขบวนการเมตาโบลิซึมอื่นซึ่งต้องการพลังงานจากฟอสเฟตบอนด์รวมทั้งการรักษาไว้ซึ่งความครบถ้วนทางกายภาพและทางเคมีของเซลล์ การขนส่งสารถูกละลายผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ กิจกรรมในการเคลื่อนที่ของอวัยวะและการทำให้เกิดความร้อน

#### การทำให้เกิดความร้อน

แบคทีเรียมีชีวิตก็เช่นเดียวกับสิ่งมีชีวิตอื่น ๆ คือทำให้เกิดความร้อนภายใต้ภาวะบางอย่างมีผลทำให้อุณหภูมิสูงขึ้น ในเรื่องนี้อาจสังเกตได้ง่ายในระหว่างการเก็บรักษาอินทรีย์วัตถุที่ขึ้น เช่นหญ้าสด เม็ดธัญพืชที่ขึ้น และกองใบไม้ซึ่งตายแล้ว ความร้อนที่เกิดขึ้นอาจสูงมากจนกระทั่งเกิดการสันดาปขึ้นเองได้ ความร้อนเช่นนี้เกิดจากกิจกรรมทางเมตาโบลิซึม

เข้าใจว่ากิจกรรมของเอนไซม์ ATPase เป็นตัวการสำคัญทำให้เกิดความร้อนขึ้น โดยเอนไซม์ทำให้ ATP ส่วนเกินสลายตัวปล่อยพลังงานออกมาในรูปของความร้อน ทั้งนี้เพื่อช่วยรักษาความสมดุลย์ทางพลังงานของเซลล์ การสูญเสียพลังงานซึ่งแฝงอยู่กับฟอสเฟตออกมาในรูปของความร้อนอาจเกิดขึ้นในวิถีทางอื่น ตัวอย่างเช่น เมื่อเซลล์ทำให้เกิดเอสเทอร์

หรืออะมีดบอนด์ชั้นในโมเลกุลหนึ่งซึ่งต้องการพลังงานเพียงประมาณ 3,000 แคลลอรี่ แต่ปฏิกิริยาซึ่งทำให้เกิดการสังเคราะห์นี้ต้องใช้พลังงานซึ่งได้จากการแตกตัวของบอนด์พลังงานสูงด้วยค่า  $AG^\circ$  ประมาณ 12,000 แคลลอรี่ พลังงานส่วนที่เกินนี้ถูกปลดปล่อยออกมาในรูปของความร้อน

#### การเคลื่อนไหว (Motility) :

การเคลื่อนไหวของแฟลกเจลล่า (flagella) คือการเปลี่ยนแปลงพลังงานเคมีเป็นพลังงานกล การเคลื่อนไหวอาจเป็นเมตาโบลิซึมซึ่งเกี่ยวข้องกับปฏิกิริยา phosphorylation โดยการออกซิเดชัน การหมักและการสังเคราะห์แสงทำให้เกิดการสังเคราะห์ ATP ขึ้น ATP เป็นสิ่งจัดเตรียมพลังงานเคมีเพื่อเปลี่ยนแปลงเป็นพลังงานกลในการเคลื่อนที่ของแฟลกเจลล่า

Flagellin เป็นโปรตีนในแฟลกเจลล่าของแบคทีเรีย แต่ไม่พบว่ามีกิจกรรมของเอนไซม์ เช่น ATPase ซึ่งพบอยู่ใน cilia ของจุลินทรีย์พวก eucaryote เอนไซม์ ATPase พบอยู่ในไซโตพลาสซึมของแบคทีเรียบริเวณใกล้ ๆ กับที่มีแฟลกเจลล่าเกาะติดอยู่เป็นจำนวนมาก แสดงว่า ATP เป็นแหล่งพลังงานสำหรับการเคลื่อนที่ของแฟลกเจลล่า

#### การขนส่งสารอาหาร :

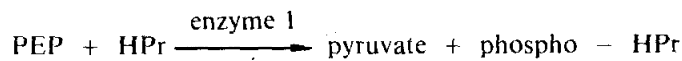
นอกจากน้ำและสารบางอย่างที่ละลายในไขมันก็มีสารเพียงไม่กี่ชนิดซึ่งสามารถเข้าสู่เซลล์ได้โดยวิธีการแพร่กระจายอย่างง่าย (passive diffusion) ในขบวนการนี้สารถูกละลาย (solute) ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปโดยการเคลื่อนที่อย่างสะเปะสะปะของโมเลกุลและไม่มีความสัมพันธ์เกี่ยวข้องกับโมเลกุลของสารใดในเยื่อหุ้มเซลล์

อีกกลวิธีหนึ่งซึ่งสารสามารถรอดผ่านเยื่อกึ่งซึม (semipermeable membrane) ได้คือการแพร่กระจายอย่างได้รับการส่งเสริม (facilitated diffusion) กลวิธีนี้สารถูกละลายจะรวมตัวกับโมเลกุลของสารรับพิเศษ (carrier molecule) ในเยื่อหุ้มเซลล์หรือเยื่อกึ่งซึม สารรับพิเศษนี้จะมีการกวัดแกว่งเอาด้านที่มีสารถูกละลายเกาะติดอยู่เข้าไปในเซลล์แล้วหันกลับออกไปรับเข้ามาใหม่อีก สารรับพิเศษซึ่งแทรกอยู่ในเยื่อหุ้มนี้ถูกเรียกว่า permease enzyme หรือ porter

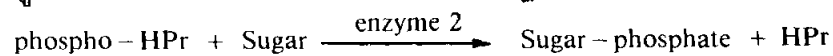
กลวิธีการนำสารเข้าสู่เซลล์ทั้งสองขบวนการดังกล่าวข้างต้นไม่จำเป็นต้องใช้พลังงานจากการเมตาโบลิซึมเนื่องจากไม่ได้เป็นการนำเข้าทวนกระแสความเข้มข้นหรือประจุไฟฟ้าเคมีแต่ที่น่าสนใจคือกลวิธีทำให้สารลอดผ่านเยื่อหุ้มเซลล์โดยวิธีการโยกย้ายหมู่ทางเคมี (group-

translocation) และการขนส่งอย่างมีพลัง (active transport) ทั้งสองขบวนการนี้ต้องใช้พลังงานจากการเมตาโบลิซึม

**การโยกย้ายหมู่ทางเคมี (group translocation):** น้ำตาลบางอย่าง เช่น กลูโคส ฟรุกโตส และแมนโนส สามารถถูกส่งเข้าไปในเซลล์แบคทีเรียได้โดยการย้ายหมู่ทางเคมี เมื่อฟอสเฟตถูกถ่ายออกจาก phosphoenolpyruvate ให้แก่น้ำตาล กลวิธีนี้ถูกเรียกเป็นพิเศษว่า phosphoenolpyruvate-phosphotransferase system ในขั้นแรกของขบวนการโปรตีนซึ่งทนต่อความร้อนเรียกว่า heat-stable carrier protein (HPr) จะถูกกระตุ้นด้วย phosphoenolpyruvate (PEP) ซึ่งเป็นสารถ่ายพลังงาน



ต่อมาน้ำตาลจะถูกเปลี่ยนแปลงเป็น sugar-phosphate โดยปฏิกิริยาที่สอง



(outside cell)

(inside cell)

ในระหว่างปฏิกิริยาที่สอง น้ำตาลจะถูกส่งเข้าไปในเซลล์ในรูปของ Sugar-phosphate และ HPr ก็ถูกเปลี่ยนกลับไปเป็นอิสระในรูปเดิม ปฏิกิริยาการส่งผ่านน้ำตาลกรณีนี้เป็นไปในทิศทางเดียวไม่ย้อนกลับเนื่องจาก sugar-phosphate ไม่มีความดึงดูดกับ HPr

HPr และเอนไซม์ 1 เป็นโปรตีนซึ่งละลายน้ำ HPr เป็นโปรตีนน้ำหนักโมเลกุลต่ำ เอนไซม์ 2 เป็นโปรตีนแทรกอยู่ในเยื่อหุ้มเซลล์และมีความเฉพาะเจาะจงต่อน้ำตาลต่าง ๆ นอกจากนี้ยังมีขบวนการโยกย้ายหมู่ทางเคมีเพื่อขนส่งสารอื่น ๆ เข้าไปในเซลล์ได้อีก เช่น adenine และ butyrate เป็นต้น

**การขนส่งอย่างมีพลัง (active transport) :** สารถูกละลายเกือบทั้งหมด เช่น น้ำตาลต่าง ๆ ได้แก่  $\beta$ -galactoside, amino acid, peptide, nucleoside และไอออนถูกนำเข้าไปในเซลล์โดยวิธีการขนส่งอย่างมีพลัง ธรรมชาติของพลังงานคู่ควบในการขนส่งอย่างมีพลังได้ศึกษากันมากโดยใช้ถุงเยื่อหุ้มเซลล์แบคทีเรีย ดังรูปที่ 11-1 ถุงเยื่อหุ้มเซลล์นี้ไม่มีสิ่งซึ่งเป็นองค์ประกอบของไซโตพลาสซึมบรรจุอยู่เหมือนดังในเซลล์ที่สมบูรณ์ มีกิจกรรมทางเมตาโบลิซึมเกิดขึ้นโดยเอนไซม์เฉพาะที่มีอยู่ในเยื่อหุ้มเท่านั้น จากการศึกษาพบว่าการขนส่งอย่างมีพลังในเยื่อหุ้มเซลล์แบคทีเรียไม่ได้รับพลังงานจาก oxidative phosphorylation หรือ ATP หรือ phosphoenolpyruvate แต่ได้จากการออกซิเดชันของ D-lactate ไปเป็น pyruvate โดยเอนไซม์ D-lactate

dehydrogenase ในเยื่อหุ้ม อิเล็กตรอนที่ได้ถูกส่งไปยังแกสออกซิเจนผ่านลูกโซ่การหายใจที่มีอยู่ในเยื่อหุ้ม โดยวิธีการนี้พลังงานจากการหายใจถูกเปลี่ยนเป็นงานในรูปของการขนส่งอย่างมีพลัง เมื่ออยู่ภายใต้สภาพที่ไม่มีแกสออกซิเจน fumarate และ nitrate อาจถูกใช้เป็นตัวรับอิเล็กตรอนในขั้นสุดท้ายแทนออกซิเจนได้ จะเห็นได้ว่าการขนส่งอย่างมีพลังเกี่ยวข้องกับ การหายใจโดยไม่มีการสร้างหรือใช้ ATP แต่ยังไม่ทราบว่าพลังงานถูกปลดปล่อยออกมา โดยการออกซิเดชันของ D-lactate หรือสารให้อิเล็กตรอนอื่นคู่ควบกับการขนส่งได้อย่างไร อย่างไรก็ตามก็เป็น การเพียงพอที่ทำให้ทราบว่า การขนส่งอย่างมีพลังต้องการพลังงานจากการเมตาโบลิซึม

รูปที่ 11-1 Electron micrographs of sections through *Escherichia coli*, ML308-225 membrane vesicles Two magnifications are shown. (Courtesy of Or Samuel Silverstein of the Rockefeller University and Science, 196:882-892, 1974.)



**การสังเคราะห์สารประกอบโมเลกุลใหญ่** : การสังเคราะห์ส่วนประกอบของเซลล์เป็น ขบวนการซึ่งใช้พลังงานอย่างซับซ้อนมาก หลักการพื้นฐานในการสังเคราะห์องค์ประกอบ ต่าง ๆ ของเซลล์มีดังต่อไปนี้

1. เส้นทางของปฏิกิริยาเคมีซึ่งใช้ในการสังเคราะห์โมเลกุลหนึ่งมักแตกต่างจาก เส้นทางในการคาตาโบลิซึมของโมเลกุลนั้นถึงแม้ว่าในบางขั้นตอนจะเหมือนกันหรือย้อนกลับ ได้ก็ตาม
2. พลังงานที่จำเป็นต่อขบวนการสังเคราะห์มักได้จากการคู่ควบกับการสลายตัว ของ ATP ซึ่งให้พลังงาน
3. ปฏิกิริยาการสังเคราะห์ต่าง ๆ ถูกควบคุมเป็นอิสระจากกลไกการควบคุมของ เส้นทางคาตาโบลิซึม เนื่องจากเอนไซม์ซึ่งกำหนดอัตราความเร็วของปฏิกิริยาการ คาตาโบลิซึมไม่มีส่วนเกี่ยวข้องในเส้นทางสังเคราะห์ เส้นทางสังเคราะห์โดยทั่วไป

มักถูกควบคุมโดยความเข้มข้นของผลผลิตสุดท้าย โดยวิถีทางเช่นนี้เซลล์จึงสังเคราะห์สารประกอบหนึ่งให้ได้มากตามต้องการได้ตลอดเวลา

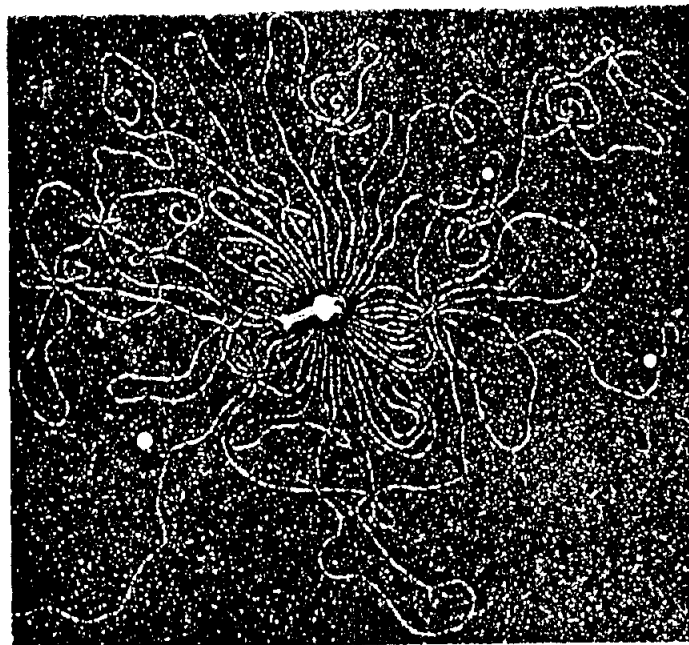
### โครงสร้างและการสังเคราะห์ DNA

สารพันธุกรรมหรือมรดกตกทอดของเซลล์แบคทีเรียคือ DNA หรือ deoxyribonucleic acid มีลักษณะเป็นโมเลกุลเส้นยาวคล้ายเชือก ดังรูปที่ 11-2 ประกอบด้วยสองเส้น (strand) ขดพันเป็นเกลียวเรียกว่า double helix และแต่ละเส้นมีปลายซึ่งสวนทางกัน ดังรูปที่ 11-3 คือปลายของเส้นหนึ่งซึ่งมี 3-hydroxyl group อีสรระเกาะติดอยู่จะตรงกับปลายของอีกเส้นหนึ่งซึ่ง 5-phosphate group เกาะติดอยู่แต่ละเส้นของ DNA ก็คือ polynucleotide ซึ่งประกอบด้วยลูกโซ่ของ nucleotide เชื่อมต่อเข้าด้วยกัน และแต่ละ nucleotide ยังประกอบด้วยสามส่วนด้วยกัน คือ (1) เบส (Base) ซึ่งเป็นสารประกอบไนโตรเจนอาจเป็น purine หรือ pyrimidine (2) น้ำตาลซึ่งมีคาร์บอน 5 อะตอมเรียกว่า deoxyribose และ (3) หมู่ของฟอสเฟต ทั้งสามส่วนเชื่อมต่อกันดังนี้

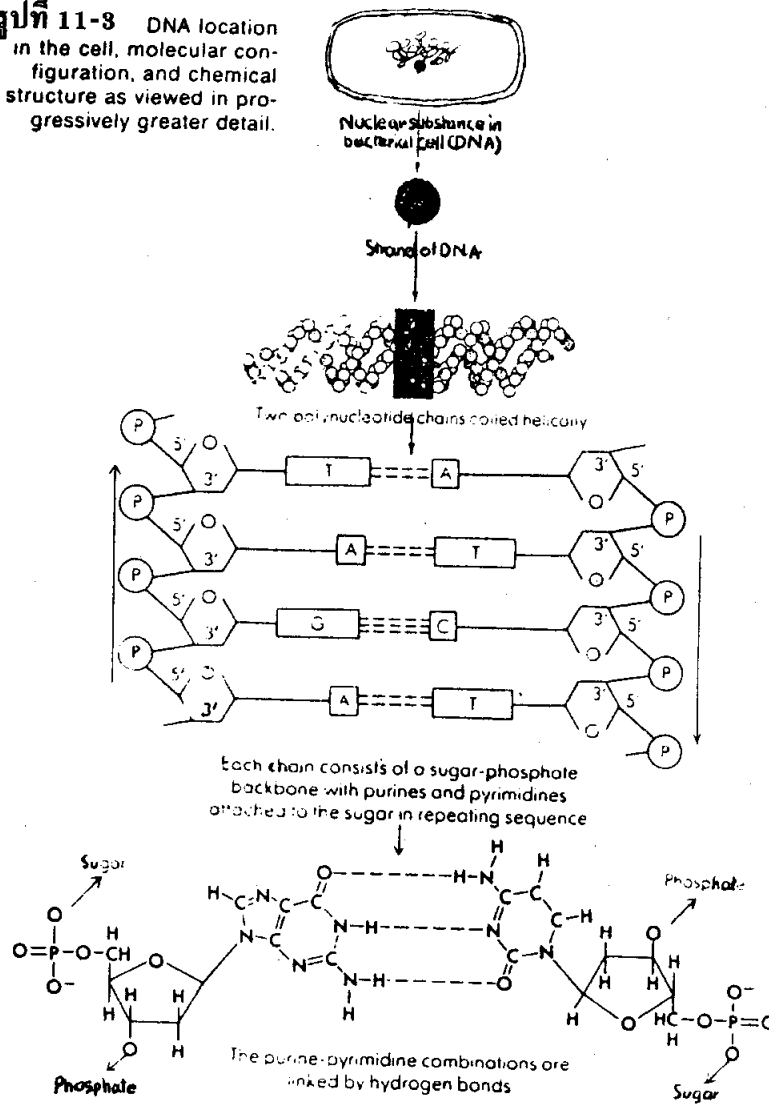
Nitrogenous base—deoxyribose—phosphate

(Nucleotide)

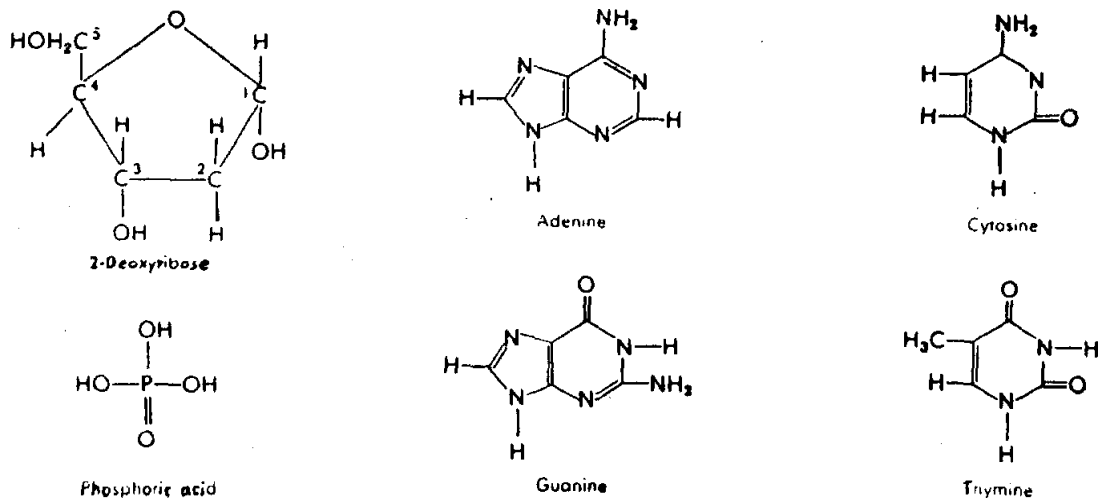
รูปที่ 11-2 Electron micrograph of the DNA content of a T2 phage. Measurements of the DNA thread system indicated a length of  $49 \pm 4 \mu\text{m}$ . The phage "ghost" (the flask-shaped object in the center) is about  $0.1 \mu\text{m}$  long. (Courtesy of A. K. Kleinschmidt et al., *Biochim Biophys Acta*, 61:857-864, 1962.)



**รูปที่ 11-8** DNA location in the cell, molecular configuration, and chemical structure as viewed in progressively greater detail.



Purine มีสองชนิดคือ adenine และ guanine pyrimidine มีสองชนิด คือ cytosine และ thymine ซึ่งพบใน DNA โครงสร้างของเบสต่าง ๆ รวมทั้ง deoxyribose และฟอสเฟตได้แสดงไว้ในรูปที่ 11-4



รูปที่ 11-4 Building blocks of the four kinds of nucleotides of DNA. 2-Deoxyribose is so named because of the absence of the -OH group found on carbon 2 (unlike ribose).

เนื่องจากมีเบสสี่ชนิดจึงพบว่า DNA มี nucleotide สี่แบบคือ

1. Adenine-deoxyribose-phosphate หรือ deoxyadenosine-5'-monophosphate
2. Guanine-deoxyribose-phosphate หรือ deoxyguanosine-5'-monophosphate
3. Cytosine-deoxyribose-phosphate หรือ deoxycytidine-5'-monophosphate
4. Thymine-deoxyribose-phosphate หรือ thymidine-5'-monophosphate

เป็นที่น่าสังเกตว่า nucleoside ของ thymine (thymine + deoxyribose) คือ thymidine

Nucleotide ทั้งสี่ชนิดถูกทำให้เชื่อมต่อกันได้ด้วย phosphodiester linkage กล่าวคือ ฟอสเฟตแต่ละหมู่จะเชื่อมต่อกับน้ำตาล deoxyribose ของ nucleotide หนึ่งและกับน้ำตาล deoxyribose ของอีก nucleotide หนึ่ง ทำให้เกิดเป็นเส้น polynucleotide ขึ้นได้ เนื่องจากกลูโคสของ nucleotide เกิดจากการเชื่อมต้อกลับกันระหว่างฟอสเฟตกับน้ำตาลเท่านั้น จึงทำให้เบส purine หรือ pyrimidine ซึ่งเกาะติดอยู่กับน้ำตาลยื่นทางออกจากเส้นแกนของ polynucleotide ดังรูปที่ 11-3 นอกจากนี้ยังมีการยึดเหนี่ยวกันอย่างอ่อนซึ่งเรียกว่า ไฮโดรเจนบอนด์ (Hydrogen bond) เกิดขึ้นระหว่างเบสของ polynucleotide เส้นหนึ่งกับเบสตรงกันข้ามของ polynucleotide อีกเส้นหนึ่ง เบสทั้งสองซึ่งยึดเหนี่ยวกันได้ด้วยไฮโดรเจนบอนด์ถูกเรียกว่าเบสคู่ประกอบ (complementary base pair) เบสคู่ประกอบซึ่งพบอยู่ในเส้นคู่ของ DNA มีสองชนิดคือ adenine คู่กับ thymine และ cytosine คู่กับ Guanine ดังรูปที่ 11-3 ดังนั้นอัตราส่วนระหว่าง adenine กับ thymine หรือ Guanine กับ cytosine ในเส้นคู่ของ DNA จึงเท่ากับ 1 : 1 เสมอ แต่อัตราส่วนอย่างอื่น เช่น adenine/cytosine, cytosine/thymine หรือ  $A + T/G + C$  ไม่จำเป็นต้องเท่ากับ 1 : 1 ต่ออัตราส่วนในกรณีหลังนี้เป็นลักษณะประจำชนิดหรือประจำตัวของสิ่งมีชีวิตเมื่อได้สกัดเอา DNA ออกมาแล้ว

ในไวรัสบางชนิดปรากฏว่าอัตราส่วนระหว่าง adenine กับ Thymine หรือ Guanine กับ cytosine อาจไม่เท่ากับ 1 : 1 จึงทำให้ทราบได้ว่า DNA ของไวรัสพวกนี้มีลักษณะเป็นเส้นเดี่ยว (Single stranded DNA) แต่โดยทั่วไปสิ่งมีชีวิตมักมี DNA ลักษณะเป็นเส้นคู่ (double-stranded DNA)

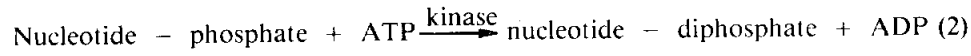
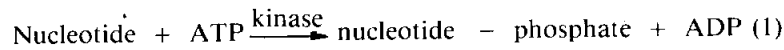
#### การสังเคราะห์ nucleotide

ก่อนที่แบคทีเรียจะสังเคราะห์เส้น polynucleotide ของ DNA แบคทีเรียจะต้องมี nucleotide อิสระภายในเซลล์มากพอเสียก่อน ในแบคทีเรียบางชนิดก็ได้มาจากอาหาร แต่แบคทีเรียพวกที่ต้องการสารอาหารอย่างง่ายก็สามารถสังเคราะห์ขึ้นได้เองจากน้ำตาลกลูโคส แอมโมเนีย และเกลือแร่ต่าง ๆ การเปลี่ยนแปลงสารอาหารอย่างง่ายให้เป็น nucleotide เพื่อการสังเคราะห์ DNA ต้องอาศัยเอนไซม์ทำให้เกิดลำดับปฏิกิริยาซึ่งยุ่งยากซับซ้อนมากเกินกว่าขอบเขตที่จะกล่าวถึงในที่นี้ได้ แต่ที่สำคัญก็เพื่อให้ทราบว่าเพียงแต่การสังเคราะห์ก่อนโครงสร้างของ DNA โดยแบคทีเรียก็ยังคงต้องใช้ถึงหลายขั้นตอนและในบางขั้นตอนก็ต้องการพลังงานจากการสลายตัวของ ATP



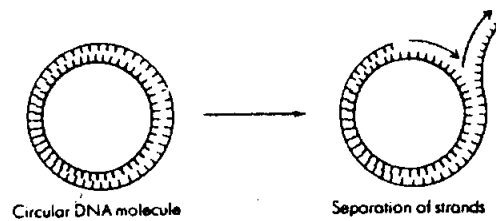
## การสังเคราะห์ DNA จาก nucleotide

สารเตรียมพร้อมโดยตรงเพื่อการสังเคราะห์เส้น polynucleotide ของ double-stranded DNA คือ nucleotide ซึ่งอยู่ในรูปที่ถูกกระตุ้น ในการกระตุ้น nucleotide ต้องใช้พลังงานจาก ATP ดังสมการ



Nucleotide - diphosphate ที่ถูกสังเคราะห์โดยวิธีนี้คือ dCTP, dGTP, dATP และ dTTP (deoxycytidine-5'-triphosphate, deoxyguanosine-5'-triphosphate, deoxyadenosine-5'-triphosphate และ thymidine-5'-triphosphate ตามลำดับ

การสังเคราะห์ DNA ของแบคทีเรียเกิดขึ้นก่อนการแบ่งเซลล์เพียงเล็กน้อยที่ระยะเวลานี้สองเส้นในเกลียวคู่ของ DNA จะขาดหลุดออกที่จุดใดจุดหนึ่งโดยเฉพาะและเป็นจุดเริ่มต้นของการสังเคราะห์ DNA เส้นใหม่ ในบริเวณนี้เบส purine และ pyrimidine จะแยกคู่ออกจากกัน และมีการสร้าง DNA เส้นใหม่ตามแนวของลูกศรในรูปที่ 11-5

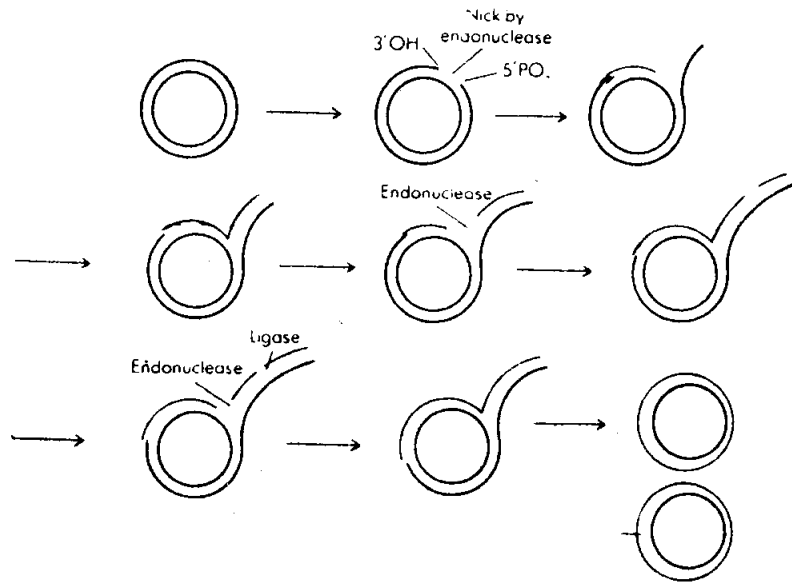


รูปที่ 11-5

Bacterial DNA synthesis occurs just before cell division; at this time, the two strands in the double helix are nicked at a particular point where synthesis of new DNA is to begin; in this region, the purine and pyrimidine bases are no longer paired and the direction of replication is as indicated by the arrows.

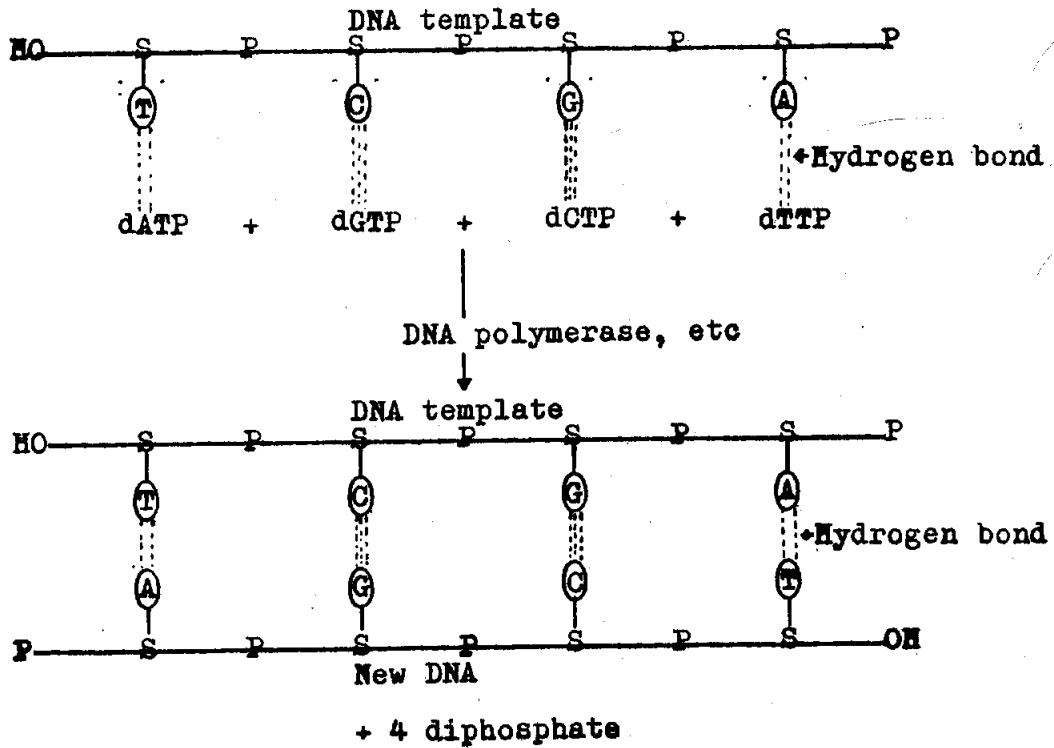
DNA แต่ละเส้นจะทำหน้าที่เป็นแม่พิมพ์ (template) กำหนดการเรียงตัวของ nucleotide ในเส้น DNA คู่ประกอบ (complementary strand) เส้นใหม่ ดังแสดงในรูปที่ 11-6 โดยวิธีการทำซ้ำขึ้นมา (replication) เช่นนี้มีผลทำให้ได้ลูกหลานของ DNA ซึ่งเป็นเส้นคู่สองโมเลกุลหรือสองคู่ คู่หนึ่งหรือโมเลกุลหนึ่งประกอบด้วย DNA เส้นเดิมที่เป็นพ่อแม่หนึ่งเส้นและอีกเส้นหนึ่งซึ่งได้จากการสังเคราะห์ขึ้นมาใหม่ การทำซ้ำเพิ่มจำนวน DNA ภายใต้นี้จะได้กล่าวถึงต่อไป ในบทที่ 12

**รูปที่ 11-6** Replication of circular DNA. The double-stranded circular DNA molecule is nicked at a specific point exposing 3'-hydroxyl and 5'-phosphate terminal groups. DNA replication begins at the 3'-hydroxyl terminus with the addition of nucleotides by DNA polymerase; therefore, synthesis is in the 5' → 3' direction. It then switches over to its complementary strand. After a short period an endonuclease nicks the new DNA strand at the growing point with further unwinding of unreplicated portions of parental helix. The process is repeated again and again. The short fragments are joined together by polynucleotide ligase. Brown line = parental strands; blue line = newly synthesized strands.



ในการสร้าง DNA ซึ่งเป็นลูกหลานจะใช้เส้น DNA ซึ่งเป็นพ่อแม่เป็นแม่พิมพ์ กำหนดการเรียงตัวของ nucleotide ตามกฎของการเป็นคู่ประกอบกันด้วยไฮโดรเจนบอนด์ของเบส และใช้เอนไซม์ DNA polymerase และเอนไซม์อื่น ๆ ในการเร่งให้เกิดปฏิกิริยา ดังสรุปเป็นแผนภูมิในรูปที่ 11-7

รูปที่ 11-7



## การสังเคราะห์โปรตีน

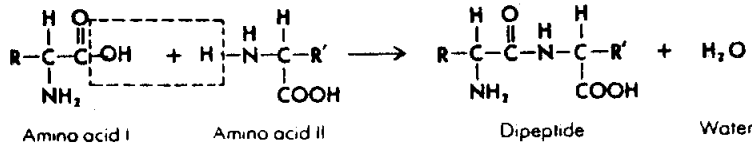
โปรตีนของแบคทีเรียมีทั้งพวกที่ถูกใช้เป็นโครงสร้าง เช่น flagellin เป็นโปรตีนโครงสร้างของแฟลกเจลล่าและพวกที่ถูกใช้งาน เช่น เอนไซม์ที่ใช้ในขบวนการเมตาโบลิซึมต่าง ๆ กรดอะมิโนเป็นก้อนโครงสร้างของโปรตีน เช่นเดียวกับกับ nucleotide เป็นก้อนโครงสร้างของ DNA แต่ DNA ประกอบด้วย nucleotide เพียงแค่ 4 ชนิด ส่วนโปรตีนอาจประกอบด้วยกรดอะมิโนถึงประมาณ 20 ชนิด ดังในตารางที่ 11-1 จุลินทรีย์มีความสามารถในการสังเคราะห์กรดอะมิโนแตกต่างกันอย่างกว้างขวาง ตัวอย่าง เช่น *Escherichia coli* สามารถสังเคราะห์กรดอะมิโนได้ทุกชนิดที่ต้องการ แต่แบคทีเรียพวกที่สร้างกรดแลคติกไม่สามารถสังเคราะห์กรดอะมิโนได้เลยและต้องได้รับจากอาหาร

ในแบคทีเรียเซลล์หนึ่งมีโปรตีนแตกต่างกันหลายพันชนิด และแต่ละชนิดแตกต่างกันที่ลำดับการเรียงตัวของกรดอะมิโน (sequence of amino acids) กรดอะมิโนต่าง ๆ ถูกทำให้เชื่อมต่อกันได้ด้วย peptide linkage กลายเป็นเส้นโมเลกุลที่ยาวออกไป ลักษณะการเรียงตัวของกรดอะมิโนที่เชื่อมต่อกันเป็นลักษณะประจำของโปรตีนชนิดต่าง ๆ Peptide linkage ได้ถูกแสดงไว้ในรูปที่ 11-8 และลำดับการเรียงตัวของกรดอะมิโนที่เฉพาะเอนไซม์ ribonuclease (RNAase) ได้แสดงไว้ในรูปที่ 11-9

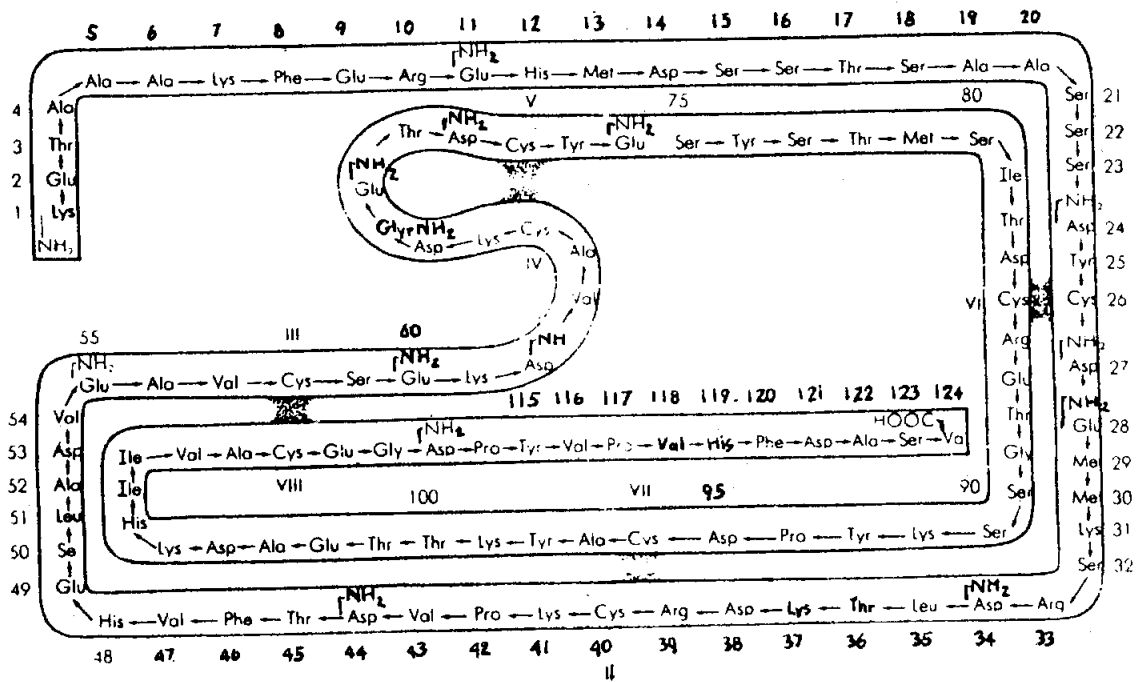
### รหัสทางพันธุกรรมและการสังเคราะห์ mRNA

ลำดับการเรียงตัวของกรดอะมิโนในเส้นโปรตีนหนึ่งถูกกำหนดโดยลำดับการเรียงตัวของ nucleotide ซึ่งมีเบสต่าง ๆ กันในเส้น DNA ช่วงหนึ่งซึ่งทำหน้าที่เป็นยีน (gene) สำหรับโปรตีนเส้นนั้น ยีนจะอยู่ในเส้นใดเส้นหนึ่งของ DNA ซึ่งเป็นเส้นคู่ เบสที่ติดอยู่ตามเส้น DNA ทุก ๆ สามเบสถูกเรียกว่า triplet code เป็นรหัสกำหนดชนิดของกรดอะมิโนโดยเฉพาะ

การสังเคราะห์โปรตีนเกิดขึ้นที่ ribosome ซึ่งเป็นรูเล็ก ๆ ประกอบด้วยโปรตีนและ ribonucleic acid (RNA) อยู่ในไซโตพลาสซึมของเซลล์ ก่อนการสังเคราะห์โปรตีนรหัสของ DNA จะต้องถูกคัดลอก (transcribe) ให้กับสารซึ่งนำรายละเอียดจากบริเวณซึ่งเป็นนิวเคลียสของเซลล์ไปยัง ribosome ในไซโตพลาสซึม สารซึ่งเป็นสื่อกลางนี้ คือ messenger ribonucleic acid (mRNA)



**Figure 11-8** Synthesis of a peptide bond. Two amino acids combine through the carboxyl, -COOH, group of one and the amino, -NH<sub>2</sub>, group of the other to form the dipeptide.



**Figure 11-9** The amino acid sequence of the enzyme ribonuclease. The blue areas represent disulfide bridges between cysteines. This illustration is diagrammatic.

the polypeptide chain is actually folded to give a complex three-dimensional configuration. (Courtesy of D. G. Smyth, W. H. Stein, and S. Moore, *J Biol Chem*, 238:227, 1963.)

RNA และ DNA มีความคล้ายคลึงกันแต่ RNA มีความแตกต่างเล็กน้อย คือ

1. RNA ปกติมีลักษณะเป็นเส้นเดี่ยว
2. มีองค์ประกอบเป็นน้ำตาล ribose ไม่ใช่ deoxyribose
3. มีเบสเป็น uracil แทน thymine

การสังเคราะห์เส้น polynucleotide ของ mRNA ถูกเร่งโดยเอนไซม์ RNA polymerase เช่นเดียวกับ DNA คือจำเป็นต้องใช้ nucleotide ที่ถูกกระตุ้นแล้วเป็นซับสเตรตของเอนไซม์นี้ ได้แก่ ATP, CTP, GTP และ UTP (adenosine-5'-triphosphate, cytidine-5'-triphosphate, guanosine-5'-triphosphate และ uridine-5'-triphosphate ตามลำดับ)

### การคัดลอกหรือการหัด (Transcription)

การคัดลอกหรือการหัดคือขบวนการเพื่อการสังเคราะห์ mRNA ที่เป็นคู่ประกอบของ DNA เส้นซึ่งถูกใช้เป็นแม่พิมพ์เรียก sense strand ในขบวนการนี้มีการแยกออกจากกันของเส้น DNA สองเส้นซึ่งประกอบกันอยู่ เส้นหนึ่งซึ่งมียืนเพื่อการสังเคราะห์โปรตีนตามตัวการจะทำหน้าที่เป็นแม่พิมพ์เพื่อการสังเคราะห์เส้น mRNA ให้เป็นคู่ประกอบของตนตามกฎการเป็นคู่ประกอบกันด้วยไฮโดรเจนบอนด์ของเบสโดยเอนไซม์ DNA-dependent RNA polymerase ดังรูปที่ 11-10 เมื่อเส้น mRNA ถูกสังเคราะห์ไปจนตลอดยีนที่ต้องการแล้ว mRNA จะหลุดออกเป็นอิสระจากการเป็นคู่ประกอบของ DNA และเคลื่อนย้ายไปที่ ribosome ในไซโตพลาสซึม โดยนำรหัสซึ่งได้จากการเป็นคู่ประกอบกันกับยืนหรือ DNA เพื่อกำหนดลำดับของกรดอะมิโนในเส้นโปรตีนที่จะถูกสังเคราะห์ขึ้น รหัสบนเส้น mRNA เป็นรหัสซึ่งเป็นคู่ประกอบกันได้กับรหัสบนเส้น DNA ที่ใช้กำหนดการสังเคราะห์ mRNA นั้น

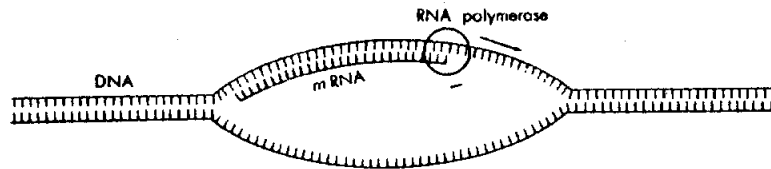
ขบวนการนี้ก็คล้ายกับการสังเคราะห์ DNA เช่นถ้าลำดับการเรียงตัวของเบสบนเส้น DNA เป็น

adenine      cytosine      guanine      guanine      thymine      thymine

ลำดับการเรียงตัวของเบสในเส้น mRNA ซึ่งเข้าคู่ประกอบกันได้จะเป็น

uracil      guanine      cytosine      cytosine      adenine      adenine

รูปที่ 11-10 (Transcription)



ตารางที่ 11-2 เป็นตารางรหัสทางพันธุกรรมซึ่งกำหนดชนิดของกรดอะมิโนตามเบสสามตัวบนเส้น mRNA เบสทุก ๆ สามตัวบนเส้น mRNA ถูกเรียกว่า codon กรดอะมิโนชนิดเดียวกันอาจมี codon มากกว่าหนึ่งอย่าง และ codon บางอย่างก็อาจทำงานเกี่ยวกับโครงสร้างอื่นของโปรตีน อย่างไรก็ตาม codon หนึ่งไม่อาจถูกใช้เป็นตัวรหัสสำหรับกรดอะมิโนได้มากกว่าหนึ่งชนิด ตารางนี้สามารถใช้ให้เป็นประโยชน์ได้ดังตัวอย่างต่อไปนี้

ตารางที่ 11-2

Code Table for the Base Triplets of mRNA. The codons read in the 5'—3' direction on the mRNA. Codons UAA, UAG, and UGA cause termination of synthesis of a protein chain. AUG is a chain-initiating codon also.

		SECOND POSITION						
		U	C	A	G	U	C	
U	UUU	Phe	UCU	Ser	UAU	Tyr	UGU	Cys
	UUC	Phe	UCC	Ser	UAC	Tyr	UGC	Cys
	UUA	Leu	UCA	Ser	UAA	Ochre	UGA	Umber
	UUG	Leu	UCG	Ser	UAG	Amber	UGG	Trp
C	CUU	Leu	CCU	Pro	CAU	His	CGU	Arg
	CUC	Leu	CCC	Pro	CAC	His	CGC	Arg
	CUA	Leu	CCA	Pro	CAA	Gln	CGA	Arg
	CUG	Leu	CCG	Pro	CAG	Gln	CGG	Arg
A	AUU	Ile	ACU	Thr	AAU	Asn	AGU	Ser
	AUC	Ile	ACC	Thr	AAC	Asn	AGC	Ser
	AUA	Ile	ACA	Thr	AAA	Lys	AGA	Arg
	AUG	Met	ACG	Thr	AAG	Lys	AGG	Arg
G	GUU	Val	GCU	Ala	GAU	Asp	GGU	Gly
	GUC	Val	GCC	Ala	GAC	Asp	GGC	Gly
	GUA	Val	GCA	Ala	GAA	Glu	GGA	Gly
	GUG	Val	GCG	Ala	GAG	Glu	GGG	Gly

สมมุติว่าลำดับของเบสบนเส้น mRNA เป็น

C-U-U-A-G-A-A-A-A-U-U-U-A-G-U-G-G-G-A-C-U-U-C-U-U-A-A เมื่อรหัสเหล่านี้ ถูกแปล (translate) เป็นโปรตีนที่ ribosome จะได้โปรตีนซึ่งมีลำดับการเรียงตัวของกรดอะมิโนดังนี้ Leu-Arg-Lys-Phe-ser-Gly-Thr-Ser เนื่องจากเบสสามตัวสุดท้าย U-A-A เป็นรหัสซึ่งไม่มีความหมายสำหรับกรดอะมิโนใด ๆ จึงเป็นรหัสทำให้สิ้นสุดการยาวต่อออกไปของเส้นโปรตีน

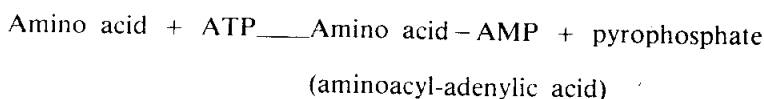
นอกจากนี้รหัสทางพันธุกรรมของกรดอะมิโนยังมีคุณสมบัติที่น่าสนใจอย่างอื่นอีกคือ ไม่มีการแบ่งขั้นตอนระหว่าง codon ต่าง ๆ ดังนั้นการอ่านรหัสบนเส้นโมเลกุลของ mRNA จะต้องถูกต้องตั้งแต่เริ่มต้น การอ่านรหัสจะต้องเลื่อนไปเป็นลำดับจาก triplet (เบส 3 ตัว) หนึ่งไปยังอีก triplet หนึ่งโดยไม่มีการหยุด ถ้าช่วงของการอ่านผิดไปตั้งแต่เริ่มต้นทุก codon บนเส้น mRNA จะผิดขั้นตอนหมดและอ่านรหัสไม่ถูกต้องทำให้ได้โปรตีนผิดไปเนื่องจากลำดับการเรียงตัวของกรดอะมิโนยุ่งเหยิง รหัสซึ่งเป็นคำสำหรับกรดอะมิโนอาจเหมือนกันทุกสายพันธุของสิ่งมีชีวิต

### การแปลรหัส (Translation)

การแปลรหัส เป็นขบวนการซึ่งรายละเอียดทางพันธุที่ปรากฏอยู่ในโมเลกุลของ mRNA ได้ควบคุมลำดับของกรดอะมิโนโดยตรงในระหว่างการสังเคราะห์โปรตีน

### การกระตุ้นกรดอะมิโนและการทำปฏิกิริยากับ tRNA :

กรดอะมิโนซึ่งอยู่ในสภาพที่ถูกกระตุ้นมีความจำเป็นต่อการสังเคราะห์โปรตีนเช่นเดียวกับ nucleotide ที่ถูกกระตุ้นมีความจำเป็นต่อการสังเคราะห์ DNA หรือ RNA ในการกระตุ้นต้องใช้พลังงานจาก ATP



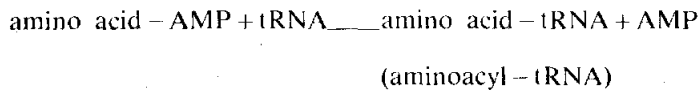
กรดอะมิโนแต่ละชนิดมีเอนไซม์เพื่อการกระตุ้นโดยเฉพาะ

RNA ประเภทหนึ่งซึ่งเรียกว่า transfer RNA (tRNA) สามารถเกาะเกี่ยวกับกรดอะมิโนที่ถูกกระตุ้นได้โดยใช้เอนไซม์ชนิดเดียวกันกับที่ใช้ในการกระตุ้นกรดอะมิโน tRNA มีลักษณะเป็นโมเลกุลเส้นเดี่ยวแต่มีลำดับการเรียงตัวของเบสที่บางตอนของเส้นโมเลกุลเป็นคู่ประกอ กับเบสที่ตอนอื่น ๆ ในเส้นโมเลกุลเดียวกันได้จึงทำให้เกิดการทาบเป็นเส้นคู่ประกอกันได้ ที่ช่วงนั้น ด้วยเหตุผลดังกล่าวจึงทำให้โมเลกุลของ tRNA คงอมีรูปร่างคล้ายใบโคลเวอร์ (cloverleaf) ดังรูปที่ 11-11



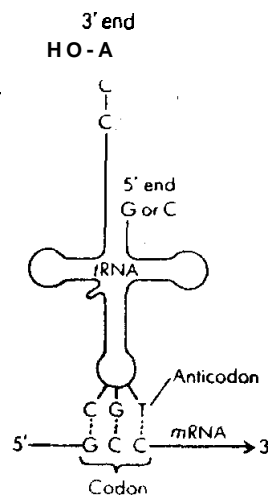
เบสซึ่งไม่ได้เป็นคู่ประกอบด้วยเบสใดในเส้นโมเลกุลเดียวกันจำนวนสามเบสจะทำหน้าที่เป็นตัวแปลรหัส (anticodon) เข้าเป็นคู่ประกอบกันได้กับ codon สำหรับกรดอะมิโนหนึ่ง ๆ บนเส้น mRNA tRNA ก็เช่นเดียวกันกับ mRNA คือถูกคัดลอกมาจากบางตอนของเส้น DNA โดยเอนไซม์ RNA polymerase ดังนั้นเซลล์จึงต้องจัดเตรียม nucleotide อิสระที่ถูกกระตุ้นไว้เพื่อการสังเคราะห์ tRNA เช่นเดียวกับกับการสังเคราะห์ mRNA

กรดอะมิโนแต่ละชนิดมี tRNA ที่จะเชื่อมต่อกับได้เฉพาะชนิดของตนเท่านั้นไม่สามารถเชื่อมต่อกับ tRNA สำหรับกรดอะมิโนชนิดอื่น ๆ ปฏิกริยาระหว่าง tRNA กับกรดอะมิโนที่ถูกกระตุ้นมีดังต่อไปนี้



รูปที่ 11-11

Transfer RNA.



tRNA ทุกโมเลกุลมีปลาย nucleotide ประกอบด้วย adenine กรดอะมิโนจะเชื่อมต่อกับ nucleotide ที่ปลายของ tRNA ตรงน้ำตาล ribose อาจกล่าวได้ว่าโมเลกุลของ tRNA ทำหน้าที่คล้ายหัวปรับ (adapter) ของกรดอะมิโนเพื่อเสียบเข้ากับ nucleotide สามตัว (triplet) ซึ่งเป็นภาษาของรหัสทางพันธุกรรม และที่น่าสนใจอีกประการหนึ่งคือ เอนไซม์ที่ใช้ในการกระตุ้นซึ่งเรียกว่า aminoacyl-tRNA synthetase ดังกล่าวมาแล้วมีความเฉพาะเจาะจงต่อชนิดของกรดอะมิโนและ tRNA มาก ดังนั้นแต่ละเอนไซม์ชนิดนี้จะต้องมีบริเวณเพื่อเกาะติดเฉพาะ (specific binding site) ถึงสามแห่ง แห่งหนึ่งเพื่อเกาะติดกับกรดอะมิโน อีกแห่งหนึ่งเกาะติดกับ tRNA และอีกแห่งหนึ่งเกาะติดกับโมเลกุลของ ATP ที่จำเป็นต่อปฏิกิริยา

หลังจากกระตุ้นและเกาะติดกับ tRNA แล้วกรดอะมิโนก็พร้อมที่จะถูกนำไปใช้ในการเจริญเติบโตของเส้นโพลีเพปไทด์หรือโปรตีนบนผิวของ ribosome สัญลักษณ์ของกรดอะมิโนเหล่านี้ ตัวอย่างเช่น alanine คือ Ala-tRNA<sub>Ala</sub> (tRNA<sub>Ala</sub> หมายถึง tRNA สำหรับกรดอะมิโน alanine)

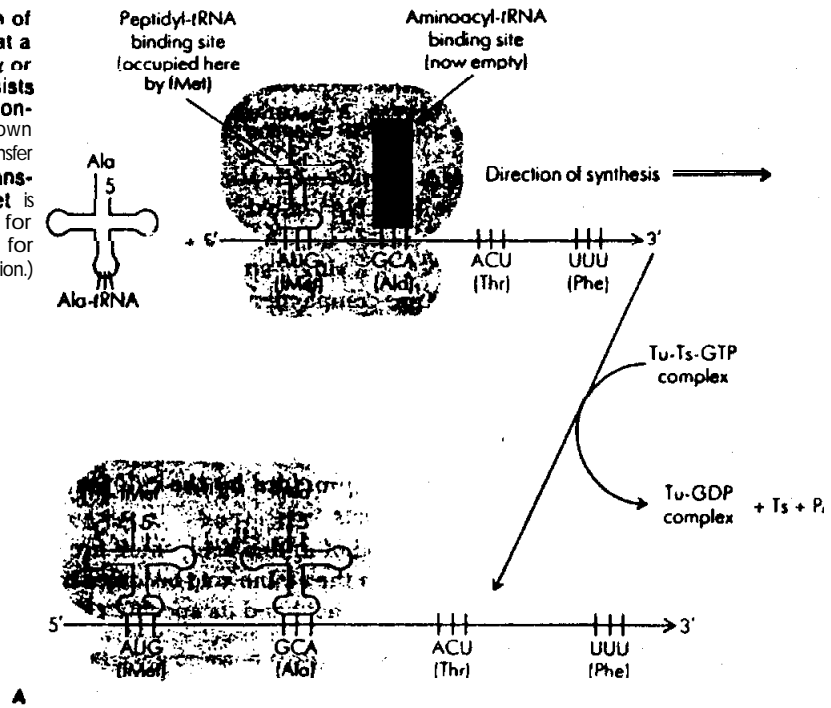
### การเชื่อมต่อกันเป็นเส้นโปรตีนที่ Ribosome

RNA ส่วนใหญ่ในเซลล์แบคทีเรียคือ ribosomal RNA (rRNA) RNA นี้ถูกคัดลอกออกมาจากบางตอนของเส้น DNA โดยขบวนการซึ่งต้องการพลังงานเช่นเดียวกันกับการสังเคราะห์ mRNA และ tRNA Ribosome ประกอบด้วย rRNA และโปรตีนมีลักษณะเป็นก้อนเล็ก ๆ อยู่ในไซโตพลาสซึมของเซลล์แบคทีเรียและเป็นที่ซึ่งมีการสังเคราะห์โปรตีน Ribosome ก็คล้ายกับหัวเทปบันทึกเสียงให้ออกเป็นเพลง แต่เส้นเทปของ ribosome คือ mRNA เพลงที่ออกมาคือโปรตีน ดังนั้นจะได้โปรตีนหรือเพลงชนิดใดก็ขึ้นอยู่กับสัญญาณหรือรหัสในเส้นเทปหรือ mRNA Ribosome ของ *E. coli* ได้ถูกศึกษากันอย่างกว้างขวาง และได้พบว่าประกอบด้วยสองส่วน คือ ส่วนซึ่งเป็นหน่วยย่อยขนาดใหญ่ (50S subunit) และส่วนที่เป็นหน่วยย่อยขนาดเล็ก (30S subunit) แต่ละหน่วยย่อยมี rRNA เฉพาะและมีเส้นโพลีเพปไทด์จำนวนหนึ่ง ในระหว่างที่มีการสังเคราะห์โปรตีนหน่วยย่อยทั้งสอง (50S และ 30S) จะมีการรวมตัวกันเป็น 70S ribosome และแตกตัวออกสลับกันอยู่ตลอดเวลา การแตกตัวของ ribosome จะต้องเกิดขึ้นก่อนที่จะรวมตัวกับ mRNA หรือ aminoacyl-tRNA เริ่มต้นและก่อนการเริ่มต้นสังเคราะห์โปรตีน Codon ของ mRNA ซึ่งรวมตัวกับ ribosome จะดึงดูดโมเลกุลของ tRNA ต่าง ๆ ที่มี anticodon ซึ่งเป็นคู่ประกอปกันได้ ในขณะที่เดียวกันมีผลทำให้กรดอะมิโนที่เกาะติดกับ tRNA เชื่อมต่อกันด้วย peptide linkage ตามลำดับซึ่งถูกบงการโดย mRNA ดังแสดงในรูปที่ 11-12

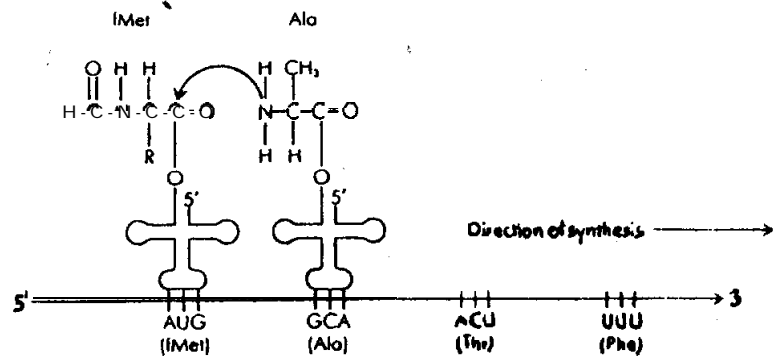
Codon เริ่มต้นบน mRNA เป็น codon สำหรับ formyl Met-tRNA ต่อมาก็เป็น codon สำหรับ Ala-tRNA คือ GCA Ribosome ด้านที่รับ aminoacyl-tRNA เข้ามาเรียกว่า aminoacyl site การรับเอา aminoacyl-tRNA เข้ามาจะต้องใช้ GTP และโปรตีนเฉพาะจากไซโตพลาสซึม เรียกว่า T factor ประกอบด้วยสองส่วนคือ Tu และ Ts ดังรูปที่ 11-12

อีกสองขั้นตอนต่อมาต้องใช้เอนไซม์สองชนิดในขั้นตอนที่สองเรียกว่า peptidyl transfer step โดยใช้เอนไซม์ peptidyl transferase ดังรูปที่ 11-12B และ C ทำให้เกิด peptide bond ในขณะที่ peptide chain เจริญยาวออกไปโดยมีกรดอะมิโนใหม่เข้ามาเพิ่ม Peptide bond เกิดขึ้นโดยปฏิกิริยาระหว่าง amino group ของ aminoacyl-tRNA ที่เข้ามาใหม่กับ carboxyl group

รูปที่ 11-12 Diagram of protein-chain assembly at a ribosome. The assembly or elongation process consists of three steps: (1) codon-directed binding as shown in (A); (2) peptidyl transfer as in (B) and (C); (3) translocation as in (D). (fMet is formyl Met-tRNA used for chain initiation. See text for detailed explanation.)

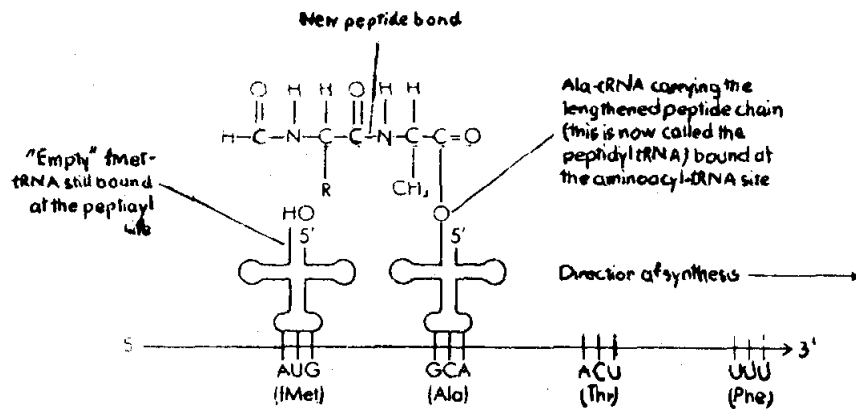


A

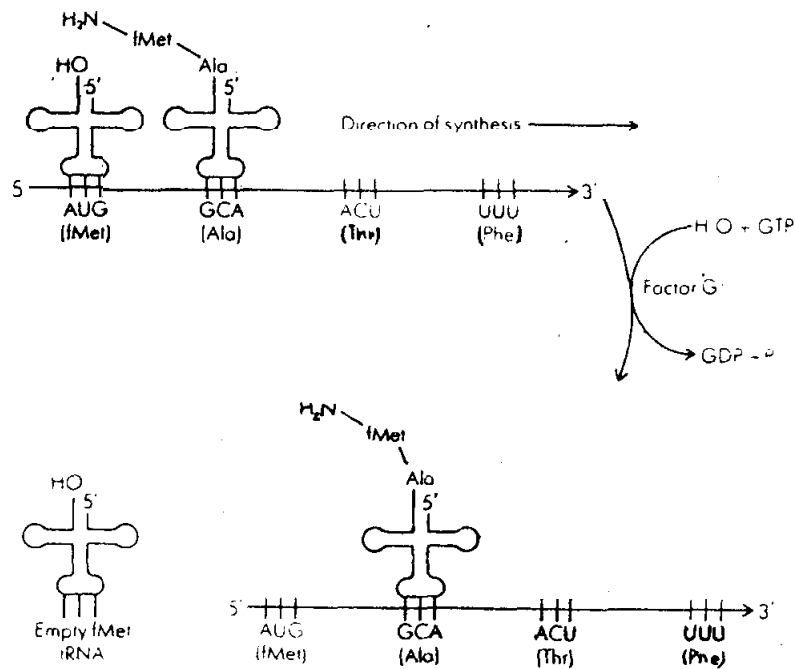


B

ของ peptide chain ซึ่งเกาะติดอยู่กับ tRNA ด้วย ester bond tRNA ที่มี peptide chain เกาะติดอยู่ เรียกว่า peptidyl-tRNA ปฏิกริยาในการโยกย้าย peptide chain จาก tRNA หนึ่งไปต่อติดกับกรดอะมิโนซึ่งเกาะติดอยู่กับ tRNA อีกตัวหนึ่งเพื่อทำให้ peptide chain ยาวออกไปไม่จำเป็นต้องใช้พลังงานจาก ATP หรือ GTP อีก



c

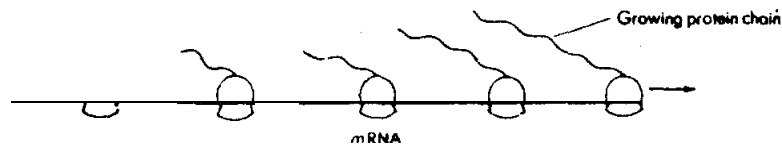


d

ในขั้นตอนที่สามเอนไซม์อื่นจะทำให้ peptidyl-tRNA และ mRNA เคลื่อนจากด้านหนึ่งไปยังอีกด้านหนึ่งบนผิวของ ribosome ดังรูปที่ 11-12D การโยกย้าย peptidyl-tRNA จาก aminoacyl site ไปยัง peptidyl site มีผลทำให้ tRNA เปล่าไม่มีอะไรเกาะติดอยู่ถูกดันหลุดออกไปจาก peptidyl site ขั้นตอนนี้ถูกเรียกว่า translocation reaction และเป็นผลเนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงของ ribosome พร้อมทั้งมีการใช้พลังงานจากการแตกตัวของ GTP ร่วมกับการทำงานของ factor G ซึ่งเป็นโปรตีนพบใน procaryotic cell อีกด้วย พร้อมกันกับการเคลื่อนย้าย

peptidyl-tRNA จาก aminoacyl site ไปยัง peptidyl site ก็มีการไหลเลื่อนของเส้น mRNA ไปตามร่องระหว่างหน่วยย่อยทั้งสองของ ribosome ได้เป็นระยะหนึ่ง codon พอดี แล้ววงจรการทำให้ peptide chain ยาวออกไปก็เริ่มต้นขึ้นใหม่อีกซ้ำ ๆ กันเช่นนี้จนกระทั่งสิ้นสุด codon บนเส้น mRNA การอ่าน codon บนเส้น mRNA ด้วย ribosome ก็คล้ายกับการดูภาพแต่ละภาพในฟิล์มภาพยนตร์คือหนึ่งภาพเปรียบเหมือนหนึ่ง codon เส้นโมเลกุลของ mRNA มีความยาวเพียงพอที่จะถูกอ่านด้วย ribosome หลายหน่วยในเวลาเดียวกัน ดังรูปที่ 11-13 เส้นโมเลกุลของ mRNA ซึ่งมี ribosome หลายหน่วยเกาะติดอยู่ถูกเรียกว่า polysome

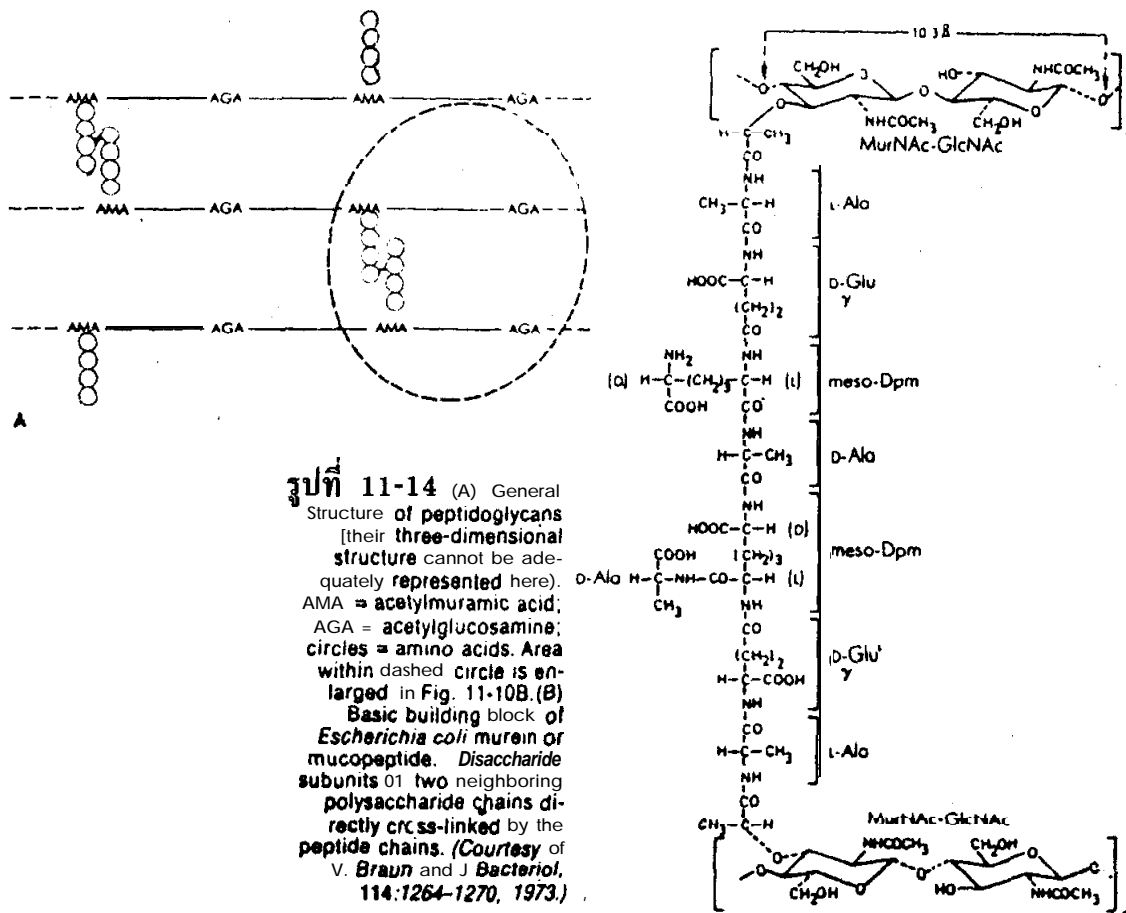
รูปที่ 11-13 Polysome.



### โครงสร้างและการสังเคราะห์เพปติโดไกลแคน

ส่วนซึ่งแข็งของผนังเซลล์แบคทีเรียคือโครงสร้างซับซ้อนซึ่งเรียกว่า murein, peptidoglycan หรือ mucopeptide ผนังเซลล์แบคทีเรียแกรมบวกมีส่วนซึ่งเป็นเพปติโดไกลแคน (peptidoglycan) ในอัตราส่วนซึ่งมากกว่าแบคทีเรียแกรมลบ เพปติโดไกลแคนมีส่วนประกอบและโครงสร้างแตกต่างไปตามสายพันธุ์ของแบคทีเรียแต่มีพื้นฐานคล้ายคลึงกัน เพปติโดไกลแคนเป็นโพลีเมอร์ขนาดใหญ่มากประกอบด้วยก้อนโครงสร้างสามชนิด คือ (1) acetylglucosamine (AGA หรือ GlcNAc) (2) acetylmuramic acid (AMA หรือ MurNAc) และ (3) peptide ประกอบด้วยกรดอะมิโนสามหรือสี่ชนิด และกรดอะมิโนต่าง ๆ ก็มีโครงสร้างแบบ D configuration ซึ่งไม่พบอยู่ในที่อื่น ๆ ตามธรรมชาติ เพปติโดไกลแคนอาจถูกคิดได้ว่ามีแกนยื่นเป็นสารพวก polysaccharide ประกอบขึ้นด้วย AGA และ AMA ต่อสลับกันเป็นเส้นยาวและมีเส้นเพปไทด์สั้น ๆ ยื่นออกมาจาก AMA เส้นเพปไทด์เหล่านั้นจะเชื่อมต่อประสานกับเส้นเพปไทด์ที่ยื่นออกมาจากแกนยื่น polysaccharide เส้นอื่นทำให้โครงสร้างทั้งหมดแข็งแรงยิ่งขึ้น รูปที่ 11-14A แสดงถึงโครงสร้างพื้นฐานของเพปติโดไกลแคน และรูปที่ 11-14B แสดงถึงก้อนโครงสร้างพื้นฐานของเพปติโดไกลแคนใน *Escherichia coli* เพปติโดไกลแคนบางอย่างอาจแตกต่างในแง่ที่ว่าเส้นเพปไทด์ไม่เชื่อมต่อกันและกันโดยตรง แต่เชื่อมต่อกับเพปไทด์ชนิดอื่นซึ่งเป็นสะพานเชื่อม

ระหว่างหมู่ carboxyl group สุดท้ายของเส้นเพปไทด์ข้างหนึ่งกับหมู่ amino group อิสระของ lysine หรือ diaminopimelic acid(DPM) ที่ปลายของอีกข้างหนึ่ง ตัวอย่างเช่น *Staphylococcus aureus* มีสะพานประกอบด้วย glycine ห้าโมเลกุลเชื่อมต่อกันระหว่างเพปไทด์ที่ยื่นออกมาจาก AMA ทั้งสอง

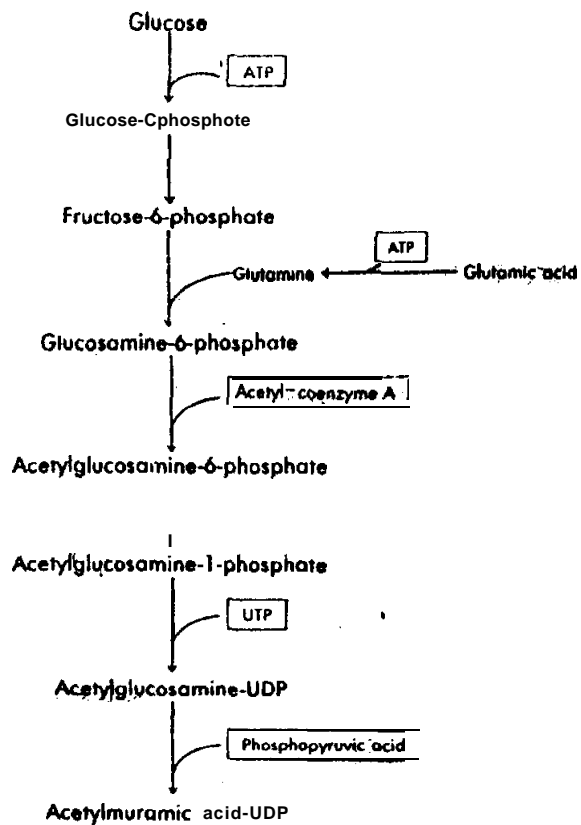


### การกระตุ้นสารซึ่งถูกนำมาใช้สังเคราะห์เพปติโดไกลแคน

*Escherichia coli* สามารถสังเคราะห์ผนังเซลล์เพปติโดไกลแคนได้เมื่อเจริญเติบโตในอาหารอย่างง่ายประกอบด้วยกลูโคส แอมโมเนียมซัลเฟต และเกลือแร่ต่าง ๆ ขั้นตอนแรกของการสังเคราะห์คือการทำให้เกิด Acetylglucosamine และ acetylmuramic acid ที่ถูกกระตุ้น

ขบวนการนี้ต้องการพลังงานที่หลายขั้นตอนดังแสดงในรูปที่ 11-15 การกระตุ้นน้ำตาลโดยการเกาะติดกับ uridine-diphosphate group(UDP) ไม่เพียงแต่แปลกลสำหรับ acetylmuramic acid เท่านั้นแต่เป็นวิธีการทั่วไปซึ่งใช้ในการสังเคราะห์ polysaccharide หลายชนิด

**รูปที่ 11-15** Biosynthesis of acetylmuramic acid-UDP, a key precursor to the synthesis of peptidoglycans. ATP = adenosine triphosphate; UTP = uridine triphosphate. The boxed compounds are all high-energy-transfer compounds.



### การสังเคราะห์เพปติโดไกลแคน

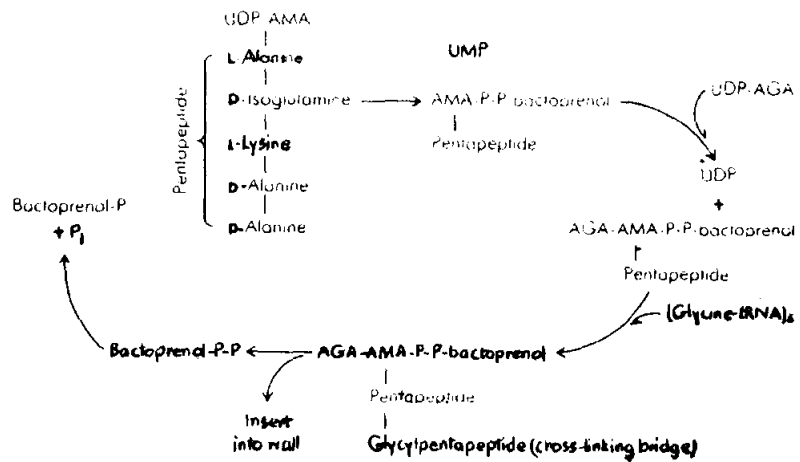
ขั้นตอนลำดับต่าง ๆ ในการสังเคราะห์เพปติโดไกลแคนอาจสรุปได้ดังนี้

1. กรดอะมิโนต่าง ๆ ถูกเชื่อมติดกับส่วนที่เป็น AMA ของสารชักนำทำให้เกิดเป็นเพปไทด์ กรณีเช่นนี้ไม่เกี่ยวข้องกับ ribosome แต่ต้องการพลังงานจาก ATP และต้องการ  $Mg^{2+}$  หรือ  $Mn^{2+}$  และเอนไซม์เฉพาะ
2. สารชักนำถูกทำให้คู่ควบกับเยื่อ phospholipid ซึ่งเรียกว่า bactoprenol

3. AMA ของสารชักนำถูกทำให้คู่ควบกับ acetyl-glucosamine(AGA) ปฏิกิริยานี้ต้องการ AGA ที่ถูกกระตุ้นคืออยู่ในรูปที่ UDP เกาะติดอยู่ในจุลินทรีย์บางชนิดจะมีการเติมเพปไทด์ ซึ่งเป็นสะพานเชื่อมโยงตามติดต่อมา

4. สารชักนำซึ่งยังคงเชื่อมติดอยู่กับ lipid ถูกนำพาออกจากเซลล์ผ่านเยื่อหุ้มเซลล์แล้วถูกทำให้เชื่อมต่อการเจริญเติบโตของเพปติโดไกลแคนในผนังเซลล์ เพปไทด์ซึ่งเป็นสะพานเชื่อม ต่ออาจเกิดขึ้นในเวลาต่อมาและแล้วการเข้าไปร่วมในการเจริญเติบโตของเพปติโดไกลแคนโดย สารชักนำก็เสร็จสิ้นสมบูรณ์ รูปที่ 11-16 แสดงถึงขั้นตอนซึ่งเป็นแบบอย่างในการสังเคราะห์ เพปติโดไกลแคน

รูปที่ 11-16 Biosynthesis of peptidoglycan in *Staphylococcus aureus* AMA = acetylmuramic acid; AGA = acetylglucosamine Note that unlike *E. coli* (Fig 11-108) *S. aureus* has a cross-linking pentaglycine bridge.

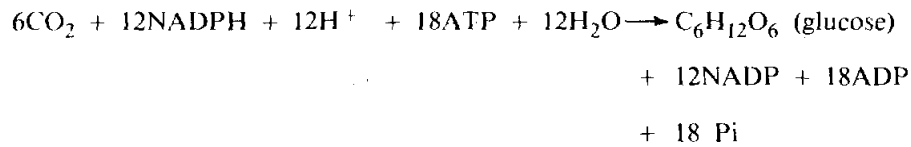


### การจับยึดคาร์บอนไดออกไซด์โดย Autotrophic Bacteria

ในบทที่ 10 ได้เห็นแล้วว่าพวก chemoautotrophic และ photoautotrophic bacteria ต้องการพลังงานจำนวนมากเพื่อเปลี่ยนแปลงคาร์บอนไดออกไซด์ให้เป็นสารประกอบอินทรีย์ นอกจากเป็นปฏิกิริยาซึ่งใช้พลังงานแล้ว การจับยึดคาร์บอนไดออกไซด์ยังเป็นขบวนการรีดักชันอีกด้วย ดังนั้นพวก autotrophic bacteria จึงต้องจัดเตรียมสิ่งให้อิเล็กตรอนไว้ใช้เช่น reduced NADP หรือ reduced ferredoxin ขบวนการจับคาร์บอนไดออกไซด์โดยพวก autotrophic bacteria เท่าที่พบมีสองวิธี แต่ในที่นี้จะได้กล่าวถึงหลักการอย่างสั้น ๆ เพียงหนึ่งวิธีคือ reductive pentose cycle หรือ Calvin-Bassham cycle



สองสามปฏิกิริยาแรกของขบวนการนี้ได้แสดงไว้ในรูปที่ 11-17 ถ้าคาร์บอนไดออกไซด์ ถูกติดป้ายไว้ด้วยกัมมันตภาพรังสีที่ธาตุคาร์บอน (ใช้  $^{14}\text{C}$  isotope แทน  $^{12}\text{C}$  อย่างธรรมดา) ถูกจัดเตรียมไว้ให้เซลล์เพื่อขบวนการนี้พบว่ากัมมันตภาพรังสีปรากฏครั้งแรกที่สารประกอบ 3-phosphoglyceric acid แล้วต่อมาก็ถูกเปลี่ยนแปลงไปเป็น glyceraldehyde-3-phosphate Glyceraldehyde แท้จริงแล้วก็คือน้ำตาลซึ่งมีธาตุคาร์บอนสามอะตอม ดังนั้นจึงแสดงว่าคาร์บอน-ไดออกไซด์ถูกนำไปใช้รวมให้เป็นน้ำตาลฟอสเฟตในขั้นตอนหนึ่งของ reductive pentose cycle ปฏิกิริยาทั้งหมดของวงจรนี้อาจสรุปได้ดังสมการ



รูปที่ 11-17 First portion of the reductive pentose cycle for autotrophic fixation of carbon dioxide. Key reaction is catalyzed by carboxydismutase (3-phospho-o-glycarate carboxylase) in which ribulose-diphosphate acts as an acceptor for  $\text{CO}_2$ , to form 2 moles of phosphoglyceric acid. The remainder of the Calvin-Bassham cycle takes care of inserting  $\text{CO}_2$ -carbon into other positions in glyceraldehyde phosphate and the regeneration of ribulosediphosphate.

