

### บทที่ 3 อาหาร (Nutrition)

แบคทีเรียก็เหมือนกับสิ่งมีชีวิตทั่ว ๆ ไปที่ต้องการอาหารเพื่อการเจริญเติบโตโดยนำมาใช้เป็นแหล่งพลังงานและแหล่งธาตุสำหรับสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์อาหารของแบคทีเรียมีมากมายหลายชนิดเริ่มตั้งแต่สารประกอบง่าย ๆ เช่น คาร์บอนไดออกไซด์ แอมโมเนียคลอไรด์ แอมโมเนียไนเตรด โซเดียมโบคาร์บอเนต กรดอะมิโน และ โมโนแซคคาไรด์ ไปจนถึงสารประกอบซับซ้อน เช่น โปรตีน โพลีแซคคาไรด์ ลิพิด เนื้อสัตว์ และ หนังสัตว์ เป็นต้น อาหารชนิดต่าง ๆ เหล่านี้แบ่งออกได้เป็น 2 ประเภทใหญ่ ๆ คือ อาหารอินทรีย์ (organic nutrient) และอาหารอนินทรีย์ (inorganic nutrient) แบคทีเรียแต่ละชนิดจะมีความสามารถในการใช้อาหารได้แตกต่างกันและอาหารชนิดหนึ่งอาจจะทำหน้าที่เพียงอย่างเดียวหนึ่งหรืออาจจะทำหน้าที่หลายอย่างภายในเซลล์ นอกจากนี้อาหารชนิดหนึ่งยังอาจจะทำหน้าที่ในแบคทีเรียแต่ละชนิดแตกต่างกัน เช่น ไฟโตไลโอโทรฟิคแบคทีเรียใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนสำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ แต่แบคทีเรียที่ออกซิไดส์มีเทนใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นปัจจัยสำหรับการเจริญเติบโต (growth factor) แบคทีเรียบางชนิดซึ่งเรียกว่า ไฟโตโทรฟิคแบคทีเรีย ใช้แสงเป็นแหล่งพลังงานด้วยการแปรสภาพพลังงานแสงให้เป็นพลังงานเคมีโดยอาศัยแบคทีริโอคลอโรฟิล (bacteriochlorophyll) ถูกใช้การขนส่งอิเล็กตรอน สารประกอบอนินทรีย์และสารประกอบอินทรีย์ ส่วนแบคทีเรียบางชนิดไม่สามารถสังเคราะห์วิตามิน (vitamin) ซึ่งเป็นสารประกอบอินทรีย์ที่เป็นปัจจัยสำหรับการเจริญเติบโตขึ้นได้เองจากอาหารอินทรีย์และอาหารอนินทรีย์ ดังนั้นถึงแม้ว่าจะมีแหล่งพลังงานและแหล่งธาตุชนิดต่าง ๆ ที่แบคทีเรียต้องการเพื่อนำไปใช้สังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ แบคทีเรียก็ไม่สามารถเจริญเติบโต ทั้งนี้เนื่องจากเอ็นไซม์หลายชนิดไม่สามารถทำงานได้ การเติมสารซึ่งสกัดออกมาจากยีสต์หรือเนื้อสัตว์ (yeast extract หรือ meat extract) ลงไปเพื่อเป็นแหล่งวิตามินเพียงเล็กน้อยจะทำให้แบคทีเรียเหล่านี้เจริญเติบโตได้ปกติ

ปริมาณของธาตุชนิดต่าง ๆ ที่แมคทีเรียต้องการ เพื่อนำไปใช้สังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบ เซลล์นั้นขึ้นอยู่กับส่วนประกอบทางเคมีของแมคทีเรีย โดยทั่วไป เซลล์แมคทีเรียประกอบด้วยธาตุไฮโดรเจน ออกซิเจน คาร์บอน ไนโตรเจน และ ฟอสฟอรัส เป็นส่วนใหญ่ (ตารางที่ 3-1) ดังนั้นแมคทีเรียจึงต้องการธาตุเหล่านี้ในปริมาณมาก ๆ จากอาหารอินทรีย์และอาหารอนินทรีย์ ซึ่งมีอยู่ในสภาวะแวดล้อม สำหรับธาตุอื่น ๆ เช่น กำมะถัน โปแทสเซียม โซเดียม แมกนีเซียม แคลเซียม คลอรีนและเหล็ก แมคทีเรียต้องการในปริมาณมากพอควร ดังนั้นจึงนิยมใส่ลงไปในการเพาะเลี้ยงแมคทีเรียในรูปเกลืออนินทรีย์ ส่วนธาตุแมงกานีส โคบอลต์ ทองแดง โมลิบดีนัมและสังกะสี แมคทีเรียจำเป็นต้องใช้สำหรับการเจริญเติบโตแต่ต้องการในปริมาณน้อยมาก บางครั้งจึงแสดงให้เห็นได้ยากว่าจำเป็นต้องใช้สำหรับการเจริญเติบโต ทั้งนี้ เนื่องจากธาตุเหล่านี้มักจะปะปนอยู่ตาม เครื่องแก้วและสารเคมีต่าง ๆ ที่ใช้เป็นส่วนประกอบของอาหารเพาะเลี้ยงแมคทีเรียอย่างเพียงพอสำหรับการเจริญเติบโตของแมคทีเรีย

ตารางที่ 3-1 ชนิดและปริมาณของธาตุต่าง ๆ ที่เป็นส่วนประกอบของ เซลล์แมคทีเรีย

ธาตุ	% ของน้ำหนักแห้งทั้งหมด
คาร์บอน	50
ออกซิเจน	20
ไนโตรเจน	14
ไฮโดรเจน	8
ฟอสฟอรัส	3
กำมะถัน	1
โปแทสเซียม	1
โซเดียม	1
แคลเซียม	0.5
แมกนีเซียม	0.5
คลอรีน	0.5
เหล็ก	0.2
ธาตุอื่น ๆ	0.3

## การขนส่งอาหารเข้าสู่ภายในเซลล์

อาหารอินทรีย์และอาหารอนินทรีย์ที่มีอยู่ในสภาวะแวดล้อมจะเป็นแหล่งพลังงานและแหล่งธาตุต่าง ๆ สำหรับการสังเคราะห์สารที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์เมื่อได้ขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์และมีเอนไซม์ (enzyme) เป็นตัวเร่ง (catalyst) ให้เกิดกระบวนการเมตาบอลิซึมขึ้น ปัจจัยสำคัญที่ควบคุมการขนส่งอาหารเข้าสู่ภายในเซลล์แบคทีเรีย คือ เยื่อเซลล์ซึ่งทำหน้าที่เลือกอาหาร สำหรับขนาดของอาหารที่ขนส่งผ่านเยื่อเซลล์ได้นั้นจะต้องมีโมเลกุลขนาดเล็ก ส่วนอาหารที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่ เช่น โปรตีน โพลีแซคคาไรด์และลิพิดจะไม่สามารถขนส่งผ่านเยื่อเซลล์เข้าสู่ภายในเซลล์ ในกรณีนี้แบคทีเรียจะขับเอนไซม์ออกมา (extracellular enzyme หรือ exoenzyme) เพื่อทำให้อาหารที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่กลายเป็นอาหารที่มีโมเลกุลขนาดเล็ก ซึ่งสามารถขนส่งผ่านเยื่อเซลล์ได้ ส่วนใหญ่เอนไซม์ที่ขับออกมาจะอยู่ภายนอกเซลล์ แต่ในแบคทีเรียบางชนิดเอนไซม์ที่ขับออกมายังคงติดอยู่กับผนังเซลล์แล้วทำหน้าที่เร่งให้อาหารโมเลกุลขนาดใหญ่ที่อยู่ติดกับผนังเซลล์เกิดการเปลี่ยนแปลง เช่น เซลลูเลส (cellulase) ที่บริเวณผิวผนังเซลล์ของ *Cytophaga* sp. ฟอสฟาเตส (phosphatase) และเพนิซิลลินเนส (penicillinase) ที่บริเวณผิวผนังเซลล์ของแบคทีเรียบางชนิด การเปลี่ยนแปลงของอาหารโมเลกุลขนาดใหญ่ภายนอกเซลล์นี้อาจจะเกิดจากเอนไซม์ซึ่งสร้างขึ้นภายในเซลล์และมีกิจกรรมอยู่ภายในเซลล์ (endoenzyme หรือ intracellular enzyme) ได้ เมื่อทำให้ผนังเซลล์และเยื่อเซลล์แตกโดยทางเมคคานิก (mechanic) หรือโดยการใช้เอนไซม์ไลโซไซม์ (lysozyme) และสารละลายที่มีความเข้มข้นต่ำกว่าภายในเซลล์

การที่จะดูว่าแบคทีเรียขับเอนไซม์ชนิดไหนออกมานอกเซลล์ ก็สามารถดูได้จากสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญเติบโตอยู่ เช่น เจริญเติบโตบนแป้งก็มีเอนไซม์อัลฟาอะมิเลส ( $\alpha$  - amylase) หลังจากนั้นทำการตรวจสอบให้แน่ใจยิ่งขึ้นโดยนำแบคทีเรียมาเพาะเลี้ยงบนอาหารเลี้ยงเชื้อที่มีแป้งเป็นองค์ประกอบ แล้วทดสอบโดยหยดสารละลายไอโอดีนลงไป จะเห็นวุ้นรอบ ๆ โคลนินของแบคทีเรียซึ่งสามารถสร้างเอนไซม์ย่อยแป้งและขับออกมานอกเซลล์มีลักษณะใส

ขนาดของบริเวณที่มีลักษณะใสจะบอกถึงประสิทธิภาพในการทำงานของ เอ็นไซม์ คือ เอ็นไซม์ยิ่งมีประสิทธิภาพในการทำงานดีบริเวณที่มีลักษณะใสก็จะยิ่งกว้าง ผลจากการตรวจสอบประสิทธิภาพในการทำงานของ เอ็นไซม์ตามวิธีดังกล่าวไม่แน่นอนนัก เนื่องจากขนาดของบริเวณที่มีลักษณะใสจะใหญ่หรือ เล็กนอกจากจะขึ้นอยู่กับประสิทธิภาพในการทำงานของ เอ็นไซม์แล้วยังขึ้นอยู่กับ อายุของแมคทีเรีย ความหนาและส่วนประกอบทางเคมีของอาหารเลี้ยง เชื้อ เช่น อาหารเลี้ยง เชื้อที่มีโซเดียมคลอไรด์ (sodium chloride) เป็นส่วนประกอบจะทำให้ เอ็นไซม์ทำงานได้ดียิ่งขึ้น ในปัจจุบันการวัดประสิทธิภาพในการทำงานของ เอ็นไซม์ที่ถูกขับออกมานอก เซลล์นิยมใช้วิธีดังต่อไปนี้

1. วิเคราะห์หาสารที่เป็นผลิตภัณฑ์ (product) ของปฏิกิริยา
2. ตรวจสอบการเปลี่ยนแปลงคุณสมบัติของสับสเตรต (substrate)

เช่น ความหนืด (viscosity) และความสามารถในการละลายน้ำได้ เป็นต้น

เมื่ออาหารที่เชื้อเซลล์ยอมให้ขนส่ง เข้าสู่ภายใน เซลล์มีขนาดไม เลกุล เล็กพอที่จะผ่านเยื่อ เซลล์ได้ก็就会被ขนส่ง เข้าสู่ภายใน เซลล์ การขนส่งอาหารขึ้นอยู่กับคุณสมบัติทาง เคมีของอาหารและสภาวะแวดล้อมที่เซลล์อยู่ อาหารที่มีคุณสมบัติละลายได้ดีในลิปิดหรือน้ำ เมื่อถูกขนส่งผ่านเยื่อ เซลล์จะมีบอนด์จับกับลิปิดหรือน้ำตรง เยื่อ เซลล์ ดังนั้นในขณะที่ทำการขนส่งต้องอาศัยพลังงานมาทำลายบอนด์ก่อนแล้วจึงถูกขนส่งจากเยื่อ เซลล์ เข้าสู่ภายใน เซลล์ สำหรับอาหารที่ละลายได้ดีในน้ำนอกจากต้องการพลังงานเพื่อทำลายบอนด์ดังกล่าวยังต้องการพลังงาน เพื่อทำลายบอนด์ที่มันจับกับน้ำในสภาวะแวดล้อมที่เซลล์อยู่ด้วย สำหรับสภาวะแวดล้อมที่มีผลต่อการขนส่งอาหารเข้าสู่ภายใน เซลล์ ได้แก่ ปริมาณสารที่เป็นอันตรายต่อเซลล์และอุณหภูมิ ถ้าปริมาณสารต่าง ๆ ที่เป็นอันตรายต่อเซลล์ เช่น ผลิตภัณฑ์ (product) ของกระบวนการเมตาบอลิซึมและโลหะหนักมีอยู่สูงจนกระทั่งทำให้กระบวนการ เมตาบอลิซึมหยุดก็จะทำให้การขนส่งอาหารหยุดหรือลดลง ส่วนอุณหภูมิที่สูงขึ้นจะทำให้การขนส่งอาหาร เข้าสู่ภายใน เซลล์เพิ่มขึ้น ซึ่งจะ เพิ่มขึ้น เรื่อย ๆ ตาม

อุณหภูมิจนถึงจุด ๆ หนึ่ง การขนส่งอาหาร เข้าสู่ภายใน เซลล์จะไม่ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิอีก ทั้งนี้ เนื่องจาก เอ็นไซม์ภายใน เซลล์เกิดการ เสื่อมสภาพธรรมชาติ

การขนส่งอาหาร เข้าสู่ภายใน เซลล์นอกจากจะขึ้นอยู่กับสิ่งต่าง ๆ ดังกล่าวมาแล้ว ยังขึ้นอยู่กับความ เข้มข้นของอาหารในสภาวะแวดล้อมและขนาดโม เลกุลของอาหารที่ขนส่งผ่าน เยื่อ เซลล์ได้ แม้วิธีการขนส่งอาหารเข้าสู่ภายใน เซลล์ออกได้เป็น 2 วิธี คือ

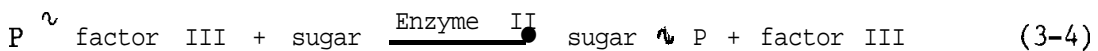
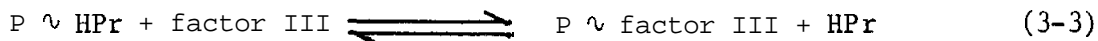
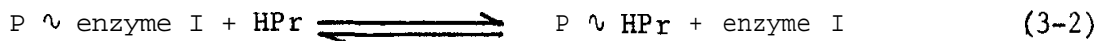
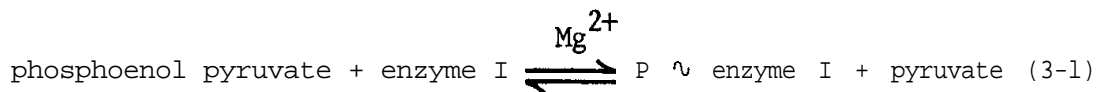
1. การขนส่งแบบพาสซีฟ (passive transport) เป็นการขนส่งอาหาร จากสภาวะแวดล้อมที่มีความ เข้มข้นสูง เข้าสู่ภายใน เซลล์ที่มีความ เข้มข้นต่ำกว่าหรือมีความ เข้มข้น เท่ากัน โดยไม่ต้องอาศัยพลังงานภายใน เซลล์ช่วยในการขนส่ง แม้ส่งออกได้เป็น 2 ชนิด ดังนี้

1.1 ซิมพลีดิฟฟิวชัน (simple diffusion) อาหารที่มีการขนส่งแบบนี้จะต้องมีโมเลกุลขนาดเล็ก คือ มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 3-3.96 นาโนมิเตอร์ เช่น น้ำ ยูเรีย (urea) คลอไรด์ไอออน (ion) และโพแทสเซียมไอออน ในการขนส่ง อาหารจะถูกขนส่ง เข้าสู่ภายใน เซลล์ด้วยการผ่านรูที่ เยื่อ เซลล์โดยไม่ต้องอาศัยตัวนำ (carrier) ช่วย ในการขนส่ง อัตราการขนส่งอาหารแบบนี้ขึ้นอยู่กับความร้อนที่ได้จากการไหลเวียนของโมเลกุลอาหารและความ เข้มข้นของอาหารที่อยู่ภายนอก เซลล์ คือ เมื่ออาหารมีความ เข้มข้นสูงขึ้นอัตราการขนส่งอาหารก็เพิ่มขึ้น

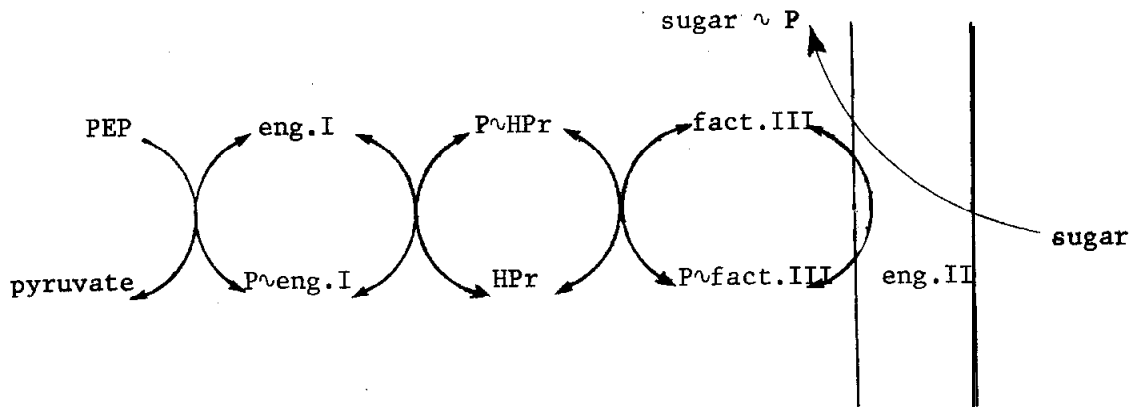
1.2 ฟะซิลิเตตเต็ดดิฟฟิวชัน (facilitated diffusion) อาหารที่มีการขนส่งแบบนี้มีเส้นผ่าศูนย์กลางมากกว่า 5 นาโนมิเตอร์ ดังนั้นจึงไม่สามารถขนส่งผ่านรูที่เยื่อ เซลล์ได้โดยตรง ในการขนส่ง อาหารจะถูกขนส่งจากสภาวะแวดล้อม เข้าสู่ภายใน เซลล์โดยอาศัยโปรตีนซึ่ง เป็นส่วนประกอบของ เยื่อ เซลล์และมีความจำเพาะต่ออาหารทำหน้าที่ เป็นตัวนำหรือเป็นตัวเร่ง (catalyst) ด้วยการเข้าไปจับกับอาหาร เกิดเป็นสารประกอบเชิงซ้อน (complex compound) แล้วทำให้อาหารผ่าน เยื่อ เซลล์ อัตราการขนส่งอาหารขึ้นอยู่กับความร้อนที่ได้จากการไหลเวียนของโมเลกุลอาหารและความ เข้มข้นของอาหารที่อยู่ภายนอก เซลล์ คือ เมื่ออาหารมีความ เข้มข้นสูงขึ้นอัตราการ เคลื่อนที่ของอาหารก็เพิ่มขึ้น ซึ่งจะเพิ่มขึ้น เรื่อย ๆ จนถึงจุด ๆ หนึ่ง

อัตราการเคลื่อนที่ของอาหารจะไม่ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของอาหารอีก ทั้งนี้เนื่องจากตัวนำจับกับอาหารหมด

2. การขนส่งแบบแอคทีฟ (active transport) การขนส่งอาหารแบบนี้ไม่ได้ขึ้นอยู่กับความเข้มข้นของอาหาร คือ อาหารสามารถถูกขนส่งจากสภาวะแวดล้อมที่มีความเข้มข้นต่ำ เข้าสู่ภายใน เซลล์ที่มีความเข้มข้นสูงกว่าได้โดยอาศัยพลังงานภายใน เซลล์ซึ่งเก็บไว้ในรูปสารประกอบพลังงานสูง (high energy compound) และระบบตัวนำ (carrier system) ซึ่งประกอบด้วยโปรตีนหลายชนิดช่วยในการขนส่ง ตัวอย่างเช่น การขนส่งน้ำตาลจากสภาวะแวดล้อมที่มีความเข้มข้นต่ำกว่าภายในเซลล์ของ *Staphylococcus aureus* (รูปที่ 3-1) ต้องอาศัยฟอสโฟอินอลไพรูเวต ซึ่งเป็นสารประกอบพลังงานสูงและระบบตัวนำที่ประกอบด้วยโปรตีน 4 ชนิด คือ เอ็นไซม์ I เอ็นไซม์ II แฟคเตอร์ III (factor III) และ HPr เริ่มด้วยฟอสโฟอินอลไพรูเวตถ่ายฟอสเฟตไปให้แก่เอ็นไซม์ I ทำให้ได้ P~เอ็นไซม์ I และไพรูเวต ดังสมการที่ 3-1 ต่อมา P~enzyme I ถ่ายฟอสเฟตไปให้ HPr ทำให้ได้ P ~ HPr และเอ็นไซม์ I หลังจากได้ P ~ HPr แล้ว P ~ HPr จะถ่ายฟอสเฟตให้แก่แฟคเตอร์ III แล้วได้ P ~ แฟคเตอร์ III และ HPr P ~ แฟคเตอร์ III ที่เกิดขึ้นจะถ่ายฟอสเฟตให้แก่โมเลกุลน้ำตาลที่ทำการขนส่งโดยมี เอ็นไซม์ II เป็นตัวเร่งทำให้ได้แฟคเตอร์ III และน้ำตาล ~ P ดังสมการที่ 3-2, 3-3 และ 3-4 ตามลำดับ โมเลกุลของน้ำตาล



ที่มีฟอสเฟตจับอยู่นี้จะถูกขนส่ง เข้าสู่ไซโตพลาสซึมและ เกิดกระบวนการ เมตามอลิซึมต่อไป



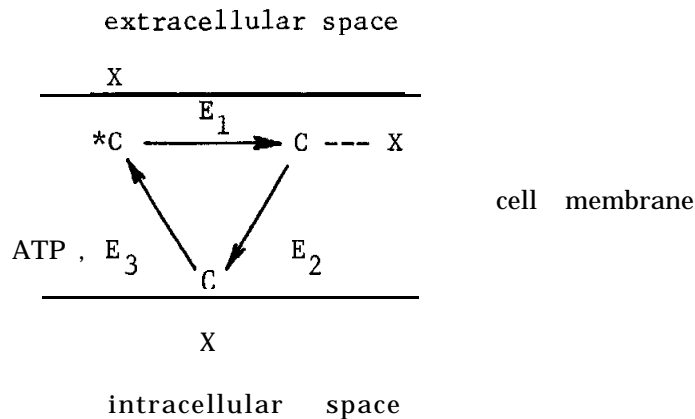
รูปที่ 3-1 การทำงานของระบบตัวนำในการขนส่งน้ำตาลเข้าสู่ภายในเซลล์  
ของ *Staphylococcus aureus*

แบคทีเรียแต่ละชนิดมีรายละเอียดในการขนส่งน้ำตาลเข้าสู่ภายในเซลล์แตกต่างกัน เช่น แบคทีเรียบางชนิดมีระบบตัวนำในการขนส่งแลคโตส (lactose) แบคทีเรียบางชนิดไม่มีระบบตัวนำในการขนส่งแลคโตสและไม่สามารถสร้างระบบตัวนำเพื่อทำการขนส่งขึ้นมาได้ ในขณะที่แบคทีเรียบางชนิด เช่น *Escherichia coli* บางสายพันธุ์แม้ไม่มีระบบตัวนำในการขนส่งแลคโตสแต่เมื่ออยู่ในสารละลายแลคโตสชั่วระยะเวลาหนึ่งก็สามารถสร้างระบบตัวนำเพื่อทำการขนส่งแลคโตสเข้าสู่ภายในเซลล์ได้ สำหรับส่วนประกอบของระบบตัวนำในการขนส่งน้ำตาล แบคทีเรียบางชนิดอาจจะไม่มีเอ็นไซม์ I หรือไม่มีทั้งเอ็นไซม์ I และ HPr ในกรณีที่ไม่มีเอ็นไซม์ I น้ำตาลที่ถูกขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์จะไม่มีฟอสเฟตจับอยู่ แต่ถ้าไม่มีทั้งเอ็นไซม์ I และ HPr การขนส่งน้ำตาลจะเกิดขึ้นในอัตราต่ำ นอกจากนี้สารประกอบพลังงานสูงที่แบคทีเรียแต่ละชนิดนำมาใช้เป็นแหล่งพลังงานในการขนส่งน้ำตาลอาจจะแตกต่างกัน คือ อาจจะเป็น ATP ฟอสโฟอินอลไพรูเวตหรือสารประกอบพลังงานสูงชนิดอื่น ๆ

สำหรับรูปแบบ (model) ซึ่งแสดงถึงเมคคาไนซึมของการขนส่งอาหารแบบแอกทีฟที่นับว่าดีและนิยมนำมาใช้กันมาก ได้แก่ รูปแบบซึ่งแสดงโดย Kepes และ Cohen ในปี ค.ศ. 1962 ลักษณะของรูปแบบเป็นดังต่อไปนี้ คือ

- X = โมเลกุลน้ำตาล  
 C = ตัวนำ  
 \*C = ตัวนำที่มีพลังงานสูง (activated carrier)  
 $E_1, E_2, E_3$  = เอนไซม์ซึ่งทำหน้าที่เกี่ยวกับการขนส่ง

โมเลกุลน้ำตาลถูกดึงเข้ามาในเยื่อเซลล์แล้วจับกับตัวนำที่มีพลังงานสูง โดยมี เอนไซม์  $E_1$  ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งได้สารประกอบเชิงซ้อนของตัวนำและน้ำตาล (carrier sugar complex compound) แล้วถูกขนส่งไปยังเยื่อเซลล์ด้านในต่อมา เอนไซม์  $E_2$  จะทำหน้าที่เร่งให้โมเลกุลน้ำตาลและตัวนำแยกออกจากกัน หลังจากนั้นโมเลกุลน้ำตาลก็จะถูกปล่อยเข้าไปภายในเซลล์ ส่วนตัวนำจะถูกเปลี่ยนไปเป็นตัวนำที่มีพลังงานสูงโดยใช้ ATP และมีเอนไซม์  $E_3$  เป็นตัวเร่ง ตัวนำที่มีพลังงานสูงนี้จะกลับไปทำหน้าที่ดั้งเดิมอีก (รูปที่ 3-2) สารซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวนำคือ โปรตีน สำหรับ เอนไซม์ที่มาเกี่ยวข้องในการขนส่งจะแตกต่างกันทั้งนี้แล้วแต่ชนิดของน้ำตาลหรืออาหาร



รูปที่ 3-2 รูปแบบการขนส่งน้ำตาลของ Kepes และ Cohen



วิธีการขนส่งอาหารผ่าน เยื่อ เซลล์แบบแอคทีบ ที่ทำให้อาหาร เกิดการ เปลี่ยนแปลง ทาง เคมีไปอยู่ในรูปที่เหมาะสมในขณะขนส่งผ่าน เยื่อ เซลล์ แล้วจึงส่ง เข้าไปภายใน เซลล์ เรียกว่า ระบบการ เปลี่ยนที่ของกลุ่ม (group translocation systems) เช่น กลูโคส ถูก เปลี่ยน เป็นกลูโคส-6-ฟอส เฟตตรง เยื่อ เซลล์ ค่อมากลูโคส-6-ฟอส เฟตจึงถูกปล่อย เข้าไปภายใน เซลล์ (รูปที่ 3-1)

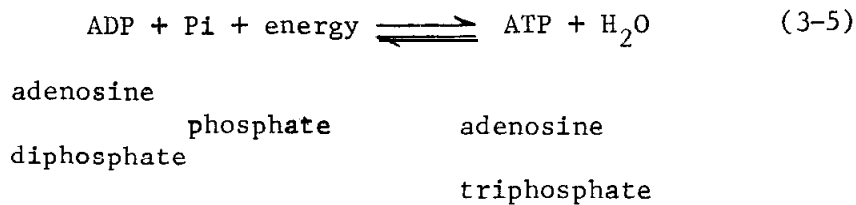
แหล่งพลังงานและกระบวนการซึ่งได้พลังงาน

แบคทีเรียส่วนใหญ่เป็นพวก เค็มไมโทโรฟิคแบคทีเรีย ซึ่งต้องการอาหาร เพื่อนำมาใช้ เป็นแหล่งพลังงาน โดยได้พลังงานที่สะสมอยู่ในโมเลกุลของอาหารออกมาจากปฏิกิริยาออกซิเคชัน-รีดักชันของอาหาร ส่วนพวกไฟโตโทโรฟิคแบคทีเรียซึ่งใช้แสง เป็นแหล่งพลังงานนั้นมีอยู่ 3 แฟมมีลี (family) คือ ไธโอไรดาซีอี (Thiorhodaceae) เอโอไรดาซีอี (Athiorhodaceae) และคลอโรแบคทีเรียซีอี (Chlorobacteriaceae)

อาหารที่ เค็มไมโทโรฟิคแบคทีเรียนำมาใช้ เป็นแหล่งพลังงานอาจจะ เป็นอาหารอินทรีย์ อาหารอนินทรีย์ หรืออาหารอินทรีย์และอาหารอนินทรีย์ แบคทีเรียพวกอ้อพลิเกต เค็มไมโลโซโทรฟ หรืออ้อพลิเกต เค็มไมออโตโทรฟ ซึ่งได้แก่ แบคทีเรียในแฟมมีลีไนโตรแบคทีเรียซีอี (Nitrobacteriaceae) เช่น *Nitrobacter* sp. และ *Nitrosomonas* sp. และแบคทีเรียใน แฟมมีลี ไธโอแบคทีเรียซีอี (Thiobacteriaceae) เช่น *Thiobacillus* sp. ใช้ คาร์บอนไดออกไซด์ เป็นแหล่งคาร์บอนและใช้เฉพาะอาหารอนินทรีย์ เป็นแหล่งพลังงาน แบคทีเรีย พวกอ้อพลิเกต เค็มไมออแกโนโทรฟหรืออ้อพลิเกต เค็มไมเฮเทอโรโทรฟ ซึ่งได้แก่ แบคทีเรีย ส่วนใหญ่ ใช้เฉพาะอาหารอินทรีย์เป็นทั้งแหล่งคาร์บอนและพลังงาน ในขณะที่เดียวกันแบคทีเรียพวก แพคคัลเดตียบ เค็มไมโลโซโทรฟหรือแพคคัลเดตียบ เค็มไมออโตโทรฟ ซึ่งได้แก่ แบคทีเรียในแฟมมีลี เมธานโมนาดาซีอี (Methanomnadaceae) เช่น *Hydrogenomonas* sp. เมื่อเจริญเติบโตแบบ เค็มไมโลโซโทรฟ ใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนและได้รับพลังงานจาก

การใช้ออกซิเจนออกซิโคสไฮโดรเจนซึ่งเป็นอาหารอินทรีย์ แต่เมื่อเจริญเติบโตแบบเคมโมออแกโนโทรฟจะใช้อาหารอินทรีย์เป็นทั้งแหล่งคาร์บอน แหล่งพลังงานและไม่ต้องการไฮโดรเจน

พลังงานที่แมคทีเรียชนิดต่าง ๆ ได้รับจากแสงหรือจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชันของอาหารนั้น บางส่วนจะสูญเสียไปในสภาพพลังงานความร้อน แต่ส่วนใหญ่จะถูกนำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์ ATP (adenosine triphosphate) ซึ่งเป็นสารประกอบพลังงานสูง ดังสมการที่ 3-5

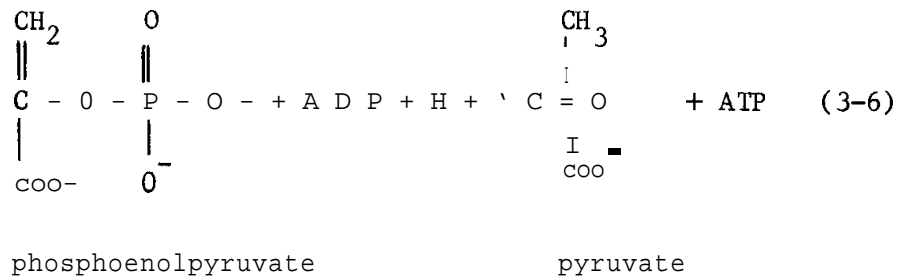


ATP ที่ถูกสังเคราะห์ขึ้นนี้แมคทีเรียจะนำไปใช้เป็นตัวให้พลังงานแก่กิจกรรมต่าง ๆ ที่ต้องการ เช่น การขนส่งสารผ่านเยื่อเซลล์ การเคลื่อนที่ของเซลล์และการสังเคราะห์สาร ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ ดังตารางที่ 3-2 ATP หนึ่งโมเลกุลเมื่อเกิดปฏิกิริยาไฮโดรลิซิส (hydrolysis) มีค่า  $\Delta G^{\circ}$  เท่ากับ -7 กิโลแคลอรี (kilocalorie)

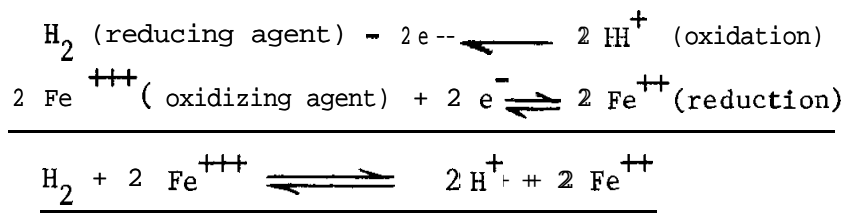
ตารางที่ 3-2 การใช้พลังงานในกระบวนการต่าง ๆ

กระบวนการ	% พลังงาน (ATP)
กระบวนการสังเคราะห์สาร	
โพลีแซคคาไรด์	6.5
โปรตีน	61.1
ลิพิด	0.4
กรดนิวคลีอิก	13.5
กระบวนการขนส่งสารผ่านเยื่อเซลล์	18.3

กระบวนการสังเคราะห์ ATP หนึ่งโมเลกุลจาก ADP และฟอสเฟตอย่างละหนึ่งโมเลกุลเกิดขึ้นได้หลายวิธี แบคทีเรียที่สังเคราะห์แสง (photosynthetic bacteria) สังเคราะห์ ATP โดยวิธีที่เรียกว่า โฟโตฟอสโฟรีเลชัน (photophosphorylation) แอโรบิกแบคทีเรียสังเคราะห์ ATP โดยวิธีที่เรียกว่า ออกซิเดทีฟฟอสโฟรีเลชัน (oxidative phosphorylation) แบคทีเรียชนิดต่าง ๆ จะนำสารประกอบพลังงานสูงที่ได้จากกระบวนการคatabolism เช่น ฟอสโฟอินอลไพรูเวต 1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรต (1,3-diphosphoglycerate) อะเซทิลฟอสเฟต (acetyl phosphate) และอาร์จินีนฟอสเฟต (arginine phosphate) เป็นต้น มาสังเคราะห์ ATP โดยวิธีที่เรียกว่า สับสเตรคเลเวลฟอสโฟรีเลชัน (substrate-level phosphorylation) ซึ่งเป็นกระบวนการที่สารพลังงานสูงถ่ายทอดฟอสเฟตให้แก่ ADP โดยตรง ดังสมการที่ 3-6

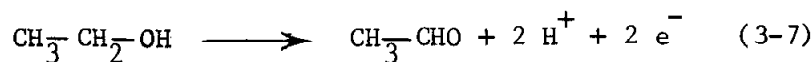


พลังงานจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชัน ปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชันหรือเรียกย่อว่า ปฏิกิริยารีดอกซ์ (redox) เป็นปฏิกิริยาที่มีปฏิกิริยาออกซิเดชันและรีดักชันเกิดควบคู่กันไป โดยตัวรีดิวซ์ (reducing agent) ซึ่งอาจจะเป็นสารหรือธาตุเสียอิเล็กตรอนให้แก่สารหรือธาตุซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวออกซิไดส์ (oxidizing agent) และหลังจากที่ตัวรีดิวซ์เสียอิเล็กตรอนไปแล้วก็จะกลายเป็นตัวออกซิไดส์แทน ดังรูปที่ 3-3



### รูปที่ 3-3 ปฏิกริยาออกซิเดชัน - รีดักชัน

ในปฏิกริยาออกซิเดชัน - รีดักชันจำนวนมาก มีการถ่ายเทอิเล็กตรอนและโปรตอน (proton ใช้สัญลักษณ์  $\text{H}^+$ ) ซึ่งรวมเรียกว่า ไฮไดรด์ไอออน (hydride ion) ไปพร้อมกัน ดังนั้นตัวรีดิวซ์คือสารหรือธาตุที่เสียทั้งอิเล็กตรอนและโปรตอน (สมการที่ 3-7) ส่วนตัวออกซิไดส์คือสารหรือธาตุที่รับทั้งโปรตอนและอิเล็กตรอน (สมการที่ 3-8)



ethyl alcohol                      acetaldehyde



nicotinamide                                  reduced    nicotinamide  
adenine dinucleotide                      adenine    dinucleotide

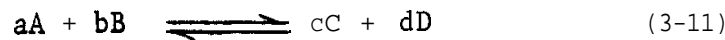
ปฏิกริยาออกซิเดชัน-รีดักชันมีความสำคัญอย่างยิ่งต่อการดำรงชีวิตของแมคทีเรีย ทั้งนี้ เนื่องจาก เป็นปฏิกริยาที่เกิดขึ้นได้เองและมีพลังงานอิสระปล่อยออกมา ดังนั้นจึงมีค่าผลต่างของพลังงานอิสระ (free energy change) คือ  $\Delta G$  เป็นลบ การคำนวณหาค่า  $\Delta G$  ของปฏิกริยาสามารถคำนวณได้จากสมการของกิบบส์ (Gibbs' equation) ดังสมการที่ 3-9  $\Delta G$  ในสมการมีความสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลง เอนทัลปี (enthalpy) คือ  $\Delta H$  และ เอนโทรปี (entropy) คือ  $\Delta S$  สำหรับ  $T$  คืออุณหภูมิสมบูรณ์ซึ่งมีค่าเท่ากับองศาเซลเซียส ( $^{\circ}\text{C}$ ) บวก 273

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad (3-9)$$

นอกจากสมการของกิบส์แล้วค่า  $\Delta G$  ของปฏิกิริยายังสามารถคำนวณได้จากค่าคงที่ของสมดุล (equilibrium constant) คือ  $K_{eq}$  และค่าคงที่ของแก๊ส (gas constant) คือ  $R$  ได้ โดยกำหนดปฏิกิริยาเคมีที่เกิดขึ้นในสภาพมาตรฐาน (standard state) ว่าเป็นปฏิกิริยาที่เกิด ณ อุณหภูมิ  $25^{\circ}\text{C}$ . ความดันหนึ่งบรรยากาศและสารที่ทำปฏิกิริยามีความเข้มข้น 1 โมลาร์ (M)  $\Delta G$  จากปฏิกิริยาดังกล่าวนี้นี้เรียกว่า  $\Delta G^{\circ}$  ซึ่งมีค่าดังสมการที่ 3-10 ในกรณีที่  $\Delta G^{\circ}$  ของปฏิกิริยาเกิดขึ้นที่ pH 7.0 เรียกว่า  $\Delta G^{\circ'}$

$$\Delta G^{\circ} = -RT \ln K_{eq} \quad (3-10)$$

ค่า  $K_{eq}$  เป็นค่าที่แสดงถึงความสัมพันธ์ระหว่างสารผลิตภัณฑ์และสารตั้งต้น (reactant) ของปฏิกิริยาที่อยู่ในสภาวะสมดุล ดังนั้นถ้าตัวอย่างปฏิกิริยาที่อยู่ในสภาวะสมดุล ดังสมการที่ (3-11) ค่า  $K_{eq}$  จะเท่ากับ  $\frac{[C]^c [D]^d}{[A]^a [B]^b}$  และการเปลี่ยนแปลงพลังงานอิสระคือ  $\Delta G$  ของตัวอย่างปฏิกิริยาที่อยู่ในสภาวะสมดุลจะมีค่าดังสมการที่ 3-12

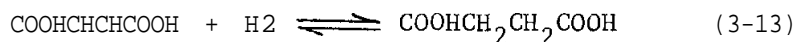


$$\Delta G = \Delta G^{\circ} + RT \ln \frac{[C]^c [D]^d}{[A]^a [B]^b} \quad (3-12)$$

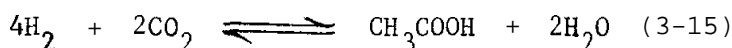
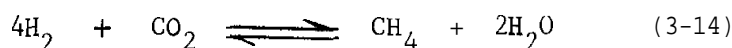
ตามที่ได้กล่าวมาแล้วว่า เคมีไมโทริคแมคทีเรียชนิดต่าง ๆ มีความสามารถในการนำอาหารมาใช้เป็นแหล่งพลังงานแตกต่างกัน ดังนั้นจึงทำให้พลังงานอิสระที่เคมีไมโทริคแมคทีเรียชนิดต่าง ๆ ได้รับจากปฏิกิริยาออกซิเดชัน-รีดักชันของอาหารแตกต่างกันด้วย ดังปฏิกิริยาต่อไปนี้

1. ปฏิกิริยาออกซิเดชันของไฮโดรเจน แมคทีเรียหลายชนิดสามารถใช้ไฮโดรเจนทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่สารต่าง ๆ เช่น ฟูมาเรต (fumarate) คาร์บอนไดออกไซด์ ซัลเฟต ไนเตรต (nitrate) และออกซิเจนผลของปฏิกิริยาจะได้สารผลิตภัณฑ์ต่าง ๆ และพลังงานอิสระ

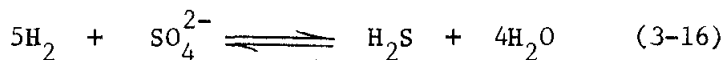
1.1 พูมาเรตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Vibrio succinogenes* ผลของปฏิกิริยาได้ซักซิเนต (succinate) และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ -20.6 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-13



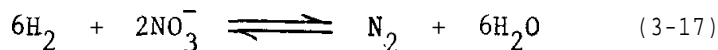
1.2 คาร์บอนไดออกไซด์ทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบในแบคทีเรียที่ผลิตแก๊สมีเทนและ *Clostridium acetivum* เมื่อแบคทีเรียที่ผลิตแก๊สมีเทนออกซิไดส์ไฮโดรเจนด้วยคาร์บอนไดออกไซด์ ผลของปฏิกิริยาจะได้แก๊สมีเทน น้ำ และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ -8.3 กิโลคาลอรี (สมการที่ 3-14) ในขณะที่ *Clostridium acetivum* ออกซิไดส์ไฮโดรเจนด้วยคาร์บอนไดออกไซด์แล้วได้อะซิเตต (acetate) น้ำ และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ -4.3 กิโลคาลอรี (สมการที่ 3-15)



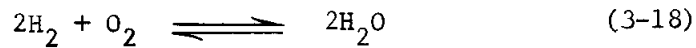
1.3 ซัลเฟตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Desulfovibrio* sp. ผลของปฏิกิริยาได้ซัลไฟด์ (sulfide) น้ำ และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ -9.0 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-16



1.4 ไนเตรตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Micrococcus denitrificans* และ *Hydrogenomonas eutrophus* ผลของปฏิกิริยาได้แก๊สไนโตรเจน น้ำ และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ -53.6 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-17

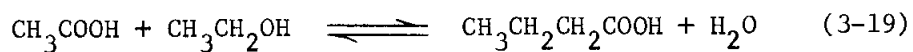


1.5 ออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Micrococcus denitrificans* และ *Hydrogenomonas eutrophus* ผลของปฏิกิริยาได้น้ำและ  $\Delta G^{0'}$  เท่ากับ -56.7 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-18



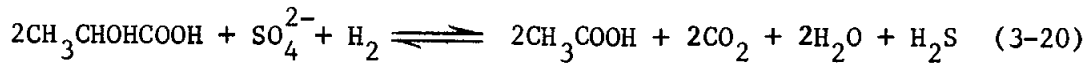
2. ปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบที่มีคาร์บอน ไฮโดรเจนและออกซิเจนแบบที่เรียกลักษณะสามารถให้สารประกอบที่มีคาร์บอน ไฮโดรเจนและออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่สารต่าง ๆ เช่น สารประกอบที่มีคาร์บอน ไฮโดรเจนและออกซิเจน ซัลเฟต กำมะถัน ไนเตรตและออกซิเจน ผลของปฏิกิริยาจะได้สารผลิตภัณฑ์ต่าง ๆ และพลังงานอิสระ

2.1 สารประกอบที่มีคาร์บอน ไฮโดรเจนและออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบในกระบวนการหมัก (fermentation) สารหลาย ๆ ประเภทโดยแบคทีเรียชนิดต่าง ๆ เช่น *Lactobacillus* sp., *Bacillus* sp., *Clostridium* sp. และ *Escherichia coli* เป็นต้น ตัวอย่างของปฏิกิริยาได้แก่ การหมักกรดบิวทริก (butyric acid fermentation) โดย *Clostridium kluyveri* ดังสมการที่ 3-19 อะซิเตตทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนและเอทานอล (ethanol) ทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน ผลของปฏิกิริยาได้กรดบิวทริก น้ำและ  $\Delta G^{0'}$  เท่ากับ -9.2 กิโลคาลอรี

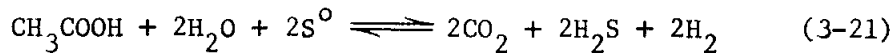


2.2 ซัลเฟตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Desulfovibrio* sp. และ *Desulfotomaculum acetoxidans* ในสภาวะแอนแอโรบิกแบคทีเรียทั้งสองชนิดสามารถใช้แลคเตต (lactate) ทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ซัลเฟตแล้วได้ อะซิเตต คาร์บอนไดออกไซด์ น้ำ ซัลไฟด์ และ  $\Delta G^{0'}$  เท่ากับ -8.9 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-20 หลังจากได้อะซิเตตแล้วเฉพาะ *Desulfotomaculum acetoxidans* เท่านั้นที่สามารถออกซิไดส์อะซิเตตต่อไป โดยใช้อะซิเตตทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ซัลเฟตแล้วได้คาร์บอนไดออกไซด์ น้ำ

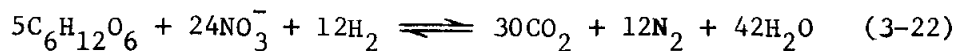
ซัลไฟด์และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-9.7$  กิโลคาลอรี



2.3 กำมะถันทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Desulfuromonas acetoxidans* แบคทีเรียชนิดนี้สามารถใช้อาหารอินทรีย์หลายชนิดเป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่กำมะถัน เช่น อะซิเตด เอ็ธทานอลและโพรพานอล (propanol) เป็นต้น ผลของปฏิกิริยาจากการออกซิไดส์อะซิเตดด้วยกำมะถันจะได้คาร์บอนไดออกไซด์ ซัลไฟด์ ไฮโดรเจนและ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-6.0$  กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-21



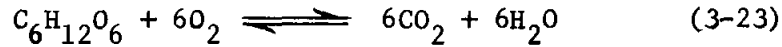
2.4 ไนเตรตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน แบคทีเรียซึ่งสามารถใช้ไนเตรตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนมีมากมายหลายชนิด เช่น *Nitrobacter* sp., *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, *Proteus* sp., *Clostridium* sp. และแฟคคิลเตติบแอนแอโรบิคแบคทีเรียบางชนิด เป็นต้น ผลจากการรีดิวซ์ไนเตรตโดยแบคทีเรียชนิดต่าง ๆ จะแตกต่างกัน *Nitrobacter* sp., *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis* และ *Proteus* sp. จะรีดิวซ์ไนเตรตไปเป็นไนไตรต์ (nitrite) *Clostridium* sp. จะรีดิวซ์ไนเตรตไปเป็นแอมโมเนีย ในขณะที่แฟคคิลเตติบแอนแอโรบิคแบคทีเรียบางชนิดจะรีดิวซ์ไนเตรตไปเป็นแก๊สไนโตรเจนกลับคืนสู่อากาศ ปฏิกิริยาที่รีดิวซ์ไนเตรตกลายเป็นแก๊สไนโตรเจนโดยใช้กลูโคส (glucose) เป็นตัวให้อิเล็กตรอนจะมีค่า  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-649$  กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-22



2.5 ออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบในแอโรบิคแบคทีเรียทุกชนิด สำหรับสารประกอบซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนมีมากมายหลายอย่าง เช่น กลูโคส แลคเตด แอลกอฮอล์และไกลโคเลต (glycolate) เป็นต้น ในกรณีที่แบคทีเรียใช้กลูโคสทำหน้าที่เป็นตัว

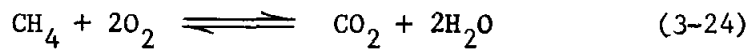


ให้อิเล็กตรอน ผลของปฏิกิริยาจะได้คาร์บอนไดออกไซด์ น้ำและ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-686$  กิโลแคลอรี  
 ดังสมการที่ 3-23



3. ปฏิกิริยาออกซิเดชันของมีเทน แอโรบิกแบคทีเรียหลายชนิด เช่น

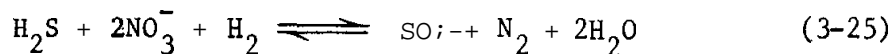
*Pseudomonas methanica*, *Methylomonas* sp., *Methylobacter* sp. และ *Methylococcus* sp. สามารถใช้มีเทนทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ออกซิเจนแล้วได้คาร์บอนไดออกไซด์ น้ำและ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-193.5$  กิโลแคลอรี ดังสมการที่ 3-24 สำหรับอ็อพลีแอนด์แอโรบิกแบคทีเรียซึ่งใช้สารอนินทรีย์ที่มีกำมะถัน เช่น ซัลเฟต ซัลไฟต์ (sulfite) ไฮโปซัลไฟต์ (hyposulfite) ไฮโอซัลเฟตและธาตุกำมะถัน เป็นตัวรับอิเล็กตรอนขั้นสุดท้ายในการขนส่งอิเล็กตรอนผ่านลูกโซ่การหายใจ (respiratory chain) หรือลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน (electron transport chain) นั้น สามารถใช้มีเทนทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่สารอนินทรีย์ที่มีกำมะถันได้ ในกรณีที่ซัลเฟตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน ผลของปฏิกิริยาได้คาร์บอนไดออกไซด์ น้ำ ซัลไฟต์และ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-3.1$  กิโลแคลอรี ส่วนแพคคัลเดคียบแอนแอโรบิกแบคทีเรียที่ใช้ไนเตรตเป็นตัวรับอิเล็กตรอนขั้นสุดท้ายในการขนส่งอิเล็กตรอนผ่านลูกโซ่การหายใจหรือลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนนั้นจะไม่สามารถออกซิไดส์มีเทนได้



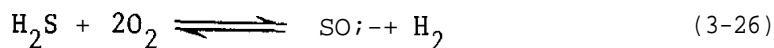
4. ปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบอนินทรีย์ที่มีกำมะถัน แบคทีเรียบางชนิดสามารถใช้สารประกอบอนินทรีย์ที่มีกำมะถันชนิดต่าง ๆ เช่น ซัลไฟต์ ไฮโอซัลเฟตและธาตุกำมะถันทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ไนเตรตและออกซิเจน ผลของปฏิกิริยาได้สารผลิตภัณฑ์ต่าง ๆ และพลังงานอิสระ

4.1 ในเตรตทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Thiobacillus denitrificans* ผลของปฏิกิริยาได้ซัลเฟต แก๊สไนโตรเจน น้ำและ  $\Delta G^{O'}$  เท่ากับ  $-177.9$

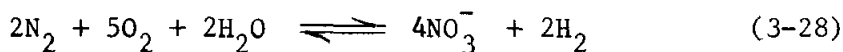
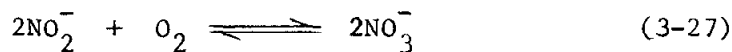
กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-25



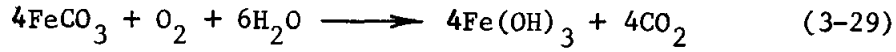
4.2 ออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอน พบใน *Thiobacillus* sp., *Beggiatoa* sp., *Thioploca* sp., *Achromatium* sp. และ *Thiovolum* sp. ผลของปฏิกิริยาได้ซัลเฟต ไฮโดรเจน และ  $\Delta G^{\text{O}}$  เท่ากับ -190.4 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-26



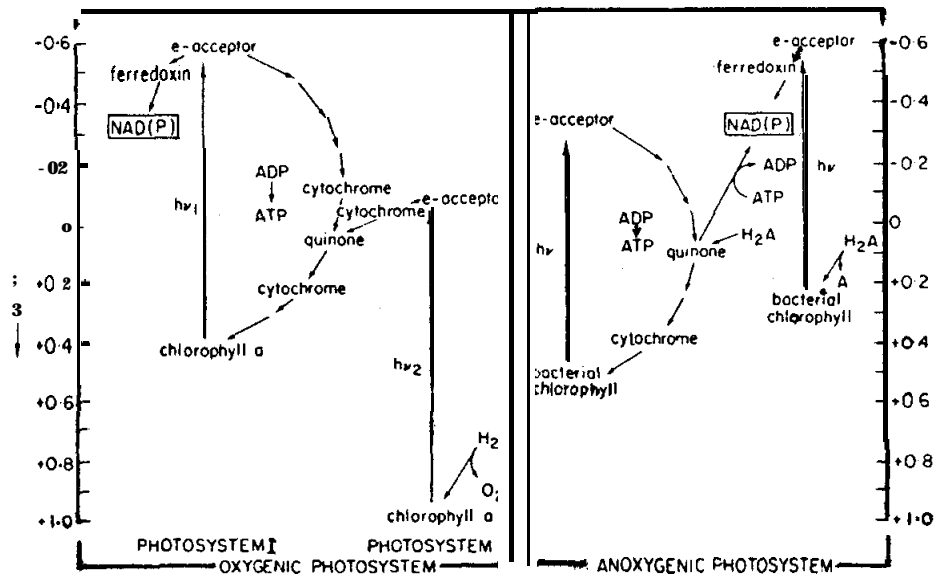
5. ปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบอนินทรีย์ที่มีไนโตรเจน แอโรบิคแบคทีเรียบางชนิดสามารถใช้สารประกอบอนินทรีย์ที่มีไนโตรเจนทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ออกซิเจน แล้วได้สารผลิตภัณฑ์ต่าง ๆ และพลังงานอิสระ เช่น *Nitrosomonas* sp., *Nitrosocystis* sp., *Nitrosospira* sp. และ *Nitrosolobus* sp. ใช้ไนไตรต์ (nitrite) ทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ออกซิเจน ผลของปฏิกิริยาได้ในเตردและ  $\Delta G^{\text{O}}$  เท่ากับ -18.1 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-27 ส่วนแบคทีเรียบางชนิดสามารถใช้ไนโตรเจนทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ออกซิเจน ผลของปฏิกิริยาได้ในเตรด ไฮโดรเจนและ  $\Delta G^{\text{O}}$  เท่ากับ -15.6 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-28



6. ปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบอนินทรีย์ที่มีเหล็กในรูปเฟอร์รัส (ferrous) แอโรบิคแบคทีเรียบางชนิด เช่น *Ferrobacillus ferrooxidans* และ *Thiobacillus ferrooxidans* สามารถใช้สารประกอบอนินทรีย์ที่มีเหล็กในรูปเฟอร์รัสทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนแก่ออกซิเจน ผลของปฏิกิริยาได้สารประกอบอนินทรีย์ที่มีเหล็กในรูปเฟอร์ริก (ferric) คาร์บอนไดออกไซด์และ  $\Delta G$  เท่ากับ -40.0 กิโลคาลอรี ดังสมการที่ 3-29



พลังงานจากแสง โฟโตโทรฟิคแบคทีเรียใช้แสง เป็นแหล่งพลังงานด้วยการนำพลังงานจากแสงมาใช้ในการสังเคราะห์ ATP ซึ่งเรียกว่า โฟโตฟอสโฟริเลชัน กระบวนการโฟโตฟอสโฟริเลชันของแบคทีเรียเกิดขึ้นในสภาวะแอนแอโรบ โดยใช้อาหารอินทรีย์หรืออาหารอนินทรีย์ชนิดต่าง ๆ เช่น ไฮโดรเจนซัลไฟด์ ธาตุกำมะถัน โซเดียมไธโอซัลเฟต (sodium thiosulfate) อะซิเตต ไฮโดรเจน มีเทนและซัคซิเนต เป็นต้น ทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอน ส่วนกระบวนการโฟโตฟอสโฟริเลชันของพืชสีเขียวและสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน เกิดขึ้นในสภาวะแอนแอโรบโดยใช้น้ำทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอน ดังรูปที่ 3-4



รูปที่ 3-4 กระบวนการโฟโตฟอสโฟริเลชัน

(ก) พืชสีเขียวและสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน

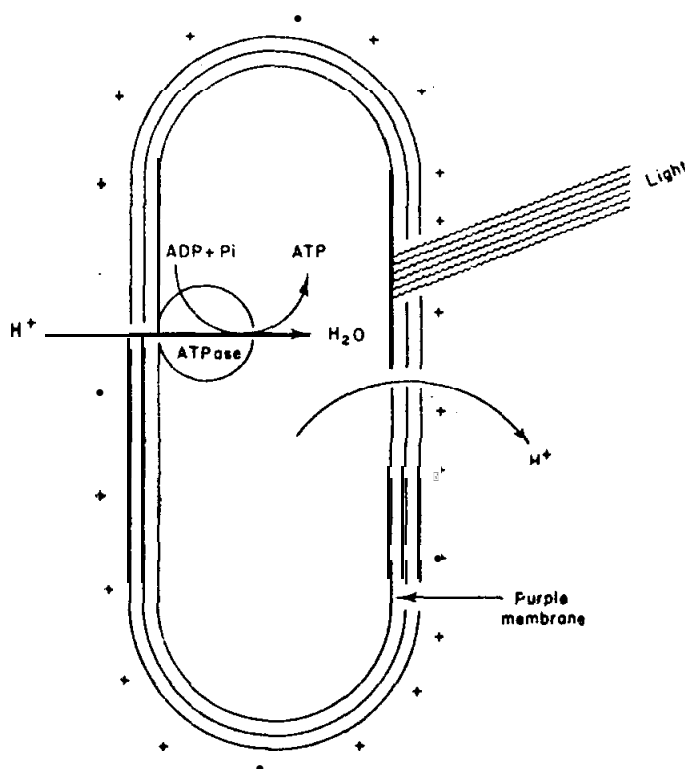
(ข) แบคทีเรีย

กระบวนการโฟโตฟอสโฟริเลชันของแบคทีเรีย เกิดขึ้นโดยอาหารอินทรีย์หรืออาหารอนินทรีย์ถูกออกซิไดส์ ทำให้อิเล็กตรอนออกจากโมเลกุลของอาหารเคลื่อนที่ไปรับพลังงานจากแสงตรงโมเลกุลรงควัตถุซึ่งทำหน้าที่สังเคราะห์แสง คือ แบคทีเรียลคลอโรฟิล (bacterial chlorophyll) หลังจากให้อิเล็กตรอนรับพลังงานจากแสงแล้วก็จะกลายเป็นอิเล็กตรอนที่มีพลังงานสูง (excited electron) ซึ่งจะเคลื่อนที่ออกจากรงควัตถุซึ่งทำหน้าที่สังเคราะห์แสงไปยังสารต่าง ๆ ที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน ในการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนที่มีพลังงานสูงนี้ พลังงานจากอิเล็กตรอนจะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์ ATP จาก ADP และฟอสเฟต โดยอิเล็กตรอน 1 คู่ จะทำให้เกิดการสังเคราะห์ ATP ได้ 2 โมเลกุล

แบคทีเรียจะนำพลังงานจาก ATP ไปใช้ในกระบวนการต่าง ๆ รวมทั้งกระบวนการสังเคราะห์โคเอ็นไซม์ยูบิควินอน ซึ่งแบคทีเรียต้องการเพื่อนำไปใช้ในการเปลี่ยนอาหารอินทรีย์หรือคาร์บอนไดออกไซด์ให้กลายเป็นคาร์โบไฮเดรตในปฏิกิริยาที่ไม่มีแสง (dark reaction) กระบวนการสังเคราะห์โคเอ็นไซม์ยูบิควินอนเกิดขึ้นโดยการใช้ ATP เป็นตัวทำให้อิเล็กตรอนที่ออกจากโมเลกุลของอาหารอินทรีย์หรืออาหารอนินทรีย์เคลื่อนที่ไปยัง  $\text{NADP}^+$  หรือ  $\text{NAD}^+$  ขณะเดียวกันโปรตอน ( $\text{H}^+$ ) ที่ออกจากโมเลกุลของอาหารที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนนั้นก็เคลื่อนที่ไปยัง  $\text{NADP}^+$  หรือ  $\text{NAD}^+$  ด้วย ทำให้ได้  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  หรือ  $\text{NADH} + \text{H}^+$  สำหรับพืชและสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินสามารถสังเคราะห์โคเอ็นไซม์ยูบิควินอนได้โดยตรงจากการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนในกระบวนการโฟโตฟอสโฟริเลชัน (รูปที่ 3-4)

ฮาโลฟิลิกแบคทีเรียบางชนิด เช่น *Halobacterium halobium* มีรงควัตถุสีม่วงซึ่งเรียกว่า แบคทีริโอโรดอปซิน (bacterio-rhodopsin) ตรงเยื่อเซลล์ทำให้เยื่อเซลล์มีสีม่วงและทำหน้าที่ดูดพลังงานจากแสงเพื่อนำมาใช้ในการสังเคราะห์ ATP เมื่อสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญเติบโตอยู่นั้นไม่เหมาะสมที่แบคทีเรียจะสังเคราะห์ ATP โดยกระบวนการหายใจ โดยเริ่มด้วยแบคทีริโอโรดอปซินรับพลังงานจากแสง แล้วทำให้โปรตอน ( $\text{H}^+$ ) ที่มีอยู่ภายในไซโตพลาสซึมถูกส่งผ่านเยื่อเซลล์ออกไปยังสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญเติบโตอยู่ การ

เคลื่อนที่ของโปรตอน ( $H^+$ ) แบบนี้ทำให้แบคทีเรียสังเคราะห์ ATPase หลังจากนั้นโปรตอนที่ถูกส่งไปยังสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญเติบโตอยู่และ ATPase จะถูกส่งผ่านไปตามลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนตรงส่วน เยื่อเซลล์แล้วได้ ATP และน้ำ ดังรูปที่ 3-5



รูปที่ 3-5 การสังเคราะห์ ATP ของ *Halobacterium halobium*

แหล่งพรีเคอร์เซอร์ (precursor) สำหรับสังเคราะห์ส่วนประกอบของเซลล์

แบคทีเรียต้องการอาหารจากสภาวะแวดล้อม เพื่อนำมาใช้ เป็นพรี เคอร์ เซอร์ สำหรับการสังเคราะห์ส่วนประกอบของเซลล์ และเมื่อพิจารณาถึงส่วนประกอบทาง เคมีของแบคทีเรีย

(ตารางที่ 3-1) ธาตุที่เป็นส่วนประกอบส่วนใหญ่ของเซลล์ ได้แก่ คาร์บอน ออกซิเจน ไนโตรเจน ไฮโดรเจนและฟอสฟอรัส ธาตุต่าง ๆ เหล่านี้จะเป็นส่วนประกอบของโพลิเมอร์ชนิดต่าง ๆ ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ เช่น โปรตีน กรดนิวคลีอิก โพลีแซคคาไรด์ และพอสไฟฟิติก ปริมาณโพลิเมอร์ดังกล่าวเมื่อรวมกันทั้งหมดจะมีอยู่ประมาณ 97.3% ของน้ำหนักแห้งของเซลล์ทั้งหมด

ในการใช้อาหารอินทรีย์หรืออาหารอนินทรีย์เป็นแหล่งฟรีเคอร์เซอร์สำหรับสังเคราะห์สารต่าง ๆ ที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์ ชั้นแรกแบคทีเรียจะต้องเปลี่ยนอาหารต่าง ๆ ให้อยู่ในรูปที่เหมาะสม หลังจากนั้นจึงทำการเปลี่ยนต่อไปเป็นโมโนเมอร์ (monomer) ชนิดต่าง ๆ ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ เช่น กรดอะมิโน นิวคลีโอไทด์และโมโนแซคคาไรด์ เป็นต้น และเมื่อได้โมโนเมอร์ชนิดต่าง ๆ แล้วแบคทีเรียก็จะเปลี่ยนโมโนเมอร์ให้เป็นโพลิเมอร์ต่อไป

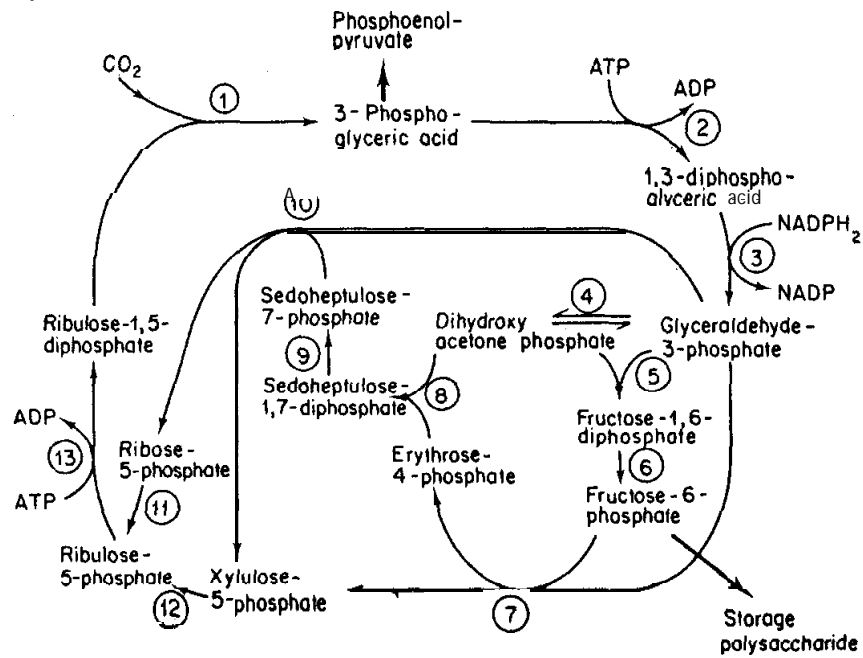
คาร์บอน แบคทีเรียแบ่งออกได้เป็น 3 พวกโดยอาศัยแหล่งคาร์บอนเป็นหลัก พวกแรกเรียกว่า ออโบลิกเกตออโตโทรฟ (obligate autotroph) ใช้เฉพาะคาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอน พวกที่สองเรียกว่า ออโบลิกเกตเฮเทอโรโทรฟ (obligate heterotroph) ใช้เฉพาะอาหารอินทรีย์เป็นแหล่งคาร์บอน และพวกที่สามเรียกว่า แฟคัลตาติฟออโตโทรฟ (facultative autotroph) หรือไมโซโทรฟ (mixotroph) ใช้คาร์บอนไดออกไซด์และอาหารอินทรีย์เป็นแหล่งคาร์บอน

แบคทีเรียที่ใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนจะใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนแต่เพียงอย่างเดียว ส่วนพลังงานและโคเอนไซม์รีดิวซ์ที่แบคทีเรียนำมาใช้ในการรีดิวซ์คาร์บอนไดออกไซด์เพื่อสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์นั้น แบคทีเรียแต่ละพวกจะสังเคราะห์ออกมาด้วยวิธีการที่แตกต่างกัน โฟโตโทรฟิกแบคทีเรียใช้แสงเป็นแหล่งพลังงานในการสังเคราะห์ ATP และ  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  ส่วนเคมีโมออโตโทรฟิกแบคทีเรียสังเคราะห์ ATP และ  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  โดยการออกซิไดส์อาหารอนินทรีย์ชนิดต่าง ๆ เช่น *Nitrosomonas* sp., *Nitrosocystis* sp. และ *Nitrosolobus* sp. ออกซิโดส์แอมโมเนีย *Nitrobacter* sp.,

*Nitrococcus* sp. และ *Nitrospira* sp. ออกซิโคสไนโตรทและ *Thiobacillus ferrooxidans* ออกซิโคสสารประกอบเหล็กในรูปเฟอรัสเป็นคั้น

ในการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของ เซลล์โดยใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนนี้ โฟโตโทรฟิคแบคทีเรียและเคมีโมออโตโทรฟิคแบคทีเรียส่วนใหญ่จะใช้วัฏจักรคัลวิน ดังรูปที่ 3-6 แบคทีเรียนำ ATP และ NADPH + H<sup>+</sup>

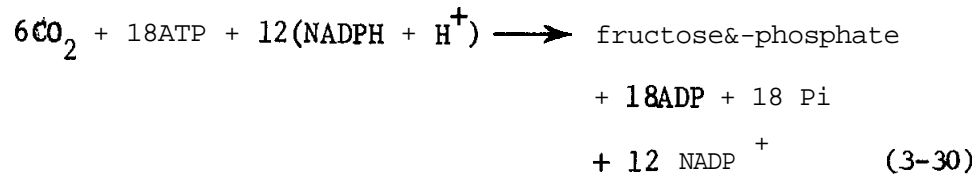
photosystems I and II



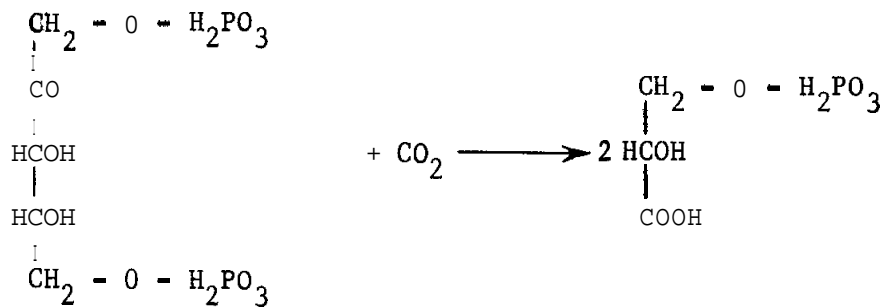
รูปที่ 3-6 วัฏจักรคัลวิน

- (1) ไรบูโลสไดฟอสเฟตคาร์บอกซิเลส (2) 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตไคเนส
- (3) ไตรไฮดรอกซีอะซีโตนไคเนส (4) ฟอสโฟไตรไฮดรอกซีอะซีโตนไคเนส
- (5) อัลโดส (6) ฟอสฟาเตส (7) ทรานสคีโตเลส (8) อัลโดเลส
- (9) ฟอสฟาเตส (10) ทรานสคีโตเลส (11) ฟอสโฟไรโบสไอโซเมอเรส (12) ฟอสโฟคีโตเพนโตสอีพิเมอเรส (13) ฟอสโฟไรบูโลสไคเนส

ไปใช้ในการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศ แล้วเปลี่ยนให้ไปอยู่ในรูปสารที่เป็นตัวกลางซึ่งจะเปลี่ยนแปลงต่อไปเป็นเฮกโซส (hexose) ดังสมการสรุปที่ 3-30 ปฏิกิริยาในวัฏจักรมี 13 ปฏิกิริยา แต่ละปฏิกิริยาจะมีเอ็นไซม์เป็นตัวเร่งและหลังจากได้เฮกโซสแล้วแบคทีเรียก็จะนำเฮกโซสไปสังเคราะห์เป็นโพลิแซคคาไรด์ต่อไป



ปฏิกิริยาแรกของวัฏจักรคลาวิน เป็นปฏิกิริยาระหว่างคาร์บอนไดออกไซด์กับไรบูลอส -1, 5-ไดฟอสเฟต (ribulose-1, 5-diphosphate) โดยมีเอ็นไซม์ไรบูลอสไดฟอสเฟตคาร์บอกซิเลส (ribulose diphosphate carboxylase) เป็นตัวเร่ง ผลของปฏิกิริยาได้ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรต (3-phosphoglycerate) 2 โมเลกุล ในการตรวจสอบดูว่าแบคทีเรียมีวัฏจักรคลาวินหรือไม่นิยมตรวจสอบการทำงานของเอ็นไซม์ชนิดนี้



ไรบูลอส -1, 5-ไดฟอสเฟต

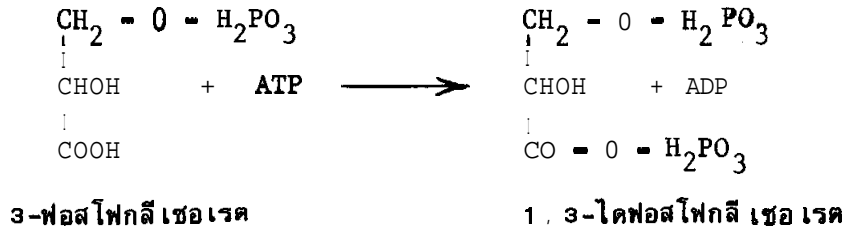
3-ฟอสโฟกลีเซอเรต

พืชจะเปลี่ยน 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตต่อไปเป็นกลูโคสโดยกระบวนการที่เรียกว่า กลูโคเนโอเจเนซิส (gluconeogenesis) แต่สำหรับแบคทีเรียจะไม่พบการเปลี่ยนแปลงแบบนี้ เนื่องจากแบคทีเรียไม่สะสมเฮกโซสไว้ภายในเซลล์

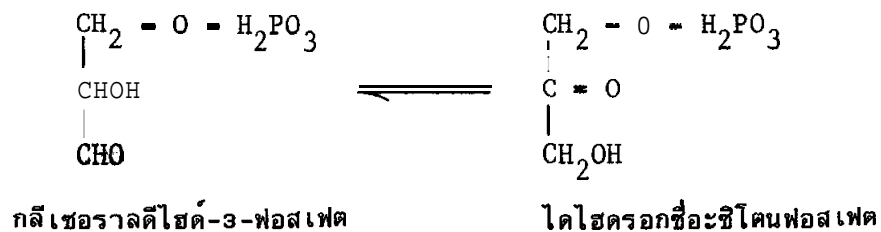
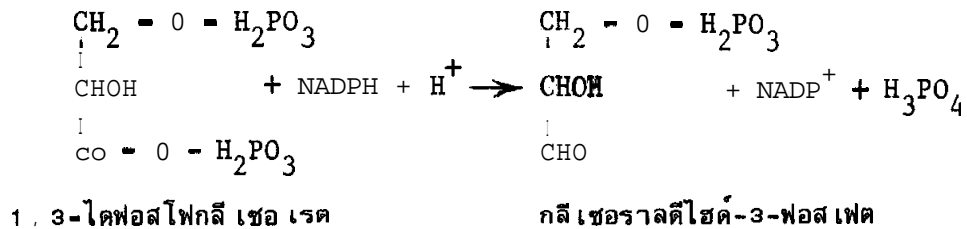
ปฏิกิริยาที่ 2 ATP จะถูกนำมาใช้เพื่อเปลี่ยน 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตไปเป็น



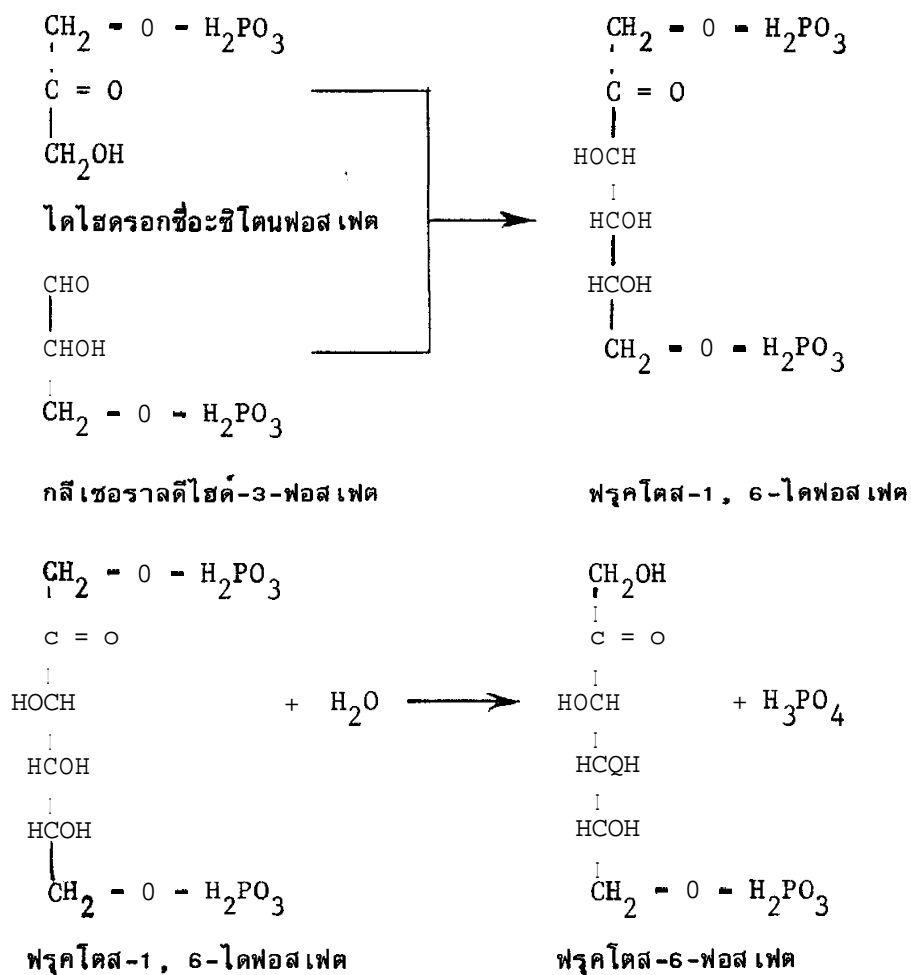
1, 3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรต (1, 3-diphosphoglycerate) ปฏิกริยานี้มีเอนไซม์ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตไคเนส (3-phosphoglycerate kinase) เป็นตัวเร่ง



ปฏิกริยาที่ 3  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  จะถูกนำมาใช้เพื่อเปลี่ยน 1, 3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรตไปเป็นกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต (glyceraldehyde-3-phosphate) โดยมีเอนไซม์ไตรออสฟอสเฟตดีไฮโดรจีเนส (triose phosphate dehydrogenase) เป็นตัวเร่ง หลังจากได้กลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตแล้ว จะเกิดปฏิกริยาที่ 4 1a เป็นปฏิกริยาไอโซเมอไรเซชัน (isomerization) ระหว่างกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต (dihydroxyacetone phosphate) โดยมีเอนไซม์ฟอสโฟไตรออสไอโซเมอเรส (phosphotriose isomerase) เป็นตัวเร่ง

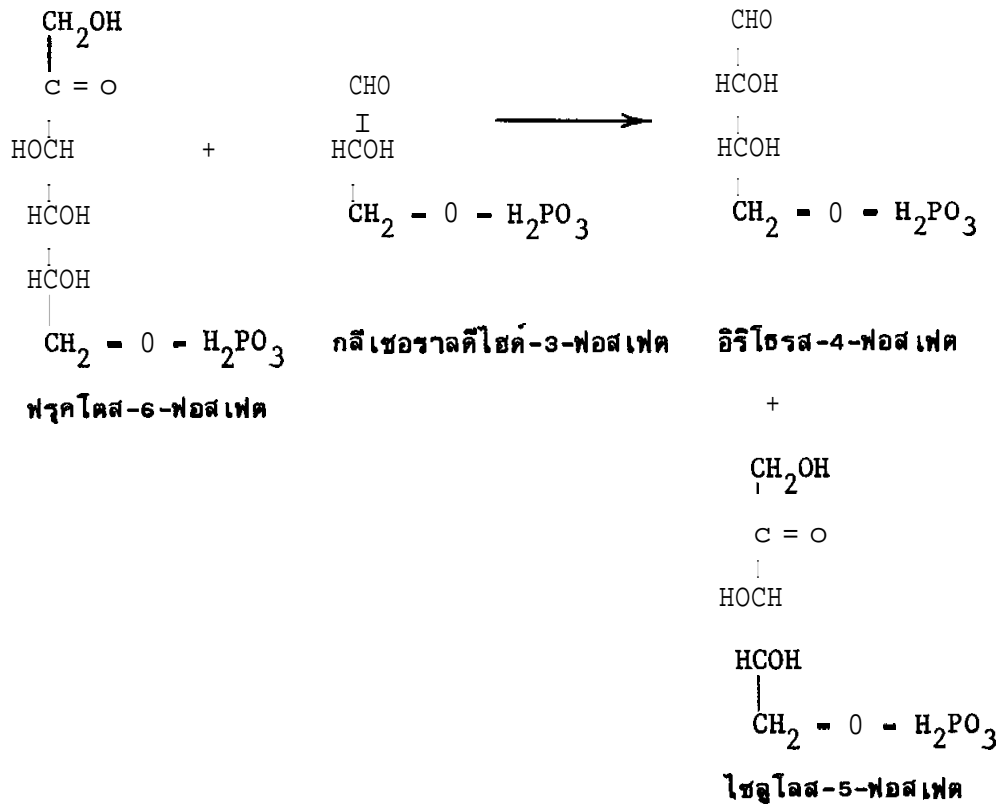


ปฏิกิริยาที่ 5 เอ็นไซม์อัลโดเลส (aldolase) จะเป็นตัวเร่งให้กลีเซอรอล-ดีไฮด์-3-ฟอสเฟต และไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต รวมตัวกันได้ฟรุคโตส-1, 6-ไดฟอสเฟต ซึ่งต่อมาจะเกิดปฏิกิริยาดีฟอสไฟริเลชัน (dephosphorylation) โดยมีเอ็นไซม์ฟอสฟาเตส (phosphatase) เป็นตัวเร่ง ทำให้ได้ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต (fructose-6-phosphate) ในปฏิกิริยาที่ 6

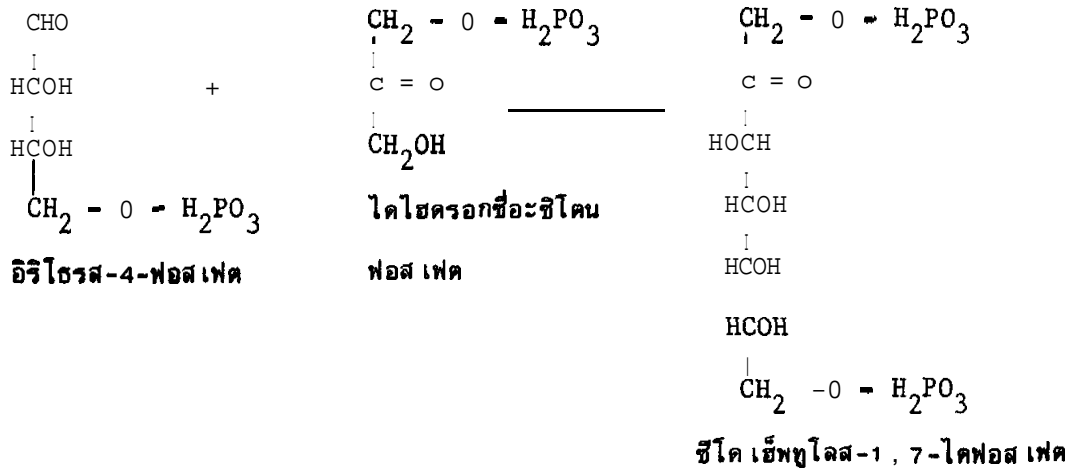


หลังจากได้ฟรุกโตส-6-ฟอสเฟตแล้วแบคทีเรียจะไม่สะสมไว้ภายในเซลล์ แต่จะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปได้ 2 วิธี วิธีแรก ทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปเป็นโพลิแซคคาไรด์แล้วเก็บสะสมไว้ในเซลล์ วิธีที่ 2 ทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปเป็นเพนโตส (pentose) เพื่อมีตัวจักรและเป็นการสังเคราะห์ไรบูโลส-1, 5-ไดฟอสเฟตทดแทนตัวที่ถูกใช้ไป นอกจากนี้แบคทีเรียพวกออกโตโทรฟ ยังสามารถนำเพนโตสนี้ไปเป็นพรีเคอร์เซอร์สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ เช่น RNA, DNA และสารประกอบอินทรีย์ชนิดอื่น ๆ

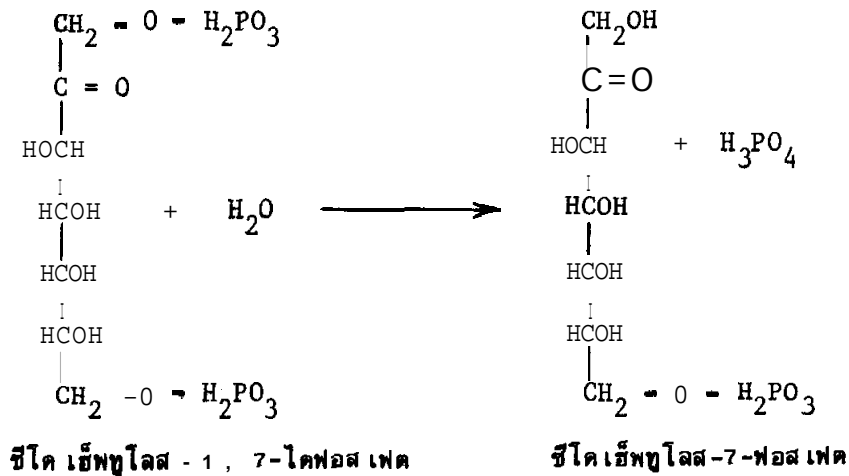
ในการสังเคราะห์เพนโตส เอ็นไซม์ทรานสคีโตเลส (transketolase) จะเป็นตัวเร่งให้ฟรุกโตส-6-ฟอสเฟตรวมตัวกับกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตแล้วแตกตัวออกได้อิริโทรส-4-ฟอสเฟต (erythrose-4-phosphate) และไซลูโลส-5-ฟอสเฟต (xylulose-5-phosphate) ในปฏิกิริยาที่ 7



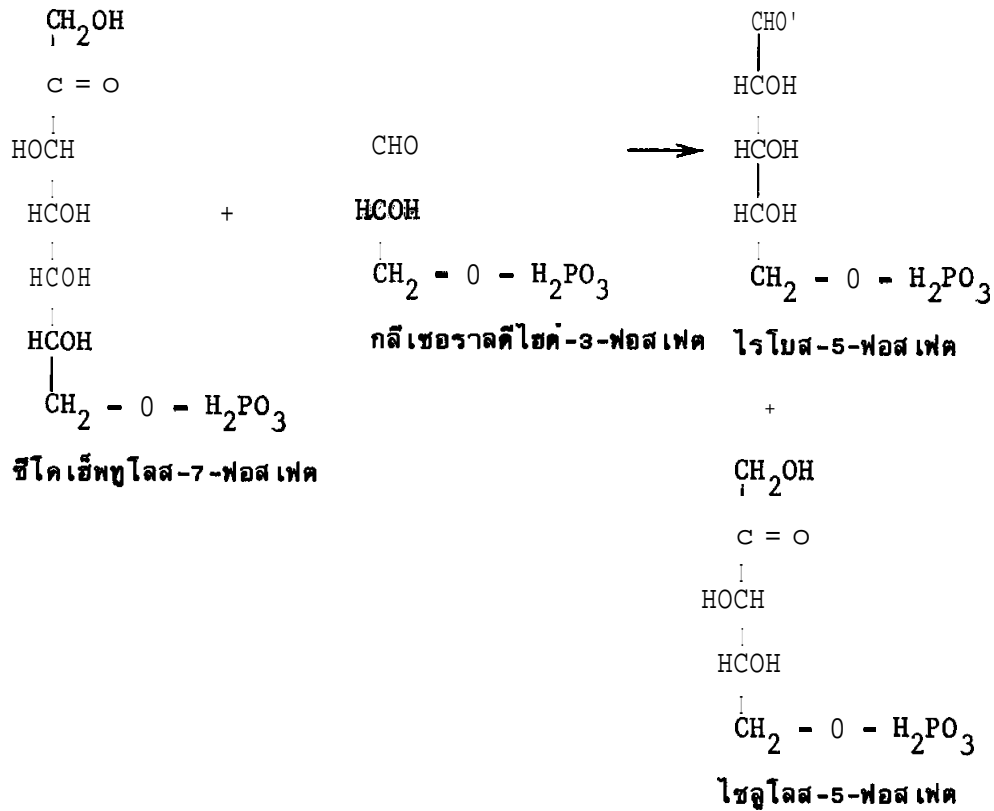
ต่อมาจะเกิดการเปลี่ยนแปลงโดยมีเอ็นไซม์อัลโดเลสเป็นตัวเร่งในปฏิกิริยาที่ 8 ทำให้อิริโทรส-4-ฟอสเฟตรวมตัวกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟตแล้วได้ซีโดเฮพทูโลส 1, 7-ไดฟอสเฟต (sedoheptulose 1, 7-diphosphate)



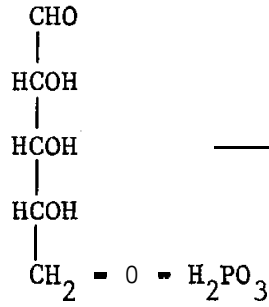
หลังจากนั้นเอ็นไซม์ฟอสฟาเตสจะเป็นตัวเร่งให้ซีโดเฮพทูโลส -1, 7-ไดฟอสเฟตเปลี่ยนไปเป็นซีโดเฮพทูโลส-7-ฟอสเฟตในปฏิกิริยาที่ 9



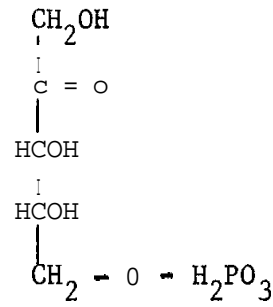
**ปฏิกิริยาที่ 10** เอ็นไซม์ทรานสคีโตเลสเป็นตัวเร่งให้ซีโคเฮพทูลอส-7-ฟอสเฟต  
รวมกับกลีเซอรอลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต แล้วแตกตัวออกได้ไรโบส-5-ฟอสเฟต (ribose-5-  
phosphate) และไซจูโลส-5-ฟอสเฟต



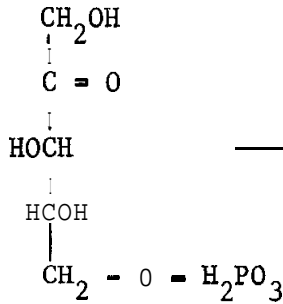
ปฏิกิริยาที่ 11 และ 12 เป็นปฏิกิริยาที่ทำให้ไรโบส-5-ฟอสเฟต และไซจูโลส-5-  
ฟอสเฟตเปลี่ยนไปเป็นไรบูโลส-5-ฟอสเฟต (ribulose-5-phosphate) โดยมีเอ็นไซม์ฟอส-  
โฟไรโบสไอโซเมอเรส (phosphoribose isomerase) และฟอสโฟคีโตเพ็นโตสอิตีเมอเรส  
(phosphoketopentose epimerase) เป็นตัวเร่งตามลำดับ



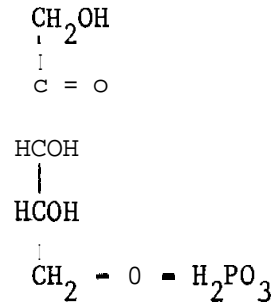
ไรโบส-5-ฟอสเฟต



ไรบูโลส-5-ฟอสเฟต



ไซลูโลส-5-ฟอสเฟต

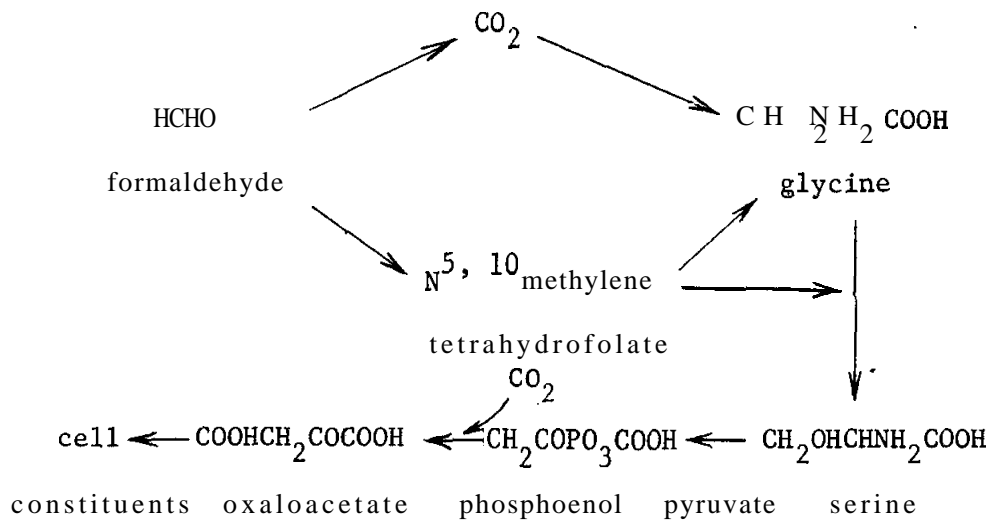


ไรบูโลส-5-ฟอสเฟต

ปฏิกิริยาสุดท้ายซึ่งเป็นการปิดวัฏจักร (ปฏิกิริยาที่ 13) เป็นการเปลี่ยนไรบูโลส-5-ฟอสเฟตไปเป็นไรบูโลส-1, 5-ไดฟอสเฟตโดยมีเอนไซม์ฟอสโฟไรบูโลสไคเนส (phosphoribulose kinase) เป็นตัวเร่ง ปฏิกิริยานี้เป็นปฏิกิริยาที่ 2 ของวัฏจักรที่นำ ATP มาใช้ ไรบูโลส-1, 5-ไดฟอสเฟตที่ได้มาจะสามารถรวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์แล้วเริ่มวัฏจักรใหม่ได้อีก

ไฟโตโทรฟิคแบคทีเรียบางชนิด เช่น *Chlorobium thiosulphatophilum* และ *Rhodospirillum rubrum* สามารถใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนในการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์โดยใช้วัฏจักรกรดไตรคาร์บอกซิลิก (tricarboxylic acid) หรือวัฏจักรเครบส์ (Krebs cycle) หรือวัฏจักรกรดซิตริก (citric acid cycle) หรือวัฏจักร TCA (TCA cycle) ที่มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ย้อนกลับ ในการใช้วัฏจักรนี้แบคทีเรียจะตรึง

คาร์บอนไดออกไซด์ 4 โมเลกุล เพื่อสังเคราะห์ออกซาโลอะซิเตต (oxaloacetate) 1 โมเลกุล สำหรับมีเซนแมคทีเรียมีคุณสมบัติ เป็นพวกอีโพลีเกตแอนแอโรบ ได้รับพลังงานจากปฏิกิริยาออกซิเดชันของอาหารอินทรีย์ อาหารอินทรีย์และใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนสำหรับสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ ปัจจุบันยังไม่ทราบรายละเอียดของกระบวนการเมตาบอลิซึมมากนัก ทราบแต่เพียงว่าในกระบวนการที่อาหารอินทรีย์และอาหารอินทรีย์ทำหน้าที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนเพื่อรีดิวซ์คาร์บอนไดออกไซด์ให้กลายเป็นมีเซนนั้น มีอินเตอร์มีเดียต (intermediate) หลาย ๆ ชนิดเกิดขึ้น อินเตอร์มีเดียตที่นับว่าสำคัญ ได้แก่ ฟอมัลดีไฮด์ (formaldehyde) ทั้งนี้เพราะแมคทีเรียจะนำฟอมัลดีไฮด์มาสังเคราะห์ส่วนประกอบของเซลล์โดยใช้วิถีซีรีน (serine pathway) ดังรูปที่ 3-7



รูปที่ 3-7 วิถีซีรีน

แมคทีเรียที่ใช้อาหารอินทรีย์เป็นแหล่งคาร์บอน ได้แก่ แมคทีเรียส่วนใหญ่ในกระบวนการเมตาบอลิซึม อาหารอินทรีย์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลต่ำจะถูกขนส่งผ่านเยื่อเซลล์เข้าไปภายในเซลล์แล้วเกิดกระบวนการเมตาบอลิซึมอาหารนั้น ส่วนอาหารอินทรีย์ที่มีน้ำหนักโมเลกุลสูงก็จะถูกทำให้

เกิดการเปลี่ยนแปลงจนมีน้ำหนักโมเลกุลเล็ก หลังจากนั้นจึงถูกขนส่งผ่าน เยื่อเซลล์เข้าไปภายใน เซลล์เพื่อทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไป ผลของกระบวนการ เมตาบอลิซึมอาหารอินทรีย์จะโคแฟกเตอร์- เซอร์สำหรับสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบต่าง ๆ ของเซลล์ พลังงานและคาร์บอนไดออกไซด์ สำหรับคาร์บอนไดออกไซด์แบคทีเรียจะขับออกจากเซลล์อย่างช้า ๆ แบคทีเรียบางชนิดจะนำคาร์บอน- ไดออกไซด์ที่ได้จากกระบวนการ เมตาบอลิซึมไปใช้ปริมาณ เล็กน้อย เพื่อ เป็นปัจจัยการเจริญเติบโต (growth factor) ในกระบวนการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของ เซลล์บางชนิด

แบคทีเรียชนิดต่าง ๆ มีความสามารถในการใช้อาหารอินทรีย์เป็นแหล่งคาร์บอนและ พลังงานแตกต่างกัน เช่น *Pseudomonas* sp. สามารถใช้อาหารอินทรีย์ได้หลาย ๆ ชนิด ในขณะที่แบคทีเรียซึ่งออกซิโดซิมีเทน (methane-oxidizing bacteria) ใช้อาหารอินทรีย์ได้ เพียง 2 ชนิด คือ มีเทนและ เมธานอล (methanol) และแบคทีเรียที่ย่อยเซลลูโลส (cellulose) บางชนิดสามารถใช้เฉพาะ เซลลูโลส เท่านั้น

**ไนโตรเจน** ไนโตรเจนที่แบคทีเรียชนิดต่างๆ นำไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สาร ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์อาจจะอยู่ในรูปของสารประกอบอนินทรีย์หรือสารประกอบอินทรีย์ เช่น แก๊สไนโตรเจน แอมโมเนียม (ammonium salt) ไนเตรต กรดอะมิโน เพียวรีน พรีมิดีน ยูเรีย (urea) โอลิโกเปปไทด์ (oligopeptide) และโพลีเปปไทด์ เป็นต้น แบคทีเรียแต่ละชนิดมีความสามารถในการนำสารประกอบไนโตรเจนชนิดต่าง ๆ ดังกล่าวมาแล้ว ไปใช้เป็นแหล่งไนโตรเจนได้แตกต่างกัน

แบคทีเรียที่สามารถตรึงแก๊สไนโตรเจนจากอากาศเพื่อนำไปใช้เป็นแหล่งไนโตรเจน ได้แก่ *Azotobacter* sp., *Beijerinckia* sp., *Derxia* sp., *Rhizobium* sp., *Azospirillum lipoferum* (เดิมเรียกว่า *Spirillum lipoferum*), *Clostridium* sp. และ *Chloropseudomonas* sp. แก๊สไนโตรเจนที่เข้าสู่ภายในเซลล์จะถูกรีดิวซ์ให้กลายเป็น แอมโมเนีย (ammonia) โดยใช้ ATP และมีเอ็นไซม์ไนโตรจีเนส (nitrogenase) เป็นตัวเร่ง ต่อมาแอมโมเนียที่เกิดขึ้นจะถูกนำไปรวมกับธาตุต่าง ๆ เพื่อสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบ ของเซลล์

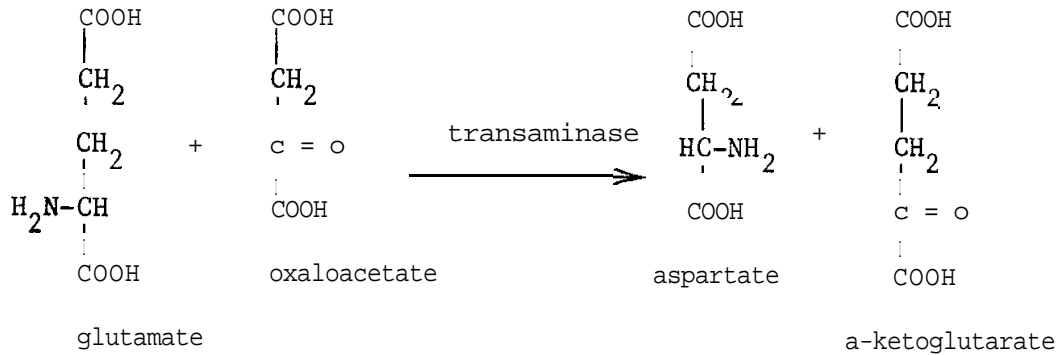


เอ็นไซม์ไนโตรจีเนสเป็นเอ็นไซม์ที่เร่งให้เกิดการรีดิวซ์สารได้หลายชนิด เช่น แก๊สไนโตรเจน ไนตรัสออกไซด์ (nitrous oxide) อะซิทีลีน (acetylene) และไซโคลโพรเพน (cyclopropane) ประสิทธิภาพในการทำงานของเอ็นไซม์นี้จะลดลงหรือหยุดชะงัก เมื่อสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญเติบโตอยู่มีปริมาณออกซิเจนสูง ดังนั้นแบคทีเรียพวกแอโรบที่ดำรงชีวิตได้อย่างอิสระ (free-living bacteria) เช่น *Azotobacter* sp., *Beijerinckia* sp. และ *Derxia* sp. จะป้องกันมิให้ออกซิเจนมีผลต่อการทำงานของเอ็นไซม์ด้วยการเพิ่มอัตราการหายใจเพื่อลดปริมาณออกซิเจน หรือสร้างแคปซูลเพื่อป้องกันมิให้ออกซิเจนโดนเซลล์มากเกินไปหรือทำให้เอ็นไซม์เปลี่ยนไปอยู่ในรูปที่ไม่ว่องไว (inactive) และทนต่อออกซิเจน

เกลือแอมโมเนียมและไนเตรตเป็นสารประกอบอนินทรีย์ที่แบคทีเรียส่วนใหญ่สามารถนำไปใช้เป็นแหล่งไนโตรเจนได้ดี โดยทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแล้วได้แอมโมเนีย ซึ่งจะถูกนำไปทำปฏิกิริยากับกรดอินทรีย์จากกระบวนการคatabolism (catabolism) คาร์โบไฮเดรต กลายเป็นกรดอะมิโนชนิดต่าง ๆ ที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์ เช่น กลูตาเมต แอสปาร์เตต อะลานีนและซีรีน เป็นต้น กระบวนการรีดิวซ์ไนเตรตให้กลายเป็นแอมโมเนียนี้ เรียกว่า ไนเตรตแอมโมนิฟิเคชัน (nitrate ammonification) ซึ่งเกิดขึ้นโดยมีเอ็นไซม์ไนเตรตรีดักเตส (nitrate reductase) และเอ็นไซม์ไนไตรตรีดักเตส (nitrite reductase) เป็นตัวเร่งให้ไนเตรตถูกรีดิวซ์กลายเป็นไนไตรต์และไนไตรต์ถูกรีดิวซ์กลายเป็นแอมโมเนียตามลำดับ

สารประกอบอินทรีย์ที่แบคทีเรียส่วนใหญ่สามารถขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์เพื่อใช้เป็นแหล่งไนโตรเจน ได้แก่ ยูเรีย กรดอะมิโน เพียวรีน พิริมิดีน ส่วนโพลิโกเปปไทด์และนิวคลีโอไทด์จะมีแบคทีเรียบางชนิดเท่านั้นที่สามารถขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์เพื่อใช้เป็นแหล่งไนโตรเจนได้ สำหรับโพลิเปปไทด์แบคทีเรียไม่สามารถขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์ ด้วยเหตุนี้แบคทีเรียที่สามารถใช้โพลิเปปไทด์เป็นแหล่งไนโตรเจนจึงขับเอ็นไซม์โปรตีนเอส (proteinase)

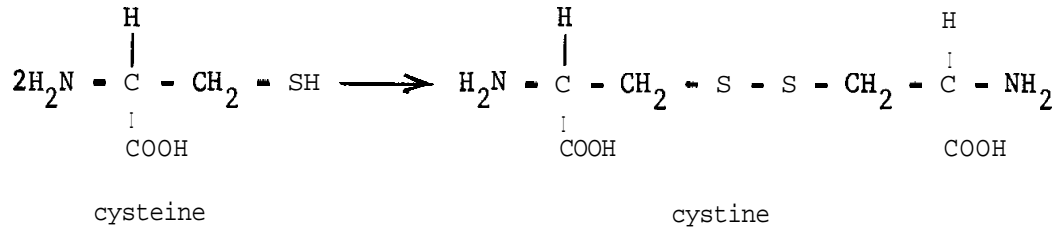
ออกมาย่อยโปรตีนภายนอกเซลล์เพื่อให้ได้เปปไทด์ก่อน แล้วนำเปปไทด์เข้าสู่ภายใน เซลล์ด้วยการขนส่งแบบแอกทีฟ ต่อมาเปปไทด์จะถูกย่อยต่อโดยเอนไซม์เปปติเดส (peptidase) ทำให้ได้กรดอะมิโนซึ่งแบคทีเรียอาจจะนำไปใช้ในการสังเคราะห์โปรตีนของ เซลล์โดยตรง หรือนำไปใช้ในการสังเคราะห์กรดอะมิโนชนิดอื่น ๆ ที่ต้องการโดยตรง (รูปที่ 3-8) หรือถูกทำให้เปลี่ยนแปลงได้แอมโมเนียซึ่งแบคทีเรียจะนำไปใช้ในการสังเคราะห์กรดอะมิโนต่อไป



รูปที่ 3-8 การสังเคราะห์แอสปาร์เตตโดยใช้กลูตาเมต  
เป็นแหล่งไนโตรเจน

**กัมมะถัน** แบคทีเรียส่วนใหญ่สามารถขนส่งสารประกอบกำมะถันซึ่งอยู่ในรูปซัลเฟตเข้าสู่ภายในเซลล์ได้ดี เช่น แบคทีเรียที่มีการสังเคราะห์แสง (photosynthetic bacteria) และ *Thiobacillus* sp. หลังจากซัลเฟตเข้าสู่ภายในเซลล์แล้วแบคทีเรียจะรีดิวซ์ให้กลายเป็นฟอสโฟอะดีโนซีน (phosphoadenosine) ฟอสโฟซัลเฟต (phosphosulfate) ซัลไฟด์ และซัลไฟด์ ตามลำดับ แบคทีเรียบางชนิดไม่สามารถรีดิวซ์ซัลเฟตได้ดังนั้นจึงไม่ขนส่งซัลเฟตเข้าสู่ภายในเซลล์ แต่ขนส่งซัลไฟด์ ซีสเตอีนและเมไทโอนีนเข้าสู่ภายในเซลล์แทน ซัลไฟด์ที่มีอยู่ภายในเซลล์แบคทีเรียจะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์สารประกอบอินทรีย์บางชนิดของเซลล์โดยตรง เช่น ซีสเตอีน ไธอามีน (thiamine, B<sub>1</sub>) และเมไทโอนีน เป็นต้น

ส่วนซิสเตอีนที่อยู่ภายในเซลล์อาจจะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์โปรตีนของเซลล์ หรือทำหน้าที่ให้หมู่ -SH (thiol group) แก่สารชนิดอื่นเพื่อสังเคราะห์สารประกอบอินทรีย์บางชนิด หรือถูกออกซิไดส์และรวมกับหมู่ -SH ของซิสเตอีนอีกโมเลกุลหนึ่งด้วยโควัลโคบอนด์ (disulfide bond, -S-S-) ทำให้ได้ซิสตีน (cystine) ดังรูปที่ 3-9



รูปที่ 3-9 การสังเคราะห์ซิสตีนจากซิสเตอีนสองโมเลกุล

**ฟอสฟอรัส** อาหารที่แมคทีเรียใช้เป็นแหล่งฟอสฟอรัสจะอยู่ในรูปฟอสเฟตซึ่งเป็นสารประกอบอินทรีย์ที่แมคทีเรียขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์ได้อย่างดี

**ธาตุอื่น ๆ** ธาตุที่แมคทีเรียส่วนใหญ่ต้องการในปริมาณน้อย ได้แก่ คลอรีน เหล็ก แมกนีเซียม โคบอลต์ แคลเซียม สังกะสี ทองแดง โซเดียม โพแทสเซียม และแมงกานีส ส่วนโมลิบดีนัมเป็นธาตุที่แมคทีเรียบางชนิดต้องการในปริมาณน้อย เช่น แมคทีเรียซึ่งสามารถตรึงแก๊สไนโตรเจน

สารประกอบเหล็กในสภาวะแวดล้อมที่แมคทีเรียขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์เพื่อใช้เป็นแหล่งเหล็ก ได้แก่ เฟอริกไฮดรอกไซด์ (ferric hydroxide) และเฟอรัสซัลไฟด์ (ferrous sulfide) เหล็กที่อยู่ภายในเซลล์แมคทีเรียมีความสำคัญ คือ เป็นส่วนประกอบของโปรตีนที่เรียกว่า ไซโตโครม (cytochrome) เฟอริดอกซิน (ferredoxin) และคะตาเลส (catalase) ส่วนแมกนีเซียม โคบอลต์ สังกะสี ทองแดง โซเดียม โพแทสเซียมและแมงกานีส แมคทีเรียมักได้รับในรูปไอออนซึ่งจะถูกนำไปใช้โดยนำไปทำหน้าที่เป็น

โคแฟกเตอร์ (cofactor) ของไฮโลเอ็นไซม์ (holoenzyme) บางชนิด แล้วทำให้ไฮโลเอ็นไซม์นั้นอยู่ในรูปที่ทำงานได้ เช่น  $Mg^{2+}$  เป็นโคแฟกเตอร์ของฟอสโฟริเลส (phosphorylase)  $Zn^{2+}$  เป็นโคแฟกเตอร์ของแอลกอฮอล์ดีไฮโดรจีเนส (alcohol dehydrogenase)  $Cu^{2+}$  เป็นโคแฟกเตอร์ของไซโตโครมออกซิเดส (cytochrome oxidase)  $Na^+$  เป็นโคแฟกเตอร์ของ ATPase  $K^+$  เป็นโคแฟกเตอร์ของไพรูเวตไคเนส (pyruvate kinase) และ  $Mn^{2+}$  เป็นโคแฟกเตอร์ของฟอสโฟทรานสเฟอเรส (phosphotransferase)

วิตามิน เป็นต้นกำเนิดสารประกอบอินทรีย์ที่เรียกว่า โคเอ็นไซม์ซึ่งเป็นส่วนประกอบของไฮโลเอ็นไซม์บางชนิด มีหน้าที่ทำให้ไฮโลเอ็นไซม์อยู่ในสภาพทำงานได้และมีส่วนร่วมในการทำปฏิกิริยากับสับสเตรท โคเอ็นไซม์อาจจะเกาะติดแน่นอยู่กับเอ็นไซม์หรืออาจจะเกาะติดอยู่กับเอ็นไซม์อย่างหลวม ๆ และหลุดจากเอ็นไซม์ตัวหนึ่งไปยังอีกตัวหนึ่งได้ เช่น FAD (flavin adenine dinucleotide) เกาะติดแน่นอยู่กับเอ็นไซม์  $NAD^+$  (nicotinamide adenine dinucleotide) เกาะติดอยู่กับเอ็นไซม์อย่างหลวม ๆ เป็นต้น ไฮโลเอ็นไซม์ต่างชนิดกันจะมีส่วนที่เป็นโปรตีนซึ่งเรียกว่า อะโพอเอ็นไซม์ (apoenzyme) คนละชนิดกันแต่อาจจะมีโคเอ็นไซม์ชนิดเดียวกันหรือต่างกันได้

แบคทีเรียต้องการวิตามินในปริมาณเล็กน้อย เพื่อใช้เป็นปัจจัยสำหรับการเจริญเติบโต โดยสังเคราะห์วิตามินที่ต้องการขึ้นมาได้เองจากสารชนิดอื่นหรือไม่สามารถสังเคราะห์วิตามินที่ต้องการขึ้นมาได้เองแต่ต้องได้รับจากสภาวะแวดล้อมที่เจริญเติบโตอยู่ ตามปกติแบคทีเรียจะขนส่งวิตามินเข้าสู่ภายในเซลล์ได้ดีมากกว่าโคเอ็นไซม์ ยกเว้นแบคทีเรียบางชนิดซึ่งไม่สามารถทำให้วิตามินเปลี่ยนแปลงไปเป็นโคเอ็นไซม์ที่ต้องการจะสามารถขนส่งโคเอ็นไซม์จากสภาวะแวดล้อมเข้าสู่ภายในเซลล์ได้ดีมากกว่าวิตามิน ปริมาณวิตามินที่แบคทีเรียขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์จะสูงกว่าปริมาณที่เซลล์ต้องการจริง ๆ มาก และในการสังเคราะห์วิตามินแบคทีเรียมิได้สังเคราะห์ในปริมาณที่เซลล์ต้องการเสมอไป แบคทีเรียบางชนิดสามารถสังเคราะห์วิตามินบางอย่างเป็นจำนวนมากแล้วขับออกมานอกเซลล์ เช่น *Escherichia coli* สังเคราะห์กรดแพนโทเทนิค

(panthothenic acid) และ ไบโอติน (biotin) จำนวนมากแล้วขับออกมาออกเซลล์

โดยทั่วไปแบคทีเรียต้องการวิตามินชนิดต่าง ๆ ที่ละลายน้ำได้สำหรับการเจริญเติบโต เช่น ไนอะซิน (niacin) ไรโบฟลาวิน (riboflavin, B<sub>2</sub>) ไออามีน พิริดอกซิน (pyridoxine, B<sub>6</sub>) กรดแพนโทเธนิก กรดโฟลิก (folic acid) ไบโอตินและโคบาลามิด (cobamide, B<sub>12</sub>) ส่วนวิตามินเอ วิตามินดีที่ละลายได้ในน้ำมันและวิตามินซีที่ละลายน้ำได้นั้นพบว่าแบคทีเรียไม่ต้องการสำหรับการเจริญเติบโตทั้ง ๆ ที่พบภายในเซลล์แบคทีเรียบางชนิด หลังจากมีวิตามินที่ต้องการภายในเซลล์แล้ว แบคทีเรียจะทำให้วิตามินเกิดการเปลี่ยนแปลงไปเป็นโคเอ็นไซม์แล้วนำไปใช้ในปฏิกิริยาต่าง ๆ ดังตารางที่ 3-3

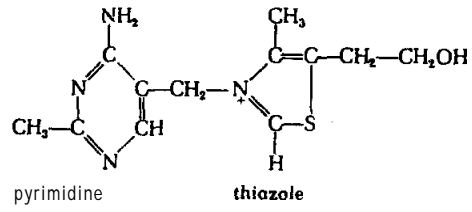
ตารางที่ 3-3 ปฏิกิริยาที่ใช้โคเอ็นไซม์ชนิดต่าง ๆ ซึ่งมีต้นกำเนิดมาจากวิตามินที่ละลายน้ำได้บางชนิด

วิตามิน	โคเอ็นไซม์	ปฏิกิริยา
ไนอะซิน	NAD <sup>+</sup> (nicotinamide adenine dinucleotide) และ NADP <sup>+</sup> (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)	ออกซิเดชัน
ไรโบฟลาวิน	FAD (flavin adenine dinucleotide) และ FMN (flavin mononucleotide)	ออกซิเดชัน
ไออามีน	โคคาร์บอกซิเลส (cocarboxylase)	โยกย้ายคาร์บอนสองตัวและการเอาหมู่คาร์บอกซิล (carboxyl group) ออก
พิริดอกซิน	PALP (pyridoxal phosphate)	เมตาบอลิซึมของกรดอะมิโน
กรดแพนโทเธนิก	CoA (coenzyme A)	โยกย้ายหมู่อะซิล (acyl group)

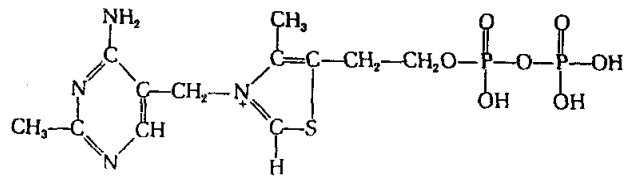
วิตามิน	โคเอ็นไซม์	ปฏิกิริยา
กรดโฟลิก	THF (tetrahydrofolic acid)	โยกย้ายคาร์บอนหนึ่งตัว
ไบโอติน	ไบโอติน	โยกย้ายหมู่คาร์บอกซิล และตรึงแก๊สคาร์บอนได- ออกไซด์
โคบาลามิน	โคบาลามิน	เปลี่ยนแปลงการเรียงตัว ของอะตอมภายในโมเลกุล

แมคทีเรียแต่ละชนิดอาจจะต้องการวิตามินจากอาหาร เพื่อนำไปใช้ เป็นปัจจัยสำหรับการเจริญเติบโตในรูปที่แตกต่างกัน เช่น ความต้องการโฮอามิน แมคทีเรียบางชนิดต้องการในรูปโมเลกุลที่สมบูรณ์ แมคทีเรียบางชนิดต้องการพิริมิดีน (pyrimidine) และไธอะโซล (thiazole) แล้วนำไปต่อเป็นโมเลกุลที่สมบูรณ์ภายในเซลล์ แมคทีเรียบางชนิดต้องการเฉพาะพิริมิดีน เนื่องจากสังเคราะห์ไธอะโซลได้เอง ในขณะที่แมคทีเรียบางชนิดต้องการเฉพาะไธอะโซล เนื่องจากสังเคราะห์พิริมิดีนได้เอง เป็นต้น เมื่อแมคทีเรียมีโฮอามินภายในเซลล์ แมคทีเรียจะทำให้โฮอามินเปลี่ยนแปลงไปเป็นโคเอ็นไซม์ที่เรียกว่า โคคาร์บอกซิเลสหรือโฮอามินไพโรฟอสเฟต (thiamine pyrophosphate) ดังรูปที่ 3-10

โคคาร์บอกซิเลสทำหน้าที่เป็นโคเอ็นไซม์ของไฮโดรเจนเนสที่เร่งปฏิกิริยาการเอาหมู่คาร์บอกซิลออกจากโมเลกุล หรือทำหน้าที่เป็นโคเอ็นไซม์ของทรานสคีโตเลส (transketolase) ซึ่งเร่งให้คาร์บอนสองตัว เช่น หมู่ไกลโคแอลดีไฮด์ (glycoaldehyde group) ย้ายจากสารประกอบชนิดหนึ่งไปยังสารประกอบชนิดอื่น



(ก)



(ข)

รูปที่ 3-10 สูตรโครงสร้างของวิตามินและโคเอ็นไซม์ที่ได้มาจาก

วิตามิน

(ก) ไธอามีน

(ข) โคคาร์บอกซิเลส

## สรุปเนื้อหาสำคัญ

1. อาหารของแมคทีเรียแบ่งออกได้เป็น 2 ประเภทใหญ่ ๆ คือ อาหารอินทรีย์และอาหารอนินทรีย์ แมคทีเรียแต่ละชนิดจะมีความสามารถในการใช้อาหารชนิดต่าง ๆ ได้แตกต่างกัน และอาหารชนิดหนึ่งอาจจะทำหน้าที่เพียงอย่างเดียวอย่างหนึ่งหรืออาจจะทำหน้าที่หลายอย่างภายในเซลล์ นอกจากนี้อาหารชนิดหนึ่งยังอาจจะทำหน้าที่ในแมคทีเรียแต่ละชนิดแตกต่างกันตามปกติแมคทีเรียจะต้องการอาหารเพื่อนำไปใช้เป็นแหล่งพลังงานและแหล่งธาตุสำหรับสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ ยกเว้นพวกโฟโตโทรฟิกแมคทีเรียที่เจริญเติบโตในสภาวะแอนแอโรบจะใช้แสงเป็นแหล่งพลังงานและใช้อาหารเป็นแหล่งธาตุสำหรับสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์
2. ในกระบวนการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ ธาตุที่แมคทีเรียต้องการจากอาหารในปริมาณมาก ได้แก่ ไฮโดรเจน ออกซิเจน คาร์บอน ไนโตรเจนและฟอสฟอรัส ส่วนธาตุที่แมคทีเรียต้องการจากอาหารในปริมาณน้อย ได้แก่ กำมะถัน โพแทสเซียม โซเดียม แมกนีเซียม แคลเซียม คลอรีน เหล็ก แมงกานีส โคบอลต์ ทองแดง โมลิบดีนัมและสังกะสี
3. การขนส่งอาหารเข้าสู่ภายในเซลล์แมคทีเรียขึ้นอยู่กับคุณสมบัติของเยื่อเซลล์ ชนิดของอาหารและสภาวะแวดล้อมที่เซลล์อยู่แบ่งวิธีการขนส่งอาหารเข้าสู่ภายในเซลล์ออกได้เป็น 2 วิธี คือ (ดูหัวข้อ การขนส่งอาหารเข้าสู่ภายในเซลล์)
  - 3.1 การขนส่งแบบพาสซีฟ
    - 3.1.1 ซิมพลีดิฟฟิวชัน
    - 3.1.2 ฟะซิลลิเตดเต็ดดิฟฟิวชัน
  - 3.2 การขนส่งแบบแอ็คทีฟ
4. จากการใช้อาหารเป็นแหล่งพลังงาน แบ่งเค็มโมโทรฟิกแมคทีเรียออกได้เป็น 3 พวกดังต่อไปนี้ (ดูหัวข้อ แหล่งพลังงานและกระบวนการซึ่งได้พลังงาน)



- 4.1 อีพพลิเกตเค็มไมโลไฮโทรฟ หรืออีพพลิเกตเค็มโมออโตโทรฟ ใช้คาร์บอนไดออกไซด์ เป็นแหล่งคาร์บอนและใช้เฉพาะอาหารอินทรีย์เป็นแหล่งพลังงาน
- 4.2 อีพพลิเกตเค็มโมออแกโนโทรฟ หรืออีพพลิเกตเค็มไมเฮเทอโรโทรฟ ใช้เฉพาะอาหารอินทรีย์เป็นทั้งแหล่งคาร์บอนและพลังงาน
- 4.3 แพคคัลเดติบเค็มไมโลไฮโทรฟหรือแพคคัลเดติบเค็มโมออโตโทรฟ เมื่อเจริญเติบโตแบบเค็มไมโลไฮโทรฟ ใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอนและได้รับพลังงานจากการใช้ออกซิเจนออกซิโคไฮโดรเจน แต่เมื่อเจริญเติบโตแบบเค็มโมออแกโน-โทรฟจะใช้อาหารอินทรีย์เป็นทั้งแหล่งคาร์บอน แหล่งพลังงานและไม่ต้องการไฮโดรเจน
5. ในสถานะแอนแอโรบิโอดีทริกแบคทีเรียสามารถใช้อาหารอินทรีย์หรืออาหารอนินทรีย์ชนิดต่าง ๆ เป็นตัวให้อิเล็กตรอนเพื่อไปรับพลังงานจากแสง แล้วกลายเป็นอิเล็กตรอนพลังงานสูงซึ่งจะเคลื่อนที่ไปยังสารต่าง ๆ ที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน จากการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนพลังงานสูงนี้ พลังงานจากอิเล็กตรอนจะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์ ATP จาก ADP และฟอสเฟต โดยอิเล็กตรอน 1 คู่จะทำให้เกิดการสังเคราะห์ ATP ได้ 2 โมเลกุล วิธีการสังเคราะห์ ATP แบบนี้เรียกว่า โฟโตฟอสโฟริเลชัน หลังจากได้ ATP แล้วแบคทีเรียจะนำ ATP ไปใช้ในกระบวนการต่าง ๆ รวมทั้งกระบวนการสังเคราะห์โคเอ็นไซม์ปริดิวัซซึ่งเกิดขึ้นโดยใช้ ATP เป็นตัวให้อิเล็กตรอนที่ออกจากโมเลกุลอาหารเคลื่อนที่ไปยัง  $\text{NADP}^+$  หรือ  $\text{NAD}^+$  ขณะเดียวกันโปรตอนที่ออกจากโมเลกุลของอาหารที่เป็นตัวให้อิเล็กตรอนนั้นก็เคลื่อนที่ไปยัง  $\text{NADP}^+$  หรือ  $\text{NAD}^+$  ด้วย ทำให้ได้  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  หรือ  $\text{NADH} + \text{H}^+$  (ดูรูปที่ 3-4)
6. แบคทีเรียแบ่งออกได้เป็น 3 พวกโดยอาศัยแหล่งคาร์บอนเป็นหลักดังต่อไปนี้
- 6.1 อีพพลิเกตออโตโทรฟ ใช้เฉพาะคาร์บอนไดออกไซด์เป็นแหล่งคาร์บอน
- 6.2 อีพพลิเกตเฮเทอโรโทรฟ ใช้เฉพาะอาหารอินทรีย์เป็นแหล่งคาร์บอน
- 6.3 แพคคัลเดติบออโตโทรฟหรือไมโซโทรฟ ใช้คาร์บอนไดออกไซด์และอาหารอินทรีย์

เป็นแหล่งคาร์บอน

7. โฟโตโทรฟิคแบคทีเรียและ เค็ม โมออโตโทรฟิคแบคทีเรียส่วนใหญ่ นำคาร์บอนไดออกไซด์มาสังเคราะห์เฮ็กโซสโดยใช้วัฏจักรคลาวิน (ดูรูปที่ 3-6 และสมการที่ 3-30) และหลังจากได้เฮ็กโซสแล้วแบคทีเรียก็จะนำเฮ็กโซสไปสังเคราะห์โพลีแซคคาไรด์ต่อไป โฟโตโทรฟิคแบคทีเรียบางชนิด เช่น *Chlorobium thiosulphatophilum* และ *Rhodospirillum rubrum* นำคาร์บอนไดออกไซด์มาสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์โดยใช้วัฏจักรกรดไตรคาร์บอกซิลิกที่มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ย้อนกลับและ เค็ม โมออโตโทรฟิคแบคทีเรียบางชนิด เช่น มีเซนแบคทีเรียนำคาร์บอนไดออกไซด์มาสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์โดยใช้วิถีซีรีน
8. แบคทีเรียส่วนใหญ่สามารถใช้อาหารอินทรีย์เป็นแหล่งคาร์บอน ผลของกระบวนการเมตาบอลิซึมอาหารอินทรีย์จะได้ฟรีเคอร์เซอร์สำหรับสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบต่าง ๆ ของเซลล์พลังงานและคาร์บอนไดออกไซด์ แบคทีเรียบางชนิดจะนำคาร์บอนไดออกไซด์ที่ได้จากกระบวนการเมตาบอลิซึมนี้ไปใช้ปริมาณเล็กน้อยเพื่อเป็นปัจจัยการเจริญเติบโตในกระบวนการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์บางชนิด
9. สารประกอบไนโตรเจนที่แบคทีเรียนำมาใช้เป็นอาหารอาจจะอยู่ในรูปอาหารอนินทรีย์หรืออาหารอินทรีย์ ในกรณีที่เป็นอาหารอนินทรีย์ เช่น แก๊สไนโตรเจน กลูตามีน โนเนียม และไนเตรต แบคทีเรียจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแล้วได้แอมโมเนียซึ่งจะถูกนำไปทำปฏิกิริยากับกรดอินทรีย์จากกระบวนการคatabolism คาร์โบไฮเดรต กลายเป็นกรดอะมิโนชนิดต่าง ๆ ที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์ ส่วนอาหารอินทรีย์ เช่น ยูเรีย กรดอะมิโน เพียวรีน พรีมิดีน โอลิโกเปปไทด์และนิวคลีโอไทด์ แบคทีเรียจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแล้วได้แอมโมเนียหรือกรดอะมิโนทั้งนี้แล้วแต่ชนิดของอาหารอินทรีย์ แอมโมเนียที่เกิดขึ้นจะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์กรดอะมิโนในตัวเองเดียวกันกับแอมโมเนียที่ได้จากอาหารอินทรีย์ สำหรับกรดอะมิโนแบคทีเรียอาจจะนำไปใช้ในการสังเคราะห์โปรตีนของเซลล์

โดยตรงหรือนำไปใช้ในการสังเคราะห์กรดอะมิโนชนิดอื่น ๆ ที่ต้องการโดยตรง (รูปที่ 3-8) หรือเกิดการเปลี่ยนแปลงได้แอมโมเนียแล้วถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์กรดอะมิโนต่อไป

10. ซัลเฟต เป็นสารประกอบกำมะถันที่แบคทีเรียส่วนใหญ่ขนส่งเข้าสู่ภายในเซลล์ได้ดี และหลังจากเข้าสู่ภายในเซลล์แล้วแบคทีเรียจะรีดิวซ์ให้กลายเป็นฟอสโฟอะดีโนซีนฟอสโฟซัลเฟต ซัลไฟด์และซัลไฟด์ตามลำดับ แบคทีเรียบางชนิดไม่สามารถรีดิวซ์ซัลเฟตได้ ดังนั้นจึงไม่ขนส่งซัลเฟตเข้าสู่ภายในเซลล์ แต่ขนส่งซัลไฟด์ ซิสเตอีน และเมไทโอนีนเข้าสู่ภายในเซลล์แทน ซัลไฟด์ ซิสเตอีนและเมไทโอนีนที่อยู่ภายในเซลล์จะถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์สารประกอบอินทรีย์บางชนิดของเซลล์
11. แบคทีเรียขนส่งเหล็กในรูปเฟอร์ริกไฮดรอกไซด์และเฟอร์รัสซัลไฟด์เข้าสู่ภายในเซลล์ และหลังจากเข้าสู่ภายในเซลล์แล้ว พบว่า เหล็กมีความสำคัญต่อแบคทีเรีย คือ เป็นส่วนประกอบของไซโตโครม เฟอร์ริดอกซินและคะตาเลส สำหรับธาตุอื่น ๆ เช่น แมกนีเซียม โคบอลต์ สังกะสี ทองแดง โซเดียม โพแทสเซียมและแมงกานีส แบคทีเรียมักได้รับในรูปอิออนซึ่งจะถูกนำไปทำหน้าที่เป็นโคแฟกเตอร์ของไฮโดรเจนไซม์บางชนิด แล้วทำให้ไฮโดรเจนไซม์นั้นอยู่ในรูปที่ทำงานได้
12. วิตามิน เป็นปัจจัยสำหรับการเจริญเติบโตที่แบคทีเรียต้องการในปริมาณเล็กน้อย เพื่อนำไปใช้เป็นต้นกำเนิดของโคเอ็นไซม์ซึ่งเป็นส่วนประกอบของไฮโดรเจนไซม์บางชนิดแล้วทำให้ไฮโดรเจนไซม์นั้นอยู่ในสภาพทำงานได้และมีส่วนร่วมในการทำปฏิกิริยากับสับสเตรตด้วย (ดูหัวข้อ วิตามิน)