บทที่ 6
คะตาบอลิซึ่มของคาร์โบไฮเดรต
(Carbohydrate Catabolism)

คาร์โบไฮเดรตคือ สารประกอบอินทรีย์พวกอัลดีไฮด์หรือคีโตน (ketone) ซึ่งมีหมู่ไฮดรอกซิลเกาะที่คาร์บอนอะตอมเป็นจำนวนมาก รวมทั้งสารประกอบเคมีอื่นที่ได้จากการรวมตัวของสารประกอบดังกล่าว ตัวอย่างของคาร์โบไฮเดรตที่มีลักษณะเป็นอัลดีไฮด์และคีโตน ได้แก่กลูโคสและฟรุคโตสตามลำดับ

แบคทีเรียสามารถทำให้คาร์โบไฮเดรตเกิดการเปลี่ยนแปลงโดยกระบวนการคะตาบอลิซึ่ม เพื่อใช้คาร์โบไฮเดรตเป็นแหล่งคาร์บอนและพลังงานในสภาวะแอโรบและ/หรือแอนแอโรบ ทั้งนี้แล้วแต่ชนิดของแบคทีเรีย อินเตอร์มีเดียตที่ได้จากกระบวนการคะตาบอลิซึ่มคาร์โบไฮเดรตซึ่งนับว่ามีความสำคัญมากที่สุดคือ ไพรูเวต ดังจะเห็นว่าในกระบวนการคะตาบอลิซึ่ม แบคทีเรียส่วนใหญ่จะทำให้คาร์โบไฮเดรตชนิดต่าง ๆ เปลี่ยนแปลงไปเป็นไพรูเวต หลังจากนั้นไพรูเวตจะถูกทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปโดยกระบวนการคะตาบอลิซึ่มหรือถูกนำไปใช้ในกระบวนการสังเคราะห์สารต่าง ๆ

ในบทนี้ จะกล่าวถึงการเปลี่ยนแปลงของโพลิแซคคาไรด์ ไทรแซคคาไรด์และไดแซคคาไรด์จนได้โมโนแซคคาไรด์ การเปลี่ยนแปลงของโมโนแซคคาไรด์จนได้ไพรูเวต การเปลี่ยนแปลงของไพรูเวตในสภาวะแอโรบและแอนแอโรบ

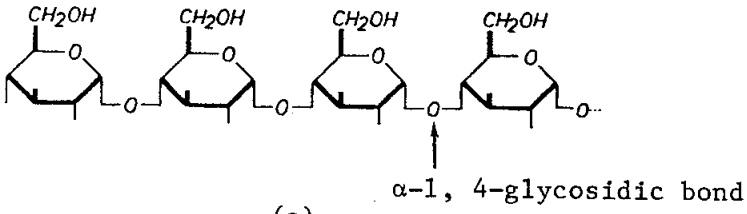
คะตาบอลิซึ่มของโพลิแซคคาไรด์

โพลิแซคคาไรด์คือคาร์โบไฮเดรตที่มีโมเลกุลใหญ่ ไม่ค่อยจะละลายน้ำ ไม่มีรสหวาน ประกอบด้วยโมโนแซคคาไรด์จำนวนมากมาจับกัน มีสูตรทางเคมีเป็น $(C_6H_{10}O_5)_n$ เช่น แป้งและเซลลูโลสเป็นต้น

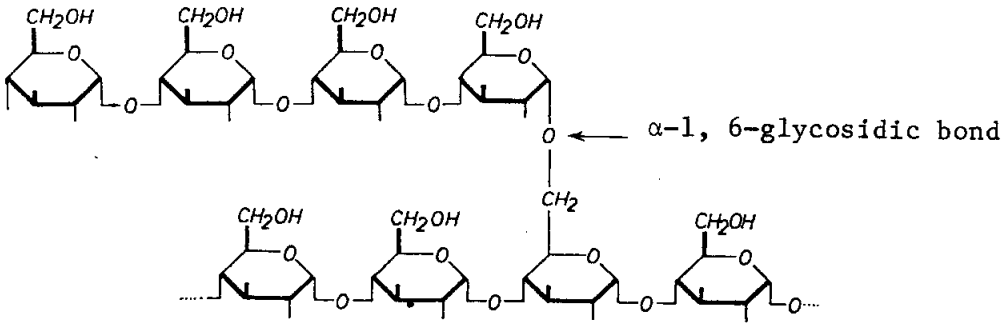
ในกระบวนการคะตาบอลิซึ่ม แบคทีเรียจะขับเอ็นไซม์ออกมานอกเซลล์เพื่อย่อยสลายโพลิแซคคาไรด์ให้มีขนาดโมเลกุลเล็กลง แล้วขนส่งผ่านเยื่อเซลล์เข้าไปภายในเซลล์และเกิดการ

เปลี่ยนแปลงต่อไป

แป้ง แป้งเป็นโพลิแซคคาไรด์ที่พืชสะสมไว้ในเซลล์ของส่วนต่าง ๆ เช่น เมล็ด หัวและผล ประกอบด้วยกลูโคสหลายหน่วยมาจับกันเป็นเส้นยาว แบ่งตามลักษณะการจับกันของกลูโคสออกได้เป็น 2 ชนิด คือ อะมิโลส (amylose) และอะมิโลเพคติน (amylopectin) อะมิโลสประกอบด้วยกลูโคสประมาณ 200-2,100 หน่วยจับกันเป็นเส้นเดียวด้วยอัลฟา-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์ อะมิโลเพคตินประกอบด้วยกลูโคสจับกันเป็นแขนง ๆ ละ 20-25 หน่วย โดยทั่วไปกลูโคสของอะมิโลเพคตินจับกันด้วยอัลฟา-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์ ยกเว้นตรงจุดที่มีการแตกแขนงกลูโคสจับกันด้วยอัลฟา-1, 6-ไกลโคซิดิกบอนด์ ดังรูปที่ 6-1 แป้งของพืชชนิดต่าง ๆ มีลักษณะของเม็ดแป้ง ขนาดของเม็ดแป้งและปริมาณของอะมิโลสและอะมิโลเพคตินที่เป็นส่วนประกอบต่างกัน



(ก)



(ข)

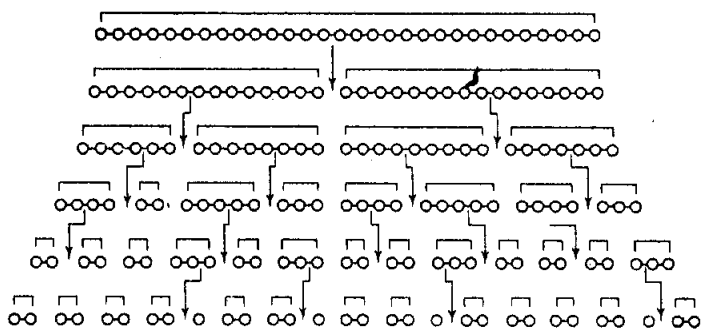
รูปที่ 6-1 ลักษณะการจับของกลูโคสในโมเลกุลของแป้ง

(ก) อะมิโลส

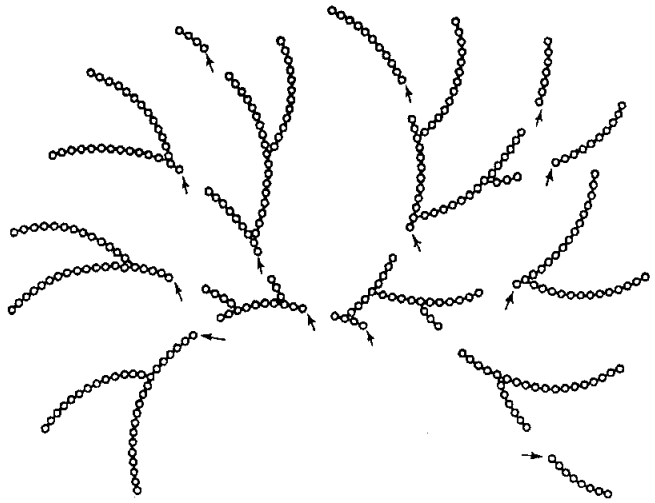
(ข) อะมิโลเพคติน

เอ็นไซม์ที่ย่อยอะมิโลสและอะมิโลเพคติน ได้แก่ อัลฟาอะมิเลส เบต้าอะมิเลส (β - amylase) และกลูโคอะมิเลส (glucoamylase) อัลฟาอะมิเลสเป็นเอ็นไซม์ที่พบในพืช สัตว์และจุลินทรีย์ แบคทีเรียที่มีเอ็นไซม์ชนิดนี้ได้แก่ *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas* sp. และ *Clostridium acetobutyricum* เบต้าอะมิเลสเป็นเอ็นไซม์ที่พบในพืชส่วนกลูโคอะมิเลสเป็นเอ็นไซม์ที่พบในฟังไจบางชนิด เช่น *Aspergillus oryzae*, *Aspergillus awamori* และ *Aspergillus niger*

อัลฟาอะมิเลสย่อยโมเลกุลของอะมิโลสและอะมิโลเพคตินเฉพาะตรงส่วนอัลฟา-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์แบบสุ่ม ผลจากการย่อยอะมิโลสจะได้เดกซ์ตรินก่อน แล้วผลสุดท้ายจึงได้มอลโตสกับกลูโคส ส่วนผลจากการย่อยอะมิโลเพคตินได้มอลโตส กลูโคสและเดกซ์ตริน สำหรับเดกซ์ตรินซึ่งเป็นโพลิแซคคาไรด์ขนาดสั้น ๆ ที่ได้จากการย่อยนี้ ในโมเลกุลยังคงมีกลูโคสจับกันด้วยอัลฟา-1, 6-ไกลโคซิดิกบอนด์ ดังรูปที่ 6-2



(ก)



(ข)

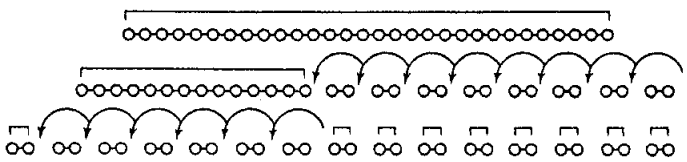
รูปที่ 6-2 ลักษณะที่อัลฟาอะมิเลสย่อยโมเลกุลของแป้ง (o = หน่วยกลูโคส)

(ก) อะมิโลส

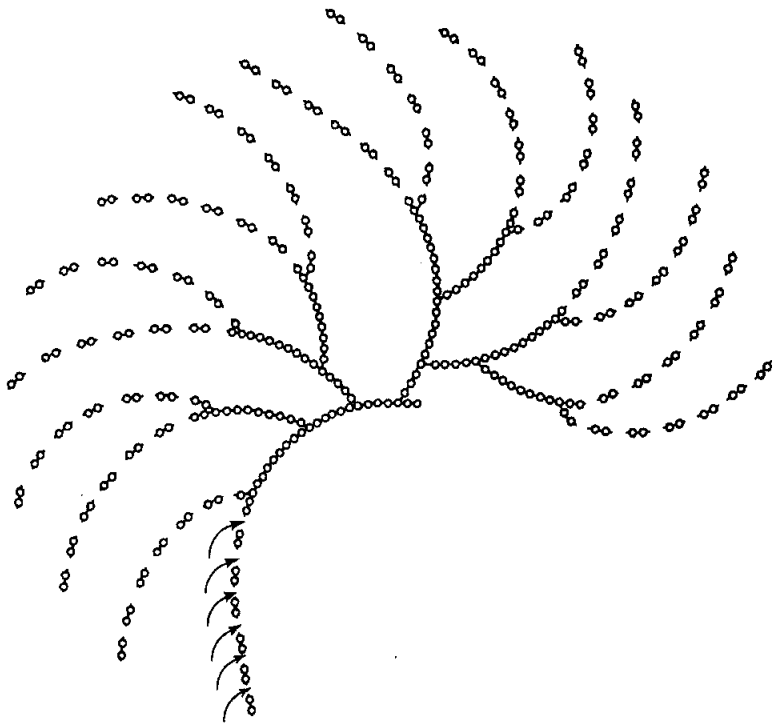
(ข) อะมิโลเพคติน

เบต้าอะมิเลสย่อยโมเลกุลของอะมิโลสและอะมิโลเพคตินเฉพาะตรงส่วนอัลฟา-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์ โดยย่อยมอลโตสทีละหน่วยออกจากปลายนันรีดิวซึ่ง (non-reducing) ของโมเลกุลอะมิโลสและอะมิโลเพคติน ผลจากการย่อยอะมิโลสได้เฉพาะมอลโตส ส่วนผลจากการย่อยอะมิโลเพคตินได้มอลโตสและลิมิตเดกซ์ตริน (limit dextrin) ดังรูปที่ 6-3 สำหรับลิมิตเดกซ์ตรินซึ่งเป็นโพลิแซคคาไรด์ที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่พอสมควรที่ได้จากการย่อยนี้ ในโมเลกุลยังคงมีกลูโคสจับกันด้วยอัลฟา-1, 6-ไกลโคซิดิกบอนด์

กลูโคอะมิเลสสามารถย่อยทั้งอัลฟา-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์และอัลฟา-1, 6-ไกลโคซิดิกบอนด์ ดังนั้นจึงย่อยโมเลกุลของอะมิโลสและอะมิโลเพคตินได้อย่างดี กลูโคอะมิเลสที่มีประสิทธิภาพในการทำงานสูง สามารถย่อยโมเลกุลของอะมิโลสและอะมิโลเพคตินไปเป็นกลูโคสได้



(ก)



(ข)

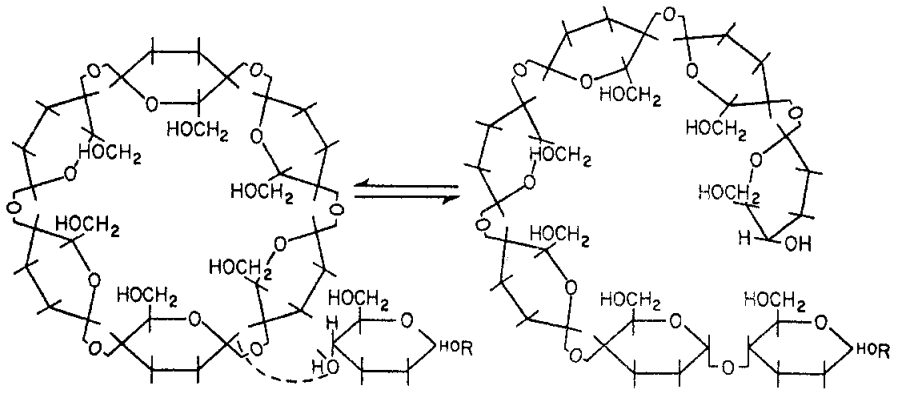
รูปที่ 6-3 ลักษณะที่เบต้าอะมิเลสย่อยโมเลกุลของแป้ง (O = หน่วยกลูโคส)

(ก) อะมิโลส

(ข) อะมิโลเพคติน

เกือบสมบูรณ์

แบคทีเรียบางชนิด เช่น *Bacillus macerans* มีอะมิเลสซึ่งมีคุณสมบัติแตกต่างจากอัลฟาอะมิเลสและเบต้าอะมิเลสคือ เมื่อย่อยโมเลกุลของแป้งแล้วได้เดกซ์ตรินที่มีโครงสร้างเป็นวงแหวน มีกลูโคสจับกัน 6, 7 และ 8 หน่วยซึ่งเรียกว่าอัลฟาเดกซ์ตริน เบต้าเดกซ์ตรินและแกมม่า-เดกซ์ตรินตามลำดับ ในขณะเกิดเดกซ์ตรินที่มีโครงสร้างเป็นวงแหวนนี้ ถ้ามีสับสเตรตบางชนิดอยู่ เช่น กลูโคส มอลโตส กรดมอลโตไบโอนิก (maltobionic acid) และเซลโลไบโอส (cellobiose) อะมิเลสจะทำให้เดกซ์ตรินซึ่งมีโครงสร้างเป็นวงแหวนเปลี่ยนไปเป็นเดกซ์ตรินที่มีกลูโคสจับกันเป็นเส้นยาว (รูปที่ 6-4) และเกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไป เช่น เกิดอัลฟาเดกซ์ตรินในที่มีกลูโคสเป็นสับสเตรตร่วม อะมิเลสจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแล้วได้คาร์โบไฮเดรตที่แต่ละโมเลกุลประกอบด้วยกลูโคสประมาณ 2-10 หน่วย แบคทีเรียบางชนิด เช่น *Bacillus polymyxa* มีอะมิเลสซึ่งมีคุณสมบัติเหมือนอัลฟาอะมิเลสและเบต้าอะมิเลส ดังนั้นจึงย่อยอะมิโลส อะมิโลเพคตินและลิมิตเดกซ์ตรินที่เกิดขึ้น แล้วได้มอลโตส กลูโคสและเดกซ์ตริน

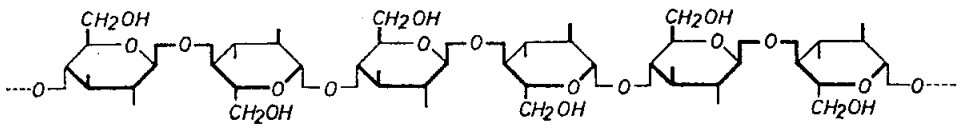


รูปที่ 6-4 การเปลี่ยนแปลงอัลฟาเดกซ์ตรินไปเป็นเดกซ์ตรินที่มีกลูโคสจับกันเป็นเส้นยาว

ไกลโคเจน (glycogen) ไกลโคเจนเป็นโพลิแซคคาไรด์ที่สะสมอยู่ในเซลล์ของคนและสัตว์ มีลักษณะโครงสร้างคล้ายอะมิโลเพคตินคือ ประกอบด้วยกลูโคสหลายหน่วย กลูโคสโดยทั่วไปจับกันด้วยอัลฟา-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์ และตรงจุดที่มีการแตกแขนงกลูโคสจับกันด้วยอัลฟา-1, 6-ไกลโคซิดิกบอนด์ แต่การแตกแขนงของไกลโคเจนมีมากกว่าและน้ำหนักโมเลกุลของไกลโคเจนสูงกว่าอะมิโลเพคติน

แบคทีเรียที่มีเอ็นไซม์อัลฟาอะมิเลสและอะมิเลสชนิดอื่น ๆ ตามที่ได้กล่าวมาแล้ว สามารถย่อยไกลโคเจนแล้วได้มอลโตส กลูโคสและลิมิตเดกซ์ตริน

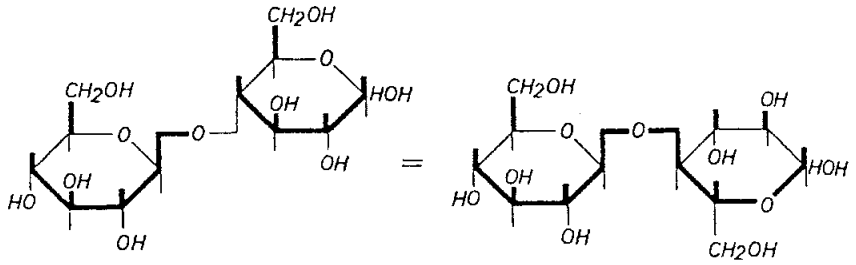
เซลลูโลส เซลลูโลสเป็นโพลิแซคคาไรด์ซึ่งทำหน้าที่เป็นโครงสร้างของพืชโดยเป็นส่วนประกอบของผนังเซลล์ พบอยู่ทั่วไปตามส่วนต่าง ๆ เช่น ดอก ผล ใบ ลำต้นและราก ประกอบด้วยกลูโคสประมาณ 1,250-12,500 หน่วย มาจับกันด้วยเบต้า-1, 4-ไกลโคซิดิกบอนด์ ดังรูปที่ 6-5 แล้วได้โมเลกุลขนาดใหญ่ซึ่งไม่ละลายน้ำ ทนต่อการย่อยโดยสารเคมีต่าง ๆ และเอ็นไซม์ได้ดีกว่าแป้ง



รูปที่ 6-5 ลักษณะการจับของกลูโคสในโมเลกุลของเซลลูโลส

แบคทีเรียที่สามารถย่อยเซลลูโลสได้มีหลายจีนัสซึ่งเป็นแบคทีเรียในพวก แอนแอโรบิกแบคทีเรียที่อาศัยอยู่ในกระเพาะของสัตว์ที่กินหญ้าเป็นอาหาร แอโรบิกแบคทีเรียแกรมลบที่เป็นพวกเซปโปรไฟต์ (saprophyte) แอนแอโรบิกเทอร์โมฟิลิกแบคทีเรียที่สร้างสปอร์และ *Cytophaga* sp. ซึ่งเป็นแบคทีเรียที่สร้างเมือก

จากการศึกษาโดยใช้ *Cellvibrio gilvus* ซึ่งแยกได้จากกระเพาะของวัว และ *Cellulobacillus myxogenes* ซึ่งเป็นพวกแอโรบิคแบคทีเรียแกรมลบที่เป็นพวกเซปโปรไฟต์ พบว่า แบคทีเรียทั้งสองชนิดมีเอ็นไซม์เซลลูเลสที่มีลักษณะการทำงานเหมือนกับเบต้าอะมิเลสคือ ย่อยเซลลูโลสโดยตัดกลูโคสทีละ 2 โมเลกุลออกจากส่วนปลายของโมเลกุลเซลลูโลส ผลจากการย่อยจึงได้เซลโลไบโอส (รูปที่ 6-6) ซึ่งเป็นไดแซคคาไรด์ที่มีคุณสมบัติคล้ายมอลโตส แต่หวานน้อยกว่าและละลายน้ำได้น้อยกว่ามอลโตส ต่อมาเอ็นไซม์เซลโลไบเอส (cellobiase) ย่อยเซลโลไบโอสได้กลูโคส 2 โมเลกุล



รูปที่ 6-6 สูตรโครงสร้างของเซลโลไบโอส

คะตาบอลิซึ่มของไทรแซคคาไรด์

ไทรแซคคาไรด์คือน้ำตาลซึ่งประกอบด้วยโมโนแซคคาไรด์ 3 โมเลกุลมาจับกันด้วยไกลโคซิดิกบอนด์ เช่น ราฟฟิโนสซึ่งเป็นน้ำตาลที่พบในพืช โดยเฉพาะหัวบีต (beet) มีน้ำตาลราฟฟิโนสมาก แบคทีเรียบางชนิดมีเอ็นไซม์ที่ย่อยราฟฟิโนสได้ ผลจากการย่อยคือ กลูโคส ฟรุคโตสและกาแลคโตส

คะตาบอลิซึ่มของไดแซคคาไรด์

ไดแซคคาไรด์คือน้ำตาลซึ่งประกอบด้วยโมโนแซคคาไรด์ 2 โมเลกุลมาจับกันด้วยไกลโคซิดิกบอนด์ โมโนแซคคาไรด์ที่มาจับกันนี้อาจจะเป็นชนิดเดียวกันหรือต่างกันก็ได้ เช่น ซูโครส แลคโตสและมอลโตส

ซูโครส ซูโครสเป็นน้ำตาลซึ่งพบมากที่สุดในอ้อย นอกจากนี้ยังพบในน้ำตาลมะพร้าวและผลไม้สุก ประกอบด้วยกลูโคสกับฟรุคโตสอย่างละหนึ่งโมเลกุล เมื่อละลายน้ำจะแตกตัวออกเป็นกลูโคสกับฟรุคโตส การแตกตัวนี้จะเกิดเร็วขึ้นโดยการใช้เอ็นไซม์อินเวอร์เตส (invertase) หรือโดยการใช้กรด น้ำตาลที่ได้จากการแตกตัวเรียกว่าน้ำตาลอินเวอต (invert sugar)

แบคทีเรียบางชนิด เช่น *Neisseria meningitidis* มีเอ็นไซม์ซูโครสฟอสโฟริเลส (sucrose phosphorylase) เป็นตัวเร่งให้ซูโครสแตกตัวออกเป็นกลูโคส-1-ฟอสเฟต กับฟรุคโตส

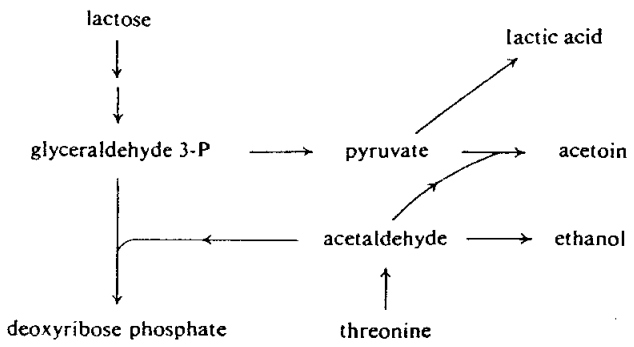
แลคโตส แลคโตสเป็นน้ำตาลที่ไม่พบในพืช แต่พบในน้ำนมคนและสัตว์คือ มีอยู่ในน้ำนมคนและวัวประมาณ 6.8% และ 4.9% ตามลำดับ น้ำตาลชนิดนี้ละลายน้ำได้น้อยกว่าซูโครส ประกอบด้วยหนึ่งโมเลกุลของกาแลคโตสจับอยู่กับหนึ่งโมเลกุลของกลูโคส คุณสมบัติในการเมตาบอไลส์แลคโตสเป็นคุณสมบัติเฉพาะของแบคทีเรียบางชนิด และสามารถใช้คุณสมบัติในการเมตาบอไลส์แลคโตสช่วยในการจำแนกชนิดของแบคทีเรียได้

แบคทีเรียที่เมตาบอไลส์แลคโตสได้ดีคือ แบคทีเรียที่อยู่ในแฟมมิลี่ เอ็นเตอโรแบคทีเรียซีอี (Enterobacteriaceae) และสแตรปโตคอคไคหมู่เอ็น (Group N streptococci) แบคทีเรียทั้งสองพวกนี้ทำให้แลคโตส 1 โมเลกุลแตกตัวแล้วได้กาแลคโตสและกลูโคสอย่างละ 1 โมเลกุล กลูโคสถูกทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปโดยวิถีเอ็มเด็น-เมเยอร์ฮอฟ-พาร์เนส (Embden-Meyerhof-Parnas pathway) หรือวิถี EMP ส่วนกาแลคโตสถูกเปลี่ยนไปเป็นอินเตอร์มีเดียตของวิถี EMP คือ กลูโคส-6-ฟอสเฟต (glucose-6-phosphate)ก่อน แล้วจึงถูกทำให้เปลี่ยน-

แปลงต่อไปโดยวิถี EMP จากการเปลี่ยนแปลงของกลูโคสและกาแลคโตสโดยวิถี EMPทำให้ได้กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต ซึ่งถูกเปลี่ยนแปลงต่อไปเป็นไพรูเวต หลังจากนั้นแบคทีเรียทั้งสองพวกดังกล่าวมานี้ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปแตกต่างกัน

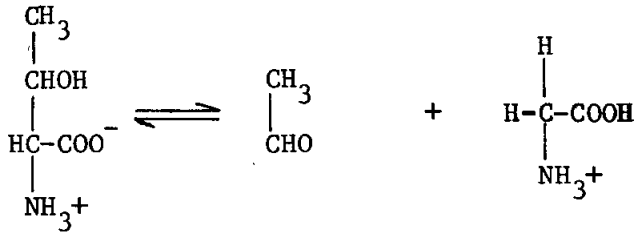
แบคทีเรียที่อยู่ในแฟมมิลี่ เอ็นเตอโรแบคทีเรียซีอีบางชนิด เช่น *Escherichia coli* และ *Serratia marcescens* ทำให้ไพรูเวตเปลี่ยนแปลงแล้วได้เอ็ธทานอล ฟอร์เมต อะซิเตต แลคเตต ซัคซิเนต คาร์บอนไดออกไซด์และไฮโดรเจนเป็นส่วนใหญ่ สำหรับ 2,3-บิวแตนไดออล (2,3-butandiol) กลีเซอรอลและอะซิโตอิน (acetoin) นั้นได้ในปริมาณเพียงเล็กน้อย นอกจากนี้การเมตาบอไลส์กลูโคสและกาแลคโตสยังเกิดขึ้นโดยวิถีเฮ็กโซสโมโนฟอสเฟต (hexose monophosphate pathway) หรือวิถี HMP ด้วยในขณะที่มีการเปลี่ยนแปลงโดยวิถี EMP

สแตรปโตคอคไคหมู่เอ็น เช่น *Streptococcus diacetilactis*, *Streptococcus lactis* และ *Streptococcus cremoris* เมื่อนำมาทำการเพาะเลี้ยงบนอาหารที่มีแลคโตสและเคซีน (casein) เป็นส่วนประกอบพบว่าแบคทีเรียเหล่านี้ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแล้วได้กรดแลคติก (lactic acid) อะซิโตอิน เอ็ธทานอลและดีออกซีไรโบสฟอสเฟต (deoxyribose phosphate) ดังรูปที่ 6-7



รูปที่ 6-7 เมตาบอลิซึมของแลคโตสโดยสแตรปโตคอคไคหมู่เอ็นที่มีเอ็นไซม์ธรีโอนีนอัลโดเลส

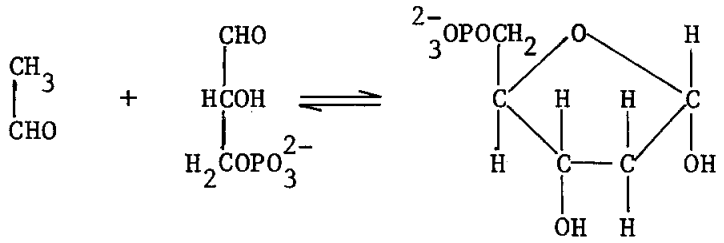
ธรีโอนีน (theonine) ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเคซีนในน้ำนมหรือในอาหาร เพาะเชื้อถูกเปลี่ยนแปลงไปเป็นไกลซีน (glycine) และอะเซ็ทตาลดีไฮด์โดยมีเอ็นไซม์ธรีโอนีนอัลโดเลส (threonine aldolase) เป็นตัวเร่ง ปฏิกริยานี้ต้องการไพริดอกซอลฟอสเฟตเป็นโคแฟคเตอร์



ธรีโอนีน อะเซ็ทตาลดีไฮด์ ไกลซีน

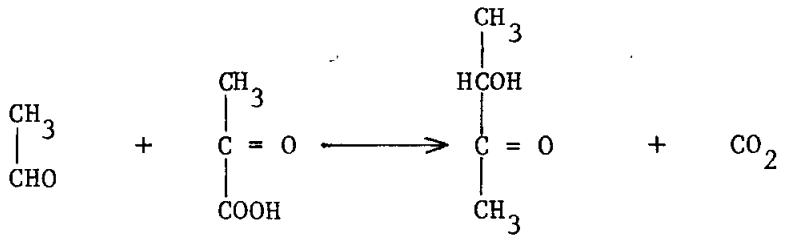
(cofactor) ต่อมาอะเซ็ทตาลดีไฮด์ที่เกิดขึ้นถูกเปลี่ยนแปลงไปได้ 3 ทางคือ

1. อะเซ็ทตาลดีไฮด์รวมตัวกับกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตโดยมีเอ็นไซม์ดีออกซีไรโบอัลโดเลส (deoxyriboaldolase) เป็นตัวเร่ง แล้วได้ 2-ดีออกซีไรโบส-5-ฟอสเฟต (2-deoxyribose-5-phosphate)



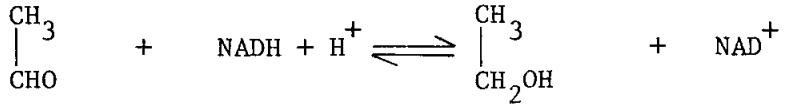
อะเซ็ทตาลดีไฮด์ กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต 2-ดีออกซีไรโบส-5-ฟอสเฟต

2. อะเซ็ทตาลดีไฮด์รวมตัวกับไพรูเวตโดยมีเอ็นไซม์อะซิโตอินซินธีเตส (acetoin synthetase) เป็นตัวเร่ง แล้วได้อะซิโตอินกับคาร์บอนไดออกไซด์



อะเซ็ทตาลดีไฮด์ ไพรูเวต อะซิโตอิน

3. อะเซ็ทตาลดีไฮด์เปลี่ยนไปเป็นเอ็ธทานอลโดยมีเอ็นไซม์แอลกอฮอล์ดีไฮโดรจีเนส (alcohol dehydrogenase) เป็นตัวเร่ง



อะเซ็ทตาลดีไฮด์ เอ็ธทานอล

สแตรปโตคอคไคหมู่เอ็นบางชนิด เช่น *Streptococcus cremoris* Z8 ไม่มีเอ็นไซม์ธรีโอนีนอัลโดเลส ดังนั้นจึงต้องการไกลซีนสำหรับการเจริญเติบโตและมีกระบวนการเมตาบอลิซึมแลคโตสแตกต่างจากที่กล่าวมาแล้วข้างต้นนี้

มอลโตส มอลโตสเป็นน้ำตาลที่ไม่มีในรูปอิสระตามธรรมชาติ แต่ได้จากการย่อยแป้งและไกลโคเจนโดยเอ็นไซม์อะมิเลส แบคทีเรียบางชนิดมีเอ็นไซม์มอลเตสเป็นตัวเร่งให้มอลโตสแตกตัวแล้วได้กลูโคส 2 โมเลกุล

คะตาบอลิซึ่มของโมโนแซคคาไรด์

โมโนแซคคาไรด์คือน้ำตาลซึ่งมีโมเลกุลเล็กที่สุด ในหนึ่งโมเลกุลประกอบด้วยคาร์บอน 3-6 อะตอม เช่น กลีเซอราลดีไฮด์และไดไฮดรอกซีอะซิโตนซึ่งเกิดจากกระบวนการเมตาบอลิซึมประกอบด้วยคาร์บอน 3 อะตอม อิริโธรสประกอบด้วยคาร์บอน 4 อะตอม ไรโบส

อะราบิโนส (arabinose) ไซโลสและไลโซส (lyxose) ประกอบด้วยคาร์บอน 5 อะตอม กลูโคส ฟรุคโตส แมนโนสและกาแลคโตสประกอบด้วยคาร์บอน 6 อะตอม

ในกระบวนการเมตาบอลิซึม แบคทีเรียที่สามารถเมตาบอไลส์โมโนแซคคาไรด์ นำโมโนแซคคาไรด์เข้าสู่ภายในเซลล์ แล้วเกิดปฏิกริยาฟอสโฟริเลชั่นโดย ATP หรือสารพลังงานสูงถ่ายทอดฟอสเฟตให้แก่โมโนแซคคาไรด์ หลังจากนั้นทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไป ผลิตผลที่ได้จากการเปลี่ยนแปลงของโมโนแซคคาไรด์โดยแบคทีเรียชนิดต่าง ๆ ขึ้นอยู่กับ ชนิดของแบคทีเรียและสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียอยู่ เช่น เมื่อมีออกซิเจน สารประกอบอินทรีย์ที่ได้จากกระบวนการคะตาบอลิซึมโมโนแซคคาไรด์คือ ไพรูเวตถูกเปลี่ยนแปลงแบบการหายใจแล้วได้คาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ แต่เมื่อไม่มีออกซิเจนไพรูเวตถูกเปลี่ยนแปลงแบบการหมักแล้วได้สารประกอบอินทรีย์ต่าง ๆ และเมื่อมีออกซิเจนเพิ่มขึ้นการเปลี่ยนแปลงของไพรูเวตแบบการหายใจก็เพิ่มขึ้นแต่การเปลี่ยนแปลงแบบการหมักลดลง

กลูโคส กลูโคสเป็นโมโนแซคคาไรด์ที่แบคทีเรียส่วนใหญ่สามารถเมตาบอไลส์ในสภาวะแอโรบและแอนแอโรบได้อย่างดี เพื่อใช้เป็นแหล่งคาร์บอนและพลังงาน การเมตาบอไลส์กลูโคสอาจเกิดขึ้นโดยวิถีใดวิถีหนึ่งหรือหลายวิถีในขณะเดียวกัน โดยส่วนใหญ่แบคทีเรียทำให้กลูโคสเปลี่ยน-แปลงไปเป็นไพรูเวตโดยใช้ 4 วิถี ดังต่อไปนี้

1. วิถีเอ็มเด็น-เมเยอร์ฮอฟ-พาร์เนสหรือวิถี EMP นักชีวเคมีที่ศึกษาในเซลล์กล้ามเนื้อของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมได้ให้คำจำกัดความวิถี EMP ว่า หมายถึงวิถีไกลคอลิซิส (glycolysis) หรือวิถีไกลคอไลติก (glycolytic) ซึ่งเป็นวิถีที่กลูโคสถูกทำให้เปลี่ยนแปลงในสภาวะแอนแอโรบไปเป็นไพรูเวตและแลคเตตตามลำดับ แต่นักจุลชีววิทยาพบว่า แบคทีเรียทำให้กลูโคสเปลี่ยนแปลงไปเป็นไพรูเวตโดยวิถี EMP ได้ทั้งในสภาวะแอโรบและแอนแอโรบ ดังนั้นจึงพบการเปลี่ยนแปลงของกลูโคสโดยวิถีนี้ในแบคทีเรียพวกแอโรบ แอนแอโรบและแฟคัลเตตีบแอนแอโรบ เมื่อได้ไพรูเวตแล้วไพรูเวตถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปหลายวิถีแล้วได้ผลิตผลหลายชนิด ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิด

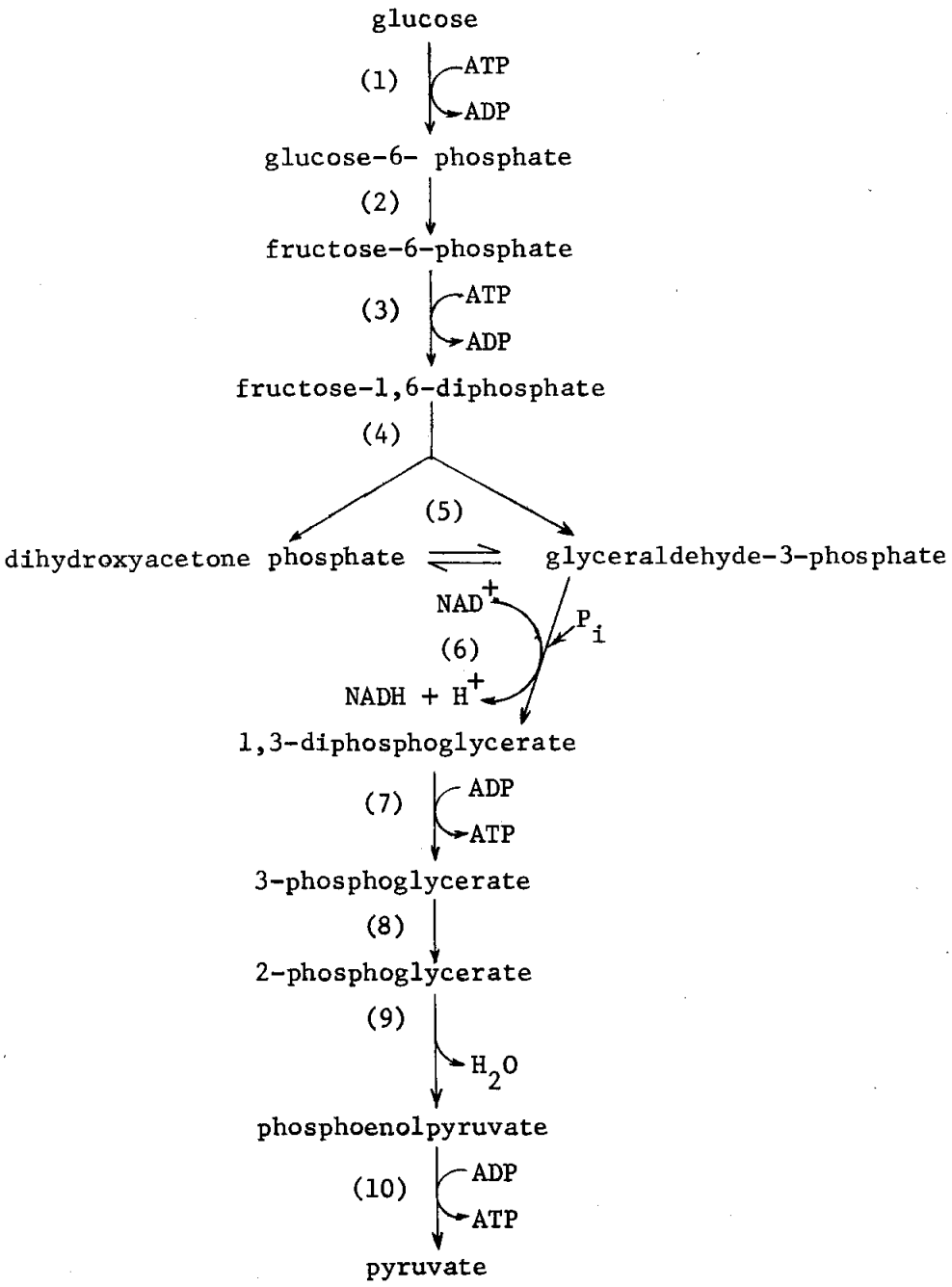
ของแบคทีเรียและสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียอาศัยอยู่ การเปลี่ยนแปลงไพรูเวตไปเป็นแลคเตตแบบที่เกิดขึ้นในเซลล์กล้ามเนื้อของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมนั้นพบในแบคทีเรียบางชนิด เช่น แบคทีเรียที่ทำให้เกิดการหมักกรดแลคติกและแบคทีเรียที่ทำให้เกิดการหมักกรดผสมเป็นต้น

จากการศึกษาโดยใช้แบคทีเรียชนิดต่าง ๆ เช่น แบคทีเรียในแฟมมิลี่ เอ็นเตอโรแบคทีเรียซีอี แฟมมิลี่ แลคโตบาซิลลาซีอี (Lactobacillaceae) และแซคคาโรลัยติกคลอสตริเดีย (saccharolytic clostridia) พบว่า กลูโคสถูกเปลี่ยนแปลงไปเป็นไพรูเวตโดยวิถี EMP ดังรูปที่ 6-8

การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี EMP ใช้ 2ATP ต่อ 1 โมเลกุลกลูโคส แต่ได้ 4ATP ต่อ 1 โมเลกุลกลูโคส ดังนั้นจึงได้ผลกำไร 2ATP ต่อ 1 โมเลกุลกลูโคส สำหรับ 2 NAD^+ ถูกรีดิวซ์ต่อ 1 โมเลกุลกลูโคสให้กลายเป็น $2(NADH+H^+)$ ดังสมการสรุปที่ 6-1 แบคทีเรียนำ ATP และ $NADH+H^+$ ที่ได้นี้ไปใช้ในการสังเคราะห์สารต่าง ๆ และเป็นตัวให้ไฮโดรเจนตามลำดับ ปฏิกริยาทั้งหมดในวิถี EMP มี 10 ปฏิกริยาและแต่ละปฏิกริยามีเอ็นไซม์เป็นตัวเร่ง

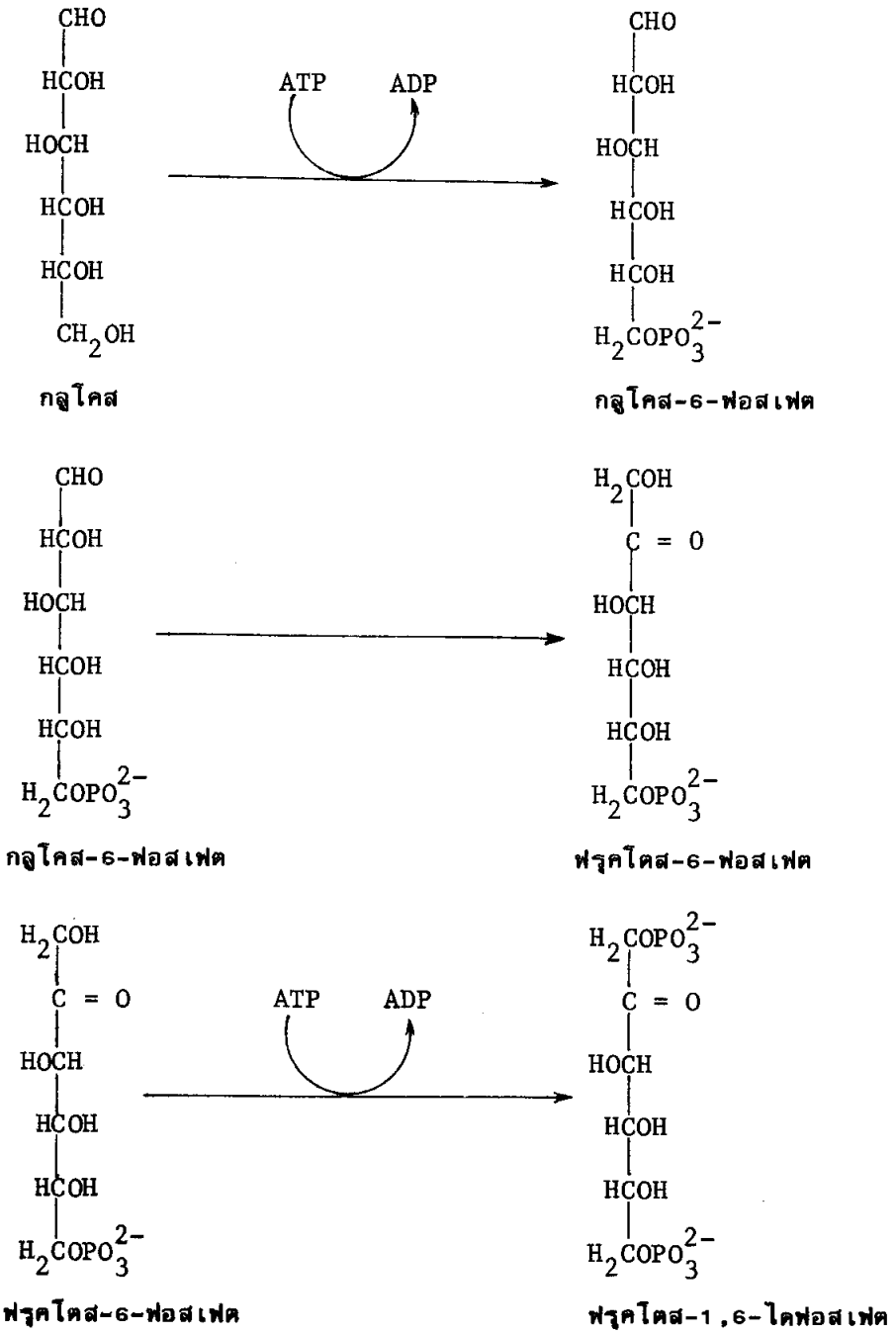
$$\text{glucose} + 2ATP + 2NAD^+ \rightleftharpoons 2\text{pyruvate} + 4ATP + 2(NADH + H^+) \qquad (6\text{-}1)$$

ปฏิกริยาที่ 1 เป็นปฏิกริยาฟอสโฟรีเลชั่น โดยมีเอ็นไซม์กลูโคไคเนส (glucokinase) เป็นตัวเร่งให้กลูโคสได้รับหมู่ฟอสเฟตจาก ATP แล้วกลายเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟต ซึ่งถูกเปลี่ยนไปเป็นฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 2) โดยปฏิกริยาไอโซเมอไรเซชั่นที่มีเอ็นไซม์กลูโคสฟอสเฟตไอโซเมอเรส (glucose phosphate isomerase) เป็นตัวเร่ง ต่อมาเกิดปฏิกริยาฟอสโฟรีเลชั่น โดยมีเอ็นไซม์ฟอสโฟฟรุคโตไคเนส (phosphofructokinase) เป็นตัวเร่งให้ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตได้รับหมู่ฟอสเฟตจาก ATP แล้วกลายเป็นฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 3) ปฏิกริยานี้นับเป็นปฏิกริยาที่ 2 ของวิถี EMP ซึ่งนำATP มาใช้ สำหรับฟอสเฟฟรุคโตไคเนสซึ่งพบเฉพาะในแบคทีเรียที่เมตาบอไลส์คาโบไฮเดรตโดยวิถี EMP นับเป็นเอ็นไซม์สำคัญที่สุดของวิถี เนื่องจากว่าเป็นตัวควบคุมการเมตาบอไลส์กลูโคสโดยวิถีนี้คือ มี ATP และซิเตรตเป็นตัวยับยั้ง มี ADP, AMP, Pi และฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตเป็นตัวกระตุ้น นอกจากนั้นเอ็นไซม์



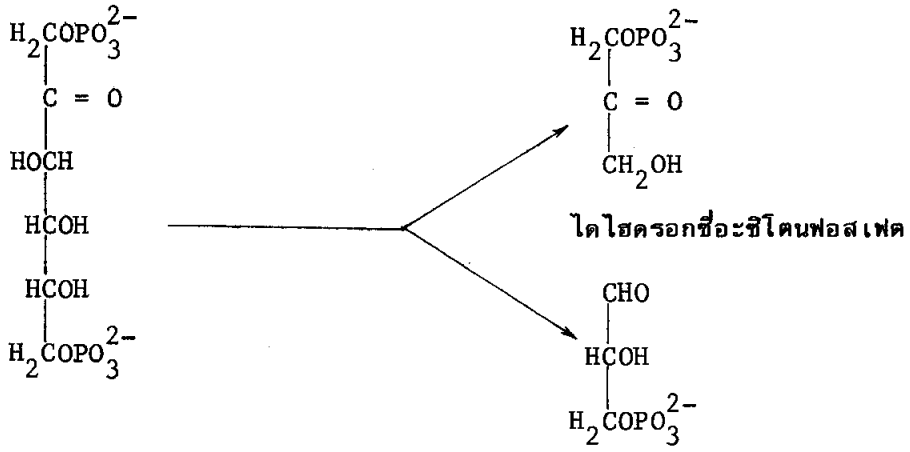
รูปที่ 6-8 การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี EMP

นี้ยังทำให้ปรากฏการณ์ที่เรียกว่าปาสเตอร์เอฟเฟ็กต์ (Pasteur effect) มีผลต่อแบคทีเรียพวกแฟคคัลเตตีบแอนแอโรบน้อยลง



ปาสเตอร์เอฟเฟ็กต์คือ ปรากฏการณ์ที่ออกซิเจนมีผลต่ออัตราการแบ่งเซลล์ จำนวนเซลล์และชนิดของผลิตผลที่ได้จากการเมตาบอไลส์กลูโคส ซึ่งพบในแบคทีเรียบางชนิดที่สามารถเมตาบอไลส์คาร์โบไฮเดรต เช่น กลูโคสได้ 2 แบบคือ การหายใจในสภาวะแอโรบและการหมัก เมื่อสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญอยู่มีออกซิเจนเพิ่มขึ้น แบคทีเรียจะเมตาบอไลส์กลูโคสแบบการหายใจในสภาวะแอโรบเพิ่มขึ้น แต่ในขณะเดียวกันจะเมตาบอไลส์กลูโคสแบบการหมักลดลง ผลของการเปลี่ยนแปลงแบบนี้ทำให้แบคทีเรียมีอัตราการแบ่งเซลล์และจำนวนเซลล์เพิ่มขึ้น นอกจากนี้ยังได้คาร์บอนไดออกไซด์และน้ำเป็นผลิตผลจากการเมตาบอไลส์กลูโคสมากขึ้นด้วย

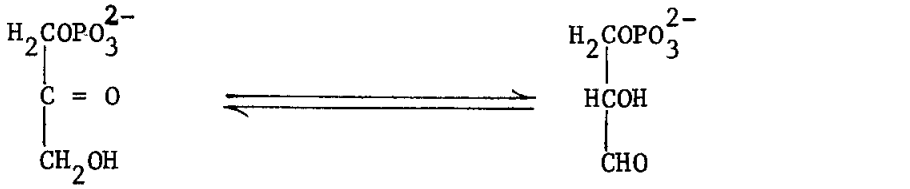
ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟตที่เกิดขึ้นแตกตัวออกเป็นไทรโอสฟอสเฟต (triose phosphate) 2 โมเลกุลคือ กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต โดยมีเอ็นไซม์ฟรุคโตสไดฟอสเฟตอัลโดเลส (fructose-diphosphate aldolase) เป็นตัวเร่ง (ปฏิกริยาที่ 4) เอ็นไซม์นี้เป็นเอ็นไซม์สำคัญของวิถี EMP และปฏิกริยากลูโคนีโอจีนีซิส พบในแบคทีเรียทั่ว ๆ ไปมากกว่าฟอสโฟฟรุคโตไคเนส หลังจากได้ไทรโอสฟอสเฟตแล้ว เอ็นไซม์ไทรโอสฟอสเฟตไอโซเมอเรสเป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกริยาไอโซเมอไรเซชั่นระหว่างกลีเซอราล-ดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 5) ซึ่งเซลล์แบคทีเรียมักจะทำให้ปฏิกริยาเคมีไปทางขวามือคือ เปลี่ยนไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟตไปเป็นกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต แล้วเกิดทั้งปฏิกริยาออกซิเดชั่นและฟอสโฟรีเลชั่นโดยมีเอ็นไซม์กลีเซอราลดีไฮด์-ฟอสเฟตดีไฮโดรจีเนส (glyceraldehyde-phosphate dehydrogenase) เป็นตัวเร่ง ทำให้ได้ NADH + H^+ กับ 1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรตซึ่งเป็นสารประกอบพลังงานสูงในปฏิกริยาที่ 6



ไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต

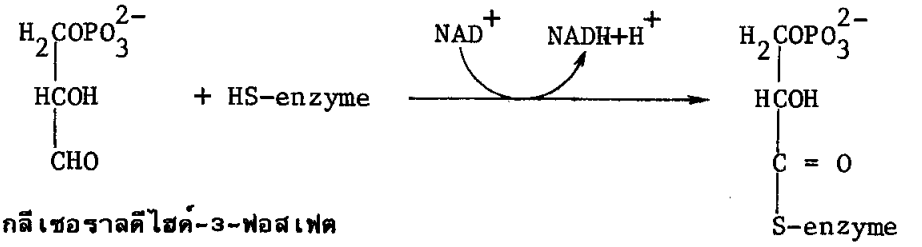
ฟรุคโต-1,6-ไดฟอสเฟต

กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต

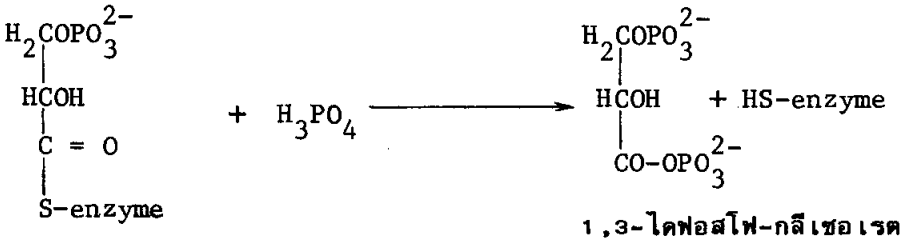


ไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต

กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต



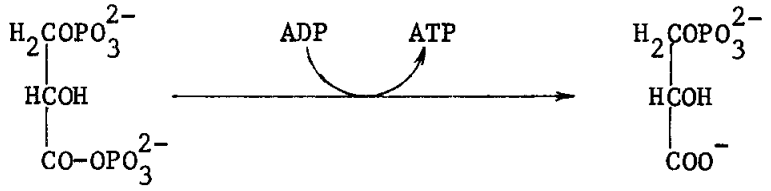
กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต



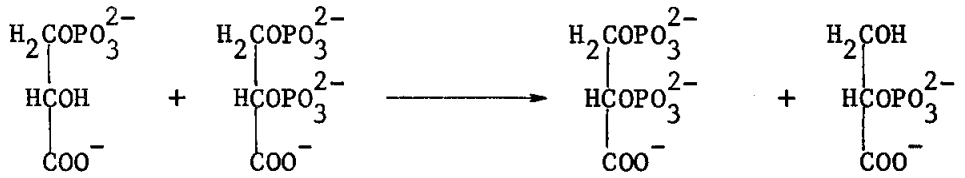
1,3-ไดฟอสโฟ-กลีเซอเรต

ปฏิกริยาที่ 7 เป็นปฏิกริยาแรกของวิถี EMP ที่ได้ ATP โดยเอ็นไซม์ฟอสโฟกลีเซอเรตไคเนสเป็นตัวเร่งให้ 1,3-ไดฟอสโฟ-กลีเซอเรตให้หมู่ฟอสเฟตแก่ ADP แล้วได้ ATP กับ 3-ฟอสโฟกลีเซอเรต เนื่องจากกลูโคส 1 โมเลกุลให้ไทรโอสฟอสเฟต 2 โมเลกุล ดังนั้นจึงได้ ATP 2 โมเลกุลต่อกลูโคส 1 โมเลกุล ต่อมา 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตถูกเปลี่ยนไปเป็น 2-ฟอสโฟกลีเซอเรต (ปฏิกริยาที่ 8) โดยมี 2,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรต (2,3-diphosphoglycerate) เข้ามาร่วมในปฏิกริยาและมีเอ็นไซม์ฟอสโฟกลีเซอโรมิวเตส (phosphoglycero-mutase) เป็นตัวเร่ง หลังจากได้ 2-ฟอสโฟกลีเรต เอ็นไซม์อีโนเลส (enolase) เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกริยาดีไฮเดรชั่น (dehydration) ทำให้ 2-ฟอสโฟกลีเซอเรตเปลี่ยนไปเป็นฟอสโฟอีนอลไพรูเวตซึ่งเป็นสารประกอบพลังงานสูง (ปฏิกริยาที่ 9) แล้วเกิดการให้หมู่ฟอสเฟตแก่ ADP โดยมีเอ็นไซม์ไพรูเวตไคเนส (pyruvate kinase) เป็นตัวเร่ง ทำให้ได้ ATP กับไพรูเวต ในปฏิกริยาที่ 10 ซึ่งเป็นปฏิกริยาที่สองของวิถี EMP ที่ให้ ATP จำนวน ATP ที่ได้เท่ากับ 2 โมเลกุลต่อกลูโคส 1 โมเลกุล

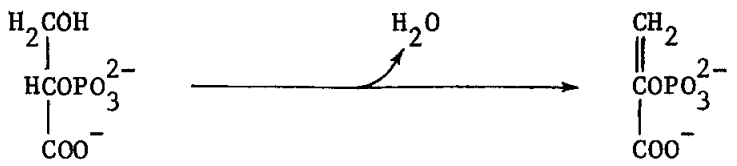
แบคทีเรียบางชนิด เช่น *Escherichia coli* มีเอ็นไซม์ฟอสโฟอีนอลไพรูเวต-ซินธีเตส (phosphoenolpyruvate synthetase) เร่งให้ปฏิกริยาที่ 10 นี้เกิดการย้อนกลับได้



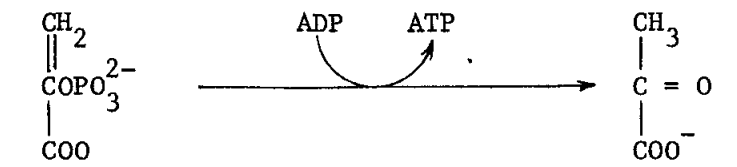
1,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรต 3-ฟอสโฟกลีเซอเรต



3-ฟอสโฟกลีเซอเรต 2,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรต 2,3-ไดฟอสโฟกลีเซอเรต 2-ฟอสโฟกลีเซอเรต



2-ฟอสโฟกลีเซอเรต ฟอสโฟอีนอลไพรูเวต



ฟอสโฟอีนอลไพรูเวต ไพรูเวต

2.. วิถีเฮ็กโซสโมโนฟอสเฟตหรือวิถีวอร์เบิกร์-ดิกเคนส์ (Warburg- Dickens) หรือวิถี HMP แบคทีเรียซึ่งทำให้กลูโคสเปลี่ยนแปลงโดยวิถี HMP เป็นพวกแอโรบ แอนแอโรบและแฟคัลเตตีบแอนแอโรบ ในการเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP แบคทีเรียหลายชนิดทำให้กลูโคสเปลี่ยนแปลงโดยวิถี EMP และ ED ด้วยในขณะเดียว (ตารางที่ 6-1)

ตารางที่ 6-1 การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยแบคทีเรียชนิดต่าง ๆ

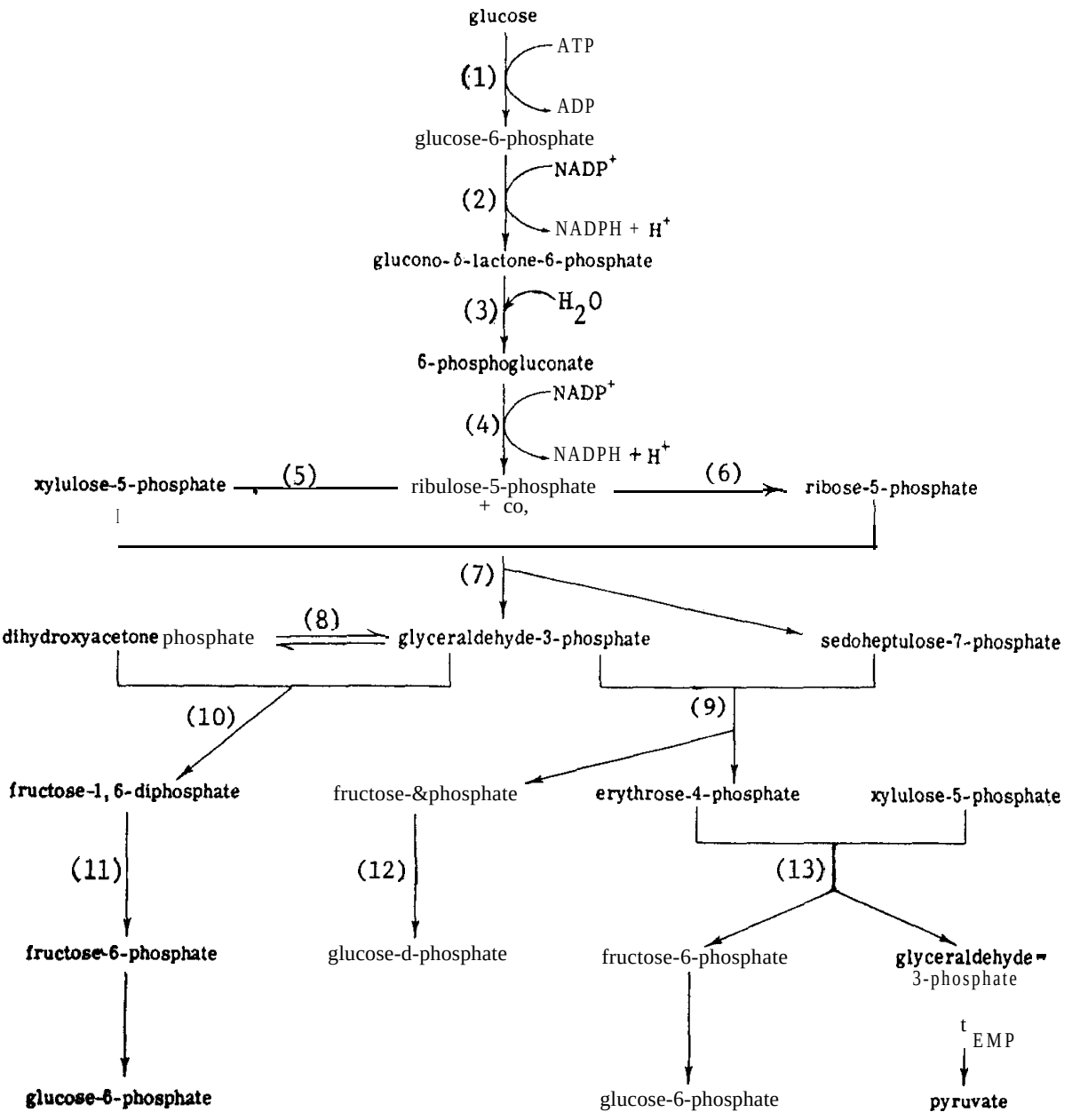
แบคทีเรีย	EMP	HMP	ED
Streptomyces griseus	97	3	-
Escherichia coli	72	28	-
Bacillus subtilis	74	26	-
Pseudomonas aeruginosa	-	29	71
Agrobacterium tumefaciens	-	44	55
Acetomonas oxydans	-	100	-
Zymomonas mobilis	-	-	100

การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP มี 13 ปฏิกริยา ดังรูปที่ 6-9 ผลของการเปลี่ยนแปลงได้ไคเอ็นไซม์รูปรีดิวซ์ซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวให้ไฮโดรเจนเพื่อรีดิวซ์สารต่าง ๆ และพรีเคอเซอร์สำหรับสังเคราะห์สารที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์คือ ไรโบส-5-ฟอสเฟตและอิริโธรส-4-ฟอสเฟตซึ่งเป็นพรีเคอเซอร์สำหรับการสังเคราะห์เพียวรีน พิริมิดีนและกรดอะโรมาติกอะมิโน (aromatic amino acid) ไรบูโลส-5-ฟอสเฟตซึ่งเป็นพรีเคอร์เซอร์ในการสังเคราะห์สารต่าง ๆ แบคทีเรียพวกโฟโตโทรฟและเค็มโมออโตโทรฟทำให้ไรบูโลส-5-ฟอสเฟตถูกเปลี่ยนไปเป็นไรบูโลส-1,5-ไดฟอสเฟต แล้วนำไปทำปฏิกริยากับคาร์บอนไดออกไซด์และเกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปโดยวัฏจักรคลาวิน (ดูรายละเอียดในบทที่3 อาหาร)

เมื่อกลูโคสถูกเปลี่ยนแปลงโดยวิถี HMP อย่างสมบูรณ์ เราอาจจะเรียกวิถี HMP นี้ว่า วัฏจักรเพ็นโตสหรือชันต์ (shunt) ซึ่งมีสมการสรุปของปฏิกริยาทั้งหมด ดังสมการที่ 6-2 แต่เมื่อกลูโคสถูกเปลี่ยนแปลงโดยวิถี HMP ไม่สมบูรณ์ มีสมการสรุปของปฏิกริยาทั้งหมด ดังสมการที่ 6-3 ในกรณีหลังนี้ แบคทีเรียที่มีเอ็นไซม์ชนิดต่าง ๆ ของวิถี EMP จะนำกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตที่เกิดขึ้น เข้าสู่วิถี EMP แล้วได้ 2 ATPกับไพรูเวต แต่ในการเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP ใช้ 1 ATP ต่อ 1 โมเลกุลกลูโคส ดังนั้นจึงได้ผลกำไร 1 ATP ต่อ 1 โมเลกุลกลูโคส

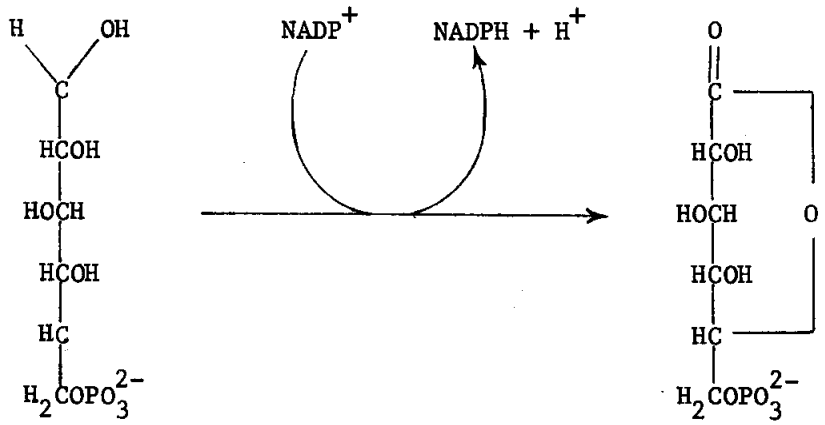
$$\text{glucose} + 12\ NADP^+ + 7H_2O + ATP \rightleftharpoons 6CO_2 + 12\ (NADPH + H^+) + H_3PO_4 + ADP \quad \ldots\ldots (6\text{-}2)$$

$$3\text{glucose} + 6NADP^+ + ATP \rightleftharpoons 2\text{fructose-6-phosphate} + \text{glyceraldehyde-3-phosphate} + 3CO_2 + 6(NADPH + H^+) + ADP + H_3PO_4 \quad \ldots\ldots (6\text{-}3)$$

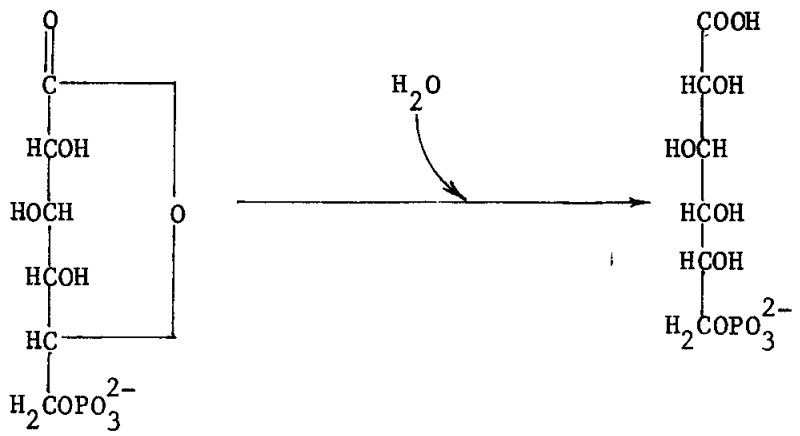


รูปที่ 6-9 การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP

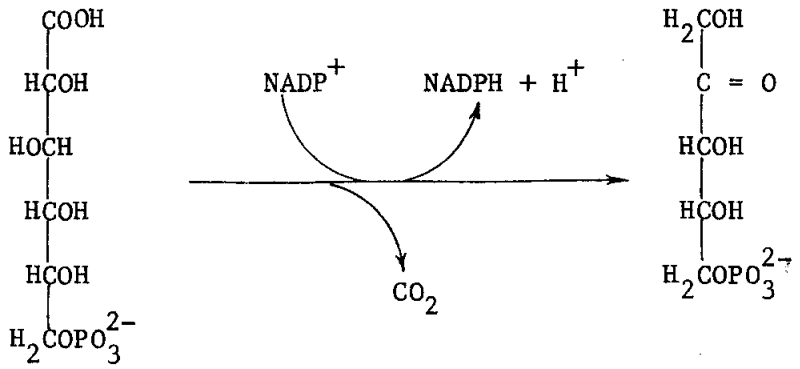
ปฏิกริยาในวิถี HMP เริ่มด้วยกลูโคสถูกเปลี่ยนไปเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟตซึ่งเหมือนปฏิกริยาที่ 1 ของวิถี EMP หลังจากนั้นมีการเปลี่ยนแปลงแตกต่างไปจากวิถี EMPคือ กลูโคส-6-ฟอสเฟตถูกออกซิไดส์โดยมีเอ็นไซม์กลูโคส-6-ฟอสเฟตดีไฮโดรจีเนส (glucose-6-phosphate dehydrogenase) เป็นตัวเร่ง (ปฏิกริยาที่ 2) ทำให้ได้กลูโคโนเดลตาแลคโตน-6-ฟอสเฟต (glucono-δ-lactone-6-phosphate) เอ็นไซม์ที่เร่งปฏิกริยานี้เป็นเอ็นไซม์ที่สำคัญของวิถี HMP เนื่องจากมี NADH + H^+ ซึ่งได้จากวิถี EMP เป็นตัวยับยั้ง จากการศึกษาในแบคทีเรียชนิดต่าง ๆ เช่น *Bacillus subtilis, Bacillus megaterium, Pseudomonas fluorescens, Zymomonas mobilis* และ *Leuconostoc mesenteroides* พบว่า เอ็นไซม์นี้ขาดความจำเพาะกับโคเอ็นไซม์คือ อาจจะมีโคเอ็นไซม์เป็น NAD^+ หรือ $NADP^+$ ต่อมากลูโคโนเดลตาแลคโตน-6-ฟอสเฟตถูกไฮโดรไลส์ (hydrolyze) โดยมีเอ็นไซม์กลูโคโนแลคโตเนส (gluconolactonase) เป็นตัวเร่ง (ปฏิกริยาที่ 3) แล้วได้ 6-ฟอสโฟกลูโคเนต (6-phosphogluconate) ซึ่งถูกออกซิไดส์โดยมีเอ็นไซม์ 6-ฟอสโฟกลูโคเนตดีไฮโดรจีเนส (6-phosphogluconate dehydrogenase) เป็นตัวเร่ง ทำให้ได้ไรบูโลส-5-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 4) เอ็นไซม์นี้เป็นเอ็นไซม์ที่สำคัญอีกเอ็นไซม์หนึ่งของวิถี HMP[3] เนื่องจากมีฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟตซึ่งได้จากวิถี EMP เป็นตัวยับยั้ง และจากการศึกษาโดยใช้แบคทีเรียชนิดต่าง ๆ พบว่า เป็นเอ็นไซม์ที่ขาดความจำเพาะกับโคเอ็นไซม์คือ อาจจะมีโคเอ็นไซม์เป็น NAD^+ หรือ $NADP^+$



กลูโคส-6-ฟอสเฟต กลูโคโนเดลตาแลคโตน-6-ฟอสเฟต



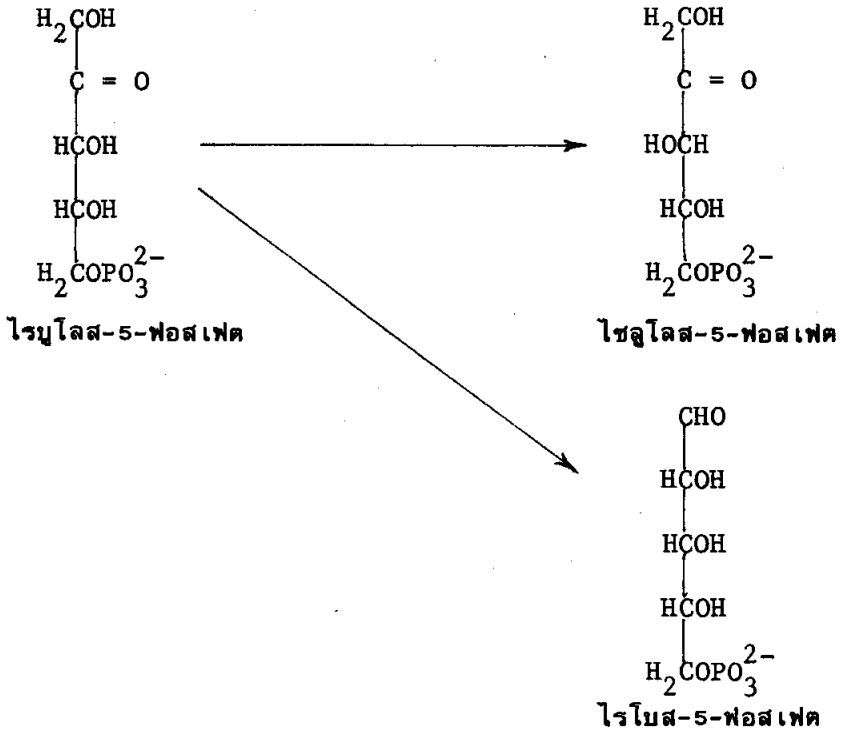
กลูโคในเดลตาแลคโตน-6-ฟอสเฟต 6-ฟอสโฟกลูโคเนต

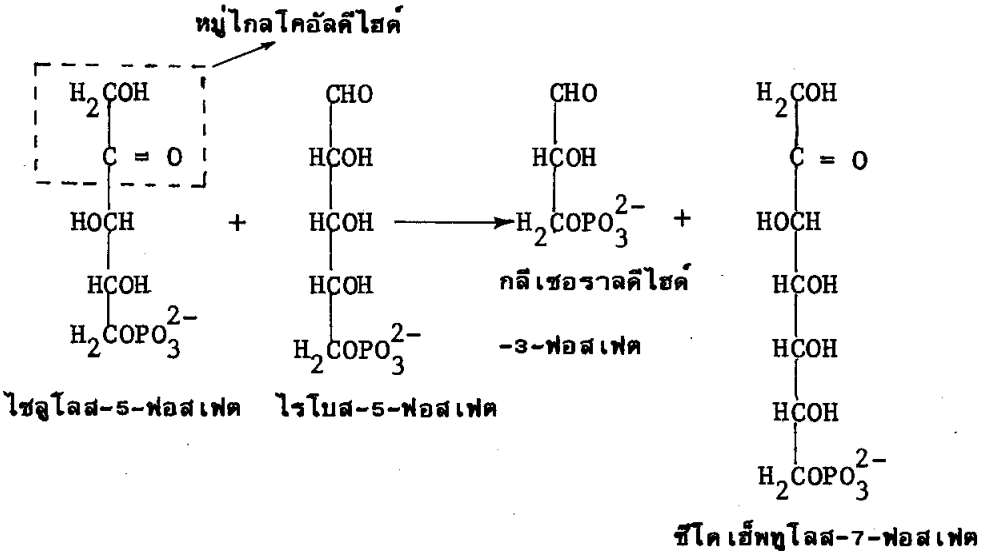


6-ฟอสโฟกลูโคเนต ไรบูโลส-5-ฟอสเฟต

ไรบูโลส-5-ฟอสเฟตที่เกิดขึ้นถูกเปลี่ยนไปเป็นไซลูโลส-5-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 5) และไรโบส-5-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 6) โดยมีเอ็นไซม์ไรบูโลสฟอสเฟต-3-อิพิเมอเรส (ribulosephosphate-3-epimerase) และไรโบส-5-ฟอสเฟตไอโซเมอเรส (ribose-5-phosphate isomerase) เป็นตัวเร่งตามลำดับ ไรโบส-5-ฟอสเฟตที่ได้นี้เป็นพรีเคอร์เซอร์ในการสังเคราะห์ เพียวรีน พิริมิดีนและกรดอะโรมาติกอะมิโน ต่อมาเอ็นไซม์ทรานสคีโตเลส (transketolase) เร่งให้คาร์บอน 2 ตัว คือ หมู่ไกลโคอัลดิไฮด์ (glycoaldehyde group)

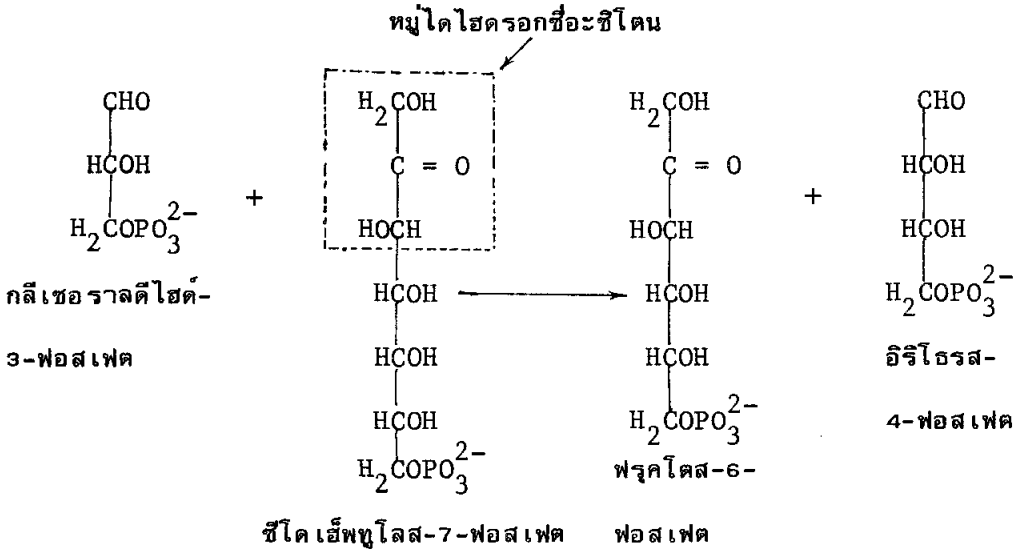
ย้ายจากไซลูโลส-5-ฟอสเฟตไปยังไรโบส-5-ฟอสเฟต ทำให้ได้กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับซีโดเฮ็พทูโลส-7-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 7) แล้วเกิดปฏิกริยาไอโซเมอไรเซชั่นระหว่างกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 8) โดยมีเอ็นไซม์ไทรโอสฟอสเฟตไอโซเมอเรสเป็นตัวเร่ง ปฏิกริยานี้เหมือนกับปฏิกริยาที่ 5 ของวิถี EMP

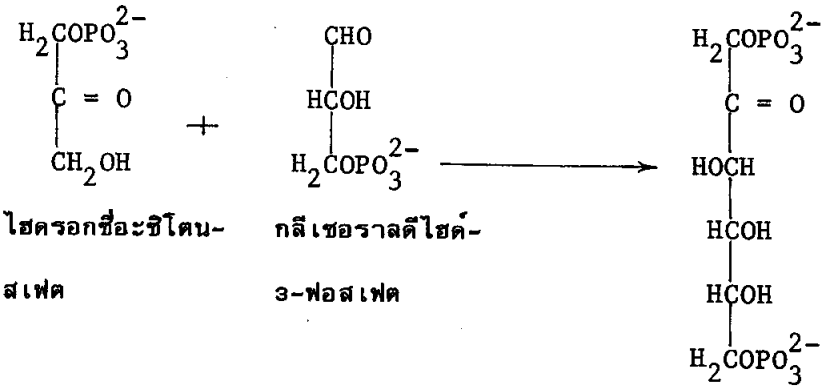




เอ็นไซม์ทรานสอัลโดเลส (transaldolase) เป็นตัวเร่งให้คาร์บอน 3 ตัว คือ หมู่ไดไฮดรอกซีอะซิโตน (dihydroxyacetone group) ย้ายจากซีโดเฮ็พทูโลส-7-ฟอสเฟต ไปยังกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต ทำให้ได้ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตกับอิริโธรส-4-ฟอสเฟต ในปฏิกริยาที่ 9 อิริโธรส-4-ฟอสเฟตที่ได้นี้เป็นพรีเคอร์เซอร์ในการสังเคราะห์สารต่าง ๆ เหมือนกับไรโบส-5-ฟอสเฟต

ปฏิกริยาที่ 10 กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตรวมตัวกับไดไฮดรอกซีอะซิโตนฟอสเฟต แล้วได้ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟตซึ่งเอ็นไซม์เฮ็กโซสไดฟอสฟาเตส (hexosediphosphatase) เป็นตัวเร่งให้เปลี่ยนไปเป็นฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตในปฏิกริยาที่ 11 ปฏิกริยานี้เป็นปฏิกริยาไม่ทวนกลับ เหมือนกับปฏิกริยาที่ 3 ของวิถี EMPซึ่งทำให้ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตเปลี่ยนไปเป็นฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต โดยมีเอ็นไซม์ฟอสโฟฟรุคโตไคเนสเป็นตัวเร่ง ต่อมาฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตที่เกิดขึ้นถูกเปลี่ยนไปเป็นกลูโคส-6-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 12) ซึ่งเป็นอินเตอร์มีเดียตของวิถี ทำให้การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP เกิดขึ้นสมบูรณ์ได้ เอ็นไซม์ที่เร่งปฏิกริยาที่ 10 และ 12 ของวิถี HMP เป็นเอ็นไซม์ชนิดเดียวกันกับเอ็นไซม์ที่เร่งปฏิกริยาที่ 4 และ 2 ของวิถี EMP ตามลำดับ สำหรับอิริโธรสที่ได้จากปฏิกริยาที่ 9 รับหมู่ไกลโคอัลดีไฮด์จากไซลูโลส-5-ฟอสเฟต โดยมีเอ็นไซม์ทรานสคีโตเลสเป็นตัวเร่ง ทำให้ได้กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตในปฏิกริยาที่ 13

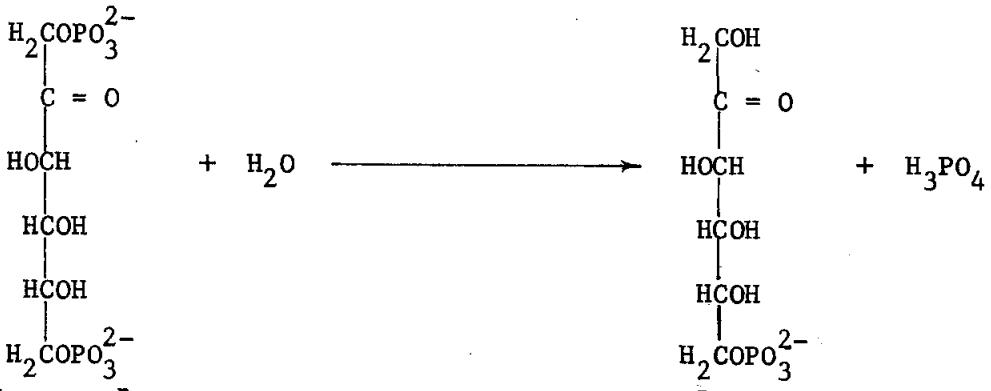




ไดไฮดรอกซีอะซิโตน-ฟอสเฟต

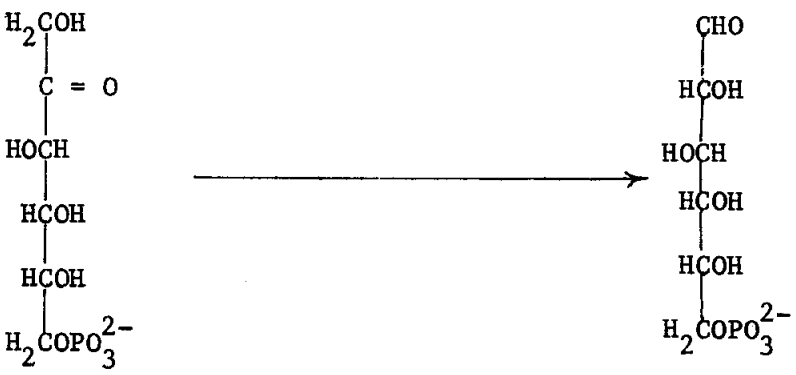
กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต

ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต



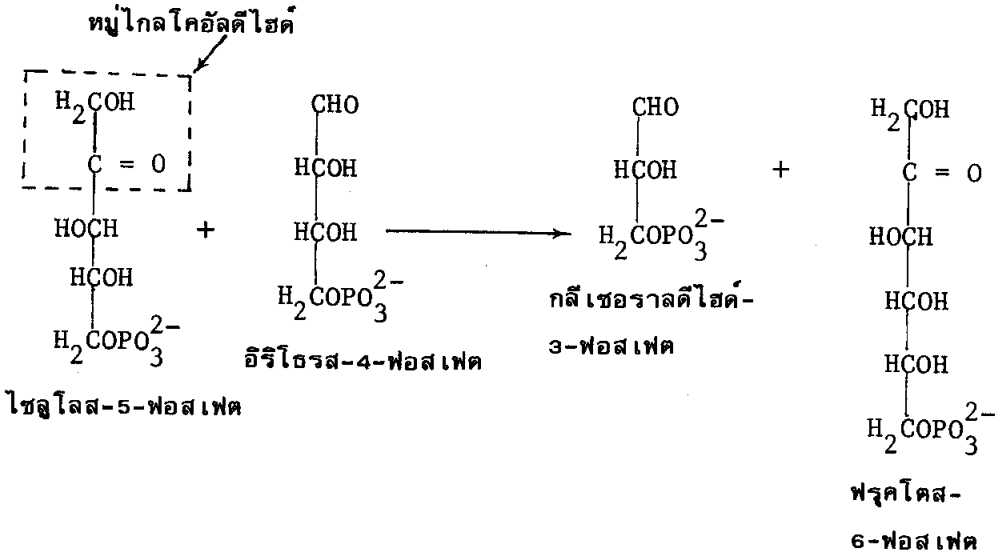
ฟรุคโตส-1,6-ไดฟอสเฟต

ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต



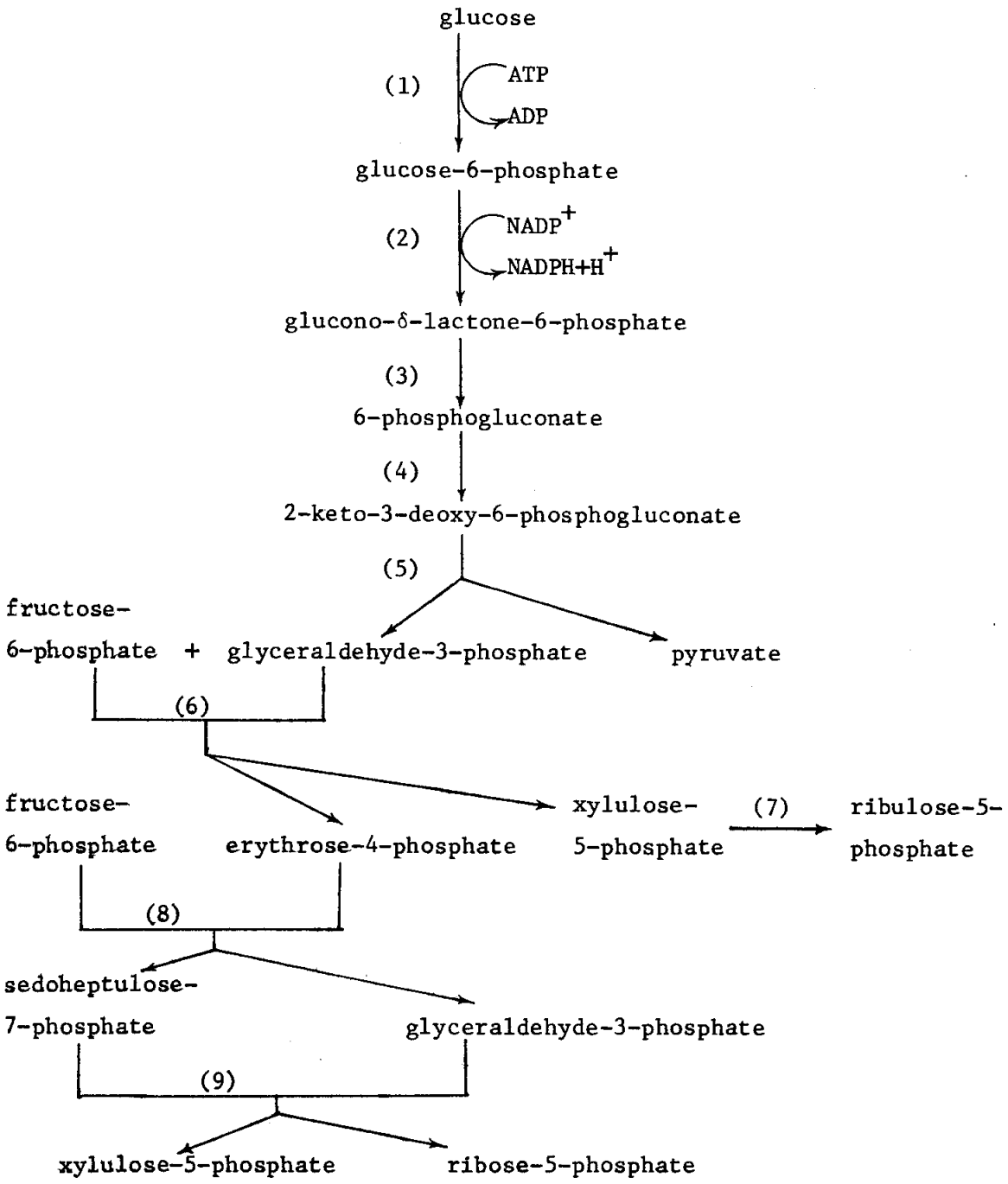
ฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต

กลูโคส-6-ฟอสเฟต

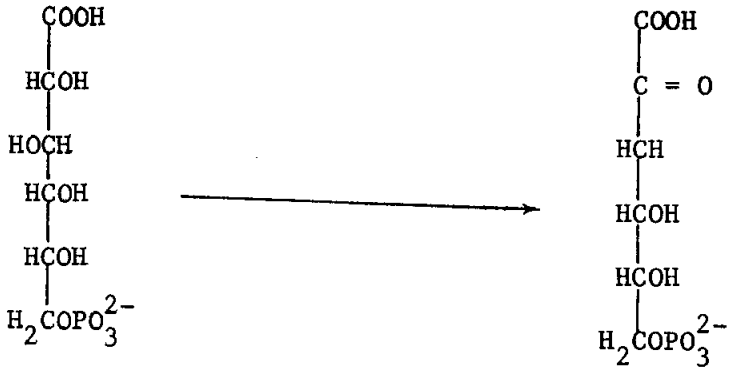


3. วิถีเอนต์เนอร์-โดดูรอฟฟ์ (Entner- Doudoroff) หรือวิถี ED จากการศึกษาการเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยใช้ *Pseudomonas saccharophila* พบว่า กลูโคสถูกเปลี่ยนแปลงโดยวิถี ED ซึ่งมีขั้นตอนในการเปลี่ยนแปลง ดังรูปที่ 6-10 ต่อมาได้พบการเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถีนี้ในแบคทีเรียพวกแอโรบ แอนแอโรบและแฟคคัลเตตีบแอนแอโรบหลายชนิด เช่น *Pseudomonas aeruginosa, Salmonella typhimurium, Leucothrix mucor, Rhizobium* sp., *Zymomonas mobilis* และ *Clostridium aceticum*

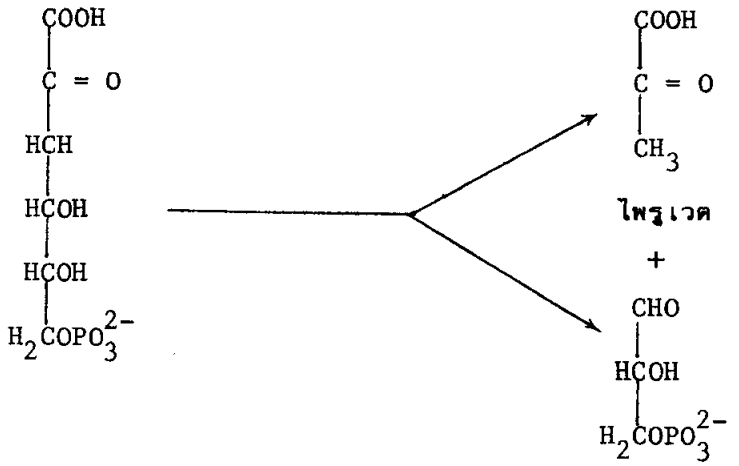
การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี ED มีปฏิกริยาทั้งหมด 9 ปฏิกริยา ปฏิกริยาที่ 1,2 และ 3 ซึ่งกลูโคสถูกเปลี่ยนไปเป็น 6-ฟอสโฟกลูโคเนตรวมทั้งเอ็นไซม์ที่เร่งปฏิกริยาดังกล่าวเหมือนกับปฏิกริยาที่ 1,2 และ 3 ของวิถี HMP ต่อมา 6-ฟอสโฟกลูโคเนตถูกเปลี่ยนแปลงไปแตกต่างจากวิถี EMP และ HMP คือ เกิดปฏิกริยาดีไฮเดรชั่นของ 6-ฟอสโฟกลูโคเนตโดยมีเอ็นไซม์ฟอสโฟกลูโคเนตดีไฮดราเตส (phosphogluconate dehydratase) เป็นตัวเร่ง (ปฏิกริยาที่ 4) แล้วได้ 2-คีโต-3-ดีออกซี-6-ฟอสโฟกลูโคเนต(2-keto-3-deoxy-6-phosphogluconate) ซึ่งต่อมาถูกเปลี่ยนไปเป็นกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับไพรูเวต โดยมีเอ็นไซม์ฟอสโฟ-2-คีโต-3-ดีออกซี-กลูโคเนตอัลโดเลส (phospho-2-keto-3-deoxy-gluconate aldolase) ซึ่งเป็นเอ็นไซม์สำคัญของวิถีนี้เป็นตัวเร่ง (ปฏิกริยาที่ 5)



รูปที่ 6-10 การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี ED



6-ฟอสโฟกลูโคเนต 2-คีโต-3-ดีออกซี-6-ฟอสโฟกลูโคเนต

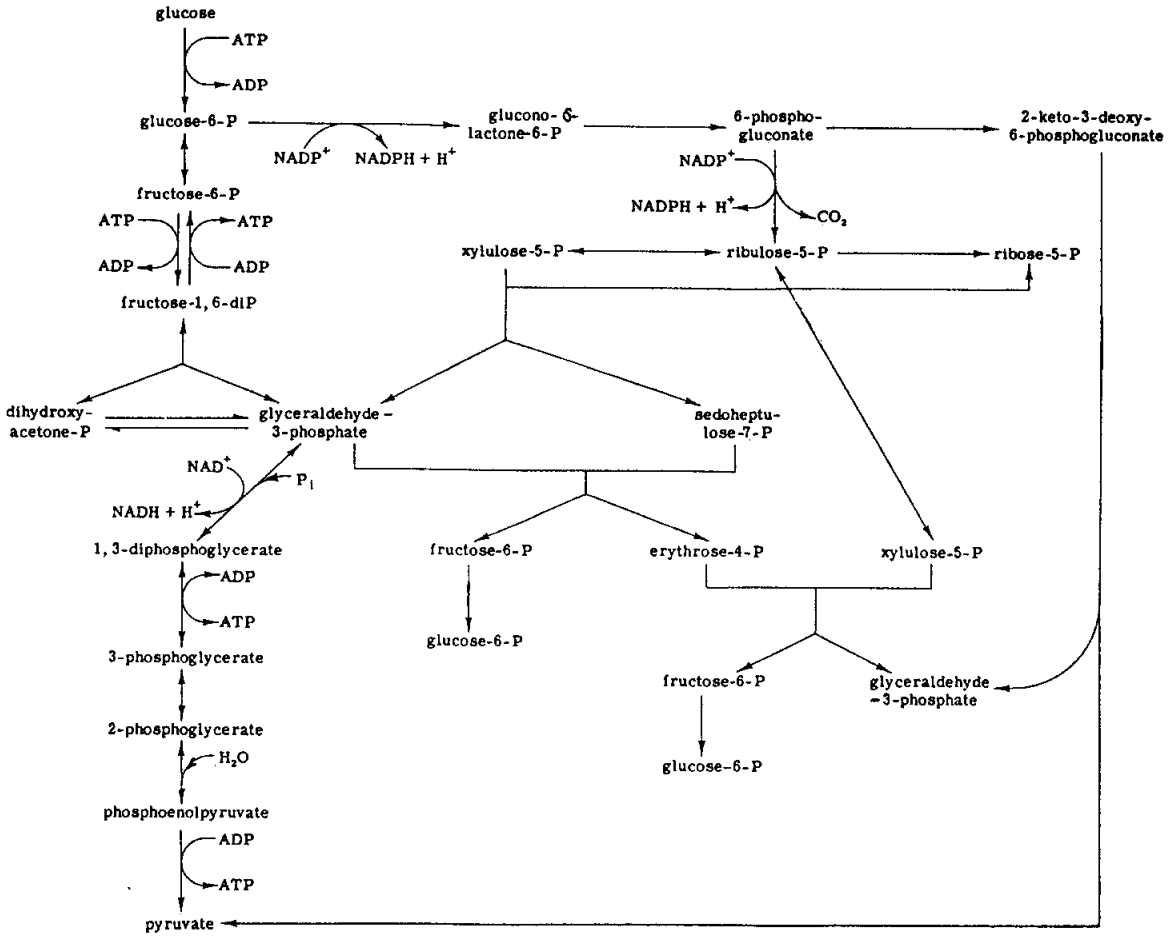


2-คีโต-3-ดีออกซี-6-ฟอสโฟกลูโคเนต ไพรูเวต + กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟต

กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตที่เกิดขึ้น อาจจะถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงไปเป็นไพรูเวตโดยวิถี EMP ทำให้ได้ ATP 2 โมเลกุลกับ NADPH + H^+ หรือ NADH + H^+ 1 โมเลกุลต่อไทรโอส 1 โมเลกุล หรืออาจจะถูกนำไปทำปฏิกริยากับฟรุคโตส-6-ฟอสเฟตโดยมีเอ็นไซม์ทรานสคีโตเลสเป็นตัวเร่งในปฏิกริยาที่ 6 ทำให้ได้อิริโธรส-4-ฟอสเฟต กับไซลูโลส-5-ฟอสเฟต ต่อมาเอ็นไซม์ไรบูโลสฟอสเฟต-3-อิพิเมอเรสเร่งให้ไซลูโลส-5-ฟอสเฟตเปลี่ยนไปเป็นไรบูโลส-5-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 7) ในขณะที่ทรานสอัลโดเลสทำให้อิริโธรส-4-ฟอสเฟตทำปฏิกริยากับฟรุคโตส-6-ฟอสเฟต

แล้วได้กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตกับซีโดเฮ็พทูโลส-7-ฟอสเฟต (ปฏิกริยาที่ 8) กลีเซอราลดีไฮด์--3-ฟอสเฟตที่เกิดขึ้น อาจจะถูกทำให้เปลี่ยนแปลงไปเป็นไพรูเวตโดยวิถี EMP หรือถูกนำไปทำปฏิกริยากับซีโดเฮ็พทูโลส-7-ฟอสเฟตโดยมีเอ็นไซม์ทรานสคีโตโตเลสเป็นตัวเร่ง (ปฏิกริยาที่ 9) แล้วได้ไรโบส-5-ฟอสเฟตกับไซลูโลส-5-ฟอสเฟต ปฏิกริยานี้เป็นปฏิกริยาย้อนกลับของวิถี HMP สำหรับอิริโธรส-4-ฟอสเฟตและไรโบส-5-ฟอสเฟตเป็นพรีเคอร์เซอร์ในการสังเคราะห์เพียวรีน พิริมิดีนและกรดอะโรมาติกอะมิโน

การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถีต่าง ๆ ซึ่งเกิดขึ้นตรงส่วนไซโตพลาสซึมของเซลล์ดังกล่าวมาแล้วนี้มีความสัมพันธ์กัน เพราะว่าแต่ละวิถีมีอินเตอร์มีเดียตร่วมกัน อินเตอร์มีเดียตร่วมที่ทำให้วิถี EMP,HMP และ ED มีความสัมพันธ์กันได้คือ กลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตและกลูโคส-6-ฟอสเฟต ส่วนอินเตอร์มีเดียตร่วมอื่น ๆ ทำให้เกิดความสัมพันธ์ระหว่างวิถี EMP กับ HMP หรือวิถี HMP กับ ED ดังรูปที่ 6-11 อัตราส่วนในการเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถีชนิดต่าง ๆ ขึ้นอยู่กับชนิดของแบคทีเรีย (ตารางที่ 6-1) จุดมุ่งหมายในการเมตาบอไลส์กลูโคสของแบคทีเรียและสภาวะของแบคทีเรีย การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี EMP ไม่ให้พรีเคอร์เซอร์สำหรับการสังเคราะห์เพียวรีน พิริมิดีนและกรดอะโรมาติกอะมิโน แต่ให้ไพรูเวตโดยตรงและได้พลังงานมากกว่าการเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP และ ED ในขณะที่การเปลี่ยนแปลงกลูโคสโดยวิถี HMP และ ED ให้พรีเคอร์เซอร์สำหรับการสังเคราะห์เพียวรีน พิริมิดีนและกรดอะโรมาติกอะมิโน แต่ไม่ให้ไพรูเวตและพลังงานโดยตรง ไพรูเวตและพลังงานได้จากการนำกลีเซอราลดีไฮด์-3-ฟอสเฟตที่เกิดขึ้นจากวิถี HMPและ ED เข้าสู่วิถี EMP ดังนั้นเมื่อแบคทีเรียต้องการพลังงานการเปลี่ยนแปลงกลูโคสจึงเกิดขึ้นโดยวิถี EMP แต่เมื่อแบคทีเรียต้องการพรีเคอร์เซอร์สำหรับการสังเคราะห์เพียวรีน พิริมิดีน และกรดอะโรมาติกอะมิโนการเปลี่ยนแปลงกลูโคสเกิดขึ้นโดยวิถี HMP และ ED สำหรับสภาวะของแบคทีเรียพบว่า สปอร์ของ *Bacillus cereus* ทำให้กลูโคสเปลี่ยนแปลงโดยวิถี EMP กับ HMP ในอัตราส่วน 98-99 : 1-2 แต่ในขณะที่สปอร์งอกกลูโคสถูกเปลี่ยนแปลงโดยวิถี HMP เพิ่มขึ้น



รูปที่ 6-11 ความสัมพันธ์ระหว่างวิถี EMP, HMP และ ED