

บทที่ 9

เมตาบอลิซึมของกรดคาร์บอกซิลิกและแอลกอฮอล์ (Carboxylic Acid and Alcohol Metabolism)

กรดคาร์บอกซิลิกและแอลกอฮอล์ เป็นสารประกอบอินทรีย์ซึ่งมีสูตรทั่วไป เป็น $R-COOH$ และ $R-OH$ ตามลำดับ แมคที่เรียส่วนใหญ่ เช่น เค็มโมอ็อกแกโนโทรฟิคแมคที่เรียและเค็มโมไลโซโทรฟิคแมคที่เรียบางชนิดที่มีคุณสมบัติ เป็นพวกแฟคคัล เดตริบอโตโทรฟหรือไมโซโทรฟสามารถใช้กรดคาร์บอกซิลิกเป็นแหล่งคาร์บอนและพลังงานในสภาวะแอโรบหรือแอนแอโรบ โดยทำให้กรดคาร์บอกซิลิกเกิดการเปลี่ยนแปลง แล้วนำอินเตอรมีเดียตที่เกิดขึ้นไปใช้ในการสังเคราะห์สารต่าง ๆ ที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์และในขณะที่เดียวกันนำอิเล็กตรอนที่ได้จากการเปลี่ยนแปลงของกรดคาร์บอกซิลิก เข้าสู่ลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจนหรือสารประกอบอินทรีย์ชนิดอื่น ผลจากการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนผ่านลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนนี้ทำให้ได้พลังงานอิสระซึ่งเก็บไว้ในรูป ATP ส่วนแมคที่เรียบางชนิดสามารถทำให้แอลกอฮอล์ เช่น เอทานอล เกิดการเปลี่ยนแปลงโดยปฏิกิริยาออกซิเดชัน เพื่อใช้เอทานอล เป็นแหล่งพลังงานหรือเป็นทั้งแหล่งคาร์บอนและพลังงานในสภาวะแอโรบ

การเปลี่ยนแปลงของคาร์โบไฮเดรต กรดอะมิโนและไฮโดรคาร์บอนจนกระทั่งได้กรดคาร์บอกซิลิกชนิดต่าง ๆ ได้กล่าวมาแล้วในบทที่ 6 บทที่ 7 และบทที่ 8 สำหรับในบทนี้จะกล่าวถึงการเปลี่ยนแปลงของกรดคาร์บอกซิลิกที่เกิดขึ้นเหล่านั้นต่อไป รวมทั้งการเปลี่ยนแปลงของกรดคาร์บอกซิลิกชนิดอื่น ๆ และ เอทานอล

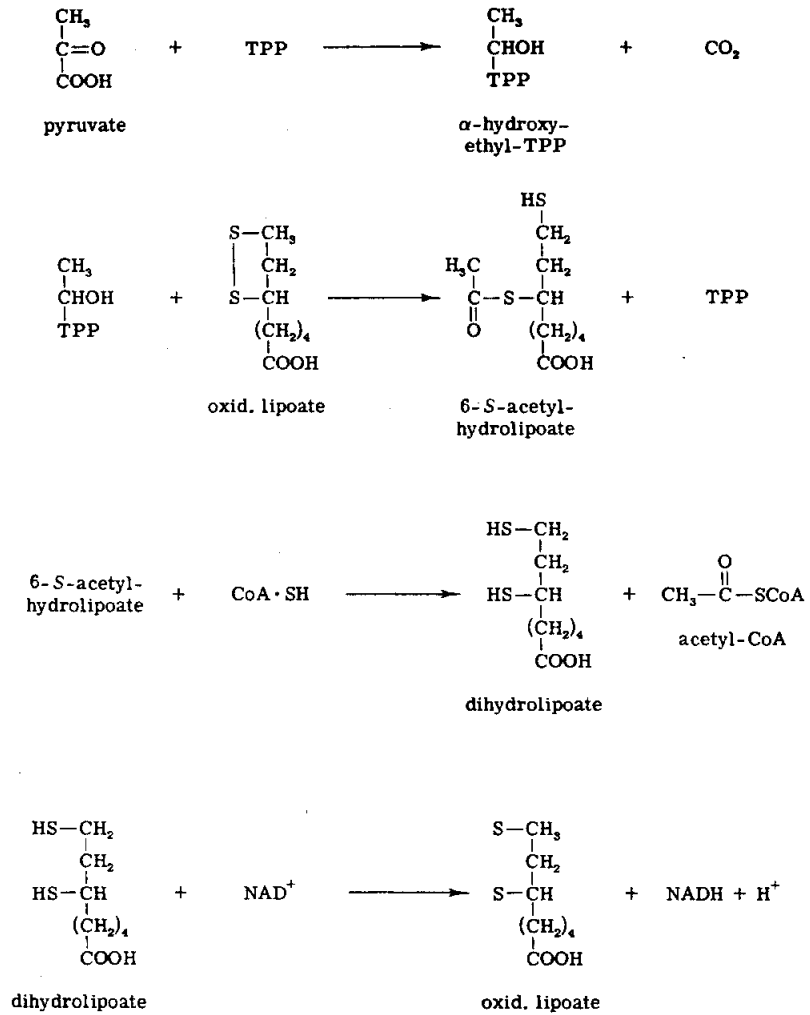
วัฏจักรกรดไพรูเวตคาร์บอกซิลิก

แมคที่เรียทำให้กรดคาร์บอกซิลิกชนิดต่าง ๆ ซึ่งได้จากกระบวนการคatabolism ของคาร์โบไฮเดรต กรดอะมิโนและไฮโดรคาร์บอนเกิดการเปลี่ยนแปลงเป็นวัฏจักรที่เรียกว่าวัฏจักรกรดไพรูเวตคาร์บอกซิลิกหรือวัฏจักร TCA หรือวัฏจักรกรดซิตริก (citric acid cycle) หรือวัฏจักรเครบส์ได้เฉพาะเมื่อเจริญในสภาวะแอโรบ ส่วนในสภาวะแอนแอโรบแมคที่เรียทำให้กรดคาร์บอก

ซัลฟิเคชันเกิดการเปลี่ยนแปลงแบบไม่เป็นวัฏจักรซึ่งมีวิถีในการเปลี่ยนแปลงแตกต่างกันตามชนิดของแบคทีเรีย เช่น *Desulfotomaculum nigrificans* ซึ่งเป็นพวกอ้อพลิเกตแอนแอโรบ ทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันและดีคาร์บอกซิเลชันของไพรูเวตที่ได้จากกระบวนการคatabอลิซึมของกลูโคสโดยวิถี EMP ผลของปฏิกิริยาได้อะเซทิลซัลโฟสเฟต คาร์บอนไดออกไซด์และอิเล็กตรอนซึ่งถูกส่งเข้าสู่ห่วงโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังซัลเฟต ต่อมาอะเซทิลซัลโฟสเฟตถูกเปลี่ยนไปเป็นอะซิเตต ปฏิกิริยานี้ได้พลังงานอิสระซึ่งถูกเก็บไว้ในรูป ATP แบคทีเรียพวกแฟคคิลเดคียบแอนแอโรบที่มีคุณสมบัติเป็นพวกไมโซโทรพทำให้ไพรูเวตเปลี่ยนแปลงไปเป็น 2-ออกโซกลูตาเรตโดยมีวิถีในการเปลี่ยนแปลงแตกต่างจากการเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA ซึ่งเกิดขึ้นในสภาวะแอโรบ

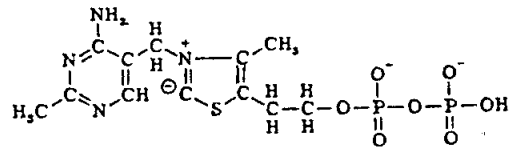
วัฏจักร TCA เป็นวัฏจักรที่มีความสำคัญต่อกระบวนการหายใจและกระบวนการสังเคราะห์สารต่าง ๆ ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ ในการเปลี่ยนแปลงกรดคาร์บอกซิลิกตามวัฏจักร TCA แบคทีเรียจะต้องทำให้กรดคาร์บอกซิลิกเปลี่ยนไปเป็นอะเซทิลโคเอเอ็นไซม์เอก่อนเสมอ เช่น อะซิเตตถูกเปลี่ยนไปเป็นอะเซทิลโคเอเอ็นไซม์เอโดยมีเอ็นไซม์อะเซทิลโคเอเอ็นไซม์เอซินทีเอส (acetyl-CoA synthetase) เป็นตัวเร่ง ไพรูเวตถูกเปลี่ยนไปเป็นอะเซทิลโคเอเอ็นไซม์เอโดยมีเอ็นไซม์ระบบไพรูเวตดีไฮโดรจีเนส (pyruvate dehydrogenase system) เป็นตัวเร่ง มาเลต ซัคซิเนต 2-ออกโซกลูตาเรตและออกซาลูซิเตตที่ถูกออกซิไดส์อย่างสมบูรณ์ในสภาวะแอโรบถูกเปลี่ยนไปเป็นไพรูเวต หลังจากนั้นไพรูเวตที่เกิดขึ้นถูกเปลี่ยนต่อไปเป็นอะเซทิลโคเอเอ็นไซม์เอ

ในการเปลี่ยนแปลงไพรูเวต เริ่มด้วยไพรูเวตที่เกิดขึ้นจากกระบวนการคatabอลิซึมของสารประกอบอินทรีย์ชนิดต่าง ๆ ถูกขนส่งจากไซโทพลาสซึมผ่านเข้าสู่เยื่อเซลล์ของแบคทีเรีย ต่อมาเอ็นไซม์ระบบไพรูเวตดีไฮโดรจีเนสซึ่งประกอบด้วยเอ็นไซม์ 3 ชนิดทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้ไพรูเวตสูญเสียคาร์บอนไดออกไซด์แล้วกลายเป็นอะเซทิลโคเอเอ็นไซม์เอ ดังรูปที่ 9-1 เอ็นไซม์ทั้ง 3 ชนิดที่เกี่ยวข้องในปฏิกิริยาเป็นเอ็นไซม์เนืยวน่าซึ่งไพรูเวตเป็นตัวเนืยวน่าให้แบคทีเรียสังเคราะห์ขึ้นคือ

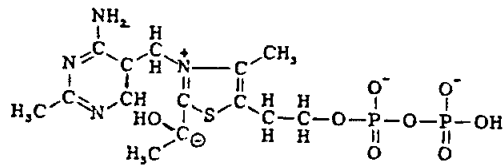


รูปที่ 9-1 การเปลี่ยนแปลงไพรูเวตไปเป็นอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ

1. ไทโรเวคคิไฮโครจีเนสเป็นเอนไซม์ที่เร่งให้ไทโรเวคไปจับกับไฮอะมีนไพโร-
ฟอสเฟต (thiamine pyrophosphate) หรือ TPP แล้วเกิดปฏิกิริยาดีคาร์บอกซิเลชันของ
ไทโรเวคทำให้ได้คาร์บอนไดออกไซด์กับอัลฟาไฮดรอกซีเอธิลไฮอะมีนไพโรฟอสเฟต (α -hydroxy-
ethylthiamine pyrophosphate) ซึ่งมีสูตรโครงสร้างดังรูปที่ 9-2



thiamine pyrophosphate (TPP)



α -hydroxyethyl-
thiamine pyrophosphate

รูปที่ 9-2 สูตรโครงสร้างของไฮอะมีนไพโรฟอสเฟตกับอัลฟา-
ไฮดรอกซีเอธิลไฮอะมีนไพโรฟอสเฟต

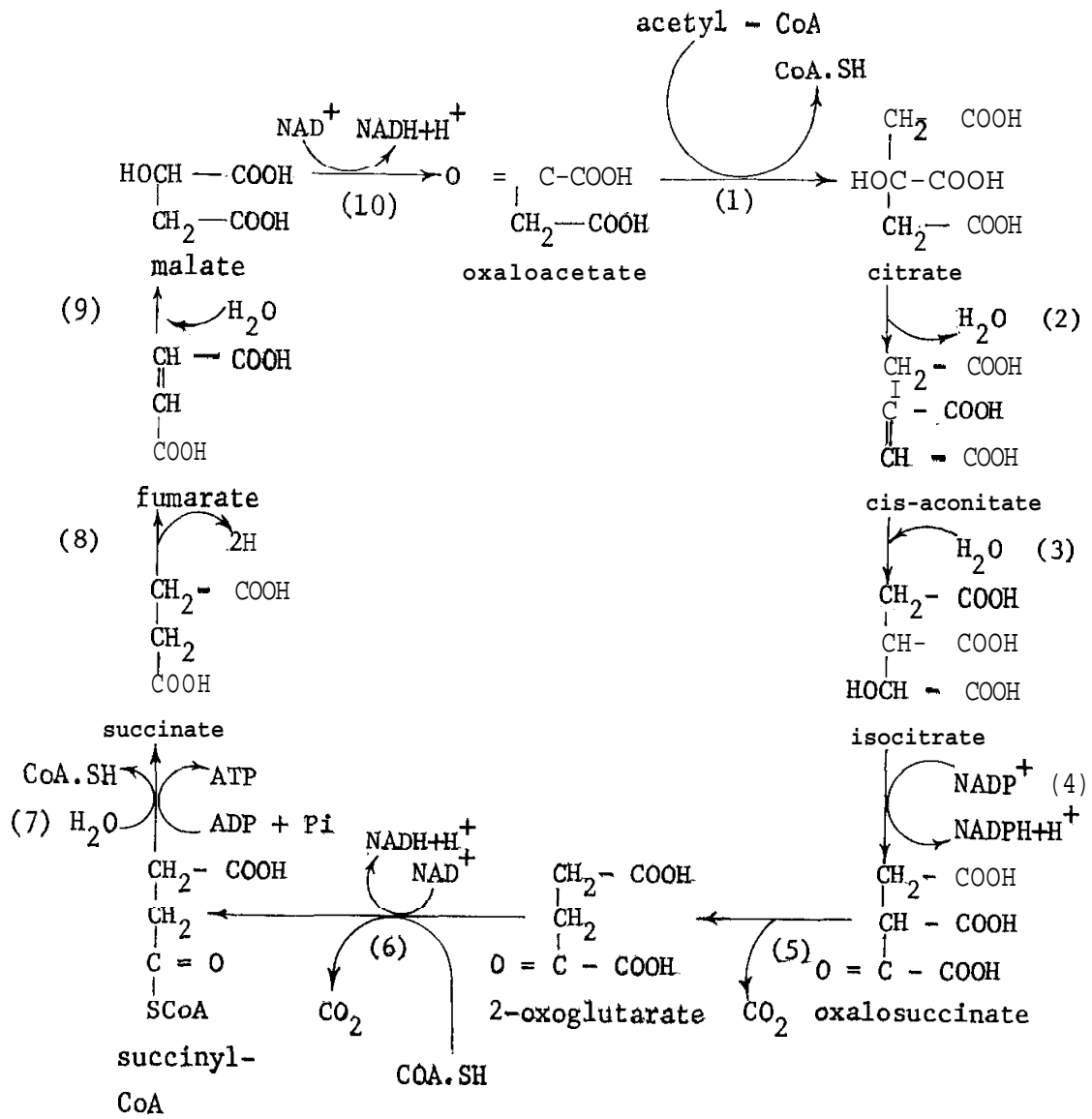
2. ลิโปเอตอะเซทิลทรานสเฟอเรส (lipoate acetyltransferase) เป็น
เอนไซม์ที่เร่งให้เกิดการเคลื่อนย้ายหมู่ไฮดรอกซีเอธิลจากอัลฟาไฮดรอกซีเอธิลไฮอะมีนไพโร-
ฟอสเฟตไปยังลิโปเอตหรือกรดลิพอิก (lipoic acid) ในขณะที่มีการเคลื่อนย้ายนี้หมู่ไฮดรอก-

ซิเอร์ทิลถูกออกซิไดส์กลายเป็นหมู่อะเซ็ทิลแล้วไปจับซัลเฟอร์อะตอมซึ่งอยู่ตรงตำแหน่งที่ 6 ของโมเลกุลลิพอเอต ทำให้ได้ 6-ซัลเฟอร์-อะเซ็ทิลไฮโดรลิพอเอต (6-S-acetylhydroliopate) กับไฮอะมีนไพโรฟอสเฟต ต่อมาเกิดการเคลื่อนย้ายหมู่อะเซ็ทิลจาก 6-ซัลเฟอร์-อะเซ็ทิลไฮโดรลิพอเอตไปยังโคเอ็นไซม์เอแล้วทำให้ได้ไดไฮโดรลิพอเอต (dihydroliopate) กับอะเซ็ทิลโคเอ็นไซม์เอ

3. ลิพออะมีดไฮโดรจีเนส (lipoamide dehydrogenase) เป็นเอนไซม์ที่เร่งให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของไดไฮโดรลิพอเอตแล้วทำให้ไดไฮโดรลิพอเอตกลายเป็นลิพอเอต ปฏิกิริยานี้มี NAD^+ เข้ามาช่วยด้วย (รูปที่ 9-1) แบบที่เรียนำ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ที่เกิดขึ้นไปออกซิไดส์โดยส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ห่วงโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนเพื่อป้องกันมิให้ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ไปยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ไพโรเวตไฮโดรจีเนส

อะเซ็ทิลโคเอ็นไซม์เอที่เกิดขึ้นถูกทำให้เปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA โดยมีปฏิกิริยาเกิดขึ้นทั้งหมด 10 ปฏิกิริยา ดังรูปที่ 9-3 ผลจากการเปลี่ยนแปลงอะเซ็ทิลโคเอ็นไซม์เอตามวัฏจักรนี้ ได้คาร์บอนไดออกไซด์ ATP โคเอ็นไซม์รูปรีดิวซ์และอินเตอร์มีเดียตสำหรับการสังเคราะห์สารที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์ซึ่งเป็นกรดคาร์บอกซิลิกที่มีคาร์บอนเป็นองค์ประกอบ 4-5 อะตอม เช่น 2-ออกโซกลูตาเรตถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์กลูตาเมต ออกซาลอะซิเตตถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์แอสปาร์เตตหรือกรโคอะมิโนชนิดอื่นเป็นต้น

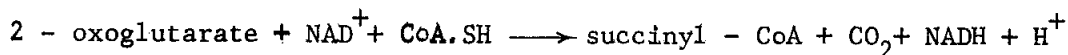
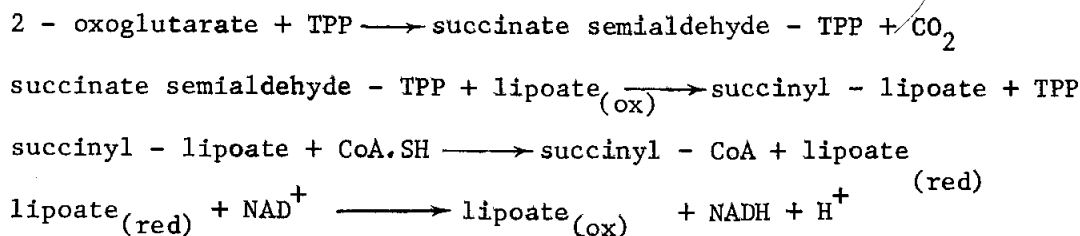
ปฏิกิริยาแรกของวัฏจักร TCA เอนไซม์ซิเตรตซินทีเอส (citrate synthetase) หรือซิโตรจีเนส (citrogenase) หรือออกซาลอะซิเตตทรานสอะเซตเตส (oxaloacetate transacetase) เป็นตัวเร่งให้หมู่อะเซ็ทิลเคลื่อนย้ายจากอะเซ็ทิลโคเอ็นไซม์เอไปยังออกซาลอะซิเตตแล้วได้ซิเตรตกับโคเอ็นไซม์เอ เอนไซม์ที่เร่งปฏิกิริยานี้เป็นเอนไซม์สำคัญซึ่งทำให้อะซิเตตถูกออกซิไดส์อย่างสมบูรณ์ การทำงานของเอนไซม์ซิเตรตซินทีเอสภายในเซลล์แบบที่เรียมวลถูกยับยั้งโดย $\text{NADH}+\text{H}^+$ ส่วนการทำงานของเอนไซม์ซิเตรตซินทีเอสภายในเซลล์แบบที่เรียมวลถูกยับยั้งโดย ATP และ 2-ออกโซกลูตาเรต



รูปที่ 9-3 ปฏิกิริยาของวัฏจักรกรดไตรคาร์บอกซิลิก

ปฏิกิริยาที่ 2 และ 3 ซึ่งเป็นปฏิกิริยาย้อนกลับได้เกิดขึ้นโดยมีเอ็นไซม์อะโคนิตาส (aconitase) หรืออะโคนิตเดไฮดราเตส (aconitate hydratase) เป็นตัวเร่ง ทำให้ซิเตรตสูญเสียน้ำแล้วกลายเป็นซิสอะโคนิตเต (cis-aconitate) ซึ่งต่อมารวมตัวกับน้ำแล้วกลายเป็นไอโซซิเตรต (isocitrate) หลังจากนั้นเอ็นไซม์ไอโซซิเตรตดีไฮโดรจีเนส (isocitrate dehydrogenase) 2 ชนิด ชนิดแรกมี NAD^+ เป็นโคเอ็นไซม์ส่วนชนิดที่ 2 มี NADP^+ เป็นโคเอ็นไซม์ทำหน้าที่เหมือนกันคือ ต่างก็เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกิริยาที่ 4 และ 5 ซึ่งเป็นปฏิกิริยาออกซิเดชันและดีคาร์บอกซิเลชันตามลำดับ การเปลี่ยนแปลงในปฏิกิริยาดังกล่าว ทำให้ไอโซซิเตรตถูกเปลี่ยนไปเป็นออกซาลูซซิเนต (oxalosuccinate) ต่อมาก่อเกิดออกซาลูซซิเนตถูกเปลี่ยนไปเป็น 2-ออกซาลูซซิเนตกับคาร์บอนไดออกไซด์ คาร์บอนอะตอมของคาร์บอนไดออกไซด์นี้ได้มาจากอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ เมื่อแมคทีเรียได้รับ ATP มาก ATP จะไปยับยั้งการทำงานของเอ็นไซม์ไอโซซิเตรตดีไฮโดรจีเนสเพื่อป้องกันมิให้เซลล์ได้รับพลังงานมากเกินไป ในกรณีแบบนี้แมคทีเรียจะทำให้ไอโซซิเตรตเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักรไกลออกซิเลต

ปฏิกิริยาที่ 6 2-ออกซาลูซซิเนตถูกเปลี่ยนไปเป็นคาร์บอนไดออกไซด์กับซัคซินิลโคเอ็นไซม์เอ (succinyl-CoA) ซึ่งเป็นสารประกอบพลังงานสูง โดยมีเอ็นไซม์ระบบ 2-ออกซาลูซซิเนตดีไฮโดรจีเนส (2-oxoglutarate dehydrogenase system) เป็นตัวเร่ง ปฏิกิริยานี้เป็นปฏิกิริยาที่ 2 ของวัฏจักร TCA ที่ทำให้คาร์บอนอะตอมของอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอกลายเป็นคาร์บอนอะตอมของคาร์บอนไดออกไซด์ สำหรับเอ็นไซม์ระบบ 2-ออกซาลูซซิเนตดีไฮโดรจีเนสจัดเป็นเอ็นไซม์ที่มีความสำคัญสำหรับแมคทีเรียเพราะว่าจะหยุดทำงานเมื่อขาดออกซิเจน เอ็นไซม์นี้คล้ายกับเอ็นไซม์ระบบไพรูเวตดีไฮโดรจีเนสคือ ในการทำงานต้องการไออะมินไพโรฟอสเฟต ลิโพเอตโคเอ็นไซม์เอและ NAD^+ ร่วมด้วย (รูปที่ 9-4) NAD^+ ที่มาร่วมในปฏิกิริยาถูกรีดิวซ์กลายเป็น $\text{NADH} + \text{H}^+$ ซึ่งต่อมาถูกออกซิไคส์โดยส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจน



รูปที่ 9-4 การเปลี่ยนแปลง 2-ออกโซกลูตาเรตไปเป็นซัคซินิลโคเอ็นไซม์เอ

ปฏิกิริยาที่ 7 เอ็นไซม์ซัคซินเนตไทโอไคเนส (succinate thiokinase) หรือ ซัคซินิลโคเอ็นไซม์เอซินทีเตส (succinyl - coenzyme A synthetase) เป็นตัวเร่งให้ซัคซินิลโคเอ็นไซม์เอแตกตัวออกเป็นซัคซินเนตกับโคเอ็นไซม์เอ จากการศึกษาในแบคทีเรียชนิดต่าง ๆ เช่น *Escherichia coli*, *Propionibacterium pentosacum*, *Bacillus subtilis*, *Acetobacter gluconicum*, *Acetobacter rancens*, *Mycobacterium tuberculosis* และ *Hydrogenomonas* sp. พบว่า ปฏิกิริยานี้ให้ ATP จากการรวมตัวระหว่าง ADP กับ อนินทรีย์ฟอสเฟตซึ่งแตกต่างจากสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมที่ให้ GTP หรือ ITP จากการรวมตัวระหว่าง GDP กับอนินทรีย์ฟอสเฟตหรือ IDP กับอนินทรีย์ฟอสเฟตตามลำดับ ต่อมาเอ็นไซม์ซัคซินเนตดีไฮโดรจีเนส (succinate dehydrogenase) ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของซัคซินเนตแล้วได้ฟูมาเรตในปฏิกิริยาที่ 8 เอ็นไซม์ซัคซินเนตดีไฮโดรจีเนสของ *Micrococcus lactilyticus* เหมือนกับเอ็นไซม์ซัคซินเนตดีไฮโดรจีเนสของยีสต์และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมคือมี FAD^+ เป็นโคเอ็นไซม์ ดังนั้นปฏิกิริยานี้จึงได้ FADH_2 ด้วย แต่เอ็นไซม์ซัคซินเนตดีไฮโดรจีเนสของ *Escherichia coli* และแบคทีเรียส่วนใหญ่ มีหมู่แอกติบทำหน้าที่รับไฮโดรเจนอะตอมซึ่งต่อมาถูกออกซิไคส์ ด้วยการส่ง

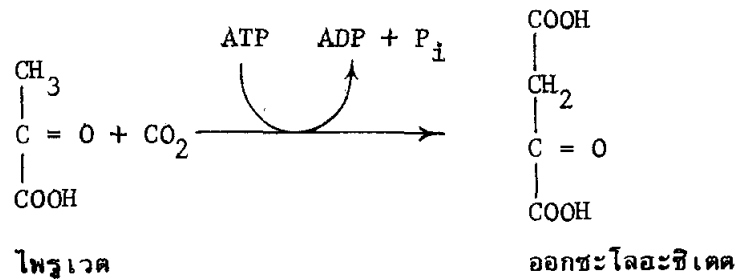
ไฮโดรเจนอะตอมในรูปของโปรตอน (H^+) และอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนซึ่งอยู่ติดกันโดยตรงเพื่อไปยังออกซิเจน ในขณะที่โปรตอนและอิเล็กตรอนถูกส่งผ่านลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจนนี้ โปรตอนและอิเล็กตรอนบางส่วนจะถูกส่งย้อนกลับโดยใช้ ATP แล้วทำให้เกิด $NADH+H^+$

ปฏิกิริยาที่ 9 พูมาเรตที่เกิดขึ้นรวมตัวกับน้ำโดยมีเอนไซม์ฟูมาเรส (fumarase) หรือฟูมาเรตไฮเดรเตส (fumarate hydratase) เป็นตัวเร่ง ทำให้ฟูมาเรตกลายเป็นมาเลต ต่อมาเอนไซม์มาเลตดีไฮโดรจีเนส (malate dehydrogenase) ซึ่งมี NAD^+ เป็นโคเอนไซม์ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของมาเลตแล้วได้ออกชะโลอะซิเตตกับ $NADH+H^+$ ในปฏิกิริยาที่ 10 สำหรับเอนไซม์มาเลตดีไฮโดรจีเนสที่มี $NADP^+$ เป็นโคเอนไซม์ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้มาเลตเปลี่ยนไปเป็นไพรูเวตและในการทำงานมีออกชะโลอะซิเตตเป็นตัวยับยั้ง ในขณะที่ออกชะโลอะซิเตตมีผลน้อยมากต่อการทำงานของเอนไซม์มาเลตดีไฮโดรจีเนสที่มี NAD^+ เป็นโคเอนไซม์

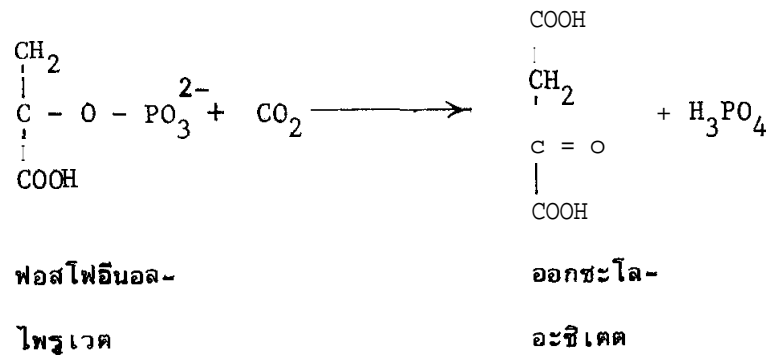
แมคทีเรียทำให้อะเซทิลโคเอนไซม์เอเกิดการเปลี่ยนแปลงเป็นวัฏจักรตามวัฏจักร TCA ดังกล่าวมาแล้วนี้เพื่อจุดประสงค์ 2 ประการคือ ต้องการพลังงานและอินเตอมีเดียตซึ่งเป็นกรดโคคาร์บอกซิลิกที่มีคาร์บอนเป็นองค์ประกอบ 4-5 อะตอมเพื่อนำไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์ เช่น ออกชะโลอะซิเตต 2-ออกโซกลูตาเรต ซัคซิเนต พูมาเรต และมาเรต ในการนำกรดโคคาร์บอกซิลิกจากวัฏจักร TCA ไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารที่เป็นส่วนประกอบของเซลล์ แมคทีเรียจะสังเคราะห์กรดโคคาร์บอกซิลิกขึ้นมาทดแทนเพื่อทำให้การเปลี่ยนแปลงเป็นวัฏจักรตามวัฏจักร TCA ดำเนินต่อไปได้ จากการศึกษาในแมคทีเรียชนิดต่าง ๆ พบว่า แมคทีเรียสังเคราะห์กรดโคคาร์บอกซิลิกขึ้นมาทดแทนด้วยการตรึงคาร์บอนไดออกไซด์มาช่วยในปฏิกิริยา โดยมีเอนไซม์ 5 ชนิดทำหน้าที่เป็นตัวเร่ง แมคทีเรียแต่ละชนิดมีเอนไซม์ไม่ครบทั้ง 5 ชนิดและเมื่อภายในเซลล์แมคทีเรียมีกรดโคคาร์บอกซิลิกปริมาณมาก กรดโคคาร์บอกซิลิกจะยับยั้งการทำงานของเอนไซม์เหล่านี้ เอนไซม์ 5 ชนิดซึ่งทำหน้าที่เป็นตัวเร่งปฏิกิริยาดังกล่าวมี

ดังต่อไปนี้

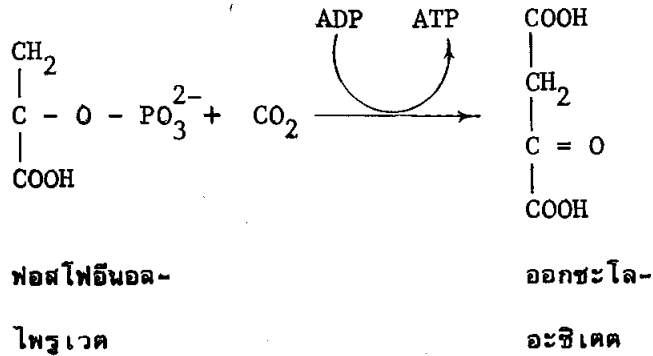
1. ไพรูเวตคาร์บอกซิเลส (pyruvate carboxylase) เป็นตัวเร่งให้ไพรูเวตรวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์แล้วกลายเป็นออกซะโลอะซิเตต ปฏิกิริยานี้ต้องการ ATP และไบโอติน (biotin) ร่วมด้วยซึ่งแตกต่างจากเซลล์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่ต้องการอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอมาช่วยในปฏิกิริยาแทนไบโอติน



2. ฟอสโฟอินอลไพรูเวตคาร์บอกซิเลส (phosphoenolpyruvate carboxylase) เป็นตัวเร่งให้ฟอสโฟอินอลไพรูเวตรวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์แล้วกลายเป็นออกซะโลอะซิเตต

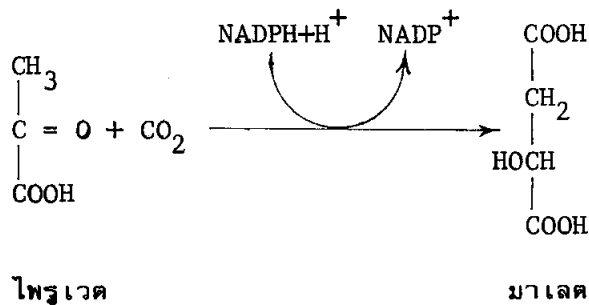


3. ฟอสโฟอินอลไพรูเวตคาร์บอกซิไคเนส (phosphoenolpyruvate carboxykinase) เป็นตัวเร่งให้ฟอสโฟอินอลไพรูเวตรวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์แล้วกลายเป็นออกซะโลอะซิเตต



4. ฟอสโฟอินอลไพรูเวตคาร์บอกซิทรานสฟอสไฟริเลส (phosphoenolpyruvate carboxytransphosphorylase) เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกิริยาเหมือนข้อ 3. แต่การเปลี่ยนแปลงโดยเอ็นไซม์นี้ต้องการไบคาร์บอเนต (bicarbonate) กับอนินทรีย์ฟอสเฟตเข้ามาร่วมด้วย อนินทรีย์ฟอสเฟตที่เข้ามาร่วมในปฏิกิริยาถูกเปลี่ยนไปเป็นไพโรฟอสเฟต (pyrophosphate)

5. เอ็นไซม์มาลิก (malic enzyme) เป็นตัวเร่งให้ไพรูเวตรวมตัวกับคาร์บอนไดออกไซด์แล้วกลายเป็นมาเลต ปฏิกิริยานี้ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ถูกออกซิไดส์ไปเป็น NADP^+



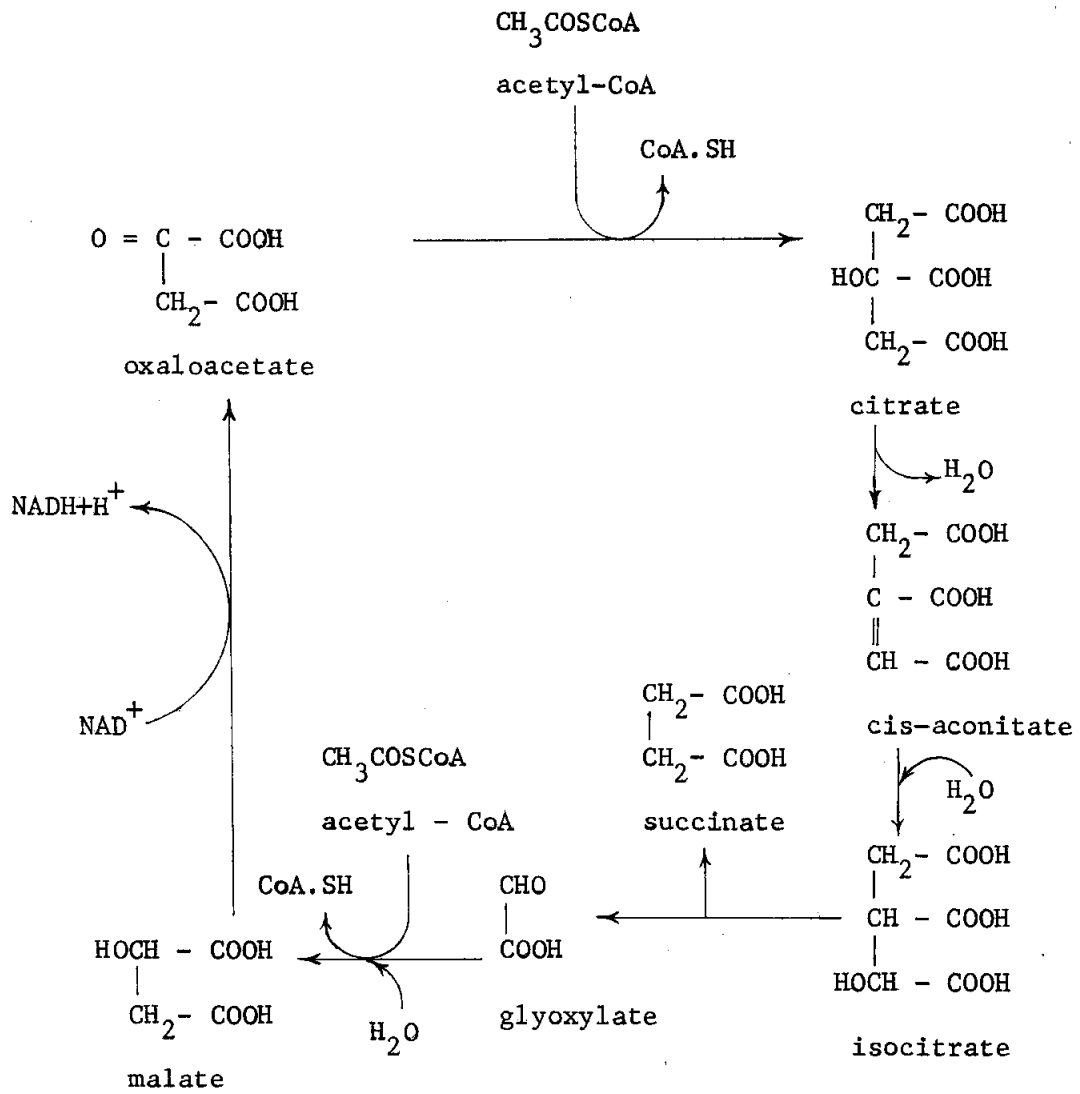
วัฏจักรไกลออกซีเลต

เมื่อแบคทีเรียได้รับพลังงานอย่างเพียงพอและต้องการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์โดยใช้อะเซทิลโคเอ็นไซม์เอเป็นแหล่งคาร์บอน แบคทีเรียจะทำให้อะเซทิล-

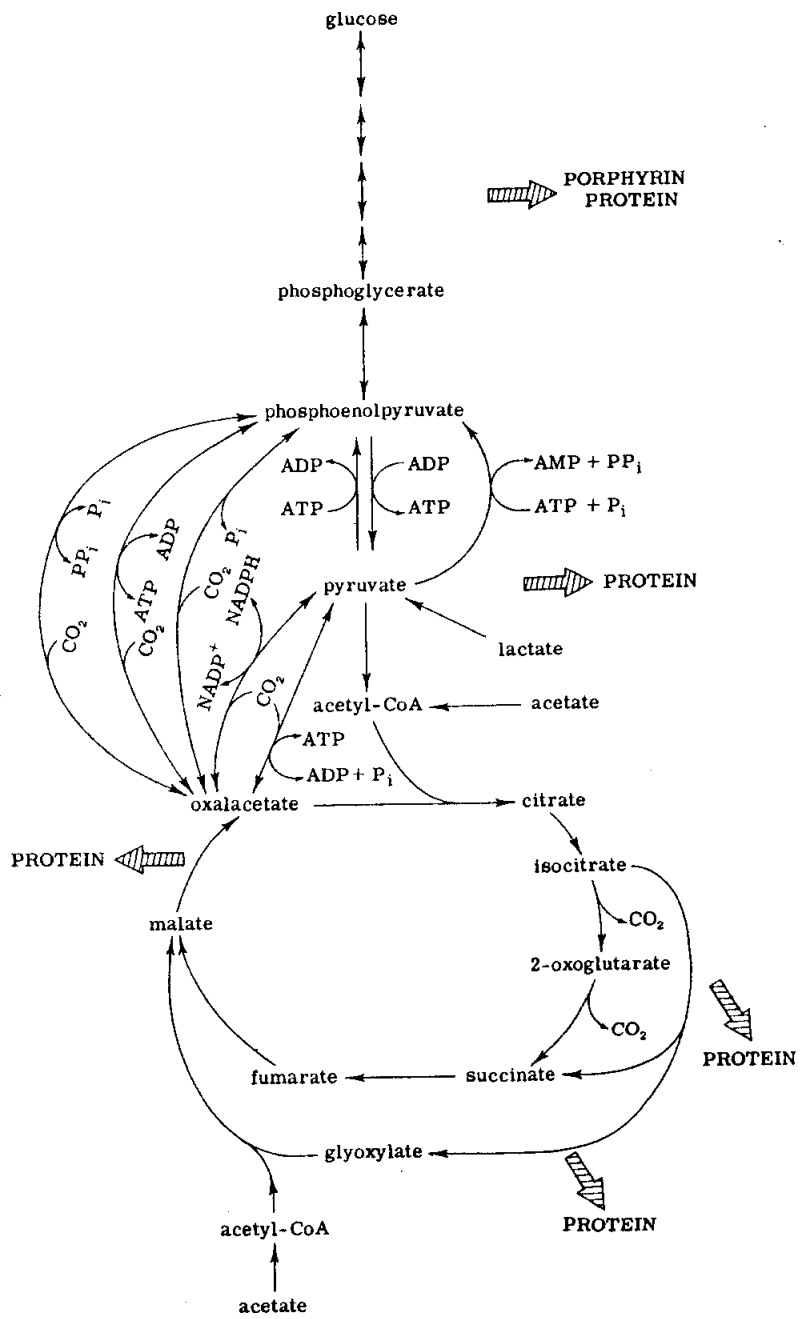
โคเอ็นไซม์ เอ เกิดการเปลี่ยนแปลงเป็นวัฏจักรที่เรียกว่า วัฏจักรไกลออกซิเลตหรือวัฏจักรกรดโคคาร์บอกซิลิก (dicarboxylic acid cycle) วัฏจักรนี้ับเป็นวัฏจักรสำคัญในกระบวนการเมตาบอลิซึมของกรดไขมันที่มีโมเลกุลสั้น ๆ เช่น อะซิเตต

การเปลี่ยนแปลงในวัฏจักรไกลออกซิเลต เริ่มด้วยอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอที่ได้มาจากการเปลี่ยนแปลงของกรดคาร์บอกซิลิกทำปฏิกิริยากับออกซาลอะซิเตตแล้วได้ซิเตรตกับโคเอ็นไซม์เอ โดยมีเอ็นไซม์ซิเตรตซินทีเอสเป็นตัวเร่ง ต่อมาซิเตรตถูกทำให้เปลี่ยนแปลงโดยเกิดปฏิกิริยาต่าง ๆ เหมือนกับวัฏจักร TCA จนกระทั่งได้ไอโซซิเตรต หลังจากได้ไอโซซิเตรตแล้วไอโซซิเตรตถูกทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปแตกต่างจากวัฏจักร TCA โดยเอ็นไซม์ไอโซซิเตรตไลเอส (isocitrate lyase) เป็นตัวเร่งให้ไอโซซิเตรตแตกตัวออกเป็นซัคซิเนตกับไกลออกซิเลต เอ็นไซม์นี้ับเป็นเอ็นไซม์สำคัญของวัฏจักรไกลออกซิเลต เนื่องจากทำให้เกิดซัคซิเนตซึ่งเป็นกรดโคคาร์บอกซิลิกและคาร์บอน 2 อะตอมของซัคซิเนตได้มาจากอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ แคมทีเรียนำซัคซิเนตที่เกิดขึ้นนี้ไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์หรือทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวัฏจักร TCA (รูปที่ 9-6) สำหรับไกลออกซิเลตถูกทำให้เปลี่ยนแปลง โดยมีเอ็นไซม์มาเลตซินทีเอส (malate synthetase) เป็นตัวเร่งให้ไกลออกซิเลตรวมตัวกับอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอแล้วกลายเป็นมาเลต เอ็นไซม์นี้ับเป็นเอ็นไซม์สำคัญอีกเอ็นไซม์หนึ่งของวัฏจักรไกลออกซิเลต เนื่องจากทำให้คาร์บอนทั้ง 2 อะตอมของอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอกลายเป็นคาร์บอนของมาเลตซึ่งเป็นกรดโคคาร์บอกซิลิก หลังจากนั้นมาเลตถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปเหมือนกับวัฏจักร TCA ดังรูปที่ 9-5

แคมทีเรียทำให้อะเซทิลโคเอ็นไซม์เอเปลี่ยนแปลงแบบวัฏจักรไกลออกซิเลตตามที่ได้อธิบายมาแล้วนี้ เพื่อให้คาร์บอนจากอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ เป็นแหล่งคาร์บอนสำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์และเพื่อสังเคราะห์กรดโคคาร์บอกซิลิกขึ้นมาทดแทนกรดโคคาร์บอกซิลิกที่ถูกนำไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์จากวัฏจักร TCA (รูปที่ 9-6) ในการเปลี่ยนแปลงแบบวัฏจักรไกลออกซิเลตแคมทีเรียได้รับพลังงานน้อย



รูปที่ ๑-๕ ปฏิกิริยาของวัฏจักรไกลออกซิเลต



รูปที่ 9-6 การสังเคราะห์หัตถ์มีเดียมของวัฏจักร TCA และ
วัฏจักรไกลออกซีเลตขึ้นมาทดแทน

ทั้งนี้เนื่องจากไอโซซิเตรตถูกเปลี่ยนไปเป็นซัคซิเนตโดยไม่ได้เกิดปฏิกิริยาต่าง ๆ ที่ให้พลังงาน เหมือนกับวัฏจักร TCA นอกจากนี้การเปลี่ยนแปลงแบบวัฏจักรไกลออกซิเลตอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ ไม่ถูกออกซิโดส์อย่างสมบูรณ์เหมือนกับภาวะเปลี่ยนแปลงแบบวัฏจักร TCA แต่อย่างไรก็ตามเมื่อ ออกซะโลอะซิเตตถูกนำไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ เช่น สังเคราะห์กรดอะมิโนและสังเคราะห์กลูโคสโดยกระบวนการกลูโคนีโอจีนิซิส แยกที่เรียสังเคราะห์ ออกซะโลอะซิเตตหรือออกซะลวซิเตต (oxalacetate) ขึ้นมาทดแทนเพื่อทำให้การเปลี่ยนแปลง แบบวัฏจักรไกลออกซิเลตดำเนินต่อไปได้ โดยมีปฏิกิริยาในการสังเคราะห์และเอ็นไซม์ที่มาเกี่ยวข้อง ในปฏิกิริยาเหมือนกับการสังเคราะห์ออกซะโลอะซิเตตเพื่อทำให้การเปลี่ยนแปลงแบบวัฏจักร TCA ดำเนินต่อไปได้ (รูปที่ 9-6)

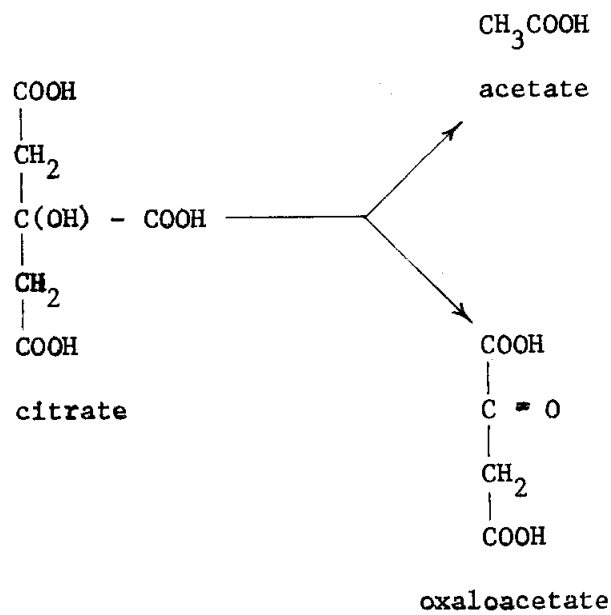
เมตาบอลิซึมของซีเตรต

แยกที่เรียในแฟมิลีเอ็นเตอโรแบคทีเรียซิดี *Halobacterium salinarum* และ *Pseudomonas aeruginosa* บนสังซีเตรตที่มีอยู่ในสภาวะแวดล้อมเข้าสู่ภายในเซลล์ โดยมี เอ็นไซม์ออกซะโลอะซิเตตคาร์บอกซิเลสทำหน้าที่ช่วยในการขนส่ง หลังจากซีเตรตเข้าสู่ภายใน เซลล์แล้ว ซีเตรตถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปได้ 2 วิธีซึ่งเรียกว่า วิธีแอโรบิก (aerobic pathway) และวิธีเฟอร์เมนเตติบ (fermentative pathway) การเปลี่ยนแปลงซีเตรต จะเกิดขึ้นแบบวิถีโคขึ้นอยู่กับการมีหรือไม่มีไซเคียมในสภาวะแวดล้อมที่แยกที่เรียเจริญอยู่

วิถีแอโรบิก เมื่อสภาวะแวดล้อมที่แยกที่เรียเจริญอยู่ไม่มีไซเคียม แยกที่เรียทำให้ ซีเตรตเปลี่ยนแปลงแบบวิถีแอโรบิก ในการเปลี่ยนแปลงวิถีนี้ ซีเตรตถูกทำให้เปลี่ยนแปลงตาม วัฏจักร TCA จนกระทั่งได้ออกซะโลอะซิเตต ต่อมาเอ็นไซม์ออกซะโลอะซิเตตคาร์บอกซิเลส ซึ่งไม่ต้องการไซเคียมช่วยในการทำงานทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้ออกซะโลอะซิเตตเปลี่ยนไปเป็น ไพรูเวตกับคาร์บอนไดออกไซด์ ไพรูเวตที่เกิดขึ้นถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์กลูโคสโดยกระบวนการ กลูโคนีโอจีนิซิสซึ่งเป็นวิถี EMP ที่มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ย้อนกลับ ในขณะที่เดียวกันไพรูเวตบางส่วน

ถูกเปลี่ยนไป เป็นอะซิเตต หลังจากนั้นอะซิเตตถูกนำไปใช้สำหรับการสังเคราะห์กรดไขมันที่มีโมเลกุลขนาดใหญ่

วิถีเพอร์เมเนตัม เมื่อสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญอยู่มีไซโตียม แบคทีเรียทำให้ซิเตรตเปลี่ยนแปลงแบบวิถีเพอร์เมเนตัมซึ่งเกิดขึ้นได้ทั้งในสภาวะแอโรบและแอนแอโรบ ในการเปลี่ยนแปลงวิธีนี้ เอ็นไซม์ซิตรีเตส (citritase) หรือซิเตรตไลเอสเป็นตัวเร่งให้ซิเตรตแตกตัวออกเป็นอะซิเตตกับออกซาลอะซิเตต (รูปที่ 9-7) ต่อมาเอ็นไซม์ออกซาลอะซิเตตคาร์บอกซิเลสซึ่งต้องการไซโตียมช่วยในการทำงานทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้ออกซาลอะซิเตตเปลี่ยนไปเป็นไพรูเวตกับคาร์บอนไดออกไซด์ หลังจากนั้นไพรูเวตถูกทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปเหมือนวิถีแอโรบิก



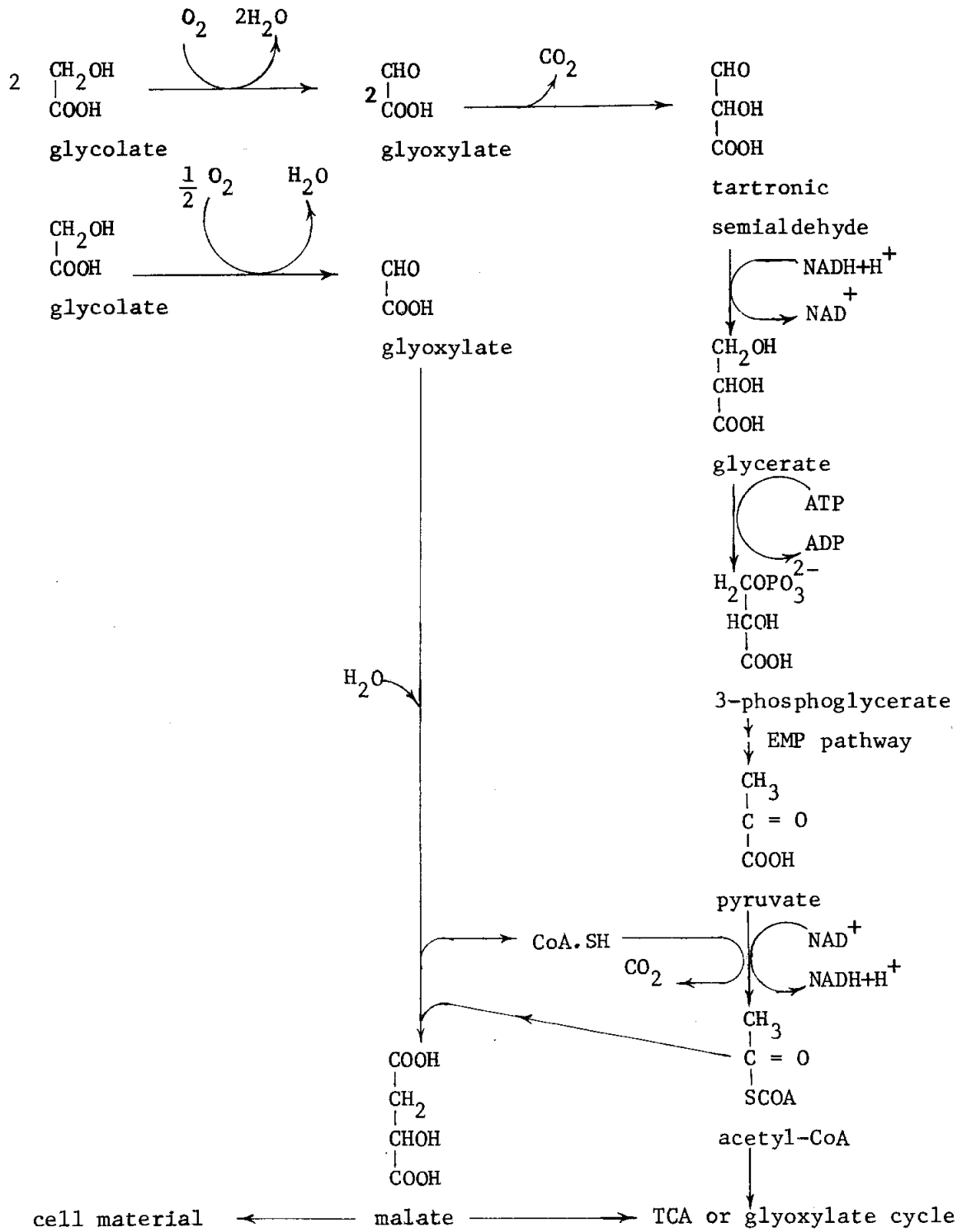
รูปที่ 9-7 การเปลี่ยนแปลงซิเตรตโดยเอ็นไซม์ซิตรีเตส

เมตาบอลิซึมของไกลคอลเลต (glycolate)

แบคทีเรียหลายชนิด เช่น *Pseudomonas* sp., *Azotobacter chroococcum* และ *Escherichia coli* สามารถใช้ไกลคอลเลตเป็นแหล่งคาร์บอนและพลังงาน โดยทำให้ไกลคอลเลตเปลี่ยนแปลงไปเป็นอินเตอร์มีเดียที่สำคัญคือ มาเลตและอะเซทิลโคเอนไซม์เอ สารทั้ง 2 ชนิดนี้ถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวัฏจักร TAC หรือวัฏจักรไกลออกซิเลต ในกรณีที่ไกลคอลเลตถูกออกซิไดส์อย่างสมบูรณ์ คาร์บอนของไกลคอลเลตถูกเปลี่ยนไปเป็นคาร์บอนของคาร์บอนไดออกไซด์หมด สำหรับมาเลตนอกจากเกิดการเปลี่ยนแปลงดังกล่าวแล้ว แบคทีเรียยังสามารถนำมาเลตไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ (รูปที่ 9-8)

ในกระบวนการเมตาบอลิซึม ไกลคอลเลตออกซิเดส (glycolate oxidase) ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้ไกลคอลเลตเปลี่ยนไปเป็นไกลออกซิเลต ปฏิกิริยานี้ต้องการออกซิเจนเข้ามาช่วยและเป็นปฏิกิริยาที่ไคพลังงานอิสระออกมา แบคทีเรียบางชนิด เช่น *Pseudomonas* sp. บางสปีชีส์สามารถรีดิวซ์ไกลออกซิเลตไปเป็นไกลคอลเลต โดยมีเอนไซม์ไกลออกซิเลตรีดักเตส (glyoxylate reductase) เป็นตัวเร่ง

ไกลออกซิเลตที่เกิดขึ้น 2 โมเลกุลรวมตัวกันแล้วกลายเป็นทาร์โตรนิคซิมัลดีไฮด์ ในปฏิกิริยาของไกลออกซิเลตคาร์โบไลเกส (glyoxylate carboligase) ต่อมาเอนไซม์-ทาร์โตรนิคซิมัลดีไฮด์รีดักเตส (tartronic semialdehyde reductase) เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกิริยารีดักชันของทาร์โตรนิคซิมัลดีไฮด์แล้วได้กลีเซอเรต หลังจากนั้นกลีเซอเรตถูกเปลี่ยนไปเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรต โดยมีเอนไซม์กลีเซอเรตไคเนส (glycerate kinase) เป็นตัวเร่ง และมี ATP เข้ามาช่วยด้วย 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตที่เกิดขึ้นถูกเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวิถี EMP จนกระทั่งได้ไพรูเวต หลังจากได้ไพรูเวตแล้ว ไพรูเวตถูกทำให้เปลี่ยนแปลงต่อไปดังรูปที่ 9-8 การสังเคราะห์มาเลตโดยตรงจากไกลออกซิเลต เกิดขึ้นจากการรวมตัวของไกลออกซิเลตกับอะเซทิลโคเอนไซม์เอ โดยมีเอนไซม์มาเลตซินทีเอสเป็นตัวเร่ง

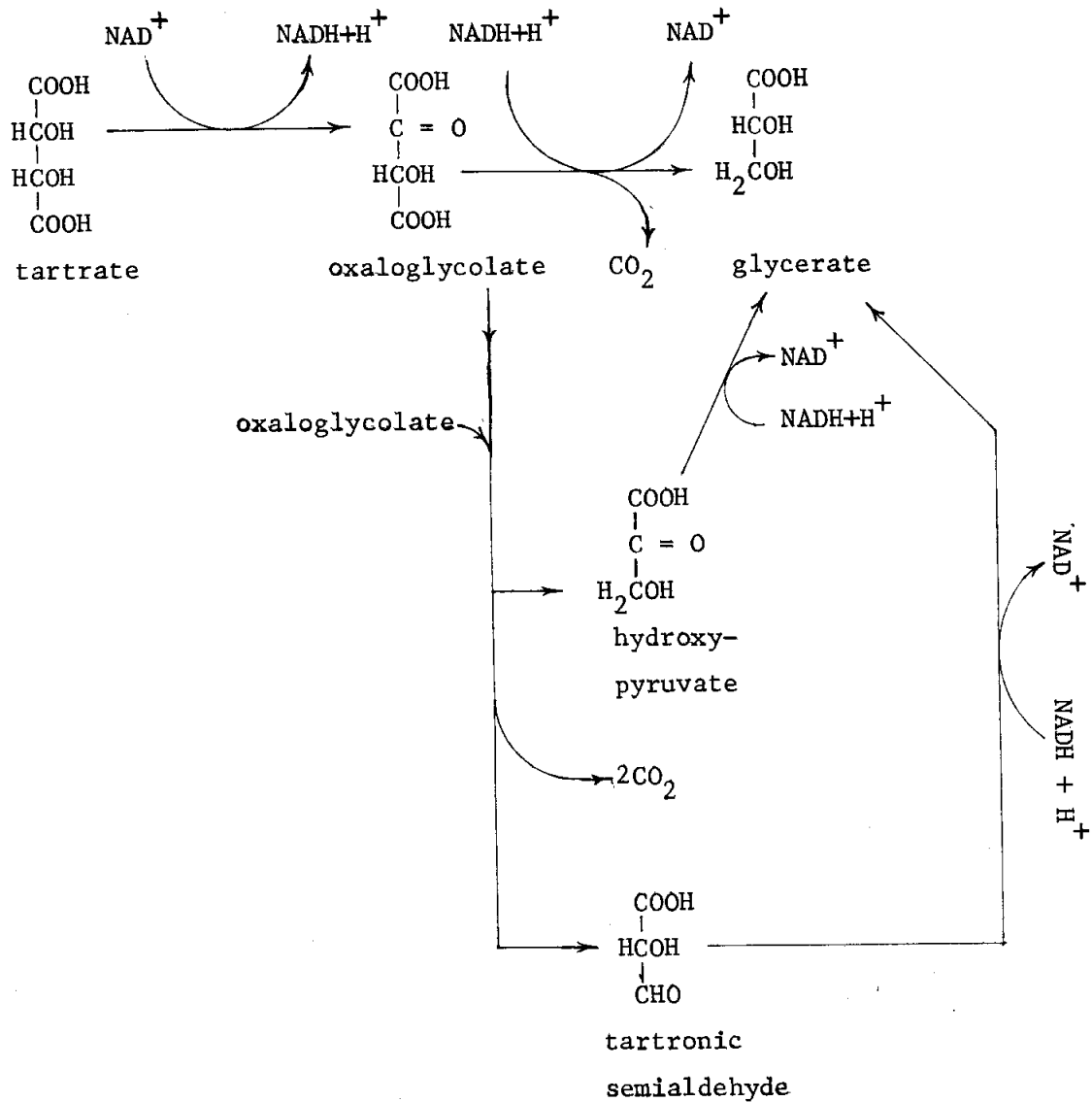


รูปที่ ๑-๘ เมตาบอลิซึมของไกลคอลเลต

เมตาบอลิซึมของทาร์เตรต (tartrate)

จากการศึกษาใช้ *Pseudomonas putida* และ *Pseudomonas acidovorans*

พบว่า แบคทีเรียทั้ง 2 ชนิดทำให้ทาร์เตรตเกิดการเปลี่ยนแปลงได้ 2 วิธี ดังรูปที่ 9-9



รูปที่ 9-9 เมตาบอลิซึมของทาร์เตรต

ในการเปลี่ยนแปลง เอ็นไซม์ทาร์เตรตดีไฮโดรจีเนส (tartrate dehydrogenase) ซึ่งมี NAD^+ เป็นโคเอ็นไซม์ ทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของทาร์เตรตแล้วได้ออกซาลิกลอเลต (oxalaloglycolate) หลังจากนั้นออกซาลิกลอเลตถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปดังนี้

1. ออกซาลิกลอเลตถูกเปลี่ยนไปเป็นกลีเซอเรตกับคาร์บอนไดออกไซด์ โดยมี เอ็นไซม์ออกซาลิกลอเลตรีดักเตส (oxalaloglycolate reductase) เป็นตัวเร่ง ปฏิกิริยานี้ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ถูกออกซิไดส์แล้วกลายเป็น NAD^+

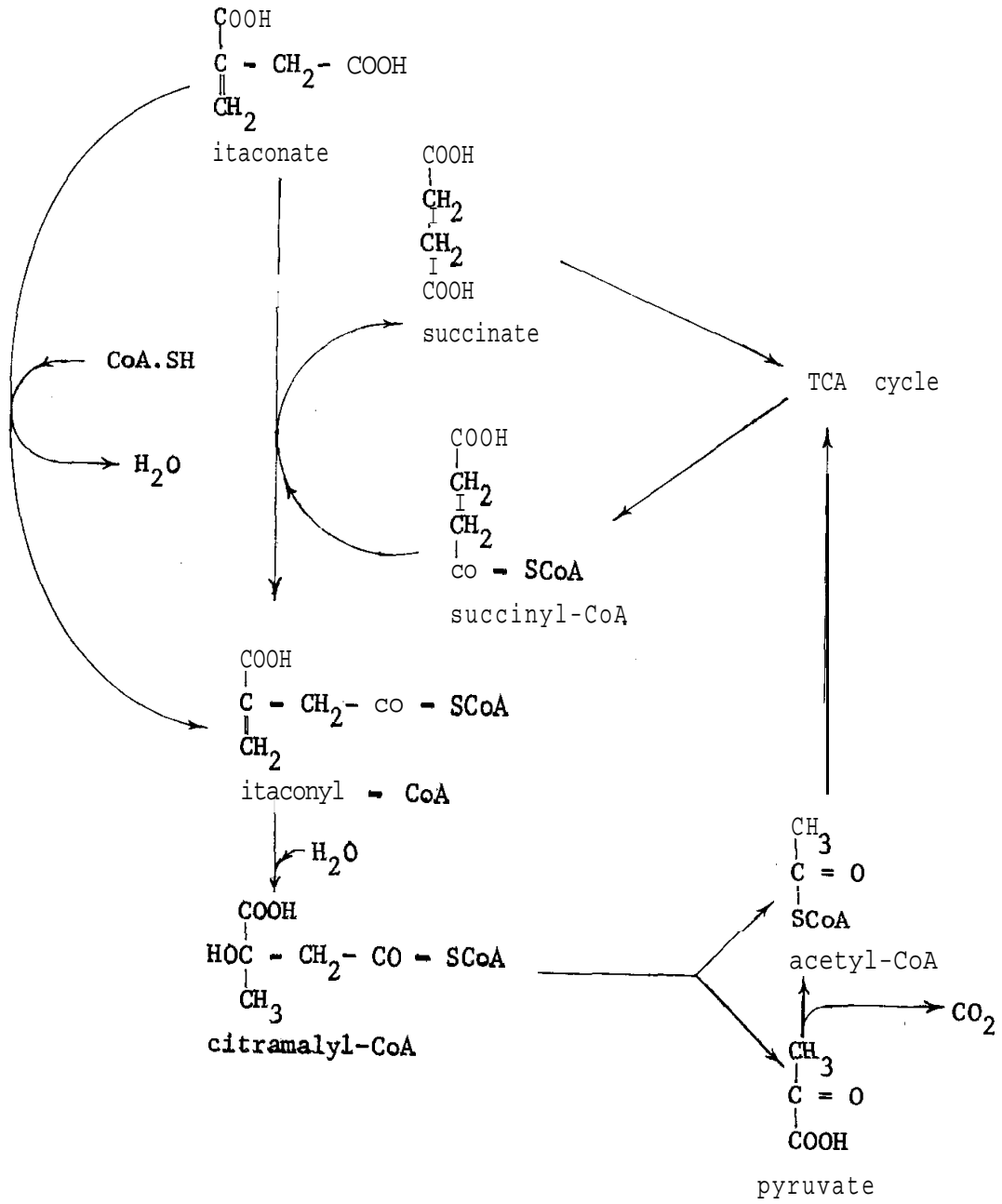
2. ออกซาลิกลอเลต 2 โมเลกุลทำปฏิกิริยากันแล้วได้คาร์บอนไดออกไซด์ ไฮดรอกซีไพรูเวต (hydroxypyruvate) และทาร์ตริกซีมิอัลดีไฮด์ ปฏิกิริยานี้ไม่มีเอ็นไซม์เป็นตัวเร่งแต่มีเอนไซม์ที่มีประจุบวกทำหน้าที่เป็นตัวเร่ง ต่อมาไฮดรอกซีไพรูเวตและทาร์ตริกซีมิอัลดีไฮด์ถูกเปลี่ยนไปเป็นกลีเซอเรต โดยมีเอ็นไซม์ไฮดรอกซีไพรูเวตรีดักเตส (hydroxypyruvate reductase) และทาร์ตริกซีมิอัลดีไฮด์รีดักเตส (tartronic semialdehyde reductase) เป็นตัวเร่งตามลำดับ

กลีเซอเรตที่ได้มาจากการเปลี่ยนแปลงทาร์เตรตในข้อ 1 และ 2 ถูกเปลี่ยนไปเป็น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรต หลังจากนั้น 3-ฟอสโฟกลีเซอเรตถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวิธี EMP และวัฏจักร TCA ตามลำดับ

เมตาบอไลต์ที่มีของอิตาโคนัต (itaconate)

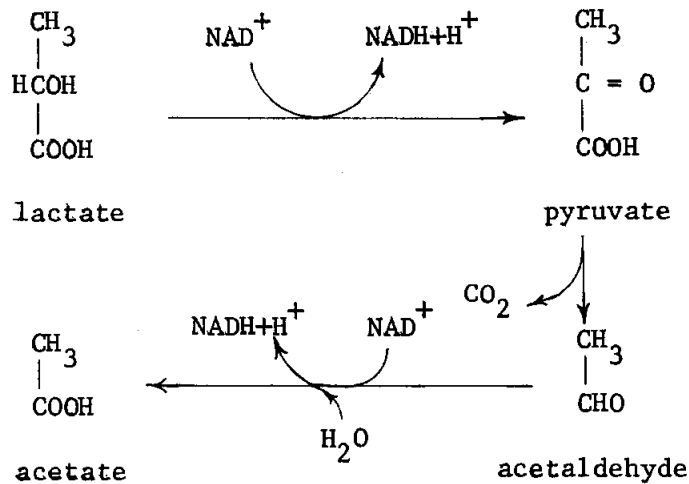
Pseudomonas sp., *Pseudomonas fluorescens* และ *Micrococcus* sp.

ทำให้อิตาโคนัตเกิดการเปลี่ยนแปลงดังรูปที่ 9-10



รูปที่ 9-10 เมตาบอลิซึมของอิตาโคเนต

เป็นตัวเร่ง ผลของปฏิกิริยาได้ไพรูเวต แลกที่เรียที่ให้การคะซิติกสามารถทำให้ไพรูเวตที่เกิดขึ้นเปลี่ยนแปลงไป เป็นกรดคะซิติกหรืออะซิเตดได้หลายแบบทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของเอ็นไซม์ที่แลกที่เรียสังเคราะห์ขึ้น จากการศึกษาพบว่า *Acetomonas suboxydans* และ *Acetobacter peroxydans* มีเอ็นไซม์ไพรูเวตดีคาร์บอกซิเลส (pyruvate decarboxylase) *Acetobacter pasteurianum* และ *Acetobacter liquefaciens* มีเอ็นไซม์ระบบไพรูเวตออกซิเดส (pyruvate oxidase system) ซึ่งในการทำงานต้องการไออะมินไพโรฟอสเฟตร่วมกับเอ็นไซม์ทั้ง 2 ชนิดนี้แต่ละชนิดทำหน้าที่เป็นตัวเร่งให้ไพรูเวต เปลี่ยนไปเป็นอะเซ็ทาลดีไฮด์กับคาร์บอนไดออกไซด์ ต่อมาอะเซ็ทาลดีไฮด์ที่เกิดขึ้นถูกเปลี่ยนไปเป็นอะซิเตด โดยมีเอ็นไซม์อัลดีไฮด์ดีไฮโดรจีเนส (aldehyde dehydrogenase) ซึ่งมี NAD^+ เป็นโคเอ็นไซม์ทำหน้าที่เป็นตัวเร่ง ดังรูปที่ 9-11

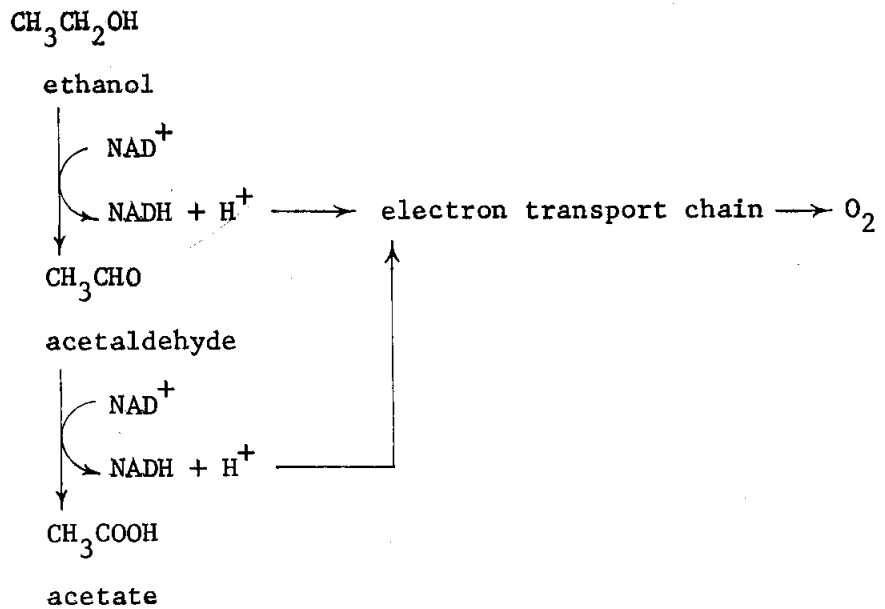


รูปที่ 9-11 เมตาบอลิซึมของแลกเตด

Acetomonas suboxydans ไม่สามารถทำให้อะซิเตดเปลี่ยนไปเป็นอะเซทิลโคเอนไซม์เอ ไม่มีวัฏจักร TCA และวัฏจักรไกลออกซิเลต ด้วยเหตุนี้อะซิเตดที่เกิดขึ้นจึงไม่ถูกเปลี่ยนแปลงต่อไป แบคทีเรียชนิดนี้ได้รับพลังงานจากปฏิกิริยาออกซิเดชันของแลคเตต ด้วยการนำ $\text{NADH} + \text{H}^+$ ที่ได้จากปฏิกิริยาออกซิเดชันของแลคเตตไปออกซิไดส์โดยส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจน ส่วน *Acetobacter peroxydans* สามารถทำให้อะซิเตดเปลี่ยนไปเป็นอะเซทิลโคเอนไซม์เอ และต่อมาทำให้อะเซทิลโคเอนไซม์เอเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA และวัฏจักรไกลออกซิเลต ผลจากการเปลี่ยนแปลงดังกล่าวทำให้แบคทีเรียชนิดนี้สามารถใช้แลคเตตเป็นทั้งแหล่งคาร์บอนและพลังงาน นอกจากนี้ *Acetobacter peroxydans* ยังสามารถใช้แลคเตตเป็นแหล่งคาร์บอน ด้วยการทำให้ไพรูเวตที่ได้จากปฏิกิริยาออกซิเดชันของแลคเตตเปลี่ยนไปเป็นฟอสโฟอินอลไพรูเวต โดยมีเอนไซม์ไพรูเวตโคโคเนส (pyruvate dikinase) เป็นตัวเร่งและมี ATP มาร่วมด้วย ต่อมาฟอสโฟอินอลไพรูเวตถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์กลูโคสโดยกระบวนการกลูโคนีโอจีนีสซึ่งเป็นวิถี EMP ที่มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ย้อนกลับแบคทีเรียที่ให้การคอะซิติกหลาย ๆ ชนิดสามารถสังเคราะห์กลูโคสโดยกระบวนการกลูโคนีโอจีนีสตามที่กล่าวมานี้

เมตาบอลิซึมของเอ็ธานอล

Acetobacter sp. และ *Acetomonas* sp. ทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของเอ็ธานอลแล้วได้อะซิเตด โดยมีเอนไซม์เอ็ธานอลดีไฮโดรจีเนส (ethanol dehydrogenase) เป็นตัวเร่งให้เอ็ธานอลเปลี่ยนไปเป็นอะเซทาลดีไฮด์ ต่อมาเอนไซม์อัลดีไฮด์ดีไฮโดรจีเนสเป็นตัวเร่งให้อะเซทาลดีไฮด์เปลี่ยนไปเป็นอะซิเตด เอนไซม์ทั้ง 2 ชนิดนี้มีโคเอนไซม์ NAD^+ ทำหน้าที่รับอิเล็กตรอน แล้วต่อมาส่งอิเล็กตรอนที่รับไว้เข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจน ดังรูปที่ 9-12



รูปที่ 9-12 เมตาบอลิซึมของเอธานอล

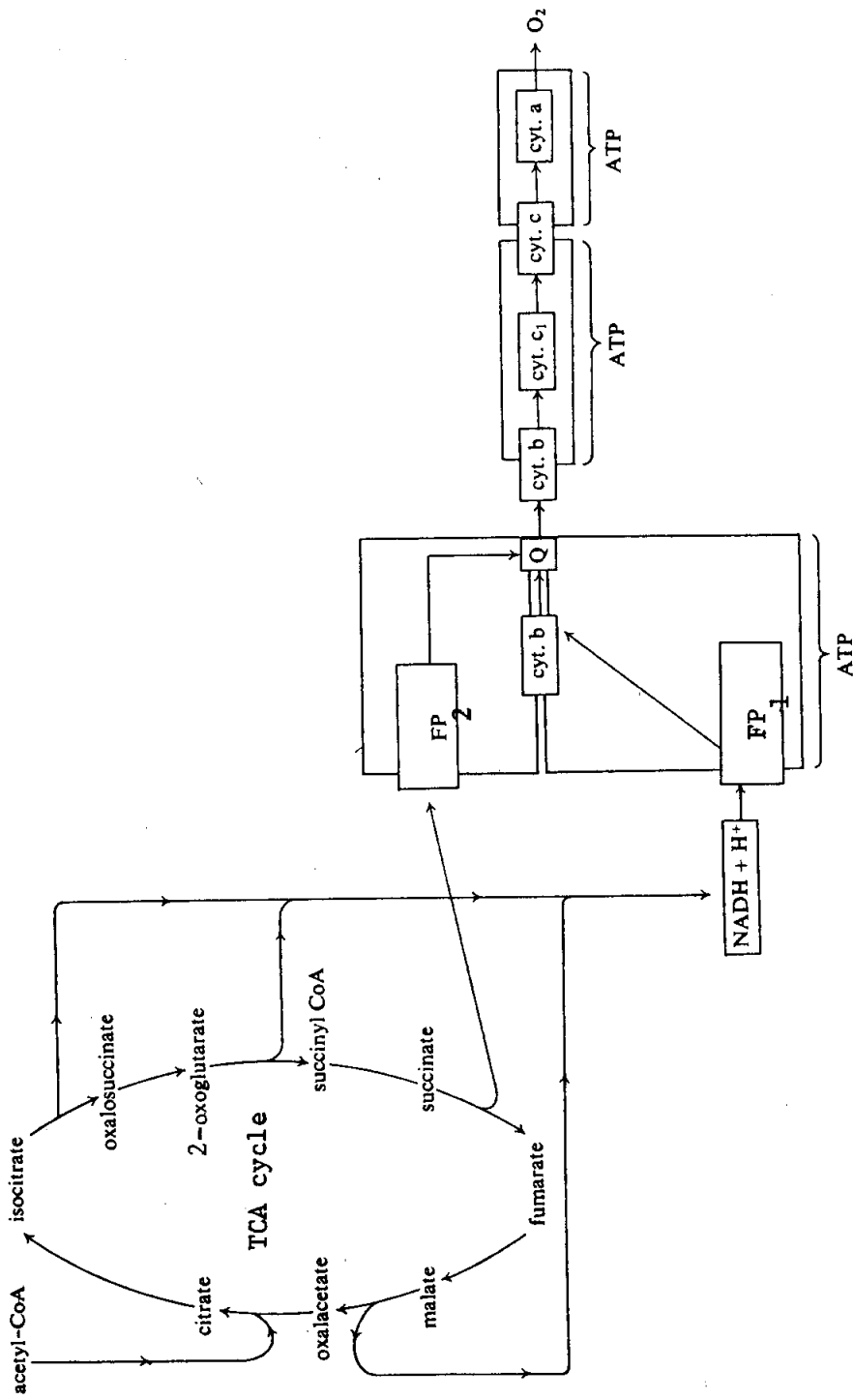
Acetobacter sp. สามารถใช้เอธานอลเป็นแหล่งคาร์บอน ดังนั้นหลังจากได้อะซิเตตแล้วจะทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของอะซิเตตต่อไป ด้วยการทำให้อะซิเตตเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA และวัฏจักรไกลออกซิเลต ในการออกซิไดส์อะซิเตตอย่างสมบูรณ์ แบคทีเรียทำให้อะซิเตตกลายเป็นคาร์บอนไดออกไซด์กับน้ำ ปฏิกิริยาออกซิเดชันของอะซิเตตนี้ถูกยับยั้งโดย $\text{NADH} + \text{H}^+$ ซึ่งจะเกิดขึ้นเมื่อสภาวะแวดล้อมที่แบคทีเรียเจริญอยู่ขาดออกซิเจน สำหรับ *Acetomonas* sp. ไม่สามารถใช้เอธานอลเป็นแหล่งคาร์บอน ดังนั้นหลังจากได้อะซิเตตแล้วไม่ทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของอะซิเตตต่อไป แต่เนื่องจากปริมาณอะซิเตตที่ได้ต่ำเมื่อเปรียบเทียบกับ *Acetobacter* sp. ดังนั้นจึงไม่นิยมนำ *Acetomonas* sp. มาใช้ในการผลิตอะซิเตตทางอุตสาหกรรม

การหายใจ

ในกระบวนการหายใจอิเล็กทรอนิกส์ที่ได้จากปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบอินทรีย์ และสารประกอบอนินทรีย์ชนิดต่าง ๆ มีโคเอ็นไซม์หรือหมู่แอกติบของเอ็นไซม์ทำหน้าที่รับ แล้วกลายเป็นโคเอ็นไซม์รูปรีดิวซ์หรือหมู่แอกติบรูปรีดิวซ์ซึ่งต่อมาถูกออกซิไดส์ด้วยการส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนหรือลูกลูโซการหายใจ โดยมีออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนขั้นสุดท้ายในสภาวะแอโรบหรือมีสารประกอบอนินทรีย์ชนิดอื่นที่ไม่ใช่ ออกซิเจนทำหน้าที่เป็นตัวรับอิเล็กตรอนขั้นสุดท้ายในสภาวะแอนแอโรบ ผลจากการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนผ่านลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนนี้ได้พลังงานอิสระจากปฏิกิริยาออกซิโดรีดักชัน แยกที่เรียกเก็บพลังงานอิสระที่เกิดขึ้นนี้ไว้ในรูป ATP

แยกที่เรียกใช้ออกซิเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอนในการส่งอิเล็กตรอนผ่านลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอน เป็นพวกแอโรบและแฟคคัลเตคียบแอนแอโรบซึ่งสามารถออกซิไดส์กรดคาร์บอกซิลิกชนิดต่าง ๆ เช่น ไพรูเวตและอะซิเตตได้อย่างสมบูรณ์ไปเป็นคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ ด้วยการทำให้กรดคาร์บอกซิลิกนั้นเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA ผลจากการเปลี่ยนแปลงทำให้คาร์บอนของกรดคาร์บอกซิลิกกลายเป็นคาร์บอนไดออกไซด์ ส่วนน้ำได้จากการที่โคเอ็นไซม์รูปรีดิวซ์หรือหมู่แอกติบรูปรีดิวซ์ที่เกิดขึ้นจากการเปลี่ยนแปลงของกรดคาร์บอกซิลิกตามวัฏจักร TCA ถูกออกซิไดส์โดยส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจน (รูปที่ 9-13) ทำให้ออกซิเจนถูกรีดิวซ์กลายเป็นน้ำ ในการรีดิวซ์นี้ อิเล็กตรอนที่ส่งเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอน 1 คู่ รีดิวซ์ออกซิเจนได้ 1 อะตอม

แยกที่เรียกใช้สารประกอบอนินทรีย์ชนิดอื่นที่ไม่ใช่ ออกซิเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอนในการส่งอิเล็กตรอนผ่านลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอน เป็นพวกแอนแอโรบและแฟคคัลเตคียบแอนแอโรบที่เจริญในสภาวะแอนแอโรบ แยกที่เรียกซึ่งมีคุณสมบัติดังกล่าวนี้แบ่งออกได้เป็น 3 พวกคือ พวกที่ 1 ใช้สารประกอบอนินทรีย์กำมะถัน เช่น ซัลเฟต ไธโอซัลเฟต ซัลไฟด์ ไฮโปซัลไฟด์



รูปที่ 9-13 ความสัมพันธ์ระหว่างวัฏจักร TCA และลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนของเคมีโมออกใน-
โพรทิสต์แคคทีเรียบางชนิด

(hyposulfite) และธาตุกำมะถันเป็นตัวรับอิเล็กตรอน แมคทีเรียที่ใช้สารประกอบอนินทรีย์กำมะถันเป็นตัวรับอิเล็กตรอนนี้เป็นพวกอ้อพลิเกดแอนแอโรบ พวกที่ 2 ใช้สารประกอบอนินทรีย์ไนโตรเจน เช่น ไนเตรต ไนไตรต์ ไนตริกออกไซด์เป็นตัวรับอิเล็กตรอน แมคทีเรียที่ใช้สารประกอบอนินทรีย์ไนโตรเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอนนี้เป็นพวกแฟคคิลเดตีบแอนแอโรบ พวกที่ 3 ใช้คาร์บอนไดออกไซด์เป็นตัวรับอิเล็กตรอนซึ่งเป็นแมคทีเรียพวกอ้อพลิเกดแอนแอโรบที่เรียกกันโดยทั่ว ๆ ไปว่า มีเทนแมคทีเรีย

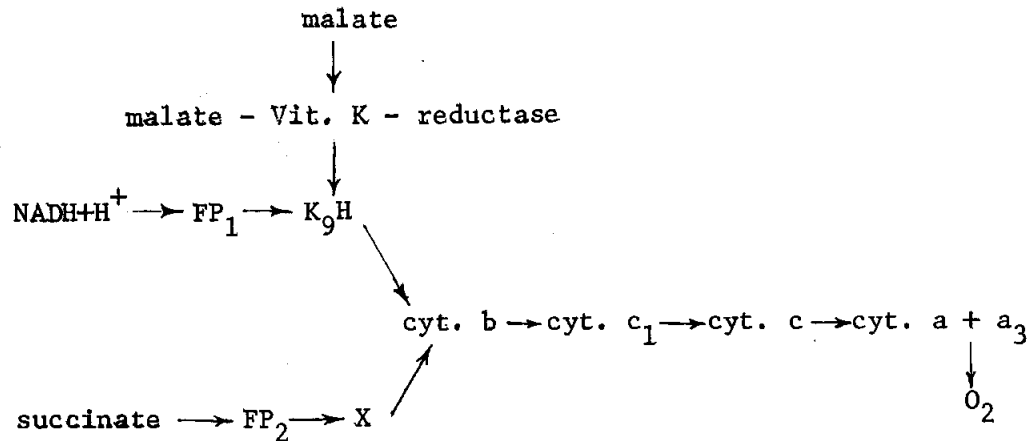
การขนส่งอิเล็กตรอน ลูกลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนประกอบด้วยฟลาโวโปรตีน

(flavoprotein, FP) ชนิดต่าง ๆ โคเอ็นไซม์คิว (coenzyme Q) และไซโตโครม (cytochrome) หลายชนิด ดังรูปที่ 9-13 องค์ประกอบของลูกลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนดังกล่าวอาจจะแตกต่างกันตามชนิดของแมคทีเรียและชนิดของสารที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน ด้วยเหตุนี้วิธีสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจจึงอาจจะแตกต่างกันตามชนิดของแมคทีเรียและชนิดของสารที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนดังตัวอย่างต่อไปนี้

1. *Mycobacterium phlei* วิธีสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจ

3 วิธี ดังรูปที่ 9-14 สารซึ่งทำหน้าที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนมี 3 ชนิดคือ หมู่แอกซีบของเอ็นไซม์ซัคซิเนตดีไฮโดรจีเนส มาเลตและ $\text{NADH}+\text{H}^+$ ในการส่งอิเล็กตรอนจากสารทั้ง 3 ชนิดผ่านลูกลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนนี้ วิธีสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนแตกต่างกันในระยะแรกแต่ในระยะหลังซึ่งเป็นระยะที่ผ่านไซโตโครมชนิดต่าง ๆ ไปยังออกซิเจนนั้นเหมือนกัน $\text{NADH}+\text{H}^+$ และหมู่แอกซีบของเอ็นไซม์ซัคซิเนตดีไฮโดรจีเนสส่งอิเล็กตรอนให้แก่ฟลาโวโปรตีนซึ่งเป็นเอ็นไซม์ที่เร่งปฏิกิริยาออกซิโดคักชั่นที่มี FAD^+ เป็นโคเอ็นไซม์เป็นอันดับแรก ต่อมาฟลาโวโปรตีนที่รับอิเล็กตรอนจาก $\text{NADH}+\text{H}^+$ ส่งอิเล็กตรอนที่รับนั้นไปยังเนฟโทควิโนน (naphthoquinone, K_9H) ไซโตโครมชนิดต่าง ๆ และออกซิเจนตามลำดับ ส่วนฟลาโวโปรตีนที่รับอิเล็กตรอนจากหมู่แอกซีบของเอ็นไซม์ซัคซิเนตดีไฮโดรจีเนสส่งอิเล็กตรอนนั้นไปยังสารที่ไวต่อแสงซึ่งในปัจจุบันยังไม่ทราบแน่ชัดว่าเป็นสารอะไร (X) ไซโตโครมชนิดต่าง ๆ และออกซิเจนตามลำดับ สำหรับมาเลตส่งอิเล็กตรอนให้แก่มาเลตวิตะมิน เครีดักเตส (malate-vitamin K reductase) เป็นอันดับแรก

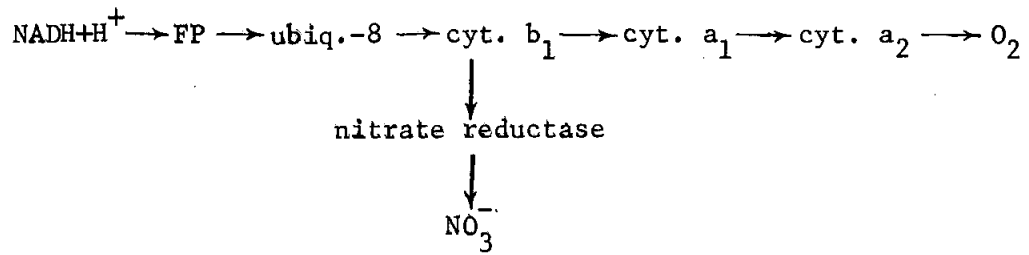
ต่อมาเมื่อเลดวิตะมินเครีตักเคสที่รับอิเล็กตรอนส่งอิเล็กตรอนที่รับนั้นไปยังเนฟโทควิโนน ไซโตโครมชนิดต่าง ๆ และออกซิเจนตามลำดับ (รูปที่ 9-14) ในกรณีที่ $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ทำหน้าที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ส่งอิเล็กตรอนให้แก่ NAD^+ ทำให้ NAD^+ กลายเป็น $\text{NADH} + \text{H}^+$ แล้วถูกออกซิไดส์ต่อไป



รูปที่ 9-14 วิธี การขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจของ
Mycobacterium phlei

2. *Aerobacter aerogenes* และ *Escherichia coli* *Aerobacter aerogenes* มีวิธีสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจ 2 วิธี ดังรูปที่ 9-15 เมื่อแบคทีเรียเจริญในสภาวะแอโรบิอิเล็กตรอนจาก $\text{NADH} + \text{H}^+$ ถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจน โดยผ่านสารต่าง ๆ ที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนคือ ฟลาโวโปรตีน ยูบิควิโนน-8 (ubiquinone-8) ไซโตโครมบี, ไซโตโครมเอ, และไซโตโครมเอ₂ ตามลำดับ แต่เมื่อแบคทีเรียเจริญในสภาวะแอสแอโรบิอิเล็กตรอนจาก $\text{NADH} + \text{H}^+$ ถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังไนเตรด โดยผ่านสารต่าง ๆ ที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การ

ขนส่งอิเล็กตรอนคือ ฟลาโวโปรตีน ยูบิควิโนน-8 และไซโตโครมบี₁ ตามลำดับ



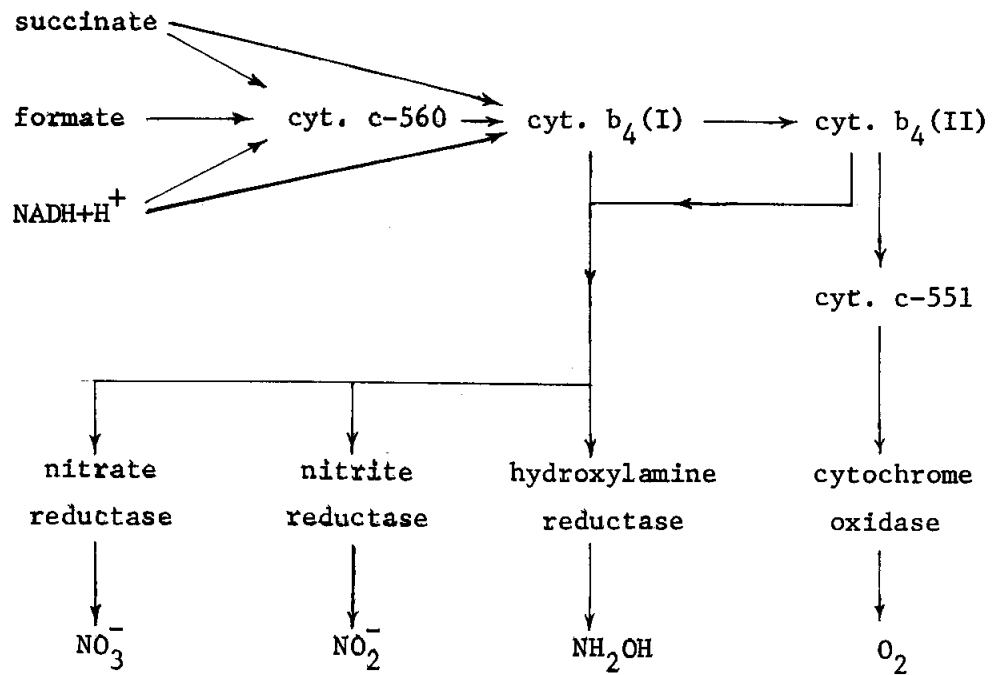
รูปที่ 9-15 วิธีการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจของ
Aerobacter aerogenes

สำหรับ *Escherichia coli* มีวิธีการสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจเมื่อเจริญในสภาวะแอโรบและแอนแอโรบเหมือนกับ *Aerobacter aerogenes* แต่มีข้อแตกต่างกันคือ องค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนของ *Escherichia coli* ไม่มีไซโตโครมเอ₁

3. *Pseudomonas aeruginosa* และ *Micrococcus denitrificans*

แบคทีเรียทั้ง 2 ชนิดนี้มีวิธีการสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจเหมือนกัน ดังรูปที่ 9-16 เมื่อแบคทีเรียเจริญในสภาวะแอโรบ อิเล็กตรอนที่ออกจากสับสเตรตถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจน โดยผ่านสารต่าง ๆ ที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนคือ ไซโตโครมซี-560 ไซโตโครมบี₄(I) ไซโตโครมบี₄(II) ไซโตโครมซี-551 และไซโตโครมเอ ตามลำดับ ไซโตโครมเอนี้อาจจะเรียกอีกอย่างหนึ่งได้ว่า ไซโตโครมออกซิเดส (cytochrome oxidase) แต่เมื่อแบคทีเรียเจริญในสภาวะแอนแอโรบ อิเล็กตรอนที่ออกจากสับสเตรตถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังสารประกอบอนินทรีย์ชนิดต่าง ๆ โดยผ่านสารที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนคือ ไซโตโครมซี-560 และไซโตโครมบี₄(I) ตามลำดับ ในการขนส่งอิเล็กตรอนแบบนี้พบว่า เมื่อ *Micrococcus* sp. ใช้ไนเตรตเป็นตัวรับอิเล็กตรอนที่ถูกส่งผ่านลูกโซ่

การขนส่งอิเล็กตรอน ในเครตอกรีทิวซ์ไปเป็นแก๊สไนโตรเจน (N_2)

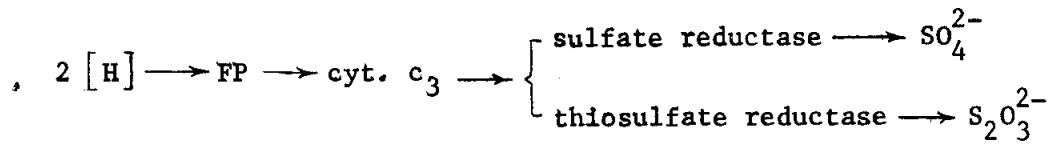


รูปที่ 9-16 วิธีิการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจของ

Pseudomonas aeruginosa และ *Micrococcus denitrificans*

4. *Desulfotomaculum nigrificans* มีวิธีสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจดังรูปที่ 9-17 อิเล็กตรอนที่ได้จากปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบอินทรีย์หรือสารประกอบอนินทรีย์มีหมู่แอกติบของเอ็นไซม์ทำหน้าที่รับ หลังจากนั้นหมู่แอกติบของเอ็นไซม์ที่รับอิเล็กตรอนส่งอิเล็กตรอนที่รับไว้เข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนตรงฟลาโวโปรตีน ต่อมาฟลาโวโปรตีนส่งอิเล็กตรอนที่รับนั้นไปยังไซโตโครม₃ และสารประกอบอนินทรีย์กำมะถันตามลำดับ

สารประกอบอนินทรีย์กำมะถันซึ่งทำหน้าที่รับอิเล็กตรอนนี้ คือ ซัลเฟตและไฮโอซัลเฟตซึ่งถูกรีดิวซ์ไปเป็นซัลไฟด์

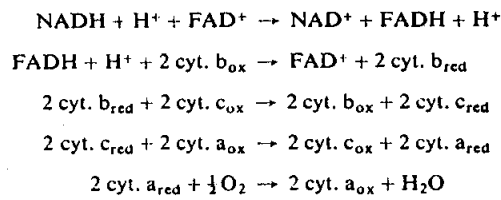


รูปที่ 9-17 วิธีกำรขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจของ

Desulfotomaculum nigrificans

การขนส่งอิเล็กตรอนผ่านสารต่าง ๆ ที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนนี้มีเอ็นไซม์หลายชนิดเป็นตัวเร่ง สารที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนซึ่งทำหน้าที่รับอิเล็กตรอนต้องอยู่ในรูปออกซิไดส์และเมื่อรับอิเล็กตรอนแล้วกลายเป็นรูปรีดิวซ์ ส่วนสารที่เป็นองค์ประกอบของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนซึ่งให้อิเล็กตรอนเปลี่ยนจากรูปรีดิวซ์ไปเป็นรูปออกซิไดส์ไฮโดโคโรมชนิดต่าง ๆ ทำหน้าที่ขนส่งอิเล็กตรอนได้ครั้งละ 1 อิเล็กตรอน ในขณะที่ NAD^+ FAD^+ และฟลาโวโปรตีนทำหน้าที่ขนส่งอิเล็กตรอนได้ครั้งละ 2 อิเล็กตรอน ดังนั้นไฮโดโคโรมแต่ละชนิดจึงต้องทำงานเป็น 2 เท่าในปฏิกิริยาออกซิเดชันของ $\text{NADH}+\text{H}^+$ และ $\text{FADH}+\text{H}^+$

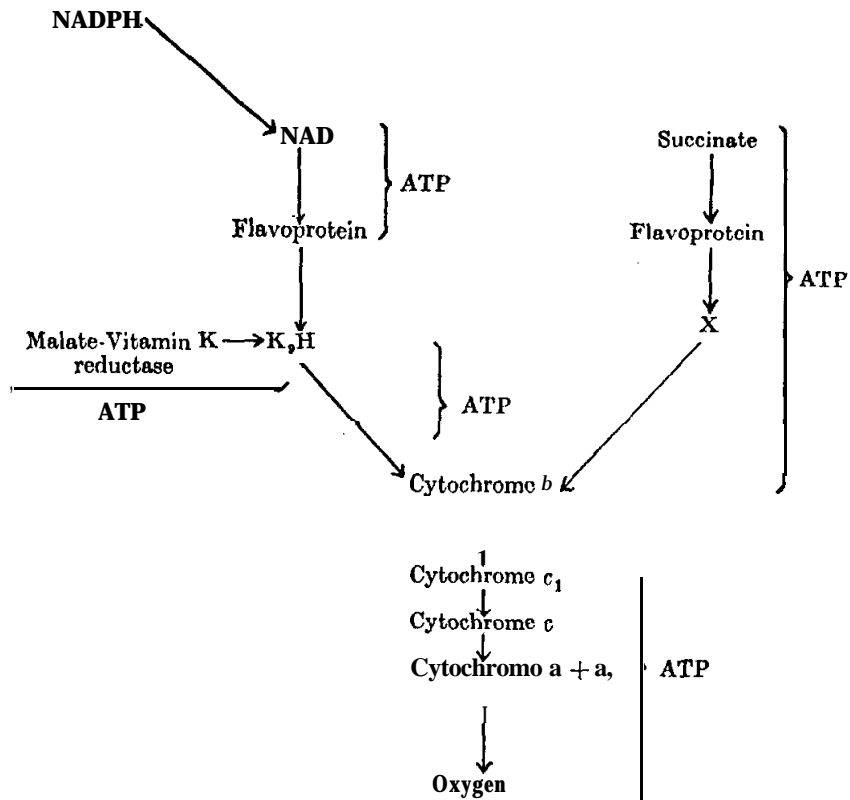
ดังรูปที่ 9-18 ไฮโดโคโรมบีเป็นไฮโดโคโรมซึ่งทำหน้าที่รับอิเล็กตรอนจากฟลาโวโปรตีนรูปรีดิวซ์หรือ $\text{FADH}+\text{H}^+$ แล้วส่งอิเล็กตรอนที่รับไว้ไปยังไฮโดโคโรมซีและไฮโดโคโรมเอตามลำดับ ต่อมาไฮโดโคโรมเอซึ่งเป็นส่วนสุดท้ายของลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนส่งอิเล็กตรอนที่รับไว้ไปยังออกซิเจนในสภาวะแอโรบ



รูปที่ 9-18 ลำดับปฏิกิริยาออกซิโดรีดักชันในลูกโซ่การขนส่ง
อิเล็กตรอน

ออกซิเดทีฟฟอสโฟรีเลชัน การขนส่งอิเล็กตรอนผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนตามที่
ได้กล่าวมาแล้วได้พลังงานอิสระ แยกที่เรียกเก็บพลังงานอิสระที่เกิดขึ้นด้วยการนำไปใช้ในการ
สังเคราะห์ ATP จาก ADP และอนินทรีย์ฟอสเฟตโดยกระบวนการที่เรียกว่า ออกซิเดทีฟฟอสโฟ-
ริเลชัน

อิเล็กตรอน 1 คู่ที่ส่งเข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนทำให้เกิดพลังงานอิสระหรือ
ปริมาณ ATP แตกต่างกัน ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของสารที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน
และชนิดของสารซึ่งทำหน้าที่รับอิเล็กตรอนที่ถูกส่งผ่านมาจากลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอน จากการ
ศึกษาโดยใช้ *Mycobacterium phlei* พบว่า เมื่ออิเล็กตรอน 1 คู่จาก $\text{NADH} + \text{H}^+$ หมู่แอคทีฟ
ของเอ็นไซม์ซัคซิเนตดีไฮโดรจีเนสและมาเลตถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปรีดิวซ์ออกซิเจน
1 อะตอมสามารถสังเคราะห์ ATP ได้ 3 โมเลกุล 2 โมเลกุลและ 1 โมเลกุลตามลำดับ
ดังรูปที่ 9-19 และจากการศึกษาโดยใช้แบคทีเรียพวกแฟคคิลเดคิบแอนแอโรบหลายชนิดพบว่า
เมื่ออิเล็กตรอน 1 คู่จาก $\text{NADH} + \text{H}^+$ ถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปรีดิวซ์ออกซิเจน 1 อะตอม



รูปที่ 9-19 ปริมาณ ATP ที่ได้ในกระบวนการหายใจของ *Mycobacterium phlei*

สามารถสังเคราะห์ ATP ได้ 3 โมเลกุล แต่เมื่ออิเล็กตรอน 1 คู่จาก $\text{NADH}+\text{H}^+$ ถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปรีดิวซ์ไนเตรต 1 โมเลกุล สามารถสังเคราะห์ ATP ได้ 2 โมเลกุล

ปริมาณ ATP ที่แบคทีเรียได้รับจากการส่งอิเล็กตรอนผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนจะน้อยกว่าทฤษฎีเสมอ ทั้งนี้เนื่องจากพลังงานอิสระบางส่วนสูญหายไป ดังจะเห็นว่าอิเล็กตรอน 1 คู่จาก $\text{NADH}+\text{H}^+$ ถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปรีดิวซ์ออกซิเจน 1 อะตอมได้พลังงานอิสระ 52,000 แคลอรี ในการสังเคราะห์ ATP 1 โมเลกุลต้องการพลังงานอิสระ 7,000 แคลอรี

แต่เนื่องจากอิเล็กตรอน 1 คู่จาก $\text{NADH} + \text{H}^+$ ที่ถูกส่งผ่านลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนไปรีดิวซ์-ออกซิเจน 1 อะตอมให้ ATP 3 โมเลกุล ดังนั้นแมคทีเรียจึงเก็บพลังงานอิสระไว้ได้เท่ากับ $3 \times 7,000$ แคลอรีหรือประมาณ 40%ของพลังงานอิสระที่เกิดขึ้นทั้งหมด

สรุปเนื้อหาสำคัญ

1. เค็มโมออกแกโนโทรฟิกแบคทีเรียและเค็มโมไลโอโทรฟิกแบคทีเรียที่มีคุณสมบัติ เป็นพวกแพคคัล-เตดียบอโตโทรฟหรือไมโซโทรฟสามารถใช้กรดคาร์บอกซิลิก เป็นแหล่งคาร์บอนและพลังงาน ในสภาวะแอโรบหรือแอนแอโรบ ส่วนแบคทีเรียที่ให้กรดอะซิติกสามารถใช้เอ็ธานอล เป็น แหล่งพลังงานหรือ เป็นทั้งแหล่งคาร์บอนและพลังงานในสภาวะแอโรบ
2. แบคทีเรียทำให้กรดคาร์บอกซิลิกเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวัฏจักร TCA เมื่อต้องการพลังงาน และไม่ต้องใช้กรดคาร์บอกซิลิกนั้น เป็นแหล่งคาร์บอนสำหรับการสังเคราะห์สารซึ่ง เป็นส่วน ประกอบของ เซลล์
3. แบคทีเรียทำให้กรดคาร์บอกซิลิกเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวัฏจักร TCA ได้เฉพาะเมื่อเจริญใน สภาวะแอโรบ ส่วนในสภาวะแอนแอโรบบัคทีเรียทำให้กรดคาร์บอกซิลิก เกิดการเปลี่ยนแปลง แบบไม่เป็นวัฏจักรซึ่งมีวิถีในการ เปลี่ยนแปลงแตกต่างกันตามชนิดของแบคทีเรีย
4. ในการเปลี่ยนแปลงกรดคาร์บอกซิลิกตามวัฏจักร TCA แบคทีเรียทำให้กรดคาร์บอกซิลิก เปลี่ยนไป เป็นอะเซ็ทิลโคเอนไซม์เอ ต่อมาทำให้อะเซ็ทิลโคเอนไซม์เอเปลี่ยนแปลงต่อไป ตามวัฏจักร TCA ซึ่งมีปฏิกิริยาเกิดขึ้นทั้งหมด 10 ปฏิกิริยา (รูปที่ 9-3) ผลจากการเปลี่ยน-แปลงอะเซ็ทิลโคเอนไซม์เอตามวัฏจักร TCA ดังกล่าว ทำให้คาร์บอนอะตอมของอะเซ็ทิล-โคเอนไซม์เอกลายเป็นคาร์บอนอะตอมของคาร์บอนไดออกไซด์หมด ได้ ATP ออกมา โดยตรง ได้ ATP จากการส่งอิเล็กตรอนที่เกิดจากปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารต่าง ๆ เข้าสู่ ลูกโซ่การขนส่งอิเล็กตรอนและได้อินเตอร์มีเดียตของวัฏจักรซึ่งเป็นกรดโคคาร์บอกซิลิกที่ แบคทีเรียสามารถนำไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์
5. การเปลี่ยนแปลงกรดคาร์บอกซิลิกตามวัฏจักร TCA ถูกควบคุมโดยปริมาณ ATP ปริมาณ $\text{NADH}+\text{H}^+$ และปริมาณกรดโคคาร์บอกซิลิกซึ่งเป็นอินเตอร์มีเดียตของวัฏจักร TCA
6. เมื่อแบคทีเรีนำกรดโคคาร์บอกซิลิกซึ่งเป็นอินเตอร์มีเดียตของวัฏจักร TCA ไปใช้สำหรับการ สังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ แบคทีเรียจะสังเคราะห์กรดโคคาร์บอกซิลิกขึ้น มาทดแทน เพื่อทำให้การเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA ยังคงดำเนินต่อไปได้ ด้วยการoring

คาร์บอนไดออกไซด์จากอากาศมาทำปฏิกิริยากับโพรวูเวตหรือฟอสโฟอินอลโพรวูเวตโดยมีเอ็นไซม์เป็นตัวเร่ง

7. แคมป์เรียทำให้กรดคาร์บอกซิลิกเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักรไกลออกซิเลต เมื่อได้รับพลังงานอย่างเพียงพอและต้องการใช้กรดคาร์บอกซิลิกนั้นเป็นแหล่งคาร์บอนสำหรับการสังเคราะห์ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์
8. การเปลี่ยนแปลงกรดคาร์บอกซิลิกตามวัฏจักรไกลออกซิเลต มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ในการเปลี่ยนแปลงเหมือนกับเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักร TCA ยกเว้นปฏิกิริยาที่ทำให้ไอโซซิเตรดกลายเป็นมาเลต ในวัฏจักรไกลออกซิเลตมีเอ็นไซม์ไอโซซิเตรดไลเอสและเอ็นไซม์มาเลตซินดีเอสเป็นตัวเร่ง ส่วนในวัฏจักร TCA มีเอ็นไซม์ชนิดอื่น ๆ 5 ชนิดทำหน้าที่เป็นตัวเร่ง
9. เอ็นไซม์ไอโซซิเตรดไลเอสและเอ็นไซม์มาเลตซินดีเอสเป็นเอ็นไซม์สำคัญของวัฏจักรไกลออกซิเลต ทั้งนี้เนื่องจากเป็นตัวเร่งให้เกิดกรดไตรคาร์บอกซิลิกซึ่งคาร์บอน 2 อะตอมได้มาจากอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ
10. เมื่อแคมป์เรียนำกรดไตรคาร์บอกซิลิกซึ่งเป็นอินเตอร์มีเดียตของวัฏจักรไกลออกซิเลตไปใช้สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์ แคมป์เรียจะสังเคราะห์กรดไตรคาร์บอกซิลิกขึ้นมาทดแทน เพื่อทำให้การเปลี่ยนแปลงตามวัฏจักรไกลออกซิเลตยังคงดำเนินต่อไปได้ โดยมีปฏิกิริยาในการสังเคราะห์ที่เหมือนกับการสังเคราะห์กรดไตรคาร์บอกซิลิกขึ้นมาทดแทนในวัฏจักร TCA
11. แคมป์เรียทำให้ซิเตรตเกิดการเปลี่ยนแปลงได้ 2 วิธี ซึ่งเรียกว่า วิธีแอสโตรบิกและวิธีเฟอร์แมนเดติบ วิธีแอสโตรบิกเกิดขึ้นเมื่อสภาวะแวดล้อมที่แคมป์เรียเจริญอยู่ไม่มีไซโตเคียม ส่วนวิธีเฟอร์แมนเดติบเกิดขึ้นเมื่อสภาวะแวดล้อมที่แคมป์เรียเจริญอยู่มีไซโตเคียม ผลจากการเปลี่ยนแปลงทั้ง 2 วิธีได้โพรวูเวตซึ่งถูกนำไปใช้ในการสังเคราะห์กลูโคสโดยกระบวนการกลูโคเนโอเจนิซิสซึ่งเป็นวิธี EMP ที่มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ย้อนกลับ

12. แบคทีเรียทำให้ไกลคอเลตเปลี่ยนแปลงไปเป็นอินเตอรัมีเดียตสำคัญ 2 ชนิดคือ มาเลตและอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ สารทั้ง 2 ชนิดนี้ถูกเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวัฏจักร TCA สำหรับมาเลต นอกจากเกิดการเปลี่ยนแปลงดังกล่าวแล้ว แบคทีเรียยังนำไปใช้เป็นพรีเคอร์เซอร์สำหรับการสังเคราะห์สารซึ่งเป็นส่วนประกอบของเซลล์
13. แบคทีเรียทำให้ทาร์เตรตและอิตาโคนเตเปลี่ยนแปลงไปเป็นอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอซึ่งถูกทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงต่อไปตามวัฏจักร TCA
14. แบคทีเรียที่ให้กรดอะซิติกสามารถทำให้แลคเตตและเอธานอลเปลี่ยนแปลงไปเป็นอะซิเตต หลังจากได้อะซิเตตแล้ว *Acetobacter* sp. สามารถทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของอะซิเตตต่อไป ในการออกซิไดส์อะซิเตตอย่างสมบูรณ์อะซิเตตกลายเป็นไปคาร์บอนไดออกไซด์กับน้ำ ส่วน *Acetomonas* sp. ไม่สามารถทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชันของอะซิเตตต่อไป ทั้งนี้เนื่องจากไม่สามารถทำให้อะซิเตตเปลี่ยนไปเป็นอะเซทิลโคเอ็นไซม์เอ ไม่มีวัฏจักร TCA และวัฏจักรไกลออกซิเลต
15. แบคทีเรียที่ให้กรดอะซิติกส่วนใหญ่สามารถสังเคราะห์กลูโคสโดยกระบวนการกลูโคนोजินิซิสด้วยการทำให้สับสเตรต เช่น แลคเตตเปลี่ยนไปเป็นไพรูเวต ต่อมาทำให้ไพรูเวตที่เกิดขึ้นเปลี่ยนแปลงตามวิถี EMP ที่มีปฏิกิริยาต่าง ๆ ย้อนกลับ
16. ในกระบวนการหายใจ อิเล็กตรอนที่ได้จากปฏิกิริยาออกซิเดชันของสารประกอบอินทรีย์และสารประกอบอนินทรีย์ต่าง ๆ มีโคเอ็นไซม์หรือหมู่แอกติบของเอ็นไซม์ทำหน้าที่รับ แล้วส่งอิเล็กตรอนที่รับไว้ เข้าสู่ลูกลักไซ์การขนส่งอิเล็กตรอนไปยังออกซิเจนในสภาวะแอโรบหรือไปยังสารประกอบอนินทรีย์ชนิดอื่น ๆ ที่ไม่ใช่ ออกซิเจนในสภาวะแอนแอโรบ
17. องค์ประกอบของลูกลักไซ์การขนส่งอิเล็กตรอนประกอบด้วยสารหลายชนิดซึ่งอาจจะแตกต่างกันตามชนิดของแบคทีเรียและชนิดของสารที่ส่งอิเล็กตรอน เข้าสู่ลูกลักไซ์การขนส่งอิเล็กตรอนด้วยเหตุนี้วิธีสำหรับการขนส่งอิเล็กตรอนในกระบวนการหายใจจึงอาจจะแตกต่างกันตามชนิด

ของแมคทีเรียและชนิดของสารที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอน (ดูหัวข้อ การขนส่งอิเล็กตรอน)

18. ในแมคทีเรียแต่ละชนิด อิเล็กตรอน 1 คู่ที่ถูกส่งเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนทำให้เกิดพลังงานอิสระหรือปริมาณ ATP แตกต่างกัน ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับชนิดของสารที่ส่งอิเล็กตรอนเข้าสู่ลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอนและชนิดของสารซึ่งทำหน้าที่รับอิเล็กตรอนที่ถูกส่งผ่านมาจากลูกลูโซการขนส่งอิเล็กตรอน