104 101 หลักชีววิทยา 1

ตอน เคมีแห่งชีวิต

เซลล์และพลังงาน

ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. พาณี วรรณนิธิกุล
สาขาวิชาชีววิทยา สำนักวิชาวิทยาศาสตร์
มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีสุรนารี
ปีการศึกษา 2549

สารบัญ

หน้า

บทที่ 1	เคมีเบื้องต้นและโมเลกุลของชีวิต	1
บทที่ 2	โครงสร้างและหน้าที่ของเซลล์	23
บทที่ 3	การขนส่งของเซลล์	44
บทที่ 4	พลังงานและเซลล์	51
บทที่ 5	การสังเคราะห์แสง	64
บทที่ 6	ไกลโคไลซิสและการหายใจ	80

บทที่ 1
เคมีเบื้องต้นและโมเลกุลของชีวิต
(The Basic Chemistry and Molecules of Life)

เคมีเบื้องต้นของชีวิต

ในการที่จะเข้าใจโครงสร้างและหน้าที่ของสิ่งมีชีวิต จะต้องเข้าใจถึงพื้นฐานของอะตอม (atom) และโมเลกุล (molecule) ซึ่งเป็นส่วนประกอบของสิ่งมีชีวิต และอะตอมและโมเลกุลเหล่านี้ทำปฏิกิริยากันอย่างไรจึงทำให้สิ่งมีชีวิตสามารถเจริญเติบโต เคลื่อนที่ และทำสิ่งอื่นๆได้ การสังเคราะห์แสงเปลี่ยนพลังงานแสงให้เป็นพลังงานของโมเลกุลน้ำตาลได้อย่างไร? เซลล์ประสาทในสมองติดต่อกับเซลล์อื่นๆได้อย่างไร? อะไรทำให้เกิดมะเร็ง? ฝนกรด (acid rain) คืออะไร? ทำไมจึงเป็นอันตรายต่อสิ่งมีชีวิตในน้ำจืด?

สสารและพลังงาน (Matter and Energy)

สิ่งมีชีวิตประกอบด้วยสสารและพลังงาน สำหรับปฏิกิริยาทางเคมีที่เกิดขึ้นภายในสิ่งมีชีวิตแล้วเราสามารถแยกสสารและพลังงานออกจากกันได้อย่างชัดเจน

สสาร คือ วัตถุทางกายภาพ (physical material) ของจักรวาล

พลังงาน คือ ความสามารถในการทำงาน โดยทั่วไปหมายถึง พลังงานที่ใช้ในการเคลื่อนสสารจากที่หนึ่งไปยังอีกที่หนึ่ง

โครงสร้างของสสาร

ธาตุ (Element) เป็นธาตุที่ไม่สามารถแยกออกโดยวิธีการทางเคมีธรรมดาให้เป็นธาตุที่เล็กลงไปได้อีก มีคุณสมบัติพิเศษ เป็นโครงร่างของทั้งสิ่งมีชีวิตและไม่มีชีวิต ธาตุที่เกิดในธรรมชาติมี 92 ชนิด และเป็นธาตุสังเคราะห์ 18 ชนิดหรือมากกว่านั้น ธาตุเหล่านี้ถูกจัดเข้าในตารางเรียกว่า **ตารางธาตุ** (periodic table) (รูปที่ 1.1)

ธาตุที่จำเป็นต่อชีวิตมี 25 ธาตุ ธาตุที่ประกอบเป็น 99% ของสสารที่มีชีวิตเรียกว่า **bulk elements** เป็นธาตุในธรรมชาติ 6 ธาตุ ได้แก่ Sulfur (S), Phosphorus (P), Oxygen (O), Nitrogen (N), Carbon (C) และ Hydrogen (H) ซึ่งสามารถเรียงได้เป็น **SPONCH** ลำดับของการเรียงเช่นนี้แสดงถึงสัดส่วนที่เพิ่มขึ้นของแต่ละโมเลกุลในสิ่งมีชีวิต สำหรับธาตุที่สิ่งมีชีวิตต้องการเพียงเล็กน้อยเรียกว่า **trace elements** ซึ่งบางธาตุจำเป็นต่อปฏิกิริยาเคมีที่สำคัญต่อการดำรงชีวิต

สารประกอบ (Compounds) เป็นสารที่ประกอบด้วยธาตุที่แตกต่างกันตั้งแต่ 2 ธาตุขึ้นไปในอัตราส่วนที่แน่นอน รวมกันในรูปทรงเรขาคณิต เช่น น้ำ ประกอบด้วยออกซิเจน (oxygen) 1 ส่วนและไฮโดรเจน (hydrogen) 2 ส่วน ในรูปทรงที่แน่นอน

สารผสม (Mixture) ประกอบด้วยสารประกอบตั้งแต่ 2 สารประกอบขึ้นไปในอัตราส่วนไม่แน่นอน เช่น โซดา 1 กระป๋อง ประกอบด้วยน้ำ น้ำตาลและคาร์บอนไดออกไซด์ปริมาณไม่แน่นอน ขึ้นกับว่ากระป๋องถูกเปิดไว้นานเท่าใด

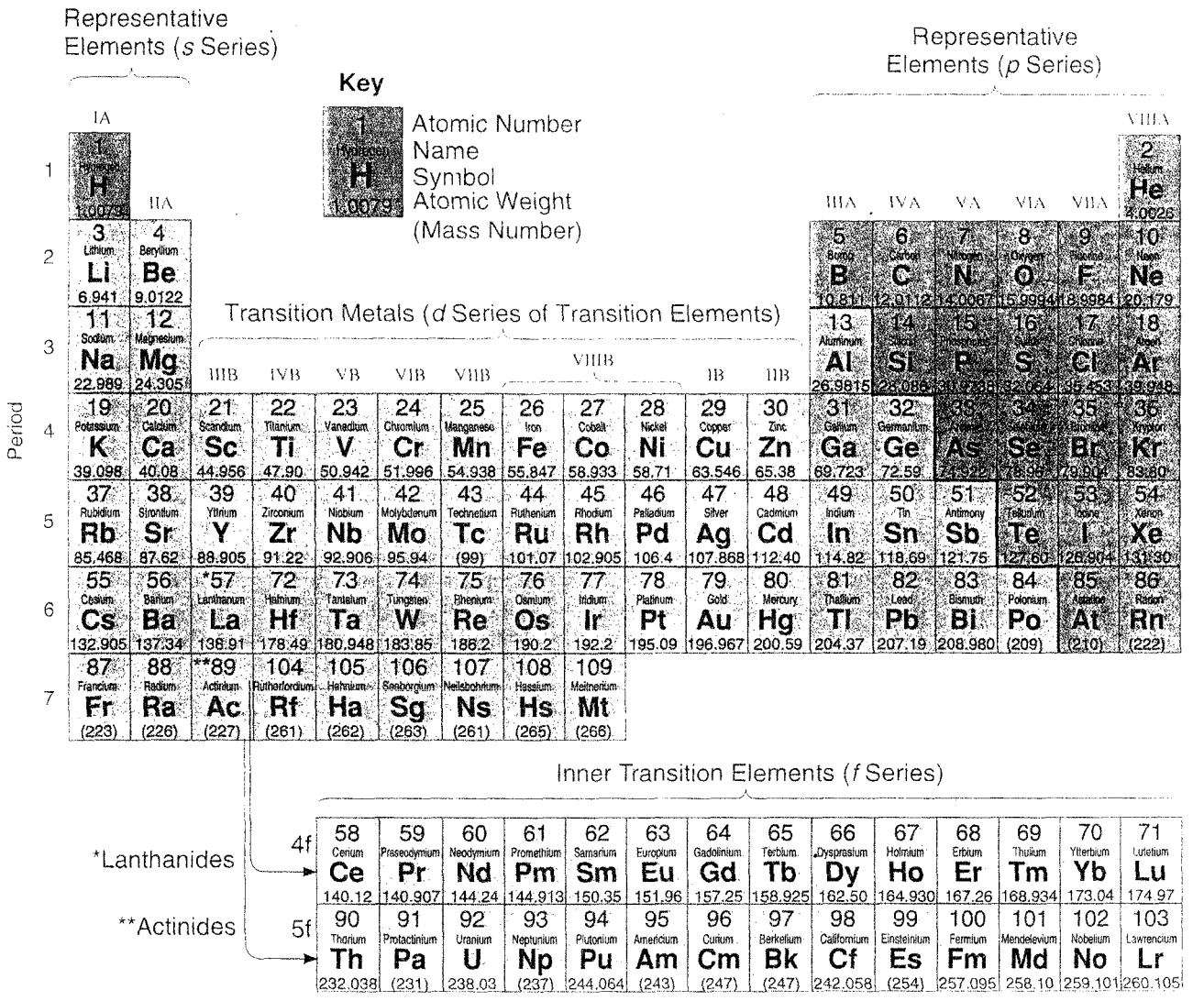
อะตอม อะตอมเป็นหน่วยที่เล็กที่สุดของธาตุ ประกอบด้วยอนุภาค (particle) 3 อนุภาค ได้แก่ โปรตอน (proton) นิวตรอน (neutron) และอิเล็กตรอน (electron) อะตอมแบ่งออกเป็น 2 ส่วน คือ **นิวเคลียส** (nucleus) เป็นแกนกลางและ **electron shell** (หรือ orbital) อยู่ล้อมรอบนิวเคลียส ภายในนิวเคลียสประกอบด้วยโปรตอนซึ่งเป็นประจุบวกและนิวตรอนซึ่งเป็นประจุลบ (รูปที่ 1.2) จำนวนของโปรตอนและนิวตรอนรวมกันเป็น **atomic weight** (น้ำหนักอะตอม) หรือ **atomic mass** (มวลอะตอม) หรือ **mass number** (จำนวนมวล) ส่วนอิเล็กตรอนพบใน electron shell แต่ละ electron shell จะมีจำนวนอิเล็กตรอนสูงสุดเท่าที่จะมีได้ เช่น shell ที่อยู่ใกล้นิวเคลียสมากที่สุดจะมีอิเล็กตรอนไม่เกิน 2 อิเล็กตรอน ไม่ว่าจะเป็นธาตุอะไรก็ตาม แต่ละอิเล็กตรอนมีประจุลบที่มีจำนวนเท่ากับประจุบวกของโปรตอน เนื่องจากประจุที่เหมือนกันจะผลักกันและประจุที่ต่างกันจะดูดกัน ดังนั้นประจุบวกของโปรตอนจึงดึงดูดประจุลบของอิเล็กตรอนให้อยู่ในวงโคจร ถ้าจำนวนของอิเล็กตรอนเท่ากับของโปรตอน อะตอมจะไม่มีประจุนั่นคือ อะตอมมีดุลไฟฟ้า

อะตอมที่เล็กที่สุดและเบาที่สุดคือ ไฮโดรเจน ซึ่งประกอบด้วย 1 โปรตอน และ 1 อิเล็กตรอนวิ่งรอบโปรตอน จำนวนโปรตอนในนิวเคลียสเป็นตัวแสดง **atomic number** ดังนั้นไฮโดรเจนจึงมี atomic number เท่ากับ 1 (รูปที่ 1.3) ส่วนอะตอมที่ใหญ่ที่สุดและหนักที่สุดชนิดหนึ่งในธรรมชาติ คือ uranium-238 (ยูเรเนียม-238) ซึ่งนิวเคลียสมี 92 โปรตอนและ 146 นิวตรอน atomic number ของ uranium-238 จึงเท่ากับ 92 และน้ำหนักอะตอมเท่ากับ 238 (92+146)

Isotope (ไอโซโทป) จำนวนของโปรตอนในอะตอม (atomic number) จะคงที่ แต่จำนวนของนิวตรอนในธาตุมักจะไม่แน่นอน อะตอมที่มี atomic number เท่ากันแต่มี atomic weight ต่างกัน เรียกว่า **isotope** (รูปที่ 1.4) เช่น Carbon-14 เป็น isotope ของ Carbon-12 คือมีนิวตรอนเพิ่มขึ้นมาอีก 2 ตัว Isotope ในธรรมชาติที่รู้จักกันมีมากกว่า 320 ชนิด แต่มีประมาณ 60 ชนิดที่ไม่เสถียร (unstable) และจะแตกตัวกลายเป็นอะตอมที่เสถียรมากกว่าในอัตราการแตกตัวคงที่ และมีการปล่อยพลังงานที่เป็นกัมมันตภาพรังสี (radioactive energy) ในขณะแตกตัว เรียก isotope แบบนี้ว่า **Radioactive isotope** ซึ่งมีการนำไปใช้ประโยชน์ในทางการแพทย์และทางชีววิทยาด้านอื่นๆ อีกมาก

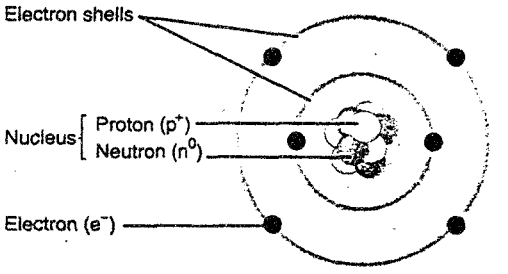
โมเลกุลและสารประกอบ

โมเลกุลเป็นหน่วยที่เล็กที่สุดของสารประกอบ โมเลกุลประกอบด้วยอะตอมตั้งแต่อะตอม 2 ขึ้นไป อาจเป็นอะตอมของธาตุเดียวกันหรือต่างธาตุก็ได้ เช่น ก๊าซออกซิเจน เป็นโมเลกุลที่ประกอบด้วยออกซิเจน 2 อะตอม จึงมีสัญลักษณ์เป็น O_2 อะตอมของธาตุ 2 ธาตุหรือมากกว่า 2 ธาตุ รวมกันกลายเป็นสารประกอบ ซึ่งเป็นสารประกอบทางเคมีที่มีคุณสมบัติแตกต่างไปจากธาตุเริ่มต้น ตัวอย่างเช่น เกลือ sodium chloride (NaCl) ประกอบด้วยอะตอมของ sodium และ chloride ในอัตราส่วน 1:1 เท่ากัน sodium



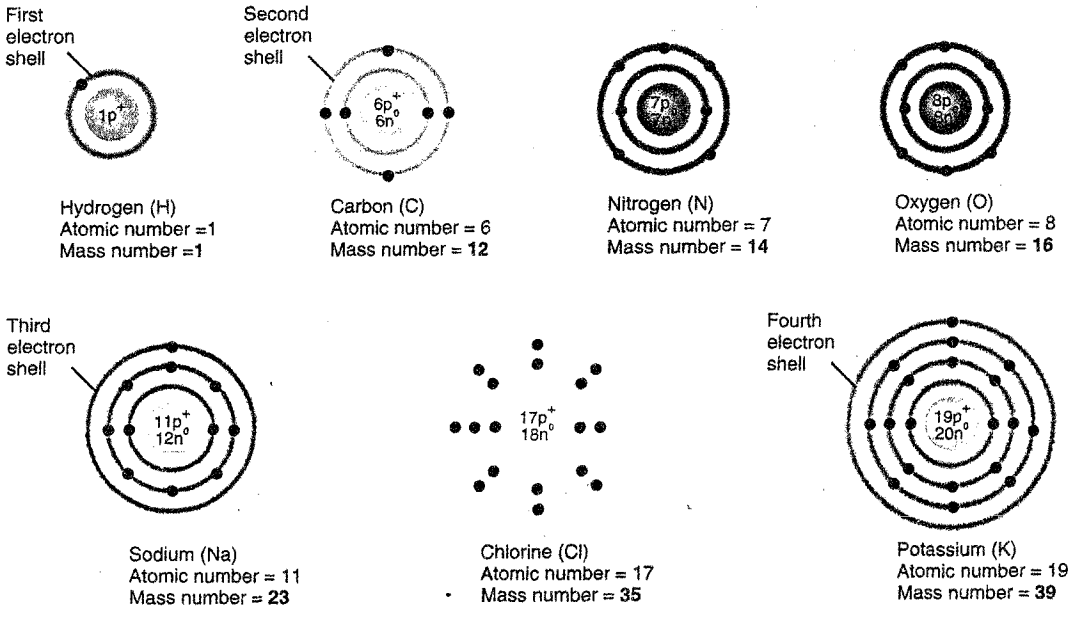
รูปที่ 1.1 ตารางธาตุ (Enger และ Ross, 1997)

An atom is the smallest unit of matter that enters into a chemical reaction.



รูปที่ 1.2 โครงสร้างของคาร์บอนอะตอม (Tortora, 1997)

When atoms take part in chemical reactions, they lose, gain, or share electrons in their outermost electron shell.



รูปที่ 1.3 โครงสร้างอะตอมของตัวแทนอะตอมที่มีบทบาทสำคัญในร่างกายมนุษย์ (Tortora, 1997)

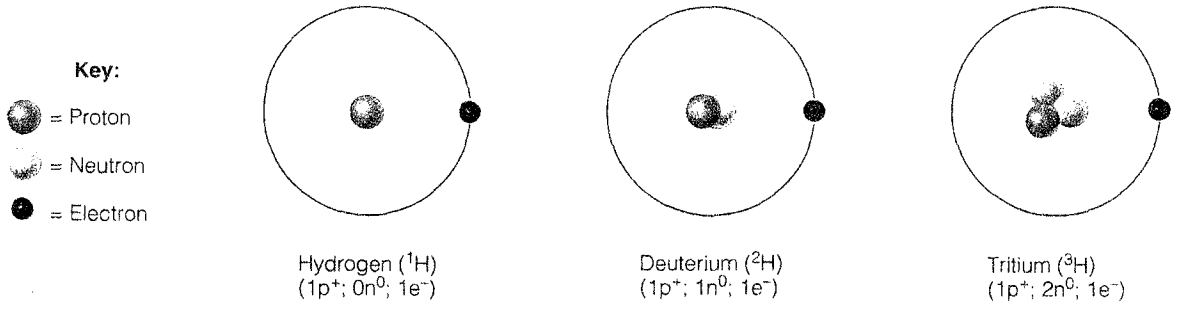


FIGURE 2.3
Isotopes of hydrogen.

รูปที่ 1.4 ไอโซโทปของไฮโดรเจน (Marieb, 1998)

เป็นโลหะแข็งไวต่อปฏิกิริยา ส่วน chlorine เป็นก๊าซสีเหลืองระเบิดง่าย แต่เมื่อนำอะตอม 2 ชนิดนี้มารวมกันได้เป็นสารประกอบเป็นผลึกแข็งสีขาว (เกลือ) สารประกอบประกอบด้วยโมเลกุล แต่โมเลกุลไม่ใช่สารประกอบเสมอไป เช่น กรดเกลือ (HCl) เป็นสารประกอบ แต่โมเลกุลไฮโดรเจน (H_2) ไม่ใช่สารประกอบ

Interaction and Shifting Energy

อะตอมทำปฏิกิริยากับอะตอมตัวอื่นกลายเป็นโมเลกุล ในกระบวนการที่เรียกว่า **ปฏิกิริยาเคมี** (Chemical reaction) ซึ่งอาจจะเป็นกระบวนการที่โมเลกุลแยกตัวออกเป็นโมเลกุลเล็กๆ หรือเป็นอะตอม ปฏิกิริยาเหล่านี้เป็นพื้นฐานของการทำงานในร่างกายสิ่งมีชีวิต

แนวโน้มที่ทำให้เกิดปฏิกิริยาเคมีมี 3 อย่างได้แก่

1. อะตอมมีแนวโน้มที่จะมีดุล (balance) ระหว่างประจุบวกและประจุลบ
2. อิเล็กตรอนภายในอะตอมและโมเลกุลมีแนวโน้มที่จะจับคู่
3. electron shells ของอะตอมและโมเลกุล มีแนวโน้มที่จะถูกบรรจุจนเต็ม

Chemical Bonds (พันธะเคมี)

อะตอมสามารถทำให้วงรอบนอก (outer shell) เต็มได้ด้วยวิธีใดวิธีหนึ่งใน 3 วิธีนี้ คือ (1) รับอิเล็กตรอนจากอะตอมอื่น (2) เสียอิเล็กตรอนทั้งหมดในวงรอบนอกให้กับอะตอม ปล่อยให้วงชั้นในโผล่ออกมา (3) ใช้อิเล็กตรอนร่วมกันกับอะตอมอื่น แรงดึงดูด (attractive force) ที่ยึดอะตอมไว้ด้วยกันนี้เรียกว่า **chemical bonds**

chemical bonds มีหลายชนิด จำนวนของอิเล็กตรอนในวงชั้นนอกสุดของอะตอม หรือ **valence electrons** เป็นตัวกำหนดชนิดของ chemical bond ที่จะเกิดขึ้นโดยใช้พลังงานน้อยที่สุด และยังเป็นตัวกำหนดคุณสมบัติของอะตอมด้วย ธาตุที่มีอะตอมซึ่งมีจำนวนของ valence electrons เท่ากันจะมีลักษณะเหมือนกันและจะอยู่ในแถวตั้งเดียวกันในตารางธาตุ (รูปที่ 1.1)

ชนิดของ chemical bonds แบ่งได้เป็น 3 ชนิดใหญ่ๆ ได้แก่ Ionic bonds, Covalent bond และ Hydrogen bonds

1. Ionic bond เป็น bond ที่เกิดขึ้นเมื่ออะตอมกลายเป็น **ไอออน** (Ion) (รูปที่ 1.5 และ 1.6) โดยการรับอิเล็กตรอนเข้ามาหรือเสียอิเล็กตรอนไป อะตอมที่เสียอิเล็กตรอนจะเสียประจุลบดังนั้นจะแสดงประจุบวก ส่วนอะตอมที่รับอิเล็กตรอนเข้ามาจะแสดงประจุลบ การดึงดูดระหว่างไอออนที่มีประจุต่างกันทำให้เกิด ionic bond ขึ้น ตัวอย่างเช่น NaCl (เกลือ) Na (sodium) มีอิเล็กตรอนในวงนอกสุด 1 อิเล็กตรอน ส่วน Cl (chlorine) มีอิเล็กตรอนในวงนอกสุด 7 อิเล็กตรอน Cl ต้องการประจุลบอีก 1 ตัวมาเพิ่มให้วงนอกสุดเต็ม ส่วน Na ต้องเสียอิเล็กตรอน 1 ตัว เพราะต้องการประจุบวกเพิ่มขึ้น 1 ตัว ในทางเคมี sodium ถูกเรียกว่า **electron donor** (ผู้ให้อิเล็กตรอน) และเรียก chlorine ว่า **electron acceptor** (ผู้รับอิเล็กตรอน) ไอออนที่มีประจุต่างกันจึงดึงดูดซึ่งกันและกัน เกิด ionic bond ขึ้นระหว่าง Cl^- และ Na^+ (รูปที่ 1.6) เกิดเป็น

โมเลกุล sodium chloride เป็นผลึกแข็งสีขาว (รูปที่ 1.5) ในทางเคมี ionic bond มีความแข็งแรง แต่จะอ่อนแอเมื่ออยู่ในน้ำ จึงมักจะละลายในน้ำ ionic bond ในสิ่งมีชีวิตมีแนวโน้มที่จะอ่อนแอ เพราะว่าโมเลกุลของสิ่งมีชีวิตละลายในน้ำ

ไอออนมีความสำคัญต่อการทำงานของร่างกาย เช่น การส่งข่าวสารของเส้นประสาทต้องอาศัย Na^+ และ K^+ ที่ผ่านเข้าและออกเซลล์ประสาท หรือการหดตัวของกล้ามเนื้ออาศัยการเคลื่อนที่เข้าและออกเซลล์กล้ามเนื้อของ Ca^{+2} (calcium ion) เป็นต้น

ตัวอย่างของไอออนที่มักพบในของเหลวในร่างกายของสิ่งมีชีวิต ได้แก่ hydrogen ion (H^+), calcium ion (Ca^{2+}), potassium ion (K^+) และ magnesium ion (Mg^{2+}) รวมทั้งไอออนเชิงซ้อน เช่น phosphate ion ($H_2PO_4^-$), ammonium ion (NH_4^+) และ sulfate ion (SO_4^{2-})

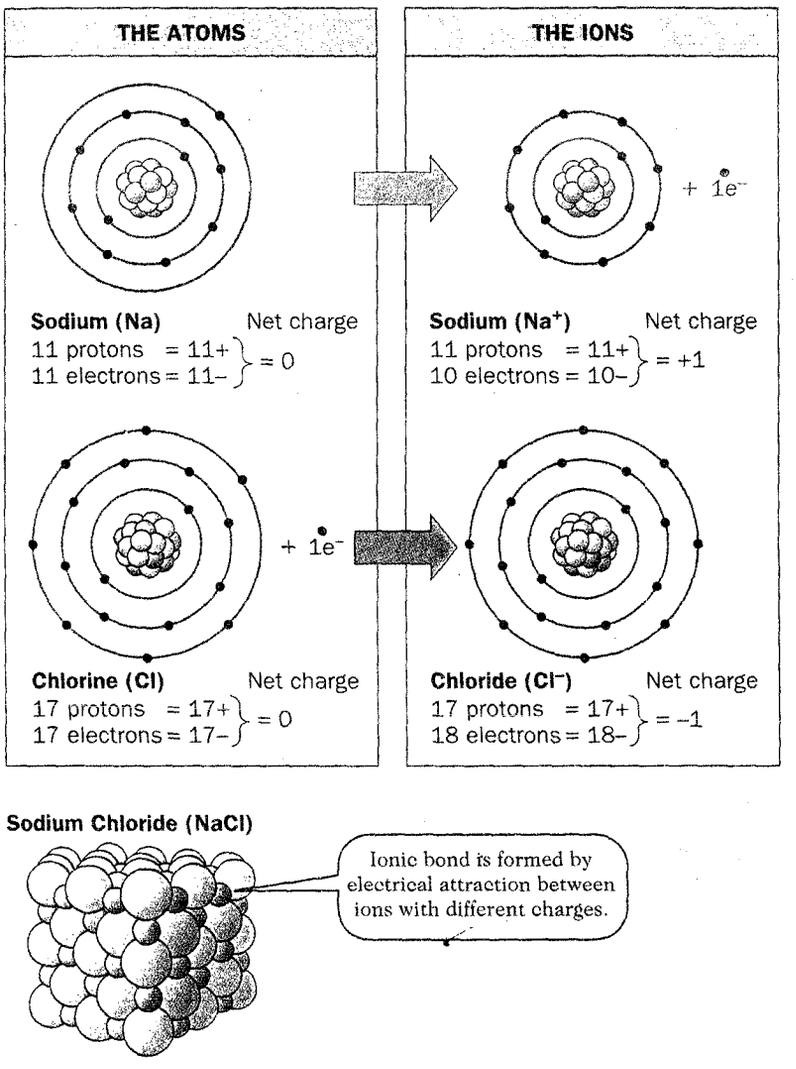
2. Covalent bond เป็น bond ที่พบมากในร่างกายมนุษย์และมีความเสถียรมากกว่า ionic bond เกิดขึ้นเมื่ออะตอม 2 อะตอมใช้อิเล็กตรอนวงนอกสุดร่วมกัน และเกิดระหว่างอะตอมที่มีอิเล็กตรอนในวงนอกสุดเป็น 3, 4 หรือ 5 การใช้อิเล็กตรอนร่วมกันทำให้อะตอมเหล่านี้มีอิเล็กตรอนในวงนอกสุดเต็ม 8 อิเล็กตรอน การเขียน covalent bond มักใช้เส้นขีดสั้นๆ (-) หรือใช้จุด 2 จุด (:) เช่น ก๊าซไฮโดรเจน (H_2) เขียนเป็น H-H หรือ H:H (รูปที่ 1.7)

Carbon (C) มี 4 อิเล็กตรอนในวงนอกสุด จึงต้องการอิเล็กตรอนเพิ่มอีก 4 อิเล็กตรอนที่จะทำให้อิเล็กตรอนในวงนอกสุดเต็ม ในโมเลกุลของ methane (CH_4) carbon ใช้อิเล็กตรอนร่วมกับ hydrogen 4 อะตอม ซึ่งแต่ละอะตอมมีเพียง 1 อิเล็กตรอนใน 1 วง (รูปที่ 1.7) การใช้อิเล็กตรอนร่วมกันเพียง 1 คู่นี้เรียกว่า **single bond** ถ้าใช้ร่วมกัน 2 คู่ เรียกว่า **double bond** เช่น ใน carbon dioxide ถ้าใช้ร่วมกัน 3 คู่ (6 อิเล็กตรอน) เรียกว่า **triple bond** เช่น ก๊าซ acetylene หรือก๊าซไนโตรเจน (N_2) (รูปที่ 1.7)

Methane ถูกยึดไว้ด้วยกันโดย **nonpolar covalent bonds** ซึ่งอะตอมใช้อิเล็กตรอนทั้งหมดร่วมกันเท่ากัน (รูปที่ 1.8a) ในการเกิด covalent bond ในบางกรณีอิเล็กตรอนถูกดึงเข้าไปใกล้นิวเคลียสของอีกอะตอมหนึ่งมากกว่าอีกอะตอม เรียกกรณีนี้ว่าเกิด **polar covalent bonds** ตัวอย่างเช่น น้ำ (H_2O) ซึ่งประกอบด้วยไฮโดรเจน 2 อะตอมจับกับออกซิเจน 1 อะตอม อิเล็กตรอนถูกดึงโดยนิวเคลียสของออกซิเจนมากกว่าของไฮโดรเจน ทำให้โมเลกุลของน้ำมี 2 ขั้ว คือ ขั้วบวกและขั้วลบ (รูปที่ 1.8b)

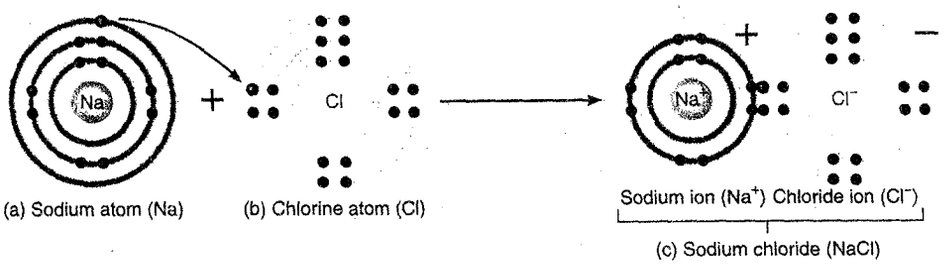
3. Hydrogen bond เป็น bond ที่เกิดจากแรงดึงดูดกันระหว่างขั้วบวกของโมเลกุลหนึ่งกับขั้วลบของอีกโมเลกุลหนึ่ง เป็น bond ที่แตกง่ายและกลับคืนสู่สภาพเดิมง่าย พบมากในน้ำ (รูปที่ 1.8 และ 1.9) ถึงแม้จะเป็น bond ที่อ่อนแอแต่เมื่อมีจำนวนมากก็ทำให้มีความแข็งแรงพอที่จะยึดโมเลกุลหลายโมเลกุลไว้ด้วยกันหรือยึดไว้จนเกิดเป็นรูป 3 มิติได้

น้ำ เป็นอนินทรีย์สารที่มีมากที่สุดในมนุษย์ โมเลกุลของน้ำประกอบด้วยไฮโดรเจน 2 อะตอม และออกซิเจน 1 อะตอม จับกันด้วย covalent bond น้ำมี polar covalent bond ระหว่างโมเลกุล การใช้อิเล็กตรอนร่วมกันแบบไม่เท่ากันทำให้โมเลกุลเกิดขั้วบวกและขั้วลบ น้ำมีการติดต่อระหว่างโมเลกุลจำนวนมากโดย hydrogen bonds ซึ่งถ้ามีจำนวนมากจะมีความแข็งแรงมาก

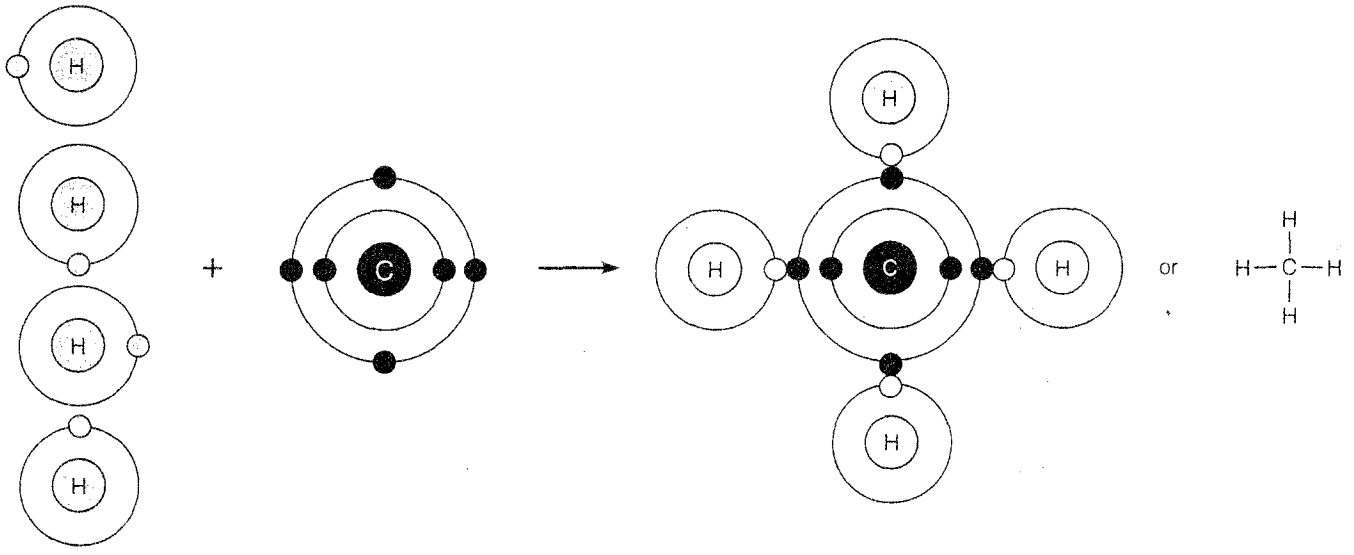


Ions and ionic bonds. When electrons are lost or gained, ions are formed from atoms. Ions carry either a positive (+) or a negative (−) electrical charge. Ionic bonds are electrical attractions between ions with opposite charges. Ions with the same charge repel each other.

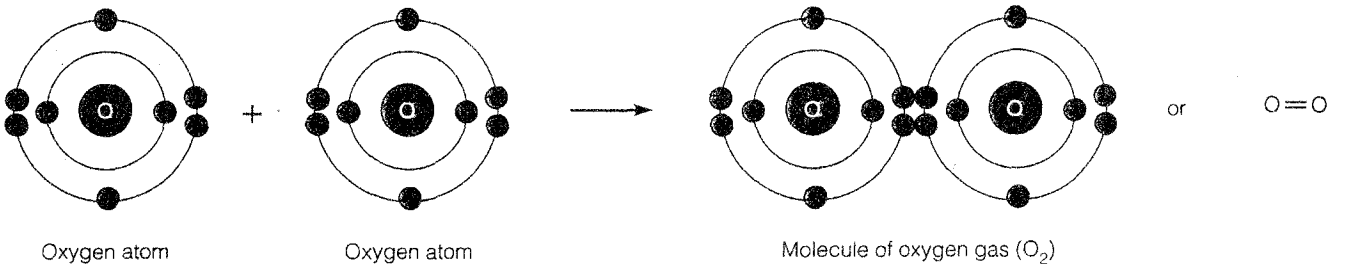
รูปที่ 1.5 อะตอม, ไอออนและ Ionic bond (Benjamin และคณะ 1997)



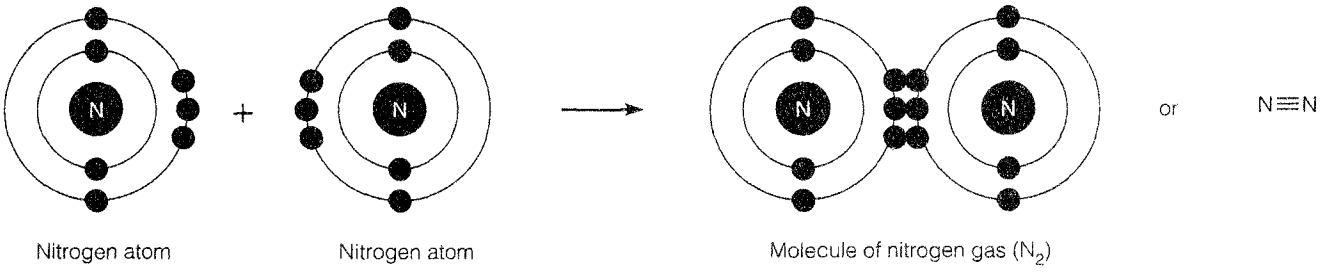
รูปที่ 1.6 การเกิด Ionic bond ของ sodium chloride (Tortora, 1997)



(a) Formation of four single covalent bonds



(b) Formation of a double covalent bond



(c) Formation of a triple covalent bond

รูปที่ 1.7 การเกิด covalent bonds แบบต่างๆ (Marieb, 1998)

น้ำจัดเป็นตัวทำละลายเอกภพ (universal solvent) สิ่งมีชีวิตประกอบด้วยอะตอมและโมเลกุลอยู่ภายในสารละลายน้ำ (สารละลายที่มีสสารละลายอยู่ในน้ำ) สารละลายเป็นสารผสมที่เป็นเนื้อเดียวกันของโมเลกุลของสารตั้งแต่ 2 อย่างขึ้นไป ตัวทำละลายมักเป็นสารที่มีปริมาณมากๆ (และมักเป็นของเหลว) สารที่มีปริมาณน้อยกว่าจะเป็นตัวละลาย (solute)

คุณสมบัติของน้ำในการเป็นตัวทำละลายเกิดจากคุณสมบัติทางโมเลกุลของน้ำ คือ การมีขั้ว ทำให้เกิดการดึงดูดกับสารตัวอื่นที่มีขั้วได้ เช่น NaCl ซึ่งมีทั้งส่วนบวกและส่วนลบ (รูปที่ 1.8c) หรือน้ำตาลที่มีบริเวณที่มีประจุบวกและประจุลบ สารใดที่ละลายในน้ำได้อย่างดีจะถูกเรียกว่า **hydrophilic** (ชอบน้ำ) ก๊าซบางชนิด เช่น ก๊าซออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์สามารถละลายในน้ำได้เช่นกัน

โมเลกุลที่ไม่มีประจุและไม่มีขั้ว เช่น fat (ไขมัน) และ oil (น้ำมัน) ไม่ละลายในน้ำ จึงถูกเรียกว่า **hydrophobic** (ไม่ชอบน้ำ) เช่นถ้าผสมน้ำมันกับน้ำ น้ำมันจะไปรวมเป็นกลุ่มไม่ผสมกับน้ำ

กรด เบส และ pH Scale (Acid , Base and pH Scale)

ปฏิกิริยาทางเคมีส่วนใหญ่ในร่างกายเกิดขึ้นในสารละลายน้ำ และปฏิกิริยาเหล่านี้จะถูกรบกวนอย่างรุนแรงด้วยความเป็นกรด (acid), เบส (base) หรือ เป็นกลาง (neutral) ของสารละลายนั้น

กรด มีรสเปรี้ยว เช่นกรด citric ในมะนาว **เบส** หรือ **alkali** มักจะมีความลื่นเหมือนสบู่ เบสบางชนิดเช่นที่ใช้เป็นส่วนผสมในน้ำยาทำความสะอาดห้องน้ำ เป็นอันตรายต่อคนได้เท่ากับกรด

น้ำบริสุทธิ์ (pure water) จะมีความเป็นกลางไม่เป็นกรดหรือด่าง ถึงแม้ทุกโมเลกุลของน้ำบริสุทธิ์จะอยู่ในรูปของ H_2O แต่ส่วนเล็กๆ ของน้ำจะมีการแตกตัวเองโดยธรรมชาติ เกิดเป็นไฮโดรเจนไอออนที่มีประจุบวก และไฮดรอกไซด์ไอออน (hydroxide ion) ที่มีประจุลบ (OH^-) ประจุทั้งสองนี้จะกลับมารวมตัวเป็นน้ำ (H_2O) อย่างรวดเร็วเท่ากับความเร็วของการแตกตัวของโมเลกุลอื่น สารละลายมีความเป็นกรดเพิ่มขึ้นเมื่อมีจำนวนของ H^+ มากกว่า OH^- กรดเป็นสารที่เพิ่มความเข้มข้นของ H^+ ion ส่วนเบสเป็นสารที่ลดความเข้มข้นของ H^+ ion นั่นคือไปเพิ่ม OH^- ion ตัวอย่างของปฏิกิริยาที่เพิ่มความเป็นกรด คือ :

$HCl \longrightarrow H^+ + Cl^-$

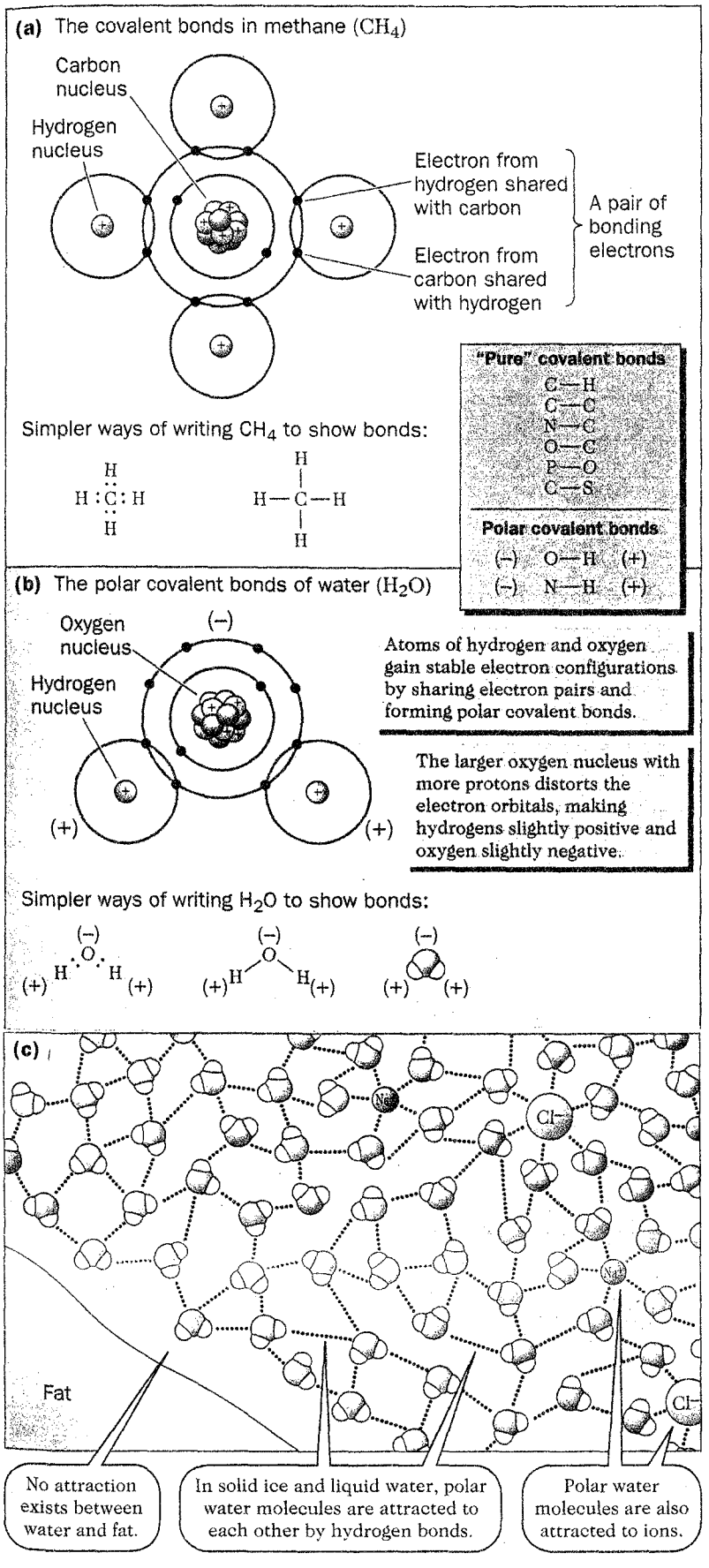
(hydrochloric acid)

ตัวอย่างของปฏิกิริยาที่เพิ่มความเป็นเบส คือ:

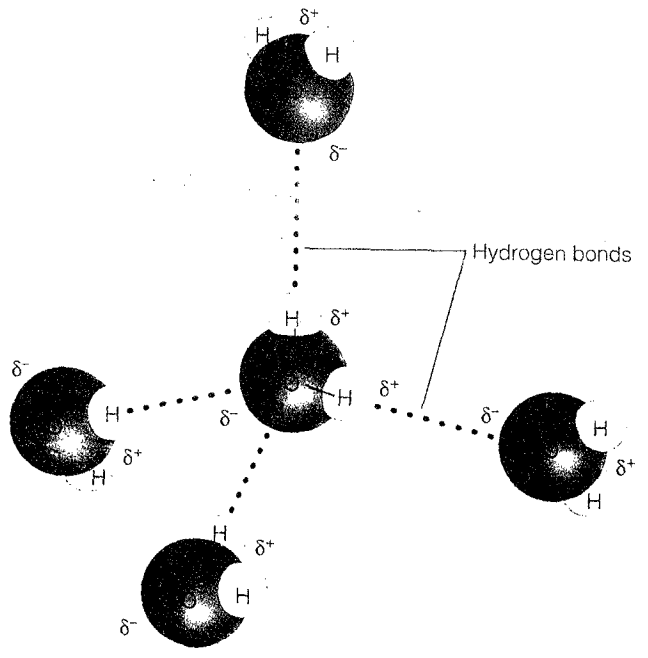
$NH_4OH \longrightarrow NH_4^+ + OH^-$

(ammonium hydroxide)

pH Scale (สเกลวัดความเป็นกรด-เบส) เป็นระบบการวัดสภาพกรดของสารละลาย โดยการวัดความเข้มข้นของไฮโดรเจนไอออน (H^+) สเกลเริ่มจาก pH 0 ถึง pH 14 สภาพกรดเข้มข้น (มีความเข้มข้นของ H^+ สูง) จะอยู่ที่ pH 0, pH 1 หรือ pH 2 และสภาพเบสเข้มข้น (มีความเข้มข้นของ H^+ ต่ำ) จะอยู่ที่ pH 13 หรือ pH 14 ค่า pH 7 แสดงถึงสภาพเป็นกลางที่พบในน้ำบริสุทธิ์ (รูปที่ 1.10) ค่า pH ที่แท้จริงเป็นค่าลบของ log ของความเข้มข้นของ H^+ ion ดังนั้น การเพิ่มขึ้นหรือลดลงของค่า pH หนึ่งค่าแสดงถึงการเพิ่มขึ้นหรือลดลงของความเข้มข้นของ H^+ ion ถึง 10 เท่า

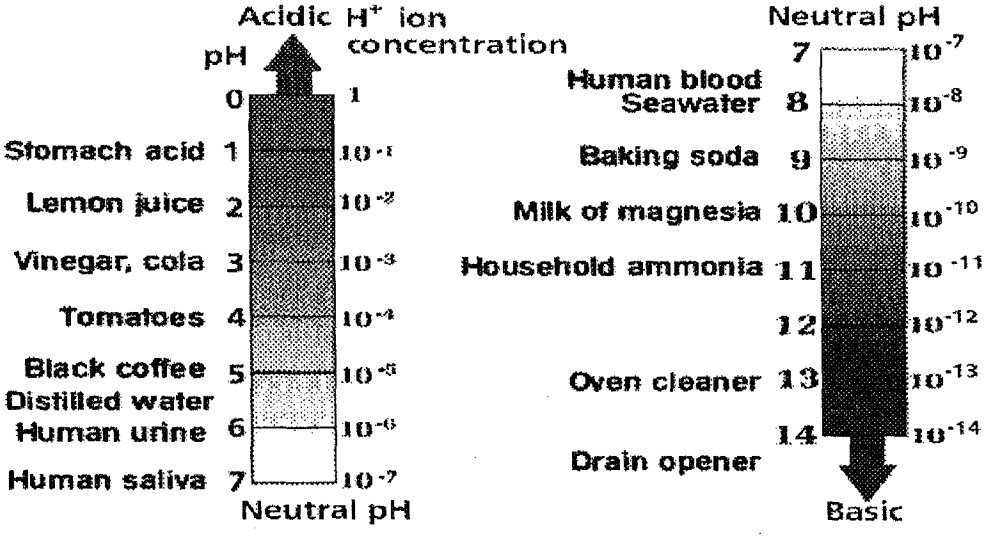


รูปที่ 1.8 การเกิด bond ชนิดต่างๆ (a) covalent bonds ใน methane (b) polar covalent bonds ของน้ำ(c) hydrogen bondsในน้ำ (Benjamin และคณะ, 1997)



Hydrogen bonding between polar water molecules. The slightly positive ends (indicated by δ^+) of the water molecules become aligned with the slightly negative ends (indicated by δ^-) of other water molecules.

รูปที่ 1.9 การเกิด hydrogen bonds ระหว่างโมเลกุลน้ำ (Marieb, 1998)



รูปที่ 1.10 pH Scale (Purves และคณะ, 1994)

โมเลกุลของชีวิต (The Molecules of Life)

สิ่งมีชีวิตประกอบด้วยสารประกอบอินทรีย์ (organic compounds) 4 ชนิด ได้แก่ คาร์โบไฮเดรต (carbohydrates) ลิพิด (lipids) โปรตีน (proteins) และกรดนิวคลีอิก (nucleic acids)

คาร์โบไฮเดรต

ประกอบด้วยคาร์บอน (C) ไฮโดรเจน (H) และออกซิเจน (O) ในอัตราส่วน 1 : 2 : 1 เขียนเป็นสูตรคือ $(CH_2O)n$ เมื่อ n = จำนวนของคาร์บอน ที่รู้จักกันดีคือน้ำตาลและแป้ง คาร์โบไฮเดรตเป็นแหล่งสะสมพลังงานซึ่งจะถูกปล่อยออกมาเมื่อ bonds แตกออก

คาร์โบไฮเดรตอาจประกอบด้วยหน่วยเล็กหน่วยเดียว เรียกว่า **มอนอเมอร์** (monomer) หรือประกอบด้วยมอนอเมอร์เป็นร้อยหรือพันมอนอเมอร์ยึดต่อกันเป็นโมเลกุลยาวเรียกว่าพอลิเมอร์ (polymer)

มอโนแซ็กคาไรด์ (Monosaccharides) เป็นคาร์โบไฮเดรตที่เล็กที่สุดประกอบด้วยคาร์บอน 3-7 อะตอม มอโนแซ็กคาไรด์สามารถแตกต่างจากกันโดยลักษณะของ bonds ที่ยึดอะตอมไว้ด้วยกัน เช่น มอโนแซ็กคาไรด์ 3 ชนิด ที่ประกอบด้วย คาร์บอน 6 อะตอม มีสูตรโมเลกุลเหมือนกันคือ $C_6H_{12}O_6$ แต่มีโครงสร้างทางเคมีแตกต่างกันได้แก่ กลูโคส (glucose, น้ำตาลในเลือด) กาแลคโตส (galactose) และฟรุคโตส (fructose, น้ำตาลผลไม้) (รูปที่ 1.11)

ไดแซ็กคาไรด์ (Disaccharides) เป็นคาร์โบไฮเดรตที่ประกอบด้วยมอโนแซ็กคาไรด์ 2 สายจับกันด้วย covalent bond และปล่อยน้ำออกมา รูปที่ 1.11 แสดงการเกิดน้ำตาลซูโครส (sucrose) จากการรวมกันของโมเลกุลของกลูโคสและฟรุคโตสและเสียน้ำออกไป ปฏิกิริยาเคมีนี้เรียกว่า **dehydration synthesis** (สร้างโดยการเสียน้ำ) ในปฏิกิริยากลับกันที่เรียกว่า **hydrolysis** ไดแซ็กคาไรด์จะทำปฏิกิริยากับน้ำได้เป็นมอนอแซ็กคาไรด์ 2 โมเลกุล

พืชส่วนใหญ่มีซูโครส เช่น อ้อยและ beet น้ำตาลมอลโตส (maltose) เป็นไดแซ็กคาไรด์ที่เกิดจากการรวมตัวของกลูโคส 2 โมเลกุล ให้พลังงานแก่เมล็ดพืชที่กำลังงอก และถูกนำมาใช้ในการทำเบียร์ (รูปที่ 1.11) **แลคโตส** (lactose, น้ำตาลในนม) เป็นไดแซ็กคาไรด์ที่เกิดจากการรวมกันของกลูโคสกับกาแลคโตส (รูปที่ 1.11) น้ำตาลที่เป็นมอโนแซ็กคาไรด์และไดแซ็กคาไรด์ อาจจัดเป็น **คาร์โบไฮเดรตอย่างง่าย** (simple carbohydrates)

โอลิโกแซ็กคาไรด์ (Oligosaccharides) เป็นคาร์โบไฮเดรตที่มีความยาวปานกลาง ประกอบด้วย 2 ถึง 100 มอนอเมอร์ ไดแซ็กคาไรด์เป็นโอลิโกแซ็กคาไรด์ที่เล็กที่สุด โอลิโกแซ็กคาไรด์มักจะเกาะอยู่กับโปรตีนของเยื่อหุ้มเซลล์ (cell membrane) โดยยื่นจากผิวของเซลล์ ทำให้มีลักษณะคล้ายผิวของโลก คาร์โบไฮเดรตบนผิวของเซลล์มีความสำคัญต่อภูมิคุ้มกันโรค ซึ่งขึ้นกับความแตกต่างของเยื่อหุ้มเซลล์ในสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิด โอลิโกแซ็กคาไรด์มีความสำคัญต่อโปรตีนที่เรียกว่าแอนติบอดี (antibody) โดยช่วยให้มีรูปร่างเป็น 3 มิติ ซึ่งจำเป็นต่อการทำหน้าที่ในการป้องกันร่างกายของสัตว์จากการติดเชื้อ

พอลิแซ็กคาไรด์ (Polysaccharides) เป็นมอโนแซ็กคาไรด์ที่เชื่อมต่อกันเป็นโซ่ (chain) ยาวโดย dehydration synthesis จึงถูกเรียกว่า **คาร์โบไฮเดรตเชิงซ้อน** (complex carbohydrates) ตัวอย่างที่รู้จักกันดี ได้แก่ ไกลโคเจน (glycogen) แป้ง (starch) และเซลลูโลส (cellulose) ทั้งหมดประกอบด้วยกลูโคสที่ต่อกันเป็นโซ่ยาว แต่แตกต่างกันที่รูปแบบของการแตกกิ่ง (รูปที่ 1.12)

เซลลูโลสและไคทิน (chitin) เป็นคาร์โบไฮเดรตเชิงซ้อนที่เป็นกลูโคสพอลิเมอร์ เซลลูโลสเป็นส่วนประกอบของเนื้อไม้ (wood) และบางส่วนของผนังเซลล์ (cell wall) ของพืช ส่วนไคทินเป็นสารที่ปกคลุมชั้นนอกของแมลง ปู กุ้ง และเป็นส่วนของผนังเซลล์ของเห็ดรา (fungi) ไคทินต่างจากเซลลูโลสในส่วนที่หน่วยพื้นฐาน คือกลูโคสนั้น มีการดัดแปรโดยมีหมู่ฟังก์ชันนัลที่มีไนโตรเจน (nitrogen-containing functional group) เข้าแทนที่กลุ่มไฮดรอกซิล (hydroxyl group) ของกลูโคส

ลิพิด

ประกอบด้วยธาตุชนิดเดียวกันกับคาร์โบไฮเดรตแต่มีอัตราส่วนของออกซิเจนน้อยกว่า ลิพิดเป็นโมเลกุลที่ละลายในตัวทำละลายอินทรีย์ เช่น อีเธอร์และคลอโรฟอร์ม แต่ไม่ละลายในน้ำ ลิพิดทำหน้าที่เป็นแหล่งสะสมพลังงาน เป็นฉนวน (insulator) เป็นตัวหล่อลื่น (lubricant) และเป็นฮอร์โมน (hormones) เป็นส่วนประกอบของเยื่อหุ้มเซลล์ ลิพิดจะรวมเอาไขมันสัตว์ (animal fats) น้ำมันพืช (vegetable oils) ไข (waxes) สเตรอยด์ (steroids) และกลุ่มฟอสโฟลิพิด (phospholipids)

ไตรกลีเซอไรด์และหน่วยย่อย (Triglycerides and Their Subunits)

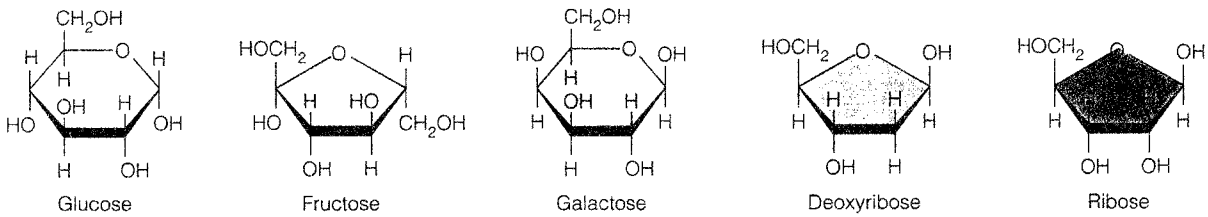
ไขมันสัตว์และน้ำมันพืชเป็นไตรกลีเซอไรด์ ซึ่งเป็นสารที่ประกอบด้วยกรดไขมัน (fatty acid) 3 โมเลกุลจับกับกลีเซอรอล (glycerol) 1 โมเลกุลโดย covalent bond (รูปที่ 1.13c)

กลีเซอรอล เป็นโมเลกุลที่ประกอบด้วยคาร์บอน 3 อะตอมและหมู่ไฮดรอกซิล 3 หมู่ (รูปที่ 1.13a) ทำหน้าที่เป็นโครงร่างของไตรกลีเซอไรด์ทั้งหมด ความแตกต่างของไตรกลีเซอไรด์เกิดจากชนิดของกรดไขมันที่มาต่อกับกลีเซอรอล

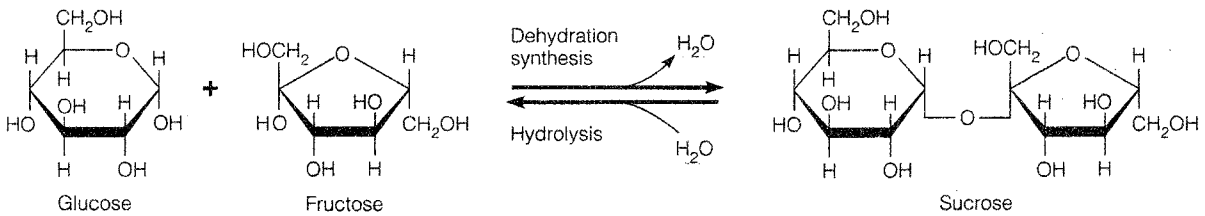
กรดไขมัน ประกอบด้วยโซ่ไฮโดรคาร์บอน (hydrocarbon chain) ที่มีหมู่คาร์บอกซิล (carboxyl group, -COOH) อยู่ที่ปลายโซ่ด้านหนึ่ง (รูปที่ 1.13b) เมื่ออยู่ในสารละลายหมู่คาร์บอกซิลสามารถแตกตัวเป็นไอออนให้โปรตอน (H^+) ออกมาทำให้มีสภาพเป็นกรด ความยาวของกรดไขมันจะแตกต่างกัน แต่ที่พบทั่วไปมักเป็นโซ่ที่ประกอบด้วย คาร์บอน 14, 16, 18 และ 20 อะตอม กรดไขมันแบ่งออกเป็นชนิดตามองศาของการอิ่มตัวโดยวัดจากจำนวนไฮโดรเจนที่อยู่ในโมเลกุล ได้แก่

ก. กรดไขมันอิ่มตัว (Saturated fatty acid) มีไฮโดรเจนมากเท่าที่จะมากได้ ซึ่งจะเกิดได้เมื่อ single bond ต่อกับคาร์บอนทุกอะตอม เช่น palmitic acid และ stearic acid (รูปที่ 1.13c)

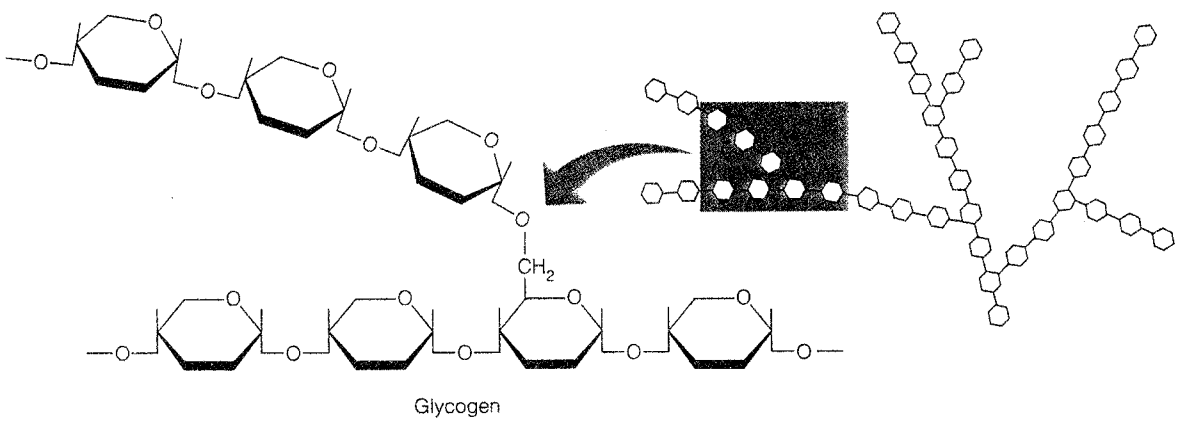
ข. กรดไขมันไม่อิ่มตัว (Unsaturated fatty acid) เกิดขึ้นได้ถ้ามี double bond เกิดขึ้นแม้เพียง 1 double bond ทำให้สามารถรับไฮโดรเจนอะตอมเพิ่มขึ้นได้อีก และถ้าหากมี double bond มากกว่า 1 double bond จะเกิดเป็น **Polyunsaturated fatty acid** สำหรับ **Monounsaturated fatty acid** จะมีเพียง 1 double bond (รูปที่ 1.13c) ตัวอย่างเช่น น้ำมันมะกอก (olive oil)



(a) Monosaccharides

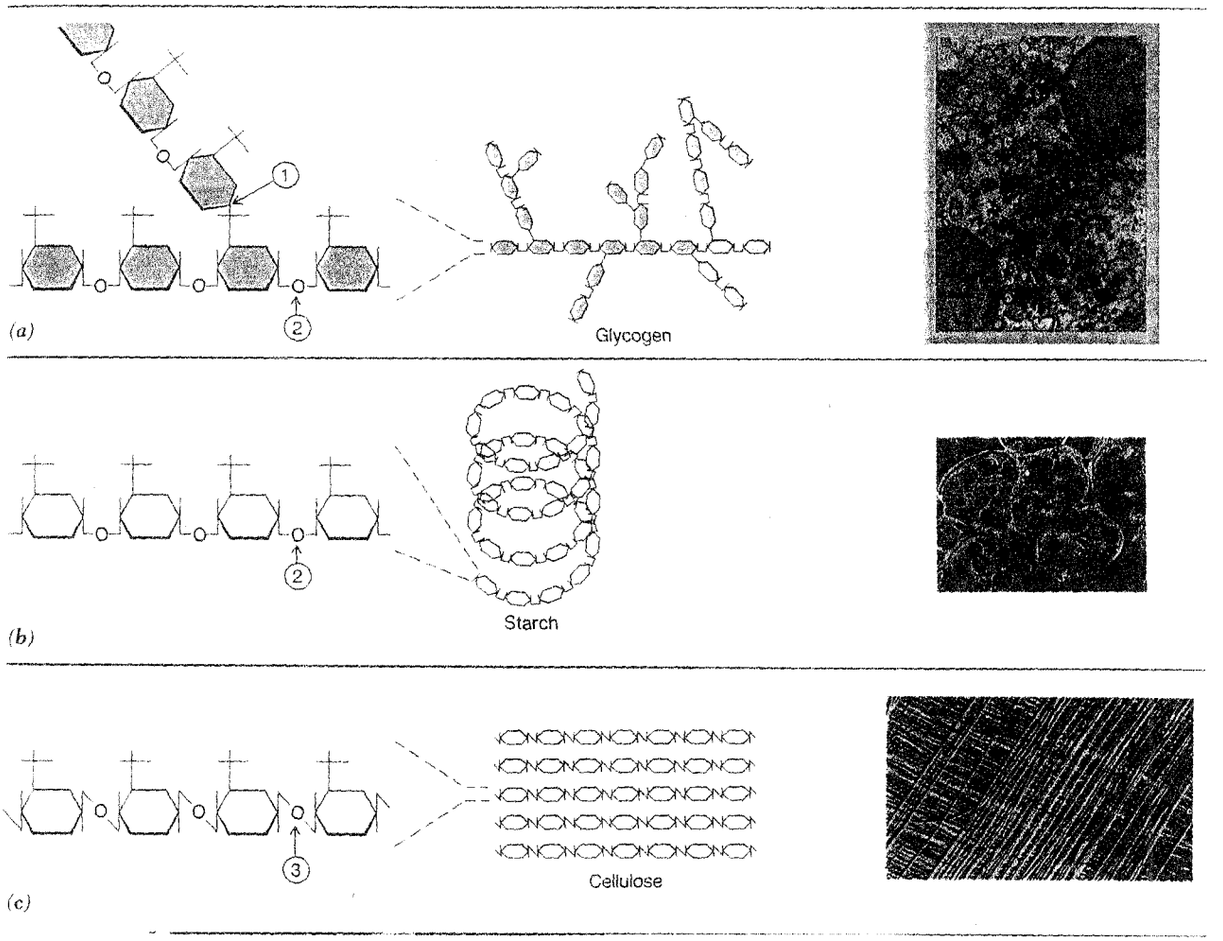


(b) Disaccharides



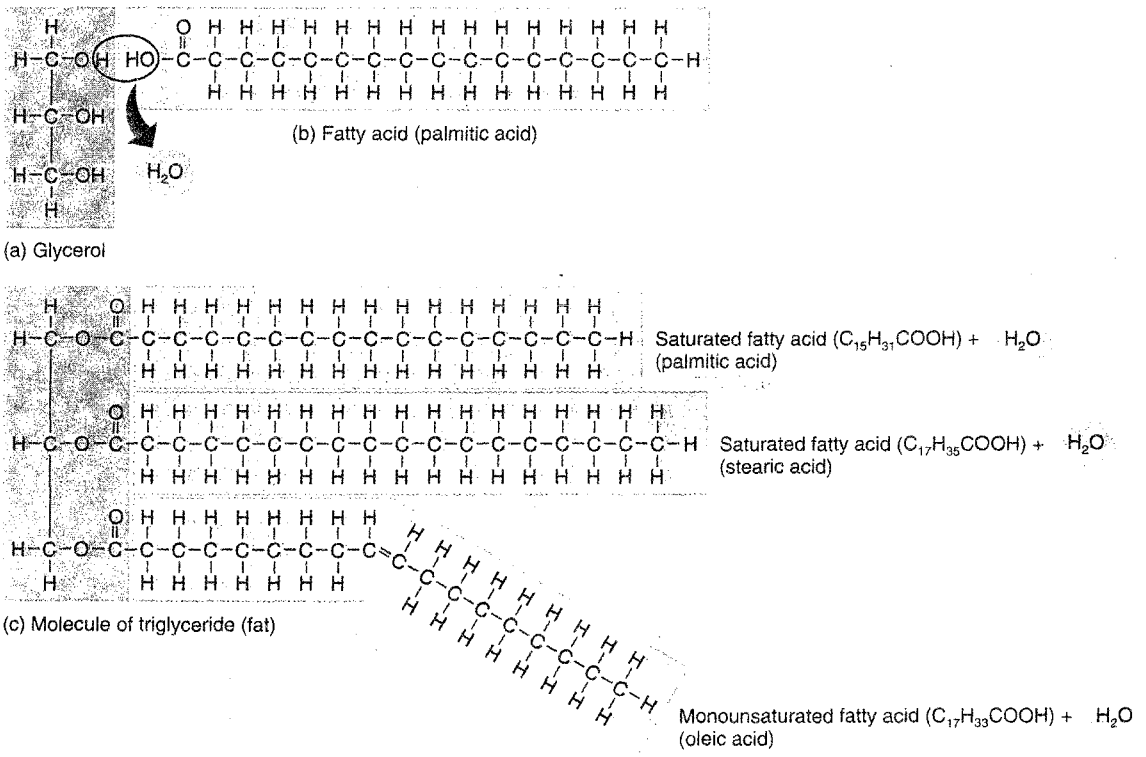
(c) Portion of a polysaccharide molecule (glycogen)

รูปที่ 1.11 โมเลกุลคาร์โบไฮเดรต (a) มอโนแซคคาไรด์ (b) ไดแซคคาไรด์ (c) พอลิแซคคาไรด์ (Brum และ คณะ, 1995)



รูปที่ 1.12 เปรียบเทียบการแตกกิ่งของ cellulose, starch และ glycogen (Brum และคณะ, 1995)

Glycerol and fatty acids are the building blocks of triglycerides.



รูปที่ 1.13 ไตรกลีเซอไรด์ : โครงสร้างและปฏิกิริยาของกลีเซอรอล (a) และกรดไขมัน (b) เมื่อกลีเซอรอลรวมกับกรดไขมันจะมีการเสียน้ำไปหนึ่งโมเลกุล (c) ไตรกลีเซอไรด์ 1 โมเลกุลประกอบด้วยกลีเซอรอล 1 โมเลกุลรวมกับกรดไขมัน 3 โมเลกุล (Tortora, 1997)

ฟอสโฟลิพิด มีโครงสร้างคล้ายกับไตรกลีเซอไรด์ แต่มีข้อแตกต่างที่สำคัญ คือ ไตรกลีเซอไรด์ประกอบด้วยกรดไขมัน 3 โมเลกุล จับกับกลีเซอรอล 1 โมเลกุลโดย covalent bond ส่วนฟอสโฟลิพิดมีกรดไขมันเพียง 2 โมเลกุล จับกับกลีเซอรอลและมีหมู่ฟอสเฟต (phosphate group) ที่มีประจุลบเข้ามาแทนที่ในตำแหน่งของกรดไขมันโมเลกุลที่ 3 (รูปที่ 1.14) ส่วนประกอบของโมเลกุลที่มีหมู่ฟอสเฟตนี้สามารถละลายน้ำได้ (hydrophilic) ปลายอีกด้านที่เป็นส่วนหางของฟอสโฟลิพิดที่มีโซ่กรดไขมันจะไม่มีประจุและไม่ละลายน้ำ (hydrophobic) จากการจัดตัวของประจุเช่นนี้เองทำให้ฟอสโฟลิพิดจับตัวเป็นก้อนกลม (micelle) เมื่ออยู่ในน้ำ โดยเอาด้านหางที่ไม่มีประจุชี้เข้าด้านในและเอาด้านหัวที่มีหมู่ฟอสเฟต (มีประจุ) ชี้ออกด้านนอก (รูปที่ 1.14) คุณสมบัติของฟอสโฟลิพิดเช่นนี้ทำให้เหมาะสำหรับเป็นส่วนประกอบที่ดีที่สุดของเยื่อ (membrane) ของเซลล์สิ่งมีชีวิต ซึ่งจะกล่าวถึงต่อไปในเรื่องของเยื่อหุ้มเซลล์

สเตรอยด์ มีโครงสร้างต่างไปจากกรดไขมัน แต่ถูกจัดให้อยู่ในกลุ่มของลิพิดเนื่องจากไม่ละลายในน้ำ สเตรอยด์ทั้งหมดมีโครงสร้างพื้นฐานเป็นวงคาร์บอน (carbon ring) 4 วงจับกัน (รูปที่ 1.15) ที่รู้จักกันดี คือ คอเลสเทอรอล (cholesterol) ซึ่งเป็นส่วนประกอบของเยื่อหุ้มเซลล์สัตว์ (ไม่พบในเซลล์พืช) คอเลสเทอรอลเป็นสารเริ่มต้นสำหรับการสังเคราะห์ฮอร์โมนบางชนิด เช่น testostorone (ฮอร์โมนเพศชาย) และ estrogen (ฮอร์โมนเพศหญิง) ถ้าคอเลสเทอรอลได้รับแสงอัลตร้าไวโอเล็ต (UV) จะเปลี่ยนเป็นวิตามินดี (vitamin D) ที่จำเป็นต่อการเจริญของกระดูก

ไข มีโครงสร้างคล้ายน้ำมันแต่มีกรดไขมันที่ต่อกับโครงร่างหลักมากกว่า พบไขเคลือบบนใบไม้และลำต้นของพืชหลายชนิดช่วยป้องกันการเสียน้ำ ส่วนไขที่พบในสัตว์ทำหน้าที่ป้องกันเช่นกัน เช่น เป็นส่วนประกอบของรังผึ้ง เป็นสารช่วยป้องกันในหูคน และเป็นสารที่เคลือบบนขนนกช่วยป้องกันน้ำ

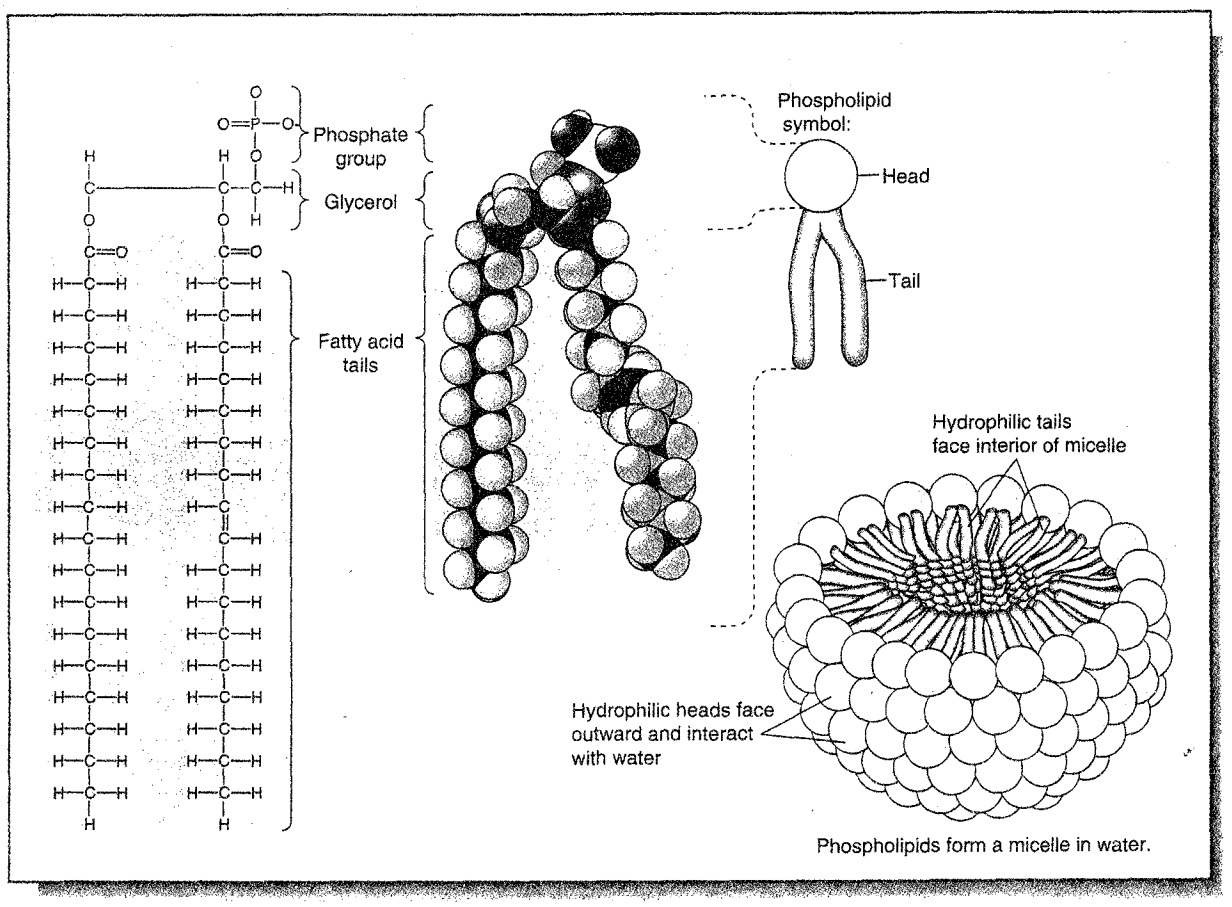
โปรตีน

ประกอบด้วยมอนอเมอร์ของ**กรดแอมิโน** (amino acid) ต่อกันเป็น **โซ่พอลิเพปไทด์** (polypeptide chain) โปรตีนประกอบด้วยโซ่พอลิเพปไทด์ 1 สายหรือมากกว่า 1 สาย ในสิ่งมีชีวิตมีกรดแอมิโน 20 ชนิด (ถึงแม้ว่าในทางเคมีจะมีกรดแอมิโนมากกว่านี้)

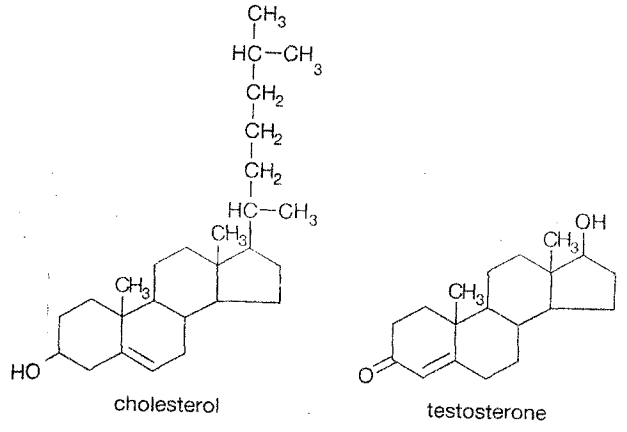
กรดแอมิโน ประกอบด้วยแกนกลางเป็นคาร์บอนอะตอม (รูปที่ 1.16) ยึดต่อกับ

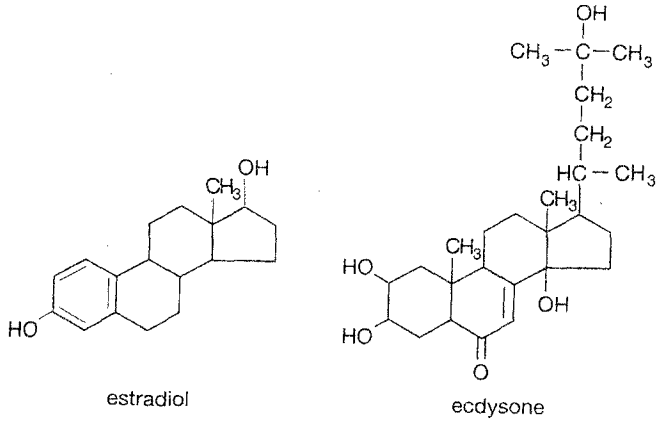
1. ***ไฮโดรเจน*** 1 อะตอม
2. ***หมู่คาร์บอกซิล*** (COO-) ที่คาร์บอน 1 อะตอม มี double bond กับออกซิเจน 1 อะตอม และมี single bond กับออกซิเจนอีก 1 อะตอมที่มีประจุลบ
3. ***หมู่แอมิโน*** (amino group) ที่ไนโตรเจน 1 อะตอมมี single bond กับไฮโดรเจน 3 อะตอม โดยที่ไฮโดรเจน 1 อะตอมมีประจุบวก (NH_3^+)
4. ***หมู่ R*** (R group) เป็น side chain ที่สามารถเป็นหมู่เคมีใด ๆ ที่แตกต่างกันถึง 20 ชนิด

covalent bond ระหว่างกรดแอมิโนเรียกว่า **peptide bond** (พันธะเพปไทด์) ซึ่งเกิดโดยปฏิกิริยา dehydration synthesis การเกิด peptide bond แต่ละครั้งจะได้น้ำออกมา 1 โมเลกุล (รูปที่ 1.16)



รูปที่ 1.14 ฟอสโฟลิพิด :โครงสร้างที่แบ่งเป็นส่วนหัวและส่วนหาง ส่วนหัวประกอบด้วยหมู่ phosphate และกลีเซอรอล ส่วนหางเป็นกรดไขมัน 2 โมเลกุล เมื่ออยู่ในน้ำฟอสโฟลิพิดจะมีลักษณะเป็นก้อนกลม (micelle) (Ferl และ Wallace, 1996)





รูปที่ 1.15 ตัวอย่างของ steroids (Audesirk และ Audesirk, 1997)

โครงสร้างของโปรตีน

โปรตีนเป็นโมเลกุลขนาดใหญ่ ส่วนมากประกอบด้วยกรดแอมิโนอย่างน้อย 100 ชนิด และอาจมากถึง 20,000 ชนิด การทำงานของโปรตีนขึ้นกับรูปร่างของโปรตีน โครงสร้างของโปรตีนแบ่งออกเป็น 4 ระดับของการจัดตัว ได้แก่ primary, secondary, tertiary และ quaternary (รูปที่ 1.17)

1. Primary structure เป็นระดับที่กรดแอมิโนมีการเรียงตัวเป็นลำดับเป็นเส้นตรง เป็นโซ่พอลิเพปไทด์ โปรตีนที่แตกต่างกันจะมี primary structure แตกต่างกัน

2. Secondary structure เป็นระดับที่กำหนดรูปร่างของพอลิเพปไทด์ ว่าจะเป็นแบบพับ (fold) หรือแบบโค้งงอ (bend) แบ่งออกเป็น 3 แบบ ได้แก่ alpha helix, beta-pleated sheet และ random coil

3. Tertiary structure เป็นระดับที่พอลิเพปไทด์มีการพับหรือขดงอมากขึ้นจนเป็นก้อน เป็นรูปร่างสุดท้ายของโซ่พอลิเพปไทด์ แต่ละโปรตีนจะมีรูปร่างที่แน่นอนเพื่อให้สามารถทำหน้าที่ได้อย่างถูกต้อง ตัวที่รักษารูปร่างให้คงที่คือ non-covalent bond ได้แก่ ionic bonds, hydrogen bonds และ hydrophobic interaction

4. Quaternary structure เกิดขึ้นเมื่อมีโซ่พอลิเพปไทด์ 2 สาย หรือ มากกว่า 2 สาย มารวมกันเป็นสารประกอบเชิงซ้อนขนาดใหญ่ ตัวอย่างเช่น ฮีโมโกลบิน (hemoglobin) ประกอบด้วย 4 พอลิเพปไทด์ (เป็น alpha protein 1 คู่ และ beta protein 1 คู่) แต่ละพอลิเพปไทด์สามารถจับและขนส่งออกซิเจน 1 โมเลกุล

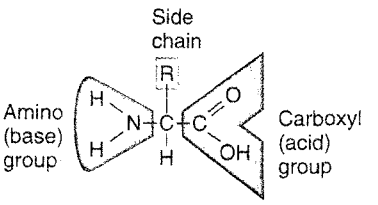
กรดนิวคลีอิก

เป็นพอลิเมอร์ที่ประกอบด้วยมอนอเมอร์ที่เรียกว่า **นิวคลีโอไทด์** (nucleotide) แต่ละนิวคลีโอไทด์ประกอบด้วย (1) น้ำตาล 5 คาร์บอน (five-carbon sugar) ซึ่งอาจจะเป็น ribose หรือ deoxyribose (2) หมู่ฟอสเฟต (PO_4) และ (3) **nitrogenous base** ชนิดใดชนิดหนึ่งใน 5 ชนิด คือ **adenine (A), guanine (G), thymine (T), cytosine (C)** และ **urocil (U)** (รูปที่ 1.18) หน้าที่หลักของนิวคลีโอไทด์ ได้แก่ สะสมข้อมูล (DNA), สังเคราะห์โปรตีน (RNA) และขนส่งพลังงาน (ATP และ NAD)

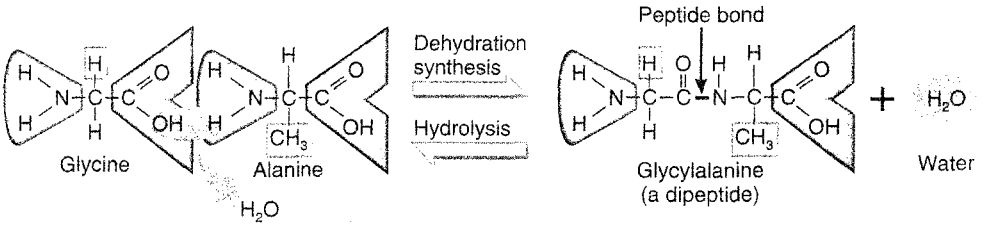
Deoxyribonucleic acid (DNA) พบอยู่ในนิวเคลียส เป็นตัวนำพันธุกรรมของสิ่งมีชีวิต DNA ประกอบด้วยน้ำตาล deoxyribose และ base 4 ชนิด ได้แก่ A, C, G และ T (รูปที่ 1.18) พอลิเมอร์ของ DNA เป็น double helix หน้าที่ของ DNA คือ สะสมข้อมูล หากข้อมูลใน DNA เปลี่ยนไปจะมีผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงใน primary structure ของพอลิเพปไทด์ ซึ่งจะกระทบต่อไปถึง secondary และ tertiary structure การกลาย (mutation) เกิดจากการที่ลำดับของ DNA base เปลี่ยนแปลง การกลายส่วนใหญ่เป็นอันตราย ส่วนน้อยไม่เกิดอะไรขึ้น และส่วนน้อยมากจะเป็นประโยชน์และช่วยให้การสืบพันธุ์ของสิ่งมีชีวิตประสบความสำเร็จ การกลายเป็นบ่อเกิดของการแปรผันซึ่งเป็นแกนหลักของทฤษฎีวิวัฒนาการโดยการคัดเลือกโดยธรรมชาติ (natural selection) ของ Darwin และ Wallace

Ribonucleic acid (RNA) พบอยู่ในนิวเคลียสและไซโทพลาซึม ประกอบด้วยน้ำตาล ribose และ base 4 ชนิด คือ A, C, G และ U (ต่างจากของ DNA ที่เป็น T) (รูปที่ 1.18) RNA จะนำรหัสพันธุกรรมของ DNA เข้าไปสู่ไซโทพลาซึมและควบคุมการสังเคราะห์โปรตีน RNA มี 3 ชนิด คือ mRNA, rRNA และ tRNA

Adenosine triphosphate (ATP) เป็นนิวคลีโอไทด์พิเศษที่มีหมู่ฟอสเฟต 3 หมู่มาเชื่อมต่อ หมู่ฟอสเฟตทั้ง 3 หมู่นี้จะจับซึ่งกันและกันเป็นแถว เกิดเป็น triphosphate bond ซึ่งเป็น bond ที่มีพลังงานสูงมาก เมื่อ bond นี้แตกจะให้พลังงานสำหรับการทำงานของเซลล์ base ที่อยู่ใน ATP เป็น adenine (A) (รูปที่ 1.19)

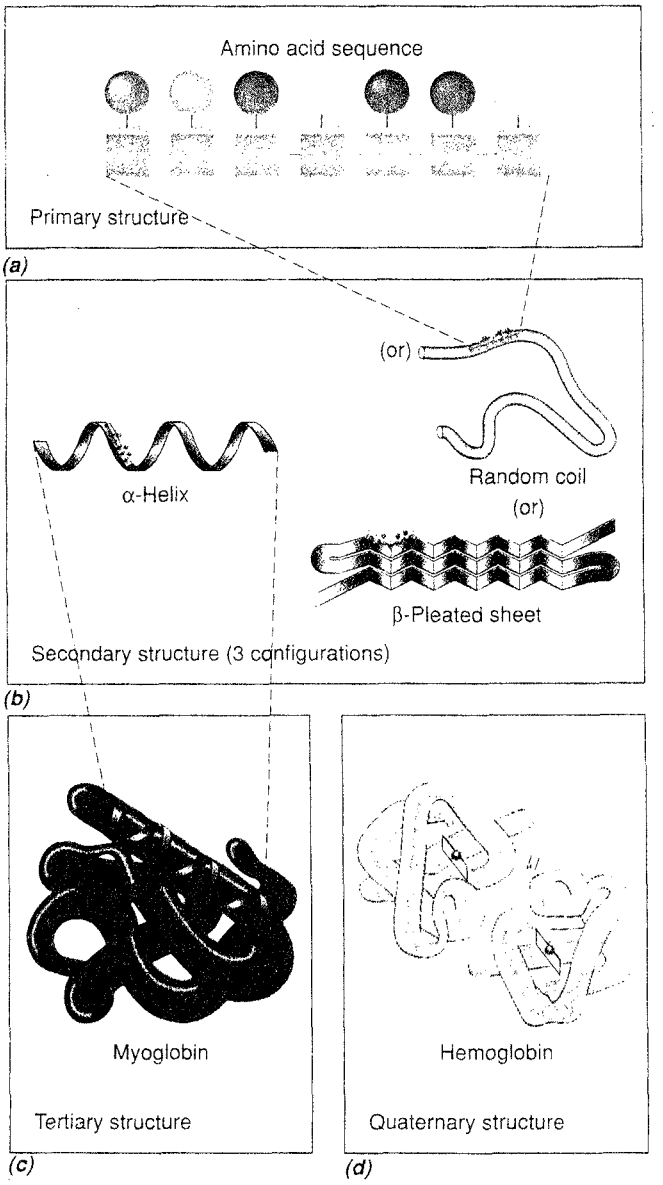


(a) Structure of an amino acid

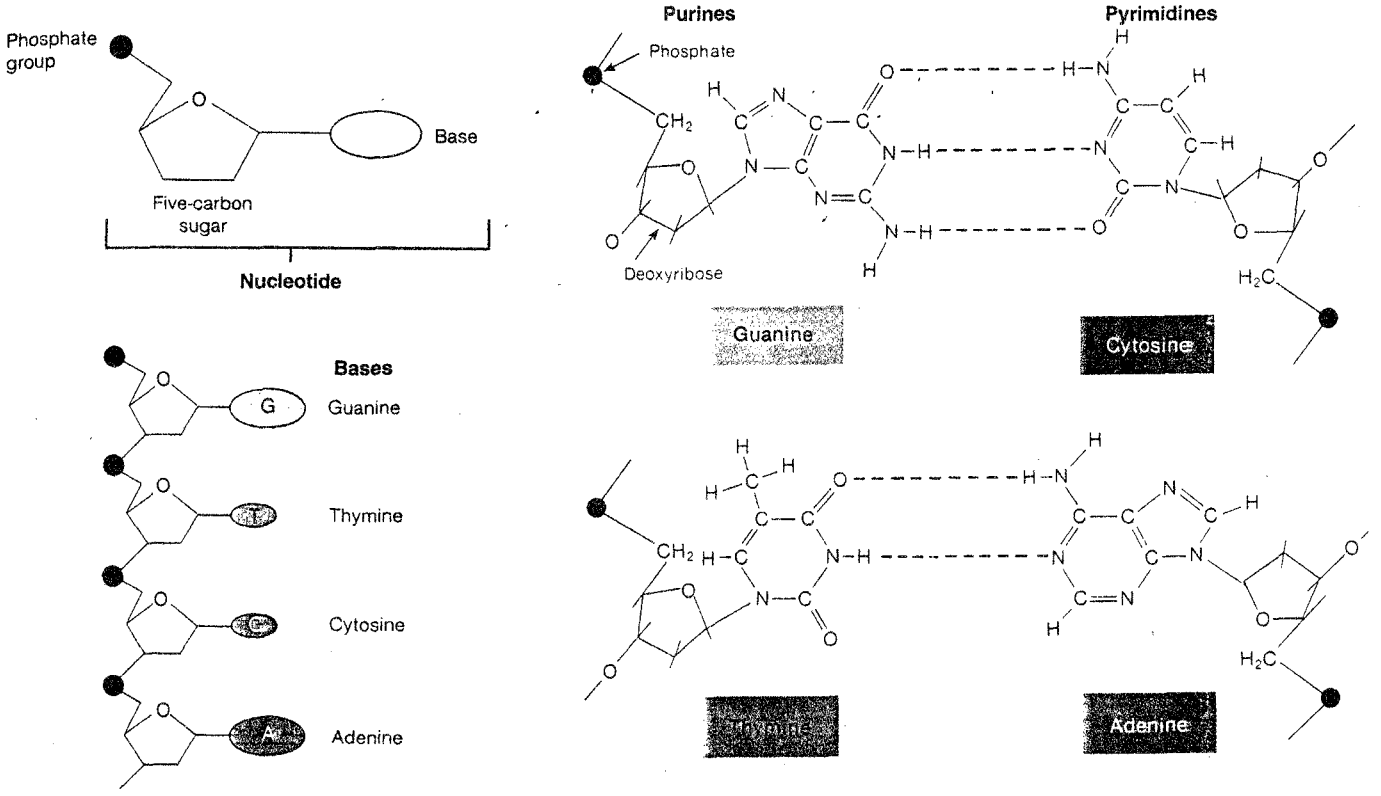


(b) Protein formation

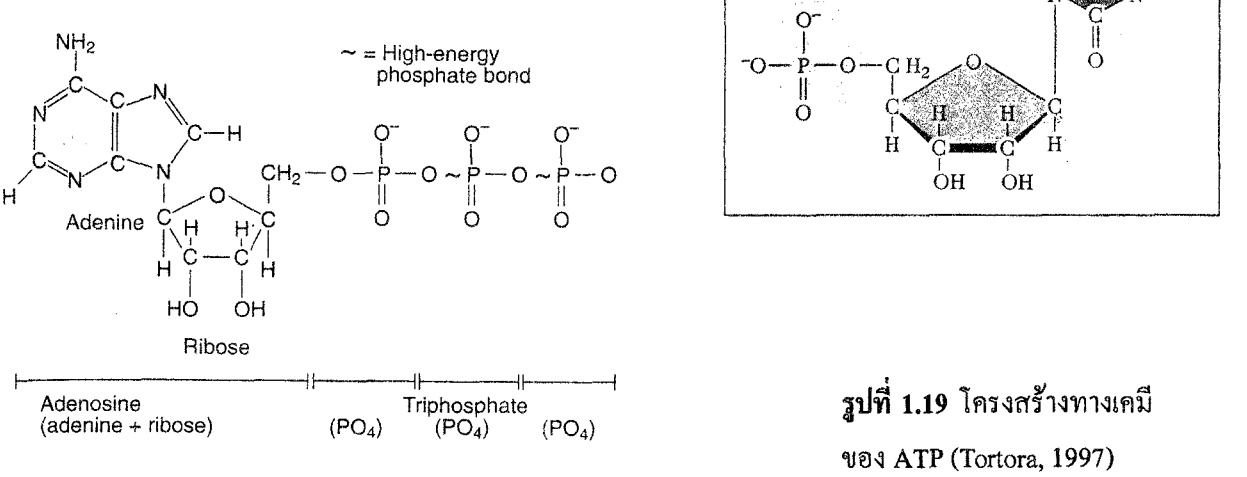
รูปที่ 1.16 กรดแอมิโนและการเกิด peptide bond (a) โครงสร้างของกรดแอมิโน (b) การเกิดโปรตีน (Tortora, 1997)

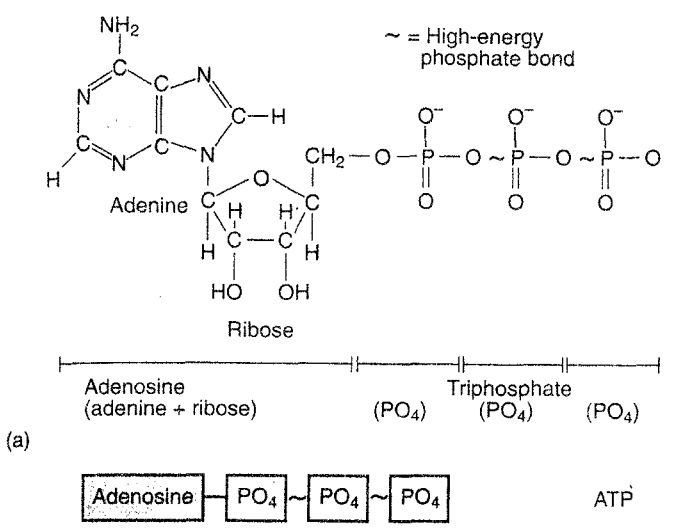


รูปที่ 1.17 โครงสร้างของโปรตีนทั้ง 4 ระดับ (Brum และคณะ, 1995)

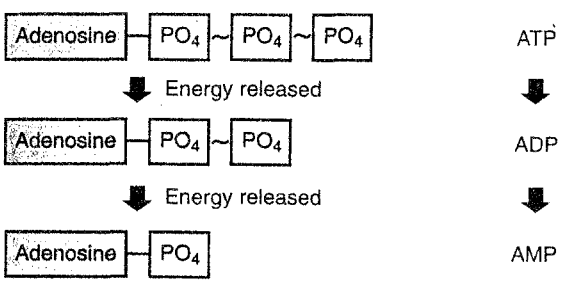


รูปที่ 1.18 โครงสร้างทั่วไปของ nucleotides และ nitrogenous base ใน DNA (Van de Graff และ Fox 1999) และ RNA (Benjamin และคณะ, 1997)





(a)



(b)

รูปที่ 1.19 โครงสร้างทางเคมีของ ATP (Tortora, 1997)

บทที่ 2
โครงสร้างและหน้าที่ของเซลล์ (Cell Structure and Function)

ทฤษฎีเซลล์ (Cell Theory)

ความรู้เรื่องเซลล์เริ่มขึ้นในปี ค.ศ.1665 โดย Robert Hooke นักวิทยาศาสตร์ชาวอังกฤษ ผู้ใช้กล้องจุลทรรศน์ศึกษาเปลือก (cork) ของต้นโอ๊ค และพบว่าเปลือกมีลักษณะเป็นตารางสี่เหลี่ยมเล็กๆซึ่ง Hooke ตั้งชื่อว่า "เซลล์ (Cell)" ต่อมาในปี ค.ศ.1673 Anthony Van Leeuwenhook ชาวเนเธอร์แลนด์ใช้กล้องจุลทรรศน์ที่ใช้เลนส์เดียวแทนสองเลนส์และได้พบสัตว์เล็กๆในบ่อน้ำ เขาเสนอความคิดว่าสิ่งมีชีวิตเกิดจากสิ่งที่ไม่มีชีวิต ในปี ค.ศ.1805 นักธรรมชาติวิทยาชาวเยอรมนีชื่อ Larenza Oken ได้เขียนรายงานว่า "อินทรีย์ทั้งหมดเริ่มมาจากและประกอบด้วยเวซิเคิล (vesicle) หรือเซลล์" ซึ่งเป็นจุดเริ่มต้นของ**ทฤษฎีเซลล์** ต่อมาในปี ค.ศ.1839 Matthias Jakob Schleiden นักพฤกษศาสตร์ชาวเยอรมนีและ Theodor Schwann นักสัตววิทยาชาวเยอรมนีได้ตีพิมพ์ข้อสรุปของแต่ละคนว่า **สิ่งมีชีวิตทุกชนิดประกอบด้วยเซลล์** (ทั้งสองคนจึงได้ชื่อว่าเป็นเจ้าของความคิดนี้) อีกประมาณ 20 ปีต่อมา คือราวปี ค.ศ.1855 Randolf Virchow ชาวเยอรมนีได้เพิ่มเติมข้อมูลในทฤษฎีเซลล์อีก 1 ข้อ คือ "เซลล์ทั้งหมดมาจากเซลล์"

ทฤษฎีเซลล์ในปัจจุบันจึงมีอยู่ 3 ข้อได้แก่

1. สิ่งมีชีวิตทั้งหมดประกอบด้วยเซลล์หนึ่งหรือมากกว่าหนึ่งเซลล์
2. สิ่งมีชีวิตที่เล็กที่สุดคือเซลล์เดี่ยว และเซลล์เป็นหน่วยทำงานของสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์
3. เซลล์ทุกเซลล์เกิดจากเซลล์ที่มีอยู่ก่อนแล้ว

เซลล์คืออะไร

เซลล์เป็นหน่วยชีวิตขนาดเล็ก มีการจัดระเบียบอย่างดี มีเยื่อหุ้ม และมีโครงสร้างเล็กๆอยู่ภายในซึ่งต่างมีหน้าที่เฉพาะของตัวเอง นักชีววิทยาแบ่งเซลล์ออกเป็น 2 ชนิด คือ **เซลล์โปรคาริโอต** (prokaryotic cell) ซึ่งไม่มีนิวเคลียส และ**เซลล์ยูคาริโอต** (eukaryotic cell) เป็นเซลล์ที่มีโครงสร้างภายในครบถ้วน นิวเคลียสมีเยื่อหุ้ม และมีออร์แกเนลล์ต่างๆที่มีเยื่อหุ้ม เรียกสิ่งมีชีวิตที่ประกอบด้วยเซลล์โปรคาริโอตว่า **โปรคาริโอต** (prokaryotes) เช่น แบคทีเรีย (bacteria) (รูปที่ 2.1) ส่วนสิ่งมีชีวิตที่ประกอบด้วยเซลล์ยูคาริโอตถูกเรียกว่า **ยูคาริโอต** (eukaryotes) ได้แก่ โพรทิสต์ (protists), fungi, พืช และสัตว์ (รูปที่ 2.2)

ปัจจุบันมีการพบเซลล์ชนิดใหม่ซึ่งไม่เคยเห็นมาก่อน มีลักษณะของทั้งโปรคาริโอตและยูคาริโอต เรียกเซลล์ชนิดนี้ว่า **Archean cell** ลักษณะที่คล้ายกับโปรคาริโอตคือไม่มีนิวเคลียส แต่มีโปรตีนหุ้มรอบ DNA เหมือนยูคาริโอต มีเยื่อหุ้มเซลล์แยกกัน โครงสร้างและลำดับของโมเลกุลที่เป็นโครงร่างหลักใน archaen cell ต่างไปจากของทั้งโปรคาริโอตและยูคาริโอต ในปี ค.ศ. 1996 มีการวิจัยพบว่าจีน (genes) มากกว่าครึ่งหนึ่งไม่มีส่วนคล้ายกับของโปรคาริโอตและยูคาริโอต ถึงแม้จะรู้จักสิ่งมีชีวิตชนิดนี้ไม่มากนัก แต่นักวิทยาศาสตร์บางคนได้ตั้งสมมุติฐานว่า archaen cell อาจเป็นสิ่งมีชีวิตที่พบในดาวดวงอื่น เพราะว่ามีความสามารถในการอยู่รอดในสิ่งแวดล้อมที่มีอุณหภูมิต่ำและความดันบรรยากาศสูง

ขนาดเซลล์

เซลล์มีมากมายหลายแบบจึงเป็นการยากที่จะบอกถึงขนาดและรูปร่างของเซลล์ให้จำเพาะลงไปได้ เช่น เซลล์ประสาทที่ตามนุษย์มองไม่เห็นอาจยาวได้เป็นหลายเมตร เซลล์พืชและสัตว์ส่วนใหญ่มีความยาวประมาณ 90 ไมโครเมตร (μm) แทบจะไม่มีเซลล์ใดมีเส้นผ่าศูนย์กลางน้อยกว่า 10 μm และมีเซลล์เพียงส่วนน้อยที่มีขนาดใหญ่กว่า 100 μm (รูปที่ 2.3) เซลล์พืชมีแนวโน้มที่จะใหญ่กว่าเซลล์สัตว์

The Surface-Volume Hypothesis ขนาดของเซลล์มีผลต่ออัตราส่วนของพื้นที่ผิว (surface area) ต่อปริมาตร (volume) เซลล์ที่เล็กกว่ามีอัตราส่วนของพื้นที่ผิวใหญ่กว่าเมื่อเทียบกับปริมาตรของเซลล์ ปกติพื้นที่ผิวจะถูกปกคลุมด้วยเยื่อ เซลล์ขนาดเล็กมีเยื่อขนาดใหญ่ปกคลุมทำให้สารที่อยู่ภายในเซลล์อยู่ไม่ห่างจากผิวนอกของเซลล์ ดังนั้นเซลล์จึงสามารถเคลื่อนสารอาหารเข้าและของเสียออกอย่างมีประสิทธิภาพ ส่วนเซลล์ขนาดใหญ่มีเยื่อน้อยกว่าจึงมีปัญหาในการนำสารเข้าและออกเซลล์มากกว่า (รูปที่ 2.4)

วิธีการศึกษาเซลล์

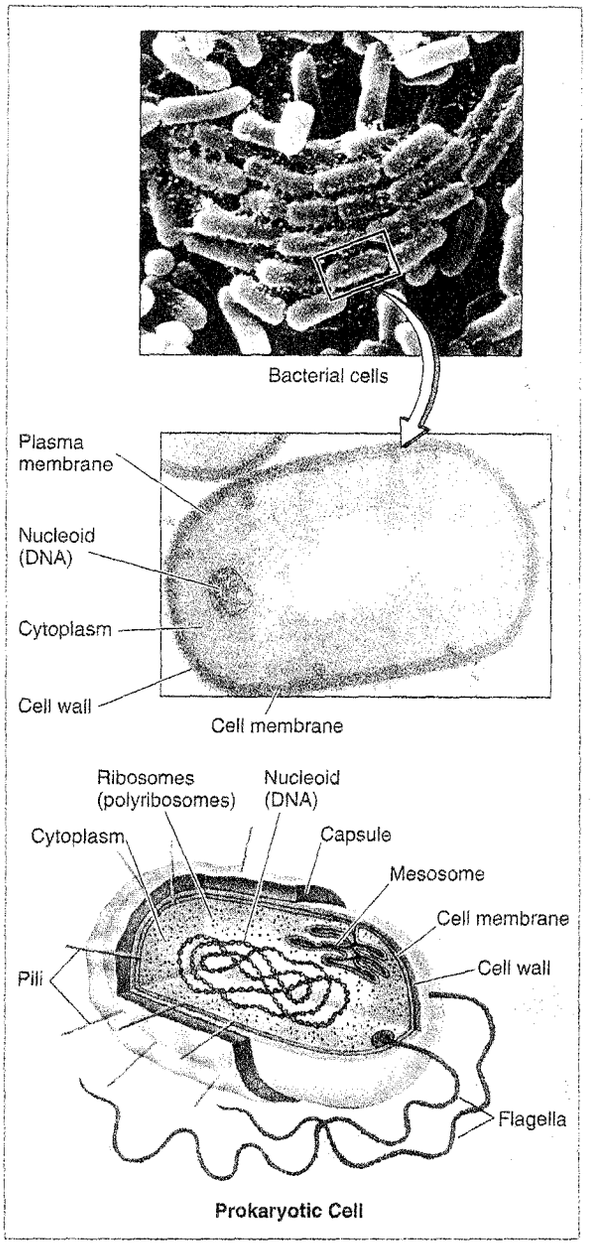
ในการศึกษาเซลล์ช่วงต้น นักวิจัยใช้กล้องจุลทรรศน์แสง (light microscope) ซึ่งส่งลำแสงที่มองเห็นด้วยตา (visible light) ผ่านตัวอย่างและให้ภาพชัดลงบนเลนส์แก้ว ต่อมาในศตวรรษที่ 20 ความสนใจในเรื่องโครงสร้างเซลล์ที่มีขนาดเล็กลงไปมีมากขึ้น จึงมีการสร้างกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน (electron microscope, EM) มาใช้

EM ส่งลำแสงผ่านตัวอย่างและใช้สนามแม่เหล็กในการโฟกัสลำแสง EM จะให้ resolution (ความสามารถในการแยกของสองสิ่งออกจากกัน) มากกว่า ให้กำลังขยายสูงกว่า และให้ความลึกของภาพมากกว่าที่ได้จากกล้องจุลทรรศน์แสง EM แบ่งออกเป็น 2 ชนิดคือกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องผ่าน (Transmission electron microscope, TEM) และกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอนแบบส่องกราด (Scanning electron microscope, SEM) สำหรับ TEM จะให้ภาพ 2 มิติ ส่วน SEM จะให้ภาพ 3 มิติ

ในปี ค.ศ.1980 มีการนำ Scanning probe microscope (SPM) มาใช้ ซึ่งให้ภาพ 3 มิติของผิวเซลล์และของโมเลกุลชีวภาพเช่น DNA กล้องจุลทรรศน์ชนิดนี้ใช้การผ่าน probe ไปเหนือตัวอย่างซึ่งจะบันทึกความสูงและความลึกของพื้นผิวไว้ จากนั้นคอมพิวเตอร์จะเปลี่ยนข้อมูลเหล่านั้นให้เป็นภาพ SPM สามารถให้ภาพได้ถึงระดับอะตอม กำลังขยายสูงถึง 100 ล้านเท่า สามารถถ่ายภาพตัวอย่างในน้ำได้

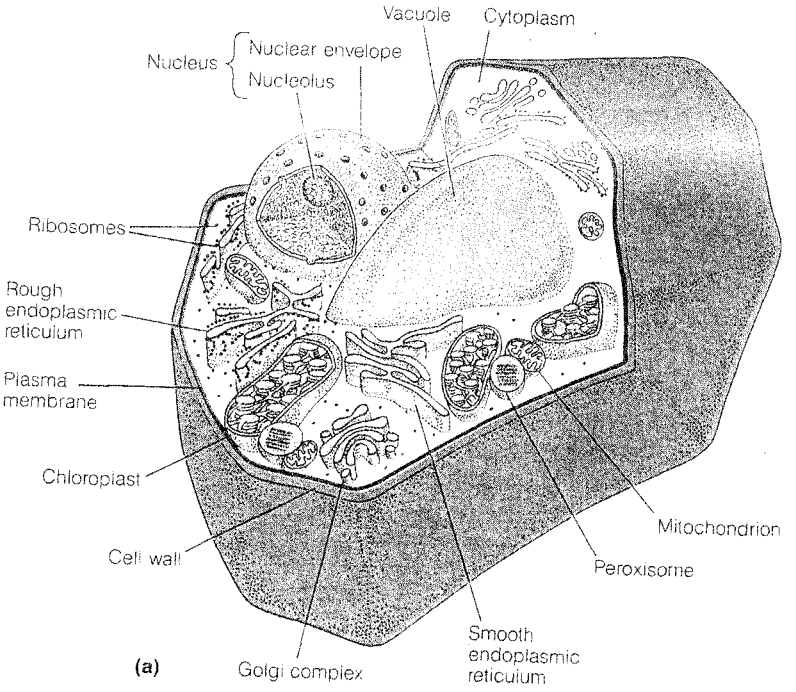
โครงสร้างของเซลล์โปรคาริโอต : แบคทีเรีย

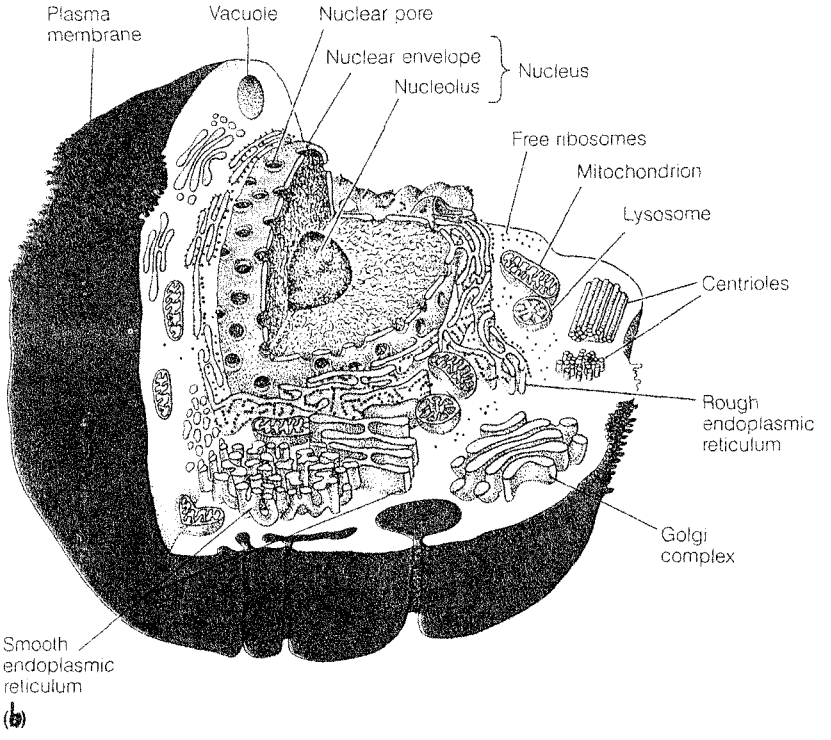
โปรคาริโอตเป็นกลุ่มของสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวขนาดเล็ก (ยาวน้อยกว่า 5 ไมโครเมตร) มีโครงสร้างภายในไม่ซับซ้อน (รูปที่ 2.1) เซลล์โปรคาริโอตส่วนใหญ่มีผนังเซลล์ล้อมรอบ ใต้ผนังเซลล์เป็นเยื่อหุ้มเซลล์ เยื่อหุ้มเซลล์ที่เว้าเข้าไปในไซโทพลาซึมเรียกว่า **mesosome** ภายในเซลล์มีไซโทพลาซึม DNA ของแบคทีเรียมักจะขดตัวและยึดติดกับเยื่อหุ้มเซลล์รวมกันอยู่ในบริเวณที่เรียกว่า **nucleoid** ไม่มีนิวเคลียสที่แท้จริง ไม่มีเยื่อหุ้มนิวเคลียส ไม่มีออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้ม ไม่มี centrioles มีไรโบโซมเป็นแหล่งสังเคราะห์โปรตีน



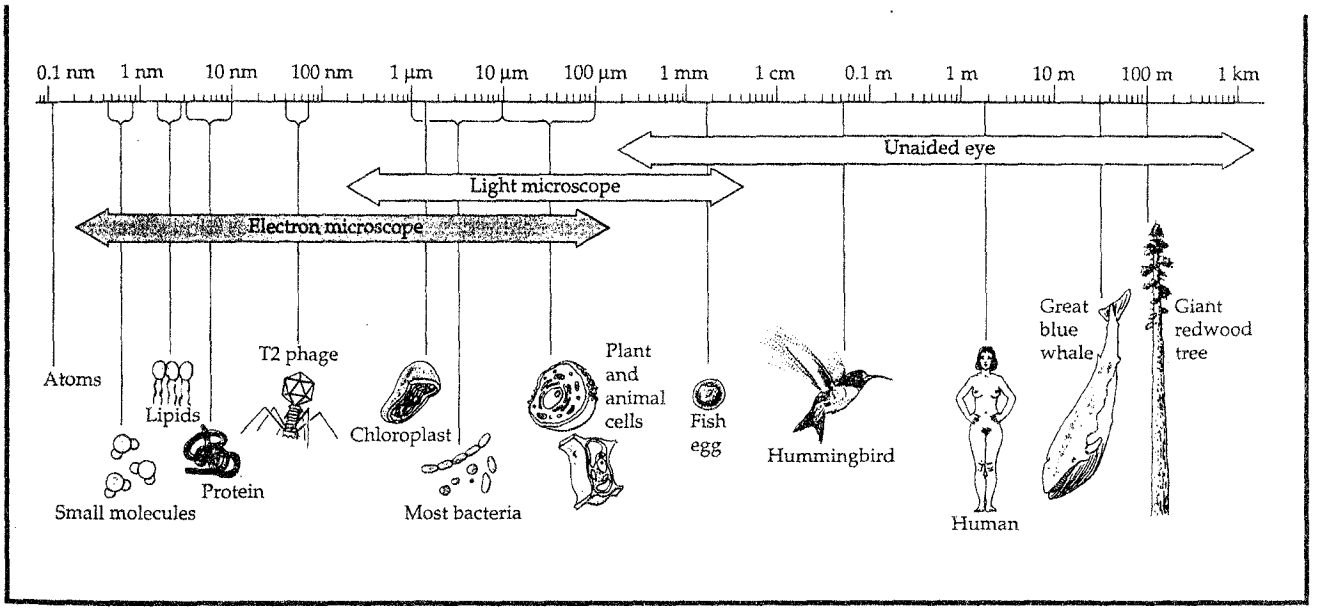
PROKARYOTES.
In contrast to the eukaryotes, prokaryotes lack membrane-surrounded organelles. Nevertheless. all life functions, including self-replication, occur in these cells.

รูปที่ 2.1 โครงสร้างของโปรคาริโอต : แบคทีเรีย (Ferl และ Wallace, 1996)

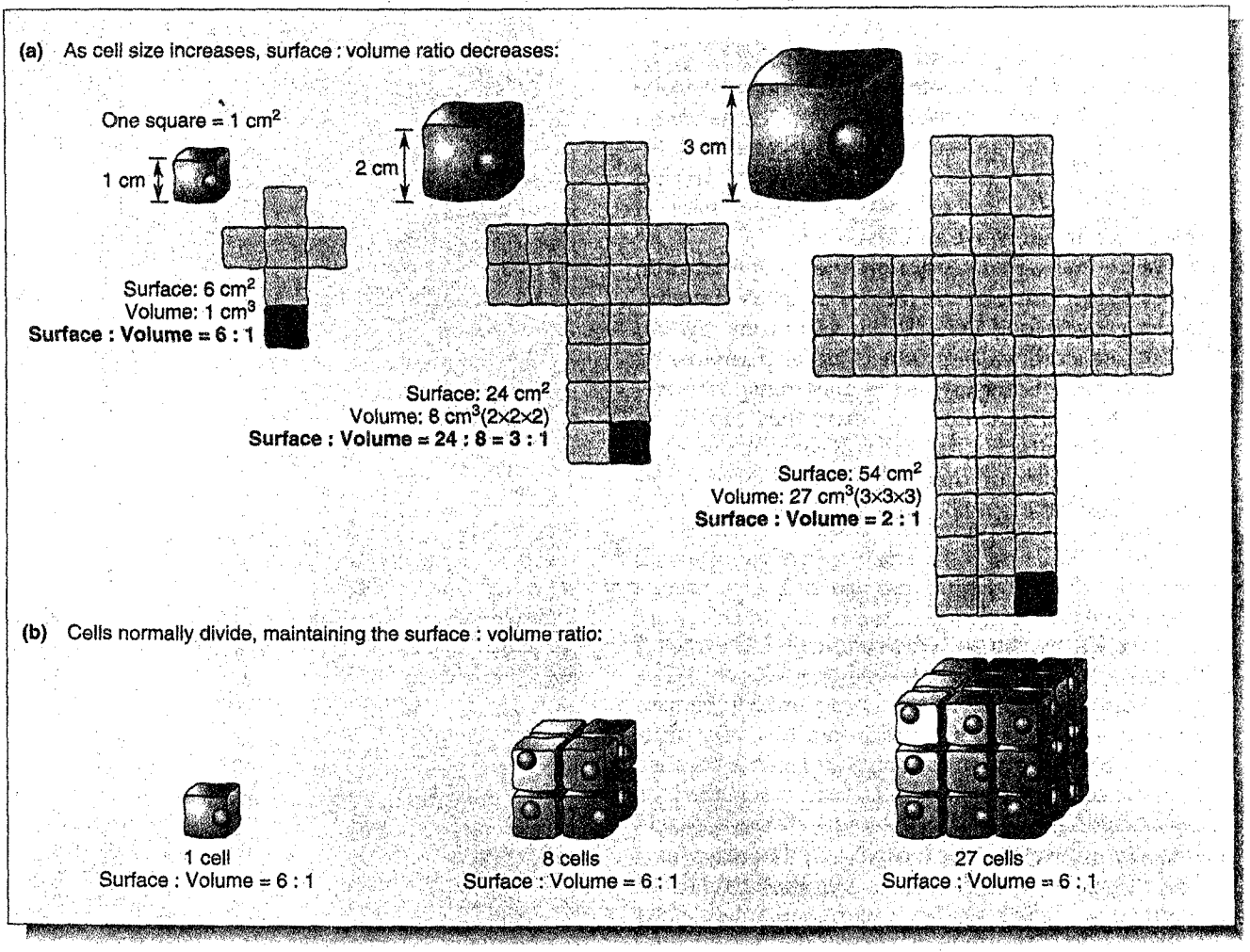




รูปที่ 2.2 โครงสร้างของ เซลล์พืช (a) และเซลล์สัตว์ (b) (Becker และ Deamer, 1991)



รูปที่ 2.3 ขนาดของเซลล์แบบต่างๆ (Purves และคณะ, 1994)



รูปที่ 2.4 อัตราส่วนพื้นที่ผิวต่อปริมาตรของเซลล์ (a) เมื่อเซลล์มีขนาดเพิ่มขึ้น อัตราส่วนพื้นที่ผิวต่อปริมาตรจะลดลง (b) เมื่อเซลล์มีการแบ่งเซลล์ตามปกติอัตราส่วนพื้นที่ผิวต่อปริมาตรจะคงที่ไม่เปลี่ยนแปลง (Ferl และ Wallace , 1996)

โปรคาริโอตถูกแบ่งออกได้เป็น 2 กลุ่ม โดยใช้แหล่งพลังงานได้แก่

ก. Heterotrophs เป็นกลุ่มที่ต้องการสารอาหารจากสิ่งมีชีวิตอื่นที่เป็นตัวผลิตอาหาร ได้แก่ germs ที่รู้จักกันในชื่อของแบคทีเรียที่ทำให้เกิดโรค **(pathogenic bacteria)** แต่ heterotrophs bacteria ที่รู้จักกันดีคือแบคทีเรียที่ย่อยสลายสารอินทรีย์เป็นแหล่งอาหารได้แก่แบคทีเรียที่เป็นผู้ย่อยสลาย (decomposer)

ข. Autotrophs เป็นกลุ่มที่สามารถสร้างอาหารเองได้ เช่น cyanobacteria

แบคทีเรียมักถูกจัดแบ่งออกเป็น 3 กลุ่มโดยอาศัยรูปร่างของเซลล์ ได้แก่

1. รูปร่างกลม เรียกว่า Coccus (Cocci พหูพจน์)
2. รูปร่างเป็นแท่ง เรียกว่า Bacillus (Bacilli พหูพจน์)
3. รูปร่างเป็นเกลียว เรียกว่า Spirilla หรือ Spirochete

โครงสร้างของเซลล์ยูคาริโอต

โครงสร้างโดยทั่วไปของเซลล์ยูคาริโอต ประกอบด้วย 3 ส่วนหลักคือ เยื่อหุ้มเซลล์ ไซโทพลาซึม และนิวเคลียส แต่ละส่วนมีคุณสมบัติต่างๆคือ

1. *เยื่อหุ้มเซลล์* เป็นส่วนหุ้มรอบไซโทพลาซึมและนิวเคลียส เป็นขอบเขตรอบนอกของเซลล์
2. *ไซโทพลาซึม* เป็น cellular material ภายในเยื่อหุ้มเซลล์และภายนอกนิวเคลียส มีลักษณะเป็นสารวุ้นล้อมรอบนิวเคลียส ประกอบด้วย 3 ส่วนหลักคือ cytosol, ออร์แกเนลล์ต่างๆ และ inclusions
    - 2.1 Cytosol เป็นสารวุ้น เป็นสารผสมที่ส่วนประกอบหลักเป็นน้ำ มีโปรตีน น้ำตาล เกลือ และตัวละลายอื่นๆละลายอยู่
    - 2.2 ออร์แกเนลล์ เป็นเครื่องจักรในการทำงานของเซลล์ ออร์แกเนลล์แต่ละชนิดเป็นตัวทำหน้าที่เฉพาะของเซลล์
    - 2.3 Inclusions ไม่ใช่หน่วยทำงาน แต่อาจเป็นสารเคมีหรือไม่เป็นก็ได้ขึ้นกับชนิดของเซลล์ เช่น การเก็บสำรองอาหารในรูปของเม็ดไกลโคเจนจำนวนมากในเซลล์ตับและเซลล์กล้ามเนื้อ การเก็บหยดไขมันในเซลล์ไขมัน
3. *นิวเคลียส* เป็นหน่วยควบคุมกิจกรรมต่างๆของเซลล์ มักอยู่บริเวณกลางเซลล์

ออร์แกเนลล์ที่เกี่ยวข้องกับการค้ำจุนและการขนส่ง

1. เยื่อหุ้มเซลล์ (plasma membrane, cell membrane) เป็นเยื่อบางๆ ที่ล้อมรอบเซลล์ เป็นเยื่อที่ยอมให้สารผ่านได้แบบคัดเลือก (semipermeable membrane) ประกอบด้วยโปรตีนและฟอสโฟลิพิดเป็นหลัก ฟอสโฟลิพิดเรียงตัวเป็น 2 ชั้น โดยเอาส่วนหางที่เป็นกรดไขมันไม่มีประจุยื่นเข้าข้างใน ส่วนหัวที่มีประจุยื่นออกข้างนอกทั้งสองด้าน เมื่อดูด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน เยื่อหุ้มเซลล์มีลักษณะคล้ายเส้นดำๆ 2 เส้น แยกกันโดยพื้นที่ใสๆ กว้างประมาณ 5 นาโนเมตร (nm) (รูปที่ 2.5)

Fluid mosaic model เป็น model ที่ตั้งขึ้นโดย S. J. Singer และ G. L. Nicolson ในปี ค.ศ.1972 อธิบายถึงโครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์ว่า ประกอบด้วยชั้นของฟอสโฟลิพิดซึ่งเห็นส่วนหัวเป็นก้อนกลมๆ และส่วนหาง ส่วนหัวประกอบด้วยกลีเซอรอล ฟอสเฟต และหมู่อินทรีย์อื่นๆ แต่ละหัวมี 2 หางยื่นเข้าข้างใน (รูปที่ 2.5) การเรียงตัวเช่นนี้ทำให้เกิดพื้นที่ผิวที่ชอบน้ำและทำปฏิกิริยากับน้ำและสารที่มีประจุอื่นๆ ได้ ส่วนหางเป็นส่วนที่ไม่ชอบน้ำไม่มีประจุจึงเกิดเป็นแกนกลางที่เป็น oily hydrophobic เรียกการจัดตัวแบบนี้ว่า **Phospholipid bilayer**

Phospholipid bilayer เป็นโครงหลักของเยื่อหุ้มชีวภาพ อุตสาหกรรมทางเภสัชวิทยาใช้ phospholipid bilayers ในการผลิตลิโพโซม (liposomes) ซึ่งถูกนำมาใช้หุ้มยาชนิดต่างๆ เช่น ยาต้านมะเร็ง ยาต้านการอักเสบ ยาปฏิชีวนะ และแม้แต่ยาแก้ศีรษะล้านและน้ำตาเทียม

ในเยื่อหุ้มเซลล์ phospholipid bilayer ของส่วนด้านในที่ไม่ชอบน้ำ กลายเป็นตัวขัดขวางสารต่างๆที่ละลายในน้ำ แต่เนื่องจากมีโปรตีนบางชนิดฝังตัวอยู่ในชั้น bilayer นี้ทำให้เกิดช่องทางให้โมเลกุลและไอออนที่ละลายในน้ำผ่านได้ โปรตีนบางชนิดเป็นตัวนำสารบางอย่างผ่านหุ้มเซลล์ ดังนั้นเยื่อหุ้มเซลล์ของสิ่งมีชีวิตจึงประกอบด้วย phospholipid bilayers และโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อ (รูปที่ 2.5)

Membrane Protein โปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อหุ้มเซลล์แบ่งออกได้เป็น 3 กลุ่ม แต่ละกลุ่มทำหน้าที่แตกต่างกันไป (รูปที่ 2.6) ได้แก่

1. **โปรตีนทำหน้าที่ขนส่ง** (Transport proteins) ควบคุมการเคลื่อนที่ของโมเลกุลที่ละลายในน้ำผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ แบ่งเป็น 2 ชนิดคือ

1.1 **Channel protein** ทำหน้าที่เป็นรู (pore) ให้โมเลกุลและไอออนที่ละลายในน้ำผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ได้เช่น K^+, Na^+, และ Ca^{2+}

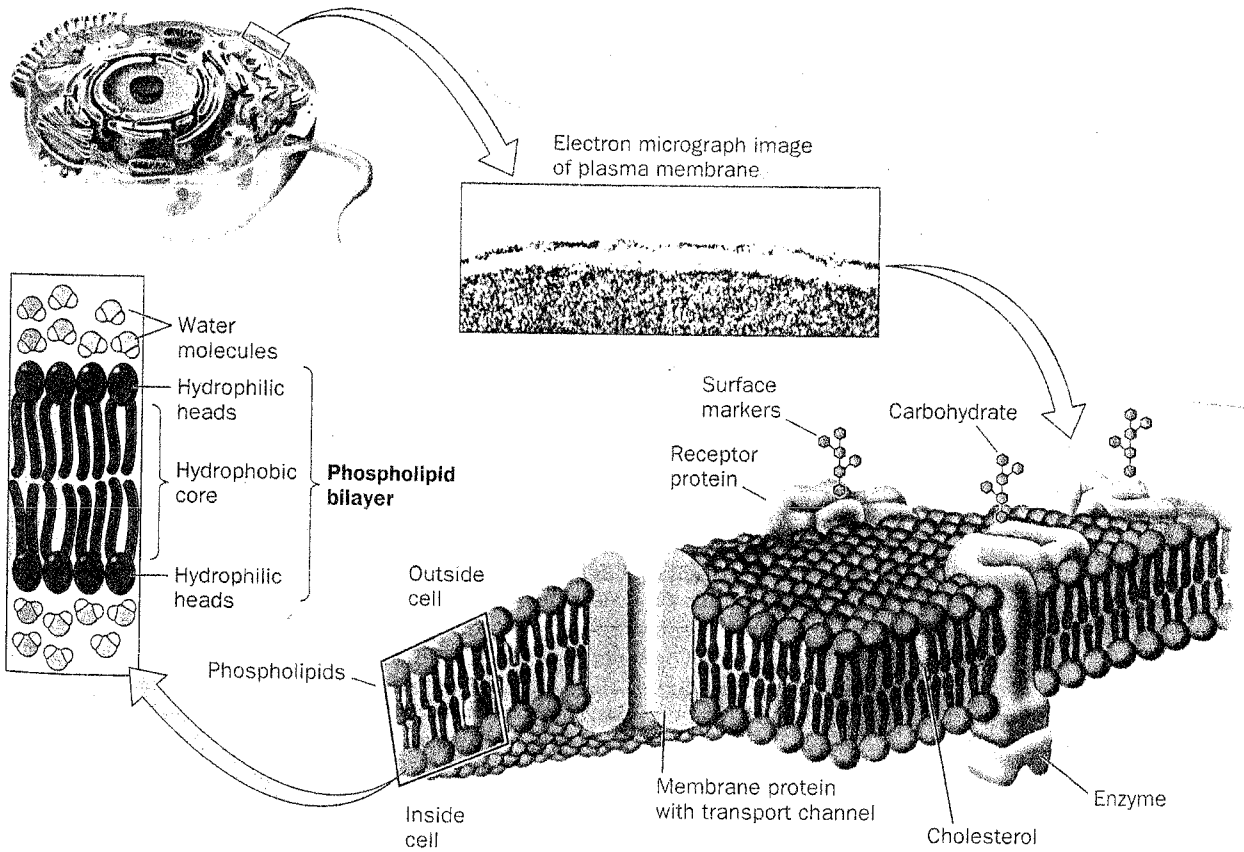
1.2 **Carrier protein** เป็นโปรตีนที่มี binding sites (เหมือนกับ active sites ของเอนไซม์) ซึ่งสามารถจับโมเลกุลจำเพาะ (specific molecules) บนด้านหนึ่งของเยื่อ แล้วโปรตีนจะเปลี่ยนรูปร่างโดยใช้พลังงานของเซลล์และเคลื่อนย้ายโมเลกุลผ่านเยื่อหุ้ม

2. โปรตีนที่ทำหน้าที่รีเซปเตอร์ (Receptor protein) ทำหน้าที่คล้ายสวิทช์เปิดหรือปิด เมื่อมีโมเลกุลจำเพาะเช่นฮอร์โมนหรือสารอาหารมาจับ เซลล์ส่วนใหญ่มีรีเซปเตอร์ชนิดต่างๆจำนวนมากบนเยื่อหุ้มเซลล์ บางรีเซปเตอร์ทำหน้าที่คล้ายประตูบน channel proteins กระตุ้นให้รีเซปเตอร์เปิดประตูยอมให้ไอออนไหลผ่าน channel ได้

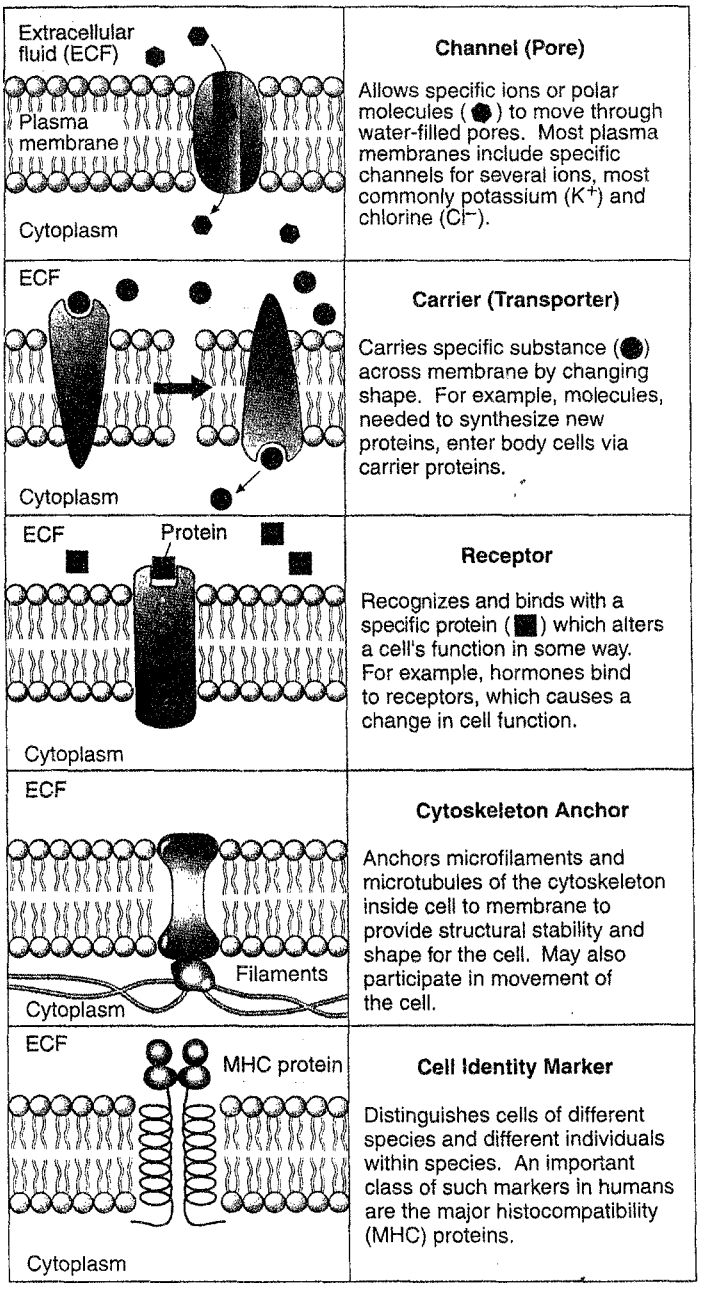
3. โปรตีนทำหน้าที่จดจำ (Recognition proteins) และไกลโคโปรตีน (glycoproteins) ทำหน้าที่คล้ายกับลายพิมพ์โมเลกุลที่ผิวของเซลล์ของระบบภูมิคุ้มกัน

หน้าที่ของเยื่อหุ้มเซลล์

1. แยกไซโทพลาซึมออกจากสิ่งแวดล้อมภายนอก
2. ควบคุมการแลกเปลี่ยนสารที่จำเป็นระหว่างไซโทพลาซึมและสิ่งแวดล้อมภายนอก
3. ติดต่อสื่อสารกับเซลล์อื่น



รูปที่ 2.5 โครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์สัตว์แสดง phospholipid bilayer และชนิดของโปรตีนในเยื่อหุ้ม (Benjamin และคณะ, 1997)



The protein molecules embedded in a plasma membrane are responsible for the various functions described in this figure. Many activities involve regulating materials and coordinating events between the cell's interior (cytoplasm) and its external environment (extracellular fluid, or ECF).

รูปที่ 2.6 หน้าที่บางอย่างของโปรตีนในเยื่อหุ้มเซลล์ (Mix และคณะ, 1996)

4. จำแนกเซลล์ที่เป็นของสิ่งมีชีวิตเฉพาะชนิดและของแต่ละตัวในชนิดนั้นๆ ในสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์ ชนิดเซลล์จำเพาะมักจะมีลายพิมพ์โมเลกุลเฉพาะบนผิวเซลล์

2. ผนังเซลล์พืช (Plant cell wall) เป็นชั้นแข็งไม่มีชีวิตล้อมรอบนอกเยื่อหุ้มเซลล์ ประกอบด้วยเซลลูโลส (cellulose) และพอลิเมอร์อื่นๆ ผนังเซลล์ปฐมภูมิ (primary cell wall) ประกอบด้วยไมโครไฟบริล (microfibril) ผนังเซลล์ทุติยภูมิ (secondary cell wall) ประกอบด้วยเส้นใย (fibers) เรียงกันเป็นชั้นแต่ละชั้นวางตั้งฉากซ้อนกัน เกิดเป็นแผ่นที่แข็งแรงและมีรู (รูปที่ 2.7) โครงสร้างพื้นฐานดังกล่าวนี้จะมีสารที่ทำให้แข็ง เช่น **เพคทิน** (pectin) มาสะสมทำให้แข็งแรงขึ้น เพคทินเป็นสารที่เชื่อมเซลล์ที่อยู่ใกล้เคียงกันไว้ด้วยกันด้วย

สารอื่นๆที่อาจจะเข้าไปเสริมในผนังเซลล์ขึ้นกับหน้าที่ของเซลล์ เช่น **ลิกนิน** (lignin) จะถูกสร้างเข้าไปในเซลล์ลำต้นของต้นไม้ ทำให้เซลล์มีความแข็ง หนา และไม่ผุง่าย **ซูเบอริน** (suberin) สารที่เป็นพวกไข ถูกสร้างเข้าไปในชั้นนอกของเซลล์พืชบางชนิด กลายเป็นชั้นป้องกันและกันน้ำ แต่เซลล์ผิวบนของใบกันน้ำได้โดยมีชั้นไขหนาที่เรียกว่า **คิวทิน** (cutin) เคลือบอยู่

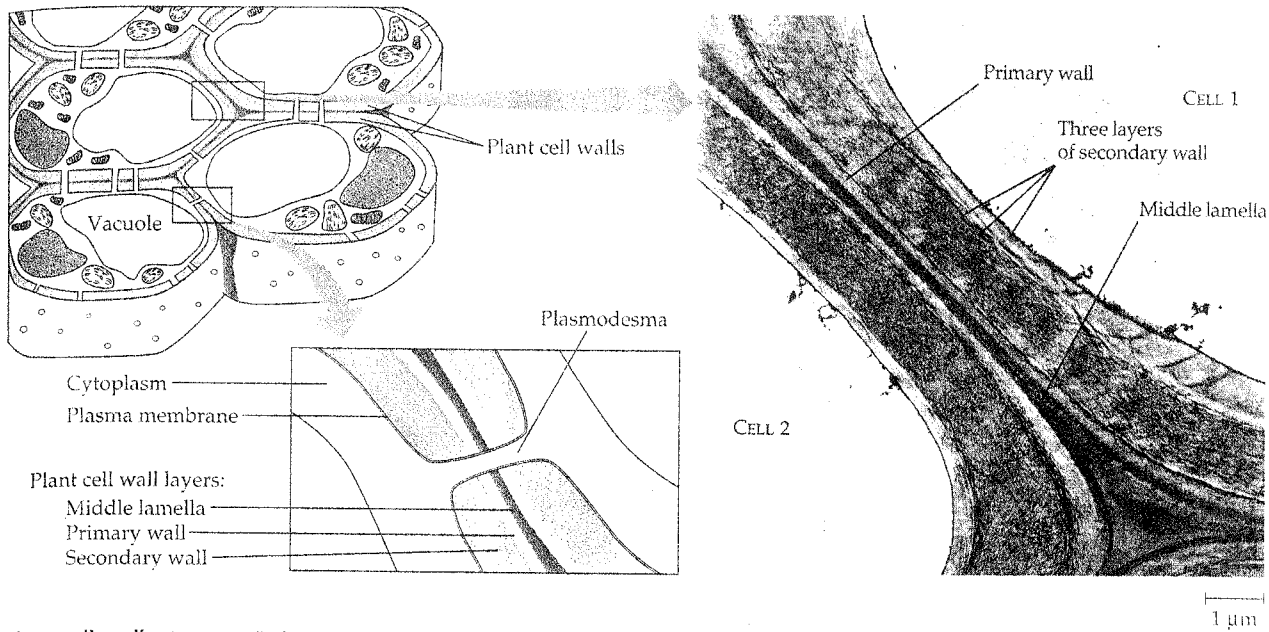
ออร์แกเนลล์ของการควบคุมเซลล์ : นิวเคลียส

นิวเคลียสเป็นออร์แกเนลล์ที่มีความสำคัญมากที่สุดของเซลล์ เป็นโครงสร้างแรกที่เห็นได้ชัดเจนภายในเซลล์ คำว่า นิวเคลียส ถูกใช้ครั้งแรกในปี ค.ศ. 1831 ช่วงเวลาเดียวกับที่มีการตั้งทฤษฎีเซลล์

หน้าที่ของนิวเคลียสมี 2 อย่างคือการสืบพันธุ์และการควบคุม การสืบพันธุ์เป็นการรักษาข้อมูลทางพันธุกรรมและคัดลอกข้อมูลเหล่านี้ส่งต่อไปยังเซลล์รุ่นใหม่ ข้อมูลทางพันธุกรรมจะอยู่ในโมเลกุล DNA สายยาว ซึ่งถูกจัดตัวให้เป็นโครงสร้างโปรตีนขนาดใหญ่เรียกว่า **โครโมโซม** (chromosome) เมื่อเซลล์ไม่ได้แบ่งตัวโครโมโซมจะคลายตัวลักษณะเป็นเส้นใยเล็กๆเรียกว่า **โครมาทิน** (chromatin) (รูปที่ 2.8) แต่ละโครโมโซมประกอบ **โครมาทิด** (chromatid) 2 แท่ง ซึ่งจะเชื่อมกันตรงส่วนที่เรียกว่า **เซนโตเมียร์** (centromere)

นิวเคลียสมีเยื่อ 2 ชั้น เรียกว่า เยื่อหุ้มนิวเคลียส (**nuclear envelope** หรือ **nuclear membrane**) ล้อมรอบ เยื่อหุ้มนี้ประกอบด้วยเยื่อ 2 ชั้นเชื่อมต่อกันอย่างแน่นหนา เยื่อแต่ละชั้นประกอบด้วย phospholipid bilayers เยื่อทั้งสองจะมีช่องเล็กๆกระจายอยู่ทั่วผิวนิวเคลียส เรียกว่า **nuclear pores** (รูปที่ 2.8) ช่องนี้ไม่ได้เป็นรูทะลุ แต่เป็นการปุ่มตัวของเยื่อซึ่งภายในเต็มไปด้วยโปรตีนชนิดพิเศษที่ควบคุมทางผ่านของสาร เป็นช่องทางติดต่อระหว่างส่วนในของนิวเคลียสกับส่วนที่เหลือของเซลล์ ของเหลวภายในนิวเคลียส เรียก **nucleoplasm**

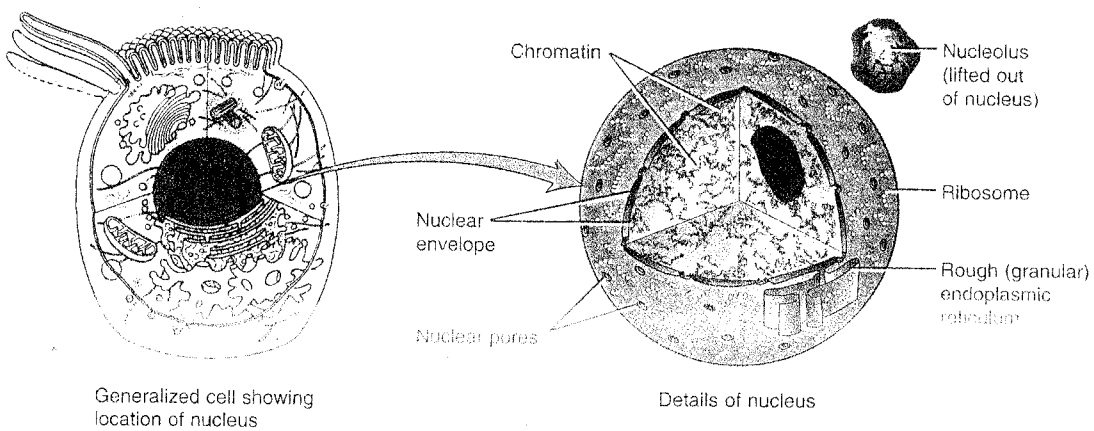
ภายในนิวเคลียสมีส่วนกลมเล็กๆสีดำที่เรียกว่า **นิวคลีโอลัส** (nucleolus, พหูพจน์: นิวคลีโอไล (nucleoli) หมายถึง นิวเคลียสเล็ก) (รูปที่ 2.8) นิวคลีโอลัสเป็นแหล่งของกรดนิวคลีอิก RNA และมีหน้าที่พิเศษในการสร้าง RNA ชนิดพิเศษที่พบในโครงสร้างกลมเล็กที่เรียกว่า **ไรโบโซม** (ribosome) ไรโบโซมประกอบด้วย RNA และโปรตีน เป็นแหล่งของการสังเคราะห์โปรตีน



Plant cell walls. Young cells first construct thin primary walls, often adding stronger secondary walls to the inside of the primary wall when growth ceases. A sticky middle lamella cements adjacent cells together. Thus, the multilayered partition between these cells consists of adjoining walls individually secreted by the cells. The walls do not isolate the cells: The cytoplasm of one cell is continuous with the cytoplasm of its neighbors via plasmodesmata, channels through the walls (TEM).

รูปที่ 2.7 โครงสร้างผนังเซลล์พืช (Campbell, 1996)

The nucleus contains most of the genes, which are located on chromosomes.



รูปที่ 2.8 โครงสร้างของนิวเคลียส (Tortora, 1997)

ออร์แกเนลล์ของการสังเคราะห์ การสะสม การย่อย และการหลั่ง (secretion)

เยื่อส่วนใหญ่ภายในเซลล์เป็นส่วนของตาข่ายเยื่อเดียวที่ติดต่อกับเยื่อหุ้มนิวเคลียส ส่วนต่างๆของตาข่ายนี้สามารถเคลื่อนที่ เชื่อมรวมกับออร์แกเนลล์อื่นและแตกหักเป็นส่วนประกอบที่แตกต่างออกไป แต่ละส่วนมีชื่อและหน้าที่ของตัวเอง ระบบเยื่อนี้ (membrane system หรือ endomembrane system) ประกอบด้วยเยื่อหุ้มเซลล์ (ได้กล่าวไปแล้ว) และออร์แกเนลล์ภายในไซโทพลาซึม ได้แก่ ร่างแหเอนโดพลาสมิค (endoplasmic reticulum, ER) เยื่อหุ้มนิวเคลียส (ได้กล่าวไปแล้ว), กอลจิคอมเพล็กซ์ (Golgi complex, Golgi apparatus, Golgi bodies) และถุงชนิดต่างๆ เช่น ไลโซโซม (lysosome) (รูปที่ 2.9)

1. ร่างแหเอนโดพลาสมิค หรือ ER เป็นระบบเยื่อซับซ้อน ครอบคลุมพื้นที่ส่วนใหญ่ของไซโทพลาซึมของเซลล์ยูคาริโอต โดยเฉพาะพวกที่เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์โปรตีน ส่วนของ ER ที่มีการพับย่นมากจะติดต่อกับ nuclear envelope หน้าที่ของ ER เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ การแปร และการขนส่งสารที่เซลล์สร้างขึ้น

ER แบ่งออกเป็น 2 แบบ คือ ร่างแหเอนโดพลาสมิคอย่างหยาบ (Rough ER, RER) และอย่างเรียบ (smooth ER, SER) RER มีอยู่ทั่วไปในเซลล์ที่ทำหน้าที่สร้างโปรตีนซึ่งจะถูกส่งออกนอกเซลล์ RER ได้ชื่อมาจากการที่มีไรโบโซมเกาะติดอยู่กับด้านหนึ่งของเยื่อ ทำให้มีลักษณะคล้ายกระดาษทรายหยาบ (รูปที่ 2.9)

ไรโบโซมไม่ได้ถูกจัดให้เป็นออร์แกเนลล์เพราะว่าไม่มีเยื่อหุ้ม ไรโบโซมเป็นโครงสร้างโมเลกุลขนาดใหญ่ประกอบด้วยหน่วยย่อย (subunit) 2 หน่วย ซึ่งแต่ละหน่วยมีทั้ง RNA และโปรตีน (รูปที่ 2.10) ไรโบโซมเป็นแหล่งของการสังเคราะห์โปรตีน หน่วยย่อยของไรโบโซมของโปรคาริโอตและยูคาริโอตมีหน้าที่คล้ายคลึงกัน ถึงแม้ว่าไรโบโซมของโปรคาริโอตจะมีขนาดเล็กกว่าและมีคุณสมบัติทางเคมีแตกต่างไปจากของยูคาริโอต

SER ไม่มีไรโบโซม พบในเซลล์ที่ทำการสังเคราะห์ หลั่ง และ/หรือสะสม คาร์โบไฮเดรต, ลิพิด สเตรอยด์ฮอร์โมน, หรือผลิตภัณฑ์ที่ไม่ใช่โปรตีนอื่นๆ พบ SER จำนวนมากในเซลล์ของอัณฑะ (testis) ต่อมน้ำมันของผิวหนังและเซลล์ต่อมที่สร้างฮอร์โมนบางชนิด

2. กอลจิคอมเพล็กซ์ หรือ กอลจิบอดีส์ (Golgi bodies) เป็นกลุ่มพิเศษของถุงเยื่อที่เปลี่ยนมาจาก ER เป็นถุงแบนซ้อนๆ กัน(รูปที่ 2.9 และ 2.11) ทำหน้าที่หลัก 3 อย่าง คือ

ก. แยกโปรตีนและลิพิดที่รับมาจาก ER ให้ไปตามจุดหมายปลายทาง เช่น กอลจิจะแยกเอนไซย่อยอาหารสำหรับไลโซโซมจากฮอร์โมนที่ถูกหลั่งออกจากเซลล์

ข. ช่วยปรับเปลี่ยนบางโมเลกุล เช่น เพิ่มน้ำตาลให้กับโปรตีนทำให้กลายเป็นไกลโคโปรตีน

ค. ช่วยอัดสารที่กล่าวมาข้างต้นให้เป็นเวซิเคิล (vesicle) แล้วส่งออกไปยังส่วนต่างๆ ของเซล หรือส่งไปยังเยื่อหุ้มเซลล์เพื่อส่งออกนอกเซลล์

3. ไลโซโซม (รูปที่ 2.11) พบเฉพาะในเซลล์สัตว์ เป็นถุงกลม ภายในบรรจุเอนไซม์ชนิดต่างๆ มากกว่า 40 ชนิด หน้าที่หลักของไลโซโซม คือย่อยสารอาหารซึ่งอาจจะเป็นโปรตีนจนถึงจุลินทรีย์ เอนไซม์ต่างๆเหล่านี้ทำงานในสภาวะแวดล้อมที่เป็นกรด (pH 5) เท่านั้น บางครั้งเรียกไลโซโซมว่าถุงฆ่าตัวตาย (suicide sac) เพราะเมื่อไลโซโซมแตกและปล่อยเอนไซม์ออกมา เซลล์ทั้งเซลล์จะถูกย่อยจากภายในและตายในที่สุด ไลโซโซมมีบทบาทสำคัญในการแก่ (aging) ด้วยการทำลายเซลล์โดยวิธีการดังกล่าว เซลล์พืชไม่มีไลโซโซม แต่มีเอนไซม์ที่ทำหน้าที่คล้ายเอนไซม์ของไลโซโซมอยู่ภายใน central vacuole ซึ่งเป็นออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้ม (รูปที่ 2.12) และทำหน้าที่เก็บสสารหรือขนส่งภายในเซลล์ชั่วคราว

หน้าที่ของไลโซโซม สรุปได้ดังนี้

1. ย่อยทำลายสิ่งแปลกปลอมที่เข้ามาโดยวิธี endocytosis เช่น แบคทีเรีย ไวรัส สารพิษต่างๆ
2. กำจัดออร์แกเนลล์ที่ไม่ทำงานแล้ว
3. metabolic function เช่น ย่อยสลายเม็ดไกลโคเจนที่เก็บสะสมไว้ หรือปล่อยไทรอยด์ฮอร์โมนออกจากเซลล์ไทรอยด์
4. ทำลายเนื้อเยื่อที่ไม่เป็นประโยชน์

4. Microbodies เป็นออร์แกเนลล์เล็กๆ พบในสิ่งมีชีวิตหลายชนิดรวมทั้งพืชและสัตว์ด้วย มีอยู่ 2 ชนิด ได้แก่

4.1 Peroxisomes เป็นถุงที่มีเยื่อหุ้ม 1 ชั้น บรรจุเอนไซม์หลายชนิดที่มีความสำคัญต่อปฏิกิริยาทางเคมี เช่น เอนไซม์ที่ช่วยในการสลายไฮโดรเจนเพอร์ออกไซด์ (H_2O_2) ให้ได้ออกซิเจนและน้ำ ในสัตว์พบ peroxisomes มากในเซลล์ตับและไต ซึ่งช่วยในการกำจัดสารพิษจากเลือด ส่วนในพืชพบมากในเซลล์ใบ เป็นตัวช่วยย่อยสลายโมเลกุลอินทรีย์ที่เกิดจากการสังเคราะห์แสง

4.2 Glyoxysomes พบมากในเมล็ดพืชบริเวณที่มีการสะสมลิพิด ในระหว่างการงอกของเมล็ดพืช เอนไซม์ของ glyoxysomes ใช้ลิพิดที่สะสมไว้เป็นตัวให้พลังงานแก่ต้นอ่อนที่เกิดใหม่นี้

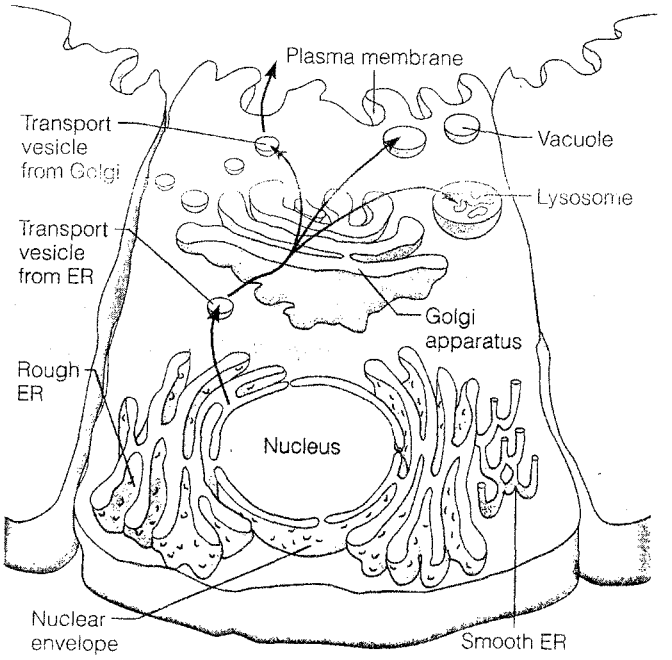
5. Vacuoles เป็นถุงที่มีเยื่อหุ้ม 1 ชั้น มีหลายรูปแบบและมีหน้าที่ต่างกัน โดยทั่วไปเซลล์พืชมักมี vacuoles มากกว่าและใหญ่กว่าของเซลล์สัตว์ ส่วนใหญ่มักพบอยู่บริเวณกลางเซลล์พืช (central vacuole) ทำให้ออร์แกเนลล์อื่นๆถูกผลักไปอยู่ชิดขอบผนังเซลล์พืช (รูปที่ 2.12) ของเหลวภายใน vacuole ของพืชอาจเป็นสารละลายที่มีสารต่างๆเป็นส่วนประกอบ เช่น น้ำตาล หรือสารสี หรืออาจเป็นสารพิษ ซึ่งช่วยป้องกันไม่ให้สัตว์มาเล็มกินได้

6. Plastids พบในเซลล์พืช เป็นออร์แกเนลล์ที่มีเยื่อหุ้ม 2 ชั้น มี 3 ชนิดได้แก่

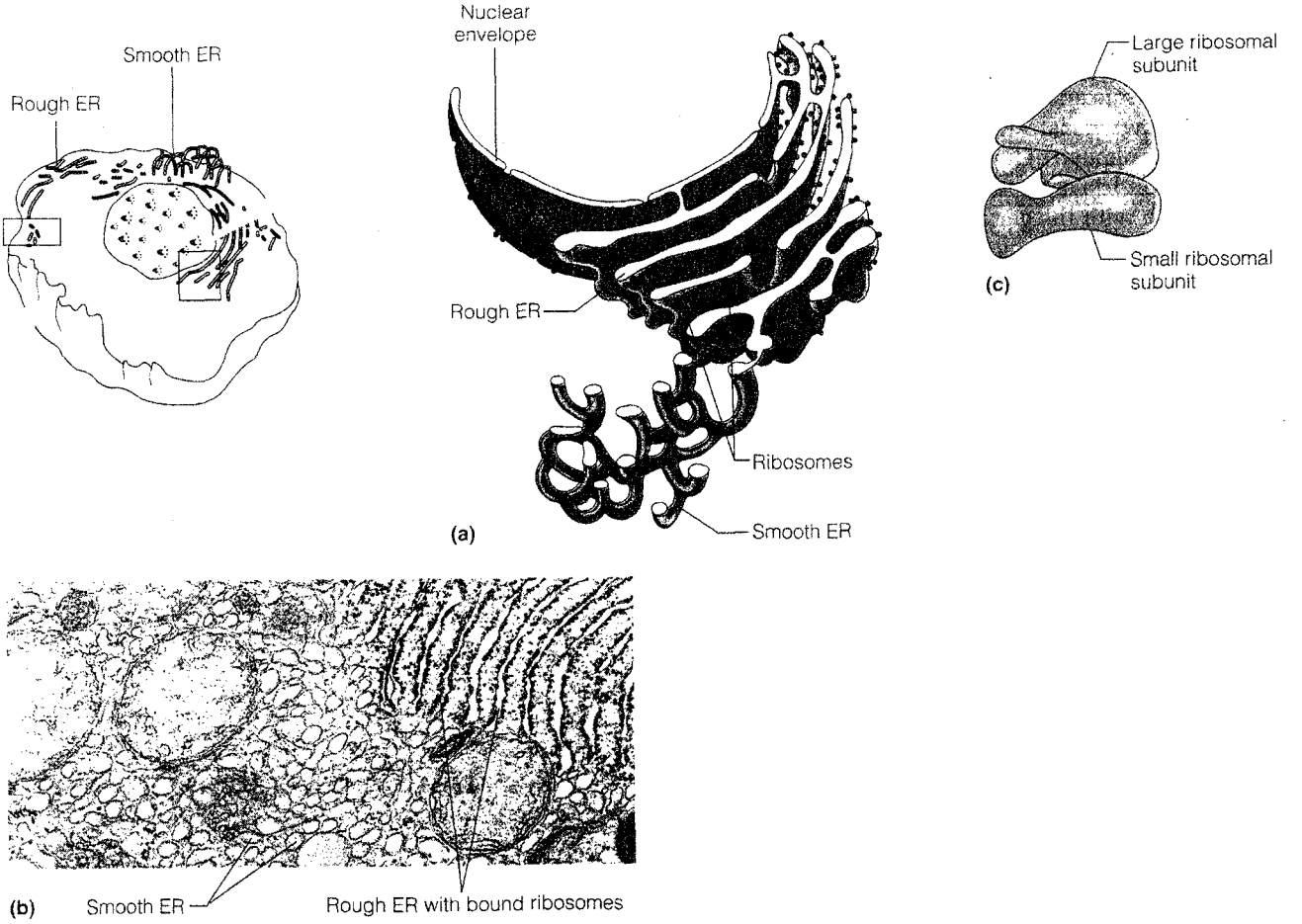
6.1 Chloroplast สีเขียวจาก chlorophyll

6.2 Chromoplast เป็นแหล่งเก็บโมเลกุลชนิดต่างๆ รวมทั้งสารสีที่ทำให้กลีบดอกผลไม้และรากไม้บางชนิดมีสี เช่น เหลือง แดง น้ำตาล

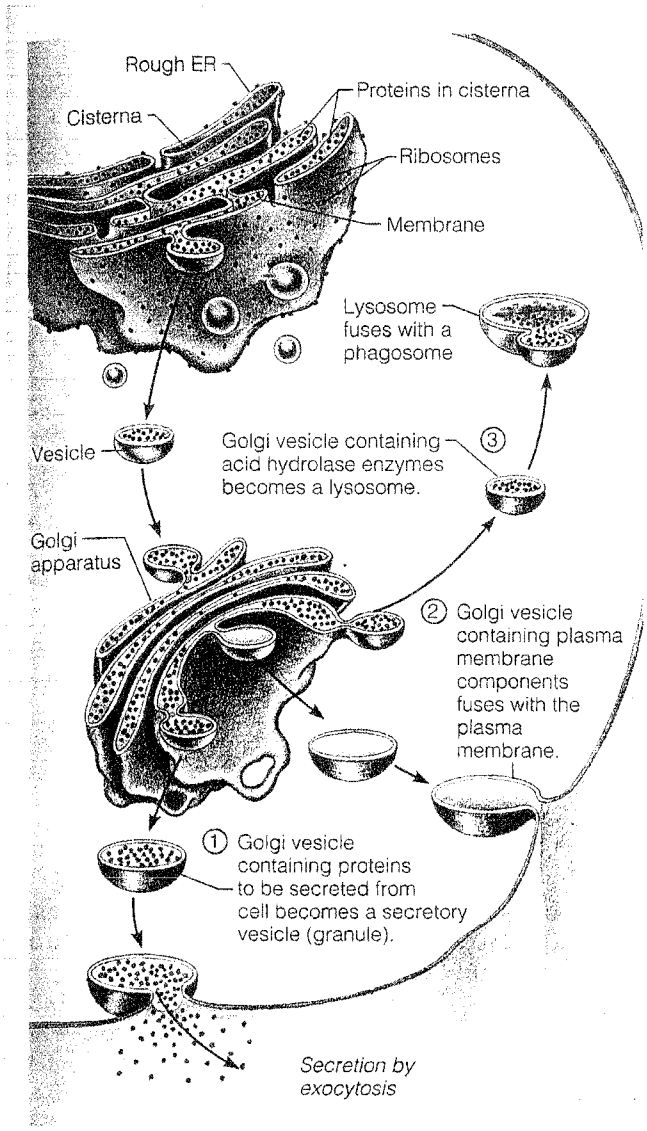
6.3 Leukoplast ไม่มีสี บางที่เรียก **Amyloplast** เพราะเป็นแหล่งเก็บสะสมแป้ง



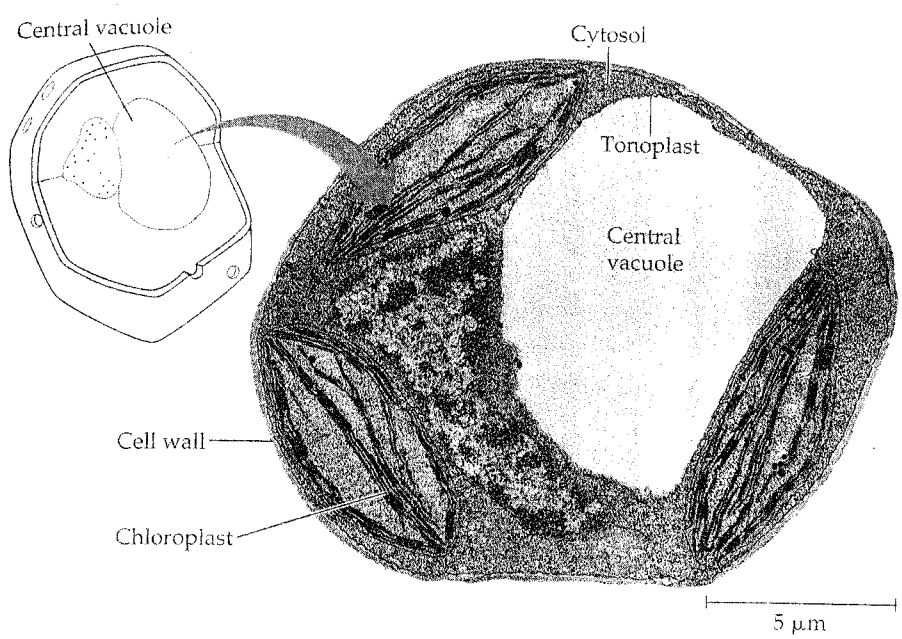
รูปที่ 2.9 ระบบเยื่อ (endomembrane system) (Marieb, 1998)



รูปที่ 2.10 Rough endophasmic reticulum และไรโบโซม (Marieb, 1998)



รูปที่ 2.11 โครงสร้างและหน้าที่ของกอลจิคอมเพล็กซ์ (Marieb, 1998)



รูปที่ 2.12 Central vacuole ในเซลล์ในพืช (Campbell, 1996)

ออร์แกเนลล์ที่สร้างพลังงาน

ได้แก่ไมโทคอนเดรียและคลอโรพลาสต์ ซึ่งทั้งคู่มีความคล้ายคลึงกันหลายอย่างได้แก่

1. รูปร่างรี ยาวประมาณ 1 - 5 ไมโครเมตร และมีเยื่อหุ้ม 2 ชั้น
2. มีเอนไซม์ในการสังเคราะห์ ATP ถึงแม้ระบบการสังเคราะห์จะแตกต่างกัน
3. มี DNA ของตัวเอง

ความแตกต่างของทั้งสองออร์แกเนลล์ เกิดจากความแตกต่างของหน้าที่เซลล์คือ คลอโรพลาสต์จับพลังงานจากแสงอาทิตย์ระหว่างการสังเคราะห์แสงและเก็บไว้ในรูปน้ำตาล ส่วนไมโทคอนเดรียเปลี่ยนพลังงานของน้ำตาลให้กลายเป็น ATP สำหรับให้เซลล์ใช้

1. คลอโรพลาสต์ (รูปที่ 2.13) พบเฉพาะในพืชและโพรทิสต์บางชนิดโดยเฉพาะสาหร่าย (algae) เซลล์เดียว เป็นออร์แกเนลล์ขนาดใหญ่รูปไข่หรือทรงกลมเห็นได้ชัดในกล้องจุลทรรศน์แสงโดยเฉพาะในใบไม้ มีเยื่อหุ้ม 2 ชั้น เยื่อชั้นในล้อมรอบสารกึ่งเหลวที่เรียกว่า สโตรมา (stroma) ภายในสโตรมามีถุงกลวงที่เรียกว่า ธัยลาคอยด์ (thylakoid) ซ้อนกันเป็นตั้งฝังอยู่ ตั้งของธัยลาคอยด์นี้เรียกว่า กรานา (grana, เอกพจน์ = granum) แต่ละกรานัมติดต่อกันด้วย ลาเมลลา (lamella) ซึ่งเป็นส่วนของธัยลาคอยด์ที่ยื่นออกมา ในเยื่อหุ้มธัยลาคอยด์ มีสารสีเขียวคือคลอโรฟิลล์ (chlorophyll) และโมเลกุลสารสีอื่นๆ ระหว่างการสังเคราะห์แสงคลอโรฟิลล์จับพลังงานจากแสงอาทิตย์และส่งต่อไปยังโมเลกุลอื่นๆ ในเยื่อหุ้มธัยลาคอยด์โมเลกุลเหล่านี้ส่งพลังงานไปยัง ATP และโมเลกุลอื่นๆที่นำพลังงาน ตัวนำพลังงานแพร่เข้าในสโตรมาที่ซึ่งพลังงานจะถูกใช้ในการสังเคราะห์น้ำตาลจากคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ รายละเอียดของการสังเคราะห์แสงจะกล่าวถึงในบทต่อๆไป

2. ไมโทคอนเดรีย (รูปที่ 2.14) เป็นออร์แกเนลล์ที่ทำหน้าที่สกัดพลังงานจากอาหารและเก็บไว้ในรูปของ ATP เซลล์ยูคาริโอตเกือบทั้งหมดมีไมโทคอนเดรีย ซึ่งมักเรียกเป็นแหล่งพลังงานของเซลล์

ไมโทคอนเดรีย เป็นถุงทรงกลม ทรงกระบอก หรือรูปไข่ มีเยื่อหุ้ม 2 ชั้น เยื่อชั้นนอกเรียบ เยื่อชั้นในมีการพับจีบ ส่วนยื่นนูนเรียกว่า crista (คริสต้า หรือ cristae = พหูพจน์) เป็นผลให้มีพื้นที่ผิวของเยื่อชั้นในเพิ่มขึ้น ซึ่งมีความสำคัญต่อการทำงานของไมโทคอนเดรีย เยื่อชั้นในจะแบ่งไมโทคอนเดรียออกเป็น 2 ส่วน คือส่วนที่อยู่ระหว่างเยื่อชั้นในและชั้นนอกเรียกว่า **Intermembrane compartment** และส่วนที่อยู่ภายในเรียกว่า **matrix** (รูปที่ 2.14) ปฏิกิริยาเมแทบอลิซึมของอาหารบางอย่างเกิดขึ้นภายในของเหลวที่อยู่ใน matrix ส่วนปฏิกิริยาอื่นๆ จะเกิดโดยเอนไซม์ชนิดต่างๆ ที่อยู่ในเยื่อของ cristae

รูปร่างและการเคลื่อนที่ของเซลล์

1. **Cytoskeleton** เป็นระบบตาข่ายเส้นใยโปรตีน ซึ่งประกอบด้วยเส้นใยโปรตีน 3 ชนิดคือ microfilaments, intermediate filaments และ microtubules (รูปที่ 2.15) มีหน้าที่สำคัญ ได้แก่

ก. รูปร่างเซลล์ ในเซลล์ที่ไม่มีผนังเซลล์ cytoskeleton เป็นตัวรักษารูปร่างเซลล์

ข. การเคลื่อนที่ของเซลล์ เป็นการทำงานของ microfilaments และ microtubules ที่ทำให้เซลล์เคลื่อนที่

ค. การเคลื่อนที่ของออร์แกเนลล์ microtubules และ microfilaments ช่วยย้ายออร์แกเนลล์จากที่หนึ่งไปยังอีกที่หนึ่งภายในเซลล์

ง. การแบ่งเซลล์ microtubules และ microfilaments มีบทบาทสำคัญต่อการแบ่งเซลล์

1.1 Microfilaments เป็นเส้นใยโปรตีนที่มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 7-8 นาโนเมตร (รูปที่ 2.15) และอาจจะมี myosin ด้วย ในบางกรณี actin จะต่อกันเป็นโซ่ยาว หน้าที่ของ actin และ myosin ที่รู้จักกันดีคือ การหดตัวของกล้ามเนื้อ ทั้ง actin และ myosin ใน microfilaments ยังมีส่วนช่วยในการเปลี่ยนรูปร่างของเซลล์และการเคลื่อนที่ของออร์แกเนลล์

1.2 Intermediate Filaments มีอยู่อย่างน้อย 5 ชนิด แต่ละชนิดประกอบด้วยโปรตีนที่แตกต่างกันและมีหน้าที่แตกต่างกัน เส้นใยมีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 8-10 นาโนเมตรและยาว 10-100 ไมโครเมตร (รูปที่ 2.15) ช่วยรักษารูปร่างเซลล์ ยึดเกาะกับ microfilament ของ actin ในเซลล์กล้ามเนื้อ ช่วยให้เซลล์กล้ามเนื้อไม่ฉีกขาดจากกันระหว่างการหดตัวอย่างรุนแรง

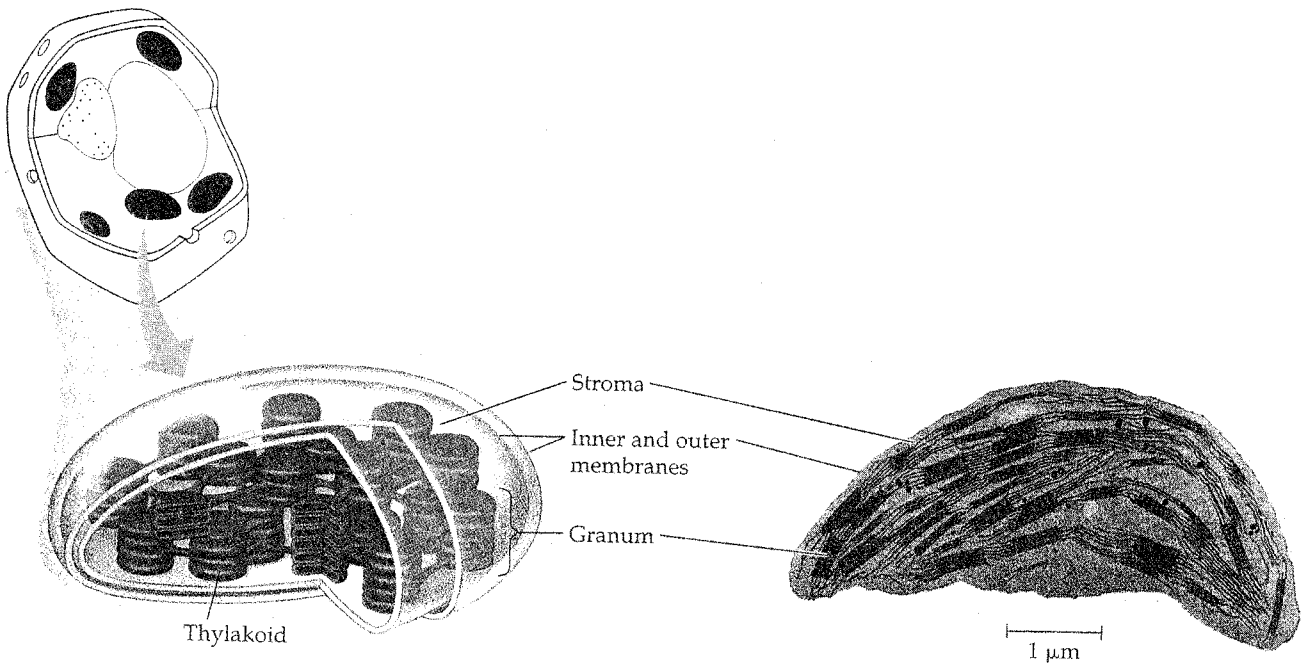
1.3 Microtubules เป็นท่อกลวงขนาดเล็กเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 25 นาโนเมตรและอาจยาวได้ถึง 50 ไมโครเมตร ประกอบด้วยโปรตีน **tubulin** (รูปที่ 2.15) แต่ละโมเลกุล tubulin ประกอบด้วยพอลิเพปไทด์ที่แตกต่างกัน 2 กลุ่ม และยึดติดกันเป็นรูปแปดเหลี่ยม microtubules เป็นส่วนประกอบสำคัญของ centriole, cilia และ flagella ทำหน้าที่ในการดึงโครโมโซมในระหว่างการแบ่งเซลล์ ช่วยการเคลื่อนที่ของออร์แกเนลล์ภายในไซโทพลาซึม ช่วยในการเคลื่อนไหวของ cilia และflagella

2. Cilia และ flagella ทั้งคู่เป็นส่วนของเยื่อหุ้มเซลล์ที่ยื่นยาวออกภายนอกเซลล์ ลักษณะคล้ายขนหรือผมเคลื่อนไหวได้ โครงสร้างของ cilia และ flagella คล้ายกันแตกต่างกันในด้านความยาว จำนวนต่อเซลล์และรูปแบบของการเคลื่อนไหว cilia สั้นกว่าแต่มีจำนวนมากกว่า และเคลื่อนไหวแบบการพายเรือ ส่วน flagella ยาวกว่าแต่มีจำนวนน้อยกว่า และเคลื่อนไหวในลักษณะคล้ายคลื่น แต่ละ cilium และ flagellum ประกอบด้วย microtubule เรียงตัวแบบ **9+2** คู่ คือ มี microtubule 2 แท่ง อยู่ที่ศูนย์กลางและมีอีก 9 คู่ ล้อมรอบ microtubule ในแต่ละคู่จะยึดติดกันโดยแขนสั้นๆ (รูปที่ 2.16) การโค้งงอของ cilium หรือ flagellum เป็นผลจากการเคลื่อนที่พร้อมกันระหว่างคู่ของ microtubules

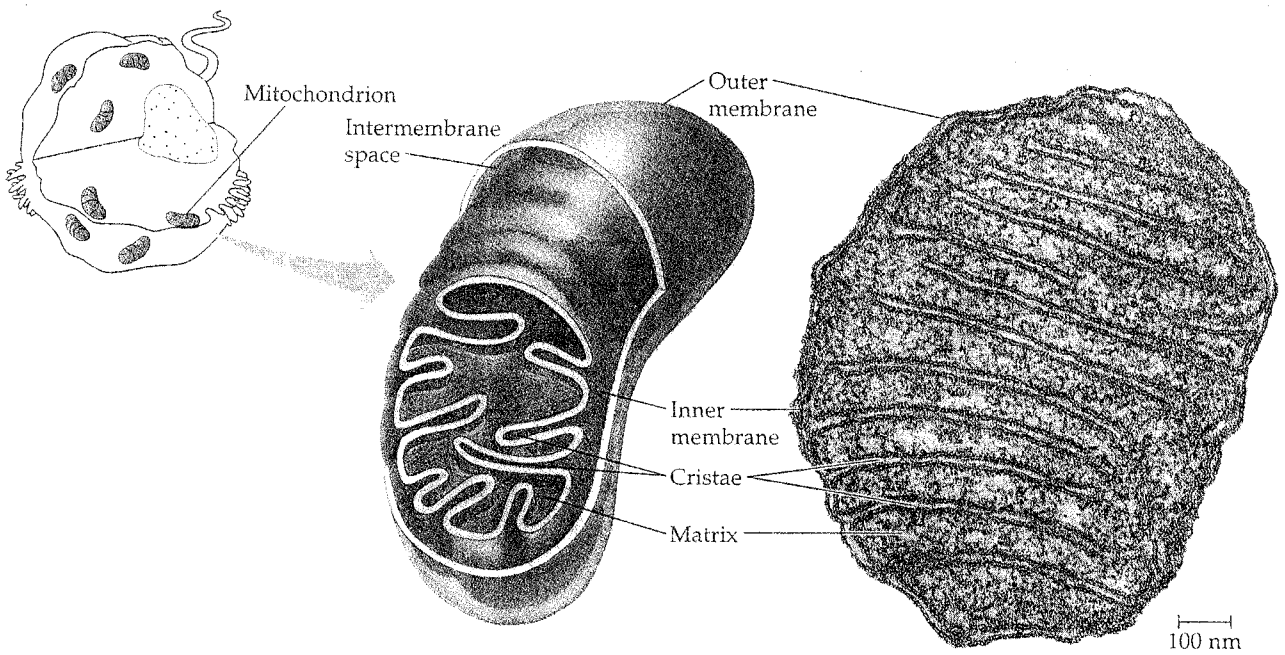
3. Basal Bodies ส่วนฐานของแต่ละ cilium และ flagellum ภายในไซโทพลาซึมของเซลล์ คือ basal body มีเฉพาะ microtubules 2 แท่งตรงกลางเท่านั้นที่ไม่ได้ยื่นยาวลงใน basal body ส่วน microtubules 9 คู่ที่อยู่รอบๆจะยื่นลงไปใน basal body และแต่ละคู่เชื่อมกันโดย microtubules แท่งที่ 3 ที่มีขนาดสั้น ดังนั้นในภาพตัดขวางจะเห็นว่า basal body ประกอบด้วยวงของ microtubules 3 แท่ง (triplet) ไม่มี microtubules คู่ที่อยู่ตรงกลางเรียกการเรียงตัวเช่นนี้ว่า **"9+0"** (รูปที่ 2.16)

4. Centrioles และ Spindle fibers

Centrioles ประกอบด้วย microtubules ที่เรียงตัวแบบ 9+0 เช่นเดียว basal bodies แต่ centriole อยู่ลึกลงไปในไซโทพลาซึมและมีหน้าที่แตกต่างไป โดยมีหน้าที่ในการจัดเรียง spindle fibers ที่ช่วยในการแยกโครโมโซมออกจากกันในระหว่างการแบ่งเซลล์ (รูปที่ 2.17) แต่ละ centriole เป็นท่อทรงกระบอกสั้นๆ ในเซลล์สัตว์มี 1 คู่ เซลล์พืชไม่มี cilia, flagella, bodies หรือ centriole

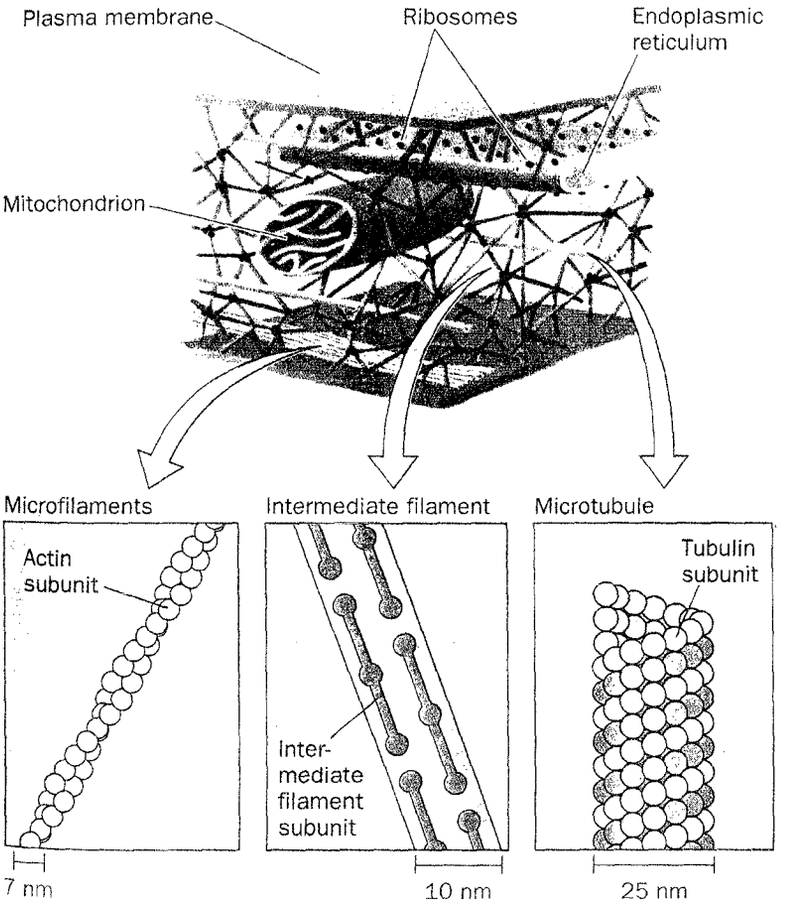


รูปที่ 2.13 โครงสร้างของคลอโรพลาสต์ (Campbell, 1996)

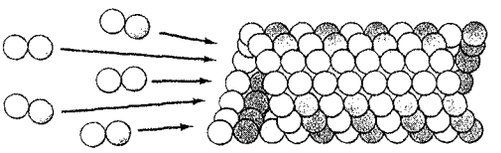


รูปที่ 2.14 โครงสร้างของไมโทคอนเดรีย (Campbell, 1996)

(a) The cytoskeleton permits the movement of organelles and in some cells is responsible for cell movement.

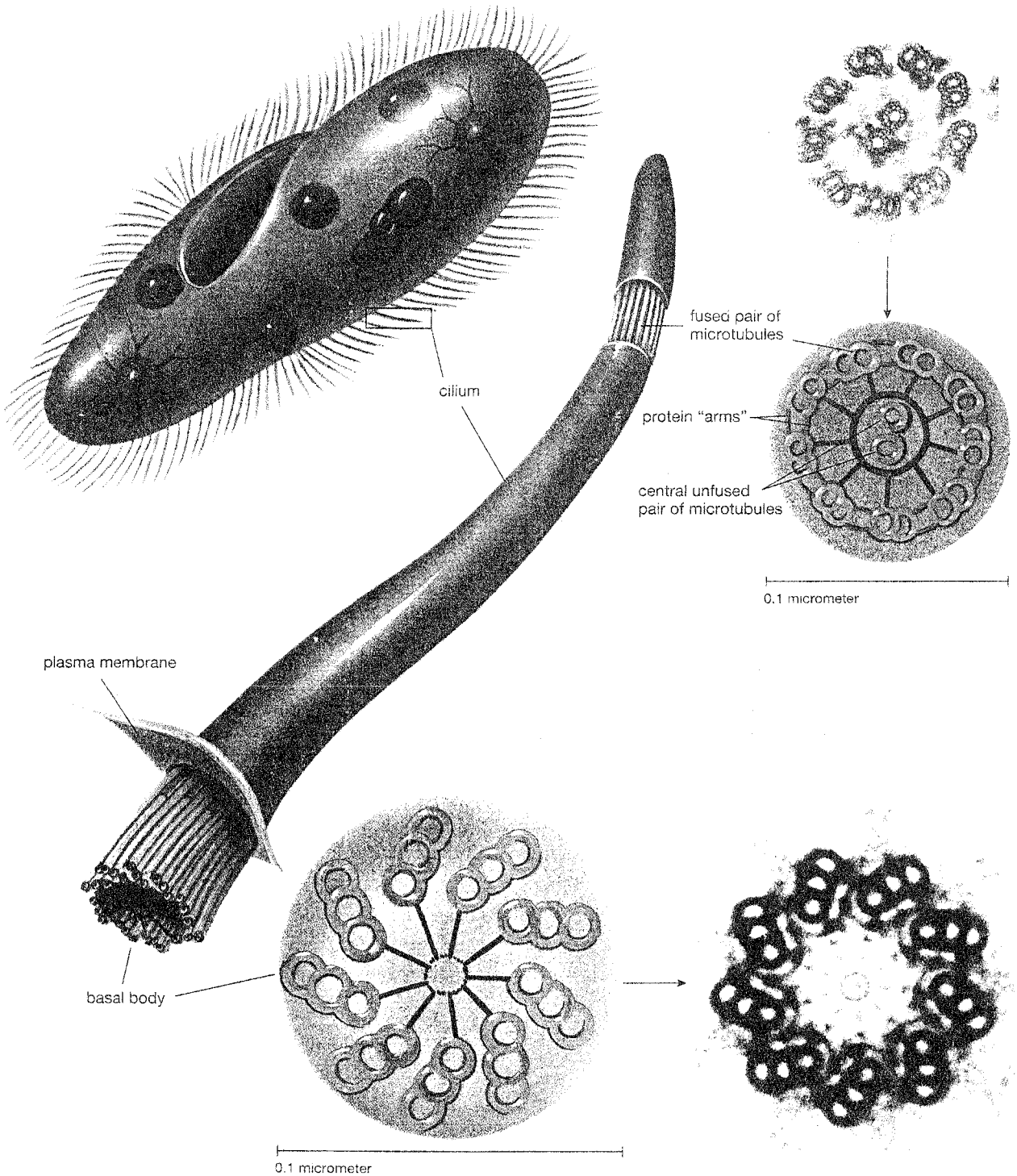


(b) Separate units of the protein tubulin can associate together to form a microtubule. When conditions change, the microtubule can dissassemble, forming free units of tubulin.

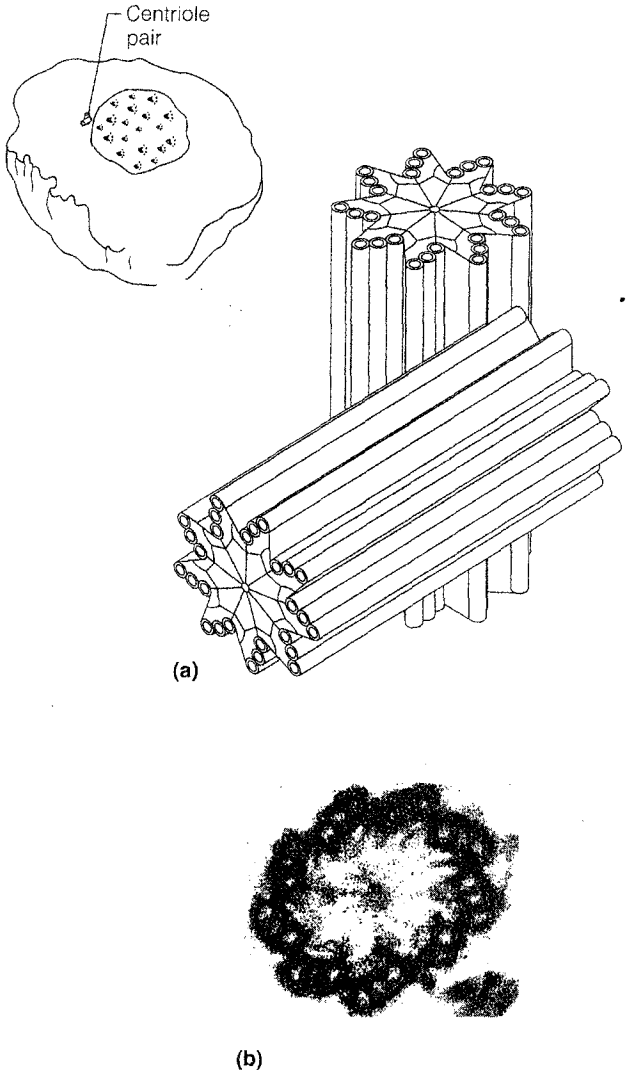


The cytoskeleton is a network of protein fibers that extends throughout the cell. It is capable of both maintaining and changing cell shape.

รูปที่ 2.15 ไดอะแกรมแสดง cytoskeleton ของเซลล์ ประกอบด้วย microfilament, intermediate filament และ microtubule (Benjamin และคณะ, 1997)



รูปที่ 2.16 Cilia และ flagella แสดงภาพตัดขวางส่วนต่างๆ ซึ่งภายในประกอบด้วย microtubule เรียงตัวแบบ 9+2 ยกเว้นในส่วน basal bodies ที่การเรียงตัวของ microtubule ที่อยู่รอบนอกจะเป็น 3 แท่ง ทั้งหมด 9 ชุด ส่วนตรงกลางไม่มี (9+0) (Audesirk และ Audesirk, 1997)



Centrioles. (a) Three-dimensional view of a centriole pair oriented at right angles, as they are usually seen in the cell. The centrioles are located in a nonconspicuous region to one side of the nucleus called the centrosome, or cell center. **(b)** An electron micrograph showing a cross section of a centriole (approx. 150,000×). Notice that it is composed of nine microtubule triplets.

รูปที่ 2.17 Centrioles พบในเซลล์สัตว์ ประกอบด้วย microtubules เรียงตัวแบบ 9+0 เหมือนกับ basal bodies (Audesirk และ Audisirk, 1997)

บทที่ 3
การขนส่งของเซลล์ (Cell Transport)

เซลล์เป็นสิ่งมีชีวิต ภายในเซลล์มีของเหลวซึ่งมีกิจกรรมต่างๆของเซลล์เกิดขึ้น มีการเคลื่อนที่ของสสารผ่านเข้าและออกเซลล์ จากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์หนึ่งซึ่งจะต้องผ่านเยื่อหุ้มเซลล์ ดังนั้นเยื่อหุ้มเซลล์จึงทำหน้าที่เป็นผู้รักษาประตูในหลายรูปแบบ การเคลื่อนที่ของสารผ่านเยื่อหุ้มโดยทั่วไปแบ่งเป็น 2 แบบ คือ (1) passive transport และ (2) active transport

การขนส่งทั้งสองแบบใช้แหล่งพลังงานที่แตกต่างกัน ใน passive transport พลังงานความร้อนจากสิ่งแวดล้อมรอบเซลล์เป็นแหล่งให้พลังงาน ไม่ต้องใช้พลังงานจาก ATP ส่วน active transport ต้องการให้เซลล์ทำงานและให้พลังงาน ATP ออกมาใช้ในการขนส่งสาร

Passive Transport

แบ่งออกเป็นการเคลื่อนที่ 4 แบบได้แก่ diffusion (การแพร่), facilitated diffusion, bulk flow และ osmosis

Diffusion เป็นการเคลื่อนที่ของโมเลกุลตาม concentration gradient จากบริเวณที่มีความเข้มข้นสูง ไปยังบริเวณที่มีความเข้มข้นต่ำกว่าโดยไม่ต้องใช้พลังงาน (รูปที่ 3.1) (gradient เป็นความแตกต่างของคุณสมบัติบางอย่างระหว่างบริเวณที่ใกล้เคียงกัน 2 บริเวณ เช่น ความแตกต่างของความเข้มข้น ของไฟฟ้า หรือของความดันบรรยากาศ) ถ้ามีความแตกต่างของความเข้มข้นมากอัตราการแพร่จะเร็วมากขึ้น การแพร่จะเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่องจนกระทั่งทั้งสองบริเวณมีความเข้มข้นของโมเลกุลเท่ากัน การแพร่เกิดขึ้นเพราะว่าโมเลกุลของของเหลวหรือของก๊าซมีการเคลื่อนที่อย่างคงที่และไม่มีทิศทางแน่นอน การเคลื่อนที่เช่นนี้เรียกว่า **Brownian motion** หรือ **Brownian movement**

อัตราเร็วของการแพร่ของไอออนและโมเลกุลขึ้นกับปัจจัยหลายอย่างได้แก่ อุณหภูมิ ความแตกต่างของความเข้มข้น ขนาดของโมเลกุลและสภาวะของตัวกลาง คือ การแพร่เกิดได้รวดเร็วในก๊าซ เกิดได้ช้าลงในของเหลวและช้ามากในของแข็ง

Diffusion และ เยื่อหุ้มเซลล์ เยื่อหุ้มเซลล์มีคุณสมบัติจำเพาะทางเคมีและกายภาพ ซึ่งเป็นตัวตัดสินการยอมให้ผ่าน (permeability) ของเยื่อต่อสารต่างๆ Permeability คือ แนวโน้มของเยื่อที่จะยอมให้โมเลกุลและไอออนเฉพาะชนิดผ่านได้ ดังนั้น permeability ของเยื่อหุ้มเซลล์จึงขึ้นกับลักษณะของเยื่อหุ้มและของสารที่จะผ่าน เยื่อหุ้มชนิดนี้จึงถูกเรียกว่า Selective permeable membrane (semipermeable membrane) เพราะจำกัดชนิดโมเลกุลที่สามารถผ่านเยื่อได้

Facilitated Diffusion (Facilitated Transport) คล้ายกับ diffusion แบบธรรมดาคือไม่ต้องการพลังงานจากเซลล์ และโมเลกุลจะเคลื่อนที่จากความเข้มข้นสูงไปหาความเข้มข้นต่ำ สิ่งที่ต่างออกไปคือการเคลื่อนที่ของโมเลกุลจะถูกเร่งโดย **carriers** (พาหะ) ซึ่งเป็นโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อหุ้มเซลล์และเป็นตัวนำโมเลกุลจากด้านหนึ่งของเยื่อหุ้มเซลล์ไปยังอีกด้านหนึ่ง (รูปที่ 3.2)

Water potential คือ แนวโน้มของน้ำที่จะเคลื่อนที่จากที่หนึ่งไปอีกที่หนึ่ง โดยไหลจากที่สูงไปสู่ที่ต่ำกว่า ซึ่งได้รับอิทธิพลจากแรงโน้มถ่วงของโลก และความดันบรรยากาศ รวมทั้งความเข้มข้นของตัวถูกละลาย (เช่น เกลือและน้ำตาล)

การเคลื่อนที่ของของเหลว เช่น น้ำ แบบนี้มักถูกเรียกว่า **bulk flow** ซึ่งหมายถึง การเคลื่อนที่ของของเหลวในแบบที่ทุกโมเลกุลเคลื่อนไปในทิศทางเดียวกัน bulk flow มีความสำคัญในทางชีวภาพ เช่น การเคลื่อนที่ของเลือดในระบบหมุนเวียนในร่างกายมี bulk flow เข้าเกี่ยวข้อง การปั๊มของหัวใจและหลอดเลือดแดงใหญ่เป็นการเพิ่ม bulk flow ในพืช bulk flow ช่วยเคลื่อน sap ให้ผ่านระบบท่อลำเลียง ซึ่งเป็นส่วนของระบบขนส่งอาหาร

Osmosis เป็นการแพร่ของโมเลกุลน้ำผ่าน semipermeable membrane จากบริเวณที่มี water potential มากกว่าไปยังบริเวณที่มี water potential น้อยกว่า เมื่อทั้งสองบริเวณมี water potential เท่ากัน การแพร่ของโมเลกุลน้ำจะหยุด (รูปที่ 3.2) แรงหรือความดันที่ทำให้ osmosis เกิดดุลขึ้นเรียกว่า **osmotic pressure** ของสารละลาย สารละลายที่มี osmotic pressure สูงจะมีความเข้มข้นของน้ำต่ำ ส่วนสารละลายที่มี osmotic pressure ต่ำจะมีความเข้มข้นของน้ำสูง ตัวอย่างของ osmosis ที่พบในพืช เช่น Turgor (ความเต่ง) และ Wilting (เหี่ยวเฉา)

Cell, Solute Conditions และ Tonicity คำว่า **Tonicity** คือความแตกต่างของความเข้มข้นของตัวถูกละลายใน 2 บริเวณที่แยกกันโดย semipermeable membrane เยื่อหุ้มเซลล์ส่วนใหญ่ยอมให้น้ำผ่านได้ ของเหลวที่อยู่ล้อมรอบภายนอกเซลล์สัตว์มักจะเป็น **Isotonic** กับภายในเซลล์ (ความเข้มข้นของน้ำและตัวถูกละลายทั้งภายนอกและภายในเซลล์เท่ากัน) นั่นคือโมเลกุลน้ำไหลไปทั้งสองทางเท่ากัน (รูปที่ 3.3)

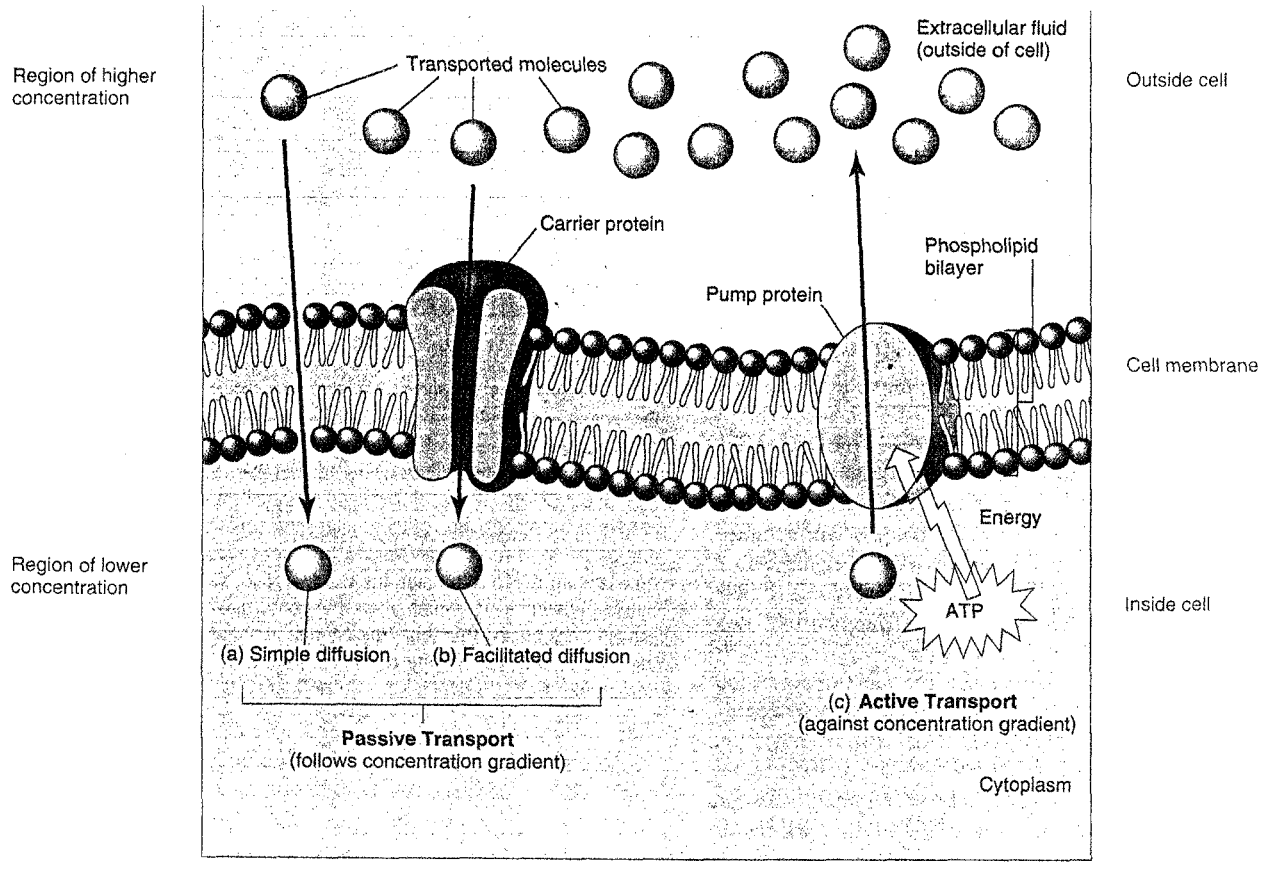
ถ้าน้ำภายนอกเซลล์มีตัวถูกละลายน้อยกว่าน้ำภายในเซลล์ (ภายนอกมี water potential สูงกว่าภายใน) เรียกสภาวะเช่นนี้ว่า **Hypotonic** เซลล์ที่แช่อยู่ในสารละลายที่เป็น hypotonic มีแนวโน้มจะพองโต เช่น เซลล์เม็ดเลือดแดงที่แช่อยู่ในน้ำประปาจะพองและแตกออก (รูปที่ 3.3)

ถ้าน้ำภายนอกเซลล์มีตัวถูกละลายมากกว่าน้ำภายในเซลล์ (ภายนอกมี water potential ต่ำกว่าภายใน) เรียกสภาวะเช่นนี้ว่า **Hypertonic** เซลล์ที่แช่อยู่ในสารละลาย hypertonic จะสูญเสียน้ำ (รูปที่ 3.3)

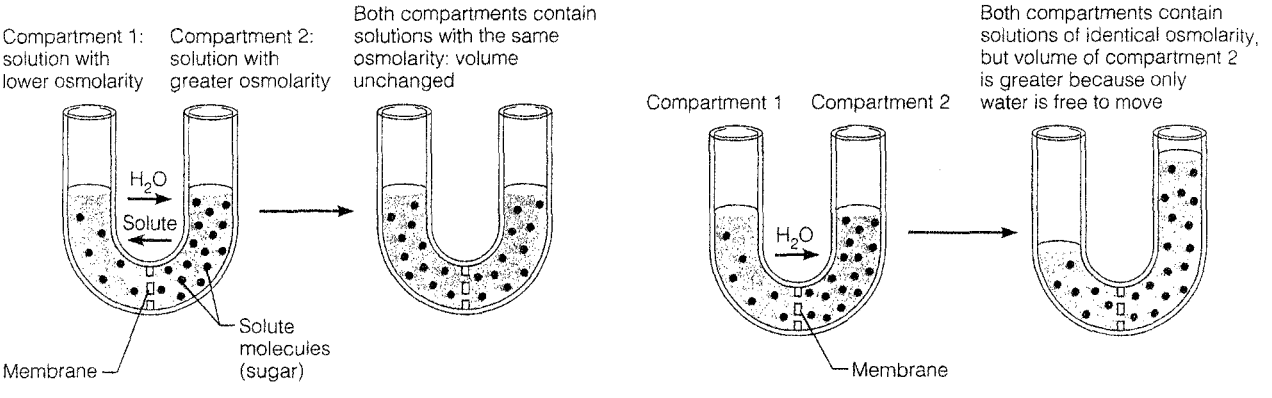
Active Transport

เป็นการขนส่งแบบที่ต้องการพลังงานสำหรับการเคลื่อนที่สสารที่ต้านกับ concentration gradient

Membrane Pumps สารบางอย่างถูกนำผ่านเยื่อหุ้มต้านกับ gradient โดยโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อ ตัวอย่างเช่น เซลล์หลายชนิดมี **sodium-potassium ion exchange pumps** เป็น carrier ในเยื่อที่นำ potassium ion เข้าและดัน sodium ion ออกเซลล์ pump เช่นนี้พบในเซลล์หลายชนิดเช่น เซลล์ประสาทและไต เซลล์เหล่านี้ได้รับโมเลกุลพลังงานพิเศษที่เรียกว่า **adenosine triphosphate (ATP)** แต่ละโมเลกุลของ ATP จะทำให้เซลล์สามารถจับ 2 potassium ion เข้าเซลล์ และผลัก 3 sodium ion ออกนอกเซลล์ (รูปที่ 3.4)



รูปที่ 3.1 Passive transport เป็นการเคลื่อนที่ของโมเลกุลจากบริเวณที่มีความเข้มข้นสูงไปยังบริเวณที่มีความเข้มข้นต่ำ โดยไม่ต้องใช้พลังงาน ATP ช่วย ได้แก่ (a) simple diffusion และ (b) facilitated diffusion ซึ่งอาศัย carrier protein ที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อหุ้มเซลล์ ส่วนใน active transport (c) โมเลกุลเคลื่อนที่ต้าน concentration gradient โดยมี protein pumps ในเยื่อหุ้มเซลล์และพลังงานจาก ATP ช่วย (Lewis, 1998)

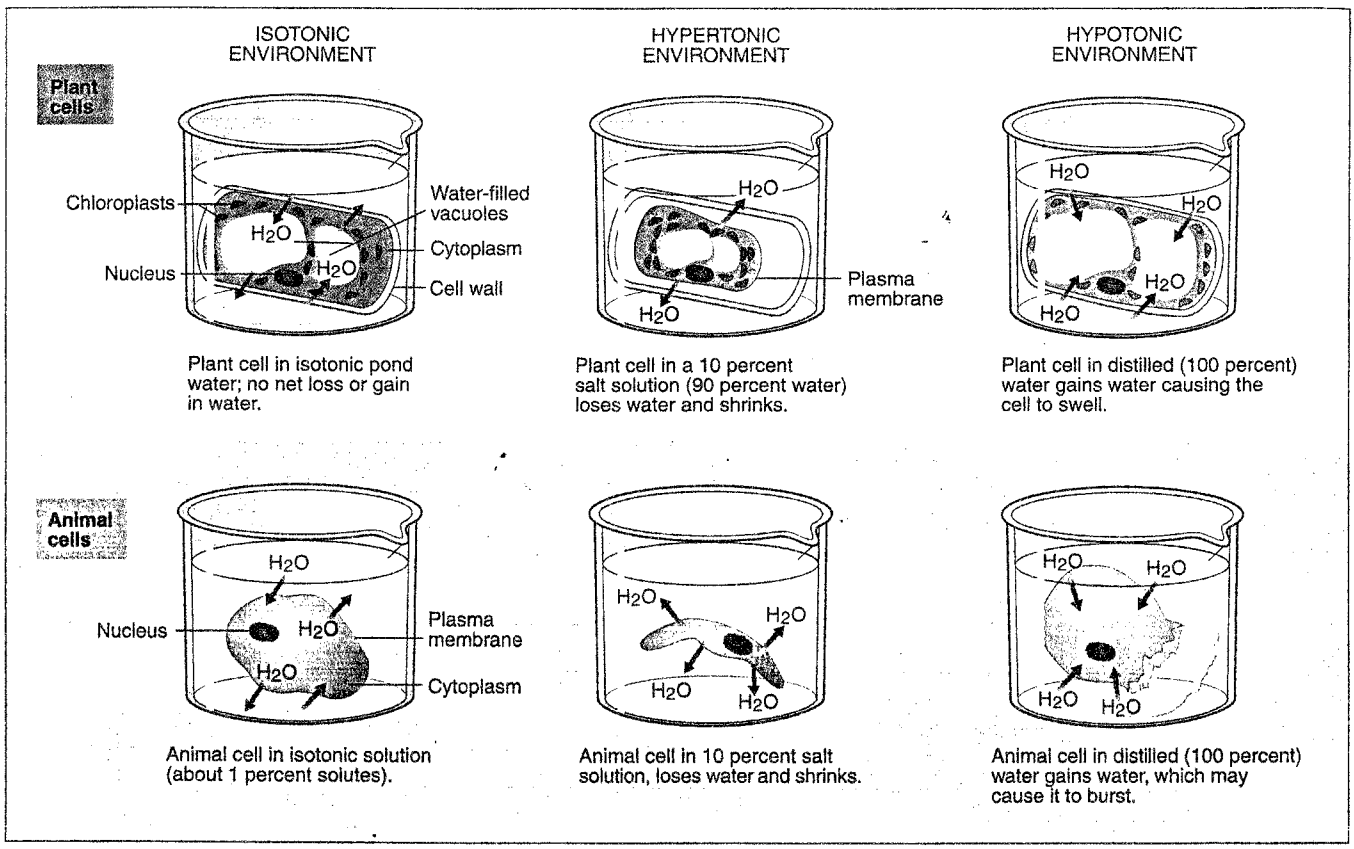


(a) Membrane permeable to both solute molecules and water

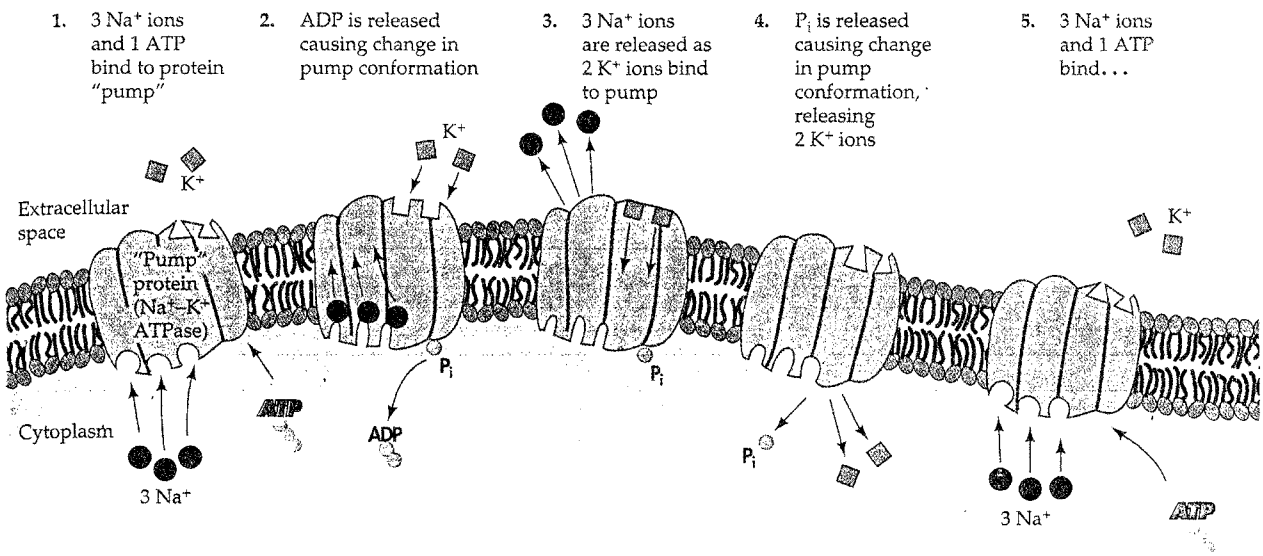
(b) Membrane impermeable to solute molecules, permeable to water

Influence of membrane permeability on diffusion and osmosis. (a) In this system, the membrane is permeable to both water and solute (sugar) molecules. Water moves from the solution with lower osmolarity (compartment 1) to the solution with greater osmolarity (compartment 2). The solute moves along its own concentration gradient in the opposite direction. When the system comes to equilibrium (right), the solutions have the same osmolarity and volume. **(b)** This system is identical to that in (a) except that the membrane is impermeable to the solute. Water moves by osmosis from compartment 1 to compartment 2, until its concentration and that of the solutions are identical. Since the solute is prevented from moving, the volume of the solution in compartment 2 increases.

รูปที่ 3.2 ไดอะแกรมแสดง osmosis ซึ่งเป็นการแพร่ของน้ำ (Marieb, 1998)



รูปที่ 3.3 การเปลี่ยนแปลงในเซลล์พืชและเซลล์สัตว์เมื่ออยู่ในสารละลายที่แตกต่างกัน คือ isotonic solution, hypertonic solution และ hypotonic solution (Mix และคณะ, 1996)



รูปที่ 3.4 Sodium-potassium pump ตัว pump จริงๆ คือ carrier protein ที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อหุ้มเซลล์ ใช้พลังงานในการเคลื่อนย้าย 2 postassium ion (K^+) เข้าเซลล์และ 3 Sodium ion (Na^+) ออกจากเซลล์ (Purves และคณะ, 1994)

Endocytosis และ Exocytosis ในเซลล์สัตว์และสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวหลายชนิด มีการนำสารเข้าและออกเซลล์ **Endocytosis** เป็นการนำสารเข้าเซลล์โดยที่มีเยื่อหุ้มเซลล์มาหุ้มรอบสารนั้น ส่วน **Exocytosis** เป็นการขับสาร เช่น ของเสีย ออกจากถุงเยื่อหุ้มเซลล์ ทั้งสองกระบวนนี้สามารถเคลื่อนสารเข้าหรือออกเซลล์ได้โดยไม่ทำให้เยื่อหุ้มเซลล์เสียหาย

Endocytosis แบ่งออก 3 กระบวนการย่อยๆ (รูปที่ 3.5) ได้แก่

1. Phagocytosis (cell eating) เป็นการกินของแข็ง

2. Pinocytosis (cell drinking) เป็นการกินของเหลวหรือสารละลาย

3. Receptor-mediated endocytosis เป็น endocytosis ที่มีการคัดเลือกมาก receptor เป็นโปรตีนบนเยื่อหุ้มเซลล์ที่จับเฉพาะกับสารบางอย่างเท่านั้น ทั้ง receptor และสารที่มาจับจะอยู่ภายใน vesicle เล็กๆที่เรียกว่า *coated pit* ซึ่งหมายถึงโปรตีน *clathrin* ที่เคลือบอยู่บนผิวหน้าของ vesicle (รูปที่ 3.5) สารที่ถูกจับโดย receptor-mediated endocytosis ได้แก่ ฮอร์โมน insulin, lipoprotein ที่มีความหนาแน่นต่ำ เช่น คอเลสเทอรอลที่จับกับ transport protein และเหล็ก เมื่อ coated pit รวมกับไลโซโซม ฮอร์โมนหรือคอเลสเทอรอลหรือเหล็กจะถูกปล่อยออกมา ส่วนเยื่อหุ้มที่มี receptor ติดอยู่จะหลุดออกและกลับคืนสู่เยื่อหุ้มเซลล์

Cell Connection and Communication

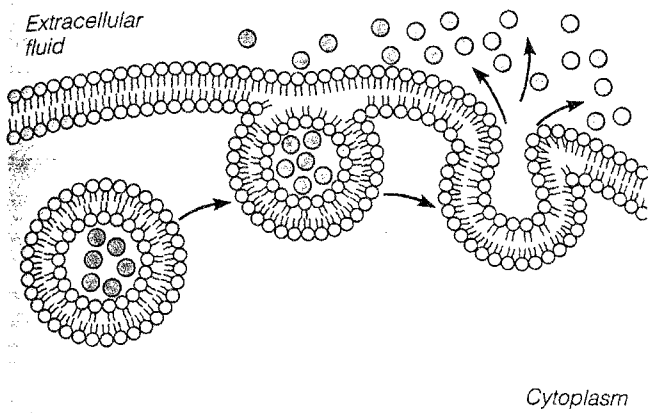
ในสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์เยื่อหุ้มเซลล์ยังทำหน้าที่ยึดกลุ่มเซลล์ไว้ด้วยกันและช่วยให้เซลล์ติดต่อกับเซลล์ที่อยู่ข้างเคียงได้ การติดต่อกันหรือเชื่อมต่อกันระหว่างเซลล์ (intercellular junction) มี 4 แบบ ได้แก่ desmosome, tight junction, gap junction และ plasmodesmata (พบในพืช)

1. **Tight junction** เยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์ที่อยู่ติดกันเชื่อมกันที่จุดใดจุดหนึ่งลักษณะคล้ายเข็มขัดปิดช่องว่างระหว่างเซลล์ ช่วยป้องกันการรั่วออกของโมเลกุลระหว่างเซลล์ (รูปที่ 3.6a)

2. **Desmosome** เป็นตัวยึดเซลล์ที่อยู่ใกล้กันให้ติดกัน โดยเยื่อหุ้มเซลล์ของเซลล์ทั้งสองเชื่อมกันโดยโปรตีนและคาร์โบไฮเดรต มี intermediate filaments ที่ติดอยู่กับด้านข้างของเซลล์ยื่นเข้าไปด้านในของแต่ละเซลล์ ทำให้เกิดความแข็งแรงมากขึ้น (รูปที่ 3.6b)

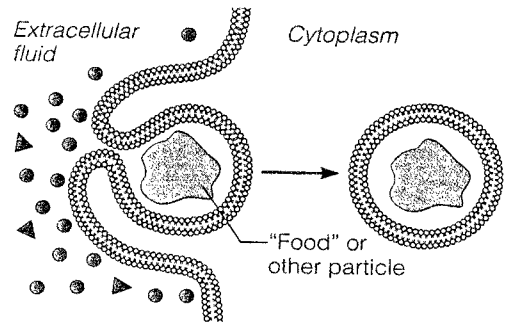
3. **Gap junctions** เซลล์สัตว์หลายชนิด เช่น เซลล์กล้ามเนื้อหัวใจ เซลล์ต่อม เซลล์สมองบางชนิดติดต่อกันผ่าน protein channels ที่เชื่อมต่อกับไซโทพลาซึมของเซลล์ข้างเคียง channel ที่ต่อระหว่างสองเซลล์นี้จะรวมกลุ่มในบริเวณพิเศษที่เรียกว่า **gap junctions** ฮอร์โมน สารอาหาร ไอออน และสัญญาณไฟฟ้าสามารถผ่าน channels ได้ที่ gap junction (รูปที่ 3.6c)

4. **Plasmodesmata** เซลล์พืชติดต่อกันโดยช่องทาง plasmodesmata แต่ละ plasmodesma (เอกพจน์) มีลักษณะเป็นท่อบุด้วยเยื่อหุ้มเซลล์ ท่อนี้ยื่นเข้าไปในผนังเซลล์จากไซโทพลาซึมของเซลล์หนึ่งไปยังไซโทพลาซึมของเซลล์ข้างเคียง เซลล์พืชจำนวนมากมี plasmodesmata เป็นพัน ทำให้น้ำ สารอาหาร และฮอร์โมนสามารถผ่านจากเซลล์หนึ่งไปยังอีกเซลล์หนึ่งได้อย่างอิสระ (รูปที่ 3.7)

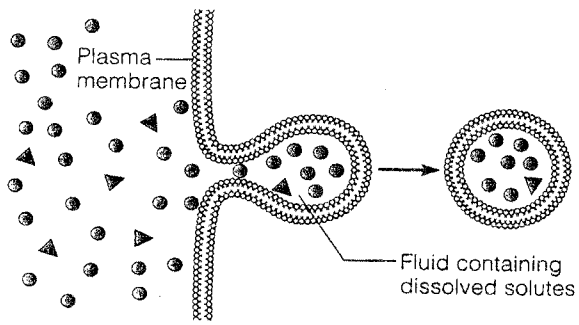


Exocytosis. The membrane-bounded vesicle containing the substance to be secreted migrates to the plasma membrane, and the two membranes fuse. The fused site opens and releases the contents of the secretory vesicle into the intercellular space.

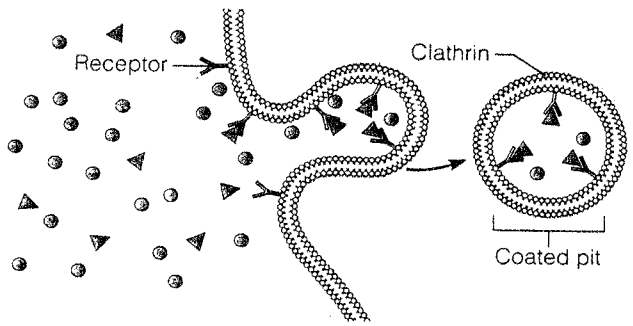
รูปที่ 3.5 Exocytosis เป็นวิธีการปล่อยของเสียออกจากเซลล์และ Endocytosis 3 รูปแบบ คือ (a) Phagocytosis (b) Pinocytosis และ (c) Receptor-mediated endocytosis (Marieb, 1998)



(a) Phagocytosis

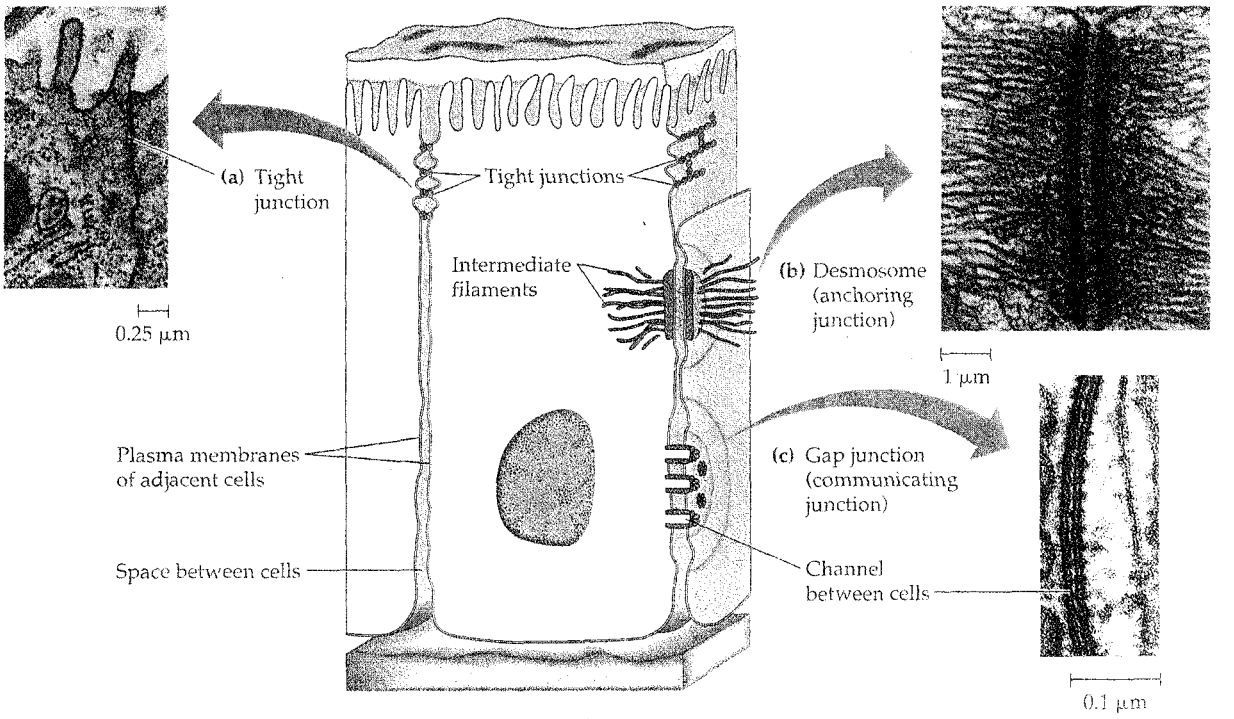


(b) Pinocytosis

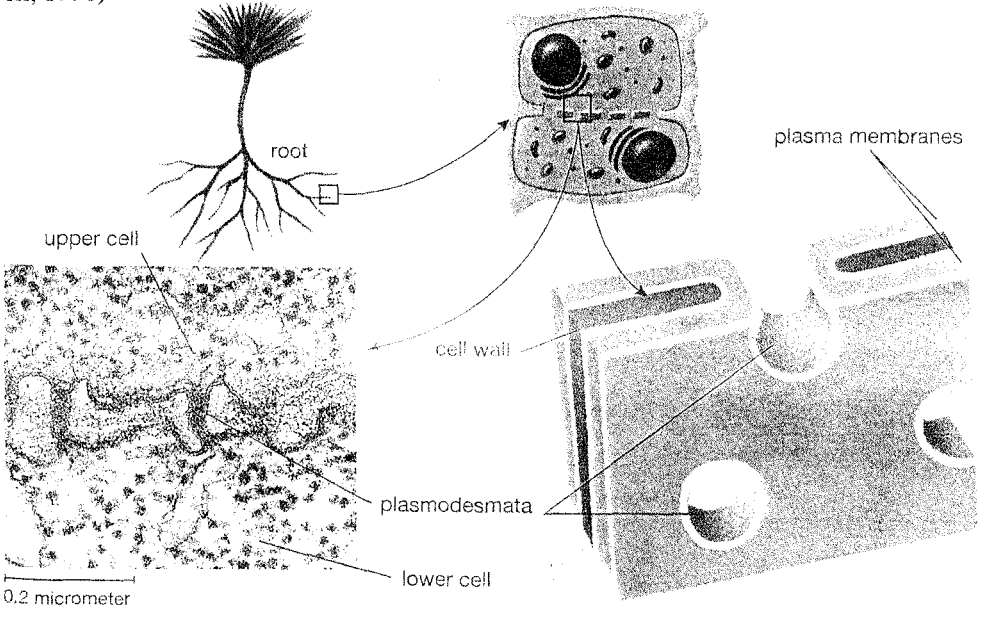


(c) Receptor-mediated endocytosis

Three types of endocytosis.



รูปที่ 3.6 Intercellular junction ในเซลล์สัตว์ (a) tight junction (b) desmosome และ (c) gap junction (Campbell, 1996)



รูปที่ 3.7 Intercellular junction ในเซลล์พืช : plasmodesmata (Audesirk และ Audesirk, 1997)

บทที่ 4

พลังงานและเซลล์ (Energy and Cell)

พลังงานคืออะไร?

พลังงาน คือ ความสามารถในการทำงาน เช่น เปลี่ยนแปลงหรือเคลื่อนสสารต้านแรงที่มาในทิศตรงข้าม เช่น แรงโน้มถ่วงหรือความฝืด พลังงานมีหน่วยเป็นแคลอรี (calorie = cal) แคลอรี เป็นปริมาณของพลังงานที่ใช้ในการเพิ่มอุณหภูมิของน้ำ 1 กรัมจาก 14.5 °C เป็น 15.5 °C หน่วยสำหรับการวัดพลังงานของอาหารและความร้อนที่ออกมาของสิ่งมีชีวิตคือ Calorie (cal) หรือ kilocalorie (kcal) ซึ่งเป็นพลังงานที่ใช้ในการเพิ่มอุณหภูมิของน้ำ 1 กิโลกรัมให้เพิ่มอีก 1 °C ค่าของ calorie หรือ kilocalorie มีค่าเท่ากับ 1,000 แคลอรี

แหล่งของพลังงาน พลังงานบนโลกมีกำเนิดมาจากแหล่งต่างๆ ได้แก่ ดวงอาทิตย์ ลม น้ำมัน ถ่านหิน ก๊าซ geothermal energy จากใจกลางโลก แรงดึงของพระจันทร์ และสิ่งมีชีวิต (biomass)

พลังงานมี 2 รูปแบบ คือ

1. ***Potential energy (พลังงานศักย์)*** เป็นพลังงานที่สะสมไว้สำหรับการทำงาน โดยสะสมไว้ในรูปของพันธะเคมีของโมเลกุลสารอาหาร เช่น คาร์โบไฮเดรต, ลิพิดและโปรตีน (รูปที่ 4.1)

2. ***Kinetic energy (พลังงานจลน์)*** เป็นพลังงานที่ถูกใช้ในระหว่างการทำงาน เป็นพลังงานที่มีการเคลื่อนที่ (รูปที่ 4.1) ซึ่งจะเปลี่ยนการเคลื่อนไหวให้เป็นสสาร ความร้อนและเสียงเป็น kinetic energy แบบหนึ่ง เนื่องจากเป็นผลจากการเคลื่อนที่ของโมเลกุล

The Law of Thermodynamics

กฎของ thermodynamics มี 2 ข้อ คือ

กฎข้อที่ 1 (The first law of themodynamics) มีอยู่ว่าพลังงานไม่สามารถถูกสร้างขึ้นหรือถูกทำลายได้ พลังงานเพียงแต่เปลี่ยนรูปจากรูปหนึ่งไปเป็นอีกรูปหนึ่ง เช่น จากพลังงานเคมีเป็นพลังงานความร้อน ปริมาณทั้งหมดของพลังงานในจักรวาลจะคงที่ นั่นคือ โลกอยู่ในสภาวะคงที่ กฎข้อที่ 1 นี้เรียกอีกอย่างหนึ่งว่า **กฎการคงอยู่ของพลังงาน (Law of Conservation of Energy)**

กฎข้อที่ 2 (The second law of thermodynamics) เกี่ยวข้องกับความมีประโยชน์ของพลังงาน การขนส่งพลังงานทำให้เกิดความไม่เป็นระเบียบ การเปลี่ยนสภาพของพลังงานทั้งหมดไม่มีประสิทธิผล เพราะว่าปฏิกิริยาทั้งหมดจะไปเพิ่ม entropy และสญเสียพลังงานที่มีประโยชน์บางส่วนให้กับสิ่งแวดล้อมในรูปความร้อน บางครั้งเรียกกฎข้อที่ 2 ว่า **Law of Entropy** Entropy เป็นมาตรวัดแนวโน้มที่จะนำไปสู่ความไม่เป็นระเบียบ

ปฏิกิริยาเคมีและสภาวะพลังงาน

ปฏิกิริยาเคมีเริ่มต้นด้วยสารหนึ่งกลุ่มเรียกว่า **reactant** (ตัวทำปฏิกิริยา) และเปลี่ยนสารนั้นเป็นสารอีกหนึ่งกลุ่มที่เรียกว่า **product** (ผลผลิต) ปฏิกิริยาเคมีแบ่งออกเป็น 2 แบบได้แก่ **exergonic** และ **endergonic**

Exergonic reaction เป็นปฏิกิริยาเคมีที่เกิดขึ้นเอง มีการปล่อยพลังงานออกมาและ product มีพลังงานน้อยกว่า reactant มี entropy เพิ่มขึ้น เช่น ปฏิกิริยาเคมีระหว่างไฮโดรเจนและออกซิเจน หรือการ oxidized อาหารในไมโทคอนเดรียของเซลล์ และให้พลังงานออกมาเก็บไว้ในรูปพันธะเคมี (รูปที่ 4.2)

Endergonic reaction เป็นปฏิกิริยาเคมีที่ให้ product ที่มีพลังงานมากกว่า reactant ไม่สามารถเกิดขึ้นได้เอง ต้องการพลังงานเข้ามาช่วย และ entropy ลดลง เช่น พืชใช้คาร์บอนไดออกไซด์กับน้ำในการสร้างน้ำตาล (รูปที่ 4.2)

Activation Energy และ Enzymes พลังงานที่ใช้ในการเริ่มต้นปฏิกิริยาเรียกว่า **activation energy** ปฏิกิริยาจะเกิดเร็วขึ้นโดยการเติม **catalyst** (สารที่ช่วยเร่งปฏิกิริยาเคมีโดยไม่ถูกเปลี่ยนแปลงโดยปฏิกิริยา) catalyst ทำงานโดยลดความต้องการ activation energy ให้ต่ำลง (รูปที่ 4.3)

เอนไซม์ : catalyst ทางชีวภาพ

เอนไซม์ : เป็น catalyst ของเซลล์ เป็นโปรตีนก้อนกลมที่ช่วยเร่งปฏิกิริยาทางชีวเคมี เอนไซม์แต่ละชนิดทำหน้าที่ในปฏิกิริยาเพียงหนึ่งอย่างเท่านั้น นั่นคือ เอนไซม์จะทำปฏิกิริยากับ substrate เฉพาะของตัวเองเท่านั้น **Substrate** เป็นสารที่สามารถถูกรบกวนทางเคมีโดยเอนไซม์

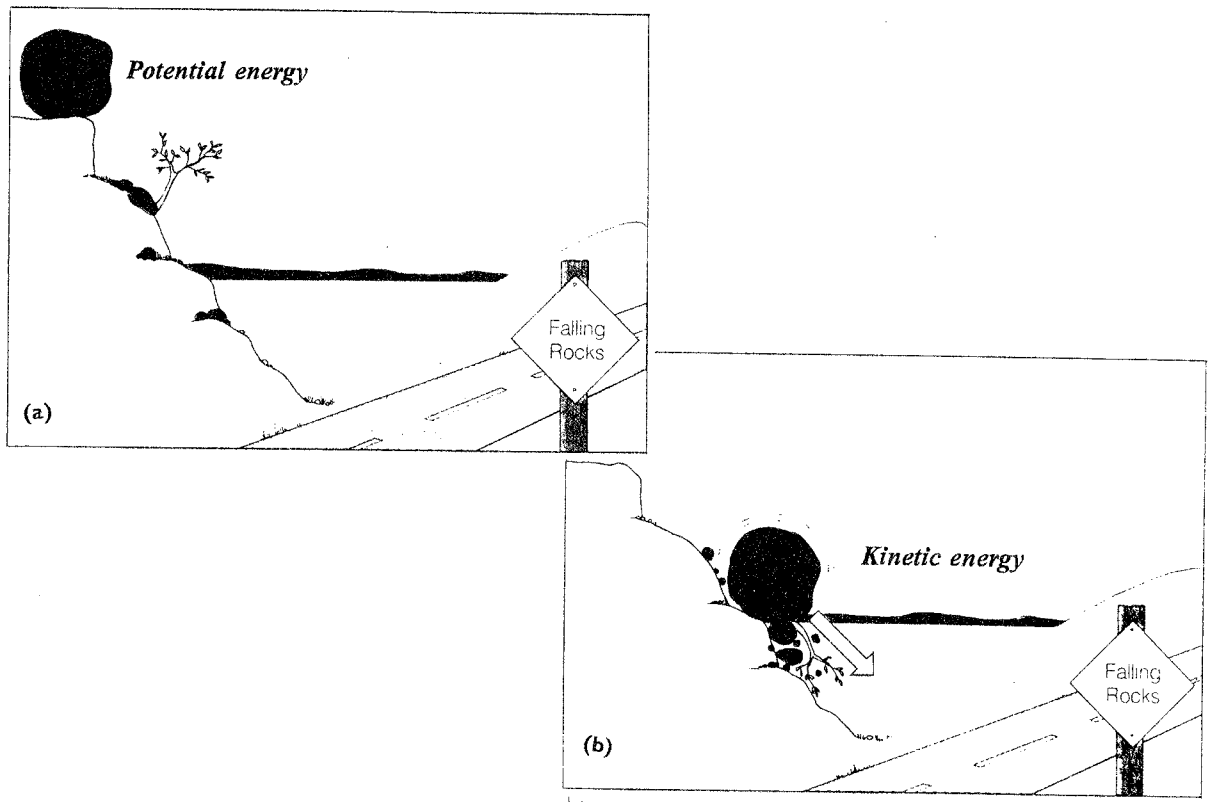
ลักษณะสำคัญของเอนไซม์ ได้แก่

1. เป็นโปรตีน
2. มีความจำเพาะต่อ substrate สูงมาก
3. ไปลดระดับของ activation energy ที่จำเป็นต่อการเกิดปฏิกิริยาเคมี

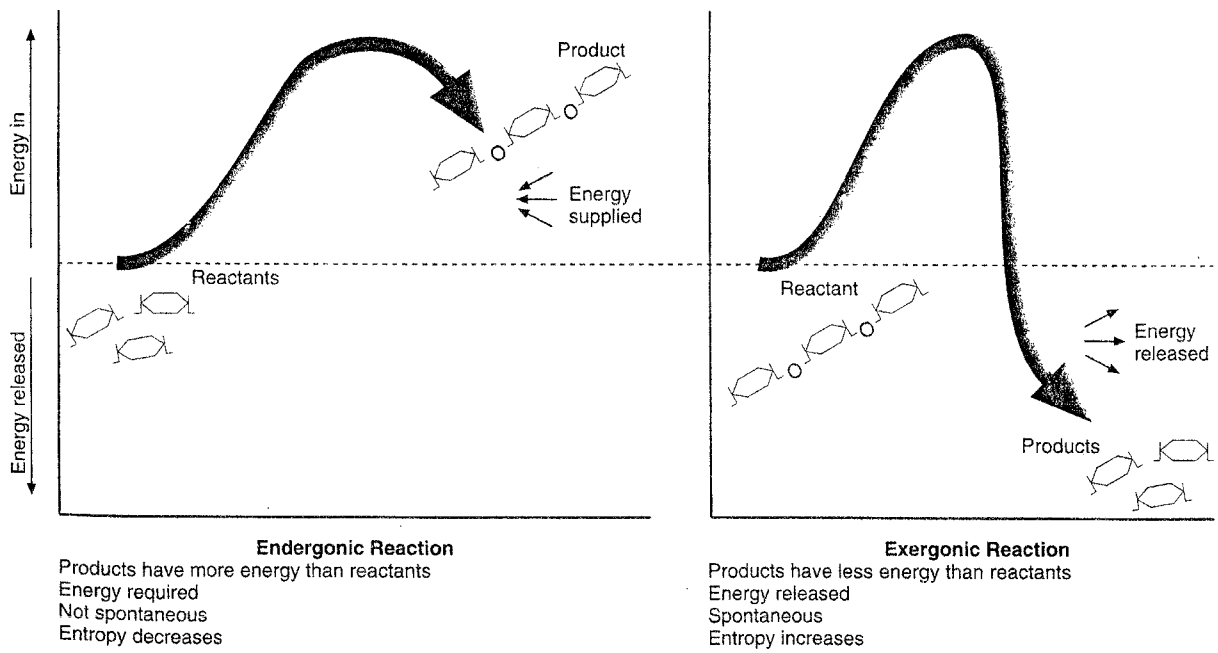
รูปร่างของเอนไซม์ ความแตกต่างของเอนไซม์แต่ละชนิดเกิดจากรูปร่างของเอนไซม์ ความแตกต่างที่สำคัญคือรูปร่างของ active site ของเอนไซม์ **active site** เป็นร่องหรือรอยเว้าบนผิวของเอนไซม์ที่เป็นตำแหน่งจับกับ substrate (รูปที่ 4.4) ส่วน active site จะเข้าคู่พอดีกับรูปร่างของ substrate เพียงชนิดเดียวเท่านั้น จึงเป็นปัจจัยสำคัญของการทำงานทางเคมีของเซลล์

ทฤษฎี Induced-fit กล่าวว่าโมเลกุล substrate ที่จับกับ active site บริเวณของ substrate ที่ไม่เข้าที่พอเหมาะจะเกิดแรงตึง ทำให้พันธะที่เกิดขึ้นไม่แข็งแรง เป็นผลให้เกิดการแตกหัก หรือมีการทำปฏิกิริยากับสารอื่น

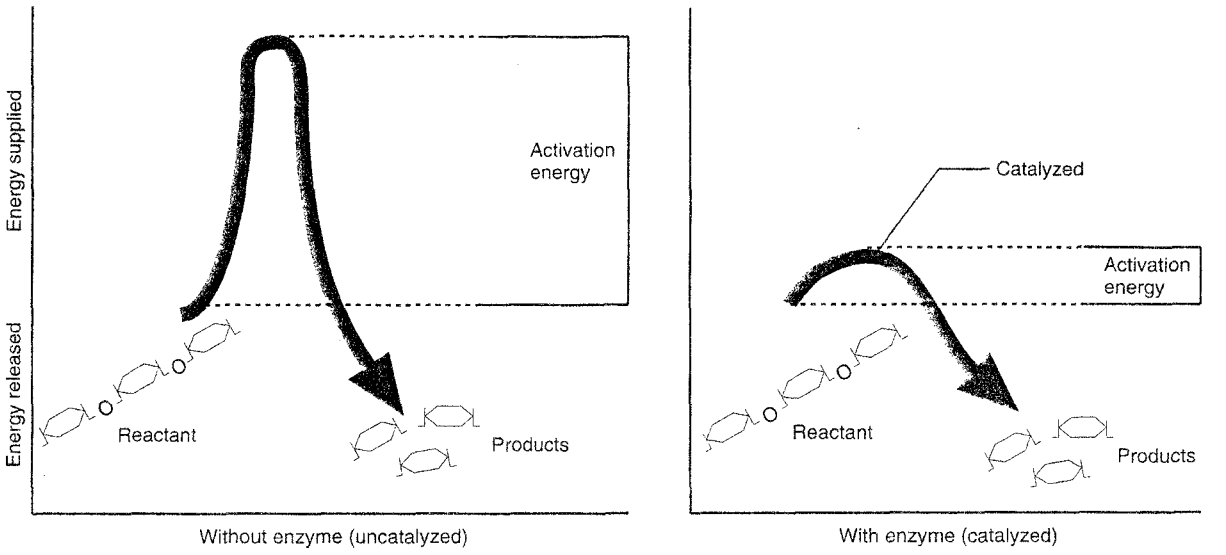
เมื่อเอนไซม์จับกับ substrate สารประกอบที่เกิดขึ้นใหม่จะถูกเรียกว่า **Enzyme-substrate (E-S) complex** หลังจากที่เอนไซม์ทำงานเสร็จแล้ว E-S complex จะแยกออกจากกัน และผลผลิตที่เกิดใหม่จะแยกออกไป ส่วนเอนไซม์ซึ่งไม่ได้ถูกเปลี่ยนแปลงโดยปฏิกิริยาจะสามารถกลับไปทำงานชิ้นใหม่ต่อไปได้ (รูปที่ 4.4)



รูปที่ 4.1 Potential และ kinetic energy (a) ก้อนหินที่อยู่บนยอดหน้าผามี potential energy สามารถทำงานได้ เช่น กลิ้งลงเขา ถอนรากต้นไม้และทำให้พื้นดินเป็นรู (b) potential energy เปลี่ยนเป็น kinetic energy ในขณะที่กลิ้งลงมา (Postlethwait และคณะ, 1991)



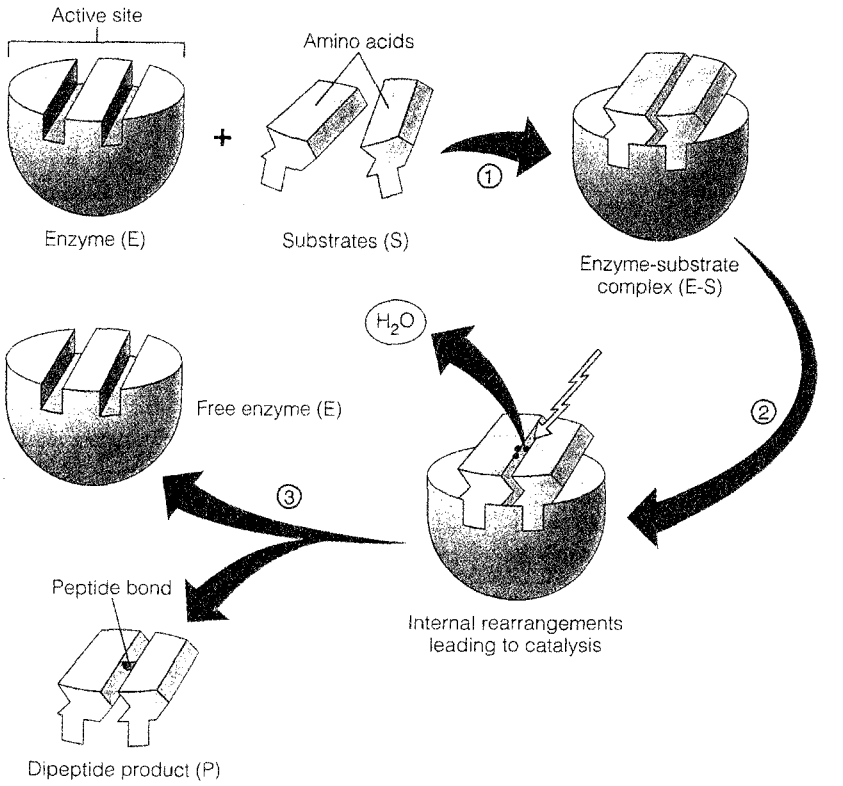
รูปที่ 4.2 เปรียบเทียบ endergonic และ exergonic reaction (Lewis, 1998)



Enzymes lower the activation energies of specific reactions, without actually participating in the reactions. This speeds reaction rates.

รูปที่ 4.3 Activation energy และ เอนไซม์ (Lewis, 1998)

Mechanism of enzyme action. Each enzyme is highly specific in terms of the reaction(s) it can catalyze and bonds properly to only one or a few substrates. In this example, the enzyme catalyzes the formation of a dipeptide from specific amino acids.
Step 1: The enzyme-substrate complex (E-S) is formed.
Step 2: Internal rearrangements occur. In this case, energy is absorbed (indicated by the yellow arrow) as a water molecule is removed and a peptide bond is formed.
Step 3: The enzyme releases the product (P) of the reaction, the dipeptide. The free enzyme has not changed in the course of the reaction and is now available to catalyze another such reaction.
Summary: E + S → E-S → P + E

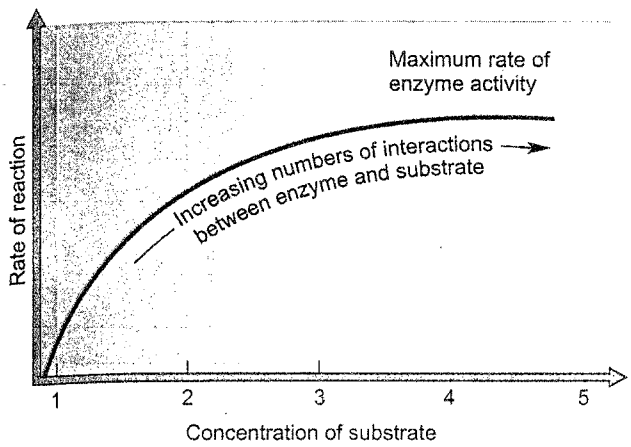


รูปที่ 4.4 กลไกการทำงานของเอนไซม์ (Marieb, 1998)

ลักษณะของการทำงานของเอนไซม์ ปัจจัยบางอย่างที่มีผลต่ออัตราเร็วและประสิทธิภาพการทำงานของเอนไซม์ ได้แก่

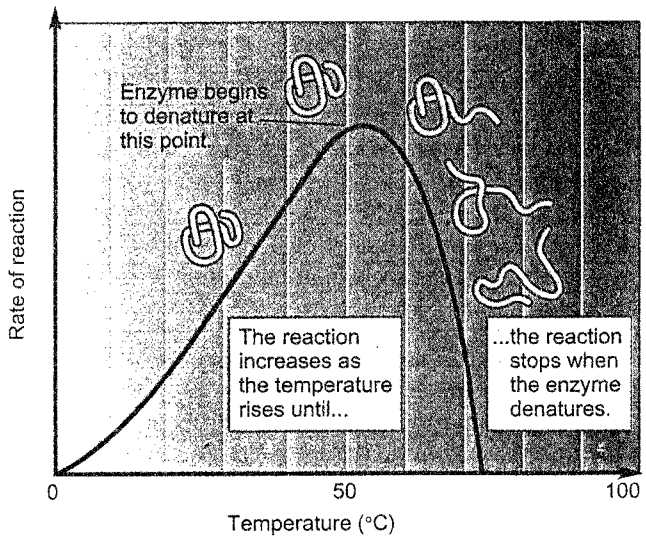
1. **ความเข้มข้นของ substrate** อัตราเร็วในการสร้างผลผลิตของเอนไซม์ขึ้นกับปัจจัยหลายอย่าง เช่น ผลผลิตเกิดเร็วขึ้นเมื่อมี substrate มากขึ้น แต่การเพิ่ม substrate ไปเรื่อยๆ จะทำให้เอนไซม์เกิดการอิ่มตัวกับ substrate ถ้าไม่มีการเพิ่มความเข้มข้นของเอนไซม์อัตราของการเกิดผลผลิตก็จะไม่เพิ่มขึ้น (รูปที่ 4.5A)
2. **อุณหภูมิ** อุณหภูมิที่เพิ่มขึ้น 10°C จะทำให้อัตราเร็วของปฏิกิริยาเคมีเร็วขึ้นเป็น 2 เท่า (รูปที่ 4.5B) แต่ถ้าอุณหภูมิสูงเกินไปเอนไซม์ซึ่งเป็นโปรตีนจะถูกทำลาย หรือเรียกว่าถูก **denatured**
3. **ความเป็นกรดหรือเบส** ความเป็นกรดหรือเบสภายในเซลล์มีผลต่อการทำงานของเซลล์ ทั้งนี้เพราะเอนไซม์ทำงานได้ที่ pH ที่เหมาะสมเท่านั้น เอนไซม์ส่วนน้อยที่ทำงานได้ดีในสิ่งแวดล้อมที่มีความเป็นกรดสูง แต่เอนไซม์ส่วนมากต้องการสภาวะที่เป็นกลาง (pH7) มากกว่า (รูปที่ 4.5C)
4. **Metabolic Pathways** ปฏิกิริยาของเอนไซม์มักจะเชื่อมโยงกับอนุกรมของปฏิกิริยาที่ช่วยรักษาเซลล์ให้มีชีวิตและทำงานได้ อนุกรมปฏิกิริยาเหล่านี้เรียกว่า **metabolic pathways** (รูปที่ 4.5D) ผลผลิตของแต่ละอนุกรมจะกลายเป็นสารเริ่มต้นสำหรับปฏิกิริยาถัดไป ในบาง pathways จะมีการแตกสลายของโมเลกุลและให้พลังงานออกมา กระบวนเหล่านี้เรียกว่า **catabolic pathway** (catabolism) ส่วน pathways ที่สร้างโมเลกุลโดยการเชื่อมโมเลกุลเล็กๆเข้าด้วยกัน และต้องการพลังงานมาช่วยเรียกว่า **anabolic pathway** (anabolism)
5. **Enzymes และ Cofactors** เอนไซม์หลายชนิดมี cofactors เข้ามาช่วยการทำงาน cofactor เป็นไอออนหรือโมเลกุลที่ต้องมาจับกับเอนไซม์ เพื่อให้เอนไซม์ทำงานได้อย่างถูกต้อง ตัวอย่างของ cofactors ได้แก่ เหล็ก (Fe^{2+}), แมงกานีส (Mn^{2+}), สังกะสี (Zn^{2+}) และโมเลกุลอินทรีย์อื่นๆ ที่รู้จักกันในชื่อ **Coenzymes**
6. **Allosteric Sites และ Enzymes Control** นอกจาก active site แล้ว เอนไซม์อาจจะมี **allosteric site** เป็น binding site ที่สอง ซึ่งเมื่อมีสารมาจับกับ allosteric site เต็มจะทำให้รูปร่างของ active site ของเอนไซม์เปลี่ยนไป ผลที่เกิดขึ้นคือ เอนไซม์ไม่สามารถจับกับ substrate ได้อีกต่อไป ในบางครั้ง allosteric site จะมีความจำเพาะกับผลผลิตของเอนไซม์ (รูปที่ 4.6) ดังนั้น ถ้ามีผลผลิตสะสมอยู่มาก allosteric site จะถูกบรรจุจนเต็ม เกิดการยับยั้งเอนไซม์ไม่ให้มีการผลิตผลผลิตมากขึ้น เอนไซม์ที่มี allosteric sites มักจะเป็นส่วนหนึ่งของกลุ่มเอนไซม์ที่ทำงานเป็นลำดับบน substrate เดียวกัน อย่างไรก็ตามโมเลกุลไม่ได้จับกับ allosteric site อย่างถาวร ทันทีที่โมเลกุลผลผลิตเริ่มลดน้อยลง allosteric sites จะว่างและเอนไซม์จะเริ่มทำงานได้อีกครั้ง

(A)

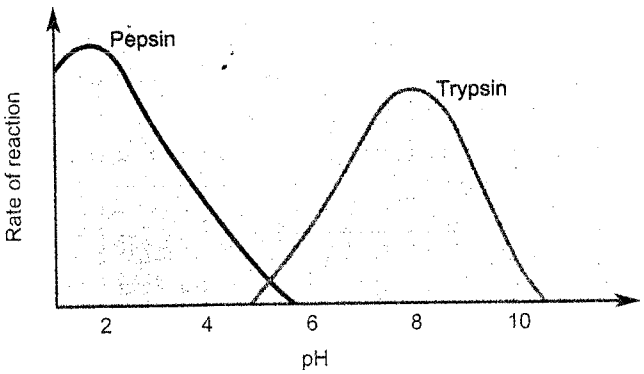


REACTION RATE VS. SUBSTRATE CONCENTRATION.
This shows the rate of reaction when the quantity of enzyme remains constant while the concentration of substrate is increased. The reaction rate increases until such time as the amount of enzyme becomes limiting; then no matter how much more substrate is added, the rate of reaction remains the same.

(B)

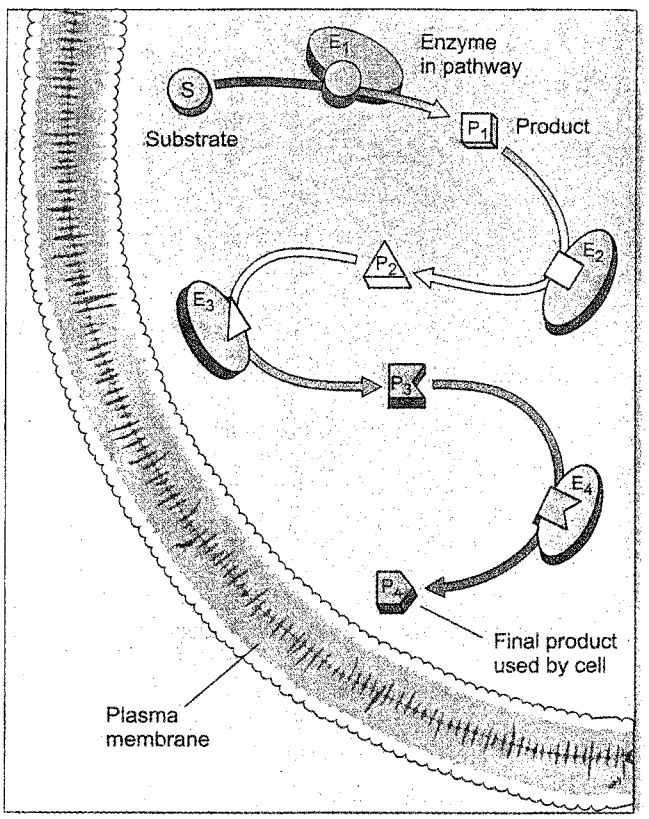


REACTION RATE VS. TEMPERATURE.
As thermal energy (heat) is added to an enzyme-substrate mixture, the rate of the reaction increases. However, too much heat can denature an enzyme, altering its properties and rendering it inactive.



ENZYMES ARE SENSITIVE TO pH.
Pepsin, the protein-digesting enzyme of the stomach, is inactive in all but fairly strong acidic conditions (low pH). Trypsin, a protein-digesting enzyme of the small intestine, requires an alkaline environment. Most enzymes work optimally at near-neutral (pH 7) conditions.

(C)



(D)

รูปที่ 4.5 กราฟแสดงความสัมพันธ์ระหว่างอัตราเร็วของการทำงานของเอนไซม์กับ (A) ความเข้มข้นของ substrate (B) อุณหภูมิและ (C) pH ส่วน (D) เป็น metabolic pathway ซึ่งมีเอนไซม์หลายชนิดทำงานอยู่และเปลี่ยน Substrate ให้เป็นผลผลิตสุดท้าย (Ferl และ Wallace, 1996)

ATP : แหล่งพลังงานของเซลล์

Adenosine triphosphate (ATP) (รูปที่ 4.7) ถูกเรียกว่าเป็น **แหล่งพลังงานของเซลล์** เพราะว่า ATP จะถูกใช้ในการทำให้การทำงานสำเร็จลุล่วง หากต้องการใช้พลังงานมาก จะมีการใช้ ATP มากขึ้น

ATP เป็นสิ่งที่ถูกใช้โดยสิ่งมีชีวิตทุกรูปแบบ พลังงานที่ถูกสร้างโดยการสังเคราะห์แสงหรือการหายใจถูกเก็บไว้ในรูปของ ATP เมื่อมีความต้องการพลังงาน ATP จะปล่อยพลังงานออกมา เซลล์สามารถสะสมพลังงานไว้ในโมเลกุล เช่น คาร์โบไฮเดรต ลิพิด และโปรตีน แต่ก่อนที่จะสามารถดึงพลังงานจากโมเลกลุเหล่านี้ได้ จะต้องนำมาใช้ในการสังเคราะห์ ATP ก่อน

โครงสร้างของ **ATP** (รูปที่ 4.7) Adenosine triphosphate ประกอบด้วย 3 ส่วน คือ

1. ***adenine*** ประกอบด้วยวงของคาร์บอนและไนโตรเจน 2 วง
2. ***ribose*** เป็นน้ำตาลที่ประกอบด้วย 5 คาร์บอน
3. ***triphosphate*** ประกอบด้วยหมู่ phosphate (PO_4) 3 หมู่ ซึ่งเป็นส่วนหางของ ATP ทั้ง 3 หมู่ต่อกันด้วยอะตอมออกซิเจน

The Phosphate-to-Phosphate Bond ในรูปที่ 4.7 ส่วนหางของ ATP ที่ประกอบด้วยหมู่ phosphate 3 หมู่ เชื่อมต่อกันโดย bond ที่เขียนในรูปของเส้นหยักๆ เส้นหยักนี้แสดงถึง bond ที่จะแตกและให้พลังงานออกมา พลังงานดังกล่าวจะถูกปล่อยออกมาเมื่อ phosphate bond หนึ่ง bond แตกหักและปล่อย inorganic phosphate ion (Pi) ออกมา แต่ละ bond เกิดขึ้นเมื่อได้พลังงานจำนวนมากเท่านั้น หมายความว่าพลังงานจำนวนมากถูกปล่อยออกมาเมื่อ bond ดังกล่าวแตกสลาย

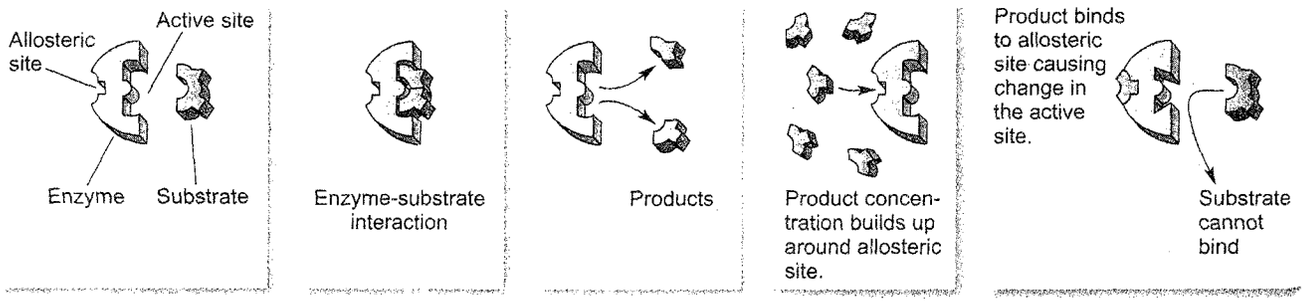
ATP และ Cellular Chemistry

เซลล์สามารถใช้พลังงานที่อยู่ใน phosphate-to-phosphate bond ของ ATP ได้ โดยเริ่มต้นที่ bond ที่อยู่ปลายสุดแตกสลายโดยกระบวนการ **hydrolysis** (การเติมน้ำเข้าในปฏิกิริยา) กลุ่ม phosphate ที่อยู่ปลายสุดจะถูกตัดออกและมีหมู่ hydroxyl (-OH) เข้าแทนที่ เปลี่ยน ATP ให้เป็น **ADP** หรือ **Adenosine diphosphate**

เมื่อ bond ที่มีพลังงานสูงแตกสลายจะให้พลังงานที่นำไปใช้งานได้ เช่น sodium-potassium pump ใช้พลังงานในการขนส่งไอออนต้าน gradient พลังงานอาจสูญหายไปในรูปความร้อน แต่เซลล์จะใช้วิธีรวมการแตกของ ATP ไว้กับปฏิกิริยาที่ใช้เอนไซม์อื่นๆ เพื่อให้ได้งานออกมา (รูปที่ 4.8)

ATP cycle ในขณะที่ ATP เสีย 1 phosphate ion (Pi) และกลายเป็น ADP นั้น ADP จะถูกนำกลับมาใช้อีก โดยรับ phosphate เข้ามา และกลายเป็น ATP อีกครั้ง

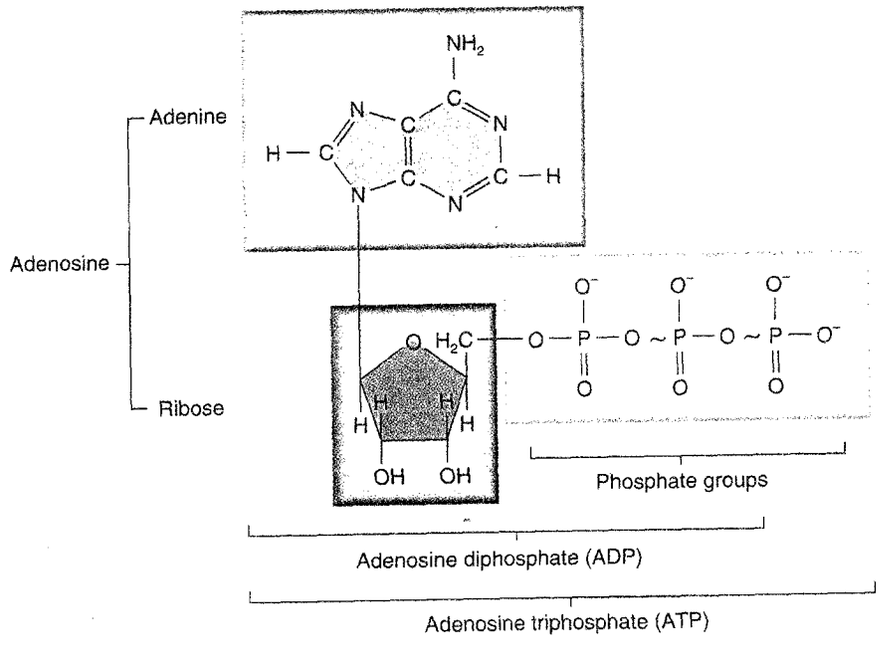
การสลาย phosphate bonds ดังกล่าวจะให้พลังงานจำนวนมาก แต่ในการสร้าง bond ขึ้นใหม่ต้องการพลังงานจำนวนมากเช่นกัน พลังงานเหล่านี้ได้มาจาก 2 กระบวนการ คือ การหายใจระดับเซลล์ (cellular respiration) และการสังเคราะห์แสง (photosynthesis) ซึ่งเกิดขึ้นภายในไมโทคอนเดรียและในคลอโรพลาสต์ โมเลกุล ATP สูญเสีย phosphates (ปล่อยพลังงาน) และได้รับ phosphates (ต้องการพลังงาน) ในกระบวนการใดกระบวนการหนึ่งที่กล่าวมาแล้ว (รูปที่ 4.9)



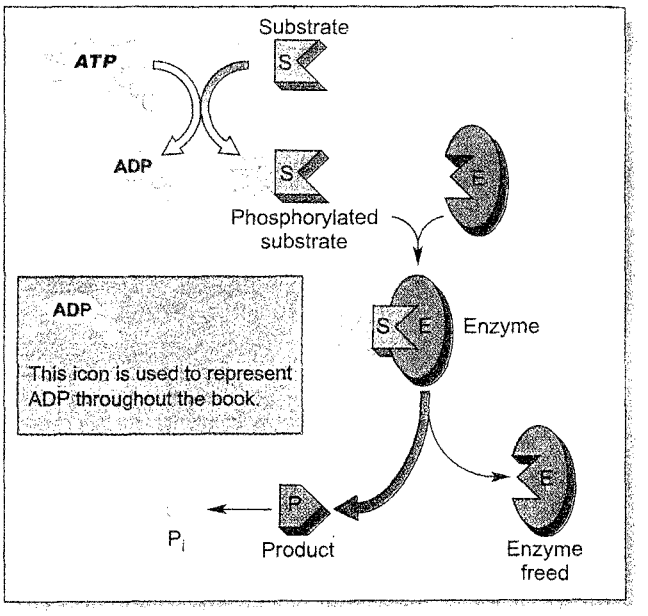
SOME ENZYMES HAVE TWO DIFFERENT BINDING SITES.
The active site binds with the substrate molecule as usual, but the allosteric site can bind with a different molecule, here one of the products of the reaction. When the allosteric site becomes occupied, the shape of the enzyme changes enough to render it incapable of forming an enzyme-substrate complex. This provides a built-in means to slow the enzyme down when the products reach a high concentration.

รูปที่ 4.6 Active site และ allosterie site ของเอนไซม์ (Ferl และ Wallace, 1996)

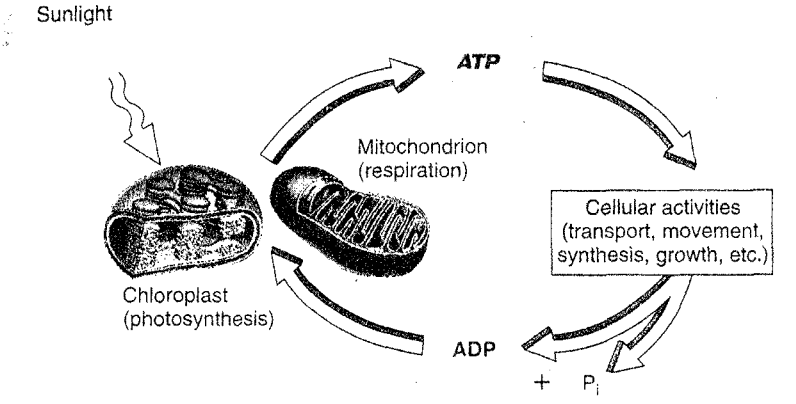
ATP stores chemical energy for various cellular activities.



รูปที่ 4.7 โครงสร้างของ ATP และ ADP แสดง phosphate bonds โดยใช้เส้นหยัก (~) เป็นสัญญลักษณ์ (Tortora, 1997)



รูปที่ 4.8 การแตกตัวของ ATP : ปฏิกิริยาร่วมระหว่าง ATP และ substrate จะทำให้ส่วนปลายที่เป็น phosphate แยกออกมา พลังงานของ phosphate จะไปเพิ่มพลังงานให้กับ substrate หรือ ATP เข้าในปฏิกิริยา และแตกตัวเป็น ADP ได้โดยไม่ต้องส่ง phosphate ให้กับ substrate (Ferl และ Wallace, 1996)



ATP AND ENERGY RELEASE.
As ATP provides the energy for cellular activities, it is broken down during cellular activities to ADP and P_i. These, in turn, are in effect recycled by the actions of the chloroplasts and the mitochondria, whereby they again become ATP.

รูปที่ 4.9 ATP และการปล่อยพลังงาน (Ferl และ Wallace, 1996)

Coenzymes, Oxidation และ Reduction

Coenzymes เป็น organic cofactors ทำหน้าที่เป็นพาหะของโปรตอนหรืออิเล็กตรอน โดยทั่วไปมักเป็น nucleotides แต่ปริมาณพลังงานของ coenzyme ขึ้นกับความสามารถในการให้อิเล็กตรอนหรือโปรตอน ไม่ได้ขึ้นกับการมีหรือไม่มี phosphate bond เหมือนกับ ATP Coenzymes ทำงานใกล้ชิดกับเอนไซม์และ substrate ตัวอย่างของ coenzymes ที่เกี่ยวข้องโดยตรงกับ การสร้าง ATP มี 3 ตัว ได้แก่ NAD (nicotinamide adenine dinucleotide), NADP (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate) และ FAD (flavin adenine dinucleotide)

โครงสร้างของ NAD^+, $NADP^+$ และ FAD

NAD และ NADP มีลักษณะทางเคมีคล้ายกับ ATP (รูปที่ 4.10) คือ ประกอบด้วย adenine (nitrogen base), น้ำตาล ribose 2 หน่วย และหมู่ phosphate จำนวนหนึ่ง (NADP มีหมู่ phosphate มากกว่า NAD อยู่ 1 หมู่)โมเลกุลเหล่านี้ยังมี nitrogen-containing ring ที่เรียกว่า **nicotinic acid** (nicotinamide ในรูปที่ 4.10) ซึ่งเป็นส่วนทางเคมีที่มีการทำงานของ Coenzyme ทั้งสองตัวนี้

ส่วนใน FAD นั้น nitrogen-containing ring เรียกว่า **riboflavin** ทั้ง nicotinic acid (หรือเรียกว่า **niacin)** และ riboflavin เปลี่ยนแปลงมาจากวิตามิน B

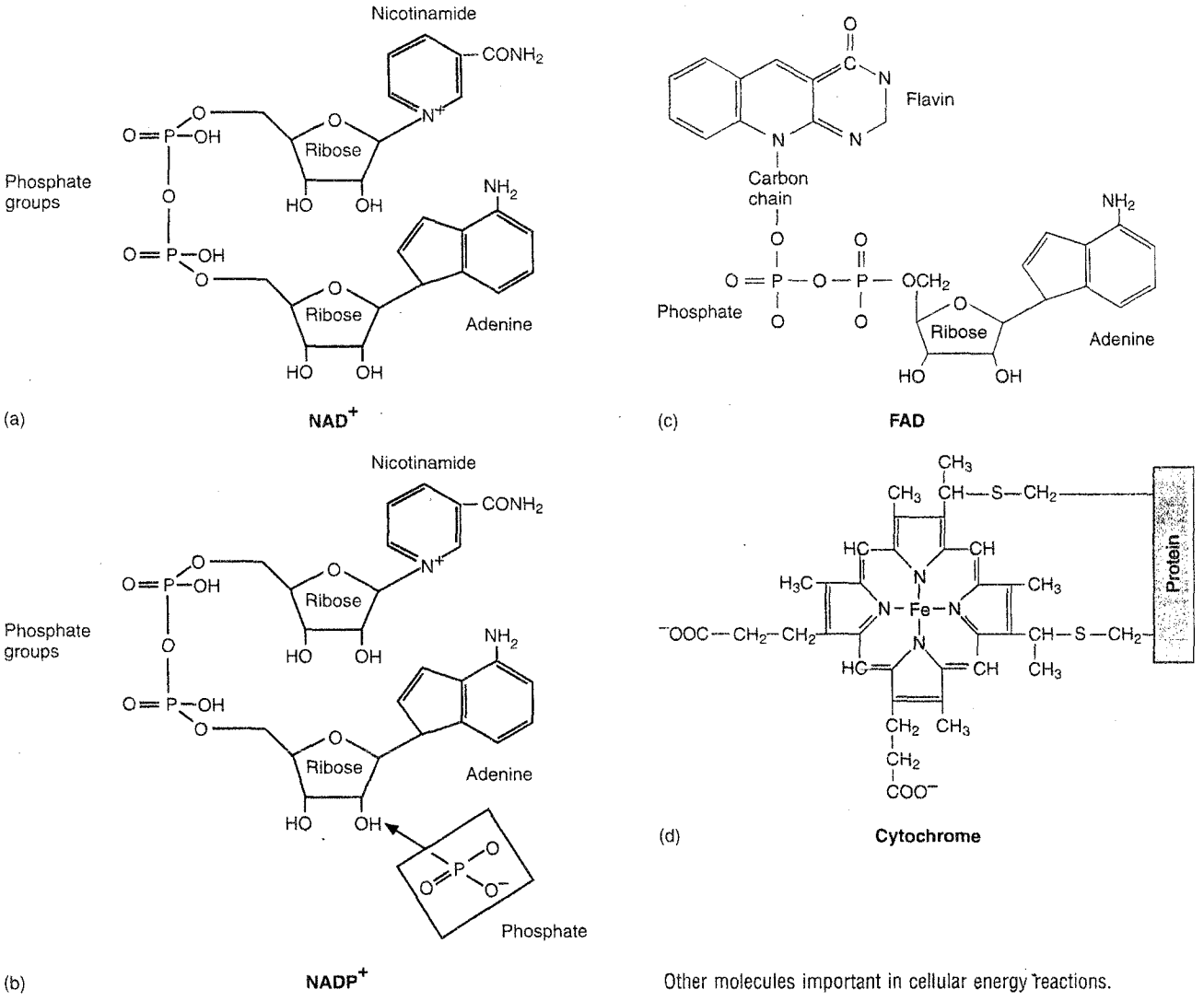
Coenzymes ทำงานร่วมกับเอนไซม์อย่างใกล้ชิดโดยรับอิเล็กตรอนและส่งต่อไปยังโมเลกุลอื่น การดึงอิเล็กตรอนจาก substrate เรียกว่า **Oxidation** ส่วนการเติมอิเล็กตรอนให้กับ substrate เรียกว่า **Reduction**

เมื่ออิเล็กตรอนถูกดึงออกจาก substrate อิเล็กตรอนจะถูกส่งต่อไปให้ coenzymes นั่นคือ substrate ถูก oxidized และ coenzyme ถูก reduced จากนั้น coenzyme จะส่งอิเล็กตรอนต่อไปยัง substrate ตัวอื่นอย่างรวดเร็ว ในภาวะ oxidized, coenzymes ทั้ง 3 ตัวจะถูกเขียนในรูป NAD^+, $NADP^+$ และ FAD ส่วนในภาวะ reduced จะเขียนเป็น $NADH+H^+$, $NADPH+H^+$ และ $FADH_2$ โดยทั่วไป reduced NAD และ NADP มักเขียนอย่างง่ายๆ เป็น NADH และ NADPH

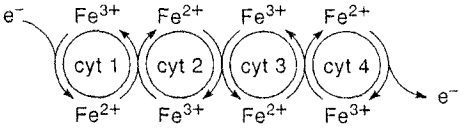
Electron Transport Systems (ETS)

NADH, NADPH และ $FADH_2$ สามารถส่งอิเล็กตรอนและโปรตอนไปยังตำแหน่งพิเศษบนเยื่อหุ้มของคลอโรพลาสต์และไมโทคอนเดรียได้ ที่บริเวณนี้โปรตีนที่เรียกว่า **electron carrier** ถูก reduced โดยที่ carrier จำนวนมากเป็นโปรตีนที่มีเหล็กอยู่ด้วยเรียก carrier เหล่านี้ว่า **cytochromes** (รูปที่ 4.10 และ 4.11) ซึ่งจะจัดเรียงตัวเป็นลำดับอยู่ในเยื่อหุ้มกลายเป็น **electron transport system (ETS)** ซึ่งเป็นระบบของโปรตีนที่จะสกัดพลังงานจากอิเล็กตรอนเหล่านั้นและสร้าง ATP ออกมา

สมาชิกของ ETS ส่งผ่านอิเล็กตรอนที่เต็มไปด้วยพลังงานจาก carrier หนึ่งไปยังอีก carrier หนึ่ง เป็นลำดับของ reduction และ oxidation ในขณะที่อิเล็กตรอนเคลื่อนที่ พลังงานจะถูกปล่อยออกไปเพื่อใช้ในการเคลื่อนโปรตอนผ่านเยื่อหุ้ม สุดท้ายอิเล็กตรอนจะหลุดออกจาก ETS (รูปที่ 4.12) พลังงานส่วนมากจะหยุดอยู่ใน ATP



รูปที่ 4.10 โครงสร้างของ NAD^+, $NADP^+$, FAD และ cytochrome (Lewis, 1998)



รูปที่ 4.11 Electron transport system (ETS) อิเล็กตรอนจะเคลื่อนไปตามโมเลกุลเหล็ก (Fe^{2+} และ Fe^{3+}) ที่ติดกับ cytochromes เหล็กที่อยู่ในรูป ferric (Fe^{3+}) ได้รับอิเล็กตรอนและจะถูก reduced เป็น ferrous (Fe^{2+}) cytochromes ฝังอยู่ในเยื่อหุ้ม (Lewis, 1998)

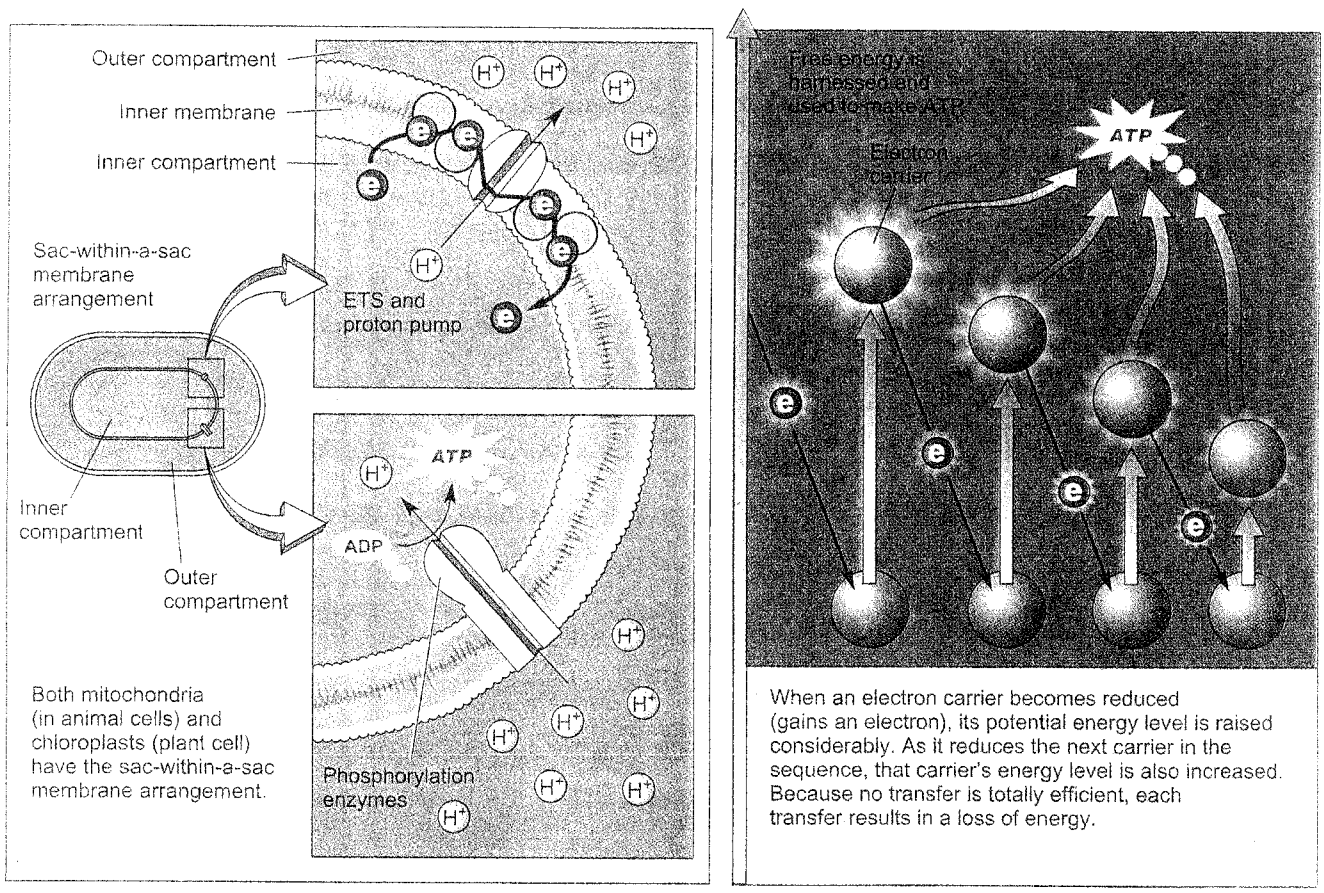
การสร้าง ATP ในเซลล์

การสร้าง ATP ในเซลล์เกิดเป็นวงจร คือ phosphorylation ของ ADP ให้เป็น ATP (ATP ให้หมู่ phosphate แก่โมเลกุลอื่น) ซึ่งต่อมาจะแตกสลายกลับเป็น ADP และ ADP สามารถถูกเปลี่ยนกลับเป็น ATP ได้ 2 ทางได้แก่ substrate-level phosphorylation และ chemiosmotic phosphorylation

Substrate-level phospharylation เป็นการสร้าง ATP โดยตรงจากพันธะเคมีของแหล่งเชื้อเพลิงในเซลล์เช่น กลูโคส

Chemiosmotic phosphorylation

Chemiosmosis เป็นการสร้าง proton gradient ที่ต่างกันมาก (บางครั้งเรียก chemiosmotic gradient) ระหว่างห้องที่มีเยื่อกั้นในออร์แกเนลล์บางชนิด ในการสร้าง gradient เหล่านี้โปรตอน (H^+) จำนวนมากจะถูกส่งหรือปั๊มเข้าไปในห้องที่มีเยื่อหุ้ม ทิ้งให้ภายนอกห้องมีความเข้มข้นของ H^+ ต่ำและมี hydroxide ion (OH^-) จำนวนมาก เป็นผลให้เกิด potential energy เนื่องจากไอออนที่มีประจุตรงข้ามกันมีแนวโน้มจะเข้ามารวมกัน potential energy ของไอออนถูกปล่อยอย่างช้าๆให้กับปฏิกิริยาที่จะสร้าง ATP โดยตรง การปล่อยพลังงานและการสร้าง ATP ดังกล่าวนี้เกิดขึ้นใน ATP synthase ในไมโทคอนเดรีย (CF1 particles ในคลอโรพลาสต์) การใช้พลังงานจาก chemiosmotic gradient เพื่อสร้าง ATP จาก ADP และ Pi นี้ เรียกว่า Chemiosmotic phosphorylation (รูปที่ 4.12)



THE ELECTRON TRANSPORT SYSTEM (ETS) AND CHEMIOSMOSIS.
Electron transport is the process of passing high-energy electrons from one carrier molecule to another, extracting the electrons' energy, and using that energy to form a high concentration of H^+ ions. The H^+ gradient powers the formation of ATP as the H^+ ions are released through the F1 particles.

รูปที่ 4.12 Electron transport system (ETS) และ chemiosmosis (Ferl และ Wallace, 1996)

บทที่ 5

การสังเคราะห์แสง (Photosynthesis)

การสังเคราะห์แสงเป็นการเปลี่ยนพลังงานแสงให้เป็นพลังงานเคมี พลังงานแสงอาทิตย์ถูกใช้เป็นอันดับแรกในการเพิ่มระดับพลังงานของอิเล็กตรอนของคลอโรฟิลล์ จากนั้นอิเล็กตรอนที่มีพลังงานสูงนี้จะผ่านเข้าไปใน electron transport system (ETS) ให้พลังงานแก่ proton pumps และท้ายสุดไป reduced $NADP^+$ ให้กลายเป็น NADPH ส่วน proton pumps สร้างพลังงานของ chemiosmotic systems ที่รับผิดชอบต่อการสร้าง bond ที่มีพลังงานสูงของ ATP ทั้ง ATP และ NADPH ให้พลังงานที่ใช้ในการสร้างอาหาร (เช่น กลูโคส) จากคาร์บอนไดออกไซด์และน้ำ

ผู้ทำการสังเคราะห์แสง (ได้แก่ พืช สาหร่าย แบคทีเรียบางชนิด และโพรทิสต์บางชนิด) ใช้คาร์บอนไดออกไซด์และน้ำในการสร้างกลูโคสและได้ออกซิเจนเป็นผลพลอยได้ ซึ่งสามารถเขียนเป็นสมการได้ดังนี้

$$6\,CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow{\text{แสงอาทิตย์}} C_6H_{12}O_6 + 6\,H_2O + 6\,O_2$$

Carbon dioxide

ออกซิเจนที่ได้เป็นส่วนที่มาจากน้ำไม่ใช่จาก CO_2 สำหรับแบคทีเรียที่สามารถสังเคราะห์แสงได้นั้นใช้ hydrogen sulfide (H_2S) แทนน้ำ และปล่อย sulfur (S_2) ออกมาแทนที่จะเป็น O_2 ผลผลิตเป็นสารอินทรีย์พลังงานสูง

สิ่งมีชีวิตในโลกแบ่งออกเป็น 2 กลุ่มใหญ่ ได้แก่

1. **พวกที่สร้างอาหารเองไม่ได้ (heterotroph)** ต้องดูดสารประกอบอินทรีย์มาจากแหล่งอื่นและนำมาผลิตสารประกอบอินทรีย์อื่นสำหรับตัวเอง
2. **พวกที่สร้างอาหารเองได้ (autotroph)** ซึ่งแบ่งเป็น 2 กลุ่มย่อย คือ
   - 2.1 กลุ่มที่สามารถสังเคราะห์แสงได้ **(photosynthetic autotroph)** ได้แก่ พืชทั้งหมด โพรทิสต์บางชนิด สาหร่าย (algae) และแบคทีเรียบางชนิด กลุ่มนี้ใช้พลังงานแสงอาทิตย์มาสังเคราะห์อาหาร
   - 2.2 กลุ่มที่มีการสังเคราะห์ทางเคมี **(Chemosynthetic autotroph)** ได้แก่ แบคทีเรียบางชนิด เป็นกลุ่มที่ได้พลังงานจากการสกัดอิเล็กตรอนจาก sulfur หรือสารอนินทรีย์อื่นๆ

ธรรมชาติของแสง

Probing Light ความรู้เรื่องแสงเริ่มต้นเมื่อ 300 ปีก่อนโดย Sir Isaac Newton แสงสีขาวประกอบด้วย spectrum ของสีเรียงลำดับจากม่วงถึงแดง อีกสองศตวรรษต่อมา คือ ในปี ค.ศ. 1860 นักคณิตศาสตร์ชาวสก็อต ชื่อ James Maxwell แสดงให้เห็นว่าแสงที่ตามองเห็น (visible light) เป็นส่วนเล็กๆของ spectrum ที่ใหญ่กว่าของ radiation คือ **electromagnetic spectrum** (รูปที่ 5.1)

ในปี 1905 Albert Einstein พบว่าแสงประกอบด้วยกลุ่มของพลังงานที่เรียกว่า **โฟตอน** (photon) ความเข้มของแสงขึ้นกับจำนวนของโฟตอนที่ถูกดูดซับต่อหน่วยของเวลา แต่ละโฟตอนนำปริมาณพลังงานคงที่ ซึ่งตัดสินโดยการสั่นสะเทือนของโฟตอน หากมีการสั่นสะเทือนน้อยโฟตอนนำพลังงานน้อย ระยะทางที่โฟตอนเคลื่อนที่ในระหว่างการสั่นสะเทือนแบบสมบูรณ์เรียกว่า**Wavelength** (ความยาวคลื่น) (รูปที่ 5.2) ซึ่งมีหน่วยวัดเป็นนาโนเมตร และมีช่วงจาก 390 ถึง 760 นาโนเมตร พลังงานของโฟตอนจะเป็นอัตราส่วนผกผันกับความยาวคลื่นของแสง คือ ถ้ามีความยาวคลื่นมาก พลังงานต่อโฟตอนจะน้อยลง

ชนิดของแสง แสงอาทิตย์ประกอบด้วยรังสีอัลต้าไวโอเล็ต (ultraviolet, UV) 4%, รังสีอินฟราเรด (infrared, IR) 53% และแสงที่ตามองเห็น 44% (รูปที่ 5.3) แสงแต่ละชนิดมีลักษณะพลังงานและผลต่อสิ่งมีชีวิตแตกต่างกัน

รังสี UV มีโฟตอนที่มีพลังงานสูง ซึ่งสามารถผลักอิเล็กตรอนออกจากโมเลกุลกลายเป็นไอออน เหตุนี้จึงเรียก UV ว่า **Ionizing radiation** UVจะไปสลาย bond ทางเคมีที่อ่อนแอและทำให้ผิวหนังไหม้ เกรียมและเกิดมะเร็งผิวหนัง แก้วดูดซับ UV ได้ ดังนั้นกระจกหน้าต่างจึงป้องกันผิวหนังไม่ให้ไหม้ได้

รังสี IR ไม่มีพลังงานต่อโฟตอนมากพอที่จะเป็นประโยชน์ต่อสิ่งมีชีวิต พลังงานส่วนใหญ่กลายเป็นความร้อนอย่างรวดเร็ว IR สามารถผ่านทะลุแก้ว ทำให้กระจกหน้าต่างร้อนในวันที่มีแดดจัด

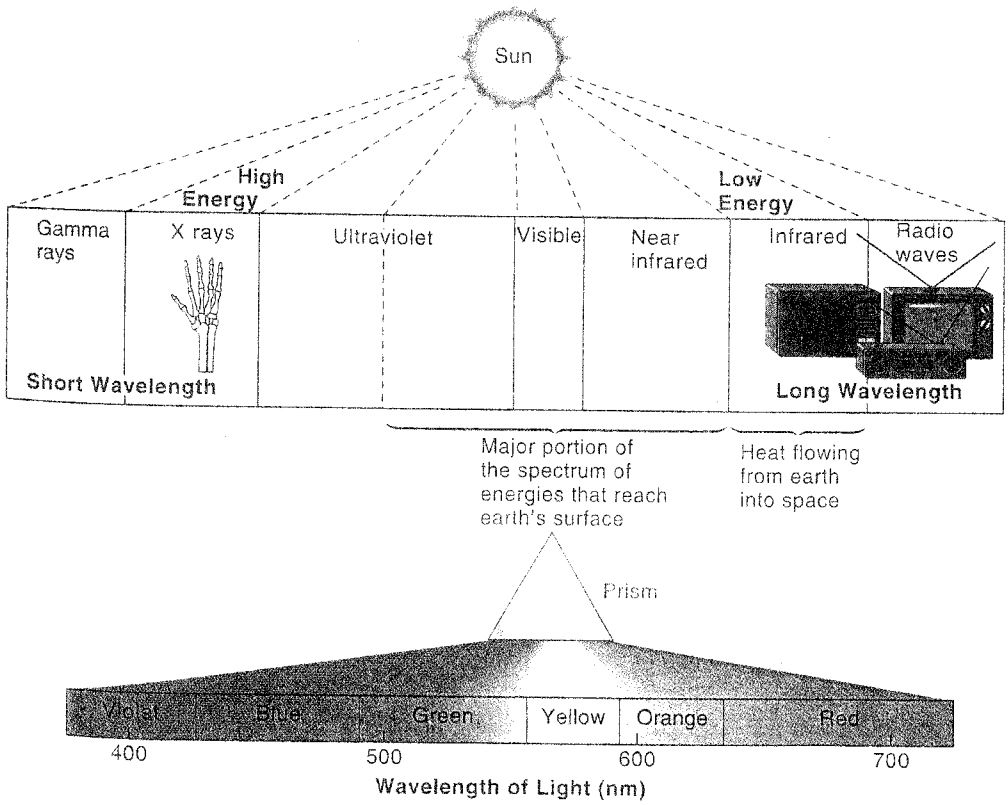
แสงที่ตามองเห็นได้ให้พลังงานมากพอสำหรับปฏิกิริยาทางชีวเคมี แสงสีแดงและน้ำเงินมีประสิทธิภาพมากที่สุดสำหรับการสังเคราะห์แสง รังสีที่มีความยาวคลื่นสั้น เช่น เอ็กซเรย์ (X rays) และ UV มีพลังงานมากพอที่จะสลายพันธะเคมีและปล่อยพลังงานออกมา ส่วนแสงที่ตามองเห็นนั้น มีพลังงานพอเพียงที่จะกระตุ้นหรือให้พลังงานแก่โมเลกุล เมื่อโฟตอนไปกระทบโมเลกุลสารสี (pigment molecule) ในเซลล์พืช โมเลกุลสารสีจะดูดซับโฟตอนไว้ ทำให้อิเล็กตรอน กระโดดขึ้นสู่ระดับพลังงานที่สูงขึ้นหรือกระโดดออกจากอะตอมไปเลย

Pigment Molecules (โมเลกุลสารสี)

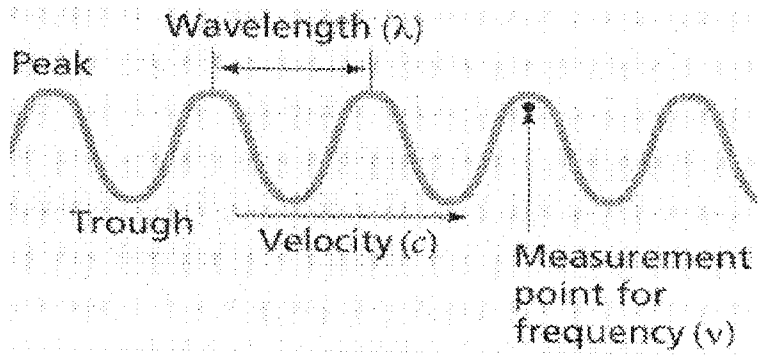
สิ่งมีชีวิตดูดกลืนแสงโดยโมเลกุลสารสี การที่สารสีมีสีเนื่องจากการดูดแสงในบางความยาวคลื่นและสะท้อนคลื่นอื่นออกไป สารสีดำดูดแสงทุกความยาวคลื่น ส่วนสารสีขาวไม่ดูดแสงความยาวคลื่นใดๆ

คลอโรฟิลล์ สิ่งมีชีวิตที่สังเคราะห์แสงได้ใช้โมเลกุลสารสีจับพลังงานโฟตอน **Chlorophyll a** เป็นสารสีสังเคราะห์แสงตัวแรกที่ดูดกลืนแสงที่มีความยาวคลื่นสีแดงและสีส้ม (600-700 นาโนเมตร) และสีน้ำเงินและสีม่วง (400-500 นาโนเมตร) และสะท้อนและส่งคลื่นสีเขียวออกไป ดังนั้นคลอโรฟิลล์จึงทำให้พืชมีสีเขียว(รูปที่ 5.4)

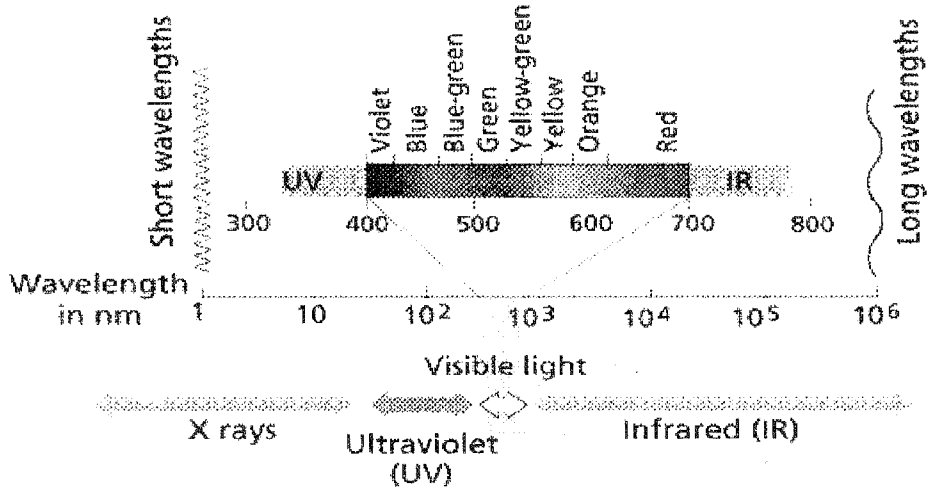
Chlorophyll a เป็นโมเลกุลขนาดใหญ่ มีสูตรเคมีเป็น $C_{55}H_{22}O_5N_4Mg$ (รูปที่ 5.4) ส่วนหางที่เป็นไฮโดรคาร์บอนยาวเป็น hydrophobic ดังนั้นโมเลกุลของ Chlorophyll a จึงแขวนอยู่กับลิพิดในคลอโรพลาสต์ของเซลล์พืช แทนที่จะละลายในส่วนที่เป็นน้ำของเซลล์ที่อยู่ล้อมรอบ



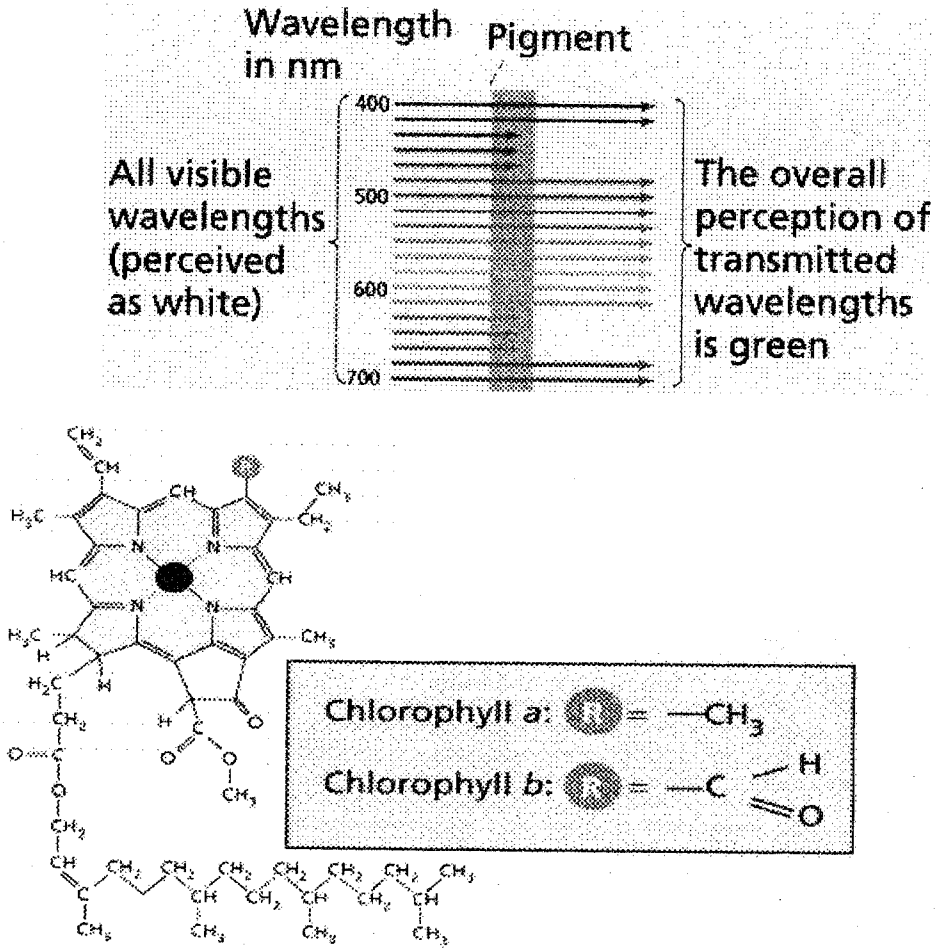
รูปที่ 5.1 Electromagnetic spectrum (Lewis, 1998)



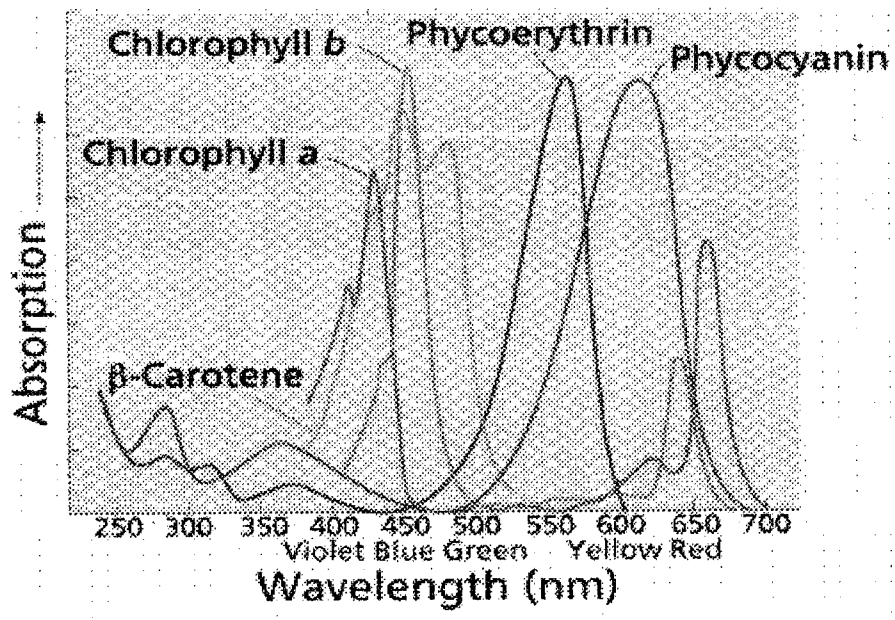
รูปที่ 5.2 ไดอะแกรมแสดงลักษณะของ wavelength ของแสง (Purves และคณะ, 1994)



รูปที่ 5.3 ไดอะแกรมแสดง wavelength ของแสงที่มองเห็นได้ด้วยตา (Purves และคณะ 1994)



รูปที่ 5.4 โครงสร้างทางเคมีของ chlorophyll a และ chlorophyll b รวมถึงไดอะแกรมแสดงคลื่นแสงที่ถูกดูดกลืนโดยสารสี ทำให้เห็น chlorophyll เป็นสีเขียว (Purves และคณะ, 1994)



รูปที่ 5.5 สารสีที่สามารถทำการสังเคราะห์แสงมีการดูดกลืนคลื่นแสงที่ความยาวคลื่นต่างๆกัน (Purves และคณะ, 1994)

Accessory Pigments พืชและสาหร่ายมีสารสีหลายสี สารสีบางชนิดมีตลอดปี บางชนิดพบในบางฤดู การมีสารสีต่างชนิดทำให้สามารถจับความยาวคลื่นของแสงได้ในพิสัยกว้าง ซึ่งเป็นประโยชน์ต่อการสังเคราะห์แสง เช่น สารสีบางชนิดดูดกลืนความยาวคลื่นแสงที่ chlorophyll a ไม่สามารถดูดกลืนได้ และจะส่งพลังงานนี้ไปให้ chlorophyll a เรียกสารสีเหล่านี้ว่า accessory pigments ได้แก่ Chlorophyll b (สีเขียวแกมน้ำเงิน), Phycocyanin (สีน้ำเงิน) (รูปที่ 5.5), Carotenoids (สีแดง ส้มเหลือง), Xanthophyll (สีแดง, เหลือง)

คลอโรพลาสต์

คลอโรพลาสต์เป็นพลาสติด (plastid) ชนิดหนึ่ง เป็นออร์แกเนลล์ที่สังเคราะห์หรือเก็บสะสมสารอาหาร คลอโรพลาสต์เป็นแหล่งของการสังเคราะห์แสงของพืชหรือสาหร่าย (รูปที่ 5.6) เซลล์สังเคราะห์แสงส่วนใหญ่มีประมาณ 40-200 คลอโรพลาสต์

คลอโรพลาสต์ ประกอบด้วยเยื่อหุ้มสองชั้นล้อมรอบสารคล้ายวุ้น เรียกว่า สโตรมา (stroma) ในสโตรมามีไรโบโซม, DNA และเอนไซม์ที่ใช้ในการสังเคราะห์คาร์โบไฮเดรต มีถุงของ **thylakoid** (ธัยลาคอยด์) แขวนลอยอยู่ในสโตรมา โดยที่ thylakoids 10-20 ถุงจะเรียงซ้อนกันเป็นตั้งสูงเรียกว่า กรานา (grana, เอกพจน์ : granum) ภายใน thylakoids และกรานามีคลอโรฟิลล์ เซลล์ที่มีคลอโรฟิลล์มักจะอยู่ในส่วนของพืชที่หันหน้าเข้าหาพระอาทิตย์

Photosystems เป็นกลุ่มของสารสีดูดแสงและโมเลกุลอื่นๆ (รูปที่ 5.7) พลังงานของแสงที่ถูกดูดกลืนเข้ามาจะถูกเปลี่ยนเป็นพลังงานเคมีใน **reaction center** ซึ่งเป็นบริเวณที่ประกอบด้วย chlorophyll a หนึ่งโมเลกุลและโปรตีน สำหรับกลุ่มสารสีที่เหลือซึ่งทำหน้าที่รวบรวมแสงและส่งต่อไปยัง reaction center นั้น ถูกเรียกว่า **light–harvesting antenna** เมื่อโฟตอนถูกจับไว้พลังงานของโฟตอนจะถูกดูดกลืนและ reaction center จะมีระดับพลังงานสูงขึ้น

Photosystem I และ II ภายใน thylakoid มี photosystems 2 ระบบ คือ **Photosystem I** ซึ่งมี reaction center เรียกว่า **P700** และดูดพลังงานแสงที่ 700 นาโนเมตร และ photosystem II มี reaction center เรียกว่า **P680** (P ย่อมาจาก pigment) และดูดพลังงานแสงที่ 680 นาโนเมตร (รูปที่ 5.7)

Electron Transport Systems (ETS) และ Proton pumps

ในบทที่ 4 ได้กล่าวถึง ETS ว่าเป็นลำดับของ carriers ภายในเยื่อหุ้มที่เป็นเส้นทางของการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนพลังงานสูง พลังงานนี้ให้พลังงานแก่ proton pumps ซึ่งทำหน้าที่ส่งโปรตอนไปยัง thylakoid space ที่ทำให้เกิด chemiosmotic gradient ที่สำคัญทั้งหมด พลังงานที่เกิดจากโปรตอนที่แยกออกมาจะถูกนำไปสร้าง ATP โดยการใช้ proton gradient ไปผลักดัน CF1 particle ให้รวม ADP เข้ากับ Pi เพื่อให้ได้ ATP ออกมา

กระบวนการสังเคราะห์แสง (The Photosynthetic Process)

กระบวนการสังเคราะห์แสงสามารถแยกออกเป็น 2 ส่วน ได้แก่ **light–dependent reactions (light reactions)** และ **light–independent reactions (dark reactions)** โดยที่ light-dependent reactions เป็นกระบวนการที่เพิ่มพลังงานให้ระบบโดยใช้พลังงานโฟตอนไป oxidized น้ำ แล้วปล่อย O_2 สร้าง ATP และ reduce $NADP^+$ ให้เป็น NADPH ส่วน light–independent reactions ใช้ ATP และ NADPH ในการ reduce CO_2 ให้เป็นคาร์โบไฮเดรต (กลูโคส) (รูปที่ 5.8)

The Light-Dependent Reactions

ATP ที่เกิดขึ้นใน light reactions ถูกนำไปใช้ใน 3 ทาง ได้แก่

1. ใช้ในการสร้าง chemiosmotic หรือ proton gradient
2. ใช้สร้าง ATP
3. reduce $NADP^+$ ให้เป็น NADPH

การสร้าง ATP เกิดได้ 2 ทางได้แก่ **non-cyclic photophosphorylation** และ **cyclic photophosphorylation** เรียกง่ายๆเป็น **noncyclic reactions** และ **cyclic reactions**

Noncyclic Reactions เริ่มต้นจากที่ Photosystem II ดูดแสง จากนั้นจะส่งพลังงานไปที่ P680 reaction center ซึ่งเป็นการเริ่มต้นการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนที่ถูกกระตุ้นด้วยแสงจาก chlorophyll a ของ reaction center ไปยัง electron transport system (ETS) ที่อยู่ใกล้เคียง (รูปที่ 5.7)

ภายใน ETS อิเล็กตรอนที่มีพลังงานสูงนี้จะถูกส่งผ่านจาก carrier หนึ่งไปยังอีก carrier หนึ่งและสุดท้ายเข้าไปอยู่ใน photosystem I ในขณะที่เคลื่อนผ่านตัวรับ (acceptors) ต่างๆ พลังงานของอิเล็กตรอนจะลดน้อยลงไปเรื่อยๆ พลังงานบางส่วนถูกใช้ในการปั๊มโปรตอนผ่านเยื่อหุ้มเข้าสู่ thylakoid space โดยที่อิเล็กตรอนที่ถูกกระตุ้นด้วยแสง 1 ตัว สามารถปั๊มโปรตอนผ่านเยื่อหุ้มได้ 1 ตัว

อิเล็กตรอนบางส่วนจะผ่านมาถึง P700 ซึ่งได้มีการดูดแสงไว้แล้ว (รูปที่ 5.7) ดังนั้น อิเล็กตรอนจึงได้รับการกระตุ้นเป็นครั้งที่ 2 จนมีระดับพลังงานถึงขั้นสูงสุดเมื่อผ่านเข้าไปถึง ETS ระบบที่ 2 ในช่วงเวลานี้ถึงแม้อิเล็กตรอนจะผ่านจาก carrier หนึ่งไปยังอีก carrier หนึ่ง แต่จะไม่มีการปั๊มโปรตอนเกิดขึ้น พลังงานของอิเล็กตรอนจะถูกเก็บไว้สำหรับการ reduce $NADP^+$ ในขั้นสุดท้ายอิเล็กตรอน 2 ตัวจะรวมเข้ากับ $NADP^+$ ทำให้เกิดประจุรวมเป็นประจุลบ ซึ่งไปดึงโปรตอน 2 ตัวจากสโตรมา ดังนั้น $NADP^+$ จึงถูก reduced กลายเป็น NADPH ที่มีพลังงานสูง

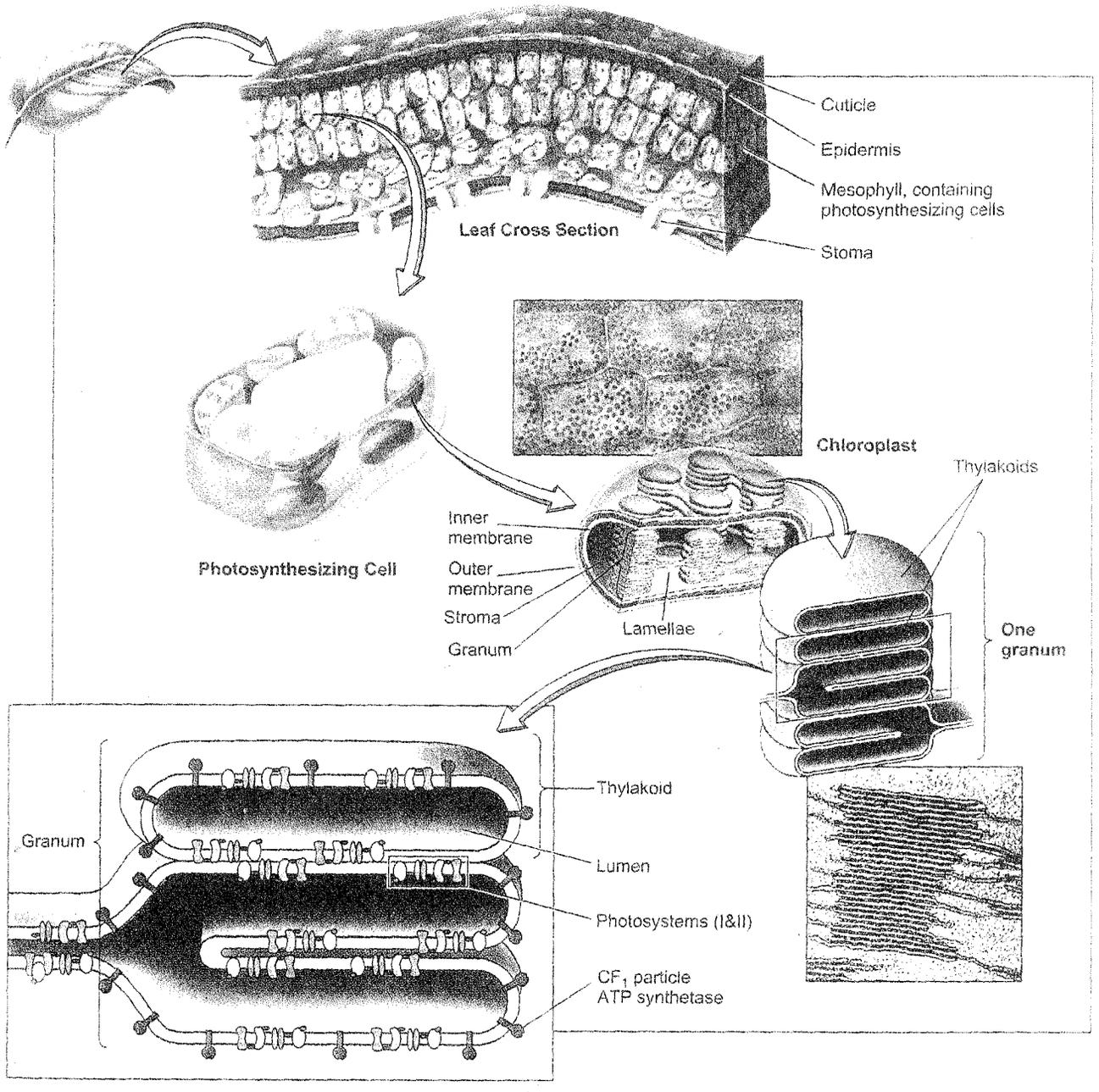
การเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนที่เริ่มจาก P680 reaction center ทำให้ chlorophyll a ขาดอิเล็กตรอน แต่จะได้อิเล็กตรอนจากการแยกตัวของน้ำมาแทนที่

การแยกตัวของน้ำ สามารถเขียนเป็นสมการได้ดังนี้

$$H_2O \rightarrow 2e^- + 2H^+ + O_2$$

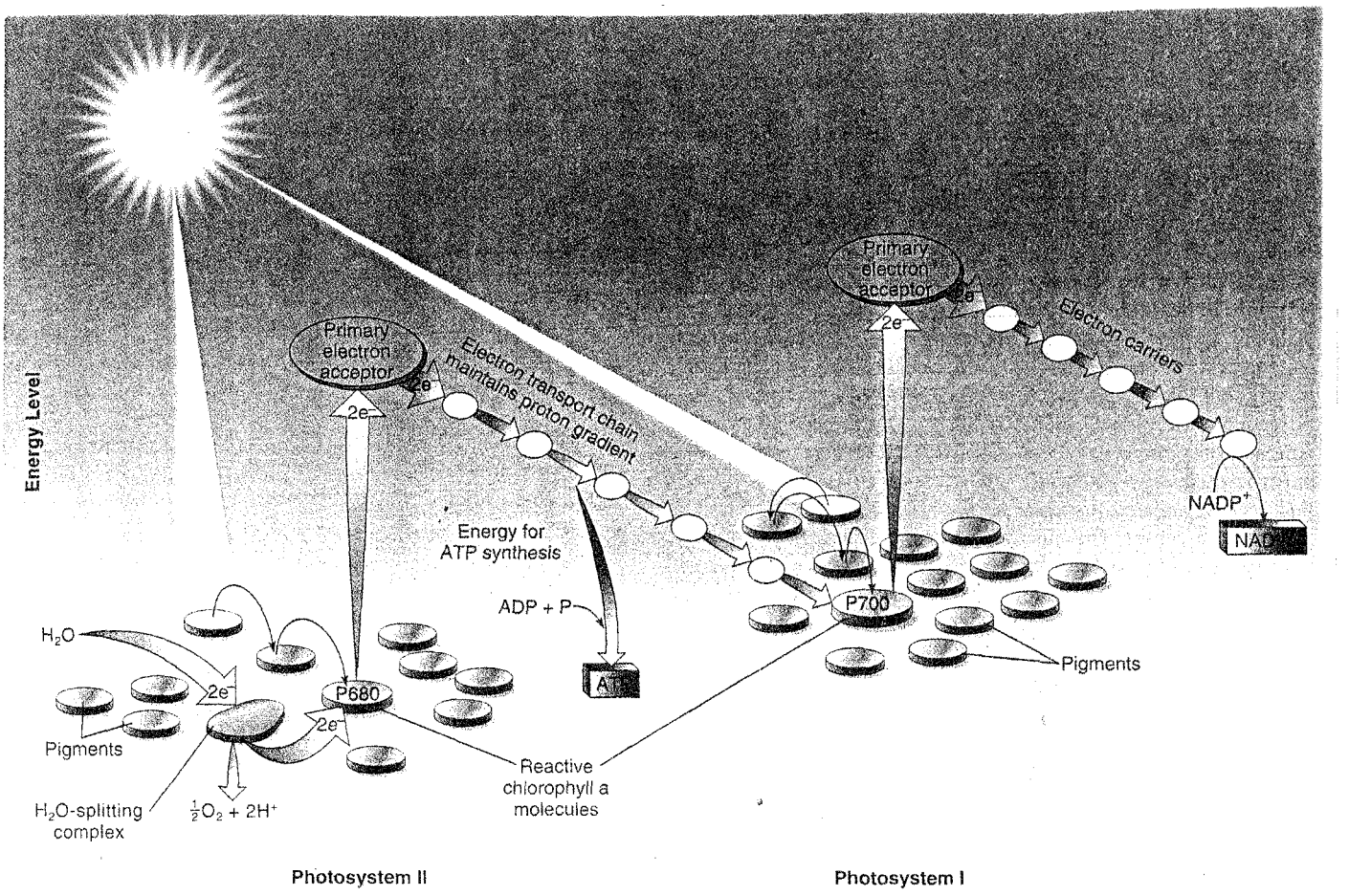
$$2\ Chl\ a^+ + 2e^- \rightarrow 2\ Chl\ a$$

(2 oxidized Chl a) (2 reduced Ch la)



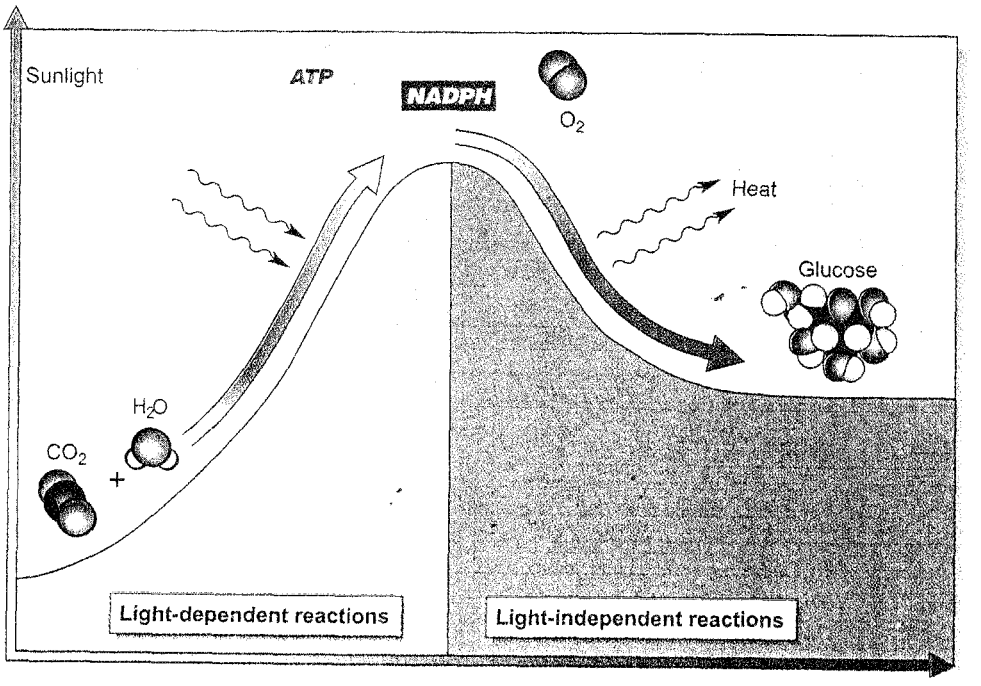
LEAF TISSUE.
Tissues within the leaf contain vast numbers of photosynthetic cells, each with numerous chloroplasts. Within the chloroplasts are membranous grana. Each thylakoid is bound by two complex membranes that are alternately pressed together to form the *lamellae* and bulged outward to form the inner compartments, or *lumina* (singular, *lumen*). Each membrane contains many light-harvesting antennas associated with photosystems, as well as associated electron carriers involved in chemiosmosis.

รูปที่ 5.6 เนื้อเยื่อใบไม้แสดงภาพตัดขวางของใบ, เซลล์ที่ทำการสังเคราะห์แสง, chloroplast, granum, thylakoids, photosystem I และ II และตำแหน่งที่มี ATP synthetase (หรือ ATP synthase) ในเยื่อหุ้ม thylakoid (Ferl และ Wallace, 1996)



The light-dependent reactions of photosynthesis. The sun's energy propels electrons from reactive molecules of chlorophyll a to primary electron acceptors. From the acceptors, the electrons flow through a series of electron carrier molecules. Electrons flow continuously from water to $NADP^+$, reducing $NADP^+$ to NADPH. Energy from the electron transport system that links photosystems I and II is used to synthesize ATP. The products of the light-dependent reactions—ATP and NADPH—are the starting materials for the light-independent reactions.

รูปที่ 5.7 Light-dependent reactions ของการสังเคราะห์แสง (Lewis, 1998)



รูปที่ 5.8 พลังงานและการสังเคราะห์แสง (Ferl และ Wallace, 1996)

โปรตอน 2 ตัวที่ได้จากการแยกตัวของน้ำจะถูกส่งไปยัง thylakoid space โดยตรง ทำให้ chemiosmotic gradient เพิ่มขึ้น ส่วนอิเล็กตรอน 2 ตัว จะไป reduced chlorophyll a สำหรับออกซิเจนที่ได้ออกมาเมื่อออกซิเจน 2 อะตอมรวมกันจะได้ก๊าซออกซิเจน (O_2) (รูปที่ 5.9) ถ้าทำการดุล noncyclic reactions ในรูปการแตกตัวของน้ำ 1 โมเลกุล จะได้ 2 อิเล็กตรอนจากน้ำ และ 4 โปรตอนให้กับ chemiosmotic gradient (2 โปรตอนจาก ETS และ 2 โปรตอนจากการแยกตัวของน้ำถูกส่งเข้าสู่ thylakoid space โดยตรง) และ 1 โมเลกุลของ NADPH ดังนั้น noncyclic reactions 2 ครั้งจะให้ O_2 1 โมเลกุลแก่บรรยากาศโลก

Cyclic Reactions เกิดเฉพาะใน photosystem I (P700 center) ไม่มีส่วนของน้ำ, photosystem II และ $NADP^+$ เข้ามาเกี่ยวข้อง เริ่มจากการที่อิเล็กตรอนที่ถูกแสงกระตุ้นเคลื่อนออกจาก reaction center ผ่านเข้าในส่วนของ ETS แล้ววกกลับมายัง P700 อีกครั้ง (รูปที่ 5.10) แต่ละอิเล็กตรอนที่ย้อนกลับจะเคลื่อนมาถึง proton pumps ทำให้ส่งโปรตอน 1 ตัวผ่านเข้าใน thylakoid space ได้ กระบวนการแบบนี้ทำให้เกิด proton gradient ได้สูงขึ้นซึ่งนำไปสู่การสร้าง ATP

Chemiosmotic Phosphorylation ความเข้มข้นของโปรตอนใน thylakoid space อาจจะมากถึง 10,000 เท่าของในสโตรมา โปรตอนทำให้ใน thylakoid space มีความเป็นกรด ส่วนภายนอกในสโตรมามี hydroxide ion (OH^-) ทำให้มีความเป็นเบส ระบบนี้มี potential energy มาก เนื่องจากด้านหนึ่งมีความเป็นกรด อีกด้านหนึ่งมีความเป็นเบส ทั้งสองด้านมีแนวโน้มสูงมากที่จะมารวมกัน ถ้าหากโปรตอนหลุดออกมารวมกับ hydrogen ion ได้ในลักษณะที่มีการควบคุม พลังงานของเส้นทางนี้จะสามารถทำให้เกิดงานได้

มีเส้นทางออกของโปรตอนที่แยกออกมาเพียงทางเดียวเท่านั้น คือ เส้นทางที่นำเข้าสู่ตำแหน่ง phosphorylation ที่อยู่ระหว่างเยื่อหุ้มที่แยกกัน ในคลอโรพลาสต์มี CF1 particles ซึ่งมี phosphorylating enzymes มาก (รูปที่ 5.9) โปรตอนที่มีพลังงานสะสมจะผ่าน CF1 particles (ATP synthase) ไปรวมกับ hydroxide ion กลายเป็นน้ำที่มีพลังงานต่ำและปล่อยพลังงานออกไป เพื่อนำไปสร้าง ATP bond พลังงานสูงอันใหม่ โปรตอนแต่ละคู่ที่แยกออกไปสามารถทำให้เกิดการสร้าง ATP bond พลังงานสูงได้ 1 bond

ดังนั้น ATP ที่เกิดขึ้นใน light-dependent reactions รวมทั้ง NADPH ที่เกิดใน noncyclic reaction จะให้พลังงานและ reducing power ที่จำเป็นต่อการสังเคราะห์กลูโคสใน light-independent reactions ที่เกิดในสโตรมา

สรุปขั้นตอนที่เกิดขึ้นใน light-dependent reactions.

1. อิเล็กตรอนที่ถูกแสงกระตุ้นจาก P680 เคลื่อนผ่าน ETS และให้พลังงาน เพื่อส่งโปรตอนผ่านเข้าใน thylakoid space

2. อิเล็กตรอนของ chlorophyll a ใน P680 ที่หายไปจะได้คืนมาโดยอิเล็กตรอนจากไฮโดรเจนของน้ำ ส่วนโปรตอนของน้ำจะถูกปล่อยเข้าใน thylakoid space เพื่อเพิ่ม chemiosmotic gradient โดยตรง

3. อิเล็กตรอนผ่าน photosystem I พร้อมกับโปรตอนจากสโตรมา และ reduce $NADP^+$ เป็น NADPH

4. โปรตอนที่ผ่าน CF1 particles ไปตาม chemiosmotic gradient จะให้พลังงานแก่การ phosphorylation ของ ADP ให้ได้ ATP ออกมา

The Light-Independent Reactions

ใน light-dependent reactions มีการสร้าง ATP และ NADPH โมเลกุลเหล่านี้จะให้พลังงานและไฮโดรเจนที่จำเป็นต่อ light-independent reactions ซึ่งจะสร้างกลูโคสและคาร์โบไฮเดรตอื่นๆ ปฏิกิริยาขั้นนี้ของการสังเคราะห์แสงเกิดขึ้นในส่วนสโตรมา และเกิดได้ทั้งในที่ที่มีแสงหรือที่มืด

กระบวนการในการนำคาร์บอนไดออกไซด์มาเปลี่ยนเป็นกลูโคส เรียกว่า **Carbon dioxide fixation** โดยมีเอนไซม์ **ribulose bisphosphate carboxylase (RuBP carboxylase)** เป็นผู้ช่วย Melvin Calvin นักชีวเคมีชาวอเมริกันเป็นผู้ค้นพบกระบวนการนี้ ปัจจุบันจึงเรียกว่า **Calvin cycle** (รูปที่ 5.11) หรือ **C_3 cycle**

The Calvin Cycle

ในรูปที่ 5.11 เริ่มต้นจาก Carbon fixation (การตรึงคาร์บอน) โดยที่ CO_2 แต่ละโมเลกุลที่เข้าไปใน cycle จะไปรวมกับสารประกอบที่มีคาร์บอน 5 อะตอมที่เรียกว่า **ribulose bisphosphate (RuBP)** กลายเป็นสารประกอบตัวใหม่ซึ่งจะแตกตัวทันทีกลายเป็น **phosphoglyceric acid (PGA)** 2 โมเลกุล (แต่ละโมเลกุลประกอบด้วยคาร์บอน 3 อะตอม) เอนไซม์ที่ catalyze ปฏิกิริยาระหว่าง RuBP และ CO_2 คือ **RuBP carboxylase oxygenase** หรือเรียกง่ายๆว่า **rubisco** จากนั้นพลังงานจาก ATP และ NADPH จะเปลี่ยน PGA ให้เป็น **phosphoglyceraldehyde (PGAL)** ซึ่งเป็นผลผลิตคาร์โบไฮเดรตของ Calvin cycle และ PGAL จะทำปฏิกิริยาต่อไปเพื่อสร้างกลูโคสและโมเลกุลอาหารอื่นๆ รวมทั้งสร้าง RuBP ขึ้นใหม่และเกิด cycle ใหม่อีกครั้ง

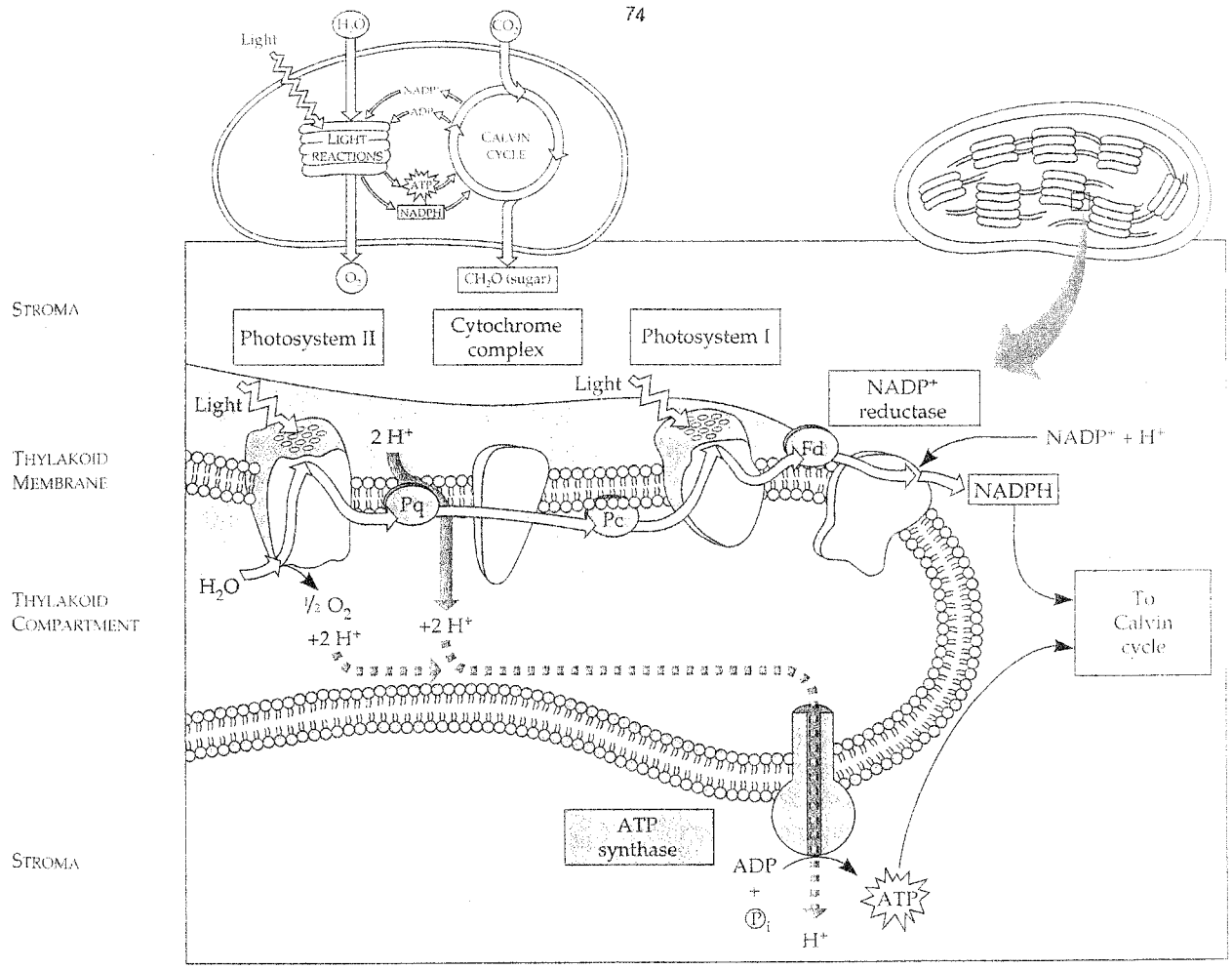
พืชที่ใช้ Calvin cycle ในการตรึงคาร์บอนจาก CO_2 ถูกเรียกว่า **C_3 Plants (พืช C_3)** ได้แก่ ถั่ว ยาสูบ ผักโขม ถั่วเหลือง ฯลฯ

สรุปขั้นตอนของ Calvin cycle ได้เป็น 3 ขั้น คือ

1. **Carbon fixation** เป็นขั้นเริ่มต้นที่ CO_2 ไปจับกับ RuBP ให้ผลผลิตเป็น PGA 2 โมเลกุล
2. **Synthesis of phosphoglyceraldehyde (PGAL) (Reduction)** พลังงานจาก ATP และ NADPH เปลี่ยน PGA เป็น PGAL
3. **Regeneration of ribulose bisphosphate** ในปฏิกิริยา PGAL 10 โมเลกุล (10 x 3C) จะให้ RuBP 6 โมเลกุล (6 x 5C) ซึ่งจะถูกนำมาใช้ในการเริ่มต้น Carbon fixation อีกครั้ง

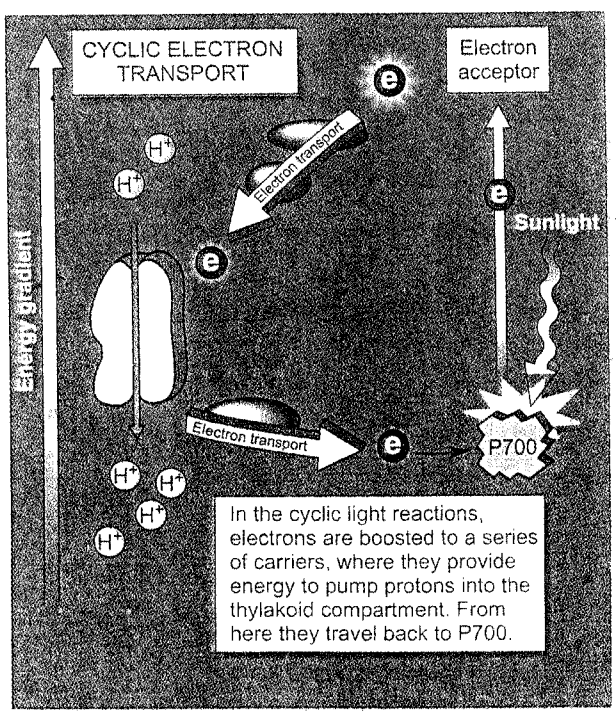
ความสัมพันธ์ระหว่าง Light-Dependent และ Light-Independent Reaction

Light-dependent reaction เกิดใน thylakoid ใช้พลังงานแสงในการกระตุ้น ADP และ $NADP^+$ ให้เป็น ATP และ NADPH โมเลกุลที่มีพลังงานเหล่านี้จะเคลื่อนเข้าสู่สโตรมาที่ซึ่งจะมีการใช้พลังงานในการสังเคราะห์กลูโคสโดย light-independent reaction จากนั้น $NADP^+$ และ ADP จะกลับคืนสู่ light-dependent reaction เพื่อจะกลับเป็น ATP และ NADPH อีกครั้ง (รูปที่ 5.12)

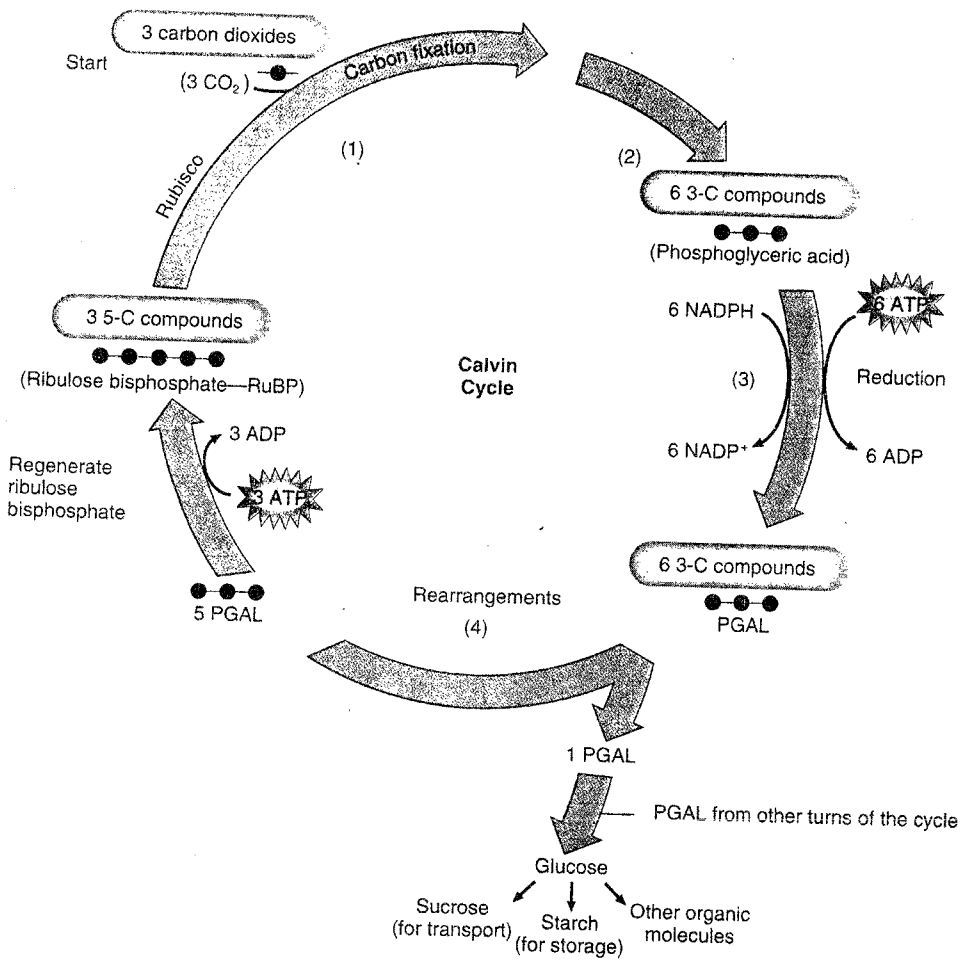


A tentative model for the organization of the thylakoid membrane. The orange arrows track electron flow. As electrons pass from carrier to carrier during redox reactions, hydrogen ions removed from the stroma are deposited in the thylakoid compartment, storing energy as a proton-motive force (H^+ gradient). There are at least three steps in the light reactions that contribute to the proton gradient: Water is split by photosystem II on the side of the membrane facing the thylakoid compartment; as plastoquinone (Pq), a mobile carrier, transfers electrons to the cytochrome complex, protons are translocated across the membrane; and a hydrogen ion in the stroma is taken up by $NADP^+$ when it is reduced to NADPH. The diffusion of H^+ from the thylakoid compartment to the stroma (along the H^+ concentration gradient) powers the ATP synthase. These light-driven reactions store chemical energy in NADPH and ATP, which shuttle the energy to the sugar-producing Calvin cycle.

รูปที่ 5.9 โมเดลแสดงปฏิกิริยาต่างๆที่เกิดขึ้นในเยื่อหุ้ม thylakoid การส่งผ่านอิเล็กตรอนไปยัง electron transport system, การแยกตัวของน้ำโดย photosystem II, การสร้าง ATP และการเกิด NADPH (Campbell, 1996)

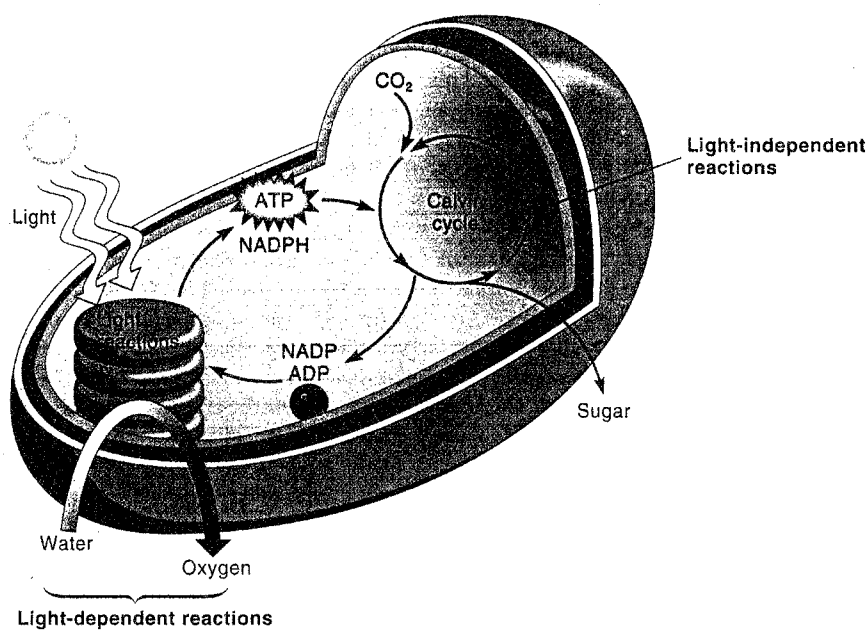


รูปที่ 5.10 Cyclic Reactions เกิดใน photosystem I (P700) โดยที่อิเล็กตรอนที่ได้รับแสงกระตุ้นจะเคลื่อนออกจาก reaction center เข้าไปใน electron transport system แล้ววกกลับมายัง P 700 อีกครั้ง (Ferl และ Wallace, 1996)



รูปที่ 5.11 Calvin cycle ของการสังเคราะห์แสง (Lewis , 1998)

รูปที่ 5.12 ภาพรวมของการสังเคราะห์แสง เริ่มจาก light-dependent reactions ใน grana ให้ผลผลิตเป็น ATP และ NADPH ซึ่งจะให้พลังงานเคมีและ reducing power แก่ Calvin cycle และ light-independent reactions อื่นๆ (เกิดใน stroma) (Lewis, 1998)



Photorespiration ใน photorespiration, Calvin cycle ตรึงออกซิเจนใน CO_2 มากกว่าตรึงคาร์บอน จำนวนออกซิเจนที่เพิ่มขึ้นจึงไปยับยั้งการสังเคราะห์แสงในพืช C_3 ซึ่งพืชจะตรึงออกซิเจนและปล่อย CO_2 ออกมา

พืชสามารถจับ CO_2 ในบรรยากาศได้ต่อเมื่อปากใบ (stomata) เปิด ในขณะที่ CO_2 แพร่เข้าไปในใบ น้ำจะแพร่ออกภายนอกทางปากใบเช่นกัน ตราบใดที่ยังมีน้ำมากพอ ปากใบจะยังคงเปิด แต่ในวันที่ร้อนและแห้งปากใบจะปิดเพื่อสงวนน้ำไว้ เมื่อเกิดเหตุการณ์เช่นนี้ Calvin cycle ที่ยังคงตรึงคาร์บอนจะทำให้ CO_2 ภายในใบลดลงและมีการสะสม O_2 ไม่มี CO_2 เข้ามาเพิ่มเติมได้เพราะปากใบปิด ปริมาณ O_2 ที่เพิ่มขึ้นอย่างมากในเซลล์พืชจะมีผลทำให้ rubisco หยุดการตรึงคาร์บอนจาก CO_2 และเริ่มการตรึง O_2

ผลผลิตของปฏิกิริยา photorespiration คือ สารประกอบ 2 คาร์บอน, phosphoglycolic acid และ phosphoglyceric acid (PGA) ที่มี 3 คาร์บอน PGA ยังคงอยู่ใน Calvin cycle แต่ phosphoglycolic acid จะทำปฏิกิริยาต่อไป โดยใช้พลังงานจาก ATP ในการปล่อย CO_2 และเปลี่ยนตัวเป็น PGA ซึ่งสามารถเข้าไปใน Calvin cycle แต่พืชมักจะสูญเสีย CO_2 นี้ มากกว่าที่จะตรึงคาร์บอนของ CO_2 นี้ ซึ่งทำให้ประสิทธิภาพของการสังเคราะห์แสงลดลง (รูปที่ 5.13)

ปฏิกิริยาที่เริ่มเมื่อ rubisco ทำการตรึงออกซิเจนแทนคาร์บอนจาก CO_2 ถูกเรียกว่า **photorespiration** เพราะว่าเป็นปฏิกิริยาที่เกิดเฉพาะช่วงที่มีแสง (photo) เท่านั้นและมีการใช้ออกซิเจนและปล่อย CO_2 (respiration) แต่จะต่างไปจาก cellular respiration (การหายใจระดับเซลล์) ที่เกิดภายในไมโทคอนเดรีย ซึ่งใช้ออกซิเจนเช่นกัน Photorespiration เป็นปฏิกิริยาที่เปล่าประโยชน์เพราะมีการใช้ ATP และ NADPH และปล่อย CO_2 ทิ้งแทนการนำใช้อีกครั้ง ดังนั้นในช่วงวันที่ร้อนและแห้งครึ่งหนึ่งของคาร์บอนที่ถูกตรึงใน Calvin cycle จะถูกปล่อยออกโดย photorespiration

C_4 Photosynthesis

Photorespiration เกิดในสภาวะที่ร้อนและแห้ง เมื่อพืชเริ่มปิดปากใบเพื่อสงวนน้ำไว้ ในสภาวะเช่นนี้พืชจะสูญเสียคาร์บอน พืชชนิดใดที่สามารถหลีกเลี่ยง photorespiration ได้จะมีความได้เปรียบเป็นอย่างมาก การปรับตัวที่เรียกว่า **C_4 photosynthesis** ช่วยให้พืชบางชนิดเลี่ยง photorespiration ได้ เส้นทางเช่นนี้เรียกว่า C_4 pathway และเรียกพืชที่ใช้วิธีการเช่นนี้ว่า **พืช C_4 (C_4 plants)** เพราะว่าสารประกอบคงตัวตัวแรกมี 4 คาร์บอน

ใน C_4 photosynthesis CO_2 จะแพร่เข้าในใบผ่านทางปากใบและตรึงคาร์บอนใน **mesophyll cells** จากนั้น CO_2 จะรวมตัวกับสารประกอบที่มี 3 C คือ phosphoenolpyruvate (PEP) กลายเป็น oxaloacetic acid (OAA) ซึ่งประกอบด้วย 4 คาร์บอน OAA จะเปลี่ยนเป็น malic acid และ aspartic acid ซึ่งจะถูกส่งไปยัง **bundle-sheath cells** ที่อยู่ข้างเคียง ภายใน bundle-sheath cells ทั้ง malic acid และ aspartic acid จะแยกตัวให้ CO_2 และสารประกอบที่มี 3 คาร์บอน (รูปที่ 5.14)

การปั๊ม CO_2 เข้าสู่ bundle-sheath cells ช่วยทำให้ความเข้มข้นของ CO_2 ภายในมากกว่าปกติถึง 20-120 เท่า ซึ่งเป็นการป้องกัน photorespiration และทำให้พืช C_4 มีประสิทธิภาพในการสังเคราะห์แสงมากกว่าพืช C_3 ในช่วงเวลาที่อากาศร้อนแห้งและแดดจัด จากนั้น Calvin cycle จะตรึง CO_2 ที่เข้ามาใน bundle-sheath cells ในขณะเดียวกันสารประกอบที่มี 3 คาร์บอนจะกลับคืนสู่ mesophyll cells และ ถูกเปลี่ยนกลับเป็น PEP ซึ่งเป็นสารเริ่มต้นที่จับ CO_2 ใน C_4 photosynthesis (รูปที่ 5.13 และ 5.14) C_4 สามารถตรึง CO_2 แม้ว่าปากใบจะปิด ดังนั้นพืช C_4 จึงต้องการน้ำเพียงครึ่งหนึ่งของความต้องการของพืช C_3 สำหรับการสังเคราะห์แสง พืช C_4 เป็นพืชดอกทั้งหมด รวมทั้งพืชที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ เช่น ข้าวโพด, millet และถั่วเหลือง

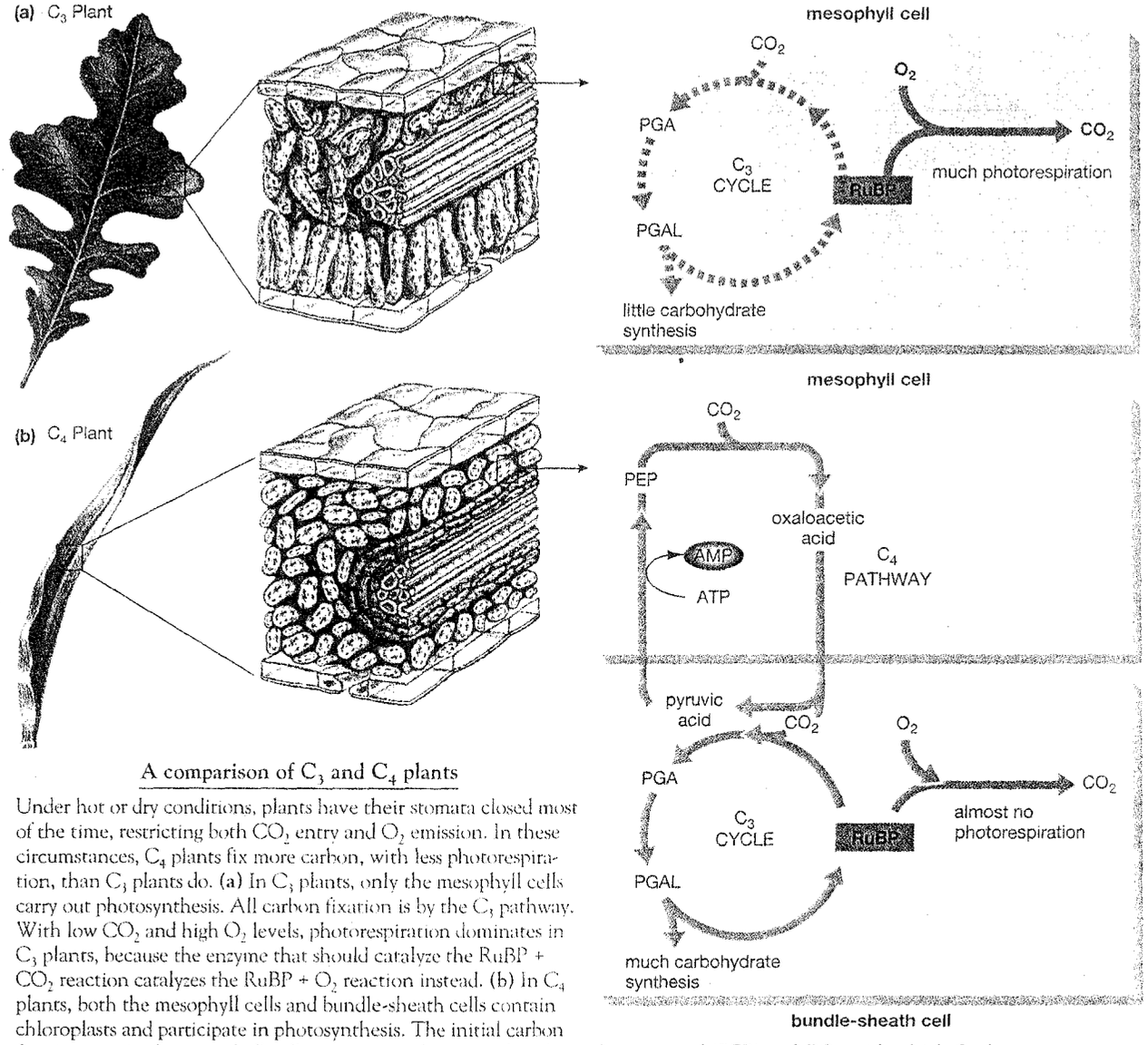
ถึงแม้พืช C_4 จะเด่นในระบบนิเวศที่ร้อนและแห้ง เพราะว่าสามารถหลีกเลี่ยง photorespiration ที่มีผลต่อพืช C_3 แต่ในถิ่นอาศัยแบบอื่นจะมีพืช C_4 ไม่มาก พืช C_4 ในสิ่งแวดล้อมแบบอื่นมีความเสียเปรียบเพราะพืช C_4 ต้องใช้ ATP ไป 2 ATP สำหรับทุก 1 คาร์บอนที่ออกจาก mesophyll cell ไปยัง bundle-sheath cell ดังนั้นจึงมีพืชชนิดอื่นที่รวมเอาการสังเคราะห์แสงของพืช C_3 และ พืช C_4 ไว้ด้วยกัน

CAM Photosynthesis

พืชบางชนิดที่อาศัยอยู่ในสิ่งแวดล้อมที่แห้งแล้งมากๆจะจับ CO_2 ในเวลากลางคืน และตรึง CO_2 เข้าใน Calvin cycle ในเวลากลางวัน วิธีการเช่นนี้พบในพืช genus *Crassulacea* ดังนั้น จึงถูกเรียกว่า **Crassulacean acid metabolism (CAM)** พืชที่มี **CAM photosynthesis** ได้แก่ กระบองเพชร, สับปะรด กล้วยไม้ เฟิร์นบางชนิด, Spanish moss และ wax plant การสังเคราะห์แสงแบบนี้เป็นการปรับตัวต่อความแตกต่างของอุณหภูมิและความชื้นระหว่างเวลากลางคืนและกลางวันในทะเลทราย ในเวลากลางคืนเมื่ออุณหภูมิลดลงและความชื้นสูงขึ้น ปากใบจะเปิดและ CO_2 เข้าไปในพืชได้ ในช่วงกลางวันที่ร้อนและแห้งปากใบจะปิดเพื่อสงวนน้ำไว้ แต่พืชมี CO_2 ในต้นแล้วจากช่วงการทำงานเวลากลางคืน

ในช่วงกลางคืนพืชเปิดปากใบนำ CO_2 เข้าต้นและรวม CO_2 เข้ากับ PEP กลายเป็น malic acid ต่างจาก C_4 metabolism ที่เกิดในเซลล์ 2 ชนิดที่แตกต่างกัน คือ ใน CAM photosynthesis นั้น malic acid ถูกสร้างขึ้นและเก็บไว้ใน vacuoles ขนาดใหญ่ในเซลล์เดียวกันที่มีคลอโรพลาสต์ ในช่วงกลางวัน malic acid จะเข้าไปในคลอโรพลาสต์แล้วปล่อย CO_2 และส่งสารประกอบ PEP กลับคืนสู่ vacuole ส่วน CO_2 จะถูกตรึงใน Calvin cycle ในคลอโรพลาสต์ของเซลล์เดิม (รูปที่ 5.15)

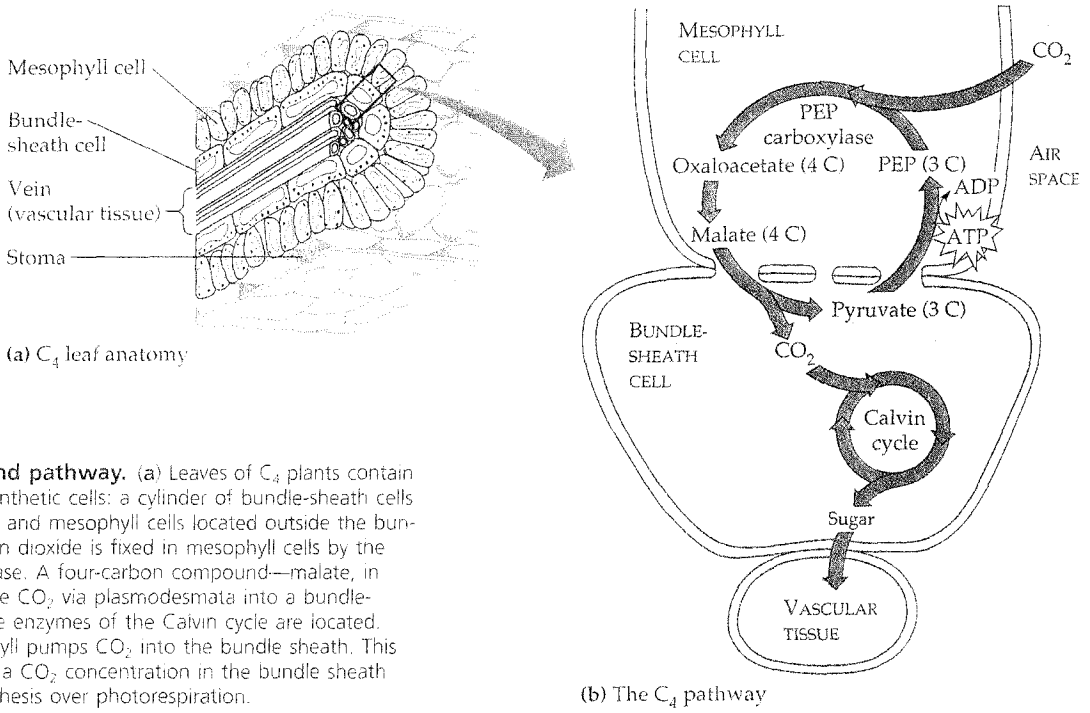
ความแตกต่างของวิธีการสังเคราะห์แสงทำให้พืชสามารถจับและใช้พลังงานแสงอาทิตย์ในสิ่งแวดล้อมแบบต่างๆได้ พืชประมาณ 85% เป็นพืช C_3 มีเพียง 0.4% เป็นพืช C_4 และ 10% เป็นพืชที่ใช้ CAM photosynthesis ส่วนที่เหลือเป็นพืชที่ใช้วิธีการรวมของ C_3, C_4 และ CAM photosynthesis



A comparison of C_3 and C_4 plants

Under hot or dry conditions, plants have their stomata closed most of the time, restricting both CO_2 entry and O_2 emission. In these circumstances, C_4 plants fix more carbon, with less photorespiration, than C_3 plants do. (a) In C_3 plants, only the mesophyll cells carry out photosynthesis. All carbon fixation is by the C_3 pathway. With low CO_2 and high O_2 levels, photorespiration dominates in C_3 plants, because the enzyme that should catalyze the RuBP + CO_2 reaction catalyzes the RuBP + O_2 reaction instead. (b) In C_4 plants, both the mesophyll cells and bundle-sheath cells contain chloroplasts and participate in photosynthesis. The initial carbon fixation step in the mesophyll cells is a reaction between phosphoenolpyruvic acid (PEP) and CO_2, with which O_2 does not compete. A four-carbon molecule of oxaloacetic acid is produced, giving the C_4 pathway its name. The oxaloacetic acid then releases CO_2 in the bundle-sheath cells, thus maintaining a high CO_2 concentration in their chloroplasts. Higher CO_2 levels allow efficient carbon fixation in the C_3 pathway of the bundle-sheath cells with little photorespiration. Notice that the regeneration of PEP requires energy. Two phosphates are removed from ATP to produce AMP (adenosine monophosphate).

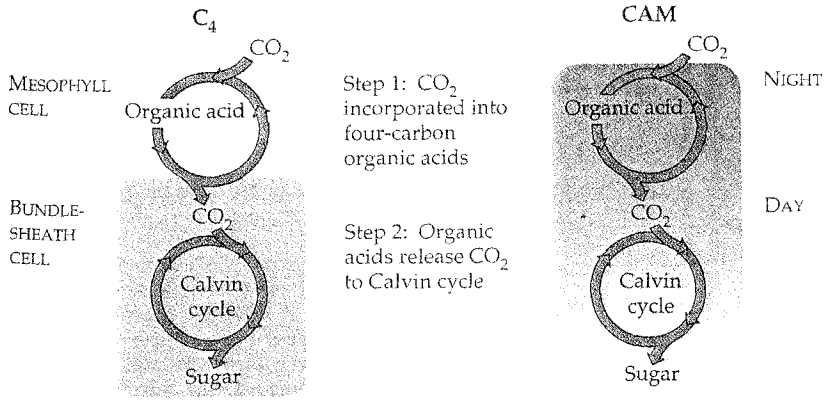
รูปที่ 5.13 เปรียบเทียบการสังเคราะห์แสงของพืช C_3 และพืช C_4 และการเกิด photorespiration (Audesirk และ Audesirk, 1997)



The C_4 anatomy and pathway. (a) Leaves of C_4 plants contain two types of photosynthetic cells: a cylinder of bundle-sheath cells surrounding the vein, and mesophyll cells located outside the bundle sheath. (b) Carbon dioxide is fixed in mesophyll cells by the enzyme PEP carboxylase. A four-carbon compound—malate, in this case—conveys the CO_2 via plasmodesmata into a bundle-sheath cell, where the enzymes of the Calvin cycle are located. In effect, the mesophyll pumps CO_2 into the bundle sheath. This adaptation maintains a CO_2 concentration in the bundle sheath that favors photosynthesis over photorespiration.

รูปที่ 5.14 กายวิภาคของใบพืช C_4 (a) และการสังเคราะห์แสงของพืช C_4 ที่เกิดขึ้นในเซลล์ 2 ชนิด คือ mesophyll cell และ bundle - sheath cell (Campbell , 1996)

C_4 and CAM photosynthesis compared. Both adaptations are characterized by preliminary incorporation of CO_2 into organic acids, followed by transfer of the CO_2 to the Calvin cycle. In C_4 plants, such as sugarcane, these two steps are separated spatially; they are segregated into two cell types. In CAM plants, such as pineapple, the two steps are separated temporally; carbon fixation into organic acids occurs at night, and the Calvin cycle operates during the day. C_4 and CAM are two evolutionary solutions to the problem of maintaining photosynthesis with stomata partially or completely closed on hot, dry days.



รูปที่ 5.15 เปรียบเทียบการสังเคราะห์แสงในพืช C_4 และพืช CAM การสังเคราะห์ในพืช C_4 เกิดขึ้นในเซลล์ใบ 2 ชนิด ส่วนใน CAM เกิดในเซลล์เดียวกันแต่ต่างเวลาคือ มีการตรึงคาร์บอนให้เป็น organic acid ในเวลากลางคืน และเกิด Calvin cycle เวลากลางวัน (Campbell, 1996)

บทที่ 6

ไกลโคไลซิส และการหายใจ (Glycolysis and Respiration)

เซลล์ของสิ่งมีชีวิตทั้งหมดสกัดพลังงานจากอาหาร ซึ่งมักจะเริ่มกระบวนการด้วย **ไกลโคไลซิส** จากนั้นจะมีวัฏจักรทางชีวเคมีอื่นๆ ตามมา

พวกยูคาริโอตและโปรคาริโอตบางชนิดจับพลังงานเช่น ATP โดยใช้เส้นทางของการหายใจระดับเซลล์ (cellular respiration) หรือเรียกอีกอย่างว่า**การหายใจแบบใช้ออกซิเจน** (aerobic respiration) เพราะว่าจะเกิดขึ้นในที่ที่มีออกซิเจน ซึ่งกระบวนการนี้จะมีการสลายกลูโคส และปล่อย CO_2 น้ำและพลังงานออกมา สิ่งมีชีวิตที่ใช้การหายใจเช่นนี้เรียกว่า **aerobes** ส่วนสิ่งมีชีวิตที่เรียกว่า **anaerobes** (สิ่งมีชีวิตที่ไม่ใช้ออกซิเจนในการหายใจ) และเซลล์ที่ขาดออกซิเจนชั่วคราวจะใช้เส้นทางอื่น ซึ่งจะสร้าง ATP เล็กน้อยหรือไม่สร้างเลยแต่สูญเสียพลังงานความร้อนหรือส่งถ่ายพลังงานให้แก่โมเลกุลอินทรีย์มากกว่า ATP **เส้นทางการหมัก** (fermentation) และ anaerobic electron transport เป็นเส้นทางการปล่อยพลังงานที่ไม่ได้ใช้ออกซิเจน (รูปที่ 6.1)

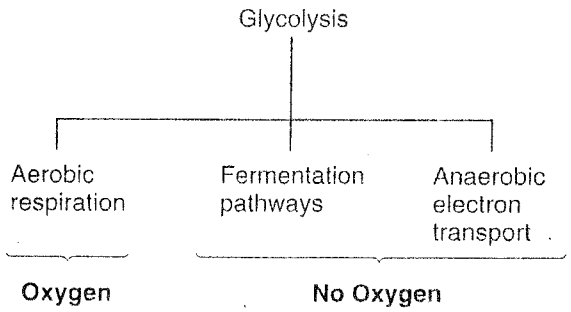
การเก็บเกี่ยวพลังงานในเส้นทางของการหายใจระดับเซลล์เกิดขึ้นเป็นขั้นตอน (รูปที่ 6.2) ในขั้นที่ 1 คือ **ไกลโคไลซิส** กลูโคสจะแยกออกเป็นโมเลกุลที่เล็กลง เกิดขึ้นในไซโทพลาซึม ขั้นที่ 2 เป็นช่วงสั้นๆ เรียกว่า **acetyl Co A formation** เป็นการนำเอาผลผลิตของไกลโคไลซิสเข้าสู่ไมโทคอนเดรีย ที่ซึ่งจะเกิดขั้นที่ 3 คือ **Krebs cycle หรือ Citric acid cycle** ซึ่งจะสลายผลผลิตของไกลโคไลซิสอย่างสมบูรณ์และจับพลังงานบางส่วนไว้ สารเริ่มต้นของปฏิกิริยา (reactants) ใน 3 ขั้นตอนแรก จะสูญเสียอิเล็กตรอนและโปรตอนให้กับ coenzymes ซึ่งจะนำไปส่งต่อขั้นที่ 4 คือ **electron transport system** ที่เรียกว่า **respiratory chain** อันเป็นอนุกรมของโปรตีนที่ฝังตัวอยู่ในเยื่อหุ้มชั้นในของไมโทคอนเดรีย โปรตีนเหล่านี้ส่งอิเล็กตรอนผ่านไปตามอนุกรมของปฏิกิริยา oxidation และ reduction จับพลังงานเพื่อเปลี่ยน ADP และมีออกซิเจนเป็นตัวรับอิเล็กตรอน (electron acceptor) ตัวสุดท้าย

อิเล็กตรอนและโปรตอนที่จำเป็นต่อการสร้าง ATP มาจากไฮโดรเจนไอออนที่มาจาก reactants ในขณะที่มีปฏิกิริยาต่างๆ เกิดขึ้น

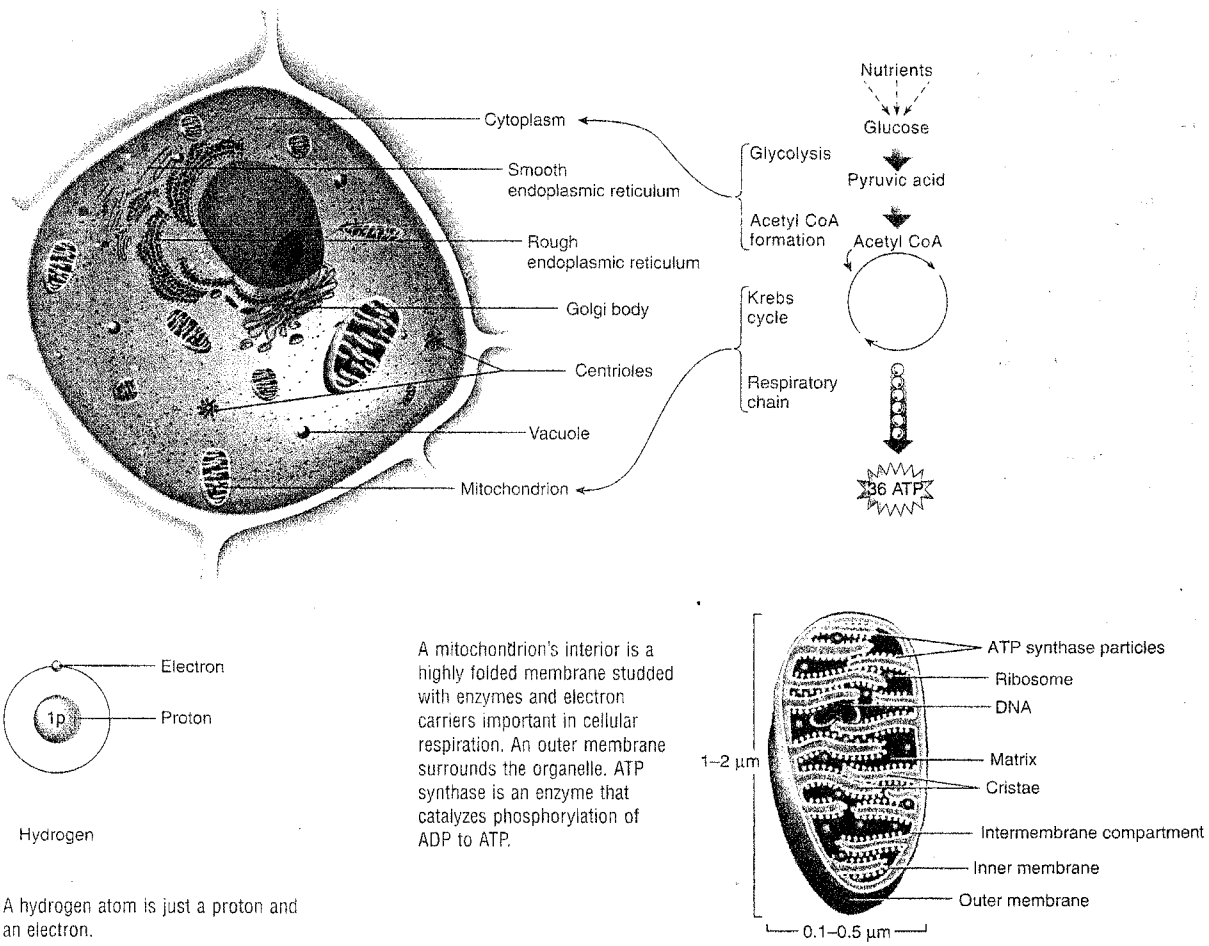
การถ่ายทอดพลังงานจากอาหารแก่ ATP

ผลลัพธ์ทั้งหมดของเส้นทางการปล่อยพลังงาน คือ การใช้พลังงานที่ถูกเก็บไว้ในรูปของโมเลกุลอินทรีย์ในการถ่ายหมู่ phosphate แก่ ADP เพื่อเปลี่ยนให้เป็น ATP การหายใจระดับเซลล์มีประสิทธิภาพในกระบวนการดังกล่าวนี้มาก ในทางทฤษฎีแล้วพบว่า กลูโคสหนึ่งโมเลกุลจะให้ **36 ATP** ในพวกยูคาริโอต และ **ให้ 38 ATP** ในพวกโปรคาริโอต

ปฏิกิริยาของการหายใจระดับเซลล์ในสัตว์เริ่มที่กลูโคส สำหรับคาร์โบไฮเดรตอื่นๆในอาหาร เช่น ซูโครส หรือ ฟรุคโตส จะต้องถูกย่อยหรือเปลี่ยนให้เป็นกลูโคสเสียก่อน ส่วนในพืชจะเริ่มที่กลูโคส ซึ่งอาจมาจากแหล่งอื่นๆเช่นกัน เช่น ในใบ การหายใจระดับเซลล์เริ่มที่ซูโครส แต่ในรากหรือลำต้นอาจเริ่มที่แป้ง



รูปที่ 6.1 เส้นทางการสลายกลูโคส 3 เส้นทาง เพื่อให้ได้พลังงานออกมาทั้งแบบใช้ออกซิเจนและไม่ใช้ออกซิเจน (Lewis, 1998)



รูปที่ 6.2 ภาพรวมของการหายใจระดับเซลล์ โดยที่ glycolysis และ acetyl CoA formation เกิดในไซโทพลาซึม ส่วน Krebs cycle และ respiratory chain เกิดในไมโทคอนเดรีย (Lewis, 1998)

เส้นทางการสร้าง ATP

สมการทั่วไปของ glucose respiration คือ :

glucose + oxygen → carbon dioxide + น้ำ + พลังงาน

$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + ATP$

ซึ่งหมายความว่าพลังงานที่อยู่ในพันธะของโมเลกุลกลูโคส จะไปอยู่ในผลผลิตเป็นคาร์บอน-ไดออกไซด์และน้ำและ ATP หรือไม่ก็สูญไปในรูปความร้อน

การสร้าง ATP เกิดขึ้นได้ 2 ทางได้แก่

1. Substrate–level Phosphorylation เป็นวิธีการถ่ายทอดหมู่ phosphate (PO_4) จากสารประกอบอินทรีย์ (substrates) ให้กับ ADP เพื่อสร้าง ATP โดยมีเอนไซม์ที่ยึด substrate และ ADP ช่วยเร่งปฏิกิริยาการถ่ายทอด พลังงานของวิธีการนี้มาจาก phosphate bond ของ substrate พลังงานบางส่วนสูญไปในรูปความร้อนเมื่อมีการถ่ายทอดหมู่ phosphate

2. Oxidative Phosphorylation เป็นวิธีการที่ขึ้นกับปฏิกิริยา oxidation-reduction อิเล็กตรอนจาก NADH ผ่านไปตามลูกโซ่ของ electron carriers (ตัวนำอิเล็กตรอน) และอนุกรมของปฏิกิริยา oxidation-reduction พลังงานจากการเคลื่อนที่ของอิเล็กตรอนนี้ทำให้เกิดความแตกต่างของความเข้มข้นของโปรตอนในแต่ละด้านของเยื่อหุ้มชั้นในของไมโทคอนเดรียและทำให้เกิด gradient ของโปรตอนขึ้น เมื่อโปรตอนเคลื่อนที่ลงไปตาม concentration gradient (จากด้านที่มีความเข้มข้นของโปรตอนสูงไปยังอีกด้านที่มีความเข้มข้นต่ำ) โปรตอนจะจับกับเอนไซม์ **ATP synthase** ที่ตำแหน่งหนึ่ง ทำให้เกิดการกระตุ้น phosphorylation ของ ADP กลายเป็น ATP ที่ตำแหน่งที่ต่างกันบนเอนไซม์ตัวเดิม

Substrate-level phosphorylation เป็นกลไกง่ายกว่าและตรงกว่าในการสร้าง ATP แต่มีการสร้าง ATP โดยเส้นทางนี้คิดเป็นเปอร์เซ็นต์น้อยมากในการหายใจระดับเซลล์ โดยเฉพาะในไกลโคไลซิสและ Krebs cycle การสร้าง ATP ใน respiratory chain ซึ่งตามหลังปฏิกิริยาที่กล่าวมาแล้วนั้น เกิดโดยเส้นทาง oxidative phosphorylation

ไกลโคไลซิส : กลูโคสแตกตัวเป็น pyruvic acid

กระบวนการทั้งหมดของไกลโคไลซิสมี 10 ขั้น (รูปที่ 6.3) ครึ่งแรกเป็นการสลายกลูโคส ดังนั้นจึงสามารถสกัดพลังงานจาก bond ของกลูโคสได้ ส่วนครึ่งหลังเป็นการสกัดพลังงานอย่างแท้จริง

1. Glucose Activation ขั้นแรกของไกลโคไลซิสใช้ ATP 1 โมเลกุล ในการถ่ายทอดหมู่ phosphate ให้แก่ glucose ซึ่งจะกลายเป็น glucose-6-phosphate ขั้นที่ 2 มีการจัดเรียงตัวอะตอมของ glucose-6-phosphate ใหม่กลายเป็น fructose-6-phosphate ซึ่งจะได้รับหมู่ phosphate อีกครั้งในขั้นที่ 3 โดย ATP อีก 1 โมเลกุลกลายเป็น fructose-1,6-biphosphate สารประกอบตัวนี้จะแยกออกเป็นสารประกอบที่ประกอบด้วย 3 คาร์บอน 2 โมเลกุลในขั้นที่ 4 และ 5 และแต่ละโมเลกุลนี้จะมี 1 phosphate

หนึ่งในผลผลิตนี้คือ phosphoglyceraldehyde (PGAL) ซึ่งจะถูกสลายตัวต่อไปในไกลโคไลซิส ส่วนผลผลิตอีกตัวคือ dihydroxyacetone phosphate จะถูกเปลี่ยนไปเป็น PGAL ซึ่งจะถูกย่อยสลายต่อไปพร้อมกับ PGAL ตัวอื่น การสร้าง PGAL 2 โมเลกุลจากแต่ละกลูโคสเป็นจุดกึ่งกลางของไกลโคไลซิส (ขั้นที่ 1 ถึง 5 ในรูปที่ 6.3) มีการใช้พลังงาน ATP ไป 2 โมเลกุล แต่ยังไม่มีการสร้าง ATP เกิดขึ้น

2. Energy Extraction ในขั้นที่ 6 NAD^+ ถูก reduced ให้เป็น NADH โดยผ่านการ oxidation ของ PGAL หลังจากขั้นที่ 6 นี้ พลังงานบางส่วนจากกลูโคสจะถูกเก็บไว้ในอิเล็กตรอนพลังงานสูงของ NADH การ oxidation นี้ยังปล่อยพลังงานเพียงพอที่จะเติม phosphate หมู่ที่สองให้กับ PGAL ให้กลายเป็น 1,3-bisphosphoglyceric acid สุดท้ายเซลล์ก็พร้อมจะสร้าง ATP

Substrate-level phosphorylation เกิดขึ้นเมื่อมีการส่ง phosphate หนึ่งหมู่ของ 1,3-bisphosphoglyceric acid ให้กับ ADP (ขั้นที่ 7) โมเลกุลที่เหลืออยู่คือ 3-phosphoglycerate มีการจัดเรียงตัวใหม่กลายเป็น 2-phosphoglycerate (ขั้นที่ 8) ซึ่งต่อมาจะสูญเสียน้ำและกลายเป็น phosphoenolpyruvate (PEP) (ขั้นที่ 9) เมื่อ PEP ให้ phosphate แก่ ADP ตัวที่สอง PEP จะกลายเป็น **pyruvic acid (pyruvate)** (ขั้นที่ 10) แต่ละ PGAL จากครึ่งแรกของไกลโคไลซิสที่ผ่านมาถึงจุดนี้จะสร้าง ATP 2 โมเลกุลและ pyruvic acid 1 โมเลกุล

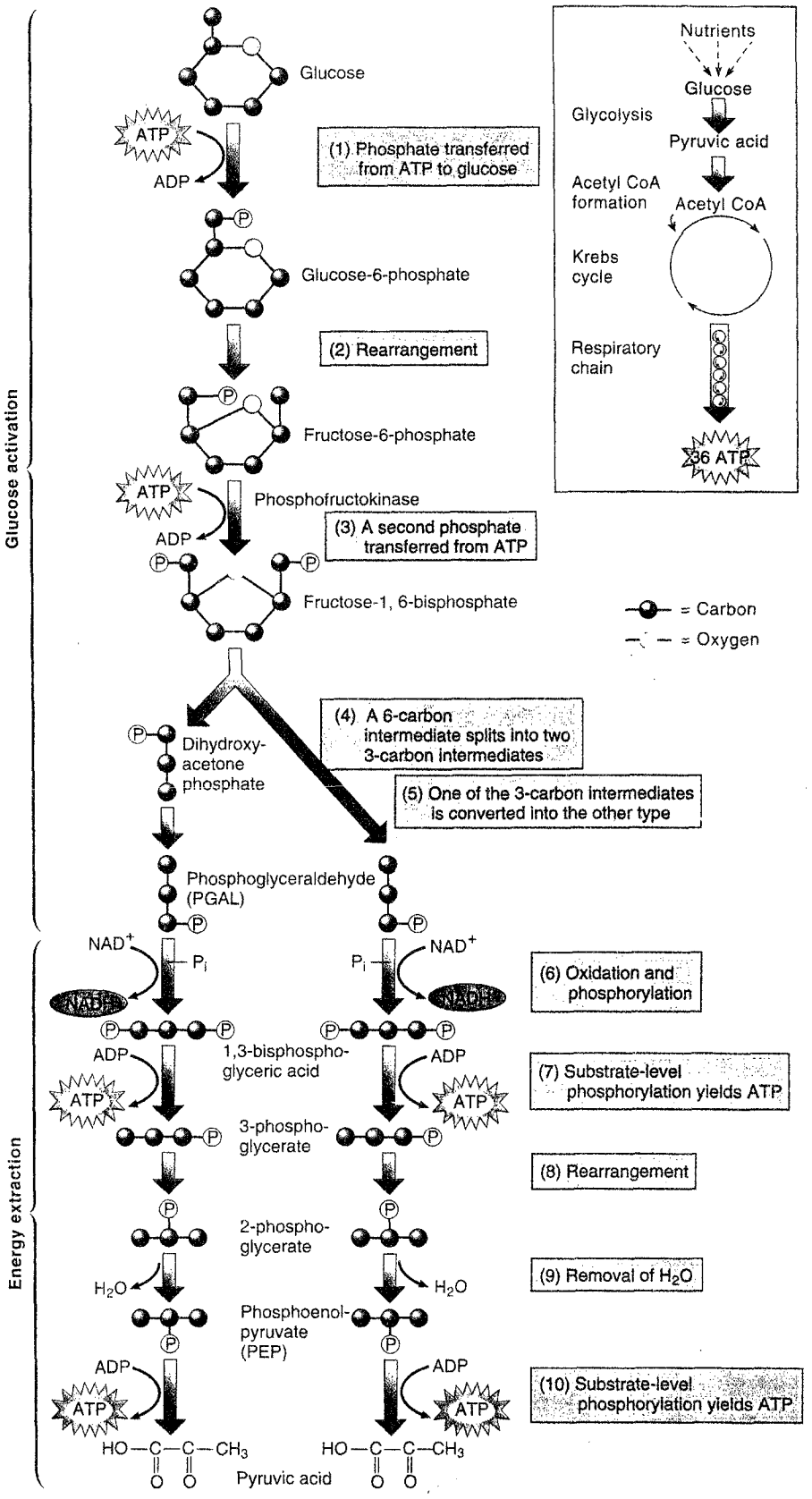
เนื่องจากกลูโคส 1 โมเลกุลให้ PGAL 2 โมเลกุล และแต่ละโมเลกุลของ PGAL ให้ 2 ATP และ 1 pyruvic acid ดังนั้น กลูโคส 1 โมเลกุล จึงสร้าง 4 ATP และ 2 pyruvic acids แต่ในครึ่งแรกของไกลโคไลซิสมีการใช้ไป 2 ATP ดังนั้น ยอดรวมของ ATP จึงเท่ากับได้ **2 ATP จากกลูโคสหนึ่งโมเลกุล**

เมื่อถึงขั้นสุดท้ายของไกลโคไลซิส พลังงานเคมีจำนวนเล็กน้อยจะอยู่ใน ATP และ NADH แต่พลังงานส่วนมากของกลูโคสยังคงอยู่ใน bonds ของ pyruvic acid พลังงานใน bond ของ pyruvic acid ถูกจับไว้เพื่อใช้สังเคราะห์ ATP ในไมโทคอนเดรีย

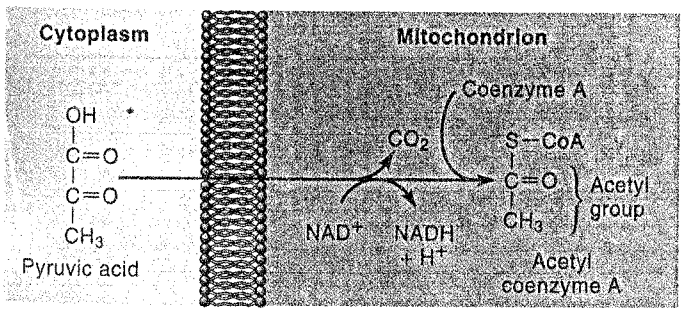
Acetyl CoA Formation

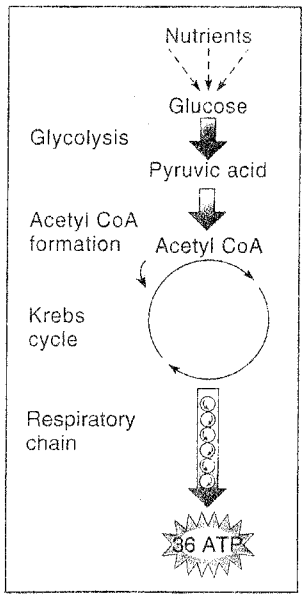
Pyruvic acid ที่ถูกส่งเข้าไปใน matrix ของไมโทคอนเดรียไม่ได้ถูกใช้โดยตรงใน Krebs cycle ขั้นแรก pyruvic acid เสียคาร์บอนไดออกไซด์ 1 โมเลกุล ในขณะที่ NAD^+ ถูก reduced ให้เป็น NADH โมเลกุลที่เหลืออยู่เรียกว่าหมู่ acetyl (acetyl group) จะไปติดกับ coenzyme กลายเป็น **acetyl coenzyme A** เขียนย่อๆเป็น **acetyl CoA** (รูปที่ 6.4)

การเปลี่ยน pyruvic acid เป็น acetyl CoA เป็นสะพานเชื่อมระหว่างไกลโคไลซิส และ Krebs cycle โดยที่ pyruvic acid เป็นผลผลิตสุดท้ายของไกลโคไลซิส และ acetyl CoA เป็นสารประกอบที่จะเข้าไปใน Krebs cycle

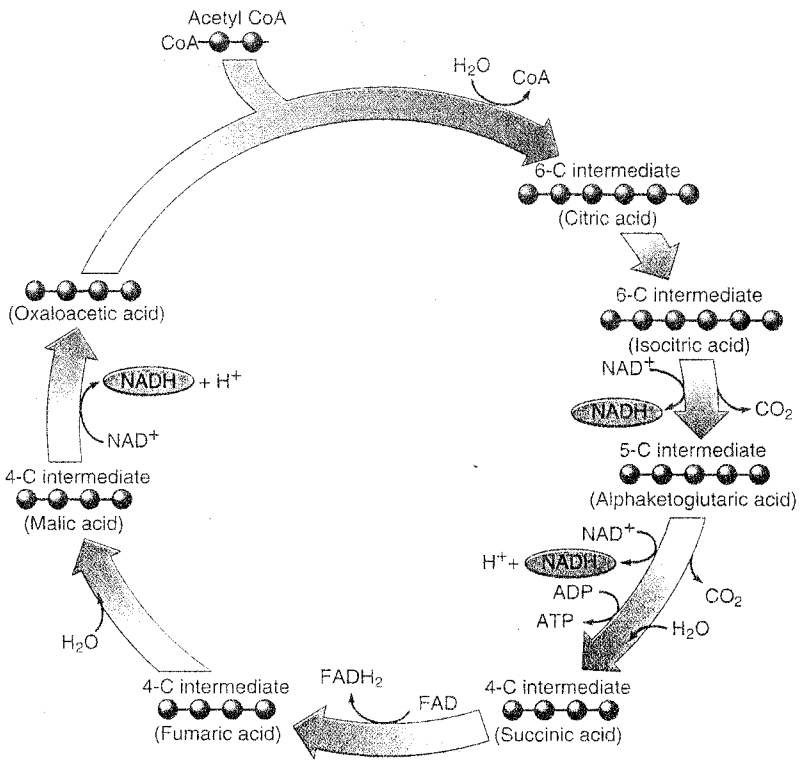


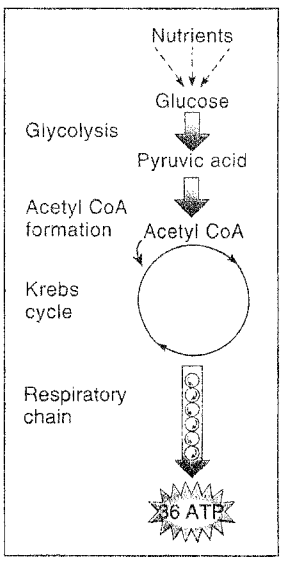
รูปที่ 6.3 ขั้นตอนการเกิด glycolysis 10 ขั้น (Lewis, 1998)





รูปที่ 6.4 Acetyl CoA formation เป็นสะพานเชื่อมระหว่าง glycolysis และ Krebs cycle เมื่อ pyruvic acid ผ่านเข้าไปในไมโทคอนเดรีย จะสูญเสีย CO_2, NAD^+ ถูก reduced เป็น NADH และรวมตัวกับ coenzyme A กลายเป็น acetyl CoA (Lewis, 1998)





รูปที่ 6.5 Krebs cycle กลูโคส 1 โมเลกุล จะเข้าไปใน Krebs cycle 2 รอบ ซึ่งแต่ละรอบจะให้ 1 ATP, 3 NADH, 1 $FADH_2$ และ 2 CO_2 (Lewis, 1998)

The Krebs Cycle

Krebs cycle เป็นวัฏจักรเพราะขั้นสุดท้ายจะสร้าง reactants ของขั้นแรก (รูปที่ 6.5) โดยที่ 7 ใน 8 ขั้นเกิดขึ้นภายในเยื่อหุ้มชั้นในของไมโทคอนเดรีย ในขั้นตอนการสลายกลูโคสอย่างต่อเนื่อง Krebs cycle จะสร้างสารประกอบ intermediate ขึ้นมา จากนั้นเซลล์จะใช้โครงร่างคาร์บอนของสารประกอบเหล่านี้ในการสร้างโมเลกุลอินทรีย์อื่นๆ เช่น กรดแอมิโน สิ่งมีชีวิตปล่อย CO_2 จำนวนมากที่เกิดใน Krebs cycle เข้าสู่สิ่งแวดล้อม

ในขั้นแรกของ Krebs cycle, coenzyme A จะแยกตัวจาก acetyl CoA และหมู่ acetyl ไปจับกับ oxaloacetic acid (สารประกอบ 4 คาร์บอน) เกิดเป็น citric acid (สารประกอบ 6 คาร์บอน)

ในขั้นต่อไป citric acid จัดเรียงใหม่กลายเป็น isocitric acid ซึ่งกลายเป็น substrate สำหรับขั้นตอน oxidation 2 ขั้นที่จะกำจัดคาร์บอนไดออกไซด์ 2 โมเลกุลออกไป ขั้นตอนเหล่านี้จะ reduce 2 โมเลกุลของ NAD^+ ให้เป็น NADH ด้วย

ใน oxidation ครั้งแรก การดึง CO_2 ออกจะเกิด alphaketoglutaric acid ใน oxidation ครั้งที่สอง CO_2 ถูกดึงออกจาก alphaketoglutaric acid ซึ่งจะกลายเป็น succinic acid ปฏิกิริยานี้ให้พลังงานสำหรับ substrate-level phosphorylation ของ ADP เป็น ATP และ reduce NAD^+1 โมเลกุลให้เป็น NADH

หลังการเกิด succinic acid มี oxidation เกิดขึ้นอีก 3 ครั้ง คือ succinic acid ถูก oxidized เป็น fumaric acid, fumaric acid ถูก oxidized เป็น malic acid และ malic acid ถูก oxidized เป็น oxaloacetic acid การ oxidation ของ succinic acid ยังไป reduce FAD ให้เป็น $FADH_2$ และสุดท้าย oxidation ของ malic acid เป็น oxaloacetic acid จะ reduce NAD^+ ตัวที่ 3 ให้เป็น NADH

สรุปได้ว่า แต่ละกลูโคส 1 โมเลกุลจะส่ง acetyl CoA 2 โมเลกุลเข้าสู่ Krebs cycle ซึ่งจะสร้าง ATP เพียง 1 ATP โดย substrate-level phosphorylation ต่อ 1 acetyl CoA พลังงานส่วนใหญ่ที่ได้มาจากขั้นตอน oxidation ของ Krebs cycle ถูกเก็บไว้ในอิเล็กตรอนพลังงานสูงของ NADH และ $FADH_2$ เซลล์เก็บเกี่ยวพลังงานนี้ตาม respiratory chain

Oxidative Phosphorylation และ Electron Transport

ATP ส่วนใหญ่ที่เกิดในการหายใจระดับเซลล์มาจาก oxidative phosphorylation ตาม respiratory chain แต่เซลล์ไม่ได้ใช้อิเล็กตรอนพลังงานสูงของ NADH และ $FADH_2$ ที่ได้มาจาก Krebs cycle ในการสังเคราะห์ ATP โดยตรง อิเล็กตรอนเหล่านี้เริ่มชักนำอนุกรมปฏิกิริยา oxidation-reduction ที่เคลื่อนอิเล็กตรอนผ่านโมเลกุล carrier จำนวนมากและสร้างระบบการขนส่งอิเล็กตรอนที่เรียกว่า respiratory chain (รูปที่ 6.6)

Respiratory chain มีลักษณะคล้ายอนุกรมของแท่งแม่เหล็กขนาดเล็กที่มีความแข็งแรง carrier แต่ละตัวสามารถรับและส่งอิเล็กตรอนมากกว่าโมเลกุลตัวก่อน ดังนั้น carrier แต่ละตัวจึงดึงอิเล็กตรอนจากตัวใกล้เคียงที่อ่อนแอกว่าและส่งให้ตัวที่แข็งแรงกว่า carrier ตัวสุดท้ายและแข็งแรงที่สุดใน chain คือ ออกซิเจน เมื่อถูก reduced ออกซิเจนจะรวมกับโปรตอน (H^+) ใน matrix ของไมโทคอนเดรียเกิดเป็นน้ำ

ถ้าไม่มีออกซิเจนการไหลของอิเล็กตรอนจะหยุดและไม่มีการสร้าง ATP ถ้า NADH และ $FADH_2$ ส่งอิเล็กตรอนให้ออกซิเจนโดยตรง ปฏิกิริยาหนึ่งขั้นอาจปล่อยความร้อนที่เป็นอันตรายออกมาได้ การส่งผ่านอิเล็กตรอนในลักษณะเป็นขั้นตอนช่วยให้พลังงานถูกนำมาใช้ในการสังเคราะห์ ATP ได้ ถ้า respiratory chain ถูกขัดขวางโดยยาพิษอาจเป็นอันตรายถึงตายได้

การสังเคราะห์ ATP ปัจจุบันเป็นที่ทราบกันแล้วว่าพลังงานจากการเคลื่อนอิเล็กตรอนลงไปตาม respiratory chain เป็นเชื้อเพลิงในการเกิด proton gradient ซึ่งจะทำให้เกิดการสังเคราะห์ ATP ขึ้น

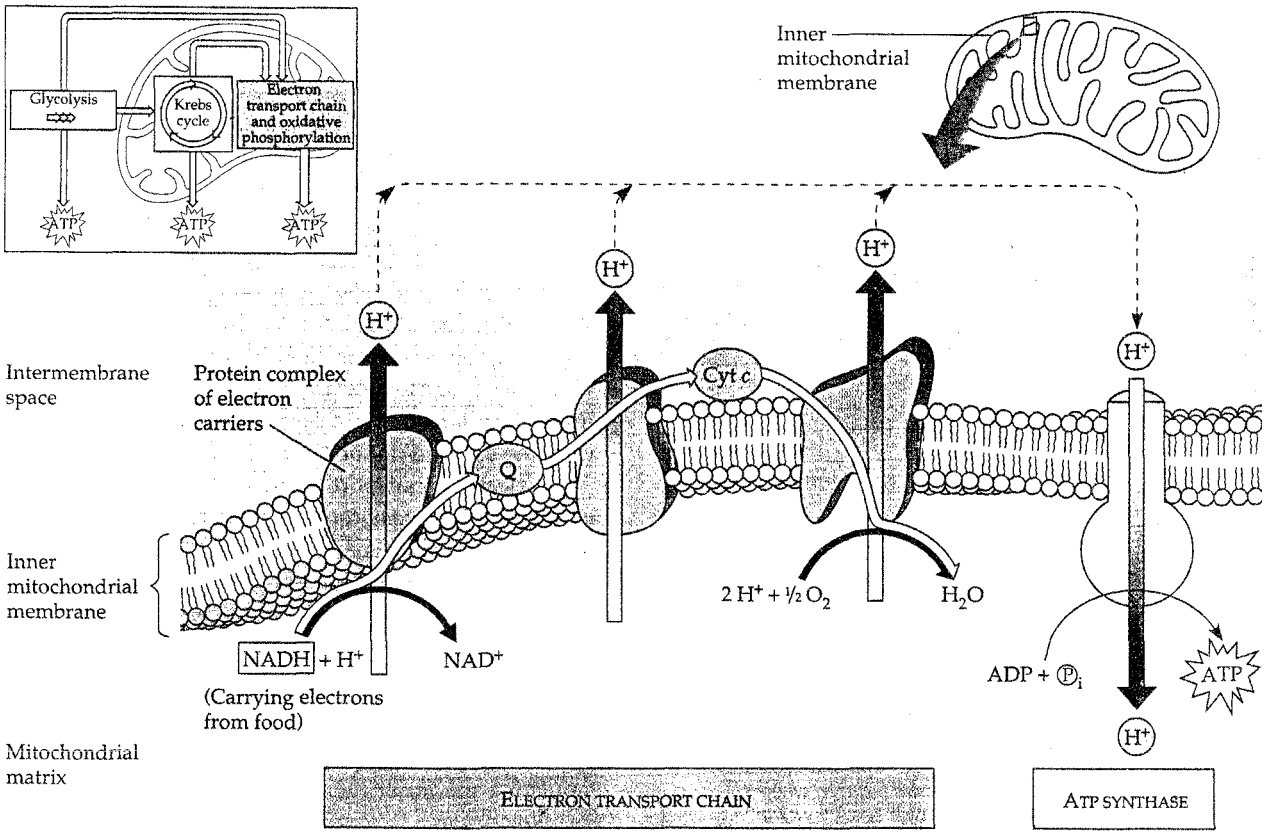
นักวิจัยชาวอังกฤษชื่อ Peter Mitchell เรียกทฤษฎีของการสังเคราะห์ ATP ว่า **chemiosmosis** ชื่อนี้มาจากความจริงที่ว่ากระบวนการต้องมีปฏิกิริยาเคมีและการส่งข้ามเยื่อหุ้ม (osmosis) ทฤษฎีกล่าวว่าเซลล์ใช้พลังงานที่ปล่อยมาจากการไหลของอิเล็กตรอนผ่าน respiratory chain ในการปั๊มโปรตอนเข้าในห้องระหว่างเยื่อหุ้ม (intermembrane compartment) เยื่อหุ้มไม่ยอมให้โปรตอนผ่าน ดังนั้นโปรตอนจึงไม่รั่วกลับคืน electron transport ยังคงปั๊มโปรตอนเข้าไปในห้องระหว่างเยื่อหุ้มมากขึ้นไปเรื่อยๆ ทำให้เกิด proton gradient ขึ้น ในขณะที่โปรตอนเคลื่อนผ่าน ATP synthase channel จากห้องระหว่างเยื่อหุ้มเข้าสู่ matrix ADP ได้รับหมู่ phosphate กลายเป็น ATP ดังนั้น ปฏิกิริยาร่วมระหว่าง electron transport และการสังเคราะห์ ATP จึงเป็นแบบทางอ้อม โดยที่ electron transport chain สร้าง proton gradient และ gradient นี้ไปทำให้เกิดการสังเคราะห์ ATP

จำนวน ATP ที่ได้จากกลูโคส 1 โมเลกุล

การประมาณจำนวน ATP ที่ได้จากกลูโคส 1 โมเลกุลจะนับจำนวน ATP ตั้งแต่ไกลโคไลซิส Krebs cycle และ oxidative phosphorylation (รูปที่ 6.8 และตารางที่ 1)

ใน substrate-level phosphorylation จะได้ 2 ATP จากไกลโคไลซิส และ 2 ATP จาก Krebs cycle (แต่ละ 1 ATP มาจาก 2 รอบของ cycle) มีขั้นตอนเหล่านี้เท่านั้นที่สร้าง ATP โดยตรง ATP ส่วนใหญ่เกิดจาก respiration มาจาก oxidative phosphorylation

การคำนวณจำนวนของ ATP ที่ได้จาก oxidative phosphorylation สามารถคิดได้ว่า โปรตอน 1 คู่ที่ถูกส่งมาจะสร้าง 1 ATP แต่ละ NADH จะให้ 3 ATP และแต่ละ $FADH_2$ จะให้ 2 ATP เพราะว่า $FADH_2$ จะเข้าใน respiratory chain ในขั้นต่ำกว่า NADH 1 ขั้น กลูโคส 1 โมเลกุลจะให้ 2 NADH จากไกลโคไลซิส, 2 NADH จากการเปลี่ยน pyruvic acid 2 โมเลกุล เป็น acetyl CoA, และ 6 NADH และ 2 $FADH_2$ จาก Krebs cycle 2 รอบ รวมทั้งหมดจะได้ 10 NADH ซึ่งจะให้ 30 ATP และ 2 $FADH_2$ ซึ่งจะให้อีก 4 ATP เมื่อรวม 4 ATP จาก substrate-level phosphorylation จะได้ ATP ทั้งหมด 38 ATP แต่เนื่องจากขณะที่ NADH จากไกลโคไลซิสถูกส่งเข้าไปในไมโทคอนเดรียต้องใช้พลังงาน ซึ่งต้องใช้ 2 ATP ต่อ 1 NADH (ซึ่งอาจคิดได้ว่า 1 NADH ที่ได้จากไกลโคไลซิสให้เพียง 2 ATP ต่างจาก NADH ที่ได้จาก Krebs cycle ในไมโทคอนเดรียที่ให้ 3 ATP ต่อ 1 NADH) ดังนั้นเมื่อหักลบกันแล้ว ผลผลิต ATP รวมทั้งหมดจากกลูโคส 1 โมเลกุลจึงเท่ากับ 38-2 = **36 ATP**



Chemiosmosis: How the mitochondrial membrane couples electron transport to oxidative phosphorylation. NADH shuttles high-energy electrons extracted from food during the Krebs cycle to an electron transport chain, which is built into the inner mitochondrial membrane. The yellow arrow in this diagram traces the transport of electrons, which pass to oxygen at the "downhill" end of the chain to form water. Most of the cytochromes and other electron carriers of the chain (see FIGURE 9.13) are collected into three complexes, each represented here by a purple "blob" embedded in the membrane. Two mobile carriers, ubiquinone (Q) and cytochrome c, move rapidly along the membrane, ferrying electrons between the three large complexes. As each complex of the chain accepts and then donates electrons, it pumps hydrogen ions (protons) from the mitochondrial matrix into the space between the inner and outer membranes (magenta arrows trace H^+ transport). Thus, chemical energy harvested from food is transformed to a proton-motive force, a gradient of H^+ across the membrane. The hydrogen ions complete their circuit by flowing down their gradient through an H^+ channel in an ATP synthase, another protein complex built into the membrane. The ATP synthase harnesses the proton-motive force to phosphorylate ADP, forming ATP. (This is called oxidative phosphorylation because it is driven by the exergonic transfer of electrons from food to oxygen.) This mechanism for energy coupling—the use of an H^+ gradient (proton-motive force) to transfer energy from redox reactions to cellular work (ATP synthesis, in this case)—is called chemiosmosis.

รูปที่ 6.6 Respiratory chain และ Chemiosmosis : Respiratory chain ประกอบด้วยโมเลกุลของ electron carrier จำนวนมากซึ่งจะรับโปรตอน (H^+) จากด้าน matrix ของเยื่อหุ้มด้านในแล้วปล่อยเข้าสู่ห้องที่อยู่ระหว่างเยื่อหุ้มชั้นในและชั้นนอก (intermembrane space) เป็นผลให้เกิด proton gradient ขึ้น ทำให้ H^+ รั่วกลับคืนโดยผ่านทาง channel ใน ATP synthase เป็นผลให้เกิด phosphorylation ของ ADP กลายเป็น ATP ส่วนออกซิเจนซึ่งเป็นตัวรับอิเล็กตรอนตัวสุดท้ายจะรวมกับ H^+ กลายเป็นน้ำ (Cambell, 1996)

ในกรณีของเซลล์ตับและเซลล์หัวใจ อิเล็กตรอนจาก 2NADH ที่สร้างในไซโทพลาซึมระหว่างไกลโคไลซิส จะใช้ระบบการขนส่งอิเล็กตรอนเข้าไปในไมโทคอนเดรียต่างไปจากเซลล์อื่นๆ และใช้พลังงานเพียง 1 ATP ต่อ 1 NADH ดังนั้น 1 NADH จากไกลโคไลซิสจึงให้ค่าเป็น 3 ATP ซึ่งเมื่อคิดผลลัพธ์รวมของ ATP ที่ได้จากกลูโคส 1 โมเลกุลในเซลล์เหล่านี้จะได้เท่ากับ **38 ATP**

การนำพลังงานกลับคืนในกรณีที่ไม่มีออกซิเจน

สิ่งมีชีวิตที่อาศัยในแหล่งที่ไม่มีออกซิเจน และเซลล์บางเซลล์ในสิ่งมีชีวิตที่ต้องการออกซิเจนอาจขาดออกซิเจนได้ในบางโอกาส เมื่อไม่มีออกซิเจนเซลล์จะใช้เส้นทางอื่นในการสกัดพลังงานจากสารอาหาร

1. Fermentation Pathway (การหมัก) anaerobe บางชนิดใช้การหมักซึ่งเกิดในไซโทพลาซึม เส้นทางการหมักมีอยู่หลายแบบ แต่ทุกแบบ oxidized NADH ให้เป็น NAD^+ ซึ่งจะถูกนำกลับไปใช้ในไกลโคไลซิส การหมักมีประสิทธิภาพน้อยกว่าการหายใจระดับเซลล์สำหรับการได้พลังงาน เพราะทำการสลาย bond ของกลูโคสได้น้อยกว่าและไม่ให้ผลเป็น ATP (นอกจาก ATP ที่เกิดขึ้นในไกลโคไลซิส)

เส้นทางการหมักจะรวมเอาไกลโคไลซิสและปฏิกิริยาอย่างใดอย่างหนึ่งที่เปลี่ยน pyruvic acid ให้เป็นสารประกอบชีวเคมีอย่างอื่น โดยมากมักจะถูกเปลี่ยนเป็น **lactic acid** หรือ **ethanol** และคาร์บอนไดออกไซด์ การหมักอาจเกิดในส่วนของสิ่งมีชีวิตที่อยู่ในสิ่งแวดล้อมที่ไม่มีออกซิเจน เช่น ในพืชที่บางส่วนจมอยู่ในสระน้ำ หรือในเซลล์ที่อยู่ลึกภายในสิ่งมีชีวิตหลายเซลล์ซึ่งขาดออกซิเจนที่จะได้รับโดยตรง

1.1 Alcoholic Fermentation ในเส้นทางนี้เซลล์ยีสต์จะเปลี่ยน pyruvic acid ให้เป็น ethanol และคาร์บอนไดออกไซด์ และ oxidized NADH ให้เป็น NAD^+ (รูปที่ 6.7) การหมักโดยยีสต์ที่ใช้หมักเหล้าถูกใช้ในอุตสาหกรรมเพื่อช่วยโรงงานผลิตอาหารและเครื่องดื่มแอลกอฮอล์ การหมักยีสต์อาจถูกใช้ในการผลิตไวน์หรือแชมเปญจากองุ่น เครื่องดื่มน้ำเชื่อมที่เรียกว่า mead จากน้ำผึ้ง และน้ำไซเดอร์ (cider) จากแอปเปิล เบียร์ได้จากการหมักธัญพืช เช่น บาร์เลย์ ข้าว หรือข้าวโพด การใช้ alcoholic fermentation ในกระบวนการอุตสาหกรรมนำไปสู่การค้นพบ lactic acid fermentation ในปี ค.ศ.1856

1.2 Lactic Acid Fermentation พวก anaerobic bacteria บางชนิดและสิ่งมีชีวิตเซลล์เดียวอื่น และเซลล์สัตว์บางเซลล์ที่อาจจะขาดออกซิเจนชั่วคราว จะเปลี่ยน pyruvic acid ให้เป็น lactic acid (สารประกอบ 3 คาร์บอน) ภายในขั้นตอนเดียวและ oxidize NADH ให้เป็น NAD^+ (รูปที่ 6.8) การหมักเช่นนี้เกิดในเซลล์กล้ามเนื้อมนุษย์ซึ่งทำงานมากเกินไป ทำให้เกิด pyruvic acid มากเกินปริมาณออกซิเจนที่มีอยู่ ในสภาวะที่เรียกว่า "oxygen-debt" นี้ เซลล์กล้ามเนื้อจะเปลี่ยนไปใช้การหมักเพื่อสกัดพลังงาน ถ้ามี lactic acid สะสมเพียงพอ กล้ามเนื้อจะเกิดการเมื่อยล้าและเป็นตะคริว (cramp) เมื่อมีออกซิเจนอีกครั้ง lactic acid จะถูกเปลี่ยนกลับไปเป็น pyruvic acid ในตับ จาก pyruvic acid นี้ ร่างกายสามารถสกัดพลังงานมากขึ้น

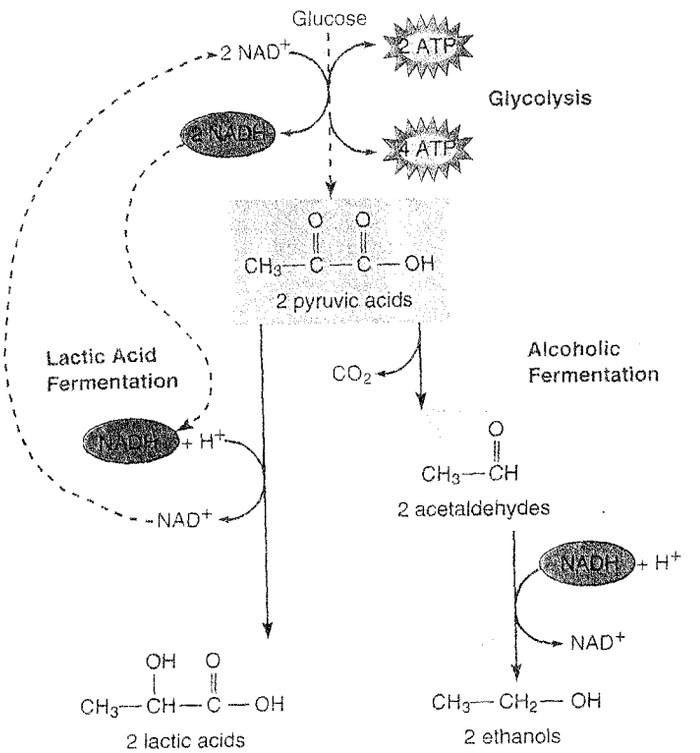
รูปที่ 6.8 สรุปเส้นทางการสกัดพลังงานจากกลูโคส

Table 7.3 One Glucose Can Yield 36 ATPs

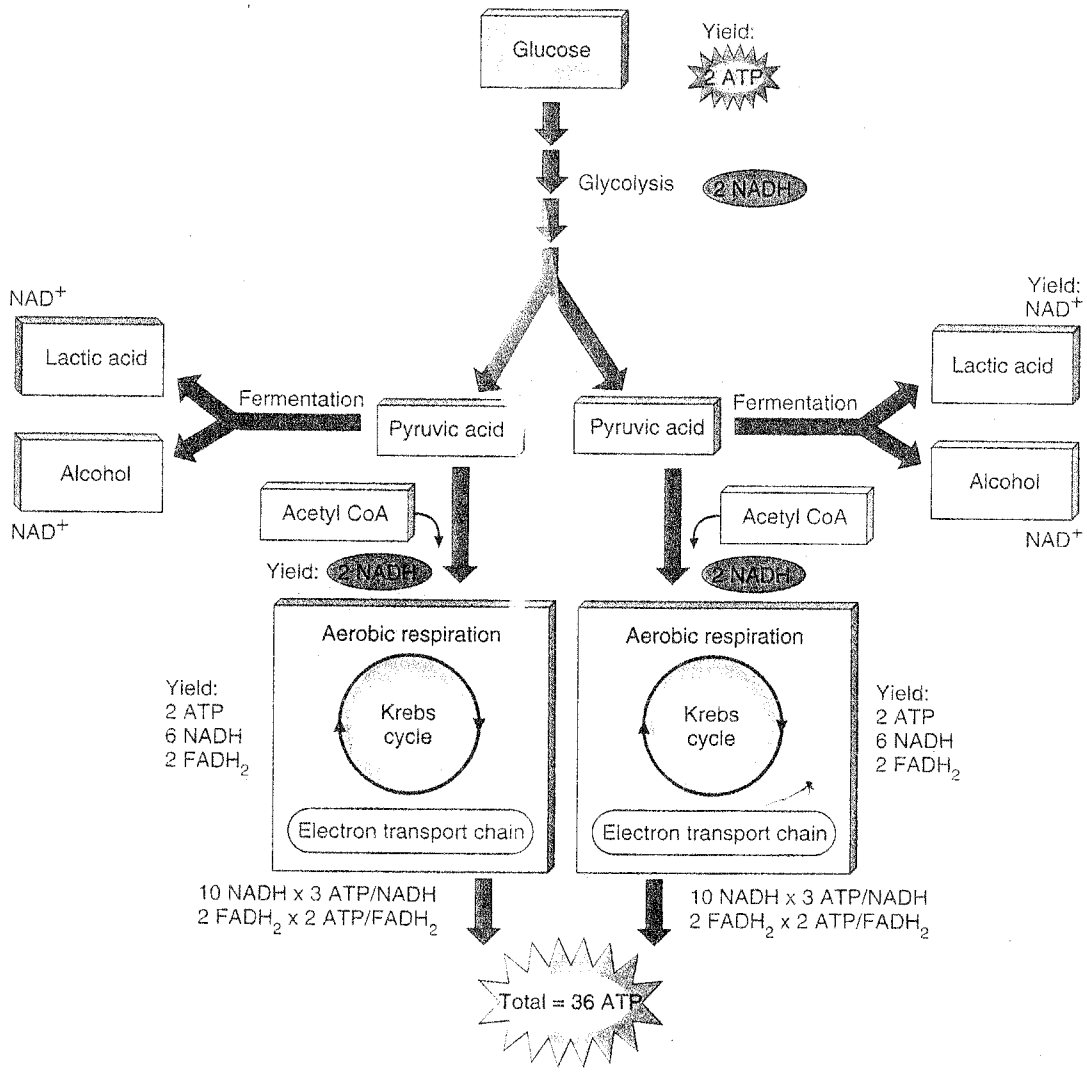
Pathways	Coenzymes Reduced	ATP Yield
Glycolysis		
Substrate-level phosphorylation:		2 ATP
Reduction of NAD^+:	2 NADH	
Pyruvic Acid ⟶ Acetyl CoA (×2)		
Reduction of NAD^+:	2 NADH	
Krebs Cycle (×2)		
Substrate-level phosphorylation:		2 ATP
Reduction of NAD^+:	6 NADH	
Reduction of FAD:	2 $FADH_2$	
Respiratory Chain		
Oxidation of 10 NADH × 3 ATP/NADH		30 ATP
Oxidation of 2 $FADH_2$ × 2 ATP/$FADH_2$		4 ATP
		38 ATP
Energy expended to actively transport NADH from glycolysis into mitochondrion		−2 ATP
	Total	36 ATP

Source: Randy Moore, et. al., *Botany*, copyright 1995 The McGraw-Hill Companies, Inc.

ตารางที่ 1 แสดงจำนวน ATP ที่ได้รับในแต่ละขั้น ในกระบวนการ Glycolysis, Acetyl CoA formation, Krebs Cycle และ Respiratory Chain และผลรวมของ ATP ทั้งหมดที่ได้จากกลูโคส 1 โมเลกุล



รูปที่ 6.7 Lactic acid และ alcoholic fermentation (Lewis, 1998)



Extracting energy from glucose.

รูปที่ 6.8 ภาพรวมของการสกัดพลังงานจากกลูโคส (Lewis, 1998)

1.3 เส้นทางการหมักแบบอื่นๆ แบคทีเรียบางชนิดใช้การหมักแบบอื่นนอกเหนือจาก alcoholic หรือ lactic acid fermentation สิ่งมีชีวิตเหล่านี้ย่อยสลายสารประกอบอินทรีย์ชนิดต่างๆ และปล่อยก๊าซหลายชนิด เช่น คาร์บอนไดออกไซด์ ไฮโดรเจน (H_2) ไฮโดรเจนซัลไฟด์ (H_2S) และ NH_3

2. Anaerobic Electron Transport ตัวรับอิเล็กตรอนในปฏิกิริยาพลังงานเป็นได้ทั้งโมเลกุลอินทรีย์ (lactic acid หรือ alcoholic fermentation) หรือออกซิเจนที่จุดสุดท้ายของ respiratory chain โมเลกุลอนินทรีย์อื่นๆ สามารถรับอิเล็กตรอนได้เช่นกันในเส้นทางที่เรียกว่า **anaerobic respiration** (การหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจน) ตัวรับอิเล็กตรอนทั่วๆไป คือ ไนเตรต (NO_3^-), ซัลเฟต (SO_4^{2-}) และคาร์บอนไดออกไซด์ การหายใจแบบไม่ต้องใช้ออกซิเจนให้พลังงานมากกว่าการหมักแต่น้อยกว่าการหายใจแบบใช้ออกซิเจน

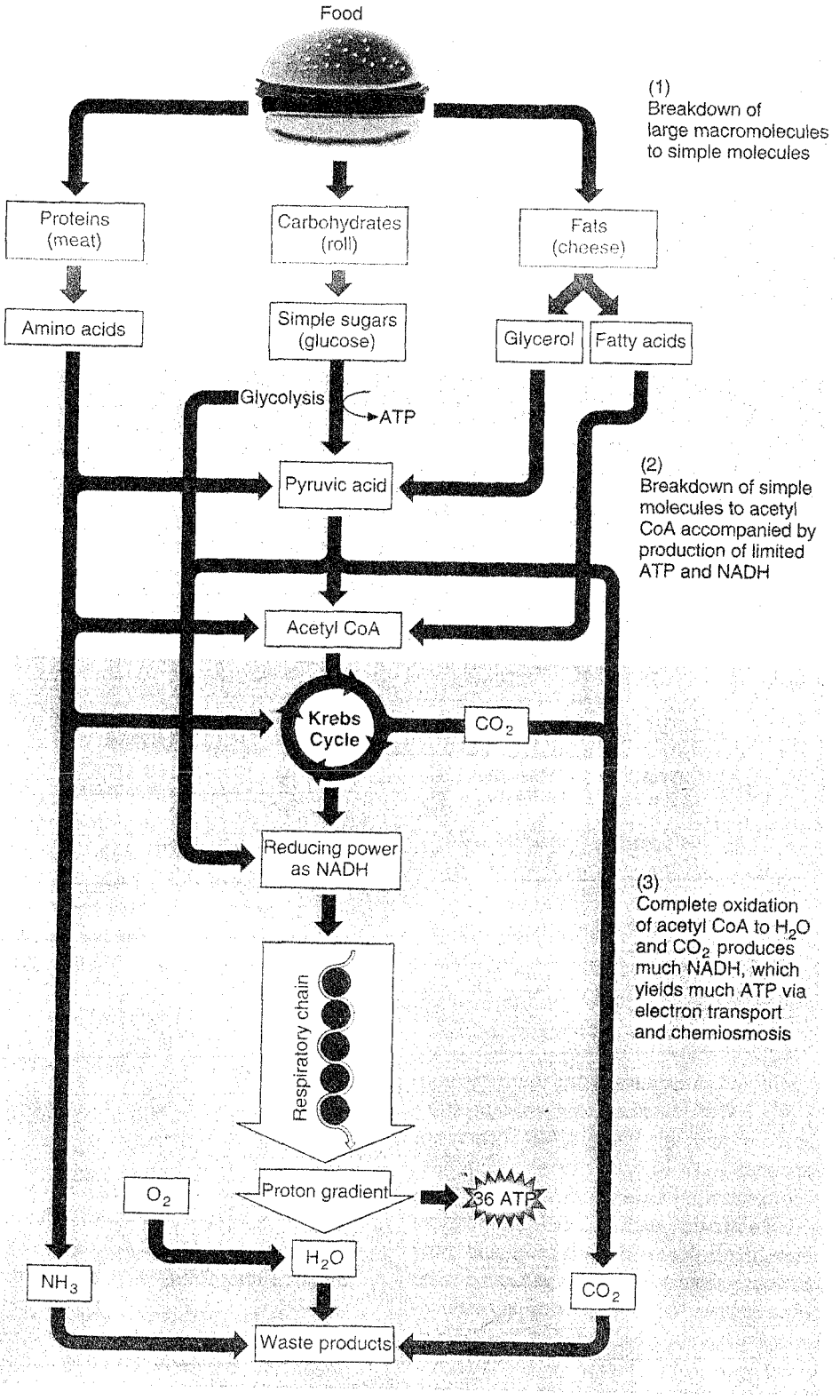
แบคทีเรียบางสกุลเช่น *Pseudomonas* และ *Bacillus* ใช้ anaerobic respiration เมื่อไม่มีออกซิเจนในสิ่งแวดล้อมรอบๆ ตัว สิ่งมีชีวิตที่สามารถใช้ทั้ง aerobic และ anaerobic energy-releasing pathway เช่นนี้ถูกเรียกว่า **facultative anaerobes** แบคทีเรียเหล่านี้จะรวมไนเตรตเข้ากับอิเล็กตรอนและโปรตอน ให้ผลผลิตเป็นไนไตรต์ (NO_2^-) และน้ำ แต่เนื่องจากไนไตรต์มีความเป็นพิษ จึงมีปฏิกิริยาเพื่อเปลี่ยนไนไตรต์ให้เป็นก๊าซไนโตรเจน (N_2) ที่ไม่เป็นอันตราย ตัวอย่างอื่นๆของ anaerobic respiration คือ การ reduction ของ CO_2 ให้เป็นก๊าซมีเธน (methane gas, CH_4) โดย anaerobic bacteria พวก **methanogens**

การเข้าไปในเส้นทางพลังงานของโปรตีนและลิพิด

ในรูปที่ 6.9 แสดงการเข้าเส้นทางพลังงานของสารอาหารหลัก คือ โปรตีนและลิพิด กรดแอมิโนที่มาจากอาหารโปรตีนมักจะถูกใช้ในการสร้างโปรตีนเพิ่มขึ้น แต่ถ้าสิ่งมีชีวิตขาดแคลนคาร์โบไฮเดรตอย่างทันทีทันใด เซลล์สามารถใช้โปรตีนเป็นแหล่งพลังงานได้ โดยมีการจัดเรียงลำดับกรดแอมิโนใหม่และสลายตัวออกมา แล้วเข้าไปในเส้นทางพลังงานในรูปของ pyruvic acid, acetyl CoA หรือ สาร intermediate ของ Krebs cycle ทั้งนี้ขึ้นกับชนิดของกรดแอมิโนที่สลายตัว แอมโมเนียจะถูกดึงออกจากหมู่แอมิโนของกรดแอมิโนและถูกขับออกจากร่างกาย

ไขมันในอาหาร เช่น ในเนยแข็ง (cheese) จะถูกย่อยกลายเป็นกลีเซอรอลและกรดไขมัน ซึ่งจะเข้าไปในระบบน้ำเหลืองและเลือด กลีเซอรอลจะถูกเปลี่ยนให้เป็น pyruvic acid และถูกส่งผ่าน acetyl CoA formation, Krebs cycle และ respiratory chain ส่วนกรดไขมันจะเข้าไปในเซลล์และถูกส่งเข้าไปในไมโทคอนเดรีย และถูกย่อยสลายกลายเป็น acetyl CoA แล้วเข้าสู่เส้นทางการสลายกลูโคสต่อไป

พืชใช้ลิพิดเป็นเชื้อเพลิงของการทำงานต่างๆ เช่น การงอกของเมล็ด ในไขมันของเมล็ดไตรกลีเซอไรด์แตกตัวเป็นกลีเซอรอลและกรดไขมัน จากนั้นกรดไขมันจะถูกตัดแบ่งเป็นส่วนๆ ซึ่งประกอบด้วย 2 คาร์บอนและปล่อยไปในรูปของ acetyl CoA ปฏิกิริยานี้เกิดซ้ำๆ กันสำหรับทุกคู่ของคาร์บอนจนกระทั่งกรดไขมันทั้งหมดถูกเปลี่ยนเป็นโมเลกุลของ acetyl CoA



รูปที่ 6.9 การสกัดพลังงานจากสารอาหารต่างๆ เช่น โปรตีน ไขมัน คาร์โบไฮเดรต (Lewis, 1998)

เอกสารอ้างอิง

1. Audesirk, T. and G. Audesirk. 1997. **Life on Earth.** Prentice Hall: New Jersey. 654 p.
2. Becker, W.M and D.W. Deamer. 1991. **The World of the Cell.** 2nd ed. Benjamin/Cummings: California. 886 p.
3. Benjamin, C.L., G.R. Garman and J.H. Funston 1997. **Human Biology.** McGraw-Hill: New York. 615 p.
4. Campbell, N.A. 1996. **Biology.** 4th ed. Benjamin / Cummings: California. 1206 p.
5. Enger, E.D. and F.C. Ross. 1997. **Concepts in Biology.** 8th ed. Wm. C. Brown: Toronto. 458p.
6. Ferl, R.J. and R.A. Wallace. 1996. **Biology: The Realm of Life.** 3rd ed. HarperCollins: New York. 872 p.
7. Lewis, R. 1998. **Life.** 3rd ed. McGraw-Hill: New York. 976 p.
8. Marieb, E.N. 1998. **Human Anatomy & Physiology** 4th ed. Addison Wesley Longman: California. 1192 p.
9. Mix, M.C., P. Farber and K.I. King. 1996. **Biology: The Network of Life.** 2nd ed. HarperCollins: New York.
10. Purves, W.K., G.H. Orians and H.C. Heller. 1994. **Life: The Science of Biology.** 4th ed. W.H. Freeman: Utah. 1195 p.
11. Postlethwait, J.H., J.L. Hopson and R.C. Veres. 1991. **Biology: Bringing Science to Life.** McGraw-Hill: New York. 614 p.
12. Tortora, G.J. 1997. **Introduction to the Human Body: The Essential of Anatomy and Physiology,** 4th ed. Addison Wesley Longman : California. 574 p.
13. Van de Graff, K.M. and S.I. Fox. 1999. **Concepts of Human Anatomy & Physiology.** 5 th ed. WCB/McGraw-Hill, Boston. 994 p.