

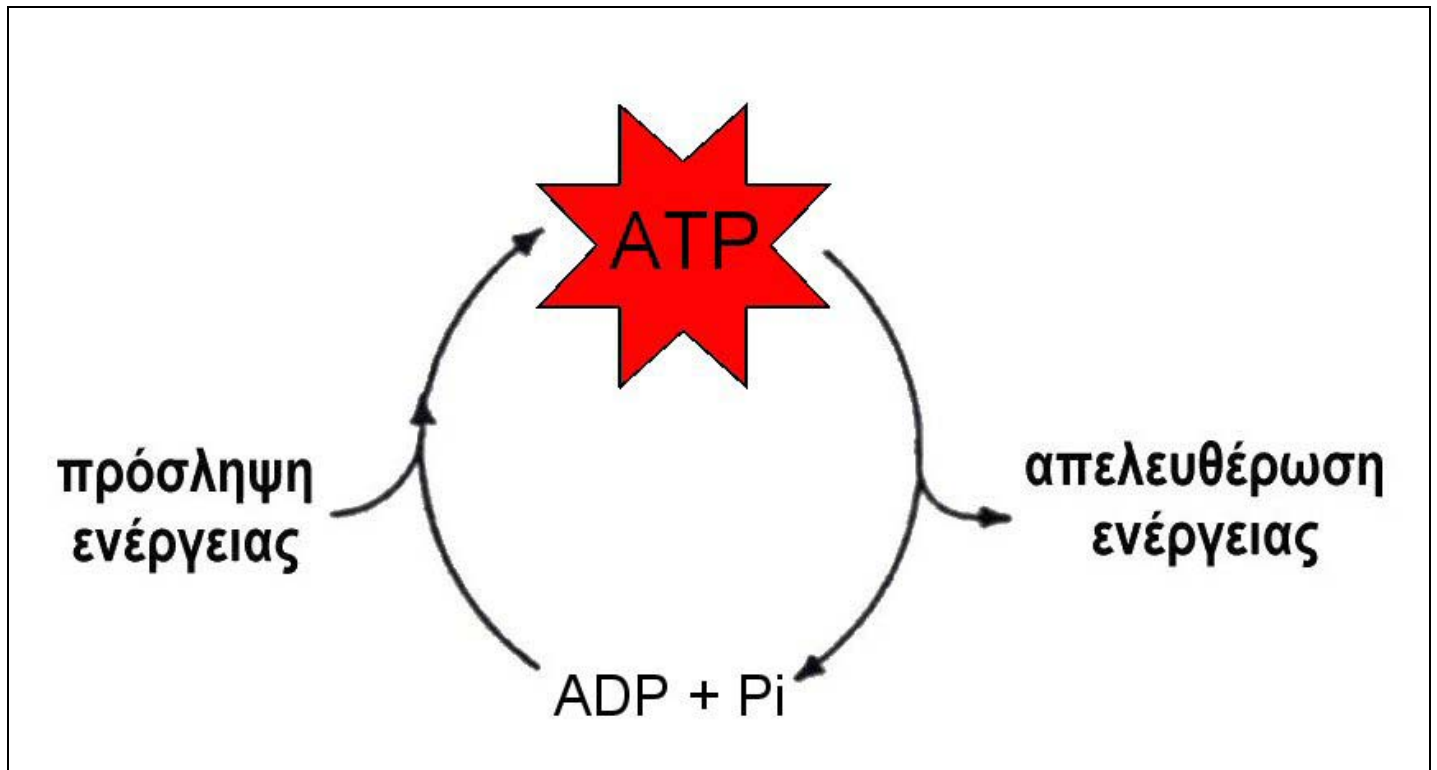
# **ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8**

## **Η ΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗ ΤΗΣ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ**

## 8.1 ΚΥΤΤΑΡΙΚΗ ΑΝΑΠΝΟΗ

Οι οργανισμοί για να επιβιώσουν χρειάζονται ενέργεια. Η κυτταρική αναπνοή είναι η διαδικασία μέσα από την οποία οι οργανισμοί εξασφαλίζουν την ενέργειά τους από τις οργανικές ουσίες των τροφών, δεσμεύοντας μέρος από αυτή σε μόρια ATP.

Οι ουσίες που διασπώνται για απελευθέρωση ενέργειας ονομάζονται **αναπνευστικά υποστρώματα**.



*Εικόνα 8.1. Δημιουργία και διάσπαση της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP)*

Υπάρχουν δύο διαδικασίες απελευθέρωσης ενέργειας στο κύτταρο:

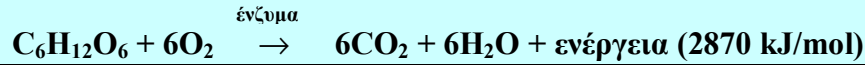
- **Αερόβια αναπνοή** (παρουσία οξυγόνου)
- **Αναερόβια αναπνοή** (απουσία οξυγόνου)

Πρώτη ύλη και για τις δύο διαδικασίες είναι η γλυκόζη η οποία γι' αυτό το λόγο ονομάζεται **βασικό αναπνευστικό υπόστρωμα**.

Και στις δύο διαδικασίες επιτυγχάνεται η σταδιακή απελευθέρωση ενέργειας που είναι εγκλωβισμένη στο μόριό της, μέσω μιας σειράς οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων. Οι αντιδράσεις αυτές συμβαίνουν όταν αφαιρούνται ηλεκτρόνια από ένα άτομο (οξείδωση) και μεταφέρονται σε άλλο άτομο (αναγωγή). Τα ηλεκτρόνια στις οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις συνήθως μεταφέρονται σε συνδυασμό με πρωτόνια ως άτομα υδρογόνου. Τα ηλεκτρόνια που διακινούνται σ' αυτές τις αντιδράσεις είναι ενεργοποιημένα (έχουν δεσμεύσει ενέργεια) και εξαναγκάζονται να ανέλθουν σε ανώτερες στιβάδες στα άτομα που έχουν αναχθεί. Σε πολλές περιπτώσεις η μεταφορά ενέργειας στα κύτταρα γίνεται μέσω οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων.

## 8.2 ΑΕΡΟΒΙΑ ΑΝΑΠΝΟΗ

Η αερόβια αναπνοή παριστάνεται περιληπτικά με τη γενική εξίσωση:



Η αερόβια αναπνοή διακρίνεται σε δύο φάσεις:

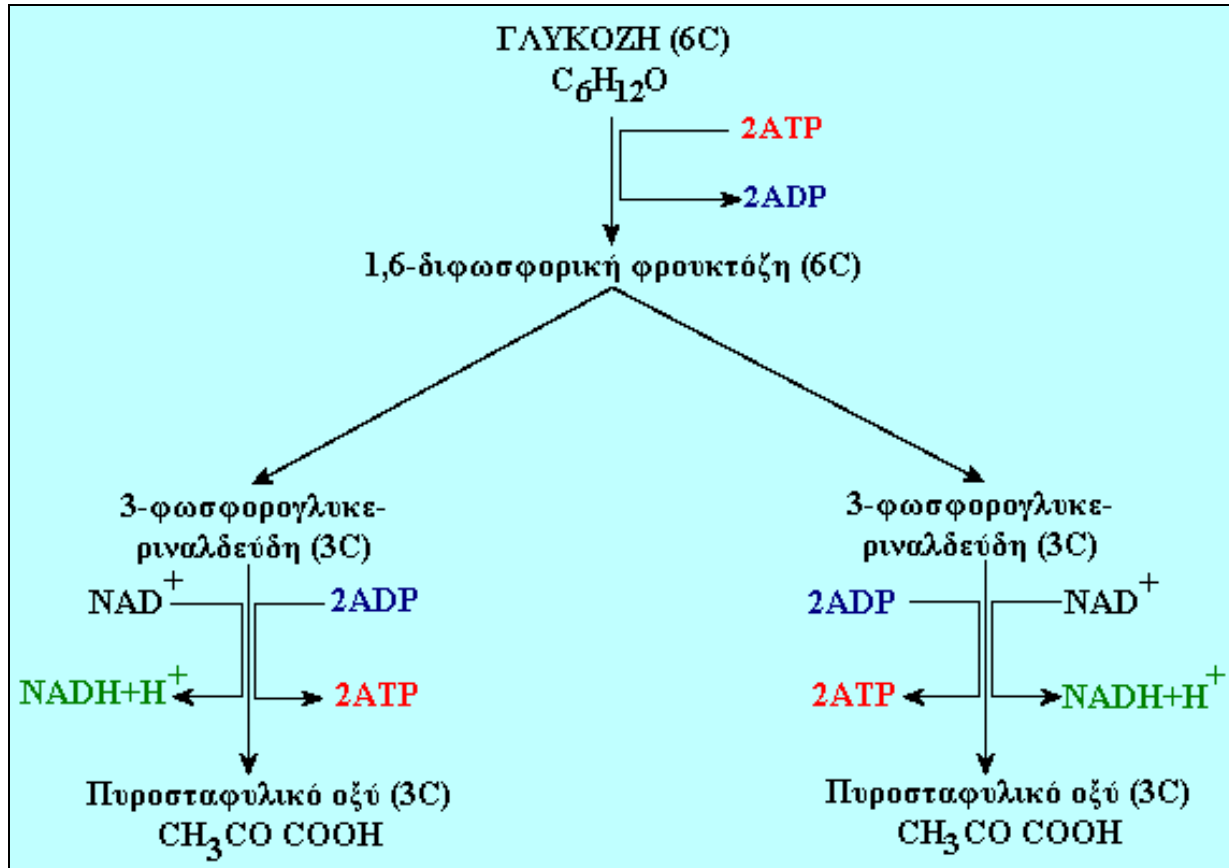
(i) την αναερόβια φάση (γλυκόλυση)

(ii) την αερόβια φάση

(i) Γλυκόλυση (αναερόβια φάση)

Η γλυκόλυση είναι μια γενική βιοχημική διαδικασία που γίνεται σ' όλα τα κύτταρα όλων των οργανισμών, από τους προκαρυωτικούς μέχρι τους ευκαρυωτικούς. Γίνεται στο κυτταρόπλασμα χωρίς να απαιτείται ειδικό ή εξειδικευμένο οργανίδιο. Αφού, η διαδικασία αυτή γίνεται χωρίς τη χρησιμοποίηση οξυγόνου, ονομάζεται **αναερόβια φάση**. Περιλαμβάνει μια σειρά αντιδράσεων, που οδηγούν στη διάσπαση ενός μορίου γλυκόζης σε δυο μόρια πυροσταφυλικού οξέος (σχ.2).

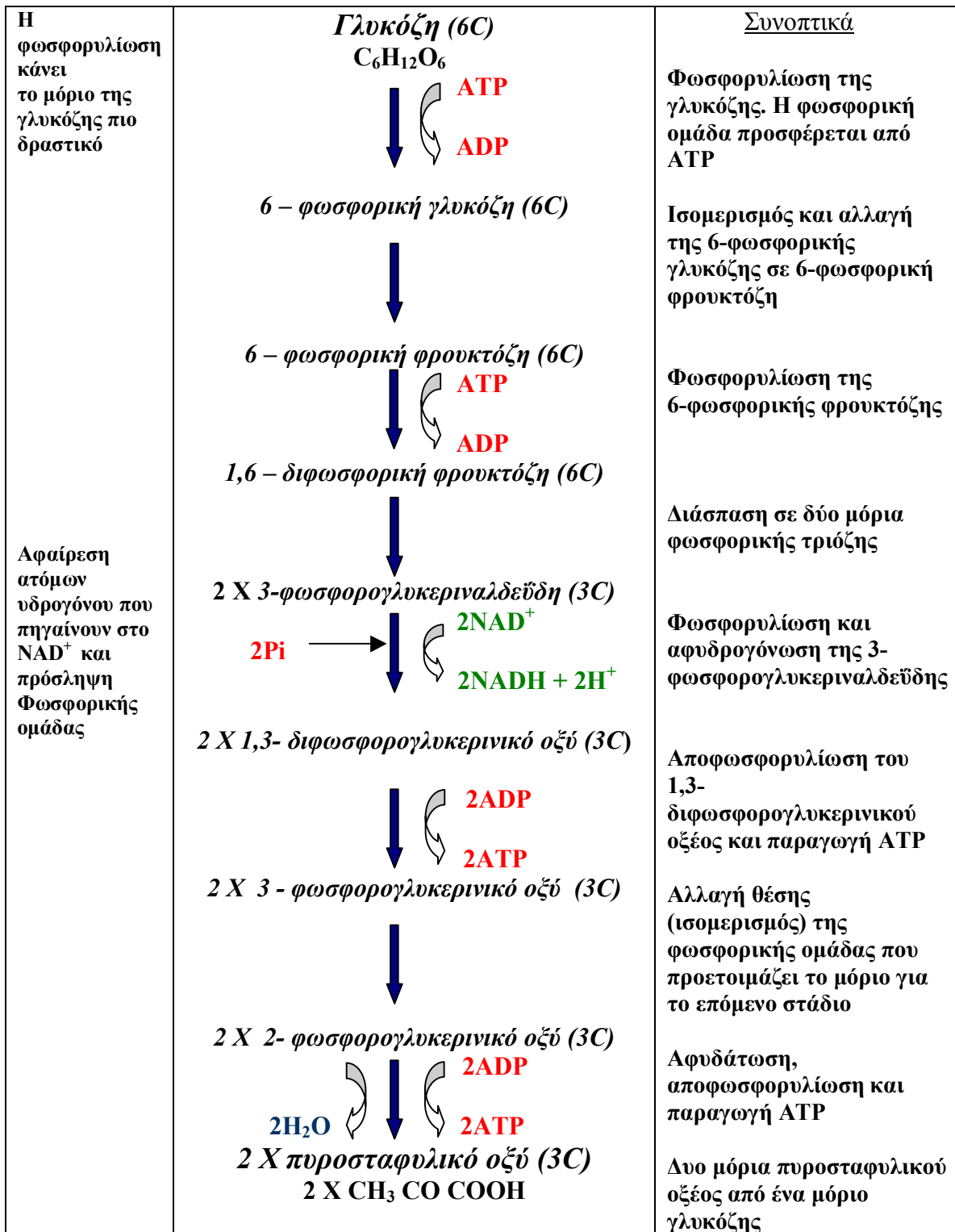
Για να καταστεί δυνατή η σταδιακή διάσπαση της γλυκόζης πρέπει το μόριό της να ενεργοποιηθεί. Αυτό γίνεται με τη φωσφορυλίωσή της με τη βοήθεια του ενζύμου **εξοκινάση**. Συγκρίνοντας το σχ. 3 με εκείνο της σκοτεινής φάσης της φωτοσύνθεσης συναντούμε πολλές όμοιες χημικές ουσίες αλλά σε αντίθετη κατεύθυνση. Περιληπτικά, η γλυκόλυση φαίνεται στην εικ. 8.2



Εικόνα 8.2. Η γλυκόλυση περιληπτικά

Η εικόνα 8.3 περιγράφει τη γλυκόλυση αναλυτικά.

### Γλυκόλυση



Εικόνα 8.3 Γλυκόλυση

Τα αποτελέσματα από τη γλυκόλυση ενός μορίου γλυκόζης είναι:

- Παραγωγή 4 μορίων ATP
- Κατανάλωση 2 μορίων ATP
- Σχηματισμός 2 μορίων NADH
- Παραγωγή 2 μορίων H<sub>2</sub>O
- Παραγωγή 2 μορίων πυροσταφυλικού οξέος (CH<sub>3</sub> CO COOH)

**Συμπέρασμα:** Το συνολικό ενεργειακό κέρδος από τη γλυκόλυση ενός μορίου γλυκόζης είναι:

**1. Άμεσο ενεργειακό κέρδος 2 μόρια ATP από υποστρωματική φωσφορυλίωση** (η φωσφορυλίωση πραγματοποιείται από ενδιάμεσα προϊόντα διαφόρων διαδικασιών, π.χ. στη Γλυκόλυση, στον Κύκλο του Krebs, καθώς αφαιρούνται φωσφορικές ομάδες των ενδιάμεσων προϊόντων, με τη βοήθεια ενζύμων).

**2. Έμμεσο ενεργειακό κέρδος 2 μόρια NADH, 2 μόρια CH<sub>3</sub> CO COOH**

Αφού από τη γλυκόλυση έχουμε καθαρό άμεσο ενεργειακό κέρδος 2 μόρια ATP, θα μπορούσε να υποθέσει κανείς ότι οι αερόβιοι οργανισμοί είναι δυνατό να διατηρηθούν στη ζωή έστω και με αυτό το μικρό ενεργειακό κέρδος, χωρίς να χρειάζονται οι άλλες διαδικασίες της αναπνοής. Αυτό όμως δε συμβαίνει, γιατί κατά τη γλυκόλυση δεσμεύεται το NAD<sup>+</sup>, που μετατρέπεται σε NADH και αν δεν οξειδωθεί και επιστρέψει στο κυτταρόπλασμα για να ξαναχρησιμοποιηθεί, θα σταματήσει και αυτή η διαδικασία της γλυκόλυσης.

**Γενική εξίσωση της γλυκόλυσης:**



Το κέρδος σε χημική ενέργεια από τη γλυκόλυση ενός μορίου γλυκόζης είναι 2 μόρια ATP (ή 2 mol ATP από 1 mol γλυκόζης). Κάθε mol ATP δίνει ενέργεια περίπου 30 KJ, επομένως το συνολικό κέρδος ανά mol γλυκόζης είναι 60 KJ περίπου, ποσοστό το οποίο αντιστοιχεί στο 2% περίπου, της ολικής ενέργειας που μπορεί να προέλθει από την αερόβια διάσπαση ενός μορίου γλυκόζης.

Το ολικό περιεχόμενο ενέργειας (χημικής και θερμικής) σε κάθε mol γλυκόζης είναι περίπου 2870 KJ. Επειδή η ενέργεια που αποδίδεται από τη γλυκόλυση είναι πολύ περιορισμένη, η διαδικασία παραγωγής ενέργειας στους ευκαρυωτικούς οργανισμούς μέσα από την εξέλιξη απόκτησε συνέχεια.

**(ii) Αερόβια φάση της αναπνοής**

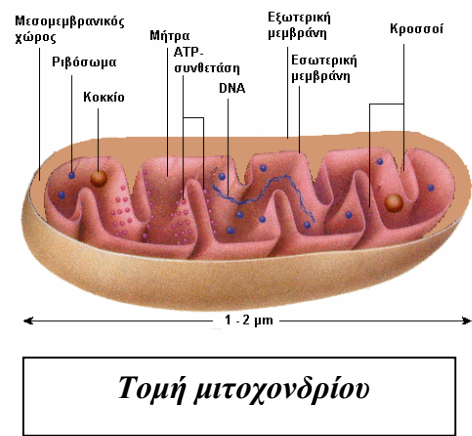
Η διαδικασία γίνεται σε εξειδικευμένα οργανίδια του κυτταροπλάσματος, τα μιτοχόνδρια (σχ. 4)

Η αερόβια φάση της αναπνοής περιλαμβάνει τα εξής στάδια:

**(α) Οξειδωτική αποκαρβοξυλίωση του πυροσταφυλικού οξέος**

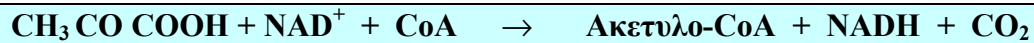
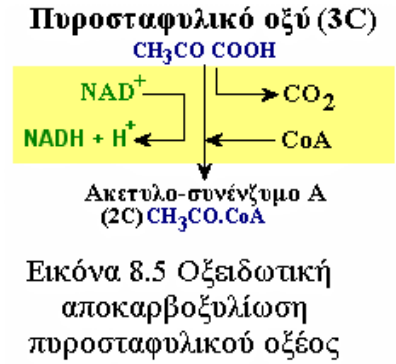
**(β) Κύκλος του κιτρικού οξέος (Κύκλος του Krebs)**

**(γ) Τελική οξείδωση - Αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων - Χημειώσμωση**



### α) Οξειδωτική αποκαρβοξυλίωση του πυροσταφυλικού οξέος

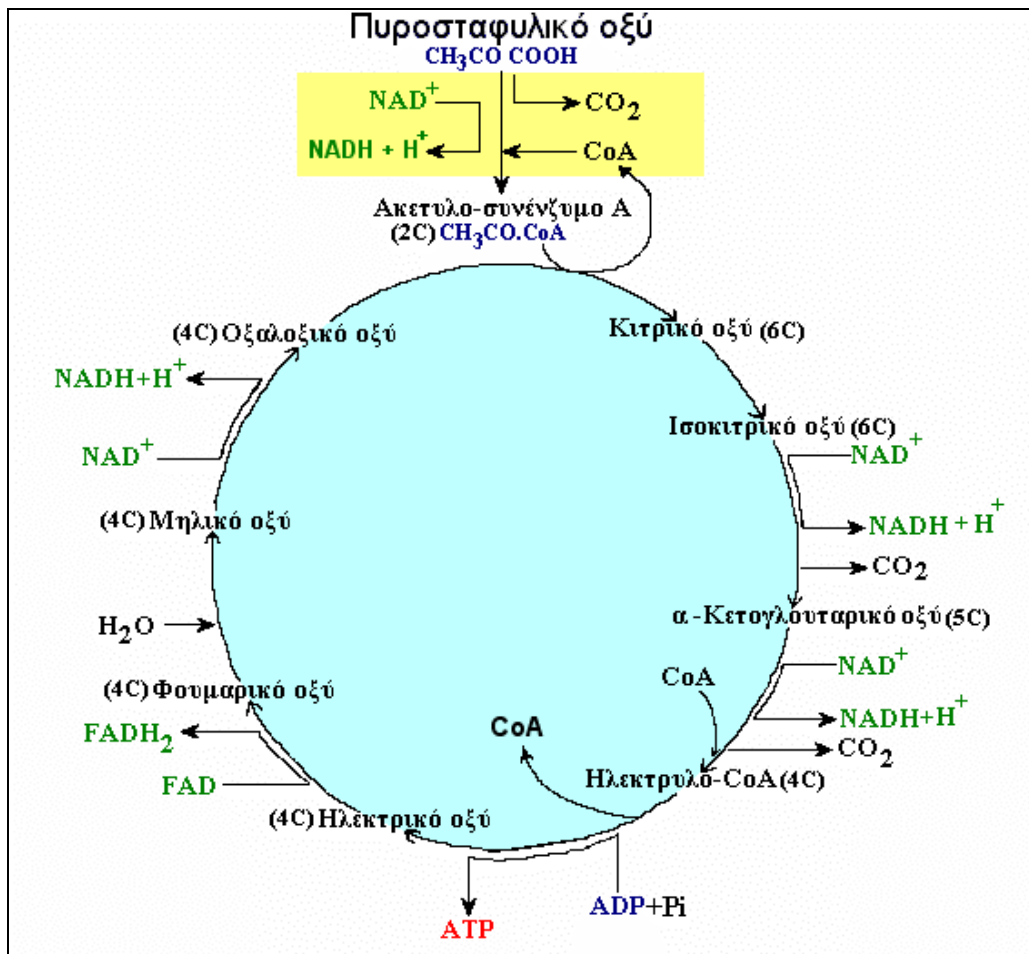
Το πυροσταφυλικό οξύ που σχηματίζεται από τη γλυκόλυση εισέρχεται στο μιτοχόνδριο. Με την είσοδό του αποκαρβοξυλιώνεται, δηλαδή αφαιρείται άνθρακας που απομακρύνεται ως  $\text{CO}_2$ . Τα υδρογόνα που αποβάλλονται από το πυροσταφυλικό οξύ δεσμεύονται από τον ειδικό μεταφορέα  $\text{NAD}^+$ , ο οποίος ανάγεται και μετατρέπεται σε  $\text{NADH}$ . Συγχρόνως, η ακετυλομάδα ( $\text{CH}_3\text{CO}-$ ) ενώνεται με ένα μοριακό μεταφορέα, το συνένζυμο Α ή  $\text{CoA}$ , προς σχηματισμό του ακετυλοσυνένζυμου Α (ακετυλο- $\text{CoA}$ ) κατά την εξίσωση:



### Συμπέρασμα

Στο στάδιο αυτό δεν υπάρχει άμεσο ενεργειακό κέρδος ενώ το έμμεσο ενεργειακό κέρδος είναι ένα μόριο  $\text{NADH}$  και ένα μόριο ακετυλο- $\text{CoA}$ , από κάθε μόριο πυροσταφυλικού οξέος.

### β) Οξείδωση του Ακετυλο- $\text{CoA}$ και ο κύκλος του Κιτρικού οξέος (Κύκλος του Krebs)



Εικόνα 8.6 Κύκλος του κιτρικού οξέος (Κύκλος του Krebs)

**Σημείωση:** Από κάθε στροφή του κύκλου παράγονται 3  $\text{NADH}$ , 1  $\text{ATP}$  (υποστρωματική φωσφορυλίωση) και 1  $\text{FADH}_2$ , και ελευθερώνονται 2 μόρια  $\text{CO}_2$

Από τη διάσπαση ενός μορίου γλυκόζης (μόριο με 6C) παράγονται 2 μόρια πυροσταφυλικού οξέος (μόρια με 3C) και από κάθε μόριο πυροσταφυλικού οξέος ένα μόριο ακετυλο – CoA (με 2C στην ακετυλική ρίζα).

Η οξείδωση του ακετυλο–CoA αρχίζει με την ένωσή του με ένα μόριο οξαλοξικού οξέος (4C). Έτσι προκύπτει το κιτρικό οξύ (6C). Ακολουθεί μια σειρά οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων και αποκαρβοξυλιώσεων που οδηγεί στο σχηματισμό και πάλιν του οξαλοξικού οξέος, οπότε ξαναρχίζει ο κύκλος.

***Η διαδικασία του κύκλου του Krebs (Εικ.8.6) γίνεται στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου (μήτρα) και περιλαμβάνει αποκαρβοξυλιώσεις, αφυδρογονώσεις, αποφωσφορυλιώσεις υποστρωμάτων κ.λ.π***

Σε μια από τις αντιδράσεις τα  $e^-$  δεν έχουν αρκετή ενέργεια να ανάξουν το  $NAD^+$ . Έτσι παραλαμβάνονται από διαφορετικό συνένζυμο, το FAD, που ανάγεται σε  $FADH_2$ .

**Το συνολικό ενεργειακό κέρδος από κάθε κύκλο του κιτρικού οξέος είναι:**

1. Άμεσο ενεργειακό κέρδος 1 μόριο ATP
2. Έμμεσο ενεργειακό κέρδος 3 μόρια NADH και 1 μόριο  $FADH_2$

Για κάθε μόριο γλυκόζης χρειάζονται 2 κύκλοι του Krebs άρα το κέρδος είναι διπλάσιο. Τελικά τα  $e^-$  τα οποία μεταφέρονται από τα NADH και  $FADH_2$  θα απελευθερωθούν για να λάβουν μέρος στην τελική οξείδωση.

***γ) Τελική οξείδωση (Αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων – χημειώσωση)***

Η διαδικασία αυτή γίνεται στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων καθώς και στο χώρο μεταξύ της εσωτερικής και εξωτερικής μεμβράνης (μεσομεμβρανικό χώρο) (Εικ. 8.7)

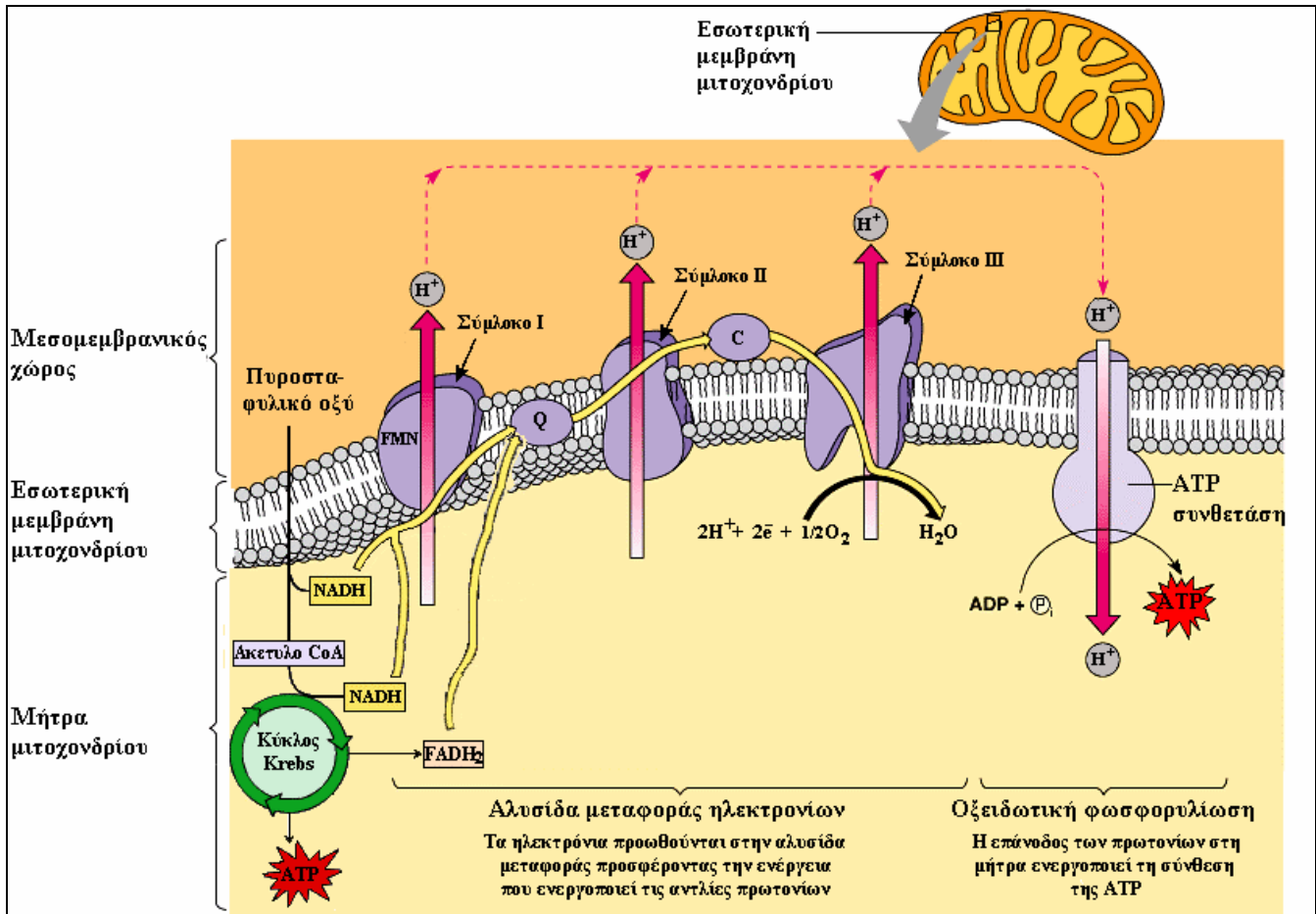
Στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων βρίσκονται μεταφορείς ηλεκτρονίων που μεταβιβάζουν ηλεκτρόνια από τα NADH και τα  $FADH_2$  στο οξυγόνο. Οι μεταφορείς αποτελούνται από 3 βασικά ενζυμικά σύμπλοκα που βρίσκονται εμφυτευμένα στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων. Το πρώτο σύμπλοκο ονομάζεται NADH-αφυδρογονάση που περιέχει την προσθετική ομάδα FMN. Τα ηλεκτρόνια μεταβιβάζονται πρώτα στην FMN και μετά σε μια χημική ένωση που ονομάζεται ουμπικινόνη που είναι ένας κινητός μεταφορέας που τα μεταφέρει σε ένα δεύτερο σύμπλοκο το οποίο περιέχει το κυτταρόχρωμα b. Έπειτα, τα ηλεκτρόνια παραλαμβάνονται από το κυτταρόχρωμα c, που είναι ένας δεύτερος κινητός μεταφορέας, και τελικά μεταφέρονται στο ενζυμικό σύμπλοκο III της κυτταροχρωμικής οξειδάσης που μεταξύ άλλων περιέχει το κυτταρόχρωμα a. Αυτή η σειρά από μεταφορείς ηλεκτρονίων και ενζυμικά σύμπλοκα ονομάζεται **αναπνευστική αλυσίδα** και επαναλαμβάνεται πολλές φορές κατά μήκος της εσωτερικής μεμβράνης.

Το NADH που βρίσκεται στη μήτρα του μιτοχονδρίου οξειδώνεται και χάνει το υδρογόνο του. Το υδρογόνο, ως γνωστό, αποτελείται από ένα πρωτόνιο και ένα ηλεκτρόνιο. Δύο ηλεκτρόνια (ένα από το υδρογόνο και το άλλο από το NAD) δεσμεύονται και μεταφέρονται από τους μεταφορείς στην **κυτταροχρωμική οξειδάση**. Όταν τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται από το ένα ενζυμικό σύμπλοκο στο άλλο, χάνουν ενέργεια η οποία χρησιμοποιείται από τα σύμπλοκα που λειτουργούν και ως αντλίες πρωτονίων και εξάγουν πρωτόνια από τη μήτρα στο μεσομεμβρανικό χώρο του μιτοχονδρίου. Τα πρωτόνια, λόγω της μεγάλης συγκέντρωσής τους στο μεσομεμβρανικό χώρο σε σχέση με το εσωτερικό του μιτοχονδρίου (μήτρα), επιστρέφουν παθητικά στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου μέσω του καναλιού της ATP-συνθετάσης που είναι μια άλλη πρωτεΐνη-ένζυμο της εσωτερικής μεμβράνης. Καθώς τα πρωτόνια

διέρχονται από το κανάλι, σχηματίζεται ATP, δηλαδή, διερχόμενα τα πρωτόνια από περιοχή υψηλής συγκέντρωσης σε περιοχή χαμηλής συγκέντρωσης, δίνουν την απαιτούμενη ενέργεια που χρειάζεται ένα μόριο ADP για να ενωθεί με φωσφορική ομάδα προς σχηματισμό ATP (οξειδωτική φωσφορυλίωση με χημειωσμοτικό μηχανισμό).

Το FADH<sub>2</sub> μεταφέρει λιγότερη ενέργεια και έτσι μπαίνει αργότερα στην αναπνευστική αλυσίδα.

Πρέπει να τονιστεί ότι τα ηλεκτρόνια που δίνονται από κάθε NADH του μιτοχονδρίου ενεργοποιούν τρεις αντλίες πρωτονίων, ενώ τα ηλεκτρόνια που δίνονται από κάθε FADH<sub>2</sub> ενεργοποιούν μόνο δύο αντλίες πρωτονίων. Έτσι από την οξειδωτική φωσφορυλίωση ενός NADH παράγονται 3ATP, ενώ από την οξειδωτική φωσφορυλίωση ενός FADH<sub>2</sub> παράγονται 2 ATP.

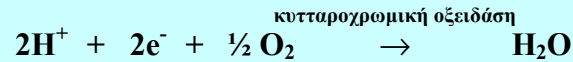


**Εικόνα 8.7 Τελική οξείδωση – Σύστημα μεταφοράς e<sup>-</sup> – χημειώσμοση**  
(Q=Ουμπικινόνη, C=Κυτταρόχρωμα c)

Να σημειωθεί ότι από τα 2NADH που λαμβάνονται από τη γλυκόλυση παράγονται μόνο 4 μόρια ATP, γιατί μέρος της ενέργειάς τους χρησιμεύει για να εισέλθουν τα ηλεκτρόνια που μεταφέρονται από το NADH στο μιτοχόνδριο.

Συγχρόνως τα ηλεκτρόνια, αφού καταλήξουν μέσω διάφορων μεταφορέων στην κυτταροχρωμική οξειδάση και αφού ήδη ενεργοποίησαν τις αντλίες πρωτονίων, επανέρχονται στην μήτρα του μιτοχονδρίου. Εκεί, αφού δεσμευτούν από το οξυγόνο που έτσι ενεργοποιείται και ενώνεται με ελεύθερα ιόντα υδρογόνου, σχηματίζεται νερό κατά την αντίδραση:





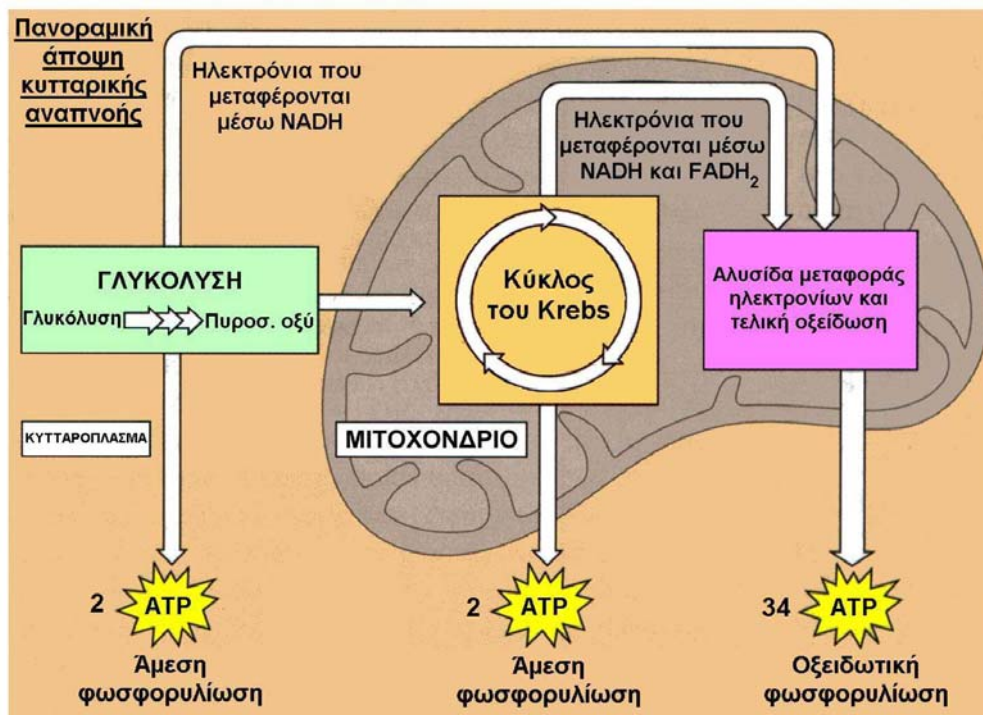
Δηλαδή τελικός δέκτης των ηλεκτρονίων είναι το οξυγόνο.

Έτσι κατά την τελική οξείδωση παράγεται ATP και νερό, ενώ ελευθερώνονται τα συνένζυμα  $\text{NAD}^+$  και FAD, για να ξαναχρησιμοποιηθούν στη γλυκόλυση, στην οξειδωτική αποκαρβοξυλίωση του πυροσταφυλικού οξέος και στον κύκλο του Krebs. Στην τελική οξείδωση παράγονται από οξειδωτική φωσφορυλίωση 32 ATP (Πίν. 8.1, Εικ. 8.8)

ΣΤΑΔΙΟ	NADH	ATP	ΕΙΔΟΣ ΦΩΣΦΟΡΥΛΙΩΣΗΣ
1 Γλυκόλυση		2ATP	Υποστρωματική φωσφορυλίωση
	$2\text{NADH} \rightarrow$	4ATP	Οξειδωτική φωσφορυλίωση
2 Οξειδωτική αποκαρβοξυλίωση (δύο μορίων πυροσταφυλικού οξέος)	$2\text{NADH} \rightarrow$	6ATP	Οξειδωτική φωσφορυλίωση
3 Κύκλος του Krebs (δύο κύκλοι για ένα μόριο γλυκόζης)		2ATP	Υποστρωματική φωσφορυλίωση
	$6\text{NADH} \rightarrow$	18ATP	Οξειδωτική φωσφορυλίωση
	$2\text{FADH}_2 \rightarrow$	4ATP	Οξειδωτική φωσφορυλίωση
<b>ΣΥΝΟΛΟ</b>		<b>36ATP</b>	

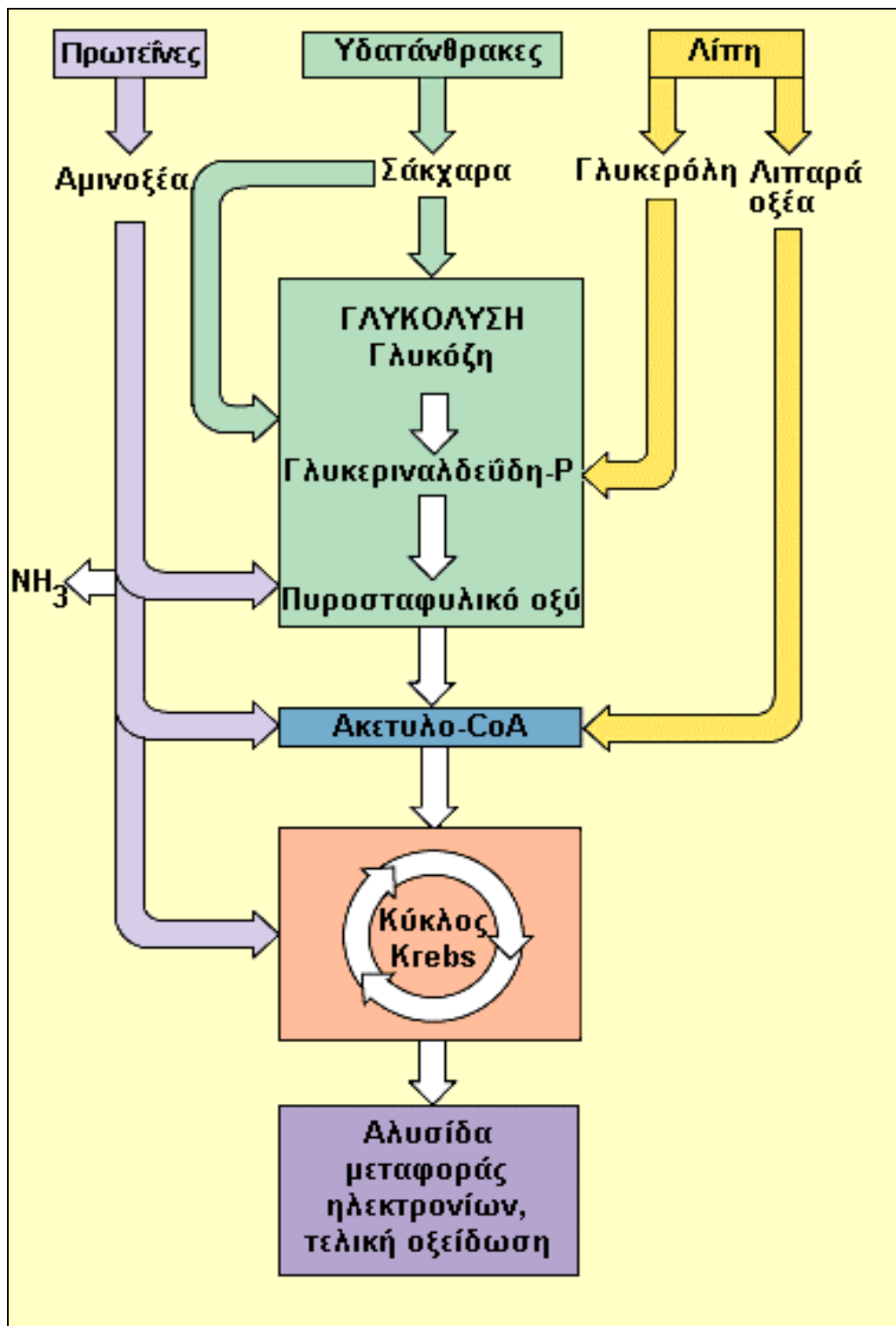
*Πίν. 8.1 Παραγωγή ενέργειας (ATP) από την πλήρη διάσπαση ενός μορίου γλυκόζης κατά την αερόβια αναπνοή*

Όπως αναφέρθηκε και προηγουμένως από την πλήρη διάσπαση ενός mol γλυκόζης αποδίδεται συνολική ενέργεια περίπου 2870 KJ. Τα 36 mol ATP εγκλείουν χημική ενέργεια περίπου 1080 KJ ποσοστό περίπου 38% της συνολικής ενέργειας. Το υπόλοιπο 62% της ενέργειας, δηλαδή 1790 KJ, ελευθερώνεται ως θερμότητα.



*Εικόνα 8.8 παραγωγή ATP κατά την αερόβια αναπνοή*

Εκτός από τη γλυκόζη υπάρχουν και άλλες ουσίες που μπορούν να προμηθεύσουν τους οργανισμούς με ενέργεια, όταν διασπαστούν, και να χρησιμοποιηθούν ως αναπνευστικά υποστρώματα. Οι ουσίες αυτές (π.χ. λιπαρές ουσίες, άλλοι υδατάνθρακες, αμινοξέα κ.ά) για να χρησιμοποιηθούν από τον οργανισμό μετατρέπονται πρώτα σε κάποιο από τα ενδιάμεσα προϊόντα της γλυκόλυσης ή της αποκαρβοξυλίωσης του πυροσταφυλικού οξέος ή του κύκλου του Krebs. (Εικ. 8.9).



Εικόνα 8.9 Διαφορετικές θρεπτικές ουσίες εισέρχονται στην αερόβια κυτταρική αναπνοή σε διαφορετικά σημεία

Στον πίνακα 8.2 παρουσιάζεται περιληπτικά η κυτταρική αναπνοή

Στάδιο	Περίληψη	Απαραίτητα υλικά για να αρχίσει	Προϊόντα
1. Γλυκόλυση στα κυτταρόπλασμα	Σειρά από δέκα περίπου αντιδράσεις κατά την οποία η γλυκόζη διασπάται προς πυροσταφυλικό οξύ με κέρδος δύο μορίων ATP. Υδρογόνα παραλαμβάνονται από ειδικούς μεταφορείς. Γίνεται αναερόβια	Γλυκόζη, ATP, NAD <sup>+</sup> , Pi	Πυροσταφυλικό οξύ, ATP, NADH, H <sub>2</sub> O
2. Σχηματισμός του ακετυλο-CoA (στα μιτοχόνδρια)	Το πυροσταφυλικό οξύ διασπάται και το συνένζυμο Α παίρνει την ακετυλική ρίζα για να σχηματίσει ακετυλο-CoA. Υδρογόνα παραλαμβάνονται από ειδικούς μεταφορείς. Ελευθερώνεται CO <sub>2</sub>	Πυροσταφυλικό οξύ, συνένζυμο Α, NAD <sup>+</sup>	Ακετυλο-CoA, CO <sub>2</sub> , NADH
3. Κύκλος Krebs (στα μιτοχόνδρια)	Σειρά αντιδράσεων κατά την οποία η καρβοξυλομάδα οξειδώνεται προς CO <sub>2</sub> . Υδρογόνα παραλαμβάνονται από ειδικούς μεταφορείς.	Ακετυλο-CoA, H <sub>2</sub> O, οξαλοξικό οξύ, NAD <sup>+</sup> , FAD	CO <sub>2</sub> , NADH, FADH <sub>2</sub> , ATP
4. Μεταφορά ηλεκτρονίων και χημειώσμωση (στα μιτοχόνδρια)	Αλυσίδα μορίων μεταφοράς ηλεκτρονίων διοχετεύουν τα ηλεκτρόνια από το ένα μόριο στο άλλο απελευθερώνοντας ενέργεια που χρησιμοποιείται για να δημιουργηθεί συγκέντρωση πρωτονίων (H <sup>+</sup> ). ATP σχηματίζεται καθώς τα H <sup>+</sup> διαχέονται προς περιοχές μικρότερης συγκέντρωσης. Το οξυγόνο είναι ο τελικός αποδέκτης των ηλεκτρονίων.	NADH, FADH <sub>2</sub> , οξυγόνο, Pi	ATP, H <sub>2</sub> O, NAD <sup>+</sup> , FAD

**Πίνακας 8.2 Περιληπτικά η κυτταρική αναπνοή**

Στον πίνακα 8.3 γίνεται σύγκριση φωτοσύνθεσης και αερόβιας αναπνοής.

		<b>Φωτοσύνθεση</b>	<b>Αερόβια αναπνοή</b>
1	Τύπος διεργασίας	Αναβολική	Καταβολική
2	Πρώτες ύλες	CO <sub>2</sub> και H <sub>2</sub> O	C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> και O <sub>2</sub>
3	Τελικά προϊόντα	C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> , O <sub>2</sub> και H <sub>2</sub> O	CO <sub>2</sub> και H <sub>2</sub> O
4	Γίνεται σε ...	Κύτταρα που περιέχουν χλωροφύλλη	Κάθε ευκαρυωτικό οργανισμό
5	Οργανίδια	Χλωροπλάστες	Μιτοχόνδρια
6	Παραγωγή ATP	Με φωτοφωσφορυλίωση (χημειωσμοτική διαδικασία)	Με υποστρωματικού επιπέδου φωσφορυλίωση και με οξειδωτική φωσφορυλίωση (χημειωσμοτική διαδικασία)
7	Μεταφορείς ηλεκτρονίων	NADP <sup>+</sup> που ανάγεται σε NADPH + H <sup>+</sup>	NAD <sup>+</sup> που ανάγεται σε NADH + H <sup>+</sup>
8	Θέση της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων	Μεμβράνες των θυλακοειδών στα κοκκία των χλωροπλάστων	FAD <sup>+</sup> που ανάγεται σε FADH <sub>2</sub> Εσωτερική μεμβράνη (κροσσοί) μιτοχονδρίου
9	Πηγή ηλεκτρονίων των αλυσίδων μεταφοράς ηλεκτρονίων	Στη μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση το νερό (με φωτόλυση δίνει ηλεκτρόνια, πρωτόνια και οξυγόνο). Στην κυκλική φωτοφωσφορυλίωση ηλεκτρόνια που προέρχονται από τον ιονισμό της χλωροφύλλης P700.	Άμεση πηγή το NADH και FADH <sub>2</sub> Έμμεση πηγή η γλυκόζη ή άλλος υδατάνθρακας ή άλλη οργανική ουσία (πρωτεΐνες, λιπίδια)
10	Τελικός αποδέκτης ηλεκτρονίων στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων	Στη μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση το NADP <sup>+</sup> που ανάγεται σε NADPH + H <sup>+</sup> . Στην κυκλική φωτοφωσφορυλίωση η χλωροφύλλη P700.	Το οξυγόνο (O <sub>2</sub> ) ανάγεται σε H <sub>2</sub> O
11	Γίνεται ...	Μόνο στο φως	Συνεχώς (ημέρα και νύκτα)
12	Η μάζα ...	Αυξάνεται	Μειώνεται

**Πίνακας 8. 3. Σύγκριση φωτοσύνθεσης και αερόβιας αναπνοής**

### 8.3 ΑΝΑΕΡΟΒΙΑ ΑΝΑΠΝΟΗ - ΖΥΜΩΣΕΙΣ

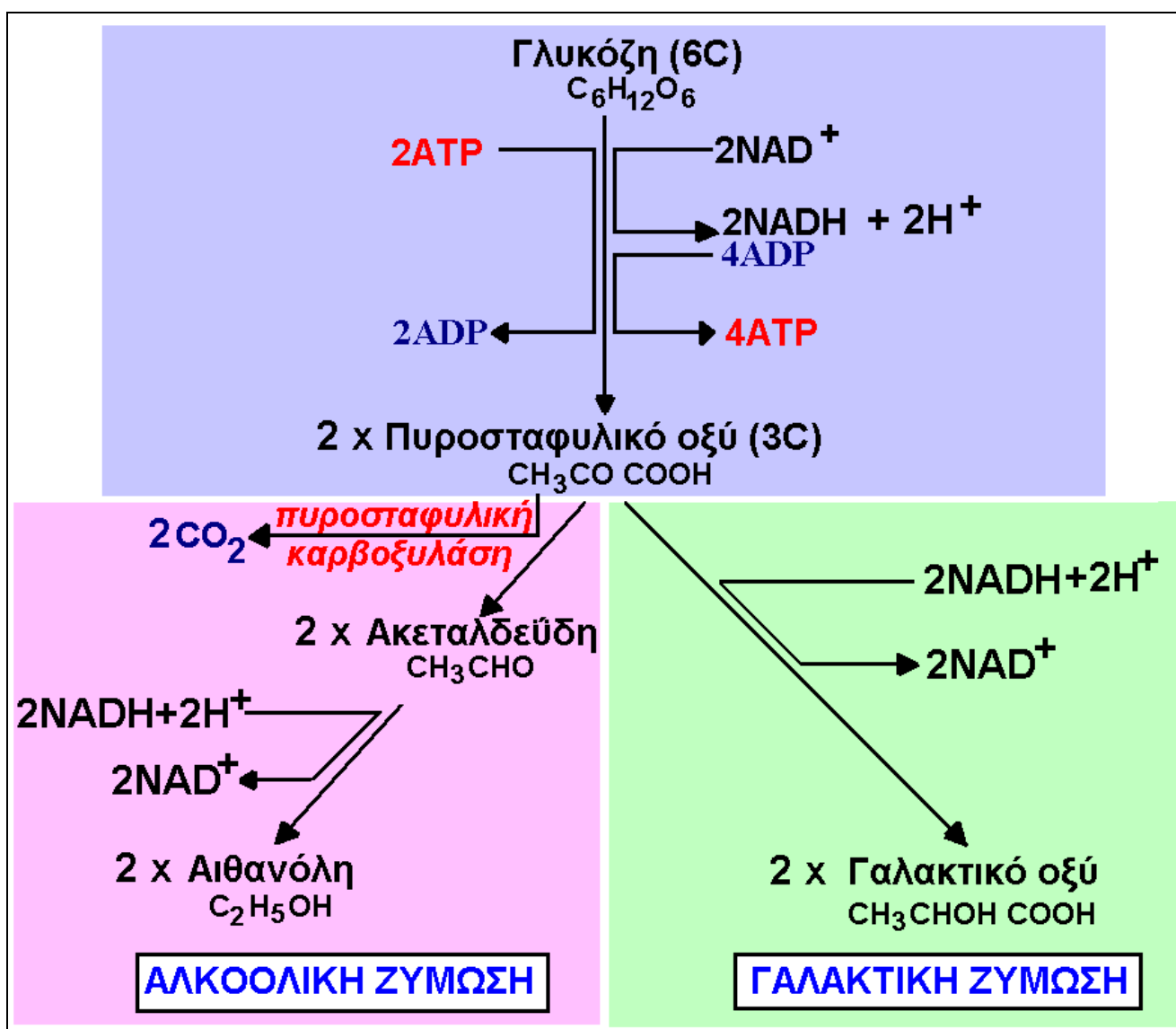
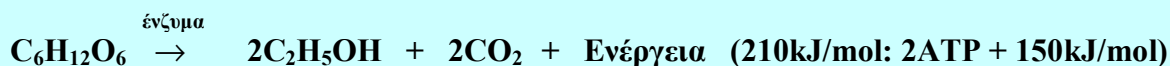
Ορισμένα βακτήρια, μύκητες και μερικά φύκη χρησιμοποιούν άλλη διαδικασία απελευθέρωσης ενέργειας στο κύτταρο, τη **ζύμωση**. Η διαδικασία αυτή δεν έχει ως τελικό δέκτη ηλεκτρονίων το οξυγόνο αλλά κάποια οργανική ουσία. Το οξυγόνο επομένως, δεν είναι απαραίτητο και γι' αυτό η διαδικασία γίνεται αναερόβια. Οι ζυμώσεις δηλαδή είναι αναερόβιες βιοχημικές οδοί που δεν περιλαμβάνουν σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων.

Η συνολική ποσότητα της ATP που παράγεται κατά τις ζυμώσεις είναι αποτέλεσμα της φωσφορυλίωσης υποστρωματικού επιπέδου κατά τη γλυκόλυση (συνολικό κέρδος 2 μόρια ATP ανά μόριο γλυκόζης), τελικό προϊόν της οποίας είναι το πυροσταφυλικό οξύ. Αυτό όμως δεν μπορεί να συμβεί αν δεν υπάρχει στο κύτταρο ικανοποιητική ποσότητα NAD<sup>+</sup>. Αν ολόκληρη η διαθέσιμη ποσότητα NAD<sup>+</sup> αναχθεί σε NADH, τότε η γλυκόλυση σταματά. Στις ζυμώσεις για να επιλυθεί το πρόβλημα, τα μόρια NADH δίνουν τα υδρογόνα τους σε οργανικά μόρια, αφού δεν υπάρχει οξυγόνο και έτσι ξαναδημιουργείται το NAD<sup>+</sup> για να συνεχιστεί η γλυκόλυση. Οι ζυμώσεις διακρίνονται σε διάφορα είδη ανάλογα με το τελικό προϊόν που παράγεται (συνήθως αιθανόλη και γαλακτικό οξύ). Τα τελικά αυτά προϊόντα είναι τοξικά για τα κύτταρα και αποβάλλονται ως απόβλητα ή μεταποιούνται.

- Αλκοολική ζύμωση

Ορισμένοι μύκητες διαθέτουν, ως ευκαρυωτικοί οργανισμοί, μιτοχόνδρια και μπορούν να κάνουν αερόβια αναπνοή. Αν όμως δεν υπάρχει διαθέσιμη ποσότητα οξυγόνου, τότε προχωρούν προς αλκοολική ζύμωση. Διαθέτουν το ένζυμο *πυροσταφυλική καρβοξυλάση*, που καταλύει την αντίδραση μεταξύ πυροσταφυλικού οξέος και  $H^+$ , αφαιρώντας  $CO_2$  και δίνοντας ως προϊόν την ακεταλδεΐδη (αιθανάλη). Το NADH που παράχθηκε από τη γλυκόλυση δίνει το υδρογόνο του στην ακεταλδεΐδη ανάγοντάς την σε αιθανόλη.

*Γενική αντίδραση της αλκοολικής ζύμωσης:*



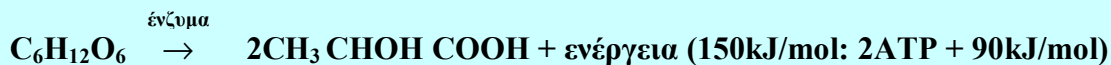
Εικόνα 8.10 Αλκοολική και γαλακτική ζύμωση

Ο άνθρωπος χρησιμοποιεί την αλκοολική ζύμωση για να κατασκευάζει ψωμί, αλκοολούχα ποτά (μπύρα, κρασί κ.ά.)

- Γαλακτική ζύμωση

Άλλες ομάδες βακτηρίων και μυκήτων ακολουθούν άλλη βιοχημική οδό, τη γαλακτική ζύμωση. Σ' αυτήν το NADH που παράγεται από τη γλυκόλυση μεταφέρει το υδρογόνο του απευθείας στο πυροσταφυλικό οξύ και το ανάγει σε γαλακτικό οξύ.

Γενική αντίδραση της γαλακτικής ζύμωσης:

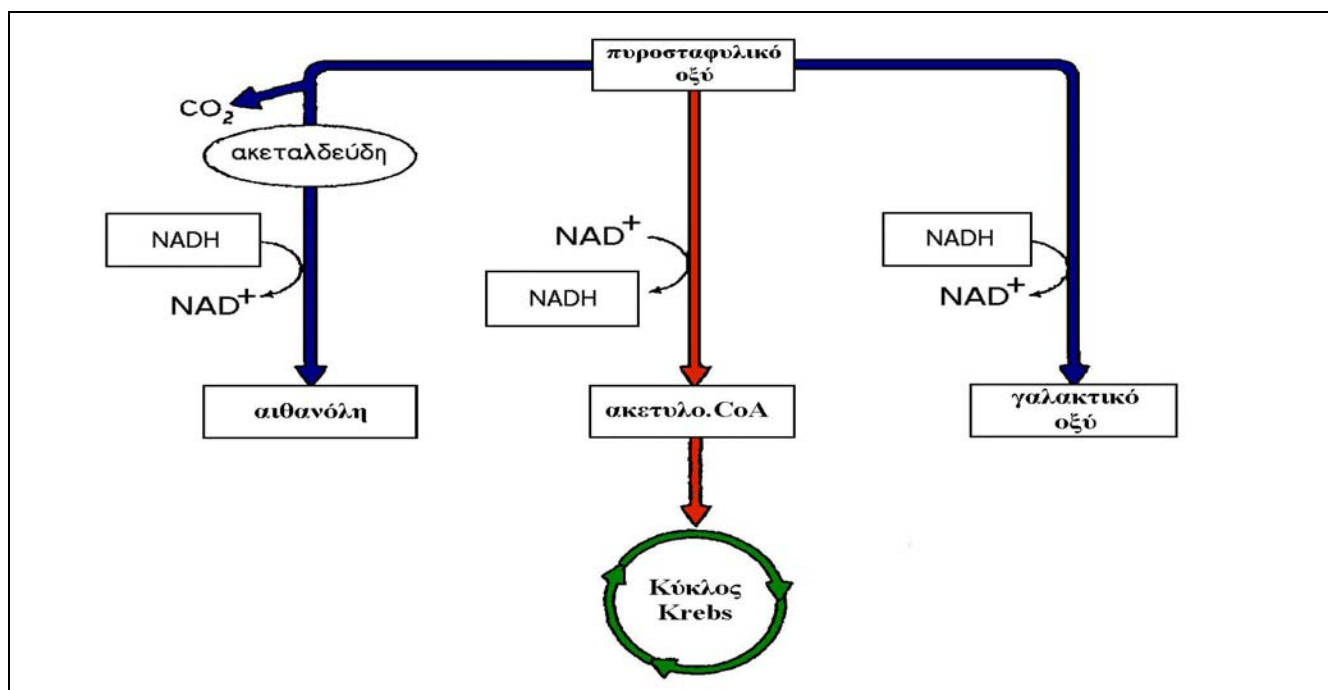


Ο άνθρωπος εκμεταλλεύεται τη γαλακτική ζύμωση για να κατασκευάζει διάφορα γαλακτοκομικά προϊόντα (γιαούρτι, τυριά κ.ά).

Πρέπει να σημειωθεί ότι γαλακτική ζύμωση γίνεται και σε ζωικά κύτταρα, όταν το διαθέσιμο οξυγόνο είναι λιγότερο από τις ανάγκες τους, π.χ. κατά τη διάρκεια έντονης μυϊκής προσπάθειας. Έτσι, ποσότητα του πυροσταφυλικού οξέος, αφού δεν μπορεί να διασπαστεί αερόβια λόγω έλλειψης οξυγόνου, μετατρέπεται αναερόβια σε γαλακτικό οξύ, γιατί διαφορετικά θα είχαμε μεγάλη αύξηση  $\text{CH}_3\text{COCOOH}$  και έλλειψη  $\text{NAD}^+$  αφού δε θα μπορούσε να συνεχιστεί η αερόβια αναπνοή, με αποτέλεσμα να σταματούσε η γλυκόλυση.

Επειδή στον οργανισμό παράγεται γαλακτικό οξύ, το οποίο είναι τοξικό (καματογόνο ουσία) πρέπει να αποβληθεί.

Τελικά το 80% περίπου του γαλακτικού οξέος μεταφέρεται με το αίμα στο συκώτι, όπου μετατρέπεται σε γλυκόζη (γλυκονογένεση) και τελικά σε γλυκογόνο, ενώ το 20% περίπου μετατρέπεται σε  $\text{CO}_2$  και  $\text{H}_2\text{O}$ , αφού μπει στον κύκλο του Krebs (ένα μικρό μέρος αποβάλλεται με τα ούρα).



Εικόνα 8.11 Οι τρεις πιο γνωστές πορείες της κυτταρικής αναπνοής από το πυροσταφυλικό οξύ

Επειδή το 20% περίπου του γαλακτικού οξέος μπαίνει στον κύκλο του Krebs, πέραν του οξυγόνου που απαιτείται για την οξείδωση της γλυκόζης, ο οργανισμός μας χρειάζεται περισσότερο οξυγόνο για τη διάσπαση του. Αυτός είναι ο λόγος που συνεχίζουμε να αναπνέουμε βαθιά μετά από έντονη μυϊκή προσπάθεια, ώστε να εξασφαλίσουμε την επιπλέον ποσότητα που χρειαζόμαστε.

Τα ένζυμα που καταλύουν μια ομάδα αντιδράσεων βρίσκονται συγκεντρωμένα σε ορισμένα μέρη του κυττάρου, για να διευκολύνονται οι αντιδράσεις π.χ. τα ένζυμα της φωτοσύνθεσης βρίσκονται στους χλωροπλάστες.

Το  $\text{NADP}^+$  και το  $\text{NAD}^+$  είναι παρόμοια συνένζυμα μεταφοράς ατόμων υδρογόνου (πρωτονίων και ηλεκτρονίων), τα οποία διαφέρουν μόνο κατά μια απλή φωσφορική ομάδα. Το  $\text{NADP}^+$  συνήθως συνεργάζεται με ένζυμα που σχετίζονται με αναβολικές βιοχημικές οδούς, όπως η φωτοσύνθεση και βρίσκεται στους χλωροπλάστες, ενώ το  $\text{NAD}^+$  με ένζυμα που σχετίζονται με καταβολικές βιοχημικές οδούς, όπως η κυτταρική αναπνοή, και βρίσκεται στα μιτοχόνδρια και στο κυτταρόπλασμα.

Οι οργανισμοί που εξασφαλίζουν την ενέργεια τους μόνο με τις ζυμώσεις δεν έχουν ενεργειακό πρόβλημα, γιατί στις ζυμώσεις δεκαπλασιάζεται ο ρυθμός με τον οποίο γίνεται η γλυκόλυση συγκριτικά με τα κύτταρα όπου γίνεται αερόβια αναπνοή.

Στις ζυμώσεις τελικός δέκτης υδρογόνου είναι οργανικές ουσίες. Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις αναερόβιας αναπνοής κατά τις οποίες δέκτης του υδρογόνου είναι ανόργανη ουσία εκτός του ελεύθερου οξυγόνου.

Μερικά βακτήρια όπως τα απονιτροτικά ή τα θειοβακτήρια, που ζουν σε αναερόβιες συνθήκες, έχουν την ικανότητα να απελευθερώνουν ενέργεια από οργανικές ουσίες, χρησιμοποιώντας ως δέκτη του υδρογόνου το οξυγόνο ανοργάνων ουσιών, π.χ. νιτρικών ή νιτροδών αλάτων ή θειούχων ενώσεων.



Το υδρογόνο στις πιο πάνω αντιδράσεις προέρχεται από αφυδρογόνωση του  $\text{NADH}$ .

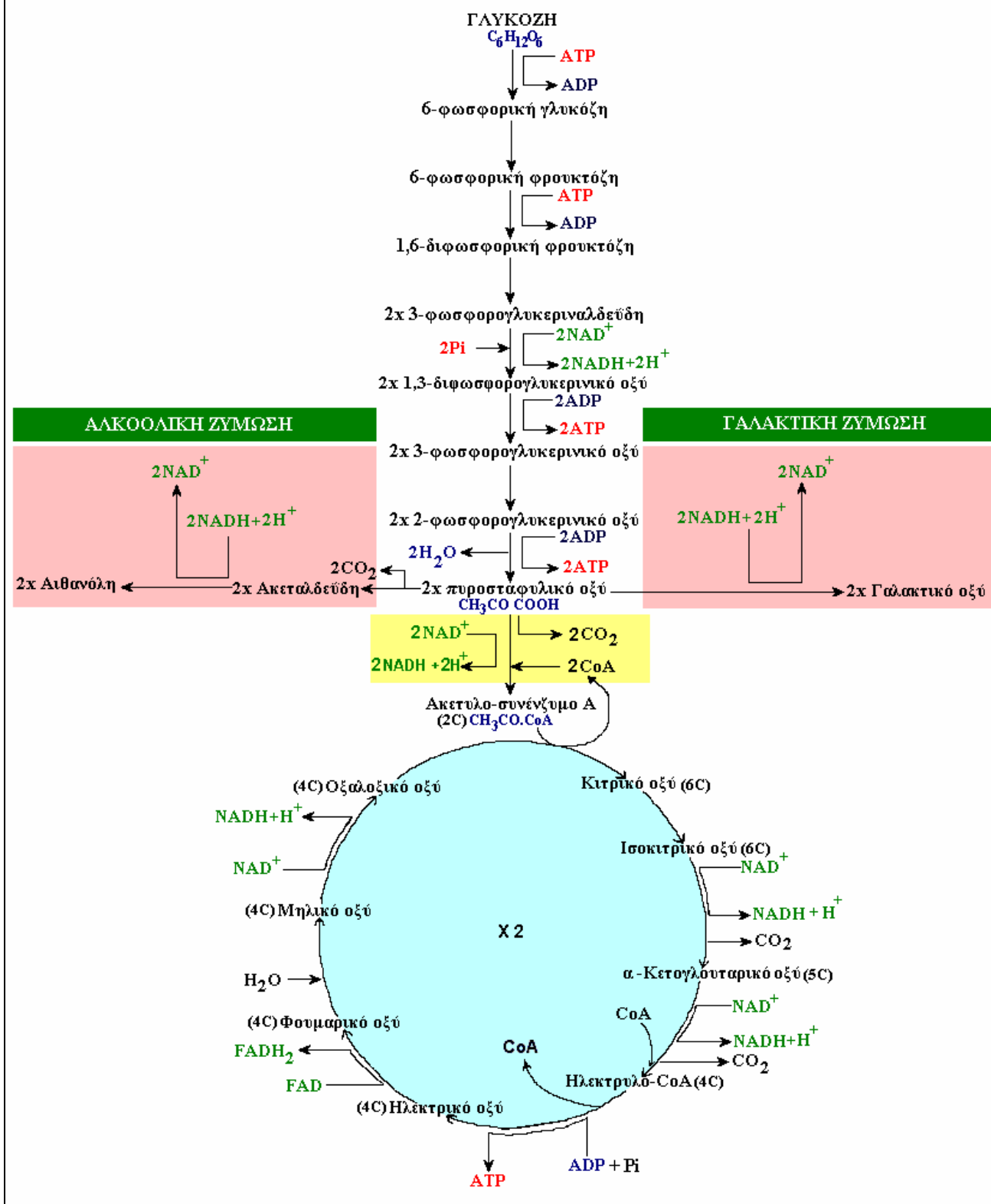
.....

Στην επόμενη σελίδα, σχηματική περίληψη της  
Γλυκόλυσης-Αποκαρβοξυλίωσης του πυροσταφυλικού οξέος-Κύκλου Krebs

.....



**Εικόνα 8.12**  
**Hans Adolf Krebs**  
(1900 - 1981)

**ΓΛΥΚΟΛΥΣΗ - ΑΠΟΚΑΡΒΟΞΥΛΙΩΣΗ ΠΥΡΟΣΤΑΦΥΛΙΚΟΥ ΟΞΕΟΣ - ΚΥΚΛΟΣ KREBS**


Εικόνα 8.13

Περίληψη της Γλυκόλυσης-Αποκαρβοξυλίωσης του Πυροσταφυλικού οξέος-Κύκλου Krebs