

ΑΡΧΕΣ ΤΟΥ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟΥ ΜΕΤΑΒΟΛΙΣΜΟΥ

Κεφάλαιο 6

Μεταβολισμός

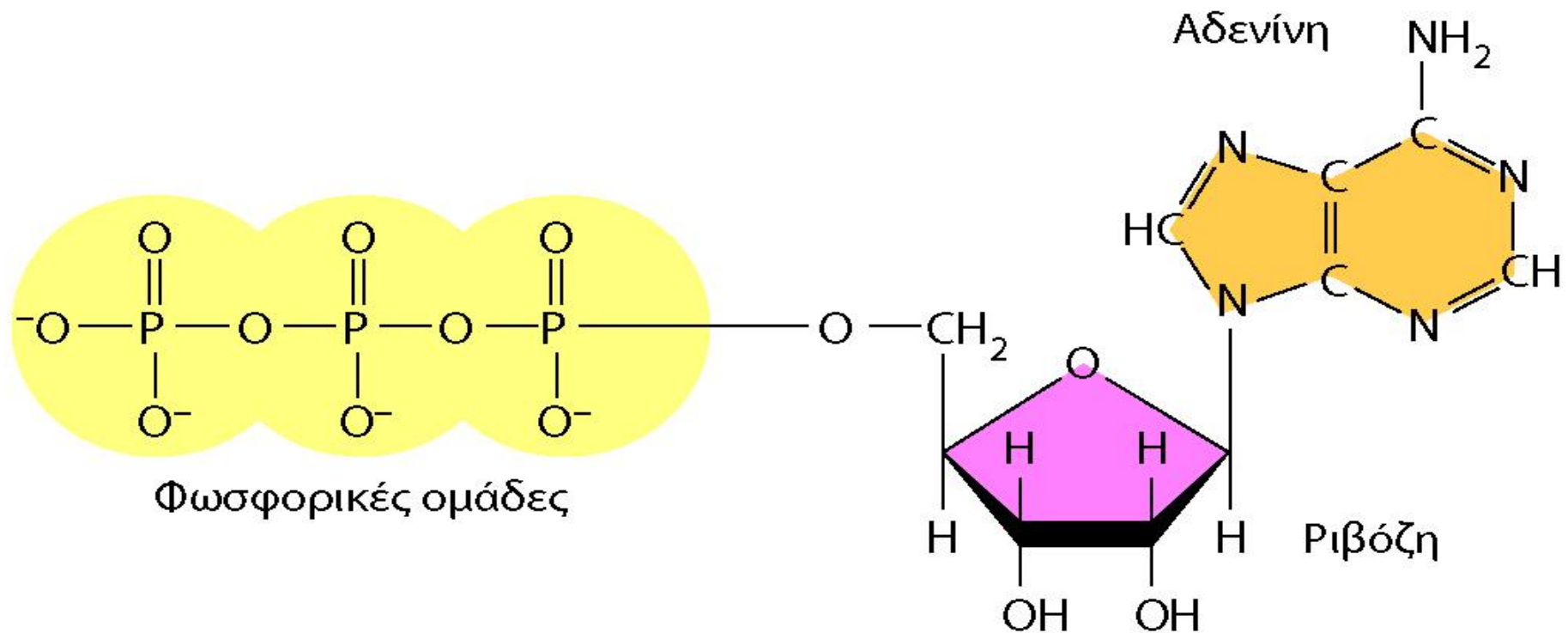
ΚΑΤΑΒΟΛΙΣΜΟΣ

- ▣ Αποικοδόμηση (διάσπαση) πολύπλοκων μορίων σε απλούστερες ενώσεις πχ στην κυτταρική αναπνοή η διάσπαση της γλυκόζης σε CO_2 και H_2O
- ▣ Η ενέργεια που απελευθερώνεται χρησιμοποιείται για την σύνθεση ATP

ΑΝΑΒΟΛΙΣΜΟΣ

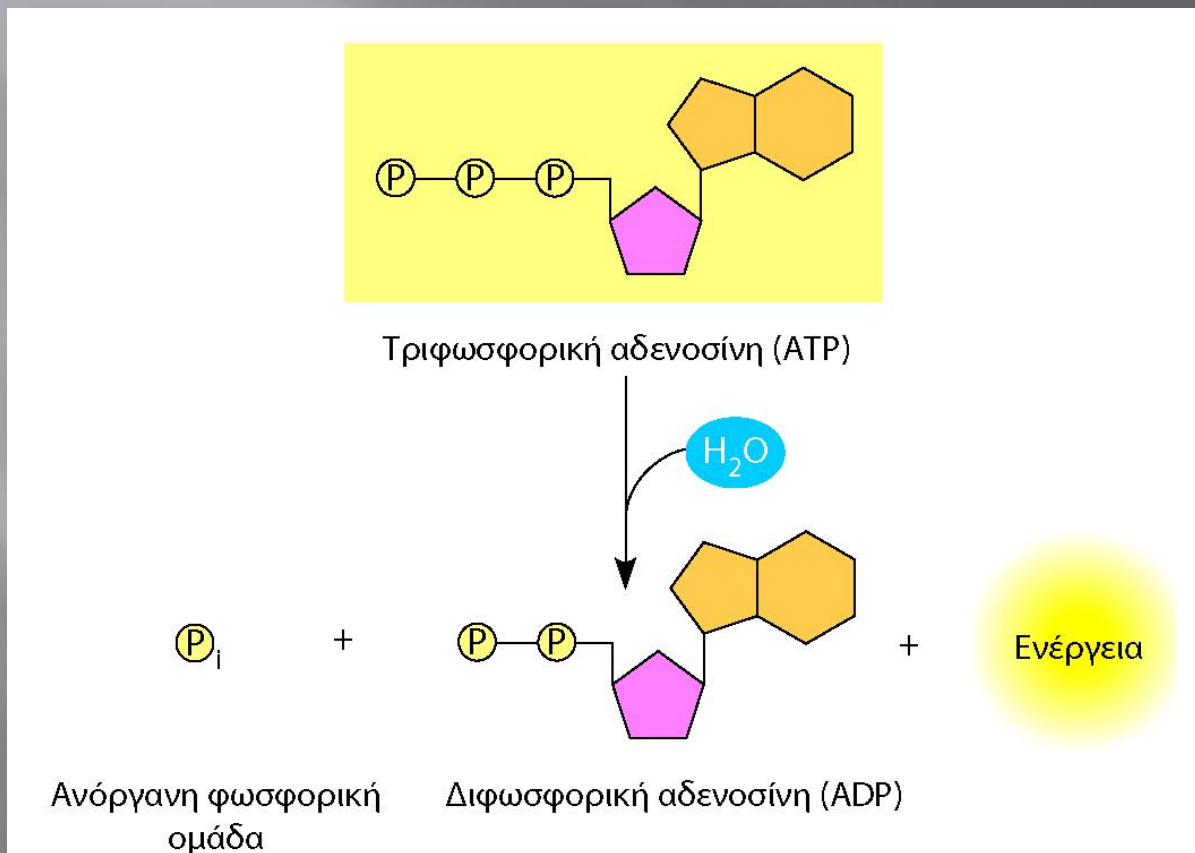
- ▣ Βιοσύνθεση πολύπλοκων μορίων από απλούστερες ενώσεις με την κατανάλωση ενέργειας (πχ σύνθεση πρωτεϊνών από αμινοξέα)
- ▣ Η ενέργεια προέρχεται από την υδρόλυση ATP

ΑΤΡ: ΤΟ ΜΕΣΟ ΠΟΥ ΜΕΤΑΦΕΡΕΤΑΙ Η ΕΝΕΡΓΕΙΑ ΣΤΑ ΚΥΤΤΑΡΑ



▲ **Εικόνα 8.8** Η δομή της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP). Στις κυτταρικές συνθήκες, οι περισσότερες υδροξυλομάδες των φωσφορικών ομάδων είναι ιοντισμένες (—O^-).

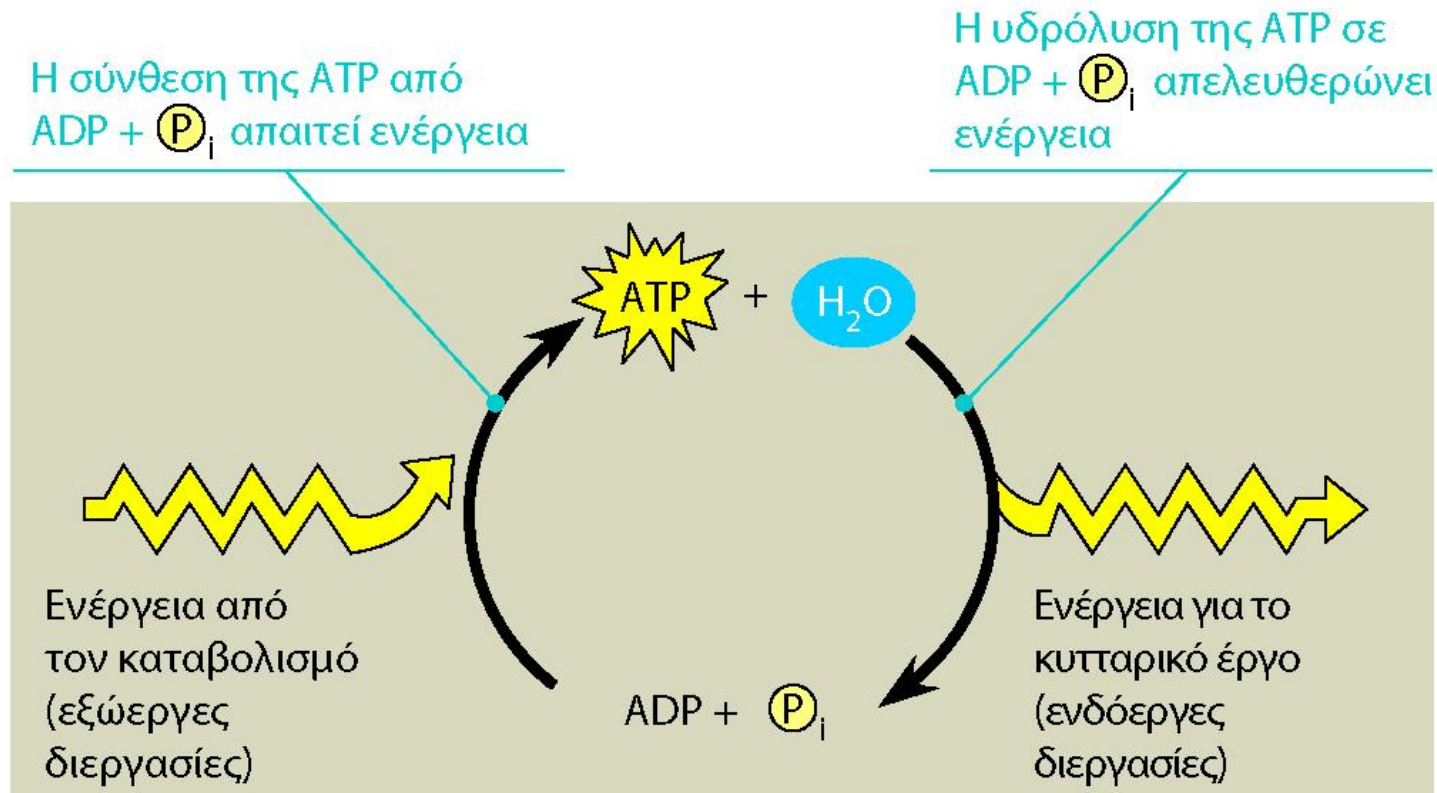
Η υδρόλυση της ATP (σε ADP και μία φωσφορική ομάδα) απελευθερώνει ενέργεια που χρησιμοποιείται στις αναβολικές αντιδράσεις



▲ **Εικόνα 8.9 Η υδρόλυση της ATP.** Η αντίδραση της ATP με νερό παράγει ανόργανα φωσφορικά ιόντα (P_i) και ADP, με παράλληλη απελευθέρωση ενέργειας.

Ο κύκλος της ATP (σύνθεση και υδρόλυση)

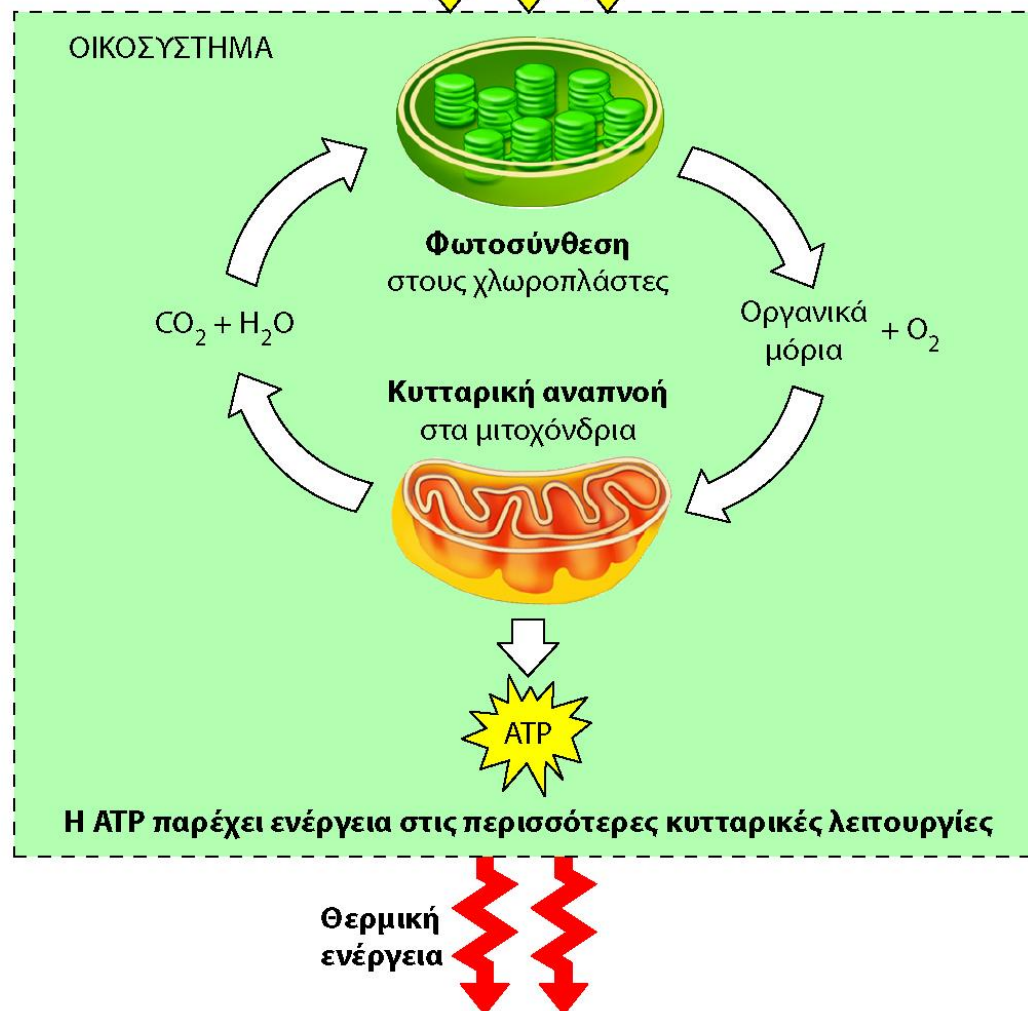
CAMPBELL – REECE, ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΟΜΟΣ Ι, ΠΕΚ 2010



▲ **Εικόνα 8.12 Ο κύκλος της ATP.** Η ενέργεια που απελευθερώνεται από τις αντιδράσεις διάσπασης (καταβολισμό) του κυττάρου χρησιμοποιείται για τη φωσφορυλίωση της ADP, αναγεννώντας με τον τρόπο αυτό την ATP. Η χημική δυναμική ενέργεια που αποθηκεύεται στην ATP τροφοδοτεί ενεργειακά το μεγαλύτερο μέρος του κυτταρικού έργου.

Ροή ενέργειας
και ανακύκλωση
χημικών ουσιών
στα
οικοσυστήματα

Η ATP παρέχει
ενέργεια στις
περισσότερες
κυτταρικές
λειτουργίες



▲ **Εικόνα 9.2** Ροή ενέργειας και ανακύκλωση χημικών ουσιών στα οικοσυστήματα. Η ενέργεια εισρέει στα οικοσυστήματα υπό τη μορφή ηλιακού φωτός και τελικά εκρέει με τη μορφή της θερμότητας, ενώ τα απαραίτητα για τη ζωή χημικά στοιχεία ανακυκλώνονται.

Κυτταρική αναπνοή

- ▣ Αποικοδόμηση πολύπλοκων οργανικών μορίων (πλούσιων σε χημική ενέργεια, πχ σακχάρων, ή άλλων ενώσεων που υπάρχουν στις τροφές) σε απλούστερα τελικά προϊόντα (με την βοήθεια ενζύμων) .
- ▣ Από την διάσπαση των ενώσεων αυτών απελευθερώνεται ενέργεια που χρησιμοποιείται για την παραγωγή ΑΤΡ
- ▣ Είναι ένα σύνολο από αντιδράσεις οξειδοαναγωγής (αλυσίδα αντιδράσεων όπου τα ηλεκτρόνια ή ιόντα Η αποσπώνται από μία ένωση και προστίθενται σε μία άλλη)
- ▣ Στο τέλος της αλυσίδας τα ηλεκτρόνια θα ανάγουν ένα τελικό δέκτη που μπορεί να είναι το οξυγόνο ή κάποιο ενδιάμεσο προϊόν μεταβολισμού

- ▣ Αερόβια αναπνοή (καταναλώνεται οξυγόνο): οι περισσότεροι ευκαρυωτικοί και πολλοί προκαρυωτικοί οργανισμοί
- ▣ Αναερόβια αναπνοή (χωρίς την κατανάλωση οξυγόνου)

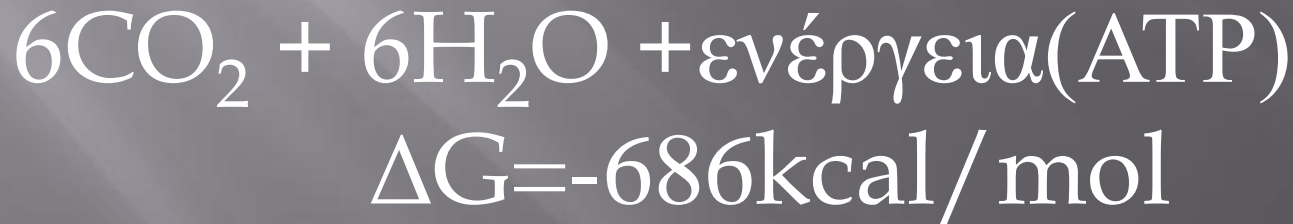
Αερόβια κυτταρική αναπνοή

- ▣ Η αερόβια κυτταρική αναπνοή αποτελείται από μία σειρά συνεχόμενων οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων (οξειδώσεις δηλ απόσπαση ιόντων H (ή ηλεκτρονίων) από ένα οργανικό μόριο (πχ γλυκόζη) και αναγωγές δηλ προσθήκη ιόντων H (ή ηλεκτρονίων) σε ένα μόριο.
- ▣ Το υπόστρωμα (πχ γλυκόζη) υφίσταται πλήρη οξείδωση.
- ▣ Τελικός δέκτης ηλεκτρονίων είναι το οξυγόνο του αέρα (αερόβια αναπνοή)

Αερόβια Κυτταρική αναπνοή: η κυριότερη καταβολική οδός



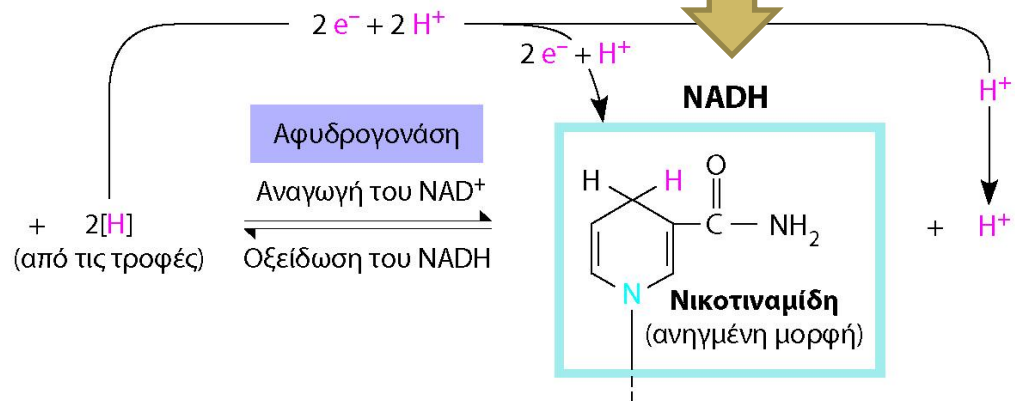
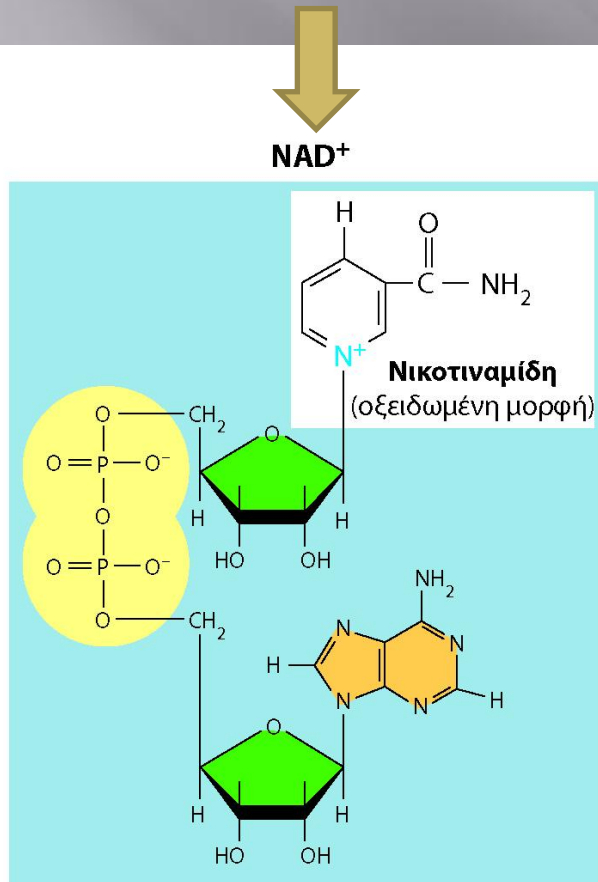
με πολλές ενδιάμεσες
βιοχημικές αντιδράσεις
οξειδοαναγωγής και αλυσίδα
μεταφοράς ηλεκτρονίων



Συνένζυμο NAD⁺: το όχημα μεταφοράς ηλεκτρονίων στις αντιδράσεις οξειδοαναγωγής της κυτταρικής αναπνοής (τα e⁻ συνοδεύονται από πρωτόνια δηλ. άτομα H⁺)

οξειδωμένη μορφή NAD⁺

αναγμένη μορφή NADH



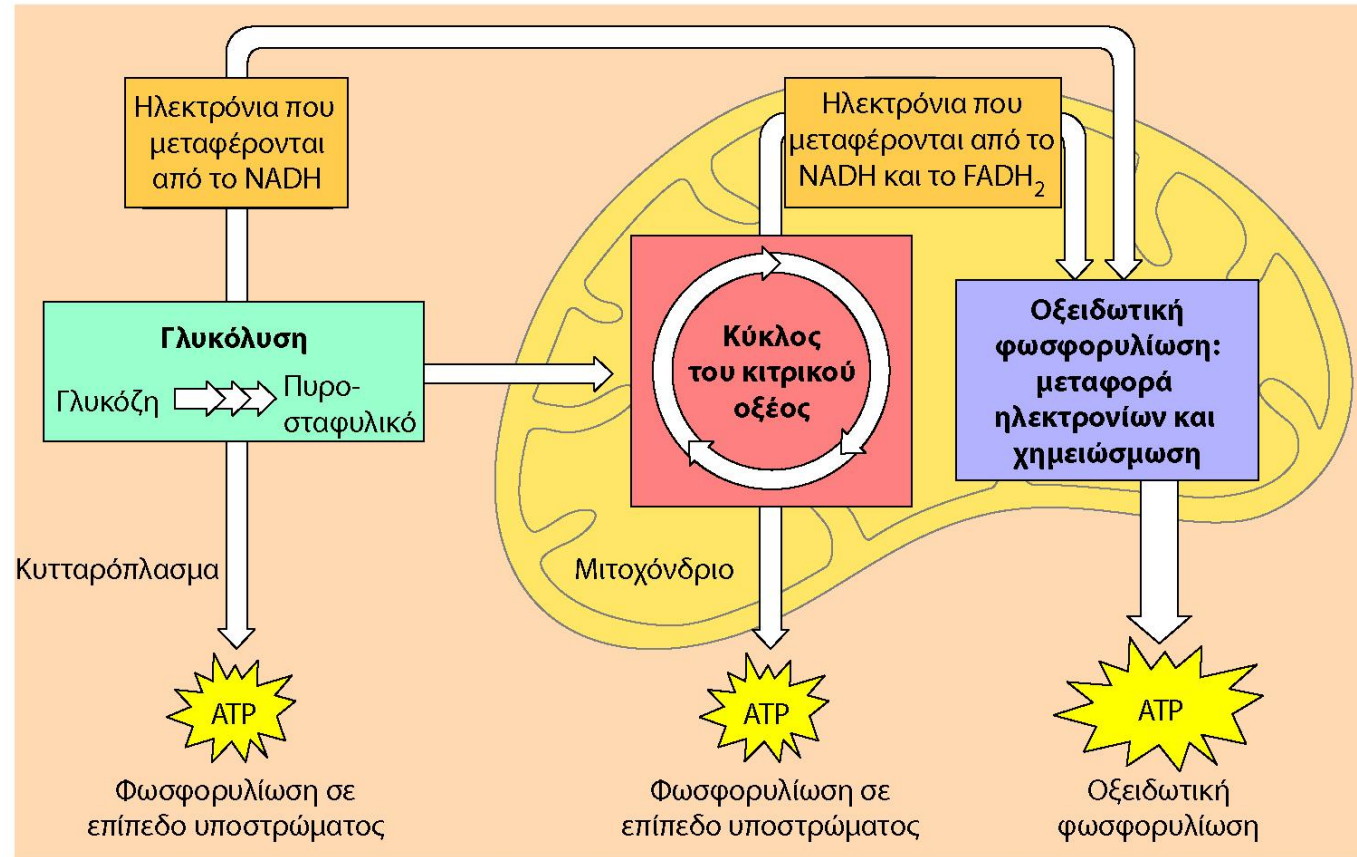
▲ **Εικόνα 9.4** Το NAD⁺ ως όχημα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η δομή του NAD⁺ περιγράφεται από την πλήρη ονομασία του, που είναι διουκλεοτίδιο νικοτιναμίδης-αδενίνης. Το μόριο του NAD⁺ αποτελείται από δύο νουκλεοτίδια τα οποία συνδέονται μεταξύ τους με τις φωσφορικές ομάδες τους (κίτρινο χρώμα). (Η νικοτιναμίδη είναι μια αζωτούχος βάση, αλλά δεν συμμετέχει στο DNA ή το RNA.) Με τη μεσολάβηση ενός ενζύμου, μεταφέρονται 2 ηλεκτρόνια και 1 πρωτόνιο από ένα οργανικό μόριο των τροφών στο NAD⁺, προκαλώντας την αναγωγή του σε NADH. Το δεύτερο πρωτόνιο (H⁺) απελευθερώνεται. Τα περισσότερα από τα ηλεκτρόνια που απομακρύνονται από τα μόρια των τροφών μεταφέρονται αρχικά στο NAD⁺.

Αναγέννηση του συνένζυμου NAD⁺

- ▣ Είναι απαραίτητο να «αναγεννάται» συνεχώς το συνένζυμο, δηλαδή από την ανηγμένη μορφή NADH να μετατρέπεται στην οξειδωμένη του μορφή NAD⁺ προκειμένου να μεταφέρει τα H των τροφών κατά την οξείδωσή τους.

3 στάδια κυτταρικής αναπνοής

► **Εικόνα 9.6** Επισκόπηση της **κυτταρικής αναπνοής**. Με τη γλυκόλυση, κάθε μόριο γλυκόζης διασπάται σε δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος. Στα ευκαρυωτικά κύτταρα, που παρουσιάζονται εδώ, το πυροσταφυλικό εισέρχεται στο μιτοχόνδριο, όπου οξειδώνεται προς CO_2 , μέσω του κύκλου του κιτρικού οξέος. Το NADH και ένας παρόμοιος μεταφορέας ηλεκτρονίων, το συνένζυμο FADH_2 , μεταφέρουν τα ηλεκτρόνια που προέρχονται από τη γλυκόζη σε αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων. (Στους προκαρυώτες, η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων βρίσκεται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη.) Με την οξειδωτική φωσφορυλίωση, οι αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων μετατρέπουν τη χημική ενέργεια σε μια μορφή που μπορεί στη συνέχεια να χρησιμοποιηθεί για τη σύνθεση ATP , μέσω ενός μηχανισμού που ονομάζεται χημειώσμωση.



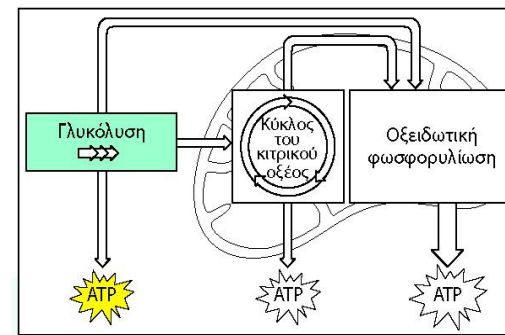
Παραγωγή ATP μέσω φωσφορυλίωσης

- ▣ Οξειδωτική φωσφορυλίωση: παράγει το 90% του ATP. Τροφοδοτείται ενεργειακά από τις οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η φωσφορική ομάδα που προστίθεται στο ADP προέρχεται από ανόργανο φώσφορο
- ▣ Φωσφορυλίωση σε επίπεδο υποστρώματος: φωσφορική ομάδα προέρχεται από κάποια οργανική ένωση

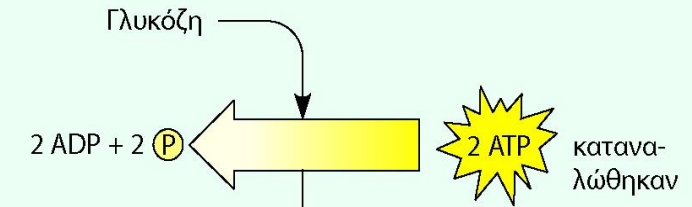
1^ο μεταβολικό στάδιο:

ΓΛΥΚΟΛΥΣΗ

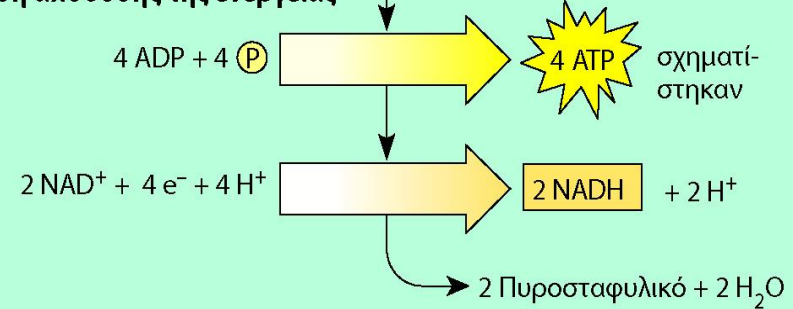
- ▣ Περιλαμβάνει 10 βήματα
- ▣ Συμβαίνει στο κυτταρόπλασμα
- ▣ Γίνεται και απουσία οξυγόνου
- ▣ Η γλυκόζη οξειδώνεται σε 2 μόρια πυροσταφυλικού
- ▣ Παράγονται 2 μόρια ATP
- ▣ Παράγονται 2 NADH



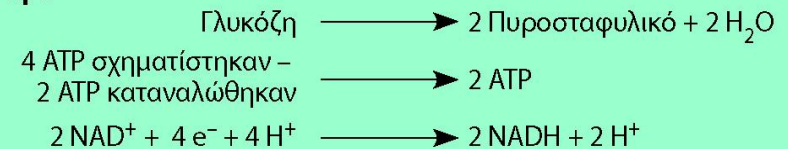
Φάση επένδυσης σε ενέργεια



Φάση απόδοσης της ενέργειας

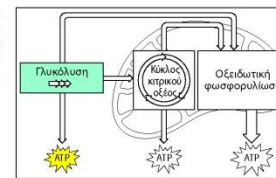


Καθαρά

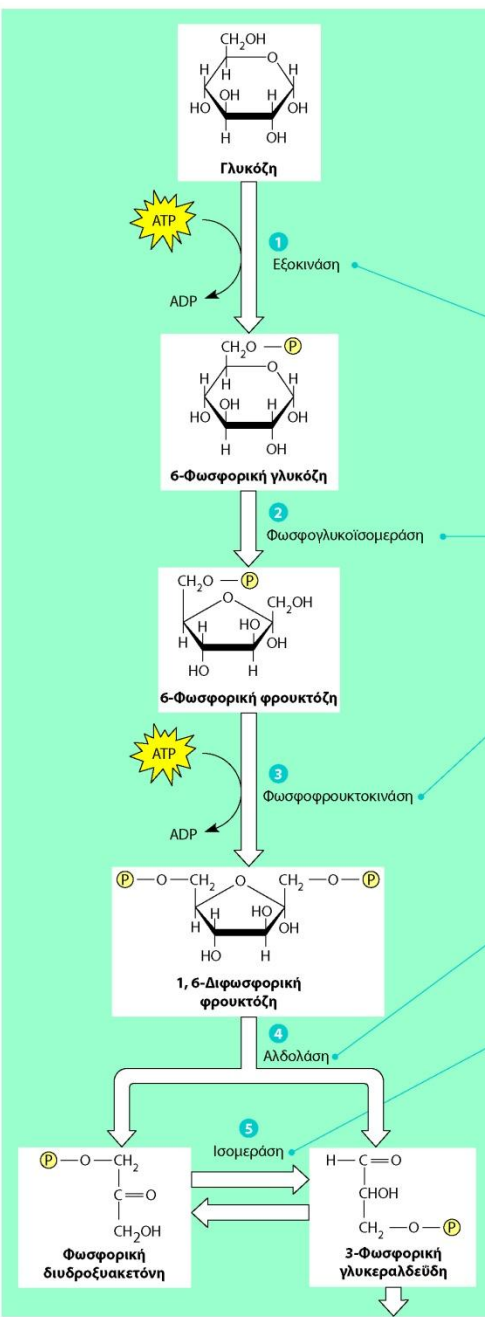


◀ **Εικόνα 9.8** Η ενέργεια που παράγεται και καταναλώνεται κατά τη γλυκόλυση.

Εξετάζοντας αναλυτικά τη γλυκόλυση. Το μικρό διάγραμμα δεξιά συνδέει τη γλυκόλυση με το σύνολο της αναπνευστικής διαδικασίας. Παρά την πληθώρα χημικών λεπτομερειών στα κυρίως διαγράμματα, δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι, τελικά, η γλυκόλυση είναι μια πηγή παραγωγής ATP και NADH.



Τα 10 βήματα της γλυκόλυσης καταλύονται όλα από ένζυμα



ΦΑΣΗ ΕΠΕΝΔΥΣΗΣ ΣΕ ΕΝΕΡΓΕΙΑ

1 Η γλυκόζη, αμέσως μετά την είσοδό της στο κύτταρο, φωσφορυλιώνεται από το ένζυμο εξοκινάση που μεταφέρει μια φωσφορική ομάδα από την ATP στη γλυκόζη. Το φορτίο της φωσφορικής ομάδας παγιδεύει τη γλυκόζη στο κύτταρο, επειδή η κυτταροπλάσματική μεμβράνη είναι αδιαπέραστη από μεγάλα ιόντα. Επίσης, με τη φωσφορύλιση αυξάνεται η δραστηριότητα της γλυκόζης. Σε αυτό το διάγραμμα, η μεταφορά μιας φωσφορικής ομάδας ή ενός ζεύγους ηλεκτρονίων από ένα αντιδραστήριο σε κάποιο άλλο συμβολίζεται με το συνηθισμένο βέλος.

2 Η 6-φωσφορική γλυκόζη μετατρέπεται στο ισομέρες της, 6-φωσφορική φρουκτόζη.

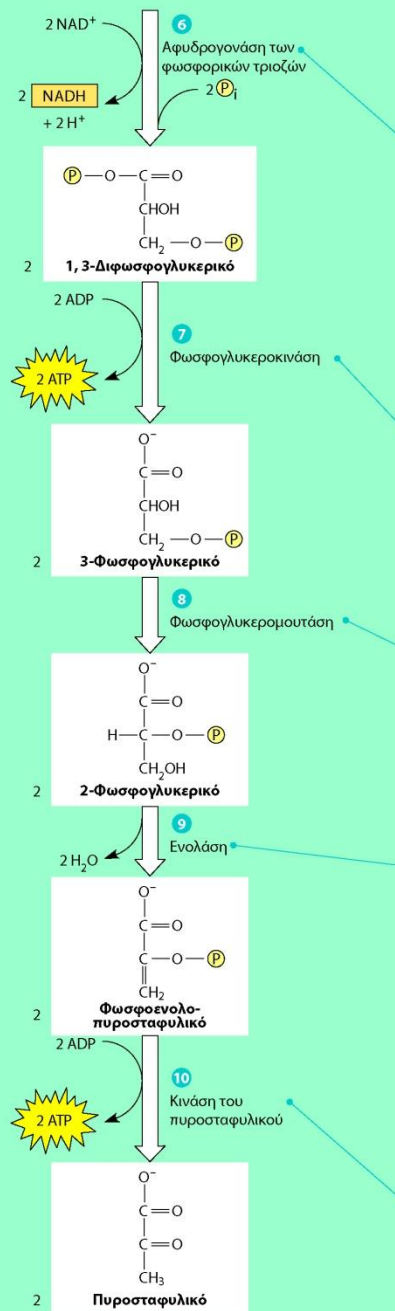
3 Το ένζυμο φωσφοφρουκτοκινάση μεταφέρει μια φωσφορική ομάδα από την ATP στη γλυκόζη, επενδύοντας στη γλυκόλυση την ενέργεια μίας ακόμη ATP. Μέχρι στιγμής έχουν καταναλωθεί δύο μόρια ATP. Με την προσθήκη αυτή, το μόριο της γλυκόζης αποκτά δύο φωσφορικές ομάδες, μία σε κάθε άκρο του, και είναι πλέον έτοιμο να διασπαστεί στη μέση. Αυτά τα βήμα είναι πολύ σημαντικά για τη ρύθμιση της γλυκόλυσης, καθώς η φωσφοφρουκτοκινάση ρυθμίζεται αλλοστερικά από την ATP και τα προϊόντα της.

4 Αυτή είναι η αντίδραση από την οποία παίρνει το όνομά της η γλυκόλυση. Το ένζυμο διασπά το μόριο της γλυκόζης σε δύο διαφορετικά σάκχαρα με τρία άτομα άνθρακα το καθένα, τη φωσφορική διυδροξυακετόνη και την 3-φωσφορική γλυκεραλδεύδη. Αυτά τα δύο σάκχαρα είναι ισομερή μεταξύ τους.

5 Η ισομεράση καταλύει την αντιπροσθητή μετατροπή των δύο τριανθρακικών σακχάρων. Στο κύτταρο, αυτή η αντίδραση δεν φθάνει ποτέ σε ισορροπία επειδή το επόμενο ένζυμο της γλυκολυτικής οδού χρησιμοποιεί ως υπόστρωμα μόνο την 3-φωσφορική γλυκεραλδεύδη (και όχι τη φωσφορική διυδροξυακετόνη). Αυτό μετατοπίζει την ισορροπία προς την πλευρά της 3-φωσφορικής γλυκεραλδεύδης, η οποία απομακρύνεται με την ίδια ταχύτητα με την οποία σχηματίζεται. Έτσι, καθαρό αποτέλεσμα των βημάτων 4 και 5 είναι η διάσπαση ενός σακχάρου με έξι άτομα άνθρακα, σε δύο μόρια 3-φωσφορικής γλυκεραλδεύδης, που συνεχίζουν και τα δύο στα επόμενα στάδια της γλυκόλυσης.

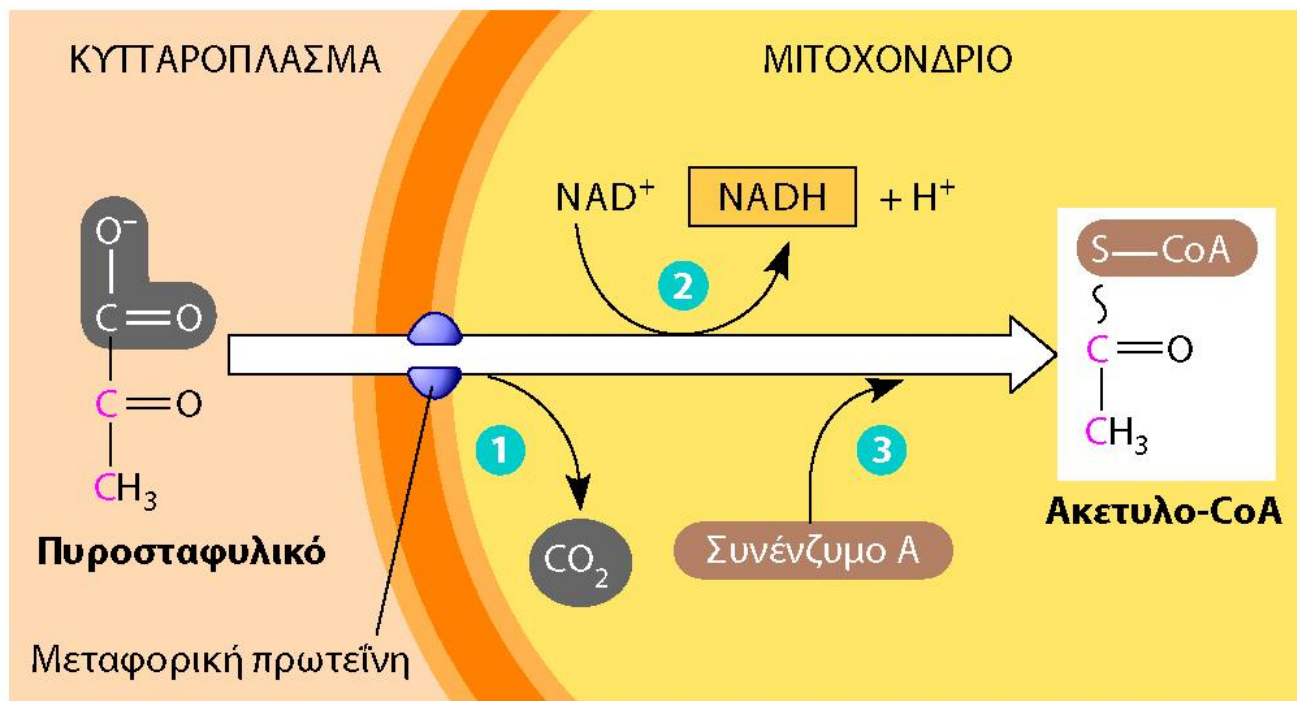
ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ... Τι θα συνέβαινε αν απομακρύναμε τη φωσφορική διυδροξυακετόνη αμέσως μόλις σχηματιζόταν;

Στην γλυκόλυση παράγονται τελικά 2 μόρια ATP



ΦΑΣΗ ΑΠΟΔΟΣΗΣ ΤΗΣ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ

- 6** Αυτό το ένζυμο, ενόσω συγκρατεί την 3-φωσφορική γλυκεραλδεΐδη στο ενεργό του κέντρο, καταλύει δύο διαδοχικές αντιδράσεις. Αρχικά, το σάκχαρο οξειδώνεται με τη μεταφορά ηλεκτρονίων και H^+ στο NAD^+ , σχηματίζοντας $NADH$ (οξειδοαναγωγική αντίδραση). Επειδή η αντίδραση είναι ιδιαίτερως εξώεργη, το ένζυμο εκμεταλλεύεται την εκλυόμενη ενέργεια για να προσθέσει μια φωσφορική ομάδα στο οξειδωμένο υπόστρωμα, σχηματίζοντας ένα προϊόν πλούσιο σε δυναμική ενέργεια. Πηγή των φωσφορικών είναι η ποσότητα των ανόργανων φωσφορικών ιόντων που υπάρχει διαρκώς στο κυτταρόπλασμα. Σημειώστε ότι όλα τα μόρια των αντιδράσεων στη φάση της ενεργειακής απόδοσης έχουν συντελεστή 2. Όλα αυτά τα βήματα πραγματοποιούνται μετά τη διάσπαση της γλυκόζης σε δύο σάκχαρα τριών ατόμων άνθρακα (βήμα 4).
- 7** Κατά τη γλυκόλυση, μικρή ποσότητα ATP παράγεται με φωσφορύλιση σε επίπεδο υποστρώματος. Η φωσφορική ομάδα του προηγούμενου σταδίου μεταφέρεται στην ADP μέσω μιας εξώεργης αντίδρασης. Για κάθε μόριο γλυκόζης που λύεται, το βήμα 7 παράγει δύο μόρια ATP , εφόσον μετά το βήμα διάσπασης της γλυκόζης (βήμα 4), όλα τα προϊόντα διπλασιάζονται. Δεν πρέπει να ξεχνάμε ότι τα 2 μόρια ATP έχουν ήδη καταναλωθεί για να προετοιμαστεί η γλυκόζη για διάσπαση. Εδώ, αυτό το χρέος «εξοφλείται». Η γλυκόζη έχει πλέον μετατραπεί σε δύο μόρια 3-φωσφορικής γλυκεραλδεΐδης (δεν είναι σάκχαρο). Η καρβονυλική ομάδα που χαρακτηρίζει ένα σάκχαρο έχει οξειδωθεί σε καρβοξύλιο, σήμα κατατεθέν των οργανικών οξέων. Το σάκχαρο οξειδώθηκε στο βήμα 6 και η ενέργεια που προέκυψε από εκείνη την οξείδωση χρησιμοποιείται τώρα για να συντεθεί ATP .
- 8** Αυτό το ένζυμο μετατοπίζει σε μια άλλη θέση τη φωσφορική ομάδα που απομένει, προετοιμάζοντας το υπόστρωμα για την επόμενη αντίδραση.
- 9** Αυτό το ένζυμο αφαιρεί ένα μόριο νερού, με αποτέλεσμα να δημιουργείται ένας διπλός δεσμός στο υπόστρωμα και να σχηματίζεται φωσφοενολοπυροσταφυλικό (PEP). Τα ηλεκτρόνια του υποστρώματος αναδιπλώνονται έτσι ώστε η φωσφορική ομάδα να προκύπτει να είναι πολύ πλούσια σε δυναμική ενέργεια, επιτρέποντας την υλοποίηση του βήματος 10.
- 10** Η τελευταία αντίδραση της γλυκόλυσης συνιστά ένα δεύτερο σημείο φωσφορύλισης σε επίπεδο υποστρώματος, όπου παράγεται επιπλέον ATP με τη μεταφορά της φωσφορικής ομάδας από το PEP στην ADP . Εφόσον αυτό το βήμα συμβαίνει δύο φορές για κάθε μόριο γλυκόζης, η συνολική παραγωγή του εν λόγω σταδίου είναι 2 μόρια ATP . Συνολικά, στη γλυκόλυση χρησιμοποιήθηκαν 2 μόρια ATP στην αρχική φάση της ενεργειακής επένδυσης (βήματα 1 και 3) και παράχθηκαν 4 μόρια ATP στη φάση απόδοσης της ενέργειας (βήματα 7 και 10), δίνοντας καθαρό κέρδος 2 μόρια ATP . Η γλυκόλυση «εξόφλησε» την επένδυση σε ATP με 100% τόκο. Επιπλέον, αποθηκεύθηκε ακόμη περισσότερη ενέργεια στο βήμα 6 με τον σχηματισμό του $NADH$, το οποίο μπορεί, παρουσία οξυγόνου, να χρησιμοποιηθεί για την παραγωγή ATP με οξειδωτική φωσφορύλιση. Η γλυκόζη διασπάστηκε και οξειδώθηκε σε δύο μόρια πυροσταφυλικού, τελικό προϊόν της γλυκολυτικής οδού. Παρουσία οξυγόνου, η χημική ενέργεια του πυροσταφυλικού μπορεί να ελαχθίσει στον κύκλο του κιτρικού οξέος. Απουσία οξυγόνου, η χημική ενέργεια του πυροσταφυλικού μπορεί να αξιοποιηθεί με ζύμωση, διαδικασία που θα περιγραφεί παρακάτω.



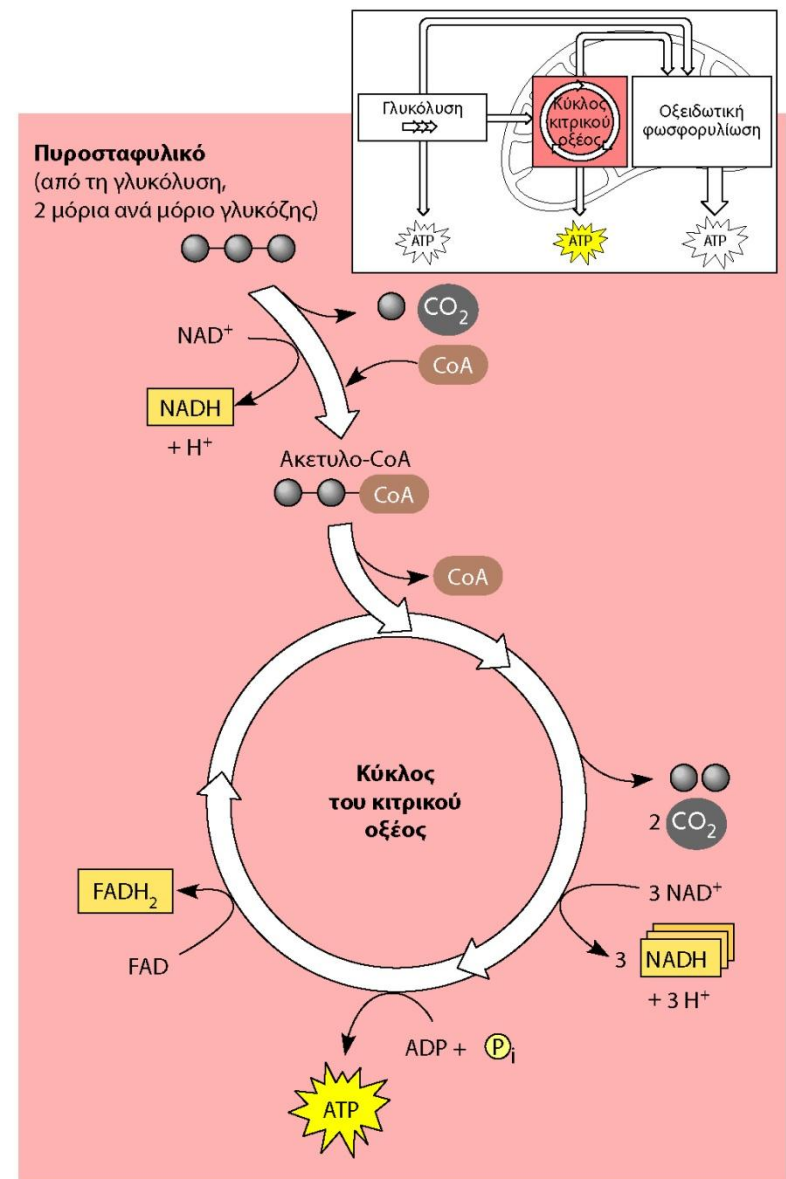
▲ **Εικόνα 9.10** Μετατροπή του πυροσταφυλικού σε ακετυλο-CoA, συνδετικό κρίκο ανάμεσα στη γλυκόλυση και στον κύκλο του κιτρικού οξέος. Στα ευκαρυωτικά κύτταρα, το μόριο του πυροσταφυλικού οξέος είναι φορτισμένο, άρα θα πρέπει να καταναλωθεί ενέργεια για τη μεταφορά του, με τη βοήθεια μιας μεταφορικής πρωτεΐνης, στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου. Κατόπιν, ένα σύμπλοκο ενζύμων (το σύμπλοκο της αφυδρογονάσης του πυροσταφυλικού) καταλύει τα τρία αριθμημένα στάδια (περιγράφονται αναλυτικά στο κείμενο). Η ακετυλομάδα του ακετυλο-CoA θα εισέλθει στον κύκλο του κιτρικού οξέος. Το μόριο του CO_2 θα διαχυθεί εκτός κυττάρου.

2^ο Μεταβολικό στάδιο:

Κύκλος του κιτρικού

οξέως (ή κύκλος Krebs)

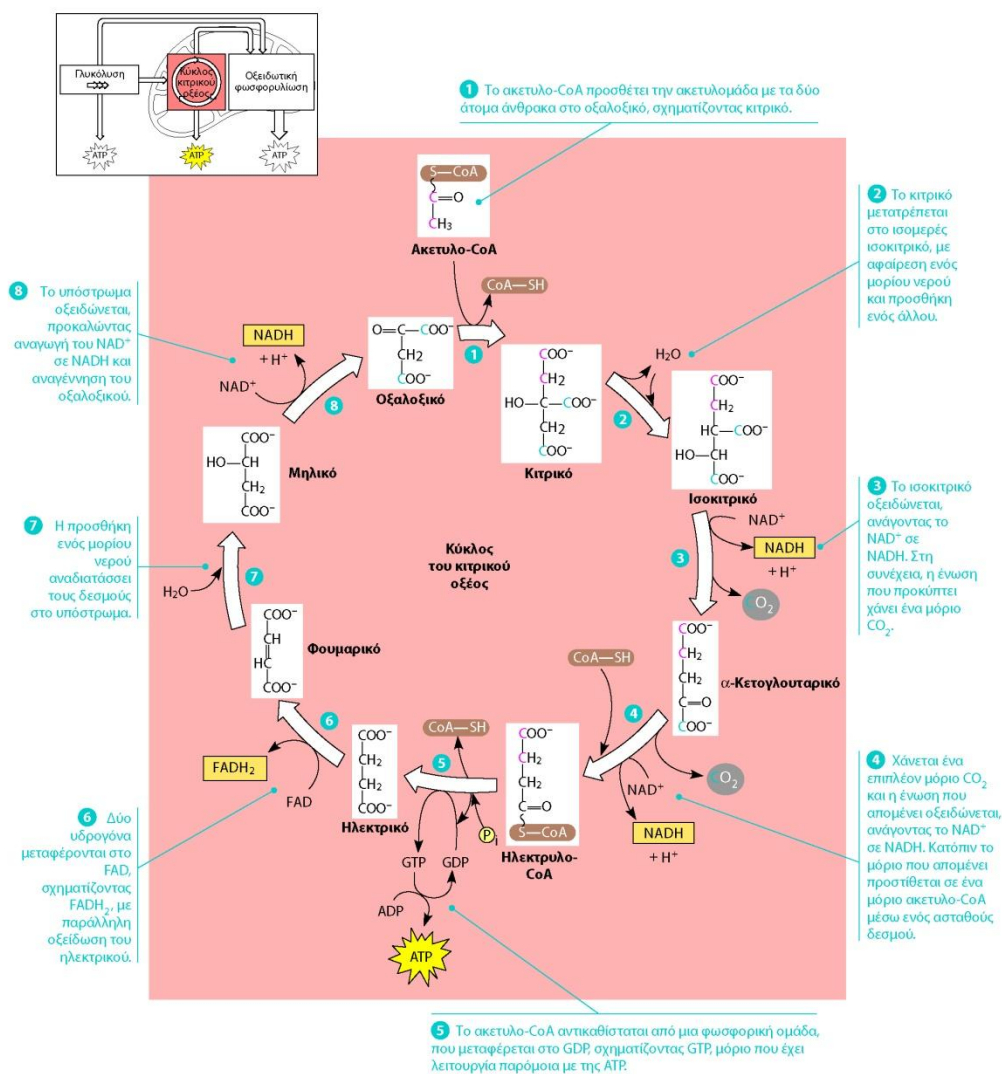
- Στα μιτοχόνδρια των ευκαρυωτικών (ή στο κυτταρόπλασμα των προκαρυωτικών)
- Περιλαμβάνει 8 βήματα
- Το πυροσταφυλικό μετατρέπεται σε ακετυλο-CoA
- Παράγονται 2 μόρια ATP
- Ο κύκλος εφοδιάζει με ηλεκτρόνια (μέσω του NADH και FADH₂) την αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων για παραγωγή ATP



▲ **Εικόνα 9.11** Ο κύκλος του κιτρικού οξέως. Για να υπολογίσουμε, ανά μόριο γλυκόζης, τι μπαίνει και τι βγαίνει στον κύκλο του κιτρικού οξέως θα πρέπει να πολλαπλασιάσουμε κάθε μόριο επί 2, διότι κάθε μόριο γλυκόζης διασπάται κατά τη γλυκόλυση σε δύο μόρια πυροσταφυλικού.

➤ Τα 8 βήματα του κύκλου του Krebs

➤ Κάθε στάδιο καταλύεται από ένα διαφορετικό ένζυμο

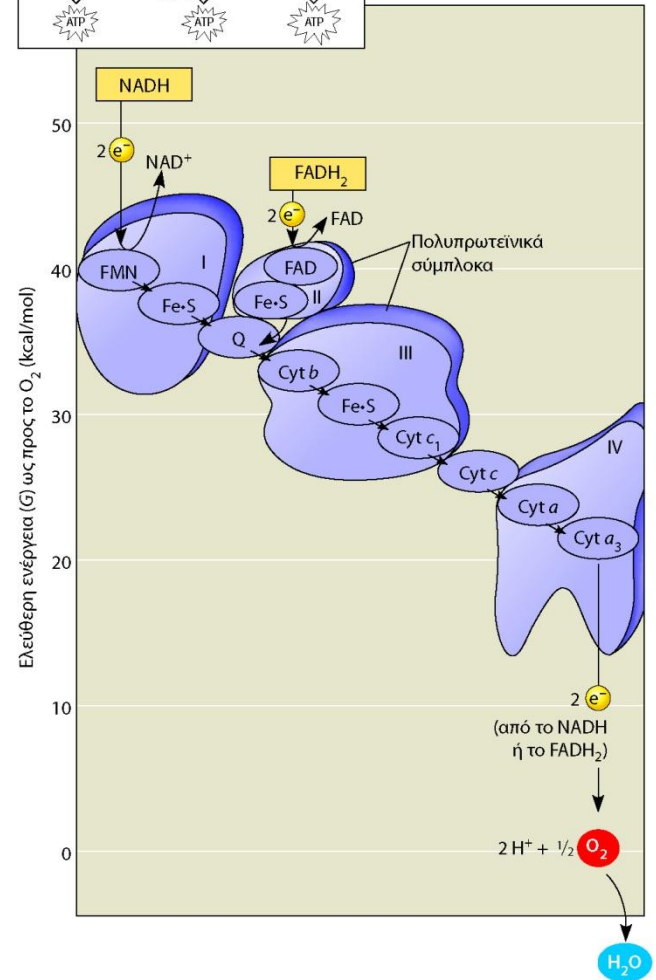
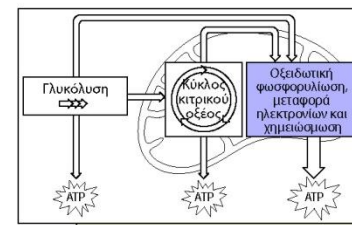


▲ **Εικόνα 9.12** Εξετάζοντας αναλυτικά τον κύκλο του κιτρικού οξέος. Στους χημικούς τύπους, με κόκκινο χρώμα συμβολίζονται τα άτομα του άνθρακα που εισέρχονται στον κύκλο μέσω του ακετυλοσυνενζύμου Α (βήμα 1), ενώ με μπλε τα δύο άτομα άνθρακα που εξέρχονται από τον κύκλο ως CO₂ στα βήματα 3 και 4. (Ο συμβολισμός των δύο ατόμων άνθρακα με κόκκινο χρώμα διατηρείται μέχρι το βήμα 5, επειδή το μόριο του ηλεκτρικού οξέος είναι συμμετρικό και δεν είναι δυνατόν να διαχωριστούν τα δύο άκρα του μορίου.) Σημειώστε ότι τα δύο άτομα του άνθρακα που εισέρχονται στον κύκλο με το ακετυλο-CoA, δεν εξέρχονται από τον κύκλο στον ίδιο γύρο, αλλά παραμένουν, καταλαμβάνοντας διαφορετικές μοριακές θέσεις σε κάθε επόμενο γύρο του κύκλου. Στα ευκαρυωτικά κύτταρα, όλα τα ένζυμα του κύκλου του κιτρικού οξέος βρίσκονται στη μιτοχονδριακή θεμέλια ουσία με εξαίρεση το ένζυμο που καταλύει το βήμα 6, το οποίο βρίσκεται στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων. Τα καρβοξυλικά οξέα αναπαρίστανται στην ιοντισμένη μορφή τους, ως -COO⁻, επειδή αυτή είναι η κυρίαρχη μορφή στις συνθήκες pH που επικρατούν στο εσωτερικό των μιτοχονδρίων. Λόγυι χάρη, το κιτρικό ανιόν είναι η ιοντισμένη μορφή του κιτρικού οξέος.

3^ο στάδιο της κυτταρικής αναπνοής:

Αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων βρίσκεται στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων και αποτελείται από:

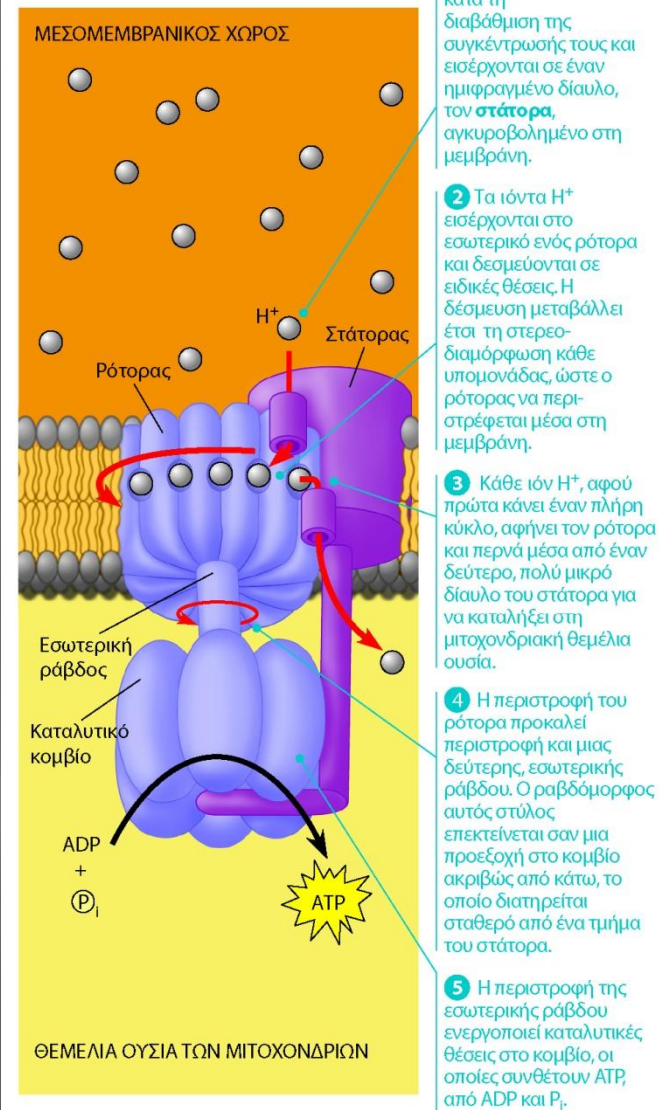
- ▣ Σύμπλοκα πρωτεϊνών (I ως IV)
- ▣ Συνδεδεμένες προσθετικές ομάδες
 - Μονονουκλεοτίδιο της φλαβίνης (FMN)
 - Πρωτεΐνη Fe-S
 - Ουβικινόνη (ή συνένζυμο Q)
 - Κυτοχρώματα
- ▣ Τελικός δέκτης ηλεκτρονίων το μοριακό οξυγόνο που μετατρέπεται σε H₂O



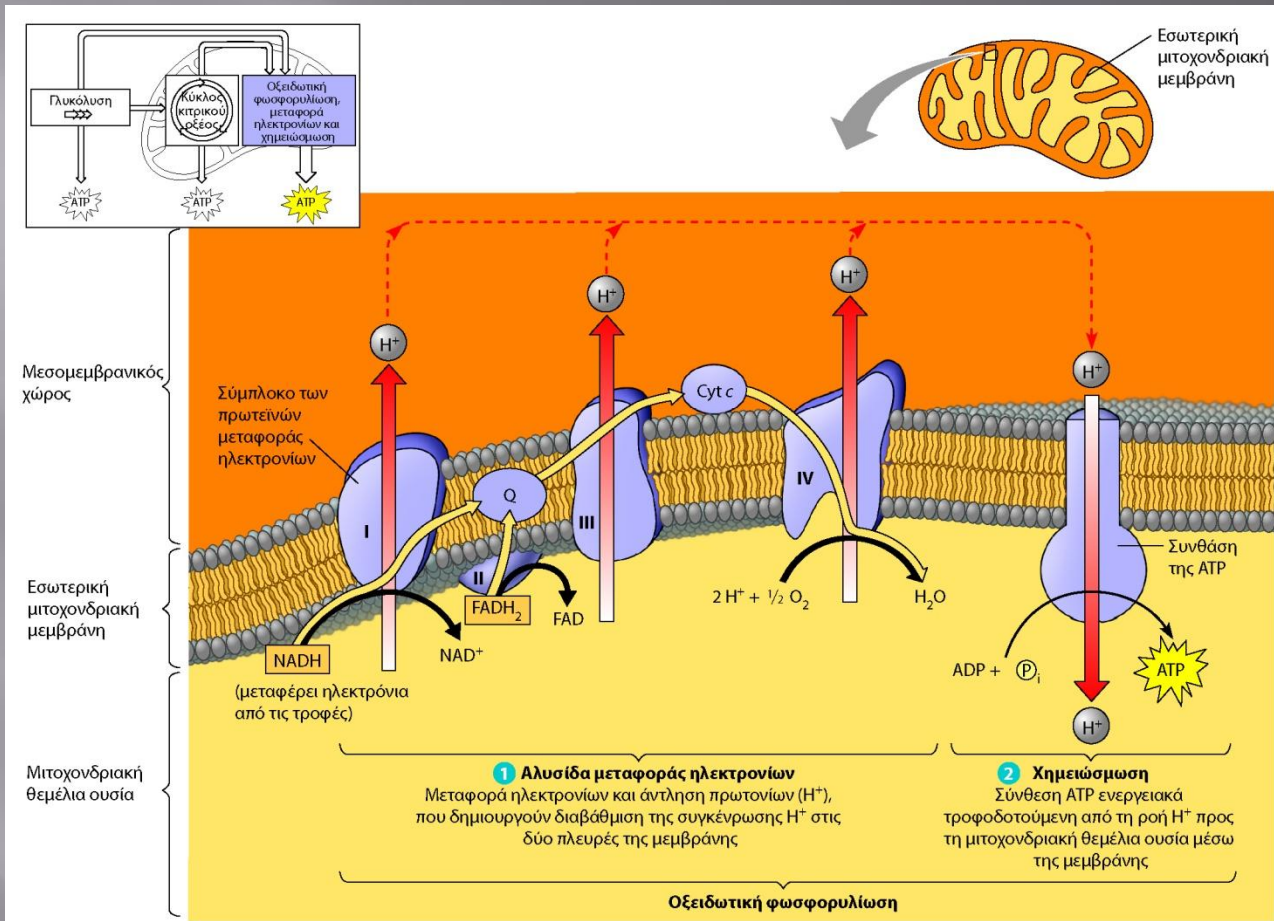
▲ **Εικόνα 9.13** Μεταβολή ελεύθερης ενέργειας κατά τη μεταφορά ηλεκτρονίων. Η συνολική απώλεια ενέργειας (ΔG) των ηλεκτρονίων που μεταφέρονται από το NADH στο οξυγόνο είναι 53 kcal/mol, αλλά η πτώση αυτή κατανέμεται σε μια σειρά μικρότερων βημάτων μέσω της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. (Το άτομο του οξυγόνου συμβολίζεται ως $\frac{1}{2}O_2$, για να δοθεί έμφαση στο ότι η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων ανάγει το μοριακό οξυγόνο, O_2 , και όχι μεμονωμένα άτομα οξυγόνου.)

Η σύνθεση ATP γίνεται με το ένζυμο «συνθάση της ATP» με τον μηχανισμό της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης

(από ενέργεια που προέρχεται από την διαβάθμιση συγκέντρωσης H^+ , μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης των μιτοχονδρίων, φαινόμενο χημειώσμωσης)



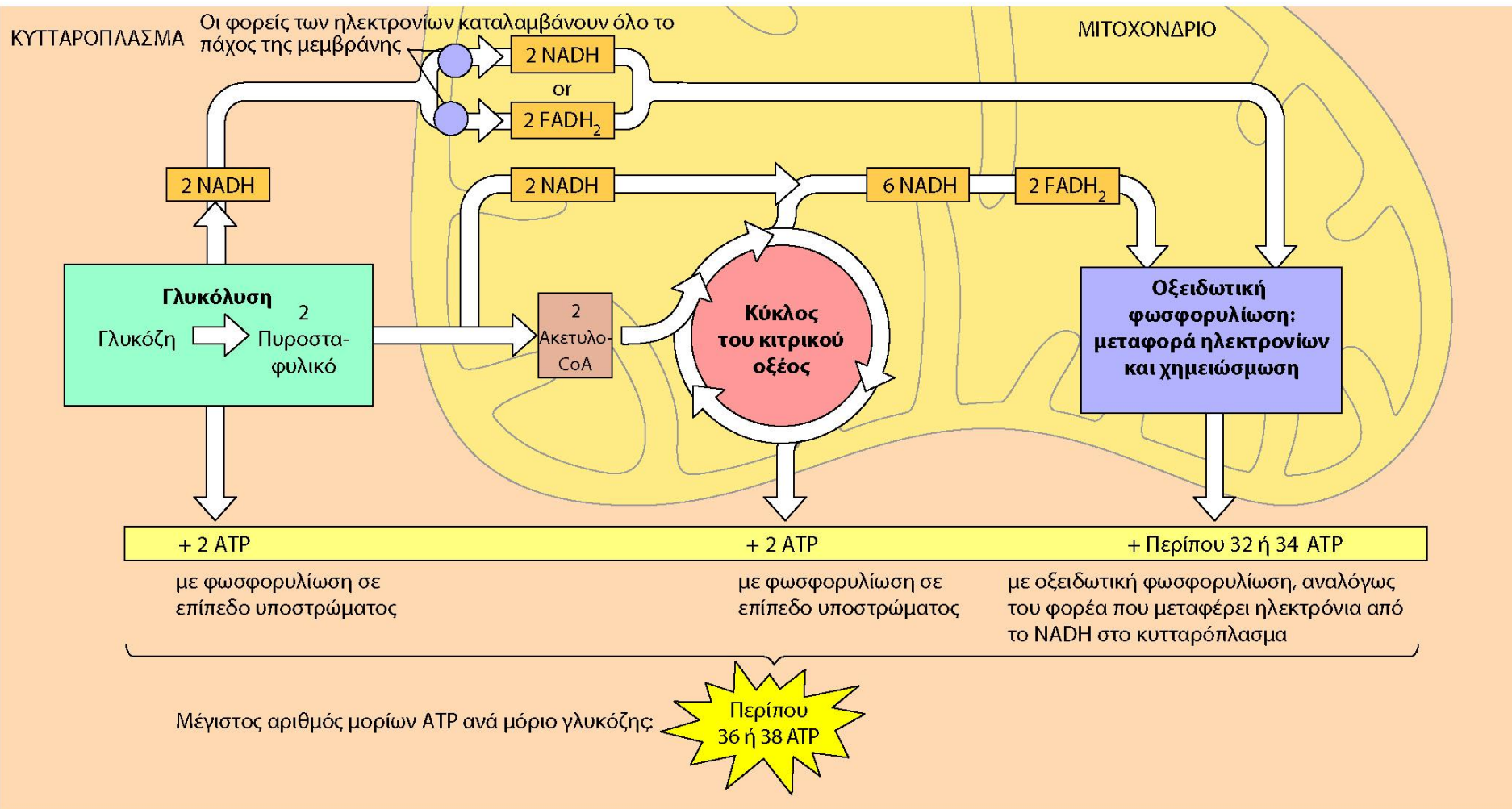
▲ **Εικόνα 9.14** Συνθάση της ATP, ένας μοριακός μύλος. Το πρωτεϊνικό σύμπλοκο της συνθάσης της ATP λειτουργεί σαν ένας μύλος που διατηρείται σε κίνηση από τη ροή ιόντων υδρογόνου. Στους ευκαρυώτες, το σύμπλοκο αυτό βρίσκεται στη μεμβράνη των μιτοχονδρίων και των χλωροπλαστών, ενώ στους προκαρυώτες βρίσκεται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη. Κάθε ένα από τα τέσσερα τμήματα της συνθάσης της ATP αποτελείται από έναν αριθμό πολυπεπτιδικών υπομονάδων.



▲ Εικόνα 9.16 Η χημειώσωση συνδέει την αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων με τη σύνθεση ΑΤΡ. **1** Κατά τη διάρκεια της γλυκόλυσης και του κύκλου του κίτριου οξέος, τα NADH και FADH₂ μεταφέρουν ηλεκτρόνια υψηλής ενέργειας από την τροφή σε μια αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων. Με τα κίτρινα βέλη δείχνεται η μεταφορά των ηλεκτρονίων που καταλήγουν στο οξυγόνο, «κάτω» άκρο της αλυσίδας, σχηματίζοντας νερό. Όπως φαίνεται και στην Εικόνα 9.13, οι περισσότεροι μεταφορείς ηλεκτρονίων της αλυσίδας ομαδοποιούνται σε τέσσερα σύμπλοκα. Δύο από αυτούς, η ουβικινόνη (Q) και το κυτόχρωμα c (Cyt c), κινούνται ταχύτατα, μεταφέροντας ηλεκτρόνια ανάμεσα στα μεγάλα σύμπλοκα. Καθώς τα σύμπλοκα I, III και IV δεσμεύουν και κατόπιν αποδεσμεύουν ηλεκτρόνια, αντλούν πρωτόνια από τη μιτοχονδριακή θεμέλια ουσία στον χώρο ανάμεσα στις δύο μιτοχονδριακές μεμβράνες. (Στους προκαρπούτες, τα πρωτόνια αντλούνται από το εξωκυττάριο υγρό.) Σημειώστε ότι το FADH₂ αποδίδει τα ηλεκτρόσιά του μέσω του

συμπλόκου II, με αποτέλεσμα να αντλούνται λιγότερα πρωτόνια, συγκριτικά με το NADH, στον χώρο ανάμεσα στις δύο μιτοχονδριακές μεμβράνες. Η χημική ενέργεια που αποκτήθηκε από την τροφή μετασχηματίζεται σε πρωτονιαγενετική δύναμη, μια διαβάθμιση της συγκέντρωσης H⁺ στις δύο πλευρές της μεμβράνης. **2** Κατά τη χημειώσωση, τα πρωτόνια ακολουθούν τη διαβάθμιση της συγκέντρωσής τους και ρέουν πάλι πίσω στη θεμέλια ουσία, διερχόμενα από τη συνθάση της ΑΤΡ που βρίσκεται ενσωματωμένη σε κάποιο κοντινό σημείο της μεμβράνης. Η συνθάση της ΑΤΡ αξιοποιεί την πρωτονιαγενετική δύναμη για να φωσφορυλιώσει την ADP και να σχηματίσει ΑΤΡ. Η μεταφορά ηλεκτρονίων και η χημειώσωση συνιστούν τη διαδικασία της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης.

ΤΙ ΘΑ ΓΙΝΟΤΑΝ ΑΝ...; Αν το σύμπλοκο IV δεν ήταν λειτουργικό, θα μπορούσε η χημειώσωση να παράγει ΑΤΡ, και αν ναι, θα ήταν διαφορετική η ταχύτητα σύνθεσης;



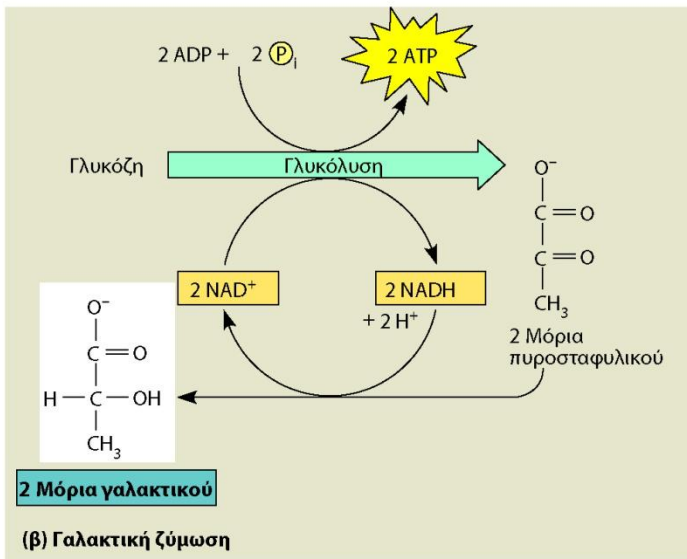
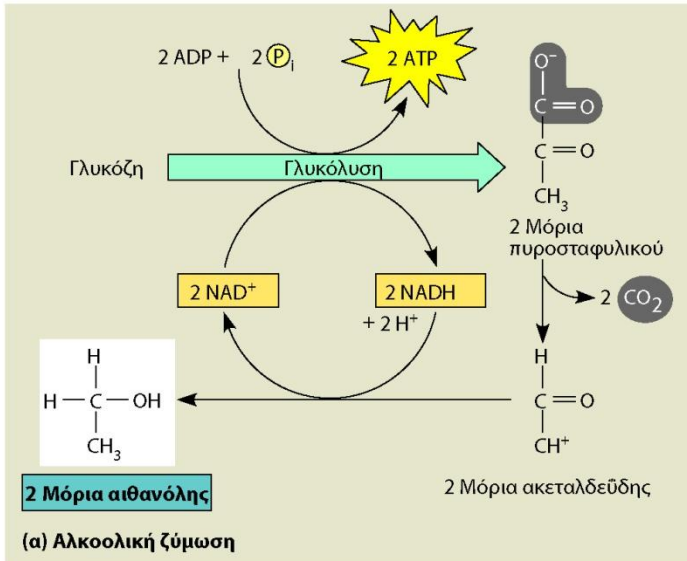
▲ **Εικόνα 9.17** Παραγωγή ATP ανά μόριο γλυκόζης στα διάφορα επιμέρους στάδια της κυτταρικής αναπνοής.

Ζύμωση (fermentation)

- ▣ Ένα είδος κυτταρικής αναπνοής
- ▣ Το αρχικό υπόστρωμα (πχ γλυκόζη) υφίσταται μερική διάσπαση (και μερική οξείδωση)
- ▣ Παράγονται μεταβολίτες
- ▣ Ο τελικός δέκτης ηλεκτρονίων δεν είναι το οξυγόνο αλλά κάποιο οργανικό μόριο
- ▣ Γίνεται συνήθως σε αναερόβιες συνθήκες (αλλά υπάρχουν και ζυμώσεις που γίνονται αερόβια)
- ▣ Παράγεται λιγότερη ενέργεια από την αερόβια κυτταρική αναπνοή

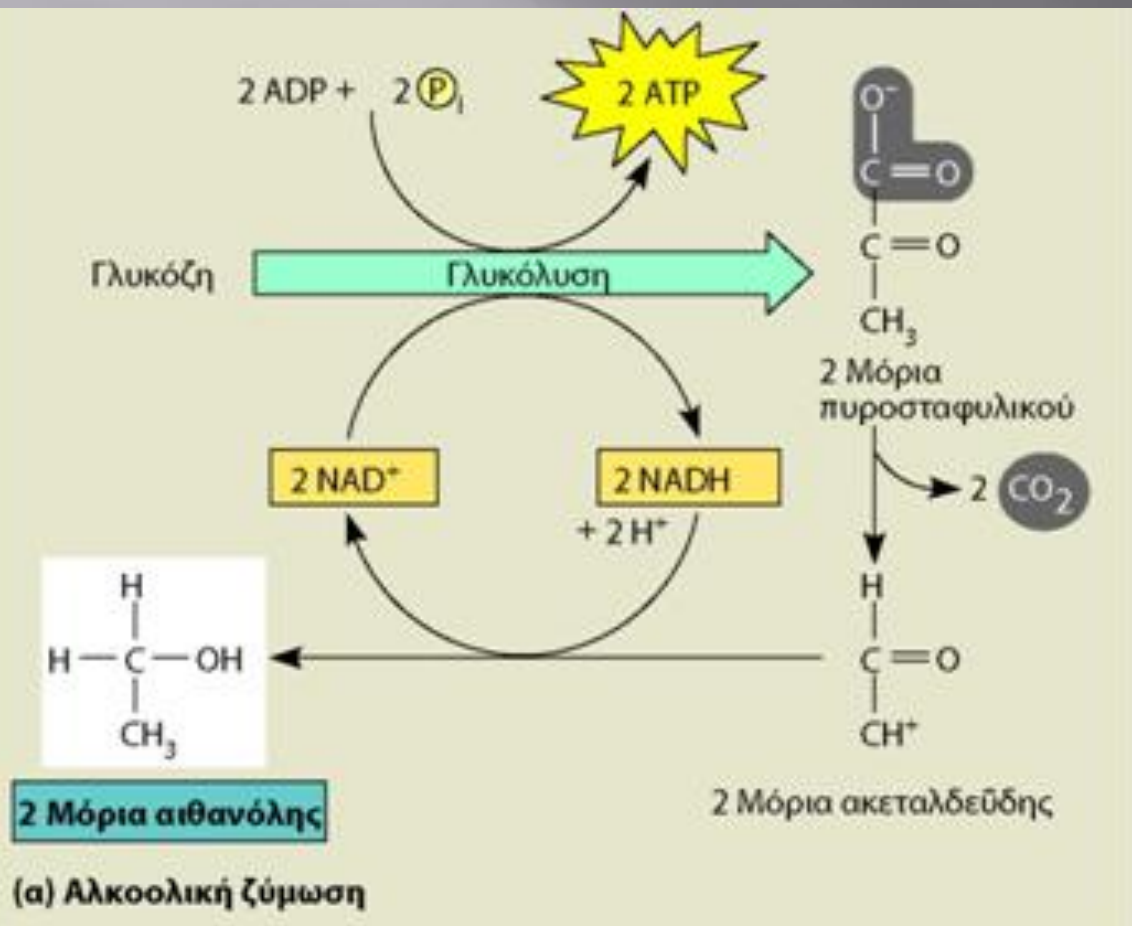
Ζύμωση:

- ▣ Καταβολική διάσπαση της γλυκόζης από την οποία παράγεται μικρή ποσότητα ATP (χωρίς χρήση της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων)
- ▣ Τελικός δέκτης ηλεκτρονίων δεν είναι το οξυγόνο, αλλά κάποιο οργανικό μόριο
- ▣ Στις ζυμώσεις αναγεννώνται τα συνένζυμα (στην οξειδωμένη τους μορφή)
- ▣ Βασικότερες ζυμώσεις: αλκοολική και γαλακτική



▲ **Εικόνα 9.18 Ζύμωση.** Απουσία οξυγόνου, πολλά κύτταρα χρησιμοποιούν τη διαδικασία της ζύμωσης για να παράγουν ATP με φωσφορλίωση σε επίπεδο υποστρώματος. Το πυροσταφυλικό, τελικό προϊόν της γλυκόλυσης, λειτουργεί ως δέκτης ηλεκτρονίων για την επανοξείδωση του NADH προς NAD⁺, που μπορεί κατόπιν να αναχρησιμοποιηθεί στη γλυκόλυση. Δύο από τα συνήθη τελικά προϊόντα που σχηματίζονται κατά τη ζύμωση είναι (α) η αιθανόλη και (β) το γαλακτικό (ανιόν), η ιοντισμένη μορφή του γαλακτικού οξέος.

Αλκοολική ζύμωση: στους ζυμομύκητες



2 μόρια ATP συνολικός απολογισμός σε ενέργεια

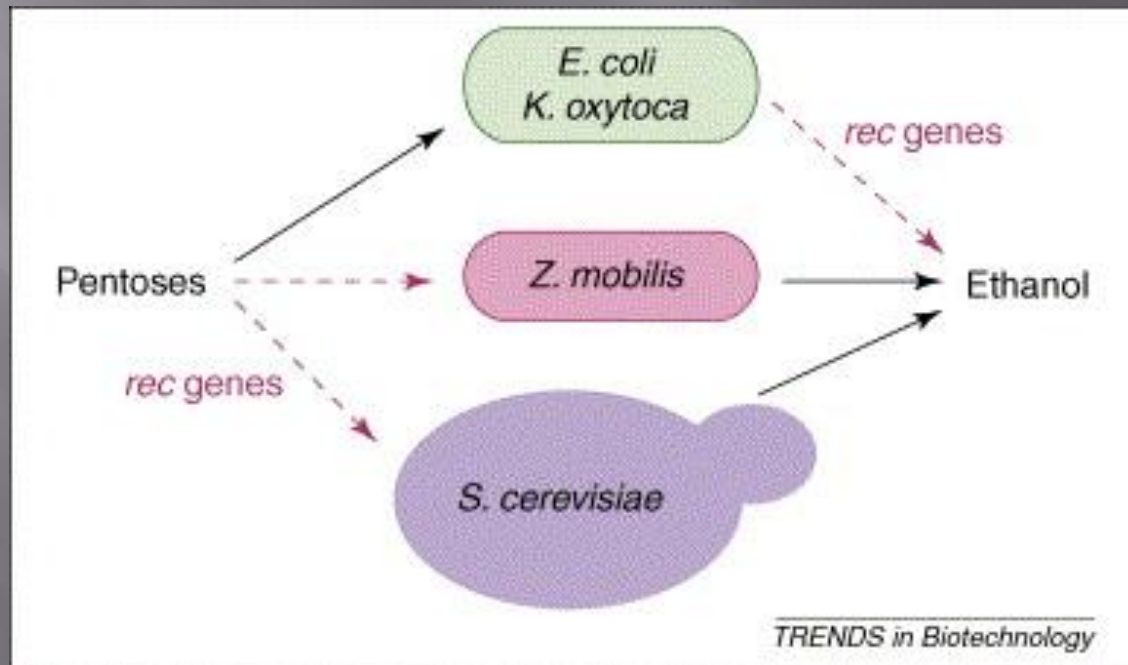
- Σε αναερόβιες συνθήκες, το **πυροσταφυλικό οξύ** αποκαρβοξυλιώνεται, με την βοήθεια του ενζύμου **πυροσταφυλική αποκαρβοξυλάση**

- παράγεται **ακεταλδεΐδη**, η οποία ανάγεται σε **αιθανόλη** με το ένζυμο **αλκοολική αφυδρογονάση**

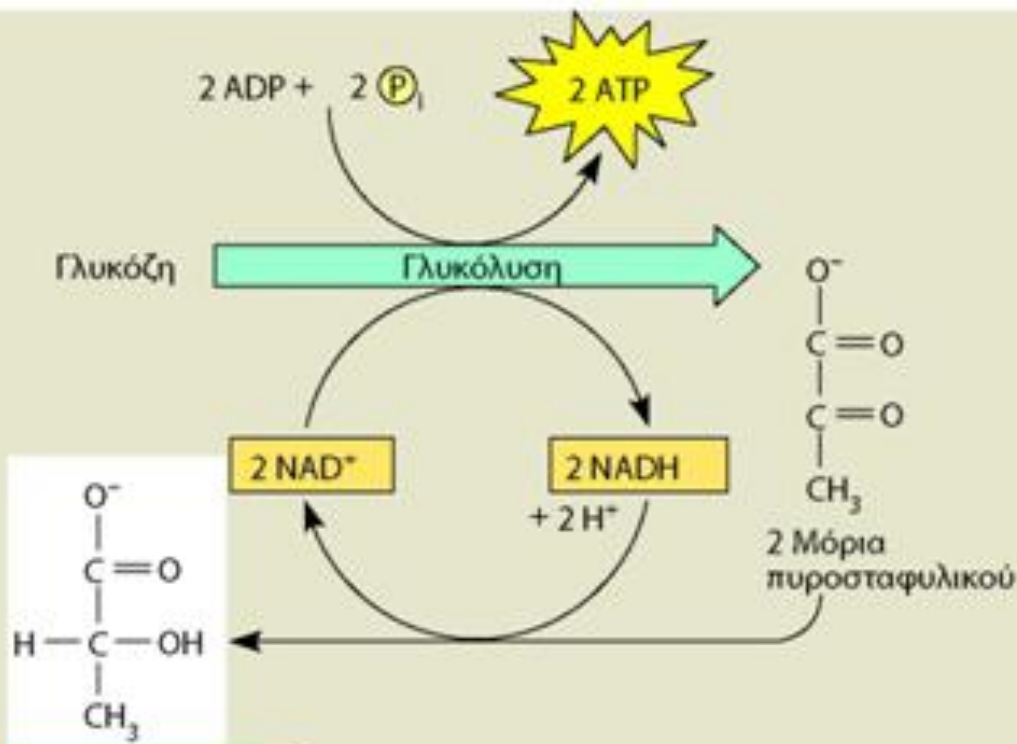
- Αναγεννάται το συνένζυμο **NAD⁺**

Βιοχημικός δρόμος Entner-Doudoroff

- ▣ Εναλλακτικός τρόπος ζύμωσης της γλυκόζης και παραγωγής CO₂ και αιθανόλης
- ▣ Συναντάται σε βακτήρια gram αρνητικά όπως το *Zygomonas mobilis*



Γαλακτική ζύμωση: στα βακτήρια του γαλακτικού οξέως



Το πυροσταφυλικό ανάγεται σε **γαλακτικό οξύ** με την βοήθεια του ενζύμου **γαλακτική αφυδρογονάση** και αναγεννάται το συνένζυμο **NAD⁺**

2 μόρια ATP συνολικός απολογισμός σε ενέργεια

Γαλακτική ζύμωση

- ▣ Ομογαλακτική ζύμωση (πχ *Lactobacillus*, *Streptococcus*)
 - ▣ Τελικό προϊόν μόνο το γαλακτικό οξύ

- ▣ Ετερογαλακτική ζύμωση (πχ *Leuconostoc*)
 - ▣ Παράγονται και άλλα προϊόντα εκτός από το γαλακτικό οξύ, όπως CO₂, αιθανόλη, οξικό οξύ

Σύγκριση αναπνοής-ζύμωσης

| | αναπνοή | ζύμωση |
|---|-------------------|----------------|
| Οξειδωση γλυκόζης | ναι | ναι |
| Παραγωγή ATP | ναι | ναι |
| Γλυκόλυση με καθαρό κέρδος 2 μόρια ATP | ναι | ναι |
| Οξειδωτικός παράγοντας το NAD ⁺ (δέχεται ηλεκτρόνια από τα μόρια των τροφών) | ναι | ναι |
| Τελικός δέκτης ηλεκτρονίων | οξυγόνο | Οργανικό μόριο |
| Συνολική ενέργεια | 36 ή 38 μόρια ATP | 2 μόρια ATP |
| | | |

Ζύμωση: μικρότερη παραγωγή ενέργειας (ΑΤΡ) σε σχέση με την αναπνοή

- ▣ Το ποσό του ΑΤΡ που παράγεται κατά την διάρκεια της ζύμωσης είναι μικρό (2 μόρια ΑΤΡ) συγκρινόμενο με αυτό που παράγεται από μία πλήρη οξείδωση παρουσία του οξυγόνου (δηλαδή στην κυτταρική αναπνοή, 36 μόρια ΑΤΡ).

Ζυμομύκητας (μαγιά) (*Saccharomyces cerevisiae*)

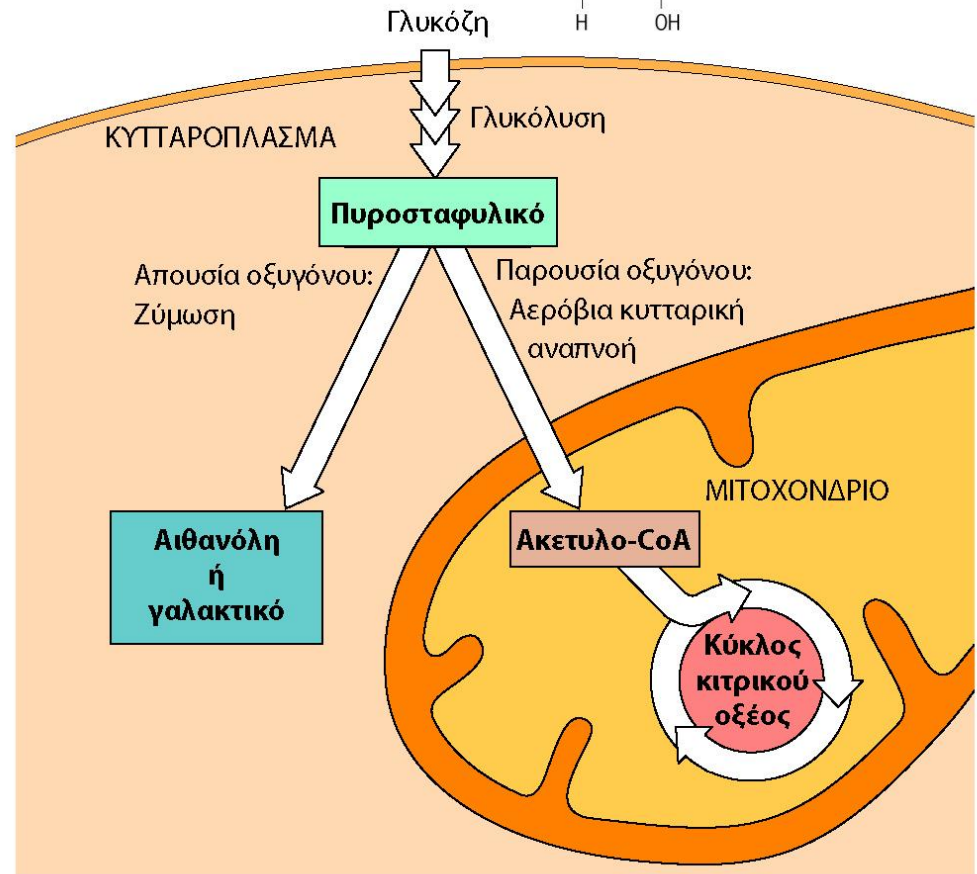
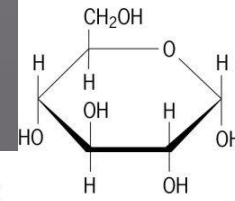
Δυνητικά αναερόβιος

Μπορεί να επιτελέσει:

- ▣ αναπνοή (αερόβια) με τελικά προϊόντα $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$
- ▣ ζύμωση (αναερόβια) με τελικά προϊόντα $\text{CO}_2 +$ αιθανόλη

□ Η γλυκόλυση εκτελείται τόσο στην ζύμωση όσο και στην κυτταρική αναπνοή

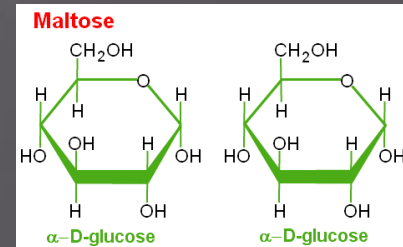
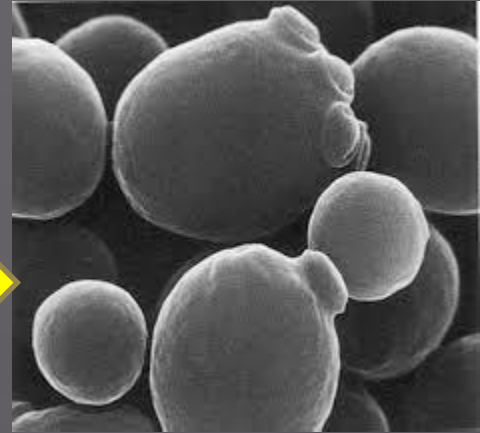
□ Το πυροσταφυλικό σε έναν δυνητικά αναερόβιο οργανισμό (πχ *S.cerevisiae*) μπορεί να ακολουθήσει την αερόβια κυτταρική αναπνοή ή την ζύμωση, αναλόγως με το αν υπάρχει οξυγόνο ή όχι.



▲ **Εικόνα 9.19** Το πυροσταφυλικό ως μείζων κόμβος του καταβολισμού. Γλυκόλυση εκτελείται τόσο στη ζύμωση όσο και στην κυτταρική αναπνοή. Το πυροσταφυλικό, ως τελικό προϊόν της γλυκόλυσης, συνιστά μια διακλάδωση των καταβολικών οδών της οξειδωσης της γλυκόζης. Σε έναν δυνητικά αναερόβιο οργανισμό που μπορεί να ακολουθήσει τόσο την αερόβια κυτταρική αναπνοή όσο και τη ζύμωση, το πυροσταφυλικό οδεύει σε μία από τις δύο κατευθύνσεις, αναλόγως του εάν υπάρχει οξυγόνο ή όχι.

Σάκχαρα και άλλα μόρια μεταφέρονται μέσα στους ζυμομύκητες και μεταβολίζονται

Εκτός από την γλυκόζη και η **μαλτόζη** μεταφέρεται μέσα στο κύτταρο και υδρολύεται από το ένζυμο μαλτάση. Επίσης η σακχαρόζη, φρουκτόζη, η μαλτοτριόζη μεταφέρονται μέσα τις ζύμες και διασπώνται.



Η αιθανόλη μεταφέρεται μέσα και έξω από την ζύμη με παθητική διάχυση.

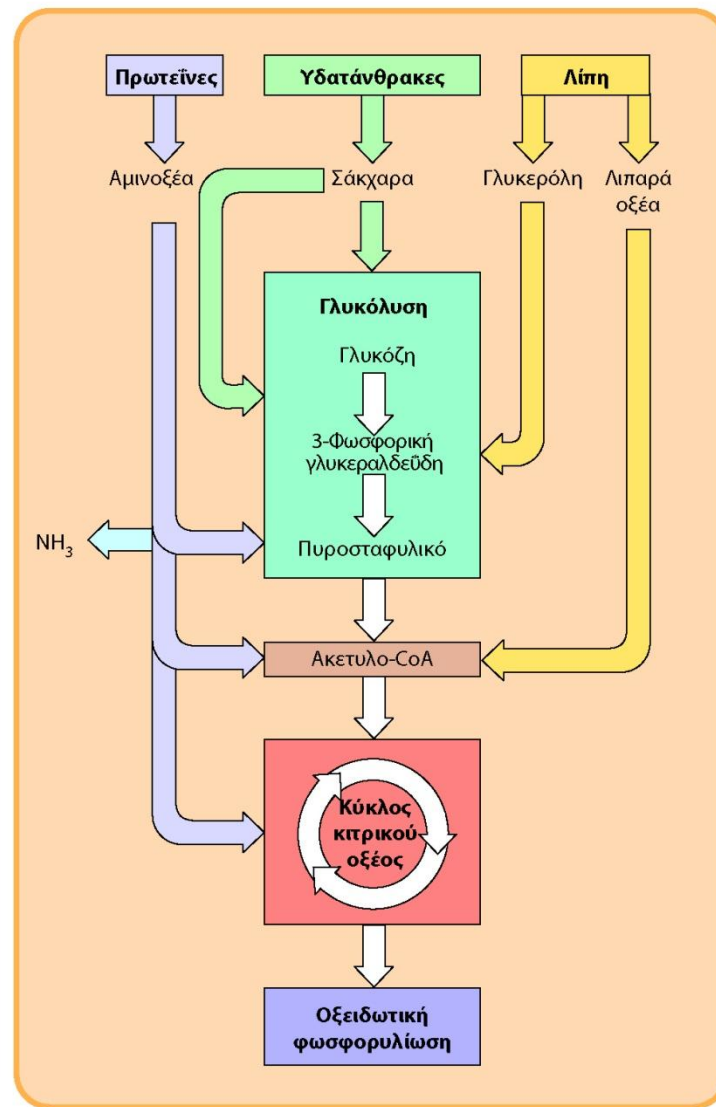
Πολλά ακόμη μόρια μπορούν να μεταφερθούν μέσα στην ζύμη (αλκάνια, πεπτίδια, αμινοξέα, νιτρικά, ουρία, κτλ)

Καταβολισμός τροφών:

Η διάσπαση:

- ▣ των πρωτεϊνών (σε αμινοξέα)
- ▣ των λιπών (σε λιπαρά οξέα)
- ▣ των υδατανθράκων (σε γλυκόζη)

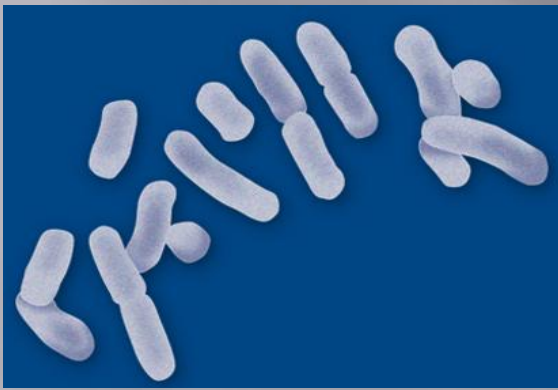
- ▣ τροφοδοτεί με καύσιμα μόρια την κυτταρική αναπνοή



▲ **Εικόνα 9.20** Ο καταβολισμός διαφόρων μορίων των τροφών. Υδατάνθρακες, λίπη και πρωτεΐνες μπορούν όλα να χρησιμοποιηθούν ως καύσιμα μόρια στην κυτταρική αναπνοή. Τα μονομερή αυτών των μορίων εισέρχονται σε διάφορα στάδια είτε της γλυκόλυσης είτε του κύκλου του κιτρικού οξέος. Η γλυκόλυση και ο κύκλος του κιτρικού οξέος συνιστούν τις δύο καταβολικές «σήραγγες» μέσα από τις οποίες ρέουν τα ηλεκτρόνια, ακολουθώντας την εξώεργη διαδρομή τους, από τα διάφορα είδη οργανικών μορίων προς το οξυγόνο.

ΒΑΚΤΗΡΙΑ ΜΕ ΒΙΟΜΗΧΑΝΙΚΕΣ ΕΦΑΡΜΟΓΕΣ ΣΕ ΖΥΜΩΣΕΙΣ

(κεφάλαιο 3)

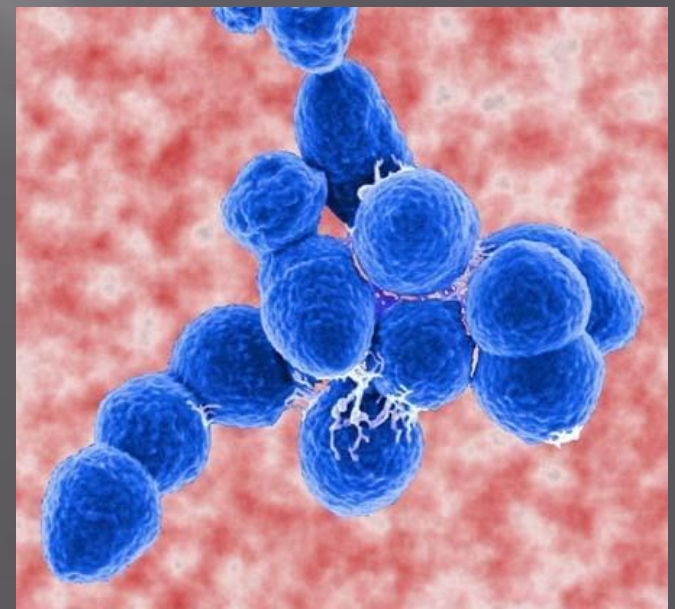


ΟΞΥΓΑΛΑΚΤΙΚΑ ΒΑΚΤΗΡΙΑ



Οξυγαλακτικά βακτήρια – κυριότερα γένη

- ▣ *Lactococcus*
- ▣ *Leuconostoc*
- ▣ *Pediococcus*
- ▣ *Lactobacillus*
- ▣ *Streptococcus*
- ▣ *Bifidobacterium*

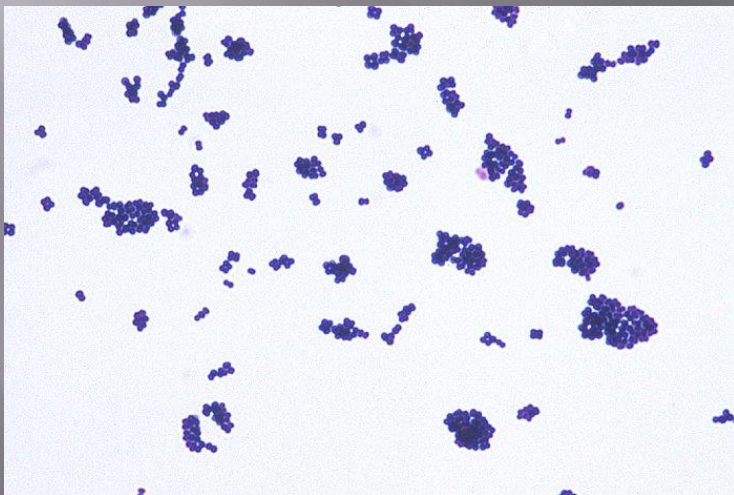


Βακτήρια του γαλακτικού οξέως (Lactic acid bacteria ή LAB)

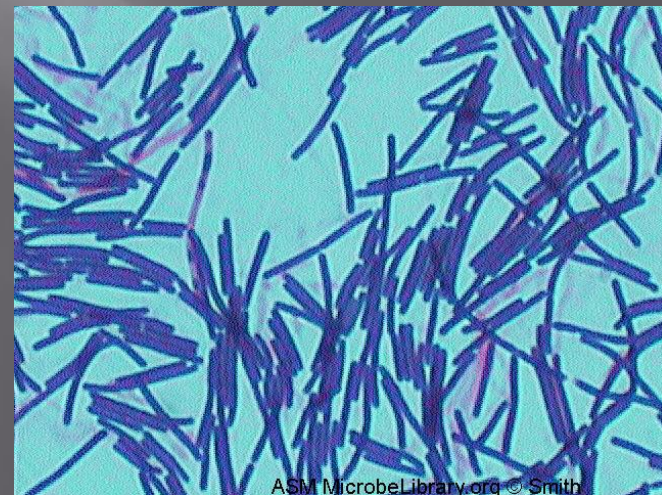
- ▣ Gram +
- ▣ Βάκιλοι ή κόκκοι
- ▣ Αναερόβιοι (με ανεκτικότητα στο οξυγόνο)
- ▣ Παράγουν γαλακτικό οξύ μέσω της γαλακτικής ζύμωσης
- ▣ Χρησιμοποιούνται στην παραγωγή πολλών ζυμωμένων τροφίμων

Χαρακτηριστικά οξυγαλακτικών βακτηρίων

- ▣ Gram +
- ▣ Βάκιλλοι ή κόκκοι (λέγονται και γαλακτοβάκιλοι)
- ▣ Καταλάση - (αρνητικοί στην δοκιμή καταλάσης)
- ▣ Μη σπορογόνα



Leuconostoc sp.



Lactobacillus sp.

Χαρακτηριστικά οξυγαλακτικών βακτηρίων

- ▣ προαιρετικά αναερόβια
- ▣ Θερμοκρασία: 4-45 °C ($T_{opt} = 30-37^{\circ} C$)
- ▣ Κυριαρχούν σε συνθήκες:

↓ Θερμοκρασία

↓ O_2

↓ pH (οξεόφιλα)

Γαλακτική ζύμωση

Σάκχαρα → γαλακτικό οξύ

Οι κυριότερες ζυμώσεις είναι:

- Γαλακτική ζύμωση
Ζάχαρα τροφίμου+ γαλακτικά βακτήρια → οξέα, CO₂
- Με τη ζύμωση αυτή παράγονται τα **τουρσιά, οι βρώσιμες ελιές και το γιαούρτι**. Το οξύ που παράγεται αυξάνει την οξύτητα και ελαττώνει το pH του παραγόμενου προϊόντος.
- **Στα τουρσιά και τις ελιές** η ζύμωση γίνεται με εμφύσηση των τροφίμων σε διάλυμα χλωριούχου νατρίου NaCl 6-8%.
- Στο **γιαούρτι** η λακτόζη, ζάχαρο του γάλακτος, ζυμώνεται και παράγεται γαλακτικό οξύ, που προκαλεί ξίνισμα και πήξη του γάλακτος.



Χαρακτηριστικά οξυγαλακτικών βακτηρίων

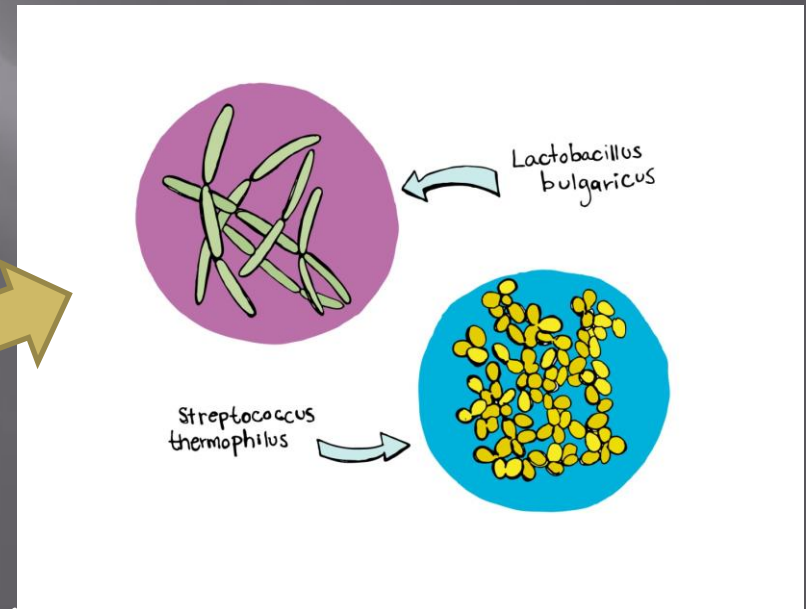
- ▣ Ζύμωση σακχάρων και παραγωγή γαλακτικού οξέος
 - Ομοζυμωτικοί:
 - ▣ Γλυκόζη →→ >85% γαλακτικό οξύ
 - Ετεροζυμωτικοί:
 - ▣ Γλυκόζη →→ 50% γαλακτικό οξύ και 50% αιθανόλη οξικό οξύ CO₂↑

Οξυγαλακτική ζύμωση – Τρόφιμα

- ▣ Γαλακτοκομικά προϊόντα (με βάση το γάλα)
 - Γιαούρτι
 - Ορισμένα τυριά
 - Κεφίρ
 - Βουτυρόγαλα
 - Ξινόγαλα
- ▣ Τουρσιά (με βάση λαχανικά)
 - Πίκλες
 - Ελιές
 - Αγγουράκια
- ▣ Ορισμένα κρασιά
- ▣ Αλλαντικά ζύμωσης (σαλάμι αέρος)
- ▣ Προϊόντα ξινής ζύμης (sourdough)

Καλλιέργειες εκκίνησης (starter cultures)

- ▣ Μίγματα μικροοργανισμών σε λυοφιλωμένη μορφή που χρησιμοποιούνται για να ξεκινήσουν οξυγαλακτική ζύμωση.
- ▣ Διατίθενται εμπορικά



- ▣ Πχ για γιαούρτι
 - *Lactobacillus delbrueckii bulgaricus*
 - *Streptococcus thermophilus*

Γαλακτική ζύμωση:

- ▣ Η χρήση των γαλακτικών βακτηρίων μειώνει την συγκέντρωση των υδατανθράκων στα τρόφιμα ζύμωσης, καθώς και την τιμή του pH, λόγω παραγωγής γαλακτικού οξέος.
- ▣ Το pH των τροφών μπορεί να μειωθεί ως και το 4, τιμή αρκετά χαμηλή για αναστολή της ανάπτυξης των περισσότερων μικροοργανισμών, συμπεριλαμβανομένων και των παθογόνων
- ▣ Αυξάνεται έτσι ο χρόνος συντήρησης των τροφίμων.
- ▣ Η οξύτητα επιφέρει αλλαγές στην σύσταση των τροφίμων, λόγω καθίζησης ορισμένων πρωτεϊνών, και βιοχημικών μεταβολών οι οποίες και ενισχύουν τα οργανοληπτικά τους χαρακτηριστικά.
- ▣ Η ανάπτυξή τους αναστέλλεται όταν το pH μειωθεί αρκετά.

Θετική δράση οξυγαλακτικών στα τρόφιμα

1. Αντιμικροβιακή δράση

- Ασφάλεια προϊόντων
 - ↓ pH
 - Παράγουν:
 - Οργανικά οξέα
 - Βακτηριοσίνες (φυσικές αντιμικροβιακές ουσίες)
 - Αιθανόλη
 - Εξωκυτταρικά ένζυμα
 - Εμποδίζουν την ανάπτυξη ανταγωνιστικών μικροοργανισμών.

Θετική δράση οξυγαλακτικών στα τρόφιμα

2. Υγεία του ανθρώπου

- ▣ Προβιοτικά
- ▣ Αντιμικροβιακή δράση στο έντερο → Καταπολεμούν ανεπιθύμητους μικροοργανισμούς και τις τοξίνες τους → Συμβάλουν στην υγεία του οργανισμού και διατήρηση της ομοιοστασίας του
- ▣ Γαλακτική ζύμωση → προϊόντα με αυξημένη διατροφική αξία

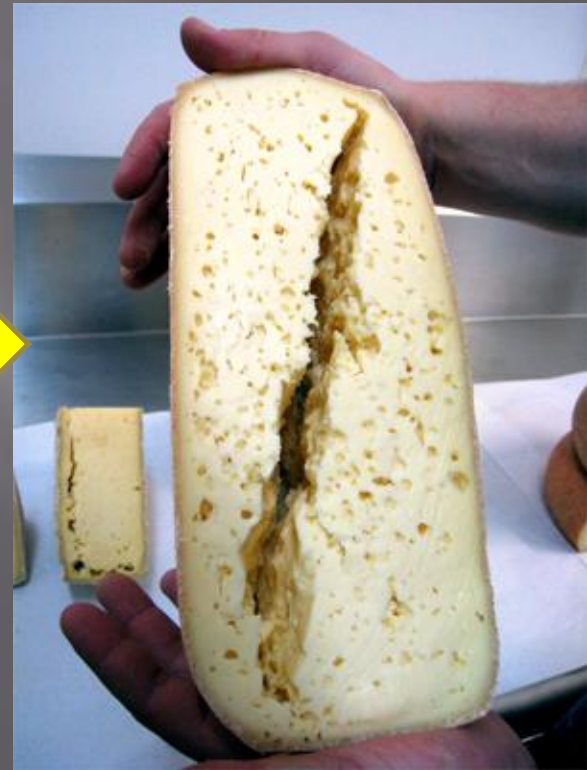
Θετική δράση οξυγαλακτικών στα τρόφιμα

3. Άτομα με αλλεργία (δυσανεξία) στη λακτόζη (σάκχαρο του γάλακτος)
4. Συμβάλλουν στην ομαλή λειτουργία ανοσοποιητικού

Αρνητική δράση οξυγαλακτικών στα τρόφιμα

Δυσσομία, ζύνισμα, παραγωγή
βλέννας, αερίων

Ανεπιθύμητο
«σκάσιμο» σε τυρί
λόγω παραγωγής
 CO_2



Μηλογαλακτική ζύμωση

Oenococcus oeni

- ▣ Η μηλο-γαλακτική ζύμωση λαμβάνει χώρα μετά την ολοκλήρωση της αλκοολικής ζύμωσης
- ▣ αφορά την αποικοδόμηση του μηλικού οξέως σε γαλακτικό οξύ και διοξείδιο του άνθρακα
- ▣ η αντίδραση καταλύεται από το μηλογαλακτικό ένζυμο των γαλακτικών βακτηρίων, ιδιαίτερα του είδους *Oenococcus oeni*
- ▣ Έχει ιδιαίτερη σημασία στην τελική γεύση και άρωμα του κρασιού

Οξική ζύμωση: βακτήρια του οξικού οξέως

Οι κυριότερες ζυμώσεις είναι:

- Οξική ζύμωση
αλκοόλη (κρασί) + οξικά βακτήρια $\xrightarrow{+οξυγόνο}$ οξικό οξύ (ξύδι)
- Τα οξικά βακτήρια χρειάζονται οξυγόνο για να αναπτυχθούν και να δράσουν.
- Με τη ζύμωση αυτή το κρασί μετατρέπεται σε ξύδι.



Βακτήρια του οξικού οξέως
βασικά γένη:

- *Acetobacter*
- *Gluconobacter*