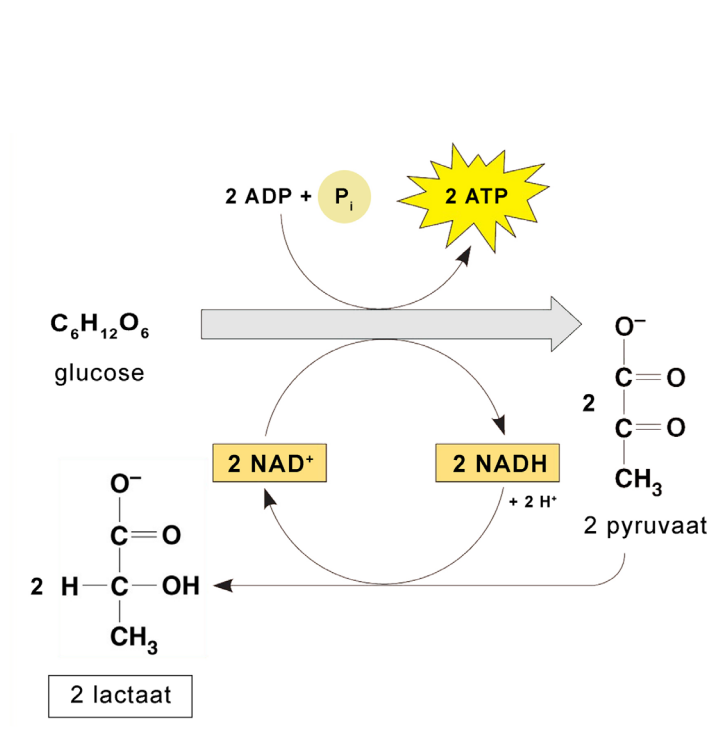


Celademhaling & gisting



Tekst voor de leerlingen

V. Rasquin

DISSIMILATIE - TEKST VOOR DE LEERLINGEN

CELADEMHALING & GISTING

Wij weten dat heel wat processen endergonisch zijn (ze vergen energie). Zo is energie nodig voor:

- opbouwreacties
- beweging
- transportsystemen in membranen
- voortplanting

De universele energieleverancier is **ATP** (adenosinetriphosfaat). Cellen moet dus over een systeem beschikken, waardoor zij in staat zijn om continu ATP te synthetiseren. Fotoautotrofen kunnen dit o.m. door het fotosyntheseproces, maar - net zoals de heterotrofen - zijn zij aangewezen op een ander proces voor hun energiebehoefte, nl. de *celademhaling* en in mindere mate de *gisting* (of *fermentatie*).

De energie die nodig is om ATP te synthetiseren wordt gehaald uit energierijke organische verbindingen zoals sachariden en vetten, en in mindere mate uit aminozuren.

Een veel gebruikt substraat voor de synthese van ATP is het monosacharide *glucose*. In wat volgt zullen we dan ook nagaan op welke manieren de cel de energie van glucose gebruikt voor de synthese van ATP.

Energetisch het meest rendabel is de reactiereeks waarbij glucose in aanwezigheid van zuurstofgas volledig geoxideerd wordt tot CO_2 en water. Men noemt dit proces de *aerobe ademhaling*. Glucose draagt via een ganse reeks redoxreacties zijn energierijke elektronen over op zuurstofgas. Dit bindt protonen uit het midden en er wordt water gevormd.

We hebben te doen met een *anaerobe ademhaling* wanneer de ultieme elektronenacceptor niet O_2 is, maar een andere *anorganische* verbinding (vb. SO_4^{2-} of NO_3^-)

Fermentatie is een anaeroob proces (er is geen O_2 voor nodig), waarbij de energierijke elektronen van glucose uiteindelijk terechtkomen *bij een andere organische verbinding*

Samengevat:

| Substraat | Ultieme elektronenacceptor | Proces |
|-----------|--|---------------------|
| GLUCOSE | Anorganische verbinding (zuurstofgas) | Aerobe ademhaling |
| | Anorganische verbinding (GEEN zuurstofgas) | Anaerobe ademhaling |
| | Organische verbinding | Gisting |

DE AEROBE ADEMHALING

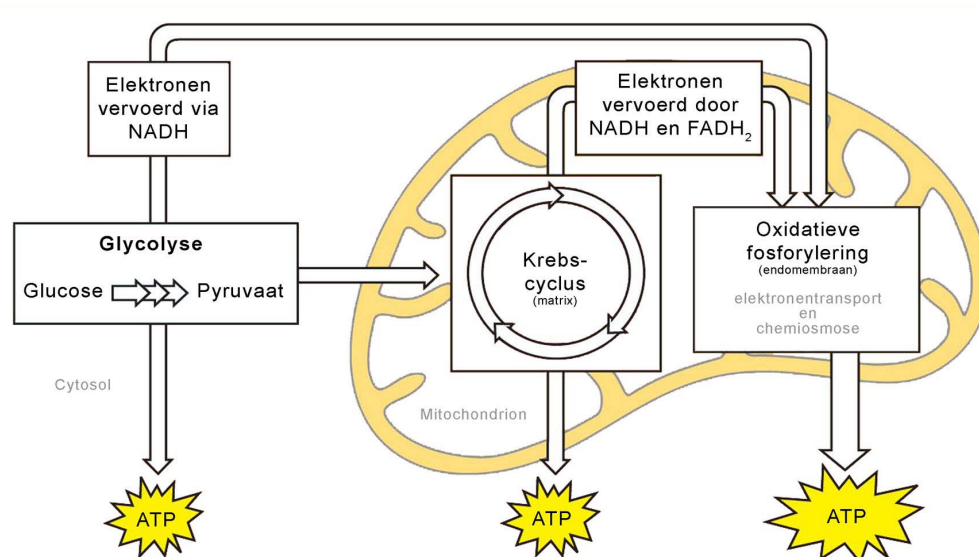
Wanneer we in het labo glucose verbranden in een atmosfeer van zuiver O₂, treedt er een zeer hevige reactie op, waarbij veel warmte geproduceerd wordt. Volgende oxidatiereactie doet zich voor:



In ons lichaam doet deze reactie zich eveneens voor, maar dan wel niet ineens en op een sterk gecontroleerde manier. Het komt er op neer dat protonen en energierijke elektronen via een ganse reeks redoxreacties worden overgedragen van glucose op O₂.

De aerobe ademhaling wordt opgesplitst in drie stappen:

1. **de glycolyse:** een reactiereeks in de cytosol. Glucose wordt omgezet in **pyruvaat** (de geïoniseerde vorm van pyrodruivenzuur) en elektronen worden overgedragen op NAD⁺ (nicotinamide adenine dinucleotide)
2. **de Krebscyclus:** pyruvaat wordt opgenomen in een cyclische reactiereeks in de matrix van de mitochondriën. Energierijke elektronen worden overgedragen op twee coënzymen: NAD⁺ en FAD (flavine adenine dinucleotide)
3. **elektronentransportketen en oxidatieve fosforylering:** de elektronen die vrijkomen tijdens de glycolyse en in de Krebscyclus worden in de endomembraan van de mitochondriën via diverse redoxsystemen doorgegeven. Terzelfdertijd worden protonen vanuit de matrix naar de intermembrane ruimte 'gepompt', waardoor een protonengradiënt ontstaat. Net als bij de fotosynthese levert deze de nodige energie voor de synthese van ATP

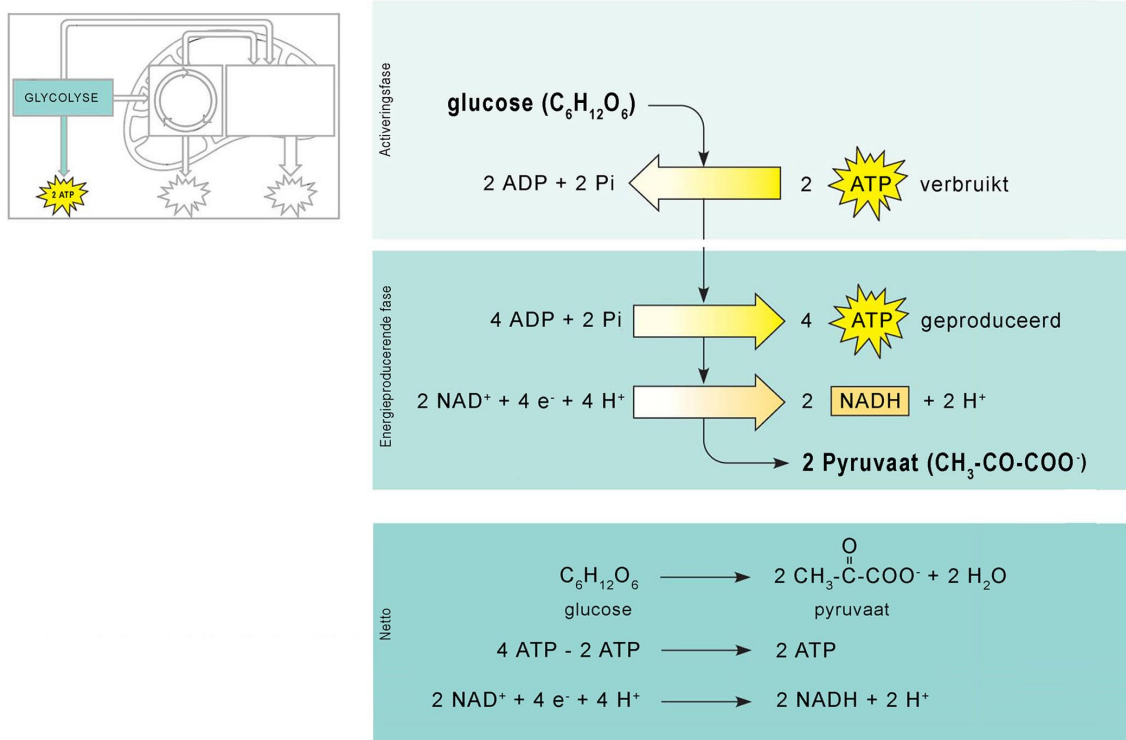


De glycolyse

Is de eerste reactiereeks van de oxidatieve afbraak van glucose. Deze reactiereeks gaat door in de cytosol. Hierbij wordt glucose oxidatief afgebroken tot 2 pyruvaationen + $4 \text{ H}^+ + 4 \text{ e}^-$. De elektronen en twee van de vier protonen worden gebonden op NAD^+ , dat hierdoor gereduceerd wordt.

Alvorens te reageren moet glucose eerst geactiveerd worden, wat 2 ATP vereist. Verder in de reactiereeks wordt voldoende energie vrijgegeven voor de synthese van 4 ATP, zodat de netto energieopbrengst van de glycolyse 2 mol ATP bedraagt per mol glucose.

Overzicht:



Globale nettoreactie voor de glycolyse:



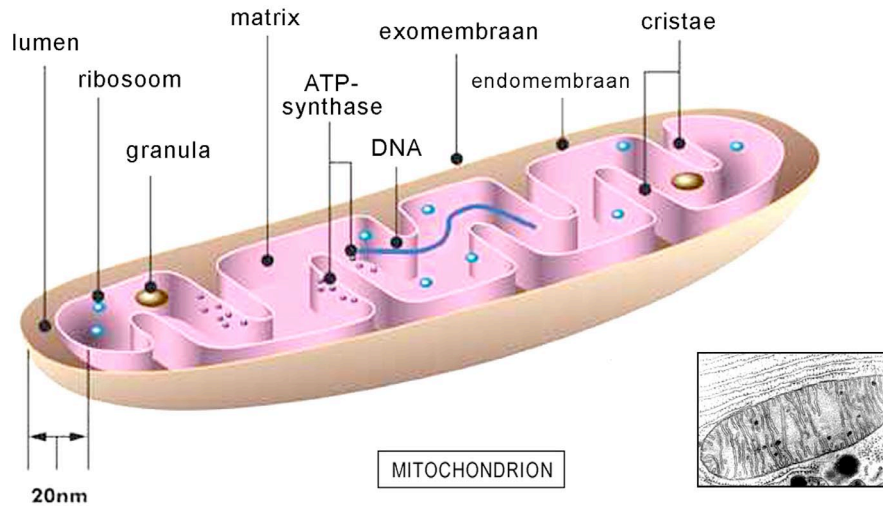
Een gedeelte van de potentiële chemische energie van glucose wordt via energierijke elektronen overgedragen op NAD^+ , dat onder binding van protonen gereduceerd wordt tot NADH . NAD^+ is een coënzym dat zeer nauw verwant is met NADP^+ , zijn tegenhanger in de fotosynthese.

Een ander deel van de energie vinden we terug in het pyrodruivenzuur (pyruvaat).

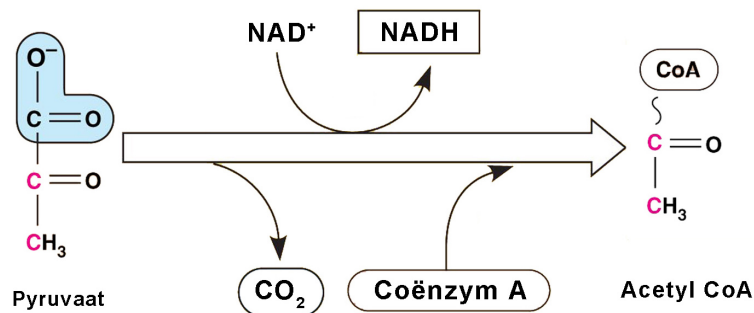
Naargelang de energiebehoeften van de cel, wordt de glycolyse geactiveerd of afgeremd.

De decarboxylering van pyruvaat

Als er O_2 voorhanden is, wordt het pyruvaat via actief transport opgenomen in de *mitochondriën*. Net zoals de chloroplasten worden deze celorganellen begrensd door 2 membranen. De binnenste membraan is sterk geplooid, de plooien noemt men *cristae*. De mitochondriën bevatten ook vrije ribosomen en eigen DNA.



Het pyruvaat komt terecht in de matrix van de mitochondriën en wordt daar m.b.v. een complex enzym geoxideerd tot *acetyl-coënzym A (acetyl-CoA)*. Bij deze reactie komt er CO_2 vrij, alsook één proton en twee elektronen. Het proton en de energierijke elektronen worden weer gebonden door NAD^+ .



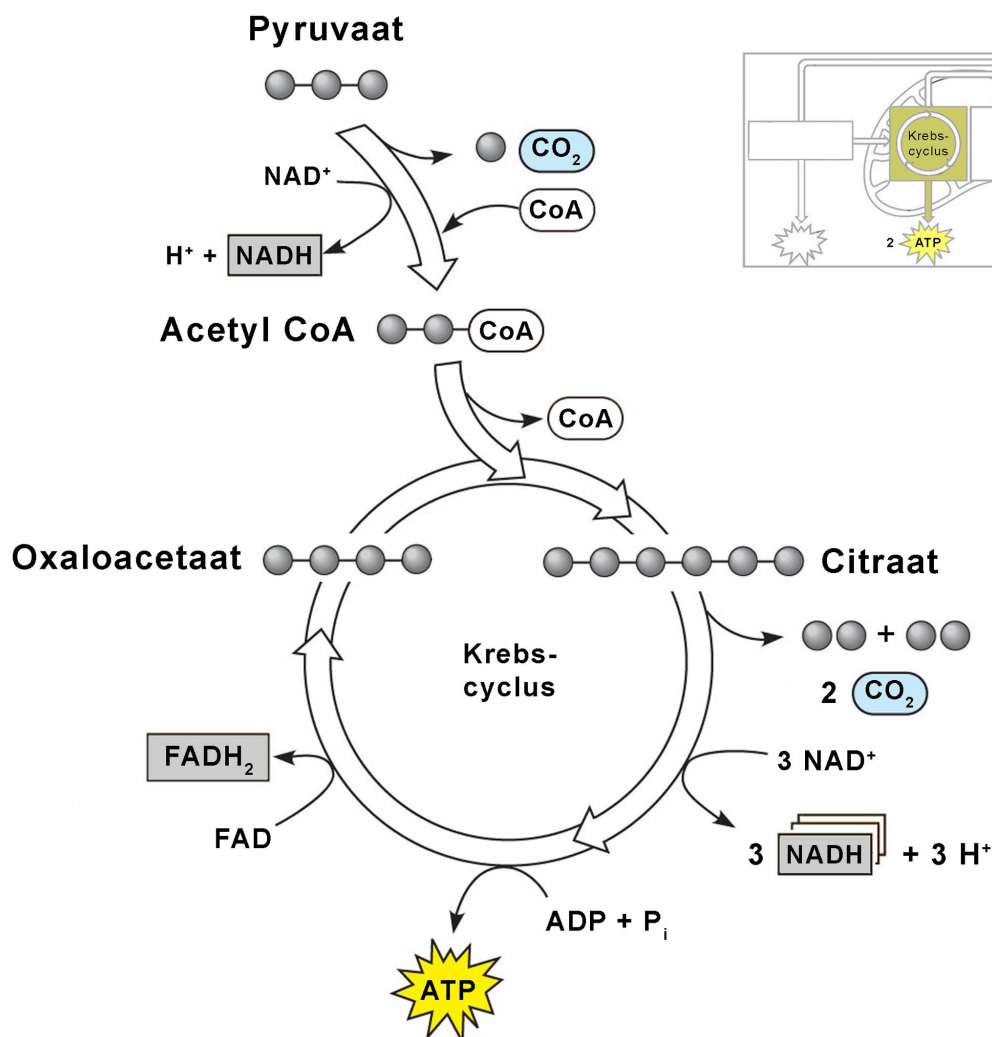
Of (rekening houdend met het feit dat 1 mol glucose 2 mol pyruvaat oplevert)



De Krebscyclus (citroenzuurcyclus)

Het acetyl-CoA dat bij de decarboxylering van het pyruvaat gevormd wordt reageert vervolgens met oxaloacetaat (de geïoniseerde vorm van oxaalazijnzuur, een verbinding met 4 koolstofatomen).

Bij deze reactie komt het coënzym A terug vrij en wordt citraat (de geïoniseerde vorm van *citroenzuur*) geproduceerd. Dit is de start van een cyclische reactiereeks, die in de jaren 30 van de vorige eeuw onttrafeld werd door de Duitser Hans Adolf Krebs en die dan ook de **citroenzuurcyclus** of **Krebscyclus** genoemd wordt.



Per mol pyruvaat die geoxideerd wordt bekomen we

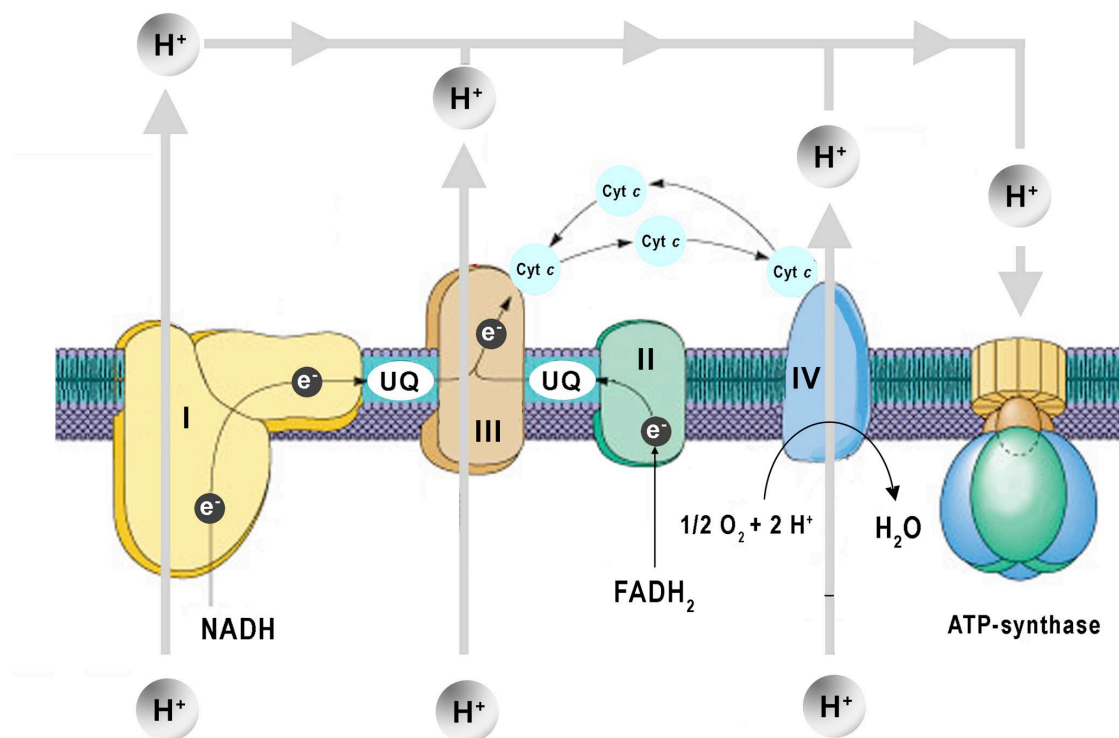
- 4 mol NADH
- 1 mol FADH_2 (gereduceerde vorm van *flavine adenine dinucleotide*)
- 1 mol ATP

Daar 1 mol glucose 2 mol pyruvaat opleveren, die zelf verder reageren tot 2 mol acetyl-CoA, mogen we alle waarden hierboven verdubbelen, wanneer we van 1 mol glucose vertrekken. Houden we bovendien rekening met het feit dat 3 moleculen water verbruikt worden per keer dat de citroenzuurcyclus doorlopen wordt, dan komen we tot volgende algemene vergelijking voor de Krebscyclus (2 x doorlopen):



De oxidatieve fosforylering

Tot op heden is de netto opbrengst aan ATP beperkt: 4 mol ATP per mol glucose (2 mol uit de glycolyse en 2 mol uit de Krebscyclus). De grootste hoeveelheid potentiële chemische energie zit nog vervat in de moleculen NADH¹ en FADH₂. Het vrijmaken van de energie gebeurt m.b.v. 4 enzymcomplexen en een ATP-synthase in de endomembraan van de mitochondriën.



Net als bij de fotosynthese zorgt een elektronenstroom via diverse redoxsystemen voor energieomzettingen, waardoor protonen gepompt worden van de mitochondriale matrix naar de intermembraanruimte.

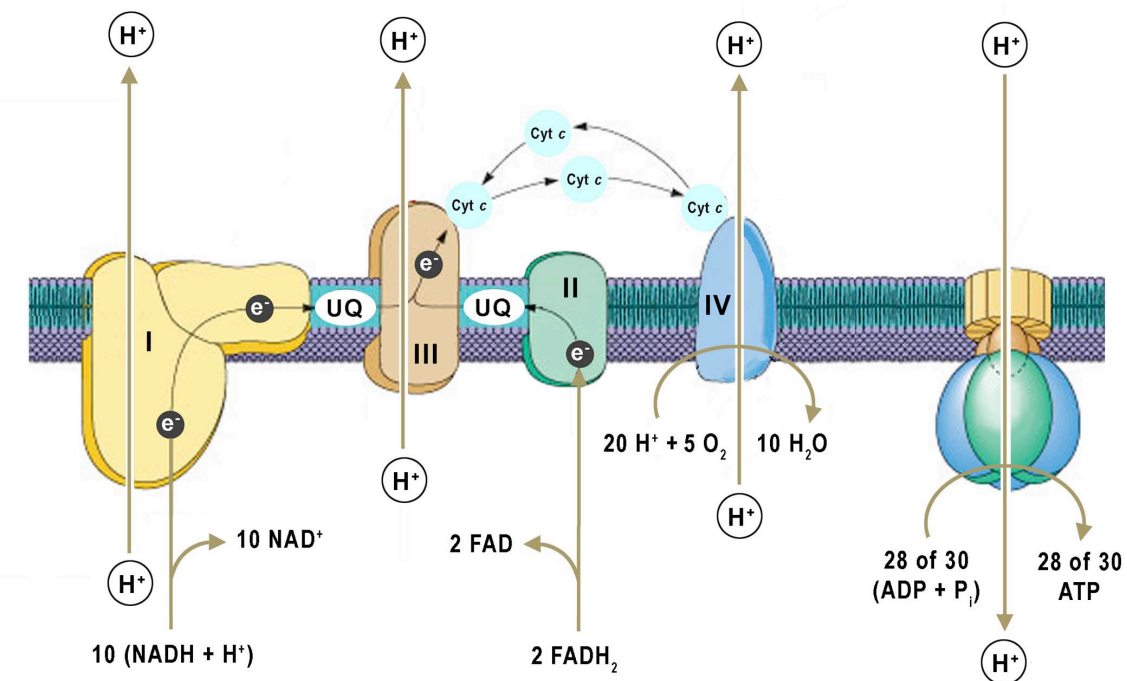
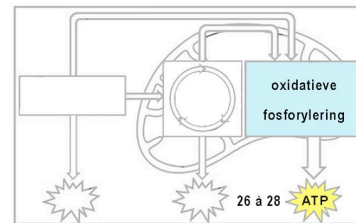
¹ De moleculen NADH, afkomstig van de glycolyse, kunnen de endomembraan van de mitochondriën niet passeren. Zij geven hun energierijke elektronen door via een tweetal speciale transportsystemen in de endomembraan. Welk transportsysteem gebruikt wordt hangt af van het celtipe. Eén van de twee systemen levert uiteindelijk 1 mol ATP minder op per mol NADH die vervoerd worden.

Hierdoor ontstaat een protonengradiënt over de endomembraan, die de drijvende kracht wordt voor de synthese van ATP. Ook nu zullen protonen via ATP-synthase terugstromen van het lumen tussen beide membranen naar de matrix en zo de energie leveren om via het synthase $ADP + P_i$ om te zetten in ATP.

De elektronen stroomt eindigt in het enzymcomplex IV, waar O_2 deultieme elektronenacceptor is. Het bindt protonen en we bekommen water als reactieproduct.

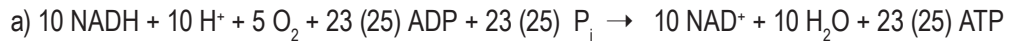
Daar per mol glucose 10 mol NADH en 2 mol $FADH_2$ gevormd worden, zullen deze allemaal hun elektronen afstaan aan de elektronentransportketen in de endomembraan. Houden we rekening met experimentele gegevens, dan krijgen we volgend beeld voor de oxidatieve fosforylering:

Overzicht van de oxidatieve fosforylering

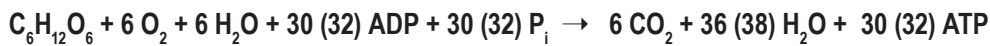
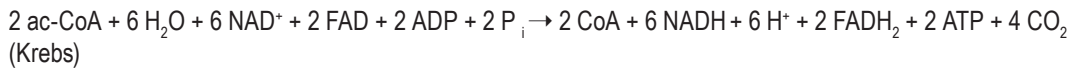
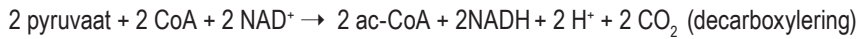


Noteren we dat de hoeveelheid ATP die geproduceerd wordt varieert van celtype tot celtype. Experimenteel onderzoek wijst in de richting van 2,5 mol ATP per mol NADH en 1,5 mol ATP per mol $FADH_2$

We kunnen bijgevolg de oxidatieve fosforylering weergeven m.b.v. volgende reacties:



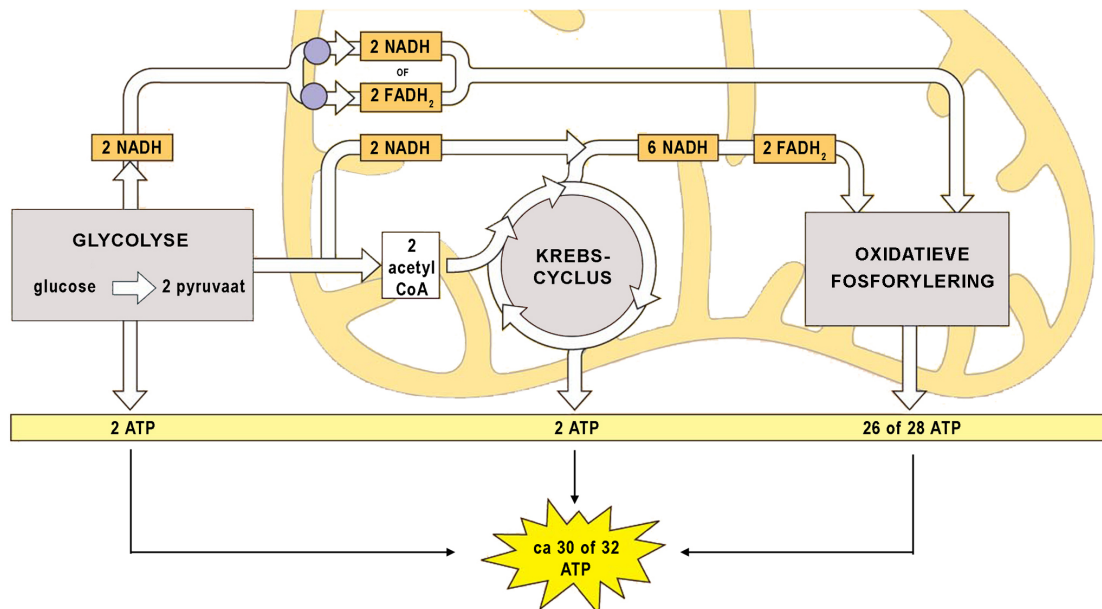
Globale reactie voor de oxidatieve afbraak van glucose



of eenvoudiger:



ATP-opbrengst voor de volledige oxidatieve afbraak van glucose

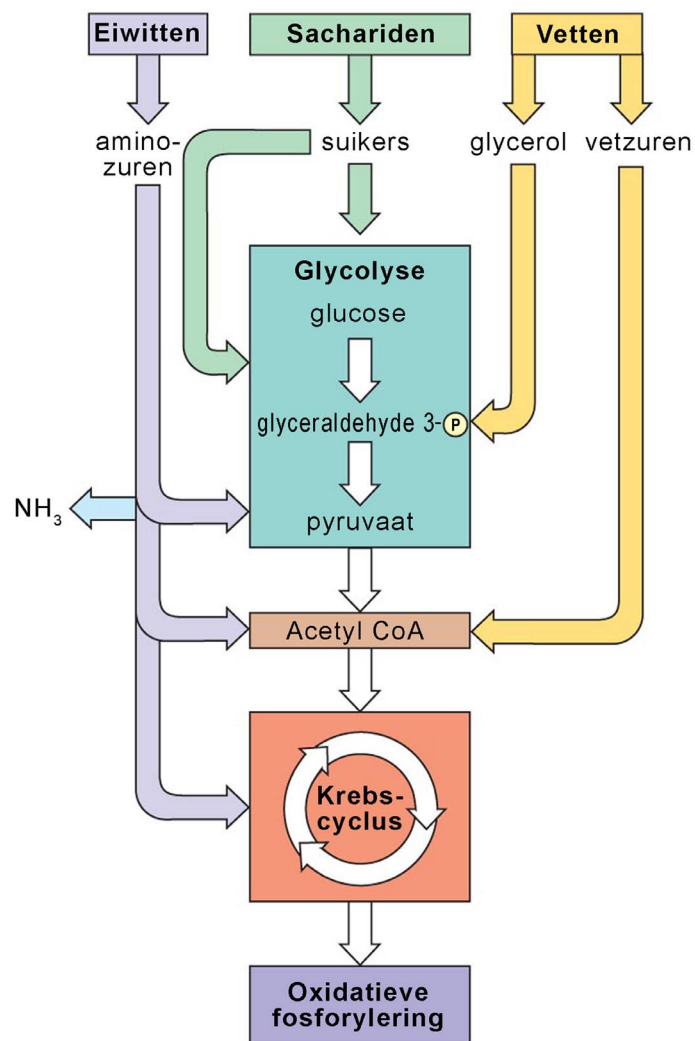


Het verschil in ATP-opbrengst heeft te maken met de manier waarop de elektronen worden overgedragen van cytosol naar de mitochondriale matrix. Bij één van de twee mogelijke transportsystemen worden elektronen van NADH overgedragen op FAD. Het resulterend

FADH₂ levert 1,5 mol ATP op, daar waar NADH 2,5 mol ATP kan leveren.
Op het schema zien we ook dat de grootste energieopbrengst afkomstig is van de oxidatieve fosforylering (26 of 28 ATP), daar waar de glycolyse en de Krebscyclus netto samen slechts 4 ATP opleveren.

Naast glucose kunnen ook andere verbindingen gebruikt worden als brandstof

Op onderstaand schema zien we dat naast sachariden ook afbraakproducten van vetten en eiwitten kunnen verwerkt worden tijdens de reactiereeksen van de aerobe ademhaling:



DE GISTING (FERMENTATIE)

Wanneer geen zuurstofgas voorhanden is, wordt geen pyruvaat opgenomen in de mitochondriën en gaan de Krebscyclus en de oxidatieve fosforylering niet door.

Beide laatste processen kunnen natuurlijk ook niet doorgaan in celtypes die geen mitochondriën hebben of niet beschikken over de nodige enzymen.

Daar zuurstofgas niet optreedt als ultieme elektronenacceptor hebben we hier te doen met een anaeroob proces; de uiteindelijke elektronenacceptors zijn in tegenstelling tot de ademhaling **organische verbindingen**.

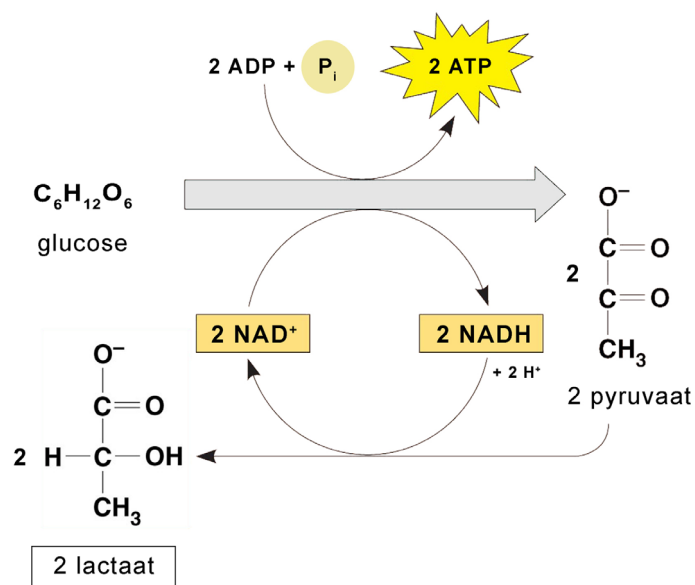
We kunnen gisting definiëren als **de afbraak van een substraat, waarbij geen zuurstofgas wordt verbruikt en de elektronen uiteindelijk op een organische verbinding terechtkomen. Tijdens het proces komt energie vrij.**

De gisting biedt een alternatieve weg om NAD^+ , nodig voor de glycolyse, te regenereren.

Naargelang het celtype en/of de omstandigheden kunnen we te doen hebben met verschillende gistingsprocessen. Wij beperken ons hier tot de melkzuurgisting en de alcoholische gisting, die de enige gistingsprocessen zijn die kunnen voorkomen bij eukaryoten.

De melkzuurgisting

Is een proces waarbij het pyruvaat direct door NADH gereduceerd wordt, waardoor lactaat (geïoniseerde vorm van melkzuur) ontstaat:



De netto energieopbrengst bedraagt 2 mol ATP per mol glucose. Het is de energieopbrengst van de glycolyse, waarbij glucose wordt omgezet in pyruvaat.

De melkzuurgisting treedt bv. op in onze spiercellen, wanneer er onvoldoende O_2 aanvoer is. Het gevormde lactaat veroorzaakt vermoeidheid en spierpijn. Het wordt afgevoerd door het bloed naar de lever, waar het terug wordt omgezet in pyruvaat en glucose.

De melkzuurgisting wordt ook uitgevoerd door sommige bacteriën en schimmels. In de zuivelindustrie wordt hiervan dankbaar gebruik gemaakt bij de bereiding van kazen en yoghurt.

De alcoholische gisting

Gist en een hele rits bacteriën halen hun energie uit de omzetting van glucose in ethanol. Ook hier is de netto energieopbrengst weer 2 mol ATP. Het is een 2-stapsreactie waarbij CO_2 vrijkomt (het is dit gas dat het bakkersdeeg doet rijzen).

