

Μικροβιακός Μεταβολισμός

Θρέψη μικροοργανισμών

- Ο όρος **μεταβολισμός** ορίζεται ως το σύνολο των χημικών μετατροπών που λαμβάνουν χώρα στο κύτταρο.
- Ο όρος **αναβολισμός** ή **βιοσύνθεση** ορίζεται ως το σύνολο των χημικών μεταβολών που οδηγούν στη σύνθεση μακρομορίων από απλές χημικές ενώσεις.
- Το μέρος του μεταβολισμού που αφορά την παραγωγή ενέργειας μέσω διάσπασης χημικών ενώσεων ονομάζεται **καταβολισμός**.
- Οι μικροοργανισμοί που εξαρτώνται, όσο αφορά τις ενεργειακές τους ανάγκες, από την αερόβιο αναπνοή ονομάζονται **υποχρεωτικά αερόβιοι**.
- Οι μικροοργανισμοί που δεν χρησιμοποιούν μοριακό οξυγόνο, το οποίο είναι τοξικό, αφού είτε τους θανατώνει ή παρεμποδίζει την ανάπτυξή τους, ονομάζονται **υποχρεωτικά αναερόβιοι**.
- Μικροοργανισμοί που αναπτύσσονται παρουσία και απουσία μοριακού οξυγόνου ονομάζονται **προαιρετικά αναερόβιοι**.

- Η ταξινόμηση των οργανισμών στηρίζεται σε δύο παραμέτρους:

1. Στη φύση της πηγής ενέργειας: οι μικροοργανισμοί που χρησιμοποιούν το φως ως πηγή ενέργειας ονομάζονται **φωτότροφοι**, ενώ αυτοί που χρησιμοποιούν χημική ενέργεια **χημειότροφοι**.

2. Στην κύρια πηγή άνθρακα: οι μικροοργανισμοί που χρησιμοποιούν το CO₂ ως πηγή άνθρακα ονομάζονται **αυτότροφοι**, ενώ αυτοί που χρησιμοποιούν οργανικές ενώσεις ως **ετερότροφοι**.

- Συνεπώς έχουμε τις εξής 4 κατηγορίες:

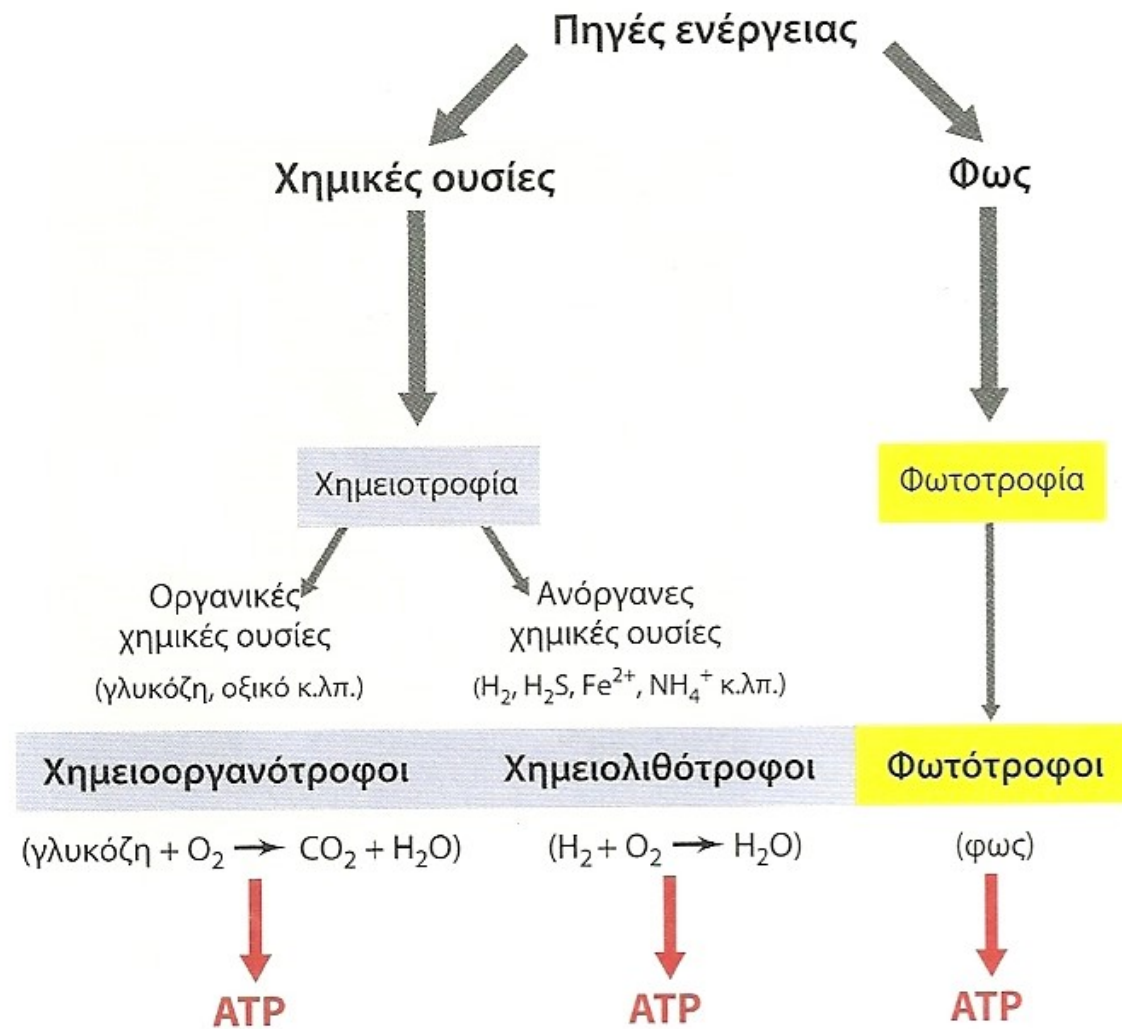
1. **Φωτοαυτότροφοι**. Χρησιμοποιούν φως ως πηγή ενέργειας και CO₂ ως κύρια πηγή άνθρακα. Ανήκουν ανώτερα φυτά, φύκη και πολλά βακτήρια, όπως κυανοπράσινα βακτήρια, τα πορφυρά και πράσινα βακτήρια κάτω από ορισμένες συνθήκες.

2. **Φωτοετερότροφοι**. Χρησιμοποιούν φως ως πηγή ενέργειας και μια **οργανική ένωση** ως κύρια πηγή άνθρακα. Ανήκουν ορισμένα από τα πορφυρά και πράσινα βακτήρια.

3. Χημειοαυτότροφοι. Χρησιμοποιούν χημικές ενώσεις ως πηγή ενέργειας και CO_2 ως πηγή άνθρακα. Η ενέργεια λαμβάνεται με οξείδωση ανηγμένων κυρίως ανόργανων ενώσεων (NH_3 , NO_2^- , H_2 , H_2S , S , S_2O_3^- και Fe^{2+}). Επειδή μπορούν να αναπτύσσονται σε καθαρά ανόργανα θρεπτικά μέσα ονομάζονται και **χημειολιθότροφοι**. Στην ομάδα αυτή ανήκουν μόνο βακτήρια.

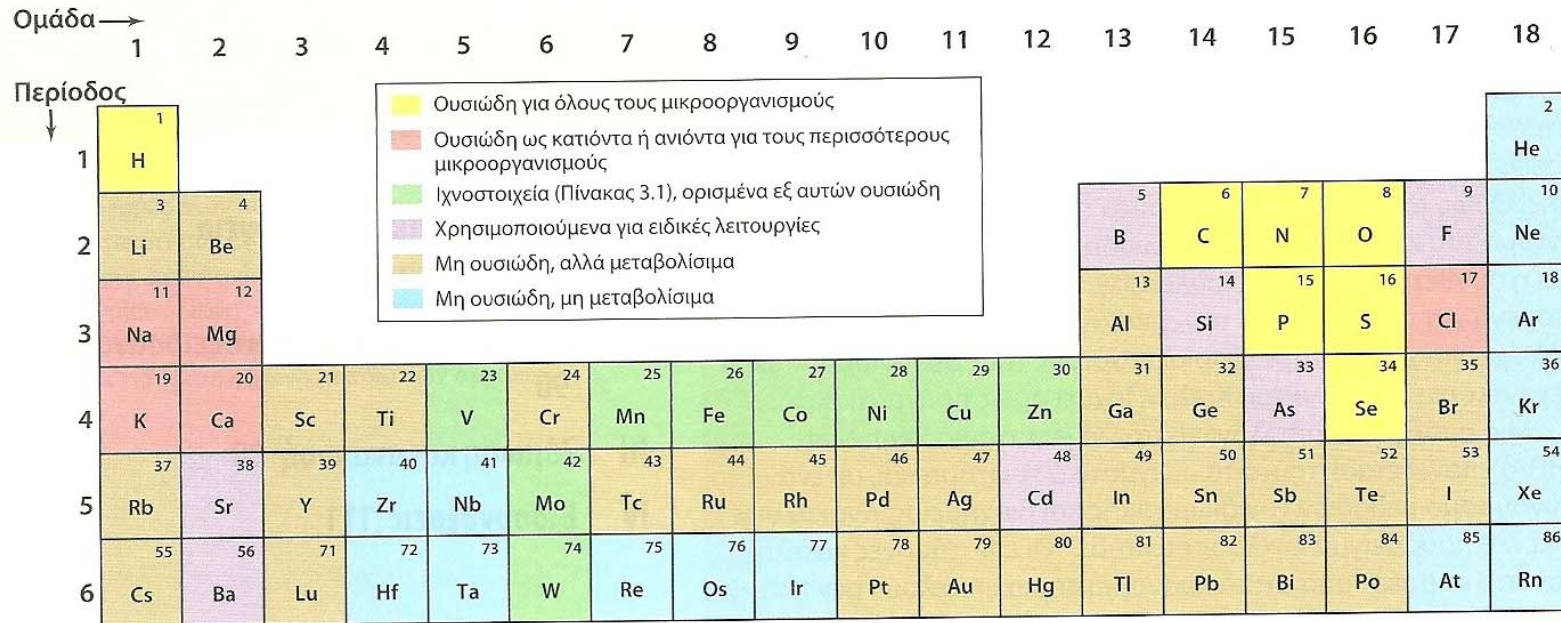
4. Χημειοετερότροφοι. Χρησιμοποιούν χημικές ενώσεις ως πηγή ενέργειας και οργανικά υλικά ως κύρια πηγή άνθρακα. Σε πολλές περιπτώσεις δεν ισχύει η διάκριση πηγής ενέργειας και άνθρακα, αφού η ίδια οργανική ένωση μπορεί να δώσει την ενέργεια και τον άνθρακα που χρειάζονται.

- Στους χημειοετερότροφους ανήκουν όλα τα ανώτερα ζώα, τα πρωτόζωα, οι μύκητες και τα περισσότερα βακτήρια.



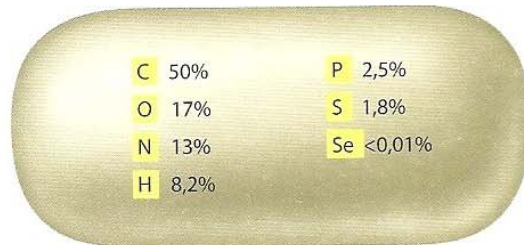
Σχ.79. Μεταβολικές επιλογές για τη διατήρηση ενέργειας στους μικροοργανισμούς.

- Τα σημαντικότερα στοιχεία από ποσοτικής πλευράς για το κύτταρο είναι **άνθρακας, υδρογόνο, οξυγόνο, άζωτο, θείο και φώσφορος**.
- Για να προμηθευτεί τα παραπάνω στοιχεία το κύτταρο, χημικές ενώσεις (δηλ. τα θρεπτικά συστατικά) εισέρχονται μέσα στο κύτταρο.
- Υπάρχουν, όμως, πολυμερή μεγαλομόρια που δεν μπορούν να εισέλθουν στο κύτταρο και γι' αυτό το λόγο πολλοί μικροοργανισμοί εκκρίνουν εξωκυττάρια ένζυμα για τη διάσπασή τους.
- Τα ένζυμα αυτά είναι **επαγώγιμα**, δηλαδή συνθέτονται μόνο παρουσία υποστρώματος.



(α)

Ουσιώδη στοιχεία ως ποσοστά του ξηρού κυτταρικού βάρους



(β)

Σύνθεση του κυττάρου σε μακρομόρια

Μακρομόριο	Ποσοστό ξηρού βάρους
Πρωτεΐνες	55
Λιπίδια	9,1
Πολυσακχαρίτες	5,0
Λιποπολυσακχαρίτες	3,4
DNA	3,1
RNA	20,5

(γ)

Σχ.80. Τυπική σύσταση βακτηριακού κυττάρου σε χημικά στοιχεία και μακρομόρια. (α) Ο μικροβιακός περιοδικός πίνακας των στοιχείων. (β) Ποσοστά συνεισφοράς ουσιωδών χημικών στοιχείων στο ξηρό βάρος του κυττάρου. (γ) Σχετική αφθονία διαφόρων μακρομορίων στο βακτηριακό κύτταρο.

Πηγές άνθρακα

- Ο άνθρακας είναι η βασική δομική μονάδα όλων των οργανικών ενώσεων.
- Είναι απαραίτητος σε μεγάλες ποσότητες.
- Οι αυτότροφοι οργανισμοί χρησιμοποιούν το CO_2 ως πηγή άνθρακα, ενώ οι χημειοετερότροφοι οργανικές ουσίες.
- Οι χημειοετερότροφοι οργανισμοί χρησιμοποιούν απλά σάκχαρα (η γλυκόζη είναι το εύκολα αφομοιώσιμο σάκχαρο), δισακχαρίτες, πολυσακχαρίτες, μονοκαρβοξυλικά οξέα, αμινοξέα, λιποειδή, πρωτεΐνες, αλκοόλες και διάφορα πολυμερή.
- Πολλοί οργανισμοί διαθέτουν τα κατάλληλα ένζυμα με τα οποία μπορούν να συνθέσουν τις ενώσεις που χρειάζονται από μια απλή ένωση, μέσω κατάλληλων καταβολικών και αναβολικών μονοπατιών.
- Άλλοι, όμως, δεν διαθέτουν τα κατάλληλα ένζυμα και συνεπώς η ανάπτυξή τους εξαρτάται από την ύπαρξη συγκεκριμένων ουσιών στο θρεπτικό υγρό ανάπτυξης.

Πηγές αζώτου

- Το άζωτο είναι συστατικό των πρωτεϊνών και των νουκλεϊκών οξέων.
- Οι βασικές μονάδες του μεταβολισμού του αζώτου είναι τα αμινοξέα, που είτε προσλαμβάνονται από το περιβάλλον, ή βιοσυντίθενται από ανόργανο άζωτο.
- Ορισμένα βακτήρια έχουν τη δυνατότητα δέσμευσης του αζώτου (**καθήλωση αζώτου**), μετατρέποντας έτσι το άζωτο της ατμόσφαιρας σε οργανικές ενώσεις του αζώτου.
- Πολλοί μύκητες, φύκη, βακτήρια και ορισμένα πρωτόζωα χρησιμοποιούν αμμωνιακά άλατα.
- Τα νιτρικά είναι λιγότερο εύχρηστα.
- Τα νιτρώδη χρησιμοποιούνται από πολύ λίγους μικροοργανισμούς, αφού είναι τοξικά.
- Τα περισσότερα πρωτόζωα και μερικά βακτήρια χρειάζονται περισσότερο σύνθετες πηγές αζώτου (π.χ. μίγμα 10-15 διαφορετικών αμινοξέων).

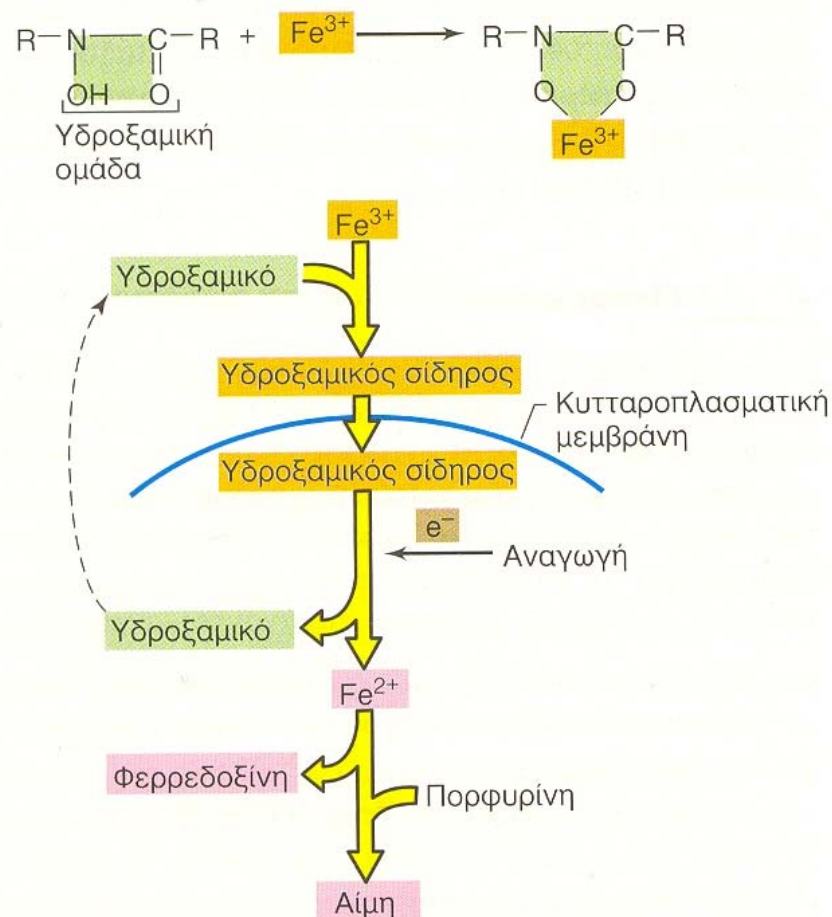
Άλλα στοιχεία

- Διακρίνονται σε **μακροστοιχεία** (φώσφορος, κάλιο, θείο, μαγνήσιο, ασβέστιο, σίδηρος, νάτριο) που απαιτούνται σε υψηλά επίπεδα (10^{-3} - 10^{-4} M) και σε **μικροστοιχεία** ή **ιχνοστοιχεία** (μαγγάνιο, χαλκός, κοβάλτιο, ψευδάργυρος, μολυβδαίνιο) που απαιτούνται σε ελάχιστες ποσότητες (10^{-6} - 10^{-8} M).
- Τα μακροστοιχεία ενσωματώνονται σε ενώσεις μεγάλης σημασίας για το κύτταρο ή διαδραματίζουν σπουδαίο φυσιολογικό ρόλο, όπως στη ρύθμιση της ωσμωτικής πίεσης.
- Τα μικροστοιχεία αποτελούν συνήθως προσθετικές ομάδες των ενζύμων.
- Ο **σίδηρος** παίζει σημαντικό ρόλο στην κυτταρική αναπνοή ως ουσιώδες συστατικό των κυτοχρωμάτων και των σιδηροθειούχων πρωτεϊνών που συμμετέχουν στη μεταφορά ηλεκτρονίων.
- Υπό αναερόβιες συνθήκες ο σίδηρος βρίσκεται με αριθμό οξειδωσης +2 και είναι ευδιάλυτος.

- Παρουσία οξυγόνου βρίσκεται με αριθμό οξείδωσης +3 και σχηματίζει αδιάλυτες ανόργανες ενώσεις.

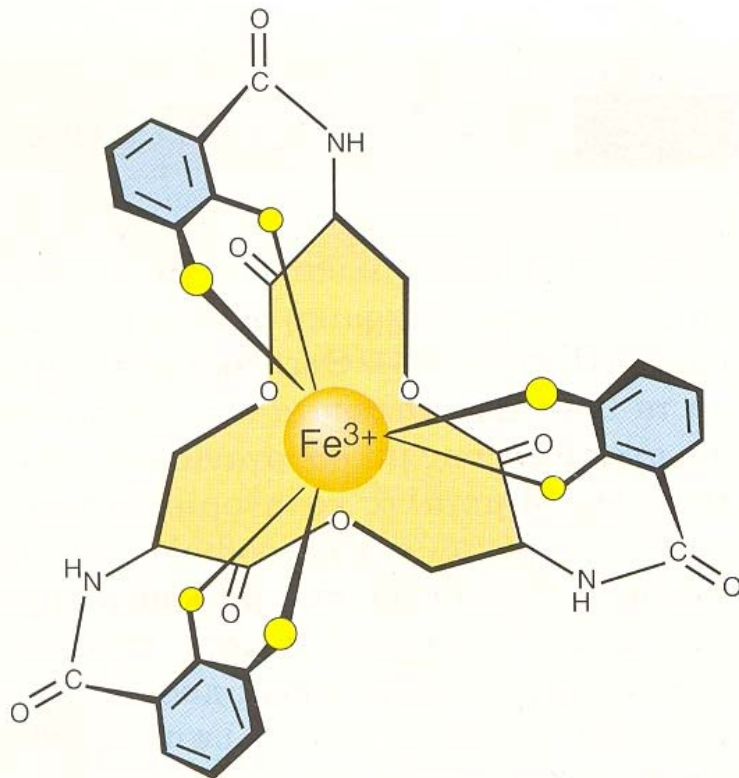
- Για να μπορέσουν τα κύτταρα να ανακτήσουν τον σίδηρο από ανόργανες αδιάλυτες ενώσεις, βιοσυνθέτουν δεσμευτικούς παράγοντες (**σιδηροφορείς**) που μεταφέρουν τον σίδηρο εντός του κυττάρου.

- Μια σημαντική ομάδα σιδηροφορέων αποτελείται από παράγωγα του υδροξαμικού οξέος.



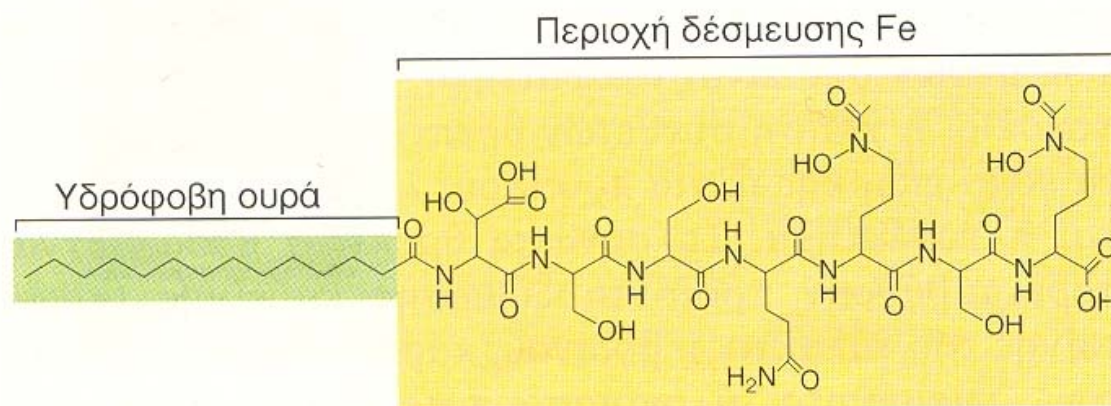
Σχ.81. Ο σίδηρος προσδένεται υπό μορφή Fe³⁺ και απελευθερώνεται μέσα στο κύτταρο υπό μορφή Fe²⁺.

- Από τη στιγμή που το σύμπλεγμα σιδήρου-υδροξαμικού οξέος εισέλθει στο κύτταρο, ο σίδηρος ελευθερώνεται και το υδροξαμικό οξύ μπορεί να βγει από το κύτταρο και να ξαναχρησιμοποιηθεί για τη μεταφορά σιδήρου.
- Ορισμένα βακτήρια (*Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium*) παράγουν σύνθετους από δομική άποψη φαινολικούς σιδηροφορείς (**εντεροβακτίνες**).
- Αυτοί οι σιδηροφορείς είναι παράγωγα αρωματικών ενώσεων της κατεχόλης και έχουν υψηλή συγγένεια με τον σίδηρο.



Σχ.82. Εντεροβακτίνη σιδήρου της *Escherichia coli*.

- Στο θαλάσσιο νερό ο σίδηρος βρίσκεται σε απειροελάχιστες συγκεντρώσεις (πρακτικά μη ανιχνεύσιμος).
- Ορισμένα βακτήρια παράγουν δομικά πολύπλοκους σιδηροφορείς ικανούς να απομονώσουν τις ελάχιστες ποσότητες σιδήρου.
- Αυτοί οι σιδηροφορείς αποτελούνται από μια πεπτιδική κεφαλή που δημιουργεί σύμπλοκα με τον Fe^{3+} και μια λιπιδική ουρά, η οποία συσχετίζεται με την κυτταρική μεμβράνη.
- Μερικοί προκαρυωτικοί μικροοργανισμοί (*Lactobacillus plantarum*) αναπτύσσονται απουσία σιδήρου.
- Το Mn^{2+} αντικαθιστά τον σίδηρο ως συστατικό των ενζύμων.



Σχ.83. Ο πεπτιδικός σιδηροφορέας υδατοχηλίνη.

Βιταμίνες και αυξητικοί παράγοντες

- **Αυξητικοί παράγοντες** είναι οργανικές ενώσεις που χρειάζονται για την αύξηση και αναπαραγωγή των οργανισμών (βιταμίνες, αμινοξέα, πουρίνες, πυριμιδίνες, κλπ).
- **Βιταμίνες** είναι σύνθετες οργανικές ενώσεις που χρειάζονται στους οργανισμούς για τις φυσιολογικές τους λειτουργίες σε ελάχιστες ποσότητες.
- Αποτελούν συστατικά ή πρόδρομες ενώσεις συνενζύμων.
- Πολλοί μικροοργανισμοί είναι σε θέση να συνθέτουν μόνοι τους τις βιταμίνες, άλλοι, όμως, απαιτούν την ύπαρξή τους στο θρεπτικό μέσο.
- Πολλές άλλες ενώσεις, όπως αμινοξέα, πεπτιδία, πρωτεΐνες, κλπ, είναι απαραίτητες για την ανάπτυξη διάφορων μικροοργανισμών.

Θρεπτικά μέσα καλλιέργειας

- Θρεπτικά μέσα καλλιέργειας είναι τα θρεπτικά διαλύματα που χρησιμοποιούνται για την ανάπτυξη των μικροοργανισμών στο εργαστήριο.

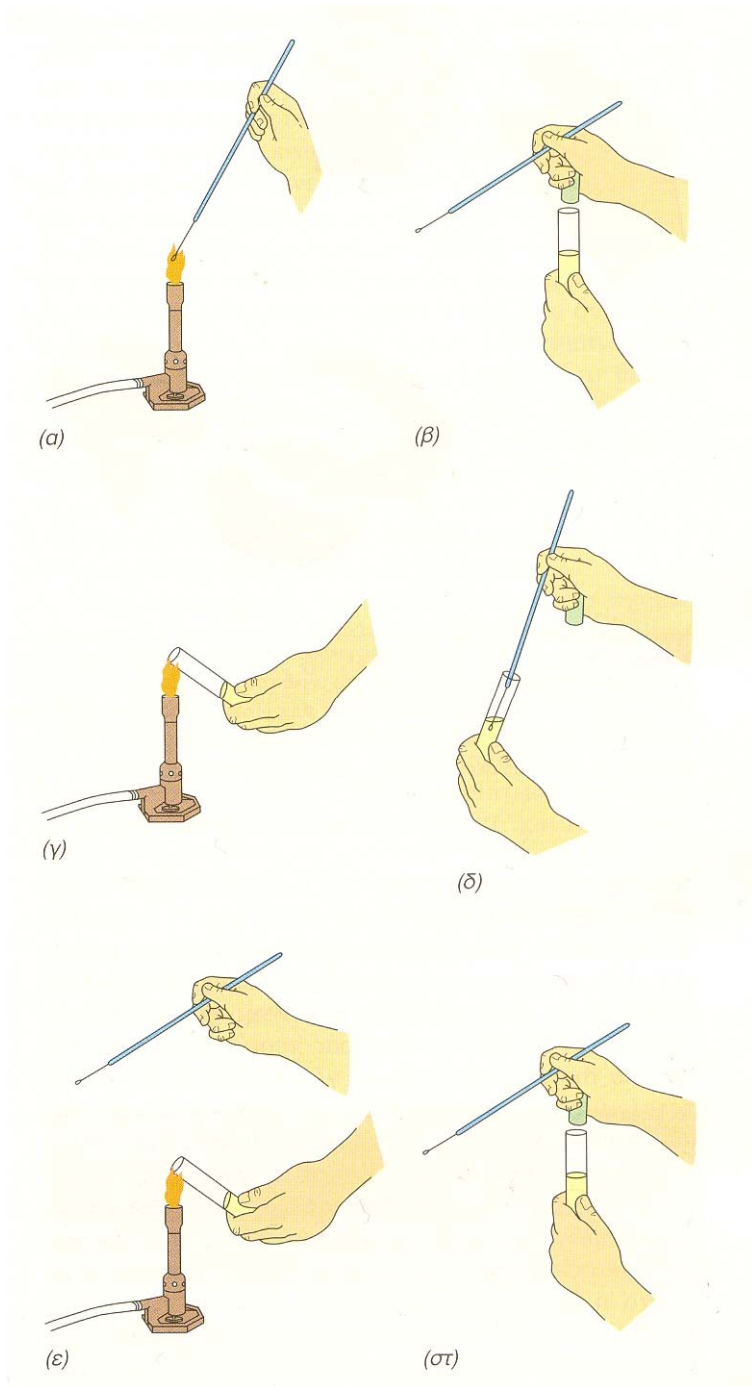
- Διακρίνονται σε 2 κατηγορίες:

A. Στα χημικώς καθορισμένα, και

B. Στα χημικώς μη καθορισμένα (σύνθετα).



Σχ.84. *Serratia marcescens* σε MacConkey agar.



Σχ.85. Τεχνικές ασηπτικής μεταφοράς.

Ακολουθούν επιστρώσεις σε διαδοχικές γραμμές, υπό γωνία σε σχέση με την αρχική επίστρωση.

Μεμονωμένες ευδιάκριτες αποικίες στο τέλος της επίστρωσης

Πυκνή ανάπτυξη αποικιών στην αρχή της επίστρωσης

1. Ο βρόχος ενοφθαλμισμού αποστειρώνεται και κατόπιν χρησιμοποιείται για να αλιεύσει το υλικό ενοφθαλμισμού από τον δοκιμαστικό σωλήνα.

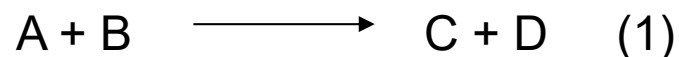
2. Η αρχική επίστρωση του υλικού γίνεται στη μια άκρη του τρυβλίου άγαρ.

3. Εμφάνιση του τρυβλίου μετά την επίστρωση του υλικού και την επώαση: φαίνονται αποικίες του βακτηρίου *Micrococcus luteus* σε ένα τρυβλίο με άγαρ αίματος.

Σχ.86. Επίστρωση σε τρυβλίο για απόκτηση αμιγών αποικιών.

Βιοενεργετική

- Ως ενέργεια ορίζεται η ικανότητα εκτέλεσης έργου (ως μονάδα μέτρησης χρησιμοποιείται συνήθως το kJ).
- Ως **ελεύθερη ενέργεια G** ορίζεται η εκλυόμενη διαθέσιμη ενέργεια για την εκτέλεση ωφέλιμου έργου.
- Η μεταβολή της ελεύθερης ενέργειας μιας αντίδρασης υπό κανονικές συνθήκες (pH: 7.0, 25°C, αρχική συγκέντρωση αντιδραστηρίων 1M) συμβολίζεται με ΔG° .
- Αν στην αντίδραση



το ΔG° είναι αρνητικό η αντίδραση συνοδεύεται από έκλυση ενέργειας (εξώθερμη αντίδραση), ενώ αν είναι θετικό έχουμε απορρόφηση ενέργειας (ενδόθερμη αντίδραση).

- Ως **ελεύθερη ενέργεια σχηματισμού** ορίζεται η ενέργεια που παράγεται ή καταναλώνεται για τον σχηματισμό ενός συγκεκριμένου μορίου από τα συνιστώμενα στοιχεία του.
- Κατά σύμβαση, η ελεύθερη ενέργεια σχηματισμού των στοιχείων G°_f θεωρείται 0.
- Για τον υπολογισμό της ελεύθερης ενέργειας μιας αντίδρασης πρέπει να γνωρίζουμε την ελεύθερη ενέργεια των αντιδρώντων και προϊόντων.
- Για μια αντίδραση, ο υπολογισμός του ΔG° γίνεται αν αφαιρέσουμε το άθροισμα των ελεύθερων ενεργειών σχηματισμού των αντιδρώντων ουσιών (A και B) από το αντίστοιχο των προϊόντων (C και D), δηλαδή

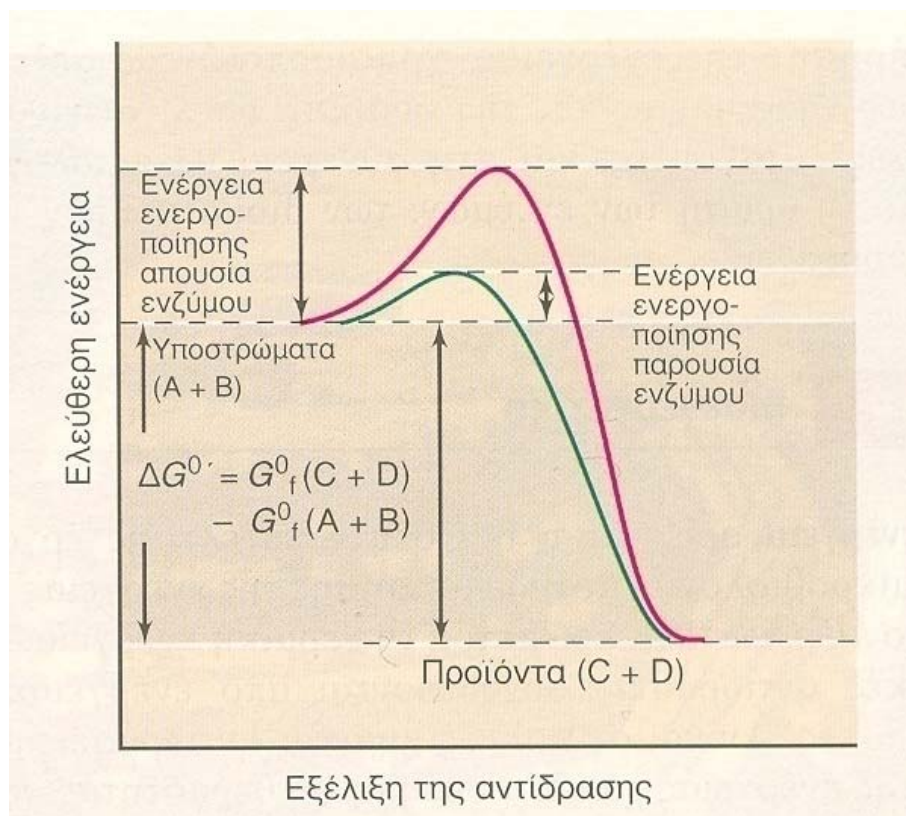
$$\Delta G^\circ = G^\circ_f [C + D] - G^\circ_f [A + B] \quad (2)$$

- Η ΔG (σε πραγματικές συνθήκες) συνδέεται με την ΔG° μέσω της εξίσωσης:

$$\Delta G = \Delta G^\circ + RT \ln K \quad (3)$$

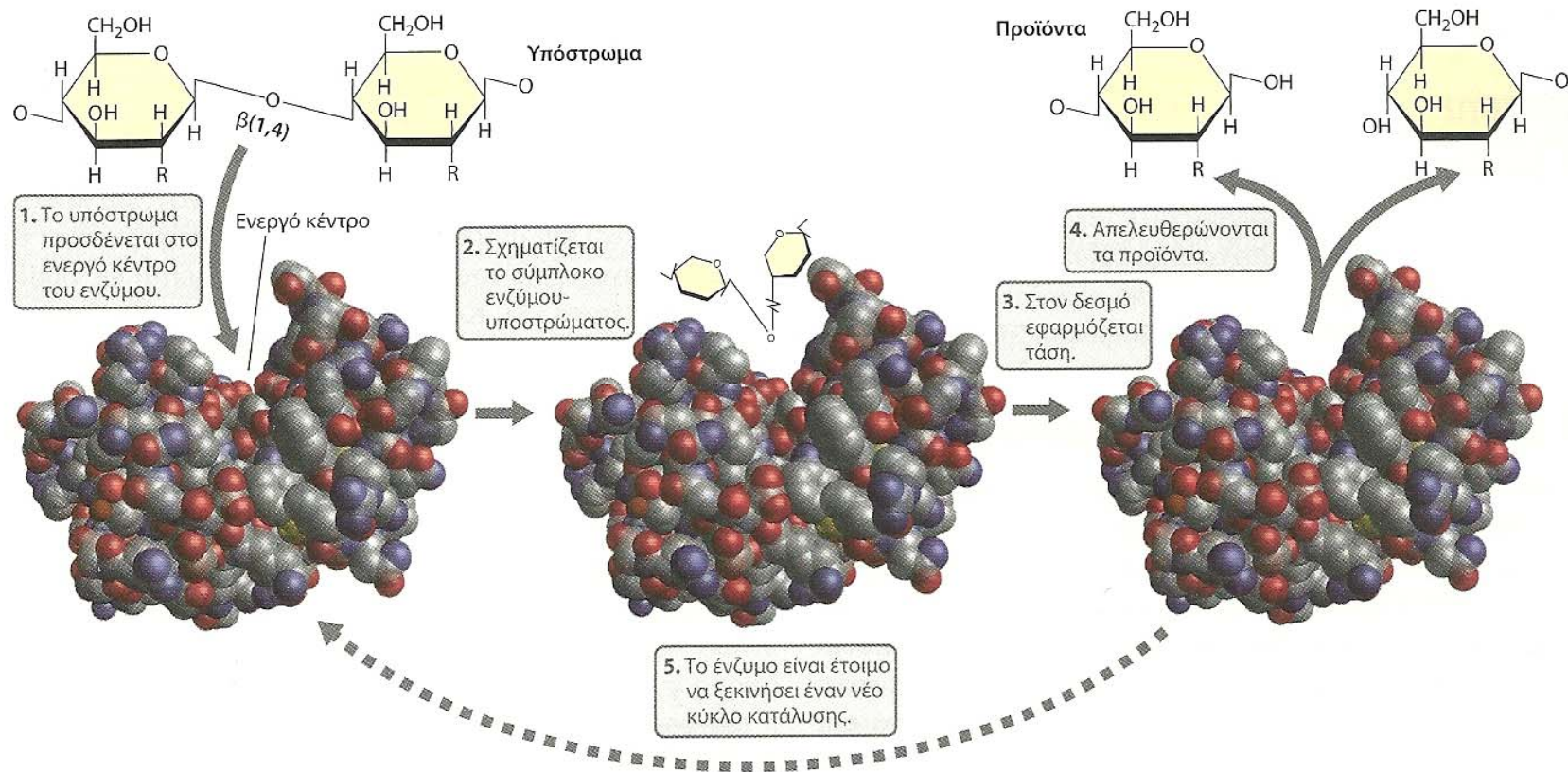
Κατάλυση και ένζυμα

- Πληθώρα χημικών αντιδράσεων δεν εκτελούνται αυθόρμητα, έστω και αν απελευθερώνεται ενέργεια, γιατί τα αντιδρώντα πρέπει να «υπερπηδήσουν» το φράγμα ενεργοποίησης.



Σχ.87. Ενέργεια ενεργοποίησης και κατάλυση.

- Οι **καταλύτες** είναι ουσίες που μειώνουν την ενέργεια ενεργοποίησης μιας χημικής αντίδρασης.
- Οι καταλύτες δεν καταναλώνονται, ούτε μετασχηματίζονται κατά τις χημικές αντιδράσεις.
- Οι καταλύτες επιδρούν μόνο στην ταχύτητα των αντιδράσεων και όχι στην κατάσταση ισορροπίας.
- Οι καταλύτες των βιολογικών αντιδράσεων ονομάζονται **ένζυμα** και είναι συνήθως πρωτεϊνικής φύσεως.
- Τα ένζυμα αυξάνουν την ταχύτητα των ενζυμικών αντιδράσεων έως και 10^{20} φορές.



Σχ.88. Ο καταλυτικός κύκλος ενός ενζύμου.

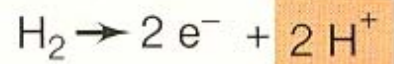
• Πολλά ένζυμα απαιτούν την ύπαρξη μικρών μη πρωτεϊνικών μορίων, τα οποία συμμετέχουν στη διεργασία κατάλυσης. Διακρίνονται σε:

1. **Προσθετικές ομάδες**, που συνδέονται πολύ στενά με τα ένζυμα, συνήθως μόνιμα (π.χ. η προσθετική ομάδα της αίμης που απαντά στα κυτοχρώματα), και σε

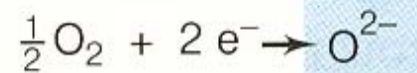
2. **Συνένζυμα**, που συνδέονται μάλλον «χαλαρά» με τα ένζυμα και ένα μόριο συνενζύμου μπορεί να συνδεθεί με πολλά διαφορετικά μόρια ενζύμου.

Οξειδοαναγωγή

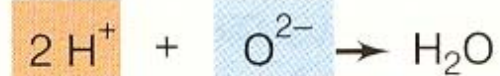
- Ως **οξείδωση** ορίζεται η απομάκρυνση ενός ή περισσότερων ηλεκτρονίων από ένα μόριο.
- Ως **αναγωγή** ορίζεται η πρόσληψη ενός ή περισσότερων ηλεκτρονίων από ένα μόριο.
- Οι χημικές ενώσεις διαφέρουν μεταξύ τους ως προς την τάση τους για οξείδωση ή αναγωγή.
- Η τάση αυτή εκφράζεται ως **δυναμικό οξειδοαναγωγής E°** (σε κανονικές συνθήκες).



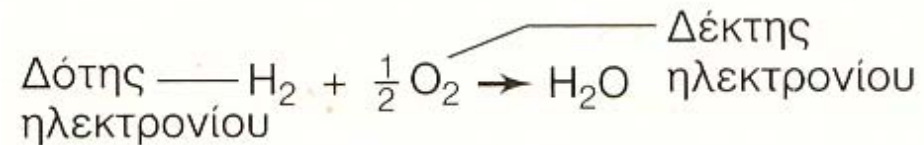
Ημιαντίδραση δότη ηλεκτρονίου



Ημιαντίδραση δέκτη ηλεκτρονίου



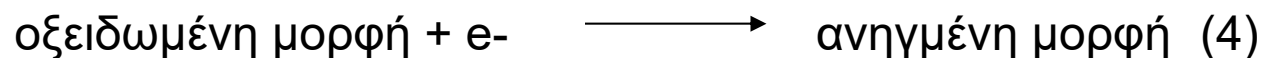
Σχηματισμός νερού



Συνολική αντίδραση

Σχ.89. Παράδειγμα οξειδοαναγωγικής αντίδρασης.

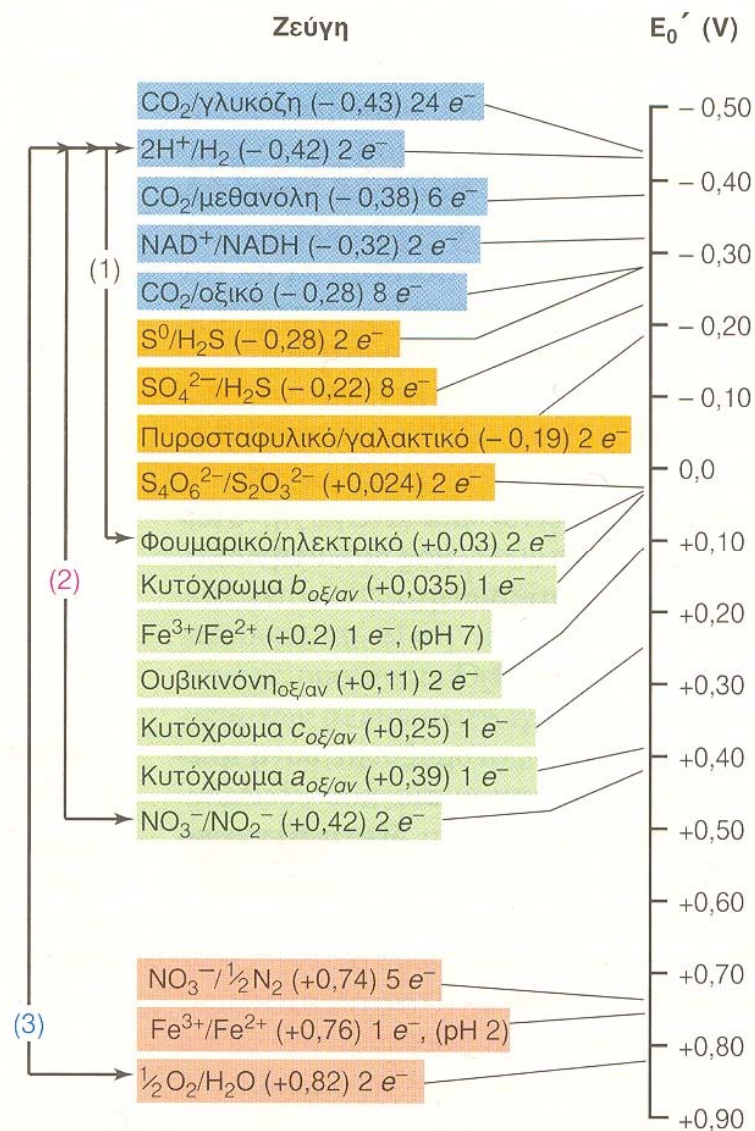
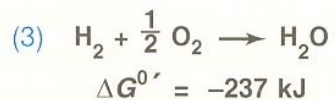
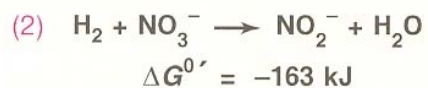
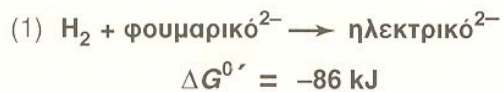
- Αυτό το δυναμικό μετρείται σε volt (V) ως προς μια χημική ουσία αναφοράς (το H₂).
- Κατά σύμβαση, τα δυναμικά οξειδοαναγωγής αναφέρονται σε αναγωγικές ημιαντιδράσεις, δηλαδή της μορφής:



- Τα περισσότερα μόρια μπορεί, υπό διαφορετικές συνθήκες, να είναι είτε δότες, είτε δέκτες ηλεκτρονίων, ανάλογα με τα μόρια που αντιδρούν.
- Όταν αναπαρίσταται γραπτά ένα οξειδοαναγωγικό ζεύγος, η οξειδωμένη μορφή γράφεται πάντα αριστερά, π.χ. 2H⁺/H₂.

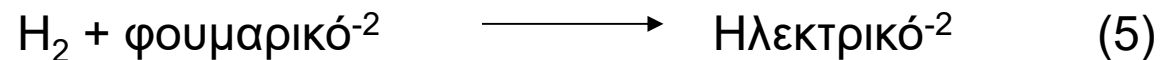
- Σε μια οξειδοαναγωγική αντίδραση, η ανηγμένη ένωση του οξειδοαναγωγικού ζεύγους με το αρνητικότερο δυναμικό οξειδοαναγωγής παραχωρεί ηλεκτρόνια στην οξειδωμένη ένωση του οξειδοαναγωγικού ζεύγους με το θετικότερο οξειδοαναγωγικό δυναμικό.
- Αν φανταστούμε έναν κατακόρυφο πύργο που αντιπροσωπεύει το δυναμικό οξειδοαναγωγής των οξειδοαναγωγικών ζευγών από τα πλέον αρνητικά στην κορυφή προς τα θετικά στη βάση, η ανηγμένη ένωση του οξειδοαναγωγικού ζεύγους στην κορυφή του πύργου εμφανίζει την ισχυρότερη τάση προσφοράς ηλεκτρονίων, ενώ η οξειδωμένη ένωση την ισχυρότερη τάση πρόσληψης ηλεκτρονίων.

Παραδείγματα αντιδράσεων
με δότη ηλεκτρονίων το H₂



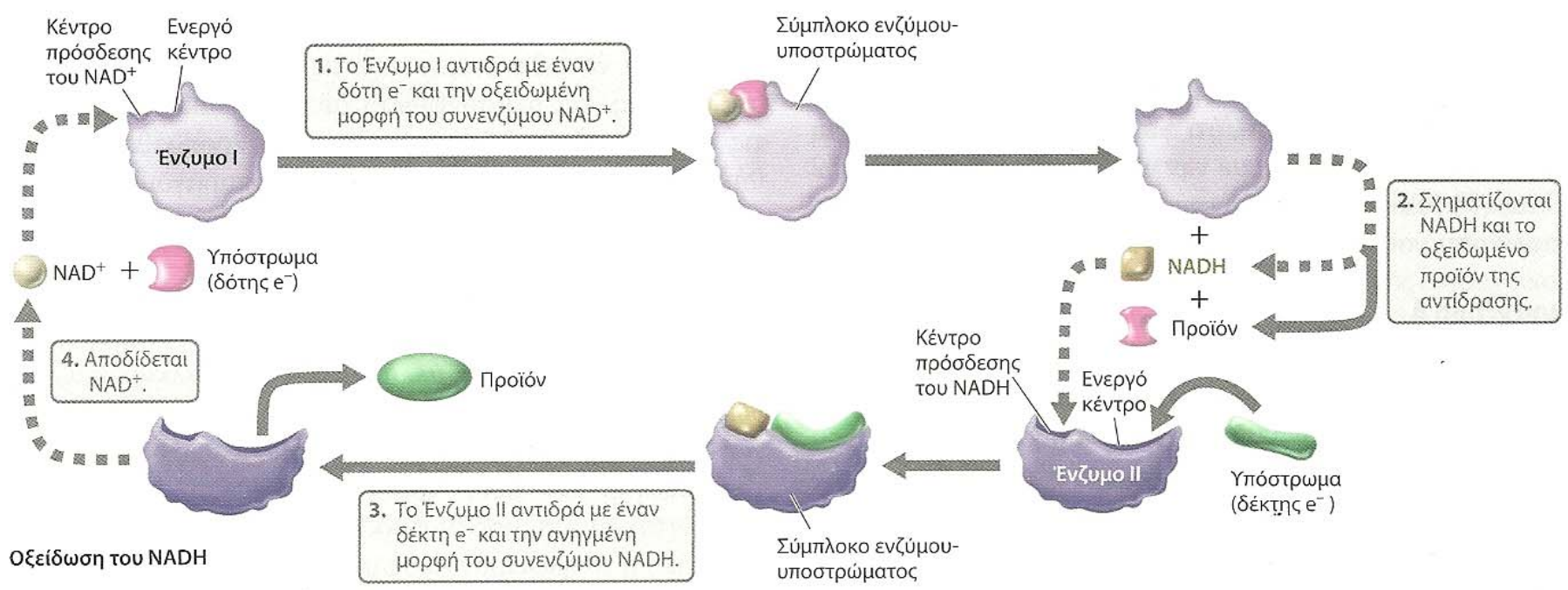
Σχ.90. Ο πύργος των ηλεκτρονίων.

- Η διαφορά δυναμικού μεταξύ 2 ενώσεων εκφράζεται ως ΔE° .
- Όσο μεγαλύτερη απόσταση διανύσουν τα ηλεκτρόνια του δότη πριν δεσμευθούν από κάποιον δέκτη, τόσο μεγαλύτερη είναι η ποσότητα ενέργειας που απελευθερώνεται, δηλαδή η ΔG° είναι ανάλογη της ΔE° .
- Για παράδειγμα, το ζεύγος $2\text{H}^+/\text{H}_2$ έχει δυναμικό οξειδοαναγωγής -0.42V και το ζεύγος φουμαρικού-ηλεκτρικού $+0.02\text{V}$.
- Συνεπώς, η οξείδωση του υδρογόνου (δότη ηλεκτρονίων) μπορεί να συζευχθεί με την αναγωγή του φουμαρικού (δέκτη ηλεκτρονίων):



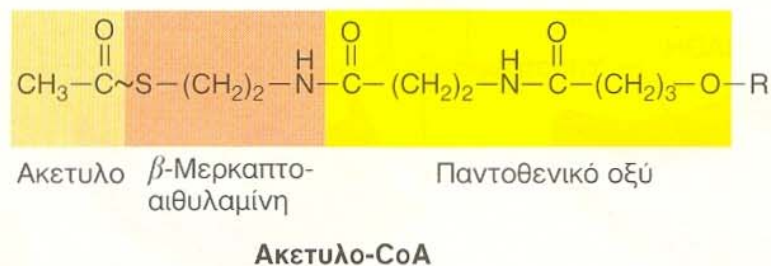
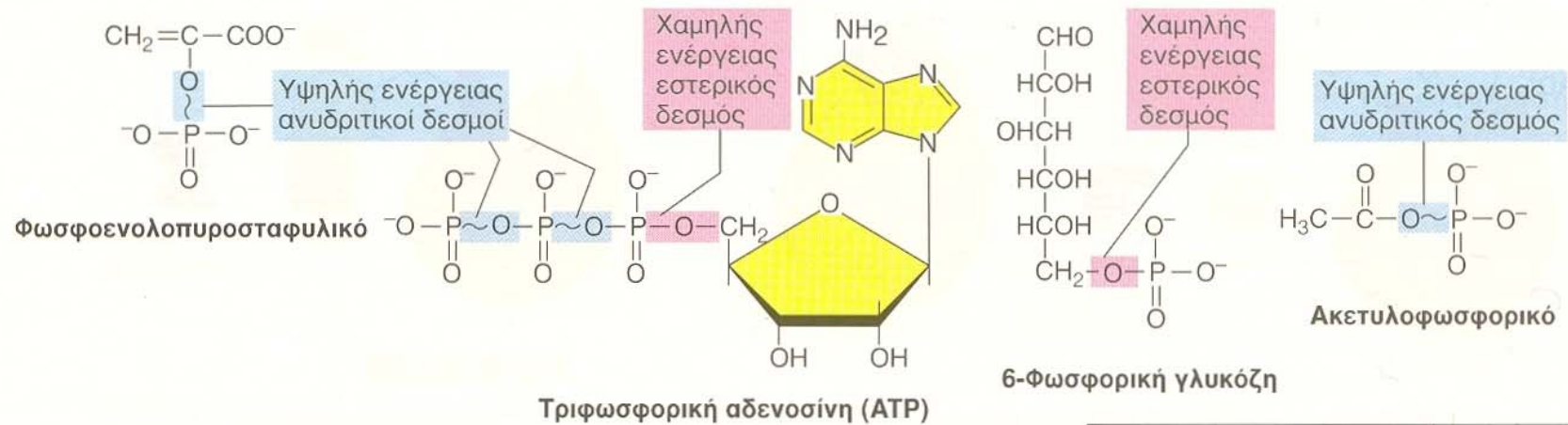
- Δηλαδή, σε αναερόβιες συνθήκες αλλά παρουσία H_2 , το φουμαρικό μπορεί να είναι δέκτης ηλεκτρονίων.
- Στον καταβολισμό, ο δότης ηλεκτρονίων αναφέρεται συχνά ως πηγή ενέργειας.
- Όμως, η χημική αντίδραση οξειδωσης του δότη ηλεκτρονίων είναι αυτή που παράγει ενέργεια.
- Στο κύτταρο, κατά τη μεταφορά ηλεκτρονίων σε μια οξειδοαναγωγική αντίδραση συνήθως χρησιμοποιούνται μία ή περισσότερες ενδιάμεσες ενώσεις (**φορείς**).
- Οι φορείς ηλεκτρονίων υποδιαιρούνται σε 2 γενικές κατηγορίες:
 1. Σε εκείνους που διαχέονται ελεύθερα (NAD^+ , $NADP^+$), και
 2. Σε αυτούς που προσδέονται ισχυρά σε ένζυμα της κυτταροπλασματικής μεμβράνης.

Αναγωγή του NAD⁺



Σχ.91. Ο κύκλος NAD⁺/NADH.

- Η χημική ενέργεια που εκλύεται στις οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις δεσμεύεται συνήθως υπό τη μορφή **φωσφορικών δεσμών υψηλής ενέργειας**.
- Παρόλ' αυτά, δεν είναι όλοι οι φωσφορικοί δεσμοί, δεσμοί υψηλής ενέργειας.
- Η πιο σημαντική φωσφορική ένωση υψηλής ενέργειας στους ζωντανούς οργανισμούς είναι το ATP.
- Εκτός από τις φωσφορικές ενώσεις, στο κύτταρο παράγονται και άλλες ενώσεις υψηλής ενέργειας, όπως παράγωγα του συνενζύμου A.
- Για την αποθήκευση ενέργειας, διάφοροι μικροοργανισμοί παράγουν πολυμερή (άμυλο, γλυκογόνο, πολυ-β-υδροξυβουτυρικό, στοιχειακό S, κλπ), που μπορούν αργότερα να οξειδωθούν για την παραγωγή ATP.



Χημική ένωση	$G^{0'}$ kJ/mol
Υψηλής ενέργειας	
Φωσφοενολοπιυροσταφυλικό	-51,6
1,3-Διφωσφογλυκερικό	-52,0
Ακετυλοφωσφορικό	-44,8
ATP	-31,8
ADP	-31,8
Χαμηλής ενέργειας	
AMP	-14,2
6-Φωσφορική γλυκόζη	-13,8

Σχ.92. Δεσμοί υψηλής ενέργειας.

Κύριες καταβολικοί οδοί, μεταφορά ηλεκτρονίων και η πρωτονιοκίνητη δύναμη

- Δύο μηχανισμοί είναι γνωστοί για τους χημειοετερότροφους οργανισμούς:

1. Η **ζύμωση** (αναερόβια διεργασία), και

2. Η **αναπνοή** (αερόβια διεργασία).

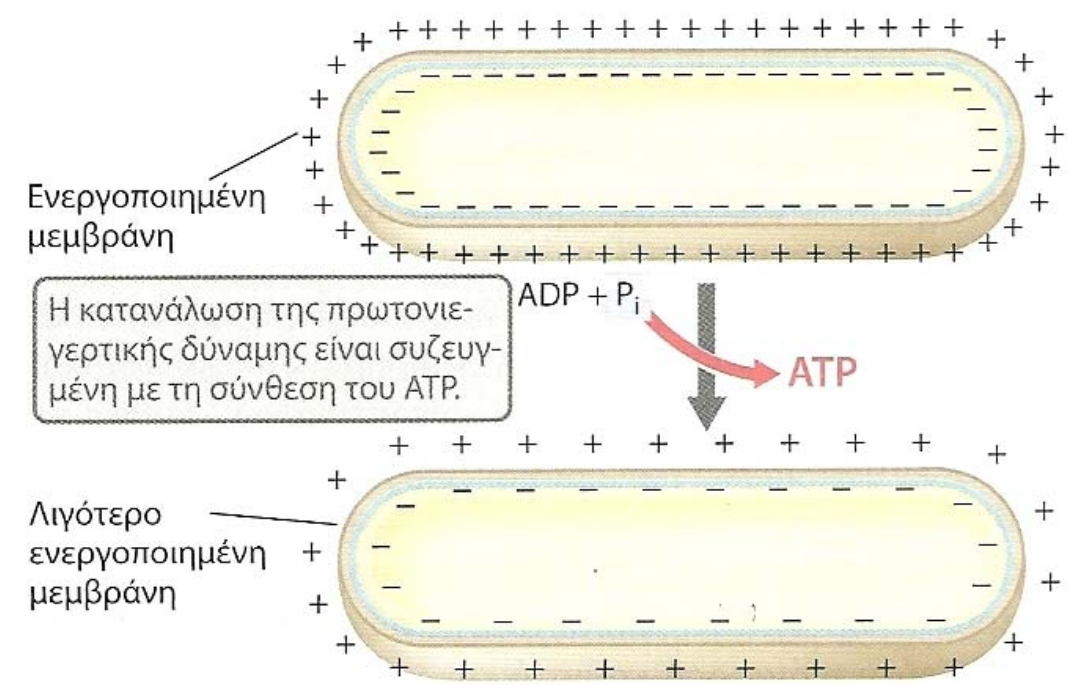
- Το τελικό αποτέλεσμα και στις δυο διεργασίες είναι η σύνθεση ATP, διαφέρουν, όμως, ως προς τον μηχανισμό σύνθεσής του.

- Στη ζύμωση, η σύνθεση του ATP γίνεται μέσω **φωσφορυλίωσης σε επίπεδο υποστρώματος**, ενώ στην αναπνοή μέσω της **οξειδωτικής φωσφορυλίωσης**.

- Στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, η σύνθεση του ATP γίνεται μέσω της **φωτοφωσφορυλίωσης**.



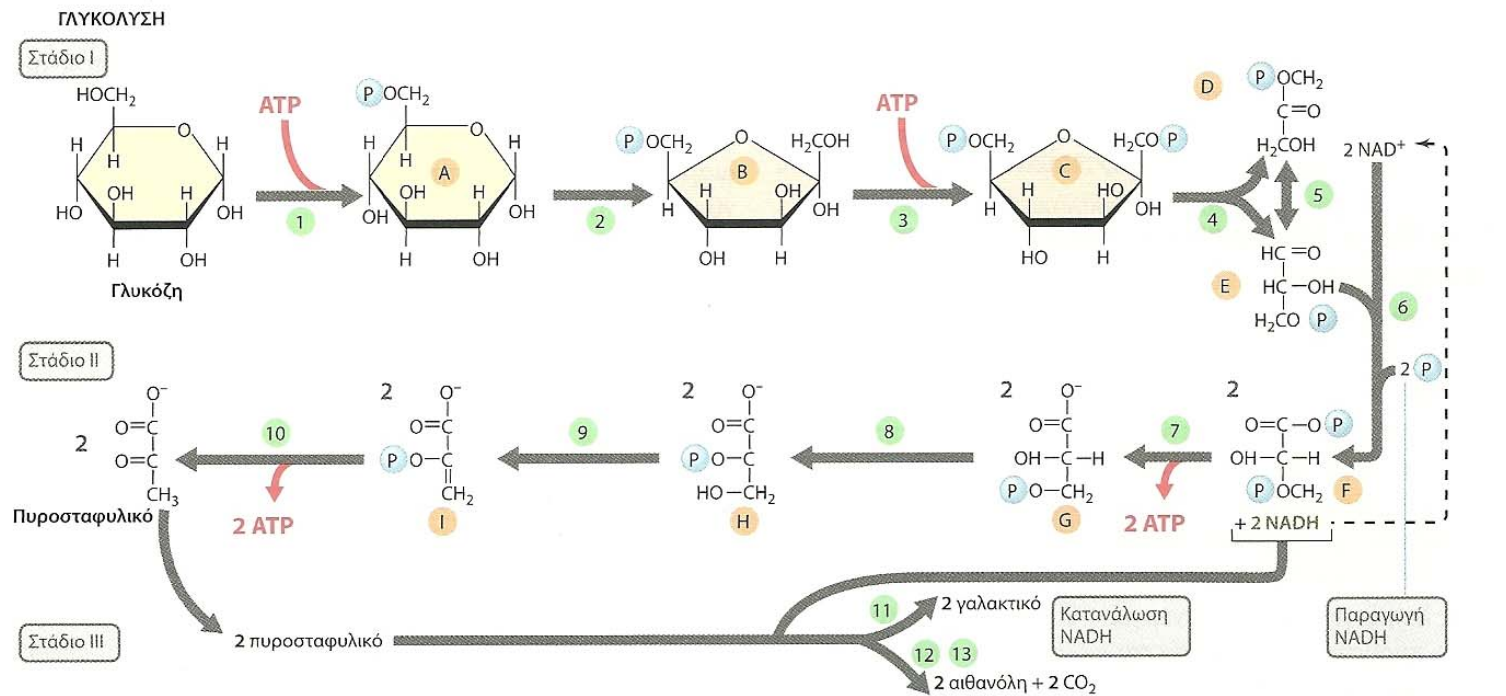
(α) Φωσφορυλίωση σε επίπεδο υποστρώματος



(β) Οξειδωτική φωσφορυλίωση

Σχ.93. Διατήρηση ενέργειας στην ζύμωση και στην αναπνοή.
 (α) Φωσφορυλίωση σε επίπεδο υποστρώματος. (β) Οξειδωτική φωσφορυλίωση.

Η γλυκόλυση (οδός *Embden-Meyerhof-Parnas*)



ΕΝΔΙΑΜΕΣΑ ΚΑΙ ΕΝΖΥΜΑ ΤΗΣ ΓΛΥΚΟΛΥΣΗΣ

Ενδιάμεσα

- | | | | |
|---|-------------------|---|-------------------------|
| A | Γλυκόζη 6-P | F | 1,3-Διφωσφογλυκερικό |
| B | Φρουκτόζη 6-P | G | 3-P-Φωσφογλυκερικό |
| C | Φρουκτόζη 1,6-P | H | 2-P-Φωσφογλυκερικό |
| D | Διυδροξυακετόνη-P | I | Φωσφοενολοπυροσταφυλικό |
| E | Γλυκεραλδεΰδη-3-P | | |

Ενεργητική

Ζυμομύκητας	Γλυκόζη	→ 2 αιθανόλη + 2 CO ₂	-239 kJ
Γαλακτοβακτήρια	Γλυκόζη	→ 2 γαλακτικό	-196 kJ

Ένζυμα

- | | | | |
|---|---|----|---|
| 1 | Εξοκινάση | 7 | Κινάση φωσφογλυκερικού |
| 2 | Ισομεράση φωσφορικών εξοζών | 8 | Μουτάση φωσφογλυκερικού |
| 3 | Κινάση φωσφορικής φρουκτόζης (φωσφοφρουκτοκινάση) | 9 | Ενολάση |
| 4 | Αλδολάση | 10 | Κινάση πυροσταφυλικού |
| 5 | Ισομεράση φωσφορικών τριοζών | 11 | Αφυδρογονάση γαλακτικού |
| 6 | Αφυδρογονάση γλυκεραλδεΰδης-3-P | 12 | Αποκαρβοξυλάση πυροσταφυλικού |
| | | 13 | Αφυδρογονάση αιθανόλης (αλκοολική αφυδρογονάση) |

Σχ.94. Η γλυκόλυση.

Μεταφορείς ηλεκτρονίων

- Τα συστήματα μεταφοράς ηλεκτρονίων αποτελούνται από **μεμβρανικούς** φορείς ηλεκτρονίων και έχουν 2 βασικές λειτουργίες:

1. Προσλαμβάνουν ηλεκτρόνια από έναν δότη ηλεκτρονίων και τα μεταφέρουν σε έναν δέκτη ηλεκτρονίων, και

2. Διατηρούν μέρος της ενέργειας που απελευθερώνεται κατά τη μεταφορά των ηλεκτρονίων για τη σύνθεση του ATP.

- Στη μεταφορά ηλεκτρονίων συμμετέχουν διάφοροι τύποι οξειδοαναγωγικών ενζύμων:

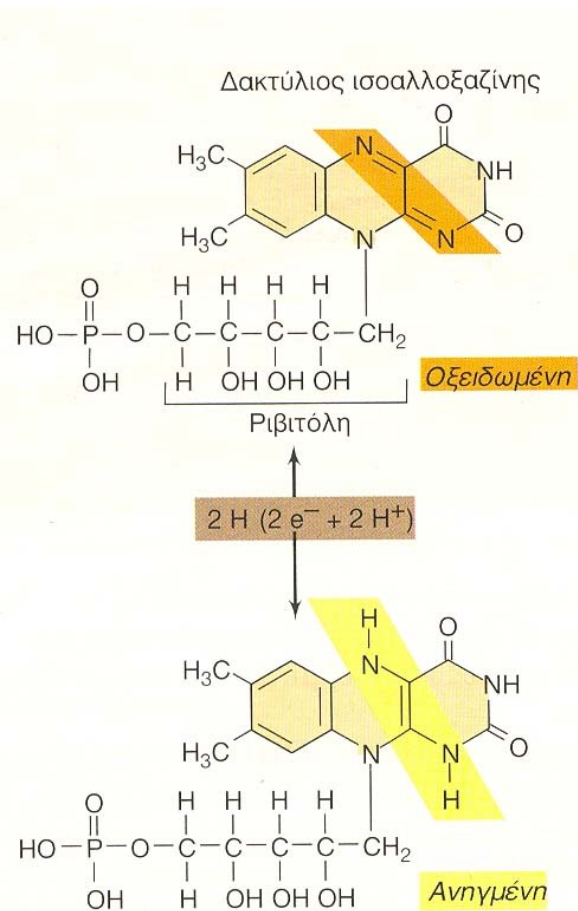
1. **Αφυδρογονάσες NADH**, οι οποίες μεταφέρουν άτομα H,

2. **Φλαβοπρωτεΐνες** (περιέχουν FMN ή FAD),

3. **Σιδηροθειούχες πρωτεΐνες**, και

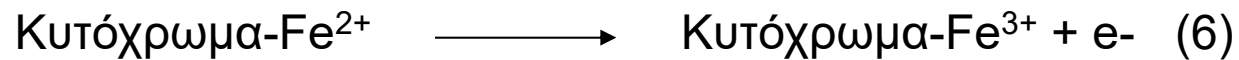
4. **Κυτοχρώματα**.

- Οι **αφυδρογονάσες NADH** είναι πρωτεΐνες οι οποίες προσδένονται στην εσωτερική πλευρά της κυτταρικής μεμβράνης. Προσλαμβάνουν άτομα H από το NADH και τα μεταβιβάζουν στις φλαβοπρωτεΐνες.
- Οι **φλαβοπρωτεΐνες** είναι πρωτεΐνες που περιέχουν ένα παράγωγο της ριβοφλαβίνης.

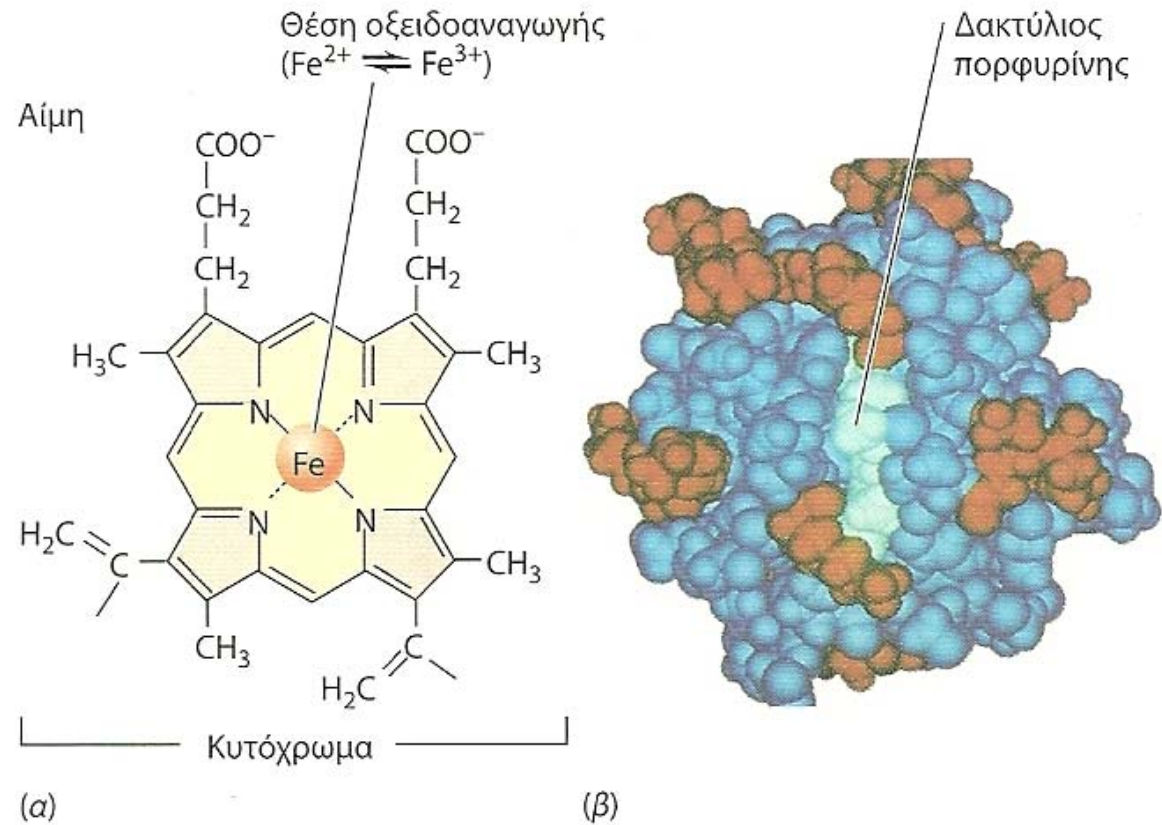


Σχ.95. Το φλαβινομονονουκλεοτίδιο (FMN).

- Τα **κυτοχρώματα** είναι πρωτεΐνες στις οποίες έχουν προσδεθεί σιδηροπορφυρινικοί δακτύλιοι (αίμη) ως προσθετικές ομάδες.
- Υφίστανται οξειδοαναγωγή αποβάλλοντας ή προσλαμβάνοντας **ένα και μόνο ένα** ηλεκτρόνιο από το άτομο σιδήρου στο κέντρο του κυτοχρώματος.

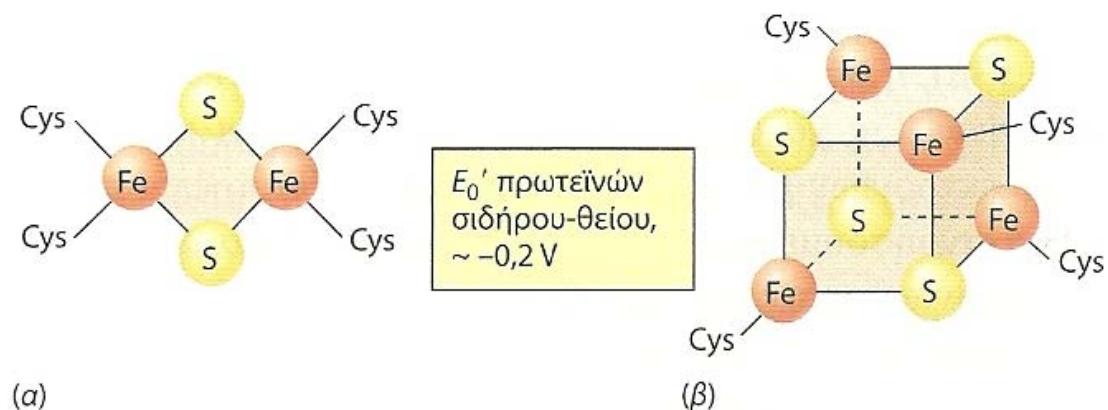


- Είναι γνωστές πολλές κατηγορίες κυτοχρωμάτων, τα οποία διαφέρουν ως προς το αναγωγικό τους δυναμικό.
- Πολλές φορές, τα κυτοχρώματα δημιουργούν στενά συνδεδεμένα σύμπλοκα με άλλα κυτοχρώματα ή με σιδηροθειούχες πρωτεΐνες.



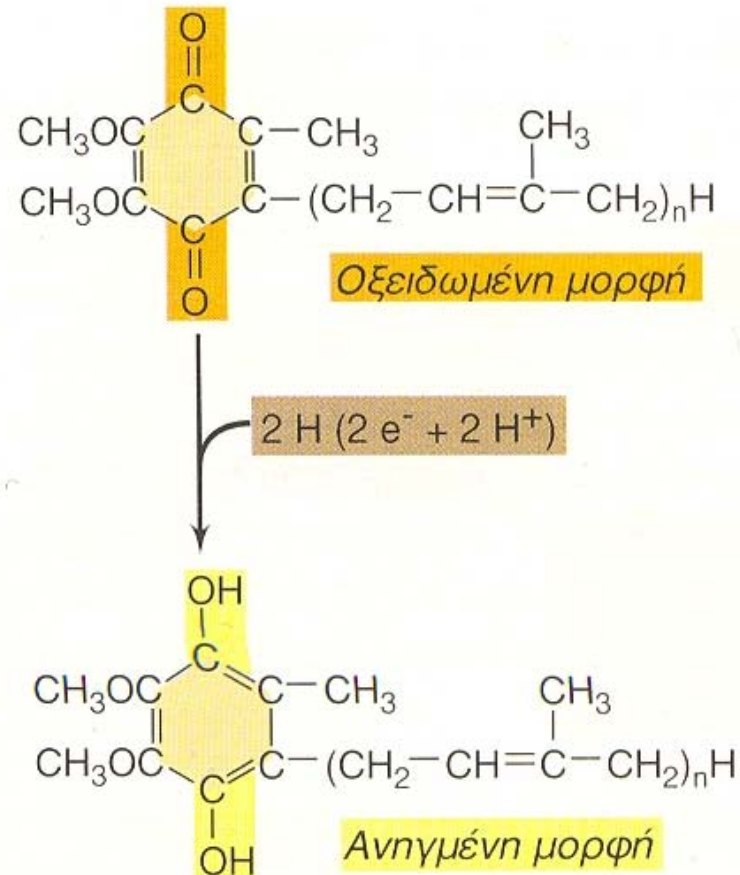
Σχ.96. Το κυτόχρωμα και η δομή του.
(α) Η δομή της αίμης. (β) Χωροπληρωτικό μοντέλο κυτοχρώματος c.

- Στη μεταφορά ηλεκτρονίων συμμετέχουν και **μη αιμικές σιδηροθειούχες πρωτεΐνες**, όπου απαντούν διάφορες διατάξεις σιδήρου-θείου (συνηθέστερες είναι οι Fe_2S_2 και Fe_4S_4).
- Τα δυναμικά αναγωγής των σιδηροθειούχων πρωτεϊνών ποικίλλουν σημαντικά, ανάλογα με τον αριθμό των ατόμων σιδήρου και θείου στο μόριο και ανάλογα με τον τρόπο σύνδεσης των κέντρων σιδήρου με την πρωτεΐνη.
- Οι μη αιμικές σιδηροθειούχες πρωτεΐνες, όπως και τα κυτοχρώματα, μεταφέρουν **μόνο ηλεκτρόνια** και όχι άτομα H.



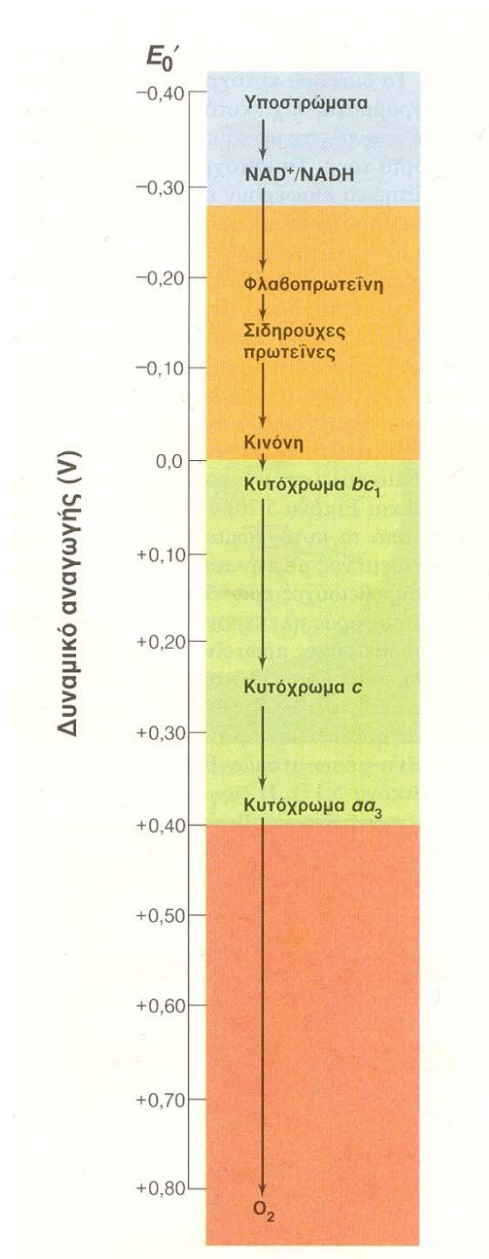
Σχ.97. Διάταξη κέντρων σιδήρου-θείου μη αιμικών σιδηροθειούχων πρωτεϊνών.
 (α) Κέντρο Fe_2S_2 . (β) Κέντρο Fe_4S_4 .

- Οι **κινόνες** είναι ιδιαίτεως υδρόφοβα μη πρωτεϊνικά μόρια που συμμετέχουν στη μεταφορά ηλεκτρονίων.



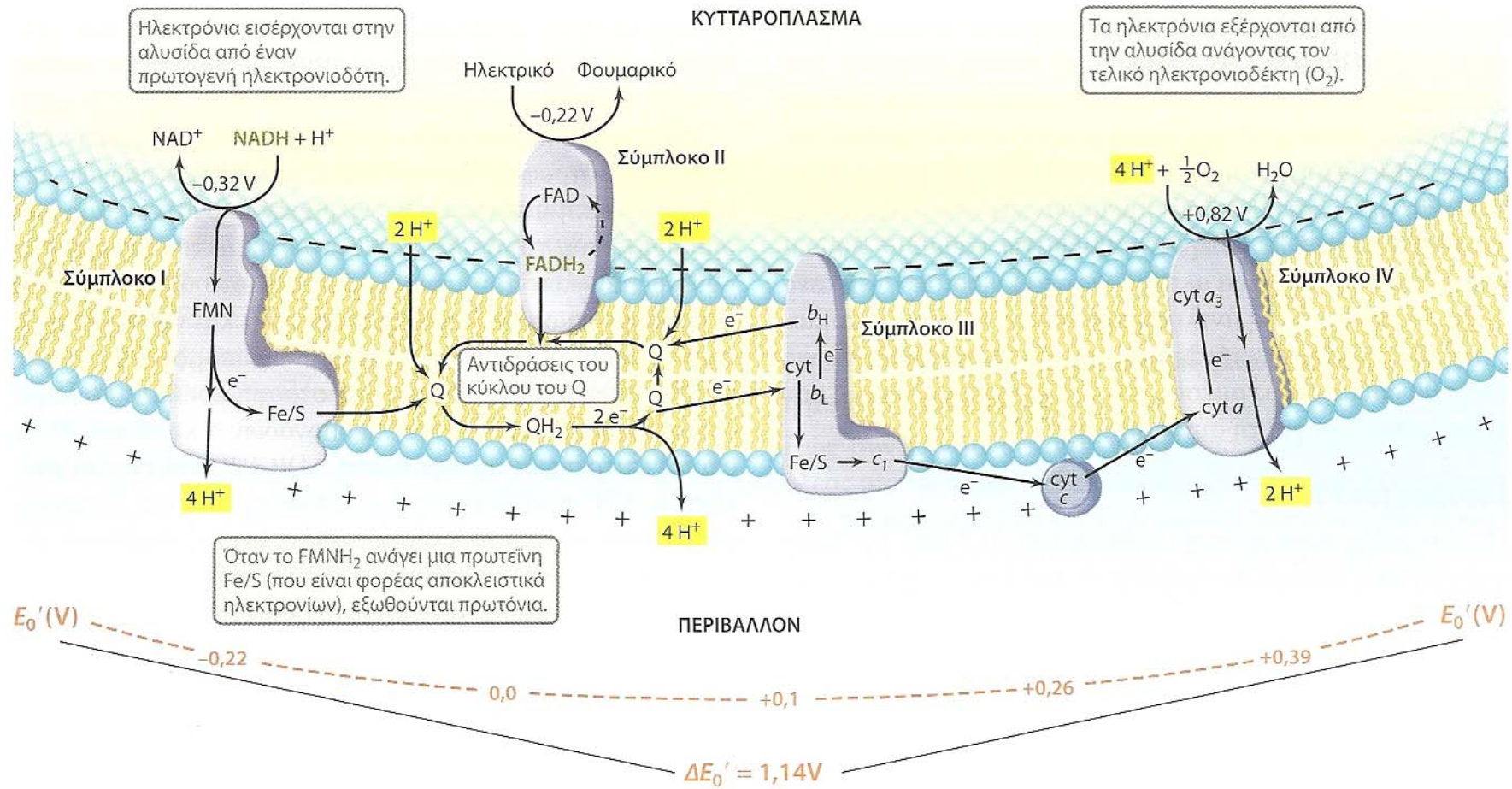
Σχ.98. Δομή της οξειδωμένης και ανηγμένης μορφής του συνενζύμου Q, μιας κινόνης.

Διατήρηση της ενέργειας από την πρωτονιοκίνητη δύναμη



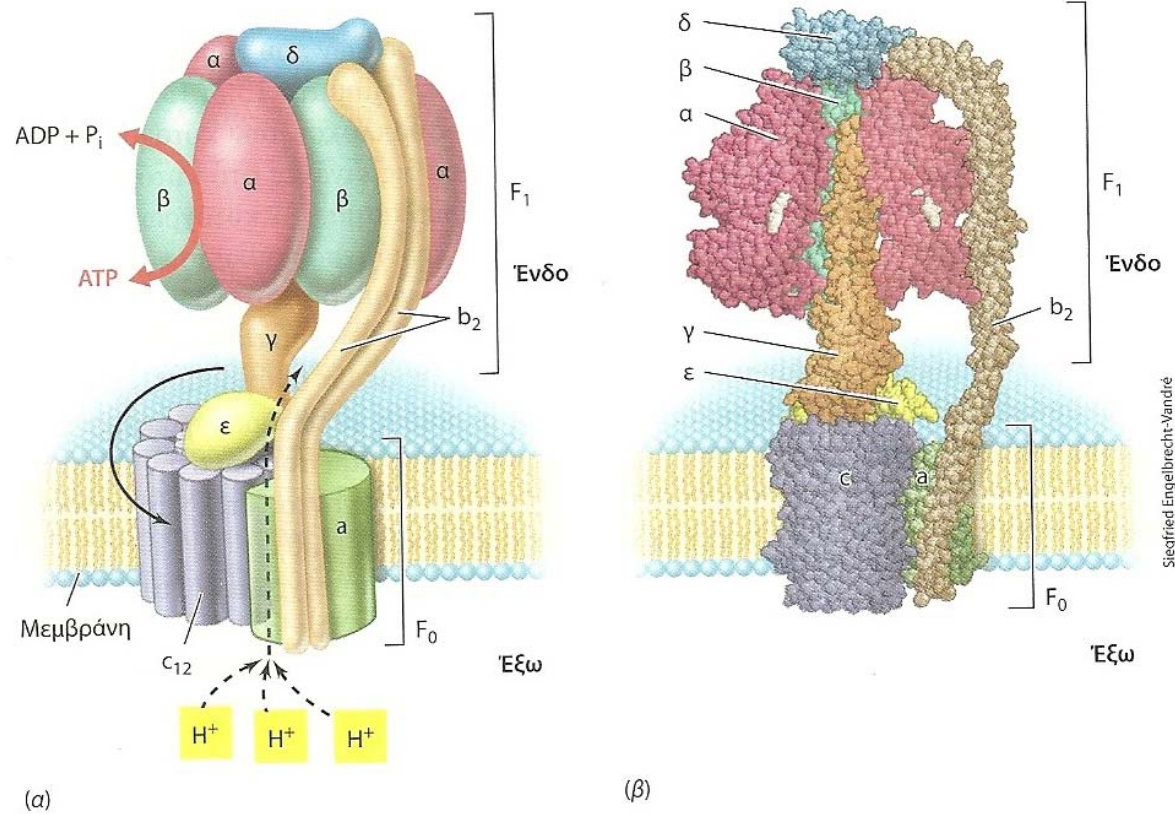
- Οι μεταφορείς ηλεκτρονίων προσανατολίζονται με τέτοιο τρόπο, ώστε κατά τη διαδικασία της μεταφοράς να πραγματοποιείται διαβάθμιση H^+ στις δυο πλευρές της κυτταροπλασματικής μεμβράνης [στα Gram (-) βακτήρια τα πρωτόνια ωθούνται στον περιπλασματικό χώρο].

Σχ.99. Αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων.



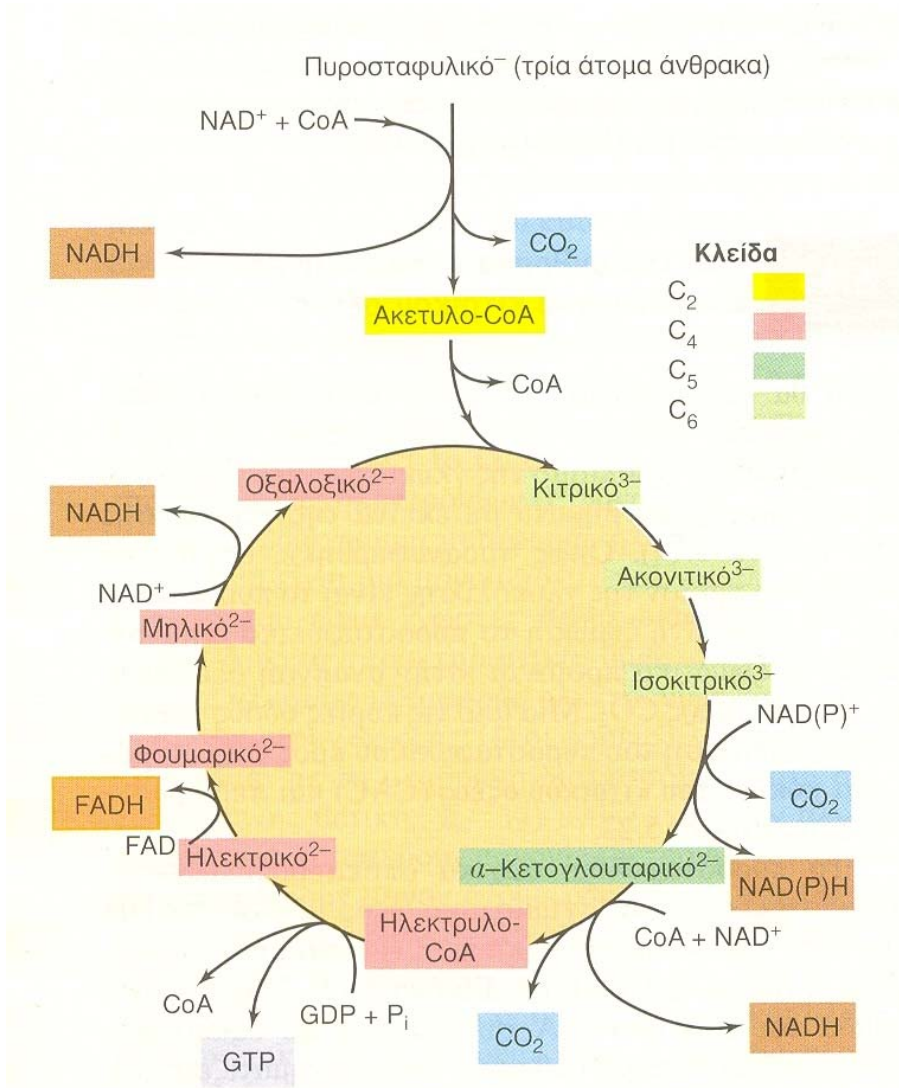
Σχ.100. Πρωτονιοκίνητη δύναμη κατά την αερόβιο αναπνοή.

- Η σύνθεση του ATP πραγματοποιείται από ένα μεγάλο ενζυμικό σύμπλοκο της μεμβράνης, την **συνθάση ATP** ή **ΑΤΡάση**.



Σχ.101. Δομή και λειτουργία της συνθάσης του ATP.
 (α) Σχηματικό διάγραμμα. (β) Χωροπληρωτικό μοντέλο.

Ο κύκλος του κιτρικού οξέος

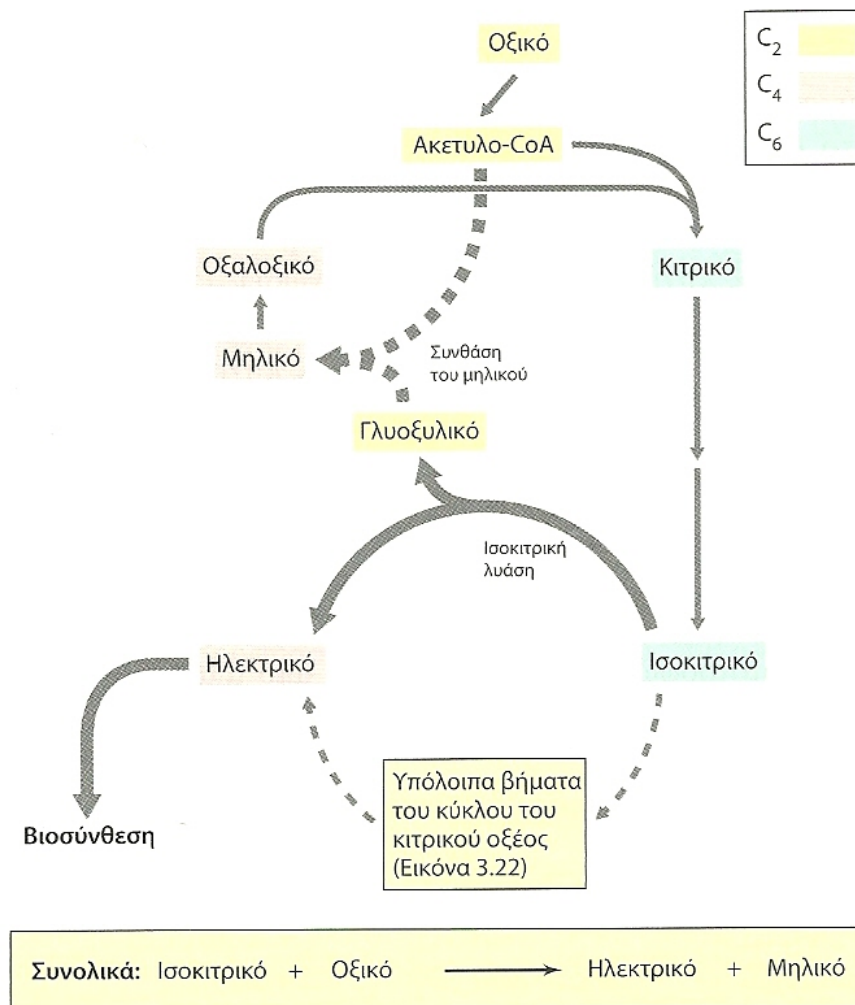


- Το πυροσταφυλικό οξύ μετατρέπεται σε ακέτυλο-συνένζυμο A και εισέρχεται στο **κύκλο του κιτρικού οξέος** (ή **κύκλος των τρικαρβοξυλικών οξέων** ή **κύκλος του Krebs**) στους αερόβιους οργανισμούς.

- Μέσω του κύκλου του Krebs δημιουργούνται σημαντικοί ενδιάμεσοι μεταβολίτες, ενώ σχηματίζονται 3 μόρια NADH, 1 μόριο FADH₂ και 1 μόριο GTP/μόριο πυροσταφυλικού οξέος.

Σχ.102. Ο κύκλος του κιτρικού οξέος.

Ο κύκλος του γλυοξυλικού οξέος



Σχ.103. Ο κύκλος του γλυοξυλικού οξέος.

Εναλλακτικές καταβολικές οδοί

Αναερόβια αναπνοή

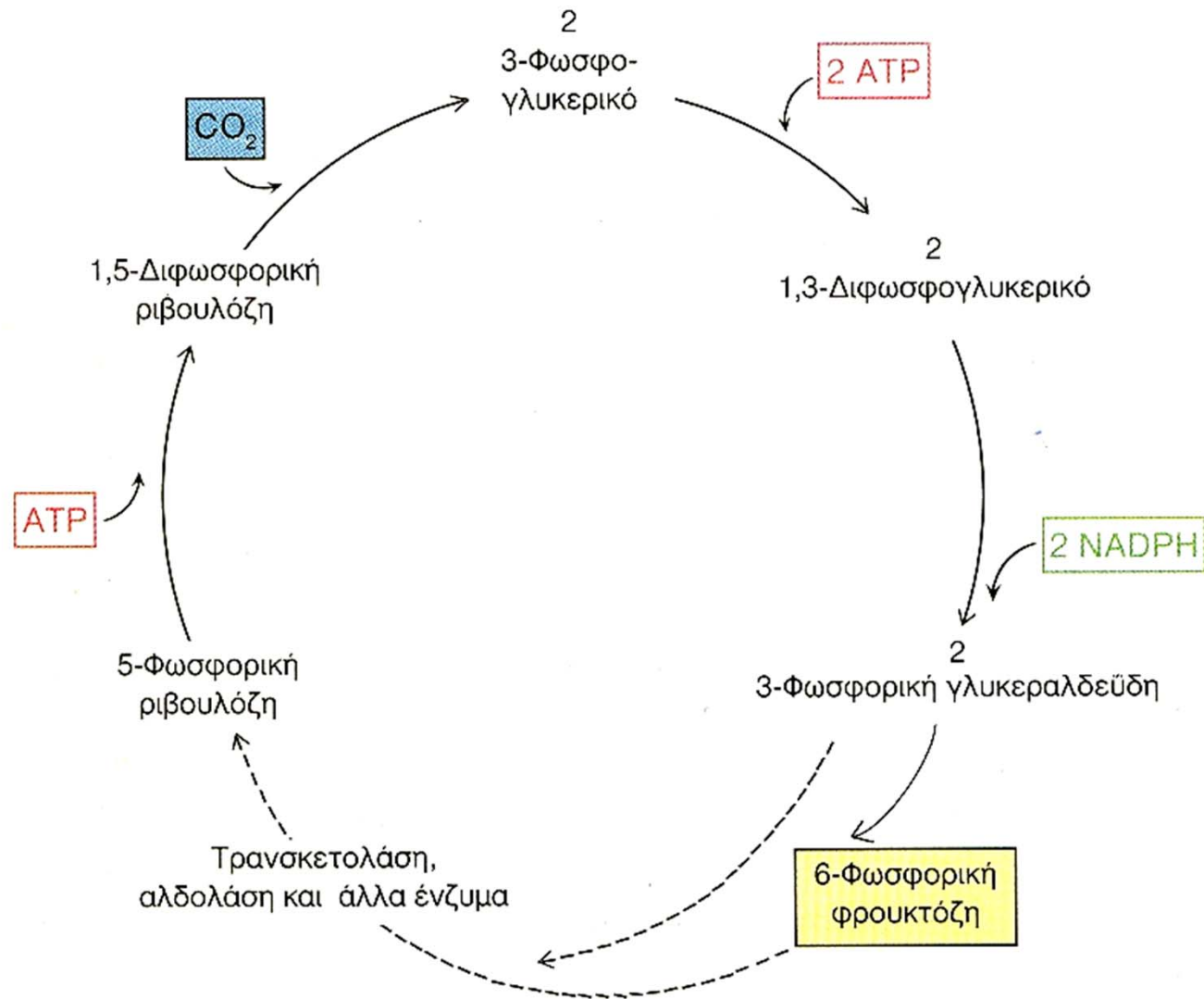
- Ένας εναλλακτικός τρόπος παραγωγής ενέργειας είναι μια παραλλαγή της αναπνοής κατά την οποία χρησιμοποιούνται δέκτες ηλεκτρονίων διαφορετικοί από το οξυγόνο (**αναερόβια αναπνοή**), συνήθως NO_3^- , SO_4^{2-} , S^0 , Fe^{3+} , CO_3^{2-} , ακόμα και οργανικές ενώσεις.
- Όταν χρησιμοποιούνται οι παραπάνω δέκτες αντί του οξυγόνου απελευθερώνεται λιγότερη ενέργεια.
- Ωστόσο, η χρήση των εναλλακτικών δεκτών ηλεκτρονίων επιτρέπει στους μικροοργανισμούς να επιζούν σε περιβάλλοντα όπου το οξυγόνο απουσιάζει.

Χημειολιθοτροφία

- Ένας άλλος τρόπος παραγωγής ενέργειας συνδέεται με τη χρήση ανόργανων ενώσεων (**χημειολιθοτροφία**).
- Ανόργανοι δότες ηλεκτρονίων είναι συνήθως H_2S , H_2 , Fe^{2+} , και η NH_3 .
- Στον χημειολιθοτροφικό μεταβολισμό χρησιμοποιούνται συνήθως διαδικασίες αερόβιας αναπνοής, αλλά με ανόργανη πηγή ενέργειας και CO_2 ως πηγή άνθρακα (**αυτότροφοι**).

Φωτοτροφία

- Ένας μεγάλος αριθμός μικροοργανισμών, όπως και τα πράσινα φυτά, είναι φωτότροφοι, δηλαδή χρησιμοποιούν το φως ως πηγή ενέργειας.
- Οι μηχανισμοί μέσω των οποίων χρησιμοποιείται το φως ως πηγή ενέργειας είναι διαφορετικοί για κάθε μικροοργανισμό, αλλά κοινό τελικό αποτέλεσμα είναι η δημιουργία πρωτονοκίνητης δύναμης για παραγωγή ATP.
- Οι περισσότεροι φωτοτροφικοί μικροοργανισμοί χρησιμοποιούν το CO₂ ως πηγή άνθρακα, το οποίο δεσμεύεται και οδηγείται στον βασικό ενδιάμεσο μεταβολισμό μέσω μιας σειράς αντιδράσεων (π.χ. κύκλος του Calvin).
- Μερικοί φωτότροφοι χρησιμοποιούν οργανικές ενώσεις ως πηγή άνθρακα και φως ως πηγή ενέργειας (**φωτοετερότροφοι**).
- Υπάρχουν 2 «τύποι» φωτοσύνθεσης:
 1. Αυτός που συνοδεύεται από έκλυση O₂, και
 2. Αυτός που δεν συνοδεύεται από έκλυση O₂ (απαντά σε ορισμένους προκαρυώτες).

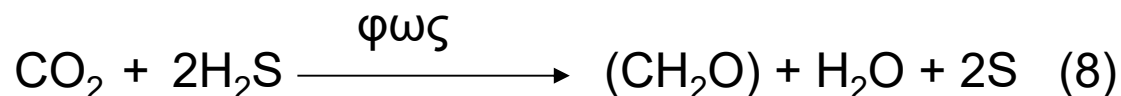


Σχ.104. Ο κύκλος του Calvin.

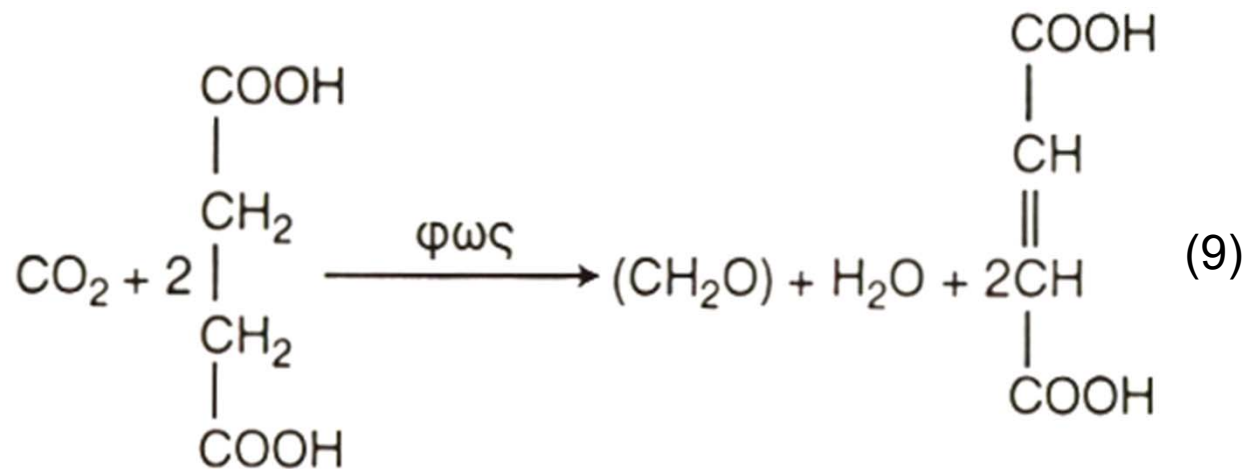
- Στα ανώτερα φυτά, στα φύκη και στα κυανοπράσινα βακτήρια η φωτοσύνθεση γίνεται αερόβια:

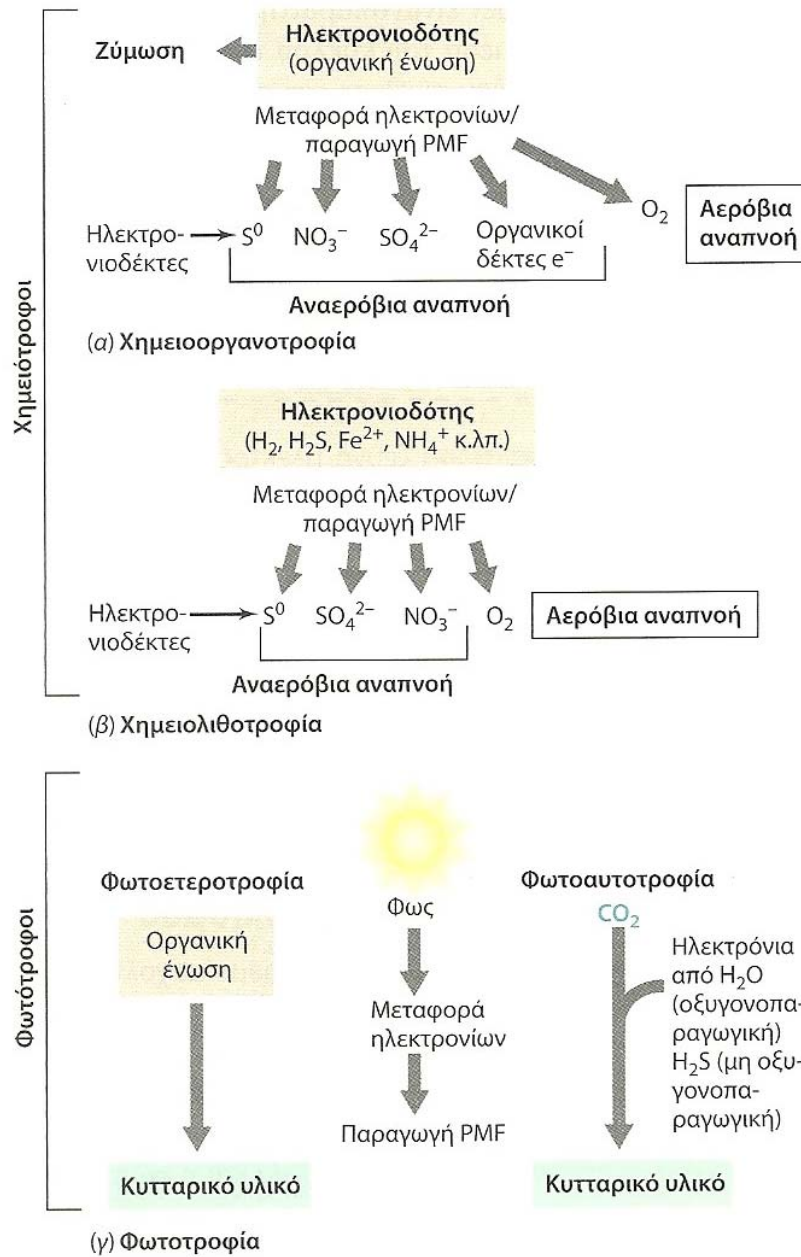


- Η φωτοσύνθεση στα πορφυρά και στα πράσινα βακτήρια γίνεται σε αυστηρά αναερόβιες συνθήκες:



- Σε λίγες περιπτώσεις, αντί του H_2S μπορεί να χρησιμοποιηθεί ηλεκτρικό οξύ, το οποίο οξειδώνεται σε φουμαρικό οξύ:

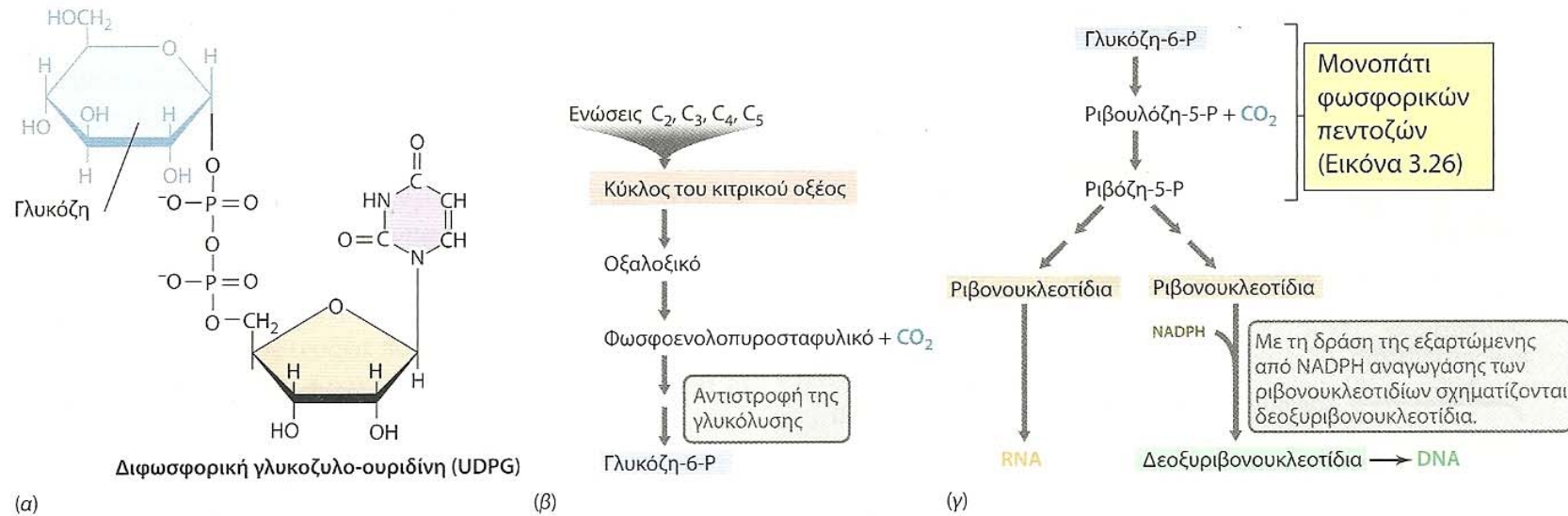




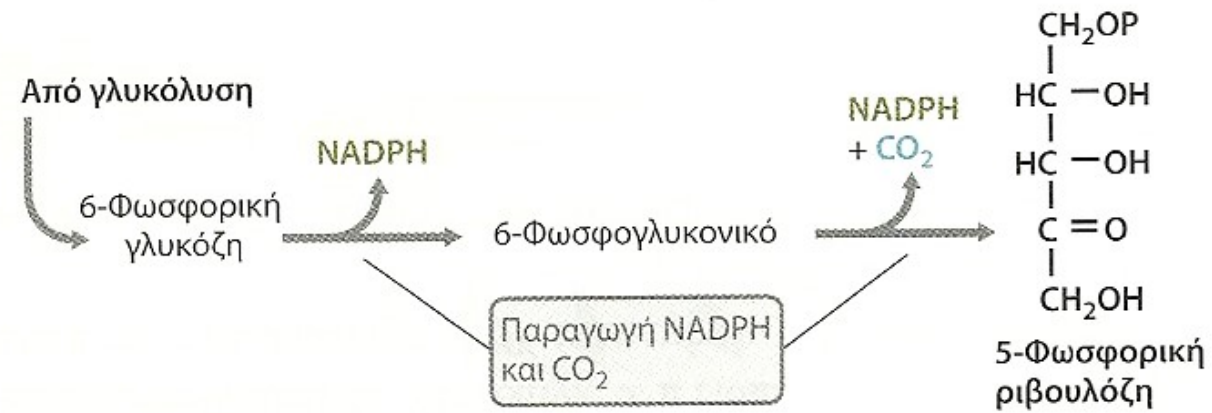
Σχ.105. Ποικιλότητα του μεταβολισμού.
 (α) Χημειοοργανοτροφικοί μικροοργανισμοί.
 (β) Χημειολιθοτροφικοί μικροοργανισμοί.
 (γ) Φωτοτροφικοί μικροοργανισμοί.

Βιοσυνθέσεις

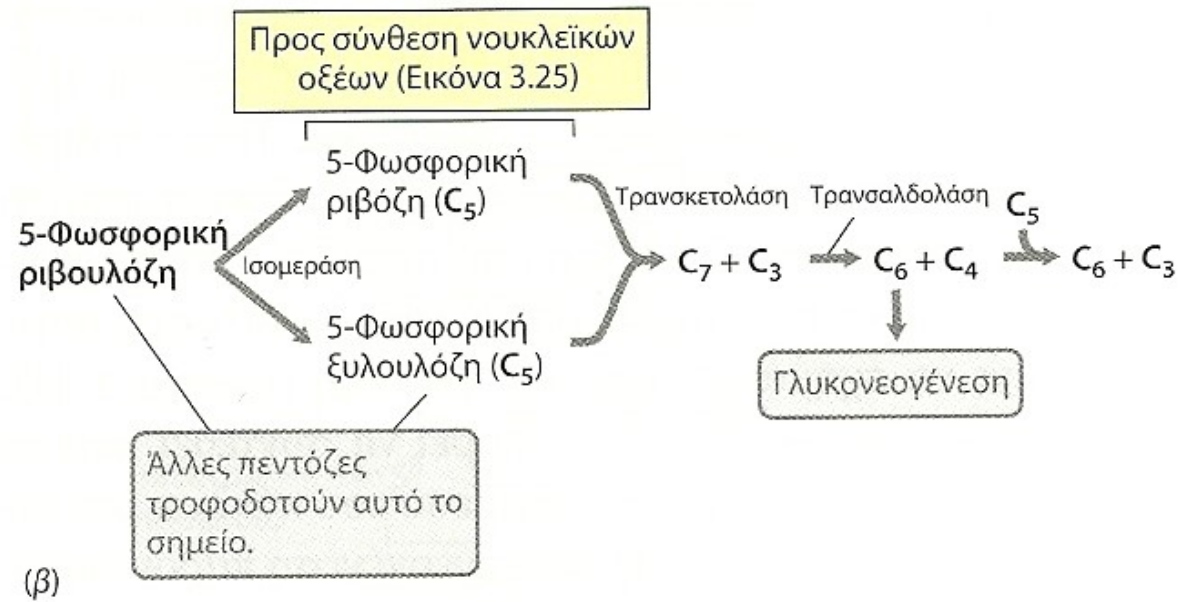
Μεταβολισμός σακχάρων



Σχ.106. Μεταβολισμός σακχάρων. (α) Οι πολυσακχαρίτες συντίθενται από ενεργοποιημένη μορφή σακχάρων (π.χ. UDPG). (β) Γλυκονογένεση. (γ) Οι πεντόζες σχηματίζονται από τις εξόζες μέσω αποκρβοξυλίωσης.



(α)

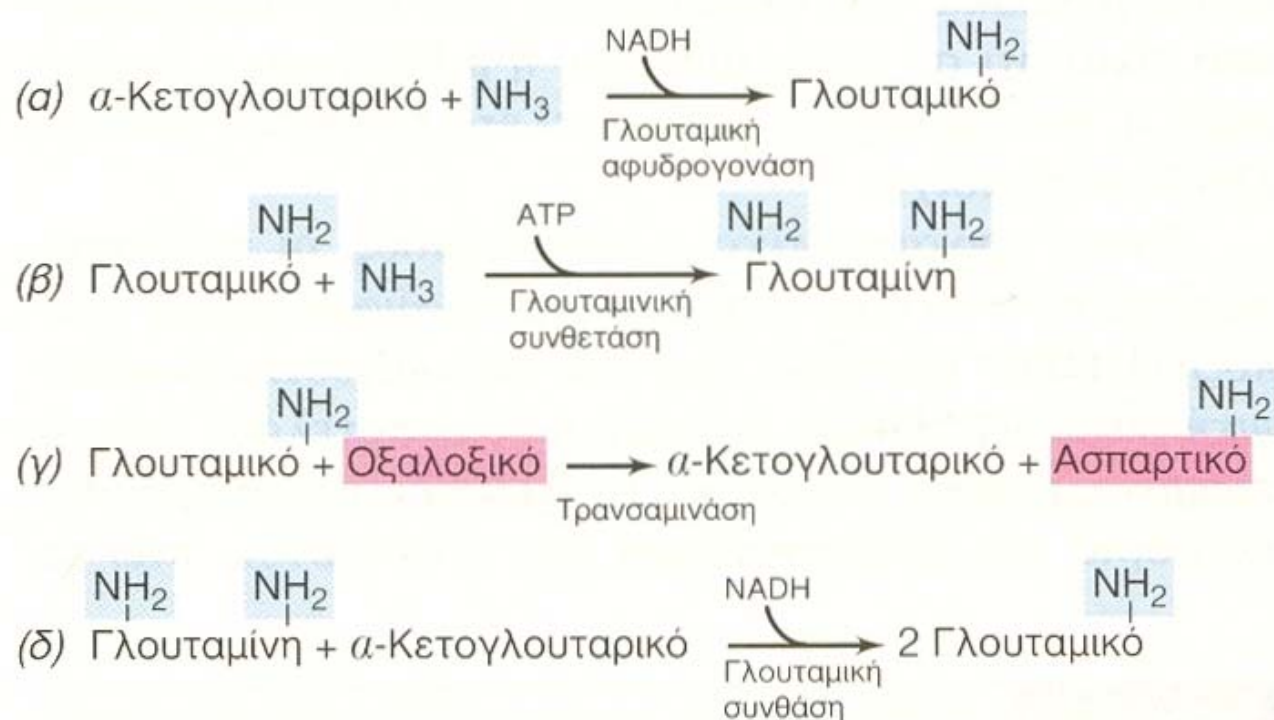


(β)

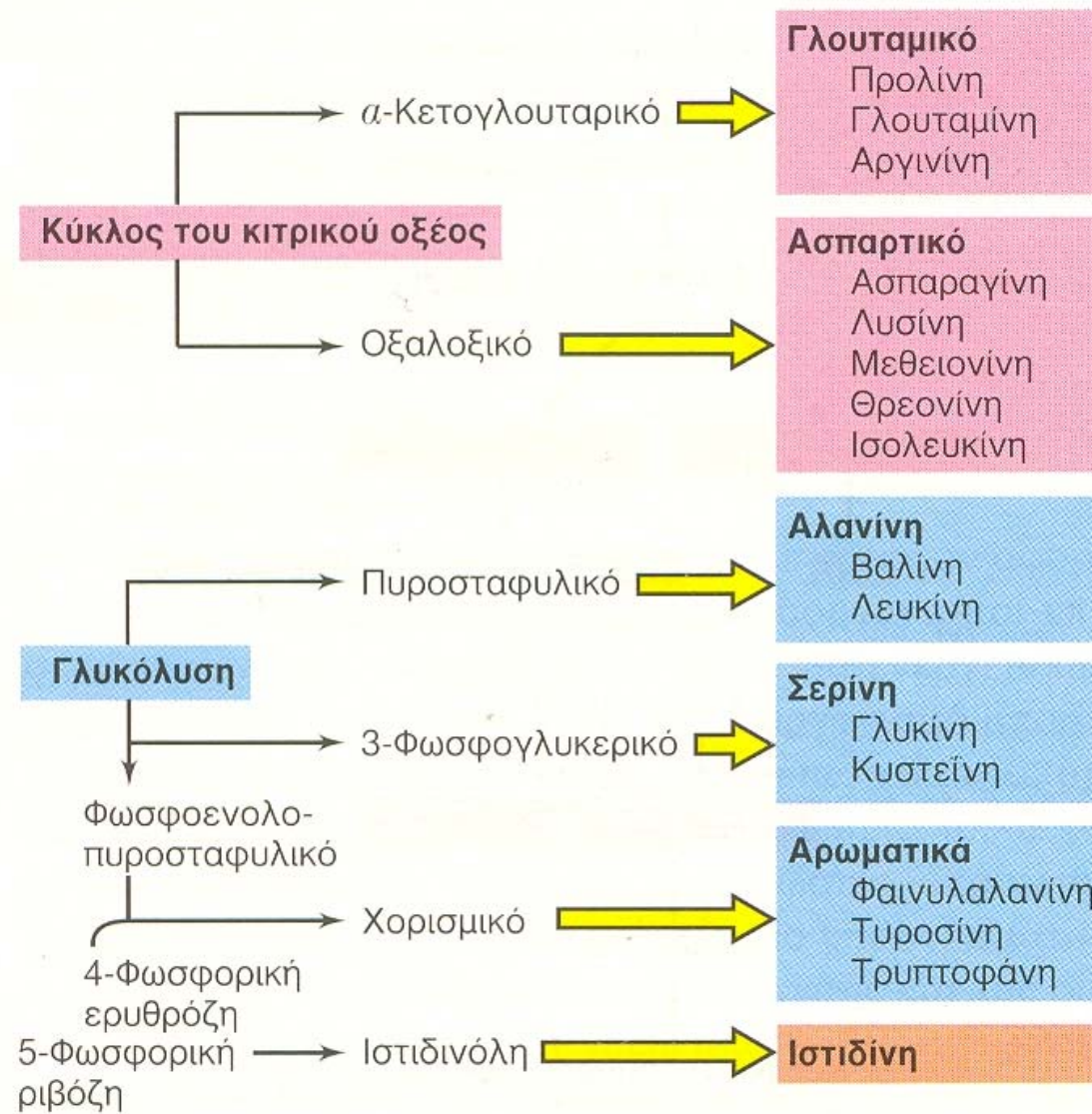
Σχ.107. Μονοπάτι φωσφορικών πεντοζών.

Αμινοξέα

- Η αμινομάδα των αμινοξέων συχνά προέρχεται από ανόργανη πηγή αζώτου (συνήθως NH_3), ενώ ο ανθρακικός σκελετός από πρόδρομες ενώσεις (κατά κύριο λόγο από ενδιάμεσες ενώσεις του κύκλου του κιτρικού οξέος και της γλυκόλυσης).

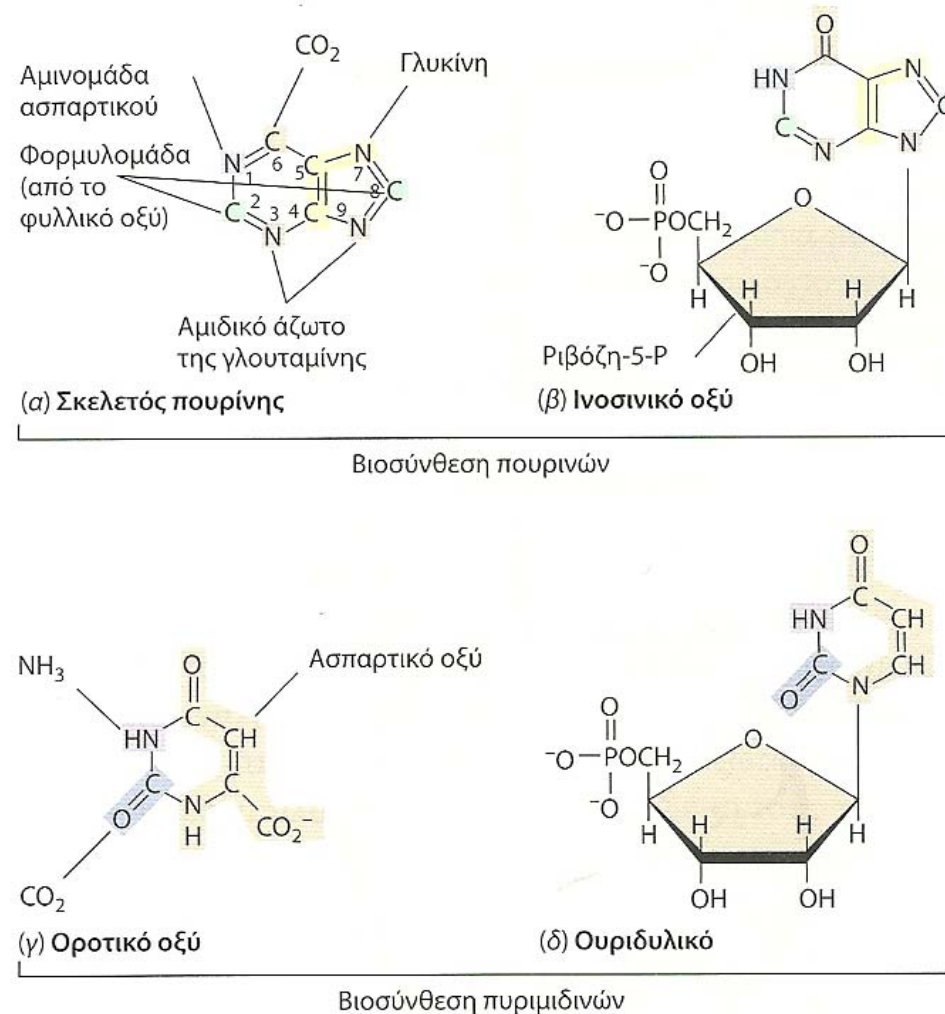


Σχ.108. Ενσωμάτωση της αμμωνίας στα βακτήρια.



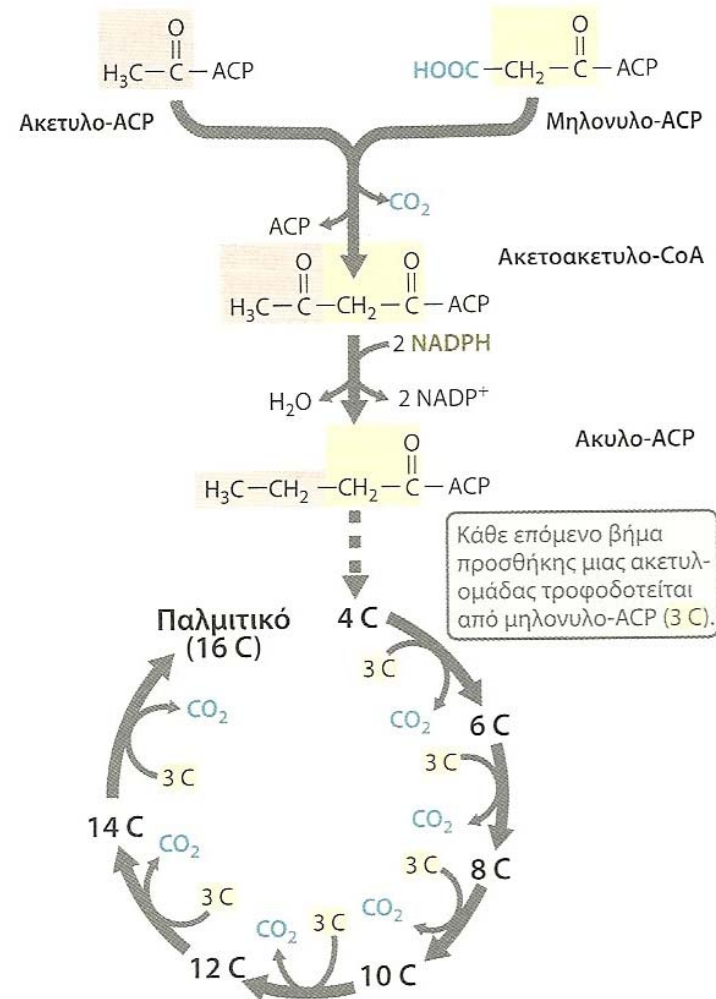
Σχ.109. Οικογένειες αμινοξέων.

Νουκλεοτίδια



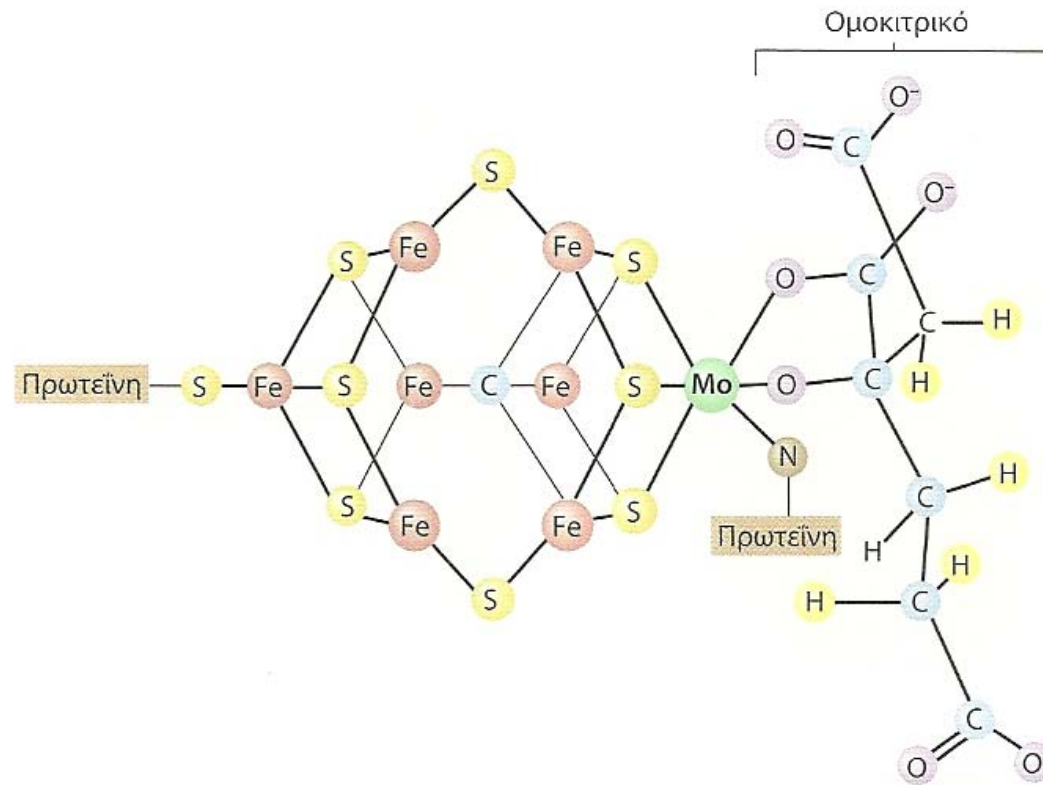
Σχ.110. Βιοσύνθεση πουρινών και πυριμιδινών. (α) Συστατικά του σκελετού της πουρίνης. (β) Ινοσινικό οξύ, το πρόδρομο μόριο νουκλεοτιδίων πουρίνης. (γ) Οροτικό οξύ. (δ) Ουριδυλικό οξύ, πρόδρομο μόριο νουκλεοτιδίων πυριμιδίνης. Προέρχεται από το οροτικό με αποκαρβοξυλίωση και προσθήκης 5-φωσφορικής ριβόζης.

Λιπαρά οξέα

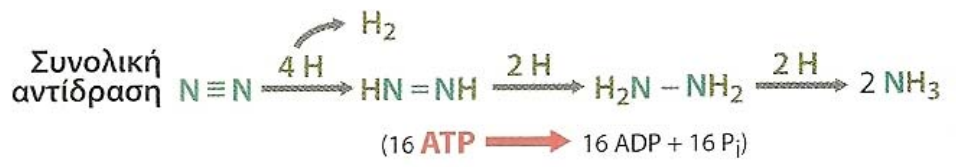
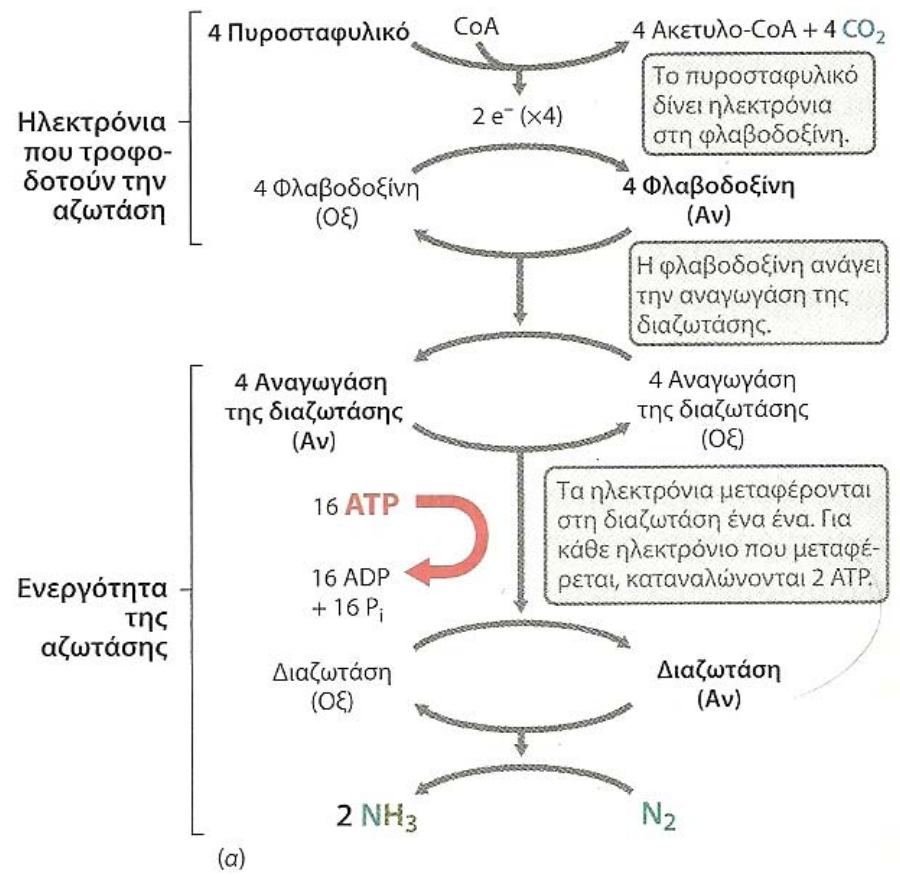


Σχ.111. Βιοσύνθεση παλμιτικού οξέος.

Αζωτοδέσμευση



Σχ.112. Σύμπλοκο FeMo-co της αζωτάσης.



Σχ.113. Η αζωτοδέσμευση.