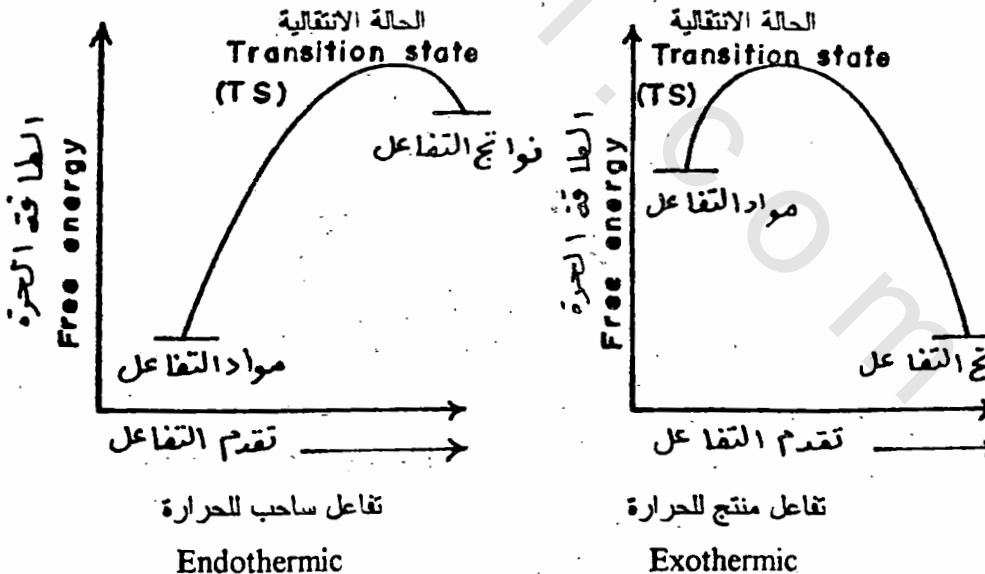


٩- الطاقة الحيوية Bioenergetics الاستاذ الدكتور/ محمد محمود يوسف

مقدمة :

الطاقة الحيوية أو الديناميكا الحرارية الكيموحيوية Biochemical thermodynamics هي عبارة عن دراسة التغيرات التي تحدث في الطاقة المصاحبة للتفاعلات الكيموحيوية. وفي الانظمة غير الحيوية غالباً ما تكون الطاقة المصاحبة للتفاعلات الكيمائية في صورة حرارة وتلك يمكن تحويلها الى صور أخرى للطاقة مثل الطاقة الميكانيكية أو الكهربائية، أما في الأنظمة الحيوية فلكونها نظماً ثابتة حرارياً isotherm فان انتاج الطاقة في صورة حرارة لا يتواءم وطبيعة هذه النظم كما وأنه لا يمكن استخدام مثل هذه الطاقة الحرارية بطريقة مباشرة في امداد تفاعلات حيوية أخرى تتطلب قدراً معيناً من الطاقة لكي تتم.

والتفاعلات الكيمائية في النظم غير الحيوية أما أن تكون تفاعلات منتجة للحرارة exothermic وفي هذه الحالة تنتقل المواد المتفاعلة من مستوى طاقة أعلى الى مستوى طاقة أقل أو أن تكون تفاعلات ساذبة للحرارة endothermic وفيها تنتقل المواد المتفاعلة من مستوى طاقة أقل الى مستوى طاقة أعلى (شكل ٩-١).



شكل (٩-١) الفرق بين التفاعل المنتج للحرارة Exothermic والتفاعل الساذب للحرارة

Endothermic

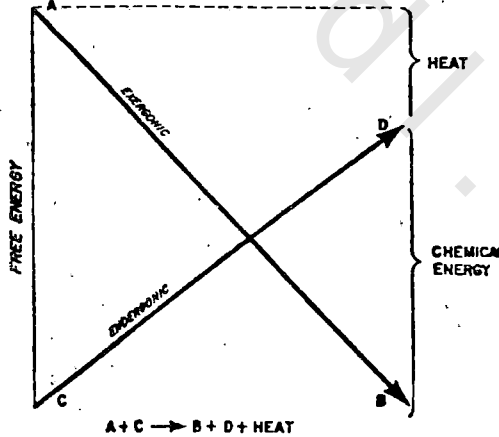
أما في النظم الحيوية وبناء على ماتقدم من أن الطاقة المصاحبة للتفاعلات الكيموحيوية لا تكون في صورة الحرارة فإنه يجب استخدام تعبير exergonic للتدليل على التفاعلات المنتجة للطاقة ، أما تلك الساجبة للطاقة فيعبر عنها بمصطلح endergonic reactions ومما لاشك فيه أن هذين المصطلحين يعتبران أكثر شمولاً من مصطلح endothermic, exothermic حيث يقتصر استخدامهما على صورة محددة من الطاقة وهي الحرارة.

ومن الأهمية بمكان أن نعلم أن عمليتي إنتاج وسحب الطاقة تحدثان في آن واحد داخل نفس النظام سواء كان حيويًا أو غير حيوي، ولتوضيح ذلك نأخذ التفاعل التالي كمثال:



حرارة

إذا افترضنا في هذا التفاعل أن المركب A يتحلل أو يتكسر ليعطي المركب B فإن قدرًا من الطاقة سينطلق نتيجة لهذا التكسير أو التحلل وفي ذات الوقت إذا كان المركب C يستخدم في بناء أو تخليق المركب D فإن هذه العملية تتطلب قدرًا معينًا من الطاقة يتم توفيره من الطاقة التي تكونت نتيجة لعملية التحلل ، بمعنى أن هناك تلازمًا أو ازدواجًا coupling بين عمليتي إنتاج الطاقة وسحبها داخل نفس النظام ، كما يتضح من الشكل رقم ٩-٢.



شكل ٩-٢: الازدواج بين تفاعل منتج للطاقة وآخر ساحب للطاقة.

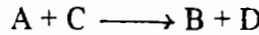
يتضح مما تقدم أن النظم الكيمائية تعد بمثابة أنظمة مزدوجة تتزامن فيها عمليات إنتاج الطاقة وسحبها أي أنها exergonic endergonic systems وتحدد طبيعة العملية تبعاً للمحصلة النهائية لها إنتاجًا أو استهلاكًا للطاقة. وكقاعدة عامة فإن تفاعلات الهدم catabolism والتي يواكبها عمليات تكسير أو تحلل أو أكسدة تكون منتجة للطاقة في حين أن تفاعلات البناء أو

التخليق والتي يطلق عليها anabolism فهي تحتاج الى طاقة لكي تتم. ويطلق على عمليات الهدم والبناء معا الميتابوليزم metabolism.

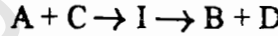
الطاقة الحرة Free energy

التغير في الطاقة الحرة (ويرمز لها بالرمز ΔG^* أو ΔF وهو عبارة عن جزء من التغير في الطاقة الكلية للنظام والذي يمكن استخدامه للشغل بمعنى أنه عبارة عن الطاقة المفيدة، وكما هو موضح بشكل ٩-٢ فان سير التفاعل في الاتجاه من اليسار الى اليمين يؤدي الى فقد طاقة في صورة حرارة، وكما سبق القول فان الطاقة الناتجة تستخدم بواسطة التفاعلات التي تحتاج الى الطاقة لكي تتم.

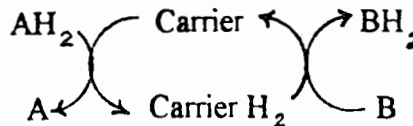
ومن التفسيرات التي وضعت لتوضيح عملية الازدواج coupling أن التفاعل التالي:



يتم في الواقع بالصورة التالية:

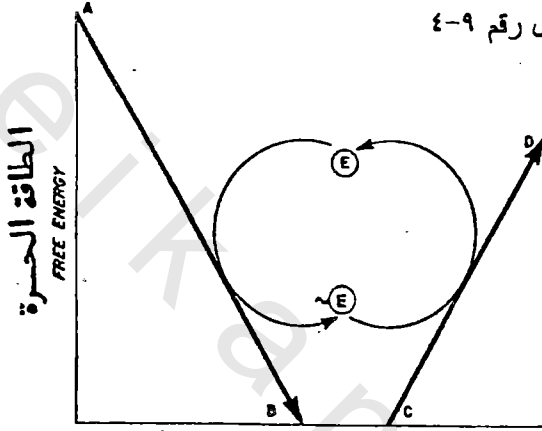


حيث I هو مركب وسطي intermediate يقوم بالاحتفاظ بالطاقة الناتجة من التفاعلات المنتجة للطاقة exergonic وينقلها الى تلك التفاعلات التي تحتاج للطاقة endergonic. ولقد اتضح أن عملية الازدواج بين الطاقة الناتجة والطاقة المسحوبة في النظم الحيوية تتم وفقا لهذا الميكانيزم، ومما لا شك فيه أن عملية الازدواج المذكورة لها ميكانيزم تحكم يحدد معدل حدوثها إذ أن اشتراك المركب الواسطي I في كلتا العمليتين (أي الـ exergonic والـ endergonic) يساعد على زيادة معدل الاستفادة بالطاقة المنطلقة اللازمة لتخليق المركب D بل أنه يمكن القول بأن المعدل الذي يتأكسد أو يتكسر به المركب A ومن ثم انطلاق الطاقة- يتحدد وفقا لفعل الكتلة mass action بمعدل بناء أو تخليق المركب D. وتجدر الإشارة هنا الى أن هذا الميكانيزم هو اساس عملية التحكم في التنفس respiratory control والتي بمقتضاها يتحكم الكائن الحي في حرق الطاقة بمعدل يتواءم والاستقلال الأمثل لهذه الطاقة، وأساس عملية الازدواج في تفاعلات التنفس هو نقل الهيدروجين خلال حوامل carriers معينة كما يتضح من شكل ٩-٣ حيث تزدوج عملية اكتساب الهيدروجين أي الـ hydrogenation مع عملية نزع الهيدروجين dehydrogenation.



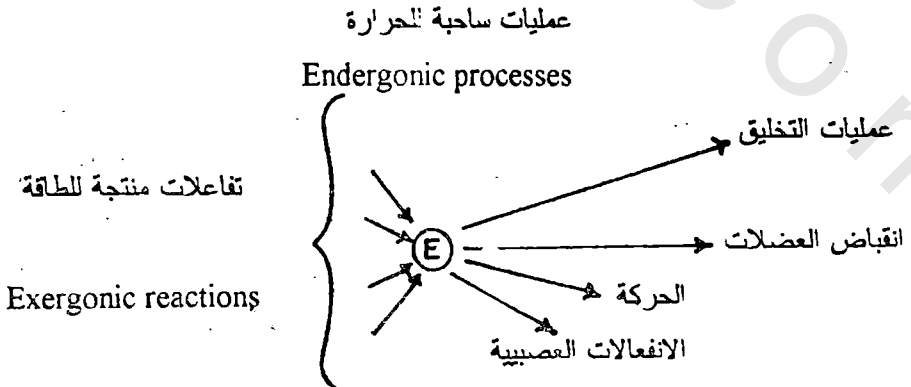
شكل ٩-٣: ازدواج تفاعلات نزع الهيدروجين مع تفاعلات اكتسابه عن طريق حامل وسطي.

ولقد تبين أن المركب الوسطى الذى يقوم بنقل الطاقة من التفاعلات المنتجة الى تلك الساحبة لها لايتحتم أن يكون ذا صفات تركيبية ترتبط بأى من المواد المتفاعلة أو نواتج التفاعل ولذا فقد روى أن التعبير عن المركب الوسطى بالرمزين E و E سيكون أكثر دلالة على ميكانيزم الازدواج حيث يمثل المركب E مركبا ناقلا وموصلا transducer للطاقة فيتحول الى المركب E الذى تنتقل طاقته فى خطوة ازدواجية لاحقة الى التفاعل الساحب للطاقة فى النظام ويتضح ذلك من الشكل رقم ٤-٩



شكل ٤-٩: نقل الطاقة الحرة من تفاعل منتج للطاقة الى آخر ساحب للطاقة خلال تكوين مركب وسطى عالى الطاقة.

وفى الخلية الحية فان المركب الوسطى أو الحامل عالى الطاقة هو أساسا مركب ادينوزين ثلاثى الفوسفات (ATP) adenosine triphosphate ويوضح الشكل رقم ٥-٩ نقل الطاقة خلال مركب وسطى عالى الطاقة (الـ ATP فى الخلية الحية) الى العمليات التى تتطلب طاقة لكي تتم.



شكل ٥-٩: نقل الطاقة خلال مركب وسطى عالى الطاقة الى العمليات التى تتطلب طاقة.

قوانين الديناميكا الحرارية وتطبيقاتها في مجال الأنظمة الكيموحيوية :

ينص القانون الأول للديناميكا الحرارية على أن الطاقة الكلية للنظام وما يحيط به تظل ثابتة دون تغير، وهو نفس مدلول قانون بقاء المادة، بمعنى انه في نطاق النظام الكلى فانه لايعترى الطاقة أى تغير سواء كان نقصا أو زيادة غير أن هذه الطاقة يمكن انتقالها من جزء الى آخر داخل نفس النظام أو قد تتحول من صورة الى صورة أخرى من صور الطاقة، فعلى سبيل المثال يمكن للطاقة الكيماوية أن تتحول الى حرارة أو طاقة كهربية أو طاقة اشعاعية أو طاقة ميكانيكية.

أما القانون الثانى للديناميكا الحرارية فينص على أن الانتروبي entropy (درجة عدم انتظام أو عشوائية النظام) الكلية للنظام يجب أن تزيد اذا ماحدثت عملية تحول الطاقة داخل النظام تلقائيا. والانتروبي تصل الى أقصى قيمة لها كلما اقترب النظام من التوازن الحقيقى. وتحت ظروف قياسية من درجة الحرارة والضغط فان العلاقة بين التغير فى الطاقة الحرة (ΔG) للنظام والتغير فى قيمة الانتروبي (ΔS) بهذا النظام يمكن التعبير عنها بالمعادلة التالية والتي تجمع بين قانونى الديناميكا الحرارية الأول والثانى والسابق ذكرهما:

$$\Delta G = \Delta H - T \Delta S$$

حيث ΔH التغير فى الاتثالبي enthalpy (حرارة النظام)
T درجة الحرارة المطلقة

وتحت ظروف التفاعلات الكيموحيوية فان H تساوى تقريبا E (التغير الكلى فى الطاقة الداخلية للنظام أو التفاعل) ومن ثم فان المعادلة السابقة تؤول الى الصورة التالية:

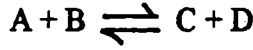
$$\Delta G = \Delta E - T \Delta S$$

ويمكن أن تكون قيمة ΔG موجبة أو سالبة أو صفرا فاذا كانت سالبة فان التفاعل يتم تلقائيا مع فقد طاقته (exergonic) واذا كانت القيمة السالبة كبيرة فان التفاعل يكون غير عكسى ويتم حتى النهاية. اما اذا كانت قيمة ΔG موجبة فان التفاعل لا يتم الا بعد حصوله أولا على الطاقة الحرة اللازمة له أى أنه يكون تفاعلا ساحباً للطاقة endergonic واذا كانت القيمة الموجبة لـ ΔG كبيرة فان النظام يكون ثابتاً أو ذا ميل قليل للتفاعل وحين تكون قيمة ΔG^* صفرا فان ذلك يعنى أن التفاعل يكون عند حالة الاتزان equilibrium.

العلاقة بين ثابت الاتزان Equilibrium constant والتغير في الطاقة الحرة القياسية

Standard free energy

في التفاعل التالي:



$$\Delta G = \Delta G^* + RT \ln \frac{[C][D]}{[A][B]} \quad \text{فان}$$

حيث R: ثابت الغازات

T: درجة الحرارة المطلقة

ΔG^0 : التغير في الطاقة الحرة القياسية

(عندما تكون تركيزات مواد التفاعل ونواتجه (ر.مول/لتر)).

وكما سبق القول فإنه عند التوازن تكون قيمة G مساوية الصفر أى أن

$$\text{Zero} = \Delta G^0 + RT \ln \frac{[C][D]}{[A][B]}$$

بمعنى أنه عند التوازن تتحول المعادلة الى الصورة التالية :

$$\Delta G^0 = -RT \ln \frac{[C][D]}{[A][B]}$$

والتغير في الطاقة الحرة القياسية (ΔG^0) للتفاعلات الكيموحيوية يقاس عند pH يساوى ٧ (نقطة التعادل) وحيث أن ثابت الاتزان K_{eq} عند الظروف القياسية للتفاعل السابق يمكن حسابه من المعادلة التالية :

$$K_{eq} = \frac{[C][D]}{[A][B]}$$

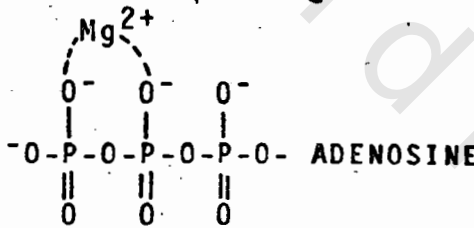
وبالتعويض:

$$\Delta G^0 = -RT \ln K_{eq} = 2.303 RT \log K_{eq}$$

ومن ثم فإنه يمكن حساب التغير في الطاقة الحرة القياسية (ΔG^*) من ثابت الاتزان K_{eq} علما بأن قيمة ΔG يمكن أن تكون أكبر من أو أصغر من ΔG_0 حيث يتوقف ذلك على تركيز المواد المتفاعلة المختلفة.

المركبات الفوسفاتية عالية الطاقة:

لكي تستمر حياة الكائن الحي فلا بد له من مصدر يمدّه بالطاقة. وفي حالة الكائنات ذاتية التغذية *autotrophic organisms* فإن الحصول على الطاقة يتحقق عن طريق ربط ميتابوليزم هذه الكائنات ببعض العمليات البسيطة المنتجة للطاقة، ومثال ذلك استخدام النباتات الخضراء لطاقة الشمس للحصول على الطاقة من خلال عملية التمثيل الضوئي *photosynthesis*، أما الكائنات غير ذاتية التغذية *heterotrophic organisms* فإنها تحصل على الطاقة الحرة عن طريق ربط تفاعلاتها الميتابوليزمية بعمليات تكسير جزيئات عضوية معقدة توجد في بيئة هذه الكائنات، وفي كل هذه العمليات فإن مركب ادينوزين ثلاثي الفوسفات *adenosine triphosphate (ATP)* يلعب دورا رئيسيا في نقل الطاقة الحرة الناتجة من التفاعلات المولدة للطاقة *exergonic* إلى تلك التفاعلات أو العمليات التي تحتاج إلى الطاقة *endergonic*، ويوجد مركب ATP في الخلية في صورة معقد مع الماغنسيوم.



MgATP

معقد الـ ATP مع Mg

ولقد تأكدت أهمية مركبات الفوسفات في التفاعلات الميتابوليزمية الوسطية في حقبة الثلاثينات وبداية الأربعينات عندما أمكن التعرف تفصيلا على تفاعلات عملية الجليكوليسيس *glycolysis* ودور كل من الـ ADP و ATP والفوسفات غير العضوي (Pi) في هذه العملية. ويعتبر الـ ATP وسيلة هامة لنقل أصل الفوسفات في عمليات الفسفرة *phosphorylation*. وقد تأكد دور الـ ATP في نقل والاحتفاظ بالطاقة الكيموحيوية عندما اكتشف أن كلا من الـ ATP وفوسفات الكرياتين *creatine phosphate* يتكسران خلال عملية انقباض العضلات *muscular contraction* وأن إعادة تخليقهما يتوقف على الإمداد بالطاقة من عمليات التأكسد التي تحدث في العضلات. وقد اقترح Lipmann في عام ١٩٤١ استخدام تعبيرى الفوسفات

عالية الطاقة high-energy phosphate والرابطة الفوسفاتية عالية الطاقة high-energy phosphate bond. ويوضح الجدول رقم ٩-١ كمية الطاقة الحرة القياسية للتحلل المائي لبعض المركبات الفوسفاتية العضوية والتي لها أهمية حيوية. جدول ٩-١: الطاقة الحرة القياسية للتحلل المائي لبعض المركبات الفوسفاتية العضوية ذات الأهمية الحيوية.

ΔG°		المركب
كيلوجول مول	كياوكالورى مول	
-٦١٩	-١٤٨	Phosphoenol pyruvate فوسفواينول بيروفات
-٥١٤	-١٢٤	Carbamol phosphate كاربامول فوسفات او ٣ ثنائي فوسفات
-٤٩٣	-١١٨	1,3-Bi phosphoglycerate جلســــــــــــــــرات
-٤٣١	-١٠٣	Creatine phosphate كرياتين فوسفات
-٣٦٨	-٨٨	ATP \longrightarrow ADP+Pi
-٢٠٩	-٥٠	Glucose 1-phosphate جلوكوز ١-فوسفات
-١٥٩	-٣٨	Fructose 6-phosphate فركتوز ٦-فوسفات
-١٣٨	-٣٣	Glucose 6-phosphate جلوكوز ٦-فوسفات
-٩٢	-٢٢	Glucose 3-phosphate جلوكوز ٣-فوسفات

P1 : اورثو فوسفات غير عضوى

وكما هو مبين بالجدول رقم ٩-١ فإنه يمكن تقسيم المركبات الفوسفاتية الغنية بالطاقة الى

مجموعتين :

المجموعة الأولى :

وتشمل المركبات الفوسفاتية منخفضة الطاقة وهي استرات الفوسفات والتي لها قيم ΔG^0 أصغر من نظيرتها للـ ATP.

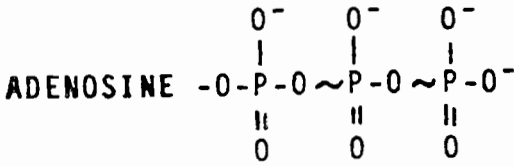
المجموعة الثانية :

وتشتمل على المركبات الفوسفاتية الغنية بالطاقة ولها قيم ΔG^0 تساوى أو تزيد عن نظيرتها للـ ATP.

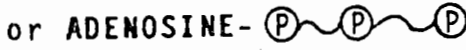
ولقد اقترح Lipmann استخدام الرمز \textcircled{P} للتدليل على وجود رابطة فوسفاتية غنية بالطاقة، ومعنى هذا الرمز أن مجموعة الفوسفات تكون متصلة برابطة وأن نقلها الى مستقبل مناسب يعنى نقل كمية كبيرة من الطاقة الحرة الى هذا المستقبل.

ويحتوى الـ ATP على مجموعتي فوسفات عاليتي الطاقة في حين يحتوى ADP (مركب أدينوزين ثنائي الفوسفات adenosine di phosphate على رابطة فوسفات واحدة غنية في الطاقة. أما مركب أدينوزين أحادي الفوسفات AMP (adenosine mono phosphate) فيعد من المركبات منخفضة الطاقة إذ أنه يحتوى على رابطة استر فوسفات (وليس رابطة فوسفاتية) منخفضة الطاقة، كما يتضح من الشكل رقم ٩-٧.

وكنتيجة لوجود الـ ATP في موقع متوسط من حيث قيمة ΔG^0 بالنسبة للمركبات الفوسفاتية الغنية بالطاقة (جدول رقم ٩-١) فإن الـ ATP يمكنه أن يعمل كمعطي donor لرابطة فوسفات غنية بالطاقة الى المركبات التي تقع تحته في الجدول رقم ٩-١، كما أن مركب ADP يمكنه أن يستقبل مجموعة الفوسفات عالية الطاقة (ليكون الـ ATP) وذلك من المركبات التي تعلوا الـ ATP في الجدول.



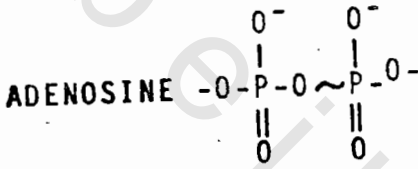
أو



أدينوزين ثلاثي الفوسفات

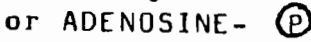
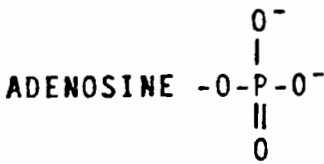
Adenosine triphosphate (ATP)

أو



أدينوزين ثنائي الفوسفات

Adenosine diphosphate (ATP)



أدينوزين أحادي الفوسفات

Adenosine monophosphate (AMP)

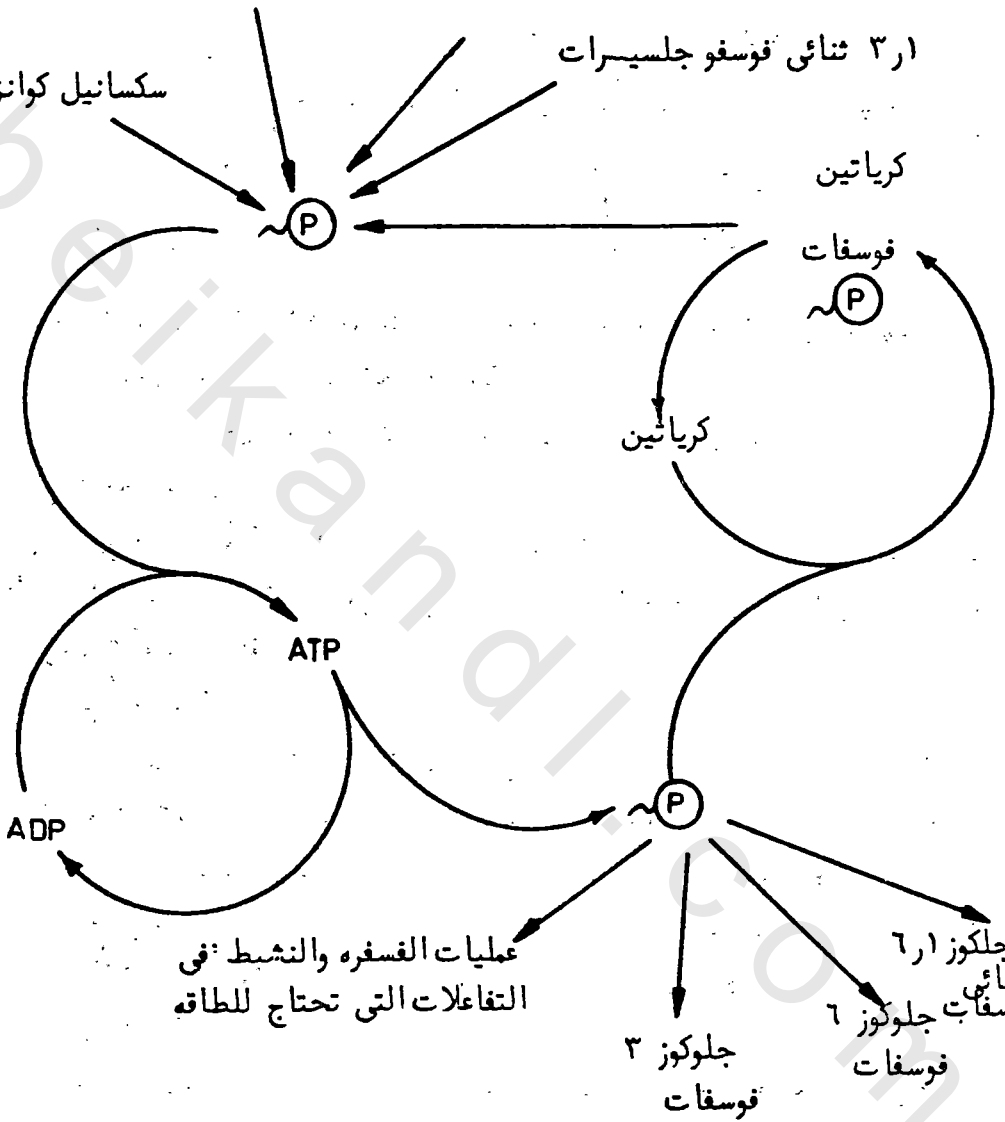
شكل رقم ٦-٩: تركيب كل من الـ ATP ، الـ ADP ، الـ AMP موضحا فيه عدد الروابط الغنية بالطاقة الموجودة بكل مركب منها.

ويوضح الشكل (٧-٩) دورة ATP/ADP في نقل الفوسفات الغنية بالطاقة.

$$G^0 = 6.3 \text{ Kg/mol} \text{ لمركب كرياتينين فوسفات.}$$

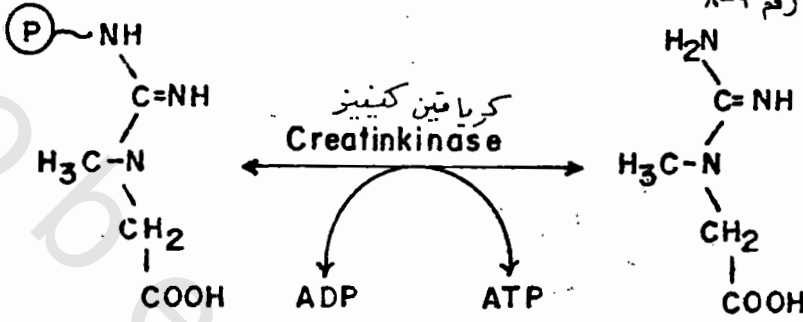
ومن الجدير بالذكر أن المصدر الأساسي للروابط الفوسفاتية الغنية بالطاقة في الكائنات الحية الهوائية aerobic هي تلك التفاعلات التي تحفز بواسطة انزيم الـ ATP synthetase أما الطاقة الحرة اللازمة لهذه العملية فهي مشتقة من سلسلة التأكسد التنفسي والتي تتم في الميتوكوندريا ، ويطلق على هذه العملية اسم الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation وسيأتى شرحها تفصيلا فيما بعد.

أما المركبات الأخرى التي تعمل كمخازن للروابط الفوسفاتية الغنية في الطاقة فهي عبارة عن كرياتين الفوسفات والتي توجد بعضلات ومخ الفقريات vertebrates وكذا الأرجنين فوسفات والتي توجد في عضلات اللافقريات invertebrates ويمكن نقل رابطة فوسفاتية غنية



شكل ٩ - ٧ : دورة ATP/ADP في نقل الفوسفات الغنية بالطاقة

بالبطاقة من الكرياتين فوسفات الى مركب ADP فيتحول الأخير الى مركب الـ ATP كما يتضح



شكل ٨-٩: تفاعل نقل رابطة فوسفات غنية بالطاقة بين مركب الـ ATP ، كرياتين فوسفات.
مراحل الحصول على الطاقة من المواد الغذائية :

هناك ثلاث مراحل لحصول الكائنات الحية الراقية على الطاقة من الغذاء:

١- المرحلة الأولى:

وفيها تتكسر الجزيئات الكبيرة الى وحدات أصغر (البروتين الى أحماض أمينية والسكريات العديدة الى سكريات بسيطة وجلوكوز ، والدهون الى جلسرول وأحماض دهنية) ولاتتولد طاقة كبيرة خلال هذه المرحلة.

٢- المرحلة الثانية :

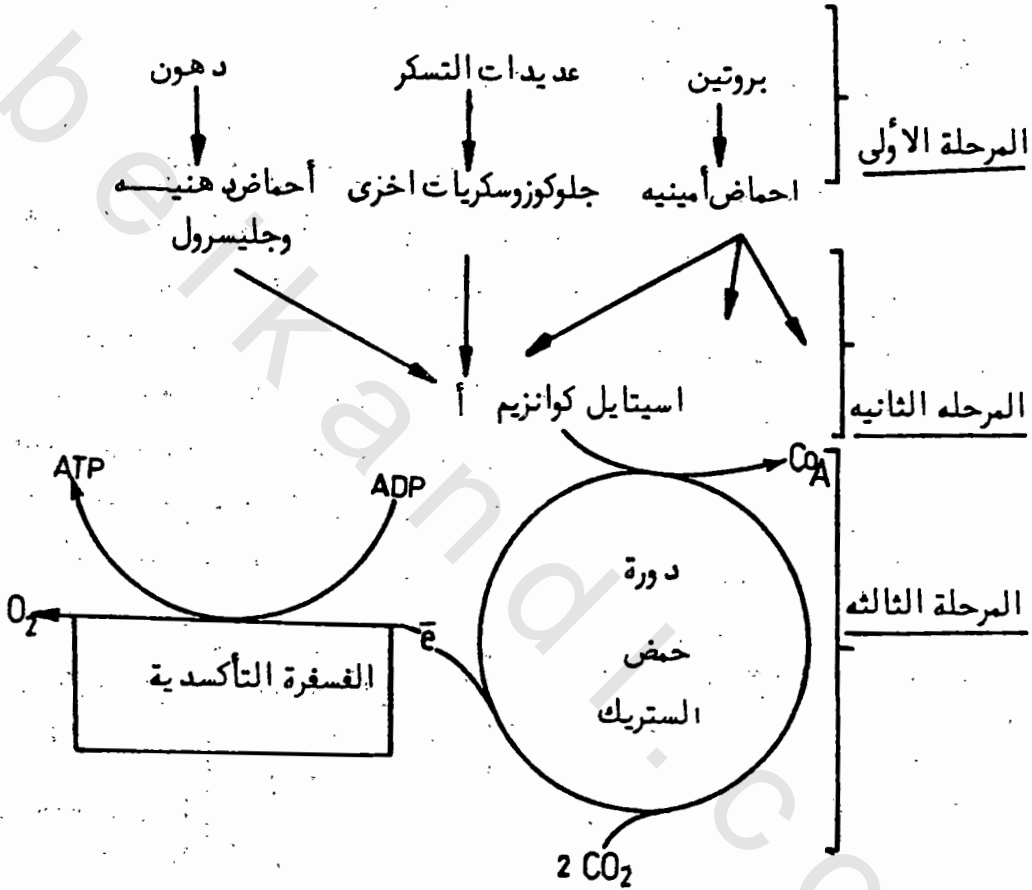
وفيها تتكسر الوحدات الصغيرة المتكونة في المرحلة الأولى الى وحدات أصغر وأبسط تركيباً والتي تلعب دوراً رئيسياً في عمليات الميتابوليزم. وفي الحقيقة فان معظم هذه الوحدات (السكريات ، الاحماض الدهنية والجلسرول ، الاحماض الأمينية) تتحول الى وحدة أسيتايل كوانزيم A (Acetyl coenzyme A) ويتولد في هذه المرحلة بعض الـ ATP ولكن بكمية قليلة بالمقارنة بالكمية الناتجة من الأكسدة الكاملة للـ Acetyl coenzyme A.

٣- المرحلة الثالثة :

وتتضمن دورة حمض الستريك وعمليات الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation وهي الطريق النهائي الطبيعي في أكسدة جزيئات الطاقة أو الوقود fuel molecules فمركب acetyl coenzyme A بنقل مجموعة أسيتايل الى هذه الدورة حيث يتم تأكسدها التام الى CO₂ وتنتقل ٤ أزواج من الإلكترونات الى NAD⁺ والـ FAD لكل مجموعة أسيتايل تتأكسد. ثم يتولد ATP كلما تثار الإلكترونات من المواد المختزلة لهذه الحاملات carriers الى الـ O₂

(عملية الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation) ومعظم الـ ATP الناتج من هدم الغذاء يتم انتاجه خلال هذه المرحلة.

ويبين الشكل رقم ٩-٩ المراحل الثلاث السابقة للحصول على الطاقة من الغذاء.



شكل ٩-٩: خطوات استخلاص الطاقة من المواد الغذائية.

الفسفرة التأكسدية Oxidative phosphorylation:

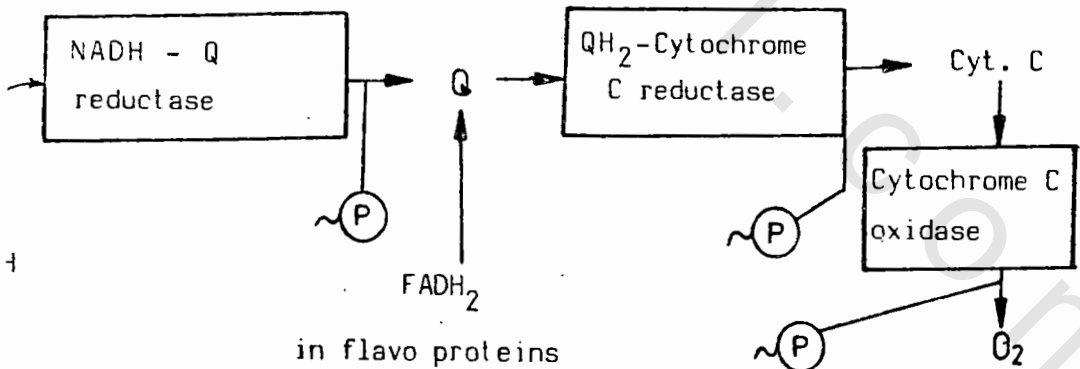
الـ NADH والـ $FADH_2$ المتكون في عملية الـ glycolysis وأكسدة الدهن. ودورة حمض الستريك عبارة عن جزيئات عالية الطاقة لأن كلا منها يحتوي زوج الكترولونات ذات جهد انتقال عالى high transfer potential. وعندما تنتقل هذه الالكترولونات الى الأوكسجين الجزيئي فان كمية كبيرة من الطاقة تتولد. وهذه الطاقة تستخدم في توليد ATP. وعملية الفسفرة التأكسدية هي العملية التي يتكون فيها ATP نتيجة لانتقال الالكترولونات من NADH أو $FADH_2$ الى O_2 بواسطة سلسلة حاملات الالكترولونات. وهذا هو المصدر الأساسى للـ

ATP في الكائنات فمثلا تؤدي عملية الفسفرة التأكسدية الى توليد ٣٢ جزء من اجمالى ٣٦ جزء من الـ ATP عند الأكسدة التامة للجلوكوز الى CO_2 وماء ومن أهم مزايا عملية الفسفرة التأكسدية:

١- أنها تحدث بواسطة الوحدات التنفسية المعروفة باسم respiratory assemblies والموجودة بالنسيج الداخلى للميتوكونديا mitochondria ودودة حمض الستريك وأكسدة الاحماض الدهنية والتي تعطى معظم NADH و $FADH_2$ تحدث بالقرب من الـ mitochondria matrix.

٢- أكسدة NADH تعطى ٣ جزيئات ATP فى حين أن أكسدة $FADH_2$ تعطى جزئى ATP وعمليتا الأكسدة والفسفرة عمليتان متلازمتان (شكل ٩-١٠).

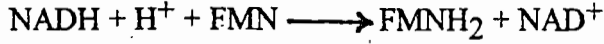
٣- النظام التنفسى respiratory assembly يحتوى العديد من حاملات الالكترونات مثل السيوكروم. ويتم نقل الالكترونون خطوة خطوة من NADH أو $FADH_2$ الى الاكسجين خلال هذه الحاملات مما يؤدي الى دفع البروتونات خارج مادة الميتوكونديا والتي تولد جهدا للغشاء membrane potential يسمى بالقوة الدافعة للبروتون proton motive force ويتم دفع البروتونات بواسطة ثلاثة أنواع من معقدات حاملات الالكترونات. ويتم تخليق الـ ATP عندما تعود البروتونات الى الميتوكونديا خلال نظم أنزيمية معقدة ، وبذا تتم عمليتا الأكسدة والفسفرة عن طريق الدفع المتدرج للبروتونات خلال الغشاء الداخلى للميتوكونديا.



شكل ٩-١٠: يبين تتابع حاملات الالكترونات فى respiratory assembly (البروتونات تدفع بواسطة المركبات الثلاثة الموضحة بالمستطيلات).

وتنقل الالكترونات من NADH الى O_2 خلال سلسلة من حاملات الالكترونات هي الفلافين ، معقدات حديد وكبريت ، كينونات وهيم وكل هذه الحاملات فيما عدا الكينونات عبارة عن مجاميع مرتبطة بالبروتينات.

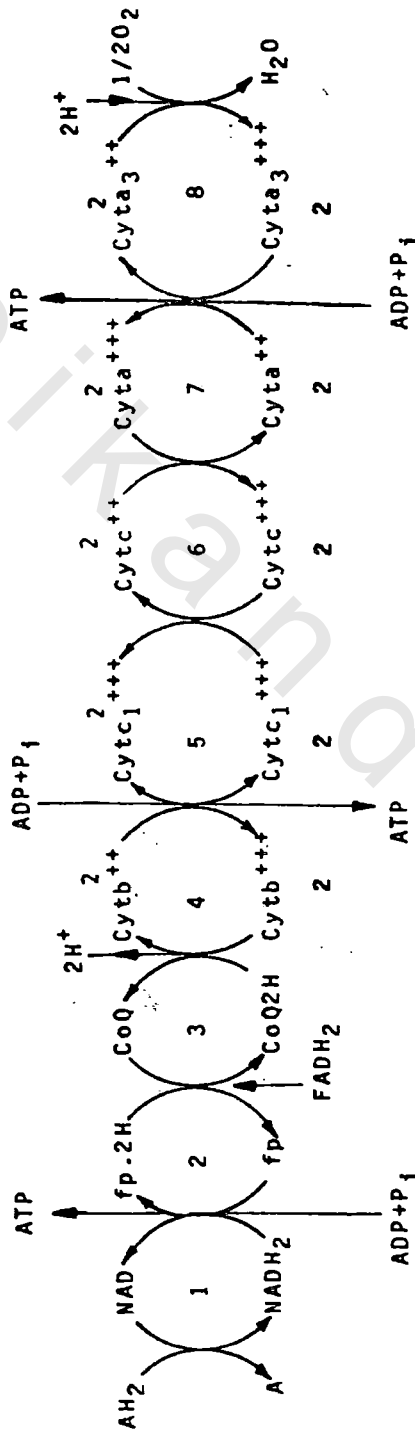
وتتم أكسدة NADH بواسطة NADH dehydrogenase (NADH reductase) حيث ينتقل الكترولونان من NADH الى FMN والتي تعمل كمجموعة مرافقة لهذا الأنزيم تعطى الصورة المختزلة FMNH₂ كما يلي:



ثم ينتقل الالكترولونان من FMNH₂ الى سلسلة من معقدات الحديد والكبريت FeS وهو النوع الثانى من المجاميع المرافقة prosthetic group فى حالة أنزيم NADH-Q reductase، وذرة الحديد اما أن تكون (مختزله reduced) Fe²⁺ أو (مؤكسدة oxidized) Fe³⁺، بعد ذلك تنتقل الألكترولونات من مراكز الحديد والكبريت الموجودة بمراكز أنزيم الـ NADH-Q reductase الى مرافق الأنزيم Coenzyme Q ويختصر الى (Q) كما هو موضح بشكل رقم ٩-١١.

ومرافق الأنزيم Q (Co enzyme Q) عبارة عن مشتق كينونى مع سلسلة من الايزوبرينوات iso prenoic ويختلف عدد وحدات ايزوبرين iso prene الموجودة لمرافق الأنزيم coenzyme تبعاً لنوع الكائن الحى. وأكثر الصور انتشاراً فى الثدييات تحتوى على ١٠ وحدات ايزوبرين iso prene ولذا فانه يرمز له Q بالرمز Q₁₀ والـ Q يعمل كحامل الكترولونات سريع الحركة بين الفلافوبروتينات Flavo proteins والسيتوكرومات فى سلسلة نقل الألكترولونات.

وحاملات الألكترولونات بين QH₂ والأكسجين هى السيتوكرومات وهى عبارة عن بروتينات حاملة للألكترولونات وتحتوى فى تركيبها على مجموعة الهيم، وذرة الحديد فى السيتوكرومات تكون اما فى الصورة المختزلة (+2) ferrous أو المؤكسدة (+3) ferric وهناك خمسة أنواع من السيتوكرومات تقوم بنقل الألكترولون.



AH₂ = most substrates
 NAD = nicotinamide adenine dinucleotide
 fp = flavoproteins
 Cyt = cytochromes
 ATP = adenosine triphosphate
 ADP = adenosine diphosphate
 P_i = inorganic phosphate

شكل ٩ - ١١ : عملية نقل الالكترونات من خلال بعض حاملات الالكترون

المراجع

- 1- Lehninger, A.L. (1976). Biochemistry. 2nd Edition. Worth Publishers Inc, New York, U.S.A.
- 2- Mayes, P.A. (1985). Bioenergetics. In Martin, D.W. Mayes P.A. Rodwll, V.W. and Granner D.K. Harper's Review of Biochemistry Twentieth Edition-Lange Medical Publications, Lost Altos, California.
- 3- Stryer, L. (1981). Biochemistry, W.H. Freeman and Company, San Francisco, USA.