

Κυτταρική αναπνοή: Ο διαχειριστής της ενέργειας
και των σκελετών άνθρακα

DRAFT

4.1. Η μεταβολική τύχη των φωτοσυνθετικών προϊόντων εξαρτάται από τις τρέχουσες ανάγκες σε άνθρακα και ενέργεια

Ανεξάρτητα από είδος του φωτοσυνθετικού μεταβολισμού που ακολουθούν τα φύλλα (C_3 , C_4 , CAM), το καθαρό αποτέλεσμα είναι η παραγωγή προϊόντων (κυρίως υδατανθράκων) μέσω του κύκλου του Calvin. Οι φωσφορικές τριόζες που σχηματίζονται κατά το δεύτερο στάδιο του κύκλου (κυρίως η 3-φωσφορική γλυκεριναλδεΐδη) αποτελούν μόρια-κλειδιά για το σύνολο του μεταβολισμού των φυτικών οργανισμών. Με βάση αυτόν τον σκελετό των τριών μόνο ατόμων άνθρακα και χρησιμοποιώντας νερό και ανόργανα θρεπτικά στοιχεία, το φυτικό κύτταρο μπορεί να συνθέσει οποιοδήποτε μόριο είναι αναγκαίο για την ομαλή αύξηση και ανάπτυξη. Δεδομένου ότι τα περισσότερα βιολογικά μόρια είναι κατά πολύ μεγαλύτερα και πολυπλοκότερα των τριοζών, υπάρχει ανάγκη της τροποποίησης των προδρόμων αυτών μορίων και της σύνθεσης των τελικών προϊόντων. Μέσω των αναβολικών διαδικασιών δεν γίνεται η σύνθεση μόνο των μορίων που απαιτούνται για την κάλυψη των τρεχουσών αναγκών, αλλά παρέχεται η δυνατότητα αποταμίευσης σκελετών άνθρακα και ενέργειας σε μεγαλομόρια, τα οποία αξιοποιούνται όταν υπάρξει ανάγκη. Η δυνατότητα αυτή είναι καθοριστικής σημασίας για τα φύλλα, αφού αυτά παράγουν συνεχώς μέσω της φωτοσύνθεσης πλεόνασμα σε σκελετούς άνθρακα και ενέργεια. Στο σημείο αυτό πρέπει να τονιστεί ότι το ATP και το NADPH τα οποία παράγονται κατά τις φωτοχημικές αντιδράσεις αποτελούν ιδανικές μορφές ανταλλαγής μεταβολικής ενέργειας, ωστόσο τα μόρια αυτά είναι εξαιρετικά ασταθή και δεν προσφέρονται για μεσοπρόθεσμη ή μακροπρόθεσμη αποθήκευση ενέργειας. Σύμφωνα με τα παραπάνω η αποταμίευση ενέργειας ή/και σκελετών άνθρακα μπορεί να πραγματοποιηθεί μέσω της σύνθεσης ορισμένων μορίων, η δομή των οποίων καθορίζει και τη διάρκεια της αποθήκευσης:

1. **ATP, NADPH.** Όπως προαναφέρθηκε προσφέρονται μόνο για σύντομη αποθήκευση ενέργειας.

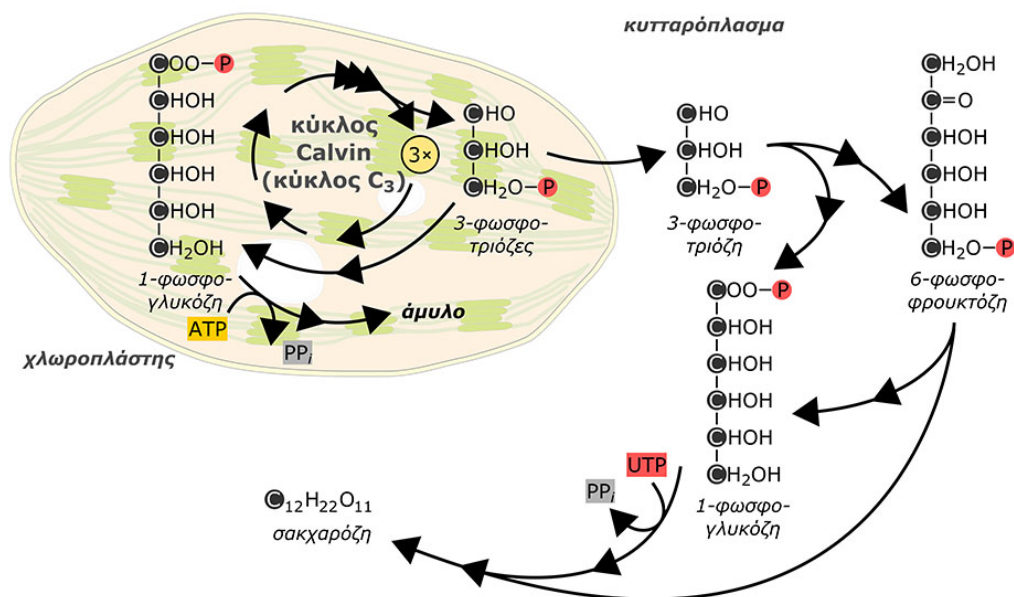
2. **Γλυκόζη, σακχαρόζη.** Προσφέρονται για μεσοπρόθεσμη αποταμίευση σκελετών άνθρακα και ενέργειας, αλλά και για μεταφορά σε μεγάλες αποστάσεις μέσω του ηθμού (κυρίως ο δισακχαρίτης σακχαρόζη, ο οποίος αποτελείται από γλυκόζη και φρουκτόζη). Και τα δύο μόρια παρουσιάζουν σταθερότητα, ωστόσο δεν είναι δυνατό να συσσωρευτούν σε μεγάλες ποσότητες διότι λόγω του χαμηλού μοριακού βάρους τους, είναι οσμωτικά ενεργές ουσίες (βλ...).

Η σύνθεση της σακχαρόζης γίνεται στο κυτταρόπλασμα (εικόνα 4.1). Στη συνέχεια φορτώνεται στον ηθμό και μέσω των ηθμοσωλήνων εξάγεται από τα φύλλα προς τα υπόλοιπα όργανα (βλ...).

3. **Άμυλο, λιπίδια.** Αποτελούν τις ιδανικές μορφές μακροπρόθεσμης αποταμίευσης άνθρακα και ενέργειας. Πρόκειται για σταθερά μόρια, μη οσμωτικά ενεργά λόγω του υψηλού μοριακού τους βάρους (άμυλο) ή του υδρόφοβου χαρακτήρα τους (λιπίδια).

Η σύνθεση των πολυσακχαριτών (στους οποίους συμπεριλαμβάνεται και το άμυλο) πραγματοποιείται μέσω της **γλυκονογένεσης**, μιας μεταβολικής πορείας παρόμοιας, αλλά με αντίθετη φορά αυτής της γλυκόλυσης (βλ...). Για τη σύνθεση του αμύλου οι τριοζες μετατρέπονται σε εξόζες, κυρίως σε γλυκόζη. Η δομική μονάδα του αμύλου είναι η α-D-γλυκόζη. Ο πολυμερισμός της α-D-γλυκόζης σε ευθύγραμμες αλυσίδες με γλυκοζιτικούς δεσμούς α-1,4 παράγει το συστατικό του αμύλου αμυλόζη, ενώ η προσθήκη και πλάγιων διακλαδώσεων στις ευθύγραμμες αλυσίδες μέσω 1,6 γλυκοζιτικών δεσμών δημιουργεί το συστατικό αμυλοπηκτίνη (βλ. επίσης ..). Η σύνθεση του αμύλου πραγματοποιείται στο στρώμα των χλωροπλαστών (εικόνα 4.1). Δευτερογενώς παρατηρείται συσσώρευση αμύλου και σε μη φωτοσυνθετικά όργανα (των οποίων τα κύτταρα δεν διαθέτουν χλωροπλάστες αλλά ειδικών τύπων πλαστίδια, τους αμυλοπλάστες), όπως βλαστούς, ρίζες, καρπούς, σπέρματα και υπόγεια αποθηκευτικά όργανα όπως οι κόνδυλοι. Το ογκώδες άμυλο δεν μεταφέρεται ως έχει από τα φωτοσυνθετικά στα αποταμιευτικά όργανα, αλλά υπό τη μορφή ολιγοσακχαριτών όπως η σακχαρόζη, και επαναπολυμερίζεται στον τελικό του προορισμό. Τα αποθηκευμένα μόρια, όταν υπάρξει ανάγκη, μπορούν να εισέλθουν και πάλι στο μεταβολισμό μέσω της αναπνοής αφού πρώτα υδρολυθούν, δηλ. αφού το άμυλο αποπολυμεριστεί ξανά σε ολιγοσακχαρίτες.

Γλυκονογένεση: Αναβολική μεταβολική πορεία μέσω της οποίας γίνεται η σύνθεση εξοζών από απλούστερες πρόδρομες ενώσεις (π.χ. από φωσφορικές τριοζες).

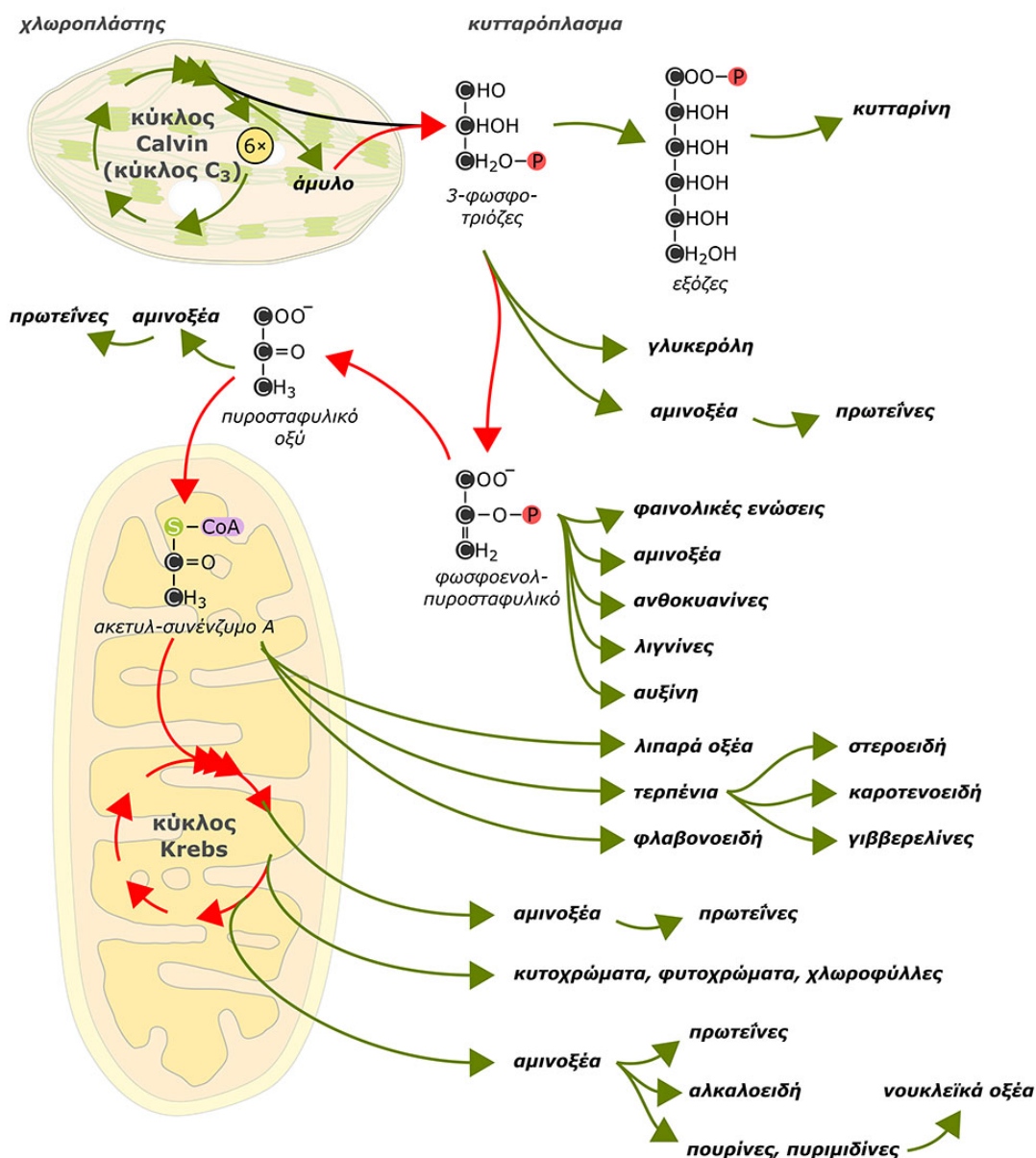


Εικόνα 4.1. Η πορεία σχηματισμού του αμύλου στους χλωροπλάστες και της σακχαρόζης στο κυτταρόπλασμα. Το UTP που αναφέρεται στην εικόνα είναι οργανικό μόριο με δομή και λειτουργία ανάλογη του ATP. Περιέχει ουρακίλη αντί της αδενίνης.

4.2. Κυτταρική αερόβια αναπνοή: Μια αποδοτική καταβολική διαδικασία η οποία παρέχει υποστρώματα και ενέργεια σε όλα τα κύτταρα

Κυτταρική αναπνοή είναι η καταβολική διαδικασία η οποία παρέχει την απαιτούμενη ενέργεια σε όλα τα κύτταρα (ακόμη και στα φωτοσυνθετικά) μέσω της σταδιακής και ελεγχόμενης οξείδωσης οργανικών υποστρωμάτων. Τα υποστρώματα αυτά είναι συνήθως προϊόντα της φωτοσύνθεσης και της γλυκονεογένεσης. Παράλληλα, μέσω της κυτταρικής αναπνοής παράγονται οι κατάλληλες πρόδρομες ενώσεις για τη βιοσύνθεση πολυάριθμων απαραίτητων συστατικών του οργανισμού. Το πιο συνηθισμένο αναπνευστικό υπόστρωμα των φυτών είναι η γλυκόζη ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις, όπως λ.χ. κατά τη βλάστηση ελαιούχων σπερμάτων, είναι κυρίως τα λιπαρά οξέα. Η παραγόμενη ενέργεια αποθηκεύεται είτε με τη μορφή φωσφορικών δεσμών υψηλής ενέργειας (ως ATP), είτε με τη μορφή αναγωγικών ισοδυνάμων (ως NADH). Κατά τη διάρκεια της διαδικασίας καταναλώνεται O_2 και παράγονται, ως υποπροϊόντα, CO_2 και H_2O .

Από εξελικτικής άποψης η λειτουργία της αναπνοής φαίνεται ότι έκανε την εμφάνισή της όταν η ατμόσφαιρα του πλανήτη είχε πλέον εμπλουτιστεί με O_2 (βλ...). Δηλαδή η οξυγονική φωτοσύνθεση προηγήθηκε εξελικτικά της αναπνοής. Η χρήση του οξυγόνου ως υποστρώματος παρουσίαζε πολλά πλεονεκτήματα και κυρίως την αποδοτική αξιοποίηση των πλούσιων σε ενέργεια φωτοσυνθετικών προϊόντων. Η διάσπαση των μορίων με τη χρησιμοποίηση του οξυγόνου ως τελικού αποδέκτη των ηλεκτρονίων αποδίδει πολύ υψηλότερα ποσά ενέργειας από κάθε άλλη αντίστοιχη αναερόβια βιοχημική οδό (βλ...). Ας σημειωθεί ότι η εμφάνιση της αναπνευστικής οδού έδωσε ώθηση για την εξέλιξη πολυκύτταρων οργανισμών επειδή οι οργανισμοί αυτοί έχουν πολύ μεγαλύτερες ενεργειακές ανάγκες έναντι των μονοκύτταρων.



Εικόνα 4.2. Η σύνθεση απαραίτητων κυτταρικών συστατικών μέσω της γλυκόλυσης και του κύκλου του Krebs. Οι αντιδράσεις αναβολισμού σημειώνονται με πράσινα βέλη, ενώ αυτές του καταβολισμού με κόκκινα.

Όπως έχει ήδη αναφερθεί (βλ...) η αντίδραση της πλήρους οξειδωσης, παρουσία οξυγόνου, ενός υδατάνθρακα κατά την κυτταρική αναπνοή είναι:



Η συνοπτική αυτή αντίδραση δεν αποδίδει βεβαίως την πολυπλοκότητα του μηχανισμού. Οι υδατάνθρακες που συνήθως χρησιμοποιούνται ως υποστρώματα της αντίδρασης είναι τα προϊόντα της γλυκονογένεσης. Η πορεία ξεκινά με τη διάσπαση του αμύλου και την παραγωγή της δομικής του μονάδας, της γλυκόζης. Η οξείδωση των υποστρωμάτων διεξάγεται κατά ελεγχόμενα βήματα και η απελευθέρωση της ενέργειας γίνεται σταδιακά, ώστε να μπορεί να αποθηκευτεί και στη συνέχεια να χρησιμοποιηθεί σε άλλες αναβολικές αντιδράσεις. Η διαδικασία αυτή στα κύτταρα συμβαίνει συντονισμένα ως ένα ενιαίο λειτουργικό σύνολο, ωστόσο για λόγους διδακτικής κατανόησης η κυτταρική αναπνοή χωρίζεται σε τέσσερα κύρια στάδια: τη **γλυκόλυση**, τη **συνδυαστική αντίδραση** γλυκόλυσης-κύκλου Krebs, τον **κύκλο του Krebs** ή **κύκλο των τρικαρβοξυλικών οξέων** και την **αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων** ή **αναπνευστική αλυσίδα**. Η γλυκόλυση πραγματοποιείται στο

κυτταρόπλασμα, ενώ τα άλλα τρία στάδια στα μιτοχόνδρια. Στη διάρκεια της οξειδωσης των υποστρωμάτων συμβαίνουν και ενεργειακές απώλειες με τη μορφή εκλυόμενης θερμότητας.

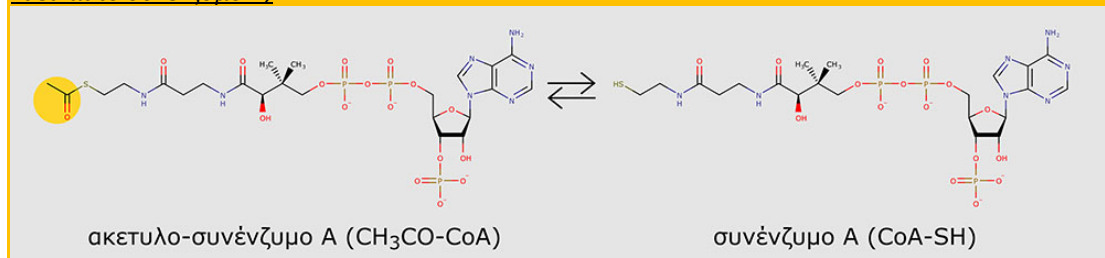
4.3. Ερωτήματα που πρέπει να απαντηθούν προκειμένου να γίνει κατανοητή η πορεία της αναπνοής

Για ποιον λόγο τα φυτικά κύτταρα διαθέτουν δύο διαφορετικά οργανίδια διαχείρισης της ενέργειας, δηλ. τους χλωροπλάστες και τα μιτοχόνδρια;

Τα πλεονεκτήματα της εμπλοκής δύο οργανιδίων, δηλαδή των μιτοχονδρίων και των χλωροπλάστων, στον ενεργειακό μεταβολισμό των αυτότροφων οργανισμών, όπως τα φυτά, είναι κυρίως τρία:

1. Δεν διαθέτουν όλα τα φυτικά κύτταρα χλωροπλάστες. Η ρίζα π.χ. είναι ετερότροφο όργανο, επομένως πρέπει να τροφοδοτείται συνεχώς με υποστρώματα από τα οποία μέσω της αναπνοής (που πραγματοποιείται στα μιτοχόνδρια) εξασφαλίζει ενέργεια και σκελετούς άνθρακα. Στη συνέχεια επενδύει την ενέργεια και τον άνθρακα σύμφωνα με τις δικές της ανάγκες. Εξάλλου τα ATP και NADPH που παράγονται στους χλωροπλάστες δεν μπορούν να αποθηκευτούν σε μακροπρόθεσμη βάση ή να μεταφερθούν σε μεγάλες αποστάσεις (βλ.).
2. Ακόμη και τα αυτότροφα φωτοσυνθετικά κύτταρα στη διάρκεια της νύχτας μετατρέπονται σε ετερότροφα. Επομένως οι ανάγκες για συντήρηση αλλά και μεταβολικές διευθετήσεις επιβάλλουν τη λειτουργία της αναπνοής στη διάρκεια της νύχτας. Η αναπνοή βεβαίως λειτουργεί συνεχώς, και κατά τη διάρκεια της ημέρας.
3. Μέσω της αναπνοής εξασφαλίζεται η προμήθεια υποστρωμάτων προκειμένου να λειτουργήσουν όλες οι μεταβολικές πορείες σε όλα τα υποκυτταρικά διαμερίσματα (εικόνα 4.2). Οι χλωροπλάστες δεν διαθέτουν τον κατάλληλο εξοπλισμό ώστε να συνθέσουν το τεράστιο φάσμα οργανικών ενώσεων η σύνθεση των οποίων απαιτείται για τις κυτταρικές λειτουργίες. Η περίσσεια άνθρακα και ενέργειας στους χλωροπλάστες αποθηκεύεται με τη μορφή αμύλου ή λιποσταγονιδίων και στη συνέχεια εξαγεται στο κυτταρόπλασμα με τη μορφή μεταβολιτών.

Τί είναι το συνένζυμο A;



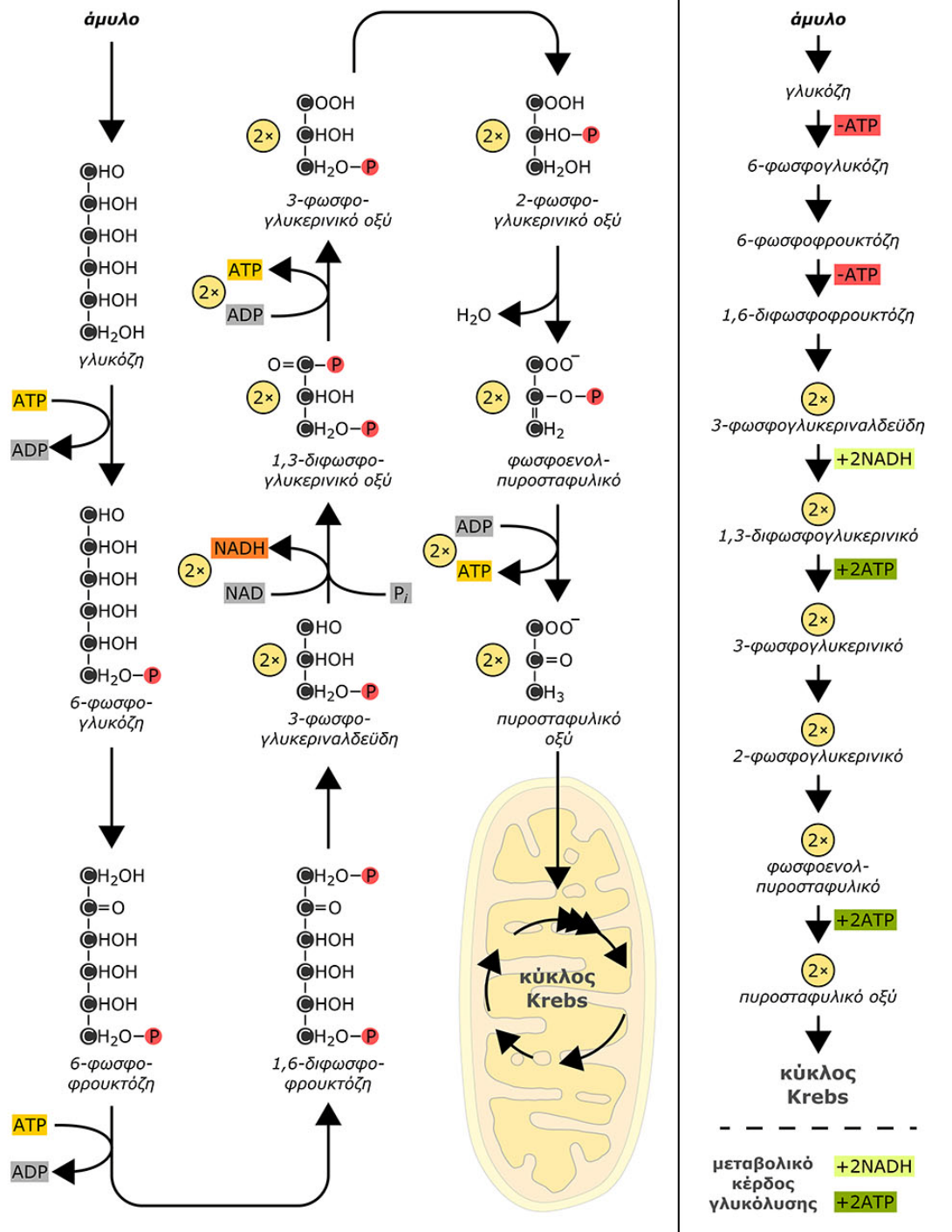
Εικόνα 4.3. Η χημική δομή του συνένζυμου A. Η μεταφορά ανθρακικών ομάδων (όπως του ακετυλίου στην εικόνα) πραγματοποιείται μέσω της πρόσδεσής τους στη σουλφυδρυλομάδα του συνένζυμου (κίτρινος κύκλος).

Πρόκειται για ένα συνένζυμο το οποίο διαθέτει μια σουλφυδρυλομάδα (-SH) μέσω της οποίας σχηματίζει δεσμούς με οργανικές ομάδες. Τις ομάδες αυτές στη συνέχεια τις μεταφέρει σε άλλα μόρια. Συμμετέχει σε πολυάριθμες αντιδράσεις του μεταβολισμού. Στη περίπτωση της συνδετικής αντίδρασης το συνένζυμο A μεταφέρει μια ομάδα ακετυλίου, οπότε ονομάζεται ακετυλο-συνένζυμο A (εικόνα 4.3).

4.4. Η γλυκόλυση είναι η καταβολική πορεία διάσπασης της γλυκόζης που διεξάγεται στο κυτταρόπλασμα και παράγει πυροσταφυλικό οξύ

Γλυκόλυση είναι η καταβολική πορεία κατά την οποία ένα μόριο γλυκόζης διασπάται σε δυο μόρια πυροσταφυλικού οξέος. Η όλη πορεία πραγματοποιείται στο κυτταρόπλασμα και δεν απαιτείται η παρουσία οξυγόνου. Η γλυκόζη προέρχεται συνήθως από την υδρόλυση του αμύλου. Ωστόσο στη γλυκόλυση μπορούν να εισέλθουν και άλλα μόρια σακχάρων (γαλακτόζη, σακχαρόζη, κλπ). Η

γλυκόζη με κατανάλωση ATP φωσφορυλιώνεται προς 6-φωσφογλυκόζη και στη συνέχεια μετατρέπεται σε 6-φωσφοφρουκτόζη, η οποία με νέα κατανάλωση ATP μετατρέπεται σε 1,6-διφωσφοφρουκτόζη. Η 1,6-διφωσφοφρουκτόζη διασπάται σε δυο σάκχαρα των τριών ατόμων C (φωσφογλυκεριναλδεΐδη) τα οποία στη συνέχεια μετατρέπονται σε διφωσφογλυκερινικό οξύ και τελικά σε πυροσταφυλικό οξύ (εικόνα 4.4). Η απώλεια των φωσφορικών ομάδων του διφωσφογλυκερικού οξέος συνοδεύεται με αντίστοιχη παραγωγή ATP. Συνεπώς κατά τη πορεία της γλυκόλυσης προκύπτει για τα κύτταρα ένα καθαρό κέρδος 2 μορίων ATP ανά μόριο γλυκόζης. Η παραγωγή ATP πραγματοποιείται μέσω φωσφορυλιώσεων σε επίπεδο υποστρώματος (βλ. ...). Επίσης η μετατροπή της φωσφογλυκεριναλδεΐδης προς διφωσφογλυκερινικό οξύ (μια οξειδωση) συνδυάζεται με την αναγωγή δύο μορίων NAD⁺ προς δύο μόρια NADH.

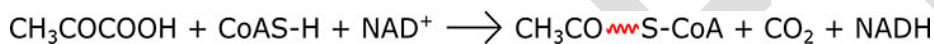


Εικόνα 4.4. Η πορεία της γλυκόλυσης κατά την οποία ένα μόριο γλυκόζης οξειδώνεται σε δυο μόρια πυροσταφυλικού οξέος με την παράλληλη καθαρή παραγωγή 2 μορίων ATP και δύο μορίων ανηγμένου NADH ανά μόριο γλυκόζης.

Το NADH στη συνέχεια οξειδώνεται στην αναπνευστική αλυσίδα και αποδίδει ηλεκτρόνια και πρωτόνια (βλ. παρακάτω). Θα πρέπει να τονιστεί στο σημείο αυτό ότι κατά τη διαδικασία της γλυκόλυσης δεν καταναλώνεται O₂ και δεν παράγεται CO₂. Το καθαρό κέρδος είναι δυο μόρια ATP και δυο μόρια ανηγμένου NADH ανά μόριο γλυκόζης που διασπάται. Ωστόσο ένα μεγάλο μέρος της ενέργειας του αρχικού μορίου της γλυκόζης παραμένει ενσωματωμένο στο μόριο του πυροσταφυλικού οξέος.

4.5. Μέσω της συνδυαστικής αντίδρασης το πυροσταφυλικό εισέρχεται στον κύκλο του Krebs

Η είσοδος του πυροσταφυλικού οξέος, του προϊόντος της αποδόμησης της γλυκόζης, στον κύκλο του Krebs πραγματοποιείται με την οξειδωτική αποκαρβοξυλίωση του μορίου: Το πυροσταφυλικό οξύ χάνει την καρβοξυλομάδα (η οποία μετατρέπεται σε CO₂), οξειδώνεται και μετατρέπεται σε μια ακετυλομάδα, η οποία προσδένεται στο συνένζυμο A (CoAS-H), οπότε προκύπτει ακέτυλο-συνένζυμο A (ή ακέτυλο-CoA). Παράλληλα η οξείδωση του πυροσταφυλικού συνοδεύεται και από παραγωγή ανηγμένου NADH. Στην πραγματικότητα η αντίδραση είναι εξαιρετικά πολύπλοκη και σ' αυτήν εμπλέκονται πέντε διαφορετικά συνένζυμα και τρία διαφορετικά ένζυμα.



Το παραγόμενο NADH διοχετεύεται στην αναπνευστική αλυσίδα (βλ. παρακάτω). Στο στάδιο αυτό πραγματοποιείται η πρώτη απώλεια άνθρακα με τη μορφή CO₂.

Γλυκόλυση: Καταβολική βιοχημική πορεία μέσω της οποίας η γλυκόζη διασπάται προς πυροσταφυλικό οξύ.

Συνδυαστική αντίδραση: Η αντίδραση η οποία συνδέει τη γλυκόλυση με τον κύκλο Krebs, κατά την οποία παράγεται ακέτυλο-CoA, CO₂ και NADH.

Κύκλος του Krebs (συν, κύκλος των τρικαρβοξυλικών οξέων, κύκλος κιτρικού οξέος): Βιοχημικός κύκλος στον οποίο μια ομάδα ακετυλίου οξειδώνεται πλήρως παράγοντας CO₂ και NADH.

Αναπνευστική αλυσίδα: Αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων κατά την οποίαν η αυθόρμητη ροή ηλεκτρονίων από το NADH στο μοριακό οξυγόνο απελευθερώνει ενέργεια που χρησιμοποιείται για την παραγωγή ATP.

4.6. Το ακέτυλιο εισέρχεται στον κύκλο του Krebs και οξειδώνεται πλήρως προς CO₂ ενώ παράγονται ATP και NADH

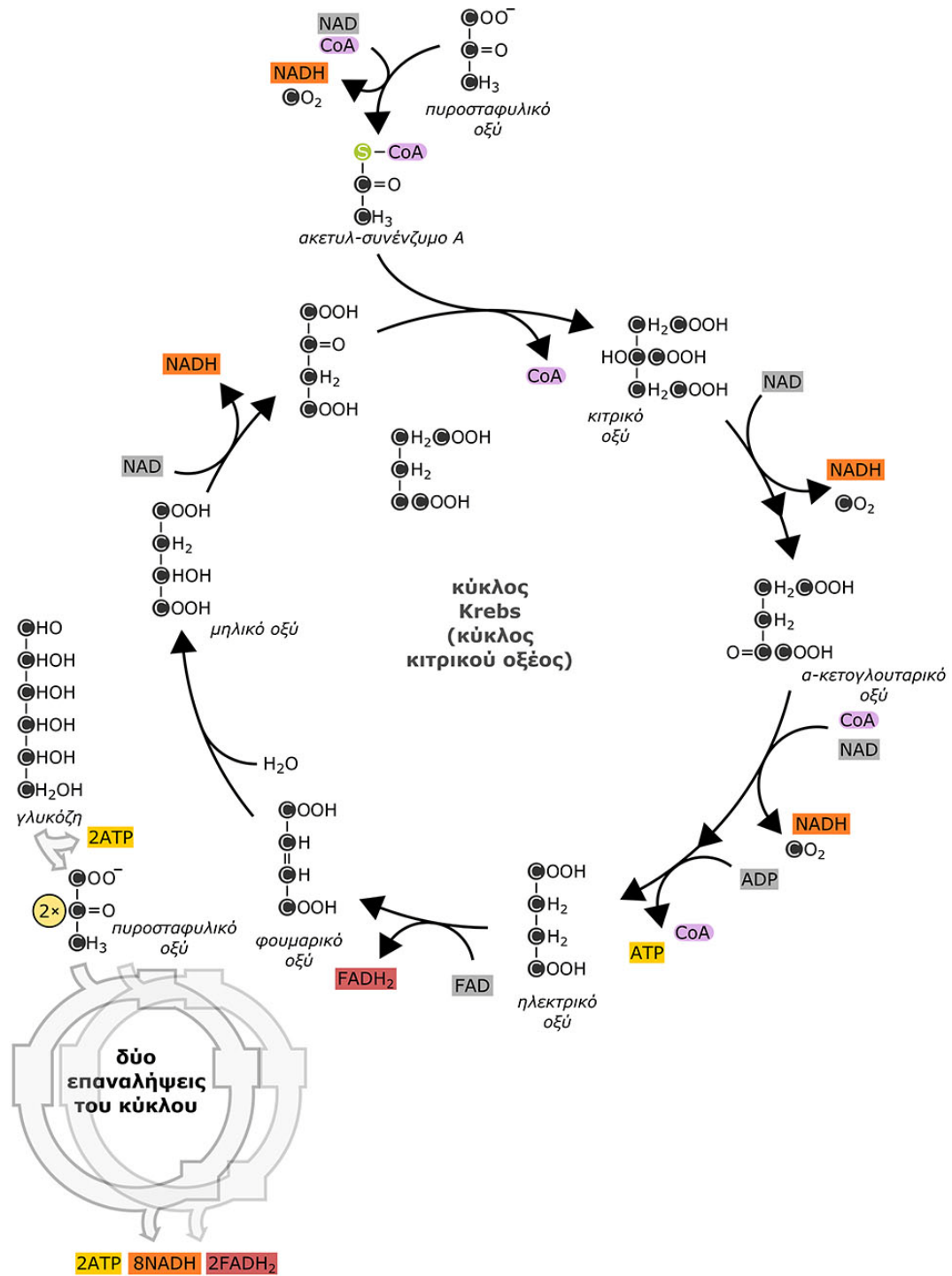
Κατά το τρίτο στάδιο της αερόβιας αναπνοής πραγματοποιείται ο **κύκλος του Krebs** (εικόνα 4.5). Η ακετυλομάδα αποσπάται από το ακέτυλο-CoA και ενσωματώνεται στο οξαλοξικό οξύ, μια ένωση με τέσσερα άτομα άνθρακα. Από την αντίδραση αυτή προκύπτει το κιτρικό οξύ, ένωση με 6 άτομα άνθρακα. Ακολουθεί μια κυκλική πορεία αντιδράσεων, κατά την οποία η ακετυλομάδα που εισήλθε στον κύκλο οξειδώνεται πλήρως προς δυο μόρια διοξειδίου του άνθρακα τα οποία εκλύονται στην ατμόσφαιρα ως παραπροϊόν. Από την οξείδωση της ακετυλομάδας προκύπτουν επίσης ηλεκτρόνια και πρωτόνια τα οποία ανάγουν τα συνένζυμα NAD και FAD, τα οποία τελικά διαβιβάζονται στην αναπνευστική αλυσίδα. Η πλήρης περιστροφή του κύκλου έχει ως αποτέλεσμα την αναγέννηση του αρχικού μορίου-δέκτη της ακετυλομάδας, του οξαλοξικού. Επομένως η διαδικασία μπορεί να επαναλαμβάνεται συνεχώς, εφ' όσον διατίθενται ενεργοποιημένες ομάδες ακετυλίου. Δύο περιστροφές του κύκλου έχουν ως αποτέλεσμα την πλήρη οξειδωτική διάσπαση του αρχικού μορίου γλυκόζης που εισήλθε στη γλυκόλυση. Από τα έξι άτομα C της γλυκόζης τα τέσσερα μετατράπηκαν σε CO₂ στον κύκλο Krebs και τα υπόλοιπα δύο στη συνδυαστική αντίδραση. Η ενέργεια του αρχικού μορίου της γλυκόζης έχει πλέον μεταφερθεί στα ATP, NADH, FADH ενώ ένα ποσοστό έχει χαθεί με τη μορφή

απωλειών θερμότητας. Το οξυγόνο δεν παίρνει μέρος σε αντιδράσεις του κύκλου του Krebs. Η λειτουργία του κύκλου έχει ως αποτέλεσμα:

A. Να παράγονται ανηγμένα συνένζυμα ($3 \times \text{NADH}$ και $1 \times \text{FADH}$ για κάθε περιστροφή) τα οποία στη συνέχεια οξειδώνονται στην αναπνευστική αλυσίδα παράγοντας ATP.

B. Να παράγεται ένα μόριο ATP για κάθε περιστροφή του κύκλου, μέσω φωσφορυλιώσεων σε επίπεδο υποστρώματος.

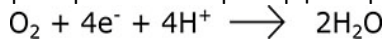
Γ. Να παράγονται ενδιάμεσα μόρια μεταβολιτών τα οποία μπορούν να χρησιμοποιηθούν για βιοσύνθεση νέων μορίων, όπως πρωτεΐνες και λιπίδια (εικόνα 4.2).



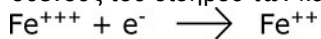
Εικόνα 4.5. Συνοπτική διαγραμματική παρουσίαση του κύκλου του Krebs. Για κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται αρχικά κατά τη γλυκόλυση, ο κύκλος επαναλαμβάνεται δύο φορές.

4.7. Το τελικό στάδιο της αερόβιας αναπνοής: Η αναπνευστική αλυσίδα και η παραγωγή ATP

Τα ανηγμένα συνένζυμα NADH και FADH₂ τα οποία παράγονται κατά τη λειτουργία του κύκλου του Krebs οξειδώνονται και προσφέρουν τα ηλεκτρόνια τους σε μια σειρά ενδιάμεσων φορέων οι οποίοι αποτελούν την αναπνευστική αλυσίδα. Οι φορείς αυτοί είναι τοποθετημένοι σε τρία κύρια σύμπλοκα πρωτεϊνών τα οποία οργανώνονται με συγκεκριμένο τρόπο πάνω στην εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων (εικόνα 4.6). Η μεμβράνη αυτή είναι διευθετημένη κατά τέτοιον τρόπο ώστε να δημιουργούνται πτυχώσεις προς το εσωτερικό ώστε να αυξάνεται η ενεργός επιφάνεια. Οι πτυχώσεις αυτές ονομάζονται cristae και ο χώρος μεταξύ της εσωτερικής και εξωτερικής μεμβράνης ενδομεμβρανικός χώρος (εικόνα 4.6.A). Τα κύρια πρωτεϊνικά σύμπλοκα οργανώνονται στη εσωτερική μεμβράνη και περιλαμβάνουν το σύμπλοκο της αφυδρογονάσης του NADH, το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων b και c₁ και το σύμπλοκο των κυτοχρωμάτων a και a₃ (ονομάζεται επίσης σύμπλοκο της **τελικής οξειδάσης**, εικόνα 4.6.B). Τα σύμπλοκα αυτά περιλαμβάνουν και άλλες πρωτεΐνες, κυρίως πρωτεΐνες που περιλαμβάνουν θείο και σίδηρο στο μόριό τους. Τα ηλεκτρόνια από τα ανηγμένα συνένζυμα μεταφέρονται μέσω αλληπάλληλων οξειδώσεων και αναγωγών των ενδιάμεσων φορέων προς τον τελικό αποδέκτη, που είναι το μοριακό οξυγόνο. Συνεπώς η συνολική διαδικασία περιλαμβάνει ροή ηλεκτρονίων από το NADH προς το οξυγόνο το οποίο τελικά μετατρέπεται σε νερό σύμφωνα με την αντίδραση



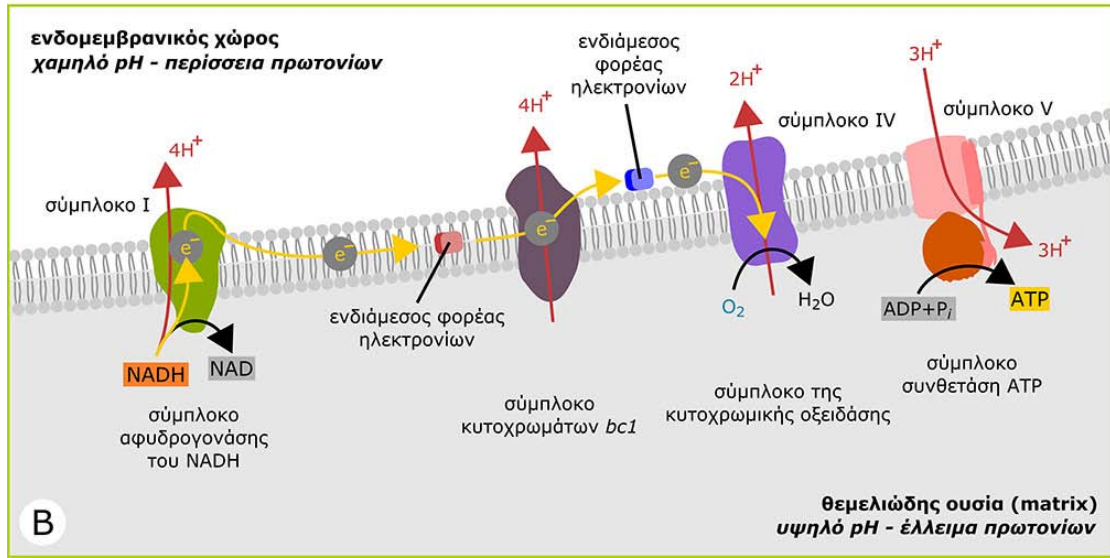
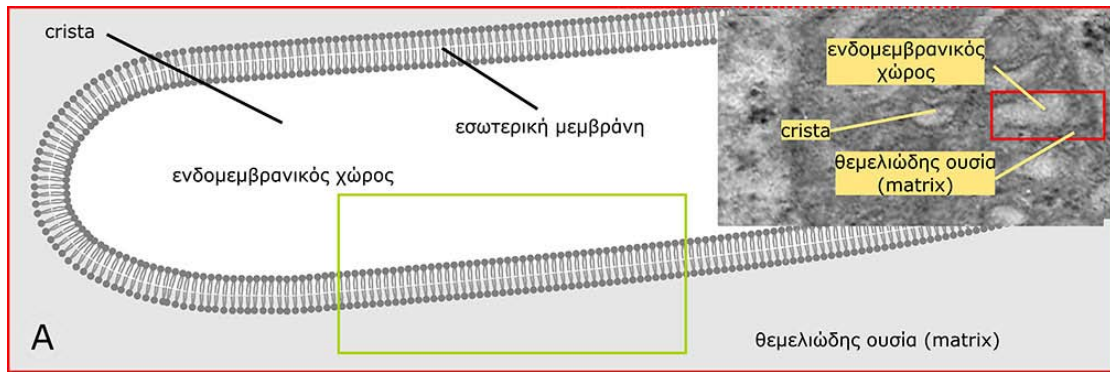
Η ροή των ηλεκτρονίων από φορέα σε φορέα στην όλη διαδικασία αποτελεί μια αυθόρμητη διαδικασία (είναι δηλ. ενεργειακά δυνατή), και πραγματοποιείται κυρίως μέσω μεταβολών του σθένους του σιδήρου των κυτοχρωμάτων ή των άλλων πρωτεϊνών.



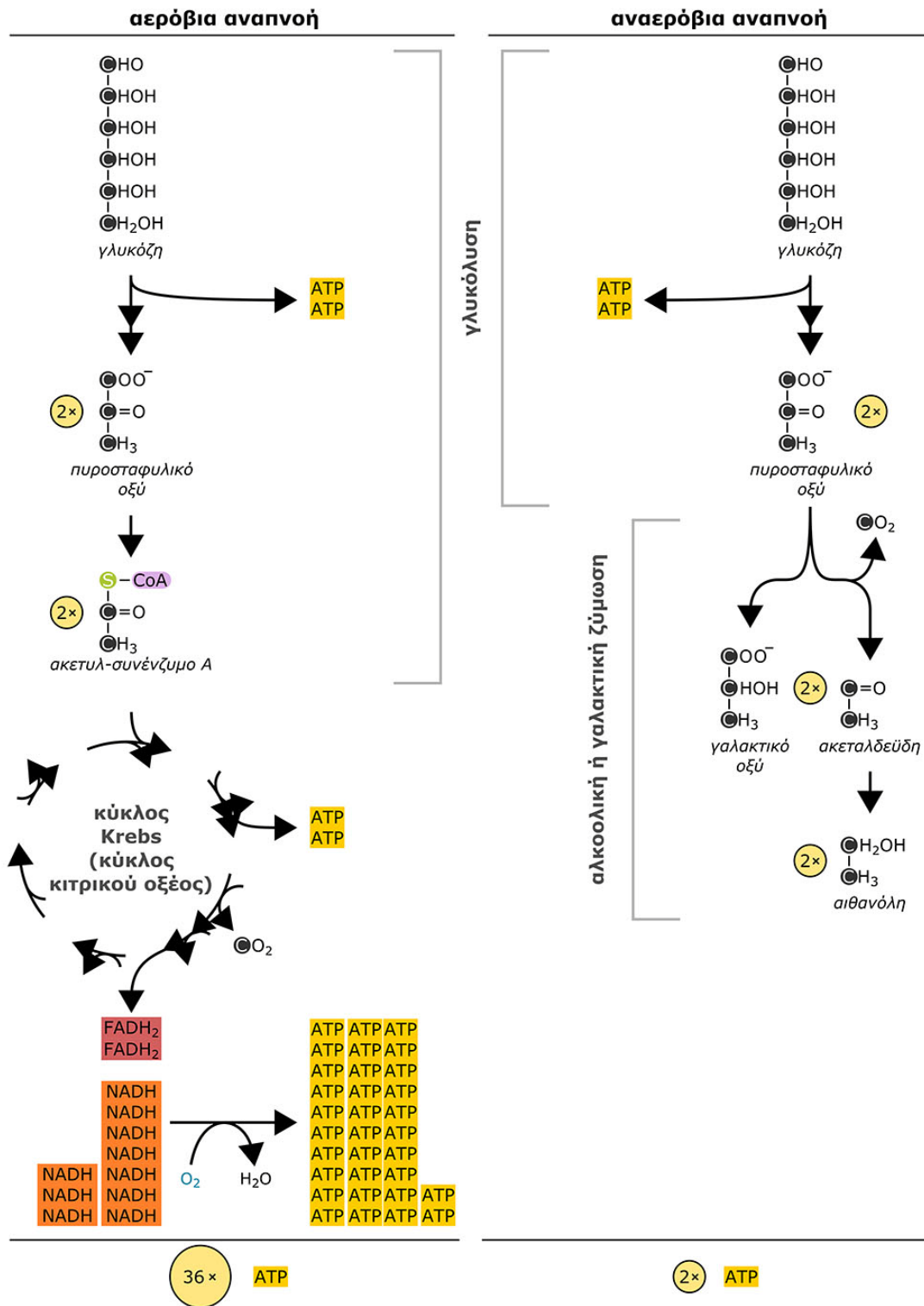
Η αναγωγή του μοριακού οξυγόνου έχει τρεις σημαντικές επιπτώσεις: (α) Καταναλώνεται οξυγόνο το οποίο μετατρέπεται σε νερό, (β) οξειδώνεται ο αρχικός δότης ηλεκτρονίων (το NADH ή το FADH₂) ο οποίος μπορεί να επανέλθει στον κύκλο του Krebs και να αναχθεί εκ νέου και (γ) η ροή των ηλεκτρονίων δια μέσου της μεμβράνης προκαλεί διαφορά στη συγκέντρωση των πρωτονίων (pH) μεταξύ του ενδομεμβρανικού χώρου και της θεμελιώδους ουσίας, δηλ. των δύο περιοχών που οριοθετεί η εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου. Η διαφορά pH οφείλεται (α) στην αύξηση της συγκέντρωσης των πρωτονίων στη περιοχή του ενδομεμβρανικού χώρου λόγω μεταφοράς τους από τη περιοχή της θεμελιώδους ουσίας. Τα δύο συνένζυμα NADH και FADH₂, όπως τονίστηκε και προηγουμένως, οξειδώνονται αποδίδοντας και πρωτόνια και ηλεκτρόνια. Τα ηλεκτρόνια εισέρχονται στην αναπνευστική αλυσίδα και ανάγουν τελικά το οξυγόνο, ενώ τα πρωτόνια μεταφέρονται προς τον διαμεμβρανικό χώρο. (β) Η συγκέντρωση των πρωτονίων στη περιοχή της θεμελιώδους ουσίας τείνει να μειωθεί λόγω της κατανάλωσής τους κατά το σχηματισμό του νερού στην περιοχή αυτή.

Η διαφορά στο pH που δημιουργείται με τον τρόπο αυτό μεταξύ των δύο διαμερισμάτων του μιτοχονδρίου αντιπροσωπεύει ελεύθερη ενέργεια η οποία μπορεί να αξιοποιηθεί για τη σύνθεση ATP μέσω χημειοσμωτικής φωσφορυλίωσης. Η σύνθεση του ATP πραγματοποιείται λόγω μιας αντίστροφης-αυθόρμητης μεταφοράς πρωτονίων από το διαμεμβρανικό χώρο προς τη θεμελιώδη ουσία η οποία τείνει να εξισορροπήσει τη διαφορά pH που έχει ήδη δημιουργηθεί. Επειδή η εσωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων είναι ουσιαστικά αδιαπέραστη στα πρωτόνια, η μεταφορά πρωτονίων συμβαίνει μέσω ειδικών πρωτεϊνικών καναλιών τα οποία εντοπίζονται στη μεμβράνη των θυλακοειδών. Πρόκειται για τα διαμεμβρανικά σύμπλοκα της συνθετάσης του ATP. Η ροή πρωτονίων δια μέσου των καναλιών αυτών παρέχει την απαραίτητη ενέργεια για τη φωσφορυλίωση του ADP προς ATP. Η όλη επομένως ροή ηλεκτρονίων στη αναπνευστική αλυσίδα, δημιουργεί τις προϋποθέσεις και για την ολοκλήρωση της **οξειδωτικής φωσφορυλίωσης**, της σύνθεσης δηλ. ATP από τη συνθετάση του ATP. Για κάθε μόριο NADH που οξειδώνεται στην αναπνευστική αλυσίδα παράγονται 2,5-3,0 μόρια ATP μέσω της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης, ενώ για κάθε FADH₂ παράγονται 1,8-2,0 μόρια ATP.

Συνοψίζοντας, για κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται πλήρως στη διαδικασία της κυτταρικής αναπνοής παράγονται περίπου 32-36 μόρια ATP (εικόνα 4.7). Στον υπολογισμό των παραγόμενων μορίων ATP λαμβάνονται υπόψη τα NADH που παράγονται σε όλα τα στάδια της κυτταρικής αναπνοής. Η ενέργεια που αποθηκεύεται ως ATP αποτελεί μόνο το 56% της ενέργειας του αρχικού μορίου γλυκόζης που εισήλθε στη διαδικασία. Το υπόλοιπο 44% χάνεται με τη μορφή θερμότητας.



Εικόνα 4.6. Διαγραμματική παρουσίαση της αναπνευστικής αλυσίδας ροής ηλεκτρονίων. Λεπτομέρειες στο κείμενο.



Εικόνα 4.7. Διαγραμματική απεικόνιση της λειτουργικής σύνδεσης της γλυκόλυσης, του κύκλου του Krebs και της αναπνευστικής αλυσίδας και σύγκριση μεταξύ αερόβιας και αναερόβιας αναπνοής. Ας σημειωθεί ότι το CO_2 , ως παραπροϊόν, παράγεται στον κύκλο του Krebs, ενώ το O_2 , ως υπόστρωμα, καταναλώνεται στο τελευταίο βήμα της αναπνευστικής αλυσίδας. Η αναερόβια αναπνοή αδυνατεί να καλύψει τις ενεργειακές ανάγκες των φυτικών κυττάρων, λόγω φτωχής παραγωγής ATP. Μόλις 2 ATP παράγονται για κάθε μόριο γλυκόζης που καταβολίζεται αναερόβια έναντι 36 μορίων ATP της αερόβιας αναπνοής.

Εφαρμογές 4.1

Τα επίπεδα οξυγόνου και η αποθήκευση καρπών

Σύμφωνα με τη συνοπτική αντίδραση της αερόβιας αναπνοής (βλ...), είναι αυτονόητο ότι η ταχύτητα της αναπνοής (αναπνευστική δραστηριότητα) θα επηρεάζεται άμεσα από τη συγκέντρωση των υποστρωμάτων της, δηλ. τη συγκέντρωση της γλυκόζης (ή άλλων μορίων που εισέρχονται στη γλυκόλυση) και τη συγκέντρωση του οξυγόνου. Όσον αφορά τη συγκέντρωση του οξυγόνου, η οριακή συγκέντρωση του αερίου, πέραν της οποίας ενεργοποιούνται οι μηχανισμοί της αναερόβιας αναπνοής είναι περίπου 2%. Το γεγονός αυτό έχει σημαντικές εφαρμογές στη βιομηχανία συντήρησης τροφίμων. Οριακές συγκεντρώσεις οξυγόνου χρησιμοποιούνται στην αποθήκευση ορισμένων καρπών και λαχανικών, προκειμένου να παρεμποδιστεί η μαζική κατανάλωση σακχάρων και η υπερωρίμανση. Σε οριακά επίπεδα οξυγόνου (αλλά και υψηλά επίπεδα CO₂, τα οποία παρεμποδίζουν τη σύνθεση αιθυλενίου, βλ. ...) η ταχύτητα της αερόβιας αναπνοής παραμένει χαμηλή, ενώ παράλληλα αποφεύγεται η λειτουργία της αναερόβιας αναπνοής.

Κλιμακτηριακοί και μη κλιμακτηριακοί καρποί

Συνήθως υψηλή αναπνευστική δραστηριότητα παρατηρείται σε νεαρά, αναπτυσσόμενα όργανα, ενώ πολύ χαμηλές ταχύτητες αναπνοής παρουσιάζουν σπέρματα τα οποία βρίσκονται σε λήθαργο. Ενδιαφέρον παρουσιάζει η συμπεριφορά των καρπών. Όλοι οι νεαροί αναπτυσσόμενοι καρποί παρουσιάζουν υψηλή αναπνευστική δραστηριότητα η οποία μειώνεται σταδιακά καθώς ολοκληρώνεται η ανάπτυξή τους. Η σταδιακή αυτή ελάττωση της αναπνευστικής δραστηριότητας στους περισσότερους καρπούς συνεχίζεται μέχρι και την πλήρη ωρίμανσή τους. Οι καρποί αυτοί ονομάζονται **μη κλιμακτηριακοί**. Ωστόσο σε ορισμένους **κλιμακτηριακούς** καρπούς (π.χ. μπανάνα, τομάτα) παρατηρείται αιφνίδια έξαρση της αναπνευστικής δραστηριότητας λίγο πριν εισέλθουν στο τελικό στάδιο της ωρίμανσης.

4.8. Ορισμένα δηλητήρια παρεμποδίζουν την αερόβια αναπνοή

Ορισμένα δηλητήρια συνδέονται με ορισμένες πρωτεΐνες-ενδιάμεσους φορείς των ηλεκτρονίων στην αναπνευστική αλυσίδα και προκαλούν διακοπή της ροής των ηλεκτρονίων, και επομένως σε ισχυρές δόσεις προκαλούν ακόμη και τον θάνατο των κυττάρων. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν το υδροκυάνιο (HCN) και το μονοξείδιο του άνθρακα (CO). Τα μόρια αυτά παρεμποδίζουν τη λειτουργία της τελικής οξειδάσης, οπότε δημιουργούνται συνθήκες ασφυξίας στα κύτταρα. Καθώς τα ενζυμικά αυτά συστήματα είναι κοινά και για τους ζωικούς οργανισμούς, ορισμένα φυτά χρησιμοποιούν το υδροκυάνιο στην άμυνα τους έναντι φυτοφάγων (βλ.)

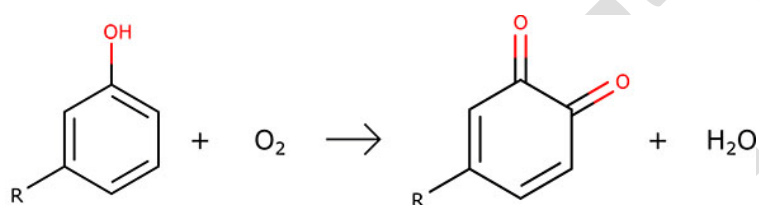
4.9. Σε ειδικές συνθήκες τα φυτικά κύτταρα μπορεί να λειτουργούν με εναλλακτικές οξειδάσες.

Τα περισσότερα φυτικά είδη είναι ικανά να διεξάγουν την αναπνευστική οδό παρακάμπτοντας την τελική οξειδάση. Στην περίπτωση αυτή εμπλέκονται ορισμένες πρωτεΐνες που ονομάζονται **εναλλακτικές οξειδάσες**. Οι εναλλακτικές οξειδάσες δεν παρεμποδίζονται από τα γνωστά δηλητήρια της αερόβιας αναπνοής, όπως το υδροκυάνιο. Στη περίπτωση αυτή η αναπνευστική αλυσίδα ροής ηλεκτρονίων λειτουργεί μεν, ωστόσο η παραγωγή σε ATP είναι μικρότερη, ενώ η υπόλοιπη ενέργεια χάνεται με τη μορφή θερμότητας. Η λειτουργία των εναλλακτικών οξειδασών σχετίζεται κυρίως με παράγοντες που παρεμποδίζουν τη ροή ηλεκτρονίων μέσω της τελικής οξειδάσης και ευνοούν τη δημιουργία ενεργών μορφών οξυγόνου, όπως το ψύχος, η έλλειψη νερού και απαραίτητων ανόργανων στοιχείων, καθώς και η προσβολή από παθογόνα. Σε ορισμένα φυτικά είδη (κυρίως της οικογένειας Araceae) η λειτουργία των εναλλακτικών οξειδασών στα κύτταρα των ανθέων τους έχει ως συνέπεια την άνοδο της θερμοκρασίας των οργάνων αυτών ακόμη και κατά 20°C πάνω από τη θερμοκρασία περιβάλλοντος. Η λειτουργία αυτή ονομάζεται **θερμογόνος αναπνοή**, και η προκύπτουσα θέρμανση των ιστών επιτρέπει την εξάτμιση πτητικών μορίων που προσελκύουν τους επικονιαστές. Η θερμογόνος αναπνοή επάγεται από το σαλικυλικό οξύ, μια φυτομόνη που σχετίζεται με την επαγωγή της άμυνας των φυτικών ιστών έναντι παθογόνων (βλ...). Ας σημειωθεί ότι

το γνωστό αντιπυρετικό, η ασπιρίνη, είναι το ακετυλοσαλικυλικό οξύ. Δηλαδή, το μόριο που σε ορισμένα φυτά οδηγεί σε αύξηση της θερμοκρασίας, στα θηλαστικά προκαλεί το αντίθετο αποτέλεσμα.

4.10. Η τραυματική αναπνοή καταναλώνει και αυτή οξυγόνο

Οι τραυματισμοί επιφέρουν αύξηση της αναπνευστικής δραστηριότητας στην τραυματισμένη περιοχή λόγω των διαδικασιών επούλωσης του τραύματος. Η επούλωση περιλαμβάνει αποδιαφοροποίηση ορισμένων κυττάρων τα οποία μετατρέπονται σε μεριστωματικά με έντονη αναπνευστική δραστηριότητα (μετρούμενης ως κατανάλωση οξυγόνου). Στην περιοχή του τραύματος καταγράφεται επίσης και πρόσθετη κατανάλωση οξυγόνου που δεν οφείλεται στην αναπνευστική δραστηριότητα. Η καταστροφή των κυττάρων στη περιοχή του τραύματος έχει ως αποτέλεσμα τα φαινορικά συστατικά που περιέχονται στο χυμοτόπιο να έρχονται σε επαφή με κυτταροπλασματικά ένζυμα (φαινολοξειδάσες) τα οποία οξειδώνουν τις φαινόλες προς κινόνες με ταυτόχρονη κατανάλωση οξυγόνου (λεπτομέρειες για τη δομή των φαινολικών ενώσεων παρουσιάζονται στο ΚΕΦ...).



ορθο-διφαινόλη

ορθο-δικιννόνη

Η οξείδωση αυτή αποτελεί τμήμα ενός μηχανισμού «απολύμανσης» της πληγής, αφού τα παράγωγα των κινόνων είναι εξαιρετικά τοξικά έναντι των παθογόνων και των εντόμων. Συνοψίζοντας, οι τραυματισμένοι ιστοί παρουσιάζουν έντονη κατανάλωση O_2 -που δεν οφείλεται μόνο στην αναπνευστική δραστηριότητα των κυττάρων- και ονομάζεται **τραυματική αναπνοή**.

Ολοκληρώνοντας το κεφάλαιο της αερόβιας αναπνοής, κρίνεται σκόπιμο να παρατεθούν ορισμένες ομοιότητες και διαφορές μεταξύ της λειτουργίας αυτής και της φωτοσύνθεσης (πίνακας 4.1.).

Πίνακας 4.1. Ορισμένες διαφορές αλλά και κοινά χαρακτηριστικά της αναπνοής και της φωτοσύνθεσης, καθώς και της ροής ηλεκτρονίων που συμβαίνει σε κάθε μια από τις λειτουργίες αυτές. Η σύγκριση των χαρακτηριστικών των δύο λειτουργιών οδηγεί στο συμπέρασμα ότι ουσιαστικά πρόκειται για δύο αντίστροφες διαδικασίες.

Χαρακτηριστικό	Αναπνοή	Φωτοσύνθεση
Συνοπτική αντίδραση	$[CH_2O] + O_2 \rightarrow H_2O + CO_2$	$H_2O + CO_2 \rightarrow [CH_2O] + O_2$
Αέριο που καταναλώνεται	O_2	CO_2
Αέριο που εκλύεται ως παραπροϊόν	CO_2	O_2
Παράγεται ενέργεια με μορφή:	ATP. Η ροή ηλεκτρονίων προκαλεί διαφορά στη συγκέντρωση πρωτονίων μεταξύ των δύο πλευρών της εσωτερικής μεμβράνης του μιτοχονδρίου.	ATP και τελικά υδατανθράκων. Η ροή ηλεκτρονίων προκαλεί διαφορά στη συγκέντρωση πρωτονίων μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης του θυλακοειδούς με αποτέλεσμα τη σύνθεση του ATP το οποίο στη συνέχεια χρησιμοποιείται για τη σύνθεση υδατανθράκων.
Παράγονται ανηγμένα συνένζυμα με μορφή	Κυρίως NADH.	Κυρίως NADPH.
Χαρακτηριστικό	Αναπνευστική ροή ηλεκτρονίων	Φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων

Πρωταρχικός δότης ηλεκτρονίων	NADH	Το H ₂ O, το οποίο διασπάται (φωτολύεται): $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2$
Τελικός δέκτης ηλεκτρονίων	Το O ₂ , το οποίο δέχεται πρωτόνια και ηλεκτρόνια και μετατρέπεται σε νερό: $4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$	NADPH
Κύρια πρωτεϊνικά σύμπλοκα που συμμετέχουν στη διαδικασία	Τέσσερα: Το σύμπλοκο της αφυδρογονάσης του NADH, το κυτοχρωμικό σύμπλοκο bc ₁ , το κυτοχρωμικό σύμπλοκο aa ₃ και η συνθετάση του ATP.	Τέσσερα: Το σύμπλοκο του φωτοσυστήματος II, το σύμπλοκο του φωτοσυστήματος I, το κυτοχρωμικό σύμπλοκο b ₆ f και η συνθετάση του ATP.
Πηγή ενέργειας που συντηρεί τη ροή ηλεκτρονίων	Η οξειδωση του NADH.	Η απορρόφηση φωτονίων από την χλωροφύλλη.
Είδος ροής ηλεκτρονίων	Αυθόρμητη	Σε δύο σημεία της εισάγεται ενέργεια με την απορρόφηση φωτονίων. Στα υπόλοιπα τμήματα είναι αυθόρμητη

4.11. Σε συνθήκες ανεπάρκειας ή πλήρους έλλειψης οξυγόνου λειτουργεί η αναερόβια αναπνοή

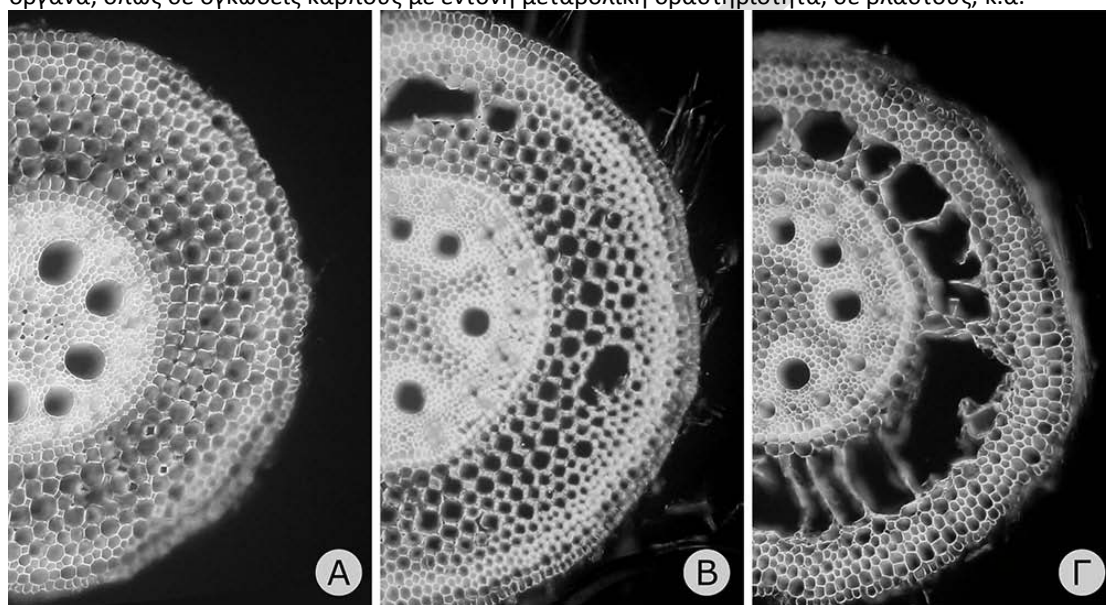
Η τύχη του πυροσταφυλικού οξέος εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα οξυγόνου στο περιβάλλον. Παρουσία οξυγόνου, το πυροσταφυλικό οξύ ακολουθεί την πορεία της αερόβιας αναπνοής που εκτέθηκε προηγουμένως, δηλ. εισέρχεται στον κύκλο του Krebs στα μιτοχόνδρια όπου οξειδώνεται πλήρως προς διοξείδιο του άνθρακα και νερό. Απουσία όμως οξυγόνου, το πυροσταφυλικό θα μετατραπεί είτε σε αιθανόλη (στα φυτά και στους μύκητες), είτε σε γαλακτικό οξύ (στα ζώα) μέσω μιας βιοχημικής οδού που ονομάζεται **αναερόβια αναπνοή**. Σε αναερόβιες συνθήκες (**συνθήκες ανοξίας**) δεν μπορεί να λειτουργήσει η αναπνευστική αλυσίδα διότι απουσιάζει ο τελικός δέκτης των ηλεκτρονίων, δηλ. το μοριακό οξυγόνο. Εκτός αυτού παρεμποδίζεται και η λειτουργία του κύκλου του Krebs διότι λόγω της αδυναμίας λειτουργίας της αναπνευστικής αλυσίδας όλα τα διαθέσιμα μόρια NADH και FADH βρίσκονται σε ανηγμένη μορφή. Κάτω από αυτές τις συνθήκες η όλη διαδικασία οξειδωτικής διάσπασης της γλυκόζης σταματά στο επίπεδο του πυροσταφυλικού οξέος του οποίου η συσσώρευση μπορεί να έχει καταστροφικές συνέπειες για τα κύτταρα. Ωστόσο η συνέχιση της λειτουργίας της γλυκόλυσης επιβάλλεται διότι αποτελεί πλέον τη μοναδική οδό παροχής ενέργειας στα κύτταρα. Αυτό επιτυγχάνεται με τη λειτουργία της αναερόβιας αναπνοής. Το πυροσταφυλικό στα φυτικά κύτταρα μετατρέπεται με κατανάλωση NADPH προς αιθυλική αλκοόλη (αλκοολική ζύμωση) η οποία απομακρύνεται συνήθως από τα κύτταρα (**εικόνα 4.7**). Με την αλκοολική ζύμωση επιτυγχάνεται μια περιορισμένη παροχή ενέργειας με τη μορφή ATP μέσω της γλυκόλυσης. Ωστόσο η παροχή αυτή είναι εξαιρετικά φτωχή: μόλις 2 ATP ανά μόριο γλυκόζης αντί των 32-36 ATP που σχηματίζονται μέσω της αερόβιας αναπνοής (η απόδοση φθάνει μόλις το 3.5% αντί του 56% της αερόβιας αναπνοής). Σε αναερόβιες λοιπόν συνθήκες τα φυτικά κύτταρα βρίσκονται σε κατάσταση καταπόνησης και ακόμη και η συντήρησή τους είναι προβληματική.

Αναερόβια αναπνοή (σν. ζύμωση): Καταβολική βιοχημική πορεία μέσω της οποίας το πυροσταφυλικό οξύ που προέρχεται από τη γλυκόλυση μετατρέπεται σε αιθυλική αλκοόλη σε αναερόβιες συνθήκες.

Η χαρακτηριστικότερη κατάσταση ανοξίας φυτικών κυττάρων αφορά σε ρίζες που αναπτύσσονται σε πλημμυρισμένα εδάφη ή μη αποστραγγιζόμενα φυτοδοχεία. Η πλήρωση των κενών χώρων του εδάφους με νερό έχει ως συνέπεια την ανεπαρκή τροφοδοσία των ριζών με οξυγόνο, διότι στο υδατικό περιβάλλον η διαλυτότητα, αλλά και η διάχυση του αερίου, περιορίζεται δραματικά. Στις συνθήκες αυτές παρατηρείται συνήθως το φαινόμενο Pasteur, δηλ. επιτάχυνση της γλυκόλυσης προκειμένου να εξασφαλιστεί πρόσκαιρα ενέργεια, έστω και με κατασπατάληση των αποθεμάτων αμύλου. Εάν τα φυτά δεν διαθέτουν μηχανισμούς αντιμετώπισης της ανοξίας, μετά

από σύντομο χρονικό διάστημα οι ρίζες τους νεκρώνονται. Ορισμένα υδρόφυτα διαθέτουν κατάλληλους μηχανισμούς προσαρμογής οι οποίοι συνήθως εξασφαλίζουν απρόσκοπτη τροφοδοσία των ριζών με οξυγόνο από το υπέργειο τμήμα μέσω αεραγωγών που διατρέχουν το βλαστό τους (αερέγχυμα). Ορισμένα μη υδρόφυτα, όπως το καλαμπόκι, εγκλιματίζονται στις συνθήκες ανοξίας σχηματίζοντας αερέγχυμα μόνο στις συνθήκες **αυτές (εικόνα 4.8)**.

Συνθήκες ανοξίας μπορεί να επικρατούν και σε ιστούς φυτών τα οποία αναπτύσσονται σε συνθήκες επάρκειας οξυγόνου. Σε ρίζες με έντονη μεταβολική δραστηριότητα ο κεντρικός κύλινδρος μπορεί να παραμένει σε συνθήκες ανεπάρκειας οξυγόνου για δυο κυρίως λόγους: Α. Τα κύτταρα του φλοιού καταναλώνουν το οξυγόνο πριν ακόμη αυτό προσεγγίσει το κεντρικό κύλινδρο. Β. Παρουσιάζονται ισχυρές αντιστάσεις στη διάχυση του οξυγόνου προς τον κεντρικό κύλινδρο. Επομένως δεν είναι παράξενο το γεγονός ότι στον κεντρικό κύλινδρο, αντίθετα προς τα κύτταρα του φλοιού, ανιχνεύεται υψηλή δραστηριότητα του ενζύμου αλκοολική αφυδρογονάση, το οποίο συμμετέχει στην αλκοολική ζύμωση. Φαινόμενα ανοξίας μπορεί να παρουσιαστούν και σε άλλα όργανα, όπως σε ογκώδεις καρπούς με έντονη μεταβολική δραστηριότητα, σε βλαστούς, κ.ά.



Εικόνα 4.8. Σταδιακός σχηματισμός αερεγχύματος σε ρίζες καλαμποκιού, όπως φαίνεται σε εγκάρσιες τομές. Τα φυτά παρέμειναν σε συνθήκες ανεπάρκειας οξυγόνου για 10 (B) και 20 (Γ) μέρες. Το αερέγχυμα σχηματίστηκε στην περιοχή του φλοιού μετά από λύση ορισμένων παρεγχυματικών κυττάρων. Στην εικόνα Α παρουσιάζεται η ρίζα ενός φυτού που αναπτύσσεται σε επάρκεια οξυγόνου.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Hsia C. C. W. , Schmitz A., Lambertz M., Perry S. F., and Maina J. N. 2013. Evolution of air breathing: Oxygen homeostasis and the transitions from water to land and sky. *Comparative Physiology* 3: 849–915.

Moore AL., ShibaT, Young L, Harada S, Kita K, and Ito K. 2013. Unraveling the heater: New insights into the structure of the alternative oxidase. *Annual Review of Plant Biology* 64: 637-663

Zhu Y, Lu J, Wang J, Chen F, Leng F, Li H. 2011. Regulation of thermogenesis in plants: the interaction of alternative oxidase and plant uncoupling mitochondrial protein. *Journal of Integrative Plant Biology* 53: 7–13.

van Dongen JT, Gupta KJ, Ramvrez-Aguilar SJ, Araújo WL, Nunes-Nesi A, Fernie AR. 2011. Regulation of respiration in plants: A role for alternative metabolic pathways. *Journal of Plant Physiology* 168: 1434– 1443.

Tcherkez G, Boex-Fontvieille E, Mahe´ A, Hodges M. 2012. Respiratory carbon fluxes in leaves. *Current Opinion in Plant Biology* 15: 308–314.

DRAFT