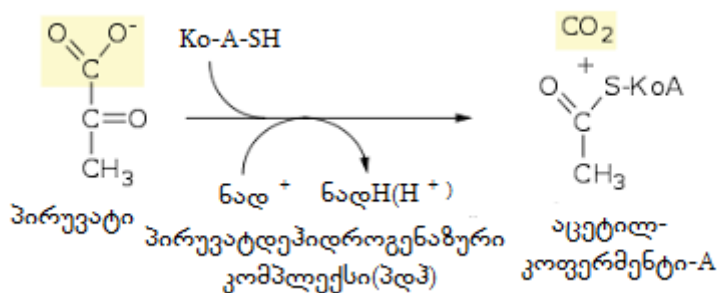


თუ ცილების, ცხიმების და ნახშირწყლების კატაბოლიზმის შედეგად წარმოიქმნება პიროყურძენ მჟავა, შემდგომი დაჟანგვისათვის აუცილებელია მისი გადაყვანა აცეტილ-KoA-ში. ამ პროცესს ეწოდება პირუვატის ჟანგვითი დეკარბოქსილირება. ის მოიცავს ორი სახის რეაქციას: დაჟანგვის და CO₂-ის წარმოქმნის, კარბოქსილის ჯგუფის დაშლის საფუძველზე.

პირუვატის ჟანგვითი დეკარბოქსილირება ხდება პირუვატ-დეჰიდროგენაზური (პდჰ) კომპლექსის საფუძველზე. პირუვატ-დეჰიდროგენაზური კომპლექსი მოიცავს სამი სახის ფერმენტს და ხუთი სახის კოფერმენტს. ორი კოფერმენტი ნად და HS-KoA თავისუფალ მდგომარეობაშია და კომპლექსის შემადგენილობაში შედის რეაქციის მიმდინარეობის პროცესში. პირუვატის ჟანგვითი დეკარბოქსილირება, ზოგადად, შეიძლება ასე გამოვსახოთ.



9.2. კრებლის ციკლი

მეორე საფეხურზე მიტოქონდრიაში პირუვატის ჟანგვითი დეკარბოქსილირების შედეგად წარმოქმნილი აცეტილ KoA შედის კრებლის ციკლში. იგი აღმოჩენილი იქნა ინგლისელი ბიოქიმიკოსის *ჰანს კრებლის* მიერ. მან პირველმა დაასაბუთა ციკლის მნიშვნელობა პირუვატის სრული დაწვისათვის იმ შემთხვევაში, როდესაც პირუვატის ძირითადი წყარო იყო ნახშირწყლების გლიკოლიზური დაშლა. შემდგომში ნაჩვენები

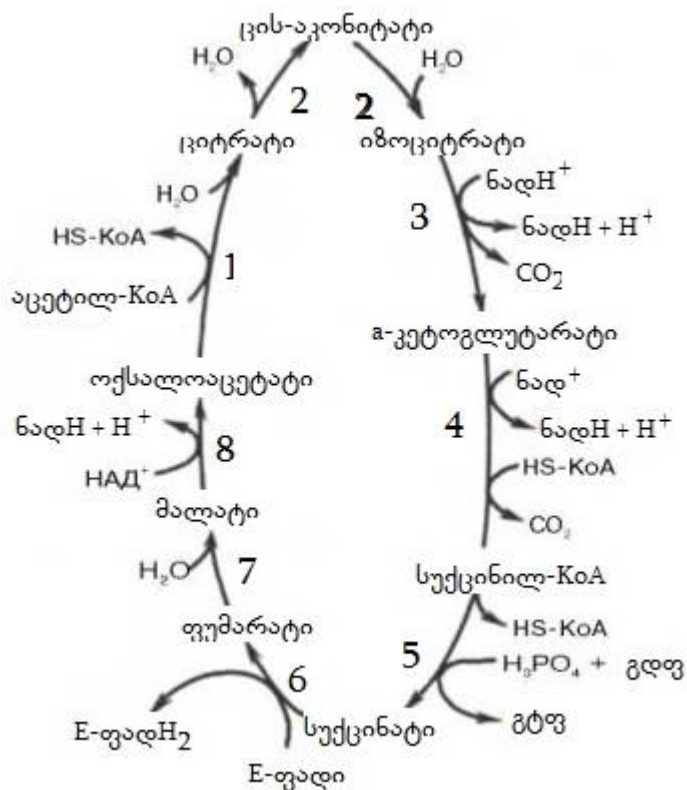
იქნა რომ კრებლის ციკლი არის ის ცენტრი, სადაც იკვეთება ყველა მეტაბოლური გზა. ამგვარად, კრებლის ციკლი არის ზოგადი საბოლოო გზა აცეტილის ჯგუფების დაჟანგვისათვის, რომლებადაც კატაბოლიზმის დროს გარდაიქმნება ორგანული მოლეკულების ე.წ. (ნახშირწყლები, ცხიმოვანი მჟავები და ამინომჟავები) დიდი ნაწილი.

მესამე საფეხურზე $\text{CH}_3\text{-CO-SCoA}$ ურთიერთქმედებს მჟაუნმმარმჟავასთან (ოქსალოაცეტატთან) და მიიღება ლიმონ-მჟავა. ამ რეაქციით იწყება ციკლი. კრებლის ციკლი მოიცავს 8 ქიმიურ რეაქციას, რომლებშიც თავიდან წარმოიქმნება ენერგიის გადამტანი მოლეკულები და ნახშირორჟანგი. შემდეგ ისევ ახალი მოლეკულა მჟაუნმმარმჟავა და ციკლი ისევ მეორდება განუწყვეტლივ. საჭიროა ვიცოდეთ რომ ერთ მოლეკულა გლუკოზაში დაგროვილი ენერგიის გადასამუშავებლად კრებლის ციკლი უნდა განმეორდეს ორჯერ. ამ დროს ენერგიის სუფთა მოგება არის მხოლოდ 2 მოლეკულა ატფ. კიდევ წარმოიქმნება 4 მოლეკულა ნახშირორჟანგი, რომელიც დიფუნდირდება მიტოქონდრიიდან და სუნთქვის დროს გამოიყოფა გარეთ. ასევე კრებლის ციკლის სრული ერთი წრის შედეგად ერთი მოლეკულა აცეტილ- CoA იწვის CO_2 და H_2O -მდე, ხოლო ოქსალოაცეტატის მოლეკულა, როგორც ზემოთ ავღნიშნეთ რეგენერირდება და ხელახლა იწყებს ახალ ციკლს.

კრებლის ციკლი მიმდინარეობს აერობულ პირობებში, მიტოქონდრიის მატრიქსში. კრებლის ციკლის 8 რეაქციიდან მიიღება 6 მოლეკულა ნად H_2 -ი, ორი მოლეკულა ატფ და 2 მოლეკულა ფად H_2 -ი.

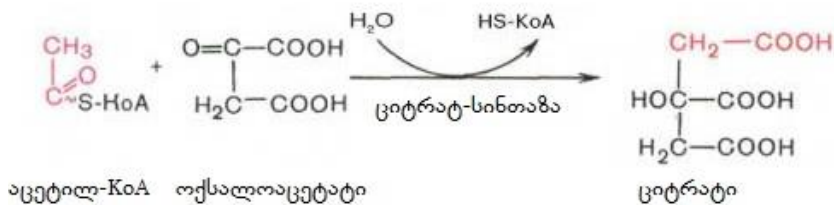
დადგენილია რომ ერთი წყვილი ნად H_2 -იდან, წყალბადის (პროტონების და ელექტრონების) მიგრაციისას სუნთქვით ჯაჭვში წარმოიქმნება 3 ატფ. ხოლო იგივე სუნთქვით ჯაჭვში ფად H_2 -იდან ერთი წყვილი წყალბადის გადაცემისას წარმოიქმნება 2 მოლეკულა ატფ.

განვიხილოთ კრებლის ციკლის რვა თანმიმდევრული რეაქცია.

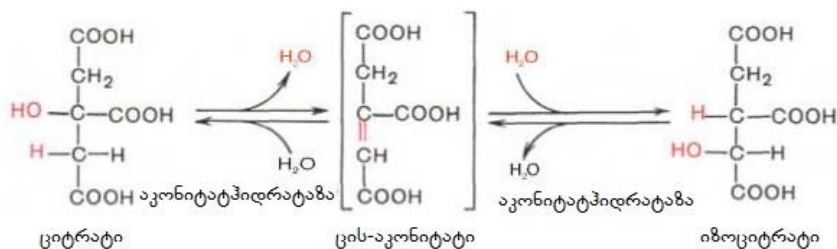


კრებლის ციკლი

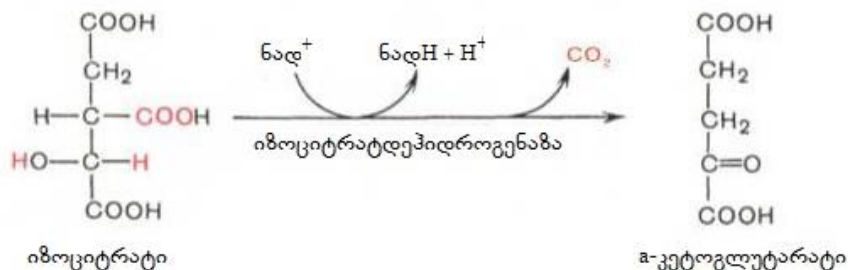
1. კრებლის ციკლის პირველი რეაქცია კატალიზირდება ფერმენტ ციტრატსინთაზით (2.3.3.1). ამიტომ აცეტილის ჯგუფი (აცეტილ-KoA) კონდენსირდება ოქსალოაცეტატთან, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ლიმონის მჟავა.



წარმოქმნილი ლიმონის მჟავა ექვემდებარება დეჰიდრატირებას, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ცისაკონიტის მჟავა, რომელიც იერთებს წყალს და გვამღევს იზოლიმონის მჟავას (იზოციტრატს). რეაქციას აკატალიზებს აკონიტატჰიდრატაზა (4.1.2.3).

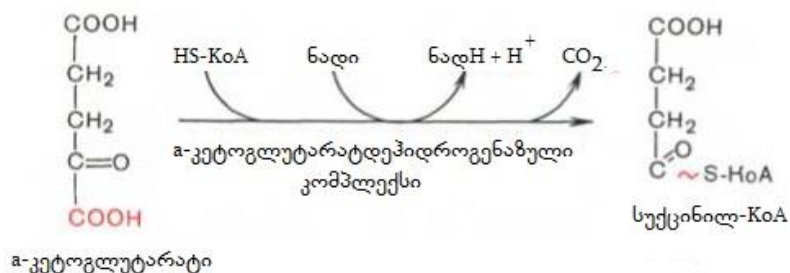


3. მიჩნეულია, რომ ეს რეაქცია ახდენს კრებვის ციკლის სიჩქარის ლიმიტირებას. იზოლიმონმჟავა-იზოციტრატი ფერმენტ იზოციტრატდეჰიდროგენაზის მოქმედებით განიცდის ორმხრივ გარდაქმნას: დეჰიდრირებას და დეკარბოქსილირებას, ე.ი. ის წარმოადგენს მადეკარბოქსილირებელ დეჰიდროგენაზას.



იზოციტრატდეჰიდროგენაზა მარეგულირებელი ალოსტერული ფერმენტი. მისი კოფერმენტი არის ნად⁺. ამ ფერმენტის აქტივობისათვის საჭიროა Mg²⁺ ან Mn²⁺ იონების არსებობა.

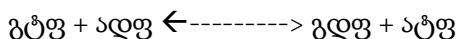
4. მეოთხე რეაქციის დროს მიმდინარეობს α-კეტოგლუტარის მჟავის ჟანგვითი დეკარბოქსილირება, რის შედეგადაც მიიღება ენერგიით მდიდარი ნაერთი სუქცინილ-KoA. ეს რეაქცია თავისი მექანიზმით პირუვატის ჟანგვითი დეკარბოქსილირების მსგავსია. როგორც ერთ, ისე მეორე შემთხვევაში რეაქციაში მონაწილეობს ხუთი კოფერმენტი და სამი სხვადასხვა ფერმენტი.



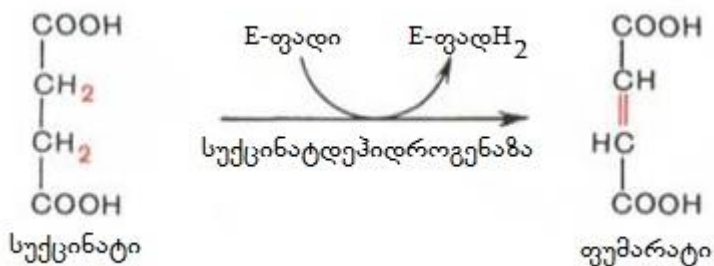
5. ამ რეაქციაში სუქცინილ-KoA, გდგ-სა და არაორგანული ფოსფატის მოქმედებით გარდაიქმნება ქარვის მჟავად (სუქცინატად). ამავე დროს ხდება მაღალერგული ბმის გტფ-ს წარმოქმნა სუქცინილ-KoA-ს მაღალერგული თიოეთერული ბმის ხარჯზე.



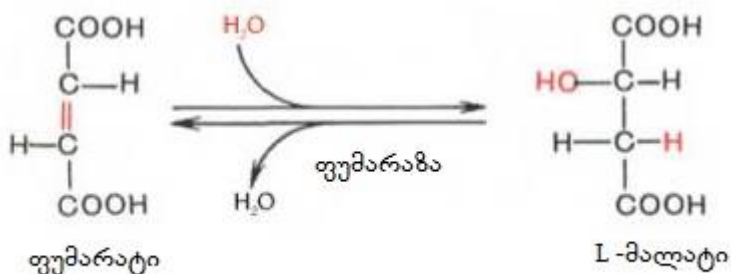
ეს რეაქცია აღსანიშნავია იმიტაც, რომ ფერმენტი სუქცინილ-KoA სინთაზა აკატალიზებს არა მარტო თავისუფალი სუქცინატის წარმოქმნას, არამედ, სუქცინილ-KoA-ში არსებული თავისუფალი ენერგიის გადატანას გდფ-ზე, რომელიც იერთებს ფოსფორმჟავას და იძლევა გტფ-ს. გტფ-ს სინთეზი წარმოადგენს სუბსტრატული ფოსფორილირების ერთადერთ მაგალითს, რომელიც კრებსის ციკლში მიმდინარეობს. წარმოქმნილი გტფ თავის ფოსფატურ ჯგუფს ადვილად გადასცემს ადფ-ს და წარმოიქმნება ატფ.



6. მე-6 რეაქციაში ქარვის მჟავა სუქცინატდეჰიდროგენაზის მოქმედებით განიცდის დეჰიდრირებას და წარმოქმნის ფუმარმჟავას (ფუმარატი). სუქცინატდეჰიდროგენაზის მოლეკულაში ცილასთან მტკიცედ (კოვალენტურად) შეკავშირებული კოფერმენტი ფადი (ფლავინადენინდინუკლეოტიდი). თავის მხრივ, სუქცინატდეჰიდროგენაზა მტკიცედ არის დაკავშირებული მიტოქონდრიის შიგა მემბრანაზე. ფუმარატის წარმოქმნის დროს მიიღება ფადH₂, რომელიც წყალბადებს გადასცემს სუნთქვით ჯაჭვში, რის შედეგადაც სინთეზირდება 2 ატფ.



7. მე-7-ე რეაქციაში ფუმარ მჟავა განიცდის ჰიდრატაციას და წარმოიქმნება ვაშლის მჟავა(მალატი). რეაქციას აკატალიზებს ფუმარატჰიდრატაზა(ფუმარაზა)(4.2.1.2).

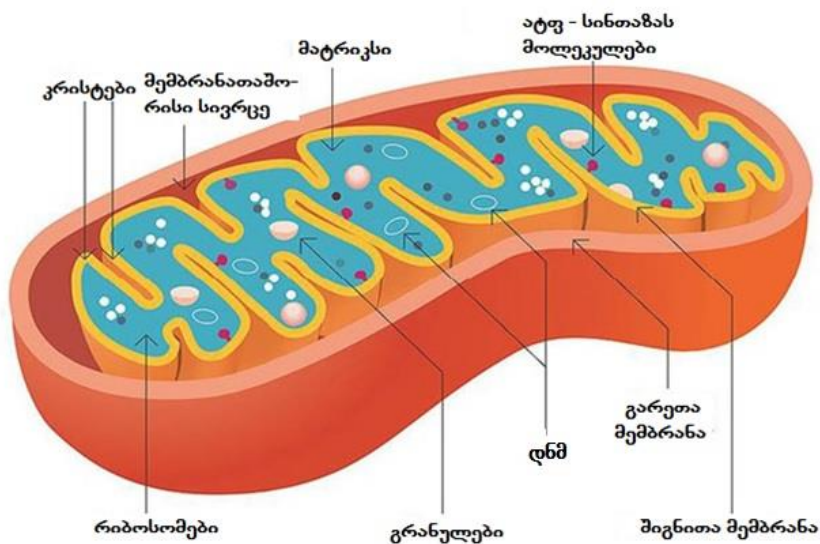


8. კრებლის ციკლის ბოლო რეაქციაში ხდება L-მალატის დაჟანგვა ოქსალოაცეტატად. რეაქციას აკატალიზებს მიტოქონდრიალური ნად დამოკიდებული მალატდეჰიდროგენაზა (1.1.3.37)



როგორც ვხედავთ კრებლის ციკლის ერთი ბრუნით, რომელიც მოიცავს რვა ფერმენტულ რეაქციებს ხდება ერთი მოლეკულა აცეტილ- KoA-ს სრული დაჟანგვა(წვა). კრებლის ციკლის უწყვეტი მუშაობისათვის აუცილებელია სისტემას მუდმივად მიეწოდებოდეს აცეტილ- KoA. კოფერმენტები(ნად⁺ და ფად) კი, რომლებიც გადასულია აღდგენილ მდგომარეობაში კიდევ განიცდის დაჟანგვას. ეს დაჟანგვა მიმდინარეობს სუნთქვის ჯაჭვში, ანუ წყალბადის იონების, ელექტრონების გადამტან სისტემაში მიტოქონდრიის მემბრანაში ლოკალიზებული ფერმენტებით.

გლიკოლიზის პროცესის განუწყვეტელი წარმართვისათვის აუცილებელია აღდგენილი (ნადH+H⁺ ; ფადH₂)



მიტოქონდრიის აგებულება

ციტოზოლში წარმოქმნილ ნადH-ს მიტოქონდრიის მემ-
ბრანა არ ატარებს.

ამ პროცესს ანხორციელებს ფერმენტი გლიცერო-3-ფოს-
ფატდეჰიდროგენაზა (გვდ), რომელიც ადვილად დიფუნდირ-
დება მიტოქონდრიიდან ციტოზოლში. წყალბადის ასეთი
ტრანსპორტი ციტოპლაზმიდან მიტოქონდრიაში გამუდმებით
მიმდინარეობს, რომელსაც გლიცეროფოსფატური მაქოსებრი
მექანიზმი ეწოდება. ამიტომ ამბობენ რომ გლიკოლიზის დროს
ციტოპლაზმაში წარმოქმნილი ნადH-ი გვამლევს არა 3, არამედ
2 ატვს. ამას გარდა გვაქვს მალატ-ასპარტატული მაქოსური
მექანიზმიც, რომელიც იგივე ფუნქციას ასრულებს რასაც ზემოთ
აღწერილი მაქოსებრი მექანიზმი.

საერთოდ, ხდება ნად⁺-ის აღდგენა ნადH-ში, რომელსაც,
როგორც ზემოთ ავღნიშნეთ შემდგომში გადააქვს ელექტრო-
ნები და პროტონები მიტოქონდრიის სუნთქვის ჯაჭვში
მაქოსური(წრიული ხვეულები) სისტემებით (მალატ-ასპარტა-
ტული და გლიცეროფოსფატური სისტემებით). ეს ხდება
ეუკარიოტებში. პროკარიოტებში კი ხვეულის კოლოფი (ჩელ-
ნოჩნური) სისტემა არ არსებობს,რადგანაც სუნთქვითი ჯაჭვის
კომპლექსები ჩაშენებულია პლაზმურ მემბრანაში.

1მოლი გლუკოზის სრული დაჟანგვით მიღებული
ენერგეტიკული ბალანსი.

პირობითი საფეხურები	ატვ	ნადH ₂ , შესაბა - მისი ატვ-ით	ფადH ₂ - ი, შესაბა -მისი ატვ-ით	ატვ- ის ჯამი
I.ანაერობული. პირუვატის წარმოქმნა ციტოზოლში.	2	2ნადH ₂ (4 ატვ ან 6 ატვ)	-	6 ან 8
II.აერობული. პირუვატის ჟან-	-	2ნადH ₂ (6 ატვ)	-	6

გვითი დეკარბოქსილირება				
IIIაერობული. აცეტილ - CoA-ს დაჟანგვა კრებსის ციკლში.	2	6ნადH ₂ (18 ატვ)	2(4 ატვ)	24
ჯამი	4	28 ან 30	4	36 ან 38

გლიკოლიზში მონაწილეობას ღებულობს მხოლოდ ნახშირ-წყლები. თითქმის ყველა ადვილად შესათვისებადი ნახშირ-წყალი შეიძლება გარდაიქმნას გლუკოზად ან დაგროვდეს გლიკოგენის სახით. გლიკოგენი და გლუკოზა მეტაბოლიზირდება გლიკოგენოლიზის და გლიკოლიზის პროცესების დროს. ნებისმიერი საკვები ნივთიერება, რომლებიც შეიძლება გარდაიქმნას აცეტილ - CoA-ში მეტაბოლიზირდება კრებსის ციკლში. კერძოდ: ცხიმები იხლიჩება გლიცეროლად და ცხიმოვან მჟავებად. ისინი განიცდის პირუვატად გარდაქმნას. ცხიმოვანი მჟავები β - დაჟანგვის დროს იჟანგება მიტოქონდრიებში აცეტილ - CoA - მდე. ცილები იხლიჩება ამინომჟავებამდე, რომლებიც დეზამინირებით (NH_2 -ის NH_3 სახით მოცილებით) გარდაიქმნება პირუვატში ან აცეტილ - CoA-ში და ხვდება კრებსის ციკლში. კრებსის ციკლის და β - დაჟანგვის არც ერთ რეაქციაში არ გამოიყენება ჟანგბადი. თუ ელექტრონების გადამტანი ჯაჭვი არ ჩაერთვება, მაშინ წარმოიქმნება ელექტრონების აქცეტორების (ნად⁺-ის და ნადH-ის) დეფიციტი, რასაც მიყვავართ პროცესის შენელებამდე და საბოლოოდ კი ნივთიერებათა ცვლის სრულ შეწყვეტამდე. როგორც აღვნიშნეთ აცეტილ - CoA იჟანგება კრებსის ციკლში CO_2 -ის და H_2O -ს წარმოქმნით. ამ ჟანგვის რეაქციებში მონაწილეობას ღებულობს ნად- და ფად- დამოკიდებული დეჰიდროგენაზები, რომლებსაც გადააქვს ელექტრონები და პროტონები სუნთქვის ჯაჭვში, სადაც ხდება წყლის წარმოქმნა. ამრიგად, კრებსის ერთი ციკლის დროს ჟანგვითი ფოსფორილირებით გამოიყოფა 11

მოლეკულა ატფ, ხოლო სუბსტრატული ფოსფორილირებით- 1 მოლეკულა გტფ, რომელიც ატფ-ის ექვივალენტია.

ნებისმიერი საკვები ნივთიერება, რომლებიც შეიძლება გარდაიქმნას აცეტილ - CoA-ში, განიცდის მეტაბოლიზმს კრებსის ციკლში.

ჟანგვითი ფოსფორილირება მოიცავს პირუვატის გარდაქმნას აცეტილ - CoA-ში და საბილოდ მის სრულ დაჟანგვას ნახშირორჟანგად და წყლად. ეს პროცესი მიმდინარეობს კრებსის ციკლში და ელექტრონების გადამტან ჯაჭვში. პროცესი მიმდინარეობს მიტოქონდრიის მატრიქსში და აღდგენილი კოფერმენტები უშუალოდ გადასცემენ წყალბადს სუნთქვითი ჯაჭვის კომპონენტებს, რომლებიც განთავსებული არიან მიტოქონდრიის შიგნითა მემბრანაზე.

კრებსის ციკლის დანიშნულებაა მიაწოდოს სუნთქვით ჯაჭვს ელექტრონები და პროტონები და ელექტრონების გადამტანებით მათი ტრანსპორტის დროს გამონთავისუფლებული ენერგიის აკუმულირება ატფ-ის სახით.

ამგვარად, აერობული სუნთქვა არის ჟანგვა-აღდგენითი პროსესების ერთობლიობა, რომელიც მიმდინარეობს უჯრედის მიტოქონდრებში, რასაც თან ახლავს ენერგიის გამონთავისუფლება ატფ-ის სახით.