

6

Zellatmung — Energie aus Nährstoffen

6.1 Die Zellatmung stellt chemische Energie bereit

Die **Zellatmung** ist eine Art der Dissimilation, bei der organische Stoffe vollständig in anorganische abgebaut werden und die enthaltene chemische Energie für weitere Lebensfunktionen nutzbar gemacht wird. Formal ist die Zellatmung die Umkehrung der Fotosynthese.

Bei der Knallgasreaktion ($\text{H}_2 + 1/2 \text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O}$) gibt der Wasserstoff Elektronen an den Sauerstoff ab. Der Sauerstoff wird also reduziert (**Reduktion**) und der Wasserstoff oxidiert (**Oxidation**). Beide Vorgänge sind gekoppelt, deshalb nennt man eine solche Reaktion Redoxreaktion.

Auch bei der Zellatmung entsteht Wasser: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 \rightarrow 6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{CO}_2$. Es kommt jedoch nicht zu einer Knallgasreaktion, da Wasserstoff im Zellstoffwechsel sicher in Kohlenhydraten, Proteinen und Fetten verpackt ist. Viele Stoffwechselreaktionen sind Redoxreaktionen, in denen reduzierte Kohlenstoffverbindungen unserer Nahrung schrittweise oxidiert werden. Die Elektronen werden hierbei auf Elektronentransporter wie **Nikotinamid-dinucleotid** (NAD^+) übertragen. In der Fotosynthese ist statt NAD^+ das Molekül NADP^+ beteiligt. NAD^+ kann zudem Wasserstoff transportieren und mit Enzymen reagieren, deshalb wird es als **Coenzym** oder Cosubstrat bezeichnet. Die reduzierte Form des NAD^+ ist $\text{NADH} + \text{H}^+$. Elektronenakzeptor und Elektronendonator haben unterschiedliche Affinitäten Elektronen zu binden oder abzugeben, sie haben unterschiedliche Elektronenübertragungspotenziale (**Redoxpotenziale**; als Spannung in Volt (V) messbar). Elektronen können von einer Verbindung mit negativerem Potenzial auf eine Verbindung mit positiverem Potenzial übertragen werden. Dies ergibt für die Reaktionspartner des Stoffwechsels eine Redoxpotenzial-Kaskade. Diese Kaskade verhindert die Knallgasreaktion bei der Zellatmung, da der Transportweg zum Sauerstoff nicht direkt erfolgt. Viele Enzyme sind beteiligt, um die Einhaltung des Weges zu ermöglichen und zu kontrollieren.

Markl Biologie Arbeitsbuch → S. 43 „Glucose ist der Kraftstoff des Lebens“

6.2 Glucose wird im Cytoplasma zu Pyruvat abgebaut

Glucose wird durch spezifische Transportproteine (Anzahl durch Insulin reguliert) in die Zelle geschleust. Der C_6 -Körper wird in der **Glykolyse** in zwei C_3 -Körper (Pyruvat) umgewandelt. Dieser Prozess findet im Cytoplasma statt.

Im ersten Schritt der Glykolyse wird eine Phosphatgruppe von ATP auf die Glucose übertragen (Enzym: Hexokinase). Dadurch ist das Molekül reaktionsfreudiger und der Rücktransport ins Blut wird verhindert. Das entstandene Glucose-6-phosphat wird in Fructose-6-phosphat umgewandelt. Durch eine zweite Phosphorylierung (Enzym: Phosphofruktokinase) entsteht Fructose-1,6-bisphosphat. In mehreren, $\text{NADH} + \text{H}^+$ und ATP gewinnenden Schritten (über Glycerinaldehyd-3-phosphat und 1,3-Bisphosphat) entstehen nun die zwei C_3 -Körper Pyruvat. Die Glykolyse kann somit in Energieinvestitionsphase und Energiegewinnungsphase gegliedert werden. Netto werden 2 ATP und 2 $\text{NADH} + \text{H}^+$ pro Glucosemolekül gewonnen.

6.3 In den Mitochondrien wird Pyruvat zu Kohlenstoffdioxid oxidiert

Das Pyruvat aus der Glykolyse wird in den Mitochondrien zu CO_2 und — durch Bindung an Coenzym A — einem C_2 -Körper (aktive Essigsäure; Acetyl-CoA) abgebaut. Dabei entsteht $\text{NADH} + \text{H}^+$.

Der nun sehr bindungsfreudige Acetylrest (C_2) bindet in der Mitochondrienmatrix an Oxalacetat (C_4), es entsteht Citrat (C_6). Durch eine Abfolge zyklischer enzymatischer Reaktionen (Citrat (C_6) → Isocitrat (C_6) → α -Ketoglutarat (C_5) → Succinyl-CoA (C_4) → Succinat (C_4) → Fumarat (C_4) → Malat (C_4) → Oxalacetat (C_4)) wird Citrat zu CO_2 und Oxalacetat abgebaut. Also wird Acetyl-CoA zu zwei CO_2 oxidiert. Der Kreislauf (Citratzyklus) schließt sich, wenn Oxalacetat erneut einen Acetylrest bindet.

Netto gewinnt man pro Umlauf des Citratzyklus 1 ATP, 3 NADH und 1 FADH_2 (= Elektronentransporter ähnlich NADH). Pro Glucosemolekül, also pro 2 Pyruvat, werden zwei Umläufe benötigt. Die Gesamtausbeute pro Glucose (nach Glycolyse und Citratzyklus) liegt somit bei 4 ATP. Die restliche Energie liegt in Form von Elektronen in $\text{NADH} + \text{H}^+$ und FADH_2 vor. Der endgültige Akzeptor (Sauerstoff) wird erst am Ende der Atmungskette reduziert.

6

Zellatmung — Energie aus Nährstoffen

6.4 Die Atmungskette der Mitochondrien nutzt die Oxidationsenergie zur ATP-Bildung

In der inneren Mitochondrienmembran liegen vier große Proteinkomplexe (I–IV), an denen die **Atmungskette** abläuft. Dieser schrittweise Transport von Elektronen entlang einem elektrischen Spannungsgefälle verhindert die schlagartige Freisetzung einer großen Energiemenge wie bei der Knallgasreaktion.

Die Elektronentransportkette beginnt in der Mitochondrienmatrix mit NADH, das Elektronen an Komplex I abgibt, also zu NAD⁺ oxidiert. Die Elektronen gelangen über Ubichinon zu Komplex III. Ubichinon ist in der Membran beweglich und steht in Kontakt mit Komplex II, der Elektronen von FADH₂ erhält. Komplex III gibt Elektronen an Cytochrom c, dieses bindet an Komplex IV. Komplex IV reduziert letztlich den elementaren Sauerstoff, sodass Wasser entsteht ($2\text{H}^+ + 1/2 \text{O}_2 + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2\text{O}$).

Glucose wurde somit zu den energiearmen Produkten CO₂ und H₂O abgebaut. Die Energie aus der Glucose wurde letztlich in 38 ATP-Moleküle und Wärme umgewandelt.

Die Energie für die ATP-Synthese liegt im von der Elektronentransportkette erzeugten Protonen-Konzentrationsgefälle (**Chemiosmose**). Die H⁺-Konzentrationen im Intermembranraum (hohe H⁺-Konzentration) und in der Mitochondrienmatrix (niedrige H⁺-Konzentration) unterscheiden sich stark. Der Gradient wird durch den Export von H⁺ von Komplex I, III und IV aufgebaut.

Das Enzym **ATP-Synthase** nutzt die Energie aus dem Gradienten und katalysiert beim Rücktransport der Protonen die ATP-Synthese. Das Enzym besteht aus einem Protonenkanal und einer zur Matrix gerichteten Kopfstruktur. Nach Bindung von H⁺ findet eine Konformationsänderung statt, sodass das Proton in die Matrix abgegeben werden kann. Dabei rotiert die Kopfstruktur wie ein Rotationsmotor und erzeugt 34 ATP-Moleküle pro Glucosemolekül.

Die **Energiebilanz** der Zellatmung lautet also wie folgt: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{H}_2\text{O} + 6 \text{O}_2 \rightarrow 6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{O} + 38 \text{ATP}$. Davon stammen 2 ATP aus der Glykolyse, 2 ATP aus dem Citratzyklus und die restlichen 34 ATP aus der Phosphorylierung durch die mitochondriale ATP-Synthase.

Jedes über NADH eingeschleuste Elektronenpaar ist 3 ATP wert. FADH₂ liefert hingegen nur 2 ATP, da es aufgrund des positiveren Redoxpotenzials erst auf Höhe des Ubichinons reduzieren kann.

Diese Energiebilanz gilt für alle Pflanzenzellen. In manchen tierischen Zellen (z. B. Skelettmuskeln) werden nur 36 ATP erzeugt. NADH aus der Glykolyse kann die Mitochondrienmembran nicht durchqueren und lädt deshalb die Elektronen auf Überträger, die passieren können. So gelangen die Elektronen in die Mitochondrien, haben jedoch ein FADH₂-ähnliches Redoxpotenzial. Somit entstehen hier nur 2 und nicht 3 ATP.

Markl Biologie Arbeitsbuch → S. 44 „Die Zellatmung läuft schrittweise ab“

6.5 Gärung liefert auch bei Sauerstoffmangel Energie

Steht nicht genug Sauerstoff zur Verfügung, schaltet die Zelle von aerober auf anaerobe Energiegewinnung um. Hierzu dient die **Gärung**.

Unter Sauerstoffausschluss liegt NAD⁺ als NADH vor und kann nicht in der Glykolyse verwertet werden. Mithilfe der Gärung wird NADH wieder in NAD⁺ umgewandelt. Hierzu reduzieren viele Organismen 2 Pyruvat durch Milchsäuregärung zu 2 Lactat (Milchsäure). Manche Hefepilze sowie Bakterien können Pyruvat zu Acetaldehyd und schließlich zu Ethanol umwandeln (Alkoholische Gärung). Bei einer Gärung entsteht pro Pyruvat-Molekül ein NAD⁺-Molekül. Das Lactat muss über das Blut zur Leber transportiert und dort wiederum unter ATP-Verbrauch zu Glucose umgewandelt werden. Für die Regeneration von NAD⁺ durch die Gärung nimmt der Körper also eine sogenannte Sauerstoffschuld auf, die er noch lange und unter Energiezufuhr abgeben muss.

Markl Biologie Arbeitsbuch → S. 45 „Der Lactattest informiert über den Trainingszustand“

6

Zellatmung — Energie aus Nährstoffen

6.6 Der Citratzyklus ist die zentrale Drehscheibe des Stoffwechsels

Kohlenhydrate, Proteine und Fette werden im Verdauungssystem in ihre Bausteine zerlegt und dem Zellstoffwechsel an unterschiedlichen Stellen zugeführt.

Aminosäuren werden abhängig von ihrer Struktur eingesetzt. Alanin kann in Pyruvat umgewandelt werden.

Glutamat kann durch Hydrolyse zu α -Ketoglutarat reagieren und so in den Citratzyklus einfließen.

Acetyl-CoA spielt eine zentrale Rolle in der Verknüpfung der verschiedenen Stoffwechselwege. Aufbauender und abbauender Stoffwechsel stehen über den Citratzyklus in Verbindung.

Als Beispiel verfolgen wir den Abbau eines Fettmoleküls: Im Dünndarm wurde das Fettmolekül in Glycerol und Fettsäuren zerlegt. Über Lymphe und Blut gelangen die Bausteine zu den Zellen. Glycerol kann in der Glykolyse abgebaut werden. Die Fettsäuren werden im Cytoplasma an Coenzym A gebunden und in der Mitochondrienmatrix schrittweise zu Acetyl-CoA abgebaut. Acetyl-CoA kann nun in den Citratzyklus eingehen. Pro C_2 -Körper entstehen 1 NADH und 1 $FADH_2$.

Aus Kohlenhydraten können auch Fette hergestellt werden, sodass ein Energiedepot entsteht. Die Umwandlung von Acetyl-CoA zu Pyruvat können jedoch nur Pflanzen bewerkstelligen, Tiere hingegen nicht. Somit können tierische Zellen aus Fett keine Kohlenhydrate synthetisieren.

Markl Biologie Arbeitsbuch → S. 46 „Mauersegler verwenden Fett als Treibstoff“

6.7 Die Zellatmung wird durch Rückkopplung fein reguliert

Die Glykolyse wird durch Sauerstoff gehemmt. Grund hierfür ist die negative Rückkopplung (feedback-Hemmung) des Enzyms Phosphofruktokinase durch ATP (energiereiches Endprodukt der Zellatmung).

Die Kinetik der Phosphofruktokinase zeigt in einem Diagramm (y-Achse: Reaktionsgeschwindigkeit, x-Achse: Substratkonzentration) einen für allosterische und kooperative Enzyme charakteristischen Verlauf; die Kurve ist sigmoid, also S-förmig. Das tetramere Molekül hat pro Untereinheit zwei ATP-Bindungsstellen — eine für das Substrat, eine für den allosterischen Effektor. Bindet ATP, verschiebt sich die Reaktionskurve nach rechts, d. h. die Affinität zum Substrat wird geringer. Der allosterische Effekt von $ADP + P$ ist umgekehrt; die Kurve verschiebt sich nach links, die Affinität zum Substrat steigt.

Durch diese Rückkopplung im Speziellen wird der Citratzyklus entlastet, da nicht ständig Glucose abgebaut würde, obwohl genügend ATP vorhanden ist. Es kommt somit zu keinem Rückstau.

Die Regulation des Stoffwechsels erfolgt an vielen weiteren Stellen durch ein feines Netzwerk von Wechselwirkungen, das auf kleinste Schwankungen reagiert.