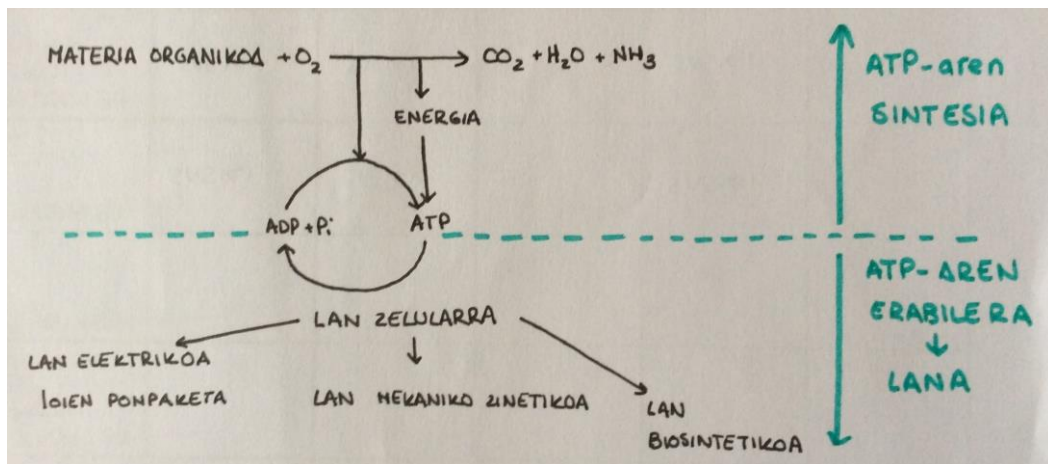


3.Gaia. METABOLISMOA

SARRERA

Metabolismoa organismo batean ematen diren erreakzio kimikoen multzoari deritzo. Oro har erreakzio guztiak honetan oinarritzen dira:



Bi metabolismo ezagutzen dira, katabolismoa eta anabolismoa.

- Katabolismoa: molekulak handiak txikitzen dira, adibidez, glukosa molekula batetik $6 \text{ CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ lortzen ditugu. Molekula horiekin gero **ATP SINTESIA** emango da.
- Anabolismoa: molekula txikietatik edo monomeroetatik molekula handiak sintetizatzea. Adibidez, pirubatotik glukosa lortzea. Molekula handi hauek lortzeko **ATP ERABILERA** beharrezkoa izango da.

Katabolismo/anabolismo terminoak erabili beharrean guk ATP sintesia eta ATP erabilera bezala izendatuko ditugu. Hau da, bidezidorrak ATP sintesirako- edo ATP erabilerako bidezidorrak izango dira.

1. ATP-AREN SINTESIRAKO BIDEZIDORRAK

FOSFORILAZIO OXIDATIBOA

Materia organikoa oxidatu eta ATP-aren sintesia ematen da. Substratu gisa erabiltzen dira:

- Glukosa (karbohidratoa)
- Gantz azidoak (lipidoak)
- Aminoazidoak (proteinak)

3 fase nagusi daude bidezidor honetan:

KARBOHIDRATOEN OXIDAZIOA

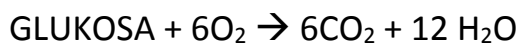
Glukosa substratu gisa hartuta, AzetilKoA lortzeko lehenago glukolisia deituriko bidezidorra burutu behar da zitoplasman pirubatoa lortzeko. Behin pirubatoa dugula, mitokondriora eramaten da bertan entzima batek, pirubato deshidrogenasak elektroiak kentzen dizkio eta AzetilKoA lortzen da, 3 karbonodun molekula.

Beraz lehenengo faseari AzetilKoA lortzeko fasea deituko da. Fase honetan askatzen diren elektroien kofaktore gisa NADH eta FADH molekulak erabiltzen dira.

Bigarren fasea, AzetilKoA-ren oxidazioa izango da, KREBS ZIKLOA. Fase honetan hainbat elektroio ere askatuko dira eta berriro ere NADH eta FADH agertuko dira.

Hirugarren fasean botere erreduzitzailearen berreskuraketa emango da. Aurreko bidezidorretan askatutako elektroiak arnas katera garraiatuko dira azken hartzailera arte, oxigenoa dena (medio aerobikoa), ura bihurtzeko. Prozesu honetan arnas katean protoien ponpaketa ematen da, gradiente elektrokimiko bat eratuz eta honekin ATP-a sintetizatzen da.

Glukosa substratu gisa erabiliz fosforilazio oxidatiboan lortuko dugun etekina hurrengoa da:



ATP-aren ekoizpena: 36 mol ATP/mol GLUKOSA (lan erabilgarria)

Glukosaren entalpia: 2803 kJ/mol (1 mol glukosa oxidatzean/erretzean askatzen den energia)

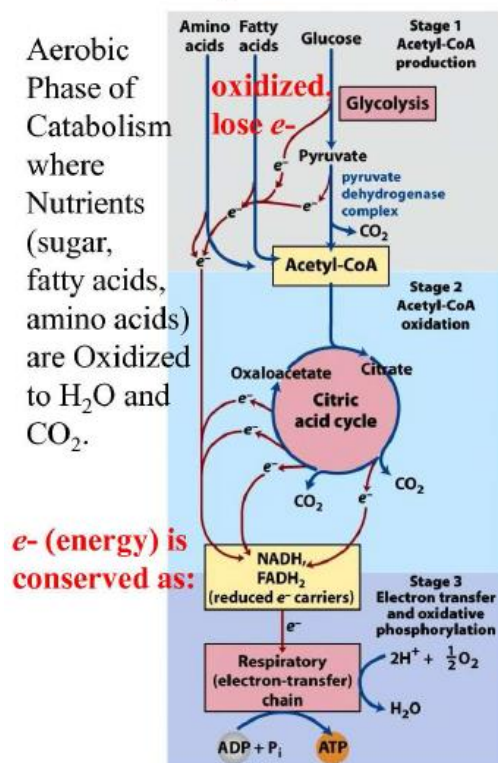
ATP-aren ΔG° = 30.6 kJ/mol (ATP \rightarrow ADP erreakzioa ematean askatzen den Gibbs energia askea)

Orduan zenbat izango da erabilgarria?

$$\text{Etekin} = (36 \text{ mol ATP} * 30.6 \text{ kJ/mol}) / 2803 \text{ kJ} = 1101,6 \text{ kJ}/2803 \text{ kJ} = 39\%-ko \text{ etekina}$$

Prozesu osoan lortzen den energiaren %39a izango da erabilgarria.

Cellular Respiration:

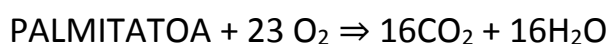


V ATP-SIN = 30 $\mu\text{mol ATP/g min}$ (egoera optimoetan ATP-aren sintesi abiadura maximoa)

GANTZ AZIDOEN BETA OXIDAZIOA

3 fasekoa da ere. Orokorrean gantz azido luze batetik azkenean 2C molekula bat lortzen da, AzetilCoA hasieran. Gero honen oxidazioa ematen da eta azkenik, ahalmen erreduzitzailearen berreskurapenarekin batera ATP-aren sintesia ematen da.

Hemen dugu prozesua edo bidezidorra, palmitatoa eredu moduan hartuta:



ATP-ekoizpena: 129 mol ATP/ mol PALM

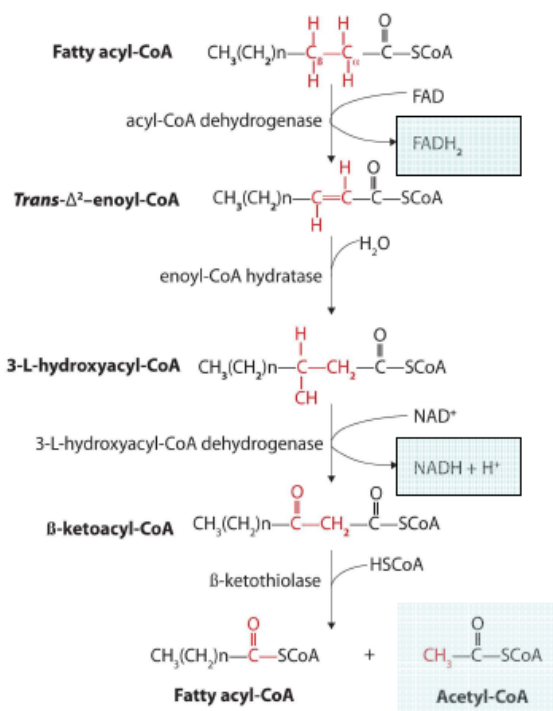
Glukosaren entalpia: 10039 kJ/mol

ATP-aren ΔG° = 30.6 kJ/mol

Etekin = (129 mol ATP * 30.6 kJ/mol) / 10039 kJ = 39%-ko etekina

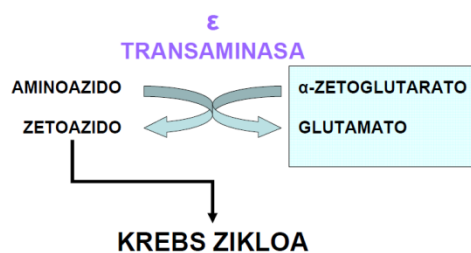
V ATP-SIN = 20 $\mu\text{mol ATP/g min}$

Ikusten denez, glukolisiaren etekin energetiko berdina lortzen da, %39-koa, baina kasu honetan ATP-aren sintesiaren abiadura 1/3 astiroago ematen da; hau da Gantz azidoen oxidazioa karbohidratoen oxidazioa baino motelago ematen da.



PROTEINEN OXIDAZIOA

Kasu honetan behin aminoazidoak ditugula hauek desaminatu behar dira, horretarako TRANSAMINASA entzimak erabiliko dira.



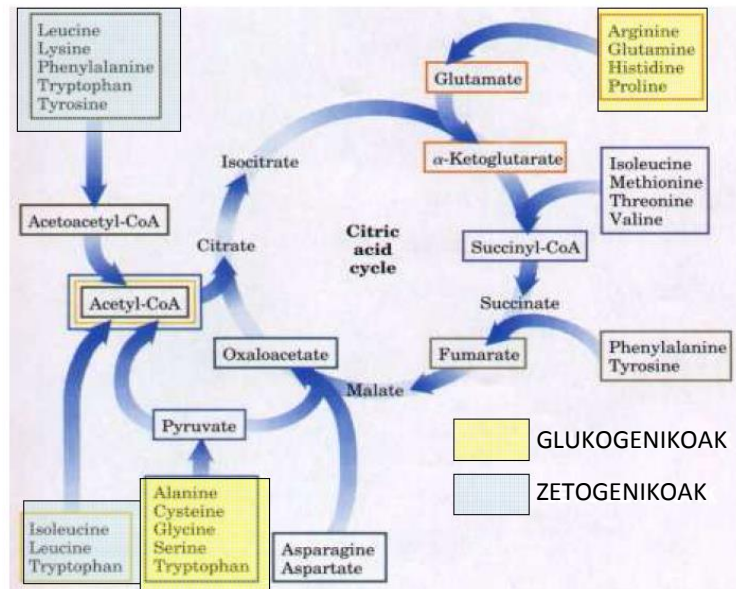
Prozesu orokorra: transaminasek aminoazidoari amino taldea kendu eta α-ZETOGLUTARATO-ari transferituko dio.

Desaminazio honetan Krebs Zikloaren bitartekari asko sortzen dira eta hauek zikloan bide desberdinetatik sartuko dira, azkenean ATP-aren etekin desberdina lortuz.

Desaminazio prozesu honetan erabiltzen diren aminoazidoen arabera, esan dugun moduan, Krebs zikloaren bitartekari desberdinak lortuko ditugu. Bitartekariak bi taldeetan sailka daitezke, **bitartekari glukogenikoak** eta **zetogenikoak**.

Bitartekari glukogenikoak deritze glukosa sintetizatzeko gai direlako; adibidez, α -zetoglutaratoa eta glutamatoa. Aldiz, bitartekari zetogenikoak AzetilKoA moduan sartzen dira Krebs zikloan baina ezin dira erabili glukosa sintetizatzeko.

Ondoko irudian bitartekariak ditugu, karratu urdinetan daudenak zetogenikoak eta horietan glukogenikoak.



ANIMALIEN BIDEZIDOR ANEROBIKOAK: HARTZIDURAK

Orain arte ingurune normoxiko batean emango litezkeen ATP-aren sintesirako bidezidorrak azaldu ditugu. Ondoren animalien bidezidor anaerobiko desberdinak azalduko ditugu.

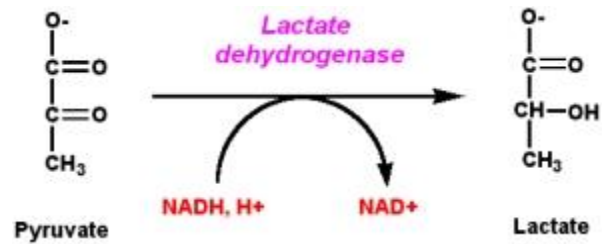
Bi baldintzen arabera sintetizatuko da ATP-a bide anaerobioetatik:

- Ingurune hipoxian: inguruko O_2 -aren presio partziala jaisten da eta barne mediora ez da oxigenorik helduko. Ondorioz, zeluletan O_2 eskasia dago.
- Hipoxia funtzionala: ingurunean nahiko O_2 dago (normoxia), baina ATP gastua zelulan oso altua da eta ez dugu O_2 nahikorik ATP sintesi abiadura horri aurre egiteko.

3 hartzidura nagusi aurkituko ditugu animalietan, hartzidura laktikoa, opinen bidezidorra eta sukzinato-propionato bidezidorra.

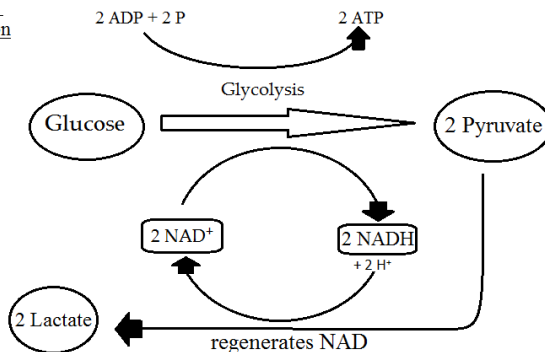
1. HARTZIDURA LAKTIKOA

Hartzidura laktikoan entzima gakoa **laktato deshidrogenasa** da. Entzima honek elektroiak pirubatoari transferitzen dizkio eta azido laktikoa edo laktatoa lortzen da.



Erreakzio honekin zitoplasman Erredox potentziala berreskuratzen da.

Lactic Acid Fermentation



ATP-aren ekoizpenari dagokionez esan daiteke 2 edo 3 mol ATP lortzen dela substratua glukosa edo glukosa-6-fosfatoto denaren arabera (glukosatik glukosa-6-fosfatorako erreakzioan ATP bat gastatzen da. Orduan etekina oso baxua da, %4,4-koa gutxi gorabehera. Hala era, nahiz eta etekin oso baxua izan ATP-aren sintesi abiadura oso handia da, 60 $\mu\text{mol ATP/g min}$ -koa, fosforilazio oxidatiboaren abiaduraren bikoitza.

HARTZIDURA LAKTIKOA LAKTATO DESHIDOGENASA

ATP-EKOIZPENA: 3 ATP/Glu
 Glukosa 6P \rightarrow 2 Pir:
 -1 ATP (F6P-FbP)
 + 2 ATP (1,3DPG)
 + 2 ATP (PEP-Pir)

Etekina: 4.4%

V ATP-SIN = 60 $\mu\text{mol ATP/g min}$

Hartzidura honetan daukagun ekoizkina laktatoa da, eta laktatoa toxikoa den konposatua da, hau da, efektu negatibo bat dauka organismoan, konkretuki atzera elikadura negatibo bat sortzen du glukolisian eta muskuluaren uzkurketan. Laktatoaren metaketak sorrarazten dituen efektuak neke muskularra eta O_2 -zorraz dira, besteak beste.

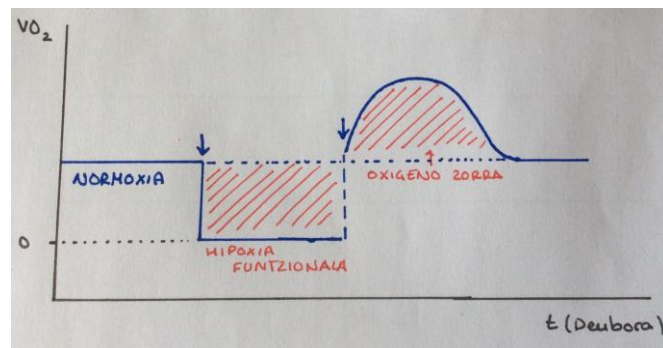
a) NEKE MUSKULARRA

Laktatoa muskuluan metatzen denean, hau azidoa izanda, pH-a jaisten da, hau da, protoien kontzentrazioen igoera ematen da. Honen ondorioz bi prozesu gertatzen dira:

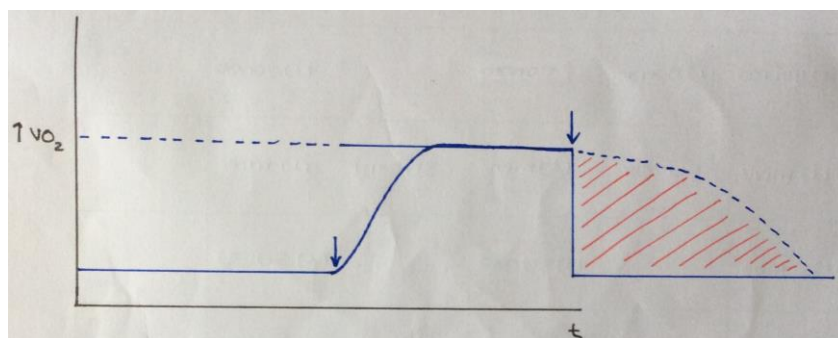
- Batetik, **glukolisia inhibitu** egiten da. Izan ere, pH-aren jaitsierak glukolisia parte hartzen duten hainbat entzimen aktibitate jaitsiera edo inhibizioa eragiten du.
- Bestetik, protoiak eta Ca^{2+} molekulak lehian sartzen dira muskuluan. Protoiak kaltzioa troponina-miosina konplexuarekin lotzen zen gune espezifikoetan lotzen dira, beraz ez da konformazio aldaketarik ematen eta **muskuluaren uzkurketa inhibituta** gelditzen da.

b) O_2 ZORRA

Anoxia egoeran animaliak ezin duenez arnastu oxigeno defizit bat daukagu, ondorioz, hipoxia funtzionala emango da eta aurre egiteko hartzidura laktikoa emango da. Baina, egoera normoxiko batera bueltatzean, hipoxia funtzionalean erabilitako oxigeno horren sorra ordaindu beharko dugu.

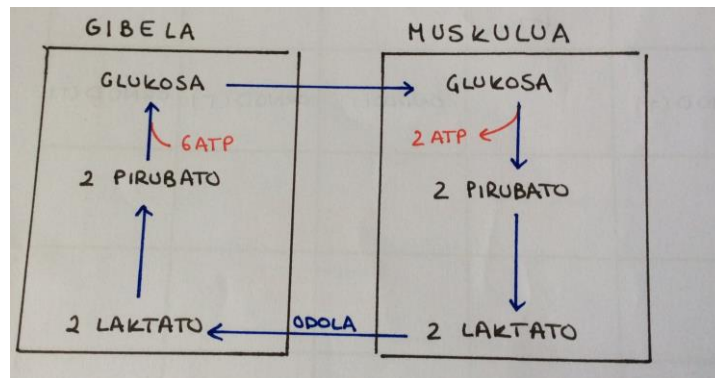


Are gehiago, ariketa fisikoa egiten dugunean, oxigenoaren kontsumoak gora egiten du. Korrika egiteari uzten diogunean, oxigenoa kontsumitzen jarraitzen dugu bortizki arnasten) nahiz eta muskuluak ez aktibo ditugun. Horri AGOK (ariketa osteko gehiegizko kontsumoa) deritzo eta ematen da ariketa fisikoan erabilitako oxigeno defizita ordaintzeko.



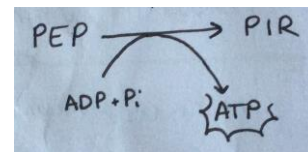
Baina, zergatik ordaintzen dugu oxigeno-zorra? Hasieran esan dugun moduan, laktatoa kaltegarria da metatzen bada, beraz ezabatu behar da eta horretarako, **CORIN ZIKLOA** erabiltzen dugu.

Muskuluan metatzen ari den laktatoa gibelera eramaten da eta bertan, laktatoa hartu eta glukosa sintetizatzen da. Horretarako glukolisiaren aurkako prozesua ematen da, glukoneogenesia, eta 6 ATP-aren gastua ematen da. Berriro ere, glukosa hau muskulura garraiatzen da eta laktatoa sintetizatzen da (hipoxia funtzionala dirauen bitartean) eta berriro ere gibelera bidaltzen da laktatoa. Ziklo hau betetzen da ariketa fisikoa edo hipoxia funtzionala ematen ari denean; honi esker, muskuluaren gehiegizko laktato kontzentrazioa saihesten da.



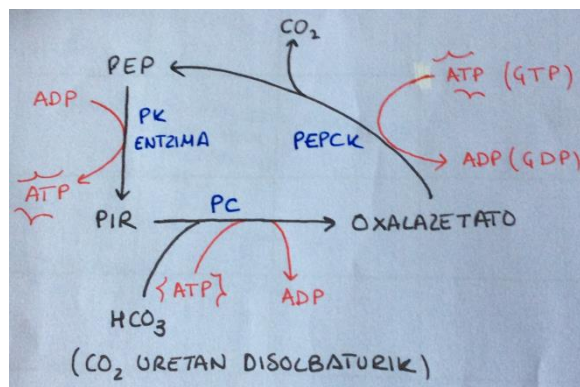
Baina zer momentutan sortzen da oxigeno-zorra hori?

Esan dugu gibelean, laktatetik glukosa lortzeko glukogenesi prozesua ematen dela, glukolisiaren aurkako prozesua dena. Gogorutzen badugu, glukolisian entzima gako bat genuen, PIRUBATO KINASA edo PK ENTZIMA; eta honek katalizatzen zuen $PEP \rightarrow PIR$ erreakzioa, ATP bat askatuz.



Baina glukogenesian entzima honek katalizatzen duen erreakzioa ez da ematen, ez da itzulgarria. Izan ere, pirubatetik (PIR) fosfoenolpirubato bat (PEP) lortzea energetikoki garestiagoa da, PEP energetikoagoa baita. Konkretuki bi erreakzio behar dira:

1. $PIR \rightarrow OXALAZETATO$: Pirubato karboxilasak (PC) katalizatuta. Erreakzio honetan 2 ATP kontsumitzen dira eta ioi karbonato, HCO_3 bat gehitu (uretan disolbaturiko CO_2)
2. $OXALAZETATO \rightarrow PEP$: Fosfoenol pirubato karboxikinasak (PEPCK) katalizatutako erreakzioa. 2 GTP/ATP kontsumitzen dira eta CO_2 bat askatzen da.



Hau da, PIR \rightarrow PEP erreakziorako bidean ATP asko beharrezkoak dira, beraz oxigeno gehiago beharko da: **falta zaigun oxigeno eskasia berreskuratzeko O_2 eskasiaren bikoitza behar dugu. Glukoneogenesiaren bidez glukolisiarekin lortutako energiaren bikoitza behar delako.**

Hartzidura laktikoaren ezaugarrien azterketa:

- Energia etekin oso baxua, %4,4-koa
- ATP sintesiaren abiadura oso altua da ($V_{ATP-SIN} = 60 \mu\text{mol ATP/g min}$)
- Substratu erabilgarri bakarra: glukosa
- Ekoizkin toxikoa agertzen da neke muskularra eragiten duena
- Laktatoa ezabatzeko oxigeno-zorra (energetikoki garestia)

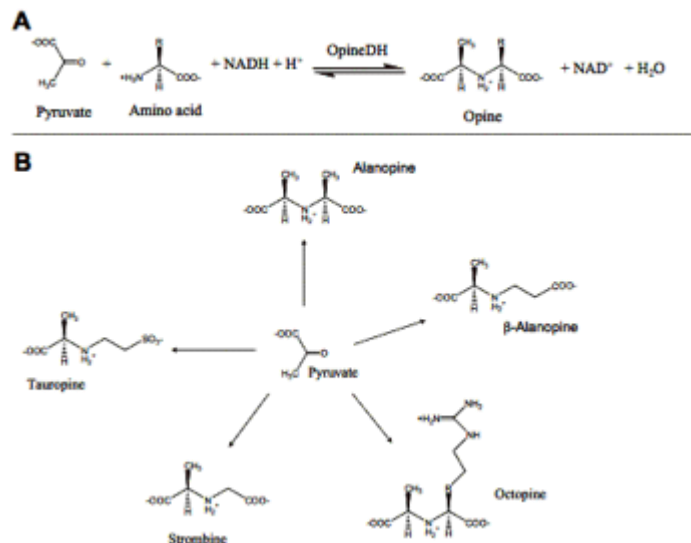
Beraz, larrialdietan edo hipoxia funtzionalean erabiltzeko egokia da bidezidor hau oso azkar lortzen delako ATP-a. Ornodunen bidezidor anaerobiko unibertsala da baina ez da bakarra.

2. OPINEN BIDEZIDORRA

Opinak pirubato molekula bat eta aminoazido molekula baten kondentsazioz sortzen den molekula edo konposatu bat da.

PIR + aminoazidoa \rightarrow OPINA. Erreakzio hau opina deshidrogenasa (irudian OpineDH) batek katalizatzen du eta opina baten sorrerarekin batera botere erreduzitzailea berreskuratzen da eta ur molekula bat askatzen da. Pirubatoarekin kondentsatzen den aminoazidoaren arabera opina desberdinak sortuko dira edo izendapen desberdinak hartuko dituzte; adibidez, Alanopina, Alanina eta pirubatoaren kondentsazioagatik sortuko da. Bestalde, batzuetan animalia espeziearen arabera izendatzen dute opina, oktopina, olagarroetan aurkitu den opina mota, esaterako.

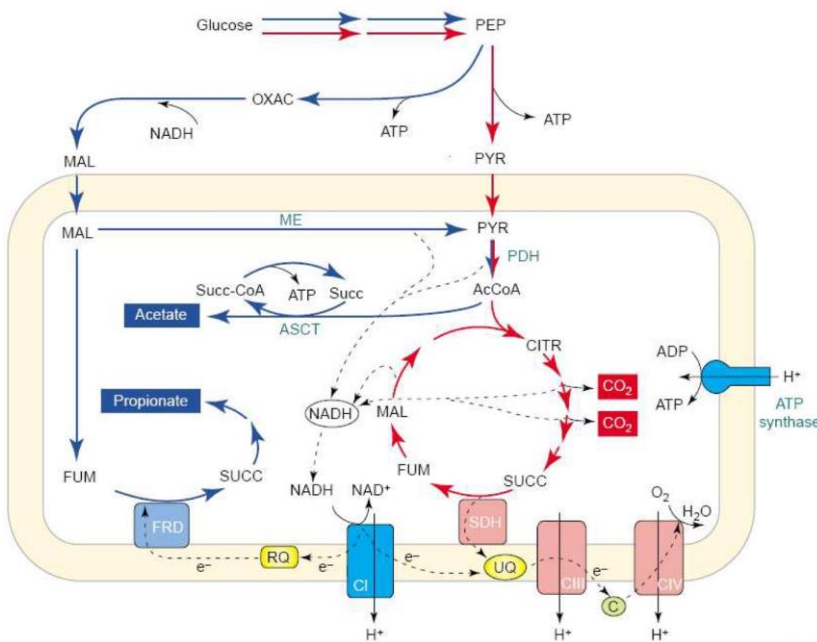
Opinak **iminoazidoak** dira, egitura molekular desberdina dute aminoazidoekin konparatuz. Ez dira azidoak, ez kaltegarriak, beraz metatu daitezke eta animaliak metatzen dituenek, ez dago oxigeno-zorrak. Hala ere, pH-aren aldaketa eskasa eragiten dute.



Opinen bidezidorra ornogabe guztietan ematen den bidezidorra da, artropodoetan izan ezik, eta batez ere ornogabe itsastarretan.

Nahiz eta oxigeno-zorzarik ez eragin, aminoazido kantitate asko behar ditugu sortzeko eta hau egoera larrienean arazoak ekar ditzake. Hala ere oso ziklo erabilgarria da ingurumen hipoxian, metabolismo anaerobio luzea mantendu behar dutenean animaliek.

3. GLUKOSA-SUKZINATO BIDEZIDORRA



Bidezidor hau artropodoetan agertzen da.

Glukosatik PEP-erako bidea egin ostean, egoera normoxiko batean, pirubato kinasak (PK entzimak) pirubatoa lortu eta Krebs ziklorako bidea egingo luke. Baina, inguruneko O₂-presioa jaisten denean, hau da, egoera hipoxian

batean, beste entzima bat aktibatzen da: **PEP Karboxikinasa entzima**.

PEP karboxikinasa entzimak, PEP molekula batetik oxalazetato molekula lortzeko erreakzioa katalizatzen du, zitoplasman.

Behin oxalazetatoa dugula, beste Entzima gako bat aktibatuko da, **malato deshidrogenasa** entzima. Entzima honek oxalazetatoa malatoa bihurtzen du, erreakzio honetan NADH bat kontsumitzen da, botere erreduzitzailea orekatuz. Lortutako malato hau zitoplasman dago eta mitokondrioan sartu egiten da.

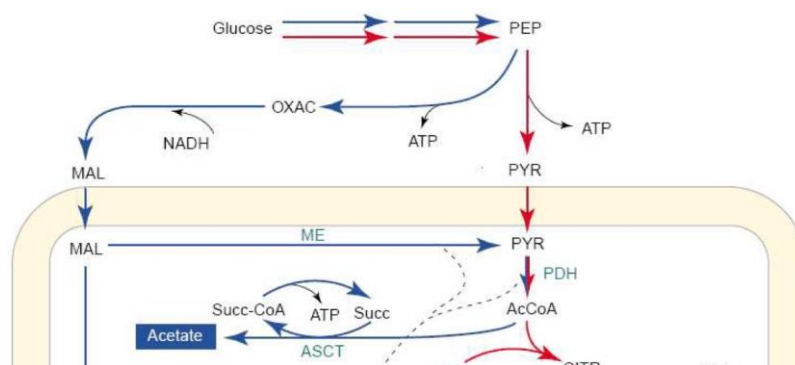
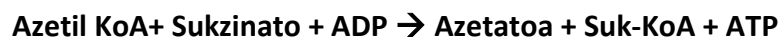
Behin malatoa mitokondrion sartzu dela, parte bat oxidatu eta beste parte bat erreduzituko da, modu honetan mitokondrioaren erreduzio potentziala mantenduz edo orekatuz.

1. Malatoaren oxidazioaren zatia

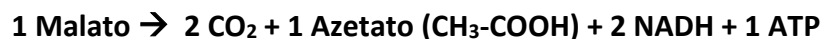
Esan dugun moduan, mitokondriora sartzen den malato parte bat oxidatzen da. Erreakzio hau **entzima malikoak** edo **ME** (malato deshidrogenasa deskarboxilasak) katalizatuko du: malatoa oxidatu eta pirubatoa lortuko da, CO₂ molekula baten askapenarekin batera.

Pirubatotik AzetilkoA lortuko dugu glukolisian azaldutako pirubato deshidrogenasa entzimak katalizatuta.

Egoera hipoxiko batean gaudenez, O_2 gabeziarekin, Krebs zikloa inhibituta dago. Beraz, AzetilKoa-tik, **Azetato sukzinato KoA transferasa entzimak (ASCT)** katalizatuta, transferitzen dio Azetilaren Koa sukzinatoari eta produktu gisa azetatoa eta Suk-KoA sortzen dira, gainera, ATP bat sintetizatzen da.



Malatoaren oxidazioan lortutako etekina:



Entzima gakoak:

- Entzima malikoa (ME)
- Azetato sukzinato KoA transferasa entzima (ASCT)

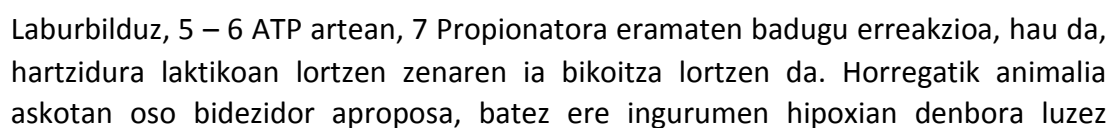
Entzima hauek soilik bidezidor hau egiteko gai diren animaliek edukiko dituzte.

2. Malatoaren erredukzioaren zatia

Malatoaren beste parte bat erreduzituko da. Hasteko, malatotik fumaratoa lortzen da. Gero, fumarato hau sukzinato bihurtuko da (Krebs zikloan ematen den erreakzioaren aurkakoa, sukzinato deshidrogenasa entzimak katalizatuta). Aldiz, kasu honetan Krebs zikloan gertatzen den erreakzio “itzulezin” hau burutzeko bi elementu gako beharrezkoak dira: batetik, **fumarato erreduktasa entzima (FRD)** eta bestetik, fumaratoa azken elektroi hartzaile modura.

The diagram illustrates the metabolic pathways of a cell, showing the TCA cycle and the electron transport chain. The TCA cycle intermediates (Acetate, Succ-CoA, AcCoA, CITR, MAL, FUM, SUCC, NADH, NAD⁺) are shown in the cytoplasm. The electron transport chain components (FRD, RQ, CI, SDH, CII, C, ATP synthase) are embedded in the cell membrane. Electrons (e⁻) flow from NADH through the electron transport chain to oxygen (O₂), which is reduced to water (H₂O). Protons (H⁺) are pumped across the membrane by CI, SDH, CII, and ATP synthase, creating a proton gradient used for ATP synthesis. The diagram also shows the conversion of Acetate to Succ-CoA by ASCT and the conversion of Succ-CoA to AcCoA by SDH.

Etekina:

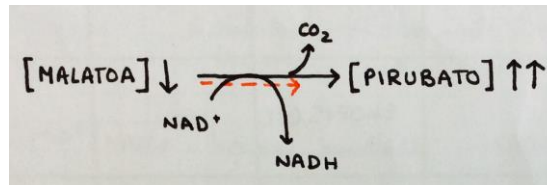


mantentzen diren animalietan; gainera, askatzen diren ekoizkinak ez dira kaltegarriak indibiduarentzat.

Bidezidor hau erabiltzen duten animaliak normalean hautazko anaerobioak dira.

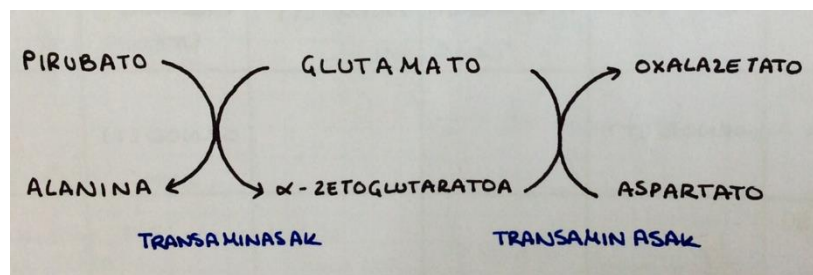
Aurreko bidezidorraren bariante bat dago: **Aspartato-sukzinato bidezidorra**.

Hasieran malato kontzentrazioa oso baxua da mitokondrian eta pirubato kontzentrazioa, aldiz, oso altua. Hau dela eta, malatotik pirubatorako erreakzioa ez da erraz ematen.



Hau ekiditeko eta erreakzioa eman dadin, TRANSAMINASA entzimak martxan jartzen dira, hauek pirubatoaren kontzentrazioa jaisten dute pirubato berari aminoazido bat itsasten.

Irudian ikusten denez, glutamatoak amino taldea transferitzen dio pirubatoari eta alanina sortzen da. Bestalde, glutamatoaren zetoazidoa geratzen da: α-zeoglutaratoa.



Modu honetan jaisten da pirubato kontzentrazioa mitokondrian. Baina, horretarako beharrezkoa da glutamato/α-zetoglutarato erreakzio hori etengabe aminoazidoz hornitzea. Bidezidor hau erabiltzen duten animalietan, azido aspartiko edo aspartatoa aminoazido moduan metatzea ohikoa da eta aspartato honek hornituko du glutamato/ α-zetoglutarato erreakzioa. Aspartato honek amino taldea transferitzen dio α-zetoglutaratoari berriz glutamatoa sortuz eta beste zetoazido bat sortzen da: oxalazetatoa, hain zuzen ere.

Azkenean, transaminasek mitokondrian pirubato kontzentrazioa murrizteaz gain, glutamato/ α-zetoglutarato erreakzioaren horniduran lortzen den oxalazetatoari esker, malatoa lortzen da; beraz, malatoaren kontzentrazioa igotzen da malatoa --> pirubato erreakzioa faboratuz.

Normalean, hartziduretan hartitzen dena glukosa da; aitzitik, erreakzio honen kasuan, azkenik erretzen dena aspartatoa da.

Hurrengo taulan Aspartato-sukzinatoaren bidezidorraren abiadura edo vATP glukosa-sukzinato bidezidorraren abiadura bezain baxua da. Baina, aspartato-sukzinato bidezidorrean erabili daitezkeen substratoa, glukosaz gain, aspartatoa ere izan daiteke. Etekin bi bidezidorren kasuan berdina da, baina aipatutako substratuaren dibertsifikazioak abantailotsua da; izan ere, glukosa amaitzekotan beste aminoazidoak erabili daitezke eta hipoxia egoera horretan ATP-aren sintesia mantendu.

Baita ere ikusten dira beste bidezidorretan erabiltzen diren substratuak eta lortzen den energia.

28

D. R. Livingstone

TABLE 1: *Types of pathways of anaerobic metabolism and their general and energetic characteristics (see text for details)*

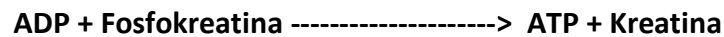
<i>Pathway type</i>	<i>General characteristics</i>	<i>Substrate(s)</i>	<i>End-product(s)</i>	<i>Efficiency of energy production</i>	<i>Rate of energy production</i>
1. Lactate pathway	Linear, single substrate, single acidic end-product	Carbohydrate	Lactate	Low	High
2. Opine pathway(s)	Semi-linear, two substrates, single end-product	Carbohydrate and amino acid	Octopine, strombine, alano-pine (depending upon pathway)	Low	Medium
3A. Glucose-succinate pathway	Branched, single substrate, many end-products	Carbohydrate	Lactate, alanine glutamate, malate, succinate acetate, propionate, other volatile fatty acids (depending upon pathway)	Increased over 1 and 2	Low
3B. Aspartate-succinate pathway	Branched, two substrates, several end-products	Carbohydrate and aspartate	Mainly alanine and succinate	Increased over 1 and 2	Low

ATP-aren sintesirako aipagarria den azken bidezidorra: **FOSFOKRETINA ETA FOSFOARGENINAREN** bidezidorra da.

Fosfokreatina, kreatinatik sintetizatzen den fosfagenoa da eta muskulu guztietan metatzen da ornodunetan, batez ere muskuluetan; ornogabeetan, aldiz, metatzen dena fosfoarginina da.

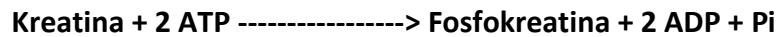


Ikusten denez fosfokreatina molekula ATP-a baino energetikoagoa da, ($\text{ATP } \Delta G^\circ = -30 \text{ kJ/mol}$) beraz oso molekula egokia da ATP-a berfosforilatzeko. Beraz:



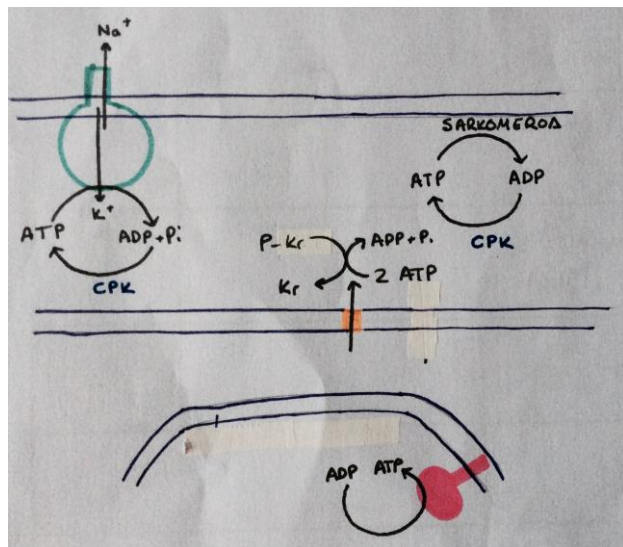
CPK (kreatina fosfato kinasa entzima)

Erreakzio hau itzulgarria da, hau da kreatina berfosforilatu daiteke baina energetikoki garestiagoa da:



CPK

Zeluletan fosfokreatina eta CPK entzima metatzen dira, batez ere ATP asko gastatzen den lekuetan. CPK entzima honek etengabe dago ATP-a berfosforilatzen. Mitokondriotik ATP ateratzen da eta hau erabiltzen da fosfokreatina (P-Kr) sintetizatzeko zitoplasman eta honek ATP fosforilatu ko du berriz zitoplasman.



2. TASA METABOLIKOAREN NEURKETA

Bi metodo daude tasa metabolikoa neurtzeko:

- Metodo zuzena: **KALORIMETRIA**

Materia organikoa oxidatu egiten da eta honen eragina CO_2 , H_2O eta NH_3 -ren eraketa da. Hauen ondorioz ATPa sortzen da, lanak egiteko erabiltzen dena.

Materia organikoaren oxidazioan, ATP-ren eraketan eta ATP-aren lanaren erabileran beroa askatzen da. Hau da, askatzen den energiaren %60a bero moduan askatzen da. Bero hau organismoak erabili duen energiaren adierazlea da; beraz, tasa metabolikoa jakiteko edo organismo horretan ematen diren erreakzioen abiadura jakiteko bero hau neurtu daiteke.

Organismoak zenbat bero galtzen duen jakiteko edo neurtzeko, jakin beharko dugu NOLA transferitzen den beroa ingurunera. Beroaren transferentzia bi modutara eman daiteke:

1) BEROAREN TRANSFERENTZIA LEHORRA (BTL)

Edozein animaliak beroa ingurunera askatzen du hiru mekanismo fisiko-kimikoen bidez:

- **Eroapena:** Beroa gorputz batetik ingurunera transferitzen da molekulen arteko elkarrekintza zinetikoak bezala. Gero eta geroago molekulen arteko mugimendua handiagoa. Gainera, tenperatura altua duen gorputz batek beroa transferituko dio tenperatura baxuagoko beste gorputz bati.
- **Konbekzioa:** Eroapenaren kasu berezia da. Izan ere, beroaren transferentzia molekulen arteko elkarrekintzen bidez ematen da ere, baina kasu honetan beroa transferitzen zaio mugitzen ari den fluido bati, gas, zein likido.
- **Irradiazioa:** kalorimetrian ez da kontuan hartzen ganbara batean dagoelako eta, beraz, animalari eta ez zaio eguzkiak irradiazioz bidalitako beroa heltzen.

Ganbara urez inguraturik egongo da edo ur zirkuitu bat edukiko du. Ur horrek animaliak askatutako beroa xurgatuko du. Beraz, ur masa bat dugu W_{H_2O} eta neurtu behar dugu denboran zehar uraren tenperaturaren gehikuntza nolakoa izan den (animaliak askatutako beroa xurgatuz). Horretarako formula bat edukiko dugu:

$$H_{BTL} = W_{H_2O} \cdot \Delta T_{H_2O} \cdot H_{ESPH_2O}$$

H_{ESPH_2O} (uraren bero espezifikoa)= ur gramo bat gradu bat igotzeko behar den bero kantitatea= 1cal/g °C = KALORIA.

Aurreko formularen bidez kalkulatu dugu animaliak transferitzen duen bero kantitatea beroaren transferentzia lehor moduan (BTL).

2) BEROAREN TRANSFERENTZIA HEZEA: UR LURRUNA

Defini daiteke zenbat bero behar den ur gramo bat lurruntzeko= uraren baporizazio beroa, $H_{VAP H_2O} = 585 \text{ cal/g}$. Orduan,

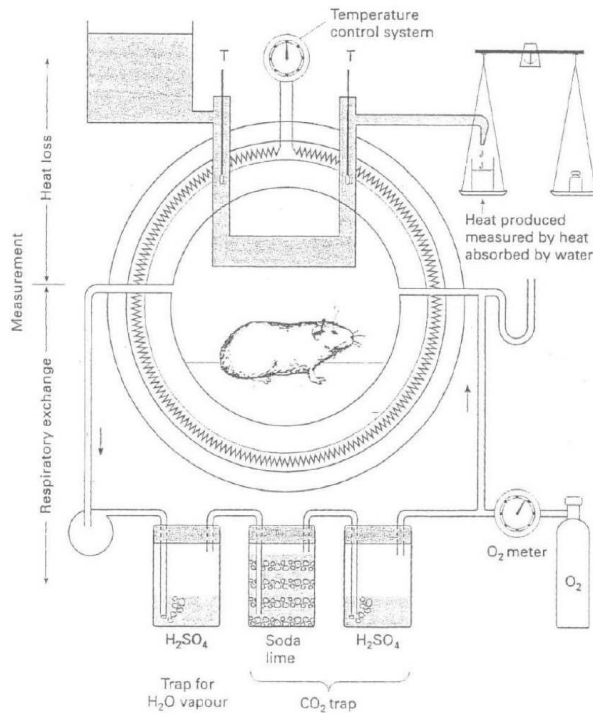
$$H_{UL}(\text{ur lurrun moduan askatzen den beroa}) = W_{H_2O} \cdot 585 \text{ cal/g}$$

Hau kalorimetrian neurtzeko, ganbara etengabe berriztatu behar da aire eta oxigenoarekin. Sartzen dugun airearen ur edukia edo hezetasun-maila konstante izango da; baina, sisteman ur-tranpa bat egongo da eta ur tranpa horretan geldituko da animaliak sortutako lurruna eta ur bihurtuko da. Beraz, tranpan uraren bolumen aldaketa ikusiko da animaliak ura ekoizten duenaren arabera.

Azkenean, tasa metabolikoa neurtzeko kontuan hartuko da ur lurrin moduan askatutako beroa eta bero transferentzia moduan askatutako beroa:

$$R \text{ (cal/h)} = (H_{\text{BTL}} + H_{\text{UL}}) / \text{denbora}$$

Metodo hau arnasketa anaerobioa arbuigarria denean soilik da erabilgarria; hau da, normoxian eta ATP eskaria baxua denean.



BEROAREN TRANSFERENTZIA LEHORRA

(EROAPENA, KONBEKZIOA ETA IGORKETA)
GRADIENTE TERMICOAREN ALDE.

$$H_{\text{BTL}} = WH_2O * \Delta TH_2O * H_{\text{ESP}}(H_2O)$$

UR-LURRUNAREN EKOIZPENA

$$H_{\text{UL}} = WH_2O * 585 \text{ cal/g}$$

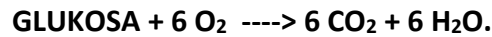
$$R \text{ (cal/h)} = (H_{\text{BTL}} + H_{\text{UL}}) / \text{denbora}$$

Nahiz eta metodo zuzen eta fidagarriena izan, kalorimetriak hainbat arazo ditu. Adibidez, zailago da animalia handiak metodo honekin beraien tasa metabolikoa kalkulatzeko, hauek ganbara oso handietan sartu beharko genituzke eta. Horregatik, soilik egokiena da animalia txikien tasa metabolikoa neurtzeko; handienei, bestalde, metodo ez zuzenean bidez neurtuko zaie.

- Metodo ez-zuzena: **OXIMETRIA**

Oximetria ulertzeko lehenik eta behin ulertu behar da askatzen den beroa eta kontsumitzen den oxigenoaren arteko erlazioa, hau da, **koefiziente oxikalorikoa (C_{ox})**.

Hasteko karbohidratoen koefiziente oxikalorikoa kalkulatu dugu; glukosarena esaterako.



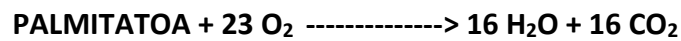
Erreakzio honetan zenbat oxigeno beharrezkoa da glukosa 1 oxidatzeko?

$$H_{\text{GLUKOSA}} = 2803 \text{ kJ/mol}$$

$$6 \text{ mol O}_2 = 6 \cdot 22,4 = 134,4 \text{ L O}_2$$

$$\text{COX}_{\text{GLUKOSA}} = 2803 \text{ kJ} / 134,4 \text{ L O}_2 = \mathbf{20,9 \text{ kJ/L O}_2} \text{ edo } \mathbf{20,9 \text{ J/mL O}_2}$$

Modu berean lipidoen koefiziente oxikalorikoa kalkulatu dugu, palmitatoarena.



$$H_{\text{PALMITATO}} = 10039 \text{ kJ/mol}$$

$$23 \text{ mol O}_2 = 23 \cdot 22,4 = 515,2 \text{ L O}_2$$

$$\text{COX}_{\text{PALMITATO}} = 10039 \text{ kJ} / 515,2 \text{ L O}_2 = \mathbf{19,5 \text{ kJ/L O}_2}$$

Nutrient	Heat production		RQ (CO ₂ formed /O ₂ used)	Metabolic water (g per g food)
	kJ per g consumed	kJ per l O ₂ consumed		
Carbohydrates	17.4	20.9	1.00	0.56
Lipids	39.3	19.6	0.71	1.07
Proteins	17.8	18.6	0.80	0.4–0.5

Compound oxidised	$-\Delta H$ (kJ/mol) $= H_p$	Oxygen consumed (mol)	Carbon dioxide produced (mol)	Nitrogen excreted (mol)
Glucose	2803	$= 6a$	$+ 6b$	$+ 0c$
Palmitic acid	10039	$= 23a$	$+ 16b$	$+ 0c$
Alanine	1296	$= 3a$	$+ 2.5b$	$+ 1c$

Taula jarraituz proteinen koefiziente oxikalorikoa kalkulatu bagenu, Alaninarena, lortuko genuke palmitatoaren antzeko balioa. Ondorioz, hitzarmenez koefiziente oxikaloriko unibertsala:

$$\text{COX}_{\text{UNIBERTSALA}} = \mathbf{20 \text{ kJ/L O}_2}$$

Behin koefiziente oxikalariko unibertsala definitu dugula, erlazionatuko dugu oxigeno kontsumoarekin eta beraz, tasa metabolikoarekin:

$$Rox = VO_2 \cdot Cox$$

R = tasa metabolikoa

Cox = 20 kJ/L O₂ edo 20 J/mL O₂

Hemen adibide bat dugu *Actinia equina* antozooarekin egindakoa. Antonio hauek populazio desberdinetan banatzen dira: azpimarealak eta mareartekoak.

TIEMPO DE EXPOSICION (h)	Q _H (J/g.h.)	VO ₂ (ml/g.h.)	Q _X (J/g.h.)	Q _H /Q _X
Aclimatación		intermareal		
2	4.65	0.26	5.00	0.93
3	4.47	0.25	4.81	0.93
4	4.23	0.23	4.52	0.94
5	4.09	0.21	4.03	1.01
Aclimatación		submareal		
2	4.81	0.21	4.15	1.16
3	4.88	0.20	3.78	1.29
4	4.77	0.19	3.67	1.30
5	4.77	0.19	3.61	1.32

$$Cox = 19,30 \text{ J / mlO}_2$$



Mareartean geratzen direnak airearekiko esposizioan geratuko dira egunean zehar, orduan beraien lehenengo erantzuna azalera gutxitu eta arnasketa murriztea da. Horrez gain, itsasotik at geratzen direnean ezin dituzte ezta elikagairik lortu ere, beraz hauen SFG-a, SFG= A – R izanda eta A=0, SFG balio negatiboa edukiko dute.

Esperimentu honetan konparatzen dira animalia populazio hauen bi aklimatazio desberdinak ingurune azpimarealean bizi zen talde bat eta mareartean bizi zen beste bat. Populazio hauek bi hartu eta 2, 3 zein 5 orduko emertsioan sartzen dira ikusteko arnasketa-tasa nola aldatzen den, modu horretan tasa-metabolikoarekin zer gertatzen den aztertzeko. Beraz kalkulatu da, VO₂, Q_H (kalorimetriaren bidez) eta Q_X (oximetriaren bidez).

Bi populazio taldeetan VO₂ jaisten da, baita Q_X bi kasutan ere. Baina kalorimetria neurtutako tasa-metabolikoari erreparatuta, marearteko animaliak arnasketa-tasa murriztu dute, azpimarealek ez bezala, beraien tasa-metabolikoa nahiko konstante mantendu baitute. Hau da, oxigeno eskasia bidezidor anaerobikoak erabiliz konpentsatzen dute.

Aitzitik, mareartekoek hipometabolismoa geratzen dute, horregatik dute SFG balio negatiboa oxigeno eskasian. Baina, azpimarealek, esan dugun moduan, oxigeno eskasia konpentsatzeko bide anaerobikoak aktibatuko dituztenez, hauen SFG-a marearteko antozooena baino negatiboagoa izango da.

Oxigeno kontsumoarekin batera V_{CO_2} (CO_2 askapena) ere neurtu daiteke. Honekin eta VO_2 -arekin, RQ indizea (arnas zatidura), kalkulatu dezakegu.

$$RQ = \text{RESPIRATION QVOTIENT} = V_{CO_2} / V_{O_2}$$

RQ kalkulaturik, estima dezakegu zein den animalia horrek erabiltzen ari den erregai edo konposakin biokimikoa.

Nutrient	Heat production		RQ (CO_2 formed / O_2 used)	Metabolic water (g per g food)
	kJ per g consumed	kJ per l O_2 consumed		
Carbohydrates	17.4	20.9	1.00	0.56
Lipids	39.3	19.6	0.71	1.07
Proteins	17.8	18.6	0.80	0.4–0.5

Adibidez,



RQ indizearen balioa 1 denez, animaliak GLUKOSA osorik erabili duela badakigu.

Demagun **PALMITATOAREKIN**:



Alanina bezalako proteinetan:



Ikusten denez, kasu honetan CO_2 -arekin batera amonioa ere askatzen da, beraz O/N indizea atera dezakegu eta jakin nola aldatzen den konposakin biokimikoa.

$$O/N = V_{O_2} / V_{H-N}$$

Baina, zein da animaliak erabiltzen dugun erregai metaboliko ohikoena?

Hurrengo irudian ikasle batzuekin egindako esperimentu baten emaitzekin eraikitako grafikoa azaltzen da. Ikasle guztiak mantendu zituzten aste oso bat denak janari berdina hartzen eta ariketa fisiko maila berbera egiten.

Energy metabolism during the postexercise recovery in man^{1,2}

R Bielinski, Y Schutz, and E Jéquier

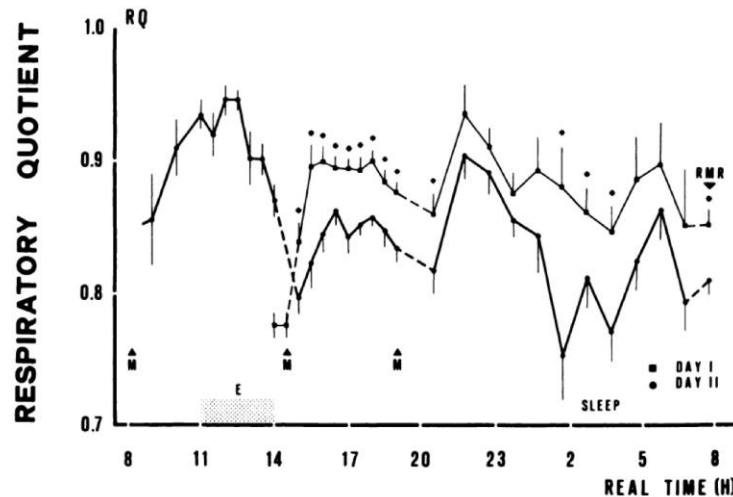


FIG 5. Changes in respiratory quotient (RQ) during the course of the study (Mean \pm SEM). ■, DAY I = control day; ●, Day II = exercise day. E = exercise, M = meal, RMR = resting metabolic rate.

Aste bat pasa ondoren, ikasleei O₂ kontsumoa eta RQ neurtu zieten.

Goizeko zortzietan gosaltzen zuten eta 11tan ariketa fisikoa egiten zuten. Lehenengo egunean, gosaldutako RQ indizea 0,8-0,9 tartean zegoela behatu zuten, eta erabili zuten erregai gehiena, ariketa fisikoa baino lehen, lipidoak izan ziren. Ariketa fisikoa egin gabe mantentzen zirenean RQ indizearen balioak murrizten ziren eta, aldiz, karbohidratoak jaten zituztenean emendatzen zen.

Datu hauek ikusita, ondorio hauek atera zituzten:

Atsedenean, RQ indizea 0,7-0,8 balioen artean mugitzen da eta erregaien nahasketa bat erabiltzen da energia lortzeko. Normalean atsedenean lipidoak erabiltzen dira batez ere, eta karbohidratoak, aldiz, ariketa fisiko intentsoa egiten denean. Hau da, nahiz eta glukosa erregai unibertsala izan, ez dugu normalean glukosa erretzen.

Konposatu biokimikoen ezaugarriak aztertu behar ditugu jakiteko zergatik eta noiz erabiliko dugu konposatu bat edo bestea.

Nutrient	Heat production		RQ (CO ₂ formed /O ₂ used)	Metabolic water (g per g food)
	kJ per g consumed	kJ per l O ₂ consumed		
Carbohydrates	17.4	20.9	1.00	0.56
Lipids	39.3	19.6	0.71	1.07
Proteins	17.8	18.6	0.80	0.4-0.5

Hasteko konposatu ezberdinen **energia edukia** aterako dugu:

$$H_{\text{GLUKOSA}} = 2803 \text{ kJ/mol}$$

Pisu molekularra ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$)= 180 g/mol $2803/180 = 15,6 \text{ kJ/g}$ (taulako 17,4)
glukosa gramo bakoitzeko 15,6 kJ-eko energia lortzen da.

$$H_{\text{PALMITATO}} = 10039 \text{ kJ/mol}$$

Pisu molekularra ($\text{C}_{16}\text{H}_{32}\text{O}_2$)= 256 g/mol $10039/256 = 39,2 \text{ kJ/g}$

$$H_{\text{ALANINA}} = 1296 \text{ kJ/mol}$$

Pisu molekularra ($\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_2$)= 89 g/mol $1296/89 = 14,5 \text{ kJ/g}$

Ikusten den moduan, glukosa eta alanina antzeko energia edukina dute; lipidoek, aldiz, hauen bikoitza. Ondorioz, **lipidoak oso erreserbagai egokiak dira, izan ere, pisu gutxitan energia edukin handia metatzeko gai** baitira. Are gehiago, glukosatik lipidoek ematen diguten energia edukin berdina lortzeko, beharko genituzke hamar aldiz glukosa kantitate gehiago. Hau gertatzen da karbohidratoak hidratatuta daudelako.

$$1 \text{ g PALMITATO} = 39,2 \text{ kJ}$$

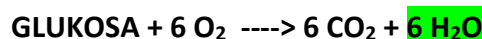
$1 \text{ g GLUKOGENO} = (\%75 \text{ ur} + \%25 \text{ glukosa}) = 15,6 \text{ kJ} \cdot 0,25 = 3,9 \text{ kJ}$ (10 aldiz energia gutxiago palmitatoarekin konparatuz)

Normalean animalia sesilek glukosa erabiltzen dute erregai gisa, baina ornodun edo animalia higikarietan erreserbagaiak lipidoak dira orokorrean. Hegaztientzako, adibidez, lipidoak oso abantailotsuak dira pisu gutxitan metatu behar baitute energia hegan egiteko eta kantitate handitan.

Kalkulatu behar den beste ezaugarri garrantzitsua hauek erretzean lortzen den **UR METABOLIKOA** da.

Ur metabolikoak metabolismoan zehar edozein konposatu erretzean ateratzen diren mol kopuruari egiten dio erreferentzia. Ur metaboliko honek garrantzia handia dauka oso lehorrak diren ingurunetan; kanguru arratoiak, esaterako, urik ingurunetik lortu ezin duenean ur metabolikoa erabiliz bizirik mantentzen da.

Karbohidratoen kasuan:



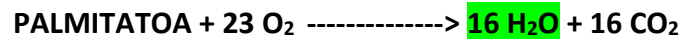
Pisu molekular ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$)= 180 g/mol

Pisu molekularra (H_2O) = 18 g/mol

$$6 \cdot 18 / 180 = 108 / 180 = 0,56 \text{ g H}_2\text{O} / 1 \text{ g Glukosa}$$

1 gramo glukosa bat erretzen den bakoitzean 0,56 g ur askatzen dira

Lipidoen kasuan:



Pisu molekular ($\text{C}_{16}\text{H}_{32}\text{O}_2$) = 256 g/mol

Pisu molekular (H_2O) = 18 g/mol

$$16 \cdot 18 / 256 = 288 / 256 = 1,07$$

g H_2O / 1 g Palmitato

Kasu honetan ere lipidoek ere ur metaboliko gehiago askatzen dute.

Bigarren ezaugarri esangarria **ETEKIN ENERGETIKOA** da, hau da, oxigeno mol bati ateratzen zaion etekina (ATP/VO_2)

Glukosa bat erretzean 36 ATP lortu dira eta 6 O_2 erabiltzen dira.

$$36 \text{ ATP} / 6 \text{ O}_2 = 6$$

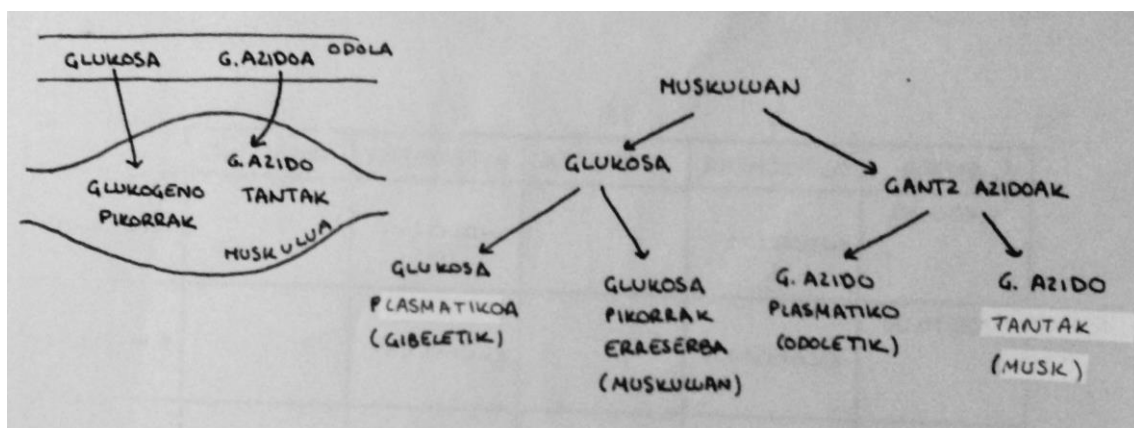
Palmitatoaren kasuan, erretzean 129 ATP lortu eta 23 O_2 erabiltzen dira:

$$129 \text{ ATP} / 23 \text{ O}_2 = 5,6$$

Emaitzak ikusita ondorioztatzen dugu etekin gehiago ateratzen zaiola oxigenoari glukosa erretzen denean palmitatoa erretzen denean baino.

ERREGAI BIOKIMIKOEN ERABILERA ARIKETA FISIKOAN

Eskeman azaltzen den moduan 4 substratu edo erregai desberdin erreko dira ariketa fisikoaren intentsitatearen arabera.



Atsedenean ariketa maila baxua denean, gantz azido plasmatico asko dago odolean eta gantz azido muskularra erretzen den gehiena izango da, %90a alegia; aldiz, erreko den glukosa plasmatico, zein muskularra %10 da.

Ariketa fisiko moderatuan edo ertainean, gantz azido plasmatico eta muskularraren %50a eta glukosa muskularraren pikorren %50a erretzen da.

Ariketa fisiko edo aktibitate oso altuetan, glukosa plasmaticoaren emendio txiki bat eta glukosa muskularraren emendio ikaragarria ematen da; aldiz, gantz azido plasmatico eta muskularra beheratzen dira (%20), glukosaren %80aren aurrean.

Zergatik faboratzen da karbohidratoen erreketa ariketa fisikoa intentsoa denean?

ATP eskaria oso handia da eta, nahiz eta gantz azidoen energia edukina handiagoa izan, karbohidratoen ν ATP askoz handiagoa da denbora gutxitan ATP eskaria asetzeko.

Bestetik, karbohidratoek kontsumitzen den O_2 -ari etekin energetiko altuagoa ateratzen diote ($6 > 5,6$)

Azkenik, bidezidor anaerobikoetan mobilizatutako glukosa erabili daiteke, beste bidezidatik ATP lortzeko; aldiz, gantz azidoak ezin dira erabili bidezidor anaerobikoetan.