

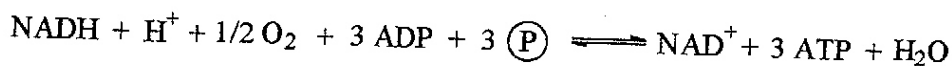
19 Dýchací řetězec, vznik ATP

Dýchací řetězec a s ním spojený fosforylační systém jsou lokalizovány ve *vnitřní membráně mitochondrií*.

Předpokladem pro vznik ATP je kromě přítomnosti dostatečného množství ADP (adenosindifosfátu) a anorganického fosfátu (P) i dostatečné množství volné energie.

V **dýchacím řetězci** se vodík z redukovaných koenzymů přenáší na kyslík a vzniká voda. Při této *biosyntéze vody* vzniká postupně velké množství energie, která se váže do molekuly ATP v procesu zvaném **aerobní (oxidační) fosforylace**.

Celková rovnice reakce:



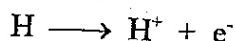
19.1 Dýchací (respirační) řetězec

19.1.1 Enzymy dýchacího řetězce

Součástí dýchacího řetězce jsou oxidoreduktasy, které obsahují koenzymy **NAD⁺** (nikotinamidadenindinukleotid - struktura kap. 14.2), **FMN** (flavinmononukleotid - kap. 14.2), **cytochromy** (kap. 7.1.1) a **koenzym Q** (ubichinon - kap. 6.5.4). Tyto redoxní systémy jsou svým složením i uspořádáním podobné přenašečům elektronů v primárních procesech fotosyntézy (kap. 17.1.3).

19.1.2 Přenos elektronů v dýchacím řetězci

V dýchacím řetězci *se atomy vodíku* z redukovaných koenzymů dehydrogenas *rozkládají* působením enzymů dýchacího řetězce *na protony a elektrony*.

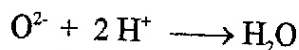


Elektrony jsou systémem přenašečů postupně transportovány na molekulu kyslíku, kterou mění na anion O^{2-} . Protony H^+ jsou transportovány z matrix mitochondrie přes vnitřní membránu do mezimembránového prostoru.

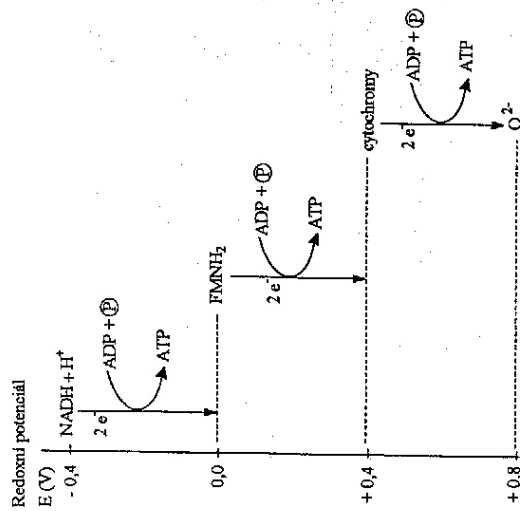
Přenos elektronů na kyslík probíhá *postupně* přes několik redoxních systémů, které jsou v membráně uspořádány podle rostoucí afinity k elektronům, tj. podle rostoucích redox potenciálů (podobně jako přenašeči elektronů u fotosyntézy). *Energie uvolněná* při přenosu elektronů z redox potenciálu $-0,4 \text{ V}$ (NADH) na redox potenciál $+0,8 \text{ V}$ (kyslík) se využívá k přenosu H^+ přes membránu a následné syntéze ATP.

Přečerpávání protonů H^+ přes vnitřní membránu mitochondrie do mezimembránového prostoru zajišťuje mechanismus, který se nazývá oxidoredukční **protonová pumpa**.

Koenzym $\text{NADH} + \text{H}^+$ přináší vodíky z matrix mitochondrie a předává je na FAD a koenzym Q umístěné ve vnitřní membráně mitochondrií. Protony jsou odděleny od elektronů a jsou přenášeny do mezimembránového prostoru. Další přenos elektronů z cytochromu *b* na cytochromy *c* a cytochromy *a* dodá energii pro přenos dalších dvou párů protonů do mezimembránového prostoru. Posledním enzymem je **cytochromoxidasa** (cytochrom α_3), která přenáší elektrony na kyslík za vzniku O^{2-} . Anion kyslíku potom reaguje se dvěma protony a vzniká molekula vody.



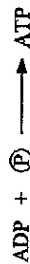
Hromadění vodíkových kationtů na jedné straně membrány vytváří protonový (koncentrační) gradient a vzniká tak vlastně elektrochemický (koncentrační) člunek, který je zdrojem energie. Buňka tuto energii využívá k syntéze ATP z ADP (fosforylace).



Postupné využívání energie obsažené v substrátech

19.2 Vznik ATP

ATP, adenosintrifosfát, (kap. 13.2) vzniká reakcí ADP s anorganickým fosfátem (P_i) v procesu zvaném fosforylace.



Anorganický fosfát je přítomen v buňkách ve formě fosforečnanů.

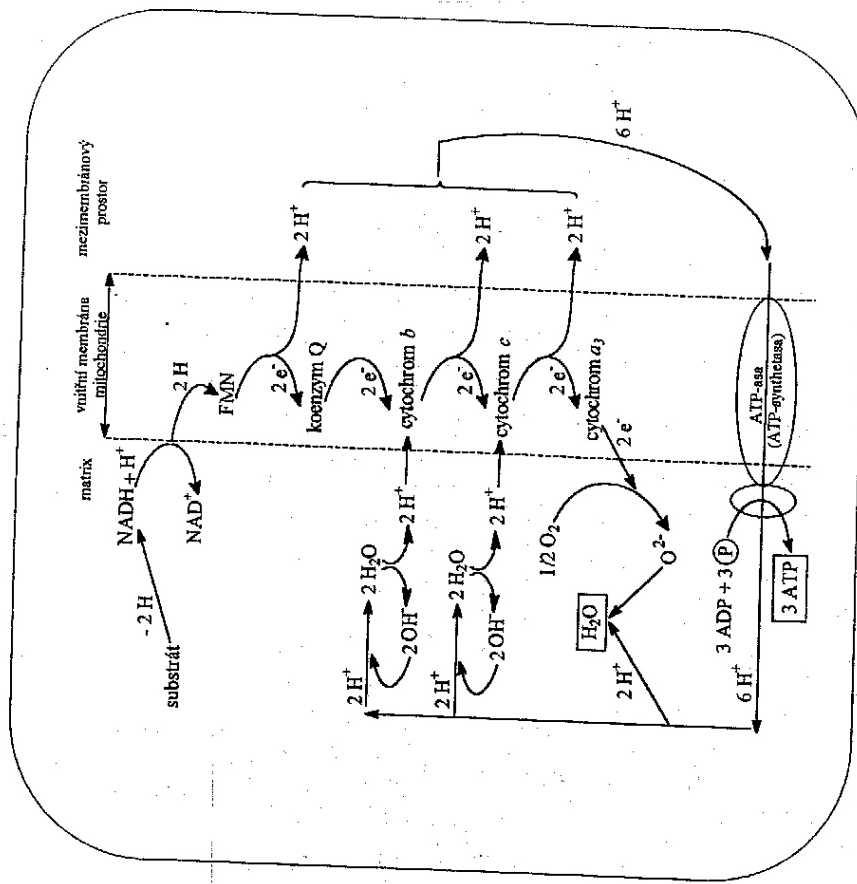
19.2.1 Aerobní fosforylace

Aerobní fosforylace je proces, který probíhá za účasti kyslíku (tj. oxidační nebo oxidační fosforylace). Je to systém oxidačních přeměn v dýchacím řetězci zakončený vazbou anorganického fosfátu na ADP (viz schéma).

Vlastním zdrojem energie pro vznik ATP je protonový gradient vytvořený v dýchacím řetězci. Tímto způsobem jsou spojeny reakce dýchacího řetězce s fosforylací ADP.

Fosforylaci katalyzuje enzym ATPasa (ATP-synthetasa), který je součástí vnitřní mitochondriální membrány. V jeho složité struktuře je kanálek, kterým procházejí protony H⁺ z membránového prostoru zpět do matric mitochondrie. Při tomto průchodu se energie protonového gradientu mění v energii chemickou. Vzniká ATP obsahující makroergickou vazbu. Část oxidační energie se uvolňuje jako teplo.

K syntéze jedné molekuly ATP se spotřebují dva protony H⁺.



Schema dýchacího řetězce pro oxidaci NADH a aerobní fosforylaci

Při oxidaci NADH v dýchacím řetězci vznikají 3 ATP, při oxidaci FADH₂ vznikají 2 ATP.

Biologický význam oxidační fosforylace spočívá v efektivním využívání energie a tvorbě ATP. Aerobní fosforylaci vzniká více než 90 % ATP v organismu.

19.2.2 Substrátová fosforylace

ATP může vznikat také bez přítomnosti kyslíku (za anaerobních podmínek), např. v průběhu glykolýzy (kap. 22.1) nebo citrátového cyklu (kap. 18.3). Při této fosforylaci vzniká makroergická vazba přímo na úrovni substrátu tak, že substrát vytvoří makroergickou vazbu s -SH skupinou některého koenzymu. Do této vazby se váže energie uvolněná dehydrogenací substrátu. Tato energie se potom využije při vzniku ATP z ADP a anorganického fosfátu (P_i).

Uvedený způsob vzniku ATP nezávisí na aerobní fosforylaci (tedy na přítomnosti kyslíku) a označuje se jako substrátová (anaerobní) fosforylace. Ta umožňuje buňce získat energii i za