



محاسبه‌ی انرژی زایی اسیدهای چرب

دکتر پریناز قدم و فاطمه ندایی، دانشگاه الزهرا

چکیده

- چربی‌ها چند درصد از انرژی مورد نیاز بدن شما را تأمین می‌کنند؟

- ارزش انرژی زایی چربی‌ها چقدر است؟

- چگونه می‌توان چربی‌ها را از نظر ارزش انرژی زایی اولویت بندی کرد؟

پاسخ به این سؤال‌ها را می‌توان در اکسایش اسیدهای چرب یافت، اما دنبال کردن اکسایش یک اسید چرب نیازمند بررسی مسیرهای پی در پی و متعددی است که در آن‌ها با افزایش تعداد کربن‌ها کار دشوارتر می‌شود و نیازمند محاسبات جبری با اعداد بزرگ است. در این صورت احتمال اشتباه افزایش می‌یابد. از طرف دیگر این محاسبات نیازمند تسلط کافی بر مسیرواست و فقط افرادی که مطالعات کافی در این زمینه داشته‌اند، می‌توانند آن‌ها را انجام دهند. اما می‌توان رابطه‌ای به دست آورد که با در دست داشتن تعداد اتم‌های کربن یک اسید چرب میزان انرژی، آب و یا CO_2 تولید شده در اکسایش آن‌ها را محاسبه کرد. در این حالت می‌توان به سادگی و بدون نیاز به اطلاعات تخصصی در زمینه اکسایش و مراحل مختلف آن میزان انرژی زایی یک اسید چرب را محاسبه کرد، ارزش چربی‌ها را از نظر انرژی زایی سنجید و آن‌ها را اولویت بندی کرد.

لغات کلیدی: اکسایش بتا، زنجیره‌ی انتقال الکترون، اسید چرب، چرخه‌ی اسید سیتریک

مقدمه

سلول‌ها و موجودات زنده برای زنده ماندن، رشد و تولیدمثل، باید کار انجام دهند. توانایی فراهم کردن انرژی و هدایت آن برای انجام کارهای زیستی، ویژگی اساسی همه‌ی موجودات زنده است. این توانایی می‌بایست در مراحل اولیه‌ی پیدایش زندگی کسب شده باشد. موجودات زنده‌ی امروزی انواع مختلفی از تبدیلات انرژی را انجام می‌دهند.

آنتونی لاوازیه، مشاهده کرد که جانوران به طریقی سوخت‌های شیمیایی را به گرما تبدیل می‌کنند و این فرایند تنفسی برای زندگی ضروری است. وی بیان کرد که: «... به طور کلی تنفس چیزی جز سوختن آهسته‌ی کربن و هیدروژن نیست. این نوع سوختن کاملاً مشابه وقایعی است که در یک لامپ روشنایی یا یک شمع رخ می‌دهد و از این نظر، جانورانی که تنفس می‌کنند، اجسام سوختنی هستند که خود را می‌سوزانند و مصرف می‌کنند...». در قرن حاضر مطالعات بیوشیمیایی بیش تر اساس شیمیایی «مشعل زندگی» را آشکار کرده است. سلول‌ها به طور عمده سوخت خود را از اکسایش لیپیدها، کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌ها تأمین می‌کنند که در این میان لیپیدها اهمیت ویژه‌ای دارند و به طور متوسط ۴۰٪ یا بیش تر انرژی روزانه‌ی افراد در کشورهای صنعتی را تری‌اسیل گلیسرول‌ها

(لیپیدهای خنثی) تأمین می‌کنند. بیش از نصف نیازهای انرژی

بعضی از اندام‌ها، به خصوص جگر، قلب و ماهیچه‌ی اسکلتی در حال استراحت را لیپیدهای خنثی تأمین می‌کنند.

لیپیدهای زیستی گروهی از ترکیبات هستند که از نظر شیمیایی تنوع زیادی دارند. خصوصیت مشترک همه‌ی این ترکیبات، عدم حلالیت آن‌ها در آب است. بعضی از لیپیدها به عنوان اجزای ساختمانی غشاها و بعضی دیگر به عنوان اشکال ذخیره‌ای انرژی عمل می‌کنند. چربی‌ها و روغن‌ها که تقریباً همگی به صورت ذخیره‌ی انرژی در موجودات زنده مورد استفاده قرار می‌گیرند، مشتقاتی از اسیدهای چرب هستند. اسیدهای چرب مشتقات هیدروکربنی‌ای هستند که با همان وضعیت اکسایش پایین، یعنی، به شکل کاهیده (احیا) شده، در سوخت‌های فسیلی، وجود دارند. اکسایش سلولی اسیدهای چرب (به H_2O و CO_2) همانند سوختن سریع و کنترل نشده‌ی سوخت‌های فسیلی در موتورهای احتراق داخلی انرژی زاست. اسیدهای چرب، اسیدهای کربوکسیلی هستند که تعداد کربن‌های موجود در ساختار آن‌ها از ۴ تا ۳۶ متفاوت است. در بعضی از اسیدهای چرب، این زنجیر کاملاً اشباع (فاقد پیوندهای دوگانه) و بدون شاخه است؛ در بعضی اسیدهای چرب دیگر، این زنجیره دارای یک یا چند پیوند دوگانه

است. تعدادی از مولکول‌های اسید چرب، در ساختار خود حلقه‌های ۳ کربنی، گروه‌های هیدروکسیلی یا شاخه‌های متیل دارند. همچنین تعداد اتم‌های کربن در آن‌ها ممکن است فرد و یازوج باشد. اسیدهای چرب طبیعی فاقد انشعاب و خطی هستند و فرمول عمومی آن‌ها R-COOH است. اسیدهای چرب تشکیل دهنده‌ی تری‌اسیل‌گلیسرول‌ها زنجیرهای آلکیل بلند با ساختار شدیداً کاهیده (احیا) شده هستند که انرژی کامل اکسایش آن‌ها (حدود ۳۸Kj/g) بیش از دو برابر کربوهیدرات‌ها یا پروتئین‌های هم‌وزن آن‌هاست. اکسایش اسیدهای چرب به صورت اکسایش α ، اکسایش β و اکسایش γ صورت می‌گیرد. از لحاظ کمی، اکسایش β که در میتوکندری رخ می‌دهد، مهم‌ترین راه اکسایش اسیدهای چرب است.

انرژی‌زایی اسیدهای چرب در ۳ مرحله رخ می‌دهد: در اولین مرحله β -اکسیداسیون رخ می‌دهد که در آن واحدهای دو کربنی به شکل استیل‌کو A به طور متوالی کربوکسیل زنجیر آسیل چرب، به طریقه‌ی اکسیداتیو برداشته می‌شود. برای مثال اسید پالمیتیک با ۱۶ کربن هفت بار از این توالی اکسیداتیو عبور می‌کند و در هر مرحله دو کربن به صورت استیل‌کو A از دست می‌دهد. در پایان این هفت دور، دو کربن آخر اسید پالمیتیک (پالمیتات در PH برابر ۷) به صورت استیل‌کو A باقی خواهد ماند. نتیجه‌ی کلی تبدیل این زنجیر ۱۶ کربنی پالمیتات به هشت گروه دو کربنی استیل است. در مرحله‌ی دوم، گروه‌های استیل‌کو A وارد چرخه‌ی اسید سیتریک (چرخه کربن) می‌شوند و به CO_2 و H_2O اکسید می‌شوند. در دو مرحله‌ی ابتدایی، حاملان احیا شده‌ی الکترونی FADH و FADH_2 که در مرحله‌ی سوم تولید شده‌اند الکترون‌ها را به زنجیره‌ی تنفسی میتوکندریایی می‌دهند و سپس انتقال الکترون‌ها از طریق این زنجیره به اکسیژن، منجر به فسفریلاسیون ADP به ATP می‌شود. این فرایندها همراه با تولید آب نیز هست. بنابراین، انرژی‌رها شده از اکسایش اسیدهای چرب به شکل ATP حفظ می‌شود. در نتیجه محصولات نهایی این مسیر CO_2 و H_2O هستند که CO_2 از طریق تنفس، از شش‌ها دفع می‌شود.

ATP رابط شیمیایی بین کاتابولیسم و آنابولیسم است. این مولکول شکل رایج انرژی در سلول‌های زنده است. تبدیلات انرژی‌زایی ATP به ADP و P_i یا PP_i با تعداد زیادی از واکنش‌ها و فرایندهای انرژی‌گیر همراه است. به طور کلی، این

هیدرولیز ATP نیست، بلکه انتقال یک گروه فسفریل، پیروفسفریل یا آدنیلیل از ATP به یک سوبسترا یا آنزیم است که انرژی تجزیه‌ی ATP را با تغییرات انرژی‌گیر سوبسترا جفت می‌کند. با واکنش‌های انتقال این ۳ گروه، ATP انرژی مورد نیاز برای واکنش‌های آنابولیک، نظیر سنتز مولکول‌های اطلاعاتی و انتقال مولکول‌ها و یون‌ها از عرض غشاهای در برابر شیب‌های غلظتی و شیب‌های پتانسیل الکتریکی تأمین می‌کند. انقباض ماهیچه‌ای یکی از چنین مورد استثناء آن است؛ تغییرات کونفورماسیونی که منجر به انقباض ماهیچه‌ای می‌شوند، مستقیماً توسط هیدرولیز ATP صورت می‌پذیرند.

آب بهترین حلال طبیعی اغلب مواد کانی و عده‌ی زیادی از ترکیبات آلی است. آب برای ایجاد فشار اسمزی مناسب در سلول‌ها لازم است و امکان مبادلات سلول با محیطش را فراهم می‌سازد. مولکول آب به علت ضریب حرارتی بالایی که دارد، قادر به جذب گرمای زیاد است و با ذخیره‌ی حرارتی بالای خود از تغییرات حرارتی شدید در درون سلول‌ها جلوگیری می‌کند. همچنین آب نقش محیط پراکنده‌کننده‌ی ماکرومولکول‌ها در سیستم کلوئیدی پروتوپلاسم را بر عهده دارد. وجود آب از نظر انجام فعالیت‌های متابولیک سلول کاملاً لازم است و تنها در محیط مایع است که واکنش‌های زیستی از جمله فعالیت‌های آنزیمی امکان‌پذیر است.

با توجه به این مطالب به اهمیت اکسایش و فرآورده‌های نهایی آن پی می‌بریم و از آن‌جا که درصد بالایی از این اکسایش را اسیدهای چرب به خود اختصاص می‌دهند، در دست داشتن رابطه‌ای که تعداد محصولات تولیدی را دقیق و سریع در اختیار ما قرار دهد، ضروری است و می‌توان از این راه میزان انرژی‌زایی مواد غذایی را مقایسه و آن‌ها را اولویت بندی کرد.

اکسایش β

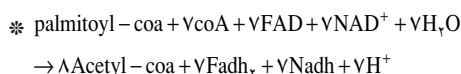
اکسایش اسیدهای چرب بلند زنجیر را به قطعات دو کربنی، به شکل استیل‌کو A که با شکستن پیوند β صورت می‌گیرد، اکسایش β می‌گویند که در میتوکندری رخ می‌دهد. همه‌ی اسیدهای چرب، چه اشباع و چه غیراشباع، چه زوج کربن و چه فرد کربن، پس از ورود به میتوکندری به استیل‌کو A متصل می‌شوند که فرم فعال شده‌ی اسید چرب است. همان‌طور که گفته شد، انرژی‌زایی در سه مرحله رخ می‌دهد که این مراحل را ابتدا برای یک زنجیره آسیل چرب

اشباع شده با تعداد کربن زوج آغاز می کنیم و سپس به آسید چرب اشباع با تعداد کربن فرد می پردازیم .

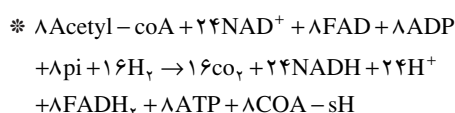
انرژی زایی آسید چرب اشباع شده با تعداد کربن زوج

اسیدهای چرب که قسمت های هیدروکربنی بسیاری از لیپیدها را تشکیل می دهند معمولاً تعداد اتم های کربن آن ها زوج (معمولاً ۱۲ تا ۱۴) است . این جا به عنوان نمونه اکسایش پالمیتیل کو A که یک استیل کو A چرب ۱۶ کربنی است ، بررسی می کنیم .

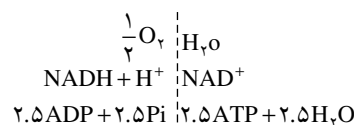
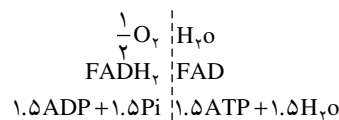
الف) در مرحله ی اکسایش β واحدهای دو کربنی به طور متوالی از انتهای کربوکسیل زنجیر برداشته می شود . پالمیتیل کو A ، ۷ بار از این توالی اکسیداتیو عبور می کند و در نهایت هشت گروه دو کربنی استیل تولید می کند . بنابراین واکنش کلی به صورت زیر است :



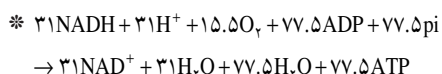
ب) در دومین مرحله گروه های استیل کو A وارد چرخه ی اسید سیتریک می شوند . واکنش کلی برای ۸ استیل کو A تولیدی در مرحله ی قبل به صورت زیر خواهد بود :



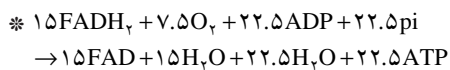
ج) در مرحله ی سوم هر مولکول FADH_2 حاصل یک جفت الکترون به زنجیر انتقال الکترون می دهد و با انتقال هر جفت از این الکترون ها به O_2 حدود ۱/۵ مولکول ATP تولید می شود . همان طور ، هر مولکول NADH حاصل ، یک جفت الکترون خود را وارد زنجیره می کند و انتقال جفت الکترون ها به O_2 منجر به تشکیل حدود ۲/۵ مولکول ATP می شود . فرآیند تولید ATP همراه با تولید آب نیز هست . همچنین انتقال هر جفت الکترون از NADH یا FADH_2 به O_2 ، یک مولکول آب تولید می کند .



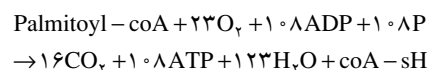
۷ مولکول NADH از اکسایش β و ۲۴ مولکول NADH از مرحله ی دوم (چرخه ی اسیدسیتریک) حاصل شد . بنابراین ۳۱ مولکول NADH وارد زنجیره ی انتقال الکترون می شود .



۷ مولکول FADH_2 از اکسایش β و ۸ مولکول FADH_2 از مرحله ی دوم حاصل شد . بنابراین ۱۵ مولکول FADH_2 وارد زنجیره ی انتقال الکترون می شوند .



واکنش کلی ۴ مرحله ی انرژی زایی پالمیتیل کو A از جمع واکنش های * به دست می آید :



به دست آوردن واکنش فوق وقت گیر است و نیاز به محاسبات متعدد دارد و این امکان اشتباه در به دست آوردن اعداد صحیح واکنش را افزایش می دهد . بنابراین با توجه به مثال بالا و موارد مشابه فرمول زیر برای به دست آوردن واکنش کلی اکسایش β اسیدهای چرب اشباع با تعداد کربن زوج پیشنهاد می شود :

- اگر تعداد مراحل شکسته شدن اسید چرب را در اکسایش β برابر x و تعداد کربن ها را برابر y فرض کنیم آن گاه x بر حسب y برای اسیدهای چرب با تعداد کربن زوج ، به این صورت خواهد بود :

$$x = \frac{y}{2} - 1$$

برای سادگی کار محاسبات را بر حسب x انجام می دهیم و در پایان جایگزین کردن x واکنش کلی را بر حسب y به دست می آوریم :

$$\text{ATP: } 2.5x + 1.5x + 2.5 \times \frac{3y}{2} + \frac{1.5y}{2} + \frac{y}{2}$$

$$\stackrel{(x=\frac{y}{2}-1)}{=} 4x + 5y \rightarrow 7y - 4$$

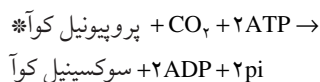
$$\text{H}_2\text{O: } -x + x + 2.5x + x + 1.5x - y + 2.5$$

$$\times \frac{3y}{2} + \frac{3y}{2} + \frac{1.5y}{2} + \frac{y}{2} = 5x + 5.5y \rightarrow 8y - 5 \quad \stackrel{(x=\frac{y}{2}-1)}{}$$

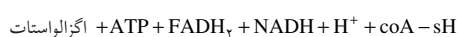
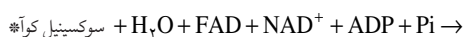
$$\text{CO}_2: y$$

این نوع اسیدهای چرب بیش تر در گیاهان و جانوران دریایی وجود دارند. اسیدهای چرب با تعداد کربن فرد به همان طریق اسیدهای چرب با تعداد کربن زوج، با شروع از انتهای کربوکسیل زنجیر، اکسیده می شوند ولی سوبسترای آخرین دور در مرحله ی اکسایش β ، آسیل کوآ چربی است که پنج اتم کربن دارد. وقتی این سوبسترا اکسید و تجزیه می شود، فرآورده های آن استیل کو A و پروپیونیل کو A خواهند بود. استیل کو A می تواند در چرخه ی اسید سیتریک اکسید شود، ولی پروپیونیل کو A وارد مسیر آنزیمی دیگری می شود.

بنابراین می توان نوشت:

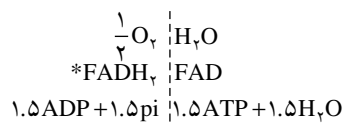
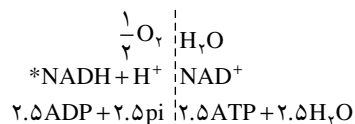


اکنون سوکسینیل کو A وارد چرخه ی اسید سیتریک و تبدیل به اگزالواسات می شود و یک مولکول NADH، یک مولکول FADH_2 ، یک مولکول ATP تولید و یک مولکول H_2O مصرف می کند. واکنش آن به این صورت خواهد بود:

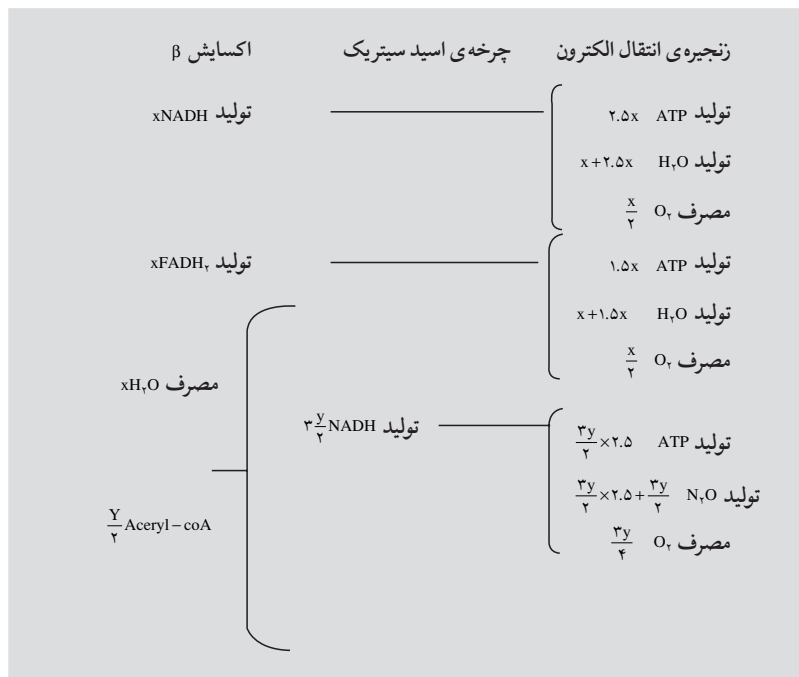


مولکول های NADH و FADH_2 حاصل، وارد زنجیره ی انتقال

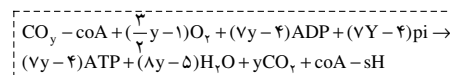
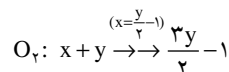
الکترون می شوند:



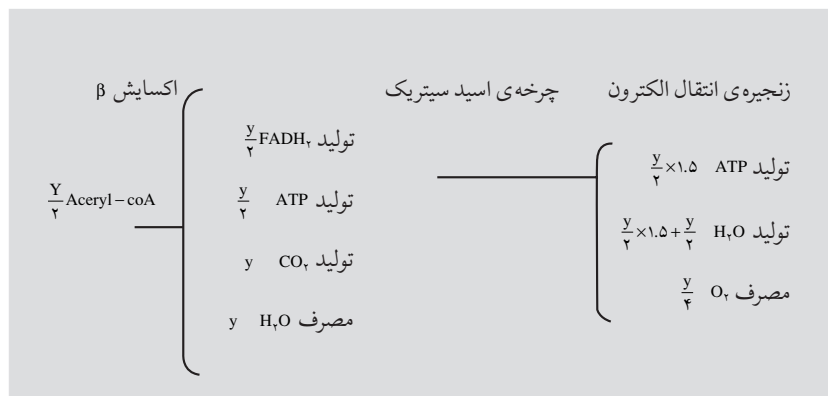
فرآورده های نهایی حاصل از یک پروپیونیل اکنون به بررسی انرژی زایی اسید چرب ۱۷ کربنی



و واکنش کلی خواهد بود:

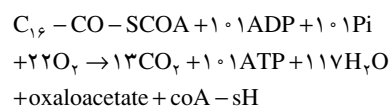


واکنش فوق در مورد همه ی اسیدهای چرب اشباع با تعداد کربن زوج کارایی دارد. انرژی زایی اسید چرب اشباع شده با تعداد کربن فرد:



می پردازیم:
(الف)

واکنش کلی ۴ مرحله‌ی انرژی‌زایی اسید چرب ۱۷ کربنی از جمع واکنش‌های * و واکنش مصرف یک پروپیونیل کو A به دست می‌آید



ملاحظه می‌شود که محاسبات برای اسیدهای چرب با کربن فرد طولانی‌تر و دشوارتر می‌شود. بنابراین با توجه به مثال بالا و موارد مشابه، فرمول زیر برای به دست آوردن واکنش کلی انرژی‌زایی اسیدهای چرب اشباع با تعداد کربن فرد پیشنهاد می‌شود:

- از آن جا که x برابر با تعداد مراحل شکسته شدن آسیل چرب در دو استیل کو A در زوج کربن‌ها ایجاد شود، در این جا یک استیل کو A و یک پروپیونیل کو A تولید می‌شود از مصرف یک aceyl-coA، ۲CO_۲ تولید، ۲O_۲ مصرف، ۱۱H_۲O تولید و ۱۰ATP تولید خواهیم داشت.

از مصرف یک Propionyl-coA، ۱CO_۲ مصرف، ۱O_۲ مصرف، ۵H_۲O تولید و ۳ATP تولید خواهیم داشت.

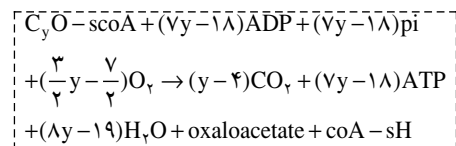
$$\text{ATP: } y(y-1) - 4 + 3 - 10 = 7y - 11$$

$$\text{H}_2\text{O: } 8(y-1) - 5 + 5 - 15 = 8y - 19$$

$$\text{O}_2: \frac{3}{2}(y-1) - 1 + 1 - 2 = \frac{3}{2}y - \frac{7}{2}$$

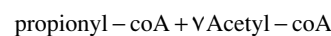
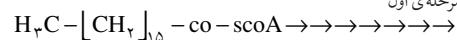
$$\text{CO}_2: (y-1) - 1 - 2 = y - 4$$

و واکنش کلی خواهد بود:

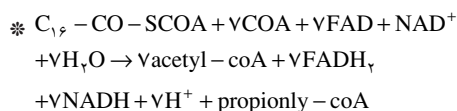


واکنش فوق در مورد همه‌ی اسیدهای چرب اشباع با تعداد کربن فرد کارایی دارد.

هفت مرتبه عبور از مرحله‌ی اول

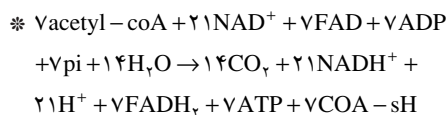


بنابراین واکنش کلی به صورت زیر خواهد بود:



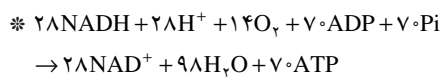
(ب) گروه‌های استیل کو A وارد چرخه‌ی اسیدسیتریک می‌شوند.

واکنش کلی برای ۷ استیل کو A تولیدی در مرحله‌ی قبل به صورت زیر خواهد بود:



(ج) مولکول‌های FADH_۲ و NADH وارد زنجیره‌ی انتقال الکترون می‌شوند.

۷ مولکول NADH از اکسایش β و ۲۱ مولکول NADH از چرخه‌ی اسیدسیتریک حاصل شد. بنابراین ۲۸ مولکول NADH وارد زنجیره‌ی انتقال الکترون می‌شود که با توجه به توضیحات قبلی در مورد زنجیره، واکنش کلی آن به صورت زیر خواهد بود



۷ مولکول FADH_۲ از اکسایش β و ۷ مولکول FADH_۲ از چرخه‌ی اسیدسیتریک حاصل شد. بنابراین ۱۴ مولکول FADH_۲ وارد زنجیره‌ی انتقال الکترون می‌شود که واکنش کلی آن به صورت زیر خواهد بود:

