



2 Bioenergetik und Nahrungs-energie

- | | | | |
|-----|--|-----|--|
| 2.1 | Prinzip der oxidativen Energie- gewinnung | 2.5 | Energiebilanz und Fastenstoffwechsel |
| 2.2 | ATP als universeller Energie-Carrier der Zelle | 2.6 | Richtwerte für die Energiezufuhr |
| 2.3 | Energiegehalt der Nahrung | 2.7 | Energiezufuhr in der Bevölkerung und Energiedichte |
| 2.4 | Der Energieumsatz und seine Komponenten | | |

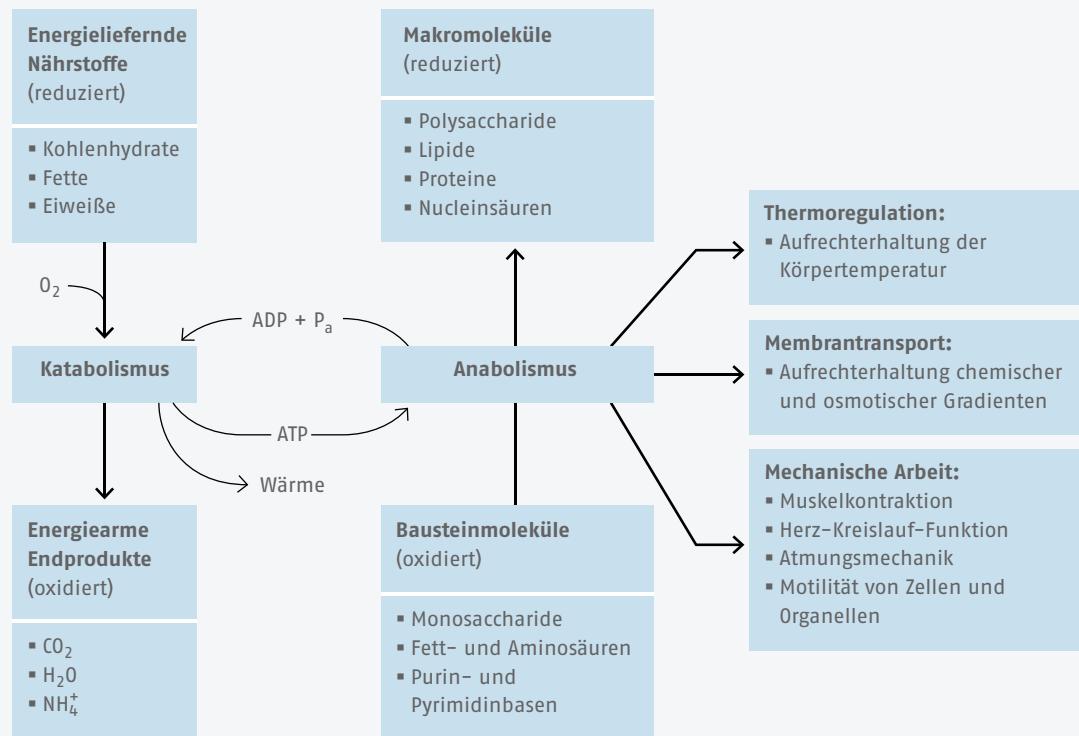


Abb. 2.1 Prinzip der energetischen Kopplung. Der Abbau der energieliefernden Nährstoffe ist mit der Biosynthese von Funktionsmolekülen oder mit anderen energieabhängigen Prozessen (Thermoregulation, mechanische Arbeit, Membrantransport) verknüpft. Als Bindeglied zwischen Katabolismus und Anabolismus fungiert die universelle Energieform ATP. ATP: Adenosintriphosphat; ADP: Adenosindiphosphat; P_a : anorganischer Phosphatrest. Modifiziert nach Kleber u. Schlee 1991

Die Aufrechterhaltung der Körperfunktion ist mit einem ständigen Energieverbrauch verbunden. Im Gegensatz zu den autotrophen, photosynthetisch aktiven Organismen ist der Mensch nicht in der Lage, seinen Energiebedarf über **physikalische Energie** in Form von Sonnenstrahlung zu decken. Als heterotropes Lebewesen muss er vielmehr mit Lebensmitteln vorgeformte organische Energieträger aufnehmen und in andere vom Organismus nutzbare Energieformen umwandeln (**Energiewechsel** oder **Energietransformation**). Die hierbei gebildete **chemische Energie** wird in Form von energiereichen Phosphatverbindungen, von denen Adenosintriphosphat (ATP) das wichtigste ist, kurzfristig gespeichert und als „universelle Energiewährung“ aller energieverbrauchenden Prozesse genutzt (► Kap. 2.2).

Die Energietransformation erfolgt nach dem Prinzip der **energetischen Kopplung** von exergonen und endergonen Stoffwechselprozessen. Hierbei ist der energieliefernde Abbau von Nährsubstraten (**Katabolismus**) mit der Synthese von Funktionsmolekülen (**Anabolismus**) oder mit anderen energieabhängigen Prozessen (z. B. Membrantransport oder Zellteilung) verknüpft. Als

Bindeglied zwischen beiden Prozessen dient häufig ATP, das als universeller Energiedonor eine dominierende Stellung im Energiewechsel besitzt (Abb. 2.1). Die Gesetzmäßigkeiten der Energieumwandlung in der belebten Natur sind Gegenstand der **Bioenergetik**.

2.1 Prinzip der oxidativen Energiegewinnung

Der wichtigste Mechanismus der Energiegewinnung – genauer: der Bildung von ATP – beruht auf der schrittweisen Oxidation der Makronährstoffe (Kohlenhydrate, vorwiegend in Form von Polysacchariden; Fette; Proteine). Auch Alkohol (Ethanol) kann vom Körper energetisch verwertet werden. Endprodukte sind Kohlendioxid, Wasser sowie unvollständig oxidierte Metaboliten (v. a. Ammoniak bzw. Harnstoff). Dieser als **biologische Oxidation** bezeichnete Vorgang verläuft, stark vereinfacht, in drei Phasen ab (Abb. 2.2).

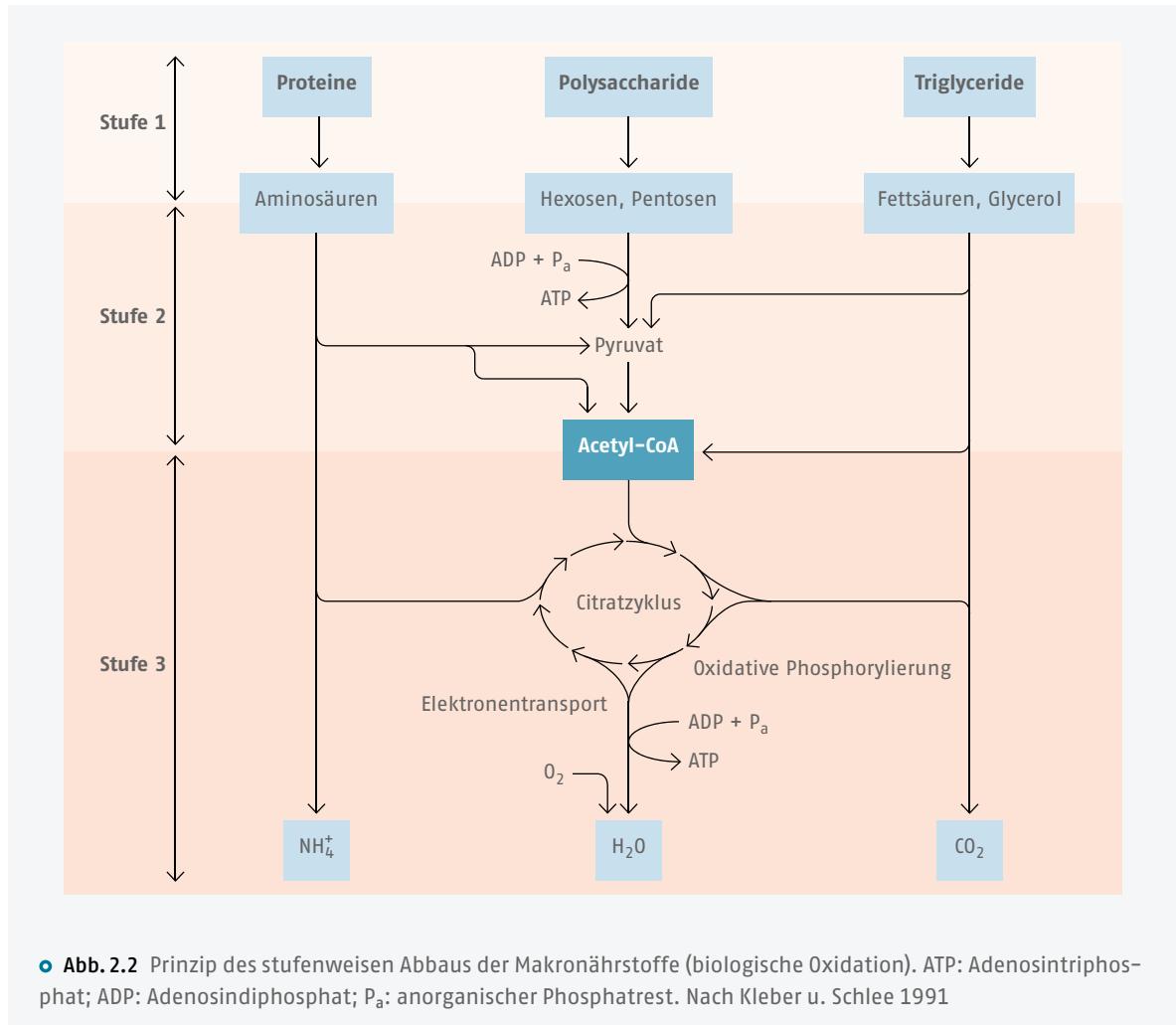


Abb. 2.2 Prinzip des stufenweisen Abbaus der Makronährstoffe (biologische Oxidation). ATP: Adenosintriphosphat; ADP: Adenosindiphosphat; P_a : anorganischer Phosphatrest. Nach Kleber u. Schlee 1991

Phase 1. Enzymatische Hydrolyse der höhermolekularen Nährstoffe (Triglyceride, ▶ Kap. 5.1.2; Polysaccharide wie Stärke und Glykogen, ▶ Kap. 3.1.4; Proteine, ▶ Kap. 6.1.2) in ihre monomeren Bausteine: Wichtige Monomere sind die Hexose Glucose, Fettsäuren, Glycerol und die Aminosäuren.

Phase 2. Abspaltung der Aminogruppe aus den Aminosäuren unter Bildung von α -Ketosäuren und Abbau der Monomere zum C2-Körper Acetyl-CoA („aktivierte Essigsäure“)

Phase 3. Dehydrierender Endabbau der Acetylgruppe und der α -Ketosäuren im Citratzyklus unter Bildung von CO_2 und Reduktionsäquivalenten ($NADH + H^+$, abgekürzt: $NADH_2$, sowie auch $FADH_2$). Die Reduktionsäquivalente gelangen dann zum Enzymkomplex der **Atmungskette**, wo sie ihre Elektronen (e^-) und Protonen (H^+) unter Bildung von ATP auf Sauerstoff übertragen und Wasser bilden (Abb. 2.3).

Die Atmungskette ist ein in der inneren Mitochondrienmembran lokalisierte Multienzymkomplex und besteht aus vier Redoxsystemen (Abb. 2.3):

- **Komplex I:** NADH-Dehydrogenase – ein aus 43 Proteinuntereinheiten bestehender Komplex, der neben dem Cofaktor Flavin-Mononucleotid (FMN) fünf bis sechs Eisen-Schwefel-Cluster enthält (Molekulargewicht: 900 kDa).
- **Komplex II:** Succinat-Dehydrogenase – ein aus vier bis sechs Proteinuntereinheiten aufgebauter Protein-Komplex. Als Cofaktoren sind FAD, drei Eisen-Schwefel-Cluster, zwei Moleküle Ubichinon und ein Molekül Häm enthalten (Molekulargewicht: 125 kDa).
- **Komplex III:** Ubichinol-Cytochrom-c-Reduktase – ein Proteinkomplex, der sich aus 11 Proteinuntereinheiten, zwei Eisen-Schwefel-Clustern und je zwei Molekülen Häm b und Häm c₁ zusammensetzt (Molekulargewicht: 240 kDa).
- **Komplex IV:** Cytochrom-c-Oxidase – ein aus 8 bis 13 Proteinuntereinheiten aufgebauter Komplex, der

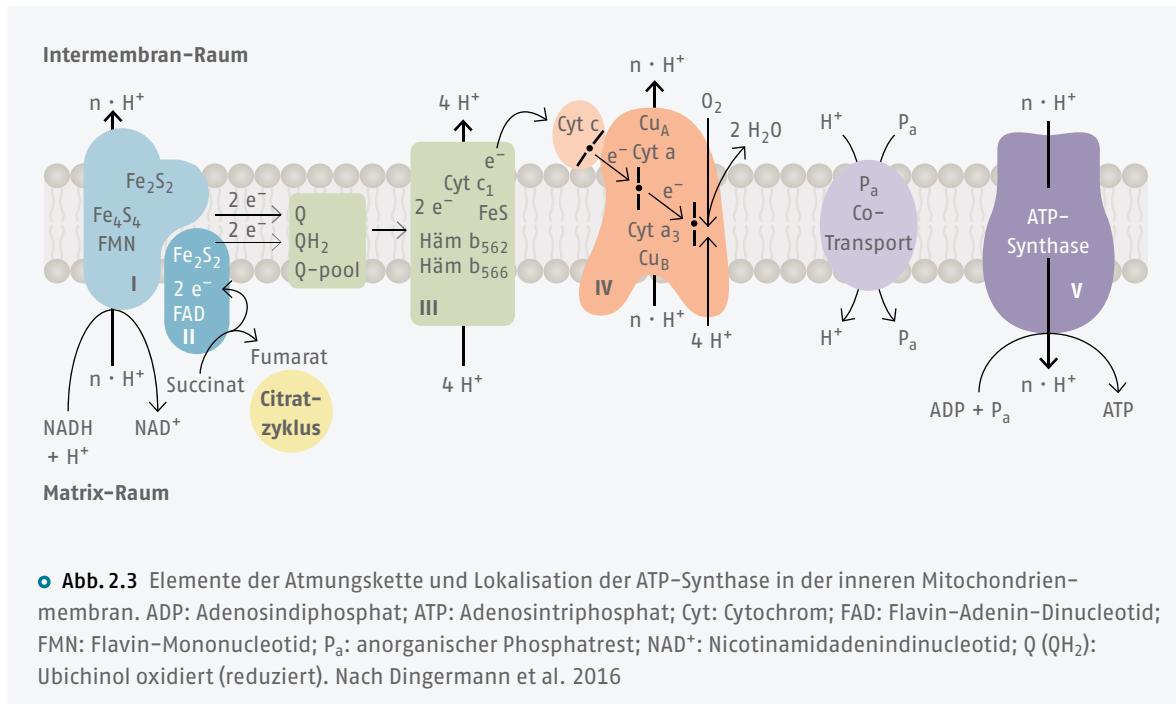


Abb. 2.3 Elemente der Atmungskette und Lokalisation der ATP-Synthase in der inneren Mitochondrienmembran. ADP: Adenosindiphosphat; ATP: Adenosintriphosphat; Cyt: Cytochrom; FAD: Flavin-Adenin-Dinucleotid; FMN: Flavin-Mononucleotid; P_a: anorganischer Phosphatrest; NAD⁺: Nicotinamidadenindinucleotid; Q (QH₂): Ubichinol oxidiert (reduziert). Nach Dingermann et al. 2016

drei Kupferatome und je ein Molekül Häm a und Häm a₃ enthält (Molekulargewicht: 200 kDa).

Topologisch sind die Komponenten der Atmungskette nach steigendem Redoxpotenzial angeordnet und stehen mittels der frei beweglichen Elektronenüberträger Ubichinon und Cytochrom c in Kontakt. Die Übertragung der Elektronen vom Protonendonator NADH₂ auf molekularen Sauerstoff erfolgt schrittweise entlang dieses Redoxgefälles und stellt eine stark exergon verlaufende Reaktion dar („kontrollierte Knallgasreaktion“ nach dem „Wasserfallprinzip“; Abb. 2.4). Im Gegensatz zur Knallgasreaktion kommt es hierbei zu einer stufenweisen Freisetzung der Energie.

Phase 4. Die beim Elektronentransport entlang der Komplexe der Atmungskette freiwerdende Energie wird zur Ausbildung eines **Protonengradienten** über die innere Mitochondrienmembran genutzt. Zu diesem Zweck werden Protonen aus der mitochondrialen Matrix in den Intermembranraum gepumpt. Verantwortlich hierfür sind die Komplexe I, III und IV, die als Protonenkanäle fungieren (Abb. 2.3).

Energiekonservierung. Für die eigentliche Energiekonservierung ist die protonentransportierende **ATP-Synthase** (H⁺-ATPase) verantwortlich (Komplex V). Sie erlaubt den Rückfluss der Protonen aus dem Intermembranraum in den Matrixraum des Mitochondriums und koppelt diesen an die Synthese von ATP (**oxidative Phosphorylierung**).

Merke

- Die Umwandlung der Nährsubstrate in eine vom Organismus nutzbare Energieform wird als Energieumwandlung (Energiewechsel) bezeichnet. Die hierbei gebildete chemische Energie wird in Form von Adenosintriphosphat (ATP) kurzfristig gespeichert und als „universelle Energiewährung“ aller energieverbrauchenden Prozesse genutzt.
- Der Mechanismus der oxidativen Energiegewinnung beruht auf dem schrittweisen Abbau der Nährstoffe:
 - Hydrolytische Spaltung der höhermolekularen Nährsubstrate in ihre Monomere,
 - Abbau der Monomere zu Acetyl-CoA (C₂-Körper) und α -Ketosäuren,
 - Dehydrierender Endabbau der Substrate unter Bildung von CO₂ und NADH + H⁺,
 - Transport von NADH + H⁺ zur Atmungskette und Bildung von Wasser („kontrollierte Knallgasreaktion“) unter Nutzung der freiwerdenden Energie zur Ausbildung eines Protonengradienten an der inneren Mitochondrienmembran.
- Die eigentliche Energiekonservierung erfolgt durch die ATP-Synthase: Kopplung des Protonenrückflusses an die Synthese von ATP.

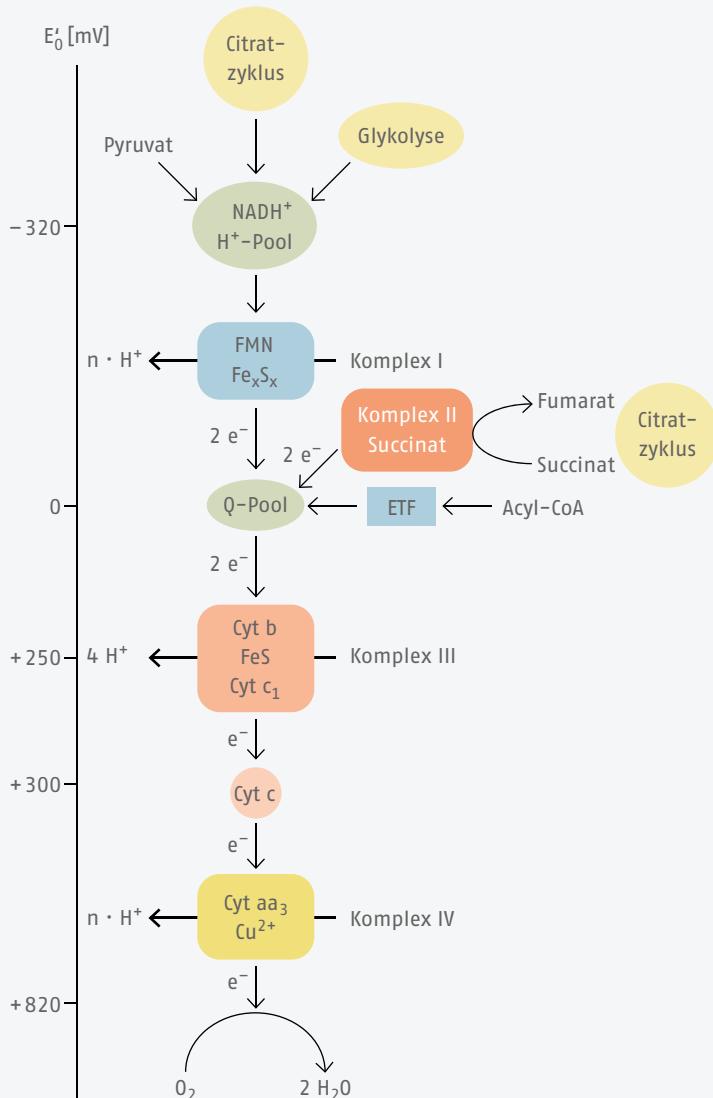


Abb. 2.4 Anordnung der Komponenten der Atmungskette entlang eines Redoxgefäßes. Dargestellt sind das Standard-Redoxpotenzial unter physiologischen Bedingungen ($E'0$) der Atmungskettenkomplexe I–IV und die wichtigsten Quellen für Reduktionsäquivalente in Form von $NADH_2$ aus Glykolyse und Citratzyklus sowie das elektronenübertragende Flavoprotein (ETF). Nach Dingermann et al. 2016

2.2 ATP als universeller Energie-Carrier der Zelle

ATP ist die wichtigste **energiereiche Verbindung** der Zelle. Sie besteht aus drei Phosphatresten, die mit der 5'-OH-Gruppe des Nucleotids Adenosin verknüpft sind. ATP liegt meist in Form eines **Magnesium-ATP-Komplexes** vor, wobei ein Mg²⁺-Ion koordinativ an die α - und β -Phosphatreste eines ATP⁴⁻-Moleküls gebunden ist (Abb. 2.5). Bei einigen Reaktionen finden auch

andere energiereiche Phosphate wie Guanosintriphosphat (GTP) und Uridintriphosphat (UTP) Verwendung.

2.2.1 ATP und das Adenylsäuresystem

Aus ATP können durch Abspaltung von anorganischen (engl. *inorganic*) Phosphatgruppen (P_i; Syn.: P_o) **Adenosindiphosphat** (ADP) und **Adenosinmonophosphat** (AMP) entstehen. Die hiermit verbundene Hydrolyse der Phosphoanhydridbindungen im ATP-Molekül verläuft stark exergon. Unter physiologischen Bedingun-