

دور العضلة الهيكلية المخططة في تحويل الطاقة

تمهيد:

يمكن كل من التنفس والتخمر من هدم المواد العضوية المستهلكة، وتحرير الطاقة الكامنة فيها، لتصبح على شكل ATP، قابل للاستعمال في مختلف الظواهر المستهلكة للطاقة، كالتفاعلات الكيميائية، مواجهة تغيرات درجة الحرارة، أو القيام بحركة. يعتبر التقلص العضلي اذن من الظواهر المستهلكة للطاقة.

- ✗ ما مصدر الطاقة اللازمة للنشاط العضلي؟
- ✗ ما هي البنيات المسؤولة عن التقلص العضلي؟
- ✗ كيف يتم التقلص العضلي؟
- ✗ كيف تستعمل الخلايا العضلية الكليكون كمصدر للطاقة؟

1 - الدراسة التجريبية للتقلص العضلي.

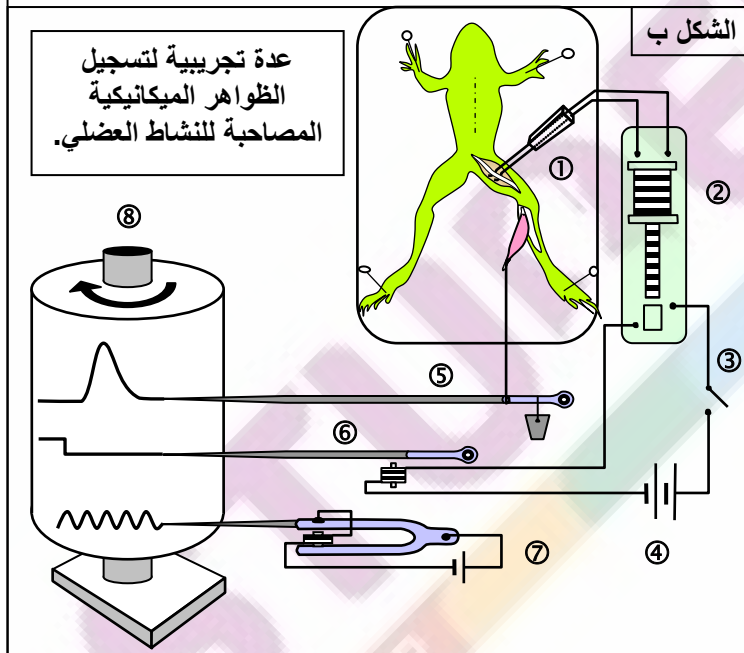
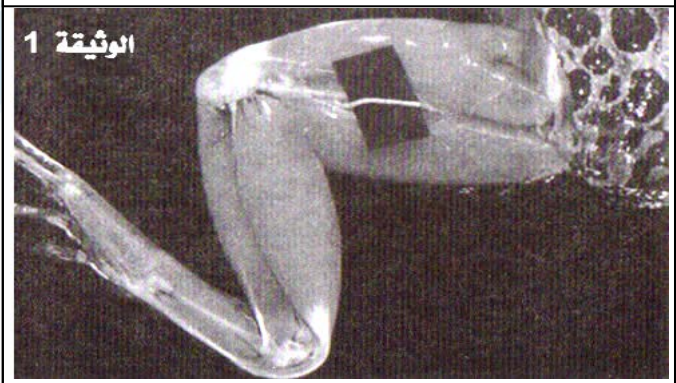
① تسجيل التقلص العضلي عند الضفدعة: أنظر التركيب التجريبي: الوثيقة 1.

الوثيقة 1: تسجيل التقلص العضلي للطرف الخلفي لضفدعة.

لدراسة التقلص العضلي، يتم أخذ ضفدعة، فيخرب دماغها ونخاعها الشوكي، لإزالة كل ردود الفعل الإرادية واللاإرادية. بعد تثبيتها على لوحة خشبية، نشرح الطرف الخلفي لإبراز العصب الوركي (الشكل أ)، نقطع وتر العقب لعضلة بطن الساق، ونوصله بجهاز تسجيل التقلص العضلي (الشكل ب). نهيج العضلة إما مباشرة، بوضع الالكترودين المهيجين على سطحها، أو بصفة غير مباشرة، بوضع الالكترودين على العصب الوركي.

تهيج العضلة بواسطة مهيجات اصطناعية، تكون إما ميكانيكية، حرارية، كيميائية، أو كهربائية. استخراج الشروط التجريبية لتسجيل التقلص العضلي.

الشكل أ: تحضير عضلة بطن ساق ضفدعة



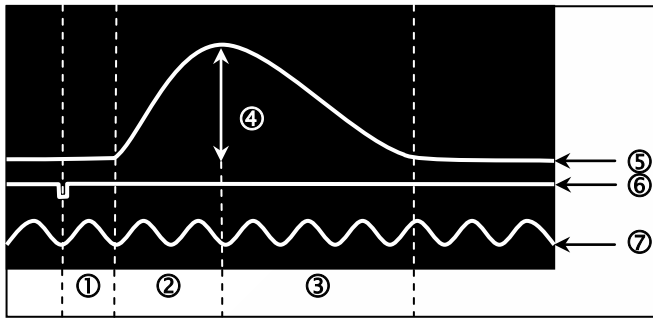
- ① = مساري التهيج، ② = مهيج، ③ = قاطع التيار الكهربائي، ④ = مصدر التيار الكهربائي،
- ⑤ = قلم مسجل، ⑥ = مسجل إشارة التنبيه، ⑦ = شوكة رنانة لتسجيل إشارة الزمن.
- ⑧ = أسطوانة مسجلة

لتسجيل التقلص العضلي:

- ✓ نستعمل الراسمة العضلية myographe، التي تعطينا تخطيطات عضلية myogramme.
- ✓ يجب أن تكون الضفدعة المستعملة مخربة الدماغ والنخاع الشوكي لحذف كل نشاط إرادي أو انعكاسي.
- ✓ التهيج يكون إما مباشرا على مستوى عضلة بطن الساق، أو عن طريق عصبها الوركي.
- ✓ يجب ضبط شدة التهيج أو التنبيه، المدة، وتردد التهيج وكذلك سرعة دوران الأسطوانة.

② - استجابة العضلة للتهيج الكهربائي:

a - استجابة العضلة لاهاجة منفردة: أنظر الوثيقة 2.



الوثيقة 2: استجابة العضلة للتهيج وحيد.

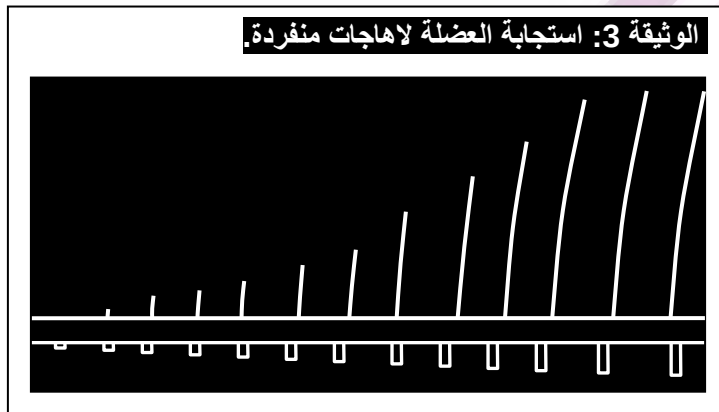
تعطي الوثيقة أمامه تسجيلاً لرعدة عضلية معزولة ناتجة عن تسليط اهاجة كهربائية واحدة فعالة على العضلة. حلل هذا التسجيل مع تحديد مختلف عناصره.
① = مرحلة الكمون = ② = مرحلة التقلص = ③ = مرحلة الارتخاء
④ = وسع = ⑤ = مخطط عضلي = ⑥ = إشارة التهيج
⑦ = إشارة التنبيه.

عند تسليط اهاجة فعالة، تستجيب العضلة للاهاجة، فنقول أنها هيوجة، (Excitable) ولها خاصية الاهتياجية. كما تستجيب بالتقلص، فنقول أنها قلوصة، وتسمى هذه الخاصية بالقلوصية. عند تطبيق اهاجة منفردة، نحصل على تقلص قصير الأمد، معزول، وبسيط، نتكلم عن رعدة عضلية (Secousse musculaire). والتي يمكن تقسيمها إلى ثلاث مراحل:

- فترة الكمون: هي الفترة الزمنية الفاصلة بين لحظة الاهاجة وبداية الاستجابة.
- مرحلة التقلص: يرتفع خلالها توتر العضلة.
- مرحلة الارتخاء: خلالها تأخذ العضلة أبعادها الأولية.

ملحوظات:

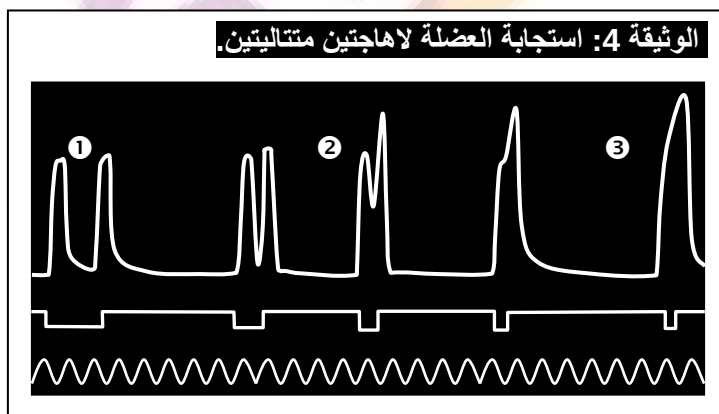
- ★ يتغير شكل التخطيط العضلي حسب سرعة الأسطوانة المسجلة.
- ★ أنظر الوثيقة 3:



الوثيقة 3: استجابة العضلة لاهاجات منفردة.

عندما نخضع العضلة لاهاجات متباعدة، ذات شدة متصاعدة، لا تظهر الاستجابة إلا عندما تكون شدة التهيج تساوي أو أكبر من قيمة معينة، تسمى عتبة الاهاجة (Seuil d'excitation)، أو الريبواز.

b - استجابة العضلة لاهاجتين متتاليتين: أنظر الوثيقة 4



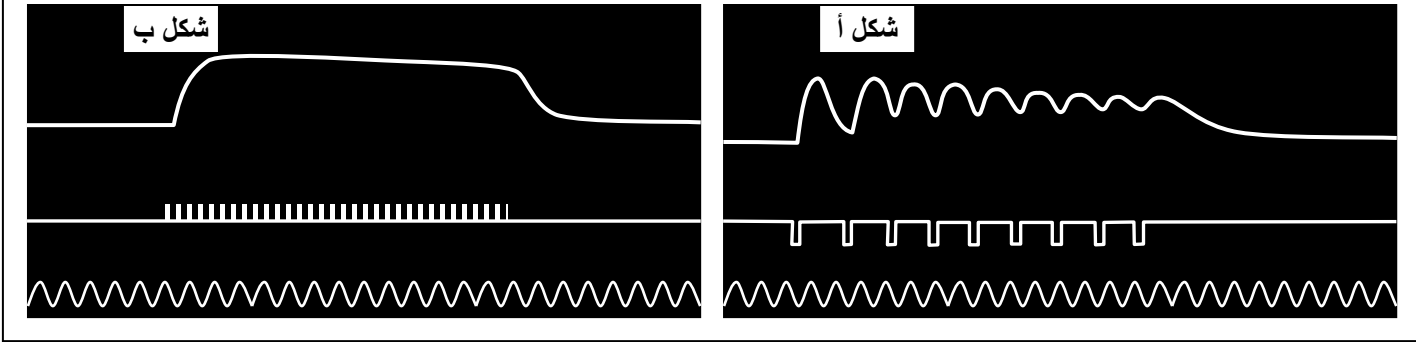
الوثيقة 4: استجابة العضلة لاهاجتين متتاليتين.

تختلف الاستجابة في هذه الحالة حسب اللحظة التي تسلط فيها الاهاجة الثانية، وهكذا نميز ثلاث حالات:

- ① إذا وقع التهيج الثاني بعد انتهاء الرعدة الأولى، تكون الرعستان متماثلتين ومستقلتين.
- ② إذا وقع التهيج الثاني خلال مرحلة ارتخاء الاستجابة الأولى، يكون وسع الاستجابة الثانية أكبر من وسع الاستجابة الأولى، كما يبقى المنحنيان منفصلان. نتكلم عن الالتحام غير التام.

③ إذا وقع التهيج الثاني خلال مرحلة تقلص الاستجابة الأولى، يلاحظ تراكم المنحنيين. نتكلم عن الالتحام التام، يكون فيه وسع التوتر الاجمالي أكبر من وسع التوتر خلال رعدة معزولة.

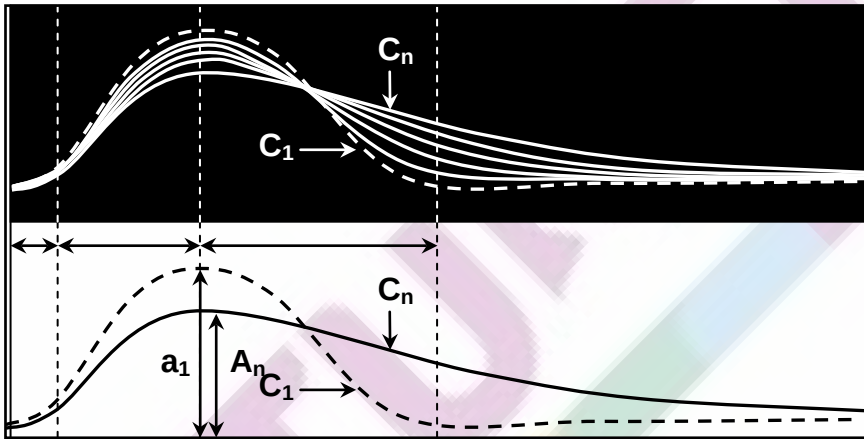
الوثيقة 5: استجابة العضلة لاهاجات متتالية.



عند تطبيق سلسلة من الاهاجات المتتالية، نلاحظ حالتين:

الشكل أ: عندما يكون تردد التهيجات ضعيف، نحصل على تسجيل مكون من ذبذبات متتالية، نسمي هذا التقلص الكزاز الناقص (Tétanos imparfait)، والذي يفسر بالتحام غير تام للرعشات العضلية، لأن كل تهيج يحدث خلال فترة الارتخاء للاستجابة السابقة.

الشكل ب: عندما يكون تردد التهيجات قوي، نحصل على تسجيل منبسط مستقيم، نسمي هذا التقلص الكزاز التام (Tétanos parfait)، والذي يفسر بالتحام تام للرعشات العضلية، لأن كل تهيج يأتي في فترة التقلص للاستجابة السابقة.

ملاحظة: استجابة العضلة المتعبة.

نخضع العضلة لسلسلة اهاجات، فنسجل التخطيط العضلي الممثل على الشكل أ من الوثيقة أمامه. أما الشكل ب من نفس الوثيقة فيمثل رسماً للرعشة الأولى C_1 ، والرعشة الأخيرة C_n .

حدد من خلال الشكلين فيم يتمثل العياء العضلي؟

عندما تصبح العضلة متعبة، بعد خضوعها لعدة اهاجات، فإن وسع الاستجابة يصبح ضعيفا، كما أن مدة الارتخاء تصبح طويلة.

II - الظواهر التي تصاحب التقلص العضلي.

التقلص العضلي ظاهرة ميكانيكية ترافقها ظواهر حرارية، طاقة و كيميائية.

① الظواهر الحرارية المرافقة للتقلص العضلي:

عند القيام بمجهود عضلي، ترتفع درجة حرارة الجسم الداخلية، ويقاوم هذا الارتفاع بزيادة طرح الحرارة. هذا الطرح يختلف حسب شدة الجهد.

أ - التركيب التجريبي: أنظر الوثيقة 6، الشكل أ.

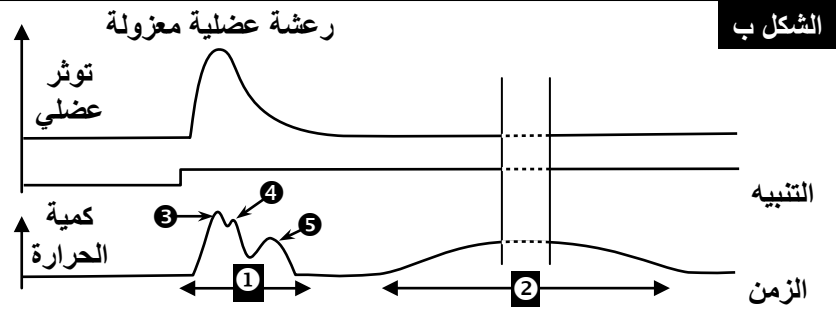
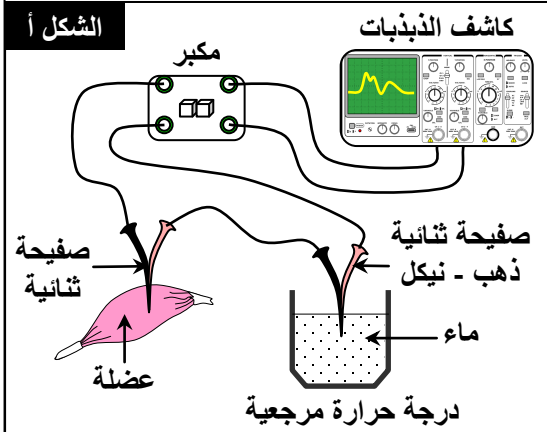
ب - النتائج التجريبية: أنظر الوثيقة 6، الشكل ب.

الوثيقة 6: الظواهر الحرارية المرافقة للتقلص العضلي.

نستعمل في هذه الدراسة تقنية العمود الحراري Thermopile (شكل أ)، إذ يتكون العمود الحراري من إبرتين كهروحراريتين، تتكون كل إبرة من معدنين مختلفين (نحاس و نيكل أو ذهب و نيكل). تغرز إحدى الإبرتين في العضلة ويحافظ على الأخرى في درجة حرارة ثابتة (إبرة مرجعية). إن اختلاف الحرارة بين الإبرتين، يولد فرق جهد كهربائي تتناسب شدته مع درجة حرارة العضلة المتقلصة.

يبين الشكل ب التسجيل المحصل عليه.

استخرج أنواع الحرارة المحررة من طرف العضلة في حالة نشاط.



ج - تحليل واستنتاج:

- خلال التقلص العضلي تنتج الحرارة، ويتوزع إنتاجها على مرحلتين أساسيتين:
- الحرارة الأولية: هي الحرارة الابتدائية، وتحرر في جزأين: جزء خلال التقلص (حرارة التقلص)، وجزء خلال الارتخاء (حرارة الارتخاء)، وتدوم بضع أجزاء من الثانية.
- الحرارة المؤخرة: أو المتأخرة، وتحرر بعد التقلص العضلي، وتدوم من دقيقة إلى دقيقتين.

② الظواهر الكيميائية والطاقة:

أ - ملاحظات:

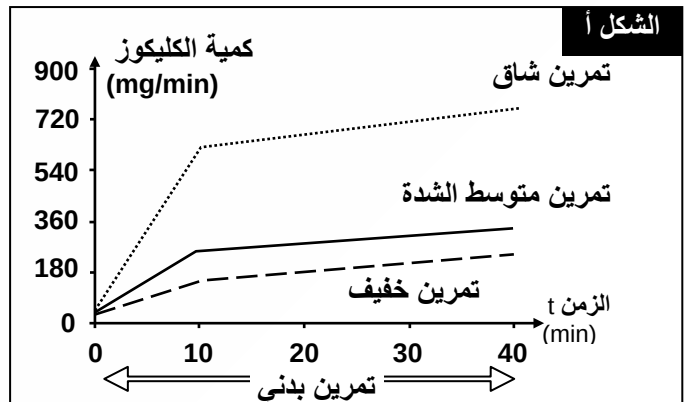
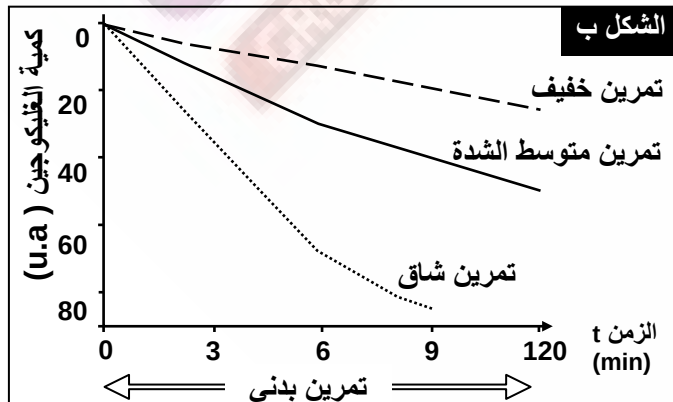
تبين الملاحظة المجهرية للنسيج العضلي، أنه غني بالشعيرات الدموية. يبرر التعرق الشديد للنسيج العضلي، بكون النشاط العضلي يرفع من حاجيات العضلة من القيت والأوكسجين، والتي تصل إلى العضلة عن طريق الدم.

ب - نتائج تجريبية: أنظر الوثيقة 7 والوثيقة 8.

الوثيقة 7: الظواهر الطاقية المصاحبة للتقلص العضلي.

تقاس داخل قاعات مجهزة بمعدات خاصة، التغيرات التي تطرأ على مجموعة من الثوابت في مستوى العضلات، وذلك بتحليل عينات عضلية تؤخذ من رياضيين أثناء قيامهم بتمارين مختلفة. نتائج هذا القياس ممثلة على الشكلين أ وب.

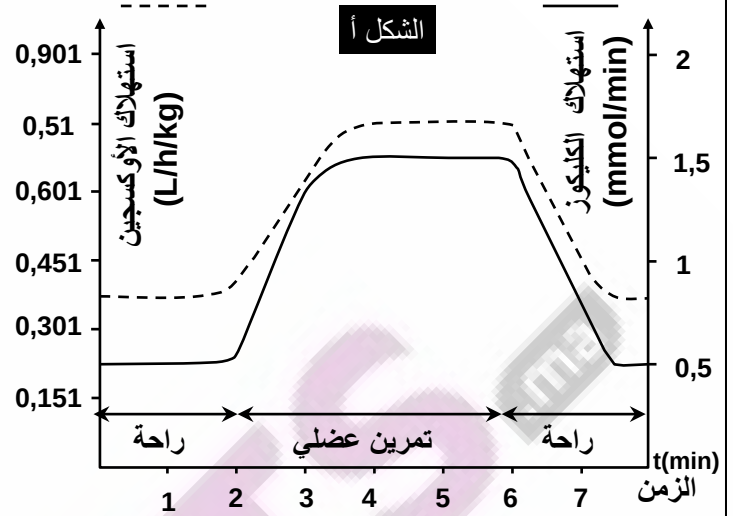
الشكل أ: قياس كمية الكليوكوز المستعملة من طرف عضلات الطرفين السفليين عند شخص خلال مجهود عضلي متزايد الشدة. **الشكل ب:** قياس كمية الغليكوجين بعضلات الطرفين السفليين عند شخص خلال مجهود عضلي متزايد الشدة. حل الرسوم البيانية، واستنتج متطلبات العمل العضلي.



الوثيقة 8: تغيرات بعض المكونات الكيميائية للعضلة قبل وبعد التقلص العضلي.

يعطي الشكل أ من الوثيقة تطور استهلاك ثنائي الأوكسجين والكليكوز. والشكل ب، تغيرات بعض المكونات الكيميائية للعضلة، خلال الراحة وخلال المجهود العضلي. حلل واستنتج.

خلال ساعة بالنسبة ل 1kg من العضلة		الشكل ب
في حالة نشاط	في حالة راحة	
56.325	12.220	حجم الدم الذي يعبر العضلة ب (l)
5.207	0.307	حجم O_2 المستهلك ب (l)
5.950	0.220	حجم CO_2 المطروح ب (l)
8.432	2.042	كمية الكليكوز المستهلكة ب (g)
0	0	البروتينات المستهلكة ب (g)
0	0	الدهون المستهلكة ب (g)



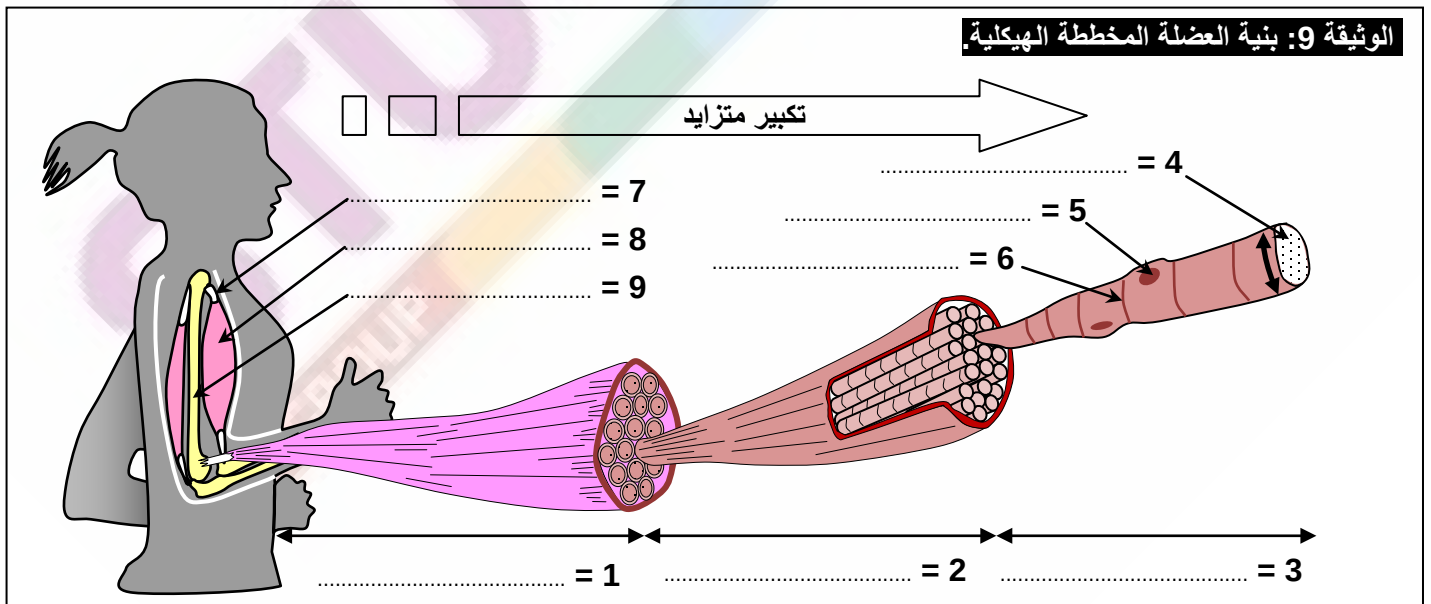
ج - تحليل واستنتاج:

نلاحظ خلال المجهود العضلي، ارتفاع استهلاك الكليكوز، ولاحظ في نفس الوقت، انخفاض مدخرات العضلة من الغليكوجين. نلاحظ كذلك عند المجهود العضلي، ارتفاع استهلاك الأوكسجين، مع طرح المزيد من ثاني أكسيد الكربون. انطلاقاً من هذه المعطيات، نستنتج أن الطاقة اللازمة للنشاط العضلي، تأتي من تفاعل أكسدة الكليكوز، الناتج عن حلمأة الغليكوجين.

III - بنية وفوق بنية النسيج العضلي.

① بنية العضلة الهيكلية المخططة:

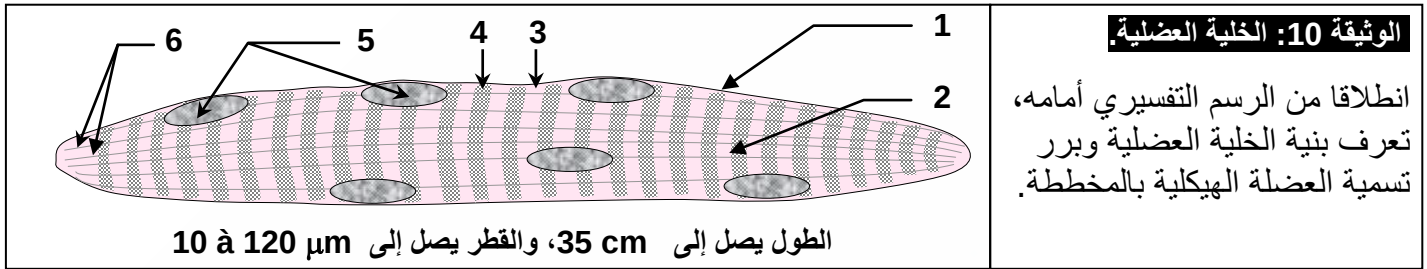
أ - ملاحظات بالعين المجردة: أنظر الوثيقة 9.



تكون العضلات مثبتة على العظام، وتظهر جزأين: جزء أحمر مرن، يسمى بطن العضلة، وهو أحمر بوجود بروتين خاص يسمى الخضاب العضلي (Myoglobine)، وجزء أبيض لؤلئي (nacré)، يوجد في نهايتي العضلة، ويسمى وتر عضلي (Tendon).

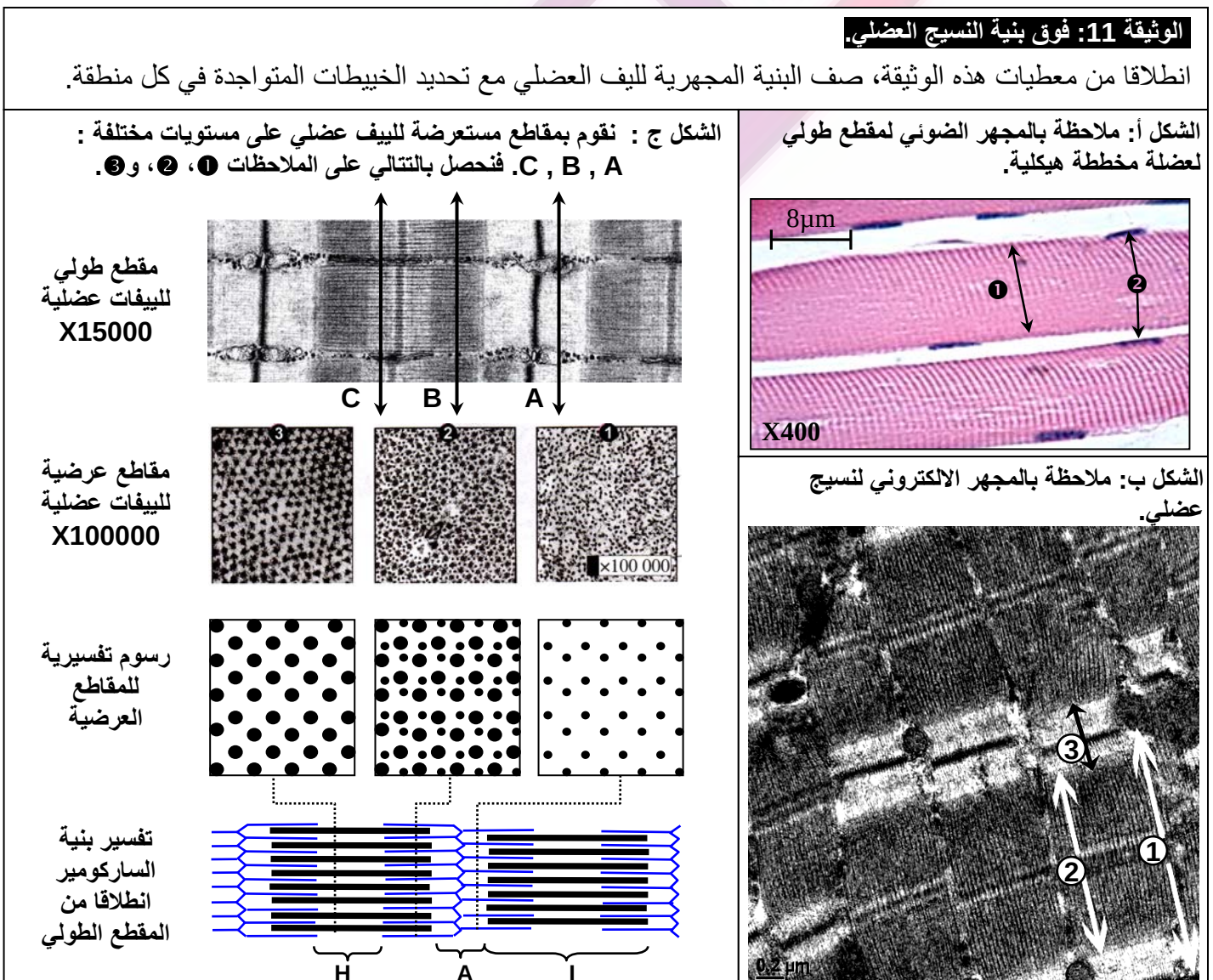
تبيين ملاحظة المقطع العرضي للعضلة أنها تتكون من كتل مفصولة عن بعضها بواسطة نسيج ضام، هي الحزم العضلية (Faisceau musculaire).
يتبين من تأرييب العضلة (Délacération) أنها ذات بنية ليفية.

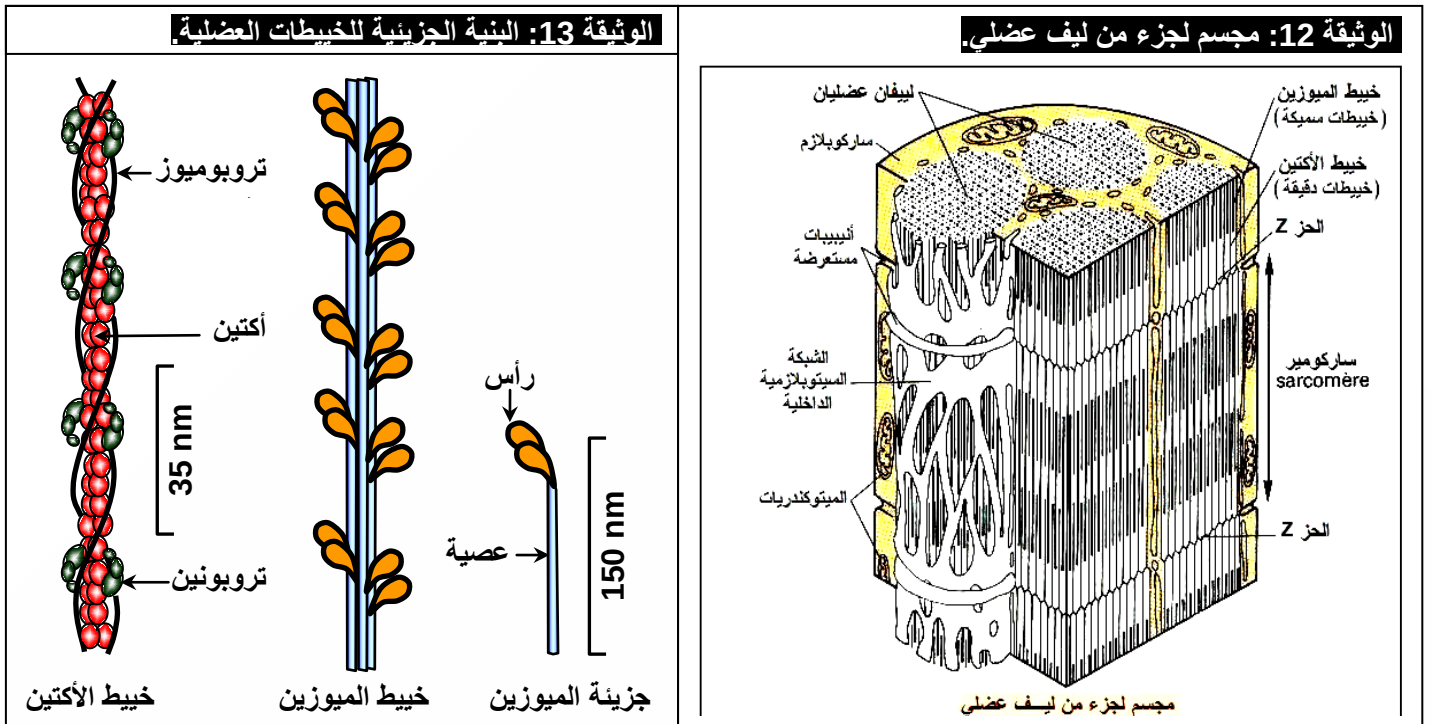
ب - ملاحظات مجهرية: أنظر الشكل أ، وثيقة 11 والوثيقة 10.



تتكون العضلة الهيكلية المخططة من عدد كبير من الألياف، كل ليف هو عبارة عن خلية مستطيلة مخططة، وتحتوي على عدة مئات من النوى مرتبة على المحيط، نتكلم عن مختلط خلوي.
كل ليف عضلي يكون محاطاً بغشاء سيتوبلازمي (ساركوليم)، ويحتوي على سيتوبلازم (ساركوبلازم).
تظهر الخلية العضلية (الليف العضلي) مخططة طولياً، لوجود لبيفات عضلية داخل الساركوبلازم. وتظهر هذه الخلية مخططة عرضياً، لكون اللبيفات العضلية تتكون من تناوب أشرطة قاتمة وأشرطة فاتحة.

② فوق بنية الليف العضلي: أنظر الوثيقة 11 والوثيقة 12. أ - الملاحظات بالمجهر الإلكتروني:





تبين هذه الملاحظة أن اللييفات العضلية تتكون من تناوب نوعين من الأشرطة:

- أشرطة فاتحة (Isotropique=I) تتكون من خييطات دقيقة من بروتين يسمى الأكتين (Actine)، ويتوسطها الحز Z. (de l'allemand *zwischen*, signifiant "entre") (Strie Z).
- أشرطة قاتمة (Anisotropique=A)، تتكون من خييطات الأكتين، وخييطات سميكة من بروتين يسمى الميوزين (Myosine)، وتتوسطها المنطقة H (de l'allemand *heller, plus pâle*). التي تحتوي على خييطات الميوزين فقط.

يتكون كل ليف عضلي من وحدات متتالية تسمى الساركوميرات (Sarcomère)، توجد بين حزتي Z. ويعتبر الساركومير الوحدة البنوية للليف العضلي. يحتوي الساركوبلازم على عدد كبير من الميتوكوندريات، وكمية هامة من الغليكوجين، كما يحتوي على شبكة ساركوبلازمية وافرة، تحتوي على كمية كبيرة من الكالسيوم.

ب - البنية الجزيئية للخييطات العضلية: أنظر الوثيقة 13.

يتكون كل خييط دقيق، أو خييط الأكتين من بروتين يدعى الأكتين، وهو الطاعي، بالإضافة إلى بروتينين آخرين هما التروبونين والتروبوميوزين. يتكون الخييط السميك أو خييط الميوزين، من حزمة من جزيئات بروتين الميوزين، وكل جزيئة ميوزين تتكون من رأسين كرويين وعصية.

IV - آلية التقصص العضلي.

① ماذا يحدث أثناء التقصص العضلي؟

أ - ملاحظات مجهرية:

☒ تم تجميد عضلة في حالة راحة، وعضلة متقلصة. بعد ذلك تم انجاز مقاطع على مستوى العضلتين، لتتم ملاحظتهما بالمجهر الالكتروني. تمثل الوثيقة 14، نتيجة هذه الملاحظة.

الشكل ج	الشكل أ الشكل ب	الوثيقة 14: آلية التقلص. تعطي الوثيقة أمامه ملاحظة مجهرية لساركومير مرتخ (شكل أ) وآخر متقلص (شكل ب)، مصحوبة برسم تفسيري (شكل ج). قارن الشكلين أ وب واستخرج مختلف التغيرات التي تطرأ على الليف خلال التقلص العضلي، ثم فسر هذه التغيرات.
-----------------------	---	--

✓ نلاحظ أن تقلص العضلة يصاحبه :

- تقصير على مستوى الساركوميرات (تقارب حزي Z).
- ينقص طول الشريط الفاتح I، والمنطقة H.
- يبقى طول الشريط القاتم A ثابت.

ب - تفسير واستنتاج:

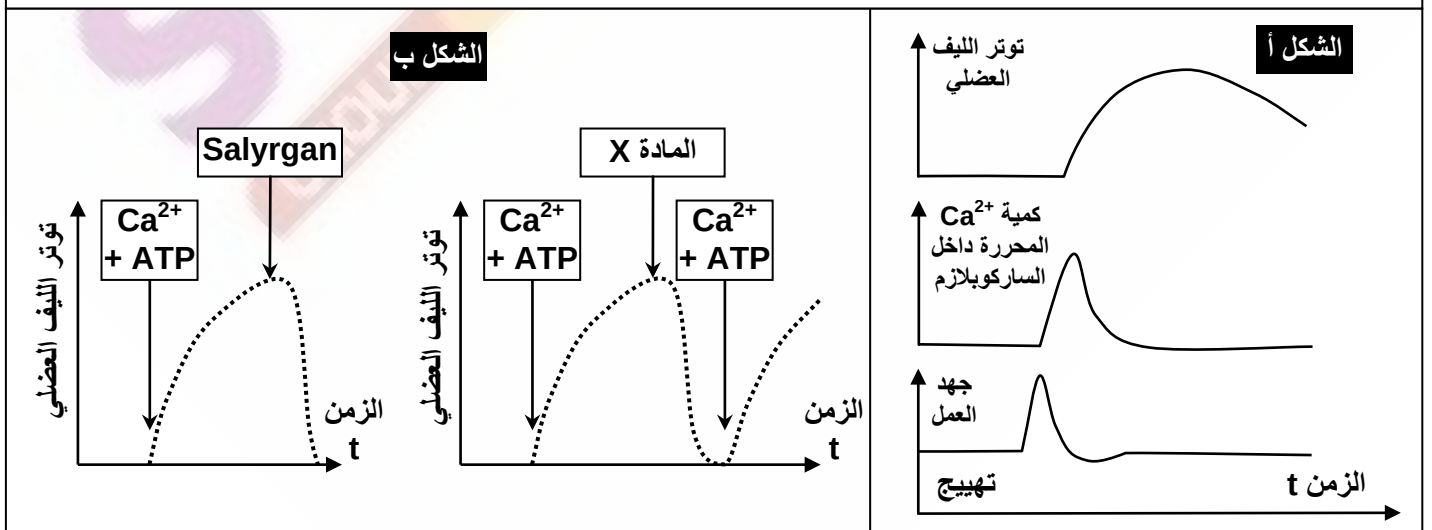
بما أن طول الأشرطة الفاتمة يبقى ثابت، نستنتج أن التقصير الملاحظ في الساركومير ليس ناتجا عن تقصير في الخييطات العضلية، بل عن انزلاق هذه الخييطات بعضها بالنسبة لبعض، في اتجاه مركز الساركومير (انزلاق الأكتين على الميوزين)، فينتج عن ذلك اقتراب حزي Z واختزال المنطقة H. نتكلم عن آلية انزلاق الخييطات. Glissement des filaments.

② آلية انزلاق الخييطات ؟

أ - معطيات تجريبية: أنظر الوثيقة 15.

الوثيقة 15: دور الكالسيوم و ATP في حدوث التقلص العضلي.

يعطي مبيان الشكل 1، نتائج قياس كل من كمية Ca^{2+} داخل ساركوبلازم الخلية العضلية وتوترها بعد تهيجها. يعطي مبيان الشكل 2، نتائج تأثير وجود أو عدم وجود ATP و Ca^{2+} ، على توتر الليف العضلي. (المادة X هي مادة كيميائية ترتبط بالكالسيوم وتمنع فعله. المادة Salyrgan، هي مادة كابحة لحلمأة ATP). حل هذه المنحنيات، واستنتج دور ATP و أيونات الكالسيوم في حدوث التقلص العضلي.

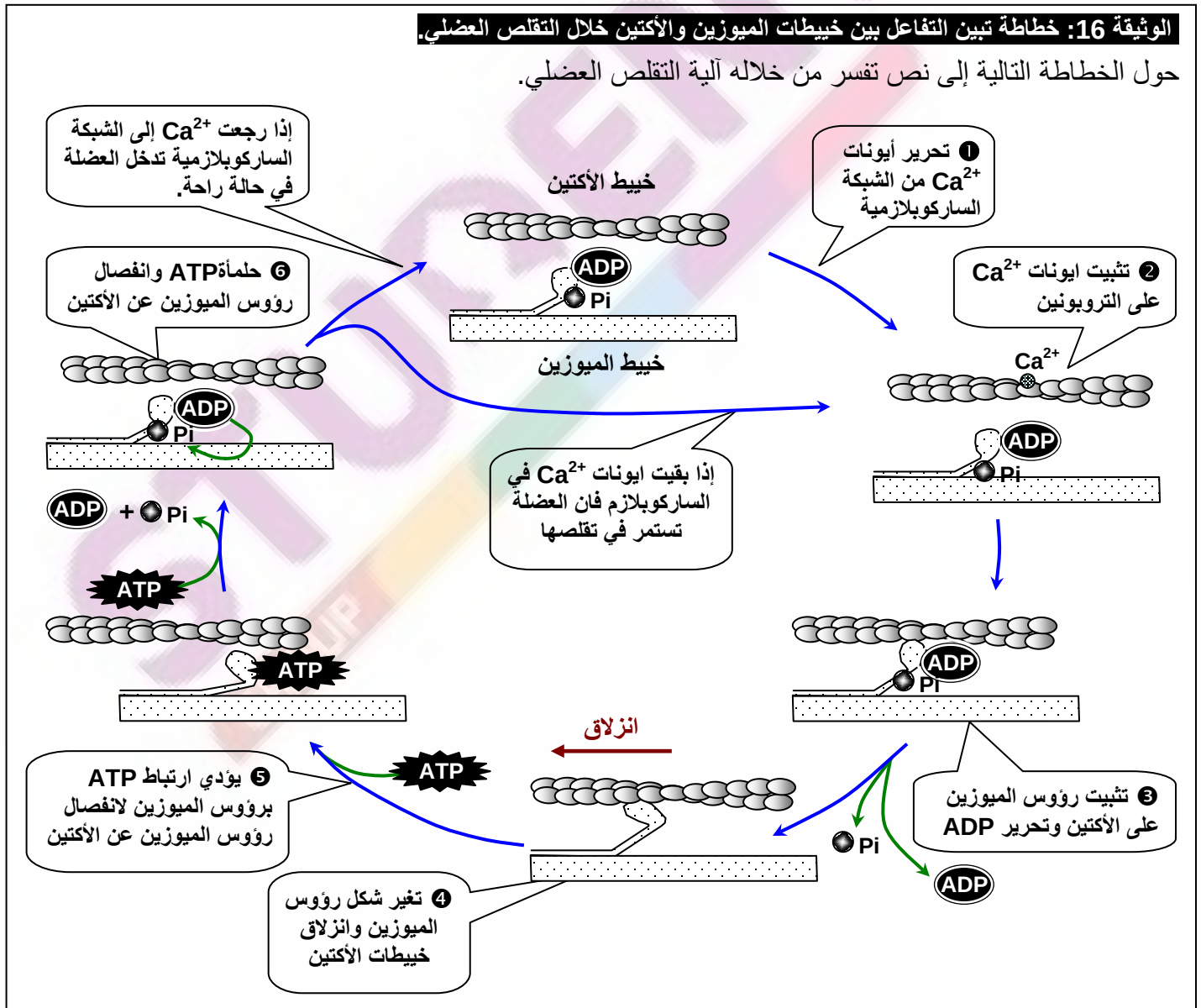


لقد بينت دراسات أخرى أن هناك تآلف بين رؤوس الميوزين والأكتين، وبوجود أيونات الكالسيوم، ترتبط رؤوس الميوزين بالأكتين فيتشكل مركب الأكتوميوزين الذي يكون بنيات خاصة تسمى القناطر المستعرضة (Ponts transversals). بالاعتماد على هذه المعطيات والمعطيات السابقة، بين العلاقة بين أيونات الكالسيوم ونشوء القناطر المستعرضة.

ب - تحليل واستنتاج:

- الشكل أ : بعد تهيج العضلة مباشرة، نلاحظ ارتفاع تركيز الكالسيوم داخل سيتوبلازم الخلية العضلية، متبوعا بارتفاع توتر الليف العضلي.
- الشكل ب : نلاحظ أن الليفيات العضلية تتقلص بسرعة عند وجود ATP، وإيونات الكالسيوم. وعندما يمنع حلمأة ATP بفعل Salyrgan، يختفي توتر الليف. أما عندما يمنع فعل Ca^{++} ، يختفي توتر الليف، رغم وجود ATP.
- نستنتج من هذه المعطيات أن توتر الليف العضلي يستلزم وجود ATP و Ca^{++} . هذا الأخير يعمل على تحرير مواقع الارتباط بين الميوزين والأكتين، لتتكون قناطر مستعرضة.

ج - خلاصة : آلية التقلص العضلي. أنظر الوثيقة 16



يتطلب التقلص العضلي وجود ATP، وايونات الكالسيوم، ويتم كما يلي:

- عند تنبيه الليف العضلي، تحرر الشبكة الساركوبلازمية ايونات الكالسيوم.
- بحضور Ca^{++} ، يتم تحرير مواقع ارتباط رؤوس الميوزين على الأكتين، والتي كانت محجوبة ببروتينات التروبوميوزين، فتتكون بذلك قناطر الأكتوميوزين.
- تلعب مركبات الأكتوميوزين دور أنزيم محفز لحلمة ATP، وتحرير طاقة تؤدي إلى دوران رؤوس الميوزين في اتجاه مركز الساركومير، وهذا ما يؤدي إلى تقلصه.
- عند انتهاء التنبيه، يضخ Ca^{++} داخل الشبكة الساركوبلازمية، فترتبط جزيئة أخرى ل ATP برؤوس الميوزين، مما يؤدي إلى انفصال الأكتين عن الميوزين، وحدوث الارتخاء.

V - كيف يتم تجديد الطاقة اللازمة للتقلص العضلي ؟

أ - معطيات تجريبية:

تعطي الوثيقة 2، تغيرات بعض المكونات الكيميائية للعضلة، قبل وبعد التقلص. قارن معطيات جدول الوثيقة، واقترح تفسيراً لقيم ATP، قبل التقلص وبعده.

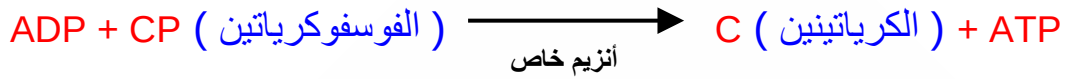
الوثيقة 17: تغيرات بعض المكونات الكيميائية للعضلة قبل وبعد التقلص. تعطي الوثيقة تغيرات بعض المكونات الكيميائية للعضلة، قبل وبعد التقلص. قارن معطيات جدول الوثيقة، واقترح تفسيراً للتغيرات الملاحظة قبل التقلص وبعده.					
التجارب	الملاحظات	المواد المعيارية	نتائج المعايرة		الاستنتاجات
			قبل التقلص	بعد التقلص	
①	تقلص العضلة لمدة 3 دقائق	غليكوجين	1.62	1.21	أهمية العضلة كهربائياً
		حمض لبنى	1.5	1.95	
		ATP	2	2	
		فوسفوكرياتين	1.5	1.5	
②	تقلص العضلة في نفس ظروف التجربة السابقة	غليكوجين	1.62	1.62	أهمية العضلة بوجود الحمض الأيودي الأسيتيك (مادة توقف انحلال الكليوز)
		حمض لبنى	1.5	1.5	
		ATP	2	2	
		فوسفوكرياتين	1.5	0.4	
③	العضلة تتقلص بصفة عادية ثم تتوقف	غليكوجين	1.62	1.62	أهمية العضلة بوجود الحمض الأيودي الأسيتيك ومادة مانعة للفوسفوكرياتين كيناز (أنزيم ضروري لانحلال الفوسفوكرياتين)
		حمض لبنى	1.5	1.5	
		ATP	2	0	
		فوسفوكرياتين	1.5	1.5	

ب - تحليل واستنتاج:

① : نلاحظ خلال التجربة الأولى أن نسبة الغليكوجين تنخفض، ونسبة الحمض اللبني ترتفع، بينما نسبة ATP، والفوسفوكرياتين، تبقى ثابتة.

يدل ثبات نسبة ATP في هذه التجربة، رغم استهلاكه خلال التقلص العضلي، على أنه يتجدد باستمرار. ويتم هذا التجديد بواسطة التخمر اللبني، حيث تمت حلمة الكليوكجين إلى كليوز، يخضع هذا الأخير للتخمر ليعطي حمض لبنى + ATP.

② : خلال التجربة الثانية، انخفاض نسبة الفوسفوكرياتين فقط. تدل هذه النتائج على أن تجديد ATP في هذه الحالة يتم بواسطة الفوسفوكرياتين، وهي مادة غنية بالفوسفات، تجدد ATP، حسب التفاعل التالي:



③ : خلال التجربة الثالثة، توقفت العضلة عن التقلص بعد استنفاد مخزونها من ATP ، يدل هذا على عدم تجديد ATP.

ج - طرق تجديد ATP:

حسب سرعة تدخلها يمكن تصنيف الطرق المجددة ل ATP ، إلى ثلاثة أنواع:

a - الطرق اللاهوائية السريعة:

في أقل من 30 ثانية ينطلق تفاعل لتجديد ATP:

- بواسطة التفاعل بين ADP ، تحت تأثير الأنزيم الميوكيناز (myokinase) MK



- بواسطة الفوسفوكرياتين : $\text{ADP} + \text{CP} \xrightarrow{\quad} \text{ATP} + \text{C}$ يكون هذا التفاعل مصحوبا بتحرير حرارة، هي الحرارة الأولية.

b - الطرق اللاهوائية المتوسطة السرعة:

تتمثل في التخمر اللبني، حيث تتم حلمأة الغليكوجين العضلي إلى كليكوز، يخضع للانحلال في الجبلة الشفافة إلى حمض البيروفيك، الذي يتحول إلى حمض لبني.



c - الطرق الهوائية البطيئة:

تتمثل في التنفس الخلوي، حيث تتم حلمأة الكليكوجين العضلي إلى كليكوز، يتم هدمه بشكل تام بوجود الأوكسجين، ليتحول إلى CO_2 وماء، مع تحرير كمية كبيرة من الطاقة (ATP)، مع تحرير طاقة على شكل حرارة، هي الحرارة المؤخرة.