

Μεταβολισμός των καυσίμων

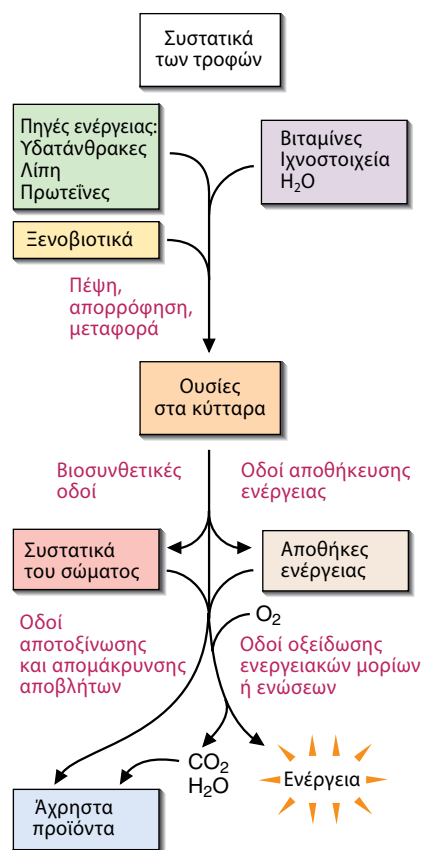
Για την επιβίωση του ανθρώπου, πρέπει να πληρούνται δύο βασικές μεταβολικές προϋποθέσεις: Αφενός, πρέπει να υπάρχει η δυνατότητα σύνθεσης οποιασδήποτε ουσίας χρειάζονται τα κύτταρα και η οποία δεν προσλαμβάνεται από τις τροφές και, αφετέρου, ο οργανισμός πρέπει να προστατεύεται από τις τοξίνες και από τις μεταβολές των συνθηκών στο εξωτερικό περιβάλλον. Για να εκπληρωθούν αυτές οι προϋποθέσεις, τα συστατικά της τροφής μεταβολίζονται μέσω τεσσάρων βασικών οδών: *οξειδωτικές οδοί* για τα μόρια που χρησιμοποιούνται ως καύσιμα, *οδοί αποθήκευσης και κινητοποίησης* των ενεργειακών αποθεμάτων του οργανισμού, *βιοσυνθετικές οδοί* και *οδοί αποτοξίνωσης* ή *απομάκρυνσης* των άχρηστων ουσιών. Η συνεργασία μεταξύ των ιστών και οι αποκρίσεις σε μεταβολές του εξωτερικού περιβάλλοντος επιτυγχάνονται μέσω *μεταφορικών* και *σηματοδοτικών μονοπατιών* μεταξύ των κυττάρων (Εικόνα I.1)

Οι τροφές που περιλαμβάνονται στη διατροφή μας αποτελούν τα «καύσιμα» που μας παρέχουν ενέργεια με τη μορφή θερμίδων. Η ενέργεια αυτή χρησιμοποιείται στις διάφορες λειτουργίες μας, π.χ. στην κίνηση, στη σκέψη και στην αναπαραγωγή. Έτσι, πολλές από τις *μεταβολικές οδούς* είναι *οξειδωτικές οδοί καυσίμων* οι οποίες μετατρέπουν τις τροφές σε ενέργεια που μπορεί να χρησιμοποιηθεί για βιοσυνθετικό και μηχανικό έργο. Ποια όμως είναι η πηγή ενέργειας όταν δεν τρώμε, π.χ. μεταξύ των γευμάτων και όταν κοιμόμαστε; Πώς επιβιώνει κάποιος που έχει να φάει ολόκληρες εβδομάδες; Ο οργανισμός μας έχει γι' αυτές τις περιπτώσεις άλλες *μεταβολικές οδούς* που οδηγούν στην *αποθήκευση ενέργειας* με τη μορφή μορίων. Τα μόρια αυτά που αποθηκεύουμε μπορούν να κινητοποιηθούν τις περιόδους που δεν τρώμε ή όταν χρειαζόμαστε περισσότερη ενέργεια για άσκηση.

Η δίαιτά μας πρέπει να περιέχει τις ουσίες που δεν μπορούμε να συνθέσουμε, καθώς και όλους τους βασικούς δομικούς λίθους για ουσίες που συντίθενται στις *βιοσυνθετικές οδούς*. Για παράδειγμα, έχουμε διατροφικές απαιτήσεις για μερικά αμινοξέα, αλλά μπορούμε να συνθέσουμε άλλα αμινοξέα από τα συστατικά των τροφών μας καθώς και από ένα αζωτούχο πρόδρομο μόριο που περιέχεται σε αυτές. Οι ουσίες που είναι αναγκαίες για τις *βιοσυνθετικές οδούς* και πρέπει να υπάρχουν στη δίαιτά μας περιλαμβάνουν ορισμένα αμινοξέα, βιταμίνες και απαραίτητα λιπαρά οξέα.

Οι *οδοί αποτοξίνωσης* και οι *οδοί απομάκρυνσης των άχρηστων ουσιών* είναι *μεταβολικές οδοί*, αφιερωμένες στην απομάκρυνση τοξινών που μπορούν να βρίσκονται στις τροφές μας ή στον αέρα που αναπνέουμε, που μπορεί να εισέρχονται στο σώμα μας ως φάρμακα ή να παράγονται στον οργανισμό από τον μεταβολισμό συστατικών της δίαιτας. Τα *ξενοβιοτικά*, που είναι χημικές ουσίες που βρίσκονται σε έναν οργανισμό, αλλά δεν παράγονται φυσιολογικά, επίσης πρέπει να απομακρύνονται από τον οργανισμό.

Γενικά, οι *βιοσυνθετικές οδοί* (συμπεριλαμβανομένης της αποθήκευσης ενέργειας) αποκαλούνται *αναβολικές οδοί*, δηλαδή οδοί που συνθέτουν μεγαλύτερα μόρια από μικρότερα συστατικά. Παράδειγμα *αναβολικής οδού* είναι η σύνθεση πρωτεϊνών από αμινοξέα. *Καταβολικές οδοί* είναι εκείνες που διασπούν



ΕΙΚΟΝΑ I.1 Επισκόπηση των γενικών μεταβολικών οδών για τα συστατικά των τροφών μέσα στο σώμα. Οι οδοί σημαίνονται με κόκκινο.

μεγαλύτερα μόρια σε μικρότερα συστατικά. Οι οδοί οξείδωσης των καυσίμων αποτελούν παραδείγματα *καταβολικών οδών*.

Στον άνθρωπο, η ανάγκη διαφορετικών κυττάρων να εκτελούν διαφορετικές λειτουργίες οδήγησε στην εξειδίκευση κυττάρων και ιστών στον μεταβολισμό. Για παράδειγμα, ο λιπώδης ιστός μας είναι μια εξειδικευμένη θέση αποθήκευσης λίπους και διαθέτει τις *μεταβολικές οδούς*, που του επιτρέπουν να επιτελεί αυτήν τη λειτουργία. Ωστόσο, ο λιπώδης ιστός στερείται πολλές από τις οδούς που συνθέτουν τις αναγκαίες ουσίες από συστατικά της τροφής. Για να καταφέρουν τα κύτταρά μας να συνεργαστούν για την ικανοποίηση των μεταβολικών αναγκών μας κατά τη διάρκεια των μεταβολών στη διατροφή, στον ύπνο, στη δραστηριότητα και στην υγεία, χρειαζόμαστε *μεταφορικές οδούς* μέσα στο αίμα και μεταξύ ιστών, καθώς και *μεσοκυττάρια σηματοδοτικές οδούς*. Ένα μέσο επικοινωνίας είναι οι *ορμόνες* που μεταφέρουν στους ιστούς σήματα για τη θρεπτική μας κατάσταση. Για παράδειγμα, το μήνυμα ότι μόλις φάγαμε, μεταφερόμενο από την ορμόνη ινσουλίνη, δίνει σήμα στον λιπώδη ιστό να αποθηκεύσει λίπος.

Στο υπόλοιπο τμήμα, θα επιχειρήσουμε μια γενική επισκόπηση των διαφόρων συστατικών των τροφών και παραδείγματα των οδών που εμπλέκονται στη χρήση τους. Θα περιγράψουμε τις πηγές ενέργειας στη διατροφή μας, τις ουσίες που παράγονται από την πέψη τους και τους βασικούς μηχανισμούς του μεταβολισμού των συστατικών που προσφέρουν ενέργεια στους ιστούς του σώματός μας. Επίσης, θα περιγράψουμε πώς οι μηχανισμοί αυτοί μεταβάλλονται όταν τρώμε, όταν κάνουμε δίαιτα για μικρό χρονικό διάστημα και όταν απέχουμε από τις τροφές για μεγάλες χρονικές περιόδους. Θα εξετάσουμε ασθενείς με ιατρικά προβλήματα που δεν τους επιτρέπουν να χρησιμοποιήσουν με τρόπο φυσιολογικό τα μόρια παραγωγής ενέργειας. Αυτοί οι ασθενείς θα εμφανίζονται κατ'επανάληψη σε όλο το βιβλίο και θα συναντηθούν με άλλους ασθενείς καθώς θα εισχωρούμε βαθύτερα στη βιοχημεία.

Πρέπει να τονιστεί ότι αυτό το τμήμα του βιβλίου περιέχει μια γενική *επισκόπηση* του βασικού μεταβολισμού, που παρουσιάζει στον αναγνώστη ένα στοιχειώδες επίπεδο και ανοίγει την όρεξή του για τη βιοχημεία που ακολουθεί. Ο σκοπός του είναι να δώσει στον αναγνώστη μια πρόγευση του αντικείμενου που πραγματεύεται η βιοχημεία. Στοχεύει να είναι συνοπτικό, επειδή όλα αυτά τα θέματα θα εξεταστούν με περισσότερες λεπτομέρειες στις Ενότητες IV έως VIII του βιβλίου. Η επόμενη ενότητα (Ενότητα II) αρχίζει με τα βασικά θέματα της βιοχημείας και τη σχέση της βασικής χημείας με τις διεργασίες που λαμβάνουν χώρα μέσα σε όλα τα ζώντα κύτταρα.

Μεταβολικά καύσιμα και διατροφικά συστατικά

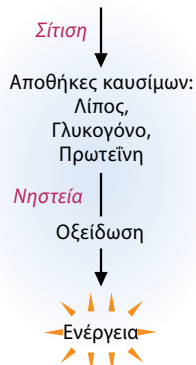
Μεταβολισμός καυσίμων. Τα καύσιμά μας τα προσλαμβάνουμε κυρίως από τα **μακροθρεπτικά** συστατικά (**υδατάνθρακες**, **λίπη** και **πρωτεΐνες**) της διατροφής μας. Καθώς τρώμε, οι τροφές μας **πέπτονται** και **απορροφώνται**. Τα προϊόντα της πέψης κυκλοφορούν στο αίμα, εισέρχονται σε διάφορους ιστούς και τελικά προσλαμβάνονται από κύτταρα και **οξειδώνονται** για να παραχθεί **ενέργεια**. Προκειμένου να μετατραπούν εξολοκλήρου τα καύσιμά μας σε διοξείδιο του άνθρακα (CO_2) και νερό (H_2O), απαιτείται μοριακό **οξυγόνο** (O_2). Με την αναπνοή προσλαμβάνουμε το απαραίτητο οξυγόνο και αποβάλλουμε το **διοξείδιο του άνθρακα** που σχηματίζεται με την οξείδωση των τροφών..

Αποθήκες ενέργειας. Τα θρεπτικά συστατικά των τροφών που υπερβαίνουν τις άμεσες ανάγκες του σώματος για ενέργεια αποθηκεύονται κυρίως με τη μορφή **τριάκυλογλυκερολών** (λίπος) στον λιπώδη ιστό, με τη μορφή **γλυκογόνου** (υδατάνθρακας) σε μυς, ήπαρ και σε άλλα κύτταρα, καθώς και, σε κάποιο βαθμό, στους μυς με τη μορφή **πρωτεϊνών**. Όταν δεν τρώμε, μεταξύ των γευμάτων και τη νύχτα όταν κοιμόμαστε, αντλούνται καύσιμα από αυτές τις αποθήκες και οξειδώνονται για να παραχθεί ενέργεια (Εικόνα 1.1).

Ενεργειακές ανάγκες. Κάθε μέρα χρειαζόμαστε αρκετή ενέργεια για τις **βασικές λειτουργίες** του σώματος και για τη **σωματική δραστηριότητα**. Εάν δεν καταναλώνουμε καθημερινά αρκετή τροφή που θα μας δίνει την απαιτούμενη ενέργεια, οι αποθήκες καυσίμων του σώματος αποδίδουν την υπόλοιπη και χάνουμε βάρος. Αντιθέτως, εάν τρώμε περισσότερη τροφή από την απαιτούμενη για την ενέργεια που καταναλώνουμε, οι αποθήκες ενέργειας του σώματος αυξάνονται και παίρνουμε βάρος.

Άλλες διατροφικές απαιτήσεις. Εκτός από την παροχή ενέργειας, η διατροφή παρέχει **πρόδρομες ενώσεις** για τη **βιοσύνθεση** ουσιών αναγκαίων για τη δομή, τη λειτουργία και την επιβίωση των κυττάρων και των ιστών. Στις πρόδρομες ενώσεις συγκαταλέγονται τα **απαραίτητα λιπαρά οξέα** και τα **απαραίτητα αμινοξέα** (αυτά που το σώμα χρειάζεται αλλά αδυνατεί να συνθέσει). Η διατροφή πρέπει επίσης να παρέχει **βιταμίνες**, **ανόργανες ουσίες** και **νερό**.

Περίσσεια διατροφικών καυσίμων



ΕΙΚΟΝΑ 1.1 Η τύχη της περίσσειας διατροφικών καυσίμων σε καταστάσεις σίτισης και νηστείας.

Απομάκρυνση άχρηστων ουσιών (αποβλήτων). Τα συστατικά της διατροφής που μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε αποκαλούνται θρεπτικές ουσίες. Ωστόσο, τόσο η διατροφή όσο και ο αέρας που αναπνέουμε περιέχουν **ξενοβιοτικά**, ουσίες που δεν χρησιμοποιεί ή δεν χρειάζεται το ανθρώπινο σώμα και μπορεί να είναι τοξικές. Αυτές οι ουσίες αποβάλλονται στα ούρα ή στα κόπρανα μαζί με τα άχρηστα προϊόντα του μεταβολισμού.

ΕΞΩΤΕΡΙΚΑ ΙΑΤΡΕΙΑ



Ο **Percy V.** είναι δάσκαλος 59 ετών με καλή υγεία, μέχρι που ξαφνικά πέθανε η γυναίκα του. Έκτοτε, αισθάνεται διαφόρου βαθμού κόπωση και έχει χάσει το ενδιαφέρον του για πολλές δραστηριότητες που πριν απολάμβανε. Λίγο μετά τον θάνατο της γυναίκας του, ένα από τα παντρεμένα παιδιά του έφυγε από την πόλη. Από τότε, κόπηκε η όρεξή του για φαγητό. Όταν μια γειτόνισσα τον βρήκε να κοιμάται ντυμένος, ατημέλητος και κάπως σε σύγχυση, κάλεσε ασθενοφόρο. Ο Percy V. εισήχθη στην ψυχιατρική μονάδα του νοσοκομείου με διάγνωση αφυδάτωσης, υποσιτισμού και κατάθλιψης λόγω πένθους.



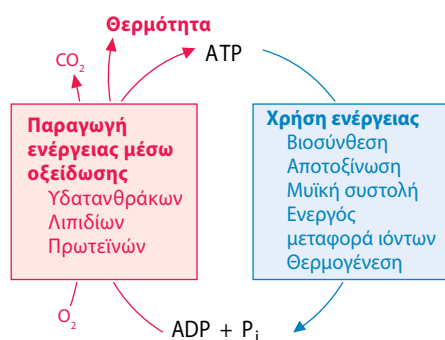
Ο **Otto S.** είναι φοιτητής της ιατρικής, 25 ετών, που ήταν πολύ αθλητικός στο γυμνάσιο και στο λύκειο, αλλά τώρα είναι «εκτός φόρμας». Από τότε που άρχισε να σπουδάζει ιατρική, παίρνει βάρος. Έχει ύψος 1,78 μ. και ξεκίνησε την ιατρική με βάρος 70 kg, εντός του ιδανικού εύρους βάρους. Όταν ολοκλήρωσε την τελευταία εξεταστική του πρώτου έτους, ζύγιζε 85 kg. Αποφάσισε να συμβουλευτεί έναν ιατρό στην υπηρεσία υγείας για τους φοιτητές πριν το πρόβλημα επιδεινωθεί, καθώς ήθελε να μειώσει το βάρος του [στα 85 kg, ο δείκτης μάζας σώματος (ΔΜΣ) είναι 27] στο προηγούμενο επίπεδο των 70 kg (που θα μείωνε τον ΔΜΣ του στο 23, στο μέσο του υγιούς εύρους τιμών ΔΜΣ).



Ο **Ivan A.** είναι ένας 56χρονος λογιστής που είναι παχύσαρκος εδώ και πολλά χρόνια. Παρουσιάζει κοιλιακή παχυσαρκία, η οποία προκαλείται από υπερβολικό λιπώδη ιστό που εναποτίθεται δυσανάλογα γύρω από τα όργανα της κοιλιάς. Οι κύριες ψυχαγωγικές του δραστηριότητες είναι να παρακολουθεί τηλεόραση πίνοντας ούισκι και σόδα και η περιστασιακή ενασχόληση με την κηπουρική. Σε ένα εταιρικό πικνίκ, «ένιωσε μεγάλη εξάντληση» ενώ έπαιζε σόφτμπολ και αποφάσισε ότι ήρθε η ώρα για μια γενική ιατρική εξέταση. Κατά την εξέταση, ζύγιζε 120 kg με ύψος 1,80 μ. Η αρτηριακή του πίεση ήταν αυξημένη, 155 mm Hg η συστολική και 95 mm Hg η διαστολική (για την ηλικία του Ivan A. η υπέρταση ορίζεται ως >130 mm Hg η συστολική και >80 mm Hg η διαστολική). Για έναν άνδρα αυτού του ύψους, ένας ΔΜΣ από 18,5 έως 24,9 θα αντιστοιχούσε σε βάρος μεταξύ 59 και 78 kg. Ο Ivan A. είναι υπέρβαρος κατά σχεδόν 45 kg και ο ΔΜΣ του 37,9 βρίσκεται στο εύρος που ορίζεται ως παχυσαρκία.



Η **Ann R.** είναι 23 ετών, προμηθεύτρια σε κατάστημα γυναικείων ενδυμάτων. Μολονότι έχει ύψος 1,70 m και ζυγίζει 45 kg, θεωρεί ότι είναι υπέρβαρη. Πριν από δύο μήνες, ξεκίνησε ένα πρόγραμμα καθημερινής σωματικής δραστηριότητας που συνίσταται σε 1 ώρα τζόκινγκ κάθε πρωί και 1 ώρα περπάτημα κάθε βράδυ. Αποφάσισε επίσης να συμβουλευτεί έναν ιατρό σχετικά με την απώλεια βάρους. Εάν οι ασθενείς βρίσκονται πάνω (όπως ο Ivan A.) ή κάτω (όπως η Ann R.) από το ιδανικό τους βάρος, ο ιατρός, συχνά σε συνεννόηση με έναν επαγγελματία διαιτολόγο, συνταγογραφεί μια δίαιτα σχεδιασμένη να φέρει το βάρος στο ιδανικό εύρος.



ΕΙΚΟΝΑ 1.2 Ο κύκλος ATP-ADP. Οι οδοί παραγωγής ενέργειας σημαίνονται με κόκκινο. Οι οδοί κατανάλωσης ενέργειας σημαίνονται με μπλε. ADP, διφωσφορική αδενοσίνη· ATP, τριφωσφορική αδενοσίνη· P_i , ανόργανο φωσφορικό.

1. Οι πηγές ενέργειας των τροφών

Οι κύριες πηγές ενέργειας που προμηθευόμαστε από τις τροφές είναι τα **μακροθρεπτικά** συστατικά, δηλαδή οι **υδατάνθρακες**, οι **πρωτεΐνες** και τα **λίπη**. Όταν αυτά τα μόρια οξειδώνονται μέσα στα κύτταρά μας προς CO_2 και H_2O , (η διεργασία του **καταβολισμού**) απελευθερώνεται ενέργεια μέσω της μεταφοράς ηλεκτρονίων στο O_2 . Η ενέργεια από αυτήν την οξειδωτική διεργασία παράγει θερμότητα και **τριφωσφορική αδενοσίνη (ATP)** (Εικόνα 1.2). Το διοξείδιο του άνθρακα μεταφέρεται με το αίμα στους πνεύμονες, όπου εκπνέεται, και το νερό απεκκρίνεται στα ούρα, στον ιδρώτα και σε άλλες εκκρίσεις. Παρ' όλο που η θερμότητα που παράγεται από την οξείδωση των μορίων παραγωγής ενέργειας χρησιμοποιείται για να διατηρηθεί η θερμοκρασία του σώματος, ο κύριος σκοπός της οξείδωσης των μορίων ενέργειας είναι η παραγωγή ATP. Η τριφωσφορική αδενοσίνη παρέχει την ενέργεια που κινεί όλες τις ενεργοβόρους διεργασίες μέσα στο κύτταρο, συμπεριλαμβανομένων των βιοσυνθετικών αντιδράσεων (αναβολικές οδοί), της μυϊκής συστολής και της ενεργητικής μεταφοράς διά μέσου μεμβρανών. Καθώς αυτές οι διεργασίες χρησιμοποιούν ενέργεια, το ATP μετατρέπεται πάλι σε διφωσφορική αδενοσίνη (ADP) και ανόργανο φωσφορικό (P_i). Η παραγωγή και χρήση του ATP αποκαλείται **κύκλος ATP-ADP**.

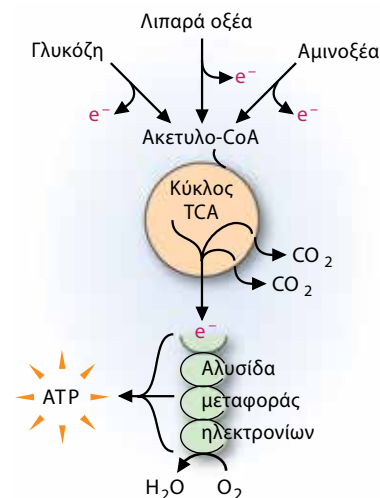
Η οξείδωση των μορίων παραγωγής ενέργειας για να παραχθεί ATP ονομάζεται **αναπνοή** (Εικόνα 1.3). Πριν οξειδωθούν, οι υδατάνθρακες μετατρέπονται κυρίως σε γλυκόζη, τα λίπη σε λιπαρά οξέα και οι πρωτεΐνες σε αμινοξέα. Οι οδοί για την οξείδωση της γλυκόζης, των λιπαρών οξέων και των αμινοξέων έχουν πολλά κοινά σημεία. Πρώτα οξειδώνουν τα μόρια ενέργειας προς ακετυλο-συνένζυμο Α (**ακετυλο-CoA**), έναν πρόδρομο του κύκλου του **κιτρικού** ή **τρικαρβοξυλικού οξέος (tricarboxylic acid -TCA)**. Ο κύκλος αυτός είναι μια σειρά αντιδράσεων που ολοκληρώνει την οξείδωση των μορίων ενέργειας προς CO_2 (βλ. Κεφάλαιο 23). Τα ηλεκτρόνια που χάνονται κατά τις οξειδωτικές αντιδράσεις μεταφέρονται στο O_2 από μια σειρά πρωτεϊνών στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων (βλ. Κεφάλαιο 24). Η ενέργεια από τη μεταφορά των ηλεκτρονίων χρησιμοποιείται για να μετατραπεί το ADP και ο P_i σε ATP με τη διεργασία που αποκαλείται **οξειδωτική φωσφορυλίωση**.

Κατά τη συζήτηση του μεταβολισμού και της θρέψης, η ενέργεια συχνά εκφράζεται σε **θερμίδες**. Μια θερμίδα σε αυτό το πλαίσιο (διατροφική θερμίδα) ισοδυναμεί με 1 **χιλιοθερμίδα (kcal)** σε όρους ενέργειας. Η θερμίδα αρχικά γραφόταν με κεφαλαίο C (Cal), αλλά αργότερα αυτό καταργήθηκε, όταν ο όρος διαδόθηκε. Έτσι, ένα αναψυκτικό με 1 cal στην πραγματικότητα έχει 1 kcal ενέργειας. Η ενέργεια εκφράζεται επίσης σε **joule**. Μία χιλιοθερμίδα (kcal) ισούται με 4,18 kilojoule (kJ). Οι ιατροί συνηθίζουν να χρησιμοποιούν τις θερμίδες, εν μέρει επειδή αυτές χρησιμοποιούν και κατανοούν οι ασθενείς τους. Μία χιλιοθερμίδα (kcal) ενέργειας είναι η ποσότητα ενέργειας που απαιτείται για να αυξηθεί η θερμοκρασία 1L νερού κατά 1°C .

A. Υδατάνθρακες

Οι κύριοι υδατάνθρακες των τροφών είναι το άμυλο, η σουκρόζη, η λακτόζη, η φρουκτόζη και η γλυκόζη. Ο πολυσακχαρίτης **άμυλο** είναι η αποθηκευτική μορφή των υδατανθράκων στα φυτά. Η σουκρόζη (η κοινή ζάχαρη), η μαλτόζη, και η λακτόζη (το σάκχαρο του γάλακτος) είναι δισακχαρίτες, ενώ η φρουκτόζη, η γαλακτόζη, και η γλυκόζη είναι μονοσακχαρίτες. Η πέψη μετατρέπει τους μεγαλύτερους υδατάνθρακες σε μονοσακχαρίτες που μπορούν να απορροφηθούν στο αίμα. Η γλυκόζη, ένας μονοσακχαρίτης, είναι το κυρίαρχο σάκχαρο στο ανθρώπινο αίμα (Εικόνα 1.4).

Η οξείδωση των υδατανθράκων προς CO_2 και H_2O μέσα στο σώμα παράγει περίπου 4 kcal/g (Πίνακας 1.1). Με άλλα λόγια, κάθε γραμμάριο υδατάνθρακα που τρώμε παράγει περίπου 4 kcal ενέργειας. Σημειώστε ότι τα μόρια των υδα-



ΕΙΚΟΝΑ 1.3 Παραγωγή ATP από συστατικά της τροφής κατά την αναπνοή. Η γλυκόζη, τα λιπαρά οξέα και τα αμινοξέα οξειδώνονται προς ακετυλο-CoA, ένα υπόστρωμα για τον κύκλο TCA. Σε αυτόν τον κύκλο, τα καύσιμα οξειδώνονται προς CO_2 , ενώ ηλεκτρόνια (e^-) μεταφέρονται στο O_2 με την αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων και η ενέργεια που κερδίζεται από τις μεταφορές ηλεκτρονίων χρησιμοποιείται για την παραγωγή ATP. ακετυλο-CoA, ακετυλο-συνένζυμο Α· ATP, τριφωσφορική αδενοσίνη· κύκλος TCA, κύκλος τρικαρβοξυλικού οξέος.