

# Лекция 6

## ОСНОВЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ БИОЭНЕРГЕТИКИ

Функционирование любой системы происходит за счет превращений энергии, находящейся внутри системы и поступающей в нее из внешней среды.

*Биоэнергетика* - наука о закономерностях превращения энергии в биологических системах.

*Экологическая биоэнергетика* – наука о превращениях энергии в экологических системах - от отдельных особей до Биосферы.

Основоположниками биоэнергетики являются французские ученые *Поль Лаплас* и *Антуан Лавуазье*.

В 1788 г. они экспериментально определили количество теплоты, выделяемое млекопитающими при дыхании, и доказали, что процесс их дыхания аналогичен горению органических веществ.

Огромный вклад в развитии экологической биоэнергетики внесли отечественные ученые *В. С. Ивлев* и *Г. Г. Винберг* в середине XX века.

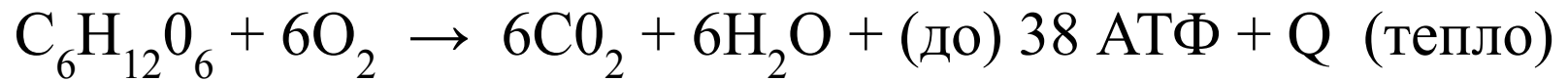
Вся совокупность биохимических процессов, происходящих в живых организмах, определяется как *метаболизм*, или *обмен веществ*. Все процессы обмена веществ можно подразделить на две большие группы.

При *реакциях распада*, или *катаболизма*, более сложные органические вещества распадаются на более простые: например, полисахариды пищи расщепляются на моносахариды, белки – на аминокислоты; моносахариды в процессе дыхания расщепляются до углекислого газа и воды. При этом выделяется энергия, происходит рост энтропии системы и снижение ее свободной энергии.

При реакциях синтеза, или *анаболизма*, из простых веществ образуются более сложные, которые используются на построение тканей и органов тела. Их примерами являются фотосинтез, хемосинтез и синтез белков. Эти процессы идут с поглощением энергии, при этом происходит снижение энтропии и рост свободной энергии системы.

Все реакции анаболизма не являются самопроизвольными. Для их протекания необходима дополнительная энергия, источником которых являются молекулы АТФ.

У аэробных организмов АТФ образуется в процессе дыхания:



Считается, что при окислении одной молекулы глюкозы в организме образуется до 38 молекул АТФ.

Поскольку энтальпия глюкозы равна  $685 \text{ ккал} \cdot \text{моль}^{-1}$ , то в энергию макроэргических связей АТФ переходит примерно 39% энергии связей АТФ, т.е.  $7 \text{ ккал} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot 38 : 685 \text{ ккал} \cdot \text{моль}^{-1}$ .

Остальные 61% энергии химических связей глюкозы рассеиваются в виде тепла, которое у гомойотермных животных попутно используется для поддержания постоянной температуры тела организма.

При реакциях с участием АТФ, например, при синтезе белков, одна часть энергии ее макроэргических связей переходит в энергию пептидных связей между аминокислотами, а другая – в тепловую энергию.

Распад белков на отдельные аминокислоты в процессе питания и дальнейшее их использование в качестве энергетических субстратов также сопровождается выделением тепловой энергии.

В конечном итоге вся энергия химических связей глюкозы переходит в тепловую энергию.

В процессах катаболизма в организме происходит постоянное разрушение органических веществ.

Их убыль компенсируется постоянным пополнением.

Оно осуществляется за счет синтеза в организме новых органических веществ из неорганических (у *автотрофных* видов) или поступления из внешней среды с пищей (у *гетеротрофных* видов).

В процессе дыхания вся энергия органических веществ в конечном итоге превращается в тепло, в организмах постоянно идет воспроизводство энтропии, что приводит к снижению их упорядоченности.

Однако часть энтропии организм удаляет в среду в виде тепла, продуктов распада и т. д. Таким образом, живые системы сохраняют низкоэнтропийное состояние путем удаления части образующейся энтропии во внешнюю среду.

Они извлекают из среды виды энергии с низкой энтропией (энергия химических связей органических соединений пищи, электромагнитная энергия солнечного света), а возвращают виды энергии с высокой энтропией (тепло, отходы жизнедеятельности и пр.).

*Отсюда существование живых систем не является нарушением второго закона термодинамики, поскольку снижение энтропии в них сопровождается ростом энтропии внешней среды.*



Исходя из этого, можно дать такое определение жизни:

*«Жизнь – это сложная, открытая и саморегулирующаяся система, образованная органическими макромолекулами, сохраняющая устойчивое термодинамическое неравновесие с окружающей средой, способная к самовоспроизводству благодаря сохранению и передаче во времени информации о своих свойствах и функциях».*

Энтропия живых систем всегда ниже энтропии окружающей среды. Тем не менее, на уровнях организации от клетки до организма она постоянно возрастает во времени, что приводит к снижению упорядоченности системы.

Следствием этого являются процессы старения и смерти. Когда организм умирает, его энтропия и степень упорядоченности сравниваются с аналогичными показателями для внешней среды.

Все экосистемы на Земле, в совокупности образующие Биосферу, поддерживаются только благодаря постоянному потоку солнечной энергии, падающему на поверхность Земли. Если он иссякнет, Биосфера мгновенно разрушится.

В своем нынешнем состоянии Солнце будет существовать еще не более 1,5 млрд. лет.

Можно надеяться, что люди и или другие разумные существа, которые будут жить на Земле, найдут к тому времени другой источник энергии для поддержания Биосферы и своего существования

Напротив, экологические системы потенциально бессмертны, поскольку их элементами являются отдельные особи, естественная убыль которых восполняется в процессах размножения.

В экосистемах могут замещаться не только особи, но и целые виды.

За период существования Биосферы Земли (не менее 3,5 млрд. лет) ее видовой состав многократно менялся.

## Энергоемкость органических веществ

Основным источником энергии для жизнедеятельности живых организмов является энергия химических связей органических веществ.

Последняя представляет прямо или косвенно энергию электромагнитного излучения Солнца, преобразованную в процессе фотосинтеза.

Традиционно органические вещества подразделяют на три основные группы:

Углеводы;

Белки, или протеины;

Жиры, или липиды.

Количество энергии химических связей, аккумулированное в единице массы органических веществ, и которая выделяется при их окислении в живом организме или сжигании называется их *удельной энергоемкостью*.

Содержание энергии во всем веществе называется *энергетическим эквивалентом* его массы. Чаще всего удельная энергоемкость выражается во внесистемных единицах — *калориях* (кал), отсюда ее более распространенное название — *калорийность*.

Одна калория равна количеству теплоты, необходимого для нагревания одного грамма воды на  $1^{\circ}\text{C}$  в интервале от  $14,5$  до  $15,5^{\circ}\text{C}$ .

В системе СИ единицей теплоты, внутренней энергии, а также мощности является *джоуль* (Дж, или J).

Один Дж определяется как величина работы, необходимая для поднятия тела массой 1 кг на высоту 1 м. Отсюда:

$$1 \text{ Дж} = 1 \text{ кг} \cdot 9,8 \text{ м} \cdot \text{сек}^{-2} \cdot 1 \text{ м} = 9,8 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-2}.$$

В свою очередь:

$$1 \text{ калория} = 4,184 \text{ джоуля}$$

Определение удельной энергоемкости производится приборе, называемом калориметрической бомбой.

# Внешний вид и схема работы калориметрической бомбы



Калориметрическая бомба М1108. Объем 342 мл. Давление кислорода до 40 атм. Изготовлена из стабилизированной ниобием нержавеющей стали, устойчивой к действию азотной и серной кислот.



Пресс для приготовления таблеток (диаметр припл. 1,2 мм) исследуемых веществ из порошка или для прессования сыпучих проб.



Калорийность органических веществ определяется соотношением в них неокисленных и окисленных атомов углерода и водорода.

Некисленными являются атомы, образующие связи **C-C** и **C-H**, а окисленными – связи **C-O** и **H-O**.

Энергия неокисленных связей выше, чем окисленных. Поскольку полностью окисленным состоянием углерода является углекислый газ (**CO<sub>2</sub>**), а водорода - вода (**H<sub>2</sub>O**), разность энергий этих связей выделяется при окислении в виде тепла.

Удельная энергоемкость, оксикалорийный и дыхательный коэффициенты для основных групп органических веществ

Группа веществ	Калорийность, ккал·г <sup>-1</sup>	Оксикалорийный коэффициент, ккал·г <sup>-1</sup> О <sub>2</sub>	Дыхательный коэффициент
Углеводы	4,0 – 4,4	3,48	1,00
Жиры	9,2 – 9,	3,69	0,71
Белки, физическая калорийность	5,2 – 5,8	3,29	0,75 – 0,81
Белки, физиологическая калорийность:			
При окислении до NH <sub>3</sub>	5,5	---	---
При окислении до CO(NH <sub>2</sub> ) <sub>2</sub>	4,8	3,14	---
При окислении до C <sub>5</sub> H <sub>4</sub> N <sub>4</sub> O <sub>5</sub>	4,3	3,08	---

Калорийность органических веществ, пищевых продуктов, топлива и т.п. определяется в *калориметрической бомбе*.

Для белков различают *физиологическую* и *физическую* калорийность.

Полностью окисленным состоянием азота является трехокись азота ( $\text{NO}_3$ ). Однако среди конечных продуктов белкового обмена, у разных групп организмов имеются восстановленные недоокисленные соединения азота.

В их числе аммиак ( $\text{NH}_3$ ) - у водных беспозвоночных и рыб, мочевины,  $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$  - у млекопитающих и мочевая кислота ( $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_5$ ) - у наземных насекомых и птиц.

В химических связях между атомами азота и водорода этих соединений заключено определенное количество энергии, не усвоенной организмом.

Поэтому количество энергии, выделяемой в организме при окислении белков (*физиологическая калорийность*), на 5 – 20% ниже, чем при их сжигании в калориметрической бомбе (*физическая калорийность*).

Для жиров и углеводов физиологическая и физическая калорийность совпадают, поскольку в организме и калориметрической бомбе они окисляются до одинаковых конечных продуктов – углекислого газа и воды.

Физическая калорийность объектов, образованных смесью органических веществ ( $Y$ , ккал·г<sup>-1</sup>), может быть рассчитана по их химическому составу согласно эмпирической формуле:

$$Y = 4,1 \cdot C + 5,65 \cdot P + 9,45 \cdot L,$$

где  $P$ ,  $C$ ,  $L$  - соответственно содержание в долях от единицы белков, углеводов и жиров в сухом (обезвоженном) веществе анализируемого объекта.

При расчетах калорийности пищевых объектов по их составу необходимо использовать физиологическую калорийность белков.

Калорийность органических горючих ископаемых находится в пределах от 2,7 – 4,4 ккал·г<sup>-1</sup> (горючие сланцы, торф) до 10,4 – 11,0 ккал·г<sup>-1</sup> (нефть, природный газ).

Эти ископаемые представляют собой смеси органических веществ, которые ранее были заключены в тела живых организмов, с неорганическими соединениями.

В абсолютном большинстве природных объектов (живые существа, их пища и т.д.) сумма долей жиров, белков и углеводов в сухом веществе меньше единицы, поскольку в них содержится определенное количество золы, т.е. неорганических соединений, которые не используются живыми организмами для получения энергии.

Зная долю золы ( $Z$ ) в исследуемом объекте и калорийность его сухого вещества ( $Y_1$ ) легко рассчитать калорийность его органического, или обеззоленного вещества ( $Y$ ):

$$Y = \frac{Y_1}{1 - z}$$

где  $Y$  – калорийность сырого вещества,  $X$  – доля в нем воды.

По отношению к живым организмам различают *энергетический эквивалент* массы организма и *энергетическую ценность*.

Первая величина измеряется в единицах энергии, заключенной во всем теле особи, вторая – в единицах энергии на 1 г сырого сухого либо органического (обеззоленного) вещества ее тела.

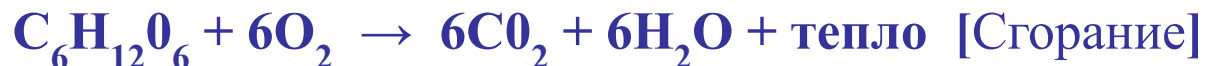
Зная массу тела организма и ее физическую калорийность легко, рассчитать количество заключенной в них энергии, т.е. их энергетический эквивалент.

## Энергетические траты организма

Практически весь кислород, поглощаемый аэробным организмом, используется на его дыхание.

По *закону Гесса*, тепловой эффект химической реакции равен разности энергетических состояний начальных и конечных продуктов реакции и не зависит от путей перехода между ними.

Начальные и конечные продукты дыхания организмов и сгорания органических веществ одинаковы.



Поэтому количество энергии, выделившееся в организме при окислении органических веществ в процессе дыхания, будет равно количеству энергии, выделившемуся при их сгорании.



При полном сжигании углеводов, жиров и белков в калориметрической бомбе на 1 мг затраченного на окисление кислорода выделяется близкое количество энергии – от 3,08 до 3,69 калорий.

**Оксикалорийный коэффициент (ОК)** – отношение количества энергии, выделенной при полном окислении органического вещества, к количеству кислорода, затраченного на окисление.

Поскольку в качестве энергетического субстрата при дыхании в организме обычно используются все эти группы органических соединений, хоть и в разных пропорциях, можно принять, что **среднее значение ОК для организма равно  $3,39 \text{ кал} \cdot \text{мгO}_2^{-1}$ .**

Чтобы определить количество энергии, выделившееся в организме в процессе дыхания, нужно умножить массу потребленного им кислорода на величину ОК.

Отношение между объемами выделенного организмом в процессе дыхания углекислого газа и поглощенного кислорода называется *дыхательным коэффициентом (ДК)*, т. е.:

$$\text{ДК} = \frac{[\text{CO}_2]}{[\text{O}_2]}$$

При окислении в организме углеводов ДК становится близким к 1,0. Например, на окисление одной молекулы глюкозы затрачивается 6 молекул  $\text{O}_2$  и выделяется 6 молекул  $\text{CO}_2$ .

При окислении жиров ДК снижается до 0,71 – 0,73.



ДК для белков характеризуется промежуточными значениями – от 0,75 до 0,81.

По величинам ДК можно в определенной степени судить, какие органические вещества используются в качестве энергетического субстрата для дыхания.

При значениях ДК, близких к 1,0 ими являются углеводы, близких к 0,7 – жиры.

При промежуточных значениях ДК определить, какие вещества используются на дыхания, затруднительно. Это могут быть как белки, так и смеси всех трех групп веществ.

Например, у голодающих особей вначале обычно используются жиры, затем углеводы – и лишь затем белки, что соответствующим образом отражается на изменении ДК.

При расходовании около 30 % белков организм, как правило, погибает. В умеренных широтах у водных организмов (рыбы, ракообразные) в холодный период года (температура воды ниже 8 – 10°C) в качестве энергетического субстрата используются преимущественно жиры, а в теплый – углеводы.

Скорость дыхания особи, или количество кислорода, потребленного за единицу времени ( $Q$ ), возрастает с увеличением массы ее тела ( $W$ ). При этом  $Q$  возрастает в значительно меньшей степени, чем  $W$ .

У животных зависимость трат энергии на дыхание ( $T = Q \cdot OK$ ) от массы их тела ( $W$ ) описывается уравнением:

$$T = aW^b,$$

где

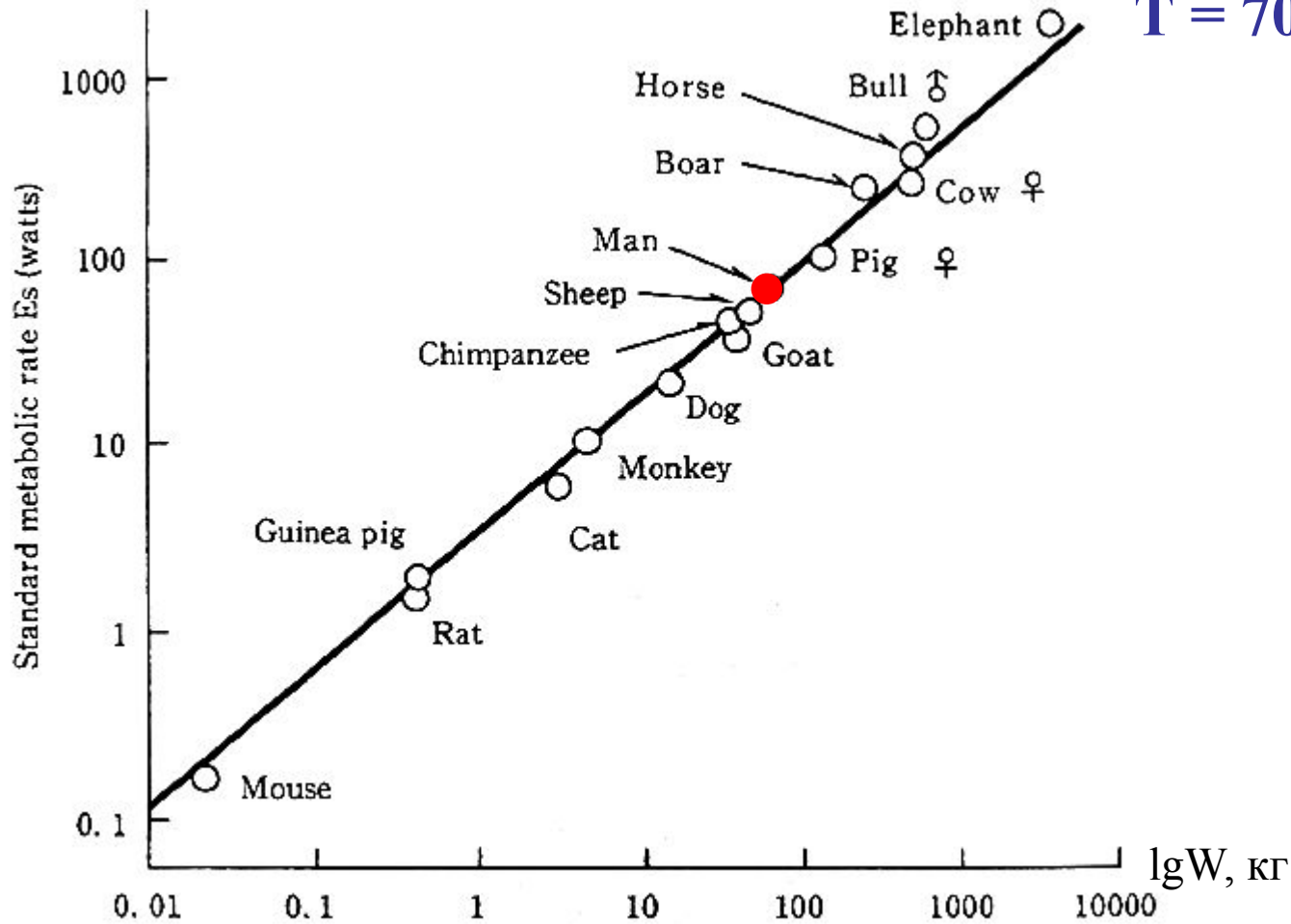
$a$  – эмпирический коэффициент («уровень метаболизма»), численно равный  $T$  при  $W = 1$ .

$b$  – степенной коэффициент. Он может изменяться от 0,55 до 0,9, однако обычно близок к 0,75 – 0,80.

В двойных логарифмических координатах это уравнение трансформируется в уравнение прямой линии:

$$\lg T = \lg a + b \lg W$$

$\lg T, \text{ватт} \cdot \text{особь}^{-1} \text{сутки}^{-1}$



Зависимость между уровнем метаболизма ( $T$ ) и массой тела ( $W$ ) млекопитающих

$1 \text{ватт} \cdot \text{особь}^{-1} \text{сутки}^{-1} \approx 20,6 \text{ккал} \cdot \text{особь}^{-1} \text{сутки}^{-1}$

В численной форме это уравнение для млекопитающих имеет вид:

$$T = 70W^{0,75}$$

где:

**T** – энергия, затраченная на дыхание (ккал·сутки<sup>-1</sup>);

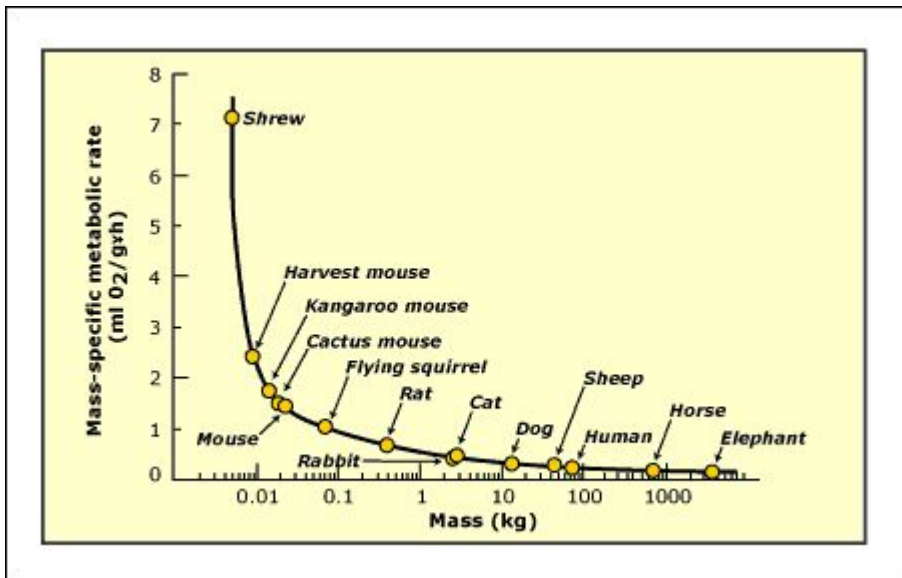
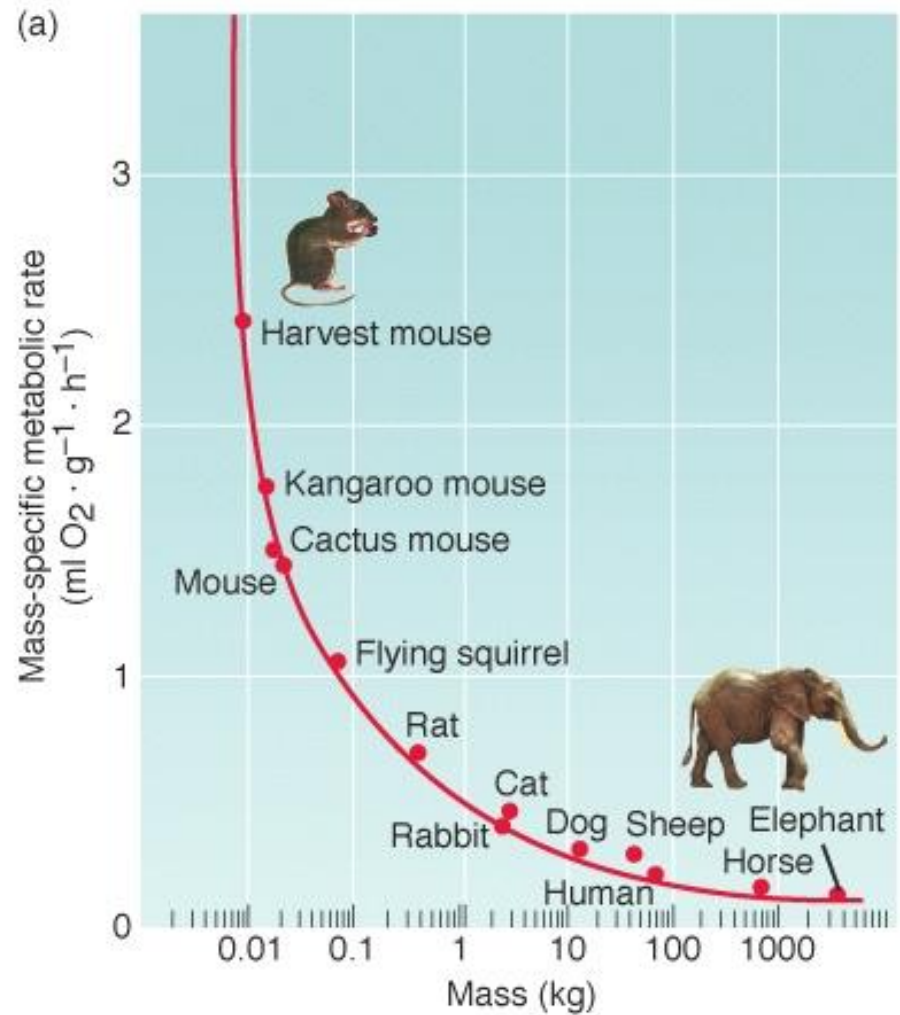
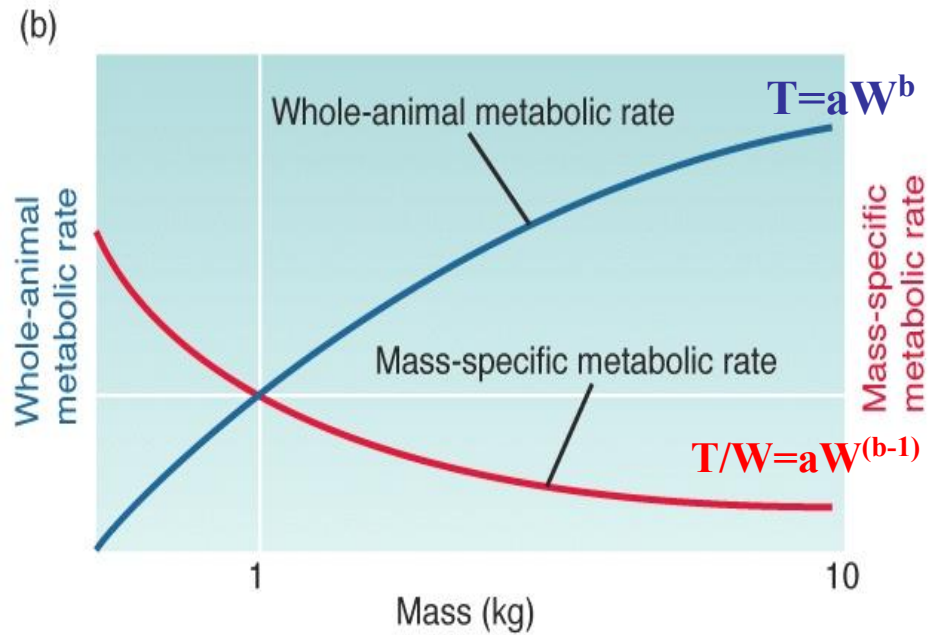
**W** – масса тела, кг.

Уровень метаболизма в расчете на единицу массы (T/W), или интенсивность метаболизма с увеличением массы млекопитающих (W) снижается:

$$T/W = (aW^b)/W = aW^{(b-1)} .$$

В численной форме:

$$T/W = (70W^{0,75})/W = 70W^{(0,75 - 1)} = 70W^{-0,25}$$



Зависимость скорости (слева) и интенсивности (справа)  
дыхания у млекопитающих от массы их тела.

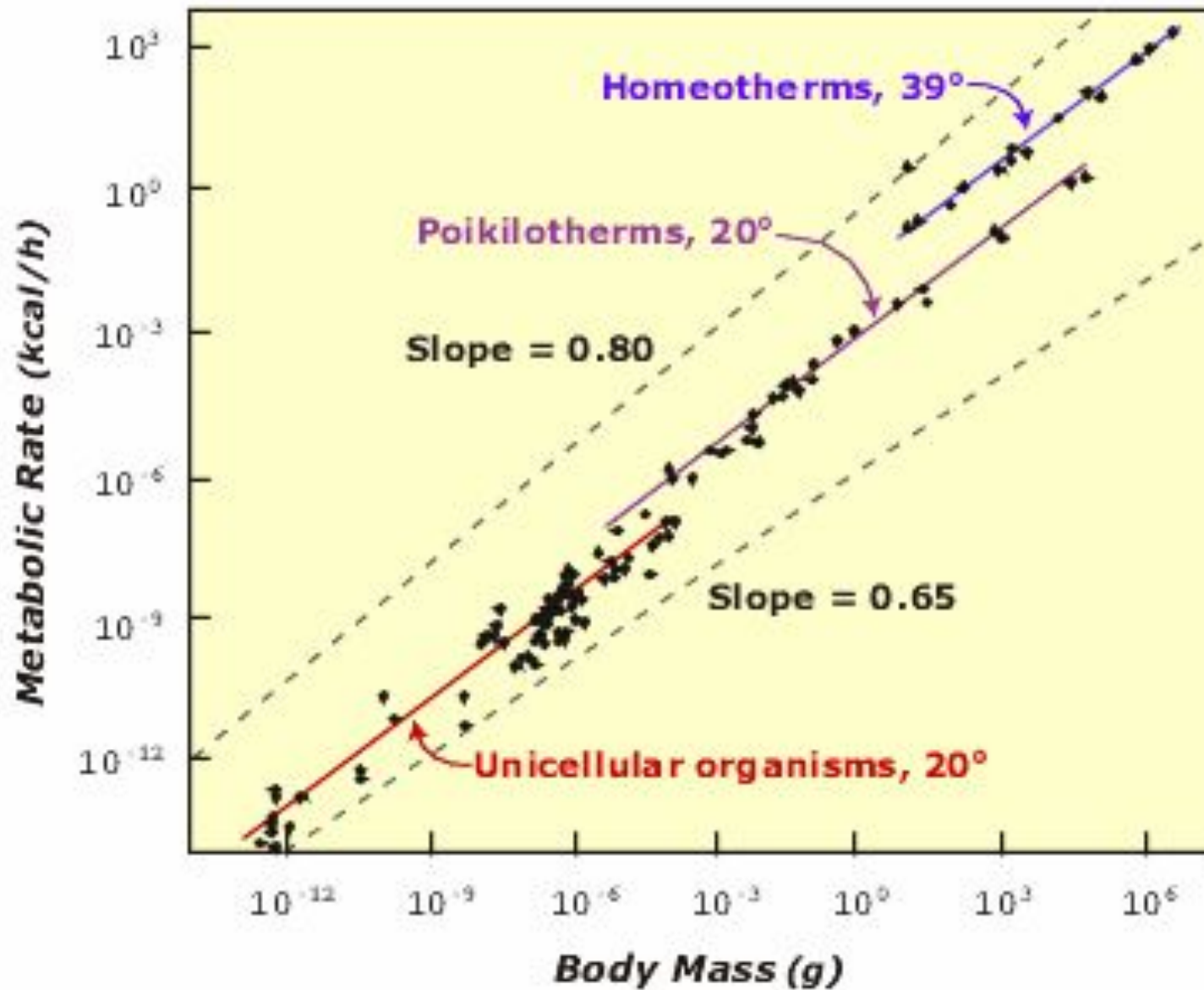


Сравнительная оценка уровней метаболизма у видов из разных таксонов имеет большое теоретическое значение для оценки сдвигов уровня метаболизма в процессе прогрессивной эволюции.

*А.Хеммингсен* (1960) впервые обобщил данные по скорости дыхания у разных групп гетеротрофных пойкилотермных и гомойотермных организмов.

Он установил, что зависимость скорости дыхания ( $Q$ ) от массы тела у гетеротрофных протистов (в основном саркодовых), пойкилотермных (беспозвоночных и позвоночных) и гомойотермных (млекопитающих и птиц) животных соответствует уравнениям со степенными коэффициентами  $b$ , очень близкими к 0,75.

Это дало возможность сопоставить уровни метаболизма у этих групп по величинам коэффициентов  $a$ .



Параметры уравнений типа  $T = aW^k$  связи скорости метаболизма ( $T$ , ккал·особь<sup>-1</sup>сутки<sup>-1</sup>) от массы тела особей ( $W$ , кг) для важнейших таксонов протистов, беспозвоночных и позвоночных животных

Таксон	Температура тела, °С	a	k
Саркодовые	Около 20°С	1,06	0,75
Свободноживущие инфузории	->>-	9,26	0,75
Коловратки	->>-	0,40	0,72
Нелетающие насекомые	->>-	3,20 – 7,46	0,76 – 0,85
Летающие насекомые	->>-	8,00 – 17,30	0,82 – 0,91
Ракообразные	->>-	2,80	0,76
Хрящевые и костные рыбы	->>-	4,63	0,84
Амфибии	->>-	2,02	0,81
Рептилии	->>-	2,20	0,79
Птицы из отряда воробьинообразных	41 – 42°С	114,8	0,73
Птицы из остальных отрядов	41 – 42°С	73,5	0,73
Сумчатые млекопитающие	33 – 34°С	46,6	0,74
Плацентарные млекопитающие	37 – 39°С	70,0	0,75

Уровень метаболизма у низкоорганизованных протистов из типа саркодовых лишь незначительно уступает таковому у большинства групп беспозвоночных, тогда как уровень метаболизма у инфузорий (самых высокоорганизованных протистов) даже более высокий, чем у позвоночных пойкилотермных животных.

В то же время уровень обмена у самых мелких многоклеточных животных — коловраток ниже, чем у саркодовых.

Наивысший уровень метаболизма среди пойкилотермных животных имеют активно летающие насекомые из отрядов стрекоз, чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых.

По этому показателю они в 1,5 – 4 раза превосходят нелетающих или плохо летающих насекомых из отрядов коллембол, прямокрылых и жесткокрылых.

Даже выход предков амфибий на сушу, т.е. попадание их под воздействие земного тяготения, а затем появление рептилий, не привело к существенному повышению уровня обмена этих групп по сравнению с их водными предковыми формами – рыбами.

В целом уровень метаболизма у пойкилотермных позвоночных значительно ниже, чем у равных им по массе гомойотермных животных даже с учетом существенной разницы в температуре тела – соответственно около 20 и 40°C.

Пересчитанные для 40°C значения  $a$  в уравнениях для рыб, амфибий и рептилий, рассчитанные для температур около 2°C исходя из  $Q_{10} = 2,3$ , не превышают 10 – 12, что гораздо ниже аналогичных показателей в соответствующих уравнениях для птиц и млекопитающих.

Очевидно, скачкообразные повышения (в десятки раз) уровня метаболизма в эволюции животных имели место лишь при возникновении млекопитающих, а затем и птиц от их предков - рептилий.

При этом уровень обмена у сумчатых млекопитающих несколько уступает таковому у плацентарных, что вполне объясняется более высокой температурой тела у последних.

В то же время уровень метаболизма у птиц из отряда воробьинообразных в 1,5 раза выше, чем плацентарных млекопитающих, а также у птиц из остальных отрядов, хотя температура тела у видов из этих групп очень близка. Причины этого остаются пока неизвестными

## Зависимость скорости метаболизма у животных от температуры.

На скорость дыхания организмов, как и на другие их жизненные процессы, значительное воздействие оказывает температура среды. Поскольку масса особей также влияет на скорость дыхания, воздействие температуры на этот показатель следует изучать на одноразмерных особях.

Характер температурной зависимости скорости ( $Q$ ) или интенсивности дыхания ( $Q/W$ ) у пойкилотермных и гомойотермных животных резко различается.

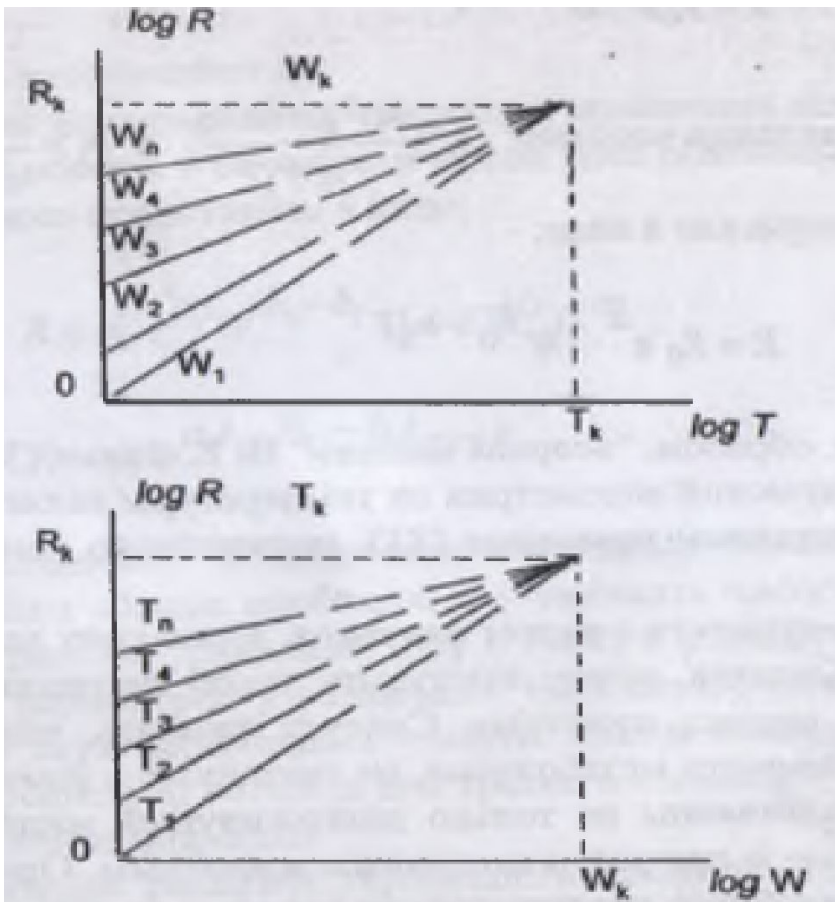
У отдельных видов пойкилотермных животных значения коэффициента **a** возрастают с температурой в пределах толерантных ее значений.

Напротив, степенной коэффициент **b** с ростом температуры обычно снижается

Значения коэффициентов **a** и **b** зависимости скорости дыхания ( $Q$ ,  $\text{млO}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ ) от сырой массы тела ( $W$ , г) у дальневосточного трепанга *Stichopus japonicus*

Температура, °C	a	b
2,5	0,0029	0,745
8,5	0,0070	0,85
13,5	0,025	0,65
18,5	0,11	0,38
23,5	0,12	0,41
28,5	0,32	0,29





Постоянство массы тела

$$W_n > W_4 > W_3 > W_2 > W_1$$

Постоянство температуры

$$T_n > T_4 > T_3 > T_2 > T_1$$

«Веерная модель метаболизма». Линии регрессии уравнений связи скорости метаболизма и массы тела при разных температурах на двойном логарифмическом графике сходятся в одной точке.

Отсюда следует:

Термолабильность у более мелких особей выражена сильнее, чем у более крупных.

У организмов существует некоторый предельный уровень скорости метаболизма ( $R_k$ ), который не может быть превышен.

У пойкилотермных животных, температура тела которых равна или очень мало отличается от температуры среды, значения  $Q/W$  с температурой возрастают, а  $Q_{10}$  для них снижаются.

Характер температурной зависимости интенсивности метаболизма ( $Q/W$ ) у пойкилотермных организмов в значительной степени зависит от температурных условий их обитания.

Снижение  $Q/W$  при повышенных температурах часто сопровождается ростом смертности особей. Характер температурной зависимости  $Q/W$  является одним из критериев верхней температурной границы зоны нормы.

Характер температурной зависимости интенсивности метаболизма ( $Q/W$ ) у пойкилотермных организмов в значительной степени зависит от температурных условий их обитания.

Снижение  $Q/W$  при повышенных температурах часто сопровождается ростом смертности особей. Характер температурной зависимости  $Q/W$  является одним из критериев верхней температурной границы зоны нормы.

Пойкилотермные животные

Гомойтермные животные