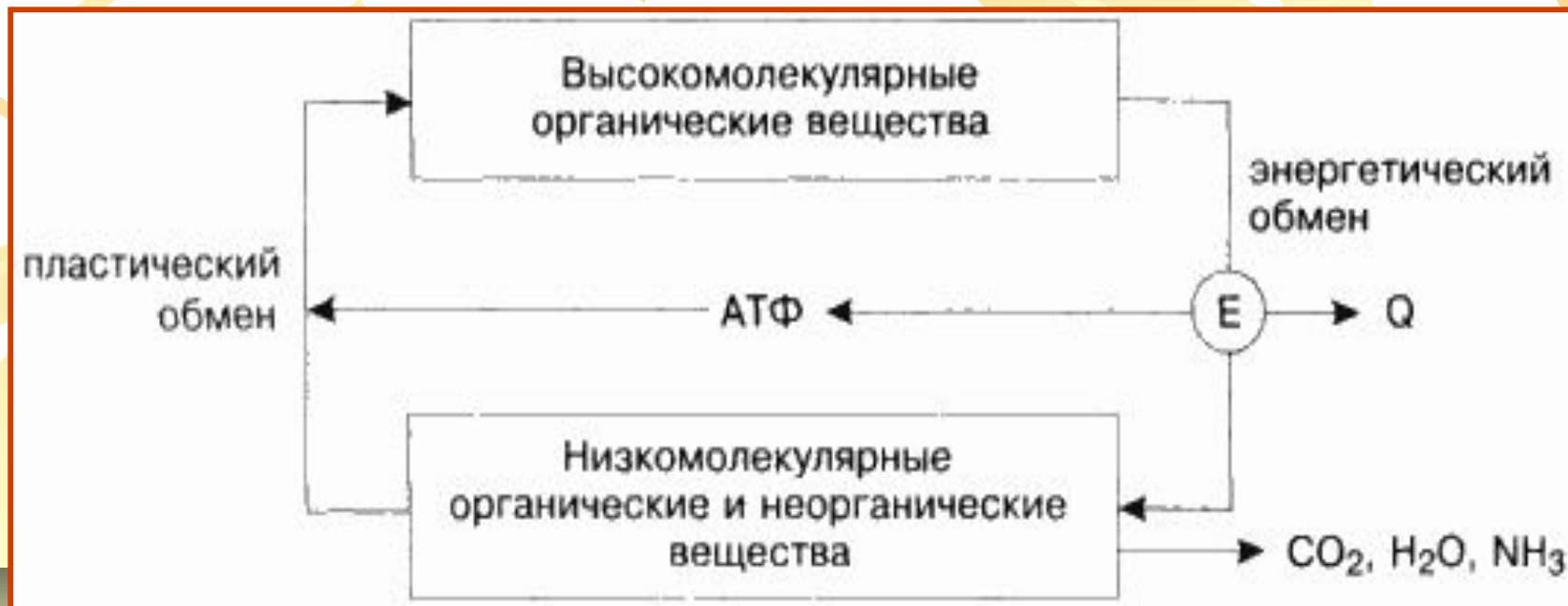


•Метаболизм

- ❖ **Общая характеристика процессов метаболизма**
- ❖ **Гетеротрофная ассимиляция**
- ❖ **Автотрофная ассимиляция:**
 - **Фотосинтез**
 - **Хемосинтез**
- ❖ **Диссимиляция:**
 - **Анаэробная**
 - **Аэробная**

Метаболизм «превращение, изменение», **обмен веществ** — процесс превращения химических веществ в организме, обеспечивающих его рост, развитие, деятельность и жизнь в целом.

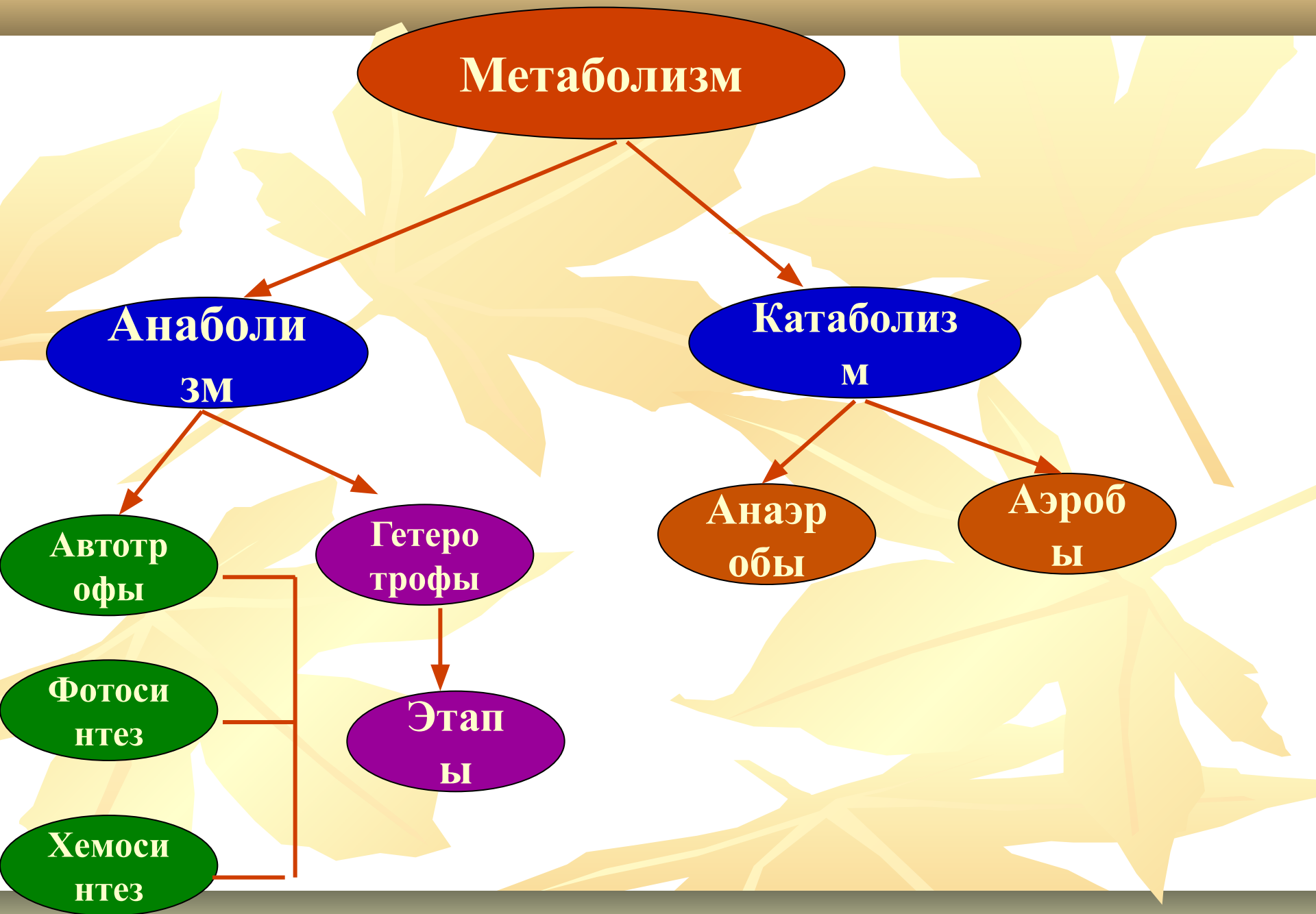
В живом организме постоянно расходуется энергия, причём не только во время физической и умственной работы, но и при полном покое (сне).



Метаболизм

Обмен веществ представляет собой комплекс биохимических и энергетических процессов, обеспечивающих использование пищевых веществ для нужд организма и удовлетворения его потребностей в пластических и энергетических веществах

В обмене веществ можно выделить два основных этапа: подготовительный - когда поступившее алиментарным путем вещество подвергается химическим превращениям, в результате которых оно может поступить в кровь и далее проникнуть в клетки, и собственно метаболизм, т.е. химические превращения соединений, проникнувших внутрь клеток.



АССИМИЛЯЦИЯ И ДИССИМИЛЯЦИЯ

Пластический обмен - это совокупность реакций биосинтеза, или создание сложных молекул из простых. В клетке постоянно синтезируются белки из аминокислот, жиры из глицерина и жирных кислот, углеводы из моносахаридов, нуклеотиды из азотистых оснований и сахаров. Эти реакции идут **с затратами энергии**.

Используемая энергия освобождается в ходе **энергетического обмена**.

Энергетический обмен - это совокупность реакций расщепления сложных органических соединений до более простых молекул. Часть энергии, высвобождаемой при этом, идет на синтез богатых энергетическими **связями молекул АТФ** (аденозин-трифосфорной кислоты). Расщепление органических веществ осуществляется в цитоплазме и митохондриях с участием кислорода. **Реакции ассимиляции и диссимиляции тесно связаны между собой и внешней средой**. Из внешней среды организм получает питательные вещества. Во внешнюю среду выделяются отработанные вещества.

Метаболический путь - это характер и последовательность химических превращений конкретного вещества в организме. Промежуточные продукты, образовавшиеся в процессе метаболизма называются метаболитами, а последнее соединение метаболического пути - **конечный продукт**.

Процесс распада сложных веществ на более простые называется **катаболизмом**. Так, поступающие в пищу белки, жиры, углеводы под действием ферментов пищеварительного тракта распадаются на более простые составные части (аминокислоты, жирные кислоты и моносахариды). При этом высвобождается энергия. Обратный процесс, т. е. синтез сложных соединений из более простых называется **анаболизмом**. Он идет с затратой энергии. Из образовавшихся в результате пищеварения аминокислот, жирных кислот и моносахаридов в клетках синтезируются новые клеточные белки, фосфолипиды мембран и полисахариды.

Существует понятие **амфиболизм**, когда одно соединение разрушается, но при этом синтезируется другое

Этапы метаболизма

Условно процесс обмена веществ можно разделить на три этапа:

Первый этап — ферментативное расщепление белков, жиров и углеводов до растворимых в воде аминокислот, моно- и дисахаридов, глицерина, жирных кислот и других соединений, происходящее в различных отделах желудочно-кишечного тракта, и всасывание их в кровь и лимфу.

Биологически активные вещества (БАВ) — общее название веществ, имеющих выраженную физиологическую активность. Термин объединяет вещества, оказывающее заметное стимулирующее, либо подавляющее воздействие на биохимические процессы *in vivo* или *in vitro*.

К биологически активным веществам относятся ферменты, гормоны, фитогормоны, ингибиторы обменных процессов, иногда — токсические вещества (яды) и др.

Этапы метаболизма

Второй этап — транспорт питательных веществ кровью к тканям и клеточный метаболизм, результатом которого является их ферментативное расщепление до конечных продуктов. Часть этих продуктов используется для построения составных частей мембран, цитоплазмы, для синтеза биологически активных веществ и воспроизведения клеток и тканей. Расщепление веществ сопровождается выделением энергии, которая используется для процесса синтеза и обеспечения работы каждого органа и организма в целом.

Третий этап — выведение конечных продуктов метаболизма в составе мочи, кала, пота, через легкие в виде CO₂ и т. д.

Анаболизм и катаболизм

Обмен веществ состоит из двух противоположных, одновременно протекающих процессов. *Первый* — анаболизм — объединяет все реакции, связанные с синтезом необходимых веществ, их усвоением и использованием для роста, развития и жизнедеятельности организма.

Второй — катаболизм — включает реакции, связанные с распадом веществ, их окислением и выведением из организма продуктов распада - окислительно-восстановительные реакции. Главным образом через реакции **анаболизма** протекает процесс ассимиляции (усвоения) питательных веществ или пластический обмен, а реакции **катаболизма** составляют основу диссимиляции или энергетического обмена — освобождения организма от веществ, его составляющих (употребление терминов «ассимиляция» как синонима анаболизма, а «диссимиляция» — синонима катаболизма некорректно, так как они являются более общими биологическими понятиями).

Обмен веществ происходит непрерывно. Биологические исследования меченых атомов позволило в экспериментах на животных установить, что во всех тканях и клетках обмен веществ происходит непрерывно — никакой разницы между «строительными» и «энергетическими» молекулами не существует. В организме все молекулы равным образом участвуют в обмене веществ. В среднем у человека каждые **80 дней** меняется половина всех тканевых белков; ферменты печени (в ней идут особенно интенсивные реакции) обновляются через **2-4 часа**, а некоторые — через **несколько десятков минут**.



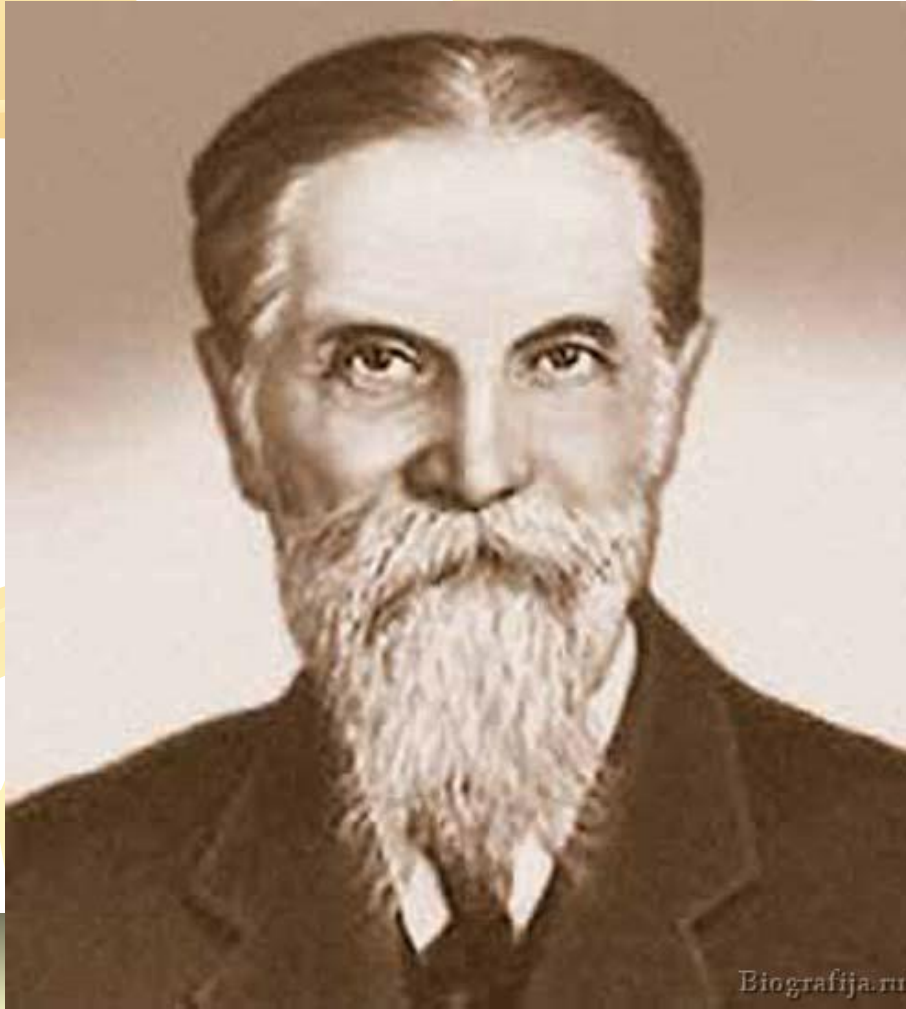
Ферменты (энзимы)

- это специфические белки, биологические катализаторы, ускоряющие реакции обмена в клетке. Все процессы в живом организме прямо или косвенно осуществляются с участием ферментов. Фермент катализирует только одну реакцию или действует только на один тип связи. Этим обеспечивается тонкая регуляция всех жизненно важных процессов (дыхание, пищеварение, фотосинтез и т.д.), протекающих в клетке или организме. В молекуле каждого фермента имеется участок, осуществляющий контакт между молекулами фермента и специфического вещества (субстрата). Активным центром фермента выступает функциональная группа (например, ОН - группа серина) или отдельная аминокислота.

Скорость ферментативных реакций зависит от: *температуры, давления, кислотности среды, наличия ингибиторов и т.д.*

Тимирязев

Климент Аркадьевич [22.5. 1843, Петербург, — 28.4.1920, Москва], естествоиспытатель-дарвинист, один из основоположников русской школы физиологов растений, член-корреспондент Петербургской АН (1890).



Основные исследования Тимирязева по физиологии растений посвящены изучению процесса фотосинтеза, для чего им были разработаны специальные методики и аппаратура

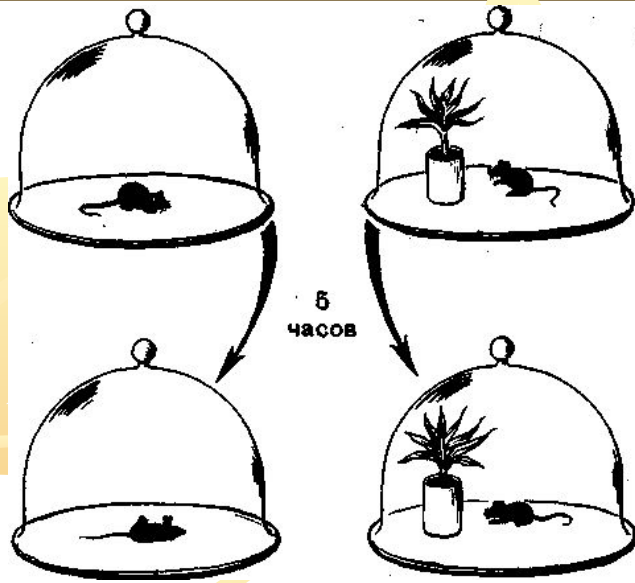


В лекции, прочитанной в Лондонском королевском обществе и названной "**Космическая роль растения**" (1903, в рус. пер. 1904), Тимирязев обобщил свои многолетние исследования в области фотосинтеза.

Он осветил значение фотосинтеза, осуществляемого зелёными растениями, как первоисточника органического вещества и запасаемой энергии, необходимых для жизнедеятельности всех организмов.

История открытия фотосинтеза

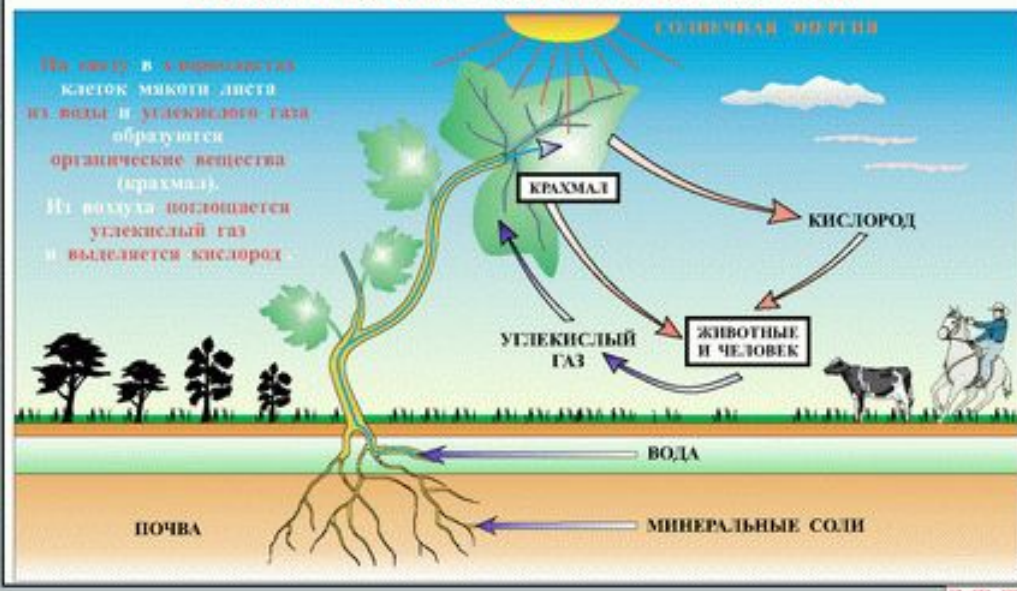
Фотосинтез был открыт в конце XVIII столетия. В 1771 г. английский химик Джозеф Пристли проделал такой опыт. Он заключал мышь под стеклянный колпак. Через пять часов мышь погибала.



Однако при наличии под колпаком ветки мяты она оставалась живой. Отсюда Пристли сделал вывод, что животные своим дыханием делают воздух непригодным для жизнедеятельности организма, а растения восстанавливают его, т. е. делают пригодным для жизнедеятельности. Голландец Ингенхуз (1779) показал, что непременным условием удачного опыта является наличие **солнечного света**.

Фотосинтез

ФОТОСИНТЕЗ В КЛЕТКАХ ЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ



Процесс образования органического вещества из углекислого газа и воды на свету при участии фотосинтетических пигментов (хлорофилл у растений, бактериохлорофилл и бактериородопсин у бактерий).

В современной физиологии растений под фотосинтезом чаще понимается фотоавтотрофная функция — совокупность процессов поглощения, превращения и использования энергии квантов света в различных эндэргонических реакциях, в том числе превращения углекислого газа в органические вещества.

Строение хлоропласта.

Процесс фотосинтеза локализован в хлоропластах.

Хлоропласты

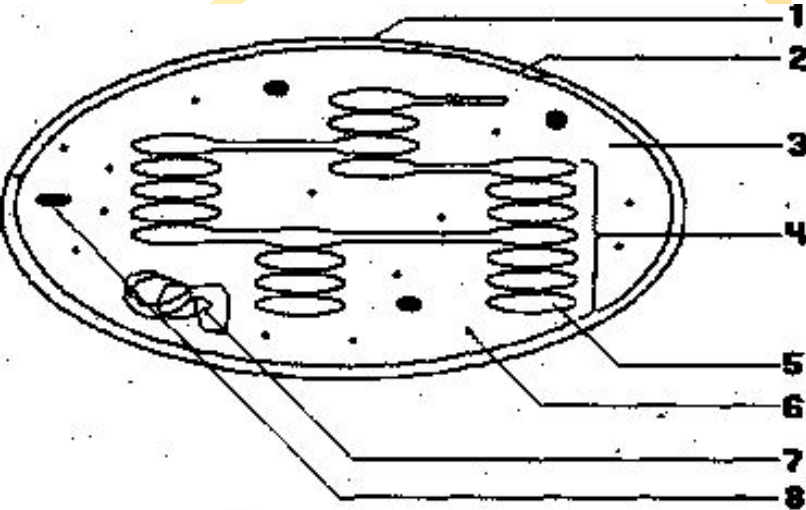
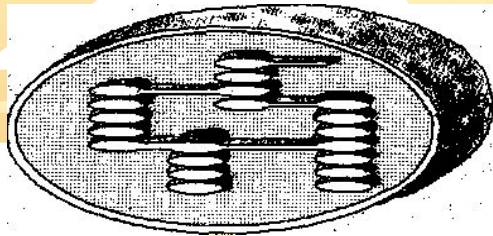
(зеленые пластиды).

Их цвет зависит от наличия хлорофилла.

Размер: 3-4 до 16-20 мкм.

Количество – 40 – 60 в клетке.

Участвуют в поглощении световой энергии.



1 наружная мембрана,

2 внутренняя мембрана

3 Строма

4 Грана

5 Тилакоид

6 Рибосомы

7 ДНК

8 Зерна крахмала

II

Физические, химические и оптические свойства хлорофилла

- ◆ **Хлорофилл имеет зеленую окраску, нерастворим в воде, растворим в органических растворителях – спиртах, эфирах и др., но в безводных растворителях нерастворим.**
- ◆ **Хлорофилл реагирует со щелочами, при этом образуется соль хлорофиллина зеленого цвета.**
- ◆ **Хлорофилл реагирует с кислотами по принципу замещения магния на водород с появлением бурой окраски (феофитин).**
- ◆ **Хлорофилл поглощает почти все красные и сине-фиолетовые лучи. Зеленые лучи поглощаются слабо, чем и обуславливается зеленая окраска растений.**
- ◆ **Спиртовая вытяжка хлорофилла в проходящем свете зеленая, а в отраженном – красная, благодаря явлению флуоресценции (испускание поглощенных световых лучей с измененной длиной волны).**

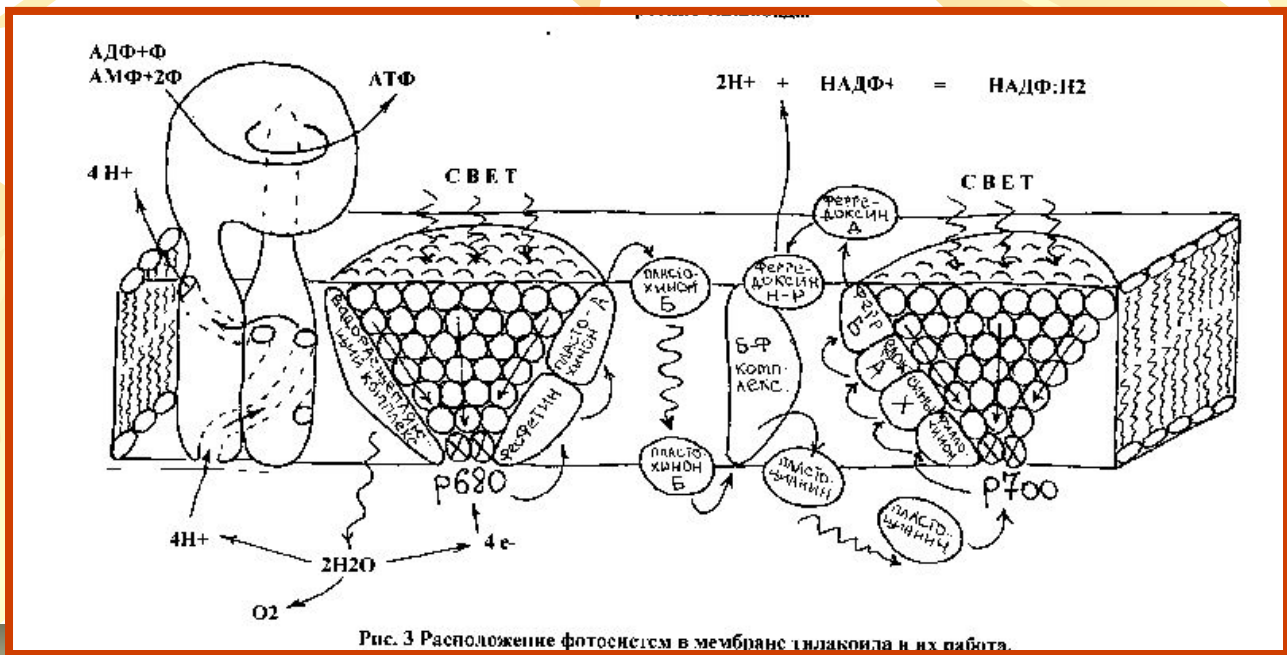
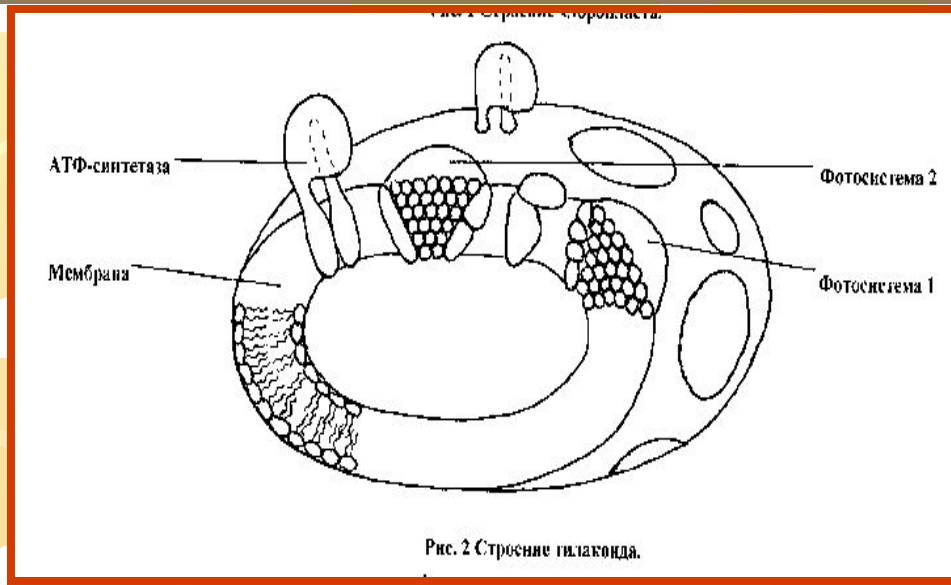
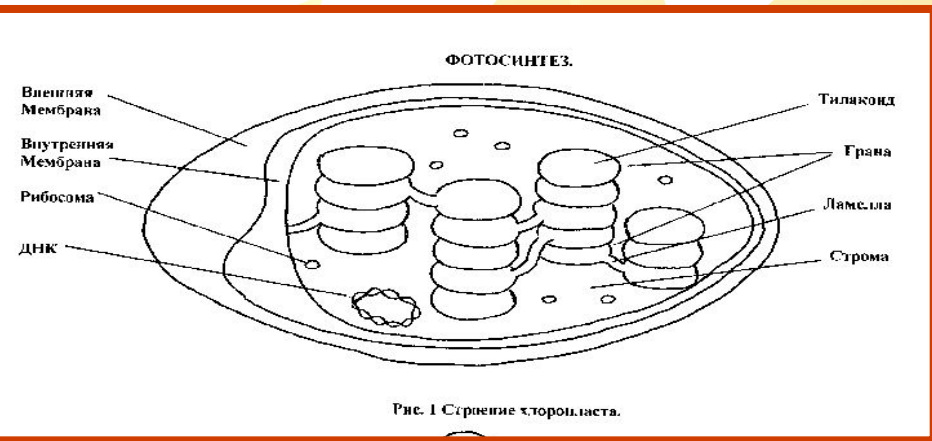
Строение и свойства хлорофилла.

В мембранах тилакоидов располагаются молекулы хлорофилла – вещества, аккумулирующие световую энергию.

Хлорофилл имеет несколько форм (около 10). Главными являются две формы – **хл.а** ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$), сине-зеленого цвета, и **хл.б** ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$) желто-зеленого цвета.

Хлорофилла *a* в листьях примерно в три раза **больше** по сравнению с хлорофиллом *b*.

парфириновое ядро;
спирт метанол (CH_3OH);
спирт фитол ($C_{20}H_{39}OH$).



Световая фаза фотосинтеза

Большая часть солнечной энергии испускается в виде фотонов — **квантов видимого света**. Электрон в составе хлорофилла поглощает квант света синим и красным областями спектра определенной длины волны и перемещается на более высокий энергетический уровень этой молекул, приобретая **потенциальную энергию**; Возбужденный электрон, как по ступеням, **перемещается по цепи переносчиков электронов**. При этом он **теряет энергию**, которая служит **для фосфорилирования АДФ** (присоединения остатка фосфорной кислоты) и запасания ее в макроэргической связи. Часть возбужденных светом электронов используется также **для восстановления НАДФ⁺ в НАДФ • Н**.

Под действием солнечного света в хлоропластах происходит также расщепление молекул воды — **фотолиз**, при котором возникают электроны, возмещающие их потерю хлорофиллом; в качестве побочного продукта фотолиза образуется кислород.

Световая фаза фотосинтеза

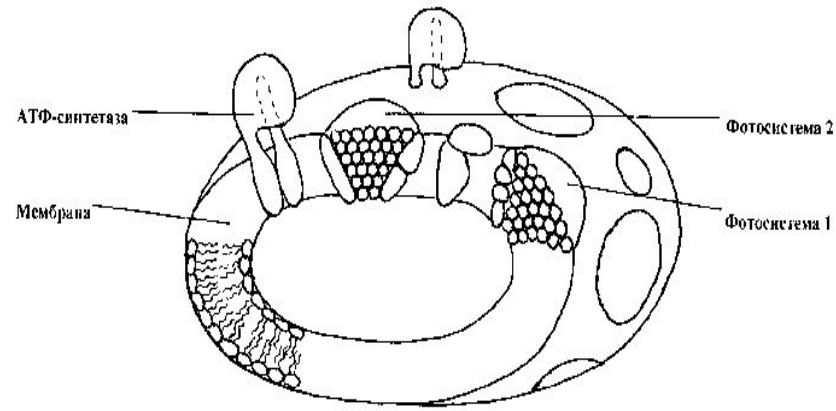
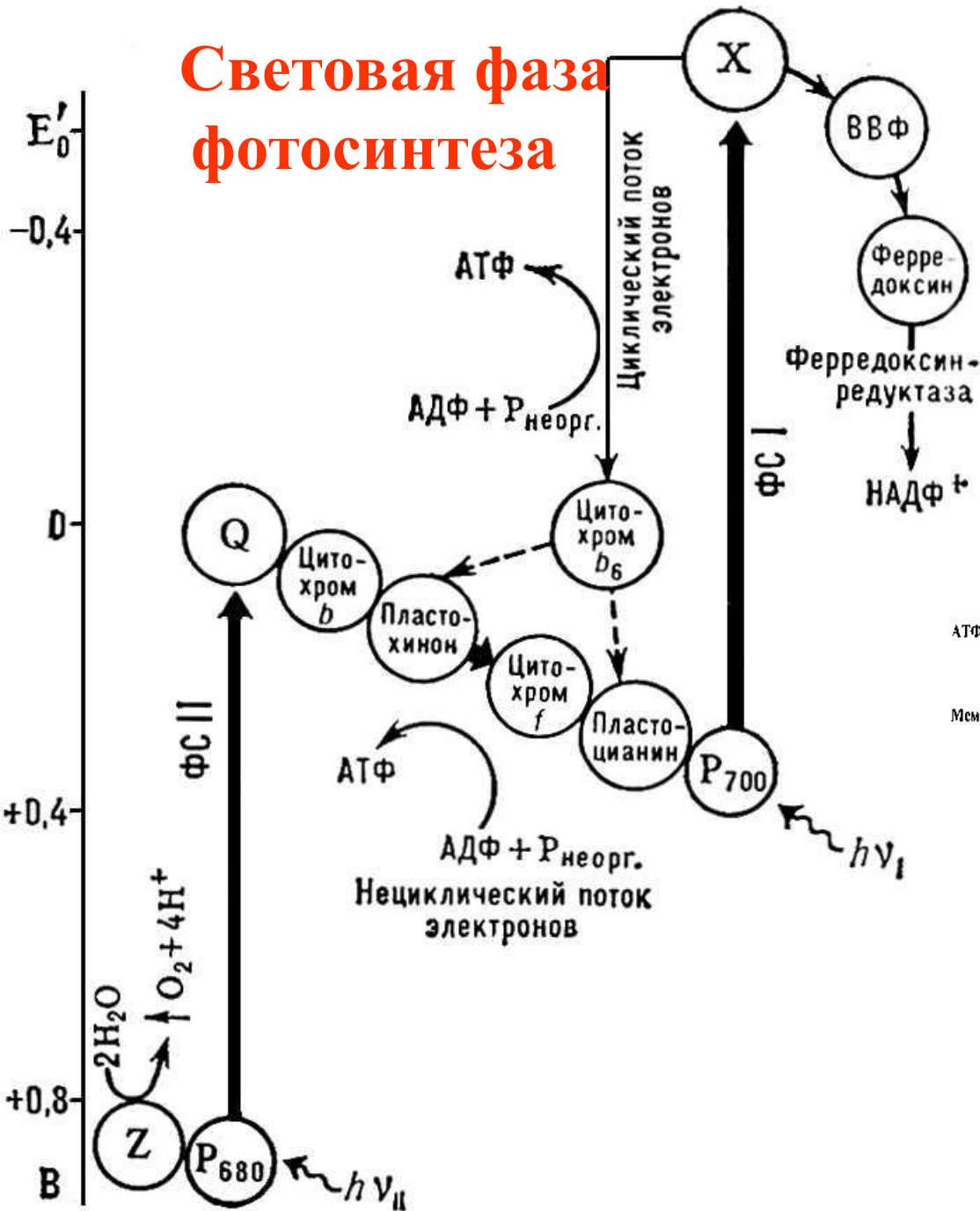
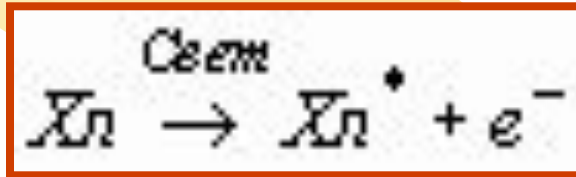


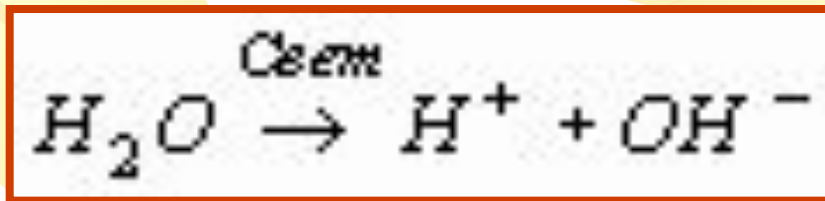
Рис. 2 Строение хлоропласта.

Световая фаза фотосинтеза

Световая фаза фотосинтеза происходит только на свету в мембране гран при участии хлорофилла, белков-переносчиков и АТФ-синтетазы. Под действием кванта света хлорофилл теряет электрон, переходя в возбужденное состояние:

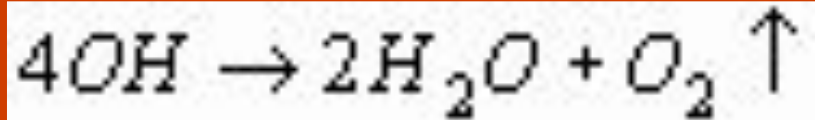
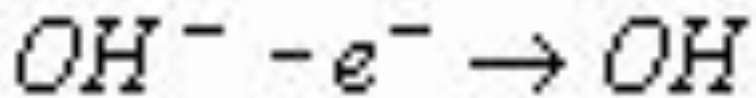


Эти электроны передаются переносчиками на наружную, т.е. обращенную к строме, поверхность мембраны тилакоидов, где накапливаются. Одновременно внутри полостей тилакоидов происходит фотолиз, т.е. разложение воды под действием энергии света:



Световая фаза фотосинтеза

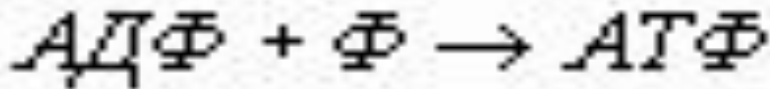
Образующиеся электроны передаются переносчиками к молекулам хлорофилла и восстанавливают их, а радикалы OH объединяются, образуя воду и свободный кислород:



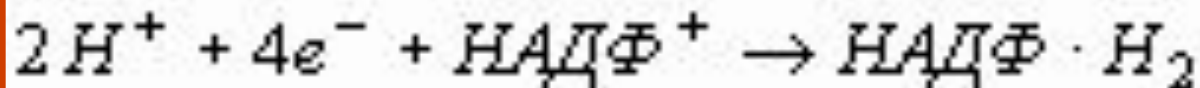
Протоны водорода, образовавшиеся при фотолизе воды, не могут проникнуть через мембрану граны и накапливаются внутри нее, создавая и пополняя H^+ -резервуар. В результате внутренняя поверхность мембраны граны заряжается положительно (за счет H^+), а наружная — отрицательно (за счет e^-).

Световая фаза фотосинтеза

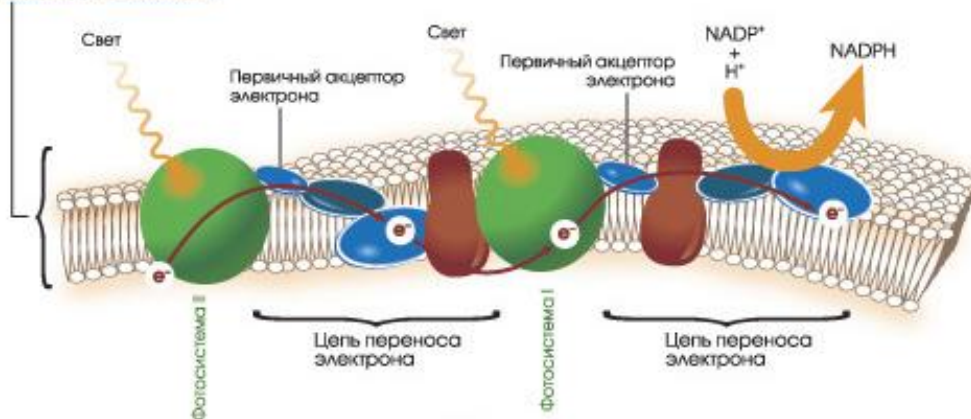
По мере накопления по обе стороны мембраны противоположно заряженных частиц увеличивается разность потенциалов между «обкладками» этого конденсатора. При достижении критической величины разности потенциалов сила электрического поля начинает проталкивать протоны через канал АТФ-синтетазы. На выходе из протонного канала создается высокий уровень энергии, которая используется для фосфорилирования имеющихся в стромах пластид молекул АДФ:



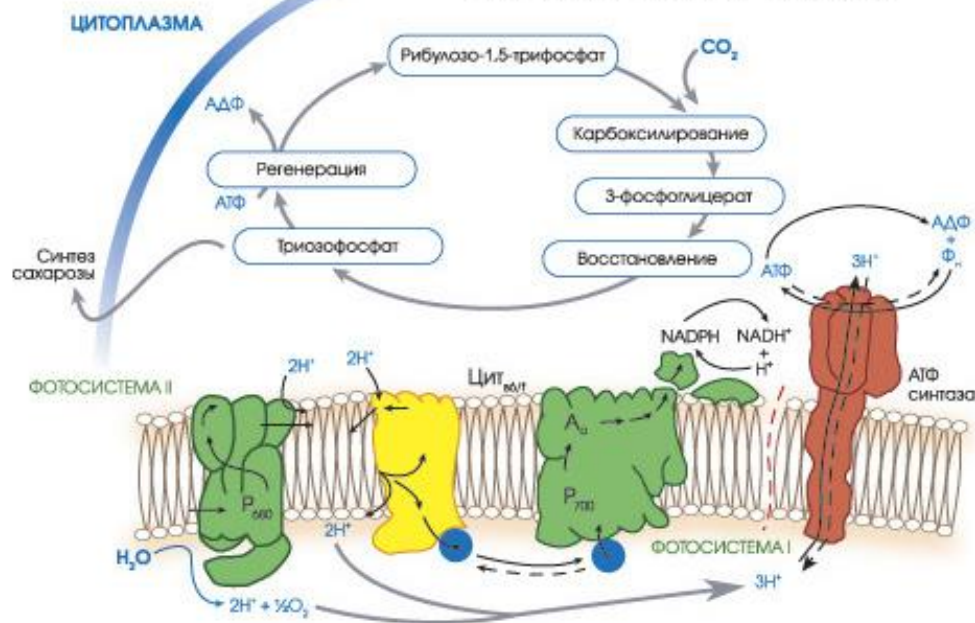
Ионы водорода, оказавшись на наружной поверхности мембраны тилакоида, встречаются там с электронами, образуя атомарный водород, который идет на восстановление специфического переносчика НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфата):



МЕМБРАНА ТИЛАКОИДА



6. В листьях зеленых растений все компоненты фотосинтетического аппарата строго упорядоченно расположены в мембранах особых внутриклеточных частиц – тилакоидов



7. «Возбужденный» электрон передается по цепочке молекул трансформаторов, на каждом шагу отдавая часть энергии на работу по переносу протонов через мембрану. Таким образом энергия аккумулируется в форме мембранного потенциала, с помощью которого образуется АТФ. Кроме того, энергия накапливается в молекулах еще одного энергоёмкого вещества: NADPH, и используется для синтеза сахаров



Таким образом, во время световой фазы фотосинтеза происходят три процесса:

- ▣ образование кислорода вследствие разложения воды,
- ▣ синтез АТФ,
- ▣ образование атомов водорода в форме НАДФ • Н

Кислород диффундирует в атмосферу,

АТФ и НАДФ • Н транспортируются в строму пластид и участвуют в процессах темновой фазы.

Цикл Кальвина или восстановительный пентозофосфатный цикл состоит из

трёх стадий:

Карбоксилирования

Восстановления

Регенерация акцептора CO_2

◆ На первой стадии к рибулозо-1,5-дифосфату присоединяется к CO_2 под действием фермента рибулозобисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа (Rubisco). Этот белок составляет основную фракцию белков хлоропласта и предположительно наиболее распространённый фермент в природе. В результате образуется промежуточное неустойчивое 6-углеродистое соединение, распадающееся на две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (ФГК).

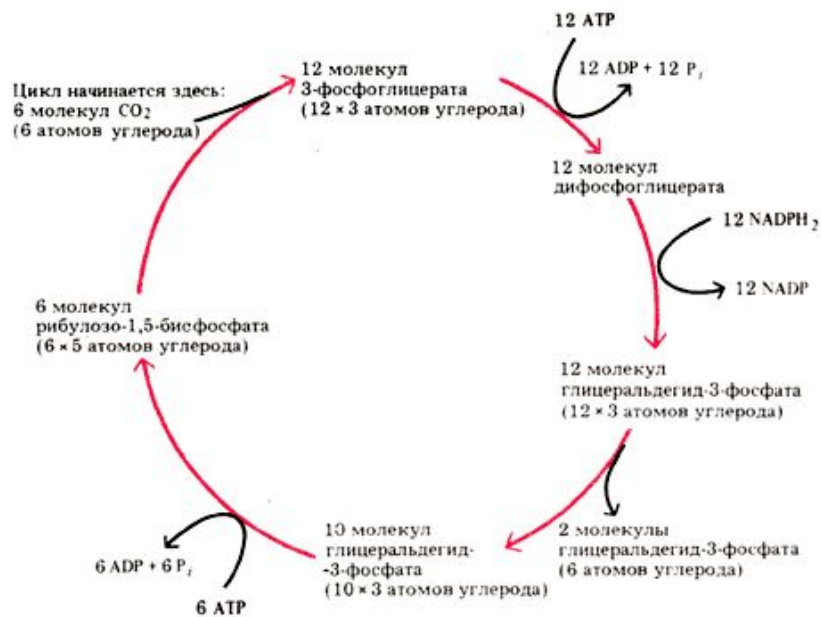
◆ Во второй стадии ФГК в два этапа восстанавливается. Сначала она фосфорилируется до АТФ под действием фосфоглицерокиназы, затем НАДФН при воздействии триозофосфатдегидрогеназы её карбоксильная группа окисляется до альдегидной и она становится углеводом (ФГА).

◆ В третьей стадии участвуют 5 молекул ФГА, которые через образование 4-, 5-, 6- и 7-углеродных соединений объединяются в 3 5-углеродных рибулозо-1,5-бифосфата, для чего необходимы 3АТФ.

Наконец, две ФГА необходимы для синтеза глюкозы. Для образования одной её молекулы требуется 6 оборотов цикла, 6 CO_2 , 12 НАДФН и 18 АТФ.

Темновая фаза

На второй стадии фотосинтеза химическая энергия, запасённая в световых реакциях используется для восстановления углерода. Углерод поставляется в виде CO_2 через устьица листьев и стеблей. Восстановление углерода происходит в строме хлоропласта в цикле реакций, которые известны как **цикл Кальвина**.



Исходное (или конечное) соединение **цикла Кальвина** пятиуглеродный сахар, рибулозо-1, 5 бисфосфат (РБФ). Процесс начинается, когда CO_2 входит в цикл и фиксируется на РБФ. На схеме показан результат шести циклов. Шесть оборотов цикла дают шестиуглеродный сахар - глюкозу, при этом затрачивается **18 АТФ** и **12 НАДФ.Н₂**



Цикл Кальвина - главный путь ассимиляции CO_2 . Это циклический процесс, в который вводится CO_2 и из которого выходит углевод.

Процесс можно разделить на три фазы:

первая фаза - карбоксилирование CO_2 . Углекислый газ, связываясь с рибулозобифосфатом (фосфатом сахара с пятью атомами С), образует две молекулы фосфоглицерата. Эту реакцию катализирует рибулозобифосфат-карбоксилаза;

вторая фаза - восстановление. Фосфоглицерат при участии $\text{NADP}^+ \text{H}$ (восстановитель) и АТФ (донор энергии) восстанавливается до 3-фосфоглицеральдегида. Эта последовательность реакций представляет собой обращение окислительных этапов гликолиза;

третья фаза - регенерация. Каждая шестая молекула фосфоглицеральдегида выходит из цикла, и из этого вещества образуется фруктозо-1,6-бифосфат. Из фруктозо-1,6-бифосфата синтезируются глюкоза, сахароза крахмал и т. д. Из остальных молекул фосфоглицеральдегида при участии молекул АТФ регенерируется рибулозобифосфат.

В качестве промежуточных продуктов образуются фосфаты сахаров. С окончанием этой фазы цикл замыкается. Ферменты цикла находятся в строме хлоропласта, а рибулозобифосфат-карбоксилаза - на наружной стороне тилакоидных мембран.

Планетарная роль растений и иных фотосинтезирующих организмов исключительно велика:

- 1) они трансформируют энергию солнечного света в энергию химических связей органических соединений, которая используется всеми остальными живыми существами нашей планеты;**
- 2) они насыщают атмосферу Земли кислородом, который служит для окисления органических веществ и извлечения этим способом запасенной в них химической энергии аэробными клетками;**
- 3) наконец, определенные виды растений в симбиозе с азотфиксирующими бактериями вводят газообразный азот атмосферы в состав молекул аммиака, его солей и органических азотсодержащих соединений. В почве есть и несимбиотические азотфиксирующие микроорганизмы. Из всего сказанного следует, что роль зеленых растений в планетарной жизни трудно переоценить.**

Сохранение и расширение зеленого покрова Земли имеет решающее значение для всех живых существ, населяющих нашу планету.

Значение фотосинтеза

- В результате фотосинтеза на Земле образуется 150 млрд. т. органического вещества и выделяется около 200 млрд. т свободного кислорода в год.
- Фотосинтез создал и поддерживает современный состав атмосферы, необходимый для жизни на Земле. Он препятствует увеличению концентрации CO₂ в атмосфере, предотвращая перегрев Земли (парниковый эффект).
- Созданная фотосинтезом атмосфера защищает живое от губительного коротковолнового УФ-излучения (кислородно-озоновый экран атмосферы). В урожай сельскохозяйственных растений переходит лишь 1-2% солнечной энергии, потери обусловлены неполным поглощением света. Поэтому имеется огромная перспектива повышения урожайности благодаря селекции сортов с высокой эффективностью фотосинтеза, созданию благоприятной для светопоглощения структуры посевов. В связи с этим особенно актуальными становятся разработка теоретических основ управления фотосинтезом, исследование фотосинтеза как целостного процесса.

Хемосинтез

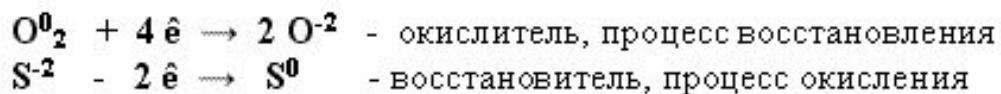
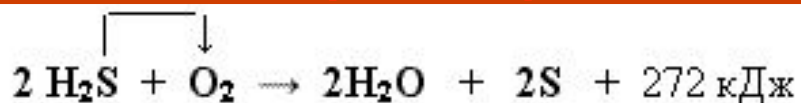
Хемосинтез — способ автотрофного питания, при котором источником энергии для синтеза органических веществ из CO служат реакции окисления неорганических соединений.

Подобный вариант получения энергии используется только бактериями. Явление хемосинтеза было открыто в 1887 году русским учёным С. Н. Виноградским.

Необходимо отметить, что выделяющаяся в реакциях окисления неорганических соединений энергия не может быть непосредственно использована в процессах ассимиляции.

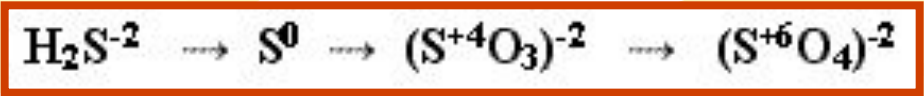
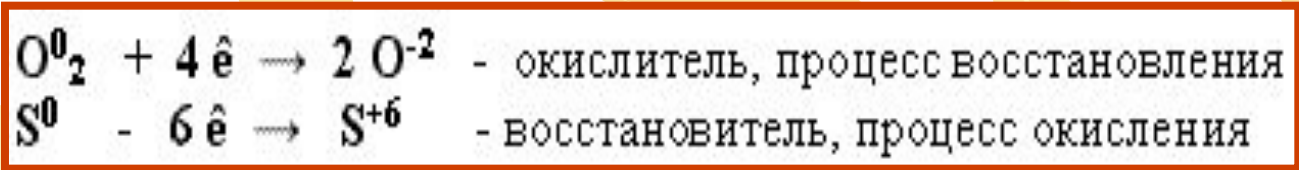
Сначала эта энергия переводится в энергию макроэнергетических связей АТФ и только затем тратится на синтез органических соединений.

□ В водоемах, вода которых содержит сероводород, живут бесцветные **серобактерии**. Колоссальное количество серобактерий имеется в Черном море, в котором глубже 200 м вода насыщена сероводородом. Энергию, необходимую для синтеза органических соединений эти бактерии получают, **окисляя сероводород**:

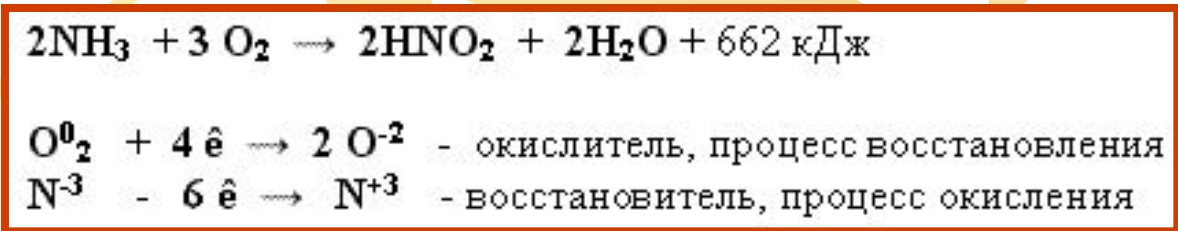


Реакция окисления сероводорода относится к окислительно-восстановительным реакциям. Путь движения электронов **от S к O** показан стрелками.

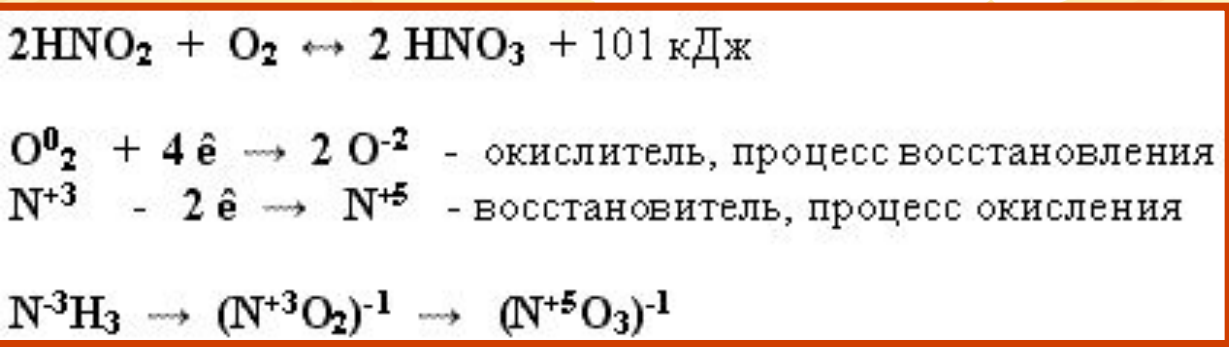
Выделяющаяся в результате свободная сера накапливается в бактериальных клетках в виде множества крупинок. При недостатке сероводорода бесцветные серобактерии производят дальнейшее окисление находящейся в них свободной серы до серной кислоты:



Чрезвычайно широко распространены в почве и в различных водоемах **нитрифицирующие бактерии**. Они добывают энергию путем окисления аммиака и азотистой кислоты, поэтому играют очень важную роль в круговороте азота в природе. Аммиак, образующийся при гниении белков в почве или в водоемах. Окисляется нитрифицирующими бактериями (**Nitrosomonas**). Этот процесс отражает уравнение:



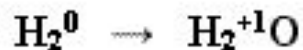
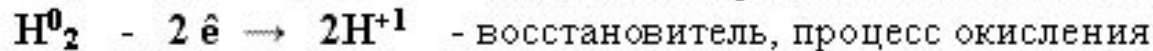
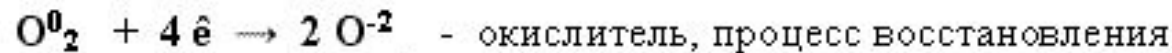
Дальнейшее окисление образовавшейся азотистой кислоты осуществляется другой группой нитрифицирующих микроорганизмов - **Nitrobacter** - нитробактером:



Энергетический эффект реакций окисления аммиака до азотной кислоты равен **763 кДж**.

Процесс **нитрификации** происходит в почве в огромных масштабах и служит для растений источником **нитратов**. Жизнедеятельность бактерий представляет собой один из важнейших факторов плодородия почв.

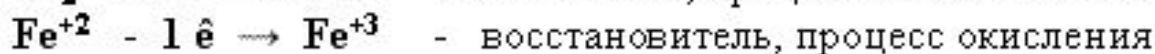
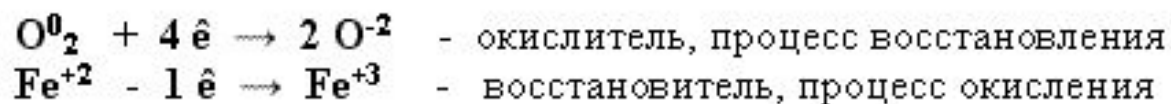
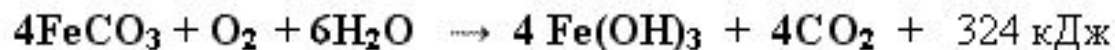
В почве обитают **бактерии, окисляющие водород:**



Энергетический эффект реакций окисления водорода равен **235 кДж**.

Водородные бактерии окисляют водород, постоянно образующийся при анаэробном (бескислородном) разложении различных органических остатков микроорганизмами почвы.

Хемосинтезирующие бактерии, окисляющие **соединения железа и марганца**, обитают как в пресных, так и в морских водоемах. Благодаря их жизнедеятельности на дне болот и морей образуется огромное количество отложенных руд железа и марганца. **Академик В.И.Вернадский - основатель биогеохимии говорил о залежах железных и марганцевых руд как о результате жизнедеятельности этих бактерий в древние геологические периоды.**



Энергетический эффект реакций окисления железа (II) в железо (III) равен 324 кДж.

Экологическая роль хемосинтеза

- Благодаря хемосинтезу **бактерии** активно участвуют в экологических процессах:
- **Нитрифицирующие бактерии** участвуют в круговороте азота в биосфере;
- **Серобактерии**, образуя серную кислоту способствуют постепенному разрушению и выветриванию горных пород, разрушению каменных и металлических сооружений; выщелачивают руды и серные месторождения;
- **Водородные бактерии** участвуют в окислении водорода, накапливающегося в результате жизнедеятельности некоторых микроорганизмов, в природных условиях

Значение хемосинтеза в жизнедеятельности человека:

Нитрифицирующие бактерии участвуют в почвообразовательном процессе, их жизнедеятельность способствует повышению урожайности с/х культур;

Серобактерии, окисляющие серу до сульфатов, участвуют в очищении промышленных сточных вод;

скопления выделяющегося в результате деятельности

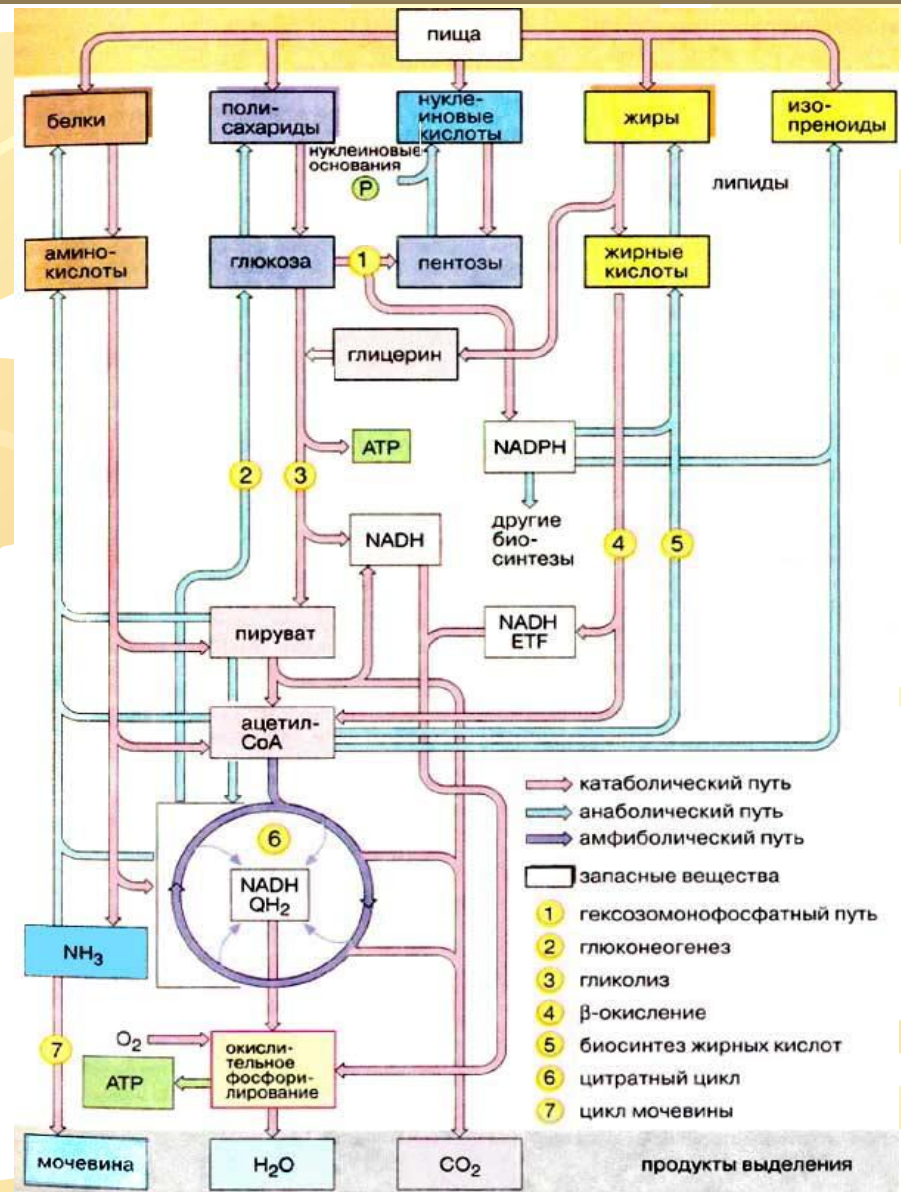
Железобактерий $\text{Fe}(\text{OH})_3$, образуют болотную железную руду;

Водородные бактерии используются для получения пищевого и кормового белка; а также для регенерации атмосферы в замкнутых системах жизнеобеспечения (например система "Оазис-2", которая была испытана на космическом корабле "Союз-3").

Гетеротрофная ассимиляция

Гетеротрофные клетки должны потреблять в качестве пищи органические вещества.

Гетеротрофная ассимиляция сводится в основном к процессам перестройки молекул. Например, поглощаемые белки расщепляются до аминокислот, из которых вновь синтезируются белки, свойственные данному организму. Необходимую для этого энергию доставляют процессы диссимиляции



А. Промежуточный метаболизм: общие сведения

Энергетический обмен – ДИССИМИЛЯЦИЯ

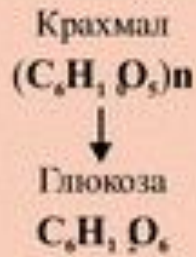
Энергетический обмен в аэробных клетках растений, грибов и животных протекает **одинаково**. Это свидетельствует об их родстве. Количество **митохондрий** в клетках тканей **различно**, оно зависит от функциональной активности клеток. Например, много **митохондрий** в клетках **мышц**.

Основной источник энергии в клетке - **окисление субстратов кислородом воздуха**. Этот процесс осуществляется тремя путями: а) присоединением кислорода к атому углерода, б) отщеплением водорода, в) потерей электрона.

В клетках окисление протекает в форме последовательного переноса водорода и электронов от субстрата к кислороду. Кислород играет в этом случае роль **восстанавливающегося соединения (окислителя)**. Окислительные реакции протекают с **высвобождением энергии**. Для биологических реакций характерны сравнительно небольшие изменения энергии. Это достигается за счет дробления процесса окисления на ряд промежуточных стадий, что позволяет запасать ее небольшими порциями в виде макроэргических соединений

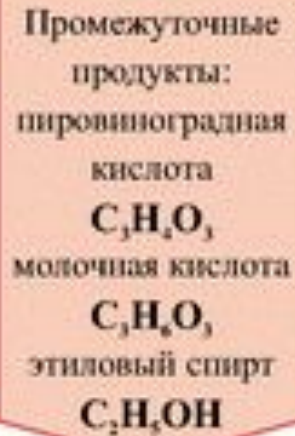
ЭТАПЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА

1 - й этап
подготовительный
ферменты
амилаза и мальтаза



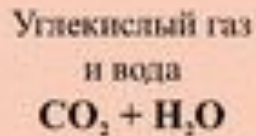
▶ 8 кДж Q

2 - й этап
бескислородный
ферменты
внутриклеточных
мембран



120 кДж Q
▶ 200 кДж
80 кДж АТФ
2 АДФ + 2 \oplus →
2 АТФ

3 - й этап
кислородный
ферменты
митохондрий



1160 кДж Q
▶ 2600 кДж
1440 кДж АТФ
36 АДФ + 36 \oplus →
36 АТФ



2808 кДж → 1288 кДж Q
1520 кДж АТФ → 38 АДФ + 38 \oplus = 38 АТФ

Энергетический обмен

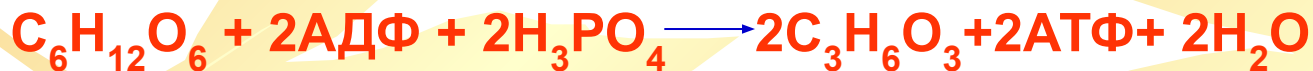
Этапы энергетического обмена:

Подготовительный - происходит в цитоплазме клеток всех организмов, в желудочно-кишечном тракте у большинства многоклеточных животных и человека. Под действием ферментов полисахариды расщепляются на **моносахариды** (глюкоза, фруктоза и др.), жиры расщепляются до **глицерина и жирных кислот**, белки - до **аминокислот**, нуклеиновые кислоты до **нуклеотидов**. При этом выделяется небольшое количество энергии, которое рассеивается в виде тепла.

1. **Бескислородный** (анаэробное дыхание или гликолиз) — многоступенчатое расщепление глюкозы без участия кислорода. Это простейшая форма образования и аккумуляции энергии в макроэргических связях молекул АТФ.

В мышцах в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые затем восстанавливаются в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$). В реакциях расщепления глюкозы участвуют фосфорная кислота и АДФ.

Суммарное уравнение гликолиза:



Во время гликолиза выделяется около 200 кДж энергии, часть которой расходуется на **синтез двух** молекул АТФ (84 кДж), а часть рассеивается **в виде тепла** (116 кДж).

Процесс гликолиза энергетически мало эффективный т.к. в макроэргических связях АТФ аккумулируется лишь 35-40% энергии. Это связано с тем, что **не происходит полного распада веществ.**

Конечные продукты гликолиза ещё содержат в себе много энергии в химических связях.

Гликолиз имеет **большое физиологическое значение**, несмотря на его низкую эффективность. При дефиците кислорода организм **благодаря гликолизу может получить энергию.** Конечные продукты гликолиза – пировиноградная и молочная кислоты – в аэробных условиях подвергаются дальнейшему ферментативному расщеплению. **Гликолиз** — один из древнейших метаболических процессов, известный почти у всех живых организмов. Предположительно гликолиз появился **более 3,5 млрд лет назад у первичных прокариотов**

Существует несколько типов преобразования глюкозы, органических соединений без доступа кислорода с аккумуляцией энергии в виде АТФ, которые называются брожением.

Известно спиртовое брожение, маслянокислое, молочнокислое и т.д. Суммарное уравнение спиртового брожения:



Кислородный этап энергетического обмена (аэробное дыхание)

2 молекулы пировиноградной к-ты $\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$ поступают в матрикс митохондрий, где под действием ферментов включается в цикл Кребса или цикл трикарбоновых кислот.

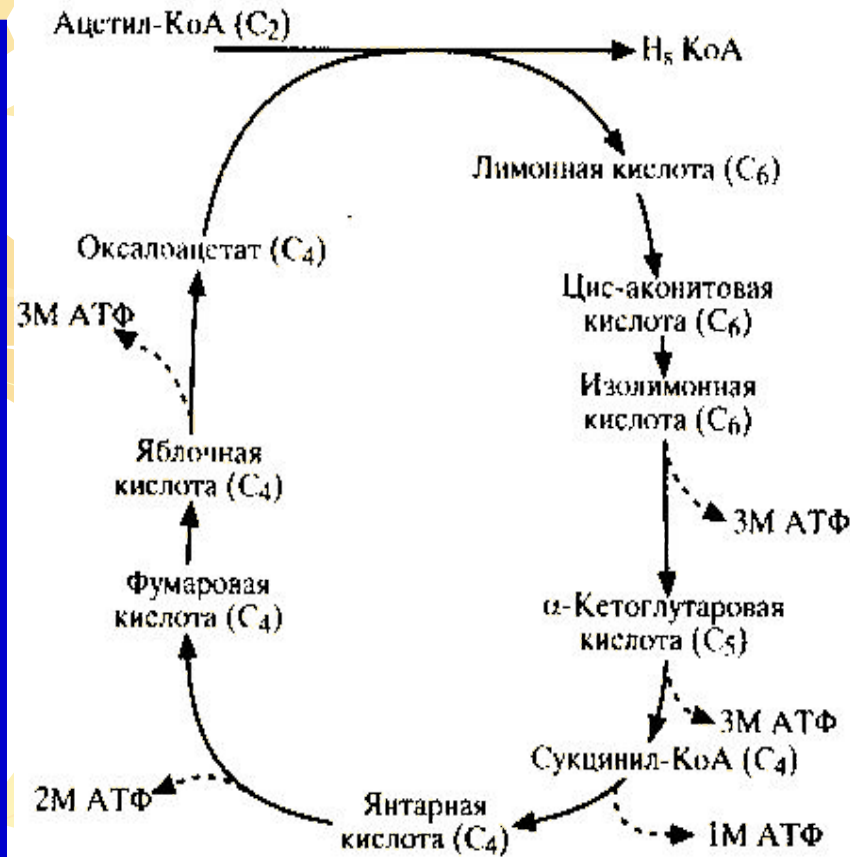
Первая реакция – **окисление ПВК** до производной уксусной кислоты – ацетилкофермент А или **ацетил Ко А**.

В этом процессе участвует большой ферментативный комплекс из 60 белковых молекул. Здесь также окисляются жирные кислоты и некоторые аминокислоты.

Во всех случаях окисления образуется **ацетил Ко А**, который поступает из разных энергетических источников.

В кислородном этапе можно выделить реакции Цикла Кребса и реакции, протекающие на дыхательной цепи

Цикл Кребса. Происходит в матриксе митохондрий. Открыт в 1937 году английским биохимиком **Х. Кребсом**. Начинается с реакции ацетил Ко А с щавелевоуксусной кислотой. При этом образуется лимонная кислота, которая после ряда преобразований на другие кислоты, снова становится щавелевоуксусной. Щавелевоуксусная кислота снова вступает в реакцию с ацетил Ко А



При окислении лимонной кислоты восстанавливается 3 молекулы НАД⁺ в НАД.Н; одна молекула ФАД⁺ в ФАД.Н₂ (флавинадениндинуклеотид) и образуется 1 мол. ГТФ – гуазинтрифосфат.

Энергия ГТФ используется для фосфорилирования АДФ в АТФ. Лимонная кислота теряет 2 атома С, за счёт которого образуется 2 молекулы CO_2 . В результате 7 химических реакций лимонная кислота вновь превращается щавелевоуксусную, которая соединяется с ацетил КоА. Энергия химических связей органических веществ накапливается в НАД · Н, ФАД · Н₂ и АТФ

Во время реакций цикла Кребса образуются **4 пары атомов водорода** **2 молекулы углекислого газа**. Углекислый газ выводится из клетки.

Этап аэробного дыхания или кислородного расщепления, проходит на складках внутренней мембраны митохондрий - **кристах**. На этом этапе вещества предыдущего этапа расщепляются до конечных продуктов распада - **воды и углекислого газа**. В результате расщепления двух молекул пировиноградной кислоты образуются **36 молекул АТФ**. Основное условие нормального течения кислородного расщепления - **целостность митохондриальных мембран**.

Общее уравнение одного оборота цикла Кребса:
Ацетил-КоА → 2CO₂ + КоА + 8e⁻

Дыхательная цепь

Протекает на внутренних мембранах митохондрий, где располагаются **ферменты дыхательной цепи**. Атомы водорода попадают на мембраны митохондрий. С их помощью происходит **восстановление АТФ**

Высвобожденный в цикле Кребса **водород** объединяется с **НАД**. Образуется восстановленная форма НАД . Н.

Далее **НАД . Н** окисляется до **НАД⁺ . Н⁺** и электрона (e) и транспортируется на **внутреннюю поверхность мембраны митохондрий**.

Ионы водорода накапливаются на **внешней поверхности** внутренней мембраны, а **электроны** с помощью переносчиков попадают на **внутреннюю поверхность** внутренней мембраны.

На внутренней поверхности уменьшается количество ионов водорода и образуется вода.

Возникает разница электрических потенциалов концентраций ионов водорода по разные стороны внутренней мембраны.

АДФ и фосфорная кислота **восстанавливает АТФ** с помощью особой ферментативной системы, которая использует для этого разницу потенциалов. Ферментативная система переводит ионы водорода с внешней поверхности внутренней мембраны на внутреннюю. Процесс образования АТФ из АДФ и фосфорной кислоты **называется окислительным фосфорилированием**

Процесс перенесения электронов по дыхательной цепи митохондрий называется **сопряжением окисления**

При окислении двух молекул молочной кислоты выделяется энергия, которая обеспечивает 36 молекул АТФ



Суммарное окисление энергетического обмена:



Выделяется почти **2,8 тыс кДж энергии, 1596 кДж (55%)** – запасается в виде **макроэргических связей АТФ**. Оставшиеся **(45%)** рассеивается в виде тепла.

Энергетический выход аэробной диссимиляции

1. Гликолиз → 2АТФ;

2 NAD.H₂ → 4 АТФ (должно 6 молекул, но 2 молекулы используется при переходе через митохондриальную мембрану)

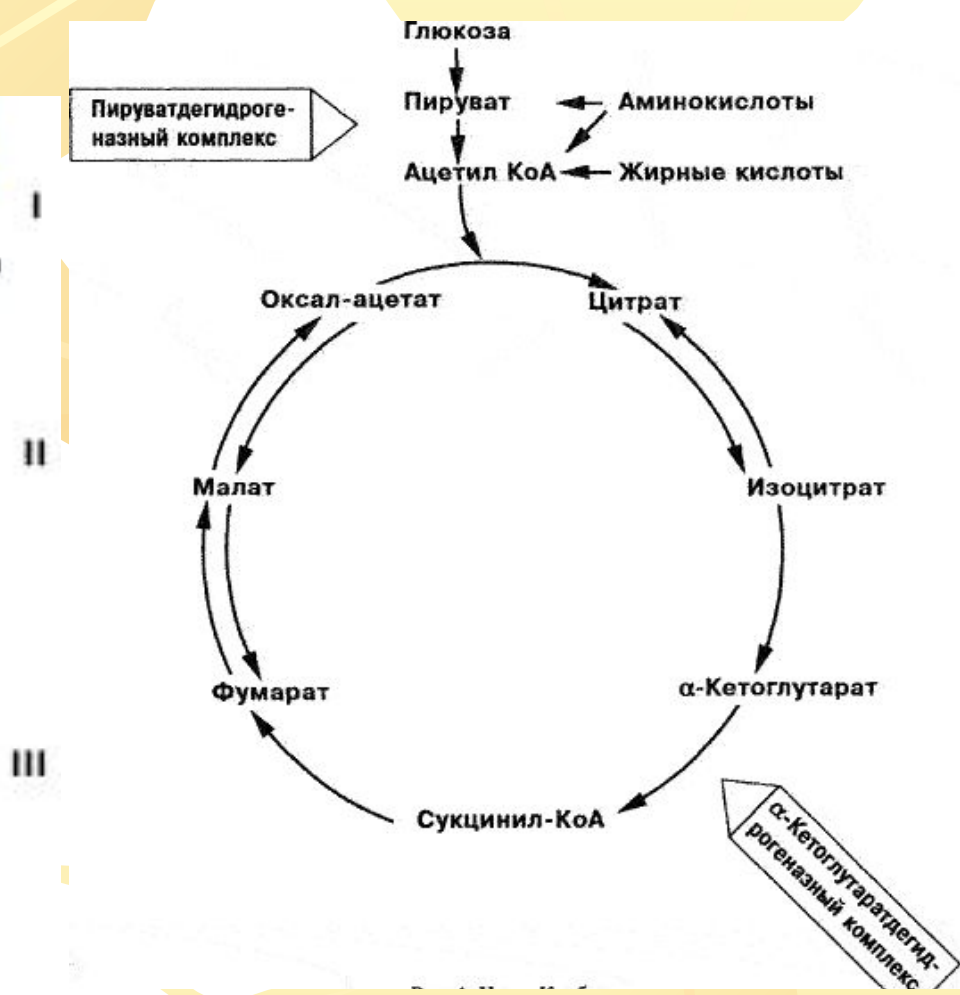
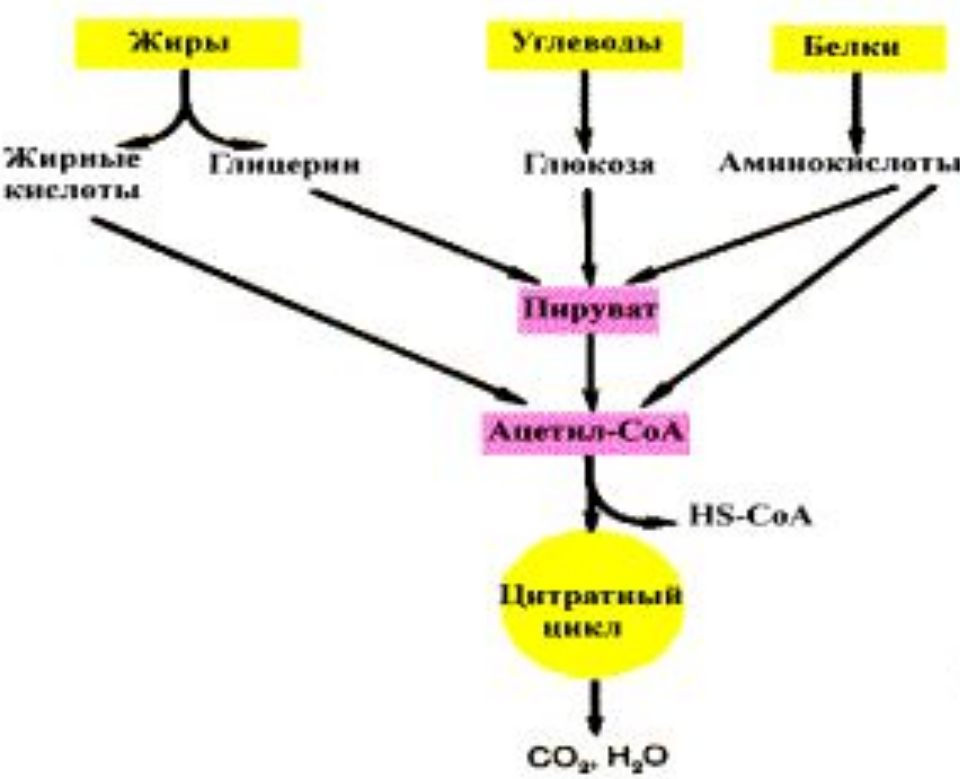
Итого образуется 6 молекул АТФ

2.

Гликолиз



Аэробная диссимилиация



Гликолиз

Это ферментативный процесс последовательного расщепления глюкозы в клетках, сопровождающийся синтезом АТФ. Гликолиз при аэробных условиях ведёт к образованию пировиноградной кислоты (пирувата), гликолиз в анаэробных условиях ведёт к образованию молочной кислоты (лактата). Гликолиз является основным путём катаболизма глюкозы в организме животных.

Гликолитический путь представляет собой больше 10 последовательных реакций, каждая из которых катализируется отдельным ферментом.

Гликолиз является полностью анаэробным процессом, то есть не требует для протекания реакций присутствия кислорода.

Гликолиз — один из древнейших метаболических процессов, известный почти у всех живых организмов. Предположительно гликолиз появился **более 3,5 млрд лет назад у первичных прокариотов**

В клетках эукариотических организмов десять ферментов, катализирующих распад глюкозы до ПВК, находятся в цитоплазме. Все остальные ферменты, имеющие отношение к энергетическому обмену, — в митохондриях.

Гликолиз

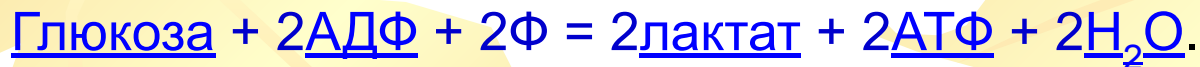
Поступление глюкозы в клетку осуществляется двумя путями: натрий-зависимый транспорт (преимущественно для эпителия почечных канальцев) и облегчённая диффузия глюкозы с помощью белков-переносчиков. Работа этих белков-транспортёров контролируется гормонами и, в первую очередь, инсулином. Сильнее всего инсулин стимулирует транспорт глюкозы в мышцах и жировой ткани.

Результатом гликолиза является превращение **одной молекулы глюкозы** в две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК) и образование двух восстановительных эквивалентов в виде кофермента НАД·Н.

Полное уравнение гликолиза имеет вид:



При отсутствии или недостатке в клетке кислорода пировиноградная кислота подвергается восстановлению до **молочной кислоты**, тогда общее уравнение гликолиза будет таким:



Таким образом, при анаэробном расщеплении одной молекулы глюкозы суммарный чистый выход АТФ составляет две молекулы, полученные в реакциях субстратного фосфорилирования АДФ, что составляет **40%**; **60%** рассеивается в виде тепла.

Гликолиз

У анаэробных организмов пируват и НАД·Н далее подвергаются брожению.

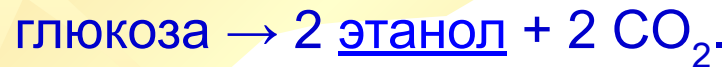
При молочнокислом брожении, например, у бактерий пируват под действием фермента лактатдегидрогеназы восстанавливается в молочную кислоту.

У дрожжей сходным процессом является *спиртовое брожение*, где конечными продуктами будут этанол и углекислый газ.

Маслянокислое брожение:



Спиртовое брожение:



Лимоннокислое брожение:



Брожение имеет важное значение в пищевой промышленности.

Суммарное уравнение этого этапа:



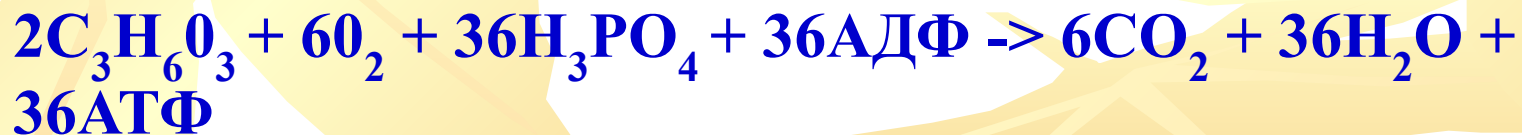
У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в **этиловый спирт** и **диоксид углерода** (**спиртовое брожение**). У других микроорганизмов гликолиз может завершаться образованием **ацетона**, **уксусной кислоты** и др. При распаде одной молекулы глюкозы образуется **две молекулы АТФ**, в связях которой сохраняется **40%** энергии, остальная энергия рассеивается в виде тепла.

Основной источник энергии в клетке - окисление субстратов кислородом воздуха. Этот процесс осуществляется тремя путями: присоединением кислорода к атому углерода, отщеплением водорода или потерей электрона. В клетках окисление протекает в форме последовательного переноса водорода и электронов от субстрата к кислороду. Кислород играет в этом случае роль восстанавливающегося соединения (окислителя). Окислительные реакции протекают с высвобождением энергии. Для биологических реакций характерны сравнительно небольшие изменения энергии. Это достигается за счет дробления процесса окисления на ряд промежуточных стадий, что позволяет запасать ее небольшими порциями в виде макроэргических соединений (АТФ). Восстановление атома кислорода при взаимодействии с парой протонов и электронов приводит к образованию молекулы воды.

Кислородное дыхание

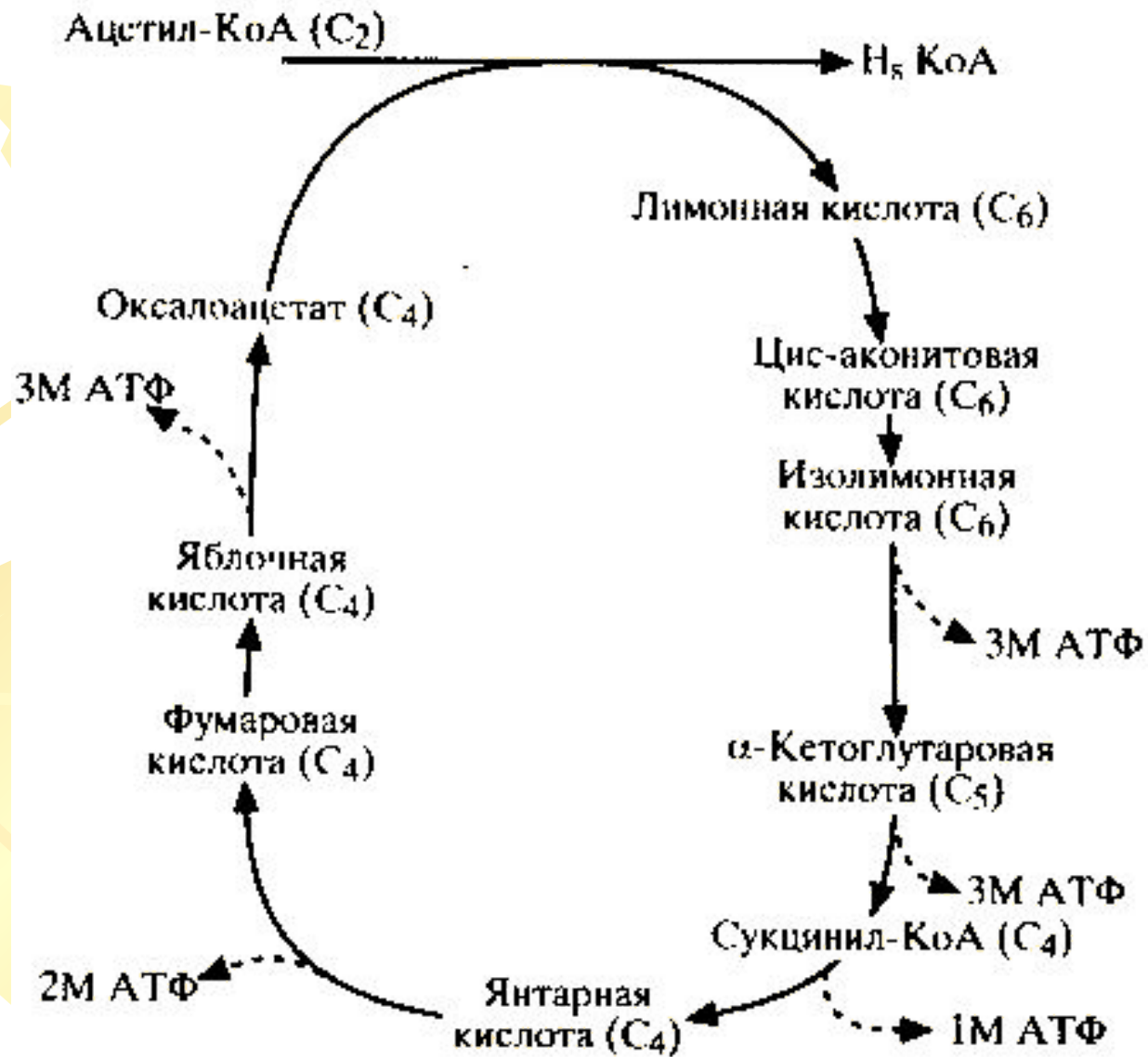
- этап аэробного дыхания или кислородного, расщепления, который проходит на складках внутренней мембраны митохондрий - **критах**. На этом этапе вещества предыдущего этапа расщепляются до конечных продуктов распада - воды и углекислого газа. В результате расщепления двух молекул пировиноградной кислоты образуются 36 молекул АТФ. Основное условие нормального течения кислородного расщепления - **целостность митохондриальных мембран**. **Кислородное дыхание — основной этап в обеспечении клетки кислородом. Он в 20 раз эффективнее бескислородного этапа.**

Суммарное уравнение кислородного расщепления:



По способу получения энергии все организмы делятся на две группы - ***автотрофные и гетеротрофные.***

Цикл Кребса



Дыхательная цепь - это переносчики протонов и электронов от окисляемого субстрата на кислород. Окислитель - это соединение, способное принимать электроны. Такая способность количественно характеризуется ***окислительно-восстановительным потенциалом*** по отношению к стандартному водородному электроду, рН которого равен 7,0. Чем меньше потенциал соединения, тем сильнее его восстанавливающие свойства и наоборот.

Т. о. любое соединение может отдавать электроны только соединению с более высоким окислительно-восстановительным потенциалом. В дыхательной цепи каждое последующее звено имеет более высокий потенциал, чем предыдущее.

Дыхательная цепь состоит из:

1. НАД - зависимой дегидрогеназы;
2. ФАД- зависимой дегидрогеназы;
3. Убихинона (КоQ);
4. Цитохромов b, c, a+a₃ .

Механизм работы электронотранспортной цепи

Процессы окисления и образования АТФ из АДФ и фосфорной кислоты т.е. **фосфорилирования протекают в митохондриях**. Внутренняя мембрана образует **множество складок - крист**. Пространство ограниченное внутренней **мембраной - матриксом**. Пространство между внутренней и наружной мембранами называется **межмембранным**.

Наружная мембрана митохондрии проницаема для большинства мелких молекул и ионов, внутренняя почти для всех ионов (кроме протонов H) и для большинства незаряженных молекул.

Все вышеперечисленные **компоненты дыхательной цепи встроены во внутреннюю мембрану**. Транспорт протонов и электронов по дыхательной цепи обеспечивается **разностью потенциалов** между ее компонентами. При этом каждое увеличение потенциала на 0,16 В освобождает энергию, достаточную для синтеза одной молекулы АТФ из АДФ и H_3PO_4 . При потреблении одной молекулы O_2 **образуется 3 молекулы АТФ**.

В процессе транспорта электронов по дыхательной цепи высвобождается энергия, которая тратится на присоединение остатка фосфорной кислоты к АДФ с образованием одной молекулы **АТФ** и **одной молекулы воды**. В процессе переноса одной пары электронов по дыхательной цепи высвобождается и запасается в виде трех молекул **АТФ 21,3 ккал/моль**. Это составляет около 40 % высвободившейся при электронном транспорте энергии.

Такой способ запасания энергии в клетке называется **окислительным фосфорилированием** или сопряженным фосфорилированием.

Молекулярные механизмы этого процесса наиболее полно объясняет **хемоосмотическая теория Митчелла**, выдвинутая в 1961 году.

Цикл трикарбоновых кислот (*цикл Кребса*) — центральная часть общего пути катаболизма, циклический биохимический аэробный процесс, в ходе которого происходит превращение двух- и трёхуглеродных соединений, образующихся как промежуточные продукты в живых организмах при распаде углеводов, жиров и белков, до CO_2 . При этом освобождённый водород направляется в цепь тканевого дыхания, где в дальнейшем окисляется до воды, принимая непосредственное участие в синтезе универсального источника энергии — АТФ.

Цикл Кребса — это ключевой этап дыхания всех клеток, использующих кислород, центр пересечения множества метаболических путей в организме. Кроме значительной энергетической роли циклу отводится также и существенная пластическая функция, то есть это важный источник молекул-предшественников, из которых в ходе других биохимических превращений синтезируются такие важные для жизнедеятельности клетки соединения как **аминокислоты, углеводы, жирные кислоты** и др.

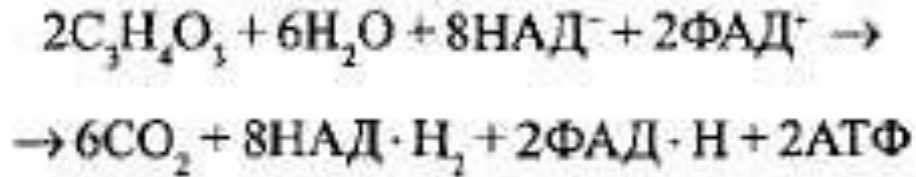
Цикл превращения лимонной кислоты в живых клетках был открыт и изучен немецким биохимиком Гансом Кребсом, за эту свою работу он (совместно с Ф. Липманом) был удостоен Нобелевской премии (1953 год).

У эукариотов все реакции цикла Кребса протекают внутри митохондрий, причём катализирующие их ферменты, кроме одного, находятся в свободном состоянии в митохондриальном матриксе, исключение составляет сукцинатдегидрогеназа, которая локализуется на внутренней митохондриальной мембране, встраиваясь в липидный бислой. У прокариот реакции цикла протекают в цитоплазме.

Общее уравнение одного оборота цикла Кребса:
Ацетил-КоА \rightarrow 2CO_2 + КоА + $8e^-$

Продукт гликолиза — **пировиноградная кислота** — включает в себе значительную часть энергии, и дальнейшее ее высвобождение осуществляется в митохондриях. Здесь пировиноградная кислота подвергается ферментативному расщеплению и превращению в богатое энергией производное уксусной кислоты – **ацетил- коферментА** и восстанавливаются акцепторы электронов **НАД⁺** в **НАД · Н** и **ФАД** в **ФАД · Н₂** (флавинадениндинуклеотид).

В составе **кофермента А**, помимо аденилового нуклеотида, входит витамин **пантотеновая кислота**. Человек получает её благодаря действию симбиотических бактерий кишечника



Углекислый газ выделяется из митохондрий в цитоплазму клетки, а затем в окружающую среду.

Атомы водорода, акцептированные НАД и ФАД (кофермент флавинадениндинуклеотид), вступают в цепь реакций, конечный результат которых — синтез АТФ. Это происходит в следующей последовательности :

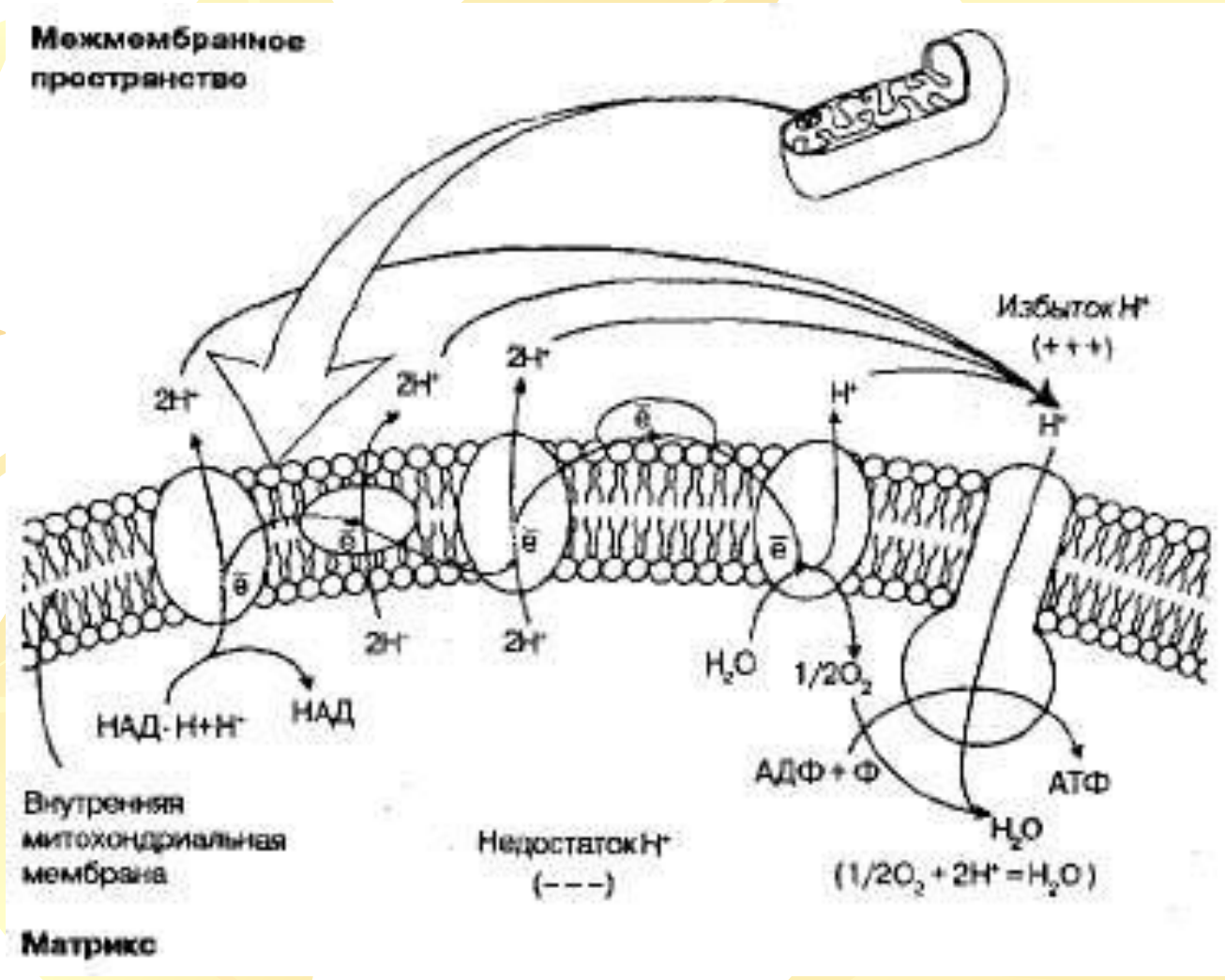


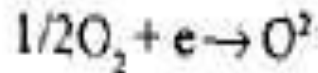
Схема переноса протонов и электронов через внутреннюю мембрану митохондрии в ходе кислородного этапа клеточного дыхания (электронтранспортная цепь).

❖ Атомы водорода отщепляются от НАД и ФАД, захватываются переносчиками, встроенными во внутреннюю мембрану митохондрий, где происходит их окисление:



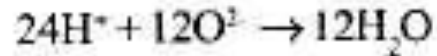
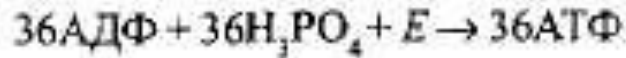
❖ H^+ выносятся переносчиками на наружную поверхность крист, накапливаются в межмембранном пространстве, образуя протонный резервуар;

❖ электроны (e^-) атомов водорода возвращаются по цепи дыхательных ферментов в матрикс и присоединяются к атомам кислорода, который постоянно поступает в митохондрию. Атомы кислорода при этом становятся отрицательно заряженными:



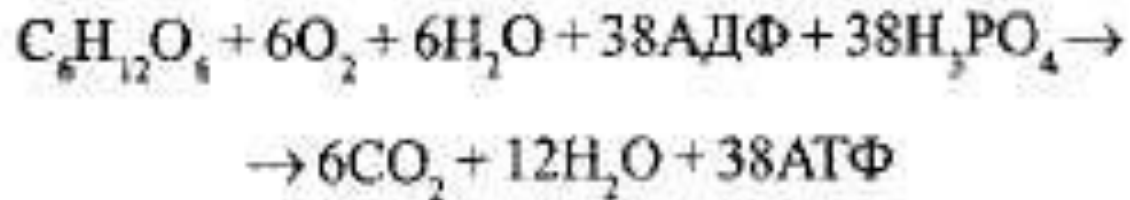
❖ На мембране возникает разность потенциалов. Когда разность потенциалов достигает 200 мВ, начинает действовать протонный канал в молекулах фермента АТФ-синтетазы, которые встроены во внутреннюю мембрану;

❖ через протонный канал **H⁺**- устремляются обратно в матрикс митохондрий, создавая высокий уровень энергии, большая часть которой идет на синтез **АТФ из АДФ и фосфорной кислоты**, а протоны соединяются с отрицательно заряженными частицами кислорода, образуя воду — второй конечный продукт клеточного дыхания:



Таким образом, **кислород**, поступивший в митохондрии, необходим для **присоединения электронов**, а затем и **протонов**. При отсутствии кислорода процессы, связанные с транспортом протонов и электронов в митохондриях, прекращаются, а следовательно, невозможно протекание и бескислородного этапа, так как все переносчики атомов водорода оказываются загруженными.

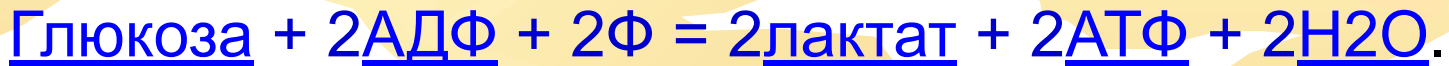
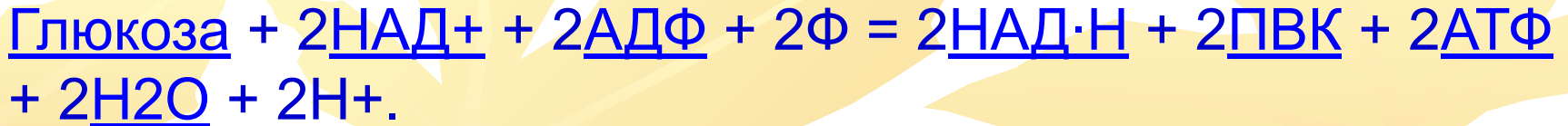
Аэробное дыхание, включающее бескислородный и кислородный этапы, можно выразить суммарным уравнением:



Дыхание и горение

Окисление органических веществ, происходящее в клетке, часто сравнивают с **горением**: в обоих случаях происходит **поглощение кислорода и выделение CO_2 и H_2O** . Однако между этими процессами имеются глубокие различия. Дыхание представляет высокоупорядоченный, **многоэтапный процесс**. Благодаря участию в нем ферментов оно идет с **достаточной скоростью** при температуре, несравненно **более низкой, чем горение**. Принципиально отличается в обоих процессах способ преобразования химической энергии расщепляемых веществ. **При горении вся энергия переходит в тепловую**. Дальнейшее использование ее для производства работы всегда происходит с низким к.п.д. При биологическом окислении **главная часть энергии переходит в химическую энергию** универсального энергетического вещества - **АТФ**, которое в дальнейшем используется клеткой с к.п.д., недостижимым для тепловых двигателей.

Гликолиз



Маслянокислое брожение:



Спиртовое брожение:



Лимоннокислое брожение:



Общее уравнение одного оборота цикла Кребса:
Ацетил-КоА \rightarrow 2CO₂ + КоА + 8e⁻

