ТЕМА 7. ОСНОВЫ БИОЭНЕРГЕТИКИ. ОБЩИЙ ПУТЬ КАТАБОЛИЗМА

В обмене веществ выделяют три основных этапа: 1) поступление веществ в организм; 2) метаболизм, или промежуточный обмен; 3) выделение конечных продуктов обмена (*рис. 30*).

Рис. 30

Взаимосвязь катаболических и анаболических процессов: *1* – процессы пищеварения; *2, 4* – катаболические пути; *3* – анаболические пути; *5* – экзергонические реакции; *6, 7* – эндергонические реакции.

Определенная последовательность химических превращений вещества в организме называется ***метаболическим путем***, а промежуточные продукты метаболического пути – ***метаболитами***. Различают две стороны обмена веществ: ***анаболизм*** и ***катаболизм***.

Реакции катаболизма сопровождаются выделением свободной энергии ($\Delta G<0$), это ***экзергонические*** процессы, направленные на расщепление сложных молекул до более простых.

Реакции анаболизма сопровождаются поглощением свободной энергии ($\Delta G>0$), т.е. это ***эндергонические*** процессы, направленные на синтез сложных биомолекул из более простых с целью формирования и обновления структурно-функциональных компонентов клеток.

В зависимости от источников энергии и особенностей метаболизма различают несколько типов живых организмов (*табл. 18*).

Свободная энергия, высвобождаемая в результате протекания катаболических процессов, используется на синтез соединений особого класса – ***«высокоэнергетические» соединения***, большинство из которых являются органическими производными фосфорной кислоты. Энергетические характеристики гидролиза некоторых высокоэнергетических соединений в стандартных и физиологических условиях среды приведены в *табл. 19*.

Т а б л и ц а 18. **Классификация живых организмов по особенностям метаболизма**

Источник энергии	Тип организма	Представители
1. Солнечный свет	Фототрофный	Фотосинтезирующие органы высших растений, водоросли, бактерии
2. Окислительно-восстановительные реакции	Хемотрофный	Клетки животных, бактерий, нефотосинтезирующие клетки бактерий
а) Донор – органические вещества; акцептор – O_2	Хемоорганотрофный (аэробный)	То же
б) Донор и акцептор – органические вещества	Хемоорганотрофный (анаэробный)	То же
в) Донор – неорганические вещества; акцептор – O_2	Хемолитотрофный (аэробный)	Бактерии
г) Донор и акцептор – неорганические вещества	Хемолитотрофный (анаэробный)	То же
д) Донор – органические вещества; акцептор – смешанный (органические вещества и O_2)	Хемоорганотрофный (факультативно-анаэробный)	Клетки высших животных, бактерии
3. Смешанный: свет и окислительно-восстано-вительные реакции	Миксотрофный	Фотосинтезирующие клетки растений в разные фазы – световую и темновую
а) Свет и окислительно-восстановительные реакции органических веществ	Миксоорганотрофный	То же
б) Свет и окислительно-восстановительные реакции неорганических веществ	Миксолитотрофный	Фотосинтезирующие бактерии

Т а б л и ц а 19. **Стандартная свободная энергия гидролиза (ΔG^0) некоторых высоко- и низкоэнергетических соединений и свободная энергия гидролиза этих соединений в физиологических условиях среды ($\Delta G_ф$) [кДж/моль]**

Соединение	Продукты гидролиза	$-\Delta G^0$	$-\Delta G_ф$
Высокоэнергетические соединения			
Фосфоенолпируват	Пируват + H_3PO_4	61,9	66,7
1,3-дифосфоглицерат	3-фосфоглицерат + H_3PO_4	54,5	41,7
Креатинфосфат	Креатин + H_3PO_4	43,1	
АТФ	АМФ + $H_4P_2O_7$	37,4	50,0
АДФ	АМФ + H_3PO_4	36,3	28,3
Ацетил-КоА	Ацетат + HS-КоА	35,0	
АТФ	АДФ + H_3PO_4	34,5	
$H_4P_2O_7$	$2H_3PO_4$	33,4	50,0
Глюкозо-1-фосфат	Глюкоза + H_3PO_4	20,9	
Низкоэнергетические соединения			
Фруктозо-6-фосфат	Фруктоза + H_3PO_4	15,8	
Глюкозо-6-фосфат	Глюкоза + H_3PO_4	13,8	23,8
АМФ	Аденозин + H_3PO_4	9,6	
α-Глицеролфосфат	Глицерин + H_3PO_4	9,2	

Энергетические потребности живых организмов обеспечиваются за счет процессов *окисления* моносахаридов, жирных кислот, глицерина, аминокислот и других соединений, преимущественно образующихся в результате гидролитического расщепления основных полимерных компонентов пищи и собственных энергетических резервов организма (*табл. 20*).

Т а б л и ц а 20. **Среднесуточное потребление энергии с основными пищевыми веществами у взрослого человека***

Вещество	***Удельная калорийность***		***Суточное потребление***		
	ккал/г	кДж/г	г	ккал	кДж
Белки	4,1	17	80	328	1 360
Жиры	9,3	39	100	930	3 900
Углеводы	4,1	17	400	1640	6 800
Всего	-	-	580	2898	12 060

***Примечание**. Энергетическую характеристику продуктов питания принято выражать в *калориях*. Так как пища представляет собой смесь питательных веществ сложного состава, то калорийность пищи указывается в расчете на 1 г (удельная калорийность), а не на 1 моль.

***Калорийность питательных веществ** – это энергия, выделяющаяся при полном окислении 1 г питательных веществ.*

Для энергетической оценки большинства продуктов питания могут служить энтальпии их сгорания, поскольку согласно закону Гесса, энергия не зависит от пути реакции, а только от начального и конечного состояния системы. Конечные продукты окисления питательных веществ в организме абсолютно такие же, как и в случае сгорания этих веществ в калориметрической бомбе, что позволяет применять термохимические методы для получения энтальпийных характеристик питательных веществ.

Окисление органических веществ в организме кислородом воздуха до CO_2 и H_2O называется ***тканевым дыханием***. Тканевое дыхание протекает с участием ***дыхательной цепи***, образованной окислительно-восстановительными ферментами, локализованными в липидном слое внутренней мембраны митохондрий клеток и осуществляющими перенос электронов и протонов от биосубстратов к O_2 – (*рис. 31*). Направление переноса электронов и протонов в дыхательной цепи определяется окислительно-восстановительными потенциалами основных ее компонентов (*таблица 21*). Энергия переноса электронов и протонов вдоль дыхательной цепи первоначально сосредотачивается в виде протонного потенциала или электрохимического градиента протонов; обратная самопроизвольная диффузия протонов сопряжена с фосфорилированием АДФ и синтезом АТФ, который осуществляется H^+-АТФ-синтетазой – ***окислительное фосфорилирование*** (*рис. 32*).

В едином катаболическом процессе можно выделить ***общий*** и ***специфические*** пути катаболизма (*рис. 33*). В результате специфических путей катаболизма продукты переваривания пищевых веществ (моносахариды, глицерин, жирные кислоты, аминокислоты) превращаются всего в два соединения – *пировиноградную кислоту* и *ацетил-КоА*, поступающие затем в *общий путь катаболизма*, включающий ***декарбоксилирование пировиноградной кислоты*** и ***цикл трикарбоновых кислот*** (*рис. 34*).

Цикл трикарбоновых кислот – конечный путь окисления ацетильных групп (в виде ацетил-КоА), в которые в процессе катаболизма превращается большинство органических молекул, играющих роль клеточного «топлива». Цикл трикарбоновых кислот выполняет следующие биохимические функции:

1) *Интегративная* – объединяет катаболические пути углеводов, липидов и белков.
2) *Амфиболическая* – выполняет как катаболическую, так и анаболическую функции.
3) *Энергетическая* – синтез АТФ.
4) *Водорододонорная* – генератор водорода для дыхательной цепи.

Специальной ферментативной системой, регулирующей концентрации метаболитов цикла трикарбоновых кислот, является ***глиоксилатный цикл*** (*рис. 35*).

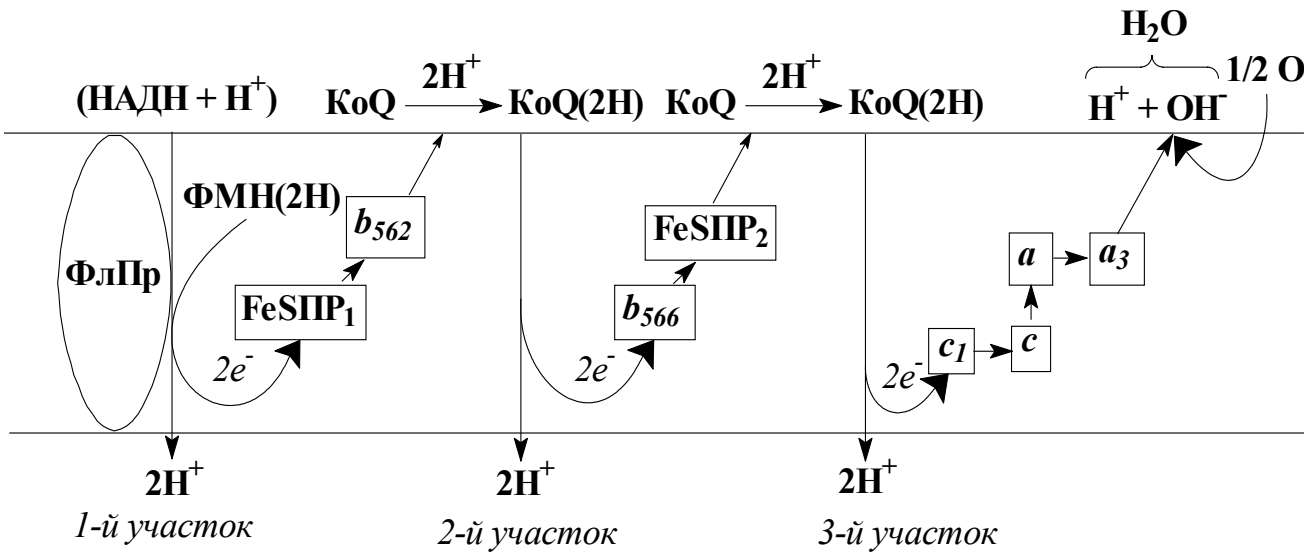

Рис. 31
Митохондриальная цепь переноса электронов – схема образования протонного потенциала в процессе дыхания

Т а б л и ц а 21.

Значения окислительно-восстановительных потенциалов φ_0 основных компонентов митохондриальной дыхательной цепи

Восстановленная форма	*Окисленная форма*	φ_0, В
НАД·Н	$НАД^+$	-0,32
ФАД(2Н)	$ФАД^+$	-0,05
QH_2	Q	+0,04
Цитохром *b* (Fe^{2+})	Цитохром *b* (Fe^{3+})	+0,07
Цитохром c_1 (Fe^{2+})	Цитохром c_1 (Fe^{3+})	+0,23
Цитохром *c* (Fe^{2+})	Цитохром *c* (Fe^{3+})	+0,25
Цитохром *a* (Fe^{2+})	Цитохром *a* (Fe^{3+})	+0,29
Цитохром a_3 (Fe^{2+})	Цитохром a_3 (Fe^{3+})	+0,55
H_2O	$½O_2$	+0,81

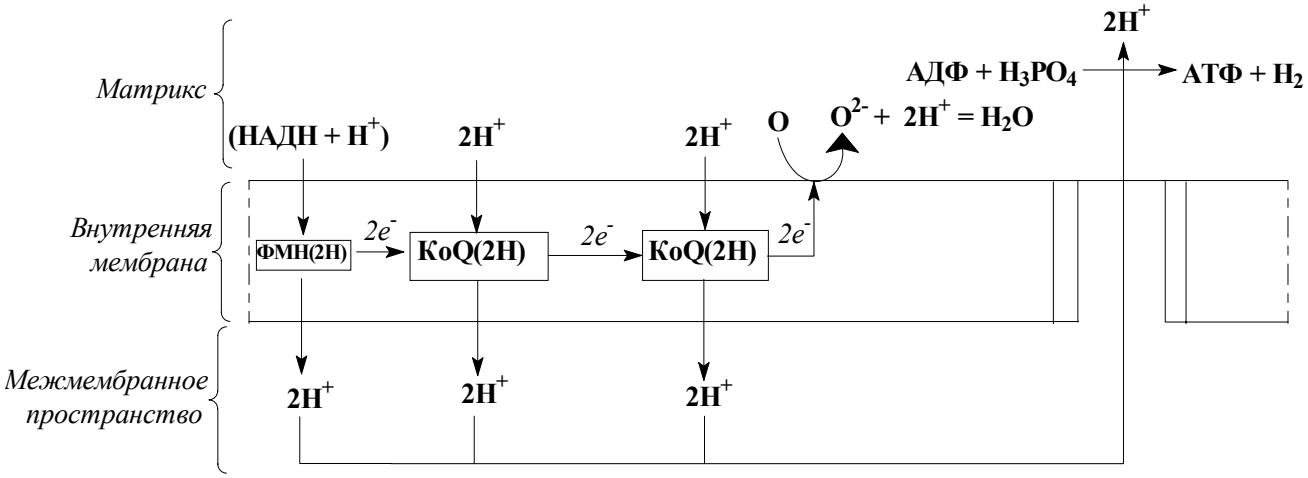

Рис. 32

Схема окислительного фосфорилирования в митохондриях

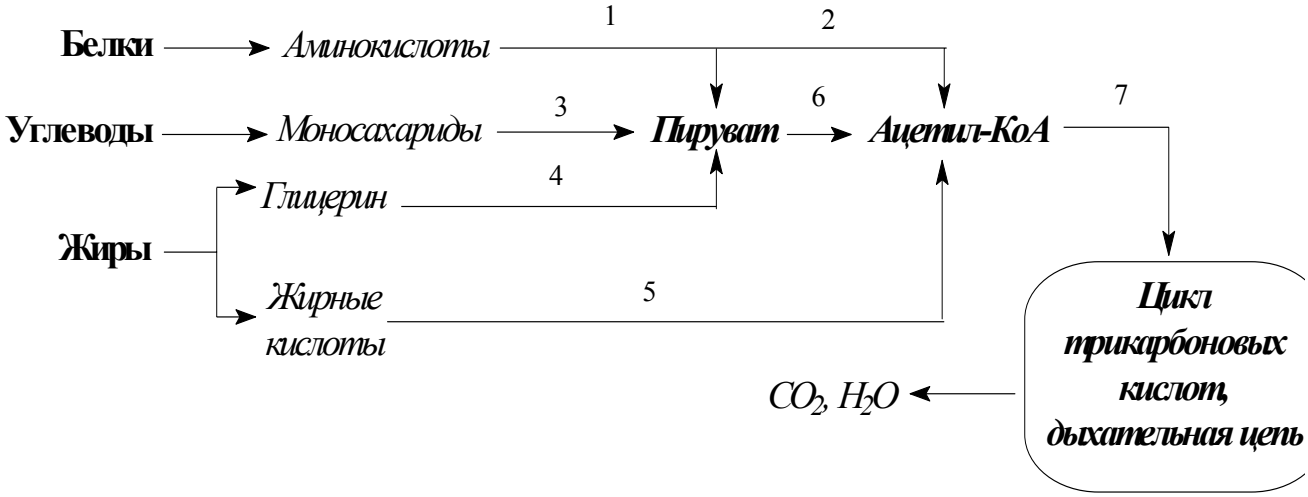

Рис. 33

Схема общего и специфических путей катаболизма: *1 – 5* – специфические пути катаболизма; *6*, *7* – общий путь катаболизма

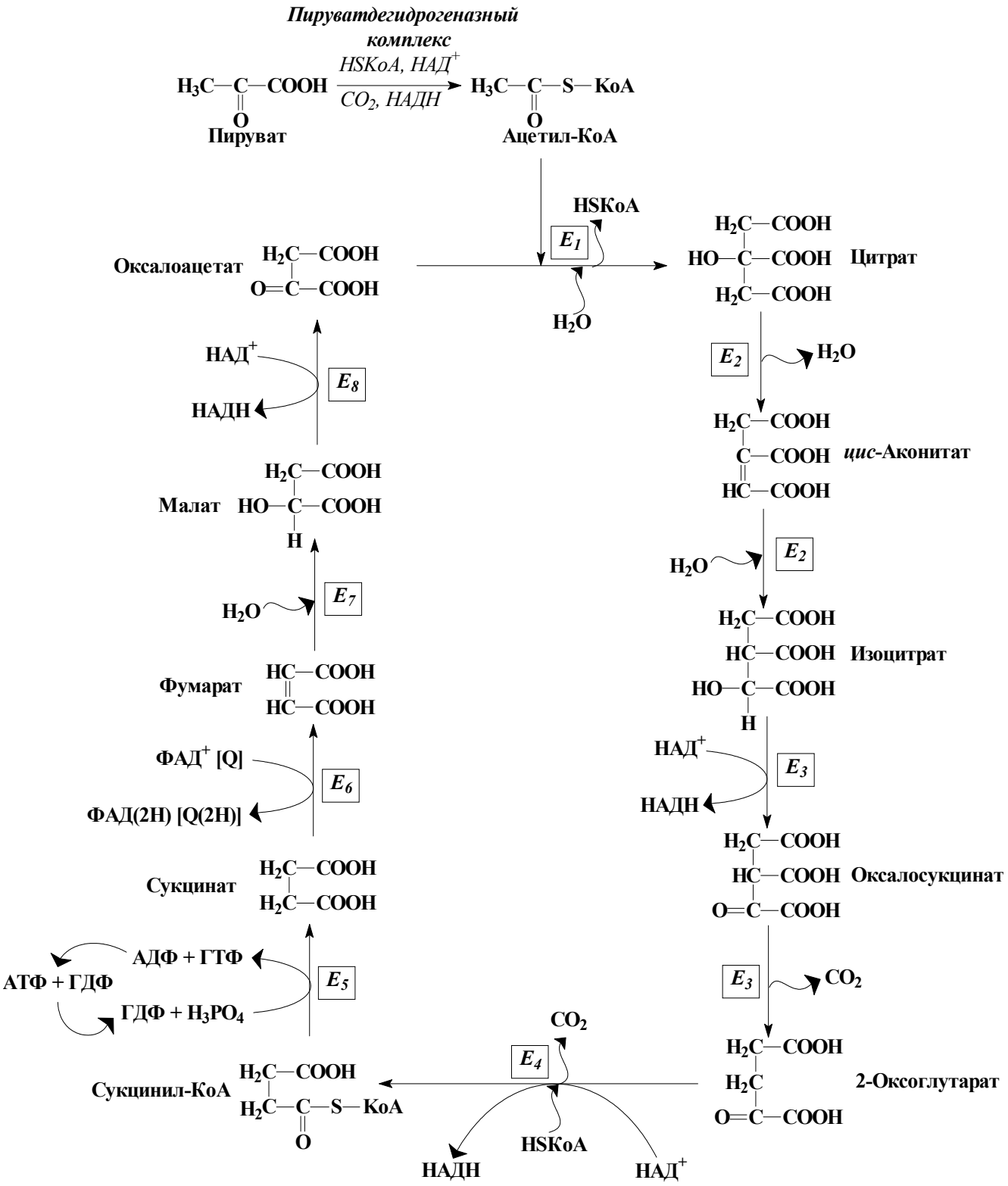

Рис. 34

Общий путь катаболизма: окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты и цикл трикарбоновых кислот. Ферменты цикла трикарбоновых кислот: E_1 – цитратсинтаза; E_2 – аконитаза; E_3 – изоцитратдегидрогеназа; E_4 – 2-оксоглутаратдегидрогеназный комплекс; E_5 – сукцинилтиогеназа; E_6 – сукцинатдегидрогеназа; E_7 – фумараза; E_8 – малатдегидрогеназа.

<u>Суммарное уравнение цикла трикарбоновых кислот:</u>

$$\text{Ацетил-КоА} + 2H_2O + H_3PO_4 + \text{АДФ} + 3\text{НАД}^+ + \text{ФАД}^+ =$$
$$= \text{КоА} + 2CO_2 + 3\text{НАД}\cdot H + 3H^+ + \text{ФАД(2Н)} + \text{АТФ}$$

<u>Суммарное уравнение общего пути катаболизма (включая окислительное декарбоксилирование пирувата):</u>

$$\text{Пируват} + 2H_2O + 4НАД^+ + ФАД^+ + H_3PO_4 + АДФ =$$
$$= 3CO_2 + ФАД(2H) + 4НАД{\cdot}H + 4H^+ + АТФ$$

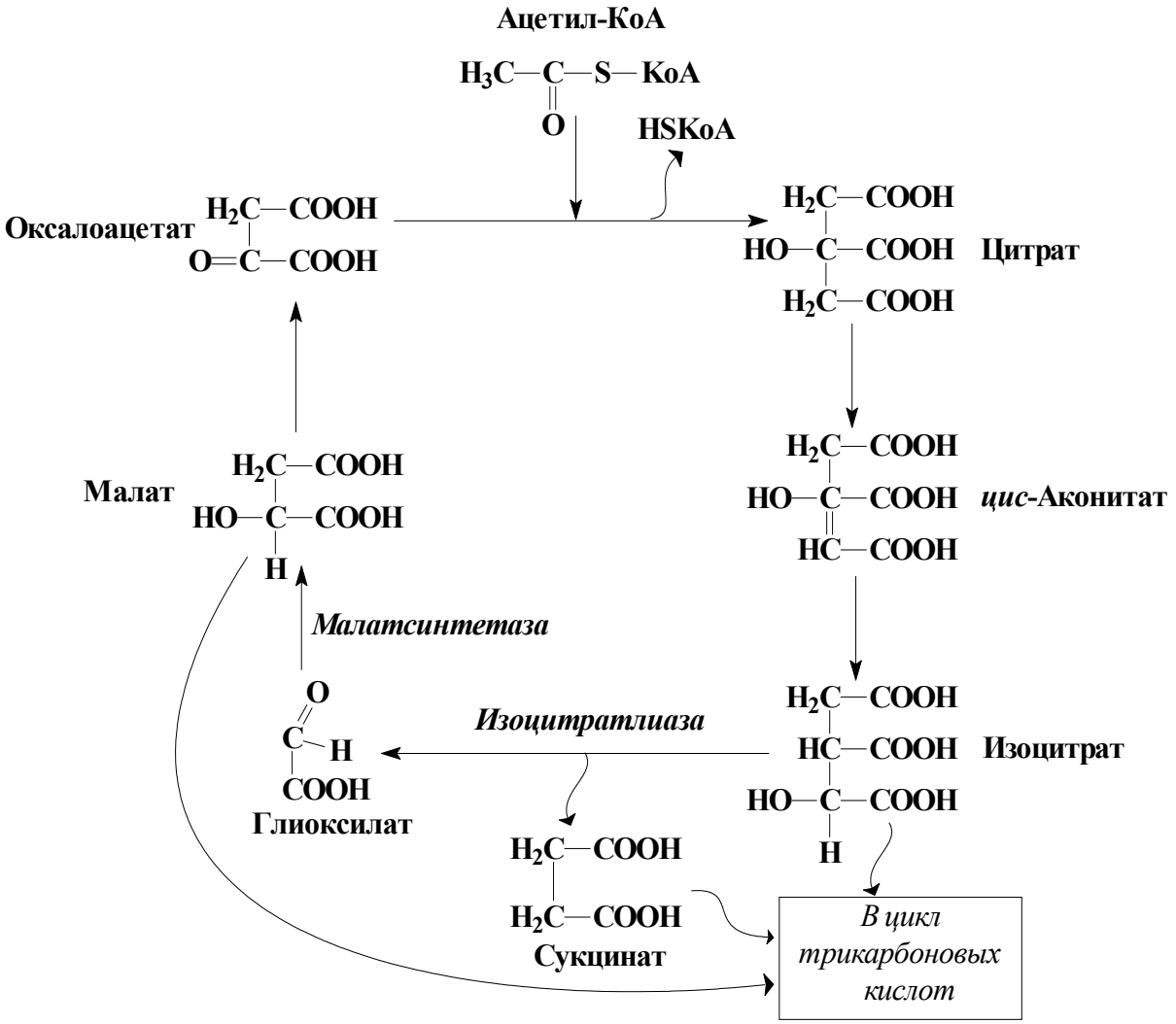

Рис. 35
Глиоксилатный цикл