

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

О. М. Храмченкова

**СУЩНОСТЬ ДЫХАНИЯ И
ПУТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА**

практическое руководство по теме УСР
для студентов специальности 1 – 75 01 01 01 «Лесное хозяйство»

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

О. М. Храмченкова

**СУЩНОСТЬ ДЫХАНИЯ И
ПУТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА**

практическое руководство по теме УСР
для студентов специальности 1 – 75 01 01 01 «Лесное хозяйство»

Чернигов
Издательство «Десна Полиграф»
2016

УДК 581.1:579:57.017.7(076)
ББК 28.57я73+28.4я73+28.073я73
Х 898

Рецензенты:

Кандидат биологических наук А. Е. Падутов
Кандидат биологических наук М. Я. Острикова

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Храмченкова О. М.

Х 898 Сущность дыхания и пути дыхательного обмена: практ. рук-во по теме УСР / О. М. Храмченкова; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2016. – 44 с.

В практическом руководстве представлен учебный материал и перечень тестов для выполнения управляемой самостоятельной работы студентов по теме «Сущность дыхания и пути дыхательного обмена» дисциплины «Физиология растений с основами микробиологии». Рассматриваются вопросы, связанные со спецификой субстратов дыхания растений, путями использования полисахаридов, белков и жиров для дыхания, основные пути окисления углеводов в процессе дыхания - гликолиз, цикл трикарбоновых кислот, глиоксилатный цикл, окислительный пентозофосфатный путь. Для закрепления пройденного материала приведены контрольные тесты и рекомендуемая литература по разделу изучаемой дисциплины.

Практическое руководство предназначено для студентов очной и заочной форм обучения по специальности 1 – 75 01 01 01 «Лесное хозяйство».

УДК 581.1:579:57.017.7(076)
ББК 28.57я73+28.4я73+28.073я

© Храмченкова О. М., 2016
© УО «Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины», 2016

Содержание

Введение	4
1 Дыхание как совокупность последовательных окислительно-восстановительных превращений веществ. Субстраты дыхания.....	5
2 Пути окисления углеводов в процессе дыхания.....	20
Тестовые задания.....	37
Литература.....	42

Введение

Образующиеся в ходе фотосинтеза сахара и другие органические соединения используются клетками растительного организма в качестве питательных веществ. Важнейшим этапом питания органическими веществами на клеточном уровне является процесс дыхания.

Задачи темы УСР «Сущность дыхания и пути дыхательного обмена». При изучении этой темы необходимо раскрыть физиологическую сущность дыхания как процесса диссимиляции углеводов и регенерации энергии, рассмотреть теории биологического окисления и восстановления, иметь четкое представление о механизме окислительно-восстановительных процессов с учетом современных научных данных. Необходимо отметить роль ферментов в осуществлении последовательного окисления органических субстратов, сравнить биологию дыхания, брожения, биологического окисления.

Рекомендации:

- перед изучением предлагаемого учебного материала следует повторить темы «Строение растительной клетки» по учебному пособию Сауткина Т.А., Поликсенова В.Д. Морфология растений: учеб.пособие; Минск: БГУ, 2012. - 311 с. и «Физиология и биохимия растительной клетки» по одному из учебников, приведенных в конце пособия;

- при проработке темы УСР для полного понимания учебного материала рекомендуется внимательно ознакомиться с рисунками;

- для закрепления изученного материала следует ответить на тесты по теме, приведенные в конце пособия.

При подготовке практического руководства использована информация, приведенная в учебниках и практических руководствах отечественных и российских ученых – В. М. Юрина, А. В. Веретенникова, Вл. В. Кузнецова и Г. А. Дмитриевой, И. П. Ермакова с соавт., Н. Н. Третьякова с соавт., Н. И. Якушкиной и др. [1-12].

Форма отчетности по теме УСР «Сущность дыхания и пути дыхательного обмена»: тестирование и ответы на вопросы контрольной работы.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения специальности «Лесное хозяйство».

1 Дыхание как совокупность последовательных окислительно-восстановительных превращений веществ. Субстраты дыхания

Дыхание – одно из наиболее характерных свойств организмов; оно присуще любому органу, любой ткани, каждой клетке. Процесс дыхания обычно ассоциируется с жизнью, а его прекращение – с гибелью организма.

Исходя из общего уравнения этого процесса:



дают следующее определение дыхания: *дыхание представляет собой разрушение органических веществ при участии кислорода, в результате выделяется энергия и образуются очень окисленные вещества CO_2 и H_2O .*

Освободившаяся в результате разрушения веществ энергия используется для синтеза молекул АТФ, доноров энергии для совершения работы в клетке. В этом и состоит основное физиологическое значение процесса дыхания. Вещество, разрушающееся в процессе дыхания, получило название дыхательного субстрата.

Живым организмам удается использовать энергию химических связей разрушающихся веществ, благодаря тому, что окисление происходит поэтапно, и энергия освобождается небольшими порциями. Эти порции сразу же включаются в соответствующие процессы.

Растения используют солнечную энергию в процессе фотосинтеза, в результате энергия и углерод запасаются в форме фосфорилированных сахаров. Из этих гексозофосфатов не только синтезируется углеродная основа всех других соединений в растениях, но они служат и источником растрачиваемой на синтез энергии.

Дыхание – один из важнейших процессов обмена веществ растительного организма. Выделяющаяся при дыхании энергия тратится как на процессы роста, так и на поддержание в активном состоянии уже закончивших рост органов растения. Вместе с тем значение дыхания не ограничивается тем, что это процесс, поставляющий энергию. Дыхание – сложный окислительно-восстановительный процесс, идущий через ряд этапов. На его промежуточных стадиях образуются органические соединения, которые затем используются в различных метаболических реакциях. К промежуточным соединениям относят органические кислоты и пентозы, образующиеся при разных путях

дыхательного распада. Таким образом, процесс дыхания – источник многих метаболитов. Несмотря на то, что процесс дыхания в суммарном виде противоположен фотосинтезу, в некоторых случаях они могут дополнять друг друга. Оба процесса являются поставщиками как энергетических эквивалентов (АТФ, НАДФН), так и метаболитов. Как видно из суммарного уравнения, в процессе дыхания образуется также вода. Эта вода в крайних условиях обезвоживания может использоваться растением, и предохранить его от гибели. В некоторых случаях, когда энергия дыхания выделяется в виде тепла, дыхание ведет к бесполезной потере сухого вещества. В этой связи при рассмотрении процесса дыхания надо помнить, что не всегда усиление процесса дыхания является полезным для растительного организма.

Развитие представление о природе механизмов и путях окислительно-восстановительных превращений в клетке.

1774 г. – Дж. Пристли и К. Шееле независимо открыли кислород, а Антуан Лавуазье дал название этому элементу.

1773-1783 гг. – А. Л. Лавуазье пришел к выводу, что при дыхании, как и при горении, поглощается O_2 и образуется CO_2 , причем в том и другом случаях выделяется теплота. Он заключил, что процесс горения состоит в присоединении кислорода к субстрату, и что дыхание есть медленно текущее горение питательных веществ в живом организме.

1778-1780 гг. – Я. Ингенгауз показал, что зеленые растения в темноте, а незеленые части растений и в темноте, и на свету поглощают кислород и выделяют CO_2 так же, как животные.

1797-1804 гг. – основатель учения о дыхании растений Н. Т. Соссюр впервые широко используя количественный анализ, установил, что в темноте растения поглощают столько же кислорода, сколько выделяется CO_2 , т.е. соотношение CO_2/O_2 , как правило, равно единице. При этом образуется и вода. Мнение Соссюра о том, что описанный им газообмен у растений является процессом дыхания и что этот процесс обеспечивает растительный организм энергией, долгое время не признавалось. Утверждалось, что в ночное время растения выделяют тот CO_2 , который не был использован при фотосинтезе, и что этот CO_2 не имеет отношения к дыханию.

Постепенно накапливалось все больше данных о том, что дыхание животных и растений протекает однотипно, несмотря на отсутст-

вие у растений специальных дыхательных органов, причем основным субстратом дыхания служат сахара.

1876 г. – И. П. Бородин установил, что интенсивность дыхания листоносных побегов в темноте в первую очередь зависит от количества углеводов, накопленных ими на свету.

Вторая половина XIX в. – в результате изучения дыхания у растительных и животных объектов общее уравнение этого процесса приняло следующий вид: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{энергия}$.

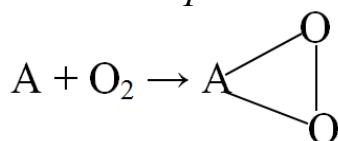
Возник вопрос, если дыхание имеет сходство с процессом горения, то каким образом органические вещества могут «гореть» при обычной температуре тела организма, да еще в водной среде? Возникло предположение о том, что в живых клетках существуют механизмы, активирующие кислород.

1845 г. – швейцарский химик Х.-Ф. Шейнбайн, открывший озон и изучавший причины быстрого потемнения пораненной поверхности растительных тканей, (ткани яблок, картофеля, плодовых тел грибов), выступил со своей *теорией окислительных процессов*, согласно которой в живых клетках имеются соединения, способные легко окисляться в присутствии O_2 и таким образом активировать молекулярный кислород. Если ткань прокипятить, то потемнения не происходит. Следовательно, потемнение тканей – каталитический окислительный процесс. Шейнбайн ошибочно полагал, что активация кислорода – это образование озона.

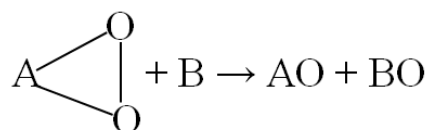
1897 г. – А. Н. Бах разработал *перекисную теорию биологического окисления*, приложив ее к процессам дыхания. Несколько позже, в том же 1897 г., аналогичные взгляды высказал немецкий исследователь К. Энглер.

Суть перекисной теории биологического окисления Баха. Молекулярный кислород имеет двойную связь и для того чтобы его активировать, необходимо эту двойную связь расщепить. В результате образуется перекисная группа –O–O–.

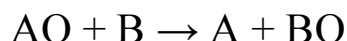
1) Легко окисляющееся соединение А взаимодействует с кислородом и, разрывая двойную связь, образует пероксид AO_2^- . По мысли Баха, активация кислорода есть образование пероксида:



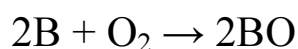
2) В свою очередь пероксидное соединение, взаимодействуя с соединением В, окисляет его:



Затем эта реакция повторяется со вторым атомом кислорода и второй молекулой соединения В:



Получается полностью восстановленное исходное соединение – акцептор кислорода А и полностью окисленное вещество В:



Во второй и третьей реакциях, по Баху, участвует пероксидаза. Соединение А, которое активирует кислород, Бах назвал «оксигеназой», рассматривая его вначале как фермент.

В дальнейшем он пришел к заключению, что это те соединения, которые темнеют на воздухе при поранении тканей.

1955 г. – две группы исследователей – О. Хаяши в Японии и Г. С. Мэзон в США доказали, что молекулярный кислород действительно может включаться в органические соединения.

Значение теории. В настоящее время известно, что путь включения кислорода в органические соединения в соответствии с перекисной теорией биологического окисления Баха и Энглера не имеет отношения к дыханию, однако работы этих исследователей сыграли большую роль в изучении химизма дыхания, заложив основы современного понимания механизмов активации кислорода.

А. Н. Бах, сделав упор на перекисную теорию, выдвинул и вторую гипотезу, согласно которой биологическое окисление связано с отнятием от субстрата электронов и протонов. Роль же кислорода состоит в этом случае в регенерации окисленного состояния первичного акцептора водорода.

1903 – 1916 г. – На основе второй гипотезы Баха В. И. Палладин создает *теорию химизма дыхания*.

Занимаясь с дыхательными пигментами (темнеющими на воздухе веществами тканей), Палладин нашел, удачную искусственную модель, которая помогла расшифровать химизм дыхания. Это был известный краситель *метиленовый синий*. Если в пробирку с раствором метиленового синего поместить несколько прорастающих зародышей пшеницы, и выкачать воздух (удалить кислород), то через некоторое

время этот краситель полностью обесцветится. Если затем открыть пробирку и встряхнуть содержимое (т.е. дать кислород), то краситель снова синееет. Таким образом, при контакте с кислородом краситель окисляется, приобретая синий цвет, а живая ткань способна восстанавливать краситель, обесцвечивая его. Причем окисление метиленового синего связано не с присоединением кислорода, а с отнятием водорода. Краситель восстанавливается за счет присоединения электронов и протонов.

По этой теории, биологическое окисление может происходить путем дегидрирования субстрата и без участия кислорода, но при помощи коферментов – акцепторов водорода, т.е. окисление на первых этапах может происходить и в анаэробных условиях, а затем может идти при участии кислорода в аэробных условиях, в результате чего образуются молекулы воды. Кислород, по Палладину, необходим не для включения в дыхательный субстрат, а для отнятия электронов и протонов от RH_2 , в результате чего образуется вода.

Предполагалось, что акцептором атомов водорода являются соединения хинонной природы (подобные, убихинону). Сейчас установлено, что в процессе биологического окисления атомы водорода от субстрата отщепляются коферментами – НАД, НАДФ, ФАД и ФМН.

1912 г. – немецкий биохимик Г. Виланд подтвердил теорию Палладина, и показал, что окисление спиртов и гидратных форм альдегидов принципиально возможно и в отсутствии свободного кислорода (до этого считалось, что только кислород способен оторвать атомы водорода от вещества).

1921 г. – немецкий биохимик О. Варбург показал, что биологическое окисление идет с участием ферментов содержащих железо (цитохромов) и ферментов содержащих флавиновые коферменты.

1925 г. – Английский биохимик Д. Кейлин окончательно доказал присутствие в клетках цитохромоксидазы и открыл другие цитохромы. Затем цитохромы были обнаружены у всех аэробов, и было показано, что у этих организмов на завершающе этапе процесса дыхания осуществляется перенос на кислород электронов и протонов, в результате чего образуется H_2O (или H_2O_2).

30-е годы 20 в. – В. А. Энгельгардт наблюдал, что при тканевом дыхании синтезируются молекулы АТФ, а В. А. Белицер и Е. Цыбакова показали, что тканевое дыхание связано с транспортом электро-

нов и ввели коэффициент P/O, который показывает число молекул АТФ, которое образуется на каждый поглощенный атом кислорода.

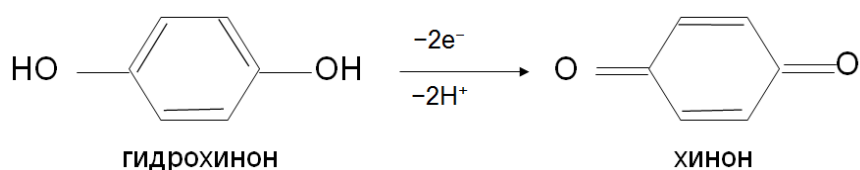
1955 г. – Б. Б. Вартапетян и А. Л. Курсанов экспериментально доказывают участия воды в окислении субстрата дыхания и роль O_2 как конечного акцептора водорода.

1961-1966 гг. – английский биохимик П. Митчел создал хемиосмотическую теорию окислительного фосфорилирования, в которой он связал синтез молекул АТФ в митохондриях с транспортом протонов через мембрану митохондрий (Нобелевская премия 1978 года).

С химической точки зрения окисление – это процесс отдачи электронов, с увеличением степени окисления. При окислении вещества в результате отдачи электронов увеличивается его степени окисления. Атомы окисляемого вещества называются донорами электронов, а атомы окислителя – акцепторами электронов. Окислитель, принимая электроны, приобретает восстановительные свойства.

В живых организмах реакции окисления могут осуществляться следующими путями:

1) отщеплением от окисляемого субстрата водорода (дегидрирование):

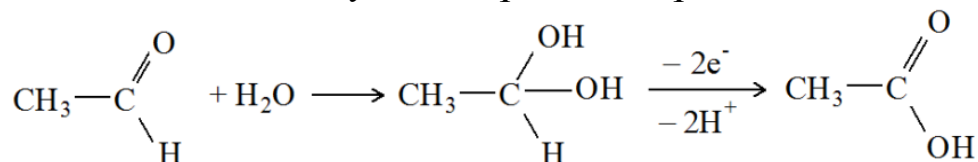


2) присоединением к окисляемому субстрату кислорода:



3) отдачей электронов: $\text{Fe}^{2+} \xrightarrow{-1\text{e}^-} \text{Fe}^{3+}$

4) образованием промежуточного гидратированного соединения с последующим отнятием двух электронов и протонов:



Каждый из типов реакций катализируется большим числом ферментов, различающихся по химической структуре, природе кофакторов, кинетическим свойствам, природе используемых ими источников электронов, оптимальным значением температуры окружающей среды, парциального давления O_2 и др. условий.

Ферментные системы дыхания. Окисление органических соединений в живых тканях протекает при участии ферментных систем,

осуществляющих активацию водорода и молекулярного кислорода, и ферментов, выполняющих роль промежуточных переносчиков водорода (электрона).

Принципиальные особенности окислительного аппарата растений:

1) *мульти-принцип* – принцип множественности при построении окислительных систем у растений. Растительная клетка имеет, как правило, несколько энзимов, катализирующих одни и те же или близкие по значению реакции. Этим обусловлена характерная для растений динамичность, альтернативность путей отдельных каталитических систем.

Значение альтернативности в окислительном обмене заключается в расширении адаптивных возможностей растения. Переключение механизмов окислительного обмена позволяет растениям сохранять необходимый уровень и эффективность дыхательного процесса в непрерывно изменяющихся условиях внешней среды, включая и различные экстремальные воздействия.

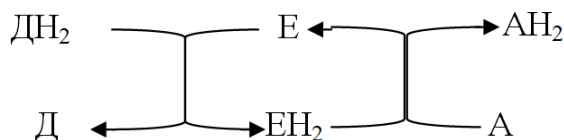
2) *полифункциональность* каталитических систем, т. е. наличие катализаторов, обладающих не одним, а несколькими свойствами.

3) *рассредоточенность* (делокализованность) окислительного аппарата. Окислительными системами различной сложности и эффективности обладают практически все структурные компоненты протопласта.

Для большинства ферментных белков характерно наличие молекулярных форм, различающихся по электрофоретической подвижности (величина и знак заряда), субстратной специфичности, кинетическим параметрам и др. свойствам. Такие формы ферментного белка называют изоэнзимы.

Изозимные белки в определенных условиях (разбавление, воздействие детергентов, изменение рН) способны диссоциировать, образуя субъединицы. При ассоциации субъединиц может образоваться белок, отличающийся каталитическими свойствами от исходного.

Ферментные системы. Окисление одного вещества (донора (Д) электронов и протонов) сопряжено с восстановлением другого соединения (их акцептора (А)):



Поэтому ферменты (энзимы (E)), катализирующие эти реакции, называют *оксидоредуктазами*.

Существует три группы оксидоредуктаз:

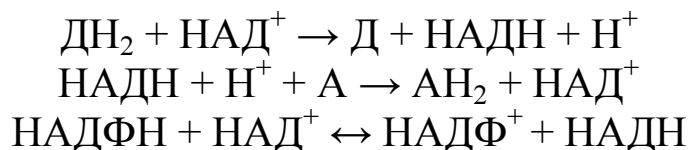
- 1) аэробные дегидрогеназы;
- 2) анаэробные дегидрогеназы;
- 3) оксидазы.

Активацию водорода и перенос водорода и электронов осуществляют дегидрогеназы – двухкомпонентные ферменты – протеиды (сложные белки). Дегидрогеназы действуют на протяжении всего процесса дыхания. *Аэробные дегидрогеназы* переносят водород (электроны) на различные промежуточные акцепторы или непосредственно на молекулярный кислород (конечный акцептор водорода); *анаэробные дегидрогеназы* – на какой-либо акцептор водорода (электронов), но не на кислород. Акцептором водорода может быть другая дегидрогеназа. Многие дегидрогеназы связаны между собой через промежуточные переносчики.

Анаэробные дегидрогеназы – это пиридиновые дегидрогеназы, специфичность действия которых заключается в способности гидрирования и дегидрирования пиридинового ядра, входящего в состав коферментов в виде амида никотиновой кислоты (витамина РР).

Коферментом анаэробных дегидрогеназ может быть НАД⁺ (никотинамидадениндинуклеотид) и НАДФ⁺ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), содержащий на один остаток фосфорной кислоты больше, чем НАД⁺.

Схемы переноса протонов (катионов водорода) пиридиновыми дегидрогеназами:



Примеры анаэробных НАД-зависимых дегидрогеназ: алкогольдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа.

Примеры анаэробных НАДФ-зависимых дегидрогеназ: изоцитратдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа.

Пиридиновые дегидрогеназы (рисунок 1) широко распространены в животных и растительных клетках и являются универсальными окислительными системами.

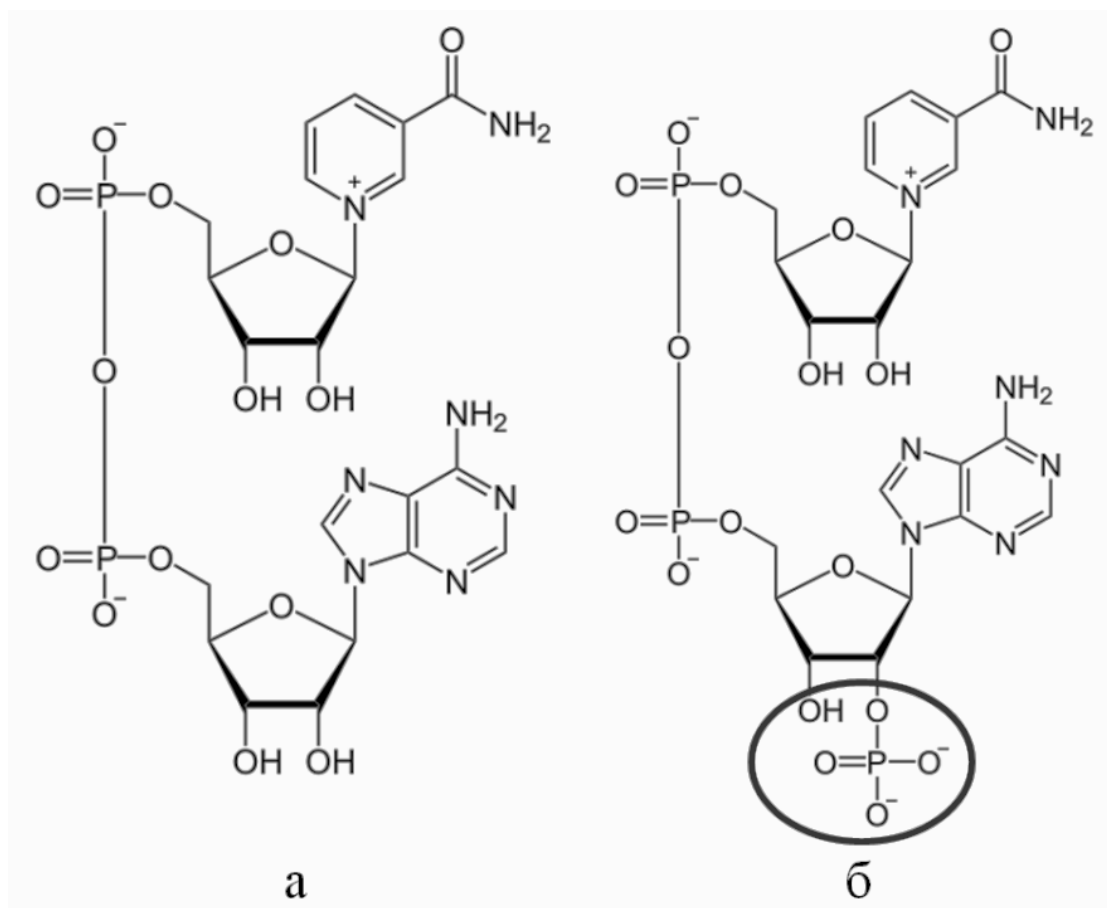


Рисунок 1 – Строение молекул: а – никотинамидадениндинуклеотида (НАД) и б – никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ) [9]

Универсальным донором водорода для электрон-транспортной цепи дыхания служит НАДН, содержание которого в растительных тканях всегда значительно выше, чем НАДФН. В нормальных условиях НАДФ^+ находится в клетках в восстановленной форме НАДФН, тогда как NAD^+ – в окисленной. *Аэробные дегидрогеназы* – это флавиновые дегидрогеназы (флавопротеиды), в состав коферментов которых входит фосфорный эфир рибофлавина (витамина В₂) – рисунок 2.

Некоторые флавопротеиды способны акцептировать водород непосредственно от окисляемого субстрата, например сукцинатдегидрогеназа, другие – только от восстановленного НАД. Флавиновые ферменты различаются и в отношении акцепторов, которым они способны передавать полученный водород (электроны). Такими акцепторами могут служить другие дегидрогеназы или окисленный цитохром, или кислород.

Различают два кофермента этой группы: *флавиномононуклеотид* (ФМН) – желтый дыхательный фермент Варбурга и *флавинаденидинуклеотид* (ФАД).

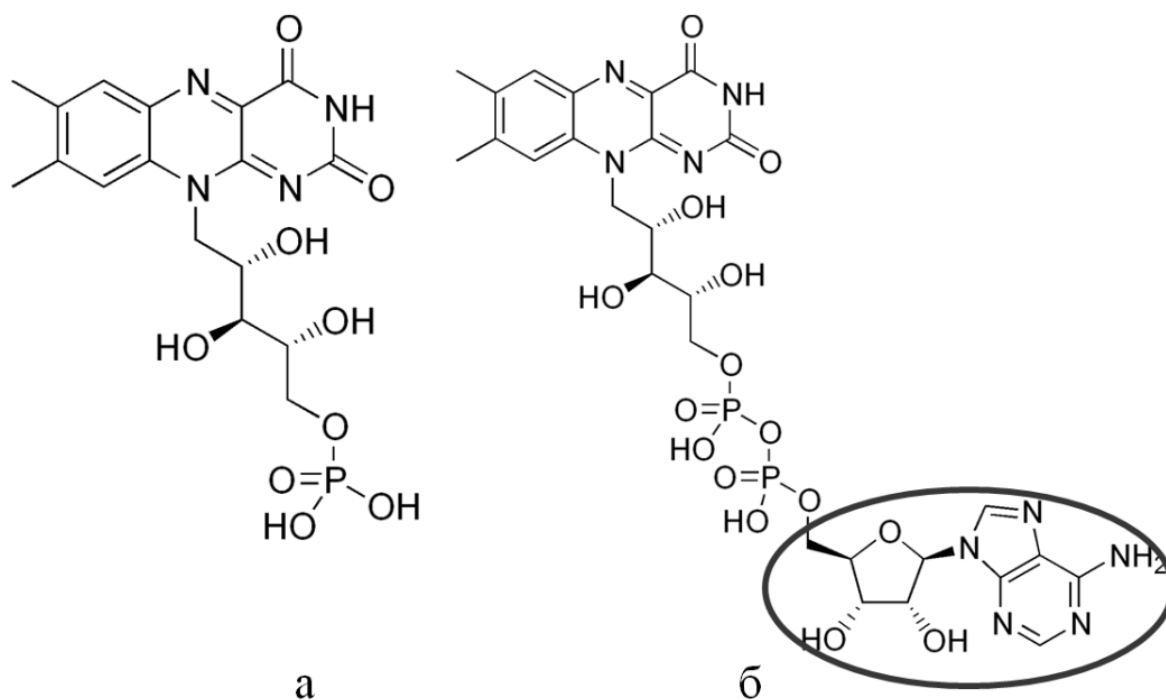


Рисунок 2 – Строение молекул: а – флавиномононуклеотида (ФМН) и б – флавинаденидинуклеотида (ФАД) [9]

ФМН содержит гетероциклическое азотистое основание – диметилизоаллоксазин, спирт рибит и фосфат и легко поддается окислению и восстановлению. ФАД кроме ФМН имеет еще один нуклеотид – аденозинмонофосфат:

Оксидазы – это аэробные дегидрогеназы, способные передавать электроны только на кислород. Они активируют молекулярный кислород и делают его способным восстанавливаться. Эта группа ферментов многочисленна, но основная роль в ней принадлежит цитохромной системе, полифенолоксидазам, пероксидазам и каталазам.

Цитохромная система включает железосодержащие ферменты и переносчики (рисунок 3). В нее входят *цитохромы* и *цитохромоксидазы*, которые передают электроны от флавопротеинов на молекулярный кислород. Все компоненты цитохромной системы содержат железопорфириновую простетическую группу. При переносе электронов цитохромами железо обратимо окисляется и восстанавливается.

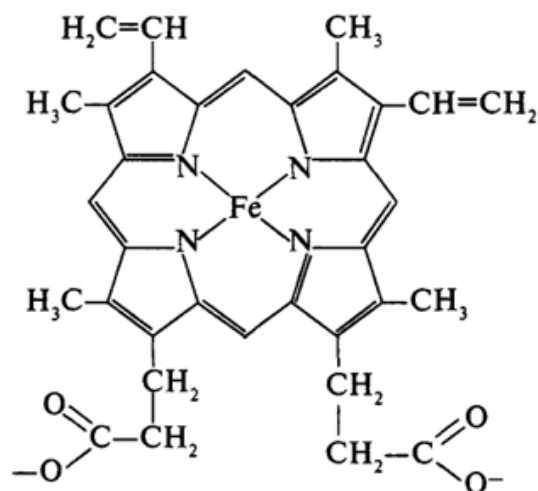
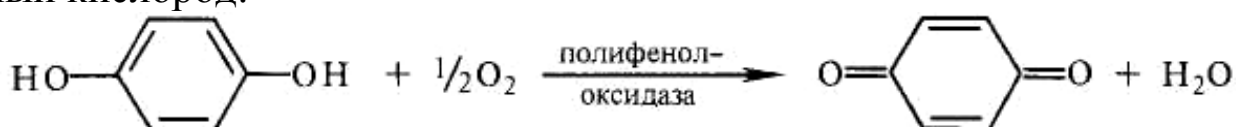
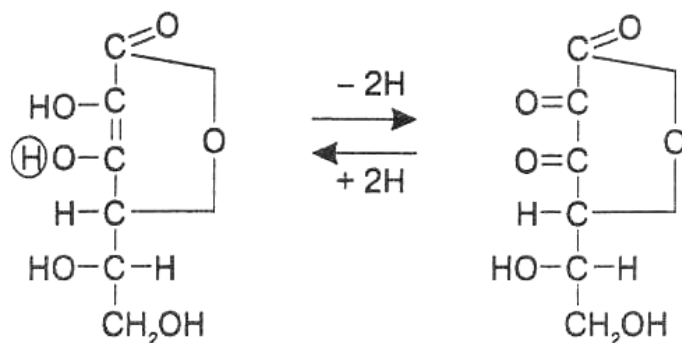


Рисунок 3 – Структура гема цитохрома b [9]

Полифенолоксидазы – это немитохондриальные медьсодержащие оксидазы, катализирующие перенос электронов и протонов от ряда фенолов (гидрохинон, пирокатехин, пиругаллол и др.) на молекулярный кислород:



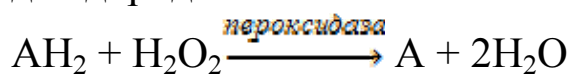
Аскорбатоксидаза – немитохондриальная медьсодержащая оксидаза, окисляющая аскорбиновую кислоту в дегидроаскорбиновую:



аскорбиновая кислота

дегидроаскорбиновая кислота

Пероксидазы – группа ферментов, использующих в качестве окислителя пероксид водорода. Работают по схеме:



К пероксидазам принадлежат классическая пероксидаза, НАД-пероксидаза, НАДФ-пероксидаза, цитохромпероксидаза и др. Установлено, что пероксидазы обладают свойствами анаэробных дегидро-

геназ, так же способны передавать электроны на молекулярный кислород в отсутствие пероксида водорода.

Каталаза – фермент, расщепляющий пероксид водорода. Осуществляемая каталазой реакция требует участия двух молекул пероксида водорода, одна из которых действует как донор, а другая как акцептор электронов.

Оксигеназы. Наряду с оксидазами в клетках широко представлены оксигеназы, активирующие кислород, в результате чего он может присоединяться к органическим соединениям. Они участвуют в гидроксигенировании многих эндогенных соединений.

Диоксигеназы внедряют в субстрат два атома кислорода, *монооксигена (гидроксилазы)* – один атом кислорода. В качестве доноров электронов оксигеназы используют НАДФН, ФАДН₂ и др.

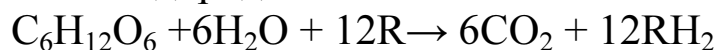
Вспомогательные ферменты. К ферментным системам, участвующим в окислительно-восстановительных превращениях субстратов дыхания следует отнести:

1) *карбоксилазы* – ферменты катализирующие отщепление СО₂ от различных органических кислот, в результате чего образуются соединения с укороченной углеродной цепью. Декарбоксилазы – ферменты, катализирующие реакции окислительного декарбоксилирования, в которых участвует свободный кислород;

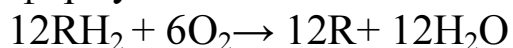
2) *ферменты гидролитического комплекса* – ферменты, катализирующие процессы, приводящие к упрощению молекул биологических полимеров;

3) *трансферазы* – ферменты, катализирующие отщепление и перенос отдельных фрагментов углеродной цепи.

Механизмы активации водорода субстрата и молекулярного кислорода. Гипотеза о связи биологического окисления с отнятием от субстрата электронов и протонов впервые была выдвинута А. Н. Бахом (после перекисной теории). Эта гипотеза в дальнейшем была развита В. И. Палладиным в теорию химизма дыхания. На первом, анаэробном, этапе дыхания согласно теории В. И. Палладина глюкоза окисляется за счет отнятия водорода, который с помощью фермента (редуктазы) передается на дыхательный пигмент R (активация водорода!). Дыхательный пигмент окисляется с участием воды, от которой тоже отнимается водород:



На втором, аэробном, этапе дыхательный пигмент (RH₂) регенерирует в окисленную форму:



По Палладину, кислород необходим не для включения в дыхательный субстрат, а для отнятия протонов и электронов от RH₂. В дальнейшем теория В. И. Палладина полностью подтвердилась.

Наряду с непосредственным дегидрированием молекулы субстрата процессу дегидрирования нередко предшествует гидратирование, а также фосфорилирование подлежащего окислению соединения.

Механизмы участия кислорода в метаболизме. Молекулярный кислород обладает невысокой реакционной активностью и практически не способен окислять в организме вещества, являющиеся субстратом дыхания. Возможность участия кислорода в таких реакциях обусловлена его предварительным активированием.

В настоящее время известно, что путь включения кислорода в органические соединения в соответствии с перекисной теорией А. Н. Баха и Энглера (активация кислорода есть образование пероксида) не имеет отношения к дыханию.

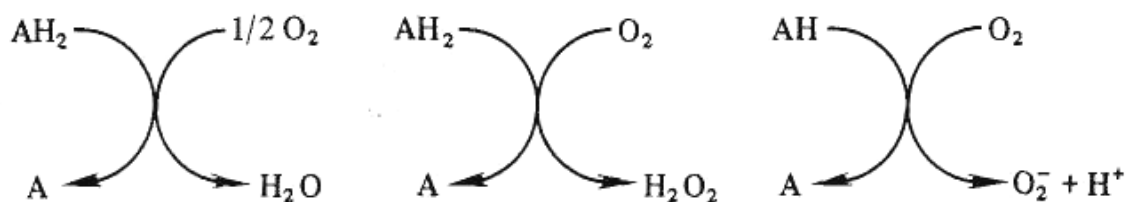
Механизмы вовлечения молекулярного кислорода в окислительный обмен растительной клетки (постулированы перекисной теорией А. Н. Баха и теорией В. И. Палладина):

1. *Восстановление кислорода одно- или двухвалентными донорами.* Катализирующие реакции ферменты – оксидазы. Их активные центры содержат обычно атомы железа или меди, геминовую или флавиновую группировку.

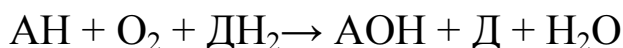
2. *Восстановление молекулярного кислорода двухвалентными донорами с включением образующегося продукта восстановления в окисляемую молекулу.* Ферменты – оксидазы со смешанными функциями, называемыми еще гидроксилазами.

3. *Непосредственное включение кислорода в молекулу окисляемого субстрата.* Ферменты – трансферазы, или оксигеназы.

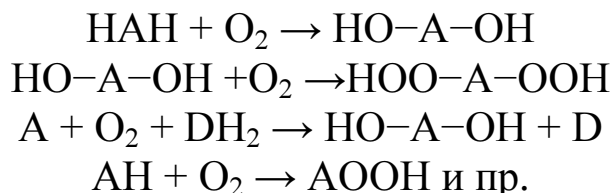
В результате восстановления кислорода с участием оксидаз образуются вода, пероксид водорода или супероксидный анион кислорода:



Активаторами молекулярного кислорода кроме оксидаз являются *оксигеназы*. Монооксигеназы осуществляют реакцию гидроксильирования по схеме:



Диоксигеназы внедряют два атома кислорода в разнообразные группировки:



Эволюция энзиматических систем, участвующих во взаимодействии клеток с кислородом. У современных организмов представлены три типа энергообмена – фотосинтез, дыхание, брожение.

Согласно принятым в настоящее время представлениям материальным и энергетическим фундаментом становления жизни на нашей планете служили органические соединения, возникшие из неорганических абиогенным путем. Современные анаэробы гетеротрофы располагают каталитически активными системами энергообмена, включая дегидрогеназы, изомеразы, трансферазы, системы синтеза АТФ и др.

Следующим этапом развития биоэнергетики явилась фототрофность, которая была неразрывно связана с образованием каталитических систем принципиально нового типа – пигментов, обладающих способностью использовать поглощенные кванты света для перехода в состояние электронного возбуждения. Преобразование энергии свободного электрона в химическую достигалась при участии новой каталитической системы, организованной в цепь транспорта электронов.

Начальным звеном в эволюции фототрофности были фототрофные бактерии, способные в качестве доноров электронов использовать только высоко восстановленные соединения с низким окислительным потенциалом. Общей особенностью дошедших до нас фотосинтезирующих бактерий является то, что система транспорта электронов у них включает цитохромы, флавиновые ферменты, хиноны, электронный поток сопряжен с фосфорилированием. Восстановление НАД осуществляется у бактерий в основном за счет АТФ, т.е. не фотохимическим, а биохимическим путем.

В дальнейшем ходе эволюции возникли организмы, обладающие механизмами мобилизации электронов от предельно окисленной формы водорода, в какой он находится в молекуле H_2O . Такими организмами являются зеленые растения, обладающие способностью к прямому восстановлению НАДФ.

Появление свободного кислорода в результате фотосинтеза вызвало неизбежность создания и отбора механизмов дезактивации кислорода путем его восстановления, что привело к переходу от анаэробного типа обмена к аэробному.

Субстраты дыхания.

1) *Углеводы* – являются основным дыхательным материалом: всем без исключения моносахариды и полисахариды I порядка, а также ряду полиоз II порядка (крахмал, инулин, гемицеллюлозы) – рисунок 4. Полимерные формы углеводов, как правило, используются в дыхании после предварительного их расщепления гидролитическим или фосфоролитическим путем.

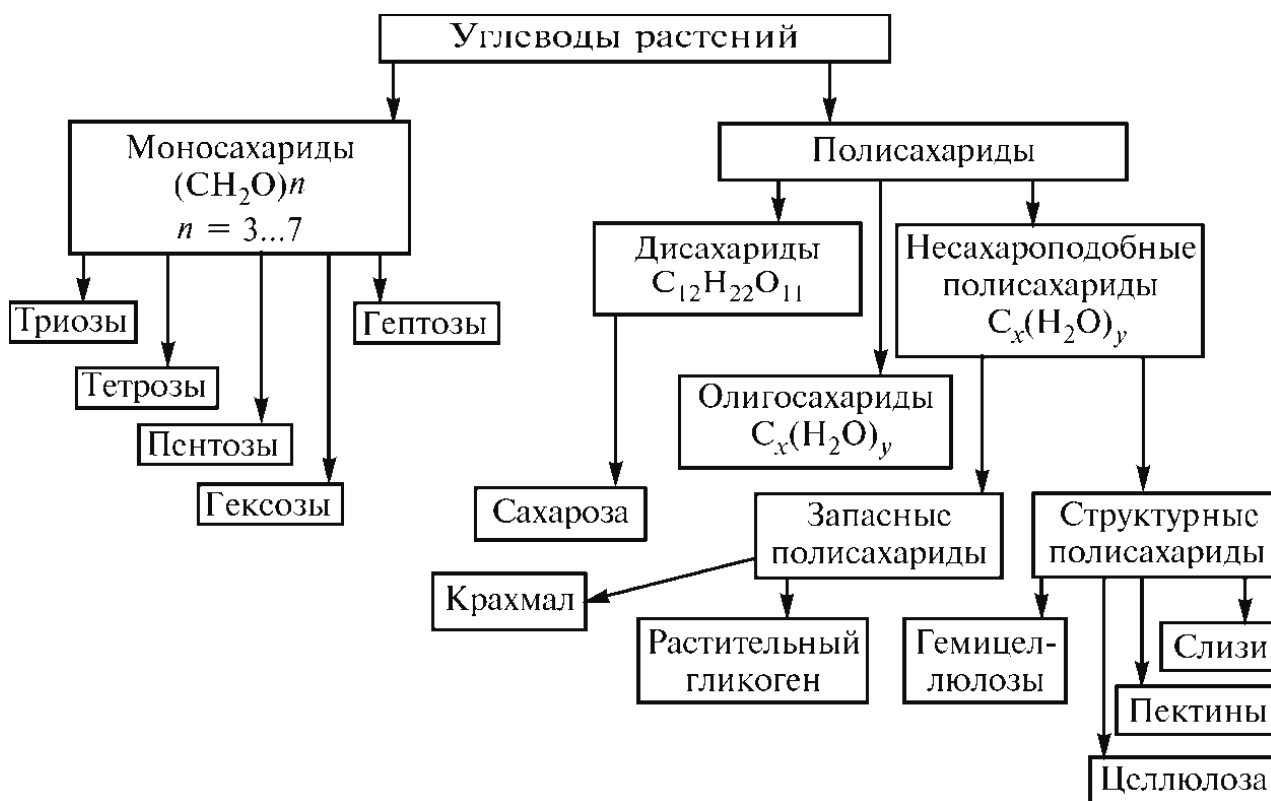


Рисунок 4 – Многообразие растительных углеводов [9]

2) *Производные углеводов*, например глюкозиды, пектиновые вещества. Окислительным превращениям этих соединений должно предшествовать их гидролитическое расщепление.

3) *Жиры*. Первым этапом служит, очевидно, гидролиз молекулы жиров на составляющие ее компоненты (жирная кислота, глицерин), каждый из которых может служить субстратом дыхания.

4) *Белки*. Клетка использует в качестве нормального субстрата дыхания и белковые соединения. Относительная стабильность содержания в тканях белковых веществ, в действительности, явление кажущееся. Она основано лишь на хорошей сбалансированности процессов распада и новообразования белковых веществ, которые осуществляются в живой системе непрерывно и с большой активностью. Однако при истощении углеводных запасов листьев в результате голодания потери белков уже не компенсируются.

2 Пути окисления углеводов в процессе дыхания

Органические вещества, разрушающиеся во время дыхания, называют дыхательным субстратом. Вопрос о веществах, которые могут служить субстратом дыхания растительных тканей, должен решаться с учетом следующих положений.

1. Растительная клетка обладает каталитическими механизмами, позволяющими ей использовать в качестве дыхательного материала большое число органических соединений различной химической природы.

2. Окислительно-восстановительные превращения одного и того же соединения могут осуществляться, как правило, двумя или несколькими путями, отличающимися химическими и ферментатическими механизмами. При невозможности непосредственного окисления вещества последнее предварительно превращается в соединение, для которого имеющиеся в клетке ферментные системы пригодны.

3. Окисление соединения может осуществляться как прямым путем, с участием специфического для данного вещества фермента, так и косвенными неспецифическими путями.

Гликолиз, суть его реакций, энергетика. Окисление дыхательного субстрата – сложный процесс, состоящий из большого числа химиче-

ских реакций. Главный путь распада углеводов – гликолиз и цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса).

Гликолиз – это процесс постепенного превращения сахара (глюкозы) в пируват, в результате которого клетка обогащается энергией. Впервые гликолиз был обнаружен и изучен у животных. В настоящее время известно, что это универсальный процесс, свойственный также растениям, грибам и бактериям.

Гликолиз состоит из нескольких реакций, образующих цепь (рисунок 5). Он начинается с активирования молекулы глюкозы: к ней присоединяется остаток фосфорной кислоты от АТФ. В результате реакции, идущей при участии гексокиназы, образуется глюкозо-6-фосфат. Затем глюкозо-6-фосфат превращается с помощью глюкозо-6-фосфатизомеразы в фруктозо-6-фосфат. Заканчивается активация молекулы глюкозы присоединением еще одного остатка фосфорной кислоты от АТФ. В конечном итоге образуется очень неустойчивое соединение фруктозо-1,6-дифосфат. Реакцию катализирует фосфофруктокиназа. Таким образом, для начала процесса дыхания, обогащающего клетку энергией, сначала надо израсходовать 2 молекулы АТФ. Неустойчивая молекула фруктозо-1,6-дифосфата при участии альдолазы расщепляется на две триозы: 3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА) и фосфодиоксиацетон (ФДА).

Альдолаза – очень распространенный фермент, участвующий в темновой фазе фотосинтеза, где она работает в обратном направлении: катализирует образование из ФГА и ФДА фруктозо-1,6-дифосфата. Таким образом, ФГА и фосфодиоксиацетон – промежуточные продукты и дыхания, и темновой фазы фотосинтеза. Молекула фосфодиоксиацетона затем тоже превращается в молекулу ФГА. Следовательно, в процессе гликолиза образуются 2 молекулы фосфоглицеринового альдегида и поэтому все последующие реакции гликолиза идут с коэффициентом 2.

Образовавшийся ФГА окисляется в 1,3-дифосфоглицериновую кислоту под действием дегидрогеназы фосфоглицеринового альдегида, коферментом которой является НАД. В этой реакции кислород не участвует, окисление происходит в результате дегидрирования – потери водорода, который присоединяется к НАД, в результате последний восстанавливается.

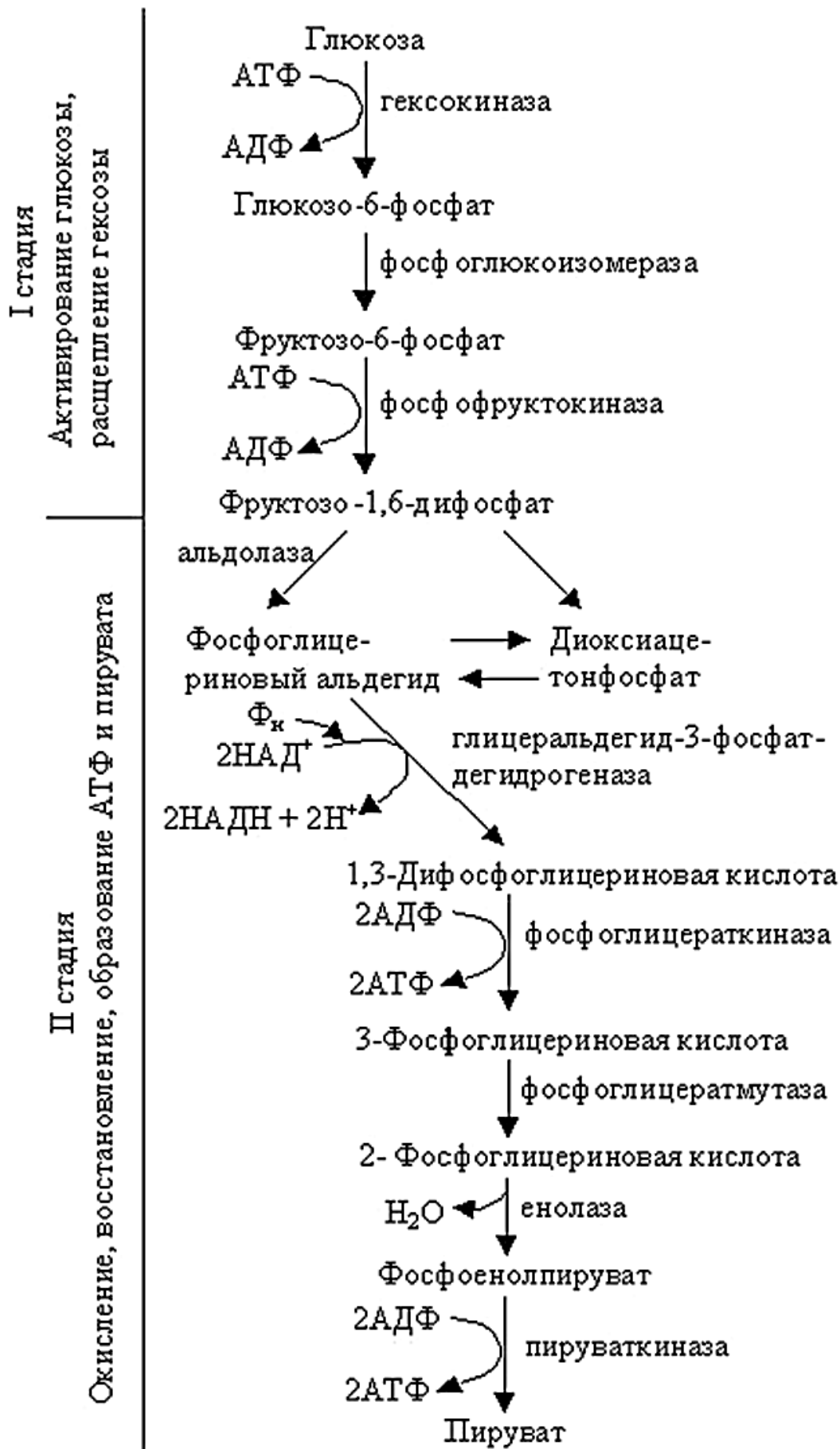
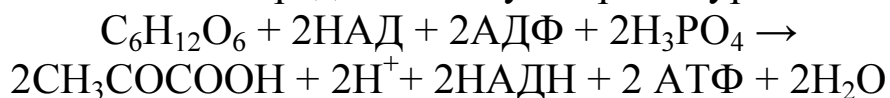


Рисунок 5 – Схема гликолиза [2]

1,3-Дифосфоглицериновая кислота при участии фосфоглицераткиназы передает один остаток фосфорной кислоты АДФ, и образуются АТФ и 3-ФГК – это субстратное фосфорилирование.

Далее 3-ФГК под действием фосфоглицератмутазы превращается в 2-ФГК. Образовавшаяся 2-ФГК при участии енолазы (фосфопируватгидратазы) превращается в фосфоенолпируват (ФЕП), при этом молекула 2-фосфоглицериновой кислоты отдает воду, а в остатке фосфорной кислоты возникает высокоэнергетическая связь. Заканчивается гликолиз переносом фосфатной группы на АДФ и образованием пирувата (ПВК). Реакция катализируется пируваткиназой. Все реакции гликолиза можно представить суммарным уравнением:



Во время гликолиза при распаде молекулы глюкозы на 2 молекулы пирувата образуются 4 молекулы АТФ. Однако две молекулы АТФ были израсходованы в начале процесса для активации глюкозы, следовательно, в клетке накапливаются только 2 молекулы АТФ. Одновременно при окислении ФГА до ФГК восстанавливаются две молекулы НАД.

Последовательность реакций гликолиза можно разбить на три этапа:

1. Подготовительный этап – фосфорилирование гексозы и ее расщепление на две фосфотриозы.

2. Первое субстратное фосфорилирование, которое начинается с 3-фосфоглицеринового альдегида и кончается 3-фосфоглицериновой кислотой. Окисление альдегида до кислоты связано с освобождением энергии. В этом процессе на каждую фосфотриозу синтезируется одна молекула АТФ.

3. Второе субстратное фосфорилирование, при котором 3-фосфоглицериновая кислота за счет внутримолекулярного окисления отдает один фосфат с образованием АТФ.

Гликолиз происходит в цитозоле, пластидах и нуклеоплазме. Для него не нужен кислород. Это первая, анаэробная фаза дыхания. Гликолиз – наиболее древний способ добывания энергии. Для своего осуществления он не нуждается в специальных органеллах. В том случае, когда гликолиз происходит в цитозоле, его ферменты прочно связаны с наружной мембраной митохондрии или с мембранами эндоплазматического ретикулума.

Какое значение имеет гликолиз? В чем его физиологический смысл? Первое – в процессе гликолиза происходит постепенное освобождение энергии, часть которой запасается в макроэргических связях АТФ, и может использоваться для работы клетки. Второе – промежуточные вещества, образующиеся во время гликолиза, могут использоваться для синтеза нуклеиновых кислот, белков, жиров и углеводов. Например, пируват может аминироваться с образованием аланина – аминокислоты, необходимой для синтеза белка. ФГК может использоваться для синтеза сахарозы. И наконец, третье – в какой-то степени гликолиз регулирует физиологические процессы в клетке. Например, в условиях засухи образование из каждой молекулы гексозы двух молекул триоз может понизить водный потенциал клеточного сока, что, в свою очередь, повлияет на поступление воды.

Реакции гликолиза могут идти в обратном направлении (обращенный гликолиз). Синтез сахаров из ПВК в результате обращения реакций гликолиза называют глюконеогенезом – рисунок 6.

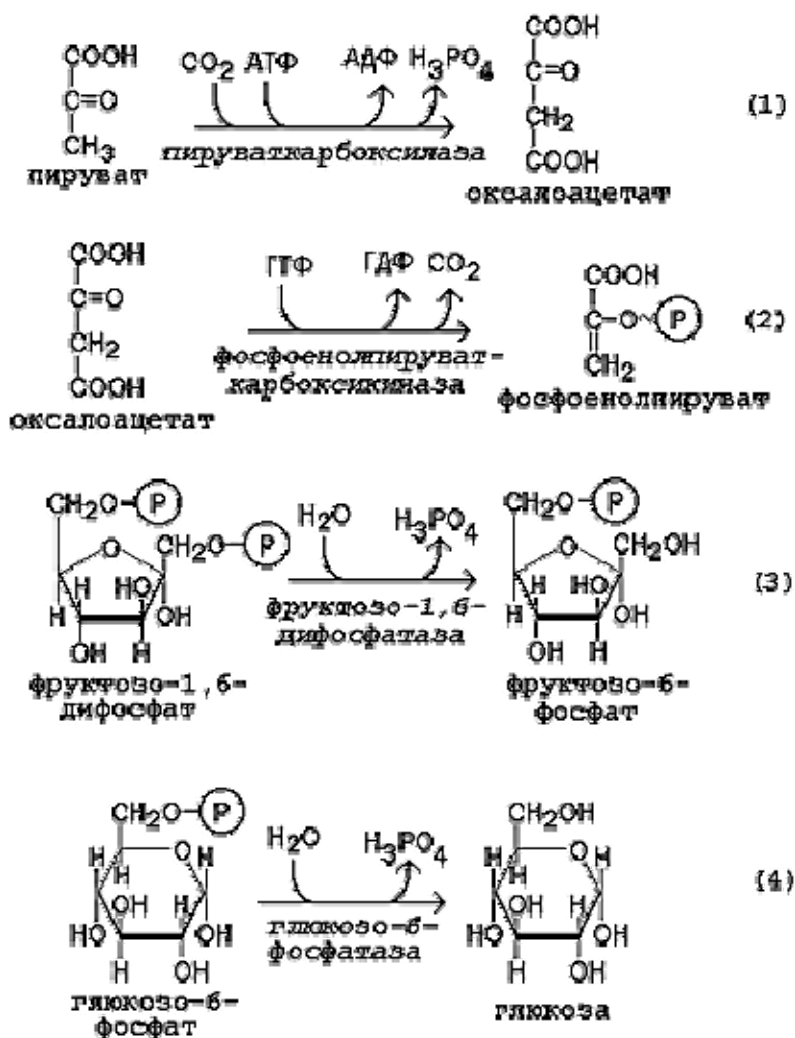


Рисунок 6 – Последовательность реакций глюконеогенеза [9]

Цикл ди- трикарбоновых кислот (ЦТК), характеристика основных стадий цикла. Конверсия жиров в углеводы. В аэробных условиях главный путь превращения образовавшейся при гликолизе ПВК – окислительное декарбоксилирование при помощи пируватдегидрогеназного мультиферментного комплекса, составной частью которого является коэнзим А (CoA или CoA-SH). В результате образуется ацетил-CoA. Рассмотренный путь образования ацетил-CoA является главным, но не единственным. Ацетил-CoA может образовываться при окислении аминокислот и жирных кислот. Это значит, у высших растений дыхательным субстратом могут быть все основные запасенные вещества: углеводы, белки, жиры.

В анаэробных условиях пируват вступает в реакции брожения (рисунок 7). При брожении, в основном спиртовом, пируватдекарбоксилируется с образованием уксусного альдегида при участии карбоксилазы, а затем восстанавливается до этилового спирта ферментом алкагольдегидрогеназой: $\text{CH}_3\text{COCOON} \rightarrow \text{CH}_3\text{COON} + \text{CO}_2$. Ни в одной из реакций не синтезируется АТФ и не восстанавливаются коферменты. Образовавшийся во время гликолиза НАДН растрачивается на восстановление уксусного альдегида.

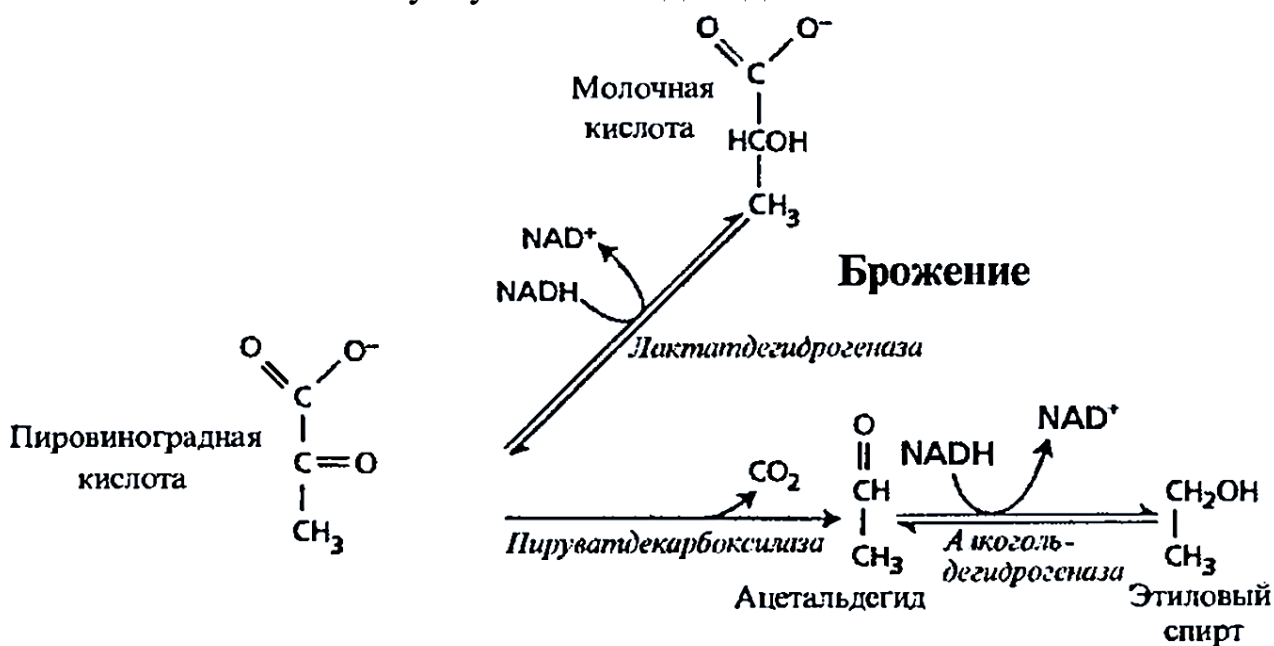


Рисунок 7 – Связь гликолиза и брожения [10]

Спиртовое брожение лежит в основе получения спиртных напитков. В случае молочнокислого брожения при участии фермента лактатдегидрогеназы образуется молочная кислота: $\text{CH}_3\text{CHOH COOH}$. Молочнокислое брожение используется при производстве молочно-

кислых продуктов. Таким образом, основная функция брожения заключается в регенерации НАД⁺ и обеспечении гликолитических процессов окисленной формой кофермента в условиях анаэробнозиса.

В аэробных условиях образовавшийся ацетил-КоА включается в цикл трикарбоновых кислот, называемый еще циклом Г.А. Кребса, по имени изучившего его английского биохимика (рисунок 8). В цикле Кребса после ряда реакций отнятия и присоединения воды, декарбоксилирования и дегидрирования ацетильный остаток, поступивший в цикл в составе ацетил-КоА, полностью распадается.

Первая реакция цикла – перенос ацетильного остатка от ацетил-КоА к оксалоацетату с образованием цитрата. В ходе реакции, катализируемой цитратсинтазой, расходуется макроэргическая связь ацетил-КоА, т.е. та энергия, которая была запасена в ходе окисления пирувата. Следовательно, как и гликолиз цикл Кребса начинается с траты энергии.

Интересно и то, что цикл, в результате которого происходит распад углеродных скелетов, начинается с их удлинения: 2-углеродный фрагмент (ацетил) присоединяется к 4-углеродному фрагменту (оксалоацетату) с образованием 6-углеродной трикарбоновой кислоты цитрата. Цитрат может накапливаться в клетке в больших количествах.

В результате двух следующих реакций цитрат превращается в изоцитрат. В реакциях участвует вода, а промежуточным продуктом является цисаконитат. Катализирует обе реакции аконитатгидратаза.

Затем изоцитрат дегидрируется с участием изоцитратдегидрогеназы, коферментом которой является НАД. В результате окисления образуется оксалосукцинат, который затем декарбоксилируется. Отщепляющийся СО₂ принадлежит ацетильному остатку, вступившему в цикл в составе ацетил-КоА. В результате декарбоксилирования образуется очень активный α-кетоглутарат. Он окисляется и декарбоксилируется с помощью α-кетоглутаратдегидрогеназного комплекса. Освобождающийся СО₂ является второй частицей, которая отщепляется от ацетильного остатка. Образовавшийся в результате сложных превращений сукцинат вновь дегидрируется и возникает фумарат. Реакция происходит с помощью сукцинатдегидрогеназы. Фумарат после присоединения молекулы воды легко превращается в малат. В реакции участвует фумаратдегидратаза.

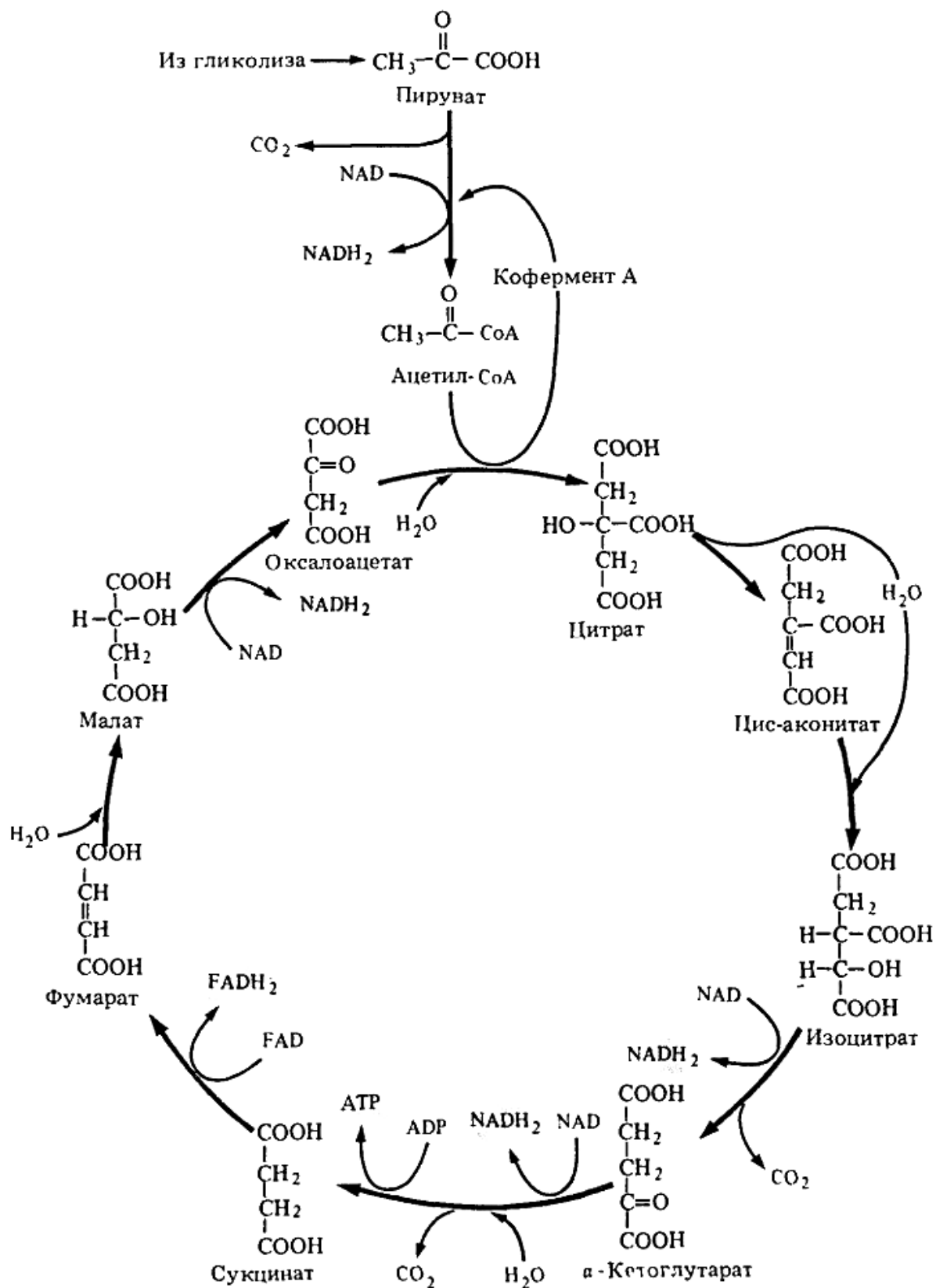


Рисунок 8 – Схема цикла трикарбоновых кислот (цикл Кребса, цикла лимонной кислоты) [1–4]

Окисляясь, малат превращается в оксалоацетат при участии НАД-зависимой малатдегидрогеназы. Оксалоацетат – конечный продукт цикла Кребса. Напомним, что он образуется и во время фотосинтеза на свету (С₄-цикл), и в темноте (у САМ-растений). Итак, цикл Кребса замыкается и может начаться вновь. Единственное условие непрерывного повторения цикла – поступление новых молекул ацетил-КоА.

В ходе реакции цикла потребляются одна молекула ПВК, четыре НАД, одна АДФ, одна ФАД, две молекулы воды и синтезируются четыре молекулы НАД-Н, одна АТФ, одна ФАД-Н₂, две молекулы воды и выделяются три молекулы СО₂. При этом от компонентов цикла отщепляется пять пар атомов водорода (электронов). Поскольку на каждую расщепляющуюся молекулу глюкозы приходится два оборота цикла Кребса (если промежуточные продукты не извлекаются из гликолиза и ЦТК на другие метаболические нужды), соответственно указанный энергетический выход также удваивается.

НАД-Н и ФАД-Н₂, образованные в цикле Кребса, подвергаются окислению. Окисление каждой молекулы НАД-Н или НАДФ-Н дает три молекулы АТФ, а окисление ФАД-Н₂ - две АТФ. Следовательно, при полном окислении ПВК образуются 15 молекул АТФ и 30 АТФ при двух оборотах цикла. Если сюда добавить 8 АТФ, образованных в ходе гликолиза, получается 38 АТФ, синтезированных при полном окислении молекулы глюкозы.

Цикл Кребса проходит в матриксе митохондрии и состоит из одинаковых реакций у животных и у растений. Это является еще одним доказательством единства происхождения органического мира.

Какова роль ЦТК в жизни растения? Во-первых, главное значение цикла Кребса – восстановление коферментов (НАД, ФАД), при последующем окислении которых образуются молекулы АТФ, запасующие в своих макроэргических связях энергию, освобождаемую при распаде ПВК. Кроме того, они служат донорами Н⁺ для восстановительных реакций. Во-вторых, промежуточные вещества, возникающие в цикле, могут использоваться для синтеза белков, жиров, углеводов. Например, α-кетоглутарат может в результате восстановительного аминирования превращаться в глутамат, а фумарат или оксалоацетат – в аспартат. Сукцинат является предшественником аминокислоты (СООН–СН₂–СН₂–СО–СН₂–NH₂), используемой для синтеза хлорофилла. Образующиеся в гликолизе и цикле

Кребса органические кислоты могут амминироваться и превращаться в аминокислоты, а затем использоваться для синтеза белка.

Для синтеза липидов, полиизопреноидов, углеводов и ряда других соединений используется ацетил-КоА. Отсюда видно, что ЦТК занимает центральное положение в метаболизме клетки. Через реакции цикла устанавливается связь между обменом белков, жиров и углеводов.

Конверсия жиров в углеводы. В семенах некоторых растений жиры являются доминирующими запасными соединениями. К их числу относятся клещевина, арахис, рапс, подсолнечник, тыква, соя, арабидопсис, пальма и др. В зависимости от вида растения жиры могут накапливаться в клетках семядолей (подсолнечник, рапс, арахис, соя) или в эндосперме (клещевина), т.е. в тканях, предназначенных «кормить» развивающийся проросток. При прорастании таких семян действует особый путь метаболизма, через который жиры превращаются в сахарозу, и она транспортируется в органы развивающегося проростка, где используется как субстрат дыхания и как источник углеводов для биосинтезов (например, клеточной стенки).

На пути превращения жиров в углеводы в тканях эндосперма или семядолей действует глиоксилатный цикл, ферменты которого локализованы в особых органеллах – глиоксисомах (рисунок 9).

Глиоксисомы принадлежат к пестрому семейству микротелец, которое у растений представлено глиоксисомами и пероксисомами. По мере развития проростка глиоксисомы либо исчезают вместе с эндоспермом, либо превращаются в типичные пероксисомы при зелении семядолей. Уникальная конверсия жиров в углеводы включает три этапа: окисление жирных кислот, глиоксилатный цикл и глюконогенез.

Все три этапа связаны между собой через взаимодействие четырех компартментов – жировых телец, глиоксисом, митохондрий и цитозоля. Обычно растения запасают триацилглицеролы, которые в клетке находятся в виде жировых телец, или олеосом. Олеосомы отделены от водной фазы мембраной, состоящей из одного слоя фосфолипидов. Такая необычная структура возникает при образовании олеосом: жиры синтезируются в полостях ЭПР, откладываются между двумя монослоями мембраны, а затем отщепляются в виде капель.

Специальные белки, олеозины, покрывают их поверхность и предотвращают слипание. При прорастании семян жиры подвергаются

гидролизу при участии липазы с образованием жирных кислот и глицерола. Глицерол может превращаться в триозофосфат и участвовать в гликолизе, а свободные жирные кислоты поступают в глиоксисомы, которые как правило находятся с олеосомами в тесном контакте. Здесь начинается процесс β -окисления, в результате которого от жирной кислоты последовательно отщепляются 2С-фрагменты с образованием ацетил-СоА. Процесс сопровождается восстановлением НАД^+ и образованием перекиси.

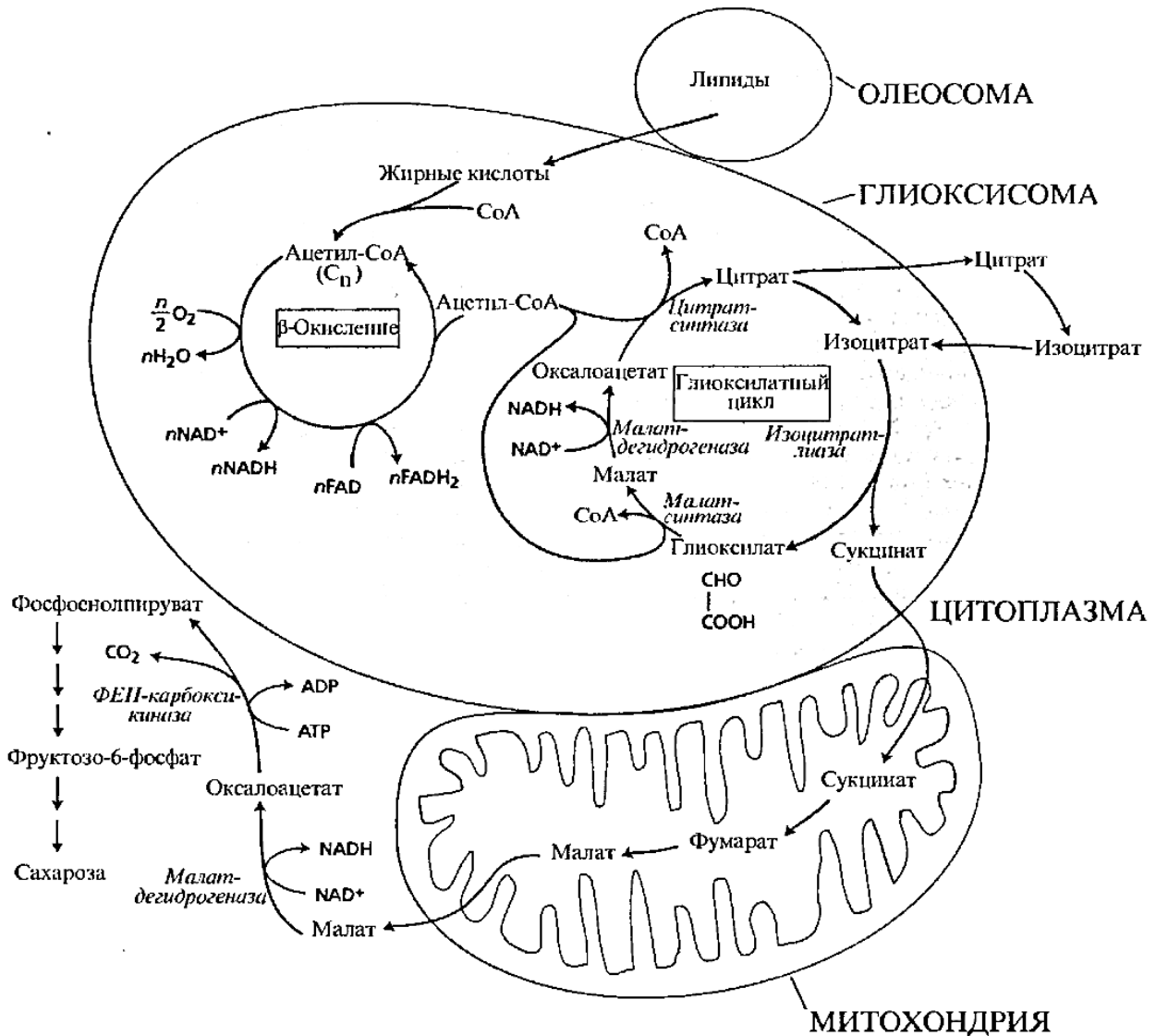


Рисунок 9 - Взаимодействие компартментов в процессе превращения жиров в углеводы при прорастании семян масличных растений [10]

Образованный НАДН может выноситься из глиоксисом через малатоксалоацетат-челнок, а перекись разлагается каталазой.

Ацетил-СоА является субстратом глиоксилатного цикла, который представляет собой модифицированный ЦТК.

Цикл Кребса-Кернберга (глиоксилатный цикл) – рисунок 10. Этот цикл локализован не в митохондриях, как цикл Кребса, а в специализированных микротелах – глиоксисомах.

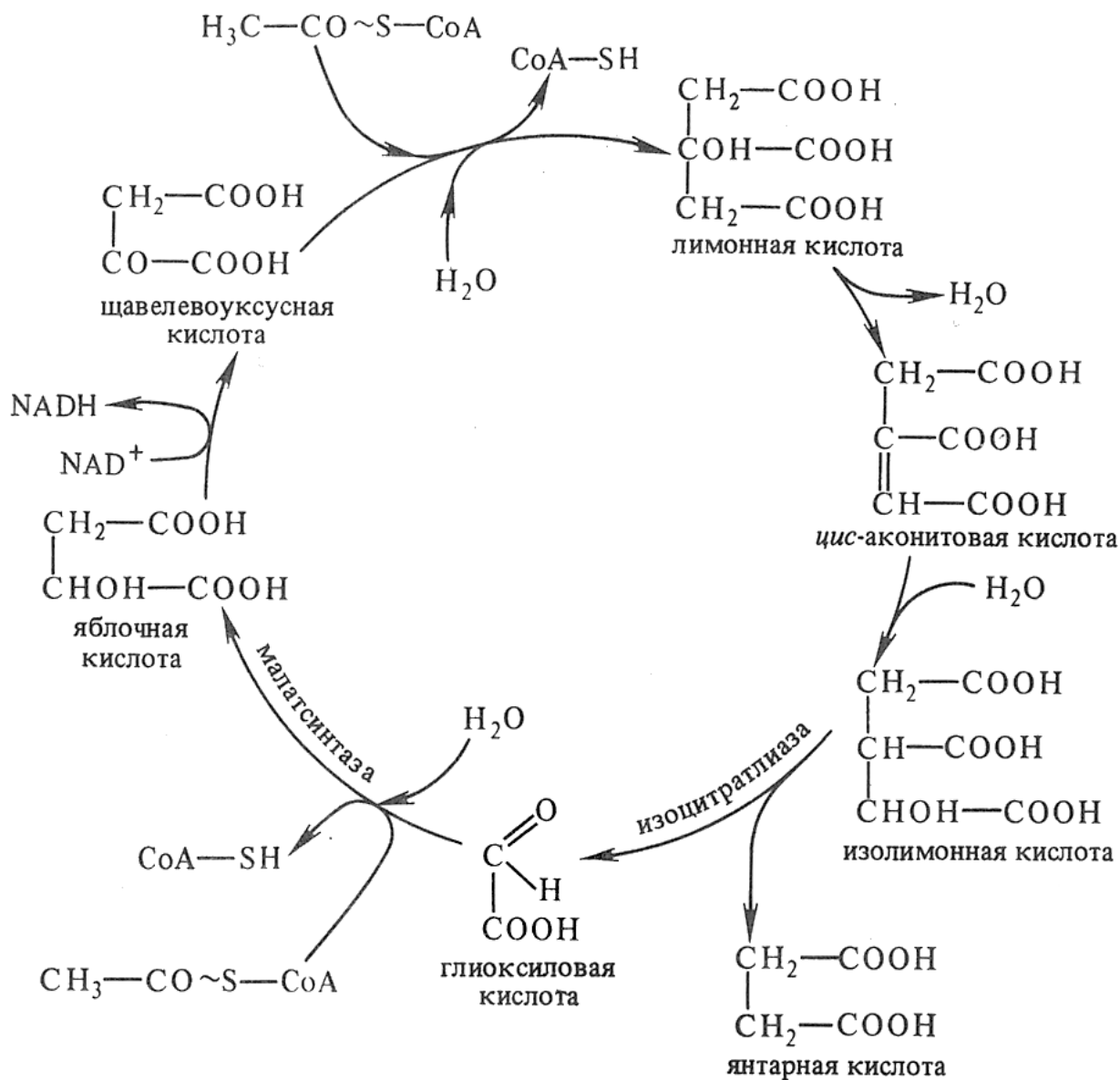


Рисунок 10 – Цикл Кребса-Кернберга (глиоксилатный цикл) [1-4]

В клетках животных этот цикл отсутствует. В глиоксилатном цикле их ЩУК и ацетил-КоА(1) синтезируется лимонная кислота, образуется цис-аконитовая и изолимонная кислота, как и в ЦТК. Затем изолимонная кислота под действием изоцитратлиазы распадается на глиоксильную и янтарную кислоты. Глиоксилат с участием малатсинтетазы взаимодействует со второй молекулой ацетил-КоА, в ре-

зультате чего синтезируется яблочная кислота, которая затем окисляется до ЩУК.

Таким образом, в глиоксилатном цикле участвует две молекулы ацетил-КоА, и этот активированный ацетил используется не для окисления, а для синтеза яблочной кислоты. Янтарная кислота выходит из глиоксисом, превращается в ЩУК и участвует в глюконеогенезе и других биосинтезах.

Глиоксилатный цикл позволяет утилизировать запасные жиры, при распаде которых образуется ацетил-КоА. Кроме того, на каждые две молекулы ацетил-КоА в глиоксилатном цикле восстанавливается одна молекула НАД-Н, энергия которой может быть использована на синтез АТФ в митохондриях или на другие процессы.

Глиоксилатный цикл функционирует не только в прорастающих семенах масличных растений, но и в стареющих листьях, а также при созревании пыльцы. Предполагается, что гены, кодирующие ферменты глиоксилатного цикла, имеются у всех растений, но экспрессируются не во всех тканях и не на всех стадиях онтогенеза. При старении листьев пероксисомы, вероятно, трансформируются в глиоксисомы, и в них начинает функционировать глиоксилатный цикл, с помощью которого метаболизирует ацетил-СоА, образованный при деградации липидов мембран. Образующиеся сахара в дальнейшем уходят из стареющих листьев в другие органы.

Пентозомонофосфатный путь окисления глюкозы и его роль в метаболизме клетки – рисунок 11.

Глюкозо-6-фосфат, образованный в начале гликолиза в результате фосфорилирования глюкозы, может подвергаться дальнейшим преобразованиям в окислительном пентозофосфатном цикле (не смешивать с восстановительным пентозофосфатным циклом при фотосинтезе – циклом Кальвина).

Пентозофосфатный путь окисления глюкозы (ПФП), или гексозомонофосфатный шунт, часто называют *апотомическим* окислением в отличие от гликолитического цикла, называемого *дихотомическим* (распад гексозы на две триозы). Реакции ПФП протекают в растворимой части цитоплазмы клеток, а также в пропластидах и хлоропластах. ПФП наиболее активен в тех клетках, где интенсивно идут синтезы: липидных компонентов клеточных мембран, нуклеиновых кислот, компонентов клеточных стенок, фенольных соединений и др.

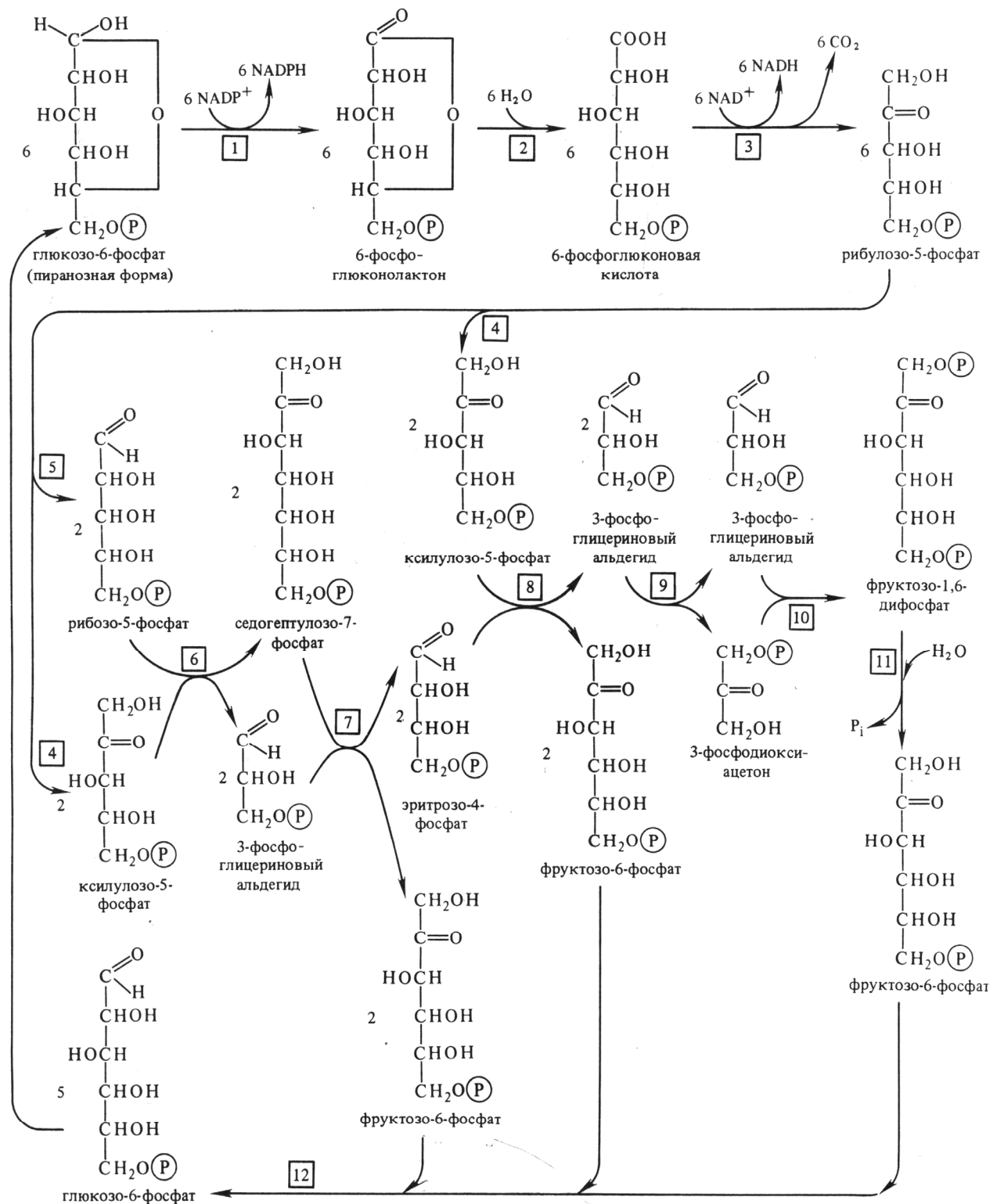


Рисунок 11 – Схема пентозофосфатного пути окисления углеводов [2]

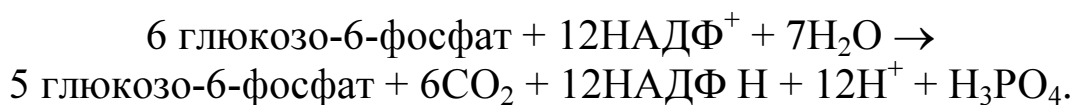
АТФ в ПФП используется только для образования исходного соединения – глюкозо-6-фосфата; ни в одной реакции этого цикла АТФ не образуется. ПФП – циклический процесс, поскольку окисление

глюкозы сопровождается регенерацией исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Цикл условно можно разделить на две фазы: непосредственно окислительную и регенерации.

Первая включает превращение глюкозо-6-фосфата и двух молекул НАДФ в рибулозо-5-фосфат, две молекулы НАДФ-Н и CO_2 . В начале глюкозо-6-фосфат окисляется дегидрогеназой, в результате чего образуются НАДФ-Н и 6-фосфоглюконовая кислота, которая затем подвергается декарбоксилированию с образованием пятиуглеродных фосфорилированных сахаров (рибозо-5-фосфат) и CO_2 .

Рибозо-5-фосфат способен переходить в ходе реакции изомеризации в кетоформу рибулозо-5-фосфат. Эти сахара выполняют в клетке разные функции: они включаются в полимеры клеточной стенки (пентозаны), расщепляются при обмене веществ с образованием CO_2 , H_2O и АТФ, включаются в нуклеотиды РНК и ДНК или участвуют в синтезе высокоэнергетических соединений, таких, как АТФ.

В фазе регенерации участвуют только фосфорные эфиры сахаров, причем те же, что и в фотосинтетическом цикле Кальвина. В ходе процесса образуются седогептулозо-7-фосфат, эритрозо-4-фосфат, фруктозо-6-фосфат и ФГА. Наличие общих промежуточных продуктов в цикле Кальвина и ПФП свидетельствует о том, что эти соединения могут переходить в случае необходимости из одного цикла в другой. Совокупность реакций ПФП заключается в том, что из шести молекул глюкозо-6-фосфата одна молекула окисляется до CO_2 , а остальные пять регенерируют вновь и выходят из цикла. При этом восстанавливаются 12 молекул НАДФ. Суммарное уравнение ПФП выглядит так:



ПФП представляет собой анаэробное окисление, сопровождаемое в отличие от гликолиза выделением CO_2 . Этот процесс, так же как и гликолиз, локализован в цитоплазме, но частично происходит и в пластидах. В цикле восстанавливаются 12 молекул НАДФ, и в результате транспорта электронов от НАДФ-Н по дыхательной цепи митохондрий синтезируется $12 \cdot 3 = 36$ молекул АТФ. Чистый выход энергии за вычетом молекулы АТФ, потраченной на фосфорилирование глюкозы, составляет 35 молекул АТФ.

Основное назначение ПФП состоит в участии не столько в энергетическом, сколько в пластическом обмене клетки:

- НАДФ-Н используется главным образом в различных синтетических реакциях. ПФП служит основным внемитохондриальным и внехлоропластным источником НАДФ-Н, который необходим для синтеза жирных кислот, жиров, изопреноидов, для восстановительного карбоксилирования пирувата, восстановления нитрата и сульфата и т.д. НАДФ-Н играет значительную роль в поддержании восстановленности SH-соединений в клетке, поскольку является первичным восстановителем глутатиона.

- В ходе ПФП синтезируются пентозы, входящие в состав нуклеиновых кислот и различных нуклеотидов (пиридиновых, флавиновых, адениловых и др.). для гетеротрофных организмов ПФП – единственный способ образования пентоз (рибоз и дезоксирибоз) в клетке. Рибозы необходимы для синтеза АТФ, ГТФ, УТФ и других нуклеотидов. Коферменты НАД, НАДФ, ФАД, коэнзим А – тоже нуклеотиды, в состав которых входит рибоза.

- ПФП имеет большое значение как источник образования углеводов с различным числом атомов углерода в цепи (от C_3 до C_7). Эритрозо-4-фосфат, возникающий в ПФП, необходим для синтеза шикимовой кислоты – предшественника многих ароматических соединений, таких, как ароматические аминокислоты, витамины, дубильные и ростовые вещества, лигнин клеточных стенок и др.

- Компоненты ПФП (рибулозо-1,5-дифосфат, НАДФ-Н) принимают участие в темновой фиксации CO_2 . По существу ПФП представляет собой обращенный фотосинтетический (восстановительный) цикл Кальвина. Только 2 из 15 реакций цикла Кальвина специфичны для фотосинтеза, остальные участвуют в окислительном ПФП дыхания и гликолизе.

- В хлоропластах окислительный ПФП функционирует в темноте, предотвращая резкое изменение концентрации НАДФ-Н в отсутствие света. Кроме того, триозофосфаты этого цикла в хлоропластах превращаются в 3-ФГК, что важно для поддержания в них уровня АТФ в темноте.

В регуляции скорости пентозофосфатного цикла наряду с концентрацией P_n , контролирующего также гликолиз, важную роль играет содержание $НАДФ^+$, которое тесно коррелирует со скоростью ПФП. Так, например, восстановительное аминирование кетокислот, как и другие биосинтезы, протекающие с использованием НАДФ-Н и

соответственно увеличением НАДФ⁺, активирует ПФП. Важную роль в переключении с гликолиза на ПФП играет эритрозо-4-фосфат.

Субстратное фосфорилирование – это синтез богатых энергией фосфорных соединений за счет энергии окислительно-восстановительных реакций гликолиза (катализируемых фосфоглицеральдегиддегидрогеназой и енолазой) и при окислении α -кетоглутаровой кислоты в цикле трикарбоновых кислот (под действием α -кетоглутаратдегидрогеназы и сукцинаттиокиназы). Субстратное фосфорилирование, в отличие от фосфорилирования в цепи переноса электронов не связано с фиксацией ферментов в мембранах митохондрий.

Тестовые задания

1. В каких органоидах клетки происходит процесс дыхания?
1) в митохондриях; 2) в хлоропластах; 3) в ядре; 4) в рибосомах.
2. Как называется процесс образования молекул АТФ при дыхании?
1) окислительное фосфорилирование; 2) окислительное декарбоксилирование; 3) восстановительное фосфорилирование; 4) выход энергии.
3. К какому классу относятся ферменты, которые участвуют в процессе переноса электронов и водорода при дыхании?
1) оксидоредуктазы; 2) трансферазы; 3) лиазы; 4) изомеразы.
4. Процесс накопления энергии окисления в АТФ при продвижении электрона по цепи переносчиков называют
1) окислительное фосфорилирование; 2) цикл Кребса; 3) окислительное декарбоксилирование; 4) фотосинтетическое фосфорилирование.
5. Какое вещество является общим промежуточным продуктом для дыхания и брожения?
1) пировиноградная кислота; 2) этиловый спирт; 3) глюкоза; 4) НАД⁺
6. Какая кислота вступает в аэробную фазу дыхания из анаэробной?
1) пировиноградная; 2) щавелевоуксусная; 3) фосфоглицериновая кислота; 4) енолпировиноградная кислота.
7. Чему равен дыхательный коэффициент для жиров?
1) меньше 1; 2) больше 1; 3) равен 1; 4) равен 0.
8. Цикл Кребса протекает
1) в матриксе митохондрий; 2) на кристах митохондрий; 3) в цитоплазме; 4) в хлоропластах.
9. В анаэробной фазе дыхания следующая последовательность этапов:
1) активация сахаров, собственно гликолиз, выход энергии;
2) активация сахаров, собственно гликолиз, цикл Кребса;

- 3) активация сахаров, собственно гликолиз, окислительное декарбоксилирование;
- 4) активация сахаров, цикл Кребса, выход энергии;
- 5) окислительное декарбоксилирование, цикл Кребса, окислительное фосфорилирование.

10. Укажите *верное* утверждение. В центре энергетического обмена растительной клетки стоит

- а) ацилтиоловые эфиры (ацетилкоэнзим А);
- б) пигменты фотосинтезирующей системы;
- в) аденилатная система (АТФ и продукты ее гидролиза);
- г) енолфосфаты (фосфоенолпировиноградная кислота).

11. Укажите утверждение, раскрывающие суть перекисной теории А.Н. Баха

- а) молекулярный кислород имеет двойную связь и для того чтобы его активировать, необходимо эту двойную связь расщепить. Легко окисляющееся соединение A взаимодействует с кислородом и, разрывая двойную связь, образует пероксид AO_2^- ;
- б) те соединения, которые темнеют на воздухе при поранении тканей, что именно такого рода легко окисляющиеся вещества способны присоединять кислород и образовывать пероксиды;
- в) организмов на завершающем этапе процесса дыхания осуществляется перенос на кислород электронов и протонов, в результате чего образуется H_2O (или H_2O_2);
- г) биологическое окисление связано с отнятием субстрата электронов и протонов.

12. Укажите утверждения, которые раскрывают сущность теории химизма дыхания В.И. Палладина

- а) молекулярный кислород имеет двойную связь и для того чтобы его активировать, необходимо эту двойную связь расщепить. Легко окисляющееся соединение A взаимодействует с кислородом и, разрывая двойную связь, образует пероксид AO_2^- ;
- б) кислород необходим не для включения в дыхательный субстрат, а для отнятия электронов и протонов от RH_2 , в результате чего образуется вода;

в) дыхательный субстрат окисляется с участием воды, от которой тоже отнимается водород. Весь CO_2 дыхания анаэробного происхождения. На втором, аэробном, этапе дыхательный хромоген регенерирует в окисленную форму;

г) этанол не может быть промежуточным продуктом нормального аэробного дыхания у растений, т.к. он ядовит для растений и не может накапливаться и окисляться растительными тканями значительно хуже, чем глюкоза.

13. Укажите правильное утверждение, отражающее значение дыхания для растительного организма

а) энергия, генетически связанная с мембранным потенциалом, может передаваться митохондриями в другие, немитохондриальные структуры и участки протоплазмы, в которых осуществляются экзэргонические биосинтезы;

б) в результате сопряжения процессов окисления и фосфорилирования в ходе транспорта электронов энергия химических связей может быть преобразована и использована при осуществлении различного рода клеточной работы;

в) через дыхание поддерживается баланс углеводов в растительном организме;

г) происходит трансформация электромагнитной энергии в энергию химических связей.

14. Укажите процессы, показывающие значение дыхания в процессе обмена углеводов и жиров

а) образование активных пентоз связано с синтезом пиридиновых коферментов, флавиновых дегидрогеназ, с соединениями, входящими в систему АТФ;

б) шикимовая кислота, возникающая на одном из этапов гексозомонофосфатного цикла, является исходным продуктом для биосинтеза многих других циклических соединений (полифенолы, хиноны, хинная кислота и т. д.);

в) гексозомонофосфатное дыхание используется как источник рибулезы, которая в форме рибулезодифосфата служит акцептором CO_2 у фотосинтезирующих организмов;

г) при окислении ацетальдегида образуется уксусная кислота, при конденсации двух молекул которой образуется ацетоуксусная кисло-

та ($\text{CH}_3\text{COCH}_2\text{COOH}$). Путем восстановления ацетоуксусная кислота превращается в одну из кислот жирного ряда – масляную.

15. Укажите процессы, показывающие значение дыхания в процессе обмена углеводов и азотистых веществ

а) образование активных пентоз связано с синтезом пиридиновых коферментов, флавиновых дегидрогеназ, с соединениями, входящими в систему АТФ;

б) шикимовая кислота, возникающая на одном из этапов гексозомонофосфатного цикла, является исходным продуктом для биосинтеза многих других циклических соединений (полифенолы, хиноны, хинная кислота и т. д.);

в) в гексозомонофосфатном цикле образуются соединения с различным количеством углеродных атомов, которые могут служить исходными веществами в реакциях, относящихся к обмену аминокислот, синтезу нуклеотидов;

г) при окислении ацетальдегида образуется уксусная кислота, при конденсации двух молекул которой образуется ацетоуксусная кислота ($\text{CH}_3\text{COCH}_2\text{COOH}$). Путем восстановления ацетоуксусная кислота превращается в одну из кислот жирного ряда – масляную.

17. Укажите утверждения, все из которых можно отнести к принципам организации ферментной системы дыхания у растений

а) принципы универсальности, локализованности, монокомпонентности;

б) принципы множественности, рассредоточенности, монокомпонентности;

в) принципы множественности, рассредоточенности, принципы универсальности;

г) принципы полифункциональности, множественности, рассредоточенности.

18. Укажите полный энергетический выход гликолиза при дыхании растений в расчете на одну молекулу глюкозы

а) 6 молекул АТФ

б) 8 молекул АТФ;

в) 36 молекул АТФ;

г) 30 молекул АТФ.

19. Укажите функции аэробных дегидрогеназ в дыхании растений

а) активируют кислород, в результате чего он может присоединяться к органическим соединениям. Они участвуют в гидроксировании многих эндогенных соединений;

б) способные передавать электроны только на кислород. Они активируют молекулярный кислород и делают его способным восстанавливаться;

в) переносят водород (электроны) на какой-либо акцептор водорода (электронов), но не на кислород

г) переносят водород (электроны) на различные промежуточные акцепторы или непосредственно на молекулярный кислород (конечный акцептор водорода).

20. Укажите функции анаэробных дегидрогеназ в дыхании растений

а) активирующие кислород, в результате чего он может присоединяться к органическим соединениям. Они участвуют в гидроксировании многих эндогенных соединений;

б) способные передавать электроны только на кислород. Они активируют молекулярный кислород и делают его способным восстанавливаться;

в) переносят водород (электроны) на какой-либо акцептор водорода (электронов), но не на кислород;

г) переносят водород (электроны) на различные промежуточные акцепторы или непосредственно на молекулярный кислород (конечный акцептор водорода).

Литература

- 1 Физиология растений: учебник для вузов по направлению «Лесное дело» / А. В. Веретенников. – М., 2006. – 479 с.
- 2 Физиология растений: учеб. пособие / В. М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 3 Физиология растений: учебник / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М., 2006. – 742 с.
- 4 Физиология растений: учебник / под ред. И. П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 5 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: учебник / под ред. Н. Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 6 Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Т. Козловский. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 464 с.
- 7 Физиология растений: учеб. пособие / Н. И. Якушкина. – М., 2005. – 464 с.
- 8 Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польстер, Г.И. Фидлер. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 424 с.
- 9 Кретович, В.В. Биохимия растений. – М.: Высш. школа, 1980. – 445 с.
- 10 Физиология растений: учебник / С. С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. – 336 с.
- 11 Гэлстон, А. Жизнь зеленого растения/ А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер. – М.: Мир, 1983. – 552 с.
- 12 Крючков, В. А. Практикум по физиологии древесных растений: учебное пособие / В. А. Крючков, И. К. Булатова. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. – 248 с.

Для заметок

Учебное издание

Храмченкова Ольга Михайловна

**СУЩНОСТЬ ДЫХАНИЯ И
ПУТИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ОБМЕНА**

Практическое руководство по теме УСР
для студентов специальности 1 – 75 01 01 01
«Лесное хозяйство»

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 12.09.2016.

Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,75. Усл. краск.-отг. 2,75. Уч.-изд. л. 2,56.

Тираж 100 экз. Заказ № 0053.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года

14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40

Тел.: (0462)972-664