



Учреждение образования
«Белорусская государственная
орденов Октябрьской Революции
и Трудового Красного Знамени
сельскохозяйственная академия»



Кафедра биологии растений и химии

ХИМИЯ

**Теоретический раздел
Лекция
Обмен веществ и энергии.
Биологическое окисление**



Сущность обмена

Приступая к изучению темы, необходимо четко усвоить, что основным объектом изучения динамической биохимии является обмен веществ, осуществляемый между живым организмом и окружающей средой через поступающие в организм вещества, их превращение и выведение в виде не востребуемых конечных продуктов. Наличие такого обмена у живых организмов качественно отличает их от неживых тел. *Обмен веществ* – это комплекс биохимических превращений, состоящий из неразрывно связанных процессов анаболизма и катаболизма.

Соотношение химических реакций анаболизма и катаболизма в живом организме может изменяться в зависимости от физиологического состояния организма и влияния факторов внешней среды. Существуют общие тенденции изменения этого соотношения. Например, у растущих организмов реакции анаболизма преобладают над реакциями катаболизма, при различных патологиях смещение чаще идет в сторону процессов распада. Необходимо ориентироваться и учитывать эти изменения при изучении в дальнейшем метаболизма отдельных органов и тканей.

Живые организмы с точки зрения термодинамики – открытые системы. Между системой и окружающей средой возможен обмен энергии, который происходит в соответствии с законами термодинамики. Каждое органическое соединение, поступающее в организм, обладает определенным запасом энергии (E). Часть этой энергии может быть использована для совершения полезной работы. Такую энергию называют свободной энергией (G). Направление химической реакции определяется значением DG . Если эта величина отрицательна, то реакция протекает самопроизвольно. Такие реакции называются экзергоническими. Если DG положительно, то реакция будет протекать только при поступлении свободной энергии извне – это эндергонические реакции. В биологических системах термодинамически невыгодные эндергонические реакции могут протекать лишь за счет энергии экзергонических реакций. Такие реакции называют энергетически сопряженными.

Важнейшей функцией многих биологических мембран служит превращение одной формы энергии в другую. Мембраны, обладающие такими функциями, называются энергопреобразующими. Любая мембрана, выполняющая энергетическую функцию, способна к превращению химической энергии окисляемых субстратов или АТФ в электрическую энергию, а именно в трансмембранную разность электрических потенциалов (DY) или в энергию разности концентраций веществ, содержащихся в разделенных мембраной растворах, и наоборот. Среди энергопреобразующих мембран, имеющих наибольшее значение, можно назвать внутреннюю мембрану митохондрий, внешнюю цитоплазматическую мембрану, мембраны лизосом и комплекса Гольджи, саркоплазматический ретикулум. Наружная мембрана митохондрий и ядерная мембрана не может превращать одну форму энергии в другую.



Основные биохимические реакции обмена веществ протекают на клеточном уровне. Клетка является структурным элементом любого живого организма, и ей присущи две основные функции: обмен веществ и воспроизведение себе подобных. Обе функции обеспечиваются огромным числом химических реакций (окисление, восстановление, расщепление, объединение молекул, межмолекулярного и внутримолекулярного переноса атомных групп), скоординированных во времени и пространстве. Течение химических реакций осуществляется с помощью биокатализаторов белковой природы – ферментов. Ферментам отводится центральная роль в обмене веществ. Возможность подобной координации и регуляции реакций, зачастую противоположного характера, обусловлена компартиментализацией, или разделением клетки на отделы и отсеки. Для более полного понимания этих процессов целесообразно ознакомиться со строением и специализацией клеточных органелл в обмене веществ, специфичной локализацией определенных ферментов.

В биохимии различают понятия «общий обмен» и «основной обмен». *Общий обмен* – это обмен углеводов, белков, липидов и других веществ. *Основной обмен* – это общий обмен, но минимальный по интенсивности, необходимый только для поддержания жизни в условиях абсолютного покоя.

В зоотехнии выделяют понятие *продуктивный обмен* – это общий обмен веществ, необходимый для поддержания жизни и производства продукции (молока, яиц, шерсти, наращивания мышечной и жировой ткани). Скармливание кормов сверх потребности на поддержание жизни и позволяет получить продукцию от животных.

Общий обмен веществ складывается из обменов отдельных веществ (витаминов, гормонов, микроэлементов, белков, жиров, углеводов и т. д.).

Следует обратить внимание на то, что отдельным видам животных присущ свой собственный тип обмена веществ, закрепленный генетически, но основные биохимические процессы (гликолиз, цикл трикарбоновых кислот, β -окисление жирных кислот и т. д.) удивительно одинаковы для большинства живых организмов.

Условно обмен веществ разделяют на несколько этапов:

- 1) пищеварение;
- 2) всасывание и транспорт питательных веществ по всему организму;
- 3) промежуточный или внутриклеточный обмен;
- 4) выделение конечных продуктов обмена.

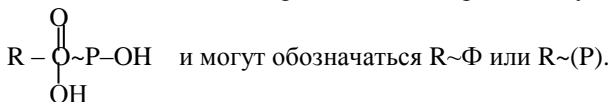
Промежуточный обмен веществ является основным объектом изучения в биохимии. При тканевом обмене образуется огромное количество промежуточных продуктов. Многие из них являются узловыми метаболитами. Это такие вещества, которые образуются как промежуточные или конечные продукты одних реакций и служат начальным субстратом для других метаболических путей. Например, активированная уксусная кислота (ацетил-КоА) является промежуточным продуктом окисления углеводов, но в случае необходимости организм может использовать



ацетил-КоА как первоисточник в синтезе высших жирных кислот. Наличие узловых метаболитов выгодно для клетки и организма в целом, так как, потребляя с пищей, например, только углеводы, организм может синтезировать собственные жиры и белки.

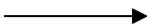
Любая химическая реакция сопровождается поглощением или выделением энергии. Химические реакции, протекающие в живых клетках, не являются исключением и подчиняются основным законам термодинамики. Следовательно, обмен веществ неразрывно связан с сопутствующим ему обменом энергии. Энергия поглощается организмом из внешней среды в основном в форме энергии химических связей пищевых веществ. Далее она преобразуется в доступные для клетки формы и расходуется на обогрев тела, работу мышц, биосинтез собственных веществ, осмотическую работу. Обмену энергии следует уделить особое внимание, так как в зоотехнии разработана и используется система оценки энергетической питательности кормов и нормы кормления на основе обменной энергии. *Обменная энергия* – это часть свободной (потенциальной) энергии корма, которая используется организмом для обеспечения жизненных процессов и продуктивности. Органические вещества, содержащие много углерода и водорода и мало кислорода (жиры), обладают наибольшим запасом потенциальной энергии.

Энергия в организме выделяется постепенно и порциями в результате внутриклеточного окисления белков, жиров, углеводов. Выделяемая в результате окисления веществ энергия превращается в другие виды работы без промежуточного образования тепла, что очень важно для живого организма. Посредником между выделением энергии и использованием ее на физиологические нужды организма выступают вещества, запасующие выделяемую энергию в своих высокоэнергетических (макроэргических) связях. Считается, что примерно 50 % всей образующейся энергии рассеивается в виде тепла, 50 % используется на синтез макроэргических соединений (макроэргов). К макроэргам относят молекулы, у которых величина стандартной свободной энергии (ΔG°) гидролиза связей превышает 21 кДж/моль^{-1} . Как правило, такие вещества содержат высокоэнергетическую фосфатную группу



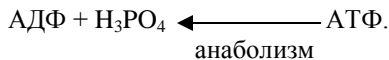
Из макроэргических соединений наиболее распространены ди- и трифосфаты (АТФ, ГТФ, ЦТФ, УТФ, АДФ, ГДФ, УДФ, ЦДФ), карбоксилфосфаты, фосфоамидные соединения, креатинфосфат, ацетил-КоА и т. д.

При изучении темы следует обратить внимание на то, что высокоэнергетические соединения не всегда могут отдавать энергию фосфатных связей напрямую низкоэнергетическим веществам при синтезе последних. Посредником в этом процессе выступает АТФ. Энергия окисления веществ используется для синтеза молекулы АТФ из аденозиндифосфата (АДФ) и H_3PO_4 . Синтез и распад молекулы АТФ за





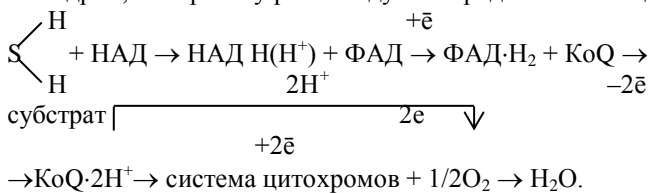
счет энергии реакций анаболизма и катаболизма называют *аденилатной системой*: катаболизм



Необходимо уметь выделять образование макроэргов при написании биохимических реакций.

Биологическое окисление – это процесс дегидрирования субстрата с помощью промежуточных переносчиков водорода и его конечного акцептора. Если в роли конечного акцептора выступает кислород, процесс называется аэробным окислением или тканевым дыханием, если конечный акцептор представлен не кислородом – анаэробным окислением. Анаэробное окисление имеет ограниченное значение в организме человека. Основная функция биологического окисления – обеспечение клетки энергией в доступной форме.

Биологическое окисление – это совокупность окислительно-восстановительных реакций, происходящих в живых организмах и обеспечивающих их энергией и метаболитами. Разновидностью и основой биологического окисления является тканевое дыхание. Акцептором водорода в реакциях тканевого дыхания выступает кислород. Тканевое дыхание присуще всем живым клеткам. Поступающие в клетку вещества (субстраты) окисляясь могут терять два атома водорода в виде электронов и протонов или присоединять атомарный кислород. В первом случае работают дегидрогеназы, во втором – оксигеназы – ферменты класса оксидоредуктаз. Перенос атомов водорода в виде протонов и электронов на кислород осуществляет упорядоченная система ферментов, называемая дыхательной цепью ферментов, или редокс-цепью. Ферменты дыхательной цепи сконцентрированы во внутренней мембране митохондрий, и их работу рекомендуется представлять следующей схемой:



Ферменты дыхательной цепи используют четыре группы коферментов, их сокращенные названия и отражены в схеме.

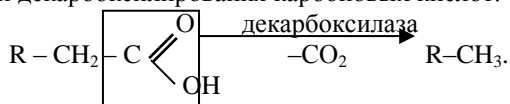
При окислении субстратов в результате работы дыхательной цепи ферментов образуется один из трех основных конечных продуктов окисления – вода. В качестве окисляемых субстратов могут выступать ди- и трикарбоновые кислоты аэробного окисления углеводов (ЦТК), ацетил-КоА, глицерофосфат, α-аминокислоты и т. д.



Образующаяся вода называется эндогенной и может использоваться организмом в метаболических реакциях или выводиться из организма.

Доказано экспериментально, что с участием дыхательной цепи ферментов окисляется до 90 % субстратов, но существуют и другие пути окисления. Флавиновые ферменты (ФФ) более сильные окислители, чем пиридиновые дегидрогеназы, поэтому они могут передавать водороды непосредственно на кислород с образованием токсичной для клеток перекиси водорода (H_2O_2) или, минуя пиридинзависимую дегидрогеназу, включаться в работу дыхательной цепи ферментов.

Второй конечный продукт окисления веществ – углекислый газ. Образуется в результате реакций декарбоксилирования карбоновых кислот:



Катализируют реакции декарбоксилирования ферменты класса лиаз, коферментом которых выступает тиаминпирофосфат (ТПФ) – пирофосфатный эфир витамина V_1 . В животных тканях наиболее распространено окислительное декарбоксилирование α -кетокислот, например, окислительное декарбоксилирование пировиноградной (ПВК) и α -кетоглутаровой при аэробном окислении углеводов. Необходимо выяснить механизм окислительного декарбоксилирования и какие конкретно коферменты (ТПФ, ЛК, HS-КоА, ФАД, НАД) принимают участие в этой реакции. Часть образующегося углекислого газа используется тканями как источник углерода, а основная масса выделяется через легкие. В результате реакций биологического окисления в клетке создается наиболее важный для нее третий конечный продукт – энергия. Часть ее рассеивается в виде тепла, и этот процесс называется свободным окислением. Часть запасается и используется в реакциях синтеза и при выполнении физиологических функций. Запас энергии в виде макроэргических связей связан с процессами фосфорилирования.

В процессе окислительного фосфорилирования окисление субстратов идет различными путями и количество образующихся при этом молекул АТФ также различно.

Образование АТФ за счет энергии биологического окисления называется *окислительным фосфорилированием*. Биосинтез АТФ осуществляется из АДФ и активированного неорганического фосфата.

Существует несколько теорий окислительного фосфорилирования. Согласно химической теории сопряжение окисления и фосфорилирования обеспечивается посредством специальных переносчиков (НАД, убихиноны, витамины Е и К и др.).

Вначале первый переносчик восстанавливается; затем этот переносчик взаимодействует со вторым и третьим переносчиками, что приводит к его окислению и возникновению макроэргической связи между вторым и третьим переносчиками;



последнее соединение вступает в реакцию с посредником; макроэргическое соединение взаимодействует с неорганическим фосфатом; активированный фосфат переносится в виде макроэргической связи на АДФ.

При **субстратном фосфорилировании** субстрат непосредственно соединяется с активированным фосфатом, что приводит к образованию между ними макроэргической связи.

Синтез АТФ в цепи осуществляется на трех участках. Первая молекула АТФ образуется при переносе электронов от восстановленных форм никотинамидных коферментов на флавиновые коферменты, вторая – от восстановленного цитохрома *b* на цитохром *c*. Третья молекула АТФ образуется в результате переноса пары электронов от цитохрома *c* на цитохромоксидазу.

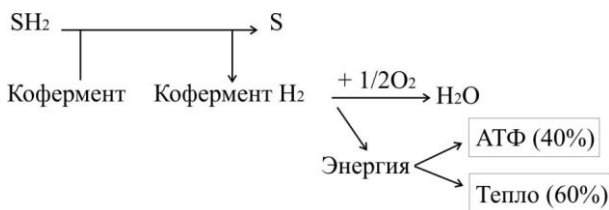
Макроэргические соединения – это высокоэнергетические соединения, имеющие в своем составе высокоэнергетическую фосфорильную группу. К ним относятся креатинфосфат, ацетил сукцинил-КоА, фосфопировиноградная кислота и др.

Основа биологического окисления – тканевое дыхание, представляющее собой совокупность окислительно-восстановительных реакций, связанных с потреблением организмом кислорода, освобождением химической энергии, выделением углекислого газа и воды.

При анаэробном и аэробном окислении свободная энергия окислительно-восстановительных реакций аккумулируется в виде АТФ.

Гиалоплазма клетки содержит ферменты гликолиза и гликогенолиза, здесь и происходит анаэробное окисление субстратов. В матриксе митохондрий сконцентрированы ферменты цикла трикарбоновых кислот и окисления жирных кислот.

Тканевое дыхание – процесс окисления водорода кислородом до воды ферментами цепи тканевого дыхания. Оно протекает по следующей схеме:



Вещество окисляется, если отдает электроны или одновременно электроны и протоны (атомы водорода), или присоединяет кислород. Способность молекулы отдавать электроны другой молекуле определяется окислительно-восстановительным потенциалом (редокс-потенциалом). Любое соединение может отдавать электроны только веществу с более высоким окислительно-восстановительным потенциалом. Окислитель и восстановитель всегда образуют сопряженную пару.



Выделяют 2 типа окисляемых субстратов:

1. Пиридинзависимые – спиртовые или альдегидные – изоцитрат, α -кетоглутарат, пируват, малат, глутамат, α -гидроксиацил-КоА, α -гидроксibuтират, – в их дегидрировании участвуют НАД-зависимые дегидрогеназы.

2. флавинзависимые – являются производными углеводов – сукцинат, ацил-КоА, глицерол-3-фосфат, холин – при дегидрировании передают водород на ФАД-зависимые дегидрогеназы.

Цепь тканевого дыхания (ЦТД) – последовательность переносчиков протонов водорода (H^+) и электронов от окисляемого субстрата на кислород, локализованных на внутренней мембране митохондрий.

Тканевое дыхание осуществляется дыхательной цепью поэтапно. В частности, молочная кислота дегидрируется ЛДГ и превращается в пировиноградную, яблочная МДГ в ЩУК. Молекула дегидрогеназы состоит из простого белка и кофермента – НАД и НАДФ. Кофермент способен взаимодействовать с отщепленным атомом водорода, восстанавливаться и передавать его на другие акцепторы. Затем атомы водорода переносятся на молекулу флавинового фермента или ФАД. Они окисляют восстановленные формы НАД и НАДФ и переносят атомы водорода на следующее звено, которым является убихинон, который, присоединяя отщепленный атом водорода, восстанавливается и окисляет флавиновые ферменты. Далее протоны переходят в окружающую среду, а электроны поступают в цитохромную систему. Она принимает электроны последовательно на цитохромы. Цитохромоксидаза передает электроны молекулярному кислороду, активируя его. Кислород взаимодействует с ионами водорода, образуя воду.

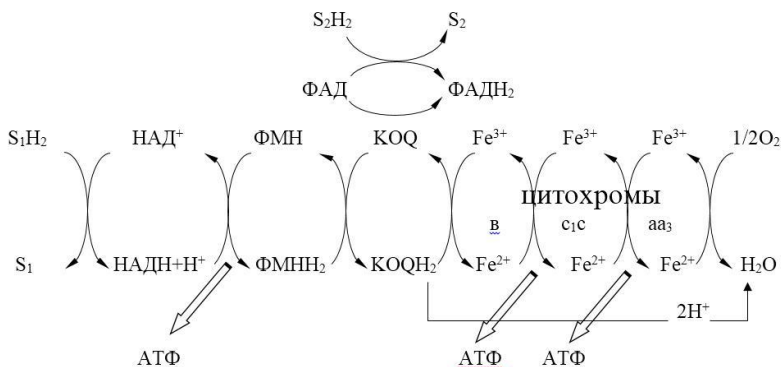


Рис. Схема ЦТД

Компоненты ЦТД:

1. НАД-зависимые дегидрогеназы дегидрируют пиридинзависимые субстраты и акцептируют $2e^-$ и один H^+ .



2. ФАД (ФМН) – зависимые дегидрогеназы акцептируют 2 атома водорода (2H^+ и 2e^-). ФМН – зависимая дегидрогеназа дегидрирует только НАДН, в то время как ФАД-дегидрогеназы окисляют флавинозависимые субстраты.

3. Жирорастворимый переносчик убихинон (кофермент Q, КоQ) – свободно перемещается по мембране митохондрий и акцептирует два атома водорода и превращается в CoQH_2 (восстановленная форма – убихинол).

4. Система цитохромов – переносит только электроны. Цитохромы железосодержащие белки, простетическая группа которых по структуре напоминает гем. В отличие от гема атом железа в цитохроме может обратимо переходить из двух – в трехвалентное состояние ($\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$). Это и обеспечивает участие цитохрома в транспорте электронов. Цитохромы действуют в порядке возрастания их редокс-потенциала и в дыхательной цепи располагаются следующим образом: b-c₁-c-a-a₃. Два последних работают в ассоциации как один фермент цитохромоксидаза aа₃. Цитохромоксидаза состоит из 6 субъединиц (2 - цитохрома a и 4 - цитохрома a₃). В цитохроме a₃ кроме железа имеются атомы меди и он передает электроны непосредственно на кислород. Атом кислорода при этом заряжается отрицательно и приобретает способность взаимодействовать с протонами с образованием метаболической воды.

Железосерные белки (FeS) – содержат негемовое железо и участвуют в окислительно-восстановительных процессах, протекающих по одноэлектронному механизму и ассоциированы с флавопротеинами и цитохромом b.

Кофермент – это кофактор органической природы, необходимый для деятельности многих ферментов. Часто в состав коферментов входят витамины.

Примеры коферментов:

1) НАД и НАДФ (анаэробная дегидрогеназа). Участвует в переносе протонов водорода. Содержит витамин РР;

2) липоевая кислота. Входит в состав оксидаз;

3) коэнзим А. Входит в состав трансфераз, участвующих в переносе и превращении остатков жирных кислот (ЖК);

4) кофермент В₁₂. Участвует в переносе метильных групп.



ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Ахметов, Н. С. Общая и неорганическая химия: учебник для вузов / Н. С. Ахметов. – М.: Высш. шк., 2006. – 743 с.
2. Барковский, Е. В. Аналитическая химия: учеб. пособие / Е. В. Барковский. – Минск: Высш. шк., 2004. – 351 с.
3. Введение в химию биогенных элементов и химический анализ: учеб. пособие / Е. В. Барковский [и др.]. – М.: Высш. шк., 1997. – 126 с.
4. Биохимия. Краткий курс с упражнениями и задачами / под ред. Е. С. Северина, А. Я. Николаева. – М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. – 448 с.
5. Биохимия животных: учебник для студ. зооинженер. и ветеринар. ф-тов с.-х. вузов / А. В. Четекин; под ред. А. В. Четекина. – М.: Высш. шк., 1982. – 511 с.
6. Грандберг, И. И. Органическая химия: учебник для студентов вузов, обучающихся по агрономическим специальностям / И. И. Грандберг. – 6-е изд., стер. – М.: Дрофа, 2004. – 672 с.
7. Жеребцов, Н. А. Биохимия: учебник / Н. А. Жеребцов, Т. Н. Попова, В. Г. Артюхов. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2002. – 696 с.
8. Князев, Д. А. Неорганическая химия / Д. А. Князев, С. Н. Смарицын. – М.: Высш. шк., 1990. – 425 с.
9. Кононский, А. И. Биохимия животных: учебник для вузов / А. И. Кононский. – Киев: Вища школа. Головное изд-во, 1980. – 432 с.
10. Практикум по общей и биоорганической химии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / под ред. В. А. Попкова. – 3-е изд. – М.: Издат. центр «Академия», 2008. – 240 с.
11. Тюкавкина, Н. А. Биоорганическая химия: учебник / Н. А. Тюкавкина, Ю. И. Бауков. – М.: Дрофа, 2005. – 542 с.
12. Химия. Лабораторный практикум: учеб. пособие / А. Р. Цыганов [и др.]. – Минск: ИВЦ Минфина, 2015. – 320 с.
13. Химия. Общая химия с основами аналитической: учеб.-метод. пособие / А. Р. Цыганов [и др.]. – Горки: БГСХА, 2012. – 204 с.
14. Хомченко, Г. П. Неорганическая химия / Г. П. Хомченко, И. К. Цитович. – М.: Высш. шк., 1990. – 574 с.
15. Цыганов, А. Р. Биохимия. Практикум: учеб. пособие / А. Р. Цыганов, И. В. Сучкова, И. В. Ковалева. – Минск: ИВЦ Минфина, 2007. – 150 с.
16. Цыганов, А. Р. Сборник задач и упражнений по химии: учеб. пособие / А. Р. Цыганов, О. В. Поддубная. – Минск: ИВЦ Минфина, 2013. – 234 с.

Дополнительная

1. Алешин, В. А. Практикум по неорганической химии / В. А. Алешин. – М.: Издат. центр «Академия», 2004. – 384 с.
2. Березов, Т. Т. Биологическая химия: учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 1998. – 704 с.
3. Белясова, Н. А. Биохимия и молекулярная биология: учеб. пособие / Н. А. Белясова. – Минск: Книжный дом, 2004. – 416 с.
4. Введение в лабораторный практикум по неорганической химии: учеб. пособие / В. В. Свиридов [и др.]. – Минск: Высш. шк., 2003. – 96 с.
5. Зайцев, С. Ю. Биохимия животных / С. Ю. Зайцев. – СПб.: Изд-во «Лань», 2004. – 382 с.
6. Кудряшов, Л. С. Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов / Л. С. Кудряшов. – М.: ДеЛи принт, 2008. – 160 с.
7. Ленский, А. С. Введение в бионеорганическую и биофизическую химию / А. С. Ленский. – М.: Высш. шк., 1989.
8. Метревели, Т. В. Биохимия животных / Т. В. Метревели. – СПб.: Изд-во «Лань», 2004. – 295 с.
9. Микробиологический анализ мяса, птицы и яиц / под ред. Дж. К. Мида; пер. с англ. И. С. Горожанкиной. – М.: Профессия, 2009. – 384 с.



Учреждение образования
«Белорусская государственная
орденов Октябрьской Революции
и Трудового Красного Знамени
сельскохозяйственная академия»



10. Николаев, А. Я. Биологическая химия: учебник / А. Я. Николаев. – М.: Мед. информ. агентство, 2004. – 566 с.

11. Общая химия. Биофизическая химия. Химия биогенных элементов: учебник для вузов / Ю. А. Ершов [и др.]. – 6-е изд., стер. – М.: Высш. шк., 2007. – 560 с.

12. Слесарев, В. И. Химия: основы химии живого: учебник для вузов / В. И. Слесарев. – СПб.: Химиздат, 2001. – 784 с.

13. Угай, Я. А. Общая и неорганическая химия: учебник для вузов / Я. А. Угай. – 4-е изд. – М.: Высш. шк., 2004. – 440 с.

14. Хазипов, Н. З. Биохимия животных: учебник / Н. З. Хазипов, А. Н. Аскарова. – Казань: КГАВМ, 2003. – 312 с.

Справочники

1. Кольман, Я. Наглядная биохимия/Я.Кольман, К.-Г. Рем; пер. с нем. – М.:Мир, 2000. – 469 с.

2. Лидин, Р. А. Химические свойства неорганических веществ / под ред. Р. А. Лидина. – 5-е изд., стер. – М.: КолосС, 2008. – 480 с.



Учреждение образования
«Белорусская государственная
орденов Октябрьской Революции
и Трудового Красного Знамени
сельскохозяйственная академия»



Составители
Поддубная Ольга Владимировна
Ковалева Ирина Владимировна