

## § 21. Клеточное дыхание. Брожение

**Понятие о клеточном дыхании.** Живым организмам постоянно требуется энергия для осуществления различных процессов жизнедеятельности. Универсальным поставщиком этой энергии служит АТФ, которая образуется в реакциях катаболизма. У большинства организмов АТФ синтезируется прежде всего в процессе клеточного дыхания. **Клеточное дыхание** — процесс, при котором в клетках происходит расщепление и окисление органических соединений до неорганических веществ, а высвобождающаяся при этом энергия запасается в виде АТФ.

Большинству живых организмов для протекания клеточного дыхания необходим молекулярный кислород ( $O_2$ ). Такие организмы называются *аэробами*, а их тип дыхания — *аэробным дыханием*. Аэробами являются все растения, большинство животных, грибов и протистов, а также многие бактерии. Рассмотрим, как происходит клеточное дыхание в аэробных условиях, т. е. в условиях свободного доступа кислорода.

**Этапы клеточного дыхания.** Процесс клеточного дыхания включает три основных этапа (рис. 55). Первый этап — **подготовительный** — происходит в пищеварительном тракте (у животных), вторичных лизосомах и гиалоплазме клеток. Кислород в реакциях этого этапа не используется. Под действием пищеварительных ферментов происходит расщепление крупных органических молекул до более простых соединений. Так, полисахариды расщепляются до моносахаридов, жиры — до глицерина и жирных кислот, белки — до аминокислот, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. При этом выделяется сравнительно небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде тепла. Таким образом, АТФ в подготовительном этапе **не синтезируется**.

Продукты первого этапа могут вступать в следующие этапы дыхания (т. е. подвергаться дальнейшему расщеплению) либо вовлекаться в процессы анаболизма. Например, аминокислоты, полученные в ходе подготовительного этапа, используются клетками преимущественно для синтеза белков, а нуклеотиды — для построения молекул ДНК и РНК.

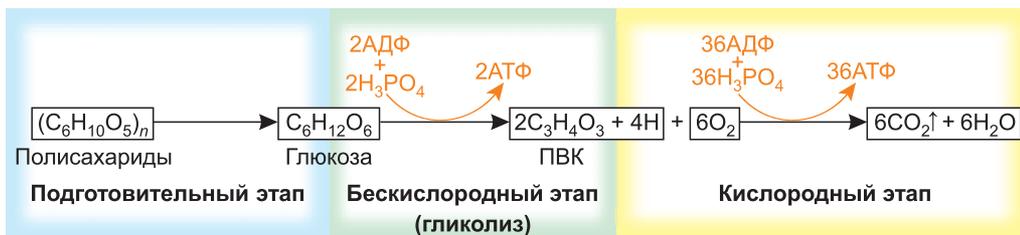


Рис. 55. Схема этапов клеточного дыхания

Второй этап клеточного дыхания — **бескислородный** — протекает в гиалоплазме клеток без участия кислорода. Более того, он может протекать в условиях полного отсутствия  $O_2$ . Вы знаете, что основным источником энергии для клеток является глюкоза. Поэтому второй этап мы рассмотрим на примере **гликолиза** — многоступенчатого процесса бескислородного расщепления *глюкозы* ( $C_6H_{12}O_6$ ) до *пировиноградной кислоты* ( $C_3H_4O_3$ ).

В ходе гликолиза каждая молекула глюкозы под действием ферментов расщепляется до 2 молекул пировиноградной кислоты (ПВК). При этом высвобождается энергия, часть которой рассеивается в виде тепла, а оставшаяся используется для синтеза АТФ. Суммарный энергетический выход гликолиза в расчете на расщепленную молекулу глюкозы составляет **2 молекулы АТФ**. Промежуточные продукты гликолиза подвергаются окислению — от них отщепляются атомы водорода, которые связывает особое вещество-переносчик.

Итак, в результате бескислородного этапа при расщеплении одной молекулы глюкозы образуются 2 молекулы ПВК и 4 атома водорода (присоединенные к переносчику), а также синтезируются 2 молекулы АТФ (см. рис. 55).



При гликолизе высвобождается лишь около 5 % энергии, заключенной в химических связях молекул глюкозы. Далее продукты ее расщепления (ПВК и атомы водорода) поступают в митохондрии, где осуществляется заключительный этап дыхания — **кислородный**.

Этот этап, как следует из названия, протекает при участии молекулярного *кислорода* ( $O_2$ ). В ходе кислородного этапа ПВК подвергается ферментативному расщеплению и окислению. Атомы водорода, доставленные переносчиком, также окисляются. При этом образуются конечные продукты —  $CO_2$  и  $H_2O$ , а выделившаяся энергия используется для синтеза **36 молекул АТФ** (в расчете на 2 молекулы ПВК).  $CO_2$  поступает из митохондрий в гиалоплазму клетки, а затем — в окружающую среду (см. рис. 55).



Таким образом, при полном расщеплении одной молекулы глюкозы клетка может синтезировать **38 молекул АТФ** — 2 молекулы в процессе гликолиза и 36 молекул в ходе кислородного этапа. Суммарное уравнение полного окисления глюкозы можно записать следующим образом (для упрощения во всех уравнениях реакций энергетического обмена не указаны молекулы воды, образующиеся при синтезе АТФ):



**Брожение.** Не всем организмам для жизнедеятельности необходим молекулярный кислород. Кроме аэробов, существуют также *анаэробы* — организмы, способные жить и развиваться в отсутствие  $O_2$ . К этой группе относятся многие бактерии, некоторые протисты, грибы (например, дрожжи) и животные (сосальщики, ленточные черви, аскариды и др.).

Большинство анаэробных организмов получает энергию для жизнедеятельности в ходе брожения. **Брожение** — процесс бескислородного расщепления органических веществ, преимущественно углеводов, происходящий под действием ферментов. При дефиците кислорода брожение может протекать и в клетках аэробных организмов. В зависимости от основного конечного продукта различают молочнокислое, спиртовое брожение (рис. 56) и т. д.

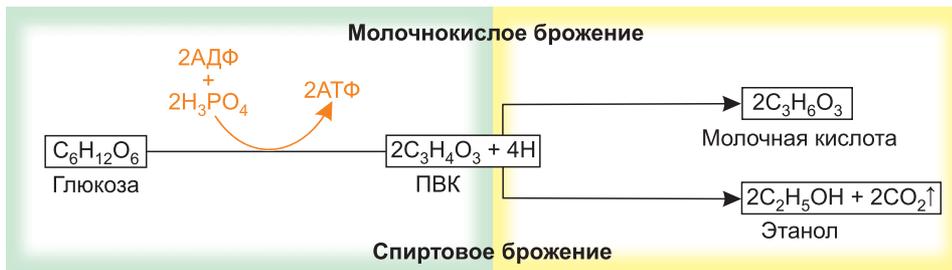


Рис. 56. Схема молочнокислого и спиртового брожения

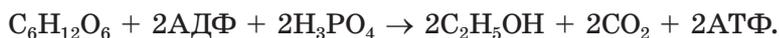
Первый этап **молочнокислого брожения** фактически представляет собой гликолиз. Молекула глюкозы расщепляется и окисляется с образованием 2 молекул ПВК и 4 атомов водорода. Энергетический выход этого процесса, как вы знаете, составляет 2 молекулы АТФ. На втором этапе за счет атомов водорода ПВК восстанавливается до *молочной кислоты* ( $C_3H_6O_3$ ), АТФ при этом не синтезируется. Процесс молочнокислого брожения можно выразить общим уравнением:



Этот вид брожения осуществляют молочнокислые бактерии. Кроме того, молочнокислое брожение происходит в мышечных волокнах человека и животных в условиях недостатка кислорода. Накопление молочной кислоты является одной из причин развития утомления мышц.

**Спиртовое брожение** на первом этапе протекает аналогично молочнокислому. Глюкоза расщепляется и окисляется до ПВК и атомов водорода, что сопровождается синтезом 2 молекул АТФ. На втором этапе ПВК

расщепляется и восстанавливается атомами водорода. При этом образуются конечные продукты — *этиловый спирт* ( $C_2H_5OH$ ) и углекислый газ. Суммарное уравнение спиртового брожения таково:



Спиртовое брожение осуществляют дрожжи и некоторые бактерии. Также оно протекает в клетках растений при дефиците  $O_2$ .

При брожении не происходит полного окисления глюкозы, поэтому значительная часть энергии остается в конечных продуктах — молочной кислоте, этиловом спирте и др. Энергетический выход брожения — **2 молекулы АТФ** (из расчета на одну молекулу глюкозы). Поэтому при расщеплении одинакового количества углеводов в ходе энергетического обмена анаэробы получают гораздо меньше энергии, чем аэробы.

Главным источником энергии для живых организмов являются углеводы, поэтому процессы катаболизма мы рассмотрели на примере расщепления глюкозы. Однако другие органические соединения, например жиры или белки, также могут использоваться клетками в качестве источников энергии.

Брожение с древних времен используется человеком для получения различных продуктов. Известно, что пивоварением и виноделием, в основе которых лежит спиртовое брожение, люди занимались еще 8 тыс. лет назад. Конечно, в то время они не знали, что эти процессы протекают при участии микроорганизмов.

В современном мире брожение широко используется в пищевой промышленности. Продукты и напитки, полученные с помощью различных видов брожения, входят в состав практически всех кухонь мира. Спиртовое брожение применяется для получения этилового спирта, вина, пива, кваса и т. д. Использование дрожжей в хлебопечении связано с тем, что пузырьки углекислого газа, образующегося в процессе спиртового брожения, разрыхляют тесто, делая его пышным.

С помощью молочнокислого брожения получают творог, сыры, сметану, йогурты и другие кисломолочные продукты. Молочная кислота — хороший природный консервант. Она образуется, например, при квашении капусты, засолке огурцов, мочении яблок, предотвращая гниение этих продуктов и позволяя сохранять их долгое время. В основе силосования кормов для животных также лежит процесс молочнокислого брожения. Производство некоторых продуктов связано с сочетанием разных видов брожения. Так, кефир получают с помощью молочнокислых бактерий и дрожжей, т. е. он является продуктом молочнокислого и спиртового брожения.

Следует отметить, что с XX в. процессы брожения нашли применение для промышленного производства ряда химических веществ — различных спиртов и карбоновых кислот, ацетона, уксусного альдегида и др.



§21-1



§21-1



Большинство организмов получает энергию для жизнедеятельности в ходе клеточного дыхания. Этот процесс включает три этапа: подготовительный, бескислородный и кислородный. В результате клеточного дыхания каждая молекула глюкозы окисляется до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , что сопровождается синтезом 38 молекул АТФ. Некоторые организмы получают энергию в процессе брожения. При этом не используется кислород и не происходит полного окисления глюкозы. Поэтому энергетический выход брожения намного меньше, чем клеточного дыхания: 2 молекулы АТФ на каждую расщепленную молекулу глюкозы. Различают молочнокислое, спиртовое и другие виды брожения.



1. Клеточное дыхание и брожение относятся к процессам катаболизма или анаболизма? Почему?
2. Что представляет собой процесс клеточного дыхания? Охарактеризуйте этапы клеточного дыхания по плану: 1) название этапа; 2) место протекания; 3) исходные вещества; 4) конечные продукты; 5) энергетический выход (количество молекул АТФ, которые синтезируются в ходе этапа).
3. Как протекает процесс молочнокислого брожения? Спиртового? Назовите конечные продукты этих видов брожения. Сколько молекул АТФ синтезируется в ходе брожения при расщеплении одной молекулы глюкозы?
4. Охарактеризуйте практическое значение различных видов брожения.
5. Почему при брожении высвобождается меньше энергии, чем при клеточном дыхании?
- 6\*. В чем заключается сходство брожения и клеточного дыхания? Чем брожение отличается от клеточного дыхания?
- 7\*. В подготовительный этап клеточного дыхания вступает 81 г гликогена. Какое максимальное количество АТФ (моль) может синтезироваться в результате последующего гликолиза? В ходе кислородного этапа дыхания?



ИЗУЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ СЕМЯН  
МОЛОЧНОКИСЛОЕ БРОЖЕНИЕ  
СПИРТОВОЕ БРОЖЕНИЕ



## § 22. Фотосинтез

В отличие от гетеротрофов, которым необходимы готовые органические соединения, автотрофы способны синтезировать их из неорганических веществ. Процессы биосинтеза относятся к пластическому обмену и, следовательно, сопровождаются поглощением энергии. Из курса биологии 10-го класса вам известно, что некоторые бактерии (железобактерии, бесцветные серобактерии, нитрифицирующие, водородные) для образования органических