

Урок 5. Энергетический обмен

Гликолиз, клеточное дыхание, брожение и синтез АТФ

Теория

Содержание урока

01. Метаболизм: анаболизм и катаболизм
02. АТФ и переносчики электронов
03. Три этапа энергетического обмена
04. Подготовительный этап
05. Гликолиз
06. Митохондрия и компартменты дыхания
07. Окисление пирувата и ацетил-КоА
08. Цикл Кребса
09. Дыхательная цепь
10. Хемиосмос и окислительное фосфорилирование
11. Энергетический баланс: школьная модель и реальность
12. Брожение
13. Дыхательный коэффициент и выбор субстрата
14. Эксперимент по дыханию

01. Метаболизм: анаболизм и катаболизм

Метаболизм — совокупность химических превращений в клетке. Анаболические пути синтезируют сложные молекулы из более простых и требуют энергии. Катаболические расщепляют и окисляют вещества, высвобождая энергию и образуя промежуточные продукты.

Две стороны связаны. Катаболизм поставляет АТФ, восстановительную силу и строительные промежуточные соединения. Анаболизм использует их для роста, обновления и запасания. Одна и та же молекула может занимать разные места в сети в зависимости от состояния клетки.

Экзергонические и эндергонические реакции сопрягаются через АТФ, электрохимические градиенты и переносчики. Ферменты направляют потоки, а регуляция предотвращает бессмысленную одновременную работу противоположных путей.

Признак	Анаболизм	Катаболизм
Направление	Простые → сложные	Сложные → более простые
Энергия	Потребляется	Высвобождается и переносится
Типичный характер	Восстановление	Окисление
Примеры	Синтез белка, липидов, гликогена	Гликолиз, дыхание, β -окисление

Анаболизм и катаболизм — взаимосвязанные направления единой метаболической сети, а не два независимых процесса.

02. АТФ и переносчики электронов

АТФ передаёт энергию небольшими порциями и связывает реакции. Но значительная часть энергии окисления сначала оказывается в восстановленных переносчиках NADH и FADH₂. Они принимают электроны и протоны в реакциях дегидрирования и затем отдают электроны дыхательной цепи.

NAD⁺ и FAD — окисленные формы, NADH и FADH₂ — восстановленные. Формулировка «NADH несёт водород» допустима как упрощение, но на высоком уровне важно видеть перенос электронов. Движение электронов к более электроотрицательному акцептору высвобождает энергию.

АТФ синтезируется субстратным фосфорилированием — прямым переносом фосфата с промежуточного соединения, и окислительным фосфорилированием — за счёт протонного градиента, созданного дыхательной цепью.

Переносчик	Окисленная форма	Восстановленная форма	Роль
Никотинамидадениндинуклеотид	NAD ⁺	NADH	Перенос электронов к дыхательной цепи
Флавинадениндинуклеотид	FAD	FADH ₂	Перенос электронов; входит в ферментные комплексы
Аденозинфосфаты	АДФ + P _i	АТФ	Непосредственное энергетическое сопряжение

NADH/FADH₂ переносят электроны; АТФ непосредственно сопрягает процессы; протонный градиент хранит энергию на мембране.

03. Три этапа энергетического обмена

В школьной схеме выделяют подготовительный этап, бескислородный этап и кислородный этап. Подготовительный расщепляет полимеры до мономеров; энергия в основном рассеивается как тепло. Гликолиз расщепляет глюкозу до пирувата в цитозоле и даёт небольшой чистый выход АТФ.

Аэробный этап включает окисление пирувата, цикл Кребса и дыхательную цепь. У эукариот он связан с митохондриями. У прокариот нет митохондрий, но гликолиз и цикл идут в цитоплазме, а дыхательная цепь — на плазматической мембране.

Термин «кислородный этап» удобен, но кислород непосредственно восстанавливается только в конце дыхательной цепи. Реакции цикла Кребса кислород не потребляют напрямую, однако без работы цепи восстановленные переносчики не будут эффективно возвращаться в окисленную форму.

Этап	Место у эукариот	Основные продукты
Подготовительный	Пищеварительные полости, лизосомы, цитозоль	Мономеры, тепло
Гликолиз	Цитозоль	2 пирувата, чистые 2 АТФ, 2 NADH
Окисление пирувата	Матрикс	Ацетил-КоА, CO ₂ , NADH
Цикл Кребса	Матрикс	CO ₂ , NADH, FADH ₂ , небольшое количество АТФ/ГТФ
Дыхательная цепь	Внутренняя мембрана	H ₂ O, протонный градиент, основная часть АТФ

Для каждого этапа учите четыре позиции: место, исходное вещество, продукты, способ переноса энергии.

04. Подготовительный этап

Полисахариды гидролизуются до моносахаридов, белки — до аминокислот, липиды — до глицерина и жирных кислот. У многоклеточных часть реакций идёт в пищеварительной системе, внутри клеток — в лизосомах и цитозоле.

Энергия рассеивается преимущественно в виде тепла и не учитывается как синтез АТФ в школьной модели этапа. Продукты могут вступать в энергетические пути или использоваться для анаболизма.

Подготовительный этап не равен гликолизу. Гликолиз — конкретный путь превращения глюкозы в цитозоле с образованием АТФ и NADH.

Подготовительный этап: гидролиз полимеров до мономеров; АТФ в школьной модели не запасается.

05. Гликолиз

Гликолиз — последовательность реакций в цитозоле, превращающая одну молекулу глюкозы в две молекулы пирувата. В фазе вложения расходуются две АТФ; в фазе отдачи образуются четыре АТФ и два NADH. Чистый выход — две АТФ.

АТФ гликолиза образуется субстратным фосфорилированием. Кислород непосредственно не является реагентом гликолиза. Путь может идти и при наличии кислорода, и без него.

Для продолжения гликолиза нужен окисленный NAD⁺. При аэробных условиях электроны NADH передаются в митохондриальную систему. При отсутствии подходящей работы дыхательной цепи NAD⁺ регенерируется при брожении.

Разбор задач

Чистый выход. Израсходовано 6 молекул глюкозы. Сколько чистых АТФ даст только гликолиз?

Решение. По 2 на глюкозу: 12 АТФ.

Углерод. Сколько молекул пирувата и атомов углерода в них образуется из 5 глюкоз?

Решение. 10 пируватов; каждый содержит 3 С, всего 30 атомов С.

Гликолиз: цитозоль; 1 глюкоза → 2 пирувата; чистые 2 АТФ; 2 NADH; прямого потребления O_2 нет.

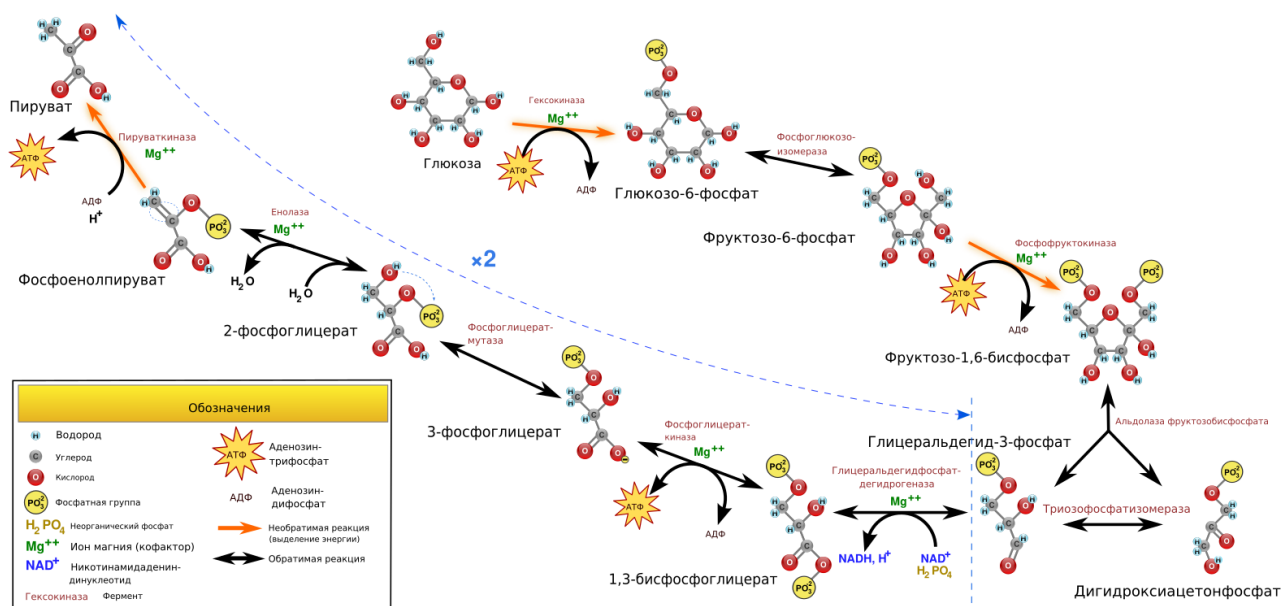


Рисунок 1. Последовательность реакций гликолиза: одна глюкоза превращается в два пирувата. На подготовительных реакциях расходуются две АТФ, на последующих образуются четыре; чистый выход — две АТФ и два NADH на молекулу глюкозы. Полную схему можно открыть по ссылке под рисунком. YassineMrabet. Источник. CC BY-SA 3.0. Открыть изображение. Подписи переведены на русский язык.

06. Митохондрия и компартменты дыхания

Наружная мембрана отделяет органоид, внутренняя образует кристы и значительно менее проницаема для ионов. Матрикс содержит ферменты окисления пирувата и цикла Кребса. На внутренней мембране расположены комплексы переноса электронов и АТФ-синтаза.

Межмембранное пространство необходимо для накопления протонов. Если внутренняя мембрана станет свободно проницаемой для H^+ , градиент исчезнет и синтез АТФ снизится, даже если перенос электронов частично продолжается.

Число крист связано с энергетической специализацией клетки: мышцы и другие активные клетки обычно имеют много митохондрий и развитую внутреннюю мембрану. Это функциональная корреляция, а не правило без исключений.

Матрикс — реакции цикла; внутренняя мембрана — дыхательная цепь и АТФ-синтаза; межмембранное пространство — накопление H^+ .

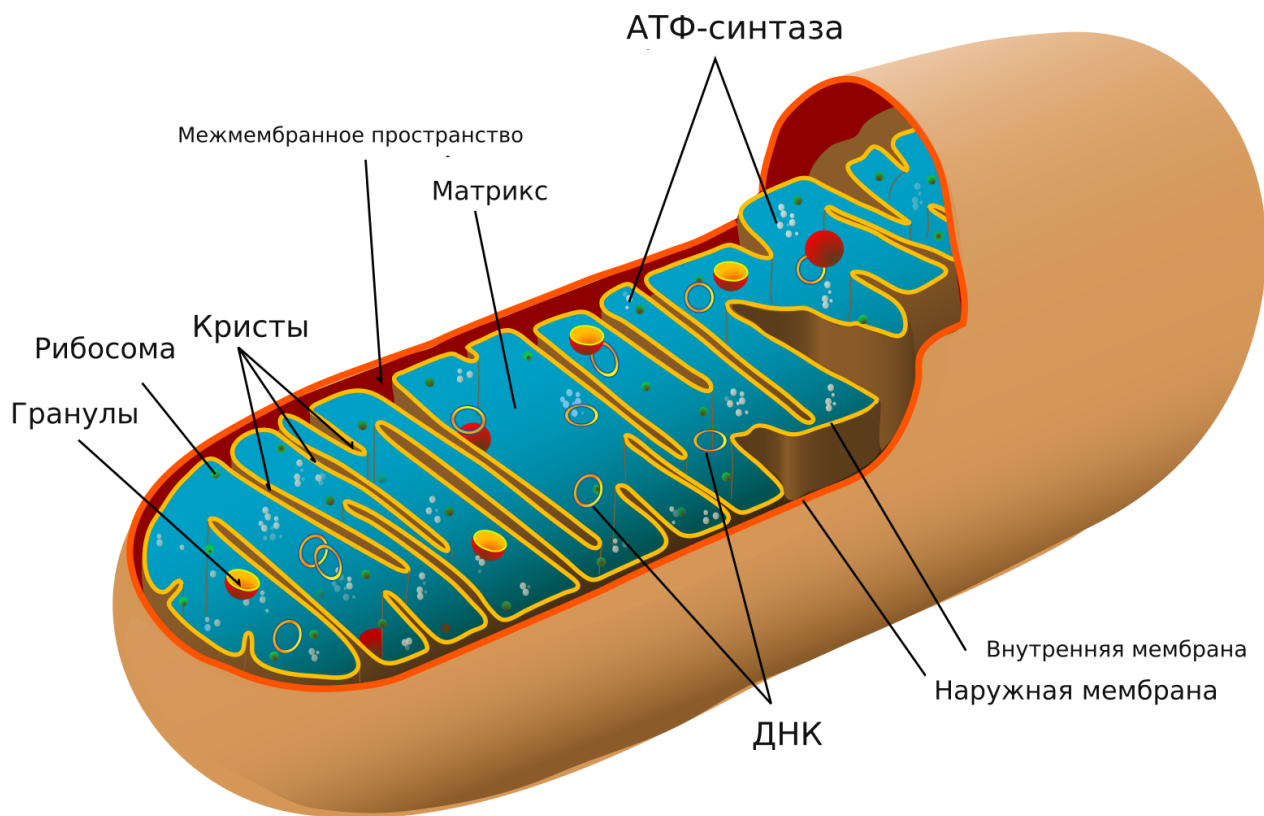


Рисунок 2. Строение митохондрии: наружная и внутренняя мембраны, кристы, матрикс и межмембранное пространство. Цикл Кребса протекает преимущественно в матриксе, дыхательная цепь — на внутренней мембране. Mariana Ruiz Villarreal (LadyofHats). [Источник](#). Public domain. Открыть изображение. Подписи переведены на русский язык.



Рисунок 3. Электронная микрофотография митохондрий. Внутри органоидов видны кристы — складки внутренней мембраны. Сравнение микрофотографии со схемой помогает распознавать органоид в заданиях. Louisa Howard. [Источник](#). Public domain. [Открыть изображение](#).

07. Окисление пирувата и ацетил-КоА

Пируват поступает в митохондрию и превращается в ацетильную группу, связанную с коферментом А. При этом один атом углерода выделяется как CO_2 , а NAD^+ восстанавливается до NADH . Из одной глюкозы образуются две молекулы ацетил-КоА.

Ацетил-КоА — узловой метаболит: он образуется не только из углеводов, но и при расщеплении жирных кислот и некоторых аминокислот. Поэтому цикл Кребса является общим путём окончательного окисления разных субстратов.

Нельзя писать, что кислород расщепляет пируват напрямую. Роль кислорода проявляется позже, поддерживая окисление переносчиков в дыхательной цепи.

На одну глюкозу: $2 \text{ пирувата} \rightarrow 2 \text{ ацетил-КоА} + 2 \text{ CO}_2 + 2 \text{ NADH}$ (в школьной стехиометрической схеме).

08. Цикл Кребса

Ацетильная группа соединяется с четырёхуглеродным акцептором, образуя шестиуглеродное соединение. В серии реакций два атома углерода выделяются как CO_2 , восстанавливаются NAD^+ и FAD , синтезируется небольшое количество АТФ или ГТФ, а акцептор регенерируется.

Главный энергетический продукт цикла — не непосредственная АТФ, а восстановленные переносчики NADH и FADH_2 . Они доставляют высокоэнергетические электроны дыхательной цепи.

Цикл называется циклом, потому что исходный акцептор ацетильной группы восстанавливается. Атомы углерода конкретной ацетильной группы не обязательно покидают цикл как CO_2 в первом же обороте; школьная суммарная схема не отслеживает отдельные атомы во времени.

Цикл Кребса полностью окисляет ацетильные фрагменты до CO_2 и концентрирует энергию в $\text{NADH}/\text{FADH}_2$.

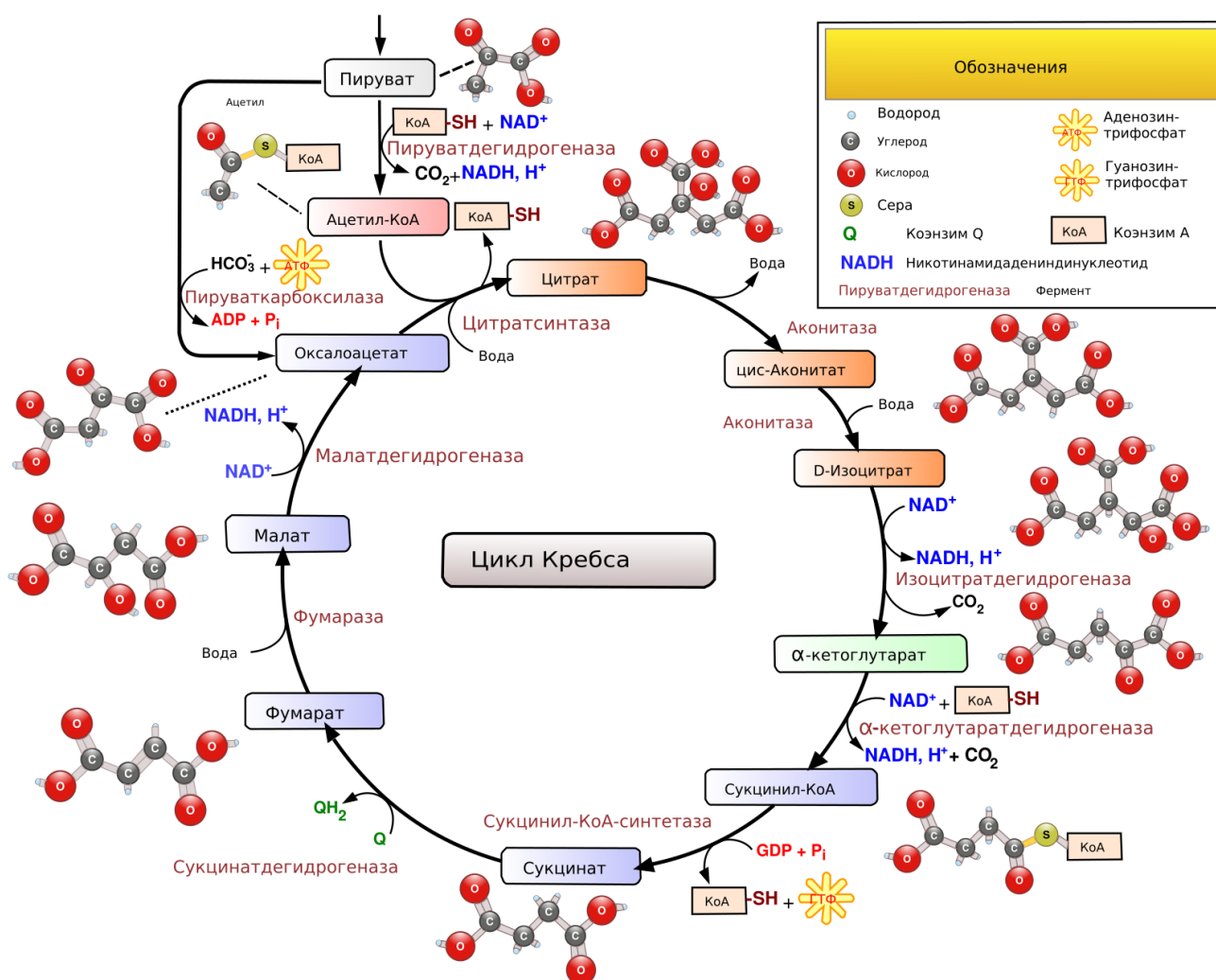


Рисунок 4. Цикл Кребса: ацетил-КоА отдаёт двухуглеродный остаток, а оксалоацетат регенерируется. На один оборот образуются два CO_2 , три NADH , один FADH_2 и один GTP (или ATP). На одну глюкозу приходится два оборота. Narayanese, WikiUserPedia, YassineMrabet, TotoBaggins. [Источник. CC BY-SA 3.0.](#) Открыть изображение. Подписи переведены на русский язык.

09. Дыхательная цепь

NADH и FADH_2 отдают электроны белковым комплексам внутренней мембраны. Электроны последовательно переходят к переносчикам с большей способностью их принимать. Высвобождаемая энергия используется для перекачки H^+ из матрикса в межмембранное пространство.

Кислород принимает электроны в конце цепи и вместе с протонами образует воду. Если кислорода нет, поток электронов останавливается, переносчики остаются

восстановленными, протонный градиент не поддерживается.

Ингибитор отдельного комплекса снижает поток электронов и синтез АТФ.

Разобщитель может позволить протонам вернуться в матрикс в обход АТФ-синтазы: дыхание и расход субстрата продолжают или усиливаются, но энергия рассеивается как тепло.

Дыхательная цепь превращает энергию электронов в протонный градиент; кислород — конечный акцептор электронов.

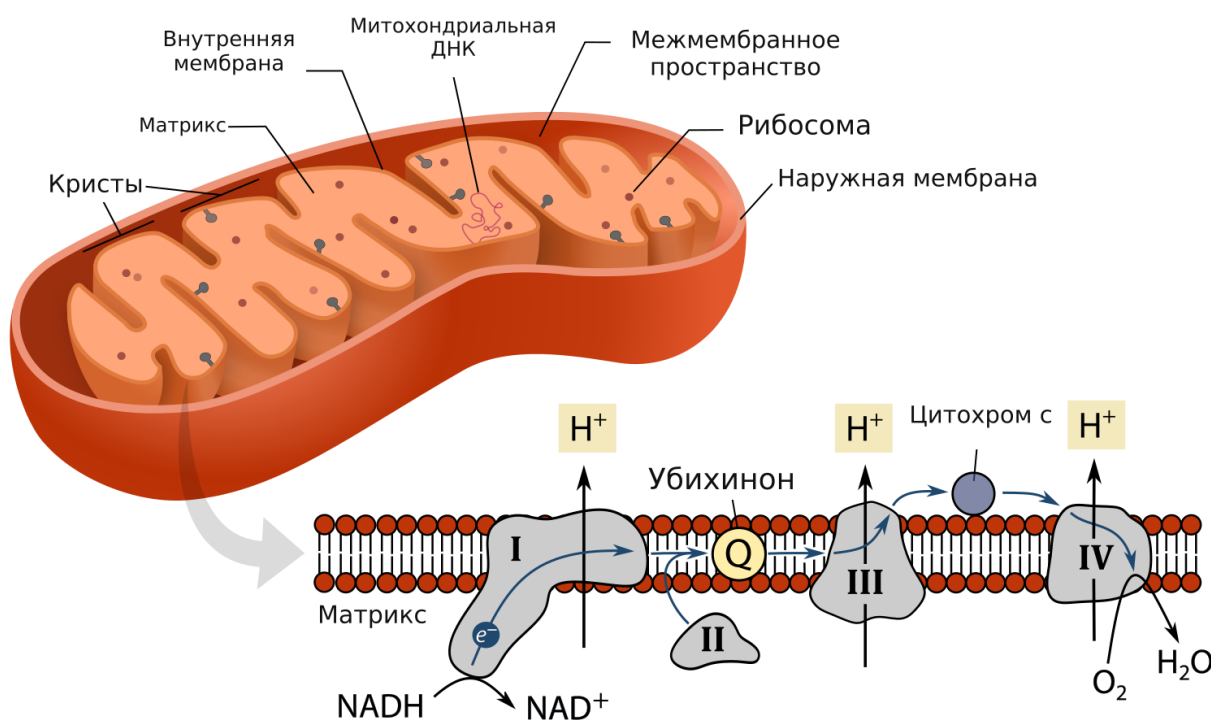


Рисунок 5. Дыхательная цепь во внутренней мембране митохондрии. Комплексы I-IV передают электроны через подвижные переносчики; I, III и IV переносят протоны из матрикса в межмембранное пространство. Кислород — конечный акцептор электронов. Комплекс II протоны не перекачивает. Kelvinsong, The Bartgry. Источник. CC BY-SA 4.0. Открыть изображение. Подписи переведены на русский язык.

10. Хемиосмос и окислительное фосфорилирование

Протоны накапливаются по одну сторону внутренней мембраны. Возникает электрохимический градиент — протон-движущая сила. Возврат H^+ в матрикс через АТФ-синтазу вызывает конформационные изменения фермента и синтез АТФ из АДФ и P_i .

Мембрана здесь не просто подставка для белков. Её непроницаемость для H^+ необходима для хранения градиента. Увеличение площади крист позволяет разместить больше комплексов цепи и АТФ-синтазы.

Окислительное фосфорилирование связывает окисление переносчиков с фосфорилированием АДФ. Связь не химическая «один к одному», а мембранная: перенос электронов → перекачка H^+ → градиент → поток через АТФ-синтазу.

Разбор задач

Повреждение мембраны. Внутренняя мембрана стала проницаемой для H^+ .

Решение. Градиент уменьшается; поток H^+ через АТФ-синтазу и синтез АТФ снижаются. Энергия окисления рассеивается.

Нет кислорода. Что произойдёт с NADH и NAD^+ ?

Решение. NADH хуже окисляется в цепи, NAD^+ становится дефицитнее; цикл и окисление пирувата замедляются.

Хемиосмос: перенос электронов создаёт градиент H^+ ; обратный поток через АТФ-синтазу приводит к синтезу АТФ.

11. Энергетический баланс: школьная модель и реальность

В традиционной школьной расчётной модели часто используют 2 АТФ гликолиза и 36 АТФ кислородного этапа, всего 38 АТФ на глюкозу. В задачах нужно следовать указанной модели и данным условия. Если автор прямо задаёт выход этапа, используйте его.

В реальной клетке выход не фиксирован одной цифрой: различаются способы переноса цитозольных электронов в митохондрию, есть утечки протонов, транспортные затраты и разные коэффициенты сопряжения. Поэтому биохимические оценки часто ниже и представлены диапазоном.

Расчёты выполняют по модели, указанной в условии задачи. Такая модель упрощает реальный энергетический баланс; её коэффициенты нельзя смешивать с оценками, полученными при других допущениях.

Разбор задач

Школьная модель. Полностью окислились 4 молекулы глюкозы. Сколько АТФ образовалось при условии 38 АТФ на глюкозу?

Решение. $4 \times 38 = 152$ АТФ.

Сравнение этапов. Из 190 АТФ сколько приходится на гликолиз при 5 глюкозах?

Решение. Чистый выход гликолиза: $5 \times 2 = 10$ АТФ; остальные относятся к другим этапам модели.

В расчётной задаче сначала выпишите принятую модель выхода АТФ; затем умножайте на число молекул субстрата.

12. Брожение

Брожение не даёт дополнительной АТФ сверх гликолиза. Его главная функция — окислить NADH до NAD^+ , чтобы гликолиз мог продолжаться при невозможности использовать дыхательную цепь.

При молочнокислом брожении пируват восстанавливается до лактата; CO_2 не выделяется. При спиртовом пируват сначала теряет CO_2 , затем образуется этанол. Дрожжи используют этот путь; CO_2 разрыхляет тесто, этанол важен в бродильных производствах.

Накопление лактата связано с интенсивной работой и анаэробным вкладом, но мышечная усталость имеет несколько причин. Не сводите её полностью к «молочной

кислоте». Лактат может транспортироваться и использоваться как метаболическое топливо.

Признак	Молочнокислое	Спиртовое
Конечный продукт	Лактат	Этанол + CO ₂
CO ₂	Не выделяется	Выделяется
Главная роль	Регенерация NAD ⁺	Регенерация NAD ⁺
АТФ	Только 2 чистые АТФ гликолиза	Только 2 чистые АТФ гликолиза

Брожение регенерирует NAD⁺. Чистый энергетический выход на глюкозу — 2 АТФ гликолиза.

13. Дыхательный коэффициент и выбор субстрата

Дыхательный коэффициент RQ — отношение выделенного CO₂ к поглощённому O₂. Для углеводов в типичной модели он близок к 1; для жиров ниже, потому что восстановленные молекулы жира требуют больше кислорода на единицу углерода.

RQ помогает предположить преимущественный субстрат, но не идентифицирует его однозначно. Смесь субстратов, органические кислоты, неполное окисление и другие процессы меняют показатель.

Сравнивая семена, учитывайте состояние: проросшие активно дышат, сухие — значительно слабее. Массу и температуру образцов стандартизируют.

Разбор задач

Расчёт RQ. Поглощено 50 мл O₂, выделено 40 мл CO₂.

Решение. $RQ = 40/50 = 0,8$. Это совместимо со смешанным использованием субстратов; одного значения недостаточно для точной идентификации.

$RQ = \text{объём CO}_2 / \text{объём O}_2$. Это косвенный показатель, вывод по нему должен быть ограниченным.

14. Эксперимент по дыханию

В закрытом респирометре проросшие семена поглощают O₂ и выделяют CO₂. Если CO₂ связывается щёлочью, уменьшение объёма газа отражает поглощение кислорода. Движение капли в капилляре позволяет сравнивать скорость.

Нужен контроль с непроросшими или термически обработанными семенами того же объёма. Контролируют массу, температуру, время, герметичность и объём камеры. Для сравнения корректнее рассчитывать скорость на единицу массы и времени.

Если температура повышается в умеренном диапазоне, скорость ферментативных реакций может расти; выше оптимума — падать из-за повреждения белков и мембран. Не переносите вывод за исследованный диапазон.

Разбор задач

Направление капли. CO₂ связан щёлочью, семена поглощают O₂.

Решение. Давление/объём газа в камере с семенами уменьшается; капля смещается к этой камере при соответствующей конструкции.

Ошибка. В опыте сравнили 5 г проросших и 20 г сухих семян.

Решение. Массы не стандартизированы. Нужно сравнивать скорость на единицу массы или взять равные массы.

Респирометр оценивает газообмен косвенно. Интерпретация зависит от связывания CO_2 , герметичности и контроля температуры.

[Пройти тест по этому уроку: 60 заданий с ответами](#)

[Следующий урок: Урок 6. Фотосинтез и хемосинтез](#)

[Все материалы курса «Биология ЕГЭ»](#)