Лекция 6. Дыхание растений: дыхательные субстраты, гликолиз и цикл Кребса

Кафедра биотехнологии, КазНУ имени аль-Фараби
проф. д.б.н. Кенжебаева С.С.

Цель лекции. Ожидаемые результаты обучения

Цель лекции

Сформировать у студентов представление о дыхании растений как важнейшем процессе энергетического и пластического обмена, раскрыть основные этапы окисления органических веществ, механизмы образования АТФ, особенности митохондриального транспорта электронов и физиологическую роль дыхания в росте, развитии и адаптации растений к условиям окружающей среды.

Ожидаемые результаты обучения

1. Характеризовать сущность, функции и физиологическое значение дыхания растений.
2. Классифицировать основные дыхательные субстраты и объяснять их участие в энергетическом обмене.
3. Описывать основные этапы клеточного дыхания и их внутриклеточную локализацию.
4. Объяснять последовательность реакций гликолиза и образование пирувата, АТФ и NADH.
5. Характеризовать окислительное декарбоксилирование пирувата и роль ацетил-КоА.
6. Объяснять основные реакции цикла Кребса и образование восстановленных коферментов.
7. Анализировать энергетическое и биосинтетическое значение гликолиза и цикла Кребса для метаболизма растений.

План лекции

1. Дыхание растений: сущность, физиологическое значение и основные функции.
2. Дыхательные субстраты: углеводы, липиды, органические кислоты и белки как источники энергии.
3. Основные этапы клеточного дыхания: общая характеристика и локализация биохимических процессов.
4. Гликолиз: последовательность реакций, образование пирувата, АТФ и NADH.
5. Окислительное декарбоксилирование пирувата: образование ацетил-КоА и восстановленных коферментов.
6. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса): основные реакции и образование NADH, $FADH_2$ и GTP/АТФ.
7. Физиологическое значение гликолиза и цикла Кребса: энергетические и биосинтетические функции в метаболизме растений.

1. Понятие и биологическое значение дыхания

Клеточное дыхание — совокупность ферментативных окислительно-восстановительных процессов, в ходе которых органические соединения окисляются, а высвобождаемая энергия преобразуется преимущественно в энергию **АТР**.

При полном аэробном окислении глюкозы суммарный процесс можно представить:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + энергия \rightarrow ATP + тепло$$

Это **суммарное уравнение**. В клетке глюкоза не «сгорает» непосредственно. Её энергия высвобождается **постепенно, через множество ферментативных реакций.**

Главная последовательность:

Органическое вещество → перенос e^- и H^+ → $NADH/FADH_2$ → дыхательная цепь → протонный градиент → АТР

Дыхание как процесс диссимиляции

Диссимиляция (катаболизм) — совокупность процессов расщепления сложных органических веществ до более простых соединений с высвобождением энергии.

При дыхании происходит:

углеводы / органические кислоты / липиды

↓ *окисление*

$CO_2 + H_2O$

↓

высвобождение энергии

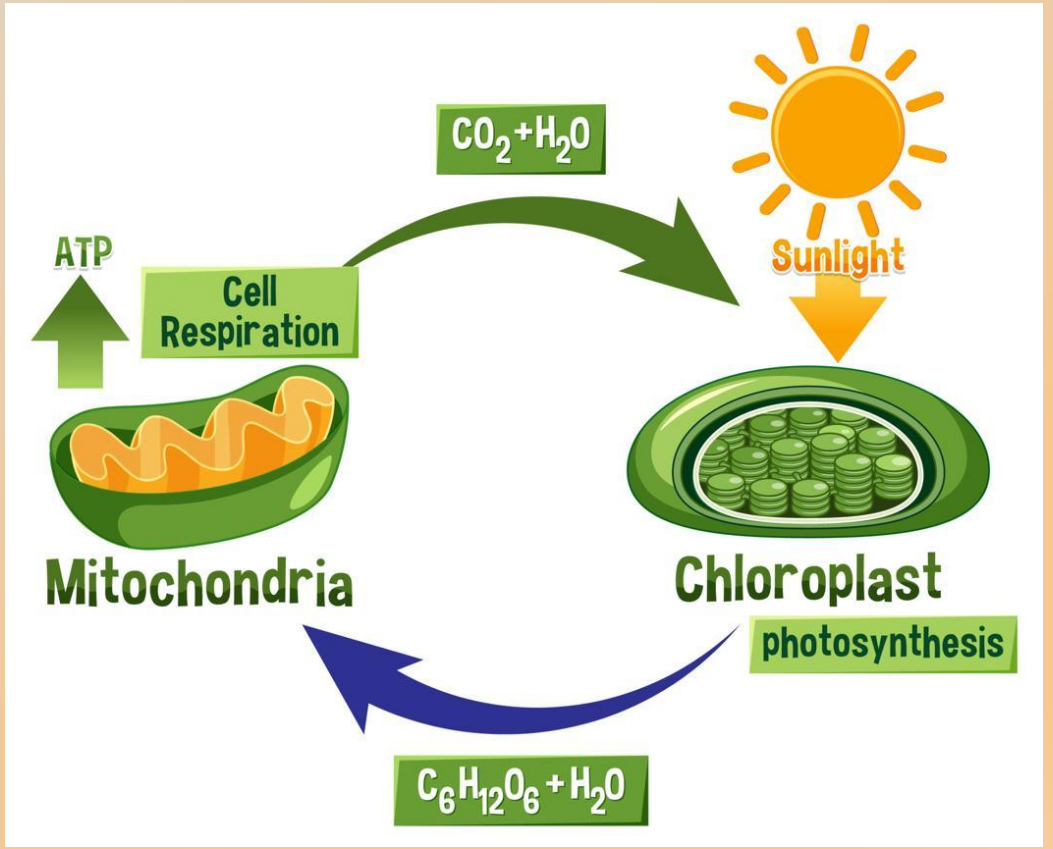
↓

АТР

Но не вся энергия запасается в АТР. Часть её рассеивается в форме **тепла**.

Поэтому дыхание выполняет функцию своеобразной системы:

«химическая энергия органических веществ → доступная клетке энергия АТР».



Связь фотосинтеза и дыхания

Фотосинтез

$CO_2 + H_2O$ + энергия света → органические вещества + O_2

Энергия **запасается** в химических связях органических веществ.

Дыхание

органические вещества + O_2 → $CO_2 + H_2O$ + АТР

Энергия органических соединений **высвобождается и преобразуется** в форму, доступную для клеточных процессов.

Для студентов можно дать очень простое сопоставление:

Связь фотосинтеза и дыхания

Фотосинтез	Дыхание
Преимущественно хлоропласт	Цитозоль + митохондрия
Использует энергию света	Использует химическую энергию субстратов
Фиксирует CO_2	При полном окислении выделяет CO_2
Образует органические вещества	Окисляет органические вещества
Запасает энергию	Мобилизует энергию для образования АТР

При этом **фотосинтез и дыхание не являются просто полностью обратными реакциями**. Это самостоятельные сложные метаболические системы с различными ферментами, промежуточными соединениями и механизмами регуляции.

Энергетическая и пластическая функции дыхания

Энергетическая функция

АТР, образующийся благодаря дыханию, используется для:

активного транспорта ионов → биосинтеза → деления и роста клеток → движения органелл → поддержания мембранных градиентов → транспорта ассимилятов → адаптации к стрессу.

Особенно важно для растений: дыхание происходит **днём и ночью** во всех живых тканях, включая фотосинтезирующие органы.

Пластическая функция

Дыхание — это не только получение энергии.

Промежуточные продукты гликолиза и цикла трикарбоновых кислот используются как **углеродные скелеты для биосинтеза**:

дыхательный метаболизм

→ аминокислоты
→ липиды
→ нуклеотиды
→ органические кислоты
→ вторичные метаболиты.

Поэтому дыхание тесно связывает **энергетический и пластический обмен** растения.

2. Общая организация клеточного дыхания Аэробное дыхание

При **аэробном дыхании** органические соединения окисляются с использованием O_2 как **конечного акцептора электронов** в митохондриальной дыхательной цепи **ЭТЦ.**

Выделено четыре основных этапа:

1. Гликолиз
Глюкоза → пируват

↓

2. Окислительное декарбоксилирование пирувата
Пируват → ацетил-CoA

↓

3. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)
Ацетил-CoA → CO_2 + NADH + $FADH_2$

↓

4. Дыхательная цепь + окислительное фосфорилирование
$NADH/FADH_2 \rightarrow e^- \rightarrow O_2$
↓
протонный градиент
↓
АТР-синтаза → АТР

Основные дыхательные субстраты

Главным дыхательным субстратом служат **углеводы**, однако растительная клетка способна использовать различные органические вещества.

Углеводы
глюкоза → гликолиз → пируват → ацетил-CoA

Липиды
жирные кислоты → β-окисление → ацетил-CoA

Белки
аминокислоты → после удаления/переноса аминогруппы → пируват, ацетил-CoA или промежуточные соединения цикла ТСА

У растений особенно важно отметить использование **сахарозы и крахмала** как источников углерода для дыхательного метаболизма.

Таким образом, различные субстраты сходятся на нескольких центральных метаболических узлах:

пируват → ацетил-CoA → цикл Кребса

3. NAD^+, FAD, NADH и $FADH_2$ — переносчики электронов

При окислении субстрата электроны не передаются сразу кислороду. Они сначала переносятся на специальные **окислительно-восстановительные коферменты**.

NAD^+ — никотинамидадениндинуклеотид в окисленной форме.

Принимая восстановительные эквиваленты, он превращается в **NADH**:

$NAD^+ + 2e^- + H^+ \rightarrow NADH$

NAD^+ = окисленная форма
NADH = восстановленная форма

NADH затем передаёт электроны в митохондриальную электрон-транспортную цепь **(ЭТЦ).**

FAD — флавинадениндинуклеотид.

Он также принимает электроны и протоны:

$FAD + 2e^- + 2H^+ \rightarrow FADH_2$

Соответственно:

FAD = окисленная форма
$FADH_2$ = восстановленная форма

NADH и $FADH_2$ можно представить студентам как **переносчики восстановительной энергии** от реакций окисления субстратов к дыхательной цепи.

Центральная схема

Органический субстрат

↓ **окисление**

$NAD^+ \rightarrow NADH$
$FAD \rightarrow FADH_2$

↓

электрон-транспортная цепь

↓

перенос H^+ через внутреннюю мембрану

↓

протонный градиент

↓

АТР-синтаза

↓

АТР

↓

рост • транспорт • биосинтез • развитие • адаптация

Последняя схема к следующему разделу —

«Гликолиз:

последовательность реакций, энергетическая инвестиционная и энергетическая отдающая фазы, образование пирувата, NADH и ATP».

3. Гликолиз

Гликолиз — последовательность ферментативных реакций, в результате которых одна молекула глюкозы (6С) превращается в **две молекулы пирувата (3С)**. Основные особенности:

- происходит преимущественно в **цитозоле**;
- непосредственно не требует O_2;
- включает серию последовательных ферментативных реакций;
- сопровождается образованием **ATP и NADH**;
- является первым центральным этапом катаболизма углеводов.

Общая схема гликолиза:

Глюкоза (6С)

↓

2 триозофосфата (3С)

↓

2 пирувата (3С)

При этом часть энергии непосредственно запасается в АТР, а часть — в восстановленной форме **NADH**.

Две стадии гликолиза

Гликолиз на две функциональные стадии.

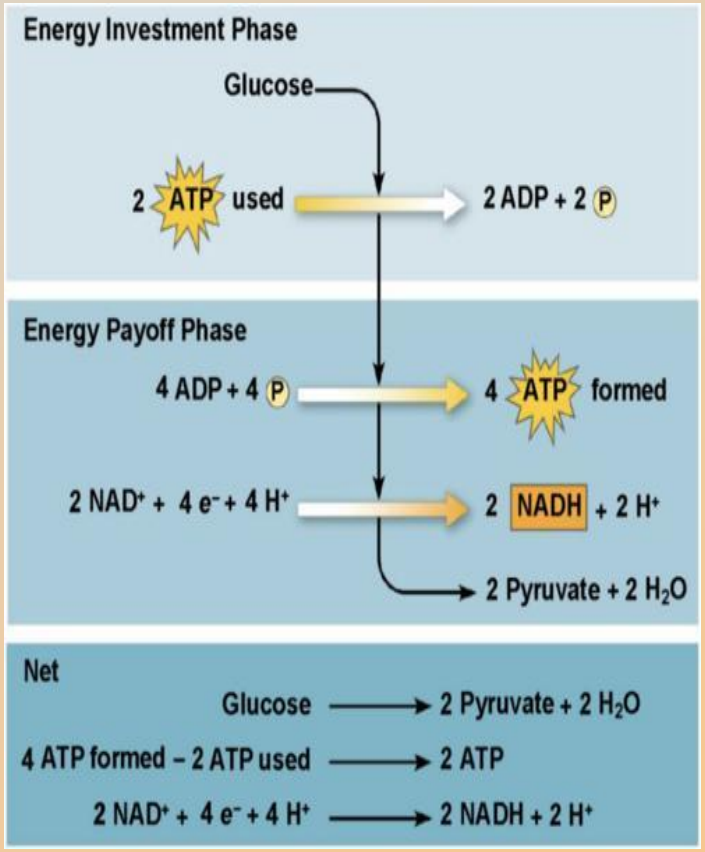
I. Подготовительная, или энергозатратная стадия

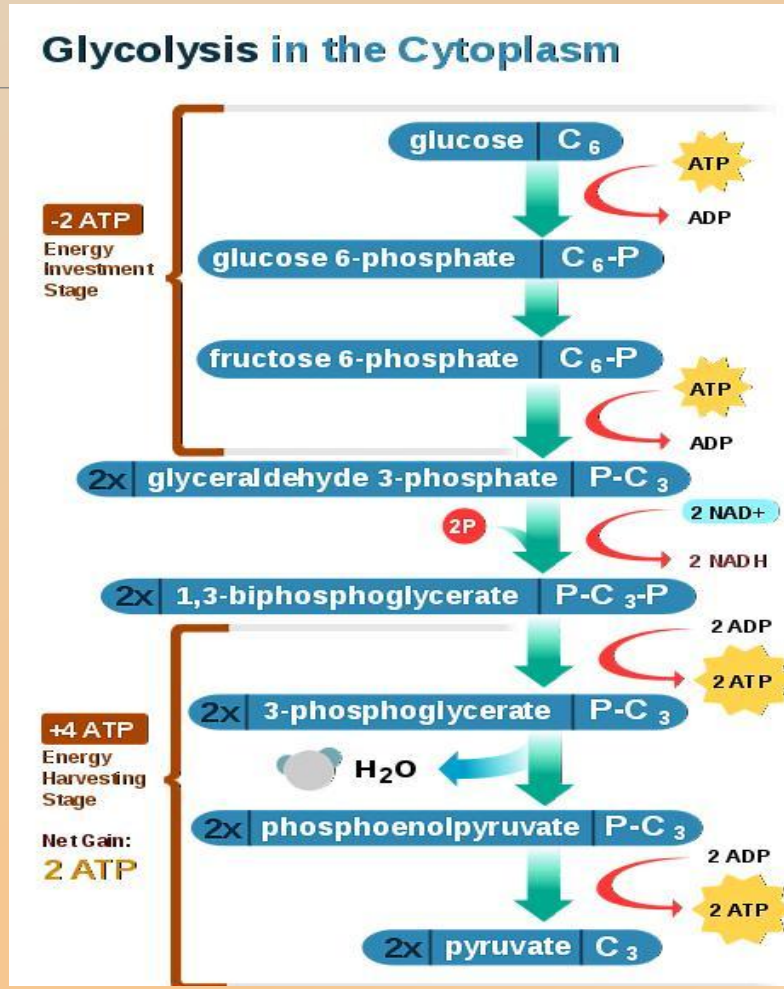
Активация глюкозы + Энергия АТФ.

Глюкоза
↓ АТР
глюкозо-6-фосфат
↓
фруктозо-6-фосфат
↓ АТР
фруктозо-1,6-бисфосфат
↓
2 триозофосфата

На этой стадии расходуются:
2 АТР на 1 молекулу глюкозы.

Главная задача стадии — фосфорилировать и подготовить шестиуглеродную молекулу к расщеплению на две трёхуглеродные молекулы.





Энергетическая стадия гликолиза

Каждая трёхуглеродная молекула проходит дальнейшее окисление.

На этой стадии происходят два особенно важных процесса.

1. Восстановление NAD^+:

$NAD^+ \rightarrow NADH$

Электроны, высвобождающиеся при окислении промежуточного продукта, переносятся на NAD^+.

2. Образование ATP

ATP образуется непосредственно при переносе фосфатной группы с высокоэнергетического промежуточного соединения на ADP:

ADP + Pi-содержащий субстрат → ATP

Такой механизм называется **субстратным фосфорилированием**.

При гликолизе ATP образуется **не с помощью ATP-синтазы**, а посредством субстратного фосфорилирования.

Энергетический баланс гликолиза

Из **1 молекулы глюкозы** образуются:

Показатель	Количество
Пируват	**2**
АТР образовано	**4**
АТР израсходовано	**2**
Чистый выход АТР	**2 АТР**
NADH	**2 NADH**

Глюкоза → 2 пирувата + 2 АТР (net) + 2 NADH

В полном уравнении также учитываются вода и другие компоненты.

Почему всего 2 АТР?

Потому что:

4 АТР произведено − 2 АТР затрачено = 2 АТР чистого выхода.

Но энергетическое значение гликолиза не ограничивается двумя АТР: образовавшиеся **2 NADH содержат восстановительную энергию**, которая при аэробных условиях может быть использована митохондриальным дыханием.

Гликолиз. 4. Окислительное декарбоксилирование пирувата

Пируват. После гликолиза возникает важная развилка.

При достаточном снабжении O_2:

Пируват → митохондрия → ацетил-CoA → цикл Кребса

При выраженном дефиците O_2:

Пируват → ферментационный метаболизм

У растений при гипоксии важным путём становится **этанольная ферментация**, которую мы рассмотрим позднее.

Для аэробного дыхания пируват транспортируется через митохондриальные мембраны в **матрикс митохондрии**, где подвергается окислительному декарбоксилированию

Окислительное декарбоксилирование пирувата

Центральная реакция:

Пируват (3C) + CoA-SH + NAD^+ → ацетил-CoA (2C) + CO_2 + NADH + H^+

В реакции происходят одновременно три важных события.

1. Декарбоксилирование

Пируват теряет один атом углерода:

3C → 2C + CO_2

2. Окисление

Высвобождающиеся восстановительные эквиваленты передаются на:

NAD^+ → NADH

3. Образование ацетил-CoA

Оставшаяся двухуглеродная ацетильная группа соединяется с **коэнзимом А (CoA)**:

ацетильная группа + CoA → ацетил-CoA

Пируватдегидрогеназный комплекс

Реакцию осуществляет крупный мультиферментный **пируватдегидрогеназный комплекс (PDH).**

Функция этого комплекса:

пируват → ацетил-CoA

Комплекс координирует последовательное:

декарбоксилирование → окисление → пер
ацетильной группы на CoA.

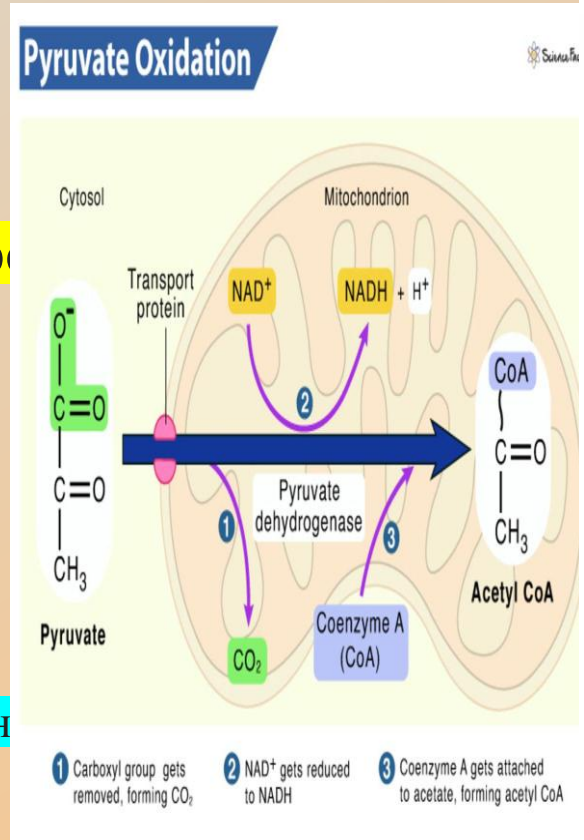
Три ферментные компоненты:

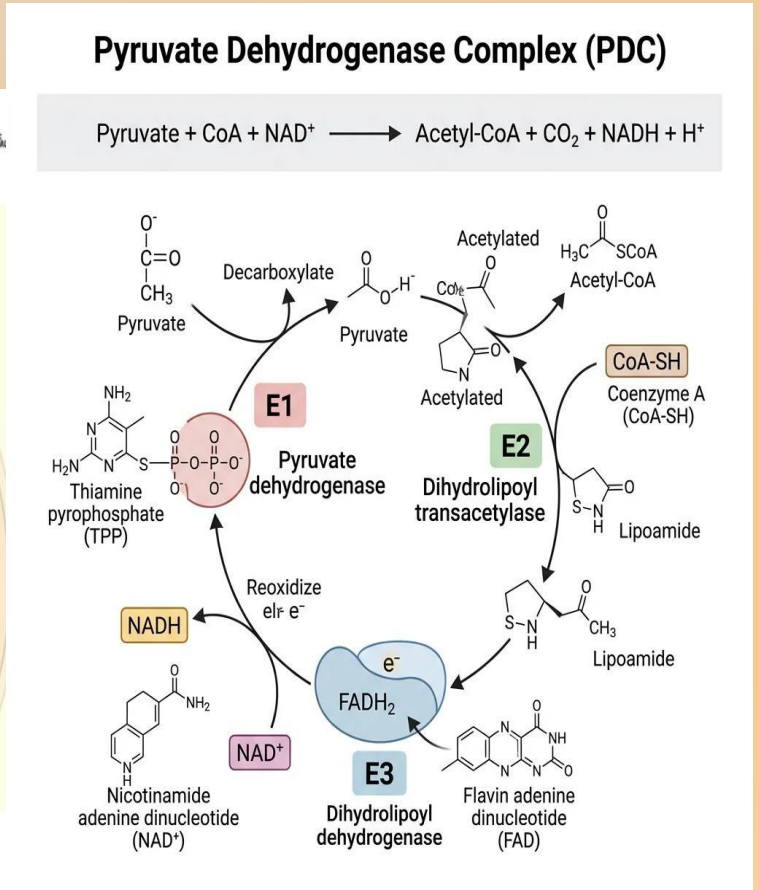
E1 — пируватдегидрогеназа
декарбоксилирование пирувата;

E2 — дигидролипоилтрансацетилаза
перенос ацетильной группы на CoA;

E3 — дигидролипоилдегидрогеназа
регенерация окисленной формы липоамида и образован
NADH.

TPP + липоамид + CoA + FAD + NAD⁺.





Баланс реакции на одну молекулу глюкозы

Поскольку из одной глюкозы при гликолизе образуются **2 пирувата**, реакция происходит дважды:

2 пирувата → 2 ацетил-CoA + 2 CO_2 + 2 NADH

АТР непосредственно здесь не образуется.

Энергия окисления пирувата сохраняется прежде всего в **NADH** и высокоэнергетическом метаболическом потенциале ацетил-CoA.

ЦИКЛ КРЕБСА

Пируват не поступает непосредственно в цикл Кребса. Сначала он превращается в ацетил-CoA, и именно ацетил-CoA вступает в цикл.

Получается красивая метаболическая последовательность:

Глюкоза → гликолиз → пируват → ацетил-CoA → цикл Кребса → $NADH/FADH_2$ → дыхательная цепь → H^+-градиент → АТР-синтаза → АТР

Следующим этапом я бы подробно разобрал **цикл Кребса**, но не перегружал студентов всеми структурными формулами. Для физиологии растений важнее показать **8 последовательных реакций, где выделяется CO_2, где образуются $NADH/FADH_2$ и почему цикл Кребса является не только энергетическим, но и важнейшим метаболическим центром клетки**.

Связь гликолиза с циклом Кребса

ЦИТОЗОЛ

Глюкоза (6С)
↓
ГЛИКОЛИЗ
↓
2 пирувата (3С)

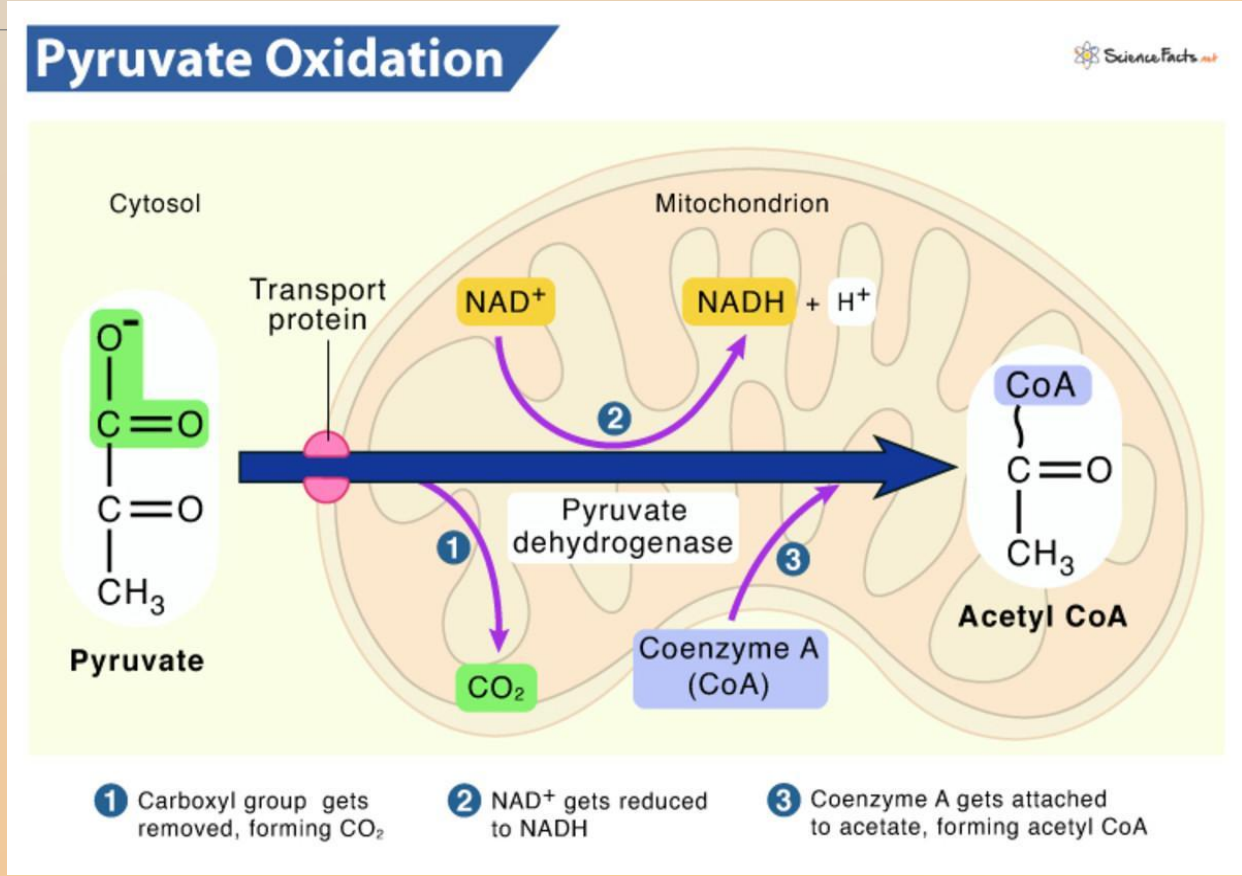
- **2 АТР + 2 NADH**

↓ транспорт в митохондрию

МАТРИКС МИТОХОНДРИИ

2 пирувата
↓ пируватдегидрогеназный комплекс
2 ацетил-CoA (2С)

2 CO_2 + 2 NADH



Вступление ацетил-CoA в цикл

Цикл начинается с соединения двухуглеродной ацетильной группы с четырёхуглеродным оксалоацетатом:

Ацетил-CoA (2C) + оксалоацетат (4C) → цитрат (6C) + CoA-SH

Фермент — **цитратсинтаза**.

Затем:

цитрат → изоцитрат

После этого начинаются реакции окислительного декарбоксилирования, при которых углерод постепенно выделяется в форме CO_2.

Очень удобно постоянно показывать студентам число атомов углерода:

2C + 4C → 6C → 6C → 5C → 4C → … → 4C

Основные реакции цикла Кребса

Цикл можно представить как восемь последовательных превращений:

1. Оксалоацетат + ацетил-CoA → цитрат

↓

2. Цитрат → изоцитрат

↓

3. Изоцитрат → α-кетоглутарат + CO_2 + NADH

↓

4. α-Кетоглутарат → сукцинил-CoA + CO_2 + NADH

↓

5. Сукцинил-CoA → сукцинат + ATP/GTP

↓

6. Сукцинат → фумарат + $FADH_2$

↓

7. Фумарат → малат

↓

8. Малат → оксалоацетат + NADH

После образования оксалоацетата цикл может начаться снова.

Важны четыре ключевых реакций:

выделение CO_2 → образование NADH → образование $FADH_2$ → регенерация оксалоацетата.

5. Цикл трикарбоновых кислот — цикл Кребса

Цикл трикарбоновых кислот (ЦТК, TCA cycle), или цикл Кребса, — циклическая последовательность ферментативных реакций, в которой ацетильная группа **ацетил-CoA** окисляется до CO_2, а высвобождаемая энергия сохраняется преимущественно в форме **NADH и $FADH_2$.**

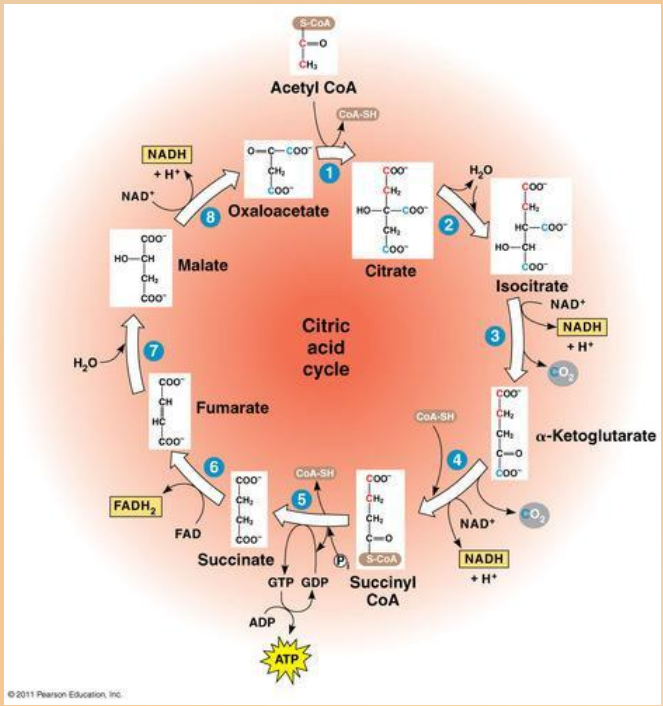
У растений основные реакции цикла происходят в **матриксе митохондрий**; сукцинатдегидрогеназа связана с внутренней митохондриальной мембраной.

Основные функции Цикла Кребса :

ацетил-CoA → CO_2
NAD^+ → NADH
FAD → $FADH_2$
ADP/GDP → ATP/GTP
оксалоацетат → регенерируется

Цикл Кребса непосредственно производит сравнительно мало ATP,

но формирует большое количество **NADH и $FADH_2$**, которые передают электроны в дыхательную цепь.



Вступление ацетил-CoA в цикл Кребса

Цикл начинается с соединения двухуглеродной ацетильной группы с 4-х углеродным оксалоацетатом:

Ацетил-CoA (2C) + оксалоацетат (4C) → цитрат (6C) + CoA-SH

Фермент — **цитратсинтаза**.

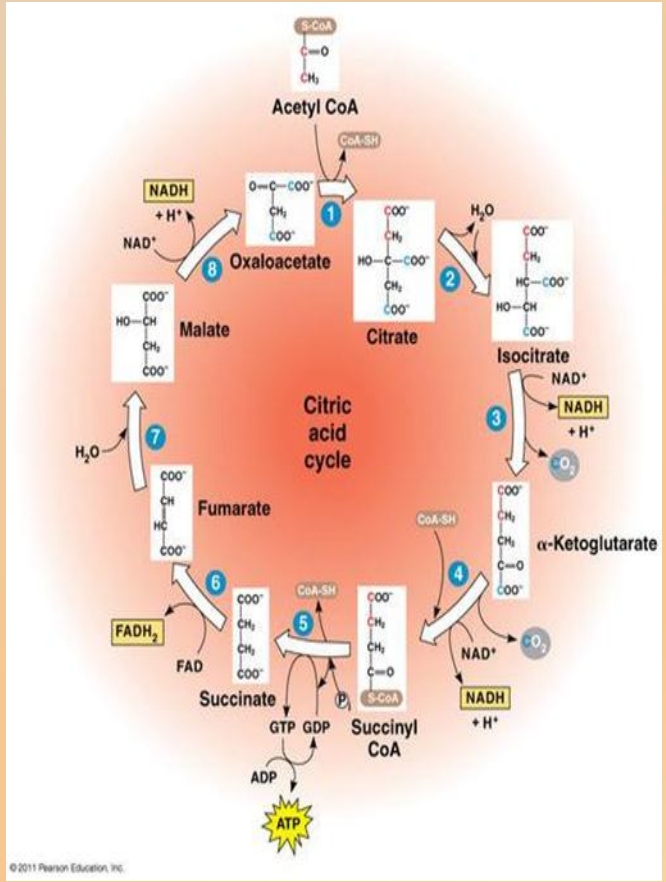
Затем:

цитрат → изоцитрат

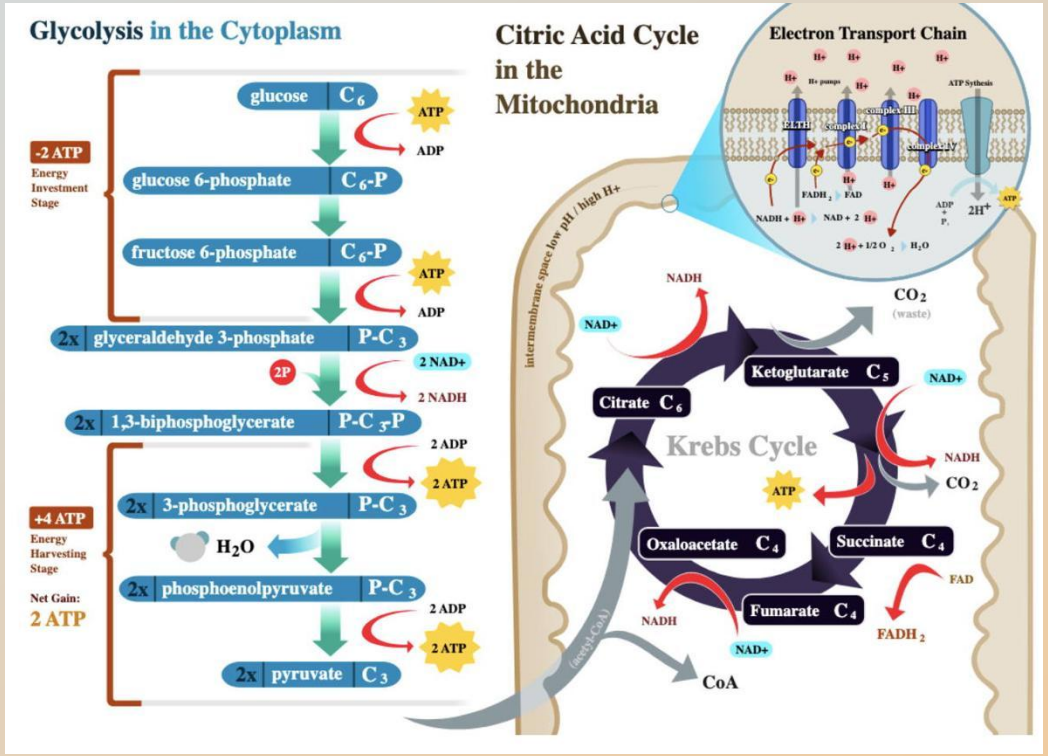
После этого начинаются реакции окислительного декарбоксилирования, при которых углерод постепенно выделяется в форме CO_2.

Число атомов углерода:

2C + 4C → 6C → 6C → 5C → 4C → … → 4C



Основные реакции цикла Кребса



Цикл как восемь последовательных превращений:

1. **Оксалоацетат + ацетил-CoA → цитрат**
2. **Цитрат → изоцитрат**
3. **Изоцитрат → α-кетоглутарат + CO_2 + NADH**
4. **α-Кетоглутарат → сукцинил-CoA + CO_2 + NADH**
5. **Сукцинил-CoA → сукцинат + ATP/GTP**
6. **Сукцинат → фумарат + $FADH_2$**
7. **Фумарат → малат**
8. **Малат → оксалоацетат + NADH**

После образования оксалоацетата цикл может начаться снова.

Четыре ключевых события:

выделение CO_2 → образование NADH → образование $FADH_2$ → регенерация оксалоацетата.

Энергетический результат одного оборота

На **1 ацетил-CoA** один оборот цикла даёт:

Продукт	Количество
CO_2	**2**
NADH	**3**
$FADH_2$	**1**
ATP/GTP	**1**
Оксалоацетат	регенерируется

Поскольку из одной глюкозы образуются **2 ацетил-CoA**, цикл совершается два раза:
2 ацетил-CoA → 4 CO_2 + 6 NADH + 2 $FADH_2$ + 2 ATP/GTP
При этом оксалоацетат действует как **регенерируемый акцептор ацетильной группы**

Цикл Кребса — не только источник энергии

Цикл Кребса является **амфиболическим путём**, то есть участвует одновременно в:

катаболизме — окислении органических веществ;

и

анаболизме — предоставлении промежуточных соединений для биосинтеза.

Например:

α-кетоглутарат → аминокислоты семейства глутамата

оксалоацетат → аспартат и связанные метаболиты

цитрат → метаболизм углерода и липидов

Поэтому цикл Кребса — это не просто «энергетический круг», а один из **центральных узлов метаболизма растительной клетки**

Заключение

Основные выводы лекции

1. Дыхание растений — совокупность метаболических процессов окисления органических веществ, обеспечивающих образование энергии в форме АТФ и промежуточных продуктов обмена.

2. Дыхательные субстраты — преимущественно углеводы, а также липиды, органические кислоты и аминокислоты — используются для энергетического и пластического обмена.

3. Гликолиз протекает в цитозоле и обеспечивает превращение глюкозы в пируват с образованием АТФ и NADH.

4. Окислительное декарбоксилирование пирувата в митохондриях приводит к образованию ацетил-КоА, поступающего в цикл Кребса.

5. Цикл Кребса протекает преимущественно в матриксе митохондрий и обеспечивает окисление ацетильных групп с образованием CO_2, NADH, $FADH_2$ и GTP/АТФ.

6. Гликолиз и цикл Кребса выполняют не только энергетическую, но и биосинтетическую функцию, поставляя промежуточные соединения для образования аминокислот и других метаболитов.

Главный вывод: гликолиз и цикл Кребса являются центральными звеньями дыхательного метаболизма растений, обеспечивая образование восстановленных коферментов, синтез части АТФ и формирование предшественников для биосинтетических процессов.

Контрольные вопросы

1. Что такое дыхание растений и каково его физиологическое значение?
2. Какие основные функции выполняет дыхание в растительной клетке?
3. Какие органические вещества могут служить дыхательными субстратами?
4. Каковы основные этапы клеточного дыхания и где они протекают?
5. Что такое гликолиз и каковы его основные стадии?
6. Какие продукты образуются при гликолизе одной молекулы глюкозы?
7. Как осуществляется окислительное декарбоксилирование пирувата?
8. Какова роль ацетил-КоА в клеточном дыхании?
9. Какие основные реакции входят в цикл трикарбоновых кислот?
10. Каковы энергетические результаты одного оборота цикла Кребса?
11. Какую роль выполняют NADH и $FADH_2$ в дыхательном метаболизме?
12. В чём заключается взаимосвязь энергетической и биосинтетической функций цикла Кребса?

Рекомендуемая литература

Основная литература

1. Taiz L., Møller I.M., Murphy A., Zeiger E. Plant Physiology and Development. 7th ed. Oxford University Press, 2022.

2. Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. (Eds.). Biochemistry and Molecular Biology of Plants. 2nd ed. Wiley Blackwell, 2015.

3. Nelson D.L., Cox M.M. Lehninger Principles of Biochemistry. 8th ed. Macmillan Learning, 2021.

Дополнительная научная литература

4. Fernie A.R., Carrari F., Sweetlove L.J. Respiratory metabolism: glycolysis, the TCA cycle and mitochondrial electron transport. Current Opinion in Plant Biology. 2004, 7, 254–261. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.007

5. Sweetlove L.J., Beard K.F.M., Nunes-Nesi A., Fernie A.R., Ratcliffe R.G. Not just a circle: flux modes in the plant TCA cycle. Trends in Plant Science. 2010, 15, 462–470. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.05.006

6. Tcherkez G., Boex-Fontvieille E., Mahé A., Hodges M. Respiratory carbon fluxes in leaves. Current Opinion in Plant Biology. 2012, 15, 308–314. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.12.003

6. Дыхательная электрон-транспортная цепь

Дыхательная электрон-транспортная цепь расположена во внутренней мембране митохондрий.

Именно сюда NADH и $FADH_2$ передают электроны, полученные при окислении органических субстратов.

Главная последовательность:

NADH / $FADH_2$

↓

электрон-транспортная цепь

↓

O_2

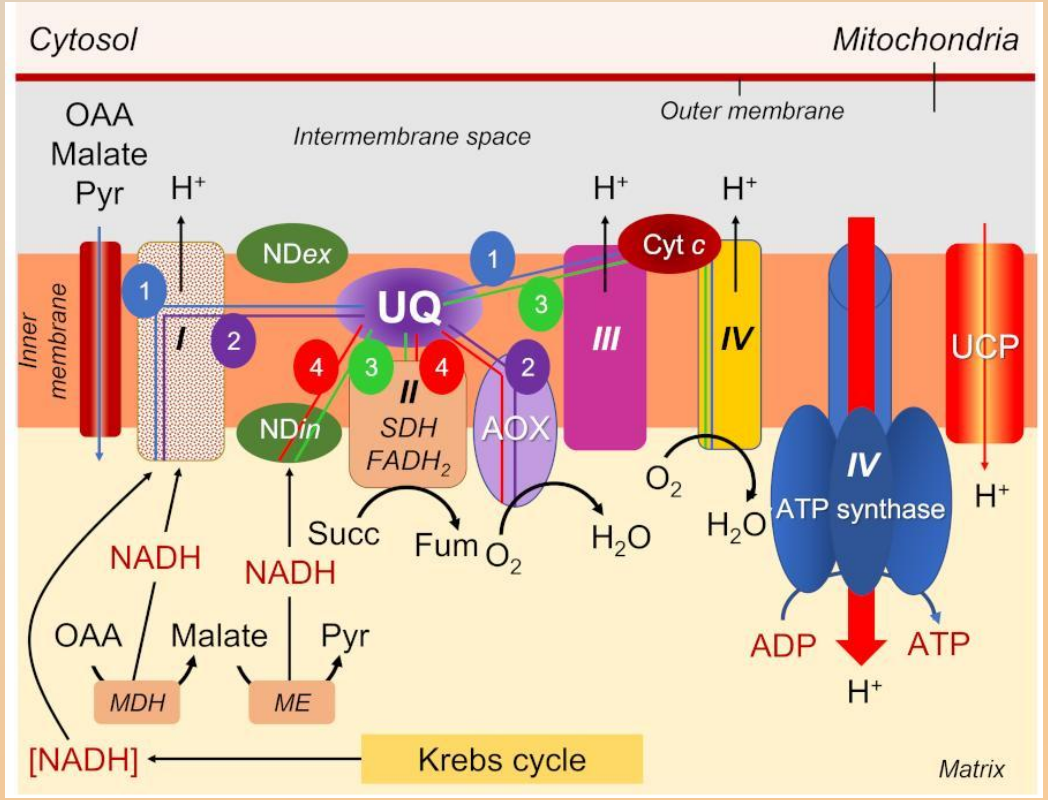
↓

H_2O

Энергия переноса электронов используется для перемещения H^+:

матрикс → межмембранное пространство

В результате создаётся протонный электрохимический градиент.



Компоненты дыхательной цепи

В митохондриальной ЭТЦ выделяют четыре основных комплекса.

Комплекс I — NADH-дегидрогеназа

Принимает электроны от NADH и передаёт их на убихинон (**Q**).

При этом способствует переносу H^+ через внутреннюю мембрану.

Комплекс II — сукцинатдегидрогеназа

Это особенно интересный фермент, потому что он одновременно является:

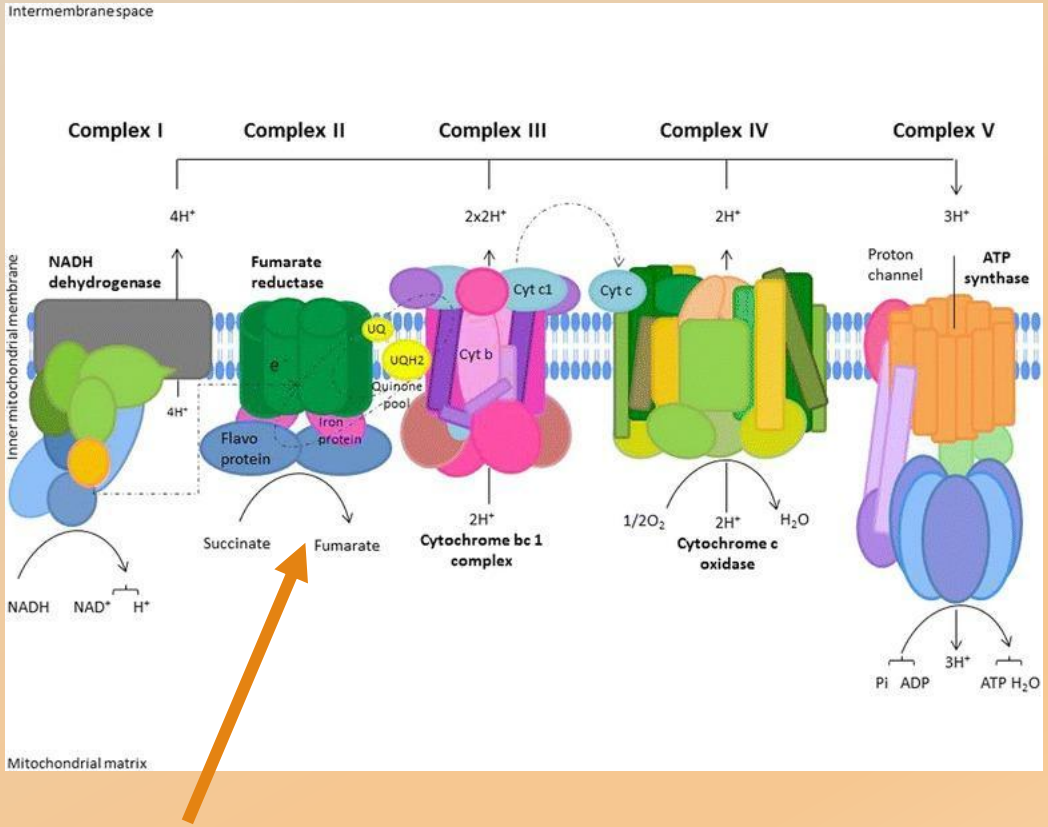
ферментом цикла Кребса + компонентом дыхательной цепи.

Он принимает электроны при реакции:

сукцинат → фумарат

через FAD/$FADH_2$ и передаёт их на Q.

Важно: **комплекс II сам не перекачивает H^+ через мембрану.**



Компоненты дыхательной цепи.

Комплексы III и IV

Электроны от восстановленного убихинона передаются:

Q → комплекс III → цитохром c → комплекс IV

Комплекс III — цитохром bc_1

Передаёт электроны на **цитохром c** и способствует переносу H^+ в межмембранное пространство.

Комплекс IV — цитохром-c-оксидаза

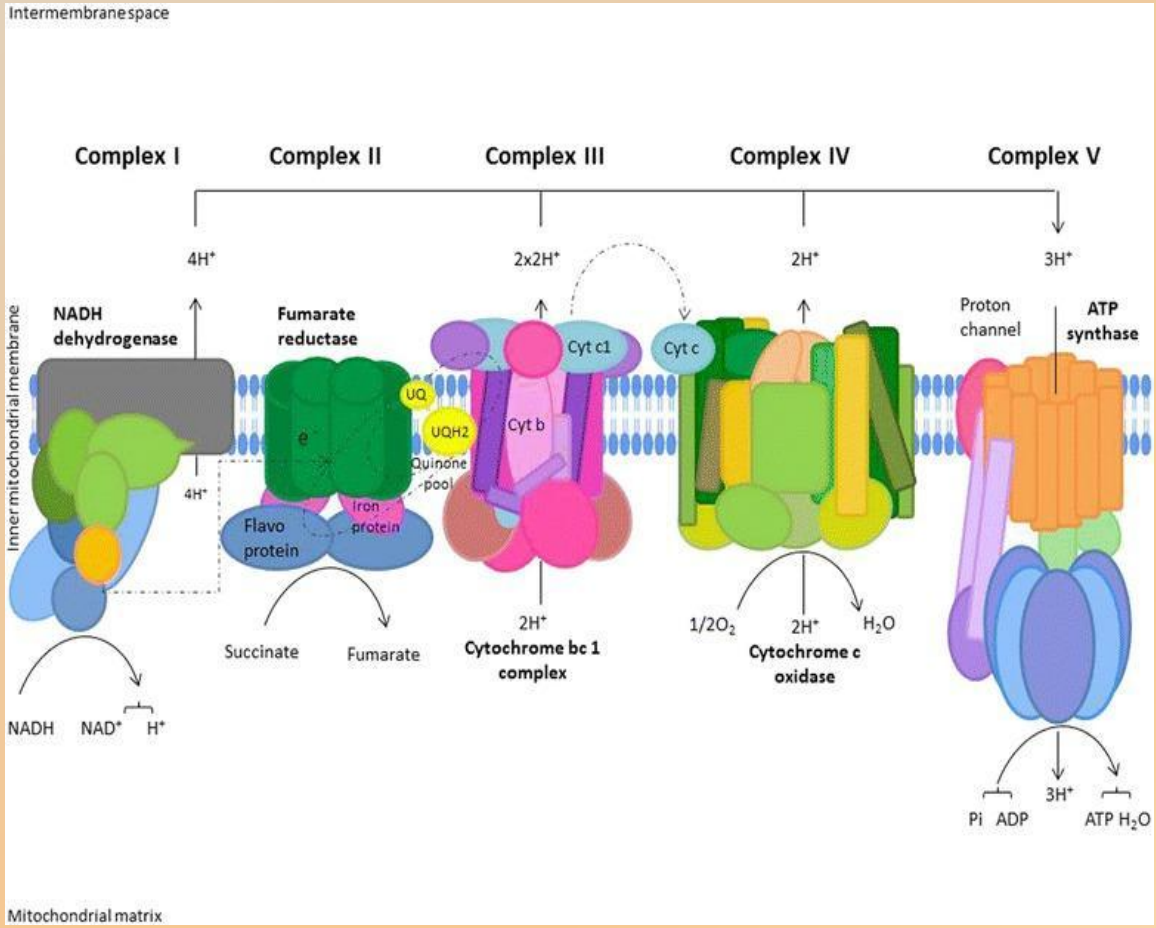
Передаёт электроны на конечный акцептор — **молекулярный кислород.**

В конечном итоге:

$O_2 + e^- + H^+ \rightarrow H_2O$

Таким образом, в аэробном дыхании **O_2 является конечным акцептором электронов.**

Это принципиально важная функция кислорода.



От электронного транспорта к протонному градиенту

NADH → комплекс I
$FADH_2$/сукцинат → комплекс II
↓
Q
↓
комплекс III
↓
цитохром с
↓
комплекс IV
↓
$O_2 \rightarrow H_2O$

Комплексы **I, III и IV** участвуют в формировании протонного градиента:

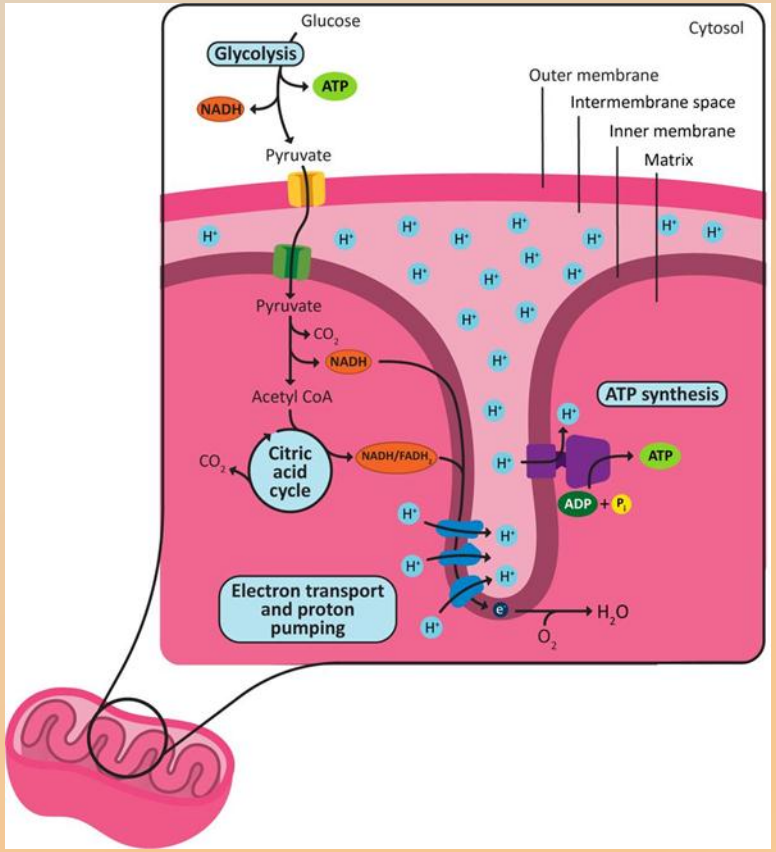
H^+: матрикс → межмембранное пространство

Поэтому:

межмембранное пространство → высокая концентрация H^+

матрикс → относительно низкая концентрация H^+

Возникает **протон-движущая сила (proton motive force)**.



Окислительное фосфорилирование и АТР-синтаза

Накопленные в межмембранном пространстве H^+ стремятся вернуться в матрикс.

Но внутренняя митохондриальная мембрана плохо проницаема для протонов, поэтому их контролируемое возвращение происходит главным образом через:

F_0F_1-АТР-синтазу

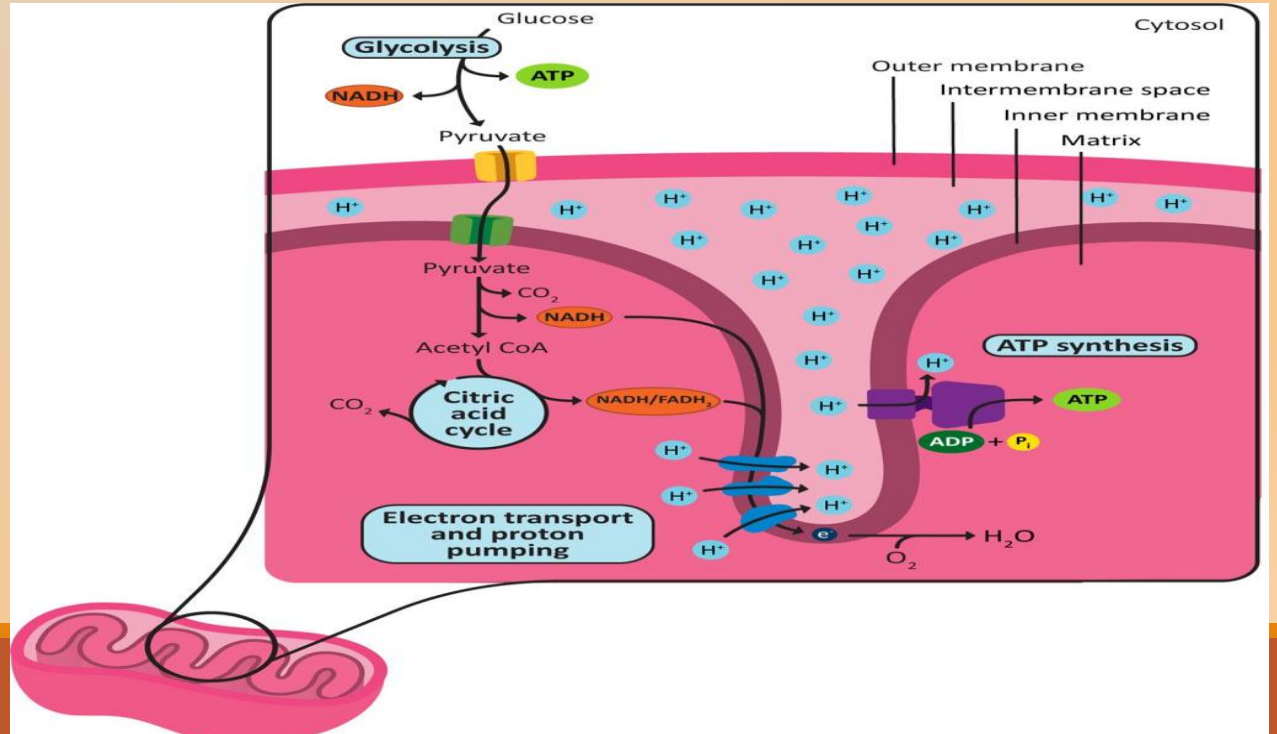
H^+

межмембранное пространство
↓
F_0 — мембранный протонный канал
↓
F_1 — каталитическая часть
↓
матрикс

Энергия движения протонов используется для:

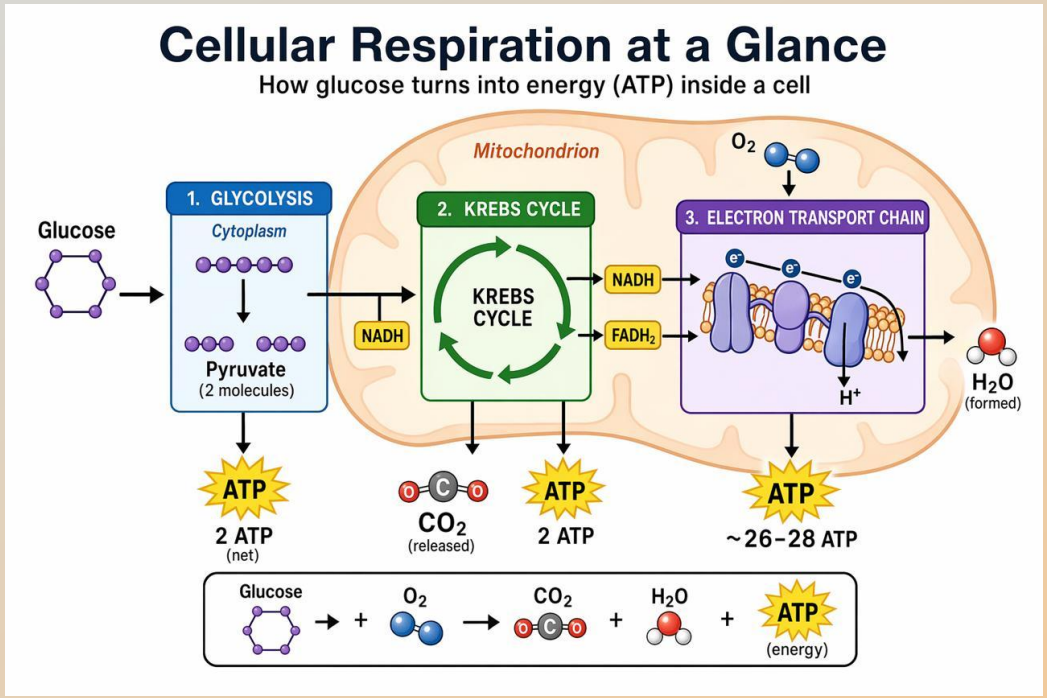
ADP + Pi → ATP

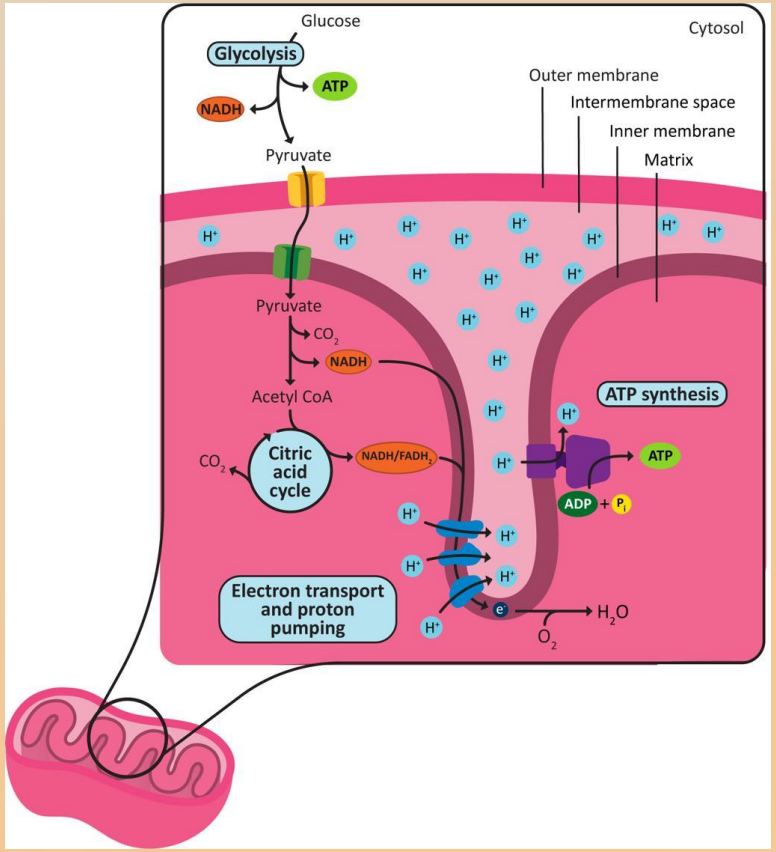
Этот процесс называется **окислительным фосфорилированием**.



То есть фундаментальный принцип одинаков:
Перенос электронов → протонный градиент → АТР-синтаза → АТР
Различается **источник энергии**, который запускает систему.

Хлоропласт	Митохондрия
Тилакоидная мембрана	Внутренняя мембрана
H^+ накапливаются в люмене	H^+ накапливаются в межмембранном пространстве
H^+ → строма	H^+ → матрикс
АТР-синтаза	АТР-синтаза
Фотофосфорилирование	Окислительное фосфорилирование
Первичный источник энергии — свет	Источник энергии — окисление субстратов


Cellular Respiration at a Glance
How glucose turns into energy (ATP) inside a cell
Glucose
1. GLYCOLYSIS
Cytoplasm
Pyruvate
(2 molecules)
Mitochondrion
2. KREBS CYCLE
KREBS CYCLE
NADH
3. ELECTRON TRANSPORT CHAIN
O_2
H_2O
(formed)
H^+
ATP
2 ATP
(net)
CO_2
(released)
ATP
2 ATP
ATP
~26–28 ATP
Glucose + O_2 → CO_2 + H_2O + ATP
(energy)


Glucose
Cytosol
Glycolysis
ATP
NADH
Pyruvate
Outer membrane
Intermembrane space
Inner membrane
Matrix
Pyruvate
CO_2
NADH
Acetyl CoA
ATP synthesis
Citric acid cycle
CO_2
NADH/$FADH_2$
ATP
ADP + P_i
Electron transport and proton pumping
H_2O
O_2

Общая схема дыхания

Глюкоза

↓ гликолиз

2 пирувата

↓ окислительное декарбоксилирование

2 ацетил-CoA

↓ цикл Кребса

$NADH + FADH_2 + CO_2$

↓

дыхательная электрон-транспортная цепь

I/II → Q → III → cyt c → IV → O_2

↓

H^+-градиент

↓

ATP-синтаза

7. Особенности дыхания растений: альтернативный путь. Два пути переноса электронов в митохондриях растений

В митохондриях растений наряду с классическим **цитохромным путём** функционирует ***альтернативный путь переноса электронов.***

Цитохромный путь

NADH → комплекс I → Q → комплекс III → cyt c → комплекс IV → O_2 → H_2O

При работе комплексов I, III и IV формируется протонный градиент, который используется АТР-синтазой:

H^+-градиент → АТР-синтаза → АТР

Это энергетически эффективный путь.

Альтернативный путь

В альтернативном пути электроны от восстановленного пула убихинона передаются непосредственно на **альтернативную оксидазу — AOX (Alternative Oxidase)**:

NADH → комплекс I → Q/QH_2 → AOX → O_2 → H_2O

Таким образом, электроны **обходят комплексы III и IV.**

Ключевая особенность:

AOX восстанавливает O_2 до H_2O, но сама не перекачивает протоны через внутреннюю митохондриальную мембрану.

Поэтому альтернативный путь сопряжён с **меньшим образованием АТР**.

Альтернативная оксидаза — AOX

Альтернативная оксидаза (AOX) — терминальная оксидаза внутренней мембраны митохондрий растений, способная принимать электроны от восстановленного убихинона (**убихинола, QH_2**) и передавать их непосредственно кислороду.

Упрощённо:

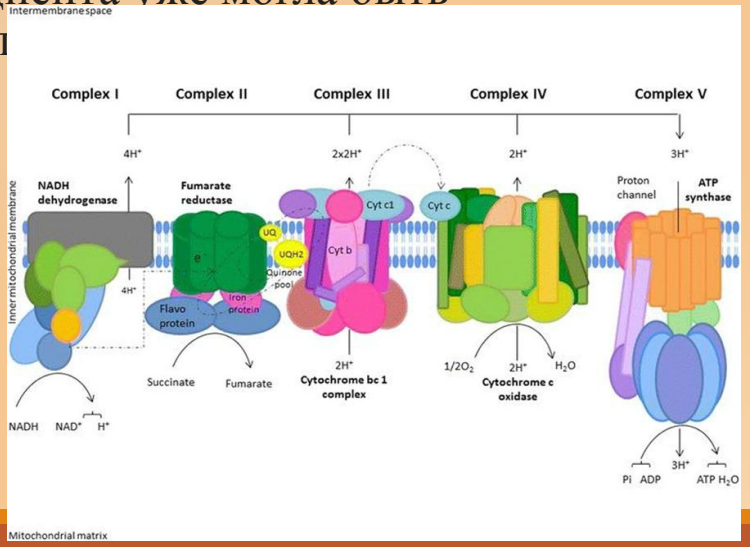
$$QH_2 \rightarrow AOX \rightarrow O_2 \rightarrow H_2O$$

Отличия AOX от цитохромного пути

AOX непосредственно не создаёт протонный градиент.

Поэтому перенос электронов через AOX обеспечивает меньший выход ATP по сравнению с полным цитохромным путём.

Если электроны поступили через комплекс I, часть протонного градиента уже могла быть сформирована на комп



Чем AOX отличается от цитохромного пути?

Цитохромный путь	Альтернативный путь AOX
Q → III → cyt c → IV	QH_2 → **AOX**
III и IV участвуют в формировании H^+-градиента	III и IV обходятся
Сильное сопряжение с синтезом ATP	Слабее сопряжён с синтезом ATP
Высокий энергетический выход	Более низкий выход ATP
Энергия сохраняется преимущественно в ATP	Большая доля энергии рассеивается как тепло

Зачем растению энергетически менее эффективный путь

На первый взгляд кажется нелогичным: зачем использовать путь, при котором образуется меньше ATP?

Но для растения важна не только максимальная энергетическая эффективность, но и **метаболическая устойчивость**.

Когда дыхательная цепь перегружена и пул Q становится чрезмерно восстановленным:

↑ NADH → ↑ QH_2 → перегрузка основной дыхательной цепи

это повышает вероятность передачи электронов непосредственно кислороду и образования **активных форм кислорода (ROS)**.

AOX создаёт дополнительный путь для электронного потока:

избыток восстановительных эквивалентов

↓

QH_2

↙ ↘

III → IV **AOX**

↓ ↓

$O_2 \rightarrow H_2O$ **$O_2 \rightarrow H_2O$**

Это помогает поддерживать окислительно-восстановительный баланс митохондрий.

Поэтому AOX может:

1. предотвращать чрезмерное восстановление дыхательной цепи;
2. ограничивать избыточное образование ROS;
3. поддерживать окисление метаболитов, когда потребность в ATP относительно невелика;
4. способствовать устойчивости метаболизма при стрессовых условиях

AOX и стрессоустойчивость растений

Активность и экспрессия AOX могут возрастать при различных стрессах:

засуха • высокая/низкая температура • засоление • дефицит питательных элементов • окислительный стресс • воздействие патогенов

При стрессе:

Стресс

↓

нарушение клеточного метаболизма

↓

↑ NADH / ↑ восстановленность Q-пула

↓

перегрузка дыхательной цепи

↓

↑ **вероятность образования ROS**

↓

активация/индукция AOX

↓

альтернативный поток электронов

↓

поддержание редокс-гомеостаза

*Таким образом, AOX можно рассматривать как один из компонентов **метаболической пластичности растений**.*

*AOX не является просто универсальным «антиоксидантным ферментом». Она прежде всего **изменяет поток электронов**, тем самым способствуя контролю редокс-состояния и ROS.*

термогенез растений

У некоторых растений альтернативное дыхание может обеспечивать значительное **выделение тепла**.

Например, это характерно для некоторых представителей семейства

При интенсивном альтернативном дыхании:

органический субстрат + O_2

↓

АОХ-путь

↓

меньше энергии сохраняется в АТР

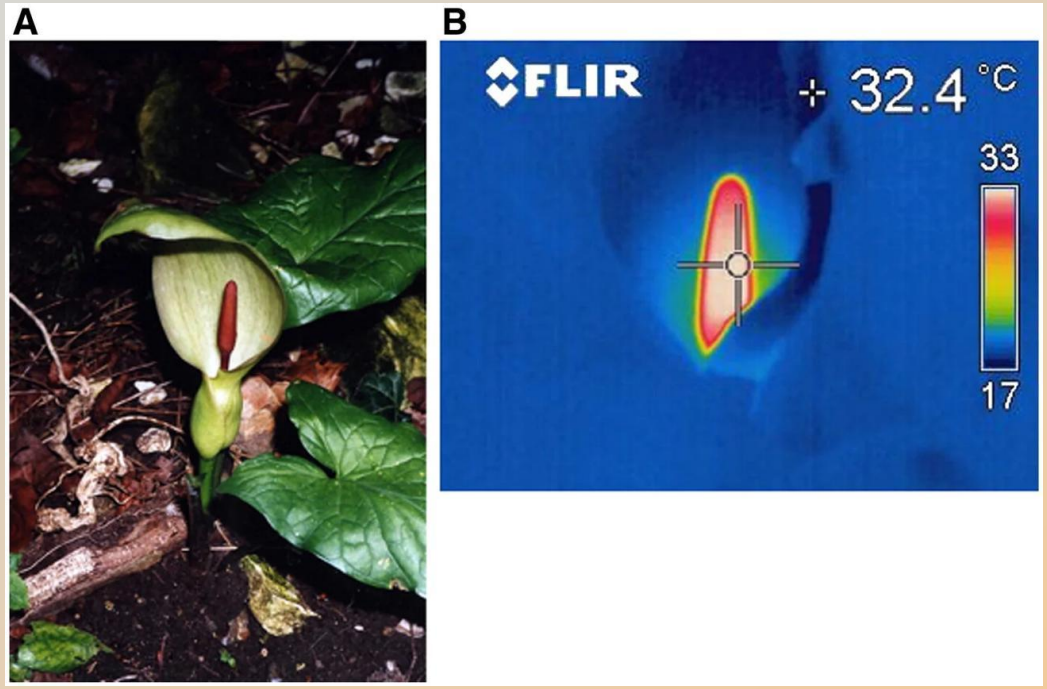
↓

больше энергии рассеивается в виде тепла

Это явление называется **термогенезом**.

У термогенных цветков повышение температуры может способствовать распространению летучих соединений и привлечению опылителей.




A
B
FLIR
32.4 °C
33
17

Заключение. схема

Митохондриальная дыхательная цепь растений

NADH → I → Q/QH_2

отсюда два пути:

1. Цитохромный путь

QH_2 → III → cyt c → IV → O_2 → H_2O

↓

сильное формирование H^+-градиента → ATP

и

2. Альтернативный путь

QH_2 → AOX → O_2 → H_2O

↓

обход комплексов III и IV → меньше H^+-транслокации → меньше ATP + больше рассеивания энергии.

Альтернативное дыхание показывает важный принцип физиологии растений:

максимальный выход ATP не всегда является главной задачей клетки.

В стрессовых или метаболически несбалансированных условиях растению может быть важнее сохранить поток электронов и редокс-гомеостаз.

СРС — «Анаэробный метаболизм растений: гипоксия, аноксия и этанольная ферментация».

Показать, что происходит, когда O_2 как конечный акцептор электронов становится недоступным.