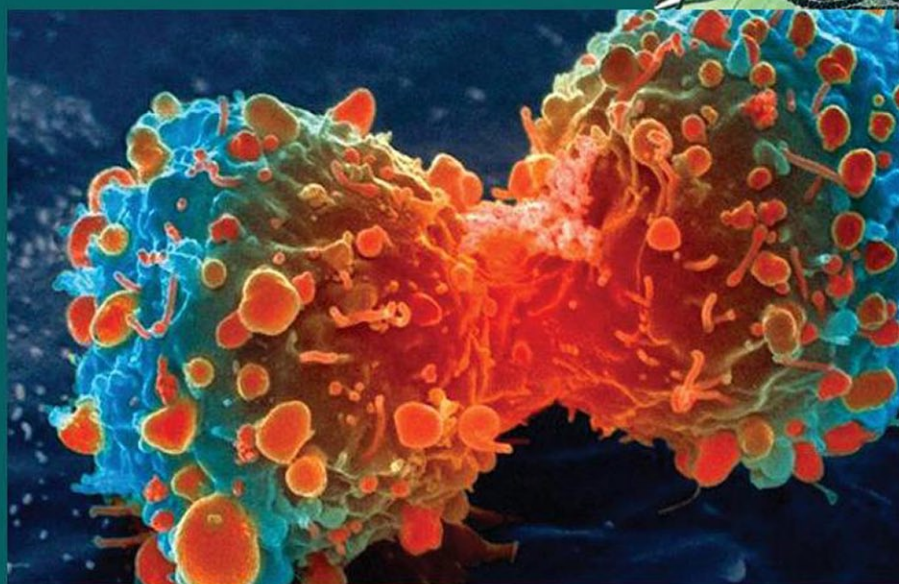


Н. Г. Куранова  
Г. А. Купатадзе



Часть 2  
МЕТАБОЛИЗМ  
ПРОКАРИОТ



# МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 57  
ББК 28.4я73  
К 92

**Рецензент**

Доцент кафедры общей генетики медицинского факультета  
Российского университета дружбы народов (РУДН),  
к.б.н. **Е. В. Тарасенко**

**Куранова, Наталия Геннадьевна.**

К92 Микробиология. Часть 2. Метаболизм прокариот : Учебное пособие / Н.Г. Куранова, Г.А Купатадзе. — М. : Прометей, 2017 — 100 с.

**ISBN 978-5-906879-11-0**

Пособие — вторая часть комплекта по теоритическому блоку курса микробиологии, предназначенное для получения базовых знаний, а так же углубленного изучения материала при самоподготовке. Пособие включает в себя обзор обмена веществ прокариот: типов жизни, брожения, дыхания, фотосинтеза, синтетических процессов. Особо обсуждаются процессы, свойственные только прокариотам — азотофиксация и метаногенез.

*Учебное пособие для студентов и бакалавров педагогических ВУЗов, обучающихся по биологическим специальностям.*

ISBN 978-5-906879-11-0

© Куранова Н. Г., Купатадзе Г. А. , 2017

© Издательство «Прометей», 2017

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ</b> . . . . .	4
1.1. Метаболизм и типы жизни . . . . .	4
1.2. Субстратное и мембранное фосфорилирование . . . . .	5
1.3. Организация электрон-транспортной цепи . . . . .	8
1.4. Начальные этапы окисления глюкозы . . . . .	14
1.5. Цикл Кребса и альтернативные циклы . . . . .	19
<b>2. ХАРАКТЕРИСТИКА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ — КАТАБОЛИЗМ ПРОКАРИОТ</b> . . . . .	21
2.1. Брожение . . . . .	21
2.2. Дыхание . . . . .	38
2.2.1. <i>Общая схема процесса дыхания</i> . . . . .	38
2.2.2. <i>Анаэробное дыхание</i> . . . . .	40
2.2.3. <i>Литотрофное дыхание — окисление                   неорганических веществ</i> . . . . .	44
2.3. Фотосинтез . . . . .	54
<b>3. ХАРАКТЕРИСТИКА КОНСТРУКТИВНЫХ (СИНТЕТИЧЕСКИХ) ПРОЦЕССОВ — АНАБОЛИЗМ ПРОКАРИОТ</b> . . . . .	69
3.1. Восстановление углекислого газа и синтез углеводов . . . . .	70
3.2. Синтез аминокислот . . . . .	76
3.3. Синтез тетрапирролов . . . . .	85
3.4. Синтез нуклеотидов . . . . .	86
3.5. Синтез липидов . . . . .	87
<b>4. ОСОБЫЕ ПРОЦЕССЫ ПРОКАРИОТ</b> . . . . .	92
4.1. Азотофиксация . . . . .	92
4.2. Метаногенез . . . . .	95
<b>РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА</b> . . . . .	98

# 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

## 1.1. Метаболизм и типы жизни

Метаболизм — совокупность всех биохимических процессов, протекающих в клетке. Клеточный метаболизм складывается из двух противоположно направленных процессов:

- катаболизма (энергетического метаболизма) — совокупности реакций, сопровождающихся выделением энергии и аккумулярованием ее в доступной для клетки форме;
- анаболизма (конструктивного метаболизма) — совокупности всех реакций биосинтеза.

Процессы катаболизма и анаболизма протекают в клетке одновременно и тесно связаны между собой. В реакциях катаболизма образуется не только энергия, но и многие промежуточные продукты, которые необходимы для синтетических процессов, в свою очередь протекание энергетических реакций не возможно без синтеза ферментов. Наиболее наглядно связь между энергетическими и синтетическими процессами прослеживается в процессе фотосинтеза, где на первом этапе (световая фаза) происходит запасание энергии, на втором этапе (темновая фаза) — синтез органических веществ за счет накопленной энергии.

Метаболизм прокариот отличается чрезвычайным разнообразием, что связано с наличием у них мощного ферментативного аппарата.

Тесная связь энергетических и синтетических процессов в клетке находит отражение в типах жизни или типах питания. Выделение типов жизни основано на трех критериях, необходимых для осуществления метаболизма:

1. источник энергии, используемый организмами для синтеза АТФ:

– солнечный свет — организмы, использующие энергию света, называются **фототрофы**;

– окислительно-восстановительные реакции — **хемотрофы**;

2. донор электронов (водорода):

– неорганические вещества — **литотрофы**;

– органические вещества — **органотрофы**;

3. источник углерода:

– неорганический углерод (углекислый газ) — **автотрофы**;

– органические вещества — **гетеротрофы**.

Перекомбинация этих критериев делает возможным наличие 8 различных типов жизни:

<b>Фотолитоавтотрофы</b>		Хемолитоавтотрофы
<b>Фотолитогетеротрофы</b>		Хемолитогетеротрофы
<b>Фотоорганотрофы</b>		Хемоорганотрофы
<b>Фотоорганогетеротрофы</b>		<b>Хемоорганогетеротрофы</b>

В мире прокариот реализуются все возможные вариации типов жизни. Эукариотические же организмы могут быть отнесены всего к двум типам жизни — фотолитоавтотрофы — растения и хемоорганогетеротрофы — животные и грибы. Для обозначения типов жизни эукариот принимают сокращенные термины — автотрофы для растений и гетеротрофы для животных и грибов.

## 1.2. Субстратное и мембранное фосфорилирование

В качестве энергетических носителей в клетке выступают высокоэнергетические соединения с фосфатной связью: аденозинтрифосфат (АТФ), урединтрифосфат (УДФ), гуанозинтрифосфат (ГТФ), пиродифосфат и т.д., а также соединения с тиоэфирной связью — ацетил-коэнзим-А (ацетил-КоА). Источником энергии может служить и энергия трансмембранного потенциала, используемая прокариотической клеткой на обеспечение ряда процессов, например: движение жгутика, транспорт веществ в клетку и т.д.

Наиболее часто используемым источником энергии выступает АТФ. Синтез АТФ в клетке происходит двумя путями:

1. **Субстратное фосфорилирование** — перенос фосфата на уровне субстрата, при этом фосфатная группа переносится

на АДФ от вещества (субстрата), более богатого энергией. Реакции субстратного фосфорилирования катализируются растворимыми ферментами, не связанными с мембранными структурами, и протекают у прокариот в цитоплазме. К основным реакциям субстратного фосфорилирования относятся:

А) 1,3-дифосфоглицериновая кислота + АДФ → 3-фосфоглицериновая кислота + АТФ;

Б) фосфоенолпируват + АДФ → пировиноградная кислота + АТФ;

В) ацетил-Ф + АДФ → ацетат + АТФ.

Рассмотрим процесс субстратного фосфорилирования на примере использования 1,3-дифосфоглицерата, вещества с макроэргической связью. Энергия выделяется и запасается в результате реакции дегидрирования 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА), катализируемой ферментом глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназой, коферментом которого выступает НАД<sup>+</sup>. Фермент имеет активные сульфгидрильные группы (SH<sup>-</sup> группы). Альдегидная группа 3-ФГА связывается с SH-группой фермента, образуется фермент-субстратный комплекс. Далее происходит перенос водорода с окисляемого субстрата на НАД<sup>+</sup>, энергия окисления запасается в макроэргической связи. Фермент переносит окисленный остаток 3-ФГА на фосфорную кислоту и восстанавливает исходную форму. Образовавшееся высокоэнергетическое соединение 1,3-дифосфоглицериновая кислота реагирует с АДФ, отдавая фосфатную группу с макроэргической связью, в результате чего синтезируется АТФ (Рис. 1).

Основными переносчиками восстановительных эквивалентов (протонов и электронов водорода) служат пиридиннуклеотиды, выступающие коферментами дегидрогеназ — никотинамидадениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ). **Никотинамидадениндинуклеотид (НАД)** — универсальный восстановитель (ОВП НАД<sup>+</sup>/НАДН равно -0,32 В), представляет собой соединение из двух нуклеотидов, соединенных через фосфатные остатки. В состав одного нуклеотида входит рибоза, у которой в положении С<sub>1</sub> присоединен аденин. В составе второго нуклеотида находится амид никотиновой кислоты, который и является переносчиком водорода. Фосфорилированная форма (НАДФ) содержит дополнительный остаток фосфорной кислоты в положении С<sub>2</sub> у близлежащего к аденину сахара. Восстановление никотинамида происходит путем при-

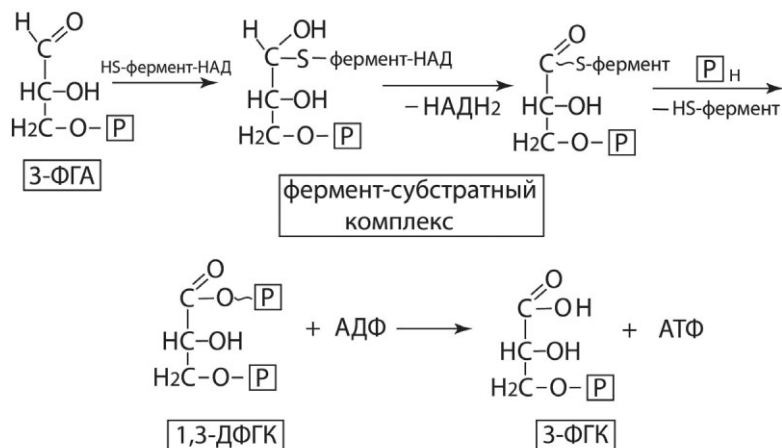


Рис. 1. Схема субстратного фосфорилирования

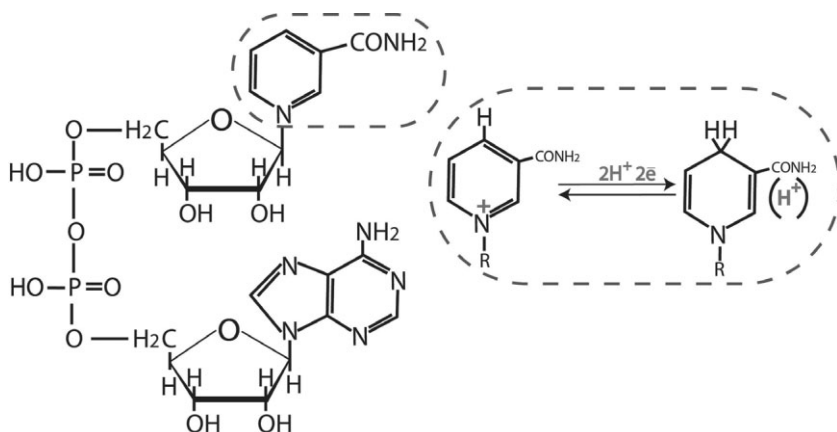


Рис. 2. НАД

соединения одного атома водорода к четвертому углеродному атому в кольце и одного электрона к положительно заряженному атому азота, то есть происходит присоединение гидрид-иона ( $\text{H}^-$ ). Так как НАДН является анионом, второй протон оказывается ассоциированным с восстановленным амидом. Правильное написание будет НАДН ( $\text{H}^-$ ), но для краткости запись часто трансформируют в  $\text{НАДН}_2$  или просто НАДН. Восстановленные пиридиннуклеотиды вновь окисляются при переносе от них гидрид-иона на соответствующие акцепторы (Рис. 2).

**2. Мембранное фосфорилирование** — перенос неорганического фосфата на АДФ осуществляется за счет фермента АТФ-синтетазы, расположенного в мембране и связанного с дыхательными или фотосинтетическими электрон-транспортными цепями (ЭТЦ), с помощью которых создается трансмембранный протонный потенциал. По ЭТЦ происходит перенос электронов, отщеплённых от первоначального субстрата, через последовательный ряд ферментов, расположенных в порядке понижения значения их окислительно-восстановительных потенциалов (ОВП), на конечный акцептор. Перенос электронов сопровождается перенесением протонов на внешнюю сторону мембраны. Трансмембранный потенциал обеспечивает работу АТФ-синтетазы.

Механизм мембранного фосфорилирования используется для синтеза АТФ в процессах дыхания и фотосинтеза (фотофосфорилирование).

### 1.3. Организация электрон-транспортной цепи

Основные компоненты ЭТЦ, участвующие в переносе протонов и электронов:

**1) Дегидратазы**, катализирующие дегидрирование субстрата. Коферментами дегидрогеназ, помимо НАД и НАДФ, выступают также флавопротеиды (ФП) — флавинадениндинуклеотид (ФАД) и флавиномононуклеотид (ФМН).

**Флавопротеины** — коферменты, в состав которых входит витамин В<sub>2</sub>, а в качестве простатической группы выступает ФМН или ФАД. ФМН — стартовый переносчик дыхательной цепи, принимая электроны и водород от НАДН/НАДФН, передает их на следующие компоненты дыхательной цепи (хиноны). ФАД выступает как сукцинатдегидрогеназа, окисляя янтарную кислоту до фумаровой кислоты в цикле Кребса.

**Флавинадениндинуклеотид (ФАД)** содержит рибозу, к которой в положении С<sub>1</sub> присоединен аденин, в положении С<sub>5</sub> присоединены два остатка фосфорной кислоты. К фосфорной кислоте присоединен пятиатомный спирт рибитол, к нему, в свою очередь, изоаллоксазин, который и подвергается восстановлению (ОВП ФАД/ФАДН<sub>2</sub>, равен  $-0,2$  В) (Рис. 3).



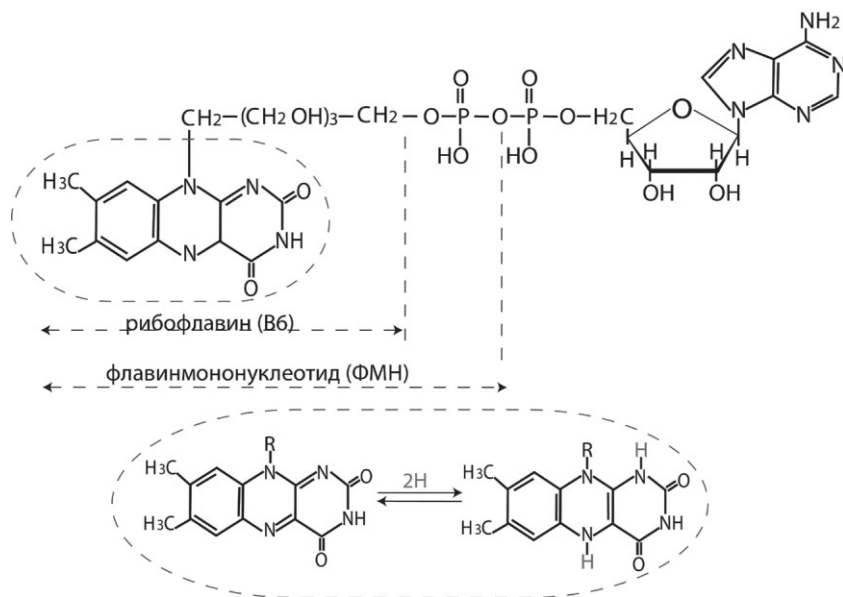


Рис. 3. ФАД

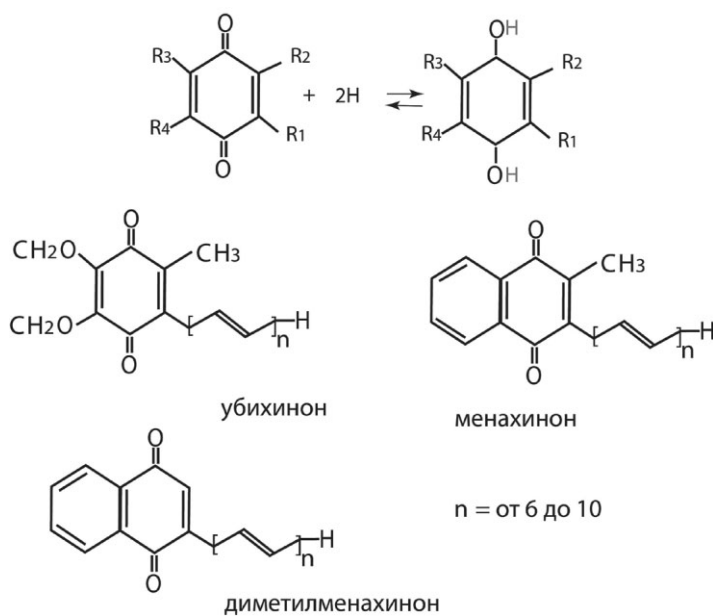


Рис. 4. Структуры хинонов

**2) Хиноны** — вещества не белковой природы, производные бензола, у которого два атома водорода замещены кислородом. Убихинон — это хинон, с боковой изопреновой цепью и окруженный метильными радикалами. У эукариот в митохондриях представлены убихиноны, у растений в пластидах — пластохиноны. Для прокариот характерно большее разнообразие производных хинона: убихинон (кофермент Q), менахинон, диметилменахинон и др. (Рис. 4). Хиноны — жирорастворимые соединения и сосредоточены в липидной фракции мембраны в большом избытке, так как они аккумулируют водород от дегидрогеназ перед переносом электронов на цитохромы. ОВП хинонов близко к нулевым значениям, так ОВП менахинона равно  $-0,7$  В, убихинона —  $+0,1$  В.

**3) Железо-серные белки** могут переносить только электроны. Они содержат комплекс из двух или четырех атомов железа, окруженных шестью атомами серы, из которых, два атома серы неорганические сульфидные, а четыре входят в состав аминокислоты цистеина (Рис. 5). Железо-серные белки — низкомолекулярные соединения, с отрицательным ОВП, значение которого находится в пределах от  $-0,6$  В до  $-0,2$  В. Разновидностью железо-серного белка является ферредоксин, рубредоксин и др. Дыхательные и фотосинтетические цепи содержат большое число железосерных центров, которые могут переносить один или два электрона, в зависимости от строения центра. Перенос электронов связан с изменением валентности железа.

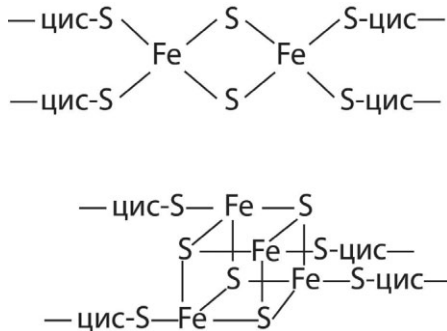


Рис. 5. Железо-серные комплексы белков

**4) Цитохромы** — белки, содержащие в качестве активного центра переноса электронов геминное кольцо (гем) с железом