

Лекція 7. ЗАКОНИ БІОЕНЕРГЕТИКИ

Ключове питання: живі клітини мають три типи конвертованих енергетичних «валют»: водорозчинну АТФ, зв'язані з мембранами потенціали $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ ↔ $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$.

Вступ

Протонні і натрієві потенціали

Перший закон біоенергетики

Другий закон біоенергетики

Третій закон біоенергетики

ВСТУП

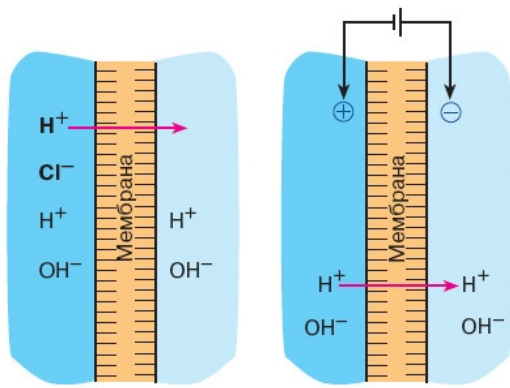
Будь яка жива клітина забезпечує свої енергетичні потреби за рахунок зовнішніх ресурсів. Як ресурси, так і потреби відрізняються великою різноманітністю. Ресурсами можуть служити світло (для зелених рослин і деяких бактерій) і численні поживні речовини, розщеплюючися в клітині до менш енергетично цінних кінцевих продуктів. Що стосується потреб, то вони складаються з різних енергоємних процесів, необхідних для здійснення окремих видів корисної роботи клітини і організму. Навіть у найпростіших живих істот, якими є бактерії, таких процесів налічується кілька десятків. Тому не дивно, що жива клітина має особливу "енергетичну валюту", що грає роль посередника між процесами запасання енергії та її витрати. Довгий час вважалось, що єдиним типом такої "валюти" служать так звані високоенергетичні хімічні з'єднання, а серед них насамперед аденозінтрифосфат (АТФ). Однак останні роботи біоенергетиків спростували цю догму. Виявилось, що клітина має не один, а три типів "енергетичної валюти". Поряд з АТФ таку роль виконують протонний і натрієвий потенціали на біологічних мембранах.

Біологічні мембрани

Показано, що плазмалемма, внутрішня мембрана мітохондрій, мембрани тилакоїдів, вакуолей секреторних гранул, лізосом і ендосом служать не тільки бар'єрами, що відділяють клітину від зовнішнього середовища або одні внутрішньоклітинні відсіки від інших, але також є найважливішими перетворювачами енергії, що грають ключову роль в запасанні енергії світла і дихання і виробництві певних типів корисної роботи. У всіх цих випадках посередником між енергетичними ресурсами і роботою служить не АТФ, а протонний або натрієвий потенціал.

Протонні і натрієві потенціали

Уявімо собі два водних об'єми, розділених мембраною. Додамо в один з них, припустимо лівий, кислоту (рис. I, а). Ця проста операція призведе до появи різниці концентрацій іонів H^+ між двома обсягами. Оскільки іонів H^+ зліва виявилось більше, ніж зправа, вони кинуться в правий відсік, якщо дозволити



їм перетнути мембрану. Протонний струм того ж напрямку також з'явиться, якщо замість закислення лівого обсягу опустити в обидва обсягу електроди і підключити їх до батарейці, заряджающей лівий обсяг позитивно щодо правого обсягу (рис. 1, б). У цьому випадку іони H^+ підуть зліва направо під дією електричного поля.

Рис. 1 – Дві форми протонного потенціалу: градієнт кислотності і електричного поля. Ймовірний напрямок протонного струму показано стрілкою.

Потенційна енергія іонів H^+ , що знаходяться у більш кислому або позитивно зарядженому відсіку, називається протонним потенціалом. Різниця протонних потенціалів між відсіками позначається як $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$. Величина $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ складається з різниці електричних потенціалів ($\Delta\Psi$) і різниці хімічних потенціалів іонів H^+ , тобто кислотності (ΔpH). Натрієвий потенціал ($\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$) складається з $\Delta\Psi$ і різниці концентрацій іонів натрію (ΔpNa^+). Чисельне вираження $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ і $\Delta\mu_{Na^+}$ (у вольтах) можна отримати відповідно з рівнянь $\Delta\bar{\mu}_{H^+} = \Delta\Psi - 0,06\Delta pH$ и $\Delta\mu_{Na^+} = \Delta\Psi - 0,06 \Delta pNa^+$.

ПЕРШИЙ ЗАКОН БІОЕНЕРГЕТИКИ

Жива клітина уникає прямого використання енергії зовнішніх ресурсів для здійснення корисної роботи. Вона спочатку перетворює їх в одну з трьох конвертованих форм енергії ("енергетичних валют"), а саме: в АТФ, $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ або $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, які потім витрачаються для здійснення різних енергоємних процесів.

Іншими слонами, клітина віддає перевагу "грошовому" обертанню, а не бартеру. Найпростішим прикладом запасання енергії у конвертованій формі може бути гліколіз, або розщеплення вуглеводів до молочної кислоти:



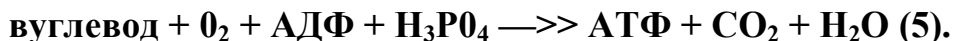
Якщо потім АТФ використовується, наприклад, для здійснення механічної роботи (у тварин для м'язового скорочення), то ланцюг подій завершується розщепленням АТФ до АДФ і $H_3P_0_4$ і скорочувальним білком – АТФазою. (актоміозином):



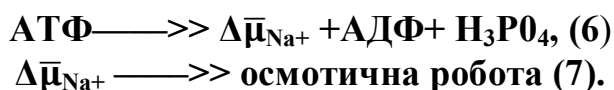
Якщо джерелом енергії для м'язової роботи служить не гліколіз, а дихання, тобто окислення киснем поживних речовин, наприклад вуглеводів, то посередником також виявиться АТФ, але шлях до нього буде більш складним. Спочатку за рахунок дихання буде утворений $\Delta\mu_{H^+}$, (3), а потім $\Delta\mu_{H^+}$ витратиться для синтезу АТФ з АДФ і $H_3P_0_4$ (4):

- вуглевод + O_2 $\longrightarrow \Delta\bar{\mu}_{H^+} + H_2O + CO_2$ (3),
- $\Delta\bar{\mu}_{H^+} + АДФ + H_3PO_4 \longrightarrow АТФ$ (4).

У цілому весь процес, званий дихальним фосфорилуванням, описується рівнянням (5) (стехіометричні коефіцієнти не проставлено):



У деяких випадках у бактерій дихання або анаеробне (безкісневє) розщеплення поживних речовин дає не $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$, а $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$. Відповідно робота в цих випадках може підтримуватися за рахунок витрати $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$. Велику роль відіграє $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ у тваринній клітині. Тут $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ утворюється на плазмалемі за рахунок енергії АТФ і витрачається для акумуляції в протоплазмі різних речовин, що надходять у клітину ззовні. Оскільки перенесення цих речовин відбувається в область більшої концентрації, а отже, більшого осмотичного тиску, $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ пов'язаний з виконанням осмотичної роботи. Ця робота описується рівняннями (6) и (7):



Загальна схема можливих шляхів перетворення енергії в живих клітинах показана на рис. 2.

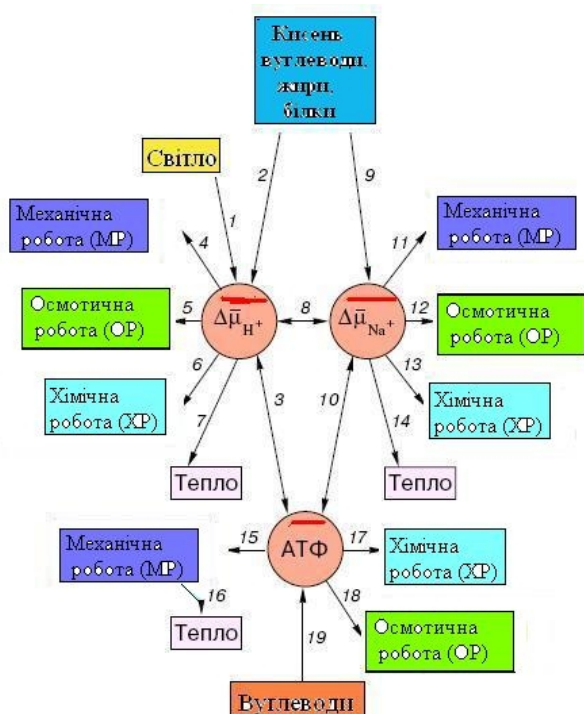


Рис. 2 – Різноманітність шляхів перетворення енергії в живих клітинах. Червоним кольором виділені три конвертовані форми енергії: АТФ, $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ протонний потенціал і $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ натрієвий потенціал.

Енергія світла при фотосинтезі (1) або енергія дихання при окисленні поживних речовин киснем (2) спочатку перетворюється в $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$, щоб потім використовуватися для синтезу АТФ (3) і деяких інших типів хімічної роботи (6), механічної роботи, такий, як

обертання джгутиків бактерій (4), осмотичної роботи по концентруванню в клітині речовин, що надходять ззовні (5), або утворення тепла в цілях терморегуляції (7). Крім того, $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ може перетворюватися в $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, за допомогою $Na^+ H^+$ -антіпортера – білка, який обмінює іони Na^+ на H^+ (8).

Інший шлях утилізації енергії дихання – генерація $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ (9). У свою чергу, $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ може перетворюватися в АТФ (10) або вчиняти іншу хімічну роботу (1), а також підтримувати обертання бактеріальних джгутиків (17), осмотичну роботу (12) або утворення тепла (14). АТФ підтримує механічну роботу тварин і рослин, наприклад м'язове скорочення (15), яке, в свою чергу, використовується для теплопродукції в умовах різкого охолодження організму (16). Найважливіший шлях утилізації АТФ - хімічна робота клітини з синтезу біополімерів та інших біологічно важливих сполук (17). АТФ використовується також для осмотической роботи або безпосередньо (18), або через утворення $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$ (3) або $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ (10). Існує шлях синтезу АТФ, минаючи $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$ і $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$. Це гліколітичне розщеплення вуглеводів (19).

ДРУГИЙ ЗАКОН БІОЕНЕРГЕТИКИ

Будь жива клітина завжди розташовує як мінімум двома "енергетичними валютами": водорозчинній (АТФ) і пов'язаній з мембраною - $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ + або $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$. Продовжуючи аналогію з фінансами, можна сказати, що клітина тримає частину капіталу в готівці, а частину – в чеках, причому часто в двох різних банках. Щоб переконатися в справедливості цього закону, доведеться побіжно познайомитися з енергетикою клітин, що належать до різних царств живої природи. Основні типи енергетики клітини показані на рис. 3 та 4.

У морських бактерій (рис. 3) є щонайменше АТФ і $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$, але дуже часто також і $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$. У прісноводних бактерій (на рисунку не показано) "валютою" служать АТФ і $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$. Що стосується $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$, то вона, як правило, відсутня через низьку концентрації Na^+ в середовищі існування.

Клітини рослин (рис. 4) розташовують АТФ і $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$, що стосується $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$, то вона може вдруге (за рахунок $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$) утворюватися на плазмалемме, але зазвичай грає підлеглу роль фактора, стаб - лізуючого рівень $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$, на цій мембрані. У клітині тварин (рис. 5) є усі три "валюти". При цьому для плазмалеми характерна натрієва енергетика, а для внутрішньоклітинних мембран – протона. Живі системи, що мають тільки одну конвертовану форму енергії, не виявлені.

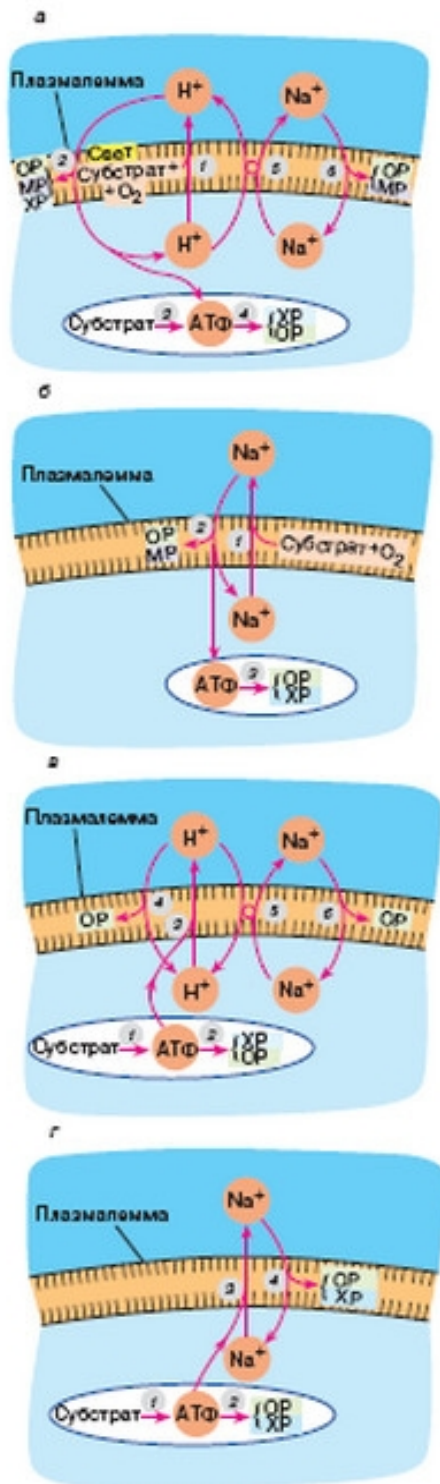


Рис. 3. Енергетика бактерій: а - морські аеробні бактерії, що використовують $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ в якості первинної "енергетичної валюти". Іони H^+ відкачуються з клітини за рахунок енергії світла або окислення киснем субстратів дихання, наприклад, вуглеводів, жирів або білків (1), і обертаються назад спряжено з синтезом АТФ або вчиненням інших видів хімічної, механічної або осмотической роботи (2). АТФ може утворюватися також гліколізом (3) і використовуватися для підтримки осмотической або хімічної роботи по біосинтезу необхідних клітині речовин (4); $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ - може також перетворюватися на $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, шляхом обміну зовнішніх іонів H^+ на внутрішні іони Na^+ (5). У свою чергу, $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, підтримує осмотичну або механічну роботу. У прісноводних аеробних бактерій відсутні процеси, пов'язані з Na^+ , тобто (5) і (6); б - морські аеробні бактерії, що використовують ДД - в якості первинної "енергетичної валюти". Ці бактерії здатні до існування в умовах, коли підтримка ДДН - неможлива. Na^+ відкачується з клітини за рахунок дихання (1) і повертається всередину спряжено з утворенням АТФ або вчиненням осмотической або механічної роботи (2). АТФ використовується при хімічної або осмотической роботі (3); в - морські анаеробні бактерії, первинно використовують $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$. Живуть за

рахунок утворення АТФ при розщепленні субстратів гліколізу (1). АТФ витрачається або безпосередньо на здійснення хімічної та осмотической роботи (2), або на утворення $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ (3). Останній також підтримує осмотичну роботу (4) або дає АТФ (5), використовувану для тієї ж мети (6). У прісноводних бактерій процеси (5) і (6) відсутні; г - морські анаеробні бактерії первинно використовують $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$. Ситуація відрізняється від рис. 3, в тим, що АТФ відразу перетворюється на $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, минаючи стадію утворення $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$.

ТРЕТИЙ ЗАКОН БИОЕНЕРГЕТИКИ

"Енергетичні валюти" клітини можуть перетворюватися одна в іншу. Тому отримання хоча б однієї з них за рахунок зовнішніх ресурсів достатньо для підтримки життєдіяльності. Інакше кажучи, не настільки важливо, в якій "валюті" надійде дохід, якщо "валюта" ця конвертована. Взаємоперетворення АТФ, $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ і $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$ здійснюється спеціальними ферментами. Взаємоперехід АТФ $\leftrightarrow \Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$ каталізується H^+ -АТФ-синтази, перетворення АТФ $\leftrightarrow \Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$ забезпечується Na^+ -АТФ-синтазою, а рівновага $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+} \leftrightarrow \Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$ здійснюється H^+/Na^+ -антіпортером.

Найбільш яскравою ілюстрацією дії третього закону служать приклади тих рідкісних форм життя, які використовують

одну-єдину реакцію, що утворює енергію для підтримки усього розмаїття енергоємних процесів. Такого роду приклади описані, як правило, стосовно до бактерій, які обрали для свого існування певні природні ніші. Так, анаеробные бактерии могут за счет гликолиза производить АТФ, который затем используется в процессах энергообеспечения либо Залізобактерій здатні окисляти киснем іон Fe^{2+} в іон Fe^{3+} , утворюючи $\Delta\bar{\mu}_{\text{H}^+}$. Ця єдина реакція дихання живить всі споживають енергію процеси, в тому числі синтез АТФ з АДФ і H_3PO_4 . Описано бактерії, що використовують тільки світло в якості енергетичних ресурсів. Але, мабуть, найбільш дивовижна енергетика бактерії *Propionigenium modestum*, виявленої в мулі морської протоки неподалік від Венеції. У цієї бактерії немає ні фотосинтезу, ні дихання ні гліколізу. Вся необхідна енергія черпається з єдиної реакції декарбоксилювання янтарної кислоти в пропіонову. Цей процес пов'язаний з генерацією $\Delta\bar{\mu}_{\text{Na}^+}$, яка утилізується для вчинення осмотической роботи або перетворюється в АТФ за допомогою Na^+ -АТФ-синтази. *Propionigenium modestum* живе в анаеробних умовах разом з іншими бактеріями, що утворюють бурштинову кислоту в якості кінцевого продукту бродіння. У той же час набагато частіше зустрічаються випадки, коли жива клітина має кілька джерел енергії. Так, тварини і деякі види бактерій можуть використовувати для енергозабезпечення як дихання, так і гліколіз. У клітинах рослин і фотосинтезуючих бактерій до цих двох процесів додається ще й фотосинтез. Однак, як правило, навіть і в цих більш складних випадках якийсь один процес домінує в кожен конкретний момент часу, щоб змінитися іншим при зміні умов.

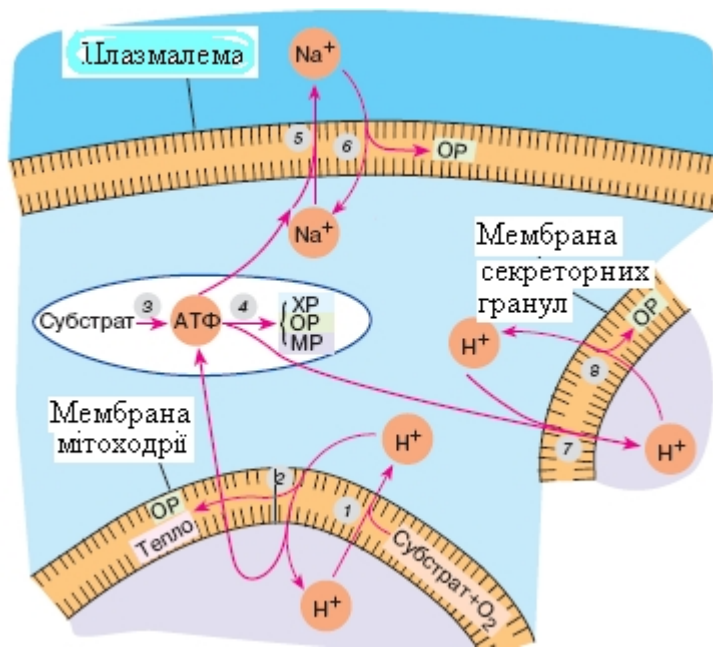


Рис. 4 – Енергетика тваринної клітини. Іони H^+ відкачуються з мітохондрій за рахунок дихання (1) і повертаються назад спряжено з синтезом АТФ або вчиненням мітохондріями осмотической роботи (2). АТФ може також виходити при гліколізі (3) і використовуватися для виробництва роботи (4), а також створення $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ на плазмалемме (5). Потім $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ витрачається для концентрування речовин в

клітині, тобто для осмотической роботи (6). Крім того, АТФ підтримує генерацію $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ на мембранах секреторних гранул (7), лізосом і ендосом також здатних здійснювати певні види осмотической роботи (8).

Таким чином, аналіз усього розмаїття форм життя дозволяє сформулювати основні закони енергозабезпечення живої клітини, які мають загальне значення. Згідно з цими законами, клітина спочатку перетворює енергетичні ресурси в яку-небудь "конвертовану валюту", а потім вже використовує її для оплати енергоємних процесів. "Валют" таких відомо три: АТФ $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$ і $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$, причому кожна клітина завжди має АТФ і $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, або АТФ і $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$. У найбільш еволюційно просунутих тваринній клітині мають всі три види "енергетической валюти". Існують особливі механізми взаємоперетворення АТФ, $\Delta\bar{\mu}_{Na^+}$, $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$. Щоб вижити, клітині достатньо мати хоча б одну реакцію, що виробляє будь-який з видів "валюти" за рахунок зовнішніх енергетичних ресурсів.