

# Брожения. Типы жизни, основанные на субстратном фосфорилировании

## *А. Общая характеристика процессов брожения*

**Брожение** – это процесс *неполного окисления с переносом электронов и протонов на эндогенный конечный акцептор и субстратным синтезом АТФ*

# Сбраживаемые субстраты и образующиеся продукты

- *Круг сбраживаемых субстратов очень широк: углеводы, спирты, органические кислоты, аминокислоты, пурины, пиримидины, реже углеводороды.*
- *Продукты брожения: молочная, уксусная, масляная, пропионовая, муравьиновая и другие кислоты; этиловый, пропиловый, изопропиловый, бутиловый и другие спирты; ацетон,  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2$ .*

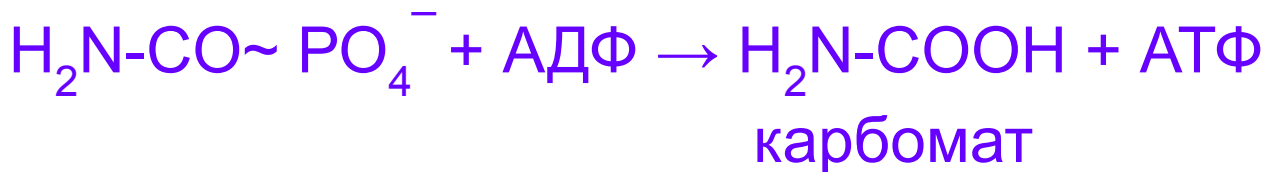
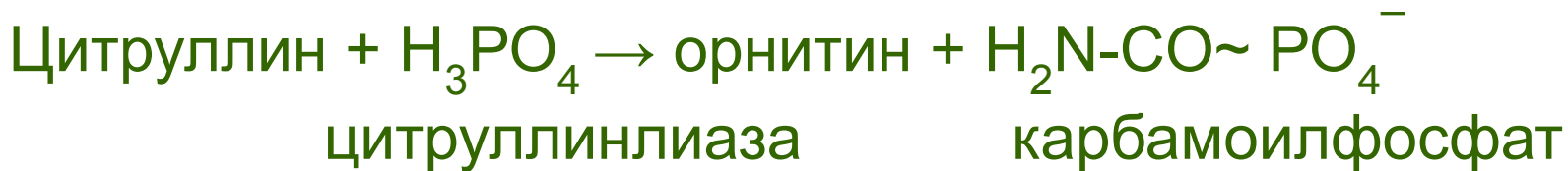
# Энергетическая характеристика брожения

- Неполное окисление – энергетический выход невелик;
- Часть энергии аккумулируется в виде АТФ, который синтезируется в ходе окисления (субстратное фосфорилирование); Реакции, ведущие к синтезу АТФ делят на два типа:
  1. Окислительно-восстановительные реакции (гликолиз)
  2. Расщепление субстратов или промежуточных продуктов. Например:

# Энергетическая характеристика брожения



Ацетилфосфат



Особенностью прокариотов является использование тиоэфиров для синтеза АТФ через стадию образования ацетил- или ацилфосфатов.

## Главные реакции синтеза субстратного АТФ

### Ацетилфосфаткиназа

- 1.  $\text{CH}_3\text{-CO}\sim\text{PO}_4^- + \text{АДФ} \rightarrow \text{CH}_3\text{COOH} + \text{АТФ}$   
Ацетилфосфат                      уксусная кислота

### 1,3-дифосфоглицераткиназа

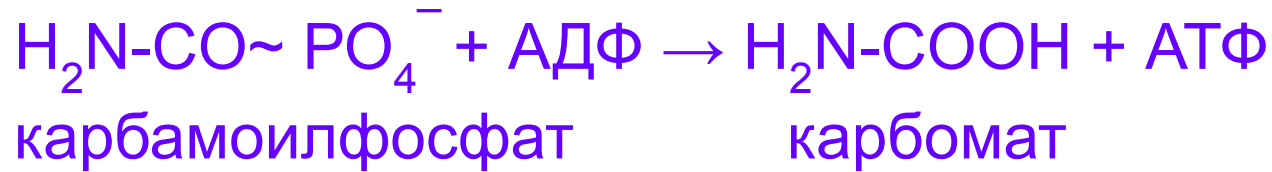
- 2. 1,3-дифосфоглицерат + АДФ  $\rightarrow$  3-фосфоглицерат + АТФ

### пируваткиназа

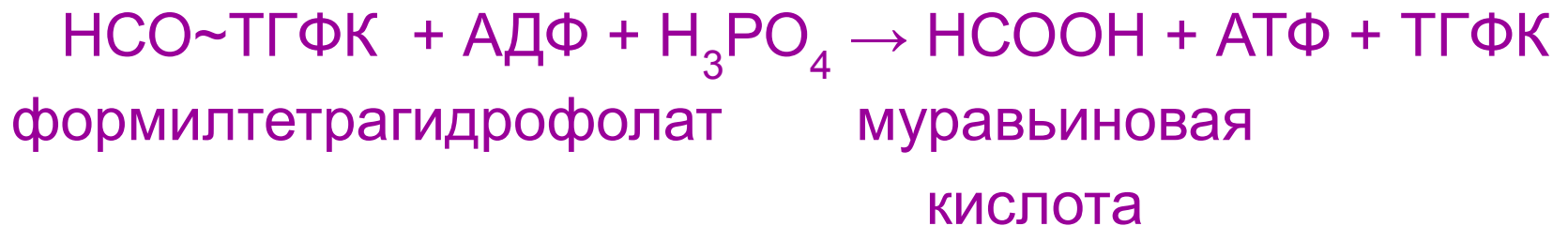
- 3. Фосфоенолпируват + АДФ  $\rightarrow$  пируват + АТФ

Другие реакции, встречающиеся в специфических видах брожения

- Например, сбразивание пиримидинов и аргинина  
р. *Streptococcus*:



- Один из видов р. *Clostridium*:



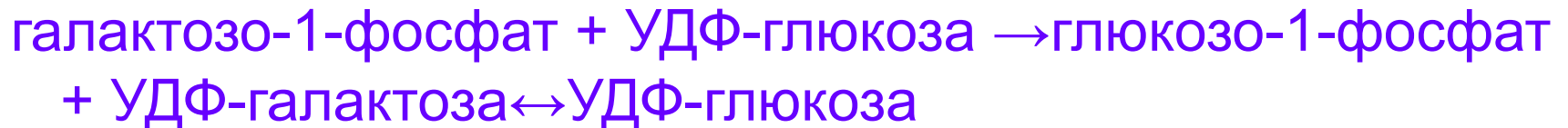
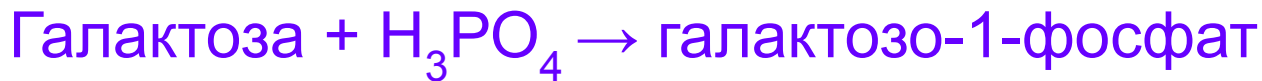
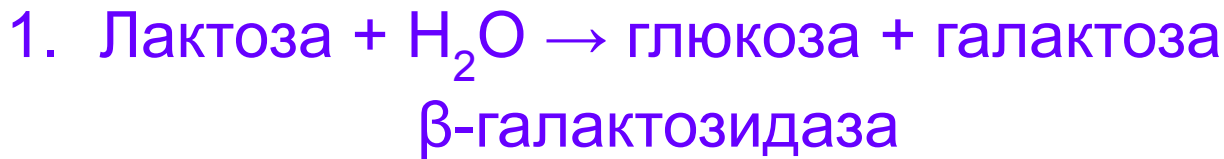
Все процессы субстратного фосфорилирования  
локализованы в цитоплазме.

## Особенности акцептирования электронов

- Природа акцептирования электронов определяет: степень окисления субстрата; количество выделяемой энергии; характер образующихся продуктов.
- Акцепторы *обязательно* эндогенного происхождения: пировиноградная кислота; уксусный альдегид; бутиловый альдегид и другие.
- Низкий энергетический выход – большое количество окисляемого субстрата, большое количество образующихся продуктов.
- Накопление продуктов брожения в среде – снижение скорости роста и гибель.

## Гомоферментативное молочнокислое брожение

- Основной путь окисления – гликолиз (путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса).
- Основной окисляемый субстрат – глюкоза. Дисахариды: лактоза, мальтоза и другие гидролизуются. Моносахара превращаются в глюкозу.





## Гомоферментативное молочнокислое брожение

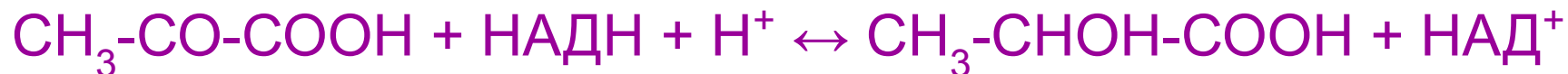
2. Мальтоза. Имеют фермент, расщепляющий мальтозу с одновременным фосфорилированием без затраты АТФ: мальтофосфорилаза



3. Полисахариды расщепляются также без дополнительных затрат энергии с последовательным отщеплением глюкозо-1-фосфата.

Синтез АТФ идет в 1,3-дифосфоглицератфосфаткиназной и пируваткиназной реакциях.

Акцептор электронов: пировиноградная кислота:



Лактатдегидрогеназа бактерий, осуществляющих МКБ, обладает высоким сродством к пирувату.

## Бактерии, осуществляющие гомоферментативное МКБ

- Стрептококки из родов: *Streptococcus*, *Pediococcus*
  - Лактобактерии из родов: *Lactobacillus*, *Lactobacterium*
- Лактатдегидрогеназа у разных видов содержится в виде оптических изомеров, поэтому продуцируется D- или L-молочная кислота.

Бактерии аэротолерантные анаэробы, в клетках присутствует большое количество флавинзависимых оксигеназ, продуцирующих  $H_2O_2$ . Каталазы нет, перекись накапливается в клетках и генерирует супероксид, который нейтрализуется  $Mn^{2+}$  (30 mM). Также для защиты от кислорода используются метаболиты: насыщенные жирные кислоты; липиды; аминокислоты; нуклеотиды.

## Бактерии, осуществляющие гомоферментативное МКБ

- Конструктивный метаболизм: слабое развитие биосинтетических путей. Растут на богатой органикой средах - сапротрофы: молоке, молочных продуктах, животных и растительных остатках, в ЖКТ и слизистых оболочках животных.
- Используются для получения различных молочнокислых продуктов, солений, квашений и силоса.
- Скисание сливок для получения сливочного масла: *Str. Lactic*. Образуют ацетоин и диацетил. Субстрат – лимонная кислота.

*цитратлиаза*

Цитрат → уксусная + щавелевоуксусная кислота

## Бактерии, осуществляющие гомоферментативное МКБ

оксалоацетатдекарбоксилаза

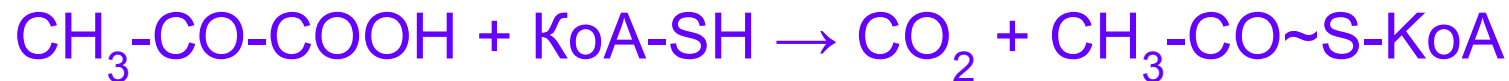


Оксалоацетат

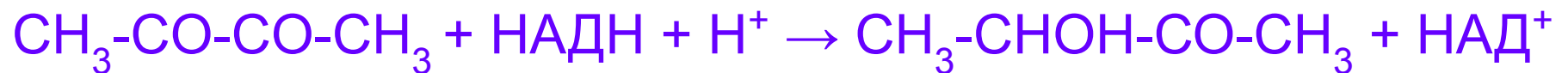
пируват

Метаболизм ПВК идет двумя путями:

1. Восстановление до молочной кислоты
2. Декарбоксилирование с участием КоА в ацетил-КоА



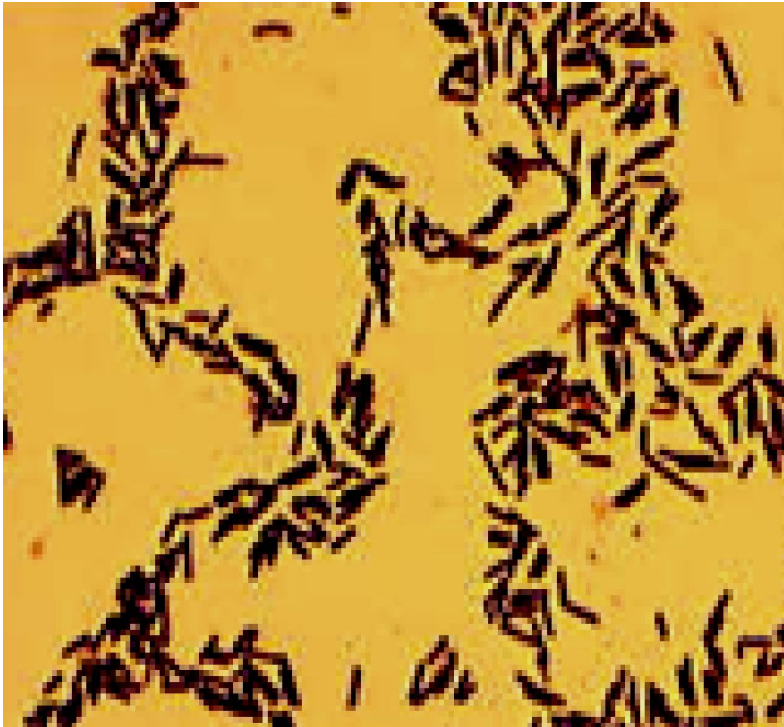
диацетил



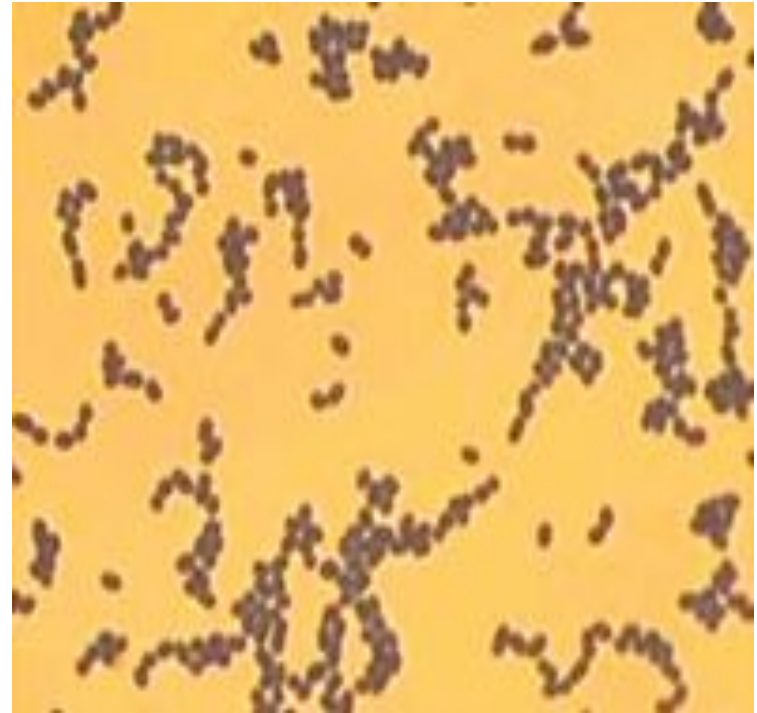
ацетоин

Биохимический смысл – дополнительные пути регенерации НАД<sup>+</sup> без закисления среды.

## Бактерии, осуществляющие гомоферментативное МКБ



Лактобактерии



Стрептококки

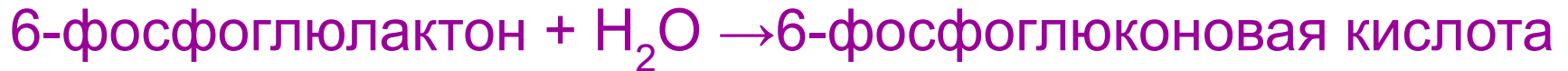
## Гетероферментативное молочнокислое брожение

- Начальный этап: реакции ПФ пути окисления глюкозы:

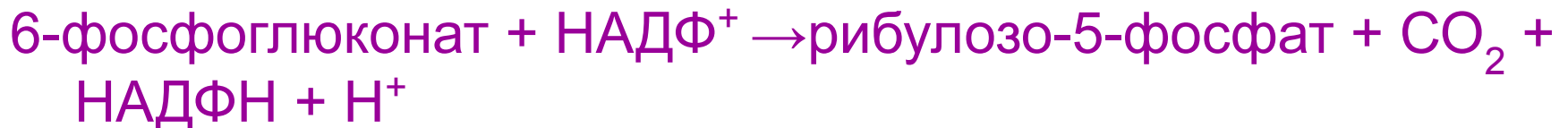
Г-6-Ф-дегидрогеназа



лактоназа



6-фосфоглюконатДГ



# Гетероферментативное молочнокислое брожение

## эпимераза

- Рибулозо-5-фосфат  $\leftrightarrow$  ксилулозо-5-фосфат

Преимущества: Восстановление НАДФ<sup>+</sup>; образование пентоз для синтеза нуклеотидов.

Использование пути с энергетической целью: **появление фермента – фосфопентокетолазы:**



Пути превращения ацетил-фосфата:



↓  
гликолиз

↓  
Молочная кислота

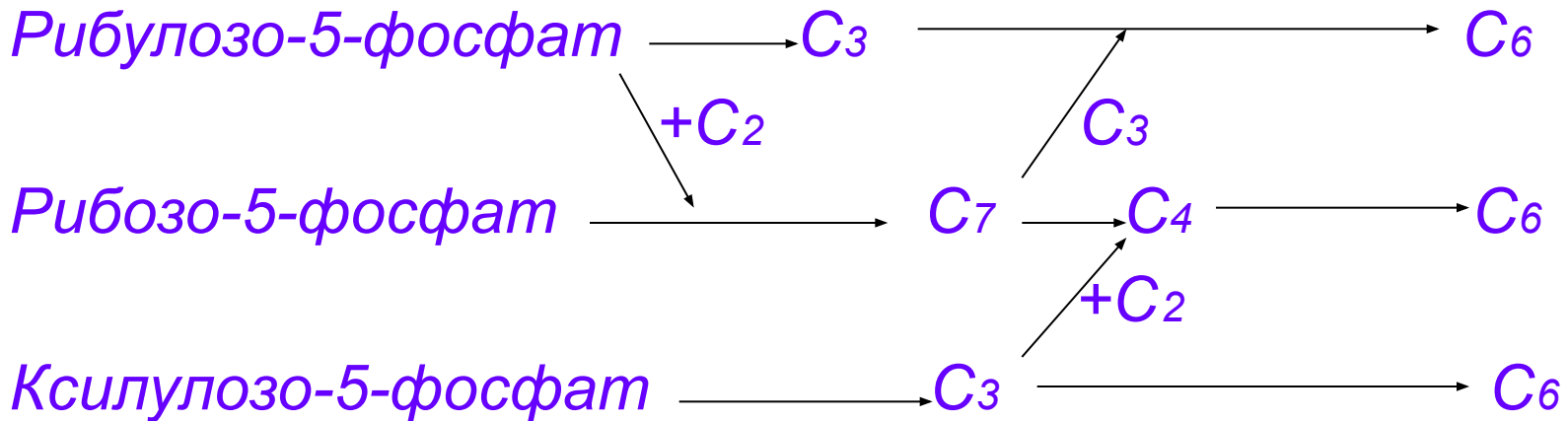
## Гетероферментативное молочнокислое брожение

- Конечные продукты брожения: этиловый спирт, молочная кислота, углекислый газ, уксусная кислота.
- Если брожение идет с образованием уксусной кислоты: 1 молекула глюкозы – 2 АТФ (3-1);
- Если до этанола: 1 молекула глюкозы – 1 АТФ (2-1).
- Бактерии, осуществляющие гетероферментативное МКБ: род *Lactobacterium*. Подразделяют на 2 подрода: *Betabacterium*; *Streptobacterium*.
- Подрод *Betabacterium* – облигатные, не имеют ферментов – альдолазы и триозофосфат-изомеразы.
- Подрод *Streptobacterium* – факультативные, формируют цепочки.



## Пентозофосфатный цикл

- Окислительный ПФП в дальнейшем замыкается в цикл и служит у многих бактерий для синтеза сахаров. Система включает два основных фермента: *транскетолазу* и *трансальдолазу* и производит гексозы:



## Трансальдозазные и транскетозазные реакции

ТА

- Ксилулозо-5-фосфат + рибозо-5-фосфат  $\rightarrow$  3-ФГА + седогептулозо-7-фосфат

ТК

- 3-ФГА + седогептулозо-7-фосфат  $\rightarrow$  эритрозо-4-фосфат + фруктозо-6-фосфат

ТА

- Эритрозо-4-фосфат + ксилулозо-5-фосфат  $\rightarrow$  3-ФГА + фруктозо-6-фосфат

## Путь Энтнера-Дудорова

- Модификация ПФП расщепления глюкозы:  
дегидратаза
- 6-фосфоглюконовая кислота  $\rightarrow$  2-кетоглюконо-3-дезоксиглюконовая кислота +  $H_2O$   
лиаза

2-кетоглюконо-3-дезоксиглюконовая к-та  $\rightarrow$  ПВК + 3-ФГА

3-ФГА  $\rightarrow$  гликолиз

ПВК  $\rightarrow$  ацетил-КоА

Результат пути: 1 молекула АТФ (2-1); НАДН и НАДФН

Бактерии: широкий круг, грам(-), факультативные  
аэробы: р. *Azotobacter*, *Pseudomonas*, *Alcaligenes*,  
*Rhizobium*, *Spirillum*, *Xantomonas*, *Thiobacillus*

## Путь Энтнера-Дудорова

- У анаэробов встречается редко. *Zytoomonas mobilis*. Происходит от ЦХ-содержащих аэробов. Встречается также у некоторых представителей р. *Clostridium*.
- Происхождение пути: ответвление от ПФП как скорейший путь образования ацетил-КоА для его дальнейшего окисления в цикле трикарбоновых кислот.