

## Брожение

### • Что называют брожением?

Брожением называют анаэробный ферментативный окислительно-восстановительный процесс превращения относительно сложных органических веществ в существенно более простые. Служит для получения энергии, необходимой для жизнедеятельности.

### • Кто способен к брожению?

Брожение можно наблюдать у большинства организмов на Земле. Для многих бактерий и микроскопических эукариот это главный способ получения энергии.

### • Какие вещества могут сбраживаться?

Брожению могут подвергаться спирты, органические кислоты, аминокислоты, азотистые основания, но чаще всего сбраживаются углеводы.

### • Какие вещества образуются при брожении?

В зависимости от организма и от того вещества, что сбраживается, в результате брожения могут образоваться

- спирты (этанол и др.),
- органические кислоты (молочная, масляная, пропионовая, уксусная и др.),
- ацетон и некоторые другие органические соединения,
- $\text{CO}_2$ .

При некоторых видах брожения образуется даже молекулярный водород.

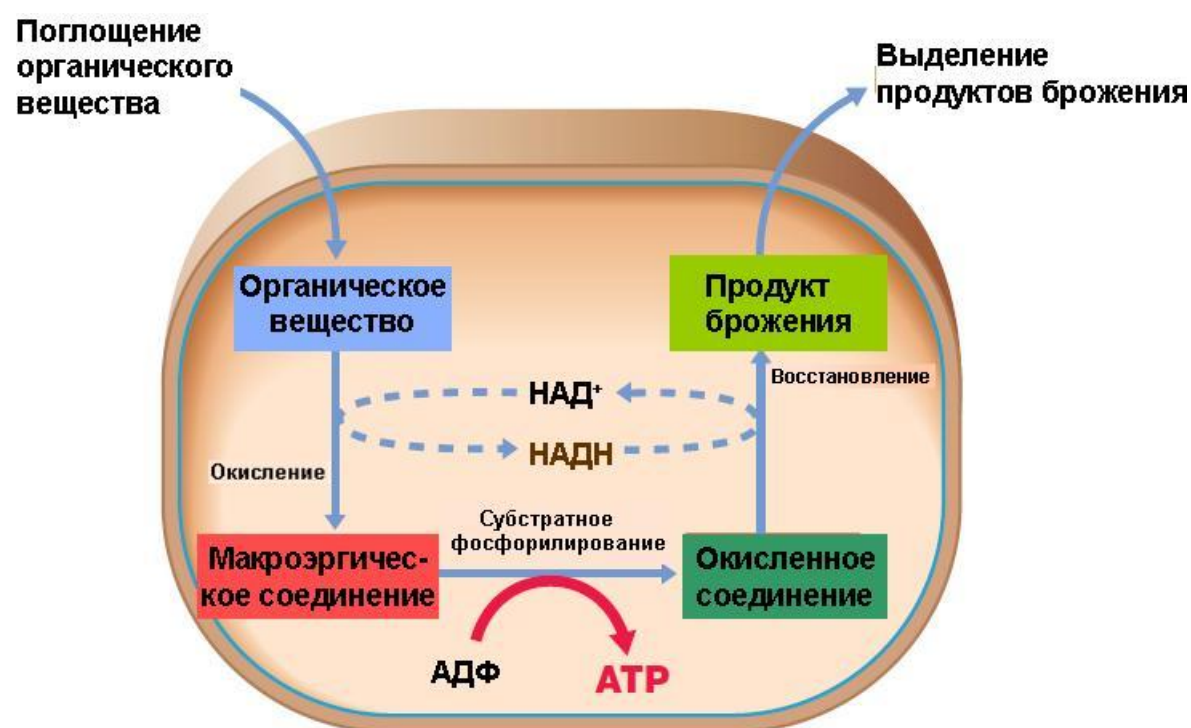
Соответственно основным образуемым продуктам различают спиртовое, молочнокислое, маслянокислое и др. виды брожения. Отсюда получили название и некоторые группы микроорганизмов (молочнокислые, пропионовокислые, маслянокислые бактерии).

### • Чем брожение отличается от аэробного и анаэробного дыхания?

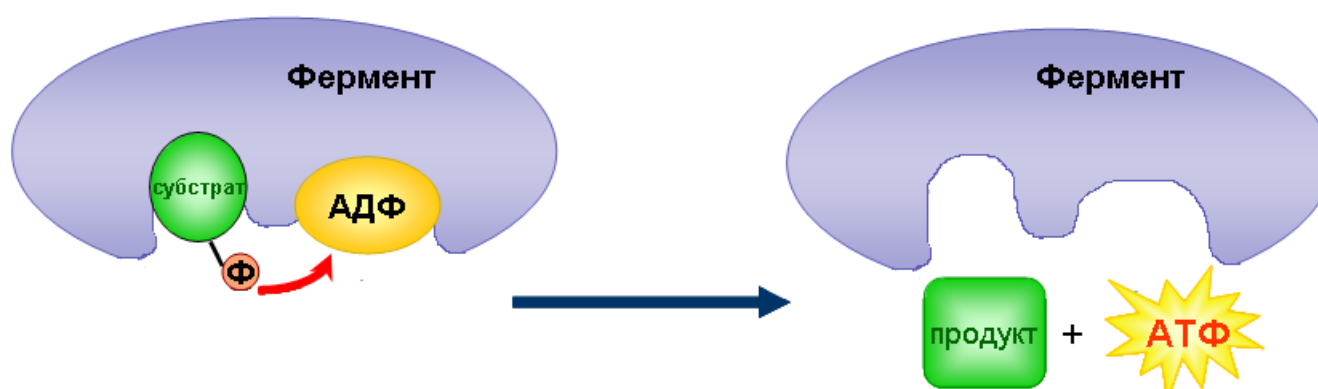
В отличие от аэробного и анаэробного дыхания, в процессе брожения не участвует цепь переноса электронов, и АТФ образуется только в результате субстратного фосфорилирования.

По сравнению с процессами, идущими в присутствии  $\text{O}_2$ , брожение – эволюционно более ранняя и энергетически менее выгодная форма извлечения энергии из питательных веществ.

### • Обобщенная схема брожения



### • Что такое субстратное фосфорилирование?



Субстратное фосфорилирование – это образование АТФ путем переноса фосфатной группы от органического субстрата на АДФ. Происходит при непосредственном участии ферментов, не требует наличия мембран. Такие ферменты относятся к киназам из класса трансфераз. Известно ограниченное число примеров субстратного фосфорилирования, например, 2 разных субстратных фосфорилирования происходят в процессе гликолиза, одно в процессе ЦТК

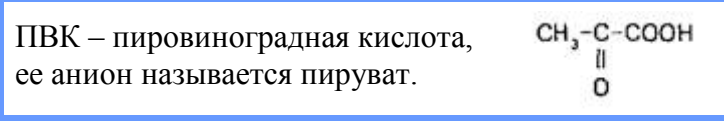
Перенос фосфата происходит либо от высокоэнергетического субстрата, либо сначала на ферменте образуется высокоактивное промежуточное соединение из субстрата.

• **В чем состоит биохимический смысл брожения?**

Рассмотрим брожение сахаров. Оно начинается с гликолиза:



где  $C_6H_{12}O_6$  - глюкоза, ПВК – пировиноградная кислота ( $C_3H_4O_3$ ),  $P_n$  – фосфорная кислота (неорганический фосфат)

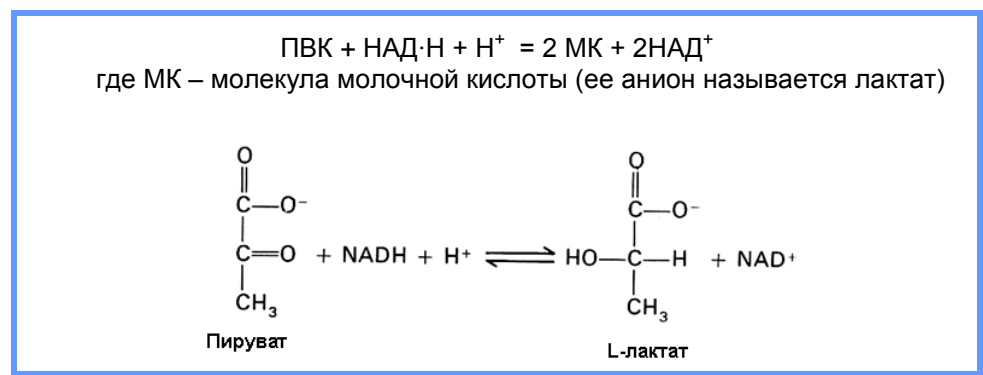


Если клетка живет в анаэробных условиях, то гликолиз будет приводить к накоплению пирувата и НАДН. Для того, чтобы в течении длительного времени использовать гликолиз для получения АТФ, необходимо все время убирать пируват и окислять НАДН. Собственно, в этом и состоит смысл брожения: потратить НАДН на восстановление пирувата, и тем самым убить сразу двух зайцев (убрать пируват и получить НАД<sup>+</sup>), что в свою очередь обеспечит непрерывность гликолизу и образование АТФ.

Все процессы брожения начинаются с образования пирувата и протекают только в анаэробных условиях.

**Типы брожения и их практическое значение**

**1. Молочнокислородное брожение – восстановление пирувата до молочной кислоты**

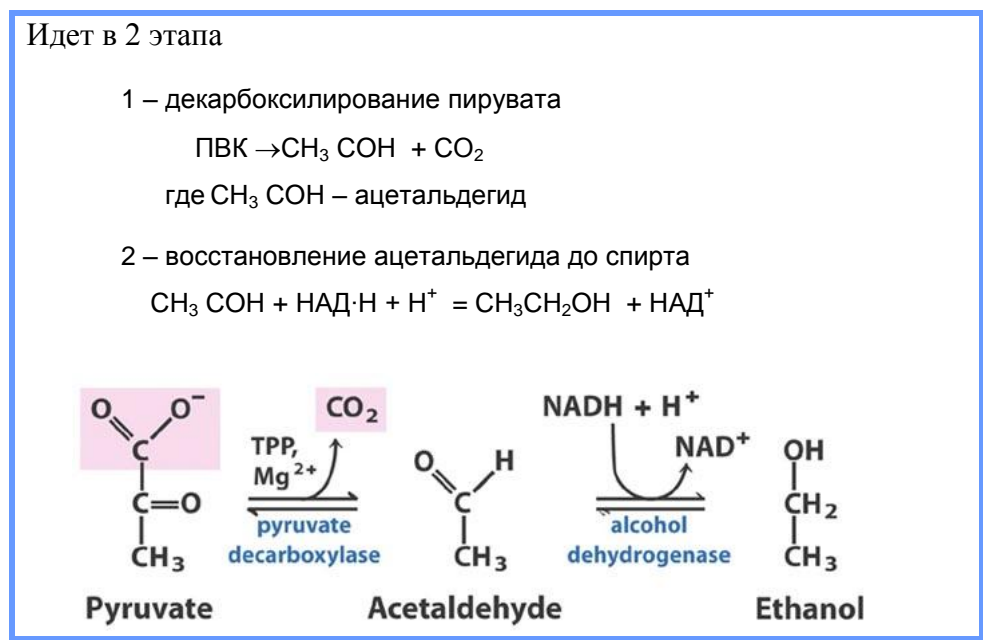


Такой тип брожения является основным путем катаболизма углеводов у молочнокислых бактерий. Молочнокислые бактерии приспособлены к жизни в среде, богатой органическими веществами, они живут в молоке, на поверхности фруктов и овощей, в кишечнике животных.

Человек использует молочнокислородное брожение для приготовления продуктов, которые могут храниться долго. Низкие значения рН препятствуют размножению гнилостных бактерий. С помощью молочнокислородного брожения получают кисломолочные продукты (простокваши, йогурты, сыры и тп), квашеные овощи (соленые огурцы, квашеную капусту), силос (заквашенная трава) для скота

Не только бактерии способны к молочнокислородному брожению. Оно начинается в мышечных клетках человека при интенсивной работе, когда кровь не успевает доставлять кислород. Накопление молочной кислоты в мышцах приводит к ощущению жжения в мышцах (вызвано закислением в ткани).

**2. Спиртовое брожение – восстановление пирувата до этилового спирта**



Наиболее известный пример спиртового брожения – это сбраживание сахаров дрожжами. Используется

- в хлебопечении
- при производстве вин

**3. Уксуснокислородное брожение – восстановление пирувата до уксусной кислоты**

Существует множество бактерий, способных превращать пировиноградную кислоту в уксусную. И делать это они могут разными способами.

Есть способы, которые соответствуют классическому определению брожения, один такой можно найти на рис в дополнительном материале.

Однако практическое значение имеет способ, который хотя и называется уксуснокислым брожением, но не совсем подходит под определение брожения. И дальше поговорим о нем.

Еще в древние времена «люди заметили, что если емкость с виноградным вином оставить открытой, то через 2-3 недели вино прокисает и превращается в уксус. . . . Позднее уксус стали делать из овощей, фруктов, зерновых культур, меда, патоки, но принцип изготовления оставался неизменным: сначала растительные продукты подвергали спиртовому, а затем уксуснокислому брожению.

Древние люди быстро нашли уксусу самое разнообразное применение. В Древнем Вавилоне начали настаивать уксус на травах и специях и использовать его как консервант и приправу. Римские легионеры, попав в Египет, научились обеззараживать воду, добавляя в нее немного уксуса, и получать при этом напиток, хорошо утоляющий жажду. Жители античной Греции и Древнего Рима умели с помощью уксуса консервировать фрукты, овощи и мясо. Гиппократ, труды которого являются исчерпывающим обзором медицинских знаний V века до н.э., расхваливал уксус как лекарственное средство, способное помочь человеку в его борьбе с заразными болезнями. О действии уксуса, утоляющего жажду и обеззараживающего раны, упоминается и в Библии.»

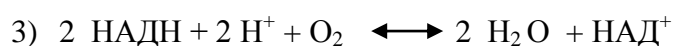
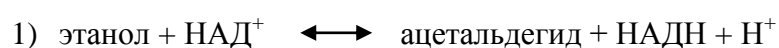
Подробнее см.: <http://www.nkj.ru/archive/articles/4604/> (Наука и жизнь, "КИСЛОЕ ВИНО")

Современные ученые уже доказали, что за прокисание вина отвечают «уксуснокислые бактерии». Так называют группу бактерий, превращающих этанол в уксусную кислоту. Но для этого им требуется кислород, поэтому этот процесс не является классическим брожением.

Уксусную кислоту для технических целей сейчас получают на химических производствах, а вот пищевой уксус лучше готовить с помощью уксуснокислых бактерий, получается вкуснее за счет разных других веществ, выделяемых микроорганизмами..

\*\* Почему же уксуснокислое брожение у уксуснокислых бактерий – это не совсем брожение?

Превращение этанола в уксус у них происходит в 3 этапа



Последний этап происходит с участием цепи переноса электронов, встроенной в клеточную мембрану. А это значит, что не соблюдаются два главных свойства брожения – неучастие кислорода и неучастие цепи переноса электронов в мембране.

<http://www.nkj.ru/archive/articles/4604/>  
(<http://www.nkj.ru/archive/articles/4506/>)

#### 4. Маслянокислое брожение

При маслянокислом брожении из пирувата получается масляная кислота (см. дополн материал). По этому типу могут сбраживаться не только сахара, но и жирные кислоты.

В природе маслянокислое брожение играет существенную роль при разложении мертвых тел.

Для человека масляная кислота горькая на вкус и имеет резкий неприятный запах. Маслянокислое брожение приводит в порче продуктов вспучиванию сыров, бомбажу консервов, прогорканию молока, творога, сметаны и масла.

А вот эфиры масляной кислоты имеют приятный запах цветов или фруктов и используются для приготовления ароматических эссенций в кондитерской промышленности и при производстве газированных напитков, а также в парфюмерной промышленности (например, метиловый эфир с яблочным запахом, этиловый эфир с грушевым запахом, амиловый – с ананасным). [x]

#### 5. Пропионовокислое брожение

При этом типе брожения пируват достаточно сложным путем превращается в пропионовую кислоту.

Пропионовокислые бактерии используют при изготовлении твердых сыров. Сначала молочнокислые бактерии сбраживают молочные сахара в молочную кислоту. Когда лактата станет достаточно много, в скисшем молоке начинают размножаться пропионовые бактерии, сбраживающие молочную кислоту с образованием уксусной и пропионовой кислот. Последние и придают сырам специфический острый вкус.

Дополнительный материал . Некоторые варианты завершения брожения у клостридий

