



Учреждение образования  
«Белорусская государственная  
орденов Октябрьской Революции  
и Трудового Красного Знамени  
сельскохозяйственная академия»



**Кафедра биологии растений и химии**

# **ХИМИЯ**

**Теоретический раздел**

**Лекция**

**Обмен углеводов. Гликолиз и гликогенолиз.**



## 1. Функции углеводов

Углеводы входят в состав живых организмов и вместе с белками, липидами и нуклеиновыми кислотами определяют специфичность их строения и функционирования. Углеводы участвуют во многих метаболических процессах, но прежде всего они являются основными поставщиками энергии. На долю углеводов приходится примерно 75 % массы пищевого суточного рациона и более 50 % от суточного количества необходимых калорий. Углеводы можно разделить на 3 основные группы в зависимости от количества составляющих их мономеров: моносахариды; олигосахариды; полисахариды.

*По функциям углеводы условно можно подразделить на две группы:*

1. Углеводы с преимущественно энергетической функцией. К ним относится глюкоза, гликоген, крахмал.

2. Углеводы с преимущественно структурной функцией. К ним относятся гликопротеины, гликолипиды, гликозаминогликаны, у растений – клетчатка.

*Углеводы выполняют ряд важных функций:*

1. Энергетическую.

2. Структурную – входят в состав мембран, глюкозаминогликаны содержатся в соединительной ткани, пентозы входят в состав нуклеиновых кислот.

3. Метаболическую – из углеводов могут синтезироваться соединения других классов – липиды, аминокислоты и др.

4. Защитную – входят в состав иммуноглобулинов.

5. Рецепторную – входят в состав гликопротеинов, гликолипидов.

6. Специфическую – гепарин и др.

*Биологическая роль клетчатки*

1. Утилизируется микрофлорой кишечника и поддерживает ее нормальный состав.

2. Адсорбирует воду и удерживает ее в полости кишечника.

3. Увеличивает объем каловых масс.

4. Нормализует давление на стенки кишечника.

5. Связывает некоторые токсические вещества, образующиеся в кишечнике, а также адсорбирует радионуклиды.

## 2. Переваривание углеводов

В слюне содержится фермент  $\alpha$ -амилаза, расщепляющая  $\alpha$ -1,4-гликозидные связи внутри молекул полисахаридов.

Переваривание основной массы углеводов происходит в двенадцатиперстной кишке под действием ферментов панкреатического сока –  $\alpha$ -амилазы, амило-1,6-гликозидазы и олиго-1,6-гликозидаза (терминальной декстриназы).



Ферменты, расщепляющие гликозидные связи в дисахаридах (дисахаридазы), образуют ферментативные комплексы, локализованные на наружной поверхности цитоплазматической мембраны эритроцитов.

Сахарозо-изомальтазный комплекс – гидролизует сахарозу и изомальтозу, расщепляя  $\alpha$ -1,2 – и  $\alpha$ -1,6-гликозидные связи. Кроме того обладает мальтазной и мальтотриазной активностью, гидролизуя  $\alpha$ -1,4-гликозидные связи в мальтозе и мальтотриозе (трисахарид, образующийся из крахмала).

Гликоамилазный комплекс – катализирует гидролиз  $\alpha$ -1,4-связей между глюкозными остатками в олисахаридах, действуя с восстанавливающего конца. Расщепляет также связи в мальтозе, действуя как мальтаза.

$\alpha$ -гликозидазный комплекс (лактаза) – расщепляет  $\alpha$ -1,4-гликозидные связи в лактозе.

Трегаллаза – также гликозидазный комплекс, гидролизующий связи между мономерами в трегалозе – дисахариде, содержащемся в грибах. Трегалоза состоит из двух глюкозных остатков, связанных гликозидной связью между первыми аномерными атомами углерода.

Гидролиз полисахаридов гликогена и крахмала протекает при участии четырех видов амилаз:  $\alpha$ -амилазы,  $\beta$ -амилазы,  $\gamma$ -амилазы и глюкоамилазы;  $\alpha$ - и  $\beta$ -амилазы осуществляют гидролиз крахмала и гликогена преимущественно по  $\alpha$ (1–4)-связи до дисахарида мальтозы, глюкоамилаза по  $\alpha$ (1–6)-связи до глюкозы,  $\gamma$ -амилаза (собственно кишечный фермент) последовательно отщепляет остатки глюкозы с концов олиго- и полисахаридов. В результате действия амилаз образуются промежуточные продукты гидролиза крахмала – декстрины ( $C_6H_{10}O_5$ )<sub>x</sub>. В зависимости от величины остатков амилозных цепей выделяют амило-, эритро-, ахро- и мальтодекстрины. При образовании последних включается в работу фермент мальтаза и гидролизует мальтозу до двух молекул  $\alpha$ -D-глюкозы. По такой же схеме протекает гидролиз гликогена (рис. 1.).

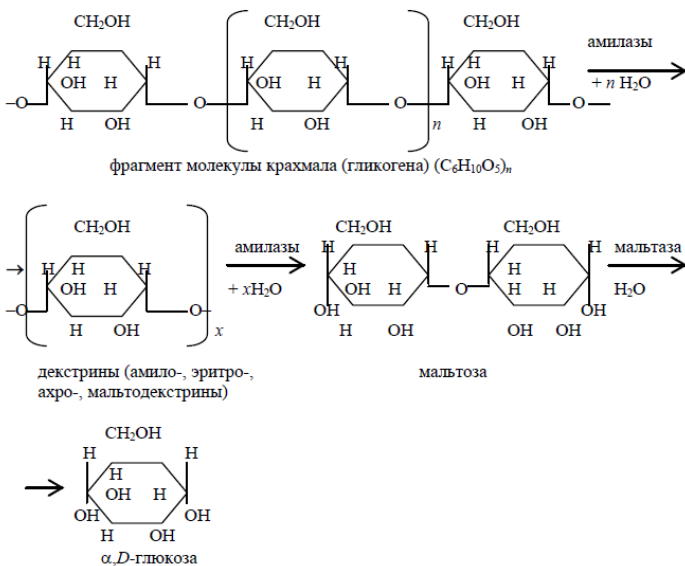


Рис. 1. Схема гидролиза крахмала (гликогена)

### 3. Всасывание моносахаридов в кишечнике

Всасывание моносахаридов из кишечника происходит путем облегченной диффузии с помощью специальных белков-переносчиков (транспортеров). Кроме того, глюкоза и галактоза транспортируются в энтероциты путем вторично-активного транспорта, зависящего от градиента концентрации ионов натрия. Белки-транспортеры, зависящие от градиента  $Na^+$ , обеспечивают всасывание глюкозы из просвета кишечника в энтероцит против градиента концентрации. Концентрация  $Na^+$  необходимая для этого транспорта, обеспечивается  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФ-азой, которая работает как насос, откачивая из клетки  $Na^+$  в обмен на  $K^+$ . В отличие от глюкозы, фруктоза транспортируется системой, не зависящей от градиента натрия. При разной концентрации глюкозы в просвете кишечника «работают» разные механизмы транспорта. Благодаря активному транспорту эпителиальные клетки кишечника могут поглощать глюкозу при ее очень низкой концентрации в просвете кишечника. Если же концентрация глюкозы в просвете кишечника велика, то она может транспортироваться в клетку путем облегченной диффузии. Таким же способом может всасываться и фруктоза. Скорость всасывания глюкозы и галактозы гораздо выше, чем других моносахаридов.



#### 4. Транспорт глюкозы из крови в клетки

Поглощение глюкозы клетками из кровотока происходит, также путем облегченной диффузии. Следовательно, скорость трансмембранного потока глюкозы зависит только от градиента ее концентрации. Исключения составляют клетки мышц и жировой ткани, где облегченная диффузия регулируется инсулином.

Глюкозные транспортеры (ГЛЮТ) обнаружены во всех тканях. Существуют несколько разновидностей ГЛЮТ, они пронумерованы в соответствии с порядком их обнаружения. Описанные 5 типов ГЛЮТ имеют сходную первичную структуру и доменную организацию. ГЛЮТ-1 обеспечивает стабильный поток глюкозы в мозг. ГЛЮТ-2 обнаружен в клетках органов, выделяющих глюкозу в кровь (печень, почки). Именно при участии ГЛЮТ-2 глюкоза переходит в кровь из энтероцитов и печени. ГЛЮТ-2 участвует в транспорте глюкозы в  $\beta$ -клетки поджелудочной железы. ГЛЮТ-3 содержится во многих тканях, обладает большим, чем ГЛЮТ-1, сродством к глюкозе. Он также обеспечивает постоянный приток глюкозы к клеткам нервной и других тканей. ГЛЮТ-4 – главный переносчик глюкозы в клетки мышц и жировой ткани. ГЛЮТ-5 встречается главным образом, в клетках тонкого кишечника. Его функции известны недостаточно.

Все типы ГЛЮТ могут находиться как в плазматической мембране, так и в цитозольных везикулах. ГЛЮТ-4 (в меньшей степени ГЛЮТ-1) почти полностью находится в цитоплазме клетки. Влияние инсулина на такие клетки приводит к перемещению везикул, содержащих ГЛЮТ, к плазматической мембране, слиянию с ней и встраиванию транспортеров в мембрану. После чего возможен облегченный транспорт глюкозы в эти клетки. После снижения концентрации инсулина в крови транспортеры глюкозы снова перемещаются в цитоплазму, и поступление глюкозы в клетку прекращается.

В клетки печени глюкоза проходит при участии ГЛЮТ-2, независимо от инсулина. Хотя инсулин и не влияет на транспорт глюкозы, он усиливает приток глюкозы в гепатоцит в период пищеварения косвенным путем, индуцируя синтез глюкокиназы и ускоряя тем самым фосфорилирование глюкозы.

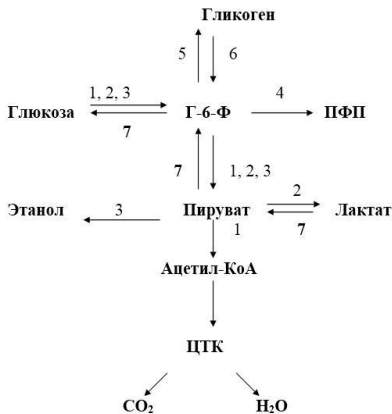
Транспорт глюкозы из первичной мочи в клетки канальцев почек происходит путем вторично-активного транспорта. Благодаря этому глюкоза может поступать в клетки канальцев даже в том случае, если ее концентрация в первичной моче меньше, чем в клетках. Глюкоза реабсорбируется из первичной мочи почти полностью (на 99 %) в конечной части канальцев.

#### 5. Пути метаболизма глюкозы

Глюкоза является основным метаболитом и транспортной формой углеводов в организме человека и животных. Источниками глюкозы являются углеводы пищи,



гликоген тканей и процесс глюконеогенеза в печени и корковом веществе почек. Для включения глюкозы в метаболизм она должна фосфорилироваться с образованием глюкозо-6-фосфата (Г-6-Ф), который далее может превращаться по различным метаболическим путям. На рисунке 2 представлены основные пути метаболизма глюкозы.



**Рис. 2. Общая схема путей метаболизма глюкозы.**

1 – аэробный гликолиз; 2 – анаэробный гликолиз; 3 – спиртовое брожение; 4 – пентозофосфатный путь; 5 – синтез гликогена; 6 – распад гликогена; 7 – глюконеогенез.

## 6. Гликолиз

Гликолиз – главный путь катаболизма глюкозы путем последовательных ферментативных превращений до лактата (без потребления кислорода – анаэробный гликолиз) или через окислительное декарбоксилирование пирувата до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  (в присутствии кислорода – аэробный гликолиз).

*Процесс аэробного гликолиза включает несколько стадий:*

1. Аэробный гликолиз – процесс окисления глюкозы с образованием двух молекул пирувата;
2. Общий путь катаболизма, включающий окислительное декарбоксилирование пирувата до ацетил КоА и его дальнейшее окисление в цикле трикарбоновых кислот;
3. Цепь тканевого дыхания, сопряженная с реакциями дегидрирования, происходящими в процессе распада глюкозы.

Суммарный выход АТФ при окислении 1 моль глюкозы до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  составляет 38 моль.

Анаэробный гликолиз – процесс расщепления глюкозы с образованием в качестве конечного продукта лактата. Этот процесс протекает без использования кисло-



рода и поэтому не зависит от работы митохондриальной сети. АТФ здесь образуется за счет реакций субстратного фосфорилирования. Баланс АТФ при анаэробном гликолизе составляет 2 моль в расчете на 1 моль глюкозы.

Аэробный гликолиз происходит во многих органах и тканях и служит основным, хотя и не единственным, источником энергии для жизнедеятельности.

Кроме энергетической функции гликолиз может выполнять и анаболические функции. Метаболиты гликолиза используются для синтеза новых соединений. Так, фруктозо-6-фосфат и глицеральдегид-3-фосфат участвуют в образовании рибозо-5-фосфата – структурного компонента нуклеотидов. 3-фосфоглицерат может включаться в синтез аминокислот, таких как серин, глицин, цистеин. В печени и жировой ткани ацетил-КоА, образующийся из пирувата, используется как субстрат при биосинтезе жирных кислот, холестерина.

Анаэробный гликолиз активизируется в мышцах при интенсивной мышечной работе, происходит в эритроцитах (в них отсутствуют митохондрии), а также в разных условиях ограниченного снабжения их кислородом (спазм и тромбоз сосудов, формирование атеросклеротических бляшек).

## 7. Пентозофосфатный путь (ПФП)

ПФП, называемый также гексозомонофосфатным шунтом, служит альтернативным путем окисления глюкозо-6-фосфата. По ПФП в печени метаболизируется до 33 % всей глюкозы, в жировой ткани – до 20 %, в эритроцитах – до 10 %, в мышечной ткани – менее 1 %. Наиболее активно ПФП протекает в жировой ткани, печени, коре надпочечников, эритроцитах, молочной железе в период лактации, семенниках. ПФП состоит из 2 фаз (частей) – окислительной и неокислительной.

В окислительной фазе глюкозо-6-фосфат необратимо окисляется в пентозу – рибулозо-5-фосфат, и образуется восстановленный НАДФН<sub>2</sub>. В неокислительной фазе рибулозо-5-фосфат обратимо превращается в рибозо-5-фосфат, метаболиты гликолиза и другие фосфорилированные сахара.

### *Биологическая роль ПФП:*

1. Нарботка восстановленного НАДФН<sub>2</sub> для восстановительных биосинтезов (жирных кислот, холестерина и т. д.).
  2. Синтез пентозофосфатов для образования нуклеиновых кислот и некоторых коферментов.
  3. Синтез моносахаридов с числом углеродных атомов от 3 до 8.
  4. Обезвреживание ксенобиотиков – необходим НАДФН<sub>2</sub>.
  5. В растениях – участие в темновой фазе фотосинтеза как акцептор СО<sub>2</sub>.
- ПФП не приводит к синтезу АТФ, т. е. не выполняет энергетическую функцию.



## 8. Глюконеогенез (ГНГ)

Глюконеогенез – это синтез глюкозы из неуглеводных предшественников. Основной функцией ГНГ является поддержание уровня глюкозы в крови в период длительного голодания и интенсивных физических нагрузок. Процесс протекает в основном в печени и менее интенсивно в корковом веществе почек, а также в слизистой оболочке кишечника. Эти ткани могут обеспечивать синтез 80–100 г глюкозы в сутки.

Первичными субстратами (предшественниками) в ГНГ являются лактат, глицерол, большинство аминокислот. Включение этих субстратов в ГНГ зависит от физиологического состояния организма.

Лактат – продукт анаэробного гликолиза, образуется в работающих мышцах и, непрерывно в эритроцитах. Таким образом, лактат используется в ГНГ постоянно. Глицерол высвобождается при гидролизе жиров в жировой ткани в период голодания или при длительной физической нагрузке. Аминокислоты образуются в результате распада мышечных белков и выполняются в ГНГ при длительном голодании или продолжительной мышечной работе. Аминокислоты, которые при катаболизме превращаются в пируват или метаболиты цикла трикарбоновых кислот, могут рассматриваться как потенциальные предшественники глюкозы и носят название гликогенных.

Из всех аминокислот, поступающих в печень, примерно 30 % приходится на долю аланина. Это объясняется тем, что при расщеплении мышечных белков образуются аминокислоты, многие из которых превращаются сразу в пируват или сначала в оксалоацетат, а затем в пируват. Последний превращается в аланин, приобретая аминогруппу от других аминокислот. Аланин из мышц переносится кровью в печень, где снова преобразуется в пируват, который частично окисляется и частично включается в ГНГ. Такая последовательность превращений приводит к формированию глюкозо-аланинового цикла (рис.3).

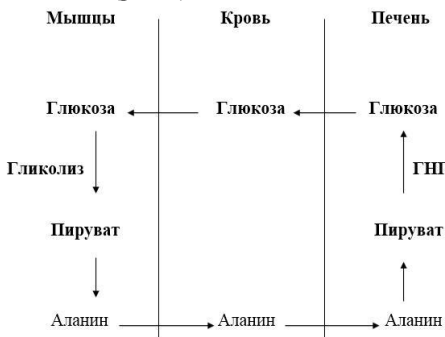


Рис. 3. Глюкозо-аланиновый цикл.



## 9. Гликогенолиз

Гликогенолиз – биохимический процесс расщепления гликогена до глюкозы, осуществляется главным образом в печени и мышцах и не требует затрат энергии. Основная задача гликогенолиза – поддержание постоянного уровня глюкозы в крови.

Для нормального метаболизма организма обычно достаточно глюкозы в кормах рациона животного. В противном случае могут быть мобилизованы резервы гликогена печени и мышечной ткани.

Распад гликогена осуществляется на основе последовательного удаления остатков глюкозы в виде глюкозо-1-фосфата. Первая реакция распада гликогена катализируется ферментом гликогенфосфо-рилазой. В ней участвует фосфат, а поэтому она носит название фосфоролиза. Реакция приводит к разрыву гликозидной связи  $\alpha$ -1,4 гликогена с получением глюкозо-1-фосфата (рис. 4):

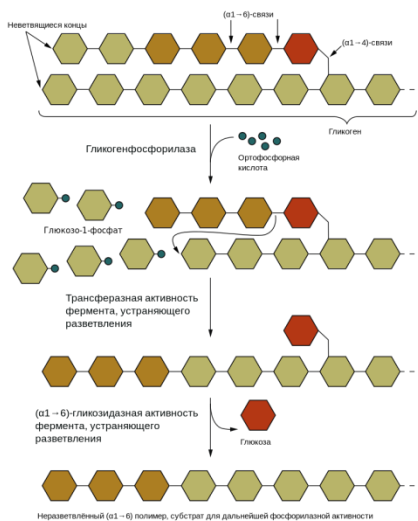


Рис. 4. Схема гликогенолиза

Следует отметить, что энергия в форме АТФ в процессе гликогенолиза не используется и не образуется. В периферических тканях глюкозо-6-фосфат, полученный в процессе гликолиза, распадается до молочной кислоты в белой мышечной ткани и полностью окисляется до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  в красных мышцах.

Печень обладает огромной способностью запасать гликоген. В печени человека содержание гликогена может достигать 10% сырой массы железы. Уровень гликогена в мышцах много меньше – 1-2% от общей их массы, однако количественно



гликогена значительно больше в мышечной ткани животного, учитывая отношение массы мышц к массе печени.

Гликоген мышц и печени выполняет различные роли. Мышечный гликоген служит резервом для синтеза АТФ для этой ткани, тогда как функция гликогена печени состоит в резерве глюкозы для поддержания концентрации свободной глюкозы в крови. Содержание гликогена в печени значительно варьирует в зависимости от уровня углеводов в рационе животного.

Процессы гликогенеза и гликогенолиза в печени функционируют как «буфер» уровня глюкозы в крови. Однако эта функция данных процессов малозначительна по отношению к мышечной ткани. Механическая работа является условием мобилизации мышечного гликогена в целях получения дополнительных количеств АТФ. Уровень использования гликогена зависит от типа (белый или красный) мышечного волокна. Красные мышечные волокна обладают богатой сетью кровеносных сосудов, содержат большое количество миоглобина и митохондрий. Внутри этих клеток гликоген трансформируется в пировиноградную кислоту, которая при наличии кислорода может быть окислена в  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ .

Процессы гликогенолиза и гликогенеза сопряжены с потребностями организма в глюкозе – источнике АТФ. Регуляция этих процессов представляется сложной. В ней участвуют аллостерические ферменты гликогенсинтазы и гликогенфосфоорилазы. Их активность осуществляют гормоны – первые внеклеточные мессенджеры (глюкагон и адреналин) и циклический АМФ (цАМФ), вторичный внутриклеточный мессенджер.

Глюкагон обеспечивает гликогенолиз в печени за счет активации гликогенфосфоорилазы. Глюкагон вызывает также угнетение активности гликогенсинтазы. Таким образом, глюкагон в печени обеспечивает распад гликогена для нормализации уровня глюкозы в крови. Адреналин, активируя гликогенфосфоорилазу, стимулирует выведение свободной глюкозы из печени в кровь для нужд всех периферических органов организма.



## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Ахметов, Н. С. Общая и неорганическая химия: учебник для вузов / Н. С. Ахметов. – М.: Высш. шк., 2006. – 743 с.
2. Барковский, Е. В. Аналитическая химия: учеб. пособие / Е. В. Барковский. – Минск: Высш. шк., 2004. – 351 с.
3. Введение в химию биогенных элементов и химический анализ: учеб. пособие / Е. В. Барковский [и др.]. – М.: Высш. шк., 1997. – 126 с.
4. Биохимия. Краткий курс с упражнениями и задачами / под ред. Е. С. Северина, А. Я. Николаева. – М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. – 448 с.
5. Биохимия животных: учебник для студ. зооинженер. и ветеринар. ф-тов с.-х. вузов / А. В. Четекин; под ред. А. В. Четекина. – М.: Высш. шк., 1982. – 511 с.
6. Грандберг, И. И. Органическая химия: учебник для студентов вузов, обучающихся по агрономическим специальностям / И. И. Грандберг. – 6-е изд., стер. – М.: Дрофа, 2004. – 672 с.
7. Жеребцов, Н. А. Биохимия: учебник / Н. А. Жеребцов, Т. Н. Попова, В. Г. Артюхов. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2002. – 696 с.
8. Князев, Д. А. Неорганическая химия / Д. А. Князев, С. Н. Смарицын. – М.: Высш. шк., 1990. – 425 с.
9. Кононский, А. И. Биохимия животных: учебник для вузов / А. И. Кононский. – Киев: Вища школа. Головное изд-во, 1980. – 432 с.
10. Практикум по общей и биоорганической химии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / под ред. В. А. Попкова. – 3-е изд. – М.: Издат. центр «Академия», 2008. – 240 с.
11. Тюкавкина, Н. А. Биоорганическая химия: учебник / Н. А. Тюкавкина, Ю. И. Бауков. – М.: Дрофа, 2005. – 542 с.
12. Химия. Лабораторный практикум: учеб. пособие / А. Р. Цыганов [и др.]. – Минск: ИВЦ Минфина, 2015. – 320 с.
13. Химия. Общая химия с основами аналитической: учеб.-метод. пособие / А. Р. Цыганов [и др.]. – Горки: БГСХА, 2012. – 204 с.
14. Хомченко, Г. П. Неорганическая химия / Г. П. Хомченко, И. К. Цитович. – М.: Высш. шк., 1990. – 574 с.
15. Цыганов, А. Р. Биохимия. Практикум: учеб. пособие / А. Р. Цыганов, И. В. Сучкова, И. В. Ковалева. – Минск: ИВЦ Минфина, 2007. – 150 с.
16. Цыганов, А. Р. Сборник задач и упражнений по химии: учеб. пособие / А. Р. Цыганов, О. В. Поддубная. – Минск: ИВЦ Минфина, 2013. – 234 с.

### Дополнительная

1. Алешин, В. А. Практикум по неорганической химии / В. А. Алешин. – М.: Издат. центр «Академия», 2004. – 384 с.
2. Березов, Т. Т. Биологическая химия: учебник / Т. Т. Березов, Б. Ф. Коровкин. – М.: Медицина, 1998. – 704 с.
3. Белясова, Н. А. Биохимия и молекулярная биология: учеб. пособие / Н. А. Белясова. – Минск: Книжный дом, 2004. – 416 с.
4. Введение в лабораторный практикум по неорганической химии: учеб. пособие / В. В. Свиридов [и др.]. – Минск: Высш. шк., 2003. – 96 с.
5. Зайцев, С. Ю. Биохимия животных / С. Ю. Зайцев. – СПб.: Изд-во «Лань», 2004. – 382 с.
6. Кудряшов, Л. С. Физико-химические и биохимические основы производства мяса и мясных продуктов / Л. С. Кудряшов. – М.: ДеЛи принт, 2008. – 160 с.
7. Ленский, А. С. Введение в бионеорганическую и биофизическую химию / А. С. Ленский. – М.: Высш. шк., 1989.
8. Метревели, Т. В. Биохимия животных / Т. В. Метревели. – СПб.: Изд-во «Лань», 2004. – 295 с.
9. Микробиологический анализ мяса, птицы и яиц / под ред. Дж. К. Мида; пер. с англ. И. С. Горожанкиной. – М.: Профессия, 2009. – 384 с.



Учреждение образования  
«Белорусская государственная  
орденов Октябрьской Революции  
и Трудового Красного Знамени  
сельскохозяйственная академия»



10. Николаев, А. Я. Биологическая химия: учебник / А. Я. Николаев. – М.: Мед. информ. агентство, 2004. – 566 с.

11. Общая химия. Биофизическая химия. Химия биогенных элементов: учебник для вузов / Ю. А. Ершов [и др.]. – 6-е изд., стер. – М.: Высш. шк., 2007. – 560 с.

12. Слесарев, В. И. Химия: основы химии живого: учебник для вузов / В. И. Слесарев. – СПб.: Химиздат, 2001. – 784 с.

13. Угай, Я. А. Общая и неорганическая химия: учебник для вузов / Я. А. Угай. – 4-е изд. – М.: Высш. шк., 2004. – 440 с.

14. Хазипов, Н. З. Биохимия животных: учебник / Н. З. Хазипов, А. Н. Аскарова. – Казань: КГАВМ, 2003. – 312 с.

#### ***Справочники***

1. Кольман, Я. Наглядная биохимия/Я.Кольман, К.-Г. Рем; пер. с нем. – М.:Мир, 2000. – 469 с.

2. Лидин, Р. А. Химические свойства неорганических веществ / под ред. Р. А. Лидина. – 5-е изд., стер. – М.: КолосС, 2008. – 480 с.



Учреждение образования  
«Белорусская государственная  
орденов Октябрьской Революции  
и Трудового Красного Знамени  
сельскохозяйственная академия»



Составители  
**Поддубная** Ольга Владимировна  
**Ковалева** Ирина Владимировна