

обмен
углеводов

Общая характеристика углеводов

Углеводы – органические соединения, содержащие альдегидную или кетонную группу и несколько гидроксильных групп.

Их элементарный состав выражается формулой $C_m(H_2O)_n$, но она не совсем верна, т.к. существуют соединения в которых водород и кислород содержатся в несколько иной пропорции.

Например, дезоксирибоза – $C_5H_{10}O_4$.

В 1927 г. Международная комиссия по реформе химической номенклатуры предложила термин «углеводы» заменить термином «**глициды**» (или «глюциды»).

Функции углеводов в организме

Канонические (общие) функции:

- Энергетическая
- Структурная (пластическая)
- Метаболическая

Неканонические функции:

- Защитная (Пример: мукополисахариды)
- Регуляторная (Пример: клетчатка)
- Обеспечение специфичности групп крови
(Групповые вещества крови – гликопротеины)
- Рецепторные функции
- Информационная

Процессы углеводного обмена

1. **Расщепление поли- и дисахаридов** до моносахаридов в ЖКТ. Всасывание моносахаридов из кишечника в кровь.
2. **Синтез и распад гликогена** в тканях (в печени).
3. **Анаэробное и аэробное расщепление глюкозы:**
 - анаэробный путь – *гликолиз* (дихотомический путь);
 - аэробный путь – *пентозофосфатный цикл* (апотомический путь).
4. **Взаимопревращение гексоз.**
5. **Аэробный метаболизм ПВК.**
6. **Глюконеогенез** – образование углеводов из неуглеводных веществ.

ПЕРЕВАРИВАНИЕ И
ВСАСЫВАНИЕ УГЛЕВОДОВ

Переваривание начинается в *ротовой полости*.

Гидролиз *крахмала* ускоряется *амилазами*:
✓*α-амилаза* ускоряет гидролиз **1,4-гликозидных связей** в молекуле крахмала без какого-либо определенного порядка, в результате чего сначала возникают олигосахариды. Конечным продуктом ее действия является *α-мальтоза*.

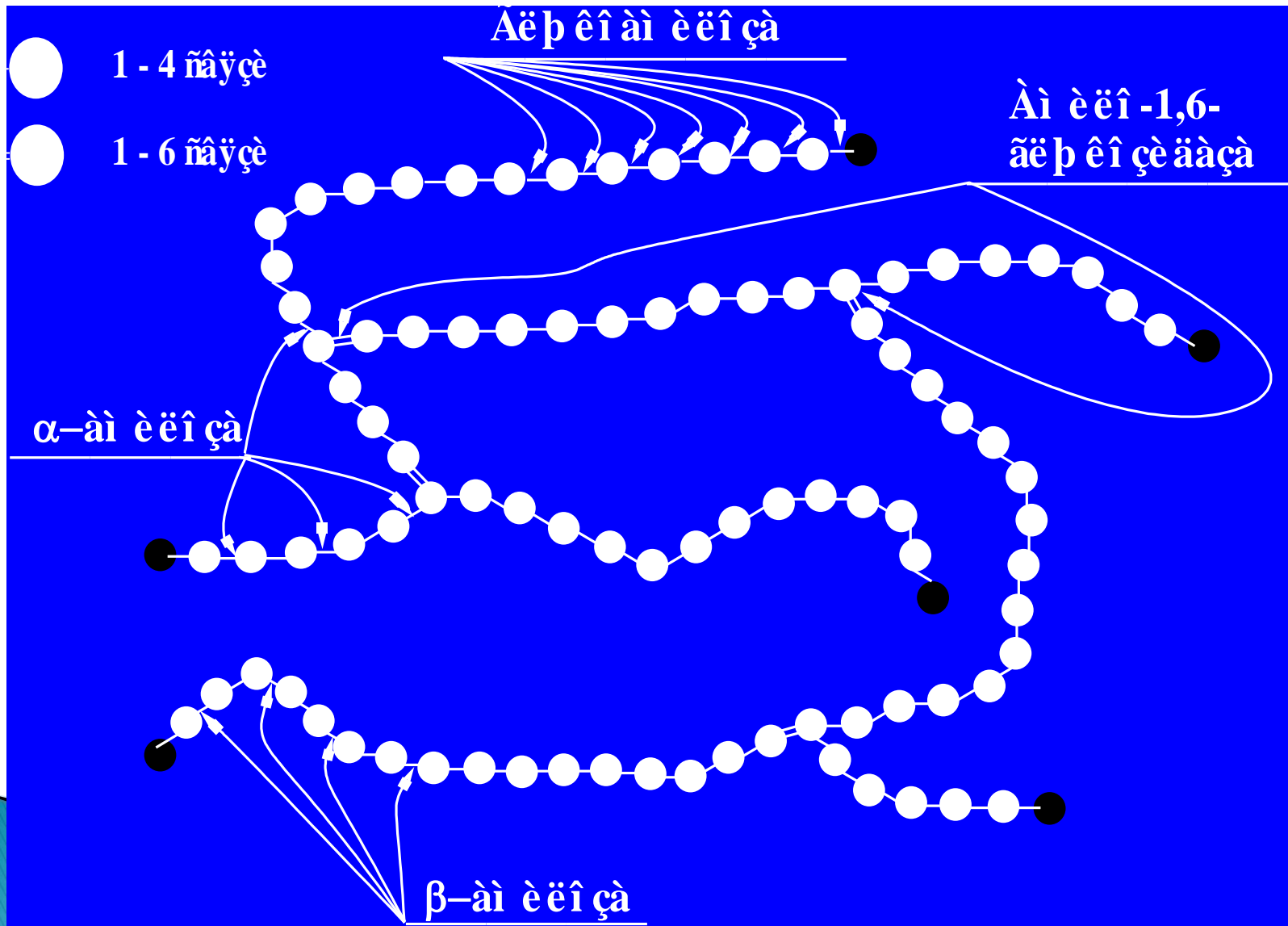
✓ *β -амилаза*

Отщепляет от молекулы крахмала остатки *β -мальтозы* начиная с нередуцирующего конца молекулы крахмала. Ее действие прекращается в местах разветвлений в молекуле крахмала.

✓ γ -амилаза (глюкоамилаза)

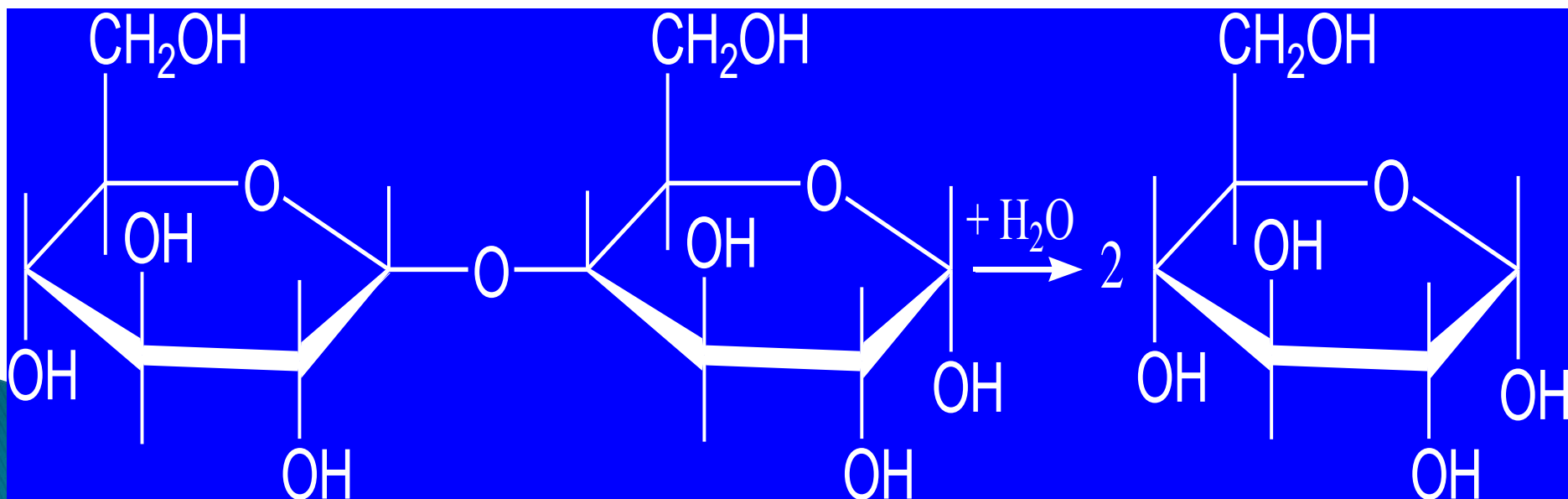
Последовательно отщепляет **остатки ГЛЮКОЗЫ** от невосстанавливающего конца молекулы крахмала или гликогена, олиго- и даже дисахаридов (мальтозы).

Схема ферментативного гидролиза крахмала под действием амилаз разных типов



Ротовая полость

- Ферменты – **амилаза слюны** (α -амилаза) и **мальтаза**.
- **α -Амилаза** слюны в основном осуществляет первые фазы распада крахмала (или гликогена) до декстринов и частично мальтозы.
- Мальтоза с помощью **мальтазы** расщепляется до ГЛЮКОЗЫ:



Желудок

Желудочный сок **не содержит ферменты**, расщепляющие сложные углеводы, а **амилаза слюны инактивируется** кислой средой (рН желудочного сока 1,5–2,5, тогда как оптимум рН α -амилазы 6,8–7,2).

Однако в более глубоких слоях пищевого комка, куда не сразу проникает желудочный сок, действие амилазы слюны некоторое время продолжается и происходит расщепление полисахаридов до декстринов и мальтозы.

Двенадцатиперстная кишка

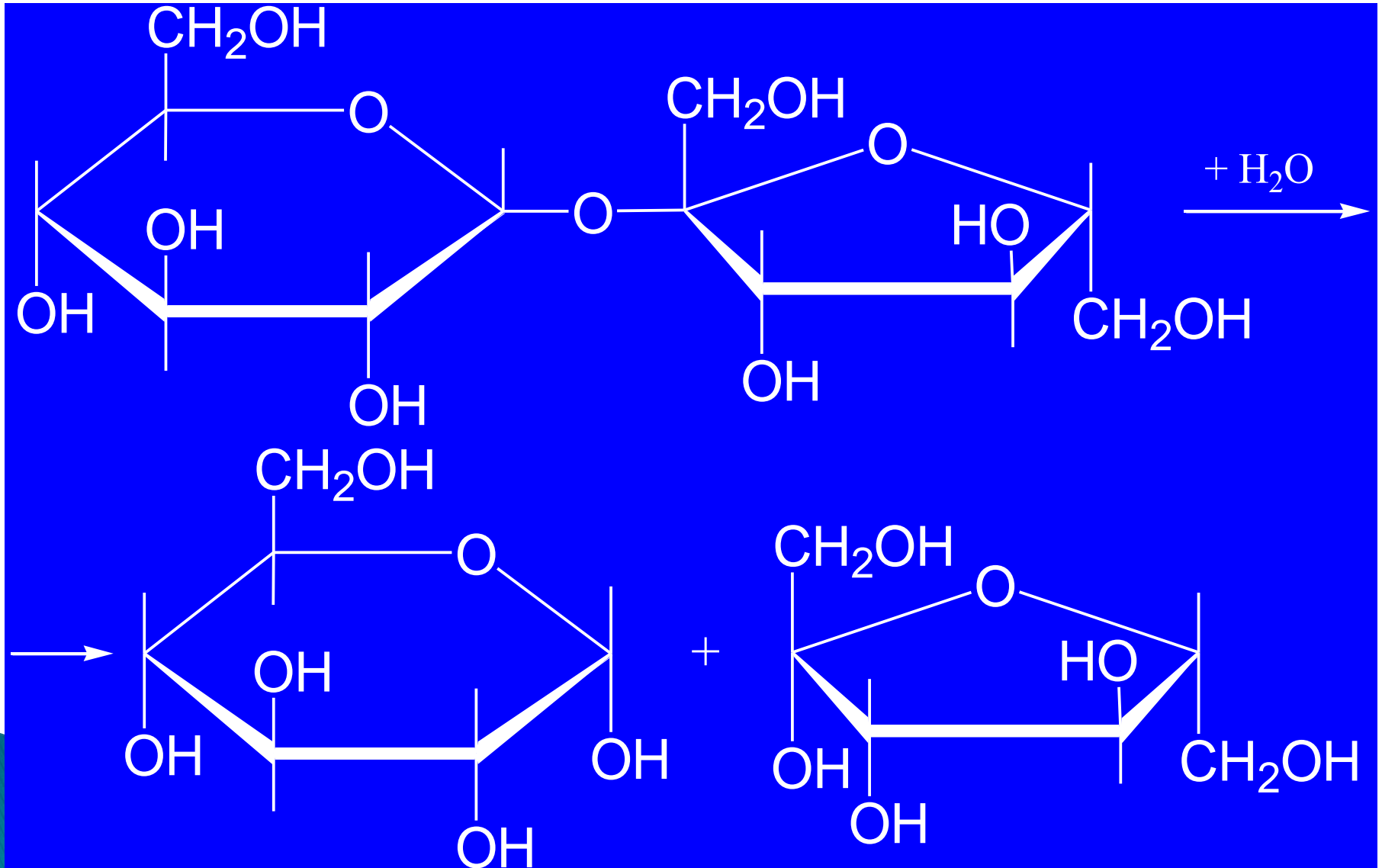
Крахмал (и гликоген) расщепляется под действием *панкреатической α -амилазы*.

рН близок к нейтральному,

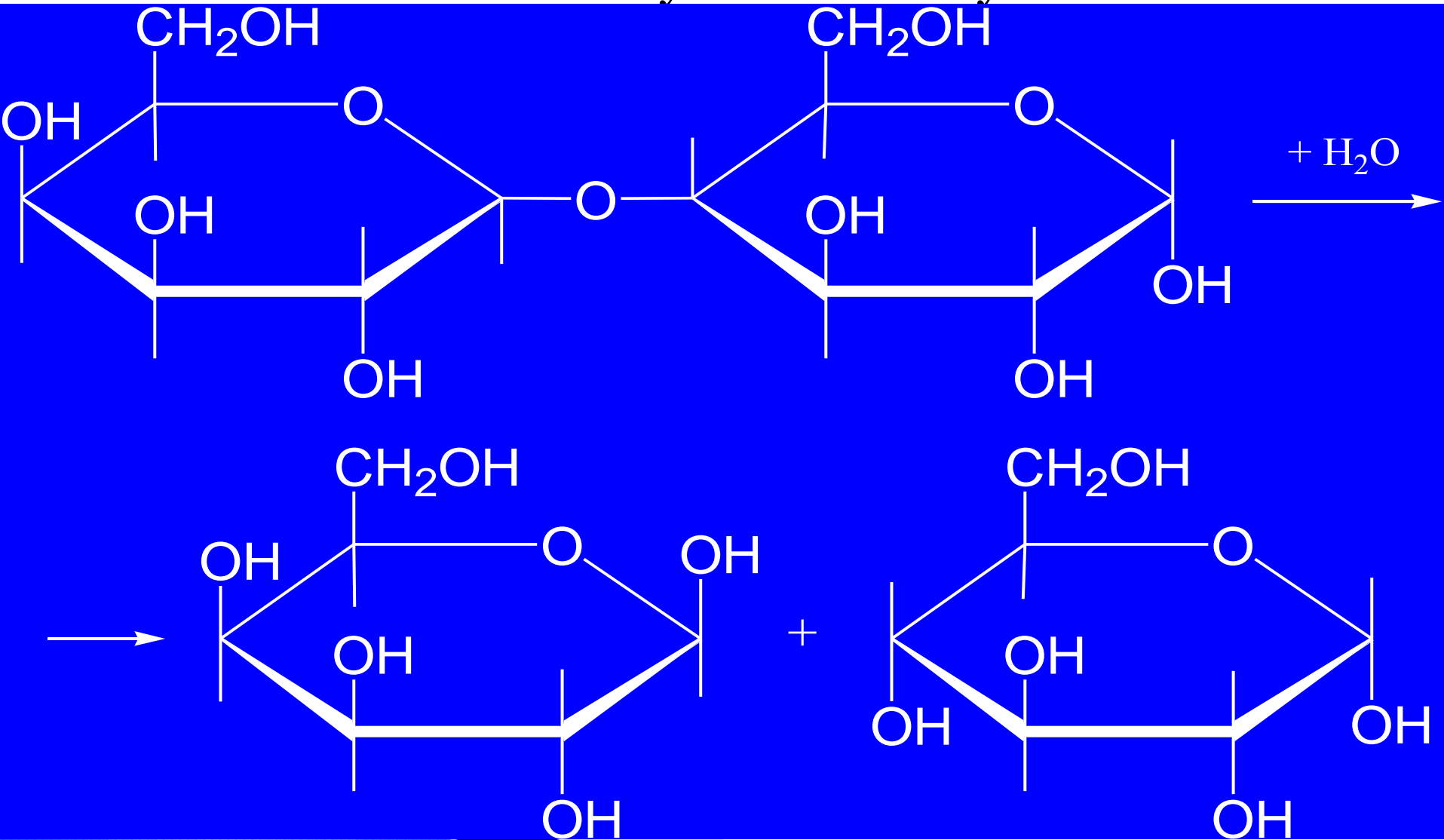
поэтому **α -амилаза** панкреатического сока максимально активна. Этот фермент завершает превращение крахмала (и гликогена) в мальтозу.

Мальтоза гидролизруется до глюкозы под влиянием *мальтазы*.

Кишечный сок содержит также активную **сахаразу**, гидролизующую сахарозу:



Лактоза (молочный сахар) под действием **лактазы** кишечного сока расщепляется на глюкозу и галактозу:



РАСТВОР ГЛИКОГЕНА I

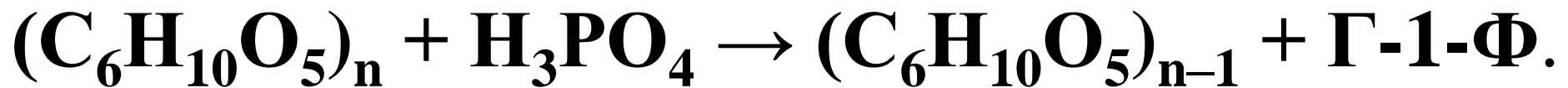
ОСВОБОЖДЕНИЕ ГЛЮКОЗЫ

ГЛЮКОГЕНАЗ

Главным в распаде гликогена является процесс *фосфоролиза*, а не гидролиза.

Фосфоролиз происходит под действием ферментов *фосфорилаз*, которые переводят полисахариды из запасной формы в метаболически активную.

В присутствии фосфорилазы гликоген распадается с образованием Г-1-Ф:



Глюкогенез

Фосфорилаза а отщепляет остатки глюкозы от периферического конца наружных ветвей молекулы гликогена

При приближении к 1,6-связям начинает работать фермент **амило-1,6-глюкозидаза**, после чего фосфорилаза а продолжает действовать до новой точки ветвления.

Образовавшийся Г-1-Ф превращается в Г-6-Ф под действием **фосфоглюкомутазы**, которая активируется глюкозо-1,6-дифосфатом (Г-1,6-ДФ), выполняющим функцию кофермента.

Образование глюкозы из Г-6-Ф в печени происходит под влиянием **глюкозо-6-фосфатазы**:



WORLD

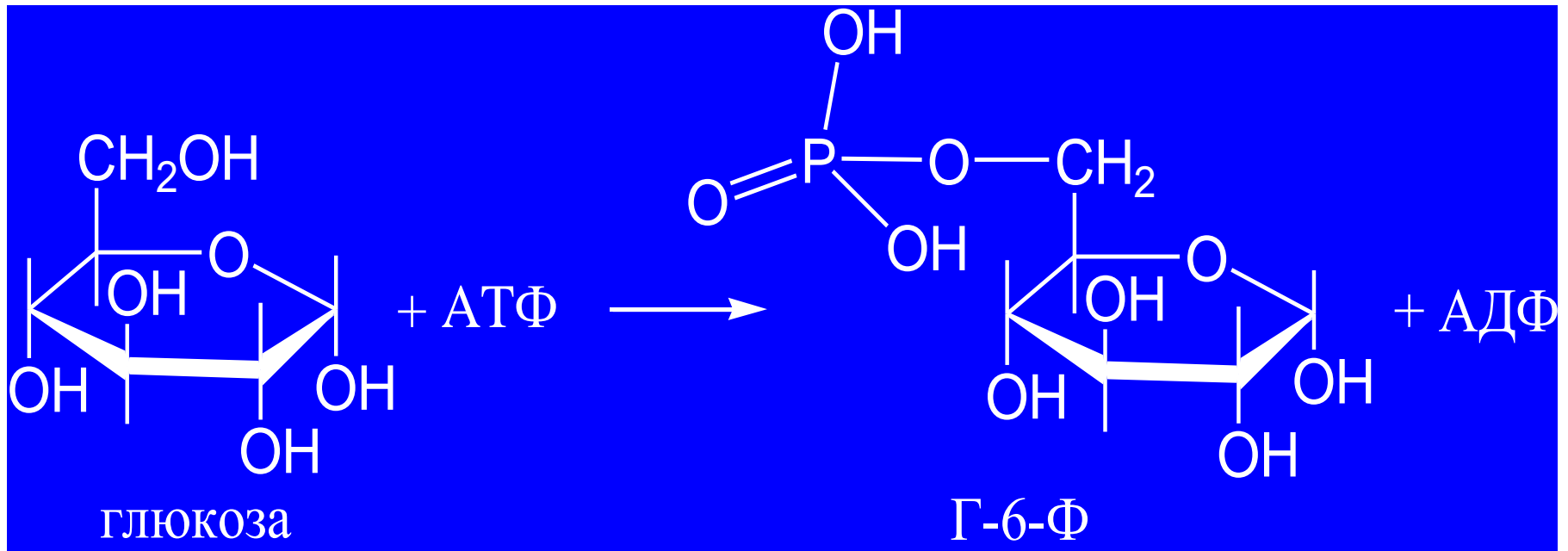
Гликолиз – сложный ферментативный процесс превращения глюкозы, протекающий в тканях человека и животных без потребления кислорода.

Гликолиз является первым, а в анаэробных условиях основным этапом на пути использования глюкозы и других углеводов **для обеспечения биоэнергетических потребностей живых организмов.**

На промежуточных стадиях гликолиза **образуются трехуглеродные фрагменты**, используемые для биосинтеза ряда веществ.

Процесс гликолиза катализируется 11-ю ферментами и протекает в гиалоплазме клеток.

I Фосфорилирование

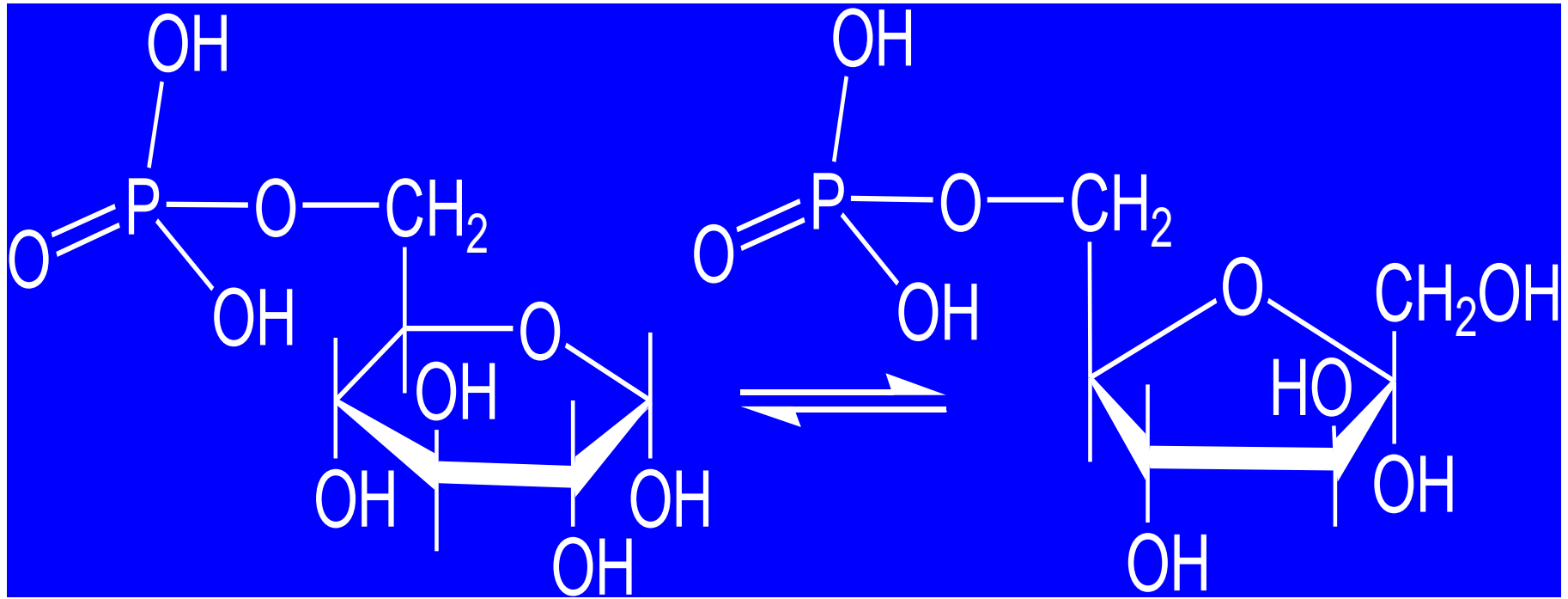


Фермент *гексокиназа* способен катализировать фосфорилирование и других гексоз.

В печени есть *глюкокиназа*, катализирующая фосфорилирование только D-глюкозы.

Это *первая пусковая реакция гликолиза*.

II Изомеризация Г-6-Ф во Ф-6-Ф

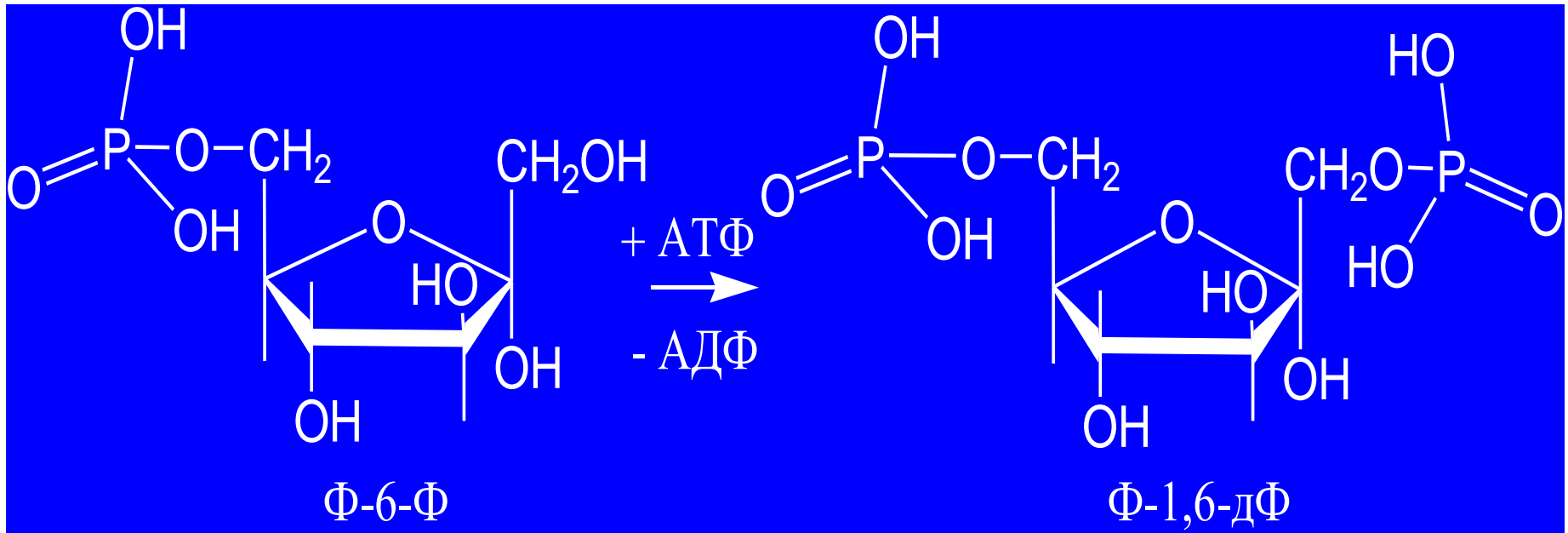


$$\Delta G^{\circ} = 1,67 \text{ кДж/моль}$$

фермент *гексозофосфатизомераза (Г-6-Ф-изомераза)*

- реакция легко обратима

III Фосфорилирование Ф-6-Ф

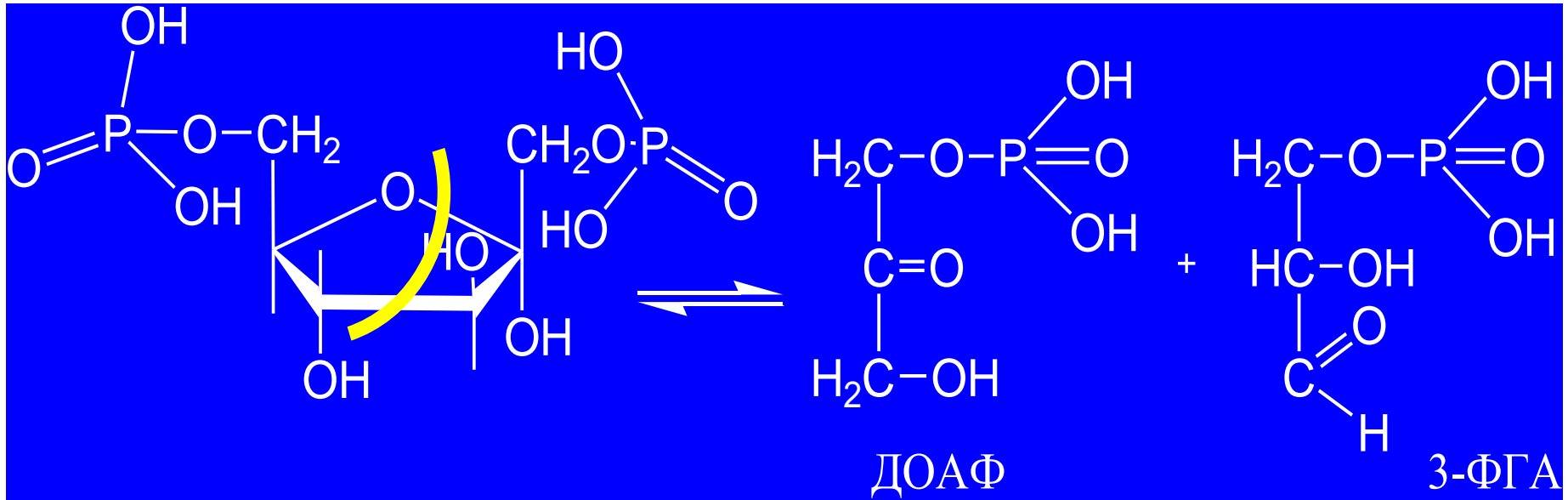


$$\Delta G^{\circ} = -14,23 \text{ кДж/моль}$$

Фермент *6-фосфофруктокиназа*

Реакция протекает в присутствии Mg^{2+} , называется *второй пусковой реакцией гликолиза* и является лимитирующей стадией всего процесса

IV Распад Ф-1,6-дФ на 2 фосфотриозы

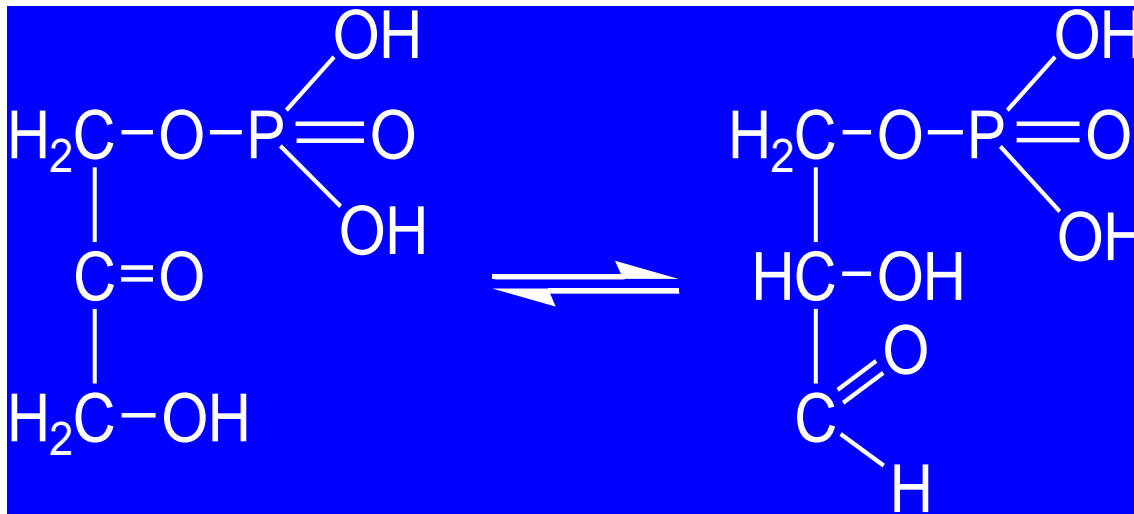


$$\Delta G^{\circ} = 23,85 \text{ кДж/моль}$$

Фермент — *альдолаза*

Реакция обратима

V Изомеризация триозофосфатов



ДОАФ

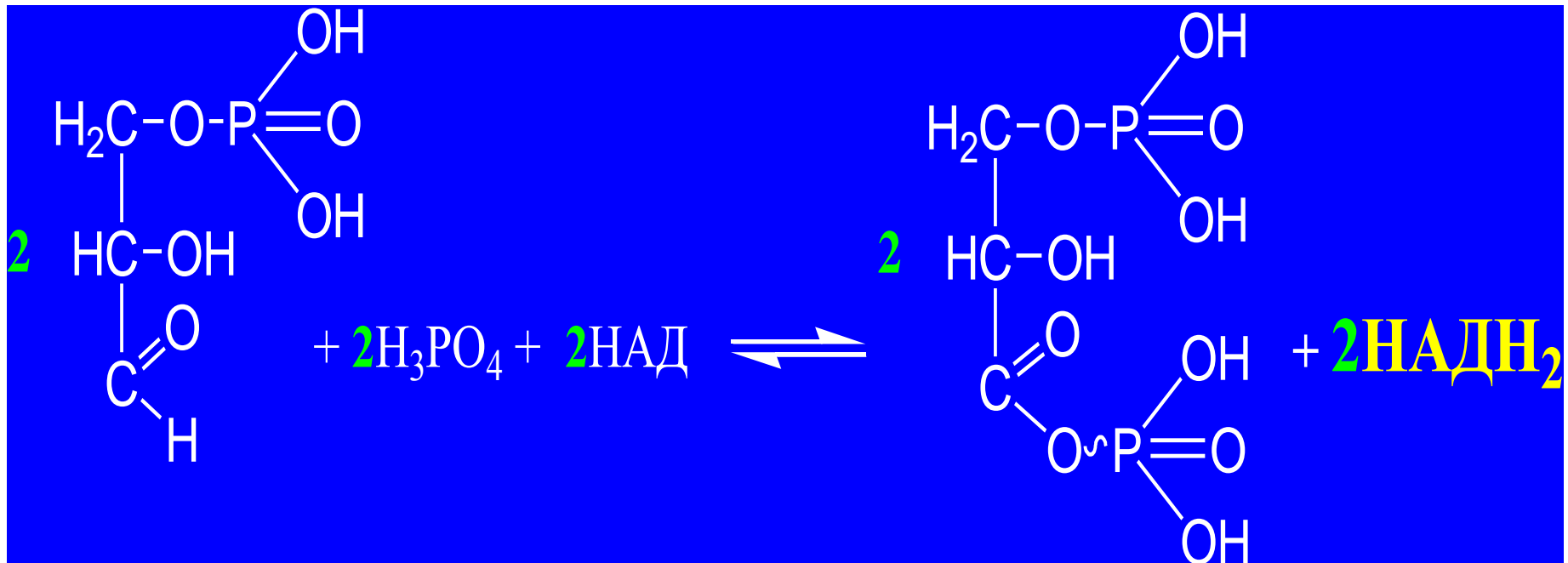
3-ФГА
 $\Delta G^\circ = 7,53$ кДж/моль

Фермент – *триозофосфатизомераза*

Равновесие сдвинуто в сторону ДОАФ (его 95%)

Однако, **в последующие реакции гликолиза может включаться только 3-ФГА**, поэтому по мере потребления 3-ФГА ДОАФ превращается в 3-ФГА. **Образованием 3-ФГА завершается первая стадия гликолиза.**

VI Окисление 3-ФГА 1,3-дФГК

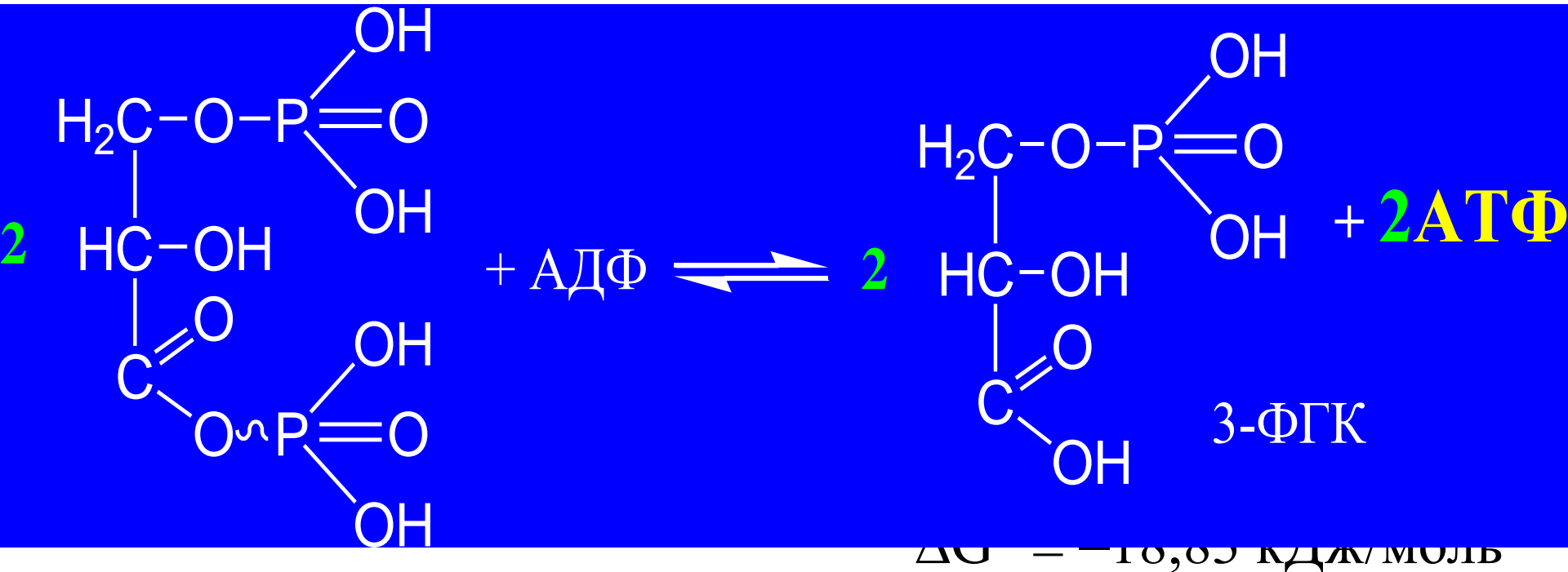


$$\Delta G^\circ = 6,28 \text{ кДж/моль}$$

Фермент - *глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа*
(кофермент – НАД)

1,3-дФГК – макроэргическое соединение

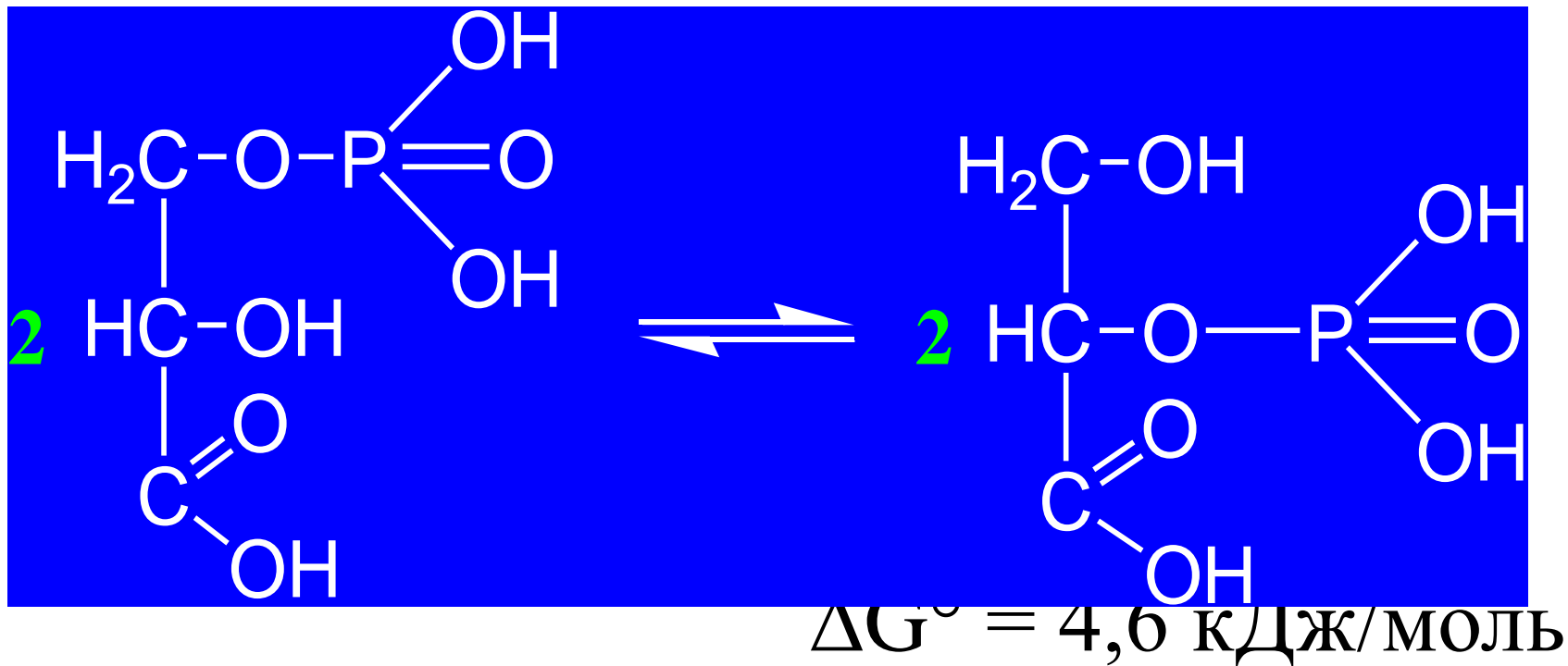
VII Субстратное фосфорилирование



Фермент – *фосфоглицераткиназа*

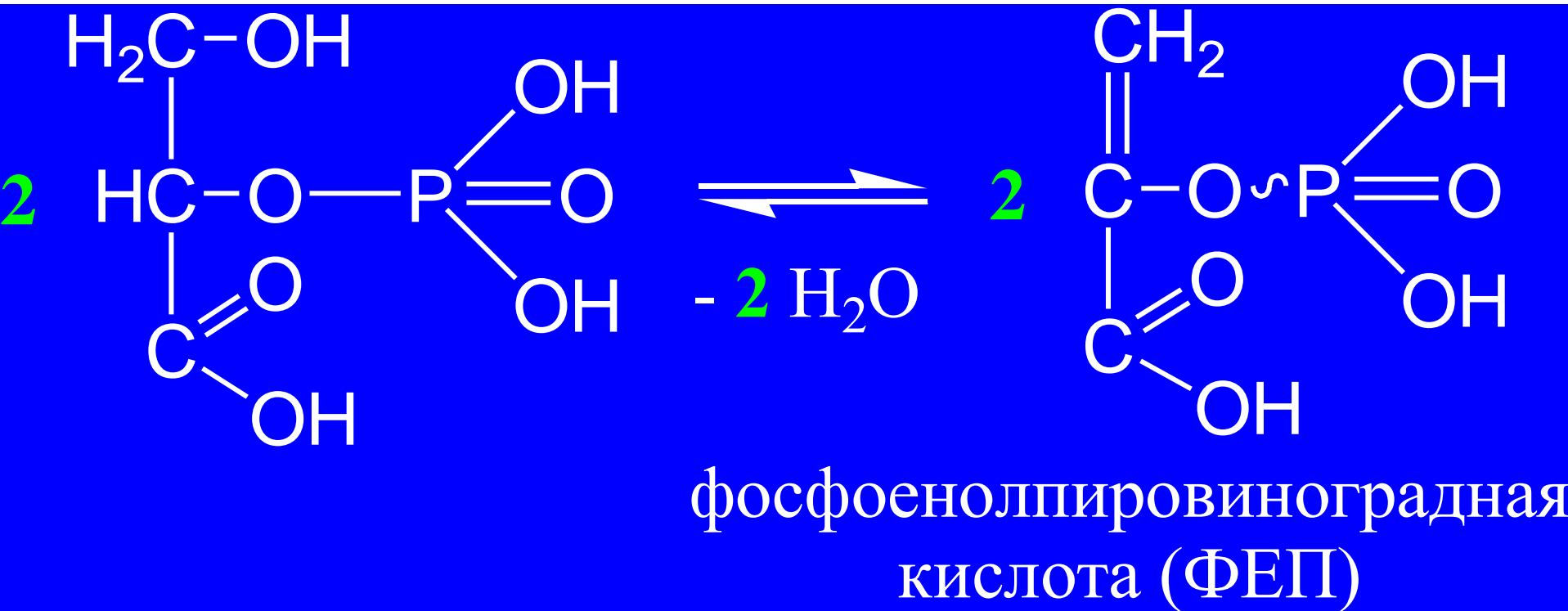
Таким образом, энергия, высвобождающаяся при окислении альдегидной группы 3-ФГА, запасается в **форме энергии АТФ**

VIII Изомеризация 3-ФГК в 2-ФГК



Фермент - *фосфоглицерат-фосфомутаза*
Реакция легко обратима, протекает в
присутствии Mg^{2+}

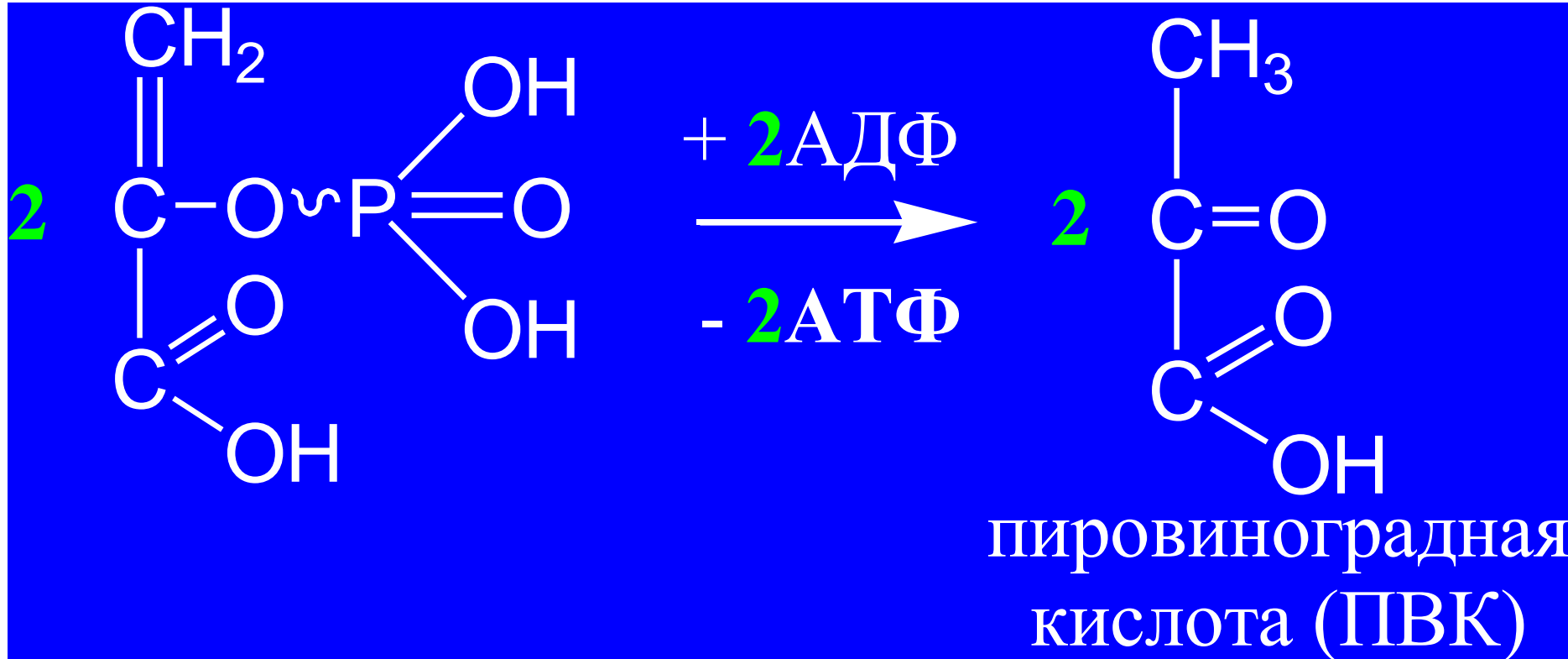
IX Дегидратация 2-ФГК



$$\Delta G^\circ = 1,67 \text{ кДж/моль}$$

Фермент *енолаза*, активируемая ионами Mg^{2+} или Mn^{2+}

X Субстратное фосфорилирование

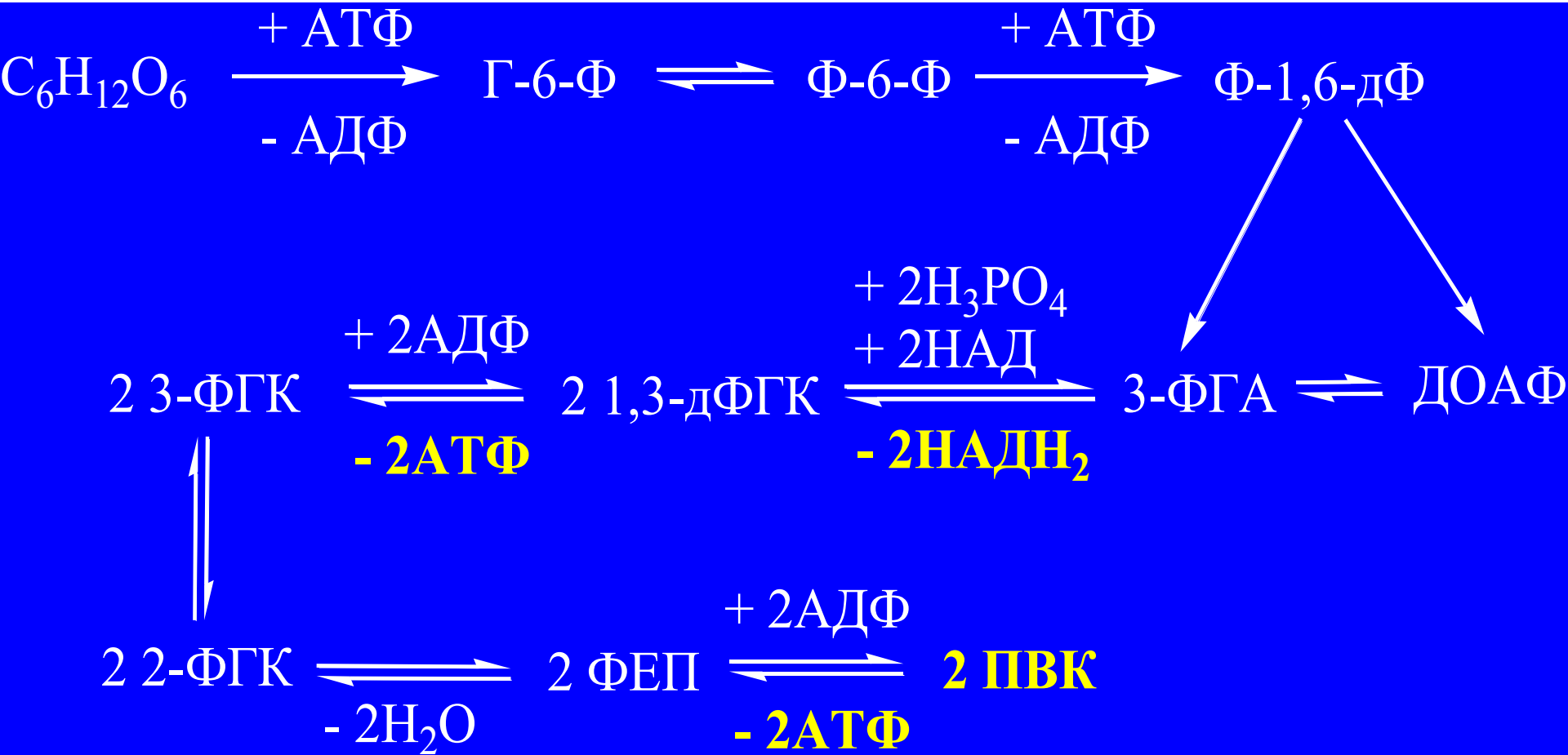


$$\Delta G^{\circ} = -31,38 \text{ кДж/моль}$$

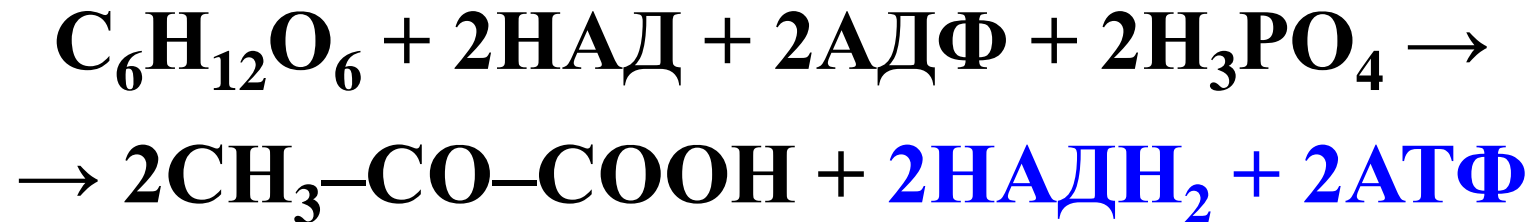
Фермент *пируваткиназа*; для ее действия необходимы ионы Mg^{2+} и Mn^{2+} , а также ионы щелочных металлов (K^{+} или др.)

Внутри клетки реакция практически необратима

Схема гликолиза



Суммарное уравнение гликолиза



6АТФ



8АТФ

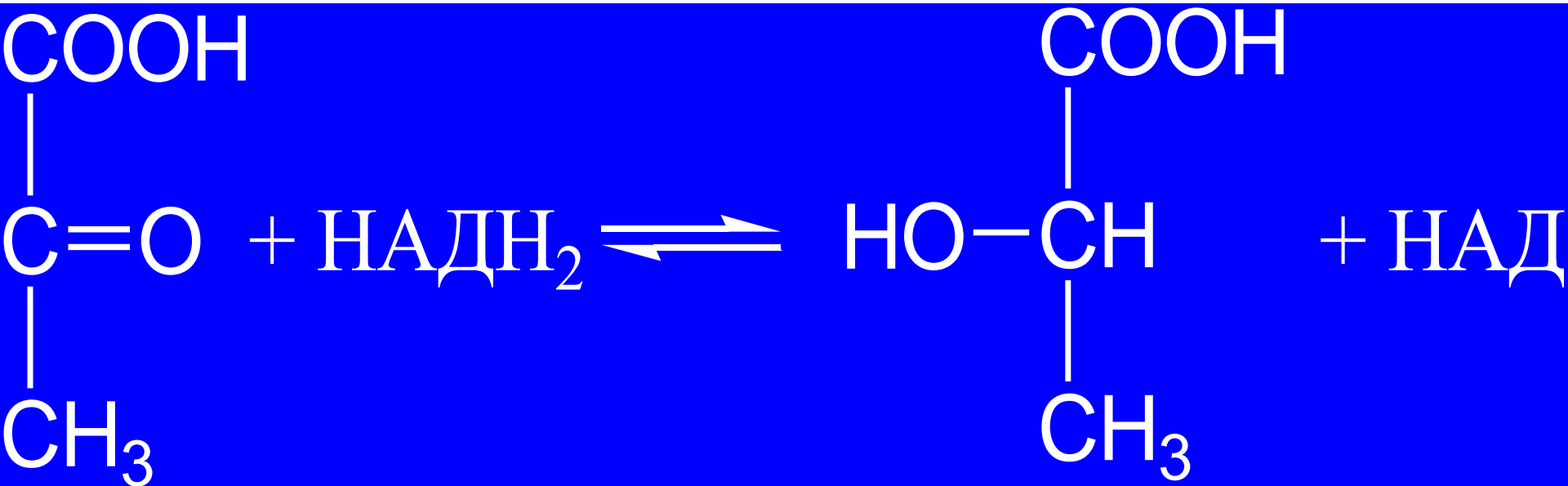
ПЕРВАЯ

ЛВК

Анаэробные условия

- *Восстановление до молочной кислоты* (молочнокислое брожение, окончание гликолиза);
- *Спиртовое брожение;*
- другие виды брожения.

I В анаэробных условиях – восстановление до молочной кислоты



Фермент – *лактатдегидрогеназа*

Другие названия процесса – молочнокислое брожение, окончание гликолиза (в зависимости от локализации)

Молочная кислота накапливается при активной мышечной работе и вызывает утомление мышц.

Часть молочной кислоты в аэробных условиях окисляется до CO_2 и H_2O (1/5 – 1/6) или идет на ресинтез гликогена.

ΔG°_{310} расщепления глюкозы до молочной кислоты ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 \rightarrow 2\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$) составляет **~210 кДж/моль**. Из этого количества энергии **~126 кДж** рассеивается в виде тепла, а **~84 кДж** накапливается в форме АТФ.

Концевая макроэргическая связь АТФ соответствует примерно 33,6–42,0 кДж/моль. Таким образом, КПД гликолиза (до молочной кислоты) составляет около **0,4**.

Молочнокислое брожение осуществляется молочнокислыми бактериями.

II В анаэробных условиях – спиртовое брожение

Осуществляется дрожжеподобными организмами и некоторыми плесневыми грибами:

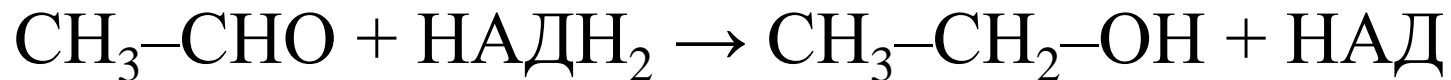


По механизму близко к гликолизу.

При спиртовом брожении ПВК вначале подвергается декарбоксилированию под действием фермента **пируватдекарбоксилазы**, которая требует наличия Mg^{2+} и кофермента тиаминпирофосфата:



Затем уксусный альдегид восстанавливается в этанол при участии фермента **алкогольдегидрогеназы**:



Существуют и другие виды брожения, отличающиеся конечными продуктами

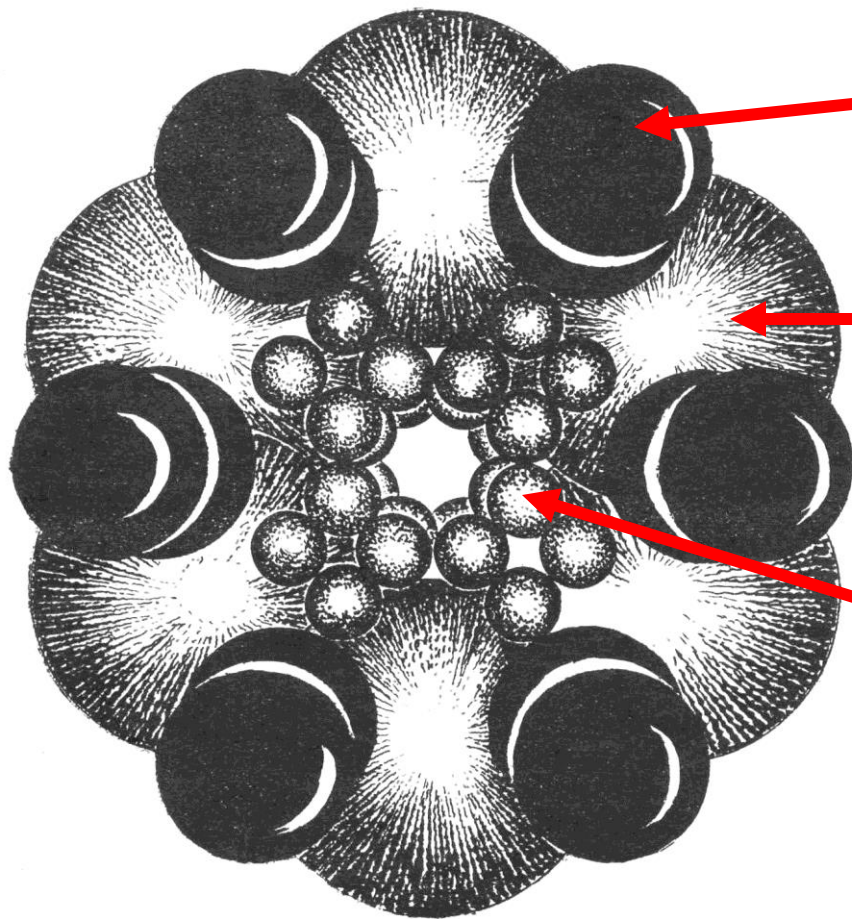
III В аэробных условиях – окислительное декарбоксилирование (дыхание)

ПВК подвергается окислительному декарбоксилированию с образованием **ацетил-КоА**, который затем может окисляться до CO_2 и H_2O .



Мультиэнзимный комплекс –
пируватдегидрогеназный

Модель дегидрогеназного полиферментного комплекса

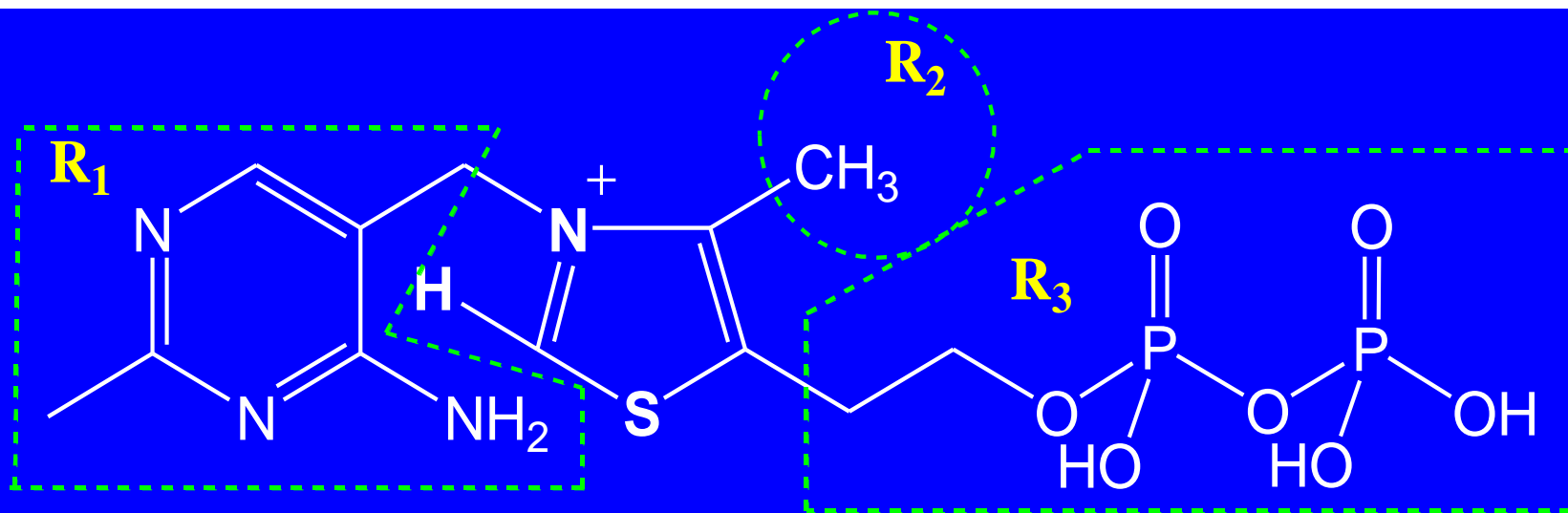


12 димерных молекул
пируватдекарбоксилазы

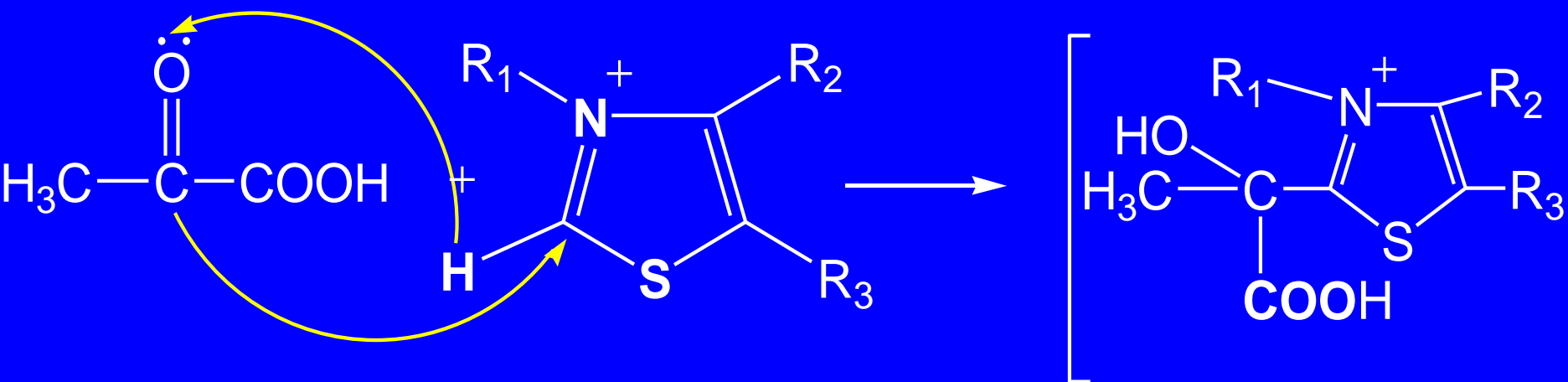
6 димерных молекул
*дигидролипоилдегидро-
геназы*

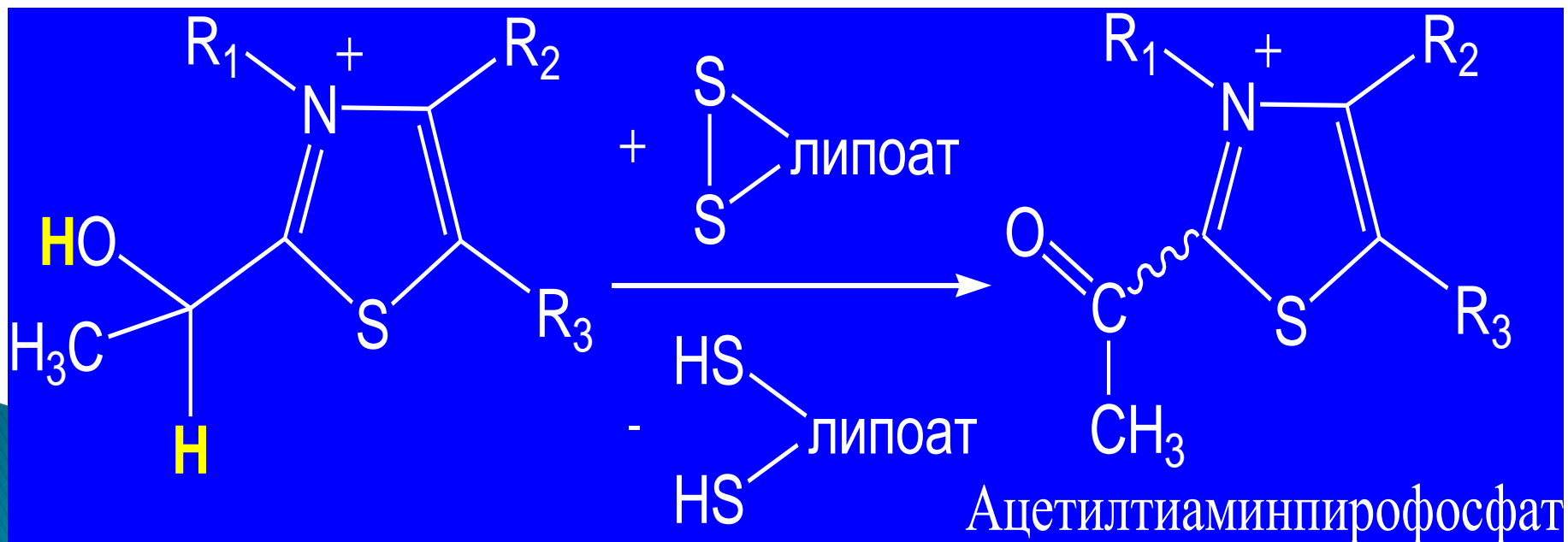
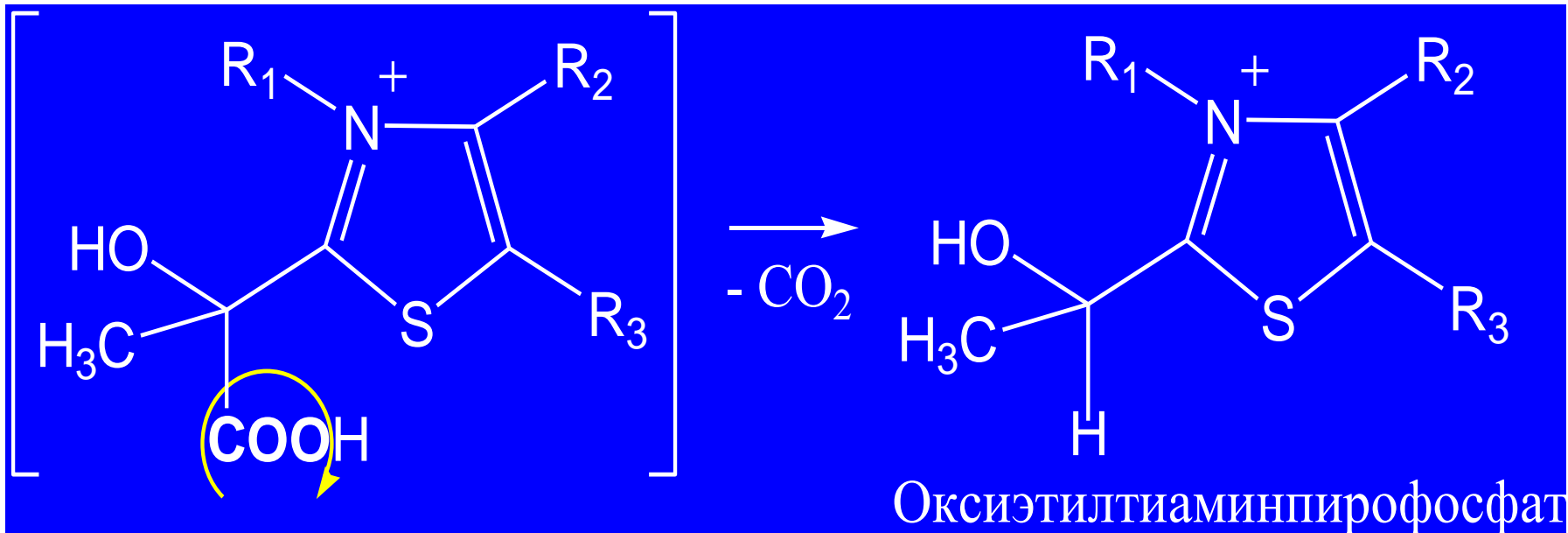
24 молекулы
*липоат-
ацетилтрансферазы*

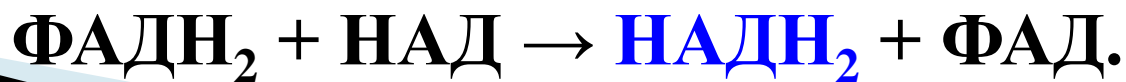
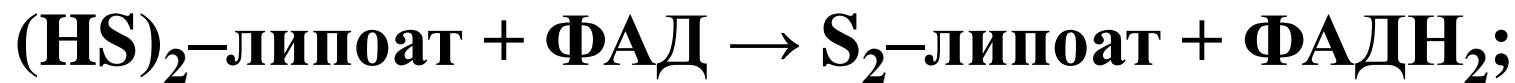
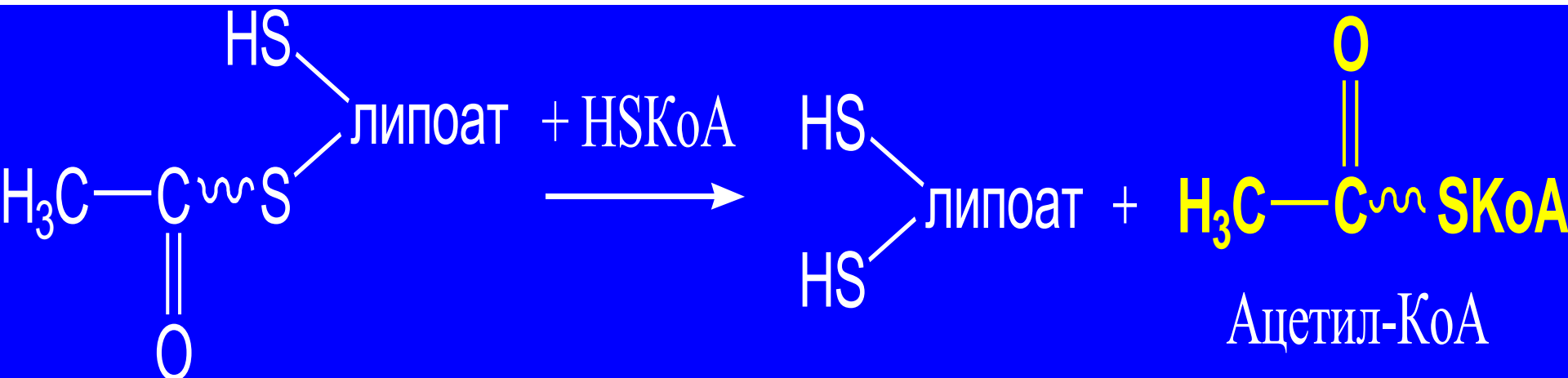
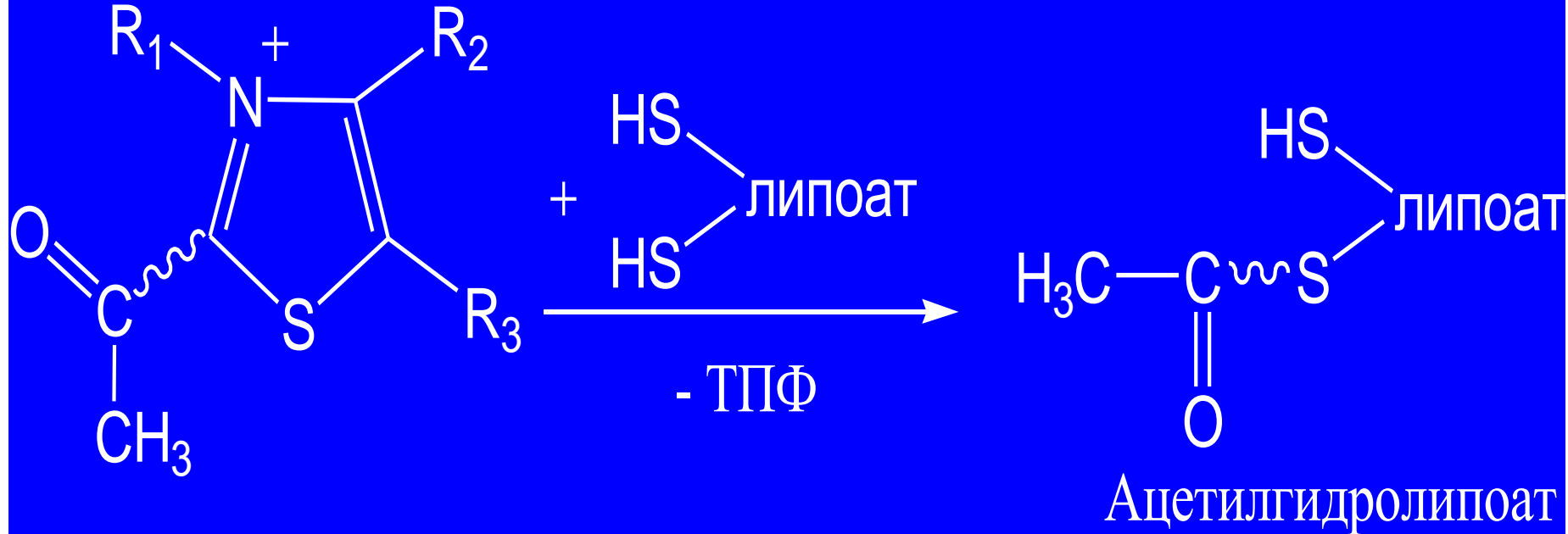
Механизм окислительного декарбоксилирования ПВК



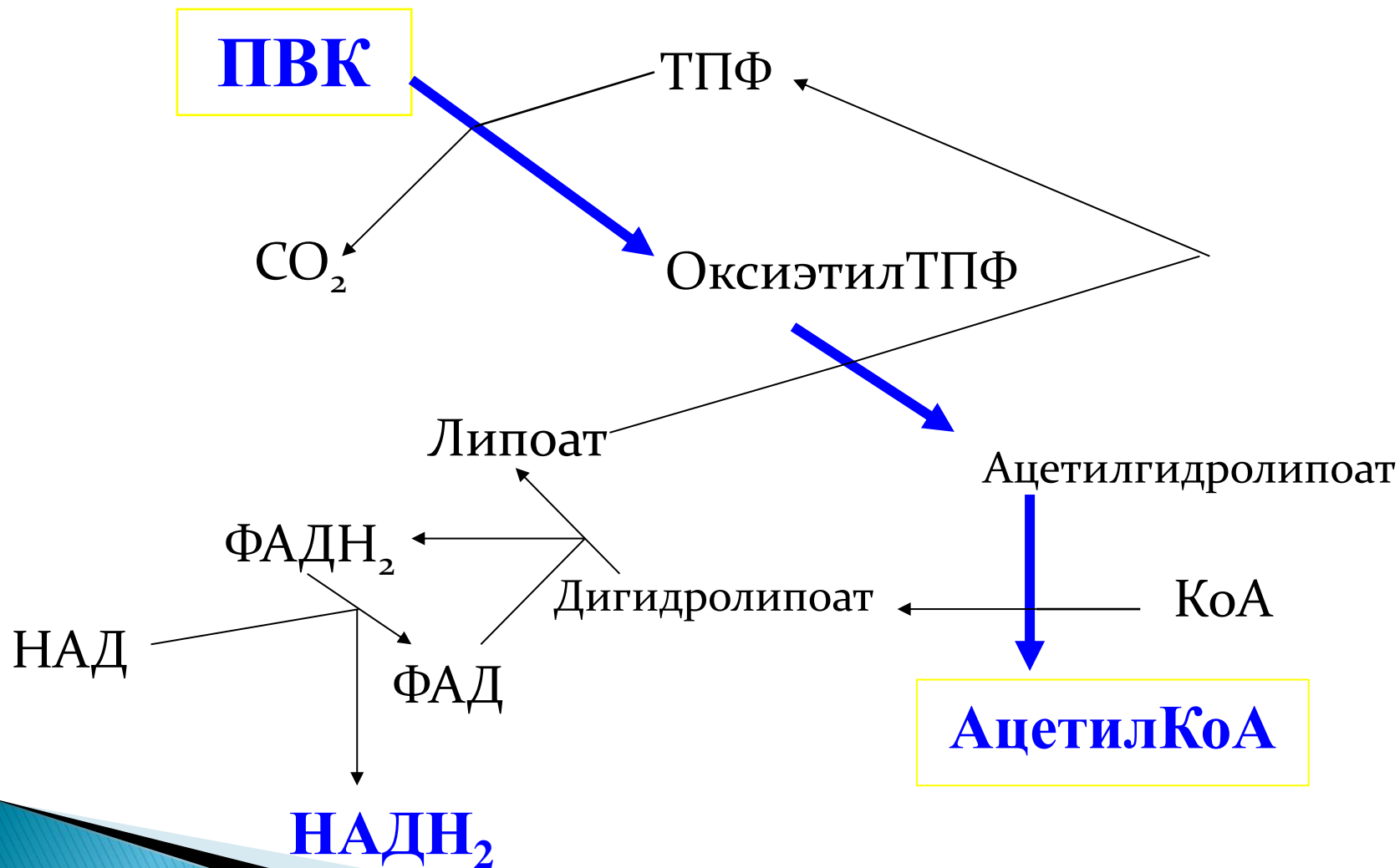
Тиаминпирофосфат (витамин В₁)







Механизм действия пируватдегидрогеназного комплекса



Цикл три- и дикарбоновых
кислот (цикл Кребса)

Цикл три- и дикарбоновых кислот впервые был открыт английским биохимиком *Хансом Адольфом Кребсом* в 1937 г.

В 1953 г. он удостоился Нобелевской премии по физиологии и медицине.

Х.А. Кребс впервые постулировал значение данного цикла для полного «сгорания» ПВК, главным источником которой является гликолитическое превращение углеводов.

В дальнейшем было показано, что цикл Кребса является **«фокусом»**, в котором сходятся практически все метаболические пути.

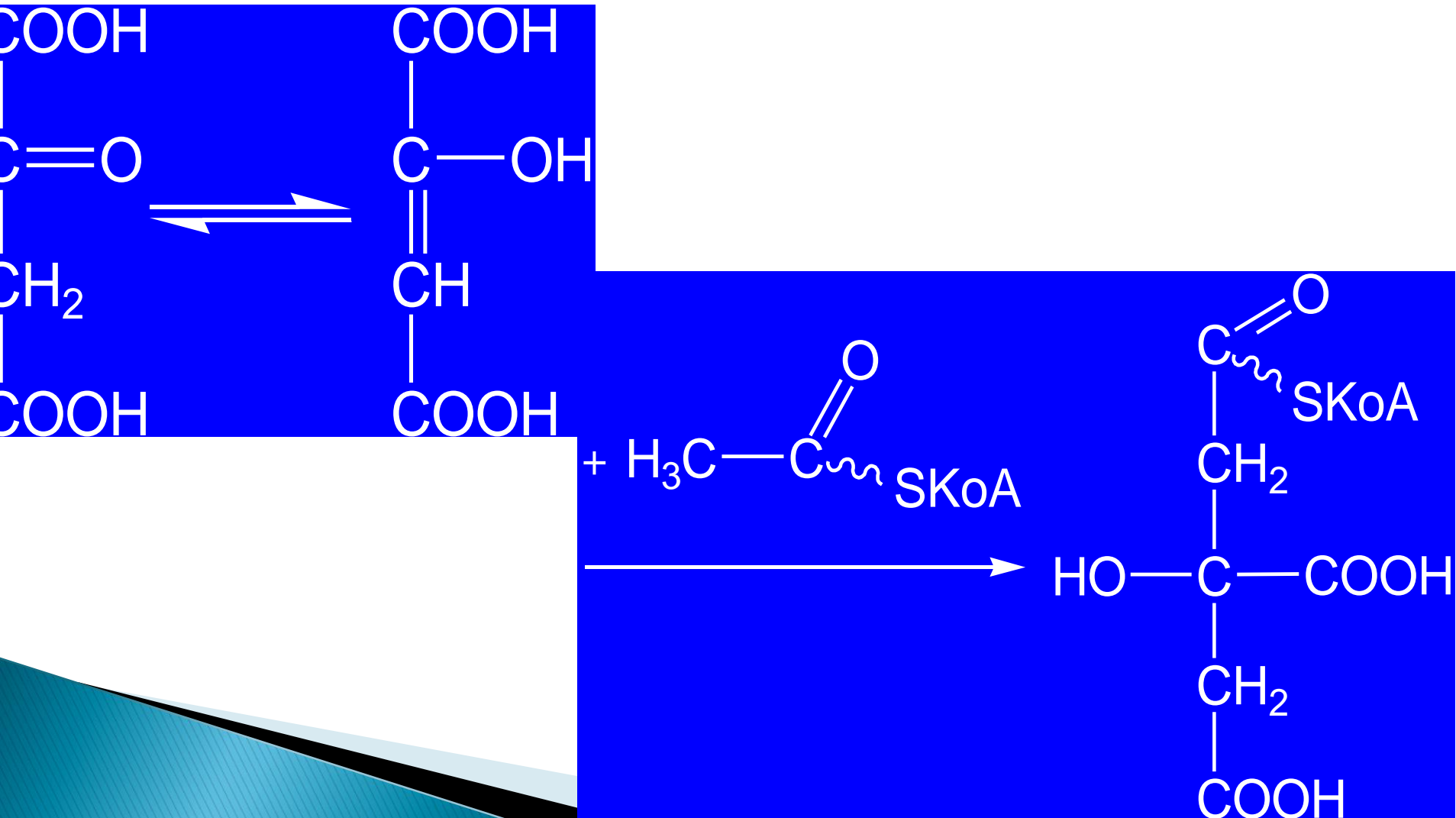
Цикл состоит из 8-ми последовательных реакций.

Ферменты цикла собраны в **метаболон**, локализованный в **кристах митохондрий**.

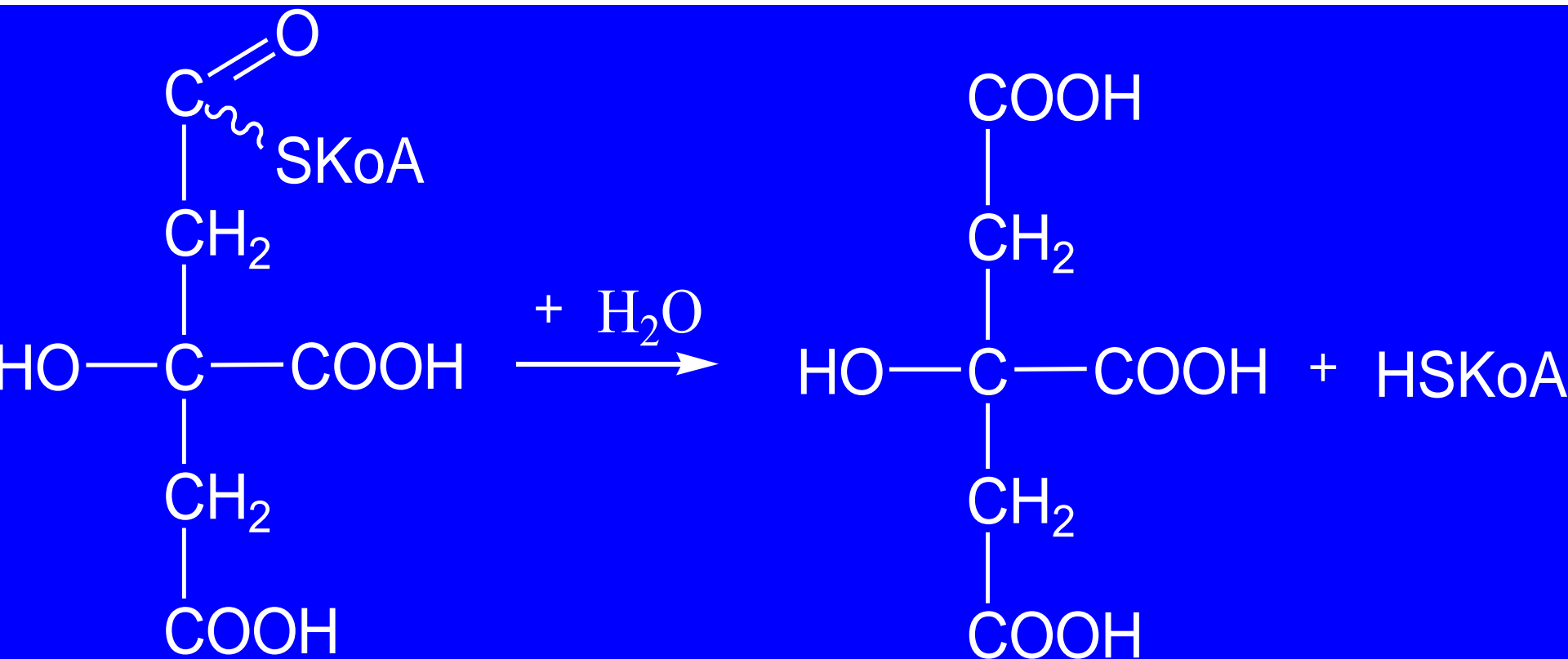
I Конденсация ацетил-КоА со ЩУК

Фермент – *цитратсинтаза*

Процесс идет в несколько стадий



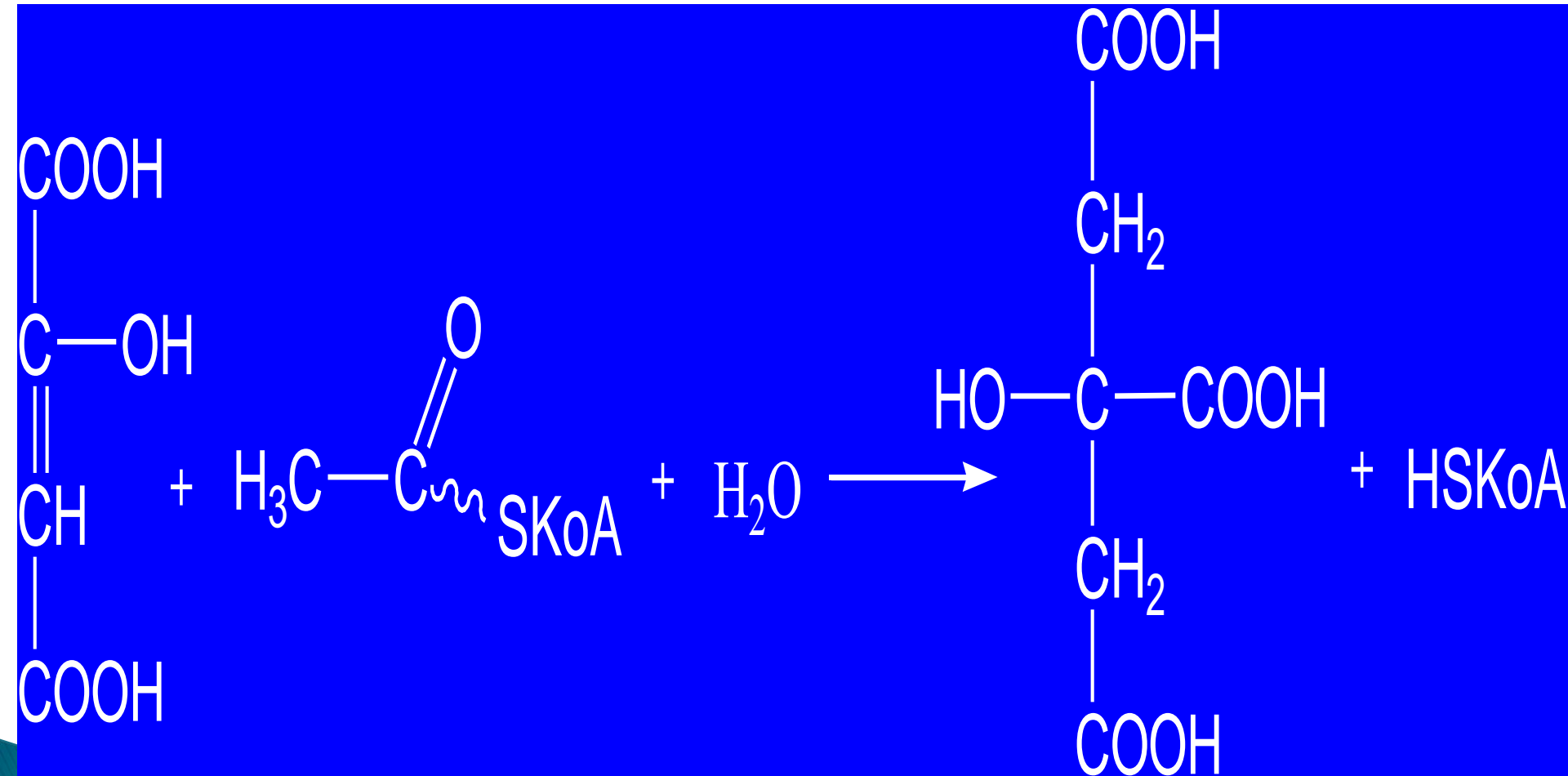
I Конденсация ацетил-КоА со ЩУК



ЛИМОННАЯ КИСЛОТА

I Конденсация ацетил-КоА со ЩУК

Суммарное уравнение первой стадии:



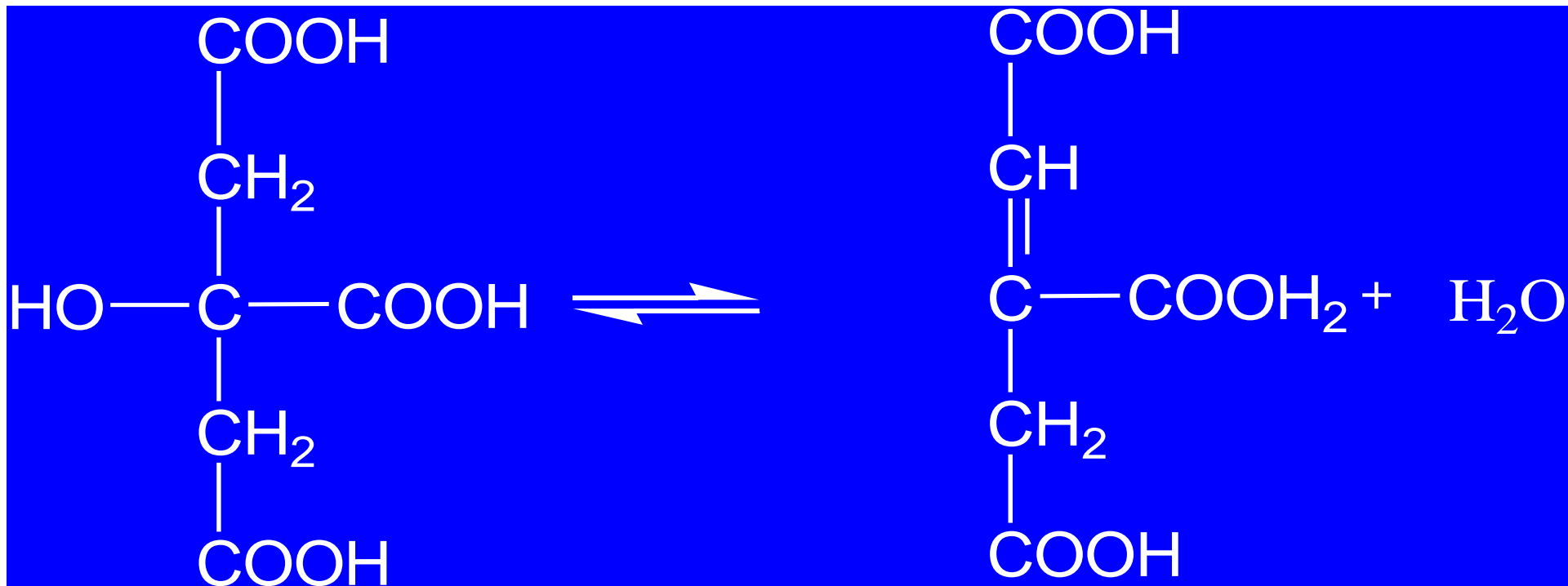
$$\Delta G^\circ = -31,38 \text{ кДж/моль}$$

II Изомеризация лимонной кислоты в изолимонную

Фермент – *аконитатгидратаза*

Процесс идет в две стадии

2.1. Дегидратация лимонной кислоты



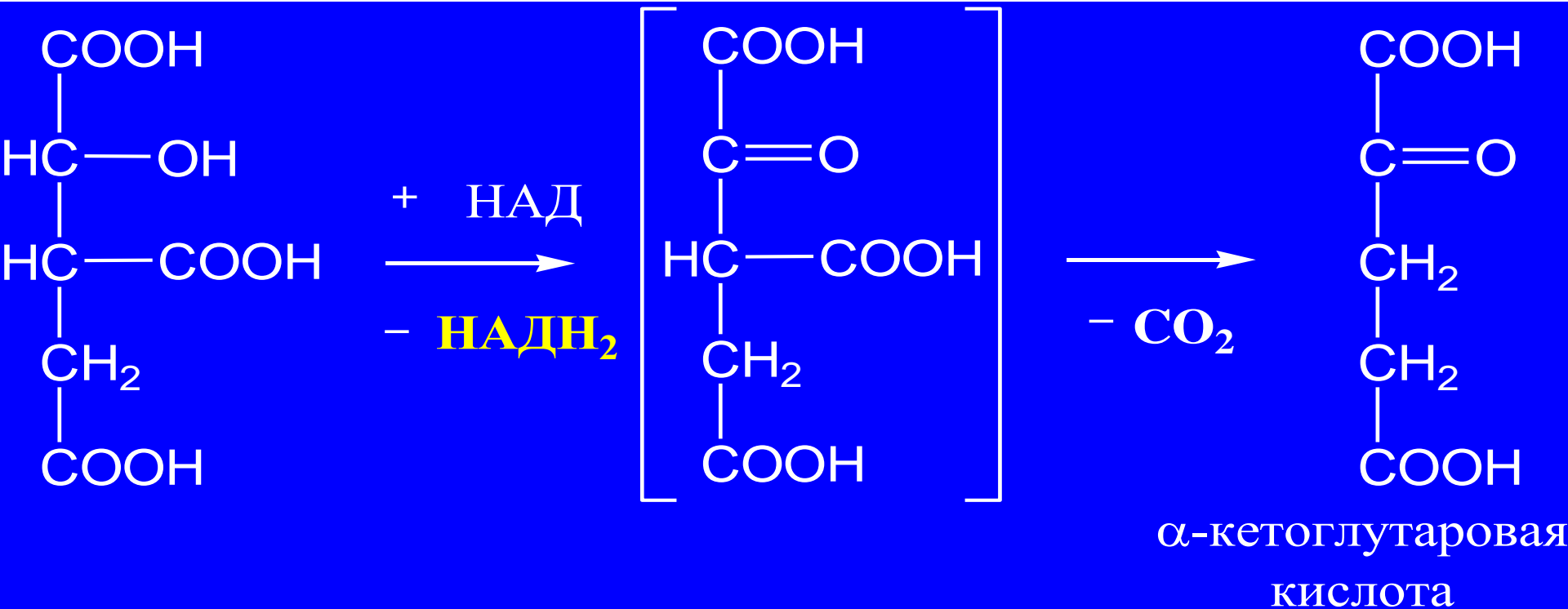
ЦИС-АКОНИТОВАЯ КИСЛОТА

$\Delta G^\circ = 8,37$ кДж/моль

III Окисление изолимонной кислоты, сопровождающееся декарбоксилированием

Фермент *изоцитратдегидрогеназа*

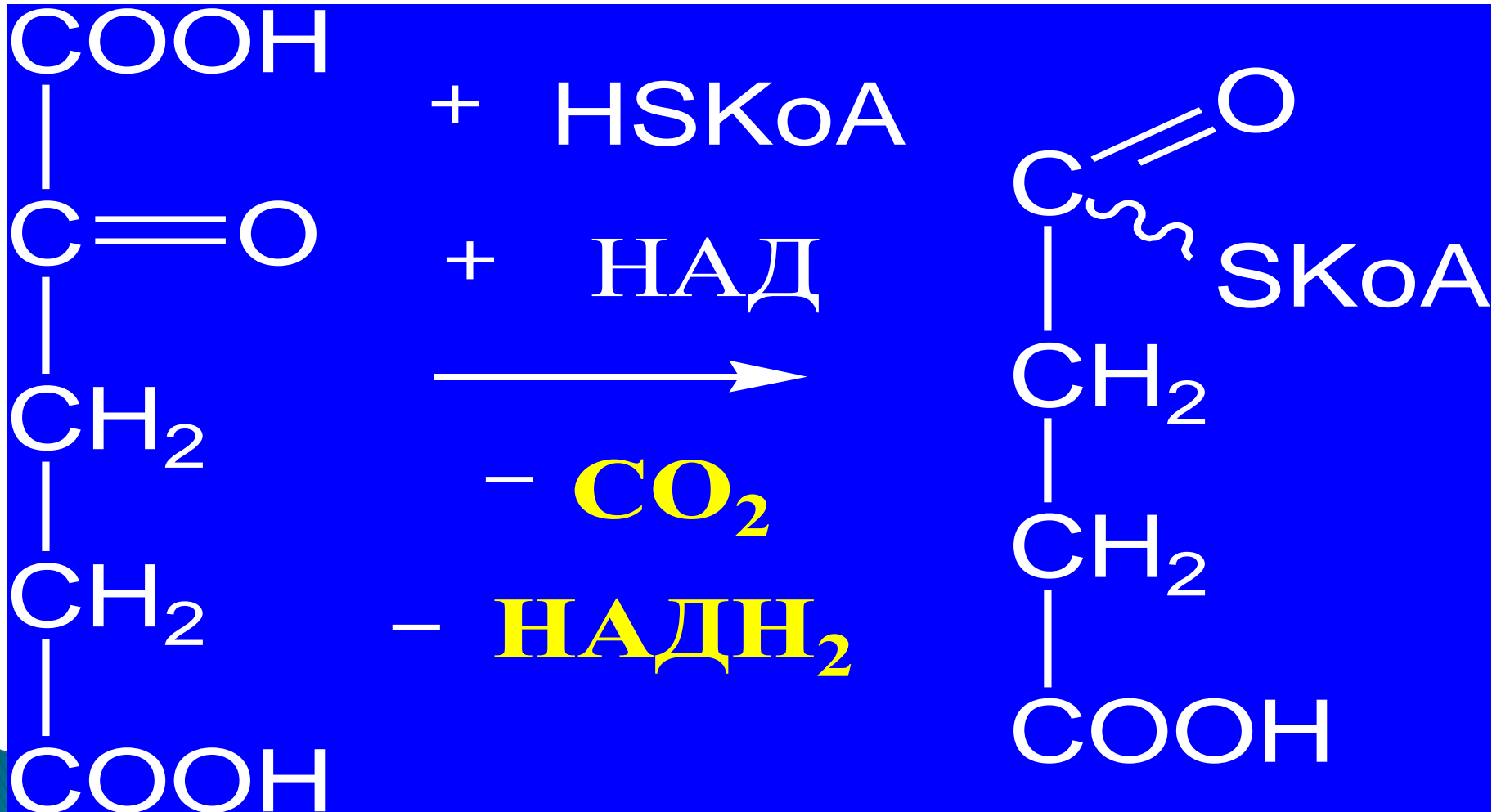
(кофермент – НАД)



$$\Delta G^\circ = -8,37 \text{ кДж/моль}$$

*IV Окислительное декарбоксилирование
α-кетоглутаровой кислоты*

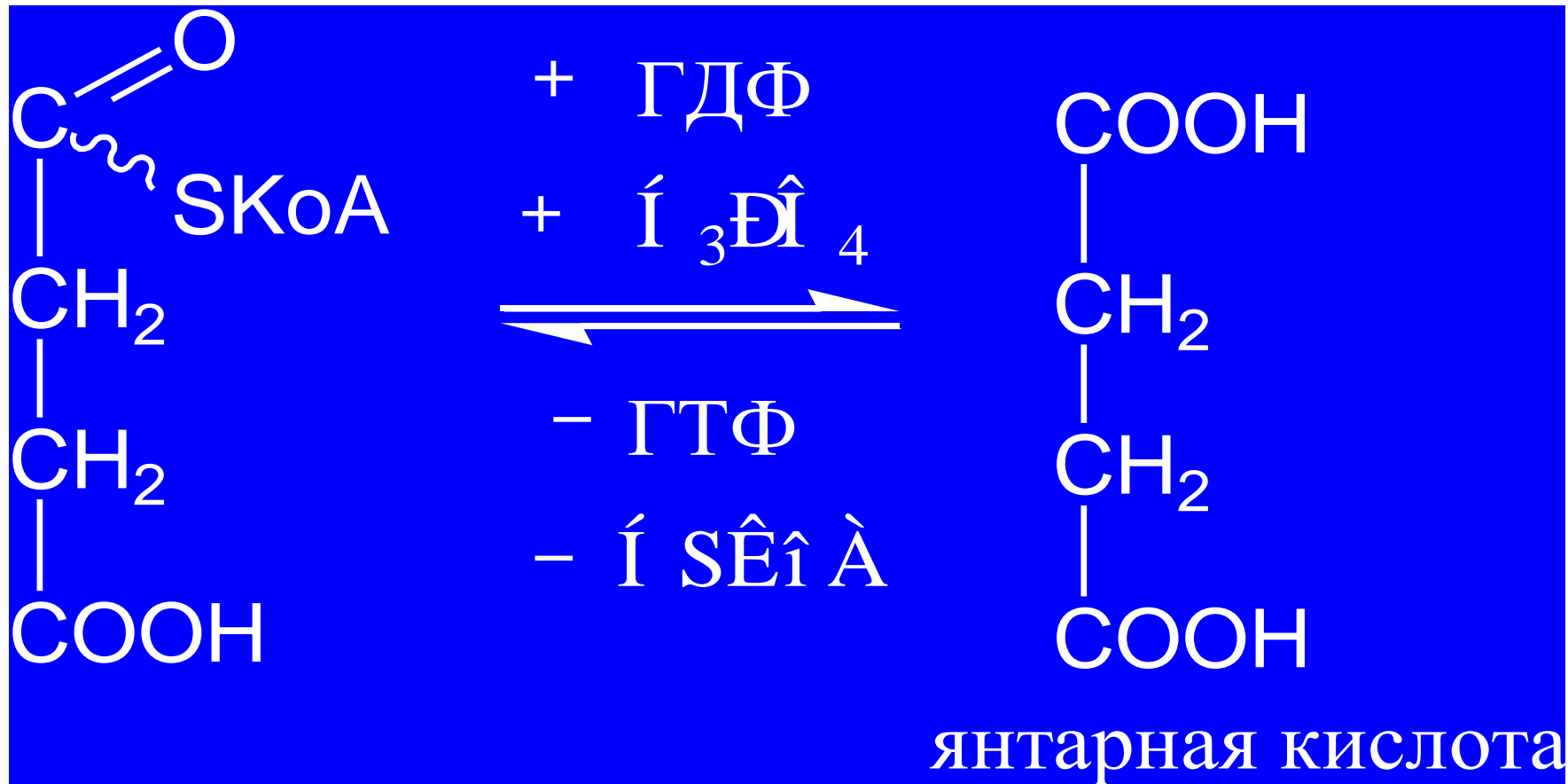
Фермент *α-кетоглутаратдегидрогеназа*



Сукцинил-КоА

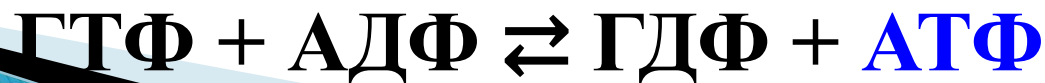
V Субстратное фосфорилирование

Фермент *сукцинат*: КоАлигаза



янтарная кислота

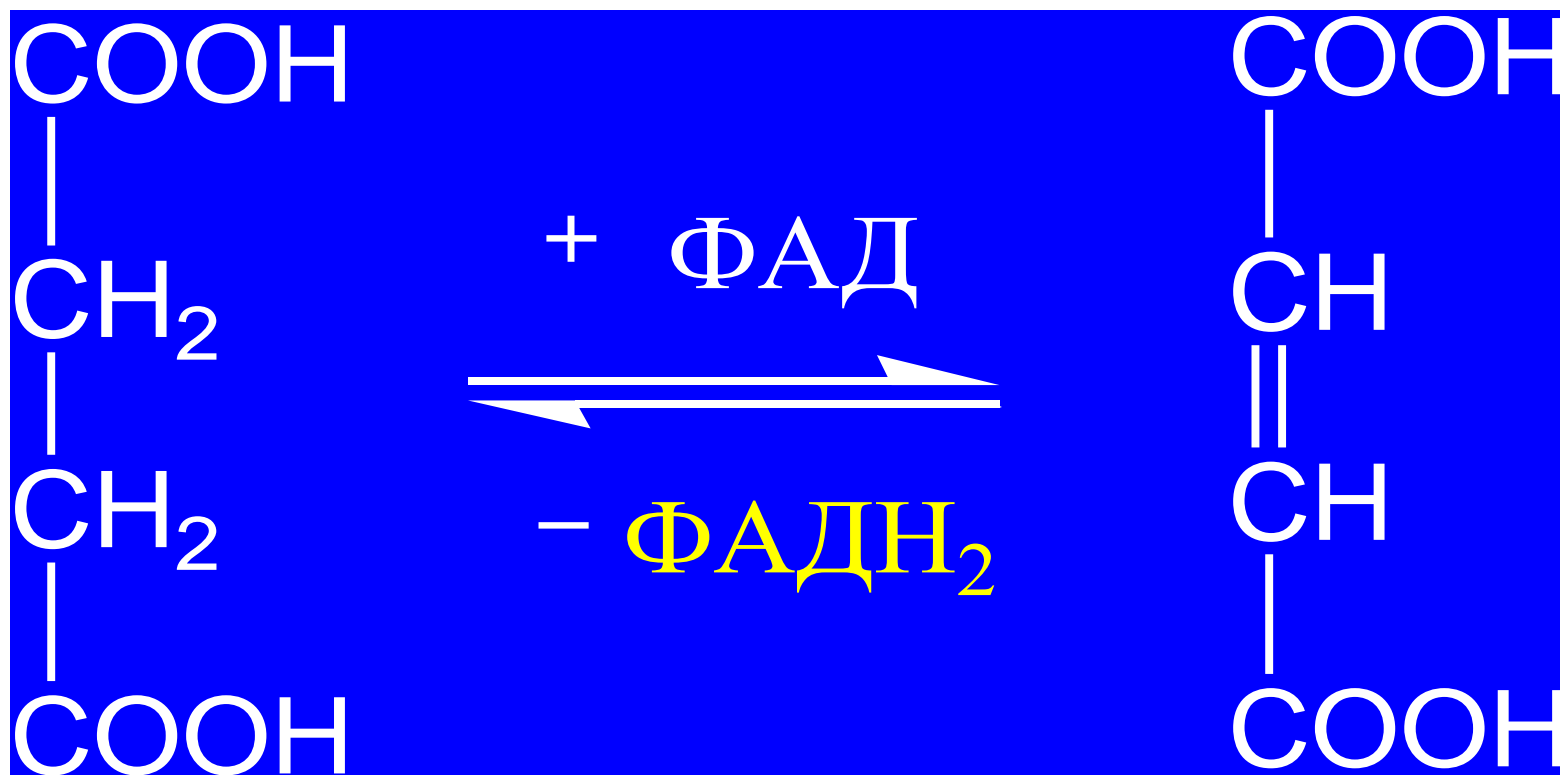
$\Delta G^\circ = -3,35$ кДж/моль



VI Превращение янтарной кислоты в фумаровую (дегидрирование)

Фермент *сукцинатдегидрогеназа*

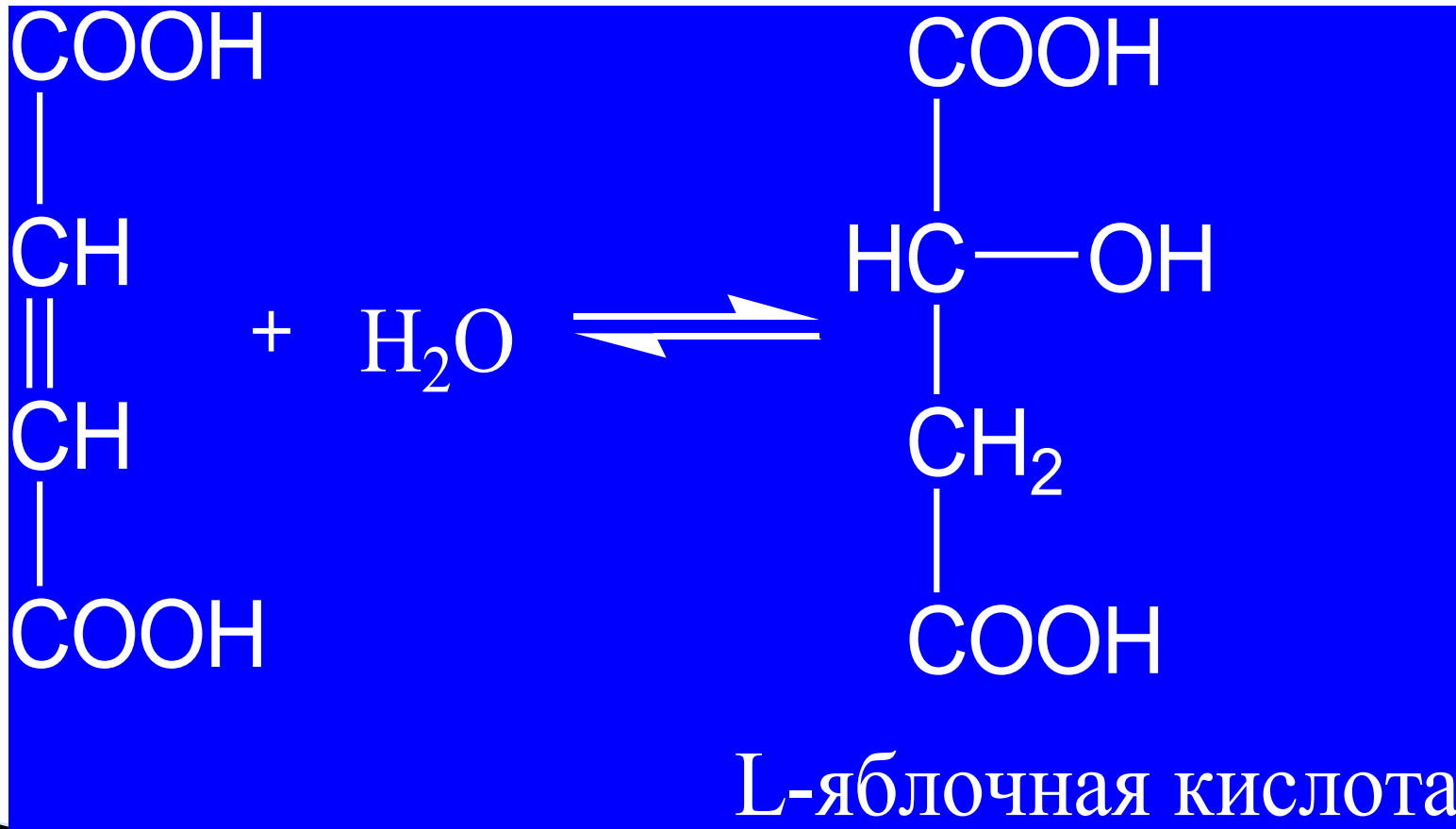
(кофермент – ФАД):



$$\Delta G^{\circ} = 0$$

VII Гидратация фумаровой кислоты с образованием яблочной кислоты

Фермент *фумаратгидратаза*



$$\Delta G^\circ = -3,77 \text{ кДж/моль}$$

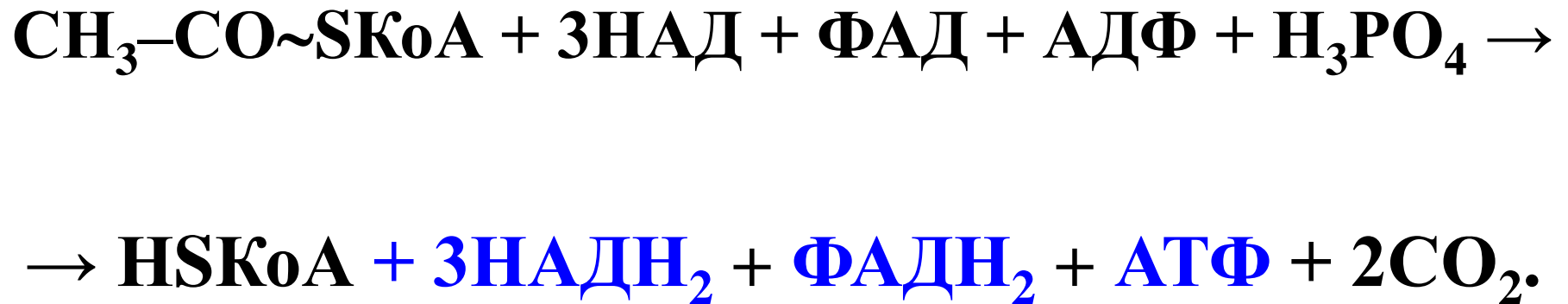
VIII Окисление яблочной кислоты до кетоформы ЩУК

Фермент *малатдегидрогеназа*



$$\Delta G^\circ = 29,71 \text{ кДж/моль}$$

Суммарное уравнение цикла Кребса



За 1 оборот цикла Кребса происходит полное окисление 1 молекулы ацетил-КоА.

Для непрерывной работы цикла необходимо постоянное поступление в систему ацетил-КоА, а коферменты (НАД и ФАД), перешедшие в восстановленное состояние, должны снова и снова окисляться в дыхательной цепи.

Освобождающаяся в результате окисления ацетил-КоА энергия в значительной мере сосредоточивается в макроэргических связях **АТФ**.

При окислении 1 молекулы ацетил-КоА в цикле Кребса образуется **12 молекул АТФ**.

Гликолиз

Цикл Кребса



2НАДН₂
2АТФ

2АТФ

2НАДН₂

2·3НАДН₂

2ФАДН₂

6АТФ

6АТФ

18АТФ

4АТФ

38АТФ

МОЛОЧНАЯ
КИСЛОТА

**Аллотомический путь распада
глюкозо-6-фосфата
(пентозофосфатный цикл
окисления углеводов)**

Расхождение путей окисления углеводов – классического, при участии цикла Кребса, и пентозного – начинается со стадии образования гексозомонофосфата:

если Г-6-Ф превращается во Ф-1,6-ДФ, то дальнейший распад углеводов идет по гликолитическому пути с образованием ПВК, которая, окисляясь до ацетил-КоА, затем «сгорает» в цикле Кребса.

если же превращения Г-6-Ф во Ф-1,6-ДФ не происходит, то Г-6-Ф может подвергаться прямому окислению до фосфопентоз

В норме доля пентозного цикла в количественном превращении глюкозы обычно невелика и варьирует у разных организмов, зависит от типа ткани и ее функционального состояния

Значение пентозного пути в обмене веществ

Пентозный цикл поставляет **НАДФН₂**, необходимый для биосинтеза жирных кислот, холестерина и т.д. За счет этого цикла потребность организма в НАДФН₂ покрывается практически на 50%.

Пентозный цикл поставляет **пентозофосфаты** для синтеза нуклеиновых кислот (Р-5-Ф) и многих коферментов.

Роль пентозного цикла возрастает при ряде **патологических состояний** (так, НАДФН₂ используется для обезвреживания ядов в печени).

Реакции пентозофосфатного пути

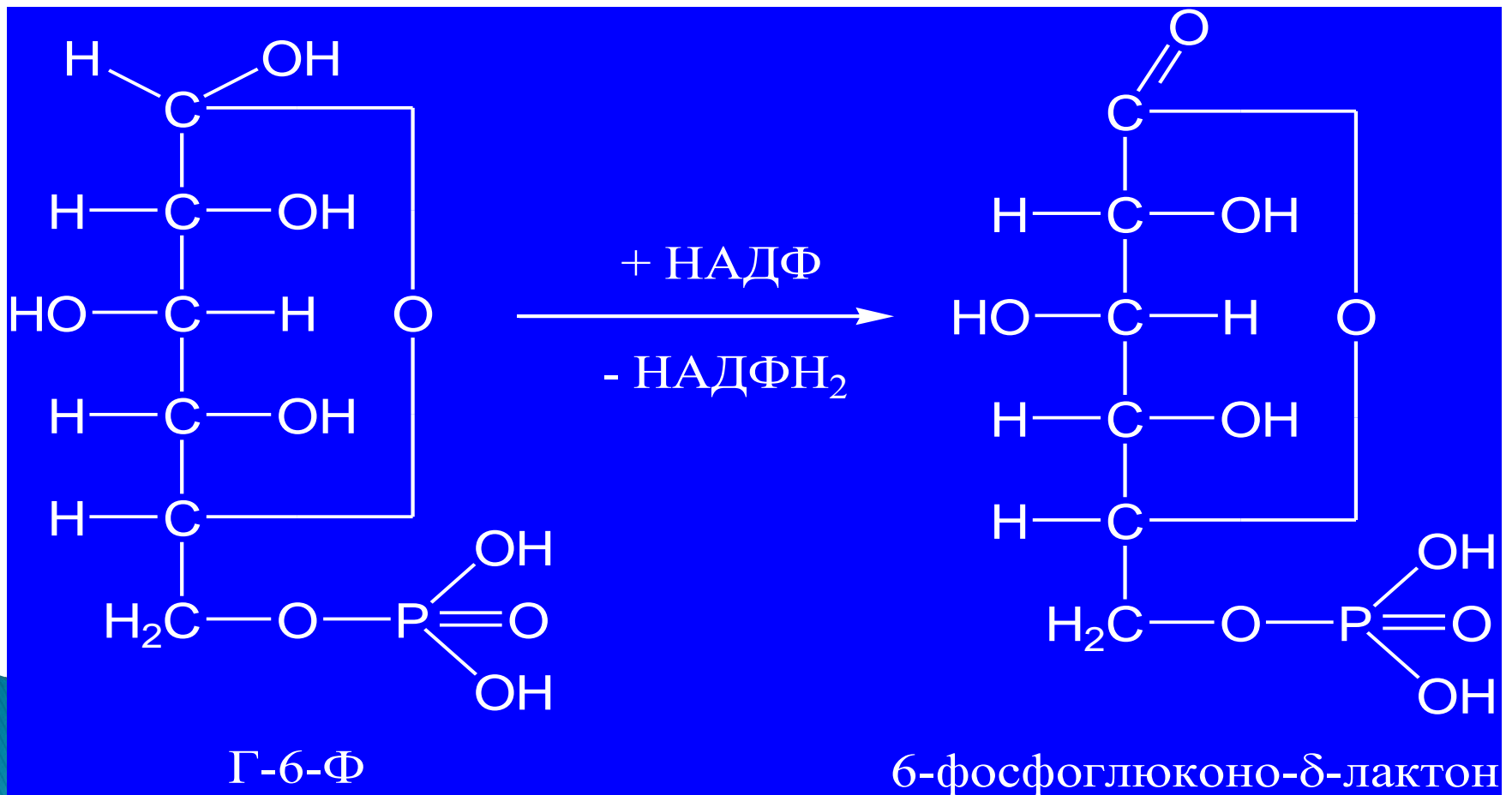
Пентозный цикл начинается с **окислительного декарбоксилирования** (от гексозофосфата отщепляется первый атом углерода). Это окислительная стадия цикла.

Вторая стадия включает **неокислительные превращения пентозофосфатов** с образованием исходного глюкозо-6-фосфата.

Реакции пентозного цикла протекают в **цитоплазме** клеток.

I Дегидрирование Г-6-Ф

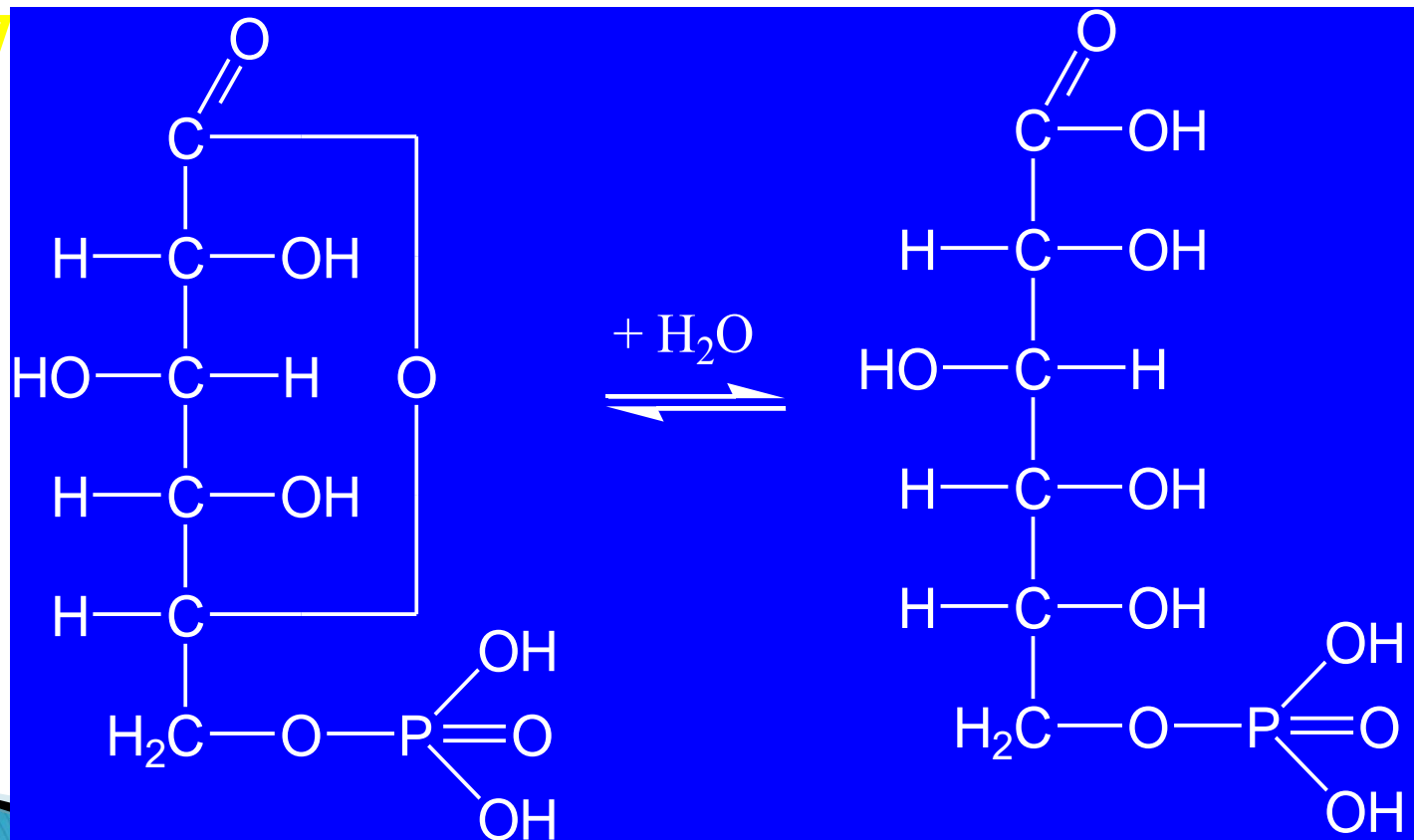
Фермент *глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа*
(кофермент НАДФ)



II Гидролиз β -фосфогулконо- δ -лактона

β -фосфогулконо- δ -лактон гидролизуетя либо спонтанно, либо с помощью

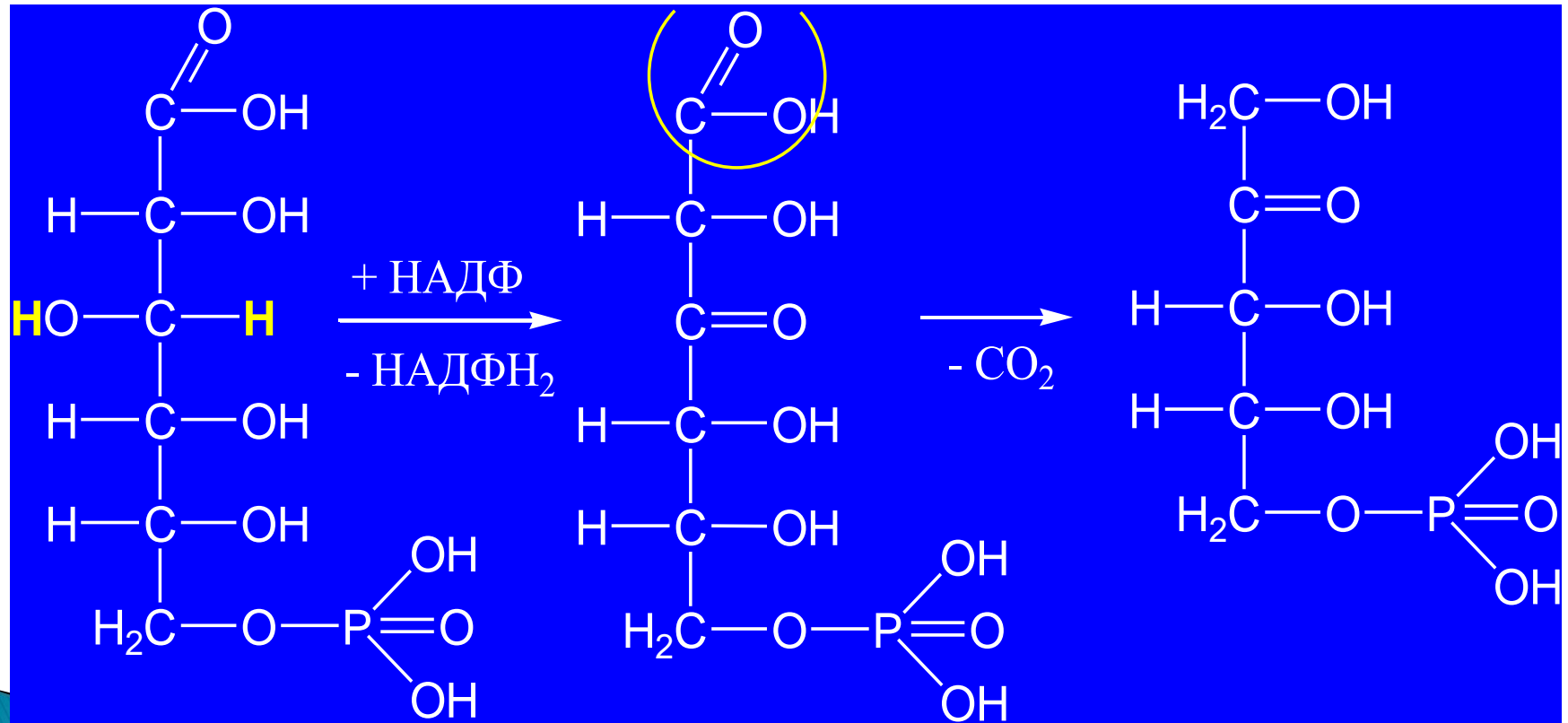
ГЛ



β -фосфогулконовая кислота

III Дегидрирование и декарбоксилирование 6-фосфоглюконовой кислоты

Фермент **фосфоглюконатдегидрогеназа**
(**декарбоксилирующая**)

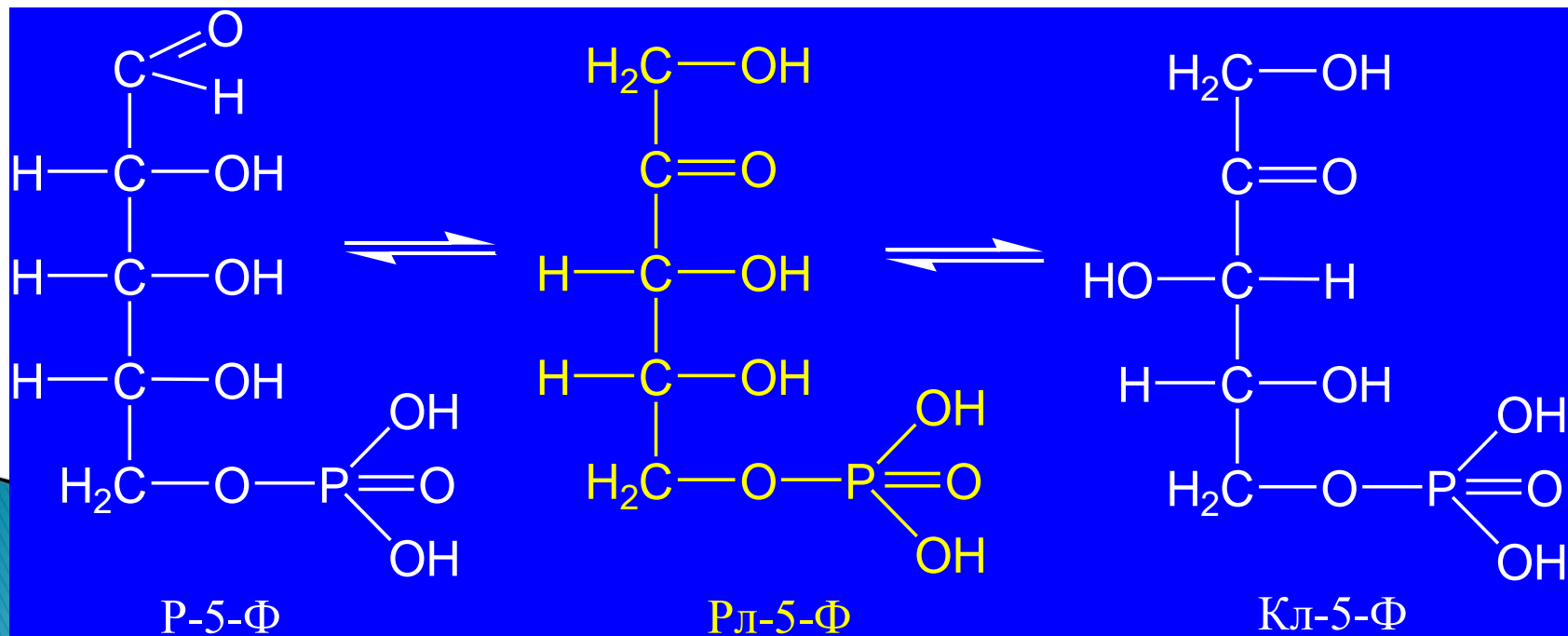


3-кето-6-фосфоглюконовая
кислота

Рибулозо-5-фосфат
(**Рл-5-Ф**)

*IV Под действием соответствующей **эпимеразы** из Рл-5-Ф может образоваться ксилулозо-5-фосфат (Кл-5-Ф) или под влиянием особой **изомеразы** – рибозо-5-фосфат (Р-5-Ф).*

Все эти пентозофосфаты находятся в состоянии равновесия:



При определенных условиях пентозный путь на этом этапе может быть завершен.

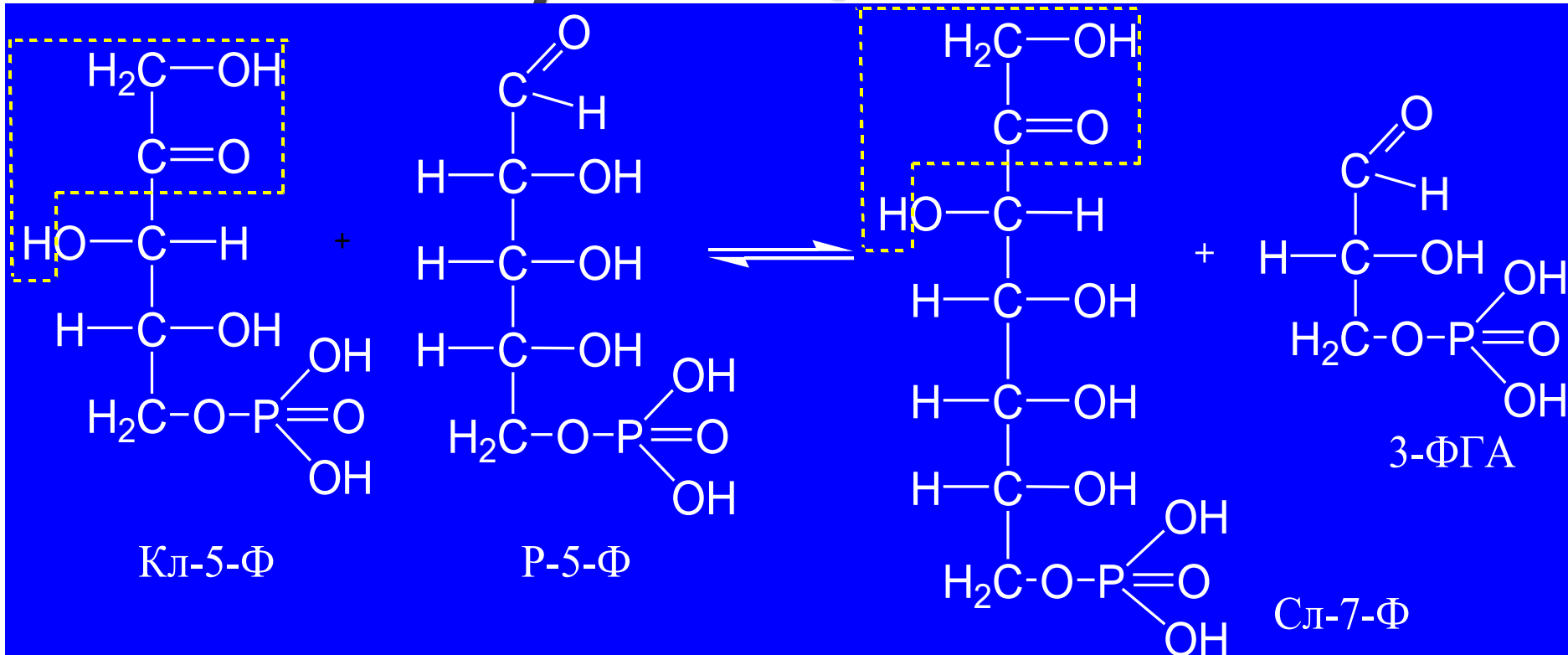
Однако может наступить и так называемый **неокислительный этап** пентозного цикла.

Реакции этого этапа протекают **в анаэробных условиях**.

При этом образуются как вещества, характерные для гликолиза (Ф-6-Ф, Ф-1,6-ДФ, фосфотриозы), так и специфические вещества – седогептулозо-7-фосфат (Сл-7-Ф), пентозо-5-фосфаты, эритрозо-4-фосфат (Э-4-Ф).

Основные реакции неокислительного этапа цикла – **транскетолазные** и **трансальдолазные**, заключаются в переносе двухуглеродных фрагментов от одного фосфорного эфира к другому

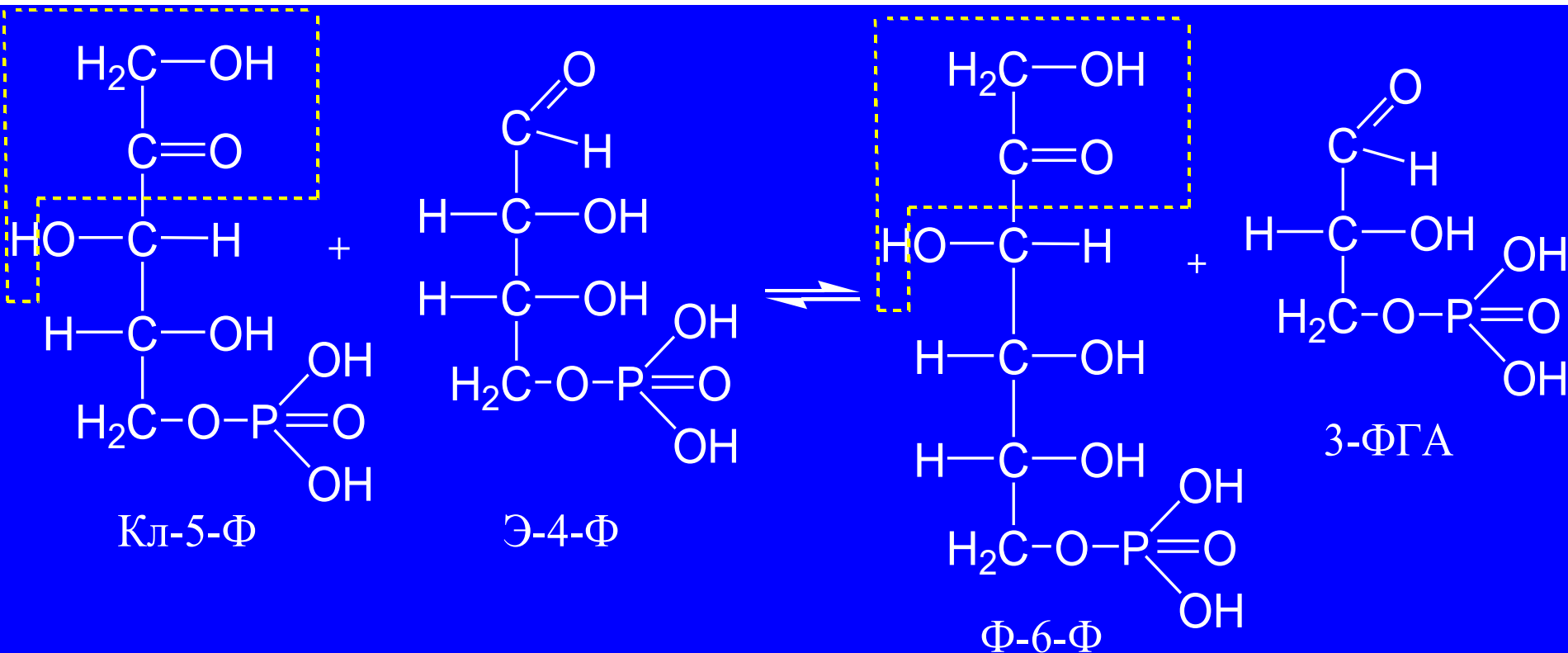
Транскетолазные реакции



Фермент *транскетолаза*

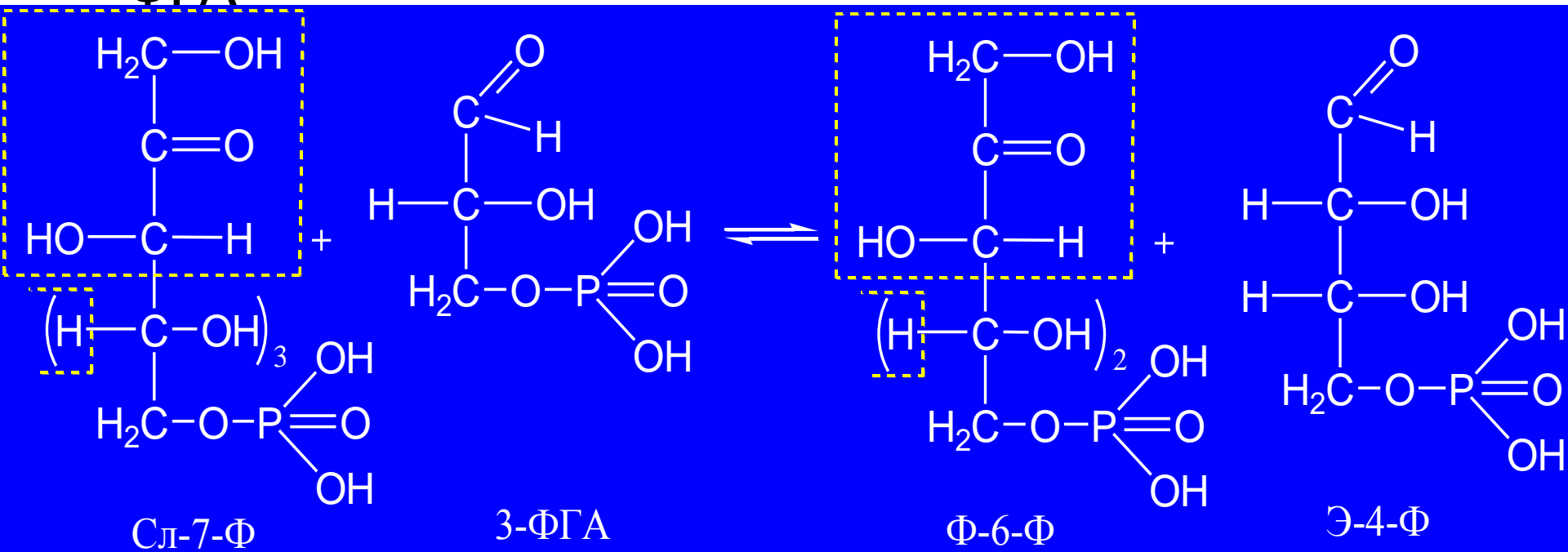
Кофермент – **тиаминпирофосфат**, играющий роль промежуточного переносчика гликольальдегидной группы, которая затем присоединяется к P-5-Ф).

Транскетолазные реакции



Трансальдозная реакция

Фермент *трансальдоза* катализирует перенос остатка дигидроксиацетона от Сл-7-Ф на 3-ФГА

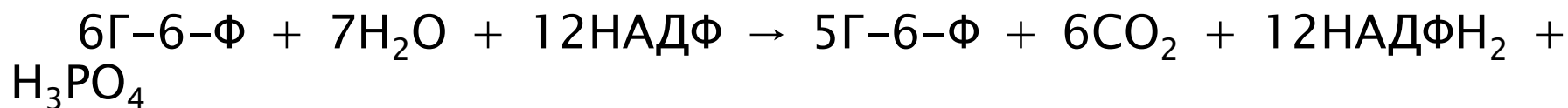


Таким образом 6 молекул Г-6-Ф, вступая в пентозный цикл, дают 6 молекул Рл-5-Ф и 6 молекул CO₂, после чего из 6 молекул Рл-5-Ф снова регенерируют 5 молекул Г-6-Ф.

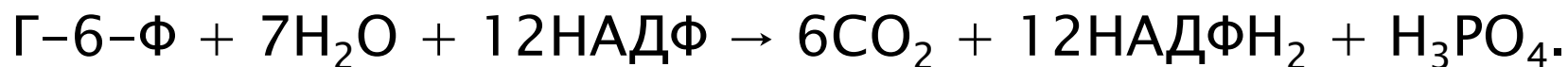
При этом молекула Г-6-Ф, вступающая в цикл, **полностью не окисляется**.

6 молекул CO₂ образуются из C¹-групп шести молекул Г-6-Ф.

Суммарное уравнение пентозофосфатного цикла



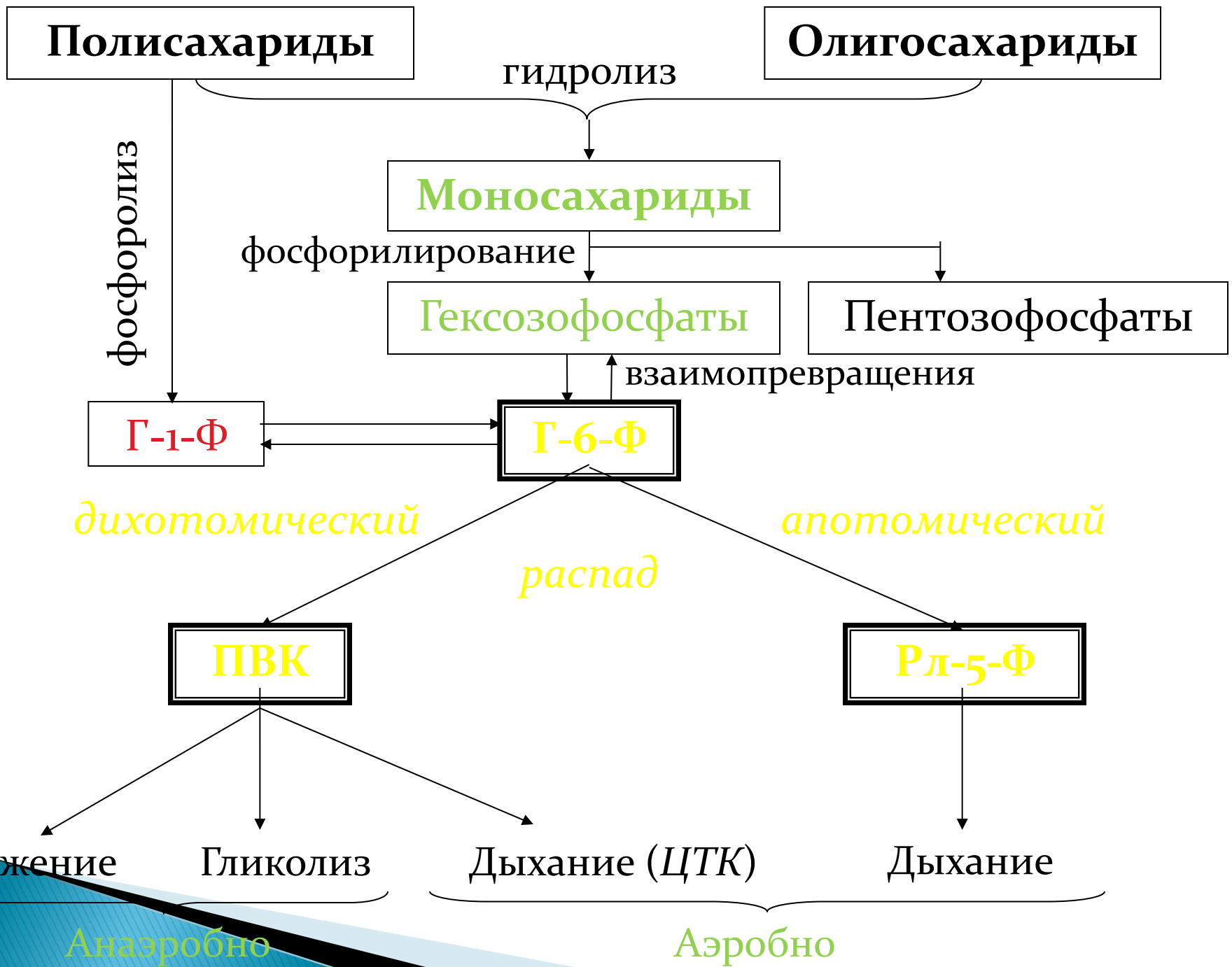
или:



Образовавшийся НАДФН₂ используется на восстановительные синтезы в цитоплазме и, *как правило*, не участвует в окислительном фосфорилировании в дыхательной цепи митохондрий, но если атомы водорода включаются в эту цепь, то синтезируется $12 \cdot 3 = 36$ молекул АТФ на 1 молекулу глюкозы.

ОБЩАЯ СХЕМА

РАСПАДА УГЛЕВОДОВ



Г-6-Ф занимает центральное место в обмене углеводов, а из дальнейших продуктов узловые позиции принадлежат **ПВК** и **Рл-5-Ф**

Зависимости между различными путями распада углеводов сложны и определяются как **ВИДОВЫМИ особенностями**, так и **условиями жизнедеятельности организмов**.

Например, объем гликолиза в тканях находится в прямой зависимости от поступления кислорода: последний подавляет процесс образования молочной кислоты (**эффект Пастера**).

Даже в различных тканях и органах одного и того же организма соотношения путей распада углеводов могут быть различными.

Тем не менее можно установить некоторые общие закономерности:

У подавляющего большинства организмов **аэробный путь в общем преобладает над анаэробным**, а **дыхание подавляет гликолиз и брожение**.

Дихотомическому пути распада углеводов принадлежит в целом более видное место, чем апотомическому.

В анаэробной среде преобладают соотношения путей распада

СИНТАЗ УГЛЕВОДОВ

СНАТТЕР ПИРОСТЫХ
НАМАРБОФОР

Простые углеводы возникают главным образом при **первичном биосинтезе органического вещества** на Земле.

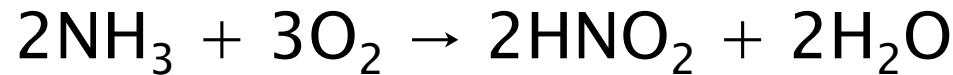
Этот процесс осуществляется **автотрофными организмами** – растениями, фотосинтезирующими и хемосинтезирующими бактериями.

Первичный синтез органического вещества в природе идет путем восстановления CO_2 атмосферы с одновременным формированием органических молекул, новообразование которых сопровождается поглощением

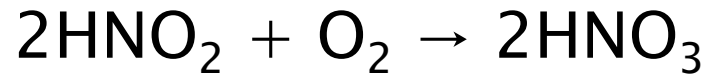
Хемосинтезирующие бактерии

Источником энергии служат **реакции окисления неорганических соединений**

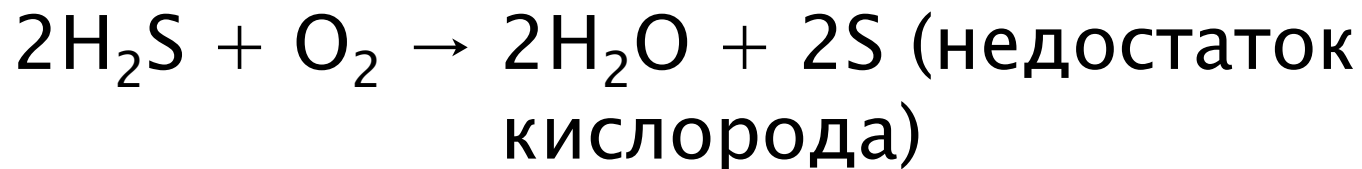
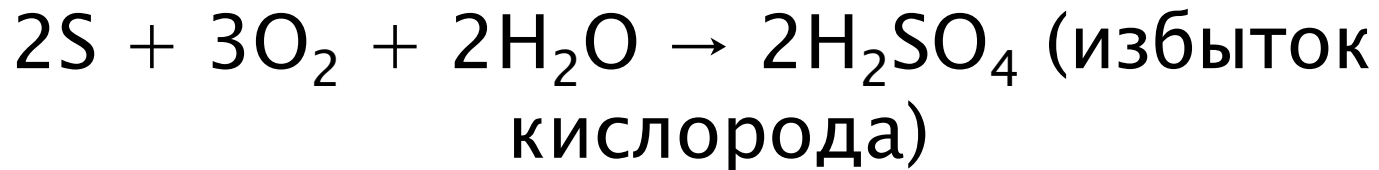
- нитрозобактерии:



- нитробактерии:



- серобактерии:



Фотосинтезирующие бактерии и зеленые растения

Используют для первичного
синтеза органических веществ
энергию световых лучей



Световая фаза фотосинтеза

Высвобождение атомов водорода:

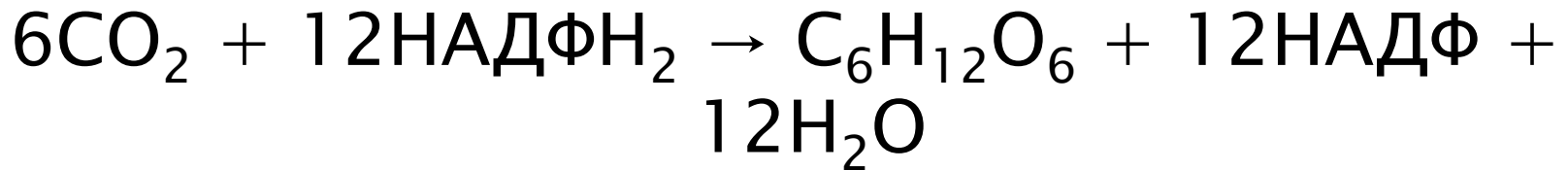


Фосфорилирование АДФ (аналогично окислительному фосфорилированию):



Темновая фаза фотосинтеза

Суммарное уравнение:



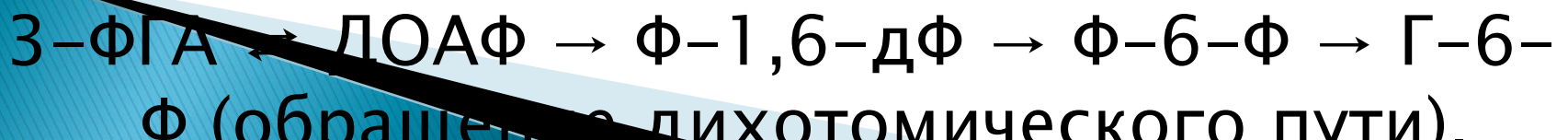
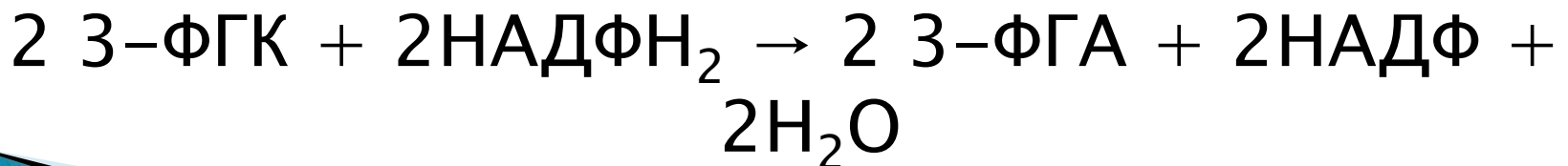
по стадиям:



фосфорибулокиназа



рибулозодифосфаткарбоксилаза



Исходными веществами для синтеза углеводов *гетеротрофными организмами* могут служить продукты распада липидов, белков и других органических соединений.

Глюкозаолганоз

Глюконеогенез – синтез глюкозы из неуглеводных продуктов.

Предшественниками глюкозы в нем могут быть **ПВК** или любое соединение, превращающееся в процессе катаболизма в нее или один из промежуточных продуктов ЦТК.

У позвоночных наиболее интенсивно глюконеогенез протекает в **печени** и **корковом веществе почек**.

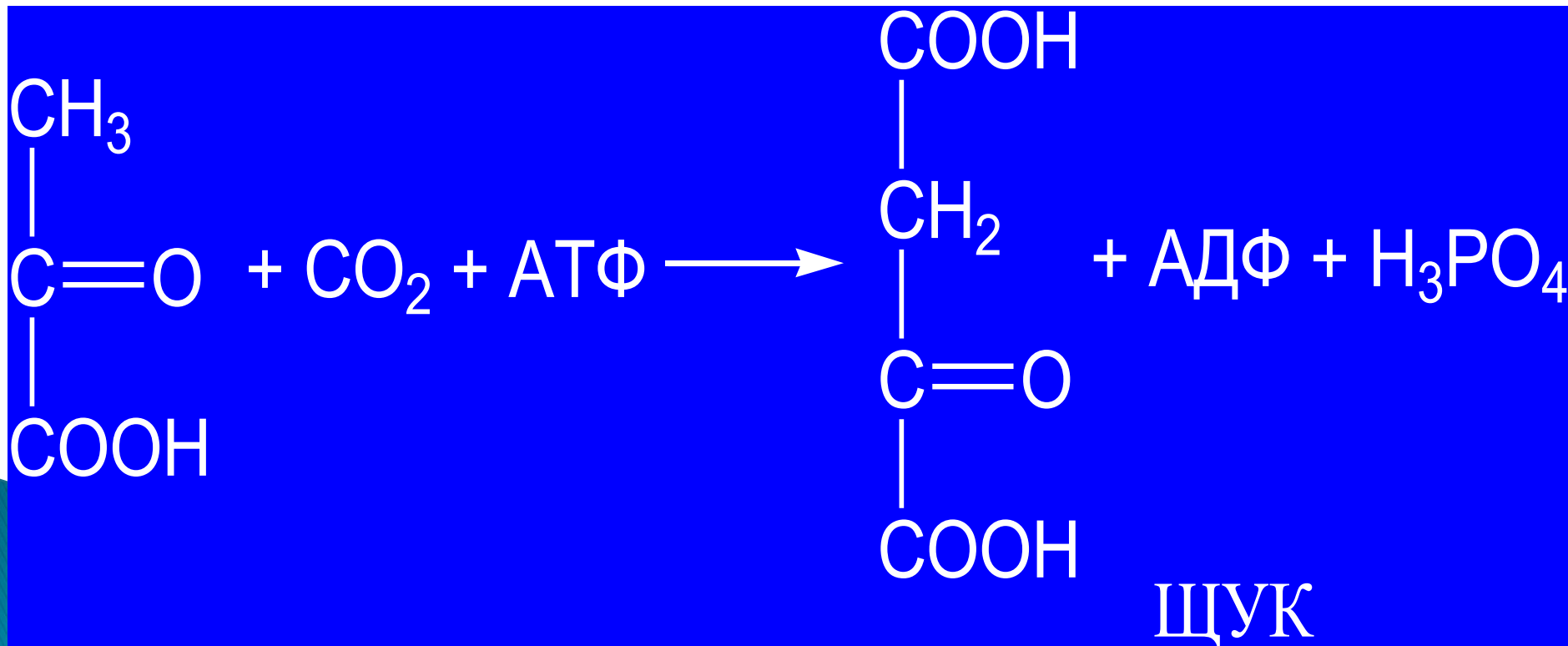
Большинство стадий глюконеогенеза представляет собой обращение реакций гликолиза.

Только три реакции гликолиза (гексокиназная, фосфофруктокиназная и пируваткиназная) необратимы, поэтому в процессе глюконеогенеза на трех этапах используются другие ферменты

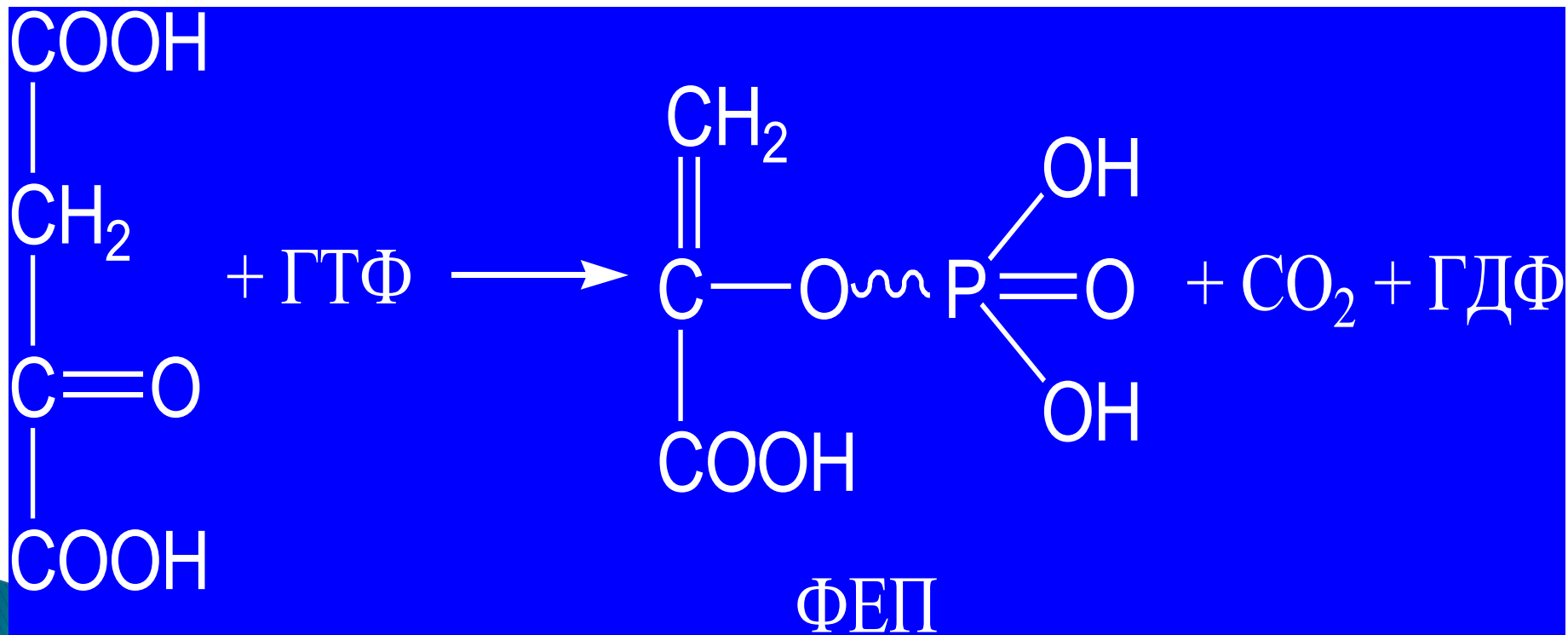
I Образование ФЕП из ПВК

Синтез ФЕП осуществляется в несколько этапов.

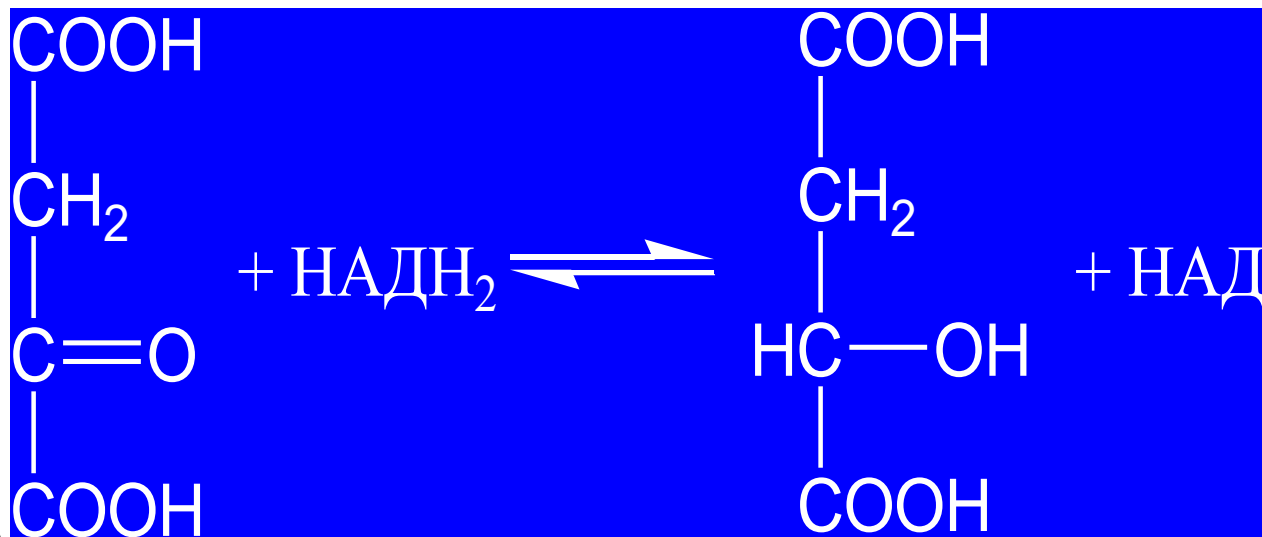
1. Карбоксилирование ПВК под влиянием *пируваткарбоксилазы* (кофермент – витамин Н (биотин))



2. Декарбоксилирование и фосфорилирование ЩУК под влиянием *фосфоенолпируваткарбоксикиназы*



Первый этап локализуется в митохондриях. Мембрана митохондрий непроницаема для образовавшейся ЦУК. Последняя здесь же восстанавливается до яблочной кислоты при участии **НАД-зависимой малатдегидрогеназы (митохондриальной)** (в митохондриях отношение $\text{НАДН}_2/\text{НАД}$ велико, а в цитоплазме – мало):



Яблочная кислота легко проходит через мембрану митохондрий в цитоплазму, где вновь окисляется при участии **НАД-зависимой малатдегидрогеназы (цитоплазматической)**.

Дальнейший процесс происходит в цитоплазме.

II Превращение Ф-1,6-ДФ во Ф-6-Ф

ФЕП в результате ряда обратимых реакций гликолиза превращается во Ф-1,6-ДФ. Далее глюконеогенез идет в обход необратимой эндэргонической реакции превращения Ф-1,6-ДФ во Ф-6-Ф:



Фермент **фруктозодифосфатаза** ингибируется АМФ и активируется АТФ

Таким образом, когда концентрация АМФ мала, а концентрация АТФ велика, то стимулируется глюконеогенез. Напротив, когда величина отношения АТФ/АМФ низка, в клетке происходит расщепление глюкозы.

III Образование глюкозы из Г-6-Ф

В последующей обратимой стадии биосинтеза глюкозы Ф-6-Ф превращается в Г-6-Ф, который может дефосфорилироваться (в обход гексокиназной реакции) под влиянием *глюкозо-6-фосфатазы*:

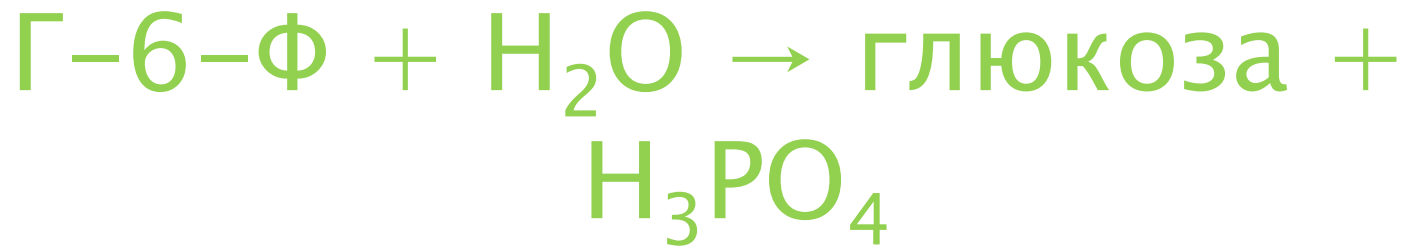
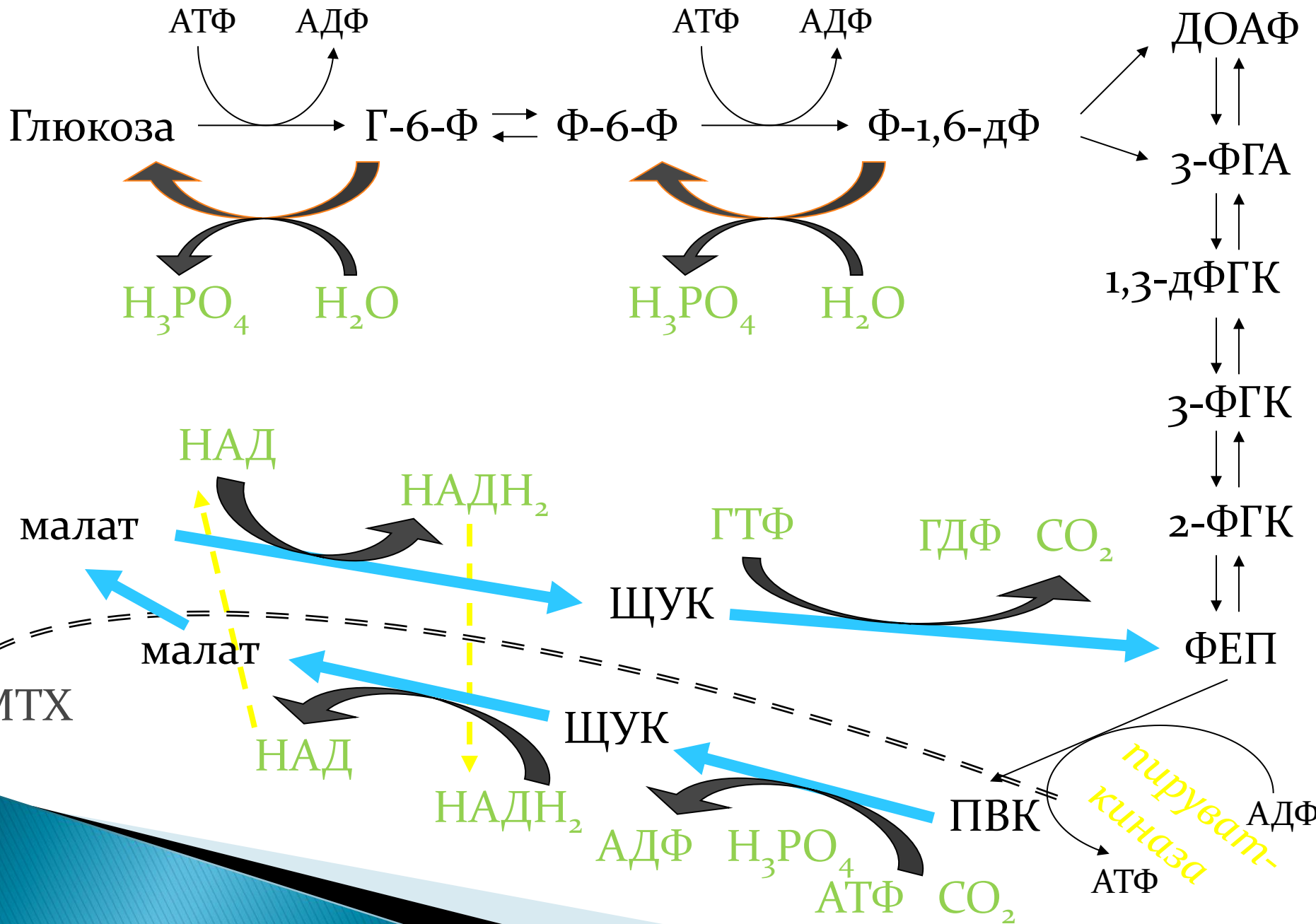


Схема гликолиза И

гликогеногенеза

гексокиназа

6-фосфофруктокиназа



Между гликолизом, интенсивно протекающим в мышцах при их активной деятельности, и глюконеогенезом, особенно характерным для печени, существует **тесная взаимосвязь**

При максимальной активности мышц в результате усиления гликолиза образуется избыток молочной кислоты, диффундирующей в кровь

Значительная часть лактата в печени превращается в глюкозу (глюконеогенез)

Образовавшаяся в печени глюкоза затем может быть использована как энергетический субстрат, необходимый для деятельности мышц.

ГЛИОКСИЛАТНЫЙ

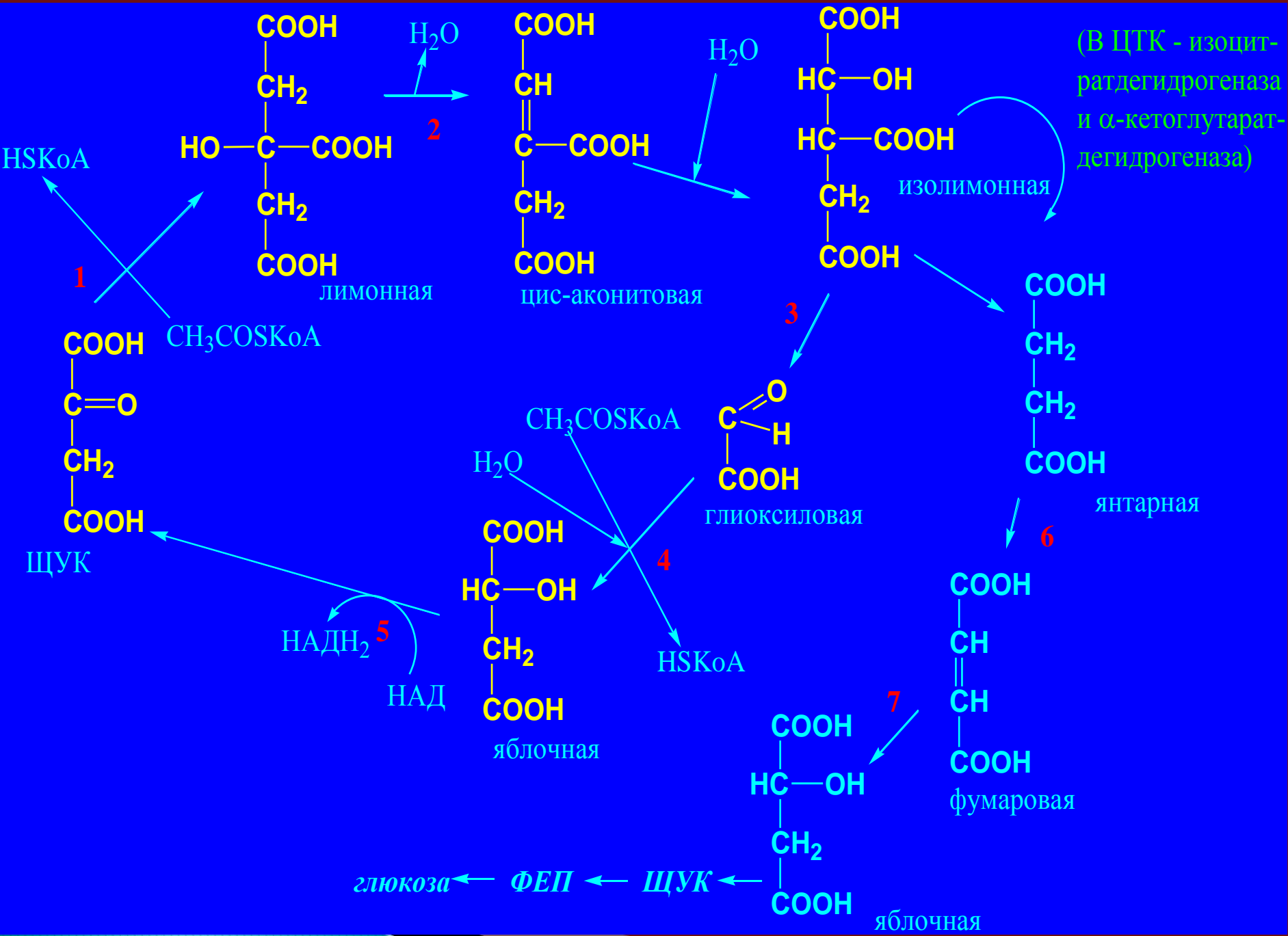
ЦИКЛ

У растений и микроорганизмов в процессе глюконеогенеза важную роль играет **глиоксилатный цикл**.

Благодаря ему двухуглеродные метаболиты (и ацетил-КоА) способны превращаться в углеводы.

Глиоксилатный цикл рассматривают как видоизмененный цикл Кребса, в котором изоцитратдегидрогеназа и α -кетоглутаратдегидрогеназа заменены на ***изоцитратлиазу*** и ***малатсинтазу***

СХЕМА
ГЛИОКСИЛАТНОГО
ЦИКЛА



Ферменты глиоксилатного цикла

1 – *цитратсинтаза*

2 – *аконитатгидратаза*

3 – *изоцитратлиаза*

4 – *малатсинтаза*

5 – *малатдегидрогеназа*

6 – *сукцинатдегидрогеназа*

7 – *фумаратдегидрогеназа*

СИНТЕЗ

ОЛИГОСАХАРИДОВ

Биосинтез олигосахаридов осуществляется путем реакций **трансгликозилирования**

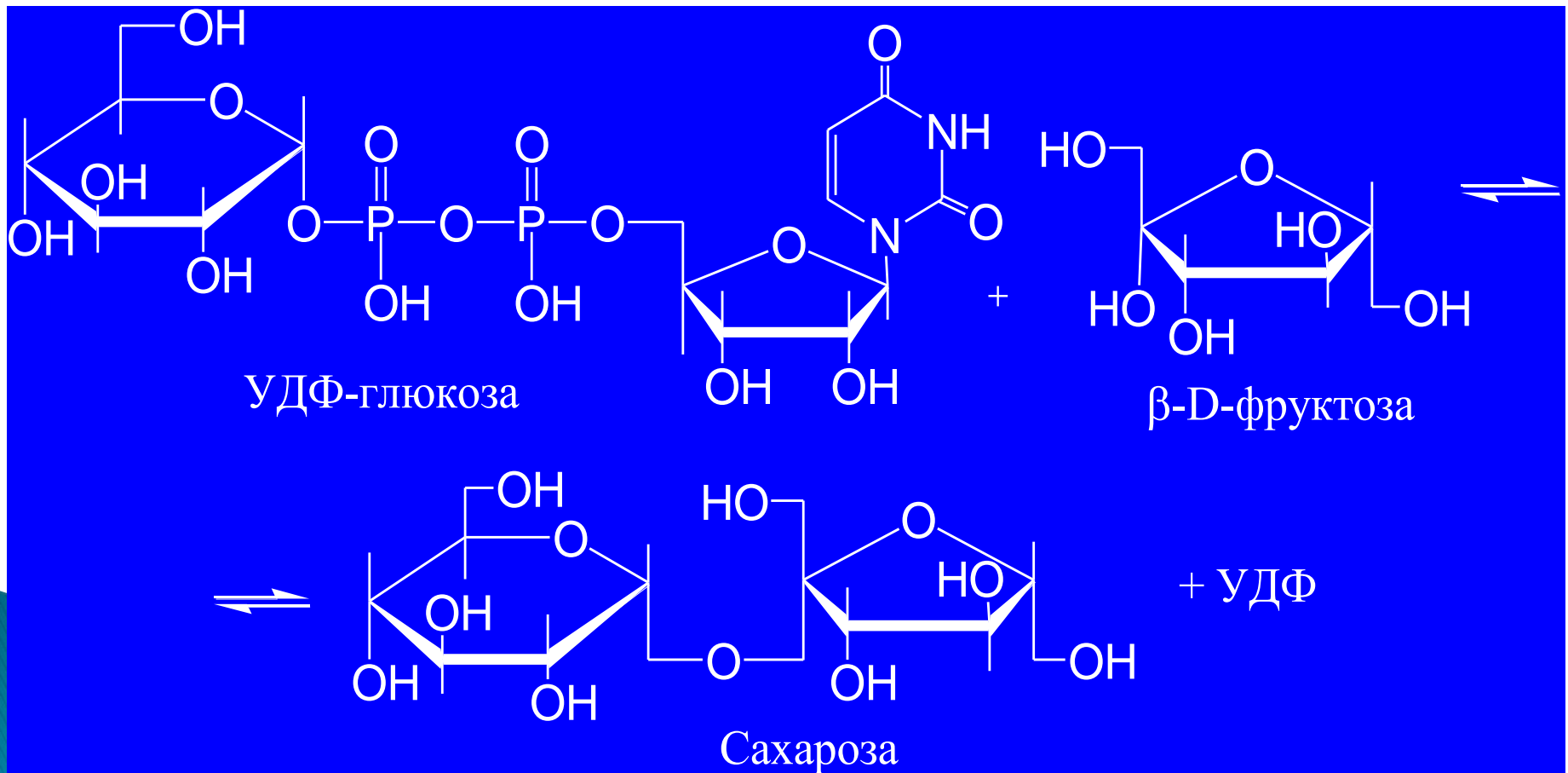
Перенос гликозильного остатка на один моносахарид идет с фосфорного эфира другого моносахарида и ускоряется специфической **гликозилтрансферазой**

Исходными соединениями, с которых в процессе синтеза олигосахаридов гликозильный остаток переносится на моносахарид, служат **нуклеозиддифосфатсахара**, при гидролизе которых изменение уровня свободной энергии значительно выше, чем при гидролизе других доноров, а нуклеотидная часть их молекул способна обеспечить избирательность гликозилтрансферазной реакции.

Синтез сахарозы

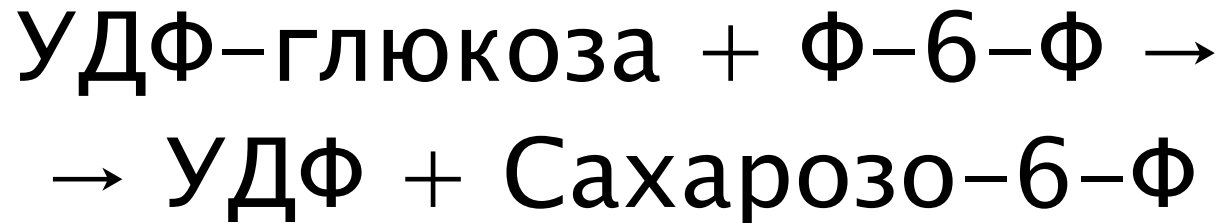
Фермент *сахарозосинтаза*

Только в растениях



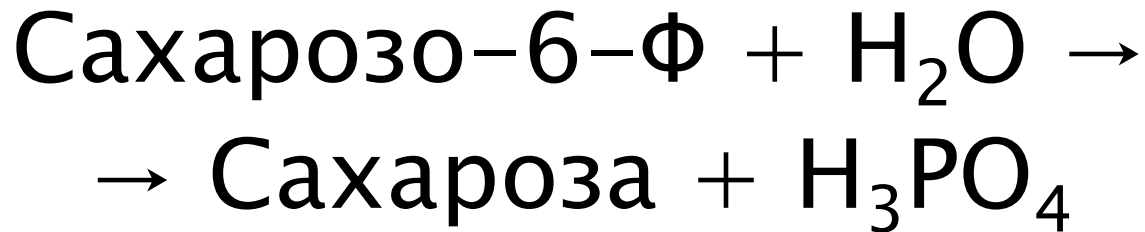
Синтез сахарозы

Фермент *сахарозофосфатсинтаза*:



Далее действует фермент

фосфатаза:



Синтез лактозы

