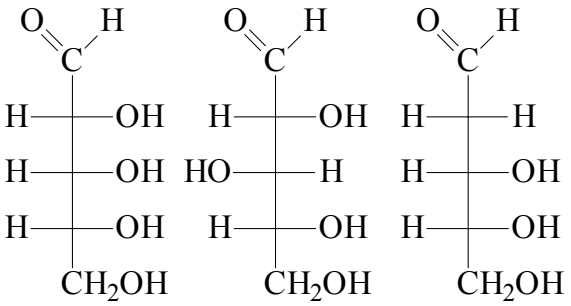
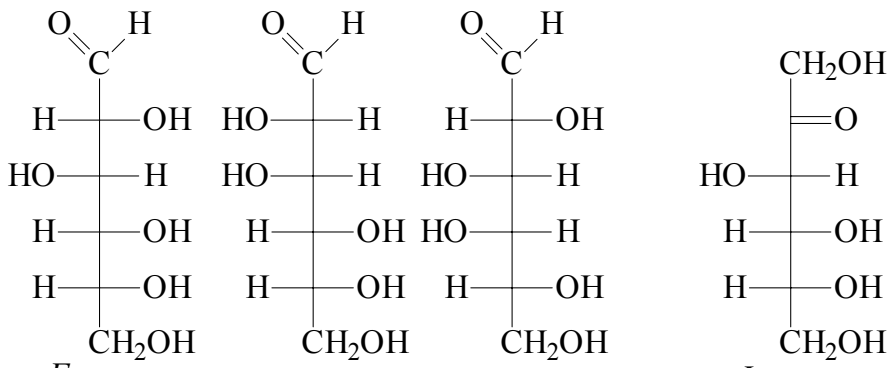
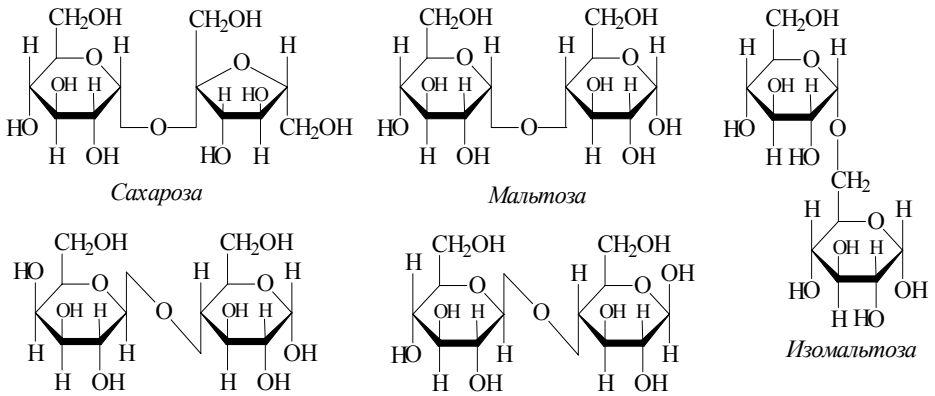
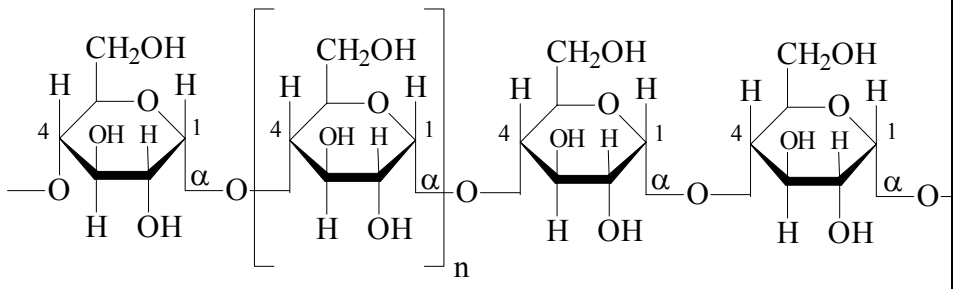
ТЕМА 9. ОБМЕН УГЛЕВОДОВ

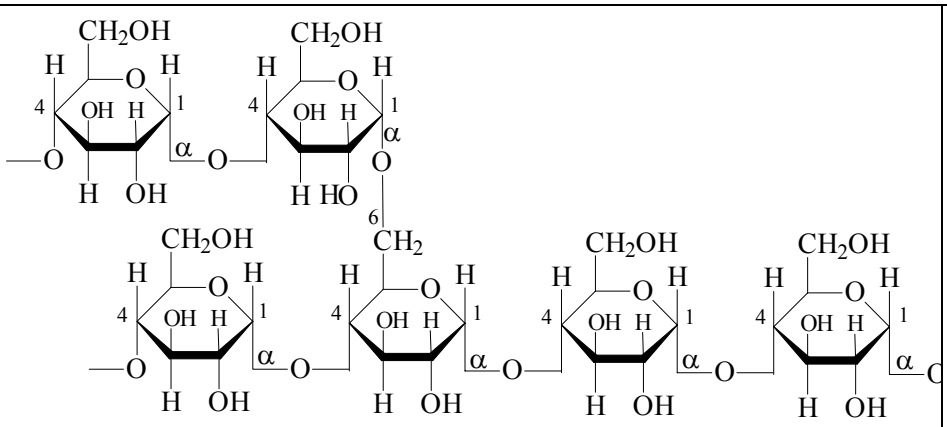
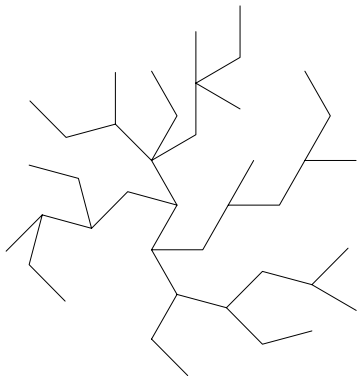
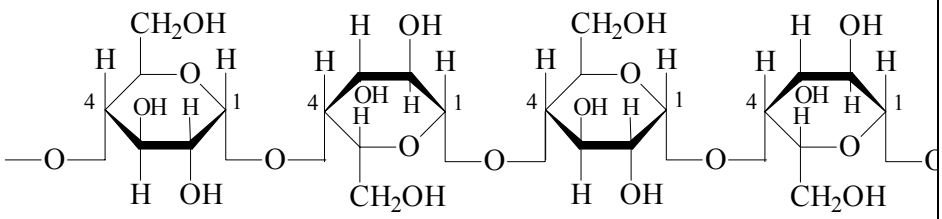
Углеводы являются основными поставщиками энергии и составляют почти ¾ массы суточного пищевого рациона. Кроме энергетической углеводы выполняют пластическую, защитную, опорную и регуляторную функции. Превращение углеводов в тканях и клетках организмов складывается из катаболических и анаболических ферментативных процессов.

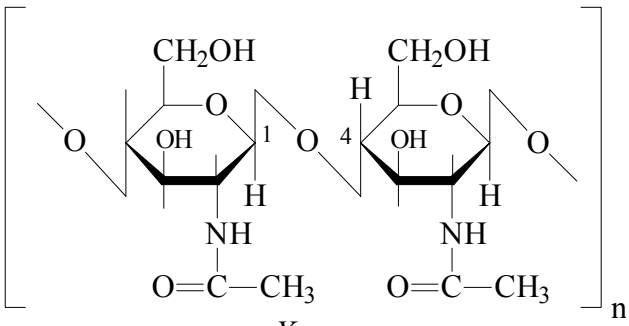
В живых организмах распространены как моносахариды, так и их олиго- и полипроизводные, основные представители которых и их биологические функции показаны в *табл. 25*.

Переваривание, т.е. гидролиз углеводов пищи, осуществляется в ротовой полости и кишечнике. В результате последовательного действия ферментов, гидролизующих гликозидные связи (*гликозидаз*, перечисленных в *табл. 26*), углеводы превращаются в моносахариды – глюкозу, галактозу и фруктозу, которые путем активного транспорта всасываются в клетки кишечника, а затем поступают в кровь и в дальнейшем могут использоваться как энергетическое топливо или на синтез резервных полисахаридов (гликогена).

Т а б л и ц а 25. **Биологически важные представители углеводов**

Класс	Химическое строение	Биологические функции
МОНОСАХАРИДЫ	***Альдопентозы***  *Рибоза* *Ксилоза* *2-Дезоксирибоза* ***Альдогексозы*** ***Кетогексоза***  *Глюкоза* *Манноза* *Галактоза* *Фруктоза*	В клетке моносахариды используются в качестве источника энергии. Моносахариды (так же как и ди- и полисахариды) в отличие от других соединений окисляются как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Участвуя в построении самых разнообразных биомолекул, выполняют пластическую функцию.
ДИСАХАРИДЫ	 *Сахароза* *Мальтоза* *Изомальтоза* *Лактоза* *Целлобиоза*	Являются ценными пищевыми веществами, используемые клетками для получения энергии после разложения их на моносахариды. Входят в состав гликопротеинов клеточных мембран.
ПОЛИСАХАР	 *Амилоза (α – 1 → 4 – глюкан)*	Компонент крахмала – полисахарида растений. Дает характерную синюю окраску с йодом.

И Д Ы	 *Амилопектин (α -1➔4, α -1➔6-глюкан)*	Компонент крахмала. С йодом дает красно-фиолетовое окрашивание.
	 *Гликоген (строение см. амилопектин)*	Главный резервный полисахарид всех тканей человека и животных. Отличается большей разветвленностью цепей по сравнению с амилопектином.
	 *Целлюлоза (β -1➔4-глюкан)*	Широко распространенный структурный полисахарид растений. Практически не усваивается организмом человека.

П О Л И С А Х А Р И Д Ы	 *Хитин*	Структурный полисахарид низших растений (грибов) и беспозвоночных животных.

Т а б л и ц а 26. **Характеристика ферментов – *гликозидаз*, гидролизующих углеводы в процессе пищеварения**

Отдел желудочно-кишечного тракта	Название ферментов	Характеристика процесса гидролиза
Ротовая полость	α-амилаза β-амилаза γ-амилаза	Гидролиз внутренних α-1,4-гликозидных связей Отщепление от крахмала дисахаридов Отщепление одного глюкозного остатка
Желудок	Гидролиз не протекает из-за отсутствия ферментов вследствие их инактивации кислой средой (pH = 1,5-2,5)	
Кишечник	Кишечная амилаза Мальтаза Сахараза Лактаза Целлюлаза	Гидролиз крахмала до мальтозы Гидролиз мальтозы до глюкозы Гидролиз сахарозы до фруктозы Гидролиз лактозы до галактозы Частичный (до 40%) гидролиз целлюлозы до целлобиозы

Преобладающим моносахаридом, образующимся в результате гидролиза пищевых углеводов, является глюкоза, играющая роль связующего звена между энергетическими и пластическими функциями углеводов (*рис. 43*).

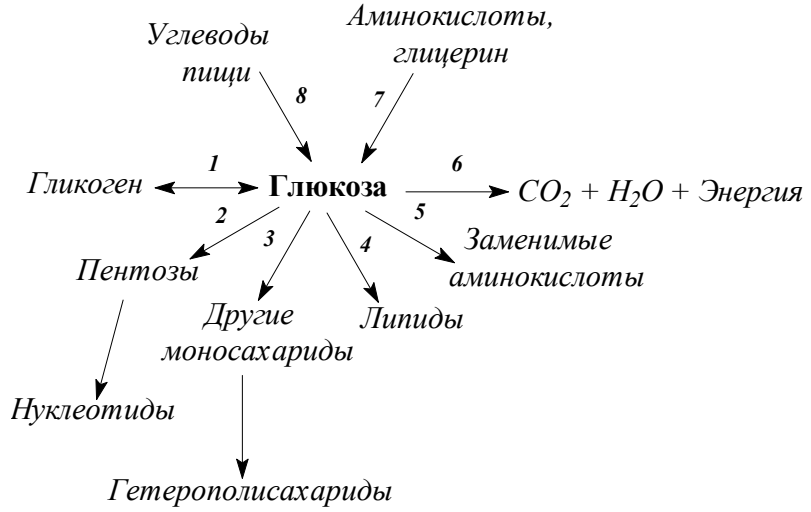


Рис. 43

Схема метаболических путей глюкозы: *1* – мобилизация и депонирование гликогена; *2 – 5* – анаболические превращения глюкозы; *6* – катаболизм глюкозы; *7* – биосинтез глюкозы; *8* – гидролиз углеводов пищи с образованием глюкозы.

Значительная часть глюкозы идет на биосинтез гликогена (***гликогеногенез***), используемого организмом в качестве источника глюкозы в интервалах между приемами пищи. Гликогеногенез происходит путем наращивания глюкозных остатков на имеющихся в клетках микрокристаллах гликогена, а его распад - путем фосфоролиза (***гликогенолиза***) или медленного процесса гидролиза (*рис. 44*).

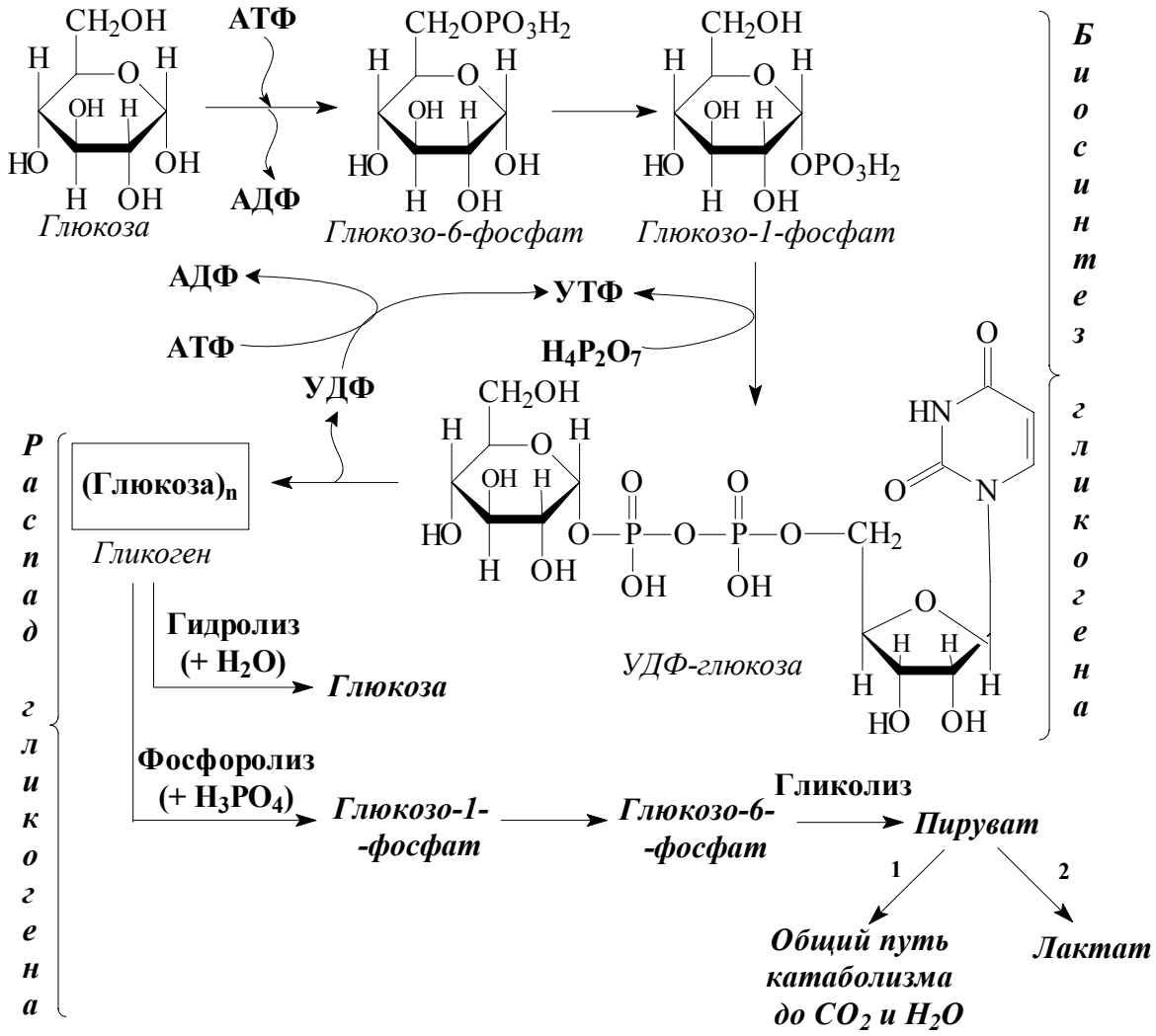


Рис. 44

Схема биосинтеза и распада гликогена (*1* – аэробное превращение пирувата; *2* – анаэробное превращение пирувата)

Катаболизм глюкозы (***гликолиз***) осуществляется в цитозоле клетки под действием гликолитического ансамбля ферментов и приводит к образованию пирувата, который в аэробных условиях вовлекается в общий путь катаболизма, а при кислородной недостаточности превращается в лактат (*рис. 45*). Лактат является «тупиковым» продуктом в обмене веществ, поскольку не вовлекается ни в один биохимический процесс, кроме обратимого превращения в пируват. С учетом 2 молей АТФ, расходуемых на начальных стадиях гликолиза, энергетическая ценность окисления 1 моля глюкозы в аэробных условиях составляет 38 моль АТФ (*табл. 27*).

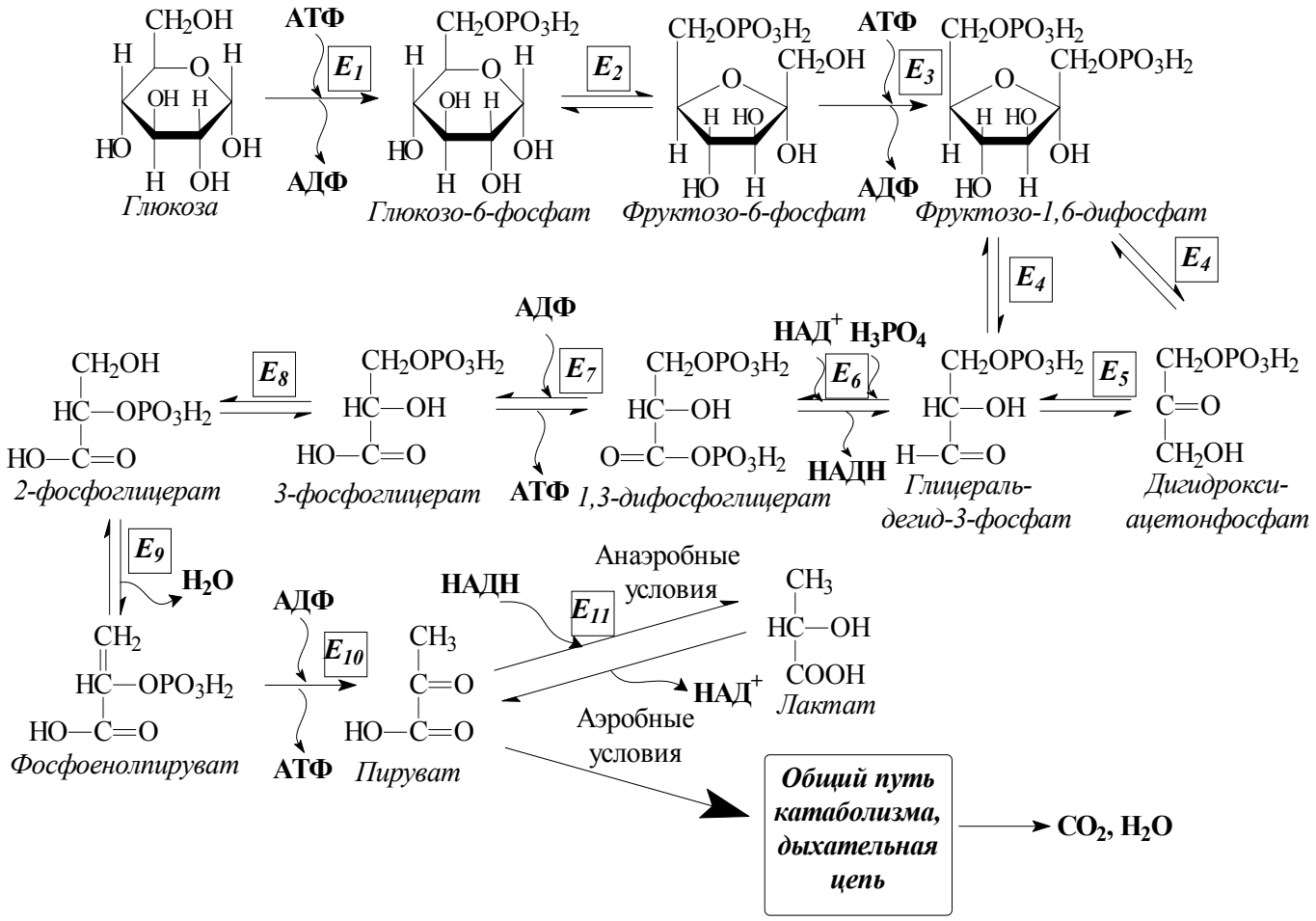


Рис. 45

Схема гликолиза. Ферменты гликолиза: E_1 – гексокиназа (в 4-х изоферментных формах); E_2 – фосфоглюкоизомераза; E_3 – фосфофруктокиназа; E_4 – фруктозо-1,6-дифосфатальдолаза; E_5 – триозофосфатизомераза; E_6 – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа; E_7 – фосфоглицераткиназа; E_8 – фосфоглицератфосфомутаза; E_9 – еноилгидратаза; E_{10} – пируваткиназа; E_{11} – лактатдегидрогеназа.

Т а б л и ц а 27. **Энергетический эффект аэробного гликолиза**

Этапы аэробного гликолиза	Баланс АТФ
Реакции фосфорилирования – 7-я, 10-я стадии гликолиза и 5-я стадия цикла трикарбоновых кислот	+ 6 АТФ
1-я и 3-я стадии гликолиза	– 2 АТФ
Пять реакций дегидрирования с участием НАД$^+$	+ 30 АТФ
Одна реакция дегидрирования с участием КоQ	+ 4 АТФ
Итого	38 АТФ

В общем случае анаэробное образование энергии из углеводов называется ***брожением***, которое выполняет двоякую роль: вспомогательного пути производства энергии и начальной стадии расщепления энергоресурсов, завершающейся в дальнейшем аэробным окислением. Главным субстратом анаэробного окисления является глюкоза; кроме гликолиза, имеются другие варианты брожения углеводов, отличающиеся конечными продуктами (*рис. 46*).

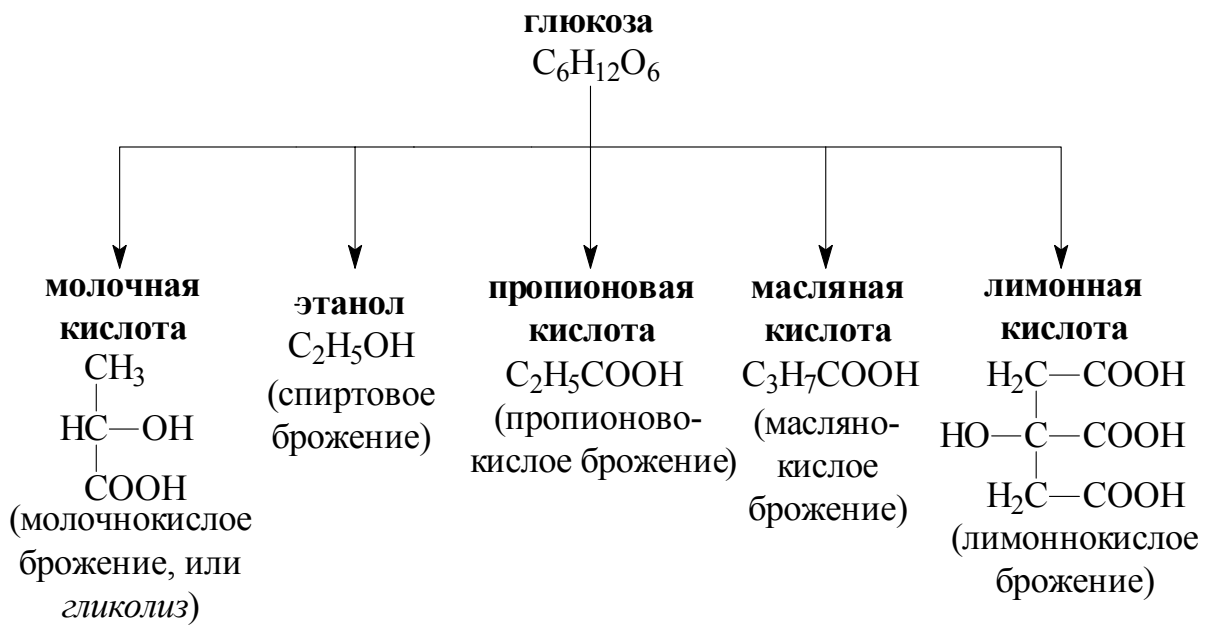


Рис. 46
Виды брожения углеводов и их конечные продукты

Кроме гликолиза и гликогенолиза, существует ***пентозофосфатный путь*** окисления углеводов в тканях, который является ответвлением от процесса гликолиза на стадии глюкозо-6-фосфата. Пентозофосфатный цикл включает окислительный и неокислительный этапы и направлен на синтез НАДФ·Н и рибозо-5-фосфата, используемого в синтезе гистидина и нуклеиновых кислот (*табл. 28*).

Т а б л и ц а 28. **Пентозофосфатный путь превращения глюкозы**

Основные этапы процесса	*Суммарное уравнение*	*Ферменты, катализирующие отдельные стадии процесса*
Окислительный путь образования пентоз	Глюкозо-6-фосфат + $2НАД^+$ → → Рибулозо-5-фосфат + 2НАД·Н + + $2H^+$ + CO_2	Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, лактоназа, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа
Неокислительный путь образования пентоз	5-Фруктозо-6-фосфат ↔ ↔ 5-Рибозо-6-фосфат	Транскетолаза, трансальдолаза, транскетолаза, пентозофосфатизомераза