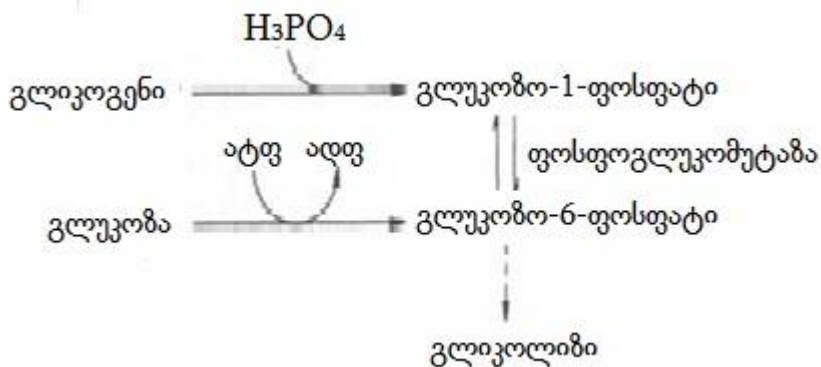


თავი 9. გლიკოლიზი და გლიკოგენოლიზი

9.1. გლიკოლიზი

გლიკოლიზი ნიშნავს ტკბილის დაშლას გახლეჩვას. ნახშირ-წყლების დაშლა ორგანიზმში მიმდინარეობს აერობულ (ჟანგ-ბადიან) და ანაერობულ (უჟანგბადო) პირობებში.

ნახშირწყლების ანაერობულ გარდაქმნას რომელიც იწყება გლიკოგენით და მთავრდება რმემჟავას წარმოქმნით ეწოდება გლიკოგენოლიზად. თუ ეს პროცესი იწყება გლუკოზის გახლეჩით, მას ეწოდება გლიკოლიზი. გლიკოლიზი და გლიკოგენოლიზი მიმდინარეობს მთელი რიგი რეაქციებით.

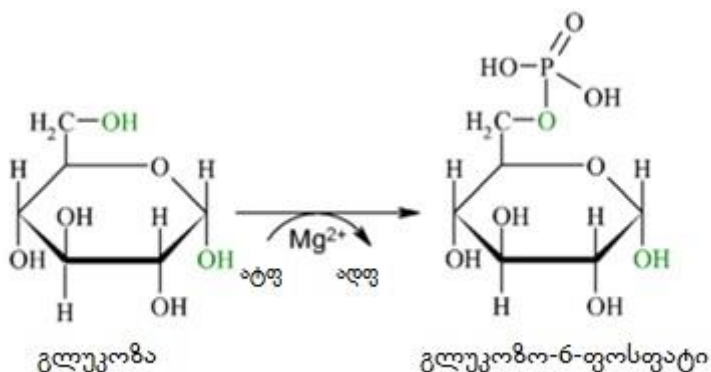


ანაერობული გლიკოლიზი გლუკოზის დაშლის რთული ფერმენტული პროცესია. ის მიმდინარეობს ადამიანისა და ცხოველის ქსოვილებში ჟანგბადის მოხმარების გარეშე. ანაერობული გლიკოლიზის საბოლოო პროდუქტი არის რმემჟავა და ატფ. ანაერობულ პირობებში გლიკოლიზი არის ცოცხალ ორგანიზმებში ენერგიის წარმოქმნის ერთადერთი პროცესი. გლიკოლიზის საშუალებით ადამიანებისა და ცხოველების ორგანიზმს შეუძლია განახორციელოს მთელი რიგი ფიზიოლოგიური ფუნქცია ჟანგბადის უკმარისობის შემთხვევაში. ანაერობული გლიკოლიზი მოიცავს 10 რეაქციას, რომელიც კატალიზდება 11 ფერმენტით. ანაერობული

გლიკოლიზი მიმდინარეობს უჯრედის ციტოპლაზმაში. საყურადღებოა, ანაერობული გლიკოლიზის რეაქცია სადაც ხდება ფრუქტოზო 1,6-დიფოსფატის გახლეჩვა ორ ტრიოზად: დიჰიდროქსიაცეტონფოსფატად ანუ გლიცერონფოსფატად (დიჰიდროქსიაცეტონი იგივეა, რაც გლიცერონი) და D-გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატად, ანუ 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდად. (საერთოდ, გლიცეროფოსფატები, გლიცერინის სპირტის ნაწარმებია. ფოსფოგლიცერატები კი გლიცერინის მჟავას ნაწარმები). კუნთებში არის ფერმენტი ტრიოზო-ფოსფატიზომერაზა, რომელიც ახდენს დიჰიდროქსიაცეტონფოსფატის იზომერიზაციას 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდში. ე.ი. იზომერიზაციის რეაქცია გადახრილია მარჯვნივ 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდის წარმოქმნისაკენ. გამოდის რომ ერთი მოლეკულა ფრუქტოზო-1,6 დიფოსფატიდან საბოლოოდ წარმოიქმნება ორი მოლეკულა 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდი. გლიკოლიზის შემდგომ რეაქციებში დაჟანგვას განიცდის 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდი.

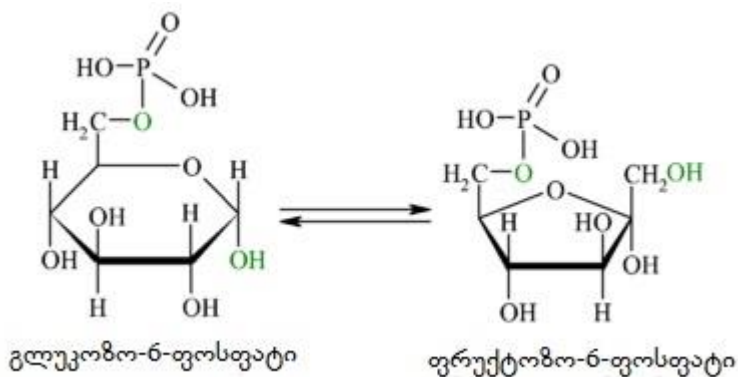
გლიკოლიზის პროცესის მიმდინარეობა პირობითად შეიძლება გავყოთ სამ საფეხურად. პირველ საფეხურზე მიმდინარეობს ანაერობულ პირობებში გლუკოზის გარდაქმნა და პიროყურძნის მჟავას წარმოიქმნა, აგრეთვე ორი მოლეკულა ატფ-სა და ორი ნადH₂-ის(2ნად+2H⁺) წარმოქმნა. გლიკოლიზის მოსამზადებელი ეტაპი მოიცავს ხუთ რეაქციას, რომელსაც დაწვრილებით განვიხილავთ ქვემოთ.

1. გლუკოზის ფოსფორილირება. ამ რეაქციის დროს ხდება გლუკოზის მოლეკულის გააქტიურება, მეექვსე ნახშირბადთან მისი ფოსფორილირებით. მიიღება გლუკოზო-6-ფოსფატი. ამ რეაქციაში ფოსფორილის ჯგუფის დონორი არის ატფ-ი.

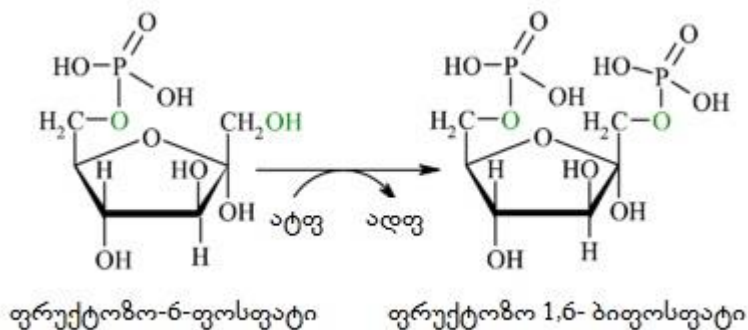


ამ რეაქციის კატალიზს იწვევს ფერმენტი-ჰექსოკინაზა. უჯრედის პირობებში ჰექსოკინაზას არ შეუძლია წარმართოს შებრუნებული რეაქცია. ჰექსოკინაზა მიეკუთნება კინაზების ჯგუფს, რომელიც აკატალიზებს ატფ-დან ტერმინალური ფოსფორილის ჯგუფის გადატანას აქცეპტორზე, ჩვენს შემთხვევაში, გლუკოზაზე. როგორც ყველა კინაზისათვის, ისე ჰექსოკინაზის აქტიურობისათვის საჭიროა Mg^{2+} იონის არსებობა.

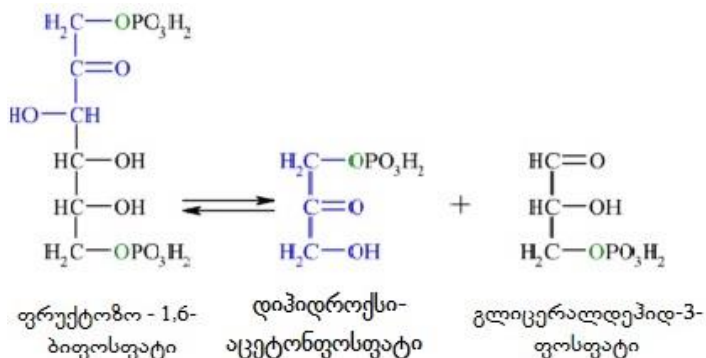
2. გლუკოზო-6-ფოსფატის იზომერიზაცია. ფერმენტი ფოსფოგლუკოიზომერაზა აკატალიზებს გლუკოზო-6-ფოსფატის (აღდობის) იზომერიზაციის შექცევად რეაქციას ფრუქტოზო-6-ფოსფატში (კეტოზაში).



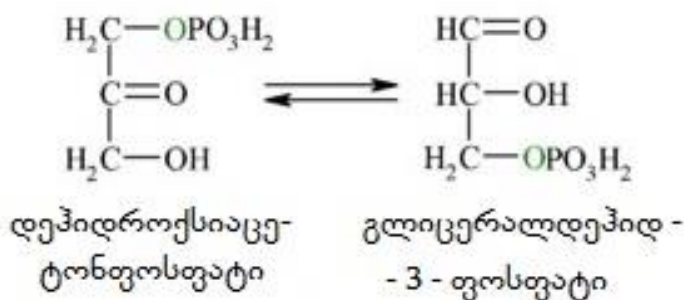
3. ფრუქტოზო-6-ფოსფატის ფოსფორილირება. გლიკო-ლიზის მესამე რეაქცია, რომელიც მიმდინარეობს ატფ-ის დახარჯვით, კატალიზდება ფოსფოფრუქტოკინაზით, რომელსაც გადააქვს ატფ-იდან ფოსფორილის ჯგუფი ფრუქტოზო-6-ფოსფატზე, ფრუქტოზო-1,6-დიფოსფატის წარმოქმნით.



4. ფრუქტოზო-1,6-დიფოსფატის გახლეჩვა. ფერმენტი ფრუქტოზო-1,6-დიფოსფატალდოლაზა, ანუ უბრალოდ ალდოლაზა აკატალიზებს შექცევად ალდოლურ რეაქციას. ფრუქტოზო-1,6-დიფოსფატი იხლიჩება ორ ტრიოზოფოსფატად: გლიცერალდეჰიდ-3ფოსფატად (ალდოზად) და დიჰიდროქსიაცეტონფოსფატად (კეტოზად).



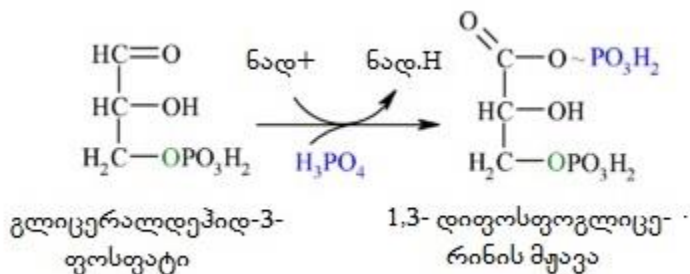
5. ტრიოზოფოსფატების იზომერიზაცია. მიღებული ორი ტრიოზიდან ერთი-გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატი (ალდოზა) მონაწილეობს გლიკოლიზის შემდგომ რეაქციებში. მეორე პროდუქტი დიჰიდროქსიაცეტონფოსფატი (კეტოზა) შექცევადი რეაქციით სწრაფად გადადის გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატი(ალდოზაში), ფერმენტ ტრიოზაფოსფატიზომერაზის მონაწილეობით.



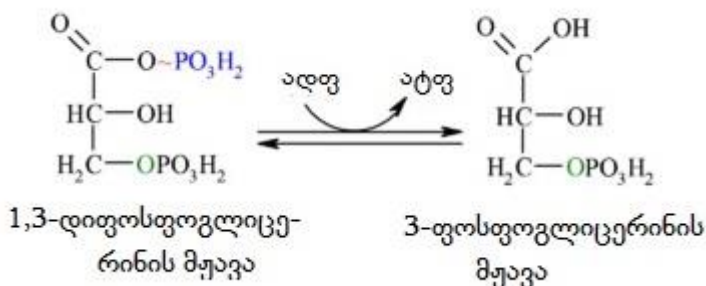
ამრიგად, გლუკოზის ორივე ნახევარი გარდაიქმნება გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატად. ამ რეაქციით მთავრდება გლიკოლიზის მოსამზადებელი ეტაპი.

გლიკოლიზის მეორე ეტაპი მოიცავს რეაქციებს, რომლებშიც გლუკოზის მოლეკულის ქიმიური ენერგიის ნაწილი გროვდება ატფ-ის სახით, ადფ-ის სუბსტრატული ფოსფორილებისა და ნადH-ის წარმოქმნის ხარჯზე. გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატის(ალდოზას) ორივე მოლეკულა, რომლებიც მიიღება გლიკოლიზის მოსამზადებელ ეტაპზე, მეორე ეტაპზე ექვემდებარება ერთნაირ გარდაქმნას. საბოლოოდ, თითოეული მათგანი გადადის პირუვატში. ამ დროს წარმოიქმნება ოთხი მოლეკულა ატფ-ი. აქედან ორი იხარჯება მოსამზადებელ ეტაპზე. გლიკოლიზის დროს ატფ-ის ჯამური გამოსავალი შეადგენს ორ მოლეკულას.

6. გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატის დაჟანგვა. გლიკოლიზის მეორე ეტაპის პირველ რეაქციაში გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატის მოლეკულა იჟანგება და ფოსფორილირდება 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავაში. ამ რეაქციას აკატალიზებს გლიცერალდეჰიდ-ფოსფატდეჰიდროგენაზა(1.2.1.12).

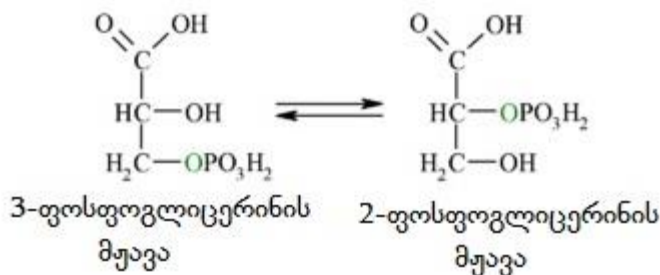


7. ფოსფატური ჯგუფის გადატანა 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავიდან ადფ-ზე. ფერმენტ ფოსფოგლიცერატკინაზას (1.2.1.12) გადააქვს მაღალენერგეტიკული ფოსფორილის ჯგუფი 1,3-დიფოსფოგლიცერინის კარბოქსილის ჯგუფიდან ადფ-ზე. რის შედეგადაც მიიღება ატფ და 3-ფოსფოგლიცერინის მჟავა.

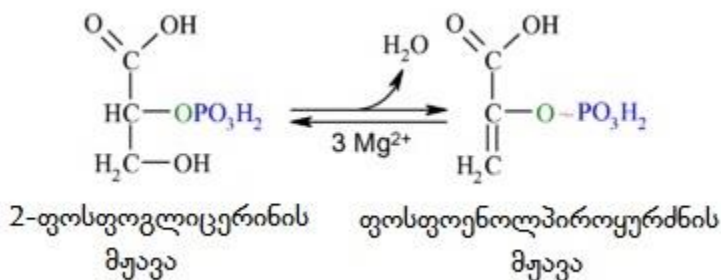


8. 3-ფოსფოგლიცერინის მჟავას გარდაქმნა 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავაში. ფერმენტი ფოსფოგლიცერატმუტაზა (5.4.2.1) ახდენს ფოსფორილის ჯგუფის გადატანას გლიცერალ-

ტის , მე-3 ნახშირბადიდან მე-2 -ზე. წარმოიქმნება 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავა. ამ რეაქციის წარმართვისათვის აუცილებელია Mg^{2+} - იონი.

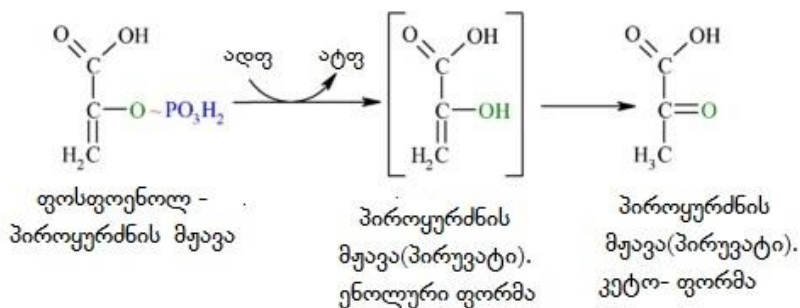


9. 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავის დეჰიდრატაცია. ფერმენტი ენოლაზა(4.2.1.11) აკატალიზებს წყლის მოწყვეტას (დეჰიდრატაციას) 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავიდან. მიიღება ფოსფონოლპიროყურძნის მჟავა.



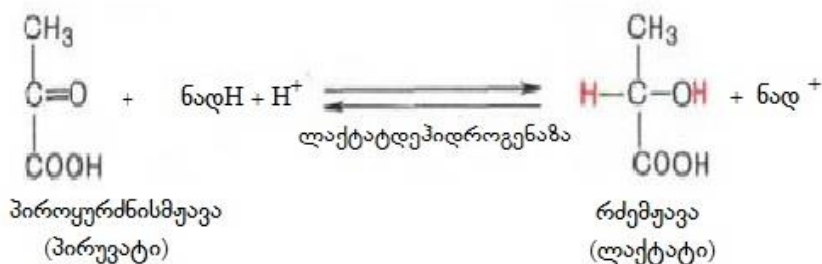
10. ფოსფატის გადატანა ფოსფონოლპიროყურძნის მჟავიდან ადფ-ზე. გლიკოლიზის ბოლო რეაქციაში ხდება ფოსფორილის ჯგუფის გადატანა ფოსფონოლპიროყურძნის მჟავიდან ადფ-ზე. მიიღება პიროყურძნის მჟავა (პირუვატი. რეაქცია კატალიზირდება პირუვატკინაზათი(2.7.1.40). ამ ფერმენტის

მოქმედებისათვის აუცილებელია K^+ და Mg^{2+} -ის ან Mn^{2+} იონების არსებობა.



ეს რეაქცია წარმოადგეს სუბსტრატული ფოსფორილირების რეაქციას. მისი პროდუქტი პირუვატი - ჯერ წარმოიქმნება ენოლურ ფორმაში, შემდეგ სწრაფად ტაუტომერიზდება კეტო ფორმაში. პროცესი მიმდინარეობს $\text{pH}=7$ -ის დროს, ე.ი. უჯრედის პირობებში.

მე-11 რეაქციით მიმდინარეობს პიროყურძნის მჟავას აღდგენა და მიიღება რძემჟავა, ლაქტატდეჰიდროგენაზის (1.1.1.27) მონაწილეობით. ამ პროცესს რძემჟავა დუღილი ეწოდება. ამ მიზნით ფერმენტი იყენებს მე-6 რეაქციაში წარმოქმნილ ნად $\text{H} + \text{H}^+$ -ს.



პირუვატის აღდგენის რეაქციით მთავრდება გლიკოლიზის „მინაგანი“ ჟანგვა-აღდგენითი ციკლი. ეს რეაქცია შექცევადია და მის მიმართულებას განსაზღვრავს ფერმენტისა და სუბს-

ტრატის კონცენტრაცია. ნად⁺ წარმოადგენს წყალბადის შუალედურ გადამტანს გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატიდან (მე-6 რეაქცია) პიროყურძნის მჟავაზე(მე-11 რეაქცია). ამასთან ნად⁺ აღდგება და ისევ შეიძლება ჩაერთოს გლიკოლიზის ჟანგვით (მეორე) სტადიაში.

აერობულ პირობებში რძემჟავა არ წარმოიქმნება. ამიტომ მე-6-ე რეაქციაში წარმოქმნილი ნადH + H⁺ გადადის რა მიტოქონდრიაში, იჟანგება სუნთქვით ჯაჭვში.

ამგვარად, გლიკოლიზის პირველ ეტაპზე იხარჯება ორი მოლეკულა ატმ (ჰექსოკინაზური და ფოსფოფრუქტოკინაზური რეაქციები), ხოლო მეორე ეტაპზე წარმოიქმნება ოთხი მოლეკულა ატმ (მე-7 და მე-10 რეაქციები). ასე რომ გლიკოლიზის დროს ერთი მოლეკულა გლუკოზისაგან მიიღება ორი მოლეკულა რძემჟავა და, საბოლოოდ წარმოიქმნება ორი მოლეკულა ატმ.

გლიკოლიზის თერთმეტი რეაქციიდან რვა რეაქცია შექცევადია, ხოლო სამი (ჰექსოკინაზური, ფოსფოფრუქტოკინაზური და პირუვატკინაზური) თავისუფალი ენერგიის შემცირებით მიმდინარეობს და პრაქტიკულად შეუქცევადია.

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ გლიკოლიზის პროცესის მთავარი მაღიმიტირებელია ფოსფოფრუქტოკინაზური რეაქცია. გლიკოლიზის ასეთ მეორე რეაქციას ეკუთვნის ჰექსოკინაზური რეაქცია. ამას გარდა გლიკოლიზის კონტროლი ხდება ფერმენტ ლაქტატდეჰიდროგენაზის(ლდჰ) იზოფერმენტების საშუალებით. ქსოვილებში, სადაც აერობული პროცესები მიმდინარეობს(გული, კუნთები,თირკმელი და სხვ), გვხვდება ლდჰ-ს იზოფერმენტები - ლდჰ¹ და ლდჰ². ისინი ინჰიბირდება პირუვატის მცირე კონცენტრაციითაც, რაც ხელს უშლის რძემჟავას წარმოქმნას და ხელს უწყობს პირუვატის შემდგომ აერობულ გარდაქმნას.

მეორე საფეხურზე მიმდინარეობს პიროყურძნის მჟავას ჟანგვითი დეკარბოქსილირება და მიიღება აცეტილ CoA (CH₃ – CO – SCoA) და ორი ნადH + H⁺