

# 10 Verdauung der Grundnahrungsmittel und Resorption

## 10.1 Das Verdauungssystem des Menschen

Als Verdauung bezeichnet man die chemischen Veränderungen, welche die Nahrung im Verdauungstrakt von der Aufnahme bis zur Resorption oder Ausscheidung erfährt. Die Kohlenhydrate, Proteine und Fette müssen im Verdauungssystem durch Hydrolyse in ihre Bestandteile (Monosaccharide, Aminosäuren, Fettsäuren und Glycerin) aufgespalten werden, da die Makromoleküle die aus Zellen bestehenden Wände des Verdauungstraktes nicht durchdringen können (Semi-permeabilität); eine Aufnahme (Resorption) der lebensnotwendigen Energieträger und Baustoffe in das Blut- und Lymphsystem könnte sonst nicht erfolgen. An der Zerlegung der Nahrungsmittel

sind die Verdauungsenzyme beteiligt, die von der Speicheldrüse, den Sekretzellen der Magenschleimhaut, der Bauchspeicheldrüse und der Dünndarmwand gebildet werden.

Hilfsstoffe wie Magensäure und Galle schaffen ein für die enzymatischen Prozesse günstiges Milieu. Die Resorption der Nahrungsbestandteile muß z.T. gegen ein Konzentrationsgefälle erfolgen, was nur dank den Transportsystemen in den Zellmembranen möglich ist.

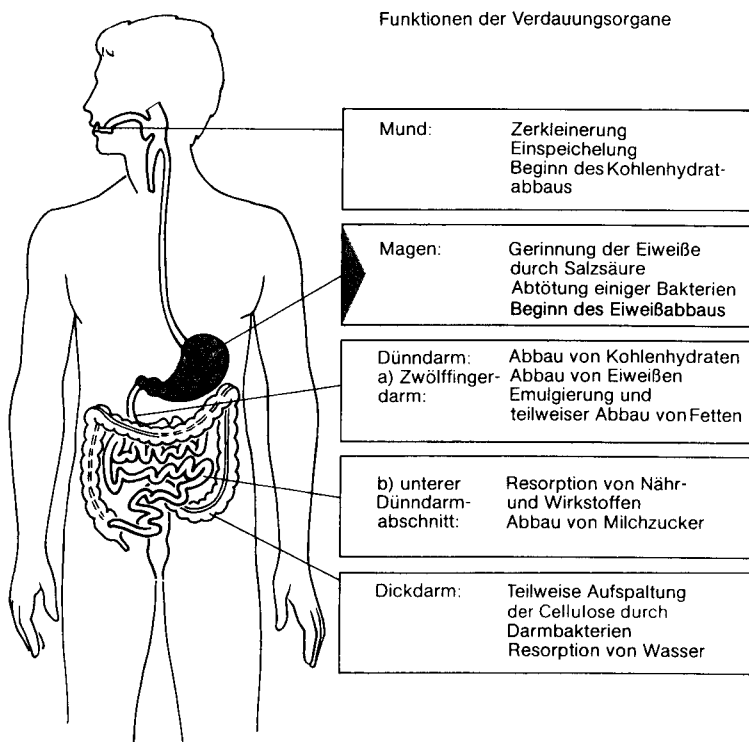


Abb. 10.1: Verdauungssystem des Menschen

## 10.2 Verdauung der Kohlenhydrate, Proteine und Fette

**Kohlenhydrate:** Die Verdauungssäfte des Menschen enthalten nur Enzyme, die  $\alpha$ -glycosidische Bindungen hydrolysieren können (Ausnahme Lactose). Cellulose, ein  $\beta$ -Glycosid, ist deshalb kein Nähr-, sondern nur ein Ballaststoff, der unverändert den Verdauungstrakt passiert.

Der enzymatische Abbau von Stärke (der geringe Glycogengehalt tierischer Lebensmittel kann vernachlässigt werden) beginnt bereits im Munde, wo sie durch das Enzym Speichelamylase teilweise in Maltose zerlegt wird. Aus diesem Grunde schmeckt Brot, das wir lange kauen, süßlich. Die Kohlenhydrate gelangen durch die Speiseröhre in den Magen. Die Speichelamylase wird dort durch das saure Milieu inaktiviert; dafür spaltet sich unter diesen Bedingungen die Saccharose in ihre Bestandteile Glucose und Fructose auf.

Im Dünndarm vervollständigen Glycosidasen (Name!) die Kohlenhydratzerlegung; die entstandenen Monosaccharide werden aktiv in das Blut resorbiert.

**Proteine:** Die Eiweiße werden durch die Proteasen (Substrat = Proteine, Wirkung = hydrolytisch, Endung = -ase) des Magens (Pepsin) und des Dünndarmes (Trypsin, Chymotrypsin, u.a.) zerlegt. Die einen Enzyme (Endopeptidasen) spalten die langen Ketten in größere Bruchstücke, und zwar durch Hydrolyse von Bindungen im Molekül-innern; die anderen Enzyme (Exopeptidasen) trennen von den Enden her eine Aminosäure nach der andern ab. Endo- und Exopeptidasen bewirken zusammen den vollständigen Abbau der Proteine in Aminosäuren.

Die denaturierende Wirkung der Magen-HCl erleichtert die Proteinverdauung. Beachten Sie nebenbei, daß die Magensäure auch desinfizierend wirkt, da sie viele Bakterien und Mikroorganismen abtötet.

**Fette:** Die Fette und fettähnlichen Stoffe werden vorwiegend im Dünndarm verdaut. Zuerst werden sie von Gallensalzen emulgiert, d.h. fein verteilt und wasserlöslich gemacht. Anschließend spalten die Lipasen vom Triglycerid zwei, selten alle drei Fettsäuren ab. In dieser Form können die Fettspaltprodukte in die Darmwandzellen auf-

genommen werden. Von dort aus gelangen sie in das Lymphsystem, und später dann in das Blut. In den nächsten Kapiteln werden wir nun verfolgen, was mit den Kohlenhydraten, den Proteinen und Fetten im Körper weiter geschieht.

## 10.3 Zusammenstellung

Siehe Abb. 10.3, nächste Seite.

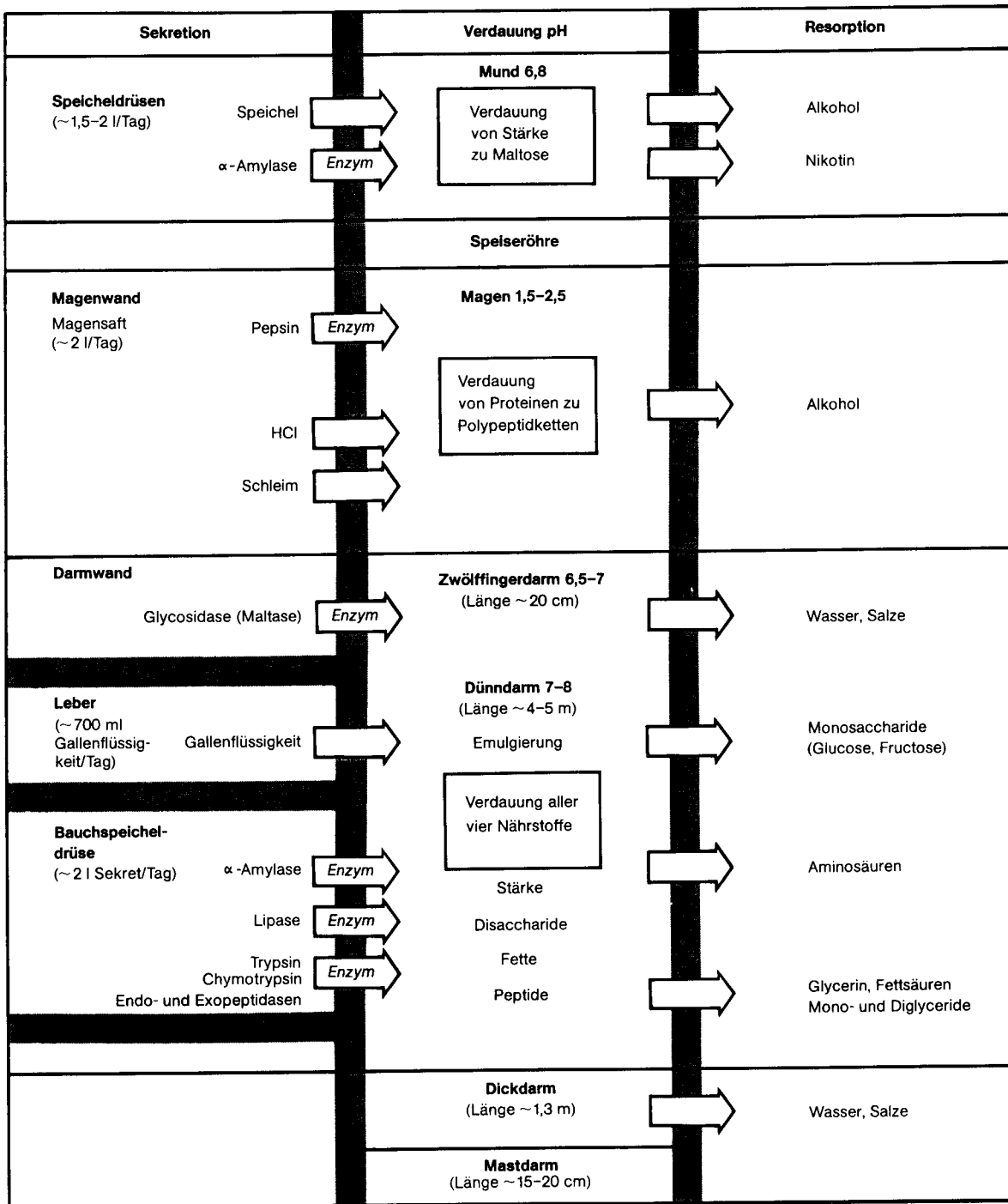


Abb. 10.3: Abbau und Resorption der Nahrung

#### 10.4 Repetitionsfragen

1. Warum müssen Kohlenhydrate und Proteine verdaut, d.h. in ihre Bestandteile zerlegt werden?
2. Wie nennt man allgemein die Reaktionen, durch die Biopolymere zerlegt werden?
3. Warum können wir Cellulose nicht verdauen?
4. Was ist eine «Endopeptidase»?
5. Welche Funktionen hat die Salzsäure der Magensäure?
6. Welche Aufgabe erfüllt die Galle in der Verdauung?

# 11 Der Stoffwechsel der Kohlenhydrate

## 11.1 Übersicht

Jeder Organismus ist auf die ständige Zufuhr von Energie angewiesen. Dieser Energiebedarf kann durch den exergonischen Abbau von organischen Stoffen gedeckt werden, eine Reaktionsfolge, die im ganzen als Dissimilation bezeichnet wird. Es handelt sich dabei um energieliefernde Redoxvorgänge, welche die Synthese der energiereichen, universell verwertbaren Verbindung ATP «antreiben». Man unterscheidet zwei Typen von Dissimilation:

- Zellatmung (**aerobe** Dissimilation): Die organische Substanz wird vollständig abgebaut, und zwar meistens zu Kohlendioxid und Wasser. Als Oxidationsmittel, z.B. als Wasserstoffakzeptor, wirkt **Sauerstoff**.
- Gärung (**anaerobe** Dissimilation): Die organische Substanz wird nur unvollständig abgebaut, d.h. es bleiben organische Endprodukte zurück. Dies bedeutet, daß die ursprünglich gespeicherte Energie nur teilweise ausgenutzt wird und die Ausbeute an ATP kleiner als bei der Atmung ausfällt. Da die Gärung unter **Ausschluß von Sauerstoff** abläuft, treten in ihr organische Stoffe als H-Akzeptoren auf.

In der Atmung oder Gärung werden v.a. Kohlenhydrate, aber auch Fette und Proteine abgebaut. Die wichtigste Substanz ist die Glucose. Ihre vollständige Oxidation steht zentral im Stoffwechsel, da viele andere Verbindungen in Zwischenprodukte dieser Reaktionskette umgewandelt und so in den Abbauweg der Glucose eingeschleust werden.

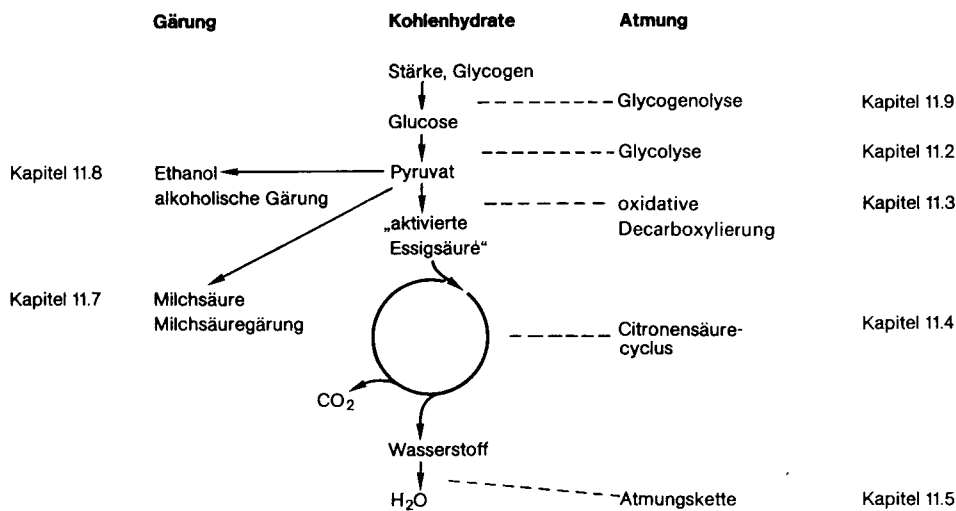


Abb. 11.1: Schema des Kohlenhydratabbaus

### 11.2 Die Glycolyse

Die Glycolyse ist eine Folge von Reaktionen, die alle im Plasma ablaufen. Im ersten Teil wird die C-Atomkette der Glucose in zwei C<sub>3</sub>-Einheiten zerlegt; im zweiten Teil werden stark exergonische Reaktionen zum Aufbau von ATP ausgenutzt. Betrachten wir nun die einzelnen Reaktionen der Glycolyse:

**Reaktion 1:** Die reaktionsträge Glucose wird durch Phosphorylieren aktiviert, d.h. sie erhält eine energiereiche Atomgruppierung. Das entstehende Glucose-6-Ⓟ kann die Zelle nicht mehr verlassen, da es wie alle phosphorylierten Substanzen die Zellmembran nicht durchdringen kann.

**Reaktion 2:** Glucose-6-Ⓟ wird in das strukturiomere Fructose-6-Ⓟ umgewandelt.

**Reaktion 3:** Eine weitere Phosphorylierung führt zu Fructose-1,6-diphosphat. Das Enzym dieser Reaktion besitzt allosterische Eigenschaften; deshalb ist seine Aktivität über eine Produktrückkopplung beeinflussbar. Die Glycolyseprodukte ATP und NADH/H<sup>+</sup> wirken z.B. als Hemmstoffe.

**Reaktionen 4, 5:** Jetzt findet die Spaltung der aktivierten Hexose in zwei Triosen statt, die sich ineinander umwandeln können. Nur Glycerinaldehyd-3-phosphat reagiert weiter.

**Reaktionen 6, 7:** Die stark exergonische Oxidation (Wasserstoffübertragung auf NAD<sup>+</sup>) der Aldehyd- zur Säuregruppierung wird zum Aufbau von ATP verwendet.

**Reaktionen 8, 9, 10:** Zuerst wird die Phosphatgruppe an das mittlere C-Atom verschoben, dann Wasser abgespalten und die gebundene Phosphatgruppe auf ADP übertragen. Das Produkt der Glycolyse ist Pyruvat. Auf die ATP und NADH/H<sup>+</sup> Bilanz wird in 11.6 eingegangen.

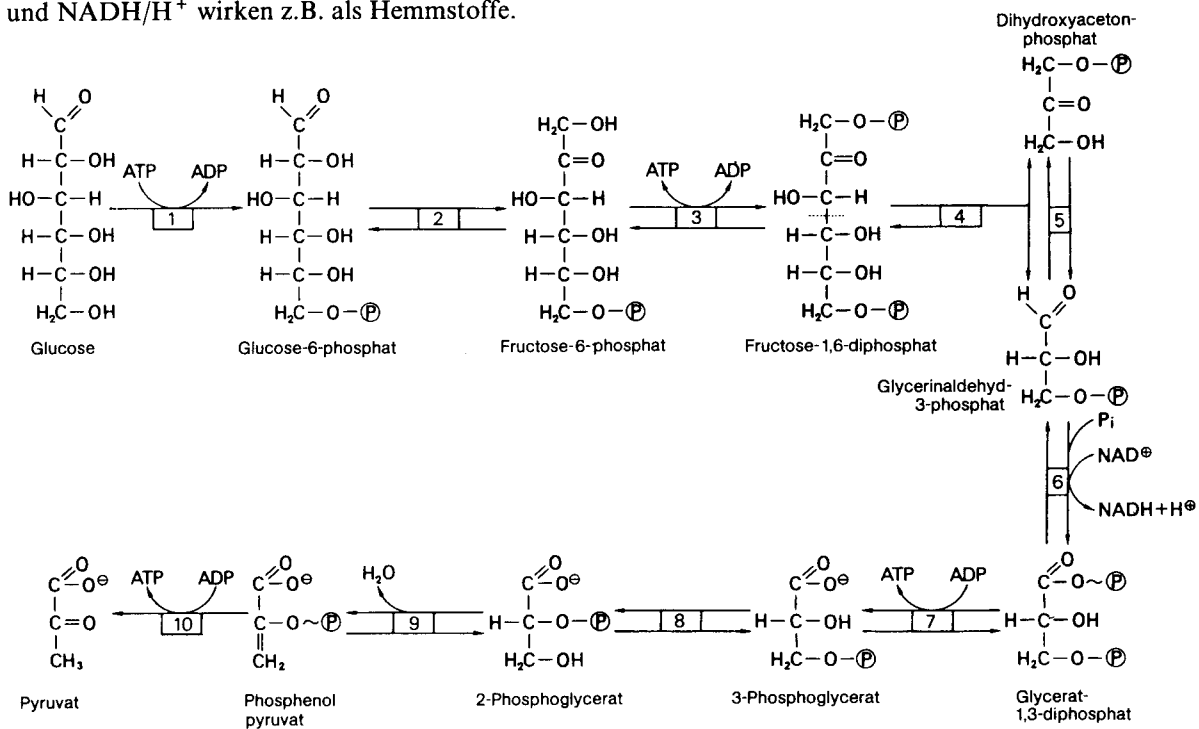


Abb. 11.2: Die Reaktionsfolge der Glycolyse

### 11.3 Die oxidative Decarboxylierung

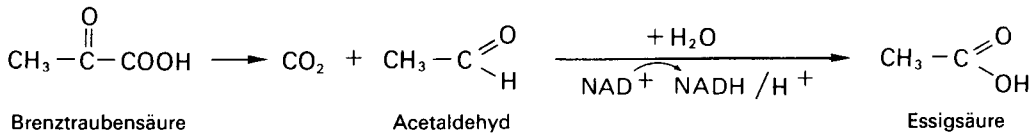
Das im Stoffwechsel gebildete Kohlenstoffdioxid entsteht durch Decarboxylierung von  $\alpha$ - und  $\beta$ -Ketosäuren und nicht etwa durch eine direkte Reaktion des gebundenen Kohlenstoffs mit molekularem Sauerstoff. Dieser wird nämlich nur zur Oxidation des abgetrennten Wasserstoffes gebraucht.

Im Zusammenhang mit dem Glucoseabbau spielen zwei  $\alpha$ -Ketosäuren eine große Rolle: Pyruvat und das im Citronensäurezyklus (11.4) auftretende  $\alpha$ -Ketoglutarat. Beide werden nach dem gleichen Prinzip, aber durch spezifische Enzyme decarboxyliert. Die  $\text{CO}_2$ -Abspaltung vom Pyruvat dient uns als Modell.

Ist Sauerstoff vorhanden, wird das in der Glycolyse gebildete Pyruvat aus dem Plasma in die Mitochondrien transportiert, wo die weiteren Abbaureaktionen ablaufen. Daran sind mehrere Enzyme und Cofaktoren beteiligt, die als Wirkungseinheit, als Multi-Enzymkomplex, auftreten. Die beiden wichtigsten Cofaktoren sind das  $\text{NAD}^+$  und das Coenzym A. Bei Letzterem handelt es sich um eine organische Substanz, die als reaktive Stelle eine Thiogruppe  $-\text{SH}$  hat. Sie wird deshalb mit  $\text{CoA-SH}$  abgekürzt.

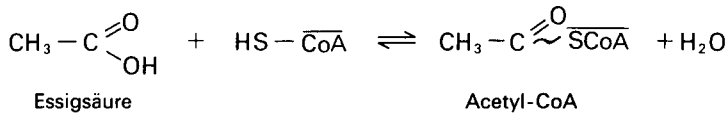
Da der eigentliche Mechanismus der Decarboxylierung sehr kompliziert ist, begnügen wir uns mit einer formalen Betrachtung: Die Brenztraubensäure (protoniertes Pyruvat) wird zuerst decarboxyliert, der entstehende Acetaldehyd anschließend zu Essigsäure oxidiert.

Die Brenztraubensäure (protoniertes Pyruvat) wird zuerst decarboxyliert, der entstehende Acetaldehyd anschließend zu Essigsäure oxidiert.

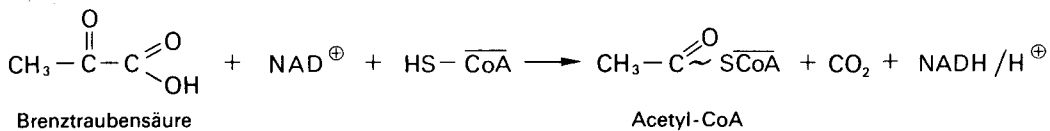


Bei dieser Reaktionsfolge gehen recht viel Energie verloren; deshalb entsteht in den «sparsamen» Zellen nicht Essigsäure, sondern ein energiereicher Thioester mit  $\text{CoA-SH}$ . Diese Verbindung nennt man «aktivierte Essigsäure» oder Acetyl-Coenzym A (Acetyl-CoA):

cher Thioester mit  $\text{CoA-SH}$ . Diese Verbindung nennt man «aktivierte Essigsäure» oder Acetyl-Coenzym A (Acetyl-CoA):



Wir fassen die oxidative Decarboxylierung von Pyruvat zusammen:



### 11.4 Der Citronensäurezyklus

Von der ursprünglichen Glucose bleiben nach der oxidativen Decarboxylierung noch zwei Acetylreste übrig. Diese werden in der aktivierten Acetyl-CoA-Form in einen Kreisprozess, den Citronensäure- oder Krebs-Zyklus, eingeschleust. Sie werden darin durch zweifache Decarboxylierung (Isocitronensäure und  $\alpha$ -Ketoglutarinsäure) vollständig zerlegt. Bei der exergonischen Bildung von Bernsteinsäure wird aus GDP ein GTP<sup>1</sup> aufgebaut. Der zweite Teil des Zyklus dient der Regeneration von Oxalessigsäure, die dann einen neuen Acetylrest anlagert. Diese Rückgewinnung des Acetyl-Akzeptors erfolgt durch Dehydrierung und Wasseranlagerung an Dicarbonsäuren. Der abgetrennte Wasserstoff wird dabei an NAD<sup>+</sup> und FAD<sup>2</sup> gebunden.

Sir Hans Alfred Krebs war Entdecker des Zyklus.

<sup>1</sup> Analogon zu ATP. An der Stelle von Adenin steht Guanin.

<sup>2</sup> Wasserstoffübertragender Cofaktor

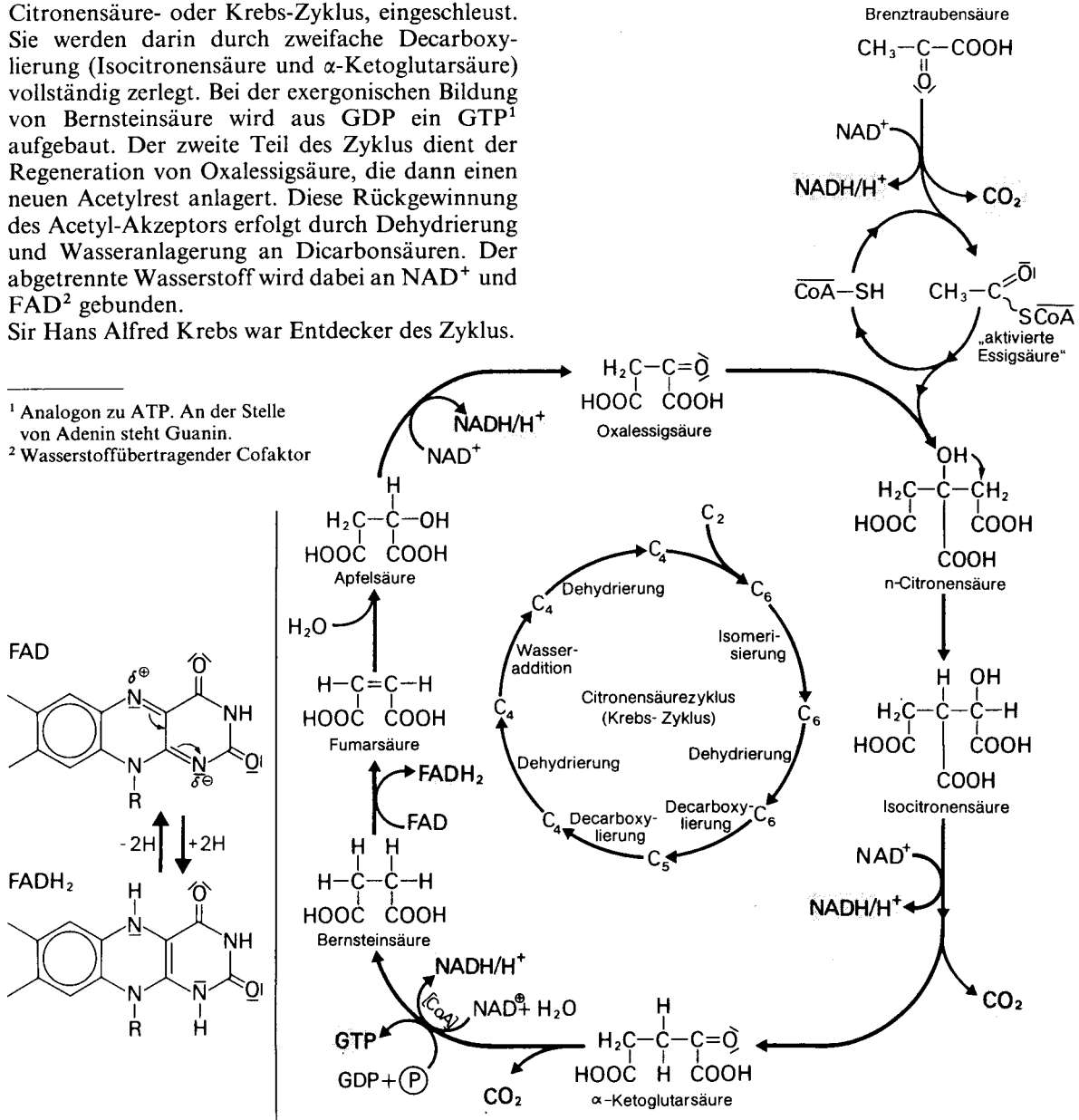
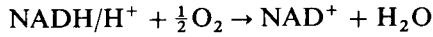


Abb. 11.4: Schema des aeroben Abbaus von Brenztraubensäure im Citronensäurezyklus



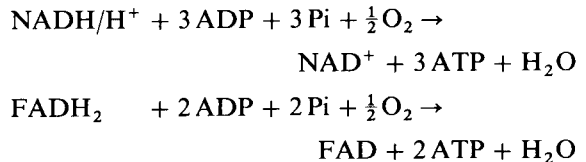
### 11.5 Die Atmungskette

Im Schlußteil der Atmung wird der gesamte an Cofaktoren gebundene Wasserstoff auf den Atmungssauerstoff übertragen:



Formal entspricht dies der stark exergonischen Knallgasreaktion. Die freiwerdende Energie wird teilweise zum Aufbau von ATP verwendet. Dies kann aber nicht in einem einzigen Reaktionsschritt geschehen, sondern ist nur in einer vielstufigen Reaktionsfolge, der Atmungskette, möglich. Sie läßt sich mit einem System aufeinanderfolgender Wasserräder vergleichen, die von demselben Wasserstrom angetrieben werden. Falls kein Wasser nachfließt (keine Nachlieferung von reduzierten Cofaktoren) oder bei einem Rückstau (bei Sauerstoff-Mangel können die Elektronen des Cyt aa<sub>3</sub> nicht weiterfließen), stehen die Räder still (kein ATP-Aufbau). Wird ein Rad gebremst (Enzymhemmung durch Atemgifte wie CN<sup>-</sup> oder H<sub>2</sub>S), so

wird dadurch der Lauf des Wassers gehemmt (langsamere Oxidation des Wasserstoffs, verminderte ATP-Synthese). Die Atmungskette stellt also ein Fließgleichgewichtssystem dar, in dem Wasserstoff bzw. seine Elektronen ein enzymatisch katalysiertes Redoxgefälle durchfließen. An drei Stellen des Systems kann ATP gebildet werden. Je nach Eintrittsort des Wasserstoffs ergeben sich verschiedene ATP-Ausbeuten.



Da die Reaktionen der Atmungskette in den Mitochondrien verlaufen, bezeichnet man diese Zellorganellen auch als ATP-Werke (Kraftwerke).

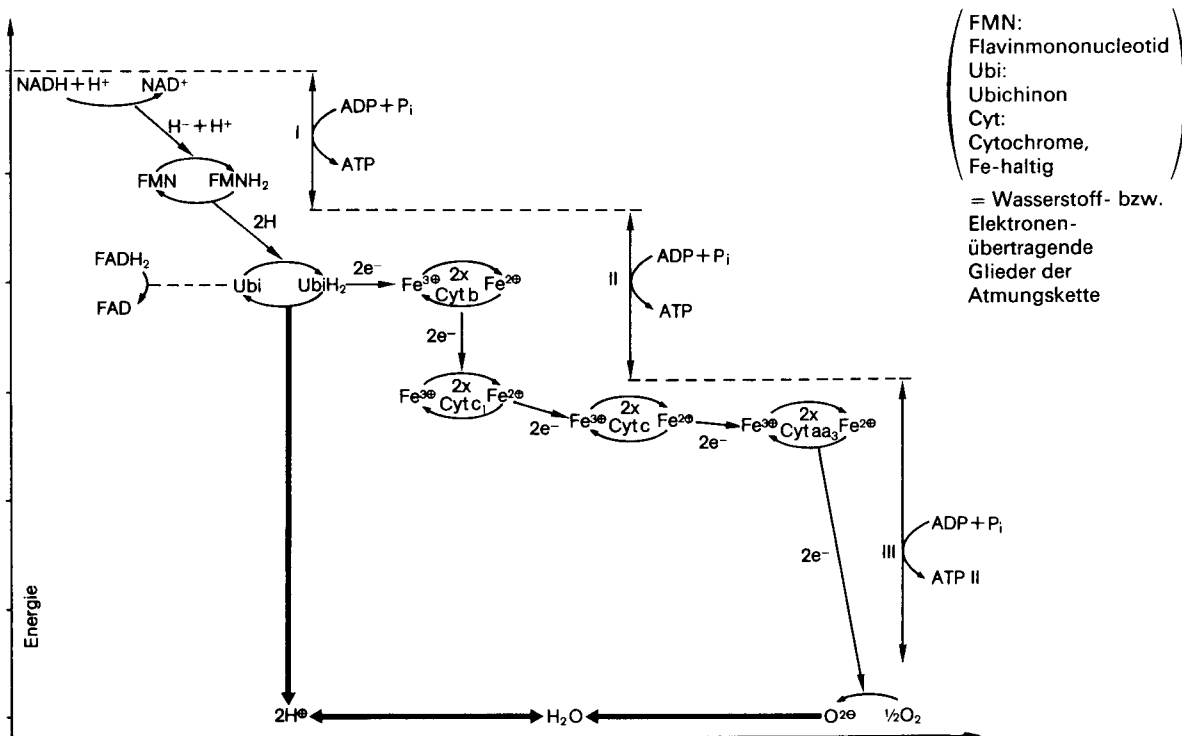
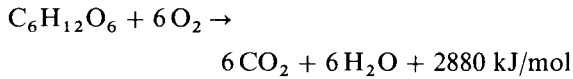


Abb. 11.5: Atmungskette und wahrscheinliche Phosphorylierungsstellen

### 11.6 Energiebilanz und Regulation des Glucoseabbaus (Atmung)

**Energiebilanz:** In der ersten Phase des Glucoseabbaus wird das Kohlenstoffskelett vollständig zerlegt, wodurch das eine Endprodukt der Atmung, das Kohlenstoffdioxid, und zusätzlich reduzierte Cofaktoren entstehen. In der zweiten Phase wird dann formal der Wasserstoff der Cofaktoren auf Sauerstoff übertragen; dadurch bildet sich das zweite Endprodukt Wasser. Zusammengefaßt ergibt sich folgende Reaktionsgleichung:



Die freigesetzte Energie wird zu ca. 40% in chemischer Form als ATP gespeichert; der Rest wird in Wärme umgewandelt. Damit ist der Wärmeverlust der Atmung kleiner als bei einem technischen Verbrennungsmotor.

Glycolyse	2 NADH/H <sup>+</sup> → 2 ATP 6 ATP
oxidative Decarboxylierung	2 NADH/H <sup>+</sup> → 6 ATP
Citratzyklus	2 ATP (GTP) 6 NADH/H <sup>+</sup> → 18 ATP 2 FADH <sub>2</sub> → 4 ATP
Total	38 ATP

Tab. 11.6: ATP-Ausbeute des vollständigen Glucoseabbaus.

**Regulation:** Aus Sparsamkeit sollte die in der Glucose gespeicherte Energie nur bei Bedarf freigesetzt werden. Die dazu notwendige Steuerung beruht v.a. auf der allosterischen Rückkopplung: ATP und NADH/H<sup>+</sup> wirken z.B. hemmend; sind sie in genügender Menge vorhanden, sollen sie nicht weiterhin gebildet werden. Zudem beeinflussen auch bestimmte Zwischenprodukte des Glucoseabbaus die Geschwindigkeit einzelner vorangegangener Reaktionen. Die Abb. 11.6 zeigt die Regulationsverhältnisse im Citronensäurezyklus.

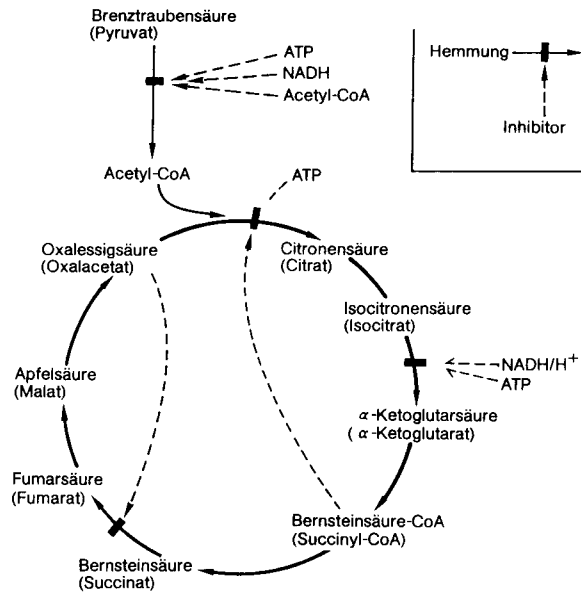


Abb. 11.6: Regulation des Citronensäure-Zyklus'. (Häufig werden auch die deprotonierten Formen der Zwischenprodukte angegeben; die entsprechenden Namen sind eingeklammert)

## 11.7 Die Milchsäuregärung

Verschiedene Formen der Gärung stellen neben der Atmung eine zweite Möglichkeit der Glucoseverwertung dar. An dieser Art der Energiegewinnung ist bezeichnenderweise kein Sauerstoff beteiligt.

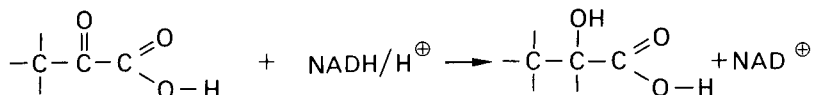
Die Abbauege der Gärung und Atmung verlaufen zu Beginn gleich: Glucose wird in der Glycolyse unter ATP-Gewinn in Brenztraubensäure zerlegt. Das dabei anfallende  $\text{NADH}/\text{H}^+$  kann bei Gärprozessen nicht in der Atmungskette oxidiert werden; ohne Rückgewinnung von  $\text{NAD}^+$  kommt die Glycolyse aber zum Stillstand. Es werden deshalb organische Moleküle als Wasserstoffakzeptoren verwendet.

**Milchsäuregärung:** Es dient gerade Brenztraubensäure als Wasserstoffakzeptor. Dadurch entsteht einerseits Milchsäure und andererseits das für die weitere Glycolyse benötigte  $\text{NAD}^+$ :

Da Milchsäure ein energiereiches Molekül darstellt, ist bei dieser Gärung nur ein kleiner Teil der ursprünglich in Glucose gespeicherten Energie freigesetzt worden (2 ATP/Molekül Glucose).

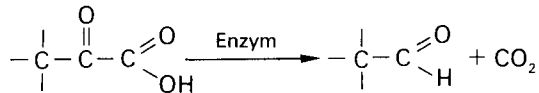
Diesen Weg der Energiegewinnung findet man z.B. bei den Milchsäurebakterien, welche die anfallende Milchsäure ausscheiden. Dadurch sinkt der pH-Wert im umgebenden Medium auf ca. 5 ab. Bei einer solchen Säurekonzentration können viele andere Bakterien wie z.B. Fäulniserreger kaum gedeihen. Die Milchsäuregärung wird deshalb zur Konservierung von Nahrungsmitteln genutzt: Silofutter in der Landwirtschaft, Sauerkraut in unserer Ernährung, Joghurt bei der Milchverarbeitung.

Die Milchsäuregärung ist auch bei höheren Lebewesen bekannt. So kann unser Muskel auf diesem Wege Energie gewinnen. Dies tut er dann, wenn die Sauerstoffzufuhr durch das Blut nicht mehr ausreicht, um den Energiebedarf mittels der Sauerstoff-abhängigen Atmungskette zu decken. Die anfallende Milchsäure führt recht bald zu einer Übersäuerung der Muskelzellen, und hemmt mit der Zeit deren Kontraktionsfähigkeit. Aus diesem Grunde gilt der 400-m-Lauf als die längste Sprinterstrecke. Bei längeren Läufen beruht die Energiegewinnung nach 400 m ganz auf der Atmung. Die muskuläre Milchsäure ist nach heutiger Auffassung nicht die Ursache für einen Muskelkater.

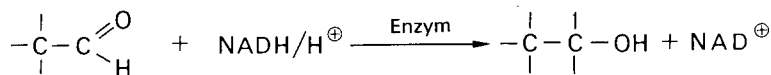


### 11.8 Die alkoholische Gärung

Hefezellen decken bei Sauerstoffmangel ihren Energiebedarf durch Vergären von Glucose. Diese wird wieder auf dem glycolytischen Wege zu Brenztraubensäure abgebaut, und zwar mit dem üblichen Energiegewinn von 2 ATP pro Molekül. Bei der alkoholischen Gärung wird jetzt die Brenztraubensäure durch ein Enzym der Hefezellen decarboxyliert:



Der entstehende giftige Acetaldehyd wirkt als Wasserstoff-Akzeptor, d.h. er wird mit dem NADH/H<sup>+</sup> der Glycolyse zu Ethanol reduziert.



Ethanol wird von den Zellen in die Umgebung abgegeben, und zwar bis zu einer Konzentration von ca. 18 Vol-%; dann sterben die Hefezellen ab. Der Sinn der typischen Gärungsreaktion liegt in der Wiedergewinnung von NAD<sup>+</sup> für die Glycolyse (die Atmungskette kann wegen Sauerstoffmangel kein NADH/H<sup>+</sup> oxidieren). Wirtschaftlich bedeutend ist die alkoholische Gärung für die Bier- und Weinherstellung.

**Bierherstellung:** Man läßt Gerste keimen. Dadurch wird die Stärke im Korn zu Malzzucker (Disaccharid der Glucose) zerlegt, den man, zusammen mit Aroma- und Farbstoffen, mittels Wasser aus der Gerste herauslöst; es entsteht die Würze. Nach der Abtrennung unlöslicher Anteile wird die Würze mit Hopfen gekocht: Hopfenbitterstoffe gehen in die Würze über. Der Hopfen wird entfernt und Bierhefe zugegeben, die den Malzzucker vergärt. Das Bier wird nach der Gärung ca. zwei Monate gelagert, dann filtriert und abgefüllt.

**Weinherstellung:** Die Trauben werden gleich nach der Lese gekeltert, d.h. die Kämme werden entfernt und die Beeren zerkleinert. Dem Schalen-Saft-Gemisch gibt man schweflige Säure bei (Einbren-

nen), um eine unerwünschte Farb- und Geschmacksveränderung zu verhindern. Die danach einsetzende Gärung dauert etwa eine Woche. Der vergorene Saft wird filtriert, wenige Monate gelagert und dann abgezogen; d.h. abgestorbene Hefezellen und ausgeschiedene Schleimstoffe werden abgetrennt. Junge Weine sind für den Konsum noch zu sauer. Deshalb müssen sie gelagert werden: Während dieser Reifungszeit führen chemische Reaktionen zum Abbau der Säuren.

### 11.9 Der Abbau von Fructose, Galactose und Glycogen

**Fructose:** Rohrzucker wird bei der Verdauung im Darm in Glucose und Fructose gespalten. Fructose ist somit ein gängiger Bestandteil der Nahrung. Sie wird im Stoffwechsel zuerst mittels ATP phosphoryliert (Fructose-1-phosphat) und danach in Dihydroxyacetonphosphat und Glycerinaldehyd

gespalten. Dihydroxyacetonphosphat entspricht einem Zwischenprodukt der Glykolyse. Glycerinaldehyd hingegen muß zum Anschluß an den Glucoseabbau noch dehydriert und zu 2-Phosphoglycerinsäure phosphoryliert werden.

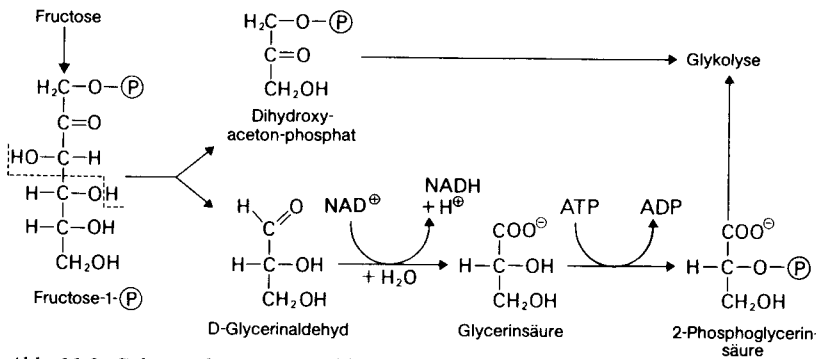
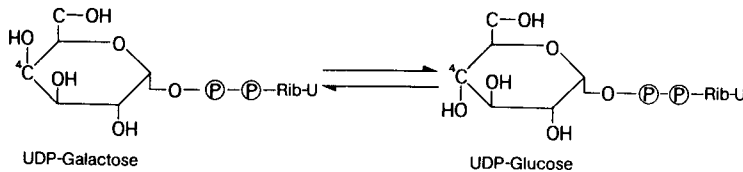


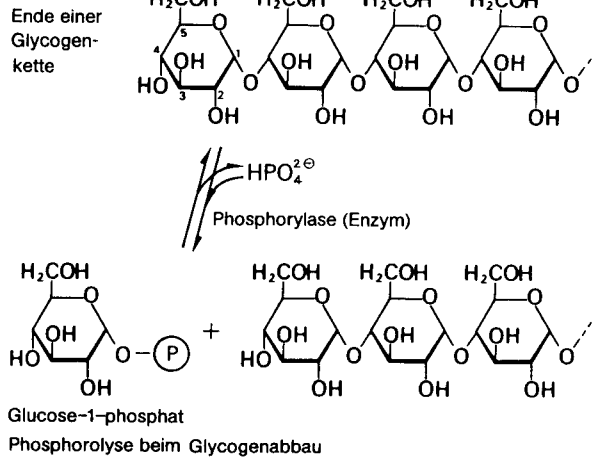
Abb. 11.9: Schema des Fructoseabbaus

**Galactose:** Sie ist Bestandteil des Milchzuckers. Glucose und Galactose unterscheiden sich in der Stellung der Hydroxylgruppe am C<sub>4</sub>; es sind also stereoisomere Zucker. Die aktivierten Formen UDP-Galactose und UDP-Glucose können enzy-

matisch ineinander umgewandelt werden. Die bei der Galactoseumwandlung entstehende UDP-Glucose kann im Körper z.B. zum Aufbau von Glycogen verwendet werden. (UDP ist analog zu ADP; an Stelle von Adenin steht die Base Uracil).



**Glycogen:** Im Gegensatz zu den Nahrungskohlenhydraten im Verdauungstrakt wird das körpereigene Glycogen meistens nicht hydrolytisch, sondern phosphorolytisch abgebaut. Dabei dient die Energie, die bei der Spaltung der glycosidischen Bindung frei wird, zur Phosphorylierung der abgetrennten Glucose. Anorganisches Phosphat verdrängt die mit dem C<sub>1</sub> bindende Glucose vom Kettenende und bildet mit ihr einen Ester; es entsteht Glucose-1-P. Diese bereits aktivierte Glucose kann nach Mutieren des P in die Stellung am C<sub>6</sub> direkt in die Glykolyse eingeschleust werden. Der Körper spart somit durch die Phosphorolyse (Spaltung unter Phosphataufnahme) gegenüber der Hydrolyse Energie:



### 11.10 Oxidativer Glucoseabbau – Gewinnung von Pentosen und NADPH/H<sup>+</sup>

Bei unseren Betrachtungen biochemischer Fragen haben wir mehrmals C<sub>5</sub>-Zucker (Pentosen) als wichtige Bestandteile größerer Moleküle wie Nucleotiden, ATP, NAD<sup>+</sup> usw. festgestellt. Wie gelangt unser Körper zu diesen Bauteilen?

Bei der Behandlung der Coenzyme wurde erwähnt, daß der Wasserstoff des NADPH/H<sup>+</sup> v.a. zu Synthesen körpereigener Substanzen dient. Wie gewinnt unser Körper diese Reduktions-Einheiten? Sowohl die Pentosen wie auch das NADPH/H<sup>+</sup> werden im oxidativen Glucoseabbau gebildet. Die beim oxidativen Glucoseabbau entstehenden Pentosen können über einen vielstufigen Reaktionsweg, den Pentosephosphat-Zyklus, wieder in Glucose verwandelt werden. Dadurch kann es auch bei einem großen NADPH/H<sup>+</sup> Bedarf nicht zu einem Überschuß an Pentosen kommen. Andererseits kann der Wasserstoff von ev. überschüssigem NADPH/H<sup>+</sup> auf NAD<sup>+</sup> übertragen und so der Atmungskette zugeführt werden.

Die aktivierte Glucose wird dehydriert und der dadurch entstehende innermolekulare Ester hydrolytisch gespalten. 6-Phosphogluconat wird in β-Stellung zu einer β-Ketosäure dehydriert, von der sich CO<sub>2</sub> abspaltet. Aus Ribulose-5-Ⓟ entstehen dann die struktur- bzw. stereoisomeren Ribose-5-Ⓟ und Xylulose-5-Ⓟ.

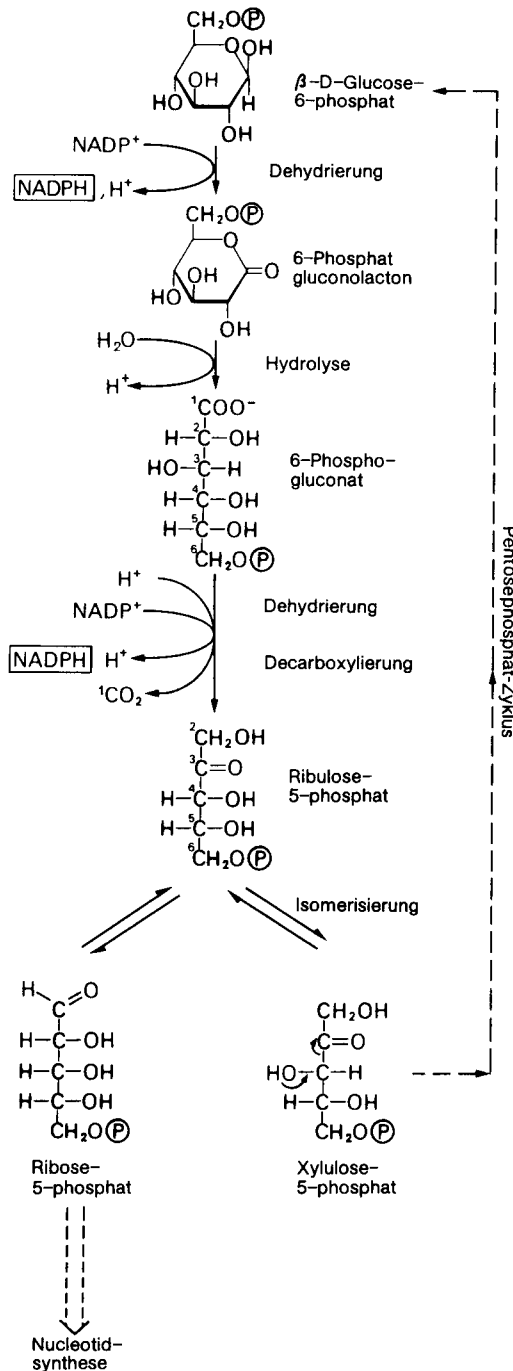


Abb. 11.10: Schema des oxidativen Glucoseabbaus

### 11.11 Gluconeogenese und Glycogensynthese

**Gluconeogenese:** Folgende zwei Hinweise zeigen, daß in unserem Körper die Glucose nicht nur ab-, sondern auch aufgebaut werden kann:

- Die bei starker körperlicher Beanspruchung im Muskel gebildete Milchsäure wird in die Leber transportiert und dort teilweise wieder in Glucose umgewandelt.
- Die Hirnzellen sind auf eine ständige Zufuhr von Glucose als « Brennstoff » angewiesen. Der Körper muß folglich auch bei einer kohlenhydratarmen, aber eiweißreichen Ernährung in der Lage sein, den Blutzuckerspiegel (Glucose) konstant zu halten. Er muß somit aus Proteinen Glucose aufbauen können.

Man bezeichnet den Stoffwechselweg, der von Pyruvat zu Glucose führt, als Gluconeogenese.

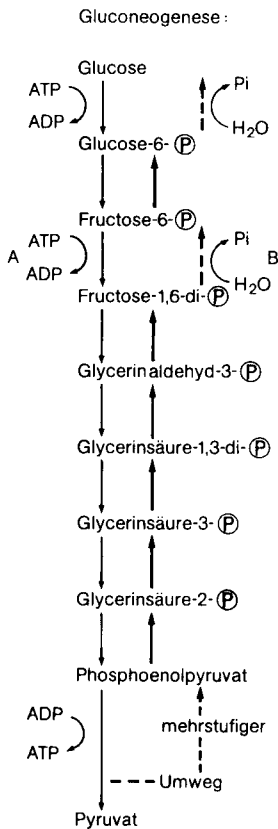


Abb. 11.11: Schema der Gluconeogenese

Viele seiner Reaktionsschritte sind mit jenen der Glycolyse identisch. Bei drei Reaktionen jedoch zeigt die Gluconeogenese aus energetischen Gründen einen gesonderten Verlauf mit besonderen Enzymen:

- Nur auf einem recht aufwendigen Weg kann Pyruvat in Phosphoenolpyruvat umgewandelt werden.
- Die Fructose- bzw. Glucose-gebundenen Phosphate werden bei der Abspaltung nicht auf ADP übertragen, sondern hydrolytisch abgetrennt. Gerade diese unterschiedlichen Reaktionsstellen haben eine besondere Bedeutung: Sie eignen sich zur Regulation des Stoffwechsels, wie folgendes Beispiel zeigt: Die Aktivität der Enzyme A und B werden durch ATP, ADP und AMP alloster beeinflusst. Das Enzym A der Glycolyse (Energiegewinnung) wird durch ATP gehemmt, durch ADP, das phosphoryliert werden sollte, aktiviert. Das Enzym B der Gluconeogenese hingegen wird durch ATP aktiviert, durch AMP gehemmt.

**Glycogensynthese:** Da Glucose osmotisch wirkt, kann der Körper davon keine größere Menge speichern. Er aktiviert deshalb überschüssige Glucose, die dann glycosidisch an eine bereits vorhandene Glycogenkette angehängt wird; die Speichersubstanz ist dadurch um eine Einheit größer geworden.

### 11.12 Repetitionsfragen

1. Welches sind die grundsätzlichen Unterschiede zwischen der Atmung und der Gärung?
2. Was geschieht in der Glycolyse mit dem Kohlenstoffskelett der Glucose?
3. Bei welcher Glycolysereaktion findet eine Dehydrierung statt?
4. Stellen Sie mit Summenformeln die Reaktionsgleichung der Glycolyse auf.
5. Welche chemischen Strukturen eignen sich für Decarboxylierungsreaktionen?
6. In welcher Form wird die Energie, die bei der oxidativen Decarboxylierung von Pyruvat frei wird, gespeichert?
7. Worin besteht der grundsätzliche Zweck des Citronensäurezyklus?
8. Formulieren Sie mit Strukturformeln die Dehydrierung von Propanol (2). Bei welchen Schritten des Citronensäurezyklus findet eine analoge Reaktion statt?
9. Welche Substanzen wirken im Citronensäurezyklus als Wasserstoffakzeptoren?
10. Welches sind die grundsätzlichen Zwecke der Atmungskette?
11. Zu welcher Art von Reaktionen gehören die Prozesse der Atmungskette?
12. Wozu dient in der Atmungskette der molekulare Sauerstoff?
13. Wieviele ATP werden bei der Oxidation von einem  $\text{NADH}/\text{H}^+$  gewonnen?
14. Der Citronensäurezyklus kann nur funktionieren, wenn auch die Reaktionen der Atmungskette ablaufen. Begründen Sie diesen Sachverhalt.
15. Wie wird erreicht, dass nur bei Bedarf ATP aufgebaut wird?
16. Zeichnen Sie mit Strukturformeln die Umwandlung von Pyruvat in Milchsäure.
17. Wann entsteht in unserem Körper Milchsäure?
18. Welche Reaktionsfolge führt von Pyruvat zu Ethanol?
19. Warum kann man durch Vergären von Zucker keinen reinen Ethanol herstellen?
20. Wird die Fructose aus dem Rohrzucker in einer eigenen Reaktionsfolge veratmet?
21. Erfolgt der Glycogenabbau zu Glucose durch Hydrolyse?
22. Wie kann unser Körper Pentosen gewinnen?
23. Auf welchen Akzeptor wird der Wasserstoff im oxidativen Glucoseabbau übertragen?
24. Was versteht man unter der «Gluconeogenese»?
25. Warum kann die Gluconeogenese nicht der vollständigen Rückreaktion der Glycolyse entsprechen?
26. Wie verwertet unser Körper überschüssige Glucose?



