

Seznam použitých zkratk (v abecedním pořadí)

A	Adenin
ADH	Alkoholdehydrogenasa
ADP	Adenosindifosfát
AMP	Adenosinmonofosfát
ATP	Adenosintrifosfát
BM	Bazální metabolismus
C	Cytosin
CAM	Crassulacean Acid Metabolism (metabolismus kyselin u tučnolistých)
CoA	Koenzym A
CoQ	Ubichinon (koenzym Q)
CoQH [•]	Ubisemichinon
CoQH ₂	Ubichinol
CTP	Cytidintrifosfát
cyt	Cytochrom
dAMP	Deoxyadenosinmonofosfát
dATP	Deoxyadenosintrifosfát
dCMP	Deoxycytidinmonofosfát
dCTP	Deoxycytidintrifosfát
dGMP	Deoxyguanosinmonofosfát
dGTP	Deoxyguanosintrifosfát
DNA	Deoxyribonukleová kyselina
dTMP	Deoxythymidinmonofosfát
dTTP	Deoxythymidintrifosfát
ER	Endoplasmatické retikulum
FAD	Oxidovaný flavinadenindinukleotid
FADH ₂	Redukovaný flavinadenindinukleotid
Fd	Ferredoxin
FMN	Oxidovaný flavinmononukleotid
FMNH ₂	Redukovaný flavinmononukleotid
G	Guanin
GA	Golgiho aparát
GTP	Guanosintrifosfát
HDL	Lipoproteinová částice o vysoké hustotě (high density lipoprotein)
hnRNA	Heterogenní jaderná ribonukleová kyselina
IDL	Intermediální lipoproteinová částice (intermediate density lipoprotein)
LDH	Laktátdehydrogenasa
LDL	Lipoproteinová částice o nízké hustotě (low density lipoprotein)
mRNA	Mediatorová ribonukleová kyselina
NA	Nukleová kyselina
NAD ⁺	Oxidovaný nikotinamidadenindinukleotid
NADH	Redukovaný nikotinamidadenindinukleotid
NADP ⁺	Oxidovaný nikotinamidadenindinukleotidfosfát
NADPH	Redukovaný nikotinamidadenindinukleotidfosfát
NTP	Nukleosidtrifosfát
P (P _i)	Anorganický fosfát (HPO ₄ ²⁻ , H ₂ PO ₄ ⁻)
P ₆₈₀	Pigment reakčního centra fotosystému II
P ₇₀₀	Pigment reakčního centra fotosystému I

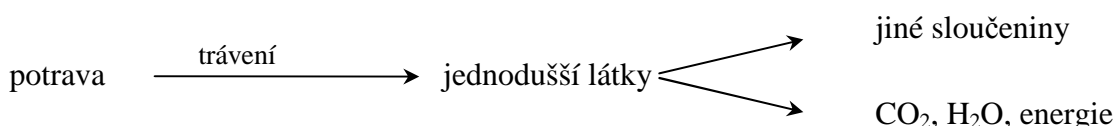
pC	Plastocyanin
PCR	Polymerase chain reaction
PP _i	Anorganický difosfát (P ₂ O ₇ ⁴⁻)
pQ	Plastochinon
pre-mRNA	Primární transkript
PS	Fotosystém
RNA	Ribonukleová kyselina
rRNA	Ribosomální ribonukleová kyselina
RuBisCo	Rubilosabisfosfátkarboxylasa
SSB	Svírací protein (single-strand binding protein)
T	Thymin
tRNA	Transferová ribonukleová kyselina
U	Uracil
UTP	Uridintrifosfát
vit.	Vitamin
VLDL	Lipoproteinová částice o velmi nízké hustotě (very low density lipoprotein)

4 Metabolismus

4.1 Základní pojmy

Jak se přeměňuje v lidském těle potrava?

Člověk přijímá v potravě látky, které jsou v průběhu procesu trávení rozkládány na jednodušší látky (monosacharidy, aminokyseliny, mastné kyseliny aj.). Ty mohou dále sloužit buď jako stavební jednotky pro výstavbu nových sloučenin, nebo mohou být v těle dále odbourávány až na oxid uhličitý, vodu a ostatní odpadní látky.



Proč člověk vylučuje odpadní látky?

Je tomu tak proto, že lidské tělo je **dynamickým systémem**. Dochází v něm k neustálému obratu – některé buňky odumírají, jiné se musí nahrazovat.

V jaké formě se z těla vylučují prvky jako je uhlík, kyslík, vodík a dusík?

Uhlík, společně s kyslíkem, se vylučují ve formě **oxidu uhličitého** (CO₂) v procesu dýchání (viz kap. 4.7).

Vodík společně s kyslíkem se vylučují ve formě **vody** (H₂O), kterou tělo může dále využívat, anebo ji z těla vyloučit.

Dusíkaté látky se v lidském těle využijí buď na syntézu jiných potřebných látek (např. na dusíkaté heterocyklické báze) nebo dochází k jejich odbourávání na **amoniak** (NH₃), který je pro lidský organismus jedovatý. V lidském těle je amoniak dále přeměňován na močovinu v močovinovém cyklu (viz kap. 4.4).



Co je metabolismus?

Metabolismus je biochemická modifikace chemických sloučenin v buňkách a živých organismech. Jedná se o látkovou (**látkový metabolismus**) a energetickou (**energetický metabolismus**) výměnu, příjem a zpracování živin.

Metabolismus v sobě zahrnuje přeměny produktů trávení (viz kap. 3) na odpadní látky nebo výstavby nových, pro život důležitých sloučenin.

Co znamená pojem látkový metabolismus?

Látkový metabolismus zajišťuje stálý transport látek přes buněčnou membránu (viz kap. 1.2), jejich rozklad, zisk stavebních látek či úplný rozklad na látky odpadní.

Látkový metabolismus zahrnuje dvě skupiny protichůdných procesů:

děje anabolické: tj. ta část metabolismu, při níž se vytvářejí chemicky složitější látky (např. z aminokyselin vznikají bílkoviny); tyto reakce obvykle využívají určitou část energie, neboť se jedná především o reakce **endergonické**;

děje katabolické: tj. ta část metabolismu, při níž jsou látky rozkládány na z chemického hlediska jednodušší látky (např. rozklad glukosy na vodu a oxid uhličitý); při těchto reakcí obvykle dochází k uvolnění energie, kterou tělo může využít pro reakce anabolické; jedná se především o reakce **exergonické**.

Co znamená pojem energetický metabolismus?

Energetický metabolismus zajišťuje uvolňování a spotřebu energie.

Rozkladem chemických sloučenin jako jsou bílkoviny, lipidy a sacharidy se uvolňuje určitá energie, kterou organismus využívá pro jiné reakce vyžadující energii (pro endergonické reakce). Dalším způsobem využití energie je konání mechanické práce či uvolňování tepla, popřípadě jiná práce (osmotická práce – přenos látek založený na mechanismu aktivního transportu a elektrická práce – energie vynakládaná na bioelektrické jevy, např. šíření vzruchů).

Celkový energetický metabolismus se rovná součtu energie vydané (práce, teplo) a energie získané (z potravy).

Čím je ovlivněna rychlost metabolismu?

Regulace metabolismu se děje změnami **enzymové aktivity**. Protože prakticky všechny metabolické reakce jsou katalyzovány enzymy, jde o velmi účinný proces, který umožňuje, aby určité metabolické reakce probíhaly rychleji (zvýšení enzymové aktivity) nebo pomaleji (snížení enzymové aktivity).

Rychlost metabolismu celkově ovlivňují **hormony**, které koordinují funkce tkání a orgánů. Hormony jsou produkovány určitými tkáněmi a vyplavovány do krevního oběhu. Krví se dostávají k cílovým orgánům a způsobují tam fyziologické změny, jako je např. řízení metabolických pochodů.

Produkce hormonů a činnost enzymů závisí na řadě faktorů jako je **věk** a **pohlaví**. Dále záleží na **celkovém stavu organismu** – jak fyzickém, tak psychickém. Sami si můžeme všimnout, že při intenzivním cvičení (např. plavání) je náš tep značně rychlejší, též frekvence nádechu a výdechu. Při stresu je metabolismus rovněž zvýšen, proto se u stresovaných lidí zvýší rychlost vylučování odpadních látek.

Co je bazální metabolismus?

Bazální metabolismus (BM) je přeměna látek probíhající za úplného tělesného i psychického klidu.

Hodnota bazálního metabolismu se dá změřit a ukazuje, kolik tělo spotřebuje energie za určitou časovou jednotku pro své základní pochody (dýchání, srdeční činnost, činnost lidských orgánů atd.).

Tab. 6. Příklady hodnot bazálního metabolismu⁽⁸⁾

	BM [KJ/m ² /h]
čtrnáctiletý chlapec	184
čtyřicetiletá žena	142

Co je pracovní metabolismus?

S každým výkonem organismu roste též energetická spotřeba, jenž se mění podle druhu činnosti a kolísá podle toho v širokých hranicích. Kromě termínu **pracovní metabolismus** se též používá termín **celkový metabolismus**.

Co je joule (J) a kalorie (cal)?

Jsou to jednotky energie, pro které platí vztah: **1 kcal = 4,184 kJ**.⁽³³⁾

Jak využívá lidské tělo přebytečnou energii?

Při nadbytku energie (např. při větším příjmu potravy či nedostatku pohybu) musí tělo energii nějakým způsobem využít, aby se nepřehřálo. energii organismus využije na tvorbu lipidů, které se ukládají do tukové tkáně, čímž může vzniknout **nadváha** (otýlost).

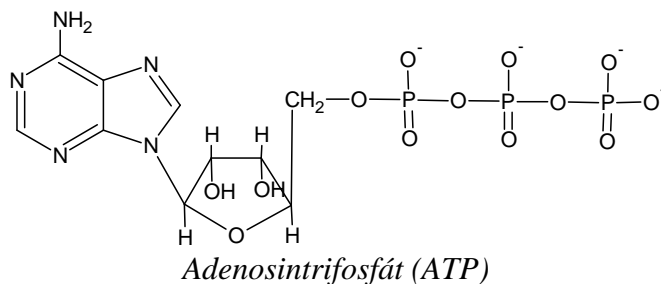
Naopak při nedostatečném příjmu potravy, a tím i nedostatečném příjmu energie musí tělo energii někde získat. Nejdříve jsou použity rezervy glykogenu, které se vyčerpají během několika hodin. Při delším hladovění se organismus převážně orientuje na mastné kyseliny jako na dodavatele energie. Déletrvající hladovění může být příčinou **podvýživy**.

Kde uchovává organismus energii?

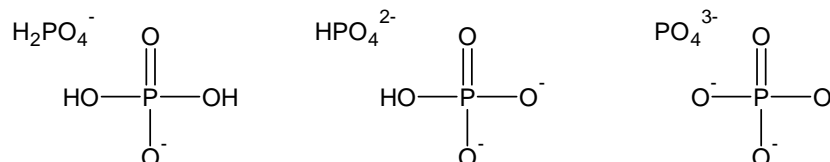
Je zřejmé, že živé organismy potřebují stále energii, kterou získávají rozkladem potravy. Tuto energii spotřebují na endergonické reakce.

Energii uchovávají v tzv. **makroergických sloučeninách**, jejichž rozkladem se získává velké množství energie.

Typickým příkladem makroergické sloučeniny je tzv. **adenosin trifosfát** (ATP).



Jak vzorec napovídá, skládá se ATP z ribosy a tří zbytků kyseliny trihydrogenfosforečné. Održením posledního zbytku kyseliny trihydrogenfosforečné vzniká **adenosindifosfát** (ADP) a **anorganický fosfát** (**P**, někdy též značeno jako **P_i**) za uvolnění energie:



Uvolněná energie se např. může spotřebovat na práci, kterou organismus vykonává (viz též kap. 1.1).

Přebytečná energie z látkového metabolismu naopak umožňuje vznik ATP:



ATP patří mezi anhydridové makroergické sloučeniny. Vysoká hodnota energie této sloučeniny je dána elektrostatickými repulsemi mezi záporně nabitými kyslíkovými atomy.

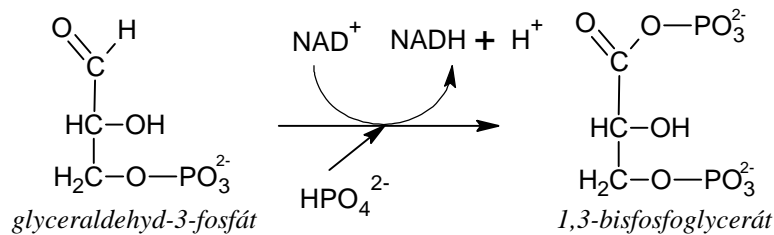
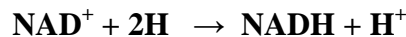
Jak dochází k přenosu energie z živin do ATP?

Nejčastěji dochází k **oxidační (aerobní) fosforylaci** při níž je důležité, aby buňka byla dostatečně nasycená kyslíkem.

Přenos energie probíhá ve třech fázích:

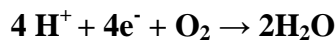
1. fáze

Vodík ($H = H^+ + e^-$) je přenášen ze substrátu na koenzymy dehydrogenas, což jsou nikotinamidadenindinukleotid (NAD^+) a flavinadenindinukleotid (FAD) – viz kap. 4.7. Substrát se oxiduje (viz dále glykolýza – kap. 4.2, β -oxidace – kap. 4.3).

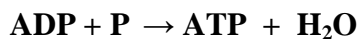


2. a 3. fáze (více viz kap. 4.7)

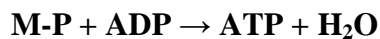
Elektrony z redukovaných koenzymů ($NADH$, $FADH_2$) jsou přenášeny po sérii akceptorů v dýchacím řetězci až na molekulu kyslíku, kterou postupně redukují na oxidové ionty (O^{2-}). Oxidové ionty s protony z matrix reagují za vzniku molekuly vody a energie.



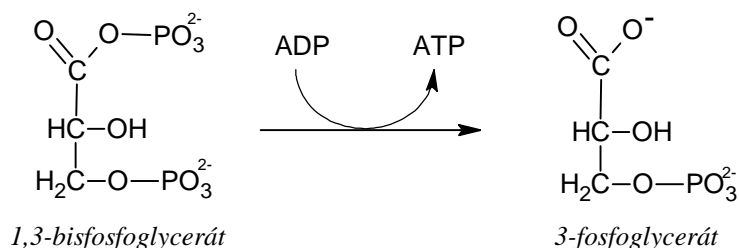
Při přenosu elektronů vzniká energie, díky níž dochází k přečerpávání protonů z matrix mitochondrie i z redukovaných koenzymů ($NADH$, $FADH_2$) do mezimembránového prostoru. Při přechodu protonů zpět do matrix vzniká energie, která pohání syntézu ATP z ADP a anorganického fosfátu.



Vedle oxidační fosforylace existuje **substrátová fosforylace**, při které dochází k přenosu fosfátové skupiny z makroergického meziprojektu metabolismu (M-P) na ADP. Rozpadem makroergického meziprojektu se uvolní dostatek energie pro realizaci endergonické fosforylace ADP anorganickým fosfátem.⁽³¹⁾



Příklad substrátové fosforylace v průběhu glykolýzy:



4.2 Metabolismus sacharidů

Jaké množství sacharidů by měla obsahovat naše strava?

Polysacharidy (škrob) jsou nezbytnou součástí naší stravy a měly by tvořit 55 až 70 % energetického příjmu.⁽¹⁶⁾

Jaká je funkce sacharidů, proč jsou tak významné?

Sacharidy slouží jako zdroj rychle uvolnitelné energie. D-ribosa a D-deoxyribosa tvoří navíc část základního řetězce nukleových kyselin (viz kap. 2). Sacharidy mají i stavební funkci, jsou např. součástí glykoproteinů a glykolipidů.

Odkud organismus získává sacharidy?

Sacharidy si organismus bere buď přímo z potravy nebo ze zásobárny monosacharidů (zásoby glykogenu). Zásoba glykogenu se však velmi rychle spotřebovává. Poté přicházejí na řadu lipidy, a to ještě dříve než je glykogen vyčerpán. Určité množství glykogenu totiž využívají nervové tkáně, které vyžadují jeho konstantní příjem.

Z jakých sacharidů se především skládá naše strava?

Sacharidy se dostávají do lidského těla v podobě monosacharidů (glukosa, fruktosa a galaktosa), disacharidů (sacharosa, laktosa, maltosa) i polysacharidů (škrob, celulósa).

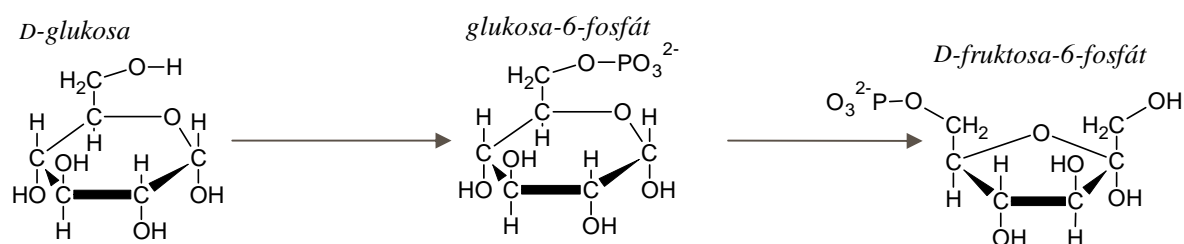
Co kontrolují hormony insulin a glukagon?

V naší krvi musí být udržována určitá stálá hladina glukosy, kterou udržuje hormon insulin. Stoupá-li hladina glukosy v krvi, působí tato zvýšená koncentrace glukosy na buňky pankreatu a ovlivňuje vyplavování insulinu. Insulin snižuje hladinu glukosy v krvi a současně stimuluje příliv glukosy do tkání a její využití. Glukagon působí opačně, tj. zvyšuje hladinu glukosy v krvi.

K jakým procesům dochází při odbourávání sacharidů?

Odbourávání monosacharidů probíhá ve třech fázích:

1. fáze (tzv. předběžná): Převod monosacharidů na D-fruktosu-6-fosfát



Glukosa se nejprve fosforyluje na glukosa-6-fosfát za spotřeby jedné molekuly ATP. Glukosa-6-fosfát se isomeruje na fruktosa-6-fosfát.

V 1. fázi se spotřebovuje jedna molekula ATP.

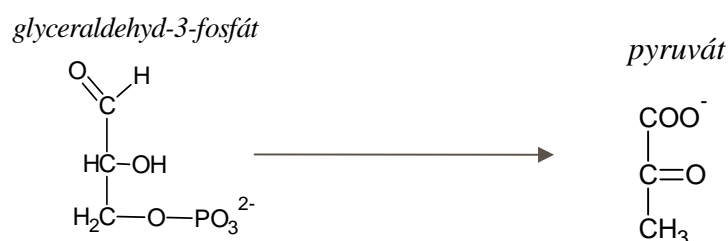
2. fáze: Přeměna D-fruktosa-6-fosfátu na 2 molekuly **glyceraldehyd-3-fosfátu**



Fruktosa-6-fosfát se fosforyluje na fruktosa-1,6-bisfosfát za spotřeby jedné molekuly ATP. Vzniklá sloučenina se rozštěpí na glyceraldehyd-3-fosfát a dihydroxyacetonfosfát. Obě triosy jsou navzájem v rovnováze.

Ve 2. fázi se opět spotřebuje jedna molekula ATP.

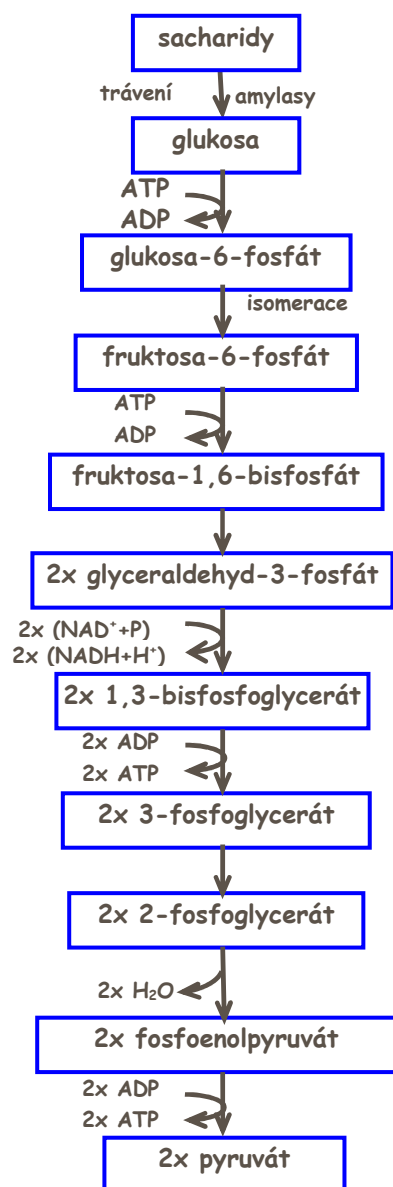
3. fáze (dehydrogenace): Přeměna glyceraldehyd-3-fosfátu na **pyruvát**



Z glyceraldehyd-3-fosfátu nejprve vzniká 1,3-bisfosfoglycerát, přičemž vzniká jedna molekula NADH. 1,3-bisfosfoglycerát v dalším stupni přenáší fosfátový zbytek na ADP za tvorby 3-fosfoglycerátu a ATP (substrátová fosforylace). Fosfátový zbytek se přesouvá do polohy 2 za vzniku 2-fosfoglycerátu, který se mění na fosfoenolpyruvát. Fosfátový zbytek se přenáší na ADP za vzniku ATP a pyruvátu.

Ve 3. fázi celkem vznikají dvě molekuly ATP a jedna molekula NADH (tzn., že ze dvou molekul glyceraldehyd-3-fosfátu vzniknou ve 3. fázi celkem 4 molekuly ATP a 2 molekuly NADH).

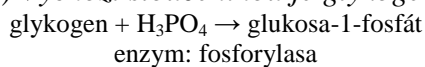
Tyto tři fáze se souhrnně nazývají **glykolýza**, jež je lokalizována v cytoplasmě. Energetický výtěžek glykolýzy jsou 2 molekuly ATP a 2 molekuly NADH. Pyruvát se může dále odbourávat aerobně či anaerobně v závislosti na podmínkách (viz dále).



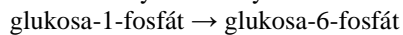
Kroky glykolýzy:

Průběh 1. fáze glykolýzy:

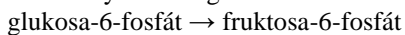
A) Výchozí sloučeninou je glykogen:



enzym: fosforylaza



enzym: fosfoglukomutasa

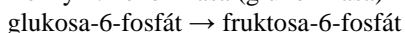


enzym: glukosafosfátisomerasa

B) Výchozí sloučeninou je glukosa:

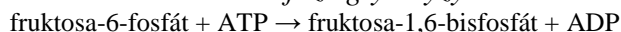


enzym: hexokinasa (glukokinasa)

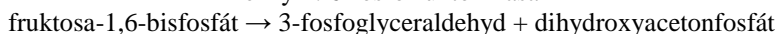


enzym: glukosafosfátisomerasa

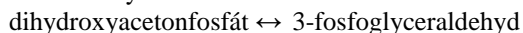
Průběh 2. fáze glykolýzy:



enzym: 6-fosfofruktokinasa

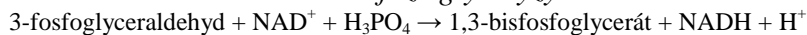


enzym: fruktosabisfosfátaldolasa



enzym: triosafosfátisomerasa

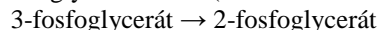
Průběh 3. fáze glykolýzy:



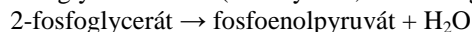
enzym: glyceralddehyd-3-fosfátdehydrogenasa (HS-enzym)



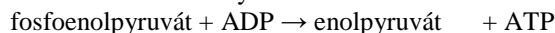
enzym: fosfoglycerátkinasa (substrátová fosforylace)



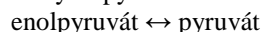
enzym: fosfoglyceromutasa (koenzym: 2,3-bisfosfoglycerát)



enzym: enolasa



enzym: pyruvátkinasa



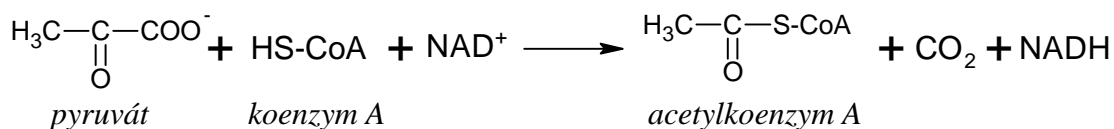
Obr. 69. Schéma glykolýzy

Jakými procesy se odbourává pyruvát?

Odbourávání pyruvátu probíhá ve dvou směrech:

1. aerobní odbourávání

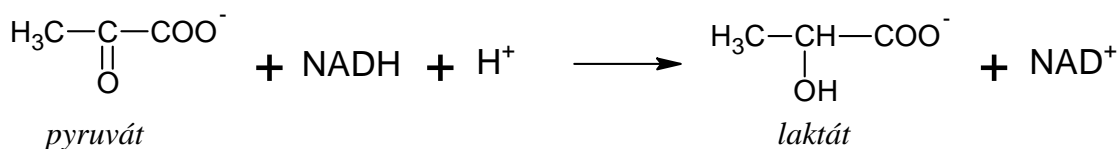
Probíhá za přítomnosti kyslíku. Pyruvát přechází z cytoplasmy do mitochondrií a oxiduje se na acetylkoenzym A (oxidační dekarboxylace pyruvátu). Acetylkoenzym A dále vstupuje do citrátového cyklu a dýchacího řetězce (viz kap. 4.5 a 4.7).



2. anaerobní odbourávání

Probíhá při nedostatku kyslíku, kdy nemůže probíhat oxidační dekarboxylace pyruvátu, neboť by došlo k nahromadění redukovaných koenzymů (NADH, FADH₂) v dýchacím řetězci.

V našem organismu dochází k **tvorbě laktátu**. Pyruvát se redukuje na laktát za spoluúčasti enzymu laktátdehydrogenasy (LDH).

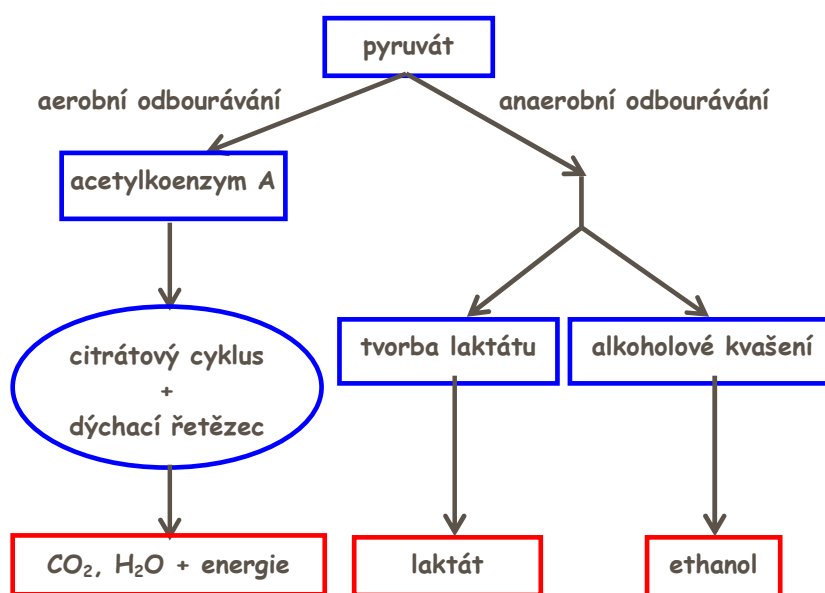
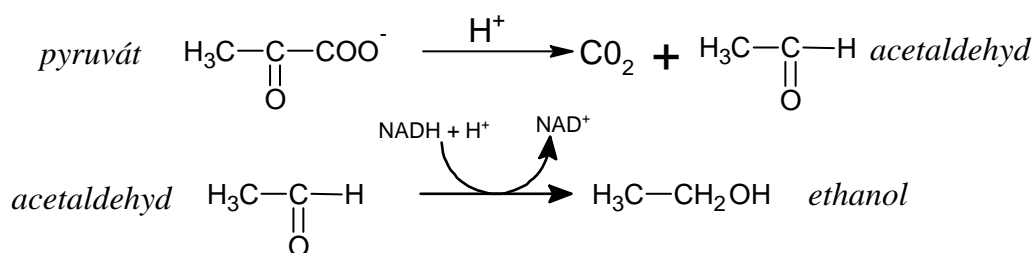


Laktát se tvoří např. při cvičení (je ukládán do svalů a způsobuje jejich bolest).

Proč k tomu dochází právě při cvičení?

Při cvičení je náš metabolismus mnohem rychlejší, než když jsme v klidu. Tím se kyslík mnohem rychleji spotřebovává a vzniká tak „**kyslíkový dluh**“. Glukosa se začne odbourávat anaerobně. Tímto náhradním procesem dochází k doplňování potřeby energie.

Jiný druh anaerobního odbourávání je tzv. **alkoholové kvašení (ethanolové kvašení)**, které způsobují např. kvasinky. Pyruvát je poté anaerobně odbourávána na ethanol.



Obr. 70. Schéma odbourávání pyruvátu

4.3 Metabolismus triacylglycerolů

K jaké skupině látek řadíme triacylglyceroly?

Triacylglyceroly patří ke skupině přírodních látek nazývané **lipidy** (z řeckého slova *lipos* = tuk).

Jaké množství triacylglycerolů by měla obsahovat naše strava?

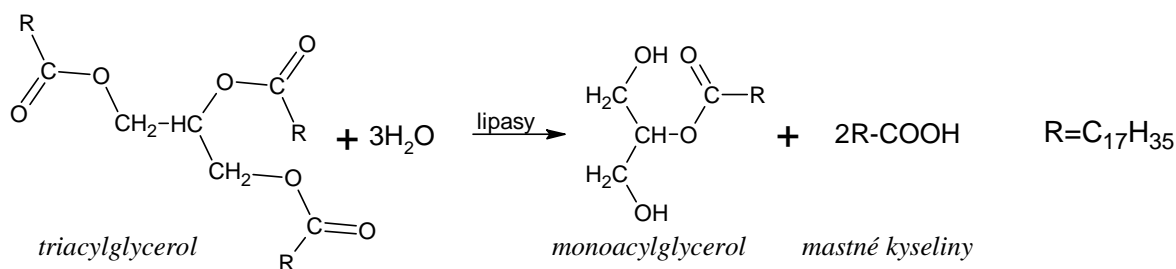
Triacylglyceroly jsou velmi důležitou součástí naší stravy. Organismus by měl dostávat denně nejméně 2 % energetické potřeby ve formě nenasycených mastných kyselin.⁽¹⁶⁾ Spotřeba lipidů by však neměla překročit 30 % celkové spotřeby energie.

Jaká je funkce lipidů (triacylglycerolů), proč jsou tak významné?

Lipidy tvoří základní stavební jednotky buněčných membrán (**tkáňové lipidy**). Navíc chrání orgány před mechanickým poškozením a působí jako rozpouštědlo některých vitaminů (A, D, E, K). Jsou také důležitým zdrojem energie (**zásobní lipidy**). Potřebuje-li organismus energii, využije nejprve sacharidy, zvláště pak pro činnost mozku a aktivně pracujících svalů.

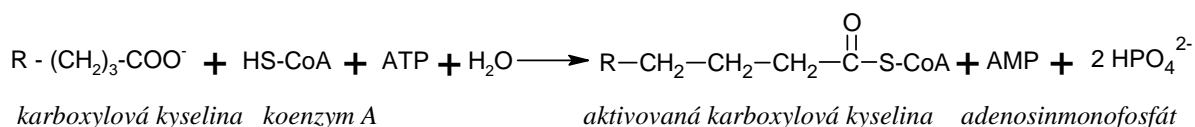
K jakým procesům dochází při odbourávání triacylglycerolů?

Odbourávání triacylglycerolů začíná v procesu trávení, kdy je triacylglycerol hydrolyticky rozštěpen enzymy lipasami na monoacylglycerol (resp. diacylglycerol) a mastné kyseliny.



Odbourávání karboxylových kyselin probíhá v mitochondriích.

Karboxylové kyseliny se do mitochondrií dostanou pouze vázané na koenzym A. Karboxylová kyselina, která je navázána na koenzym A, se nazývá **aktivovaná karboxylová kyselina (acylkoenzym A)**. Tomuto procesu se říká **aktivace karboxylové kyseliny** a probíhá v mezimembránovém prostoru mitochondrií. Vzniklá aktivovaná mastná kyselina (v podobě **acylkarnitinu**, viz kap. 4.8) přechází dále přes mitochondriální membránu do matrix mitochondrií, kde je odbourána aerobním procesem zvaným **β -oxidace**.

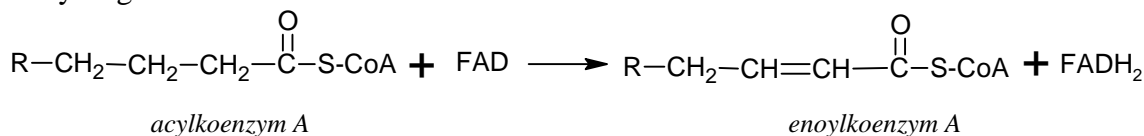


K jakým procesům dochází při β -oxidaci?

β -oxidace probíhá v několika fázích:

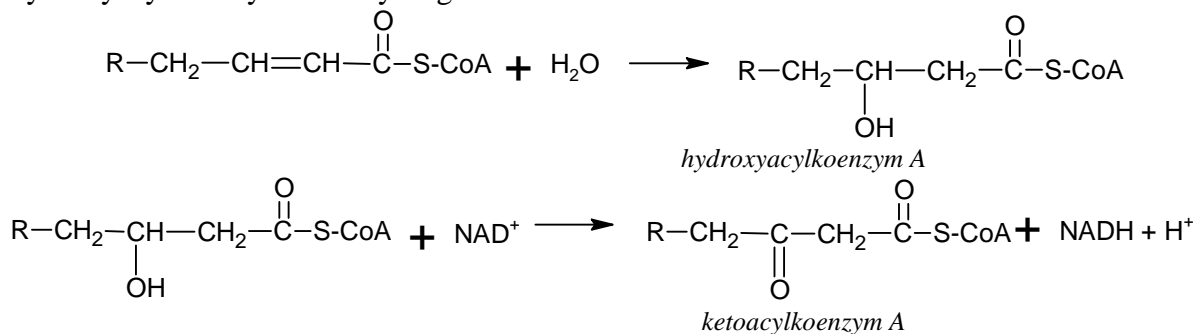
1. fáze

Vzniklý acylkoenzym A se za účasti oxidovaného koenzymu flavinadeninukleotidu (FAD) **dehydrogenuje** na enoylkoenzym A. Reakce je katalyzována enzymem acylkoenzym-A-dehydrogenasou:



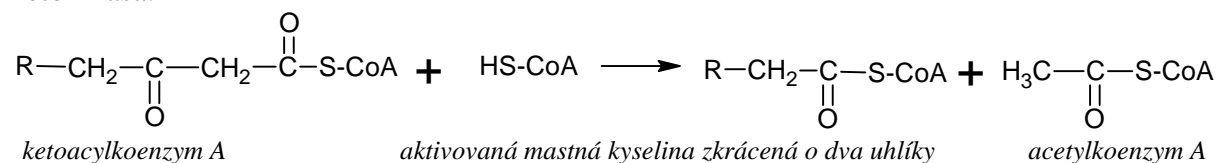
2. fáze

Ve 2. fázi dochází k adici vody (**hydratace**) a dehydrogenaci za účasti oxidovaného koenzymu nikotinamidadeninukleotidu (NAD^+). Přeměnu enoylkoenzymu A na hydroxyacylkoenzym A katalyzuje enzym enoylkoenzym-A-hydrasa. Dehydrogenaci hydroxyacylkoenzymu A na oxoacylkoenzym A (ketoacylkoenzym A) katalyzuje enzym β -hydroxyacylkoenzym-A-dehydrogenasa:



3. fáze

Následuje navázání další molekuly koenzymu A za odštěpení acetylkoenzymu A. Toto, tzv. thiolytické štěpení, při kterém vzniká acetylkoenzym A, katalyzuje enzym β -ketokinasa:

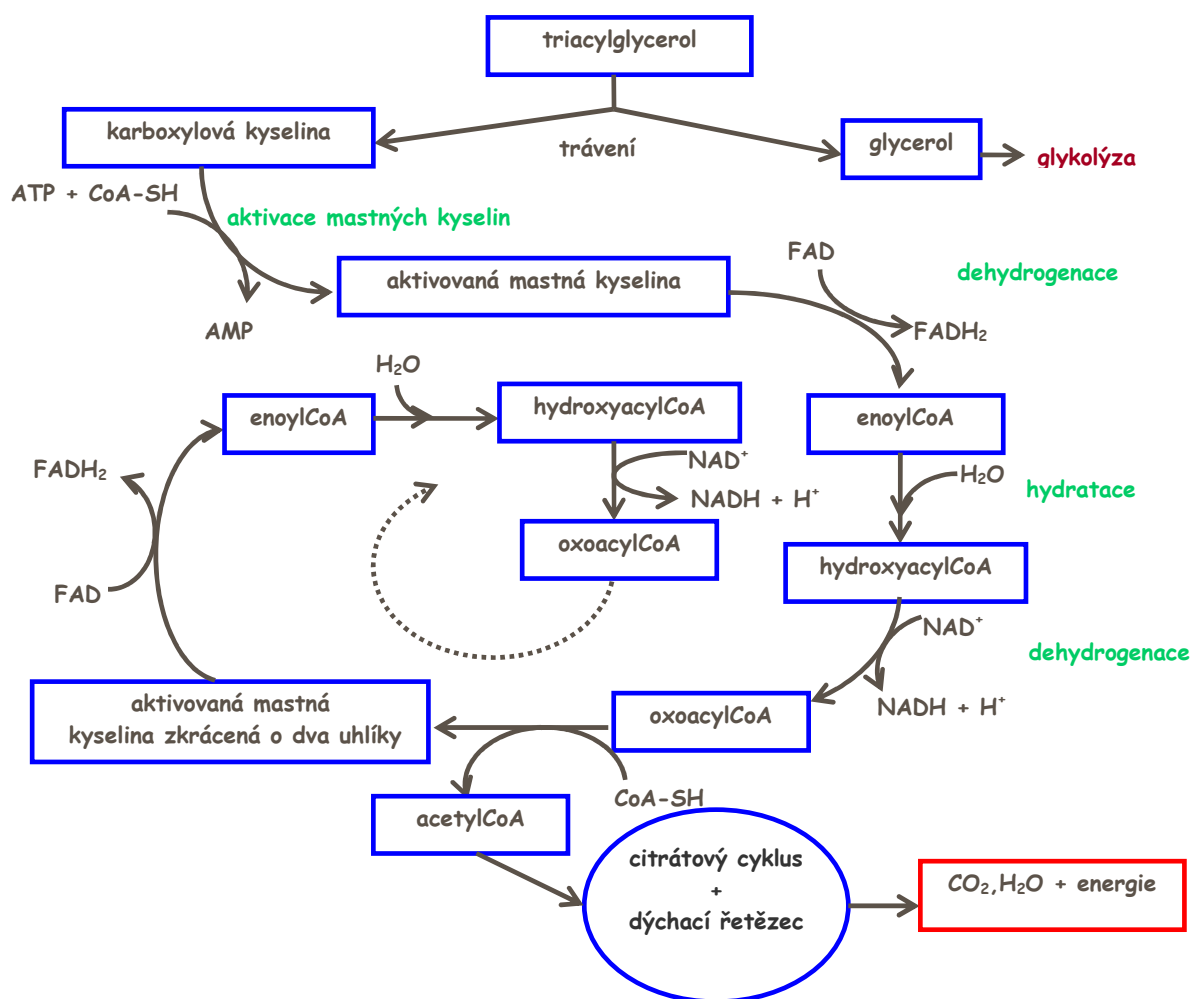


Vzniká acylkoenzym A, který obsahuje o dva uhlíky méně než původní. Takto zkrácený acylkoenzym A vstupuje zpátky do první fáze.

Celý proces β -oxidace probíhá tak dlouho, dokud se celý řetězec nerozštěpí na acetylkoenzymy A.

Vzniklé redukované formy koenzymů (NADH a FADH_2) přecházejí do dýchacího řetězce, kde předávají vodík na kyslík za vzniku vody (viz kap. 4.7).

Acetylkoenzym A je dále oxidován v citrátovém cyklu na vodu a oxid uhličitý, stejně jako acetylkoenzym A vzniklý odbouráváním monosacharidů (viz kap. 4.2).



Obr. 71. Schéma β -oxidace

Proč mají triacylglyceroly mnohem více kalorií než sacharidy?

ODBOURÁVÁNÍ SACHARIDŮ

Při odbourávání 1 molekuly glukosy na 2 molekuly pyruvátu vznikají v průběhu glykolýzy **2 molekuly ATP** a **2 molekuly NADH**. Pyruvát se může dále odbourávat buď aerobně nebo anaerobně:

1. Aerobní odbourávání pyruvátu:

Pyruvát se může dále odbourávat aerobně na acetylkoenzym A za vzniku 1 molekuly NADH (ze dvou molekul pyruvátu vznikají **2 molekuly NADH**). Vzniklý acetylkoenzym A vstupuje do citrátového cyklu, kde dále dochází ke vzniku 1 molekuly GTP (resp. ATP), 3 molekul NADH a jedné molekuly FADH_2 (tj. ze dvou molekul acetylkoenzymu A vznikají **2 molekuly ATP**, **6 molekul NADH** a **2 molekuly FADH_2**).

2. Anaerobní odbourávání pyruvátu:

Pyruvát se odbourává na laktát za současné spotřeby 1 molekuly NADH (tj. na 2 molekuly pyruvátu **spotřebujeme 2 molekuly NADH**).

ODBOURÁVÁNÍ TRIACYLGLYCEROLŮ

Odbourávání kyseliny palmitové:

Při úplném rozštěpení jedné molekuly kyseliny palmitové vzniká **7 molekul FADH₂**, **7 molekul NADH** a 8 molekul acetylkoenzymu A (tj. z 8 molekul acetylkoenzymu A se v citrátovém cyklu získá celkem **8 molekul ATP**, **24 molekul NADH** a **8 molekul FADH₂**). **1 molekula ATP se spotřebuje** při vzniku acylkoenzymu A (aktivace mastných kyselin).

Kyselina palmitová

C₁₅H₃₁COOH

Tab. 7. Rozdíly v energetických výtěžcích

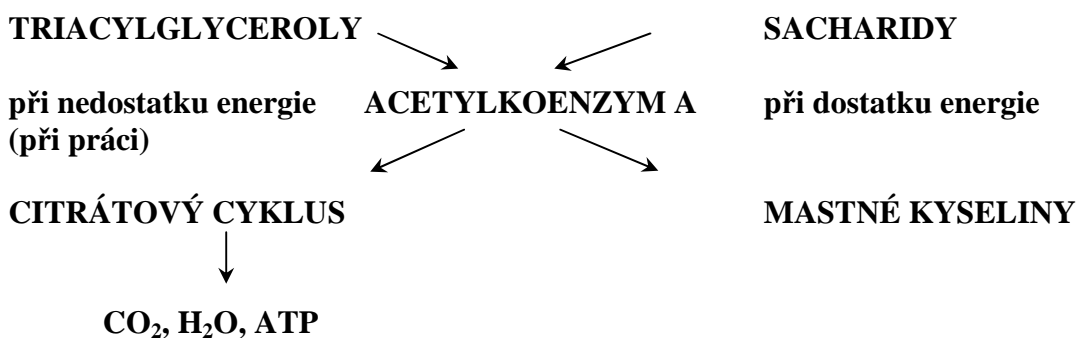
Energie uvolněná	Zisk (počet molekul)		
	ATP	NADH	FADH ₂
při úplné oxidaci 1 molekuly glukosy	4	10	2
při anaerobním odbourávání 1 molekuly glukosy	2	0	0
při rozštěpení 1 molekuly kyseliny palmitové	7	31	15

Z přehledu je patrné, že největší množství energie se uvolní při odbourávání triacylglycerolů (kyselina palmitová je obsažena v triacylglycerolech ve formě esteru s glycerolem). Nejmenší množství energie se uvolní při anaerobním odbourávání glukosy.

Mohou se triacylglyceroly nahradit sacharidy?

Triacylglyceroly i sacharidy jsou odbourávány na acetylkoenzym A, který může být oxidován v citrátovém cyklu a dýchacím řetězci na oxid uhličitý a vodu. K tomu dochází ale pouze za předpokladu, že buňka potřebuje energii (jinak řečeno, pokud organismus vykonává určitou práci). Pokud buňka nepotřebuje energii, má jí dostatek, může být acetylkoenzym A využit jako stavební jednotka pro syntézu mastných (karboxylových) kyselin.

Z toho plyne, že ze sacharidů, pokud jich má organismus nadbytek, mohou vznikat triacylglyceroly.



4.4 **Metabolismus bílkovin**

Jaké množství bílkovin by měla obsahovat naše strava?

Optimální příjem proteinů u dospělého člověka by měl být 70-80 g proteinů denně.⁽¹⁶⁾ U dětí by jejich spotřeba měla být poněkud vyšší, což platí i pro seniory v důsledku jejich menší schopnosti je využít.

Jaká je funkce bílkovin, proč jsou tak nepostradatelné?

Bílkoviny jsou pro naše tělo potřebné z mnoha hledisek.

Podle funkce lze proteiny dělit na:⁽²⁸⁾

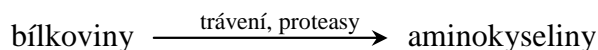
1. enzymy;
 2. zásobní proteiny (ovalbumin);
 3. transportní proteiny (hemoglobin);
 4. ochranné proteiny (imunoglobulin);
 5. kontraktilní proteiny (myosin);
 6. hormony (insulin);
 7. toxiny (hadí jedy);
- strukturní proteiny (kolagen).

Dají se bílkoviny nahradit sacharidy či triacylglyceroly?

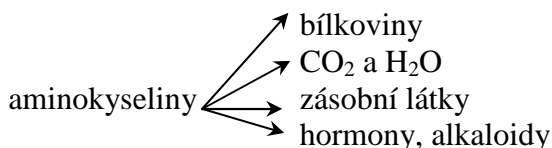
Bílkoviny se nedají nahradit ani sacharidy ani triacylglyceroly, neboť jsou zásadním zdrojem dusíku a jako jedině zdroj esenciálních aminokyselin.

Jak organismus využívá bílkoviny?

Přijaté bílkoviny nedovede organismus přímo využít, proto jsou enzymově hydrolyzovány na aminokyseliny.



Z těchto aminokyselin si pak organismus tvoří vlastní bílkoviny, nebo je může odbourat v citrátovém cyklu až na oxid uhličitý a vodu. Využívá je také k tvorbě zásobních látek (glykogenu nebo lipidů).

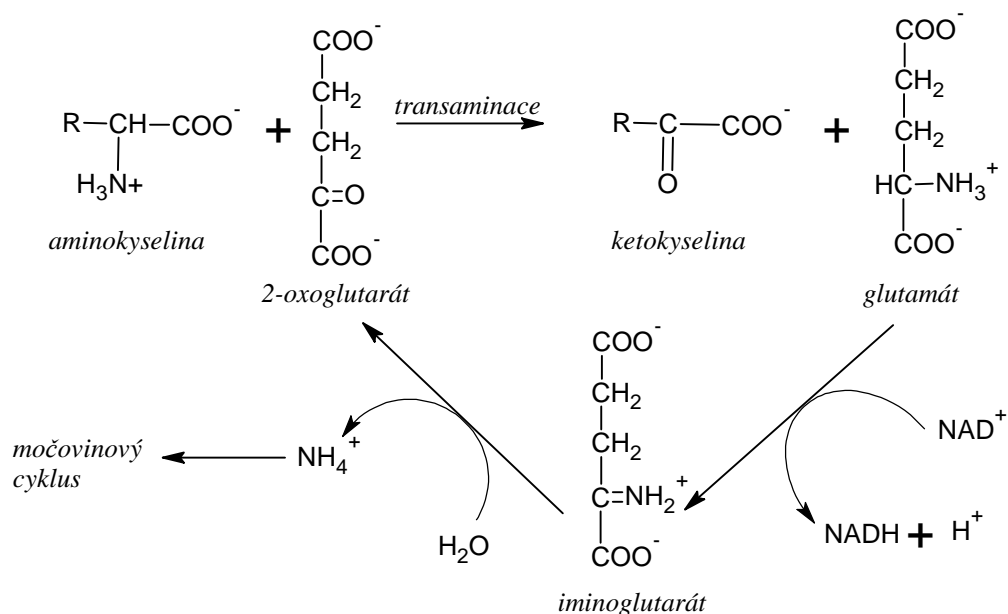


K jakým procesům dochází při odbourávání aminokyselin?

Odbourávání aminokyselin probíhá ve dvou fázích:

1. fáze

Nejprve proběhne deaminace (většinou tzv. **transaminačním mechanismem**) za vzniku **2-oxokyselin**. Transaminace slouží k přenosu aminoskupiny z jedné molekuly na druhou.

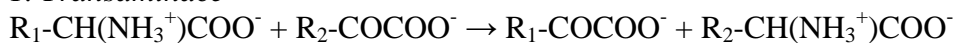


Obr. 72. Tvorba NH₄⁺ z aminokyselin

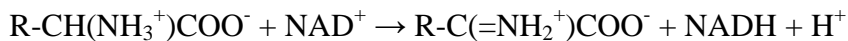
Akceptorem aminokyselin je nejčastěji 2-oxoglutarát, a vzniká tak glutamát. Z glutamátu se oxidační deaminací uvolňuje NH₄⁺. Konečná detoxikace amoniaku probíhá v játrech v močovinovém cyklu.

Přeměny aminokyselin (základní typy):

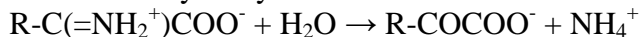
1. Transaminace



2. Oxidační deaminace

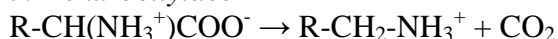


vznik iminokyseliny



vznik oxokyseliny

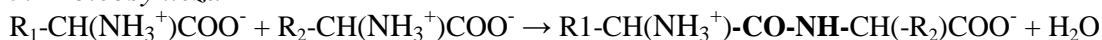
3. Dekarboxylace



vznik biogenního aminu

4. Modifikace postranního řetězce

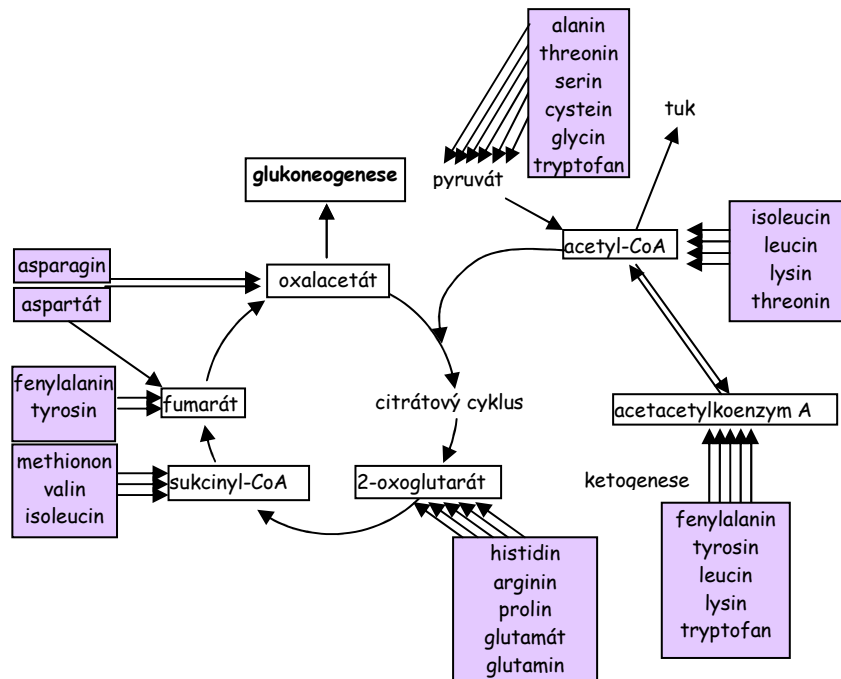
5. Proteosyntéza



vznik peptidové vazby

2. fáze

Protože aminokyseliny mají rozmanitou chemickou strukturu probíhá odbourávání jejich uhlíkaté kostry velmi odlišnými cestami. Metabolismus uhlíkatých řetězců znázorňuje následující schéma:



Obr. 73. Metabolismus uhlíkatých řetězců aminokyselin

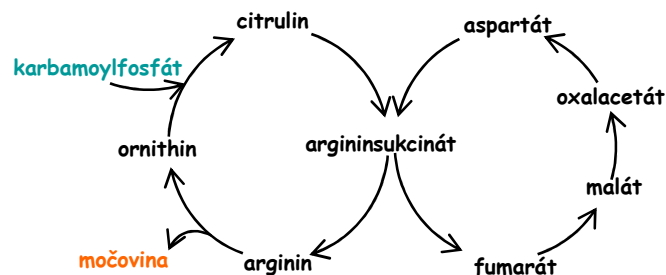
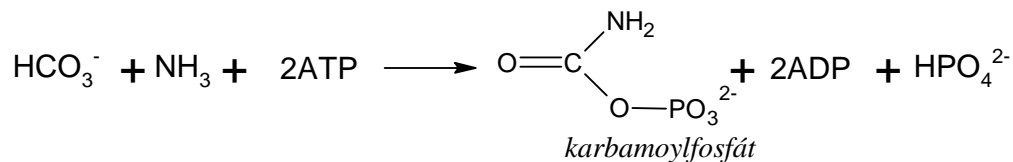
Aerobní odbourávání uhlíkaté kostry aminokyselin:⁽³³⁾

1. Cesta na acetylkoenzym A přes pyruvát: alanin, cystein, glycin, serin, threonin, tryptofan.
2. Cesta na acetylkoenzym A přes acetoacetylkoenzym A: fenylalanin, leucin, lysin, tyrosin, tryptofan.
3. Přeměna na 2-oxoglutarát: arginin, histidin, kyseliny glutamová, glutamin, prolin.
4. Přeměna na sukcinylkoenzym A: isoleucin, methionin, threonin, valin.
5. Přeměna na oxalacetát: asparagin, kyselina asparagová.
6. Přeměna na fumarát: tyrosin, fenylalanin, kyselina asparagová.

Jakými procesy se odbourává amoniak?

Při oxidačním odbourávání aminokyselin by se uvolňoval amoniak, který je pro organismus jedovatý. V lidském těle je amoniak přeměňován na močovinu v **močovinovém (ornithinovém) cyklu**.

Močovinový cyklus začíná tvorbou látky, která se nazývá **karbamoylfosfát**.



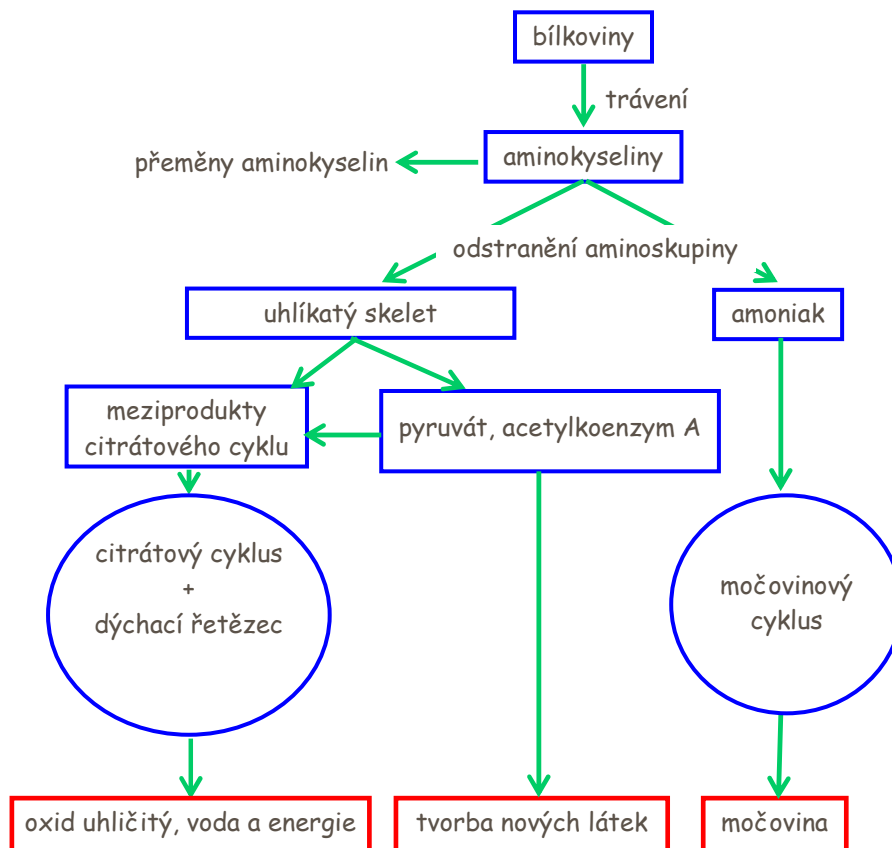
Obr. 74. Schéma močovinového cyklu

Jak rozdělujeme aminokyseliny ve vztahu k lidskému metabolismu?

Aminokyseliny můžeme rozdělit na: ⁽³³⁾

esenciální (nepostradatelné) – ty si organismus není schopen sám vytvořit z jiných látek; musí být organismu dodávány ve formě potravy; mezi esenciální aminokyseliny patří: histidin, valin, leucin, isoleucin, lysin, fenylalanin, tryptofan, methionin, threonin, (arginin);

neesenciální (postradatelné) – organismus si je dokáže vytvořit z jiných látek; mezi neesenciální aminokyseliny patří: alanin, asparagin, kyselina asparagová, glutamin, kyselina glutamová, cystein, glycin, prolin, serin a tyrosin.



Obr. 75. Schéma odbourávání bílkovin

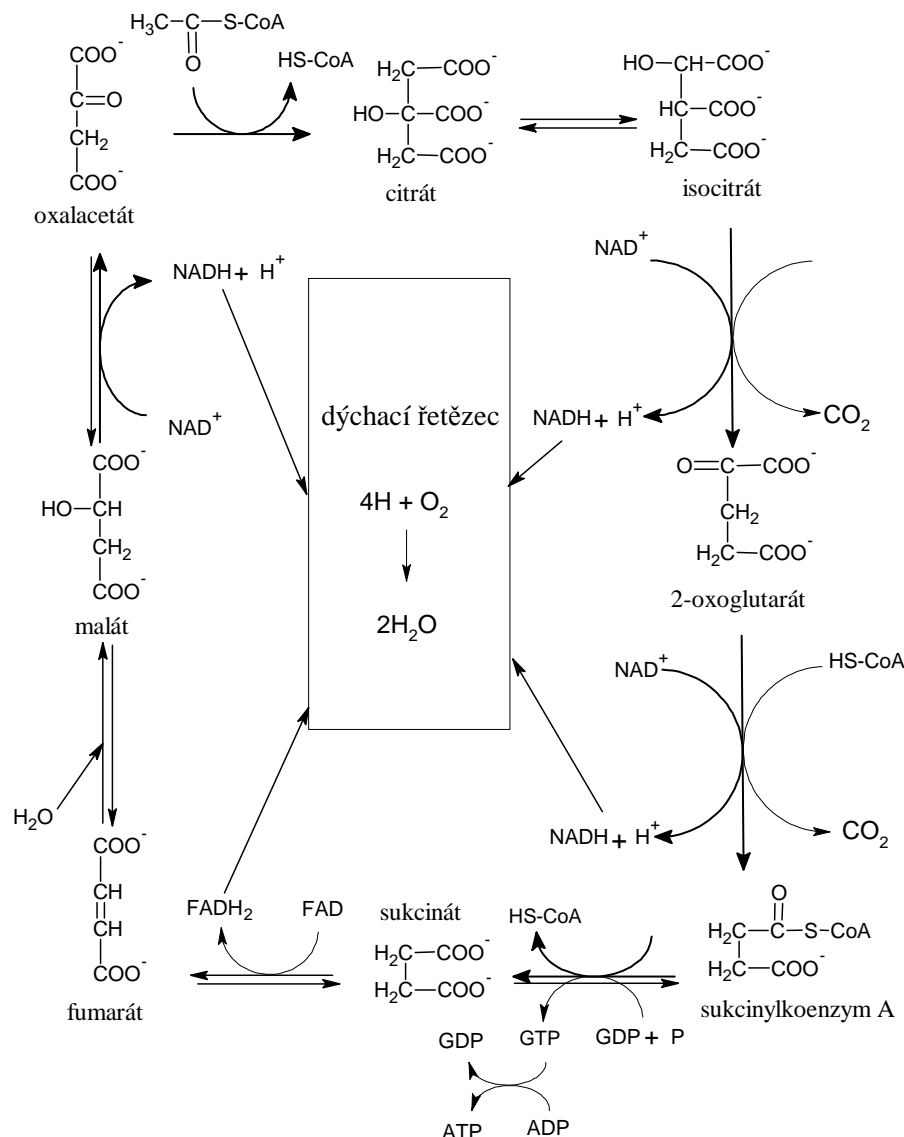
4.5 Cyklus kyseliny citronové

Co je acetylkoenzym A?

Acetylkoenzym A neboli **aktivní kyselina octová**, je univerzální metabolit při odbourávání živin (tj. bílkovin, sacharidů a lipidů).

K jakým pochodům dochází v citrátovém cyklu a kde je lokalizován?

Cyklus kyseliny citronové (**citrátový cyklus**, **Krebsův cyklus**) je označení pro sled reakcí, při nichž se acetylkoenzym A mění na oxid uhličitý za současného uvolnění energie. Cyklus zahajuje **oxalacetát**, který se v poslední fázi opět regeneruje. Cyklus kyseliny citronové je sprážen s dýchacím řetězcem (viz kap. 4.7). Tyto děje probíhají v mitochondriích.



Obr. 76. Cyklus kyseliny citronové

Jaký je energetický výtěžek citrátového cyklu?

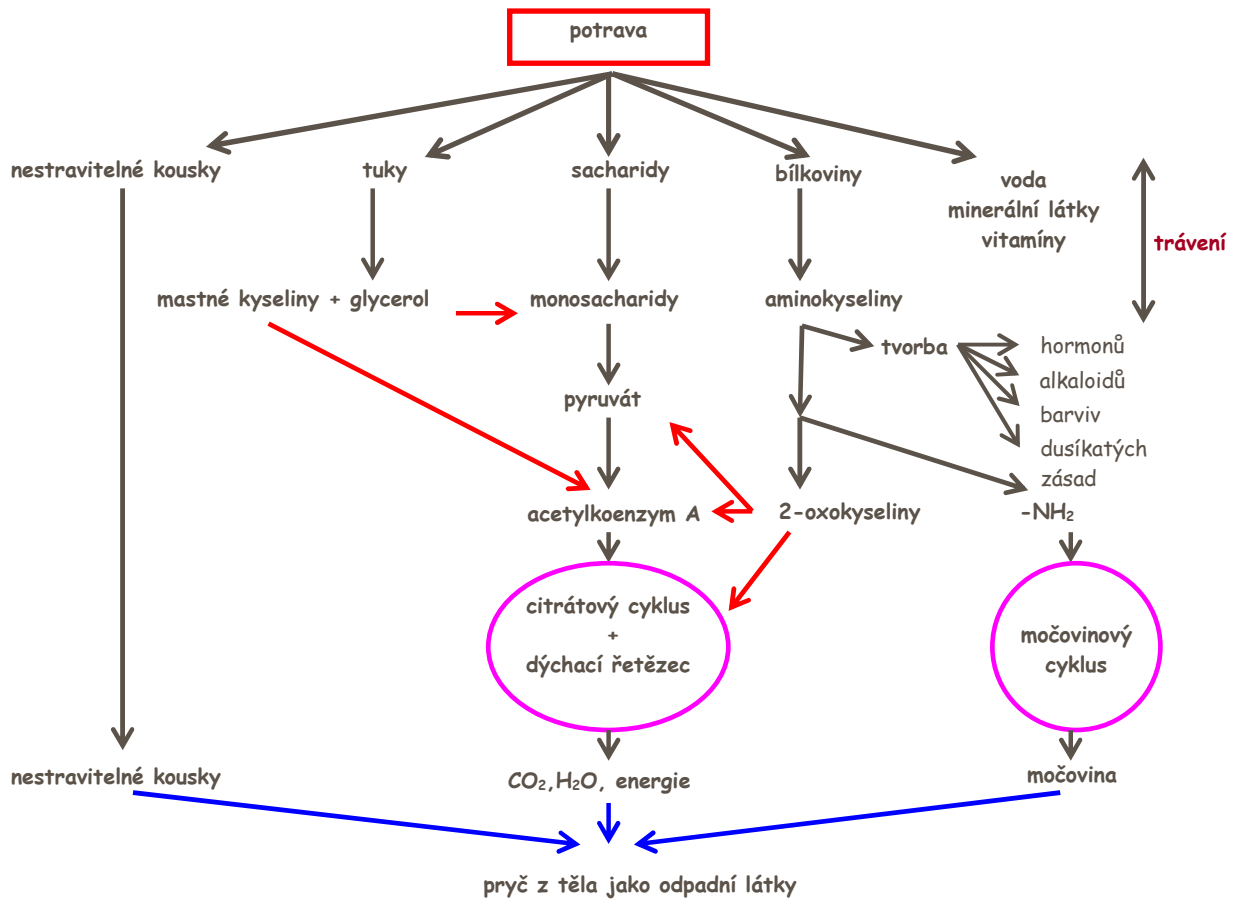
Citrátový cyklus probíhá bez přístupu kyslíku a přímým energetickým výtěžkem zprostředkovaným přes molekulu GTP je jedna molekula ATP.

Tento cyklus však probíhá pouze ve spojení s **dýchacím řetězcem**, jehož energetický výtěžek je mnohem vyšší (viz kap. 4.7) a probíhá pouze za přítomnosti kyslíku!

4.6 Vztahy mezi metabolismy

Jaké jsou vztahy mezi metabolismy?

Vztahy mezi metabolismy jsou znázorněny ve schématu na obr. 77.



Obr. 77. Vztahy mezi metabolismy

4.7 Respirace

Proč dýcháme? K čemu potřebujeme pro život tak nezbytný kyslík?

Bez kyslíku vydrží lidské tělo pouze několik minut. Při dýchání dochází k absorpci kyslíku z atmosférického vzduchu, a naopak k výdeji odpadního produktu, oxidu uhličitého.

Kyslík je přenášen oběhovým systémem (srdce a krevní cévy) ke každé buňce organismu. Pokud by k tomu nedocházelo, tkáně by se nenapravitelně poškodily již během několika minut. Bez kyslíku by totiž náš metabolismus přestal fungovat tak jak má, protože kyslík je součástí mnoha biochemických procesů udržujících náš organismus v chodu. Právě oxidací živin vzniká energie potřebná pro život. Buňka pak tuto energii spaluje při pohonu dalších biochemických pochodů.

V čem spočívá rozdíl mezi vnitřní a vnější respirací?

Dýchání (respiraci) můžeme rozdělit na dvě rozdílné součásti **jednoho procesu**:

1. Vnitřní respirace (buněčné dýchání)

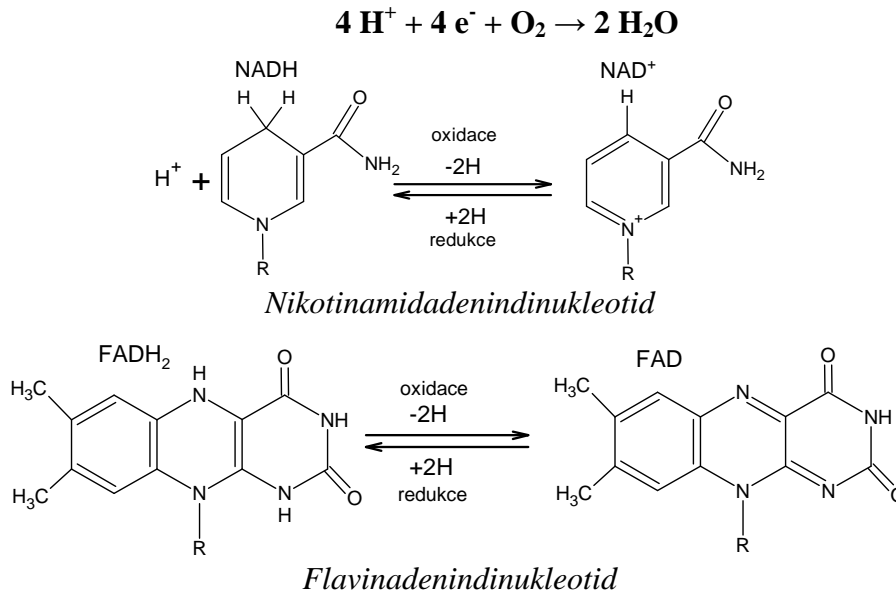
Jedná se o biochemický proces získávání energie s využitím kyslíku, který probíhá v buňkách.

2. Vnější respirace

Dodává kyslík buňkám těla a tím umožňuje vnitřní respiraci.

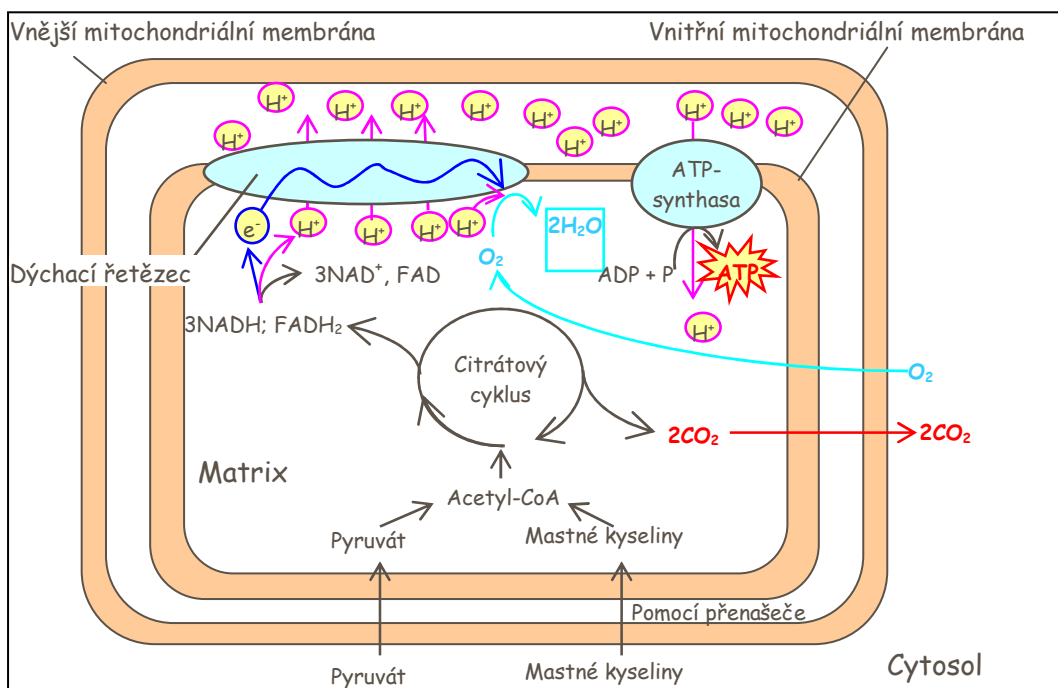
Co je respirační (dýchací) řetězec?

Respirační řetězec je řetězec chemických dějů, při kterých dochází k přenosu vodíku z redukovaných koenzymů (NADH, FADH₂) na elementární kyslík, přičemž dochází k oxidaci těchto koenzymů.



Složky dýchacího řetězce jsou umístěny na mitochondriálních membránách buněk.

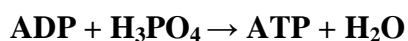
Jedná se o soubor reakcí, které ukončují energetické odbourávání sacharidů, lipidů a bílkovin, na jehož konci jsou produkty s nejnižším obsahem energie (CO₂, H₂O), tedy v oxidované formě.



Obr. 78. Schéma energetického metabolismu v mitochondriích

Jaké je spojení mezi kyslíkem, který dýcháme, a syntézou ATP?

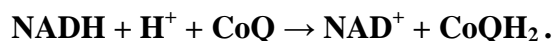
Respirační řetězec zprostředkovává přenos chemické energie získané z potravy a kyslíku tak, že ji zabuduje do struktury ATP.



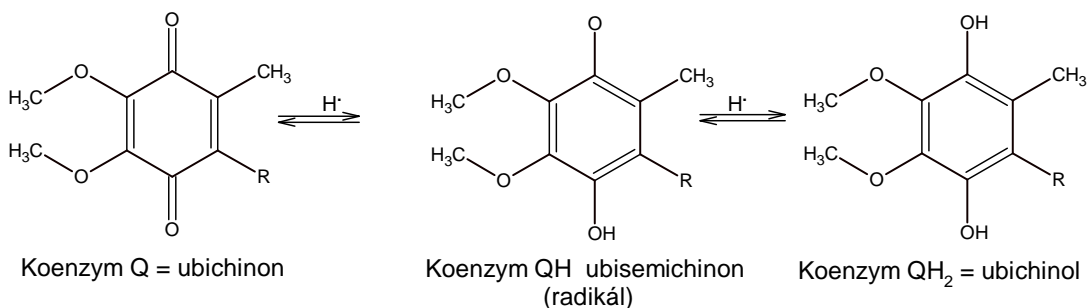
Dýchací řetězec se skládá ze **4 enzymových komplexů** (viz dále) a z enzymu **ATP-synthasy**. Ubichinony (koenzym Q, CoQ) a cytochromy (cyt) slouží jako pohyblivé přenašeče elektronů (koenzym Q i protonů). Během přenosu elektronů vzniká energie, kterou využívá každý enzymový komplex k čerpání protonů (protony pocházejí z vody $\text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}^+ + \text{OH}^-$) z matrix do mezimembránového prostoru – vytváří se elektrochemický protonový gradient (koncentrace protonů je v mezimembránovém prostoru daleko vyšší než v matrix). Při přechodu protonů zpět do matrix vzniká energie, která pohání syntézu ATP z ADP a anorganického fosfátu (jedná se o **oxidační fosforylaci**). Protony roztáčí stopku hlavy ATP-synthasy, a tím dochází k syntéze ATP. Takto popsán vznik molekuly ATP popisuje tzv. **chemiosmotická teorie**, za kterou dostal v roce 1978 Peter Mitchell Nobelovu cenu.

Dehydrogenací jedné molekuly NADH se celkem přenesou 6 protonů do mezimembránového prostoru, dehydrogenací sukcinátu se přenesou jen 4 protony. Mitchell předpokládal, že na vznik jedné molekuly ATP je zapotřebí zpětného přenosu dvou protonů. To odpovídá představě, že oxidací jedné molekuly NADH vznikají 3 molekuly ATP, oxidací jedné molekuly FADH_2 vznikají 2 molekuly ATP. Z toho vyplývá, že při odbourávání jedné molekuly acetylkoenzymu A vznikne 12 molekul ATP (1 z GTP, 9 ze tří molekul NADH a 2 z jedné molekuly FADH_2). Nejvíce energie tedy vzniká při tvorbě vody v dýchacím řetězci.

Komplex I je NADH-CoQ-oxidoreduktasa, která katalyzuje reakci:

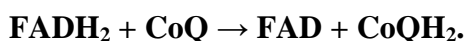


V komplexu I dochází k přenosu dvou protonů a dvou elektronů z koenzymu $\text{NADH} + \text{H}^+$ na prostetickou skupinu FMN (flavinmononukleotid) za vzniku FMNH_2 . Protony jsou dále uvolňovány do mezimembránového prostoru a elektrony (po jednom) přecházejí na další prostetickou skupinu typu FeS (kde dochází ke změně oxidačního čísla mezi Fe^{2+} a Fe^{3+}). Elektrony (opět po jednom) jsou poté společně s dalšími protony z matrix přebírány semichinoidní formou ubichinonu CoQH^\bullet (ubisemichinon, mající k dispozici $1 e^-$ a 1H^+) za vzniku ubichinolu CoQH_2 (mající již $2 e^-$, 2H^+) – viz dále komplex III.



Formy koenzymu Q

Komplex II je Sukcinát-CoQ-oxidoreduktasa, která katalyzuje reakci:



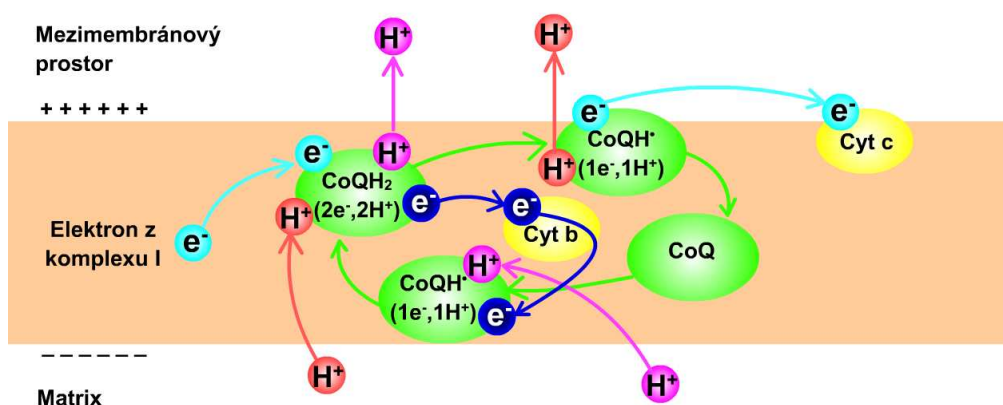
Komplex II je flavoprotein (obsahuje prostetickou skupinu FAD a dvě skupiny typu Fe_2S_2). V komplexu II dochází k přenosu dvou protonů a dvou elektronů ze sukcinátu na prostetickou skupinu FAD za vzniku FADH_2 a fumarátu. Protony nejsou ihned uvolňovány do mezimembránového prostoru, jak tomu bylo v komplexu I, ale společně s elektrony přecházejí na semichinoidní formu ubichinonu CoQH^\bullet (mající $1 e^-$ a 1H^+) za vzniku ubichinolu CoQH_2 (mající již $2 e^-$, 2H^+) – viz dále komplex III.

Komplex III je CoQH_2 –cytochrom-c-oxidoreduktasa, která katalyzuje reakci:



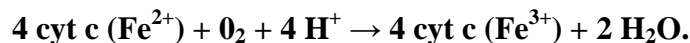
Komplex III reoxiduje ubichinol (CoQH_2) – produkt komplexu I a II. Ubichinol je oxidován na semichinon (CoQH^\bullet) tak, že jeden elektron přechází na **cyt b** a uvolní se jeden proton do mezimembránového prostoru, druhý elektron se přenesse na **cyt c** (Fe^{3+} se redukuje na Fe^{2+}) a opět se uvolní jeden proton do mezimembránového prostoru za vzniku ubichinonu (CoQ , k dispozici $0 e^-$ a 0H^+). Na ubichinon (CoQ) se zpátky přenesse elektron z cyt b a zároveň se naváže jeden proton z matrix mitochondrie za vzniku ubisemichinonu (CoQH^\bullet , mající k dispozici opět $1 e^-$ a 1H^+). Ubisemichinon opět váže elektron z komplexu I (resp. II) a proton za vzniku ubichinolu a celý cyklus se opakuje.

Jeden elektron se vždy cyklicky vrací přes cyt b, což má za následek přenos celkem dvou protonů z matrix do mezimembránového prostoru při přenosu jednoho elektronu na cyt c (viz obr. 79).

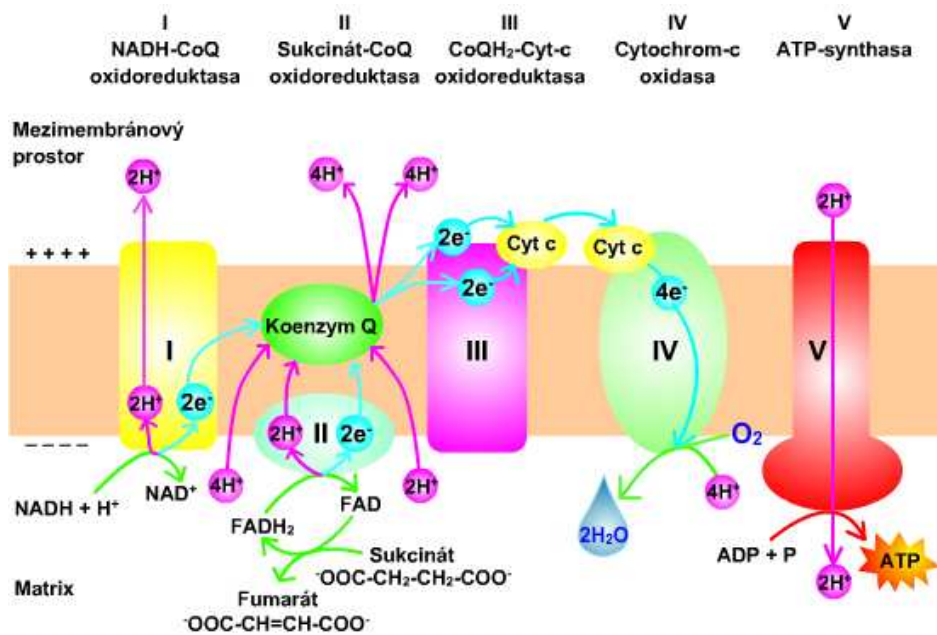


Obr. 79. Q-cyklus

Komplex IV je cytochrom-c-oxidasa, která katalyzuje reakci:



Elektrony z cyt c přebírá cytochrom a; odtud jsou přenášeny na cytochrom a_3 (dochází ke změně oxidačního čísla mezi Cu^{2+} a Cu^+). Cytochrom a_3 postupně redukuje molekuly kyslíku na oxidové ionty (O^{2-}), které s protony z matrix reagují za vzniku molekuly vody. Hlavní úloha kyslíku, který vdechujeme, spočívá tedy v tom, aby udržoval komplex cytochromů v oxidovaném stavu.



Obr. 80. Dýchací řetězec

4.8 Lokalizace metabolických pochodů v buňce

Ve kterých buněčných částech probíhají jednotlivé metabolické pochody?

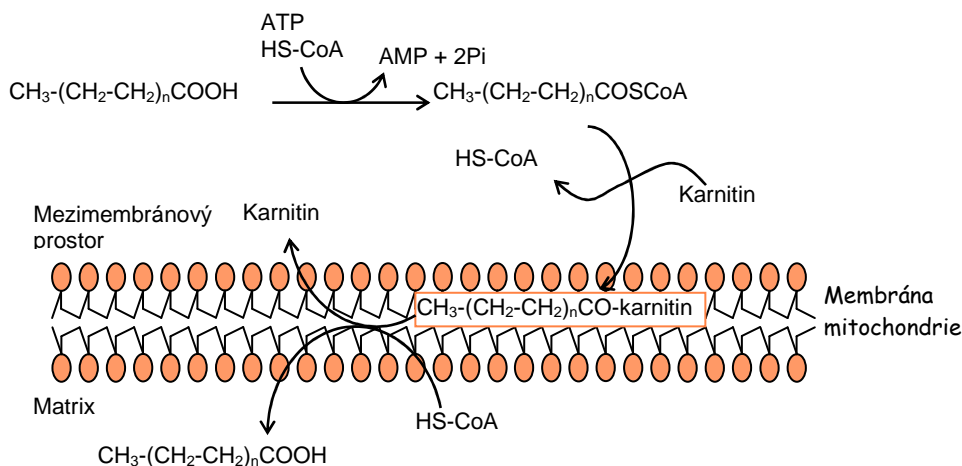
Řada pochodů probíhá především v mitochondriích a v cytoplasmě (viz obr. 83).

Glykolýza probíhá v cytoplasmě. **Citrátový cyklus** je lokalizován v matrix mitochondrie. **Dýchací řetězec** probíhá na vnitřní membráně mitochondrií.

Aktivace mastných kyselin (produktem je acylkoenzym A) probíhá v mezimembránovém prostoru mitochondrií (viz obr. 81).

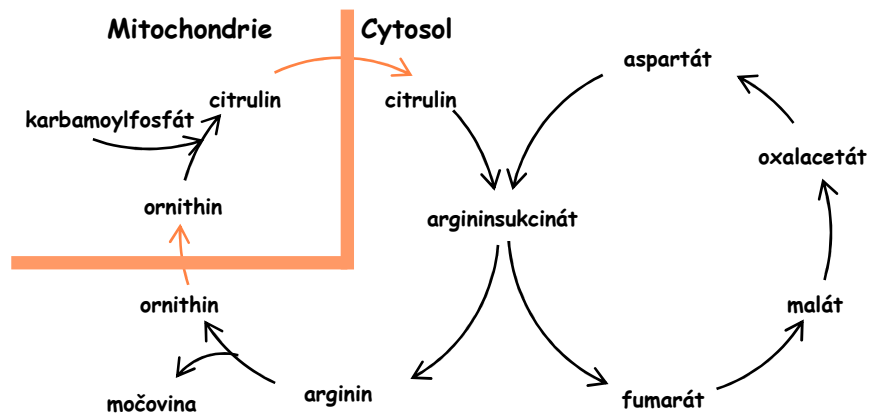
β -oxidace (odbourávání acylkoenzymu A na acetylkoenzym A) probíhá v matrix mitochondrie. Acylkoenzym A, který vznikl aktivací mastných kyselin, není schopen přecházet přes vnitřní mitochondriální membránu, proto musí být vázán na chemickou látku zvanou karnitin za vzniku acylkarnitinu. Acylkarnitin je již schopen projít z mezimembránového prostoru do matrix, kde se opět tvoří sloučenina acylkoenzym A vstupující do procesu β -oxidace (viz obr. 81).

Syntéza mastných kyselin probíhá naopak v cytoplasmě jaterních buněk a buněk tukových tkání.

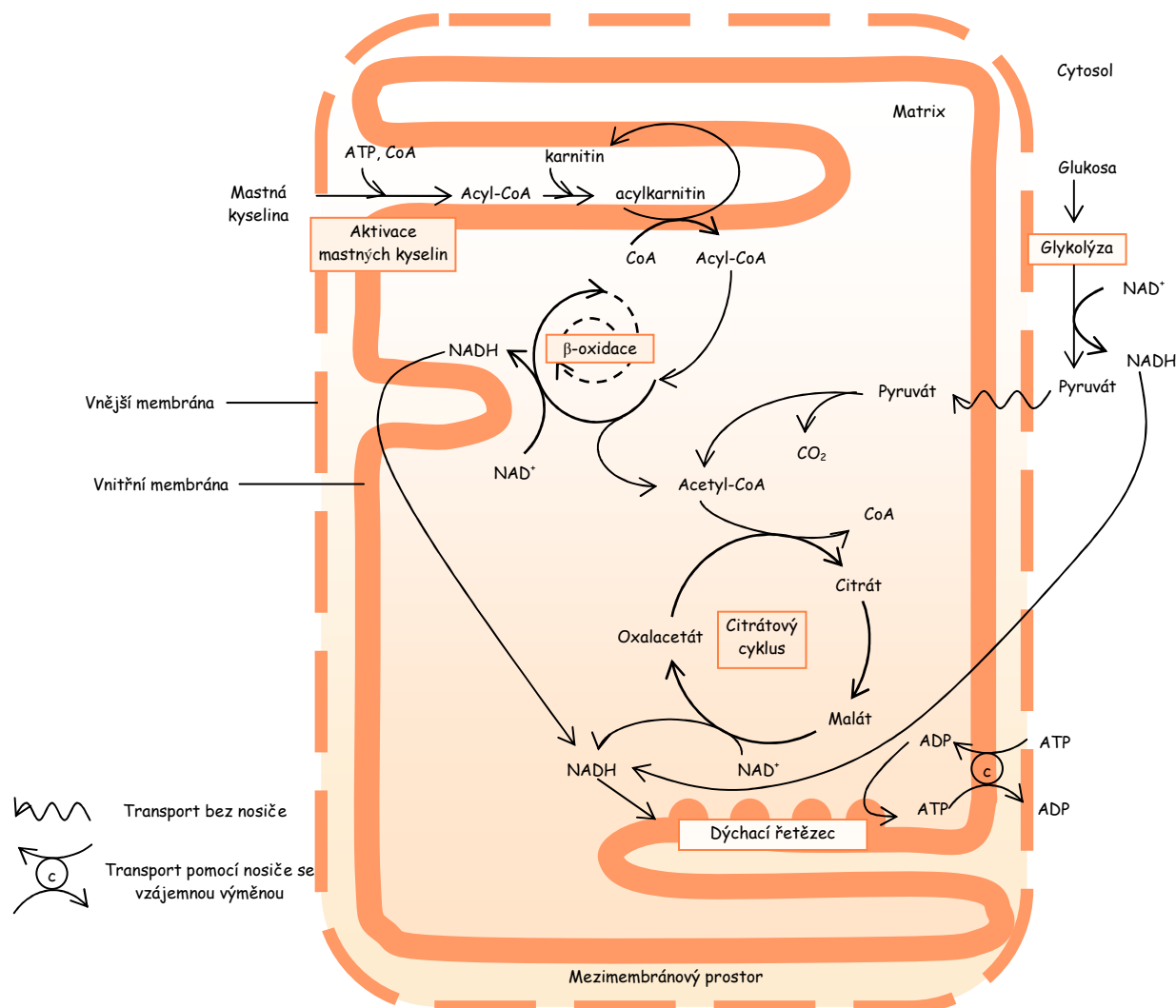


Obr. 81. Přenos aktivované mastné kyseliny přes membránu

Část **močovinového cyklu** (odbourávání amoniaku za vzniku močoviny) probíhá v mitochondriích, druhá část v cytoplasmě jaterních buněk. V mitochondriích probíhá reakce karbamoylfosfátu s ornithinem za vzniku citrulinu, jenž prochází mitochondriální membránou do cytoplasmy. V cytoplasmě se tvoří z citrulinu a aspartátu argininosukcinát, který se štěpí na fumarát a arginin. Z argininu vzniká močovina a ornithin, který prochází mitochondriální membránou zpátky do matrix (viz obr. 82).



Obr. 82. Močovinový cyklus



Obr. 83. Lokalizace metabolických pochodů v mitochondrii

5 Seznam použité literatury

1. Alberts, B. a kol.: *Základy buněčné biologie*. Ústí nad Labem: Espero Publishing, 1997.
2. Alters, S.: *Biology – Understanding Life*. Mosby-Year Book, Inc.: St. Luis, 1996.
3. Armstrong, F. B.: *Biochemistry* (Third edition). United States of America: Oxford University Press, 1989.
4. Baldwin, E.: *Co je biochemie*. Praha: Orbis, 1968.
5. Banýr, J., Beneš, P., Hally, J., Halada, K., Novotný, P., Pospíšil, J.: *Chemie pro střední školy*. Praha: SPN, 1999.
6. Benešová, M., Satrapová, H.: *Odmaturuj z chemie*. Brno: Didaktis, 2002.
7. Bloomfield, M. M.: *Chemistry and the Living Organism*. Canada: John Wiley & Sons, Inc., 1992.
8. Burnie, D.: *Stručná encyklopedie lidského těla* (the Consise Encyklopedia of the Human Body). Talentum, 1996.
9. Cibis, N., Dobler, H. J., Lauer, V., Meyer, R., Schmale, E., Strecker, H.: *Člověk*. Praha: Scientia, 1996.
10. Dostál, P., Řeháček, Z., Ducháč, V.: *Kapitoly z obecné biologie*. Praha: SPN, 1994.
11. Engel-Arieli, S. L.: *Jak pracuje lidské tělo*. Brno: UNIS, 1995.
12. Graaff Van De, K. M., Fax, S. I.: *Concepts of human anatomy & physiology (fifth edition)*. The McGraw-Hill Companies, 1999.
13. Hančová, H., Vlková, M.: *Biologie I v kostce*. Havlíčkův Brod: Fragment, 1999.
14. Holum, J. R.: *Elements of General and Biological Chemistry*. John Wiley & Sons, Inc., 1975.
15. Karlson, P.: *Základy biochemie*. Praha: Academia, 1981.
16. Karlson, P., Gerok, W., Gross, W.: *Pathobiochemie*. Praha: Academia, 1987.
17. Kolář, K., Kodíček, M., Pospíšil, J.: *Chemie II (organická a biochemie) pro gymnázia*. Praha: SPN, 2000.
18. Kotlík, B., Růžičková, K.: *Chemie II. V kostce*. Havlíčkův Brod: Fragment, 1997.
19. Kubišta, V.: *Buněčné základy životních dějů*. Praha: Scientia, 1998.
20. Leblková, S., Sofrová, D.: *Biochemie fotosynthesy*. Praha: skriptum PřF UK, 1982
21. Löwe, B.: *Biochemie*. Bamberg: C.C. Buchners Verlag, 1989.
22. Mareček, A., Honza, J.: *Chemie pro čtyřletá gymnázia 3*. Olomouc: 2000.
23. McKee, T., McKee, J. R.: *Biochemistry: An Introduction (Second Edition)*. United States of America: The McGraw-Hill Companies, 1999.
24. Nečas, O. a kol.: *Obecná biologie pro lékařské fakulty*. Jinočany: Nakladatelství H&H, 2000
25. Pacák, J.: *Jak porozumět organické chemii*. Praha: Karolinum, 1997.
26. Pavlová, L.: *Fyziologie rostlin*. Praha: skriptum PřF UK, 2005.
27. Pokorný, P., Hlásná, D.: *Chemie 3 – Biochemie pro 2. ročník středních průmyslových škol chemických, potravinářských a střední školy pro pracující*. Praha: SNTL, 1983.
28. Sofrová, D., Tichá, M. a kol.: *Biochemie – základní kurz*. Praha: skripta UK, 1993.
29. Stockleyová, C., Oxlade, CH., Wertheimová, J.: *Velká ilustrovaná encyklopedie*. Havlíčkův Brod: Fragment, 1997.
30. Vacík, J., Barthová, J., Pacák, J.: *Přehled středoškolské chemie*. Praha: SPN, 1999.
31. Vodrážka, Z.: *Biochemie pro studenty středních škol a všechny, které láká tajemství živé přírody*. Scientia, 1998.
32. Voet, D., Voet, J. G.: *Biochemie*. Praha: Victoria Publishing, 1995.

33. Voet, D., Voet, J. G., Pratt, Ch. W.: *Fundamentals of biochemistry* (2. vydání). John Wiley & Sons, Inc., 2006.
34. *Domácí lékař od A do Z (Rádce pro zdraví)*. Překlad: Ulrich, A. Praha: IMP s.r.o.
35. *Lidské tělo (The Human Body)*. Překlad: Hořejší, J. – Prah, R. Bratislava: GEMINI, 1992.

Ilustrace Markéta Roštejnská: obr. 1-4, 6, 7, 9, 61-68