

LİPID MÜBADİLƏSİ: həzmi, sorulması, bağırsaqda resintezi. Piy turşuların metabolizmi, oksidləşməsinin növləri, əhəmiyyəti.

Lipidlər və lipid komponentləri həm orqanizmə qida maddələrinin tərkibində həzm sistemi vasitəsilə daxil olur, həm də toxumalarda endogen yolla sintez edilə bilər. 1 gün ərzində yetkin insan orqanizmi ərzaq maddələrinin tərkibində 60-110 q lipid qəbul edir. Bunlardan 90%-ə qədərini triasilqliserinlər (neytral yağlar), qalan hissəsini isə digər lipid növləri təşkil edir. Lipidlər həzm sistemindən lipid monomerlərinə parçalandıqdan sonra mənimsənilir.

LİPIDLƏRİN HƏZMİ

Həzm sisteminin nisbətən yuxarı şöbələrinin isə lipidlərin həzmindəki rolu nisbətən azdır. Dil kökü lipazası (linqval lipaza) yalnız neytral mühitdə katalitik aktivliyə malik olduğuna görə, udulmuş qida kütlələri mədəyə düşdükdən sonra mədə şirəsinin turş mühitinin təsiri altında fəallığını itirir.

Mədə lipazasının da lipidlərin həzmində əhəmiyyəti azdır. Çünki mədə şirəsində olduqca az miqdarda lipaza olur və bu ferment pH-ın 5,5-7,5-ə bərabər olduğu mühitdə optimal təsir göstərə bilər, mədə şirəsinin pH-ı isə bundan xeyli aşağıdır (1,0-2,0). Triasilqliserinlər yalnız emulsiya şəklində düşdükdən sonra lipazanın hidrolitik təsirinə uğraya bilər. Mədədə onların emulsiyalaşması mümkün olmadığına görə, lipazanın təsiri çətinləşir; dil kökü və mədə şirəsi lipazasının lipidlərin həzmindəki rolunun az olmasında bu amilin də rolu vardır.

Mədəaltı vəzi şirəsinin tərkibində onikibarmaq bağırsağa sekresiya edilən lipaza emulsiya vəziyyətində olan triasilqliserinlərə hidrolitik təsir göstərə bilər; fermentin optimal pH-ı təxminən 8-ə bərabərdir. Lipaza onikibarmaq bağırsağa qeyri-aktiv şəkildə sekresiya edilir; fermentin qeyri-aktiv forması *prolipaza* adlanır. Prolipaza öd turşularının və mədəaltı vəzi şirəsində olan *kolipaza* adlı zülali maddənin təsiri altında aktiv lipazaya çevrilir. Aktiv lipaza kolipaza ilə prolipazanın 2:1 nisbətli birləşməsidir.

Lipaza triasilqliserinlərin tərkibində α_1 - və α_2 -vəziyyətində (1-ci və 3-cü vəziyyətdə) yerləşən piy turşularını hidroliz edir; fermentin təsiri nəticəsində triasilqliserin molekulundan növbə ilə 2 piy turşusu qalığı ayrılır; nəticədə əvvəl diasilqliserin, sonra isə monoasilqliserin əmələ gəlir.

Monoasilqliserinlərin izomerazası monoasilqliserin molekulunda β - vəziyyətində yerləşən piy turşusu qalığının yerini dəyişir, yəni onu α - vəziyyətinə keçirir; əmələ gələn α -monoasilqliserinin çox hissəsi mədəaltı vəzi lipazasının təsirinə uğrayıb, hidroliz olunur; nəticədə sərbəst qliserin və piy turşusu əmələ gəlir.

Qidanın tərkibində olan mürəkkəb lipidlər (fosfatidlər, xolesteridlər, qlikolipidlər, sfinqolipidlər, lipoproteinlər və s.) nazik bağırsaqlarda hidrolitik fermentlərin təsirinə uğrayır. Xolesteridlər (xolesterin efirləri) mədəaltı vəzi və bağırsaq şirələrinin tərkibində olan xolesteraza (xolesterolesteraza) fermentinin təsiri nəticəsində parçalanaraq, sərbəst xolesterinə və piy turşularına çevrilir.

Fosfolipidlərin (fosfatidilxolinlər, fosfatidiletanolaminlər və s.) hidroliz reaksiyaları nisbətən mürəkkəbdir. Nazik bağırsağa düşən endogen və ekzogen fosfolipidlərin sonrakı aqibəti haqqında tədqiqatçılar arasında fikir ayrılığı vardır. Bağırsağa düşən bütün fosfolipidlər fosfolipaza A₂ fermentinin təsirinə məruz qalır. Bu ferment fosfolipid molekulundan β - vəziyyətində mürəkkəb efir rabitəsi vasitəsilə birləşmiş şəkildə olan doymamış turşu qalığını ayırır, nəticədə lizofosfolipid əmələ gəlir və üzvi turşu sərbəst hala keçir. Bundan sonra lizofosfolipid mədəaltı vəzi şirəsinin tərkibində olan *lizofosfolipaza* fermentinin katalizatorluğu şəraitində hidroliz edilir, yəni lizofosfolipid molekulundan ikinci üzvi turşu qalığı ayrılır, nəticədə qliserofosfoxolin, qliserofosfoetanolamin, qliserofosferin və b. törəmələr əmələ gəlir. Sonuncu birləşmələr suda yaxşı həll olur və bağırsaqlardan asanlıqla qana sorulur.

Lipolitik fermentlərin təsiri üçün olduqca mühüm şərtlərdən biri – lipidlərin emulsiya şəklində düşməsidir. Nazik bağırsaqda lipidlərin emulsiyalaşması üçün əlverişli şərait vardır. Bu şəraiti

qaraciyərdən öd yolları vasitəsilə onikibarmaq bağırsağa sekresiya edilən ödəün tərkibindəki öd turşuları yaradır.

Öd – sarımtıl qəhvəyi rəngli mayedir; tərkibində biokimyəvi xüsusiyyətlərinə görə bir-birindən fərqlənən müxtəlif birləşmələr vardır; ödəün əsas komponentləri bunlardır: 1) öd turşusunun duzları; 2) fosfolipidlər; 3) xolesterin və xolesteridlər; 4) bilirubin; 5) zülallar; 6) vitaminlər (retinol, tokoferol, kobalamin və s.); 7) qeyri-üzvi birləşmələr, o cümlədən Na^+ , K^+ , Ca^{2+} duzları. Bunlardan əlavə, ödəün tərkibində tiroksin və triyodtironin kimi hormonlara da rast gəlinir. Orqanizmə xarici mühitdən daxil olan bir sıra yad xarakterli maddələr (ksenobiotiklər), dərman preparatları və antibiotiklər öd vasitəsilə ifraz edilə bilər.

Ödəün tərkibinə daxil olan müxtəlif komponentlərin fizioloji rolu bir-birindən fərqlənir. Bunlar arasında həzm prosesi üçün böyük əhəmiyyəti olan öd turşuları və sekresiya üsulu ilə ödəün tərkibinə daxil olan, bağırsaqlarda müəyyən dəyişikliklərə uğradıqdan sonra orqanizmdən xaric edilən xolesterin və bilirubin kimi metabolizm məhsulları vardır.

Normal şəraitdə 1 gün ərzində insanın onikibarmaq bağırsağına 1500-2000 ml öd sekresiya edilir. Lakin ödəün böyük hissəsinin bağırsaqdan sorulmaqla sirkulyasiya etdiyini nəzərə alsaq, aydın olar ki, onun əsas komponentləri (xüsusən öd turşuları) orqanizmdə bağırsaqlara tökülən miqdardan az sintez edilir.

Öd turşuları. Ödəün tərkibinə daxil olan maddələrdən həzm prosesi üçün ən əhəmiyyətli ödəün turşularıdır. Bu turşular lipidlərin həzminə və sorulmasına şərait yaradır. Buna görə, ödəün onikibarmaq bağırsağa sekresiyasının pozulması ilə əlaqədar olan hər bir xəstəlik lipidlərin həzm sistemindən mənimsənilməsinin pozulması ilə müşayiət edilir.

Öd turşuları qaraciyər hüceyrələrində xolesterindən sintez edilir və kimyəvi strukturlarına görə xolesterinə bənzəyir; bu turşular xolan turşusunun törəmələridir. İnsan ödəünün tərkibində xol (3,7,12-trihidroksixolan) və xenodezoksixol (3,7-dihidroksixolan turşusu) turşuları daha çox olur. Onikibarmaq bağırsağ möhtəviyyatında dezoksixol və litoxol turşuları da olur. Bunlar müvafiq olaraq, xol və xenodezoksixol turşularının aromatik nüvəsində 7α -vəziyyətində yerləşən hidroksil qruplarının reduksiyaya uğraması nəticəsində əmələ gələn birləşmələrdir.

Bunlardan əlavə, ödəün tərkibində alloxol və urodezoksixol turşuları da ola bilər. Sonuncu iki turşu müvafiq surətdə xol və xenodezoksixol turşularının stereozomerləridir. Adətən öd turşuları qlikokol və ya taurinlə birləşmə şəklində olur. Bu birləşmələrə *qoşa öd turşuları* deyilir. Aşağıda qlikoxol və tauroxol turşularının strukturu təsvir edilmişdir. Digər qoşa öd turşularının strukturları da bunlara müvafiqdir. İnsan ödəündə qlikoxol və qlikoxenodezoksixol turşularının miqdarı daha çox olur (65-80%). Qoşa öd turşularının qalan hissəsi isə (20-25%) əsasən tauroxol və tauroxenodezoksixol turşularından ibarətdir.

Xol və xenodezoksixol turşuları (qlikokol və taurinlə efir birləşməsi şəklində) bilavasitə qaraciyərdə sintez edildiyinə görə, *ilkin öd turşuları* adı almışdır. Bu birləşmələr sekresiya edildikdən sonra bağırsağ mikroflorasının təsiri nəticəsində taurin və qlisindən ayrılır və aromatik nüvələrinin 7α -mövqeyində yerləşən $-\text{OH}$ qruplarını itirərək, ikincili öd turşuları adlanan dezoksixol və litoxol turşularına çevrilirlər.

Öd turşuları yağlarla suyun təmasda olduğu sahələrdə səthi gərilməni kəskin surətdə azaldırlar. Bunun sayəsində həm yağların emulsiya halına düşməsinə şərait yaranır, həm də əmələ gəlmiş emulsiya sabitləşir. Yağların emulsiya şəklində düşməsi lipazanın katalitik fəaliyyəti üçün əlverişli şərait yaradır. Öd turşularının təsiri nəticəsində emulsiya şəklində düşən yağ hissəciklərinin diametri 0,5 mk-dan artıq olmur. Bağırsaqlarda yağların emulsiyalaşmasında öd turşularından əlavə, sərbəst üzvi turşuların, monoasilqliserinlərin və qliserofosfoxolinin də rolu vardır.

Öd turşuları yağların parçalanma məhsullarının bağırsağ xovlarından sorulması üçün əlverişli şərait yaradır. Piy turşuları bioloji membranlardan adi şəraitdə keçə bilmir; lakin həmin membranlar öd turşusu məhlulu ilə isladıldıqda piy turşularını asanlıqla keçirir.

LİPID HİDROLİZİ MƏHSULLARININ BAĞIRSAQLARDAN SORULMASI.

Piy turşularının sorulması ilə onların molekul zəncirinin uzunluğu arasında asılılıq vardır: qısa

zəncirli, yəni molekul zəncirinə 10-a qədər karbon atomu daxil olan piy turşuları, qliserin bağırsağın epitel hüceyrələrinə adi diffuziya üsulu ilə daxil olur. Bu turşular bağırsaq divarından qapı venası sisteminə düşür və qan vasitəsilə qaraciyərə daşınır. Molekul zəncirinə 10-dan artıq karbon atomu daxil olan piy turşularının bağırsaqlardan sorulmasında öd turşularının iştirakı vacibdir. Bu turşular, monoasilqliserinlər və xolesterin su mühitində öd turşuları və fosfolipidlərlə birlikdə qarışıq mitsellər əmələ gətirir. Mitsellər amfipatik (həm hidrofily, həm də hidrofob hissəciklərə malik olan) lipid qarışığının yumaqşəkili zərrəcikləridir. Bu zərrəciklərin monoasilqliserinlərdən və piy turşularından ibarət olan nüvələri xarici tərəfdən öd turşuları və fosfolipidlərdən ibarət hidrofily xassəli qişa ilə əhatə edilir Mitsellər emulsiyalaşmış yağ damlacıqlarına nisbətən təxminən 100 dəfə kiçik olur. Piy turşuları və monoasilqliserinlər bağırsaq divarının epitel örtüyünə yaxınlaşır və ona yapışır.

Resintez edilmiş lipidlərin suda yaxşı həll olan növlərindən bir hissəsi hidrofilylikləri sayəsində qapı venası sisteminin kapillyarlarına daxil ola bilər; fosfolipidlərin bir hissəsi, triasilqliserinlər, xolesterin efiqləri və sərbəst xolesterin bağırsaqlardan limfa vasitəsilə daşınır. Onlar suda həll ola bilmədiklərinə görə, limfaya lipidlərin nəqlədiçi formaları (lipoproteinlər və xilomikronlar) şəklində daxil olurlar. Limfadaki lipidlərin əsas hissəsi xilomikronların tərkibində olur. Onların zülal komponenti (apolipoprotein) bağırsaq divarında sintez edilir.

Limfaya daxil olan xilomikronların ümumi kütləsinin 90%-ə qədəri triasilqliserinlərdən ibarətdir; bundan əlavə, onların tərkibinə bağırsaq divarının hüceyrələrində resintez edilən fosfolipidlər, xolesterin və xolesteridlər daxildir. Lipidlərin bu formaları az miqdarda zülali hissə (apolipoprotein) ilə birləşib, limfada məhlul şəklində qalmaq imkanı əldə edir.

Alimentar hiperlipemiya (qidalanma hiperlipemiyası) adlanan bu vəziyyət yağlı qida qəbulundan 2-3 saat sonra başlayır; 4-6 saata maksimal səviyyəyə çatır və təxminən 9 saatdan sonra qanda lipidlərin normal səviyyəsi bərpa olunur (normal halda qan plazmasında lipidlərin qatılığı 5-6 q/l-ə bərabərdir).

Xilomikronların tərkibinə daxil olan triasilqliserinlər qan plazmasında *lipoproteinlipaza* fermentinin təsiri nəticəsində zülallardan ayrılır və hidroliz reaksiyasına uğrayır.

Lipoproteinlipaza qaraciyərdə, piy hüceyrələrində, ağciyərdə, damar divarının endotel hüceyrələrində və digər orqanlarda qeyri-aktiv şəkildə sintez edilir və qan plazmasında heparin vasitəsilə aktivləşdirilir (heparin lipoproteinlipazanın kofaktorudur). Heparinin qana keçməsi sayəsində lipoproteinlipaza aktivləşir; ferment xilomikronlarda olan triasilqliserinləri hidroliz edir; nəticədə xilomikronlar parçalanır və plazma şəffaflaşır. Buna görə lipoproteinlipazaya «*şəffaflaşdırıcı ferment*» deyilir.

LİPIDLƏRİN BAĞIRSAQ DİVARINDA RESİNTEZİ

Triasilqliserinlərin resintezini. Triasilqliserinlər bağırsaq divarının epitel hüceyrələrində (enterositlərdə) 2 üsulla resintez edilə bilər. Bu üsullardan b i r i n c i s i digər toxumalarda baş verən sintez proseslərinə oxşardır.

Triasilqliserinlərin resintezinin birinci üsulu (və toxumadaxili sintezi) qliserinin və piy turşularının «aktiv» formalarının əmələ gəlməsi ilə başlayır. Qliserinin «aktiv» forması olan *l*-qliserol-3-fosfat (α -qliserofosfat) enterositlərdə qliserinlə ATF-in qarşılıqlı təsiri nəticəsində əmələ gəlir.

Piy toxumalarında və əzələrdə qliserolkinaza fermentinin fəallığı zəifdir. Buna görə, həmin toxumalarda qliserol-3-fosfatın əmələ gəlməsində qlizoliz prosesinin aralıq məhsulu olan fosfo-dihidroksiasetondan daha çox istifadə edilir. Bu birləşmə sitoplazmada olan qliserol-3-fosfatdehidrogenaza fermentinin katalizatorluğu şəraitində qliserol-3-fosfata çevrilir.

Piy turşuları «aktivləşmə» prosesi zamanı koenzim A ilə birləşərək, asilkoenzim A-ya çevrilir. Bu reaksiya *asil-KoA-sintetaza* (asiltiokinaza) fermentinin katalizatorluğu şəraitində, mitoxondri membranlarının səthində baş verir; reaksiya üçün sərfl edilən enerji ATF molekullarından alınır.

Qliserol-3-fosfat (α -qliserofosfat) bir-birinin ardınca 2 molekul asilkoenzim A ilə reaksiyaya girərək, fosfatid turşusuna çevrilir.

Bundan sonra fosfatid turşusu *fosfatidat-fosfohidrolaza* fermentinin iştirakı şəraitində hidroliz reaksiyasına uğrayır; molekuldan fosfat turşusu qalığının ayrılması nəticəsində 1,2-diasilqliserin əmələ gəlir: Əmələ gələn 1,2-diasilqliserinin üçüncü piy turşusu ilə birləşib, triasilqliserinə çevrilməsində diasilqliserin-asiltransferaza fermenti iştirak edir:

Resintez prosesində triasilqliserinlərin əmələ gəlməsinin i k i n c i (monoasilqliserin) yolu üstünlük təşkil edir. Bu yol β -monoasilqliserinlə asil-KoA molekulları arasında gedən ikimərhələli reaksiyadan ibarətdir.

Bağırsaq divarında fosfolipidlərin resintezi. Fosfolipidlərin resintezi üçün lazım gələn xolin, kolamin və serinin bir hissəsi qidanın tərkibindən (mürəkkəb lipidlərin həzm məhsulları arasından) mənimsənilir, bir hissəsi isə qan vasitəsilə başqa toxumalardan enterositlərə gətirilir və xüsusi fermentativ proseslər sayəsində «aktiv» formalara çevrilir. Onların «aktiv» formalarının əmələ gəlməsi və fosfolipidlərin resintezində iştirakı orqanizmin başqa toxumalarında həyata keçirilən sintez prosesində olduğu kimidir. Məsələn, xolinin «aktiv» forması hesab edilən sitidindifosfatxolin (SDF-xolin) xolinlə ATF-in və STF-in ardıcıl reaksiyaları sayəsində əmələ gəlir. 2 mərhələdən ibarət olan bu prosesin ilk mərhələsində xolin ATF-lə reaksiyaya girib, fosfoxolinə çevrilir (reaksiya xolinfosfokinaza fermentinin katalizatorluğu şəraitində gedir).

Aralıq məhsul olan fosfoxolin sitidiltrifosfatla (STF) aşağıdakı sxematik tənlik üzrə reaksiyaya girir.

Sonuncu reaksiyanı kataliz edən ferment *fosfoxolinsitidiltransferaza* adlanır. Fosfatidilxolinin resintezinin (həmçinin sintezinin) sonuncu mərhələsi SDF-xolinlə diasilqliserin arasında gedən efiqləşmə reaksiyasından ibarətdir. Bu reaksiyanı fosfoxolin-diasilqliserintransferaza fermenti kataliz edir.

Yuxarıda qeyd edildiyi kimi, fosfatidiletanolaminin resintezi də fosfatidilxolinin resintezində olan ardıcılıq üzrə həyata keçir. İnozitolfosfatidlərin resintezi isə bir qədər fərqli mexanizm üzrə gedir. Bu zaman fosfatid turşusunun (diasilqliserinfosfat) STF-lə qarşılıqlı təsiri nəticəsində SDF-diasilqliserin əmələ gəlir. SDF-diasilqliserin diasilqliserinin «aktiv» forması hesab edilir. Bu birləşmənin inozitlə qarşılıqlı təsiri fosfatidilinozitolun əmələ gəlməsinə səbəb olur.

LİPİDLƏRİN TOXUMADAXİLİ MÜBADİLƏSİ

Hüceyrədaxili lipoliz və lipidlərin piy toxumalarından səfərbərliyi.

Orqanizmdə enerji mənbəyi kimi istifadə edilən piy turşularının böyük hissəsi piy toxumalarında ehtiyat üçün saxlanır və yalnız tələbat olduqda qan vasitəsilə digər toxumalara nəql edilir. Orta bədən kütləsinə malik kişi orqanizminin piy toxuması 20 kq-a yaxındır. Orqanizmin enerjiyə tələbatı artdıqda (fiziki gərginlik, ətraf mühit temperaturunun aşağı olması və digər hallarda), həmçinin uzun sürən aclıq dövründə piy toxumalarında toplanmış triasilqliserinlərin enerji ehtiyatı kimi əhəmiyyəti xüsusilə yüksək olur.

Triasilqliserinlər bilavasitə piy toxumalarında hidroliz edilir və yalnız öz struktur komponentlərinə parçalandıqdan sonra piy hüceyrələrindən (adipositlər) xaric ola bilirlər; bu toxumalara nəql edilməsinə «*piy turşularının səfərbərliyi*» deyilir.

Toxumalarda lipidlərin hidrolitik parçalanması *toxuma lipolizi* adlanır. Bu prosesdə iştirak edən fermentlərə isə *lipazalar* deyilir. Triasilqliserinləri hidroliz edən fermentlər 3 qrupa bölünür: 1) *triqliserinlipaza*; 2) *diqliserinlipaza* və 3) *monoqliserinlipaza*.

Triqliserinlipaza fermentinin qeyri-aktiv formasının aktiv formaya çevrilməsi hormonal

sistemin nəzarəti altında olan zəncirşəkilli biokimyəvi proseslə əlaqədardır. Adrenalin, noradrenalin, AKTH və qlükaqon bu prosesin əsas təkanverici amilləridir. Bu zaman hüceyrədaxili mühitdə adenilattsiklaza fermentinin fəallığı artır nəticədə burada tsiklik adenzin 3',5'-monofosfatın (t-AMF) sintezi sürətlənir. Tsiklik AMF piy hüceyrələrində olan spesifik proteinkinazaların fəallığını artırır. Bu ferment isə qeyri-fəal triqliserinlipazanı ATF vasitəsilə fosforlaşdırmaqla, aktiv formaya çevirir. Beləliklə, adrenalin, noradrenalin, qlükaqon və AKTH kimi hormonal amillər toxumadaxili lipoliz prosesini stimulyasiya edir; t-AMF isə bu prosesdə hormonal təsirin ikincili «vasitəçisi» (messenceri) funksiyasını yerinə yetirir. Bəzi hormonlar (xüsusən insulin) bu prosesin əksinə təsir göstərir. Onların təsiri nəticəsində *triqliserinlipazanın proteinfosfatazası* adlanan spesifik fermentin fəallığı artır; bu ferment isə triqliserinlipazanın aktiv (fosforlu) formasını qeyri-aktiv (fosforsuzlaşmış) formaya çevirir.

Piy turşularının katabolizmi

Piy turşularının toxumadaxili parçalanmasının bir-birinin ardınca təkrar edilən β -oksidləşmə proseslərindən ibarət olduğunu nəzərə alaraq, ona «*piy turşusu dövrəni*» adı vermişdir. Hazırda β -oksidləşmə prosesinə *Knoop-Linen dövrəni* da deyilir.

Piy turşularının aktivləşməsi prosesi mitoxondrial membranların xarici səthində, ATF molekullarının iştirakı şəraitində baş verir; bu reaksiya zamanı koenzim A *asil-KoA-sintetaza* fermentinin katalitik təsiri nəticəsində piy turşusu ilə birləşir:

Asil-KoA-nın katabolizminin sonrakı mərhələləri mitoxondrilərin matriksində davam edir. Bundan ötrü, asil-KoA mitoxondrilərə daxil olmalıdır. Lakin bu birləşmə mitoxondrilərin daxili membranından keçə bilmir. Asil-KoA mitoxondrilərə xüsusi mexanizm (karnitin məkik mexanizmi) vasitəsilə daxil olur. Bu prosesdə karnitinlə birlikdə, sitoplazmatik və mitoxondrial *karnitin-asiltransferaza* fermentləri iştirak edir. Mitoxondrilərin xarici səthində asil-KoA molekulunun asil qrupu sitoplazmatik karnitin-asiltransferaza fermentinin təsiri altında koenzim A-dan ayrılaraq, karnitinlə birləşir; bu birləşmə asanlıqla mitoxondrilərin matriksinə daxil olur:

Sitoplazmatik karnitinasiltransferaza fermenti β -oksidləşmə prosesinin tənzimləyicisidir. Bu fermentin fəallığı sayəsində asilkarnitinin əmələ gəlməsi piy turşularının mitoxondrilərə daxil olmasına və sonrakı oksidləşmə prosesinə təkan verir. Hüceyrələrdə piy turşularının sintezinə tələbat olduqda burada sitoplazmatik karnitinasiltransferazanın allosterik inhibitoru olan malonil-KoA sintez edilir.

Mitoxondrial oksidləşmə prosesinin ilk mərhələsində asil-KoA dehidrogenləşmə prosesinə uğrayır. Asil-KoA-dehidrogenazanın katalizatorluğu şəraitində ayrılan hidrogen atomları fermentin prostetik qrupuna daxil olan FAD-la birləşir. Nəticədə FAD-ın reduksiyaya uğramış forması (FAD \cdot H₂) və enoil-KoA əmələ gəlir:

Asil-KoA-nın α - və β -karbon atomları arasında ikiqat rabitə olan törəməsi – *enoil-KoA* spesifik *hidrataza* (krotonaza) fermentinin təsiri nəticəsində su molekulu ilə reaksiyaya girib, β -hidroksiasil-KoA-ya çevrilir. Enoil-KoA-hidrataza fermenti stereospesifiklik xassəsinə malikdir. Onun təsiri altında trans- Δ^2 -vəziyyətində olan ikiqat rabitə hidratlaşır və β -hidroksiasil KoA-nın L-izomeri əmələ gəlir.

Növbəti mərhələ β -oksidləşmə dövrənin ikinci hidrogenləşmə reaksiyasıdır - *β -hidroksiasil-KoA-dehidrogenaza* fermentinin katalizatorluğu şəraitində gedir substratdan ayrılan hidrogen atomları kof ferment funksiyası daşıyan NAD-ın reduksiyasına sərf edilir. Reaksiya nəticəsində β -ketoasil-KoA əmələ gəlir:

Yuxarıdakı reaksiya nəticəsində əmələ gələn β -ketoasil-KoA ketotiolaza (asetil-KoA-asiltransferaza) fermentinin iştirakı ilə tiolitik parçalanma prosesinə uğrayır. Yəni sərbəst koenzim-A ilə reaksiyaya girib, molekul zənciri əvvəlkindən 2 karbon atomu qədər qısa olan yeni asil-KoA-ya və 1 molekul asetil-KoA-ya çevrilir; reaksiyanın birinci mərhələsində β -ketoasil-KoA-nın β -ketoqrupu sərbəst koenzim A molekulu ilə birləşir, ikinci mərhələdə isə həmin aralıq

birləşmə parçalanır.

Beləliklə, molekulunda n sayda karbon atomu olan piy turşusunun β -oksidləşmə mexanizmi üzrə tam katabolizmi zamanı əmələ gələn asetil-KoA molekulalarının sayı $n/2$ -yə bərabərdir. Bu zaman β -oksidləşmə dövrlərinin sayı $(n/2-1)$ -ə bərabər olur; bu dövrlərin hər birində 1 molekul FAD və 1 molekul NAD reduksiyaya uğrayır (yəni $FAD \cdot H_2$ və $NAD \cdot H_2$ əmələ gəlir). Beləliklə, piy turşusu tam β -oksidləşmə prosesinə uğradıqda əmələ gələn $FAD \cdot H_2$ və $NAD \cdot H_2$ -nin hər ikisinin sayı da $(n/2-1)$ düsturu ilə hesablanı bilər.

Bu mülahizələrə əsasən, molekuluna 18 karbon atomu daxil olan stearin turşusunun β -oksidləşmə prosesi üzrə deqradasiyasının yekun tənliyini aşağıdakı kimi ifadə etmək olar:



Karbon atomlarının sayı tək olan piy turşularının katabolizmi

Təbii lipidlərin tərkibində molekul zəncirində karbon atomlarının sayı cüt olan piy turşuları geniş yayılmışdır. Təksaylı karbon atomları zəncirinə malik piy turşularına isə nadir hallarda (bitkilərdə və bəzi dəniz heyvanlarının toxumalarında) rast gəlinir. Bu turşuların β -oksidləşmə mexanizmi üzrə katabolizmi zamanı asetil-KoA, $FAD \cdot H_2$ və $NAD \cdot H_2$ kimi aralıq məhsullardan əlavə, propionil-KoA da ($CH_3-CH_2-CO-SKoA$) əmələ gəlir. Propionil-KoA limon turşusu dövrünə suksinil-KoA-ya çevrildikdən sonra daxil ola bilər. Bundan ötrü propionil-KoA ilk növbədə *propionil-KoA-karboksilaza* fermentinin katalizatorluğu şəraitində karboksilləşərək, d-metilmalonil KoA-ya çevrilir (bu fermentin tərkibində karboksil qrupunun daşıyıcısı funksiyasını yerinə yetirən koferment – biotin vardır; reaksiya üçün ATF enerjisi sərf edilir). İkinci mərhələdə metilmalonil-KoA-nın d-stereoizomeri *metilmalonil-KoA-epimeraza* fermentinin iştirakı şəraitində l-izomerə çevrilir; bundan sonra l-metilmalonil-KoA *metilmalonil-KoA-mutaza* fermentinin təsirinə uğrayır (bu fermentin kofermenti B_{12} vitamininin törəməsi – dezoksiadenozilkobalamindir); beləliklə, suksinil-KoA əmələ gəlir. Suksinil-KoA limon turşusu dövrünün (LTD) aralıq substratlarından biridir. Bu birləşmə asanlıqla LTD-nin müvafiq mərhələsinə daxil ola bilər.

Piy turşuları katabolizminin β -oksidləşmə prosesindən fərqlənən yolları

β -Oksidləşmə piy turşularının katabolizminin əsas yolu olsa da, yeganə deyil. Bundan əlavə, piy turşuları katabolizminin 2 mexanizmi aşkar edilmişdir: α - və ω -oksidləşmə yolları.

α -Oksidləşmə beyin hüceyrələrinin mikrosomlarında və bəzi bitkilərin inkişaf etməkdə olan hissələrində müşahidə edilmişdir. Bu prosesin ilk mərhələsində turşunun molekul zəncirində α -mövqeyində yerləşən (ikinci karbon atomu ilə rəbitəli olan) hidrogen atomlarından biri hidroksil qrupu ilə əvəz edilir və əmələ gələn hidroksiturşu oksidləşib, α -ketoturşuya çevrilir. Bundan sonra, α -ketoturşunun molekul zəncirinin uc hissəsində olan karboksil qrupu oksidləşməklə karboksilsizləşmə nəticəsində itirilir. Beləliklə, piy turşusunun molekul zənciri hər bir α -oksidləşmə mərhələsindən sonra 1 karbon atomu qədər qısalır; α -oksidləşmənin növbəti mərhələlərində eyni reaksiyalar təkrarlanır.