

Ugljikohidrati

Boris Mildner

Ugljikohidrati



Chapter 11 Opener part 1
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Ugljikohidrati su najzastupljenije biomolekule na Zemlji. Svake godine fotosintezom se pretvara 100×10^9 tona CO_2 i H_2O u celulozu i druge biljne proizvode. Šećer i škrob su osnovne životne namirnice u najvećem dijelu svijeta i oksidacija ugljikohidrata je središnji metabolički proces u većini ne-fotosintetskih organizama.

Polimeri ugljikohidrata, koje nazivamo **glikanima**, strukturni su i zaštitni elementi u staničnim zidovima bakterija, biljaka i vezivnom tkivu životinja. Postoje i polimeri ugljikohidrata koji smanjuju trenje u zglobovima a služe i za prepoznavanje i adheziju stanica.

Kompleksni ugljikohidratni polimeri povezuju se s proteinima i/ili lipidima. Ovi **glikokonjugati** služe i kao stanične signalne molekule.

Ugljikohidrati

Ugljikohidrati su **polihidroksi aldehidi ili ketoni**, odnosno spojevi čijom hidrolizom nastaju aldehidi ili ketoni.

Većinu, iako ne sve, ugljikohidrate možemo prikazati empirijskom formulom **$(\text{CH}_2\text{O})_n$** ;

Neki ugljikohidrati dodatno sadrže dušik, fosfor ili sumpor, te ih ne možemo prikazati gornjom empirijskom formulom.

Ugljikohidrati

Tri su osnovne vrste ugljikohidrata: **monosaharidi, oligosaharidi i polisaharidi**.

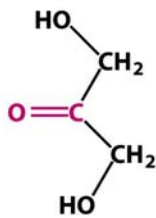
Monosaharidi sadrže ili jednu aldehidnu ili jednu ketonsku skupinu. Najzastupljeniji monosaharid je glukoza. **Monosaharidi s četiri ili više ugljikova atoma imaju prstenaste (cikličke) strukture.**

Oligosaharidi su izgrađeni od kratkih lanaca monosaharida koji se međusobno povezuju **glikozidnom vezom**. Najzastupljeniji oligosaharidi su disaharidi. Svi monosaharidi i disaharidi u nastavku imena imaju **-oza**.

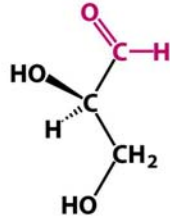
Polisaharidi su polimeri šećera koji imaju najmanje dvadeset povezanih monosaharidnih jedinica, a neki mogu imati i do tisuću ili više monosaharidnih jedinica. Mogu biti linearni, npr. celuloza, ili razgranani, npr. glikogen. I celuloza i glikogen izgrađeni su od D-glukoznih jedinica, ali povezivanje monosaharidnih jedinica glikozidnim vezama je različito u ova dva polimera.

Monosaharidi

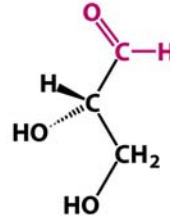
Monosaharidi, najjednostavniji šećeri, su **aldehidi ili ketoni koji imaju dvije** ili više hidroksilnih skupina.



Dihydroxyacetone
(a ketose)



D-Glyceraldehyde
(an aldose)

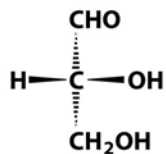


L-Glyceraldehyde
(an aldose)

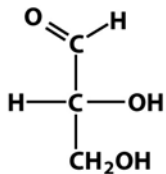
Unnumbered figure pg 304
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Najjednostavniji monosaharidi su **trioze**. Dihidroksiacion je **ketoza** jer sadrži keto skupinu, a gliceraldehid je **aldoza**, jer sadrži aldehidnu skupinu. Gliceraldehid ima jedan asimetrični C-atom, te postoje dva stereoisomera koji su si **enantiomeri**.

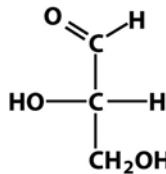
Načini prikazivanja struktura Fischerovim projekcijskim formulama



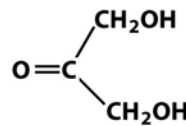
Stereokemijski prikaz



D-Glyceraldehyde



L-Glyceraldehyde



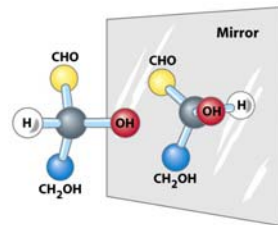
Dihydroxyacetone

Figure 11-1
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Fischerove projekcijske formule

Enantiomeri su zrcalne slike jednog oblika.

Općenito, molekula s n kiralnih središta može imati 2^n stereoizomera.



Ball-and-stick models

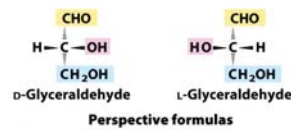
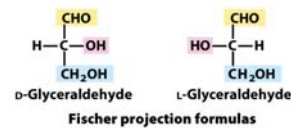


Figure 7-2
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

D-aldoze s tri, četiri, pet i šest ugljikova atoma.

D-aldoza ima aldehidnu skupinu (plavo) i apsolutni oblik D-gliceraldehida u asimetričnom središtu (crveno) koji je najudaljeniji od aldehidne skupine. Brojevi označavaju broj ugljikovih atoma pojedine aldoze.

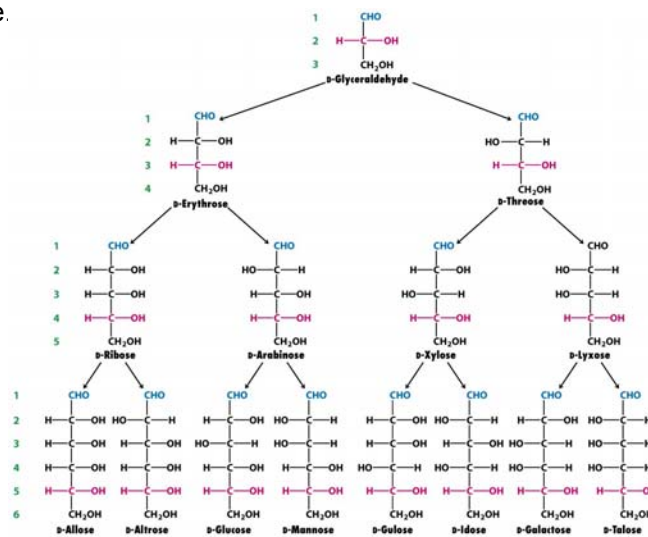


Figure 11-2
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

D-ketoze s tri, četiri, pet i šest ugljikova atoma.

Keto skupina je prikazana plavom bojom. Asimetrični ugljikov atom najudaljeniji od keto skupine određuje D-oblik.

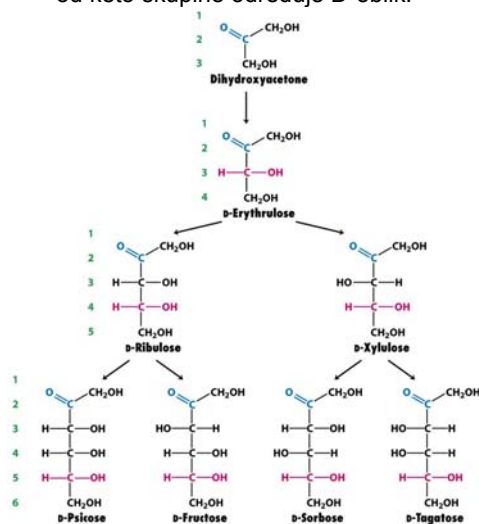
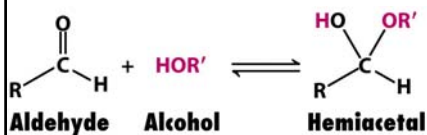
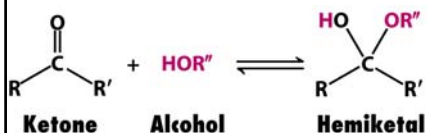


Figure 11-3
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Aldehidi s alkoholima tvore polu (hemi) acetale, a ketoni s alkoholima tvore polu (hemi) ketale



Chemical Reaction, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

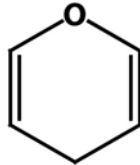


Chemical Reaction, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

U otopinama, šećeri nisu u obliku otvorenih lanaca, već tvore cikličke (prstenaste) strukture. Osnova za stvaranje prstenaste strukture su mogućnosti nastajanja intramolekularnih poluacetala odnosno poluketala. Prstenasta struktura i hemi-acetala i hemi-ketala energetski je povoljnija od otvorene jedno-lančane strukture.

Piranozni i furanozni prsteni monosaharida

Monosaharidi s pet ili šest ugljikova atoma mogu stvarati piranozni odnosno furanozni prsten. Prsteni su dobili imena prema piranu, odnosno furanu.



piran



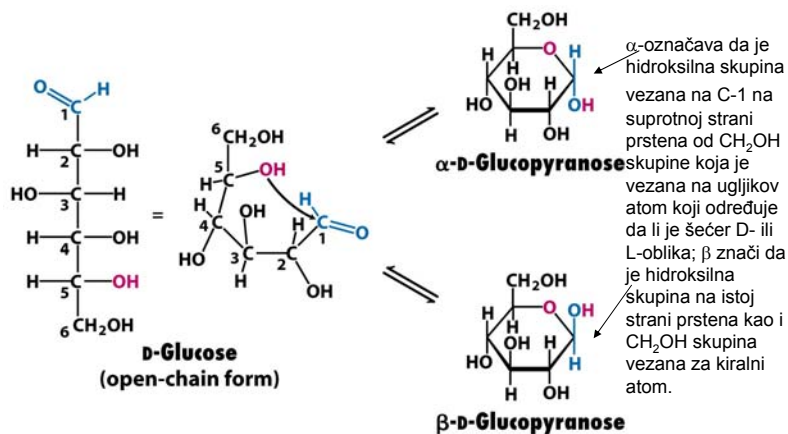
furan

© 2007 W. H. Freeman and Company

Nastajanje piranoze.

Otvoreni lanac glukoze stvara prsten kada C-5 hidroksilna skupina "napadne" C-1 aldehydnu skupinu te nastaje intramolekularni polu-acetal. Dva anomerna oblika, označeni kao α - i β -, mogući su prilikom ove intramolekularne pregradnje. Prstenasti oblici prikazani su Haworthovim projekcijskim formulama.

U ravnoteži, glukoza je smjesa 1/3 α -anomera, 2/3 β -anomera i <1% je u obliku otvorenog lanca.

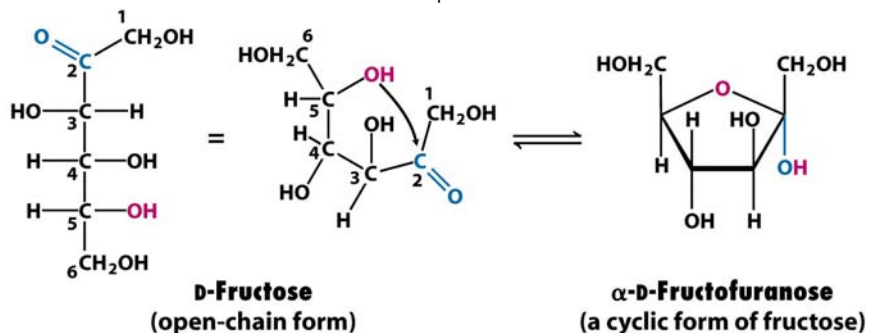


Tijekom intramolekularne pregradnje nastaje dodatni asimetrični C-atom. C-1, karbonilni ugljikov atom u otvorenom lancu glukoze postaje asimetrično središte kada glukoza prelazi u prstenastu strukturu. Zbog toga su moguća dva oblika koja se označavaju kao α -D-glukopiranoza i β -D-glukopiranoza.

Nastajanje furanoze.

Otvoreni lanac fruktoze stvara peteročlani prsten kada C-5 hidroksilna skupina napadne C-2 keto skupinu te nastaje intramolekularni polu-acetal. Tijekom ove pregradnje moguće je da nastanu dva anomera, ali na slici je prikazan samo α -anomer.

Nomenklatura koja se koristi za piranoze primjenjuje se i za furanozni prsten fruktoze.



Izomerne oblike monosaharida čija se struktura razlikuje samo na hemiacetalnom ili hemiketalnom ugljikovom atomu nazivamo **anomerima**. Ugljikov atom polu-acetala ili polu-ketala, nazivamo **anomernim ugljikovim atomom**. U procesu **mutarotacije**, α i β oblici glukoze prelaze iz jednog anomernog oblika u drugi.

Fruktoza može tvoriti i furanozne i piranozne prstene. Furanozni oblik fruktoze nalazi se kod mnogih derivata fruktoze. Prstenasti oblici fruktoze (furanoze i piranoze) mogu stvarati α i β anomere.

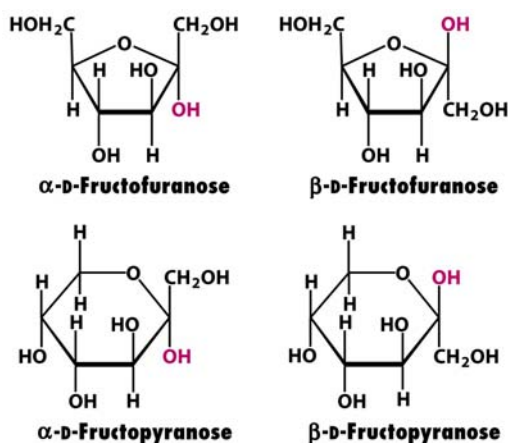
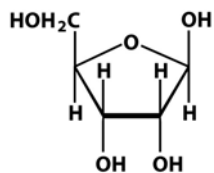
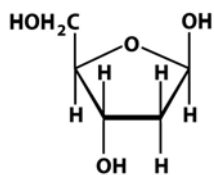


Figure 11-6
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Pentozе kao što su D-riboza i 2-deoksi-D-riboza tvore furanozne prstene.



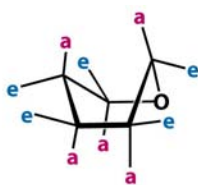
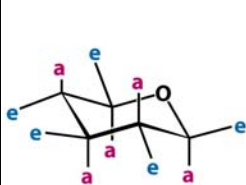
β -D-Ribose



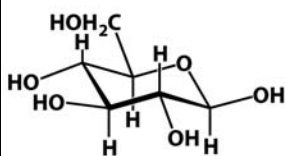
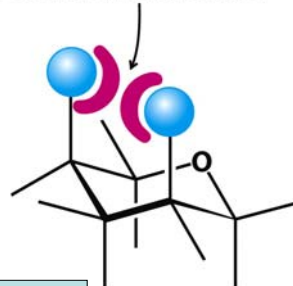
β -2-Deoxy-D-ribose

Unnumbered figure pg 307
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

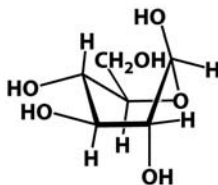
Prsten piranoze nije planaran, pa piranoza može biti u dvije konformacije, tj. konformaciji stolice ili konformaciji kolijevke (lađice).



Steric hindrance



Konformacija stolice



Konformacije kolijevke (lađice)

Furanozni prsteni također nisu planarni. Četiri atoma su obično u ravnini, a peti atom je oko 0,5 Å izvan ravnine. Ova konformacija se naziva konformacija kuverte. U ribози ili C-2 ili C-3 su izvan ravnine ali na istoj strani kao i C-5, te se te konformacije nazivaju ili C-3 endo ili C-2 endo.

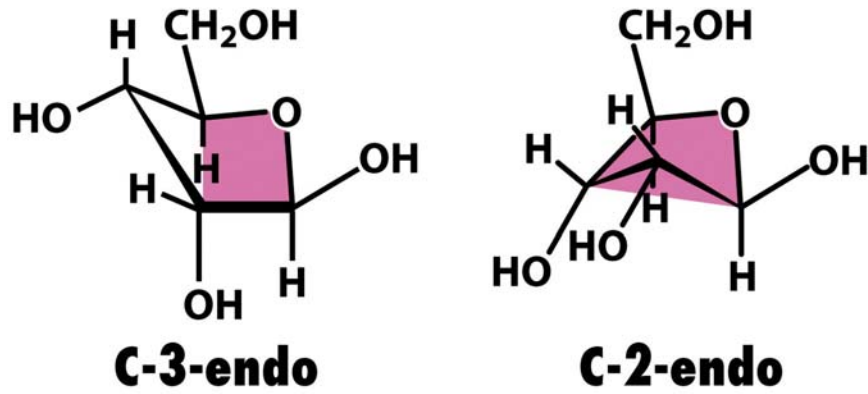
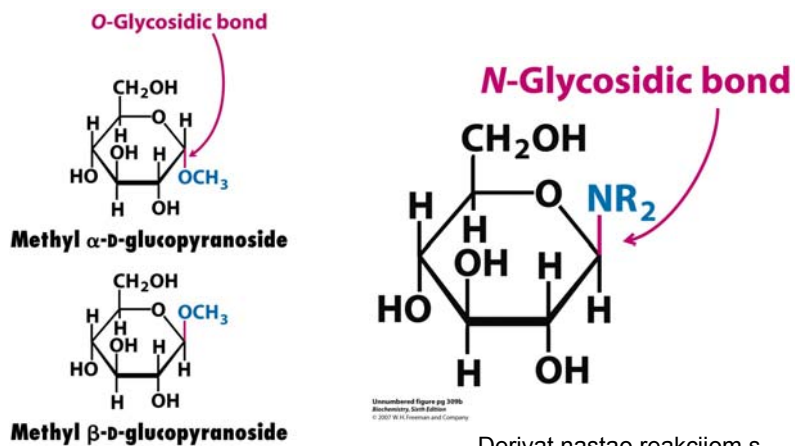


Figure 11-8
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Reakcije monosaharida

- Monosaharidi se povezuju s alkoholima ili aminima glikozidnim vezama. Povezivanje alkohola ili amina sa šećerom odvija se na **anomerinim** ugljikovim atomima.

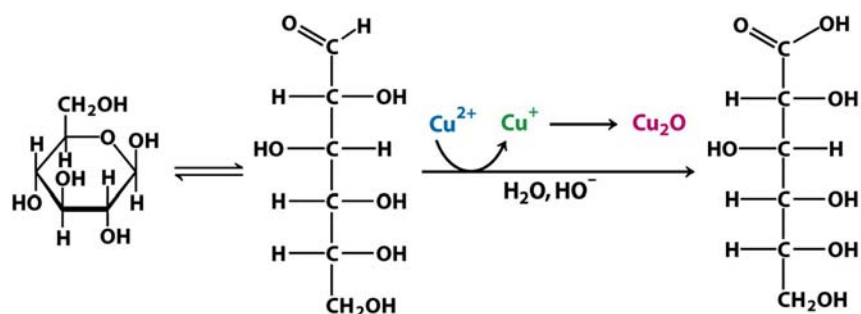
Monosaharidi reagiraju s alkoholima. Anomerni atom šećera reagira s hidroksilnom skupinom alkohola te nastaje O-glikozidna veza. Na sličan način anomerni C-atom šećera reagira s aminima, te nastaju konjugati povezani N-glikozidnim vezama.



Derivati nastali reakcijama s alkoholom (metanolom)

Monosaharidi su reducirajući spojevi.

Anomerna (aldehidna) skupina glukoze oksidira se u **aldonsku kiselinu** (**glukonsku kiselinu**) tijekom redukcije Cu^{2+} u Cu^+ (Fehlingova reakcija). Glukozu i druge šećere koji mogu reducirati Cu^{2+} nazivamo **reducirajućim šećerima**.



Glikozidi, npr. metil glukopiranozid ne može reducirati Cu^{2+} jer se ne može prevesti u oblik koji ima slobodnu aldehidnu skupinu. Šećere koji ne mogu reducirati Cu^{2+} nazivamo **nereducirajućim šećerima**.

Modificirani monosaharidi

- Osim na anomernom C-atomu, monosaharidi se mogu modificirati i na drugim C-atomima.

Modificirani monosaharidi.

Ugljikohidrati se mogu modificirati dodatkom različitih supstituenata. Modificirane ugljikohidrate često nalazimo na površini stanica.

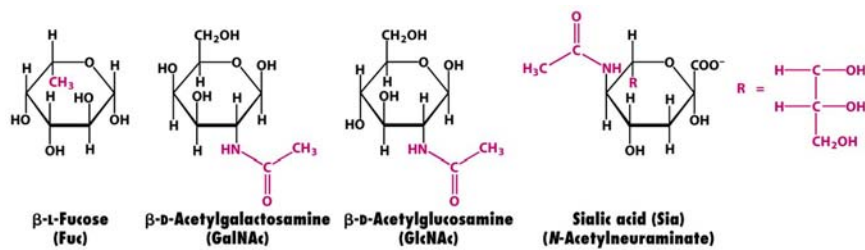
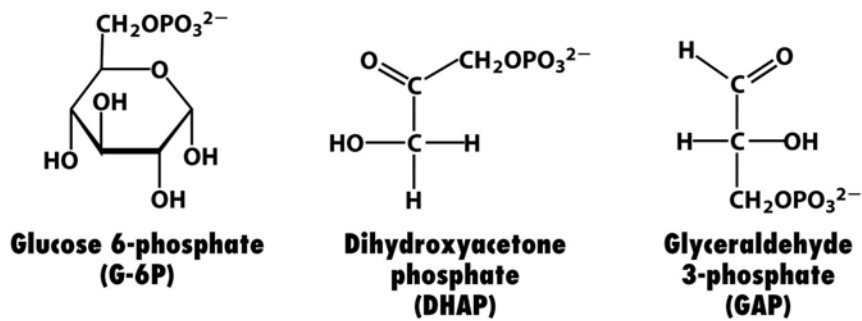


Figure 11-9
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Fosforilirani šećeri ključni su međuprodukti metabolizma.

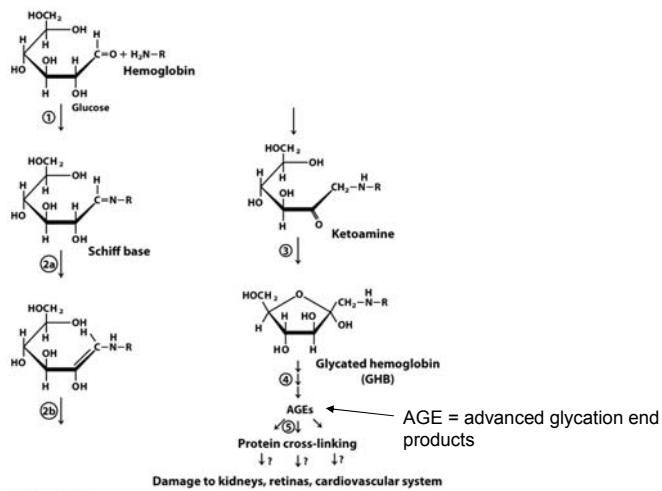


Unnumbered figure pg 310
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Fosforilacijom šećeri postaju anioni, te negativni naboji ne dozvoljavaju da šećer difuzijom izlazi iz stanice. Fosforilacijom nastaju i reaktivni međuprodukti koji lakše stvaraju veze s drugim molekulama.

Ne-enzimska glikacija proteina.

Primjer reakcije hemoglobina sa šećerima u dijabetesu. Ne-enzimski dodatak šećera na protein(e) nazivamo **glikacijom**, za razliku od enzima katalizirane reakcije koju nazivamo **glikozilacijom**.



Box 7-1 Figure 2
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Kompleksni ugljikohidrati

- Šećeri se međusobno povezuju u disaharide, oligosaharide ili polisaharide.

Složeniji ugljikohidrati nastaju povezivanjem monosaharida. Oligosaharidi nastaju povezivanjem dva ili više monosaharida putem O-glikozidne veze.

α -1,4-Glycosidic bond

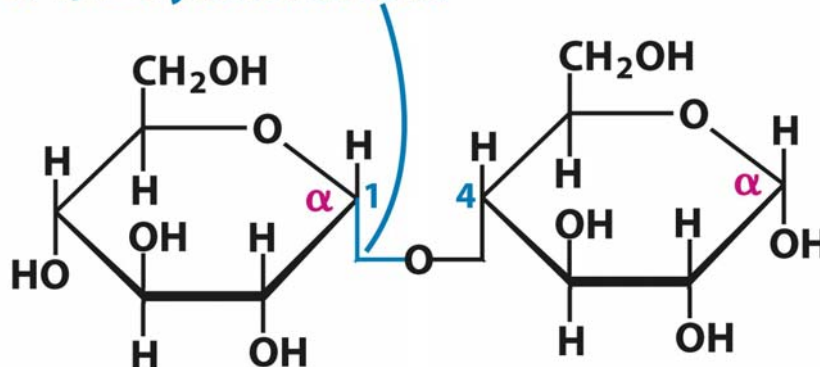
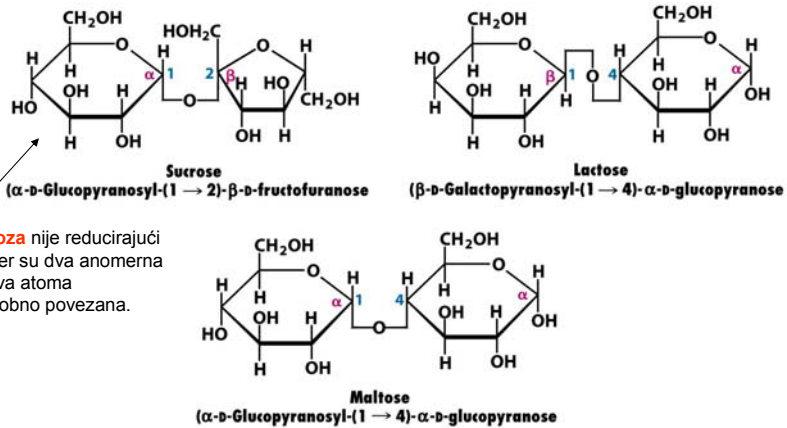


Figure 11-10
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Maltoza je disaharid gdje su dvije glukoze povezane α (1→4) vezama.
 α -D-glukopiranozil-(1→4)- α -D-glukopiranoza

Disaharide saharozu, laktozu i maltozu često konzumiramo.



Saharozu nije reducirajući šećer jer su dva anomerna ugljikova atoma međusobno povezana.

Figure 11-11
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Disaharide cijepaju hidrolitički enzimi koji se nalaze u mikrovilusima plazmatskih membrana epitelnih stanica tankog crijeva. Saharozu cijepa saharaza, laktozu laktaza, a maltozu maltaza.

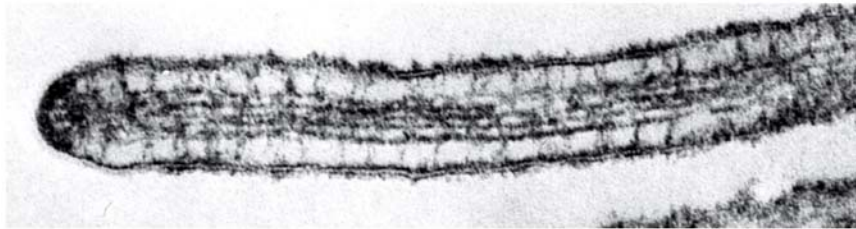
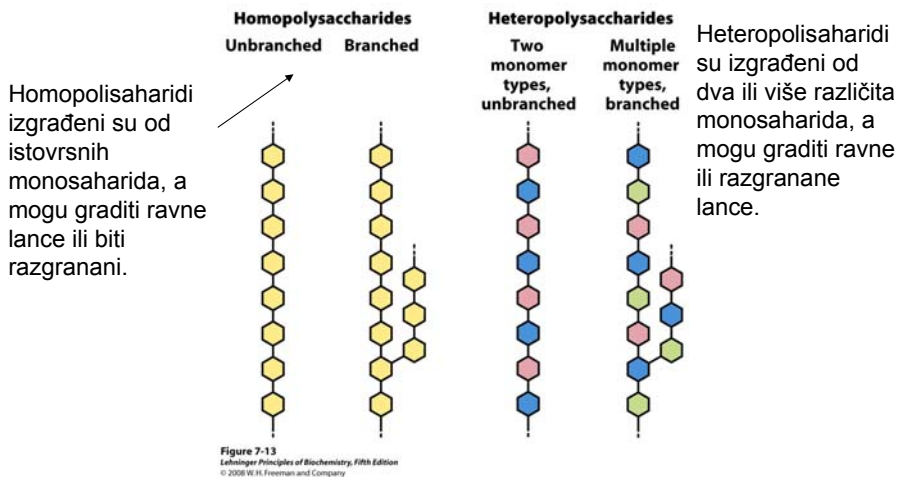


Figure 11-12
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

U bakterijama laktozu razlaže β -galaktozidaza.

Polisaharidi, koje nazivamo i glikanima, međusobno se razlikuju po monosaharidima koji su u njih ugrađeni, po dužini lanaca, po vrsti veza kojima su monosaharidi međusobno povezani kao i po stupnju grananja lanaca.



Najvažniji **homopolisaharidi** koji služe kao energetske rezerve su **škrob** kod biljaka i **glikogen** kod životinja.

Škrob se sastoji od dvije vrste glukoznih polimera: **amiloze** i **amilopektina**.

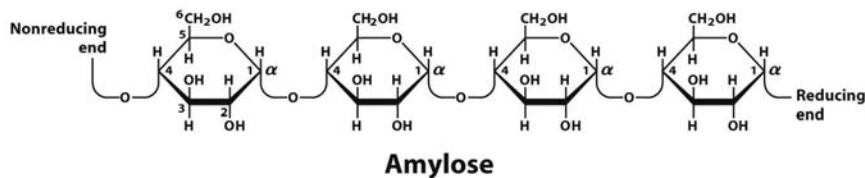


Figure 7-14a
 Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
 © 2008 W. H. Freeman and Company

Amiloza je linearan polisaharid koji je izgrađen od molekula glukoze povezanih ($\alpha 1 \rightarrow 4$) vezama. M_r lanaca varira od nekoliko tisuća do više od 10^6 .

Amilopektin, kao i glikogen, imaju razgranane lance. M, amilopektina je vrlo velika i može biti i do 200×10^6 . U amilopektinu, molekule glukoze u lancu povezuju se ($\alpha 1 \rightarrow 4$) vezama, a grane, koje se javljaju nakon svakih 24 – 30 molekula glukoze povezuju se s osnovnim lancem ($\alpha 1 \rightarrow 6$) vezama.

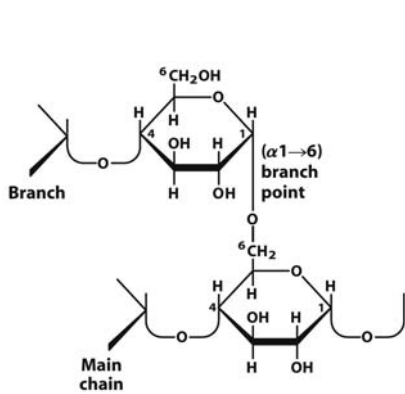


Figure 7-14b
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W.H. Freeman and Company

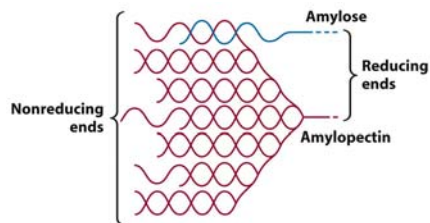


Figure 7-14c
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W.H. Freeman and Company

U granulama škroba amilopektinski lanci tvore dvostruku zavojnicu (crveno), a u to su upleteni i lanci amiloze (plavo). **Glikogen ima sličnu strukturu amilopektinu, ali je još razgranatiji i trodimenzionalna struktura je kompaktnija.**

Glikogen je polisaharid koji se pohranjuje u stanicama životinja. Kao i u amilopektinu, u osnovnom lancu glukoze su povezane ($\alpha 1 \rightarrow 4$) vezama, a grane s osnovnim lancem ($\alpha 1 \rightarrow 6$) vezama. Grane se pojavljuju nakon svakih 10 jedinica glukoze.

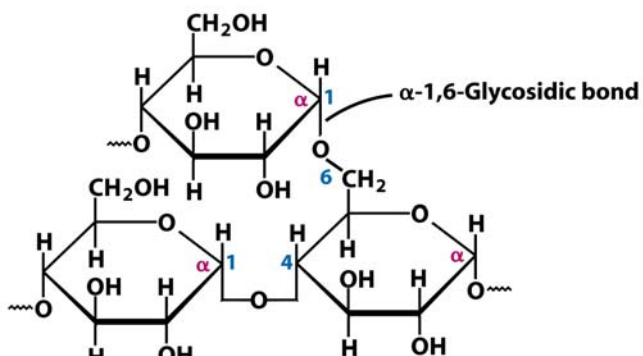


Figure 11-13
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Izračunato je da glikogen u hepatocitima pohranjuje ekvivalent od $0,4 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ glukoze. Koncentracija glikogena, koji je netopljiv i koji ne utječe na osmolarnost stanice je $0,01 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{dm}^{-3}$.

Strukturni polisaradi.

Celuloza je glavni polisaharid biljaka i služi za održavanje strukture, a ne kao energetska rezerva. Celuloza je jedan od najrasprostranjenijih organskih spojeva u biosferi. Oko 10^{15} kg celuloze se sintetizira i razgradi svake godine. Glukoza je u celulozi povezana ($\beta 1 \rightarrow 4$) vezama i to omogućava celulozi da gradi duge ravne lance. Relativno krute strukture stolica mogu se međusobno povezivati vodikovim vezama.

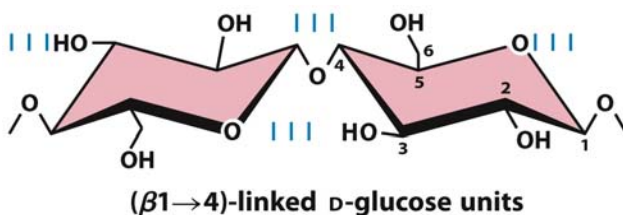


Figure 7-15a
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Škrob i glikogen razgrađuju α -amilaze u slini i glikozidaze u probavnom traktu. Ovi enzimi lako hidroliziraju ($\alpha 1 \rightarrow 4$) veze kojima su ovi polisaharidi povezani. Za razliku od toga, celuloza je neprobavljiva jer većini životinja ne dostaju enzimi koji bi mogli hidrolizirati ($\beta 1 \rightarrow 4$) veze. Termiti, kao i preživači, mogu probavljati celulozu, ali samo zahvaljujući tome što je u njihovom probavnom traktu simbiotski mikroorganizmi koji luče celulazu koja razgrađuje ($\beta 1 \rightarrow 4$) veze.

Ravni lanci celuloze tvore vodikove veze između lanaca, te nastaju celulozna vlakna.

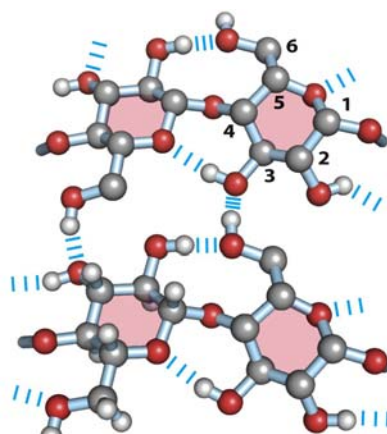


Figure 7-15b
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Strukturni polisaradi.

Hitin je linearni homopolisaharid kojeg izgrađuju jedinice N-acetilglukozamina povezane ($\beta 1 \rightarrow 4$) vezama.



Jedina razlika između hitina i celuloze je što je hidroksilna skupina na C-2 zamijenjena s acetiliranom amino skupinom. Hitin, kao i celuloza gradi duge polimere koji nisu probavljivi. To je glavni sastojak tvrdog egzoskeleta artropoda i drugi je najzastupljeniji polisaharid (iza celuloze).

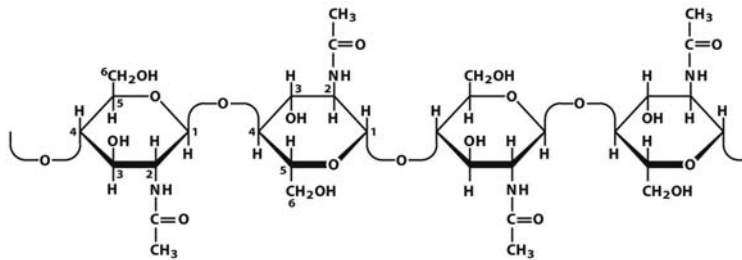


Figure 7-17a
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Strukture i funkcije nekih polisaharida

Polymer	Type*	Repeating unit†	Size (number of monosaccharide units)	Roles/significance
Starch				Energy storage: in plants
Amylose	Homo-	($\alpha 1 \rightarrow 4$)Glc, linear	50–5,000	
Amylopectin	Homo-	($\alpha 1 \rightarrow 4$)Glc, with ($\alpha 1 \rightarrow 6$)Glc branches every 24–30 residues	Up to 10^6	
Glycogen	Homo-	($\alpha 1 \rightarrow 4$)Glc, with ($\alpha 1 \rightarrow 6$)Glc branches every 8–12 residues	Up to 50,000	Energy storage: in bacteria and animal cells
Cellulose	Homo-	($\beta 1 \rightarrow 4$)Glc	Up to 15,000	Structural: in plants, gives rigidity and strength to cell walls
Chitin	Homo-	($\beta 1 \rightarrow 4$)GlcNAc	Very large	Structural: in insects, spiders, crustaceans, gives rigidity and strength to exoskeletons
Dextran	Homo-	($\alpha 1 \rightarrow 6$)Glc, with ($\alpha 1 \rightarrow 3$) branches	Wide range	Structural: in bacteria, extracellular adhesive
Peptidoglycan	Hetero-; peptides attached	4)Mur2Ac($\beta 1 \rightarrow 4$)GlcNAc($\beta 1$)	Very large	Structural: in bacteria, gives rigidity and strength to cell envelope
Agarose	Hetero-	3)D-Gal($\beta 1 \rightarrow 4$)3,6-anhydro-L-Gal($\alpha 1$)	1,000	Structural: in algae, cell wall material
Hyaluronan (a glycosaminoglycan)	Hetero-; acidic	4)GlcA($\beta 1 \rightarrow 3$)GlcNAc($\beta 1$)	Up to 100,000	Structural: in vertebrates, extracellular matrix of skin and connective tissue; viscosity and lubrication in joints

*Each polymer is classified as a homopolysaccharide (homo-) or heteropolysaccharide (hetero-).

†The abbreviated names for the peptidoglycan, agarose, and hyaluronan repeating units indicate that the polymer contains repeats of this disaccharide unit. For example, in peptidoglycan, the GlcNAc of one disaccharide unit is ($\beta 1 \rightarrow 4$)-linked to the first residue of the next disaccharide unit.

Table 7-2
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Glikozaminoglikani su anionski polisaharidni lanci izgrađeni od ponavljajućih disaharidnih jedinica.

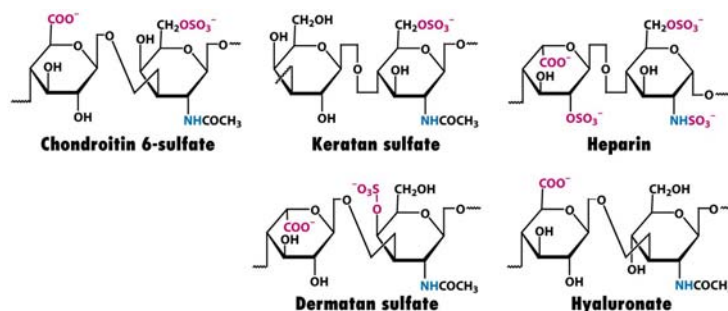


Figure 11-15
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Proteoglikani su proteini koji su povezani na određenu vrstu glikozaminoglikana. Proteoglikani sličje više glikozaminoglikanima nego proteinima jer ukupna masa glikozaminoglikana čini 95% mase proteoglikana. Proteoglikani služe kao maziva u zglobovima i kao strukturne komponente u vezivnim tkivima. U drugim stanicama služe za adheziju stanica na ekstracelularni matriks a imaju i druge funkcije jer vežu čimbenike koje stimuliraju staničnu proliferaciju.

Jedan od najbolje proučenih proteoglikana je proteoglikan u ekstracelularnom matriksu hrskavice. Proteoglikan agrekan i kolagen ključni su proteini hrskavice. Kolagen daje čvrstoću, a agrekan služi kao amortizer udaraca. Agrekan apsorbira mnogo molekula vode i voda na agrekanu amortizira udarce koje prima zglob.



Figure 11-16a
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

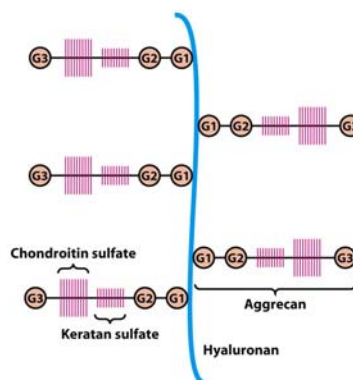
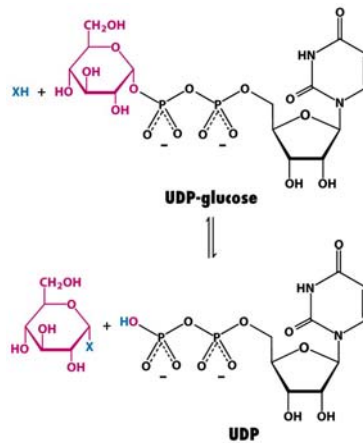


Figure 11-16b
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Proteoglikani se sastoje uglavnom od glikozaminoglikana koji su povezani na pojedini protein.

Glikoziltransferaze, odgovorne su za slijed i sastav šećernih jedinica polisaharida.

Svaki enzim je specifičan za određenu vrstu šećera koji se povezuju. Zbog toga je potrebno mnogo različitih glikoziltransferaza kako bi nastale različite glikozidne veze između različitih monosaharida.



Glikoziltransferaze kataliziraju povezivanje monosaharida, tj. povezivanje aktiviranih šećernih nukleotida s monosaharidima ili nadodavanje (produženje) monosaharida u lancu.

Figure 11-17
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Specifičnost i funkciju glikoziltransferaza ilustrira sinteza krvnih grupa na površini eritrocita. Specifične glikoziltransferaze dodaju po jedan šećer na O-antigen i svaka osoba nasljeđuje gen od roditelja koji je specifičan za određenu glikoziltransferazu. O-fenotip je rezultat mutacija ili galaktozil-transferaze ili N-acetilgalaktozamin-transferaze, te se na O-antigen ne vežu dodatni ugljikohidrati (N-acetilgalaktozamin (A-antigen) ili galktoza (B-antigen)).

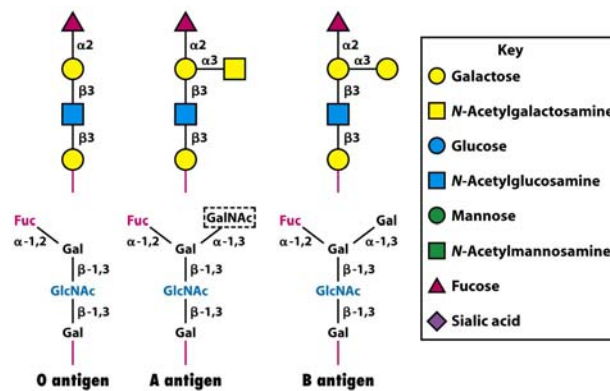


Figure 11-18
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company

Glikoproteini

- Ugljikohidrati se vežu na proteine kako bi nastali glikoproteini.
- Specifični enzimi povezuju jedinice oligosaharida na proteine i to ili na hidroksilne kisikove atome **serina ili treonina** ili na amidni dušik **asparagina**.

Glikoproteini.

Ugljikohidratna skupina može se povezati na protein. U glikoproteinu, za razliku od proteoglikana, ugljikohidratni dio je znatno manji od proteinskog dijela glikoproteina.

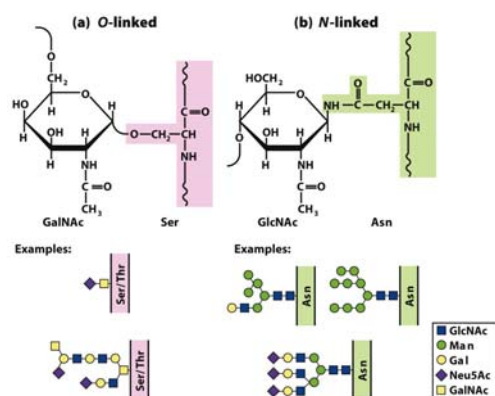


Figure 7-29
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Asparaginski bočni ostatak proteina može se glikozilirati samo ako je u sekvenciji Asn-X-Ser ili u sekvenciji Asn-X-Thr. X može biti bilo koja aminokiselina osim prolina.

Eritropoietin (EPO) je glikoprotein kojeg luče bubrezi i potiče sintezu eritrocita.

Aktivni EPO ima 40% ugljikohidrata. Glikozilacija stabilizira protein u krvi. Ne glikozilirani protein ima samo 10% biološke aktivnosti glikoziliranog proteina jer se ne glikozilirani protein uklanja iz krvotoka (filtracija bubrega).

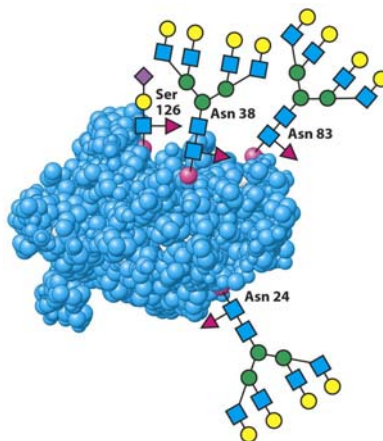


Figure 11-21
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Glikozilacija proteina odvija se u lumenu endoplazmatskog retikula (ER) kao i u Golgijevim tjelešcima.

Proteini se sintetiziraju na ribosomima koji su na citosolnoj strani ER. Novo sintetizirani protein odlazi u ER. N-glikozilacija proteina započinje u ER a nastavlja se u Golgijevim tjelešcima. O-glikozilacija odvija se isključivo u Golgijevim tjelešcima.



Figure 11-22
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Golgijevo tjelešće je mjesto razvrstavanja proteina. Iz Golgijevog tjelešća proteini odlaze u lizosome, sekrecijske vesikule ili direktno na plazmatske membrane.

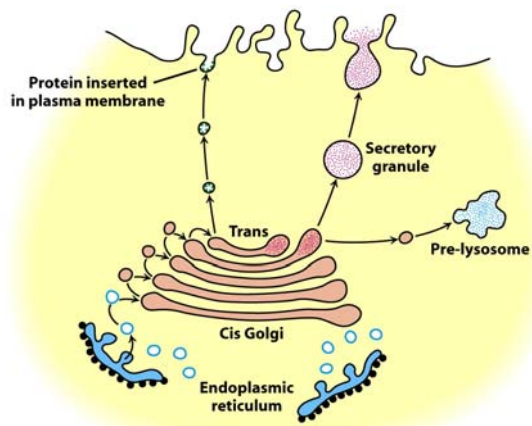


Figure 11-23
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Lektini su specifični proteini koji raspoznavaju i specifično vežu određene šećere

Ugljikohidrati dodaju proteinima dodatnu kompleksnost, te možemo govoriti i o “šećernom kodu”. Proteini koji specifično raspoznavaju oligosaharidne ligande nazivamo **lektinima**.

Neki od lektina i ligandi koje ovi lektini specifično raspoznaju

Lectin source and lectin	Abbreviation	Ligand(s)
Plant		
Concanavalin A	ConA	Man α 1—OCH ₃
<i>Griffonia simplicifolia</i> lectin 4	GS4	Lewis b (Le ^b) tetrasaccharide
Wheat germ agglutinin	WGA	Neu5Ac(α 2→3)Gal(β 1→4)Glc GlcNAc(β 1→4)GlcNAc Gal(β 1→4)Glc
Ricin		
Animal		
Galectin-1		Gal(β 1→4)Glc
Mannose-binding protein A	MBP-A	High-mannose octasaccharide
Viral		
Influenza virus hemagglutinin	HA	Neu5Ac(α 2→6)Gal(β 1→4)Glc
Polyoma virus protein 1	VP1	Neu5Ac(α 2→3)Gal(β 1→4)Glc
Bacterial		
Enterotoxin	LT	Gal
Cholera toxin	CT	GM1 pentasaccharide

Source: Weiss, W.I. & Drickamer, K. (1996) Structural basis of lectin-carbohydrate recognition. *Annu. Rev. Biochem.* 65, 441–473.

Table 7-3
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

Selektini su porodica lektina plazmatske membrane koji reguliraju prepoznavanje stanica kao i adheziju stanica u različitim procesima

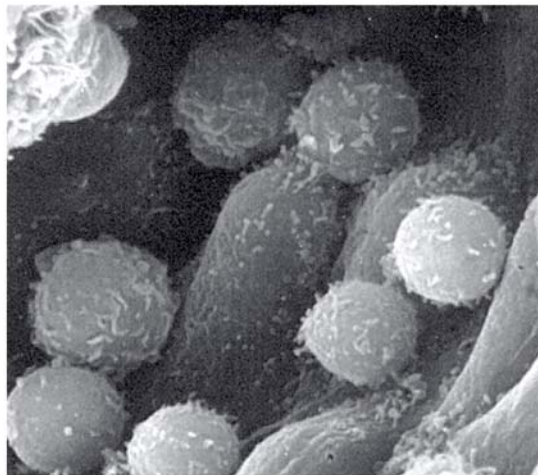


Figure 11-27
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Receptori virusa su lektini

Virus *influenzae*, napada stanicu tako da se veže za sialinske ostatke koje se nalaze na krajevima glikoproteina i glikolipida plazmatske membrane (ljubičasti kvadrati). Ugljikohidrati na vanjskoj strani plazmatske membrane vežu se za hemaglutinin (lektin) koji je jedan od najzastupljenijih proteina virusne ovojnice (zaokruženo). Na virusnoj ovojnici eksprimirana je i neuraminidaza koja cijepa oligosaharidne lance plazmatske membrane kako bi virusu omogućila ulaz u stanicu tijekom kasnije faze infekcije.

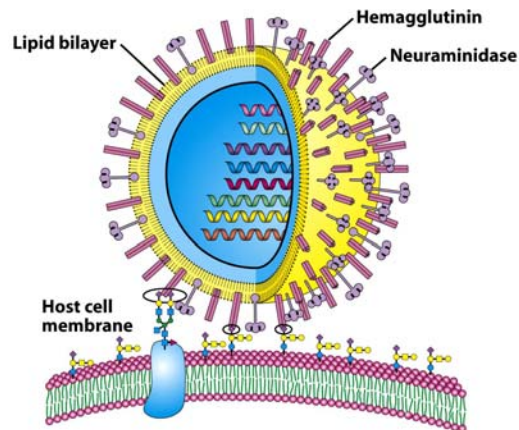


Figure 11-29
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W. H. Freeman and Company

Metode u analizi ugljikohidrata.

Ugljikohidrat koji je pročišćen u prvom koraku, često je potrebno analizirati svim navedenim metodama kako bi se u potpunosti karakterizirao.

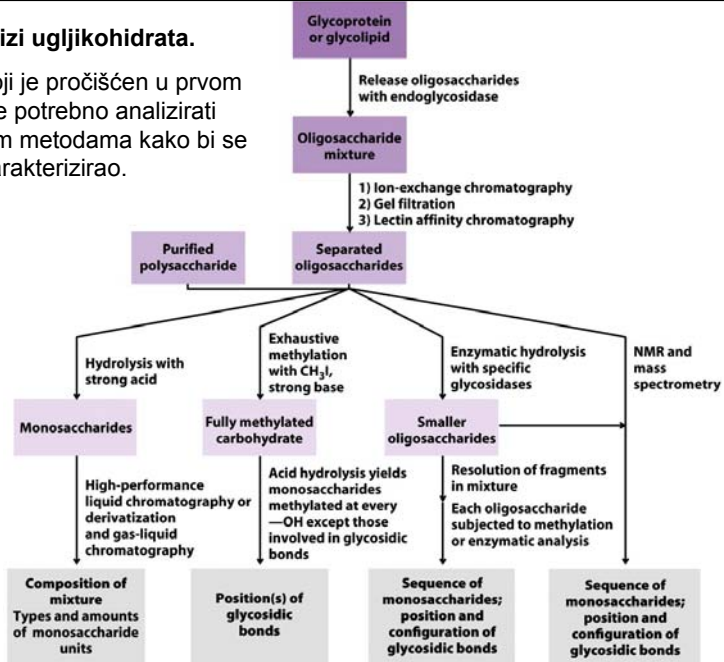


Figure 7-36
Lehninger Principles of Biochemistry, Fifth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company

“Sekvenciranje” oligosaharida masenom spektrometrijom

Fetuin, glikoprotein u goveđem serumu cijepan je u **(A)** N-glikozidazom F i neuraminidazom, a u **(B)** s N-glikozidazom F, neuraminidazom i β -1,4-galaktozidazom. Mase oligosaharida određene su MALDI-TOF spektrometrijom. Poznavajući specifičnosti enzima i mase produkata moguće je karakterizirati oligosaharid.

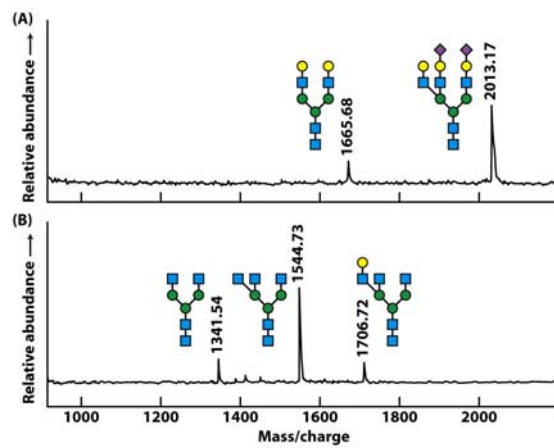


Figure 11-25
Biochemistry, Sixth Edition
© 2007 W.H. Freeman and Company