**Змістовий модуль Ш. Вуглеводи. Біоенергетика. Вітаміни.**

**Лекція 8**

**Тема 1.Вуглеводи.**

1. Вуглеводи та їх біологічна роль, класифікація.
2. Перетворення вуглеводів у травному тракті.
3. Анаеробний та аеробний гліколіз.
4. Спиртове шумування.
5. **Вуглеводи та їх біологічна роль, класифікація.**

**Вуглево́ди** — [органічні сполуки](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D1%80%D0%B3%D0%B0%D0%BD%D1%96%D1%87%D0%BD%D1%96_%D1%81%D0%BF%D0%BE%D0%BB%D1%83%D0%BA%D0%B8), що складаються з [карбону](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B0%D1%80%D0%B1%D0%BE%D0%BD), [оксигену](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%B3%D0%B5%D0%BD) й [гідрогену](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%B3%D0%B5%D0%BD) та за хімічною природою є полігідроксиальдегідами або кетонами (тобто мають кілька [гідроксильних груп](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D0%B0_%D0%B3%D1%80%D1%83%D0%BF%D0%B0) й одну [карбонільну](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B0%D1%80%D0%B1%D0%BE%D0%BD%D1%96%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D0%B0_%D0%B3%D1%80%D1%83%D0%BF%D0%B0)), або перетворюються на них шляхом [гідролізу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7). Більшість вуглеводів мають [емпіричну формулу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%91%D1%80%D1%83%D1%82%D1%82%D0%BE-%D1%84%D0%BE%D1%80%D0%BC%D1%83%D0%BB%D0%B0) Cn(H2O)m, звідки й походить їхня назва («вуглець» + «вода»). Деякі похідні вуглеводів можуть також містити [нітроген](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D1%96%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%B3%D0%B5%D0%BD), [сульфур](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D1%83%D0%BB%D1%8C%D1%84%D1%83%D1%80), [фосфор](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%80) тощо.

Вуглеводи є складовою частиною [клітин](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%BB%D1%96%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%B0) усіх живих організмів й одним із чотирьох найбільших класів [біомолекул](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%91%D1%96%D0%BE%D0%BC%D0%BE%D0%BB%D0%B5%D0%BA%D1%83%D0%BB%D0%B8) разом із [білками](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%91%D1%96%D0%BB%D0%BA%D0%B8), [ліпідами](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9B%D1%96%D0%BF%D1%96%D0%B4%D0%B8) й [нуклеїновими кислотами](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D1%83%D0%BA%D0%BB%D0%B5%D1%97%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D1%96_%D0%BA%D0%B8%D1%81%D0%BB%D0%BE%D1%82%D0%B8).

Вуглеводи — полігідроксиальдегіди або полігідроксикетони, або ж молекули, які можуть [гідролізуватися](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7) до них. Загальний термін включає [моносахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BD%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8), [олігосахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%BB%D1%96%D0%B3%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8) й [полісахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%BE%D0%BB%D1%96%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8). Більшість із них має загальну формулу Cn(H2O)m.

[Моносахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BD%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8) називають простими цукрами, їхні молекули складаються із однієї полігідроксиальдегідної або кетонної одиниці, що містить переважно від 3 до 9 атомів карбону. Найпоширенішим у природі моносахаридом є [глюкоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0).

Прості цукри можуть об'єднуватись у короткі ланцюжки, найчастіше по два ([дисахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B8%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8)), за допомогою [глікозидних зв'язків](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B8%D0%B4%D0%BD%D0%B8%D0%B9_%D0%B7%D0%B2%27%D1%8F%D0%B7%D0%BE%D0%BA) формуючи таким чином олігосахариди. Типовий приклад дисахариду — [сахароза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%BE%D0%B7%D0%B0) (буряковий або тростинний цукор). Олігосахариди з трьома й більше мономерними ланками у клітинах зазвичай не існують самостійно, а входять до складу сполук з невуглеводними речовинами. Низькомолекулярні вуглеводи (тобто моно- й олігосахариди) об'єднують під назвою [цукри](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D1%83%D0%BA%D0%BE%D1%80), більшість індивідуальних сполук цієї групи мають назви із закінченням *«-оза»*.

Полісахариди — це [полімери](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%BC%D0%B5%D1%80%D0%B8) 20 і більше моносахаридних одиниць, інколи до кількох тисяч, вони можуть бути лінійними (як [целюлоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D0%B5%D0%BB%D1%8E%D0%BB%D0%BE%D0%B7%D0%B0)) або розгалуженими (як [глікоген](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%B3%D0%B5%D0%BD)).

Більше половини органічного [вуглецю](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%83%D0%B3%D0%BB%D0%B5%D1%86%D1%8C) на Землі існує у формі вуглеводів, вони є найпоширенішими органічними сполуками на нашій планеті. Щороку [фотосинтезуючі](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%BE%D1%82%D0%BE%D1%81%D0%B8%D0%BD%D1%82%D0%B5%D0%B7) організми перетворюють 100 мільярдів[[1]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%83%D0%B3%D0%BB%D0%B5%D0%B2%D0%BE%D0%B4%D0%B8#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008235-1) тонн [вуглекислого газу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%83%D0%B3%D0%BB%D0%B5%D0%BA%D0%B8%D1%81%D0%BB%D0%B8%D0%B9_%D0%B3%D0%B0%D0%B7) і [води](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%BE%D0%B4%D0%B0) у целюлозу та інші речовини. У рослинах вуглеводи становлять до 80 % сухої речовини, в організмі людини і тварини — до 2 %[[2]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%83%D0%B3%D0%BB%D0%B5%D0%B2%D0%BE%D0%B4%D0%B8#cite_note-FOOTNOTE%D0%9B%D0%B0%D1%81%D1%82%D1%83%D1%85%D1%96%D0%BD_%D1%82%D0%B0_%D1%96%D0%BD2006507-2). Для більшості [гетеротрофів](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%B5%D1%82%D0%B5%D1%80%D0%BE%D1%82%D1%80%D0%BE%D1%84) [окиснення](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%BA%D0%B8%D1%81%D0%BD%D0%B5%D0%BD%D0%BD%D1%8F) вуглеводів є центральним шляхом [отримання енергії](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B0%D1%82%D0%B0%D0%B1%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7%D0%BC) [клітинами](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%BB%D1%96%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%B0), так у дієті середньостатистичної людини першочерговим джерелом енергії є [крохмаль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D1%80%D0%BE%D1%85%D0%BC%D0%B0%D0%BB%D1%8C) і [цукри](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D1%83%D0%BA%D1%80%D0%B8). Багато полісахаридів виконують структурну роль — входять до складу [клітинних стінок](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%BB%D1%96%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D0%B0_%D1%81%D1%82%D1%96%D0%BD%D0%BA%D0%B0) [рослин](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D0%BE%D1%81%D0%BB%D0%B8%D0%BD%D0%B8), [бактерій](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%91%D0%B0%D0%BA%D1%82%D0%B5%D1%80%D1%96%D1%97) і [грибів](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%80%D0%B8%D0%B1%D0%B8), [сполучної тканини](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%BE%D0%BB%D1%83%D1%87%D0%BD%D0%B0_%D1%82%D0%BA%D0%B0%D0%BD%D0%B8%D0%BD%D0%B0) тварин. Інші вуглеводні полімери беруть участь у змащенні [суглобів](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D1%83%D0%B3%D0%BB%D0%BE%D0%B1), забезпеченні розпізнавання і [адгезії](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D1%96%D0%B6%D0%BA%D0%BB%D1%96%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D1%96_%D0%BA%D0%BE%D0%BD%D1%82%D0%B0%D0%BA%D1%82%D0%B8) між клітинами. Вони також можуть входити до більших комплексів разом із білками чи ліпідами, так званих глікокон'югатів. Два моносахариди [пентози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%B5%D0%BD%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%B0) — [рибоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D0%B8%D0%B1%D0%BE%D0%B7%D0%B0) і [дезоксирибоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B5%D0%B7%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D1%80%D0%B8%D0%B1%D0%BE%D0%B7%D0%B0) — є структурними компонентами нуклеїнових кислот.

1. **Перетворення вуглеводів у травному тракті.**

Вуглеводи, як вже мовилося вище, грають дуже важливу роль в організмі, будучи основним джерелом енергії. Вуглеводи поступають до нас в організм у вигляді складних полісахаридів - крохмалю, дисахаридів і моносахаридів. Основна кількість вуглеводів поступає у вигляді крохмалю. Розщепнувшись до глюкози, вуглеводи всмоктуються і через ряд проміжних реакцій розпадаються на вуглекислий газ і воду. Ці перетворення вуглеводів і остаточне окислення супроводжуються звільненням енергії, яка і використовується організмом.

Розщеплювання складних вуглеводів - крохмалю і солодового цукру, починається вже в порожнині рота, де під впливом птиаліна і мальтази крохмаль розщеплюється до глюкози. В тонких кишках всі вуглеводи розщеплюються до моносахаридів.

Куті води всмоктуються переважно у вигляді глюкози і лише частково у вигляді інших моносахаридів (галактози, фруктоза).

Їх всмоктування починається вже у верхніх відділах кишечника. В нижніх відділах тонких кишок в харчовій кашці вуглеводів майже не міститься. Вуглеводи через ворсинки слизистої оболонки, до яких підходять капіляри, всмоктуються в кров, і з кров'ю, що відтікала від тонкого кишечника, потрапляють в комірну вену. Кров комірної вени проходить через печінку. Якщо концентрація цукру в крові людини рівна 0,1%, то вуглеводи проходять печінку і поступають в загальний кровотік.

Кількість цукру в крові весь час підтримується на певному рівні. В плазмі зміст цукру складає в середньому 0,1%. В збереженні постійного рівня цукру в крові велику роль грає печінка. При рясному надходженні цукру в організм його надлишок відкладається в печінці і знов поступає в кров, коли вміст цукру в крові падає. В печінці вуглеводи містяться у вигляді глікогену.

При вживанні в їжу крохмалю рівень цукру в крові помітним змінам не піддається, оскільки розщеплювання крохмалю в травному тракті тривають тривалий час і що утворилися при цьому моносахариди всмоктуються поволі. Під час вступу значної кількості (150-200г) звичайного цукру або глюкози рівень цукру в крові різко підвищується.

Таке підвищення цукру в крові називається харчовою або аліментарною гіперглікемією. Надлишок цукру виводиться нирками, і в сечі з'являється глюкоза.

Виведення цукру нирками починається у тому випадку, коли рівень цукру в крові складає 0,15-0,18%. Така аліментарна гіперглікемія наступає звичайно після вживання великої кількості цукру і незабаром проходить, не викликаючи яких-небудь порушень в діяльності організму.

Проте при порушенні внутрішньо-секреторної діяльності підшлункової залози наступає захворювання, відоме під назвою цукрової хвороби або цукрового діабету. При цьому захворюванні рівень цукру в крові підвищується, печінка втрачає здатність помітно утримувати цукор, і починається посилене виділення цукру з сечею.

Глікоген відкладається не тільки в печінці. Значна його кількість містяться також в м'язах, де він споживається в ланцюзі хімічних реакцій, що протікають в м'язах при скороченні.

При фізичній роботі споживання вуглеводів посилюється, і їх кількість в крові збільшується. Підвищена потреба в глюкозі задовольняється як розщеплюванням глікогену печінки на глюкозу і надходженням останній в кров, так і глікогеном, що міститься в м'язах.

Значення глюкози для організму не вичерпується її роллю як джерела енергії.

Цей моносахарид входить до складу протоплазми кліток і, отже, необхідний при утворенні нових кліток, особливо в період зростання. Велике значення має глюкоза в діяльності центральної нервової системи. Достатньо, щоб концентрація цукру в крові знизилася до 0,04%, як починаються судоми, втрачається свідомість і т. д.; інакше кажучи, при пониженні цукру в крові в першу чергу порушується діяльність центральної нервової системи.

Достатньо такому хворому ввести в кров глюкозу або дати поїсти звичайного цукру, як всі порушення зникають. Більш різке і тривале пониження рівня цукру в крові - глипогликемія, може спричинити за собою різкі порушення діяльності організму і привести до смерті.

При невеликому надходженні вуглеводів з їжею вони утворюються з білків і жирів. Таким чином, повністю позбавити організм вуглеводів не вдається, оскільки вони утворюються і з інших харчових речовин.

1. **Анаеробний та аеробний гліколіз.**

Традиційно гліколіз поділяють на дві стадії: підготовчу, яка вимагає поглинання енергії (п'ять перших реакцій), та стадію віддавання енергії (п'ять останніх реакцій)[[14]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTE%D0%93%D1%83%D0%B1%D1%81%D1%8C%D0%BA%D0%B8%D0%B92007191-14)[[1]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTECampbell_et_al2008167-1)[[15]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002176-15)[[2]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008528-2). Інколи четверту та п'яту реакції виділяють в окрему проміжну стадію[[10]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEBerg_et_al2007435-10)[[16]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEAlberts_et_al200789-16).

На першій стадії відбувається [фосфорилювання](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%80%D0%B8%D0%BB%D1%8E%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D0%BD%D1%8F) [глюкози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0) у шостому положенні, [ізомеризація](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%86%D0%B7%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%80%D0%B8%D0%B7%D0%B0%D1%86%D1%96%D1%8F) одержаного глюкозо-6-фосфату до фруктозо-6-фосфату та повторне фосфорилювання вже у першому положенні. Внаслідок цього утворюється фруктозо-1,6-бісфосфат. Фосфатні групи на [моносахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BD%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8) переносяться з [АТФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%A2%D0%A4). Це необхідно для активації молекул — збільшення вмісту в них [вільної енергії](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%96%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D0%B0_%D0%B5%D0%BD%D0%B5%D1%80%D0%B3%D1%96%D1%8F_%D0%93%D1%96%D0%B1%D0%B1%D1%81%D0%B0)[[17]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008530-17). Потім фруктозо-1,6-бісфосфат розщеплюється до двох фосфотріоз, які можуть вільно перетворюватись одна на одну.

На другій стадії (віддавання енергії) фосфотріоза (гліцеральдегід-3-фосфат) окиснюється та фосфорилюється неорганічним [фосфатом](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82). Утворюється продукт, що в серії екзергонічних реакцій, спряжених із синтезом чотирьох молекул АТФ, перетворюється на піруват. Отже, під час гліколізу відбувається три принципові перетворення:

* розщеплення [глюкози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0) до двох молекул [пірувату](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D1%96%D1%80%D1%83%D0%B2%D0%B0%D1%82);
* фосфорилювання [АДФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%94%D0%A4) до [АТФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%A2%D0%A4);
* відновлення НАД[].

**Фосфорилювання глюкози**

Перша реакція гліколізу — фосфорилювання глюкози з утворенням глюкозо-6-фосфату, що [каталізується](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B0%D1%82%D0%B0%D0%BB%D1%96%D0%B7) ферментом [гексокіназою](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%B5%D0%BA%D1%81%D0%BE%D0%BA%D1%96%D0%BD%D0%B0%D0%B7%D0%B0). Донором фосфатної групи є молекула [АТФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%A2%D0%A4). Реакція відбувається тільки за наявності іонів [Mg2+](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%B0%D0%B3%D0%BD%D1%96%D0%B9), тому що справжнім [субстратом](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D1%83%D0%B1%D1%81%D1%82%D1%80%D0%B0%D1%82_%28%D0%B1%D1%96%D0%BE%D1%85%D1%96%D0%BC%D1%96%D1%8F%29) для гексокінази є не АТФ4-, а комплекс MgАТФ2-. Магній [екранує](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%95%D0%BA%D1%80%D0%B0%D0%BD%D1%83%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D0%BD%D1%8F_%D0%B7%D0%B0%D1%80%D1%8F%D0%B4%D1%83) негативний заряд фосфатної групи, таким чином полегшуючи здійснення [нуклеофільної атаки](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D1%83%D0%BA%D0%BB%D0%B5%D0%BE%D1%84%D1%96%D0%BB) на останній атом [фосфору](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%80) [гідроксильною групою](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D0%B0_%D0%B3%D1%80%D1%83%D0%BF%D0%B0) [глюкози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0)[[18]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008532-18).

ΔG0 = −16,7 [кДж](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B6%D0%BE%D1%83%D0%BB%D1%8C)/[моль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BB%D1%8C)

Внаслідок фосфорилювання відбувається не лише активація молекули [глюкози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0), а й її «ув'язнення» всередині [клітини](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%BB%D1%96%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%B0): [плазматична мембрана](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%BB%D0%B0%D0%B7%D0%BC%D0%B0%D1%82%D0%B8%D1%87%D0%BD%D0%B0_%D0%BC%D0%B5%D0%BC%D0%B1%D1%80%D0%B0%D0%BD%D0%B0) має білки-переносники для глюкози, але не для її фосфорильованої форми. Тому велика заряджена молекула глюкозо-6-фосфату не може пройти крізь мембрану, хоча її концентрація у [цитоплазмі](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D0%B8%D1%82%D0%BE%D0%BF%D0%BB%D0%B0%D0%B7%D0%BC%D0%B0) більша, аніж у позаклітинній рідині[[18]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008532-18)[[19]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTECampbell_et_al2008168-19)[[10]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEBerg_et_al2007435-10).

Фермент [гексокіназа](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%B5%D0%BA%D1%81%D0%BE%D0%BA%D1%96%D0%BD%D0%B0%D0%B7%D0%B0) є майже у всіх організмів, основним його субстратом є [глюкоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0). Проте він може каталізувати фосфорилювання інших [гексоз](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%B5%D0%BA%D1%81%D0%BE%D0%B7%D0%B0): [D-фруктози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%B0), [D-манози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%B0%D0%BD%D0%BE%D0%B7%D0%B0) тощо. У людини є чотири [ізоформи](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%86%D0%B7%D0%BE%D1%84%D0%B5%D1%80%D0%BC%D0%B5%D0%BD%D1%82%D0%B8) гексокінази (від I до IV). Один з ізоферментів — гексокіназа IV або [глюкокіназа](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%BA%D1%96%D0%BD%D0%B0%D0%B7%D0%B0&action=edit&redlink=1) — відрізняється від інших форм особливостями [кінетики](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A5%D1%96%D0%BC%D1%96%D1%87%D0%BD%D0%B0_%D0%BA%D1%96%D0%BD%D0%B5%D1%82%D0%B8%D0%BA%D0%B0) та регулюванням своєї активності[[18]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008532-18).

**Ізомеризація глюкозо-6-фосфату**

У другій реакції гліколізу відбувається [ізомеризація](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%86%D0%B7%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%80%D0%B8%D0%B7%D0%B0%D1%86%D1%96%D1%8F) глюкозо-6-фосфату до [фруктозо-6-фосфату](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A4%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%BE-6-%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1) під впливом ферменту [глюкозофосфатізомерази](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%BE%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82%D1%96%D0%B7%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%80%D0%B0%D0%B7%D0%B0) (гексозофосфатізомерази). Спочатку відбувається відкриття шестичленного [піранозного](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D1%96%D1%80%D0%B0%D0%BD%D0%BE%D0%B7%D0%B0) кільця глюкозо-6-фосфату, тобто перехід цієї речовини у лінійну форму, після чого [карбонільна група](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B0%D1%80%D0%B1%D0%BE%D0%BD%D1%96%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D0%B0_%D0%B3%D1%80%D1%83%D0%BF%D0%B0) з першого положення переноситься в друге через проміжну [ендіольну](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%95%D0%BD%D0%BE%D0%BB) форму[[18]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008532-18). Тобто [альдоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BB%D1%8C%D0%B4%D0%BE%D0%B7%D0%B0) перетворюється на [кетозу](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%9A%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%B0&action=edit&redlink=1). Утворена лінійна молекула фруктозо-6-фосфату замикається у п'ятичленне [фуранозне](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D1%83%D1%80%D0%B0%D0%BD%D0%BE%D0%B7%D0%B0) кільце[[20]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEBerg_et_al2007437-20).

ΔG0 = 1,7 [кДж](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B6%D0%BE%D1%83%D0%BB%D1%8C)/[моль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BB%D1%8C)

Через незначну зміну вільної енергії реакція є [оборотною](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%B1%D0%BE%D1%80%D0%BE%D1%82%D0%BD%D1%96_%D1%80%D0%B5%D0%B0%D0%BA%D1%86%D1%96%D1%97). Ізомеризація глюкозо-6-фосфату є необхідною умовою для подальшого гліколізу, оскільки наступна реакція — ще одне фосфорилювання — потребує гідроксильної групи в першому положенні[[18]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008532-18).

**Фосфорилювання фруктозо-6-фосфату**

Після стадії ізомеризації починається друга реакція фосфорилювання, за якої фруктозо-6-фосфат перетворюється на [фруктозо-1,6-бісфосфат](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A4%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%BE-1,6-%D0%B1%D1%96%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1)[[en]](https://en.wikipedia.org/wiki/Fructose_1%2C6-bisphosphate) завдяки приєднанню фосфатної групи [АТФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%A2%D0%A4). Реакцію каталізує фермент [фосфофруктокіназа-1](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A4%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%84%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%BA%D1%96%D0%BD%D0%B0%D0%B7%D0%B0-1&action=edit&redlink=1)[[en]](https://en.wikipedia.org/wiki/Phosphofructokinase_1) (скорочено ФФК-1). Існує також фермент [ФФК-2](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A4%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%84%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%BA%D1%96%D0%BD%D0%B0%D0%B7%D0%B0-2&action=edit&redlink=1)[[en]](https://en.wikipedia.org/wiki/Phosphofructokinase_2), який каталізує утворення [фруктозо-2,6-бісфосфату](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A4%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%BE-2,6-%D0%B1%D1%96%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1)[[en]](https://en.wikipedia.org/wiki/Fructose_2%2C6-bisphosphate) іншим метаболічним шляхом [[21]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008533-21).

ΔG0 = −14,2 [кДж](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B6%D0%BE%D1%83%D0%BB%D1%8C)/[моль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BB%D1%8C)

У цитоплазмі ця реакція є незворотною. Вона першою вірогідно визначає розщеплення речовин по гліколітичному шляху, оскільки глюкозо-6-фосфат та фруктозо-6-фосфат можуть вступати в інші метаболічні перетворення, а фруктозо-1,6-бісфосфат використовується лише для гліколізу. Саме утворення фруктозо-1,6-бісфосфату є визначальною стадією гліколізу[[21]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008533-21).

У рослин, деяких бактерій та [найпростіших](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D0%B0%D0%B9%D0%BF%D1%80%D0%BE%D1%81%D1%82%D1%96%D1%88%D1%96) є також форма фосфофруктокінази, що використовує як донор фосфатної групи [пірофосфат](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D1%96%D1%80%D0%BE%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82), а не [АТФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%A2%D0%A4%22%20%5Co%20%22%D0%90%D0%A2%D0%A4). ФФК-1 як [алостеричний фермент](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%90%D0%BB%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B5%D1%80%D0%B8%D1%87%D0%BD%D0%B8%D0%B9_%D1%84%D0%B5%D1%80%D0%BC%D0%B5%D0%BD%D1%82&action=edit&redlink=1)[[en]](https://en.wikipedia.org/wiki/Allosteric_enzyme) зазнає складного регулювання. До позитивних модуляторів належать продукти розщеплення [АТФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%A2%D0%A4) — [АДФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%94%D0%A4) та [АМФ](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%9C%D0%A4), [рибулозо-5-фосфат](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A0%D0%B8%D0%B1%D1%83%D0%BB%D0%BE%D0%B7%D0%BE-5-%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1)[[en]](https://en.wikipedia.org/wiki/Ribulose_5-phosphate) (проміжний продукт [пентозофосфатного шляху](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%B5%D0%BD%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%BE%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82%D0%BD%D0%B8%D0%B9_%D1%88%D0%BB%D1%8F%D1%85)), у деяких організмів — фруктозо-2,6-бісфосфат. Негативним модулятором є АТФ[[21]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008533-21).

**Розщеплення фруктозо-1,6-бісфосфату на дві фосфотріози**

Фруктозо-1,6-бісфосфат розщеплюється до двох фосфотріоз: [гліцеральдегід-3-фосфат](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%93%D0%BB%D1%96%D1%86%D0%B5%D1%80%D0%B0%D0%BB%D1%8C%D0%B4%D0%B5%D0%B3%D1%96%D0%B4-3-%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1) та [дигідроксиацетонфосфат](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%94%D0%B8%D0%B3%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%B0%D1%86%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%BD%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1) під впливом фруктозо-1,6-фосфатальдолази (частіше просто [альдолаза](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%90%D0%BB%D1%8C%D0%B4%D0%BE%D0%BB%D0%B0%D0%B7%D0%B0&action=edit&redlink=1)). Назва ферменту альдолази походить від зворотної реакції [альдольної конденсації](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BB%D1%8C%D0%B4%D0%BE%D0%BB%D1%8C%D0%BD%D0%B0_%D0%BA%D0%BE%D0%BD%D0%B4%D0%B5%D0%BD%D1%81%D0%B0%D1%86%D1%96%D1%8F)[[22]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEBerg_et_al2007438-22). Механізм проходження реакції зображений на схемі:

ΔG0 = 23,8 [кДж](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B6%D0%BE%D1%83%D0%BB%D1%8C)/[моль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BB%D1%8C)

Хоча стандартна зміна вільної енергії під час розщеплення фруктозо-1,6-бісфосфату є позитивною й має велике абсолютне значення, в реальній клітині через низьку концентрацію фосфотріоз реакція легко проходить в обидва боки[[23]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008534-23).

Описаний механізм реакції характерний тільки для [альдолази](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%90%D0%BB%D1%8C%D0%B4%D0%BE%D0%BB%D0%B0%D0%B7%D0%B0&action=edit&redlink=1) класу I, поширеної у рослин та тварин. У клітинах бактерій та [грибів](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%80%D0%B8%D0%B1%D0%B8) є альдолаза класу II. Вона каталізує реакцію іншим шляхом[[23]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008534-23).

Механізм реакції альдольного розщеплення демонструє важливість [ізомеризації](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%86%D0%B7%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%80%D0%B8%D0%B7%D0%B0%D1%86%D1%96%D1%8F) і в другій реакції гліколізу. Якби такому перетворенню підлягала альдоза (глюкоза), то утворилася б одна двокарбонова та одна чотирикарбонова сполука. Кожна з них мала б метаболізуватися своїм власним шляхом. Натомість трикарбонові сполуки, утворені при розщепленні кетози (фруктози), можуть легко перетворюватись одна на одну[[24]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEBerg_et_al2007439-24) і метаболізуються один шляхом.

**Ізомеризація фосфотріоз**

У подальших реакціях гліколізу бере участь тільки одна із фосфотріоз, утворених з фруктозо-1,6-бісфосфату, а саме гліцеральдегід-3-фосфат. Проте інший продукт — [дигідроксиацетонфосфат](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%94%D0%B8%D0%B3%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%B0%D1%86%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%BD%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1) — швидко і зворотно може перетворюватись на гліцеральдегід-3-фосфат (каталізує цю реакція [тріозофосфатізомераза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A2%D1%80%D1%96%D0%BE%D0%B7%D0%BE%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82%D1%96%D0%B7%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%80%D0%B0%D0%B7%D0%B0))[[23]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008534-23).

ΔG0 = 7,5 [кДж](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B6%D0%BE%D1%83%D0%BB%D1%8C)/[моль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BB%D1%8C)

Механізм реакції схожий на ізомеризацію глюкозо-6-фосфату у фруктозо-6-фосфат. Рівновага реакції зміщена в бік утворення [дигідроксиацетонфосфату](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%94%D0%B8%D0%B3%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%B0%D1%86%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%BD%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1) (96 %), проте через постійне витрачання гліцеральдегід-3-фосфату весь час відбувається зворотне перетворення[[24]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTEBerg_et_al2007439-24).

Після перетворення двох «половинок» [глюкози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%8E%D0%BA%D0%BE%D0%B7%D0%B0) на гліцеральдегід-3-фосфат атоми [карбону](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%B0%D1%80%D0%B1%D0%BE%D0%BD), що походять від її C-1, C-2 та C-3, стають хімічно тотожними C-6, C-5 та C-4 відповідно. Ця реакція завершує підготовчу стадію гліколізу[[25]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D0%BA%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008535-25).

1. **Спиртове шумування.**

Метаболічний шлях спиртового бродіння наявний у багатьох організмів, зокрема грибів (дріжджів, дріжджеподібних та деяких цвілевих грибів), водоростей, найпростіших, бактерій, деяких [рослин](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D0%BE%D1%81%D0%BB%D0%B8%D0%BD%D0%B8)[[4]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002179-4). У частини анаеробних організмів він є основним шляхом отримання енергії, наприклад у бактерії *Zymomonas mobilis*[[7]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F%22%20%5Cl%20%22cite_note-7), тоді як багато факультативних анаеробів, наприклад пекарські дріжджі [*Saccharomyces cerevisiae*](https://uk.wikipedia.org/wiki/Saccharomyces_cerevisiae), використовують його як альтернативу [диханню](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D0%BB%D1%96%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D0%B5_%D0%B4%D0%B8%D1%85%D0%B0%D0%BD%D0%BD%D1%8F) тільки за відсутності кисню.

На відміну від ферменту піруватдекарбоксилази, що є специфічним для спиртового бродіння і відсутній в організмів, для яких характерне [молочнокисле бродіння](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D1%87%D0%BD%D0%BE%D0%BA%D0%B8%D1%81%D0%BB%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F) (в тому числі і людини), [алкогольдегідрогеназа](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BB%D0%BA%D0%BE%D0%B3%D0%BE%D0%BB%D1%8C%D0%B4%D0%B5%D0%B3%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%B3%D0%B5%D0%BD%D0%B0%D0%B7%D0%B0) наявна у багатьох видів, що можуть використовувати етанол як джерело енергії. В [печінці](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%B5%D1%87%D1%96%D0%BD%D0%BA%D0%B0) людини цей фермент каталізує реакцію зворотну до такої у спиртовому бродінні[[8]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTENelson_et_al2008549-8).

## Використання спиртового бродіння

### Виробництво алкогольних напоїв

Спиртове бродіння здавна використовується для виробництва алкогольних напоїв, таких як [вино](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%B8%D0%BD%D0%BE), [пиво](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%B8%D0%B2%D0%BE), [ель](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%95%D0%BB%D1%8C). Джерелом [вуглеводів](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%83%D0%B3%D0%BB%D0%B5%D0%B2%D0%BE%D0%B4%D0%B8) для цих процесів можуть слугувати різноманітні рослини. Частина з них містять готові до зброджування [моно-](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%BE%D0%BD%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8) та [олігосахариди](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%BB%D1%96%D0%B3%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8%22%20%5Co%20%22%D0%9E%D0%BB%D1%96%D0%B3%D0%BE%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8): наприклад [сахароза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%BE%D0%B7%D0%B0) і [фруктоза](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D1%80%D1%83%D0%BA%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%B0) у [виноградному](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%B8%D0%BD%D0%BE%D0%B3%D1%80%D0%B0%D0%B4) соку. В такому випадку ферментація може починатись без попередньої обробки. З іншого боку [зернові](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%97%D0%B5%D1%80%D0%BD%D0%BE%D0%B2%D1%96), такі як [пшениця](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D1%88%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D1%86%D1%8F), [овес](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D0%B2%D0%B5%D1%81), [рис](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D0%B8%D1%81) тощо та інші продукти, що містять [крохмаль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D1%80%D0%BE%D1%85%D0%BC%D0%B0%D0%BB%D1%8C), спочатку повинні пройти процес [гідролізу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BB%D1%96%D0%B7) [полісахаридів](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%BE%D0%BB%D1%96%D1%81%D0%B0%D1%85%D0%B0%D1%80%D0%B8%D0%B4%D0%B8). Продуктом гідролізу є [сусло](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D1%83%D1%81%D0%BB%D0%BE), яке вже містить цукри готові до зброджування[[9]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002982-9).У виноробстві для бродіння може використовуватись природна суміш грибів та бактерій, присутніх на шкірці винограду. Проте за такого підходу важко передбачити результати, тому частіше [муст](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D1%83%D1%81%D1%82) [пастеризують](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%B0%D1%81%D1%82%D0%B5%D1%80%D0%B8%D0%B7%D0%B0%D1%86%D1%96%D1%8F) або обробляють [сульфур IV оксидом](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D1%96%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%B4_%D1%81%D1%96%D1%80%D0%BA%D0%B8), речовиною із [фунгіцидними](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A4%D1%83%D0%BD%D0%B3%D1%96%D1%86%D0%B8%D0%B4) властивостями, після чого додають потрібну культуру, найчастіше *S. cerevisiae* або [*S. ellipsoideus*](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=Saccharomyces_ellipsoideus&action=edit&redlink=1). Бродіння триває 3—5 днів при температурі 20—28 °C. Вміст алкоголю може сягати 10—18 % в залежності від стійкості мікроорганізмів до етанолу. Отримана суміш підлягає процесу дозрівання, під час якого відбувається остаточне формування смаку та аромату вина[[9]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002982-9).

Для пива та елю вихідною сировиною є зерно: ячмінь, пшениця, рис. Ці продукти містять крохмаль, що може бути сусбтратом для зброджування тільки після гідролізу. Для активації гідролітичних ферментів зерно пророщують, утворений [солод](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D0%B4) подрібнюють і змішують з водою, в таких умовах крохмаль і білки розкладаються до простіших речовин — [мальтози](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9C%D0%B0%D0%BB%D1%8C%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%B0%22%20%5Co%20%22%D0%9C%D0%B0%D0%BB%D1%8C%D1%82%D0%BE%D0%B7%D0%B0), глюкози, [амінокислот](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%90%D0%BC%D1%96%D0%BD%D0%BE%D0%BA%D0%B8%D1%81%D0%BB%D0%BE%D1%82%D0%B8). Утворюється сусло, до якого додають [хміль](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A5%D0%BC%D1%96%D0%BB%D1%8C), який первинно використовувався для пригнічення росту мікроорганізмів гниття, і нагрівають. Після цього відбувається інокуляція сусла — додавання культури дріжджів. Для виробництва пива найчастіше використовують дріжджі [низового бродіння](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D0%B8%D0%B7%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F), такі як [*Saccharomyces carlsbergensis*](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=Saccharomyces_carlsbergensis&action=edit&redlink=1), які осідають на дно [ферментера](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%A4%D0%B5%D1%80%D0%BC%D0%B5%D0%BD%D1%82%D0%B5%D1%80&action=edit&redlink=1). Бродіння триває 7—12 днів, утворений продукт має [pH](https://uk.wikipedia.org/wiki/PH%22%20%5Co%20%22PH) 4,1—4,2. Дріжджі [верхового бродіння](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%B5%D1%80%D1%85%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F), такі як *S. cerevisiae* використовуються для виробництва елю, він має кисліше pH 3,8. Після бродіння пиво ще деякий час дозріває, після чого до нього зазвичай додають вуглекислого газу та пастеризують або стерилізують фільтрацією[[10]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002983-10).

Міцні алкогольні напої, такі як [віскі](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D1%96%D1%81%D0%BA%D1%96), [горілка](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BE%D1%80%D1%96%D0%BB%D0%BA%D0%B0), [джин](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B6%D0%B8%D0%BD_%28%D0%BD%D0%B0%D0%BF%D1%96%D0%B9%29), отримують технологією схожою до пивоваріння, доповненою [перегонкою](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9F%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%B3%D0%BE%D0%BD%D0%BA%D0%B0)[[9]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002982-9).

Дріжджі використовуються людьми для виготовлення хліба вже принаймні 4,5 тисячоліть, про що свідчать давньоєгипетські рисунки, на яких детально зображений цей процес, а також пекарня 2575 року до н. е. знайдена в районі [некрополя Ґізи](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D0%B5%D0%BA%D1%80%D0%BE%D0%BF%D0%BE%D0%BB%D1%8C_%D2%90%D1%96%D0%B7%D0%B8)[[11]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002984-11).

Оскільки під час вироблення хліба дріжджі *S. cerevisiae* вирощуються за аеробних умов, дихання переважає над спиртовим бродінням. Через це спостерігається посилене виділення вуглекислого газу та незначне утворення етанолу. Вуглекислий газ спричиняє «сходження» тіста та відповідає за легку пористу текстуру хліба, а продукти бродіння надають йому характерного смаку[[11]](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BF%D0%B8%D1%80%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B5_%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B4%D1%96%D0%BD%D0%BD%D1%8F#cite_note-FOOTNOTEPrescott2002984-11).

Етанол, отриманий у процесі спиртового бродіння, може бути використаний як недороге і відновлюване джерело енергії. Як сировину для виробництва етанолового біопалива використовується рослинний матеріал, багатий на сахарозу, крохмаль або [целюлозу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D0%B5%D0%BB%D1%8E%D0%BB%D0%BE%D0%B7%D0%B0): [кукурудзу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9A%D1%83%D0%BA%D1%83%D1%80%D1%83%D0%B4%D0%B7%D0%B0), пшеницю, [цукровий буряк](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D1%83%D0%BA%D1%80%D0%BE%D0%B2%D0%B8%D0%B9_%D0%B1%D1%83%D1%80%D1%8F%D0%BA) і [тростину](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A6%D1%83%D0%BA%D1%80%D0%BE%D0%B2%D0%B0_%D1%82%D1%80%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B8%D0%BD%D0%B0), [солому](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D0%BC%D0%B0), відходи [деревообробної промисловості](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D0%B5%D1%80%D0%B5%D0%B2%D0%BE%D0%BE%D0%B1%D1%80%D0%BE%D0%B1%D0%BD%D0%B0_%D0%BF%D1%80%D0%BE%D0%BC%D0%B8%D1%81%D0%BB%D0%BE%D0%B2%D1%96%D1%81%D1%82%D1%8C), побутові відходи рослинного походження тощо. Зазвичай сировину хімічно обробляють з метою гідролізу полісахаридів до мономерів, після чого до отриманої маси додають витривалі [штами](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A8%D1%82%D0%B0%D0%BC) дріжджів.

### Виробництво гліцеролу

Під час [Другої світової війни](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%94%D1%80%D1%83%D0%B3%D0%B0_%D1%81%D0%B2%D1%96%D1%82%D0%BE%D0%B2%D0%B0_%D0%B2%D1%96%D0%B9%D0%BD%D0%B0) Німеччина мала велику потребу у [гліцеролі](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%93%D0%BB%D1%96%D1%86%D0%B5%D1%80%D0%BE%D0%BB), для виготовлення [вибухової](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%B8%D0%B1%D1%83%D1%85%D1%96%D0%B2%D0%BA%D0%B0) речовини [нітрогліцеролу](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%9D%D1%96%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%B3%D0%BB%D1%96%D1%86%D0%B5%D1%80%D0%BE%D0%BB). Імпорт гліцеролу був обмежений британською морською блокадою, тому здійснювались спроби налагодити власне виробництво. На той час було відомо, що гліцерол у невеликих кількостях утворюється під час спиртового бродіння за участі *S. cerevisiae*. Німецький вчений [Карл Нойберг](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%9A%D0%B0%D1%80%D0%BB_%D0%9D%D0%BE%D0%B9%D0%B1%D0%B5%D1%80%D0%B3&action=edit&redlink=1) знайшов спосіб модифікувати процес таким чином, щоб вихід цієї речовини був значно вищим. Для цього він додав у середовище із дріжджами 3,5 % [сульфіту натрію](https://uk.wikipedia.org/wiki/%D0%A1%D1%83%D0%BB%D1%8C%D1%84%D1%96%D1%82_%D0%BD%D0%B0%D1%82%D1%80%D1%96%D1%8E) при pH 7,0. Бісульфіт іони утворюють комплекс із ацетальдегідом, внаслідок чого останній стає недоступним для відновлення до етанол. Оскільки дріжджі однаково потребують акцептора електронів та водню, вони використовують із цією метою один із проміжних продуктів гліколізу — [дигідроксиацетонфосфат](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%94%D0%B8%D0%B3%D1%96%D0%B4%D1%80%D0%BE%D0%BA%D1%81%D0%B8%D0%B0%D1%86%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%BD%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1), що відновлюється до [гліцеролфосфату](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%93%D0%BB%D1%96%D1%86%D0%B5%D1%80%D0%BE%D0%BB%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%B0%D1%82&action=edit&redlink=1). Останній перетворюється у гліцерол внаслідок [дефосфорилювання](https://uk.wikipedia.org/w/index.php?title=%D0%94%D0%B5%D1%84%D0%BE%D1%81%D1%84%D0%BE%D1%80%D0%B8%D0%BB%D1%8E%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D0%BD%D1%8F&action=edit&redlink=1).

Це відкриття дозволило Німеччині отримувати близько 1000 тон гліцеролу на місяць, завдяки тому, що більшість пивоварень було перетворено на фабрики по виробництву цієї речовини. Після настання миру такий шлях одержання гліцерину не був економічно конкурентоспроможним і тому припинився.