

## KARBONHİDRATLAR

Karbonhidratlar, isimlerini yapılarına giren hidrojen ve oksijen atomlarını aynen sudaki oranlarda ihtiva etmelerinden almaktadırlar. Bu tarif tam doğru değildir. Çünkü bütün karbonhidratlar aynı oranda hidrojen ve oksijen ihtiva etmediği gibi bazıları karbon, hidrojen ve oksijene ilaveten nitrojen, sülfür ve fosfor da ihtiva edebilirler. Karbonhidratlar, polihidroksi aldehit veya ketonlar yahut ta hidrolizlerinde bu bileşikleri açığa çıkaran bileşiklerdir. Karbonhidratlar, şeker, nişasta selüloz ve benzeri maddeleri kapsarlar. Hayvan yiyeceğinin yaklaşık olarak %70-75'ini oluştururlar.

### • KARBONHİDRATLARIN SİNDİRİM, ABSORPSİYON VE METABOLİZMALARI

#### A-SİNDİRİM VE ABSORPSİYON

Ruminant ve ruminant olmayan hayvanların sindirim sistemlerindeki farklılıklar karbonhidratların sindiriminde önemli farklılıklara yol açar.

**a-Tek Midelilerde(monogastriklerde):**Tek midelilerde, eğer tükrük salgılarında **pityalin** varsa karbonhidrat sindirimi ağızda başlar. Bir  $\alpha$ -amilaz olan pityalin ile tükrükte az miktarda bulunan HCL birlikte yemlerdeki nişasta, glikojen ve dekstrini maltoz ve izomaltoza parçalarlar. Midede karbohidraz enzimi yok denecek kadar azdır. Çünkü tükrüğün pH= 6.8 dolaylarındaki ortamı, pityalin için ideal olduğu halde midenin asit ortamı etkinliğini yok eder. Sadece aside karşı duyarlı olan bir miktar sükroz parçalanır.

Karbonhidratların sindirimi esas olarak ince bağırsaklarda gerçekleşir. İnce bağırsak mukozası ve pankreastan salgılanan amilazlar hiç sindirilmeden ince bağırsağa ulaşabilen nişasta, glikojen ve dekstrin gibi kompleks karbonhidratları maltoz ve izomaltoza, yine ince bağırsaktan salgılanan maltaz ve izomaltaz da bunları glukoz indirger.

Özellikle rasyonlarında bol miktarda şeker pancarı ve yan ürünleri bulunan hayvanların sindirim sistemlerindeki sükroz ince bağırsak mukozasından salgılanan sükraz enzimi tarafından glukoz ve fruktoza çevrilir. Süt emen hayvanların aldıkları laktöz yine ince bağırsak mukozasından salgılanan laktaz enziminin glukoz ve galaktoza çevrilir. Görüldüğü gibi tek mideli hayvanlarda karbonhidrat sindiriminin son ürünleri olarak çoğunlukla glukoz galaktoz ve fruktoz elde edilir. Fakat bunlar içerisinde en büyük pay glukoz aittir.

Tek mideli hayvanların sindirim sistemlerinde selülaz enzimi salgılanmadığı için selüloz, hemiselüloz ve benzeri polisakkaritlerin sindirimi yapılamamaktadır. Her ne kadar kör ve kalın bağırsaklarda bir miktar mikroorganizma faaliyeti var ise de bunların etkinlik derecesi at ve tavşanlar dışında kalan hayvanlarda önemsenecek düzeyde değildir.

Daha önce belirtildiği gibi karbonhidratlar ince bağırsaklardan absorbe edilerek portal toplar damarlardan (kapı toplar damarı) kana karışırlar. Absorbe edilen ürünlerin büyük çoğunluğu yukarıda adı geçen heksozlardır (glukoz, galaktoz,fruktoz). Ancak, bunların dışında pentoz şekerlerle başka heksoz şekerler de bulunabilir.

Maltoz, sükroz ve laktöz nispeten çözünabilir maddeler olmakla birlikte tüketimleri çok fazla olmadıkça kendilerini meydana getiren monosakkaritlere kadar parçalanmadan absorbe edilmezler. Bağırsak mukozasının mikrovillilerinden salgılanan ilgili enzimler bunları hemen parçalarlar.

Yemlerle alınan disakkarit miktarı çok olduğu zaman bile, absorbe edilen disakkarit miktarı önemsizdir. Bu nedenle kanda disakkarit miktarının çok olması mukozada herhangi bir yıkım ve yaralanmaya kanıt olarak alınır. Kana geçen disakkaritler de değişikliğe uğratılmadan, olduğu gibi idrarla dışarı atılırlar.

Genellikle heksozların ince bağırsak duvarını geçiş hızları pentozlardan yüksektir. Heksozlar içerisinde de en hızlısı galaktoz olup, bunu fruktoz izler. Mannozun emilme hızı glikozun ancak 1/5'i kadardır.

Yenen karbonhidrat miktarı monosakkaritlerin emilme süresini etkilerse de, emilme hızını pek etkilemez. Yani hız sabit kalır. Heksoz şekerlerden glukoz ve galaktoz aktif transport yoluyla diğer heksoz ve pentozlar ise basit difüzyon yoluyla emilirler. Fruktoz, absorpsiyon sırasında glukozla çevrilerek kana glukoz formunda katılır.

Karbonhidratların aktif transportla emilmelerinde aracı unsur sodyum iyonu olup, hücre duvarı bir sodyum iyon pompası sayesinde aşılır. Bu pompanın çalışması ve işlevini koruması için bir miktar enerji harcanır. Ayrıca aktif transportun gerçekleşmesi için  $\text{Na}^+$  iyonunun varlığından başka glukozun 2 numaralı karbon atomunda bir OH içeren D-piranoz formunda olması gerekmektedir.

**b-Ruminantlarda:** Bilindiği gibi ruminantların başlıca yiyeceklerini bitkisel kaynaklı yemler meydana getirmekte olup, bunların içerdiği tüm besin maddelerinin yaklaşık %75'i karbonhidrattır. Bu nedenle karbonhidratların ruminantlar için çok özel bir yeri vardır.

Bitkisel yemlerde en çok bulunan karbonhidratlar selüloz, hemiselüloz, nişasta, pektinler, fruktozanlar ve ksilanlar gibi polisakkaritlerdir. Bunların dışında şeker pancarı ve yan ürünleri gibi bazı yemlerde sükroz, özellikle olgunlaşmış bitkilerde bir miktar glukoz, yine bazı bitkilerde (çavdar otu) ksiloz düzeyleri oldukça yüksektir. Yemlerin toplam karbonhidrat miktarı veya her birinin oranları bitkinin türüne ve yaşına göre değişebilir.

Yapılan çalışmalar ruminantların sindirim sistemlerindeki MO'ların her çeşit karbonhidrat veya karbonhidrat türevini sindirebildiğini göstermekle beraber, kolay eriyebilir karbonhidratlar nişastadan, nişasta da hemiselülozdan ve selülozdan daha kolay sindirilmektedir. MO'lar sindirimi salgıladıkları çok çeşitli enzimlerle gerçekleştirirler. Rumen MO'ları tarafından salgılandıkları saptanan enzimlerin önemli bir bölümünü Amilaz, selülaz, hemiselülaz, sellobiyaz, maltaz, izomaltodekstrinaz, ksilanaz, ksilobiyaz, beta-glikosidaz, pektin esterase, galaktosidaz, poligalakturonaz, sükroz fosforilaz, fumarik redüktaz, süksinik dehidrojenaz, laktik dehidrojenaz ve laktik-koenzim A dehidrojenaz oluşturur.

Ruminantların midelerinde bulunan MO'lar glukoz, fruktoz ve sükroz gibi kolay çözünebilir karbonhidratlarla nişastayı ve selüloz, hemiselüloz, pektin gibi erimeyen karbonhidratları organik asitlere çevirirler. Normal koşullarda karbonhidratların mikrobiyal sindiriminin başlıca son ürünlerini şu üç uçucu yağ asitleri (UYA) oluşturur.

Asetik asit ( $\text{CH}_3.\text{COOH}$ )

Propiyonik asit ( $\text{C}_2\text{H}_5.\text{COOH}$ )

Bütirik asit ( $\text{C}_2\text{H}_5.\text{CH}_2.\text{COOH}$ )

Bunlardan başka az miktarda,

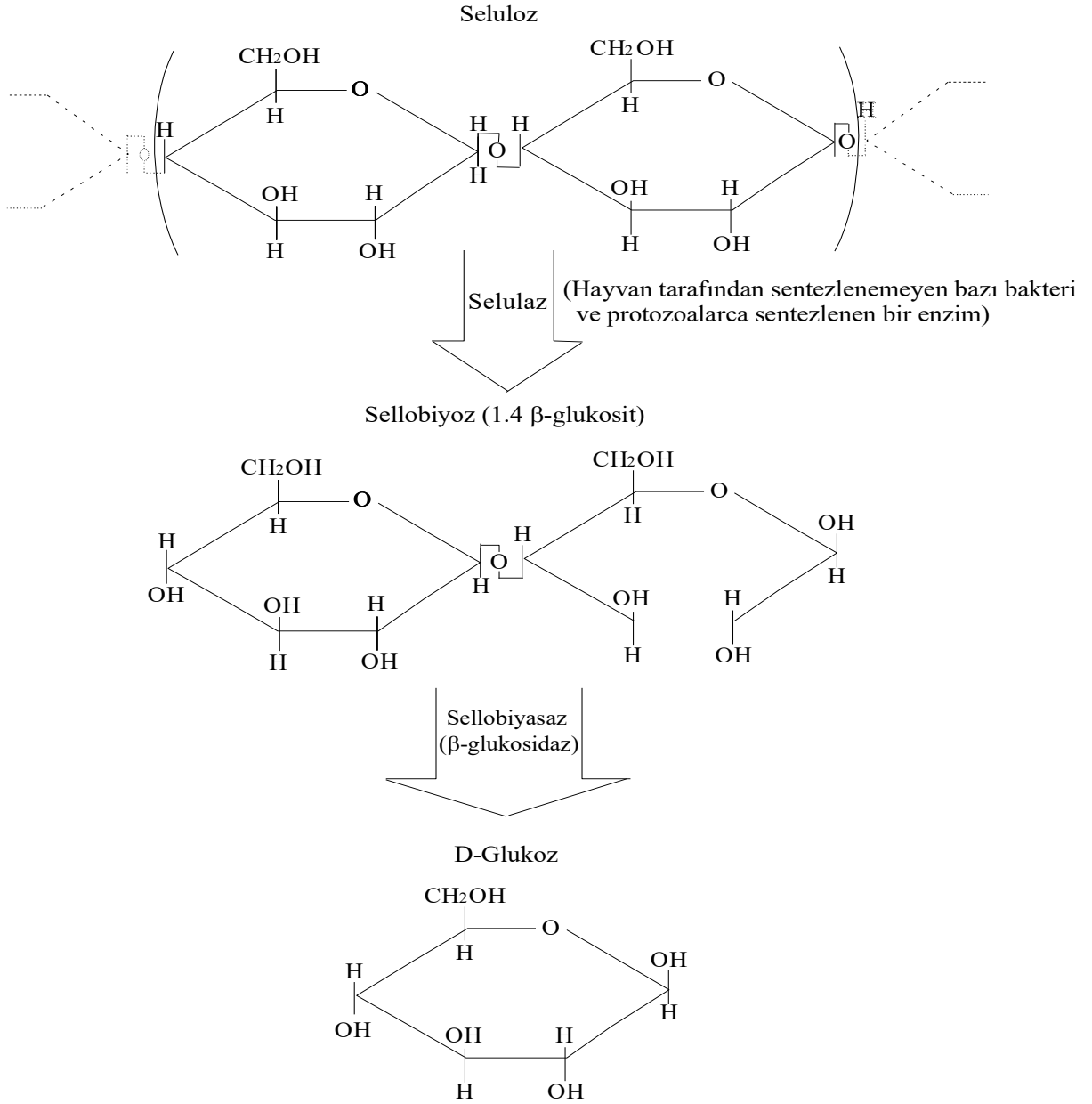
Laktik asit ( $\text{CH}_3.\text{CHOH}.\text{COOH}$ )

Formik asit ( $\text{H}.\text{COOH}$ )

İzobütirik asit ( $(\text{CH}_3)_2\text{CH}.\text{COOH}$ )

Valerik asit ( $\text{CH}_3.(\text{CH}_2)_3.\text{COOH}$ ) gibi organik asitlerle önemli miktarda gaz elde edilir. Karbonhidratların kullanılabilir kısmının %90'ı bu ürünlere dönüştürülebilmekte, geriye kalanı mo'ların vücut yapılarına sokulmaktadır. Normal koşullarda uçucu yağ asitleri içerisinde en fazla asetik asit üretilmekte olup bu toplam uçucu yağ asidi üretiminin (%65) 2/3'ünü kapsar. Propiyonik asidin oranı

%20 , bütirik asidin oranı ise %10 dolayındadır. Bu nedenle bu uçucu yağ asidinin dışında kalan diğer asitler daha uzun zincirli asitler olarak gruplandırılmakta ve hesaba katılmamaktadır. UYA'nın at ve tavşanların sindirim sistemlerinde de oldukça yüksek düzeylerde bulunduğu saptanmıştır. Bu organik asitlerin miktar ve kompozisyonu yemin içeriğine göre önemli farklılıklar gösterebilir.

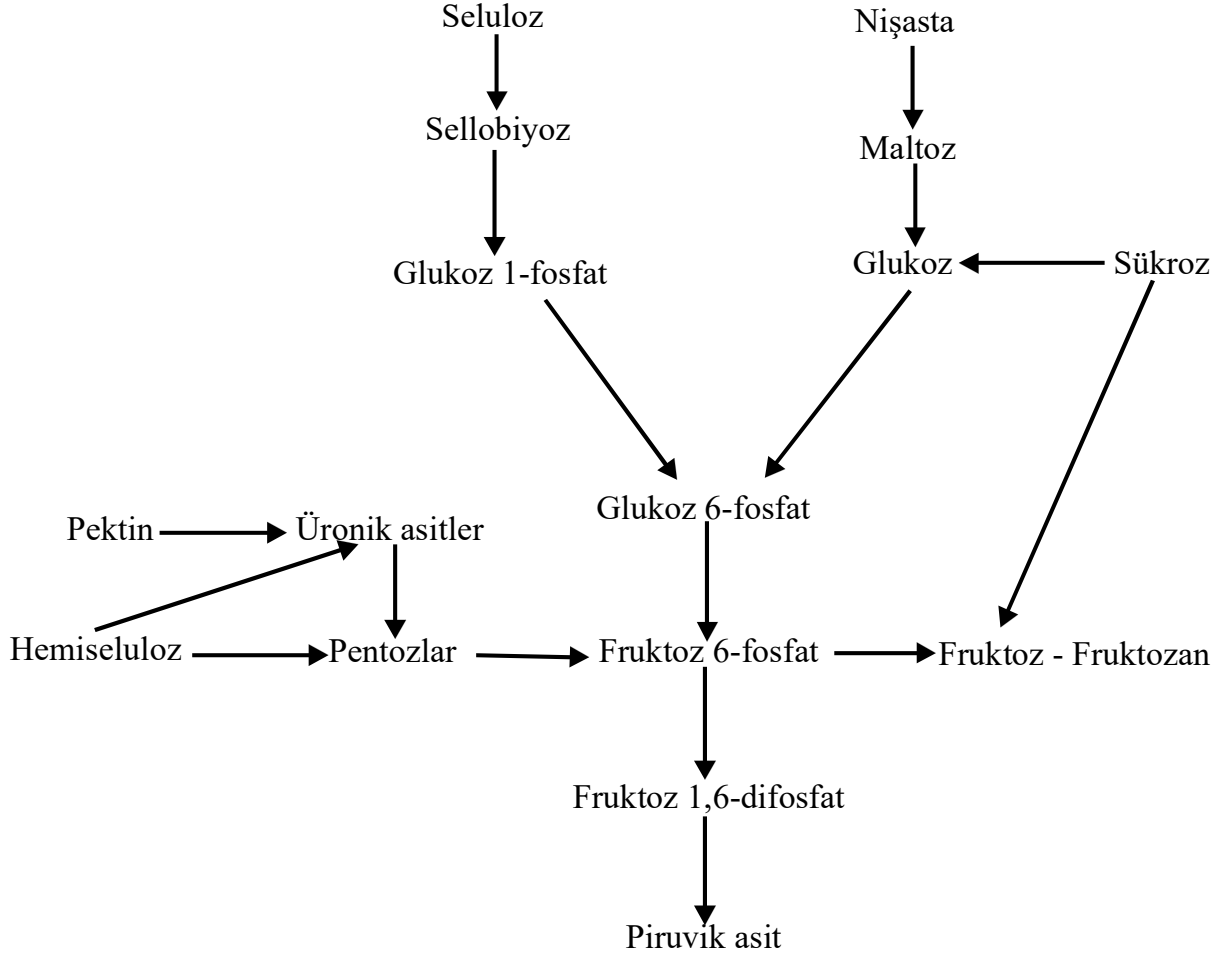


**Şekil 5.1.** Selülozun glukoza mikrobik parçalanması

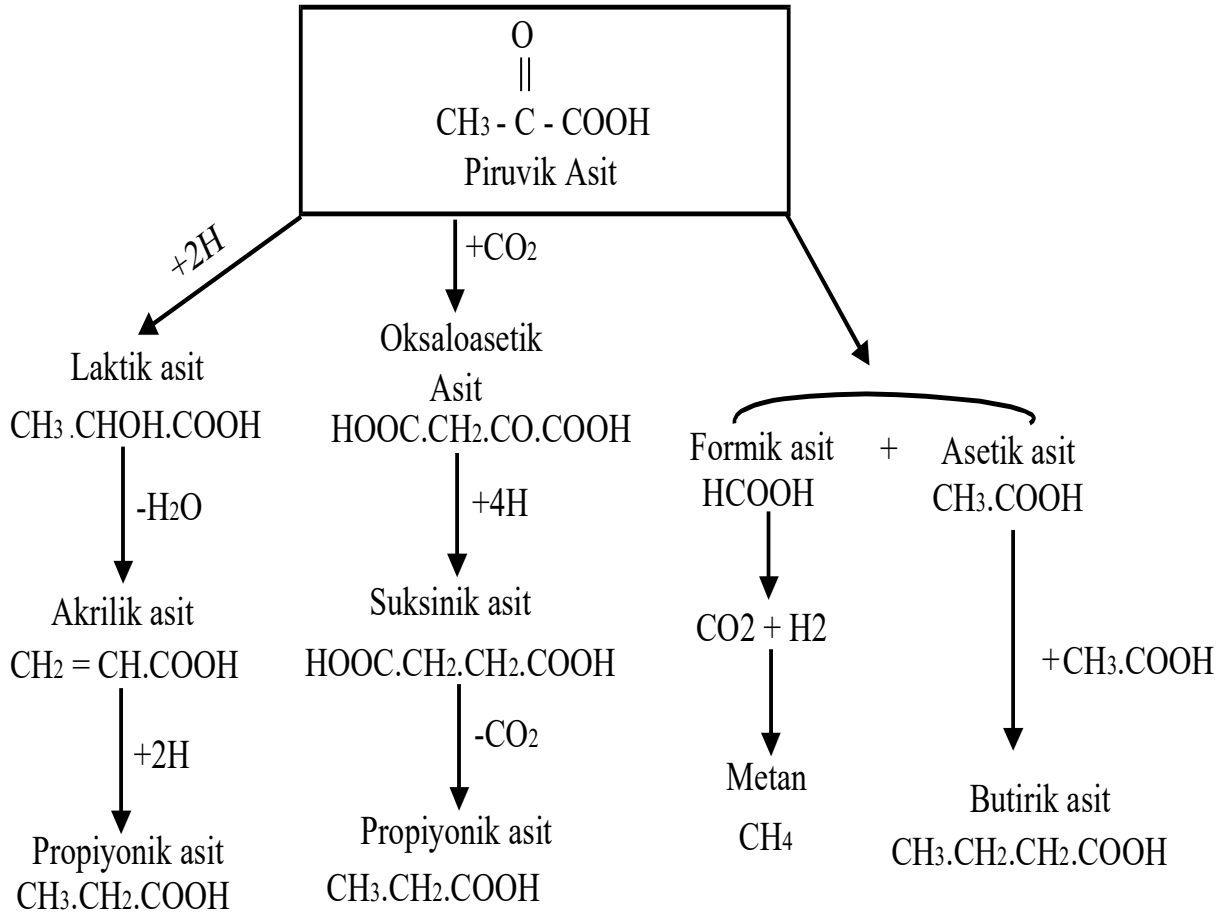
Örneğin, kolay çözünebilen karbonhidratlarca zengin rasyonlar rumende UYA miktarını azaltır, laktik asit miktarını artırır. Ayrıca bir tür mikroorganizmanın metabolik son ürün olarak meydana getirdiği ürünler, başka bir türün enerji kaynağı olabilmektedir.

Karbonhidratların uçucu yağ asitlerine parçalanması iki aşamada gerçekleşir: (1) Önce kompleks karbonhidratlar (selüloz, hemiselüloz, pektin), kısa zincirli, başlıcasını disakkaritlerin (sellobiyoz, maltoz,

ksilobiyoz) oluşturduğu oligosakkaritler ve basit şekerlere ayrılır (Şekil 5.1). Bu olaylar ekstraselüler enzimlerin hidrolizi ile gerçekleşir. (2) Sonra oligosakkaritler ve basit şekerler süratli bir şekilde mikroorganizmaların intraselüler enzimleriyle uçucu yağ asitlerine parçalanırlar. Bunun için önce monosakkaritler pirüvik aside dönüştürülür (Şekil 5.2). Sonra pirüvik asitten farklı metabolik yollarla Şekil 5.3'te görüldüğü gibi asetik, propiyonik ve bütirik asitler meydana gelir. Uçucu yağ asitlerinden asetik, formik ve laktik asitler doğrudan, bütirik ve propiyonik asitler ise dolaylı olarak pirüvik asitten sentezlenmektedir.



**Şekil 5.2.** Karbonhidratların rumende pirüvik aside dönüşümü



**Şekil 5.3.** Pirüvatın rumende uçucu yağ asitlerine dönüşümü

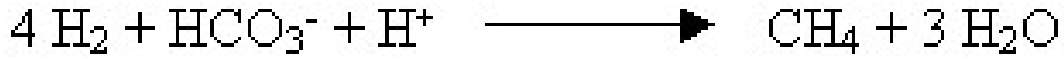
Mikroorganizma etkinlikleri sonucu açığa çıkan organik asitlerin tamamının karbohidrat fermentasyonundan sağlandığı söylenemez. Çünkü bunların bir kısmı protein veya diğer nitrojenli bileşiklerin sindiriminden elde edilebilmektedir. Bununla beraber büyük kısmının karbohidratlardan oluşturulduğu kesindir. Sığırlarda yapılan çalışmalar, yemlerdeki kuru maddenin %40-80 kadarının bakteriler tarafından sindirildiğini ve sindirilen kısmın %80'inin karbohidratlardan oluştuğunu göstermiştir.

Karbohidrat fermentasyonu sonucu meydana gelen uçucu yağ asitleri doğrudan doğruya rumen, retikulu ve omasumdan (at ve tavşanlarda kalın bağırsaktan) doğrudan absorbe edilerek kana karışır ve organlara taşınırlar. Bunlar, enerjinin önemli bir kaynağı olarak glukozun yerini alırlar ve hayvansal ürünler ile vücut bileşimlerinin biyosentezi için başlangıç maddesini oluştururlar. Fermentasyondan kaçarak direkt olarak absorbe olan glukozun miktarı ruminantlarda çok sınırlıdır. Bu bakımdan kandaki glukoz konsantrasyonları da düşüktür. Bununla beraber glukoz, ruminant hayvanların vücutlarında cereyan eden metabolik faaliyetlerde en az diğer ürünler kadar önem taşır.

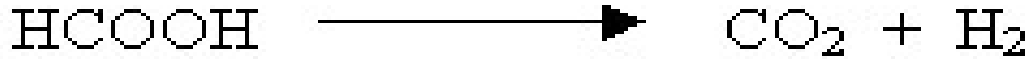
Karbohidratların sindirimi sırasında önemli miktarlarda gaz üretildiği bilinmektedir. Gaz üretimi oldukça yüksek olup sığırlarda günde 400, koyunlarda 50 litreye kadar ulaşabilir. Çıkan gazların büyük çoğunluğu  $\text{CO}_2$  (%20-65) ve  $\text{CH}_4$  (%30-40)'dan oluşur. Bunların dışında az miktarda oksijen, nitrojen, hidrojen ve hidrojen sülfür içerebilir. Bu gazların miktar ve oranları yemin tipine ve ölçümlerin yemlemeden ne kadar sonra yapıldığına bağlı olarak geniş varyasyonlar gösterebilir. Örneğin, yem yendikten sonra gaz üretimi artmakta, bir süre sonra da düşmektedir.

Rumen gazlarından CO<sub>2</sub> doğrudan doğruya fermentasyon ve oksidasyon olaylarının son ürünü olarak ortaya çıkar.

Rumende oluşan metan anaerobik şeker fermentasyonunda zorunlu bir ürün olarak gözükmemektedir. Metanın yüksek enerjisi dikkate alınacak olursa karbonhidratla beslenen ruminantlarda bu gazın dışarı atılması kaçınılmaz bir kayıp niteliği taşır. Rumende metan esas olarak karbondioksitin hidrojen gazı ile indirgenmesi ile bütün rumen bakterileri tarafından meydana getirilir.



Karbondioksit pirüvatın asetata dönüşümüyle elde edilir. Şekerlerin pirüvik asit ve bunun da asetata parçalanması reaksiyonları, hidrojen kaynaklarını oluşturur. Formik dehidrojenaz enzimi ile formik asitten de küçük miktarda karbondioksit ve hidrojen elde edilir.



Formik asit rumende pirüvik asidin asetata dönüşümü ile elde edilir. Rumende uçucu yağ asitlerinin karışımı % 1 formik asit ihtiva eder. Hidrojen gazı metan üreten bakteriler tarafından süratli bir şekilde kullanılır ve diğer mikrobik indirgeme olaylarında da hidrojen vericisi olarak fonksiyon gösterir. Mikrobik popülasyonun gelişimi için gerekli olan optimum şartları sağlamada rumende hidrojen basıncı kısmen çok düşük düzeylerde tutulur.

Metan hayvanın kendisi tarafından metabolizmaya maruz bırakılmadığından, metan oluşumu bir bakıma önemli miktarda enerji kaybı anlamına gelmektedir. Bu nedenle metan üretimini düşürmek ve enerjiyi hayvanın kullanabileceği bileşiklere yöneltmek için çalışmalar yapılmaktadır. Bu amaçla rasyona doymamış yağ asitlerinin sokulması tavsiye edilmiştir. Bunlar mikroorganizmaların etkisiyle doymuş hale gelmektedir ve bunun için de hidrojene ihtiyaç vardır. Araştırmacılara göre bu, rumende oluşan metanı azaltmak, propiyonatı artırmak için iyi bir yoldur. Metan üretimini azaltmak için kloroform, kloral hidrat, bakır tuzları vb. gibi diğer yem katkıları da vardır. Bu bileşikler spesifik metan inhibitörleri değildir. Fakat genel olarak mikroorganizmaların gelişmesini olumsuz yönde etkileyen, baskı altında tutan bileşiklerdir. Geğirme ile çıkarılamayacak kadar olan aşırı gaz (metan, karbondioksit ve hidrojen) üretimi şişme ile sonuçlanır. Körpe bitkilerde, şeker pancarında ve bunun yan ürünlerinde rumende hemen gazlara dönüşebilen fazla miktarda serbest şekerler bulunur. Şişme ölümlere kadar yol açabilen ciddi bir durumdur.

## B-METABOLİZMA

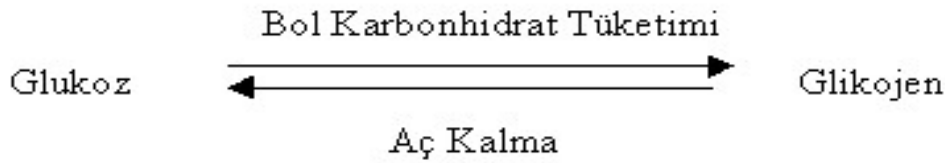
**a-Tek Midelilerde (monogastriklerde):**Bütün çiftlik hayvanları için karbonhidratların metabolizması çok önemlidir. Çünkü karbonhidratlar hem enerjinin başlıca kaynağıdır, hem de yağların ve amino asitlerin biyosentezleri için başlangıç materyalini oluşturur. Monogastrik hayvanlarda karbonhidratların sindirim ürünleri ruminantlarınkinden farklıdır. Monogastrik hayvanlarda karbonhidrat sindiriminin ana ürünü glukozdur. Örneğin, glukoz domuz ve kanatlıların rasyonlarında dominant bir şekilde yer alan nişastanın parçalanmasından açığa çıkar.

Ruminantlarda ise çözünen ve çözünmeyen karbonhidratlar uçucu yağ asitlerine fermente olurlar. Bunlar, enerjinin önemli bir kaynağı olarak glukozun yerini alırlar ve hayvansal ürünler ile vücut bileşimlerinin biyosentezi için başlangıç maddesini oluştururlar. Fermentasyondan kaçarak direkt olarak absorbe olan glukozun miktarı ruminantlarda çok sınırlıdır. Uçucu yağ asitleri rumenden kan dolaşımına doğrudan absorbe olur ve organlara taşınır. Uçucu yağ asitlerinin değerlendirilmesi için gerekli enzimatik sistemler ruminantlarda ise iyi gelişmiştir.

- **Monogastrik Hayvanlarda Karbonhidratların Metabolik Fonksiyonları**

Monogastrik hayvanlarda başlıca enerji kaynağı ve biyosentetik olaylar için başlangıç maddesi glukozdur. Glukoz için merkezi taşıma ortamı kandır. Kan glukoz yoğunluğu oldukça dar sınırlar içerisinde tutulur. Tek mideli memelilerde ve insanlarda 100 ml kanda 70-100 mg arasında değişir. Ruminantlarda konsantrasyon daha düşük olup 40-70 mg/100 ml; kanatlılarda daha yüksek olup 130-260 mg/100 ml'dir. Bu sınırlar iki zıt olay sonucu oluşur. Bunlar: 1) Glukozun bağırsaktan (orijini yiyecek), karaciğerden, diğer organlardan kana girişi, 2) Kandan glukozun çeşitli dokulara (karaciğer, kaslar, böbrek, adipoz dokusu ve beyin) çekilişi ve bu dokularda oksidasyon veya biyosentetik amaçlarla kullanılışdır.

Kan şekerinin düzeyi kan dolaşımındaki glukozun glikojene (glikojenez, esas olarak karaciğerde cereyan eder) çevrilmesi ve glikojenin tekrar glukozla dönüşümü ile (glikojenoliz) oldukça dar sınırlarda tutulur.

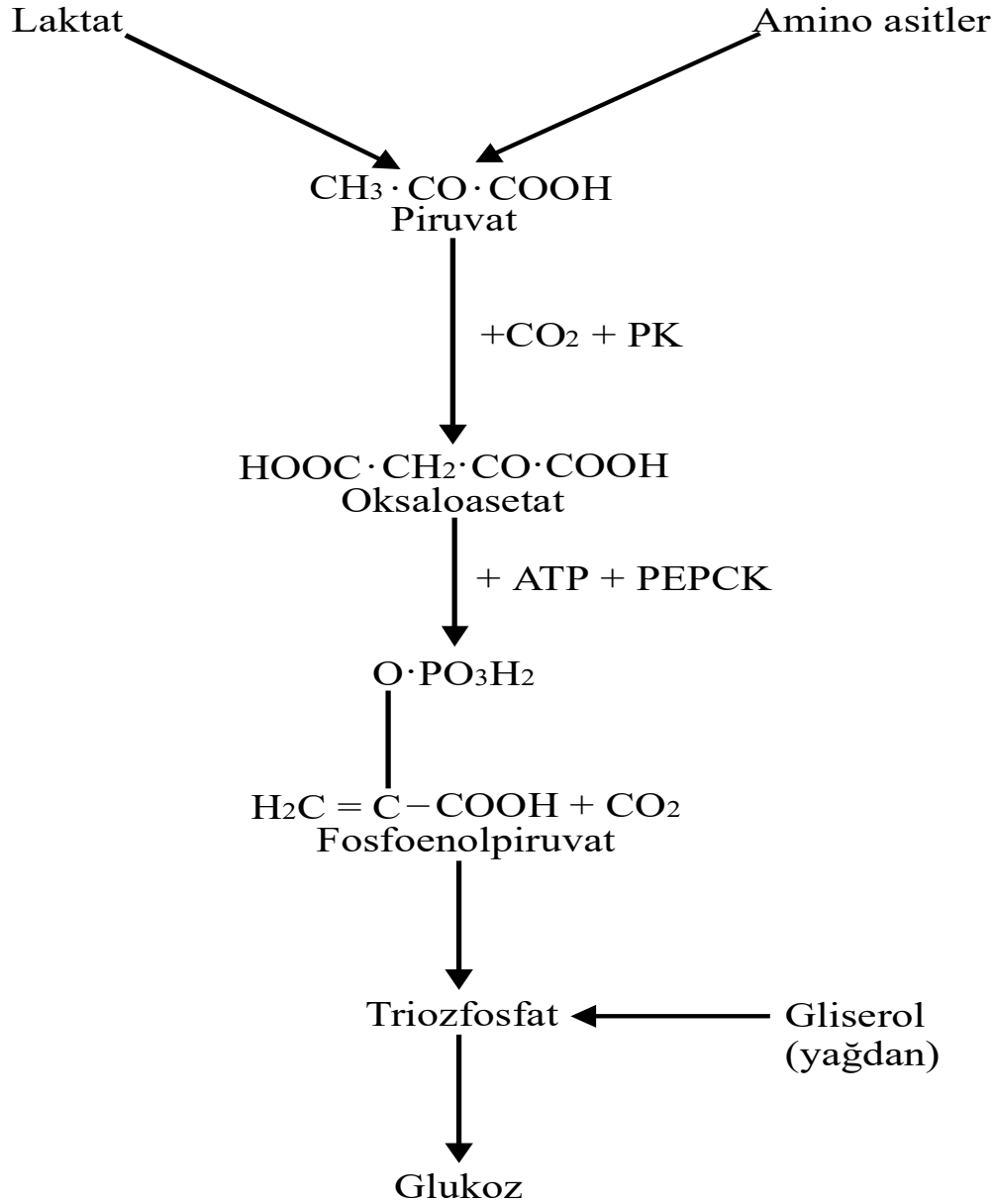


Kan glukoz seviyesi bol miktarda karbonhidrat alınımı ile yükselir (hiperglisemi) ve glukozun glikojene dönüşümü ile tekrar normale döner. Diğer taraftan açlıktan sonra veya enerji amacıyla (kas aktivitesi, vb.) ortaya çıkan hipoglisemi glikojenden glukozun elde edilmesiyle önlenir.

**Kan Glukozunun Kaynakları:** Kan glukozu aşağıdaki kaynaklardan beslenir: 1)Yiyecekten orijin alıp bağırsaktan absorbe olan glukoz, 2) Karaciğerde çeşitli prekursorlardan sentezlenen glukoz, 3) Esas olarak karaciğerde depolanan glikojenden elde edilen glukoz.

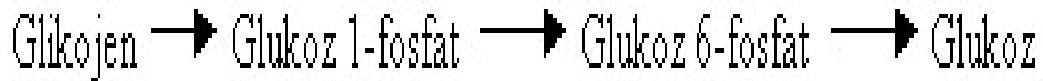
Oligo ve polisakkaritlerin sindiriminden açığa çıkarak absorbe edilen glukozun yanı sıra amino asitler, laktik asit, propiyonik asit ve gliserol gibi glikojenik bileşiklerden, yani karbonhidrat olmayan prekursorlardan vücut dokularında, özellikle karaciğerde glukoz sentezlenmesi (**glukoneojenez**) büyük önem taşır. Ruminant olmayan omnivor hayvanların dokularında sentezlenen glukoz miktarı önemli olmakla beraber hiçbir zaman yiyecekten alınan miktarlar kadar değildir.

Karnivor hayvanlar ancak çok küçük miktarda glukozu yiyecekten elde ederler. Glukoz ihtiyaçlarının en büyük kısmı biyosentezle, özellikle amino asitlerden sentezlenir. Glukoz, ruminantlarda ikinci ana enerji kaynağı olup (birincisi uçucu yağ asitleridir) esas olarak biyosentetik yoldan oluşturulur. **Glikojenez glikolizin zıttı bir olaydır.** Pirüvat glikojenik bileşiklerinin glukozla dönüşümünde ortaya çıkan en önemli ara bileşiktir. Bu önemli bileşik pirüvat kinaz (PK) enzimi ile oksaloasetata, bu da fosfoenol pirüvat karboksikinaz enzimi (PEPCK) katalizörlüğünde fosfoenol pirüvata dönüşür. Bu bileşiğin iki molekülü kondanse olarak bir mol. heksozu oluşturur. Birçok türlerde sitoplazmada cereyan eden PEPCK aktivitesi beslenme durumuna göre değişir. Örneğin, kanatlılara karbonhidratsız diyetler verme durumunda enzimin aktivitesi önemli derecede artar.



**Şekil 4.6.** Glukoneojenez. Pirüvatın glukoza dönüşümü. Prekursorların glukoneojenez yoluna girişleri.

Karaciğerde depolanan glikojen glukoza olan ihtiyacı karşılamak üzere önemli bir rezervi oluşturur. Glikojenin enzimik yolla parçalanarak glukoz açığa çıkarma olayına “**glikojenoliz**” adı verilir.

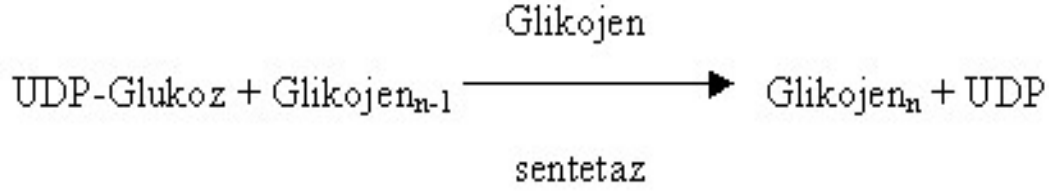


Glikojen depoları absorbe olan ve glukoneojenez yoluyla teşkil edilen glukozdan oluşturulur.

**Kandan Çekilen Glukozun Akibeti:** Kandan çekilerek çeşitli organların hücreleri ve özellikle karaciğer tarafından glukoz aşağıdaki yollarla değerlendirilir: (1) Glikojen sentezi, (2) yağ sentezi, (3) amino asitlerin iskeletlerinin yapımı, (4) enerji kaynağı.



**Glikojenin Sentezi ve Depolanması:** Yukarıda bildirildiği gibi glikojen, karaciğer başta olmak üzere kaslar ve diğer dokularda kolayca yararlanılabilen bir enerji kaynağı olup kan glukoz düzeyinin korunmasında önemli rol oynar. Glikojen sentetaz enzimi yüksek karbonhidratlı bir yiyecek girişi ile stimüle edilir. İlave glukoz glikojene aşağıda verilen özet reaksiyonla dönüşür:



Glikojenin burada her zaman bekleyen prekursoru **üridin difosfat glukozdur**. Yukarıdaki reaksiyonla mevcut glikojen molekülüne bir mol glukoz eklenmiş olmaktadır.

**Glukozun Yağa Dönüşümü:** Glukozun glikojen halinde depolanması sınırlıdır. Bu nedenle vücuda alınan karbonhidrat miktarı glikojen olarak depo edilebilme kapasitesini aşarsa ve enerji olarak kullanılabilecek ihtiyacın üzerine çıkarsa kullanılamayan glukoz yağa çevrilir. Yağ sentezi adipoz dokularda ve karaciğerde gerçekleşir. Bu olayın karaciğer ve adipoz dokularda meydana gelmesi değişik türlerde farklı olur. Yağ sentezi tavuklarda başlıca karaciğerde olurken domuz ve farelerde adipoz dokularda meydana gelir.

Yağ sentezinde önce glukoz glikoliz olayı ile pirüvik aside kadar parçalanır. Pirüvik asit asetil KoA'ya dönüşebilir. Bu da uzun zincirli yağ asitlerine dönüşebildiği gibi diğer sentetik amaçlar için veya TCA siklüsüne girerek enerji amacıyla kullanılabilir. \*\*\*Diğer taraftan uzun zincirli yağ asitlerinden glukoz sentezi memelilerin dokularında gerçekleşemez. Çünkü bunlarda asetil KoA'nın karboksilasyonunu sağlayan bir enzim mevcut değildir. Oluşan yağ asitleri trigliseridler olarak fazla miktarlarda depolanır veya özellikle kas dokusu olmak üzere enerji amacıyla kullanılır. Trigliseridlerin gliserol kısmı da büyük çapta glukozdan elde edilir.

**Amino Asitlerin Sentezi:** Vücutta sentezlenen esansiyel olmayan amino asitlerin iskeleti, glukozun parçalanması sırasında ortaya çıkan ara ürünlerden teşkil edilebilir.

**Glukozun Enerji İçin Kullanılması:** Karbonhidratlar enerji üretmek amacıyla kullanılırken şu üç yol izlenir: **1-Glikoliz, 2-Krebs döngüsü, 3-Pentoz-fosfat yolu.**

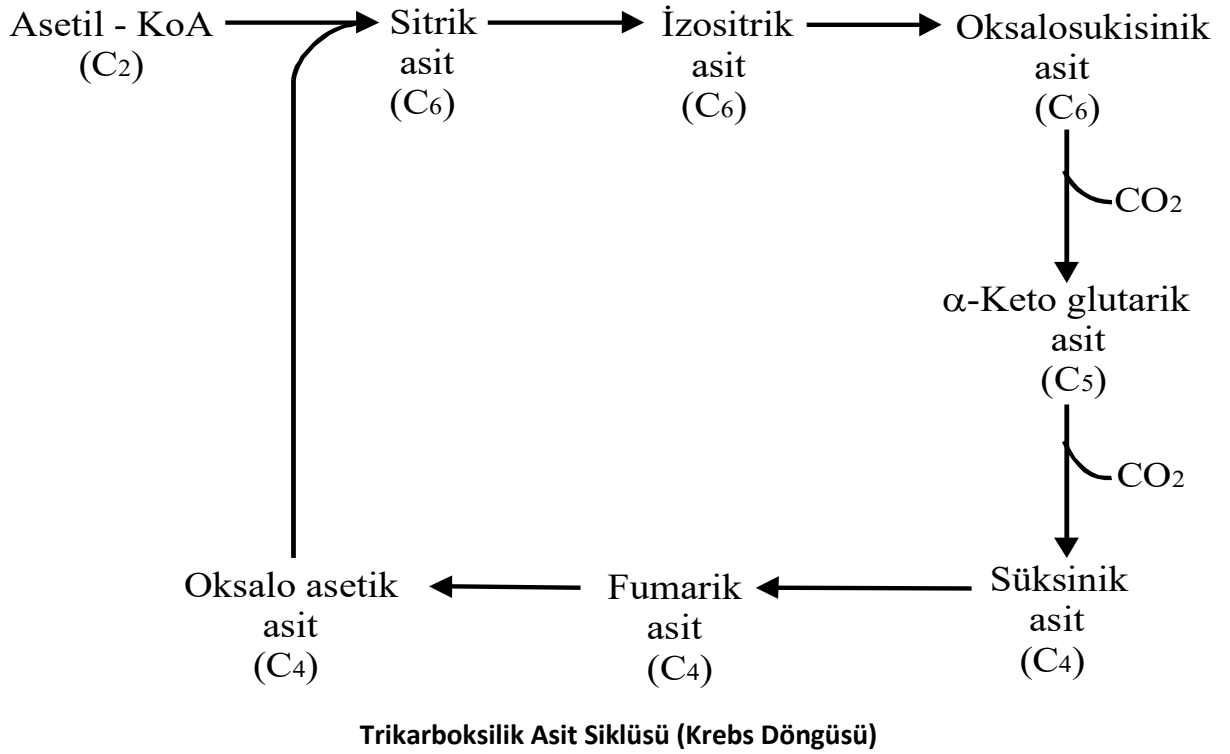
#### **Glikoliz(Emden-Meyerhoff Yolu):**

Glikoliz, glukoz, glikojen ve diğer karbonhidratların hücre sitoplazması içerisinde pirüvik ve laktik aside parçalanarak enerji açığa çıkarmasıdır. Bu yolla elde edilen enerji çok düşük (toplam enerjinin %5'i) olmasına karşın bu sistem anaerobik koşullarda hızlı bir şekilde ATP oluşturulmasına olanak sağladığı için önemlidir. Bu ATP enerjisi normal kas işlevlerinde olduğu kadar ani ve şiddetli hareketlerin yerine getirilmesi için de çok gereklidir.

Glikoliz sırasında 10 ATP açığa çıkmakta ve bunların ikisi tekrar kullanılmakta olup, 1 mol glukozun glikolizi sonucu enerji üretimi net olarak 8 ATP'dir. Pirüvik asit oksijensiz ortamda laktik aside çevrilir. Bu olay sırasında her mol glukoz için 2 ATP açığa çıkartılır. Oksijenli ortamda pirüvik asit sitoplazmadan mitokondriaya alınıp oksidatif parçalanmaya (dekarboksilasyon) uğratılarak asetil Co A ya dönüştürülür. Bu tepkimeden her mol pirüvik asit için 3 mol ATP elde edilir. Asetil Co A krebs döngüsüne girerek enerji üretmek için CO<sub>2</sub> ve H<sub>2</sub>O parçalanır. Glukoz vücutta monogastrik hayvanlarda başlıca enerji kaynağıdır. Karbondioksit ve suyla sonuçlanan oksidasyon mekanizmalarına girmek suretiyle enerji kaynağı olarak

ATP oluşturur. Glukoz kırmızı kan hücrelerinin yegâne enerji kaynağıdır. Başta beyin olmak üzere sinirsel doku ve kas için de miktar olarak çok önemli yakıtı temin eder. Kaslar enerji ihtiyaçlarını yağ asitleri ve keton bileşikleri gibi diğer besin maddelerinden de kısmen karşılayabilirler.

Enerji amacıyla pirüvatın oksidasyon aşamaları şöyle özetlenebilir: Pirüvat önce asetil KoA'ya dekarboksilasyonla dönüşür. Asetil KoA'nın **oksidasyonu TCA siklüsü ile yürürlüğe** konulur. Siklüs iki karbonlu (C2) bir bileşik olan asetil KoA'nın dört karbonlu (C4) oksaloasetik asitle kodanase olarak altı karbonlu (C6) sitrik asit sentezini kapsar. Daha sonraki aşamaların ikisinde karbondioksit kaybolur ve tekrar oksaloasetat oluşur.



TCA sadece karbonhidratların değil yağ ve proteinlerin de son oksidasyon yoludur. Yiyeceklerdeki saklı enerjinin yaklaşık olarak % 90'ı bu siklüs vasıtasıyla açığa çıkar.

Krebs döngüsü karbonhidrat metabolizmasının aerobik safhalarını oluşturur. Bu nedenle, hayvan vücudunun solunum yapan tüm hücrelerinin mitokondriasında cereyan edebilir. Şemadaki tepkimeler özetlenecek olursa: Krebs döngüsünü oluşturan tepkimeler dizisi, asetil Co A ile oksaloasetik asidin birleşip, sitrik aside dönüşmesi ile başlar. Sitrik asit önce iki basamaklı bir tepkime ile izomeri olan izositrik aside çevrilir. Bu da oksidatif parçalanmaya (dekarboksilasyon) uğrayarak alfa-ketoglutarik aside dönüşür. Sonraki basamakta bir dehidrojenaz enzim kompleksi yardımıyla süksinil Co A oluşturulur. Süksinil Co A süksinik aside çevrilir, bu arada guanozintrifosfat (GTP) elde edilir. Süksinik asit fumarik aside oksitlenir, ardından su alarak malik aside dönüşür. Son olarak da, malik asit oksaloasetik aside dönüşerek döngü tamamlanır.

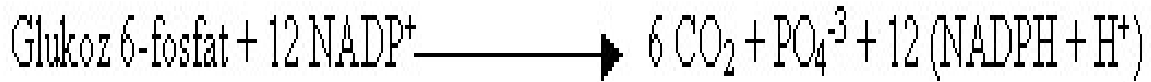
Pirüvik asitten başlayarak döngünün sonuna kadar her pirüvik asit için toplam 15 ATP elde edilir. Bunların üçü pirüvik asitin asetil Co A'ya; üçü, oksalosüksinik asitin alfa-ketoglutarik aside; üçü, alfa-ketoglutarik asidin süksinil Co A'ya; biri, süksinil Co A'nın süksinik aside; ikisi, süksinik asidin fumarik aside; üçü, malik asidin oksaloasetik aside dönüşmesi sırasında çıkar. \*\*\*Bir mol glukozdan 2 mol pirüvik asit elde

edildiğine göre, bu sayı da 30 eder. Daha önce glikolizden de 8 ATP elde edildiği belirtilmişti. Buna göre 1 mol glukozun enerji sağlamak amacıyla CO<sub>2</sub> ve H<sub>2</sub>O parçalanması sonucu net olarak 38 mol ATP elde edilmektedir. 38 yüksek enerjili bağ şeklinde tutulan enerji her glukoz molekülü için  $38 \times 52 = 1976$  kJ'dür. Halbuki glukozun toplam enerji kapsamı 2870 kJ'dür. Böylece yüksek enerji bağı olarak vücudun enerji tutma etkinliği  $1976/2870 \times 100 = \% 69$  civarındadır.

Döngüyü oluşturan tepkimelerin çoğu çift yönlü olduklarından, karbonhidrat olmayan maddelerden glukoz ve glikojen yapılabildiği gibi, karbonhidrat, protein ve lipidlerin birbirine dönüştürülmelerine de olanak sağlar. Örneğin, bu yolla oksaloasetik aside dönüşen aspartik asitten glukoz ve glikojen sentezlenebildiği gibi, glukoz ve glikojenden esansiyel olmayan amino asit ve yağ asitlerinin sentezi mümkündür. Zira, amin (NH<sub>2</sub>) gruplarını yitiren amino asitlerin karbonhidrat ve yağlardan farklılıkları kalmadığı gibi, karbonhidratlar da amino asit ve yağ asitlerinin karbon iskeletlerini oluşturabilirler.

Krebs döngüsü başlıca şu üç etmen tarafından denetlenir: 1-NAD ve FAD'nin yeterince varlığı, 2-Yeterli miktarda ATP, 3-Pirüvik asit dehidrojenaz enziminin yeterli düzeyde bulunması.

Organizmada glikoliz ve TCA, glukoz oksidasyonu için ana yol ise de karaciğer, adipoz dokusu, meme bezinde indirgenmiş NADPH'e olan ihtiyaç yüzünden (ki bu koenzim yağ sentezi ve diğer bazı reaksiyonlar için mutlaka gereklidir) bir diğer yol daha vardır ki buna "**pentoz-fosfat yolu**" adı verilir. İndirgenmiş nikotinamid adenin dinükleotid fosfat, aşağıdaki reaksiyona göre pentoz-fosfat yolundan elde edilir.



Bu sistemde oksidatif ve nonoksidatif olmak üzere iki tepkime vardır. Tüm bu olaylarda toplam olarak 12 NADP<sup>+</sup>, NADPH<sub>2</sub>'ye dönüşmekte ve karşılığında 36 mol ATP açığa çıkmaktadır. Ancak bunlardan biri glukozun glukoz-6-fosfata fosforilasyonu sırasında harcandığından net ATP üretimi 35'tir.

Bu sistem glikoliz-Krebs döngüsü yoluyla karşılaştırıldığında bazı yönlerden önem kazanır. Örneğin, pentoz-fosfat yolu NADPH formunda indirgeyici bir güç sağlamakta olup, bu güç 1-Yağ ve steroid sentezi yapan dokularda meydana gelen uzun zincirli yağ asitlerinin sentezi, 2-Yağ asitleri ve steroidlerin hidrosilasyonu, 3-Eritrositlerde glutatyon düzeyinin korunması gibi birçok biyokimyasal olaylarda etkin rol oynar. Aynı şekilde, 4-Pentozların heksozlara dönüştürülerek oksidatif parçalanmaya uğratılmalarını sağlar. Ayrıca, 5-Heksozların pentozlara çevrilerek nükleik asitlerin (RNA ve DNA) sentezi için gerekli olan riboz-5-fosfatın elde edilmesine imkan sağlar.

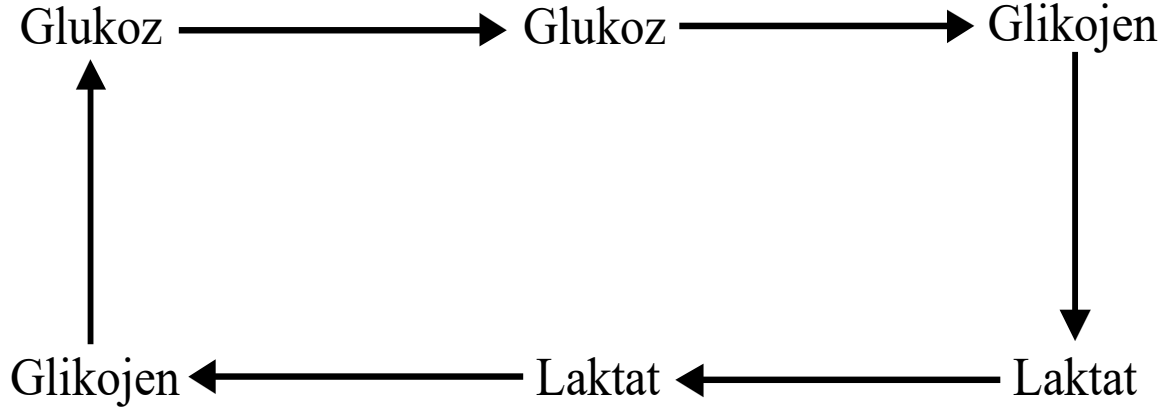
- **Kori Siklüsü:**

Kaslarda glikojenin parçalanmasıyla oluşan laktat karaciğer ve böbreklerde glikoneojenezle tekrar glukozla dönüştürülerek sirkülasyonla organlara (karaciğere) gönderilir ki bu olaya "Kori Siklüsü" denir.

## KARACİĞER

## KAN

## KAS

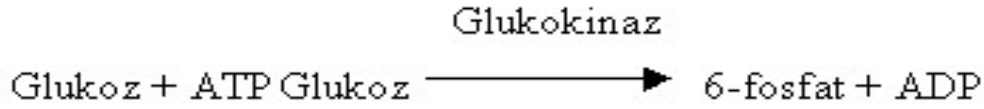


Kas glikojeni, TCA siklüsü vasıtasıyla glukozun oksitlenmesi için gerekli oksijen miktarı yeterli olmadığı zaman, çalışan kaslar için anaerobik enerji kaynağı olarak hizmet eder. Anaerobik şartlarda kas glikojeninden çekilen glukoz glikolizle laktik aside çevrilir. Laktik asit kaslarda metabolizmaya uğratılamaz ve kolayca kas hücrelerinden kana geçer; karaciğer tarafından alınarak önce glukoz ve daha sonra glikojene çevrilir. Glukoz karaciğer glikojeninden çekilerek kan yoluyla tekrar kaslara döner ve burada tekrar glikojene çevrilir. Bu durum “Kori Siklüsü” şemasında görülmektedir.

## Karbonhidrat Metabolizmasının Hormonal Kontrolü

Kanda glukoz düzeyinin belirli dar sınırlarda kalmasının temel fizyolojik önemi vardır. Kanda glukoz seviyesi onun açığa çıkma ve çeşitli dokular tarafından kullanılma derecesine bağlıdır ki bu olaylar hormonlar tarafından kontrol edilir.

Kan glukoz seviyesinin düşürülmesi insülin tarafından kontrol edilir. İnsülin bir protein hormon olup pankreasın langarhans adacıklarının beta hücrelerinden salgılanır. İnsülin, 1-hücre zarının geçirgenliğini artırarak glukozun plazmadan organların hücrelerine geçişini kolaylaştırır. İnsülin ayrıca hücre içindeki glukozla ilgili olayları stimüle eder. Özellikle 2-karaciğerde glukoz oksidasyonunu, 3-glukozun glikojen ve yağa dönüşümünü teşvik eder.



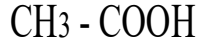
Kan glukoz seviyesi arttıkça, insülin salgılanması da buna tepki olarak artar. Artan insülin düzeyi kan glukoz yoğunluğunu düşürerek normal düzeylere gelmesini sağlar.

Adrenal medullada sentezlenen adrenalin; pankreasın alfa hücrelerinden sentezlenen glukagon; anterior pitüiter tarafından salgılanan adrenokortikal ve büyüme hormonlarının aksiyonu insülininkinin zıttıdır. Bu sonuncu hormonların seviyeleri azalan glukoz yoğunluğu ile artış gösterir.

Adrenalin sadece glikojen parçalanmasını stimüle etmekle kalmaz, aynı zamanda karaciğerde glukozdan glikojen sentezlenmesini engeller. Glukagon, karaciğer ve adipoz dokuda; adrenalin, kas, karaciğer ve adipoz dokuda; insülin ise sadece kas ve adipoz dokuda etkindir.

**b-Ruminantlarda:** Karbonhidratların büyük bir kısmını oluşturan kolay çözünebilir nişasta ve şekerler ve daha az derecede çözünebilir selüloz ve hemiselülozlar yiyeceklerle rumene geçtikleri zaman burada fermentasyona uğrayarak uçucu yağ asitlerine dönüşürler. Ruminantlar, mikroorganizmalar sayesinde bu bileşikleri parçalayarak onları vücutlarında değerlendirebilmektedirler. Rumen liköründe mevcut yağ asitlerinin karışımı başlıca asetik, propiyonik ve bütirik asitlerden ibaret olup ayrıca küçük miktarlarda formik, izobütirik, valerik, izovalerik ve kaproik asitleri de ihtiva eder. Bu küçük miktarlardaki, yan dalları olan yağ asitleri proteinlerin bakteriyel parçalanmasından meydana gelmektedir.

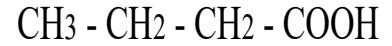
- Bu asitlerin formülleri aşağıda verilmektedir.



Asetik asit



Propiyonik asit



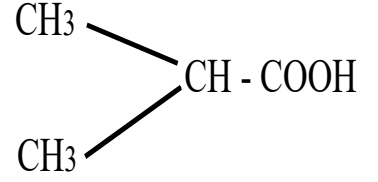
Butirik asit



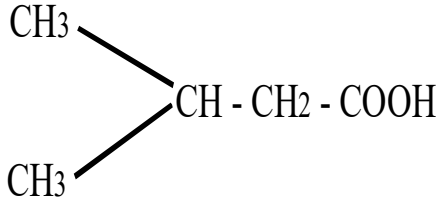
Formik asit



Valerik asit



İzobutirik asit



İzovalerik asit



Kaproik asit

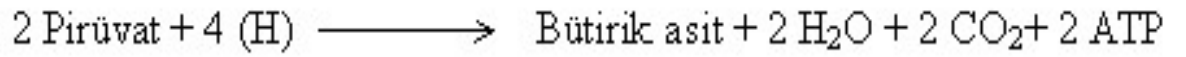
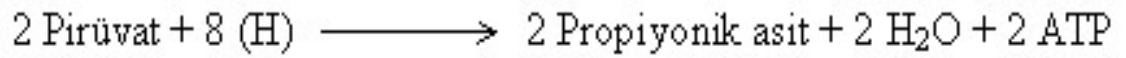
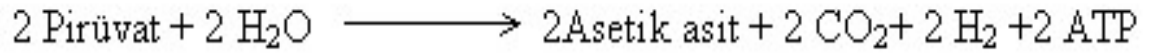
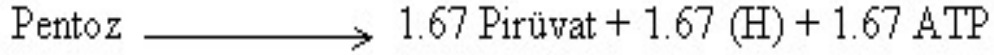
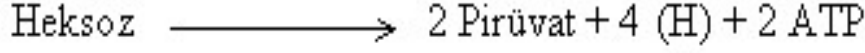
Metan, karbondioksit ve hidrojen gibi gazlar rumen fermentasyonunun yan ürünleridir.

Rumende oluşan uçucu yağ asitleri rumen duvarlarından absorbe edilerek dokulara taşınırlar. Metabolik olaylar hayvansal dokularda meydana gelir. Enerji sağlayan katabolik olaylar, enerji gerektiren biyosentetik (anabolik) olaylar, örneğin, asetik ve bütirik asitlerden yağların, propiyonik asitten glukozun sentezlenmesi hep hayvansal dokularda meydana gelir. Uçucu yağ asitlerinin metabolizması için gerekli olan enzim sistemleri ruminant hayvanların dokularında aktivitelerini sürdürür. Bu bir nevi hayvanın mikrobik aktivite sonucu oluşan ürünleri değerlendirmeye adaptasyon olarak görülebilir.

Yiyeceklerle mideye alınan glukozun çoğu rumende parçalandığından, ruminantlar ihtiyacı olan glukozu çoğunlukla propiyonik asitten ve diğer basit bileşiklerden sentezlerler. Ruminantlarda glukozun bu sınırlı durumu önce kendini bu bileşiğin kan değerlerinde gösterir. Örneğin, monogastrik hayvanların kan glukoz değerleri 70-100 mg/ 100 ml civarında bulunurken, bu değer ruminantlarda 40-70 mg/100 ml kadardır. Yalnız, henüz emme periyodunda olan kuzu ve buzağılarda kan glukoz seviyesi 110-120 mg/100 ml civarındadır.

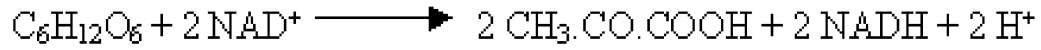
- **Basit Şekerlerin Mikrobik Parçalanması**

Polisakkaritlerin parçalanmasından meydana gelen glukoz, fruktoz ve ksiloz gibi monosakkaritler rumen liköründen mikroorganizmalar tarafından hemen alınarak (ksilozun glukoza dönüşmesinden sonra) intraselüler olarak parçalanırlar. Monosakkaritlerin parçalanmasının her aşamasında enerji açığa çıkar. Şekerlerin pirüvik aside ve sonra da uçucu yağ asitlerine dönüşmesinde enerji ATP olarak saklanır.



Reaksiyonlarla elde edilen ATP mikroorganizmaların gelişmesi, muhafazası ve özellikle de mikrobik protein sentezi için enerji kaynağı olarak kullanılır. Mikrobik protein ruminant hayvanlar için önemli bir protein kaynağıdır.

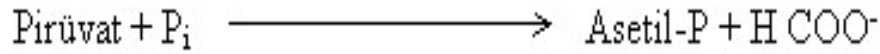
Monosakkaritlerin pirüvik aside dönüşümünde açığa çıkan protonlar (H<sup>+</sup>) ve elektronlar NAD tarafından alınarak bu, NADH'a indirgenir:



NADH, bakterilerde cereyan eden metan üretimi, pirüvik asidin uçucu yağ asitlerine indirgenmeleri, sülfatların sülfidlere, nitratin nitrit ve amonyaka dönüşümleri için proton ve elektron transferi amacıyla kullanılır.

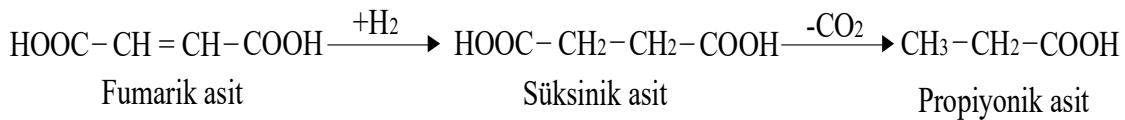
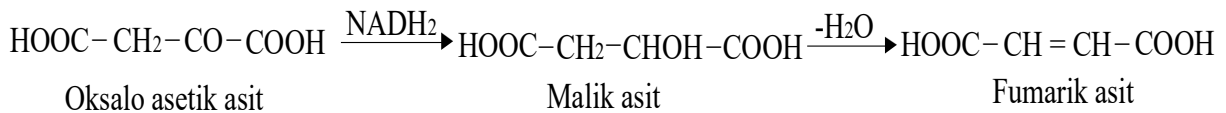
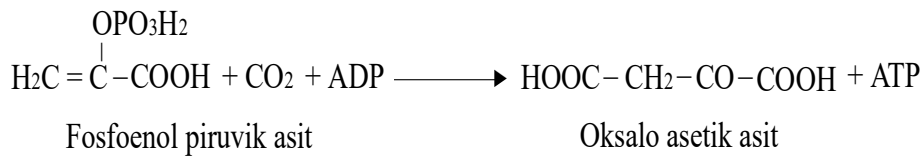
#### **Pirüvik Asidin UYA'ne Dönüşümü İçin Mekanizmalar**

*Asetat Üretimi:* Pirüvik asidin asetik aside oksidasyonu, ara aşamalardan geçerek asetil KoA yahut asetil fosfat yoluyla olur. Bu reaksiyonlarda alınan elektron çiftinin akibetinde mikroorganizma gruplarında farklılık vardır. Bu elektronlar ya protonlara nakledilerek moleküler hidrojen olarak açığa çıkarlar veya karbondioksite transfer edilerek format oluştururlar.



$\text{P}_i$ : İnorganik fosfat

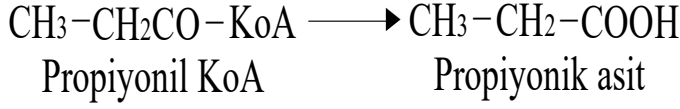
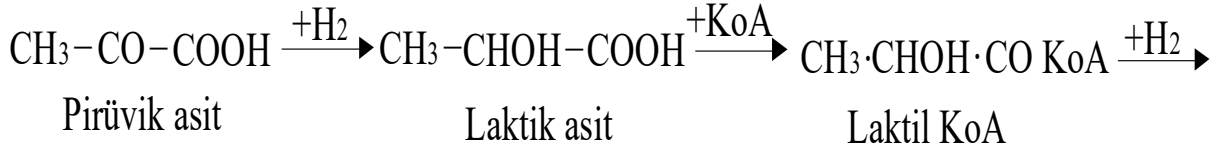
*Propiyonat Üretimi:* Rumende propiyonat üretimi için iki yol bilinmektedir: Birinci yol, karbondioksidin fosfoenol pirüvatla birleşerek oksaloasetata dönüşmesini ve bunun da malat ve fumarat yoluyla süksinata indirgenmesini ve nihayet süksinattan karbondioksidin çıkmasını kapsamaktadır.



Süksinik asidin propiyonik aside dönüşümünde bazı ara basamaklar vardır.

İkinci yol ise akrilat yolu olup rasyonlarında fazla miktarda dane yem bulunan ruminantlarda daha önemlidir. Bu bir nevi redüksiyon yoludur. Burada pirüvat, laktat veya akrilat, KoA türevleri aracılığıyla propiyonata indirgenir.





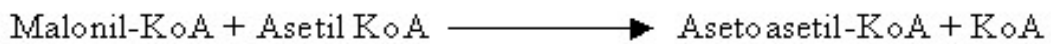
*Bütirat Üretimi:* Ruminantlarda asetattan bütirat sentezi için iki yol vardır: Birinci yol beta oksidasyon yolunun zıttıdır. Bu, özet olarak aşağıdaki gibi ifade edilebilir.



Asetattan bütiratın sentezi indirgenmiş NADH'ın NAD'ye oksitlenmesine de hizmet eder. Böylece NAD tekrar glukozun fermentasyonunda görev alır.



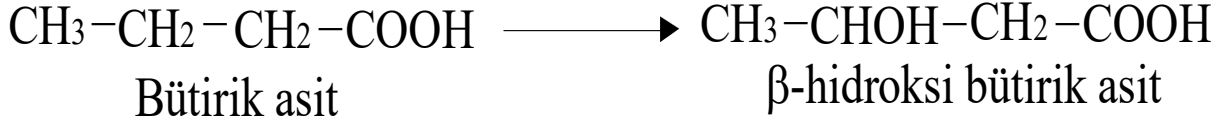
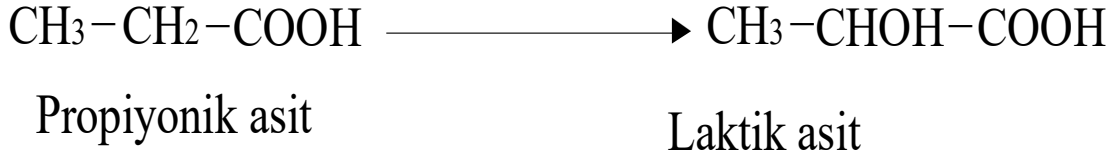
Asetatın dönüşümündeki ikinci yol tıpkı uzun zincirli yağ asitlerinin sentezinde olduğu gibi malonil-KoA'yı kapsar ve aşağıdaki şekilde olay cereyan eder:



#### **UYA'nın Rumen Duvarlarından Absorbe Edilmesi ve Rumen Epitelyum Hücrelerinde Metabolizmaları**

Uçucu yağ asitlerinin en büyük kısmı (% 75) direkt olarak retikülo-rumenden kana geçer. % 20'si abomasum ve omasumdan, sadece % 5'i ise sindirilmekte olan ürünlerle birlikte ince bağırsağa gelir ve buradan kana absorbe olur. Uçucu yağ asitlerinin absorpsiyonu pasiftir. Uçucu yağ asitlerinin rumenden absorbe oluş hızları rumen sıvısının pH'sı düştükçe artar.

Rumende meydana gelen bütirik ve propiyonik asidin bir kısmı rumen duvarından geçtiklerinde sırasıyla beta-hidroksi bütirik asit ve laktik aside dönüşür. Bu olaylar epitelyum hücrelerinde gerekli enzimlerin mevcudiyetiyle gerçekleşir.



#### Ruminantlarda Karbonhidratların Bağırsakta Sindirimi

Ruminantların karbonhidratları sindirip değerlendirmelerinde en önemli yol rumendeki fermentasyondur. Bununla beraber mideye alınan karbonhidratların (nişasta, selüloz ve hemiselüloz) küçük bir kısmı ile mikroorganizmaların hücrel polisakkaritleri, rumen fermentasyonundan kaçarak sindirilmekte olan ürünlerle birlikte sindirim kanalının daha alt kısımlarına geçerler.

Rumende parçalanmaya mukavim selüloz veya nişasta miktarları yemin tabiatı ve maruz kaldığı işlem tarafından etkilenir. % 20 oranında öğütülmüş mısırın tıpkı monogastrik hayvanlarda olduğu gibi ince bağırsakta enzimlerle sindirilebilmesi dikkat çekici bir durumdur.

Nişastanın ince bağırsakta sindirilmesi rumende parçalanmaya göre enerjiden daha etkin bir biçimde yararlanma anlamına gelmektedir. Çünkü böylece rumende meydana gelebilecek ısı ve metan kayıpları önlenmiş olmaktadır.

İleo-sekal valfi geçen rezidual selüloz (selüloz kalıntıları), hemiselüloz ve nişasta rumendekine benzer yolla sekumda yağ asitlerine, karbondioksite ve metana fermente olur. Atların ve ruminantların sekumunda oluşan uçucu yağ asitleri dolaşıma absorbe olarak rumende üretilenler gibi dokularda değerlendirilirler.

#### • UÇUCU YAĞ ASİTLERİNİN BESLEME BAKIMINDAN ÖNEMİ

Rumende karbonhidratların ana son ürünleri olan asetik, propiyonik ve bütirik asitler ruminantlarda önemli biyosentetik fonksiyonları yerine getirmek için ana enerji kaynaklarını oluştururlar.

Yüksek enerjili bir bileşik olan ATP’de tutulan enerji uçucu yağ asitlerinin iki aşamalı metabolizmalarıyla elde edilir. Bunlar (1) glukozun uçucu yağ asitlerine dönüşümü, (2) absorbe edilen uçucu yağ asitlerinin dokularda oksidasyonu’dur. Asetik ve bütirik asitler yağ asitlerinin, propiyonik asit ise glukoz sentezi için başlangıç materyali olarak kullanılırlar.

Rumende mevcut yağ asitlerinin miktarı, her bireysel yağ asidinin farklı enerjetik etkinliği ve biyosentetik fonksiyonları bakımından çok önemlidir. 24 saatte rumende oluşan yağ asitlerinin miktarı çok yüksek olup bir ineğin retikülo-rumeninde 3-4 kg; koyununkinde 300-400 gramı bulmaktadır. Yaklaşık olarak bu miktarların % 10’u kadar da kalın bağırsaklarda meydana gelerek hayvan tarafından kullanılır. Rumende oluşan uçucu yağ asitlerinin miktarı ve asetik, propiyonik ve bütirik asidin oranları çok büyük çapta değişme gösterir ve rasyonun kompozisyonu, kaba/kesif yem oranı, yiyeceğin fiziksel formu, beslenme düzeyi ve yemlenme sıklığı gibi diyetel faktörlerden etkilenir. Uçucu yağ asitlerinin rumendeki miktarı ve oranları fermentasyon tipine bağlıdır ki bu da beslenme sonucu oluşan mikrobik popülasyonun tipi tarafından belirlenir.

Yüksek düzeyde nişasta ile beslenme durumunda, nişasta sindiren amilolitik mikroorganizma sayesinde artış olur ve bu nedenle de propiyonik asidin diğer asitlere (asetik / bütirik) oranında artış olur. Propiyonik asidin asetik aside oranını artıran bir beslenme muameleleri et üretimi için yemlerin değerlendirilmesindeki etkinliği artırır. Diğer taraftan kaba yemlerce zengin diyetlerle beslenme durumunda ise, asetik asidin propiyonik aside olan oranı artar. Bu durumda da süt veren ineklerde sütün yağ içeriğinde artış olur. Özellikle yoğun yemlerin öğütülüp peletlenmesi durumunda da propiyonik asit oranında belirli bir yükselme meydana gelir.

**Tablo 5.1. Çeşitli rasyonlarla beslenen ineklerin rumen liköründe tespit edilen uçucu yağ asitleri**

Rasyon	Bireysel Uçucu Yağ Asitleri ( % Molar)					
	Asetik	Propiyonik	Bütirik	Valerik	İzovalerik	Kaproik
% 90 Yoğun Yem + % 10 Saman	50.1	35.1	9.3	1.3	3.7	0.5
% 90 Yoğun Yem + % 10 Kuru Ot	45.7	39.5	8.8	1.2	4.1	0.7
% 70 Yoğun Yem + % 30 Kuru Ot	56.0	29.6	9.9	1.2	3.0	0.3
% 40 Yoğun Yem + % 60 Kuru Ot	66.1	20.2	9.9	1.3	2.1	0.3

Üç ana uçucu yağ asitlerinden başka rumen likörü küçük miktarlarda olmak üzere valerik, izovalerik ve kaproik asitler ile, 5-6 karbonlu asitler, formik ve laktik asitler gibi bileşikler de ihtiva ederler. Formik asit karbondioksit ve hidrojene, laktik asit ise propiyonik ve bütirik aside dönüşebilir.

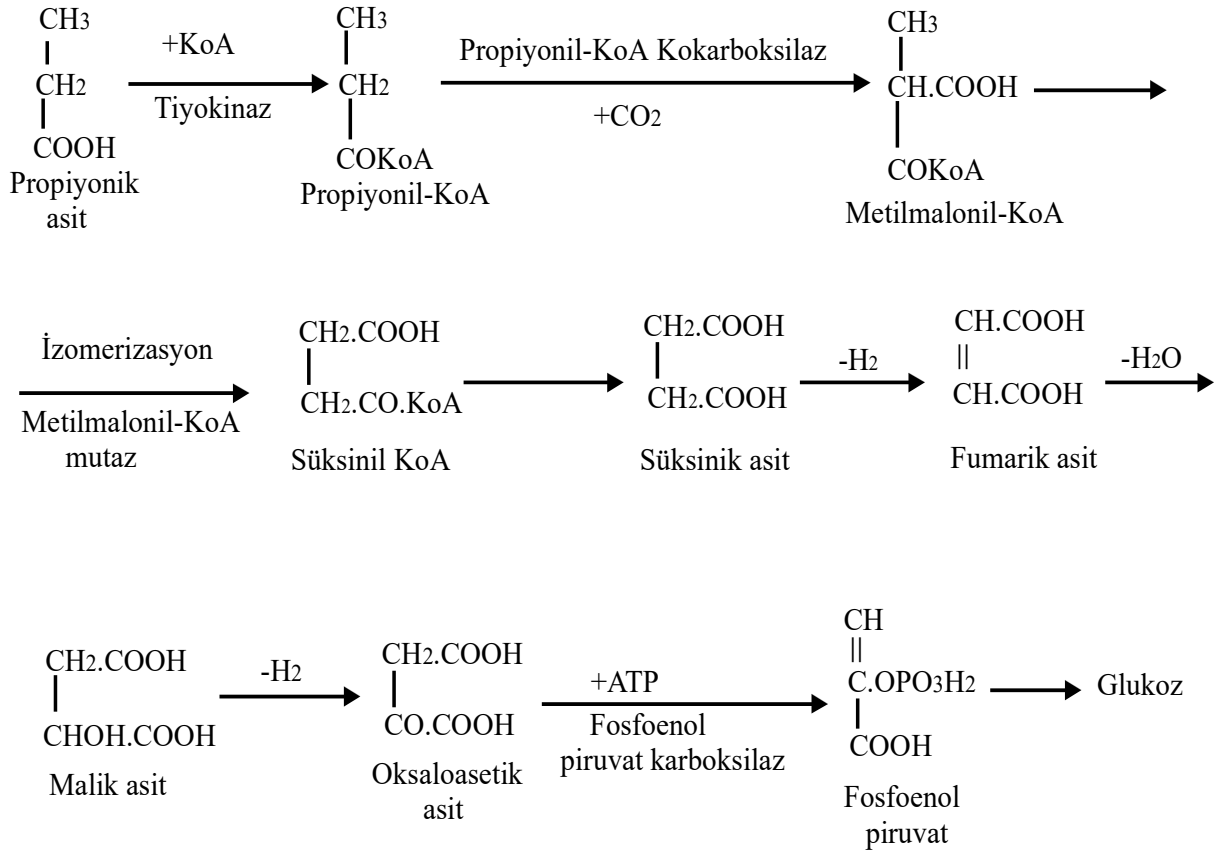
#### • UYA'NIN HAYVAN DOKULARINDAKİ METABOLİK YOLLARI

Uçucu yağ asitleri dokulara geçerler, burada oksidasyona uğrayarak hayvanın ihtiyacı olan enerjiyi sağlarlar veya yağ ve glukozun biyosentezinde kullanılabilirler. Bu amaçlar için kullanılan asit miktarı bireysel asidin cinsine göre değişir. Örneğin, bir süt ineğinin dokularındaki asetik asidin % 50'si oksidasyona uğrarken, bütirik asidin üçte ikisi; propiyonik asidin ise sadece % 25'i oksitlenir. Propiyonik ve bütirik asitlerin metabolizmaları münhasıran karaciğerde cereyan ederken; asetik asidin % 60'ı periferik dokularda (kaslar ve adipoz dokusu), sadece % 25'i karaciğerde meydana gelir. Süt veren hayvanlarda asetik asit memelerde süt yağının sentezinde fonksiyon gösterir.

#### *Propiyonik Asit:*

Propiyonik asidin oksidasyonu için iki metabolik yol mevcuttur: (1)Glukoza dönüşümden sonra oksidasyon, (2)Propiyonik asidin doğrudan oksidasyonu.

(1) Propiyonik asidin glukoneojenez ile glukoz dönüşüm mekanizması, glukozun enerji dışında kullanılma amaçları (örneğin glikojen ve laktoz sentezi) için de geçerlidir.



Şekil. Propiyonik asidin glukoza dönüşümü (Glukoneojenez).

Metil malonil KoA'nın süksinil KoA'ya dönüşümü koenzim B12'yi gerektirir. Bu ise kobalt kapsar ve mikroorganizmalar tarafından sentezlenir. Bu vitamin glukoneojenez için zorunludur. Ruminantlar kobalt eksikliğinden özellikle etkilenirler. Süksinik asitten oksaloasetik aside kadar olan reaksiyonlar TCA siklüsündeki ara basamaktakilerle aynıdır. Oksaloasetik asidin fosfoenol pirüvik aside ve bunun da glukoza dönüşümü için zorunlu olan yüksek derecede aktif olan enzimleri ruminant karaciğeri ihtiva eder. Fosfoenol pirüvik asidin glukoza dönüşmesini sağlayan metabolik yol glikolizin zıttıdır. Glukoz yoluyla propiyonik asidin oksidasyonunda her mol propiyonik asit için 17 mol ATP aşağıdaki gibi sağlanır.

		<u>Mol</u>	<u>ATP</u>
		+	-
2 mol propiyonik asit	→ 2 mol süksinil KoA		6
2 mol süksinil KoA	→ 2 mol malat	6	
2 mol malat	→ 2 mol fosfoenol pirüvat	6	2
2 mol fosfoenol pirüvat	→ 1 mol glukoz		8
1 mol glukoz	→ CO <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O	38	
	TOPLAM	50	16
	Net ATP kazancı	34	

(2) Propiyonik asidin doğrudan oksidasyonu: Propiyonik asidin doğrudan oksidasyonu fosfoenol pirüvat açısından glukoz yoluyla olan oksidasyonla hemen hemen aynıdır. Pirüvat asetil KoA ve trikarboksilik asit siklüsü yoluyla daha ileri bir parçalanma meydana gelir. Bu yolla sağlanan net ATP kazancı da aşağıda verilmektedir.

		<u>Mol</u>	<u>ATP</u>
		+	-
1 mol propiyonik asit	→ 1 mol süksinil KoA		3
1 mol süksinil KoA	→ 1 mol malat	3	
1 mol malat	→ 1 mol fosfoenol pirüvat	3	1
1 mol fosfoenol pirüvat	→ 1 mol asetil KoA	4	
1 mol asetil KoA	→ CO <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O	12	
	TOPLAM	22	4
	Net ATP kazancı	18	

Burada görüldüğü gibi direkt oksidasyon yolu, glukoz yoluyla olan oksidasyona göre biraz daha etkindir. Glukoz yoluyla her mol propiyonik asitten 17 mol ATP elde edilirken, diğer oksidasyonda 18 mol ATP sağlanmaktadır.

- **Enerji Kaynağı Olarak Bütirik Asit**

Rumende oluşan bütirik asit, rumen duvarından geçişte hemen hemen tamamen beta hidroksi bütirik aside çevrilir. Enerji üretimi için gerekli diğer reaksiyonlar kas dokusunda cereyan eden hidroksi bütiratın dehidrojenasyonu ve bunun iki mol asetil KoA'ya ayrılması ve nihayet bunların da TCA siklusu yoluyla oksidasyona uğramasından ibarettir. Bütirik asidin oksidasyonundan elde edilen ATP kazancı aşağıda verilmektedir.

		<u>Mol ATP</u>	
		+	-
1 mol bütirat	→ 1 mol hidroksi bütirat	5	5
1 mol β-hidroksi bütirat	→ 2 mol asetil KoA	3	2
2 mol asetil KoA	→ CO <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O	2	4
TOPLAM		32	7
Net ATP kazancı		25	

- **Enerji Kaynağı Olarak Asetik Asit**

Önce asetik asit iki yüksek enerjili fosfat bağı kullanılarak aşağıdaki gibi asetil KoA'ya dönüştürülür.



Sonra asetil KoA TCA siklusu yoluyla her mol asetat için 12 ATP'lik enerji sağlar. Böylece başlangıçta sarfedilen 2 mol ATP düşülerek net kazanç olarak her asetat molekülün oksitlenmesinden 10 ATP elde edilmiş olur.

# RUMİNANTLARDA GLUKOZ METABOLİZMASI

Mideye alınan karbonhidratların en büyük kısmı retikülo-rumende fermente olur. Bu hayvanlarda meydana gelen uçucu yağ asitleri monogastrik hayvanlardan farklı olarak enerji amacıyla kullanılır. Monogastrik hayvanlarda ise yiyecekten gelen glukoz enerji amacıyla değerlendirilir. Bununla beraber glukozun ruminant hayvanlarda da önemli fonksiyonları vardır. Fakat ince bağırsaklardan absorbe edilen küçük miktardaki glukoz yeterli olmadığından hayvanın ihtiyacı olan glukozun çoğu karaciğerde, küçük bir miktarı da böbreklerde glukoneojenez yoluyla sentezlenen glukozdan karşılanır. Ruminantlarda mevcut glukozun % 40-60'ı propiyonik asitten; % 20'si proteinlerden (sindirim sisteminden absorbe olan amino asitlerden), geri kalan kısmı da dallı uçucu yağ asitlerinden, laktik asitten ve gliserolden gelir. Glukoneojenez için gerekli enzimler, özellikle propiyonik asidi glukozla çeviren enzimler bol miktarda ruminant hayvanın karaciğerinde mevcuttur. Süt emen ruminantların karaciğerinde bu enzimlerin aktiviteleri ise çok düşüktür. Çünkü yavru ruminantlarda yiyeceğin değerlendirilmesi ruminant olmayanlarınkı gibidir.

- **Ruminantlarda Glukozun Metabolik Fonksiyonları**

Glukoz ruminantlarda aşağıdaki fonksiyonları yerine getirir:

- (1) Bütün bir ruminant vücudu için glukoz küçük bir enerji kaynağı ise de sinir sistemi özellikle beyin ve kırmızı kan hücreleri için ana enerji kaynağı niteliğini taşır.
- (2) Kaslarda ve karaciğerde enerji kaynağı olarak depolanan glikojen için glukoz gereklidir.
- (3) Biyosentezle oluşan glukozla olan ihtiyaçlar laktasyon ve gebelik süresinde artar. Glukoz, laktoz ve gliserolün (süt yağı ögesi) ana prekursorlarıdır. Fötüs için de zorunlu bir bileşiktir. Bir hayvan tarafından 24 saatte kullanılan glukoz miktarı süt vermeyen ve gebe olmayan bir koyunda 100 gr; gebe koyunda 180 gr, süt veren koyunda 320 gr, kurudaki inekte 500 gr, yüksek verimli süt veren bir inekte ise 4-6 kg'dır.
- (4) Gliserolün prekursoru olmasının yanı sıra NADPH teşkili için de glukozla ihtiyaç vardır. Bu bileşik ise asetatların indirgenmesi yoluyla uzun zincirli yağ asitlerinin sentezi için gereklidir. NADP, pentoz-fosfat yoluyla glukozun oksitlenmesinden elde edilir.

Dikkat edilecek olursa monogastrik hayvanlarda, çok sık görülen, glukozun uzun zincirli yağ asitlerine dönüşüm mekanizması yani, metabolik yolu ruminantlarda hemen hemen yoktur. Ruminantlar glukozun çok ekonomik olarak kullanılmasına adapte olmuşlardır. Monogastrik hayvanların dokuları, glukozu uzun zincirli yağ asitlerine çeviren enzimleri ihtiva etmemektedir.

- **Glukoz Metabolizmasının Kontrolü**

Daha önce de açıklandığı gibi glukoz ruminant hayvanların enerji ihtiyaçlarının nispeten küçük bir kısmını karşılar. Normal şartlarda yaklaşık olarak ihtiyacın % 70'i asetatlardan karşılanır. Enerji ihtiyacı arttığında zaman ilave enerji kaynağı olarak uzun zincirli yağ asitleri de bu amaçla devreye girer. Buna rağmen vücut ağırlığı esasına göre ruminantlar diğer türler kadar glukoz kullanırlar. Bu sonuca, belirli bir periyotta metabolizmaya uğrayan glukoz miktarından ulaşılabilir.

Glukoneojenez hızı ruminantlarda propiyonik asit ve diğer glukoz prekursorlarının mideye alınmasından sonra yükselirken, yem kısıtlanmasından sonra düşme gösterir. Bu durum monogastrik türlerdekine zıttır. Bunlarda karaciğerde glukoz üretimi açlıkta artış gösterir. Ruminantlarda açlıkta glukoz girişi,

ruminant olmayan aç hayvanlarınkinin % 60-65'i kadardır. Halbuki, glukoz giriş hızı aç olmayan ruminant hayvanlarda, aç olmayan monogastrik türlerdekini sadece % 10-20 altına düşer.

İnsülin ve glukagon hormonları glukozun harcanması ve üretimi için regülatör görevini yaparlar. Ruminantlar için de özellikle kanda glukoz homeostazını kontrol ederler. Ruminantlarda bu iki hormonun rolü, kanlarına büyük çapta glukoz giren türlerinkinden daha az önem taşır. İnsülin, propiyonik asit ve diğer glukoz prekursorlarından glukoz üretimini düşürür, periferel dokular tarafından ise onun kullanılmasını artırır.

Glukagon, insülinin etkisine karşı gelir. Glukoz prekursorlarından glukoz sentezini, yani glukoneojenezi ve karaciğer glikojeninden glukoz elde edilmesini teşvik eder. İnsülin ve glukagon salgılanması dolaşımdaki metabolitler (glukoz, uçucu yağ asitleri) ve yem tüketimine göre ayarlanır. İki hormon arasındaki ilişki mutlak plazma yoğunluğundan ziyade, glukoz homeostazını sağlamada çok daha fazla önem taşır.

İnsülin ve glukagona ilaveten glukoz metabolizmasını etkileyen büyüme hormonu da glukoz homeostazının sağlanmasında glukagon gibi fonksiyon gösterir. Glukoz sağlanmasında büyüme hormonunun etkisinin glukoneojenezi artırmak suretiyle mi yoksa glukoz kullanımını azaltmak yoluyla mı meydana geldiği tam bir açıklık kazanmamıştır.