

**Міністерство освіти і науки України
Подільський державний аграрно-технічний університет**

Коваль Т.В., Овчарук О.В.

ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ

Навчальний посібник

**Кам'янець-Подільський
2017**

Автори:

Коваль Т.В.

кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри агрохімії, хімічних і загальнобіологічних дисциплін ПДАТУ;

Овчарук О.В.

кандидат сільськогосподарських наук, асистент кафедри агрохімії, хімічних і загальнобіологічних дисциплін ПДАТУ.

Рецензенти:

Григорчук І.Д.

кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та методики її викладання Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка;

Чинчик О.С.

кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри екології і збалансованого природокористування ПДАТУ;

Паламар С.В.

вчитель біології та хімії вищої кваліфікаційної категорії, вчитель – методист Кам'янець-Подільської спеціальної школи-інтернату І-ІІІ ступенів Хмельницької області.

Розглянуто і схвалено на засіданні методичної ради Подільського державного аграрно-технічного університету (протокол № 8 від 26 жовтня 2016 р).

Коваль Т.В.

Загальна біологія: навчальний посібник / Т.В.Коваль, О.В.Овчарук.
– Кам'янець-Подільський: ПП Мошак М.І., 2017. – 192 с.

В посібнику подано поглиблену інформацію з окремих розділів загальної біології, а також наведено приклади розв'язування типових задач з генетики, екології, молекулярної біології.

Для поглибленого вивчення курсу загальної біології учнями 10-11 класів, а також при підготовці до ЗНО для вступу на відповідні спеціальності.

© Коваль Т.В. 2017

© Овчарук О.В. 2017

ПЕРЕДМОВА

У курсі загальної біології розкриваються основні закономірності життя на всіх рівнях його організації, які вивчаються наукою. В процесі вивчення курсу учні ознайомлюються з важливими відкриттями в галузі механізмів біологічних процесів і явищ, пізнають місце людини в біосфері та її відповідальність за стан навколишнього середовища.

Курс "Загальна біологія" відіграє інтегруючу роль. У ньому систематизовано з історичного погляду всі раніше вивчені факти, що підлягають основним закономірностям органічного світу. На основі пізнання цих законів розумно використовується, охороняється і відтворюється природа.

Значення загальної біології виключно велике в ряді життєво важливих галузей людської діяльності. Вона набуває все зростаючого практичного значення для сільського господарства, біотехнології, медицини, для раціонального використання природних ресурсів і охорони природи. Загальна біологія служить теоретичною базою сільськогосподарського виробництва. Багато її розділів безпосередньо пов'язані з рослинництвом і тваринництвом.

Метою даного посібника було надати більш поглиблену та поширену інформацію з окремих розділів загальної біології. Також в посібнику наведені приклади розв'язування типових задач з генетики, екології, молекулярної біології.

Матеріал посібника побудований з врахуванням нових досягнень як в галузі біологічних наук, так і суміжних з ними дисциплін.

Даний посібник може бути використаний учнями при підготовці до зовнішнього незалежного оцінювання з біології, а також для поглибленого вивчення курсу загальної біології та при підготовці до олімпіади з біології.

НАЙЧАСТІШЕ ВЖИВАНІ СКОРОЧЕННЯ

АДФ – аденозиндифосфорна кислота
АКТГ – адренотропний гормон
АМФ – аденозинмонофосфорна кислота
АТФ – аденозинтрифосфорна кислота
БАР – біологічно активні речовини
БО – біологічне окиснення
ВЖК – вищі жирні кислоти
ВМС – високомолекулярні сполуки
ДК – дихальний коефіцієнт
ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота
ІЕТ – ізоелектрична точка
іРНК – інформаційна РНК
ККД – коефіцієнт корисної дії
КоА – кофермент, або коензим А
Кр - креатин
КрФ – креатинфосфат, або фосфаген
НАД – нікотинамідаденіндинуклеотид
НАДФ – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат
НК – нуклеїнові кислоти
НП – нуклеопротейди
ПАБК – параамінобензойна кислота
РНК – рибонуклеїнова кислота
рРНК – рибосомальна РНК
тРНК – транспортна РНК
ФАД – флавінаденіндинуклеотид
ФМН – флавінмононуклеотид
ФФ – флавінові ферменти
ЦНС – центральна нервова система
ЦТК – цикл трикарбонових кислот
ЦХО – цитохромоксидаза

ТЕОРЕТИЧНА ЧАСТИНА

РОЗДІЛ І. МОЛЕКУЛЯРНИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ ПРИРОДИ

ТЕМА 1. ВОДА ТА НЕОРГАНІЧНІ РЕЧОВИНИ

Вода – одна з найпоширеніших речовин на Землі, вона покриває більшу частину земної поверхні і майже всі живі організми складаються в основному з неї. *Вода становить близько $\frac{3}{4}$ біомаси Землі. Вміст води в живих організмах становить від 65 % до 95 %, в морських безхребетних – до 98 %. Втрата організмом 20-25 % води призводить до його загибелі, а втрата 10 % води – до важких порушень обміну речовин.*

Унікальні властивості води зумовлені структурою її молекул. В молекулі води один атом Оксигену ковалентно зв'язаний з двома атомами Гідрогену. Молекула води вигнута під кутом: у вершині кута знаходиться атом Оксигену, а по краях два атоми Гідрогену. Оскільки Оксиген притягує електрони сильніше, ніж Гідроген, молекула води полярна: її атом Оксигену несе частковий негативний заряд, а кожний з двох атомів Гідрогену – частковий позитивний заряд.

Частково негативний атом Оксигену однієї молекули води притягується частково позитивними атомами Гідрогену других молекул; тому молекули води зв'язані одна з однією водневими зв'язками.

Внаслідок особливої структури молекул води і їх властивості зв'язуватися одна з однією за допомогою водневих зв'язків вода має ряд властивостей, що відіграють важливу роль для життя.

1. Вода може злипатися сама з собою (когезія) та з іншими речовинами (адгезія). Когезією зумовлений поверхневий натяг води, за рахунок якого її поверхня покрита як би "шкіркою". Воду можна налити в стакан "з верхом" і вона не проллється. Клопи-водомірки бігають по воді, як по суху.

2. Капілярні властивості води – її властивість підійматися по тонкій скляній трубці, або по мілким порам, наприклад, в папері або в ґрунті. Молекули води прилипають до поверхні скла або волокна і завдяки зчепленню з нижче лежачими молекулами втягують їх в скляну трубку або в пору.

3. Вода є універсальним розчинником. У воді розчиняється більше речовин, ніж в будь-якій іншій рідині. В ній розчиняється більшість органічних і мінеральних речовин.

4. Вода володіє високою теплопровідністю. Завдяки високій теплопровідності води це тепло рівномірно розподіляється по всій воді, що міститься в організмі; тим самим усувається ризик виникнення локальних "гарячих точок", які могли б послужити причиною ушкодження яких-небудь тонких структур.

5. Вода має високу температуру кипіння. Для того, щоб заставити молекули води рухатись із швидкістю, достатньою для розриву водневих зв'язків, якими вони з'єднані, треба затратити багато теплової енергії. Досягнувши температури кипіння, рідка вода перетворюється в газ (водяну пару), в якому кожна молекула вже не зв'язана ні з якою іншою.

На щастя для живих організмів, температури на поверхні Землі рідко досягають точки кипіння води.

6. Вода, випаровуючись, сприяє охолодженню тіла. Оскільки на випаровування води витрачається багато тепла, молекули, що досягли "швидкості утікання" і переходять із води в повітря, несуть з собою значні кількості теплової енергії. Багато живих організмів використовують цю властивість води для охолодження тіла.

Потовиділення у людини і тепла віддишка в собак можуть служити прикладами охолодження шляхом випаровування в тваринному світі.

7. Вода має високу температуру замерзання, а її густина максимальна при 4°C. Ссавців і птахів спасає від замерзання те, що температура їх тіла підтримується на достатньо високому рівні.

Близько 72 % води організму міститься в клітині (інтрацелюлярна, або внутрішньоклітинна вода), а 28 % – в позаклітинному просторі (екстрацелюлярна, або позаклітинна вода).

Позаклітинна вода (близько 8-10 %) знаходиться у вільному стані (кров, лімфа, ліквор); вона мобільна і має властивості розчинника.

Деяка кількість води (близько 4 %) зв'язана в складі гідратних оболонок біополі мерів (іммобільна, структурована вода); вона втратила властивості розчинника.

85 % води, що знаходиться в організмі, надходить з продуктами харчування – **екзогенна вода**.

10-15 % води утворюється в організмі – **ендогенна вода**.

Ендогенна вода утворюється при окисненні органічних речовин:

- при окисненні білків – 41,3 г на 100 г;
- при окисненні вуглеводів – 55,5 г на 100 г;
- при окисненні ліпідів – 107,1 г на 100 г.

З організму вода виділяється з потом, сечею та через легені.

В організмі вода виконує ряд життєво важливих функцій:

- універсальний розчинник мінеральних і органічних речовин;
- активний учасник реакцій обміну речовин – гідролізу, гідратації, окислення, відновлення тощо;
- пластичний матеріал – служить для побудови органів, тканин і клітин;
- приймає участь в терморегуляції організму;
- приймає участь в утворенні вторинної і третинної структури білків.

Обмін води характеризується **водним балансом** – динамічна рівновага між кількостями утвореної та виведеної з організму води.

За нормальних умов в організмі спостерігається **водна рівновага** – стан, коли кількість води, що надійшла в організм, дорівнює кількості виділеної.

Додатний водний баланс характерний для ростучих організмів, а **від’ємний водний баланс** – для старіючих організмів, а також при недостатньому надходженні води в організм.

З організму вода виділяється з сечею (50 %); з потом і видихуванням повітрям (до 35 %); з калом (до 15 %).

Із всіх хімічних елементів періодичної системи Менделєєва в живих організмах виявлено близько 70, причому 47 містяться в тканинах і клітинах постійно. *Це так звані біогенні елементи.*

Найбільший відсотковий вміст в клітинах становлять чотири елементи:

Оксиген – 65-70 %; Карбон – 15-18 %; Гідроген – 8-10 %; Нітроген – 2-3%.

Їх називають **органогенними елементами**.

Залежно від вмісту в організмі всі мінеральні речовини поділяють на:

– *макроелементи* – вміст від 10^{-1} до 10^{-2} % (Кальцій, Калій, Натрій, Магній, Фосфор, Хлор, Сульфур);

– *мікроелементи* – вміст від 10^{-2} до 10^{-6} % (Кобальт, Цинк, Купрум, Манган, Хром, Бром, Бор, Йод, Фтор, Ферум);

– *ультрамікроелементи* – вміст менше 10^{-6} % (Ванадій, Плюмбум, Талій, Барій, Кадмій та ін.).

Для організму важливе значення мають сім елементів: Нітроген, Фосфор, Калій, Кальцій, Ферум, Магній.

Важливість того іншого елемента для живих істот не визначається його кількістю. Ряд мікроелементів входять до складу ферментів, гормонів, впливають на процеси розмноження, кровотворення.

В організмі людини і тварин мінеральні елементи виконують ряд важливих функцій:

– входять до складу гормонів, вітамінів (наприклад, Цинк входить до складу молекули інсуліну; Кобальт – до складу вітаміну B_{12} (ціанкобаламіну);

– є активаторами або паралізаторами ферментів (наприклад, Ca^{2+} , K^{+} , Cl^{-} – активатори ферментів; в складі неорганічних кислот, лугів, солей важких металів є паралізаторами ферментів);

– будівельна функція – приймають участь у побудові тканин (Кальцій і Фосфор входять до складу кісткової тканини);

– підтримують осмотичний тиск в організмі;

– входять до складу буферних систем крові, які підтримують постійне рН організму;

– у складі неорганічних кислот беруть участь у нейтралізації отруйних продуктів обміну речовин (наприклад, сульфатна кислота приймає участь в знешкодженні фенолу, крезолу, індолу, скатолу);

– регулюють надходження води в клітину (забезпечують явище осмосу).

Ті мінеральні елементи, які поступають в організм у вільному стані, засвоюються без попередньої переробки. Ті ж мінеральні речовини, які перебувають у зв'язаному вигляді, засвоюються тільки після дії ферментів травного каналу і перетравлювання.

Засвоюються мінеральні речовини організмом переважно у вигляді йонів.

Всмоктування їх проходить частково в шлунку, в основному – в тонкому кишечнику, частково – в товстому кишечнику. Йони, що всмоктались, надходять в кров та лімфу, а звідти – по всьому організму, де використовуються тканинами і клітинами.

Проміжний обмін мінеральних елементів характеризується тим, що вони нагромаджуються у тканинах організму – депонуються.

Так, Кальцій, Магній, Фосфор нагромаджуються в кістковій тканині; Ферум – у печінці (у вигляді феритину) і кістковому мозку, де утворюються еритроцити; Йод депонується в щитоподібній залозі і т.д. Багато мінеральних елементів входять до складу білків, або знаходяться з білками у зв'язаному стані.

Продукти обміну мінеральних речовин виділяються з сечею, потом, калом. Частина мінеральних речовин може виділятися у самок з молоком.

З сечею виділяються Натрій, Калій (у вигляді хлоридів і сульфатів); Фосфор (у вигляді солей ортофосфорної кислоти). Через нирки виділяються також Хлор, Йод, Бор, Бром, Сульфур та деякі інші елементи.

З калом виводяться з організму Ферум, Купрум, Кальцій, Алюміній, Цинк, важкі метали.

Частина мінеральних речовин, зокрема, у вигляді хлоридів, сульфатів, фосфатів виділяється з потом.

Обмін мінеральних речовин характеризується мінеральним балансом:

– додатний – в період росту і при вагітності;

– від'ємний – при старінні, хворобах, голодуванні;

– мінеральна рівновага – в період розквіту продуктивності у тварин.

Нестача або надлишок мінеральних речовин в організмі є причиною порушень обміну речовин (деяких захворювань). Нестача Йоду викликає ендемічний зоб, Кобальту і Купрум – анемію, Кальцію і Фосфору – рахіт, остеомаліцію, остеопороз.

Регуляція водно-сольового обміну здійснюється шляхом нервових впливів на нирки і потові залози. Нервовий центр, який регулює водно-сольовий обмін, розташований в проміжному мозку. Тут є спеціальні осморецептори, чутливі до зміни осмотичного тиску в крові і у тканинній рідині. Подразнення цих рецепторів зумовлює рух води і солей в організмі, всмоктування їх з травного тракту, перерозподіл між окремими тканинами та органами і виділення через нирки, потові залози, шлунково-кишковий тракт.

ТЕМА 2. ВУГЛЕВОДИ

Вуглеводи – це органічні речовини, які складаються з Карбону, Оксигену і Гідрогену.

Крім трьох вище зазначених елементів (С, Н, О) до складу вуглеводів у невеликих кількостях можуть входити Нітроген, Фосфор і Сульфур.

Загальна формула вуглеводів $C_n(H_2O)_m$.

Вуглеводи дуже поширені в природі. Вони утворюються в рослинах в результаті фотосинтезу і нагромаджуються в різних органах рослин.

В організмі людини і тварин вуглеводи виконують ряд життєво важливих функцій:

1. Джерело енергії (при окисненні 1 г вуглеводів дає 4,1 ккал або 17,18 кДж енергії);
2. Джерело води (100 г вуглеводів – 55,5 г води);
3. Запасна функція (глікоген);
4. Опорна функція (гіалуронова кислота);
5. Захисна функція (слизи);
6. Входять до складу мембран клітин (структурна функція);
7. Матеріал для синтезу білків і жирів;
8. Окремі вуглеводи – матеріал для синтезу БАР (вітаміну С, гормонів гіпофізу).

Багато вуглеводів, особливо простих, мають солодкий смак. Їх називають гліциди. Ще одна поширена назва вуглеводів – цукри.

Відповідно до існуючої класифікації всі вуглеводи поділяють на дві групи: моносахариди (прості) і полісахариди (складні).

Моносахариди – це вуглеводи, які не піддаються гідролізу з утворенням більш простих сполук, тобто продукти розпаду моносахаридів не є вуглеводами.

Полісахариди, в свою чергу, поділяються на:

- олігосахариди (містять від 2 до 10 залишків моносахаридів);
- власне полісахариди (містять більше 10 залишків моносахаридів).

За хімічними властивостями вуглеводи є багатоатомними альдегідоспиртами (містять альдегідну групу $-\text{C}\begin{smallmatrix} \nearrow \text{O} \\ \searrow \text{H} \end{smallmatrix}$ і спиртову групу $-\text{OH}$) або кетонспиртами (містять кетонну групу $\text{C}=\text{O}$ і спиртову групу $-\text{OH}$).

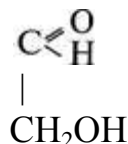
Якщо карбонільна група розміщена у кінці ланцюга – моносахариди являють собою альдегід і називаються *альдозою*, при іншому положенні карбонільної групи – моносахариди являються кетоном і називаються *кетозою*.

В залежності від кількості атомів Карбону в ланцюгу моносахариди ділять на:

- | | |
|----------------------|-----------------------|
| – біози (2 атоми C); | – гексози (6 C); |
| – тріози (3 C); | – гептози (7 C); |
| – тетрози (4 C); | – октози (8 C) і т.д. |
| – пентози (5 C); | |

Найбільш поширеними є пентози і гексози.

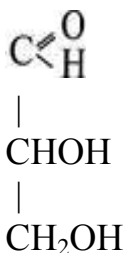
Біози:



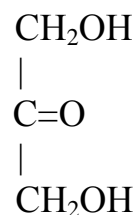
Глікоколовий альдегід

Тріози:

Загальна формула – $\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$. При окисненні первинної спиртової групи трьохатомного спирту гліцеролу утворюється гліцериновий альдегід (альдоза), при окисненні вторинної спиртової групи – утворюється діоксиацетон (кетоза).



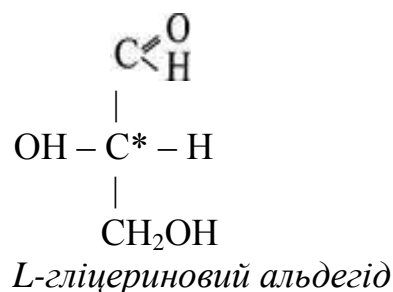
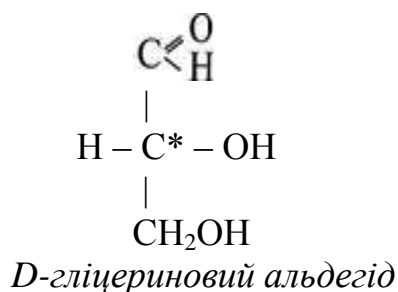
*Гліцериновий альдегід
(альдоза)*



*Діоксиацетон
(кетоза)*

В молекулі гліцеринового альдегіду є асиметричний атом Карбону – це такий, який зв'язаний з чотирма різними групами атомів. Позначається *. Тому гліцериновий альдегід може існувати у двох формах (ізомери). Усі ізомери моносахаридів поділяються на D- та L-форми (D- та L-конфігурація).

Ізомер гліцеральдегіду, у якого при проекції моделі на площину ОН-група біля асиметричного атому Карбону розміщена з правої сторони – називається D-гліцеральдегідом, а дзеркальне відображення – L- гліцеральдегідом:



Чим більше число асиметричних атомів С, тим більше число просторових ізомерів (стереоізомерів). *Кількість стереоізомерів визначається за формулою Фішера:*

$N=2^n$, де :

N – кількість стереоізомерів;

n – кількість асиметричних атомів С.

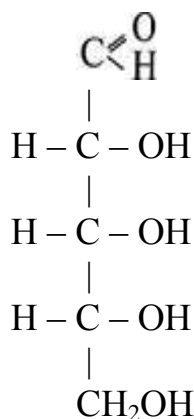
Гліцериновий альдегід і діоксіацетон містяться в тканинах у вигляді складних ефірів з ортофосфорною кислотою як продукти проміжного обміну вуглеводів під час реакцій гліколізу і бродіння.

Природні гексози – глюкоза, фруктоза, маноза і галактоза належать, як правило, до сполук D-ряду. Також відомо, що природні моносахариди володіють оптичною активністю. Здатність обертати площину поляризованого променя світла вправо позначають знаком плюс (+), а у протилежну сторону – знаком мінус (–). Таким чином, D-гліцериновий альдегід обертає площину поляризованого світла вправо і являється D (+)-альдотріозою, а L-гліцериновий альдегід є L (–)-альдотріозою.

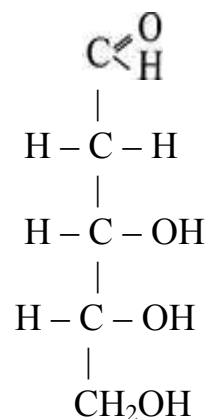
Тетрози. Загальна формула – $\text{C}_4\text{H}_8\text{O}_4$. Представники: еритроза – продукт пентозного шляху окиснення вуглеводів.

Еритроза – прозора в'язка рідина, дуже добре розчинна у воді, але погано розчинна в органічних розчинниках. В рослинах і багатьох мікроорганізмах приймає участь в синтезі ароматичних амінокислот тирозину, триптофану і фенілаланіну.

Пентози: Загальна формула $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$ (за винятком дезоксирибози – $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_4$). Утворюються пентози в результаті проміжного обміну, зокрема пентозного шляху. До пентоз належать рибоза і дезоксирибоза. Це кристалічні речовини, солодкі на смак, розчинні у воді. Дезоксирибоза відрізняється від рибози відсутністю в її молекулі однієї гідроксильної групи, яка замінена атомом Гідрогену. Рибоза і дезоксирибоза входять до складу нуклеїнових кислот, які в клітинах організму синтезують білки і передають спадкові ознаки.

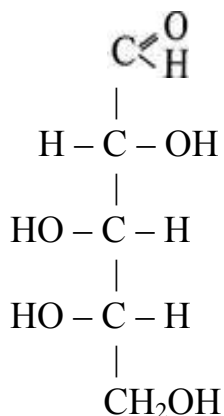


Рибоза ($\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$)
 складова частина РНК,
 нуклеотидів, нуклеозидів



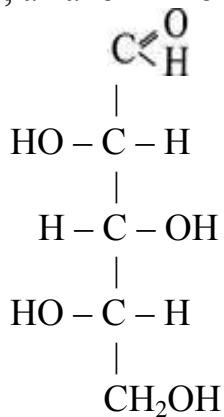
Дезоксирибоза ($\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_4$)
 входить до складу ДНК,
 утворюється в організмі при відновленні
 рибози

Арабіноза – входить до складу плодів, міститься у вишневому клеї. Її виділено в складі полісахаридів, що входять до складу туберкульозної палички.



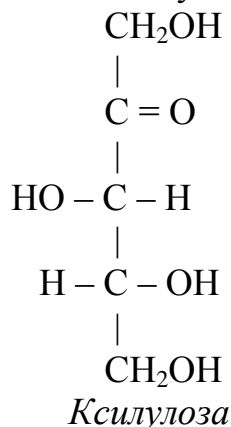
Арабіноза

Ксилоза – багато міститься у складі полісахаридів деревини, соломи, кукурудзяних качанів. Використовується як поживне середовище при вирощуванні кормових дріжджів, а також в кондитерській справі.



Ксилоза

Ксилулоза – утворюється в пентозному циклі обміну вуглеводів.



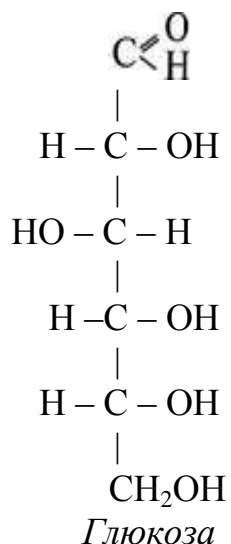
Бере участь в біосинтезі нуклеїнових кислот. Належить до кетоз.

Серед моносахаридів найпоширенішими є **гексози** – загальна формула $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$. Представники: *глюкоза, фруктоза, галактоза, маноза*.

Глюкоза. Її ще називають декстрозою (dexter – право). Глюкоза правообертаючий моносахарид, належить до групи альдоз. Її ще називають виноградний цукор.

Глюкоза поширена в природі. У вільному стані велика кількість глюкози (17-20 %), міститься у винограді (звідси назва виноградний цукор) та в інших солодких плодах.

Глюкоза – обов'язкова складова частина крові людини і тварин, лімфи, церебральної рідини. В незначній кількості вона є в сечі. Глюкоза є в багатьох полісахаридах. З неї побудовані крохмаль, глікоген, целюлоза.

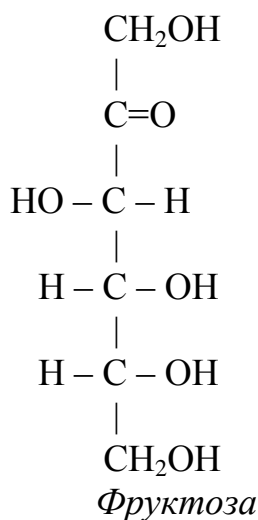


Як проміжний продукт розпаду вуглеводів глюкоза зустрічається у фосфорильованому вигляді – глюкозо-1-фосфат і глюкозо-6-фосфат.

Організм людини регулює концентрацію глюкози у крові на рівні 100-120 мг/100 мл навіть у стані голоду, коли глюкоза крові поповнюється за рахунок гідролізу запасів глікогену або шляхом перетворення амінокислот. Після їжі рівень глюкози у крові підвищується, у порівнянні з рівнем натщесерце, за рахунок вуглеводів їжі, а потім поступово знижується до початкового рівня, оскільки глюкоза використовується тканинами для отримання енергії або для запасання вуглеводів у формі глікогену.

Глюкоза добре розчиняється у воді. Розчини глюкози різної концентрації (10, 20, 40 %) досить широко використовуються як лікувальні засоби при багатьох захворюваннях для ін'єкцій.

Фруктоза. Ще називається левульозою (levulus – вліво). Інша назва – плодовий цукор, належить до кетогексоз.

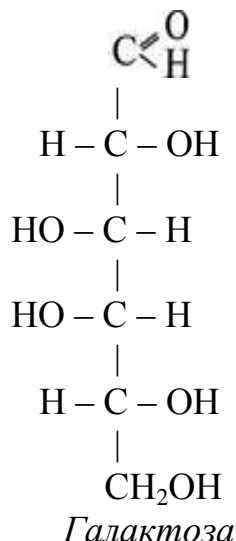


Фруктоза досить поширена в природі. Вона входить до складу дисахариду сахарози. Особливо багато її в медові (42 % від всіх вуглеводів меду). Входить також до складу рослинного полісахариду – інуліну. В невеликих кількостях фруктоза міститься в крові людини і тварин. Її фосфорні ефіри (фруктозо-6-фосфат і фруктозо-1,6-дифосфат) – проміжні продукти вуглеводного обміну.

При відновленні фруктози утворюється спирт сорбіт, який використовується як замітник цукру при цукровому діабеті.

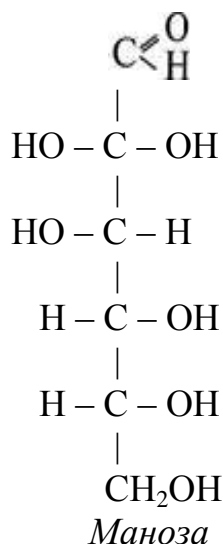
У значних кількостях міститься у водоростях, плодах горобини, сливи, яблуні, абрикоси. При окисненні залежно від умов може утворитися глюкоза, фруктоза або сорбоза, яка разом із сорбітом є важливим проміжним продуктом синтезу аскорбінової кислоти. Застосовується як замітник цукру для хворих на цукровий діабет.

Галактоза. Належить до альдогексоз. В організмі людини і тварин зустрічається у складі дисахариду лактози і трисахариду – рафінози. Входить також до складу ліпідів нервової системи і головного мозку.



Міститься галактоза і в складних білках – глікопротеїдах. В організмі людини і тварин галактоза за участю ферментних систем може перетворюватись в глюкозу.

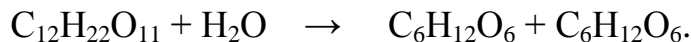
Маноза. Відноситься до альдогексоз. В організмі людини і тварин маноза виявлена в складі глікопротеїдів крові, слизу кишок, рідини суглобів. Входить вона також до складу природних складових вуглеводів – мананів.



Маноза солодка на смак, добре розчиняється у воді. При відновленні маноза утворює шестиатомний спирт – маніт.

Дисахариди.

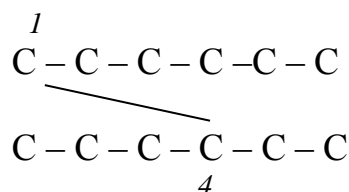
Дисахариди – складні вуглеводи, молекула яких під час гідролізу розщеплюється на дві молекули моносахаридів:



Дисариди поряд з полісахаридами являються основним джерелом вуглеводів у харчуванні людини і тварин. Належать до олігосахаридів. Їх молекула побудована із двох молекул моносахаридів, з'єднаних глікозидним зв'язком.

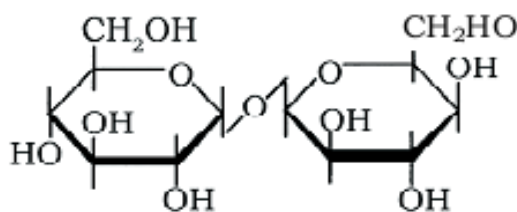
Розрізняють дисахариди мальтозного типу і трегалозного типу зв'язку.

При мальтозному типі зв'язку молекула дисахариду утворюється із двох молекул моносахаридів через кисневий місток від глікозидного гідроксилу одного моносахариду і звичайного (частіше біля четвертого атома Карбону) гідроксилу другого моносахариду. Схематично це можна показати так:



Такі дисахариди мають відновні властивості і називаються відновлюючими (редукуючими). До дисахаридів, які мають відновні властивості, належать мальтоза, лактоза, целобіоза.

При утворенні молекули дисахариду трегалозного типу кисневий місток виникає за рахунок обох глікозидних гідроксилів:

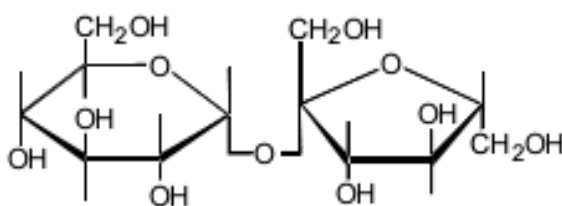


Трегалоза

Такі дисахариди не мають відновних (редуючих) властивостей. До дисахаридів трегалозного типу зв'язку належать сахароза, трегалоza.

Серед дисахаридів найбільш поширені і мають важливе значення для організму сахароза, лактоза, мальтоза, трегалоза, целобіоза.

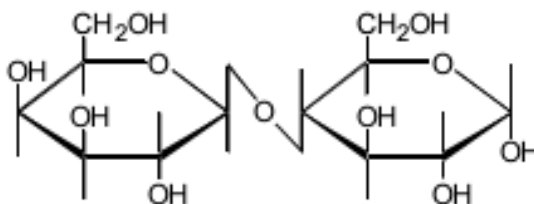
Сахароза (буряковий або тростинний цукор). Міститься у всіх зелених рослинах, особливо в коренеплодах цукрового буряка (до 27%), в соку цукрової тростини. Молекула сахарози складається із залишків глюкози і фруктози.



Сахароза

Немає відновних властивостей. Розщеплюється під впливом ферменту інвертази (сахарази). В результаті гідролізу сахарози в тонкій кишці утворюється суміш глюкози і фруктози – інвертний цукор, який обертає площину світла вліво. Природний інвертний цукор – бджолиний мед. Сахароза – це цінний продукт харчування, широко використовується також у фармацевтичній промисловості для виготовлення порошків, мікстур.

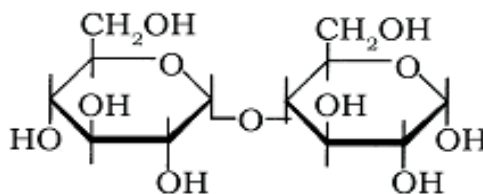
Лактоза (молочний цукор). Цей дисахарид міститься в молоці. Єдиний дисахарид, який синтезується в організмі (в молочній залозі). Складається з молекул глюкози і галактози.



Лактоза

Належить до мальтозного типу зв'язку. Найбільше лактози міститься в молоці носорога (30 %), серед сільськогосподарських тварин - в кобилячому молоці (5-6 %). З кобилячого молока роблять напій – кумис. Розщеплюється під впливом ферменту лактази.

Мальтоза (солодовий цукор). Молекула мальтози складається із залишків двох α – глюкоз. Має відновні властивості. Мальтоза є проміжним продуктом гідролізу крохмалю, глікогену.



Мальтоза

Багато мальтози є в пророслих зернах ячменю (солоді), жита, пшениці та інших злаків, а також у помідорах і нектарі багатьох рослин.

Трегалоза (мікоза або грибний цукор). Міститься в грибах, водоростях, лишайниках, в дріжджах, а також в гемолімфі червів і комах.

Складається із двох залишків глюкози, сполучених 1,1-глікозидним зв'язком. Немає відновних властивостей.

Целобіоза. Утворюється в травному каналі травоядних тварин (особливо в передшлунках жуйних) під впливом бактеріального ферменту целюлази як проміжний продукт гідролізу клітковини. Молекула целобіози складається із двох залишків β – глюкози. Целобіоза має відновні властивості. Вона добре розчиняється у воді, майже не солодка. У вільному стані знайдена в пророслих зернах злаків, кісточках абрикосів, патоці деяких дерев.

Полісахариди. Діляться на гомополісахариди і гетерополісахариди. Молекули *гомополісахаридів* побудовані з великої кількості залишків одного моносахариду: глюкози, фруктози тощо. Найбільше значення мають крохмаль, глікоген, інουλін, клітковина.

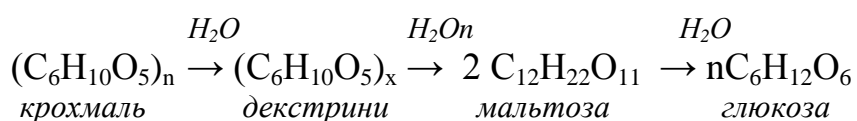
Молекули гетерополісахаридів побудовані із залишків різних моносахаридів. До них належать гіалуронова кислота (є хімічною основою скловидного тіла ока, пупкового канатику), хондроїтинсульфатна кислота (складова частина хрящів, кісток, шкіри, стінок кровоносних судин), гепарин (антикоагулянт).

Крохмаль. Утворюється при фотосинтезі у хлоропластах рослин і відкладається у вигляді зерен в різних органах рослин. Загальна формула крохмалю – $(C_6H_{10}O_5)_n$. За фізичними властивостями крохмаль – це білий аморфний порошок, у гарячій воді набухає, з йодом дає синє забарвлення. Молекула крохмалю побудована із залишків α – глюкози.

Крохмаль складається із двох фракцій: амілози (10-30 %), яка має лінійну будову, і амілопектину (70-90 %), який має розгалужену будову. В амілозі залишки глюкози зв'язані 1,4-глікозидними зв'язками. Молекулярна маса амілози 20 тис - 1 млн, кількість залишків глюкози – 200-1000. Амілоза добре розчиняється у воді, при додаванні йоду забарвлюється у темно-синій колір.

Молекули амілопектину відрізняються від амілози значною розгалуженістю своїх ланцюгів. У місцях розгалужень залишки α – глюкози зв'язані 1,6-глікозидними зв'язками. Амілопектин у гарячій воді утворює клейстер, а з йодом дає червоно-фіолетове забарвлення. Молекулярна маса його від 100 тис до кількох млн, кількість залишків глюкози – 5000-6000.

Крохмаль може зазнавати гідролізу під впливом ферментів амілази і мальтази. Гідроліз крохмалю проходить за такою схемою:



Декстрини – полісахариди з меншою молекулярною масою, ніж у крохмалю, продукти неповного розщеплення крохмалю.

Добре розчиняються у воді, мають відновні властивості. В залежності від того, яке забарвлення вони дають з йодом, декстрини поділяються на:

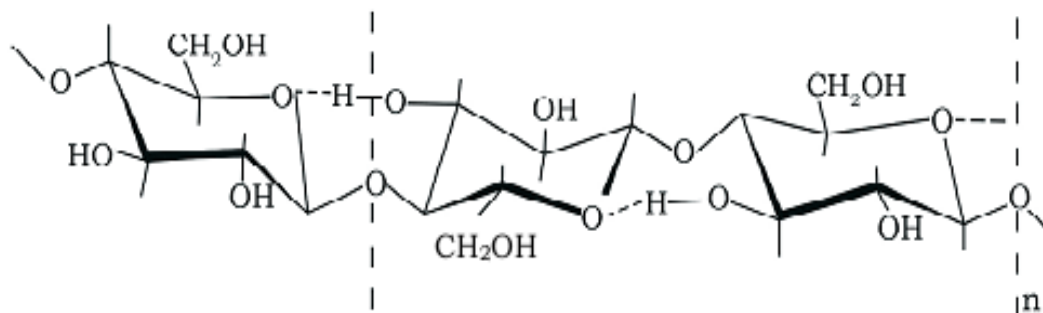
- амілодекстрини + йод – синьо-фіолетове забарвлення;
- еритродекстрини + йод – червоно-буре забарвлення;
- ахродекстрини + йод – жовто-буре забарвлення;
- мальтодекстрини + йод – не дають забарвлення.

Крохмаль – цінний продукт харчування, основне джерело вуглеводів. Широко використовується в харчовій, текстильній промисловості, у медицині, в побуті.

Глікоген – тваринний крохмаль. Основна резервна речовина організму людини і тварин. Найбільше глікогену міститься в печінці (2-5%) і м'язах (0,5-2 %). Глікоген, як і крохмаль, побудований із залишків глюкози і має таку саму загальну формулу – $(C_6H_{10}O_5)_n$. Всі процеси життєдіяльності, і в першу чергу, робота м'язів, проходять одночасно із розщепленням глікогену.

Глікоген – білий аморфний порошок, добре розчиняється навіть у холодній воді. За хімічною структурою глікоген схожий з амілопектином. Від амілопектину він відрізняється тільки більшою розгалуженістю молекули, більшою молекулярною масою (від 400 тис до 5 млн). Молекула побудована із 2400-300 тис. залишків глюкози. У травному каналі глікоген розщеплюється ферментами амілазою і мальтазою. З розчином йоду глікоген дає забарвлення від винно-червоного до червоно-бурого, залежно від виду тварин, з яких його виділено. Глікоген в організмі людини і тварин синтезується з глюкози і нагромаджується в органах і тканинах, в періоди між прийманням їжі він розщеплюється і постачає організм глюкозою.

Целюлоза (або клітковина). Побудована із залишків β -глюкози, зв'язаних між собою 1,4-глікозидними зв'язками. Клітковина складає основу оболонок клітин. Є головною складовою частиною рослинних кормів. Структурна одиниця клітковини – целобіоза.



Ниткоподібні молекули целюлози, розміщуючись паралельно, збираються в пучки, де між ними виникають водневі зв'язки в результаті взаємодії гідроксильних груп. Певна кількість пучків збирається у волокна. Ці особливості будови є причиною нерозчинності целюлози у воді та органічних розчинниках і механічної міцності її волокон. Внаслідок такої будови розчинник не може проникнути всередину пучка.

Спеціальних ферментів, які розщеплюють клітковину, організм людини і тварин не виробляє. В передшлунках жуйних і в ободовій кишці однокопитних целюлоза під впливом бактеріальних ферментів целюлази і целобіази гідролізується до β -глюкози, яка зазнає різних видів бродіння. У моногастричних тварин целюлоза сприяє перистальтиці кишечника, є своєрідним подразником шлунково-кишкової секреції.

Інулін. Мономером інуліну є фруктоза. Інулін – це резервний полісахарид багатьох родин рослин (фіалкових, складноцвітих, лілійних та ін.). Багато його міститься у бульбах топінамбуру (земляної груші) та жоржин – від 40 до 80 % загальної сухої маси. Молекула інуліну побудована із залишків фруктози, які сполучаються між собою за типом 1,2-глікозидного зв'язку. Інулін досить легко засвоюється організмом, тому є цінною кормовою речовиною. При цукровому діабеті може застосовуватись як заміник цукру.

Ще одним представником гомополісахаридів є *хітин*, який виконує захисні функції, є зовнішнім скелетом для представників типу членистоногих.

Гетерополісахариди.

Це складні полісахариди, молекули яких побудовані із залишків різних моносахаридів, їхніх похідних та інших сполук.

Функції в організмі:

- опорна (хондроїтинсульфатна кислота);
- захисна (гепарин);
- регуляторна (гіалуронова кислота).

Поділяються на дві групи:

- *глікозамінглікани (раніше їх називали мукополісахаридами)*
- *глікополісахариди.*

Глікозамінглікани входять до складу протеогліканів – високомолекулярних вуглеводно-білкових сполук (частка білка 1-2 %). Вони поділяються на кислі і нейтральні. З кислих глікозамінгліканів найбільше поширення мають такі представники.

Гіалуронова кислота. Гетерополісахарид, побудований із залишків молекул глюкуронової і оцтової кислот, глюкозаміну. Молекулярна маса – 200 тис. - кілька млн. Гіалуронова кислота є хімічною основою скловидного тіла ока, пупкового канатика, синовії, блискучої оболонки яйцеклітини, капсул деяких мікробів, багато її в клітинах окремих пухлин тощо. У тканинах виконує роль "цементуючої" речовини, є бар'єром, який захищає клітини від проникнення в них мікробів і отруйних речовин, бере участь у регуляції надходження в клітини води та інших сполук, як поліелектроліт, регулює обмін йонів. Полісахарид характеризується високим ступенем метаболізму – період напіврозпаду його молекули становить 2 доби.

Обмін гіалуронової кислоти порушується при мікседемі, ревматизмі, бактеріальних інфекціях.

Хонроїтинсульфатна кислота. Продукт полімеризації ацетилгалактозамінсульфату і глюкуронової кислоти, сполучених між собою бета 1,3- і бета-1,4-глікозидними зв'язками. Складова частина хрящів (до 40% сухої маси), кісток, основної речовини сполучної тканини, серцевих клапанів, стінок кровоносних судин, шкіри тощо. В організмі виконує опорні функції. Її молекулярна маса – 50-200 тис, у комплексі з колагеном – 40-50 млн. Бере участь в йонному обміні й регуляції надходження поживних речовин у клітини. Період напіврозпаду молекул кислоти в основній речовині шкіри – 8, хряща – 16 діб.

Гепарин – це глікозамінглікан, молекула якого утворена залишками альфа-D-глюкозаміну, глюкуронової, оцтової та сульфатної кислот. Це білий аморфний порошок, розчинний у воді, стійкий проти нагрівання. Його молекулярна маса – 15-20 тис. В організмі виробляється тканинними базофілами. Пригнічує утворення тромбокінази й інактивує тромбін, зменшує вміст у крові холестерину, знижує артеріальний тиск. Багато гепарину міститься в тканинах печінки (до 100 мг на 1 кг маси); дещо менше – в тканинах легенів, селезінки, щитоподібної залози, м'язів.

Натрієву сіль гепарину застосовують як антикоагулянт при переливанні крові й тромбозах. З тканин легенів, а також із стінок аорти виділено гепаринсульфат.

Нейтральні глікозамінглікани. Складні вуглеводи, молекула яких складається з багатьох залишків нейрамінової і сіалових кислот. Містяться у всіх органах і тканинах, секретах і слизах. Причому в набагато більших кількостях, ніж кислих глікозамінгліканів. Є компонентами багатьох глікопротеїдів, у тому числі ферментів і гормонів. Окремі визначають групу крові у тварин.

Глікополісахариди мають подібну будову з кислими глікозамінгліканами, однак у складі їх молекул немає залишків гексозаміну. Типовими їх представниками є пектинові речовини.

Пектинові речовини – високомолекулярні сполуки, побудовані із залишків молекул галактуронової кислоти і метилового спирту. Місяться в коренях цукрового буряка й моркви (2,5 %), бульбах і стеблах кормових рослин (0,8-1,3 %), ягодах і фруктах, соняшниковій лузі й жомі. Молекулярна маса – 20-50 тисяч. Це цінні кормові засоби, сировина для виготовлення кровоспинних препаратів, антибіотиків. Використовуються в сироварінні.

ТЕМА 3. ЛІПІДИ

Ліпіди (від грец. *lipos* – жир) – велика група органічних речовин, до якої входять жири і жироподібні речовини (стериди і воски).

Ліпіди об'єднують велику групу різних за хімічною природою речовин, які мають спільні фізико-хімічні властивості. Однією з таких властивостей ліпідів є нерозчинність їх у воді і здатність добре розчинятися в органічних розчинниках – спирті, ефірі, хлороформі, ацетоні, бензолі та інших. Ліпіди є складними ефірами спиртів і вищих жирних кислот. Ліпіди утворюють емульсії.

В залежності від того, які функції вони виконують, ліпіди поділяються на:

- *протоплазматичні (структурні)* – є структурним матеріалом, не зникають навіть при голодуванні;
- *резервні (запасні)* – відкладаються під шкірою, біля внутрішніх органів.

Більша частина жиру в організмі знаходиться у зв'язаному вигляді з білками та вуглеводами.

Функції ліпідів досить різноманітні:

1. Енергетична роль (1 г жиру – 9,3 ккал або 39 кДж енергії);
2. Джерело води (100 г жиру – 107,1 г. води);
3. Структурна роль (складові частини клітинних оболонок);
4. Захисна роль (захист внутрішніх органів від пошкоджень);
5. Терморегуляторна роль (особливо для тварин північних широт);
6. Розчинники жиророзчинних вітамінів;
7. При обміні жирів утворюються біологічно активні речовини (вітамін Д, жовчні кислоти, окремі гормони, простагландини).

Виділяють дві групи ліпідів: *прості і складні*.

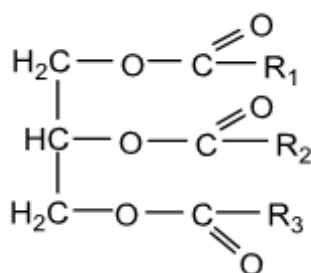
Прості ліпіди утворюються із залишків спиртів та вищих жирних кислот.

Складні ліпіди утворені із спирту, вищих жирних кислот та інших речовин (фосфорної кислоти, сульфатної кислоти, вуглеводів тощо).

Прості ліпіди поділяються на:

1. *Нейтральні жири (тригліцериди, триацилгліцерини);*
2. *Стериди;*
3. *Воски (цериди).*

Нейтральні жири - це складні ефіри трьохатомного спирту гліцерину і вищих жирних кислот. Схематично молекулу жиру можна записати так:



де:

R_1, R_2, R_3 – залишки вищих жирних кислот.

До складу жирів входять насичені і ненасичені вищі жирні кислоти.

Насичені: $\text{C}_{17}\text{H}_{35}\text{COOH}$ – стеаринова;

$\text{C}_{15}\text{H}_{31}\text{COOH}$ – пальмітинова;

$\text{C}_{13}\text{H}_{27}\text{COOH}$ – міристинова.

Ненасичені: $\text{C}_{17}\text{H}_{33}\text{COOH}$ – олеїнова (один подвійний зв'язок);

$\text{C}_{17}\text{H}_{31}\text{COOH}$ – ліолева (два подвійних зв'язки);

$\text{C}_{17}\text{H}_{29}\text{COOH}$ – ліоленова (три подвійних зв'язки);

$\text{C}_{19}\text{H}_{31}\text{COOH}$ – арахідонова (чотири подвійних зв'язки).

Жири дуже поширені в природі. У складі тваринних жирів переважають насичені жирні кислоти. Тому тваринні жири тверді. Жири рослинного походження в своєму складі містять залишки ненасичених жирних кислот і є рідинами (крім пальмітинового масла).

Доведено, що деякі ненасичені вищі жирні кислоти не синтезуються в організмі людини і тварин або утворюються в недостатній кількості. Їх називають незамінними кислотами. До таких жирних кислот відносяться ліолева, ліоленова, арахідонова. Основним джерелом поповнення ними організму людини є льняна, конопляна, кукурудзяна та соняшникова олія. Ці рослинні жири містять переважно ліолеву і ліоленову кислоти. Вершкове масло багате на арахідонову кислоту. Нестача ненасичених жирних кислот в організмі зумовлює припинення росту молодих тварин, викликає захворювання шкіри, яке нагадує екзему. Є дані про те, що нестача ненасичених кислот призводить також до порушення обміну речовин, зокрема, холестерину, холіну та фосфору.

Якість і чистота жирів характеризуються фізичними і хімічними константами. До фізичних констант відносяться: густина, температура плавлення і тверднення, консистенція, запах, смак, колір, для рідких жирів – коефіцієнт рефракції.

Основні хімічні константи жирів:

1. Йодне число жиру – характеризує ступінь ненасиченості жирних кислот в жирах;

2. Кислотне число – характеризує кількість вільних жирних кислот в жирах;

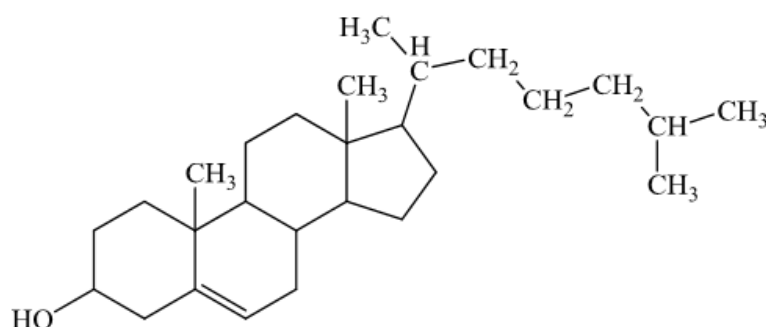
3. Число омилення – показує кількість вільних і зв'язаних жирних кислот в жирах (визначається шляхом взаємодії жиру і лугу);

4. Число Рейхарда-Мейсля жирів – характеризує наявність в жирах низьких летких жирних кислот (мають не більше десяти атомів Карбону в ланцюгу).

В організмі людини і тварин жири нагромаджуються головним чином в підшкірній жировій клітковині, сальнику, капсулі нирок та інших жирових депо. Це резервні (запасні) жири. Загальна кількість резервних жирів у більшості людей коливається в межах 10-15 % від маси тіла. Їх вміст значно змінюється в залежності від режиму харчування, інтенсивності роботи, стану організму та інших причин.

Стериди – це складні ефіри поліциклічних спиртів (стеролів) і вищих жирних кислот. **Стероли** (або **стерини**) – похідні циклопентанпергідрофенантрону. Основним представником стеринів є холестерин.

Холестерин (загальна формула $C_{27}H_{45}OH$) – високомолекулярний, поліциклічний, одноатомний, ненасичений тваринний спирт. Вперше знайдений в каменях сечового міхура (chole – жовч; steros – твердий). Це зробив у XVIII столітті вчений Л.Конрадї.



Багато холестерину міститься в білій речовині мозку, в печінці. Він здатний утримувати певну кількість води. З білками утворює комплексні сполуки.

Стериди становлять фракцію ліпідів, яка не омилюється. Вони входять до складу клітинних мембран. Розрізняють зоо-, фіто-, мікостерини.

Воски. Це складні ефіри вищих спиртів і вищих жирних кислот. За фізико-хімічними властивостями вони близькі до жирів. Вони більш стійкі проти дії світла, окисників, нагрівання, важче піддаються гідролізу.

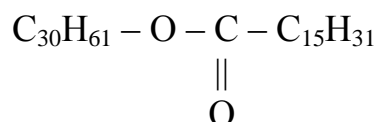
Природні воски, крім складних ефірів, містять певну кількість вищих спиртів і вищих жирних кислот, а також невелику кількість вуглеводів, барвників та пахучих речовин. Загальна кількість цих домішок може досягати 50 %. Розрізняють:

– *воски рослинного походження* (карнаубський, кандедильський);

- *воски тваринного походження* (спермацет, ланолін, бджолиний віск);
- *синтетичні воски* (церезин і монтан);
- *продукти виділення деяких комах* (китайський віск).

Основні воски тваринного походження:

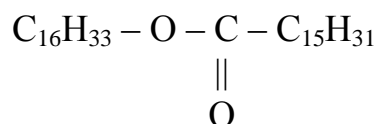
Бджолиний віск. Виробляється восковими залозами бджіл. Його основу становлять складний ефір пальмітинової кислоти і мірицилового спирту:



До складу бджолиного воску входять також вільні вищі жирні кислоти, насичені вуглеводні та деякі інші речовини.

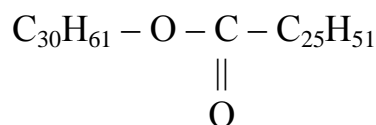
Ланолін – віск, виділений шляхом промивання вовни овець. Це суміш складних ефірів, утворених вищими спиртами (цетиловим, карнаубовим, холестериним) і вищими жирними кислотами. Це в'язка маса буро-жовтого кольору. Ланолін досить стійкий проти дії кислот, лугів і служить основою для виготовлення різних кремів і мазей.

Спермацет. Добувають із спермацетового масла, яке є в мозку кашалота. Складний ефір цетилового спирту і пальмітинової кислоти:



Від одного кашалота можна отримати до 5 т спермацету. Використовується він для приготування лікувальних мазей і косметичних засобів. Використовується для лікування виразок шкіри.

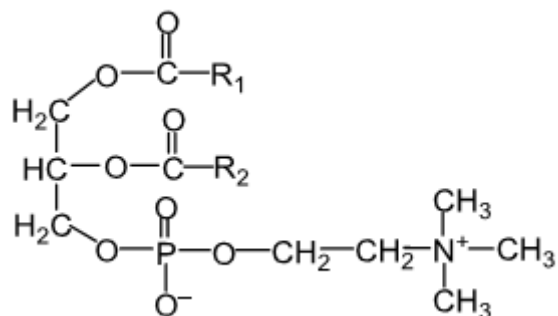
Рослинні воски. Вкривають тонким шаром листя, стовбури і плоди рослин, захищаючи рослинні тканини від мікробів. Представником рослинних восків є карнаубський віск. Його добувають з листя деяких пальм і використовують для виготовлення свічок. Основа воску – складний ефір мірицилового спирту і церотинової кислоти:



Складні ліпіди містять в своєму складі спирти, вищі жирні кислоти, залишки сульфатної кислоти, фосфорної кислоти, вуглеводи. Діляться на: фосфоліпіди, сульфоліпіди, гліколіпіди.

Фосфоліпіди. Поділяються на шість груп в залежності від азотистих основ, які містяться в їх складі. Найбільше фосфатидів міститься в нервовій тканині (до 30 %), печінці (16 %), нирках (11 %), серці (10 %).

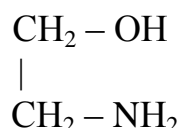
1. Холінфосфоліпіди (лецетини) – складаються із залишків гліцерину, двох залишків вищих жирних кислот, залишку фосфорної кислоти і залишку холіну.



Високий вміст лецитинів характерний для спинного і головного мозку (12-35 %), жовтка курячого яйця (6-12 %), легень, нирок, печінки, надниркових залоз (2-4 %).

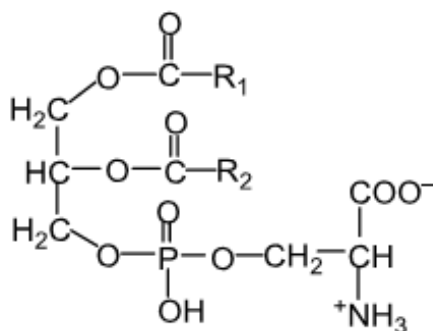
Холін, який входить до складу лецитинів, володіє ліпотропними властивостями (попереджує ожиріння печінки). Багато його міститься в нерафінованій олії.

2. Коламінфосфоліпіди (кефаліни) – до їх складу входять гліцерин, дві вищі жирні кислоти, фосфорна кислота і азотиста речовина – коламін:

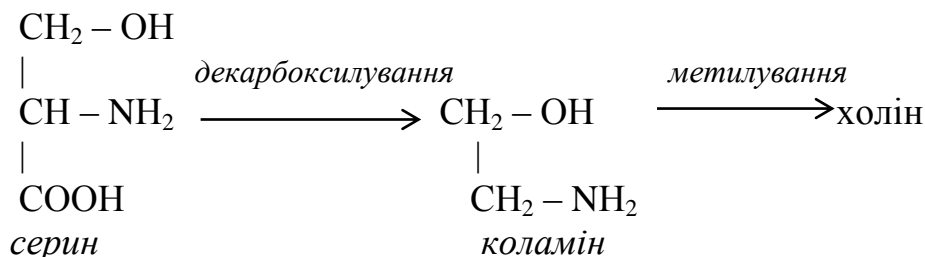


Містяться в тих же органах, що і лецитини. Утворюють з білками ліпопротеїдні комплекси. Багато їх міститься в мітохондріях.

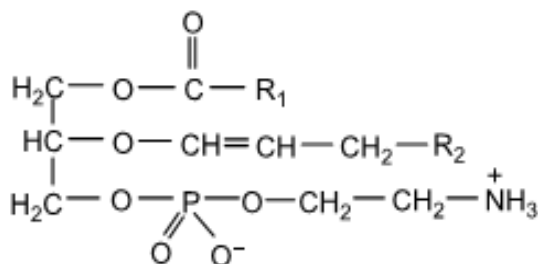
3. Серинфосфоліпіди – в їх молекулі азотистою основою є амінокислота серин:



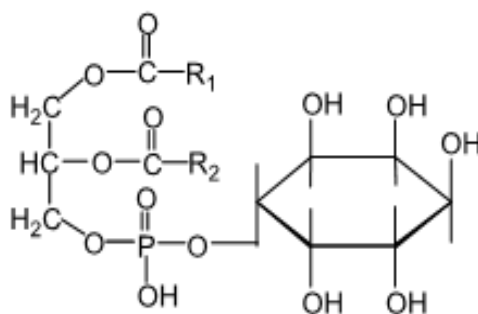
Багато їх в нервовій тканині, печінці, нирках. Між лецитинами, кефалінами, серинфосфоліпідами існує генетичний зв'язок, оскільки азотисті основи можуть переходити одна в одну:



4. Ацетальфосфоліпіди (плазмалогени) – у їх будові беруть участь альдегіди вищих жирних кислот. Містяться переважно в складі нервової і м'язової тканин разом з кефалінами.

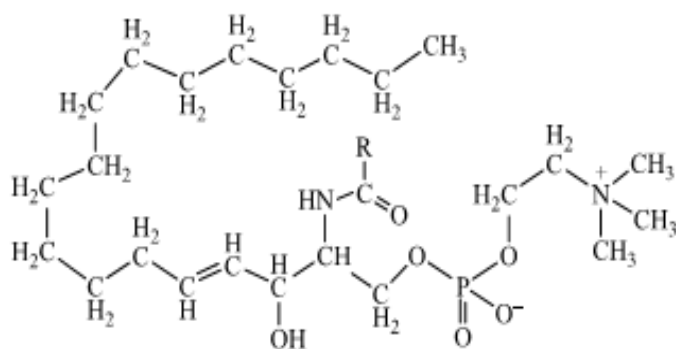


5. Інозитфосфоліпіди – містять циклічний спирт інозит. Досить поширені в живій природі. Вони є в організмі людини, тварин і рослин. Особливо багато їх в складі нервової тканини.



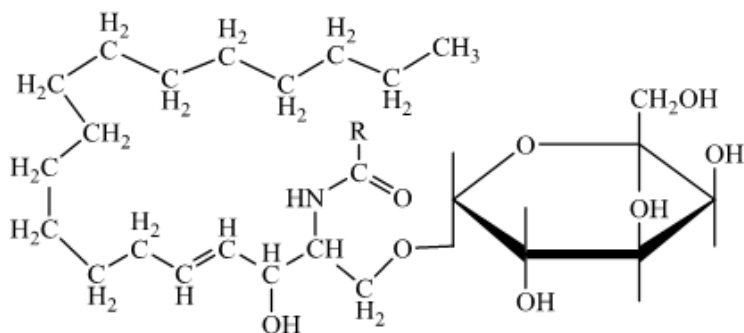
6. Сфінгозинфосфоліпіди (сфінгомієліни) – містять трьохкомпонентний спирт сфінгозин, який зв'язується пептидним зв'язком з вищою жирною кислотою і ефірним зв'язком з фосфорною кислотою. Фосфорна кислота зв'язується з азотистою основою холіном.

Багато сфінгомієлінів у нервовій тканині:



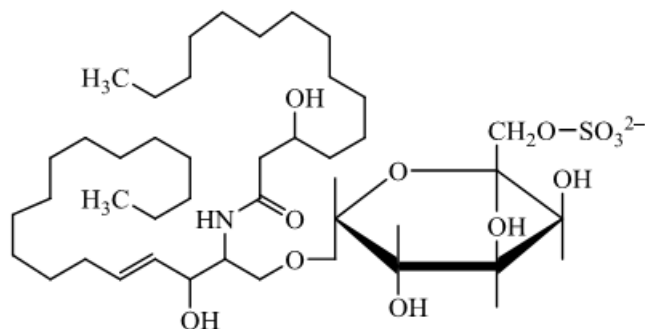
Вони складають основу мієлінових оболонок нервових волокон.

Наступна група складних ліпідів – **гліколіпіди**. Їх молекули містять вуглеводневий компонент. Найбільше значення мають цереброзиди і гангліозиди. *Цереброзиди* містяться в тканинах мозку. Вуглеводний компонент – глюкоза або галактоза. Виконують важливу структурну і метаболічну функції.



Гангліозиди. До їх складу входять залишки галактози і глюкози, сфінгозин, нейрамінова кислота. Гангліозиди є важливим структурним компонентом нейронів, беруть участь у проведенні нервових імпульсів та в обмінних процесах організму.

Сульфоліпіди. Містять залишок сульфатної кислоти.



Є в тканинах мозку, печінки, нирок, м'язів. Вони з'являються у сечі при церебральному склерозі.

ТЕМА 4. БІЛКИ (ПРОТЕЇНИ)

Білки – високомолекулярні органічні речовини, побудовані з великої кількості залишків амінокислот. Вони є найбільш важливими в біологічному відношенні і найбільш складними по своїй хімічній структурі сполуками. Білки становлять структурну і функціональну основу усіх живих організмів.

Важлива роль білків в життєдіяльності організмів відзначалася ще в першій половині XIX століття. Так, в 1838 році голандський вчений Р. Мульдер назвав їх протеїнами (від грец. *proteous* – перший, найважливіший). Назва "білки" виникла в зв'язку з тим, що вони за рядом своїх властивостей нагадували яєчний білок. Зараз у біологічній літературі використовуються обидва терміни – білки і протеїни.

Білки в організмі виконують найрізноманітніші функції:

1. *Структурна функція.* Білки в середньому становлять 18-21% загальної сирової маси організму людини і тварин і до 45-50% їх сухої маси. Входять до складу всіх органів і тканин. Приймають участь в утворенні мембранних структур, мітохондрій, рибосом, цитоплазми. Людині і вищим тваринам білки необхідні для утворення стінок судин, формування покривних, м'язових і сполучних тканин організму, вони становлять основу органічної частини кісткової тканини, хрящів, зв'язок і сухожилів.

2. *Каталітична функція.* Усі ферменти – біологічні каталізатори, що зумовлюють перебіг хімічних реакцій в організмі, - мають білкову природу. Вони є необхідними для життєдіяльності кожного живого організму. Зараз відомо близько 2 тисяч білків, які ферментативно активні і більше 200 з яких виділено в кристалічному стані.

3. *Регуляторна функція.* Значна кількість гормонів є білками або продуктами білкового обміну. Це такі гормони, як інсулін, глюкагон, вазопресин, окситоцин та ін. Гормони беруть активну участь в регуляції процесів обміну.

4. *Транспортна функція.* Для нормальної життєдіяльності кожного організму необхідне постійне забезпечення його органів і тканин поживними речовинами. Ці речовини переносяться з током крові сполуками білкової природи. Наприклад, перенесення кисню до тканин, а на зворотному шляху вуглекислого газу до легень здійснюється за допомогою складного білка - гемоглобіну. Транспорт різних груп ліпідів і жиророзчинних вітамінів до різних органів і тканин здійснюється за участю складних білків - ліпопротеїдів.

5. *Захисна функція.* Здійснюється в основному за участю білків - глобулінів, з якими пов'язані імунні реакції організму. Антитіла, які утворюються в організмі при несприятливій дії на нього різних факторів (хвороботворних бактерій, вірусів, токсинів), мають білкову природу.

Виконують білки захисну функцію і в процесах зсідання крові, оберігаючи організм від надмірної втрати її.

6. *Скорочувальна функція.* Білки беруть участь в забезпеченні різних форм механічного руху – скороченні і розслабленні м'язів, роботі внутрішніх органів – серця, легень, шлунка. Ці процеси здійснюються за участю таких білків, як актин, міозин, тропоміозин.

7. *Енергетична функція.* Білки, як і вуглеводи і ліпіди, є також важливим джерелом енергії для організму. Так, при розщепленні 1 г білків організм одержує 4,1 ккал або 17,18 кДж енергії. За рахунок білків організм людини одержує 10-15% енергії.

8. *Джерело води.* При окисненні 100 г білків вивільняється 41,3 г H_2O .

9. *Дихальна функція.* Такі складні білки як гемоглобін і міоглобін забезпечують організм киснем. Велика кількість міоглобіну міститься у м'язах тварин, які живуть у воді (кити, тюлені).

10. *Створення онкотичного тиску.* Онкотичний тиск – це тиск, який створюють білки крові. Він становить 15-17 мм.рт.ст.

Дослідження елементного складу білків розпочалось ще на початку XIX століття. Перші дані про елементний склад білків з'явилися у 1809 році на основі досліджень Л.Грена. У результаті хімічних аналізів білків було встановлено їх важливі складові елементи та їх кількісне співвідношення. Так, встановлено, що до складу білків входять (в %):

– Карбон - 50-55 %; – Нітроген – 15-17 %; – Сульфур – 0,3-2,5 %.
– Гідроген – 6,5-7,3 % – Оксиген – 21-23 %;

У складі білків було виявлено також Фосфор (1-2 %), Йод, Ферум та інші елементи.

Оскільки у складі різних білків найбільш стабільним є вміст Нітрогену (16 %), то за його кількістю почали визначати вміст білків у тканинах органів, рідинах, препаратах. Для цього одержану в результаті аналізу кількість азоту множать на коефіцієнт 6,25 ($100:16=6.25$). Число 6,25 – *білковий коефіцієнт*.

Разом з вивченням елементного складу білків було розпочато вивчення їх будови. Уже в другій половині XIX століття було встановлено, що основними структурними компонентами білків є амінокислоти.

Таким чином, білки – це високомолекулярні органічні сполуки, які при гідролізі розпадаються до амінокислот. Молекулярна маса білків коливається в широких межах: від кількох тисяч до сотень мільйонів.

Якщо білки складаються тільки з амінокислот, то вони називаються простими (протеїни). Білки, які крім амінокислот містять інші небілкові речовини, називаються складними (протеїди).

Більшість білків розчиняються у воді. Вони можуть бути у різних станах: деякі з білків є рідкі, як от білки в молоці, в кров'яній плазмі, інші білки бувають у твердому стані, як наприклад білки сухожилів, шкіри,

волосся. Деякі білки є в напіврідкому стані, як наприклад, окремі білки протоплазми. Розчини білків звичайно каламутні. Вони здатні розсіювати промені світла.

Білки мають ізоелектричну точку. **Ізоелектрична точка** – це значення рН, при якому білок на своїй поверхні несе мінімальний електричний заряд (кількість позитивних зарядів дорівнює кількості негативних зарядів). При такому значенні рН білок випадає в осад. Для більшості білків ІЕТ знаходиться в межах рН=5.

Для білків характерним є те, що вони не проходять через напівпроникливі оболонки або мембрани (целофан, пергамент, тканинні мембрани), в той час як низькомолекулярні сполуки досить легко проходять через них, тому що величина молекул цих речовин менша, ніж розміри пор в мембранах. Це явище використовується для очищення білків від низькомолекулярних домішок, одержання лікарських препаратів (імунних сироваток, γ - глобулінів). Метод такої очистки білкових речовин називається *діалізом*.

Білки мають здатність коагулюватись. *Коагуляція* є зворотня і незворотня. Останню ще називають денатурацією (рис. 4.1). **Денатурація** – це коагуляція, при якій білок втрачає всі свої фізичні, хімічні і біологічні властивості.

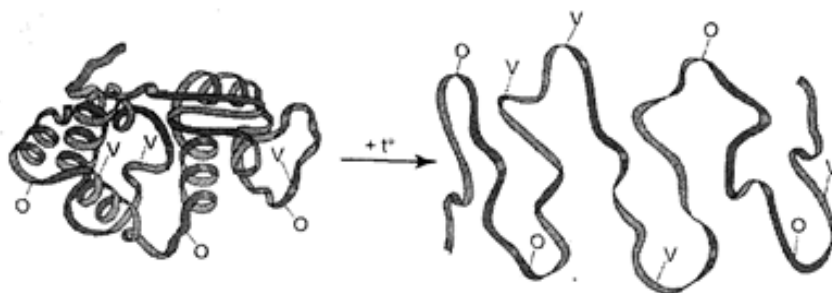


Рис. 4.1. Схематичне зображення механізму денатурації

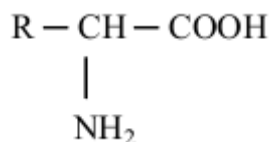
Діляться білки і за формою молекул. Розрізняють *глобулярні* і *фібрилярні білки*. Глобулярні білки мають кулеподібну або еліпсоїдну форму. Такі білки розчиняються у воді і розчинах солей, володіють каталітичною активністю. До глобулярних належать більшість білків рослинних і тваринних тканин, а також білки лімфи, плазми, сироватки крові, травних соків.

Фібрилярні білки мають ниткоподібну форму молекул. Вони погано розчиняються, не мають поживного значення. Сюди належать білки сполучної тканини, білки волосся, покривних тканин, білки м'язів, фіброїн шовку, фібрин крові та інші.

Білки – амфотерні електроліти. При лужному, кислотному або ферментативному гідролізі вони розпадаються до амінокислот. Оскільки в амінокислотах є одночасно і карбоксильна група --COOH , і амінна група

–NH₂, білки проявляють одночасно властивості і слабкої кислоти, і слабкої основи.

Амінокислоти – похідні карбонових кислот, в радикалі яких один чи кілька атомів Гідрогену заміщені на аміногрупи. В амінокислотах, які входять до складу білків, аміногрупа розміщена біля α–вуглецевого атома, тобто усі вони є α–амінокислотами. Загальну формулу амінокислот можна записати так:



Амінокислоти відрізняються між собою лише хімічною природою радикалів.

Виділені з білків амінокислоти – це безбарвні, кристалічні речовини, переважна більшість яких добре розчинна у воді і погано розчинна в органічних розчинниках. Амінокислоти – оптично активні сполуки.

В білках рослинного і тваринного походження знайдено амінокислоти L–ряду. D–амінокислоти синтезовані штучно.

Амінокислоти володіють амфотерними властивостями внаслідок наявності в їх молекулі груп –COOH і –NH₂. В наш час виділено понад 20 амінокислот.

Класифікують амінокислоти за біологічним значенням і за хімічною будовою.

За біологічним значенням амінокислоти класифікують:

- 1) замінні;
- 2) незамінні;
- 3) напівзамінні.

Замінні амінокислоти – це амінокислоти, які можуть утворюватись в організмі з інших речовин (переважно з кетокислот). До них відносяться: аланін, серин, аспарагінова кислота, глутамінова кислота, пролін, оксипролін.

Незамінні амінокислоти – не синтезуються організмом, потребують надходження з їжею або кормом. Сюди належать: **треонін, валін, лейцин, ізолейцин, норлейцин, метіонін, лізин, фенілаланін, триптофан, гістидин.**

Напівзамінні амінокислоти можуть утворюватись в невеликих кількостях з інших амінокислот або утворюються тільки в окремих організмах (гліцин, цистеїн, цистин, орнітин, аргінін, тирозин).

Слід відмітити, що всі незамінні амінокислоти здатні синтезуватись мікроорганізмами.

За хімічною будовою амінокислоти діляться на: ациклічні (нециклічні) та циклічні (ізоциклічні і гетероциклічні).

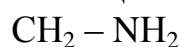
В групі ациклічних амінокислот виділяють:

- а) моноаміномонокарбонові амінокислоти (містять одну $-\text{NH}_2$ і одну $-\text{COOH}$ групи);
- б) моноамінодикарбонові амінокислоти (одна $-\text{NH}_2$ група і дві $-\text{COOH}$ групи);
- в) діаміномонокарбонові амінокислоти (дві групи $-\text{NH}_2$ і одна група $-\text{COOH}$);
- г) діамінодикарбонові амінокислоти (дві групи $-\text{NH}_2$ і дві групи $-\text{COOH}$).

Розглянемо ці групи.

Моноаміномонокарбонові амінокислоти.

1. Гліцин (глікокол, амінооцтова кислота).



|



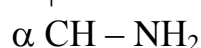
Напівзамінна амінокислота.

Не синтезується в організмі курчат. Багато її в желатині (25 % від всіх амінокислот). Немає її в альбумінах, казеїні. Використовується для синтезу глутатіону, гіпурової кислоти, парних жовчних кислот, пуринових основ.

2. Аланін (α -амінопропіонова кислота).



|

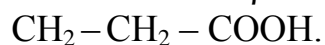


|



Замінна амінокислота.

Добули при гідролізі натурального шовку в 1881 році. Крім α -аланіну в організмі виявлено і β -аланін:

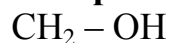


|

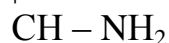


Однак до складу білків він не входить.

3. Серин.



|



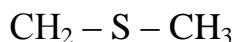
|



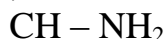
Замінна, оксиамінокислота.

Виділена з фіброїну шовку в 1856 році. Складова частина багатьох білків. Входить до складу активних центрів таких ферментів як трипсин, холестеринестераза, бере участь в синтезі окремих амінокислот.

4. Метіонін.



$$|$$


$$|$$


$$|$$

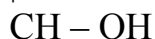

Незамінна, сірковмісна.

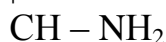
Виділена з казеїну в 1922 році. В організмі відіграє надзвичайно важливу роль як донор метильних груп для забезпечення процесів синтезу холіну, адреналіну. Бере участь в утворенні амінокислот цистеїну, цистину.

Бере участь в утворенні вітаміну U, який попереджує і лікує виразку шлунку і 12-палої кишки (ulcus – виразка).

5. Треонін.



$$|$$


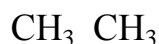
$$|$$


$$|$$

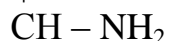

Незамінна, оксиамінокислота.

Одержана у 1935 році з фіброїну шовку і казеїну. Багато її міститься в пепсині, фібрині. Біологічно важлива амінокислота. Якщо вилучити треонін із гідролізованого казеїну, то такий гідролізат є неповноцінним як їжа (молоді тварини не ростуть).

6. Валін.



$$\backslash /$$

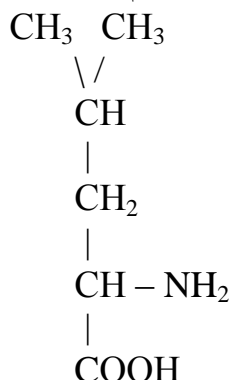

$$|$$


$$|$$


Незамінна амінокислота.

Вперше виділено в 1879 році з білків підшлункової залози. Значна кількість валіну (4-15 %) міститься у білках – міоглобіні, казеїні і еластині.

7. Лейцин.



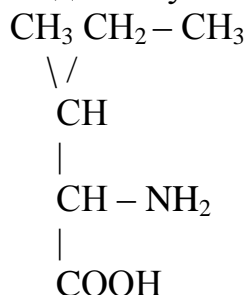
Незамінна амінокислота.

Вперше виділено у 1819 році з сиру. Багато його міститься у пророслому зерні злакових культур.

Лейцин виявлено у сечі хворих на печінкові хвороби. Лейцин застосовується при лікуванні анемії. Дуже важко розчиняється у воді.

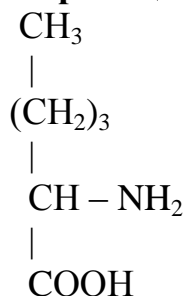
8. Ізолейцин.

Виділено у 1904 році з фібрину крові.



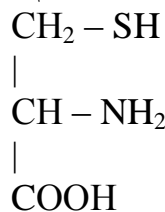
Незамінна амінокислота.

9. Норлейцин.



Незамінна амінокислота.

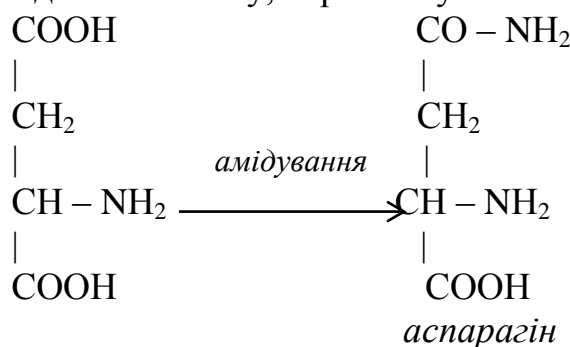
Міститься в білках нервової системи.

10. Цистеїн.

Напівзамінна, сірковмісна. Виділено у 1890 році з білків волосся і копит. Група (-SH) - сульфгидрильна або тіолова група, легко окиснюється, утворюється із метіоніну.

Моноамінодикарбонові амінокислоти.**11. Аспарагінова кислота.** (α -аміноянтарна кислота).

Має кислий характер. Виділена у 1868 році з рослинних білків. Особливо великий її вміст виявлено в соку спаржі (звідси походить її назва). Використовують в процесах синтезу азотистих основ НК і сечовини, знешкодження аміаку, переаமிнування амінокислот.

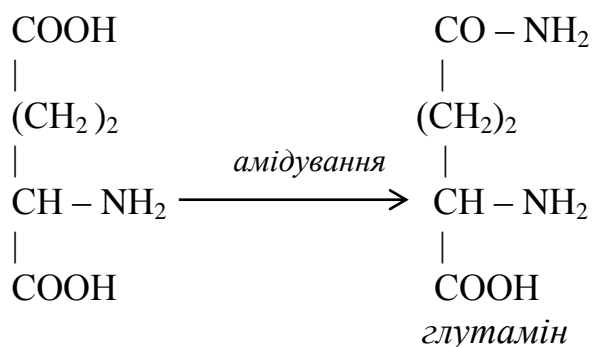


Замінна амінокислота.

12. Глутамінова кислота.

Вперше виділено у 1866 році з гідролізату клейковини пшеничного зерна. Багато її в альбумінах і глобулінах крові, колагені.

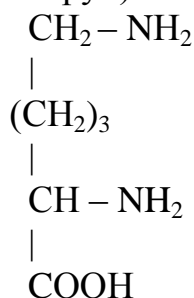
Використовується при дезамінуванні, переамінуванні, декарбоксилюванні амінокислот. З неї утворюється глутамін, γ -аміномасляна кислота.



Замінна амінокислота.

Діаміномонокарбонові кислоти.**13. Лізин.**

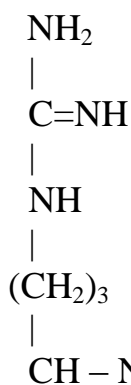
Виділена у 1889 році з казеїну. Багато міститься в білках ядер – протамінах і гістонах, також у фібриногені. Дефіцитна амінокислота. Мало в рослинних білках, багато в білках тваринного походження. Має лужний характер. При декарбоксилюванні утворює трупну отруту – кадаверин (kadaver – труп).



Незамінна амінокислота.

14. Аргінін.

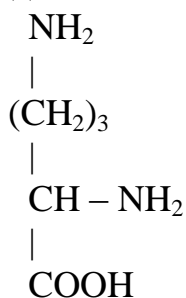
Виділено у 1886 році з паростків люпину. Багато його (84 %) у спермі риб. Приймає участь в синтезі сечовини, креатину. Багато аргініну в пухлинах.



COOH *Напівзамінна амінокислота.*

15. Орнітин.

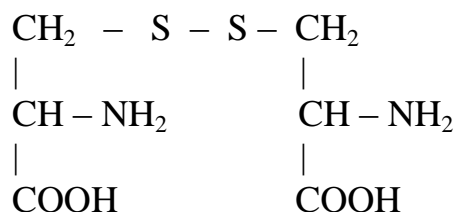
Утворюється при гідролізі аргініну. При декарбоксилюванні утворює трупну отруту путресцин (під впливом аеробних гнильних бактерій). Складова частина орнітинового циклу, в якому знешкоджується аміак.



Напівзамінна амінокислота.

Діамінодикарбонові амінокислоти.**16. Цистин.**

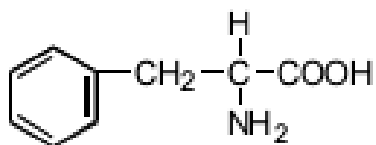
Складається із залишків двох молекул цистеїну. Багато її в волоссі, нігтях, рогах, пір'ї, в епідермісі. Вперше виділена з каменів сечового міхура ("циста" – міхур).



Напівзамінна амінокислота.

Ізоциклічні амінокислоти.**17.Фенілаланін.**

Вперше добута в 1879 році з проростків люпину. З неї утворюються гормони тироксин, трийодтиронін в щитоподібній залозі; адреналін і норадреналін в мозковій частині наднирників; в шкірі утворюється пігмент меланін..

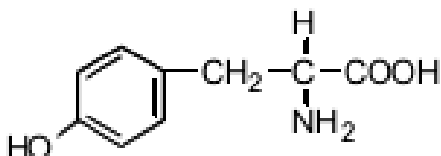


Незамінна амінокислота.

18.Тирозин.

Виділено з казеїну в 1846 році. Багато в інсуліні ВРХ (до 12,5%) і пепсині (до 8,5 %).

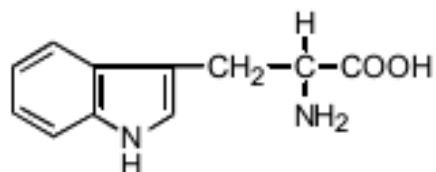
Утворюється при окисненні фенілаланіну. Використовують при синтезі тироксину, адреналіну, норадреналіну.



Напівзамінна, оксиамінокислота.

Гетероциклічні амінокислоти.**19. Триптофан** – незамінна амінокислота.

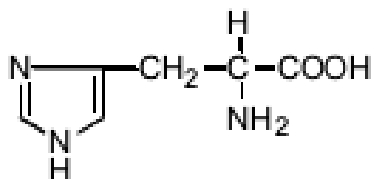
Містить індольне кільце. Добута в 1901 році з казеїну. При гнитті білків триптофан перетворюється в індол – отруйний продукт, який знешкоджується в печінці.



Використовується для синтезу вітаміну РР (нікотинової кислоти). В лабораторних умовах отримали вітамін РР з нікотину, в організмі тварин це неможливо.

20. Гістидин.

Виділено у 1896 році з сперми осетра, і казеїну. Багато її в тканинах печінки, нирок, в гемоглобіні крові.

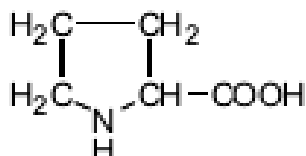


При декарбоксилюванні утворюється гістамін, який сприяє розширенню кровоносних судин та секреції соляної кислоти в шлунку. Нестача гістидину призводить до анемії. Незамінна амінокислота. Містить імідазольне кільце.

Імінокислоти. Містять іміногрупу –NH.

21. Пролін.

Вперше добуто в 1901 році з гідролізату казеїну. Багато її в казеїні, колагені, проламінах, еластині, желатині.



Замінна амінокислота.

22. Оксипролін.

Утворюється при окисненні проліну. Вперше виділена в 1902 році з гідролізату желатини. Є в еластині, колагені. *Замінна*, оксиамінокислота.

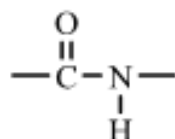
Білки, які містять всі незамінні амінокислоти, називаються повноцінними. Повноцінними є білки тваринного походження.

Якщо в складі білка відсутня хоча б одна незамінна кислота, такі білки – неповноцінні (це рослинні білки).

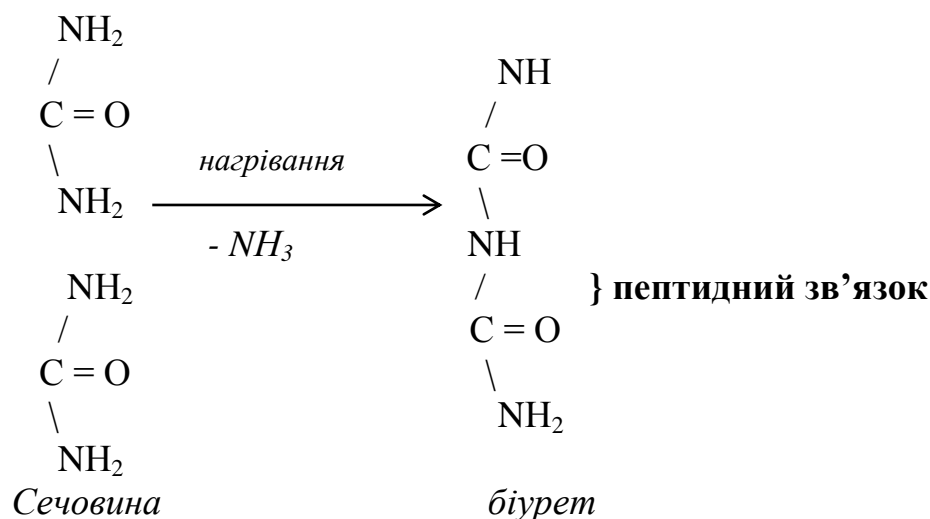
Для виділення амінокислот у чистому вигляді використовують методи:

- колориметричні методи (кольорові реакції на амінокислоти);
- хроматографічні методи;
- з допомогою амінокислотного аналізатора.

Вперше вивчення будови білкових речовин було поставлено на наукову основу О.Я.Данилевським. Він висунув гіпотезу про те, що основними компонентами молекул білка необхідно вважати амінокислоти, які зв'язані за допомогою груп – CO – NH –. До такого висновку Данилевський дійшов внаслідок тривалих досліджень продуктів гідролізу білка. При доливанні лужного розчину купрум сульфату до розчину біурету з'являється синьо-фіолетове забарвлення. О.Я.Данилевський вважав, що біуретова реакція зумовлена чергуванням груп – CO – NH – в молекулі біуретового комплексу:



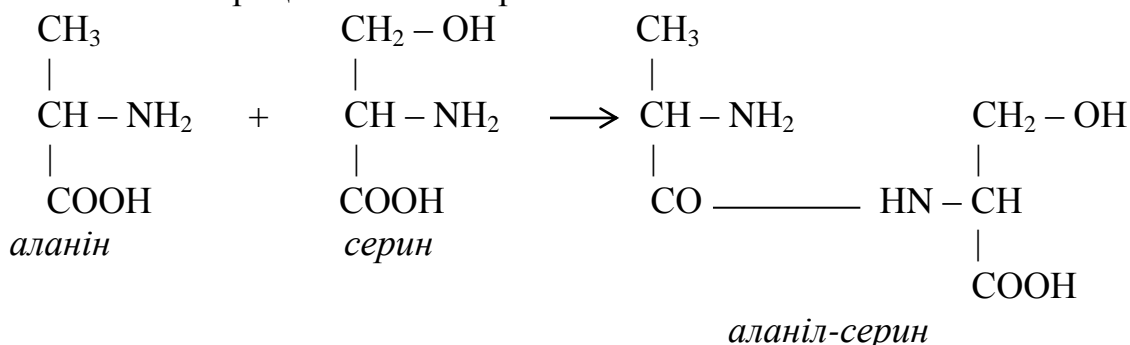
На основі багатьох експериментальних досліджень німецький вчений Е.Фішер підтвердив гіпотезу О.Я.Данилевського. Е.Фішер назвав цей зв'язок **пептидним**.



Пептидний зв'язок утворюється між залишками COOH однієї амінокислоти і NH₂ другої амінокислоти.

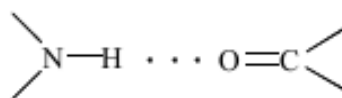
1. Пептидний зв'язок – основний і обов'язковий. При цьому утворюються сполуки – пептиди.

Схематично процес можна зобразити так:

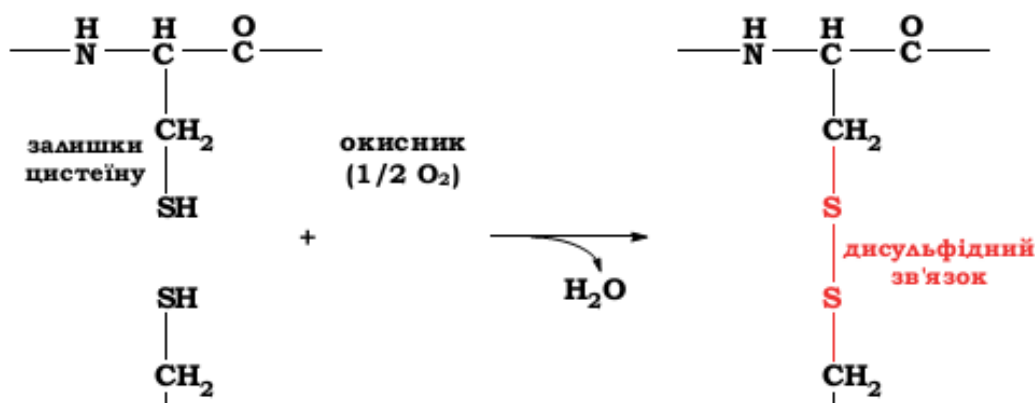


Далі утворюється трипептид і т.д. Пептиди, які мають 10 амінокислот, називаються поліпептидами. Залежно від кількості залишків амінокислот, які беруть участь в реакції поліконденсації, утворені сполуки мають назви ди-, три-, тетра- або поліпептидів. Назва пептидів утворюється із назв залишків амінокислот. В назві амінокислот, карбоксильні групи яких беруть участь в утворенні пептидного зв'язку, суфікс -н замінюється на -л.

2. Водневий зв'язок – утворюється між карбонільною групою (C=O) і імінною групою (NH). Водневий зв'язок слабкий. Він легко утворюється і легко руйнується при температурі 50-60°C. Він відіграє важливу роль в утворенні вторинної, третинної і четвертинної структур білка.



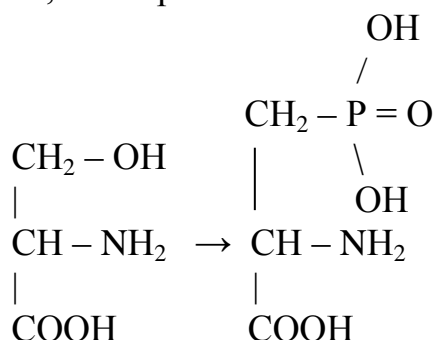
3. Дисульфідний зв'язок – утворюється в результаті окиснення сульфідрильних груп залишків цистеїну. Це досить міцні зв'язки. Він може утворюватись як всередині, так і між ланцюгами.



Дисульфідні зв'язки є в інсуліні, в білках сполучної і покривної тканин та білках, які мають високу біологічну активність. Дисульфідні зв'язки мають важливе значення в формуванні третинної структури білків.

4. Сольовий (або йонний зв'язок) – утворюється при наявності у поліпептидних ланцюгах молекул білків залишків моноамінодикарбонових і діаміномонокарбонових кислот. Вільні карбоксильні і амінні групи цих залишків амінокислот перебувають переважно в йонізованому стані, в результаті чого між ними виникає електростатична взаємодія. Цей зв'язок не дуже міцний. Йонний зв'язок відіграє важливу роль при утворенні третинної і четвертинної структури білків.

5. Ефірний зв'язок – утворюється між оксиамінокислотами і ортофосфорною кислотою. До оксиамінокислот належать серин, треонін, тирозин, оксипролін.



6. Гідрофобний зв'язок – утворюється внаслідок міжмолекулярної взаємодії (сил Ван дер Ваальса) між гідрофобними (неполярними) радикалами таких амінокислот як аланін, валін, лейцин, ізолейцин, фенілаланін тощо. Гідрофобний зв'язок має важливе значення для стабілізації третинної і четвертинної структури білків.

Для повного уявлення про будову білків важливе значення має не тільки вивчення їх кількісного та якісного амінокислотного складу і способів зв'язку амінокислот в їх молекулах, але й цілого ряду інших питань. Особливо важливим є дослідження послідовності розміщення залишків амінокислот у поліпептидних ланцюгах, тобто первинної структури білка. Остання визначає трьохмірну структуру поліпептидних ланцюгів, яка називається конформацією білка. Це термодинамічний, найбільш стійкий стан поліпептидних ланцюгів. Сюди ж належать вторинна, третинна і четвертинна структури білка.

Про білки, які мають нормальну конформацію, кажуть, що вони перебувають у нативному (природному) стані. Від конформації білкової молекули залежить її біологічна функція. Фактори, які впливають на природну конформацію білка, призводять до порушення його функції, яку виконує той чи інший білок в організмі.

Згідно з сучасними уявленнями, у білках розрізняють чотири рівні структури – первинну, вторинну, третинну і четвертинну.

Первинна структура – це певна послідовність залишків амінокислот в поліпептидних ланцюгах молекул білка. Вона специфічна для кожного білка і визначається генетичною інформацією.

Першим білком, первинна структура якого була вивчена, став інсулін – гормон підшлункової залози, якому належить головна роль в регуляції вуглеводного обміну. Первинну структуру інсуліну встановив у 1953 році англійський вчений Ф.Сенгер. За ці та інші дослідження вчений в 1962 році був удостоєний Нобелівської премії. Було встановлено, що інсулін – простий білок з молекулярною масою 6000, побудований із 16 різних амінокислот, містить 51 залишок амінокислот і складається з двох поліпептидних ланцюгів – А і В. Перший з них містить 30 залишків амінокислот. Первинна структура білків визначається за Сенгером, за Едманом.

За методом Сенгера білок обробляють розчином динітрофторбензолу. Білок вступає в реакцію з новими порціями динітрофторбензолу (ДФБ) доти, поки вся молекула білка не розпадеться на амінокислоти. На основі кількісного вивчення амінокислот складають схему первинної структури білка.

За методом Едмана білок обробляють фенілізотіоціанатом. Іноді застосовують протеолітичні ферменти - пепсин, трипсин, хімотрипсин.

Нині повністю розшифровано будову поліпептидних ланцюгів ферментів пепсину, хімотрипсину, альдолази, лізоциму. Відомі первинні структури інсуліну, глюкагону, міоглобіну та інших білків.

Вторинна структура – поліпептидний ланцюг білка скручується в спіраль. Це встановили в 1951 році вчені Л.Полінг і Е.Корі. Білкові ланцюги існують у вигляді альфа – спіралі або бета – структур.

Альфа – спіраль нагадує гвинтові сходи, де амінокислоти виконують функцію сходинок. На один виток альфа – спіралі припадає 3,6 залишків амінокислот, а крок спіралі (відстань між витками) дорівнює 0,54 нм. Кут підйому витка дорівнює 26° , а висота одного залишку амінокислоти досягає 0,15 нм.

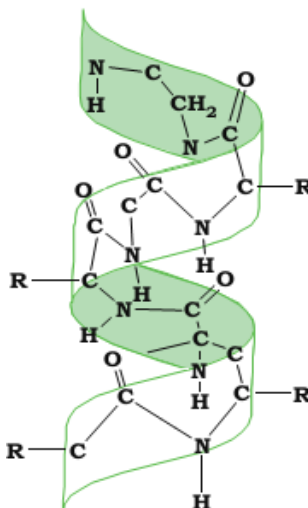


Рис. 4.2. α -спіраль.

У молекулах фібрилярних білків (наприклад, фіброїн шовку) поліпептидні ланцюги майже повністю розміщені у вигляді шарів, утворюючи бета – структуру. Поліпептидні ланцюги тут розміщуються паралельно.

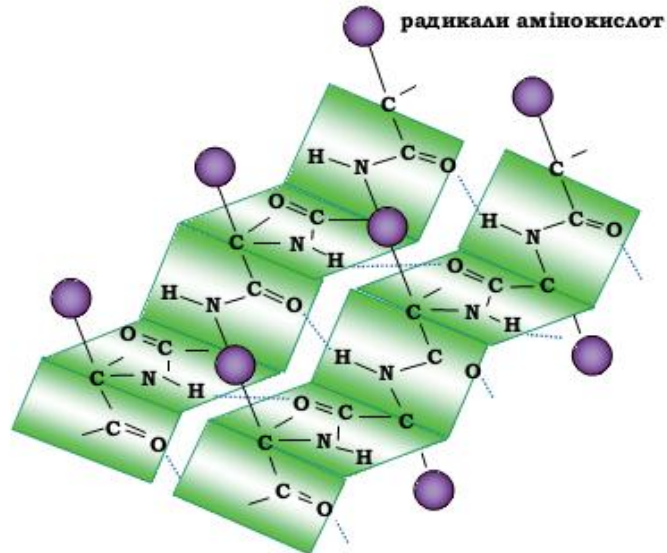


Рис. 4.3. Вторинна структура білків у вигляді β -складчастого шару.

Важлива роль в утворенні і стабілізації вторинної структури білків належить водневим і дисульфідним зв'язкам.

Третинна структура – білки вторинної будови скручуються в глобулу. Створюється об'єм і форма білкової молекули. Під час формування третинної структури поліпептидні ланцюги укладаються так, щоб максимальна кількість гідрофільних груп залишків амінокислот була розміщена назовні, тобто повернута до водного середовища, а гідрофобні групи розміщуються всередині глобули. На конформацію утвореної глобули значний вплив мають такі фактори як рН середовища, йонна сила розчину, температура, взаємодія білкових молекул з іншими речовинами тощо.

У стабілізації третинної структури важливу роль відіграють гідрофобні, водневі, дисульфідні та йонні зв'язки.

Четвертинна структура виникає в результаті асоціації кількох субодиниць в єдину комплексну молекулу (міцелу). Четвертинна структура характерна для тих білків, які складаються з двох, чотирьох і більшої, в основному парної, кількості індивідуальних поліпептидних ланцюгів з власною третинною структурою. Субодиниці називають *протомерами*, а комплексну частинку – *мультимером*. Кількість протомерів може бути від чотирьох (у гемоглобіну) до кількох тисяч (у білка вірусу тютюнової мозаїки).

Найдетальніше четвертинна структура вивчена для міоглобіну і гемоглобіну. Встановлено, що молекула гемоглобіну побудована із чотирьох протомерів (двох альфа- і двох бета- поліпептидних ланцюгів).

Альфа- ланцюги мають по 141 залишку амінокислот, бета-ланцюги – по 146. Молекулярна маса гемоглобіну 68000, а кожного протомера – 17000. Четвертинна структура білків лежить в основі будови білків-ферментів і має безпосереднє відношення до існування ізоферментів.

Четвертинна структура білків стабілізується і підтримується в нативному стані в основному за участю водневих, йонних, гідрофобних зв'язків, які утворюються між різними функціональними групами, що знаходяться на поверхні протомерів. При дії на білки з четвертинною структурою різних фізичних або хімічних факторів вони можуть розпадатися (дисоціювати) на окремі протомери. Такими факторами є органічні розчинники, сечовина, концентровані розчини нейтральних солей, зміна рН середовища тощо. При їх дії на білок відбувається розрив зв'язків, які стабілізують четвертинну структуру, і молекула білка дисоціює на протомери. Для переважної більшості білків даний процес оборотний, тобто при усуненні фактора, який викликав дисоціацію, субодиниці з'єднуються між собою і відновлюється четвертинна структура білка. У цьому процесі важливим є те, що при відновленні четвертинної структури білка відновлюється і його біологічна активність.

Відомо понад 2000 білків тваринного, рослинного і мікробного походження. За фізико-хімічними властивостями та хімічним складом білки поділяють на дві групи - прості (протеїни) і складні (протеїди).

Протеїни – це білки, до складу яких входять лише залишки амінокислот.

Протеїди – складні білки, молекули яких крім залишків амінокислот містять ще й інші компоненти - простетичні групи.

Прості білки (протеїни) поділяються на такі класи:

альбуміни ;	протаміни;	протеїноїди (склеропротеїди).
глобуліни;	глутеліни;	
гістони;	проламіни;	

Альбуміни. Дуже розповсюджені у тваринному і рослинному світі. Входять до складу цитоплазми клітин, сироватки крові, лімфи, ліквору. У вищих тварин альбуміни становлять основну частину плазми крові (>50 %). Альбуміни входять також до складу продуктів харчування рослинного і тваринного походження – молока, яєць, зерна злакових і бобових культур. Молекулярна маса альбумінів 35-70 тис. Альбуміни належать до гідрофільних білків, вони добре розчиняються у воді і розчинах солей. Мають високий вміст лейцину (до 15 %), а також значний вміст сірковмісних амінокислот, лізину, аспарагінової і глутамінової кислот і незначний вміст гліцину.

Альбуміни регулюють осмотичні процеси, транспортують ліпіди, регулюють вміст у плазмі крові іонів Ca^{2+} , стероїдних гормонів, триптофану, деяких лікарських препаратів (аспірину, пеніциліну), утворюючи комплекси з цими речовинами.

Глобуліни. Велика кількість їх в зерні злаків, насінні соняшника, льону, бавовнику та бобових рослин. Не розчиняються у концентрованих розчинах нейтральних солей. Молекулярна маса їх становить до 1,5 млн. Глобуліни містять гліцин, лейцин, валін, лізин, серин, глутамінову кислоту. Співвідношення між альбумінами і глобулінами в організмі людини і тварин завжди є важливою характеристикою його фізіологічного стану; воно знаходиться у визначених межах і має назву альбуміново-глобулінового коефіцієнту. Для здорового організму він становить 1,7-2,3. При хворобах зменшується. Методом електрофорезу глобуліни діляться на фракції альфа, бета і гама – глобулінів. Найбільшу молекулярну масу мають гама – глобуліни. Вони містять більшу частину антитіл і відіграють важливу роль у процесах імунітету. Багато гама – глобулінів міститься в молозиві (15 % від всіх білків).

Гістони. Мають невелику молекулярну масу (від 5000 до 37000). Мають лужний характер завдяки наявності в їх складі діаміномонокарбонових кислот (лізину, аргініну, гістидину). Основна маса гістонів входить до складу хромосом ядер клітин, утворюючи комплексну сполуку з ДНК - нуклеогістон. Гістони відіграють важливу роль у стабілізації структури ДНК, а також у процесах синтезу білків. Містяться гістони в паренхіматозних тканинах, багатих ядрами, печінці, селезінці, нирках, зубній залозі. Багаті на гістони сперма риб, лейкоцити, еритроцити.

Протаміни. Відзначаються високим вмістом діаміномонокарбонових кислот, тому розчини їх мають лужні властивості. Ці білки добре розчиняються у воді і не осаджуються при кип'ятінні. Містяться в складі нуклеопротейдів сперми риб, є в паренхіматозних органах (печінці, селезінці, нирках) та залозах внутрішньої секреції.

Глутеліни. Є важливими кормовими і харчовими білками. Білки рослинного походження. До їх складу входить велика кількість глутамінової кислоти і лізину. Ці білки погано розчинні у воді і добре розчинні в розбавлених розчинах лугів. Молекулярна маса їх коливається в досить широких межах.

Проламіни. Рослинні білки. Входять до складу насіння злакових культур. Представниками їх є:

- *гліадін (жито, пшениця);*
- *гордеїн (ячмінь);*
- *зеїн (кукурудза);*
- *авенін (овес);*
- *оризин (рис).*

Погано розчиняються у воді; розчиняються в етиловому спирті. Назва "проламіни" була запропонована у зв'язку з тим, що до їх складу входить значна кількість проліну. Крім проліну, проламіни містять також глютамінову кислоту і незначну кількість інших амінокислот. Характерним є те, що вони зовсім не містять лізину.

Протеноїноїди (склеропротеїди). Мають молекулярну масу до 10 тис. Не розчиняються в холодній воді, розчинах лугів, кислот і солей, майже не розщеплюються протеолітичними ферментами. Входять до складу тваринних тканин і виконують в основному механічну та опірну функції. Характерним є високий вміст сірковмісних амінокислот. Протеїноїди входять до складу білків волосся, рогів, хрящів, покривних тканин. Усі вони відзначаються високою міцністю і еластичністю.

До протеїноїдів належать:

Кератин ("керіз" – ріг) - входить до складу сполучної і покривної тканин, волосся, пір'я, рогів. Фібрилярні білки. Не розчиняються у воді, кислотах і лугах. Містить багато цистину.

Колаген – основний компонент хрящів, сухожиль, зв'язок, шкіри, кісток. При тривалому кип'ятінні гідролізує, утворюється желатин. Містить велику кількість проліну, гліцину, оксипроліну, яких немає у складі інших білків, і зовсім не містить сірковмісних амінокислот. Використовується у медицині для зупинки кровотеч, в харчовій промисловості, бактеріології (для середовища).

Еластин – входить до складу еластичних тканин і виконує структурну функцію. З нього побудовано внутрішні оболонки судин - артерій і вен. Містить багато гліцину, проліну, валіну і лейцину. Не розчиняється у воді навіть при кип'ятінні. Становить білкову основу зв'язок, сухожиль.

Фіброїн, серицин – білки шовку. Виділяються гусеницями тутового і дубового шовкопрядів, залозами павуків. До складу входить чотири амінокислоти – гліцин, аланін, серин, тирозин. Особливо високий вміст гліцину (до 44 %). Ці білки досить стійкі до гідролізу. Фіброїн – високомолекулярний білок, побудований з лінійних поліпептидних ланцюгів, які розміщуються вздовж осі волокна, щільно прилягаючи одне до одного. Між ними утворюється велика кількість водневих зв'язків. У чистому вигляді фіброїн добувають нагріванням коконів шовкопряда з розчином соди або мила. Серицин за цих умов не розчиняється. Серицин складає зовнішній шар шовкової нитки.

Протеїди (складні білки) складаються з простого білка і сполуки небілкової природи – простетичної групи (від грецького prosteto– приєдную, додаю).

В залежності від природи простетичної групи протеїди діляться на:

а) **нуклеопротеїди** – складні білки, простетичною групою яких є нуклеїнові кислоти (ДНК або РНК);

б) *хромопротеїди* – складні білки, молекули яких складаються з простого білка і забарвленої простетичної групи;

в) *глікопротеїди* – складаються з простого білка і простетичної групи, представленої вуглеводами та їх похідними;

г) *ліпопротеїди* – складні білки, молекули яких складаються з простого білка і ліпиду;

д) *фосфопротеїди* – складаються з простих білків і ортофосфорної кислоти.

Нуклеопротеїди – це складні білки, які складаються з простих білків і нуклеїнових кислот.

Вперше нуклеопротеїди (НП) були відкриті в 1868 році швейцарським вченим Й. Мішером в клітинах гною. Тепер встановлено, що вони входять до складу усіх клітин організму.

Залежно від природи нуклеїнової кислоти нуклеопротеїди поділяють на *рибонуклеопротеїди* і *дезоксирибонуклеопротеїди*. Рибонуклеопротеїди містять РНК, знаходяться в основному у цитоплазмі, а дезоксирибонуклеопротеїди містять ДНК і знаходяться в ядрі клітин.

У більшості організмів білкова частина нуклеопротеїдів представлена такими простими білками, як гістони або протаміни. Однак нуклеопротеїди, виділені із рослинних тканин, бактерій і вірусів, характеризуються певним вмістом білків – альбумінів і глобулінів.

Співвідношення між білковою і небілковою частинами коливається в широких межах. Вважають, що на білкову частину в нуклеопротеїдах припадає від 30 до 50 %. Нуклеїнова кислоти і білок в нуклеопротеїдах взаємно стабілізуються. Молекулярна маса нуклеопротеїдів коливається від кількох десятків тисяч до мільйонів. Розчини їх мають високу в'язкість.

Нуклеопротеїди належать до складних білків, які виконують досить важливу роль в організмі. Так, з нуклеопротеїдами пов'язані процеси росту, розвитку, розмноження, передачі спадкових ознак, біосинтезу білка тощо. Особливо важливе значення в цих процесах мають нуклеїнові кислоти.

Хромопротеїди – складні білки, які побудовані з простого білка і забарвленої простетичної групи.

Простетичною групою хромопротеїдів можуть бути:

- похідні ізоалоксазину (флавінові ферменти);
- каротину (родопсин);
- порфірину (гемоглобін, міоглобін, гемінові ферменти – каталаза, пероксидаза, цитохромоксидаза).

Похідне порфірину, що містить магній, утворює пігмент рослин – хлорофіл, який забезпечує процеси фотосинтезу. Простий білок у хромопротеїдів представлений *гістонами*.

Розглянемо найважливіші представники хромопротеїдів.

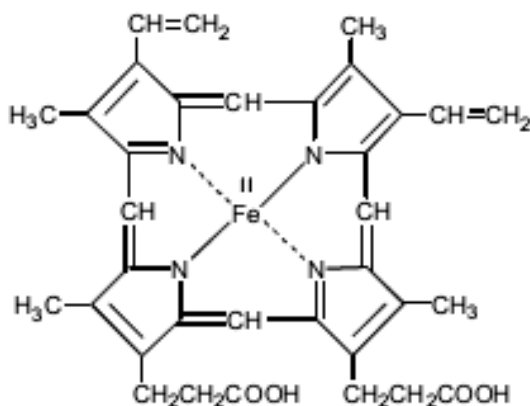
Гемоглобін. Досить важливий хромопротеїд в організмі людини і вищих тварин, становить приблизно 94% сухої маси еритроцитів і забезпечує дихальну функцію крові – постачання тканин організму киснем, необхідним для протікання метаболічних процесів, і видалення вуглекислого газу.

Гемоглобін – один з перших білків, який був добутий у кристалічному стані у 1840 році. Молекула гемоглобіну складається з:

- білка глобіну;
- забарвленої небілкової частини – гему, який містить комплексно зв'язане залізо (Fe^{2+}), сполучене з протопорфіриною групою.

В усіх хребетних тварин будова гему однакова. Специфічність гемоглобіну для кожного виду тварин визначається білковою частиною – глобіном. Глобін людини не містить ізолейцину. Будова гему була встановлена у 1897 р. М.Ненцьким, а у 1927 р. Р.Фішер здійснив синтез похідного гему – гематину. Структура гемоглобіну була встановлена Л.Перутцом на основі рентгеноструктурного аналізу. За дану роботу він був удостоєний Нобелівської премії.

Молекулярна маса гемоглобіну 68000. Молекула гемоглобіну складається з чотирьох субодиниць, кожна субодиниця – з гему і молекули глобіну. Молекула гемоглобіну побудована з двох симетричних половинок (молекулярна маса кожної 34000).



Гем

Кожна половинка має два ланцюги: α і β . α -ланцюг містить 141 залишок а/к, а β -ланцюг – 146. Отже, молекула гемоглобіну складається з 574 а/к залишків. Гем сполучається з глобіном через залишок а/к гістидину у п/п ланцюгу. Гемоглобін – головний структурний і хімічний компонент еритроцитів. Він може утворювати такі сполуки:

- гемоглобін + O_2 – *оксигемоглобін*. Має високу лабільність і при зниженні парціального тиску легко розкладається на гемоглобін і кисень;
- гемоглобін + CO – *карбоксигемоглобін*. Спорідненість гемоглобіну до CO значно вища, ніж до кисню. Оскільки зв'язок гемоглобіну з CO міцніший, ніж з киснем, і кисень не може витіснити оксид вуглецю (II) з комплексу його

з гемоглобіном, то порушується перенесення кисню до різних органів і тканин. Це явище спостерігається при вдиханні людиною чадного газу;

– гемоглобін + CO_2 – *карбгемоглобін*;

– гемоглобін + OH – *метгемоглобін*. Стійка сполука, яка утворюється при отруєнні нітритами, при дії на гемоглобін деяких реагентів – хінонів, метиленової сині, ферроціанідів. При цьому двохвалентне залізо окислюється до трьохвалентного. Збільшення в крові метгемоглобіну супроводжується зменшенням концентрації оксигемоглобіну, що теж порушує перенесення кисню до тканин організму.

Іноді спостерігається аномалія гемоглобіну, яка призводить до виникнення захворювання серповидної анемії. Причиною її виникнення є заміна в шостому положенні первинної структури п/п ланцюга β -субодиниці глутамінової кислоти на валін. Внаслідок такої заміни у структурі гемоглобіну різко змінюються властивості, що в першу чергу призводить до зниження його розчинності. При цьому еритроцити набувають серповидної форми і не виконують повністю своїх функцій.

Міоглобін – знаходиться в м'язах тварин. Як і гемоглобін, він приєднує кисень, отже, забезпечує м'язи киснем. У вигляді оксиміоглобіну міоглобін створює резерв кисню в м'язах у стані спокою і більше використовує його при фізичному навантаженні для забезпечення метаболічних процесів організму. Будова міоглобіну подібна до будови субодиниці гемоглобіну – він складається з білка глобіну і простетичної групи – гему, однак до складу міоглобіну входить лише одна молекула гему. Молекулярна маса міоглобіну – 17 тис.

Велика кількість міоглобіну міститься в м'язах тварин, які живуть у воді (черепahi, кити, тюлені, пінгвіни). Створення запасу кисню має для них важливе значення, тому що забезпечується нормальне протікання метаболічних процесів в організмі при тривалому їх перебуванні під водою. У тварин, які живуть на суходолі, міоглобін зв'язує невелику кількість кисню (в середньому 10-15 % його), яка потрапляє в організм. Кількість кисню, яка зв'язана з міоглобіном, корелює з тривалістю перебування тварин під водою. У тварин, які живуть у воді, з міоглобіном зв'язано від 20 до 45 % кисню. Такі тварини можуть перебувати під водою кілька годин і весь цей час метаболічні процеси відбуваються за рахунок кисню міоглобіну.

Вміст міоглобіну в м'язах залежить також від фізичного навантаження. Чим інтенсивніше працюють м'язи, тим більше в них міоглобіну і тим інтенсивніше забарвлені вони у червоний колір. У птахів це грудні м'язи, у парнокопитних – м'язи ніг, у людини – серцевий м'яз. Міоглобін міститься у внутрішній частині м'язового волокна, де тиск кисню дуже малий, проте висока спорідненість його до кисню (в 5 разів більше, ніж у гемоглобіну) забезпечує створення значного резерву кисню в м'язовій тканині.

Крім гемоглобіну і міоглобіну в організмі людини і тварин є також інші внутріклітинні білки, які забезпечують транспорт кисню, наприклад гемоціан молюсків і хромопротейд молюсків (містить мідь).

Феритин – високомолекулярний водорозчинний складний білок з молекулярною масою 400000, в якому вміст заліза складає від 17 до 23 % (в середньому 20 %).

Він міститься головним чином в селезінці, печінці, кістковому мозку, виконує роль депо заліза в організмі. Залізо у феритині знаходиться в окисненій формі.

Меланін – протеїди – містять пігмент меланін (від грец. melas або melanos – чорний), який утворюється з тирозину. Меланін забезпечує забарвлення волосся, шкіри, райдужної оболонки ока, деяких плодів. Від кількісного співвідношення та розподілу меланіну в клітинах залежить пігментація шкіри, волосся. Припинення синтезу меланіну викликає посивіння волосся. Утворення меланіну посилюється під дією УФ проміння.

Хлорофіл – протеїди містяться в рослинних білках. Відіграють важливу роль у фотосинтезі. Містять йони Mg^{2+} , який надає хлорофілу зеленого забарвлення.

Глікопротеїди – це складні білки, які містять у складі простетичної групи залишки вуглеводів та їх похідних. В залежності від кількісного і якісного складу вуглеводного компонента вони діляться на істинні, або нейтральні глікопротеїди і кислі амінополісахариди (мукопротеїди).

Нейтральні глікопротеїди містять у складі молекул незначну кількість вуглеводів (0,4-5 %), переважно у вигляді аміносахаридів і їх похідних, і не містять сульфатів і гексуронових кислот. Вуглеводний компонент глікопротеїдів містить переважно оліго- і полісахариди з молекулярною масою 512-3550. До складу олігосахаридів нейтральних глікопротеїдів входять переважно аміносахариди, глікозамін, галактозамін та їх похідні, а також фруктоза, галактоза, маноза. Нейтральні глікопротеїди широко розповсюджені в природі. До них належить значна частина білків сироватки крові; деякі рідини організму, білки молока, яєць і т.д. Значна кількість біологічно-активних речовин організму людини і тварин (ферменти, гормони) також має глікопротеїдну будову. Це, в першу чергу, гонадотропін, пролактин, холінестераза та інші. Причому доведено, що саме вуглеводневий компонент молекул цих речовин забезпечує їх біологічну активність. Дослідженнями встановлено, що глікопротеїди відіграють в організмі людини і тварин досить важливу роль. Вони забезпечують ряд фізіологічних функцій. Це, в першу чергу, транспорт різних речовин та іонів, забезпечення проникності клітинних мембран і т.д.

Мукопротеїди містять в своєму складі значно більшу кількість (>5 %) аміносахарів, а також залишки гексуронових кислот і сульфатів. Наявність цих речовин забезпечує кислий характер цих сполук.

Мукопротеїди містяться в рідких рідинах і тканинах організму. Велика кількість їх входить до складу сполучної тканини, різних органів і слизових секретів. Значна кількість мукопротеїдів міститься також в мікроорганізмах.

Особливий інтерес представляють муцини, мукоїди, трансферини, гепарин.

Муцини (від слова "mysis" – слиз). Входять до складу різних слизових секретів – слини, соку шлунку і кишок. Мають слизову консистенцію. Відіграють важливу захисну роль, послаблюючи механічне і хімічне подразнення органів травлення, захищають слизові оболонки травного каналу від дії протеолітичних ферментів. В складі слини відіграють важливу роль у формуванні харчової грудки (склеюють її). Багато муцинів міститься в сечі коня.

Мукоїди. Містяться в основній речовині сполучної тканини, синовіальній рідині суглобів, хрящів, рогівки ока. Вважають, що мукоїди відіграють важливу роль у забезпеченні нормального функціонування сполучної тканини, що значною мірою впливає на функціональний стан органів і тканин організму людини і тварин.

Трансферини – забезпечують транспорт заліза в ретикулоцити, де здійснюється синтез гемоглобіну. Входить до фракції β -глобулінів. Виявлений у сироватці крові, молоці, яйцях. Трансферин утворює легкодисоційовані комплексні сполуки із залізом, завдяки чому і реалізується його фізіологічна функція – перетворення заліза плазми крові на депоновану форму і транспорт його в кістковий мозок та ретикулоендотеліальну систему, де він використовується в кровотворних процесах. Важливою функцією трансферину є підтримання співвідношення між іонами Fe^{2+} і Fe^{3+} в організмі. Нестача трансферину в організмі призводить до порушення обміну заліза та синтезу залізовмісних сполук.

Гепарин – (від грец. *hepar* – печінка). Молекулярна маса 15-20 тис. В організмі утворюється в базальних клітинах. Виділяють із печінки та легень великої рогатої худоби у вигляді натрієвої солі, добре розчиненої у воді. Має антикоагулянтні властивості, запобігає зсіданню крові. Зв'язує тромбопластин.

Ліпопротеїди – складні білки, до складу простетичної групи яких входять ліпіди та їх похідні (тригліцериди, фосфатиди, холестерин тощо). Найчастіше простетичною групою є нейтральні жири – триацилгліцерини. Ліпопротеїди досить розповсюджені в тканинах рослин і тварин як складова частина цитоплазми і клітинних структур. Вони є основою біологічних мембран і різних органів клітини.

Комплекси білків з ліпідами містяться також в різних рідинах організму – крові, лімфі, синовіальній рідині, а також в нервовій тканині та тканинах внутрішніх органів – нирок, легень, слизовій оболонці шлунка і т.д.

Утворення комплексів білків з ліпідами – ліпопротеїдів сприяє розчинності і стабілізації ліпідів та забезпечує їх транспорт до різних органів і тканин організму. Причому в комплексі з білками ліпіди набувають нових властивостей. Так, на відміну від ліпідів, які не розчиняються у воді і розчиняються в органічних розчинниках, ліпопротеїди набувають здатності розчинятися у воді і втрачають здатність розчинятися в органічних розчинниках.

Методом електрофорезу ліпопротеїди діляться на α - і β -ліпопротеїди. α -ліпопротеїди мають молекулярну масу 200000. В електричному полі вони дуже рухливі. Молекулярна маса β -ліпопротеїдів знаходиться в межах 1200000–1300000. Рухаються повільніше.

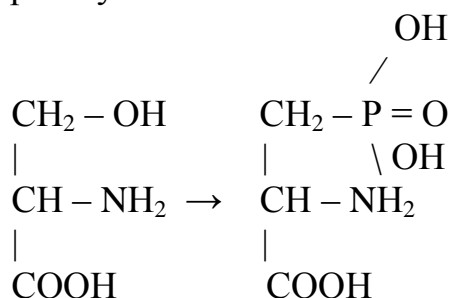
Для забезпечення нормального обміну ліпідів і обміну речовин в організмі важливе значення має співвідношення між α - і β -ліпопротеїдами. При нормальних фізіологічних умовах вміст α -ліпопротеїдів становить 2,6 г/л, а β -ліпопротеїдів – 3,6 г/л.

Порушення співвідношення між ними, зокрема підвищений вміст β -ліпопротеїдів, спостерігається при серцево-судинних захворюваннях – гіпертонії, атеросклерозі. Зниження вмісту α -ліпопротеїдів має місце при цирозі печінки.

Під час взаємодії білків і ліпідів утворюються такі важливі компоненти клітин, як біологічні мембрани (цитоплазматична, мітохондріальна тощо). На частку ліпідів припадає близько 30 % сухої маси мембрани. Кожен тип мембран відрізняється своїм, властивим йому, складом ліпідів.

Фосфопротеїди – це складні білки, які містять у вигляді простетичної групи залишки ортофосфорної кислоти, зв'язані з білковою частиною складноєфірним зв'язком.

Цей зв'язок утворюється між залишками фосфорної кислоти і гідроксильними групами оксиамінокислот – серину, треоніну, тирозину і оксипроліну.



Наявність залишків фосфорної кислоти надає білкам кислотного характеру. До фосфопротеїдів належить велика кількість білків організму, які виконують важливі функції, – входять до складу тканин, які забезпечують ріст і розвиток організму, приймають участь в обмінних процесах.

Велика кількість фосфопротеїдів входить до складу тканин, які є поживним середовищем для ембріонів і молодих організмів. Що характеризуються високою інтенсивністю обміну речовин і швидким ростом. Це зокрема, білки яйця – овоальбумін, вітелін, вітеленін, фосфовітин, білок молока – казеїн та ін.

Казеїн – найпоширеніший фосфопротеїд, що входить до складу молока і молочних продуктів. Утворюється він з казеїногену, від якого при зсіданні відщеплюється частина поліпептидного ланцюга.

Казеїн було виділено в чистому вигляді у 1838 році Р.Мульдером. Його молекулярна маса становить 75-100 тис. Він не розчиняється у воді, але добре розчиняється в сумішах розчинів солей, в осад випадає при значеннях рН, близьких до ІЕТ. Він складається з альфа-, бета- і гама-казеїну, які містяться у складі даного білка в співвідношенні 15 : 4 : 1.

Для казеїну характерним є те, що до його складу входять всі незамінні амінокислоти, які необхідні для нормального росту і розвитку організму. Особливо велика кількість в казеїні таких амінокислот, як лейцин, валін, метіонін, лізин, триптофан, ізолейцин, що вказує на високу цінність його як продукту харчування і забезпечення повноцінності раціону. Крім того, казеїн є важливим джерелом неорганічного фосфату, який необхідний для утворення макроергічних сполук (АТФ, креатинфосфату) та для формування кісткової тканини.

Овоальбумін – фосфопротеїд яєчного білка, становить близько 70 % його маси. Молекулярна маса овоальбуміну 45000. Він добре розчиняється у воді і легко може бути одержаний у кристалічному стані. При нагріванні $>50^{\circ}\text{C}$ легко піддається денатурації і втрачає нативні властивості, які не відновлюються навіть після припинення дії денатуруючого агента.

До фосфопротеїдів належать також білки яєчного жовтка – *вітелін*, *вітеленін*, *фосфовітин*, які становлять 30 % сухої його маси. Ці білки є важливим джерелом поживних речовин для ембріона, що розвивається, особливо цінним є фосфовітин, до складу якого входить ~10% фосфору.

Пепсин – основний фермент шлункового соку, який розщеплює білки до пептидів. Його молекулярна маса 34500. Виробляється пепсин головними клітинами залоз дна шлунка у вигляді неактивного пепсиногену, після відщеплення від нього пептиду перетворюється на активний фермент під впливом соляної кислоти.

ТЕМА 5. ВІТАМІНИ

Вітаміни (лат. *vita* – життя) – це група низькомолекулярних органічних біологічно активних речовин різної хімічної природи, які синтезуються переважно в рослинних організмах і м/о і тільки окремі – тваринами в невеликих кількостях. Потрібні в невеликих кількостях для забезпечення нормальної життєдіяльності людини і тварин, відіграють дуже важливу роль в біокаталізі.

Під терміном "вітаміни" об'єднано групу речовин різноманітної хімічної природи, які мають певні характерні особливості. Встановлено, що вітаміни є в основному екзогенними факторами.

Ендогенний синтез деяких з них, що здійснюється мікрофлорою тонкої кишки, не може повністю задовольнити потребу організму у вітамінах, тому потрібне постійне надходження їх з продуктами харчування. Людина і тварини одержують вітаміни з рослинною їжею або через продукти тваринного походження. У жуйних потреба у вітамінах задовольняється за рахунок їх синтезу мікроорганізмами. Тварини–копрофаги (наприклад, кролі), поїдаючи власний кал, у якому містяться вітаміни, які синтезуються мікроорганізмами товстої кишки, можуть забезпечувати частково свій організм деякими вітамінами.

При недостатньому надходженні вітамінів з продуктами харчування розвиваються захворювання – *гіповітамінози*.

Відсутність вітамінів у кормах або порушення процесів їх засвоєння призводить до *авітамінозів*. Розрізняють *первинні (екзогенні)* і *вторинні (ендогенні) авітамінози*.

Причиною екзогенних авітамінозів є недостатнє надходження до організму вітамінів з продуктами харчування, а також незбалансованість раціону людини і тварин.

Причиною ендогенних авітамінозів є порушення обміну речовин при різних захворюваннях, внаслідок чого при достатньому надходженні в організм вітаміни не засвоюються. Найчастіше причиною авітамінозів є несприятлива дія одночасно кількох факторів як ендогенного, так і екзогенного характеру.

Надмірне надходження вітамінів також негативно впливає на метаболічні процеси в організмі, внаслідок чого виникає захворювання – *гіпервітаміноз*. Гіпо- і авітамінози можуть спостерігатися при наявності в кормах антивітамінів – структурних аналогів вітамінів, які витісняють вітаміни з відповідних реакцій обміну речовин і не здатні виконувати їхні функції.

Вітаміни нестійкі проти дії зовнішніх факторів – високої температури, іонізуючого випромінювання, рН середовища, дії кислот і лугів, що слід враховувати при зберіганні і переробці плодів і овочів.

Засвоєння вітамінів залежить від:

- жиророзчинні вітаміни засвоюються при наявності жиру;
- від стану шлунково-кишкового тракту. При запальних процесах органів травлення засвоєння вітамінів порушується.
- від вживання антибіотиків і сульфаніламідних препаратів (призводять до загибелі шлункової мікрофлори);
- від співвідношення окремих вітамінів.

Існують такі методи дослідження вітамінів:

1. Фізико-хімічні методи (кольорові реакції);
2. Біологічні методи (досліджують певні штамми, які можуть синтезувати той чи інший вітамін).

Вчення про вітаміни виникло на початку ХХ ст на основі тривалих спостережень і досліджень причин виникнення ряду захворювань та вивчення ролі окремих факторів в забезпеченні повноцінного харчування.

Так, ще у 80-х роках ХІХ століття російський вчений, лікар Лунін Микола Іванович встановив, що для нормальної життєдіяльності організму, крім основних поживних речовин білків, жирів, вуглеводів, мінеральних солей – потрібні ще якісь невідомі на той час речовини. Він проводив експерименти на двох групах мишей.

Тваринам першої групи він давав штучний раціон, який складався з води, казеїну, лактози, жиру, солі; другої – молоко. Через 20-30 діб тварини першої групи гинули. Спостереження М.І.Луніна підтвердили російські вчені Сосін К.А., Савельєв М.В., Пашутін В.В., голандський вчений Х.Ейкман. Останній працював у госпіталі у в'язниці на о. Ява. Він встановив у 1896 році, що захворювання центральної нервової системи "бері-бері" можна усунути, якщо добавляти ї їжу хворим неочищений рис.

В 1906 році С.Гопкінс назвав речовини, які запобігають подібним захворюванням, додатковими харчовими факторами.

У 1912 році польський вчений Карл Функ виділив із рисових висівок у кристалічному стані речовину, яка в мінімальній дозі запобігала розвитку поліневриту у піддослідних тварин. При визначенні хімічної природи цієї речовини виявилось, що вона містить у своєму складі аміногрупу. Враховуючи велике значення цієї речовини для життя, а також наявність у ній аміногрупи, К.Функ назвав її вітаміном (vita – життя, життєвий амін). Відомо багато вітамінів, що не містять у своєму складі аміногрупи, але назва цієї групи речовин залишилася.

На основі вивчення вітамінів було створено вчення про вітаміни – вітамінологія.

У наш час науці відомо понад 30 вітамінів і вітаміноподібних речовин, серед яких близько 20 використовуються для лікування і профілактики різних захворювань. Раніше вітаміни позначали буквами латинського алфавіту (А, В, С, Д), називали за біологічною дією. У міру розшифровки структури молекул вітамінів їм почали давати хімічні назви: тіамін, нікотинамід і т.д.

На сьогоднішній день існує кілька класифікацій вітамінів. Основні з них – хімічна і фізична.

Хімічна класифікація вітамінів побудована на характері будови молекул: вітаміни аліфатичного ряду, вітаміни ациклічного ряду, вітаміни ароматичного ряду, вітаміни гетероциклічного ряду.

За фізичною класифікацією вітаміни за ознакою розчинності в жирах або воді поділяють на дві групи: жиророзчинні і водорозчинні. Ця класифікація є загальною визнаною. Крім вітамінів, виділяють групу вітаміноподібних сполук.

В 1956 році введено нову номенклатуру вітамінів.

Кількість вітамінів визначають в ІО (інтернаціональних одиницях – одні в мг; другі – в мкг).

Вітаміни застосовують у медицині, ветеринарії для лікування та профілактики захворювань і підвищення продуктивності. Добувають їх шляхом хімічного синтезу (А, С, В₁, В₆), мікробіологічного синтезу (В₂, В₁₂) або виділяють із природних джерел. Використовуються вітаміни і для вітамінізації продуктів харчування.

Відкриття вітамінів зіграло велику роль в профілактиці і лікуванні багатьох інфекційних захворювань. Так як бактерії для свого росту і розмноження теж потребують багатьох вітамінів, то введення в організм структурних аналогів вітамінів – антивітамінів, які мають протилежну дію, призводить до загибелі мікробів.

Більшість антивітамінів застосовуються як лікувальні засоби, що мають строго спрямовану дію на біохімічні і фізіологічні процеси. Наприклад, такі антагоністи вітаміну К як дикумарол, варварин використовуються як антизвертаючі засоби. Антивітаміни фолієвої кислоти – сульфаніламідні препарати – знайшли широке використання як протипухлинні і антибактеріальні засоби, оскільки вони гальмують синтез білку і НК в клітинах.

Причини гіпо- і авітамінозів у людини і тварин ділять на екзогенні і ендогенні.

До перших відноситься недостатнє надходження вітамінів з кормом або їжею. Отже, неповноцінна годівля частіше всього є причиною цих захворювань.

До ендогенних факторів належать:

а) підвищена потреба у вітамінах при деяких фізіологічних і патологічних станах (вагітність, лактація);

б) посилений розпад вітамінів в кишечнику внаслідок розвитку в ньому мікрофлори;

в) порушення процесів всмоктування вітамінів в результаті порушення функції кишечника та при захворюваннях шлунково-кишкового тракту;

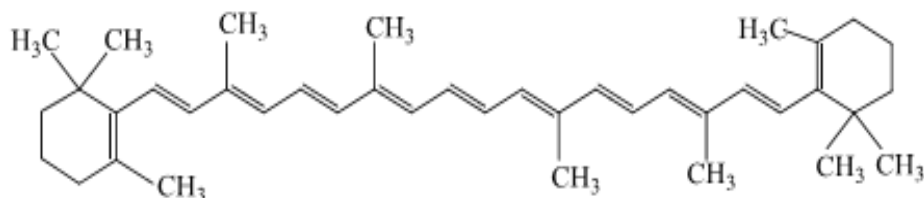
г) хвороби печінки, підшлункової залози, які супроводжуються порушенням всмоктування жирів і продуктів їх розпаду – жирних кислот і відповідно жиророзчинних вітамінів.

Жиророзчинні вітаміни – розчиняються в органічних розчинниках – спирті, ацетоні, бензолі, а також в жирах. Нерозчинні у воді. Вони термостабільні, стійкі проти зміни рН середовища, можуть відкладатися у тканинах тваринного організму, створюючи своєрідні депо. На відміну від водорозчинних вітамінів, їх не виявлено в складі ферментних систем. Жиророзчинні вітаміни виконують пластичні функції – беруть участь у функціях клітинних мембран, формуванні, рості та розвитку ембріона, утворенні і регенерації кісткової і епітеліальної тканин, у зсіданні крові.

Вітаміни групи А (каротиноїди) – антиксерофтальмічні.

Вітамін А є одним з найдокладніше вивчених вітамінів, з відкриття якого почалась історія вітамінології. У 1892 році російський дослідник В.Соловйов висловив припущення про наявність в жирах речовини, необхідної для нормального функціонування органів зору. Згодом з вершкового масла було виділено речовину, яка запобігала розвитку захворювання очей – вітамін А. Пізніше було виявлено, що подібну дію мають і речовини, виділені з рослинного матеріалу, особливо з тих продуктів, що містять червоно-жовті пігменти – каротини.

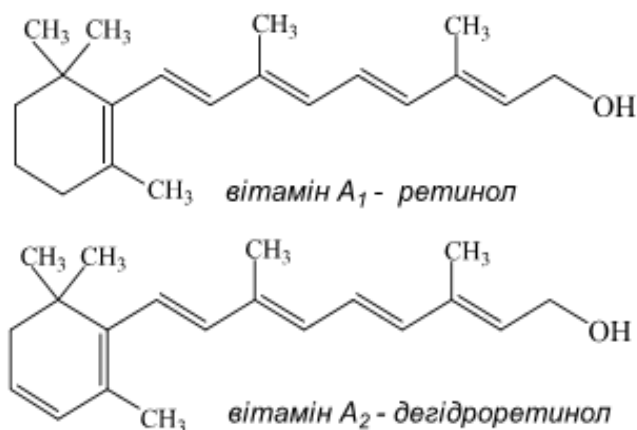
У 1930 році було встановлено, що каротини є біологічними попередниками (провітамінами) вітаміну А. Є альфа, бета і гама-каротини. Найбільшу цінність має бета-каротин, під час гідролізу однієї молекули якого утворюються дві молекули вітаміну А. Природний β -каротин має таку будову:



При гідролізі 1 молекули альфа- і гама-каротинів утворюється по одній молекулі вітаміну А. Перетворення каротинів у вітамін А проходить в стінці тонкого кишечника під впливом ферменту *каротинази*. Депо вітаміну А є печінка. Вітамін А депонується у формі складних ефірів з вищими жирними кислотами, переважно у вигляді пальмітату.

У чистому вигляді вітамін А – блідо-жовті голчасті кристали, не розчинні у воді і добре розчинні в жирах і органічних розчинниках (ефірі, бензині, ацетоні). Вітамін стійкий для дії високої температури в безкисневому середовищі. При наявності кисню він швидко руйнується, навіть при звичайній температурі.

В продуктах тваринного походження вітамін А існує у двох формах – вітамінів A_1 (ретинолу) і A_2 (дегідроретинолу).



Біологічна дія. Найбільш специфічна функція вітаміну А в організмі людини – участь його в акті зору. Однією з ранніх ознак А-вітамінозу є послаблення темної адаптації – зниження зору при слабкому освітленні з наступною втратою його в сутінках – "куряча сліпота" (гемералопія).

Це зв'язано з тим, що вітамін А бере участь в утворенні зорового пурпуру, або білка родопсину – основного світлочутливого елемента сітківки ока, а також зорового пігменту колбочок – йодопсину.

Сітківка ока містить дві фоторецепторні системи: колбочко– та паличкоподібні зорові клітини (колбочки і палички).

Колбочки малочутливі і функціонують на світлі. За їх участю людина розрізняє кольори та їх відтінки. Палички досить чутливі і обумовлюють зір у сутінках. За допомогою паличок розрізняють білий і чорний кольори. Родопсин міститься в паличках і складається з білка опсину і простетичної групи – цис-ізомеру альдегідної форми вітаміну А – цис-ретинолю. На світлі родопсин через ряд стадій перетворюється в транс-ретиаль, який в темряві перетворюється в транс-ретинол, який далі перетворюється в цис-ретинол. Далі цис-ретинол перетворюється в цис-ретиаль, який сполучається з білком опсином і утворюється родопсин. При нестачі вітаміну А цей процес порушується, в результаті чого виникають адаптації органів зору в темряві.

На наступному етапі авітамінозу А (після гемералопії) порушується будова захисного епітелію рогової оболонки органів зору. Спостерігається її ороговіння, висихання, втрата прозорості. Виникає захворювання, яке називається *ксерофтальмія* (від лат. "ксероз" – висихання).

Таким же змінам піддається і епітелій слізних залоз. Функція слізної рідини полягає в постійному обмиванні поверхні очного яблука, видаленні механічних подразників і знищенні м/о за участю лізоциму, що входить до її складу. При ксерофтальмії в рогівку ока проникають м/о, виникає запалення її і розм'якшення (*кератомаліяція*), внаслідок чого настає часткова або повна втрата зору.

Крім того, вітамін А необхідний для забезпечення процесів росту, розвитку організму, диференціації клітин і тканин. При нестачі вітаміну сповільнюється ріст тварин, знижується жива маса, спостерігається загальна слабкість, послаблюються захисні функції. При нестачі вітаміну спостерігаються ороговіння епітелію, дерматити. Пошкодження слизових оболонок дихальних шляхів зумовлює виникнення бронхітів, запалення верхніх дихальних шляхів (вторинні захворювання).

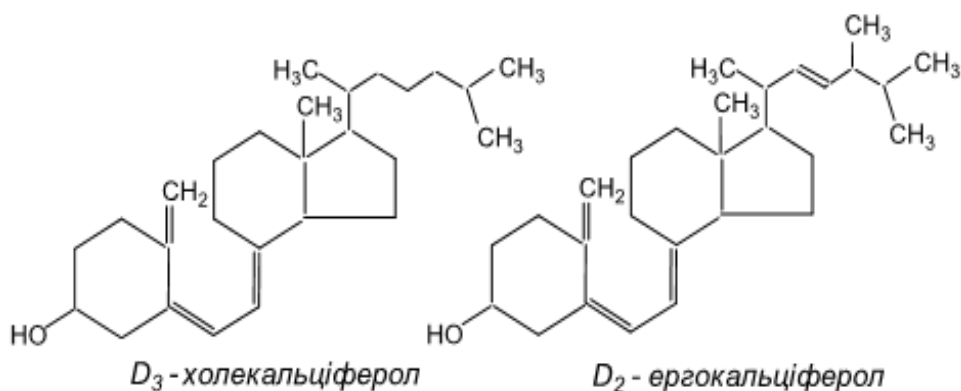
Джерела вітаміну А. Вітамін А міститься в продуктах тваринного походження. Особливо багато його в риб'ячому жирі. Багато його в печінці риби (особливо морського окуня – до 37 %). Також багаті на вітамін А молоко, яйці, сир, сметана, вершкове масло. У вигляді каротинів міститься він в рослинних продуктах, особливо у тих, які мають велику кількість жовтих пігментів: моркві, абрикосах. Для тварин джерелом вітаміну А є сіно, силос, зелена трава. На каротин багаті також стручковий перець, зелена конюшина, кормова морква, люцерна. Потреба у вітаміні А визначається інтернаціональними одиницями (ІО). Кожна ІО вміщує в собі 0,68 мкг бета-каротину або 0,38 мкг вітаміну А. Добова потреба у вітаміні А дорослої людини становить 0,75-1,5 мг, або 2-5 ІО.

Надмірне введення вітаміну А до організму може викликати гіпервітаміноз, який виявляють як гостре отруєння організму. Це захворювання може виникати при вживанні печінки ведмеда і кита, багатих на вітамін А.

Вітаміни групи Д (кальциферолі, антирахітичні).

Відомі речовини, які мають Д-вітамінні властивості – Д₂, Д₃, Д₄, Д₅, але практичне значення мають два вітамери:

Д₂ – (ергокальциферол) і Д₃ – (холекальциферол).



D_1 – суміш D_2 і D_3 .

При дослідженні цих речовин було встановлено, що вони є похідними стеринів рослинного і тваринного походження – ергостерину і холестерину.

Провітаміном (попередником) вітаміну D_2 є ергостерин ("ергос" – промінь), який міститься в грибах, проростках злакових культур, яєчному жовтку. Особливо багато в дріжджах, де він становить 90 % всіх стеринів.

Провітаміном D_3 є 7-дегідрохолестерин ("chole" – жовч), який міститься в підшкірній жировій клітковині.

Обидва попередники перетворюються на вітаміни в підшкірній жировій клітковині під впливом УФ – опромінення.

Вітамін Д – безбарвні кристалічні речовини, добре розчинні в органічних розчинниках і не розчинні у воді, стійкі проти дії високих температур, кислот і лугів в безкисневому середовищі. При наявності кисню вони швидко руйнуються, особливо при нагріванні вище 180°C.

Відкриття вітаміну Д тісно пов'язане з вивченням такого захворювання, як *рахіт*. У 1906 році С.Гопкінс висловив припущення, що причиною рахіту є неповноцінне харчування, відсутність в їжі речовин вітамінного характеру.

Рахіт виникає в організмів, які ростуть (від грец. *rachis* – хребет). З'являються О– або Х– подібна постановка кінцівок, настає викривлення хребта, западає грудна клітка. У молодняка ВРХ набрякають суглоби, кістки стають м'якими, легко ріжуться, деформуються і не здатні протистояти механічному навантаженню. У дітей спостерігається втрата апетиту, диспептичні явища (діарея, блювання). Вони втрачають масу тіла, відстають у загальному розвитку, часто хворіють інфекційними захворюваннями. Внаслідок затримки процесів окостеніння кісток черепа значно збільшуються розміри голови, порушується розвиток зубів, запізнюється їх прорізування і утворення дентину.

Це пов'язано з порушенням в раціонах співвідношення Са:Р (норма 2:1 або 1:1), відсутністю моціонів.

Вітамін Д сприяє всмоктуванню і засвоєнню Са в кишечнику, посилює реабсорбцію фосфору в ниркових каналцях, завдяки чому підтримується нормальне співвідношення між даними елементами в сироватці крові. Вітамін Д, крім того, сприяє переходу Са з крові у кісткову тканину. При рахіті порушується співвідношення між Са і Р у крові в бік збільшення даного показника (3:1; 1:2), що негативно впливає на використання цих елементів в процесах утворення кісток.

У дорослих організмів при гіповітамінозі Д спостерігається *остеомалія* – розм'якшення і деформація кісток. При цьому розхитуються зуби, викривляється хребет, з'являється кульгавість, настає швидка втомлюваність.

У старих організмів спостерігається *остеопороз* – кістки стають ламкими, виникають спонтанні переломи. Характерний остеопороз і для високопродуктивних лактуючих корів, оскільки з молоком виділяється багато Са і Р.

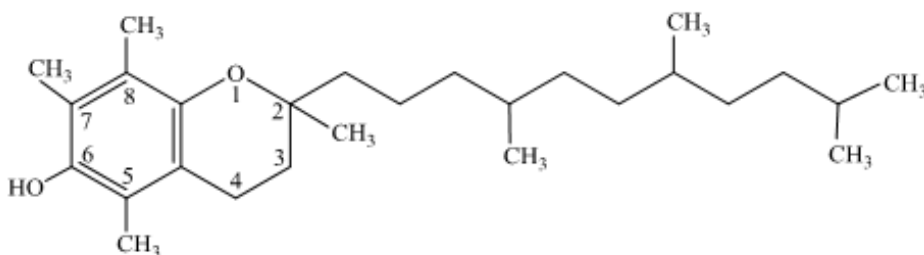
При гіпервітамінозі спостерігається слабкість, втрата апетиту, диспептичні явища, втрата маси тіла, біль в суглобах, порушення процесів росту. Зростає температура тіла і кров'яний тиск, більша концентрація Са в крові, спостерігається кальцифікація тканин деяких органів – нирок, серця, легень, стінок кровоносних судин.

Джерела вітаміну Д. Вітаміни групи Д найчастіше зустрічаються в продуктах тваринного походження. Особливо високий вміст вітаміну Д₃ в жирі печінки морських і прісноводних риб, ікри, молоці та молочних продуктах, маслі, жовтку яйця. Добрим джерелом вітаміну Д є дріжджі, в яких міститься ергостерин, що при дії УФ випромінювання перетворюється у вітамін Д₂. За нормальних фізіологічних умов і при збалансованому харчуванні дану кількість вітаміну організм одержує з продуктами харчування та за рахунок ендогенного синтезу при дії УФ випромінювання на 7-дегідрохолестерин, що міститься в шкірі.

Вітаміни групи Е (токоферолі, антистерильні).

Вітамін Е було відкрито в 1922 році як фактор, що запобігав розвитку стерильності у тварин. У 1936 році А.Еванс і Р.Емерсон виділили вітамін Е в кристалічному стані із масла зародків пшениці і насіння бавовнику. Згодом було встановлено його структуру і здійснено хімічний синтез.

Вітамін Е представлений трьома вітамерами (альфа, бета і гама), які відрізняються деталями хімічної будови і ступенем біологічної активності. Найбільшу біологічну активність має альфа – токоферол.



Якщо прийняти біологічну активність його за 100 %, то активність бета-токоферолу становитиме 40, а гама-токоферолу – 4-8 %.

Вітамін Е – безбарвна, в'язка, оліїста рідина, не розчинна у воді і добре розчинна в жирах і жирowych розчинниках – спирті, ефірі. Стійкий до нагрівання в кислому середовищі і менш стійкий в лужному. При кулінарній обробці продуктів активність його зберігається. Швидко руйнується при наявності окислювачів і при дії УФ-променів.

Біологічна дія. При недостатчі вітаміну Е порушуються обмін речовин, функції нервової системи, функції статевих залоз. У самок порушується овогенез, імплантація, спостерігаються аборти. У самця спостерігається дегенерація паренхіми сім'яників, порушується сперматогенез. Тканина сім'яників не відновлюється.

Вітамін Е сприяє біосинтезу білків, впливаючи на утворення молекул і РНК. Він бере участь у клітинному диханні як переносник електронів. Вітамін Е необхідний для утворення креатину і фосфагену, біосинтезу ацетилхоліну, перетворення каротинів на вітамін А. Вітамін Е – антиоксидант, запобігає накопиченню перекисних сполук у тканинах. Тому вітамін А застосовується в комплексі з вітаміном Е. Застосовують вітамін Е в клінічній практиці при порушенні статевих функцій та при загрозах передчасного переривання вагітності, при захворюваннях нервово-м'язової та сполучної тканин, при лікуванні виразок, опіків, обморожень.

Джерела вітаміну Е. Вітамін Е міститься в зелених частинах рослин, особливо зародках злакових культур, олії, салату, петрушки, зеленого горошку, грецьких горіхів. Певна кількість токоферолів міститься в печінці, яєчному жовтку, маслі, тваринному жирі. Добова норма вітаміну Е становить для людини 11-24 мг на добу.

Депонується вітамін Е в печінці, жировій тканині, селезінці, надниркових залозах, плаценті. Надлишок токоферолів і продукти їх розпаду виділяються з калом.

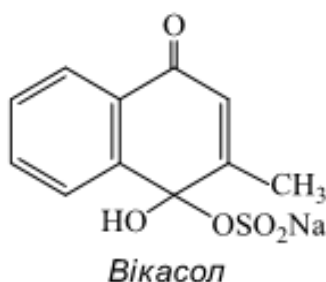
Вітаміни групи К (філохінони, антигеморагічні).

Вітамін К було відкрито на початку 30-х років ХХ століття Н.Дамом як фактор, що запобігав розвитку підшкірних крововиливів (геморагічного діатезу) у тварин. Цей вітамін дістав назву К від першої букви слова "коагуляція" (зсідання). У 1939 році вітамін К було виділено з листків люцерни і рибного борошна. Вітамін, виділений з першого джерела, дістав назву K_1 , з другого – K_2 .

Хімічна природа вітаміну К була з'ясована в 1939 році Р.Фішером.

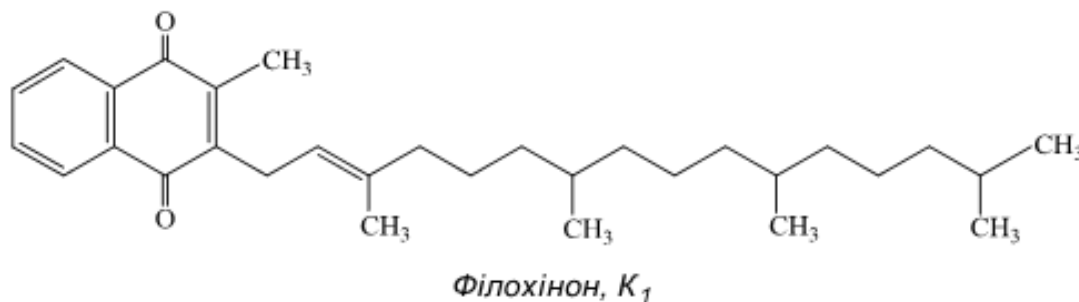
Вітамін К складається з двох природних форм – K_1 (філохінону) і K_2 (фарнохінону).

В 1942 році В.І.Палладін і А.М. Шемякін в Уфі синтезували штучний замінник вітаміну К – вікасол.

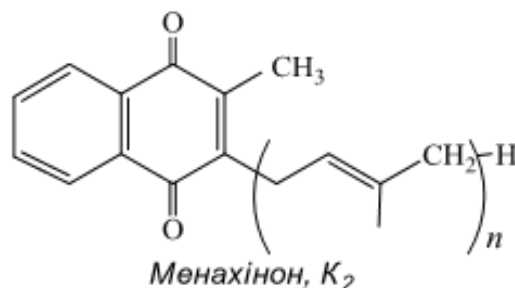


Вікасол відрізняється від вітаміну К тим, що розчиняється у воді.

Вітамін К₁ – жовта оліїста рідина, не розчинна у воді і розчинна в жирових розчинниках. Стійкий до нагрівання в нейтральному середовищі, легко руйнується під дією УФ–випромінювання та при нагріванні в лужному середовищі.



Вітамін К₂ – жовта кристалічна речовина, не розчинна у воді і розчинна в жирових розчинниках. Як і вітамін К₁, руйнується при нагріванні в лужному середовищі та під дією УФ-випромінювання. Синтез вітаміну К₂ частково здійснюється м/о верхньої частини тонкої кишки. Біологічна активність філохінонів неоднакова. Вітамін К₁ в 1,5 рази активніший за вітамін К₂.



Вікасол – дрібнокристалічний порошок, гіркий на смак, не розчинний в спирті і ацетоні, але добре розчинний у воді. Порівняно з філохінонами, він менш токсичний, не подразнює слизових оболонок, добре всмоктується в травному каналі, стійкий до нагрівання.

Біологічна дія. При гіповітамінозі вітаміну К спостерігається порушення процесів зсідання крові, зменшення міцності капілярних судин, що може призвести до геморагій і тривалих кровотеч. Вітамін К бере участь в синтезі протромбіну, який при необхідності переходить у тромбін. Тромбін, в свою чергу, сприяє перетворенню фібриногену у фібрин.

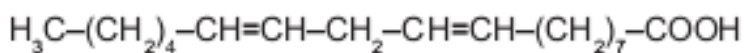
Вітамін К бере участь в перенесенні електронів в системі дихального ланцюга, в окисному фосфорилюванні, в результаті якого здійснюється синтез макроергічних сполук, зокрема АТФ, креатинфосфату.

Джерела вітаміну К. Вітамін К міститься в зелених кормах і кормах тваринного походження. Багато його в листках капусти, шпінаті, горосі, лукових травах, кропиві, ягодах шипшини, моркві, картоплі. З тваринних продуктів порівняно високий вміст вітаміну К мають печінка, підшлункова залоза, яйця, м'ясо великої рогатої худоби. У дорослих жуйних і свиней потреба у вітаміні К може задовольнятися за рахунок бактеріального синтезу в травному каналі. Добова потреба вітаміну К для телят і поросят 1–5 мг/кг корму; для людини –15 мг.

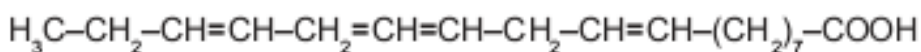
Вітамін F.

Це комплекс ненасичених жирних кислот, які не синтезуються в організмі тварин. Це лінолева, ліноленова, арахідонова кислоти.

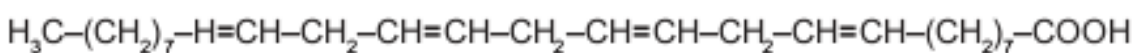
Ненасичені жирні кислоти – безбарвні олійсті рідини, добре розчинні в органічних розчинниках і не розчинні у воді. Досить легко окислюються киснем повітря. Киплять при високих температурах. Для ненасичених жирних кислот, які входять до складу вітаміну F, характерні подвійні зв'язки.



Лінолева кислота



Ліноленова кислота



Арахідонова кислота

Найвищу біологічну активність має арахідонова кислота, однак у харчових продуктах міститься незначна її кількість. Ліноленова кислота малоактивна і основна її роль полягає в активації лінолевої кислоти, яка міститься в харчових продуктах у значній кількості.

Біологічна дія. У тварин від гіповітамінозу вітаміну F виникають сухість і лущення шкіри, випадає шерсть, припиняється ріст, виникають дерматити, крихкість і розшарування кісток. При нестачі особливо арахідонової кислоти у тварин спостерігається утворення специфічних ефірів холестерину з насиченими жирними кислотами, які сприяють виникненню бляшок в кровоносних судинах, що призводить до розвитку атеросклерозу. Ненасичені жирні кислоти сприяють виділенню з організму холестерину (вітамін F має ліпотропну дію).

Джерела вітаміну F. Ненасичені жирні кислоти містяться переважно в рослинних оліях: горіховій (63-76 %), маковій (63-74 %), соєвій, бавовниковій (62-64 %), льняній (18-50 %), соняшниковій (52-64 %). У тваринних жирах їх значно менше: у свинячому 7-10 %, у курячому 10-19 %, у вершковому маслі дл 6 %. Добрим джерелом арахідонової кислоти є олія земляного горіху – арахісу.

Важливим джерелом ненасичених жирних кислот є також жир тюленя. Олії, що містять ненасичені жирні кислоти, легко окиснюються.

Для забезпечення потреби організму людини в ненасичених жирних кислотах в харчовий раціон необхідно поряд з тваринними жирами обов'язково включати рослинні олії. Добова потреба в ненасичених жирних кислотах точно не визначена. За даними дослідників, вона становить 2-10 г.

Убіхінон (кофермент Q).

Його відкрили в складі жирів в 1955 році. Повсюдно поширений в клітинах, звідки походить і його назва.

Убіхінон міститься в усіх тканинах тварин, рослин, у мікроорганізмах. На нього багаті тканини міокарда.

Убіхінон є обов'язковим компонентом в дихальному ланцюгу при біологічному окисненні. Бере участь у перенесенні електронів і протонів у дихальному ланцюгу.

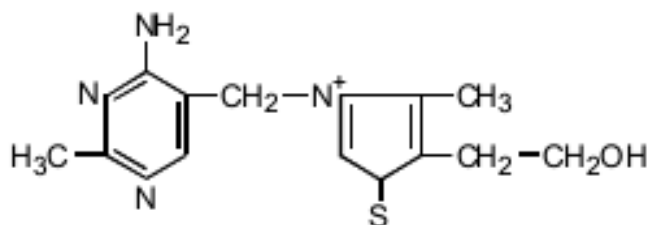
Убіхінон застосовують в лікуванні серцево-судинних захворювань, зокрема інфаркту міокарда.

Водорозчинні вітаміни. *Добре розчиняються у воді, не розчинні в жирах і багатьох органічних розчинниках. Термолабільні сполуки, нестійкі проти зміни рН, не депонуються в тканинах. Більшість з них – складові частини ферментів і безпосередні учасники обміну речовин.*

Вітамін В₁ (тіамін).

Це один з перших вітамінів відкритих наукою. Відкриття вітаміну В₁ і дослідження його властивостей поклало початок даній галузі науки. У кристалічному стані він був виділений в 1931 році з дріжджів. У 1936 році було встановлено його будову. Вивчення вітаміну В₁ пов'язане в виявленні захворювання "бері-бері", яке було поширене в країнах Південно-Східної Азії.

Назву "тіамін" дана речовина дістала у зв'язку з наявністю в її складі сірки і аміногрупи.

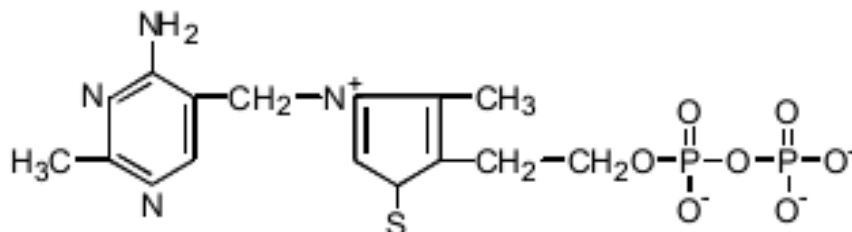


Тіамін

Хімічно чистий препарат вітаміну В₁ являє собою безбарвні кристали із запахом дріжджів, добре розчинні у воді (в 1 мл води розчиняється 1 г вітаміну) і погано розчинні в жирових розчинниках. Вітамін В₁ стійкий проти дії різних факторів зовнішнього середовища – світла, кисню, повітря.

Стійкий в кислому середовищі і швидко руйнується в лужному, особливо при високій температурі.

Тіамін в організмі перебуває як у вільному, так і в зв'язаному стані, однак високу біологічну активність має лише його фосфорний ефір – тіамінпірофосфат.



Тіамінпірофосфат

Він нагромаджується в м'язах, печінці, нирках, мозку, але в організмі не депонується.

Вітамін В₁ є похідною тіазолу і піримідину.

Біологічна дія. Вітамін В₁ попереджує хворобу "бері-бері" (поліневрит) – захворювання центральної нервової системи. При цьому захворюванні спостерігаються порушення діяльності нервової, серцево-судинної систем, травного каналу.

Спостерігається атрофія м'язів, параліч кінцівок, кахексія (виснаження). У крові нагромаджується велика кількість ПВК.

Біологічна дія вітаміну В₁ полягає в тому, що він входить до складу ферментів декарбоксилаз кислот (зокрема, ПВК).

Фосфорний ефір вітаміну В₁ (тіамінпірофосфат) приймає участь у декарбоксилюванні ПВК з утворенням ацетил-КоА.

Якщо в кормах або їжі мало тіаміну, то фермент не синтезується, у тканинах накопичується велика кількість ПВК, що призводить до ацидозу, при якому руйнуються клітини нервової системи. Це призводить до ряду порушень, характерних для гіповітамінозів В₁.

Тіамінпірофосфат міститься в складі ферменту карбоксилази (кокарбоксилаза).

Крім того, вітамін В₁ впливає і на білковий обмін (сприяє біосинтезу білків, НК), запобігає окисненню вітаміну С.

Препарат В₁ застосовується для ін'єкцій при лікуванні серцево-судинних захворювань (кокарбоксилаза), невралгії, порушень обміну речовин.

Джерела вітаміну В₁ і потреба. Вітамін В₁ міститься в продуктах рослинного і тваринного походження. Особливо багато його у висівках рису і пшениці, пекарських і пивних дріжджах (2-5 мг%), бобових і зернових культурах (0,1-2,0 мг%). Міститься вітамін В₁ також у печінці, м'ясі, овочах і фруктах.

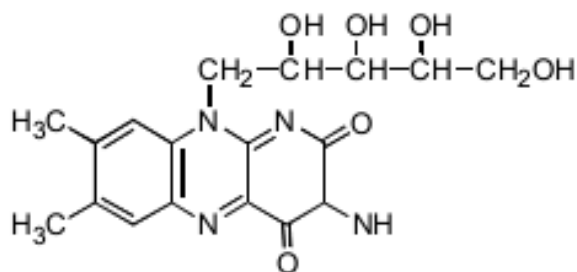
Вітамін В₁ синтезується бактеріями рубця жуйних. Одиниця дії вітаміну В₁ – 3мкг чистого гідрохлориду вітаміну.

Вітамін В₁ має антивітаміни. Вони можуть входити до складу ферментів карбоксилаз, витіснити з них тіамін, і таким чином інгібувати дію ферментів. До них належать окситіамін і піритіамін. Для людини добова потреба 2-3 мг для дорослих і 0,5-2 мг для дітей і підлітків.

Вітамін В₂ (рибофлавін, вітамін росту)

Вітамін В₂ вперше був виділений Т.Куном із сироватки молока і яєць. Його назвали відповідно лактофлавін і овофлавін (flavos – жовтий).

Пізніше було встановлено, що вітамін В₂ є похідним ізоалоксазину і спирту рибітолу (назвали рибофлавін).



Рибофлавін

Вітамін В₂ – оранжево-жовта кристалічна речовина, гіркувата на смак, розчинна у воді, не розчинна в органічних розчинниках. Водні розчини вітаміну В₂ мають здатність до флуоресценції в УФ променях. Рибофлавін досить стійкий до нагрівання в кислому середовищі і швидко руйнується в лужному під впливом тривалого освітлення. За звичайних умов при кулінарній обробці їжі та зберіганні харчових продуктів втрачається 15–20% рибофлавіну.

В основі біологічної дії вітаміну В₂ лежить його участь в процесах біологічного окиснення. Він входить до складу дихальних ферментів – флавінових ферментів (жовті дихальні ферменти).

При нестачі рибофлавіну в організмі зменшується кількість флавінових ферментів, внаслідок чого порушуються процеси окиснення різних субстратів і вивільнення енергії, необхідної для забезпечення різноманітних метаболічних процесів, процесів росту і розвитку організму.

Перша ознака гіповітамінозу В₂ у молодих тварин – затримка росту, зменшення приросту маси. Також симптомами недостатності вітаміну В₂ є характерні ураження слизових оболонок губ, ротової порожнини, внутрішніх органів. Спостерігається дерматит, випадає шерсть. Порушується нормальне відтворення клітин кишкового епітелію, що призводить до шлункових кровотеч, колітів, шлунково-кишкових розладів.

Знижується загальна стійкість організму проти інфекцій, сповільнюються процеси регенерації.

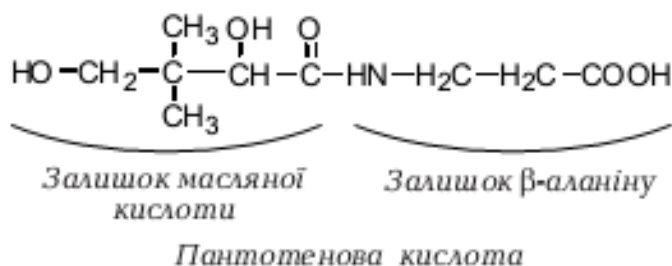
Характерними є ураження органів зору – слезотеча, кон'юктивити, світлобоязнь, може далі розвиватись кератит, васкуляризація і помутніння рогової оболонки ока. Спостерігаються також зміни з боку нервової системи – апатія, головний біль, спостерігається втрата апетиту, схуднення, зниження працездатності, особливо здатності до розумової праці.

Джерела і потреба. Вітамін В₂ міститься в дріжджах (2-4 мг%), яєчному жовтку (0,52 мг%), молочних продуктах (0,19-0,54 мг%), м'ясі ВРХ (0,17 мг%). В менших кількостях вітамін В₂ знайдено в хлібобулочних виробах (0,12-0,27 мг%), овочах і фруктах (0,03-0,06 мг%). Деяку кількість вітаміну В₂ організм ВРХ і коня одержує в результаті його синтезу м/о травного каналу.

Добова потреба вітаміну В₂ становить для дорослої людини 2,5-3,5 мг; для дітей 1-3 мг.

Вітамін В₃ (пантотенова кислота).

Відкриття вітаміну В₃ пов'язане з дослідженням фактора, що стимулював ріст дріжджів та запобігав виникненню дерматитів у тварин. У 1938 році вітамін В₃ було виділено з багатьох рослинних і тваринних джерел (зокрема, з рисових висівок і тканин печінки). Названо пантотеновою кислотою від грецького *pantoten* – скрізь, повсюди. Пантотенова кислота є похідним бета-аланіну і альфа-, гама- діокси- бета-диметилмасляної кислоти.



Вітамін В₃ – в'язка оліїста речовина світло-жовтого кольору, добре розчинна у воді, не розчинна в жирових розчинниках, оптично активна, не стійка проти дії температури, кислот, лугів.

В організмі пантотенова кислота може бути як у вільному, так і в зв'язаному стані. В обміні речовин більше значення мають зв'язані форми пантотенової кислоти. Вітамін В₃ переважно зв'язаний з білками і входить до складу КоА. У складі коензиму А пантотенова кислота входить до складу ферментів, які каталізують реакції ацетилювання і переацетилювання, синтез і розпад жирів, реакції трикарбонового циклу, синтез стероїдів, гемоглобіну, ацетил-холіну. Ацетил-КоА (активна оцтова кислота) є основним "паливом" циклу трикарбонових кислот, використовується для синтезу окремих амінокислот, холіну, гістаміну. Пантотенова кислота бере участь в обміні ПВК, поліпшує засвоєння глюкози, каталізує синтез пептидів і білків.

При гіповітамінозі вітаміну B_3 спостерігаються слабкість, швидка стомлюваність, дерматити, схильність до інфекційних захворювань. При систематичному авітамінозі у птахів і ссавців розвивалися дерматити, депігментація волосяного покриву, пір'я, спостерігається затримка росту, порушується діяльність деяких внутрішніх органів.

Пантотенову кислоту використовують для лікування дерматитів, екзем, токсикозів, опіків, при захворюваннях центральної нервової системи, ентероколітах, хворобах дихальних шляхів (бронхіту, бронхіальної астми), а також для запобігання побічних явищ (погіршення зору і слуху).

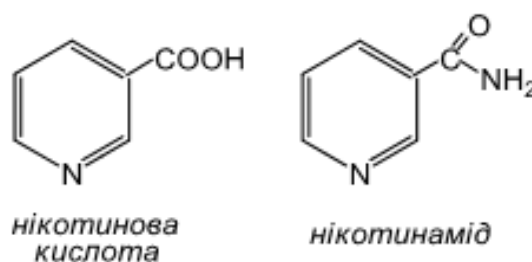
Джерела і потреба. Міститься в клітинах рослинних і тваринних організмів. Є в печінці, яйцях, молоці, зернових, особливо гречки, в овочах і фруктах. Вітамін B_3 синтезується мікроорганізмами передшлунків жуйних. Добова потреба для людини 7-10 мг.

Вітамін B_5 (вітамін PP, нікотинамід, ніацин).

Відкриття цього вітаміну пов'язане з дослідженням природи такого захворювання, як пелагра (італ. pelle agra – шорстка шкіра). Вітамін B_5 представлений двома сполуками – нікотиновою кислотою та її амідом.

Вперше нікотинову кислоту було добуто М.Губером ще в 1867 році окисненням нікотину. Довгий час їх вітамінні властивості були не відомі. Лише в 1937 році з екстрактів печінки було виділено речовину, яка виліковувала «чорний язик» – захворювання собак, ідентичне пелазмі у людини. Ця речовина дістала назву протипеларгічного фактора. Потім було встановлено, що даний фактор ідентичний нікотиновій кислоті і її амиду.

Нікотинова кислота і її амід – безбарвні кристалічні речовини, слабокислі на смак, без запаху, добре розчинні у воді (1 г в 100 мл), стійкі проти дії високих температур.



Поза організмом нікотинова кислота може утворюватись при окисненні нікотину. В організмі людини і тварин відсутні ферментні системи, які б забезпечували дане перетворення. В живих організмах джерелом утворення нікотинової кислоти є амінокислота триптофан. Незначна частина нікотинової кислоти синтезується мікрофлорою кишок.

Нікотинова кислота в організмі легко перетворюється в її амід. Процес амідування її здійснюється за участю енергії АТФ.

Нікотинова кислота, що потрапляє в організм з продуктами харчування, в печінці і інших органах перетворюється в нікотинамід.

Біологічна дія. При недостатньому надходженні в організм вітаміну B₅ або при білковому голодуванні виникає пелагра. Для неї характерні три групи симптомів – дерматит, діарея і деменція. У зв'язку з цим вона дістала назву хвороби "трьох Д".

Дерматит проявляється в тому, що шкіра на відкритих ділянках тіла червоніє, стає шорсткою, покривається пухирцями, які лопаються, утворюючи виразки, темно-коричневі плями. У свиней з'являються дерматити на вухах, у птиці уповільнюється оперення, уражаються суглоби, знижується несучість, настає масова загибель молодняку.

Діарея – порушення функцій органів травлення. Спостерігається запалення слизових оболонок ротової порожнини, язик стає червоним, блискучим, з'являються тріщини. В процесі травлення зменшується вміст НСІ в шлунку, виникають поноси, нудота, і, як наслідок, значне виснаження організму.

Третя група симптомів, яка виникає в особливо важких випадках – розлад діяльності нервової системи, втрата пам'яті, марення, недоумство (*деменція*). Пелагра може протікати в хронічній формі протягом кількох років. Загострення хвороби найчастіше спостерігається в кінці зими або на початку весни і затухає влітку і восени.

Біологічна дія. Нікотинамід входить до складу багатьох ферментів дегідрогеназ (окисно-відновних) у вигляді НАД (нікотинамідаденін динуклеотиду) і НАДФ (нікотинамідаденін динуклеотидфосфату).

Крім коферментної ролі вітамін B₅ відіграє важливу роль у вуглеводному обміні. Під його впливом активується дія інсуліну, що сприяє нагромадженню глікогену в печінці, поліпшується використання глюкози в організмі.

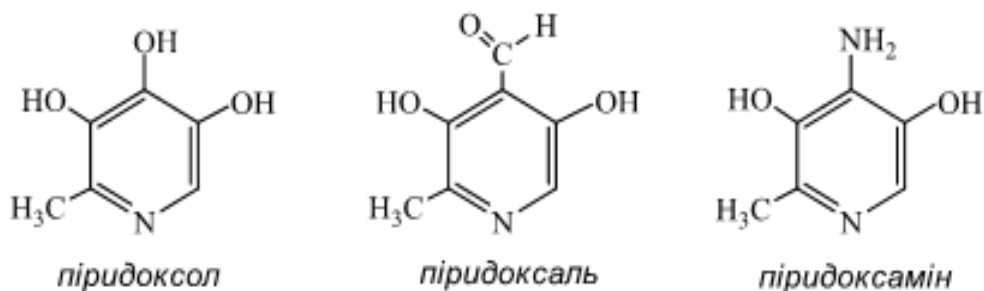
При нестачі нікотинаміду на фоні зниження загальної кількості білків зменшується вміст альбумінів з одночасним підвищенням глобулінових фракцій. Загальновідомою є нормалізуюча дія вітаміну B₅ на вміст холестерину, водно-мінеральний обмін, функціонування нервової і серцево-судинної систем.

Джерела і потреба. Вітамін B₅ міститься в печінці, нирках, м'ясних продуктах, молоці і молочних продуктах, зернобобових культурах. Особливо багато його у пшеничних висівках і дріжджах, рибному і м'ясо-кістковому борошні, сіні конюшини і люцерни. Норма вітаміну B₅ для дорослої людини 15-25 мг, для дітей 5-15 мг.

Нікотинамід застосовується для лікування пелагри свиней, собак, птиці; гепатитів, нефритів, а також для лікування шизофреній.

Вітамін B₆ (піридоксин).

Об'єднує три сполуки: піридоксин, піридоксаль і піридоксамін.

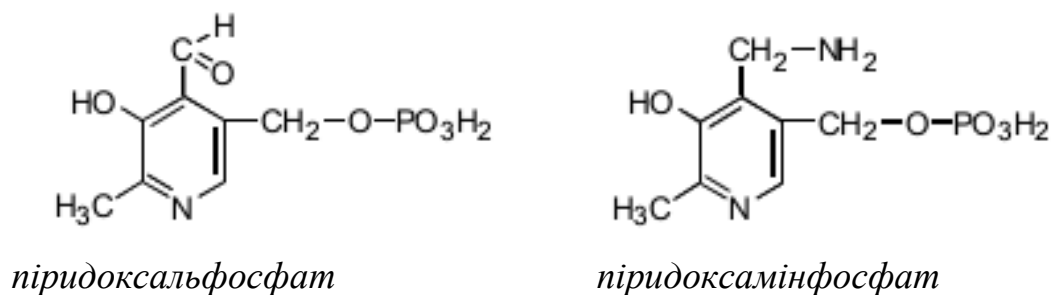


У 1936 році з дріжджових екстрактів і рисових висівок було виділено речовину, що запобігала виникненню дерматитів у щурів. Її було названо спочатку антидерматитним фактором, а згодом – вітаміном В₆. У кристалічному вигляді піридоксин добуто в 1938 році, а через рік було вивчено його хімічну будову.

Назва піридоксин об'єднує групу близьких за складом і властивостями речовин – піридоксол, піридоксаль, піридоксамін, які є похідними піридину. Піридоксол розглядають як провітамін вітаміну В₆, бо вітамінні властивості він виявляє лише після перетворення в піридоксаль і піридоксамін.

У чистому вигляді ці речовини безбарвні кристалічні речовини, гіркі на смак, добре розчинні у воді і спирті. Вітамін В₆ стійкий до нагрівання в кислому і лужному середовищах. Швидко руйнується на світлі при дії УФ променів.

Вітамін В₆ в організмі може перебувати у вільній і зв'язаній формах. Зв'язану форму вітаміну В₆ було відкрито в 1951 році. Це піридоксальфосфат і піридоксамінфосфат.



Біологічну дію в організмі виявляють саме зв'язані форми вітаміну В₆.

Біологічна дія. Особливо чутливі до нестачі вітаміну В₆ тварини з однокамерним шлунком. Захворювання розвивається поступово, спочатку спостерігається підвищена збудливість, м'язова слабкість, млявість, потім з'являються себорееподібні зміни різних ділянок шкіри навколо очей та носа, на вухах і кінцівках. Це захворювання дістало назву акроденії, або симетричного дерматиту.

Тривала відсутність вітаміну В₆ в організмі призводить до дегенеративних змін в різних органах, припиняється ріст, виникають

порушення з боку центральної нервової системи, які проявляються в епілептичних судорогах. У тварин при нестачі піридоксину виникає *лизуха* (тварина лиже сторонні предмети), порушуються захисні функції організму, у птиці випадає пір'я навколо очей, дзьоба, опухають ноги.

Вітамін В₆ у вигляді фосфорних ефірів (в основному піридоксальфосфату) входить до складу ферментів: декарбоксилаз амінокислот та амінотрансфераз.

Піридоксальфосфат бере участь у синтезі порфіринів, які входять до міоглобіну, гемоглобіну, цитохромів, каталази, пероксидази – речовин, що відіграють важливу роль в організмі.

Порушення синтезу вітаміну В₆ негативно впливає на вміст окремих білкових фракцій в сироватці крові – значно знижуються фракції глобулінів, які пов'язані з виробленням антитіл, в результаті чого послаблюються захисні бар'єрні функції організму.

Піридоксальфосфат сприяє нормалізації вуглеводного обміну, стимулює синтез жирів в організмі, позитивно впливає на діяльність ендокринної системи.

Джерела і потреба. Вітамін В₆ міститься в продуктах рослинного і тваринного походження. Багато його у пшеничних висівках, дріжджах, печінці, м'язах, соняшниковому шроті. Деяка кількість його синтезується мікрофлорою травного каналу.

Добова потреба вітаміну В₆ для людини 2-4 мг; лікувальна доза 10-100 мг.

Вітамін В₁₂ (ціанкобаламін, антианемічний)

Відкриття вітаміну В₁₂ пов'язане з вивченням хвороби – злоякісної анемії (хвороба Адісона). Вітамін В₁₂ досить складна органічна сполука. Це єдиний металовмісний вітамін, до складу якого входить кобальт.

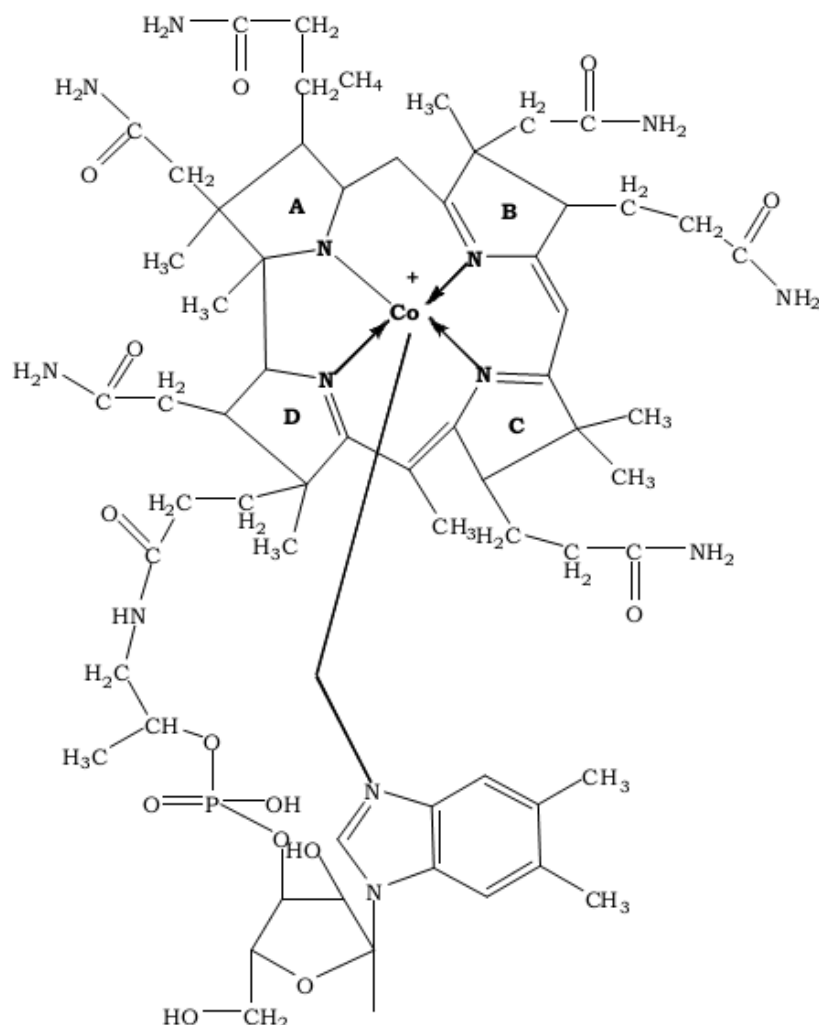
Молекула вітаміну В₁₂ складається з двох частин: хромофорної і нуклеотидної. В центрі хромофорної частини знаходиться атом кобальту, є чотири пірольних кільця, які сполучені між собою звичайним зв'язком і координаційним зв'язком – з кобальтом.

Нуклеотидна частина складається з 5,6-диметилбензімідазолу, залишку рибози та фосфорної кислоти. Вона сполучена ковалентно з хромофорною частиною і координаційно – з атомом кобальту.

Вітамін В₁₂ – голчасті кристали рубіново-червоного кольору, без запаху і смаку. Добре розчинні у воді і спирті, не розчинні в бензолі, ефірі, хлороформі.

В сухому вигляді вітамін В₁₂ стійкий до дії зовнішніх факторів, витримує автоклавування при 120°C.

Добре зберігається в темному сухому місці. На світлі швидко втрачає біологічну активність.

Вітамін B_{12}

Біологічна дія. Вітамін B_{12} бере участь в багатьох метаболічних реакціях організму – синтезі металічних груп, відновленні дисульфідних груп в сульфгідрильні, синтезі білків і НК, в реакціях ізомеризації, сприяє накопиченню жиру, забезпечує утворення в організмі вітаміну А, активує фермент каротиназу. Метилкобаламін бере участь у біосинтезі метіоніну, оцтової кислоти і метану.

Вітамін B_{12} забезпечує нормальне дозрівання еритроцитів. Недостача вітаміну веде до порушення утворення еритроцитів в кістковому мозку.

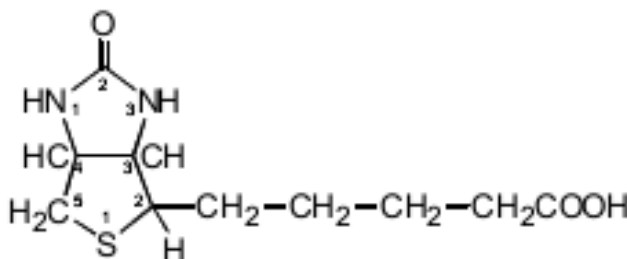
Застосовують вітамін B_{12} при різних формах анемії, хворобах травного каналу, печінки (хвороба Боткіна, гепатити, цирози), ураженнях нервової системи (неврити, атеросклероз, поліневрити).

Джерела і потреба. Основне джерело вітаміну B_{12} – продукти тваринного походження – печінка, нирки, м'язи, яйці, молоко.

При наявності кобальту в раціоні тварин вітамін B_{12} синтезується мікроорганізмами передшлунків жуйних. Багато вітаміну B_{12} є у мулі, стоячих та стічних водах.

Вітамін Н (біотин).

Назва вітаміну Н походить від німецького Haut – шкіра, оскільки при його недостатчі виникає захворювання, яке виявляється в ураженні шкіри (дерматитах) та порушенні функцій нервової системи.



Біотин

Біотин – безбарвна кристалічна речовина, добре розчинна у воді, спирті, стійка проти дії високих температур, кислот, лугів та УФ випромінювання. Біологічна активність його знижується при нагріванні і наявності кисню.

Вітамін Н є похідним тіофену, до якого приєднаний залишок сечовини і валеріанової кислоти.

Біологічна дія. Основними ознаками нестачі біотину є себорейні дерматити, при яких шкіра набуває темно-землистого відтінку і злущується. Спостерігається м'язова слабкість, атрофія сосочків язика, виникають порушення з боку нервової системи, в'ялість, депресія, анемія. У тварин знижується апетит, зменшується маса, випадає шерсть, кінцівки набрякають. Вітамін Н ще називають *антисеборейним*.

Біологічна дія вітаміну Н зумовлена тим, що він входить до складу ферментів карбоксилаз, а також ферментів, які беруть участь в процесах декарбоксилювання, переамінування амінокислот, у синтезі жирних кислот, пуринових і піримідинових основ.

Антагоністи вітаміну Н – білок авідин курячого яйця та деякі структурні аналоги.

Вітамін Н застосовують для лікування дерматитів, екзем, деяких видів анемії.

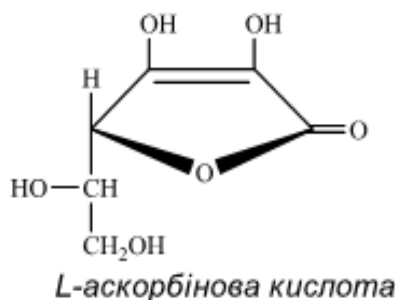
Джерела і потреба. Вітамін Н міститься в продуктах рослинного і тваринного походження. Особливо багато його в печінці, нирках, яйцях, молоці, м'ясі. Серед рослинних продуктів – в зерні ячменю, вівса, кукурудзи, в арахісовому та соєвому шроті.

Добова потреба вітаміну Н для людини – 10 мкг.

Вітамін С (аскорбінова кислота).

Дослідження властивостей вітаміну С пов'язане з вивченням цинги. При вивченні з'ясувалось, що всі тваринні організми, за винятком приматів (людиноподібних мавп), морських свинок, а також за винятком людини, здатні синтезувати вітамін С. У 1922 році М.О.Безсонов виділив майже чистий препарат вітаміну С з соку капусти і добув його в кристалічному вигляді. Його ще називають антицинготний (або антискорбутний).

Вітамін С є похідним L-гулонової кислоти. В природі аскорбінова кислота існує лише в L-формі.



За зовнішнім виглядом аскорбінова кислота – біла кристалічна речовина без запаху, кисла на смак, добре розчинна у воді і нерозчинна в органічних розчинниках. 1 г вітаміну С розчиняється в 5 мл води, 25 мл спирту. Вітамін С має сильні відновні властивості. При нагріванні швидко розкладається. Добувають аскорбінову кислоту в основному синтезом з глюкози та її похідного – спирту сорбіту. Важливе значення має також мікробіологічний синтез із застосуванням оцтовокислих бактерій.

Біологічна дія. Вітамін С відіграє в організмі надзвичайно важливу роль. Оскільки в організмі людини він не синтезується, то необхідне постійне його надходження з продуктами харчування.

Авітамінози вітаміну С виникають найчастіше в зимовий або ранній весняний період, коли вміст вітаміну С в харчових продуктах значно знижується. Тривала відсутність протягом 3-5 місяців призводить до виникнення цинги (або скорбуту).

Найхарактернішою ознакою цинги є ураження кровоносних судин, особливо капілярів, яке супроводжується ламкістю їх стінок і підвищенням проникливості. Зміни в капілярах призводять до виникнення підшкірних точкових крововиливів. Спостерігається ураження ясен – гінгівіт, що веде до їх розрихлення, оголення і розхитквання зубів, кровоточивості ясен. При захворюванні на цингу спостерігається порушення діяльності серцево-судинної системи – спостерігаються прискорене серцебиття, болі в області серця, зниження артеріального тиску. Зміни з боку травного каналу характеризуються катаральним станом слизової оболонки шлунка і кишок, змінюється секреторна функція шлунка.

Вітамін С позитивно впливає на синтез білка колагену, тому його застосовують при лікуванні переломів та для загоювання ран в хірургії.

Важлива роль належить вітаміну С у вуглеводному обміні. Він позитивно впливає на утворення гемоглобіну, сприяє виробленню антитіл (утворення білку інтерферону), підвищує опірність організму до захворювань.

Потреба і джерела. Найбільше вітаміну С міститься в шипшині, чорній смородині, полуницях, грецьких горіхах, червонному перці, хвої ялини та сосни (взимку), капусті, печінці.

Застосовується вітамін С при лікуванні цинги, анемії, для усунення інтоксикації організму.

Добова потреба вітаміну С для людини – 50-70 мг. Цинк руйнує вітамін С, тому не слід готувати їжу в цинковому посуді.

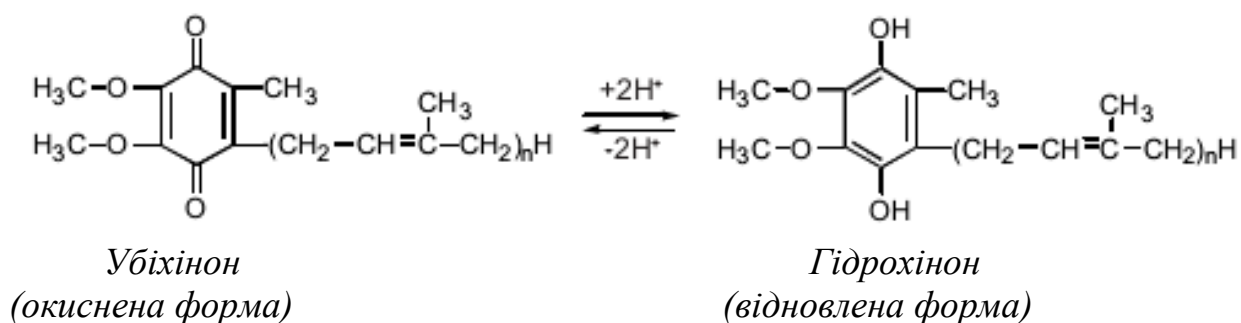
Крім вітамінів, вчені виділяють групу так званих вітаміноподібних речовин. Ці сполуки або синтезуються організмом в недостатній кількості, або ж для них характерними є не лише регуляторні, а й пластичні або енергетичні функції.

Вітаміноподібні сполуки – група органічних речовин різної хімічної природи, нестача яких у продуктах харчування та недостатнє надходження в організм не викликає різко виражених змін в обмінних процесах організму. За біологічними функціями ці речовини більше подібні не до вітамінів, а до інших незамінних речовин – амінокислот, деяких ліпідів, вищих жирних кислот. Частина з них може синтезуватись в організмі, в результаті чого задовольняються його потреби.

Убіхінон (кофермент Q).

В перекладі убіхінон означає "скрізь присутній". Виявлений у всіх живих організмах – мікроорганізмах, грибах, тваринах, у рослин. Знаходиться у складі мітохондрій клітин. Убіхінон називається ще коферментом Q, хоча досі не знайдено ферменту, для якого убіхінон був би коферментом. Назва коферменту Q закріпилась історично, тому що для встановлення структури всі відкриті хінони називали коферментами Q.

Убіхінон являє собою рухомий жиророзчинний субстрат, який, рухаючись між сусідніми ферментами, що жорстко вмонтовані у мембрану, приймає або передає їм відновні компоненти – протони та електрони.

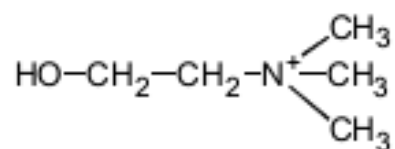


Убіхінон може брати участь у переносі одного електрону або двох, утворюючи, відповідно, семі хінон або гідрохінон.

Ознак нестачі убіхінону в людини не виявлено, але в деяких випадках убіхінон знаходить практичне застосування в медицині – при деяких формах анемій у дітей, які важко піддаються лікуванню, використання убіхінону сприяє відновленню позитивних результатів. Його застосовують при лікуванні серцевої недостатності і м'язових дистрофій.

В організмі людини здійснюється повний синтез убіхінону з мевалонової кислоти та продуктів обміну фенілаланіну.

Холін (від грецького chole – жовч) – виділений з жовчі та з жовтка курячого яйця. За хімічною будовою холін – це триметил-аміноетанол:



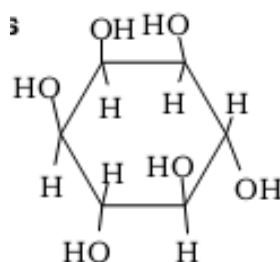
Входить до складу фосфоліпідів (лецетинів, кефалінів, серинфосфоліпідів), які є головними компонентами біологічних мембран. В організмі холін синтезується у складі холін фосфатиду із серинфосфатиду. В нормі холін синтезується в достатній кількості, тому не є справжнім вітаміном, але при нестачі білку у їжі розвивається вторинна холінова недостатність. Оскільки холін є важливим ліпотропним фактором – його нестача проявляється жировою інфільтрацією печінки, геморагічною дегенерацією нирок, порушенням процесів згортання крові.

Приймає участь у синтезі важливого медіатора передачі нервових імпульсів – ацетилхоліну. Є донатором металних груп при біосинтезі адреналіну, креатину, метіоніну.

При його обміні утворюються бетаїн, мускарин, нейрин. Бетаїн – найбільш цінний для організму. Донатор металних груп в реакціях трансметилування. Нейрин – токсична речовина, міститься в отруті змій.

Міститься холін в рибному борошні, насінні бобових, кормових дріжджах, зерні вівса, яйцях. Добова потреба холіну для людини – 250-600 мг. Частина потреб задовольняється за рахунок синтезу мікрофлорою кишківника.

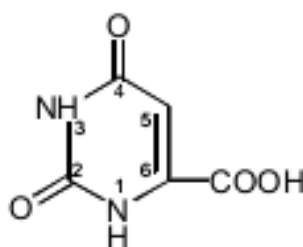
Інозит – шестиатомний спирт. Використовується для синтезу фосфогліцеринів. При його нестачі у тварин спостерігається затримка росту, випадіння шерсті, жирове переродження печінки, яке швидко минає при додаванні його в раціон тварин. У людини інозит-гіповітаміноз не виявлений.



Біологічна роль інозиту пов'язана з його участю у побудові біологічних мембран у складі інозитфосфатидів – саме з цим пов'язана його ліпотропна дія.

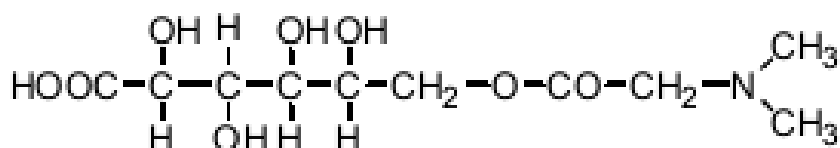
Джерелом інозиту є печінка, мозок, серце, а також яйця, хліб, кукурудза, зелений горошок, гриби. Добова потреба людини в інозиті 1-1,5г.

Вітамін В₁₃ (оротова кислота, 6-карбоксиурацил). Був виділений з молозива. Стимулює ріст та розвиток організмів.



Значна її кількість міститься в дріжджах та печінці. Сприяє утворенню жиру з глюкози, синтезу лактози.

Вітамін В₁₅ (пангамова кислота). Виділена в 1950 році з екстрактів печінки та насіння різних рослин. Запобігає жировій інфільтрації печінки, має досить виражений ліпотропний характер.



Джерелом вітаміну В₁₅ є печінка, дріжджі, насіння рослин.

Вітамін В₁₅ приймає участь в процесах тканинного дихання, є джерелом і переносником металних груп, поліпшує перебіг процесів біосинтезу білків, НК, глікогену.

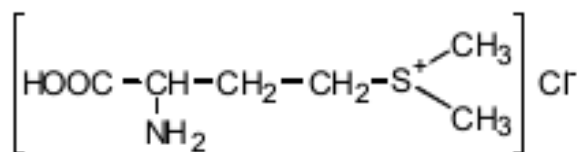
ПАБК (параамінобензойна кислота). Є похідною бензолу. Міститься в дріжджах, печінці, нирках, серці, яйцях, молоці, пшениці, моркві, шпинаті. Входить до складу фолієвої кислоти, бере участь в біосинтезі ДНК та РНК, впливає на перетворення тирозину на меланін. ПАБК.

Використовується для лікування атеросклерозу, для відновлення пігментації волосся, для стимуляції діяльності щитовидної залози.

Вітамін В₇ (карнітин.) Знайдений у м'язовому екстракті як речовина, що виявляє вітамінні властивості. На карнітин багаті м'язова тканина (20-50 мг%), дріжджі, тканини печінки. Бере участь у ліпідному обміні, виконуючи функції переносника залишків жирних кислот через мембрани мітохондрій. Беручи участь у транспортуванні жирних кислот через мембрани мітохондрій у гіалоплазму, карнітин сприяє синтезу жирних кислот. Препарати карнітину використовуються при лікуванні хвороб печінки тощо.

Вітамін U (S-метилметіонінсульфоній хлорид). Відкрито як додатковий фактор харчування, що запобігає виразковій хворобі шлунка і дванадцятипалої кишки. Найбільше його міститься в пагонах спаржі (0,1 %), листі капусти і томатах. На нього багаті ріпа, цибуля, морква.

Є донатором металевих груп для біосинтезу холіну і креатину, метилує гістамін, перетворюючи його на неактивний метилгістамін. Затримує відкладення холестерину на стінках кровоносних судин і сприяє видаленню його надлишку з організму, позитивно впливає на регенерацію епітелію слизової оболонки шлунка і дванадцятипалої кишки, уражених виразкою.



Вітамін U (метилметіонінсульфонію)

Препарати вітаміну і корми, багаті на нього, застосовують для лікування виразкової хвороби, гастритів тощо.

ТЕМА 6. ФЕРМЕНТИ (ЕНЗИМИ)

Ферменти (ензими) – це речовини білкової природи, які утворюються в живих клітинах і прискорюють біохімічні процеси в організмі (є біологічними каталізаторами).

Ферменти відомі людині здавна, оскільки вони широко використовувались у практичній діяльності людини (при випіканні хліба, приготуванні вина, сиру тощо).

Зародження вчення про ферменти (ензимологія) відноситься до першої половини 19 століття.

Російський вчений Г.Кірхгоф у 1814 році відкрив у солоді амілазу, під впливом якої крохмаль перетворюється на мальтозу. Термін "ферменти" (від латинського fermentum – закваска) ввів в науку вчений Я. Ван-Гельмонт. У 1836 році Т.Шванн виявив у шлунковому соку фермент пепсин. У 1862 році О.Я. Данилевський виділив із соку підшлункової залози амілазу, ліпазу, трипсин.

У другій половині XIX століття виникла суперечка між Л.Пастером і Ю.Лібихом відносно природи ферментів. Л.Пастер розділив усі ферменти на "організовані" (які діють на субстрати при наявності живих клітин, наприклад ферменти дріжджів, які зумовлюють спиртове бродіння) і "неорганізовані" (які виявляють свою дію поза клітинами, що їх утворили, наприклад пепсин у порожнині шлунка). Ю.Лібих, будучи хіміком, вважав, що ферменти можуть проявляти свою каталітичну дію як з клітинами, так і поза ними. В 1871 році російський лікар М.М.Манассеїна вперше показала, що дріжджі і після руйнування клітинної структури (розтерті і подрібнені з піском), коли вони фактично позбавлені життєвих функцій, можуть зброджувати цукор. А в 1897 році роботи Е.Бухнера остаточно вирішили суперечку на користь Ю.Лібиха.

У 1897 році Р.Бертран встановив наявність у ферментів коферменту (коензиму) – небілкової складової. У цей час Р.Фішер створює перші уявлення про механізм дії ферментів і субстратів (думка про те, що фермент підходить до субстрату як "ключ до замка"). У 1913 році вчені Л.Михаеліс і М.Ментен створюють основи сучасної кінетики ферментативного каталізу.

Перший кристалічний фермент (уреаза) був одержаний в 1926 році Г.Самнером. В 1930 році Ф.Нортроп виділив у вигляді кристалів пепсин, а в 1931 році разом із К.Кунітцом одержав із панкреатичного соку кристалічний трипсин. У 1958 році А.Корнберг виділив фермент полімерази, під впливом якої синтезується ДНК.

Вчення про ферменти називається ензимологія (en зуме – в дріжджах). Цю назву дав німецький хімік В.К'юне.

Серед вітчизняних вчених можна виділити імена Олександра Володимировича Палладіна (встановив важливі закономірності внутрішньоклітинної локалізації і вікових змін активності ферментних систем, які розщеплюють білки); Максима Федотовича Гулого (розробив методи виділення, очищення і кристалізації мікробних білків, які лягли в основу промислового одержання ферментів каталази, глікооксидази); Володимира Олександровича Беліцера (вивчав ферменти клітинного дихання).

Дослідження ферментів свідчать про те, що вони є *речовинами білкової природи*.

Для ферментів, як і для білків, характерна *висока молекулярна маса* – від десятків тисяч до мільйонів.

Усі ферменти добре розчиняються у воді, розчинах солей, лугів, кислот.

Ферменти – амфотерні сполуки, мають високу хімічну активність. Водні розчини ферментів виявляють типові ознаки ліофільних колоїдних систем. Ферменти очищаються від домішок діалізом.

Вони можуть денатуруватись, коагулюватись, мають IET. Прямим доказом білкової природи ферментів є лабораторний синтез таких ферментів, як рибонуклеаза (побудована із 124 залишків амінокислот) і лізоцим (складається із 118 залишків амінокислот). Причому обидва синтезовані ферменти за своїми властивостями і каталітичною активністю не відрізнялися від нативних ферментів.

Головна властивість ферментів – висока каталітична здатність. Наприклад, 1 частина амілази розкладає до мальтози 1 млн частинок крохмалю. Молекула каталази за 1 с розщеплює 550 тис. молекул перекису водню.

В 1930 році всі ферменти були поділені на:

- конституційні – завжди присутні в організмі;
- адаптивні (індуковані) – виникають в результаті пристосування організму до певних умов існування.

Всі ферменти – білки. За хімічною природою ферменти поділяють на дві групи: протейни (прості ферменти) і складні ферменти (протейди).

Прості ферменти складаються тільки з амінокислот, вони представлені одним або кількома поліпептидними ланцюгами і при гідролізі розщеплюються до амінокислот. Вони належать до таких класів білків як альбуміни (естераза печінки), глобуліни (уреаза і трипсин) та до інших класів простих білків. Більшість простих ферментів каталізують процеси гідролізу, наприклад, трипсин, рибонуклеаза.

Більшість ферментів належать до групи складних ферментів. Такі ферменти, крім білкової частини (апоферменту) містять групу небілкової природи – кофактор. У 1982 році Д.Діксон та М.Уебб всі кофактори поділили на три види:

– *коферменти* – неміцно зв'язані з апоферментом і сполучаються з ним під час каталітичного акту, тобто їх сполучення з ферментом оборотне. Це низькомолекулярні органічні сполуки небілкової природи (НАД, НАДФ, ліпоева кислота, коензим А, глутатіон, убіхінони, нуклеозидфосфати);

– *простетичні групи* – міцно і постійно сполучені з апоферментом (флавіннуклеотиди, тіамінфосфати);

– *активатори* – кофактори, які переводять фермент у активний стан, а самі не беруть участь в каталітичному акті (карбоксипептидаза, карбоангідраза). Їх часто називають металоферментами.

Треба відмітити, що поділ кофакторів на три групи досить умовний, оскільки часто дуже важко провести межу між коферментом і простетичною

групою ферменту. Один і той самий кофактор може бути складовою частиною багатьох ферментів.

В загальному будову складного ферменту можна представити так:

$$\begin{array}{ccccc} \text{Простий білок} & + & \text{небілкова частина} & = & \text{складний фермент} \\ (\text{апофермент}) & & (\text{кофермент, простетична група}) & & \text{холофермент} \\ \text{ферон} & & \text{агон} & & \end{array}$$

На каталітичну активність ферментів впливає цілий ряд факторів. Розглянемо головні з них.

а) концентрація речовини, яку розщеплює фермент. *Речовина, на яку діє фермент, називають субстратом.* Наприклад: крохмаль – субстрат для амілази; сечовина – субстрат для уреаз.

Характерна особливість ферментів – їх висока каталітична активність. Вона значно вища, ніж у неорганічних каталізаторів. Наприклад, фермент каталаза розщеплює перекис водню в 100 млн разів швидше, ніж йони заліза.

Активність ферментів характеризується швидкістю хімічних реакцій, які вони каталізують. Якщо за певний час фермент каталізує значну кількість хімічних перетворень, то вважають, що він має високу каталітичну активність.

За одну стандартну одиницю (Е) активності прийнято ту кількість ферменту, яка каталізує перетворення 1 мікромоля даного субстрату за 1 хв при заданих умовах (температурі, рН середовища).

Е – фермент; S – субстрат.

б) вплив температури. Всі ферменти – термолабільні речовини. Зміна температури зумовлює зміну їх активності.

Так, підвищення температури на 10°C прискорює швидкість хімічних реакцій в 1,5-3 рази (правило А. Ле-Шательє). Але ферменти є білками і підвищення їх каталітичної активності відбувається до того часу, поки не почнеться денатурація білка. Денатурація ферменту викликає руйнування його нативної структури, що, в свою чергу, зумовлює втрату ферментативної активності. При температурі 90-100°C ферменти майже повністю втрачають свою каталітичну активність.

Стійкість ферментів до нагрівання часто залежить від того, в яких умовах воно проводиться: яка кислотність середовища, які солі і в якій кількості містяться в розчині, яка ступінь очистки ферменту і т.д. Багато також залежить і від хімічної природи самого ферменту. Є ряд ферментів (рибонуклеаза, міокіназа, трипсин), які відзначаються високою термостійкістю. Фермент аденілаткіназа може короткочасно переносити температуру 100°C.

Температура, при якій фермент має максимальну активність, називається оптимальною температурою ферменту (температурний оптимум – t_{opt}°).

Для більшості ферментів, виділених з організму людини і тварин, оптимальна температура коливається в межах від 37 до 42°C. Винятком є фермент папаїн, температурний оптимум якого знаходиться в межах 80°C, і каталаза, температурний оптимум дії якої знаходиться в межах від 0 до 10°C.

При зниженні температури порівняно з оптимальною активність ферментів зменшується, а при зменшенні температури нижче 0°C вона повністю втрачається, проте, на відміну від високої температури, за цих умов їх структура не руйнується. Тому при зростанні температури ферменти повністю відновлюють свою активність. Це використовується при штучному осіменінні тварин для збереження сперми.

в) вплив реакції середовища. Активність ферментів досить чутлива до кислотності середовища. Більшість ферментів людини і тварин виявляє оптимальну активність в досить вузьких межах концентрації водневих йонів (рН).

Для кожного ферменту характерне своє рН, при якому активність його максимальна. Так, оптимум рН для пепсину є 1,5-2,5, катепсину – 4,5-5,0, амілази слини – 6,8-7,0, каталази – 6,8-7,0, уреазу – 7,0-7,2, трипсину – 7,5-8,5. Зниження або підвищення рН відносно оптимального зумовлює зниження активності ферментів.

Вплив концентрації водневих йонів на активність ферментів пов'язаний з їх дією на активні центри ферменту. Залежно від рН середовища активний центр ферменту може бути в різній мірі йонізований, що впливає на формування фермент-субстратного комплексу.

Більшість ферментів організму тварини виявляє максимальну каталітичну активність при рН=7.

г) вплив активаторів і паралізаторів. Активність ферментів часто змінюється під дією різних хімічних сполук, які є в середовищі. Речовини, які підвищують активність ферментів, називаються активаторами, а ті, що знижують їх активність – інгібіторами (паралізаторами). Часто одні і ті ж самі речовини для одних ферментів є активаторами, для других – паралізаторами. Наприклад, соляна кислота є активатором для пепсину і паралізатором для амілази слини.

Розрізняють специфічні і неспецифічні активатори і паралізатори.

Специфічні активатори – речовини, які виробляються в організмі тварин і підвищують активність ферментів.

До них належать:

1. Ентеропептидаза (ентерокіназа). Виробляється слизовою оболонкою тонкого кишечника і забезпечує процеси активації трипсиногену (перетворює його в трипсин).

Попередники ферментів називаються проферменти або зимогени.

Ентеропептидаза була відкрита А.Н. Шеповальниковим у лабораторії І.П.Павлова.

В зв'язку із специфікою дії він дістав назву "фермент ферментів". Особливо важливе значення ентеропетидази – участь в утворенні активної форми трипсину, який є активатором більшості протеолітичних ферментів.

2. Соляна кислота. Виробляється обкладочними клітинами фундальної частини (дна) шлунку. Вона активує пепсиноген і перетворює його в пепсин.

3. Жовчні кислоти. Виробляються гепатоцитами печінки, містяться в жовчі. Активують фермент ліпазу, який розщеплює жири до гліцерину та вищих жирних кислот.

4. Тромбопластин (тромбокіназа). Білково-ліпідний комплекс, важливий компонент зсідання крові. Активує білок протромбін і перетворює його в тромбін.

Неспецифічні активатори – речовини, які не синтезуються організмом, поступають ззовні з кормом, підвищують активність ферментів.

До них належать різні неорганічні катіони металів, рідше – аніони: Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- та інші.

Вплив катіонів металів на активність ферментів зумовлений тим, що вони можуть виступати як складові активного центру ферменту, сприяти утворенню фермент-субстратних комплексів і т.д. Отже, цілий ряд катіонів металів є необхідною складовою частиною ферментів для їх нормального функціонування.

Специфічні інгібітори – виробляються в організмі тварин і пригнічують активність ферментів.

До них належать антиферменти: антипепсин, антитрипсин, антихімотрипсин і т.д. Вони нагадують молекулу ферменту за своєю конфігурацією, але мають протилежну дію.

Неспецифічні інгібітори – поступають ззовні, пригнічують активність ферментів.

До них належать: неорганічні кислоти, луги, алкоголі, альдегіди, солі важких металів, деякі аміни, ферментні отрути, сульфіді тощо. Інгібітори взаємодіють з активними центрами ферментів, інактивують функціональні групи білків. Високі концентрації інгібіторів руйнують четвертинну, третинну і вторинну структури молекулу ферменту, викликаючи його денатурацію.

Розрізняють оборотне і необоротне інгібування. При оборотному інгібуванні інгібітор утворює з ферментом слабкий комплекс, який здатний розпадатися, в результаті чого фермент вивільняється і набуває знову каталітичної активності. Такий інгібітор можна виділити із середовища за допомогою діалізу або іншим способом.

Необоротне інгібування характеризується тим, що інгібітор міцно зв'язується з ферментом, а комплекс, який утворився за цих умов, не розкладається.

Отже, відбувається поступове зв'язування ферменту і вилучення його (як біологічного каталізатора) із середовища.

Розрізняють два типи активування та інгібування ферментів: алостеричне або просторове, і субстратне або конкурентне.

При алостеричному активуванні субстрат приєднується до молекули ферменту, змінюючи її конфігурацію так, що каталітичний центр зближується з субстратом і активність ферменту досягає максимального значення.

При алостеричному інгібуванні активний центр деформується і субстрат не може приєднатися до ферменту.

При конкурентному гальмуванні інгібітор має структуру, подібну до субстрату. Тому між ними виникає конкуренція за взаємодію з ферментом. Оскільки інгібітор є структурним аналогом, то він зв'язується з активним центром ферменту і кількість утворюваного фермент-субстратного комплексу зменшується, тобто знижується і ферментативна активність. Однак дане гальмування є оборотним, так як при видаленні інгібітору здатність ферменту взаємодіяти із субстратом відновлюється.

На відміну від неорганічних каталізаторів, для ферментів характерна висока специфічність. Вона зумовлена компліментарністю між молекулами ферменту і субстрату та структурою активного центру ферменту, який забезпечує високу спорідненість ферменту до відповідного субстрату.

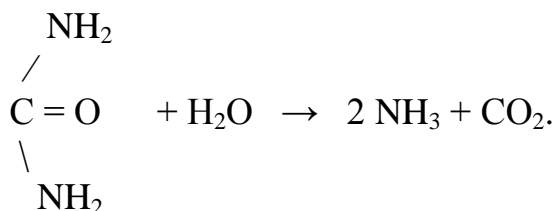
Специфічність ферментів – строго спрямована дія ферменту на окремий субстрат або групу субстратів певної хімічної будови.

Розрізняють такі види специфічності ферментів:

- абсолютна;
- відносна;
- стереохімічна (стереоізомерична).

1. Абсолютна специфічність – коли фермент каталізує лише одну реакцію і діє лише на один точно визначений субстрат.

Прикладом такої специфічності є дія ферменту уреази, який каталізує гідролітичне розщеплення сечовини:



2. Відносну специфічність мають ферменти, які діють на групу подібних субстратів, в яких є подібні хімічні зв'язки.

Прикладом такої специфічності є ферменти естерази, які каталізують гідролітичне розщеплення зв'язку складноефірного типу між різними

спиртами і різними вищими жирними кислотами. Також сюди відносяться ферменти травного каналу – пепсин, трипсин, хімотрипсин, які розщеплюють пептидні зв'язки у білках і пептидах різного складу і будови.

3. Стереохімічну (стереоізомеричну) специфічність мають ферменти, які каталізують перетворення субстрату з певною просторовою будовою.

Вона виявляється тоді, коли ферменти діють на оптично активні сполуки, або сполуки, для яких характерна цис- і трансізомерія. Це такі ферменти, які каталізують окиснення тільки L-амінокислот або тільки D-амінокислот. Їх так і називають: оксидази L-амінокислот і оксидази D-амінокислот.

Ферменти виявляють специфічність не тільки до D- і L- , а і до цис- і трансізомерів. Наприклад, фумаратгідратаза діє тільки на трансізомерфумарову кислоту і зовсім не діє на цисізомермалеїнову кислоту, для якої характерне зовсім інше просторове розміщення замісників.

Зворотність дії ферментів полягає в тому, що ферменти здатні впливати на синтез субстрату та його розпад. Це встановив О.Я.Данилевський. Він штучно синтезував білки з амінокислот, і при цьому встановив, що один і той же фермент при одних умовах впливає на синтез субстрату, а при інших – розщеплює його. Наприклад, фермент шлункового соку пепсин при $pH=0,5-2$ розщеплює білки до поліпептидів, а при $pH=5-6$ з цих самих амінокислот під впливом пепсину можуть синтезуватися білки. Оборотноість дії ферментів має важливе значення, так як дозволяє економно витрачати пластичний і енергетичний матеріал. Так, одні і ті ж ферменти в анаеробній фазі розщеплюють вуглеводи до молочної кислоти і ПВК, близько 2/3 цих кислот утворюють глюкозу і глікоген під впливом тих же ферментів.

Як вже відмічалось раніше, більшість ферментів відносяться до складних ферментів, тобто вони крім білкової частини (апоферменту) містять і небілкову частину – коферменти. Коферменти мають здатність оборотно сполучатися з апоферментом. В ході каталітичного акту коферменти не зазнають глибоких хімічних змін і можуть багаторазово у складі одного чи кількох ферментів брати участь у ферментативних реакціях.

В ролі коферментів можуть виступати:

1. окремі вітаміни.
 2. фосфорні ефіри вітамінів.
 3. речовини нуклеотидної природи.
 4. цитохроми – металовмісні сполуки.
 5. окремі пептиди (наприклад, глутатіон).
1. До складу коферментів можуть входити такі вітаміни:

а) *вітамін Н (біотин)* – *входить до складу ферментів, які каталізують реакції карбоксилювання і перенесення карбоксильних груп (кофермент карбоксилаз).*

Приєднується біотин до апоферменту за допомогою пептидного зв'язку, який утворюється між карбоксильною групою біотину і амінокислотою лізином (її ϵ -аміногрупою).

б) *убіхінони (кофермент Q)* – група жиророзчинних речовин, які містяться в усіх клітинах організму. Вони беруть участь у процесах тканинного дихання, переносять електрони від флавінових ферментів на цитохромну систему.

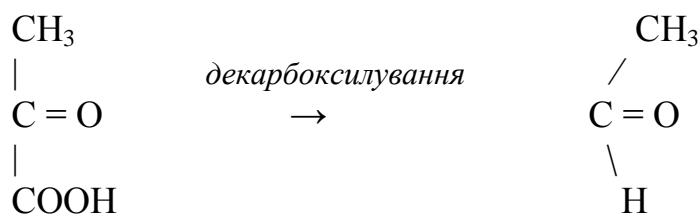
в) *ліпоева кислота* – кофермент багатьох оксидоредуктаз, які беруть участь у процесах окисного декарбоксилювання кетокислот. Це ферменти окисно-відновного характеру.

Ліпоева кислота легко окиснюється і відновлюється, утворюючи дисульфідні зв'язки або сульфгідрильні групи.

У клітинах організму частина ліпоевої кислоти зв'язана з білком пептидним зв'язком через бічний ланцюг залишку амінокислоти лізину.

2. Коферменти – фосфорні ефіри вітамінів. Тісно зв'язані з апоферментом.

а) *тіамінпірофосфат* – фосфорний ефір вітаміну B_1 . Входить до складу ферментів декарбоксилаз кетокислот.



б) *рибофлавінфосфат* – фосфорний ефір вітаміну B_2 . Входить до складу жовтих дихальних ферментів (флавінових ферментів).

в) *піридоксальфосфат, піридоксамінфосфат* – фосфорні ефіри вітаміну B_6 . Входять до складу ферментів декарбоксилаз амінокислот і амінотрансфераз (переносять амінні групи).

3. Коферменти – речовини нуклеотидної природи.

а) *НАД* – нікотинамідаденіндинуклеотид. Є складовою частиною понад 40 дегідрогеназ. Входить залишок амід у нікотинової кислоти (вітаміну PP).

Вперше нікотинамідні коферменти були відкриті в 1904 році П.Карденом у дріжджовому екстракті. Будову їх було встановлено в 1936 році О.Варбургом. Містяться в усіх живих організмах, де виконують роль проміжних акцепторів протонів і електронів від субстратів, що окиснюються, на різні акцептори в системі дихального ланцюга. Забезпечують поетапне окиснення численних метаболітів обміну білків, вуглеводів, ліпідів.

Каталітично активною групою НАД є амід нікотинової кислоти. Сировиною для добування НАД є дріжджі.

б) *НАДФ* – *нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат*. Входить до *окисно-відновних ферментів*. Відіграє важливу роль донора протонів водню у процесах синтезу багатьох біополімерів клітини. Механізм взаємодії нікотинамідних коферментів під час біологічного окиснення полягає в здатності їх до оборотного окиснення–відновлення. Окиснена форма нікотинамідних коферментів позначається відповідно НАД^+ і НАДФ^+ , а відновлена – $\text{НАД}\cdot\text{H}$ і $\text{НАДФ}\cdot\text{H}$.

в) *Коензим А (кофермент А)*. Для його позначення використовується скорочена формула КоА-SH . Під час ферментативного каталізу кофермент А може легко відокремлюватись від білкової молекули, тобто може діяти самостійно, без білкової частини. Був відкритий американським вченим Ліпманом.

Будова Коензиму А:

- азотиста основа аденін;
- вуглевод рибоза;
- залишок фосфорної кислоти;
- водорозчинний вітамін B_3 (пантотенова кислота);
- сірковмісна сполука – тіоетаноламін, яка містить сульфгідрильну (тіолову) групу. Роль активного центру виконує тіолова група.

Коензим А у вигляді кофактора бере участь у більш ніж 60 ферментативних реакціях: активуванні вищих і нижчих жирних кислот, синтезі ацетилхоліну, ліпідів, порфірину, забезпечує окиснення продуктів розщеплення вуглеводів, обміну амінокислот.

Ацетильоване похідне КоА-SH (ацетил КоА) відіграє важливу роль у процесах окисного катаболізму різних сполук і є важливою зв'язуючою ланкою між обміном білків, вуглеводів і ліпідів та циклом Кребса. КоА іноді називають коферментом ацилування або ацетилювання.

4. Коферменти – цитохроми.

Цитохроми – складні залізовмісні білки, які у вигляді простетичної групи містять залізопорфіринові комплекси. Локалізовані на внутрішніх мембранах мітохондрій, хлоропластів, ендоплазматичного ретикулуму, беруть участь у різних окисно–відновних процесах. Роль цитохромів в окисно–відновних процесах клітини дослідив К.Кейлін в 1925 році.

Залізопорфіринові комплекси є простетичною групою каталази, пероксидази, цитохромів. Відомо близько 40 цитохромів. Залежно від будови простетичної групи їх поділяють на чотири групи – А, В, С, Д. Кожна група цитохромів складається з окремих представників. Вони позначаються малими латинськими буквами і цифровими індексами: а, a_1 , a_2 , в, v_1 , v_2 і т.д. У каталази і пероксидази простетичною групою є гем.

Цитохроми – складова частина дихального ланцюга. Вони здійснюють перенесення електронів від жовтих дихальних ферментів на цитохроми в, c_1 , с, а і a_3 – входять до складу окисно–відновних ферментів.

5. Коферменти – окремі пептиди.

Прикладом є глутатіон. Це трипептид, побудований із залишків глутамінової кислоти, цистеїну і гліцину. Глутатіон може бути у двох формах – окисненій і відновленій.

Бере участь в окисно-відновних процесах організму. Відновлена форма глутатіону є коферментом деяких ферментів, що каталізують реакції ізомеризації.

Важлива роль належить глутатіону у зв'язуванні вільних радикалів, знешкодженні багатьох токсичних сполук, відновленні пероксиду водню та інших пероксидів, транспорті амінокислот крізь біологічні мембрани.

Вивчення механізму дії ферментів є однією з найбільш важливих і складних проблем ензимології. За останній час досягнуто певних успіхів в її розв'язанні. Запропоновано цілий ряд теорій, які пояснюють механізм дії відповідних ферментів. За основу взято той факт, що ферменти значно знижують енергію активації тих чи інших реакцій, тобто енергію, яка необхідна для активації молекул реагуючих речовин, щоб відбулася відповідна реакція. Наприклад, для розщеплення пероксиду водню на воду і кисень без каталізатора необхідна енергія активація 75,2 кДж/моль. При використанні каталізатора колоїдної платини енергія активації зменшується до 50,2 кДж/моль, а в присутності ферменту каталази – до 8,3 кДж/моль. Отже, каталізатори значно знижують енергію активації, причому ферменти краще, ніж неорганічні каталізатори, що свідчить про їх високу каталітичну дію.

Більшість дослідників вважають, що механізм дії ферментів у процесах каталізу тих чи інших реакцій пов'язаний з утворенням фермент-субстратних комплексів.

Зв'язування ферменту із субстратом здійснюється в основному через активний центр.

Активний центр ферменту – одна або кілька функціональних груп, через які фермент з'єднується із субстратом. У простих ферментів в утворенні активного центру беруть участь білкові функціональні групи, у складних – також відповідні кофактори (рис.6.1).

При зв'язуванні ферменту і субстрату має місце висока відповідність між субстратом і ферментом по типу "замок-ключ". Цю гіпотезу запропонував німецький вчений Р.Фішер, який порівнював фермент і субстрат як ключ із замком. Він передбачав, що фермент підходить до свого субстрату як ключ до замка.

Р.Фішер вважав, що фермент має жорстку структуру і якщо "ключ" трохи видозмінено, то він уже не підійде до свого "замка".

Процес каталітичної дії ферментів найповніше пояснює теорія Михаеліса-Ментен (теорія ферментативного каталізу).

Згідно неї процес відбувається в чотири етапи:

I етап – між субстратом і ферментом виникає зв'язок – утворюється фермент–субстратний комплекс.

II етап – субстрат під впливом ферменту активується і стає доступним для відповідних реакцій каталізу.

III етап – здійснюється каталіз фермент–субстратного комплексу (*).

IV етап – вивільнюються молекула ферменту і продукти реакції.

Схематично процес можна зобразити так:

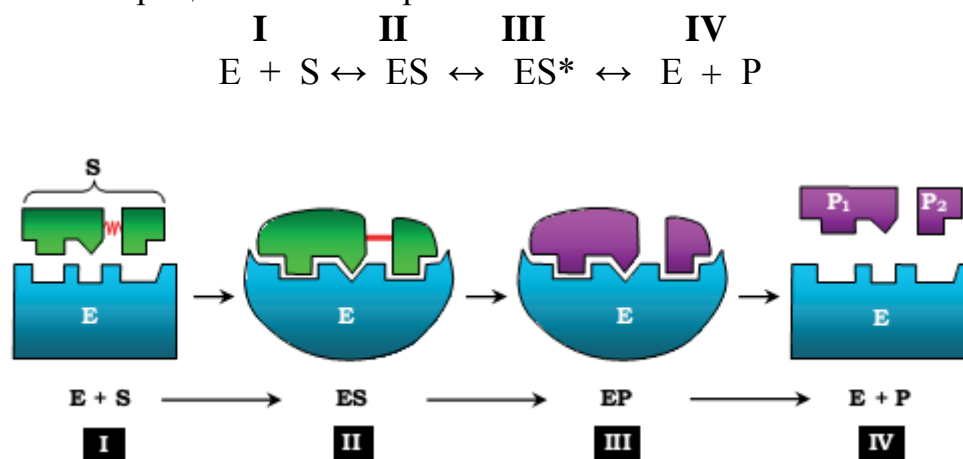


Рис. 6.1. Етапи ферментативного каталізу.

Теорія ферментативного каталізу підтверджена експериментально.

Під час ферментативного каталізу виявляються білкова природа ферментів, їх термолабільність, вплив рН середовища, специфічність дії і т.д. Ферментативна реакція відбувається згідно із законом діючих мас.

На сьогоднішній день відомо понад 2000 ферментів. По мірі відкриття і дослідження нових ферментів виникла потреба у їх систематиці і класифікації.

Ще наприкінці 19 століття Ж.Дюкло запропонував номенклатуру ферментів відповідно до назви субстрату, на який вони діють, з додаванням суфіксу -аза. Так, фермент, що каталізує гідролітичне розщеплення крохмалю, називається амілазою (amylum – крохмаль), гідроліз жирів – ліпаза (lipos – жир), гідроліз сечовини – уреаза (urea – сечовина). У 50-х роках двадцятого століття у зв'язку із швидким розвитком ензимології виникла потреба науково обгрунтованої номенклатури і систематизованої класифікації ферментів, за допомогою якої можна було б будь-який фермент точно ідентифікувати.

Тому у 1955 році Генеральна асамблея Міжнародної біохімічної спілки на третьому Міжнародному біохімічному конгресі в Брюсселі постановила створити міжнародну комісію по ферментах, до складу якої ввійшли видатні радянські і зарубіжні біохіміки–ферментологи.

Від колишнього СРСР до складу комісії ввійшли академіки О.О.Браунштейн і В.О.Енгельгардт. Результати роботи комісії що до номенклатури і класифікації ферментів було розглянуто і схвалено на V Міжнародному біохімічному конгресі, який відбувся у 1961 році в Москві.

За новою систематичною номенклатурою назви ферментів складаються з двох частин. Перша назва вказує на назву субстрату, на який діє фермент, а друга – на природу хімічної реакції, яку він каталізує, з додаванням суфікса – аза.

Перша частина назви ферменту з другою його назвою з'єднуються через дефіс. Наприклад, фермент, який каталізує гідроліз ацетил-КоА, дістав назву ацетил-КоА-гідролаза, дипептиду ліциллейцину – гліцин-L-лейцин-гідролаза і т.д.

У ряді випадків систематична номенклатура значно складніша, ніж стара тривіальна номенклатура. Тому крім нової систематичної номенклатури використовують також тривіальні (робочі) назви ферментів. Наприклад, фермент, який розщеплює сечовину, за систематичною номенклатурою має назву карбамід-амідо-гідролаза, а за тривіальною – уреазою.

Зараз в біологічній літературі використовуються обидві назви ферментів – систематична (наукова) і тривіальна (робоча).

В основу класифікації ферментів покладено принцип їх дії. На цій основі усі ферменти поділяють на шість класів:

- 1. Оксидоредуктази – ферменти, які каталізують процеси окиснення і відновлення.**
- 2. Трансферази – прискорюють реакції перенесення окремих атомів і груп від одних субстратів на інші.**
- 3. Гідролази – каталізують розпад субстрату на простіші речовини за участю води.**
- 4. Ліази – каталізують процеси відщеплення яких-небудь груп не гідролітичним шляхом з утворенням подвійного зв'язку або навпаки, приєднання відповідних груп атомів за місцем подвійного зв'язку.**
- 5. Ізомерази – каталізують реакції ізомеризації органічних сполук (утворення ізомерів).**
- 6. Лігази (синтетази) – каталізують реакції синтезу, які пов'язані з використанням енергії АТФ та деяких інших трифосфатів.**

Класи ферментів поділяють на підкласи, а останні – на підпідкласи. До під підкласу входять уже окремі представники ферментів.

Кожен фермент має свій шифр, який складається з чотирьох цифр: перша – клас; друга – підклас; третя – підпідклас; четверта – порядковий номер ферменту в підпідкласі. На початку шифру ставлять дві букви КФ, що означає "класифікація ферментів", а цифри розділяють крапками.

1. Клас оксидоредуктази

Підкласи:

- *оксидози* – окиснюють водень з утворенням води.
- *пероксидази* – як акцептор використовують H_2O_2 (сюди належать каталаза і пероксидаза).
- *дегідрогенази* – каталізують реакції відщеплення водню від субстрату і перенесення його на інші органічні субстрати.

2. Клас трансферази

Підкласи:

- *метилтрансферази* (каталізують реакції переметилювання).
- *ацилтрансферази* – переносять ацильні залишки за участю КоА.
- *глікозидтрансферази* – каталізують перенесення залишків вуглеводів від різних глікозидних сполук.
- *аміотрансферази* – каталізують реакції перенесення аміногруп.
- *сульфідтрансферази* – каталізують реакції перенесення сірковмісних груп.

3. Клас гідролази

Підкласи:

- *естерази* – діють на складноефірні зв'язки (ферменти, ліпаза, фосфатаза).
- *глікозидази* – діють на глікозильні сполуки (амілаза, інулаза, целюлоза).
- *протеїнази* (пептид-гідролази) – каталізують розщеплення пептидних зв'язків у білках (амінопептидаза, карбоксипептидаза, пепсин, катепсин).

4. Клас ліази

Підкласи:

- *гідратази* (*дегідрази*) – каталізують реакції гідратації і дегідратації органічних сполук (фумаратгідратаза).
- *декарбоксилази* – каталізують реакції декарбоксилювання кетокислот.
- *альдолази* – каталізують розщеплення гексоз на тріози (фруктозо-дифосфат-альдолаза).

5. Клас ізомерази

Підкласи:

- *рацемази і епімерази* – каталізують реакції інверсії асиметричних груп в молекулах різних речовин.
- *цис-, трансізомерази* – каталізують реакції зміни геометричної конфігурації відповідних груп (радикалів) відносно до подвійного зв'язку.
- *мутази* – каталізують перенесення груп атомів в молекулі з одного положення в інше (фосфогліцеромутаза).

6. Клас лігази (синтетази)

Підкласи:

- *пептидсинтетази* – каталізують реакції утворення пептидних зв'язків.

– карбоксилази – каталізують реакції карбоксилювання (піруваткарбоксилаза).

Класифікація і номенклатура ферментів у ході розвитку біохімії постійно вдосконалюються, а число ферментів з кожним роком збільшується.

Ізоферменти – це ферменти, які мають однаковий тип функціональної активності (каталізують одну і ту ж реакцію), але відрізняються між собою білковим компонентом.

Зараз відомі такі ізоферменти лактатдегідрогенази (ЛДГ), фшсфоглюкомутази, альдолази, креатинкінази, малатдегідрогенази, ізоцитратдегідрогенази та ряду інших.

Ізоферменти мають однакову субстратну специфічність і однаковий механізм дії. Відрізняються між собою окремими фізико–хімічними та імунологічними властивостями, амінокислотним складом, електрофоретичною активністю. Ізоферменти розділяють за допомогою методу електрофорезу.

Ізоферментні форми характерні для більшості ферментів рідин і тканин організму. Разом з тим *склад та співвідношення форм ізоферментів змінюється залежно від виду органів і тканин організму і навіть від виду органел однієї клітини. Ці зміни особливо чітко виявляються при різних патологічних процесах. Визначення спектру ізоферментів дає можливість діагностувати хворобу і контролювати лікування.*

Ферменти широко використовуються в багатьох галузях народного господарства, медицині. Так, в харчовій промисловості ферменти використовуються при випіканні хліба; ті, що спричиняють молочнокисле бродіння, застосовують при виготовленні молочних продуктів – кефіру, ряжанки, йогурту. Хімозин (міститься у сичузі жуйних) використовується в сироварінні. У м'ясній промисловості використовують протеолітичні ферменти, які прискорюють дозрівання м'яса, підвищують його смакові якості. Різні види амілази використовують у пивоварінні і при виробництві спирту.

В медицині та ветеринарії широко застосовують ензимодіагностику. Підвищення або зниження активності ферментів крові порівняно з нормою є важливим показником патологічних змін в організмі. Цінність ферментативної діагностики – висока специфічність і можливість визначення відхилень на ранніх стадіях захворювання.

Ферменти як лікувальні препарати почали широко застосовувати в медицині та ветеринарії. Так, при лікуванні травного каналу застосовують пепсин, трипсин та інші ферменти. Лізоцим, маючи здатність руйнувати оболонки окремих хвороботворних бактерій, використовується для лікування деяких інфекційних захворювань. Ферменти протеїнази широко застосовуються в медичній практиці (хірургії) для обробки ран, виразок, лікування остеомієлітів. Такі ферменти як фібринолізин, стрептокіназа,

урокиназа застосовуються для розсмоктування тромбів, які утворюються в середині кровоносної судини.

Перспективною галуззю медичної ензимології є використання імобілізованих ферментів – прикріплених до відповідних нерозчинних речовин-носіїв, що захищають їх від руйнування. Такі ферменти, зберігаючи каталітичну активність, мають підвищену стабільність, більш тривалий час діють в організмі. Імобілізовані ферменти застосовують для лікування тромбозів.

В тваринництві ферменти використовують з метою підвищення продуктивності тварин. Наприклад, використання пепсину для підкорми поросят віком 2-4 місяці (3 г на одну голову) підвищує їх середньодобовий приріст на 18% і знижує використання кормів на одиницю приросту на 15 %.

Для підкорми телят, поросят і ягнят використовують різні ферментні препарати (оризин, теризин), які мають протеолітичну і амілолітичну дію. Вони сприяють підвищенню продуктивності тварин на 8–15 %. Вважають, що ферменти доцільно застосовувати молодим тваринам, в яких порівняно з дорослими, ферментні системи, що здійснюють травлення в шлунку, розвинені недостатньо.

В останні роки ферментні препарати успішно застосовують і при силосуванні різних кормів, в результаті чого поліпшується хімічний склад і біологічна цінність силосованих кормів, засвоєння їх організмом тварин.

ТЕМА 7. ГОРМОНИ

Зародження знань про залози внутрішньої секреції і гормони відноситься до 1849 року, коли Д.Аддісон вперше описав так звану бронзову хворобу, яка зв'язана з ураженням наднирників і супроводжується специфічною пігментацією шкірних покривів. *Клод Бернар ввів поняття про залози внутрішньої секреції.* Пізніше Ш.Броун Секар показав, що недостатність залоз внутрішньої секреції призводить до розвитку хвороб і що екстракти із цих залоз дають хороший лікувальний ефект при їх недостатній секреції.

Основною ознакою будови залоз внутрішньої секреції є відсутність вивідних протоків, тому їхні секрети виділяються безпосередньо у кров або лімфу, що їх омиває.

До залоз внутрішньої секреції відносяться: епіфіз; гіпофіз; прищитоподібні залози; щитоподібна залоза; загродинна залоза; наднирники; підшлункова залоза; яєчники; сім'яники.

Підшлункова залоза, статеві залози є залозами змішаної секреції, оскільки крім гормонів вони синтезують і інші речовини (підшлункова залоза – ферменти амілаза, трипсин, хімотрипсин, карбоксипептидаза); статеві залози – статеві клітини.

Залози внутрішньої секреції виробляють гормони. Залози можуть виділяти гормони в надлишку і це супроводжується їх гіперфункцією. В інших випадках залози можуть виробляти мало гормонів, тоді проявляється недостатність їх в організмі – гіпофункція.

Гіперфункція і гіпофункція призводять до порушення життєдіяльності організму, захворювань.

В даний час встановлено, що майже всі захворювання залоз внутрішньої секреції розвиваються як результат порушення молекулярних механізмів регуляції процесів обміну, які викликані недостатнім або, навпаки, підвищеним синтезом відповідних гормонів в організмі людини.

Термін "гормон" (від грецького *hormao* – збуджувати, приводити в дію) був введений в 1905 році В.Бейлісом і Е.Старлінгом при вивченні гормону секретину, що виробляється в 12-палій кишці і стимулює вироблення соку підшлункової залози і відхід жовчі.

Гормони – біологічно активні речовини різної хімічної природи, які виробляються в залозах внутрішньої секреції і виділяються безпосередньо в кров, лімфу або ліквор і діють на різні сторони обміну речовин та фізіологічні функції організму.

Наука про залози внутрішньої секреції – ендокринологія.

Значення гормонів в організмі досить важливе:

- змінюють структуру і функцію клітин, тканин і органів, їх фізіологію і морфологію;
- впливають на ріст, розвиток, адаптацію організму;
- підтримують фізіологічну сталість внутрішнього середовища – гомеостаз;
- регулюють інтенсивність обміну речовин залежно від умов зовнішнього середовища.

Гормони мають деякі характерні специфічні особливості:

- висока біологічна активність. Біологічну дію гормони виявляють в мізерних кількостях – від 10^{-9} до 10^{-12} г;
- суворі специфічності дії;
- дистантності дії;
- короткочасності дії.

Синтезуються гормони переважно у вигляді неактивних попередників, які далі перетворюються в активні форми. В організмі гормони перебувають у вільному і зв'язаному стані.

Між дією різних гормонів існує певний взаємозв'язок – вони можуть виявляти синергічну або антагоністичну дію. Прикладом гормонів–синергістів є соматотропні і тироксин, а антагоністів – інсулін з глюкагоном.

Дія гормонів в цілісному організмі контролюється центральною нервовою системою.

За характером дії гормони поділяються на пускові (тропні фактори, гормони центральної нервової системи) і виконавчі (гормони периферичних залоз).

Найчастіше гормони класифікують за хімічною природою:

1. гормони стероїдної природи (статеві гормони, гормони кори наднирників);

2. гормони білкової природи:

- гормони – складні білки;
- гормони – прості білки;
- гормони – поліпептиди;
- гормони – похідні амінокислот.

Для більшості гормонів розшифрована будова їхніх молекул. Багато з них одержані в чистому вигляді (інсулін, фолікулін), частина синтезована (адреналін, кортизон). Для деяких гормонів добуті синтетичні аналоги (синестрол, преднізолон).

У тканинах виділено гормоноїди, або паргормони – речовини, які мають гормональну активність (секретин, гастрит, гепарин).

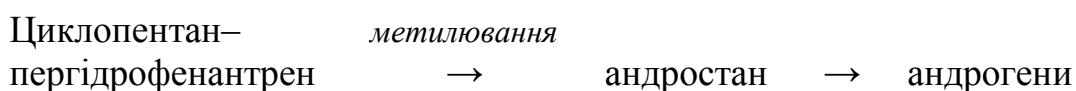
До гормонів стероїдної природи відносяться статеві гормони і гормони кори наднирників.

Статеві гормони

Чоловічі статеві гормони – андрогени (від грецького andreas – чоловік).

Вони синтезуються переважно в сім'яниках, деяка частина – в яєчниках і корі наднирників. Найбільша кількість андрогенів міститься в спермі.

Усі андрогени є похідними циклічного вуглеводню – циклопентанпергідрофенантрону, зокрема, його метильованого похідного – андростану.



Найважливішими серед андрогенів є:

- андростерон;
- дегідроандростерон;
- тестостерон;
- метилтестостерон – синтетичний аналог.

Перші три не розчиняються у воді, метилтестостерон добре розчинний у воді.

Найвища біологічна активність характерна для тестостерону.

Андрогени відіграють в організмі досить важливу роль. Вони визначають зовнішній вигляд, ріст, розвиток і до деякої міри властивості психіки. З підвищенням секреції андрогенів пов'язана агресивність самців багатьох видів тварин в період статевого дозрівання та в шлюбний період.

Введенням андрогенів можна викликати прискорений розвиток тварин. Зокрема, при ін'єкції тестостерону двотижневим півням спостерігається посилений ріст гребеня, настає статеве зрілість. При видаленні статевих залоз спостерігаються значні зміни в обмінних процесах організму – змінюється зовнішній вигляд тварин, послаблюються процеси обміну, спостерігається ожиріння. З давніх часів кастрацію тварин проводили з метою підвищення їх продуктивності. Видалення статевих залоз, природна недорозвиненість або відсутність статевих залоз у людини призводить до євнухїзму. Характерними ознаками його є ожиріння, диспропорції тіла (досить довгі руки і ноги при звичайній довжині або вкороченому тулубі), порушується ріст волосся. Причому це захворювання може мати спадковий характер.

Андрогени свій вплив проявляють уже в ембріональному періоді розвитку на диференціювання статевих органів і різних тканин організму.

Біологічна роль андрогенів:

- стимулюють розвиток чоловічих статевих органів і вторинних статевих ознак – голосу, поведінки, розміщення волосся на поверхні тіла;
- стимулюють сперматогенез;
- гальмують відкладення жиру;
- стимулюють синтез білків у м'язах, сприяють розвитку мускулатури;
- підвищують васкуляризацію (кровонаповнення) окремих органів;
- затримують азот в організмі;
- впливають на активність різних ферментів;
- знижують швидкість катаболізму.

Виділення андрогенів відбувається безперервно.

Посиленою секрецією андрогенів пояснюється те, що самці багатьох видів тварин більші за самок.

Жіночі статеві гормони – естрогени (estrus – мічка).

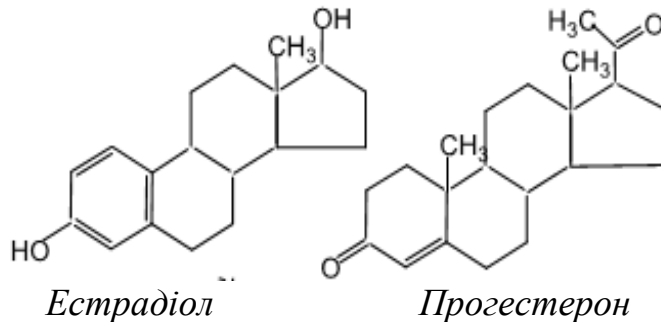
Основне місце синтезу цих гормонів – яєчники і жовте тіло. Певна кількість їх синтезується також в плаценті, сім'яниках та корі надниркових залоз. Вперше жіночі статеві гормони було виділено з сечі вагітних жінок у 1929 році. Біосинтез цих гормонів відбувається циклічно.

Холестерин → естран → жіночі статеві гормони

До них відносяться:

- *естрон* (фолікулін)
- *естрадіол*;
- *естріол*. Утворюються в яєчниках.

В жовтому тілі утворюється *прогестерон*.



Секреція гормонів має циклічний характер і залежить від фази статевого циклу. В першій фазі циклу синтезуються переважно естрогени, в другій – прогестерон.

Біологічна роль естрогенів:

- впливають на розвиток статевих органів і на вторинні статеві ознаки;
- стимулюють біосинтез білків, тканинне дихання, синтез різних видів РНК;
- стимулюють активність деяких ферментів (амінотрансфераз, оксидоредуктаз);
- сприяють підтриманню позитивного азотистого балансу;
- сприяють імплантації яйцеклітини до стінки матки;
- зберігають вагітність;
- зменшують час для звертання крові;
- сприяють перистальтиці фаллопієвих труб.

Основна біологічна роль жіночих статевих гормонів, синтез яких розпочинається після настання статевої зрілості, полягає в забезпеченні репродуктивної функції організму.

При порушенні синтезу статевих гормонів може виникнути безпліддя.

Жіночі статеві гормони широко використовуються в лікувальній практиці. Крім природних гормонів використовуються їх синтетичні аналоги, які мають естрогенну активність, і, на відміну від природних гормонів, не руйнуються в травному каналі. Найчастіше в медичній практиці використовують синестрол і стільбестрол. Ці синтетичні аналоги використовують також в онкологічній практиці для лікування раку простати.

Гермафродитизм (від грецького *Herma*phroditos – син Гермеса і Афродіти, міфічна двостатева істота) – наявність органів чоловічої і жіночої статі у однієї і тієї ж особини. Природний гермафродитизм широко поширений в тваринному світі і притаманний п'явкам, багатьом брюхоногим молюскам, ряду риб. Аномальний гермафродитизм спостерігається у всіх груп тварин і у людини і звичайно буває обумовлений генетично.

Гормони кори наднирників

Загальна назва – кортикостероїди.

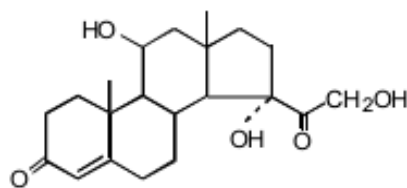
В корі наднирників синтезується велика кількість сполук стероїдної природи, частина з яких має біологічну активність і виявляє гормональну дію. З кори наднирників виділено близько 100 різних сполук, однак регуляторний вплив на метаболічні процеси в організмі характерний лише для частини кортикостероїдів. Серед кортикостероїдів найбільш докладно вивчено шість гормонів стероїдної природи: два мінералокортикоїди і чотири глікокортикоїди.

До мінералокортикоїдів належать:

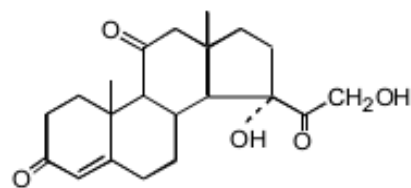
- альдостерон;
- 11-дезоксикортикостерон.

До глікокортикоїдів належать:

- гідрокортизон;
- кортизон;
- кортикостерон;
- 11-дегідрокортикостерон.

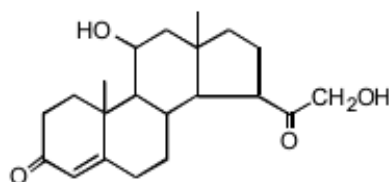


Гідрокортизон

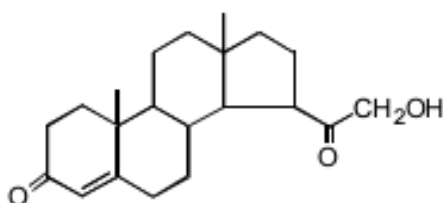


Кортизон

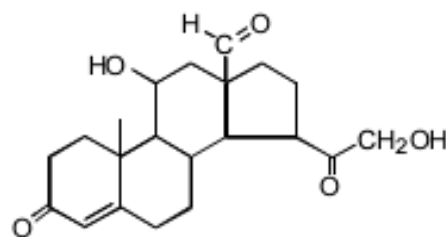
Мінералокортикоїди регулюють мінеральний обмін – сприяють затримці в тканинах натрію і води, посилюють виділення йонів калію. При нестачі цих гормонів в організмі спостерігається втрата йонів натрію і хлору, падає осмотичний тиск крові, порушується функціонування деяких органів і систем організму.



Кортикостерон



Дезоксикортикостерон



Альдостерон

Найбільш ефективним мінералокортикостероїдом є альдостерон.

Глікокортикоїди регулюють обмін білків, ліпідів і вуглеводів. Особливо значний вплив виявляють вони на обмін вуглеводів – сприяють підвищенню рівнів цукру в крові і глюкози в печінці посиленням гліконеогенезу. Вони також посилюють перетворення білків у вуглеводи, збільшують виділення азотистих речовин із сечею.

Характерною функцією глікокортикоїдів є також вплив їх на деякі неспецифічні реакції організму, які зумовлюють посилення захисних реакцій, а також протизапальну і протиалергічну дію, оскільки вони гальмують розвиток лімфоїдної тканини, яка відповідає за формування імунних і алергічних реакцій.

При гіпофункції надниркових залоз і порушенні виділення глікокортикоїдів і мінералокортикоїдів порушується обмін білків, вуглеводів і ліпідів, падає вміст глюкози і глікогену, з'являються набряки, порушується діяльність серцево-судинної системи, виникає „бронзова” або Адісонова хвороба. Захворювання характеризується посиленою пігментацією шкіри, розвитком м'язової слабкості, порушенням діяльності серцево-судинної системи, водного і мінерального обміну. При цьому різко знижується концентрація йонів натрію і хлору і значно підвищується концентрація йонів калію в крові і м'язах, що супроводжується зневодненням організму.

Гормони кори надниркових залоз широко використовуються в клінічній медицині для лікування багатьох захворювань – бронхіальної астми, ревматоїдного артрити, дерматозів, поліартритів.

До гормонів білкової природи відносяться гормони підшлункової залози, щитоподібної залози, мозкової частини наднирників, гормони гіпофізу.

Гормони підшлункової залози

До них належать:

– *інсулін*; – *глюкагон*; – *ліпокаїн*; – *ваготонін*; – *цетронтеїн*.

Інсулін (від латинського *insula* – острів). Відкриття цього гормону пов'язане із вивченням причин цукрового діабету.

Гормон був відкритий у 1902 році Л.В.Соболевим. В 1954 році Ф.Сенгер встановив структуру інсуліну.

Інсулін виробляється β -клітинами острівців Лангенгарса. За хімічною природою інсулін є глобулярним білком з молекулярною масою 6000. Складається з двох поліпептидних ланцюгів А і В, які містять відповідно 21 і 30 амінокислотних залишків, з'єднаних дисульфідними містками, що утворюються між залишками цистеїну. Вперше в 1961 році Д.Інгреном було здійснено штучний синтез інсуліну. Інсулін різних видів тварин відрізняється деякими деталями первинної структури, в основному амінокислотними залишками в положенні 8, 9, 10.

При порушенні функції підшлункової залози (її гіпофункція) виникає захворювання цукровий діабет (3 місце серед захворювань). Основними ознаками цієї хвороби є:

- гіперглікемія – підвищення рівня цукру в крові (норма 80–120 мг% або 3,3–5,5 ммоль/літр);
- глюкозурія – виділення цукру із сечею;
- спрага, підвищення апетиту;
- порушення зору (внаслідок втрати значної кількості цукру з сечею і виснаження організму, слабкості, зниження працездатності);
- порушення функцій внутрішніх органів (печінки, нирок, серцево-судинної і нервової систем).

Причини виникнення цього захворювання різні. Інколи хвороба виникає після психічних травм, інфекційних захворювань, при надмірному харчуванні, пухлинах і запальних процесах в підшлунковій залозі. Певне значення має також спадковий фактор: більше ніж у 40% хворих на діабет хворіють їх батьки або близькі родичі.

При діабеті внаслідок порушення процесів використання глюкози і енергетичного голоду клітин зростає потреба в інших джерелах енергії, тому посилюється метаболізм білків і ліпідів. Спостерігається підвищення гліконеогенезу з білків і збільшення екскреції азоту із сечею.

Мобілізація ліпідів із жирових депо призводить до ліпемії, може виникнути жирове переродження печінки. Процеси розпаду жирів супроводжуються появою великої кількості недоокислених продуктів ліпідного обміну – кетонових тіл (β-оксимасляної кислоти, ацетону, ацетооцтової кислоти). При концентрації їх 20 моль/л виникає ацидоз – зміна рН крові. При ацидозі утруднюються процеси постачання глюкозою клітин ЦНС, зменшується використання кисню тканинами мозку. Внаслідок усіх цих змін виникає діабетична кома.

При надмірному виділенні інсуліну (гіперінсулінізм) внаслідок гіперплазії або аденоми підшлункової залози може виникнути гіпоглікемія. Це захворювання прямо протилежне цукровому діабету. Спостерігаються слабкість, пітливість, відчуття голоду, прискорений пульс, втрата свідомості. Такий стан може виникнути і внаслідок введення досить високих доз інсуліну при лікуванні цукрового діабету.

Головна функція інсуліну – зменшення рівня глюкози в крові. Це відбувається такими шляхами:

- внаслідок збільшення проникливості клітинних мембран для глюкози;
- збільшення синтезу глікогену з глюкози;
- підсилюється фосфоритування глюкози;
- пригнічується синтез ферментів гліконеогенезу;
- стимулюється пентодний цикл окислення вуглеводів.

Препарати інсуліну внутрівено або внутрім'язово застосовуються при лікуванні цукрового діабету, гепатитів, панкреатитів, отруєнь.

Глюкагон – ще один гормон підшлункової залози. Добуто його у кристалічному стані у 1953 році. Згодом було вивчено його хімічну будову. Встановлено, що глюкагон – низькомолекулярний поліпептид, який складається з 29 залишків 16 амінокислот, його молекулярна маса 3470, важко розчиняється у воді. Синтезується α -клітинами ostrivtsev langengarsa. *Глюкагон – антагоніст інсуліну. Він зумовлює збільшення вмісту глюкози в крові, стимулюючи процеси розпаду глікогену тільки в печінці, на відміну від адреналіну, який стимулює розпад глікогену в печінці і м'язах.* Це пояснюється тим, що глюкагон стимулює перетворення неактивної фосфорилази печінки в активну при наявності відповідного ферменту, відсутнього у м'язах.

Глюкагон збільшує швидкість протеолізу (розпаду) білків у печінці.

У печінці глюкагон гальмує синтез жирних кислот, холестерину з ацетату і стимулює кетогенез, активує ліпази, підвищує кількість ацетил-КоА. В нирках під впливом гормону підвищується клубочкова фільтрація, прискорюється рух крові, посилюється екскреція натрію, хлору і сечової кислоти.

Ліпокаїн. Це поліпептид. Аморфний порошок жовтого кольору, розчинний у воді, з характерним запахом. Синтезується в клітинах епітелію протоків підшлункової залози. Є ліпотропним фактором – попереджує ожиріння печінки, стимулює окиснення жирів, жирних кислот та вихід їх з печінки в тканини.

Посилює обмін холіну, метіоніну, сприяє окисненню фосфоліпідів.

Препарати ліпокаїну застосовують при лікуванні цукрового діабету, гепатитів, цирозу, атеросклерозу, жирової дистрофії печінки.

Ваготонін. Цей гормон стимулює діяльність парасимпатичної нервової системи. Стимулює процеси кровотворення.

Центроптеїн. Впливає на центр дихання довгастого мозку.

Гормони щитоподібної залози

Щитоподібна залоза – одна з найдокладніше вивчених залоз внутрішньої секреції. Розміщена вона в передній області шиї і складається з двох лопастеподібних часток, сполучених тонким перешийком. Довжина часток 5–8 см, ширина – 3–4 см. Маса залози 25–30 грам. Це одна з найбільших ендокринних залоз. Тканина щитоподібної залози складається з великої кількості залозистих утворень (фолікулів), заповнених в'язкою рідиною жовтого кольору (колоїдом), що продукується клітинами залози. Кожен фолікул обплетений густою капілярною сіткою, що забезпечує досить інтенсивний кровообіг в тканинах залози. Маса крові, що проходить через залозу за одну хвилину, в 3–5 разів перевищує масу всієї залози. А за одну

годину майже вся кров, яка циркулює по судинній системі, встигає пройти через цей ендокринний орган.

До складу колоїду, що міститься у фолікулах щитоподібної залози, входить складний білок глікопротеїдної природи – тиреоглобулін, що містить від 0,5 до 1% йоду і 8–10% вуглеводів. Він є вихідною сполукою, з якої утворюються *гормони щитоподібної залози*:

– тироксин (тетрайодтиронін); – трийодтиронін.

Загальна назва – тиреоїдині гормони.

Ще один гормон, який синтезується в щитоподібній залозі – тиреокальцитонін.

Щитоподібна залоза має високу спорідненість до йоду і досить інтенсивно поглинає його з крові у вигляді йодидів. Концентрація йоду в залозі може в 25 разів перевищувати концентрацію його в плазмі крові. Йодиди (KJ, NaJ), потрапляючи до залози, перетворюються в органічно зв'язану форму. Всього в залозі міститься 10 мкг вільного йоду і 7500 мкг органічно зв'язаного.

Йод, надходячи в залозу, приєднується до амінокислот тирозину або фенілаланіну. Йодовані амінокислоти, сполучаючись в довгі ланцюги, утворюють молекулу білка тиреоглобуліну.

Таким чином, гормони утворюються з амінокислот фенілаланіну і тирозину.

Гормони щитоподібної залози є активними регуляторами метаболічних процесів в організмі. Вони забезпечують нормальне функціонування багатьох органів і систем організму. Тому при порушенні функцій щитоподібної залози виникає ряд патологічних змін, характер і напрямок яких залежить від багатьох факторів.

Основними видами патології при порушенні функціонування щитоподібної залози є базедова хвороба, мікседема, кретинізм і ендемічний зоб.

Причиною **базедової хвороби** є гіперфункція щитоподібної залози – надмірне виділення гормонів, що синтезуються в ній. У зв'язку з тим, що велика кількість гормонів, зокрема тироксину, отруйно діє на організм людини, це захворювання називають ще **тиреотоксикозом**.

Вперше гіперфункцію щитоподібною залози описав німецький лікар К.Базедов у 1840 році.

Характерною ознакою захворювання є підвищення основного обміну в організмі і посилення процесів розпаду тканинних білків, вуглеводів, жирів внаслідок підвищення активності ферментів, які контролюють ці процеси (гексокіназа, сукцинатдегідрогеназа, тіолові і протеолітичні ферменти).

Посилений розпад різних сполук супроводжується нагромадженням великої кількості метаболітів проміжного обміну, для окислення яких використовується велика кількість кисню.

Внаслідок цього виникає кисневе голодування, яке негативно впливає на функціонування деяких систем організму, особливо ЦНС.

Тиреотоксикоз є одним із найпоширенішим ендокринних захворювань, яке виникає переважно у жінок у віці 20-40 років. Часто тиреотоксикоз зумовлюють різні психічні травми. За висновком Боткіна, горе, гнів, страх можуть бути причиною важкого тиреотоксикозу, який виникає іноді дуже швидко – протягом кількох годин. Причиною є сильне збудження кори головного мозку, яке передається до щитоподібної залози безпосередньо по нервових шляхах або через гіпофіз, що призводить до звільнення великої кількості гормону.

Характерним для базедової хвороби є зовнішній вигляд хворих. Зокрема, витрішкуватість (екзофтальм), яка надає обличчю сердитого і децю зляканого вигляду (вираз застиглого страху). Хворі різко худнуть, за кілька місяців можуть втратити 12–16 кг маси тіла.

В кінці минулого століття, коли не було знайдено надійних методів лікування тиреотоксикозу, більшість хворих важкою його формою помирала протягом 2–3 років. Тепер широко використовують лікарські препарати, що пригнічують діяльність щитоподібної залози (радіоактивний йод, похідні тіоурацилу і імідазолу), а також хірургічні методи.

Мікседема – виникає при гіпофункції щитоподібної залози і є діаметрально протилежним базедовій хворобі. Зокрема, гальмуються основні процеси обміну речовин, знижуються тиск крові і температура тіла. Хворі стають кволими і апатичними. Спостерігається загальна слабкість, в'ялість, сонливість. Хворі постійно мерзнуть, шкіра стає сухою, злущується, особливо на ліктьових згинах і гомілкях. Погіршується пам'ять. Температура тіла знижується до 35–36°C, причому навіть інфекційні захворювання не викликають значного підвищення температури. Спостерігаються слизові набряки, одутлість обличчя та ін. Набряки при мікседемі відрізняються від серцево-судинних чи ниркових тим, що при натискуванні на набряклу ділянку не залишається слідів.

Якщо гіпофункція щитоподібної залози виникає в дитячому віці або в період внутрішньоутробного розвитку і супроводжується нестачею йоду, виникає захворювання, що має назву **кретинізм**. У таких дітей значно затримується ріст і розвиток. Ходити вони починають пізно – в 2–3 роки, порушується прорізування зубів. Обличчя в дітей одутле, вираз його байдужий, тупий, рот напіввідкритий, голос грубий, охриплий. Такі діти часто народжуються глухонімими.

При важкому протіканні хвороби з усіх емоцій залишаються лише відчуття голоду і болю. Виникає порушення психічної діяльності.

Крім цих захворювань, досить часто виникає ще один вид патології – **ендемичний зоб**. Причиною виникнення цієї хвороби є понижена здатність організму хворого засвоювати йод або нестача його в продуктах харчування і

воді. Особливо часто це захворювання зустрічається в гірських та заболочених районах (в Україні ендемічна зона – Карпати).

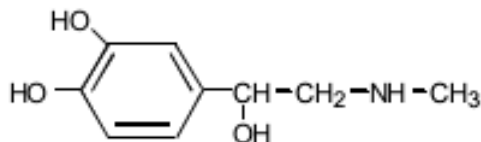
Розрізняють п'ять стадій зобу. На першій і другій стадії щитоподібна залоза майже не збільшується. На третій – спостерігається незначне потовщення шиї. На четвертій і п'ятій стадіях зоб іноді досягає великих розмірів, може утруднюватись дихання, порушуються деякі

метаболичні процеси. На відміну від захворювання тиреотоксикозом, хворі не втрачають масу, відсутній екзофтальм, не підвищується температура тіла. Для профілактики цього захворювання проводять йодування кухонної солі (на 1 т солі 25 г КJ).

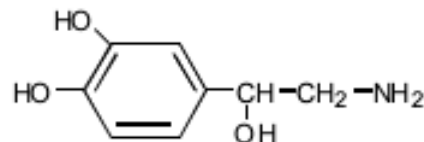
Тиреокальцитонін. Відкритий в 1963 році. Належить до поліпептидів, складається з 32 залишків амінокислот. Має здатність знижувати вміст кальцію в крові. Гормон підтримує сталий рівень у крові кальцію і фосфору, сприяє переходу кальцію з крові в кісткову тканину, активує діяльність лужної фосфатази, посилює виділення фосфатів з сечею. Застосовують при лікуванні захворювань кісткової системи і зубів (пародонтозу).

Гормони мозкової частини наднирників

У мозковій речовині наднирників синтезуються два гормони – *адреналін і норадреналін*.



Адреналін



Норадреналін

Їх називають катехоламінами – "гормонами настрою". Утворюються з амінокислот фенілаланіну і тирозину. Відрізняються тим, що адреналін – це метильований норадреналін.

Адреналін (від латинського *ad* – при і *renalis* – нирковий). Є похідним амінокислоти адреналіну. Легко окиснюється на світлі в лужному середовищі. Секреція адреналіну посилюється у тих випадках, які вимагають адаптивної перебудови метаболізму. Зокрема, при стресі він мобілізує внутрішні резерви організму, в зв'язку з чим дістав назву "аварійного" гормону.

Дія адреналіну:

- посилює процеси ферментативного розщеплення вуглеводів, насамперед глікогену в м'язах і печінці, що сприяє підвищенню вмісту глюкози в крові;
- посилює ліполіз і мобілізацію жирів із жирових депо;
- посилює білковий обмін і виведення із сечею азотистих сполук;

- підвищує вміст холестерину і фосфогліцеринів у крові, сприяє зниженню вмісту неорганічного фосфору у м'язах;
- посилює частоту і силу серцевих скорочень, підвищує тиск крові, розширює капіляри;
- послаблює гладеньку мускулатуру бронхів, кишок і сечового міхура;
- одним із кінцевих продуктів розпаду адреналіну є пігмент шкіри – меланін. При порушенні його утворення виникає "бронзова" хвороба.

В організмі є L-адреналін. За фізичними властивостями адреналін – кристалічна речовина білого кольору, гірка на смак, важко розчинна у воді, нестійка, легко вступає в реакції окислення і заміщення, оптично активна.

Норадреналін. Характеризується регуляторною та медіаторною дією. Впливає на різні ланки обміну речовин. Разом з адреналіном забезпечує мобілізацію внутрішніх резервів організму в екстремальних умовах, процеси адаптації організму. Антагоніст по відношенню до адреналіну за дією на судини.

При ураженні мозкової частини наднирників може спостерігатися гіперфункція її. Виникає надлишок гормонів, який супроводжується гіпертонією, гіперглікемією, глюкозурією, розвитком нефриту, атеросклерозу, порушенням мозкового кровообігу.

Препарати гормонів застосовуються при серцево-судинній недостатності, шоках, гіпоглікемічній комі.

Гормони гіпофізу

Гіпофіз – нижній придаток мозку, досить складний ендокринний орган. Враховуючи його функціональне значення, гіпофіз вважають своєрідним центром ендокринної системи.

У структурі гіпофізу розрізняють три зони: передню (аденогіпофіз), середню (інтермедіальна зона), задню (нейрогіпофіз). Кожна з цих зон виділяє характерні для неї гормони, які регулюють ту чи іншу ланку обмінних процесів в організмі.

Англійський ендокринолог Л.Сміт, вивчаючи функції гіпофізу, виявив, що після видалення його у тварин спостерігається порушення функцій і атрофія деяких залоз внутрішньої секреції (щитоподібної, надниркових, статевих), порушується ріст і деякі обмінні процеси.

Разом з тим при пересадці гіпофізу порушені функції відновлюються. Отже, було встановлено, що гіпофіз виділяє речовини, які регулюють функціональну діяльність ряду ендокринних залоз, впливають на обмінні процеси в організмі.

Отже, вплив гіпофізу на різні ланки обміну речовин виявляється не безпосередньо, а опосередковано, впливаючи на функції інших ендокринних залоз, які перебувають під його регуляторною дією. Тому гормони гіпофізу мають назву тропних гормонів (від грецького *tropos* – напрямом).

Гормони передньої долі гіпофізу

1. Соматотропний гормон (соматотропін), гормон росту.

Виділений з екстрактів аденогіпофізу у 1921 році авансом і Лонгом. Має білкову природу і олігомерну структуру. Молекулярна маса його 23-46 тис. Складається з одного поліпептидного ланцюга, який містить 191 залишок амінокислот. Має високу видову специфічність.

При надмірному виділенні гормону у молодому віці, до настання статевої зрілості і до завершення процесів формування кісткової тканини, спостерігається посилений ріст тіла людини, що призводить до **гігантизму** (ріст може досягати 2-2,5 м).

Надмірне виділення гормону росту в зрілому віці приводить до розвитку **акромегалії**. Ознаками захворювання є непропорційне розростання окремих частин тіла, надмірний ріст кісток кінцівок, голови, обличчя, розростання м'яких тканин – носа, губ, язика, підборіддя. Спостерігається надмірний ріст волосся на тілі, збільшуються внутрішні органи, спостерігається гіпертрофія деяких ендокринних залоз.

При недостатньому виділенні гормону (гіпосекреція) спостерігається сповільнення росту і, як наслідок, розвивається **карликовість**. Ріст при цьому не перевищує 0,9-1,2 м. Гіпофізарні карлики мають відносно пропорційну будову тіла, дещо збільшену голову. В розумовому розвитку вони не відрізняються від звичайних людей.

Соматотропні відіграє важливу роль в забезпеченні анаболічних процесів, сприяє синтезу білків і НК, збільшенню рівня глюкози в крові (діабетогенний ефект), посилює транспорт ряду сполук в клітини та їх засвоєння.

2. АКТГ – адренокортикотропний гормон.

За хімічною природою АКТГ – поліпептид з молекулярною масою 2500. До його складу входить 39 залишків різних амінокислот.

Основна роль АКТГ полягає в прискоренні синтезу кортикостероїдів в корі надниркових залоз холестерину. Він може безпосередньо діяти на тканини різних органів, а також через кору надниркових залоз.

При недостатній секреції АКТГ виявляються всі характерні симптоми гіпофункції кори наднирників.

При гіперсекреції АКТГ виникає захворювання гіпофізарний базопілізм (хвороба Кушінга). Для цього захворювання характерним є гіперглікемія, демінералізація кісток, оволошіння обличчя, запалення сальних залоз.

3. Тиреотропний гормон (тиреотропін).

Складний білок-глікопротеїд з молекулярною масою з молекулярною масою 28000. Складається з двох субодиниць – α - і β -, зв'язаних не ковалентними зв'язками. Чергування амінокислотних залишків в α -субодиниці гормону кожного виду тварин однакове, а первинна структура

В-субодиниць у різних видів тварин різна. Активність гормону визначається властивостями β -субодиниці. Проте ця активність виявляється тільки після з'єднання α і β -субодиниць.

Гормон забезпечує нормальне функціонування щитоподібної залози – стимулює ріст і розвиток епітелію фолікулів щитоподібної залози. Під впливом тиреотропіну стимулюються процеси поглинання йодидів з крові, включення йоду до складу тиреоїдних гормонів та звільнення їх із залози.

В передній долі гіпофізу синтезуються так звані *гонадотропні гормони*:

а) *Фолікулостимулюючий гормон (фолітропін)*. У самок стимулює ріст і дозрівання фолікулів яєчника, у самців – розвиток сперматогенного епітелію в сім'яниках і сперматогенез. Це складний білок–глікопротеїд з молекулярною масою до 67000. Містить азот, сірку, глюкозу та глюкозамін.

б) *Лактотропний гормон (пролактин, амматропін)*. Регулює материнський інстинкт, розвиток і функціонування молочної залози. Його застосовують при зниженій секреції молочної залози в післяпологовий період.

в) *Лютеїнізуючий гормон (лютропін)*. Стимулює у самок ріст фолікулів, їх дозрівання, овуляцію та утворення жовтого тіла. Цей гормон – глікопротеїд з молекулярною масою 40-100 тис. Містить такі амінокислоти як тирозин, триптофан, містить глюкозамін.

Гормони середньої долі гіпофізу

Меланотропін. Гормон, який регулює пігментацію шкіри у тварин. За своєю хімічною природою – поліпептид, містить 13–22 амінокислотні залишки, молекулярна маса 2000. Є два види – α і β . α -меланотропін складається з 13 амінокислотних залишків, β – з 18. α -меланотропін має однакову будову у різних видів тварин, а β – має видову специфічність.

Меланотропін стимулює діяльність меланофорів, активує біосинтез родопсину, сприяє алаптації ока до темряви і підвищує гостроту зору.

Гормони задньої частки гіпофізу (нейрогіпофізу)

1. *Вазопресин (антидіуретичний гормон)*. Циклічний пептид, складається з 9 залишків амінокислот. Добре розчиняється у воді. Забезпечує діяльність однієї із найважливіших функціональних систем організму – системи регуляції водного обміну. Вазопресин стимулює зворотне всмоктування води в ниркових каналцях.

При пошкодженнях нейрогіпофізу зменшується виділення гормону, внаслідок чого розвивається захворювання, що має назву "нецукрового діабету". Хворі відчувають постійну спрагу, разом з тим значно підвищується виділення сечі. При важких формах захворювання людина випиває до 20 літрів води за добу і стільки ж виділяється сечі (поліурія).

2. *Окситоцин (оцитоцин)*. Циклічний пептид, який складається з 9 залишків амінокислот. Молекулярна маса – 1000. Підвищує тонус гладеньких м'язів, особливо матки.

Назва гормону походить від грецького "швидко народжую". Секреція і активність окситоцину залежить від функціонального стану організму – під час вагітності вони значно зменшуються, а під час пологів збільшуються. В гінекологічній практиці гормон широко використовують для стимуляції родової діяльності.

Окситоцин сприяє також скороченню м'язів кишок, сечового міхура, стимулює секрецію молока активацією гормону аденогіпофізу пролактину.

Крім гормонів, виділяють групу гормоноїдів (парагормонів).

Гормоноїди (парагормони) – різnorідні за хімічною будовою речовини, які мають сильну біологічну дію на багато фізіологічних процесів в організмі; на відміну від гормонів, біосинтез їх немає строгої локалізації і, крім того, вони виявляють короткочасну біологічну дію.

Найважливішими серед гормоноїдів є **простагландини**. Відкриті і 1936 році Л.Ейлером в сім'яній рідині людини. Їх виділили з екстрактів простати, звідки вони і дістали свою назву. В наш час відомо більше 20 природних простагландинів. Їх попередниками є ненасичені жирні кислоти: лінолева, ліноленова, арахідонова та ін. Мають високу ступінь метаболізму. За біологічною дією простагландини відносяться до "місцевих", або клітинних гормонів.

Місцеві гормони – гормони, які виробляються в окремих органах і впливають на ці самі органи.

Простагландини в скелетних м'язах посилюють глікогеноліз, в жировій тканині – ліполіз, в надниркових залозах – стимулюють синтез стероїдних гормонів. Використовуються в медичній практиці для стимуляції родової діяльності, для лікування бронхітів, артритів, тромбозів, виразки шлунку.

Крім простагландинів, до гормоноїдів відносяться:

– **Гормоноїди травного каналу:**

а) гастрин – виробляється слизовою оболонкою шлунку. Сприяє виділенню шлункового соку, соку підшлункової залози, жовчі, підвищує тонус шлунку і кишок;

б) секретин – виробляється клітинами слизової оболонки тонкого кишечника під впливом соляної кислоти шлунку. Стимулює виділення підшлунковою залозою води та гідрокарбонатів;

в) панкреозимін – виробляється слизовою оболонкою тонкого кишечника. Сприяє виробленню ферментів і гідрокарбонатів підшлунковою залозою;

г) холецистокінін – виробляється слизовою оболонкою тонкої кишки. Скорочує м'язи жовчного міхура і сприяє виділенню жовчі у 12-палу кишку.

– **Нейрогормони** – синтезуються в нейросекреторних клітинах:

а) гістамін – похідний амінокислоти гістидину (утворюється при її декарбоксилюванні). Виробляється клітинами шкіри, легень, травного каналу. Основна його функція – гуморальне збудження секреції соляної кислоти в

шлунку. Посилює також тонус мускулатури, розширює кровоносні судини і знижує тиск крові;

б) серотонін – утворюється в ЦНС, клітинах слизової оболонки кишок і підшлункової залози в результаті окиснення і наступного декарбоксилювання амінокислоти триптофану. Є медіатором нервового імпульсу в нервових центрах і в периферичних нервових волокнах;

в) ацетилхолін – синтезується в ЕПС багатьох нейронів центральної і периферичної нервової системи. Утворюються при подразненні закінчень парасимпатичних нервових волокон і є медіатором передачі нервових імпульсів від нервових волокон на м'язи.

– **Гормони** – регулятори тиску крові:

а) ангіотензини – поліпептиди, які утворюються з β -глобулінів крові. Місце їх дії – ниркові артерії. При гіперінкреції виникає ниркова гіпертонія;

б) кініни – поліпептиди, утворені в різних органах і тканинах. Розширюють просвіт кровоносних судин, збільшують швидкість кровотоку, посилюють роботу серця і легень, сприяють зниженню тиску крові, підвищують проникливість капілярів.

ТЕМА 8. НУКЛЕЙНОВІ КИСЛОТИ

Нуклеїнові кислоти – це високомолекулярні сполуки, побудовані з великої кількості структурних одиниць – нуклеотидів.

Нуклеотиди – це трьохкомпонентні сполуки, до складу яких входять:

- азотисті основи (пуринові – А, Г; піримідинові – Ц, Т, У);
- вуглеводи з групи пентоз (рибоза або дезоксирибоза);
- H_3PO_4 .

Сполуки, молекула яких утворена пуриновою або піримідиновою основою і пентозою (рибозою чи дезоксирибозою), називають нуклеозидами.

Назва нуклеозиду визначається азотистою основою, що міститься в ньому. Так, нуклеозид, який має в складі молекули аденін, називають:

- А + пентоза – аденозин; – У + пентоза – уридин;
- Г + пентоза – гуанозин; – Т + пентоза – тимідин.
- Ц + пентоза – цитидин;

Назва нуклеотидів походить від назви основ, що входять до їх складу, або від назви нуклеозиду. Так, якщо нуклеозид містить азотисту основу аденін, то він називається:

- А – аденілова кислота; – Ц – цитидилова кислота;
- Г – гуанілова кислота; – Т – тимідилова кислота.
- У – уридилова кислота;

(Нуклеотиди, що містять рибозу).

Аналогічний принцип назв властивий і для нуклеотидів, які замість рибози містять дезоксирибозу. Відмінність полягає тільки в тому, що до назви нуклеотиду додається префікс дезокси–: дезоксиаденілова кислота і т.д.

Дамо коротку характеристику ДНК.

ДНК є основним генетичним матеріалом живих систем. В організмах, за винятком вірусів і бактерій, вона сконцентрована в ядрах клітин. Невелика кількість ДНК міститься в мітохондріях, хлоропластах. Характерною ознакою ДНК є її висока молекулярна маса.

*Участок молекули ДНК, в якому записана інформація про первинну структуру білкової молекули, називається **геном**.*

При гідролізі ДНК утворюється чотири види нуклеотидів:

- А + дезоксирибоза + фосфорна кислота – дезоксиаденілова к–та;
- Г + дезоксирибоза + фосфорна кислота – дезоксигуанілова к–та;
- Ц + дезоксирибоза + фосфорна кислота – дезоксцитидилова к–та;
- Т + дезоксирибоза + фосфорна кислота – дезокситимідилова к–та.

До складу нуклеотидів входять пуринові азотисті основи (А і Г) та піримідинові азотисті основи (Ц і Т).

В 1952 р. вчений Е.Чаргаф вивів ряд правил щодо нуклеотидного складу ДНК (їх називають правила Чаргаффа). Суть їх така:

1. Сума пуринових основ дорівнює сумі піримідинових основ:

$$A + G = C + T$$

2. Молярний вміст аденіну (А) дорівнює молярному вмісту тиміну (Т):
 $A = T$, або $A/T = 1$.

3. Молярний вміст гуаніну (Г) дорівнює молярному вмісту цитозину
 $G = C$, або $G/C = 1$.

4. Кількість аміногруп у пуринових і піримідинових основах ДНК дорівнює кількості кетогруп – 6.

В 1953 році вчені Д.Уотсон і Ф.Крік (Кембріджський університет) запропонували модель структури ДНК (рис.8.1). Вони встановили, що молекула ДНК – це подвійна спіраль полінуклеотидних ланцюгів, закручених навколо однієї осі. Вони обернені один до одного азотистими основами, а ззовні розміщені залишки дезоксирибози і фосфорної кислоти. Аденін сполучений водневими зв'язками з тиміном, гуанін – з цитозином, причому між аденіном і тиміном є два, між гуаніном і цитозином – три водневих зв'язки. Кожен виток спіралі має 10 парнуклеотидів, міжнуклеотидні відстані становлять 0,34 нм, один виток (крок) спіралі – 3,4 нм. В окремих бактеріофагів знайдена односпіральна молекула ДНК. Одноланцюгові ДНК виявлено у вірусу поліомієліту, дрібному вірусі мишей.

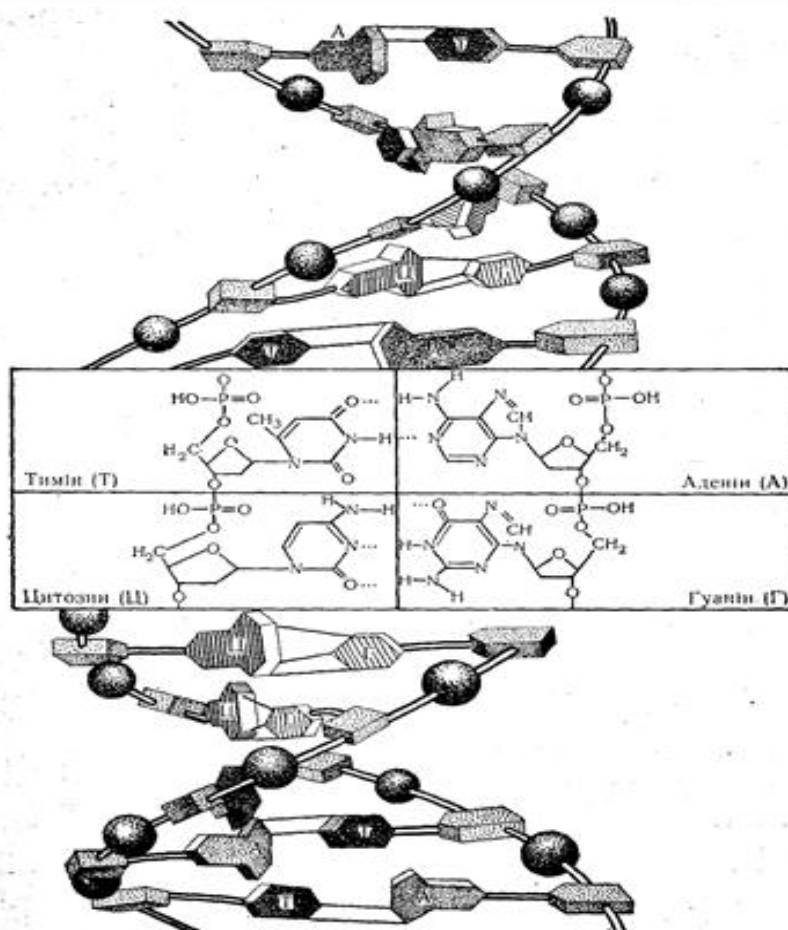


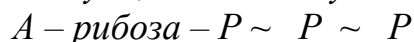
Рис. 8.1. Схема будови молекули ДНК (за Ф.Кріком і Д.Уотсоном)

Рибонуклеїнова кислота (РНК.)

Виявлені РНК майже в усіх клітинних фракціях. Найбільша кількість РНК зосереджена в рибосомах. Тут вміст РНК в окремих випадках досягає майже 80% загальної кількості. Основна маса РНК міститься в цитоплазмі і лише 10–20% – в ядрі. При гідролізі РНК дає такі нуклеотиди:

- А + рибоза + фосфорна кислота – аденілова кислота;
- Г + рибоза + фосфорна кислота – гуанілова кислота;
- Ц + рибоза + фосфорна кислота – цитидилова кислота;
- У + рибоза + фосфорна кислота – уридилова кислота.

Нуклеотид, що складається з аденіну, рибози і трьох залишків фосфорної кислоти, називається **аденозинтрифосфорна кислота (АТФ)**. Це макроергічна сполука, яка синтезується в мітохондріях:



Молекула РНК – це односпіральний нуклеотидний ланцюг, який в деяких ділянках може бути двоспіральним з утворенням водневих зв'язків між комплементарними основами (А–У, Г–Ц). До складу РНК з азотистих основ замість тиміну входить урацил. РНК більшості вірусів двоспіральна. На відміну від молекули ДНК, яка має досить жорстку конфігурацію,

молекула РНК може змінювати форму і конфігурацію залежно від рН, температури, інших факторів зовнішнього середовища.

Рибонуклеїнові кислоти залежно від їх функцій, молекулярної маси і локалізації в клітині поділяють на такі основні групи:

1. Інформаційна РНК (іРНК), або матрична РНК (мРНК) – становить близько 5% всієї клітинної РНК. Її молекулярна маса коливається від 300 тис до 4 млн. Кожна молекула іРНК під час синтезу в ядрі одержує інформацію від ДНК у формі скопійованої послідовності азотистих основ і переносить її на рибосоми, де вона реалізується при біосинтезі білка. Кожний білок, який синтезується в клітині, кодується специфічною мРНК або специфічною ділянкою мРНК. Має будову ланцюга, подібну за структурою до ДНК (відмінність полягає в тому, що замість азотистої основи Т в молекулу РНК включається У, замість дезоксирибози – рибоза).

2. Транспортна РНК (тРНК), або як їх раніше називали **розчинні РНК (sРНК)** (символ «s» від слова "soluble" – розчинний, англ.), становить 10–15% всієї РНК клітини. Вони локалізовані в основному в гіалоплазмі клітини, ядерному соку і в безструктурній частині мітохондрій та хлоропластів. Характерною ознакою тРНК є їх невелика молекулярна маса – 20–35 тис. Основна функція тРНК – кодування і перенесення активованих амінокислот до місця синтезу білку – до рибосом. Кожна із 20 амінокислот має свою тРНК (не менше однієї). Молекули тРНК мають форму листка конюшини (рис.8.2).

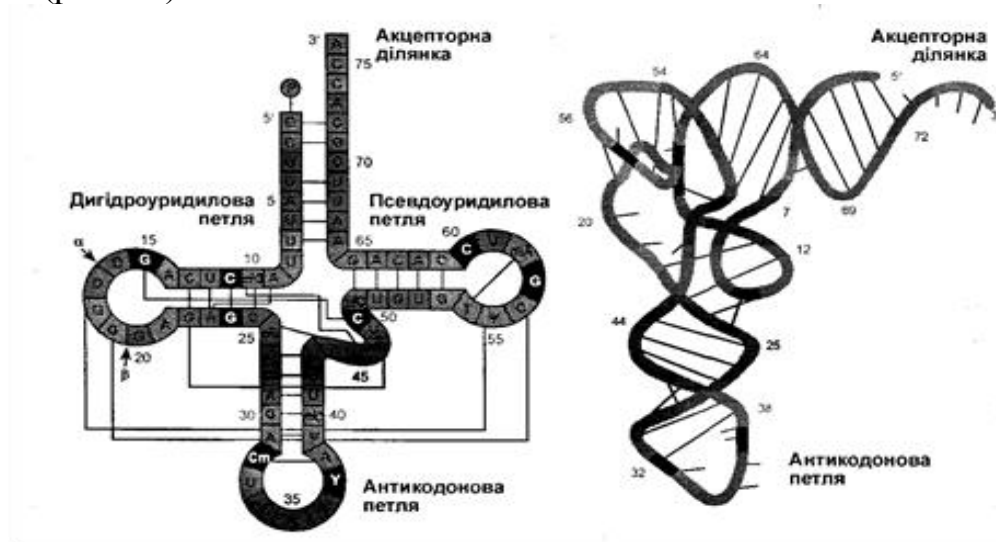


Рис. 8.2. Транспортна РНК (тРНК)

На одному кінці молекули розміщений тринуклеотидний залишок, який сполучається з відповідною а/к. У такому вигляді активована а/к переноситься на поверхню рибосоми, де і включається в молекулу білка, який синтезується. У молекулі тРНК є ділянка, з допомогою якої вона приєднується до рибосом – антикодон (триплет нуклеотидів).

3. Рибосомальна РНК (рРНК), або структурна РНК – становить основу рибосом, де міцно зв'язана з білком (рибосома на 25% складається з білку і на 75% – з РНК). Для рРНК характерна висока молекулярна маса – від 500 тис до 2 млн. Майже вся РНК перебуває у вигляді магнієвої солі. Після видалення іонів магнію рибосома дисоціює на дві субодиниці – велику і малу. Кожна субодиниця має одну молекулу РНК (велика субодиниця складається з 2500-4000, мала – з 1500-2000 нуклеотидних залишків).

ТЕМА 9. АЛКАЛОЇДИ

Алкалоїди (араб. all-gali – луг і грец. eidos – вид) – нітрогеновмісні органічні речовини основного характеру, в більшості рослинного походження з гетероциклічною будовою молекул.

Алкалоїди мають сильно виражену фізіологічну дію на організм людини і тварин.

Відомо кілька тисяч алкалоїдів. Значний внесок у вивчення алкалоїдів зробив російський хімік О.П.Орехов (вивчено понад 800 рослин алкалоїдоносної флори, виділено більше як 100 алкалоїдів, для 65 алкалоїдів встановлено структурні формули).

На алкалоїди багаті рослини родин бобових, макових, пасльонових, жовтецевих, лободових, складноцвітих тощо. Вони концентруються в певних органах і тканинах рослин (алкалоїди хінного дерева – в корі, аконіту – в бульбах, кокаїнового куща – в листках).

Як правило, алкалоїди входять до складу рослин групами – до 5–15 сполук, що близькі між собою за будовою молекул і за фізіологічною дією на організм.

У тканинах рослин алкалоїди найчастіше знаходяться у вигляді солей. У загальній масі останніх алкалоїди становлять у середньому 10–15%. Кількісний вміст алкалоїдів у сировині залежить від хімічної природи алкалоїду, виду алкалоїдовмісної рослини, пори року збирання сировини, біогеохімічної зони, способу одержання алкалоїду, стадії вегетації рослини тощо.

Класифікація і номенклатура.

1. За вмістом в молекулах Оксигену: безкисневі і кисневі.
2. За будовою молекул (похідні піридину і пурину).
3. За рослинами, з яких одержують (наприклад, алкалоїди кори хінного дерева).

Алкалоїди найчастіше носять тривіальні назви. Іноді їх називають згідно з раціональною номенклатурою і номенклатурою ІЮПАК.

Способи одержання.

1. Безкисневі алкалоїди. Подрібнену сировину змішують з розчинами основ (частіше з негашеним вапном). При розкладанні солі утворюється вільний алкалоїд. Суміш піддають перегонці з водяною парою, після чого окремі алкалоїди виділяють в чистому вигляді.

2. Кисневмісні алкалоїди. Виділяють екстрацією. Сировину подрібнюють, заливають водою, підкислюють сірчаною або соляною кислотами, алкалоїдні солі, що випали, переходять в розчин. Після додавання вапняного молока утворюється осад, який висушують і заливають відповідним екстрагентом. Через деякий час алкалоїд екстрагують.

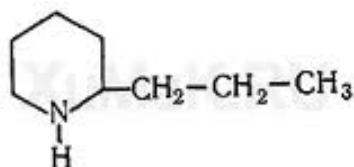
Екстракт піддають дальшій обробці, виділяючи з нього потрібний алкалоїд у чистому вигляді.

Безкисневі алкалоїди найчастіше – рідини, важкорозчинні у воді, леткі і можуть бути виділені з водяною парою. Кисневмісні алкалоїди – в більшості випадків тверді кристалічні речовини, розчинні в органічних розчинниках і нерозчинні у воді, не леткі і не здатні бути виділені з водяною парою. Більшість алкалоїдів має гіркий смак, вони оптично активні і їх розчини обертають площину поляризації світла ліворуч.

Алкалоїди – речовини з характерними основними властивостями, на яких базуються реакції осадження і забарвлення. Одні застосовуються з діагностичними і лікувальними цілями, інші – для виявлення і ідентифікації алкалоїдів у кормах і різних сумішах.

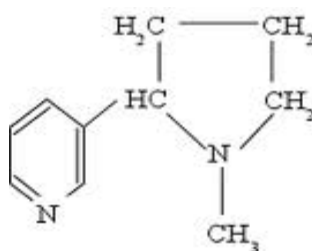
Алкалоїди групи піридину і піперидину

Коніїн. Структурна формула коніїну:



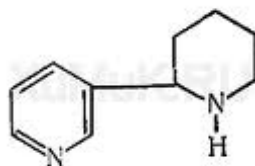
Коніїн (2-пропілпіперидин) – безбарвна рідина з неприємним запахом, гостра на смак, погано розчинна у воді, добре – в багатьох органічних розчинниках. Одержують з болиголову і віхи. Він дуже отруйний. В стародавній Греції засудженим до смерті давали випити водну витяжку болиголову. Так був страчений великий Сократ.

Нікотин (1-метил-2-піридинпіролідин) – алкалоїд, що є переважно в листках тютюну і махорки:



Нікотин – безбарвна масляниста рідина з пекучим смаком і характерним запахом тютюну, летка, легко розчиняється у воді, водні розчини обертають площину поляризації ліворуч. На повітрі легко окиснюється Оксигеном і набуває темно-жовтого кольору. Один з найотрутніших алкалоїдів. Летальна доза для людини становить 40 мг. У курців часто виникає рак верхньої губи та органів дихання. Одержують з відходів тютюнових фабрик. Нікотин дуже токсичний і діє на центральну і периферійну нервову систему, залози внутрішньої секреції, викликає звуження кровоносних судин тощо. Застосовують у вигляді сульфату для боротьби з комахами – шкідниками сільськогосподарських культур (40%-ний розчин сульфату нікотину). Є сировиною для одержання вітаміну РР синтетичним шляхом. Нікотинсульфат – відмінний інсектицид проти блошок, мідяниць і попелиці. У ветеринарній клініці нікотин використовують для лікування шкірнопаразитарних хвороб.

Анабазин (альфа-піперидин-бета-піридил) – безкисневий алкалоїд, який вперше одержав О.П.Орехов з рослини ежі безлистої:

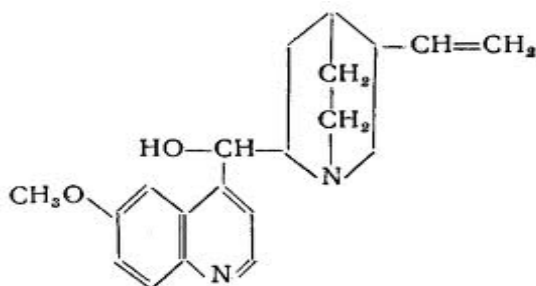


Анабазин – безбарвна масляниста рідина, жовтіє на повітрі, добре розчиняється в метанолі й хлороформі, бензені і толуен. Одержують з ежі безлистої, деяких сортів тютюну. Дуже отруйний (2–3 краплі – летальна доза для людини). Застосовують у вигляді анабазин сульфату як інсектицид сильної дії для боротьби з різними комахами (при обробці теплиць, зерна, фруктів).

Алкалоїди групи хіноліну

Одержують з кори хінного дерева, що росте переважно в Південній Америці.

Хінін (6'-метоксихінолін) – (5-вінілхінуклідил-2-карбінол). Найактивніший з 30 алкалоїдів кори хінного дерева:



Хінін – тверда речовина, кристалічна, малорозчинна у воді, добре розчиняється в етанолі та діетиловому етері. Його розчин гіркий на смак, оптично активний (-158°). застосовують як анти малярійний препарат і жарознижувальний засіб, іноді – як індикатор (при адсорбційному аналізі).

Алкалоїди групи ізохінолінфенатрену

Об'єднує більше 40 алкалоїдів, що одержані з рослин родин макових, молочайних і лілейних. Головний представник групи – *морфій*.

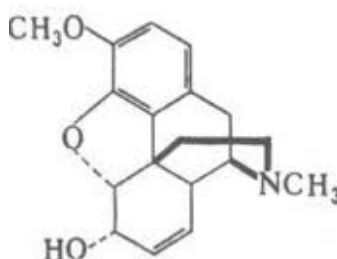
Ці алкалоїди часто називають морфіновими алкалоїдами. Найбільше значення мають морфін (його препарат – морфій) і кодеїн.

Морфін (з грецької – бог сну і сновидінь) – головний алкалоїд опію (недозрілих плодів снотворного маку, міститься в молочному соці):



Морфін – безбарвна кристалічна речовина, погано розчиняється у воді, краще – в органічних розчинниках. Використовують хлористоводневу сіль морфіну як знеболюючий і снотворний препарати. Тривале використання морфіну спричинює звикання до нього – морфінізм (наркоманію).

Кодеїн – білий кристалічний порошок, погано розчинний у холодній воді, краще – в гарячій, етанолі, хлороформі:

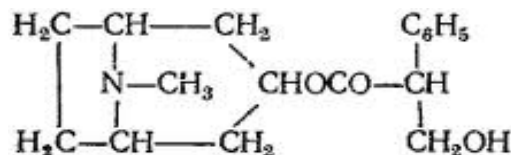


Дія і використання такі ж, як і морфіну. Крім того, кодеїн застосовують проти кашлю і як анальгезуючий засіб.

Алкалоїди групи тропану

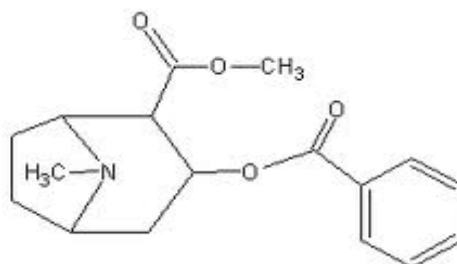
Містяться в тканинах ряду рослин родини пасльонових, березкових, тропічних рослин роду еритоксилум тощо. Найважливіші з них – атропін і кокаїн. Молекули обох алкалоїдів складаються з двох частин – залишків тропіну і карбонових кислот; в атропіні – тропової, в кокаїні – бензойної.

Атропін – безбарвна кристалічна речовина, погано розчиняється у воді, добре – в органічних розчинниках. Атропін оптично активний. Одержують з беладонни, дурману і лободи:



Атропін – одна з найсильніших отрут рослинного походження. При отруєнні атропіном збуджується ЦНС, виникають галюцинації, настає прострація, при токсичних дозах – зупинка дихання. Особливо чутливі до атропіну діти. Атропін застосовують (у малих дозах) для лікування хвороб очей (розширює зіниці), зменшення пото- і слиновиділення. Траводні тварини стійкі до атропіну. Сульфат атропіну використовують в клінічній практиці як сильний холіно- і спазмолітичний засіб.

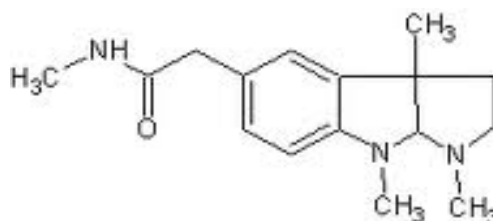
Кокаїн – кристалічна речовина, погано розчиняється у воді, добре – у більшості органічних розчинників. Одержують з листя коки, що росте в південній Америці:



В медицині та ветеринарії використовують у вигляді хлористоводневої солі для місцевого знеболювання. Із-за токсичності його здебільшого замінюють новокаїном. Повторне вживання кокаїну (особливо при курінні) викликає звикання і наркоманію (кокаїнізм). Загальна дія малих доз препарату проявляється в ейфорії, стані, подібному до сп'яніння.

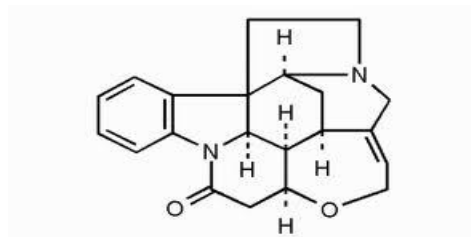
Алкалоїди групи індолу

Фізостигмін – тверда кристалічна речовина. Оптично активний (-82°), погано розчиняється у воді, краще – в багатьох органічних розчинниках. Одержують з насіння каля барських бобів:



Використовують в офтальмології (для лікування деяких хвороб очей), при лікуванні ентеритів, колітів, нефритів, захворювань сечового міхура, як протиотруту при отруєнні атропіном, кураринами тощо.

Стрихнін – кристалічна гірка речовина, погано розчиняється у воді, краще – в хлороформі. Одержують з насіння блювотного горіха:



Використовують в клінічній практиці як тонізуючий препарат (нітрат стрихніну), для боротьби з гризунами. Стрихнін сильно токсичний.

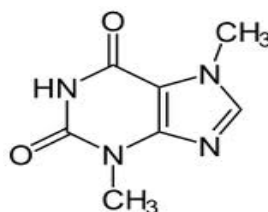
Алкалоїди групи пурину

Кофеїн (1,3,7–триметилксантин) – кристалічна речовина, слабо розчинна у воді, краще – в органічних розчинниках. Виділяють з кофейних бобів, горіхів кола, листя чаю 9після ферментації); синтетично – метилуванням ксантину:



Кофеїн широко використовують у медицині і ветеринарії. Він збуджує ЦНС, звужує кровоносні судини, підвищує кров'яний тиск і стимулює серцеву діяльність, у ряді випадків його використовують як сечогінний препарат (діуретичний засіб).

Теобромін (3,7–диметилксантин) – безбарвний дрібний кристалічний порошок, мало розчинний у воді. Легко розчиняється в розчинах лугів – утворюється натрієва сіль. Одержують сублімацією з бобів какао й листя чаю:



Використовують при лікуванні спазмів судин серця. Набряків серцевого і ниркового походження, як сечогінний препарат.

РОЗДІЛ II. КЛІТИННИЙ РІВЕНЬ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ ПРИРОДИ

Структурною та функціональною одиницею організму людини, тварин і рослин є клітина. В організмі людини нараховується $3 \cdot 10^{12}$ різних клітин. Клітини існують як смостійні організми й у складі багатоклітинних організмів. Бактерії, багато видів водоростей, нижчих грибів і найпростіші тварини (амеба, евглена, інфузорії тощо) складаються з однієї клітини. Ця клітина виконує всі функції живого організму – живлення, рух, розмноження тощо. Тіло більшості видів тварин та рослин, а також людини складається з величезної кількості клітин, які спеціалізуються на виконанні окремих функцій. Ці клітини утворюють різні тканини.

Клітини відрізняються за розмірами, формою, особливостями організації, функціями. Більшість клітин багатоклітинного організму мають розміри від 10 до 100 мкм, а найдрібніші – 2-4 мкм. Великі розміри мають деякі рослинні клітини з великими вакуолями в цитоплазмі (клітини м'якоті кавуна, лимона); дуже великі розміри (до кількох сантиметрів у діаметрі) мають яйцеклітини птахів та деяких риб. У тварин розміри клітин не залежать від розмірів тіла.

В кожній клітині можна виділити три основні частини:

а) клітинну мембрану – оточує клітину і відділяє її від зовнішнього середовища;

б) цитоплазму – містить воду, різні солі, органічні сполуки, а також органели;

в) клітинне ядро – знаходиться генетичний матеріал клітини.

Зовні клітина вкрита плазматичною мембраною, або зовнішньою клітинною мембраною завтовшки 6–10 нм, яка відноситься до біологічних мембран.

ТЕМА 10. БІОЛОГІЧНІ МЕМБРАНИ

Біологічні мембрани – це структури, які обмежують клітини (плазмолема) і внутрішньоклітинні органели. Мембрани виконують життєво важливі функції – бар'єрну, транспортну, регуляторну і каталітичну. Кожна клітина є суцільною системою мембран, побудованих з каналців, мішечків, цистерн. Біологічні мембрани – тонкі пластини ліпопротеїдної і глікопротеїдної природи (рис.10.1). Головним компонентом клітинних мембран є ліпіди (60–70%) – фосфохолін, фосфатидилетаноламін, сфінгомієліни і холестерин. Білки мембран представлені ліпопротеїдними і глікопротеїдними комплексами (30–35%). Мембрани містять певну кількість вуглеводів у складі глікопротеїдів, гліколіпідів та у вигляді глікозаміногліканів (5–10%).

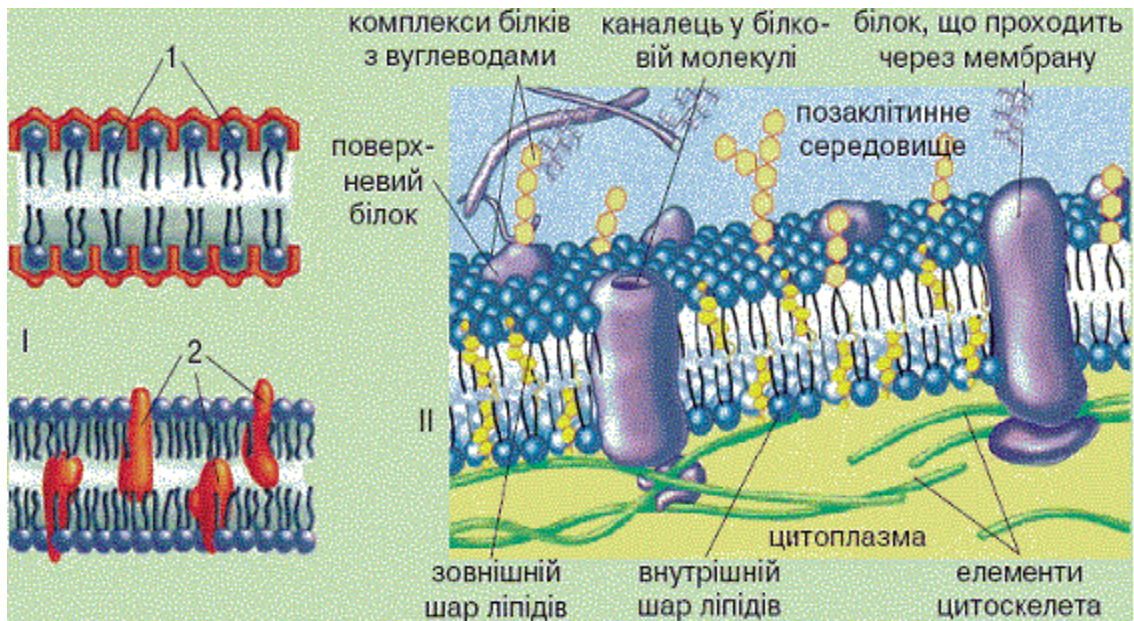


Рис 10.1. Будова плазматичної мембрани: I – схема розташування в мембрані ліпідів (1) і білків (2); II – рідинно-мозаїчна модель

Залежно від функцій мембрани містять і мінорні компоненти (нуклеїнові кислоти, коферменти, антиоксиданти, неорганічні йони тощо). Основу мембрани становить фосфоліпідний подвійний шар (бішар), гідрофобні фрагменти молекул якого занурені в товщк мембрани (2–3 нм), а полярні групи зорієнтовані назовні у навколишнє водне середовище.

Одна з головних особливостей біологічної мембрани – її вибіркова проникність (напівпроникність) – одні речовини проходять через неї важко, інші – легко і навіть у бік більшої концентрації. Так, концентрація йонів Na^+ всередині клітини значно нижча, ніж в оточуючому середовищі. Для йонів K^+ характерне протилежне співвідношення: їх концентрація всередині клітини вища, ніж ззовні. Через це йони Na^+ намагаються проникнути в клітину, а йони K^+ – вийти назовні. Вирівнюванню концентрацій цих йонів перешкоджає дія особливої системи клітинної мембрани, яка виконує роль помпи, що відкачує йони Na^+ із клітини й одночасно накачує йони K^+ всередину (так звана натрій-калієва помпа).

У багатьох клітин речовини поглинаються також шляхом фагоцитозу і піноцитозу. При фагоцитозі гнучка зовнішня мембрана утворює невеликі заглибини, куди потрапляє захоплена тверда частинка. Ця заглибина поступово збільшується, і частинки, які потрапили в неї, занурюються всередину клітини. Явище фагоцитозу властиве амебам і деяким іншим найпростішим, а також лейкоцитам (фагоцитам). Аналогічно відбувається і поглинання клітинами рідин, які містять необхідні клітині речовини. Це явище має назву піноцитоз.

Із зовнішньою мембраною зв'язана ендоплазматична сітка клітини. За допомогою зовнішніх мембран здійснюються різні типи міжклітинних контактів, тобто зв'язок між окремими клітинами. Для багатьох типів клітин є характерним наявність на їх поверхні великої кількості виступів, складок, мікроворсинок. Вони значно збільшують площу поверхні, прискорюють обмін речовин та роблять міцнішими зв'язки окремих клітин між собою. У рослинних клітин зовні клітинної мембрани є товсті оболонки, які складаються з клітковини (целюлози). Ці вторинні клітинні стінки – продукт життєдіяльності органодів цитоплазми. Вони створюють міцну опору рослинним тканинам (деревина). Прикладом захисних структур клітин тваринного походження може бути хітин.

ТЕМА 11. БУДОВА КЛІТИНИ

Цитоплазма. Внутрішній вміст клітини (протоплазма) ділиться на цитоплазму і ядро. Цитоплазма – основна за об'ємом частина клітини, напіврідка маса колоїдної структури, в якій знаходяться органоді клітини. Агрегатний стан цитоплазми може бути різним: рідким – золь і в'язким – гель.

В цитоплазмі всіх клітин рослинного і тваринного походження є складні системи мембран, розташовані паралельно одна одній, – **ендоплазматична сітка (ЕПС)**. Мембрани завтовшки 6–8 нм мають ліпідно–білкову природу і за структурою подібні до зовнішньої мембрани клітини. Мембрани обмежують дуже розгалужену взаємозв'язану систему каналців, щілин і міхурців, яка з'єднує різні ділянки клітини. Діаметр порожнини каналців 25–30 нм. Деякі з них сполучають зовнішню мембрану з ядром. Ендоплазматичні мембрани бувають двох типів: гладенькі (агранулярні) і шорсткі (гранулярні). Стінки останніх несуть на собі багато рибосом. Ендоплазматична сітка збільшує внутрішню поверхню клітини, що потрібно для процесів обміну, бере активну участь у біосинтезі білків, жирів і вуглеводів; транспортує хімічні речовини в різні ділянки клітини.

Крім ендоплазматичної сітки в цитоплазмі є структури не мембранного типу – мікротрубочки. Це тоненькі ниткоподібні структури 15–20 нм завтовшки, до складу яких входять скоротливі білки. Вони утворюють нитки ахроматинового веретена під час мітозу, входять до складу клітинного центру, а також війок і джгутиків клітини. Мікротрубочки підтримують форму клітини (цитоскелет), а також забезпечують внутрішньоклітинний рух (пересування хромосом) і рух клітини і цілому за допомогою джгутиків і війок.

Рибосоми – нуклеопротейди сферичної форми, діаметром 15–20 нм, що складаються з рибонуклеїнової кислоти і білку (рис. 10.2). Кожна рибосома має дві нерівні субодиниці (субчастинки) – велику і малу.

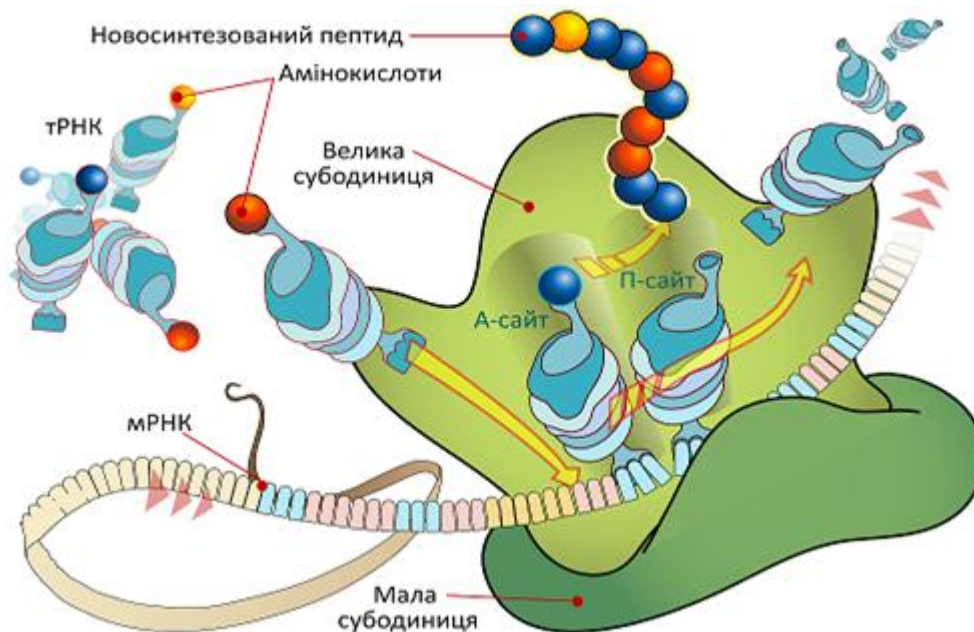


Рис 10.2. Будова рибосоми

Мала субодиниця має активну ділянку для приєднання матричної РНК і транспортної РНК, а велика – для синтезу поліпептидного ланцюга. Звичайно рибосоми об'єднані в групи по кілька десятків штук. Їх називають полісомами. Основною функцією рибосом є матричний синтез білків, під час якого рибосоми зв'язують і утримують компоненти білоксинтезуючої системи, виконують каталітичні функції і трансляцію. Особливо багато рибосом у клітинах тканин, які швидко ростуть.

Мітохондрії – органоїди клітини у вигляді паличок, зерен, ниток розміром від 0,5 до 5 мкм. Вони є у всіх клітинах, за винятком бактерій і синьо-зелених водоростей. Кількість мітохондрій в клітинах різна – від однієї (у деяких водоростей) до тисячі (печінка). Мітохондрії можуть переміщуватися в цитоплазмі, можуть утворювати скупчення.

Мітохондрії вкриті двома мембранами (зовнішньою і внутрішньою), простір між якими заповнений рідиною. Зовнішня мембрана гладенька. Від внутрішньої мембрани всередину відходять відростки – кристи (лат. *crista* – гребінь, виріст), які збільшують внутрішню поверхню. На поверхні крист розташовується велика кількість ферментів, які зумовлюють складні біохімічні реакції. У мітохондріях проходять окисно-відновні процеси, при яких розщеплюються вуглеводи, амінокислоти та інші органічні сполуки. При цьому виділяється енергія, яка акумулюється шляхом утворення фосфатних зв'язків в АТФ. Нагромадження АТФ робить мітохондрії своєрідними акумуляторами енергії клітини.

Тому їх часто образно називають "силовими станціями клітини". Синтезована в мітохондріях АТФ вільно виходить у цитоплазму й далі прямує до ядра та органоїдів клітини, де в міру потреби розпадається і забезпечує їх енергією.

Пластиди – органоїди, специфічні для рослинних клітин. У клітинах вищих рослин знаходиться від 10 до 200 пластид розміром 3–10 мкм, більшість з них мають форму двоопуклої лінзи (бувають у формі паличок, пластинок, лусок і зерен).

Залежно від характеру пігменту розрізняють: хлоропласти – зеленого кольору, хромопласти – жовтого, помаранчевого і червоного кольорів, лейкопласти – безбарвні пластиди. У процесі розвитку рослин пластиди одного типу можуть перетворюватися на пластиди іншого типу. Це явище особливо помітне при досяганні плодів. У більшості водоростей пластиди представлені хроматофорами.

Внутрішня будова пластид досить складна. У хлоропластах є свої рибосоми, дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК), рибонуклеїнові кислоти (РНК), включення жиру, зерна крохмалю. Зовні хлоропласти вкриті двома мембранами, всередині заповнені напіврідкою речовиною (stroma), в якій містяться особливі, властиві тільки хлоропластам структури – грани. Грани (розміром близько 1 мкм) – пакети круглих плоских мішечків (тилакоїдів), складених подібно до стовпчика монет перпендикулярно до широкої поверхні хлоропласта. Тилакоїди сусідніх гран сполучені між собою мембранними каналами (міжгранні ламели) в єдину взаємозв'язану систему. Хлорофіл розташований у певному порядку на поверхні і в товщі цих мембранних структур хлоропласта. Число гран у хлоропластах різне.

Хлоропласти не закріплені на певних місцях, а здатні змінювати своє положення в клітині або шляхом пасивного переміщення разом з течією цитоплазми, або шляхом активного орієнтованого переміщення (фототаксису).

Складна внутрішня просторова організація структурних елементів хлоропласта сприяє ефективному поглинанню і використанню променистої енергії, а також розмежовує в часі і просторі численні й різноманітні реакції, які в сукупності складають процес фотосинтезу. Відомо, що залежні від світла реакції цього процесу відбуваються лише в тилакоїдах, а біохімічні (темнові) реакції – в стромі хлоропласта.

Комплекс Гольджі, або внутрішній сітчастий апарат, зустрічається у всіх клітинах тварин і рослин. Утворений гладенькими мембранами, які розташовуються паралельно одна одній і утворюють систему трубочок з міхурцями різного розміру на кінцях. Розміри дрібних міхурців – 20–30 нм, великих – до 2000 нм.

Основна функція комплексу Гольджі – виведення синтезованих клітиною речовин.

Ці речовини транспортуються по каналах ЕПС і нагромаджуються у міхурцях комплексу Гольджі. Звідси вони або виводяться з клітини у зовнішнє середовище або використовуються в процесі життєдіяльності клітин. У комплексі також відбувається концентрація речовин речовин, які надходять у клітину ззовні і мають бути виведені з неї. Крім того, комплекс Гольджі бере участь у синтезі тих хімічних сполук, з яких будується клітинна мембрана.

Лізосоми – дрібні органоїди діаметром близько 1 мкм. Вони вкриті щільною мембраною і містять до 40 різних ферментів, здатних розщеплювати білки, жири і вуглеводи. Особливо багато лізосом у клітинах, здатних до фагоцитозу. Функція лізосом полягає у перетравленні речовин, які потрапили в клітину при фаго- або піноцитозі, а також у руйнуванні окремих органоїдів або клітини при її відмиранні. Це відбувається внаслідок руйнування оболонки лізосом і вивільнення з неї ферментів.

Клітинний центр (центросома) – органоїд, який міститься переважно біля ядра. Складається з 1-2, а іноді більше центріолей, оточених щільним шаром цитоплазми – центросферою. Центріоль має форму циліндра 0,2-0,3 мкм завдовжки і діаметром 0,1–0,15 мкм. Стінка циліндра складається з 9 пар мікротрубочок, утворених фібрилами.

Центросома визначає орієнтацію веретена поділу клітини між центріолями, які розходяться до полюсів клітини, та бере участь у розходженні хромосом до полюсів. З нею пов'язана здатність деяких клітин до активного руху.

Органоїди руху. Клітини можуть пересуватися за допомогою спеціальних органоїдів, до яких відносяться війки і джгутики. Війки клітин завжди численні, а довжина становить 10-15 мкм. Джгутиків частіше всього 1–8, 20–50 мкм завдовжки. Будова війок і джгутиків подібна. По всій довжині їх проходять мікротрубочки. Рух джгутиків і війок забезпечує не тільки пересування клітин у просторі, а й переміщення різних речовин на поверхні клітин та надходження харчових грудочок у клітину.

Багато одноклітинних організмів і деякі клітини багатоклітинних не мають спеціалізованих органоїдів руху і пересуваються за допомогою псевдоніжок (псевдоподій). Пересування за допомогою псевдоніжок отримало назву амебоїдного руху. В його основі лежить рух молекул скоротливих білків.

Включення частіше всього зустрічаються в рослинних клітинах і від органоїдів відрізняються тим, що вони тимчасові – то з'являються, то зникають у процесі життєдіяльності клітини і звичайно не оточені мембраною. Кількість їх залежить від інтенсивності обміну речовин і стану організму. Мають форму зерен або крапель різної величини і форми. З хімічним складом розрізняють: вуглеводні, білкові (зерна) та жирові (краплі) включення. У рослинних клітинах вуглеводи частіше всього відкладаються у

вигляді зерен крохмалю, а в тваринних – глікогену. Жирові краплини є в клітинах сполучної тканини тварин і в насінні рослин. За певних умов всі види включень можуть використовуватись клітиною в процесі її життєдіяльності, а потім нагромаджуються знову.

У цитоплазмі багатьох рослинних клітин і деяких тваринних клітинах присутні особливі органоїди – **вакуолі**. У рослин вакуолі утворюються в процесі росту клітин. Дрібні і численні вакуолі, поступово збільшуючись, зливаються одна з одною, утворюючи одну велику вакуолю, що займає майже всю клітину. Речовини клітинного соку, який заповнює вакуолю, сприяють живленню рослин і створюють напружений стан (тургор) у клітинах і тканинах. Особливо великі вакуолі утворюються в старих клітинах.

Ядро. Всі клітини тварин (за винятком еритроцитів) і рослин мають ядро. В більшості клітин є одне ядро, рідше зустрічаються дво- і багатоядерні клітини. Форма ядра здебільшого залежить від форми та розмірів клітини. Звичайно в кулястих клітинах ядро має округлу форму, у видовжених м'язових клітинах ядро також видовжене. У деяких клітинах ядра можуть бути неправильної форми.

Форма ядра може змінюватись з віком клітини й залежить від її функціонального стану. Розміри ядра найчастіше коливаються від 2 до 20 мкм.

Ядро клітини в період між поділами вкрито двома цитоплазматичними мембранами. Зовнішня мембрана ядра часто переходить у мембрани ЕПС і простір між двома ядерними мембранами сполучається з її каналом. В ядерних мембранах є пори діаметром 80-100 нм. Через них здійснюється обмін між ядром і цитоплазмою.

Вміст ядра називається ядерним соком (каріоплазмою). У ньому знаходиться 1-2 ядерця і хроматин.

У прокаріотів хроматин складається лише із молекул ДНК, а у еукаріотів – із ДНК, білків гістонів, невеликої кількості кислих білків та інформаційної РНК (іРНК). В період між поділами хроматин знаходиться у вигляді тонких ниток і щільних зерен різного розміру (гетерохроматин). У процесі мітозу в результаті конденсації і скорочення тонких ниток та злиття окремих брилок хроматину формуються паличкоподібні хромосоми. В період інтерфази в ядрі клітини здійснюються складні процеси біосинтезу ДНК, яка входить до складу хроматину, а також відбувається синтез іРНК (транскрипція).

Ядерця мають розміри 0,5-1 мкм, містять багато РНК і білку. Вони є місцем синтезу рибосомальної РНК (рРНК) і транспортної РНК (тРНК), ядерних білків та рибосом. Під час мітозу ядерця зникають, а потім формуються знову у телофазі.

Ядро – це не просто важлива частина клітини, а центр керування її життєвими процесами – обміном речовин, рухом, розмноженням. В ядрі зосереджена основна маса ДНК, яка є носієм спадкової інформації. Позбавлені ядра клітини (наприклад, еритроцити людини) мають порівняно коротку тривалість життя і не здатні до подальшого ділення і відновлення своєї цілісності при пошкодженнях.

Організми, які мають чітко оформлене ядро, відносяться до *еукаріот*, або ядерних організмів (всі тварини, більшість видів рослин і грибів).

Інша група організмів, менш чисельна, але більш давня за походженням, є *прокаріотами* (доядерними організмами). До них належать бактерії, синьо-зелені водорості. У них немає справжнього ядра та багатьох органоїдів. Замість ядра у них є нуклеоїд (подібний до ядра утвір). Він складається із скупчення нуклеїнових кислот і білків, які лежать в цитоплазмі, і не відділені від неї мембраною.

РОЗДІЛ III. ОБМІН РЕЧОВИН ТА ЕНЕРГІЇ В ОРГАНІЗМІ

ТЕМА 12. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ОБМІНУ РЕЧОВИН

Обмін речовин (метаболізм) – вся сукупність процесів поглинання і засвоєння поживних речовин та виділення продуктів обміну, яка супроводжується рядом складних перетворень і біохімічних реакцій в живих організмах і виділенням енергії.

Необхідною умовою обміну речовин є постійна взаємодія живої і неживої матерії, організму і середовища. Обмін речовин включає велику кількість різноманітних і часто протилежних процесів (фізичних, хімічних, фізіологічних), що забезпечує постійне самооновлення живої матерії.

Специфічними функціями обміну речовин є: вбирання (акумуляція) енергії зовнішнього середовища (енергії сонячного випромінювання, хімічних сполук); перетворення екзогенних сполук та виділення енергії, необхідної для процесів життєдіяльності; синтез біополімерів, властивих для даного організму.

Обмін речовин у рослинному і тваринному організмі відрізняється. Перш за все тим, що рослина будує складові частини свого тіла в процесі фотосинтезу переважно в результаті використання сонячної енергії, води, вуглекислого газу та мінеральних речовин (автотрофи). Людина ж і тварини одержують речовини рослинного і тваринного походження в травному каналі.

Розрізняють дві взаємозв'язані сторони обміну речовин: асиміляція і дисиміляція.

Асиміляція (анаболізм) – це частина обміну речовин, яка полягає в поглинанні, нагромадженні і засвоєнні речовин з оточуючого середовища та синтезі за їх рахунок структурних компонентів організму.

При асиміляції відбувається поетапний синтез складних біополімерів. Цей процес включає численні хімічні перетворення, які забезпечують використання органічних і мінеральних речовин, що потрапляють в організм з навколишнього середовища, для утворення специфічних для даного організму сполук – білків, вуглеводів, ліпідів та ін. За рахунок асиміляції забезпечуються процеси росту, розвитку організму та нагромадження енергії, необхідної для процесів життєдіяльності. Ці реакції відбуваються з поглинанням енергії (ендотермічні).

Дисиміляція (катаболізм) – це частина обміну речовин, яка обумовлює розпад складних речовин – білків, вуглеводів, ліпідів з утворенням кінцевих продуктів.

Основними кінцевими продуктами дисиміляції у більшості живих організмів є вуглекислий газ, вода і аміак. У рослин кінцеві продукти значною мірою використовуються як вихідний матеріал для синтезу органічних речовин. У тварин більша частина кінцевих продуктів виділяється з організму і лише частина використовується для синтезу важливих сполук. Для дисиміляції характерними є реакції розпаду складних біополімерів, які потрапляють з їжею або є структурними елементами тканин і клітин, до більш простих під час окиснення їх. Ці реакції відбуваються з виділенням енергії (екзотермічні).

Співвідношення між процесами асиміляції і дисиміляції є досить важливим показником функціонального стану організму. Найбільш інтенсивно процес асиміляції проходить в період росту організму. Перевага процесів дисиміляції спостерігається при деяких патологічних процесах і під час старіння організму.

За нормальних фізіологічних умов в організмі забезпечується нероздільна єдність процесів асиміляції і дисиміляції. Енергія, яка вивільняється при дисиміляції, використовується на синтез сполук, специфічних для даного організму, та на забезпечення важливих фізіологічних функцій – сталої температури тіла, м'язових скорочень, проведення нервових імпульсів.

Всі анаболічні і катаболічні реакції, характерні для асиміляції і дисиміляції, що забезпечують процеси проміжного обміну, здійснюються за участю біокаталізаторів – ферментів, які спрямовують всі біохімічні перетворення в організмі.

Крім того, обмінні процеси організму перебувають під постійним безпосереднім контролем ЦНС та ендокринної системи. За висловом І.П.Павлова, нервова система є „розпорядником всієї діяльності організму”.

Кожному організму тварин властивий свій тип обміну речовин, який залежить від породи, клімату, фізіологічного стану організму.

В процесі обміну речовин виділяють такі етапи:

1. Перетравлювання і всмоктування – механічна і хімічна обробка складових частин корму, всмоктування простих речовин. Проходить при участі ферментів. В результаті травлення вуглеводи розщеплюються до моносахаридів при участі ферментів глікозидаз; ліпіди – до спиртів і вищих жирних кислот при участі ліпаз; білки – до амінокислот при участі протеолітичних ферментів.

2. Проміжний обмін – включає процеси розпаду і синтезу тканин організму.

3. Виділення кінцевих продуктів обміну в навколишнє середовище.

Кінцевими продуктами обміну білків і НК є сечовина, сечова кислота, алантоїн, вода, енергія, вуглекислий газ. При окисненні 1 г жирів вивільняється 9,3 ккал енергії; 1 г вуглеводів – 4,1 ккал; 1 г білків – 4,1 ккал енергії.

Обмін речовин у живій матерії вивчають на різних рівнях, починаючи з організму і закінчуючи атомами. Матеріал для вивчення цього питання одержують від людини, тварин, рослин, вірусів, мікроорганізмів.

ТЕМА 13. МЕТОДИ ВИВЧЕННЯ ОБМІНУ РЕЧОВИН

Серед методів вивчення на рівні *цілісного організму* особливе місце посідає **метод балансових дослідів**.

Вивчають перетворення речовин в організмі від надходження в складі їжі або корму до кінцевих продуктів обміну, які досліджують у видихуваному повітрі, калі, сечі, потовій рідині.

Зокрема, *вивчають азотистий баланс (визначають кількість азоту, який поступає в організм і кількість азоту, який виділяється)*.

Відмічають:

а) *позитивний азотистий баланс* – коли азоту виділяється менше, ніж його поступило в організм. Відмічається в період росту організму, при вагітності, у високопродуктивних тварин;

б) *від’ємний (негативний) азотистий баланс* – коли кількість азоту, який виділяється, більша, ніж та його кількість, яка поступила. Ця різниця

утворюється за рахунок розпаду речовин. Спостерігається при хворобах, голодуванні;

в) *азотиста рівновага* – стан, коли азоту виділяється стільки, скільки його поступило.

Ще один важливий метод – **метод визначення дихального коефіцієнта**.

Дихальний коефіцієнт (ДК) – відношення об'єму виділеного вуглекислого газу до об'єму засвоєного кисню за однаковий проміжок часу. Дихальний коефіцієнт при окисненні вуглеводів дорівнює 1; жирів – 0,71; білків – 0,781.

На рівні окремих органів обмін речовин досліджують за допомогою таких методів:

а) **метод спостереження над тваринами із видаленими органами** – найчастіше використовують при вивченні гормонів;

б) **фістульний метод** (запропонував І.П.Павлов) – постановка фістул на більшість органів травлення;

в) **метод ангіостомії** – у кровоносні судини органу вставляють канюлі, за допомогою яких одержують проби артеріальної і венозної крові.

На тканинному рівні:

а) **метод тканинних зрізів**, розроблений О. Варбургом. З тканин, щойно взятих від живого організму, готують тонкі зрізи, негайно вміщують їх у розчини, які містять певні речовини. Проводять інкубацію при температурі 37°C. Через певні проміжки часу вивчають продукти метаболізму, визначаючи хімічний склад тканини і середовища.

Методи дослідження обміну речовин на клітинному і субклітинному рівні:

а) **метод мічених атомів (ізоотопів)** – цим методом можна визначити, де, в якому місці організму утворюються відповідні речовини. Використовують ізотопи фосфору, йоду, азоту. Піддослідним тваринам вводять радіоактивні ізотопи, які включаються в реакції асиміляції. Тварин вбивають, а з органів чи тканин їх готують гістологічні препарати і виявляють радіоактивний розпад ізоотопів. Метод точний і дає змогу визначити в клітині до 50–60 атомів ізоотопу.

б) Все ширше застосовують **гістохімічні методи**, з допомогою яких на препаратах мікроскопічно визначають тканинну локалізацію і вміст окремих речовин.

в) **метод екстрактів і гомогенатів** – вивчають різні субклітинні структури;

г) **метод електронної мікроскопії** – визначають локалізацію та кількість окремих хімічних речовин в субклітинних структурах;

д) **метод ультрацентрифугування** – проводять центрифугування при великих кількостях обертів;

е) метод хроматографії – дає можливість розділити білки на окремі амінокислоти;

є) метод електрофорезу – дає можливість розділити білки на різні фракції (альбуміни, α , β , γ -глобуліни).

Комплексне використання методів дало змогу розшифрувати ультраструктуру клітин – основного об'єкта дослідження живої матерії.

Цифрові дані, одержані різними біохімічними методами, піддають статистичній обробці. Потім приступають до узагальнення результатів біохімічних досліджень.

Узагальнення оформлюють у вигляді таблиць, графіків, діаграм та інших матеріалів. На основі цього формують висновки про закономірності явищ, які вивчаються, – біохімічну статистику і динаміку живих організмів.

ТЕМА 14. БІОЛОГІЧНЕ ОКИСНЕННЯ (ТКАНИННЕ ДИХАННЯ)

Процеси біологічного окиснення є основним джерелом енергії в організмі.

Основи вчення про окиснення закладені М.В.Ломоносовим і А.Лавуазьє при дослідженні процесів горіння.

Всі реакції, під час перебігу яких відбувалося приєднання кисню до будь-якої речовини, стали називати *окисненням*, а реакції з відщепленням кисню – *відновленням*.

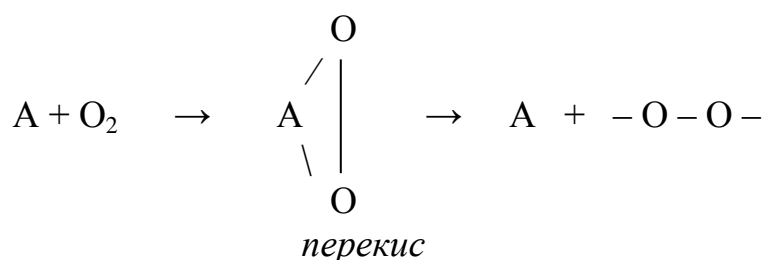
А.Лавуазьє, співставляючи процеси горіння з процесами дихання тварин, звернув увагу на схожість між ними.

При диханні, як і під час горіння, має місце поглинання з повітря кисню і виділення вуглекислого газу і води. Але між горінням і біологічним окисненням є цілий ряд відмінностей:

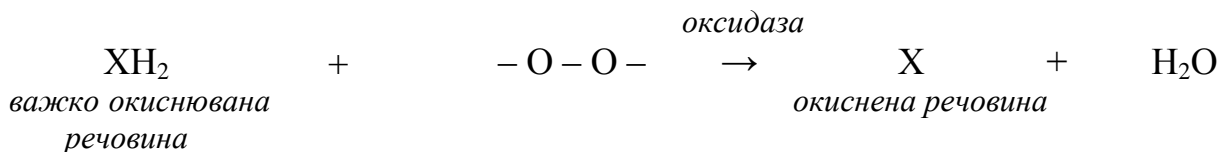
Горіння	Біологічне окиснення
Проходить поза організмом	Відбувається в живому організмі
Перешкоджає наявності води	Як кінцевий продукт утворюється вода
Зажди супроводжується підвищенням температури	Проходить при температурі тіла
Енергія виділяється дуже швидко у вигляді тепла і світла	Енергія звільняється повільно і акумулюється в макроергічних сполуках (переважно у вигляді АТФ)

Сучасна теорія біологічного окиснення побудована на двох теоріях:

1. *Теорія О.М.Баха (теорія перекисного окислення)* – запропонована в 1897 році. О.М.Бах вважав, що окиснення органічних речовин в організмі молекулярним киснем відбувається з утворенням перекисів. Але з'єднання органічних речовин з киснем проходить після активування кисню (не $O=O$, а $-O-O-$). Активування кисню проходить при допомозі ферменту оксигенази. Кисень, з'єднуючись з оксигеназою, утворює прекис. Якщо позначити оксигеназу А, то цей процес схематично можна записати так:



Активний кисень має здатність окиснювати молекули інших органічних сполук, які з молекулярним киснем не реагують:



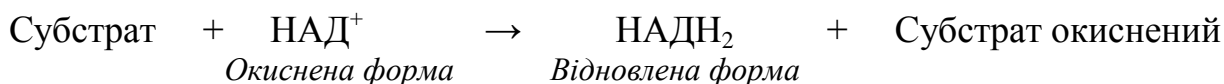
Значний внесок у розуміння процесів біологічного окиснення зробив російський біохімік Володимир Іванович Палладін. Вивчаючи окиснення речовин у рослинах, він встановив, що вно може відбуватися і при відсутності кисню, якщо в реакційному середовищі є речовини, які мають здатність приєднувати водень.

2. *Теорія дегідрування.* В 1912 році В.І.Палладін, а незалежно від нього німецький вчений Г.Віланд висунули теорію дегідрування – від речовини відщеплюється водень, потім він окиснюється киснем і утворює воду.

Сучасна теорія біологічного окиснення (БО) включає і процес утворення перекисів, і процес дегідрування.

Біологічне окиснення – процес ферментативний і поетапний.

1 *етап – дегідрування субстратів.* Проходить при участі ферментів дегідрогеназ (ферменти з класу оксидоредуктаз; білкова частина представлена амінокислотами, а простетична група – НАД). Водень, який відщеплюється від субстрату, приєднується до НАД і утворює НАДН₂:

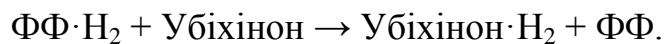


Субстрат при цьому окиснюється, а фермент – відновлюється.

2 етап – приймають участь флавінові ферменти (простетична група в них представлена фосфорним ефіром вітаміну В₂). В окисненій формі вітамін В₂ має жовтий колір. Тому ферменти і називають „жовті дихальні ферменти”.

Водень від НАДН₂ переноситься на флавінові ферменти. З цих ферментів водень може окиснюватись киснем і утворювати воду.

3 етап – перенесення електронів і протонів від відновлених флавінових ферментів на убіхінони (коензим Q):



4 етап – з коензиму Q протони атомів водню переходять в навколишнє середовище, а електрони поступають на цитохромну систему. Цитохромна система складається з ряду оксидоредуктаз, небілковою частиною яких є залізо порфірини, близькі за своєю будовою до гемму. Відомо понад 20 цитохромів. Вони позначаються відповідними латинськими буквами – a, b, c, d і т. д.

Цитохромна система приймає електрони послідовно на цитохроми b, c, a і a₃. Під час перенесення електронів по чергово відбувається відновлення заліза ($Fe^{3+} \rightarrow Fe^{2+}$) і окиснення заліза ($Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}$) цитохромів аж до ЦХО (цитохромоксидази – ферменту aa₃). ЦХО передає електрони молекулярному кисню, активуючи його. Кисень взаємодіє з йонами водню, які знаходяться в середовищі, утворюючи воду (рис. 14. 1).

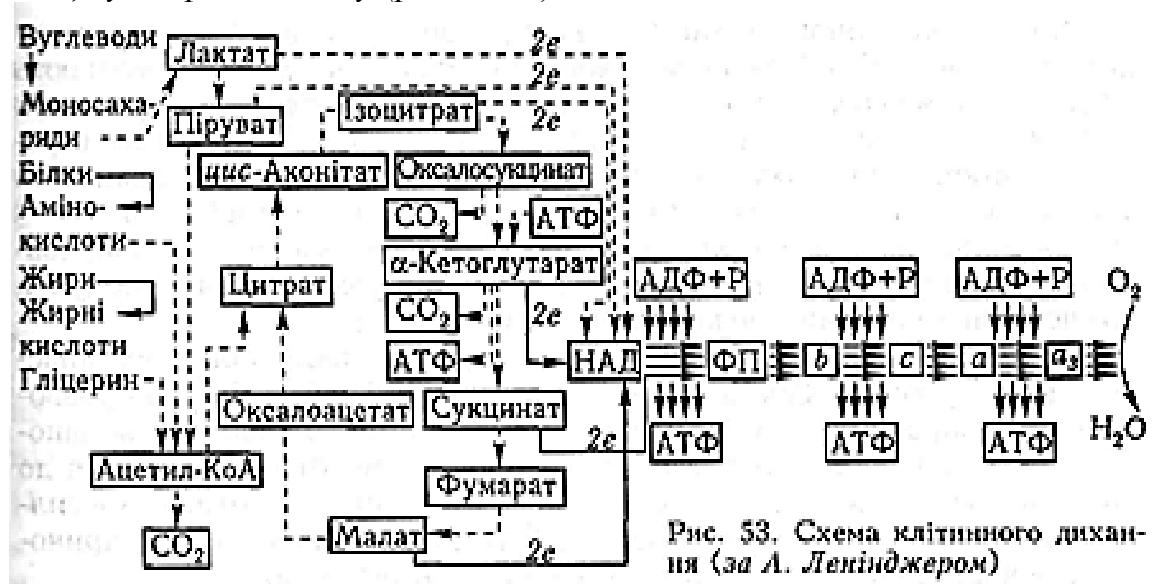


Рис. 14.1 Схема клітинного дихання (за Ленінджером)

Кінцевий продукт біологічного окиснення – вода. Крім води, утворюються вуглекислий газ і виділяється хімічна енергія.

Вуглекислий газ може витрачатись на карбоксилювання. Хімічна енергія акумулюється у вигляді АТФ.

У дихальному ланцюгу створюється своєрідний електронний каскад. Послідовність розміщення основних компонентів дихального ланцюга визначається співвідношенням швидкості окиснення і відновлення окремих компонентів системи, а також *величиною редокс-потенціалів*, що виникають між сусідніми компонентами.

Величина редокс-потенціалу показує напрям перенесення електронів у дихальному ланцюгу. Перенесення електронів здійснюється завжди від меншого потенціалу до більшого. Для більшості органічних субстратів нормальні редокс-потенціали окисно-відновних систем дорівнюють $-0,6\text{В}$. Оскільки редокс-потенціал нікотинамідних ферментів дорівнює $-0,32\text{В}$, а флавінових – $(-0,06-0,016)$, то відбувається перенесення електронів від нікотинамідних до флавінових ферментів.

Приблизно 5% всієї води, що утворюється при біологічному окисненні, знаходиться у формі перекису водню (H_2O_2), який є токсичним для організму.

У медицині перекис водню використовують як дезинфікуючий засіб при лікуванні гнійних ран.

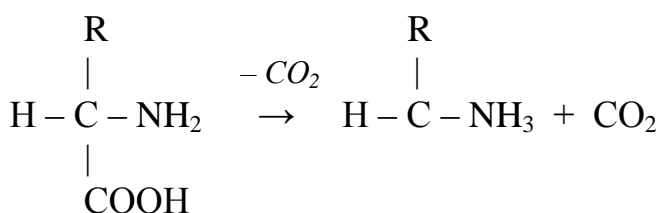
При розщепленні перекису водню утворюється атомарний кисень.

Як же утворюється вуглекислий газ?

Раніше думали, що це просте сполучення : $\text{C} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2$.

Але в організмі цього не відбувається, тому що для цього потрібна висока температура.

В організмі людини і тварини CO_2 утворюється внаслідок декарбоксилування кетокислот, амінокислот, жирних кислот. Даний процес – ферментативний.



При біологічному окисненні, крім води і вуглекислого газу, звільняється енергія, яка акумулюється у вигляді АТФ.

Утворення АТФ відбувається:

1. Коли електрони переносяться на флавінові ферменти (частина енергії переноситься на АДФ і утворюється АТФ).
2. Коли електрони переходять з флавінових ферментів на цитохроми.
3. Коли електрони переносяться з цитохромів на кисень.

Процес утворення енергії в результаті біологічного окиснення називається окисне фосфорилування.

У процесі біологічного окиснення більше 50% енергії, яка виділяється, резервується клітинами тканин у вигляді макроергічних сполук, переважно у вигляді АТФ.

Біосинтез АТФ здійснюється з АДФ і активованого неорганічного фосфату.

Окисне фосфорилювання відкрив В.П.Енгельгардт в 1930 році. Під час цього процесу виникає макроергічний зв'язок, багатий на енергію. Цей зв'язок позначається символом тильда (за пропозицією Б.Ліпмана у 1946 році).

Активація фосфату проходить головним чином за рахунок енергії біологічного окиснення.

Отже, окисне фосфорилювання – це фосфорилювання АДФ, яке пов'язане з процесами окиснення в організмі і супроводжується утворенням АТФ.

Окисне фосфорилювання проходить головним чином в мітохондріях. Тому мітохондрії називають "силовими станціями клітини".

Мітохондрії – важливі органоїди клітини. Їх розміри 0,5–7 мкм. Кількість їх у клітині коливається від 50 до 5000. Мітохондрії мають зовнішню і внутрішню мембрану. Від внутрішньої мембрани в порожнину мітохондрії відходять вирости – кристи або гребені. Ферменти, які каталізують процес окисного фосфорилювання, зосереджені на мембранах мітохондрій. Існує кілька теорій окисного фосфорилювання. Розглянемо дві з них.

Хімічна теорія. Її запропонував Б.Ліпман та деякі інші дослідники. Суть її полягає в тому, що енергія, яка виділяється при перенесенні електронів в дихальному ланцюгу, спочатку використовується для утворення певних гіпотетичних, багатих на енергію сполук, а потім передається для синтезу АТФ. Ця гіпотеза до цього часу не дістала експериментального підтвердження.

Хеміосмотична теорія. Запропонована у 1961 році дослідником Л.Мітчеллом. Експериментальне обґрунтування і подальший розвиток вона одержала в дослідженнях В.П.Скулачова. Суть гіпотези зводиться до того, що хімічна енергія окиснення перетворюється в електрохімічні потенціали на зовнішній і внутрішній поверхнях мітохондріальної мембрани. Різниця між такими потенціалами є джерелом енергії, завдяки якій проходить синтез АТФ. Ця гіпотеза порівняно з іншими є найбільш обґрунтованою, хоч і має чимало нез'ясованих питань, які вимагають подальшого дослідження.

ТЕМА 15. ОСНОВНІ МАКРОЕРГІЧНІ СПОЛУКИ ОРГАНІЗМУ

Макроергічні сполуки організму – це сполуки, в яких акумулюється велика кількість енергії ("макрос" – багато, "ергос" – енергія).

При розриві або утворенні хімічних зв'язків у сполуках постійно змінюється рівень вільної енергії системи (ΔG). Якщо величина зміни вільної енергії становить від 12-17 кДж/моль, такі сполуки називають нормальними в енергетичному відношенні. Якщо ж величина зміни вільної енергії більша за 20-25 кДж/моль, такі сполуки називаються макроергічними. Характерним є те, що в цих сполуках макроергічні зв'язки локалізуються переважно між атомами фосфору і сірки. Основна макроергічна сполука – АТФ: А – рибоза – Р ~ Р ~ Р.

Інші макроергічні сполуки: АДФ, креатин фосфат, аргінінфосфат, ацетил фосфат, 1,3-дифосфогліцерінова кислота, фосфопіровиноградна кислота. Аргінінфосфат – міститься в організмі жаб, ящірок.

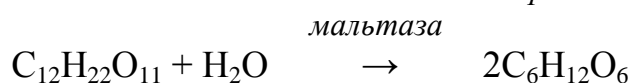
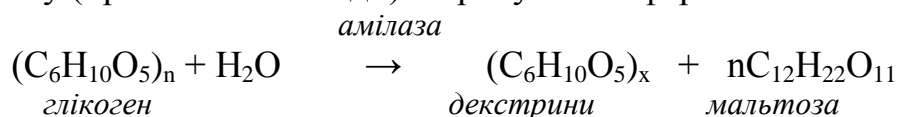
Креатинфосфат – міститься у скелетних м'язах, серці, мозку, нервовій тканині і бере участь в енергетичному обміні. При гідролізі в організмі креатин фосфат перетворюється на креатин. Біологічна роль креатинфосфату полягає у підтриманні в тканинах сталого вмісту АТФ. Кінцевим продуктом обміну креатинфосфату є креатинін, який утворюється при спонтанному не ферментативному гідролізі креатинфосфату і виділяється з сечею;

ТЕМА 16. РОЗПАД ГЛІКОГЕНУ

В організмі тварин і людини постійно відбувається процес розпаду глікогену. Протягом доби в організмі тварин синтезується і розщеплюється 65-70% глікогену печінки. Розпад глікогену відбувається двома шляхами:

1. гідролізом.
2. фосфоролізом.

В шлунково-кишковому тракті глікоген розпадається шляхом гідролізу (при наявності води) в присутності ферментів амілази, мальтази.



В печінці і м'язах глікоген розпадається шляхом фосфоролізу (відкрив у 1937 році Я.О.Парнас). Фосфороліз глікогену – це процес, зворотній глікогенезу. Його ще називають **глікогеноліз**.

ТЕМА 17. БРОДІННЯ ТА ЙОГО ВИДИ

Основні реакції анаеробного розщеплення вуглеводів подібні до спиртового бродіння. Проміжним продуктом цих процесів є піровиноградна кислота. Її подальші перетворення ведуть до спиртового або інших видів бродіння, утворення оцтової кислоти або повного окиснення до вуглекислого газу і води в процесі аеробного розпаду.

Найважливішим із видів бродіння є *спиртове бродіння*, яке лежить в основі цілого ряду харчових виробництв – виноробства, пивоваріння, виготовлення спирту тощо. Воно здійснюється завдяки життєдіяльності цілого ряду мікроорганізмів, найтипівішими з яких є дріжджі.

Як вперше встановив Гей-Люссак, сумарно спиртове бродіння може бути виражене таким рівнянням:



Наведене сумарне рівняння спиртового бродіння не відображає того факту, що звичайно крім головних продуктів бродіння – етилового спирту та вуглекислого газу у незначній кількості утворюються інші речовини: янтарна кислота; сивушні масла (суміш амілового, ізоамілового, бутилового та інших спиртів); оцтовий альдегід; гліцерин та ін.

При спиртовому бродінні піровиноградна кислота під впливом ферменту піруватдекарбоксилази розщеплюється до вуглекислого газу та оцтового альдегіду. Останній вступає в реакцію з НАДН (утворився раніше при окисненні фосфогліцеринового альдегіду у фосфогліцеринову кислоту). В результаті проходить утворення етилового спирту. Реакція відновлення оцтового альдегіду каталізується ферментом алкогольдегидрогеназою.

Різні цукри зброджуються з різною швидкістю. Найбільш легко піддаються зброджуванню глюкоза і фруктоза, повільніше зброджуються маноза і ще повільніше – галактоза; пентози дріжджами не зброджуються; вони можуть зброджуватися лише деякими цвілевими грибами з роду *Fusarium*.

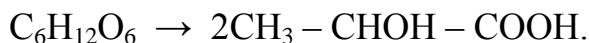
З дисахаридів гарним субстратом спиртового бродіння є сахароза і мальтоза. Але обидва ці дисахариди зброджуються лише після попереднього гідролізу на складові їх моносахариди.

Дріжджі зброджують досить високі концентрації цукру, які досягають 60%. Вони витримують також значні концентрації спирту, які досягають 10–14%; при цьому необхідно відмітити, що дріжджі більш чутливі до спирту при високих концентраціях цукру і при підвищених температурах.

В присутності кисню спиртове бродіння припиняється і дріжджі одержують енергію, необхідну для їх розвитку і життєдіяльності, шляхом кисневого дихання.

При цьому дріжджі витрачають цукор значно економніше, ніж в анаеробних умовах. Припинення бродіння під впливом кисню одержало назву "ефекта Пастера".

При **молочнокислому бродінні** з однієї молекули гексози утворюються дві молекули молочної кислоти:



Воно відіграє дуже велику роль при виробництві молочнокислих продуктів, при виготовленні квасу, хлібних заквасок, для хлібопечення, при квашенні капусти, огірків, при силосуванні кормів.

Крім молочної кислоти, в результаті молочнокислого бродіння утворюються також: оцтова кислота, етиловий спирт, вуглекислий газ, водень, метан.

Це пояснюється тим, що мікроорганізми, які викликають молочнокисле бродіння, поділяються на дві великі групи:

- *гомоферментативні молочнокислі бактерії* – це справжні анаероби, які зброджують гексози у точній відповідності з вищенаведеним рівнянням молочнокислого бродіння (*Streptococcus lactis*);

- *гетероферментативні молочнокислі бактерії* – крім молочної кислоти утворюють значні кількості інших продуктів, зокрема оцтової кислоти та етилового спирту (*Bacterium lactis aerogenes*). Вихід оцтової кислоти при зброджуванні цукрів подібними мікробами може перевищувати вихід молочної кислоти.

Третім найважливішим видом бродінь є **маслянокисле бродіння**. Більшість мікроорганізмів, які викликають маслянокисле бродіння, є анаеробами. Деякі з них належать до групи облигатних анаеробів, тобто таких організмів, які можуть жити тільки лише у відсутності кисню і для яких останній є отрутою.

Сумарне рівняння маслянокислого бродіння має такий вигляд:



При маслянокислому бродінні спостерігається утворення дуже великої кількості побічних продуктів: вуглекислого газу, водню, етилового спирту, молочної кислоти, оцтової кислоти.

Маслянокисле бродіння в природних умовах проходить в гігантських масштабах на дні боліт, в заболочених ґрунтах, в намулах і у всіх тих місцях, куди обмежений доступ кисню і де завдяки діяльності маслянокислих бактерій розкладаються величезні кількості органічної речовини.

Всі інші види бродінь є комбінаціями трьох основних типів. Наприклад, ацетоноетилове бродіння є комбінацією спиртового і маслянокислого бродінь. Бродіння клітковини і бродіння пектинових речовин – різновиди маслянокислого бродіння. Пропіоновокисле бродіння, яке має велике значення при виробництві сирів, може розглядатися як комбінація молочнокислого і спиртового бродінь.

Три основні типи бродіння органічно пов'язані між собою. Про це говорять багаточисельні експериментальні дані, одержані при дослідженні проміжних продуктів бродіння. Більш того, ці дані показують, що бродіння знаходяться у найтіснішому зв'язку з нормальним кисневим диханням.

ТЕМА 18. АНАЕРОБНИЙ РОЗПАД ВУГЛЕВОДІВ

Вуглеводи органів і тканин людини і тварин, здебільшого глікоген і глюкоза, постійно зазнають різних перетворень, серед яких особливе місце належить процесам розкладання вуглеводів з вивільненням енергії.

Проміжний (внутріклітинний) обмін вуглеводів – це розпад глюкози в клітинах до утворення кінцевих продуктів – CO_2 і H_2O з вивільненням енергії.

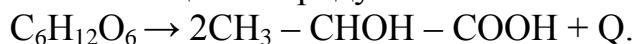
Розпад глюкози в клітинах йде в дві фази:

I – без доступу кисню анаеробна фаза (гліколіз);

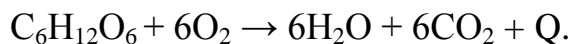
II – в присутності кисню – аеробна фаза.

Процес розпаду глікогену – глікогеноліз.

При відсутності кисню кінцевим продуктом є молочна кислота:



Під час аеробного розкладання вуглеводів кінцевими продуктами є CO_2 і H_2O :



Процес анаеробного розщеплення вуглеводів відбувається без доступу кисню. Проходить у різних органах і тканинах вищих організмів, а також у клітинах бактерій і мікроорганізмів. Основним субстратом для цього процесу є глюкоза і глікоген, а для окремих бактерій – пентози, жирні кислоти та амінокислоти.

Основні реакції анаеробного розщеплення вуглеводів подібні до спиртового бродіння. Відмінності полягають у тому, що при спиртовому бродінні вуглеводів кінцевими продуктами є етиловий спирт і вуглекислий газ (при дії ферментів дріжджів), а при анаеробному розщепленні – молочна кислота або ПВК. Значний внесок у вивчення анаеробного перетворення вуглеводів зробили вітчизняні та зарубіжні вчені В.О.Енгельгардт, Я.О.Парнас, В.О.Беліцер, Г. Ембден, О. Мейєргоф, К.Корі, А.Гарден та ін.

Треба сказати, що процес анаеробного перетворення вуглеводів порівняно з аеробним, є філогенетично давнішим, він виник на ранніх етапах розвитку живої матерії, коли атмосфера Землі не містила вільного кисню. В той час анаеробне перетворення поживних речовин було основним способом забезпечення організму енергією. Більшість аеробних організмів зберегла до

цього часу такий спосіб вилучення енергії. Він є ніби підготовчим етапом до наступного окислення вуглеводів до кінцевих продуктів за аеробних умов.

Анаеробне перетворення вуглеводів в організмах людини і тварин може розпочинатися з глікогену або глюкози. У першому випадку його називають глікогенолізом, у другому – гліколізом.

У скелетних м'язах ці два процеси виражені в однаковій мірі, а в головному мозку і серцевому м'язі переважає гліколіз.

Етапи анаеробного розпаду:

1. При гліколізі для того, щоб глюкоза окислилась, вона повинна фосфорилюватись (приєднати залишок фосфорної кислоти). Цей залишок приєднується від АТФ.

При глікогенолізі в присутності H_3PO_4 і ферменту фосфорилази (клас трансфераз) утворюється глюкозо-1-фосфат.

Після цього подальші шляхи гліколізу і глікогенолізу зливаються і можуть бути розглянуті разом..

2. Глюкозо-6-фосфат під дією ферменту фосфогексоізомерази ізомеризується у фруктозо-6-фосфат. Реакція протікає в прямому і зворотному напрямку.

У тканинах організму між двома фосфорними ефірами гексоз встановлюється динамічна рівновага (70% глюкозо-6-фосфату і 30 % фруктозо-6-фосфату).

3. На цьому етапі фруктозо-6-фосфат фосфорилюється в присутності АТФ і утворюється фруктозо-1,6-дифосфат.

Ця реакція необоротна і є найповільнішою в процесі гліколізу.

4. Наявність двох залишків фосфату на протилежних кінцях молекули гексози призводить до різкого ослаблення зв'язків між третім і четвертим атомами вуглецю. В результаті цього фруктозо-1,6-дифосфат легко розщеплюється на дві фосфорильовані тріози під впливом ферменту альдолази (клас ліаз).

Цей етап – місце переходу вуглеводів у жири (5-10% вуглеводів йде на утворення жирів).

З фосфодіоксіацетону утворюються гліцерин та вищі жирні кислоти, які, сполучаючись між собою, утворюють молекулу жиру.

5. Для утворення енергії фосфодіоксіацетон ізомеризується і переходить в другу молекулу 3-фосфогліцеринового альдегіду.

Отже, з кожної молекули глюкози утворюються дві молекули 3-фосфогліцеринового альдегіду. На цих стадіях гліколізу енергія АТФ лише використовувалась. На послідовних стадіях енергія вивільняється і акумулюється в макроергічних зв'язках.

6. Дві молекули 3-фосфогліцеринового альдегіду в присутності H_3PO_4 і ферменту дегідрогенази перетворюються в 1,3-дифосфогліцеринову кислоту шляхом фосфорилювання.

Проміжним етапом в цьому процесі є утворення фермент–субстратного комплексу, внаслідок окислення якого вивільняється енергія. Ця енергія зосереджується на карбоксил-фосфатному зв'язку.

7. 1,3-дифосфогліцеринова кислота в присутності ферменту фосфокінази віддає свій макроергічний зв'язок АДФ. Утворюється 3-фосфогліцеринова кислота і молекула АТФ.

Це перше місце, де організм отримує енергію: $\text{АДФ} + \text{H}_3\text{PO}_4 \rightarrow \text{АТФ}$.

8. 3-фосфогліцеринова кислота під впливом ферменту фосфоглюкомутази переходить в 2-фосфогліцеринову кислоту.

9. 2-фосфогліцеринова кислота під впливом енолази і при наявності йонів Mg^{2+} втрачає молекулу води, перетворюючись на енольну форму ПВК, яка має макроергічний зв'язок.

10. Залишок фосфорної кислоти переноситься на АДФ і утворюється АТФ, а енолфосфопіровиноградна кислота перетворюється в енольну форму ПВК (при наявності Mg^{2+} , K^+ і піруваткінази).

Енольна форма ПВК нестійка і переходить в кетоформу (без ферменту):

На цьому процес може закінчитися.

11. При нестачі кисню ПВК під дією ферменту лактатдегідрогенази і в присутності відновленого НАДН₂ перетворюється на молочну кислоту, яка звичайно і є кінцевим продуктом анаеробного розпаду вуглеводів у тваринних клітинах.

Таким чином, з однієї молекули глюкози при анаеробному її розпаді утворюються дві молекули молочної кислоти. В цій фазі утворюється 2 молекули АТФ (2 молекули АТФ затратилось, 4 молекули утворилось). При глікогенолізі з однієї молекули глюкози утворюється 3 молекули АТФ.

При повному окисненні 1 моля глюкози утворюється 686 ккал енергії. В анаеробній фазі утворюється лише 47 ккал. При цьому в АТФ акумулюється лише 35-40% всієї вивільнюваної хімічної енергії. 60-65% енергії розсіюється у вигляді теплоти. Отже, ККД цього процесу 0,35-0,40.

Процес гліколізу проходить у гіалоплазмі клітин (частина протоплазми, яка оточує всі органели).

ТЕМА 19. АЕРОБНИЙ РОЗПАД ВУГЛЕВОДІВ

Основна кількість енергії окиснення вуглеводів вивільняється в аеробних умовах – при наявності кисню. Цей процес називається циклом трикарбонових кислот (ЦТК), лимоннокислим циклом, клітинним диханням, циклом Г.Кребса (за ім'ям вченого, який його досліджував). Крім Г.Кребса, значний вклад у вивчення цього процесу внесли С.Є.Северин, А. Ленінджер та інші. *Цей процес відбувається у мітохондріях.*

Аеробне і анаеробне перетворення вуглеводів тісно пов'язані між собою: наявність ПВК, якою завершується анаеробна фаза і починається аеробна; обидва процеси каталізуються одними і тими ж ферментами; хімічна енергія, яка утворюється, резервується у вигляді АТФ; приймають участь одні і ті ж коферменти (НАД, НАДФ) і катіони.

Відмінності: анаеробна фаза проходить у гіалоплазмі, аеробна – в мітохондріях; анаеробна – без доступу кисню, аеробна – при наявності кисню. За деяких умов між обома фазами може проявлятися антагонізм. Наприклад, при наявності кисню різко зменшується швидкість реакцій гліколізу; в свою чергу, продукти гліколізу можуть гальмувати аеробний розпад вуглеводів.

Розглянемо поетапно аеробний розпад вуглеводів.

1. Якщо кінцевий продукт анаеробного розщеплення вуглеводів – молочна кислота, то частина її всмоктується в кров, частина йде на утворення глікогену, а частина окиснюється до ПВК.

ПВК в присутності КоА перетворюється в активну оцтову кислоту (ацетил-КоА).

Ацетил-КоА містить макроергічний зв'язок (акумулює 5-7% енергії). Основна маса хімічної енергії утворюється в результаті окиснення "активного ацетату".

2. Ацетил-КоА конденсується з щавлево-оцтовою кислотою і утворюється лимонна кислота. КоА при цьому відщеплюється.

ЩОК утворюється або при переамінуванні аспарагінової кислоти, або при карбоксилюванні ПВК.

3. Лимонна кислота в присутності ферменту аконітази після відщеплення води перетворюється в цис-аконітову кислоту.

Цис-аконітова кислота в присутності аконітази приєднує молекулу води і перетворюється в ізолимонну кислоту. Між трьома трикарбоновими кислотами встановлюється динамічна рівновага.

5. Ізолимонна кислота під впливом дегідрогенази перетворюється в щавлево-янтарну кислоту. При цьому водень, який відщепився, окиснюється і дає воду.

6. Щавлево-янтарна кислота декарбоксилюється і перетворюється в α -кетоглутарову кислоту.

7. α -кетоглутарова кислота в присутності КоА перетворюється в активну сукцінілову кислоту (сукцініл-КоА), яка містить макроергічний зв'язок.

8. Сукцініл-КоА передає макроергічний зв'язок і перетворюється в янтарну кислоту.

9. Янтарна кислота окиснюється і перетворюється у фумарову кислоту (існує в транс-формі).

10. Фумарова кислота гідратується і під впливом фумаратгідратази перетворюється на яблучну.

11. Яблучна кислота окиснюється і перетворюється в щавлево-оцтову кислоту. Утворюється вода.

При наявності в реагуючій системі ацетил-КоА щок знову включається в цикл трикарбонових кислот.

В циклі Кребса з 1 грам-молекули глюкози при повному окисненні звільняється 639 ккал енергії. Утворюється 36 молекул АТФ.

Цей процес забезпечує організм енергією на 2/3. Коефіцієнт корисної дії циклу Кребса 0,5. Решта енергії розсіюється у вигляді теплоти. В циклі Кребса закінчують свій розпад не тільки вуглеводи, а й гліцерин, вищі жирні кислоти.

ТЕМА 20. ПЛАСТИЧНИЙ ОБМІН. БІОСИНТЕЗ БІЛКІВ

Проблема біосинтезу білку є однією з основних проблем біохімії. Вона має важливе теоретичне і практичне значення, тісно пов'язана з найактуальнішими питаннями сучасної біологічної науки: вивченням законів спадковості і мінливості, керування ростом і розвитком організмів, розкриттям причин виникнення і розробкою методів профілактики та лікування багатьох спадкових захворювань. Відомо, що в організмах людини і тварин синтезуються мільйони різних білків. Вони відрізняються один від одного, насамперед хімічною природою та послідовністю розташування залишків амінокислот у поліпептидних ланцюгах, тобто первинною структурою. У процесі біосинтезу білку приймають участь амінокислоти, нуклеїнові кислоти (ДНК і РНК), ферменти синтетази, АТФ, йони металів.

Процес біосинтезу білків проходить в три стадії:

1. Транскрипція – процес копіювання даної інформації з ДНК на і-РНК і перенесення її до рибосом.

2. Рекогніція – процес сполучення амінокислот з т-РНК за участю ферментів.

3. Трансляція – процес передачі інформації з і-РНК на процес розміщення залишків амінокислот у білкових молекулах (рис. 20.1).

Передачу інформації від ДНК на синтез білку можна подати схемою:

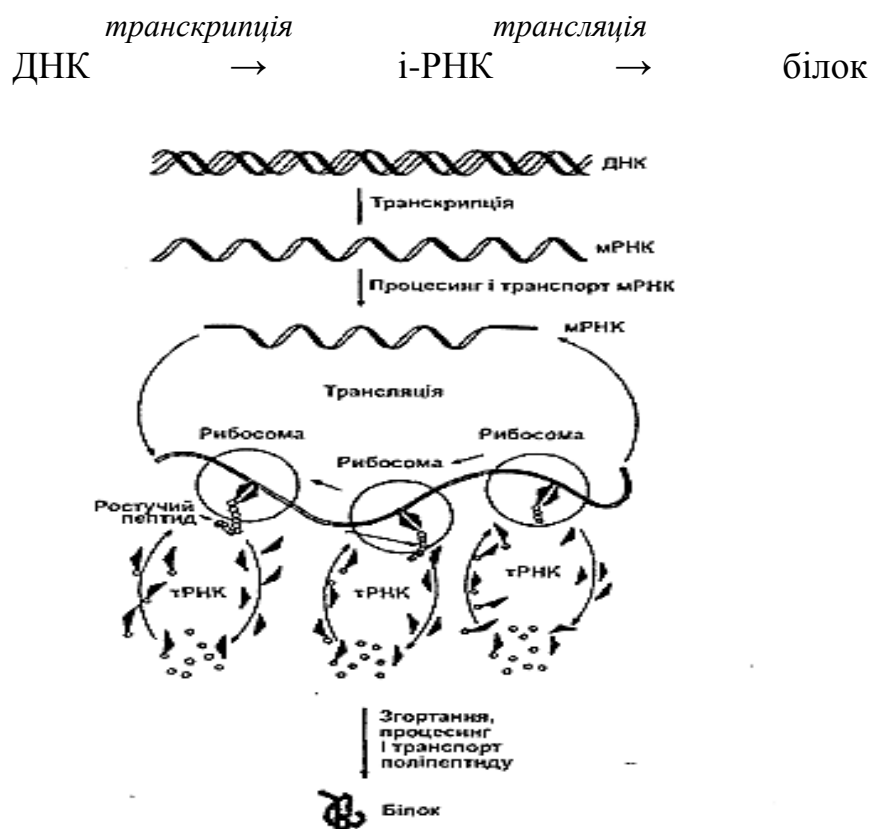


Рис. 20.1. Принципова схема біосинтезу білка (за А.С.Спіріним)

Розглянемо кожен з етапів біосинтезу білку.

Транскрипція. Синтез і-РНК відбувається в ядрі клітини відповідно до одного з ланцюгів ДНК (принцип комплементарності). І-РНК є зв'язуючою ланкою між ДНК ядра і рибосомами – місцем біосинтезу білку. Вона передає інформацію від ДНК, яка є матрицею, штампом, у якому запрограмовано відповідну первинну структуру білку, що синтезується, до рибосом. Процес транскрипції полягає у тому, що на ланцюгу ДНК ядра як на матриці проходить біосинтез і-РНК. При цьому і-РНК точно копіює послідовність розташування нуклеотидів одного з полінуклеотидних ланцюгів ДНК з тією лише відмінністю, що на місці ти мінового нуклеотиду розташовується уридиловий нуклеотид. І-РНК, діставши інформацію від ДНК, у процесі біосинтезу переходить з ядра до рибосом, де бере безпосередню участь у формуванні первинної структури відповідного білку.

Виникає питання, як саме послідовність чотирьох різних нуклеотидів, що становлять структуру нуклеїнових кислот, визначає послідовність розташування 20 залишків амінокислот у білку. У 1954 році було запропоновано *триплетний код* і встановлено, які нуклеотиди і в якому порядку у молекулі і-РНК відповідають різним амінокислотам. Ці дослідження провели М.Ніренберг і Г.Корана, за що були удостоєні Нобелівської премії. Було виявлено склад кодонів для 20 амінокислот. До генетичного коду входить 65 триплети (таблиця 20.1).

Таблиця 20.1.

Генетичний код*										
Другий нуклеотид										
У		Ц		А		Г				
у	УУУ	Фен	УЦУ	Сер	УАУ	Тир	УГУ	Цис	У	
	УУЦ		УЦЦ		УАЦ		УГЦ		Ц	
	УУА		УЦА		УАА		УГА		Терм	А
	УУГ		УЦГ		УАГ		УГГ		Трп	Г
ц	ЦУУ	Лей	ЦЦУ	Про	ЦАУ	Гіс	ЦГУ	Арг	У	
	ЦУЦ		ЦЦЦ		ЦАЦ		ЦГЦ		Ц	
	ЦУА		ЦЦА		ЦАА		ЦГА		А	
	ЦУГ		ЦЦГ		ЦАГ		ЦГГ		Г	
а	АУУ	Іле	АЦУ	Тре	ААУ	Асн	АГУ	Сер	У	
	АУЦ		АЦЦ		ААЦ		АГЦ		Ц	
	АУА		АЦА		ААА		АГА		А	
	АУГ		АЦГ		ААГ		АГГ		Арг	Г
г	ГУУ	Вал + Ініц	ГЦУ	Ала	ГАУ	Асп	ГГУ	Глі	У	
	ГУЦ		ГЦЦ		ГАЦ		ГГЦ		Ц	
	ГУА		ГЦА		ГАА		ГГА		А	
	ГУГ		ГЦГ		ГАГ		ГГГ		Г	

Примітка. *Кодони зчитуються в напрямі 5' → 3'. Терм. – термінуючі кодони. Кодон АУГ на початку трансляції є ініціюючим.

Окремі амінокислоти мають по кілька кодонів. Слід наголосити, що з 64 кодонів 61 визначає послідовність розміщення залишків амінокислот у поліпептидному ланцюгу, при цьому кодони ГУГ (валіновий), АУГ (метіоніновий) є також ініціаторними, стартовими кодонами.

Три інших кодони – УАГ, УАА, УГА – називають беззмстовними (нонсенс-кодони). Вони виконують функцію сигналів про закінчення синтезу поліпептидного ланцюга.

Особливості генетичного коду:

1. Код є універсальним – однаковим для всіх організмів – бактерій, рослин і тварин. Універсальність коду свідчить про те, що він з'явився на ранніх етапах розвитку живих систем, і, очевидно, мало змінюється в ході еволюції.

2. *Виродженість коду* – два і більше триплетів можуть кодувати одну амінокислоту.

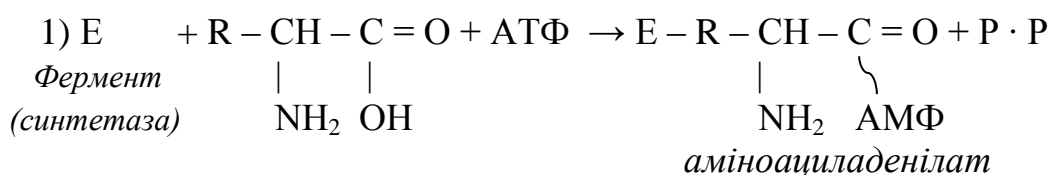
3. Код не перекривається – нуклеотиди, які входять до складу триплету, не беруть участі у формуванні наступних триплетів.

4. *Неперервність коду* – кожний триплет, який кодує відповідну амінокислоту, перебуває поряд з іншим триплетом без проміжних розділяючи ділянок (факторів).

5. *Однонапрямленість коду* – кодони під час синтезу білку транслюються в одному напрямку, починаючи з першої нуклеотидної основи.

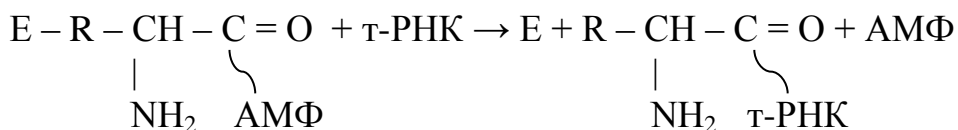
Рекогніція. *Рекогніція – процес активації амінокислот.* Активація амінокислот відбувається у цитоплазмі за участю АТФ і ферментів аміноацил-т-РНК-синтеаз (аміноацилсинтеаз). Для кожної амінокислоти в клітині є специфічні ферменти.

Процес активації амінокислот відбувається в дві стадії:



Реакція активується катіонами Mg^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+} .

2) З'єднання аміноациладенілату із т-РНК (кожна амінокислота має власну т-РНК).



Ферменти аміноацилсинтетази проявляють високу специфічність. Для кожної з 20 амінокислот, що входять до складу білків, є своя, і притому лише одна аміноацилсинтетаза. Водночас, кожна з них "впізнає" всі т-РНК, специфічні для однієї амінокислоти.

Трансляція. *Трансляція – безпосередньо синтез білку.*

Білок синтезується на рибосомах. Рибосоми на 50-65% складаються з РНК і на 35–50% з білків. Знаходяться рибосоми в клітині у вигляді скупчень від 3 до 100 одиниць – полісом.

Біосинтез білку на рибосомах проходить в кілька етапів:

1. Ініціація поліпептидного ланцюга – початок синтезу

На цьому етапі дві сусідні аміноацил-т-РНК своїми антикодонами приєднуються до кодонів і-РНК, створюються умови для синтезу поліпептидного ланцюга. Формується перший пептидний зв'язок. Ці процеси активуються катіонами Mg^{2+} . Зв'язок виникає за рахунок СО-групи першої і NH_2 -групи другої аміноацил-т-РНК. Джерелом енергії є ГТФ.

2. Елонгація поліпептидного ланцюга

Ініціація поліпептидного ланцюга починається з N-кінця. Перша т-РНК, яка принесла свою амінокислоту, відщеплюється і йде в гіалоплазму за новою амінокислотою.

Дипептид взаємодіє з третьою аміноацил-т-РНК, утворюючи трипептид, і друга т-РНК сходить з рибосоми в гіалоплазму і т.д.

Пептидний ланцюг подовжується (елонгується) внаслідок приєднання нових залишків амінокислот.

Рибосома поступово рухається по і-РНК, перетворюючи за кодовану в ній інформацію в поліпептидний ланцюг. Створюється первинна структура молекули білку.

3. Термінація поліпептидного ланцюга

Починається при появі певних сигналів, якими є триплети УАА, УАГ, УГА (нонсенс-триплети).

Рибосома сходить з і-РНК. До протилежного кінця і-РНК приєднується нова рибосома.

Формування вторинної, третинної і четвертинної структури білків відбувається у гіалоплазмі клітин.

Регуляція білкового обміну здійснюється ЦНС і гормонально.

З'ясування суті механізму регуляції синтезу білку є досить складною проблемою, яка ще не повністю розв'язана і в наш час. Над вирішенням цієї проблеми протягом кількох десятиріч працювала велика група радянських і зарубіжних дослідників – генетиків, біохіміків, молекулярних біологів.

Логічним розвитком даних досліджень стала концепція регуляції синтезу білку, розроблена в 1961 році лауреатами Нобелівської премії французькими вченими Ф.Жакобо і Ж.Моно.

Грунтується вона на даних спостережень за індукцією і репресією утворення ферментів у клітинах бактерій *E.coli*.

Концепція Ж.Жакобо і Ж.Моно, сформульована в дослідях на прокаріотах, дістала широке визнання і в наш час вважається загальноприйнятою.

Згідно з цією концепцією, регуляція синтезу білку здійснюється на рівні ДНК, молекула якої складається з певних ділянок – генів, згрупованих залежно від функцій, які вони виконують.

Одна група таких функціональних ділянок названа структурними генами, або **цистронами**, вони містять інформацію про синтез певних поліпептидних ланцюгів білку, на них відбувається синтез молекул і-РНК, яка далі надходить до рибосом, де виконує роль матриці в процесі біосинтезу білку. Початок синтезу і-РНК – зчитування генетичної інформації – розпочинається з функціональної ділянки ДНК, яка має назву **промотора** і є точкою ініціації її синтезу.

Іншу групу функціональних ділянок ДНК становлять регуляторні гени, які регулюють активність структурних генів шляхом їх "включення" та "виключення". Регуляторні гени представлені **геном-оператором**, що знаходиться безпосередньо біля групи структурних генів, і **геном-регулятором**, що знаходиться від них на деякій відстані.

Ген-оператор є ніби пусковим механізмом, який, залежно від умов, дозволяє або гальмує синтез і-РНК на структурних генах ДНК.

Вважають, що ген-оператор локалізований на крайньому відрізку цитронів і є, очевидно, вихідним пунктом дії ДНК-залежної РНК-полімерази.

Гени-оператори разом з групами структурних генів утворюють групи узгоджено діючих *блоків-оперонів*, кожен з яких відповідає за синтез білків, тобто оперон є одиницею транскрипції. Діяльність гена-оператора регулюється геном-регулятором. Оскільки ген-регулятор і структурні гени оперону розташовані на різних ділянках ДНК, то зв'язок між ними забезпечують речовини-посередники – *білки-репресори*, які утворюються в рибосомах на матриці специфічної м-РНК, яка синтезується на гені-регуляторі.

Свою назву білок-репресор дістав завдяки тому, що його дія на ген-оператор гальмує (репресує) діяльність останнього, внаслідок чого припиняється функціонування всієї групи структурних генів.

Білки-репресори проявляють спорідненість до гену-оператора і здатність до зворотнього зв'язування з ним. Крім того, білок-репресор здатний до специфічного зв'язування з певними низькомолекулярними речовинами, так званими *індукторами, або ефекторами*.

За звичайних фізіологічних умов репресори можуть перебувати в активному або пасивному стані.

Перехід з одного стану в інший регулюється продуктами внутрішньоклітинного обміну або речовинами, що надходять із зовнішнього середовища.

Центр білкового обміну знаходиться в гіпоталамусі головного мозку. Регуляція обміну білку здійснюється рефлекторно.

У регуляції білкового обміну приймають участь ряд гормонів:

- *соматотропін* – підсилює синтетичні процеси білку;
- *інсулін, тироксин, деякі андрогени і естрогени* стимулюють біосинтез білку;
- *глікокортикоїди* – стимулюють розщеплення білків і виділення азотистих речовин.

Дія гормонів на обмін білків пов'язана із протіканням ферментативних реакцій. А активність ферментів біосинтезу білку залежить від наявності в кормах достатньої кількості вітамінів (наприклад, віт. В₂ – кофермент флавінових ферментів; віт. В₁ – кофермент ферментів декарбоксилаз кетокислот; віт. В₆ – кофермент ферментів декарбоксилаз амінокислоті амінотрансфераз).

ТЕМА 21. СИНТЕЗ ГЛІКОГЕНУ

Ще Клод Бернар у 50-х роках XIX століття виявив, що в печінці є особлива речовина, яка може перетворюватись в глюкозу. Цю речовину він назвав глікогеном. Приблизно 3-5% всієї глюкози, яка утворюється при розпаді полісахаридів, йде на синтез глікогену.

Глікоген синтезується і відкладається в печінці. При необхідності він може легко розпадатись. Таким чином, **говорять про глікогенну функцію печінки – здатність глікогену і розпадатись, і синтезуватись в печінці.**

Глікоген відкладається в клітинах печінки як запасний вуглевод. Цей запас лишається в печінці недоторканим, доки вистачає глюкози в організмі. Якщо настає момент нестачі глюкози, кількість цукру в крові зменшується; реагуючи на це, печінка віддає частину відкладеного в ній глікогену, що виходить не у формі глікогену, а перетворившись спочатку в клітинах печінки знову в глюкозу.

Глюкоза переходить у кров, через що кількість цукру в крові знову досягає норми. Будь-який орган при новій потребі у вуглеводах знову забирає глюкозу із крові, і знову в кров переходить глюкоза з печінки, якщо там є ще запаси глікогену. При порушенні діяльності печінки може спостерігатися **підвищений вміст глюкози в крові – гіперглікемія, або понижений вміст її в крові – гіпоглікемія.**

У людини нормальний вміст глюкози в крові 3,33-5,55 ммоль/л (в одиницях СІ). **Підвищений рівень глюкози в сечі – глюкозурія.**

Різними способами можна довести, що клітини печінки дійсно можуть синтезувати глікоген з інших простіших вуглеводів. Якщо кілька тварин (наприклад, кроликів), тримати на голодній дієті або примусити їх виконувати будь-яку фізичну роботу аж до втоми, кількість глікогену в їх печінці зменшиться і дійде до нуля. Коли ж потім кількох з них нагодувати глюкозою або сахарозою і через шість годин після того зарізати, то в їх печінці знайдемо багато глікогену, який утворився з увібраної глюкози.

Крім печінки, де нагромаджується глікогену 15-20% від загальної сухої маси органу, цей полісахарид є також в м'язах (0,2-2%), у нервовій тканині (0,15%) загальної сухої маси. Глікоген відкладається у вигляді зерен і глибок.

Синтез глікогену здійснюється такими шляхами:

1. Із глюкози – глікогенез.

2. Із інших сполук (амінокислот, кетокислот, оксикислот, низькомолекулярних жирних кислот) – гліконеогенез.

Крім глюкози, глікоген може синтезуватись з інших речовин. Цей процес називається гліконеогенез (від слова глюкоза та грецького neos – новий і genesis – виникнення).

Попередниками глікогену при цьому процесі є:

- моносахариди *фруктоза, маноза, галактоза;*
- амінокислоти *гліцин, аланін, серин, треонін, валін;*
- *молочна кислота;*
- *ПВК;*
- *гліцерин.*

Гліконеогенез є досить важливим анаболічним процесом синтезу вуглеводів в організмах людини, вищих тварин та ряду бактерій. У фотосинтезуючих організмів він відіграє другорядну роль.

Крім процесу ліполізу, в організмі тварин відбуваються процеси біосинтезу ліпідів.

ТЕМА 22. БІОСИНТЕЗ ЛІПІДІВ

Біосинтез ліпідів складається з трьох основних етапів:

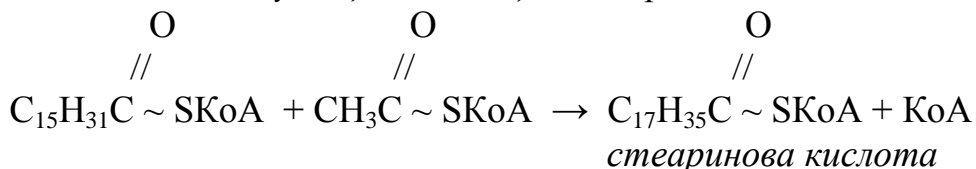
- *утворення гліцерину;*
- *утворення вищих жирних кислот;*
- *синтез тригліцеридів.*

Вищі жирні кислоти в організмі синтезуються трьома шляхами:

1. Синтез кислот, який нагадує зворотній шлях β -окиснення вищих жирних кислот. Проходить обов'язково в присутності КоА.

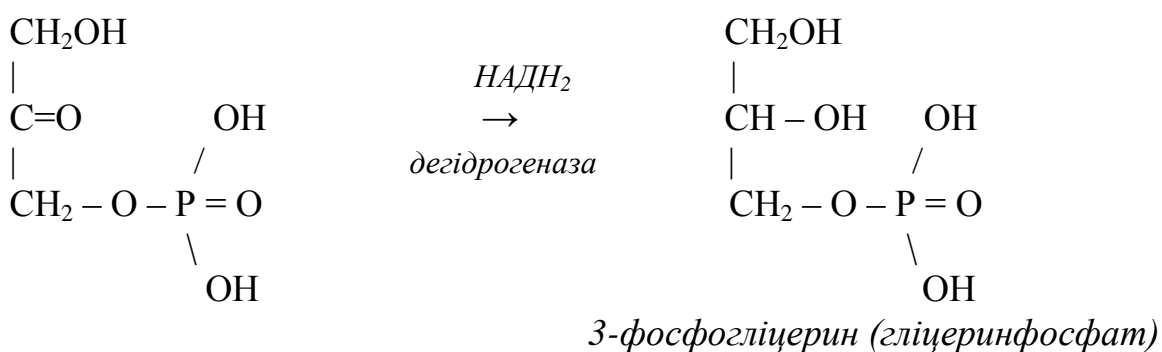
2. Конденсація кількох молекул активної малонової кислоти з однією молекулою активної оцтової кислоти.

3. Подовження вуглецевого ланцюга жирної кислоти.



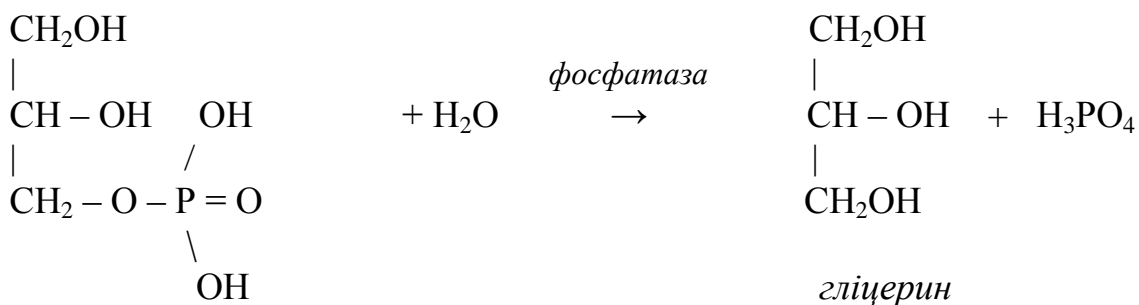
Синтез вищих жирних кислот відбувається на поверхні мембран ендоплазматичної сітки. Тканини людини і тварин нездатні синтезувати лінолеву і ліноленову кислоти, а повинні одержувати їх з їжею (синтез цих кислот здійснюється рослинами). В зв'язку з цим *лінолеву і ліноленову кислоти*, які мають відповідно два і три подвійних зв'язки, *називають незамінними жирними кислотами*.

В організмах людини і тварин основним шляхом утворення гліцерину є відновлення проміжного продукту обміну вуглеводів – фосфодіоксіацетону за участю ферменту гліцерофосфатдегідрогенази.



3-фосфогліцерин, що утворюється внаслідок цієї реакції, є активною формою гліцерину і може використовуватись для синтезу тригліцеридів і фосфоліпідів.

Частина гліцерофосфату при каталітичній дії фосфатази може гідролізуватись з утворенням гліцерину і фосфорної кислоти.



Утворення гліцерину в організмі проходить також при гідролітичному розщепленні тригліцеридів і фосфогліцеридів під впливом тканинних ліпаз.

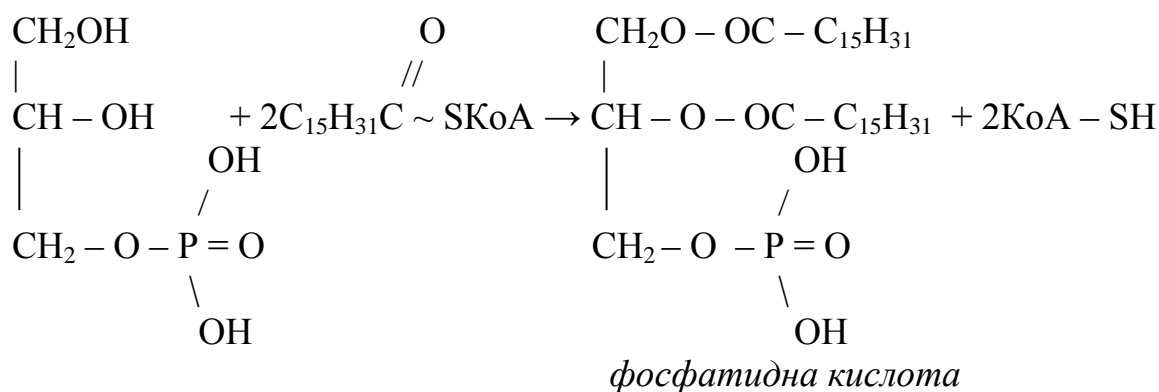
Процес біосинтезу тригліцеридів характерний для більшості органів і тканин організмів людини і тварин.

Тканини, де проходить синтез жиру, називаються ліпогенетичними (стінка кишечника, печінка, легені, гіпофіз, жирова тканина).

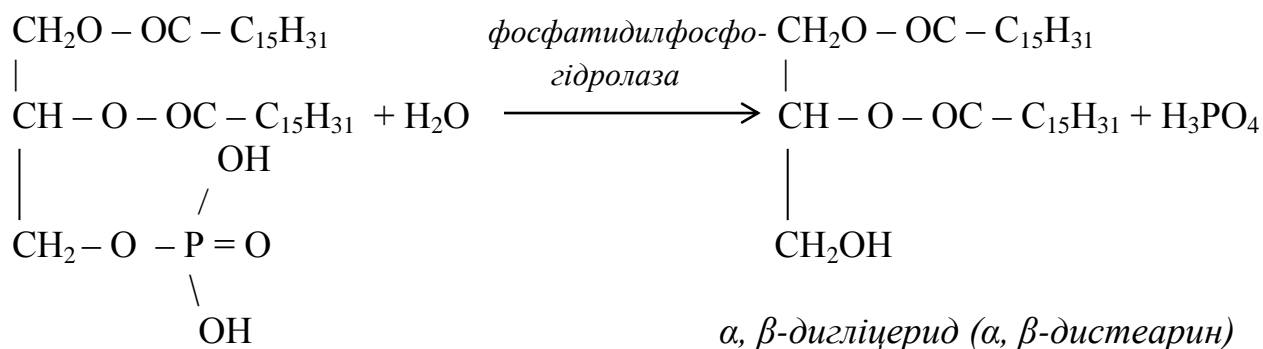
Відкладається жир під шкірою, навколо нирок, серця.

Для синтезу тригліцеридів необхідна наявність активного гліцерину і активних жирних кислот.

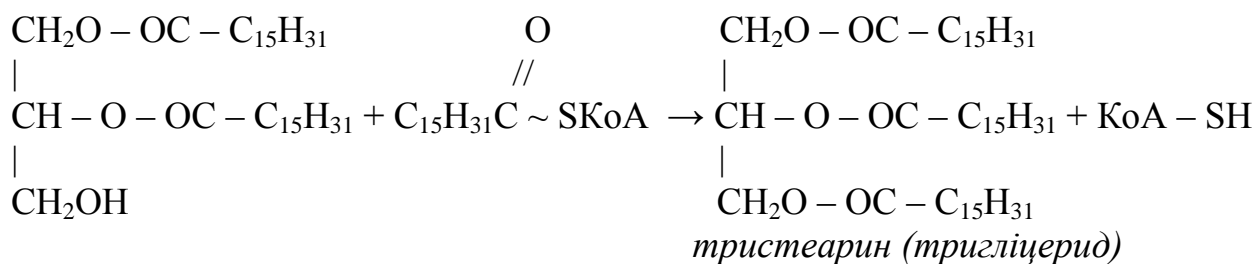
Спочатку до двох залишків активної вищої жирної кислоти приєднується гліцерин фосфат. **Утворюється фосфатидна кислота.**



Цей процес каталізується мультиферментним комплексом – гліцерофосфатацилтрансферазою.

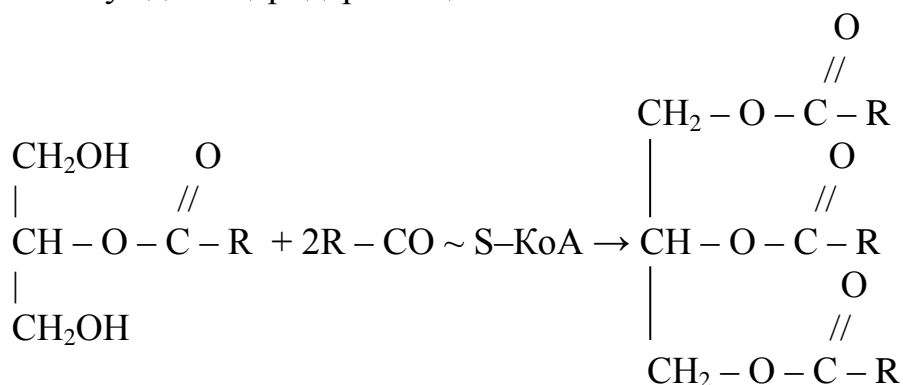


α, β-дигліцерид під впливом того ж самого мультиферментного комплексу взаємодіє ще з однією молекулою активної жирної кислоти і утворює тригліцерид.



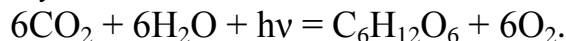
Цей процес біосинтезу тригліцеридів називають фосфатидним, оскільки проміжним продуктом є фосфатидна кислота.

Другий шлях біосинтезу тригліцеридів – моногліцеридний – характерний в основному для слизової оболонки кишок. Він здійснюється шляхом взаємодії β-моногліцериду з двома молекулами активної вищої жирної кислоти. При цьому утворюється відповідний тригліцерид. Реакцію каталізує дигліцеридтрансацилаза.



ТЕМА 23. ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтезом називається процес утворення органічної речовини з вуглекислого газу та води, який проходить в зелених листках рослин на світлі. Перше сумарне рівняння фотосинтезу запропонував у 1840 році французький вчений Ж.Б.Буссенго:



У цьому записі показано, що при фотосинтезі за рахунок поглинання 6 молекул CO_2 і 6 молекул H_2O синтезується одна молекула органічної речовини (природа її тут не визначається і запис $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ – це просто умовне позначення для органічних сполук вуглецю) і виділяється 6 молекул O_2 . Позначення $h\nu$ указує на поглинання сонячної енергії у формі квантів.

Джерелом вуглецю при фотосинтезі є CO_2 , джерелом водню – вода. Біологічний синтез органічних речовин при фотосинтезі належить до асиміляційних процесів.

Значення фотосинтезу:

– **джерело органічної речовини.** Це джерело унікальне і незамінне, єдиний спосіб одержання органічних речовин з неорганічних за рахунок зовнішнього джерела енергії. Первинну продуктивність, тобто здатність створювати органічну речовину, мають тільки автотрофні організми;

– **органічна речовина, створювана при фотосинтезі рослин, є їжею для людини і кормом для тварин;**

– **багато культивованих і дикорослих рослин служать сировиною для подальшої технічної переробки** (людина для одержання органічної речовини культивує приблизно 1 тисячу видів рослин, а використовує разом з дикорослими близько 2540 видів, не рахуючи кормових рослин, яких відомо більше 30 тисяч видів);

– **зв'язування вуглекислого газу, яке відбувається при фотосинтезі, приводить до підтримки його в атмосфері.** Кількість CO_2 в атмосфері має надзвичайно важливе значення для збереження існуючого клімату планети, тому що CO_2 має цікаву властивість: він вільно пропускає до поверхні Землі ультрафіолетове випромінювання, що нагріває поверхню планети, але затримує зворотне теплове випромінювання, зменшуючи витрати тепла в космічний простір. Тому CO_2 створює так званий "парниковий або оранжерейний ефект", і тим більшого ступеня, чим вищий його вміст в атмосфері. Фотосинтез – єдина протидія постійному зростанню кількості CO_2 в атмосфері. Завдяки фотосинтезу на нашій планеті щорічно зв'язується близько 150 млрд. т CO_2 . Дотепер цього було достатньо, щоб підтримувати концентрацію CO_2 на існуючому рівні (0,03 %). Але вирубка лісів, забруднення водойм промисловими відходами, які придушують ріст фотосинтезуючих водоростей, у поєднанні зі зростанням промислової і сільськогосподарської діяльності можуть викликати необоротні порушення в балансі виділення – зв'язування CO_2 . Єдиною протипагою збільшенню виділення CO_2 в атмосферу можуть бути високопродуктивні посіви сільськогосподарських рослин і лісонасадження зі швидкорослих деревних порід;

– **фотосинтетична діяльність рослин приводить до надходження в атмосферу вільного кисню.** Зелені рослини виділяють його щорічно близько 120 млрд. т. Виділення кисню і його накопичення в атмосфері привело до створення магнітного поля Землі, сформувало озоновий екран атмосфери, який затримує шкідливе для живих організмів космічне випромінювання. Наявність кисню в атмосфері забезпечує дихання людини і тварин, уможливорює горіння і різні окисні процеси. Підраховано, що тільки на дихання людство витратило за час свого існування близько 10^{12} тонн кисню. У промислову епоху зросли витрати кисню на більшість технічних процесів і роботу двигунів різних типів. Поповнюється ця безперервна витрата кисню атмосфери тільки за рахунок фотосинтезу зелених рослин;

– у процесі фотосинтезу накопичується енергія у формі хімічних зв'язків між атомами вуглецю в молекулах органічних речовин. На переведення одного грам-атома вуглецю вуглекислого газу у вуглець органічної речовини потрібно 114 ккал енергії. Джерелом цієї енергії є Сонце. У космічному масштабі ефективність фотосинтезу у край скромна (0,1%). Але в масштабах нашої планети оцінка фотосинтезу інша. Якщо прийняти енергію, акумульовану при фотосинтезі за одиницю, то при цьому енергія використаної поточної води складе 0,0004, а енергія кам'яного вугілля, що добувається, 0,0165. Таким чином, фотосинтез як космічний процес у масштабі планети дає енергії в сотні і тисячі разів більше, ніж існуючі і використовувані людством у даний час джерела енергії.

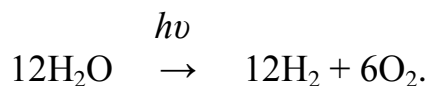
Численними дослідженнями доведено комплексний характер фотосинтезу, що містить у собі безліч біохімічних реакцій. Одні з них є *фотохімічними, тобто відбуваються лише на світлі, інші у світлі не мають потреби і можуть відбуватися однаково успішно як у темряві, так і на світлі. Ці останні реакції називають темновими.* Наявність у фотосинтетичному процесі двох блоків реакцій – світлових і темнових – установив ще в 1905 році англійський учений Ф.Блекмен. Тривалість світлової реакції фотосинтезу складає 10^{-8} сек, а темрової – 10^{-3} сек.

Просторово світлові і темнові реакції відділені одна від одної. Світлові реакції локалізовані в гранулах хлоропластів, а темнові – у їх стромі.

У сукупності фотосинтез містить у собі суто фізичні енергетичні перетворення, хімічні та ферментативні реакції. Сучасний успіх у вивченні сутності фотосинтезу є результатом комплексного підходу до цього складного процесу.

Світлові реакції *являють собою комплекс фізичних і хімічних процесів, спрямованих на розщеплення молекули води за допомогою поглиненої хлорофілом сонячної енергії.*

Світлові реакції можуть бути виражені такою загальною схемою:



Самостійний характер світлових реакцій був встановлений у 1937 році Р.Хіллом, і тому їх часто називають реакціями Хілла.

Істотним моментом реакцій Хілла є участь в них двох фотосинтетичних систем: фотосистеми I і фотосистеми II. Обидві вони є складовими частинами фотосинтетичної одиниці (квантосоми).

Перш ніж розглядати реакції світлової фази фотосинтезу, ще раз звернемось до хлорофілу.

Хлорофіли – це головні пігменти фотосинтезу. Вони мають зелене забарвлення різних відтінків і містяться в хлоропластах. У цій групі відомо п'ять окремих пігментів.

Хлорофіл а – має зеленувато-синій колір і є основним пігментом хлоропластів.

Хлорофіл в – має зеленувато-жовтий колір і також входить до складу хлоропластів вищих рослин. Хлорофіл в переносить поглинену ним енергію на хлорофіл а. Середнє співвідношення хлорофілу а і в хлоропластах 3:1.

Хлорофіл с – входить до складу хлоропластів бурих водоростей.

Хлорофіл d – знайдений у синьо-зелених і червоних водоростях.

Бактеріохлорофіли – є пігментами фотосинтезуючих бактерій (відомо чотири види). Емпірична формула – $C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$.

Усі пігменти групи хлорофілів у хімічному плані є складними ефірами дикарбонової хлорофілінової кислоти. Хлорофіл а з хімічного погляду являє собою складний ефір двоосновної кислоти і двох спиртів – метилового і високомолекулярного спирту фітолу. Центральна частина молекули хлорофілу утворена з чотирьох піролових кілець, що, з'єднуючись разом, утворюють велике протопорфіринове кільце. Важливою для властивостей хлорофілу особливістю його будови є наявність 9 подвійних зв'язків між атомами вуглецю, що чергуються з 9 простими зв'язками. Такі хімічні зв'язки називають кон'югованими. Один електрон (π -електрон) у таких зв'язках утримується менш міцно і легко збуджується при поглинанні квантів сонячного світла.

У центрі великого протопорфіринового кільця знаходиться атом магнію, включений у загальну систему сполучних зв'язків. Він досить важливий для визначення спектральних властивостей молекули хлорофілу. Велике протопорфіринове кільце молекули хлорофілу забезпечує її зв'язки з молекулами білків. До складу молекули хлорофілу входить залишок спирту фітолу. Фітол гідрофобний. Він забезпечує зв'язок хлорофілу з ліпідами.

Загальна формула хлорофілу а – $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$.

Загальна формула хлорофілу в – $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$. Він відрізняється від хлорофілу а тим, що в нього одна метална група замінена альдегідною.

В хлоропластах вищих рослин хлорофіл існує у двох формах:

а) *мономерний хлорофіл* – молекули якого не зв'язані з молекулами інших органічних речовин і одна з одною;

б) *агрегований хлорофіл* – молекули якого зв'язані з білками, ліпідами, водою і одна з одною.

Це встановив радянський вчений О.А.Красновський.

У процесі зеленіння рослин при біосинтезі хлорофілу спочатку утворюється його мономерна форма, що пізніше переходить в агреговану.

У фотосинтетичному відношенні активний лише агрегований хлорофіл, молекули якого вбудовані у відповідні фотосистеми.

Значним успіхом органічної хімії виявився лабораторний синтез хлорофілу. Уперше в 1960 році його здійснили одночасно німецькі вчені Штрек і Колоянов та американський учений Р.Б.Вудворд. Синтетичний хлорофіл був одержаний у мономерній формі і тому, природно, до фотосинтетичного процесу не здатний.

Важливими для фотосинтезу є оптичні властивості хлорофілу.

Хлорофіл поглинає сонячне світло переважно у двох частинах спектра – червоній і синій. Хлорофіл а поглинає в червоній частині спектра промені з довжиною хвилі 670, 685 і 705 нм.

У цілому хлорофіл поглинає близько 80% енергії в зоні червоних і синьо-фіолетових променів спектра. У зоні зелених променів відбиває 40% енергії.

Хлорофіл b поглинає переважно промені з довжиною хвилі 650 нм. Зона поглинання променів у синьо-фіолетовій частині спектра в нього трохи ширша, ніж у хлорофілу а.

Спектр поглинання хлорофілу визначає його власний колір. Жовтогарячі, зелені і частина синіх променів, які не поглинаються хлорофілом, і забезпечують, змішуючись, його зелене забарвлення. Зелений колір хлорофілу – наслідок його спектральних властивостей.

Спектральні особливості хлорофілу не випадкові. Вони мають пристосувальний характер до умов освітлення на нашій планеті.

Фотосистема I містить молекули хлорофілу а з основною смугою поглинання 700 нм і, можливо, 685 нм. Відношення хлорофілу а до хлорофілу в тут не менше ніж 6:1.

Фотосистема II містить хлорофіл а зі смугою поглинання 680 нм, хлорофіл в і додаткові пігменти. Частка хлорофілу в тут більша: відношення хлорофілів а/в тут дорівнює 1:1 або 2:1.

В обох фотосистемах хлорофіл виступає у вигляді білково-хлорофілового комплексу, тобто є агрегованим хлорофілом. Світлова фаза фотосинтезу починається з одночасного порушення хлорофілу фотосистеми I і фотосистеми II. Таким чином, фотосинтез – це двоквантовий процес.

Для зручності аналізу почнемо розгляд цього процесу з активації фотосистеми II. При поглинанні кванта світла хлорофіл 680 фотосистеми II втрачає збуджений π -електрон (e) і перетворюється на сильний відновник. Цей збуджений електрон залишає фотосистему II і переходить у хіноновий цикл. У фотосистемі II внаслідок цього утворюється електронна вакансія. Хлорофіл одержує в результаті унікальну здатність – розщеплює молекулу води: $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}^+ + \text{OH}^-$.

Оскільки для розщеплення води тут використовується в остаточному підсумку сонячна енергія, процес називають **фотолізом води**.

Завдяки фотолізу води в системі з'являється один "вільний" електрон – електрон гідроксилу:

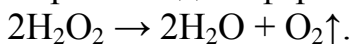


Цей електрон негайно використовується для заповнення електронної вакансії у фотосистемі II шляхом переносу спеціальним електронно–транспортним ланцюгом. Фотосистема II після цього приходить у вихідний стаціонарний стан і знову готова до поглинання кванту світла.

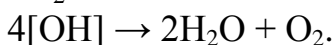
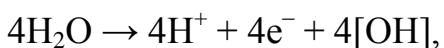
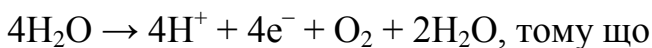
Заповнення електронної вакансії фотосистеми II за рахунок гідроксилу викликає цілий ланцюг вторинних наслідків. Радикали, що накопичуються від циклу до циклу, $[\text{OH}]$ попарно можуть реагувати між собою з утворенням перекису водню:



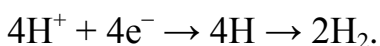
Перекис іодню ферментом каталазою розкладається на воду і кисень:



У підсумку фотоліз води може бути записаний у вигляді рівняння:



Важливим продуктом процесу фотолізу води є водень-відновник:



Цей водень утворюється за рахунок фонду вільних електронів, що поставляються фотосистемою I, і у формі $\text{НАДФ}\downarrow \cdot \downarrow \text{H}_2$ в остаточному підсумку надходить у строму для участі в темнових реакціях. Тут він буде використаний для відновлення вуглецю вуглекислого газу.

Слід підкреслити, що кисень, який виділяється, походить не з молекул CO_2 (як вважали на початку XX ст.), а з молекул води. Цю думку висловлював ще в 1847 р. А.І.Ходнєв, у 30-і роки XX століття розщеплення води при фотосинтезі продемонстрував у фотосинтезуючих бактерій американський вчений К.Ван Ніль, але для вищих рослин це було доведено на основі вивчення ізотопного складу кисню в 1941 р. у радянському Союзі О.П.Виноградовим та Р.В.Тейс і одночасно в США С.Рібеном.

Кисень, що утворюється при фотолізі, виділяється як побічний продукт в атмосферу.

Одночасно з активізацією хлорофілу у фотосистемі II шляхом поглинання іншого кванта світла відбувається активізація хлорофілу фотосистеми I. Поглинаючи квант світла, що надходить до нього за посередництвом пігментів, які складають антену, хлорофіл 700 одержує збуджений електрон, що переходить до акцептора.

Це феридоксин – залізовмісна низькомолекулярна білкова речовина, що має жовтий колір; є найсильнішим біологічним відновником.

Хлорофіл фотосистеми I одержує при цьому електронну вакансію, що заповнюється за рахунок відібрання електрона, який колись належав фотосистемі II. Це колишній електрон гідроксил-іона, що спочатку перемістився в хіноновий цикл, а потім електронно-транспортним ланцюгом досяг фотосистеми I. Фотосистема I таким чином повертається в стаціонарний стан і знову готова до поглинання чергового кванта світла.

Від фередоксину електрон по електронно-транспортному ланцюгу надходить у строму, попередньо утворивши з іоном водню H^+ водень-відновник. Описані процеси, що відбуваються у фотосистемі I і фотосистемі II, за своєю природою суто фотохімічні і тому не залежать від температури.

Сучасні дослідження показують, що фотосистеми розташовані в гранулах немов уперек їх основної мембрани і вбудовані в неї разом із ферментами, що здійснюють перенос електронів і водню-відновника. Ферменти і інші учасники процесу вбудовані в мембрану і нерухомі. Переміщуються тільки електрони і водень-відновник. Д.Арнон у зв'язку з цим справедливо оцінив усі світлові реакції як спрямовані на перетворення потоку квантів світла в потік електронів. Джерелом електронів є вода. Від води до темнових реакцій у стромі електрони послідовно проходять ланцюжком:

Вода \rightarrow ЕТЛ \rightarrow ФС II \rightarrow хінон \rightarrow ЕТЛ \rightarrow ФС I \rightarrow фередоксин \rightarrow ЕТЛ \rightarrow строма.

На ділянках ФС II і ФС I відбувається підняття відновного потенціалу.

Сполучена дія фотосистеми I фотосистеми II приводить до виникнення безперервного потоку збуджених електронів від молекул води в строму хлоропластів.

Перенесення збуджених електронів між окремими ланками електронно-транспортного ланцюга здійснюють переносники, що мають окисну-відновну здатність.

Здатність до оборотного окиснення і відновлення забезпечує швидкий перенос електрону від однієї молекули до іншої. Розташовані молекули переносників у ламелах у суворій послідовності і безпосередній близькості одна до одної. Швидкість переходу електрона від одного переносника до іншого вимірюється частками секунди (10^{-5} - 10^{-4} сек.).

Основними агентами переносу електронів в електронно-транспортному ланцюгу виступають такі речовини:

- **цитохроми** – залізовмісні білки; прийнято позначати різні види цитохромів буквами латинського алфавіту;
- **пластоціанін** – купрумвмісний білок синього кольору;
- **феридоксин** – залізовмісна низькомолекулярна білкова речовина, що має жовтий колір; є найсильнішим біологічним відновником;

- *пластохінон* – похідний бензохінону;
- *НАД, НАДФ, ФМН* – активні групи окисно–відновних ферментів.

Основних електронно-транспортних ланцюгів у світлових процесах фотосинтезу три:

1. Від води до фотосистеми II. У цьому ЕТЛ електрони послідовно передаються ланцюжком "хіноновий цикл – цитохром b_6 – цитохром f пластоціанін". Важливим активатором оксидоредуктаз на цьому етапі виступає марганець.

2. Від хінону до фотосистеми I. Цей ЕТЛ містить пластоціанін – цитохром f – цитохром b_{559} – пластоціанін. Частина цих ферментів має мідь і залізо.

3. Від фередоксину в темновий цикл реакцій перенос електронів здійснюють флавопротеїди і на заключному етапі – НАДФ.

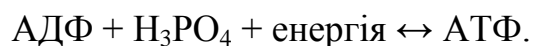
У струму електрони і протони надходять разом у формі НАДФ· H_2 .

Прийнято розрізняти два основних потоки електронів при фотосинтезі залежно від напрямку переносу і виду переносників:

а) нециклічний потік електронів. Він починається від гідроксилу води і через фотосистему II – ЕТЛ – фотосистему I – фередоксин надходить у струму;

б) циклічний потік електронів. Він зв'язаний тільки з фотосистемою I. У цьому випадку електрони, що надійшли до акцептора фередоксину від фото системи I через ланцюг переносників, що складають ще один ЕТЛ, повертаються назад на фотосистему I.

У потоці електронів існують ланки, на яких первинна енергія збудженого електрона виявляється вищою, ніж необхідно для його подальшого транспорту. Цей «надлишок» енергії при фотосинтезі не втрачається, а спрямовується на утворення макроергічного з'єднання АТФ з АДФ:



Процес синтезу АТФ при фотосинтезі називають фотосинтетичним фосфорилюванням. Воно відбувається на двох етапах.

1. При переносі електронів від хінонового циклу у фотосистему I, коли енергетичний рівень знижується. Це ділянка спільного односпрямованого потоку електронів від води в струму, і тому таке фосфорилювання називається **нециклічним фотосинтетичним фосфорилюванням**. Нециклічне фотосинтетичне фосфорилювання найбільш важливе для рослин за оптимальних умов виростання.

2. Частина електронів від фотосистеми I не включається в загальний потік електронів, а повертається назад у реакційний центр даної фотосистеми. Фотосистема I немов «закорочується». На зворотній ділянці енергетичний рівень знижується, і надлишок енергії спрямовується на зарядку АТФ.

Цей варіант фотосинтетичного фосфорилування називається циклічним. Циклічне фотосинтетичне фосфорилування спостерігається в тих випадках, коли в клітині є надлишок НАДФ·Н₂ і одночасно не вистачає АТФ для метаболічних реакцій, що потребують витрат енергії. Циклічне фосфорилування дуже стабільне і порівняно мало залежить від змін екологічних факторів.

Утворена при фотосинтетичному фосфорилуванні АТФ надходить у строму. Макроергічні зв'язки АТФ являють собою зручну форму упакування сонячної енергії, яка при надходженні АТФ у строму надалі витрачається на потреби темнових реакцій.

Підраховано, що при циклічному фотосинтетичному фосфорилуванні утворюється 70–80%, а при нециклічному – 20% усієї кількості утвореної АТФ. Але це співвідношення не постійне.

Процеси фотосинтетичного фосфорилування мають велике біологічне значення, особливо в тих випадках, коли фотосинтез у цілому тимчасово припиняється через нестачу СО₂ (при закритих продихах, у полуденний час, у посуху і т.д.). Фотосинтетичне фосфорилування в таких ситуаціях дозволяє продовжувати накопичення сонячної енергії у вигляді АТФ.

Таким чином, світлові реакції в сукупності приводять до надходження в строму з гранул:

- а) багатих на енергію електронів;
- б) протонів (4H⁺);
- в) АТФ.

Головний сенс світлової фази фотосинтезу – це перетворення енергії світла в енергію потоку електронів і АТФ.

Кількісно основна частина поглиненої сонячної енергії перетвориться в енергію НАДФ·Н₂, менша частина – в АТФ.

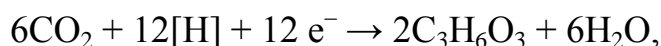
Для переносу двох електронів від води до рівня НАД·Н₂ необхідно 160 ккал енергії. Загалом перенесення 12 пар електронів від води до НАДФ веде до утворення 12 молекул АТФ і 12 НАДФ·Н₂.

Комплекс темнових реакцій зосереджений у стромі хлоропластів.

Ці реакції, що мають циклічний характер, уперше були вивчені в 1961 році М.Кальвіном, який одержав за цей цикл робіт Нобелівську премію, тому їх часто називають **циклом Кальвіна**.

Основним змістом циклу Кальвіна є відновлення вуглецю С₂ до вуглецю органічних речовин, у хімічних зв'язках яких остаточно акумулюється енергія сонячних променів, попередньо перетворена у світловій фазі фотосинтезу в потік водню–відновника й АТФ.

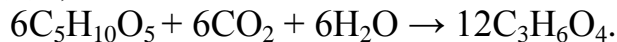
Узагальнено темнові реакції можуть бути записані у вигляді такої схеми:



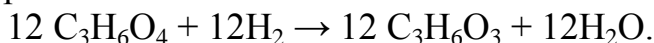
яка відбиває початкові й кінцеві продукти темної фази фотосинтезу.

У циклі Кальвіна можуть бути виділені три послідовні фази:

1. Фаза карбоксилювання, у ході якої відбувається зв'язування вуглекислого газу за рахунок використання спеціального акцептора – рибулозодифосфату (РДФ):



2. Фаза відновлення, у якій вуглець CO_2 відновлюється і виникає багата на енергію органічна речовина:



Носієм водню для цієї реакції є НАДФ· H_2 . Результатом цієї фази виявляється первинний продукт фотосинтезу – фосфогліцериновий альдегід (ФГА). Фосфогліцеринового альдегіду утворюється дві молекули. Одна з них йде на синтез фруктози – первинного моносахариду, що утворюється при фотосинтезі, інша – на поповнення запасу РДФ, необхідного для зв'язування вуглекислого газу.

3. Фаза регенерації, у ході якої на базі частини молекул ФГА синтезується необхідна кількість акцептора для поглинання вуглекислого газу – РДФ. З кожних шести молекул ФГА п'ять витрачається на цю мету, і тільки 1 молекула залишається як продукт фотосинтезу, що йде на подальшу асиміляцію.

Весь вихідний, проміжні і кінцеві продукти циклу Кальвіна фосфорильовані, що підвищує їхню реакційну здатність. На фазах відновлення і регенерації витрачається АТФ, синтезована у світлових реакціях фотосинтезу.

У хімічному плані темнові реакції полягають у перебудові хімічних зв'язків, тобто в появі таких сполук вуглецю, у хімічних зв'язках яких акумулюється енергія потоку електронів (що надходять у формі НАДФ· H_2).

У процесі фотосинтезу енергія квантів сонячного світла трансформується в енергію потоку електронів, а остання – в енергію хімічних зв'язків органічних сполук. На синтез однієї молекули ФГА необхідна енергія 3 квантів, а для утворення молекули гексози – 7 квантів, на звільнення однієї молекули кисню – 8 квантів. На синтез однієї молекули глюкози в підсумку потрібно 48 квантів. Квантові витрати дозволяють розрахувати коефіцієнт корисної дії фотосинтезу. Він дорівнює 33–34%.

За повний оборот фотосинтетичного циклу утворюється 18 молекул АТФ і 12 молекул НАДФ· H_2 . При асиміляції 6 молекул CO_2 витрачається 3 молекули АТФ і 2 молекули НАДФ· H_2 .

У природних умовах посівів коефіцієнт корисної дії фотосинтезу набагато нижчий цієї теоретичної величини і не перевищує 10%. Середня річна ефективність рослинного покриву Землі складає тільки 0,036%. Лімітується процес фотосинтезу головним чином відтоком готових його продуктів. Швидкість цього відтоку – всього 50–100 см/год.

Єдине енергетичне джерело фотосинтезу – сонячна енергія, перетворювана в потік збуджених і багатих на енергію електронів. За справедливим висловом відомого американського біохіміка, лауреата Нобелівської премії А. Сент-Дердї, "життя знаходиться між двома цими процесами: підскік і падіння електрона".

ТЕМА 24. ОБМІН РЕЧОВИН ЯК ЄДИНЕ ЦІЛЕ

Окремі процеси обміну речовин – обмін білків, вуглеводів, жирів, вітамінів і т.д. – нерозривно пов'язані один з одним. Існування організму неможливе без цієї взаємодії, без тісного взаємозв'язку окремих сторін обміну речовин. Величезна кількість біохімічних реакцій, які відбуваються в організмі рід час асиміляції і дисиміляції, тісно зв'язані один з одним і направлені на самооновлення і самозбереження організму в цілому.

Залежно від потреб організму в тканинах і клітинах утворюються необхідні для життєдіяльності речовини. Провідна роль у цих процесах належить ферментам. ДНК забезпечує передачу генетичної інформації і чітку специфічність у структурі біополімерів. При розщепленні ліпідів, вуглеводів, білків поновлюються запаси АТФ та інших макроергічних сполук.

Живий організм – саморегульована система; порушення в ній обміну речовин і діяльності цієї системи призводить до патології.

Біохімічні перетворення різних речовин в організмі взаємопов'язані. Порушення обміну однієї групи речовин, як правило, веде за собою зміну обміну речовин організму в цілому.

Обмін речовин включає два процеси: асиміляцію і дисиміляцію.

Реакції обміну речовин характеризуються високим ступенем узгодженості. Всі біохімічні реакції взаємопов'язані і відбуваються в певному порядку і послідовності.

Обмін НК, білків, ліпідів, вуглеводів на перших етапах відбувається різними шляхами, проте в результаті утворюються одні і ті ж самі кінцеві продукти – CO_2 , H_2O , енергія; при окисленні білків і НК – сечовина, сечова кислота.

В обміні речовин провідна роль належить білковим сполукам і нуклеїновим кислотам. Білкові речовини не тільки складають основу всіх протоплазменних структур в організмі, але, будучи наділені каталітичними функціями і являючись складовою частиною ферментів, визначають швидкість, порядок і найтіснішу спряженість окремих реакцій обміну речовин.

Нуклеїнові кислоти відіграють провідну роль в спадковості організмів, в синтезі білків; вони служать разом з тим джерелом різних коферментів—нуклеотидів.

Взаємозв'язок процесів синтезу і розпаду досягається тим, що обидва процеси здійснюються через спільні проміжні сполуки. Наприклад, активна оцтова кислота є не тільки продуктом окислення жирних кислот, але й виступає вихідною речовиною для синтезу органічних кислот та інших сполук. Альфа-кетоглутарова кислота легко переходить в глютамінову кислоту, стаючи, таким чином, посередником між розпадом вуглеводів і синтезом білків.

Взаємозв'язок обміну вуглеводів, жирів і білків має важливе значення в житті рослин. Перетворення крохмалю в цукри і жири в зимові місяці у наших дерев підвищує їх стійкість до морозів. Перехід жирів в цукри при проростанні насіння забезпечує поживними речовинами ростучий зародок.

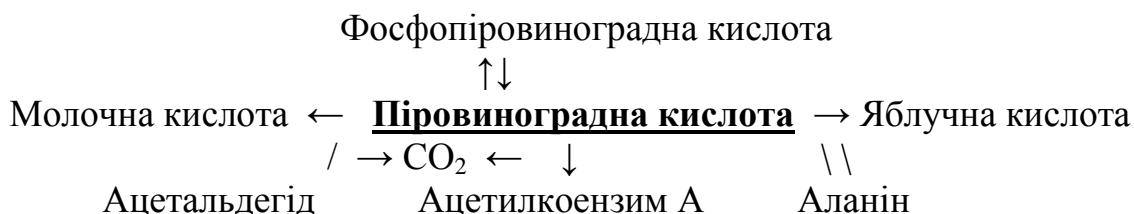
Цикл Кребса – яскравий приклад взаємозв'язку реакцій обміну речовин. Через цикл Кребса здійснюється окислення піровиноградної кислоти до вуглекислого газу і води. В той же час проміжні сполуки цього циклу виводяться з нього і використовуються для синтезу амінокислот (альфа-кетоглутарова кислота, щавлево–оцтова кислота, фумарова кислота).

Через ацетил-КоА цикл Кребса зв'язується з обміном жирів.

Фотосинтетичний цикл – яскравий приклад анаболізму – тісно пов'язаний з синтезом різноманітних похідних вуглеводів: через пентози – з синтезом нуклеїнових кислот, а через гептозу – з синтезом різних ароматичних сполук, в тому числі ароматичних амінокислот.

Пентозофосфатний цикл окислення глюкози через фосфогліцериновий альдегід, пентози і гептози зв'язується з другими циклами перетворення речовин в рослині.

Деякі сполуки, зв'язуючи між собою цикли різноманітних реакцій, перебувають в центрі перетворень групи речовин. До таких речовин відноситься піровиноградна кислота, яка зв'язує гліколіз та аеробне дихання, утворення амінокислот і жирів.



Глутамінова і аспарагінова кислоти знаходяться в центрі перетворення груп споріднених амінокислот і через них зв'язуються з утворенням пуринів і піримідинів.

Ацетилкоензим А зв'язує між собою обмін вуглеводів, жирів і білків.

Узгоджене гармонічне протікання реакцій обміну речовин досягається регулюванням діяльності ферментних систем та окремих ферментів.

В межах клітини можна знайти:

- **структурний фактор** – регулюючий вплив структур клітини ;
- **метаболічний фактор** – регулювання активності ферментів за принципом зворотного зв'язку, яке базується на фізико–хімічних закономірностях.

В цілій рослині ці регулятори доповнюються впливами зі сторони окремих органів рослини на інші.

Сильний вплив на обмін речовин має зовнішнє середовище. Його вплив по-різному проявляється у рослин, життєвий цикл яких пристосований до сезонних ритмів факторів середовища, і у непристосованих організмів, які зустрічаються з неблагодієвними умовами при акліматизації.

Регулюючий вплив структурного фактору знаходить вираження перш за все в локалізації біохімічних процесів і ферментів в певних структурах клітини.

Ядро клітини – місце синтезу ДНК, РНК, білку і рибосом.

В хлоропластах здійснюється акт фотосинтезу і проходить синтез РНК, білку, ліпідів, хлорофілу і каротинів, які приймають участь в цьому процесі.

Мітохондрії називають енергетичними центрами клітини, оскільки в них здійснюються реакції циклу Кребса, заключні етапи дихання і фосфорилування, а також бета–окислення вищих жирних кислот.

Рибосоми – місце синтезу білку. Тут проходить також альфа–окислення жирних кислот і окислення янтарної кислоти з участю цитохромів с і b₃.

В цитоплазмі здійснюються реакції гліколізу і пентозофосфатного циклу. Оскільки ці реакції строго координовані, вважається, що відповідні ферменти утворюють впорядковані агрегати білкових молекул.

Цілий ряд біохімічних процесів, наприклад, фосфорилування цукрів, здійснюються на поверхні мембран, які покривають як увесь протопласт, так і ядро, пластиди, мітохондрії і утворюють ендоплазматичну сітку.

Вакуоля рослинної клітини розглядається як місце стоку і накопичення різноманітних відходів обміну речовин. Тут містяться дубильні речовини, алкалоїди, накопичується надлишок цукрів, органічних кислот та інших метаболітів, а також зольних елементів.

Фізичний стан клітинних структур лабільний. Він змінюється під впливом продуктів обміну речовин, рН середовища, надходження в клітину та видалення з неї різних сполук, обводнення, аерації і температури. Зміни фізичного стану органоїдів клітини викликають різноманітні зсуви в обміні речовин. Наприклад, засуха приводить до пригнічення синтезу АТФ в мітохондріях.

Другий шлях регуляції обміну речовин – метаболічний. Він здійснюється шляхом пригнічення (блокування) діяльності окремих ферментів та цілих ферментних систем метаболітами в певних концентраціях. Регуляція діяльності ферментів здійснюється за принципом зворотного зв'язку.

Розрізняють позитивний та негативний зворотні зв'язки. Прикладом позитивного зворотного зв'язку є залежність швидкості гліколізу від наявності в середовищі АТФ, яка сама утворюється в ході гліколізу. Таким чином, при позитивному зворотному зв'язку який-небудь з продуктів реакції прискорює реакцію.

Негативний зворотній зв'язок спостерігається у тих випадках, коли продукт реакції гальмує реакцію. Наприклад, при утворенні ізолейцину з треоніну ізолейцин гальмує реакцію, так як невелике збільшення концентрації ізолейцину пригнічує дезамінування треоніну.

РОЗДІЛ IV. НАДОРГАНІЗМОВІ РІВНІ ОРГАНІЗАЦІЇ ЖИВОЇ ПРИРОДИ

ТЕМА 25. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ

Екологія – це наука, яка вивчає закономірності взаємовідношень організмів з оточуючим середовищем, спосіб життя тварин і рослин, їх продуктивність, зміну чисельності, видовий склад.

Частина природи, в якій живуть організми, називається середовищем *життя*. Існують три середовища життя – вода, ґрунт, повітря. Деякі організми періодично переходять з одного середовища в інше (земноводні, комахи з водними личинками).

Окремі елементи середовища, які взаємодіють з організмами, називають *екологічними факторами*.

За своєю природою розрізняють дві групи факторів:

- 1) неорганічні, або *абіотичні фактори*: температура, світло, вода, повітря, вітер, густина середовища, іонізуюче випромінювання;
- 2) *біотичні фактори*, пов'язані з сумісним існуванням, взаємним впливом тварин і рослин один на одного.

Виділяють також і *антропогенний фактор* – вплив людини на природу.

Кожний з екологічних факторів незамінний.

Інтенсивність фактора, найбільш благоприємну для життєдіяльності, називають *оптимальною або оптимумом*.

Межі, за якими існування організму неможливе, називають *нижньою і верхньою межею витривалості*.

Абіотичні фактори. Сонячне випромінювання служить основним джерелом енергії для всіх процесів, які проходять на Землі. Біологічна дія світла різноманітна і зумовлена його спектральним складом, інтенсивністю, періодичністю освітлення.

Ультрафіолетові промені з довжиною хвилі 0,29 мкм згубні для всього живого, вони затримуються озоновим шаром атмосфери. Більш довгі ультрафіолетові промені (0,3–0,4 мкм) мають високу хімічну активність. В невеликих дозах ультрафіолетові хвилі корисні.

Видимі промені (довжина хвилі 0,4–0,75 мкм) мають особливо велике значення для організмів. Зелені рослини синтезують органічну речовину. Для більшості тварин видиме світло є одним з важливих факторів зовнішнього середовища.

Інфрачервоні промені (довжина хвилі більше 0,75 мкм) – важливе джерело теплової енергії.

Реакція на тривалість світлового періоду доби одержала назву **фотоперіодизм**. Фотоперіодизм – це загальне, важливе пристосування, яке регулює сезонні явища у різних організмів. Зміна тривалості дня завжди тісно пов'язана з річним ходом температури і передуює її зміні, вслід за скороченням дня понижується і температура.

Температура – важливий фактор, який впливає на життєво важливі процеси організмів: ріст, розвиток, розмноження, дихання, синтез органічних речовин тощо. Оптимальна температура залежить від умов існування виду; для більшості наземних тварин і рослин вона коливається в досить вузьких межах (15–30°C).

Організми з непостійною температурою тіла називають **холоднокровними**. В них підвищення температури викликає прискорення фізіологічних процесів.

Найбільш досконалу терморегуляцію в процесі еволюції здобули птахи та ссавці за рахунок утворення чотирьохкамерного серця. Це забезпечило їм існування незалежно від температурних умов середовища і дозволило розселитися по всій земній кулі. Кожний організм має певні пристосування до перенесення понижених температур. Причому морозостійкість рослин та комах посилюється на протязі зими. Це називають *холодним загартовуванням*.

Глибоке охолодження викликає тимчасову оборотну зупинку життя. Такий стан називають **анабіозом**. У птахів та ссавців стан повного анабіозу не настає, так як вони не пристосовані до переохолодження. В них виробились інші пристосування до перенесення зимової пори року (сезонні міграції тощо).

Вода – важливий кліматичний фактор, оскільки служить основним засобом регуляції температури на поверхні Землі. Пристосування до проживання при недостатчі вологи яскраво виражена у мешканців

посушливих степів та пустель (видозмінені листки-колючки, добре розвинена коренева система, високий осмотичний тиск). Деякі рослини (агава, очиток) мають м'ясисті листки і стебла і здатні довго утримувати воду. Інші рослини (тюльпани, маки) встигають вирости і відцвісти за короткий весняний термін, коли в ґрунті ще достатньо вологи.

ТЕМА 26. ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ І СИНТЕЗ ВІТАМІНІВ РОСЛИНАМИ

Екологічні умови впливають на весь обмін речовин у рослинах і, природно, на синтез і накопичення вітамінів у рослинах. Основні екологічні умови, які впливають на синтез вітамінів:

– **температура**. По-різному впливає на синтез різних вітамінів. Так, аскорбінова кислота накопичується в рослинах як речовина, що захищає від зниження температури. Тому у вічнозелених рослин (хвойні) її вміст завжди вищий в осінні і зимові місяці. Навпаки, вітаміни групи А формуються на базі каротину, синтез якого низькі температури пригнічують. Тому каротинів найбільше в рослинах в умовах підвищених температур літніх місяців.

– **освітленість**. Синтез багатьох вітамінів у рослинах відбувається тільки на світлі або стимулюється світлом. Для синтезу вітамінів рослинами важлива відповідна до їх генетичної природи довжина дня і ночі, тобто фотоперіодизм. При невластивому фотоперіоді вміст вітамінів у рослинах завжди нижчий.

– **вологість**. Нормальний водний режим рослин є серйозним чинником успішного синтезу і накопичення вітамінів. Як посухи, так і пере зволоження приблизно однаковою мірою знижують вітаміноносність рослин.

– **мінеральне живлення**. Багато мінеральних елементів безпосередньо входять до складу молекул вітамінів (азот, фосфор, сірка та ін.). Ряд мікроелементів впливають на синтез вітамінів побічно, входячи до складу ферментів, що здійснюють такий синтез (на синтез вітаміну В₂ найбільше впливає азот; для накопичення вітаміну Н необхідні великі дози азоту і сірки).

– **природний регіон**. Екологічні фактори діють на рослини комплексно, тому вітаміноносність рослин неоднакова в різних природних регіонах. Для багатьох рослин і вітамінів важлива висота місцевості над рівнем моря –

звичайно з підвищенням висоти над рівнем моря вміст багатьох вітамінів у рослинах збільшується.

– **агротехніка й антивітаміни.** З усіх агротехнічних засобів на вміст вітамінів найбільшою мірою впливає застосування пестицидів. Ці речовини діють як антивітаміни (антагоністи вітамінів, що дезактивують вітаміни або руйнують їх). Так, антивітаміном біотину є білок авідин, інозиту – гексахлоран; пантотенової кислоти – далапон.

Антивітаміну дію стосовно один одного мають також деякі вітаміни. Такими взаємними антивітамінами є тіамін і нікотинова кислота, аскорбінова кислота і вітамін Р.

ТЕМА 27. ПОНЯТТЯ ПРО ПРИРОДНУ СИСТЕМУ. ТИПИ ПРИРОДНИХ СИСТЕМ

Природні системи – це будь-які складні об'єкти, у яких можна виділити окремі елементи, об'єднані певними зв'язками та відношеннями.

Зв'язки в системі можуть бути простими і складними, як і самі системи. Природні системи володіють здатністю до саморегуляції.

Характерні особливості всіх систем:

– організація, або структура системи – включає поняття про кількість компонентів та їх взаємовідношення – ієрархію. Кожна система має декілька рівнів організації; найбільш складною і високоорганізованою системою є біосфера;

– функціонування системи – сукупність реакцій, які виникають в системі у відповідь на зовнішні впливи, і які призводять до зміни внутрішніх властивостей системи, до її саморозвитку;

– історія розвитку (розвиток в часі) – розвиток природної системи відбувається від простого до складного.

За формою руху матерії системи ділять на чотири типи:

1) *абіогенні* – в них відбувається тільки механічна і фізико-хімічна міграція;

2) *біогенні* – живі організми та їх угруповання;

3) *біобезжизні* – характерне взаємопроникнення живої речовини та мінеральної, а визначальне значення має біогенна міграція;

4) *техногенні* – утворені діяльністю людини, а переважаючою є техногенна міграція.

ТЕМА 28. БІОСФЕРА ТА ЇЇ МЕЖІ

***Біосфера** – загальнопланетарна оболонка, до складу якої належать нижні шари атмосфери, гідросфера і верхні шари літосфери. Біосфера є наслідком взаємодії живих і неживих компонентів, акумуляції та перерозподілу в ній величезної кількості енергії, термодинамічно відкритою, самоорганізованою, стійкою, саморегульованою, динамічно зрівноваженою, глобальною системою (М.А.Голубець).*

Термін "біосфера" введений Е.Зюссом у 1875 році. Вчення про біосферу було створено академіком Володимиром Івановичем Вернадським (1863-1945).

Властивості біосфери:

- Спроможність до саморегуляції пояснюється наявністю озонового екрану, що поглинає згубне жорстке випромінювання Сонця; газовим складом атмосфери, регульованим життям; підтримкою Океаном сольового складу, незважаючи на щорічне внесення в Океан ріками 1,5 млн т Кальцій карбонату. Організми, використовуючи його для побудови скелетів, відмирають, осідаючи на дно, створюючи "кальцієвий покрив планети". Таким чином, саморегуляція забезпечується живими організмами;
- Різноманітність характеризується законом необхідної розмаїтості Вінера – Шеннона – Ешбі: система тільки тоді має усталеність для блокування зовнішніх і внутрішніх збурень, коли вона має достатню внутрішню розмаїтість. Розмаїтість біосфери, забезпечена діяльністю живих організмів є гарантією зберігання життя на Землі після найбільш значних катастроф;
- Мозаїчність будови – це життя в біосфері, організоване у планетарному масштабі, функціонує в межах окремих екосистем;
- Взаємодія екосистем забезпечує коло обігу речовин у біосфері;
- Обмін речовин і енергії – "геохімічний принцип зберігання життя" сформульований О.Б. Роновим: "Життя на Землі й інших планетах за інших рівних умов між їхніми надрами і поверхнею. Сонячна енергія, що створюється в біосфері, частково витрачається на синтез органічних макромолекул. Енергія, що передається по трофічних рівнях, поступово розсіюється. Часткове накопичення енергії відбувається в земній корі у вигляді каустобіолітів і алюмосилікатів, що називають "геохімічними акумуляторами";
- Існування "полів усталеності" та "існування" життя. "Поля усталеності життя" – це умови, які витримує життя, не припиняючи своїх функцій (тобто організм страждає, але виживає); "поля існування життя" – умови, за яких організм може давати нащадків;

- Динамічна нерівно важність – жива речовина, використовуючи свою енергію й енергію Сонця чинить опір проти рівноваги, необхідної за законами фізики і хімії;
- "Заводнення" – вода є середовищем для всіх біохімічних процесів;
- Нерозривний зв'язок із Космосом і Сонцем – життя на Землі визначається Сонцем.

Біосфера має певні межі. В.І. Вернадський у книзі "Біосфера" писав: "Межі біосфери обумовлені, насамперед, полем існування життя". Верхня межа біосфери знаходиться на висоті 15-20 км від поверхні Землі. Вона проходить у *стратосфері*. Основна маса живих організмів знаходиться в нижній повітряній оболонці – *тропосфері*. Найбільш населена найнижча частина тропосфери (50-70 м). Нижня межа життя проходить по *літосфері* на глибині 2-3 км. Саме на таких глибинах виявлені пурпурні ті оново-кислі бактерії, що використовують вільний кисень, який виділяється при розкладанні води нафтових родовищ під впливом випромінювання радіо, а також термофільні, існуючі при $t=104\text{ }^{\circ}\text{C}$, сульфатвідновлювальні бактерії. Життя зосереджене в основному у верхній частині літосфери – в ґрунті і на його поверхні. Водна оболонка планети (*гідросфера*) займає до 71% поверхні Землі. Під океанами межа біосфери, можливо, поширюється на глибині 0,5-1 км від дна.

Найбільша за масою літосфера, найменша – атмосфера. В різних частинах біосфери щільність життя неоднакова. Найбільша кількість організмів знаходиться у поверхні літосфери та гідросфери. Вміст біомаси змінюється також по зонам. Максимальну щільність мають тропічні ліси, незначну – льоди Арктики, високогірні області.

Біосфера Землі – відкрита, складна, багатокомпонентна, саморегулююча, зв'язана з космосом система живої речовини і мінеральних сполук, які складають зовнішню оболонку планети. Біосфера є не лише ділянкою, у якій на планеті Земля виникло і розвивалось життя у всіх різноманітних формах. Жива речовина за час свого існування глибоко змінила первісну природу планети, біологізувала її. Життя саме пристосовувало й оптимізувало середовище. У стратосфері виник озоновий екран, що захищає живих істот від згубного впливу ультрафіолетових променів та інших космічних випромінювань. Вивітрювання, ґрунтоутворення, делювіальні й алювіальні наноси закрили орґано-мінеральними покривами безводні скелі. Ці процеси створили сприятливі умови за фізичними і хімічними властивостями для існування рослин, особливо їхніх кореневих систем і екологічні ніші для тварин. Фотосинтез став механізмом нагромадження активної біохімічної енергії в масах органічної речовини у формі гумусу, копалин пального, гарантуючи задоволення запитів організму на випадок стресових умов і несприятливих періодів.

ТЕМА 29. ЖИВА РЕЧОВИНА БІОСФЕРИ ТА ЇЇ ФУНКЦІЇ

За В.І. Вернадським, біосфера складається із семи природних, пов'язаних між собою частин:

- Жива речовина – сукупність живих організмів, зведена до їх ваги, хімічного складу та енергії;
- Біогенна речовина – утворена і перероблена живими організмами (нафта, вугілля, вапняки тощо);
- Косна речовина – утворена процесами, в яких живі організми не беруть участь (вивержені гірські породи);
- Біокосна речовина – утворена і живими організмами, і процесами неживої природи при головній ролі організмів (грунт);
- Радіоактивна речовина – речовина у стані радіоактивного розпаду;
- Розсіяні атоми – утворюються з земної речовини під дією космічних випромінювань і пронизують усі речовини біосфери;
- Речовина космічного походження – метеорити, космічний пил.

На думку ряду учених, дана класифікація не є бездоганною.

Таким чином, **жива речовина** – це сукупність організмів, що виражена в їх масі, елементному хімічному складі та енергії.

У живій речовині абсолютно переважає фітомаса, істотно менша роль зоомаси та маси мікроорганізмів.

В живій речовині визначено понад 80 хімічних елементів. Переважна більшість з них необхідна організму для його нормальної життєдіяльності.

Середній склад живої речовини зручно уявити, якщо розділити хімічні елементи, що входять до її складу, на декади, кожна з яких відрізняється від наступної зміною вмісту в 10 разів.

Хімічний склад живої речовини, %

Декада	Маса	Елементи
1	> 10	O, H
2	1,0	C, N, Ca
3	0,1	P, Si, K, Cl
4	0,01	Mg, Fe, Na

Жива речовина має три особливості хімічного складу:

- 1) у складі живої речовини різко переважають легкі атоми;
- 2) на 90% жива речовина побудована з O та H й основна їх кількість знаходиться у воді;

3) життя побудоване з тих самих хімічних елементів, які знаходяться в надлишку на поверхні нашої планети. Це забезпечує його стійкість.

Однак елементи входять у живу речовину зовсім не у тих пропорціях, в яких вони існують у середовищі. Відбувається перерозподіл хімічних елементів, вибіркоче їх поглинання живою речовиною біосфери.

Жива речовина біосфери виконує такі функції:

1. Енергетична – здійснюється за рахунок поглинання сонячної енергії при фотосинтезі та хімічної енергії шляхом розкладання енергонасичених речовин; передача енергії кормовими ланцюгами різномірної живої речовини.

2. Газова – полягає у впливі живих організмів у процесі їх життєдіяльності на газовий склад атмосфери планети. Усі аеробні організми під час дихання поглинають кисень і виділяють вуглекислий газ, тільки зелені рослини та ціанобактерії у процесі фотосинтезу поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень. Деякі бактерії впливають на концентрацію інших газів (сірководню, метану, азоту, тощо).

3. Концентраційна – жива речовина акумулює хімічні елементи з навколишнього середовища, створюючи скупчення нафти, вугілля, фосфоритів, вапняків. В.І. Вернадський назвав ці скупчення "слідами колишніх біосфер". Розрізняють:

а) концентраційну функцію 1-го роду – захоплення тих хімічних елементів, сполуки яких зустрічаються в усіх без винятку живих організмах;

б) концентраційну функцію 2-го роду – поглинання окремими групами живих організмів різних хімічних елементів у кількостях, що перевищують їх середній вміст у живій речовині.

4. Окисно-відновна – пов'язана з інтенсифікацією під впливом живої речовини процесів окиснення, завдяки збагаченню середовища киснем, так і відновлення, насамперед у тих випадках, коли відбувається розкладання живих речовин за дефіциту кисню (окиснення і відновлення Fe, Mn, S бактеріями). Результатом прояву цієї функції є поклади залізної та марганцевої руд;

5. Деструктивна – відбувається мінералізація органічної речовини, розкладання неорганічної речовини, залучення продуктів, що утворюються, у біогеохімічний коло обігу;

6. Середовищетворна – з цієї функцією пов'язана зміна фізико-хімічних характеристик середовища. Результатом цієї функції є все природне середовище, яке створене живими організмами і підтримується ними у стабільному стані;

7. Транспортна – пов'язана з перенесенням речовини та енергії в результаті активного руху організмів (міграції тварин, птахів);

8. Інформаційна – проявляється у тому, що живі істоти накопичують певну інформацію, закріплюють її в спадкових структурах і передають наступним поколінням.

Тема 30. Ноосфера як етап розвитку біосфери

Якісно новий етап розвитку біосфери розпочався в сучасну епоху, коли діяльність людини за своїми масштабами порівнюється з геологічними процесами. Як зазначав В.І. Вернадський, біогеохімічна роль людини за ХХ сторіччя стала значно переважати роль інших, навіть найбільш активних в біогеохімічному відношенні організмів. При цьому використання природних ресурсів відбувається без врахування закономірностей розвитку і механізмів функціонування біосфери. Антропогенні зміни в біосфері інтенсифікують колообіги речовин, змінюють склад і структуру її компонентів.

Французький математик і філософ Е. Леруа, взявши за основу біогеохімічне районування біосфери В.І.Вернадського, у своїх лекціях в Парижі запровадив у 1927 році поняття "ноосфери" як сучасної стадії, що її геологічно переживає біосфера. Людство діє на біосферу своїм розумом, а не біомасою чи своєю кількістю. Свого часу це передбачив В.І. Вернадський. У 1944 році він сформулював поняття **ноосфери** (від грец. noos – розум), тобто сфери розуму на нашій планеті, коли людина, ставши потужною геологічною силою, досягаючи закони природи, може перебудувати "свою працю і думкою область свого життя". Його праця «Кілька слів про ноосферу» (1944) стала основою для розвитку вчення про біосферу.

Ноосфера – нове геологічне явище на нашій планеті, яке пов'язане з діяльністю людини, що вирубує ліси, розорює землі, видобуває вугілля, руди. Отже, антропогенез перетворює не тільки зовнішній вигляд планети, а й перерозподіляє хімічні елементи на її поверхні (В.І.Вернадський).

Для ноосфери характерні такі особливості:

- 1) вона утворилася і розвивається в біосфері. Ноосфера – це біосфера, яка перетворена під впливом людини;
- 2) основна перетворююча сила ноосфери – діяльність людини. При цьому функціонує новий тип міграції хімічних елементів – техногенний, який зумовлює перерозподіл та розсіювання хімічних елементів з утворенням техногенних аномалій;
- 3) вона відрізняється від біосфери більшим обсягом та різноманітністю інформації;
- 4) ноосфера використовує та витрачає енергію, накопичену в біосфері;
- 5) ноосфера створює свої типи ландшафтів – культурні, техногенні та агроландшафти, для яких можливе регулювання кругообігу хімічних елементів.

На сучасному етапі перед людством стоять такі глобальні завдання:

- створення і засвоєння нових інтенсивних джерел енергії;
- забезпечення населення продуктами харчування;

- охорона зовнішнього середовища;
- продовження життя людини, періоду її активної діяльності.

ТЕМА 31. КЛАСИФІКАЦІЯ ЕЛЕМЕНТІВ

Класифікують хімічні елементи за різними ознаками.

За абсолютним вмістом у ґрунтах їх об'єднують у чотири групи:

- *перша* – кисень і Силіцій, вміст яких становить десятки відсотків, а в сумі – 80–90% і більше ґрунтової маси;
- *друга* – елементи, масові частки яких варіюють в межах $\sim 0,4\text{--}8,0$ (типові макроелементи): Al, Fe, Ca, Mg, K, Na, S;
- *третья* – елементи, вміст яких складає соті і десяті частки відсотка (становлять перехідну групу від макро– до мікроелементів): Ti, Mn, N, P, S, H;
- *четверта* – мікро– та ультрамікроелементи, які містяться в ґрунтах у кількостях $n \cdot 10^{-3}$ – $n \cdot 10^{-10}\%$: Zn, Ba, Sn, B, Rb, Cu, V, Cr, Ni, Co, Li, Mo, Cs, Se, In, Pb тощо.

Біологічна роль хімічних елементів не стільки їх кількісним вмістом в організмі, скільки ступенем участі в процесах створення органічної речовини.

Організми акумулюють в основному одинадцять хімічних елементів: O, C, H, Ca, K, P, N, Mg, S, Si, Na.

В.М.Гольдшмідт та О.Є.Ферсман показали, що виникнення життя на Землі та його подальше існування неможливе без 17 хімічних елементів: C, H, O, N, P, S, Si, J, B, Ca, Mg, K, Na, V, Mn, Fe, Cu.

Б.Б.Полинов усі хімічні елементи в залежності від їх ролі в живій речовині й біологічному кругообігу поділив на дві великі групи: *органогени та домішки*.

Абсолютні органогени – це 8 хімічних елементів, без яких неможливе існування життя на Землі ні в якій формі: O, H, C, N, Mg, K, P, S.

Спеціальні органогени – 13 елементів, які необхідні багатьом, але не всім організмам: Si, Na, Ca, Fe, F, Cl, Mn, Sr, B, Zn, Cu, Br, J.

До домішок відносять велику кількість хімічних елементів, число яких у процесі еволюції організмів не залишалось постійним, а неперервно змінювалось.

Домішки Б.Б.Полинов теж поділив на дві групи:

- *екологічні домішки* – елементи, які в процесі вивітрювання гірських порід переходять у розчин, а потім частково споживаються рослинами;
- *абсолютні домішки* – це хімічні елементи, які не тільки не потрібні рослинам, але й не накопичуються в їх організмі як домішки.

Участь кожного хімічного елемента в біологічному кругообігу непрямо характеризують *коефіцієнтом біологічного поглинання елемента (КБП)*: це відношення вмісту елемента в золі рослин до його вмісту в середовищі проживання.

За величиною КБП О.І.Перельман всі хімічні елементи ділить на 4 групи:

1) *група елементів енергійного нагромадження*, КБП яких > 10 : P, S, Cl, Br, J;

2) *група елементів сильного нагромадження*, КБП 1–10: Ca, K, Mg, Zn, V, Se, Sr;

3) *група елементів слабого нагромадження і середнього захоплення*, КБП < 1 : Mn, F, Ba, N, Cu, Co, Pb, Sn, As, Mo, Hg, Ag, Ra;

4) *група елементів слабого нагромадження і слабого захоплення*, КБП $< 0,01$: Si, Al, Fe, Ti, Cr, Li, Ta, Be, Cd, Nb тощо. Ті елементи, для яких КБП > 1 , відносять до групи елементів, що нагромаджуються в рослинах, а КБП < 1 – до групи елементів, що захоплюються.

Геохімічні класифікації елементів характеризують поведінку елементів у різних оболонках Землі.

За класифікацією норвезького геохіміка В.Гольдшмідта (1924) всі хімічні елементи об'єднують у п'ять груп:

1) **літофільні** («ті, що люблять каміння») – досить легко утворюють мінерали, які містять кисень, тобто володіють спорідненістю до нього. Складають основу більшості гірських порід. Сюди відносять 54 елементи, зокрема: Si, Ti, S, P, F, Cl, Al, Se, Na, K, Ca, Mg;

2) **халькофільні** («міднолюбиві»), 19 елементів – у своїй геохімічній поведінці вони нагадують Cu, зокрема, добре вступають у сполуки із S: Cu, Ag, Au, Zn, Hg, Ge, Pb, Cd, Fe, Mn тощо;

3) **сидерофільні** («залізолубиві»), 11 елементів – розчиняються в залізних розплавах і утворюють сплави з Fe: Fe, Ni, Co, P, S, Pt, Au, St, Mo, Re, Ir;

4) **атмофільні** – входять до складу земної атмосфери: H, N, C, O, Ne, Ne, Ar, Kr, Xe, Cl, Br, J;

5) **біофільні** – концентруються в живих організмах: C, H, O, N, P, S, Cl, J.

В.І.Вернадський запропонував геохімічну класифікацію, в основу якої поклав чотири принципи, що визначають історію елементів у земній корі:

- хімічну активність,
- участь в циклічних процесах у біосфері,
- перевагу розсіяного стану,
- високу радіоактивність.

Ним були виділені групи:

- *благородних газів* (He, Ne, Ar, Kr, Xe);
- *благородних металів* (Ru, Rh, Pd, Os, Ir, Pt, Au, Ag);
- *циклічних елементів* (H, Na, K, Cu, Mg, Ca, Zn, B, Al, C, Si, Ti, Zr, Pb, N, P, V, O, S, Cr, Mo, F, Cl, Mn, Fe, Co, Ni тощо);
- *розсіяних елементів* (Li, Rb, Cs, Sc, Y, Ga, In, Tl, Br, J);
- *сильнорадіоактивних елементів* (Po, Rn, Ra, Ac, Th, Pa, U);
- *рідкісноземельних елементів* (La, Ce, Pr, Nd, Sm, Eu, Gd, Tb, Dy, Ho, Er, Tm, Yb, Lu).

О.І.Перельман за шляхами міграції елементів у ландшафтах поділив їх на дві групи:

- *повітряні мігранти*;
- *водні мігранти*.

Повітряні мігранти, в свою чергу, поділяються на:

- *активні елементи* – O, H, C, N, J;
- *пасивні елементи* – інертні гази He, Ne, Ar, Kr, Xe, Rn.

Водні мігранти в залежності від їх рухомості у природній обстановці поділяються на:

- *рухомі та дуже рухомі* – Cl, Br, S, Ca, Mg, Na, Sr, Ra, F, B;
- *слаборухомі* – K, Ba, Rb, Li, Be, Cs, Tl, Si, P, Ge, Sn, Sb, As.

Тема 32. Типи міграції хімічних елементів

Міграція хімічних елементів – основний механізм, з допомогою якого хімічні елементи включаються в кругообіг речовин. Кругообіг речовин становить фундаментальну властивість нашої планети.

Виділяють 5 типів міграції хімічних елементів:

1. Механічний – перенесення їх у складі мінералів гірських порід, органічних решток без їх хімічної зміни (знесення мінералів по схилах гір, перенесення їх у вигляді завису, селевих потоків тощо).

2. Водний – у розчиненому вигляді: молекулярні, йонні, колоїдні розчини.

3. Повітряний – перенесення газів, пилу, аерозолів повітряними потоками, хімічних елементів з вологою, солями – вітром з поверхні моря на суходіл (імпульверизація).

4. Біогенний – участь хімічних елементів у малому біологічному кругообігу. Біогенний тип міграції має найбільше значення в біосфері.

5. Техногенний – переміщення хімічних елементів внаслідок виробничої діяльності людини (перекачування води, нафти, газів, транспортування вугілля, руд тощо).

Для здійснення міграції необхідна енергія. Джерела її різні:

- внутрішня енергія Землі;
- сонячна енергія, що витрачається на нагрівання, випаровування і переміщення атмосферних та водних мас;
- сонячна енергія, законсервована в хімічних зв'язках органічних сполук.

Виділяють кілька типів біогенної міграції:

1. Міграція, що пов'язана з механічною діяльністю живих організмів (риття нір, перемішування ґрунту при просуванні в ньому тварин (зоотурбації), концентрування речовин при будівництві мурашників, термітників, бобрових гребель тощо).

2. Біогенна міграція, пов'язана з переміщенням живих організмів (перельоти птахів, хмири сарани).

3. Міграція, пов'язана з біохімічними процесами життєдіяльності організмів.

4. Біогенна міграція, що пов'язана з відмиранням та розмноженням організмів.

5. Антропогенна міграція хімічних елементів.

Закономірності біогенної міграції:

– жива речовина пристосована до умов середовища, вона чутливо реагує на них і на їх зміну відповідає зміною процесів міграції;

– перший біогеохімічний принцип (В.І.Вернадський): біогенна міграція хімічних елементів у біосфері прямує до максимального свого прояву;

– у біосфері немає місця, де життя було б постійно відсутнім. Життя ніби здійснює тиск на вільний простір, поступово оволодіваючи ним. Воно є навіть за екстремальних умов («всюдність життя» – термін В.І.Вернадського);

– цей «тиск життя» завжди призводить до захоплення ним нових ділянок і здійснюється трьома шляхами: а) переміщенням живих організмів; б) їх розмноженням; в) пристосуванням до нових умов існування;

– створення ходом еволюційних форм життя, пристосованих до нових умов існування, збільшує біогенну міграцію атомів хімічних елементів. Це було сформульовано В.І.Вернадським у другому біогеохімічному принципі: «Еволюція органічного світу відбувалась у напрямку підсилення біогенної міграції атомів хімічних елементів».

Тема 33. Біогеохімічні цикли окремих елементів

Біогеохімічні цикли – процеси руху атомів хімічних елементів, які відбуваються за участю живої речовини.

Біогеохімічний цикл Карбону

Зараз CO₂ в біосфері – 0,03%, в літосфері – 0,35% (карбонати, графіт, алмаз). Найбільше Карбону входить до складу живої речовини – 18%.

Кругообіг Карбону відбувається в основному у вигляді CO₂, який і повертається в атмосферу. Біогеохімічний цикл Карбону включає фотосинтез рослин, створення органічної речовини та повернення в атмосферу у вигляді CO₂. Жива речовина є резерваторм Карбону.

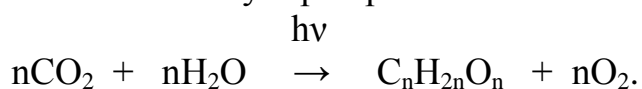
У циклі Карбону виділяють дві найважливіші ланки, що мають планетарні масштаби та пов'язані з виділенням та поглинанням Оксигену:

- 1) фіксація CO₂ в процесі фотосинтезу і регенерація O₂;
- 2) мінералізація органічних речовин з виділенням CO₂ і витратою O₂.

Перший процес здійснюється в основному рослинами, другий – мікроорганізмами.

Серед процесів зв'язування CO₂ виділяють процеси фотосинтезу, хемосинтезу та гетеротрофну фіксацію.

Фотосинтез. Сумарне рівняння:

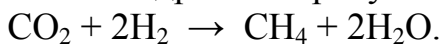


У результаті фотосинтезу на Землі створюється щорічно приблизно 150 млрд т органічної речовини і виділяється приблизно 180 млрд т Оксигену. Цей процес здійснюється клітинами вищих рослин, водоростями і деякими бактеріями.

Хемосинтез. Фіксація CO₂ відбувається за рахунок енергії окиснення зовнішнього неорганічного донора електронів. Хемоавтотрофи відомі тільки серед бактерій. До хемосинтезуючих організмів відносяться нітрифікатори, тіонові ферумбактерії, гідрогенбактерії тощо.

Гетеротрофна фіксація CO₂. Здійснюється шляхом приєднання CO₂ до вже готових карбонових ланцюгів. До гетеротрофної асиміляції CO₂ здатні вищі рослини (фотоавтотрофи), мікроорганізми (гриби, бактерії). Акцепторами CO₂ виступають різні органічні кислоти, частіше – піровиноградна кислота.

Серед процесів фіксації CO₂ виділяють також утворення метану біологічним шляхом, який відбувається в болотах, торф'яниках, озерних мулах, перезволожених ґрунтах, тобто там, де складаються анаеробні умови, утворюється Гідроген і присутні метанотвірні бактерії:



Приблизно 1/3 природного метану утворюється з CO₂. Метан – основна частина (до 98%) природних вуглеводневих газів.

Частина Карбону на нашій планеті закріплена у формі, що не бере участь в кругообігу. Це Карбон органічної частини горючих сланців, вапнякових структур деяких безхребетних. Цей Карбон повільно захоплюється в цикл завдяки процесам вивітрювання та ґрунтоутворення. Мікроорганізми утворюють кислоти, що спричиняють розчинення вапняку та його доступністю рослинами.

В органічній формі Карбон закріплений у вигляді покладів торфу, запасів нафти, газу і гумусу.

Біогеохімічний цикл Нітрогену

Основна форма існування Нітрогену в природі – молекулярний азот атмосфери N_2 (75%). Головна особливість біогеохімічного циклу Нітрогену – накопичення його в атмосфері у вигляді азоту N_2 .

Коренева система рослин засвоює тільки йонні форми азоту – катіон амонію NH_4^+ і нітрат-аніон NO_3^- . Це так званий мінеральний азот ґрунту (його вміст приблизно 1% від загальної кількості ґрунтового азоту).

Рослини повертають азот в ґрунт з опалим листям і відмершими частинами, тобто у формі органічного азоту.

Основна форма ґрунтового азоту – гумус.

Перетворення органічного азоту в аміак і сполуки амонію називається процесом амоніфікації. Його хімічна суть полягає у відщепленні аміногруп, в реакції дезамінування. Йде цей процес під впливом специфічних амоніфікуючих мікроорганізмів ґрунту.

Перетворення аміаку або амонію в нітрати називається процесом нітрифікації. Цей процес протікає в результаті життєдіяльності нітрифікуючих бактерій.

В результаті амоніфікації і нітрифікації азот не втрачається ґрунтом, а тільки переходить з органічної форми в мінеральну.

Азот ґрунтів виноситься трьома потоками:

- перший потік – виніс азоту з біомасою врожаю культурних рослин – основна причина збідніння ґрунтів на азот;
- другий потік – вимивання мінеральних форм азоту водою атмосферних опадів і ґрунтовими водами;
- третій потік – ***процес мікробіологічного відновлення нітратного азоту в нижчі оксиди і молекулярний азот – денітрифікація.*** Він йде через наступні стадії:



Денітрифікація здійснюється групою бактерій–денітрифікаторів і за масштабом її можна порівняти з вимиванням мінерального азоту водами.

Відновлюються втрати ґрунтового азоту з кількох джерел:

- органічні залишки відмерлої біомаси;

– процес фіксації молекулярного азоту (азотфіксації) атмосфери бульбочковими бактеріями, які живуть в симбіозі з бобовими та іншими рослинами;

– азотфіксація вільноживучими в ґрунті мікроорганізмами роду азотобактер, клостридіями, одноклітинними грибами та водоростями. Ці мікроорганізми відновлюють азот при участі ферментів нітрогенази і фередоксинів – залізовмісних білків.

Біогеохімічний цикл Фосфору

Кругообіг фосфору в природі суттєво відрізняється від крігообігу азоту: через нелетучісті природних сполук фосфору в ньому не приймає участь атмосфера.

Основне природне джерело надходження фосфору в ґрунт – повільна ерозія, хімічний розклад мінеральних фосфатів під дією води, вуглекислого газу, кислот і мікроорганізмів нрунту. Розчинені фосфати стають доступними для засвоєння. Важливим джерело фосфору є також вивержені гірські породи. Найбільш важливий цикл кругообігу включає рослин і тварин суші, які повертають фосфор ґрунту після своєї смерті, а також з продуктами життєдіяльності.

Відмерші організми, або їх сезонно відмираючі частини, наприклад, листки, мінералізуються мікроорганізмами і повертаються в ґрунт.

Мінеральні фосфати ґрунту піддають процесу ***ретроградації*** – ***перетворенню в практично нерозчинні фосфати і гідроксофосфати***. З цих сполук фосфор здатні засвоювати лише дуже небагато рослин.

Потреба тварин у фосфорі вища, ніж у рослин, так як фосфати входять в склад речовин кісток скелету, мозку і клітин нервової системи.

У водоймах фосфор засвоюється фітопланктоном і по харчовому ланцюгу, який включає риб і птахів, в малій своїй частині повертається в кругообіг у вигляді гуано птахів. Друга, більша частина фосфатів осаджується в морських водоймах у вигляді конкрецій – кулеподібних мінеральних утворень, які за складом близькі до апатитів. Цей потік лише на 7–10% менше стоку фосфатів в океани. Моря та океани – головні акумулятори фосфору в загальному біогеохімічному циклі. У водоймах він залишається надовго, практично вибуваючи з кругообігу. Тільки 10% фосфору ґрунту через трофічні ланцюги потрапляє до людини, 30% фіксується ґрунтом, а 60% потрапляє із стоком в океан та водойми. Останні стають отруйними, коли кількість фосфору більше 15 мг/л.

Біогеохімічний цикл Кальцію

Джерело Са у біосфері – літосфера. Він володіє досить високою міграційною здатністю. В морях Са споживається морськими організмами у великих кількостях, і після їх відмирання нагромаджується у вигляді карбонатних покладів (коралові рифи, донні відклади карбонатів).

Са бере участь у багатьох процесах ґрунтоутворення. Він цементує ґрунтові частинки, сприяючи утворенню водостійкої структури. Кальцій – основа родючості ґрунтів.

Са впливає на розчинення або осадження оксидів Fe, Al, Mn, Si. У значних кількостях споживається організмами.

Біогеохімічний цикл Силіцію

Силіцій у вигляді силікатів входить до складу майже 800 мінералів, але в літосфері він в основному міститься у вигляді SiO_2 . Найбільше SiO_2 розчиняється у прісних водах, найменше – в морських.

Ґрунтовий кремнезем SiO_2 активно залучається в біокругообіг.

Хвощі, папороті, мохи, ковила, осоки, злаки, голки хвойних дерев, листя та кора дуба, осини переводять його в характерну мінеральну форму – *біоліти*, які утворюються в особливому термодинамічному полі живого організму. Після відмирання організмів біоліти вивільнюються, руйнуються і кремнезем вступає в новий біогеохімічний цикл. Останній порушується техногенними факторами: перевезення та переробка кремнезему (цегла, цемент, скло). У водойми Силіцій поступає з відходами напівпровідникового, сільськогосподарського виробництва, з побутовими стоками.

Біогеохімічний цикл Оксигену

Оксиген – сильний окисник, тому активно вступає в різні хімічні реакції з утворенням оксидів, гідроксидів, кислот тощо. Входить до складу практично всіх мінеральних утворень, а також до складу живої речовини.

Оксиген – активний учасник біокругообігу, поглинається організмами у вигляді O_2 , CO_2 , H_2O , оксидів та інших сполук, виділяється з продуктами метаболізму.

Потоки O_2 можна виділити в геологічному та біологічному кругообігах. Ці потоки добре виражені між усіма компонентами біосфери: г

ґрунт CO_2	\leftrightarrow	O_2 жива речовина;
ґрунт CO_2	\leftrightarrow	O_2 атмосфера;
атмосфера CO_2	\leftrightarrow	O_2 гідросфера (океан).

Цикли порушуються техногенними міграціями. Викиди великих кількостей CO_2 , твердих частинок, аерозолів – погіршують обмін Оксигену. Різні відходи, скинуті у природні води, зв'язують розчинений у воді кисень. Забруднення ґрунтів, вирубування лісів зменшує обмін O_2 та CO_2 між атмосферою та суходолом.

Біогеохімічний цикл Феруму

Ферум активно залучається в кругообіг. Хімічно найбільш активні колоїдні форми $\text{Fe}(\text{OH})_3$, $\text{Fe}(\text{OH})_2$. Хоча він дуже реакційно здатний, проте володіє малою міграційною здатністю і тому геохімічно не переноситься на далекі відстані.

У ґрунтах Fe нагромаджується звичайно у вигляді органомінеральних сполук, оксидів, гідроксидів і у складі глинистих мінералів.

Fe активно поглинається живою речовиною, а тому його біогеохімічні цикли добре виражені. У рослинах Fe входить до складу ферментів, а в інших організмах – до складу гемоглобіну крові. Після відмирання організмів та їх мінералізації одна частина Fe повертається в ґрунт, інша – у природні води.

Людина порушує біогеохімічний цикл Fe, вилучаючи руди із земних надр.

Біогеохімічний цикл Натрію

В малих кількостях необхідний всім організмам. Натрій легко розчиняється, дуже рухомий і тому мігрує на далекі відстані, акумулюючись у замкнутих басейнах (озера, моря, океани). У посушливому кліматі Натрій мігрує слабо. Він нагромаджується в ландшафтах, зумовлюючи засолення ґрунтів (фізіологічну сухість ґрунту), або утворює поклади солей Натрію у водоймах.

Найбільші кількості Натрію залучаються в геологічний кругообіг, а менші – в біологічний. Діяльність людини вносить істотні корективи у ці кругообіги.

Біогеохімічний цикл Сульфуру

Сульфур – елемент з досить інтенсивним природним кругообігом. Це пояснюється значною розчинністю сульфатів, їх здатністю йти з атмосферними опадами і ґрунтовими водами в океан і повертатись на сушу у вигляді аерозолей. Аерозолі утворюються під час штормів з морської піни і переносяться на відстані в тисячі кілометрів вітрами.

Помітний внесок у кругообіг сірки вносять вулкани, які виділяють SO_2 . Дуже значним є надходження H_2S , який виділяється сірководновиділюючими бактеріями суші і морів. Ці бактерії відновлюють сульфати і викидаєть в атмосферу приблизно 10^8 т сірки в рік.

Природний кругообіг сірки сильно деформований промисловою діяльністю людини. Антропогенні викиди оксидів сірки в атмосферу більше 200 млн т в рік, що перевищує світове виробництво H_2SO_4 .

Атмосферні потоки переносять SO_2 на відстані в тисячі кілометрів, SO_2 окиснюється киснем повітря до SO_3 і утворює з водою H_2SO_4 . В результаті далеко від зон промислового розвитку можуть випадати кислотні дощі з $\text{pH} = 3,5\text{--}4,5$, які призводять до сильного закислення ґрунтів.

Можливо допустимий вміст SO_2 в повітрі складає $10^{-5}\%$ (за об'ємом). Рослини гинуть, якщо вміст цього газу складає в повітрі $10^{-4}\%$ (за об'ємом).

**ПРИКЛАДИ РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ЗАДАЧ З РЕПЛІКАЦІЇ ТА
ТРАНСКРИПЦІЇ**

При розв'язуванні задач з реплікації і транскрипції насамперед встановлюють якісний та кількісний склад ДНК та РНК, білкових молекул, їх розміри та масу.

Необхідно також пам'ятати, що:

- довжина одного нуклеотида, або відстань між двома сусідніми вздовж осі ДНК, становить 0,34 нм;
- середня молекулярна маса одного нуклеотида 345 умовних одиниць;
- середня молекулярна маса однієї амінокислоти дорівнює 100 умовних одиниць;
- молекула білка в середньому складається з 200 амінокислот;
- кожен амінокислоту в білковій молекулі кодує триплет нуклеотидів і-РНК (під час трансляції);
- для визначення довжини гена (l) враховують кількість нуклеотидів, яка міститься в одному ланцюзі ДНК;
- для визначення молекулярної маси гена (M_г) враховують кількість нуклеотидів, що міститься у двох ланцюгах ДНК;
- трансляція здійснюється згідно з генетичним кодом;
- для всіх ДНК виконується правило Чаргаффа: А=Т; Г=Ц;
- А+Г = Т+Ц (вміст пуринових азотистих основ – аденіну і гуаніну – дорівнює вмісту піримідинових азотистих основ – тиміну і цитозину);
- сума всіх нуклеотидів в молекулі ДНК або РНК (А+Т+Г+Ц чи А+У+Г+Ц) становить 100%.

Задача 1

У фрагменті одного ланцюга молекули ДНК нуклеотиди розташовані у такій послідовності: ТТГ АГЦ АЦГ ГТА ААТ ЦГА.

Побудуйте схему дволанцюгової ДНК. Визначте довжину у нанометрах цього фрагмента. Визначте масу дволанцюгового фрагмента.

Розв'язування:

Згідно принципу комплементарності, запишемо схему дволанцюгової ДНК:

ТТГ АГЦ АЦГ ГТА ААТ ЦГА
ААЦ ТЦГ ТГЦ ЦАТ ТТА ГЦТ.

Кожен нуклеотид займає 0,34 нм. Довжина дволанцюгового фрагмента дорівнює довжині одного ланцюга. В фрагменті 18 пар нуклеотидів, звідси довжина фрагмента ДНК дорівнює: $0,34 \times 18 = 6,12$ (нм).

Кожний нуклеотид має молекулярну масу 345 а.о.м., звідси маса фрагмента ДНК: $345 \times 36 = 12420$ (а.о.м.).

Задача 2

Біохімічний аналіз показав, що до складу і-РНК входить 22 % аденілових нуклеотидів, 12 % уридиллових та 26 % гуанілових. Визначте нуклеотидний склад ДНК, з якої була транскрибована дана і-РНК.

Розв'язування:

Відсоток цитидилових нуклеотидів у і-РНК складає:

$$100 \% - (22 \% + 12 \% + 26 \%) = 40 \%$$

Молекула ДНК складається з двох ланцюгів, отже, на один ланцюг припадає 50 %, тобто вдвічі менше нуклеотидів. Визначаємо склад кодуєчого ланцюга ДНК:

і-РНК

22 % А

12 % У

ланцюг ДНК

26 % Г

40 % Ц

$$Т = 22 \% : 2 = 11 \%. \text{ А} = 12 \% : 2 = 6 \%.$$

$$Г = 40 \% : 2 = 20 \%. \text{ Ц} = 26 \% : 2 = 13 \%.$$

Другий ланцюг ДНК має, згідно принципу комплементарності:

$$\text{А} = 11 \%, \quad \text{Т} = 6 \%, \quad \text{Г} = 13 \%, \quad \text{Ц} = 20 \%.$$

Отже, в цілому в молекулі ДНК процентний вміст нуклеотидів наступний:

$$\text{А} = 6 \% + 11 \% = 17 \%,$$

$$\text{Т} = 11 \% + 6 \% = 17 \%,$$

$$\text{Ц} = 13 \% + 20 \% = 33 \%,$$

$$\text{Г} = 20 \% + 13 \% = 33 \%.$$

Задача 3

Визначте молекулярну масу та довжину гена, якщо у ньому закодований поліпептид, молекулярна маса якого дорівнює 28000 а.о.м. Що має більшу масу – білок чи ген, що його кодує?

Розв'язування:

Білок складається із $28000 : 100 = 280$ амінокислот.

Цей білок кодується одним із ланцюгів гена, який містить $280 \times 3 = 840$ нуклеотидів.

Молекулярна маса гена (складається з двох ланцюгів ДНК) і дорівнює:

$$345 \times 840 \times 2 = 597600 \text{ а.о.м.}$$

Довжина гена дорівнює довжині одного з його ланцюгів:

$$0,34 \times 840 = 285,6 \text{ (нм).}$$

Порівнюємо масу гена та масу поліпептиду: $597600 : 28000 = 20,7$, тобто маса гена приблизно у 21 разів більша ніж маса поліпептиду.

Задача 4

Фрагмент першого ланцюга ДНК має таку нуклеотидну послідовність: ТАЦАГАТГГАГТЦГЦ. Визначте послідовність мономерів білка, закодованого фрагментом другого ланцюга ДНК.

Розв'язування:

ДНК:	–	ТАЦ	–	АГА	–	ТГГ	–	АГТ	–	ЦГЦ
	–	АТГ	–	ТЦТ	–	АЦЦ	–	ТЦА	–	ГЦГ
іРНК:	–	УАЦ	–	АГА	–	УГГ	–	АГУ	–	ЦГЦ
Білок:	–	тир	–	арг	–	трип	–	сер	–	арг

Послідовність мономерів білка: тирозин – аргінін – триптофан – серин – аргінін.

Задача 5

Фрагмент ланцюга А білка нормального гемоглобіну складається із 7 амінокислот, розміщених у такій послідовності:

вал – лей – лей – тре – про – глн – ліз.

1. Яка будова фрагмента іРНК, що є матрицею для синтезу цього фрагмента молекули гемоглобіну?

2. Яка будова фрагмента ДНК, що кодує дану іРНК?

Розв'язування:

Білок	вал	–	лей	–	лей	–	тре	–	про	–	гли	–	ліз
іРНК	ГУУ	–	УУ	–	УУ	–	АЦ	–	ЦЦ	–	ЦАА	–	АА
:			А		А		У		У				А
ДНК:	ЦАА	–	ААТ	–	ААТ	–	ТГА	–	ГГА	–	ГТТ	–	ТТТ
	ГТТ		ТТА		ТТА		АЦТ		ЦЦТ		ЦАА		ААА

Задача 6

Гормон росту людини (соматотропін) – білок, що містить 191 амінокислоту. Скільки кодуючих нуклеотидів і триплетів входить до складу гена соматотропіну?

Розв'язування:

Одну амінокислоту кодує триплет нуклеотидів, отже, до складу гена соматотропіну входить 191 триплет.

$191 \times 3 = 573$ (нуклеотиди) – один ланцюг;

$573 \times 2 = 1146$ (нуклеотидів) – обидва ланцюги.

Отже, до складу гена соматотропіну входить 191 триплет, що містить 1146 нуклеотидів (обидва ланцюги гена).

ПРИКЛАДИ РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ЗАДАЧ З ГЕНЕТИКИ

Метод гібридологічного аналізу – передбачає схрещування особин з контрастними (альтернативними) ознаками; аналіз прояву у гібридів тільки досліджуваних ознак, без урахування інших; вирощування та аналіз потомства кожної особини окремо від інших; ведення кількісного підрахунку гібридів, які відрізняються по досліджуваним ознакам.

Моногібридне схрещування – схрещування, у якому використовувані батьківські форми відрізняються за однією парою альтернативних ознак.

Дигібридне схрещування — схрещування, за якого батьківський організм відрізняється двома парами альтернативних ознак.

Полігібридне схрещування – схрещування особин, які різняться за трьома і більше парами алельних генів.

Перший закон Менделя або закон одноманітності гібридів першого покоління: у першому поколінні від схрещування гомозигот із домінантною та рецесивною ознаками виявляється тільки домінантна ознака.

Другий закон Менделя або закон розщеплення: при схрещуванні гібридів першого покоління у нащадків спостерігається розщеплення фенотипових класів у співвідношенні 3:1, за генотипом 1:2:1. При неповному домінуванні розщеплення в F_2 за фенотипом і за генотипом становлять 1:2:1.

Третій закон Менделя або закон незалежного успадкування генів. При дигібридному та полігібридному схрещуваннях гени і їх ознаки успадковуються незалежно. Розщеплення в F_2 за фенотипом при дигібридному схрещуванні при повному домінуванні 9:3:3:1, за генотипом – 1:2:1:2:4:2:1:2:1.

Домінантна ознака — ознака, що виявляється у гібридів першого покоління при схрещуванні чистих ліній.

Рецесивна ознака — ознака, що не проявляється у гетерозиготних особин внаслідок придушення прояви рецесивної алелі.

Алельні гени — різні варіанти одного гену, що зустрічаються в межах однієї популяції організмів та визначають різні фенотипи цих організмів.

Закон чистоти гамет: кожна гамета диплоїдного гетерозиготного організму несе лише один алельний ген і не може одночасно містити обидва

Генотип – це сукупність усіх генів, що містяться в заплідненій яйцеклітині і є матеріальною основою спадковості.

Фенотип – сукупність зовнішніх і внутрішніх ознак та властивостей організму, які сформувались у результаті взаємодії генотипу і умов зовнішнього середовища.

Аналізуюче схрещування — схрещування особин із домінантною ознакою у фенотипі і невідомим генотипом із рецесивною гомозиготою, з метою визначити генотип першої особини.

Повне домінування – взаємодія двох алелей одного гена, коли домінантний алель повністю виключає прояв дії другого алеля. У фенотипі присутня тільки ознака, що задається домінантною алелею.

Неповне домінування – домінантний алель у гетерозиготному стані не повністю пригнічує дію рецесивного алеля. Гетерозиготи мають проміжний характер ознаки.

Наддомінування – більш сильний прояв ознаки у гетерозиготної особи, ніж у будь-якої гомозиготної.

Кодомінування – прояв у гібридів нової ознаки, обумовленої взаємодією двох різних алелей одного гена. Фенотип гетерозигот не є чимось проміжним між фенотипами різних гомозигот.

Реципрокне схрещування – система схрещувань, що використовується для з'ясування характеру успадковування ознак. Включає два схрещування — пряме і зворотне. В одному з них організми з ознаками, що вивчаються, використовують як материнські, в іншому — як батьківські.

Дигетерозиготи – гібриди, гетерозиготні за двома локусами (за алелями двох генів).

Полігетерозиготи – гібриди, гетерозиготні за багатьма локусами (за алелями багатьох генів).

Локус – розташування певного гена на генетичній карті хромосоми. Варіант послідовності ДНК в даному локусі називається *алелем*. Упорядкований перелік локусів для якого-небудь геному називається *генетичною картою*. *Генне картування* — це визначення локуса для специфічної біологічної ознаки.

ПРИКЛАДИ РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ЗАДАЧ НА МОНОГІБРИДНЕ СХРЕЩУВАННЯ

Повне домінування

Задача. У персика опушений плід домінує над гладеньким. Якими будуть:

1) гібриди F_1 і F_2 , якщо схрестити гомозиготний персик з опушеними плодами з гомозиготним, що має гладенькі плоди?

2) потомки від зворотного схрещування рослин F_1 з батьківською опушеною формою?

3) потомки від аналізуючого схрещування рослин F_1 з батьківською формою, у якої плоди гладенькі?

Розв'язування:

B – плоди з опушкою; b – гладенькі плоди.

1) обидві гомозиготні батьківські форми утворюють однотипні гамети B та b . При ймовірній зустрічі кожної материнської гамети з батьківською утворюються однакові зиготи, тобто перше покоління буде однотипним – Bb .

Усі рослини F_1 мають плоди з опушкою, тому що несуть у собі домінантний алель В. Генотипи в F_2 будуть такими:

$$F_1 \text{ Bb} \times \text{Bb}$$

$$F_2 \text{ 1BB} : 2\text{Bb} : 1\text{bb};$$

2) знаючи генотипи рослин F_1 і батьків, записуємо схему схрещування гібридів F_1 з їх домінантною батьківською формою (зворотне схрещування):

$$P \text{ Bb} \times \text{BB}$$

$$F_3 \text{ 2BB} : 2\text{Bb}.$$

Усі зиготи мають домінантний ген В, тому все потомство за фенотипом однотипне – з опушеними плодами;

3) записуємо схему схрещування гібридів F_1 з їх батьківською формою (аналізуюче схрещування):

$$P \text{ Bb} \times \text{bb}$$

$$F_3 \text{ 2Bb} : 2\text{bb}$$

Відповідь: 1) усі рослини F_1 мають опушені плоди, генотип Bb; 2) гено-типи потомків від схрещування рослин F_1 (Bb) з формою BB були 1BB: 1Bb, за фенотипом усі опушені; 3) генотипи потомків від аналізуючого схрещування 1Bb: 1bb, за фенотипом опушені і гладенькі у співвідношенні 1:1.

Неповне домінування

Задача.

При схрещуванні між собою рослини червоноплодної суниці завжди дають потомство з червоними ягодами, а рослини білоплодної – з білими ягодами. Потомство від схрещування цих сортів має рожеві ягоди. Яке потомство виникне при схрещуванні між собою рослин суниці з рожевими ягодами, якщо допустити моногенний контроль цієї ознаки? Яке потомство буде отримане від зворотних схрещувань, рожевоплодних рослин з вихідними батьківськими сортами?

Розв'язування:

A – червоні ягоди; a – білі ягоди;

AA – червоні ягоди; Aa – рожеві ягоди; aa – білі ягоди.

1) P Aa (рожев.) \times Aa(рожев.)

IAA (черв.): 2Aa (рожев.): Iaa (біл.);

2) P Aa (рожев.) \times AA(черв.)

IAA (черв.): IAa (рожев.);

3) P Aa (рожев.) \times aa(біл.)

IAa (рожев.): Iaa (біл.).

Відповідь: 1) 25% червоноплодних рослин (AA), 50% рожевоплодних (Aa), 25% білоплодних (aa); 2) 50% червоноплодних (AA), 50% рожевоплодних (Aa); 3) 50% рожевоплодних (Aa); 50% білоплодних (aa).

Аналізуюче схрещування

Задача. У курей розоподібний гребінь домінує над простим. Птахівник підозрює, що деякі з віандотів, які мають розоподібний гребінь, гетерозиготні за чинником простого гребеня. Як установити, чи вони гетерозиготні?

Розв'язування:

А – розоподібний гребінь, а – простий гребінь; АА – розоподібний гребінь, Аа – розоподібний гребінь, аа – простий гребінь.

1) Р АА (роз.) х аа (прост.)

F₁ Аа (роз.);

2) Р Аа(роз.) х аа(прост.)

F₁ 1Аа(роз.): 1 аа(прост.).

Відповідь: якщо курка була гомозиготна, то при схрещуванні з півнем, що має простий гребінь, розщеплення не відбудеться, усе потомство буде мати розоподібний гребінь. Якщо ж курка була гетерозиготна, то відбудеться розщеплення у співвідношенні 50% з розоподібним гребенем, 50% – з простим.

Дигібридне схрещування

Задача.

У F₁ від схрещування червоноколосих безостих рослин пшениці з білоколосими остистими всі рослини виявилися червоноколосими безостими, а в F₂ відбулося розщеплення: 159 червоноколосих безостих, 48 червоноколосих остистих, 57 білоколосих безостих, 16 білоколосих остистих: 1) Як успадковуються ознаки? 2) Визначте генотипи вихідних рослин. Яка частина рослин F₂ буде гетерозиготною за обома ознаками? 3) Яке розщеплення ви очікуєте одержати в аналізуючому схрещуванні та яку форму слід використати як аналізатор?

Розв'язування:

У F₁ потомство одноманітне. Тому батьківські рослини, вірогідно, гомозиготні.

Оскільки в F₂ спостерігається розщеплення на 4 класи у співвідношенні 9:3:3:1 з перевагою червоноколосих безостих над білоколосими остистими, допускаємо дигенну успадкованість, тоді генотипи вихідних рослин будуть ААВВ та ааbb, а гібридів F₁ – АаВb.

Для визначення частини рослин F₂, гетерозиготних за обома ознаками, побудуємо решітку Пеннета та підкреслимо дигетерозиготи:

Р АаВb х АаВb

♂ \ ♀	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	<u>AaBb</u>
Ab	AABb	Aabb	<u>AaBb</u>	Aabb
aB	AaBB	<u>AaBb</u>	AaBB	aaBb
ab	<u>AaBb</u>	Aabb	AaBb	aabb

Таким чином, частка дигетерозигот складає 4/16, або 25% від одержаних генотипів.

Для проведення аналізуючого схрещування слід використати білоколосі остисті рослини з генотипом aabb. У результаті схрещування гібридів F₁ AaBb з гомозиготним рецесивом aabb розщеплення в потомстві повинні бути в співвідношенні 1:1:1:1. Перевіримо та решіткою Пеннета:

P AaBb x aabb

♀ \ ♂	AB	Ab	AB	ab
ab	AaBb	Aabb	AaBb	aabb

Відповідь:

1) ознаки успадковуються незалежно. Безостість домінує над остистістю, червоний колір колосу над білим;

2) генотипи вихідних рослин AABB, aabb; серед рослин другого покоління 25% будуть гетерозиготними за обома ознаками;

3) у аналізуючому схрещуванні очікуване розщеплення 1:1:1:1. Як аналізатор використовуємо білоколосі остисті рослини.

ПРИКЛАДИ РОЗВ'ЯЗУВАННЯ ЗАДАЧ З ЕКОЛОГІЇ

Для розв'язування задач з екології враховують такі теоретичні відомості:

Ланцюг живлення (трофічний ланцюг) – взаємовідносини між організмами під час переносу енергії їжі від її джерела (зеленої рослини) через ряд організмів (шляхом поїдання) на більш високі трофічні рівні.

Ланцюги живлення – це ряди взаємопов'язаних видів, у яких кожний попередній є об'єктом живлення наступного.

Правило екологічної піраміди: при переході енергії на наступний трофічний рівень лише 10% від неї використовується для продукування нової біомаси, стаючи запасеною енергією (решта витрачається в процесах метаболізму). Отже, у піраміді біопродуктивності кожний наступний рівень становить приблизно 10 % від попереднього (100, 10, 1, 0.1, 0.01 % від первинної кількості і т. д.). Екологічна піраміда буває трьох типів:

- піраміда чисел – відображує чисельність окремих організмів на кожному рівні, причому загальне число особин, що беруть участь у ланцюгах живлення, з кожним наступним рівнем зменшується;

- піраміда біомаси – відображує кількісне співвідношення маси органічної речовини на трофічних рівнях; при цьому сумарна маса рослин виявляється більшою, ніж біомаса всіх травоядних організмів, маса яких, у свою чергу, перевищує масу всіх хижаків;

- піраміда енергії – відображує кількість енергії, яка запасається (в їжі) на кожному рівні, причому на кожному наступному трофічному рівні кількість біомаси, що утворюється за одиницю часу, є більшою, ніж на попередньому.

Задача 1

За правилом екологічної піраміди визначте, скільки рослинної речовини необхідно для того, щоб у наведеному біоценозі могли існувати три рослинноїдні птахи масою 1 кг.

Розв'язання:

Складаємо ланцюг живлення: рослини → птахи.

Маса одного птаха — 1 кг, отже йому необхідно 10 кг рослин.

Кількість птахів — 3, тому помножуємо кількість птахів на масу рослин і визначаємо масу рослинної речовини, яка необхідна для того, щоб у цьому біоценозі змогли існувати три рослинноїдні птахи масою 1 кг:

$3 \cdot 10 = 30$ кг рослинної речовини.

Відповідь: необхідно 30 кг рослин.

Задача 2

Трофічний ланцюг складається з трьох рівнів. Вовк набрав 1 кг маси. Скільки для цього знадобилось рослинної речовини?

Розв'язання:

Складаємо ланцюг живлення: рослини → заєць → вовк.

Маса вовка збільшилась на 1 кг, отже йому необхідно було з'їсти на 10 кг більше зайців, а їм, у свою чергу, необхідно з'їсти на 100 кг рослин більше.

Відповідь: знадобилось 100 кг рослинної речовини.

Задача 3

За правилом екологічної піраміди, визначте, скільки рослинності необхідно, щоб прогодувати лисицю масою 32 кг.

Розв'язання:

Складаємо ланцюг живлення: рослини → заєць → лисиця.

Згідно з правилом екологічної піраміди на кожен трофічний рівень переходить не більше ніж 10 % енергії, отже, знаючи масу лисиці, можна обчислити потрібну масу рослинності.

3200 кг	—	320 кг	—	32 кг
рослини	—	заєць	—	лисиця

Відповідь: щоб прогодувати лисицю масою 32 кг, необхідно 3200 кг рослинності.

Задача 4

Визначте площу (га) поля, що необхідна для прогодування яструба масою 6 кг (суха речовина становить 40 %). Суха маса трави з 1 м² становить 300 г.

Розв'язання:

Складаємо ланцюг живлення: рослини → гризуни → яструб.

Спочатку визначаємо масу сухої речовини яструба (складаємо пропорцію):

6 кг	—	100 %
x кг	—	40 %

x кг (маса сухої речовини яструба).

$6 \text{ кг} \times 40\% : 100\% = 2,4 \text{ кг}$ (маса сухої речовини яструба)

Визначаємо суху масу рослин у ланцюзі живлення за правилом екологічної піраміди:

240 кг	—	24 кг	—	2,4 кг
рослини	—	гризуни	—	яструб

Тепер визначаємо площу поля, на якій зростає 240 кг рослин (складаємо пропорцію):

1 м ²	—	300 г (0,3 кг)
x	—	240 кг

$1 \text{ м}^2 \times 240 \text{ кг} : 0,3 \text{ кг} = 800 \text{ м}^2$; $800 \text{ м}^2 = 0,08 \text{ га}$.

Відповідь: щоб прогодувати яструба вагою 6 кг, необхідно 0,08 га поля.

Список використаної літератури

1. Барна І. Загальна біологія. Збірник задач. – Тернопіль: Видавництво «Підручники і посібники», 2009 – 736 с.
2. Біологія: Довідник для абітурієнтів та школярів загальноосвітніх навчальних закладів: Навчально–методичний посібник. – 2–ге видання. – К.: Літері ЛТД, 2009. – 656 с.
3. Боечко Ф.Ф. Біологічна хімія. – К.: Вища школа, 1995. – 536 с.
4. Гонський Я.І. Максимчук Т.П. Біохімія людини.– Тернопіль: Укрмедкнига, 2001.–736 с.
5. Губський Ю.І. Біологічна хімія. – Тернопіль: Укрмедкнига, 2000. – 508 с.
6. Дмитрук Ю.М., Бербець М.А. Основи біогеохімії – Чернівці: Книги – ХХІ, 2009. – 286 с.
7. Кононський О.І. Біохімія тварин, Київ, «Вища школа», 2006 р.
8. Овчинников С.А. Сборник задач и упражнений по общей биологии: Учебное пособие. – Донецк: Третье тысячелетие, 2002. – 128 с.

ІНФОРМАЦІЙНІ РЕСУРСИ

1. <http://www.biochemistry.org.ua>
2. <http://www.ukrkniga.org.ua>
3. <http://www.uk.wikipedia.org>
4. <http://www.pti.kiev.ua>
5. <http://www.refine.org.ua>
6. <http://biochem.univer.kharkov.ua>
7. <http://www.biol.univ.kiev.ua>
8. <http://www.science-center.net>
9. <http://novynar.com.ua>

ЗМІСТ

Передмова	3
Найчастіше вживані скорочення	4
Теоретична частина	5
Розділ I. Молекулярний рівень організації живої природи	5
Тема 1. Вода та неорганічні речовини	5
Тема 2. Вуглеводи	8
Тема 3. Ліпіди	17
Тема 4. Білки (протеїни)	21
Тема 5. Вітаміни	43
Тема 6. Ферменти (ензими)	61
Тема 7. Гормони	75
Тема 8. Нуклеїнові кислоти	89
Тема 9. Алкалоїди	92
Розділ II. Клітинний рівень організації живої природи	97
Тема 10. Біологічні мембрани	98
Тема 11. Будова клітини	99
Розділ III. Обмін речовин та енергії в організмі	104
Тема 12. Загальна характеристика обміну речовин	104
Тема 13. Методи вивчення обміну речовин	105
Тема 14. Біологічне окиснення (тканинне дихання)	107
Тема 15. Основні макроергічні сполуки організму	111
Тема 16. Розпад глікогену	111
Тема 17. Бродіння та його види	112
Тема 18. Анаеробний розпад вуглеводів	113
Тема 19. Аеробний розпад вуглеводів	116
Тема 20. Пластичний обмін. Біосинтез білка	117
Тема 21. Синтез глікогену	122
Тема 22. Біосинтез ліпідів	123
Тема 23. Фотосинтез	125
Тема 24. Обмін речовин як єдине ціле	134
Розділ IV. Надорганізмові рівні організації живої природи	137
Тема 25. Екологічні фактори	137
Тема 26. Екологічні фактори і синтез вітамінів рослинами	139
Тема 27. Поняття про природну систему. Типи природних систем	139
Тема 28. Біосфера та її межі	140
Тема 29. Жива речовина біосфери та її функції	140
Тема 30. Ноосфера як етап розвитку біосфери	141
Тема 31. Класифікації елементів	142
Тема 32. Типи міграції хімічних елементів	144
Тема 33. Біогеохімічні цикли окремих елементів	146
Практична частина	186
Приклади розв'язування задач з реплікації і транскрипції	186
Приклади розв'язування задач з генетики	189
Приклади розв'язування задач з екології	194
Список використаної літератури	196

Навчальне видання

Коваль Т.В., Овчарук О.В.

ЗАГАЛЬНА БІОЛОГІЯ

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Підписано до друку 07.02.2017. Формат 60x84/16.
Гарнітура Times. Папір офсетний. Ум.друк.арк. 11,20
Наклад 300 прим. Зам. № 32.

Надруковано у друкарні ПП Мошак М.І.
32300, хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський,
вул. Іоанно-Предтечинська, 2. Тел./факс (03849)2-72-01.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК №867 від 22.03.2002 р.