

პ. ქოვეტიანი

ზოგადი ბიოქიმიის კურსი

საქართველოს სსრ უმაღლესი და საშუალო
სპეციალური განათლების სამინისტროს მიერ
დამტკიცებულია სახელმძღვანელოდ სტუდენტებისათვის



თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა

თბილისი 1971

54.04

577.1

ქ 631

ნაშრომი წარმოადგენს მესამე გამოცემას. დამატებულია ახალი მასალები ცილის სინთეზის, ნუკლეინის მჟავების, ფერმენტებისა და კოფერმენტების შესახებ.

წიგნი განკუთვნილია სტუდენტი ბიოლოგებისა და პედაგოგებისათვის.

ბიოლოგიური ქიმიის მიზანი და ამოცანები

ბიოლოგიური ქიმიის მიზანს წარმოადგენს ცოცხალ უჯრედში მიმდინარე ქიმიური რეაქციების შესწავლა. ამ მიზნის მისაღწევად, პირველ ყოვლისა, საჭიროა ვიცოდეთ, თუ რომელი ქიმიური ნაერთები შედის უჯრედის შემადგენლობაში. მაგრამ ცნობილია, რომ ქიმიური შემადგენლობის ზედმიწევნითი ცოდნა სრულებითაც არ არის საკმარისი რომელიმე პროცესის შესწავლისათვის. არანაკლები მნიშვნელობა აქვს იმის გარკვევას, თუ როგორ ცვალებადობს და რა გარდაქმნებს განიცდის ესა თუ ის ნაერთი სასიცოცხლო პროცესის მსვლელობის დროს.

ცოცხალი უჯრედის ყველაზე დამახასიათებელ თვისებას ნივთიერებათა ცვლა წარმოადგენს. ნივთიერებათა ცვლა, ზოგადად აღებული, მხოლოდ ცოცხალი ბუნებისათვის არ არის დამახასიათებელი; არაორგანულ ბუნებაში აგრეთვე აღვილი აქვს ნივთიერებათა ცვლას. მაგრამ ცოცხალსა და არაორგანულ ბუნებას შორის ამ მხრივ კარდინალური განსხვავება არსებობს: „იმ დროს, როდესაც ცოცხალი მატერიის არსებობისათვის ნივთიერებათა ცვლა აუცილებელ პირობას წარმოადგენს და მისი შეწყვეტა ამ მატერიის დაშლას იწვევს, არაორგანულ ბუნებაში, პირიქით, მატერია იშლება ნივთიერებათა ცვლის პროცესების გამო“ (ენგელსი).

იბადება კითხვა, თუ რა გზით, რომელი მექანიზმების საშუალებით უკავშირდება ბიოქიმიური გარდაქმნა სასიცოცხლო პროცესს, ცოცხალი მატერიის ფუნქციას. ამ დარგში მიღებული შედეგები გარკვეულ პასუხს იძლევა ნივთიერებათა ცვლის ბიოლოგიური დანიშნულების შესახებ.

როდესაც მიზნად არის დასახული რომელიმე ნაერთის გარდაქმნის შესწავლა, მხედველობაშია მისაღები, რომ უჯრედში ერთდროულად მიმდინარეობს მრავალი ურთიერთდაკავშირებული რეაქცია. სიძნელე იმაში მდგომარეობს, რომ რეაქცია, რომელიც გვაინტერესებს, შესწავლილი უნდა იყოს დანარჩენი რეაქციების მთლიანობაში. მხედველობაშია მისაღები აგრეთვე ის გარემოება, რომ ბიოქიმიური რეაქციები უჯრედის ისეთ რთულ შიგნითა არეში წარმოებს, რომლის ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები მთლიანად შესწავლილი არ არის. უჯრედის სტრუქტურა, მისი აგწნებადობის ხარისხი, განვლადობა დამოკიდებულია იმ წონასწორობის მდგომარეობაზე, რომელიც მყარდება უჯრედის შიგნითა და გარემო არეთა შორის. ამ წონასწორობაზეა დამყარებული უჯრედის ოსმოსური წნევა, მის წყალბად-იონთა კონცენტრაცია, ზედაპირული ქიმიკა, ბიოელექტროდენის პოტენციალი და სხვა.

მასადაამე, ბიოლოგიური ქიმია სამ მთავარ მიზანს ისახავს: პირველი — შეისწავლოს უჯრედებში შემავალი ნაერთების ქიმიური შენება და თვისებები, მეორე — გაარკვიოს, თუ რა გზებით წარმოებს ამ ნაერთების ქიმიური ცვალებადობა და ბოლოს, რომელი მექანიზმის საშუალებით კავშირდება ბიოქიმიური გარდაქმნა ცოცხალი სისტემის ფუნქციასთან. დასახული მიზნების მისაღწევად

საჭიროა ვიცოდეთ, თუ რა დანიშნულებას ასრულებს ესა თუ ის ნაერთი უჯრედში. არსებობდა აზრი, რომ უჯრედში ნაერთების ერთი ჯგუფი მექანიკურ, საყრდენ როლს ასრულებს, ან ქმნის არეს ბიოქიმიური გარდაქმნებისათვის და ნაერთების მეორე ჯგუფი უშუალო მონაწილეობას ღებულობს ქიმიურ გარდაქმნებში. ასეთი დაყოფა სწორი არ არის, რადგან ჩვეულებრივ იმ ნაერთს, რომელიც საყრდენ, მექანიკურ როლს ასრულებს, სინამდვილეში დიდი როლი ენიჭება აგრეთვე ქიმიურ გარდაქმნებშიც. მაგალითად, ფოსფატიდები, ერთი მხრივ, მონაწილეობას ღებულობენ ლიპიდური გარსის შენებაში, ე. ი. მექანიკურ როლს ასრულებენ, მაგრამ ამავე დროს მათ ცვალებადობაზე დამოკიდებულია ისეთი მნიშვნელოვანი აქტი, როგორიც არის უჯრედის განკლადობა, ჟანგვითი პროცესი და სხვ.

უჯრედში შემავალ ნივთიერებათა უმეტესი ნაწილი მერყევ, ლაბილურ მდგომარეობაშია. ის ადვილად გადადის ერთი ფიზიკური მდგომარეობიდან მეორეში; ამისათვის დიდ სიძნელეს წარმოადგენს უჯრედიდან მოქმედ ნივთიერებათა უცვლელ მდგომარეობაში გამოყოფა. აქედან წარმოიშვა აზრი, რომ უჯრედში შემავალი ნაერთების თვისებების შესწავლა თვით უჯრედში უნდა ხდებოდეს; უჯრედიდან გამოყოფისას ისინი თავის სპეციფიკურ თვისებებს კარგავენ და ჩვენ მხოლოდ მიახლოებითი წარმოდგენა გვესახება იმის შესახებ, თუ რა მდგომარეობაში იმყოფებიან ეს ნაერთები უჯრედში.

ნივთიერებათა ცვლა დაკავშირებულია ნაერთების ღრმა ქიმიურ გარდაქმნებთან. ეს გარდაქმნები საკმარისად სწრაფად მიმდინარეობს დაბალ ტემპერატურაზე. რეაქციის მიმდინარეობა ასეთ პირობებში კი შესაძლებელია მხოლოდ კატალიზატორების დახმარებით. უჯრედის ამ კატალიზატორებს ენზიმები ანუ ფერმენტები ეწოდება. ფერმენტების ქიმიური ბუნების შესწავლა, მათი მოქმედების ხასიათისა და იმ პირობების გამოკვლევა, რომელშიც ფერმენტები ოპტიმალურ მოქმედებას იჩენენ, აგრეთვე ბიოლოგიური ქიმიის მნიშვნელოვან ამოცანას წარმოადგენს. ამ მხრივ ბიოლოგიურ ქიმიას დიდი მიღწევები აქვს, მაგრამ ჯერ კიდევ ბევრია გასაკეთებელი, რომ ფერმენტების ქიმიური ბუნება და მათი მოქმედების მექანიზმი გაირკვეს.

ქიმიური რეაქციები უჯრედში ზუსტად არის რეგულირებული; ეს რეგულაცია წარმოებს, პირველ ყოვლისა, უჯრედის რთული სტრუქტურის ზეგავლენით. ამას გარდა, უჯრედში მოქმედებს სპეციფიკური ნაერთების რიგი, რომლებიც ბიოქიმიურ რეაქციებს აწესრიგებენ. ეს სპეციფიკური ნაერთები ცნობილია ჰორმონების სახელწოდებით. მართალია, ეს ნაერთები ორგანიზმში უმნიშვნელო რაოდენობით მოიპოვება, მაგრამ მათი უქონლობა იწვევს ბიოქიმიური რეაქციების ისეთ აღრევას, რომელსაც თან სდევს სხვადასხვა დაავადების გაჩენა და ხშირად სიკვდილი.

ამრიგად, ბიოლოგიური ქიმიის წინაშე დგას შემდეგი ამოცანები: 1) იმ ნაერთების შესწავლა, რომლებიც უჯრედის შემადგენლობაში გვხვდება; 2) იმ ქიმიური რეაქციების შესწავლა, რომელთა მიხედვით წარმოებს უჯრედის შემადგენელ ნივთიერებათა გარდაქმნები; 3) იმ არის ფიზიკურ-ქიმიური დაბასიათება, სადაც ბიოქიმიურ გარდაქმნებს აქვს ადგილი; 4) იმ სისტემების თვისებების გარკვევა, რომელთა საშუალებით წარმოებს უჯრედში მიმდინარე ქიმიური რეაქციების კატალიზი; 5) იმ ნაერთების სტრუქტურისა და მოქმედების დაბასიათება, რომლებიც ორგანიზმში ასრულებენ ნივთიერებათა ცვლის რეგულატორის როლს; 6) ბიოქიმიურ გარდაქმნათა კავშირის დადგენა ცოცხალი სისტემის ფუნქციასთან.

თ ა ვ ი პ ი რ ვ ე ლ ი

ცოცხალი მატერია და მისი დამახასიათებელი ნიშნები

§ 1. ცნება ცოცხალი მატერიის შესახებ

ცოცხალი ორგანიზმი აშენებულია უჯრედებისაგან, სადაც წარმოდგენილია რთული შენების მქონე წარმონაქმნი — პროტოპლაზმა. ის ძირითადი სასიცოცხლო ნიშნები, როგორიცაა მოძრაობა, რეპროდუქციის უნარი, ზრდა, ნივთიერებათა ცვლა, დამახასიათებელია პროტოპლაზმისათვისაც. ამიტომ პროტოპლაზმა უნდა ჩაითვალოს იმ საწყისად, სადაც სიცოცხლის მოვლენა მთელი სისრულით ვლინდება. პროტოპლაზმა შედგება ძირითადად ცილოვანი ნივთიერებისაგან, რომელიც თავის მხრივ დაკავშირებულია მთელ რიგ ნივთიერებებთან. მათგან ყველაზე მეტი მნიშვნელობა ნუკლეინის მჟავებსა და ფოთლოვანი ნივთიერებებს ენიჭება. პროტოპლაზმის თავისებური აღნაგობა და მისი ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები ცილის ამ დაკავშირებაზეა დამოკიდებული. ცილის კომპლექსებს ლიპიდთან ეწოდება ლიპოპროტეინები. უნდა ვიფიქროთ, რომ ცოცხალი მატერიის ერთეული, რომელიც სასიცოცხლო ნიშნებს ატარებს, არის პროტოპლაზმის ლიპოპროტეინი და ნუკლეოპროტეინი.

როდესაც ისმება საკითხი, თუ რით განსხვავდება ცოცხალი მატერია მკვდარი, არაცოცხალი სისტემისაგან, საჭიროა ვიცოდეთ, რომ ზემოთ აღნიშნული ცალ-ცალკე აღებული სასიცოცხლო ნიშნები მარტო ცოცხალი მატერიისათვის არ არის დამახასიათებელი. ზრდის, ნივთიერებათა ცვლის, მოძრაობის მოვლენებს ჩვენ მკვდარ ბუნებაშიაც ვპოულობთ. განსხვავება იმაზეა დამოკიდებული, თუ როგორ სახეს ღებულობს ეს ნიშნები ცოცხალ მატერიაში. ამაზე პასუხი რომ გავცეს, ჩვენ უნდა გამოვიდეთ მატერიის ძირითადი დამახასიათებელი თვისებიდან — მოძრაობიდან.

ფიზიკისა და ქიმიის მიღწევებიდან გამომდინარე, დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს ის დებულება, რომ ყოველგვარი მატერიის შინაგანი და გარეგანი თვისებების განმსაზღვრელს მოძრაობა წარმოადგენს. ყოველი სახის ნივთიერებას მისთვის სპეციფიკური მოძრაობა ახასიათებს.

ცოცხალი მატერიის მოძრაობის ყველაზე დამახასიათებელი ნიშანია ნივთიერებათა სპეციფიკური ცვლა. ცოცხალ ორგანიზმში გამუდმებით წარმოებს ქიმიური გარდაქმნები, გაზების გამოყოფა და შთანთქმა, საკვების მიმოქცევა, ენერგიის ხაზგა და სხვ. ორგანიზმს უნარი აქვს გარემოდან შემოსული საკვები მასალიდან მისთვის საჭირო ნივთიერებანი ააშენოს. ნივთიერებათა მოწესრიგებული ცვლა, მათი გამუდმებითი მოძრაობა ორგანიზმში მიმდინარეობს მანამ, სანამდე ის ცოცხალია.

შეუძლებელია დავასახელოთ რომელიმე სხვა სისტემა, სადაც ერთდროულად ხდებოდა ისეთი ოდენობითა და ისეთი სისწრაფით ნივთიერებათა მიმოქცევა, როგორც ამას ადგილი აქვს ცოცხალ მატერიაში. რადიქტიური იზოტოპების გამოყენებით შესაძლებელი გახდა გარკვეულიყო ნივთიერებათა ცვლის ხასიათის შესწავლა, ერთი მხრივ, და მათი მიმოქცევის სიჩქარის განსაზღვრა, მეორე მხრივ. ხელოვნური გზით დამზადებულ იქნა ნაერთები, რომლებიც შეიცავენ ცოცხალი ორგანიზმის ნივთიერებათა შენებაში მონაწილე ელემენტს. ასეთი ნივანდებული ნაერთების ორგანიზმში შეყვანისას გამოიკვია, რომ ნივთიერებათა მიმოქცევა ორგანიზმში დიდი სისწრაფით წარმოებს. ხშირ შემთხვევაში შეყვანილი ნაერთის ნივანდებული ელემენტით ორგანიზმში არსებული ნაერთის ელემენტის შეცვლა რამდენიმე სეკუნდის განმავლობაში მთავრდება. მაგალითად, ცოცხალ უჯრედში აღმოჩენილია ისეთი ნაერთი, რომელიც დაქანგულიდან აღდგენილ მდგომარეობაში წუთში 20 000-ჯერ გადადის.

ამგვარად, სიცოცხლე დაკავშირებულია მატერიის მოძრაობის განსაკუთრებულ ფორმასთან.

§ 2. ნივთიერებათა ცვლის ბიოლოგიური როლი

სხვადასხვა ორგანიზმში ნივთიერებათა ცვლა რომ თავისებურად მიმდინარეობს და გარემოს რომ უაღრესად დიდი მნიშვნელობა აქვს ნივთიერებათა ცვლის ხასიათზე, ეს დიდი ხანია ცნობილია. ჯერ კიდევ ლამარკი მიუთითებდა, რომ ორგანიზმების სახეცვლილების წარმოქმნაში, შინაგანი თვისებების გარდა, დიდი როლი გარემო პირობებს ეკუთვნის. დარვინი მცენარის შეფერვის ცვლილებას მის უჯრედებში მიმდინარე ქიმიურ რეაქციებს უკავშირებდა. კლ. ტიმირიაზევი, როდესაც ის ცოცხალ და მკვდარ ბუნებას შორის განსხვავებაზე ლაპარაკობდა, ზახს უსვამდა, რომ განსხვავება მდგომარეობს ცოცხალი ორგანიზმის ნივთიერების გარემოს ნივთიერებებთან განუწყვეტლივ მიმდინარე ცვლაში, რომლის დროს ერთმეორის საწინააღმდეგო პროცესი — დაშლისა და აღდგენის, მთლიანობაში გვევლინება.

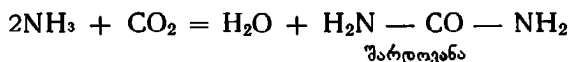
ნივთიერებათა ცვლის ხასიათზეა დამოკიდებული ცოცხალი ორგანიზმის აგებულება და მასში მიმდინარე პროცესები. ორგანიზმში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლა კი თავის მხრივ უშუალო კავშირშია, ჯერ ერთი, კვებასთან და, მეორე, იმ გარემოებასთან, თუ რა პირობებში ხდება ეს კვება. სოფლის მეურნეობის პრაქტიკიდან დიდი ხანია ცნობილია ის ფაქტი, რომ მცენარის გარეგანი ფორმა და მასში დაგროვილ ნივთიერებათა ქიმიური შემადგენლობა შეიძლება შეიცვალოს იმისდა მიხედვით, თუ რა პირობებში მიმდინარეობდა მცენარის ზრდა-განვითარება. როდესაც მცენარის განვითარების გარემო პირობები იცვლება, ეს იწვევს მის შემადგენელ ნივთიერებათა შენებისა და განაწილების ცვლილებას.

რაც უფრო დაბალ საფეხურზე იმყოფება ორგანიზმი, მით უფრო ადვილად ხერხდება მასში ნივთიერებათა ცვლის ხასიათის შეცვლა და მით უფრო ადვილია ორგანიზმის ღრმა გარდაქმნა. მცენარე ცხოველთან შედარებით განვითარების უფრო დაბალ საფეხურზე დგას. ამიტომ მცენარის ბუნების გარდაქმნა უფრო ადვილად გამოიწვევა, ვიდრე ცხოველის. ამ განსხვავების მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ ცხოველის ორგანიზმში გარემოსთან შეგუების მექანიზმები უფრო ძლიერად არის განვითარებული და საჭიროა უფრო ძლიერი და ხანგრძლივი ზემოქმედება, რომ მან ცვლილება განიცადოს.

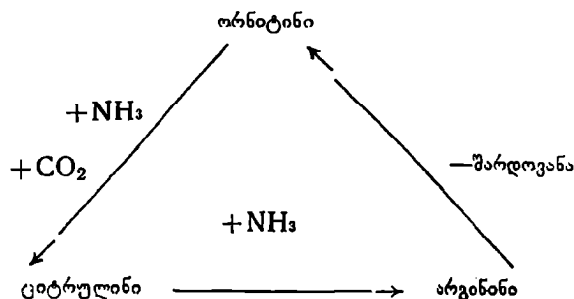
ამგვარად, ნივთიერებათა ცვლის ბიოლოგიური როლი იმაში გამოიხატება, რომ უშუალოდ მასზეა დამოკიდებული როგორც ცოცხალი არსების გარეგანი ფორმა, ისე მის სხეულში მიმდინარე გარდაქმნების ხასიათი.

§ 8. ბიოქიმიურ გარდაქმნათა თავისებურება ცოცხალ ორგანიზმში

სასიცოცხლო პროცესს საფუძვლად უდევს ნივთიერებათა ცვლა—სპეციფიკური ქიმიური გარდაქმნა. მას შემდეგ, რაც გაირკვა ის ქიმიური გარდაქმნები, რომლებიც თან სდევს სუნთქვასა და ფოტოსინთეზს, ნივთიერებათა ცვლა დაყვანილი იყო ასიმილაციისა და დისიმილაციის ცნებამდე, ე. ი. ნივთიერებათა დაშლისა და სინთეზის რეაქციებამდე. ამასთანავე მიღებული იყო, რომ ნივთიერებათა გარდაქმნა გულისხმობს მის შემადგენელ ნაწილებად დაშლას და შემდეგ დაშლის პროდუქტებიდან ახალი ნაერთის შექმნას. ბიოქიმიის თანამედროვე მონაცემები იმაზე მიუთითებს, რომ ნივთიერებათა ცვლა არ გულისხმობს ნივთიერების შემადგენელ ნაწილებად მხოლოდ დაშლას ანდა ცალმხრივად მიმდინარე სინთეზურ პროცესს. დაშლა და სინთეზი გაერთიანებულია დიალექტიკურ მთლიანობაში. თუ რომელიმე ნაერთი უჯრედში იშლება, ეს იმას ნიშნავს, რომ ერთდროულად წარმოებს სინთეზთან შეუღლებული რეაქცია. ეს მოვლენა იმით აიხსნება, რომ ქიმიური გარდაქმნა, რომელიც სიცოცხლის პროცესს საფუძვლად უდევს, წარმოადგენს ციკლურ პროცესს. ამ მოვლენის განმარტებისათვის მოვიყვანოთ შარდოვანას სინთეზის მაგალითი. უწინ ფიქრობდნენ, რომ შარდოვანა, რომელიც აზოტოვან ნაერთთა ცვლის უკანასკნელ პროდუქტს წარმოადგენს, იქმნება ამონიაკისა და ნახშირორჟანგის უშუალო დაკავშირების შედეგად:



შემდეგში გამოირკვა, რომ ეს პროცესი ასე მარტივად არ მიმდინარეობს, რომ ის შედგება მრავალი ცალკეული გარდაქმნისაგან, რომელთა შეჯამება შეიძლება გამოისახოს ზემოთ მოტანილი ქიმიური განტოლებით. შარდოვანას სინთეზში წამყვანი როლი ამინომჟავა ორნიტინს ენიჭება, რომელიც, იკავშირებს რა ამონიაკსა და ნახშირორჟანგს, იძლევა ციტრულინს. ციტრულინი კიდევ ერთ მოლეკულა ამონიაკს იკავშირებს და წარმოიშობა არგინინი. არგინინის ჰიდროლიზური დაშლის შედეგად კი თავისუფლდება შარდოვანა და ორნიტინი. მაშასადამე, პროცესი იწყება და მთავრდება ორნიტინით. ამონიაკი და ნახშირორჟანგი გარდაქმნის ყოველ ციკლში ჩაებმებიან და შარდოვანას სახით თავისუფლდებიან.



ზემოთ მოტანილ ციკლურ გარდაქმნაში შეუძლებელია ერთიმეორისაგან გამოვაცალკევოთ საწყისი და ბოლო. ჩვენ შეგვიძლია მხოლოდ ვთქვათ, რომ ყოველი ერთი ციკლის დამთავრებისას შარდოვანა თავისუფლდება და ამონი-აქისა და ნახშირორჟანგის თითო მოლეკულა იხარჯება.

ფოტოსინთეზის შედეგად მწვანე ფოთოლი ენერგეტიკულ მასალას აგრო-ვებს. ფოტოსინთეზის ქიმიური მექანიზმის შესწავლისას გამოირკვა, რომ ტიპიურ ციკლურ გარდაქმნასთან გვაქვს საქმე, სადაც ნახშირორჟანგის ასიმი-ლაცია პირობადებულია წყლის დაშლით. ნივთიერებათა ცვლის ბიოლოგიური როლის თვალსაზრისით წყლის დისიმილაციას ფოტოსინთეზის პროცესში ნახ-შირორჟანგის ასიმილაციაზე ნაკლები როლი არ უნდა ენიჭებოდეს.

ბიოქიმიურ გარდაქმნათა ციკლურობა ცოცხალ ორგანიზმში მტკიცდება იმ ფაქტით, რომ ნივთიერებათა ცვლის რეაქციები ძირითადად ხორციელდება არა ჰიდროლიზური დაშლის ან სინთეზის საშუალებით, არამედ რადიკალების მოლეკულათა შორის გადატანით. ერთი ნაერთიდან მეორეზე გადაიტანება ფოს-ფატის, მეთილის ნაშთები, ამინისა და ჰიდროქსილის ჯგუფები. კიდევ მეტი, მაღალმოლეკულურ ნაერთებში შესაძლებელი ხდება მთელი ფრაგმენტების მიმოქცევა, მაგალითად, ამინომჟავებისა და შაქრების ნაშთების ერთი ნაერთი-დან მეორეზე გადატანა. ცხადია, ასეთ შემთხვევაში შეუძლებელია ლაბარაქი-იმის შესახებ, დისიმილაციასა თუ ასიმილაციას აქვს ადგილი, რადგან ორივე პროცესი ერთდროულად წარმოებს და ერთიმეორეს აპირობადებს.

ამგვარად, თანამედროვე მონაცემებით მტკიცდება, რომ ცოცხალი სისტე-მისათვის დამახასიათებელი ნივთიერებათა ცვლა არ შედგება ცალკე დისიმი-ლაციისა და ცალკე ასიმილაციის პროცესებისაგან. დაშლისა და სინთეზის რეაქ-ციები ერთ მთლიან პროცესშია გაერთიანებული .

§ 4. ბიოქიმიური გარდაქმნის თერმოდინამიკა

ორგანიზმის კავშირი გარემო არესთან, პირველ ყოვლისა, იმაში გამოიხა-ტება, რომ ის მისთვის საჭირო ენერგიას საკვების სახით ღებულობს გარემო-დან. ენერგია საჭიროა ორგანიზმისათვის ისეთი სასიცოცხლო ფუნქციების შე-სასრულებლად, როგორიცაა მოძრაობა, ზრდა, გამრავლება, სუნთქვა და სხვ. ორგანიზმში ადგილი აქვს ენერგიის ცვლას. ნაერთის ქიმიური ენერგია მოიხ-მარება და გარდაიქმნება სხვა სახის ენერგიაში: მექანიკურში, ელექტრულში, თბიურში.

როგორც ცნობილია, თერმოდინამიკის პირველი კანონი საზღვრავს იმ დამოკიდებულებას, რომელიც ენერგიის სხვადასხვა სახეს შორის არსებობს. ამ კანონის მიხედვით ენერგიის ერთი სახე გარდაიქმნება მეორეში და ამავე დროს ენერგიის საერთო რაოდენობა უცვლელი რჩება. უკვე მე-19 საუკუნის ბოლოში რესპირაციული ცდებით დამტკიცდა, რომ ცოცხალი ორგანიზმი ზუსტად ექვემდებარება ენერგიის მარადისობის კანონს. პოტენციური ენერ-გია, რომელიც წარმოდგენილია საკვებში გარკვეული ქიმიური ნაერთების სახით, გამოიყენება ორგანიზმის მიერ იმგვარად, რომ ორგანიზმში განთავისუფლე-ბული ენერგიის რაოდენობა უდრის იმას, რაც მის მიერ იყო შეთვისებული საკვებიდან, ე. ი. ენერგიის საერთო ჯამი რჩება უცვლელი. ჩვენ არა გვაქვს არც ერთი ფაქტი, რომელიც იმაზე მიუთითებდეს, რომ ცოცხალი ორგანიზმი ენერგიის მარადისობის კანონს არ ემორჩილებოდეს.

თერმოდინამიკის მეორე კანონით ისაზღვრება ენერგიის ერთი სახის მეორე სახეში გარდაქმნის შესაძლებლობა. მეორე კანონი საზღვრავს რეაქციის მსვლე-

ლობის მიმართულებას იზოლირებულ, დახურულ სისტემაში. ეს კანონი განმარტავს, თუ რა დამოკიდებულება არსებობს სისტემაში თავისუფალი და ბმული ენერგიის რაოდენობას შორის, რატომ არ შეიძლება სისტემის პოტენციური ენერგიის მთლიანი გამოყენება მუშაობის სახით, რაზეა დამოკიდებული სხვადასხვა სახის ენერგიის ეკვივალენტი. მაგალითად ელექტრული ენერგია შეიძლება მთლიანად გადავიდეს თბიურ ენერგიაში, მაგრამ უკანასკნელის მთლიანად გარდაქმნა ელექტრულში შეუძლებელია. ამ ფაქტის განმარტება იმაში მდგომარეობს, რომ ყოველი სისტემა შეიცავს ენერგიის ორგვარ სახეს: ბმულსა და თავისუფალს. ბმული ენერგია არ გამოიყენება იზოლირებულ სისტემაში მუშაობის სახით. გამოიყენება საერთო ენერგიის ის ნაწილი, რომელიც თავისუფალ მდგომარეობაში იმყოფება. აქედან ცხადია, ენერგიის ზარჯვის შედეგად სისტემაში მცირდება თავისუფალი ენერგიის რაოდენობა.

თავისუფალი და ბმული ენერგიის რაოდენობის გაანგარიშება ხერხდება სისტემაში, რომელიც გარემოდან იზოლირებულია. ამ პირობებში თავისუფალი ენერგიის რაოდენობა ყოველთვის მცირდება, თუ რაიმე მუშაობა სრულდება. თავისუფალი ენერგიის მატება ანდა მისი განსაზღვრულ დონეზე დაჭერა იზოლირებულ სისტემაში შესაძლებელი ზდება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ენერგია გარედან მიეწოდება.

როგორც ცნობილია, ქიმიური რეაქცია დაკავშირებულია ან სითბოს გამოყოფასთან (ეგზოთერმული რეაქცია), ანდა სითბოს შთანთქმასთან (ენდოთერმული რეაქცია). უკანასკნელ დრომდე, როდესაც შეისწავლებოდა ენერგიის ცვლა ორგანიზმში, გამოდიოდნენ ბერტლოს პრინციპიდან. ამ პრინციპის მიხედვით მუშაობის რაოდენობა გამოითვლებოდა თბიური ეფექტით, ე. ი. კალორიების იმ რაოდენობით, რომელიც ქიმიური გარდაქმნის დროს თავისუფლდება. ასეთი გამოთვლა პრაქტიკულად სწორ რიცხვებს იძლევა, როდესაც უნდათ საწვავი მასალის ენერგეტიკული ეფექტიანობა განსაზღვრონ, ე. ი. როდესაც ნივთიერება ბოლომდე — წყლამდე და ნახშირორჟანგამდე იწვის. მაგრამ ცალკეული ეგზოთერმული და განსაკუთრებით ენდოთერმული რეაქციების შემთხვევაში თბიური ეფექტის მიხედვით არ შეიძლება სისტემაში მიმდინარე ენერგიის ცვლის სწორი გაანგარიშება. ენერგეტიკულ პროცესებზე ნამდვილი წარმოდგენა შესაძლებელია ვიქონიოთ მხოლოდ არა რეაქციის თბიური ეფექტის მიხედვით, არამედ სისტემაში თავისუფალი ენერგიის ცვლილების აღრიცხვით. დამოკიდებულება თავისუფალი ენერგიის ცვლილებასა და თბიურ ეფექტს შორის, მუდმივი წნევისა და ტემპერატურის პირობებში, შემდეგი განტოლებით გამოიხატება:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

ეს განტოლება გამოსახავს თერმოდინამიკის მეორე კანონს. აქ ΔG -თი აღნიშნება თავისუფალი ენერგიის რაოდენობის ცვლილება, ΔH არის გამოყოფილი ანდა შთანთქმული სითბოს რაოდენობა კალორიებში, T -თი აღნიშნულია აბსოლუტური ტემპერატურა, ხოლო სიდიდე — ΔS გამოსახავს სისტემის ბმული ენერგიის რაოდენობას, რომლის გამოყენება მუშაობისათვის შეუძლებელია. თუ თავისუფალი ენერგია სისტემაში მატულობს (ენდერგონული რეაქცია), ΔG დადებითი ზდება. როდესაც სისტემაში თავისუფალი ენერგია კლებულობს (ეგზერგონული რეაქცია), ΔG უარყოფით ნიშანს ღებულობს.

ზემოთ მოყვანილ განტოლებაში წევრი $+ T\Delta S$ ასახავს დაკავშირებული ენერგიის ცვლილებას ანუ სისტემის ენტროპიას. ენტროპია არის თერმოდინა-

მიკული ფუნქცია. როდესაც იზოლირებულ სისტემაში თავისუფალი, სასარგებლო ენერგია კლებულობს და ამ დროს თბიური ეფექტი უცვლელი რჩება, ეს იმავეს ნიშნავს, რომ სისტემის ენტროპია მატულობს. თუ რეაქციის დროს ენტროპია უცვლელი დარჩა, მაშინ თავისუფალი ენერგიის ცვლილება თბიურ ეფექტიანობას ემთხვევა. იმ შემთხვევაში, როდესაც ენტროპია რეაქციის დროს მატულობს, მაშინ თავისუფალი ენერგიის ცვლილება სჭარბობს თბიურ ეფექტიანობას და, პირიქით, როდესაც ის მცირდება, თბიური ეფექტიანობა თავისუფალი ენერგიის ცვლილებასთან შედარებით მეტი ხდება.

ზემოთ მოყვანილი მსჯელობიდან ნათელი ხდება, რომ ქიმიური გარდაქმნის თბიური ეფექტიანობა და მუშაობის უნარი შეიძლება არამც თუ არ დამთხვევს ერთმეორეს, არამედ განსხვავდებოდეს ნიშნით. ეს იმას ნიშნავს, რომ თავისუფალი ენერგიის რაოდენობა სისტემაში შესაძლებელია გადიდდეს სიბრტყის რაოდენობის შემცირების ხარჯზე. ამიტომ საჭიროა ენერგიის მოხმარება და განთავისუფლება ცოცხალ სისტემაში იანგარიშებოდეს არა თბიური ეფექტიანობის მიხედვით, არამედ თავისუფალი ენერგიის რაოდენობის ცვლილებით.

თერმოდინამიკის მეორე პრინციპის გამოყენებისას ცოცხალ სისტემაში შესაძლებელი გახდა მთელი რაიგი პრინციპული მნიშვნელობის საკითხები გარკვეულიყო. მაგალითად, ჩვენთვის ახლა გასაგებია, თუ რატომ არის ცოცხალ სისტემაში ქიმიური გარდაქმნის ენერგეტიკული ეფექტიანობა (მოქმედების მარტივი კოეფიციენტი) ძალიან დიდი ოდენობის. გამოწვეულია ეს იმით, რომ მუშაობა მაქსიმალურ ოდენობას აღწევს მაშინ, როდესაც თავისუფალი ენერგიის ერთი დონიდან მეორეზე გადასვლა უკუქცევადია. ამასთანავე მუშაობას ოდენობა ერთი და იგივე იქნება მიუხედავად იმისა, თუ რა გზით და რა სიჩქარით წარმოებდა ენერგიის ერთი დონიდან მეორეზე გადასვლა. ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ ბიოქიმიური გარდაქმნა ცოცხალ სისტემაში ციკლური ხასიათის არის. ის შედგება რამდენიმე ეტაპისაგან, სადაც ერთი გარდაქმნა მეორეს მოსდევს. რადგან თავისუფალი ენერგიის შემცირება ყოველ საფეხურზე უკუქცევადად მიმდინარეობს, ამიტომ მუშაობის მაქსიმალური გამოყენების შესაძლებლობა იქმნება.

თერმოდინამიკის მეორე პრინციპიდან გამომდინარე ცოცხალი მატერია ჩვენ უნდა წარმოვიდგინოთ როგორც არაწონასწორული სისტემა. ასეთი სისტემები ხასიათდება თავისუფალი ენერგიის თვითნებური შემცირებით მისი დაკავშირებულ ენერგიაში გადასვლის გამო. ამ სისტემისათვის (რომელიც თვითნებურად არაწონასწორული მდგომარეობიდან წონასწორულში გადადის) დამახასიათებელია ენტროპიის გადიდების მიდრეკილება. ცოცხალი სისტემა არ გადადის წონასწორულ მდგომარეობაში იმიტომ, რომ ის გარკვეულ დამოკიდებულებაშია გარემოსთან, რომელიც აწვდის მას ენერგიას. ენერგიის მიწოდების შეწყვეტა აწვევს ცოცხალი მატერიის დაშლას, ენტროპიის გადიდებას და საბოლოოდ ჩვენ საქმე სიკვდილის მოვლენასთან გვექნება. ამ თვალსაზრისით ნივთიერებათა ცვლა იმ მექანიზმის როლს ასრულებს, რომლითაც ხორციელდება ცოცხალ სისტემაში მაღალი ენერგეტიკული დონის დაქვერა.

§ 5. ნივთიერებათა ცვლა და ცოცხალი სისტემის ფუნქცია

ცოცხალი სისტემის ფუნქციის ცნებით გულისხმობენ ბიოლოგიურ პროცესს, მაგალითად, სუნთქვას, გამოყოფას, კუნთის შეკუმშვასა და აგზნებას, სივრცეში გადანაცვლებას, საკვების მონელებასა და ა. შ. როგორც უკვე აღვნიშნული იყო, ამ ნიშნებით ხასიათდება პროტოპლაზმა, რომლის მთავარი

შემადგენელი ნაწილი ცილოვანი ნივთიერებაა. „სიცოცხლე არის ცილოვანი სხეულების არსებობის წესი და არსებობის ეს წესი არსებითად ამ სხეულების ქიმიური შემადგენელი ნაწილების მუდმივ თვითგანახლებაში მდგომარეობს“ — ამბობს ფ. ენგელსი. ცილოვანი ნივთიერება არის ის წარმონაქმნი, რომლითაც ზორციელდება ცოცხალი სისტემის ფუნქცია. ცილა პროტოპლაზმაში თავისუფალ მდგომარეობაში არ იმყოფება. ის დაკავშირებულია ლიპიდებთან, ნუკლეინის მჟავებთან და მათელ რიგ სხვა ნაერთებთან. შედეგად იქმნება რთული კომპლექსები, რომლებიც საზღვრავენ პროტოპლაზმის ფიზიკურ-ქიმიურ მდგომარეობას. პროტოპლაზმის სპეციფიკური სტრუქტურის დადგენისათვის საჭიროა ენერგია. ეს ენერგია ნივთიერებათა ცვლის შემწეობით მიიღება. პროტოპლაზმაში მიმდინარე ქიმიურ გარდაქმნებსა და მის სტრუქტურას შორის მჭიდრო კავშირი არსებობს. ქიმიური გარდაქმნები პროტოპლაზმაში თანმიმდევრობით ერთიმეორეს ცვლის და ზუსტად რეგულირებულია. ამ რეაქციების შედეგად წარმოებს გარკვეული ორგანული ნაერთების სინთეზი და არის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობის დადგენა. ნაერთების სივრცეში ორიენტაციის შედეგად საბოლოოდ ყალიბდება უჯრედის მორფოლოგიური წარმონაქმნები. ამგვარად, სტრუქტურა ანუ ფორმა, ერთი მხრივ, და ქიმიური გარდაქმნა, მეორე მხრივ, პროტოპლაზმაში მთლიანობაში გვევლინება. პროტოპლაზმის სტრუქტურა არის ქიმიური გარდაქმნების შედეგი და ამავე დროს ქიმიური გარდაქმნების მსვლელობა დამოკიდებულია პროტოპლაზმის სტრუქტურაზე. ცოცხალი სისტემის თავისებურების გარკვევა შესაძლებელია მხოლოდ მაშინ, თუ მთლიანობის თვალსაზრისით შეისწავლება პროტოპლაზმის ორგანიზაცია და მასში მიმდინარე ბიოქიმიური გარდაქმნები.

პროტოპლაზმა ქიმიური თვალსაზრისით დიდ აქტივობას იჩენს. მისთვის დამახასიათებელია ქიმიური რეაქციების მრავალი შესაძლებლობა. პროტოპლაზმური ცილები ძირითადად ფერმენტებს წარმოადგენენ. ფერმენტების საშუალებით კი უჯრედში წარმოებს ქიმიური გარდაქმნების გააქტივება. პროტოპლაზმის სპეციფიკური აღნაგობის შედეგად ხერხდება ცალკეული ფერმენტული რეაქციების სიჩქარისა და მიმართულების რეგულაცია. მაშასადამე, პროტოპლაზმის სპეციფიკური თვისებები ვლინდება იმ დამოკიდებულებაში, რომელიც არსებობს ცილოვან ნივთიერებებსა და ქიმიურ გარდაქმნებს შორის. აქედან გამომდინარეობს პროტოპლაზმის თავისებურება. თუ როგორ ზორციელდება მასში სასიცოცხლო ფუნქცია, შესაძლებელია გაირკვეს იმ დამოკიდებულებით, რომელიც არსებობს ქიმიურ გარდაქმნასა და ცილოვან ნივთიერებათა ცვლილებებს შორის. სასიცოცხლო ფუნქციის შესრულება დაკავშირებული უნდა იყოს პროტოპლაზმის ცილების მდგომარეობის ცვლილებასთან. იბადება კითხვა, თუ რა ცვლილებები ხდება ცილაში ცოცხალი სისტემის ფუნქციურ მოქმედებასთან დაკავშირებით და რომელი ქიმიური გარდაქმნები იწვევს მათ.

ცილოვანი ნივთიერების ქცევის გარკვევისათვის ყველაზე მეტი მნიშვნელობა აქვს: 1) იმ დამოკიდებულებას, რომელიც არსებობს ცილის მოლეკულასა, ერთი მხრივ, და ელექტროლიტებსა და წყლის მოლეკულებს შორის, მეორე მხრივ; 2) იმ სარეაქციო ჯგუფებს, რომელთა საშუალებით ცილა სხვა ნივთიერებასთან რეაგირებს.

ცილა აშენებულია ამინომჟავებისაგან, ე. ი. ისეთი სტრუქტურული ელემენტებისაგან, რომლებიც ერთდროულად შეიცავენ სხვადასხვა თვისების მქონე სარეაქციო ჯგუფებს. ამინომჟავები პოლარული ნაერთების ჯგუფს ეკუთვნიან,

ე. ი. ელექტრული მუხტების განლაგება ამინომჟავის მოლეკულაში სიმეტრიული არ არის და ამიტომ ისინი ქმნიან დიპოლებს. ეს გარემოება პოლარულ ნაერთებს მთელ რიგ თვისებებს ანიჭებს, როგორიც არის თავისებური ქცევა ელექტრულ ველში, დიპოლების ირგვლივ გამხსნელისა და ელექტროლიტების გარკვეული სივრცითი ორიენტაცია და ხსნარის დიელექტრული მუდმივას მატება. განსაკუთრებით ძლიერ გამოხატულებას პოულობს ეს თავისებურება ცილის მოლეკულაში, როდესაც ის ფოსფორილირდება. დიდი მნიშვნელობა აქვს იმ ფაქტს, რომ ცილოვანი ნივთიერების ელექტრული სტრუქტურა, მისი დამოკიდებულება ელექტროლიტებთან და წყალთან ძალიან ადვილად იცვლება გარეშე აგენტის ზემოქმედებისას. პირველ ყოვლისა იცვლება ცილის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობა, ის ერთი ფიზიკური მდგომარეობიდან გადადის მეორეში. განსაკუთრებულ მგრძნობიარობას იჩენს ცილოვანი ნივთიერება წყალბადის, ნატრიუმის, კალიუმისა და კალციუმის იონების მიმართ. ამ იონების დიდი მნიშვნელობა იმაში გამოიხატება, რომ პროტოპლაზმის ძირითადი პროცესების (აგზნება, შეკუმშვა, გაღიზიანება და სხვ.) მსვლელობა დაკავშირებულია იმ გავლენასთან, რომელსაც ზემოაჩამოთვლილი იონები ახდენენ პროტოპლაზმის ცილებზე.

არანაკლები მნიშვნელობა ცილოვანი ნივთიერების ქცევაში აქვს ცილის სარეაქციო ჯგუფებს: ამინის, კარბოქსილის, სულფჰიდრილის, ჰიდროქსილის. ამ ჯგუფების საშუალებით ცილის მოლეკულა ქიმიურად რეაგირებს სხვა ნაერთთან. რადიკატიური ინდიკაციის მეთოდით დადგენილია ამ ჯგუფების რეაქციის დიდი უნარი. მხედველობაშია მისაღები აგრეთვე ის გარემოება, რომ ცილის მოლეკულაში სარეაქციო ჯგუფებს სივრცეში განსაზღვრული განწყობა ახასიათებს. ჯგუფების სივრცით განწყობაზე დამოკიდებულია ცილის ისეთი სპეციფიკური თვისებები, როგორიც არის მაგალითად, ფერმენტული აქტივობა და იმუნური თვისებები.

ცილის რეაქციის უნარი განსაკუთრებით კარგად მეტყველებს ფერმენტებში. საქმე ისაა, რომ ფერმენტები წარმოადგენენ ცილოვანი ბუნების ნაერთებს. ფერმენტებს კი თავის მხრივ წამყვანი როლი ენიჭება ნივთიერებათა ცვლაში. ფერმენტების კატალიზური მოქმედების უნარი უშუალოდ დამოკიდებულია მის სტრუქტურასთან. ამგვარად ირკვევა, რომ ცილოვანი ნივთიერებათა სპეციფიკური თვისებები, მისი ფუნქციური მოქმედება უშუალოდ დაკავშირებულია სტრუქტურასთან. სტრუქტურა კი იქმნება ბიოქიმიურ გარდაქმნათა ენერგიის საშუალებით.

დღეისათვის ცნობილია, რომ ცოცხალი სისტემის ფუნქციასთან უშუალოდ დაკავშირებულია ე. წ. მაკროერგული ნაერთების გარდაქმნა. ამ ნაერთების დაშლისას გამოიყოფა ენერგია, რომელიც უშუალოდ მოიხმარება ცოცხალი სისტემის მოქმედებაზე.

მაკროერგულ ბმას ქმნის ან ფოსფორი, ანდა გოგირდი შემდეგ ნაერთებში (ერთი ბმის ენერგია კალორიები/გრამმოლეკულაზე):

ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა	 11.500
ადენოზინდიფოსფორის მჟავა	 11.500
ფოსფოაპიროცუტმის მჟავა	 15.900
აცეტილფოსფატი	 14.500
1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავა	 16.300
ფოსფოკრეატინი	 13.000
კოენზიმი A	 8.000

მაკროერგული ნაერთებიდან ყველაზე უფრო მეტ ყურადღებას იწვევს ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა, რადგან სწორედ მისი გარდაქმნა უშუალოდ

კავშირდება ცოცხალი სისტემის ფუნქციასთან. ამ ნაერთის დაშლა და ქიმიური ენერგიის ტრანსფორმაცია სასიცოცხლო პროცესის ენერგიაში ხორციელდება ცილოვანი ნივთიერების ფერმენტული მოქმედების საშუალებით. ამავე დროს ცოცხალ სისტემაში წარმოდგენილია მძლავრი მექანიზმები, რომელთა საშუალებით დაშლილი ადენოზინტრიფოსფორის მექაზ ხელახლა აღდგება პირვანდელ მდგომარეობაში და ამით იქმნება ცოცხალი სისტემის ხელახალი ფუნქციური მოქმედების შესაძლებლობა. მაკროერგული ნაერთების აღდგენა წარმოებს იმ ბიოქიმიური გარდაქმნების ენერგიით, რომელიც თავისუფლდება ნახშირწყლებისა, ცხიმოვანი და აზოტოვანი ნაერთების ცვლის დროს. სასიცოცხლო პროცესის ამოქმედება წარმოებს მაკროერგული ნაერთების დაშლის დროს განთავისუფლებული ენერგიის საშუალებით, ხოლო მაკროერგული ნაერთების აღდგენისათვის მოიხმარება ის ენერგია, რომელსაც იძლევა ძირითადად ნახშირწყლებისა და ცხიმების გარდაქმნა. ამგვარად, უნდა დავუშვათ რომ ცოცხალ სისტემაში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლა წარმოადგენს იმ მოწყობილობას, რომლითაც იქმნება მაკროერგული ნაერთი. უკანასკნელის გარდაქმნა უშუალოდ დაკავშირებულია ცოცხალი სისტემის ფუნქციურ მოქმედებასთან.

§ 6. სიცოცხლის წარმოშობა

პასუხი რომ გაეცეს კითხვას, თუ როდის და რა გზით წარმოიშვა სიცოცხლე დედამიწაზე, ჩვენ იმ ძირითადი დებულებიდან უნდა გამოვიდეთ, რომ სიცოცხლის მოვლენა დაკავშირებულია მატერიის განვითარებასთან, რომ ცოცხალი მატერია წარმოადგენს მატერიის განვითარების უმაღლეს ფორმას. რადგან სასიცოცხლო მოვლენა ცილოვანი ნივთიერებაში ვლინდება, ამიტომ სრულიად კანონიერი უნდა იყოს ის მოსაზრება, რომელიც სიცოცხლის წარმოშობას უკავშირებს ცილოვანი ნივთიერებათა შექმნის საკითხს. ეს არის იმ თეორიის ძირითადი დებულება, რომელიც დამუშავებულია ა. ოპარინის მიერ.

ცილოვანი ნივთიერების შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ძირითადად ოთხი ელემენტი: აზოტი, ჟანგბადი, ნახშირბადი და წყალბადი. ცილების გარდა ეს ელემენტები წარმოდგენილია ცოცხალი და არაცოცხალი ბუნების სხვა ნაერთებშიაც.

დიდი მნიშვნელობის არის ის ფაქტი, რომ ზემოხსენებული ელემენტები დედამიწის გარდა აღმოჩენილია სხვა პლანეტებზე და ვარსკვლავებზე. ისინი აქ ან თავისუფალი სახით იმყოფებიან, ანდა უკავშირდებიან ერთმანეთს და ქმნიან მთელ რიგ ნაერთებს, რომელთაც სხვადასხვა თვისებები ახასიათებთ. ამა თუ იმ ნაერთის შექმნა და მისი თვისებები დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა პირობებში მოხდა ელემენტების ურთიერთგაგირება. რადგან ციური სხეულების განვითარების პირობები ერთი და იგივე არ იყო, ამიტომ აზოტი, ნახშირბადი, წყალბადი და ჟანგბადი იძლეოდა სხვადასხვა ნაერთს. აზოტოვანი ნაერთების განვითარება დედამიწაზე წარიმართა სრულიად განსხვავებული გზით. ჰერჯერობით არც ერთ ჩვენთვის ცნობილ ციურ სხეულზე არ არის აღმოჩენილი დედამიწის მსგავსი პირობები: დედამიწის ხნოვანებას, მზისაგან მანძილს, მის სიდიდეს ჰქონდა გარკვეული მნიშვნელობა წყლისა და სპეციფიკური შემადგენლობის ატმოსფეროს შესაქმნელად. ნახშირბადი დაკავშირდა აზოტთან და მეტალებთან. წყლის ზემოქმედების შედეგად ნახშირბადის ნაერთებზე წარმოიშვა ორგანული ნივთიერებანი, რომლებიც განვითარების შემდეგ საფეხურ-

ზე გამოიყენება ცოცხალი მატერიის შენებისათვის. ა. ოპარინის მიხედვით, დედამიწაზე ჯერ ორგანული ნივთიერება უნდა შექმნილიყო.

ცოცხალი მატერია წარმოიშვა იმის შემდეგ, რაც აზოტოვანი ნაერთები წყლის ხსნარში იმდენად გართულდა, რომ დაიწყო მათი გამოცალკევება წყლიდან. მაგრამ ამის შემდეგაც აზოტოვანი ნივთიერების კავშირი წყალთან არ შეწყვეტილა. პირიქით, აზოტოვანი ნაერთების განვითარება პირობადებული იყო წყალთან და წყალში გახსნილ ნივთიერებებთან ურთიერთმოქმედებით. ასეთი წყლისაგან გამოცალკევებულ სისტემებს, რომელთა ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები დამოკიდებულია წყლის ხსნართან ურთიერთობაზე, ქმნიან, მაგალითად, კოლოიდური წარმონაქმნები, რომელთაც კოაცერვატებს უწოდებენ. ა. ოპარინის მიხედვით, პირველყოფილი კოაცერვატის შენებაში მონაწილეობას ღებულობდა უკვე ცილოვანი ნივთიერება. კოაცერვატს აღმოაჩნდა ისეთი ნიშანი, რომელიც მას აახლოვებს ცოცხალ მატერიას. ეს ნიშანი არის თვითგანახლების უნარი.

ბიოქიმიის ერთ-ერთ დიდ მიღწევად უნდა ჩაითვალოს რეპროდუქციის მექანიზმების გარკვევა, თუ რა უდევს საფუძვლად უჯრედის დაყოფას და როგორ ხერხდება გენეტიკურ ნიშან-თვისებათა შთამომავლობაში გადაცემა. რეპროდუქციის მექანიზმის გარკვევას ის მნიშვნელობა ენიჭება, რომ ეს უნარი ნივთიერებათა ცვლასთან ერთად წარმოადგენს იმ ძირითად ნიშანს, რომლითაც ცოცხალი სისტემა განსხვავდება მკვდარი ბუნებისაგან. ერთი ორგანიზმი მეორისაგან განსხვავდება მასში მიმდინარე ბიოქიმიური გარდაქმნების თავისებურებით. ბიოქიმიური გარდაქმნების მსვლელობა კი დამოკიდებულია ფერმენტებისაგან. ფერმენტები ცილოვან ნივთიერებას წარმოადგენენ. მაშასადამე, ორგანიზმების გენეტიკური ნიშან-თვისებების სპეციფიურობა — ცილა-ფერმენტებით და მათი მოქმედების ხასიათით უნდა იყოს პირობადებული. ცილების სინთეზში კი, როგორც ეს უკანასკნელ დროს გახდა ცნობილი, წამყვანი როლი ეკუთვნის იმ მაღალმოლეკულურ ნაერთს, რომელიც უჯრედის ბირთვშია წარმოდგენილი და დეზოქსირიბონუკლეინის მეფავს სახელწოდებას ატარებს. ამ ნაერთში, როგორც ამბობენ, კოდირებულია ინფორმაცია გენეტიკურ ნიშან-თვისებათა შესახებ. ეს ინფორმაცია ვლინდება სპეციფიკური ცილა-ფერმენტების სინთეზით. ამგვარად, დღეისათვის გარკვეულია, თუ რა მექანიზმები უდევს საფუძვლად ცოცხალი სისტემის ორ ძირითად ნიშანს: ნივთიერებათა ცვლას და რეპროდუქციას. ეს, რასაკვირველია, ფარდის ზღის სიცოცხლის საიდუმლოებას.

ჯერჯერობით გაურკვეველი რჩება, თუ რა გზით უნდა წარმართულიყო კოაცერვატის განვითარება, რომ მას შესძენოდა ცოცხალი მატერიის ნიშნები. დღეისათვის ჩვენ უმარტივეს ცოცხალ წარმონაქმნს მხოლოდ პროტოპლაზმის სახით ვპოულობთ. პროტოპლაზმა კი უჯრედის შემადგენელი ნაწილია. ის ცილა, რომელიც ბიოლოგიურ სითხეებში უჯრედის გარეთ იმყოფება, არ არის ცოცხალი. მეცნიერების მიღწევებიდან გამომდინარე უნდა მივიღოთ, რომ ცოცხალი მატერია წარმოიშვა მკვდარი, არაცოცხალი მატერიისაგან. მაგრამ ცოცხალი მატერიის შექმნა მკვდარი მატერიისაგან ცოცხალი ორგანიზმების მონაწილეობის გარეშე ექსპერიმენტულად დამტკიცებული ჯერ კიდევ არ არის. უარყოფითი შედეგი აიხსნება იმ გარემოებით, რომ შეუძლებელი გახდა იმ პირობების განმეორება, რაც ერთ დროს დედამიწაზე იყო, როდესაც ცოცხალი მატერია იქმნებოდა. დღეს ცოცხალი მატერიის შექმნა არაცოცხალისაგან ვერ ხერხდება იმიტომ, რომ ამისათვის დედამიწაზე უკვე არ არსებობს შესაფერისი

პირობები. სიცოცხლე დედამიწაზე წარმოიშვა მისი განვითარების გარკვეულ ეტაპზე, როდესაც ცოცხალი მატერიისათვის ზელსაყრელი პირობები იყო. ახლა კიდევაც რომ ზღებოდეს ცოცხალი მატერიის შექმნა არაცოცხალისაგან, ის მაშინვე გამოიყენებოდა უკვე არსებული ორგანიზმებით, როგორც საკვები მასალა.

ხელოვნური გზით სულ უკანასკნელ დრომდე ვერ მოხერხდა არამც თუ ცოცხალი მატერიის, არამედ ცილის შექმნაც კი. ჩვენ ვიცით, თუ რომელი სტრუქტურული ერთეულებისაგან არის აშენებული ცილის მოლეკულა, ვიცით, თუ როგორ კავშირდება სტრუქტურული ერთეულები ცილის რთულ მოლეკულაში; მაგრამ იშვიათი გამონაკლისის გარდა გაურკვეველი რჩება ამ ერთეულების მორიგეობა, მათი განწყობა ცილის მოლეკულაში. სტრუქტურული ერთეულების წესრიგს, მათ განწყობას გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება ცილის სპეციფიკურ ნიშან-თვისებათა გარკვევისათვის.

თ ა ვ ი მ ი ო რ ა

მინერალური ნივთიერებაანი და მათი გავლენა ბიოლოგიურ პროცესებზე

§ 1. ზოგადი მიმოხილვა

მინერალურ ნივთიერებათა ჯგუფს აკუთვნებენ იმ არაორგანული ნაერთების ნაშთს, რომელიც რჩება უჯრედების ორგანული ნაწილის დაწვის შემდეგ. მინერალური ნივთიერებანი უჯრედში წარმოდგენილია ორგვარი სახით: ან თავისუფალი არაორგანული ნაერთების სახით, ანდა დაკავშირებული ორგანულ ნაერთებთან. მინერალური ნივთიერების დაკავშირება ორგანულ ნაერთთან შესაძლებელია წარმოებდეს თვით ორგანული ნაერთის მოლეკულაში. ამგვარ დაკავშირებას ქმნის, მაგალითად, მაგნიუმი ქლოროფილში, რკინა ჰემოგლობინში, გოგირდი გლუტათიონში და სხვ. ეს ორგანული დაკავშირების ფორმაა. მეორე მხრივ, შესაძლებელია ორგანულ მოლეკულასთან დაკავშირება წარმოებდეს იმგვარად, რომ არაორგანული ნაშთის ფუნქციები თავისუფლად შედგენდებოდეს და მისი ორგანული რადიკალისაგან ჩამოშორება ადვილად ხდებოდეს. ეს არაორგანული დაკავშირების ფორმაა. არაორგანული დაკავშირების ფორმას წარმოადგენს, მაგალითად, ორგანული მჟავების მარილები. ამგვარი დაკავშირება, პირველთან შედარებით, არამდგრადია.

არაორგანული ნაერთები უმეტეს შემთხვევაში წარმოდგენილია მარილების სახით, მარილი ელექტროლიტურ დისოციაციას განიცდის და მონაწილეობას ღებულობს უჯრედში შესაფერისი არის შექმნაში. ამ არის თვისებებზეა დამოკიდებული კოლოიდების ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობა, წყალბად-იონთა კონცენტრაცია და ოსმოსური წნევა; გარდა ამისა, ამ მარილებს ფიზიოლოგიური პროცესების ნორმალურ მსვლელობაში დიდი როლი ენიჭება.

მინერალურ ნივთიერებათა ცვლა მცენარეში და ცხოველებში კარგად არის შესწავლილი; სამაგიეროდ, მათი მოქმედების მექანიზმის დადგენა, რაც ბიოქიმიური თვალსაზრისით უფრო საინტერესოა, ჯერ საბოლოოდ გარკვეული არ არის.

§ 2. წყ ა ლ ი

წყალი ორგანიზმისათვის წარმოადგენს იმ არეს, სადაც ადგილი აქვს ქიმიურ გარდაქმნებს. იმ ქსოვილში, სადაც ბიოქიმიური გარდაქმნები მეტი ინტენსივობით მიმდინარეობს, წყალი მეტი რაოდენობით არის წარმოდგენილი. მაგალითად, წყალი ფოთოლში მეტია და მერქანში ნაკლები; კუნთოვან ქსოვილში მეტია, ვიდრე ცხიმოვანში. წყალი, რაოდენობის თვალსაზრისით, წარმოადგენს ყველაზე მნიშვნელოვან საშენ მასალას. უწყლობას ორგანიზმი უფრო

ძნელად იტანს, ვიდრე რომელიმე სხვა ნივთიერების ნაკლებობას. უჯრედში წყლის რაოდენობა 80%-ს აღწევს. წყლის რაოდენობა ცხოველთა ორგანიზმში, მის ცხოველმოქმედების სხვადასხვა პირობებში, ვიწრო ფარგლებში იცვლება. მაგალითად, შიმშილობისას ცხოველს შეუძლია დაკარგოს თავისი წონის ნახევარი, წყალი კი მცირდება 10%-ით. ახალგაზრდა, მოზარდ ორგანიზმში წყალი ყოველთვის უფრო მეტია, ვიდრე ზრდადამთავრებულში.

როგორც გამოირკვა, უჯრედში შემავალი წყალი მთლიანად გამხსნელს არ წარმოადგენს. მისი განსაზღვრული ნაწილი დაკავშირებულია კოლოიდებთან იმგვარად, რომ კოლოიდთან ერთ მთლიან სისტემას წარმოადგენს. ამ დაკავშირებულ წყალზეა დამოკიდებული უჯრედის ტურგორი. მისი ჩამოშორება ჩვეულებრივი წესით შეუძლებელია. დაკავშირებული წყლის უჯრედში არსებობით უნდა აიხსნას ის გარემოება, რომ ზოგიერთი მწერის ცხოველმოქმედება არ წყდება იმ შემთხვევაშიც, თუ მას წყალი ხანგრძლივად არ მიეწოდება.

გამოირკვა აგრეთვე, რომ ტენიანი ადგილებიდან მიღებული ჰორბალი მშრალი ადგილებიდან მიღებულთან შედარებით შეიცავდა დაკავშირებული წყლის ნაკლებ რაოდენობას. აქედან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ გვალვა ისეთ გავლენას ახდენს უჯრედზე, რომ მის შენებაში მონაწილე კოლოიდებს წყლის დაკავშირების მეტი უნარი ენიჭება. წყლის მიწოდების შემცირებისას უჯრედი თავს იზღვევს დაკავშირებული წყლით, რომელიც კოლოიდს ადვილად არ სცილდება.

დაკავშირებული წყალი არ იყინება — 20°-მდე; ამ გარემოებით უნდა აიხსნას ის ფაქტი, რომ ზამთრის პირობებში მცენარის უჯრედში წყალი არ იყინება; რაც უფრო მეტი რაოდენობით არის წარმოდგენილი დაკავშირებული წყალი, მით უფრო მეტი გამძლეობა უნდა ჰქონდეს უჯრედს აიტანოს ყინვები და არ დაიღუპოს.

სხვადასხვა მეთოდით გამოკვლეულია, რომ კუნთში წყლის საერთო რაოდენობიდან 79% დაკავშირებული წყალი 24%-ს აღწევს. ერითროციტში დაკავშირებული წყალი უდრის წყლის საერთო რაოდენობის 30—35%-ს, რძეში წყლის საერთო რაოდენობიდან 88% დაკავშირებული წყალი 5%-ს უდრის.

§ 8. წყალბად-იონთა კონცენტრაცია

წყალი ნაწილობრივ განიცდის დისოციაციას და იძლევა იონებს. ეს მტკიცდება იმით, რომ ზედმიწევნით გასუფთავებული წყალიც ატარებს ელექტროდენს. მისი დისოციაცია იმდენად მცირეა, რომ 12 მილიონი ლიტრი წყალი შეიცავს იონების სახით მხოლოდ 1 გ ჰიდროქსილსა და წყალბადს.

ბიოლოგიურ ხსნარებში წყალბად-იონთა კონცენტრაცია დიდ ფარგლებში არ იცვლება; მაგრამ, მიუხედავად ამისა, წყალბად-იონთა კონცენტრაციის ბიოლოგიური პროცესების მსვლელობაში დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. სუფთა წყლის ელექტროლიტური კონსტანტა უდრის:

$$\frac{[H'] \times [OH']}{[H_2O]} = K'.$$

ვინაიდან წყლის დაუშლელი მოლეკულების კონცენტრაცია $[H_2O]$ იონების კონცენტრაციასთან შედარებით ძალიან დიდია და პრაქტიკულად უცვლელია, ამიტომ ზემოთ მოტანილი შეფარდება შეიძლება დაიწეროს შემდეგნაირად:

$$[H'] \times [OH'] = K,$$

სადაც $K = K'[H_2O]$.

წყლის დისოციაციის კონსტანტა ძალიან მცირე რიცხვს წარმოადგენს. ჩვეულებრივ ტემპერატურაზე ის უდრის $10^{-14,14}$. ვინაიდან სუფთა წყალში:

$$[H^+] = [OH^-] \text{ და } [H^+] \times [OH^-] = 10^{-14,14},$$

შედეგად:

$$[H^+] = \frac{K}{[OH^-]} = 10^{-7,07}; \quad [OH^-] = \frac{K}{[H^+]} = 10^{-7,07}.$$

ნეიტრალური რეაქცია წყალს ექნება იმ შემთხვევაში, როდესაც წყალბად- (ან რაც იგივეა, ჰიდროქსილის) იონთა კონცენტრაცია უდრის $10^{-7,07}$ გრამ-იონს ერთ ლიტრში. როდესაც წყალბად-იონთა კონცენტრაცია მატულობს, რეაქცია ხდება მჟავე, ჰიდროქსილ-იონთა მატებისას კი — ტუტე. ჰიდროქსილისა და წყალბად-იონთა კონცენტრაციების ურთიერთდამოკიდებულება ისაზღვრება ზემოთ მოტანილი განტოლებით; ვინაიდან $[H^+]$ და $[OH^-]$ შეუღლებულ სიდიდეებს წარმოადგენენ, რეაქციის მაჩვენებლად შესაძლებელია დავეშვათ წყალბად-იონთა კონცენტრაცია. როდესაც წყალბად-იონთა კონცენტრაცია $10^{-7,07}$ მეტია, მაშინ ხსნარი მჟავე რეაქციის მქონეა, თუ წყალბად-იონთა კონცენტრაცია $10^{-7,07}$ მცირეა, მაშინ ხსნარი ტუტე რეაქციის მქონე იქნება.

წყალბად-იონთა კონცენტრაციას ჩვეულებრივად გამოხატავენ მათი უარყოფითი ლოგარიტმის სახით. ნეიტრალური ხსნარის წყალბად-იონთა კონცენტრაციის უარყოფითი ლოგარიტმი უდრის:

$$-\log 10^{-7,07} = \text{pH} = 7,07.$$

როდესაც ხსნარი მჟავეა, წყალბად-იონთა კონცენტრაცია მეტია, ზოლო მისი pH 7.07-ზე ნაკლები იქნება. ტუტე რეაქციის მქონე ხსნარში წყალბად-იონთა კონცენტრაცია $10^{-7,07}$ ნაკლებია, ზოლო pH გამოიხატება 7,07-ზე მეტი რიცხვით.

წყალბად-იონთა კონცენტრაცია წარმოადგენს ხსნარის აუცილებელ მახასიათებელს. ის ისეთი ფაქტორია, რომელსაც ბიოქიმიური პროცესების მსვლელობაში გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება, მაგალითად:

1. ამფოტერული ელექტროლიტისა და კოლოიდური ნაწილაკის ელექტრული მუხტი დამოკიდებულია ხსნარის pH-ზე. მათი მოძრაობა ელექტრულ არეში დამოკიდებულია შეძენილ მუხტზე. იზოელექტრულ წერტილში ეს მოძრაობა მინიმალურია.

2. გარემო არის რეაქცია განსაკუთრებულ გავლენას ახდენს კოლოიდების დისპერსიულობაზე. ცილები ისეთი კოლოიდების ჯგუფს ეკუთვნის, რომელთა თვისებები (როგორც არის სიბლანტე, ოსმოსური წნევა, ჰიდრატაცია) უშუალო კავშირშია $[H^+]$ ცვალებადობასთან.

3. ბიოქიმიური რეაქციების კატალიზატორები — ფერმენტები ოპტიმალურ მოქმედებას იჩენენ მხოლოდ H^+ განსაზღვრული კონცენტრაციის დროს. ვინაიდან ამა თუ იმ ორგანოს ცხოველმოქმედება დამოკიდებულია მასში ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობაზე, და ნივთიერებათა ცვლა კი, თავის მხრივ, ფერმენტების ზეგავლენით მიმდინარეობს, ამისათვის წყალბად-იონთა კონცენტრაციას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება უჯრედის ნორმალურ ცხოველმოქმედებაში.

§ 4. ბუფერული მოქმედების თეორია

სუსტი მჟავები და ტუტეები ზასიათდება იმით, რომ ხსნარში წარმოდგენილი მათი მოლეკულებისაგან მხოლოდ მცირე ნაწილი განიცდის დისოციაციას. თავისთავად ცხადია, რომ ასეთი მჟავების ძალა დამოკიდებული იქნება არა ხსნარში საერთოდ წარმოდგენილ მოლეკულებზე, არამედ იმ ნაწილზე, რომელმაც დისოციაცია განიცადა.

მაშინ, როდესაც ძლიერი მჟავას ხსნარის წყალბად-იონთა კონცენტრაციაზე თითქმის არავითარ გავლენას არ ახდენს მისი მარილის თანდასწრება, ორგანულ მჟავათა ხსნარების წყალბად-იონთა კონცენტრაცია უშუალოდ დამოკიდებულებაში იმყოფება მისი მარილების კონცენტრაციასთან. საქმე ისაა, რომ სუსტი მჟავების მარილები წყალში დისოციაციას განიცდიან და მარილის დისოციაციის კონსტანტა იმავე რიცხვს აღწევს, რაც ძლიერი მჟავების მარილებს ახასიათებს.

როდესაც წარმოდგენილია რომელიმე ორგანულ მჟავასა და მისი მარილის ნარევი ხსნარი, ასეთ სისტემაში თითქმის ყველა ანიონი წარმოქმნილია მარილისაგან, რადგან თვით მჟავას დისოციაცია მცირე ოდენობას აღწევს მისივე მარილის დისოციაციასთან შედარებით. დაუშვოთ, მოლეკულების კონცენტრაცია კი მჟავას კონცენტრაციაზე იქნება დამოკიდებული.

ძმრის მჟავას სუფთა ხსნარისათვის

$$K = \frac{[H^+] \times [CH_3COO']}{[CH_3COOH]},$$

აქედან

$$[H^+] = K \frac{[CH_3COOH]}{[CH_3COO']}.$$

თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ, როდესაც მჟავას ხსნარს ემატება მისი მარილი, ანიონების კონცენტრაცია პრაქტიკულად მიმატებულ მარილზეა დამოკიდებული, მაშინ სისტემაში — სუსტი მჟავა და მისი მარილი — წყალბად-იონთა კონცენტრაცია დამოკიდებული იქნება მჟავასა და მარილის შეფარდებაზე:

$$[H^+] = K \frac{[CH_3COOH]}{[CH_3COONa]}.$$

სუსტი მჟავას მარილების ხსნარებს, როგორც ცნობილია, ჰიდროლიზის გამო ტუტე თვისებები აქვს, ხოლო სუსტი ტუტის მარილებს ძლიერ მჟავასთან — მჟავე თვისებები. თუ ეს გარემოება აგრეთვე მხედველობაში მივიღოთ, ადვილი გასაგებია, რომ სუსტ მჟავას ხსნარში მისივე მარილის შეყვანისას შესაძლებელი ზდება წყალბად-იონთა კონცენტრაციის დიდ ფარგლებში და ამავე დროს თანდათანობითი რეგულირება. ამასთანავე, ასეთი ნარევების წყალბად-იონთა კონცენტრაცია დამოკიდებული იქნება, როგორც ეს ზემოთ მოტანილი განტოლებიდან ჩანს, მჟავას კონცენტრაციის მარილის კონცენტრაციასთან შეფარდებაზე. ამგვარ ნარევებს ის პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს, რომ შესაძლებელი ზდება ისეთი სისტემების დამზადება, რომლებსაც განსაზღვრული, უცვლელი წყალბად-იონთა კონცენტრაცია ახასიათებს. ეს ნარევები იხმარება სხვადასხვა მოვლენის შესასწავლად, განსაკუთრებით ფერმენტოლოგიაში.

ვინაიდან სუსტი მჟავების ხსნარებში თავისუფალ წყალბად-იონთა კონცენტრაცია მცირეა, ხსნარი სულ მალე განეიტრალებოდა, თუ ამავე დროს

არ იწარმოებდა დაუშლელი მოლეკულების ხელახალი დისოციაცია იონებად. ახლად წარმოშობილი წყალბად-იონები ხსნარს ისევ მჟავე რეაქციას ანიჭებს მანამდე, სანამ მთელი წარმოდგენილი მჟავა არ განეიტრალდება. ეს თვისება ანიჭებს სუსტი მჟავების ხსნარებს ტუტის მიმატებისას მჟავე რეაქციის შენარჩუნების უნარს, მიუხედავად იმისა, რომ ეს ხსნარები თავისუფალ წყალბად-იონებს მცირე ოდენობით შეიცავენ. მეორე მხრივ, თუ სუსტი მჟავა წარმოდგენილია მის მარილთან ერთად, ტუტის მიმატებისას, ნეიტრალდება რა წყალბადის თავისუფალი იონები, იცვლება მჟავასა და მისი მარილის კონცენტრაციათა შეფარდება; ამ დროს ნარევი ცდილობს შეინარჩუნოს წყალბად-იონთა საკუთარი კონცენტრაცია და ის არ შეიცვლება საგრძნობლად მანამდე, სანამ ნარევი წარმოდგენილი იქნება დაუშლელი მჟავას განსაზღვრული რაოდენობა, რომელიც წყალბად-იონებს თანდათანობით ათავისუფლებს.

იმ შემთხვევაში, როდესაც სუსტი მჟავასა და მარილის ნარევი ემატება ძლიერი მჟავა, წყალბად-იონთა კონცენტრაცია დიდად არ შეიცვლება. ამის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ ძლიერი მჟავა გამოაძევეს სუსტი მჟავას მარილიდან სუსტ მჟავას, რომელსაც მცირე დისოციაციის ხარისხი ახასიათებს და ამით ასუსტებს ძლიერი მჟავას მოქმედებას.

მარილის თვისებას, წინააღმდეგობა გაუწიოს გარეგან აგენტს, რომ არ შეიცვალოს მის წყალბად-იონთა კონცენტრაცია, ეწოდება ბუფერული მოქმედება. იმ ნაერთებს კი, რომელთა საშუალებით ხსნარს ენიჭება ასეთი წინააღმდეგობის გაწევის უნარი, ეწოდება ბუფერები. რაც უფრო მეტი უნარი აქვს რომელიმე ხსნარს წინააღმდეგობა გაუწიოს მისი pH შეცვლას, მით უფრო მეტი ბუფერული მოქმედება ახასიათებს მას.

ბუფერული ხსნარების ერთ დამახასიათებელ თვისებას წარმოადგენს ის გარემოება, რომ განზავებისას ის პრაქტიკულად თავის წყალბად-იონთა კონცენტრაციას არ იცვლის. მართლაც, როგორც ზემოთ გამოვარკვეეთ, სუსტი მჟავასა და მისი მარილის ნარევის წყალბად-იონთა კონცენტრაცია დამოკიდებულია შეფარდებაზე:

$$[H'] = K \frac{[CH_3COOH]}{[CH_3COONa]}$$

განზავებისას თანაბრად იცვლება ორივე კომპონენტის კონცენტრაცია, ამისათვის შეფარდება რჩება იგივე და წყალბად-იონთა კონცენტრაცია არ იცვლება. თავისთავად ცხადია, ძლიერი მჟავას ხსნარის განზავებისას წყალბად-იონთა კონცენტრაცია მცირდება დაახლოებით განზავების ხარისხის პარალელურად.

უკრედში ყოველთვის წარმოდგენილია სუსტი მჟავები და მათი მარილები. ეს არის მიზეზი, რომ ორგანიზმი დაცულია რეაქციის სწრაფი ცვალებადობისაგან. ბუფერების როლს ორგანიზმში ასრულებს ნახშირის მჟავა და ბიკარბონატები, პირველადი და მეორადი ფოსფატები (პირველადი ფოსფატი, როგორც სუსტი მჟავა, ხოლო მეორადი ფოსფატი, როგორც მისი მარილი), ცილა თავისი თავისუფალი კარბოქსილისა და ამინის ჯგუფებით, ამინომჟავები და მათი მარილები. მხედველობაშია მისაღები აგრეთვე მთელი რიგი მჟავები, რომლებიც წარმოიშობიან ნახშირწყლების გარდაქმნის შედეგად, მაგალითად, რძის მჟავა, ვაშლის მჟავა, ლიმონის მჟავა და სხვ.

ბუფერული მოქმედების ინტენსივობა დამოკიდებულია ბუფერულ ტევადობაზე. ბუფერული ტევადობის სახელით ცნობილია მიმატებული მჟავას ან

ტუტის ეკვივალენტის რაოდენობის შეფარდება pH რიცხობრივი მაჩვენებლის შეცვლასთან. თუ ტევადობა აღნიშნეთ π -თი, ტუტის ან მჟავას ნამატი $d\pi$ -თი და წყალბად-იონთა კონცენტრაციის შეცვლა dpH -ით, მაშინ ბუფერული ტევადობა:

$$\pi = \frac{d\pi}{dpH}.$$

მოტანილი შეფარდებიდან გამომდინარეობს, რომ ბუფერული ტევადობის ერთეული არის ისეთი ხსნარის ტევადობა, რომლის ერთი ლიტრი იცვლის თავის pH-ს ერთით, როდესაც ხსნარს მჟავას ან ტუტის ერთი გრამეკვივალენტი მიემატება. სუფთა წყლის ტევადობა ნულს უდრის. საკმარისია წყალს მიემატოს ტუტის ან მჟავას სულ მცირე რაოდენობა, რომ მისი pH შეიცვალოს. სისხლს, რძეს, უჯრედის ნაწურს ახასიათებს ბუფერული ტევადობის დიდი რიცხვები.

§ 5. ბუფერ-მზავური წონასწორობა

უჯრედში მიმდინარე მრავალი გარდაქმნის მიუხედავად, რის შედეგად უნდა წარმოიშვას მჟავები და ტუტის თვისებების მქონე ნაერთები, უჯრედი ინარჩუნებს მისთვის დამახასიათებელ წყალბად-იონთა კონცენტრაციას.

უჯრედის pH-ის სიდიდის სტაბილობა დამოკიდებულია მრავალ ფაქტორზე. ეს საკითხი შედარებით კარგადაა შესწავლილი ცხოველური უჯრედის მიმართ. პირველ ყოვლისა, აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ ცხოველთა სხვადასხვა ქსოვილის უჯრედის pH ახლო დგას სისხლის pH-თან. მაგალითად, ადამიანის სისხლის pH უდრის 7,36, ხოლო კანქვეშა ქსოვილის სითხის $pH=7,05-7,29$, ე. ი. ძალიან მცირედაა გადახრილი მჟავე რეაქციისაკენ.

ზოგიერთი სითხის pH-ის მკიდრო დამოკიდებულება სისხლის pH-თან ირლვევა, მაგალითად, შარდის pH მერყეობს დიდ ფარგლებში, სახელობრ, 5,0—7,0, ე. ი. ადამიანის შარდი მჟავე რეაქციის მქონეა. ცერებრალური სითხის pH უფრო ტუტე ხასიათის არის და უდრის 7,71—7,85. საკმლის მომწვანებელი წვენიდან ნერწყვისა და ნაღველის pH თითქმის ნეიტრალურია: ნერწყვი $pH=6,9$, ხოლო ნაღველის ტუტე რეაქციისაკენაა გადახრილი: $pH=7,82$. უფრო მეტი ტუტე თვისებების მქონე არის პანკრეასის წვენი ($pH=7,3-8,7$) და ნაწლავის წვენი ($pH=8,3$). გამონაკლისს წარმოადგენს კუჭის წვენი, რომლის pH ძლიერ მჟავე ხასიათისაა ($pH=0,8-1,2$). ამით ის ძალიან განსხვავდება ღანარჩენი წვენების pH-საგან.

ორგანიზმში წყალბად-იონთა განსაზღვრული კონცენტრაციის დადგენაში სისხლს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. სისხლზე დამოკიდებულია არა მარტო უჯრედის კვება, არამედ ის მონაწილეობას ღებულობს აგრეთვე უჯრედში შემავალ ნივთიერებათა ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების დადგენაში. ნივთიერებათა ცვლის შედეგად ორგანიზმში იქმნება ორგანული და არაორგანული მჟავები: რძის, გოგირდის, ფოსფორისა და, განსაკუთრებით ბევრი რაოდენობით, ნახშირის მჟავა. ამ ნაერთების გამოყვანა უჯრედიდან წარმოებს სისხლის საშუალებით; მაშასადამე, სისხლს მინიჭებული უნდა ჰქონდეს ბუფერული ტევადობის ისეთი ოდენობა, რომ მისი pH არ იცვლებოდეს.

როდესაც საკვებში არაორგანული ანიონებისა და კატიონების განაწილება, ე. ი. საკვების ტუტე-მჟავეური წონასწორობა, არ ეთანაბრება სისხლის შესაფერის მოთხოვნილებას, ორგანიზმი ამ უარყოფით ზეგავლენას იცილებს განსაზღვრული მექანიზმების მოქმედებით. სისხლის pH-ის შენარჩუნებაში მონაწილეობას ღებულობს ბუფერების გარდა გამოყოფი ორგანოებიც.

სისხლს, როგორც ბუფერს, აქვს უნარი წინააღმდეგობა გაუწიოს შემოსულ მჟავებსა და ტუტეებს. მას შეუძლია შეიერთოს მჟავას საკმაოდ დიდი რაოდენობა, და ამავ დროს pH დარჩება უცვლელი. სისხლის ეს უნარი, როგორც ბუფერიანობის განმარტებიდან ჩანს, არ არის განუსაზღვრელი; მიუხედავად ამისა, სისხლი იშვიათად თუ იცვლის თავის pH. ამ მოვლენის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ სისხლის ბუფერული ტევადობის რეგულაციაში მონაწილეობას ღებულობს დამატებით კიდევ გამოყოფილი ორგანოები, როგორიც არის ფილტვები და თირკმლები.

სისხლის პლაზმაში წარმოდგენილია უმთავრესად შემდეგი ბუფერები:

1. კარბონატების $(\text{H}_2\text{CO}_3 + \text{NaHCO}_3)$
2. ფოსფატების $(\text{NaH}_2\text{PO}_4 + \text{Na}_2\text{HPO}_4)$
3. ცილების $(\text{NH}_2-\text{R}-\text{COOH} + \text{NH}_2-\text{R}-\text{COONa})$

გარდა ამისა, სისხლის ჰემოგლობინი და ოქსიჰემოგლობინი ქმნიან ისეთ სისტემას, რომელსაც ენიჭება ბუფერული მოქმედების ყველაზე მეტი უნარი.

საზოგადოდ, ბუფერული სისტემების ტევადობა უმაღლეს წერტილს აღწევს, როდესაც სისტემაში შემაჯავლი კომპონენტების შეფარდება ერთს უდრის: კარბონატის ბუფერისათვის ამ შემთხვევაში $\text{pH}=6,1$, ფოსფატისათვის $\text{pH}=6,8$. ამის გამო კარბონატებისა და ფოსფატების ბუფერიანობა სისხლში, სადაც $\text{pH}=7,30$, რამდენიმედ კლებულობს. ოქსიჰემოგლობინის ბუფერული მოქმედება უმაღლეს წერტილს აღწევს, როდესაც $\text{pH}=7,16$. მაშასადამე, ჰემოგლობინის მაქსიმალური ბუფერული ტევადობა ეფარდება სისხლის წყალბად-იონთა კონცენტრაციას.

ტუტე-მჟავური წონასწორობის დამყარება ცოცხალ ორგანიზმში მთელ რიგ შემთხვევაში ხორციელდება ბიოქიმიურ გარდაქმნათა გარკვეული მიმართულების შეცვლით. ანსხვავებენ ფიზიოლოგიურად მჟავე საკვებს ფიზიოლოგიურად ტუტე საკვებისაგან. ფიზიოლოგიურად მჟავეს წარმოადგენს ისეთი საკვები, რომლის გარდაქმნის შედეგად ორგანიზმში მჟავას ზედმეტი რაოდენობა გროვდება. მაგალითად, ცხოველთა ორგანიზმისათვის ცილოვანი საკვები მჟავე საკვებს წარმოადგენს, რადგან ცილის გარდაქმნის შედეგად ფოსფორისა და გოგირდის მჟავეები გროვდება. მცენარეული საკვები, რომელიც ნახშირწყლებით არის მდიდარი, ცხოველთათვის ფიზიოლოგიურად ტუტეა, რადგან ნახშირწყლების წვის შედეგად წარმოშობილი ნახშირორჟანგი ამოისუნთქება და იკარგება, ხოლო კატიონები შარდში გამოიყოფა. ტუტე-მჟავური წონასწორობა რომ არ დაირღვეს, კატიონზე ორგანული მჟავეების გარკვეული რაოდენობა იხარჯება. ამ მცენარეული ორგანიზმისათვის ამონიუმის სულფატი ფიზიოლოგიურად მჟავეა, რადგან ამონიუმის რადიკალი იბოჭება ამინომჟავეების სინთეზით, ხოლო სულფატის იონი წონასწორობას მჟავისაგან გადახრის. კალიუმის ნიტრატი, პირიქით, ფიზიოლოგიურად ტუტე არის, რადგან ნიტრატის იონი აღდგება და კავშირდება ამინომჟავას სახით, ხოლო კალიუმი წონასწორობას ტუტესაგან გადახრის. წონასწორობა ამ შემთხვევაში რომ არ დაირღვეს, ადგილი აქვს ორგანული მჟავეების გაძლიერებულ სინთეზს. მაგალითად, როდესაც ცხოველს საკვებში ეძლევა სოდა, შარდში აღმოჩნდება მჟავეების მომატებული რაოდენობა. მსგავს მოვლენას ადგილი აქვს უმაღლეს მცენარეებში. როდესაც მცენარეს სასუქის სახით ზედმეტად ეძლევა ნიტრატები, ის აგროვებს ორგანული მჟავას დიდ რაოდენობას. პირიქით, როდესაც მას სასუქის სახით ეძლევა ამონიუმის სულფატი, ორგანული მჟავეების რაოდენობა მინიმუმამდე ჩამოდის.

§ 6. ბიოელემენტები

ორგანიზმში წარმოდგენილი ელემენტები შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად. პირველი ჯგუფის ელემენტები მონაწილეობას ღებულობენ ორგანულ ნივთიერებათა შენებაში. ამ ჯგუფში შედის: ნახშირბადი, წყალბადი, ჟანგბადი, აზოტი, გოგირდი და ფოსფორი. მეორე ჯგუფს შეადგენენ ის ელემენტები, რომლებიც წარმოდგენილი არიან არაორგანულ ნაერთებში: არაორგანული ნაერთები გვხვდება უმთავრესად ელექტროლიტების სახით. ზოგიერთი ელექტროლიტი შეიცავს იმავე ელემენტებს, რომლებიც გაერთიანებულია პირველ ჯგუფში, მაგალითად, კარბონატები და ფოსფატები. არის ისეთი გამონაკლისიც, როდესაც ორგანული ელემენტების ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოს ისეთი, რომელიც უმთავრესად ცნობილია არაორგანული ნაერთების სახით. მაგალითად, რკინა, სპილენძი და იოდი. მაშასადამე, ელემენტების ასეთი დაყოფა არ არის უნივერსალური.

ორგანიზმში მეტი რაოდენობით წარმოდგენილია ელემენტების პირველი ჯგუფი, ე. წ. ორგანოგენური ელემენტები. რაც შეეხება მეორე ჯგუფის ელემენტებს, მათი რაოდენობა, ბ ე რ ტ ა ნ ი ს მიხედვით, სხვადასხვა ცხოველის ორგანიზმში საშუალოდ შემდეგ რიცხვებს აღწევს:

Ca—1,38%	Na—0,26%	Mg—0,04%
S—0,64%	K—0,22%	Fe—0,005%
P—0,63%	Cl—0,18%	

გარდა ზემოხსენებულისა, ორგანიზმში ნაპოვნი მრავალი სხვა ელემენტიც, მხოლოდ ძალიან მცირე რაოდენობით, ანდა ისეთი კვალის სახით, რომ მათი აღმოჩენა მხოლოდ უზუსტესი ფიზიკური მეთოდებით ხდება შესაძლებელი. ზოგიერთი მათგანი ბიოლოგიური დანიშნულების მხრივ შესწავლილია. ცნობილია, რომ ისინი აუცილებელ შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენენ ორგანიზმებისათვის. ამ ელემენტების ჯგუფს ეკუთვნის: იოდი, რკინა, სპილენძი; მათ რიცხვს უნდა დაეუმატოთ აგრეთვე კობალტი, ბრომი, ბორი, ცინკი, მანგანუმი, რომლებიც ყოველთვის წარმოდგენილია ორგანიზმში, ზოლო მრავალ შემთხვევაში ცნობილი არ არის დანამდვილებით, თუ რა როლს ასრულებენ ისინი სასიცოცხლო პროცესებში. გამოკვლეულია, რომ მათი უქონლობა იწვევს სასიცოცხლო პროცესების მოშლას. ორგანიზმში გვხვდება აგრეთვე ალუმინიუმი და დარიშხანი, მაგრამ მათი აუცილებლობა ორგანიზმისათვის ჯერ დამტკიცებული არ არის.

§ 7. ფოსფორი, კალციუმი და მანგიუმი

ფოსფორი წარმოდგენილია როგორც ორგანულ ნაერთებში, ისე არაორგანული მარილების სახით. ცხოველთა ორგანიზმში ფოსფორის როლი მატულობს, რადგან მისი კალციუმის მარილი ანიჭებს ძვლოვან ქსოვილს სიმკვრეს. ორგანული ფოსფორი ყოველთვის დაჟანგულ ფორმაში გვხვდება. ის დაჟანგებულია ორგანულ რადიკალთან ესთერების სახით შემდეგ ნაერთებში:

- 1) ფოსფო-პროტეიდებში — სერინფოსფორის მქავეს სახით;
- 2) ლიპიდებში — გლიცერინფოსფორის მქავეს სახით;
- 3) ფიტინში — ინოზიტის სრული ესთერის სახით;
- 4) შაქრებთან და შაქრების გარდაქმნის პროდუქტებში — ფოსფორმქავე ესთერების სახით;

5) ამინომჟავებთან (არგინინი, კრეატინი) დაკავშირებულია გუანიდინის ბირთვთან;

6) ნუკლეოტიდებში.

ფოსფორის მჟავას დანიშნულება ამ ნაერთებში იმაში გამოიხატება, რომ ის ორგანულ რადიკალს ახალ თვისებებს ანიჭებს და მათი რეაქტივის უნარიანობას აღიდებს.

განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს ფოსფორის ის ორგანული ნაერთები, რომლებიც მაკროერგულ, ე. ი. ენერგიის დიდი მარაგის მქონე ბმას შეიცავენ. ამ ნაერთების დაშლის დროს განთავისუფლებული ენერგია უშუალოდ მოიხმარება უჯრედის სასიცოცხლო ფუნქციის შესრულებაზე. ამასთანავე ირკვევა, რომ უჯრედში მიმდინარე გარდაქმნები, რომელთა შედეგად წარმოიშობა სხვადასხვა ნაერთი, ხორციელდება ფოსფორის მაკროერგული ნაერთების დაშლის ენერგიის საშუალებით.

კალციუმი მცენარეულ ორგანიზმში წარმოდგენილია უმთავრესად მჟავნ-მჟავა კალციუმის სახით. კალციუმი გავრცელებულია აგრეთვე კარბონატების სახით. კალციუმის სულფატი დამახასიათებელია მხოლოდ ზოგიერთი მცენარისათვის. ცხოველთა ორგანიზმში კალციუმი ორგვარ როლს ასრულებს: პასიურს — ძვლოვან ქსოვილში და აქტიურს, როგორც უჯრედის შემადგენელი ნაწილი.

კალციუმის აქტიური როლი, პირველ ყოვლისა, მთელ რიგ ფერმენტულ რეაქციებში მონაწილეობით ისაზღვრება. სისხლისა და რძის შედედების პროცესი დაკავშირებულია ცილოვან ნივთიერებათა ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობის შეცვლასთან. ცილის გამოყოფას ხსნარიდან ადგილი აქვს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ გარემო არეში წარმოდგენილია კალციუმის იონები. ამასთან დაკავშირებით საინტერესოა აღინიშნოს, რომ პროტოპლაზმატური ცილების მდგომარეობის ცვლილება, რომელსაც ამჩნევენ უჯრედის აგზნებადობის დროს, სხვათა შორის პირობადებულია ცილის რეაქციით კალციუმის იონებთან.

დიდი მნიშვნელობა ენიჭება კალციუმის იონებს აგზნების გადაცემის პროცესში ნერვული დაბოლოებებიდან ეფექტორზე. როგორც გამოირკვა, პროტოპლაზმატურ მემბრანებში დაკავშირებული კალციუმი აგზნების იმპულსის ზემოქმედებით თავისუფლდება და ააქტივებს იმ ფერმენტულ გარდაქმნებს, რომელნიც საფუძვლად უდევს ეფექტორის ფუნქციას. ეს მოვლენა კარგად არის შესწავლილი, მაგალითად, ნერვ-კუნთის დაბოლოებებში, სადაც კალციუმის იონები ააქტივებენ ადენოზინტრიფოსფატის დაშლას. ეს რეაქცია უშუალოდ არის დაკავშირებული კუნთის შეკუმშვასთან.

დიდი მნიშვნელობა ენიჭება კალციუმისა და ფოსფორის მჟავას ცვლის შესწავლას რაქიტის, ოსტეომალაციისა და სხვა დაავადებათა გენეზისის გარკვევაში. ეს დაავადებანი გამოწვეულია არა მარტო კალციუმისა და ფოსფორის სიმცირით საკვებში, არამედ იმ მექანიზმის მოქმედების აღრევით, რომლის რეგულაცია წარმოებს კორტიკოსტეროიდებისა და ვიტამინ D-ს საშუალებით. კალციუმისა და ფოსფორის ყველაზე უკეთეს წყაროს წარმოადგენს რძე, სადაც კალციუმისა და ფოსფორის შეფარდება ისეთივეა როგორც ძვლოვან ქსოვილში. მცენარეული საკვები მასალიდან კალციუმით მდიდარია კომბოსტო, ისპანახი და სალათა; მცირე რაოდენობით შეიცავს მას ბრინჯი, სიმინდი და ბარკოსან მცენარეთა თესლი.

მაგნიუმი წარმოდგენილია მცენარეთა და ცხოველთა ყველა უჯრედში. მცენარეში კარგად არის შესწავლილი ქლოროფილი, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს მაგნიუმი. მაგნიუმის კომპლექსური ორგანული ნაერთები წარმოდგენილია აგრეთვე უქლოროფილო მცენარეებში, სადაც ისინი ბიოქიმიურ სინთეზებში მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ.

მაგნიუმის აქტიური როლი უჯრედში ისაზღვრება მისი მონაწილეობით მთელი რიგი ფერმენტების შენებაში, განსაკუთრებით იმ ფერმენტების, რომლებიც ნახშირწყლების ცვლის კატალიზს აწარმოებენ. ისეთი მნიშვნელოვანი ფერმენტები, როგორიცაა დეკარბოქსილაზა, ენოლაზა, ფოსფატაზა, აქტიური საწყისის სახით შეიცავენ მაგნიუმს და ამ ელემენტის გარეშე თავის კატალიზურ ფუნქციას ვერ ახორციელებენ.

§ 8. ნატრიუმი და კალიუმი

ცხოველთა ორგანიზმის ქსოვილებში, ჩვეულებრივად, ნატრიუმის რაოდენობა კალიუმზე მეტია. მცენარე კი, პირიქით, კალიუმს შეიცავს მეტი რაოდენობით, ვიდრე ნატრიუმს. როდესაც ცხოველი იკვებება მცენარეული საკვებით, ის ღებულობს კალიუმის მარილების მეტ რაოდენობას, ვიდრე ეს მისთვის საჭიროა, ნატრიუმის კი — პირიქით. კალიუმი ნატრიუმის ანტაგონისტს წარმოადგენს; ამისათვის ცხოველის ორგანიზმი ღარიბდება ნატრიუმით, თუ მას არ მივაწოდებთ ნატრიუმს საჭმელი მარილის სახით.

მაშინ როდესაც ცხოველთა ორგანიზმში კალიუმის მოთხოვნილება სხვადასხვა ქსოვილის დასაკმაყოფილებლად თანაბარი არ არის, ნატრიუმის იონები საჭიროა ყოველი უჯრედის ნორმალური აგზნებისათვის. ნატრიუმის იონები, როგორც ირკვევა, მეტი რაოდენობით წარმოდგენილია ყოველთვის უჯრედთაშორის სითხეში და არა თვით უჯრედში; კალიუმი კი პირიქით.

კალიუმის იონებით მდიდარია მცენარეულის განსაკუთრებით ის ნაწილები, სადაც ცხოველმოქმედება მეტი ინტენსივობით მიმდინარეობს. აქ კალიუმი წარმოდგენილია უჯრედის პროტოპლაზმაში.

საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ პროტოპლაზმატიური ცილების ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობა, უჯრედის ფერმენტების აქტივობა გარკვეულ კავშირშია კალიუმის იონებთან. ნატრიუმისა და კალიუმის განაწილებას, ორგანულ ტოვან იონებთან მათ შეფარდებას გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება პროტოპლაზმის სასიცოცხლო ფუნქციებში. გამორკვეულია, რომ კალიუმის და ნატრიუმის უჯრედშიგნითა და უჯრედის გარეთ არათანაბარი განაწილებით ძირითადად პირობადებულია პროტოპლაზმის აგზნებადობა და უჯრედის ბიოელექტრული მოვლენები.

§ 9. ქლორი, ფლუორი და იოდი

ქლორი ორგანიზმში წარმოდგენილია იონების სახით. კუჭის წველის გარდა, სადაც ის მარილის მჟავაშია დაკავშირებული, დანარჩენ ბიოლოგიურ სითხეებში ქმნის მარილებს. ქლორის უმეტესი ნაწილი წარმოდგენილი არის ნატრიუმის ქლორიდის სახით. ქლორ-ბინით ყველაზე უფრო მდიდარია სისხლი, მას მოსდევს ფილტვები და თირკმლები, კუნთოვან ქსოვილში სისხლთან შედარებით ქლორის რაოდენობა ხუთჯერ ნაკლებია.

საკვებში ქლორის ბრომით შეცვლისას უკანასკნელი შეიძლება დაგროვდეს იმ ორგანოებში, სადაც ქლორი ბევრი რაოდენობით იყო წარმოდგენილი.

ნოტიზებული ორგანიზმში ბრომი უმნიშვნელო რაოდენობითაა. უკანასკნელ დროს გამოირკვა, რომ ბრომი მონაწილეობას ღებულობს ერთ-ერთი უცნობი ორგანული ნაერთის შენებაში. ეს ნაერთი დაგროვილია ჰიპოფიზში, ამ ჯირკვლიდან სეკრეტის სახით გამოდის და შესაძლებელია მონაწილეობას ღებულობდეს იმ მექანიზმში, რომელიც ძილს იწვევს. ჰიპოფიზი შეიცავს ბრომის 12 მგ %-ს, სისხლი — 1—2 მგ %-ს. ფლუორი ცხოველთა ორგანიზმში უფრო მცირე რაოდენობით არის წარმოდგენილი, მხოლოდ ძვლებში და კბილებში მისი რაოდენობა 0,05—0,1 მგ %-ს აღწევს. მისი მნიშვნელობა სასიცოცხლო პროცესებში ჯერ კიდევ არ არის გამორკვეული.

იოდი ცხოველთა ორგანიზმში გავრცელებულია, უმთავრესად, როგორც ორგანული ნაერთი. ის გვხვდება მცენარეთა და ცხოველთა ყველა უჯრედში. განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა ენიჭება იოდს ცხოველთა ორგანიზმში, ვინაიდან ის მონაწილეობას ღებულობს ისეთი ნაერთის შენებაში, როგორიც არის ჰორმონი თიროქსინი. ჰაერის მტვერი, წყალი და ნიადაგი ყოველთვის შეიცავს იოდის კვალს. ცხოველთა ორგანიზმი იოდს უმთავრესად საკვებიდან და წყლიდან ღებულობს. საინტერესოა ის გარემოება, რომ იოდი ის მინერალური ნაერთია, რომელიც პირველად აღმოაჩინეს ცოცხალ ბუნებაში, სახელდობრ, წყალმცენარეებში. ზოგიერთი ზღვის ცხოველის ორგანიზმი იოდის დიდ რაოდენობას შეიცავს.

იოდის მობილიზაცია ცხოველის ორგანიზმის მიერ წარმოებს ფარისებრ ჯირკვალში, სადაც მისი რაოდენობა აღწევს 9,76 მგ ჯირკვლის ერთ კილო წონაზე. ფარისებრ ჯირკვალში იოდი დაკავშირებულია ცილა თირეოგლობულინში. ეს ცილები შეიცავენ იოდის დაახლოებით 0,16%-ს. უფრო მარტივი შენების არის დიიოდთირონინი და ჰორმონი თიროქსინი, სადაც იოდის რაოდენობა დაახლოებით 60%-ს აღწევს.

თევზებში ფარისებრი ჯირკვალი წარმოადგენს მეორეხარისხიან დანიშნულების მქონე ორგანოს. ამის გამო იოდი გროვდება ღვიძლში, სადაც ის დაკავშირებულია ფოსფორიდან და არანაჯერ ცხიმოვან მჟავებთან. თევზის ზეთი შეიცავს იოდის მეტ რაოდენობას, ვიდრე ძუძუმწოვართა ცხიმში (3—7 მგ ზეთის 1 კგ-ზე).

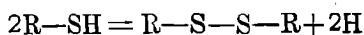
§ 10. გოგირდი

ელემენტურ გოგირდს, გოგირდის ბაქტერიების გარდა, სხვა ორგანიზმები არ შეიცავენ. გოგირდი წარმოდგენილია ან როგორც არაორგანული ნაერთი, ან დაკავშირებულია ორგანულ რადიკალთან. არაორგანული გოგირდი ცოცხალ ბუნებაში წარმოდგენილია ან როგორც სულფიდრილის ან, უმთავრესად, სულფატ-ანიონების სახით. ორგანული გოგირდი მონაწილეობას ღებულობს მრავალ ნაერთში. მათგან უმთავრესია: ლიპოის მჟავა, კოენზიმი A, მუკოტი-ნის მჟავა (მუცინებში), ქონდროიტინის მჟავა (ქონდროპროტეიდებში), ამინო-მჟავა ცისტეინი, ტრიპეპტიდი-გლუტათიონი, ჰორმონი—ინსულინი, ერგოთიო-ნენი (თიოპისტიდინის ბეტაინი), მეთიონინი (თიო-ამინომჟავა), ტაურინი (ცის-ტეინის გარდაქმნის პროდუქტი).

ჩამოთვლილ ნაერთებში მონაწილეობას ღებულობს ან აღდგენილი გოგირდი სულფიდრილის ჯგუფების სახით, ანდა დაჟანგული გოგირდი გოგირდ-მჟავა ნაშთის სახით.

გოგირდის დაჟანგული ფორმა ორგანიზმში სულფიდრილის ჯგუფები-დან წარმოიშობა. დიდ ინტერესს წარმოადგენს აგრეთვე სულფიდრილის

ჯგუფის უკუქცევითი გარდაქმნები, რომელთაც ძალიან დიდი მნიშვნელობა ენიჭებათ ორგანიზმში მიმდინარე ქანგვა-აღდგენით პროცესებში:



აღდგენილი
ფორმა

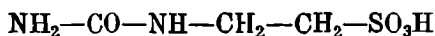
დაქანგული
ფორმა

სულფჰიდრილის ჯგუფების დაქანგვისას თავისუფლდება აქტიური წყალბადი. ისეთი ნაერთები, როგორიც არის ცისტეინი, გლუტათიონი, კოენზიმი A და ლიპოის მჟავა, წარმოდგენენ წყალბადის დონატორებს (წყალბადის მიმცემს) მაშინ, როდესაც ისინი აღდგენილ ფორმაში იმყოფებიან, და აქცეპტორებს (წყალბადის მიმღებს), როდესაც დაქანგულ ფორმაში გადადიან.

აღსანიშნავია აგრეთვე ის გარემოება, რომ ლიპოის მჟავაში და აგრეთვე კოენზიმ A-ში წარმოდგენილია გოგირდის მაკროერგული ბმა. ფოსფორის მსგავსად გოგირდი უჯრედის ენერგეტიკულ ცვლაში მონაწილეობას უნდა ლებულობდეს.

აღდგენილი გოგირდი სულფჰიდრილის ჯგუფების სახით მონაწილეობას ლებულობს სხვადასხვა ცილოვანი ნივთიერების შენებაში. ცილოვან ნივთიერებაში სულფჰიდრილის ჯგუფები დაკავშირებულია ამინომჟავა ცისტეინში და მეთიონინში. ცისტეინი დამახასიათებელია მთელი რიგი ფერმენტების აქტიური ცენტრისათვის. მცენარეულობაში არ არის ნაპოვნი ისეთი ცილა, რომლის შენებაში მონაწილეობას არ ლებულობდეს ერთ-ერთი ზემოხსენებული ამინომჟავა. ცხოველთა წარმოშობის ცილებში ცისტეინი და ცისტეინი დიდი რაოდენობით (საშუალოდ 8—14 %) წარმოდგენილია ცილა კერატინში. კერატინისაგან აშენებულია ეპიდერმისი, თმა, მატყლი, რქოვანი ნივთიერება და სხვ.

ცხოველთა ორგანიზმში გოგირდშემცველი ნაერთების ცვლის შედეგად შარდში გამოიყოფა გოგირდი სულფატების, გოგირდმჟავა ესთერ-ფენოლებისა და ორგანული გოგირდის სახით (ცისტეინი და ტაურინი). ტაურინი შარდში კვხვდება ტაურინ-კარბამიდის მჟავას სახით:



ტაურინ-კარბამიდის მჟავა

მცირე რაოდენობით შარდში ნაპოვნია აგრეთვე როდანატები.

§ 11. რკინა

რკინა ყველა ორგანიზმისათვის აუცილებელ ბიოელემენტს წარმოადგენს. დიდი ზანია ცნობილია, რომ რკინის ნაკლებობისას მცენარეს უვითარდება ქლოროზი. წინათ ფიქრობდნენ, რომ ცხოველთა ორგანიზმში რკინა საჭიროა მხოლოდ ჰემოგლობინის შენებისათვის. ახლა დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს მისი არსებობის აუცილებლობა ყველა უჯრედისათვის. რკინა იმ ფერმენტების მნიშვნელოვანი შემადგენელი ნაწილია, რომელიც ცნობილია ვ ა რ ბ უ რ გ ის სუნთქვის ფერმენტების სახელწოდებით. სუნთქვის ფერმენტი წარმოდგენს სუნთქვის პროცესების კატალიზატორს ყველა უჯრედში, სადაც კი ჟანგბადის შოხმარებას აქვს ადგილი.

ორგანიზმი რკინას შეიცავს სხვადასხვა ნაერთის სახით. ჰემოგლობინმა გარდა სისხლში რკინა წარმოდგენილია ისეთ კომპლექსურ ნაერთში, რომელიც დიალიზის უნარს მოკლებულია. რკინის ტიპურ ორგანულ ნაერთს წარმოად-

გენს ჰემი. ჰემში რკინა კომპლექსური ნაერთის სახითაა დაკავშირებული პორფირინებთან და ასეთი ნაერთის სახით შედის უჯრედის შემადგენლობაში. ჰემში რკინა სამვალენტოვანია, მაშინ როდესაც ჰემოგლობინში ის ყოველთვის ორვალენტოვანია. ადამიანის ორგანიზმში შეიცავს 3,2 გ რკინას. აქედან 75% მოდის ჰემოგლობინზე და ოქსიჰემოგლობინზე, ხოლო დანარჩენი 25% სხვა ორგანული რკინის კომპლექსურ ნაერთებზე. უჯრედში რკინა დაკავშირებულია ისეთ კომპლექსში, რომელიც ცნობილია კეილინის ციტოქრომის სახელწოდებით. ციტოქრომი მონაწილეობას ღებულობს უჯრედში მიმდინარე ჟანგვით პროცესებში. გამოჩვეულია, რომ ფერმენტების კატალაზას და პეროქსიდაზას შენებაში მონაწილეობას ღებულობს რკინის შემცველი ჰემი.

ზემოთ ჩამოთვლილ რკინის აქტიურ ფორმათა გარდა უჯრედში წარმოდგენილია აგრეთვე რკინის დაკავშირების ისეთი კომპლექსები, რომელთაგან შენდება რკინის აქტიური ფორმები. ამგვარი ნაერთებით მდიდარია ელენთისა და ღვიძლის უჯრედები, სადაც შემდეგ სისხლის პიგმენტები იქმნება. რკინის შემცველ ამ ნაერთების ჯგუფს ეკუთვნის ფერიტინი, რომელიც მაღალმოლეკულური ცილების ჯგუფს ეკუთვნის. ის შეიცავს რკინას დაახლოებით 20%-ის რაოდენობით. ფერიტინი ასრულებს ნაწლავებში რკინის შეწოვის რეგულატორის როლს.

მცენარის ქლოროპლასტები შეიცავენ რკინის მნიშვნელოვან რაოდენობას. ის შხამები (HCN , H_2S , SO_2), რომლებიც რკინის კატალიზურ მოქმედებას აკავებენ, უარყოფით გავლენას ახდენენ აგრეთვე ნახშირმჟავა გაზის ასიმილაციის პროცესზე.

§ 12. მიკროელემენტები

მიკროელემენტების სახელწოდებით ცნობილია ისეთი ელემენტები, რომლებიც სულ მცირე რაოდენობითაა წარმოდგენილი ცხოველისა და მცენარის ორგანიზმში და რომელთა გარეშე ვერ ხერხდება მათი ნორმალური განვითარება. რადგან მიკროელემენტების ნაკლებობა ორგანიზმის დაავადებას იწვევს, ამიტომ დაავადებასთან დაკავშირებული საკითხები უკეთესად არის შესწავლილი.

რკინისმაგვარი დანიშნულება უჯრედში მინიჭებული აქვს აგრეთვე სპილენძს და მანგანუმს. სპილენძს, ისე როგორც რკინას, აქვს ორგვარი ფუნქცია: ის მონაწილეობას ღებულობს ზოგიერთი ცხოველის სისხლის პიგმენტის შენებაში და, მეორე მხრივ, წარმოადგენს ჟანგვითი პროცესების კატალიზატორების აქტიურ საწყისს.

სპილენძი, როგორც სისხლის პიგმენტის შენებაში მონაწილე, გვხვდება მხოლოდ ზოგიერთ უხერხემლო ცხოველში (მოლუსკებში). ამ ცხოველთა ქრომოპროთეიდებს ეწოდება ჰემოციანინები. ჰემოციანინები წარმოადგენენ სპილენძის ცილასთან არამყარ დაკავშირების პროდუქტს. აღდგენილ ფორმაში ის უფერულია, ხოლო დაჟანგულში — ლურჯ ფერს ითვისებს. კომპლექსი, რომელიც სპილენძს შეიცავს, წარმოადგენს სპილენძის დაკავშირებას პოლიპეტიდთან და არა ისეთ ნაერთთან, რომელიც აშენებულია პიროლის ბირთვებისაგან, როგორც ამას ადგილი აქვს ჰემოგლობინში.

სპილენძის შემცველი ფერმენტების ფუნქცია; რომელიც გამოიხატება ჟანგვითი პროცესების კატალიზში, ჯერ კიდევ ბოლომდე შესწავლილი არ არის. სპილენძის კომპლექსური ნაერთები თავისი მოქმედების მხრივ განირჩევა რკინის ნაერთებისაგან.

პირველად სპილენძი აღმოჩენილი იყო უხერხემლო ცხოველებში, სადაც ის საგრძნობ რაოდენობას აღწევს, განსაკუთრებით ღვიძლში. ხერხემლიანი ცხოველები შეიცავენ სპილენძის მცირე რაოდენობას, სახელობრ, ერთ კილო ცოცხალ წონაზე მოდის სპილენძის 1¹⁰ მგ. სპილენძით შედარებით მდიდარია ღვიძლი და უჭრედის ბირთვები. საკვებში სპილენძის სიმცირის დროს ნელდება ორგანიზმში ჰემოგლობინის სინთეზი; მაშასადამე, სპილენძს კავშირი უნდა ჰქონდეს რკინის კომპლექსური ნაერთების სინთეზთან. იგივე როლი უნდა ენიჭებოდეს სპილენძს ქლოროფილის სინთეზში. ღვიძლში აღმოჩენილია სპილენძის შემცველი ცილა — ჰეპატოუპრინი.

მანგანუმს ბერტრანის მიხედვით დიდი როლი ენიჭება მცენარეულ უჯრედში, სადაც ის ქანგვით პროცესებში ღებულობს მონაწილეობას როგორც კატალიზატორი. ცხოველთა ორგანიზმში ის წარმოდგენილია ყველა უჯრედში. მისი კონცენტრაცია ქსოვილში უდრის $3 \cdot 10^{-5}\%$ -ს. ცალკეულ ორგანოებში მისი რაოდენობა იშვიათად თუ იცვლება. მეტი რაოდენობით ის წარმოდგენილია თირკმელებსა და ღვიძლში. მანგანუმს, როგორც ირკვევა, გავლენა აქვს ზრდის პროცესებზე, სისხლის წარმოშობაზე, ჰიპოფიზისა და სქესობრივი ჯირკვლების ფუნქციებზე. მანგანუმით შესაძლებელია შეიცვალოს მაგნიუმის ფუნქცია გლიკოლის პროცესში.

ცინკი აგრეთვე აუცილებელ მიკროელემენტს წარმოადგენს ცხოველთა და მცენარეული ორგანიზმების ნორმალური განვითარებისათვის. როგორც ირკვევა, ცინკს გარკვეული კავშირი უნდა ჰქონდეს გოგირდშემცველი ნაერთებს გარდაქმნასთან. როგორც უკვე აღნიშნული იყო, გოგირდშემცველი ნაერთები მონაწილეობას ღებულობენ ქანგვა-აღდგენით პროცესებში. აქედან გამომდინარე, ცინკის მონაწილეობა ნივთიერებათა ცვლაში გოგირდშემცველი ნაერთების გააქტივებით უნდა ისაზღვრებოდეს. ამ თვალსაზრისით განხილული უნდა იქნეს აგრეთვე ცინკის იონების დადებითი გავლენა კუჭის ქვედა ჯირკვლის ჰორმონის ინსულინის მოქმედებას გააქტივებაზე.

უკეთ არის შესწავლილი ცინკის დადებითი გავლენა ნახშირორჟანგის სისხლის პლაზმიდან კატალიზურ განთავისუფლებაში. ერითროციტებში აღმოჩენილია სპეციფიკური ფერმენტი კარბოანჰიდრაზა, რომელიც ააქტივებს ნახშირორჟანგის გამოყოფას პლაზმაში გახსნილი ნახშირის მჟავადან. ამ ფერმენტის შენებაში მონაწილეობს ცინკი.

კობალტი მონაწილეობას ღებულობს ანტიანემიური ფაქტორის — ვიტამინ B₁₂-ის შენებაში. მისი უქონლობა იწვევს ცხოველთა ანემიას, რასაც ადგილი აქვს ცხოველებში კობალტით ღარიბი საკვების მიღების გამო. ამ დავადების აცილება შესაძლებელი ხდება, თუ კობალტის მარილს სასუქის სახით ნიადაგში შეიტანენ, ანდა უშუალოდ საკვებში მისცემენ.

დარიშხანი წარმოადგენს თუ არა ბიოელემენტს, ჯერ საბოლოოდ არ არის გამოკვეთილი, მიუხედავად იმისა, რომ ის აღმოჩენილია ყველა ცხოველის ქსოვილში. ის ნაპოვნი აგრეთვე, როგორც მუდმივი შემადგენელი ნაწილი, მცენარეებშია. რაც შეეხება ბორის გავრცელებას და დანიშნულებას მცენარეულ ორგანიზმში, ეს საკითხი უკეთ არის შესწავლილი. გამორკვეულია, რომ მცენარე ბორის დიდი რაოდენობით შეყვანისას იღუპება; მცირე რაოდენობა ხელს უწყობს ზრდის პროცესებს და ფესვების განვითარებას.

მოლიბდენის უალრესად მცირე რაოდენობასაც კი მნიშვნელობა აქვს ატმოსფერული აზოტის მოხმარებაში — აზოტის ფიქსაციისას ბაქტერიების მიერ. ეს ელემენტი მონაწილეობს აგრეთვე ფერმენტ ქსანთინოქსიდაზის გააქტივებაში.

გამორკვეულია, რომ ბორის ზეგავლენით იცვლება პროტოპლაზმის მიერ წყლის დაჭერის უნარი და ძლიერდება კატიონების შეთვისება. გარკვეულ ცვლილებებს ადგილი აქვს აგრეთვე მცენარეულ ორგანიზმში აზოტისა და ნახშირწყლების ცვლის მხრივ. ბორის ნაკლებობის შემთხვევაში ადგილი აქვს მცენარეული უჯრედების მოცულობის გადიდებას. კატიონების, განსაკუთრებით კალციუმის იონის, განვლადობის შემცირების გამო კნინდება უჯრედის პარენქიმა და უჯრედი ნორმალურად ვერ ვითარდება.

უკანასკნელ დროს ყურადღებას იპყრობს სტრონციუმისა და ცეზიუმის იზოტოპები, რომელთა რაოდენობა ნიადაგში მატულობს ატომური აფეთქების შედეგად. მათი დაგროვება ცხოველთა ორგანიზმში წარმოებს მცენარეული საკვებიდან. სტრონციუმის რადიოაქტიური იზოტოპი ხასიათდება ბეტა-ნაწილაკების გამოსხივებით, რომელიც იწვევს პათოლოგიურ ცვლილებებს ძვალში და ძვლის ტვინში. ცეზიუმის რადიოაქტიური იზოტოპის გამა-გამოსხივება სწრაფად ვრცელდება ჰაერში და ნიადაგში ატომური აფეთქების შემდეგ და იწვევს ორგანიზმის მძიმე დაავადებას.

თ ა ვ ი მ ე ს ა მ ე

ლიპიდები

§ 1. საერთო დახასიათება და კლასიფიკაცია

ლიპიდების სახელწოდებით გაერთიანებულია ყველა ის ნაერთი, რომელიც იხსნება ორგანულ გამხსნელებში; როგორიც არის: ეთილის ეთერი, პეტროლეუმის ეთერი, ბენზოლი, ტოლუოლი, ქლოროფორმი, ოთხქლორიანი ნახშირბადი, ქლორჩანაცვლებული ნახშირბად-წყალბადები: ეთილენ-დიქლორიდი $\text{CH}_2\text{Cl}-\text{CH}_2\text{Cl}$, ტეტრაქლორეთანი $\text{CHCl}_2-\text{CHCl}_2$, ტრიქლორეთანი $\text{CH}_2\text{Cl} \cdot \text{CHCl}_2$ და სხვ. მხედველობაში უნდა ვიქონიოთ, რომ ლიპიდებისათვის არ არსებობს სპეციფიკური გამხსნელი. ლიპიდებთან ერთად ხსნარში შეიძლება გადავიდეს ისეთი ნაერთებიც, რომლებსაც ლიპიდებთან არავითარი კავშირი არა აქვთ.

ქიმიური თვალსაზრისით ლიპიდები წარმოადგენენ რთულ ეთერებს (ესთერებს), სადაც ერთი კომპონენტი სპირტია, ხოლო მეორე — ცხიმოვანი მჟავა. მაგრამ არც ქიმიური განმარტება არის ზუსტი, ვინაიდან ორგანიზმში წარმოდგენილია ისეთი ნაერთები, რომლებიც, მართალია, ესთერებს წარმოადგენენ, მაგრამ ლიპიდებთან გენეზისური კავშირი არა აქვთ. მხედველობაშია აგრეთვე მისაღები ის, რომ ზოგიერთი ლიპიდის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს არა მარტო სპირტი და ცხიმოვანი მჟავა, არამედ ფოსფორის მჟავა, აზოტოვანი ფუძე და შაქარი.

ლიპიდების გაერთიანება ერთ ჯგუფში არ ხერხდება აგრეთვე მათი ფიზიოლოგიური მოქმედების მიხედვით. ლიპიდების ჯგუფში წარმოდგენილია მთელი რიგი ისეთი ნაერთები, რომელთა დანიშნულება მუდავნდება სულ სხვადასხვა ხასიათის პროცესში, და ამიტომ მათი დაკავშირება ერთ მთლიანში შეუძლებელი ხდება.

ნივთიერებათა აღნიშნული ჯგუფი ბუნებაში მრავალი სახით არის გავრცელებული. შეუძლებელია წარმოვიდგინოთ ისეთი უჯრედი, რომლის შენებაში, მეტი თუ ნაკლები რაოდენობით, მონაწილეობას არ ღებულობდეს ლიპიდების რამდენიმე წარმომადგენელი.

ლიპიდები ერთიანებისაგან განსხვავდებიან მათი მოლეკულაში შემავალი კომპონენტებით. შენების მხრივ ლიპიდები შესაძლებელია დაიყოს შემდეგ ქვეჯგუფებად:

1) საკუთრივ ცხიმები წარმოადგენენ სამატომიან სპირტის (გლიცერინის) ესთერს ცხიმოვან მჟავებთან.

2) ფოსფატიდები. გარდა გლიცერინის და ცხიმოვანი მჟავებისა, ფოსფატიდების შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ფოსფორის მჟავა და

რომელიმე აზოტოვანი ფუძე. ზოგიერთ ფოსფატიდში, მაგალითად, სფინგო-მიელინებში, გლიცერინი წარმოდგენილი არ არის.

3) ცე რ ე ბ რ ო ზ ი დ ე ბ ი. ეს ნაერთები განსხვავდებიან ფოსფატიდებ-საგან იმით, რომ მათ შენებაში მონაწილეობას არ ღებულობს ფოსფორის მჟავა და გლიცერინის მაგივრად აქ წარმოდგენილია შაქარი.

4) ს ტ ე რ ი დ ე ბ ი და ც ე რ ი დ ე ბ ი წარმოდგენენ მაღალმოლეკუ-ლურ სპირტს, რომელიც უმეტეს შემთხვევაში, დაკავშირებულია უმადლეს ცხიმოვან მჟავასთან.

ყველა ლიპიდისათვის დამახასიათებელია ის გარემოება, რომ წყალში ისინი არ იხსნებიან და ემულსიებს იძლევიან. საერთოა აგრეთვე ყველა ლიპი-დისათვის ერთი კომპონენტი, სახელდობრ, მაღალმოლეკულური ცხიმოვანი მჟავა. დანარჩენი შემადგენელი ნაწილები შესაძლებელია ყველა ლიპიდში არ განეორდეს.

§ 2. საპუთრივ ცხიმები

ცხიმი ეკუთვნის იმ რთულ ნაერთთა ჯგუფს, რომელთა პიდროლიზური დაშლისას წარმოიშობა გლიცერინი და ცხიმოვანი მჟავები. სხვადასხვა წარ-მოშობის ცხიმი ერთიმეორისაგან განსხვავდება ცხიმოვანი მჟავების შემადგენ-ლობით. მაშინ როდესაც მეორე კომპონენტი გლიცერინი ყველგან ერთი და იგივეა.

ფიზიოლოგიური დანიშნულების მიხედვით ანსხვავებენ სამგვარ ცხიმს: ცხიმოვან ნივთიერებათა პირველი ჯგუფი, ე. წ. სათადარიგო ცხიმი, გროვ-დება ორგანიზმის გარკვეულ ნაწილებში (ცხოველებში — კანქვეშ, შინაგანი ორგანოების ირგვლივ, მცენარეულობაში — თესლში და ნაყოფში). ამგვარი ცხიმის ქიმიურ შემადგენლობაზე განსაზღვრული გავლენა აქვს კლიმატურ ფაქტორებს და კვებას. დამტკიცებულია, მაგალითად, რომ ერთი და იგივე სახის მცენარეულ თესლში გროვდება სხვადასხვა ქიმიური შემადგენლობის ცხიმი იმისდა მიხედვით, თუ სად წარმოებდა მცენარის ვეგეტაცია. ჩრდი-ლოეთში მცენარეულ თესლში გროვდება უფრო ნაჯერი, დაუანგვის მეთი უნარის მქონე ცხიმი (ზეთის სახით).

კლიმატური ფაქტორების გავლენა ცხიმებზე მტკიცდება იმ ფაქტით, რომ ტროპიკული ქვეყნებიდან ჩრდილოეთის განივებისაკენ მცენარეული და ცხო-ველური წარმოშობის ცხიმში განსაზღვრულ ცვლილებებს აქვს ადგილი. ეს ცვლილებები გამოიხატება იმაში, რომ ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავების რაოდე-ნობა კლებულობს არანაჯერი მჟავების ზარჯზე. ამასთანავე მჟავების არანაჯე-რობის ხარისხი მატულობს. მატულობს აგრეთვე ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავების მოლეკულური წონა. ტროპიკული წარმოშობის ცხიმებში მეთი რაოდე-ნობით არის წარმოდგენილი ისეთი ცხიმოვანი მჟავები, რომლებიც აშენებუ-ლია ნახშირბადის 10 ან 12 ატომისაგან; ჩრდილოეთის განივებში სჭარბობს ცხიმოვანი მჟავები, აშენებული უკვე 16 ან 18 ნახშირბადის ატომისაგან.

ყინულოვანი ოკეანის ფაუნაში გავრცელება აქვს ისეთ ცხიმოვან მჟავებს, რომელთა მოლეკულა უფრო მეტ ნახშირბად-ატომებს შეიცავს და მათი არა-ნაჯერობა მაქსიმუმს აღწევს.

ცხოველების სათადარიგო ცხიმის (დ ე პ ო -ც ხ ი მ ი ს) ქიმიურ შემადგენ-ლობაზე დიდი გავლენა აქვს მიღებული ცხიმის შემადგენლობას. გამოჩეუ-ლია, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში ცხიმი ცხოველის ორგანიზმში გროვდება

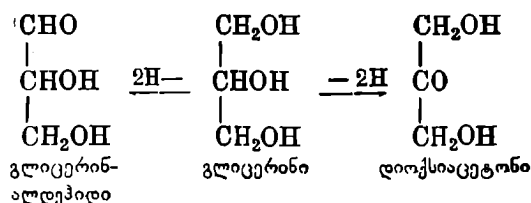
სრულიად უცვლელი, ნატურალური სახით. ძაღლს, რომელიც გამოკვებილი იყო ცხვრის ქონით, კანქვეშ უგროვდებოდა ცხიმი, რომელიც ქიმიური შენებით უახლოვდებოდა ცხვრის ქონს. მეორე მხრივ, პრაქტიკიდან ცნობილია მრავალი ფაქტი, თუ რა დიდი გავლენა აქვს საკვების ცხიმს შინაურ ცხოველთა ქონის შემადგენლობაზე. მაგალითად, როდესაც ღორი იკვებება ისეთი საკვებით, სადაც დიდი რაოდენობით წარმოდგენილია თხევადი არომატული ზეთი, ის სათანადოაოდ აგროვებს ცხიმს, რომლის ღირებულების ტემპერატურა დაბალია.

სათადარიგო ცხიმი წარმოადგენს იმ მასალას, საიდანაც შენდება ორგანიზმისათვის უკვე დამახასიათებელი უჯრედის ცხიმი. ღვიძლისა და შინაგანი სეკრეციის ჭირკვლების პორქონების მეოხებით სათანადარიგო ცხიმი გარდაიქმნება და ღებულობს იმ სპეციფიკურ შენებას, რომელიც დამახასიათებელია ცხოველისათვის. უჯრედის ცხიმის შემადგენლობა განსხვავდება არა მარტო სხვადასხვა ცხოველის წარმომადგენლებში, არამედ ის ერთნაირი არ არის ერთი და იმავე ცხოველის სხვადასხვა ქსოვილში. ცხიმის შემადგენლობა ამ მხრივ დამოკიდებულია უჯრედის დანიშნულებაზე და მის ფუნქციურ მდგომარეობაზე.

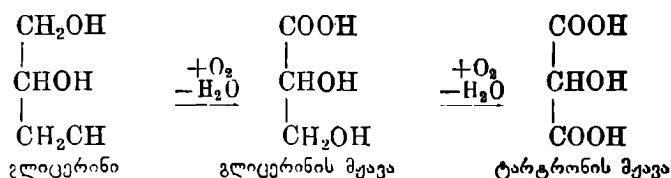
ცხიმოვან ნივთიერებათა მესამე ჯგუფს აკუთვნებენ იმ ცხიმს, რომელიც გროვდება ღვიძლში. ამ ცხიმის თავისებურება იმაში გამოიხატება, რომ ღვიძლის ცხოველმოქმედების შედეგად გროვდება არანაჯერი, გარდაქმნების უნარის მქონე, ლაბილური ცხიმი; ღვიძლი ამ შემთხვევაში წარმოადგენს ორგანოს, რომელიც ცხიმის ცვლის რეგულაციას აწარმოებს.

§ 2. ცხიმის უმადგენელი კომპონენტები

გ ლ ი ც ე რ ი ნ ი. გლიცერინი (გლიცეროლი) წარმოადგენს სამატომიან სპირტს, ორი პირველადი და ერთი მეორადი სპირტის ჯგუფით. პირველადი სპირტის ჯგუფის ფრთხილი დაქანგვისას მიიღება გლიცერინის ალდეჰიდი, ხოლო მეორადის დაქანგვისას — კეტონი დიოქსიაცეტონი:



პირველადი სპირტის ჯგუფის უფრო ენერგიული დაქანგვისას იმისდა შიხედვით, თუ რა დამქანგველი იყო ხმარებული და რა პირობებში წარმოებდა დაქანგვა, მიიღება:



ზემოთ მოტანილ გარდაქმნებს ის მნიშვნელობა ენიჭება, რომ მათ ადგილი აქვს, როგორც ამას ქვემოთ დავინახავთ, ნივთიერებათა უჯრედის შიგნითაც.

ცხიმოვანი მჟავები. ცხიმებში გავრცელებულია თითქმის მხოლოდ ისეთი ცხიმოვანი მჟავები, რომლებიც აშენებულია წყვილი ნახშირბადის ატომებისაგან. ცვილებში და სტერიდებში კი, პირიქით, წარმოდგენილია ხშირად ცხიმოვანი მჟავები ნახშირბად-ატომების კენტი რიცხვით. ის ცხიმოვანი მჟავები, რომლებიც გავრცელებულია ცხიმებში, შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად:

1) ნაჭერი და 2) არანაჭერი ცხიმოვანი მჟავები. ნაჭერი ცხიმოვანი მჟავების ჯგუფს ეკუთვნის:

სახელწოდება	ფორმულა	ღობის ტემპერატურა	გავრცელება
ერბოს მჟავა	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_2 \cdot \text{COOH}$	$-3,1^\circ$	რძის ცხიმში
კაპრონის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4 \cdot \text{COOH}$	$-1,5^\circ$	რძის ცხიმში, პალმის ზეთში
კაპრილის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_6 \cdot \text{COOH}$	$16,5^\circ$	იქვე
კაპრინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_8 \cdot \text{COOH}$	31°	იქვე
ლაურინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{10} \cdot \text{COOH}$	44°	იქვე
მირისტინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{12} \cdot \text{COOH}$	58°	ტროპიკულ მცენარეთა ზეთში
პალმიტინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14} \cdot \text{COOH}$	$62,6^\circ$	თითქმის ყველა ცხიმში
სტეარინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16} \cdot \text{COOH}$	72°	მრავალი სახის ცხიმში
არახინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{18} \cdot \text{COOH}$	77°	არახისში
ლიგნოცერინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{22} \cdot \text{COOH}$	$80,5^\circ$	სფინგომიელინების შენებაში
ცეროტინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{24} \cdot \text{COOH}$	$78,5^\circ$	ცვილში, მატყლის ცხიმში
მელისინის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{26} \cdot \text{COOH}$	91°	ცვილში

ოქსი-მჟავებიდან აღსანიშნავია:

დიოქსისტეარინის	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}(\text{CHOH})_2 \cdot \text{COOH}$	$121-123^\circ$	აბუსალათინის ზეთში
ცერებრონის	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{21} \cdot \text{CHOH} \cdot \text{COOH}$	$99-100^\circ$	ცერებროზიდებში

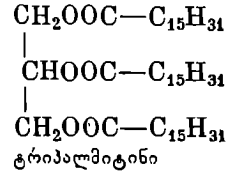
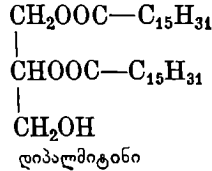
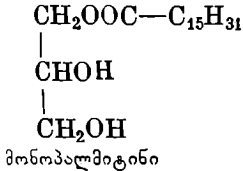
არანაჭერი ცხიმოვანი მჟავებიდან ცხიმების შენებაში მონაწილეობას ღებულობს:

ოლეინის მჟავა	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$	14°	თითქმის ყველა სახის ცხიმში
ერუკის "	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}(\text{CH}_2)_{11}\text{COOH}$	34°	რაფისისა და მღოვცის ზეთში
ლინოლის (სელის) "	$\text{C}_{17}\text{H}_{31} \cdot \text{COOH}$	—	მცენარულ ზეთებში
ლინოლენის "	$\text{C}_{17}\text{H}_{29} \cdot \text{COOH}$	—	" "

ზემოაღნიშნული მჟავებიდან ცხოველთა სათადარიგო ცხიმებისათვის და მახასიათებელია პალმიტინის, სტეარინისა და ოლეინის მჟავა; მცენარეული ზეთებისათვის კი უმთავრესად არანაჭერი ცხიმოვანი მჟავები. უჯრედის ცხიმის შენებაში, როგორც ირკვევა, მონაწილეობას ღებულობს როგორც ნაჭერი, ისე უმთავრესად არანაჭერი და ოქსი-მჟავები.

§ 4. გლიცერიდები

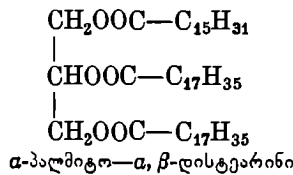
გლიცერიდების სახელწოდებას ატარებენ გლიცერინის ესთერები ცხიმოვან მჟავებთან; ვინაიდან გლიცერინი სამატომიან სპირტს წარმოადგენს, ამისათვის ცნობილია: მონოგლიცერიდი, დიგლიცერიდი და ტრიგლიცერიდი. იმისდა მიხედვით, თუ რამდენი ცხიმოვანი მჟავას ნაშთია ჩანაცვლებული გლიცერინში, მიიღება:



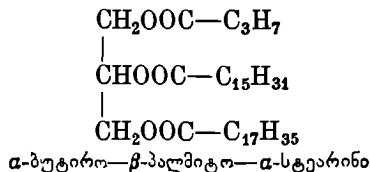
ბუნებრივი ცხიმები წარმოადგენენ ისეთი ტრიგლიცერიდების ნარევის, რომელთა შენებაში, უმეტეს შემთხვევაში, მონაწილეობას ღებულობს სხვადასხვა ცხიმოვანი მჟავა; ასეთ ტრიგლიცერიდს ეწოდება რთული ტრიგლიცერიდი. მონო-და დიგლიცერიდები ცხიმებში წარმოდგენილი არ არის. მარტივი ტრიგლიცერიდები ცხიმებში იშვიათად გამოწილების წარმოადგენენ.

ის ტრიგლიცერიდები, რომლებიც ბუნებრივ ცხიმებში გვხვდება, გამოუყოფილია ცხიმის ფრაქციონირებით სხვადასხვა ტემპერატურაზე და სხვადასხვა გამსხნელით.

ამ გზით მიღებული ზოგიერთი ტრიგლიცერიდის სტრუქტურა გამოჩვენებულია. მაგალითად, ღორის ქონიდან გამოყოფილია:



რძის ცხიმის შემადგენლობაში ვხვდებით:



სხვადასხვა წარმოშობის ცხიმის გარკვევის სირთულე გამოწვეულია იმით, რომ ისინი წარმოადგენენ სხვადასხვა რთული ტრიგლიცერიდის ნარევის. ტრიგლიცერიდების ერთიმეორისაგან დაცილება, მათი მსგავსი თვისებების გამო, დიდი დაბრკოლებების გადალახვასთან არის დაკავშირებული და ამისათვის ცხიმის შესწავლა, მათი შემადგენელი ტრიგლიცერიდების დადგენის მხრივ, დამთავრებული არ არის.

უკანასკნელ დროს ქრომატოგრაფიის მეთოდის გამოყენებით შესაძლებელი გახდა ცხიმოვან მჟავათა შემადგენლობის დადგენა სხვადასხვა წარმოშობის ლიპიდებში.

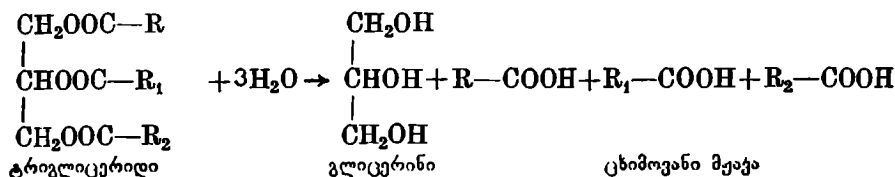
გლიცერიდების ფიზიკური თვისებები დამოკიდებულია შემადგენელ ცხიმოვან მჟავებზე; რაც უფრო მცირეა, მაგალითად, ცხიმოვანი

მეყავას ლღობის ტემპერატურა, მით უფრო დაბალ ტემპერატურაზე ლღვება მისგან აშენებული ტრიგლიცერიდი. ლაურინის მეყავას ლღობის ტემპერატურა უდრის $+43^{\circ}$, ტრილაურინის $+40^{\circ}$, სტეარინის მეყავას $+72^{\circ}$, ტრისტეარინის $+71,5^{\circ}$, ოლეინის მეყავას $+14^{\circ}$, ტრიოლეინის $-4,5^{\circ}$. რაც უფრო მეტი რაოდენობით არის წარმოდგენილი ცხიმში დაბალმოლეკულური და არანაჯერი მეყავები, ლღობის ტემპერატურა მით უფრო მცირე ოდენობას აღწევს. ტრიგლიცერიდები კარგად იხსნება ორგანულ გამხსნელებში, როგორცაა: გოგირდნახშირბადი, ეთერი, ქლოროფორმი, ოთხქლორიანი ნახშირბადი, ბენზოლი და სხვ. ბუნებრივი ტრიგლიცერიდები წყალში არ იხსნება, მაგრამ ზოგიერთი ემულგატორის ზემოქმედებით (რომლებიც ზედაპირულად აქტიურ ნივთიერებებს წარმოადგენენ) იძლევიან ემულსიას წყალთან. ცხიმის ემულგატორების როლს ასრულებენ საპონინები, საპნები, ცილოვანი ნივთიერებანი და გუმები. რძეში, მაგალითად, ცხიმი ემულგირებულია ცილის საშუალებით.

§ 5. გლიცერიდების ფიზიკური და ქიმიური თვისებები

ქიმიური რეაქციებიდან გლიცერიდებისათვის დამახასიათებელია ესთერების ყველა რეაქცია. ამის გარდა, გლიცერიდებს შენარჩუნებული აქვთ ყველა ის თვისება, რომლითაც ხასიათდება მათში შემავალი ცხიმოვანი მეყავები.

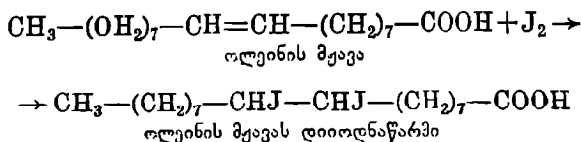
ცხიმების ფასაჰენა. ესთერების გასაჰენის რეაქცია იმაში მდგომარეობს, რომ ესთერი წყლის გავლენით, განსაზღვრულ პირობებში, ჰიდროლიზს განიცდის და დაიშლება შემადგენელ კომპონენტებად. ტრიგლიცერიდის დაშლის დროს წარმოიშობა გლიცერინი და ცხიმოვანი მეყავას სამი მოლეკულა:



ამ რეაქციას, როგორც ამას ქვემოთ დავინახავთ, დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმში.

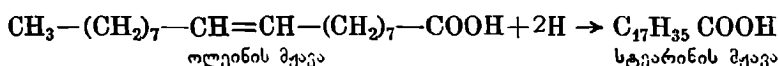
გასაჰენა შეიძლება: 1) წყლის მოქმედებით მაღალ ტემპერატურაზე, 2) ტუტეების მოქმედებით, 3) მეყავების მოქმედებით, 4) ბიოლოგიური კატალიზატორების — ფერმენტების მოქმედებით.

ჰალოიდების შეერთება. ცხიმზე ჰალოიდებით მოქმედებისას ჰალოიდი უერთდება ცხიმოვან მეყავას არანაჯერობის ადგილზე.



რაც უფრო არანაჯერია ცხიმოვანი მეყავა, მით უფრო მეტ რაოდენობა იოდს შეიერთებს ის. ამისათვის, რეაქციაში შესული იოდის რაოდენობით შესაძლებელი ხდება მსჯელობა ვიქონიოთ ცხიმის არანაჯერობის შესახებ.

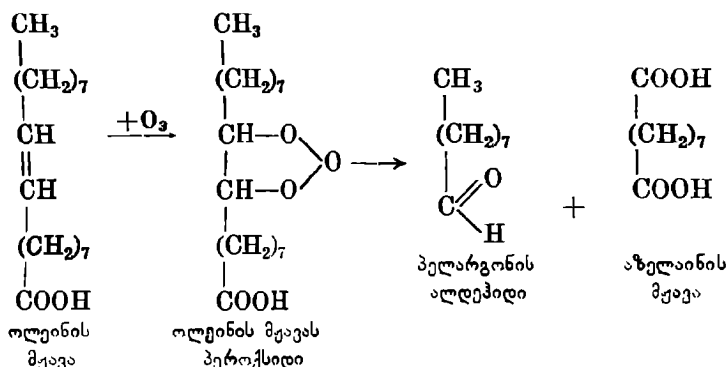
წყალბადის შეერთება. კატალიზატორის თანდასწრებით (მაგალითად, ნიკელისა) ტრიგლიცერიდებს შეუძლიათ შეიერთონ წყალბადი იმ ორმაგი კავშირის ადგილზე, რომელიც წარმოდგენილია ცხიმში. მაგალითად:



ჰიდროგენიზაციის შედეგად მიიღება ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავა, რომლის ლღობის ტემპერატურა უფრო მაღალია. ამ რეაქციას ხშირად მიმართავენ ტექნიკაში, როდესაც უნდათ თხევადი მცენარეული ზეთების გამყარება.

ჟანგბადის შეერთება. განსაზღვრულ პირობებში არანაჯერი ცხიმოვან მჟავას შეუძლია შეიერთოს ჟანგბადი. ეს პროცესი წარმოებს სპეციფიკური კატალიზატორების თანდასწრებით და ქიმიურად აქტიური სხივების ზეგავლენით. ამის შედეგად ჰაერის ჟანგბადი გარდაიქმნება უფრო აქტიურ ოზონად, რომელიც აწარმოებს დაჟანგვის პროცესს.

მაგალითად, ჟანგბადის ზეგავლენით ოლეინის მჟავა შესაძლებელია დაიშალოს და მოგვეცეს:



ამ პროცესს ადგილი აქვს ცხიმის დამძაღებისას. დამძაღების პროცესს თან სდევს ალდეჰიდების წარმოშობა და ცხიმის მჟავიანობის გადიდება.

§ 6. ფოსფატიდები (ფოსფოლიპიდები)

საერთოდ ახასიათებს. ფოსფატიდების ჯგუფში, როგორც ეს ზემოთ იყო აღნიშნული, გაერთიანებულია ცხიმების მსგავსი ნივთიერებანი. ისინი ცხიმებისაგან განსხვავდებიან იმით, რომ მათ შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ფოსფორის მჟავა, რომელიც, თავის მხრივ, დაკავშირებულია აზოტოვან ფუძესთან.

ფიზიკური თვისებების მიხედვით ფოსფატიდები ახლოს დგანან ცხიმებთან. ფოსფატიდები წყალში არ იხსნებიან და მხოლოდ ემულსიას იძლევიან; იხსნებიან ორგანულ გამხსნელებში. საჭიროა აღინიშნოს, რომ, ცხიმებისაგან განსხვავებით, ისინი ცივ აცეტონში არ იხსნებიან, რაზედაც დამყარებულია მათი გამოცალკევება.

ფოსფატიდები გავრცელებულია როგორც ცხოველთა, ისე მცენარეთა ორგანიზმებში. ფოსფატიდი ჰარბად არის იმ ორგანოში, ქსოვილში ან უჯრედში, სადაც ნივთიერებათა გარდაქმნა მეტი ინტენსივობით მიმდინარეობს.

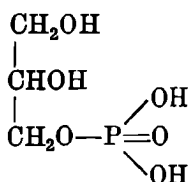
ფოსფატიდებს უჯრედში დიდი როლი ენიჭებათ. პირველ ყოვლისა, აღსანიშნავია მათი მონაწილეობა უჯრედის მემბრანების შენებაში, სადაც ისინი აქტიურ როლს ასრულებენ შერჩევით განვლადობაში. ფოსფატიდები ამავე

დროს წარმოდგენილი არიან მთელი რიგი ფერმენტების შემადგენლობაში. მათი ჩამოშორებისას ამ ფერმენტებს ეკარგებათ კატალიზური მოქმედების უნარი. ირკვევა აგრეთვე, რომ ცხიმოვან მჟავათა ტრანსპორტი და ბიოქიმიური გარდაქმნა გაადვილებულია ფოსფატიდების მოლეკულაში მათი დაკავშირების შემდეგ.

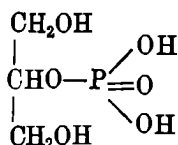
§ 7. ლეციტინები (ფოსფატიდილ-ჰოლინები)

ლეციტინი საკმაოდ გავრცელებული ნაერთია. ის წარმოდგენილია ცხიმვალთა და მცენარეთა ორგანიზმის ყოველ უჯრედში. განსაკუთრებით მდიდარია ლეციტინით ნერვული ქსოვილი, კვერცხის გული, საფუვრების უჯრედები და მცენარეულობიდან — სოიას თესლი. ლეციტინი უჯრედში, უმეტეს შემთხვევაში, დაკავშირებულია ცილასთან, რომელთანაც ქმნის რთულ კომპლექსს; მაგალითად, ცნობილია ლეციტ-ალბუმინები.

ლეციტინისათვის დამახასიათებელია ფოსფორის მჟავა, რომელიც ლეციტინის მოლეკულაში დაკავშირებულია, ერთი მხრივ, გლიცერინთან და, მეორე მხრივ, ქოლინთან. ცნობილია ფოსფორის მჟავას გლიცერინთან დაკავშირების ორი პროდუქტი:



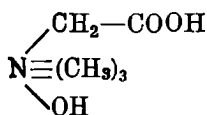
α-გლიცერინფოსფორის მჟავა



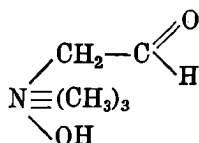
β-გლიცერინფოსფორის მჟავა

გლიცერინფოსფორის მჟავას შენების მიხედვით არჩევენ α-და β-ლეციტინს. მეორე პირობა, რაზედაც არის დამყარებული ლეციტინების ურთიერთგანსხვავება, დამოკიდებულია იმ ორ მოლეკულა ცხიმოვან მჟავაზე, რომლებიც დაკავშირებულია გლიცერინში დარჩენილი ორი თავისუფალი ჰიდროქსილის საშუალებით. უმეტეს შემთხვევაში ლეციტინში მონაწილეობას ლეზლობს, არანაჯერი მჟავებიდან, ოლეინისა და ლინოლის და ნაჯერიდან — პალმიტინისა და სტეარინის მჟავები.

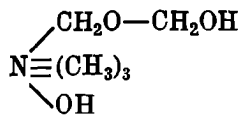
ქოლინი. აზოტოვანი ფუძე — ქოლინი, რომლითაც ლეციტინები განსხვავდებიან კეფალინებისაგან, ეკუთვნის მცენარეულ სამყაროში გავრცელებულ ბეტაინების ჯგუფს.



ბეტაინი

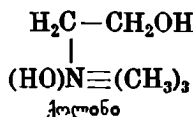
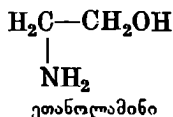
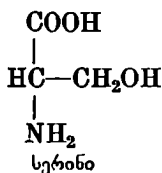


მესკარინი

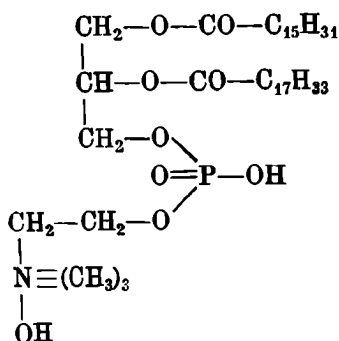


ქოლინი

ქიმიური თვალსაზრისით ქოლინი ტრიმეთილ-ოქსიეთილ-ამონიუმის ჰიდრატი წარმოადგენს. საინტერესოა მისი დამოკიდებულება ამინომჟავა-სერინთან.



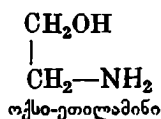
ლ ე ც ი ტ ი ნ ის შ ე ნ ე ბ ა. ლეციტინის (ფოსფატიდილქოლინის) შენება გარკვეულ იქნა ჰიდროლიზის შემდეგ მიღებული კომპონენტებით. ეს შენება დამტკიცებულია სინთეზითაც, როგორც ზემოთ აღნიშნული იყო α-და β-ლეციტინს ანსხვავებენ იმისდა მიხედვით, თუ რომელი სპირტის ჯგუფთან არის დაკავშირებული ფოსფორის მქაფა.



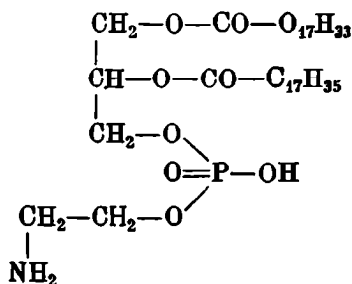
α-ლეციტინი

§ 8. კეფალინები (ფოსფატიდილ-ეთანოლ-ამინები)

კეფალინები ლეციტინების მსგავსი ნაერთებია, იმ განსხვავებით, რომ კეფალინებში ქოლინის ნაცვლად წარმოდგენილია სხვა აზოტოვანი ფუძე — ოქსიეთილამინი, კოლამინი ანუ ეთანოლამინი.



ოქსიეთილამინი (ეთანოლამინი) უფრო სუსტ ტუტეს წარმოადგენს, ვიდრე ქოლინი. აზოტოვანი მქაფას მოქმედებით ამინის ჯგუფი მას ადვილად სცილდება. კეფალინები (ლეციტინებთან ერთად) გავრცელებულია მცირე რაოდენობით ცხოველთა და მცენარეული ორგანიზმების თითქმის ყველა უჯრედში. განსაკუთრებით მდიდარია კეფალინებით ნერვული ქსოვილი. კეფალინების ურთიერთგანსხვავება დამოკიდებულია მათ მოლეკულაში შემავალ ცხიმოვან მქაფებზე. ნაჯერი მქაფებიდან ნაპოვანია სტეარინის მქაფა, ხოლო არანაჯერებიდან — ოლეინის, ლინოლისა და არაქიდონის მქაფები. α-და β-კეფალინებს არჩევენ იმისდა მიხედვით, თუ მისი მოლეკულის შენებაში რომელი გლიცერინ-ფოსფორის მქაფა მონაწილეობს.

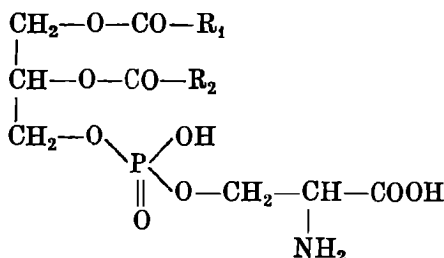


α-კეფალინი

კეფალინი (ფოსფატიდილ-ეთანოლამინი) წარმოადგენს თეთრი ფერის ფხვიერ მასას, რომელიც ადვილად იხსნება ორგანულ გამხსნელებში; ლეციტინისაგან იმით განსხვავდება, რომ ალკოჰოლში იხსნება. პიდროლიზის უფრო ადვილად განიცდის, ვიდრე ლეციტინი; მაგრამ სრული პიდროლიზის წარმოება უფრო მეტ დროს მოითხოვს.

ჰაერზე კეფალინი, ისე როგორც საზოგადოდ ყოველი ფოსფატიდი, ადვილად გარდაქმნება და იუანგება; ამისათვის მისი შენახვა საჭიროა განსაკუთრებულ პირობებში — ბნელ ადგილას და უჰაეროდ.

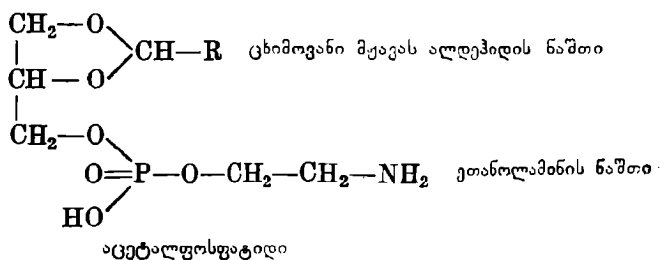
კეფალინების ჯგუფს წინათ აკუთვნებდნენ აგრეთვე ფოსფატიდილ-სერინს, რომლის აზოტოვანი ფუძე ამინომჟავა სერინია. ამის გამო ეს ფოსფოლიპიდი მკვას თვისებების მატარებელია.



ფოსფატიდილსერინი

§ 9. აცეტალფოსფატიდები (კლასიკალური)

აცეტალფოსფატიდები ანუ პლაზმალოგენები წარმოადგენენ ლეციტინისა და კეფალინების ანალოგებს. განსხვავება იმით არის გამოწვეული, რომ აცეტალფოსფატიდებში ორი ცხიმოვანი მკვას ნაცვლად კავშირდება ერთი ცხიმოვანი მკვას ალდეჰიდი. აცეტალფოსფატიდის შენება ასეთი უნდა იყოს:



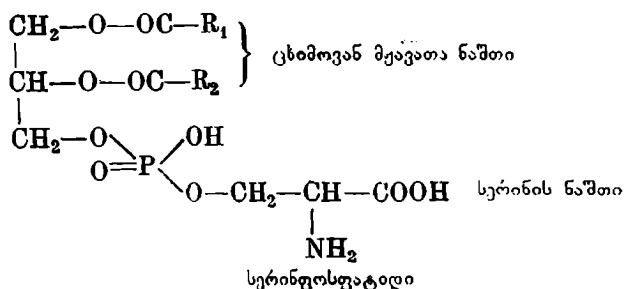
გავრცელება აქვს ისეთ აცეტალ-ფოსფატიდებს, სადაც მოლეკულის შენებაში მონაწილეობასღებულობს არა ერთი ცხიმოვანი მკვას ერთი ალდეჰიდი, არამედ ალდეჰიდის ორი ნაშთი.

აცეტალფოსფატიდები მეტი რაოდენობით გვხვდება ცხოველთა მოზარდ ქსოვილებში. ისინი ლაბილურ ნაერთებს წარმოადგენენ და გარდაქმნას ადვილად განიცდიან.

§ 10. სერინფოსფატიდები

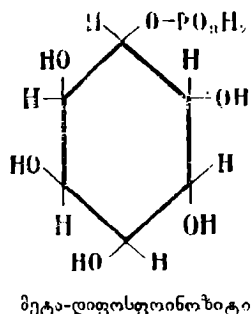
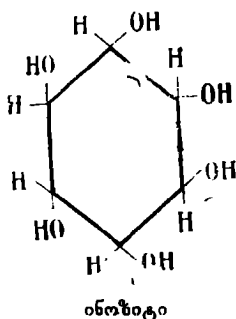
სერინფოსფატიდები აღმოჩენილია ნერვულ ქსოვილში. ლეციტინისა და კეფალინისაგან იმით განსხვავდებიან, რომ აზოტოვანი ფუძის როლს აქამინომჟავა სერინი ასრულებს. უნდა ვიფიქროთ, რომ ფოსფატიდების ამ სამ

წარმოდგენილს შორის გენეზისური კავშირი აზოტოვანი ფუძეების ურთიერთგარდაქმნით ხორციელდება. ეს მოსაზრება ექსპერიმენტულად დამტკიცებულია.



§ 11. ინოზიტფოსფატი (ფოსფატილ-ინოზიტიდები)

ფოსფატიდების ეს ჯგუფი დანარჩენებისაგან განირჩევა იმით, რომ მის შემებაში მონაწილეობას ღებულობს ექვსატომიანი სპირტი ინოზიტი. ეს სპირტი ფოსფატიდებში წარმოდგენილია მეტა-დიფოსფოინოზიტის და ტრიფოსფოინოზიტიდის სახით.



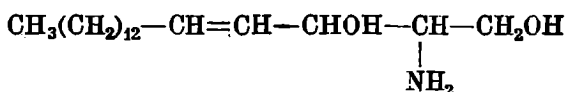
ინოზიტი თავისთავად გავრცელებულ ნაერთს წარმოადგენს, განსაკუთრებით მცენარეებში.

ინოზიტფოსფატიდები ერთიმეორისაგან თავისი შემადგენლობით განსხვავდებიან. მათ შემებაში შესაძლებელია მონაწილეობა მიიღოს ცხიმოვანი მჟავების, ინოზიტისა და ფოსფორის მჟავას გარდა გლიცერინმა.

§ 12. სფინგოლიპიდები (სფინგოფოსფოლიპიდები)

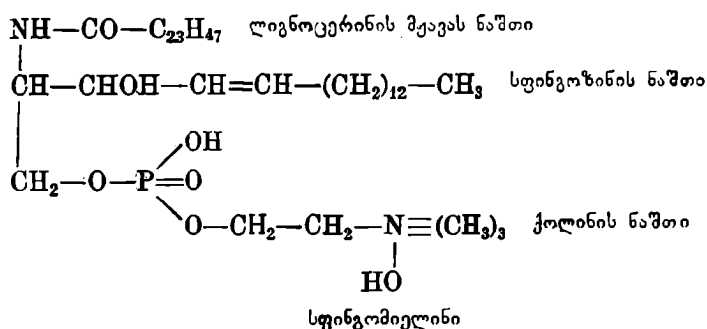
ეს ფოსფატიდი გამოყოფილია ტვინის ქსოვილიდან. პიდროლიზის დროს იძლევა ორ აზოტოვან ფუძეს:

- 1) უკვე ცნობილ ქოლინსა და 2) სფინგოზინს:



სფინგოზინი

სფინგოზინი არანაჯერ ამინოგლიკოლს წარმოადგენს. ცხიმოვანი მჟავებიდან სფინგომიელინებში ნაპოვანია ნაჯერი სტეარინისა და ლიგნოცერინის მჟავა. ჰიდროლიზის პროდუქტების შესწავლა საშუალებას იძლევა სფინგომიელინის მოლეკულის შენება შემდეგნაირად წარმოვიდგინოთ:



სფინგომიელინის შენებისათვის დამახასიათებელია ის გარემოება, რომ ცხიმოვანი მჟავა პეპტიდური ბმით დაკავშირებულია ამინთან და არა ჰიდროქსილთან, როგორც ამას დანარჩენ ფოსფატიდებში აქვს ადგილი.

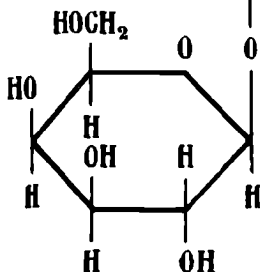
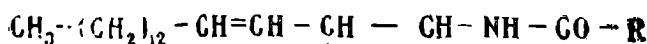
სფინგოზინი სფინგომიელინის მოლეკულაში, ერთი მხრივ, დაკავშირებულია ფოსფორის მჟავასთან და, მეორე მხრივ, ცხიმოვან მჟავასთან. ფოსფორის მჟავა კი დაკავშირებულია როგორც სფინგოზინთან, ისე ჰოლინთან. გლიცერინი სფინგომიელინებში წარმოდგენილი არ არის.

სფინგომიელინები თავისი თვისებებით ემსგავსება ფოსფატიდებს და ცერებროზიდებს; ის თეთრი კრისტალური ნივთიერებაა, იხსნება ცივ ალკოჰოლში და არ იხსნება აცეტონში და ეთერში.

§ 18. ცერებროზიდები (სფინგოლიპიდო-ჰეპაროგლუკოზიდები)

ცერებროზიდები გამოყოფილია აგრეთვე ტვინის ნივთიერებიდან. ტვინის გარდა, ეს ნაერთი მცირე ოდენობით წარმოდგენილია ცხოველთა სხვა ჯგუფებშიც და იშვიათად მცენარეულობაში (სოკოებში). ცერებროზიდებისათვის დამახასიათებელია ის გარემოება, რომ მათ მოლეკულაში გლიცერინის ნაცვლად წარმოდგენილია ჰექსოზა, რაც უფლებას იძლევა ცერებროზიდები მიევაკუთვნოთ გლუკოზიდებს (ჰეტერო-გლუკოზიდებს). ფოსფორის მჟავა ცერებროზიდების შენებაში მონაწილეობას არ ღებულობს.

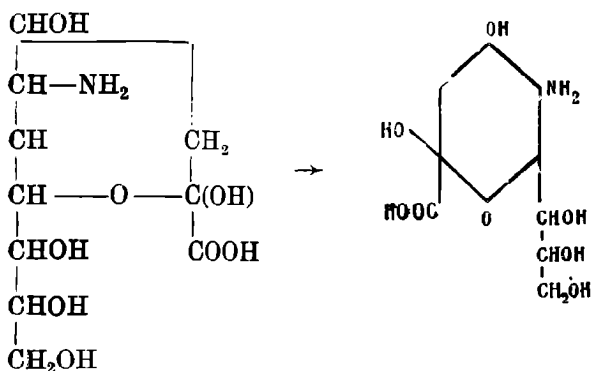
ცერებროზიდებიდან ამჟამად უკეთაა შესწავლილი ცერებრონი და კერაზინი, რომლებიც ერთიმეორისაგან ცხიმოვანი მჟავებით გასხვავდებიან. ჰიდროლიზის დროს მიიღება სფინგოზინი, გალაქტოზა და ცხიმოვანი მჟავა. ცერებრინის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ცერებრინის მჟავა და კერაზინში — ლიგნოცერინის მჟავა.



გალაქტოზა

როგორც მოტანილი ფორმულებიდან ჩანს, ცერებრინი დიდად არ განსხვავდება კერაზინისგან. ისინი ერთნაირი ფიზიკური და ქიმიური თვისებებით ხასიათდებიან. იხსნებიან ეთერში და ცივ ალკოჰოლში, აცეტონში და ბენზოლში. ტვინიდან გამოყოფილია აგრეთვე მრავალი სხვა მსგავსი ნაერთი, რომელთა დაწვრილებითმა შესწავლამ მკვლევარები იმ დასკვნამდე მიიყვანა, რომ ეს ნივთიერებანი უმეტეს შემთხვევაში წარმოადგენენ არა ქიმიურ ინდივიდუუმებს, არამედ ნარევებს. მაგალითად, პროტაგონი, რომლის სტრუქტურის დადგენაზე დიდი შრომა დაიხარჯა, წარმოადგენს სფინგომიელინის მიწარევს ცერებროზიდთან.

ცერებროზიდები თავის ტვინში მონაწილეობას ღებულობენ მაღალმოლეკულური ნაერთების განგლიოზიდებისა და სტრანდინის შენებაში. ცერებროზიდების გარდა ამ რთული ნაერთების შენებისათვის დამახასიათებელია ნეირამინის მჟავა.



ნეირამინის მჟავა

ნეირამინის მჟავა წარმოადგენს მანოზამინის და პიროყურძნის მჟავას კონდენსაციის პროდუქტს.

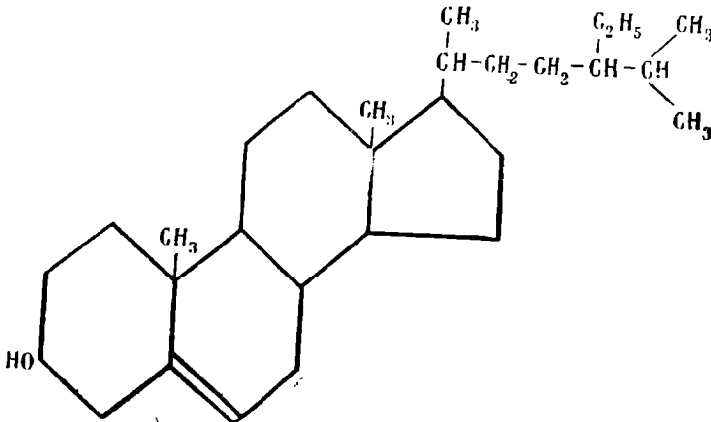
სტერიდები და ცერიდები წარმოადგენენ მაღალმოლეკულური სპირტების ესთერებს მაღალმოლეკულურ ცხიმოვან მჟავებთან. ეს ნაერთები ბუნებაში გავრცელებულია არა მარტო ესთერების, არამედ თავისუფალი სპირტების --- სტერინების (სტეროლების) სახითაც. ისინი ყოველთვის თან ახლავს დანარჩენ ლიპიდებს. ფიზიკური და ზოგიერთი ქიმიური თვისებებით მსგავსებას იჩენენ დანარჩენ ლიპიდებთან, მაგრამ შენების მხრივ უკვე განსხვავდებიან ცხიმებისა და ფოსფატიდებისაგან. სპირტი სტეროლი წარმოადგენს რთული შენების მქონე, ციკლური ბირთვისაგან აშენებულ ნაერთს.

სტეროლების დანარჩენი ლიპიდებისაგან გამოცალკევებისათვის საჭიროა უქანასკნელის გასაბნა მწვავე ტუტის სპირტის ხსნარის საშუალებით. პიდროლიზატს ემატება ეთერი და შემდეგ წყალი; ეთერში გადადის სტეროლები, ხოლო წყალი შეიცავს საბნებს. სუფთა პრეპარატების მისაღებად სტეროლების ესთერიფიკაციასა და ფრაქციულ გამოხდას მიმართავენ.

თითქმის ყველა სტეროლი ქმნის ისეთ სისტემას, რომელიც აშენებულია ოთხი ბირთვისაგან. ბირთვებს შორის აუცილებლად არანაჯერიც არის. ამიტომ სტეროლები წარმოადგენს არომატულ, არანაჯერ, ერთატომიან სპირტებს. ყველა სტეროლის ქიმიური შენება ჯერ კიდევ ბოლომდე არ არის შესწავლილი. განსაკუთრებით ეს ითქმის მცენარეულ სტეროლებზე. მაგრამ ის, რაც დღესდღეობით მოპოვებულია, საშუალებას იძლევა ნათელი წარმოდგენა ვიქონიოთ მათ ურთიერთ ქიმიურ კავშირზე. საჭიროა აღინიშნოს, რომ სტეროლების გარდაქმნების შედეგად წარმოიშობა, ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით, ისეთი აქტიური ნივთიერებები, როგორიც არის ვიტამინი D, სექსუალური ჰორმონები და კორტიკოსტერიდები.

მცენარეული სტეროლები შედარებით დიდი რაოდენობით მოიპოვება მცენარეულ თესლში. სიბნელეში გაღივებისას მათი რაოდენობა მატულობს. შედარებით კარგად არის შესწავლილი Physostigma-ს თესლიდან მიღებული სტეროლი — სტიგმასტეროლი, სოკოებიდან (მათრიბელა) გამოყოფილია ერგოსტეროლი. უქანასკნელი ყოველთვის თან ახლავს ქოლესტეროლს ცხოველთა უჯრედში.

მცენარეებში გავრცელება აქვს აგრეთვე სიტოსტეროლს, რომელიც თავისი შენებით ქოლესტეროლისაგან დიდად არ განსხვავდება.

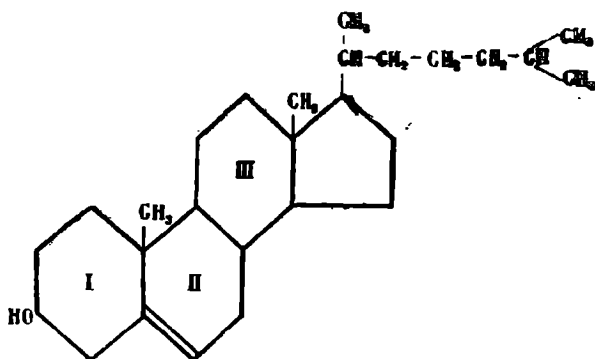


სიტოსტეროლი

სტეროლებიდან ყველაზე უკეთ შესწავლილია ქოლესტერინი (ქოლესტეროლი). ეს ნაერთი მოიპოვება ცხოველთა ყოველ უჯრედში. ქოლესტეროლით განსაკუთრებით მდიდარია ტვინი, შემდეგ სისხლი, თირკმელები, ნაღვლის ქვები და სხვ. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ იზო-ქოლესტეროლით მდიდარია ცხვრის ცხიმ-ოფლი, საიდანაც მზადდება ლანოლინი.

ქოლესტეროლი წარმოადგენს თეთრ კრისტალურ ნივთიერებას, რომელიც წყალში არ იხსნება. კარგად იხსნება ორგანულ გამხსნელებში. იხსნება აგრეთვე ცივ ალკოჰოლში, უკეთესად — ფათობობისას. ეს ნაერთი ქიმიურ გარდაქმნებს აღვილად არ ივანიცდის, მაგრამ ჰაერზე და სინათლეზე ფერსა და ლღობის ტემპერატურას იცვლის. ამასთანავე იცვლება ქიმიური თვისებებიც. ქოლესტეროლების ესთერები (სტერიდები) ჰიდროლიზურ დაშლას გაცილებით უფრო ძნელად განიცდიან, ვიდრე დანარჩენი ლიპიდები.

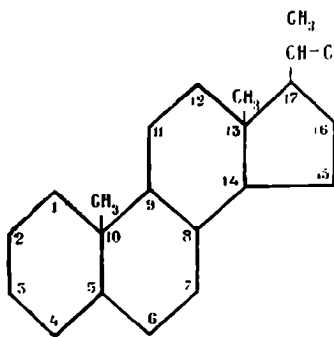
ქოლესტეროლის ქიმიური შენების დადგენისათვის მრავალი გამოკლევა ჩატარებული. ამ მხრივ განსაკუთრებით დიდი ღვაწლი მიუძღვის ვინდელს. მის მიერ დამტკიცებულია ქოლესტერინის შემდეგი შენება:



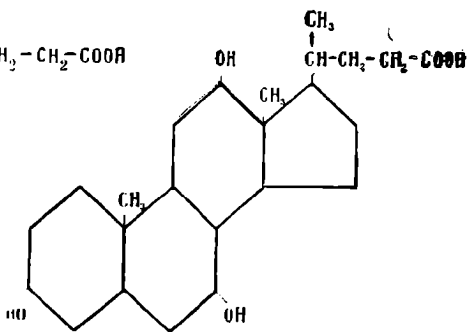
ქოლესტეროლი $C_{27}H_{46}O$

როგორც ზემოთ მოტანილი ფორმულიდან ჩანს, ქოლესტეროლი წარმოადგენს უმადლეს სპირტს ერთი არანაჯერი კავშირით. მისი სამი ბირთვი (I, II და III) წარმოადგენს ჰიდრირებულ ფენანტრენს. გვერდითი ჯაჭვი შეიცავს იზოპროპილის ნაშთებს. აღდგენისას ქოლესტერინში ისპობა არანაჯერი კავშირი, ის იერთებს ორ წყალბადს და გადადის ნაჯერ სპირტში — კოპროსტეროლში — $C_{27}H_{47}OH$. კოპროსტეროლი ნაპოვნია განავლის შემადგენლობაში.

ქოლესტეროლის ფორმულის დადგენა შესაძლებელი გახდა, როდესაც გაირკვა ქოლანის მეფავს ($C_{23}H_{33}COOH$) შენება. ეს ნაერთი განსხვავდება ქოლესტერინისაგან 3 ნახშირბადის ატომით; ის არ შეიცავს ორმაგ კავშირებს და გვერდითი ჯაჭვი შემოკლებული აქვს.



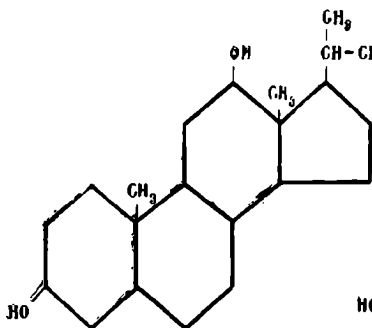
ქოლანის მჟავა



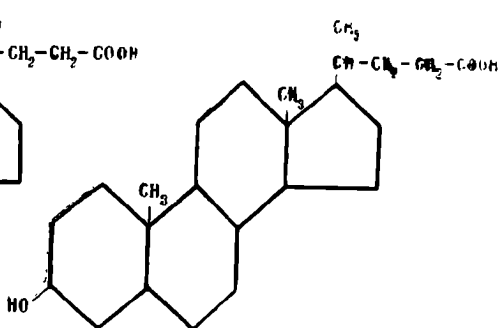
ქოლის მჟავა ანუ
ტრიოქსიქოლანის მჟავა

ქოლანის მჟავასთან ახლო დგას ქოლის მჟავა. უკანასკნელი წარმოადგენს ქოლანის მჟავას, სადაც ჩანაცვლებულია სამი ჰიდროქსილის ჯგუფი. ქოლის მჟავა მოიპოვება ნალველში, სადაც ის წყვილდება, ან გლიკოქოლთან, ან ტაურონთან და წარმოშობს გლიკოქოლისა და ტაუროქოლის მჟავას.

ქოლის მჟავა წარმოადგენს 3,7,12 — ტრიოქსიქოლანის მჟავას. გარდა ქოლის მჟავასი ნალვლიდან გამოყოფილია აგრეთვე დეზოქსიქოლის მჟავა, ლიტოქოლის მჟავა.



დეზოქსიქოლის მჟავა



ლიტოქოლის მჟავა

საკვერცხეები	0,2—1,1
ნალველი	0,06—0,16
ხარის სისხლი	0,19
ქონი ღორისა და ძროხის	0,10—0,32

ნალვლის მჟავების გენეზისი ქოლესტეროლისაგან ეჭვს გარეშეა. ქოლის მჟავების სტრუქტურის გარკვევამ ქოლესტეროლის ქიმიური შენების გამოცნობას დიდი სამსახური გაუწია. ორგანიზმში ქოლის მჟავების დანიშნულება იმაში გამოიხატება, რომ ის ცხიმის მონელებას ხელს უწყობს და ფერმენტების ცხიმებზე მოქმედებას ააქტივებს. მათ უნარი აქვთ ცხიმმჟავები შეიერთონ და ისინი ხსნად ფორმაში გადაიყვანონ. იმავე როლს ასრულებენ ქოლის მჟავები, ანუ უკეთ რომ ვთქვათ, ტაუროქოლისა და გლიკოქოლის მჟავა, პროვიტამინ A-ს მიმართ. პროვიტამინი A (β-კაროტინი) თავისთავად წყალში ხსნადი არ არის. ის შეიწოვება ნაწლავების მიერ ქოლის მჟავების დახმარებით. ქოლის მჟავების ასეთი გაგლეხას ხსნიან იმით, რომ ისინი წყლის ზედაპირულ დაჭიმულობას მნიშვნელოვნად ამცირებენ.

ცერიდები, ქიმიური განმარტებით, წარმოადგენენ სტერიდების მსგავს ნაერთებს, ე. ი. ესთერებს, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ცხიმოვანი მჟავა და ერთატომიანი სპირტი — ცეროლი. უმეტეს შემთხვევაში სპირტი ღია ჯაჭვის მქონე ნაერთია. მცენარეული ცვილი საფარ ქსოვილებში გროვდება და ცხიმების, მჟავების, ცეროლებისა და ნახშირწყალბადების ნარევს წარმოადგენს. ამისათვის ის ქიმიური ინდივიდუუმი არ არის.

უკეთ არის შესწავლილი ფუტკრის ცვილი, რომელიც უმთავრესად ცერიდებისაგანაა აშენებული. ამ ცვილის ცერიდების შენებაში მონაწილეობას ღებულობს მჟავები: პალმიტინის— $C_{15}H_{31}COOH$, ცეროტინის— $C_{26}H_{53}COOH$ და მელისინის $C_{30}H_{61}COOH$; ალკოჰოლებიდან — ცერილის $C_{27}H_{55}OH$ და მირიცილის $C_{30}H_{61}OH$.

ცერიდების ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოს აგრეთვე ვეშაპების (კაშალოტების) სპერმატები. ეს ნივთიერება მოიპოვება ვეშაპების თავის ქალაში დიდი რაოდენობით. ჰიდროლიზური დაშლისას იძლევა პალმიტინის მჟავას ($C_{15}H_{31}COOH$) და ცეტილის სპირტს ($C_{16}H_{33}OH$).

თ ა ვ ი მ ე ო ტ ხ ი

ლიპიდების გარდაქმნები ორგანიზმში

§ 1. ცხიმების ფიზიოლოგიური დანიშნულება

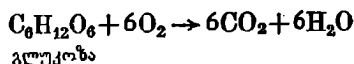
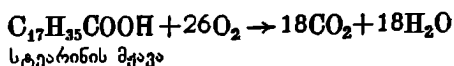
ორგანიზმში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესების შესრულებისათვის საჭიროა ენერგიის განსაზღვრული რაოდენობა. ორგანიზმში ამ ენერგიას სხვადასხვა საკვები ნივთიერების პოტენციური ენერგიის გარდაქმნით პოულობს. მაგალითად, მოზრდილი ადამიანი რვა საათის ფიზიკური მუშაობის დროს ხარჯავს 2500—5000 დიდ კალორიას, რაც მან საკვებ ნივთიერებათა პოტენციური ენერგიისაგან უნდა აინაზღაუროს.

საკვების შემადგენელი კომპონენტების კალორიანობის შედარება უპირატესობას ცხიმს ანიჭებს, როგორც ეს ქვემოთ მოტანილი რიცხვებიდან ჩანს:

1 კილო ნახშირწყლების სრული დაწვისას გამოიყოფა —	4.180	დიდი კალორია
1 კილო ცილოვანი ნივთიერების „ „ „ —	4.100	„ „
1 კილო ცხიმოვანი ნივთიერების „ „ „ —	9.500	„ „

ცხიმის დიდი კალორიანობა განმარტავს მის, როგორც სათადარიგო ნივთიერების როლს. ცხიმში გროვდება ორგანიზმში ზედმეტი კვების დროს და იხარჯება შიმშილობისას. მცენარეულ თესლში, როდესაც მასში მცენარის აღმოცენების პროცესი იწყება, ე. ი. ნივთიერებათა ენერგიული ცვლა წარმოებს, პირველ ყოვლისა, ცხიმში იხარჯება.

ცხიმის უფრო მეტი კალორიანობა, ვიდრე, მაგალითად ნახშირწყლებისა, გამომდინარეობს განტოლებებიდან:



ცხიმოვანი მჟავა თავისთავად უფრო ნაკლებად დაჟანგული ნაერთია, ვიდრე ნახშირწყალი; ამიტომ მისი დაჟანგვისათვის საჭიროა მეტი ჟანგბადი.

იმის დასადგენად, თუ რომელი ნაერთი განიცდის დაჟანგვას ორგანიზმში, შეგვიძლია ვისარგებლოთ მოხმარებული ჟანგბადის შეფარდებით გამოყოფილ ნახშირორჟანგთან. ამ შეფარდებას სუნთქვის კოეფიციენტი ეწოდება. გამორკვეულია, რომ ცხიმის ორგანიზმში დაწვისას მოხმარებული ჟანგბადის ერთი ლიტრი ათავისუფლებს 4,7 დიდ კალორიას, ხოლო ნახშირწყლებისა და ცილების დაწვისას შესატყვისად — 5,05 და 4,5 დიდ კალორიას.

მშვანე მცენარეულ ორგანიზმში ნახშირწყლები და ცილა უშუალოდ მი-
ნერალური ნაერთებიდან შენდება. ნახშირწყალი წარმოიშობა ჰაერის ნახშირ-
მჟავა გაზისაგან და წყლისაგან, ხოლო ცილა კი ნიადაგში მყოფი ამონიაკისა
და ნიტრატების მარილების შემწეობით. ამიტომ ცილა და ნახშირწყალი სინ-
თეზის პირველადი მასალაა. რაც შეეხება ცხიმს, ის უმთავრესად ნახშირწყლების
გარდაქმნის პროდუქტია და ამიტომ ის მეორადი მასალის სახელწოდებას ატა-
რებს; ცილებისაგან ცხიმის წარმოშობა კი მხოლოდ ზოგიერთ შემთხვევაში
წარმოებს და ცხიმის დაგროვებაში დიდ როლს არ ასრულებს.

მცენარეული ცხიმის მთავარ ჯა, შესაძლებელია, ერთადერთ წყაროს
ნახშირწყლები წარმოადგენენ. რთული ქიმიური რეაქციების წყალობით, რო-
მელთა მსვლელობა ორგანიზმში სხვადასხვა ფერმენტზეა დამოკიდებული.
ნახშირწყალი გარდაიქმნება ცხიმში. ეს პროცესი კარგად არის შესწავლილი
ზეთოვანი მცენარეების თესლში, სადაც სათადარიგო ცხიმი გროვდება. ნაყო-
ფის დამწიფების პროცესში ნახშირწყლების ცხიმებით თანდათანობით შეცვლა
წარმოებს. ნახშირწყლების რაოდენობა კლებულობს, სამაგიეროდ მატულობს
ცხიმი, რომელიც დამწიფების დამთავრებისას მაქსიმუმს აღწევს.

ცხიმის შესაქმნელად ნახშირწყლის გარდაქმნა ორი მიმართულებით უნდა
წავიდეს: 1) გლიცერინისა და 2) ცხიმოვანი მჟავას წარმოშობის გზით. უჯრედში
გლიცერინის შექმნა ნახშირწყლებიდან, როგორც ამას ქვემოთ დავინახავთ,
ადვილი წარმოსადგენია; ხოლო რაც შეეხება ცხიმოვანი მჟავას სინთეზს, ეს
უფრო რთულ პროცესს უნდა წარმოადგენდეს. მაღალმოლეკულური ცხიმოვანი
მჟავას შექმნა მარტივცხიმოვანი მჟავების გართულების შედეგი უნდა იყოს.

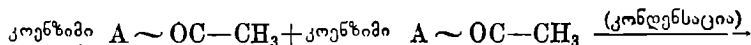
რადიოქტიური ინდიკაციის მეთოდით დამტკიცდა, რომ ამ მიზნისათვის
ძმარმჟავა გამოიყენება. ცხოველს ეძლეოდა ძმარმჟავა, რომლის მეთილის ჯგუ-
ფი შეიცავდა ნახშირბადის იზოტოპს — C^{13} , რომელიც შემდეგ აღმოჩენილ
იქნა ცხიმოვან მჟავებში.

უკანასკნელ დრომდე გაურკვეველი რჩებოდა, თუ რა გზით წარმოებს
მარტივი მჟავებიდან მაღალმოლეკულური ცხიმოვანი მჟავას სინთეზი. საკითხი
სპეციფიკური კოფერმენტის აღმოჩენის შემდეგ გადაიჭრა. ეს კოფერმენტი
კოენზიმ A-ს წარმოადგენს. შემდეგში ჩვენ დაწვრილებით განვიხილავთ კოენ-
ზიმ A-ს შენებასა და მის ფუნქციას. აქ საკმარისია აღინიშნოს ის გარემოება,
რომ კოენზიმი A შეიცავს სულფჰიდრილის ჯგუფს, რომლის საშუალებით
ცხიმოვანი მჟავას კარბოქსილის ჯგუფის დაკავშირება ხერხდება. ასეთი დაკავში-
რების შედეგად ცხიმოვან მჟავას ქიმიური გარდაქმნის მეტი უნარი ენიჭება.

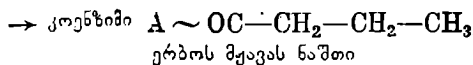
ნახშირწყლების გარდაქმნის შუალედი პროდუქტი, რომლითაც იწყება
ცხიმოვანი მჟავას სინთეზი, არის ძმარმჟავა. კოენზიმი A იკავშირებს ძმარ-
მჟავას და იქმნება კოენზიმ A-აცეტილი:



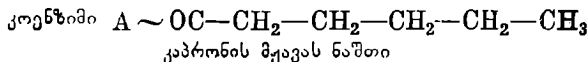
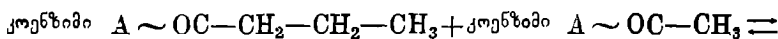
ამ სქემაში დიდი ენერგიის მქონე კავშირი აღნიშნულია ნიშნით $\sim$. სინთე-
ზის შემდეგ ეტაპზე კოენზიმ A-აცეტილის ორი მოლეკულა კავშირდება და წარ-
მოიშობა აცეტოძმარმჟავა, რომლის ფერმენტული აღდგენა იძლევა ენერგიას



აცეტოძმარმჟავა

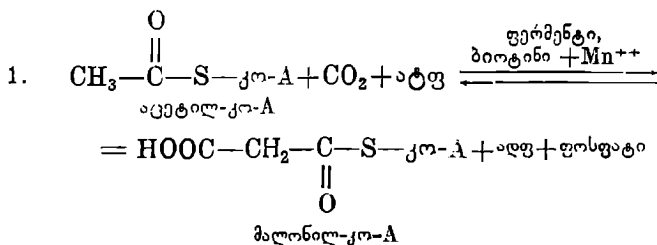


შემდეგში კონზიმი $A \sim$ ერბოს მეჲვა იკავშირებს კიდეკ კონზიმი $A \sim$ ძმარმეჲვას და კონდენსაციის პროდუქტის აღდგენის შედეგად წარმოიშობა კონზიმი $A \sim$ კაპრონის მეჲვა.



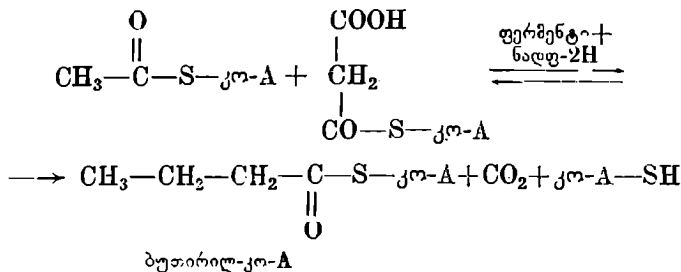
ამგვარად, ცხიმოვანი მეჲვას სინთეზი დაკავშირებულია ძმარმეჲვას ნაშთების კონდენსაციასთან. ეს არის მიზეზი იმ მოვლენის, რომ ბუნებრივი ცხიმოვანი მეჲვები წყვილი ნახშირბადის ატომებს შეიცავს. საბოლოოდ კონზიმი $A \sim$ ცხიმოვან მეჲვა გლიცერინთან კავშირდება და სინთეზი გლიცერიდების წარმოშობით მთავრდება.

უკანასკნელ დროს მიღებული მონაცემების მიხედვით ცხიმოვანი მეჲვას სინთეზისათვის კონზიმი A -ს გარდა საჭიროა შემდეგი კოფაქტორები: აღენოზინტრიფოსფატი (ატფ), CO_2 , Mn^{++} , აღდგენილი ნიკოტინამიდ-აღენილ-დინუკლეოტიდ-ფოსფატი (ნადფ . 2H) და ბიოტინი. რეაქცია ორ ეტაპად მიმდინარეობს:



პირველ ეტაპზე ფერმენტი აცეტილკარბოქსილაზა, რომლის კოფაქტორია ვიტამინი ბიოტინი და Mn^{++} , ააქტივებს CO_2 -ის ჩართვას აცეტილ-კო-A-ში, რის შედეგად იქმნება მალონილ-კო-A.

2. მეორე ეტაპზე წარმოებს მალონილ-კო-A კონდენსაცია აცეტილ-კო-A-სთან, კოფაქტორის როლს ასრულებს აღდგენილი ნადფ. ერთდროულად მიმდინარეობს CO_2 -ის გამოყოფა მალონილ-კო-A-დან ისე, რომ საერთო ჯამში CO_2 არ ფიქსირდება სინთეზირებულ ცხიმოვან მეჲვაში.



დაგროვილ ცხიმს მცენარის თესლი ან ნაყოფი ხარჯავს გალივების დროს; აქ უკვე ეს პროცესი პირუკუ მიმდინარეობს. ცხიმი ლიპაზის ზემოქმედებით ჯერ ჰიდროლიზურად დაიშლება, შემდეგ გლიცერინი და ცხიმოვანი მეჲვა ან ისევე ნახშირწყლებში გარდაიქმნება, ან წვის პროცესებს მოხმარდება.

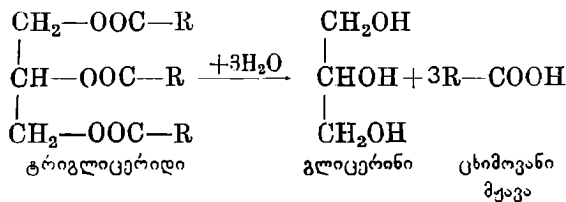
§ 3. ცხიმების გარდაქმნა სახლის მომწოდებელ ორგანოებაში

ცხოველს, ისე როგორც მცენარის ორგანიზმს, უნარი აქვს წარმოშვას ცხიმი ნახშირწყლებისაგან და ცილებისაგან. მრავალი ცდით დამტკიცებულია, რომ ცხოველს, როდესაც ის ისეთი რაციონით იკვებებოდა. სადაც ცხიმი წინასწარ მოშორებული იყო, ცხიმი მაინც უგროვდებოდა.

საკვები ცხიმის მონელება, მისი ქიმიური დამუშავება ნაწლავებიდან იწყება. პირველ ყოვლისა, ცხიმი ღებულობს ემულსიის სახეს, რაც ცხიმზე ლიპაზის მოქმედებას აადვილებს. ლიპაზა მოიპოვება პანკრეასის წვეწვში, რომელიც წვრილ ნაწლავებში გადმოედინება. ლიპაზა ნაპოვანია აგრეთვე ნაწლავების წვეწვშიაც; ის თავისი მოქმედებით პანკრეასის ლიპაზისაგან არ განსხვავდება.

წვრილ ნაწლავებში გადმოდის აგრეთვე ნაღველი, რომლის შემადგენლობაში მონაწილეობას ღებულობს ნაღვლის მჟავები.

ნაღვლის მჟავები (ტაუროქოლის, გლიოქოლის, გლიკოდეჰოქსიქოლის, ტაუროდეჰოქსიქოლისა და სხვა მჟავები) ნაღველში წარმოდგენილია ტუტე მარილების სახით. ნაღვლის მჟავების მარილთა დანიშნულება იმაში გამოიხატება, რომ ისინი ზედაპირულად აქტიურ ნივთიერებათა ჯგუფს ეკუთვნიან და ხელს უწყობენ ცხიმების ემულგირებას. მეორე მხრივ, ისინი წარმოადგენენ ლიპაზის აქტივატორებს. გააქტივებული ლიპაზა შლის ცხიმს შემადგენელ კომპონენტებად:



მაშასადამე, ცხიმების შეთვისების აუცილებელ პირობას წარმოადგენს წინასწარ მათი ჰიდროლიზური დაშლა. გლიცერინი წყალში ხსნადია და მისი შეწოვა ნაწლავების მიერ ადვილი წარმოსადგენია; ხოლო, რაც შეეხება ცხიმოვან მჟავებს, მათი ნაწლავების კედლებში გასვლა გაადვილებულია, პირველ ყოვლისა, იმ გარემოებით, რომ ისინი უკვე მარილების სახითაა წარმოდგენილი. გარდა ამისა, ნაღველს ის დიდი მნიშვნელობა ენიჭება, რომ მისი გავლენით ცხიმოვანი მჟავების მარილების ხსნადობა მატულობს, რაც შეწოვის პროცესს აადვილებს.

შეთვისებული ცხიმი ნაწლავების კედლებიდან სისხლში და ლიმფაში გადადის. ლიმფაში უკვე პოულობენ არა ცხიმოვან მჟავებს, არამედ სრულ ტრიგლიცერიდებს (ე. ი. ნეიტრალურ ცხიმს).

ამ პროცესში დიდი როლი ენიჭება ფოსფატიდებს. როგორც ირკვევა, ნაწლავის კედლებში ადგილი აქვს ცხიმოვანი მჟავას ჩართვას ფოსფატიდში და ამ ნაერთის წარმოშობის გზით აქტივდება ცხიმის გადატანა ლიმფაში.

შეთვისებული ცხიმი ცხოველის სპეციალურ საწყობებში გროვდება სათანადარიგო ცხიმის სახით. სათანადარიგო ცხიმის შენებაზე და მათ თვისებებზე, როგორც ეს ზემოთ იყო ნახსენები, დიდი გავლენა აქვს მიღებული ცხიმის ქიმიურ თვისებებს. თუ საკვებში ცხიმი მდიდარია არანაჯერი მჟავებით, მაშინ ცხოველის ორგანიზმში დაგროვლი ცხიმი ღლობის დაბალი ტემპერატურის მქონეა.

ცხიმით კვებისას არასდროს ადგილი არა აქვს ისეთ მდგომარეობას, რომ

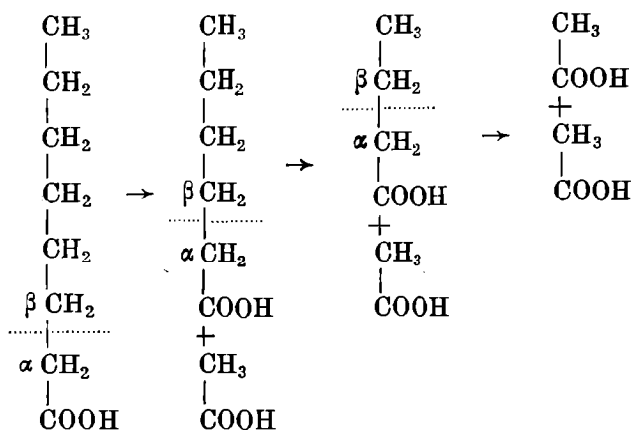
მთელი მიღებული ცხიმი ცხოველმა შეითვისოს. ცხიმის ნაწილი მოუნელებელი რჩება და განავალში გადადის. ცხიმის მონელების ხარისხი, სხვათა შორის, დამოკიდებულია აგრეთვე ცხიმის ღლობის ტემპერატურაზე. ცხიმი მით უფრო კარგად მონელება, რაც უფრო უახლოვდება მისი ღლობის ტემპერატურა ცხოველის ტემპერატურას. ის ცხიმი, რომელიც ემულსიაში ადვილად გადადის, უფრო ადვილად მონელება, რადგან ლიპაზას მოქმედებისათვის უკეთესი პირობები იქმნება. ცხიმის ემულგირების უნარიანობა დამოკიდებულია არა მარტო ცხიმის ღლობის ტემპერატურაზე, არამედ მის შემადგენლობაში მონაწილე ტრიგლიცერიდების შენებაზე და აგრეთვე იმ კომპონენტებზე, რომლებიც საკვებში ცხიმთან ერთადაა წარმოდგენილი.

§ 4. ცხიმოვან ნივთიერებათა გარდაქმნა უჯრედში

როგორც ნახსენები იყო, უჯრედის ცხიმის სპეციფიკურობა იმაში გამოიწვება, რომ ის, სათანადო ცხიმთან შედარებით, წარმოადგენს ლბილურ, რეაქციის მეტი უნარის მქონე ნაერთს. ცხიმის, როგორც ენერგეტიკული მასალის, გარდაქმნის უკანასკნელი პროდუქტებია ნახშირორჟანგი და წყალი. დაჟანგვის ეს პროდუქტები რთული ქიმიური რეაქციების შედეგად წარმოიშობა, რომლის მექანიზმის გაგება არის ბიოქიმიის მნიშვნელოვანი ამოცანა. ღვიძლი წარმოადგენს იმ ორგანოს, სადაც ცხიმი ინტენსიურ გარდაქმნას განიცდის.

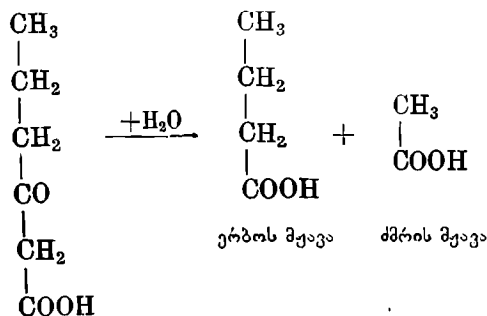
ცხიმის დაშლის პირველი ეტაპი გამოიხატება მის ჰიდროლიზურ დაშლაში უჯრედის ლიპაზის შემწეობით. ლიპაზის მოქმედების შედეგად განთავისუფლებული გლიცერინი იმგვარ გარდაქმნებს განიცდის, რაც ნახშირწყლებისათვისაა დამახასიათებელი.

ცხიმოვანი მჟავა, რომელიც ცხიმის ჰიდროლიზური დაშლის დროს წარმოიშობა, თუკი ის ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავების ჯგუფს ეკუთვნის, ისეთ ნაერთს წარმოადგენს, რომლის ჯაჭვი ქიმიური გამძლეობით ხასიათდება. ჯაჭვის დასუსტება იმ მიმართულებით წარმოებს, რომ ჯაჭვში არანაჯერი კავშირები იქმნება; ამ პროცესს თან სდევს ცხიმოვანი მჟავას ჯაჭვის შემოკლება. ჯაჭვის შემოკლება ყოველთვის ორი ნახშირბად-ატომის ჩამოცილებით წარმოებს, დარჩენილი ნაშთი კი შესაფერის მჟავად იქანგება. ვინაიდან ამ შემთხვევაში ადგილი აქვს β-მდგომარეობაში მყოფი ნახშირბადის დაჟანგვას, ამ პროცესს ეწოდება ცხიმოვანი მჟავას β-დაჟანგვა. β-დაჟანგვის შედეგად ცხიმოვანი მჟავა თანდათან იქანგება და წარმოიშობა ძმარმჟავა.



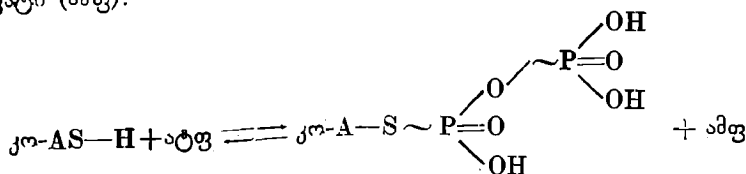
ცხიმოვანი მჟავას β-დაჟანგვა

აღსანიშნავია, რომ იმ ცხიმოვანი მჟავას დაჟანგვისას, რომელიც აშენებულია ნახშირბადის ატომების წყვილი რიცხვისაგან შუალედი პროდუქტის სახით უნდა წარმოიშვას ერბოს მჟავა და, საბოლოოდ, ძმრის მჟავა; ხოლო ცხიმოვანი მჟავა, ნახშირბადის ატომთა კენტი რიცხვიდან აშენებული, საბოლოოდ იძლევა პიროყურძნის ან რომელიმე სხვა მჟავას, აშენებულს სამი ნახშირბადის ატომისაგან. ბუნებრივ ცხიმებში კი, როგორც აღნიშნული იყო, მონაწილეობას ლებულობს ცხიმოვანი მჟავები, წყვილი ნახშირბადის ატომისაგან აშენებული. კეტომჟავა იერთებს წყალს და განიცდის ჰიდროლიზურ დაშლას, რის შემდეგ თავისუფლდება ძმრის მჟავა და ჯაჭვი მოკლდება წყვილი ნახშირბად-ატომით:

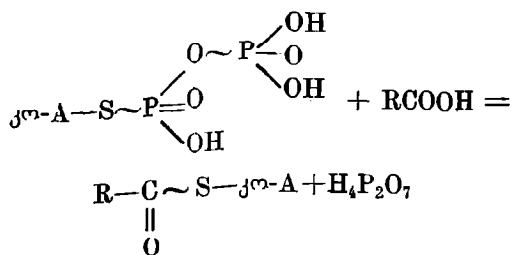


ცხიმოვანი მჟავას დეგრადაციაში დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ერთ-ერთ აქტივატორს — კოენზიმ A-ს. ცხიმოვანი მჟავას ქიმიური პოტენციალი აქტივატორთან დაკავშირების შედეგად დიდ ოდენობას აღწევს და ამიტომ მისი გარდაქმნა ადვილდება. კოენზიმი A შეიცავს სულფჰიდრილის ($-\text{SH}$) ჯგუფს, რომლითაც ის ცხიმოვან მჟავას იკავშირებს. რადგან დაკავშირების შედეგად წარმოიშობა დიდი ენერგიის მქონე ბმა (მაკროერგული ბმა), ამიტომ ცხიმოვან მჟავას რეაქციის უნარი ენიჭება და ის ადვილად კარგავს წყალბადს, განიცდის დეჰიდრირებას, ე. ი. დაჟანგვას.

ცხიმოვანი მჟავას გააქტივებას კოენზიმ-A-თი წინ უსწრებს უკანასკნელის ფოსფორილირება ატფ-ის საშუალებით. ამ რეაქციის შედეგად კოენზიმ-A-ში ჩაინაცვლება ატფ-ის პიროფოსფატის ნაშთი და თავისუფლდება ადენოზინმო-ნოფოსფატი (ამფ):

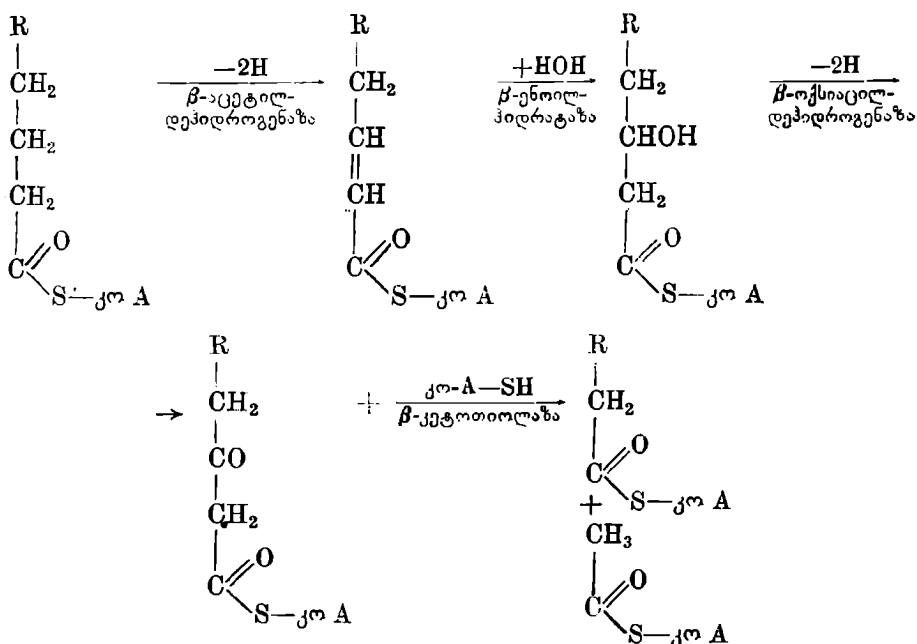


შემდეგ ეტაპზე ფოსფორილირებული კო-A რეაგირებს ცხიმოვან მჟავასთან ($\text{R}-\text{COOH}$) და იქმნება კო-A-ს აცილ-თიონაწარმი და თავისუფლდება პიროფოსფატი



ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს კო-A-ს დაკავშირებას ცხიმოვან მჟავასთან, ატარებს აცილ-კო-A-სინთეტაზის სახელწოდებას.

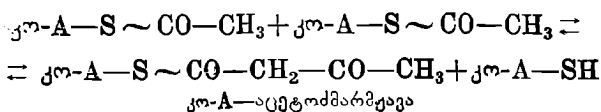
შემდეგ ეტაპზე კო-A-თი გააქტივებული ცხიმოვანი მჟავას გარდაქმნა მი-
დის 4 ფერმენტის კატალიზური მოქმედებით: 1) აცილ-კოA-დეჰიდროგენაზა,
რომელიც ფლავინის შემცველ ფერმენტს წარმოადგენს ააქტივებს ცხიმო-
ვანი მჟავას კატალიზურ დეჰიდრირებას, 2) β -ენოილჰიდრატაზა, რომლის
კატალიზური მოქმედებისას არანაჯერ გააქტივებულ ცხიმოვან მჟავას უკავ-
შირდება წყლის მოლეკულა, 3) 3-ოქსიაცილ-კო-A-დეჰიდროგენაზა ააქტივებს
ოქსიმჟავას დეჰიდრირებას და 4) აცილ-კო-A-აცეტილტრანსფერაზა ანთავი-
სუფლებს ძმარმჟავას ნაშთს გააქტივებულ კეტომჟავასაგან კოენზიმი A აცილ-
ნაწარმის სახით: ზემოხსენებული შემდეგი სქემით შეიძლება გამოვხატოთ



ზემოაღნიშნულ რეაქციებში აცილ-კო-A-დეჰიდროგენაზას კოფაქტორი არის ფლავინადენინდინუკლეოტიდი (ფად, რომელიც აღდგენისას გადადის ფად-2H-ში), ხოლო 3-ოქსიაცილ-დეჰიდროგენაზას — ნიკოტინამიდადენინ-
დი ნუკლეოტიდი (ნად, რომელიც ნად-2H-ში გადადის).

ამგვარად, კოენზიმი A-ში დაკავშირებული ცხიმოვანი მჟავა იძლევა კეტო-
მჟავას, რომელიც თავის მხრივ განიცდის თიოლის — დამლას მეორე მოლე-
კულა კოენზიმი A-ს სულფჰიდრილის ჯგუფის საშუალებით. რეაქციის შედეგად
ცხიმოვანი მჟავას ჯაჭვი მოკლდება, მას ჩამოშორდება ნახშირბადის წყვილი
ატომი და თავისუფლდება ძმრის მჟავას ნაშთი, დაკავშირებული კოენზიმ
A-თან.

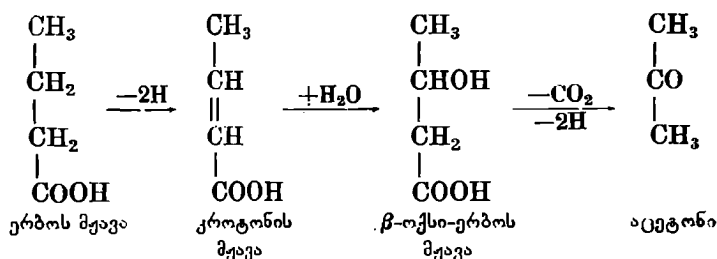
ძმრის მჟავას ნაშთი, რომელიც გააქტივებულია კოენზიმ A-თი, ძმრის
მჟავას მეორე მოლეკულასთან კონდენსირდება და აცეტოძმარმჟავა წარმოი-
შობა. ამ ნაერთიდან იწყება გარდაქმნათა ის რიგი, რომელიც დამახასიათებე-
ლია ნახშირწყლებისათვის.



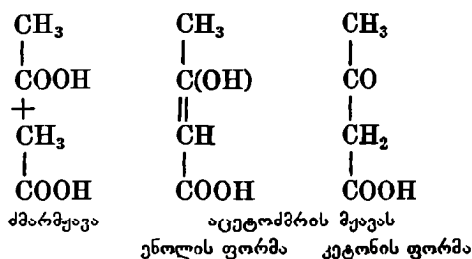
ცხიმოვანი მჟავას დაჟანგვა რომ კეტო-მჟავების შუალედი პროდუქტების წარმოშობით მიმდინარეობს, მტკიცდება იმითაც, რომ ზოგიერთ პათოლოგიურ შემთხვევაში შარდში ისეთი ნაერთები გროვდება, რომელთა გენეზისი ცხიმოვან მჟავასთან ეჭვს არ იწვევს. კეტო-ნაერთებს დიდი რაოდენობით პოულობენ ადამიანის შარდში დიაბეტით დაავადებისას, როდესაც ორგანიზმს ნახშირწყლების მოხმარების უნარი დაქვეითებული აქვს. ამ შემთხვევაში შარდში გადადის ცხიმოვანი მჟავების არასრული დაჟანგვის პროდუქტები, ვინაიდან ცხიმოვანი მჟავა ბოლომდე არ იწვის.

შარდში კეტო-და ოქსი-მჟავასთან ერთად ნაპოვნია აგრეთვე აცეტონი; ნივთიერებათა ამ ჯგუფს ეწოდება აცეტონის სხეულები. მათ წარმოშობაში მონაწილეობას ღებულობს ცხიმოვანი მჟავა, წყვილი ნახშირბადის ატომები-საგან აშენებული; ეს დამტკიცებული იყო იზოლირებულ ღვიძლზე. დამამტკიცებელ საბუთს წარმოადგენს აგრეთვე ის ცდა, სადაც დიაბეტით დაავადებულს ბუნებრივი ცხიმის ნაცვლად ეძლეოდა ხელოვნური, რომელიც აშენებული იყო ისეთი ცხიმოვანი მჟავებისაგან, სადაც ნახშირბად-ატომთა რაოდენობა კენტ რიცხვს უდრიდა. ამგვარი სინთეზური ცხიმით კვებისას დიაბეტიკის შარდში აცეტონის სხეულებს უკვე არ პოულობდნენ.

აცეტონის სხეულების წარმოშობა იმავე გზით უნდა მიმდინარეობდეს, როგორც ეს ჩვენ ზემოთ განვიხილეთ, სახელდობრ, ღვიძირების გზით.



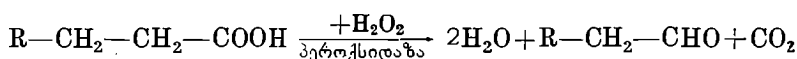
აცეტომჟრის მჟავა შეიძლება იმყოფებოდეს ორ ტავტომერულ ფორმაში: ენოლისა და კეტო-ფორმაში.



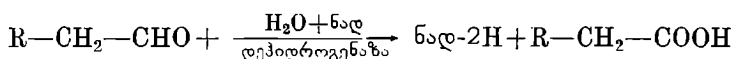
კეტო-ფორმა ადვილად გადადის აცეტონში, ენოლისა კი არა. შარდში ნაპოვნია ბ-ოქსი ერბოს მჟავა, აცეტომჟრის მჟავა (კეტო და ენოლის ფორმა) და აცეტონი.

როგორც ირკვევა, β -დაჟანგვა წარმოადგენს ცხიმოვანი მჟავების გარდაქმნის მთავარ გზას, ყოველ შემთხვევაში, ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავებისათვის. რაც შეეხება არანაჯერ ცხიმოვან მჟავებს, მათი გარდაქმნა შეიძლება ორი მიმართულებით წარიმართოს. ერთი მიმართულება ეს β -დაჟანგვაა, ხოლო მეორე — პეროქსიდული დაჟანგვა, როდესაც გააქტივებული ჟანგბადი მოუერთდება არანაჯერი კავშირის ადგილზე. უკანასკნელ დროს აღმოჩენილია ფერმენტი ლიპოქსიდაზა, რომელიც არანაჯერი ცხიმოვანი მჟავების (ლინოლისა და ლინოლენის) დაჟანგვას ააქტივებს.

ცხიმოვანი მჟავას β -დაჟანგვის გარდა მცენარეთათვის დამახასიათებელია ცხიმოვანი მჟავას ჯაჭვის შემოკლება α -დაჟანგვის გზით. ამ რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს ორი ფერმენტული სისტემა. პირველი რეაქცია აქტივდება პეროქსიდაზით და მთავრდება ალდეჰიდისა და CO_2 წარმოშობით:



მეორე რეაქცია აქტივდება ალდეჰიდების დეჰიდროგენაზებით. აქ კოფერმენტის როლს ასრულებს ნად-ი.

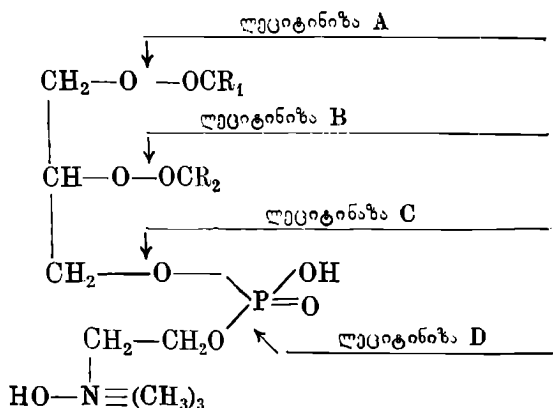


ზემოხსენებული ორი ფერმენტის კატალიზური მოქმედებით ცხიმოვანი მჟავას ჯაჭვი თანდათანობით მოკლდება ერთი ნახშირბადის ჩამოცილებით.

§ 5. ფოსფორილისა და სტერილის გარდაქმნები

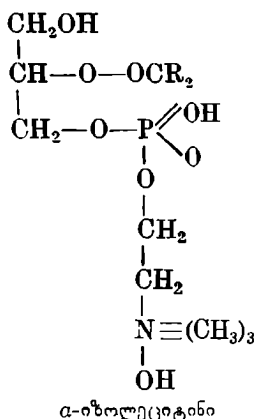
ფოსფატიდების გარდაქმნა მცენარეში ინტენსიურად წარმოებს თესლის გაღივების დროს. ფოსფოლიპაზას და მთელი რიგი სხვა ფერმენტების მონაწილეობით ფოსფატიდების რთული მოლეკულა დეგრადაციას განიცდის და უშუალოდ პროდუქტების სახით წარმოიშობა გლიცერინფოსფორის მჟავა და ფოსფორილირებული ქოლინი ან ეთანოლამინი. ჰიდროლიზური დაშლის საბოლოო პროდუქტები — გლიცერინი, ცხიმოვანი მჟავები, ფოსფორის მჟავა და აზოტოვანი ფუძე — შემდეგში მონაწილეობას ღებულობენ ნივთიერებათა სხვაგვარ ცვლაში.

არჩევენ ოთხი სახის ფოსფოლიპაზას: 1) ფოსფოლიპაზა A ააქტივებს პირველი ცხიმოვანი მჟავას ჩამოცილებას, რის შედეგად მიიღება α -ლიზოფოსფატიდი, 2) ფოსფოლიპაზა B ანთავისუფლებს მეორე ცხიმოვანი მჟავას α -ლიზოფოსფატიდისაგან გლიცერილფოსფორილქოლინს, 3) ფოსფოლიპაზა C მოქმედებს იმ ბმაზე, რომლითაც დიგლიცერიდი დაკავშირებულია ფოსფორის მჟავასთან. რეაქციის შედეგად მიიღება, ერთი მხრივ, დიგლიცერიდი, და მეორე მხრივ ფოსფორილირებული აზოტოვანი ფუძე და 4) ფოსფოლიპაზა D მოქმედებს იმ ბმაზე, რომლითაც ფოსფორის მჟავა დაკავშირებულია აზოტოვან ფუძესთან. შედეგად თავისუფლდება აზოტოვანი ფუძე და ფოსფატიდის მჟავა. ზემოხსენებული ფერმენტების მოქმედება მოცემულია ქვემოთ. სქემის სახით ლეციტინის მოლეკულის დაშლის მაგალითზე:

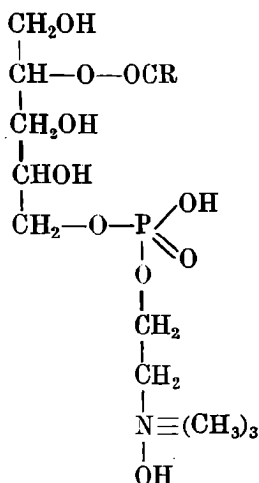


ლეციტინის ფერმენტული დაშლის სქემა

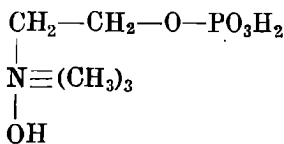
ლეციტინის დაშლის პროდუქტებია:



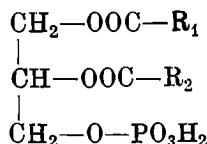
α-იზოლეციტინი



გლიცერილფოსფორილქოლინი

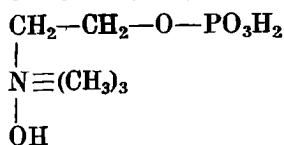


ფოსფორილქოლინი

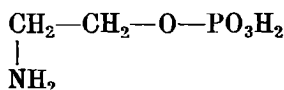


ფოსფატიდის მჟავა

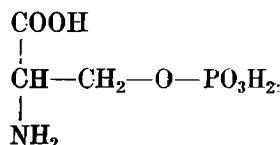
რაც შეეხება ფოსფატიდების სინთეზის საკითხს მცენარეებში, ის შესწავლილია ნაკლებად. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ სინთეზი აქ ცხოველის უჯრედის მსგავსად მიმდინარეობს. ფოსფატიდების სინთეზის წყაროდ ცხოველის უჯრედში (ტვინში და ღვიძლში) მოიხმარება გლიცერინფოსფორის მჟავა და ფოსფორილირებული აზოტოვანი ფუძეები — ფოსფორილეთანოლამინი ან ფოსფორილქოლინი:



ფოსფორილქოლინი



ფოსფორილეთანოლამინი

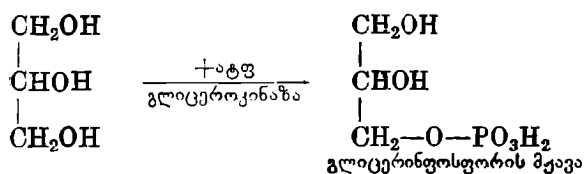


ფოსფორილსერინი

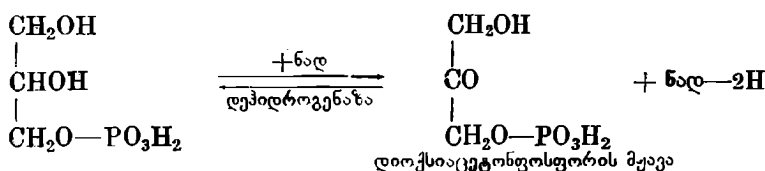
გარდამავალი საფეხურის სახით წარმოიშობა: გლიცერილფოსფორილქოლინი და გლიცერილფოსფორილეთანოლამინი. ამ შუალედ პროდუქტებს საბოლოოდ უკავშირდება გააქტივებული ცხიმოვანი მჟავები. ცხიმოვანი მჟავების გააქტივება კი კოენზიმი A-ს შემწეობით ხდება. ფოსფატილებს სინთეზის ეს გზა დამტკიცებულია ფერმენტულ მოდელებზე, ზადაც სუბსტრატად აღებული იყო ნიშანდებული ნაერთები.

ფოსფორილებს სინთეზს წინ უძღვის დიგლიცერიდის შექმნა; ეს ნაერთი საერთო წინამორბედია როგორც ცხიმების, ისე ფოსფორილებისათვის. იმ შემთხვევაში, თუ დიგლიცერიდში ჩაინაცვლა ცხიმოვანი მჟავა, წარმოიშობა ცხიმი, თუ ჩაინაცვლა ფოსფორილირებული აზოტოვანი ფუნქცი, იქმნება ფოსფატიდი. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ მოლოდინის მიუხედავად, გლიცერინის უშუალო აცილირება კოენზიმ-A-გააქტივებული ცხიმოვანი მჟავათი არ მიმდინარეობს.

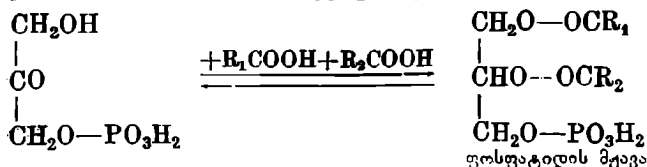
როგორც ირკვევა, ცხიმისა და ფოსფატილების სინთეზის პირველი ეტაპი გლიცერინის ფოსფორილირებასთან არის დაკავშირებული. ამ რეაქციის გააქტივება წარმოებს გლიცერატკინაზით და ატფ-ის კოფერმენტული მოქმედებით.



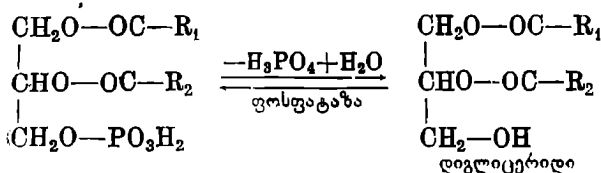
სინთეზის მეორე ეტაპზე გლიცერინფოსფორის მჟავა ნაღის თანდასწრებით დეჰიდრირებას განიცდის და დიოქსიაცეტონფოსფატად გარდაიქმნება. ამ რეაქციას ააქტივებს გლიცერინფოსფატდეჰიდროგენაზა:



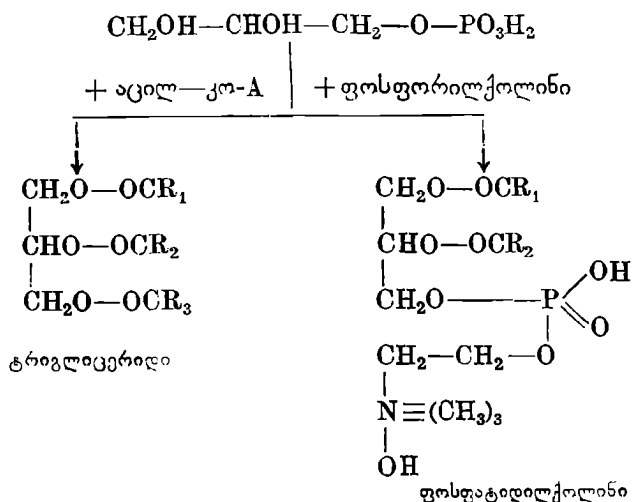
მესამე ეტაპზე კო-A-თი გააქტივებული ცხიმოვანი მჟავები ფერმენტ ფოსფოგლიცერინაცილზას კატალიზური მოქმედებით კავშირდება დიოქსიაცეტონფოსფატთან და მიიღება ფოსფატიდის მჟავა. ფოსფატიდის მჟავას ცხიმებისა და ფოსფორილების სინთეზში ცენტრალური ადგილი უჭირავს.



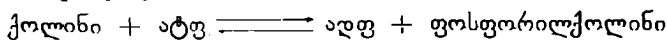
მეოთხე ეტაპზე ფოსფატიდის მჟავა ფოსფატიდატფოსფოტაზას მოქმედებით კარგავს ფოსფატის ნაშთს და მიიღება დიგლიცერიდი.



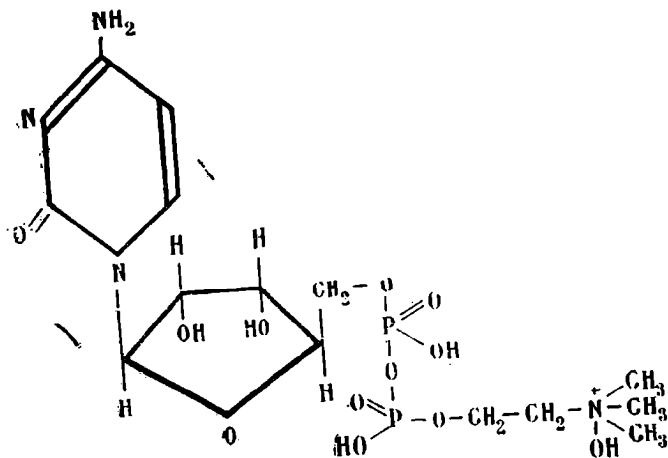
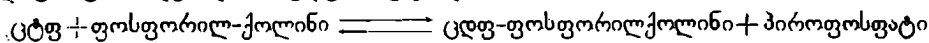
მეზუთე ეტაპზე დიგლიცერიდი ან აცილირებას განიცდის კო-A აცილის საშუალებით და იქმნება ტრიგლიცერიდი, ანდა რეაგირებს ფოსფორილირებულ აზოტოვან ფუძესთან და მიიღება ფოსფატიდი. პირველი რეაქცია აქტივდება დიგლიცერიდაცილტრანსფერაზით, ხოლო მეორე — შესაფერისი ტრანსფერაზით (ფოსფატიდილქოლინის შემთხვევაში ქოლინფოსფოტრანსფერაზით):



აზოტოვანი ფუძის გააქტივებისათვის საჭიროა მისი წინასწარი ფოსფორილირება. ამ რეაქციისათვის საჭიროა ფერმენტული სისტემა, რომელიც ატფ-დან ფოსფატის ნაშთს გადაიტანს აზოტოვან ფუძეზე. ქოლინის შემთხვევაში ეს ფერმენტი არის ქოლინკინაზა:



რეაქციის შემდეგ ფაზაში ფოსფორილქოლინი გადაიტანება დიგლიცერიდზე. მაგრამ წინასწარ საჭირო ხდება ფოსფორილქოლინის გააქტივება. ეს ხერხდება ციტიდინტრიფოსფატისა (ცტფ) და ფერმენტ ფოსფორილქოლინ-ციტიდილ ტრანსფერაზის საშუალებით. რეაქციის შედეგად მიიღება ციტიდინ-დიფოსფორილქოლინი (ცდფ — ფ ქოლინი)



ციტიდინდი-ფოსფორილქოლინი

შემდეგ ფაზაში ცდფ-ქოლინი დაკავშირებული ფოსფორილქოლინი მოიხმარება დიგლიცერიდთან ერთად ფოსფატიდილქოლინის სინთეზისათვის. ამ რეაქციას ააქტივებს ფერმენტი ფოსფორილქოლინგლიცერიდტრანსფერაზა:

დიგლიცერიდი + ცდფ-ქოლინი $\rightleftharpoons$ ფოსფატიდილქოლინი + ცმფ

ციტიდინტრიფოსფატის რეზინთეზი ხორციელდება ფერმენტ ტრანსფოსფორილაზას საშუალებით ატფ-ის ხარჯზე:

ცმფ + ატფ $\rightleftharpoons$ ამფ + ცტფ.

რაც შეეხება ფოსფატიდების მოლეკულაში შემავალ აზოტოვან ფუძეებს, ზოგიერთი მათგანის სინთეზი ცხოველს არ შეუძლია და უკანასკნელი ამ მხრივ დამოკიდებულია საკვებში მიცემულ მასალაზე. მაგალითად, როდესაც საკვებში წარმოდგენილი არ არის ქოლინი ანდა ნაერთი, რომელსაც შეუძლია თავისი მეთილის ჯგუფი გადასცეს ეთანოლამინს, ადგილი აქვს ღვიძლში ცხიმის ზედმეტი რაოდენობით დაგროვებას. ეს მოვლენა იმაზეა დამოკიდებული, რომ ცხიმის ტრანსპორტი ღვიძლიდან შესაძლებელი ხდება ფოსფატიდების საშუალებით. იმ შემთხვევაში, როდესაც ფოსფატიდების სინთეზი დაბრკოლებულია, მაგალითად, ქოლინის უქონლობის გამო, ცხიმი გამოუყენებლად ღვიძლში გროვდება.

მეთილის ჯგუფის ეთანოლამინზე გადაცემაში მონაწილეობას ღებულობს ვიტამინი B₁₂.

ჩვენს განკარგულებაში არის საბუთი ვიფიქროთ, რომ დანარჩენი გლიცეროფოსფატიდების სინთეზი ფოსფატიდილქოლინის მსგავსად მიმდინარეობს. მაგრამ არსებობს კიდევ მათი სინთეზის მეორე გზა. ეს გზა დაკავშირებულია ფოსფოლიპიდების მოლეკულაში აზოტოვანი ფუძეების ურთიერთგარდაქმნის შესაძლებლობასთან, სახელდობრ ფოსფატიდილსერინი $\rightleftharpoons$ ფოსფატიდილეთანოლამინი $\rightarrow$ ფოსფატიდილქოლინი.

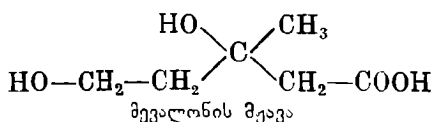
ზემოხსენებული მექანიზმით ფოსფატიდილსერინი უშუალოდ დეკარბოქსილირებას განიცდის, ხოლო ფოსფატიდილეთანოლამინის მეთილირებისას მიიღება ფოსფატიდილქოლინი.

დანარჩენი ფოსფატიდების სინთეზი (სფინგომიელინების, ფოსფატიდილ-ინოზიტიდების, აცეტალფოსფოლიპიდების) ზასიათდება თავისებურებით, მაგრამ ყველა შემთხვევაში ციტიდინტრიფოსფატს ენიჭება უნივერსალური მნიშვნელობა, როგორც ტრანსფერაზულ კოფერმენტს.

ფოსფატიდების მნიშვნელობის შესახებ ლაპარაკობს ის ფაქტი, რომ პროტოპლაზმაში წარმოდგენილი ლიპიდების უმეტესი ნაწილი ფოსფატიდებია.

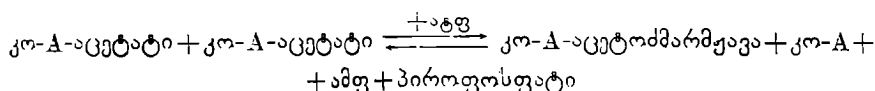
სტეროლების სინთეზისათვის ძმრის მქავეს ნაშთები მოიხმარება. ეს დამტკიცებული იყო ცდებით, სადაც ცხოველს ეძლეოდა ძმარმქავე, რომელიც ნიშანდებულ ნახშირბადსა და წყალბადს შეიცავდა. გამოიჩვენა, რომ ნიშანდებული ძმარმქავეს ნაშთები ქოლესტერინში გადადის.

თუ რა გზით გარდაიქმნება ძმარმქავე სტეროლის ბირთვად, ჯერ საბოლოოდ გარკვეული არ არის, მაგრამ უკვე ცნობილია ამ გარდაქმნის ძირითადი გზები. პირველ ყოვლისა, გაირკვა, რომ სინთეზის ერთ-ერთი შუალედი პროდუქტი არის მევალონის მქავე და სქვალენი.

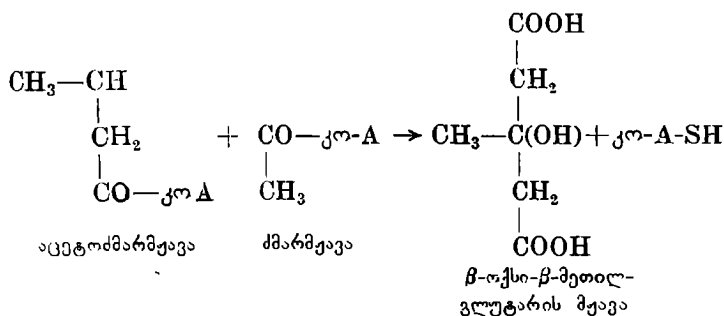


დიდი შრომა დაიხარჯა იმ ქიმიურ გარდაქმნათა დადგენისათვის, რომელნიც საფუძვლად უდევს ძმარმჟავადან მევალონის მჟავას სინთეზს. საცდელ ობიექტად აღებული იყო ღვიძლისა და ბაქტერიული პრეპარატები. კარგ ობიექტს ამ საკითხის შესწავლისათვის წარმოადგენენ მცენარეები, რომელნიც ხასიათდებიან იზოპრენის ნაერთების სინთეზის უნარით.

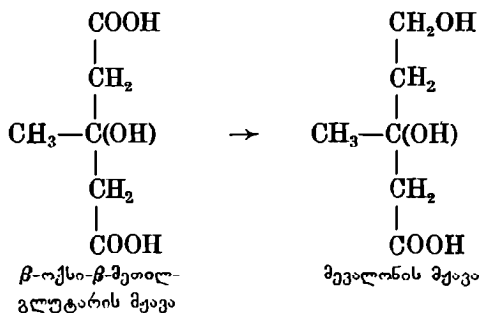
გაირკვა, რომ სინთეზის პირველი ეტაპი დაკავშირებულია გააქტივებული აცეტო-ძმრის მჟავას შექმნასთან:



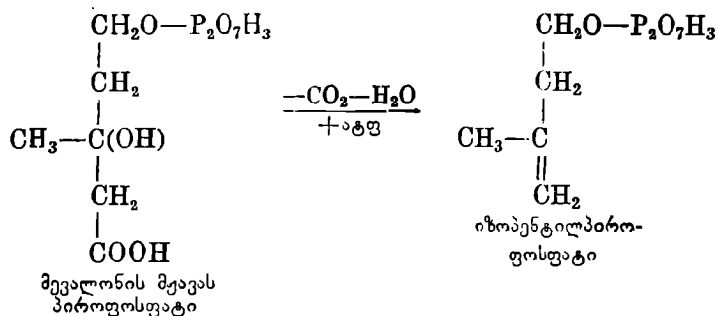
სინთეზის მეორე ეტაპზე გააქტივებული აცეტოძმარმჟავა რეაგირებს კიდევ ერთ მოლეკულა ძმარმჟავასთან და ჯერ კიდევ საბოლოოდ გაურკვეველი მექანიზმით კონდენსირდება β -ოქსი- β -მეთილგლუტარის მჟავად.



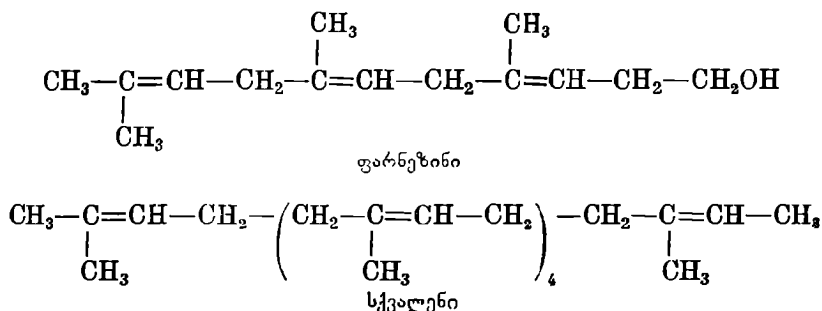
შემდეგ ეტაპზე β -ოქსი- β -მეთილგლუტარის მჟავა ნად-2H-ის თანდასწრე-ზისას განიცდის აღდგენას და α -კარბოქსილის ჯგუფი პირველად სპირტის ჯგუფად გარდაიქმნება და წარმოიშობა მევალონის მჟავა.



საფუვრებისა და ღვიძლის ჰომოგენატები მევალონის მჟავადან წარმოშობენ სქეალენს. მევალონის მჟავადან იზოპენტლიპროფოსფატის სინთეზისათვის უპირველეს ყოვლისა საჭიროა ატფ-ი. ამ რეაქციის მსვლელობისას მევალონის მჟავას სცილდება კარბოქსილის ჯგუფი CO_2 სახით.



სამი მოლეკულა იზოპენტილპიროფოსფატის კონდენსაციის შედეგად ჭერ-
იქმნება ფარნეზინი, ხოლო უკანასკნელიდან სქვალენი:



სქვალენი პირველად გამოყოფილი იყო ზეიგენის ღვიძლის ცხიმიდან; ქი-
მიურად ის დეჰიდროტერპენს წარმოადგენს. საგულისხმოა, რომ ის აშენებუ-
ლია იზოპრენის 6 ნაწიისაგან. სქვალენი განიცდის გარდაქმნათა მთელ რიგს.
რაც დაკავშირებულია მის ციკლიზაციასა და კონდენსაციასთან და საბოლოოდ
მიიღება ქოლესტერინი.

საჭიროა აქ აღინიშნოს, რომ ყველა ის ნაერთი, რომლის სტრუქტურული
ერთეული არის იზოპრენი (სპირტი — ფიტოლი, კაროტინოიდები, კაუჩუკი,
ვიტამინები A და K ტოკოფეროლი) იქმნება იმავე ქიმიური მექანიზმებით,
როგორც სტეროლები.

§ 6. ნახშირწყლუბისა და ცხიმების ურთიერთპირობითი კავშირი

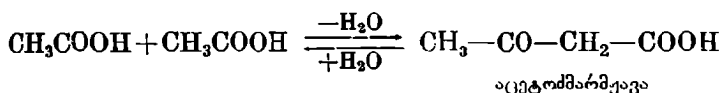
პრაქტიკიდან ცნობილია, რომ ცხოველებს, რომელთა რაციონში ცხიმები
გამოკლებულია, უნარი აქვთ დააგროვონ სათანადო რაოდენობის ცხიმი. მიღებულია, რომ
ეს ცხიმი ნახშირწყლებიდან იქმნება. ცნობილია აგრეთვე, რომ ცხიმი მცენარე-
ში არ წარმოადგენს პირველადი სინთეზის პროდუქტს. იბადება კითხვა, თუ
რა გზით მიმდინარეობს ცხიმის სინთეზი. ნახშირწყლების უშუალო გარდაქმნა
ცხიმოვან მჟავაში ძნელი წარმოსადგენია, ვინაიდან, ქიმიური შენების თვალსა-
ზრისით, ისინი ნაერთების სხვადასხვა კლასს ეკუთვნიან. ამისათვის უნდა და-
ვუშვათ, რომ ცხიმოვანი მჟავების შექმნა არის რთული ბიოქიმიური გარდაქ-
მების შედეგი.

მხედველობაში მისაღება ის ფაქტი, რომ ზეთოვან მცენარეთა თესლის
გალივებისას და ღვიძლში ცხიმოვანი მჟავების გარდაქმნისას წარმოიშობა ისეთი
ნაერთები, რომლებიც თავისი თვისებებით ნახშირწყლების ცვლის შუალედ
პროდუქტებს ემსგავსებიან. მსგავსი ნაერთები შეიქმნება აგრეთვე ამინომჟა-

ვთა ღეზამინირების შედეგად. ყველაფერი ეს იმის დამამტკიცებელია, რომ ნახშირწყლების, ცხიმებისა და ცილოვან ნივთიერებათა ბიოქიმიური კავშირი მყარდება მათი გარდაქმნის დროს წარმოშობილი შუალედი პროდუქტებით.

შუალედი პროდუქტი, რომელიც ნახშირწყლების ცვლას ცხიმების ცვლასთან აკავშირებს, არის ძმარმევა. ნახშირწყალი ცხიმოვან მჟავად გარდაიქმნება ძმარმევის საშუალებით, ე. ი. ნახშირწყლების გარდაქმნის დროს წარმოშობილი ძმარმევიდან იწყება ცხიმოვანი მჟავას სინთეზი. მეორე მხრივ, როდესაც ცხიმოვანი მჟავა ღეგრადაციას განიცდის, გარდამავალი საფეხურის სახით იქმნება ძმარმევა, რომლის ნახშირორჟანგად და წყლად საბოლოო დაუანგვა წარიმართება იმავე გზით, როგორც ნახშირწყლების ცვლის დროს.

ღიაბეტით დაავადებისას ნახშირწყლების მოხმარება ორგანიზმის მიერ ვერ ხერხდება და გლუკოზა შარდში გადადის. ცხიმოვანი მჟავების ღეგრადაცია კი კეტო-და ოქსიმჟავებამდე ამ დროს დაუბრკოლებლივ მიმდინარეობს. ამ ნაერთების გარდაქმნა იძლევა, როგორც ეს ჩვენ ზემოთ დავინახეთ, გააქტივებულ ძმარმევას. ეს ძმარმევა რომ დაიქანგოს, უნდა დაუკავშირდეს ნახშირწყლების გარდაქმნის შუალედ პროდუქტებს, სახელდობრ, მჟაუნძმარმევას. ძმრის მჟავას დაკავშირება ნახშირწყლების ცვლის შუალედ პროდუქტებთან აუცილებელია. წინააღმდეგ შემთხვევაში ძმრის მჟავა დაუქანგავი უნდა დარჩეს. ძმრის მჟავას დაკავშირება ღიაბეტის დროს ვერ ხერხდება ნახშირწყლებთან ცვლის შეკავების გამო. ამიტომ გააქტივებული ძმარმევას ორი მოლეკულა ერთიმეორესთან კონდენსირდება და ორგანიზმში გროვდება აცეტოძმარმევა.



ამგვარად ირკვევა, რომ ცხიმებიდან აცეტონის სხეულების დაგროვება ღიაბეტის დროს არის ნახშირწყლების ცვლის შეკავების შედეგი.

ნახშირწყლებიდან და ცილებიდან ცხიმის შექმნა ორგანიზმში, როგორც ეს ზემოთ იყო თქმული, ადვილად წარმოებს. პირუკუ პროცესი — ცხიმებიდან ნახშირწყლების სინთეზი, როგორც ირკვევა, გაძნელებულია. ამის მიზეზი იმაში უნდა ვეძიოთ, რომ ძმრის მჟავადან პიროყურძნის მჟავას სინთეზი ორგანიზმში ვერ ხორციელდება. პიროყურძნის მჟავას შექმნა კი ნახშირწყლების სინთეზისათვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს.

თ ა ვ ი მ ე ხ უ თ ი

ნახშირწყლები

ნახშირწყლების სახელწოდებით გაერთიანებულია ისეთი ნივთიერებები, რომელთაც მცენარეთა სამეფოში განსაკუთრებული გავრცელება აქვთ და საერთოდ სასიცოცხლო პროცესებში უდიდეს როლს ასრულებენ.

ზოგიერთი მათგანი (სახამებელი, შაქრები, ინულინი და გლიკოგენი) საკვებ მასალას წარმოადგენს და ამ მიზნისათვის ორგანიზმი აგროვებს მათ როგორც ენერგიის წყაროს. დანარჩენ ნაწილს კი (როგორც მაგალითად, ცელულოზას), გარდა ამისა, მექანიკური ფუნქცია აქვს, შედის მცენარის უჯრედის კედლის შემადგენლობაში და მას გარეშე ზეგავლენებისაგან ფარავს.

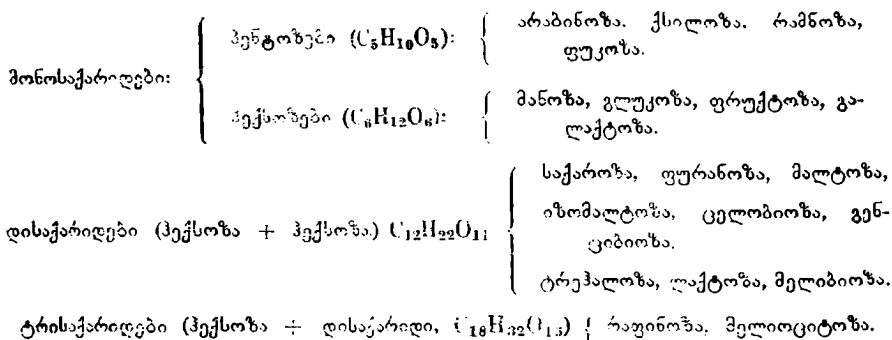
ამ ორი ჯგუფისაგან განცალკევებით დგას ნახშირწყლების ის ჯგუფი, რომელიც ნახშირწყლების გარდაქმნის პროდუქტებს შეიცავს. ეს ჯგუფი ორგანიზმში სათადარიგო მასალის სახით არ გროვდება, მაგრამ სასიცოცხლო პროცესებში უმნიშვნელოვანეს როლს ასრულებს.

§ 1. ნახშირწყლების კლასიფიკაცია

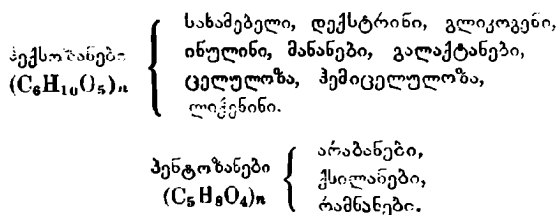
ფიზიკურ თვისებათა მიხედვით, როგორც, მაგალითად, წყალში ხსნადობა, გემო და სხვ., ნახშირწყლები შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად: შაქრები და არაშაქრები; დეტალური კლასიფიკაცია კი დამყარებულია მათ ქიმიურ შენებაზე. ამ კლასიფიკაციის პრინციპი დამყარებულია ნახშირწყლების რთული მოლეკულის შენებასა და მისი შემადგენელი ნაწილების ქიმიურ თვისებებზე. გამორკვეულია, რომ რთული ნახშირწყლების მოლეკულის ჰიდროლიზური დაშლის დროს წარმოიშობა მარტივი შაქრები, რომელთა შენებაში მონაწილეობას იღებს ხუთი ან ექვსი ნახშირბადის ატომი. ამ მარტივი შემადგენელი ნაწილების შექმნით მთავრდება რთული ნახშირწყლების ჰიდროლიზი.

მარტივ შაქრებს, რომელთა ჰიდროლიზი არ შეიძლება, მონოზები ანუ მონოსაქარიდები ეწოდება. ორი მონოზის დაკავშირებისას იქმნება დისაქარიდი, სამისას — ტრისაქარიდი და მრავალი მონოზის ნაშთის დაკავშირებისას — პოლისაქარიდი. ბუნებაში მონოზებიდან გავრცელება აქვთ პენტოზებსა და ჰექსოზებს. ქვემოთ მოტანილია ბუნებრივი ნახშირწყლების ცხრილი, საიდანაც შეიძლება მათ ურთიერთგანსხვავებაზე ზოგადი წარმოდგენა ვიქონიოთ.

შ ა მ რ ე ბ ი:

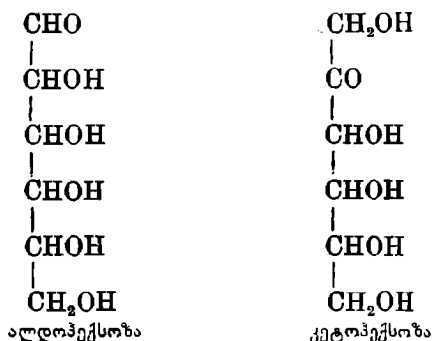


ა რ ა შ ა მ რ ე ბ ი:



§ 2. შაქრების შენება და იზომერია

ნახშირწყლების წარმომადგენელთა სიმრავლე მათი სტრუქტურული და სივრცითი იზომერიისაგან გამომდინარეობს; ამ მხრივ ბუნებას დანარჩენი ნივთიერების მიმართ ასეთი სიუხვე არ გამოუჩენია. შაქრების სტრუქტურული იზომერია, როგორც ცნობილია, გამომდინარეობს მათ მოლეკულაში მონაწილე ფუნქციონალურ ჯგუფთა შენების სხვაობისაგან. მაგალითად, გლუკოზაში მონაწილეობას ღებულობს ერთი პირველადი, ოთხი მეორადი სპირტის ნაშთი და ალდო-ჯგუფი, ფრუქტოზაში—ორი პირველადი, სამი მეორადი სპირტის ნაშთი და კეტო-ჯგუფი. მიუხედავად იმისა, რომ ამ ორი შაქრის ემპირიული ფორმულა ერთი და იგივეა, მათი ქიმიური და ფიზიკური თვისებები სხვადასხვაა.

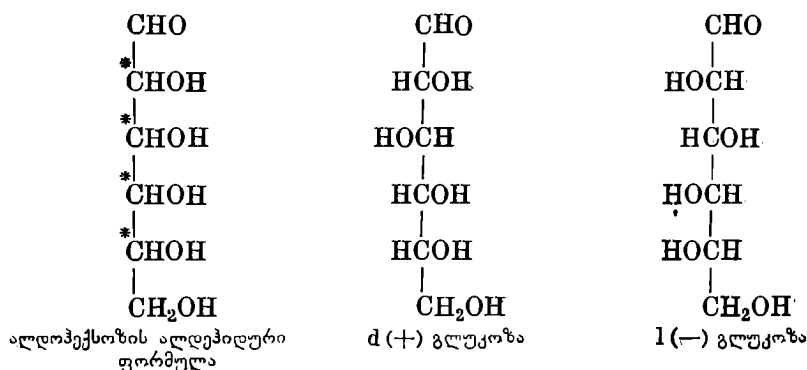


§ 3. ალდოჰექსოზების სტერეოიზომერია

სივრცითი იზომერია დამოკიდებულია შაქრების მოლეკულაში შემაჯავლი ნახშირბადის ასიმეტრიულ ატომებზე. შაქარში შემაჯავლი ასიმეტრიული ნახშირბადის რიცხვი რამდენიმეს აღწევს, რის გამო იზომერთა რიცხვი მატუ-

ლობს. ე ა ნ ტ-ჰ ო ფ ი ს კანონის თანახმად, სტერეოიზომერთა რიცხვი უდრის 2^n -ს, სადაც n ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომთა რიცხვია.

ალდოჰექსოზას ალდეჰიდური ფორმულის განხილვიდან ჩანს, რომ მის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ოთხი ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომი; მაშასადამე, უნდა არსებობდეს 16 ოპტიკურად აქტიური იზომერი ($2^4=16$).



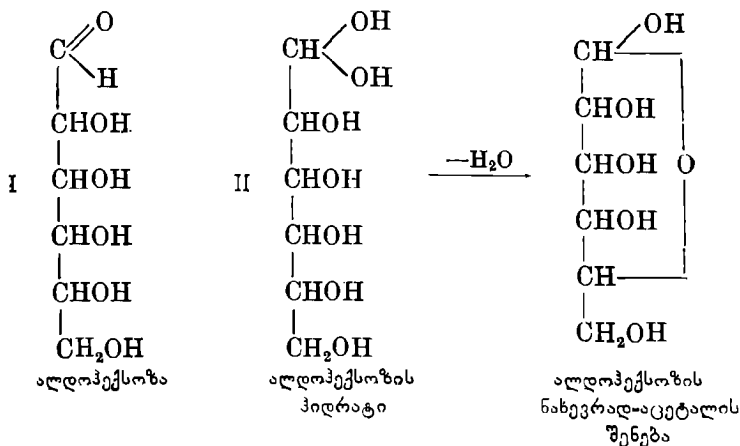
აღნიშნული 16 იზომერიდან ყოველი წყვილი (მაგალითად, მარცხენა და მარჯვენა გლუკოზა) ერთიმეორის სარკის გამობატულებას წარმოადგენს. ყოველი წყვილი ერთი და იგივე ქიმიური და ფიზიკური თვისებებით ხასიათდება, გარდა ოპტიკური აქტივობის ნიშნისა: პოლარიზებულ სხივს ერთი აბრუნებს მარცხნივ იმავე კუთხის ოდენობით, როგორც მეორე მარჯვნივ.

მიუხედავად იმისა, რომ მარჯვენა და მარცხენა გლუკოზა ერთიმეორისაგან ქიმიურად არაფრით განსხვავდება, მათი ბიოქიმიური გარდაქმნის უნარი სულ სხვადასხვაა. მარჯვენა გლუკოზა წარმოადგენს ნაერთს, რომელიც უჯრედის მიერ სხვადასხვა დანიშნულებათვის მოიხმარება, მაშინ როდესაც მარცხენა მისთვის გამოუყენებელია. ამ მოვლენის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ უჯრედში ფერმენტების მოქმედება, პირველ ყოვლისა, დამოკიდებულია გარდასაქმნელ ნაერთში ჯგუფების სივრცეში განწყობაზე.

ალდოჰექსოზას შენებიდან გამომდინარეობს, რომ უნდა არსებობდეს 16 იზომერების 8 წყვილი, სადაც ყოველ წყვილში ერთი იზომერი მეორისაგან განსხვავდება მხოლოდ ოპტიკური ნიშნით (მარჯვენა და მარცხენა გალაქტოზა, მარჯვენა და მარცხენა მანოზა და სხვ.). ყოველ წყვილს ერთი რაციმული შეესაბამება და ამისათვის იზომერების რიცხვი აღწევს $16+8=24$ -ს.

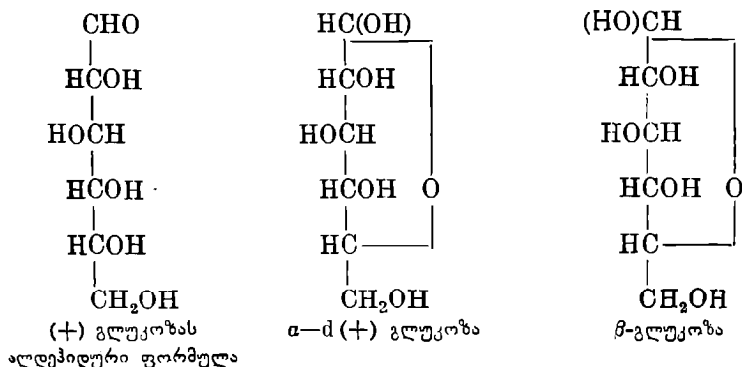
ამასთანავე აღსანიშნავია, რომ ერთი წყვილის წარმომადგენელი დანარჩენებისაგან განსხვავდება არა მარტო ოპტიკური ნიშნით (მინუსი ან პლუსი), არამედ ოპტიკური აქტივობითაც (რიცხობრივი სიდიდით) და ქიმიური, ფიზიკური და ბიოქიმიური თვისებებითაც (მაგალითად, d (+) გლუკოზა d (+) გალაქტოზასაგან).

ტოლენსმა (1888 წ.) შენიშნა, რომ შაქრების ალდო-და კეტო-ჯგუფები თავისუფალი ჯგუფების ფუნქციებს არ ატარებენ. მის მიერ წამოყენებულ იქნა მოსაზრება, რომ შაქრებს ციკლური შენება აქვთ.



ჰექსოზების ციკლური შენების გამო ასიმეტრიული ნახშირბადების რიცხვი უკვე ოთხი კი არ რჩება, არამედ ხუთს აღწევს: ამისათვის უნდა არსებობდეს მარცხენა გლუკოზას (და აგრეთვე დანარჩენი მონოზების) კიდეც ორი სტერეოიზომერი. მაშასადამე, ალდოჰექსოზების სტერეოიზომერთა რიცხვი ორჯერ მატულობს და აღწევს $2^5 = 32$ -ს. ალდო-ჰგუფის ნახშირბადის ატომს, მისი განსაკუთრებული თვისებების გამო, უწოდებენ გლუკოზიდურ ნახშირბადის ატომს, და მის ნაწარმებს — გლუკოზიდებს. ანსხვავებენ α -და β -გლუკოზიდებს.

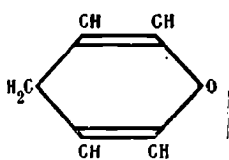
ალდოჰექსოზების შენებისაგან გამომდინარეობს იმ მოვლენის განმარტება, რომელსაც მუტაროტაცია ეწოდება. შემჩნეულია, რომ თითქმის ყოველი შაქარი ხსნარში გადაყვანისას პირვანდელ ოპტიკურ აქტივობას არ ინარჩუნებს. დროის განმავლობაში ის იცვლება და მუდმივ რიცხვს მხოლოდ რამდენიმე წნის შემდეგ აღწევს. მაგალითად, გლუკოზა, რომელიც მიიღება β -მეთილ-გლუკოზიდან (β -გლუკოზა), დასაწყისში აჩვენებს ხვედრითი ბრუნვის $+19,8^\circ$ -ს, რამდენიმე წნის შემდეგ ეს რიცხვი მატულობს $+52,2^\circ$ -მდე. მეორე მხრივ, α -გლუკოზას დასაწყისში ახასიათებს ხვედრითი ბრუნვა დაახლოებით $+113^\circ$, მაგრამ განსაზღვრული დროის შემდეგ ეს რიცხვი მცირდება იმ ოდენობამდე, რომელზედაც დავიდა β -გლუკოზას ხვედრითი ბრუნვა, ე. ი. $+52,2^\circ$ -მდე.



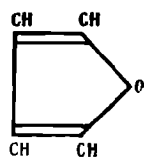
ვინაიდან ოპტიკური აქტივობა დამოკიდებულია შენებაზე, უნდა ვიგულისხმოთ, რომ შაქრის ეს ორი ეპიმერული იზომერი ერთიმეორეში გადადის; მას შემდეგ, რაც მათ შორის ხსნარში წონასწორობა მყარდება, ოპტიკური აქტი-

ვობა განსაზღვრულ მუდმივ ოდენობას აღწევს. მუტაროტაცია არის მოვლენა, რომელიც შაქრების ციკლური შენების ცვლილებისაგან გამომდინარეობს.

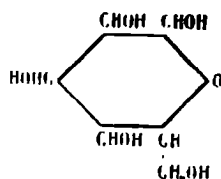
ჰ ა ვ რ ს ი ს მიერ მიღებულია, რომ შაქრების შენება გამომდინარეობს პირანის ან ფურანის ბირთვისაგან.



პირანი

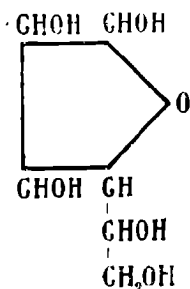


ფურანი

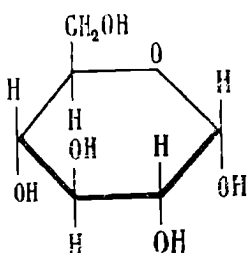


პექსოპირანოზა

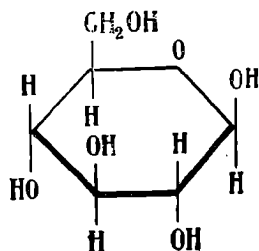
α - და β -გლუკოზების სტრუქტურული ფორმულა, გამომდინარე პირანის ბირთვისაგან, შემდეგნაირად გამოიხატება:



პექსოფურანოზა



α -d (+) გლუკოზა



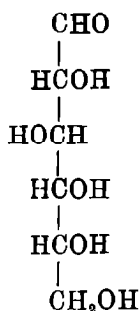
β -d (+) გლუკოზა

ზემოთ მოტანილი ექვსკუთხედების წვეროები ნახშირბადის ატომებს წარმოადგენენ, ხოლო ერთი წვერო, რომელიც მესხეთე ნახშირბადის ატომს პირველთან აკავშირებს, წარმოადგენილია ჟანგბადით.

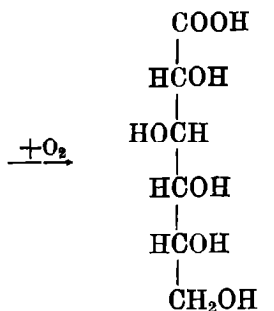
§ 4. მონოსაქარიდების ქიმიური რეაქციები

მონოსაქარიდები წარმოადგენენ ნაერთებს, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობენ კარბონილისა და სპირტის ჯგუფები. ეს ნაერთები (ოქსილდეჰიდები და ოქსიკეტონები) ტაუტომერები არიან. ამის გამო, შაქრების ყველა ქიმიური რეაქცია ამ თავისებური შენებიდან გამომდინარეობს.

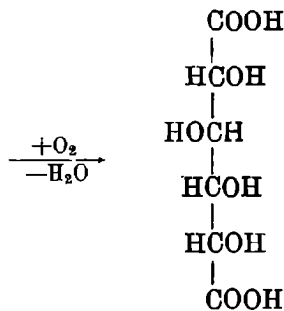
დაჟანგვა. ალდოზები და კეტოზები ქიმიური თვისებებით, საზოგადოდ, ერთმანეთისაგან დიდად არ განსხვავდებიან. განსხვავება უფრო მკვეთრად შედგენდება დაჟანგვისას; ალდოზები დაჟანგვისას ჯერ იძლევიან ერთფუძიანი ალდონის მჟავას და შემდეგ ორფუძიანი შაქრის მჟავას. მაგალითად, გლუკოზა:



d (+) გლუკოზა

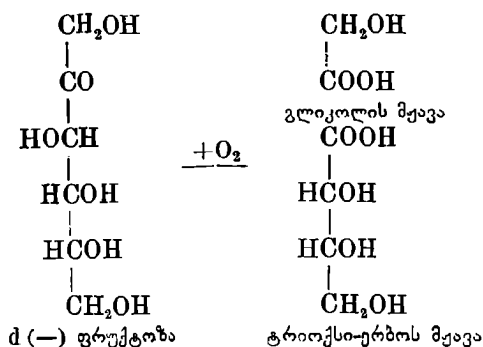


გლუკონის მჟავა

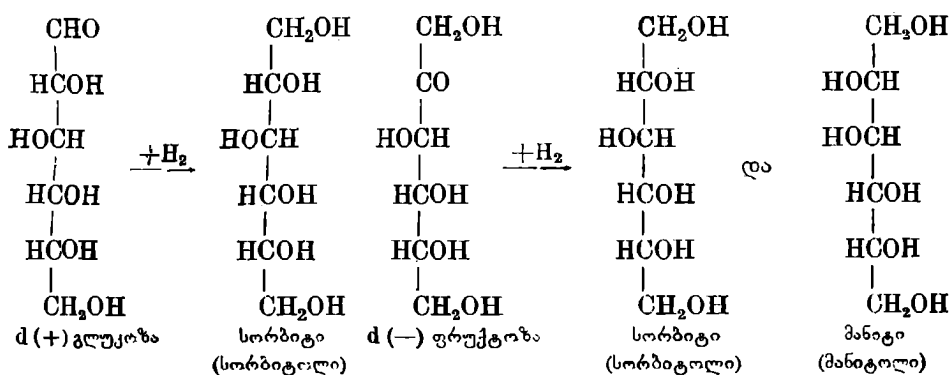


გლუკო-შაქრის მჟავა

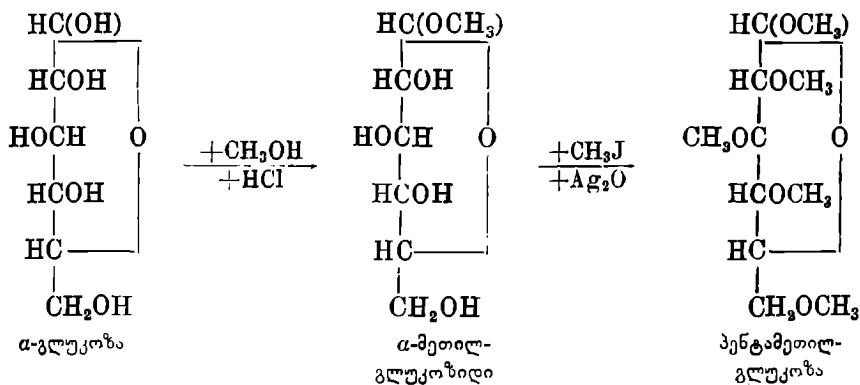
კეტოზები დაუანგვას უფრო ეწინააღმდეგებიან. შესაფერის პირობებში ჯაჭვი წყდება და წარმოიშობა ორი მჟავა. მაგალითად, ფრუქტოზას შემთხვევაში:



ა ლ დ გ ე ნ ა. ალდოზები და კეტოზები ალდგენისას იძლევიან შესაფერის სპირტებს:

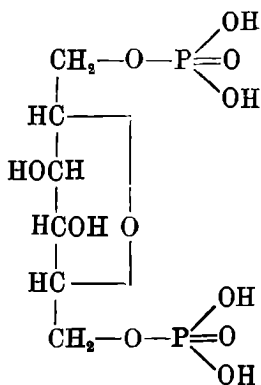


მონოსაკარიდეების ეთერები. ზემოთ მოტანილი რეაქციები გამომდინარეობენ შაქრების შენებაში მონაწილე კარბონილის ჯგუფის თვისებებიდან. გარდა ამისა შაქრებს, როგორც მრავალატომიან სპირტებს, სპირტის ჯგუფის რეაქციებიც ახასიათებს. ამ რეაქციებში მელავნდება კარბონილის ჯგუფის თავისებური შენება. როგორც ცნობილია, კარბონილის ჯგუფს მონოსაკარიდებში ნახევრად აცეტალის შენება აქვს. ამ აცეტალის ჰიდროქსილის თვისებები განსხვავდება შაქრის დანარჩენი ჰიდროქსილის თვისებებისაგან, რის გამოც კარბონილის ნახშირბადს ეწოდება გლუკოზიდური ნახშირბადი. გლუკოზიდური ჰიდროქსილი მარილის მჟავით დამუშავებისას მეთილის სპირტის ხსნარში მეთილირდება, მაშინ როდესაც დანარჩენი ჰიდროქსილის მეთილირებისათვის საჭიროა მეთილ-იოდით და ვერცხლის ჟანგით უფრო ენერგიული დამუშავება. უკანასკნელ შემთხვევაში კარბონილის ჯგუფის ალდგენითი თვისებების აცილებისათვის საჭიროა გლუკოზიდური ჰიდროქსილი წინასწარ მეთილირებულ იქნეს.



ამ გზით ჰაეორსის მიერ დადგენილ იქნა სხვადასხვა მონოსაქარიდის შენება და მათი სტრუქტურული განსხვავება.

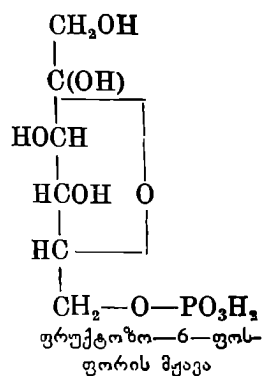
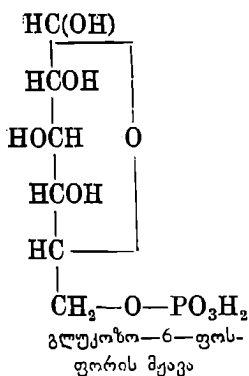
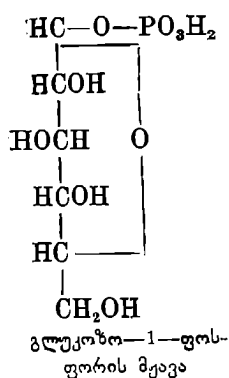
მონოსაქარიდების ეს თერები. მონოსაქარიდების ესთერები ორგანულ მჟავებთან (მაგალითად, ძმრის მჟავასთან) მნიშვნელოვან ნაერთებს წარმოადგენენ მონოსაქარიდების სტრუქტურის დადგენის თვალსაზრისით. მეორე მხრივ, დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს ფოსფორის მჟავას ესთერებს. ისინი იქმნებიან უჯრედში და უკანასკნელ ხანში მკვლევრების დიდ ინტერესს იპყრობენ, რადგან ნახშირწყლების ცვლა, როგორც ირკვევა, მხოლოდ ამგვარი ესთერიფიკაციის გზით მიემართება. ელექტროუარყოფითი ფოსფორის მჟავას შესვლა ნახშირწყლის მოლეკულაში, ადიდებს რა ნახშირწყლის მოლეკულის ლაბილობას, მას მეტი გარდაქმნის უნარს ანიჭებს. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ფოსფო-ტრიქლორჟანგის მოქმედებისას ყველაზე ადვილად მიდის პირველადი სპირტის ნაშთის ესთერიფიკაცია და წარმოიშობა ე. წ. ფრუქტოზოდიფოსფორის მჟავა.



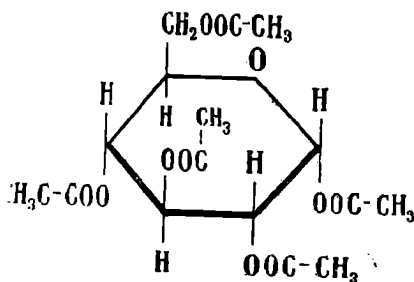
ფრუქტოზოდიფოსფორის მჟავა

გლუკოზა, ფრუქტოზა და მანოზა ბიოლოგიურ ექსპერიმენტში ერთსა და იმავე ფრუქტოზოდიფოსფორის მჟავას იძლევა.

ფრუქტოზოდიფოსფორის მჟავას გარდა დიდი ბიოქიმიური მნიშვნელობა აქვს გლუკოზო-1-ფოსფორის, გლუკოზო-6-ფოსფორისა და ფრუქტოზო-6-ფოსფორის მჟავებს.



ორგანულ სინთეზში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ნახშირწყლების აცეტილ-ნაწარმებს. აღსანიშნავია, რომ აცეტილირებულ შაქარში ის აცეტილ-ჯგუფი, რომელიც დაკავშირებულია გლუკოზიდურ ჰიდროქსილთან, ტუტია გასაპენას უფრო ძნელად განიცდის, ვიდრე დანარჩენები.



პენტააცეტილგლუკოზი

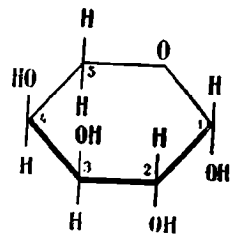
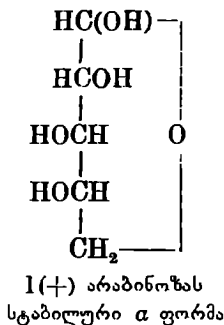
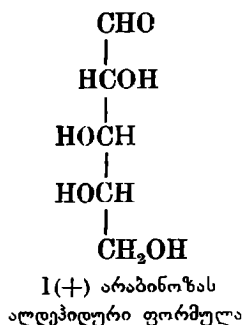
§ 5. მონოსაქარიდების ცალკე წარმოდგენილება

პენტოზები

ნახშირწყლებიდან ჩვენ აქ შევეხებით მხოლოდ იმ ნაერთებს, რომელთაც ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვთ. პენტოზები თავისუფალი სახით ბუნებაში გავრცელებული არაა. სამაგიეროდ მათი ანჰიდრიდებით — პენტოზანებით — მდიდარია მცენარეულობა. პენტოზები წარმოდგენილია აგრეთვე ნუკლეოპროტეიდებში და გლუკოზიდებში, თავისუფალი სახით გვხვდება აგრეთვე შარდში პენტოზურიის დროს. ყველა ბუნებრივი პენტოზა ეკუთვნის ალდო-პენტოზებს.

პენტოზები პენტოზანების $(\text{C}_5\text{H}_8\text{O}_4)_n$ ჰიდროლიზური დაშლის შედეგად მიიღება; ისინი წარმოადგენენ კრისტალური შენების მქონე ტკბილი გემოს ნაერთებს. განზავებულ მარილის მჟავასთან გაცხელებისას იძლევიან ფურ-ფურღოლს.

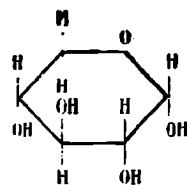
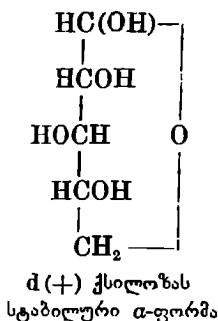
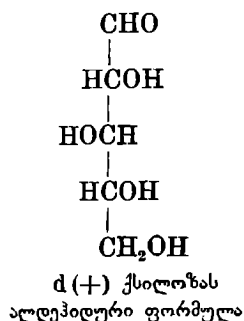
1(+)-არაბინოზა. პირველად ნაპოვნი იყო გუმი-არაბიკში, საიდანაც წარმოიშვა მისი სახელწოდება. ამ შაქრის ანჰიდრიდი არაბანი წარმოადგენს მცენარეული გუმის და წებოს (მაგალითად, ალუბლის) მთავარ შემადგენელ ნაწილს. არაბინოზას პრეპარატი მზადდება ამგვარი ნივთიერებისაგან. ბუნებრივი არაბინოზა იჩენს დადებით ოპტიკურ აქტივობას. კრისტალდება ნემსების ან პრიზმების სახით; ლღობის $t=160^\circ$; $[\alpha]_D^{20}=+105^\circ$.



l(+)-α-არაბოპირანოზა

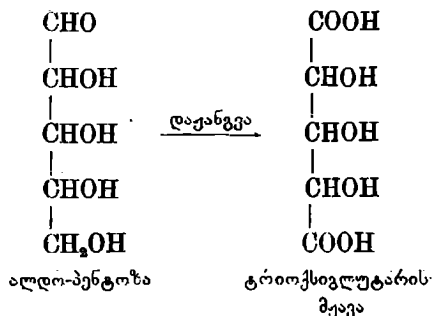
აღდგენისას არაბინოზა იძლევა ხუთატომიან სპირტს არაბიტს (არაბიტოლი).

d(+)-ქსილოზა წარმოადგენს არაბინოზას სტერეოიზომერს. უმთავრესად გავრცელებულია პენტოზანი ქსილანის სახით ჩალაში. სიმინდის ფუჩეჩში მისი რაოდენობა აღწევს 20%-ს. ქსილანი დიდი რაოდენობით გვხვდება აგრეთვე მერქანში და საზოგადოდ მცენარის გახევებულ ნაწილებში. ქსილოზა კრისტალდება ნემსების სახით და შედარებით ტკბილი გემო აქვს (ლერწმის შაქრის სიტკბოს 40%). ამისათვის მას ხშირად ხის შაქარს უწოდებენ. პოლარიზაციის სიბრტყეს მარჯვნივ აბრუნებს, $[\alpha]_D^{20} = +19^\circ$.

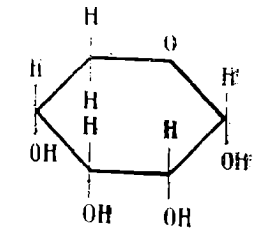
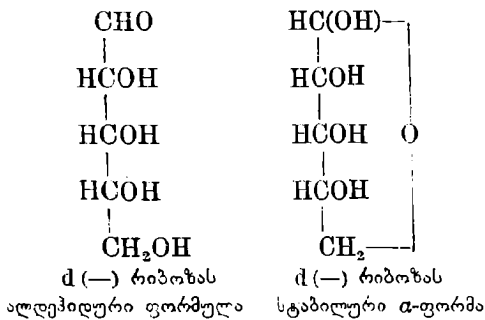


d(+)-α-ქსილოპირანოზა

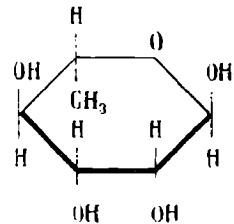
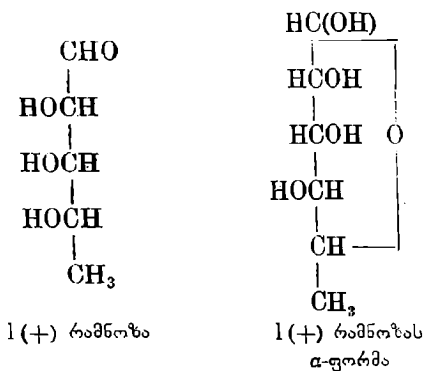
დაჟანგვისას არაბინოზა და ქსილოზა სტერეოიზომერული ტრიოქსიგლუტარის მჟავას იძლევა:



d(-)-რიბოზა მონაწილეობს ნუკლეინის მჟავების შენებაში. ის აღმოჩენილია ინოზინის, გუანილის და ადენილის მჟავებში.

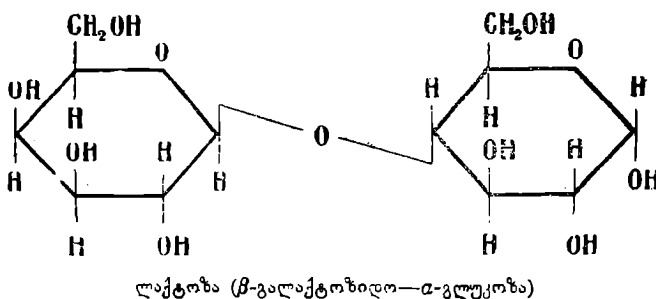
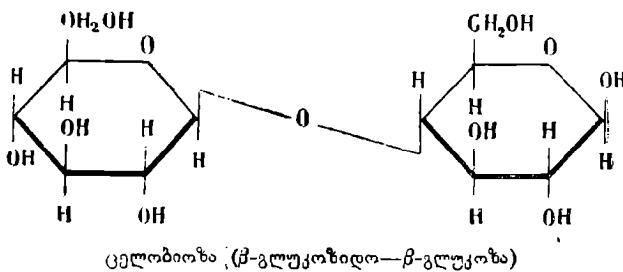


α- d (—) რიბოპირანოზა.



l (+) რამნოპირანოზა

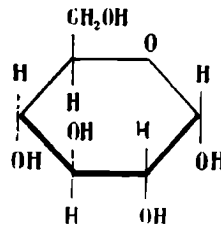
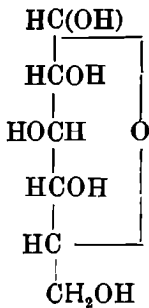
l (+) რ ა მ ნ ო ზ ა ყველაზე ცნობილი წარმომადგენელია მეთილპენტოზების ჯგუფებიდან. ის მონაწილეობას ღებულობს მრავალი მცენარეული გლუკოზიდის შენებაში, განსაკუთრებით ფლავონის შემცველ გლუკოზიდებში. რამნოზა მარილის შეყვასთან გამოზღის დროს იძლევა, თავისი შენების თანახმად, მეთილ-ფურფუროლს.



§ 6. ჰექსოზები

ჰექსოზები ბუნებაში ყველაზე მეტად გავრცელებული მონასაქარიდებია. ზოგიერთი მათგანი: d(+) გლუკოზა, d(+) მანოზა, d(+) გალაქტოზა, d(—) ფრუქტოზა საკმაო რაოდენობით მოიპოვება თავისუფალ მდგომარეობაში; უფრო მეტი რაოდენობით ისინი მონაწილეობას ღებულობენ პოლისაქარიდების შენებაში. არსებობს აგრეთვე მთელი რიგი ნაერთები (გლუკოზიდები), რომელთა მოლეკულაში ჰექსოზები წარმოდგენილია როგორც შემადგენელი კომპონენტები.

d(+) გლუკოზა. განსაკუთრებული ადგილი ჰექსოზებში და საზოგადოდ ნახშირწყლებში გლუკოზას უკავია (სხვანაირად მას დექსტროზა ან ყურძნის შაქარი ეწოდება). მისი მნიშვნელობა მხოლოდ მისი გავრცელებით არ განისაზღვრება. ის წარმოადგენს მთავარ ენერგეტიკულ მასალას და ამიტომ დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს. თავისუფალი სახით მოიპოვება მცენარეთა ნაყოფში, კერძოდ ხილში და ცხოველთა ბიოლოგიურ სითხეებში (სისხლი, ლიმფა, ცერებროსპინალური სითხე, შარდი). ნორმალურ შარდში მისი რაოდენობა 0,1%-ს არ აღემატება; სხვადასხვა ცხოველის სისხლში მისი რაოდენობა 80—150 მგ %-ის ფარგლებში მერყეობს.

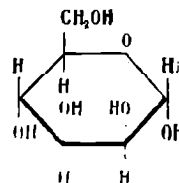
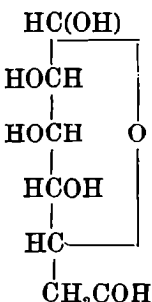


d(+) გლუკოპირანოზა

d(+) გლუკოზას სტაბილური α-ფორმა

აღღრ-ჩგუფის დაქანგვისას გლუკოზა გლუკონის მჟავას იძლევა, ხოლო პირველადი სპირტის ჩგუფის დაქანგვისას—გლუქურონის მჟავას. ორივე ჩგუფის ერთდროული დაქანგვისას გლუკოზა შაქრის მჟავაში გადადის. აღდგენისას გლუკოზას აღღრ-ჩგუფი გადადის პირველადი სპირტის ჩგუფში და ექვსატომიანი სპირტი სორბიტი (სორბიტოლი) წარმოიშობა.

d(+)მანოზა. თავისუფალ მდგომარეობაში მოიპოვება მხოლოდ მცენარეებში, ისიც იშვიათად (მაგალითად, ციტრუსების ნაყოფის ქერქში). სამაგიეროდ პოლისაქარიდის — მანანების (პემიციკულოზების) სახით ის მონაწილეობას ღებულობს მცენარეული უჯრედის კედლების შენებაში. მანოზას ქვის თხილის ნაჭუჭების მჟავური ჰიდროლიზის საშუალებით ღებულობენ.

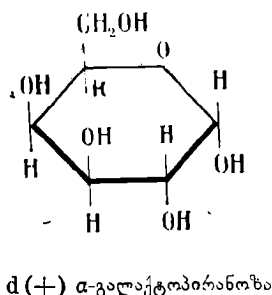
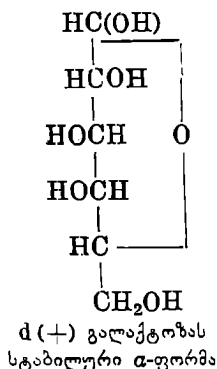


d(+) მანოპირანოზა

d(+) მანოზას სტაბილური α-ფორმა

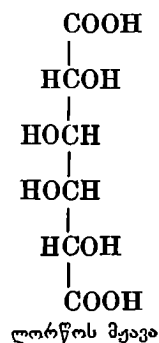
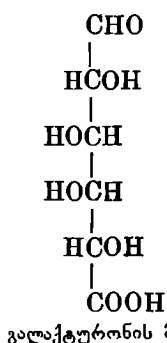
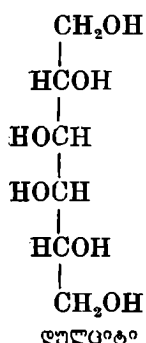
d(+) მანოზას ახლად დამზადებული ხსნარი პოლარიზებულ სხივს აბრუნებს მარცხნივ; მუტაროტაციის შედეგად მიიღება მარჯვენა ბრუნვა. ალდგენოსას მანოზა იძლევა ექვსატომიან სპირტს მანიტს (მანიტოლი); დაჟანგვისას იძლევა ჯერ მანის მჟავას და შემდეგ ორფუძიანი მანოშაქრის მჟავას.

d(+) გ ა ლ ა ქ ტ ო ზ ა. წარმოადგენს რძის შაქრის (ლაქტოზას) შემადგენელ კომპონენტს. მცენარეულობაში გავრცელებულია პოლისაქარიდების გალაქტანების სახით; მონაწილეობს დებულობს ცერებროზიდების, ნუკლეინის მჟავებისა და ქონდროპროტეიდების შენებაში. გალაქტოზას სუფთა პრეპარატი რძის შაქრის ჰიდროლიზის საშუალებით მზადდება. პოლარიზებულ სხივს აბრუნებს მარჯვენა და იჩენს მუტაროტაციის თვისებას.



გალაქტოზასათვის დამახასიათებელია მისი მეთილფენილ-ჰიდრაზონი, რომლის ლღობის $t = 190^\circ$. დუღილის პროცესს გალაქტოზა (საფუვრის გავლენით) განიცდის უფრო ძნელად, ვიდრე გლუკოზა და მანოზა. ბუნებაში გავრცელებულია α - და β -გალაქტოზიდები. ალდგენოსას იძლევა სპირტს — დულციტს.

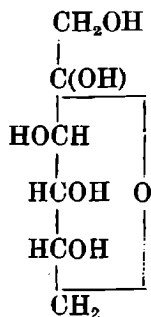
დაჟანგვის პროდუქტებიდან აღსანიშნავია გალაქტურონისა და ლორწოს მჟავა. გალაქტურონის მჟავა მონაწილეობს დებულობს პექტინების შენებაში.



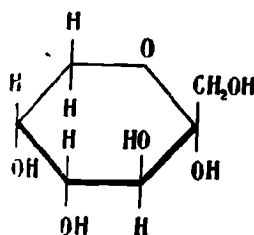
გლუკურონისა და გალაქტურონის მჟავები (ურონის მჟავები), როგორც ირკვევა, მცენარეულობაში ფართოდაა გავრცელებული. მცენარეული უჯრედის კედლის შემადგენლობაში, შემავრთებელ ფირფიტებში და უჯრედის წვეწოშ პოულობენ ურონის მჟავების საკმაო რაოდენობას.

d(—) ფ რ უ ქ ტ ო ზ ა (ახუ ლევულოზა) მცენარეულობაში გავრცელებულ ჯეტო-ჰექსოზას წარმოადგენს. თავისუფალი სახით ის უმთავრესად მცენარეულობის ნაყოფებში მოიპოვება. მონაწილეობს დებულობს ლერწმის შაქრისა

და პოლისაქარიდ ინულინის შენებაში. მისი ქიმიურად სუფთა პრეპარატი ინულინის ჰიდროლიზის შემწეობით მზადდება. პოლარიზებულ სხივს აბრუნებს მარცხნივ. ბიოქიმიურ გარდაქმნებს, ისე როგორც გლუკოზა, ადვილად განიცდის.

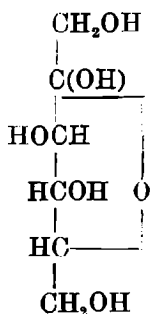


d (—) ფრუქტოზას
სტაბილური α-ფორმა

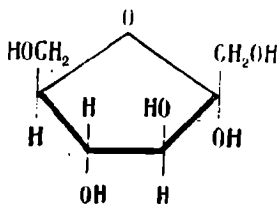


d (—) ფრუქტო-პირანოზა

ფრუქტოზა სხვა მონოსაქარიდებისაგან განსხვავდება იმით, რომ ბუნებაში გავრცელებულია მისი არასტაბილური ფორმა, მაშინ როდესაც დანარჩენი მონოსაქარიდების მხოლოდ სტაბილურ ფორმას აქვს გავრცელება. ფრუქტოზას არასტაბილური ფორმა წარმოდგენილია ლერწმის შექარში და ინულინში.



d (—) ფრუქტოზას
არასტაბილური α-ფორმა



α-ფრუქტო-ფურანოზა

§ 7. დისაქარიდები ($\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$) (დიმლშაოზიდები)

დისაქარიდები წარმოდგენენ ისეთ ნახშირწყლებს, სადაც ორი მონოსაქარიდი ერთმანეთთან დაკავშირებულია ერთი მოლეკულა წყლის ჩამოშორებით. ბუნებაში გავრცელებული დისაქარიდები უმთავრესად ჰექსოზების კონდენსაციის პროდუქტებს წარმოადგენენ.

ორი ჰექსოზის ურთიერთდაკავშირება, წყლის გამოყოფით, შესაძლებელია წარმოებდეს:

1. ორი გლიკოზიდური ჰიდროქსილის საშუალებით,
2. გლუკოზიდური ჰიდროქსილისა და მონოსაქარიდის სპირტის ჰიდროქსილის საშუალებით,
3. სპირტის ორი ჰიდროქსილის საშუალებით.

უკანასკნელი მოვლენა ცოცხალ ბუნებაში არ გვხვდება. მონოსაქარიდების ნაშთები წყლის გამოყოფის შემდეგ ერთმანეთს უანგბადის ზიდის საშუალებით უკავშირდება. იმ შემთხვევაში, როდესაც ორი მონოსაქარიდი გლუკოზი-

დური ჰიდროქსილებით, ე. ი. კარბონილის ჯგუფებით კავშირდება, დისაქარიდს დაკარგული აქვს ალდეჰიდებისა და კეტონების დამახასიათებელი რეაქციები; ამგვარი დაკავშირების ტიპს (ტრეპალოზას ტიპს) ლერწმის შაქარი მიეკუთვნება.

იმ შემთხვევაში, როდესაც წყლის წარმოშობაში მონაწილეობას ღებულობს ერთი მონოსაქარიდის გლუკოზიდური ჰიდროქსილი და მეორესი — სპირტის ჰიდროქსილი, დისაქარიდს შენარჩუნებული აქვს კარბონილის ჯგუფის რეაქციები (ფელინგის სითხის აღდგენა, ოზაზონებისა და ოქსიმების წარმოშობა და სხვ.). ამგვარი დაკავშირების ტიპს ეკუთვნის დისაქარიდი მალტოზა (მალტოზას ტიპი).

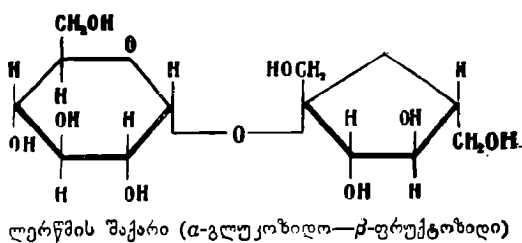
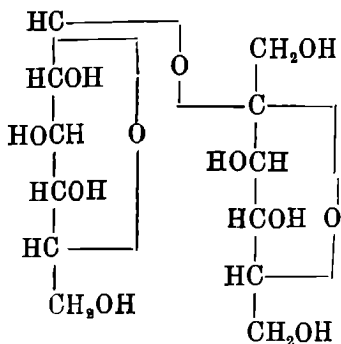
გარდა ზემოხსენებულისა, დისაქარიდების ურთიერთგარჩევა დამოკიდებულია აგრეთვე იმაზე, თუ 1) მონოსაქარიდის რომელი ფორმა (α თუ β) და რომელი სპირტის ჰიდროქსილი მონაწილეობს წყლის შექმნაში და 2) უცვლელი დარჩა თუ არა ენგბადის ზილით ნახშირბად-ატომების დაკავშირება მონოსაქარიდის ჯაჭვში. მონოსაქარიდის α -ან β -ფორმის არსებობა დისაქარიდის მოლეკულაში შესაძლებელია გაირკვეს ფერმენტის მოქმედებით. იმ შემთხვევაში, როდესაც α -გლუკოზიდაზა იჩენს მოქმედების უნარს, ეს α -გლუკოზიდის არსებობის დამამტკიცებელ საბუთს წარმოადგენს, და პირიქით.

ფერმენტების სისტემების ორი სახე არსებობს, რომლებიც დისაქარიდებზე სპეციფიკურად მოქმედებენ. იმ შემთხვევაში, როდესაც დისაქარიდში მონოსაქარიდის ერთი ნაშთი კავშირდება α -გლუკოზიდის სახით და მეორე მონოსაქარიდის გლუკოზიდური ჰიდროქსილი თავისუფალი რჩება, დისაქარიდის ჰიდროლიზური დაშლა შესაძლებელი ხდება α -გლუკოზიდაზების საშუალებით (საფუარების გლუკოზიდაზები). β -გლუკოზიდებზე ეს ფერმენტი ვერ მოქმედებს, სამაგიეროდ მათზე მოქმედებს β -გლუკოზიდაზების წარმომადგენელი ფერმენტი ემულსინი, რომელიც გავრცელებულია მცენარეულობაში (მაგალითად, მწარე ნუში).

ლერწმის შაქარი. ლერწმის შაქარს, ანუ საქაროზას, დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს როგორც საკვებ პროდუქტს. გავრცელებულია მცენარეულობაში, განსაკუთრებით მდიდარია შაქრის ლერწამი და შაქრის ქარხანა, სადაც მისი რაოდენობა საშუალოდ 15% აღწევს. ჰიდროლიზის შედეგად იძლევა $d(+)$ გლუკოზას და $d(-)$ ფრუქტოზას. ვინაიდან ფრუქტოზას მარცხენა ბრუნვა სჭარბობს გლუკოზას მარჯვენა ბრუნვას, ჰიდროლიზის დამთავრებისას ლერწმის შაქრის მარჯვენა ბრუნვა იცვლება მარცხენაზე. ამგვარ დაშლას ეწოდება ინვერსია და მიღებულ პროდუქტს — ინვერტული შაქარი. ბუნებრივ ინვერტულ შაქარს წარმოადგენს თავლი.

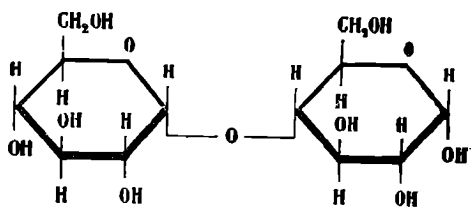
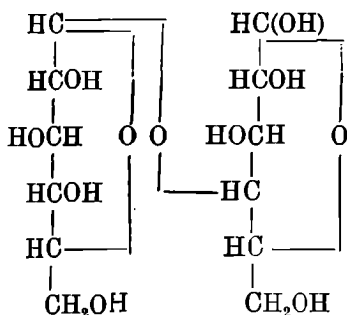
ლერწმის შაქარში მონაწილეობას ღებულობს $d(+)$ გლუკოზის α -ფორმა და არასტაბილური ფრუქტოზას β -ფორმა. როგორც ცნობილია, $d(+)$ გლუკოზაში პირველი კარბონილის ნახშირბადის ატომი დაკავშირებულია ენგბადის ზილით მეხუთე ნახშირბადის ატომთან, და არასტაბილურ ფრუქტოზაში კი მეორე (კარბონილის) ნახშირბადი — მეხუთესთან. თუ ამასთანავე მხედველობაში მივიღებთ, რომ ლერწმის შაქარში ორივე მონოსაქარიდის ნაშთების დაკავშირება გლუკოზიდური ჰიდროქსილების საშუალებით წარმოებს, მაშინ ადვილი წარმოსადგენია ლერწმის შაქრის შენება. მისი სახელწოდება რაციონა-

ლური ნომენკლატურის მიხედვით არის α -გლუკოპირანოზილ—(1,5)— β -ფრუქტოზიდი — (2,5).



ჰიდროლიზის შემდეგ ფრუქტოზას არასტაბილური ფორმა (ფრუქტო-ფუ-რანოზა) გადადის სტაბილურში (ფრუქტო-პირანოზაში).

მ ა ლ ტ ო ზ ა თავისუფალ მდგომარეობაში გავრცელებული არ არის. ის მიიღება სახამებლისა და გლიკოგენის ფერმენტული ჰიდროლიზის დროს დიასტაზას (ამილაზას) მოქმედებით. მალტოზას ჰიდროლიზის შემდეგ წარმოიშობა გლუკოზას ორი მოლეკულა.



მალტოზა

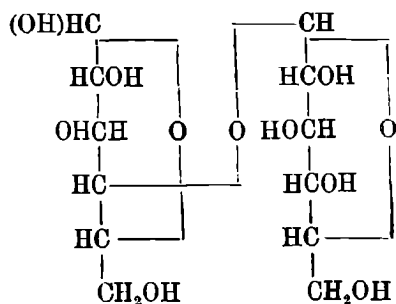
(α -გლუკოზიდო- α -გლუკოზა)

მტკიცდება, რომ ორი გლუკოზის ნაშთი მალტოზაში ისეთნაირად არის შეკავშირებული, რომ ერთი გლუკოზას გლუკოზიდური ჰიდროქსილი თავისუფალი რჩება. რაციონალური ნომენკლატურის მიხედვით მალტოზა არის α -გლუკოპირანოზილ—(1,5)—4- α -გლუკოპირანოზა—(1,5).

მალტოზაზე მოქმედებს α -გლუკოზიდაზა, რაც იმას ამტკიცებს, რომ მისი შენებაში მონაწილეობას ღებულობს α -გლუკოზა.

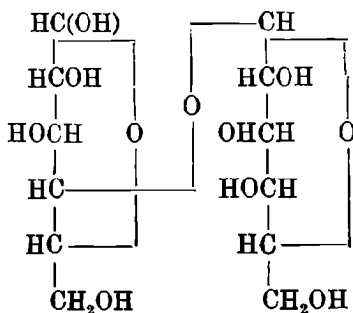
მალტოზა ადვილად განიცდის ჰიდროლიზის შედეგების შემოქმედებით, მაგ-რამ უფრო ძნელად, ვიდრე ლერწმის შაქარი.

ც ე ლ ო ბ ი ო ზ ა. ამ დისაქარიდს იგივე ადვილი უჭირავს ცელულოზას ჰიდროლიზურ დამლაში, რაც მალტოზას სახამებლის ჰიდროლიზის შემთხვევაში. ცელობიოზა აშენებულია ორი d(+)-გლუკოზისაგან. იგი მალტოზასაგან განსხვავდება იმით, რომ ამ დისაქარიდის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს β -გლიკოზიდური კავშირი.



ცელობიოზა რაციონალური ნომენკლატურის მიხედვით არის β -გლუკო-პირანოზილ — (1,5) — 4 — გლუკოზა (1,5).

ლაქტოზა ანუ რძის შაქარი. მისი რაოდენობა რძეში 5% აღწევს. მის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს $d(+)$ გალაქტოზას β -ფორმა და α -გლუკოზა. ჰიდროლიზურ დაშლას მჟავების მოქმედებით უფრო ძნელად განიცდის, ვიდრე მალტოზა. ლაქტოზაში გლუკოზას გლუკოზიდური ჰიდროქსილი თავისუფალი რჩება; ამის გამო ლაქტოზას ახასიათებს კარბონილის ჯგუფის რეაქციები (მაგალითად, ფელინგის ხითხის აღდგენა).



რაციონალური ნომენკლატურის მიხედვით ლაქტოზა არის გალაქტოპირანოზილ (1,5) — 4 — α -გლუკოზა (1,5).

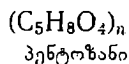
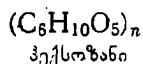
ბრომიანი წყლით დაქანავისას ლაქტოზა იძლევა ლაქტობიონის მჟავას, რომლის ჰიდროლიზისას წარმოიშობა $d(+)$ გალაქტოზა და $d(+)$ გლუკონის მჟავა. ეს რეაქცია მოწმობს იმას, რომ ლაქტოზაში გლუკოზას გლუკოზიდური ჰიდროქსილი თავისუფალია.

§ 8. პოლისაქარიდები (პოლიგლუკოზიდები)

პოლისაქარიდები ბუნებაში ფართოდაა გავრცელებული, განსაკუთრებით მცენარეულობაში. მათი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა იმაში გამოიხატება, რომ ისინი ორგანიზმისათვის ძირითად ენერგეტიკულ მასალას წარმოადგენენ. მცენარეთა ორგანიზმისათვის მათი მნიშვნელობა კიდევ უფრო დიდდება, რადგან ზოგიერთი მათგანი საყრდენი ნივთიერების როლს ასრულებს.

დიდი გამოყენებითი მნიშვნელობა აქვს პოლისაქარიდებს მრეწველობაში. საკმარისია გავიხსენოთ, რომ ბამბისა და სელის ქსოვილები, ქაღალდი და ზელოვნური აბრეშუმი წარმოადგენენ ან წმინდა ცელულოზას, ან ცელულოზის გარდაქმნის პროდუქტებს.

პოლისაქარიდების უმეტესი ნაწილი წყალში არ იხსნება და თუ გაიხსნა, მათ ნამდვილი ხსნარის თვისებები არა აქვთ. პოლისაქარიდები მიკროკრისტალური შენების მქონე ნივთიერებებს წარმოადგენენ; იძლევიან კოლოიდურ ხსნარებს. ჰიდროლიზური დაშლის შედეგად იძლევიან მონოსაქარიდებს. არჩევენ ორგვარ პოლისაქარიდებს — პენტოზანებსა და ჰექსოზანებს. იმისდა მიხედვით, თუ რომელი მონოსაქარიდი (პენტოზა თუ ჰექსოზა) მონაწილეობს შენებაში, მათი ემპირიული ფორმულა იქნება:



ნიშანი n ნიშნავს მონოსაქარიდების ნაშთების რაოდენობას პოლისაქარიდების რთულ მოლეკულაში. როგორც იკვეცვა, n საკმაოდ დიდ რიცხვს წარმოადგენს.

პოლისაქარიდების შენების გარკვევის დარგში უკანასკნელ დროს მიღებულია შესანიშნავი შედეგები. ამ მაღალმოლეკულური ნაერთების თვისებების შესასწავლად და მათი ნაწილაკების გეომეტრიული კონფიგურაციის დასადგენად დამუშავდა რენტგენოგრაფიისა და ელექტრონული მიკროსკოპიის სპეციალური მეთოდები. ამ მეთოდებს ის უპირატესობა ენიჭება, რომ შესაძლებელი ხდება პოლისაქარიდების შესწავლა დაზიანების აცილების პირობებში. ამას ფრიად დიდი მნიშვნელობა აქვს, რადგან მაღალმოლეკულური პოლისაქარიდი გამოყოფისას ღრმა ცვლილებებს განიცდის. თავისუფალი ფუნქციონალური ჯგუფების რაოდენობისა და მდებარეობის განსაზღვრისათვის გამოყენებული იყო აცეტილირება და მეთილირება რბილ პირობებში.

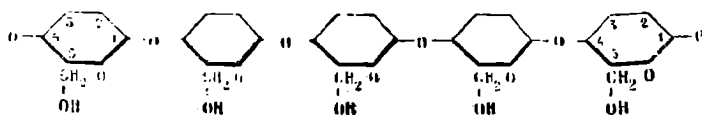
ს ა ხ ა მ ე ბ ე ლ ი არის ნაწშირმყავა გაზის ასიმილაციის საბოლოო პროდუქტი, რომელსაც მწვანე მცენარეები აწარმოებენ. სახამებელი მცენარეში სათანადო ნივთიერების როლს ასრულებს და იხარჯება მოთხოვნილებისამებრ ენერგეტიკულ პროცესებზე. ის გროვდება ქლოროპლასტებში, ე. ი. პროტოპლაზმის იმ ნაწილში, რომელიც ქლოროფილს შეიცავს. აქ წარმოშობილი გლუკოზა მოხმარდება ან ენერგეტიკულ პროცესებს, ანდა ინახება სათანადო სპეციალურ საწყობებში. ასეთ საწყობებს მცენარეში წარმოადგენს, მაგალითად, თესლი, სადაც ზოგიერთ შემთხვევაში სახამებლის რაოდენობა აღწევს მშრალი ნივთიერების თითქმის 65—75% -ს.

სახამებელი გროვდება განსაზღვრული სიდიდის მქონე მარცვლების სახით. გარკვე შრეები, მარცვლის გარსი, ამილოპექტინს წარმოადგენს, შიგ მარცვალში კი მოთავსებულია ამილოზა. სახამებელი ცხელი წყლით დამუშავებისას იძლევა წებოს, რაც დამოკიდებულია ამილოპექტინზე. ამილოპექტინი წყალში არ იხსნება, მხოლოდ ფუცდება, მაშინ როდესაც ამილოზა კოლოიდურ ხსნარს ქმნის. იოდისაგან ამილოზა იღებება ლურჯად, ხოლო ამილოპექტინი იძლევა იისფერს. მაშასადამე, სახამებელზე იოდის ფერადი რეაქცია ამილოზაზე ყოფილა დამოკიდებული. ამილოზას რაოდენობა ხორბლეულის სახამებელში ამილოპექტინზე 3—4-ჯერ ნაკლებია.

ამილოზა და ამილოპექტინი პოლიდისპერსული ნაერთებია. იმისდა მიხედვით, თუ რა იყო ამილოზას წყარო და როგორ დამზადდა პრეპარატი, გლუკოზის ნაშთების რაოდენობა ამილოზას მოლეკულაში მერყეობს 200—1000 ფარგლებში. ამილოპექტინის მოლეკულაში გლუკოზის ნაშთების რაოდენობა გაცილებით მეტია — 2000—22000.

ზემოხსენებულიდან გამომდინარე ნათელია, რომ არც ამილოზას და არც ამილოპექტინს გარკვეული მოლეკულური წონა არა აქვთ. საერთოდ მიღებუ-

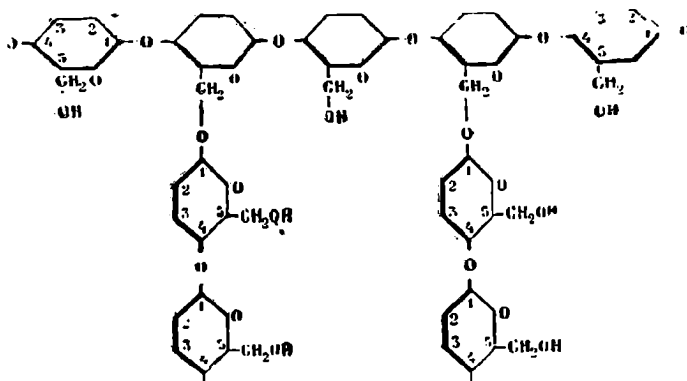
ლია, რომ ამილოზას მოლეკულური წონა 160.000 და მეტია, ხოლო ამილოპექტინისა კი აღწევს 400.000 და კიდევ მეტს.



ამილოზას ჯაჭვის შენება

რენტგენოგრაფიული ანალიზით ირკვევა, რომ ამილოზაში რამდენიმე ჯაჭვი სიგრძეზე კონებად განეწყობა. ჯაჭვების ერთიმეორესთან დაკავშირება გარდღივარდმო წყალბადის ბმების საშუალებით ხერხდება.

რაც შეეხება ამილოპექტინს, მის ნაწილაკში ცალკეული ჯაჭვი, სადაც გლუკოზას ნაშთები ერთიმეორესთან დაკავშირებულია 1,4 ბმით, კიდევ დამატებით ურთიერთკავშირდება გლუკოზას ნაშთები 1,6 ბმით. ამ შემთხვევაში ჯაჭვები გარდღივარდმო კავშირდება ქიმიური ბმით და ბადისებური სტრუქტურა წარმოიშობა.



ამილოპექტინის ჯაჭვის შენება

ამგვარად, ამილოზა ქმნის ერთგანზომილებიან ძაფისებურ, ფიბრილარულ მოლეკულებს, ხოლო ამილოპექტინი — სამგანზომილებიან, დატოტვილი სტრუქტურის მქონე მოლეკულებს.

ამილოზასი და ამილოპექტინის ჰიდროლიზური დაშლის უკანასკნელი პროდუქტი α -გლუკოზაა. მაგრამ ვიდრე ეს პროდუქტი მიიღება, დაშლა გაივლის მთელ რიგ შუალედ პროდუქტებს. ჰიდროლიზური დაშლის პირველი პროდუქტი დექსტრინებია. დექსტრინების მთელ რიგ საფეხურებს ანსხვავებენ, რომლებიც ერთიმეორისაგან განირჩევიან ნაწილაკის შენების სირთულით, ხსნადობით, ფელინგის სითხეზე მოქმედებით და სხვ.

სახამებლის ფერმენტული ჰიდროლიზი იძლევა დისაქარიდ მალტოზას იმ შემთხვევაში, თუ ვიზმართ ფერმენტ დიასტაზას ან ამილაზას. ამ ფერმენტების მოქმედების უკანასკნელი პროდუქტი მალტოზაა. სრული ჰიდროლიზური დაშლისათვის საჭიროა კიდევ ერთი ფერმენტული სისტემა — მალტაზა, რომლის ზემოქმედების შედეგად ვღებულობთ გლუკოზას.

სახამებლის მეორე დამახასიათებელი ფერმენტული გარდაქმნა არის ფოსფოროლიზი. ფერმენტ ფოსფორილაზის ზემოქმედებით აქტივდება სახამებლის საფეხურებრივი დაშლა ფოსფორის მექავით, რის შედეგად საბოლოო პროდუქტი

ტის სახით წარმოიშობა გლუკოზო-1- ფოსფატი. ეს რეაქცია შექცევადია. შესაფერის პირობებში გლუკოზო-1-ფოსფატისაგან იქმნება სახამებელი.

გ ლ ი კ ო გ ე ნ ი წარმოადგენს ცხოველთა ორგანიზმების სათადარიგო ნახშირწყალს; ის შედარებით დიდი რაოდენობით გროვდება ღვიძლში, შემდეგ კუნთოვან ქსოვილში და ზოგიერთ სხვა ორგანოში. გლიკოგენი აგრეთვე საფუვრებისა და ბაქტერიების სათადარიგო ნახშირწყალია. გლიკოგენისათვის დამახასიათებელია კონცენტრირებული ტუტეების მიმართ გამძლეობა. იოდისაგან გლიკოგენი იღებება იისფრად ან ყავისფრად. α-გლუკოზა გლიკოგენის პიღროლიზური დაშლის უკანასკნელი პროდუქტია. ეს პროცესი სავსებით ემსგავსება სახამებლის დაშლას, ე. ი. წარმოიშობა დექსტრინების საფეხურების მთელი რიგი. ამილაზას მოქმედება აქაც მთავრდება მალტოზას წარმოშობით.

მრავალი საბუთი არსებობს ვიფიქროთ, რომ გლიკოგენი ამილოპექტინის მსგავსი ნაერთია. გლიკოგენის ნაწილაკში გლუკოზას ჯაჭვები ამილოპექტინთან შედარებით კიდევ უფრო მეტადაა დატოტვილი და მოლეკულური წონა რამდენიმე ასეულ ათასს და მილიონს აღწევს.

ი ნ უ ლ ი ნ ი წარმოადგენს ფრუქტოზას ანჰიდრიდის პოლიმერიზაციის პროდუქტს. ზოგიერთ მცენარეში ის სახამებლის როლს ასრულებს, როგორც მაგალითად გეორგინებში. ფიზიკური თვისებების მხრივ ის სახამებლისაგან განსხვავდება წყალში ადვილი ხსნადობით, აქვს მკაფიოდ გამოხატული კრისტალური შენება, რაც დამტკიცებულია რენტგენოგრაფიული ანალიზით.

ისე, როგორც სახამებელი და გლიკოგენი, ინულინი იძლევა კოლოიდურ ხსნარს. მთავარი განსხვავება დანარჩენი პოლისაქარიდებისაგან მდგომარეობს იმაში, რომ ინულინი ფრუქტოფურანოზას ნაშთებს შეიცავს. მცენარეში მისი პიღროლიზი წარმოებს სპეციფიკური ფერმენტის ინულაზას საშუალებით.

საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ხორბლეულის მარცვლის დამწიფების დასაწყისში ინულინი შეადგენს მშრალი ნივთიერების 30%-ს.

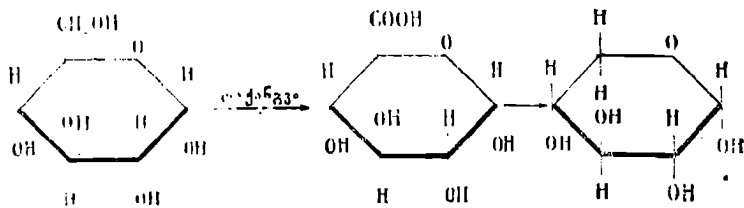
ფრუქტოფურანოზას ნაშთები ინულინის მოლეკულაში დაკავშირებულია ბმებით β-2,1.

ჰ ე მ ი ც ე ლ უ ლ ო ზ ე ბ ი. ამ სახელწოდებით გაერთიანებულია სხვადასხვა პოლისაქარიდი; ქიმიური შენებისა და ფიზიოლოგიური დანიშნულების მხრივ სახამებელსა და ცელულოზას შორის საშუალო ადგილს იჭერს.

ეს ნაერთები ცელულოზასა და პენტოზანებთან ერთად მონაწილეობას ღებულობს მცენარეთა უჯრედის კედლის შენებაში. მაგრამ მათი მნიშვნელობა მხოლოდ ამით არ ისაზღვრება. როგორც ირკვევა, ჰემიცელულოზები ასრულებს ამავე დროს სათადარიგო, ენერგეტიკული მასალის როლს. ჰემიცელულოზას ჯგუფში გაერთიანებულია ნაერთების მთელი რიგი. ამ ჯგუფს ეკუთვნის აგრეთვე პენტოზანებიც. ჰექსოზანებიდან მეტი გავრცელება აქვს მანანებსა და გალაქტანებს.

პენტოზანები წარმოადგენენ პენტოზების ანჰიდრიდებს. პენტოზანები გავრცელებულია ბუნებაში არაბანებისა და ქსილანების სახით. ქსილანით მდიდარია მერქანი და ჩალა. არაბანები უმთავრესად მოიპოვება მცენარეულ წებოში. ეს წებო გამოყოფიან კურკოვანი მცენარის დაზიანებული ადგილიდან და გროვდება კომპაქტური მასის სახით.

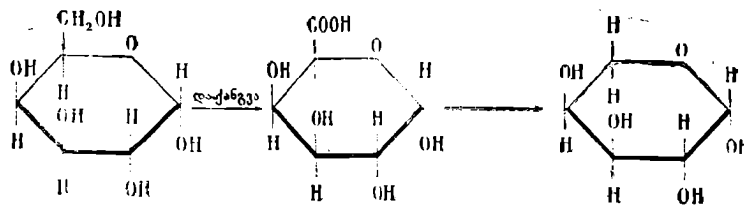
ჰემიცელულოზებისა და კერძოდ პენტოზანების წყაროდ მცენარეში უნდა წარმოვიდგინოთ გლუკოზა და გალაქტოზა. ქვემოთ მოტანილი ფორმულებიდან ირკვევა გლუკოზას გენეზისური კავშირი ქსილოზასთან, ხოლო გალაქტოზასი — არაბინოზასთან.



d (+) გლუკოზა

d (+) გლუკურონის მჟავა

d (+) ქსილოზა



d (+) გალაქტოზა

d (+) გალაქტურონის
მჟავა

d (-) არაბინოზა

უმეტეს შემთხვევაში ჰემიცელულოზას ჰიდროლიზის შედეგად მიიღება არა ერთი შაქარი, არამედ ნარევი. ამიტომ ჰემიცელულოზები წარმოადგენენ კომპლექსურ პოლისაქარიდებს: გალაქტო-მანანებს, გალაქტო-არაბანებს, მანოზო-არაბანებს და სხვ.

ც ე ლ უ ლ ო ზ ა. ცელულოზა მცენარეული უჯრედის კედლის მთავარი შემადგენელი ნაწილია. ცელულოზას გარდა უჯრედის კედლის შემადგენლობაში მონაწილეობას ღებულობს დანართ ნივთიერებათა მთელა რიგი. ეს ნივთიერებანი გაერთიანებულია ინკრუსტების სახელწოდებით. სუფთა ცელულოზას წარმოადგენს ბამბა.

წყალში და ორგანულ გამხსნელებში ცელულოზა სრულიად არ იხსნება; სამაგიეროდ კარგად იხსნება სპილენძის ჰიდრატის ამონიაკურ ხსნარში (ეგრეთ წოდებულ შვეიცერიის რეაქტივში). ცელულოზაზე განზავებული მჟავები და ტუტეები ვერ მოქმედებენ. კონცენტრირებული მჟავების ზემოქმედებით (40% მარილისა და 72% გოგირდის მჟავა) ცელულოზა იძლევა ჰიდროლიზის საბოლოო პროდუქტის სახით β-გლუკოზას. ჰიდროლიზური დაშლა მიმდინარეობს საფეხურებით; დაშლის პირველ საფეხურს წარმოადგენს ამილოიდი. ამილოიდს იგივე ადგილი უჭირავს ცელულოზას მიმართ, რაც დექსტრინებს სახამებლის შემთხვევაში. ფრაქციული ჰიდროლიზის დროს ცელულოზასაგან მიიღება დისაქარიდი ცელობიოზა.

ცელულოზა ტიპიურ მაღალმოლეკულურ ნაერთს წარმოადგენს. იმისდა მიხედვით, თუ რომელი ობიექტიდან და როგორ იყო დამზადებული პრეპარატი, მოლეკულური წონა მერყეობს 200 000-დან 1 500 000-მდე. ნაწილაკის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს 1500—10000 გლუკოზას ნაშთი. ცელულოზას სტრუქტურულ ელემენტად ითვლება ცელობიოზა. ეს დისაქარიდი ერთიმეორესთან გრძელი ჯაჭვის წარმოშობით კავშირდება. ცელულოზასათვის დამახასიათებელია მოლეკულის ფიბრილარული შენება. თითოეულ ფიბრილში ანუ მიცელაში რამდენიმე ჯაჭვი ლაგდება. მიცელაში ჯაჭვების ურთიერთკავშირი თავისუფალი ჰიდროქსილების წყალბადების საშუალებით ხორციელდება. წყალბადის ბმის ენერგია დიდ ოდენობას არ აღწევს, მაგრამ მხედველობაში

მისაღებია ის გარემოება, რომ დაკავშირება წყალბადის მრავალი ხიდაკით წარმოებს და ამიტომ მიცელა ერთ მთლიან ერთეულს ქმნის, სადაც ჯაჭვება მჭიდროდაა დაკავშირებული. ელექტრონული მიკროსკოპი საშუალებას იძლევა დავინახოთ მერქანში და ბოჭკოში მიცელების განლაგება. ეს განლაგება გარკვეულ კანონზომიერებას ექვემდებარება. მერქანში მიცელები ბადისებურ სტრუქტურას ქმნიან, ხოლო ბოჭკოში გაჭიმულია გრძელი ღერძის მიმართულებით.

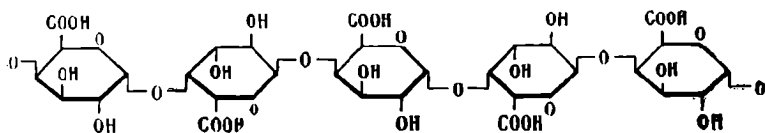
§ 9. ნახშირწყალბადის მონათესავე ნაერთები

ნივთიერებათა ამ ჯგუფში მოქცეულია ისეთი ნაერთები, რომლებიც გენეზისურად ნახშირწყლებთანაა დაკავშირებული. ეს ნაერთები თავისთავად ნახშირწყლებს არ წარმოადგენენ, რადგან მათვარი პირობა, რომლითაც ნახშირწყლები სხვა ნივთიერებებისაგან განსხვავდებიან, სახელდობრ, წყალბადის და ჟანგბადის 2:1 შეფარდება, აქ უკვე დარღვეულია. მაგრამ ამავე დროს მრავალი ქიმიური და ფიზიკური თვისება, მათი წარმოშობა და ბიოლოგიური დანიშნულება უფლებას გვაძლევს ისინი ნახშირწყლებთან ერთად განვიხილოთ.

პექტინის ნივთიერებანი. პექტინის სახელწოდებითაა ცნობილი კოლოიდური თვისებების მქონე ნაერთი, რომელიც გავრცელებულია მცენარეულობაში. განსაკუთრებით მდიდარია პექტინით ზოგიერთი ნაყოფი (ვაშლი, ღიმონი, მსხალი, ატამი და სხვ.) და ძირნაყოფი (ქარხალი, სტაფილო, ხახვი და სხვ.). პექტინი შაქართან და ორგანული მჟავების ხსნართან გაცხელებისას იძლევა ჟელეს.

პექტინის ძირითად ნივთიერებად უნდა ჩაითვალოს პროტოპექტინი. პროტოპექტინი სპეციფიკური ფერმენტის მოქმედებით ან წყალთან გაცხელებისას გადადის ჰიდრატოპექტინში; ეს გარდაქმნა დამოკიდებულია პექტინის კავშირების მოსპობაზე ცელულოზასთან და არაბანებთან. ჰიდრატოპექტინი უკვე კოლოიდურ ხსნარს იძლევა და, როგორც ირკვევა, წარმოადგენს პექტინის მჟავას ესთერს მეთილის სპირტთან.

სპეციფიკური ფერმენტის პექტაზას პექტინზე (ჰიდრატოპექტინზე) მოქმედებით თავისუფლდება მეთილის სპირტის ნაშთები და პექტინის მჟავა მიიღება. პექტინის მჟავას ჟელეს მოცემის უნარი უკვე არა აქვს. პექტინის მჟავა, ქიმიური თვალსაზრისით, პოლიგალაქტურონის მჟავას წარმოადგენს. მის შენებაში მონაწილეობას ლებულობს 150—200 გლუკურონის მჟავას ნაშთი.



პოლიგალაქტურონის მჟავა

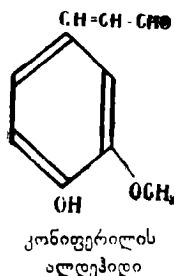
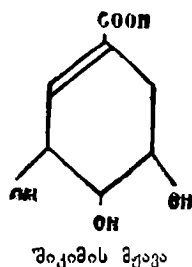
მეთილის სპირტის ნაშთები ჩაინაცვლება პოლიგალაქტურონის მჟავას კარბოქსილის ჯგუფებში.

იმისდა მიხედვით, თუ რომელი ობიექტიდან მზადდება პექტინი, მისი შეზღუდვა დიდად იცვლება. განსხვავება გაპირობებულია გალაქტურონის მჟავების რაოდენობით, მეთილის სპირტის ნაშთების რიცხვით და ჰემიციტულოზასთან დამოკიდებულებით.

ჰემიციკლულოზებთან და პექტინის ნივთიერებებთან ახლოს დგას მცენარეული გუმები და ლორწოები. ეს კავშირი მუდამდებია იმით, რომ ამ ნაერთების ჰიდროლიზისას წარმოიშობა გალაქტოზა, არაბინოზა, ქსილოზა და ურონის მჟავები (გალაქტურონისა და გლუკურონის მჟავები).

ლიგნინი. ნორჩი მცენარის უჯრედის კედლები უმთავრესად აშენებულია ცელულოზასაგან. გახეების პროცესში ცელულოზასთან ერთად მცირდება პექტინის ნივთიერების რაოდენობა და მერქანში, მთავარი დანართი ნივთიერების სახით, წარმოიშობა ჰემიციკლულოზა და ლიგნინი. ლიგნინი აშენებულია არომატული კომპონენტებისაგან.

ლიგნინის წყაროდ უნდა ჩაითვალოს შიკიმის მჟავა, რომელიც ერთდროულად მოიხმარება არომატულ ამინომჟავათა (ფენილალანინისა და თიროზინის) სინთეზისათვის.



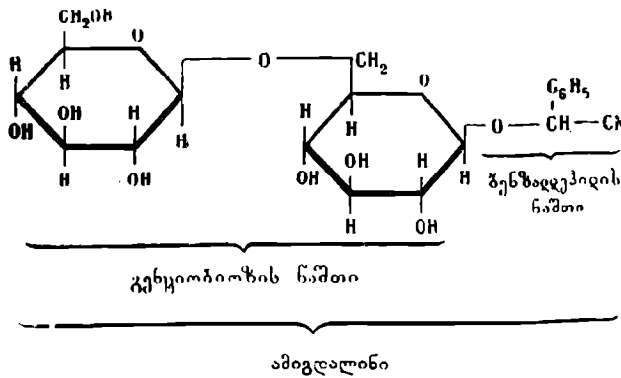
ქიმიური რეაგენტების მოქმედებით ლიგნინი უფრო ადვილად განიცდის გარდაქმნას, ვიდრე ცელულოზა; ბიოლოგიური აგენტების მოქმედებით კი — პირიქით. ბიოლოგიური აგენტების მიმართ ლიგნინის გამძლეობით აიხსნება ქვანახშირის დაგროვება გეოლოგიურ პერიოდებში.

ლიგნინი მაღალმოლეკულურ ნაერთთა ჯგუფს ეკუთვნის. მისი ნაწილაკის ძირითადი სტრუქტურული ელემენტი არის კონიფერილის ალდეჰიდი.

კონიფერილის ალდეჰიდის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პოლიფენოლი, სადაც ჩანაცვლებულია მეთილის სპირტის ნაშთები. ამ ალდეჰიდის რამდენიმე ათეულის კონდენსაციის შედეგად წარმოიშობა ლიგნინის რთული მოლეკულა.

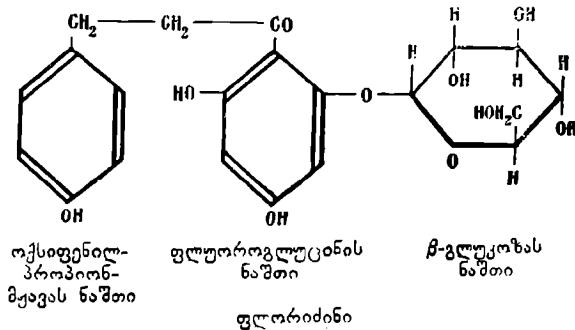
გლიკოზიდები (ჰეტეროგლიკოზიდები). როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, შაქრებში ალდო-და კეტო-ჯგუფებს აქვთ ნახევრად აცეტალის შენება. კარბონილის ჯგუფის თავისებური შენების გამო მასში დაკავშირებულ ჰიდროქსილს ეწოდება გლუკოზიდური ჰიდროქსილი. ამ ჰიდროქსილის სივრცეში განწყობისა და მასთან დაკავშირებული ნაშთების მიხედვით არჩევენ α - და β -გლიკოზიდებს. ამგვარ ნაერთებს დისაქარიდების სახით ჩვენ უკვე გავიცანით. გლიკოზიდების სახელწოდებით ცნობილია ისეთი ნაერთები, სადაც გლუკოზა თავისი გლუკოზიდური ჰიდროქსილის საშუალებით დაკავშირებულია არომატულ ბირთვთან. ნივთიერებათა ამ ჯგუფს ჰეტეროგლიკოზიდი ეწოდება, ხოლო მასში შემავალ არანახშირწყლოვან ნაშთს — აგლიკონი.

ამიგდალინი მჟავური ჰიდროლიზის შედეგად იძლევა ორ მოლეკულა გლუკოზას, ბენზოის ალდეჰიდს და ციანწყალბადს; იგი წარმოადგენს β -გლუკოზიდს. მჟავას მსგავს მოქმედებას ამიგდალინზე იჩენს ფერმენტი ემულსინი. ამიგდალინი გავრცელებულია კურკოვან მცენარეთა ფოთოლში და ნაყოფის კურკაში. განსაკუთრებით მდიდარია ამიგდალინით მწარე ნუშის ნაყოფი.



ამიგდალინი წარმოადგენს დისაქარიდი გენციბიოზას გლიკოზიდს.

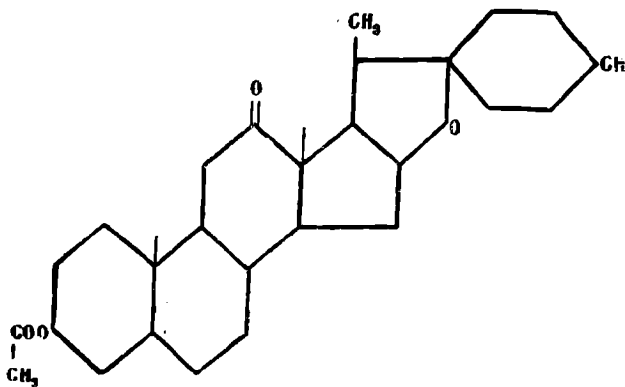
ფლორიდინი აშენებულია გლუკოზასა და ფლორეტინისაგან. ფლორეტინი წარმოადგენს ოქსიფენილპროპიონის მეფას კონდენსაციის პროდუქტს ფლოროგლუცინთან.



ფლორიდინის ხსნარის შეყვანა ცხოველთა ორგანიზმში იწვევს გლუკოზურიას (შარდში შაქრის გამოყოფას).

საპონინები რთული შენების ნაერთებია. ქიმიური შენების მიხედვით აგრეთვე გლუკოზიდებს ეკუთვნიან, სადაც შაქართან დაკავშირებულია ფენანტრენის ბირთვი.

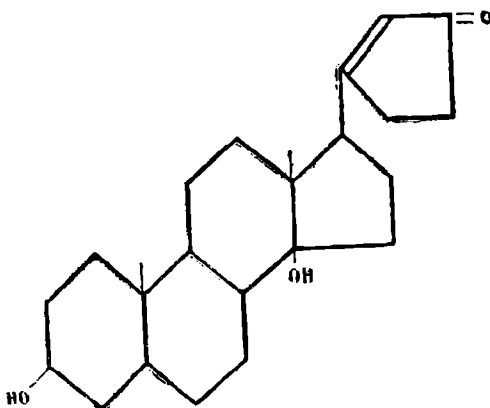
ამ ჯგუფში გაერთიანებულია ნაერთების მთელი რიგი, რომლებიც მძლავრ ტოქსიკურ მოქმედებას იჩენენ ცხოველის ორგანიზმზე. საპონინებიდან მეტი გაზოყენება პოვა გეკოგენინმა, რომელიც აღმოჩენილ იქნა აგავაში.



გეოგენინი თავისი შენებით უახლოვდება კორტიკოსტეროიდებს, ზახელობრ კორტიზონს.

საპონინების სახელწოდება მიენიჭათ მათი ხსნარების აქაფების გამო ნჯღრევის დროს; ქოლესტერინის მოქმედებით ისინი არახსნადი ორმაგი ნაერთის წარმოშობის გამო ტოქსიკური მოქმედების უნარს კარგავენ. გლიკოზიდების ჯგუფს უნდა მივაკუთვნოთ აგრეთვე ანტოციანები, ფლავონები და მთელი რიგი სხვა ნაერთები.

გ უ ლ ი ს გ ლ ი კ ო ზ ი დ ე ბ ი ს სახელწოდებით ცნობილია ისეთი ჰეტეროგლიკოზიდები, რომელთაც მძლავრი მოქმედების უნარი ახასიათებს გულის კუნთზე. ეს ნაერთები დამახასიათებელია მცენარეთათვის (დიგიტოქსიგენინი), მაგრამ ზოგიერთი მათგანი გვხვდება გომბეშოს ლორწოში. ამ ნაერთებში საპონინების მსგავსად აგლიკონის სახით წარმოდგენილია ფენანტრენის ბირთვის დერივატები.



დიგიტოქსიგენინი

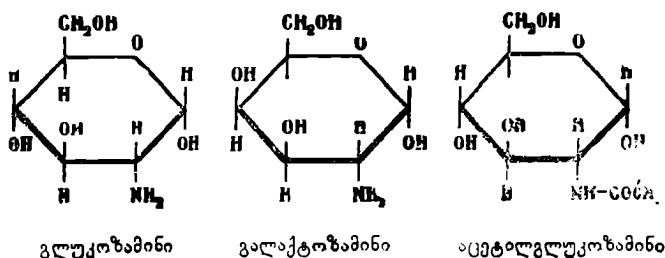
ამინოშაქრები წარმოადგენენ ჰექსოზების დერივატს, სადაც მეორე ნახშირბადთან ჩანაცვლებულია ამინის ჯგუფი. ამინოშაქრებიდან მეტი გავრცელება აქვს გლუკოზამინს და გალაქტოზამინს (ქონდროზამინს). ეს ნაერთები უფრო დამახასიათებელია ცხოველთა ორგანიზმისათვის. მრავალ შემთხვევაში ისინი აცეტილირებას განიცდიან და ქმნიან აცეტილ-დერივატებს (აცეტილგლუკოზამინი, აცეტილგალაქტოზამინი).

ამინოშაქრები მონაწილეობას ღებულობენ მთელი რიგი ნაერთების შენებაში (ქიტინი, გიალურონის მჟავა, ჰეპარინი, ქონდროიტინგოგირდის მჟავა, ნეირამინის მჟავა და ბაქტერიული პოლისაქარიდები).

შემავრთებელი ქსოვილის უჯრედის გარეშე სივრცე შეიცავს ე. წ. ბაზალურ ნივთიერებას, რომლის შემადგენლობაში ცილების გარდა მონაწილეობას ღებულობს მუკოპოლისაქარიდები. მუკოპოლისაქარიდების რაოდენობა ბაზალურ ნივთიერებაში აღწევს 5%-ს. მათ შორის უფრო მეტი რაოდენობით წარმოდგენილია გიალურონისა და ქონდროიტინგოგირდის მჟავა.

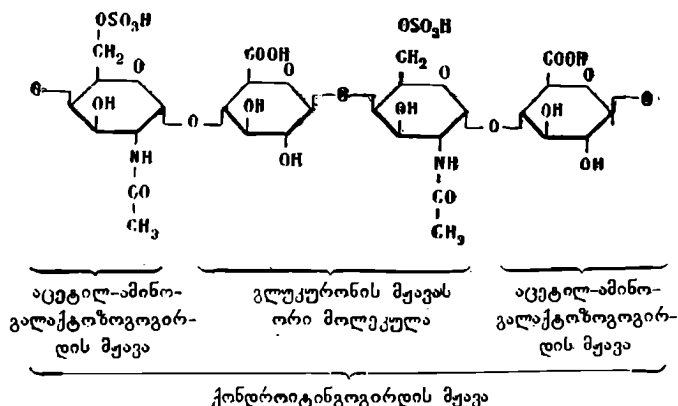
ქიტინი ფართოდ არის გავრცელებული ბუნებაში. მისგან აშენებულია რიგი უხერხემლო ცხოველთა გარე გარსი, მაგალითად, მწერების, კიბოების

და სოკოების. ქიტინის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს აცეტილგლუკოზამინის ნაშთები, რომელიც ერთმანეთს უკავშირდებიან 1,4 გლუკოზიდური ბმებით. ამ ნაშთების რაოდენობა მოლეკულაში რამდენიმე ასეულს აღწევს.



გ ი ა ლ უ რ ო ნ ი ს მ ე ა ვ ა. აცეტილგლუკოზამინი გლუკურონის მეფავასთან ერთად წარმოდგენს მუკოპოლისაქარიდის — გიალურონის მეფავას სტრუქტურულ ელემენტს. გიალურონის მეფავას საშუალებით ხდება ცხოველთა შემაერთებელ ქსოვილთა სისტემების ურთიერთშეკავშირება. ინვაზიურ ბაქტერიებში, ფუტკრისა და გველის შხამში წარმოდგენილია ფერმენტი გიალურონიდაზა, რომელიც ჰიდროლიზურად შლის მუკოპოლისაქარიდს და ეს ხელს უწყობს შხამის ქსოვილში შესვლას.

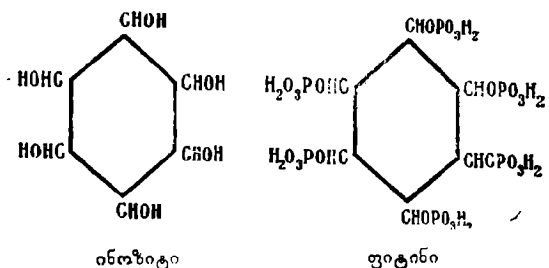
აცეტილგლუკოზამინი და აცეტილქონდროზამინი მონაწილეობას ღებულობენ მუკოიტინ-და ქონდროიტინგოგირდის მეფავას შენებაში. გიალურონის მეფავას მსგავსად მუკოიტინ-და ქონდროიტინგოგირდის მეფავა მაღალმოლეკულური ნაერთებია. მონაწილეობას ღებულობენ რთული ცილების — მუცინებისა და მუკოიდების შენებაში. აცეტილამინოშაქრების გარდა მუკოიტინ-და ქონდროიტინგოგირდის მეფავაში წარმოდგენილია გლუკურონისა და გოგირდის მეფავა.



ჰ ე პ ა რ ი ნ ი გავრცელებული ნაერთია ცხოველთა ორგანიზმში. შედარებით დიდი რაოდენობით წარმოდგენილია ღვიძლში. ჰეპარინის ბიოლოგიური ღირებულება იმაში გამოიხატება, რომ ის სისხლის შედედებას აკავებს ტრომბოკინაზას შებოკვის გამო. ჰეპარინი იხმარება როგორც სტაბილიზატორი სისხლის გადსხმის დროს და აგრეთვე როგორც ტრომბოზების ამცილებელი.

ჰეპარინი შეიცავს მუკოიტინგოგირდის მეფავას. მის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს: გლუკოზამინი, გლუკურონისა და გოგირდის მეფავა. ასეთი ნაერთები უკანასკნელ დროს აღმოჩენილია ზღვის წყალმცენარეებშიც.

ინოზიტი (ინოზიტოლი), ფიტინი. ინოზიტის ემპირიული ფორ-
მულა — $C_6H_{12}O_6$ — ჰექსოზების მსგავსია, მაგრამ ჰექსოზებისგან განსხვავდება
სტრუქტურით; ის წარმოადგენს ციკლური შენების მქონე ექვსატომიან სპირტს...



ინოზიტი შედარებით დიდი რაოდენობით მოიპოვება მცენარეულ თესლში
და კუნთოვან ქსოვილში. მცენარეში ინოზიტი დაკავშირებულია ექვს მოლე-
კულა ფოსფორის მქონე ნაერთთან. ეს ნაერთი, ფიტინის სახელწოდებით ცნობილი,
წარმოადგენს ორგანული ფოსფორით ყველაზე უფრო მდიდარ ნივთიერებას.
ფერმენტ ფიტაზას მოქმედებით ფიტინი განიცდის ჰიდროლიზურ დაშლას:
თავისუფლდება ფოსფორის მქონე და ინოზიტი. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ
მცენარეულ თესლში ფოსფორის მქონე უმთავრესად ფიტინშია დაკავში-
რებული.

ინოზიტი და მისი ფოსფორის ესთერები ვიტამინებისა და ზრდის სტიმუ-
ლატორების როლს ასრულებენ. დი-და ტრიფოსფორმქონე ესთერის სახით ინო-
ზიტი მონაწილეობს ლებულოზს ფოსფოინოზიტიდების შენებაში.

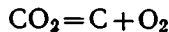
ნახშირწყლების ცვლა

როგორც აღნიშნული იყო, ნახშირწყლები გამოიყენება ორგანიზმის მიერ, უმთავრესად, როგორც ენერგეტიკული მასალა. ამასთანავე, ნახშირწყლები წარმოადგენენ წყაროს მრავალი სხვა ნაერთის შექმნისათვის. გარდა ამისა, მცენარეულ ორგანიზმში ნახშირწყლები ასრულებენ მექანიკურ ფუნქციას. მცენარეებსა და ცხოველებს შორის ნახშირწყლების ცვლის მხრივ დიდი განსხვავებაა. მცენარეში ერთდროულად მიმდინარეობს ორი საწინააღმდეგო პროცესი: ნახშირწყლების შექმნა აზოროგანული ნაერთებიდან და მათი როგორც ენერგეტიკული მასალის მოხმარება.

ნახშირწყლების სინთეზის უნარი ატმოსფერული ნახშირორჟანგიდან ცხოველებს არა აქვთ. მეორე განსხვავება მდგომარეობს იმაში, რომ მცენარეთა ორგანიზმებში წარმოდგენილია ნახშირწყლების მრავალი სახე, მაშინ როდესაც ცხოველთა ორგანიზმში ასეთ სიუხვეს ადგილი არა აქვს.

§ 1. ნახშირწყლების შექმნა მწვანე მცენარის მიერ

ნახშირწყლების შექმნის პროცესი მცენარეში გამოიხატება იმაში, რომ ჰაერიდან მცენარე ითვისებს ნახშირორჟანგს. ადგილი აქვს ვითომდა CO_2 -ის დაშლას:



ამ განტოლების მიხედვით მიმდინარეობს ფოტოსინთეზის შეჯამებული რეაქცია. ფოტოსინთეზის დროს წარმოებს ნახშირბადის ორჟანგიდან ნახშირწყლების სინთეზი, რისთვისაც საჭიროა ენერგიის დიდი რაოდენობა. მცენარე ამ ენერგიას ღებულობს მზის სხივების სახით.

მწვანე მცენარის იმ სისტემას, რომელიც ხელს უწყობს სხივიდან ენერგიის პოტენციალურ ენერგიაში გარდაქმნას, წარმოადგენს მწვანე პიგმენტები: *a* და *b* ქლოროფილები. ეს პიგმენტები ასრულებენ ისეთი აპარატის როლს, რომელსაც აქვს სხივის ენერგიის ფიქსაციის უნარი. ქლოროფილი სხივის შთანთქმისას გარდაქმნის სხივურ ენერგიას ორგანული ნაერთის პოტენციალურ ენერგიაში. ქლოროფილი ამ შემთხვევაში წარმოადგენს სხივური ენერგიის სენსიბილიზატორს. საჭიროა აღინიშნოს, რომ ქლოროფილის ზემოხსენებული უნარი მქონდება მხოლოდ ცოცხალ უჯრედში.

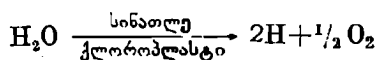
ქლოროფილი მწვანე მცენარეში წარმოდგენილია ქლოროპლასტებში. ქლოროპლასტები ქლოროფილის გარდა სხვა ფერმენტებსაც შეიცავენ. ქლოროპლასტებში ქლოროფილი თანაბრად არ არის განაწილებული. ის დაგროვი-

ლია პროტოპლაზმის გრანულებში. დიდი მუშაობა იყო ჩატარებული იმ-ის გამოსარკვევად, თუ როგორ კავშირდება ქლოროფილი გრანულებში ცილა-შეიღველთან. მაგრამ ეს საკითხი ჯერ კიდევ ღიად რჩება. ჰემოგლობინი-საგან განსხვავებით, სადაც ერთ ჰემზე მოდის ცილის ერთი მოლეკულა, ქლო-როფილთან დაკავშირებული ცილის რაოდენობა საკმაოდ დიდ ფარგლებში მერყეობს. გრანულები ქლოროფილისა და ცილის გარდა შეიცავს ლიპიდებს, მინერალურ ნივთიერებებს და კაროტინოიდებს.

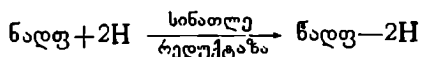
ცილასთან დაკავშირების შედეგად ქლოროფილს ფოტოსინთეზის ფუნქციის უნარი ენიჭება. კ. ტიმირიაზევის მიერ დამტკიცებულია, რომ სხივის შთანქ-პის შემდეგ ქლოროფილი ქიმიურად გარდაიქმნება.

რევოლუციური მნიშვნელობა ფოტოსინთეზის ბიოქიმიაში ჰქონდა ბლექ-მანის მითითებას, რომ ფოტოსინთეზში გაერთიანებულია ორგვარი გარდაქმნა. ერთი რიგი გარდაქმნების მსვლელობა უშუალოდ დაკავშირებულია მზის სხი-ვურ ენერგიის შთანქმეხსთან, ე. წ. სინათლის რეაქცია, ხოლო მეორე რიგის რეაქციები არ საჭიროებს სხივურ ენერგიას და მიმდინარეობს განათების გარე-შე, ე. წ. სიბნელის რეაქცია. სინათლის რეაქცია გაპირობებულია მზის სხივური ენერგიის გარდაქმნით ქიმიურში, რომლის დროს წარმოიშობა მაკროერგული ნაერთები. მომდევნო სიბნელის რეაქციებში გამოიყენება ზემოთ აღნიშნული „ასიმილაციის ენერგია“ ჩვეულებრივი სინთეზური პროცესებისათვის.

ფოტოსინთეზის სინათლის პირველადი რეაქცია არის წყლის ფოტოლიზა, რომელიც ექსპერიმენტულად ნაჩვენები იყო ქლოროპლასტებში ჰილის მიერ. ამ რეაქციის მსვლელობის დროს თავისუფლდება აქტიური წყალბადი, რომ-ელიც აღადგენს კოფაქტორს, სადაც აკუმულირდება სხივური ენერგია. უნდა ვითქვით, რომ ეს ნაერთი არის ნადფ



ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს წყალბადის გადატანას ნადფ-ზე, ატარებს პირიდინუკლეოტიდრედუქტაზას სახელწოდებას.

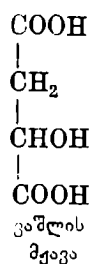
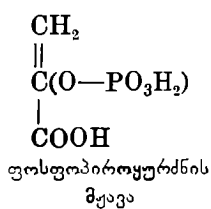
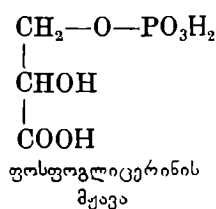


სინათლის რეაქციების შემდეგ ეტაპზე მიმდინარეობს ე. წ. ფოტოსინთე-ზური ფოსფორილირება, რომლის საბოლოო პროდუქტი იგივეა, რაც ეანვეითი ფოსფორილირების, ე. ი. ატფ. ამგვარად ირკვევა, რომ სინათლის რეაქცია, რომელიც უშუალოდ ფოტოსინთეზთან არის დაკავშირებული, გამოიყენება მაკ-როერგული ნაერთის, ატფ-ს წარმოშობისათვის.

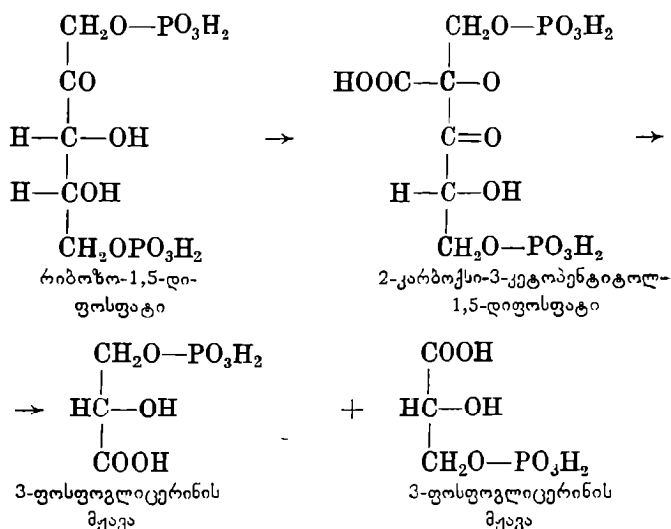
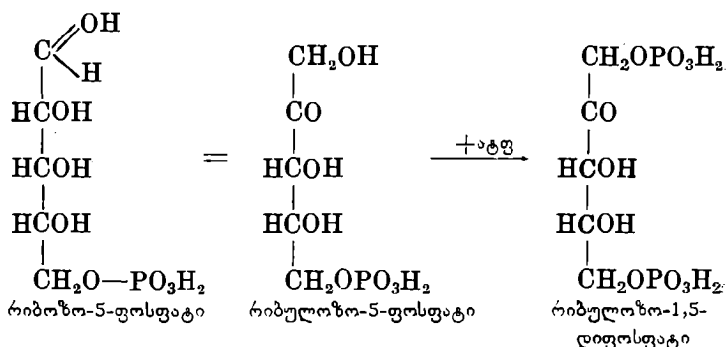
სიბნელის რეაქციის მსვლელობა გაპირობებულია სინათლის რეაქციის დროს სინთეზირებული ატფ-ით. ამ დროს შთანთქმება CO_2 და წარმოიქმნება ისეთი ნაერთი, რომელიც უკვე მომდევნო რეაქციებში აღდგენას განიცდის. ეს შედეგი მიღებული იყო ცდებით, სადაც ნიშანდებული ნახშირორჟანგი იხმარე-ბოდა.

ცდებში ერთუჯრედოვან მწვანე წყალმცენარეებზე ატმოსფერო შეიცავდა ნახშირორჟანგს, რომლის ნახშირბადი წარმოადგენდა რადიოაქტიურ იზოტოპს— C^{14} . რათა აცილებული ყოფილიყო მეორადი რეაქციები, ცდების ხანგრძლიობა მხოლოდ რამდენიმე სექუნდს უდრიდა. გამოირკვა, რომ საცდელი ობიექტის

ზუთი სეკუნდით გაშუქებისას, ნიშანდებული ნახშირორჟანგის 87% გადასული იყო ფოსფოგლიცერინის, 10% — ფოსფობიროყურძნის, ხოლო 3% — ვაშლის მჟეაში.



ფოსფობიროყურძნისა და ვაშლის მჟეა იქმნება ფოსფოგლიცერინის მჟეა-გას გარდაქმნის მომდევნო რეაქციებში. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ნიშანდებული ნახშირორჟანგი დაკავშირდა რაღაც ნაერთში, რომლის სწრაფმა გარდაქმნამ მოგვცა ფოსფოგლიცერინის მჟეა. კალვინმა აღმოაჩინა, რომ, უპირველეს ყოვლისა, CO_2 უერთდება რიბულოზო-1,5-დიფოსფატს, შემდეგ კი მიღებული ნაერთი განიცდის გარდაქმნას ორ მოლეკულა 3-ფოსფოგლიცერინის მჟეად.



ფოსფოგლიცერინის მჟეა წარმოადგენს ნახშირწყლების გარდაქმნის ერთ-ერთ შუალედ პროდუქტს. ამ ნაერთიდან ადვილი წარმოსადგენია ტრიოზების

შექმნა. ტრიოზების პოლიმერიზაცია კი ფერმენტ ალდოლაზის მოქმედებით საბოლოოდ გლუკოზას იძლევა.

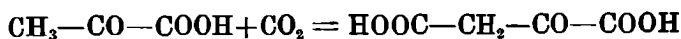
ამგვარად, ფოტოსინთეზის ქიმიური მექანიზმი ღრეისათვის შემდეგნაირად გვეხატება:

ქლოროფილი მონაწილეობას ღებულობს ორგვარ რეაქციაში: 1) მისი მეოხე-ბით ზღება სხივური ენერგიის შთანქმეა, რაც იწვევს ფოტოქიმიურ რეაქციას და 2) ის მონაწილეობას ღებულობს ქანგვა-აღღგენით რეაქციებში.

§ 2. ქეოსინთეზი

ორგანული ნივთიერება ღეღამიწაზე ძირითაღად ფოტოსინთეზის საშუალებით იქმნება. ფოტოსინთეზისათვის გამოიყენება მზის სხივური ენერგია. ორგანული ნივთიერების შექმნის მეორე წყარო არის ქეოსინთეზი. აქაც ორგანულ ნივთიერებათა სინთეზისათვის აგრეთვე ნახშირორქანგი მოიხმარება. მაგრამ ნახშირორქანგის აღღგენა წარმოებს არა სხივური ენერგიის, არამედ სხვადასხვა ნივთიერების დაქანგვის ენერგიის საშუალებით. ამგვარად, ქეოსინთეზის ღროს გამოიყენება უშუალოდ არაორგანული ნახშირორქანგი და არაორგანიზმების მიერ ღამზადებული ორგანული ნაერთები. ასეთ ორგანიზმებს ეწოდება ავტოტროფული ორგანიზმები. ამ ჯგუფს ეკუთვნის მწვანე მცენარეებიც.

ავტოტროფული ორგანიზმებიღან განსხვავდება ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, რომელთა არსებობა ღამოკიდებულია სხვა ორგანიზმების მიერ ღამზადებულ ორგანულ ნაერთებზე. ჰეტეროტროფული ორგანიზმების ჯგუფს ეკუთვნის ცხოველები და ის უმღაბლესი ორგანიზმები, რომლებიც ცოცხალი სამყაროს ორგანული ნარჩენებით იკვებებიან. სავინტერესოა აღინიშნოს, რომ ჰეტეროტროფებში აღმოჩენილია ნახშირორქანგის დაქევირების უნარი კეტომჟავების საშუალებით. ეს პროცესი მიმღინარეობს ფერმენტ ღეკარბოქსილზას უქუქცევით მოქმედების შეღგად.



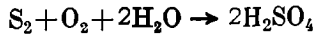
პროუფრმის მჟავა

მეუღმარამჟავა

ამ გზით ხერხდება ჰეტეროტროფულ ორგანიზმებში ნახშირბადის ჯაქვის გაგრძელება. აქედან ის დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ, რომ ნახშირორქანგის შეთვისების უნარი არ არის ავტოტროფული ორგანიზმების ისეთი წიწანი, რომელიც მათ ჰეტეროტროფებისაგან განასხვავებს. განსხვავება გამოიხატება ჯერ ერთი, ნახშირორქანგის შეთვისებულ რაოდენობაზე და, მეორე, იმ ღამოკიდებულებაში, რომელსაც ისინი იჩენენ საკვების მიმართ. ავტოტროფებს შეუძლიათ აწარმოონ ყველა ორგანული ნაერთის სინთეზი წყლისა და ნახშირორქანგისაგან. ჰეტეროტროფები კი საჭიროებენ წინასწარ გამზადებულ ორგანულ ნაერთებს.

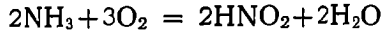
ცნობილია მიკროორგანიზმების მთელი რიგი, რომლებიც ორგანული ნაერთების სინთეზს აწარმოებენ იმ ქიმიური ენერგიის საშუალებით, რომელიც თავისუფლდება რკინის, აზოტის, წყალბადის, მანგანუმის, გოგირღ-წყალბადის, ამონიუკისა და აზოტოვანი მჟავას დაქანგვისას. ეს პროცესი აღმოჩენილია გამოჩენილი რუსი მეცნიერის ს. ვინოგრადოვის მიერ.

იმ წყალსაცავების გასუფთავების საქმეში, საღაც გროვდება გოგირღ-წყალბადი, ღიღი მნიშვნელობა ენიჭება გოგირღის ბაქტერიებს, რომელთაც შეუძლიათ ორგანული ნაერთების სინთეზის წარმოება გოგირღწყალბადისა და გოგირღის დაქანგვის ღროს განთავისუფლებული ენერგიით.



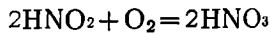
ეს რეაქცია დიდი მასშტაბით მიმდინარეობს შავ ზღვაში, სადაც 200 მეტრის სიღრმის ქვევით გოგირდწყალბადია დაგროვილი.

ენერგეტიკული თვალსაზრისით უპირატესობა ენიჭება ამონიაკის დაჟანგვას ვინოგრადოვის მიერ აღმოჩენილი ბაქტერიის Nitrosomonas მიერ.



ერთ გრამ-მოლეკულა ამონიაკის დაჟანგვისას გამოიყოფა 158 დიდი კალორია.

აზოტოვან მჟავას შემდგომ დაჟანგვას აწარმოებს Nitrobacter. ეს პროცესი შემდეგი განტოლების მიხედვით მიმდინარეობს:

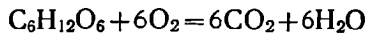


ერთი გრამ-მოლეკულა აზოტოვანი მჟავას დაჟანგვისას გამოიყოფა მხოლოდ 43,2 დიდი კალორია.

ნიტრიფიკაციის ბაქტერიები წარმოადგენენ სპეციალიზებულ ორგანიზმებს. თუ საკვები არე ორგანულ ნაერთებს შეიცავს, მათი გამრავლება წყდება.

§ 8. სუნთქვის პროცესი

ნახშირწყალი აერობულ ორგანიზმებში იწვის ნახშირმჟავა გაზამდე და წყლამდე. ამ პროცესისათვის საჭირო ჟანგბადს ორგანიზმი პოულობს ჰაერიდან. იმ შემთხვევაში, როდესაც ორგანიზმში იწვის ნახშირწყალი, გამოყოფილი ნახშირორჟანგის მოცულობის შეფარდება შთანთქმულ ჟანგბადის მოცულობასთან უდრის ერთს, თანახმად განტოლებისა:



ამ შეფარდებას ეწოდება სუნთქვის კოეფიციენტი. ჩვეულებრივად სუნთქვის კოეფიციენტი ერთზე ნაკლებია, რადგან ორგანიზმში გარდა ნახშირწყლებისა იწვის ზხვა ნაერთებიც (ცხიმი და ცილა). იმ შემთხვევაში, თუ წვა მიმდინარეობს ცილოვან ნივთიერებათა ხარჯზე, მაშინ სუნთქვის კოეფიციენტი უდრის

$\frac{[\text{CO}_2]}{[\text{O}_2]} = 0,781$. რადგან ცილები თავისთავად ნაკლებად დაჟანგული ნაერთებია,

მათ დასაჟანგავად, ნახშირწყლებთან შედარებით, საჭიროა მეტი ჟანგბადი. იგივე ითქმის ცხიმებზე. ისინი კიდევ უფრო ნაკლებად დაჟანგული ნაერთებია; ამისათვის ორგანიზმში მათი წვის დროს სუნთქვის კოეფიციენტი კიდევ უფრო

ნაკლებ რიცხვს იძლევა, სახელდობრ შეფარდება $\frac{[\text{CO}_2]}{[\text{O}_2]} = 0,71$.

სუნთქვა რომ დაჟანგვას წარმოადგენს, ეს ცნობილია უკვე ლ ა ვ უ ა ზ ი ე ს დროიდან. მასვე ეკუთვნის ნივთიერებათა ცვლის ძირითადი კანონების დადგენა. მან გამოარკვია, რომ მიღებულ საკვებსა, წარმოებულ მუშაობასა და გაზთა ცვლას შორის არსებობს განსაზღვრული დამოკიდებულება. ნივთიერებათა ცვლის ოდენობის შესახებ ჩვენ შეგვიძლია ვიმსჯელოთ შთანთქმული ჟანგბადისა და გამოყოფილი ნახშირორჟანგის სიდიდეების მიხედვით. სუნთქვის კოეფიციენტის დადგენა კი საშუალებას გვაძლევს გავარკვიოთ, თუ რომელი ნაერ-

თი იწვის ორგანიზმში. ზემოხსენებულ საკითხზე ჩატარებულმა მუშაობამ ნათელყო, რომ სუნთქვის მთავარი ენერგეტიკული მასალა არის ნახშირწყალი.

ნივთიერებათა ცვლა ორგანიზმში წარმოუდგენელია გაზთა ცვლის გარეშე. მაგრამ მხედველობაში უნდა ვიჭონოთ, რომ ნივთიერებათა ცვლა არის რთული პროცესი; ამიტომ გამოყოფილი ნახშირმჟავა გაზი ერთგვარ წარმოდგენას ვეძღვეს ცვლის მხოლოდ საბოლოო შედეგის შესახებ.

§ 4. სუნთქვის ენერგეტიკა

ნახშირწყლების წვა წარმოადგენს ეგზოთერმულ რეაქციას, რომლის ენერგეტიკული ეფექტიანობა შეიძლება განისაზღვროს გამოყოფილი სითბოს რაოდენობით. გასულ საუკუნეში წარმოებული ცდებით ის დასკვნა იყო გამოტანილი, რომ ნახშირწყლის დაწვისას კალორიმეტრში გამოყოფილი სითბოს რაოდენობა ზუსტად უდრის სითბოს იმ რაოდენობას, რომელსაც იმავე რაოდენობა ნახშირწყალი გამოყოფს ცოცხალ ორგანიზმში. მაგრამ, როდესაც ეს შედარება ხდება, მხედველობაში მისაღება ცოცხალი სისტემის ერთი თვისება, რომელსაც ჩვენ სხვა სისტემებში ვერ ვპოულობთ. ერთი და იგივე არ არის, თუ რა გზით და რომელი საჭიროებისათვის თავისუფლდება ნახშირწყლების პოტენციალური ენერგია. ცოცხალ ორგანიზმში ნახშირწყლების პოტენციალური ენერგიის უდიდესი ნაწილი სითბოს გამოყოფის გარეშე უშუალოდ იხარჯება იმ მექანიზმებზე, რომელთა საშუალებით ხდება სასიცოცხლო პროცესის ამოქმედება. მექანიზმი, რომელსაც მოქმედებაში მოყავს სასიცოცხლო პროცესი, არის მაკროერგული ფოსფორის ნაერთების გარდაქმნა. ამ ნაერთების საშუალებით მიმდინარეობს ოსმოსური მუშაობა, უკუქცევადი რეაქციების წონასწორობის შეცვლა, ჟანგვა-აღდგენით სისტემებში საჭირო პოტენციალის დაკერა და მთელი რიგი სხვა გარდაქმნები, სადაც კი მოთხოვნილებაა ენერგიაზე. მხოლოდ ასეთი მექანიზმების ამუშავების შემდეგ ნახშირწყლების პოტენციალური ენერგია საბოლოოდ გამოიყოფა სითბოს სახით.

ნახშირწყლების ენერგეტიკული ეფექტიანობის გაანგარიშებისას მხედველობაში უნდა მივიღოთ ის გარემოება, რომ ნახშირწყლების თერმული ეფექტი არ უდრის ენერგიის იმ რაოდენობას, რომელიც მუდმივი ტემპერატურის დაცვის პირობებში შესაძლებელია მოხმარდეს მუშაობას. როდესაც ნახშირწყალი აერობულ გარდაქმნას განიცდის, ე. ი. როდესაც ის ნახშირორჟანგამდე და წყლამდე იწვის, განსხვავება ნახშირწყლების თერმულ ეფექტსა და მათ ხარჯზე მიღებული მუშაობის ოდენობას შორის არ აღწევს მნიშვნელოვან სიდიდეს. მაგრამ ნახშირწყლების ანაერობულ პირობებში გარდაქმნის დროს განთავისუფლებული ენერგიის რაოდენობის აღრიცხვა თერმული ეფექტის მიხედვით შეუძლებელი ხდება.

როგორც უკვე ნახსენები იყო, სისტემის ენერგეტიკული ეფექტიანობის გამოანგარიშებამ უნდა იწარმოოს თავისუფალი ენერგიის რაოდენობის ცვლილებით. თუ ΔS -ით აღვნიშნეთ დაკავშირებული ენერგიის ცვლილება, ΔH -ით ენტალპიის რაოდენობის ცვლილება, ხოლო T -თი რეაქციის აბსოლუტური ტემპერატურა, მაშინ თავისუფალი ენერგიის ΔG მატება ან შემცირება ასეთი დამოკიდებულებით გამოიხატება:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S.$$

იმისდა მიხედვით, თუ როგორ იცვლება დაკავშირებული ენერგია $-T\Delta S$, სისტემის თავისუფალი ენერგია ან უდრის ენტალპიის ცვლილებას, ან მეტი,

ანდა ნაკლები იქნება. ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის დროს სისტემის დაკავშირებული ენერგია უმნიშვნელო რაოდენობით იცვლება და ამიტომ ΔG ლითქმის ემთხვევა ΔH -ს. სხვა შემთხვევებში კი სისტემაში თავისუფალი ენერგიის ცვლილება არ უდრის მის ΔH -ს.

მხედველობაშია მისაღები აგრეთვე ერთი გარემოება. საკვების ფიზიოლოგიური კალორიანობა ყოველთვის არ უდრის იმ სითბოს რაოდენობას, რომელსაც საკვები ათავისუფლებს კალორიმეტრში.

ფიზიოლოგიური კალორიანობის სახით იგულისხმება საკვების იმ კალორიების რაოდენობა, რომლებიც ორგანიზმში გამოიყოფა. ორგანიზმის მიერ შეთვისებული საკვები (მაგალითად, ცილოვანი ნივთიერება) ბოლომდე არ იწვის, წარმოიშობა ნაერთები, რომელთაც კიდევ აქვს წვის უნარი. ამისათვის საკვების სრულ კალორიანობას უნდა გამოაქლდეს ამ ნაერთების კალორიანობა, რათა წარმოდგენა ექონიოთ საკვების ფიზიოლოგიური კალორიანობის შესახებ. ვინაიდან არასრული წვის პროდუქტები ორგანიზმიდან გამოდის, ამიტომ, როდესაც უნდათ გამოარკვიონ რომელიმე საკვები რაციონის ფიზიოლოგიური კალორიანობა, ჯერ განსაზღვრავენ კალორიმეტრიულ ყუმბარაში რაციონის სრულ კალორიანობას და მას გამოაქლბენ შარდში და განავალში გადასულ ნივთიერებათა კალორიანობას.

რ უ ბ ნ ე რ მ ა, მიიღო რა მხედველობაში, რომ ცხოველის მიერ განთავისუფლებული სითბოს ზარჯვის განსაზღვრა შესაძლებელია, თუ მხედველობაში მივიღეთ ის კალორიანობა, რომელიც რჩება: 1) საკვების მოუხნელებელ ნაშთში, 2) ექსკრემენტებში და აგრეთვე 3) ის სითბო, რომელსაც კარგავს ცხოველი ზედაპირის საშუალებით, დაადგინა ფიზიოლოგიური კალორიანობის შემდეგი კოეფიციენტები:

1 გ ცილა ათავისუფლებს	4,1	დიდ კალორიას
1 გ ცხიმი	—	9,0 " "
1 გ ნახშირწყალი	—	4,1 " "

ამასთანავე გამოირკვა, რომ 100 გ ცხიმი იძლევა იმდენსავე კალორიას, რასაც იძლევა 232 გ სახამებელი და 243 გ ცილა. საკვებ ნივთიერებათა ურთიერთკალორიულ დამოკიდებულებას ეწოდა იზოლინამიის კანონი.

საკვების ფიზიოლოგიური კალორიანობის განსაზღვრა შესაძლებელია არაპირდაპირი გზით. ცნობილია, რომ სახამებლის 1 გ დაეანგვისას იძლევა 0,829 ლიტრ ნახშირორჟანგს, ცხიმის 1 გ—1,427 ლიტრს, ხოლო ცილის 1 გ—0,782 ლიტრ ნახშირორჟანგს. მეორე მხრივ, გამოანგარიშებულია, რომ სახამებლის კალორიული ეკვივალენტი, როდესაც ნახშირორჟანგის 1 ლიტრი თავისუფლდება, უდრის 5,05 დიდ კალორიას, ცხიმის—6,63, ცილის—5,68 დიდ კალორიას. თუ წინასწარ განსაზღვრულია საკვების ქიმიური შემადგენლობა, ორგანიზმის მიერ გამოყოფილი ნახშირორჟანგის აღრიცხვით შესაძლებელი ხდება საკვების ფიზიოლოგიური კალორიანობის განსაზღვრა.

რ უ ბ ნ ე რ მ ა პირველმა გამოიყენა რესპირაციული კამერა, სადაც ის ათავსებდა საცდელ ცხოველს. მას შესაძლებლობა მიეცა შეესწავლა ცხოველში როგორც ნივთიერებათა, ისე გაზთა ცვლა. მიღებულ იქნა შედეგები, რომლებაც ექვს არ იწვევენ იმ დებულებაში, რომ ცხოველის ორგანიზმიც ექვემდებარება ენერგიის მარადისობის კანონს. მაშასადამე, პოტენციალური ენერგია, რომელიც მიიღება ორგანიზმის მიერ საკვების სახით, ზუსტად ეთანაბრება ორგანიზმში განთავისუფლებულ ენერგიას.

§ 5. ნახშირწყლების ურთიერთგარდაქმნა

ნახშირწყლების ურთიერთგარდაქმნა მიმდინარეობს მონოსაქარიდების დონეზე და აქტივდება სხვადასხვა ფერმენტებით. ამ პროცესში დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ფოსფორირებული ნაწარმების შექმნას, რაც მოითხოვს ატ-ს. რეაქცია აქტივდება კინაზების კატალიზური მოქმედებით.

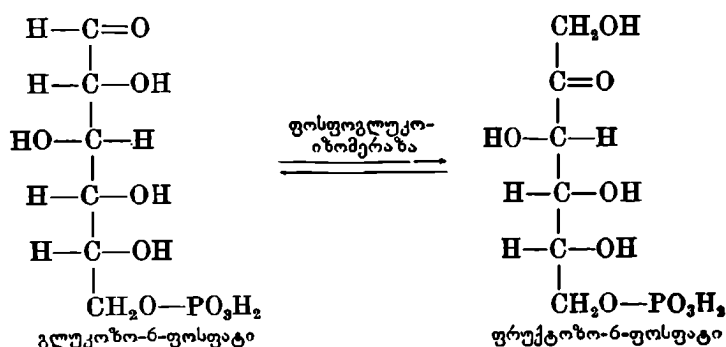
ფოსფორირებულ მონოსაქარიდებში ფოსფატის ნაშთის ადგილმდებარეობა იცვლება საჭიროების მიხედვით. ამ რეაქციის გააქტივება წარმოებს მუტაზების საშუალებით, მაგალითად:

1 ფაზა: გლუკოზო-6-ფოსფატი + ფერმენტი — ფ $\rightleftharpoons$ გლუკოზო-1,6-დიფოსფატი + ფერმენტი

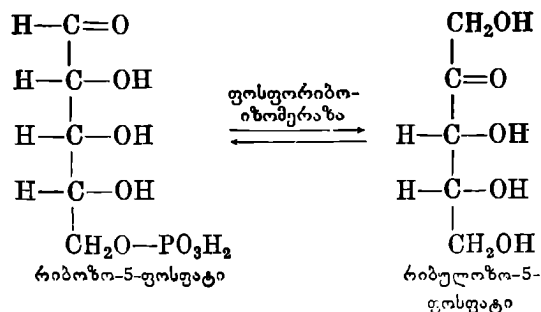
2 ფაზა: გლუკოზო-1,6-დიფოსფატი + ფერმენტი $\rightleftharpoons$ გლუკოზო-1-ფოსფატი + ფერმენტი — ფ

მსგავსი მუტაზური გარდაქმნა აღმოჩენილია გალაქტოზო-6-ფოსფატისათვის, მანოზო-6-ფოსფატისათვის, რიბოზო-1-ფოსფატისათვის. უკანასკნელ შემთხვევაში იქმნება რიბოზო-5-ფოსფატი. ყველა შემთხვევაში შუალედი პროდუქტის სახით წარმოიშობა შაქრის დიფოსფატი.

აღდოშაქრების გარდაქმნა კეტოშაქრებად, და პირიქით, აქტივდება იზომერაზების საშუალებით. ამ ფერმენტების ტიპური წარმომადგენელი არის ფოსფოგლუკოიზომერაზა, რომელიც ააქტივებს გლუკოზო-6-ფოსფატის გარდაქმნას ფრუქტოზო-6-ფოსფატად.



დიდი მნიშვნელობა აქვს იმ ფერმენტის მოქმედებას, რომელიც ფოტოსინთეზის დროს ააქტივებს რიბოზო-5-ფოსფატის გარდაქმნას რიბულოზო-5-ფოსფატად.

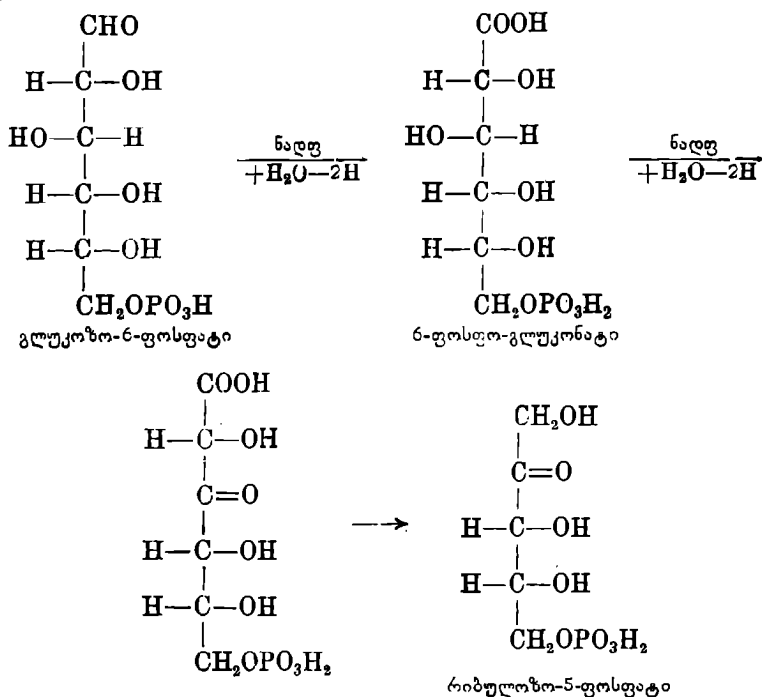


მსგავს გარდაქმნას აწარმოებს ფერმენტი ტრიოზოფოსფატ-იზომერაზა, რომლითაც აქტივდება დიოქსიაცეტონ-ფოსფატის უკუქცევადი გარდაქმნა გლი-

ცერინალდეჰიდ-ფოსფატში. ეს რეაქცია ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნის დროს მიმდინარეობს.

აღლოლაზა აწარმოებს შაქრების ალდოლურ კონდენსაციას. ამ რეაქციის კლასიკურ მაგალითს წარმოადგენს 1,6 ფრუქტოზო-დიფოსფატის დაშლა ორ ტრიოზად.

გლუკოზო-6-ფოსფატის გარდაქმნა, რომელიც მთავრდება რიბულოზო-5-ფოსფატის წარმოშობით, არის ნახშირწყლების პენტოზური მიმართულებით დაშლის საწყისი ეტაპი. გარდაქმნა იწყება გლუკოზო-6-ფოსფატის დაჟანგვით და მთავრდება მისგან წარმოშობილ 6-ფოსფოგლუკონატის დეკარბოქსილირებით:



შაქრების ეპიმერული გარდაქმნა დაკავშირებულია, ერთი მხრივ, ეპიმერაზებისა და, მეორე მხრივ, ურიდინტრიფოსფატის მოქმედებასთან. ურიდინტრიფოსფატი ის ნუკლეოტიდია, რომელიც ამ რეაქციაში ასრულებს კოფერმენტის როლს. მისი გლუკოზასთან დაკავშირების შედეგად წარმოიშობა ნაერთი, რომელიც იძლევა მომდევნო რეაქციაში ეპიმერიზაციის პროდუქტს—გალაქტოზას.

1 ფაზა: უტფ + გლუკოზო-1-ფოსფატი $\xrightarrow[\text{უდფ-პიროფოსფორილაზა}]{\text{უდფ}}$ უდფ-გლუკოზა + პიროფოსფატი.

2 ფაზა: უდფ-გლუკოზა $\xrightarrow{\text{ეპიმერაზა}}$ უდფ-გალაქტოზა

ზემოხსენებული გარდაქმნის მსგავსად მიმდინარეობს ქსილოზას ეპიმერიზაცია არაბინოზად და გლუკურონის მჟავის — გალაქტურონის მჟავად.

უტფ ამავე დროს კოფერმენტულ როლს ასრულებს მთელ რიგ სხვა გარდაქმნებში, როგორიც არის, მაგალითად, ფოსფატის ნაშთის გადატანა გალაქტოზიდან გლუკოზაზე, ურონის მჟავების დეკარბოქსილირება, რის შედეგად მიიღება პენტოზები და სხვ.

თ ა ვ ი მ ი ვ ი დ ი

ნახშირწყლების უჯრედშიგნითა ცვლა

ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ნახშირწყლების გარდაქმნის უკანასკნელი პროდუქტი ორგანიზმში ნახშირმჟეა და წყალია. ეს პროცესი აერთიანებს მრავალ ბიოქიმიურ გარდაქმნას, რომელთა მსვლელობაში მონაწილეობას ღებულობს სხვადასხვა სპეციფიკური დანიშნულების ნაერთი.

გამოირკვა, რომ ნახშირწყლების გარდაქმნა უჯრედში ორგვარად მიმდინარეობს. ნახშირწყლების იმ გარდაქმნებს, რომელთა მსვლელობა არ არის დამოკიდებული მოლეკულური ჟანგბადის მოხმარებაზე, ეწოდება ანაერობული პროცესი. აერობული პროცესი კი დაკავშირებულია ჟანგბადის მოხმარებასთან. ორივე პროცესის მსვლელობისას, პირველ ყოვლისა, იხარჯება ნახშირწყლები, როგორც პოტენციალური ენერგიის წყარო. ნახშირწყლების ანაერობული და აერობული გარდაქმნები ერთმანეთთან მჭიდროდაა დაკავშირებული. აერობულ პროცესს თან ახლავს ყოველთვის ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნები.

§ 1. ანაერობული და აერობული პროცესები ენერგეტიკული თვალსაზრისით

ნახშირწყლების მოხმარება მიკროორგანიზმებში ხშირად მთავრდება ისეთი ნაერთების წარმოშობით, რომელთაც წვის უნარი ჯერ კიდევ აქვს. ეს პროცესი მიმდინარეობს ჟანგბადის მოხმარების გარეშე. უმაღლეს ორგანიზმებში წარმოდგენილია ისეთი მექანიზმები, რომელთა დახმარებით ნახშირწყლები ბოლომდე მოიხმარება. ნახშირწყალი უკანასკნელ შემთხვევაში იხარჯება სუნთქვაზე და მისი შესრულებისათვის ჟანგბადის მიწოდება აუცილებელია. საერთოდ, ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნა სუნთქვის საფუძველს წარმოადგენს.

სუნთქვა დაკავშირებულია ორგანულ ნივთიერებათა დიდი რაოდენობით ხარჯვასთან. ნახშირწყლების გარდა ენერგეტიკული მასალის დანიშნულება შეიძლება შეასრულოს ცხიმოვანმა და ცილოვანმა ნივთიერებებმა, მაგრამ ამ შემთხვევაშიც მათი გარდაქმნა საბოლოოდ იმავე გზებით მიმდინარეობს, როგორც ნახშირწყლების. ამჟამად დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს ის გარემოება, რომ ცილებისა და ცხიმების მოხმარება უჯრედის ენერგეტიკული საჭიროებისათვის მიმდინარეობს მათი გარდაქმნის დროს წარმოშობილი ისეთი ნაერთებიდან, რომლებიც ნახშირწყლების ცვლის პროდუქტების მსგავსია.

ანაერობული პროცესი განსხვავდება აერობულისაგან იმით, რომ ანაერობული პროცესის მსვლელობის დროს უჯრედი ენერგიას ღებულობს იმ რეაქციებისაგან, რომელთა მსვლელობის დროს ჟანგბადი არ მოიხმარება. ენერგიის მოპოვების ამგვარი საშუალება წარმოდგენილია ღუდილის გამოშვებე მიკროორგანიზმებში.

ღუდილის პროცესები შესწავლილია გამოჩენილი ფრანგი ქიმიკოსის პასტერის მიერ. პასტერის სიტყვით: „ღუდილი — სიცოცხლეა უჟანგბადოდ“.

მართლაც, დუდილის გამომწვევი მიკროორგანიზმები არ საჭიროებს ჰაერის ჟანგბადს. ენერგიას ეს მიკროორგანიზმები დაშლის პროცესებიდანღებულობენ და არა წვის რეაქციებიდან.

ერთი გრამ-მოლეკულა გლუკოზას თბიური ეფექტი, როდესაც ის იწვის კალორიმეტრში, 674 დიდ კალორიას უდრის. ამ რეაქციის დროს დაკავშირებული ენერგიის რაოდენობის შემცირება (TAS) 12 დიდ კალორიას აღწევს. აქედან გამომდინარეობს, რომ თავისუფალი ენერგიის ცვლილება (ΔG), რომლის გამოყენება შეიძლება, უდრის 686 დიდ კალორიას, ე. ი. როდესაც ორგანიზმში ერთი გრამ-მოლეკულა გლუკოზა იწვის, თავისუფლდება 686 დიდი კალორია. გამორკვეულია, რომ ცხოველს შეუძლია გამოიყენოს სასიცოცხლო პროცესებზე ქიმიურ ნაერთში დაგროვილი ენერგიის არა ნაკლებ 70%-ისა. მრავალ შემთხვევაში აერობული პროცესების მარგი ქმედების კოეფიციენტი კიდევ უფრო დიდ რიცხვს აღწევს.

ახლა განვიხილოთ დუდილის პროცესის ენერგეტიკა. რძის მჟავა დუდილის დროს გლუკოზას ერთი მოლეკულა იძლევა რძის მჟავას ორ მოლეკულას და პროცესი ამით მთავრდება. ორი გრამ-მოლეკულა რძის მჟავას დაწვისას თავისუფალი ენერგიის ცვლილება (ΔG) უდრის 650 დიდ კალორიას. რადგან გრამ-მოლეკულა გლუკოზას სრული დაწვისას თავისუფალი ენერგიის ცვლილება უდრის 686 დიდ კალორიას, ამიტომ განსხვავება $686 - 650 = 36$ დიდი კალორია არის თავისუფალი ენერგიის ის ცვლილება, რომელიც რძის მჟავა დუდილზე მოდის. მაშასადამე, დუდილის დროს რომ მივიღოთ ენერგიის იგივე რაოდენობა, რაც განთავისუფლდებოდა შაქრის სრული დაწვის დროს, საჭიროა შაქრის 20-ჯერ უფრო მეტი რაოდენობა გარდაიქმნას.

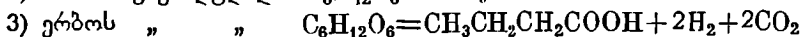
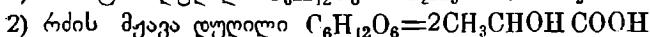
მხედველობაში მისაღებია ის გარემოებაც, რომ დუდილის დროს განთავისუფლებული 36 დიდი კალორია მთლიანად კი არ მოიხმარება უჯრედის ენერგეტიკულ საჭიროებაზე, არამედ მხოლოდ 16 დიდი კალორია, დანარჩენი 20 დიდი კალორია იფანტება სითბოს სახით. მარგი ქმედების კოეფიციენტი ამ შემთხვევაში მხოლოდ 44%-ს აღწევს.

ეს რიცხვი გაცილებით უფრო ნაკლებია, ვიდრე ის, რაც მსუნთქავ ორგანიზმებს ახასიათებს. მაგრამ ის მაინც საკმარისად დიდია მანქანის მარგი ქმედების კოეფიციენტთან შედარებით.

მაშასადამე, ანაერობული პროცესის ენერგეტიკული პოტენციალი აერობულზე გაცილებით ნაკლებია არა მარტო იმიტომ, რომ მასალის დიდი რაოდენობა იხარჯება, არამედ იმიტომაც, რომ ის, რაც შეითვისება ანაერობული პროცესის დროს, გამოიყენება უფრო დაბალ ენერგეტიკულ დონეზე. დუდილის პროცესის ენერგეტიკული ეფექტიანობა აერობულთან შედარებით მცირეა.

ნახშირწყლების ანაერობულ გარდაქმნას უწოდებენ გლიკოლიზს, რადგან პროცესი იწყება გლუკოზიდან. იმ შემთხვევაში, როდესაც გარდაქმნა გლიკოგენიდან იწყება, პროცესი გლიკოგენოლიზის სახელს ატარებს.

ცნობილია ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნის, ანუ დუდილის სამი ძირითადი ტიპი: 1) სპირტის დუდილი, 2) რძის მჟავა დუდილი და 3) ერბოს მჟავა დუდილი. შეჯამებულად დუდილის რეაქციები შემდეგი განტოლებებით გამოიხატება:



უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებაში დუდილის პროცესი არასდროს არ მთავრდება მხოლოდ ზემოთ აღნიშნული ნაერთების წარმოშობით. ცოტა თუ ბევრი რაოდენობით მთავარ პროდუქტს თან ჰყვება თანმხლები რეაქტივების პროდუქტები. ამასთან ერთად გავრცელება აქვს ისეთ დუდილსაც, სადაც ერთიმეორეში იჭრება სამი ძირითადი ტიპი. მაგალითად, ცნობილია ისეთი ჰეტეროფერმენტული რძის მჟავა დუდილი, რომლის დროს წარმოიშობა როგორც რძის მჟავა, ისე ეთილის სპირტი. აქ ადგილი აქვს რძის მჟავას და სპირტის დუდილის კომბინაციას. ამგვარადვე, ე. წ. აცეტონ-ეთილის სპირტის დუდილი წარმოადგენს ერბოს მჟავასა და ალკოჰოლური დუდილის კომბინაციას. როგორც ამას ქვემოთ დავინახავთ, დუდილის როგორც სამივე ძირითადი ტიპი, ისე მათი სახე-ცვლილებები და კომბინაციები გაერთიანებულია ბიოქიმიურ მთლიანობაში და მათ შორის მჭიდრო კავშირი არსებობს.

§ 2. ნახშირწყლის ანაერობული გარდაქმნა

ნახშირწყლების ანაერობულ გარდაქმნას ადგილი აქვს ყველა ორგანიზმში. ზოგიერთი ორგანიზმის თავისებურება იმაში გამოიხატება, რომ ისინი ნახშირწყლებს ბოლომდე ვერ მოიხმარებენ და პროცესს ამთავრებენ ისეთი ნაერთებით, რომლებიც სხვა ორგანიზმებისათვის შუალედ პროდუქტებს წარმოადგენენ.

სპირტისა და რძის მჟავა დუდილი დიდი ხანია ცნობილია და უხსოვარი დროიდან მას პრაქტიკული გამოყენება აქვს. პასტერამდე დუდილის მექანიზმის შესახებ მხოლოდ თეორიულად მსჯელობდნენ. პასტერმა ზუსტი ექსპერიმენტული გზით დაამტკიცა დუდილის გამომწვევი მიზეზი. მან გამოიკვლია, რომ სპირტი, რძის, ერბოსი და ძმრის მჟავები მიკროორგანიზმებსა ცხოველმოქმედების შედეგად წარმოიშობიან.

დიდი ხანია ცნობილი იყო აგრეთვე, რომ რძის მჟავა გროვდება კუნთოვან ქსოვილში. ძალიან მკაფიოდ გამოიხატება ეს მოვლენა, თუ კუნთში ჰისსლის მიმოქცევა შეწყვეტილია, ე. ი. მაშინ, როდესაც ჟანგბადის მიწოდება კუნთოვანი ქსოვილისათვის გამორიცხულია. მეორე მნიშვნელოვანი ფაქტი იმაში მდგომარეობს, რომ მუშაობისას გლიოგენის რაოდენობა კუნთში მცირდება. ეს ფაქტი, რომელიც დღეს დაკანონებულია, თავის დროზე საკამათოდ იყო მიჩნეული.

ვინაიდან კუნთოვანი ქსოვილის მთავარი შემადგენელი ნაწილი ცილოვანია ნივთიერებაა, ამისათვის ვითომ გამომდინარეობდა, რომ კუნთის მიერ დახარჯული ენერგია ანაზღაურებული უნდა ყოფილიყო ცილოვანი ნივთიერების დაწვით. შემდეგში გამოირკვა, რომ კუნთის მუშაობის დროს დახარჯული ენერგია შეუძლებელია დაფარულ იქნეს ცილის დაშლის ენერგიით. იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც საკვების რაციონში გამორიცხულია ნახშირწყალი, კუნთოვან ქსოვილში გროვდება გლიოგენი, რომელიც კუნთის მოქმედების ენერგეტიკულ წყაროს წარმოადგენს.

ნახშირწყლებიდან ენერგიის მიღება უჩრდელის მიერ შესაძლებელი ხდება ან ანაერობული გზით (მაგალითად, დუდილის პროცესი) ანდა დაჟანგვით, ე. ი. ისეთი პროცესით, როდესაც ადგილი აქვს მოლეკულური ჟანგბადის მოხმარებას. გამოირკვა, რომ უმადლეს საფეხურზე მდგომ ორგანიზმებში ადგილი აქვს ორივე პროცესის მსვლელობას, რომ მათ შორის მჭიდრო კავშირია და შეუძლებელია დუდილისა და ჟანგვითი პროცესის დაპირისპირება.

უჯრედში მიმდინარე პროცესების ქიმიზმის შესწავლის სიძნელე, როგორც ეს უკვე აღნიშნული იყო, იმაში მდგომარეობს, რომ ამა თუ იმ ქიმიურ გარდაქმნაზე გავლენას ახდენს მრავალი ფაქტორი, რომელთა გამოცალკევება ცოცხალ უჯრედში შეუძლებელი ხდება. ჩვეულებრივად უჯრედში მიმდინარე ნახშირწყლების გარდაქმნები შეისწავლება ისეთ მოდელებზე, სადაც მრავალი ფაქტორის გავლენა აცილებულია. ასეთ მოდელში ცალ-ცალკე ისწავლება სხვადასხვა ფაქტორის გავლენა ნახშირწყლების გარდაქმნაზე იმ პირობით, რომ მიღებული შედეგები ემსგავსება პროცესს, რომელსაც ადგილი აქვს ცოცხალ უჯრედში.

ჩერ კიდევ ბ ი უ ხ ნ ე რ მ ა დაამტკიცა, რომ შაქრის დადუღება სპირტად შესაძლებელია წარმოებდეს უჯრედის გარეშეც. მან დაამზადა საფუარების წვენი, რომელსაც შენარჩუნებული ჰქონდა უნარი მიმატებული შაქარი სპირტში გადაეყვანა. აქედან გამომდინარე იყო დასკვნა, რომ შაქრის სპირტად გადაყვანა არის იმ ფერმენტების მოქმედების შედეგი, რომლებიც უჯრედშია წარმოდგენილი და უჯრედის დასრესისას ისინი შეიძლება გადავიდეს წვენში. ამ ფერმენტს მან ზიმაზა უწოდა. როგორც შემდეგში გამოიკვია, ზიმაზა აერთიანებს მრავალ ფერმენტს და მათ აქტივატორებს (კო-ფერმენტებს).

ბ ი უ ხ ნ ე რ ის მიერ დამზადებული წვენის აქტივობა, ცოცხალი უჯრედის სპირტის დაგროვების უნარიანობასთან შედარებით, ძალიან მცირეა. ბ ი უ ხ ნ ე რ ის ა და სხვა ავტორების მიერ შემუშავებული ხერხები არ იძლეოდნენ ისეთი მოდელების დამზადების საშუალებას, სადაც ნახშირწყლების გარდაქმნის ქიმიზმის შესწავლა მოსახერხებელი იქნებოდა. ლ ე ბ ე დ ე ვ ი პირველი მკვლევარია, რომელმაც მოგვცა მეთოდი ზემოხსენებული მიზნის უკეთესად განხორციელებისათვის. მან შეძლო საფუარებიდან მარტივი ზერხით ფერმენტული ექსტრაქტები დაემზადებინა, რომელიც უჯრედის სტრუქტურებს არ შეიცავდა. სტრუქტურული ელემენტების უქონლობა ამარტივებს ხსნარში მიმდინარე პროცესებს და შესაძლებლობას გვაძლევს ცალკეული ფერმენტული პროცესების მსვლელობაზე წარმოდგენა ვიქონიოთ. ამგვარად დამზადებული ფერმენტული ხსნარების კიდევ უფრო გამარტივება შესაძლებელი ხდება, თუ ჩვენ მათი დიალიზი მოვახდინეთ. დიალიზის საშუალებით ფერმენტული ხსნარები თავისუფლდება წყალში ხსნადი აქტივატორებისაგან. გამარტივების შემდეგი საფეხური მდგომარეობს იმაში, რომ შესაძლებელია ფერმენტულ ხსნარში ისეთი ნაერთის მიმატება, რომელიც უარყოფითად მოქმედებს განსაზღვრულ რეაქციაზე.

ნახშირწყლების უჯრედშიგნითა ცვლა საფუძვლად უდევს იმ მნიშვნელოვან მოვლენას, რომელიც დაკავშირებულია სასიცოცხლო პროცესის ქიმიურ დინამიკასთან. საკიონის სწორი გადაჭრისათვის საჭიროა ექსპერიმენტულად დამტკიცდეს იმ შუალედი რეაქციების სინამდვილეში არსებობა, რომელთა შეჯამებისას მიიღება ერთი გარკვეული ქიმიური გარდაქმნის სქემა.

§ 8. სპირტის დუღილის ქიმიზმი

ნახშირწყლების უჯრედის შიგნითა ცვლის კვლევის საუკეთესო ობიექტად მიჩნეულია საფუარები და კუნთის ქსოვილი. ამ ობიექტებში ყველაზე უფრო ადვილად მოხერხდა ნახშირწყლების უჯრედშიგნითა ცვლის რთული პროცესის ანალიზის წარმოება და მისი ცალკეულ ეტაპებად დაყოფა. მნიშვნელოვანი მიღწევა, საიდანაც დაიწყო ნახშირწყლების ცვლის შესწავლის სწრაფი განვითარ-

ება, იყო პარდენისა და იონგის აღმოჩენა, რომელსაც ადგილი ჰქონდა 1905 წელს. თუ საფუარების წვეწს, რომელიც უჯრედის სტრუქტურულ წარმონაქმნებს არ შეიცავს, შეპართან ერთად ფოსფორის მქავე დაემატა, მაშინვე იწყება დუღილი და ნახშირორჟანგის გამოყოფა. დუღილი გრძელდება მანამდე, სანამ დამატებული არაორგანული ფოსფატი ორგანულ ნაერთში არ დაკავშირდება. საჭიროა კიდევ ფოსფატის დამატება, რომ დუღილი განახლდეს. ლ. ა. ივანოვიმა გამოჰყო ფოსფორილირების პროდუქტი და მას ანალიზი გაუკეთა. ამ ორგანულ ნაერთში ფოსფორის ერთი ატომი მოდიოდა ნახშირბადის სამ ატომზე. მხოლოდ შემდეგში დამტკიცდა, რომ საფუარების წვეწში ფოსფატის დამატებისას იქმნება ფრუქტოზოდიფოსფორის მქავე. ფოსფორის ამ ესთერის გარდა მადულარ არეში აღმოჩენილი იყო: გლუკოზო-6-ფოსფატი და ფრუქტოზო-6-ფოსფატი. გამოირკვა, რომ შაქრების ზემოხსენებული ესთერების დამატებისას მადულარ არეში ისინი სწრაფად გარდაიქმნებიან სპირტად და ნახშირის ორჟანგად. იმის გარკვევას, თუ რომელი ქიმიური გზებით წარმოებს ეს პროცესი, მრავალი მკვლევრის რამდენიმე ათეული წლის ინტენსიური მუშაობა დასჭირდა.

შემდეგი მნიშვნელოვანი ნაბიჯი სპირტის დუღილის შესწავლის დარგში დაკავშირებულია იმ ფაქტთან, რომ საფუარების წვეწს დიალიზის შემდეგ დუღილის წარმოება არ შეუძლია. საკმარისია წვეწს დაემატოს დიალიზატი ანდა წინასწარ ადუღებული წვეწი, რომ დუღილი განახლდეს. ამ ცდებიდან ის დასკვნა იქნა გამოტანილი, რომ დუღილის გამომწვევ ფერმენტ ზიმაზას გააქტივებისათვის საჭიროა დამატებითი ფაქტორი, რომელიც დიალიზს განიცდის და გაცხელებას უძლებს. ამ ფაქტორს კოზიმაზა უწოდეს, ხოლო ზიმაზას — აპო-ზიმაზა. შემდეგში გამოირკვა, რომ ზიმაზა აერთიანებს რამდენიმე ფერმენტს, ბოლო აქტივატორის როლს ერთი კოზიმაზა კი არ ასრულებს, არამედ ხუთი: ნიკოტინამიდინუკლეოტიდი (ნად), ადენოზინტრიფოსფორის მქავე, თიამინ-პიროფოსფატი, გლუტათიონი და მაგნიუმის იონები.

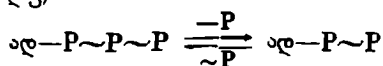
ნად-ი მონაწილეობას ღებულობს დუღილის პროცესში, როგორც წყალბადის გადამტანი იმ ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში, რომელთა კატალიზი დეჰიდროგენაზების საშუალებით წარმოებს.

დეჰიდროგენაზების მონაწილეობა სპირტის დუღილის პროცესში ისაზღვრება ორი რეაქციით. ერთია ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის გარდაქმნა ფოსფოგლიცერინის მქავედ, ხოლო მეორე — აცეტალდეჰიდისა სპირტად.

ადენოზინტრიფოსფორის მქავე (ატფ) მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ფოსფორილირების პროცესში. ეს ის ნაერთია, რომლის დაშლის დროს გამოიყოფა ენერგიის დიდი რაოდენობა. ამიტომ მას მაკროერგულ ნაერთთა ჯგუფს აკუთვნებენ. მაკროერგული ბმა ადენოზინტრიფოსფორის მქავეში წარმოდგენილია იქ, სადაც ორი უკანასკნელი ფოსფატის ნაშთი კავშირდება ადენილის მქავასთან. ქვემოთ მოტანილია ადენოზინტრიფოსფორის მქავას სქემატური ფორმულა, სადაც ფოსფორის ორი მაკროერგული ბმა აღნიშულია ნიშნით: ~

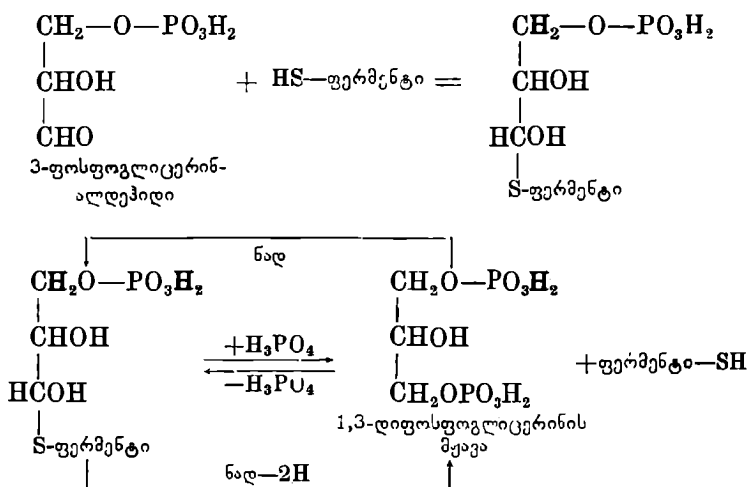
ად—P~P~P.

ფოსფოფერაზები, ანუ ფოსფოკინაზები აქტივებენ ფოსფატის ნაშთის გადატანას ადენოზინტრიფოსფორის მქავედან შაქრებზე. ერთი ფოსფატის ნაშთის ჩამოშორების შემდეგ ადენოზინტრიფოსფორის მქავე გარდაიქმნება ადენოზინ-დიფოსფორის მქავედ (ადფ):



თიამინპიროფოსფატი წარმოადგენს ვიტამინ B₁-ს — თიამინის პიროფოსფორმეჟავა ესთერს. ის მონაწილეობას ღებულობს როგორც ფერმენტ კარბოქსილაზას პროსტეტიული ჯგუფი პიროყურძნის მეჟავას დეკარბოქსილირებაში. როდესაც პიროყურძნის მეჟავა კარბოქსილის ჯგუფს კარგავს, მიიღება აცეტალდეჰიდი. უკანასკნელის აღდგენა ნად-ის საშუალებით იძლევა დუდილის საბოლოო პროდუქტს — სპირტს.

გ ლ უ ტ ა თ ი ო ნ ი. 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის ფოსფორილირებასა და მომდევნო დაჟანგვაში მონაწილეობას ღებულობს გლუტათიონი, რომელიც 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დეჰიდროგენაზას კოფერმენტს წარმოადგენს. გლუტათიონის სულფჰიდრილის ჯგუფის საშუალებით წარმოებს ალდეჰიდის დაკავშირება, რის შედეგად ადვილდება ალდეჰიდის დეჰიდრირება დაჟანგული ნად-ის საშუალებით. ამის მომდევნო რეაქციაში დაჟანგული ალდეჰიდისაგან და გლუტათიონისაგან შემდგარი კომპლექსი განიცდის ფოსფოროლიზს, ე. ი. დაშლას ფოსფორის მეჟავას საშუალებით იმგვარად, რომ ფოსფატის ნაშთი რჩება გლიცერინის მეჟავასთან, ხოლო წყალბადი გლუტათიონის თიოჯგუფს უკავშირდება:

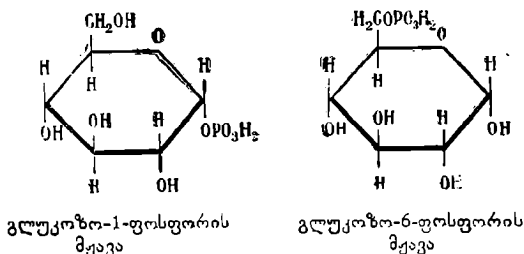


მ ა გ ნ ი უ მ ი ს ი ო ნ ე ბ ი მონაწილეობას ღებულობს დუდილის პროცესში როგორც ფერმენტების აქტივატორი. განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება მას ფერმენტ ენოლაზას გააქტივებაში. ეს ფერმენტი მონაწილეობს პიროყურძნის მეჟავას ენოლის ფორმის კეტო-ფორმად გადაყვანაში.

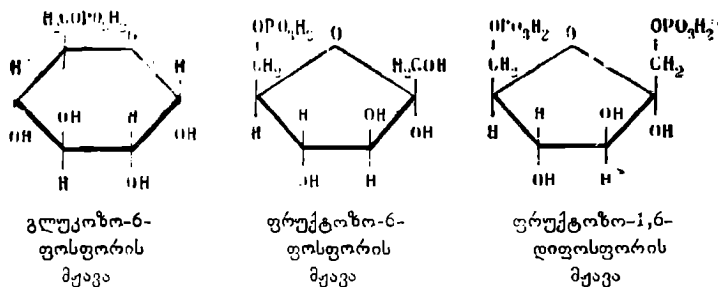
განვიხილოთ სპირტის დუდილის ცალკეული ეტაპები:

I ფაზა. ჰ ე ქ ს ო ზ ო -ფ ო ს ფ ო რ ი ს მეჟავების შექმნა წარმოადგენს დუდილის პროცესის პირველ ფაზას. ფოსფორილირებული ჰექსოზა საფუვრის უჯრედში შეიძლება შეიქმნას ან გლიკოგენის ფოსფოროლიზის, ანდა გლუკოზას ფოსფორილირების შედეგად. პირველ შემთხვევაში უჯრედში დარჩოვილი გლიკოგენი იშლება ფოსფორის მეჟავას საშუალებით და წარმოიშობა გლუკოზო-1-ფოსფორის მეჟავა. ამ პროცესის კატალიზს აწარმოებს ფერმენტი გლიკოგენ-ფოსფორილაზა. მეორე შემთხვევაში უჯრედში მიმდინარეობს საკვები არიდან შესული გლუკოზას უშუალო ფოსფორილირება კოფერმენტის — ადენოზინტრიფოსფორის მეჟავას (ატფ) ფოსფატის საშუალებით. ეს რეაქცია აქტივდება ფერმენტ ჰექსოზოკინაზით და მიიღება გლუკოზო-6-ფოსფატი.

იმ შემთხვევაში, როდესაც დუღილის პროცესი გლიკოგენიდან დაიწყება, მაშინ ადგილი აქვს ფოსფოროლიზის შედეგად მიღებულ გლუკოზო-1-ფოსფატის მოლეკულისშიგნითა კატალიზურ გარდაქმნას ფერმენტ ფოსფოგლუკომუტაზას საშუალებით. ეს იმაში გამოიხატება, რომ გლუკოზო-1-ფოსფატში ფოსფორის მქავეს ნაშთი გადაადგილდება პირველი ნახშირბადიდან მეექვსეზე და მიიღება გლუკოზო-6-ფოსფატი.

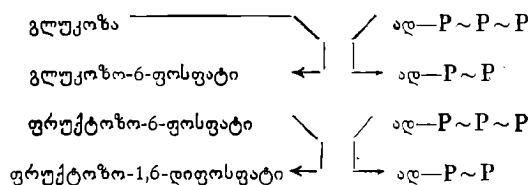


ახლა სცენაზე გამოდის გლუკოზოფოსფატის იზომერაზა, რომელიც აქტივებს გლუკოზო-6-ფოსფატის გარდაქმნას ფრუქტოზო-6-ფოსფატად. წონასწორობა ამ ორ ფოსფორის ესთერს შორის მყარდება, როდესაც შეფარდება გლუკოზო-6-ფოსფატისა ფრუქტოზო-6-ფოსფატთან მიაღწევს 3:1. რადგან დუღილის პროცესში ფრუქტოზო-6-ფოსფატი მოიხმარება, ამიტომ წონასწორობი რეაქცია გადახრილია ფრუქტოზო-6-ფოსფატის სინთეზისაკენ.



დუღილის ეს ფაზა მთავრდება ფრუქტოზო-6-ფოსფატის განმეორებული ფოსფორილირებით. ფოსფორილირების რეაქცია აქტივდება ფოსფოფრუქტოკინაზით და მასში მონაწილეობას ღებულობს ისევ ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს კიდურა ფოსფატი. რეაქციის შედეგად წარმოიშობა ფრუქტოზო-დიფოსფორის მქავე.

ურთიერთდამოკიდებულება ჰექსოზოფოსფორის მქავეებს შორის შეიძლება გამოიხატოს შემდეგი სქემით:

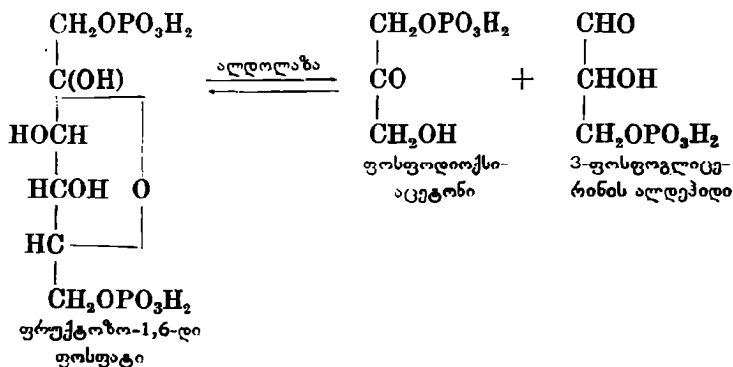


ქვემოთ ტაბულაში მოტანილია შაქრების მნიშვნელოვანი ესთერების ზოგიერთი ქიმიური და ფიზიკური თვისებები, როგორც მაგალითად, აღდგენიანი თვისება, ოპტიკური აქტივობა, დისოციაციისა და ჰიდროლიზის კონსტანტები.

ნ ა ე რ თ ე ბ ი	აღდგენითი უნარი გლუკოზის შრეში		ხვედრითი ოპტიკური ბრუნვა [α]	დისოციაციის კონსტანტა		ჰიდრო- ლიზის კონსტანტა $K \cdot 10^{-4}$ $\frac{n}{l} \text{ HCl-ში}$
	კარბონი- ლის ჯგუ- ფის	მხოლოდ ალდო ჯგუფის		pk ₁	pk ₂	
ფოსფორის მჟავა	—	—	—	1.99	6.81	—
გლუკოზა	100	100	+52	—	—	—
ფრუქტოზა	100	(2)	—110.8	—	—	—
გლუკოზო-6-ფოსფორმჟავას რი- ბინოსონის ესთერი	78	100	+41.4	0.94	6.11	0.28
ფრუქტოზო-6-ფოსფორმჟავას ნე- იბერგის ესთერი	79	(3,5)	+1.5	0.97	6.11	4.4
მანოზო-6-ფოსფორის მჟავა	79	63	+17.0	—	—	0.30
ფრუქტოზო-1-ფოსფორმჟავა	56	(2)	—64.2	—	—	70
გლუკოზო-1-ფოსფორმჟავა	0	0	+120	—	—	ძალიან დიდი
ჰექსოზო-1-6-დიფოსფორმჟავა (ჰარდენ-იონგის ესთერი)	41	(7)	+8.4	1.48	6.29	—

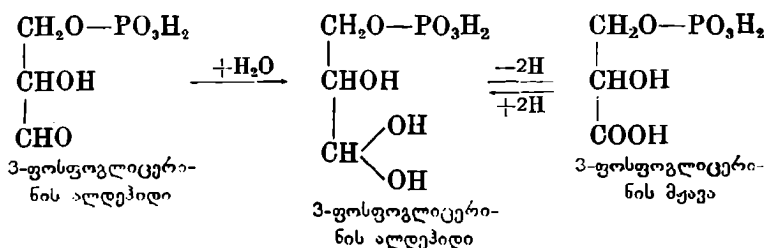
ტაბულაში მოტანილი მონაცემებიდან ირკვევა, რომ ფოსფორის ესთერებს გლუკოზო-1-ფოსფორმჟავას გარდა შენარჩუნებული აქვს აღდგენითი თვისებები, ე. ი. კარბონილის ჯგუფი მათ მოლეკულაში თავისუფალი რჩება. კარბონილის ჯგუფის აღდგენითი უნარიანობა კლებულობს ჰექსოზაში ფოსფორის მჟავას ჩანაცვლებისას. დისოციაციის კონსტანტების მნიშვნელობა მდგომარეობს შემდეგში: როდესაც ესთერის გასაპნისას ფოსფორის მჟავა განთავისუფლდება, კენთის ან საფუარების ექსტრაქტი მოხდება სითხის შემაყვება, რადგან ფოსფორმჟავა მარილის დისოციაციის კონსტანტა მეტია, ვიდრე ჰექსოზოფოსფორმჟავა მარილების. პირიქით ჰექსოზოფოსფორმჟავა მარილების შექმნისას ადგილი ექნება ხსნარის გატუტიანებას (მარილის ჰიდროლიზის გამო).

II ფ ა ზ ა . ტ რ ი ო ზ ო ფ ო ს ფ ა ტ ე ბ ი ს შექმნა. დუღილის შემდეგ ეტაპზე ადგილი აქვს ჰექსოზას ჯაჭვის ორად გააბობას, რის შედეგად მიიღება ორი ფოსფორილირებული ტრიოზა: ფოსფორდიოქსიაცეტონი და 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდი. ეს რეაქცია აღმოჩენილია მეიერჰოფის მიერ. რეაქციას ააქტივებს ფერმენტი კეტოზო-1-ფოსფატალდოლაზა. რეაქციის დამამტკიცებელ საბუთს წარმოადგენს ის ფაქტი, რომ ფოსფორილირებული ტრიოზები გროვდება მადულარ არეში მონოდიაცეტატის დამატებისას; ეს შხამი კავშირდება დეჰიდროგენაზას სულფჰიდრილის ჯგუფთან და აკავებს მის მოქმედებას ტრიოზებზე. შედეგად დუღილის პროცესი ჩერდება ტრიოზოფოსფატების შექმნით.



საყურადღებოა ამ რეაქციაში ორი ფაქტი. ერთი იმაში მდგომარეობს, რომ ჰექსოზოდიფოსფატის დაშლა უკუქცევად რეაქციას წარმოადგენს. შესაფერის პირობებში ტრიოზებიდან სინთეზირდება ისევ ჰექსოზა. მეორე მხრივ, აღმოჩენილია, რომ ტრიოზები იზომერიზაციას განიცდიან იმგვარად, როგორც აქას ადგილი აქვს ჰექსოზო-6-ფოსფატისა და ფრუქტოზო-6-ფოსფატის შემთხვევაში. ტრიოზების ურთიერთგარდაქმნა წარმოებს სპეციფიკური ფერმენტის — იზოპერაზას დახმარებით. რადგან დუღილის დროს იხარჯება 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდი, ამიტომ წონასწორობა ამ ორ ფოსფოტრიოზას შორის გადახრილია ყოველთვის 3-ფოსფოალდეჰიდის შექმნისაკენ.

III ფ ა ზ ა: ფ ო ს ფ ო ტ რ ი ო ზ ე ბ ი ს დ ე ჰ ი დ რ ი რ ე ბ ა. ფოსფორირებული ჰექსოზას გარდაქმნის შედეგად წარმოიშობა ფოსფოტრიოზები: ფოსფოდიოქსიაცეტონი და 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი. თუ მადულარ არეს თავიდანვე დაემატა ნატრიუმ-ფლუორიდი, გროვდება ექვიმოლარული შეფარდებით ფოსფოგლიცერინისა და გლიცერინფოსფორის მქაევა. გამოჩევეულია, რომ ნატრიუმის ფლუორიდი ფოსფატის თანდასწრებისას ლეჟავს მაგნიუმს, რომლითაც აქტივდება ფერმენტი ფოსფოპირუვატ-ჰიდრატაზა. ეს ფერმენტი ააქტივებს 3-ფოსფოგლიცერინის მქაევას გარდაქმნას პიროყურძნის მქაევად. უნდა დავასკვნათ, რომ გლიცერინფოსფორისა და ფოსფოგლიცერინის მქაევები პიროყურძნის მქაევას წინამორბედი ნაერთებია, რადგან ფოსფოგლიცერინისა და გლიცერინფოსფორის მქაევა უშუალოდ ჰექსოზოფოსფორის მქაევებიდან ვერ შეიქმნება, აქედან ბუნებრივია იმის დასკვნა, რომ მათი წყარო ფოსფოტრიოზებია. ფოსფოგლიცერინის მქაევას შექმნა დაკავშირებულია 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დაჟანგვასთან, ხოლო გლიცერინფოსფორის მქაევასი — ფოსფოდიოქსიაცეტონის აღდგენასთან. ეს ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის კატალიზი წარმოებს ფოსფოგლიცერინალდეჰიდ-დეჰიდროგენაზასა და ნად-ის უშუალო მონაწილეობით.

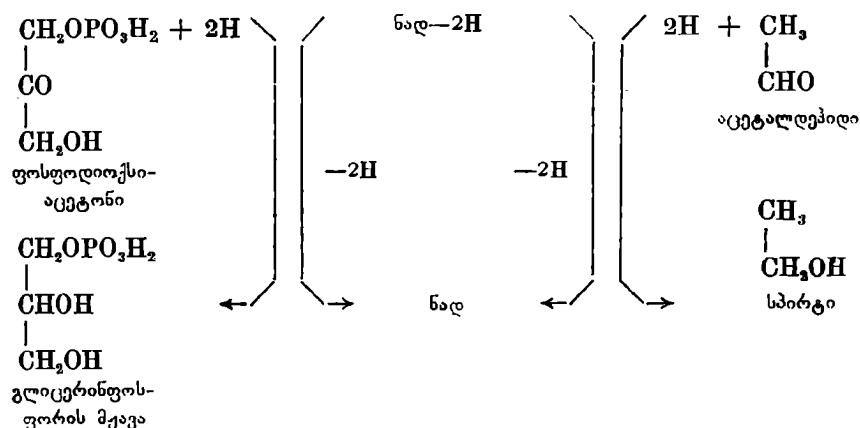


რეაქციის შედეგად დაჟანგული ნად-ი აღდგება და წარმოიშობა ნად-2H.

ნად-ი მადულარ არეში წარმოდგენილია როგორც ყოველივე კოფერმენტი მცირე რაოდენობით. ამიტომ მისი მარაგი სულ მალე გამოილევა, თუ ამავე დროს არ წარმოებს მისი აღდგენა პირვანდელ მდგომარეობამდე. როდესაც მადულარ არეში მიმატებულია ნატრიუმის ფლუორიდი და რეაქცია შეჩერებულია ფოსფოგლიცერინისა და გლიცერინფოსფორის მქაევების შექმნით, მაშინ აღდგენილი ნად-2H გადასცემს თავის წყალბადს ფოსფოდიოქსიაცეტონს ან ფოსფოგლიცერინალდეჰიდს და აღადგენს მათ გლიცერინ-ფოსფორის მქაევად.

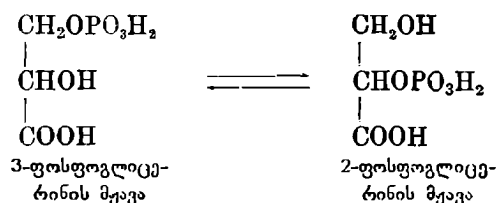
ნორმალურ პირობებში, როდესაც დუღილის პროცესი შეუფერხებლად მიმდინარეობს, წყალბადის აქცეპტორის (მიმღების) როლს აღდგენილი ნად-2H-დან ასრულებს არა ფოსფოდიოქსიაცეტონი, არამედ აცეტალდეჰიდი, რის

შედგად უკანასკნელი სპირტად გარდაიქმნება. ფოსფორდიოქსიაცეტონი კი თავის მხრივ იზომერიზაციას განიცდის და ისევ ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის იძლევა.



ნად-ის მოქმედების წარმართვა არა აცეტალდეჰიდის, არამედ ფოსფოტრიონის აღდგენაზე შესაძლებელი ხდება ბისულფიტით. ამ შემთხვევაში ბისულფიტი ბოჭავს აცეტალდეჰიდს, გამოყავს ის რეაქციიდან და ნად-ი თავის წყალბადს გადასცემს უკვე ტრიოზას. ამ გზით შესაძლებელი გახდა გლიცერინის დამზადება საწარმოო მასშტაბით.

დუღილის ნორმალურ პირობებში 3-ფოსფოგლიცერინის მჟავა, რომელიც 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდისაგან მიიღება, განიცდის მოლეკულისშიგნითა გარდაქმნას: ფ ე რ მ ე ნ ტ ფ ო ს ფ ო გ ლ ი ც ე რ ო მ უ ტ ა ზ ა ს მოქმედებით ფოსფორის მჟავას ნაშთი მესამე ადგილიდან გადადის მეორეზე:



ეს გარდაქმნა აადვილებს გლიცერინის მჟავადან პიროყურძნის მჟავას მიღებას.

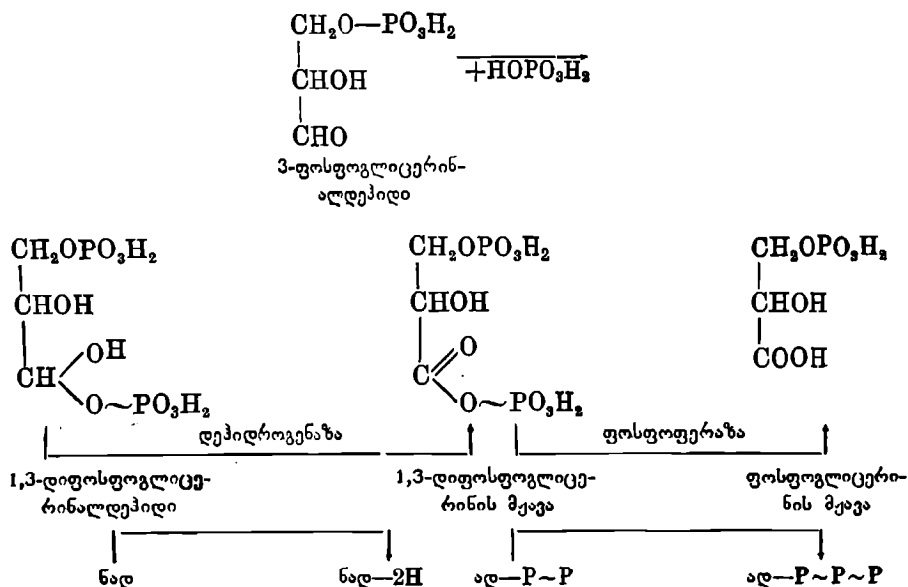
IV ფ ა ზ ა: პ ი რ ო ყ უ რ ძ ნ ის მ უ ა ვ ა ს შე ქ მ ნ ა წარმოადგენს ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან რეაქციას დუღილის პროცესში, რადგან ამ ნაერთიდან იწყება ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნის განსხვავება სხვადასხვა ორგანიზმში.

შემჩნეული იყო, რომ 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დეჰიდრირებას მაღულარ არეში ადგილი აქვს იმ შემთხვევაში, თუ წარმოდგენილია არაორგანული ფოსფატი. ამასთან ერთად გაირკვა, რომ როდესაც ერთი მოლეკულა აღდეჰიდი დაიჟანგება, ფოსფატის ერთი მოლეკულა კავშირდება ორგანული ნაერთის სახით. დაჟანგვის პროდუქტი არის არა 3-ფოსფოგლიცერინის მჟავა, არამედ მანამდე უცნობი 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავა: ამ რეაქციაში მონაწილეობას ლებულობს გლუტათიონი. უნდა დავუშვათ, რომ 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი

გარდაიქმნება ჯერ 1,3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდად და მხოლოდ შემდეგ ხდება ალდეჰიდის დეჰიდრირება ნად-ის საშუალებით.

დეჰიდრირების რეაქცია შეიძლება შეკავდეს მონოოდაცეტატით, რომელიც დეჰიდროგენაზას SH ჯგუფებთან კავშირდება და მის მოქმედებას სპობს.

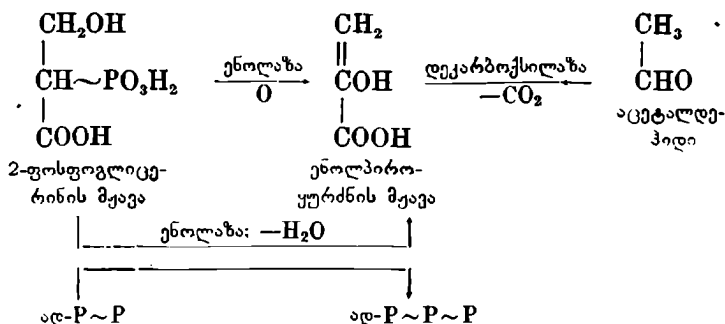
მეორე ფაქტი, რომელიც დადგენილი იყო ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დაჟანგვის შესწავლისას, იმაში მდგომარეობს, რომ ამ დროს ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს ალდეგენა ხდება იმ ფოსფატის საშუალებით, რომელიც დაკავშირებულია 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მქავეს კარბოქსილის ჯგუფთან, ეს პროცესი აქტივდება სპეციფიკური ფოსფოფერაზით. მაშასადამე, 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დაჟანგვა შემდეგ ეტაპებს შეიცავს:



საჭიროა ყურადღება მიექცეს იმ გარემოებას, რომ ალდეჰიდის ჯგუფას ფოსფორილირება 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდში გულისხმობს ფოსფორის მაკროერგული ბმის წარმოშობას.

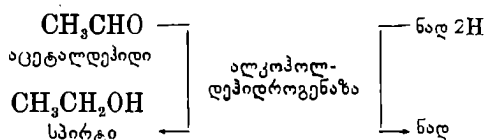
ზემოთ მოტანილი გარდაქმნა მთავრდება 3-ფოსფოგლიცერინის მქავეს იზომერიზაციით 2-ფოსფოგლიცერინის მქავედ.

თუ დიალიზირებული საფუერის წვეწვს დამატა 2-ფოსფოგლიცერინის მქავე, დაკრებებს დაიწყებს 2-ფოსფოპიროყურძნის მქავე. ეს პროცესი დაკავშირებულია აგრეთვე ფოსფორის მაკროერგული ნაერთის წარმოშობასთან 2-ფოსფოპიროყურძნის მქავეს სახით. რეაქციის კატალიზი წარმოებს ფერმენტ ფოსფოპირუვატ-ჰიდრატაზას, ენოლაზას, საშუალებით. ენოლაზას მოქმედების აცილება შეიძლება ნატრიუმის ფლუორიდით, რომელიც ლექავს მაგნიუმსა და ამით იწვევს ფერმენტის ინაქტივაციას. იმ შემთხვევაში, თუ დიალიზირებულ წვეწვს 2-ფოსფოპიროყურძნის მქავესთან ერთად დამატა ადენოზინდიფოსფორის მქავე, 2-ფოსფოპიროყურძნის მქავე იშლება, ხოლო ადენოზინტრიფოსფორის მქავე წარმოიქმნება. რეაქციის შედეგად გროვდება პიროყურძნისა და ადენოზინტრიფოსფორის მქავეები.



პიროყურძნის მჟავა გარდაქმნის შემდეგ ეტაპზე კარგავს ფერმენტ პირუ-ვატ-დეკარბოქსილაზას მოქმედებით კარბოქსილის ჯგუფს და წარმოიშობა აცეტალდეჰიდი. ამ პროცესში ფერმენტის პროსტეტიული ჯგუფის სახით მონაწილეობას ღებულობს თიამინის პიროფოსფორის მჟავას ესთერი.

V ფ ა ზ ა : ა ც ე ტ ა ლ დ ე ჰ ი დ ი ს ა ლ დ გ ე ნ ა წარმოადგენს სპირტის დუდილის პროცესის უკანასკნელ ფაზას. ამ რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს ნად-2H, რომელიც ფოსფოგლიცერინალდეჰიდთან რეაქციის შედეგად აღდგენილ მდგომარეობაში იმყოფება. იმ შემთხვევაში, როდესაც აცეტალდეჰიდის დაგროვება შეჩერებულია (ფლუორიდის მოქმედებით), ანდა ის შებოჭილია (ბისულფიტის საშუალებით), მაშინ აღდგენილი ნად-2H რეაგირებს ტრიოზასთან და აღადგენს მას გლიცერინად. როგორც აღვნიშნეთ, დუდილის ნორმალურ პირობებში ნად-2H თავის წყალბადს გადასცემს აცეტალდეჰიდს და აღადგენს მას სპირტად.



წყალბადის გადატანა აქტივდება ფერმენტ ალკოჰოლ-დეჰიდროგენაზის საშუალებით, დაქანგული ნად-ი შემდეგში ხელახლა მოიხმარება ტრიოზების დაქანგვის რეაქციებში, როგორც წყალბადის აქცეპტორი.

სპირტის დუდილის ცალკეული ეტაპები რომ შევაჯამოთ, ჩვენ შემდეგი სურათი გვეჩატება. დუდილი იწყება გლიკოგენის ფოსფოროლიზით, ანდა გლუკოზას ფოსფორილირებით. უკანასკნელ რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა. გლუკოზას ფოსფორილირების შედეგად წარმოიშობა ჯერ გლუკოზო-6-ფოსფატი, რომელიც მაშინვე გარდაიქმნება ფრუქტოზო-6-ფოსფატად. ეს უკანასკნელი განიცდის ხელახლა ფოსფორილირებას ადენოზინტრიფოსფატის საშუალებით და დუდილის ეს ეტაპი მთავრდება ფრუქტოზოდიფოსფატის შექმნით.

ნახშირწყლის ჯაჭვი მხოლოდ ფრუქტოზოდიფოსფატის შექმნის შემდეგ განიცდის დაშლას. ჯაჭვი წყდება ორი ფოსფორილებული ტრიოზას წარმოშობით. ამ ფოსფოტრიოზებს ახასიათებს ურთიერთგარდაქმნის უნარი. როდესაც მომდევნო რეაქციაში ერთ-ერთი იხარჯება, მეორე ფუნქციონირებს როგორც პირველის წყარო. დუდილის პროცესში ერთ-ერთი ფოსფოტრიოზა — ფოსფო-გლიცერინალდეჰიდი დეჰიდრირებას განიცდის. მაგრამ როგორც კი მისი რაოდენობა შემცირდება, მეორე ფოსფოტრიოზა — ფოსფოდიოქსიაცეტონი მაშ-

ინეე გარდაიქმნება ფოსფოგლიცერინალდეჰიდამ და ამ გზით დუდილის პრუ-
ცესი გრძელდება.

3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი დეჰიდრირებას (დაჟანგვას) განიცდის ნად-
ის მოქმედებით. ამ რეაქციის დროს 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი იჟანგება
3-ფოსფოგლიცერინის მჟავად, ხოლო ერთდროულად ნად-ი აღდგება, ე. ი.
აღვილი აქვს ჟანგვა-აღდგენით რეაქციას. ამ დროს განთავისუფლებული ენერ-
გია აკუმულირდება ადენოზინტრიფოსფორის მჟავაში.

3-ფოსფოგლიცერინის მჟავა თავის მხრივ ჯერ გარდაიქმნება 2-ფოსფო-
გლიცერინის მჟავად, ხოლო შემდეგ 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავა გადადის 2-
ფოსფოპირუცხის მჟავაში. დუდილის შემდეგ ეტაპზე 2-ფოსფოპირუცხ-
ის მჟავას გარდაქმნა ორგვარად მიმდინარეობს. ჯერ ერთი, ის გადასცემს
თავის ფოსფატს ადენოზინდიფოსფატს. მეორე მხრივ, ის განიცდის დეკარბოქ-
სილირებას და იძლევა აცეტალდეჰიდს.

დუდილის საბოლოო რეაქციაში აცეტალდეჰიდი აღდგება სპირტად იმ
ნად-2H-ით, — რომლის აღდგენილი ფორმა შეიქმნა ფოსფოტრიონას დეჰიდ-
რირების შემწეობით.

დუდილის ერთი ციკლის შედეგი იმაში მდგომარეობს, რომ ერთი მოლე-
კულა გლუკოზის დადულებიას მიიღება სპირტისა და ნახშირორჟანგის ორ-ორი
მოლეკულა. დუდილის ერთ ციკლში ნად-ი ჯერ აღდგება და შემდეგ ისევ იჟან-

სპირტის დუდილის სქემა

ფ ე რ მ ე ნ ტ ი	ს უ ბ ს ტ რ ა ტ ი	კოფერმენტები
პექსოკინაზა	გლუკოზა	ად—P ~ P ~ P
გლუკოზოფოსფატოზომერაზა	გლუკოზო-6-ფოსფატი	ად—P ~ P
ფრუქტოფოსფოკინაზა	ფრუქტოზო-6-ფოსფატი	ად—P ~ P ~ P
კეტოზო-1-ფოსფატალდოლაზა	ფრუქტოზო-1,6-დიფოსფატი	ად—P ~ P
ტრიოზოფოსფატოზომერაზა	ფოსფოტრიონები	
ტრიოზოფოსფატდეჰიდროგენაზა	2 მოლ 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი	ნად-ი
ფოსფოგლიცერატკინაზა	2 მოლ 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავა	ნად—2H
ფოსფოგლიცერომუტაზა	2 მოლ 3-ფოსფოგლიცერინის მჟავა	ად—P ~ P
ფოსფოპირუცხტიდრატაზა	2 მოლ 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავა	ად—P ~ P ~ P
პირუვატკინაზა	2 მოლ ფოსფოპირუცხის მჟავა	Mg ⁺⁺
პირუვატდეკარბოქსილაზა	2 მოლ პირუცხის მჟავა	ად—P ~ P
ალკოჰოლდეჰიდროგენაზა	2 მოლ აცეტალდეჰიდი	ად—P ~ P ~ P
	ს პ ი რ ტ ი	ნად—2H
		ნად

გება, ე. ი. ციკლის დამთავრებისას ის საწყის მდგომარეობაში გადადის. ადენოზინტრიფოსფატის ორი მოლეკულა იხარჯება ერთი მოლეკულა გლუკოზას ფოსფორილირებაზე. მაგრამ მომდევნო რეაქციებში ადგილი აქვს მისი ოთხი მოლეკულის ხელახლა შექმნას.

ადენოზინტრიფოსფატის ჯერ ორი მოლეკულა მიიღება 1,3-დიფოსფო-გლიცერინის მექავასი, ზოლო შემდეგ კიდევ ორი 2-ფოსფოპირუვინის მექავას გარდაქმნის დროს. აქედან გასაგები ხდება, რომ საერთო ჯამში ერთი მოლეკულა გლუკოზას დაღუღებისას ადგილი აქვს ორი მოლეკულა ადენოზინტრიფოსფატის ხელახლად შექმნას. ქვემოთ ჩვენ დავინახავთ, თუ რა დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ამ ფაქტს.

ზემოთ სქემაში შეჯამებულია სპირტის დუღილის ქიმიური რეაქციების თანმიმდევრობა და ამ პროცესში ფერმენტების და კოფერმენტების მონაწილეობა.

§ 4. დუღილის ინდეჰიური და სტაციონარული ფაზა

ხშირად ამჩნევენ, რომ დუღილის პროცესი დასაწყისში მცირე ოდენობით მიმდინარეობს. გარკვეული დროის შემდეგ იწყება ინტენსიური დუღილი. ამ საწყის პროცესს, როდესაც მადულარ არეში შუალედი პროდუქტების დაგროვება მიმდინარეობს, უწოდებენ დუღილის ინდეჰიური ფაზას. დუღილის ინდეჰიური ფაზაში ქიმიური გარდაქმნები ერთიმეორეს იმ თანმიმდევრობით ცვლის, როგორც ეს ზემოთ სქემაშია მოტანილი. მაგრამ, როდესაც მადულარ არეში აცეტალდეჰიდი საკმარისი რაოდენობით დაგროვდება, ნად-2H დაჟანგვისათვის უკეთესი პირობები იქმნება. ფოსფორიოზებს ცვლის წყალბადის აქცეპტორის დიდი რაოდენობა, რაც ნად-ის სწრაფ დეჰიდრირებას იწვევს. ამით ნად-ს ენიჭება რეაქციაში ხელახლა შესვლის უნარი. აქედან დუღილი უკვე სტაციონარულ ფაზაში გადადის და ის გრძელდება, სანამ საკვებ არეში გლუკოზა ბოლომდე არ დაიხარჯება.

§ 5. გლიკოგენოლიზი კუნთის ქსოვილში

კუნთის მუშაობის ენერგეტიკული წყარო არის გლიკოგენი, მართალია, კუნთის შეკუმშვაზე ის უშუალოდ არ იხარჯება, მაგრამ მისი გარდაქმნა ხელს უწყობს იმ მექანიზმის ამუშავებას, რომლითაც კუნთი მოძრაობაში მოდის.

გლიკოგენის გარდაქმნა კუნთის ქსოვილში შეიძლება გაიყოს ორ ფაზად. მისი ანაერობული გარდაქმნის დროს, როდესაც ჟანგბადი არ მოიხმარება, წარმოიშობა რძის მჟავა. გლიკოგენის აერობული გარდაქმნა საბოლოოდ იძლევა ნახშირორჟანგსა და წყალს.

რძის მჟავას წარმოშობა. კუნთში რძის მჟავას წარმოშობის პროცესის შესწავლის შედეგად ის დასკვნა იქნა გამოტანილი, რომ კუნთის შეუძლია მუშაობა აწარმოოს ჟანგბადის მოხმარების გარეშე, ე. ი. ანაერობულ პირობებში. ამ დროს გლიკოგენისაგან იქმნება რძის მჟავა მით უფრო მეტი რაოდენობით, რაც უფრო დიდხანს მუშაობდა კუნთი ჟანგბადის მიხმარების გარეშე. როდესაც რძის მჟავას რაოდენობა მაქსიმალურ ოდენობას აღწევს, კუნთი მუშაობას სწყვეტს. ამასთანავე აღმოჩენილი იყო მნიშვნელოვანი ფაქტი, რომ დაღლილ კუნთს ჟანგბადის ატმოსფეროში მოთავსებისას უნახლდება მუშაობის

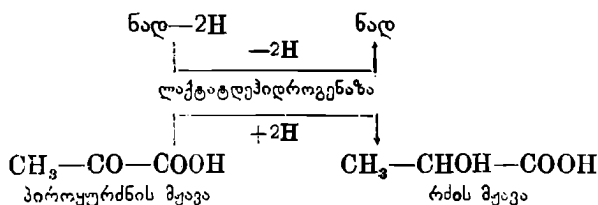
უნარი. მუშაობის უნარის განახლებასთან ერთად კუნთში რძის მჟავას რაოდენობა მკვეთრად მცირდება.

მ ე ი ე რ ჰ ო ფ მ ა დამატყცა, რომ რძის მჟავა, რომელიც ანაერობულ პირობებში გლიკოგენისაგან იქმნება, ზუსტად შეესაბამება დაშლილი გლიკოგენის რაოდენობას, ხოლო კუნთის მიერ შესრულებული მუშაობა პროპორციულია გლიკოგენის იმ რაოდენობისა, რომელიც რძის მჟავად გარდაიქმნა. აქედან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ ენერგია, რომელიც საჭიროა კუნთის მოქმედებისათვის, იფარება გლიკოგენის გარდაქმნით რძის მჟავად.

დიდი მუშაობა იყო ჩატარებული იმ ქიმიური მექანიზმების გარკვევისათვის, რომლებიც საფუძვლად უდევს გლიკოგენოლიზს კუნთის ქსოვილში. როგორც ირკვევა, გლიკოგენის ანაერობული გარდაქმნა კუნთში ძალიან ემსგავსება იმას, რაც ჩვენ უკვე სპირტის დუდილის გაცნობის დროს განვიხილეთ.

გლიკოგენის გარდაქმნის პირველი ეტაპი იწყება მისი ფოსფოროლიზით. ადგილი აქვს გლიკოგენის დაშლას ფოსფორის მჟავას საშუალებით, რის შედეგად მიიღება გლუკოზო-1-ფოსფატი. ეს პროცესი აქტივდება ფერმენტი გლიკოგენ-ფოსფორილაზას მოქმედებით. გლუკოზო-1-ფოსფატი ნახშირწყლის ცვლის შემდეგ ეტაპზე განიცდის მოლეკულის შიგნითა გარდაქმნას, რაც იმაში გამოიხატება, რომ ფოსფორის მჟავა გლუკოზას პირველი ნახშირბადიდან გადაინაცვლება მეექვსეზე და მიიღება გლუკოზო-6-ფოსფატი. ამ უკუქცევადი რეაქციის კატალიზს აწარმოებს ფერმენტი ფოსფოგლუკომუტაზა.

გლუკოზო-6-ფოსფატიდან გარდაქმნა იმავე გზებით მიმდინარეობს, როგორც ამას ადგილი აქვს სპირტის დუდილის შემთხვევაში. განსხვავება იწყება პიროყურძნის მჟავადან. რძის მჟავა ბაქტერიების მსგავსად კუნთის ქსოვილში არ არის წარმოდგენილი ის კარბოქსილაზა, რომელიც ანაერობული გზით აწარმოებდეს პიროყურძნის მჟავას დეკარბოქსილირებას. ამიტომ აცეტალდეჰიდის მაგივრად აღდგენილი ნად-2H წყალბადის აქცეპტორის როლში გამოდის უკვე პიროყურძნის მჟავა. ლაქტალდეჰიდოგენაზას კატალიზური მოქმედების შედეგად პიროყურძნის მჟავა აღდგება რძის მჟავად.



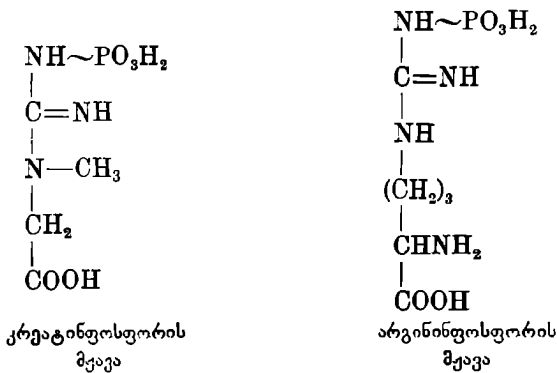
ისე როგორც სპირტის დუდილის შემთხვევაში, აქაც ნად-ი ფუნქციონირებს წყალბადის გადამტანის როლში ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დეჰიდრირებისას.

მეორე განსხვავება სპირტის დუდილის ქიმიურ გარდაქმნებსა და კუნთის ქსოვილის გლიკოგენოლიზს შორის იმაში მდგომარეობს, რომ კუნთის ქსოვილში გლუკოზას უშუალო ფოსფორილირება ადენოზინტრიფოსფატის მჟავათი შეცვლილია გლიკოგენის ფოსფოროლიზით. ფოსფოროლიზი იძლევა გლუკოზას ფოსფორილირების პროდუქტს ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას დახმარების გარეშე. ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა იხარჯება მხოლოდ ფრუქტოზოდიფოსფატის სინთეზზე. ამიტომ ერთი მოლეკულა გლიკოგენის გარდაქმნის დროს რძის მჟავად იხარჯება ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას ერთი მოლეკულა და ხელახლა კი იქმნება ოთხი. აქედან გამომდინარეობს, რომ კუნთის გლიკოგენო-

ლიზს სპირტის დუღილთან შედარებით უპირატესობა ენიჭება მაკროერგული ნაერთის დაზოგვის თვალსაზრისით.

ფო ს ფ ა გ ე ნ ი. კუნთის ქსოვილში მიმდინარე ქიმიური გარდაქმნების შესწავლის შედეგად გაირკვა ის უაღრესად დიდი მნიშვნელობა, რომელიც მაკროერგულ ნაერთებს ენიჭება სასიცოცხლო პროცესის შესრულებაში. 1930 წლამდე გაბატონებული იყო მეიერჰოფისა და ჰილის თეორია კუნთის შეკუმშვის შესახებ. ამ თეორიის მიხედვით კუნთის მუშაობისათვის საჭირო ენერგია იფარება უშუალოდ გლიკოგენის დაშლით. ფიქრობდნენ, რომ მიოფიბრილების შეკუმშვა არის რძისა და ფოსფორის მჟავების შეკუმშვად ნივთიერებაზე მოქმედების შედეგი.

უკვე დიდი ხანი ცნობილი იყო კუნთთან ქსოვილში კრეატინის არსებობა. შემდეგში გამოირკვა, რომ კრეატინი კუნთში დაკავშირებულია ფოსფორის მჟავასთან. კრეატინფოსფორის მჟავა ძალიან ადვილად განიცდის დაშლას კუნთის ფერმენტულ ხსნარებში და თავისუფლდება ფოსფორის მჟავა. ამ ნაერთს ფოსფაგენი უწოდეს. უხერხემლო ცხოველთა კუნთებიდან კი გამოყოფილი იქონსგავარი ფოსფაგენი — ფოსფოარგინინი.



კრეატინფოსფორმჟავაში და ფოსფოარგინინში ფოსფატის ნაშთი დაკავშირებულია მაკროერგული ბმის საშუალებით.

1930 წელს ლუნდსგაარდმა აღმოაჩინა, რომ კუნთს მონოიოდოაცეტატით მოწამვლის შემდეგ აქვს კიდევ მუშაობის უნარი, კუნთი იკუმშება, მაგრამ ამ დროს რძის მჟავა არ წარმოიშობა. შემყავების ნაცვლად მოწამლულ კუნთში წყალბად-იონთა კონცენტრაცია კლებულობს. შემდეგში გამოირკვა, რომ მონოიოდოაცეტატი დაშუშავებული კუნთის დაღლისას იშლება ფოსფაგენი და კუნთს მუშაობა შეუძლია, სანამდე ფოსფაგენის მარაგი ისრულებით არ გაქრება. ამ აღმოჩენით შეიცვალა ძველი შეხედულება გლიკოგენოლიზის დანიშნულების შესახებ და მთავარი ყურადღება ფოსფაგენმა მიიპყრო.

გამოირკვა, რომ ფოსფაგენი იშლება კუნთის მუშაობის დროს და ის ხელახლა აღდგება მოსვენებისას. ამასთან ერთად აღმოაჩინეს, რომ ფოსფაგენის დაშლა ნორმალურ კუნთში წინ უსწრებს მჟავას წარმოშობას. ასეთი დაკვირვებიდან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ კუნთის შეკუმშვის ენერგიის წყარო არის ფოსფაგენი, ხოლო გლიკოგენოლიზის დროს განთავისუფლებული ენერგია მოხმარდება ფოსფაგენის რეგენერაციას. თუ რა დამოკიდებულებაშია ფოსფაგენი და რძის მჟავა კუნთის შეკუმშვასთან და რა როლს ასრულებს ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა რძის მჟავას წარმოშობაში და ფოსფაგენის აღდგენაში, ამის

გამორკვევა შესაძლებელი გახდა მას შემდეგ, რაც ბიოქიმიური გარდაქმნების შესწავლა მთლიანი კუნთიდან გადაიტანეს ქსოვილის ექსტრაქტებზე.

ადენოზინტრიფოსფორის მქავეა. 1941 წელს ვ. ენგელგარტმა და მ. ლუბიმოვამ აღმოაჩინეს, რომ შეკუმშვად ცილას — მიოზინს უნარი აქვს დაშალოს ადენოზინტრიფოსფორის მქავე ერთი ფოსფატის ნაშთის ჩამოშორებით. რეაქციის შედეგად თავისუფლდება ადენოზინდიფოსფორის მქავე, ხოლო მიოზინი ფიზიკურ-ქიმიურად იცვლება. ეს ცვლილება უფრო თვალსაჩინოა მიოზინის ხელოვნურ ძაფებში. ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს მოქმედებისა და ან მოკლდება, ანდა გრძელდება. ამგვარად აღმოაჩინეს მიოზინის ორგვარი ფუნქცია: ის ფერმენტულ აქტივობას იჩენს ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს მიმართ, ხოლო ენერგია, რომელიც თავისუფლდება ამ დაშლის დროს, ხმარდება ძაფის მიერ მუშაობის შესრულებას. ამ ფაქტებს უაღრესად დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა ენიჭება, რადგან მელანდება, თუ რა გზით არის შესაძლებელი ქიმიური გარდაქმნის ენერგია გადავიდეს სასიცოცხლო პროცესის შესრულებაზე. ჩვენ ჯერჯერობით არ ვიცით არც ერთი ნაერთი, რომელიც უფრო ახლო იყოს კუნთის ფუნქციურ მოქმედებასთან, ვიდრე ადენოზინტრიფოსფორის მქავეა.

დღეისათვის აღმოჩენილია მრავალი ფაქტი, რომელიც ამტკიცებს ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს განსაკუთრებულ მნიშვნელობას სხვადასხვა ქსოვილის, ორგანოსა და უჯრედის ფუნქციაში. ირკვევა, რომ უჯრედის ოსმოსური მუშაობა, ბიოელექტროდენი, ჯირკვლების სეკრეტორული მოქმედება და ფოტოსინთეზიც კი უმუშალო კავშირშია მაკროერგულ ნაერთთა გარდაქმნებთან. ამ გარდაქმნებში წამყვანი როლი ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს ეკუთვნის, როგორც ისეთ საშუალებას, რომლითაც ხორციელდება ქიმიური ენერგიის გარდაქმნა ფუნქციის შესრულებაში. ასეთი დიდი მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს მარაგი უცბად ამოიწურებოდა, რომ ცოცხალ სისტემაში არ არსებობდეს მექანიზმები ამ ნაერთის რესინთეზისათვის.

ისე როგორც სპირტის ან რძის მქავეს დუღილის დროს, კუნთის ქსოვილის გლიკოგენოლიზით შესაძლებელი ხდება ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს რესინთეზი. მაგრამ თუ მხედველობაში მივიღეთ ის გარემოება, რომ კუნთის მოქმედებისათვის საჭიროა ენერგიის დიდი რაოდენობით მიწოდება და ეს ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს დაშლით ხორციელდება, გასაგები იქნება, რომ გლიკოგენოლიზი ვერ უზრუნველყოფს ასეთ დიდ მოთხოვნილებას და კუნთში უნდა არსებობდეს დამატებითი მექანიზმები, რომლითაც ამ ნაერთის რესინთეზი ხორციელდება. დამატებითი მექანიზმებს ფოსფაგენის ცვლა და ჟანგვითი პროცესები წარმოადგენენ.

ფოსფაგენისა და ადენოზინტრიფოსფატის ურთიერთდამოკიდებულება. რადგან კრეატინფოსფორის მქავე კუნთის ქსოვილის პრეპარატებში სწრაფად იშლება, ფიქრობდნენ, რომ არსებობს ფერმენტი, რომელიც მას ჰიდროლიზურად შლის. მაგრამ კუნთის ექსტრაქტში ღიალიზის შემდეგ მიმატებული კრეატინფოსფატი დაშლას არ განიცდის. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ კრეატინფოსფატის დაშლისათვის საჭიროა რომელიღაც ხსნადი ფაქტორი. ეს ფაქტორი აღმოჩნდა ადენოზინდიფოსფორის მქავე. საქმე იმაშია, რომ ექსტრაქტის დამზადების პროცესში ქსოვილში არსებული ადენოზინტრიფოსფორის მქავეს უმეტესი ნაწილი იშლება მიოზინის ზეგავლენით და ექსტრაქტში ადენოზინდიფოსფორის მქავე და ადენილის მქავე გროვდება. ასეთ

ექსტრაქტში კრეატინფოსფორის მჟავა ჰიდროლიზს კი არ განიცდის, არამედ ის გადისცემს თავის ფოსფატის ნაშთს ადენოზინდიფოსფორის მჟავას (ადფ) და რეაქციის შედეგად წარმოიშობა თავისუფალი კრეატინი და ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა (ატფ). ამ რეაქციას აქტივებს ფერმენტი კრეატინფოსფოკინაზა.

$$\text{კრეატინფოსფატი} + \text{ადფ} = \text{კრეატინი} + \text{ატფ}$$

რეაქცია უკუქცევადია და ამიტომ გარკვეულ პირობებში ადგილი აქვს რეაქციის პირუკუ მავლელობას. როდესაც ატფ იშლება და მისი კონცენტრაცია მცირდება, მაშინ რეაქცია მიდის მარცხნიდან მარჯვნივ, ე. ი. ადგილი აქვს ადენოზინტრიფოსფატის სინთეზს: კრეატინფოსფატის რაოდენობა მცირდება, ხოლო ატფ-ს რაოდენობა მატულობს. როდესაც კუნთში ინტენსიური გლიკოგენოლიზი წარმოებს, მაშინ რეაქცია მარჯვნიდან მარცხნისაკენ გადაიხრება და ადგილი ექნება კრეატინფოსფატის დაგროვებას.

მაშასადამე, კუნთის მუშაობის პროცესში ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა იშლება, მაგრამ დაშლის აღმოჩენა შეუძლებელი არის, სანამ არსებობს ფოსფატის მარაგი. გლიკოგენოლიზი კი ხელს უწყობს ფოსფატის გარკვეულ მაღალ დონეზე შენარჩუნებას. ფოსფატში, ისე როგორც ადენოზინტრიფოსფორის მჟავაში, ფოსფატი დაკავშირებულია მაკროერგულად. ფოსფატის გადაცემით ფოსფატენიდან ადენოზინდიფოსფორის მჟავაზე ან პირიქით, ადენოზინტრიფოსფორის მჟავადან კრეატინზე, სისტემის ენერგეტიკული დონე არ იცვლება. განსხვავება ამ სისტემის კომპონენტებს შორის იმაში უნდა ვეძიოთ, რომ ადენოზინტრიფოსფატი გამოიყენება კუნთის ქსოვილის ფუნქციონირებისათვის, ხოლო ფოსფატენი — ადენოზინტრიფოსფატის აღდგენაზე.

გლიკოგენოლიზისა და ფოსფატენის გარდა არსებობს კიდევ ორი საშუალება ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას რესინთეზისათვის. აერობულ პირობებში მომუშავე კუნთში ნახშირწყლების გარდაქმნის პოტენციალი ანაერობულ გარდაქმნასთან შედარებით გაცილებით უფრო მეტია და ამით იქმნება უკეთესი პირობები ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას რესინთეზისათვის. მაკროერგული ნაერთების რესინთეზი აერობულ პირობებში მიმდინარეობს ფოსფორილირებასთან შეუღლებული ქანკითი რეაქციების ენერგიით. ამ პირობებში ერთი გრამ მოლეკულა გლუკოზას სრული დაჟანგვა უზრუნველყოფს 36 მოლეკულა მაკროერგული ფოსფატის დაკავშირებას.

როდესაც კუნთოვან ქსოვილში ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას რესინთეზისათვის ყველა რესურსი ამოწურულია, როდესაც გლიკოგენოლიზი, აერობული პროცესი და ფოსფატენი ენერგიის გადამეტებული ხარჯვის გამო მოთხოვნილებას ვერ აკმაყოფილებს, მათ ადგილს იკავებს მექანიზმი, რომლის ამოქმედება გარკვეული დროის განმავლობაში კუნთის ქსოვილს მუშაობის უნარს ანიჭებს. ეს მექანიზმი არის ადენილატკინაზური მოქმედება. ადენილატკინაზა ფოსფატის ნაშთის გადატანას აწარმოებს ადენოზინდიფოსფატის (ადფ) ერთი მოლეკულიდან მეორეზე. რეაქციის შედეგად ადენოზინდიფოსფატის ერთი მოლეკულა აღდგება ადენოზინტრიფოსფატად, ხოლო მეორე კარგავს ფოსფატის ჯგუფს და ადენილის მჟავად გარდაიქმნება:

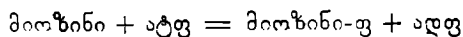
$$\text{ადფ} + \text{ადფ} = \text{ატფ} + \text{ადენილის მჟავა.}$$

ეს რეაქცია აგრეთვე უკუქცევადია და გარკვეულ პირობებში ადენილის მჟავა ფოსფორილირებას განიცდის და ადენოზინდიფოსფორის მჟავა მიიღება. იმ

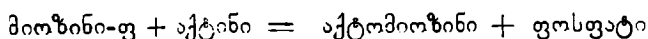
შემთხვევაში, თუ კუნთის დაღლა მის სინთეზურ უნარს აღემატება, მაშინ აღნილის მყავა ღეზამინირებას განიცდის და ის ინოზინის მყავად გარდაიქმნება. მაგრამ ახლაც შესაძლებელი ხდება საქმის გამოსწორება. კუნთში წარმოდგენილია ისეთი სისტემები, რომლებიც ინოზინის მყავას რეამინირებას ააქტივებს. ამინის ჯგუფის დონორად ამ შემთხვევაში ასპარაგინის მყავა გამოიყენება.

ქ ი მ ი უ რ გ ა რ დ ა ქ მ ნ ა თ ა თ ა ნ მ ი მ დ ე ვ რ ო ბ ა კ უ ნ თ ი ს შ ე - კ უ მ შ ვ ი ს დ რ ო ს. აღენოზინტრიფოსფორის მყავას (ატფ) დაშლის ენერგია უშუალოდ ხმარდება კუნთის მექანიკურ ეფექტს. ამ რეაქციას შეკუმშვადი ნივთიერება — ცილა მიოზინი აწარმოებს, რომელიც აღენოზინტრიფოსფატს დაშლისთანავე ისეთ ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებას განიცდის, რომელიც ფიბრილების შემოკლებაში გამოიხატება.

მიუხედავად იმისა, რომ კუნთის ბიოქიმიის, დარგში დიდი მუშაობა იყო შესრულებული, ჯერ კიდევ საბოლოოდ არ არის გარკვეული, თუ როგორ ვლინდება ქიმიური გარდაქმნები კუნთის ფუნქციონირებისას. ზოგადად ეს გარდაქმნები შემდეგნაირად გვესახება. მიოზინი რეაგირებს ატფ-თან, იკავშირებს მისგან ერთი ფოსფატის ნაშთს და მიიღება მაკროერგული ნაერთი მიოზინფოსფატის სახით:



მომდევნო რეაქციაში მიოზინი-ფ კავშირდება მეორე შეკუმშვად ცილასთან — აქტინთან, წარმოიშობა კომპლექსი აქტომიოზინის სახით და ერთდროულად თავისუფლდება არაორგანული ფოსფატი:



ამ რეაქციის შედეგად მიღებული აქტომიოზინის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობა შეესაბამება კუნთის ფიბრილის შეკუმშულ მდგომარეობას, ე. ი. მიოზინი-ფ-ის ენერგია იხარჯება ცილის ერთი ფიზიკური მდგომარეობიდან მეორე მდგომარეობაში გადასვლაზე. ეს ენერგია მიიღება საბოლოოდ ატფ-ს დაშლით. მაშასადამე, მიოზინის ატფ-ზეური მოქმედება წარმოადგენს ორი გარდაქმნის ჯამს: 1) მიოზინის ფოსფორილირება, 2) აქტომიოზინის სინთეზი.

აქტომიოზინის შექმნა გაპირობებულია ატფ-ს დაშლით. შეკუმშვას თან სდევს კუნთის რელაქსაცია — მოდუნება. რელაქსაციას საფუძვლად უდევს აქტომიოზინის დისოციაცია — აქტინი უნდა ჩამოშორდეს მიოზინს. როგორც გამოირკვა აქტომიოზინის დისოციაცია დაკავშირებულია დაშლილ ატფ-ს აღდგენასთან. ატფ-ი გვევლინება აქტიური საწყისის სახით როგორც კუნთის შეკუმშვის პროცესში, ისე მის მოდუნებაში. როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ატფ-ს რესინთეზი ზორციელდება კუნთის უჯრედში წარმოდგენილი მთელი რიგი მექანიზმების საშუალებით. ეს მექანიზმებია:

- 1) კრეატინკინაზური მოქმედება
- 2) ადენილატკინაზური მოქმედება
- 3) გლიკოგენოლიზის პროცესი
- 4) ენაგვიითი ფოსფორილირება.

დაშლილი ატფ მომუშავე კუნთში ფოსფაგენის შემწეობით მაშინვე აღდგება და ქიმიური ანალიზი ვერ უჩვენებს ატფ-ს რაოდენობის შემცირებას. ფოსფაგენი, თავის მხრივ, აღდგება იმ ენერგიის საშუალებით, რომელიც გლიკოგენოლიზის დროს თავისუფლდება. თუ დაღლა აერობულ პირობებში მიმდ-

ნარეობს, მაშინ ატფ-ს და ფოსფაგენის აღდგენა ჟანგვითი ფოსფორილების გზითაც წარმოებს.

ფოსფაგენის დაშლა რომ წინ უსწრებს გლიკოგენოლიზს, მტკიცდება ცდებით, სადაც რძის მეყვას დაგროვების დინამიკა ირკვეოდა. გამოკვლეულია, რომ ეს მეყვა კუნთში გალიზიანებისთანავე არ წარმოიშობა. ამისათვის საჭიროა გარკვეული დრო. ატფ-სა და ფოსფაგენის დაშლა გალიზიანებისთანავე იწყება. რძის მეყვას წარმოშობა გრძელდება რამდენიმე სეკუნდი. ამგვარად, გლიკოგენოლიზი გრძელდება კუნთის მოქმედების შეწყვეტის რამდენიმე ხნის შემდეგაც. ამ „დაგვიანებულ“ გლიკოგენოლიზს თან სდევს მაკროერგული ნაერთების რესინთეზი. იმ შემთხვევაში, თუ გლიკოგენოლიზი შეკავებულია მონოიოდაცე-ტატით, ფერმენტ ფოსფოგლიცერინალდეჰიდდეჰიდროგენაზას მოწამვლის გამო, მაშინ ფოსფაგენის რესინთეზი ვერ ხერხდება და კუნთში მაკროერგული ნაერთების მარაგის გამოლევის გამო სასიცოცხლო პროცესები წყდება.

ამგვარად კუნთში, ისე როგორც სხვა სასტემებში, ნივთიერებათა ცვლის ენერგია სასიცოცხლო ფუნქციის (შეკუმშვას) შესრულებას მოეხმარება არა უშუალოდ. სუნთქვის, გლიკოგენოლიზისა და ფოსფაგენის დაშლის ენერგია იხარჯება ადენოზინტრიფოსფატის რესინთეზზე. ამ ნაერთში ხდება იმ ენერგიის აკუმულირება, რომელიც დაკავშირებულია ცილა მიოზინის ფიზიკური მდგომარეობის ცვლილებასთან.

§ 6. პასტერის ეფექტი

პასტერის მიერ აღმოჩენილი იყო, რომ საფუარებს უნარი აქვთ მოიხმარონ ჰაერის ჟანგბადი. მისი აზრით, საფუარებს შეუძლია ენერგია მიიღოს როგორც ანაერობული (ე. ი. გლიკოლიზის), ისე აერობული (ე. ი. ჟანგვითი რეაქციების) გზით. მის მიერ შემჩნეული იყო, რომ აერობულ პირობებში საფუარები უფრო ნაკლებ შაქარს ხარჯავენ, ვიდრე ანაერობულში; სამაგიეროდ, ანაერობულ პირობებში წარმოიშობა სპირტის მეტი რაოდენობა. თავისთავად ცხადია, რომ ეს მოვლენა ანაერობული და აერობული ენერგეტიკული პოტენციალის სიდიდით უნდა აიხსნას. ვინაიდან დაჟანგვის დროს მეტი ენერგია გამოიყოფა, ამისათვის საფუარები შაქრის ნაკლები რაოდენობის გარდაქმნით კმაყოფილდება. მაშასადამე, პასტერის მიხედვით, ჟანგბადი სპირტის დუდილის პროცესზე უარყოფით გავლენას ახდენს. ჟანგბადის ეს გავლენა გამოიხატება იმაში, რომ საფუარის ყოველი უჯრედი აერობულ პირობებში ათავისუფლებს სპირტის ნაკლებ რაოდენობას. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ სპირტის დუდილი ნაწილობრივ სუნთქვით იფარება.

ზემოხსენებულ მოვლენას დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან მისი საშუალებით მედავნდება კავშირი ნივთიერებათა ანაერობულსა და აერობულ გარდაქმნათა შორის. ამ კავშირის ექსპერიმენტული დასაბუთება რამდენიმე ათეული წელიწადი ვერ მოხერხდა, სანამ მეიერჰოფისა და ჰილის მიერ არ იქნა გამოჩენილი განსაზღვრული დამოკიდებულება, რომელსაც საფუძვლად პასტერის იდეები დაედო. ანაერობული და აერობული პროცესების ურთიერთკავშირს, რომელიც განსაზღვრული რეაქციების საშუალებით მყარდება, „პასტერის ეფექტი“ ეწოდა.

მეიერჰოფი იმ დასკვნამდე მიდის, რომ პასტერის ეფექტს საფუძვლად უდევს ის გარემოება, რომ სუნთქვის დროს იხარჯება ენერგეტიკული მასალის ნაკლები რაოდენობა, ვიდრე მაშინ, როდესაც ორგანიზმის მოთხოვნილება ენერგიაში

იფარება ანაერობული გარდაქმნებით. ანაერობული პროცესის ნაკლები ეფექტურობის გამო უნდა დაიხარჯოს ენერგეტიკული მასალის გაცილებით მეტი რაოდენობა.

3 ი ლ მ ა მთელი რიგი ცდები ჩაატარა, სადაც მიზნად ისახავდა გამოეცვლია სითბოს წარმოშობის საკითხი კუნთის მუშაობის სხვადასხვა მომენტში. მან ცდებში გამოიყენა ზუსტესი თერმომეტრული მეთოდიკა და მგზნობიარე თერმოწყვილის საშუალებით შეძლო განესაზღვრა ტემპერატურის ცვლილება $0,7 \times 10^{-6}$ გრადუსის ფარგლებში და, რაც მთავარია, ტემპერატურის ცვლილების აღრიცხვა წამის ყოველ $1/60$ -ში. ამ ზუსტი მეთოდიკის საშუალებით მან გაარკვია სითბოს წარმოშობის ოდენობა კუნთის შეკუმშვისა და მოსვენების დროს.

პირველ ყოვლისა 3 ი ლ მ ა აღმოაჩინა, რომ კუნთის მუშაობის პერიოდში გამოიყოფა სითბოს განსაზღვრული რაოდენობა, რომელსაც მან „საწყისი სითბო“ უწოდა. მოსვენების პერიოდში გამოიყოფა სითბოს თითქმის იგივე რაოდენობა, როგორც შეკუმშვის ფაზაში. მოსვენების პერიოდში სითბოს გამოყოფა უფრო ხანგრძლივად წარმოებს, რისთვისაც მას ეწოდა „შეკავებული სითბო“. ამ ცდებიდან გამომდინარეობდა, რომ კუნთის ერთეულ გალიზიანებისას სითბო გამოიყოფა მთლიანად არა მუშაობის პერიოდში, არამედ მუშაობის შემდეგ, როდესაც კუნთი მოსვენების ფაზაში იმყოფება. შემდგომი გამოიკვება, რომ მოსვენების დროს გამოყოფილი „შეკავებული სითბო“ უშუალოდ დაკავშირებულია ქანგბადის მოხმარებასთან. თუ კუნთი მოთავსებულია აზოტის ატმოსფეროში, ე. ი. იმყოფება ანაერობულ პირობებში, სითბოს გამოყოფას მეორე პერიოდში აღვილი არა აქვს. 3 ი ლ მ ა ამ ცდებით დაამტკიცა, რომ მუშაობის პერიოდში არ არის საჭირო ქანგბადი, ის აუცილებელია მოსვენების პერიოდში.

თუ 3 ი ლ მ ა გამოკვლევები მხედველობაში მივიღოთ, უნდა დავუშვათ, რომ კუნთის მუშაობისათვის (შეკუმშვისათვის) არ არის საჭირო ქანგბადი. ქანგბადის საჭიროება იქმნება კუნთის მოსვენების პერიოდში, ე. ი. კუნთის მუშაობა დაკავშირებულია ნივთიერების ანაერობულ გარდაქმნასთან, ხოლო მოსვენება — აერობულ პროცესთან. 3 ი ლ მ ა აზრით, კუნთი შესაძლებელია შევადაროთ საათს: როდესაც საათი მომართულია, ის მუშაობს, ეს არის კუნთის მუშაობის ფაზა, რომელიც ანაერობულ პირობებში მიმდინარეობს; საათის მომართვის პროცესი, რათა მას მიენიჭოს პოტენციური ენერგიის მარაგი, ეს არის კუნთის მოსვენების ფაზა, როდესაც ქანგბადის მოხმარებას აღვილი აქვს. როგორც საათის მუშაობისათვის საჭიროა მისი წინასწარი მომართვა, ისე კუნთის მუშაობისათვის საჭირო ხდება მისი ენერგიით მომარაგება, ე. ი. ქანგბადის მიწოდება. ის ხარჯავს მასში დაგროვილ პოტენციურ ენერგიას და როდესაც ეს ენერგია დაიხარჯება, კუნთი მუშაობას სწყვეტს.

3 ი ლ მ ა მის მიერ წარმოებული ცდების მიხედვით, კუნთის მუშაობის შემდეგ სურათს იძლევა. კუნთი გალიზიანების შედეგად იკუმშება. ეს შეკუმშვა მიმდინარეობს ანაერობულ ფაზაში და გლიკოგენისაგან წარმოიშობა რძის მჟავას განსაზღვრული რაოდენობა. რძის მჟავას წარმოშობას თან სდევს ენერგიის განთავისუფლება, რომელიც ხმარდება შეკუმშვის პროცესს. შემდეგი მუშაობის წარმოებისათვის საჭირო ხდება რძის მჟავას მოშორება. ეს მოშორება წარმოებს რძის მჟავას დაწვის საშუალებით, რისთვისაც ქანგბადი მოიხმარება.

3 ი ლ მ ა მითერმული გამოკვლევები საფუძვლად დაედო მ ე ი ე რ ჰ ო ფ ი ს მიერ ანაერობულ და აერობულ პროცესებს შორის ქიმიური კავშირის დადგენას. პირველ ყოვლისა გარკვეულ იქნა, რომ ანაერობულ პირობებში კუნთის მუშაობისას წარმოიშობა რძის მჟავა, რომლის რაოდენობა პირდაპირპროპორციულია კუნთის მიერ შესრულებული მუშაობისა. რძის მჟავას მომატებისას თანაბრად მცირდება კუნთში გლიკოგენის რაოდენობა. თუ ანაერობულ პირობებში დაღლილი კუნთი მოთავსდება ქანგბადის ატმოსფეროში, რძის მჟავა ქრება.

ვინაიდან სასიცოცხლო პროცესის შესრულებასთან (მაგალითად, შეკუმშვის პროცესთან) ანაერობული პროცესი უფრო ახლოს დგას, უჯრედი პოტენციალური ენერგიის მარაგისაგან სულ მოკლე დროში დაიცლებოდა, რომ ანაერობულ პროცესს თან არ ჰყვებოდეს აერობული. აერობული პროცესის დროს გამოყოფილი ენერგია ხმარდება პოტენციალური ენერგიის აღდგენას მაკროერგული ნაერთების სახით. აქედან გამომდინარეობს, რომ აერობული პრო-

ცესი, ანუ სუნთქვა ისეთ ეკონომიურ მოწყობილობას წარმოადგენს, რომლის საშუალებით მაკროერგული ნაერთების რაოდენობა მაღალ დონეზე შეინარჩუნება, რაც ორგანიზმს პოტენციალური ენერგიის დაცლისაგან იცავს.

ნახშირწყლების რესინთეზის საკითხი აერობულ პირობებში შესწავლილი იყო მცენარეებში და საფუარებში. გამოირკვა, რომ ჟანგბადს დადებითი გავლენა აქვს შაქრის შენახვაზე. საფუარი უფრო ნაკლებ შაქარს გარდაქმნის და შედეგად ნაკლებ სპირტს გამოყოფს. საფუერის უჯრედი აერობულ პირობებში ენერგიას პოულობს ნახშირწყლების უშუალო დაჟანგვით.

მცენარეულ ორგანიზმში, სადაც დამჟანგველი სისტემები სუსტად არის წარმოდგენილი, ადვილად ხერხდება ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის ანაერობულით შეცვლა. როდესაც ჩასუნთქულ ჰაერში ჟანგბადის რაოდენობა საკმაოდ შემცირდება, ორგანიზმში სუნთქვის პროცესის შეკავების გამო გროვდება ისეთი ნაერთები, რომლებიც ანაერობული პროცესისათვის არის დამახასიათებელი. ვინაიდან ამ დროს ნახშირწყლების გარდაქმნა ბოლომდე არ დადის, სუნთქვის კოეფიციენტი ერთზე მეტი ხდება.

ნახშირწყლების გარდაქმნა უჯრედში დაკავშირებულია ენერგიის მოთხოვნილების დაკმაყოფილებაზე. ეს მოთხოვნილება ხორციელდება ნაერთის დაჟანგვით, რაც გულისხმობს დეჰიდრირებას, წყალბადის ნაერთიდან ჩამოშორებას. დეჰიდრირების პროცესის გააქტივება მიმდინარეობს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ წარმოდგენილია არა მარტო სუბსტრატი, რომელიც იჟანგება (წყალბადის დონორი), არამედ ნაერთი, რომელსაც შეუძლია წყალბადის მიღება (წყალბადის აქცეპტორი). წყალბადის აქცეპტორის როლს სპირტის დუდილის დროს აცეტალდეჰიდი ასრულებს, ხოლო რძის მჟავასი — პიროყურძნის მჟავა. როდესაც მათ ადგილას ჟანგბადი გამოდის, სუბსტრატში გააქტივებული წყალბადის აქცეპტორის როლს უკვე ჟანგბადი ასრულებს. აქედან გამომდინარე გასაგები ხდება მსგავსება და განსხვავება დუდილსა და აერობულ პროცესებს შორის. რეაქციის მიმართულება ისაზღვრება იმით, თუ რომელი ნაერთი გამოდის გააქტივებული წყალბადის საბოლოო აქცეპტორად. როდესაც წყალბადის აქცეპტორის როლს ჟანგბადი ასრულებს, ჩვენ საქმე აერობულ პროცესთან გვექნება. როდესაც გარდაქმნა ანაერობულ პირობებში წარმოებს, სუბსტრატიდან განთავისუფლებული წყალბადი პიროყურძნის მჟავასთან ანდა აცეტალდეჰიდთან კავშირდება.

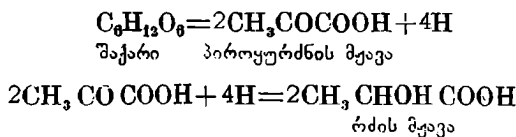
§ 7. რძისმჟავა დუდილი

საფუარების უმეტესობა ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნის დროს ძირითადად სპირტსა და ნახშირორჟანგს აგროვებს. რძის მჟავა დუდილი კი იშვიათად თუ მთავრდება მხოლოდ რძის მჟავას დაგროვებით. მთავარ პროდუქტთან ერთად წარმოიშობა სხვა ნაერთებიც. რძის მჟავას გარდა იქმნება ნახშირორჟანგი, ეთილის სპირტი, ძმრის, ჰიანჰველასი, და ზოგიერთ შემთხვევაში, პროპიონის მჟავაც. კიდეც მეტი, ერთი და იგივე მიკროორგანიზმში, იმისდა მიხედვით, თუ რა პირობებში ხდება მისი განვითარება, აგროვებს სხვადასხვა ნაერთს.

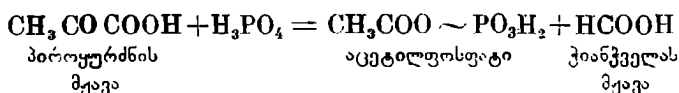
მიუხედავად ამისა, თუ საბოლოოდ რა პროდუქტი გროვდება, დუდილის ყველა ტიპისათვის საერთოა ის გარემოება, რომ ნახშირწყლის გარდაქმნა პიროყურძნის მჟავას სტადიამდე ერთი და იგივეა და მხოლოდ პიროყურძნის მჟავადან იწყება განსხვავება.

მაშინ როდესაც საფუარებში პიროყურძნის მჟავა დეკარბოქსილირებას განიცდის, დანარჩენ მიკროორგანიზმებში პიროყურძნის მჟავას გარდაქმნა სხვა

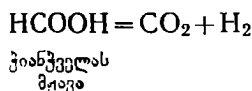
გზით მიმდინარეობს. რძის მჟავა დუღილის ძირითადი პროცესის მსვლელობის დროს ნაღ-ი აღადგენს არა აცეტალდეჰიდს, არამედ პიროყურძნის მჟავას:



ზემოთ მოტანილი განტოლება გამოხატავს რძის მჟავას დუღილის პირველ. ძირითად ტიპს. ზოგ ბაქტერიებში კი პიროყურძნის მჟავას მხოლოდ ნაწილად აღდგება რძის მჟავად. ერთდროულად შეიძლება იწარმოოს პიროყურძნის მჟავას ფოსფოროლიზმა შემდეგი განტოლების მიხედვით:

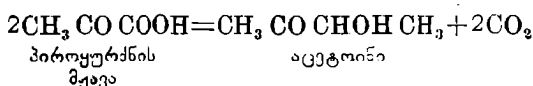


ფოსფოროლიზი აქტივდება ადენოზინტრიფოსფატით და ამიტომ აცეტილფოსფატი, რომელიც პიროყურძნის მჟავადან მიიღება, მაკროერგული ნაერთია. აცეტილფოსფატთან ერთად იქმნება ჰიანჭველას მჟავა, რომელიც სპეციფიკური ფერმენტის მოქმედების შედეგად ნახშირორჟანგად და წყალბადად იშლება.

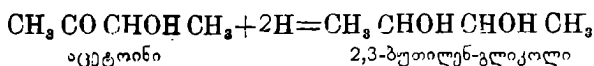


ამგვარად, რძის მჟავა დუღილის მეორე ტიპისათვის რძის მჟავას გარდა და მახასიათებელია ძმრის მჟავა, ნახშირორჟანგი და წყალბადი. ძმრის მჟავა ამ შემთხვევაში იქმნება აცეტილფოსფატიდან ფოსფატის ნაშთის ზოქელზე ნაერთზე გადაცემის შედეგად.

პიროყურძნის მჟავას გარდაქმნის მესამე გზა რძის მჟავა დუღილის დროს დაკავშირებულია აცეტიონის შექმნასთან შემდეგი განტოლების მიხედვით:



აცეტიონის დაგროვებით პროცესი არ მთავრდება. წყალბადი, რომელიც დაკავშირებულია ნაღ-2H-ში, გადაიტანება აცეტიონზე და წარმოიშობა 2,3-ბუთილენ-გლიკოლი:



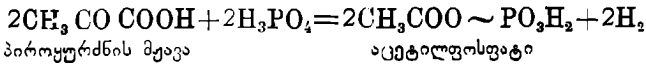
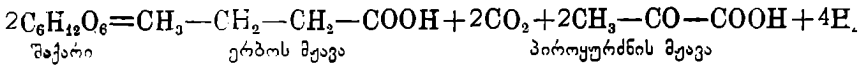
საინტერესოა აღინიშნოს ის გარემოება, რომ ამა თუ იმ ნაერთის შექმნა ბაქტერიულ უჯრედში დაკავშირებულია ერთი ჯგუფი ფერმენტების გააქტივებასთან და მეორე ჯგუფი ფერმენტების მოქმედების ერთდროულ შეკავებასთან. გამოჩვეულია, მაგალითად, რომ მჟავე არეში უპირატესობა ენიჭება 2,3-ბუთილენ-გლიკოლის დაგროვებას, ხოლო ნეიტრალურსა და ტუტე არეში გროვდება ძმრისა და ჰიანჭველას მჟავა.

რძის მჟავა ბაქტერიების ჯგუფს ეკუთვნის ის მიკროორგანიზმები, რომლებიც მონაწილეობას ღებულობენ რძის მჟავა პროდუქტების, სილოსისა და მწნალების დამზადებაში — Escherichia-სა და Aerobacter-ის წარმომადგენლები.

§ 8. ეროვნებათა დუღილი

ერბოსმეცავა დუდილის ქიმიზმი ემსგავსება დანარჩენი დუდილების ქიმიზმს პიროყურძნის მეცავს წარმოშობის სტადიამდე. ერბოს მეცავა შეიძლება ჩაითვალოს დუდილის მთავარ პროდუქტად, მაგრამ ამ მეცავს გარდა გროვდება სპირტებისა და მეცვების მთელი რიგი. ამა თუ იმ ნაერთის მეტი თუ ნაკლები რაოდენობით დაგროვება დამოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი ფერმენტული სისტემა აქტივდება დუდილის პროცესში ან, პირიქით, კავდება. ფერმენტის გააქტივება ანდა შეკავება დამოკიდებულია, პირველ ყოვლისა, გარემო არის ქიმიურ შემადგენლობაზე. არჩევენ ერბოს მეცავა დუდილის გამომწვევი მიკრო-ორგანიზმების სამ ტიპს:

1) ორგანიზმები, რომელთა მოქმედების შედეგად გროვდება ერბოსა და ძმრის მყევა; CO_2 და H_2 (მაგალითად, *Clostridium butyricum*). ეს გარდაქმნა შეიძლება გამოვსახოთ შემდეგი განტოლებით:



პიროვნების მქადა ზემოთ აღნიშნულ გარდაქმნაში განიცდის ფოსფორ-ლიზს, რის შედეგად წარმოიშობა აცეტილფოსფატი და თავისუფლდება ნახშირ-ორჟანგი. ამ პროცესში მონაწილეობას უნდა ღებულობდეს ადენოზინტრიფოს-ფატი. აცეტილფოსფატი მომდევნო რეაქციებში გადასცემს ფოსფატს სხვა ნა-ეროს და თავისუფლდება ძმრის მქადა.

2) ორგანიზმები, რომელთა მოქმედებისას წარმოიშობა, ზემოთ მოხსენებულ მჟავათა გარდა, ეთილისა და ბუთილის სპირტი, აცეტონი და აცეტონინი (მაგალითად, *Clostridium acetobutyricum*).

3) ორგანიზმები, რომელთა მოქმედებისას მცირე რაოდენობით წარმოიშობა მეფეები, მაგრამ შედარებით მეტი რაოდენობით გროვდება ბუთილისა და იზოპროპილის სპირტი. უკანასკნელი ნაერთი წარმოადგენს აცეტონის აღდგენის პროდუქტს, ასეთ გარდაქმნას აწარმოებს *Clostridium butyricum*).

ბუნებაში ერბოს მჟავა დუღილი ძალიან გავრცელებულ პროცესს წარმოადგენს. ამ დუღილის გამომწვევი მიკროორგანიზმების უმეტესობა ანაერობების ჯგუფს ეკუთვნის. იქ, სადაც ენგებადის მოწოდება შეზღუდულია, ორგანულ ნივთიერებათა გარდაქმნა ძირითადად ერბოს მჟავა დუღილის გზით მიმდინარეობს.

§ 9. ნახშირწყლების აეროგული გარდაქმნა

ანაერობული და აერობული პროცესის ურთიერთ-კავშირი. პასტერის ეფექტის მნიშვნელობა იმაში გამოიხატება, რომ ის ააშკარავებს ურთიერთდამოკიდებულებას ანაერობულსა და აერობულ გარდაქმნათა შორის. როდესაც ეს დამოკიდებულება ექსპერიმენტულად დამტკიცდა, დარწმუნებული იყვნენ, რომ აერობული გარდაქმნა ანაერობული პროცესის გაგრძელებას წარმოადგენს. ფიქრობდნენ, რომ ანაერობული პროცესის დროს წარმოებს ნივთიერების იმგვარი გარდაქმნა, რომ ის უფრო ადვილად განიცდის ოკსიდაციას.

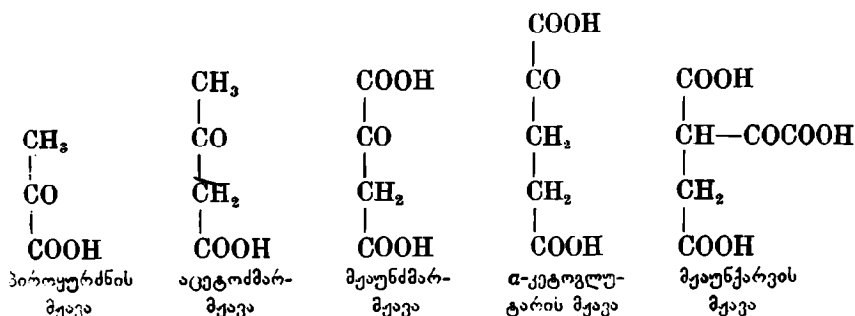
ლუნდსგარდის აღმოჩენამ უკვე შეარყია ეს გაბატონებული აზრი. გამოჩნდება, რომ მონოოდაცეტატს შეუძლია სრულად შეაჩეროს ნახშირწყლის ანაერობული გარდაქმნის უქანასკნელი პროდუქტის წარმოშობა. მიუხედავად ამისა უჯრედს მაინც შენარჩუნებული აქვს სუნთქვის პროცესი. ამ რეაგენტის მოქმედების მექანიზმი ერთნაირია როგორც კუნთოვან ქსოვილში, ისე საფუარების შემთხვევაში. ის ნახშირწყლების ანაერობულ გარდაქმნას განსაზღვრულ ეტაპზე აჩერებს და ამავე დროს სუნთქვის პროცესზე მას გავლენა არა აქვს. მონოოდაცეტატით მოწამლულ კენტის შენარჩუნებული აქვს შეკუმშვის უნარი და ქანგბადის საკმარისი რაოდენობით მიწოდებისას ის ხანგრძლივ მუშაობას აწარმოებს.

უჯრედში წარმოდგენილია რთული მექანიზმები, რომლებიც, ერთი მხრივ, ააქტივებენ ქანგბადს, როგორც წყალბადის აქცეპტორს და, მეორე მხრივ, წყალბადი გადააქვთ გააქტივებულ ქანგბადზე. მაშასადამე, იმ გარდაქმნების მსვლელობის დროსაც, როდესაც მოლეკულური ქანგბადი მოიხმარება, ორგანული ნაერთის დაქანგვა პრინციპულად არ განსხვავდება იმ ქანგვა-აღდგენითი პროცესისაგან, რომელიც საფუძვლად უდევს ნახშირწყლების ანაერობულ გარდაქმნას. განსხვავება მხოლოდ იმაში მდგომარეობს, რომ პირველ შემთხვევაში დეჰიდრირების შედეგად წარმოშობილი წყალბადი აღადგენს ორგანულ ნაერთს, ხოლო მეორე შემთხვევაში ის იქანგება მოლეკულური ქანგბადის საშუალებით.

ყველა მონაცემი იმაზე მიუთითებს, რომ ნახშირწყლების აერობულ გარდაქმნაში მონაწილეობას ღებულობს (ამ პროცესისათვის სპეციფიკური მექანიზმების გარდა) აგრეთვე ყველა ის ფერმენტი და კოფერმენტი, რომელთა სამუშაოებით მიმდინარეობს ანაერობული პროცესი. მართალია, არსებობს ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის სხვა გზებიც, მაგრამ მათ ისეთი დიდი მნიშვნელობა არა აქვთ, როგორც იმ გზას, რომელიც ანაერობულ პროცესთან უშუალო კავშირშია.

პ ი რ ო ყ უ რ ძ ნ ის მ ე ა ვ ა. ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის საბოლოო პროდუქტი ნახშირორჟანგი და წყალია.

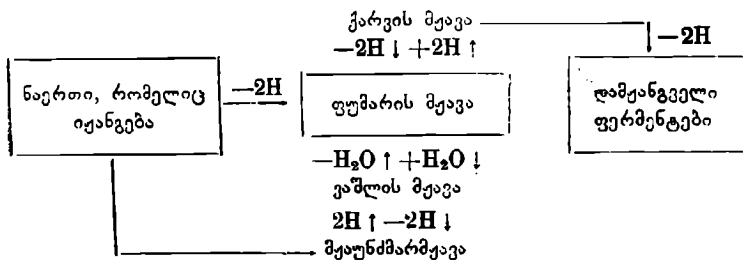
ცნობილია ნაერთების მთელი რაღი, რომელთა კარბოქსილის ჯგუფი ნაერთს ჩამოშორდება ნახშირორჟანგის სახით. ამ ნაერთებიდან ნახშირწყლებთან უშუალო გენეზისურ კავშირს ახორციელებს კეტო-მეაენები. სახელდობრ, პიროყურძნის, აცეტომჰრის, მჟაუნძმრის, α-კეტო-გლუტარისა და მჟაუნქარვის. მათგან პიროყურძნის მეაენი მეტ ყურადღებას იპყრობს, ჯერ ერთი იმიტომ, რომ მას ცენტრალური ადგილი უჭირავს ანაერობულ გარდაქმნებში და, მეორე მხრივ, იმიტომ, რომ მისი დეკარბოქსილირება წარმოებს მსუნთქავი ორგანიზმების ყველა ქსოვილში.



იქანგება და მხოლოდ შემდეგ გადაეცემა კონეზიმ A-ს. ლიბოს მქავეს პირვან-
დელ, ე. ი. დაქანგულ, ფორმაში გადაყვანა წარმოებს ნად-ის საშუალებით.
α-კეტო-მქავეს დეკარბოქსილირების პროდუქტი გააქტივებული აცილის ნაშთის
სახით დაკავშირებული რჩება კონეზიმ A-თან. შემდეგ ის გადაეცემა ლიმონის
მქავეს ციკლს და საბოლოოდ წყლად და ნახშირორჟანგად იქანგება.

მაშასადამე, პიროყუძნის მქავეს დეკარბოქსილირების შედეგად წარმო-
იშობა კონეზიმ A-სთან დაკავშირებული აქტიური ძმრის მქავეს ნაშთი. აქედან
იწყება კეტო-მქავეს გარდაქმნის კიდევ ერთი რთული ეტაპი, რომელიც საბო-
ლოდ ნახშირორჟანგსა და წყალს იძლევა.

ფუ მ ა რ ა ტ ი ს ს ი ს ტ ე მ ა. სცენტ-დიორდის მიერ აღმოჩენილი იყო
დიკარბონის მქავეების უაღრესად დიდი მნიშვნელობა დაქანგვის პროცესის გა-
აქტივებაში. როდესაც კუნთის ქსოვილიდან დამზადებულ ფერმენტულ სუს-
პენზიას დაემატება ქარვის, ფუმარის, ვაშლის ანდა მქაუნძმრის მქავეს მცირე
რაოდენობა, სუნთქვა სწრაფად მატულობს და გლიკოგენის დიდი რაოდენობა
დაიქანგება. ამ დაკვირვებიდან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ დიკარბონის მქა-
ვეების უქუქცევადი გარდაქმნა ქანგვის პროცესზე კატალიზურად მოქმედებს.
წამოყენებული იყო ჰიპოთეზა, რომ დიკარბონის მქავეები ქანგვა-აღდგენითი
სისტემის სახით მოქმედებს, რომელსაც წყალბადი სუბსტრატიდან იმ სისტემა-
ზე გადააქვს, სადაც წყალბადი წყლამდე იქანგება. დიკარბონის მქავეებს შორის
ურთიერთდამოკიდებულება შემდეგი სახით შეიძლება გამოვხატოთ:



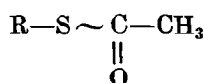
ამ სქემაში ფუმარის მქავეს ცენტრალური ადგილი უჭირავს. ის სუბსტრა-
ტიდან ან წყალბადს იერთებს და ქარვის მქავეში გადადის, ანდა წყლის დაკავ-
შირების შემდეგ ვაშლის მქავეში გარდაიქმნება. პირველი რეაქციის კატალიზს
სპეციფიკური დეჰიდროგენაზა აწარმოებს, რომელიც წყალბადს სუბსტრატი-
დან ფუმარის მქავეზე გადაიტანს, ხოლო მეორე რეაქციის გააქტივება ფერმენტ
ფუმარატდეჰიდრატაზით წარმოებს. ვაშლის მქავე, რომელიც ფუმარის მქავეს
ჰიდრატაციის შედეგად წარმოიშვა, ფერმენტ მალატდეჰიდროგენაზას საშუალე-
ბით იქანგება მქაუნძმრის მქავედ.

საყურადღებოა ის გარემოება, რომ გაურკვეველი რჩებოდა იმ დეჰიდრო-
გენაზების რაობა, რომლებიც სუბსტრატში წყალბადს ააქტივებენ და უკანას-
კნელი ფუმარის ან მქაუნძმრის მქავეზე გადააქვთ. ამ ხარვეზის შესავსებად წარ-
მოებული მუშაობის შედეგად აღმოჩენილ იქნა დასაქანგავ სუბსტრატსა და
დიკარბონის მქავეებს შორის სხვაგვარი დამოკიდებულება. ეს დამოკიდებულება
დამუშავებულია ძირითადად კრებსის მიერ და ცნობილია ლიმონის მქავეს ანუ
ტრიკარბონის ციკლის სახელწოდებით.

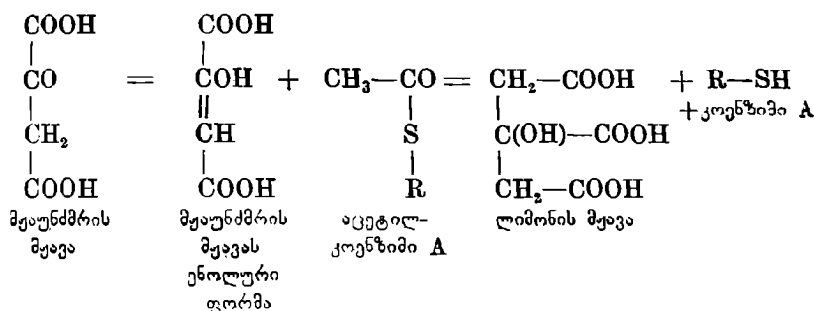
ლი მ ო ნ ის მ ქ ა ვ ე ს ც ი კ ლ ი. შესაძლებელია დაგვეშვა, რომ ნახ-
შირორჟანგი, რომელიც სუბსტრატის დაქანგვის საბოლოო პროდუქტს წარმო-
ადგენს, თავისუფლდება არა α-კეტო-მქავეებიდან, არამედ β-კეტო-მქავეებიდან.

მართლაც, აღმოჩენილია სპეციფიკური კარბოქსილაზა, რომელიც β -კეტო-მე-
ვების კარბოქსილის ჯგუფს ათავისუფლებს. მაგრამ, როგორც ირკვევა, ამ პრო-
ცესს გაგრძელება არა აქვს და ის ცხოველთა ორგანიზმში მხოლოდ ღვიძლით
და აგრეთვე ზოგიერთი მცენარითა და მიკრობით იფარგლება. სამაგიეროდ
პიროყუტძნისა და მჟაუნძმრის მჟავების დეკარბოქსილირება ყველგან ძალიან
ადვილად ხერხდება. ამიტომ ეჭვს არ უნდა იწვევდეს ის ფაქტი, რომ ნახშირ-
ორჟანგის ძირითადი წყარო არის α -კეტო-მჟავების ქანგვითი დეკარბოქსილი-
რება.

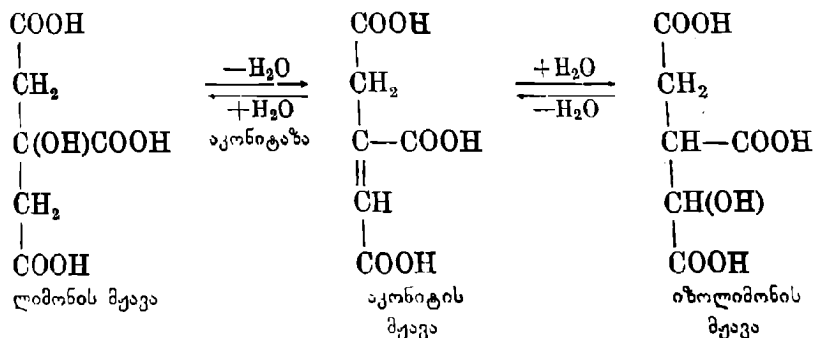
როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, პიროყუტძნის მჟავას ქანგვითი დეკარბოქსი-
ლირება გულისხმობს დეკარბოქსილირების პროდუქტის — ძმრის მჟავას ნაწი-
ლის გააქტივებას კოენზიმ A-თი:



სანამ მჟაუნძმარმჟავა დეკარბოქსილირებას განიცდიდეს, ის კონდენსირ-
დება გააქტივებულ ძმრის მჟავასთან და იქმნება ლიმონის მჟავა.

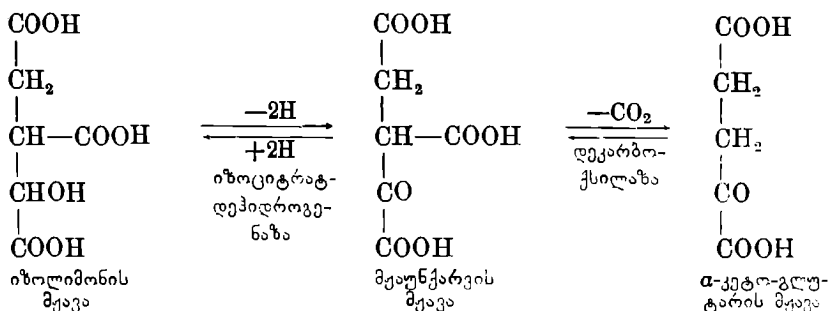


ამგვარად, ლიმონის მჟავას ციკლი იწყება პიროყუტძნის მჟავას დეკარბოქ-
სილირების პროდუქტის მჟაუნძმარმჟავაში ჩართვით. ამ რეაქციას ფერმენტი
ციტრატ-სინთეტაზა ააქტივებს, ხოლო კოფერმენტის როლს კოენზიმი A ას-
რულებს. ამის შემდეგ მიმდინარეობს ლიმონის მჟავას გარდაქმნის წრიული
პროცესი. პირველ ყოვლისა, ლიმონის მჟავა ფერმენტ აკონიტატ-ჰიდრატაზას
მოქმედებით კარგავს წყალს და აკონიტის მჟავად გარდაიქმნება. უკანასკნელი
მომდევნო რეაქციაში ისევ წყალს იერთებს და იზოლიმონის მჟავას იძლევა:

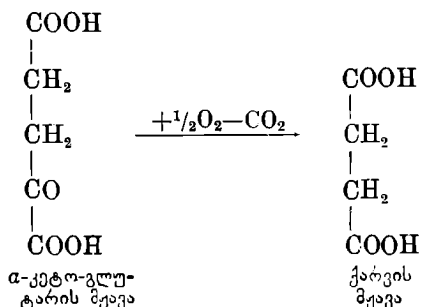


ამის შემდეგ იზოლიმონის მჟავა დეჰიდრირებას განიცდის იზოციტრატ-
დეჰიდროგენაზას კატალიზური მოქმედებით და მჟაუნძმარის მჟავას იძლევა.
ეს უკანასკნელი სპეციფიკური დეკარბოქსილაზას მოქმედებით დეკარბოქსილი-

რებას განიცდის და α -კეტო-გლუტარის მჟავად გარდაიქმნება. საინტერესოა ალინიზმის, რომ იზოციტრატდეჰიდროგენაზას პროსტეტიული ჯგუფი არის არა ნად, არამედ ნადფ (ნიკოტინამიდინუკლეოტიდ-ფოსფატი), რომელიც ნად-ისაგან იმით განსხვავდება, რომ ორი ფოსფატის ნაშთის ნაცვლად შეიცავს სამს.

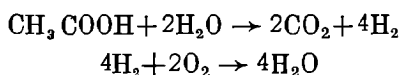


α -კეტო-გლუტარის მჟავა, თავის მხრივ, ადვილად განიცდის ჟანგვით დეკარბოქსილირებას და რეაქციის შედეგად ქარვის მჟავას იძლევა. ეს პროცესი იმავე სისტემების ზეგავლენით აქტივდება, რომლებიც პიროყურძნის მჟავას ჟანგვით დეკარბოქსილირებაში ლებულობენ მონაწილეობას.



ქარვის მჟავადან იწყება ის გარდაქმნები, რაც ფუმარატის სისტემისათვის არის დამახასიათებელი, სახელდობრ: ქარვის მჟავა = ფუმარის მჟავა = ვაშლის მჟავა = მჟაუნქმარ მჟავა. ლიმონის მჟავას ციკლი მჟაუნქმარმჟავათი იწყება, ფუმარის მჟავას სტადიას გაივლის და ისევ მჟაუნქმარის მჟავათი მთავრდება. ამგვარად, რთული ფერმენტული გარდაქმნების შედეგად მჟაუნქმარმჟავა ისევ პირვანდელ მდგომარეობაში აღდგება და ამით ლიმონის მჟავას ციკლს უნარი ენიჭება ხელახლა ჩაითრიოს პიროყურძნის მჟავა მისი გააქტივებულ ქმარმჟავად გარდაქმნის შემდეგ. ლიმონის მჟავას ციკლი კატალიზურად მოქმედებს პიროყურძნის მჟავაზე. ის იწვევს პიროყურძნის მჟავას წყლად და ნახშირორჟანგად დაჟანგვას.

სანამ პიროყურძნის მჟავა ლიმონის მჟავას ციკლში ჩაერთვოდეს, ის დეკარბოქსილირებას განიცდის. ლიმონის მჟავას ციკლში იქანგება ქმარის მჟავას ნაშთი 2 მოლეკულა CO_2 -სა და 2 მოლეკულა H_2O წარმოშობით. ამ დროს უნდა ხდებოდეს 4 წყვილი წყალბადის გადატანა დამჟანგველ ფერმენტებზე, სადაც წყალბადი წყლამდე იქანგება.



წყალბადის ატომების 4 წყვილი თავისუფლდება შემდეგ ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში:

1. იზოლიმონის მჟავა = მჟაუნქარვის მჟავა
2. კეტო-გლუტარის მჟავა → ქარვის მჟავა
3. ქარვის მჟავა = ფუმარის მჟავა
4. ვაშლის მჟავა = მჟაუნმარმჟავა

ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნის ქიმიური მექანიზმის აერობულ-თან შედარებისას ნათლად ჩანს, რომ ორივე პროცესს საფუძვლად ორი რეაქცია უდევს: დეჰიდრირება და ფოსფორილირება. ისე როგორც გლიკოგენოლიზის დროს, ნახშირწყლის ანაერობული გარდაქმნა საფეხურებით მიმდინარეობს. ერთი საფეხური ცვლის მეორეს, მეორე მესამეს იმგვარად, რომ საწყისში და ბოლოში ერთი და იგივე ნაერთი იქმნება. მაგრამ ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებას, რომ ლიმონის მჟავას ციკლი, ისე როგორც ყოველივე ბიოქიმიური გარდაქმნა, დახურულ პროცესს არ წარმოადგენს. ყოველი ციკლის დამთავრება გულისხმობს ერთ მოლეკულა პიროუჟრძნის მჟავას დაეანგვას. პიროუჟრძნის მჟავას შესვლა ციკლში ციკლის მოქმედების პირობას წარმოადგენს. ციკლმა რომ იმოქმედოს, საჭიროა პიროუჟრძნის მჟავას განუწყვეტელი მიწოდება. პიროუჟრძნის მჟავა კი გლიკოგენოლიზის შედეგად იქმნება.

ქვემოთ სქემაში შეჯამებულია ლიმონის მჟავას ციკლში მონაწილე ქიმიური გარდაქმნები და მათი აქტივატორები.

ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნის სქემა

ფერმენტი	ქიმიური გარდაქმნა	კოფერმენტი
უანგვილი დეკარბოქსილაზას სისტემა	პიროუჟრძნის მჟავა → ძმარმჟავა	ადენოზინტრიფოსფატი კოენზიმი A თიამინპიროფოსფატი ნად
კონდენსაციის ფერმენტი ციტრატ-სინთეტაზა	ძმარმჟავა + მჟაუნმარმჟავა → ლიმონის მჟავა	კოენზიმი A
აქონიტ-ჰიდრატაზა	ლიმონის მჟავა → აქონიტის მჟავა → იზოლიმონის მჟავა	
იზოციტრატდეჰიდრო- გენაზა	იზოლიმონის მჟავა → მჟაუნქარ- ვის მჟავა	ნად
დეკარბოქსილაზა	მჟაუნქარვის მჟავა → α-კეტო- გლუტარის მჟავა	თიამინპიროფოსფატი
უანგვილი დეკარბოქსილაზას სისტემა	α-კეტო-გლუტარის მჟავა → ქარ- ვის მჟავა	ადენოზინტრიფოსფატი კოენზიმი A თიამინპიროფოსფატი ნად
სუჟენატდეჰიდრო- გენაზა	ქარვის მჟავა → მჟაუნმარმჟავა	
ფუმარატჰიდრატაზა	ფუმარის მჟავა → ვაშლის მჟავა	
მალატდეჰიდროგენაზა	ვაშლის მჟავა → მჟაუნმარმჟავა	ნად

ამ სქემაში მოტანილი რეაქციების უმეტესობა უაქუცევალია, მაგრამ მთლიანად ციკლი ერთი მიმართულებით მოქმედებს, რადგან დეკარბოქსილირების რეაქცია ციკლში უაქუცევალად არ მიმდინარეობს. სქემა იძლევა წარმოდგენას,

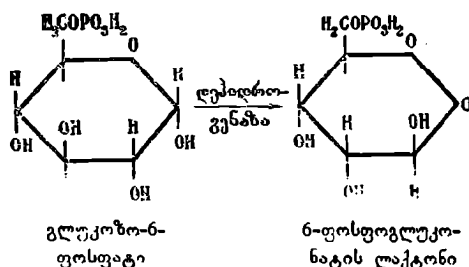
თუ რა გზით უნდა მიმდინარეობდეს პიროყურძნის მჟავას დაჟანგვა. ეს გზა ყველა სხვა ნაერთისათვის ერთი და იგივე უნდა იყოს, თუ მათი გარდაქმნის შუალედი პროდუქტის სახით წარმოიშობა პიროყურძნის მჟავა ანდა ციკლის რომელიმე სხვა წევრი.

ლიმონის მჟავას ციკლის მნიშვნელობა არ ისაზღვრება იმით, რომ ის განმარტებას იძლევა ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნების შესახებ, თუ რა მექანიზმებით წარმოებს ნახშირწყლების ნახშირორჟანგამდე და წყლამდე დაწვა. ცხიმებისა და ცილოვან ნივთიერებათა გარდაქმნის შუალედი პროდუქტების სახით ისეთი ნაერთები იქმნება, რომლებიც ლიმონის მჟავას ციკლის წევრების იდენტურია. ცხიმოვანი მჟავას დაჟანგვის შუალედი ნაერთი არის ძმრის მჟავა, რომელიც გააქტივებულია კოფერმენტ A-ში. როგორც ირკვევა, მისი საბოლოო დაჟანგვა ლიმონის მჟავას ციკლის საშუალებით უნდა ხდებოდეს. ცილებში ამინომჟავებიდან ყველაზე მეტი რაოდენობით წარმოდგენილია ასპარაგინისა და გლუტამინის მჟავა. მათი დეზამინირების შედეგად წარმოიშობა მჟაუნძმარმჟავა და α-კეტო-გლუტარის მჟავა, ე. ი. ნაერთები, რომლებიც ლიმონის მჟავას ციკლის წევრებია. მხედველობაში მისაღებია ის გარემოება, რომ ასპარაგინისა და გლუტამინის მჟავეებს განსაკუთრებული როლი ენიჭებათ აზოტოვანი ნაერთების ცვლაში. აქედან ნათელი ხდება, რომ ლიმონის მჟავას ციკლის საშუალებით წარმოებს ნახშირწყლების ცვლის დაკავშირება ცილოვან ნივთიერებათა გარდაქმნებთან.

ლიმონის მჟავას ციკლის მონაწილეობით მიმდინარეობს აგრეთვე ორგანული სინთეზის ერთი მნიშვნელოვანი რეაქცია, რომელიც დაკავშირებულია ნახშირბადის ჯაჭვის გაგრძელებასთან. პირუვატ-კარბოქსილზას კატალიზური მოქმედების შემწეობით ნახშირორჟანგს უნარი ენიჭება პიროყურძნის მჟავასა და α-კეტო-გლუტარის მჟავას დაუკავშირდეს და მჟაუნძმარმჟავა და მჟაუნქარგის მჟავა წარმოშვას. ამ სინთეზის რეაქციებს ნახშირწყლების შექმნაში უაღრესად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. ლიმონის მჟავას ციკლის არსებობა იმის მაჩვენებელია, რომ სხვადასხვა ორგანიზმი ნახშირწყლების ცვლის მხრივ ერთიმეორისაგან პრინციპულად არ განირჩევა. ამ ცვლას ყველა უჯრედში ერთი და იგივე მიმართულება აქვს: გლიკოგენოლიზი პიროყურძნის მჟავას შექმნით მთავრდება, ხოლო პიროყურძნის მჟავას წვა ლიმონის მჟავას ციკლის საშუალებით წარმოებს.

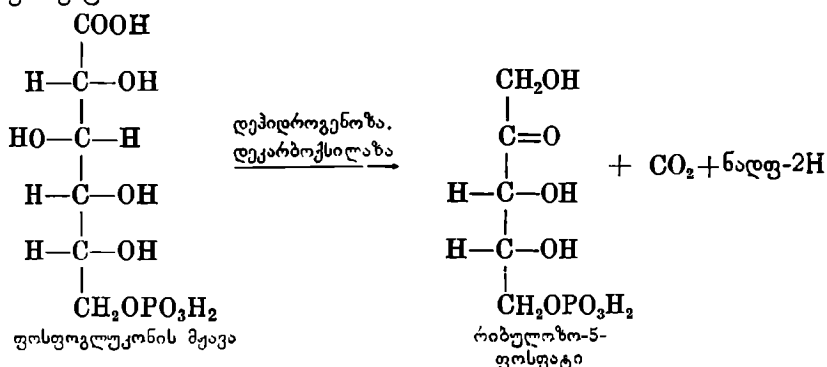
§ 10. ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის კანტოზური და გლიოქსალატური გზები

ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნა შეიძლება დაიწყოს უშუალოდ შაქრიდანაც. ჭერ კიდევ ვარბურგის მიერ საფუარებში და ერთროციტებში აღმოჩენილი იყო ფერმენტი, რომელიც ააქტივებდა გლუკოზო-6-ფოსფორის მჟავას ალდეჰიდური ჯგუფის დაჟანგვას 6-ფოსფოგლუკონატად.



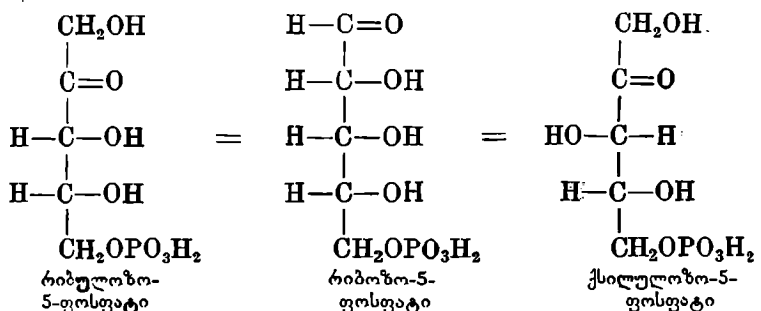
გლუკოზის დაჟანგვის ეს გზა შემდეგში აღმოჩენილი იყო ღვიძლში და მცირე ოდენობით სხვა ქსოვილებშიაც. მცენარეულ ორგანიზმში ეს პროცესი უფრო ფართოდ არის გავრცელებული.

შემდეგში აღმოჩენილი იყო, რომ გლუკონის მჟავა ერთდროულ დეჰიდრირებასა და დეკარბოქსილირებას განიცდის და წარმოიშობა პენტოზა-რიბულოზო-5-ფოსფატი.

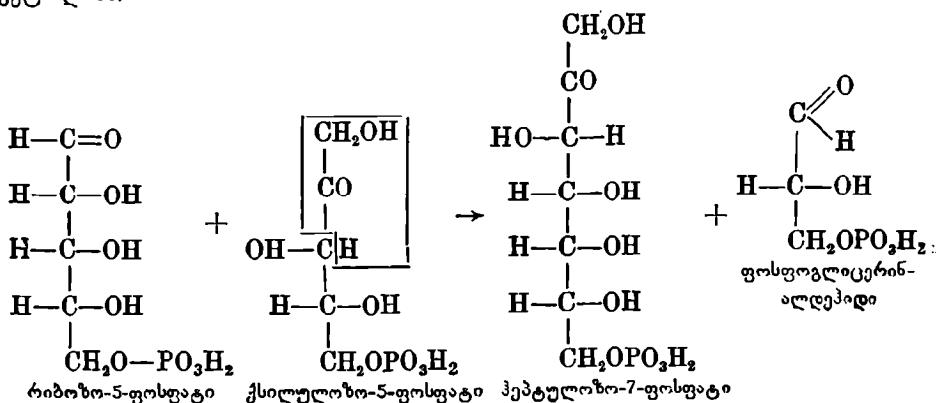


ამ რეაქციის კოფერმენტის როლს ასრულებს ნიკოტინამიდ-დინუკლეოტიდ-ფოსფატი (ნადგ).

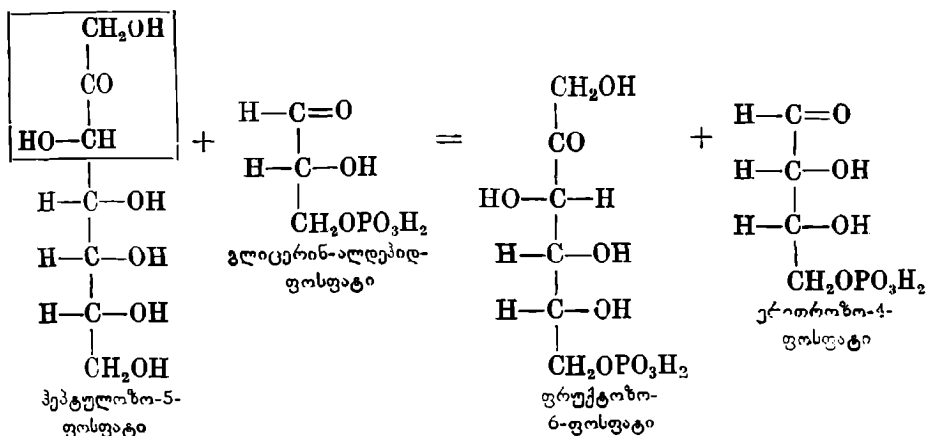
შემდეგ ეტაპზე რიბულოზო-5 ფოსფატი იზომერიზაციას განიცდის, რის შედეგად წარმოიშობა რიბოზო-5-ფოსფატი და ქსილულოზო-6-ფოსფატი.



პენტოზას წარმოშობით მთავრდება გლუკოზის პენტოზური გზით გარდაქმნა. ამის შემდეგ იწყება უკვე პენტოზის ნახშირბადის ატომების რიცხვის შემცირება. პირველ ყოვლისა, ურთიერთრეაგირებს ის ორი პენტოზა, რომლებიც წარმოიშობა რიბულოზო-5-ფოსფატისაგან. ამ რეაქციას ააქტივებს ტრანს-კეტოლაზა.



გარდაქმნის შემდგომ ფაზაში ჰეტულოზო-7-ფოსფატი რეაგირებს ფოსფო-გლიცერინ ალდეჰიდთან და იძლევა ფრუქტოზო-6-ფოსფატსა და ერიტროზო-4-ფოსფატს. ამ რეაქციას აქტივებს ფერმენტი ტრანსალდოლაზა.

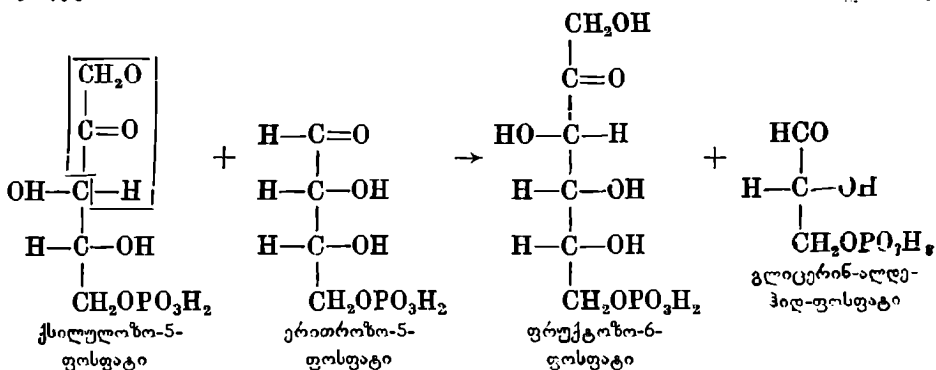


ფრუქტოზო-6-ფოსფატი თავის მხრივ განიცდის იზომერიზაციას და ქმნის გლუკოზო-6-ფოსფატს. უკანასკნელი განიცდის დეჰიდრირებას და დეკარბოქსილირებას, ე. ი. მეორდება ის, რაც ზემოთ იყო ნათქვამი. დაჟანგვის შედეგად წარმოშობილი ქსილულოზო-5-ფოსფორის მეშვეობით რეაგირებს ერიტროზო-4-ფოსფატთან იმავე ფერმენტ ტრანსკეტოლაზის საშუალებით და იძლევა ისევ ფრუქტოზო-6-ფოსფატს და გლიცერინ-ალდეჰიდ-ფოსფატს.

ფრუქტოზო-6-ფოსფატი → გლუკოზო-6-ფოსფატი →

→ ფოსფო-6-გლუკონატი → ქსილულოზო-5-ფოსფატი

შემდეგ:



პენტოზური ციკლის ყველა რეაქცია რომ შევაჯამოთ, ირკვევა, რომ 6 მოლეკულა გლუკოზო-6-ფოსფატის გარდაქმნისას მიიღება:

3 მოლეკულა ფრუქტოზო-6-ფოსფატი

2 მოლეკულა გლიცერინ-ალდეჰიდ-ფოსფატი

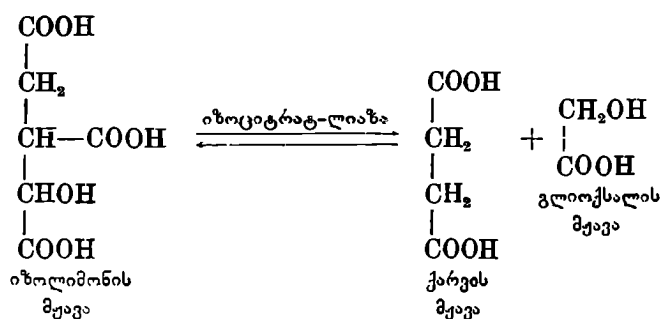
6 მოლეკულა წყალი და 6 მოლეკულა CO_2

გლუკოზის აერობული გარდაქმნის პენტოზური ციკლი, ანუ პენტოზური შუნტი შუალედი პროდუქტების სახით იძლევა რიბულოზო-5-ფოსფატს, რომელსაც განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ფოტოსინთეზში. დიდი მნიშვნელობა

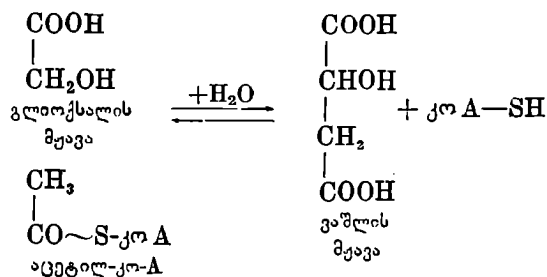
ენელობა აქვს აგრეთვე რიბოზო-5-ფოსფატს, რომელიც უცვლელად ან დეჰიდრირების შედეგად გამოიყენება ნუკლეოტიდებისა და პოლინუკლეინის შეავების სინთეზში.

კორნბერგისა და კრებსის მიერ 1957 წ. აღმოჩენილია ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის კიდევ ერთი გზა, რომელიც ატარებს გლიოქსალატის ციკლის სახელწოდებას. ეს ციკლი დამახასიათებელია მხოლოდ მიკრობებისა და ჰცენარეთათვის. ცხოველებში ამ ციკლის არსებობა დამტკიცებული არ არის. გლიოქსალატის ციკლს ენიჭება წამყვანი როლი ისეთ გარდაქმნებში, სადაც ლიმონის მჟავას ციკლი ვერ აკმაყოფილებს ორგანიზმის მოთხოვნილებას ორნახშირბადოვანი ნაერთების გამოყენების საქმეში. გლიოქსალატური ციკლი ქმნის ძმრის მჟავას გამოყენების შესაძლებლობას სინთეზურ პროცესებში.

ამ ციკლში ფერმენტ იზოციტრატ-ლიაზას უკავია ისეთივე ადგილი, როგორც იზოციტრატდეჰიდროგენაზას კრებსის ციკლში. ის ააქტივებს გლიოქსალის მჟავას წარმოშობას.



გლიოქსალის მჟავა თავის მხრივ ფერმენტ მალატ-სინთეტაზის საშუალებით აკავშირებს აცეტილ-კო A-ს და იქმნება ვაშლის მჟავა



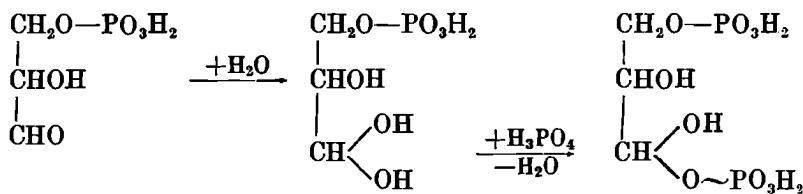
ვაშლის მჟავა შემდეგ გარდაიქმნება მჟაუნძმარმჟავად. ამგვარად გლიოქსალატის ციკლის საშუალებით აცეტილ-კო-A გარდაიქმნება მჟაუნძმარმჟავად და იქმნება შესაძლებლობა ძმარმჟავას ნაშთების გაძლიერებული მოხმარებისათვის.

გლიოქსალატურ ციკლს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ზეთოვან ჰცენარეთათვის გაღივებისას, როდესაც ცხიმი გამოიყენება როგორც ენერგეტიკული და საშენი მასალა ახალი ორგანოების შესაქმნელად. ამ დროს ცხიმივანი მჟავა იძლევა დიდი რაოდენობით ძმარმჟავას ნაშთებს. მეორე მხრივ, გლიოქსალატური ციკლის გზით უნდა წარმოებდეს ძმარმჟავას გამოყენება მიკროორგანიზმებში, როდესაც მათი კულტივირება მიმდინარეობს ძმარმჟავას არეში.

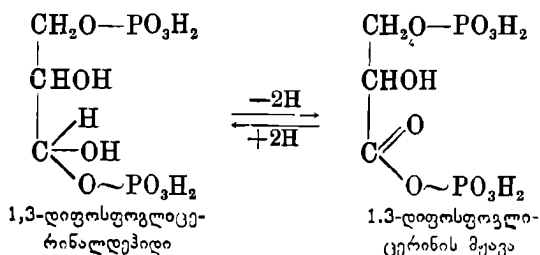
როგორც აღნიშნული იყო, ნახშირწყლები ცოცხალ ორგანიზმში ენერგეტიკული მასალის როლს ასრულებენ. მაგრამ ენერგიის გამოყენება სასიცოცხლო ფუნქციების შესრულებისათვის წარმოებს მაკროერგული ფოსფორის ნაერთების საშუალებით. ასეთ ნაერთს წარმოადგენს ადენოზინტრიფოსფორის მეფა (ატფ). საჭიროა აღინიშნოს, რომ თვით ნახშირწყლების გარდაქმნა იწყება ატფ-ით. ნახშირწყლების დაშლის პროცესის დაწყებისას, როდესაც შაქარი ფოსფორილირებას განიცდის, იხარჯება ატფ-ის ორი მოლეკულა. მაგრამ მომდევნო გარდაქმნებში აღდგება არამცთუ დახარჯული ატფ, არამედ ადგილი აქვს კიდევ დამატებით ოთხი მოლეკულის ხელახალ სინთეზს. ამგვარად, ერთი მოლეკულა შაქრის დადულების შედეგად იხარჯება ატფ-ის ორი მოლეკულა, ხოლო ოთხი მოლეკულა ხელახლა იქმნება. გლუკოზის წინასწარი ფოსფორილირება ატფ-ის საშუალებით აუცილებელია, რადგან ამ რეაქციის შემწყობით შაქარი ქიმიური გარდაქმნის უნარს იჩენს.

დუდილის ან გლიკოგენოლიზის მომდევნო რეაქციებში ატფ აღდგება ადენოზინდიფოსფორის მეფას (ადფ) ფოსფორილირების შედეგად. ამ რეაქციის წარმოებისათვის 10 დიდი კალორია იხარჯება. რესინთეზისათვის საჭირო ენერგია თავისუფლდება ნახშირწყლის გარდაქმნის შუალედ პროდუქტებში ფოსფორის მაკროერგული ნაერთებიდან. ადგილი აქვს ნახშირწყლის შუალედი პროდუქტის მოლეკულის შიგნით ატომების ისეთ გადაადგილებას, რომელიც უზრუნველყოფს ენერგიის გადატანას ატფ-ზე.

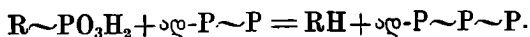
3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი იმ პირველ შუალედ პროდუქტს წარმოადგენს, სადაც ადგილი აქვს მაკროერგული ბმის შექმნას ენერგიის მოლეკულის-შიგნითა გადაადგილების შედეგად. 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდი, როგორც ყოველი ალდეჰიდი, წყლის ხსნარში სპირტის სახით უნდა იყოს წარმოდგენილი. ალდეჰიდის ჰიდროქსილის ადგილზე ფოსფატის ნაშთის ჩანაცვლება ხდება, რის შედეგად 1,3-დიფოსფოგლიცერინალდეჰიდი მიიღება.



1,3-დიფოსფოგლიცერინალდეჰიდში მოლეკულისშიგნითა გადაჯგუფების გამო მოხდა ენერგიის აკუმულაცია ფოსფორის მაკროერგული ბმის სახით. ამ პროცესს თან ჰდევს დეჰიდრაზის მოქმედება და ალდეჰიდის ჯგუფის დაფანჯვა კარბოქსილის ჯგუფად.

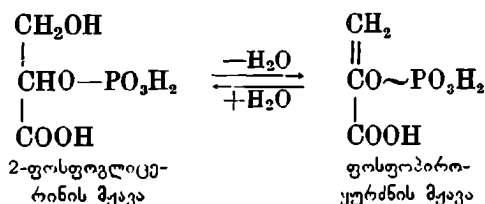


აღდებიდში ფოსფორის მაკროერგული ბმის წარმოშობა უდრის თავისუფალი ენერგიის ცვლილებას 11,25 დიდი კალორიის რაოდენობით. ეს რიცხვი ჰეტია ატფ-ის ფოსფორის მაკროერგული ბმის შექმნის ენერგიის რაოდენობაზე და ამიტომ ფოსფატის ნაშთი 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავადან აღფ-ზე გადაიტანება



რადგან ერთი მოლეკულა გლუკოზის დადუღების პროცესში ორი 1,3-დიფოსფოგლიცერინის მჟავა წარმოიშობა, ზემოხსენებული რეაქციის საშუალებით იქმნება ატფ-ის ორი მოლეკულა.

ნახშირწყლის დადუღების შემდეგ ეტაპზე შეიქმნება ატფ-ის კიდევ ორი მაკროერგული ბმა. 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავა კარგავს წყალს, გარდაიქმნება ფოსფოპიროფუტრინის მჟავად. 2-ფოსფოგლიცერინის მჟავას დეჰიდრატაციის პროცესი შეუღლებულია მოლეკულის შიგნითა ენერგიის გადანაწილებასთან და წარმოიშობა ახალი მაკროერგული ბმა.



როგორც დიფოსფოგლიცერინის მჟავას შემთხვევაში, აქაც ქიმიური გარდაქმნა, რომელიც დეჰიდრატაციაში გამოიხატება, იწვევს მოლეკულის შიგნითა ენერგიის გადანაწილებას. ამ პროცესს თან სდევს ფოსფატის მაკროერგული ბმის შექმნა, რომელიც შემდეგ აღფ-ზე გადაიტანება.

თუ ერთი გრამ-მოლეკულა გლიკოგენის ანაერობული გარდაქმნა საერთო ჯამში იწვევს ატფ-ში ოთხი გრამ-ეკვივალენტი მაკროერგული ბმის შექმნას, გლიკოგენის სრული დაწვა დაკავშირებული უნდა იყოს ფოსფატის 48 მაკროერგული ბმის წარმოშობასთან. ეს შედეგი გამომდინარეობს შემდეგი გაანგარიშებიდან: როდესაც გლიკოგენის ერთი გრამ-მოლეკულა ანაერობულ გარდაქმნას განიცდის და ორი გრამ-მოლეკულა რძის მჟავა წარმოიშობა, თავისუფალი ენერგიის ცვლილება უდრის 57 დიდ კალორიას. იმავე რაოდენობის გლიკოგენის სრული დაჟანგვა იძლევა თავისუფალი ენერგიის ცვლილებას 720 დიდი კალორიის რაოდენობით. ეს დაახლოებით 12-ჯერ აღემატება გლიკოლიზის ენერგეტიკულ ეფექტიანობას. თუ დავუშვით, რომ ჟანგვის თავისუფალი ენერგია ფოსფატის მაკროერგული ბმების წარმოშობაზე მთლიანად მოიხმარება, მაშინ ერთი გრამ-მოლეკულა გლუკოზას დაწვა უნდა იძლეოდეს $4 \times 12 = 48$ მაკროერგულ ბმას.

პირველი ცდები, სადაც უნდოდანტ ექსპერიმენტულად გამოერკვიათ ჟანგვითი პროცესების დამოკიდებულება მაკროერგული ბმების წარმოშობასთან, ეკუთვნის ა. ბელიცერს. მისი დასკვნების გამოკვლევების მიხედვით ერთი მოლეკულა გლუკოზას დაჟანგვისას ფერმენტულ ხსნარში, რომელიც ყველა კოფაქტორს შეიცავდა, ხდებოდა 12—48 მაკროერგული ბმის შექმნა.

თუ დავუშვით, რომ ერთი გრამ-მოლეკულა გლიკოგენის დაწვისას შეიქმნება მხოლოდ 48 მაკროერგული ბმა და მხედველობაში მივიღეთ, რომ ერთი ბმა ეთანბრება თავისუფალი ენერგიის ცვლილებას 10 დიდი კალორიის რაოდენობით, მაშინ $48 \times 10 = 480$ დიდი კალორია წარმოადგენს ყველა მაკროერ-

გული ბმის თავისუფალი ენერგიის ცვლილებას. მეორე მხრივ, ცნობილია, რომ ერთი გრამ-მოლეკულა გლიკოგენის დაჟანგვისას ბოლომდე თავისუფალი ენერგიის ცვლილება 720 დიდ კალორიას უდრის. თუ გლიკოგენის ჟანგვის დროს გამოყოფილი ენერგია მხოლოდ მაკროერგული ნაერთების სინთეზზე დაიხარჯა, მაშინ უნდა დავუშვათ, რომ ენერგიის ცვლის ეფექტიანობა 65% აღწევს. ბუნებრივ პირობებში ეფექტიანობა, ალბათ, უფრო დიდ რიცხვებს აღწევს. მაგრამ, მიუხედავად ამისა, 48. მაკროერგული ბმის წარმოშობის დაშვების შემთხვევაშიც მარგი ქმედების კოეფიციენტი გაცილებით იმაზე დიდია, რაც შეუძლია მოგვეცეს თანამედროვე მანქანამ.

თუ რა გზით ზერხდება ანაერობული გარდაქმნის დროს მაკროერგული ბმის სინთეზი, ეს დაახლოებით ცნობილია. მაგრამ აერობული პროცესის შემთხვევაში, ერთი გამონაკლისის გარდა, ჩვენთვის ჯერ კიდევ გაურკვეველი რჩება. თუ რომელი ქიმიური მექანიზმით ხორციელდება აერობული პროცესის ენერგიის გარდაქმნა მაკროერგული ბმის ენერგიაში. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, გლიკოგენის მთლიანი დაწვის ეფექტიანობა უდრის 48 მაკროერგული ბმის შექმნას. გლიკოგენოლიზის დროს განთავისუფლებული ენერგია იხარჯება 4 გრამ-მოლი მაკროერგული ბმის სინთეზზე, დანარჩენი 44 მაკროერგული ბმის სინთეზი უნდა მიმდინარეობდეს აერობული გარდაქმნის დროს.

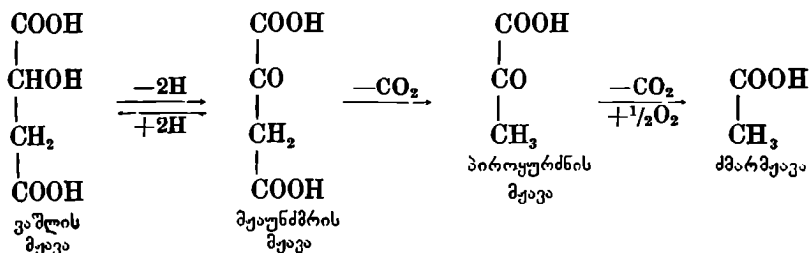
აერობული პროცესის დროს მიმდინარე ქიმიური გარდაქმნებიდან ვიცით მხოლოდ ორი, რომლებიც დაკავშირებულია ატფ-ის სინთეზთან. ორივე ნემთხვევაში ჟანგვითი დეკარბოქსილირება შეუძლებელია ატფ-ის ფოსფორილირებასთან. ჟანგვით დეკარბოქსილირებას აერობული პროცესის დროს პირაყურძნისა და α -კეტო-გლუტარის მჟავები განიცდის, რაც ერთ-ერთ მოლეკულა შაქარზე გადაანგარიშებისას შეესაბამება ოთხი ბმის სინთეზს. ამგვარად, აერობული პროცესის დროს წარმოშობილი 44 მაკროერგული ბმიდან გარკვეულად შეიძლება ჩაითვალოს მხოლოდ ოთხი ბმის წყარო. დანარჩენი ჩვენთვის ჯერჯერობით უცნობი რჩება.

უნდა ვიფიქროთ, რომ ჟანგვითი პროცესის ენერგიის გადასვლა მაკროერგულ ნაერთში უნდა ხდებოდეს იმ რთული ქიმიური გარდაქმნის მსგავსად, რომელსაც ადგილი აქვს 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დაჟანგვისას. როგორც ეს ზემოთ აღნიშნული იყო, 3-ფოსფოგლიცერინალდეჰიდის დაჟანგვის რეაქციის ანალიზის შედეგად გამოირკვა, რომ ალდეჰიდი იკავშირებს ჯერ ფოსფატის ნაშთს, და ადგილი აქვს მოლეკულის შიგნითა გარდაქმნას; შემდეგ ფოსფატის ბმა გარდაიქმნება მაკროერგულ ბმად და ამავე დროს ადგილი აქვს დეჰიდრირებას. ბოლოს ფოსფატი მაკროერგული ბმის ენერგიასთან ერთად გადაეცემა ატფ-ს. ამგვარად ხდება აგრეთვე ჟანგვითი დეკარბოქსილირების დროს ფოსფატის მაკროერგული ბმის გადაცემა. უნდა ვიფიქროთ, რომ აერობულ პროცესში მონაწილე ჟანგვითი რეაქციები, როგორც მაგალითად, იზოლიმონის მჟავას დეჰიდრირება, სუტეინდეჰიდრაზასი და მალატდეჰიდრაზას მოქმედება, ისე მარტივად არ მიმდინარეობენ, როგორც ჩვენ ამას გამოვსახავთ. დეჰიდრირების რეაქცია, ალბათ, დაკავშირებულია ფოსფატის ნაშთის მიმოქცევასთან. წყალბადის გადატანა ერთი საფეხურიდან მეორეზე დაკავშირებული უნდა იყოს ფოსფატის მაკროერგული ბმის სინთეზთან. ნახშირწყლის პოტენციალური ენერგიის განთავისუფლება მიმდინარეობს საფეხურებით. ყოველ საფეხურს უნდა უქასუსებდეს მაკროერგული ნაერთის შექმნა. ეს გზა უზრუნველყოფს ცოცხალი სისტემების მიერ პოტენციალური ენერგიის მაქსიმალურ გამოყენებას.

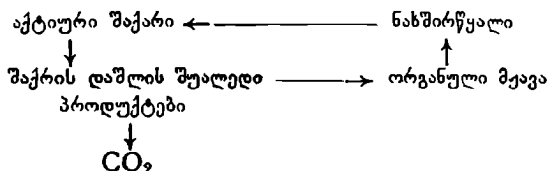
დამტკიცებულია, რომ ორგანული მჟავების წარმოშობა სხვადასხვა ორგანიზმის უჯრედში დაკავშირებულია უმთავრესად ნახშირწყლების ცვლასთან. მართალია, ცილაში შემავალი ამინომჟავების ღებამინირებისას წარმოიშობა კარბონის მჟავები, მაგრამ ამ პროცესს დიდი გავრცელება არა აქვს. ჩვენ უკვე გვქონდა შემთხვევა დაგვეჩვენა, რომ ორგანულ მჟავებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ სუნთქვის მოვლენებში. ეს მნიშვნელობა მხოლოდ იმაში კი არ გამოიხატება, რომ ორგანული მჟავები წარმოადგენენ ნახშირწყლების ცვლის შუალედ პროდუქტებს, არამედ ისინი აქტიურ მონაწილეობას ღებულობენ სუნთქვის პროცესში, ერთი მხრივ, როგორც კატალიზური სისტემები და, მეორე მხრივ, როგორც სუბსტრატი, რაზეც იხარჯება გააქტივებული ჟანგბადი.

ცხოველთა ორგანიზმში ორგანული მჟავების დაგროვებას დიდი როლენობით არასდროს ადგილი არა აქვს, ვინაიდან იქ წარმოდგენილია კარგად მოწყობილი მძლავრი დამჟანგველი აპარატი. მცენარეულობაში და განსაკუთრებით სოკოებში და ობებში ორგანული მჟავები შეიძლება დიდი რაოდენობით დაგროვდეს. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ ამ ორგანიზმებში დაჟანგვის პროცესი ორგანული მჟავების წარმოშობით მთავრდება. ასეთი მჟავების სახით ცნობილია ძმრის, მჟაუნას, ქარვის, ვაშლის, ღვინისა და ლიმონის მჟავა. მცენარეულობაში ორგანული მჟავები გროვდება მხოლოდ დროებით, შემდეგ კი მეტი თუ ნაკლები სიჩქარით ქრება.

თბის ორგანიზმში დიდი სიჩქარით გარდაქმნის შაქარს ორგანულ მჟავად. მხოლოდ, როდესაც შაქარი საკვებ სუბსტრატში გამოილევა, ის მიმართავს წინასწარ დაგროვილ მჟავას. ასეთი მცენარეები, როგორიც სუკულენტებია, ღამით აგროვებენ ვაშლის მჟავას, ხოლო ღღისით ვაშლის მჟავას რაოდენობა ფოთლებში მცირდება. ამ მაგალითებიდან ის დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ, რომ ორგანული მჟავები არ წარმოადგენენ ცვლის საბოლოო პროდუქტს, ისინი მონაწილეობას ღებულობენ ნივთიერებათა ცვლაში და მოხმარებიდან სუნთქვის ან სინთეზური პროცესებისათვის. ბ ე ნ ე ტ-კ ლ ა რ კ ი იძლევა ორგანული მჟავების მიმოქცევის შემდეგ სქემას:



ვაშლის მჟავა განიცდის დაჟანგვას, წარმოიშობა ძმარმჟავა, საიდანაც შეიძლება დაიწყოს შაქრის რესინთეზი. ბ ე ნ ე ტ-კ ლ ა რ კ ი იძლევა ორგანული მჟავების მიმოქცევის შემდეგ სქემას:



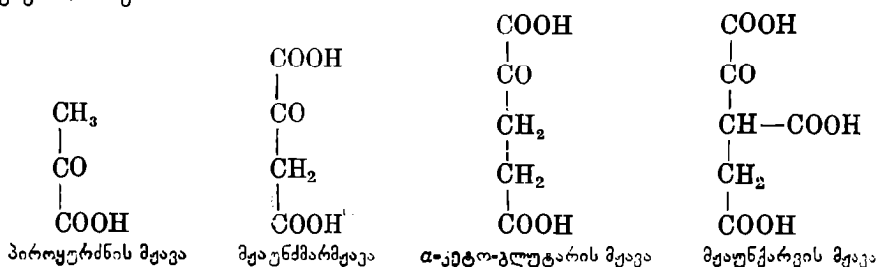
საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ხილის დამწიფების პროცესში ორგანული მჟავების რაოდენობა კლებულობს და მის ხარჯზე მატულობს შაქრები. ეს ფაქტი ამტკიცებს იმ მოსაზრებას, რომ ორგანული მჟავები წარმოადგენენ მასალას ნახშირწყლების რეჰინთეზისათვის.

ორგანულ მჟავათა გენეზისის გარკვევისათვის დიდი მუშაობა იყო ჩატარებული ლიმონის მჟავას მაგალითზე. ლიმონის მჟავას ვხვდებით როგორც მცენარეულობაში, ისე ცხოველთა ორგანიზმებში. ცხოველთა ორგანიზმში ის ძალიან მცირე რაოდენობით მოიპოვება სისხლში და კუნთოვან ქსოვილში, უფრო მეტი — რძეში და შარდში. მცენარეულობაში ის გროვდება სხვა ორგანულ მჟავებთან ერთად. განსაკუთრებით მდიდარია ლიმონის მჟავით თამბაქოს ფოთოლი (მშრალი ნივთიერების 12—18%) და ლიმონი (მშრალი ნივთიერებას 8%). ობებს შეუძლიათ განსაზღვრულ პირობებში გადაამუშაონ ლიმონის მჟავად მიცემული შაქრის თითქმის 90—100%.

იმისდა მიხედვით, თუ რა პირობებში ხდება მცენარეული ორგანიზმის განვითარება, ის აგროვებს ლიმონის მჟავას სხვადასხვა რაოდენობით. დიდი მნიშვნელობა აქვს ლიმონის მჟავას დაგროვებაზე ტუტე-მჟავურ წონასწორობას. იმ შემთხვევაში, როდესაც მცენარე იკვებება ამონიუმის მარილებით, ე. ი. ფიზიოლოგიურად მჟავე ნაერთით, ის აგროვებს ლიმონის მჟავას ნაკლები რაოდენობით. ნიტრატებით კვებისას ლიმონის მჟავას სინთეზი სწრაფად მატულობს. იგივე გავლენა შემჩნეულია ცხოველთა ორგანიზმში. შარდში გამოყოფილი ლიმონის მჟავას რაოდენობა ფიზიოლოგიურად ტუტე საკვების მიცემისას გაცილებით მეტი არის, ვიდრე მაშინ, როდესაც ის მჟავა საკვებს ღებულობს. ამის მიზეზი იმაში უნდა ვეძიოთ, რომ ლიმონის მჟავა სხვა მჟავებთან ერთად მონაწილეობას ღებულობს ტუტე-მჟავური წონასწორობის დაცვაში. ზედმეტ ტუტეს ორგანიზმში ებრძვის მჟავას დაგროვებით.

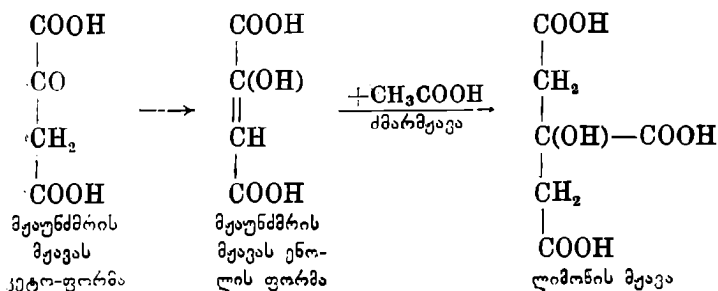
მრავალი ექსპერიმენტით დამტკიცებულია, რომ მცენარეში ლიმონის მჟავას სინთეზი ხორციელდება ტრიკარბონისა და დიკარბონის მჟავების ციკლით. როდესაც თამბაქოს ფოთოლში შეყავდათ პიროყურძნის, ქარვის, ფუმარის, ვაშლის ანდა მჟაუნძმარის მჟავას მარილები ინფილტრაციის საშუალებით, ლიმონის მჟავას სინთეზი ძლიერდებოდა. ღვინის მჟავა კი ლიმონის მჟავას დაგროვების სტიმულირებას არ იწვევდა. აქედან ის დასკვნა უნდა გავედღეს, რომ ლიმონის მჟავას სინთეზი მიემართება ტრიკარბონის მჟავების ციკლის გზით.

ყურადღებას იპყრობს ის ფაქტი, რომ ნახშირორჟანგის რაოდენობის გადიდება გარემო არეში დადებით გავლენას ახდენს ლიმონის მჟავას დაგროვებაზე. ეს მოვლენა აიხსნება ნახშირორჟანგის პეტეროტროფული ფიქსაციით α-კეტო-მჟავების მიერ. ფიქსატორის როლში გამოდის პიროყურძნის მჟავა და შესაძლებელია α-კეტო-გლუტარის მჟავა. პირველ შემთხვევაში მიიღება მჟაუნძმარმჟავა, მეორეში — მჟაუნქარვის მჟავა. ორივე ეს ნაერთი წარმოადგენილია ტრიკარბონის მჟავათა ციკლში და ისინი მონაწილეობას ღებულობენ ლიმონის მჟავას სინთეზში.



ნახშირორჟანგის დადებითი გავლენა ორგანული მჟავების დაგროვების ინტენსივობაზე შემჩნეულია სუკულენტებშიაც და, როგორც ჩანს, მას მცენარეებში საყოველთაო გავრცელება აქვს. ის ფაქტი, რომ სუკულენტები ღამით მეტ ვაშლის მჟავას აგროვებენ, უნდა აიხსნას იმით, რომ ფოტოსინთეზი ღამით შეკავდება და ქანგვის შედეგად ნახშირორჟანგის პარციალური წნევა უჭრედში მატულობს. დღისით, პირიქით, გაძლიერებული ფოტოსინთეზის შედეგად ნახშირორჟანგის კონცენტრაცია კლებულობს და მჟავების დაგროვება მცირდება.

მცენარეებში აღმოჩენილია ყველა ის ფერმენტული სისტემა, რომელიც მონაწილეობას ღებულობს ტრიკარბონის მჟავების ციკლში. ცენტრალური ადგილი ლიმონის მჟავას სინთეზში უნდა ეჭიროს კონდენსაციის რეაქციას კო-ენზიმ A-ში გააქტივებულ ძმარმჟავასა და მჟაუნძმარმჟავას შორის.

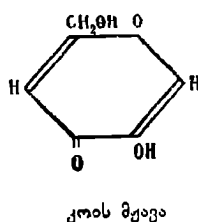
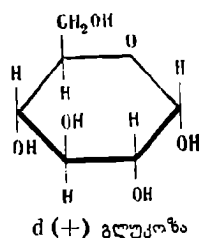


ფიქრობენ, რომ კონდენსაციის რეაქციას ააქტივებს სპეციფიკური ფერმენტი ციტროგენაზა.

მიკროორგანიზმებში, სოკოებში და ობებში ორგანული მჟავების დაგროვება შესაფერის პირობებში აღწევს დიდ ოდენობას. დადებით გავლენას სინთეზზე ახდენს ნახშირორჟანგის კონცენტრაციის გადიდება საკვებ არეში და ისეთი საკვების მიცემა, რომელიც ფიზიოლოგიურად ტუტე ნაერთს შეიცავს. უმდაბლესი მცენარეები ორგანული მჟავების მხრივ იჩენენ მრავალფეროვნებას. ბიოლოგიური გზით შესაძლებელი ხდება დიდი რაოდენობით დამზადდეს არა მარტო ლიმონის მჟავა, არამედ გლუკონის, ფუმარის, აკონიტის, იტაკონის, რძის, ძმარისა და მჟაუნის მჟავა.

ყურადღებას იპყრობს ობების ზოგიერთი სახეების მიერ კოის მჟავას სინთეზის უნარი. კოის მჟავა შეიძლება წარმოვიდგინოთ როგორც გლუკოზის ნაწარმი, რომელიც შეიქმნება მისი დეჰიდრატაციისა და დეჰიდრირების შედეგად.

რადგან კოის მჟავა იქმნება ქსილოზიდანაც, შეუძლებელია დავუშვათ, რომ მისი უშუალო წყარო არის გლუკოზა. უნდა მივიღოთ, რომ კოის მჟავა შეიქმნება გლუკოზას ან ქსილოზას გარდაქმნის შუალედი პროდუქტისაგან. გამოჩვენებულია, რომ გლიცერინი, გლიცერინის ალდეჰიდი, დიოქსიაცეტონი წარმოადგენს კოის მჟავას საუცხოო წყაროს.



აქედან ის დასკვნა უნდა გაკეთდეს, რომ კოის მქავა იქმნება 'სამნახშირბა-
დიანი ჯაჭვის მქონე ნაერთების კონდენსაციის შედეგად. ყველაზე უფრო დასა-
შვებია, რომ ეს ნაერთი არის ტრიოზა. თუ ეს მართლაც ასე ხდება, მაშინ ადვი-
ლი გასაგებია იმ ჰეტეროციკლური ნაერთების სინთეზის გზა, რომელთა რგო-
ლი კოის მქავას მსგავსად ექვსი წევრიდანაა აშენებული. ასეთი ნაერთებია, მა-
გალითად, ფლავონოლები, ანტოციანები, დეჰსიდები, პოლიფენოლები, ლიგ-
ნინი და სხვ.

თ ა ვ ი მ ე რ ვ ი

ცილოვანი ნივთიერებაანი

§ 1. საერთო ღახასათება

ცილები ანუ პროტეინები წარმოადგენენ რთულ, დიდი მოლეკულური წონის მქონე ნივთიერებებს. ცილა ნახშირწყლებთან და ცხიმებთან ერთად ლებულობს მონაწილეობას ყველა ორგანიზმის შენებაში. ის პროტოპლაზმის მთავარი და მნიშვნელოვანი შემადგენელი ნაწილია.

მცენარის ცოცხალ უჯრედში ცილა ჩვეულებრივ პროტოპლაზმის მშრალი წონის დაახლოებით ნახევარს შეადგენს და, უმეტეს შემთხვევაში, ნახევრად თხევად მდგომარეობაში იმყოფება. როგორც სათადარიგო მასალა, ის დაგროვილია მცენარის თესლში და ზოგიერთ შემთხვევაში, როგორც, მაგალითად, პარკოსნებში, მისი რაოდენობა 35—40% -მდე შეიძლება ავიდეს.

უფრო მეტი გავრცელება აქვს ცილებს ცხოველთა ორგანიზმში. პროტოპლაზმატიური ცილების გარდა მცენარეებისაგან განსხვავებით ცხოველთა საყრდენი ქსოვილები ძირითადად ცილებისაგანაა აშენებული. ეს ცილები შემადგენლობითა და აღნაგობით პროტოპლაზმატიური ცილებისაგან განსხვავდება.

ცილის დანიშნულება უჯრედში მდგომარეობს იმაში, რომ მასთან არის დაკავშირებული ძირითადი სასიცოცხლო ნიშნები: ნივთიერებათა ცვლა და რეპროდუქცია. მისი შემწეობით ხერხდება ყოველი ნაერთის გარდაქმნა, ცვლის გარკვეული მიმართულებით მსვლელობა და უჯრედის სპეციფიკური ფუნქციის შესრულება, როგორიც არის, მაგალითად, მოძრაობა, შეკუმშვა, აგზნება, გაღიზიანებაზე პასუხის გაცემა და სხვ.

ცოცხალი მატერიისათვის ყველაზე უფრო დამახასიათებელია ნივთიერებათა ცვლა. გარკვეულია, რომ ნივთიერებათა ცვლა ცოცხალ უჯრედში სპეციფიკური კატალიზატორების საშუალებით ხორციელდება, რომლებიც ფერმენტებს წარმოადგენენ. ფერმენტები კი ცილოვანი ბუნებისაა. თუ როგორ ხორციელდება ცოცხალი უჯრედის ფუნქცია ცილის გარდაქმნასთან დაკავშირებით, ამის საუკეთესო მაგალითს წარმოადგენს კუნთის შეკუმშვა. კუნთის მექანიკური მუშაობის უნარი პირობადებულია შეკუმშვადი ნივთიერებით — აქტომიოზინით, რომელიც ცილას წარმოადგენს. ამ ცილას შეუძლია სწრაფად გადავიდეს ერთი ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობიდან მეორეში. კუნთის შეკუმშვის დროს გარკვეულ ნივთიერებათა ზემოქმედებით, რომლებიც აგზნების დროს თავისუფლდება, მიოზინის მოლეკულები სივრცეში იმგვარად ორიენტირდება, რომ მიოფიბრილები ერთსა და იმავე დროს მოკლდება და მსხვილდება. უჯრედის

ზრდა და მისი დაყოფა უშუალოდ დაკავშირებულია სპეციფიკური რთული ცილების ნუკლეოპროტეიდებთან. კიდევ მეტი, ნუკლეოპროტეიდებს გარკვეული როლი ენიჭებათ შთამომავლობაში ყველა იმ ნიშან-თვისების გადაცემაში, რომლებიც ორგანიზმებს თანდაყოლილი აქვს.

ის შედეგები, რაც უკანასკნელ დროს არის მიღებული ცილების ქიმიასა და ბიოლოგიის დარგში, ყოველ ეჭვს გარეშე ამტკიცებს ფ. ენგელსის იმ დებულებას, რომ „სიცოცხლე არის ცილოვანი სხეულების არსებობის წესი“.

ცილის მოლეკულის შენებაში მონაწილეობას დებულობს შემდეგი ელემენტები: აზოტი, ნახშირბადი, წყალბადი, ჟანგბადი და აგრეთვე ხშირად ფოსფორი და გოგირდი. ამ ელემენტების განაწილება სხვადასხვა ცილაში დიდ ცვალებადობას არ განიცდის და ცილების ელემენტარული შემადგენლობა თითქმის ერთი და იგივეა.

ნახშირბადი	50,6%/—54,5%/
ჟანგბადი	21,5%/—23,5%/
წყალბადი	6,5%/— 7,3%/
აზოტი	16,5%/—18,6%/
გოგირდი	0,3%/— 2,5%/

ცილების შენება ჯერ კიდევ იმდენად არ არის შესწავლილი, რომ შესაძლებელი იყოს მათი ამომწურავი ქიმიური დახასიათება. ცილის დახასიათებისათვის მიმართავენ ზოგიერთი ფიზიკური თვისებების შესწავლას, მაგალითად, როგორიცაა დამოკიდებულება დიალიზსა, გაცხელებასა და ხსნადობასთან სხვადასხვა გამხსნელში. ცილის ქიმიური შესწავლა მიმართულია უმთავრესად იმ კომპონენტების გამოაშკარავებისაკენ, რომლებიც ცილის რთულ მოლეკულაში წარმოდგენილი.

ცილის შემადგენელი ნაწილების შესწავლა ჰიდროლიზური დაშლის შემწეობით ხდება. ეს დაშლა მიმდინარეობს მთელი რიგი საფეხურებით. იმისდა მიხედვით, თუ რა სიძლიერით და როგორი ზანგარძლიობით წარმოებს ჰიდროლიზური აგენტის ზემოქმედება, ჯერ მიიღება მოლეკულის უფრო რთული ნახევრები, შემდეგ ამ ნახევრების სტრუქტურა მარტივდება და ბოლოს წარმოიშობა შედარებით მარტივი ნაერთები. ჰიდროლიზურ აგენტებად მიჩნეულია მჟავები, ტუტეები და აგრეთვე ფერმენტები.

ცილის ჰიდროლიზურ დაშლას თან უნდა ახლდეს თვისებითი და რაოდენობითი განსაზღვრა ყველა იმ შემადგენელი ნაწილისა, რომელიც წარმოდგენილია თავისუფალი სახით ჰიდროლიზის შემდეგ მიღებულ ნარევეში. ცილა რომ მარტივი შემადგენელი ნაწილებისაგანაა აშენებული, დიდი ხანია ცნობილია; მაგრამ ცილის შენების ქიმიური შესწავლა დაიწყო მხოლოდ ე. ფ. ი. შერიისა და ა. დ. ან. ი. ლევისკის კლასიკური შრომებით. ამ მკვლევარებმა დიდი მუშაობა ჩაატარეს ცილის მოლეკულის შენებასა და სხვადასხვა ცილას შორის განსხვავების დადგენისათვის. გამოირკვა, რომ ცილა აშენებულია ამინომჟავებისაგან და ცილოვან ნივთიერებათა მრავალი წარმომადგენლის ურთიერთგანსხვავება დამოკიდებულია მოლეკულაში შემავალი ამინომჟავების რაოდენობასა და მათ განაწილებაზე.

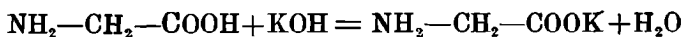
მაშასადამე, ცილოვანი ნივთიერება შეიძლება დავახასიათოთ როგორც რთული მაღალმოლეკულური ნაერთი, აშენებული სხვადასხვა ამინომჟავასაგან. ის ყოველთვის იძლევა კოლოიდურ ხსნარს.

ამინომჟავები ცილის მოლეკულაში იმავე როლს ასრულებენ, რასაც მონოსაქარიდები რთულ ნახშირწყალში. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ რთული ნახშირწყლის ჰიდროლიზის დროს მიიღება ერთი და იგივე სტრუქტურული ელემენტი, მაშინ როდესაც ცილაში სხვადასხვა სტრუქტურული ელემენტას რაოდენობა ორ ათეულამდე აღწევს.

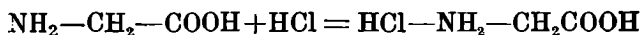
ამინომჟავები შეიძლება განვიხილოთ როგორც შესაფერისი ორგანული მჟავები, სადაც ერთი წყალბადის ატომი შეცვლილია ამონიაკის ნაშთით. ბუნებრივ ამინომჟავებში ამინის ჯგუფი ჩაინაცვლება უმთავრესად α -მდგომარეობაში.

მარტივად აშენებული ამინომჟავები წყალში ხსნადია.

ამინომჟავათა ქიმიური თვისებები გამომდინარეობს მათ შენებაში მონაწილე ფუნქციონალური ჯგუფებისა და მჟავა თვისებების მქონე COOH ჯგუფისაგან. მათ შეუძლიათ ორგვარი მარილის მოცემა. მაგალითად, გლიკოკოლის შემთხვევაში:

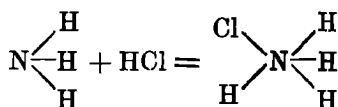


გლიკოკოლის კალიუმის მარილი

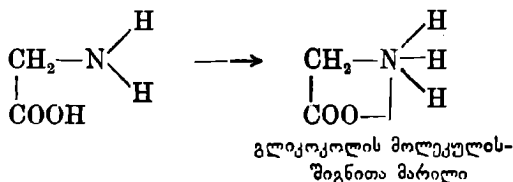


გლიკოკოლის ჰიდროქლორიდი

უკანასკნელი რეაქცია ემსგავსება ამონიაკისა და მჟავას დაკავშირებას, სადაც ამონიაკის სამვალენტოვანი აზოტი მარილში გადასვლის შემდეგ გადადის ხუთვალენტოვან აზოტში:

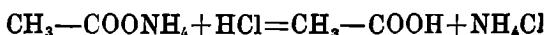


იმ ამინომჟავებს, რომელთაც ამინისა და კარბოქსილის ჯგუფების **თანაბარი** რაოდენობა აქვთ, წყალში ნეიტრალური რეაქცია ახასიათებს. ამის გამო უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ხსნარში წარმოებს ამინომჟავას NH_2 და COOH ურთიერთნეიტრალიზაცია და, როგორც ზემოთ დავინახეთ, სამვალენტოვანი აზოტი გადადის ხუთვალენტოვანში:

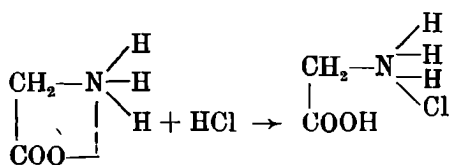


ამ თვალსაზრისით ამინომჟავები ხსნარში ქმნიან მოლეკულის შიგნითა მარილებს.

ამინომჟავათა ზემოხსენებული სტრუქტურა ხელს არ უშლის მჟავების ამინომჟავაზე მოქმედებას. უფრო ძლიერ მჟავას აქვს უნარი გამოაძევეს ორგანული მჟავა ამონიუმის მარილიდან, მაგალითად:



ამავე მოსაზრებით დასაშვებია, რომ ამინომჟავას მოლეკულის შიგნითა მარილში შეიძლება წარმოებდეს კარბოქსილის ჯგუფის განთავისუფლება მჟავას ზემოქმედებით:

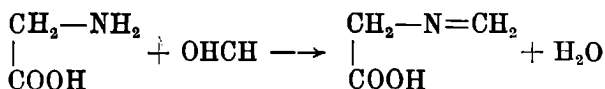


მაშინ, როდესაც წყლის ხსნარში ამინომჟავას ამფოტერული ბუნება აქვს და ის ნეიტრალურად რეაგირებს, სპირტის ხსნარში, პირიქით, მელავნდება ამინომჟავას მჟავე თვისებები. სპირტში ფუძე თვისებები იჩრდილება და შესაძლებელი ხდება ამინომჟავას ტიტრაცია.

ამინომჟავათა ამფოტერული ბუნება კარგად მელავნდება, როდესაც ერთ-ერთი მოწინააღმდეგე ფუნქციური ჯგუფის თვისებები მოისპობა. მაგალითად, თუ ამინომჟავას კარბოქსილის ჯგუფი დაუკავშირდა სპირტს, მიღებული ესთერი წარმოადგენს უკვე აშკარა ფუძე ხასიათის ნაერთს.

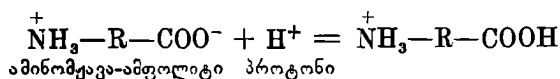


შესაძლებელია აგრეთვე მოვსპოთ ამინის ჯგუფი, თუ მასზე ვიმოქმედებთ ფორმალდეჰიდით. ამ შემთხვევაში წარმოშობილ მეთილენის ნაწარმს აქვს უკვე მჟავას ხასიათი.

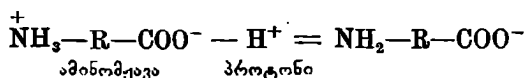


დიამინომონოკარბონის მჟავეებს (ამინომჟავეებს, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ორი ამინისა და ერთი კარბოქსილის ჯგუფი) აქვთ უკვე ტუტე რეაქცია, ვინაიდან ნაერთზე ფუძე ხასიათის ჯგუფები სჭარბობენ მჟავე ხასიათის ჯგუფებს. პირიქით, მონოამინოდიკარბონის მჟავეებს (ამინომჟავეებს, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ერთი ამინისა და ორი კარბოქსილის ჯგუფი) ახასიათებს მჟავე რეაქცია.

ამფოტერული ბუნება ამინომჟავეებს მთელ რიგ ისეთ თვისებებს ანიჭებს, რომელთაც ჩვენ სხვა ნაერთებში ან ვერ ვპოულობთ, ანდა ისინი სუსტადაა გამოხატული. პირველ ყოვლისა, ეს გამოიხატება იმაში, რომ ამინომჟავა ერთდროულად ატარებს ორ საწინააღმდეგო თვისების მქონე ნიშანს: მას შეუძლია გასცეს პროტონი (H^+), ე. ი. გამოვიდეს მჟავას როლში, ანდა შეითვისოს პროტონი, ე. ი. გამოვიდეს ტუტის როლში.

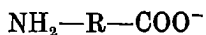


ზემოთ მოტანილი განტოლების მიხედვით ჯგუფი — COO^- უნდა განვიხილოთ როგორც ტუტე, რომელსაც შეუძლია პროტონის (H^+) შეერთება.



ამ განტოლების მიხედვით კი ჯგუფი NH_3^+ განხილული უნდა იქნეს როგორც მჟავა, რადგან ის კარგავს პროტონს.

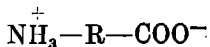
მაშასადამე, ტუტე არეში ამინომჟავას ექნება შენება:



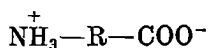
ხოლო მჟავე არეში:



და ნეიტრალურში:



ამინომჟავათა ამფოტერული ბუნება მედგენდება აგრეთვე იმაში, რომ მათ წყალხსნარებს ახასიათებს არაჩვეულებრივი დიდი დიელექტრული ინკრემენტი (დიელექტრული მუდმივის მატება). ეს იმით უნდა აიხსნას, რომ ამინომჟავა, რომელიც ორ საწინააღმდეგო ნიშნის მქონე ელემენტს ატარებს, მთლიანად დისოცირებული უნდა იყოს:



მაშასადამე, ამინომჟავები პოლარული ნაერთების ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოთ. პოლარული ნაერთების მოლეკულებში დადებითი და უარყოფითი ელემენტების სიმძიმის ცენტრი მოლეკულის ცენტრში არ თავსდება. ამ ნაერთებისათვის დამახასიათებელია დიპოლური მომენტი M , რომლის სიდიდე ისაზღვრება ელემენტების e ნამრავლით მათ შორის მანძილზე (1).

$$M = el$$

ამინომჟავათა პოლარულ შენებაზეა დამოკიდებული მათი ისეთი თავისებურებები, როგორც, მაგალითად, დამოკიდებულება გამხსნელთან, ელექტროლიტებთან და ელექტროდენტთან, რეაქციის უნარი სხვა ნაერთებთან, აღსორბციის მოვლენა და სხვ.

§ 2. ამინომჟავათა ცალკე წარმომადგენლები

ამინისა და კარბოქსილის ჯგუფების რაოდენობის მიხედვით ყველა ცნობილი ამინომჟავა შეიძლება დაიყოს შემდეგ ჯგუფებად:

1. მონოამინო-მონოკარბონის მჟავები. ამ ჯგუფს ეკუთვნის: გლიკოკოლი, ალანინი, ვალინი, ლეიცილი, იზოლეილი, ნორლეილი, სერინი, ტრეონინი, ცისტეინი, მეთიონინი, ფენილალანინი და ტიროზინი.

2. მონოამინო დიკარბონის მჟავები: ეს ჯგუფი შეიცავს ახპარაგინისა და გლუტამინის მჟავას.

3. დიამინოკარბონის მჟავები: ორნიტინი, ლიზინი და არგინინი.

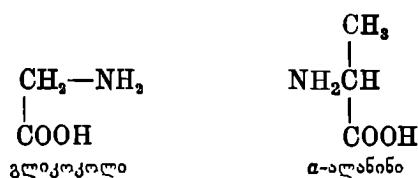
4. ჰეტეროციკლურ ამინომჟავათა ჯგუფს ეკუთვნის ის ამინომჟავები, რომლებიც ჰეტეროციკლურ ბირთვს შეიცავენ. ამ ჯგუფს ეკუთვნის: ჰისტიდინი, ტრიპტოფანი, პროლინი და ოქსიპროლინი.

მონოამინო-მონოკარბონის მჟავები

გლიკოკოლი ანუ ამინოჰმრის მჟავა, ანუ გლიცინი წარმოადგენს გამონაკლისს დანარჩენი ამინომჟავებიდან, რადგან ასიმეტრიულ წახშირბადის ატომს არ შეიცავს; დიდი რაოდენობით გვხვდება ქელატინში და ფიბ-

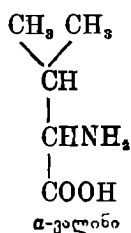
როინში; ნაბოენია აგრეთვე გლობულინებში და მრავალ სხვა ცილაში. არ არის წარმოდგენილი ალბუმინში და კაზეინში. მისი ნაერთებიდან ყურადღებას იპყრობს ნაერთი β -ნაფტალინსულფოქლორიდთან, რომლითაც სარგებლობენ მისი აღმოჩენისათვის.

1(+)
 α -ალანინი წარმოადგენს α -ამინოპროპიონის მჟავას.

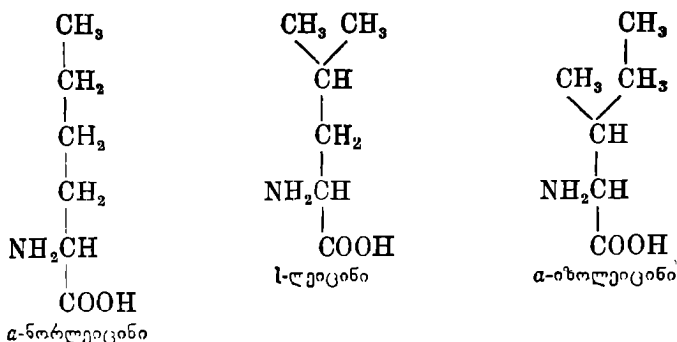


ის უკვე ასიმეტრიულ ნახშირბადს შეიცავს, ცილაში მონაწილეობას ღებულობს მისი მარჯვენა იზომერი; გავრცელებულ ამინომჟავას წარმოადგენს. ეს ამინომჟავა საყურადღებოა იმიტომ, რომ მისი მეთილის ჯგუფში სხვადასხვა ნაშთის ჩანაცვლებისას წარმოიშობა ამინომჟავების მთელი რიგი. ალანინის ნაწარმს წარმოადგენს ფენილალანინი, თიროზინი, ჰისტიდინი, ტრიპტოფანი, სერინი და ცისტეინი.

1(+)
 α -ვალინი, α -ამინო-იზოვალერიანის მჟავა. ცილაში გავრცელებულია მარჯვენა მბრუნავი იზომერი. თავისი თვისებებით ძალიან წააგავს ლეიცინს, რისთვისაც მისი გამოცალკევება ლეიცინისა და იზოლეიცინისაგან სიძნელეს წარმოადგენს.



1(—)
 1-ლეიცინი, α -ამინო-იზოკაპრონის მჟავა. ეკუთვნის ცილებში გავრცელებულ ამინომჟავათა ჯგუფს. გავრცელება აქვს მხოლოდ მარცხენა იზომერს.



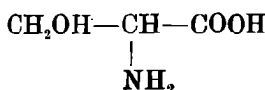
(—) ლეიცინის იზომერებია α -ნორლეიცინი და α -იზოლეიცინი.

α -ნორლეიცინი წარმოადგენს α -ამინო-ნორმალურ კაპრონის მჟავას. ის შედარებით მეტი რაოდენობით შედის ნერვული ქსოვილის ცილების შემად-

გენლობაში; დანარჩენ ცილებში ის უმნიშვნელო რაოდენობით არის წარმოდგენილი.

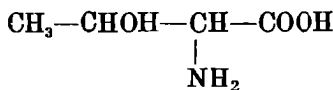
1(+) α -იზოლეიცინი, α -ამინო-, მეთილ-ეთილკაპრონიხ მჟავა შეიცავს ნახშირბადის ორ ასიმეტრიულ ატომს. წყლისა და მჟავე ხსნარებში აქვს მარჯვენა ბრუნვა. ნაკლებ გავრცელებული ამინომჟავაა, ვიდრე ლეიცინი. ამ საში ლეიცინის ურთიერთდამოკიდებულება საკმაოდ ძნელია, რადგან ქიმიური თვისებებით ისინი ერთიმეორეს უახლოვდებიან.

1(—) სერინი, α -ამინო-, β -ოქსიპროპიონიხ მჟავა წარმოადგენს ალანინს, სადაც წყალბადი β -ნახშირბადის ატომთან ჩანაცვლებულია ჰიდროქსილის ჯგუფით. პოლარიზებულ სხივს აბრუნებს მარცხნივ. ალდგენისას გადადის ალანინში და აზოტოვანი მჟავით დაჟანგვისას — გლიცერინის მჟავაში.



1(—) სერინი

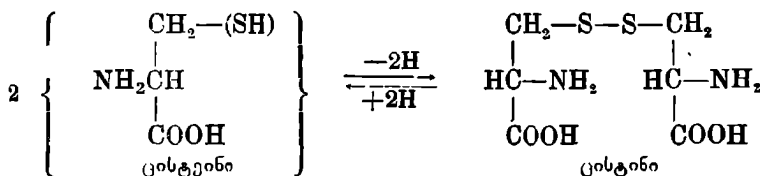
ტრეონინი, α -ამინო- β -ოქსი-ერბოს მჟავა.



ტრეონინი

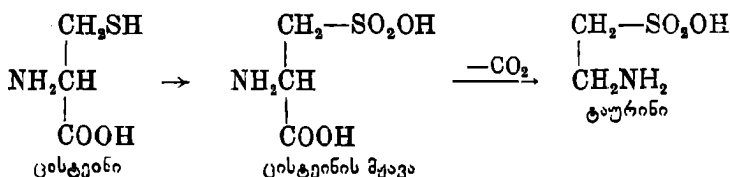
სერინის მსგავსად ტრეონინი შეიცავს, ამინისა და კარბოქსილის ჯგუფებს გარდა, კიდევ ოქსი-ჯგუფს. ის დიდ ყურადღებას იპყრობს, რადგან იმ ამინომჟავათა ჯგუფს ეკუთვნის, რომელთა შექმნის უნარი ცხოველს არა აქვს.

1(—) 1-ცისტეინი, α -ამინო- β -თიოპროპიონიხ მჟავა მნიშვნელოვანი ამინომჟავაა. შეიცავს გოგირდს სულფჰიდრილის ჯგუფის სახით. ცისტეინი ძალიან ადვილად იჟანგება და გადადის ცისტინში.



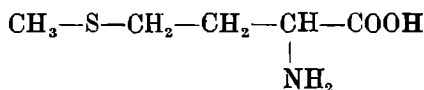
1(—) ცისტინი წარმოადგენს დიამინოდიკარბონის მჟავას. ცილაში გოგირდის არსებობა უმთავრესად დამოკიდებულია მასში შემავალ ცისტეინზე. ცისტინი წყალში არ იხსნება. შედარებით დიდი რაოდენობით წარმოდგენილია თმის ცილა კერატინში. ცისტინი — ცისტეინი დიდ ყურადღებას იპყრობს, ვინაიდან ამინომჟავათა ეს სისტემა მონაწილეობას ღებულობს ჟანგვა-აღდგენით პროცესებში. ცისტინი თავისუფალი სახით მოიპოვება შარღშიაც.

ენერგიული დაჟანგვისას ცისტეინი გარდაიქმნება ცისტეინის მჟავად, რომელსაც შეუძლია დაკარგოს კარბოქსილის ჯგუფი და მოგვეცეს ტაუ-რინი:



ტაურინი თავისუფალი სახით გვხვდება ცხოველის ქსოვილებში (ტვინში), სისხლში და შარდში. ნაპოვია ის აგრეთვე ნალველში ტაუროქოლის მეფას სახით, რომელიც წარმოადგენს ქოლის მეფას დაკავშირების პროდუქტს ტაურინთან.

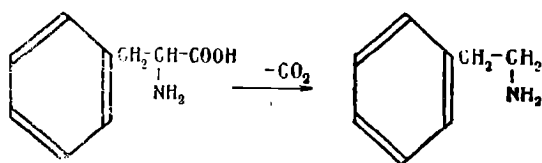
ახებობს კიდევ ერთი გოგირდშემცველი ამინომჟავა 1 (—) მეთიონი, რომელიც წარმოადგენს α -ამინო- γ -მეთილ-თიო-ერბოს მჟავას.



მეთიონინი

მეთიონინს დიდი როლი ენიჭება როგორც მეთილის ჯგუფის დონატორს. ცისტეინთან ერთად მეთიონინი მონაწილეობას ღებულობს გოგირდშემცველი ნაერთების შექმნაში.

1 (—) ფენილალანინი, α -ამინო- β -ფენილპროპიონის მჟავა. ამ ამინომჟავაში წარმოდგენილია არომატული ნაშთი ფენილის სახით. გავრცელებულ ამინომჟავათა ჯგუფს ეკუთვნის. ფენილალანინის გათბობით მძლავრი აზოტის მჟავასთან სითხე ყვითლად იღებება. ამ რეაქციას ქსანტოპროტეინის რეაქციას უწოდებენ. ქსანტოპროტეინის რეაქცია დამახასიათებელია ყველა იმ ცილისათვის, რომელიც ამ ამინომჟავას შეიცავს.



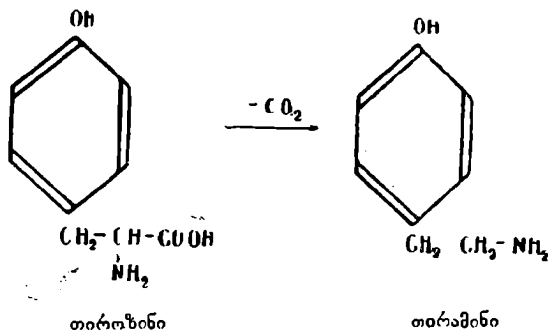
ფენილალანინი

ფენილეთილამინი

დეკარბოქსილირების შედეგად ფენილალანინი გადადის ამინში — ფენილეთილამინში. ამ პროცესს ადგილი აქვს ფენილალანინზე ბაქტერიების ზემოქმედებისას.

1 (—) თიროზინი, α -ამინო- β -პარა-ოქსი-ფენილ-პროპიონის მჟავა. წარმოადგენს პარაოქსიფენილალანინს. ძალიან გავრცელებული ამინომჟავაა. ძნელად იხსნება წყალში. ვინაიდან თიროზინი შეიცავს არომატულ ბირთვს, ის იძლევა ქსანტოპროტეინის რეაქციას. გარდა ამისა მისთვის დამახასიათებელია ე. წ. მილონის რეაქცია (მილონის რეაქტივი წარმოადგენს ვერცხლისწყლის ჟანგისა და ზეჟანგის აზოტმჟავა მარილის ხსნარს). მილონის რეაქტივისაგან თიროზინის ხსნარი იღებება წითლად. ამ რეაქციას მიმართავენ ცილაში თიროზინის აღმოსაჩენად.

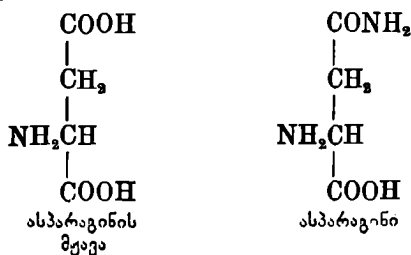
დამახასიათებელია ფერმენტ თიროზინაზას მოქმედება თიროზინზე. ეს ფერმენტი წარმოდგენილია აბრეშუმის ჭიის ჰემოლიმფაში და ზოგიერთ სოკოში. თიროზინაზას მოქმედებით თიროზინი კარგავს კარბოქსილის ჯგუფს და გადადის ქინონში. შედეგად თიროზინის ხსნარი ჯერ იღებება წითლად, შემდეგ კი მავდება, მელანინების წარმოშობით.



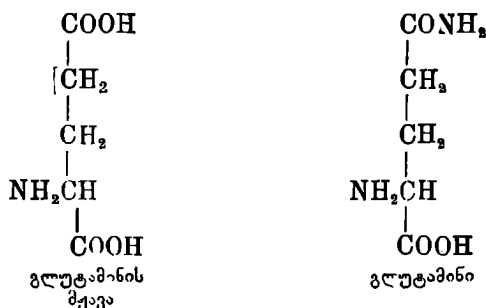
თიროზინის დეკარბოქსილირების შედეგად წარმოიშობა ამინი-თირამინი.

მონოამინო-დიკარბონის მჟავები

1 (+) ასპარაგინის მჟავა. ასპარაგინის მჟავას მკაფიოდ გამოხატული აქვს მჟავური ხასიათი, ვინაიდან ის ორი კარბოქსილის ჯგუფს შეიცავს. მცენარეში და საზოგადოდ ცილაში ასპარაგინის მჟავა წარმოდგენილია ამიდის ასპარაგინის სახით. ასპარაგინი არის ასპარაგინის მჟავას ამიდი. მცენარის ორგანიზმში მას განსაზღვრული მნიშვნელობა აქვს აზოტის ცვლის პროცესში.



1 (+) გლუტამინის მჟავა, α-ამინოგლუტარის მჟავა. დიდი რაოდენობით წარმოდგენილია ცილა გლობულინებში. ზოგიერთი მცენარეულის ცილა მას შეიცავს 40%-მდე. ცილაში ის მონაწილეობს ამიდის გლუტამინის სახით.

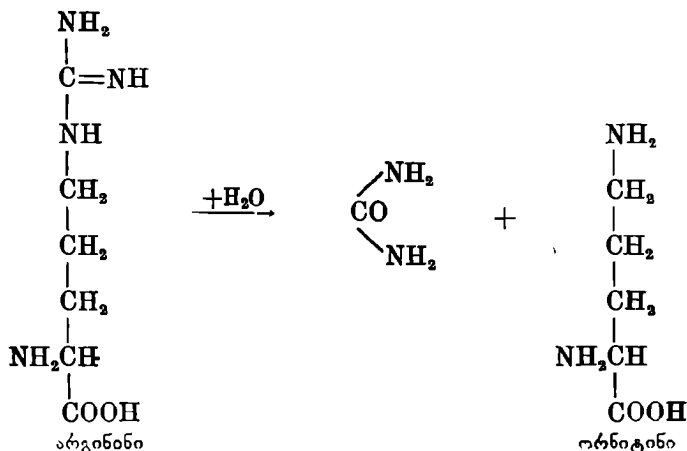


მჟავებისა და ფერმენტების მოქმედებისას ასპარაგინი და გლუტამინი ათავისუფლებენ ამონიაკს.

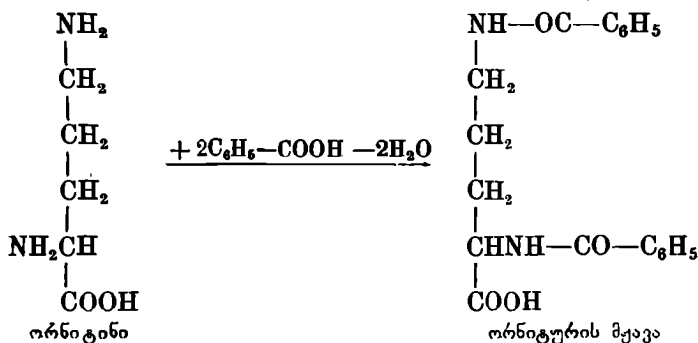
დიამინო-მონოკარბონის მჟავები

1 (+) არგინინი, δ-გუანიდინო-α-ამინოვალერიანის მჟავა. მონაწილეობას ღებულობს მრავალი ცილოვანი ნივთიერების შენებაში. მის ხსნარს ტუტე რეაქცია აქვს, ვინაიდან ერთი კარბოქსილის ჯგუფზე მიმ

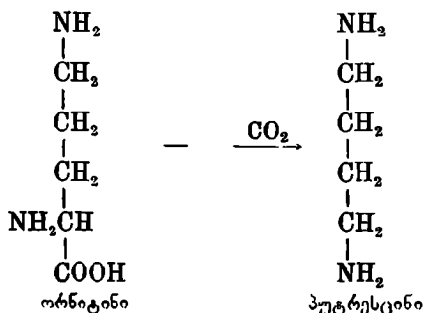
მოლეკულაში ორი ამინის ჯგუფი მოდის. ტუტის მოქმედებისას არგინინი განიცდის ჰიდროლიზურ დაშლას და წარმოიშობა შარდოვანა და ამინომჟავა ორნიტინი. უჯრედში ამ პროცესს აწარმოებს ფერმენტი არგინაზა. არგინინის მოლეკულისათვის დამახასიათებელია გუანიდინის ნაშთი. ეს ნაშთი მონაწილეობას ღებულობს აგრეთვე კრეატინის შენებაში.



1 (+) ო რ ნ ი ტ ი ნ ი, α -ბ-ღ ი ა მ ი ნ ო ვ ა ლ ე რ ი ა ნ ი ს მ ე ა ვ ა. თავისუფალი სახით ცილის მოლეკულაში არ შედის. მიიღება მხოლოდ არგინინის ჰიდროლიზის შემდეგ. ორნიტინი მარჯვნივ მბრუნავია. როდესაც ფრინველში შეჰყავთ ბენზოის მჟავა, შარდში გამოიყოფა არა ჰიპურის მჟავა, როგორც ამას აღვილი აქვს სხვა ცხოველებში, არამედ ორნიტურის მჟავა. ბენზოის მჟავა ფრინველებში წყვილდება არა გლიკოკოლთან, არამედ ორნიტინთან.

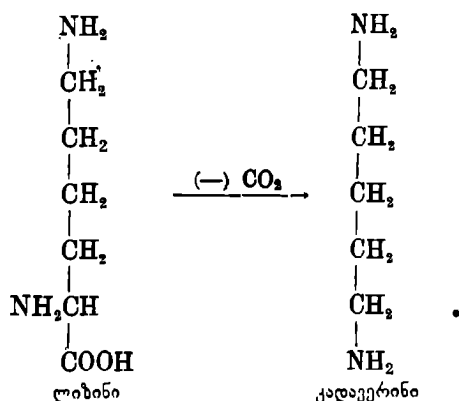


ორნიტინი ბაქტერიული ცვლის შედეგად შეიძლება გადავიდეს შხამში — დიამინ-პუტრესცინში:



1 (+) ლიზინი, α - ϵ -დიამინოკაპრონის მჟავა. გავრცელებულ ამინომჟავათა ჯგუფს ეკუთვნის. პოლარიზებულ სხივს აბრუნებს მარჯვნივ. დიამინომჟავებით და კერძოდ ლიზინით მდიდარია ცილები პროტამინი და ჰისტონი. როგორც დიამინომჟავებს, ისე ლიზინსაც ტუტე რეაქცია ახასიათებს.

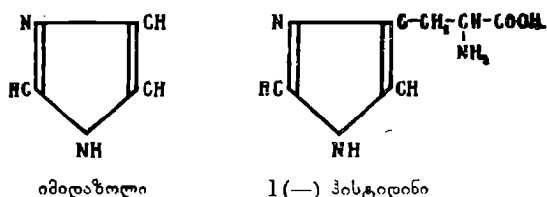
ცილის ლბობის პროცესში ლიზინი კარგავს CO_2 და გადადის შხამში — კალავერინში.



ლიზინთან და არგინინთან ერთად ხშირად აერთიანებენ ჰისტიდინს, რომელსაც აგრეთვე ტუტე რეაქცია ახასიათებს; აშენებულია, როგორც ლიზინი და არგინინი, 6 ნახშირბადის ატომისაგან. ამინომჟავების ნარევისაგან ისინი გამოიყოფიან ერთი და იმავე დამლექველით. ამისათვის ეს სამი ამინომჟავა გაერთიანებულია ჰექსონის ფუძეების სახელწოდებით.

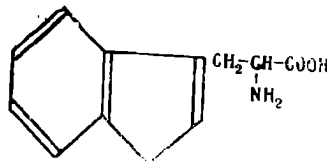
ჰეტეროციკლური ამინომჟავები

1 (—) ჰისტიდინი, α -ამინო, β -იმიდაზოლ-პროპიონის მჟავა. ეკუთვნის ჰექსონის ფუძეების ჯგუფს. გვხვდება ცილების ბევრ სახეობაში. განსაკუთრებით ბევრია ცილა გლობინში (გლობინი მონაწილეობას ღებულობს ჰემოგლობინის შენებაში). ჰისტიდინისათვის დამახასიათებელია დიაზორეაქცია; ამ რეაქციის მიღებისათვის ჰისტიდინის სოდის ხსნარს ემატება დიაზობენზოლსულფონის მჟავა, ნარევი იღებება ინტენსიურ ალუბლისფერად.



ჰისტიდინის დეკარბოქსილირების შედეგად შიიდება ჰისტამინი, რომელიც წარმოადგენს ფიზიოლოგიურად ძლიერ მოქმედ ამინს.

1 (—) ტრიპტოფანი, ინდოლ- α -ამინოპროპიონის მჟავა წარმოადგენს რთულ ამინომჟავას, აშენებულს ალანინისაგან, სადაც ჩანაცვლებულია ინდოლის ბირთვი. ტრიპტოფანი მონაწილეობას ღებულობს თითქმის ყველა ცნობილი ცილის შენებაში.

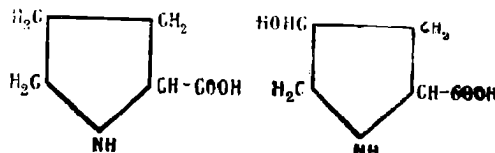


1-ტრიპტოფანი

ბაქტერიული ცვლის დროს ტრიპტოფანი კარგავს გვერდით ჯაჭვს და წარმოიშობა ინდოლი.

დამახასიათებელია ტრიპტოფანისათვის ე. წ. ა დ ა მ ე ე ი ჩ-ჰოპკინ-ის რეაქცია. ტრიპტოფანის აღმოსაჩენად ცილის ხსნარს ემატება გლიოქსალის მჟავას (CHO—COOH) რამდენიმე წვეთი, და შემდეგ კონცენტრირული გოგირდის მჟავა; წარმოიშობა იისფერი რგოლი. ეს რეაქცია ძალიან მგრძნობიარეა და იხმარება ტრიპტოფანის რაოდენობითი განსაზღვრისათვის. ტრიპტოფანი აგრეთვე იძლევა ქსანთოპროტეინის რეაქციას.

1 (—) პ რ ო ლ ი ნ ი. ა-პ ი რ ო ლ ი დ ი-კ ა რ ბ ო ნ ის მ ჟ ა ვ ა. შეიცავს ჰიდრირებულ პიროლის ბირთვს. წარმოდგენილია შედარებით დიდი რაოდენობით პროლაშინებში, კაზეინში, ელატინში და სხვა ცილებში.



პროლინი

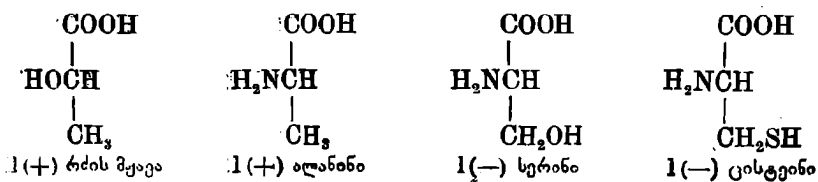
ოქსიპროლინი

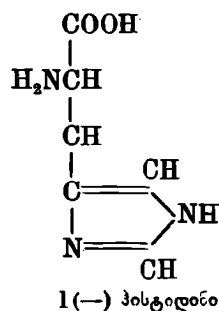
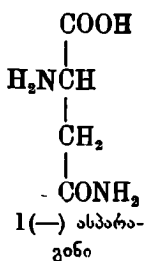
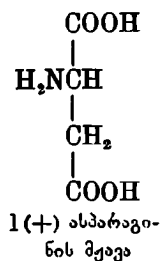
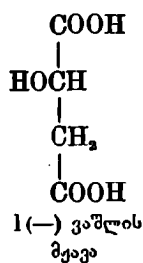
პროლინთან ახლო დგას 1 (—) ოქსიპროლინი. 1 (—) ოქსიპროლინი წარმოადგენს γ-ოქსი-α-პიროლიდინ კარბონის მჟავას. ოქსიპროლინი ნაკლებად გავრცელებული ამინომჟავაა.

პროლინი და ოქსიპროლინი არ წარმოადგენენ მათი შენების თვალსაზრისით წამდვილ ამინომჟავებს. მიუხედავად ამისა, მათ იხილავენ ამინომჟავებთან ერთად, რადგან ცილების შენებაში ღებულობენ მონაწილეობას.

§ 4. ამინოჟავათა კავშირი ორგანულ მემკვიდრეობაში

როგორც ნახსენები იყო, ბუნებრივი ამინომჟავები ოპტიკურად აქტიურ ნაერთებს წარმოადგენენ. ამა თუ იმ ამინომჟავას შექმნა უჯრედში დამოკიდებულია იმ მასალაზე, რომლისგანაც ის შენდება. ყურადღებას იპყრობს ის გარემოება, რომ ამინომჟავათა ფუნქციური ჯგუფების სივრცეში განწყობა ემსგავსება ოქსიმჟავების სივრცით სტრუქტურას. აქედან ის დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ, რომ ნაერთთა ამ ორ ჯგუფს შორის მჭიდრო გენეზისური კავშირი უნდა არსებობდეს. ქვემოთ მოტანილია ოქსიმჟავებისა და ამინომჟავების სივრცითი ფორმულები, სადაც ეს დამოკიდებულება ნათლად ჩანს.





ზემოთ მოტანილი სტრუქტურული ფორმულებიდან ირკვევა, რომ ბუნებრივ ოქსი-და ამინომჟავებში ფუნქციური ჯგუფების სივრცეში განწყობა ერთი-ბეორეს ეთანაბრება. ამინოს ჯგუფის ჩანაცვლება ოქსიმჟავაში იწვევს ნაერთის თვისებების გარდაქმნას, მაგრამ ჯგუფის სივრცეში განწყობა არ იცვლება.

რადგან ნახშირწყლების ცვლის შედეგად წარმოიშობა კეტო-და ოქსიმჟავები, ხოლო მათთან დაკავშირებულია ამინომჟავები, ამისათვის უნდა ვიფიქროთ, რომ ნახშირწყლებსა და ცილოვან ნივთიერებათა შორის კავშირი უნდა მყარდებოდეს კეტო-და ოქსიმჟავების საშუალებით.

ამინომჟავათა ოპტიკურ აქტივობას მართო ის მნიშვნელობა კი არა აქვს, რომ ამინომჟავათა გენეზისი გაირკვეს. მრავალი გამოკვლევით დამტკიცებულია, რომ ცხოველთა და მცენარეთა ორგანიზმებში ანტიპოდები მსგავს გარდაქმნას არ განიცდიან. მაგალითად, სოკოები და საფუარები ლეციტინისა და გლუტამინის მხოლოდ α-ფორმას ითვისებენ. ცხოველთა ორგანიზმში ამინომჟავათა არა-ბუნებრივი ფორმების გარდაქმნა განსხვავებული, არანორმალური გზით მიმდინარეობს.

§ 5. ამინომჟავათა განსაზღვრის ჰიმიური მეთოდები

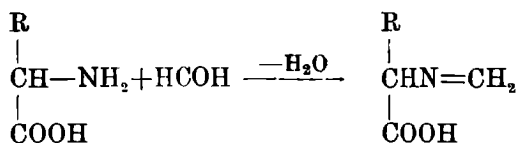
ამინომჟავები ხასიათდებიან ზალიან ახლო მონათესავე თვისებებით. ამის გამო მათი დაცალკეება ცილის ჰიდროლიზის შემდეგ დიდ სიძნელეს წარმოადგენს. ცილაში შემავალ ამინომჟავათა აღრიცხვა შესაძლებელი გახდა იმას შემდეგ, რაც ე. ფ. ი. შ. ე. რ. მ. ა. დაამუშავა სპეციალური მეთოდი ამ მიზნის განსახორციელებლად. ე. ფ. ი. შ. ე. რ. მ. ა. მეთოდის მიხედვით, პირველ ყოვლისა, წარმოებს ცილის ჰიდროლიზი კონცენტრული მჟავას საშუალებით. მიღებულ ამინომჟავათა ურთიერთდაცილების მისაღწევად ისინი გადაიყვანება ესთერებში. ამინომჟავათა ესთერების დუდილის წერტილი უკვე ერთიმეორისაგან დიდად განსხვავდება. ამის გამო ფრაქციული გამოხდის საშუალებით შესაძლებელი ხდება მათი ერთიმეორისაგან დაშორება.

მიუხედავად იმისა, რომ ე. ფ. ი. შ. ე. რ. მ. ა. მეთოდმა ცილის ქიმიკაში მთელი რევოლუცია მოახდინა, ის რაოდენობით მეთოდს მაინც არ წარმოადგენს. ანალიზის სრული აღრიცხვა შეუძლებელი ხდება, ვინაიდან ცილის ჰიდროლიზის დროს ამინომჟავები იმგვარად გარდაიქმნება, რომ მათი მთლიანი ესთერიფიკაცია ვერ ხერხდება.

ცილის ჰიდროლიზური დაშლის მსვლელობა შეიძლება აღირიცხოთ განთავისუფლებული კარბოქსილისა და ამინოს ჯგუფების მატებით. ეს გასაგებია, თუ მხედველობაში მივიღეთ, რომ ცილაში ამინომჟავათა ურთიერთდაკავშირება წარმოებს რეაქციით ერთი ამინომჟავას კარბოქსილის ჯგუფისა მეორე ამინო-

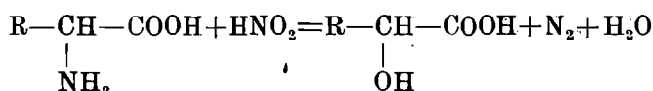
მეყვას ამინურ ჯგუფთან ე. წ. მეყვა-ამიდური ანუ პეპტიდური კავშირებით. ცილის ჰიდროლიზის დროს თავისუფლდება კარბოქსილისა და ამინის ჯგუფები.

1. ამინო მჟავათა ფორმოლური ტიტრაცია. ფორმალდეჰიდს აქვს უნარი დაუკავშირდეს ამინის ჯგუფის აზოტს მეთილენის ჯგუფის სახით:



აზოტი, რომელიც ახლა დაკავშირებულია $\text{—N}=\text{CH}_2$ სახით, ნეიტრალდება და ამინომეყვას ამფოტერული ბუნება ისპობა; მას ორგანული მეყვას თვისებები ენიჭება. ამის გამო შესაძლებელი ხდება კარბოქსილის ჯგუფი გაატიტროს ჩვეულებრივი წესით. ამინოჯგუფები და გუანიდინის ბირთვის ამინოჯგუფები ფორმალდეჰიდთან არ კავშირდებიან და ზემოხსენებული წესით არ ისაზღვრებიან.

2. ვან-სლაიკის მეთოდი. ვინაიდან ამინომეყვაში პირველადი ამინის ჯგუფია წარმოდგენილი, ამის გამო მასზე აზოტოვანი მეყვას მოქმედებისას ამინის ჯგუფი ჩაინაცვლება ჰიდროქსილის ჯგუფით:



ამინის ჯგუფის ზემოხსენებული თვისება საფუძვლად უდევს ამინომეყვების რაოდენობით განსაზღვრას. როგორც განტოლებიდან გამომდინარეობს, გამოყოფილი აზოტის ნახევარი ეკუთვნის ამინის ჯგუფს. მაშასადამე, გამოყოფილი აზოტის რაოდენობის მიხედვით შეიძლება ვიმსჯელოთ თავისუფალი ამინის ჯგუფის და აქედან ამინომეყვების რაოდენობის შესახებ.

თუ ამინოჯგუფი დაკავშირებულია, როგორც ამას ცილაში აქვს ადგილი, მაშინ ის ამ რეაქციას უნარმოკლებული არის. ცილის ჰიდროლიზის დროს, როდესაც ამინოჯგუფები თანდათანობით თავისუფლდება, შესაძლებელია ვან-სლაიკის მეთოდით განისაზღვროს ჰიდროლიზის ხარისხი, თუ რამდენად ღრმად წავიდა ცილის დაშლა.

3. გატიტვრის მეთოდი. ეს მეთოდი დამყარებულია ამინომეყვას სპირტის ხსნარში გატიტვრის უნარზე. როგორც ნახსენები იყო, წყლის ხსნარში ამინომეყვა ქმნის მოლეკულის შიგნითა მარილს, სპირტის ხსნარში კი ამინის ჯგუფის ფუძე ხასიათი ქრება და ამინომეყვას თავისუფალი მეყვას თვისებები ენიჭება. ვინაიდან სპირტის ხსნარში ამინომეყვას ჰიდროქსილის იონთა კონცენტრაცია პრაქტიკული თვალსაზრისით უმნიშვნელო ოდენობას აღწევს, თავისუფალი კარბოქსილის ჯგუფი იტიტრება ტუტის ალკოჰოლური ხსნარით ინდიკატორ ფენოლფტალეინის ან თიმოლფტალეინის თანდასწრებით.

უკანასკნელ დროს დამუშავებულია ამინომეყავათა განსაზღვრის ელექტროფორეზისა და ქრომატოგრაფიული მეთოდები, რომლებიც საშუალებას იძლევა სწრაფად და ზუსტად გაირკვეს ცილის ამინომეყავური შემადგენლობა. ელექტროფორეზის მეთოდის პრინციპი იმაში მდგომარეობს, რომ ელექტრულ ველში ამინომეყავები ერთმეორეს სცილდება და ყოველი ცალკე წარმომადგენელი ველის ერთ გარკვეულ ადგილზე გროვდება. ამინომეყავათა განსხვავებული ქცევა

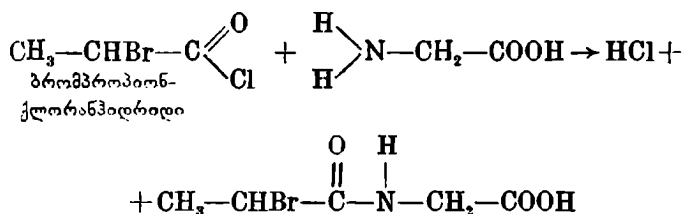
ელექტრულ ველში დამოკიდებულია პირველ ყოვლისა მათი ელმუხტების რაოდენობასა და ატომების სივრცეში განლაგებაზე.

ქრომატოგრაფიული მეთოდი აღმოჩენილია მ. ცვეტის მიერ. ამ მეთოდის პრინციპი იმაში მდგომარეობს, რომ ნაერთები ერთიმეორისაგან ადსორბციის უნარით განსხვავდებიან. ადსორბენტში გაატარებენ გამოსაყვლევ ნაერთთა ნარევის ხსნარს. შედეგად ადსორბენტის ერთ განცალკევებულ ადგილზე ჩერდება ერთი ნაერთი, მეორე ადგილზე მეორე და ა. შ. ამ გზით შესაძლებელი ხდება რთული ნარევის ცალკეულ კომპონენტებად დაყოფა. ნაერთის გამოყვლავებას ადსორბენტზე აწარმოებენ რომელიმე ფერადი რეაქციით. ელექტროფორეზისა და ქრომატოგრაფიის მეთოდმა უაღრესად მნიშვნელოვანი შედეგები მოიტანა ცილების ქიმიური შემადგენლობისა და აღნაგობის დადგენაში.

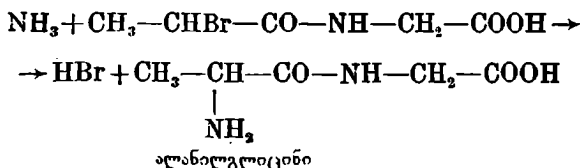
§ 8. ამინომჟავათა ურთიერთდაკავშირება

როდესაც დადასტურდა, რომ ცილის პიდროლიზური დაშლის დროს მიიღება სხვადასხვა ამინომჟავა, წამოიჭრა საკითხი, თუ როგორ არიან ისინი დაკავშირებული ცილის მოლეკულაში და ერთნაირია თუ არა ეს კავშირი ყველა ცილაში.

ამინომჟავათა ხელოვნური გზით ურთიერთდაკავშირება ე. ფ ი შ ე რ მ ა შეძლო ჰალოიდ-ჩანაცვლებული ნაერთების საშუალებით. ეს წესი მდგომარეობს იმაში, რომ ამინომჟავა უკავშირდება რომელიმე მკვეთრ რადიკალს, რომლის კარბოქსილი ჰალოიდს შეიცავს. მაგალითად, გლიკოკოლზე ბრომპრო-პიონქლორანჰიდრიდის მოქმედებისას რეაქცია შემდეგნაირად მიმდინარეობს:

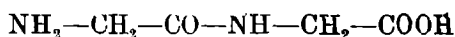


მიღებულ ნაერთზე ამონიკით მოქმედებისას ჰალოიდი ჩანაცვლება ამონის ჯგუფით და მიიღება ორი ამინომჟავას დაკავშირების პროდუქტი.



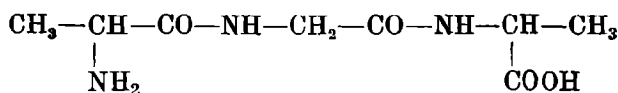
ზემოთ მოტანილ მაგალითში ორი ამინომჟავა ურთიერთდაკავშირებულია იმგვარად, რომ ერთის ამონის ჯგუფი უკავშირდება მეორის კარბოქსილის ჯგუფს. ასეთ დაკავშირებას (---CO---NH---) ეწოდება მჟავა-ამიდური კავშირი და მიღებულ პროდუქტს კი პეპტიდი. დი-, ტრი- და პოლიპეპტიდებს იმისდა მიხედვით არჩევენ, თუ რამდენი სტრუქტურული ელემენტი ღებულობს მონაწილეობას ჯაჭვის შენებაში.

მაგალითისათვის ქვემოთ მოტანილია სინთეზურად მიღებული რამდენიმე პეპტიდი. ორი მოლეკულა გლიკოკოლის დაკავშირებისას მიიღება დიპეპტიდი:



გლიცილ-გლიცინი

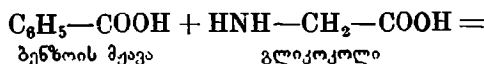
ამი მოლეკულა ამინომჟავას დაკავშირებისას მიიღება ტრიპეპტიდი:



ალანინ-გლიცილ-ალანინი

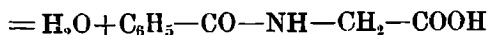
პეპტიდების სახელწოდება მასში შემავალი ამინომჟავებისაგან გამომდინარეობს. პეპტიდების შესწავლის მნიშვნელობა იმაში გამოიხატება, რომ ცილის მოლეკულაში, როგორც ირკვევა, ამინომჟავები დაკავშირებულია მჟავა-ამიდური კავშირებით. ამ კავშირის ცილის მოლეკულაში არსებობა მტკიცდება იმით, რომ ცილის ფრაქციული ჰიდროლიზის შემდეგ გამოიყოფა ისეთი ნაერთი, რომელიც სავესებით ემსგავსება სინთეზური გზით დამზადებულ პეპტიდს. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ის ფაქტი, რომ ცილის ჰიდროლიზური დაშლისას ფერმენტებით, ე. ი. ისეთი რეაგენტებით, რომელთა მოქმედება დაბალ ტემპერატურაზე წარმოებს, შუალედი პროდუქტის სახით მიიღება ტიპური პეპტიდები. ფერმენტები მრავალ სინთეზურ პეპტიდზე მოქმედებენ და მათ შემადგენელ კომპონენტებად შლიან.

ორგანიზმისათვის პეპტიდური (მჟავა-ამიდური) კავშირი რომ უცხო არ არის და მას ასეთი კავშირების წარმოშობა შეუძლია, მტკიცდება აგრეთვე ჰიპურის მჟავას ფერმენტული სინთეზით. თუ ცხოველის ორგანიზმში შევიყვანეთ ბენზოის მჟავა, ის ორგანიზმიდან შარდში გაწყვილებული ნაერთის სახით გადადის. ბენზოის მჟავა წყვილდება გლიკოკოლთან შემდეგი რეაქციის მიხედვით:



ბენზოის მჟავა

გლიკოკოლი



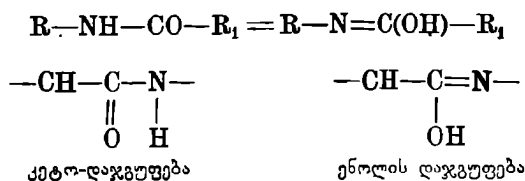
ჰიპურის მჟავა

მაშასადამე, წარმოიშობა ნაერთი, სადაც ორი კომპონენტი დაკავშირებულია მჟავა-ამიდური კავშირით.

ცილების შენების გარკვევისათვის დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა აგრეთვე პოლიპეპტიდების შესწავლას. ე. ფ. ი. შ. ე. რ. მ. ა. შეძლო ისეთი პოლიპეპტიდების დამზადება, რომლებიც 18 ამინომჟავასაგან იყო აშენებული. მაღალმოლეკულური პოლიპეპტიდების შესწავლამ ე. ფ. ი. შ. ე. რ. ი. მ. დასკვნამდე მიიყვანა, რომ პოლიპეპტიდები თავისი თვისებებით ბუნებრივ ცილებთან ახლოს დგანან. პოლიპეპტიდები ცილის ყველა ტიპურ რეაქციას იძლევიან. პოლიპეპტიდების ხსნარის გაცხელებისას ადგილი აქვს ისეთ მოვლენას, რომელიც მოგვაგონებს ცილის კოაგულაციას. მათთვის დამახასიათებელია ბიურეტის რეაქცია. ბიურეტის რეაქცია კი დამოკიდებულია ცილაში არსებულ პეპტიდურ კავშირებზე. პოლიპეპტიდები ცილის მსგავსად მჟარილების მიმატებისას კოაგულაციას განიცდიან. ამა თუ იმ ამინომჟავას არსებობა პოლიპეპტიდებში იწვევს იმავე ფერად რეაქციას, რომელიც ცილისათვის არის დამახასიათებელი.

დღეისათვის დადგენილია, რომ როგორც პოლიპეპტიდებში, ისე ცილებში ამინომჟავები დაკავშირებული არიან პეპტიდური, მჟავა-ამიდური კავშირითა

ეს კავშირი ადვილად განიცდის ენოლიზაციას (კეტო-ჯგუფი წონასწორობაში ენოლის დაჯგუფებასთან):

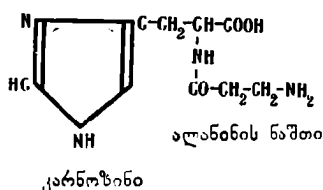


ენოლიზაციის შედეგად პეპტიდურ ჯაჭვს რეაქციის მეტი უნარი ენიჭება.

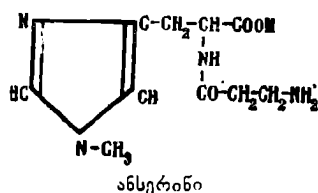
§ 7. ბუნებრივი პეპტიდები

ორგანიზმში ცილის ცვლის შედეგად მოსალოდნელია მრავალი პეპტიდის წარმოშობა. უმეტეს შემთხვევაში მათ, როგორც შუალედ ნაერთებს, დიდი ხნის არსებობის უნარი არა აქვთ. აქ საჭიროა განვიხილოთ ის პეპტიდები, რომლებიც უჯრედის მუდმივ შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენენ.

კუნთიდან გამოყოფილია პეპტიდის შენების მქონე ნაერთი — კარნოზინი, რომელიც თავისი სტრუქტურით β-ალანილ-ჰისტიდინს წარმოადგენს.

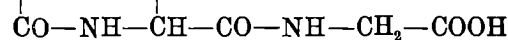
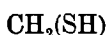
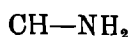


ბატის კუნთოვანი ქსოვილიდან გამოყოფილია ანსერინი, რომელიც N-მეთილ-კარნოზინს წარმოადგენს:



კარნოზინის მეთილირება ორგანიზმში წარმოებს მეთიონინის მეთილის ჯგუფის გადატანით, რის შედეგად მიიღება ანსერინი. მიუხედავად იმისა, რომ ეს ორი პეპტიდი დიდი ხანია აღმოჩენილია, ჯერ კიდევ არ არის გარკვეული მათი როლი. საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ანსერინი და კარნოზინი ხელს უწყობენ მაკროერგული ნაერთების (აღენოზინტრიფოსფატისა და კრეატინფოსფატის) სინთეზს და იმ ფერმენტების მოქმედებას, რომელთა აქტიური ცენტრის შენებაში მონაწილეობასღებულობს ამინომჟავა ჰისტიდინი.

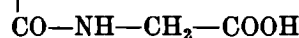
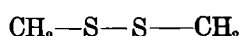
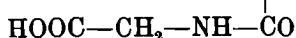
პეპტიდების ჯგუფს უნდა მივაკუთვნოთ გლუტათიონიც, რომელიც ტრიპეპტიდს წარმოადგენს. გლუტათიონი აშენებულია გლუტამინის მჟავასა, ცისტეინისა და გლიკოკოლისაგან.



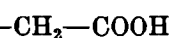
გლუტათიონი (აღდგენილი ფორმა)

ამ ტრიპეპტიდისათვის დამახასიათებელია სულფჰიდრილის ჯგუფი, რომელიც მას დიდ ბიოლოგიურ მნიშვნელობას ანიჭებს.

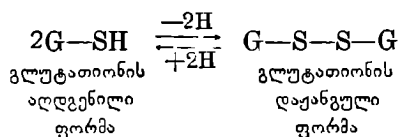
აღდგენილია, რომ გლუტათიონი მონაწილეობას ღებულობს ჟანგვა-აღდგენით პროცესებში. გლუტათიონი ადვილად იჟანგება, კარგავს ორი წყალბადის ატომს და გადადის დაჟანგულ ფორმაში. დაჟანგული ფორმა წარმოადგენს ორი გლუტათიონის დაკავშირების პროდუქტს:



გლუტათიონის დაჟანგული ფორმა



გლუტათიონის დაჟანგვა უკუქცევად რეაქციას წარმოადგენს, აქტიური წყალბადის ზემოქმედებით ის ხელახლა აღდგება:



გლუტათიონი, ზემოხსენებული გარდაქმნების მიხედვით, გამოდის ხან დამჟანგველისა და ხან აღმდგენელის როლში, ე. ი. ის მონაწილეობას ღებულობს უჯრედში მიმდინარე ჟანგვა-აღდგენით პროცესში თავისი ლაბილური სულფჰიდრილის ჯგუფის საშუალებით.

გამორკვეულია აგრეთვე გლუტათიონის მნიშვნელობა ნახშირწყლების ანაერობულ გარდაქმნებში. გლუტათიონი აქ როგორც კოფერმენტი ააქტივებს სპეციფიკური დეჰიდროგენაზის მოქმედებას 3-ფოსფოგლიცერინის აღდგენაზე.

გლუტათიონი გავრცელებული ნაერთია. მეტი რაოდენობით იგი წარმოდგენილია საფუარების უჯრედში, ღვიძლში, სისხლში და კუნთოვან ქსოვილში.

ზემოხსენებული პეპტიდების გარდა ცნობილია ნაერთთა მთელი რიგი, რომელთა შერევაში მონაწილეობას ღებულობს პეპტიდური ბმები, მაგალითად,

ვიტამინი — პანტოთენის მჟავა, ჰორმონები — ინსულინი, ეპინაფრინი, ოქსა-ტოცინი, ანტიბიოტიკები — პენიცილინი და გრამიცინი. ამგვარად, პეპტი-დური კავშირი წარმოდგენილია არა მარტო ცილებში, არამედ არაცილოვან ნა-ერთებშიც.

§ 8. ცილის შენება

ცილის რთული მოლეკულის სტრუქტურულ ელემენტს ამინომჟავები წარ-ნადგენენ. ვინაიდან მოლეკულაში მონაწილეობასღებულობს მრავალი სხვა-დასხვა თვისების მქონე ამინომჟავა, ამისათვის ცილას ახასიათებს ქიმიური გარ-დაქმნების მრავალფეროვნება.

ამინომჟავათა შენებისა და მათი ურთიერთდაკავშირების შესაძლებლობას ცილის მოლეკულაში ჩვენ უკვე გავეცანით. მაგრამ ყველაფერი ეს არ არის საკმარისი ცილის ნაწილაკის სტრუქტურისა და საერთოდ თვისებების ნათელი წარმოდგენისათვის.

ცილა მალამოლეკულური ნაერთი არის. ეს იმას ნიშნავს, რომ ჩვეულებ-რივი წარმოდგენები მოლეკულის შესახებ მასზე არ ვრცელდება. ცნობილია, რომ რაც უფრო დიდია მოლეკულა, მით უფრო მეტი სირთულით წარმოებს მას-ში მოძრაობა, მით უფრო ლაბილურია ნაერთი და უფრო ადვილად ზდება მასში ატომებისა და დაჯგუფებების ინტრამოლეკულური გადაჯგუფება. ამისათვის, არც ერთ შემთხვევაში ჩვენ არ ვართ დარწმუნებული, რომ ამა თუ იმ წესით გამოყოფილი ცილა ემსგავსება იმ ცილას, რომელიც ორგანიზმში იყო წარმო-დგენილი.

ცილის უკრედიდან გამოყოფას თან სდევს მოლეკულის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობის შეცვლა, ატომებისა და ჯგუფების გადანაცვლება. შედეგად ბუნებრივი ცილა ისეთ ცვლილებებს განიცდის, რომ ის უკვე დენატურირებული ზდება. ცილის დენატურაცია შესაძლებელია არ ნიშნავდეს მოლეკულის ქიმი-ური შენების ღრმა ცვლილებებს, მაგრამ ის, რაც ცილის გამოყოფას თან სდევს, მას ახალ თვისებებს ანიჭებს.

ჯერ კიდევ 1888 წ. ა. დანილევსკიმ გამოთქვა მოსაზრება, რომ ცილის შე-მადგენელი კომპონენტები ურთიერთდაკავშირებულია პეპტიდური კავშირებით. ეს დასკვნა მან გააკეთა, გამოიმდინარე ცილაზე ბიურეტის რეაქციის დაკვირვე-ბიდან. რადგან ბიურეტის რეაქცია დამახასიათებელია პეპტიდური კავშირები-სათვის, აქედან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ ცილა პეპტიდურ კავშირებს შეი-ცავს. შემდეგში ეს მოსაზრება განვითარებული იყო ე. ფიშერის მიერ, რომელ-მაც შეძლო მისი ექსპერიმენტული გზით დასაბუთება. მიუხედავად იმისა, რომ ცილის ქიმიის დარგში დიდი მუშაობა ჩატარდა, ა. დანილევსკისა და ე. ფიშე-რის მიერ დადგენილი ეს ძირითადი დებულება დღემდე უცვლელი დარჩა.

როგორც უკვე ნახსენები იყო, პოლიპეპტიდები ცილის დამახასიათებელ რეაქციებს იძლევა. მაგრამ ცილას დამატებით ახასიათებს ისეთი თვისებებიც, რომლებსაც ჩვენ პოლიპეპტიდებში ვერ ვპოულობთ. ეს ეხება მოლეკულურ წონებში განსხვავებას, ცილის დამოკიდებულებას გამხსნელთან, მარილებთან, დენატურაციის გამომწვევ აგენტებთან და, ბოლოს, რაც მთავარია, განსხვავებას ბიოლოგიურ თვისებებში. ყველაფერი ეს იმაზე მიუთითებს, რომ პოლიპეპტი-დები ცილის მხოლოდ შემადგენელ კომპონენტებს წარმოადგენენ. ამგვარად, უნდა მივიღოთ, რომ ცილა აშენებულია პოლიპეპტიდური ჯაჭვებისაგან. პოლი-

პეპტიდების შენებაში კი მონაწილეობას ღებულობს სხვადასხვა ამინომჟავა, რომლებიც ურთიერთკავშირდებიან მჟავამიდური (პეპტიდური) კავშირებით.

იბადება კითხვა, რა რაოდენობით და როგორ კავშირდება ცილის მოლეკულაში პოლიპეპტიდური ჯაჭვები? სხვადასხვა მეთოდით გარკვეულია, რომ ცილის მოლეკულის სიგრძე ისეთ ოდენობას აღწევს, რომელიც საკმარისი არ არის მასში ყველა შემადგენელი ამინომჟავას მოთავსებისათვის. ეს გასაგები რომ გახდეს, მოვიტანო ასეთ მაგალითს. ჰემოგლობინის მოლეკულა უდრის 68 000.

მისი მოლეკულა ისეთი მოყვანილობისაა, რომ სიგრძე უდრის 33,5 Å (ანგსტრემი უდრის 10^{-8} სმ), ხოლო დიამეტრი 5,7 Å. რადგან ერთი ამინომჟავას ნაშ-

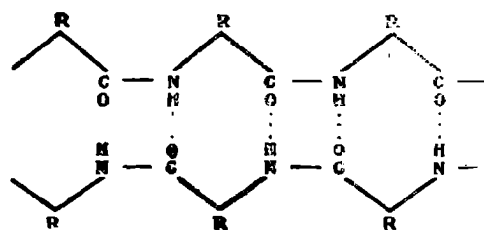
თის სიგრძე გაშლილ მდგომარეობაში 3,4 Å აღწევს, აქედან უნდა დავასკვნათ, რომ ჰემოგლობინი აშენებული უნდა იყოს 10 ამინომჟავას ნაშთებისაგან. მაგრამ, მეორე მხრივ, ცნობილია, რომ ჰემოგლობინის მოლეკულა შეიცავს 520—530 ამინომჟავას. ყველა ეს ამინომჟავა ერთ გრძელ ჯაჭვში რომ მოთავსდეს,

ძიილება 1780 Å სიგრძის მქონე პოლიპეპტიდი. ეს შესაბამისი უნდა იქნას იმით, რომ ჰემოგლობინის მოლეკულა აშენებულია არა ერთი პოლიპეპტიდის ჯაჭვისაგან, არამედ რამდენიმესაგან, რომლებიც ერთმეორესთან მჭიდროდაა დალაგებული.

პოლიპეპტიდური ჯაჭვის განლაგება ცილის მოლეკულაში დამოკიდებულია სუსტ მეორეულ ძალებზე, როგორიცაა: წყალბადის კავშირები, გოგირდის ხიდაკები, დიპოლური ასოციაციები და ვანდერვაალსის ძალები.

როგორც აღნიშნული იყო, პეპტიდური კავშირი ხორციელდება კარბოქსილისა და ამინის ჯგუფის ხარჯზე. წყალბადის ატომი, რომელიც წარმოდგენილია ამინის ჯგუფში, აქტივდება იმგვარად, რომ ის თავის ელექტრონს აზოტს გადასცემს, გარდაიქმნება პროტონად (H^+) და კარბოქსილის ნაშთის ქანებადთან ქმნის არასაერთო ელექტრონის წყვილს.

სქემატურად ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვის დაკავშირება წყალბადის ბმების საშუალებით ასე უნდა წარმოვიდგინოთ:



პოლიპეპტიდური ჯაჭვი

წყალბადის ბმის არსებობა ცილის მოლეკულაში აღმოჩენილია სპექტრის ინტრაწითელი ნაწილის შთანთქმის შესწავლით. წყალბადის ბმის ენერგია ათჯერ უფრო ნაკლებია იმ ბმასთან შედარებით, რომლითაც წყალბადი ქიმიურად კავშირდება აზოტთან. მაგრამ მხედველობაში უნდა მივიღოთ ის გარემოება, რომ ცილის ერთ მოლეკულაში საშუალოდ მოდის წყალბადის 150 ბმა, ხოლო ერთი ბმის ენერგია უდრის დაახლოებით 570 კალ/მოლ. ამ რაოდენობაზე წარმოდგენა რომ ვიქონიოთ, საკმარისია მივუთითოთ, რომ პეპტიდური კავშირის წარმოშობაზე იხარჯება 2000—5000 კალ/მოლ. მაშასადამე, წყალბადის ბმის

ჯამური ენერგია მთელ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვზე გაანგარიშებით არც თუ ისე მცირე ოდენობისაა.

თითქმის ყოველი ცილა ბევრი თუ მცირე რაოდენობით შეიცავს გოგირდ-შემცველ ამინომჟავებს. თიო- ანუ სულფჰიდრილის ჯგუფი შეიძლება იყოს აღდგენილ —SH— და დაჟანგულ —S—S— მდგომარეობაში. გოგირდის საშუალებით შესაძლებელია ერთი პოლიპეპტიდური ჯაჭვი დაუკავშირდეს მეორეს, როგორც ამას ადგილი აქვს კაუჩუკის ვულკანიზაციის დროს. გოგირდის საშუალებით ხერხდება კაუჩუკის ძაფების გარდიგარდმო იმგვარად შეკვრა, რომ შეიქმნება დახლართული ბაფე მრავალი მარყუჟით. ცილის დენატურაციის დროს, რომელიც გაცხელებით გამოიწვევა, გოგირდის ხიდაკები ისპობა და პოლიპეპტიდური ჯაჭვების ნაწილი თავისუფლდება.

ცილის მოლეკულის ფორმის დადგენაში, წყალბადისა და გოგირდის ბმების გარდა, დიდი მნიშვნელობა ენიჭება აგრეთვე ელექტროსტატიკურ ძალებს. როგორც უკვე ნახსენები იყო, ცილა აშენებულია პოლარული ნაერთებისაგან, დიპოლებისაგან. ელმუხტების მატარებელ დაჯგუფებათა გარკვეული რაოდენობა ცილაში თავისუფალი რჩება და ამიტომ ცილის მოლეკულა უნდა შეიცავდეს დადებითსა და უარყოფით მუხტებს. ამავე დროს, ცილის მოლეკულა იმისდა მიხედვით, თუ რომელ არეშია ის მოთავსებული, ფუნქციონირებს ან როგორც ანიონი, ან როგორც კატიონი, ე. ი. შეიცავს იონურ დაჯგუფებებსაც.

ცილის მოლეკულის ელმუხტები ძირითადად ისაზღვრება მის შენებაში მონაწილე მონომომერული ერთეულის (გლუტამინის და ასპარაგინის მჟავები) და დიამინომონოკარბონის მჟავებით (ლიზინი, არგინინი, ჰისტიდინი). საქმე იმაშია, რომ ამინომჟავები პოლიპეპტიდურ ჯაჭვებში კავშირდებიან კარბოქსილისა და მის მეზობლად არსებული ამინის ჯგუფებით, ხოლო კარბოქსილიდან დამორჩეული ამინის ჯგუფები (ე. წ. ა-ჯგუფები) თავისუფალი რჩებიან. ცილის მოლეკულაში მყოფი გლუტამინის მჟავას თავისუფალი კარბოქსილის ჯგუფი და-მუხტულია უარყოფითად, ხოლო ლიზინის თავისუფალი ამინის ჯგუფი — დადებითად.

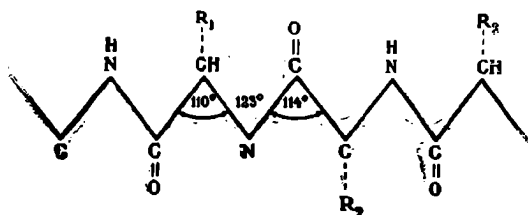
ელექტროსტატიკური მიმზიდველობის გამო როგორც იონური, ისე პოლარული ჯგუფები ერთიმეორეს უახლოვდება და ასოციაციები წარმოიშობა. გარკვეულია, რომ იონებს შორის მიმზიდველობა იცვლება r^{-2} პროპორციულად (r არის იონურ დაჯგუფებებს შორის მანძილი), ხოლო დიპოლებს შორის კავშირი იცვლება r^{-6} — r^{-8} პროპორციულად. ეს იმას ნიშნავს, რომ დიპოლთა შორის მოქმედება თვალსაჩინო ხდება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როდესაც მათ შორის მანძილი მცირეა და პოლიპეპტიდური ჯაჭვები ერთიმეორესთან მჭიდროდაა განლაგებული. გამოანგარიშებულია, რომ იონური და დიპოლური კავშირების ენერგია ცილის მოლეკულაში წყალბადის კავშირებთან შედარებით მცირე ოდენობას აღწევს. მიუხედავად ამისა, მოლეკულის გეომეტრიული ფორმის დადგენაში მათ დიდი მნიშვნელობა აქვთ.

ვანდერვალსის ძალებს გარკვეული მნიშვნელობა ენიჭებათ იმ დაჯგუფებათა ურთიერთმიზიდულობაში, რომლებიც თავისუფალ მუხტებს არ ატარებენ. ეს დაჯგუფებებია ამინომჟავის ნახშირწყალბადის ჯაჭვები. მაგალითად, ამინომჟავა ლეიცინსა და ვალინს ახასიათებს ნახშირწყალბადის გრძელი ნაწილი. როგორც ცნობილია, ორი სხეულის ურთიერთმიზიდულობის ძალა კლებულობს მათ შორის მანძილის კუადრატის პროპორციულად და ამიტომ ვანდერვალსის ძალები შესამჩნევ ოდენობას აღწევს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როდესაც ამინომჟავას ნახშირწყალბადის ნაწილები ერთიმეორესთან დაახლოებულია.

ამგვარად, ცილის სტრუქტურული ერთეულები — ამინომჟავები კავშირდება პოლიპეპტიდურ ჯაჭვებში მჟავამიდური ბმებით. პოლიპეპტიდური ჯაჭვები კი დამატებითი ბმების საშუალებით ქმნიან აგრეგატებს, რომელთა გეომეტრიული ფორმა დამოკიდებულია შემადგენელ ამინომჟავებზე, მათ შორის მოქმედი ძალების რაოდენობასა და მიმართულებაზე.

დამატებითი ძალების რაოდენობა, მიმართულება და სიძლიერე გარკვეულ დამოკიდებულებაშია გარემო არის თვისებებთან. ამიტომ გარემო არის თვისებების სულ მცირე ცვლილებას შეუძლია გამოიწვიოს ცილის მოლეკულის ფორმის ღრმა გარდაქმნა. ეს დამოკიდებულება კარგად არის შესწავლილი ცილის დენატურაციის შემთხვევაში.

ცილის მოლეკულის პირველადი სტრუქტურა ისაზღვრება პოლიპეპტიდური ჯაჭვების შენებაში მონაწილე ამინომჟავების თანმიმდევრობით. ამინომჟავათა შორის კავშირი, როგორც ნათქვამი იყო, ზორციელდება მჟავა-ამიდური ანუ პეპტიდური ბმებით, რომლებიც უნივერსალურია ყველა ცილისათვის. მაგალითად, ფერმენტი რიბონუკლეაზა გრძელ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს წარმოადგენს, რომლის მოლეკულური წონა 12.700 უდრის, ხოლო ამინომჟავათა ნაშთების რაოდენობა 100 აღემატება. როგორც უკვე ნახსენები იყო, ერთი ამინომჟავას კარბოქსილის ჯგუფი უკავშირდება მეორეს ამინოჯგუფს, ხოლო უკანასკნელის კარბოქსილის ჯგუფი მესამე ამინომჟავას ამინოჯგუფს და ა. შ. ეს დაკავშირება ქმნის პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ხერხემალს, ხოლო მის გარდიგარდმო მიმართულებით განლაგდება ამინომჟავათა სხვადასხვა შენების მქონე რადიკალები.



პოლიპეპტიდური ჯაჭვის პირველადი სტრუქტურა

ვალენტობათა შორის კუთხეები პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში შეადგენს 110° და 114°. R₁, R₂ და R₃-თი აღნიშნულია ამინომჟავათა (გვერდითი) რადიკალები.

პოლიპეპტიდები განსხვავდებიან ერთიმეორისაგან ამინომჟავათა შემადგენლობით და მათი თანმიმდევრობით. ძალიან ხშირად პოლიპეპტიდური ჯაჭვები ერთმანეთთან კავშირდებიან გოგირდის გარდიგარდმო ხიდაკებით. ეს ხიდაკები იქმნებიან გოგირდის შემცველ ამინომჟავა ცისტეინით. ერთი ცისტეინის თიო ჯგუფი (—SH) კავშირდება მეორე პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში შემავალ ცისტეინთან და იქმნება დისულფიდური ბმა (—S—S—). ცილის სტრუქტურაში წამყვანი როლი ენიჭება, პირველ ყოვლისა, მჟავამიდურ ბმას და შემდეგ — დისულფიდურს.

პოლიპეპტიდური ჯაჭვი იშვიათად თუ რჩება სწორხაზოვნად, ის გარკვეულად იგრიხება და ქმნის ცილის ე. წ. მეორეულ სტრუქტურას. ხშირად დაგრძევა სპირალურია, რაც გამოწვეულია წყალბადის ბმებით. ეს ფორმა α-სპირალის კონფიგურაციის სახელწოდებას ატარებს. პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სპირალის ცალკეული ხვეული უკავშირდება მეორე ხვეულს წყალბადის ბმებით. სპირალის ხვეულები ამიტომ მჭიდროდ ლაგდებიან და ქმნიან ცილის მოლე-

კულის კომპაქტურ სტრუქტურას. მაშასადამე, ცილის მეორეული სტრუქტურა ძირითადად დამოკიდებულია წყალბადის ბმებისაგან.

სპირალიზაცია პოლიპეტიდური ჯაჭვის გარკვეულ მანძილზე შესაძლებელია შეწყდეს. ეს ხდება იმ მონაკვეთში, სადაც წარმოდგენილია დისულფიდური კოვალენტური ბმები, პროლინისა და ზოგი სხვა ამინომჟავათა ნაშთი. ჯაჭვის სპირალური და გაშლილი ნაწილების სიგრძითი ურთიერთგანლაგება იქმნება იმ ძალების მოქმედების შემწეობით, რომელიც წარმოიშობა ამინომჟავათა გვერდითი რადიკალების ურთიერთმიზიდულობას შედეგად.

ცილის სიგრძით კონფიგურაციას (ე. წ. მესამეულ სტრუქტურას) განაპირობებს ყველა ჩამოთვლილი ძალა: შიდამოლეკულური, კოვალენტური, დისულფიდური, წყალბადის ბმები, ელექტროსტატიკური, ვანდერვაალსისა და დიპოლებს შორის ურთიერთობა, ე. ი. საბოლოო ჯამში, პოლიპეტიდურ ჯაჭვში მონაწილე ამინომჟავები და მათი თანმიმდევრობა.

ცილის კონფიგურაციის დადგენაში დიდი როლი ეკუთვნის რენტგენოგრაფიულ ანალიზს. ჭერჯერობით შესწავლილია მიოგლობინის, ჰემოგლობინის, ლიზოციმის და ზოგი სხვა ცილის კონფიგურაცია.

უკანასკნელ დროს ყურადღებას აქცევენ აგრეთვე ცილის მეოთხეულ სტრუქტურას, რომელიც განპირობებულია ცილის ორი ანდა მეტი მოლეკულის ასოციაციის შექმნით. მეოთხეული სტრუქტურა ანიჭებს ცილას ახალ ბიოლოგიურ თვისებებს. მაგალითად, ჰემოგლობინი აშენებულია 4 სუბერთეული-საგან, რომელნიც ცალ-ცალკე აღებული არ იჩენენ მის ფუნქციურ თვისებებს; მიოზინის დაკავშირება აქტინთან იძლევა ახალი თვისებების მქონე ასოციაციას, რომელსაც წამყვანი როლი ენიჭება კუნთის შეკუმშვის პროცესში და სხვ.

ცილის მოლეკულის კონფიგურაციას და სტრუქტურას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება მისი ბიოლოგიური თვისებების გამოვლინებაში, მაგალითად, ფერმენტულ აქტივობაში. ამინომჟავური შემადგენლობა, მათი თანამიმდევრობა (პირველადი სტრუქტურა), მეორეული, მესამეული და მეოთხეული სტრუქტურა ქმნის ცილის მოლეკულის კონფორმაციას: ცილა თავის აქტივობას ინარჩუნებს მანამდე, სანამ მას აქვს გარკვეული კონფორმაცია. ის კონფორმაცია, რომელიც საჭიროა მაქსიმალური აქტივობისათვის, იქმნება ბოლო რიგ ზემოქმედებათა ზეგავლენით. მაგალითად, ცოცხალ უჯრედში ფერმენტის კონფორმაციას განაპირობებენ ჰორმონები. პირიქით, ცილის აქტივობა შეიძლება მოიხსნას ამ კონფორმაციის შეცვლით. კონფორმაციული ცვლილების განსაზღვრისათვის მიმართავენ სხვადასხვა მეთოდებს, განსაკუთრებით ოპტიკური ბრუნვის დისპერსიას.

§ 9. ცილის მოლეკულური წონა

ცილა მაღალმოლეკულურ ნაერთს წარმოადგენს, რომლის ნაწილაკის სიდიდე ისეთ ოდენობას აღწევს, რომ მასზე უკვე არ ვრცელდება ის კანონზომიერება, რაც მიღებულია ჩვეულებრივ ნაერთებზე. რადგან ცილის მოლეკულის კონფიგურაცია, მისი აგრეგაციის ხარისხი და ზოგიერთ შემთხვევაში რეაქტიულობის უნარი აღვიდა იცვლება იმისდა მიხედვით, თუ რა პირობებში იმყოფება ცილა, ამიტომ მოლწონის განსაზღვრა იძლევა სულ სხვადასხვა რიცხვს. მხედველობაში მისაღება ის გარემოება, რომ ერთსა და იმავე პირობებში წარმოდგენილია სხვადასხვა ჰიდოიდის მოლეკულა და ჩვეულებრივად ისაზღვრება: არა ნამდვილი, არამედ საშუალო მოლეკულური წონა.

ცილის საშუალო მოლეკულური წონის განსაზღვრისათვის იყენებენ მაღალ-მოლეკულური ნაერთებისათვის სპეციალურად დამუშავებულ მეთოდებს, როგორცაა: წყლის ხსნარების ოსმოსური წნევა, დიფუზია და სედიმენტაცია. ამ მეთოდებიდან ყველაზე უფრო სრული მონაცემები ცილის მოლეკულური წონის შესახებ მიღებულია სედიმენტაციის სიჩქარის განსაზღვრით.

სედიმენტაციის სიჩქარე გარკვეულ დამოკიდებულებაშია ნაწილაკის სიდიდისა და რაიმე უფრო მეტი ნაწილაკის სიდიდით, მით უფრო მეტი სიჩქარით ვსვება ის ქვევით. სედიმენტაციის სიჩქარის განსაზღვრისათვის სვედბერგმა ულტრაცენტრიფუგით ისარგებლა, სადაც შესაძლებელი ხდება არა მარტო მოლეკულური წონების განსაზღვრა, არამედ ცილების ნარევის ფრაქციონირებაც. თანამედროვე ულტრაცენტრიფუგაში მიიღება ცენტრიდანული ძალის ველი, სადაც აჩქარება გრავიტაციის ძალას მილიონჯერ აღემატება.

ზოგიერთი ცილის მოლეკულური წონა, მიღებული ულტრაცენტრიფუგის საშუალებით

ცილის დასახელება	მოლწონა	ცილის დასახელება	მოლწონა
კვერცხის ალბუმინი	45000	ფერმენტი ურეაზა	473000
შრატის ალბუმინი	68000	ფერმენტი პეპსინი	35000
ადამიანის ჰემოგლობინი	68000	ფერმენტი რიბონუკლეაზა	12700
ელესტინი	310000	თამბაქოს მოზაიკის ვირუსი	4000000

როგორც ზემოთ მოტანილი ცხრილიდან ირკვევა, სხვადასხვა ცილის მოლეკულური წონა დიდ ოდენობას აღწევს. ზოგიერთი რთული ცილის წონა რამდენიმე მილიონამდე აღის. ცილების ექსპერიმენტულად ნაპოვნი მოლეკულური წონა პირობითი მაჩვენებელია. ის შეიძლება ერთ გარკვეულ ქიმიურ ინდივიდუუმს არ ეკუთვნოდეს. მაგალითად, ულტრაცენტრიფუგის საშუალებით დამტკიცდა, რომ ცილა ზეინი, შრატის გლობულინი და კაზეინი ჰომოგენური ცილა კი არ არის, არამედ ყოველი მათგანი რამდენიმე ცილის ნარევს წარმოადგენს.

§ 10. ცილის მოლეკულის გეომეტრიული ფორმა

ელექტრონულმა მიკროსკოპიამ, რენტგენოგრაფიულმა ანალიზმა, დიფუზიის სიჩქარისა და სიბლანტის სიდიდის განსაზღვრამ შესაძლებლობა მოგვცა ვამსჯელთ ცილის მოლეკულის გეომეტრიული ფორმის შესახებ. გამოკვლეულია, რომ ცილები, მათი მოლეკულების ფორმის მიხედვით, შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად: ფიბრილარული (ძაფისებური) და გლობულარული (სფერული) ცილები. პირველ ჯგუფს ეკუთვნის კუნთის ცილა — მიოზინი, თმის ცილა — კერატინი და აბრეშუმის ცილა — ფიბროინი. მეორე ჯგუფი აერთიანებს პროტოპლაზმატიური და ბიოლოგიური სითხეების ცილებს.

რენტგენოგრაფიული ანალიზისა და ელექტრონული მიკროსკოპიის საშუალებით დამტკიცდა, რომ პოლიპეტიდური ჯაჭვი შეიძლება იყოს α -სპირალისა და β -ფორმაში. მიოზინის, კერატინისა და სხვა ფიბრილარული ცილების β -ფორმა შეეფერება ფიბრილარული მოლეკულების ისეთ მდგომარეობას, რომლის

დროს პოლიპეტიდური ჯაჭვები გაშლილ მდგომარეობაში სიგრძეზე ლაგდება. შეკუმშული ცილა კოლაგენის ძაფი α-ფორმაში იმყოფება. ამ ცილის α-ფორ-
მიდან β-ფორმაში გადასვლა, და პირიქით ადვილად ხდება.

გლობულარული ცილებისათვის დამახასიათებელია სფერული, ანდა, უკეთ
რომ ვთქვათ, ბრუნვის ელიფსოიდის ფორმის მოლეკულები. ცხადია, ელიფსოი-
დებში გრძელი ღერძის შეფარდება მოკლესთან ერთზე მეტია. გლობულარული

ცილის დასახელება	ღერძების შეფარდება
შრატის ალბუმინი	6
რძის გლობულინი	4
კვერცხის ალბუმინი	5
ედესტინი	9

ცილების ფორმის შესახებ შესაძლებელია
ღერძების შეფარდების მიხედვით ვიმსჯელოთ.

გლობულარულ ცილებში ღერძებს შორის
შეფარდება 10-ზე ზევით არ აღის, მაშინ რო-
დესაც ფიბრილარული ცილების β-ფორმის
ღერძების შეფარდება რამდენიმე ათეულს და
ასეულებს აღწევს.

ცილაში შეიძლება გაირჩეს ორგვარი დაჯ-
გუფება. ჰიდროფილური ხასიათის დაჯგუფებებია: კარბოქსილის, ამინის, თიო,
ოქსი, იმინისა და კარბონილის ჯგუფი. მეორე სახის დაჯგუფებები ცილაში ჰიდ-
როფობური ხასიათისაა. ისინი წყალს არ იკავშირებენ. ამ დაჯგუფებებს ეკუთ-
ვნის ამინომჟავათა ნახშირბად-წყალბადის ნაშთები.

როგორც ფიბრილარულ, ისე გლობულარულ ცილებში ჰიდროფილური
ჯგუფები მოლეკულის გარე შრეს ქმნიან, ხოლო ჰიდროფობური ჯგუფები
მოლეკულის სიღრმეში იმალებიან. განსაკუთრებული მნიშვნელობა ამ მოვლე-
ნას ენიჭება გლობულარულ ცილებში. როგორც ნახსენები იყო, გლობულარუ-
ლი ცილების მოლეკულის გარე შრე წყლის ხსნარში ჰიდროფილური ჯგუფე-
ბისაგან უნდა იყოს აშენებული. მოლეკულის შიდა ფენებს ქმნის ჰიდროფობური
ჯგუფები. წყლის ის მოლეკულები, რომლებიც გლობულის ზედაპირთან უფრო
ახლოსაა მოთავსებული, ორიენტირდება დიპოლების ძალების მიმართულებით.
ამ წყლის ჩამოშორებისათვის საჭიროა გარკვეული ენერგიის დახარჯვა. ამგვა-
რად, წყლის შრე ხელს უწყობს ცილის გლობულების მდგომარეობას, აფერხებს
ხსნარიდან მათ გამოყოფას.

წყლის მიზიდვის უნარი ფიბრილარულ ცილებშიაც მკაფიოდ არის გამო-
ხატული. პოლარული დაჯგუფებების გარდა ამ ცილებს შეუძლიათ დაიკავშირონ
პოლიპეტიდური ჯაჭვების მარყუქებში წყლის ძალიან დიდი რაოდენობა. პო-
ლიპეტიდური ჯაჭვის კონფიგურაციის ცვლილებასთან ერთად იცვლება ცილის
მიერ წყლის დაჭერის უნარიც.

ამგვარად, ცილის მოლეკულის გეომეტრიული ფორმა წყალხსნარში, პირ-
ველ ყოვლისა, დამოკიდებულია პოლიპეტიდური ჯაჭვების ურთიერთგანწყო-
ბაზე. როდესაც პოლიპეტიდური ჯაჭვები სიგრძეზე განეწყობა, ჩვენ წინაშე
ფიბრილარული ცილებია. როდესაც პოლიპეტიდური ჯაჭვი იკეცება, წარმო-
იშობა გლობულარული ცილები. ცალკეული ჯაჭვების ურთიერთდაკავშირება
წყალბადის ბმის, ელექტროსტატიკური, დიპოლების და ვანდერვაალსის ძალე-
ბის საშუალებით ხორციელდება.

პოლიპეტიდების ჯაჭვების გარდა მოლეკულის კონფიგურაცია გარკვეულ
დამოკიდებულებაშია აღსორბილებული წყლის განლაგებასთან, რომლის მოლე-
კულები ორიენტირებულია ცილის მოლეკულაზე დიპოლური კავშირის ძალე-
ბით.

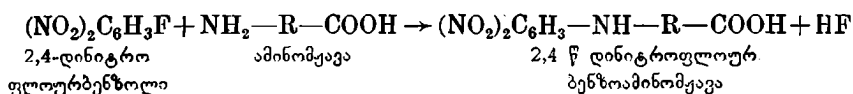
ბუნებაში გავრცელება აქვს ცილოვან ნივთიერებათა მრავალ წარმომადგენელს. მათი ურთიერთგანსხვავება, პირველ ყოვლისა, შემადგენელ ამინომჟავებზეა დამოკიდებული. პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში წარმოდგენილია რამდენიმე ამინომჟავა; ეს ჯაჭვები, თავის მხრივ, ურთიერთკავშირდება და ცილის რთულ მოლეკულას ქმნის. საგულისხმოა ის გარემოება, რომ ჩვეულებრივად ცილის ერთი ცალკეული პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ამინომჟავური შემადგენლობა შეიძლება მეორის მსგავსი არ იყოს. ამიტომ ცილების განსხვავება ისაზღვრება ჯაჭვის შემადგენლობით. ხშირად ცილა წარმოადგენს სხვადასხვა შემადგენლობის მქონე ჯაჭვების დაკავშირების პროდუქტს. ამიტომ საჭირო ხდება ცილის არა მარტო საერთო ამინომჟავური შემადგენლობის გარკვევა, არამედ ცალკეული შემადგენელი ჯაჭვებისაც.

ცილის სტრუქტურის დადგენის მეორე დიდი სიძნელე იმაში მდგომარეობს, რომ ჩვენ არ ვიცით ჯაჭვში ამინომჟავების მორიგეობა, არ ვიცით, თუ რომელ ამინომჟავას რომელი მოსდევს.

ცილის ამინომჟავური შემადგენლობის დადგენაში უაღრესად დიდი როლი მიუძღვის ქრომატოგრაფიისა და ელექტროფორეზის მეთოდებს. შესაძლებელი გახდა გარკვეულიყო არა მარტო ის, თუ რომელი ამინომჟავა და რა რაოდენობით არის წარმოდგენილი ცილაში, არამედ შესაფერი ნაბიჯები გადაიდგა იმისათვის, რომ ჯაჭვში ამინომჟავათა განლაგება გარკვეულიყო. ამინომჟავათა განლაგების წესის შესახებ უკანასკნელ დროს მიღებულია ზოგიერთი შედეგები შედარებით მარტივი შენების მქონე ცილების შემთხვევაში.

პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში ამინომჟავათა თანმიმდევრობის გარკვევის მიზნით, პირველ ყოვლისა, ისაზღვრება ის ამინომჟავები, რომელნიც ჯაჭვის დასაწყისში და ბოლოშია მოთავსებული — კიდური (ტერმინალური) ამინომჟავები.

მათი გარკვევა დამყარებულია იმაზე, რომ ტერმინალური ამინომჟავას ამინისა ან კარბოქსილის ჯგუფი თავისუფალია. ამინომჟავა თავისუფალი ამინის ჯგუფით იბოჭება 2,4 დინიტროფლუორბენზოლით, ცილის მომდევნო ჰიდროლიზის შემდეგ ნაწარმის გამოცალკევება და იდენტიფიკაცია უკვე სიძნელეს არ წარმოადგენს.



მეორე ტერმინალური ამინომჟავა, რომლის კარბოქსილის ჯგუფია თავისუფალი, პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან ჩამოსცილება ფერმენტ კარბოქსიპეპტიდაზის ხანმოკლე მოქმედებით. განთავისუფლებული ამინომჟავას რაობა ისაზღვრება ჩვეულებრივი წესით.

ცილის ტერმინალური ამინომჟავათა იდენტიფიკაციის შემდეგ წარმოებს პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ნარჩენის ფერმენტოლიზი სხვადასხვა პროტეაზებით. მიღება პეპტიდების ფრაგმენტები, სადაც თანმიმდევრობით ისაზღვრება ამინომჟავური შემადგენლობა, ტერმინალური ამინომჟავები და მათი თანმიმდევრობა. კვლევის შემდეგი ეტაპი მდგომარეობს დისულფიდური ხიდაკების ლოკალიზაციის გარკვევაში.

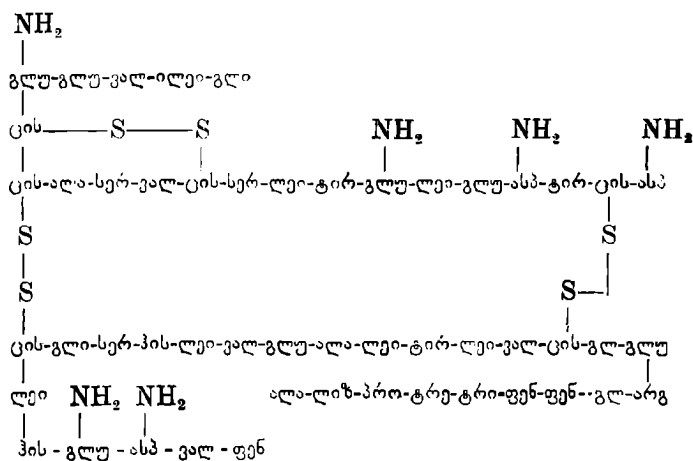
ცილების ამინომჟავური თანმიმდევრობის დადგენა დაკავშირებულია დიდი სიძნელეების დაძლევათან. ამიტომ ჯერჯერობით შესწავლილია მხოლოდ რამ-

დენიშე ცილა. მათ რიცხვს ეკუთვნის: ინსულინი, რიბოფლავინი, თამბაქოს მო-
ზაიკის ვირუსის ცილა, პეპსინი, ტრიპსინი, ქემოტრაპსინი, პაპაინი, მოვგლო-
ბინი, ჰემოვგლობინი, პეპტიდები-ჰორმონები; ზოგიერთი პროტამინი. მაგალითი-
ნათვის ქვემოთ მოტანილია ის შედეგები, რაც მიღებულია ცილა ჰორმონის —
ინსულინის შესწავლისას.

ინსტულისის მოლექულაში წარმოდგენილია 16 სხვადასხვა ამინომჟავა, რომ-
ლებიც ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა რამდენჯერმე მეორდება:

გლიჟოვლი	— გლ	4	ტიროზინი	— ტირ	4
იზოლეიცინი	— ილეი	1	ასპარაგინის მჟავა	— ასპ	3
ვალინი	— ვალ	5	ფენილალანინი	— ფენ	3
გლუტამინის მჟავა	— გლუ	7	ჰისტიდინი	— ჰის	2
ცისტეინი	— ცის	6	არგინინი	— არგ	1
ალანინი	— ალა	3	ტრეონინი	— ტრე	1
სერინი	— სერ	3	პროლინი	— პრო	1
ლეიცინი	— ლეი	6	ლიზინი	— ლიზ	1

ზემოთ ჩამოთვლილი 51 ამინომჟეა, სენგერის მიხედვით, დალაგებულია ინსტუინის მოლეკულაში შემდეგი თანმიმდევრობით:



როგორც ნახსენები იყო, ინსულინის გარდაღებისათვის ცნობილია აგრეთვე ზოგიერთი შედარებით მარტივი აღნაგობის ცილების პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში ამინომჟავათა მორიგეობა. ცილების ამ ჯგუფს ეკუთვნის თევზის სპერმის

ცილები. მაგალითისათვის ქვემოთ მოვიტანთ ერთ-ერთი პროტამინის კლუპეინის პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში ამინომჟავათა მორიგეობას. კლუპეინის ჯაჭვში მონაწილეობას ღებულობს სულ 33 ამინომჟავა:

არგინინი (ა)	22
პროლინი (პ)	3
ოქსიპროლინი (ოპ)	1
ვალინი (ვ)	3
სერინი (ს)	2
ალანინი (ალ)	2

ზემოხსენებული ამინომჟავები კლუპეინის პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში შემდეგნაირად ლაგდება:

ა-ა-პ-ა-ა-ვ-ს-ა-ა-ა-ა-ოპ-ვ-ა-ა-ა-ა-პ-ალ-ა-ა-ა-ა-ს-ა-ა-ა-ა-ვ-ალ-ა-ა

ინფორმაცია იმის შესახებ, თუ როგორი თანმიმდევრობა უნდა ჰქონდეს ამინომჟავებს ამა თუ იმ ცილაში, „ჩაწერილია“ უჯრედის გენეტიკური ნიშანთვისებების მატარებელი დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავას (დნმ) სხვადასხვა ადგილას. დნმ-ი შეიცავს ოთხ ფუძეს, რომლებიც მრავალჯერ მეორდება სხვადასხვა წყობით მის ჯაჭვში. თითოეული ამინომჟავა „ჩაწერილია“ დნმ-ში სამი თანმიმდევრული ფუძის, ტრიპლეტის საშუალებით. დნმ-ზე, როგორც მატრიცაზე, სინთეზირდება საინფორმაციო რიბონუკლეინმჟავას (რნმ-ის) ჯაჭვი ისე, რომ მასში შემავალი ფუძეები დგება დნმ-ის შესატყვისი ფუძის მოპირდაპირედ. დნმ-იდან ინფორმაციის „გადათარგმნის“ შემდეგ სრულიად ჩამოყალიბებული რნმ-ი გადინაცვლებს რიბოსომებზე, რომლებიც უზრუნველყოფენ მასზე ცილის სინთეზს. ერთდროულად თითოეული ამინომჟავა კავშირდება საკუთარ რნმ-თან, ის კი—შესაბამისი უბნით ინფორმაციულ რნმ-ზე, მისთვის განკუთვნილ ადგილზე. დამეზობლებული ამინომჟავები უკავშირდება რა ერთმანეთს, წარმოქმნიან ცილის ჯაჭვს საჭირო თანმიმდევრობით. ამ გზით წარმოებს ყოველგვარი ცილის უმეცდომო სინთეზი გენეტიკური ინფორმაციის შესაბამისად.

დანარჩენი ცილების შემთხვევაში ჩვენ ჯერ კიდევ არ ვიცით ჯაჭვში ამინომჟავათა მორიგეობა, მიუხედავად იმისა, რომ ბევრ შემთხვევაში ცნობილია მათი ზუსტი ამინომჟავური შემადგენლობა და განსაზღვრულია მოლეკულური წონა. იმის წარმოსადგენად, თუ რა ფარგლებში იცვლება ცილების ამინომჟავური შემადგენლობა, ქვემოთ ცხრილში მოტანილია ზოგიერთი მაგალითი. აქ ცილების მოლეკულური წონა მიღებულია 100 000 და ამ რიცხვზე გაანგარიშებულია ამინომჟავათა რაოდენობა. ასეთი გაანგარიშება აადვილებს ერთი ცილის მეორესთან შედარებას.

ზოგიერთი ცილის ამინომჟავური შემადგენლობა

	კვერცხის ალბუმინი	მიოზინი	კაზეინი	ელვტინი	ზეინი
არგინინი	33	40	23	96	10
ჰისტიდინი	15	11	21	19	8
ლიზინი	42	70	56	16	0
კლუტამინის მჟავა	109	150	150	141	182
ასპარაგინის მჟავა	61	67	50	90	35
გლიკოკოლი	43	25	6	51	—

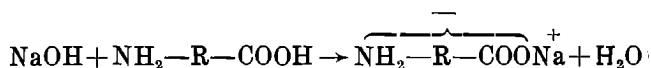
	კვერცხის ალბუმინი	მიოზინი	კაზეინი	ელესტინი	ზეინი
ალანინი	75	73	36	48	118
ვალინი	39	22	51	41	30
ლეიციანი	121	119	120	92	171
იზოლეიციანი					
პროლინი	28	16	92	31	91
ფენილალანინი	45	16	39	36	36
სერინი	77	57	56	60	67
ტრეონინი	34	41	38	32	29
თიროზინი	22	19	35	24	29
ოქსიპროლინი	0	0	17	—	—
ტრიპტოფანი	13	4	13	7	1
ცისტეინი	13	12	3	12	7
მეთიონინი	35	23	23	16	16
ამინომჟავათა საერთო რაოდენობა	805	745	829	812	830

ზემოთ მოტანილ ცხრილში საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ მეტი რაოდენობით ცილაში წარმოდგენილია მონოამინობიკარბონის მჟავები.

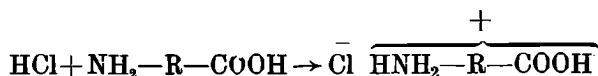
§ 12. ცილა როგორც კოლოიდი

მოლეკულის სიდიდის გამო ცილა ყოველთვის კოლოიდურ ხსნარს იძლევა, მაშინაც კი, როდესაც ის მოლეკულური დისპერსიის სახით არის წარმოდგენილი. ცილის ნაწილაკის (მიცელას) სტაბილობა ხსნარში დამოკიდებულია უმთავრესად მის კავშირზე დისპერსულ არესთან — წყალთან. ყველა აგენტი, რომელიც ამ კავშირზე მოქმედებს, იწვევს ცილის ხსნარების ფიზიკური მდგომარეობის ცვლილებას.

მეორე ფაქტორი, რომელსაც დიდი გავლენა აქვს ცილის ხსნარის ფიზიკურ-ქიმიურ თვისებებზე, არის ნაწილაკის ელექტრული მუხტი. ცილა აშენებულია ისეთი სტრუქტურული ელემენტებისაგან, რომლებსაც ამფოტერული ბუნება აქვთ. ცილის მოლეკულაში ეს თვისება შენარჩუნებულია. იმისდა მიხედვით, თუ წყალბად-იონთა როგორი კონცენტრაციის მქონეა დისპერსული არე, იცვლება აგრეთვე ცილის მოლეკულის მუხტის ნიშანიც. მაგალითად, ტუტე არეში ცილის ნაწილაკი დამუხტული იქნება უარყოფითად:



ხოლო მეჟვე არეში ნაწილაკი იმუხტება დადებითად:



შეიძლება არეში შეექმნათ წყალბად-იონთა ისეთი კონცენტრაცია, როდესაც ცილის ნაწილაკს უარყოფითი და დადებითი მუხტები თანაბარი რაოდენო-

ბით ექნება; წყალბად-იონთა ამ კონცენტრაციას ეწოდება ცილის იზოელექტრული წერტილი. სხვადასხვა ცილას ახასიათებს შემდეგი იზოელექტრული წერტილები:

ცილის ნაწილაკი იზოელექტრულ წერტილში იმყოფება არასტაბილურ მდგომარეობაში, რადგან ის შეიცავს დადებითი და უარყოფითი მუხტების თანაბარ რაოდენობას. ამიტომ, როდესაც სურთ ცილის ხსნარიდან გამოყოფა, უმჯობესია ხსნარი დაიყვანონ

პროტეინი	pH	პროტეინი	pH
გლიადინი	4,2	ოქსი-ჰემოგლობინი	6,7
ელატინი	4,7	შრატის ალბუმინი	4,7
კაზეინი	4,7	შრატის გლობულინი	5,4
მიოზინი	6,4	ელესტინი	6,7

იზოელექტრულ წერტილამდე. ამ დროს ცილა განიცდის უმცირეს ჰიდრატაციას, აქვს უმცირესი სიბლანტე და უფრო მგრძნობიარეა ისეთი აგენტებისადმი, რომლებიც მას წყალს ართმევს, მაგალითად, სპირტისა და აცეტონის მიმართ.

როგორც ყოველივე კოლოიდი, ცილა ელექტროლიტებისადმი მეტად მგრძნობიარეა. ელექტროლიტის მიმატებისას ცილის ნაწილაკმა შეიძლება დაკარგოს ელექტრული მუხტი, მაგრამ ხსნარიდან ის არ გამოიყოფა, სანამ მისი კავშირი წყალთან არ შესუსტდება. მაშასადამე, ელექტროლიტების მიმატებით ცილა განიცდის კოაგულაციას უფრო იოლად, როდესაც ის დაყვანილი იქნება იზოელექტრულ წერტილამდე. მისი კავშირი გამხსნელთან შესუსტდება და ნაწილაკი დაკარგავს გამხსნელის უმეტეს ნაწილს. ეს კი იმას ნიშნავს, რომ ცილის ჰიდროფილური ნაწილაკი გარდაიქმნება ჰიდროფობურ ნაწილაკად. ამ მიზნის მისაღწევად საჭიროა ან ისეთი ნივთიერების მიმატება, რომლის წყალთან კავშირი უფრო მეტი იქნება, ვიდრე ცილის, ან ისეთი პირობების შექმნა, რომლის დროს ცილის ჰიდროფილურ ნაწილაკს ირგვლივ ჰიდროფობური გარსი შემოეკვრება. პირველი შემთხვევის მაგალითს წარმოადგენს ცილის დალექვა სპირტის ან აცეტონის საშუალებით.

სპირტი და აცეტონი, როგორც ძლიერი ჰიდროფილური ნივთიერებებია, ცილის ნაწილაკს წყალს ართმევენ. ასეთ ნარევეში ელექტროლიტის მიმატებისას ცილა ზედმეტ ელექტრომუხტს კარგავს და კოაგულაციას ადვილად განიცდის. ჰიდროფობური გარსის შესაქმნელად საჭიროა ისეთი ნივთიერების მიმატება, რომელსაც პოლარული შენების მოლეკულები აქვს; ცილის ნაწილაკის ჰიდროფილური მოლეკულების ჯგუფები ამ შემთხვევაში ორიენტირებული იქნებიან გამხსნელისაკენ. ჰიდროფობური ჯგუფების საწინააღმდეგო მიმართულების გამო ჰიდროფილური ნაწილაკის ირგვლივ შეიქმნება ჰიდროფობური გარსი და კოლოიდი გადავა არასტაბილურ მდგომარეობაში.

ჰოფმეისტერმა შეისწავლა სხვადასხვა ანიონისა და კათიონის გავლენა კვერცხის ალბუმინის ხსნარის კოაგულაციაზე; მან ანიონები ისეთ რიგში დაალაგა, სადაც ყოველი წინამორბედი წვერის ზემოქმედება მომდევნოზე უფრო ძლიერია:

ჰოფმეისტერი ანიონების რიგი: ციტრატი>ტარტრატი>სულფატი>აცეტატი>ქლორიდი>ნიტრატი>იოდიდი>როდანიდი.

ჰოფმეისტერი კათიონების რიგი: ლითიუმი>ნატრიუმი>კალიუმი>ამონიუმის იონი.

იმ შემთხვევაში, როდესაც ცილის ნაწილაკი უარყოფითადაა დამუხტული, მასზე მოქმედებას იჩენს კათიონები იმ თანმიმდევრობით, რომელიც მოტანილია

ჰოფმესტერის რიგში. დადებითად დამუხტულ ცილის ნაწილაკზე მოქმედებს უარყოფითად დამუხტული ანიონები და იწვევს მის განუხტევას. ამ მოვლენისაგან განირჩევა ცილის კოაგულაცია, გამოწვეული მარილის მიმატებით, რომელსაც გამომარილება ეწოდება. გამომარილება არის ცილის ხსნარის დეჰიდრატაცია — წყლის წართმევა. რაც უფრო ჰიდროფილურია მარილი, მით უფრო მეტი სიძლიერით წარმოებს წყლის წართმევა; ხსნადობის შემცირების გამო ცილა ხსნარიდან ილექება.

გამომარილების პრინციპზეა აგებული ცილის პრეპარატების დამზადება. უჯრედში და ბიოლოგიურ სითხეებში ყოველთვის გვაქვს ცილოვან ნივთიერებათა ნარევი. როდესაც სურთ ამ ნარევიში ცილების ერთიმეორისაგან გამოცალკევება, ხსნარს მარილს უმატებენ. მარილის განსაზღვრული კონცენტრაციის მიღწევისას ერთ-ერთი ცილა იწყებს დალექვას. ეს არის გამომარილების ქვედა საზღვარი. მარილის კონცენტრაციის შემდეგი გადიდებისას ცილის ნალექი მატულობს და ბოლოს დალექვა წყდება; ამით ვალწვეთ გამომარილების ზედა საზღვარს. თუ ხსნარი მეორე ცილასაც შეიცავს, მარილის ხელახალი მიმატებით აგრეთვე მეორე ცილაც დაიწყებს დალექვას. გამომარილება შექცევად პროცესს წარმოადგენს, რადგან მარილის მოშორებისას ცილა ისევ ხსნარში გადადის. გამომარილებისათვის ხმარობენ:



ზოგიერთი ცილის ხსნარები გაცხელებისას განიცდის არაუქუქცევად კოაგულაციას, რის შედეგად ცილა დენატურირდება, მაგალითად, კვერცხის ალბუმინი. ამ დროს ცილის მაკრომოლეკულაში ხდება ფიზიკური და ქიმიური ხასიათის ცვლილებები. არსებობს ცილის დენატურაციის მრავალგვარი სახე იმისა და მიხედვით, თუ რომელი აგენტი იწვევს დენატურაციას: რადიოგამოსხივება, ულტრაიისფერი სხივები, ულტრაბგერები, პოლარული ნაერთები, წყალბად-იონთა კონცენტრაციის ცვლილება და სხვ. ყველა ზემოხსენებული აგენტის ზემოქმედებისას ცილა კარგავს პირვანდელი ხსნადობის უნარს და კატალიზურ აქტივობას. ცილის დენატურაციას თან სდევს იმ სუსტი ბმების მოსპობა, რომლებიც გარკვეულ როლს ასრულებენ პოლიპეპტიდური ჯაჭვების მეორეული და მესამეული სტრუქტურის შექმნაში.

იმისდა მიხედვით, თუ რომელი აგენტი მოქმედებს, რა ხანგრძლივობითა და რა ინტენსივობით, ცილის სტრუქტურული ცვლილებები სხვადასხვა რაოდენობას აღწევს. გარკვეული მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ობიექტს, რაზედაც დენატურაციის გამოწვევი აგენტი მოქმედებს. რაც უფრო რთული შენების არის ცილა, მით უფრო ღრმა ცვლილებები გამოიწვევა მასში დენატურაციის დროს.

გლობულარულ ცილებში დენატურაციის დროს ადგილი აქვს პოლიპეპტიდური ჯაჭვების გაშლას. შედეგად ის დაჯგუფებები, რომლებიც დენატურაციამდე გარეშე ზემოქმედებისაგან დაცული იყო, ახლა შიშვლდებიან. ამის გამო დენატურირებული ცილის რეაქციის უნარი, ნატივით ცილასთან შედარებით, მატულობს. ეს პირველად დადასტურებული იყო რეაქციით სულფჰიდრილის ჯგუფებზე. დენატურირებულ ცილას ახასიათებს ადსორბციის უნარის ზრდა მთელი რიგი ნაერთების მიმართ. ამ მოვლენით უნდა აიხსნას საღებავების დაქერის უნარის მატება მკვდარი პროტოპლაზმის მიერ.

დენატურაციის დროს სუსტი ბმები ირღვევა და შეიძლება წარმოშვას ახა-

ლი ხიდაკები. ეს ხელს უწყობს წყალში უხსნადი აგრეგატების წარმოშობას და დენატურირებული ცილების შედედებას.

უქანსკენელ დროს დიდ ყურადღებას იპყრობს ცილების ხსნარების თვისებებზე სხივური ენერგიის გავლენა. რადიოგამოსხივება, რენტგენის და ულტრა-ისწყურის სხივები ცილის მოლეკულის სტრუქტურის დრმა ცვლილებებს იწვევენ. ფიზიკური ხასიათის ცვლილებები დაკავშირებულია ცილის მაკრომოლეკულის დეზაგრეგაციასთან. ქიმიური ხასიათის ცვლილებები გამოწვეულია სხივური ენერგიის შთანთქმით.

საწინააღმდეგო ნიშნის მქონე იონის მიზიდვის გამო იცვლება ცილის ელექტროქიმიური თვისებები, რის შედეგად ადგილი აქვს ცილის იზოელექტრული წერტილის ან მატებას, ან შემცირებას იმისდა მიხედვით, თუ რომელი იონის — ანიონის თუ კატიონის შერჩევით შთანთქმას ჰქონდა ადგილი. ფოსფატ-იონის შემთხვევაში ადგილი აქვს იზოელექტრული წერტილის გაზრდას, კალციუმის იონი კი მის შემცირებას იწვევს.

ელექტროსტატიკურ მიზიდულობას ადგილი აქვს არა მარტო დამატებული ელექტროლიტის მიმართ. თვით ცილის მოლეკულები ელექტროსტატიკურად კავშირდება ერთიმეორესთან და იქმნება აგრეგატი. დაკავშირება წარმოებს საწინააღმდეგო ნიშნის მქონე დაჯგუფებებით.

განსაკუთრებულ ინტერესს იწვევს ცილის დაკავშირება სხვა ორგანულ ნაერთებთან. ეს დაკავშირება შეიძლება იყოს როგორც ელექტროსტატიკური, ისე მოლეკულთაშორისო (ვანდერვალსის) ძალებით. მიიღება კომპლექსი, რომლის ერთი ნაწილი ცილოვანი ნივთიერებაა, ხოლო მეორე არაცილოვანი. ელექტროსტატიკური ბმა შეიძლება წარმოებდეს იონიზირებულ დაჯგუფებებს შორის (იონური კავშირი) და პოლარულ, მაგრამ არაიონიზირებულ დაჯგუფებებს შორისაც (დიპოლური კავშირი). ამ დაკავშირებათა ჯგუფს ეკუთვნის წყალბადის ბმაც. თუ დიპოლები ერთიმეორესთან ახლოსაა, მათ შორის მოქმედი ძალა უახლოვდება იმ ოდენობას, რაც იონთა შორის მოქმედების დროს არსებობს. მაგრამ თუ დიპოლები ერთიმეორეს დასცილდა, მაშინ მათ შორის მოქმედი ძალა შესამჩნევად მცირდება. ამიტომ ტემპერატურის მომატება ნაკლებ გავლენას ახდენს იონთაშორის მოქმედ ძალაზე და ძალიან ამცირებს დიპოლთაშორის მოქმედების ძალას. მიუხედავად ამისა, ბევრ შემთხვევაში დიპოლურ კავშირებს, მათი სიმრავლის გამო, უფრო მეტი მნიშვნელობა ენიჭებათ.

მესამე სახის კავშირი, რომელიც ცილის მოლეკულებს შორის მონაწილეობს, გაპირობებულია მოლეკულების არაპოლარულ ჯგუფებს შორის ურთიერთობით. ამ ურთიერთქმედების ენერგია გაცილებით უფრო მცირეა, ვიდრე იონური და დიპოლური ბმის ენერგია. მაგრამ მათ დიდი მნიშვნელობა ენიჭებათ იმ შემთხვევაში, როდესაც ადგილი აქვს გრძელი ჯაჭვების ურთიერთმოქმედებას, მაგალითად, ცხიმოვანი მჟავების შემთხვევაში. გრძელ ჯაჭვებს დეფორმირების უნარი აქვთ და ამით ადვილდება ნახშირწყალბადების ნაშთების მიახლოება ცილის შესატყვის დაჯგუფებებთან. როდესაც ლიპიდი ცილას უკავშირდება, არაპოლარულ ურთიერთქმედებას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება.

ცილების რეაქცია ნუკლეინის მჟავებთან, ნახშირწყლებთან, ორგანულ ფუძეებთან ძირითადად ელექტროსტატიკური ხასიათისაა. მაგრამ ამასთანავე ამ ნაერთების ნახშირწყალბადების ნაშთებს ცილის არაპოლარულ დაჯგუფებებთან დაკავშირებაში გარკვეული მნიშვნელობა უნდა ენიჭებოდეს.

ცილის დაშლის უკანასკნელი პროდუქტი ამინომჟავებია. მაგრამ სანამდე ჰიდროლიზი ამინომჟავამდე დავიდოდეს, მიიღება შუალედი პროდუქტების მთელი რიგი: ჯერ მალალმოლეკულური პოლიპეტიდები და შემდეგ დაბალმოლეკულური დი- და ტრიპეტიდები. ფერმენტული ჰიდროლიზიც საფუძვრებით წარმოებს. ცნობილია ფერმენტები, რომლებიც პოლიპეტიდურ ჯაჭვში სხვადასხვა ამინომჟავას დაკავშირებაზე სპეციფიკურად მოქმედებს. პეპსინის მოქმედებისას ცილები პეპტონებად იშლება. პეპტონები თავისი თვისებებით პოლიპეტიდებს უახლოვდებიან.

ცილის ჰიდროლიზური დაშლა მჟავების გავლენით რამდენიმე ათეული საათის განმავლობაში წარმოებს და ისიც შედარებით მაღალ ტემპერატურაზე. ამის გამო მჟავები მოქმედებენ არა მარტო იმ კავშირების მიმართ, რომელთა მეოხებით ამინომჟავები ერთიმეორესთან არიან დაკავშირებული ცილის მოლეკულაში; ჰიდროლიზურ დაშლას თან ზღვეს აგრეთვე ზოგი ამინომჟავას მეორადი გარდაქმნები (ამიდის ჯგუფის ჩამოშორება ამონიაკის სახით, ანჰიდრიდების წარმოშობა და სხვ.).

ჰიდროლიზის სისრულის კრიტერიუმად მიჩნეულია ბიურეტის უარყოფითი რეაქცია, ხოლო ჰიდროლიზის ხარისხის განსაზღვრისათვის მიმართავენ ვანსლანის მეთოდს, რომლითაც თავისუფალი ამინის ჯგუფების მატება ისაზღვრება.

ვინაიდან ამინომჟავებს შორის კავშირი α-ამინოჯგუფებისა და კარბოქსილის ჯგუფებით ხორციელდება, მონოამინოდიკარბონმჟავას თავისუფალი რჩება ერთი კარბოქსილი, ხოლო დიამინომონოკარბონმჟავას—ერთი ამინოჯგუფი. ამიტომ ცილას ახასიათებს როგორც მჟავას, ისე ფუძის თვისებები. იმ შემთხვევაში, როდესაც მოლეკულაში თავისუფალი კარბოქსილის ჯგუფები ამინისას სჭარბობენ, ცილა სუსტი მჟავას ფუნქციის მატარებელია. ცილის ამგვარ მაგალითს წარმოადგენს კაზეინი. კაზეინი ადვილად იხსნება ტუტის ხსნარებში და იძლევა ნატრიუმისა და კალიუმის კაზეინატებს. მეორე მხრივ, თუ ცილის მოლეკულაში თავისუფალი ამინის ჯგუფები სჭარბობენ, მაშინ ცილას ფუძის ხასიათი უფრო გამოუმჯავებული აქვს, მაგალითად, პროტამინებისა და ჰისტონების შემთხვევაში. ცილის მოლეკულაში თავისუფალი კარბოქსილის ჯგუფების წყარო არის გლუტამინისა და ასპარაგინის მჟავები, ხოლო თავისუფალი ამინის ჯგუფების—დიამინომჟავები (ლიზინი, არგინინი და ჰისტიდინი).

მასმადამე, ცილას მარილების მოცემის უნარი აქვს ისევე, როგორც ამინომჟავებს. ცილას თავისი თავისუფალი ამინის ჯგუფის საშუალებით შეუძლია დაუკავშირდეს მთელ რიგ ორგანულ და მინერალურ მჟავებს და ზოგიერთ შემთხვევაში მოგვცეს მარილები ნალექის სახით. მაგალითად, წყალში უხსნადი მარილები მიიღება ტანინის, ტრიქლორძმრის, მეტაფოსფორის, ვოლფრამის, ფოსფოვოლფრამის, მოლიბდენის, პიკრინისა და სულფოსალიცილის მჟავების ზემოქმედებით. ცილის რაოდენობითი დალექვისათვის შესაძლებელია მივმართოთ მძიმე მეტალების მარილებსაც. მაგალითად, ვერცხლისწყალი, ბისმუტი, სპილენძი და ტყვია დიდი რაოდენობით დალევენ ცილას განსაზღვრულ პირობებში. ეს ნალექი უნდა წარმოვიდგინოთ როგორც მეტალის შეერთება ცილის კარბოქსილთან.

ცილის მნიშვნელოვან დამახასიათებელ თვისებად უნდა ჩაითვალოს აგრეთვე ცილის ხსნარის ფერადი რეაქციები. ამ რეაქციების საშუალებით შესაძლე-

ბელის სხვადასხვა ობიექტში ცილის არსებობის დამტკიცება. ვინაიდან ცილის ფერადი რეაქცია, პირველ ყოვლისა, დამოკიდებულია მასში შემავალ ამინომჟავებზე, ამ რეაქციების საშუალებით ჩვენ ვსაზღვრავთ ამა თუ იმ ამინომჟავას არსებობას. იმ შემთხვევაში, როდესაც რომელიმე ამინომჟავა არ არის წარმოდგენილი ცილაში, მაშინ ცილაზე დამახასიათებელი რეაქცია უარყოფით შედეგს იძლევა. მაგალითად, ეგრეთ წოდებული მ ი ლ ო ნ ი ს რეაქცია იმაში მდგომარეობს, რომ ცილის ხსნარის აღულებსას ვერცხლისწყლს ჟანგისა და ქვეყანგის მარილის ხსნართან აზოტის მჟავაში მიიღება ალუბლისფერი. ეს რეაქცია დამახასიათებელია ამინომჟავა ტიროზინისათვის. ცილა, რომელიც ტიროზინს არ შეიცავს, მ ი ლ ო ნ ი ს რეაქციას არ იძლევა.

დიდი მნიშვნელობა მიენიჭა ამინომჟავას რეაქციას ნინჰიდრინთან. უკანასკნელ დროს ამ რეაქციას მიმართავენ ცილის ჰიდროლიზატის ქრომატოგრაფიის შემდეგ გამოცალკევებულ ამინომჟავათა იდენტიფიკაციისათვის და რაოდენობითი განსაზღვრისათვის.

საკუთრივ ცილისათვის დამახასიათებელია ბიურეტის რეაქცია. ეს რეაქცია დამყარებულია ცილის მოლეკულაში არსებულ ისეთ კავშირზე, რომელიც იმავე დროს ბიურეტშიც არის წარმოდგენილი, სახელდობრ, მჟავა-ამიდური კავშირი —CO—NH—. ბიურეტის რეაქციის ჩასატარებლად საჭიროა ცილის ხსნარს დავუმატოთ სპილენძის სულფატი და შემდეგ ტუტის ზედმეტი რაოდენობა, სითხე იისფრად იღებება. იმ შემთხვევაში, როდესაც ცილამ ჰიდროლიზური დაშლა განიცადა და ზემოხსენებული კავშირი დაშლის პროდუქტებში უკვე წარმოდგენილი არ არის, ბიურეტის რეაქცია უარყოფით შედეგს იძლევა. ვინაიდან მჟავა-ამიდურ კავშირს ყოველი ცილა შეიცავს, ამისათვის ბიურეტის რეაქცია დამახასიათებელია ყველა ცილისათვის და მას რაოდენობითი განსაზღვრისათვის იყენებენ. ფართო გამოყენება აქვს აგრეთვე ლოურის მეთოდს, რომლის საფუძველს წარმოადგენს ფერადი რეაქცია ვოლფრაშსა და არომატულ ამინომჟავას შორის.

§ 14. ცილის სარეაქციო უნარი

საჭიროა ცალკე განვიხილოთ ცილის ის რეაქციები, რომლებიც საფუძვლად უდევს მის ქცევას ცოცხალ სისტემებში.

ამინომჟავები ცილაში ურთიერთკავშირდება მჟავა-ამიდური კავშირით, ე. ი. იმ ჯგუფებით, რომლებიც ამინომჟავას ამფოტერულ ბუნებას ანიჭებს. ცილაში ამ ჯგუფების რეაქციის უნარი წყალბადის ბმების წარმოშობაში ვლინდება. გარდა ამისა, ცილის მოლეკულის რეაქციის უნარი დამოკიდებულია ამინომჟავებში კიდევ დამატებით არსებულ დაჯგუფებებზე. ამ დაჯგუფებებს ამინომჟავათა გვერდითი ჯაჭვები წარმოადგენს. ამ თვალსაზრისით ყველა ამინომჟავა შეიძლება დაიყოს შემდეგ ოთხ ჯგუფად:

1. ამინომჟავები არაპოლარული გვერდითი ჯაჭვით (გლიკოკოლი, ალანინი, ვალინი, ლეიცილი, იზოლეილი, პროლინი, ფენილალანინი, ცისტეინი, მეთიონინი, ტრიპტოფანი).

2. ამინომჟავები, რომელთა გვერდითი ჯაჭვი დისოცირდება როგორც მჟავა (გლუტამინისა და ასპარაგინის მჟავები).

3. ამინომჟავები, რომელთა გვერდითი ჯაჭვი დისოცირდება როგორც ფუძე (არგინინი, ჰისტიდინი, ლიზინი).

4. ამინომჟავები პოლარული, მაგრამ არაიონიზირებული გვერდითი ჯაჭვებით (ცისტეინი, სერინი, ტრეონინი, ტიროზინი, ასპარაგინი, გლუტამინი).

ამინომჟავების ზემოხსენებული ფუნქციური ჯგუფები ცილაში თავისუფალ მდგომარეობაშია და მათი საშუალებით ცილა სხვა ნაერთებთან რეაგირებს. იზოელექტრული ცილა ელექტრულ ველში არ მოძრაობს. ეს იქიდან გამომდინარეობს, რომ ცილა ჩვენ უნდა წარმოვიდგინოთ როგორც დიდი დიპოლი. მჟავე არეში ის გადაადგილდება კათოდისაკენ, ხოლო ტუტე არეში — ანოდისაკენ. ეს იმაზეა დამოკიდებული, რომ მჟავე არეში ცილა ანთავისუფლებს პროტონს, ხოლო ტუტე არეში ის იძენს პროტონს. ეს იმის მიზეზია, რომ წყალბად-იონთა კონცენტრაციის შეცვლა ძალიან დიდ გავლენას ახდენს ცილის ფიზიკურ-ქიმიურ მდგომარეობაზე.

წყალბად-იონთა გარდა ცილა ადვილად რეაგირებს სხვა იონებთან, კერძოდ, კალიუმის, კალციუმის, მაგნიუმის და ფოსფატის. ერთვალენტოვანი იონები (კალიუმი, ნატრიუმი, ქლორი) ცილასთან გაცილებით უფრო ნაკლებ მჭიდროდ კავშირდება, ვიდრე ორვალენტოვანი იონები. უკანასკნელ შემთხვევაში კავშირი იმდენად მჭიდროა, რომ დიალიზითა და ელექტროფორეზით მათი ჩამოცილება ვერ ხერხდება. ეს გარემოება მრავალვალენტოვანი იონების შედარებით დიდი ელექტროსტატიკური მიმზიდველობით აიხსნება.

§ 15. იმუნური რეაქცია

იმუნიტეტის მოვლენას საფუძვლად უდევს სისხლის შრატის ცილების გარკვეული ფრაქციის რეაგირების უნარი ორგანიზმში გარედან შემოსული ზოგი უცხო აგენტის მიმართ. დიდი ხანი ცნობილია, რომ თუ ორგანიზმში შემოიჭრა მისთვის უცხო ნივთიერება, უჯრედებს, ცილებს ანდა ტოქსინებს სახით, სისხლში ჩნდება გარკვეული შენების მქონე ცილა, რომელსაც მინიჭებული აქვს უნარი გააბათილოს მათი უარყოფითი ზემოქმედება. უცხო ნივთიერებას, რომელსაც შეუძლია ეს ძვრები გამოიწვიოს ორგანიზმში, ეწოდება ანტიგენი, ხოლო იმ ცილას, რომელიც იქმნება სისხლში მის საწინააღმდეგოდ — ანტისხეული. საგულისხმოა ის ფაქტი, რომ ანტისხეულის სინთეზის უნარს ორგანიზმი ინარჩუნებს ანტიგენის მოცილების შემდეგაც და ამიტომ ორგანიზმში იმუნური რჩება, ე. ი. ანტიგენის ხელშეორედ შეჭრის შემთხვევაში ის უკვე არსებული ანტისხეულის საშუალებით ნეიტრალდება.

ანტისხეული სისხლის პროდუქტს წარმოადგენს, ის ცილოვანი ბუნების არის და იმყოფება შრატის ცილების გამა-გლობულინების ფრაქციაში. ანტისხეულები, იმისდა მიხედვით, თუ რა ბუნებისა არის ანტიგენი, სხვადასხვა თვისებების და შენების ცილებს წარმოადგენენ. მათი მოლწონა იცვლება 160.000—320.000 ფარგლებში. მათ შორის არჩევენ ლიზინებს (აქვთ უცხო უჯრედის ლიზისის, დაშლის უნარი), აგლუტინინებს (აქვთ უცხო უჯრედების ურთიერთშეთრების უნარი), ანტიტოქსინებს (ანეიტრალებენ ტოქსინებს), პრეციპიტინებს (ლექავენ ცილას) და სხვ. ცალკე უნდა აღინიშნოს ცილოვანი ბუნების კომპლექსი — პროპერდინი, რომელიც ინაქტივირებს ვირუსებს და სპოზს ბაქტერიებს. პროპერდინი რთული კომპლექსია, რომელიც შეიცავს ცილის გარდა ლიპიდებს და პოლისაქარიდებს. მისი მოლწონა დაახლოებით ერთ მილიონს უდრის.

იმუნური რეაქცია, ე. ი. რეაქცია ანტიგენსა და ანტისხეულს შორის, უაღრესად სპეციფიკურია. ეს იმას ნიშნავს, რომ ყოველი ცალკეული ანტიგენის საწინააღმდეგოდ ერთი გარკვეული ანტისხეული სინთეზირდება. დიდი შრომა იყო გაწეული, ერთი მხრივ, იმის გასარკვევად, თუ რა მექანიზმი უდევს საფუძვლად ანტისხეულების სინთეზს და, მეორე მხრივ, თუ როგორ, რა ბმებით კავშირდება ანტიგენი ანტისხეულთან. ანტისხეულის სინთეზი, როგორც გამოირკვა, წარმართება გენეტიკური მექანიზმით, ხოლო ანტიგენის დაკავშირება ანტისხეულთან უნდა ხორციელდებოდეს იძირითადად იმ მექანიზმების საშუალებით, რაც უდევს საფუძვლად ფერმენტის მოქმედებას სუბსტრატზე. ეს იმას ნიშნავს, რომ ანტისხეულში წარმოდგენილი უნდა იყოს ანტიგენის შემბოჭველი დაჯგუფებები. არსებობს მონაცემები იმის მტკიცებისათვის, რომ ანტისხეულის ამ დაჯგუფებაში მოცემულია გარკვეულ ამინომჟავათა ანსამბლი მათი სარეაქციო ჯგუფებით, პოლარული და არაპოლარული გვერდითი ჯაჭვები და სხვ.

§ 16. ცილოვან ნივთიერებათა კლასიფიკაცია

ცხადია, რომ ცილოვან ნივთიერებათა კლასიფიკაცია ხელოვნური იქნება, სანამ ყველა ცილის სტრუქტურა არ გაირკვევა. დღესდღეობით მიღებული კლასიფიკაცია დამყარებულია, ერთი მხრივ, ცილების წარმოშობაზე და, მეორე მხრივ, მათ მოლეკულაში შემავალ ამინომჟავათა რაოდენობის განსხვავებაზე.

ჩვეულებრივად, ცილოვან ნივთიერებებს ორ დიდ ჯგუფად ყოფენ იმისდა მიხედვით, მცენარეული თუ ცხოველური წარმოშობისაა ცილა. ეს ორი ჯგუფი ერთიმეორისაგან განსხვავდება, მაგრამ მათ შორის არსებობს განსაზღვრული გენეზისური კავშირი. ცხოველი ვერ ქმნის ცილას არაორგანული ნაერთებიდან. ცხოველის ორგანიზმში ცილა მზადდება იმ სტრუქტურული ელემენტებისაგან, რომლებიც საკვების ცილის სახით ეძლევა ცხოველს. ცილა უჯრედში დაკავშირებულია სხვა ნივთიერებებთან, რომელნიც არააცილოვანი ზასიათისაა, ეს დაკავშირება შეიძლება იყოს წმინდა ფიზიკური ხასიათის. ამ შემთხვევაში დანართი ნივთიერების ჩამოშორება წარმოებს იმგვარად, რომ ცილოვანი კომპლექსი გარდაქმნას არ განიცდის. ამავე დროს ცნობილია ცილის მოლეკულაში ისეთი ნაერთების არსებობა, რომელთა ჩამოშორება მხოლოდ ცილის ღრმა ქიმიური გარდაქმნის შემწეობით ხერხდება. ზემოხსენებულის მიხედვით ცილები შეიძლება დაიყოს ორ დიდ ჯგუფად. პირველ ჯგუფს ეკუთვნის მარტივი ცილები ანუ პროტეინები, მეორე ჯგუფს კი რთული ცილები ანუ პროტეიდები. ამათგან განცალკევებით დგას ცილოვან ნივთიერებათა მესამე ჯგუფი, რომელიც ცნობილია პროტეინოიდების ანუ ალბუმინოიდების სახელწოდებით. ალბუმინოიდები გვხვდება მხოლოდ ცხოველებში, ისინი ასრულებენ მექანიკურ ფუნქციას. რთულ პროტეინებს ეკუთვნის ის ცილები, რომლებიც აშენებულია, ერთი მხრივ, მარტივი ცილებისაგან და მეორე მხრივ რომელიმე კომპლექსისაგან. ეს დანამატი ნაერთი შეიძლება იყოს ან ფოსფორის მჟავა, ან ნახშირწყალი, ან ნუკლეინის მჟავა, ან რომელიმე პიგმენტი.

მხედველობაში მისაღებია ის გარემოება, რომ ორგანიზმში არც ერთი ცილა არ არის სუფთა ქიმიური ინდივიდუულის სახით წარმოდგენილი. მარტივი ცილებიც კი გასუფთავების შემდეგ მეტი თუ ნაკლები რაოდენობით შეიცავს არააცილოვანი ზასიათის ნაერთებს. მეორე მხრივ, ძნელი ხდება რთული ცილების ქიმიური დაზასიათება, რადგან არააცილოვანი ნაშთის დაკავშირება სხვადასხვა ცილაში იცვლება წმინდა აღსორბიული ბმებიდან დაწყებული და გათავებული

კოვალენტური ბმებით. მაგალითად, ლიპოპროტეინებში ლიპიდის დაკავშირება ხშირად აღსორბციით ისაზღვრება, მაშინ როდესაც გლუკოპროტეიდებში ნახშირწყლის ცილისაგან ჩამოშორება ღრმა ქიმიური გარდაქმნის გარეშე ვერ ხერხდება.

საჭიროა აღინიშნოს აგრეთვე ის ფაქტი, რომ ცილის პრეპარატის ჩვეულებრივი გზით დამზადებისას ის წარმოდგენს რამდენიმე ცილოვანი სხეულის ნარეგს. ასეთი ნარევის ცალკეულ ინდივიდუუმებად ფრაქციონირებისათვის მიმართავენ სედიმენტაციას ულტრაცენტრიფუგაში, ქრომატოგრაფიას, ელექტროფორეზსა და გამომარილების სპეციალურ ხერხებს. გამომარილების პროცესში ცილა შესაძლებელია დაკრისტალდეს, მაგრამ კრისტალების მიღება გარანტიას არ იძლევა, რომ მიღებულია ინდივიდუალური ცილა და არა ნარევი. ამგვარად, ცილოვან ნივთიერებათა არსებულ კლასიფიკაციას მხოლოდ პირობითი ღირებულება აქვს.

I. მარტივი ცილები ანუ პროტეინები:

ალბუმინები
გლობულინები
პროლაமிნები
გლუტელინები
ჰისტონები
პროტამინები
პროტეინოიდები

II. პროტეიდები ანუ რთული ცილები:

ნუკლეოპროტეიდები
მუკოპროტეიდები
ფოსფოპროტეიდები
ქრომოპროტეიდები
ლიპოპროტეიდები

ცილები, როგორც აღნიშნული იყო, წარმოდგენილია ყოველ უჯრედში ნახევრად თხევად გელის მდგომარეობაში. იმ ცილის გარდა, რომელიც უშუალო მონაწილეობას ღებულობს უჯრედში მიმდინარე ქიმიურ პროცესებში, მცენარე აგროვებს ცილას სპეციალურ საწყობებში (ნაყოფი, თესლი). მცენარეული ცილებიდან ყველაზე უკეთ შესწავლილია სათადარიგო ცილა.

ცხოველთა ორგანიზმში უჯრედის გარეშე ცილა წარმოდგენილია გაცილებით მეტი რაოდენობით, უმთავრესად, საყრდენ ქსოვილებში და ბიოლოგიურ სითხეებში (ლიმფა, სისხლი, რძე).

§ 17. მარტივი ცილები ანუ პროტეინები

ცილოვან ნივთიერებათა ყველაზე უფრო გავრცელებულ ჯგუფს წარმოადგენს მარტივი ცილები. მარტივი ცილების ჯგუფი აერთიანებს ცხოველთა და მცენარეთა ცილოვან ნივთიერებათა მრავალ წარმომადგენელს.

ალბუმინები მცენარეულობაში წარმოდგენილია უმნიშვნელო რაოდენობით; სამაგიეროდ, ცხოველთა უჯრედში და ცხოველური წარმოშობის პრო-

დუქტებში ალბუმინებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ. ალბუმინების დამახასიათებელ თვისებად უნდა ჩაითვალოს მათი ხსნარების კოაგულაცია გაცხელების დროს. კოაგულატი დენატურირებულ ცილას წარმოადგენს. ალბუმინები იხსნებიან წყალში და მცირე კონცენტრაციის მარილის ხსნარებში. ხსნარიდან გამომარილდებიან ამონიუმ-სულფატით გაჯერებისას. ალბუმინების იზოელექტრული წერტილი უდრის 4,7-ს. მათი მოლეკულის შენებაში გლიკოკოლი მონაწილეობას ღებულობს შედარებით მცირე რაოდენობით ან ის სრულებით არ არის წარმოდგენილი. ამით განსხვავდება ალბუმინები გლობულინებისაგან. თითქმის ყველა დანარჩენი ამინომჟავა ღებულობს მონაწილეობას ალბუმინების შენებაში. დიამინომჟავების რაოდენობა მერყეობს მთელი აზოტის 10—15%-მდე.

ცნობილია შემდეგი ალბუმინები: კვერცხის ალბუმინი, რძის ალბუმინი, სისხლის შრატის ალბუმინი (სერუმ-ალბუმინი) და ზორბლეულ მცენარეთა თესლის ალბუმინები. კვერცხის ცილა უმთავრესად აშენებულია ალბუმინისაგან. რძეში ალბუმინი გლობულინთან ერთად გადადის რძის შრატში. რძის შედედების შემდეგ მიღებული შრატის შემჟავებისა და მომდევნო გაცხელებისას ალბუმინები და გლობულინები გამოიყოფიან ე. წ. ნაღულის სახით.

სისხლის პლაზმაში წარმოდგენილია სამი სახის ცილა: ფიბრინოგენი, გლობულინი და ალბუმინი. მათი საერთო რაოდენობა ადამიანის სისხლის პლაზმაში დაახლოებით 7%-ს უდრის. აქედან ნახევარზე მეტი ალბუმინზე მოდის, როგორც ეს ქვემოთ მოტანილი ტაბულიდან ჩანს:

ფიბრინოგენი	0,4 %
ალბუმინი	4,0 %
გლობულინი	2,8 %

სისხლის შედედებისას შრატში გადადის როგორც ალბუმინი, ისე გლობულინი. ზორბლეულის თესლში ალბუმინების რაოდენობა მხოლოდ 0,4%-ს აღწევს. ალბუმინებს ადვილად ღებულობენ კრისტალურ მდგომარეობაში.

გლობულინები ალბუმინებისაგან იმით განსხვავდება, რომ წყალში არ იხსნება, ხსნარიდან გამომარილდება ამონიუმის სულფატის ნახევრად გაჯერებისას. ადვილად განიცდის კოაგულაციას როგორც გაცხელებისას, ისე მჟავების მცირე რაოდენობით მიმატებისას. განზავებული ნეიტრალური მარილების ხსნარებში კარგად იხსნება.

გლობულინებს, დანარჩენ ცილებთან შედარებით, განსაკუთრებული გავრცელება აქვს. მცენარეულობაში გლობულინები წარმოდგენილია თესლის სათადარიგო ცილის სახით, ხოლო ცხოველთა ორგანიზმში გავრცელებულია სხვადასხვა ორგანოში და ქსოვილში, როგორც მთავარი შემადგენელი ნაწილი.

ცნობილია გლობულინების მრავალი წარმომადგენელი, რომელთა განსხვავება დამყარებულია ამინომჟავათა შემადგენლობაზე და დალექვის უნარიანობაზე სხვადასხვა კონცენტრაციის მარილის ხსნარებში. განსაკუთრებით მდიდარია გლობულინებით ზეთოვან და ცერცოვან მცენარეთა თესლი, სადაც მათი რაოდენობა 35%-ს აღწევს. ცხოველური გლობულინების ჯგუფს ეკუთვნის კუნთის ცილები, შრატის, კვერცხისა და რძის გლობულინები.

მცენარეული გლობულინები:	{	ლეგუმინი:	მუხუდოს, ვიკას, ცერცვის თესლში
		ვიცილინი:	იმავე მცენარეთა თესლში; განსხვავდება ლეგუმინიდან დიამინომჟავების ნაკლები შემადგენლობით
		ფაზეოლინი:	ლობიოში
		ედესტინი:	სელის თესლში

გლობულინებისათვის დამახასიათებელია გლუტამინის მჟავას (საშუალოდ 6—14 %) და დიამინომჟავების (საშუალოდ 8—20 %) შედარებით დიდი რაოდენობა. გამოჩეუულია, რომ ცხიმით მდიდარი მცენარეული თესლის გლობულინები შეიცავს ზედმეტ არგინინს, რომლის აზოტი მთელი აზოტის თითქმის ერთ მეოთხედს აღწევს.

კუნთოვანი ქსოვილის ცილები. კუნთის ქსოვილი უმთავრესად ცილებისაგანაა აშენებული. კუნთში მყარ ნივთიერებათა რაოდენობა დაახლოებით 25 %-ს უდრის, აქედან ცილოვან ნივთიერებაზე მოდის თითქმის 16—20 %. კუნთში ორგვარი წარმოშობის ცილას ანსხვავებენ: ცილა, რომელიც წარმოდგენილია მيوფიბრილებში და ცილა, რომელიც გახსნილია პლაზმაში.

სტრომა უმთავრესად შეიცავს მექანიკური დანიშნულების ცილას. გლუვი კუნთი, რომელიც ნელა იკუმშება, შეიცავს მეტ სტრომის ცილებს, ვიდრე სწრაფად შეკუმშვადი ჩონჩხის კუნთები, სადაც პლაზმისა და მيوფიბრილების ცილების რაოდენობა 90 %-ს აღწევს.

კუნთის პლაზმაში წარმოდგენილია:

მიოგენი (მიოზინოგენი) გლობულინებისაგან იმით განსხვავდება, რომ წყალში ხსნადია. პლაზმის კოაგულაციის დროს მيوგენფიბრინში გადადის. მიოგენის კოაგულაციის ტემპერატურა უდრის 55°, 56°. ამ ცილაში წარმოდგენილია მთელი რიგი ფერმენტების აქტივობა. პირველად ა. ენგელგარდტმა აღმოაჩინა, რომ მიოგენის ერთ-ერთი ფრაქცია ალდოლაზური აქტივობით ხასიათდება. შემდეგში მიოგენის სხვადასხვა ფრაქციაში აღმოჩენილი იყო კიდევ სხვა ფერმენტული აქტივობაც.

მიოფიბრილებში წარმოდგენილია:

მიოზინი წარმოდგენს გლობულინის თვისებების მქონე ცილას. წყალში არ იხსნება. მიიღება ქსოვილის დამუშავებით 0,5—0,6 M KCl ხსნარით. ამ ცილასთან არის დაკავშირებული კუნთის შეკუმშვის ფუნქცია. ა. ენგელგარდტისა და მ. ლიუბიმოვას მიერ აღმოჩენილია, რომ მიოზინს უნარი აქვს ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა დაშალოს. ეს დაშლა დაკავშირებულია მიოზინის ხსნარის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობის ცვლილებასთან. მიოზინის ხსნარი იკუმშება და გელის მდგომარეობაში გადადის.

აქტინი წარმოდგენილია კუნთის ქსოვილში მცირე რაოდენობით, მაგრამ მას შეკუმშვის აქტში დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. აქტინი იმყოფება ორ ფორმაში: გლობულარულსა და ფიბრილარულ ფორმაში. გლობულარული ფორმის გადასვლა ფიბრილარულში დაკავშირებულია გლობულების ასოციაციასთან გრძელი ჯაჭვების წარმოშობით.

აქტინი უკავშირდება მიოზინს და იკმნება აქტომიოზინის ბლანტი ხსნარი. ეს პროცესი გარკვეულ დამოკიდებულებაშია კალიუმისა და მაგნიუმის იონებთან. გამოჩეუულია, რომ ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას მოქმედება აქტომიოზინზე (რის შედეგად ადგილი აქვს აქტომიოზინის გელის სინერეზისს) საფუძვლად უდევს კუნთის შეკუმშვის მოვლენას.

გლობულინი X. წარმოდგენილია კუნთოვან ქსოვილში შედარებით დიდი რაოდენობით. ამ ცილის დანიშნულება ჯერ კიდევ შესწავლილი არ არის.

მიოსტრომიონი კუნთის სტრომის მთავარი შემადგენელი ნაწილია. მიოსტრომინის სახელწოდებით გაერთიანებულია ყველა ის ცილოვანი ნივთიერება, რომელიც პლაზმისა და ფიბრილების ცილების მოშორებისას ქსოვილში რჩება. მიოსტრომინები თავისი თვისებებით უახლოვდებიან პროტეინოიდებს. ფერმენტების ზემოქმედებისადმი მდგრადი არიან და ძნელად იშლებიან.

გლუტელინები. ცილების ეს ჯგუფი გავრცელებულია მცენარეულ-ობაში, სახელობო, პურეულ ხორბლებში. გლუტელინებისათვის დამახასიათებელია ის, რომ წყალში, მარილების ხსნარებში და ალკოჰოლში. ხსნადობის უნარი არა აქვთ. მათი გავრცელება უმნიშვნელოა: გვხვდება პურის, ქერის, სიმინდის მარცვლებში და მათ მწვანე ნაწილებში.

პროლაமிნები მცენარეული ცილების ჯგუფს ეკუთვნის. დამახასიათებელია პროლამინებისათვის მათი ადვილი ხსნადობა ალკოჰოლში; წყალში არ იხსნებიან. პროლამინების მარილები ტუტესთან ან მჟავასთან წყალში უკვე კარგად იხსნებიან. ამ ცილების მთავარ შემადგენელ ნაწილს პროლინი (საიდანაც წარმოიშვა მათი სახელწოდება) და გლუტამინის მჟავა წარმოადგენს. პროლამი-ნები გავრცელებულია მხოლოდ ხორბლეულ მცენარეებში.

პროლამინების ჯგუფს ეკუთვნის:

გლიადინი — პურის ხორბალში

ჰორდეინი — ქერში

ზეინი — სიმინდში

პროლამინებისათვის დამახასიათებელია აგრეთვე ის, რომ მათი მოლეკუ-ლას შენებაში მონაწილეობას არ ღებულობს გლიკოკოლი და ლიზინი. ზეინის მოლეკულაში არ არის აგრეთვე ტრიპტოფანი. ვინაიდან ლიზინისა და ტრიპ-ტოფანის შექმნა ცხოველს არ შეუძლია, ამისათვის მათ, საკვები ღირებულების თვალსაზრისით, არასრული ღირებულების ცილად სთვლიან.

ჰისტონები. ჰისტონები შეიცავენ არგინინს დიდი რაოდენობით. დიამინომჟავების აზოტი შეადგენს მთელი აზოტის 19—30%-ს, ამისათვის ჰისტო-ნებს ფუძე-ხასიათი აქვთ. სხვა ცილებთან შედარებით ჰისტონები უფრო მარ-ტივი შენებისაა; ბუნებაში ჰისტონი გავრცელებულია როგორც რთული ცილე-ბის შემადგენელი ნაწილი. მონაწილეობას ღებულობენ დეზოქსინუკლეოპრო-ტეიდის შენებაში. ჰისტონები წარმოდგენილია აგრეთვე თევზის სპერმაში. ჰის-ტონები გავრცელებულია ცხოველთა ისეთ ქსოვილებში, რომლებიც მდიდარია ბირთვის ნივთიერებით. ჰემოგლობინში შემავალი ცილა გლობინი აგრეთვე ჰისტონია.

ჰისტონები ნუკლეინის მჟავებთან ერთად მონაწილეობას ღებულობენ ბიო-ლოგიური ინფორმაციის გადაცემის საქმეში (იხ. ნუკლეინის მჟავები).

წყალში ჰისტონი იხსნება, განსაკუთრებით მჟავე არეში; ტუტეების ზემოქ-მედებით ილექება. მჟავე თვისების მქონე ცილების ზემოქმედებით ჰისტონი გამოიყოფა ხსნარიდან. მაგალითად, კაზეინთან ის ქმნის მარილისმაგვარ არახს-ნად ნაერთს.

პროტამინები თავისუფალი სახით არ გვხვდება; ისინი დაკავშირე-ბულია ნუკლეინის მჟავებთან; მცენარეულობაში ჯერ-ჯერობით ნაპოვნი არ არის. პროტამინები პირველად გამოყოფილი იყო კოსელის მიერ თევზის სპერმიდან. პროტამინების მოლეკულისათვის დამახასიათებელია დიამინომჟა-ვების არაჩვეულებრივ დიდი რაოდენობა. ზოგიერთ შემთხვევაში მარტო არ-გინინის რაოდენობა აღწევს 90%-ს. არგინინთან ერთად წარმოდგენილია ლიზი-ნი და ჰისტიდინი. დიამინომჟავების ასეთი რაოდენობის გამო პროტამინები იჩენენ ძლიერ ფუძე ხასიათს. დიამინომჟავების გარდა პროტამინების მოლეკუ-ლაში მცირე რაოდენობით წარმოდგენილია აგრეთვე მონოამინომჟავები, მათ-

გან ნაპოვნია ეალინი, პროლინი, ტიროზინი, სერინი, ალანინი და ტრიპტოფანი. ცისტინს არც ერთი პროტამინი არ შეიცავს.

ვინაიდან პროტამინების შენება შედარებით მარტივია, ამისათვის ისინი დიდ ყურადღებას იპყრობენ როგორც გამოსავალი წერტილი ცილების შენების გარკვევისათვის.

ალბუმინოიდების ანუ პროტეინოიდების ანუ სკლეროპროტეინების ჯგუფს ეკუთვნის განსაკუთრებული თვისებების მქონე ცილები. ეს ცილები გავრცელებულია მხოლოდ ცხოველთა ორგანიზმებში. სკლეროპროტეინები აშენებულია უმთავრესად მონოამინომჟავებისაგან. ამ მჟავებიდან მათთვის დამახასიათებელია გლიკოკოლი, რომელიც ზოგიერთ წარმომადგენელში დიდ რაოდენობას აღწევს.

ცხოველის საკვები სითხეები, როგორიცაა ლიმფა, სისხლი და აგრეთვე უჭრედები, ალბუმინოიდებს არ შეიცავს. ალბუმინოიდები მონაწილეობას ლეზიონებზე საფარი და მექანიკური დანიშნულების ქსოვილებში. წინათ ალბუმინოიდებს ჭეშმარიტი ცილების ჯგუფს არ აკუთვნებდნენ. მაგრამ, როგორც შემდეგში გამოირკვა, ალბუმინოიდები ცილის ყველა თვისების მატარებელია, სახელობრ, პიდროლიზური დაშლით იძლევა პეპტიდებს და ამინომჟავებს, ქმნის მარილებსა და იძლევა ცილის დამახასიათებელ ფერად რეაქციებს. ამისათვის ტერმინი „ალბუმინოიდი“ (ცილისმაგვარი), ზოგიერთი ავტორის წინადადებით, უნდა შეიცვალოს „სკლეროპროტეინის“ სახელწოდებით.

ელასტინი წარმოდგენილია უმაღლეს ცხოველთა შემადგენელ ქსოვილში, ზოგიერთ შემთხვევაში ისეთი რაოდენობით, რომ ახალი ქსოვილის შთაბეჭდილებას ქმნის. ელასტინისაგან აშენებულია უმთავრესად აპკები, ნაწლავები, სისხლის ძარღვები და სხვ. სუფთა ელასტინი ყვითელი ფერისაა, წყალში არ იხსნება და ქიმიური რეაგენტების ზემოქმედებას წინააღმდეგობას უწევს; ელასტინი პროტეოლიზური ენზიმების გავლენით ძნელად, მაგრამ მაინც მოიწელება. ის დიდი რაოდენობით შეიცავს პროლინს (11,5%), არ შეიცავს ტრიპტოფანსა და ზოგიერთ მნიშვნელოვან ამინომჟავას.

კერატინი წარმოადგენს რქოვანი ნივთიერების, თმის, მატყლის, ბუმბულის, ეპიდერმისის მთავარ შემადგენელ ნაწილს. ამინომჟავებიდან კერატინისათვის დამახასიათებელია ცისტინი. ცისტინის რაოდენობა სხვადასხვა წარმოშობის კერატინში დიდ ფარგლებში მერყეობს. ადამიანის თმაში ის შედარებით დიდ რაოდენობას აღწევს — 14%-მდე. კერატინი სუსტი ქიმიური რეაგენტების მოქმედებას კარგად უძლებს. კონცენტრირებულ ტუტეებში იხსნება თანდათანობით. იხსნება აგრეთვე გადაცხელებულ წყალში (200°). კერატინზე პროტეოლიზური ფერმენტები არ მოქმედებს. კერატინის მოლეკულის წინასწარი გამარტივების შემდეგ მძლავრი მჟავას ზეგავლენით მასზე მოქმედების უნარს იჩენენ პროტეოლიზური ფერმენტები.

კოლაგენი შემადგენელი ქსოვილის მთავარ შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენს. ძვლის ორგანული საფუძველი კოლაგენია. ხრტილოვან ქსოვილში კოლაგენი წარმოდგენილია სხვა ნივთიერებებთან ერთად. კოლაგენი წყალთან ხანგრძლივი დუღილისას იძლევა წებოს ნივთიერებას, გლუტინს. გლუტინი არ შეიცავს ტრიპტოფანსა და ტიროზინს, სამაგიეროდ, დიდი რაოდენობით შეიცავს გლიკოკოლსა და ოქსიპროლინს. კოლაგენისაგან ამზადებენ ცილა ჟელატინს.

კოლაგენი წყალში, მარილების ხსნარში, განზავებულ მჟავებში და ტუტეებში არ იხსნება. პროტეოლიზური ენზიმების მოქმედებისას ის ძნელად იშლება.

მთრიმლავი ნივთიერებით დამუშავებისას იკუმშება და მექანიკურ გამძლეობას იკნენს. ამ თვისებაზეა დამყარებული ტყავის პრაქტიკული გამოყენება.

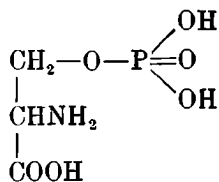
ფიბროინი აბრეშუმის ძაფის მთავარი ცილაა. ფიბროინისათვის დამახასიათებელია მისი გამძლეობა გარეშე ზეგავლენისაღმი. სუსტი მჟავა და ტუტე მასზე ვერ მოქმედებს, ფერმენტულ დაშლას ღიდ წინააღმდეგობას უწევს. ამინომჟავებიდან მის მოლეკულაში ღიდი რაოდენობით წარმოდგენილია გლიკოკოლი და ალანინი.

სპონგიონი ღებულობს მონაწილეობას სპონგიების ჩონჩხის შენებაში — ახასიათებს ალბუმინოიდების ყველა თვისება.

§ 18. პროთეიდები

ცილოვან ნივთიერებათა უკანასკნელ ჯგუფს ეკუთვნის რთული პროტეინები, ანუ პროთეიდები. მათ შენებაში, ერთი მხრივ, მონაწილეობას ღებულობს მარტივი ცილა და, მეორე მხრივ, არაცილოვანი ნაერთი, როგორიცაა ნახშირწყალი, ნუკლეინის მჟავა, საღებავი ნივთიერება ან ფოსფორის მჟავა.

ფოსფოპროტეიდები დანარჩენი ცილებისაგან იმით განირჩევა, რომ მათი მოლეკულის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ფოსფორის მჟავა. თვისებებით ფოსფოპროტეიდები გლობულინებს უახლოვდება. ფოსფოპროტეიდის დამუშავებით 1% NaOH-ით მთელი ფოსფორი გამოიყოფა ფოსფორის მჟავას სახით. ამის გამო უნდა დავუშვათ, რომ ფოსფორის მჟავა ცილის მოლეკულაში მჭიდროდ არ უნდა იყოს დაკავშირებული. ლიპმანმა კაზეინიდან სერინ-ფოსფორის მჟავა გამოჰყო.



სერინ-ფოსფორის მჟავა

ეს ნაერთი წარმოდგენას იძლევა კაზეინის მოლეკულაში ფოსფორის მჟავას დაკავშირების შესახებ.

კაზეინი ეკუთვნის ფოსფოპროტეიდების ჯგუფს. მისი რაოდენობა რძეში აღწევს საშუალოდ 3%-ს. ვინაიდან რძიდან კაზეინის პრეპარატის დამზადება ადვილი მოსახერხებელია და მას განსაკუთრებული მნიშვნელობა ეძლევა, როგორც საკვებ ნივთიერებას, ამიტომაც მრავალი მკვლევრის ყურადღება მიქცეულია მისი შენების გამორკვევისაღმი. კაზეინის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს, გარდა გლიკოკოლისა, თითქმის ყველა მნიშვნელოვანი ამინომჟავა.

ციტინი კაზეინში წარმოდგენილია უმნიშვნელო რაოდენობით. სამაგიეროდ გლუტამინის მჟავას კაზეინი ღიდი რაოდენობით შეიცავს.

კაზეინი სუსტი მჟავას თვისებების მატარებელია. რძეში ის წარმოდგენილია კალციუმის კაზეინატის სახით. სუფთა კაზეინის იზოელექტრული წერტილი მდებარეობს pH 4,7-ზე. რძის მჟავური კოაგულაცია წარმოებს ყოველთვის ამ წერტილზე ქვევით. მაწონი წარმოდგენს რძის ცილების მჟავური შედელების პროლექტს.

გ ი ტ ე ლ ი ნ ი ეკუთვნის ფოსფოროტეიდების ჯგუფს, რადგან მის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ფოსფორის მჟავა სერინფოსფორის მჟავას სახით. გარდა ამისა ვიტელინთან დაკავშირებულია ლეციტინისა. ლიპიდების დაკავშირება ცილასთან უფრო ფიზიკურ-ქიმიური ხასიათისაა, ვიდრე წმინდა ქიმიური. ამგვარი ცილების წარმომადგენელი არის აგრეთვე ლეციტალბუმინი. ვიტელინები გავრცელებულია კვერცხის გულში და ჭისხლის პლაზმაში, შეიცავს 2,5—4 %—მდე ფოსფორს და მცირე ოდენობით ნახშირწყალს.

უკანასკნელ დროს დიდ ყურადღებას იპყრობს ქსოვილის ფოსფოროტეიდები. როგორც ირკვევა, ეს ცილები მონაწილეობას უნდა ღებულობდნენ ფოსფორის მჟავას ნაშთების ცვლაში. რადიკტიური ინდიკაციის მეთოდით მტკიცდება, რომ ქსოვილის ფოსფოროტეიდებში ფოსფორის მჟავას განახლების სიჩქარე არაჩვეულებრივად დიდია.

მიღებულია მონაცემები იმის მტკიცებისათვის, რომ ფოსფოროტეიდები მონაწილეობას ღებულობენ მემბრანების შერჩევით განვლადობაში, როგორც აქტიური ტრანსპორტის ფერმენტული სისტემის კომპონენტები.

მუკოპროტეიდებს სახელწოდებით გაერთიანებულია რთული ცილების ის ჯგუფი, რომლის შენებაში ცილასთან ერთად მონაწილეობას ღებულობენ ნახშირწყლები. ეს ჯგუფი იყოფა ორ ნაწილად: გლიკოპროტეიდებად და მუკოპროტეიდებად. გლიკოპროტეიდები შეიცავენ ნეიტრალურ პოლისაქარიდებს შედარებით მცირე რაოდენობით (15 %—მდე), ხოლო მუკოპროტეიდებში წარმოდგენილია შედარებით მეტი რაოდენობით მჟავე პოლისაქარიდები, ე. წ. მუკოიდები და მუცინები. მაშინ როდესაც პოლისაქარიდების დაკავშირება გლიკოპროტეიდებში კოვალენტურია, მუკოპროტეიდებში ეს კავშირი უფრო სუსტია და იონური ბმების ხასიათს ატარებს.

მუკოიდების წყლის ხსნარი ხასიათდება დიდი სიბლანტით. მათი მოლეკულები ფაბრილარული ფორმის არიან. მუკოიდებით ხასიათდება ქსოვილების ლორწოვანი გარსი, საყრდენი ქსოვილების უჯრედის გარეშე ძირითადი ნივთიერება, კვერცხის ცილა და შუშისებრი სხეული. მუცინი წარმოდგენილია ნერწყვში, რომლისაგანაც მისი გამოყოფა შესაძლებელია ძმარმავით შემთავებისას.

გლუკოპროტეიდები და მუკოპროტეიდები აღმოჩენილია ნერვული უჯრედების მემბრანებში, ფიქრობენ, რომ ამ ნაერთებს შერჩევით განვლადობაში დიდი როლი ენიჭება.

ქ რ ო მ ო პ რ ო ტ ე ი დ ე ბ ი აშენებულია რომელიმე პიგმენტისაგან და ცილისაგან. ამ ჯგუფიდან ყველაზე უკეთ შესწავლილია ჰემოგლობინი. ჰემოგლობინის ჟანგბადთან დაკავშირებას ეწოდება ოქსი-ჰემოგლობინი. ჰემოგლობინის მინიჭებული აქვს ჟანგბადის ფიქსაციის უნარი. ტუტის ან მჟავების მოქმედებისას ჰემოგლობინი იშლება ჰემოქრომოგენად და ცილა გლობინად.

ჰემოგლობინში გლობინი წარმოდგენილია 96 %-ის, ხოლო ჰემოქრომოგენი — 4 %-ის რაოდენობით (იხ. პიგმენტები).

ნ უ კ ლ ე ო პ რ ო ტ ე ი დ ე ბ ი. ჰიდროლიზის შედეგად ნუკლეოპროტეიდი იშლება ცილასა და ნუკლეინის მჟავას. ცილა ნუკლეოპროტეიდში უმეტეს შემთხვევაში წარმოდგენს პროტამინს ან ჰისტონს. ზოგიერთი ნუკლეოპროტეიდის შენებაში მონაწილეობას სხვა ცილაც ღებულობს. ვინაიდან ნუკლეინის მჟავებს ორგანიზმისათვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს და შედარებით კარგად არის შესწავლილი, ამისათვის მათ ცალკე განვიხილავთ.

ლიპოპროტეინების ძირითადი მასა წარმოდგენილია პროტოპლაზმაში. აქ ის სასიცოცხლო პროცესებში აქტიურ როლს ასრულებს. პროტოპლაზმატიური ლიპოპროტეინების გარდა ცნობილია ისეთებიც, რომლებიც უჯრედის მემბრანებში, კვერცხში, რქეში და სისხლში მოიპოვება.

ლიპოპროტეინების ელექტროფორეზულმა ანალიზმა ცხადყო, რომ ცილის ელექტროქიმიური თვისებები მკვეთრად იცვლება მისი ფოსფატიდებთან დაკავშირების შემდეგ. ზოგიერთ ცილებს (წყალში ხსნად პროტოპლაზმატიურ ცილებსა და სისხლის შრატის გლობულინებს) კარგად გამოხატული უნარი აქვთ დაიკავშირონ ლიპიდები.

თ ა ვ ი მ ე ც ხ რ მ

ცილოვან ნივთიერებათა ცვლა

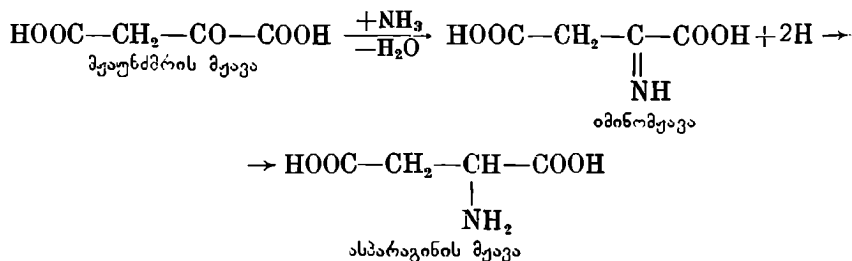
როგორც აღნიშნული იყო, მცენარისა და ცხოველის ორგანიზმს შორის ცილის ცვლის მიმართ ის განსხვავებაა, რომ მცენარეს აქვს უნარი შექმნას ორგანული აზოტი არაორგანული აზოტიდან, მაშინ როდესაც ცხოველის ორგანიზმს ეს უნარი ნაკლებად გააჩნია. მცენარის მიერ დამზადებული ცილოვანი ნივთიერება მოიხმარება ცხოველის ორგანიზმში მიმდინარე სინთეზური პროცესებისათვის. მეორე დიდი განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ მცენარე ერთხელ შეთვისებულ აზოტს უკვე არ კარგავს, მაშინ როდესაც ცხოველი გაპულმებით ათავისუფლებს მას შარდში. ამიტომ ცხოველისათვის საჭიროა ცილის მუდმივი მიწოდება აზოტის დანაკლისის შესავსებად.

მცენარეული და ცხოველის ორგანიზმის დაღუპვის შემდეგ მას დაეუფლება მიკროორგანიზმები და ცილოვანი ნივთიერების გარდაქმნის უკანასკნელი პროდუქტი გადადის ნიადაგში ამონიაკის სახით, ე. ი. ცილა მინერალიზაციას განიცდის. მინერალიზებული აზოტი ხელახლა უბრუნდება მცენარეს ნიადაგიდან. ამ პროცესში დიდი მნიშვნელობა აქვს მიკროორგანიზმებს. ისინი აწარმოებენ აზოტოვანი ნაერთების გარდაქმნას მცენარისათვის შესათვისებელ ფორმაში. მცენარის მიერ ორგანული აზოტის შექმნისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ნიტრიფიკაციის ბაქტერიებს. ამ ბაქტერიებს შეუძლიათ მოიხმარონ ატმოსფერული აზოტი და გადაიყვანონ ის აზოტის მქადაში. აზოტის მქადას ამონიაკამდე აღდგენა კი წარმოებს მცენარის მიერ. ამგვარად მიმდინარეობს ბუნებაში აზოტის ბრუნვა.

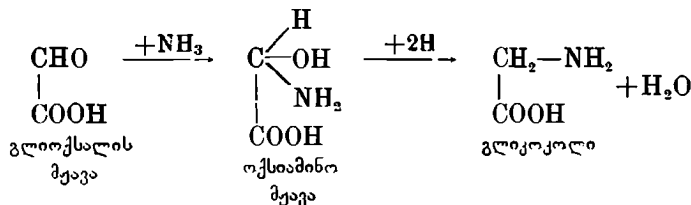
§ 1. ცილის შექმნა მცენარეულ ორგანიზმში

ცილოვანი ნივთიერების შესაქმნელად, პირველ ყოვლისა, საჭიროა ამინომჟავების არსებობა. ამინომჟავების წარმოშობა ამონიაკიდან ცილის შენების პირველ სტადიას წარმოადგენს. ეს პროცესი ფოთლებში მიმდინარეობს, ე. ი. იქ, სადაც ნახშირწყლები შენდება. უქლოროფილი უმდაბლესი მცენარეები (სოკოები და ბაქტერიები) ამინომჟავას სინთეზისათვის ამონიაკისა და ნიტრატის გარდა საჭიროებენ მზამზარეული ნახშირბადის კვების წყაროს, რომელიც ჩვეულებრივად შეჰყარს წარმოადგენს. მწვანე ფოთოლში ამინომჟავას სინთეზისათვის იხმარება ნახშირწყლის გარდაქმნის შუალედი პროდუქტები: უნდა დავუშვათ, რომ ამ როლს რამდენიმე შუალედი პროდუქტი ასრულებს.

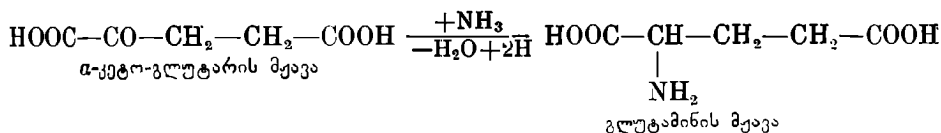
ამინომჟავათა შექმნის წყაროდ მცენარეში მიჩნეულია კეტო-მჟავები. კეტო-მჟავები მცენარეულ უჯრედში წარმოიშობა ნახშირწყლების გარდაქმნის დროს. დამტკიცებულია, მაგალითად, რომ გალივებული თესლიდან აღმოცენებული მოზარდი მცენარის მჟაუნძმრის მქადას მარილებით კვებისას მცენარეში სწრაფად მატულობს ასპარაგინი.



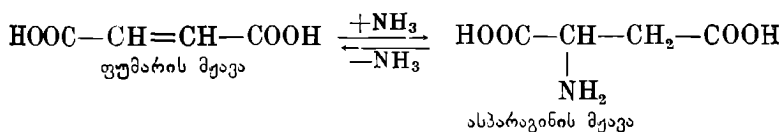
დასაშვებია აგრეთვე, რომ გლიკოკოლის შექმნა წარმოებს გლიოქსალის მჟავადან იმავე რეაქციის გზით:



მჟაუნძმარმჟავა და α -კეტო-გლუტარის მჟავა მცენარეულ ორგანიზმში ნახშირწყლების გარდაქმნის მნიშვნელოვან წევრებს წარმოადგენენ. მათი ამინირება ადვილად ხერხდება მცენარეულ უჯრედში არსებული მძლავრი ფერმენტული სისტემებით. შედეგად მიიღება:

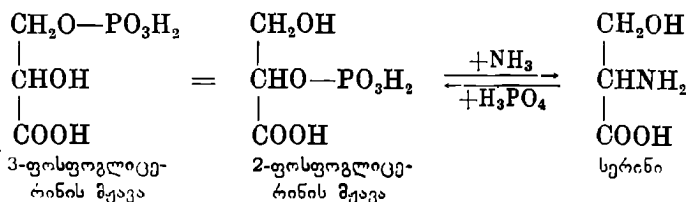


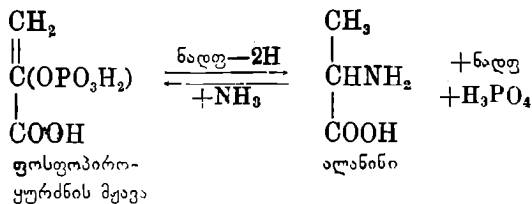
ასპარაგინის მჟავა შეიძლება შეიქმნას მიკროორგანიზმებში ფუშმარის მჟავადან ამონიაკის უშუალო დაკავშირების შედეგად. ამ რეაქციას ფერმენტი ასპარტაზა ააქტივებს.



ამინომჟავათა შექმნა მცენარეში ხორციელდება აგრეთვე ერთი ამინომჟავას მეორეში ფერმენტული გზით გარდაქმნის შემწეობით. ამ გზით პროლინისაგან წარმოიშობა ოქსიპროლინი, ფენილალანინისაგან — ტიროზინი, ჰისტიდინისაგან — გლუტამინის მჟავა.

ფოტოსინთეზის დროს ამინომჟავების სინთეზის სპეციფიკური გზები იყო აღმოჩენილი, სახელდობრ, სერინის სინთეზი 3-ფოსფოგლიცერინის მჟავადან და ალანინის ფოსფოპიროუქსჲრის მჟავადან:



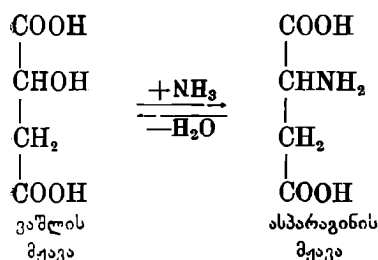


ამინომჟავათა დაკავშირებით ცილის მოლეკულაში მთავრდება სინთეზური პროცესი ფოთოლში. ეს ცილა შემდეგში სხვადასხვა ორგანოში უნდა განაწილდეს. განაწილება წარმოებს მისი ჰიდროლიზური დაშლის პროდუქტების — ამინომჟავების საშუალებით, ე. ი. პროცესს პირუტყვ მსვლელობა ეძლევა. მოსალოდნელია ფოთოლში ორგვარი წარმოშობის ამინომჟავას არსებობა. ამინომჟავათა პირველი ჯგუფი იქმნება ნახშირწყლებიდან და მინერალური აზოტოვანი ნაერთიდან და მეორე წარმოადგენს ამინომჟავათა ურთიერთგარდაქმნის პროდუქტს.

§ 2. ამინომჟავათა გარდაქმნების თავისებურება მცენარეში

გალიკებისას ცილის რაოდენობა თესლში ძალიან მცირდება, განსაკუთრებით ზიზნელში. როდესაც თესლიდან მცენარე აღმოცენდება და ფოტოსინთეზის პროცესები იწყება, მცენარე ხელახლა მიმართავს ცილის შენებას. ცილის დაშლა სპეციფიკური ფერმენტების საშუალებით წარმოებს, რომელთა რაოდენობა აღმოცენების პირველ დღეებში სწრაფად იზრდება. ცილის ჰიდროლიზის შედეგად წარმოიშობა ამინომჟავები; მაგრამ აქ მცენარე ერთ თავისებურებას იჩენს.

თესლში წარმოშობილი დაშლის პროდუქტები გადადის სხვა ორგანოებში არა ამინომჟავების სახით, არამედ მათი უმეტესი ნაწილი წინასწარ ასპარაგინში ან გლუტამინში გადადის და ეს ნაერთები შემდეგში ცილის შესაქმნელად მოიხმარება. ამინომჟავების გარდა ასპარაგინისა და გლუტამინის წყაროდ შეიძლება მივიჩნიოთ ნახშირწყლების გარდაქმნის დროს წარმოშობილი ორგანული მჟავები, მაგალითად:



შესაძლებელია, რომ ამ სახით წარმოებდეს არა მარტო გლუტამინის ან ასპარაგინის მჟავას შექმნა, არამედ დანარჩენ ამინომჟავათა სინთეზიც.

ასპარაგინისა და გლუტამინის მჟავების გარკვეული ნაწილი წარმოდგენილია მცენარეულ ორგანიზმში ამიდების სახით. ამ ნაერთებში დაგროვილია მოძრავი აზოტის ძირითადი მასა. საჭიროების მიხედვით მცენარეში ამიდის ჯგუფი აღვილად სცილდება ასპარაგინსა და გლუტამინს და მოიხმარება სხვადასხვა სინთეზურ პროცესებზე.

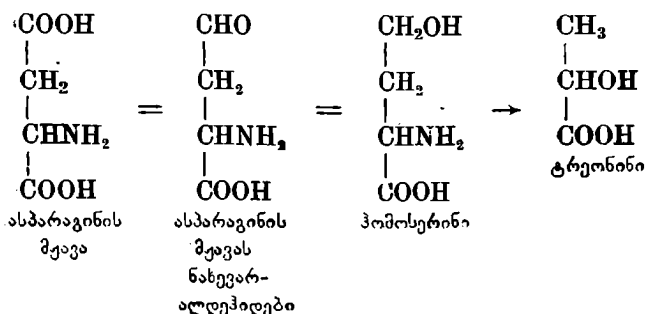
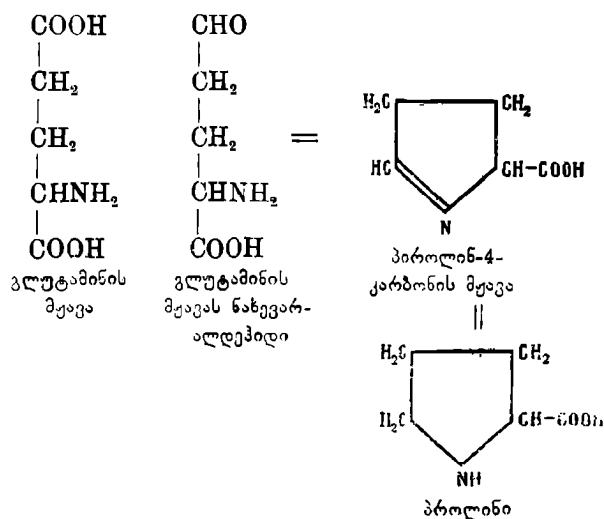
ასპარაგინისა და გლუტამინის როლი მცენარეში მხოლოდ იმით არ ისაზღვრება, რომ ამ ნაერთების საშუალებით წარმოებს აზოტის მობილიზაცია. არა-

ნაკლები მნიშვნელობა ენიჭება ამ ნაერთებს როგორც დიკარბონის მჟავების რე-
ზერვს. საქმე იმაშია, რომ ასპარაგინისა და გლუტამინის მჟავები მცენარეულ
უჯრედში სწრაფად განიცდიან ენგვით დეზამინირებას. ეს რეაქცია აიცილება
იმით, რომ თავისუფალი მჟავები ამონიაკს იკავშირებენ და ამილებად გარდა-
ქმნებიან.

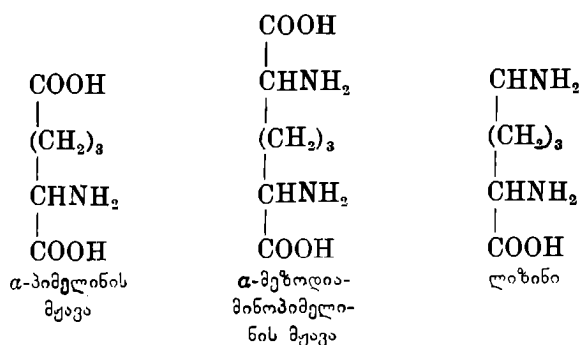
გლუტამინისა და ასპარაგინის მჟავების როლი საერთოდ და კერძოდ მცე-
ნარეულ უჯრედში მატულობს, ჩადგან ეს ორი ამინომჟავა ე. წ. გადაამინირების
რეაქციებში მონაწილეობას ღებულობს. როგორც აჰას ქვემოთ დავინახავთ,
გადაამინირების დროს დიკარბონის მჟავათა ამინის ჯგუფი გადაიტანება კეტო-
მჟავებზე და ახალი ამინომჟავა წარმოიშობა. გლუტამინისა და ასპარაგინის
მჟავას რომ განსაკუთრებული ადგილი უჭირავს მცენარეულ უჯრედში მიმდი-
ნარე აზოტოვან ნაერთთა ცვლაში, მტკიცდება ცდებით, სადაც ნიშანდებული
აზოტის განაწილება შეისწავლებოდა. მცენარის ნიშანდებული აზოტოვანი ნაერ-
თით კვების შემდეგ ნიშანდებული აზოტი მეტი რაოდენობით ყოველთვის ზე-
მოხსენებულ მჟავებში გროვდებოდა.

ამასთანავე გაირკვა, რომ ასპარაგინისა და გლუტამინის მჟავების განახლე-
ბის სიჩქარე ყველა დანარჩენ ამინომჟავათა განახლების სიჩქარეს სჭარბობს.

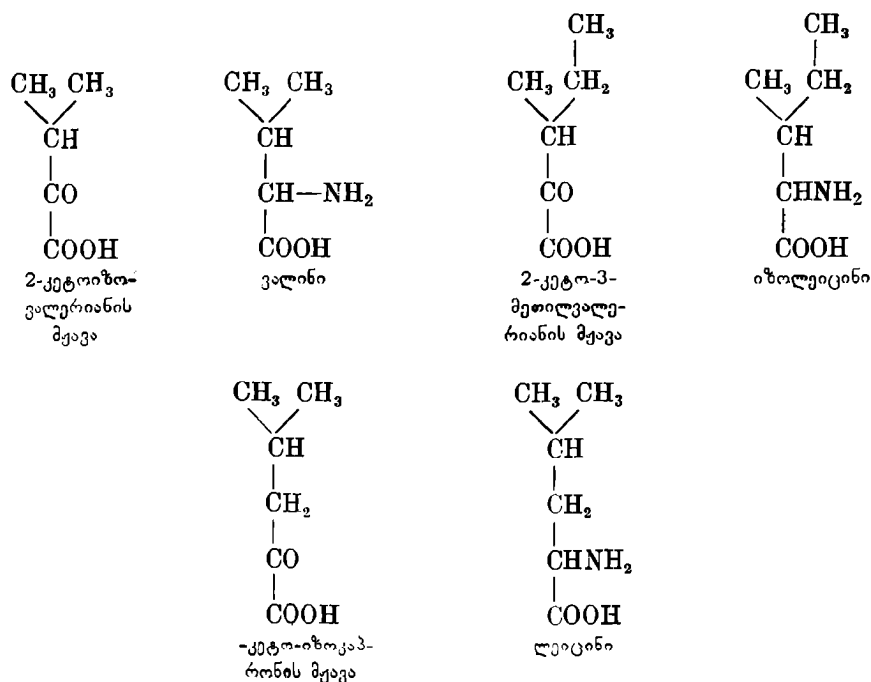
იმ მონაცემებით, რაც დღეისათვის არის ცნობილი, გლუტამინის მჟავას
გარდაქმნა მცენარეში და მიკროორგანიზმებში დაკავშირებულია პ რ ო ლ ი ნ ი -
ს ა და ო ქ ს ი პ რ ო ლ ი ნ ი ს უშუალო სინთეზთან. ასპარაგინის მჟავა კი მო-
ნაწილეობას ღებულობს ტ რ ე ო ნ ი ნ ს სინთეზში.



შეუცვლელ ამინომჟავათა სინთეზის გზები უმაღლეს მცენარეებში ჯერ კიდევ არ არის შესწავლილი ბოლომდე. უნდა ვიფიქროთ, რომ სინთეზი მიმდინარეობს იმის მსგავსად, როგორც ეს გარკვეულია მიკროორგანიზმებში, ობებში და სოკო-ებში. ჰაგალითად, ლ ი ზ ი ს სინთეზისათვის სოკოები და ობები გამოიყენებენ α -ამინოადიპინის მჟავას, ხოლო მიკროორგანიზმები და წყალმცენარეები — მეზო-დიამინოპიმელინის მჟავას

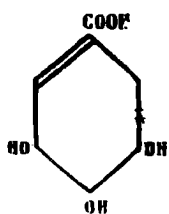


ვ ა ლ ი ნ ი ს, ი ზ ო ლ ე ი ც ი ნ ი ს ა და ლ ე ი ც ი ნ ი ს სინთეზისათვის მიკრობებში და სოკოებში მოიხმარება შესატყვისი α -კეტომჟავები, სახელობრ, 2-კეტოიზოვალერიანის, 2-კეტო-3-მეთილ-ვალერიანისა და α -კეტოიზოკაპრონის მჟავები

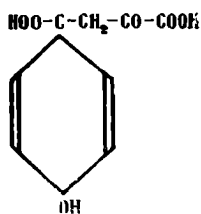


პ ი ს ტ ი დ ი ნ ი ს ბიოსინთეზი დაკავშირებულია მიკროორგანიზმებში პუ-რინის ფუძეების ცვლასთან. ა რ ო მ ა ტ უ ლ ი ა მ ი ნ ო მ ჟ ა ვ ე ბ ი ს (ფენილ-ალანინის, ტიროზინის და ტრიფტოფანის) წყაროდ გამოიყენება მცენარეულ ორგანიზმში შიკიმის მჟავა, რომელიც ჯერ იძლევა პრეფენის მჟავას. პრეფენის

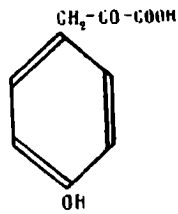
მჟავა უნდა წარმოადგენდეს იმ არომატული რგოლის წინამორბედს, რომლის ამინირება იძლევა ფენილალანინს ან ტიროზინს.



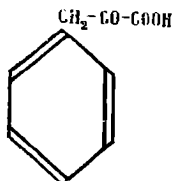
შიკიმის
მჟავა



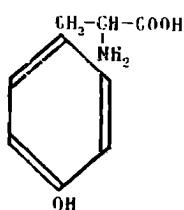
პრეფინის
მჟავა



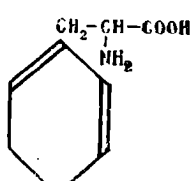
ოქსიფენილ-პირო-
ყურძნის მჟავა



ფენილპირო-
ყურძნის მჟავა

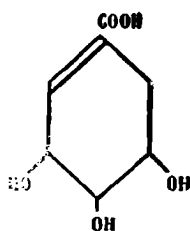


ტიროზინი

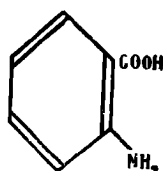


ფენილალანინი

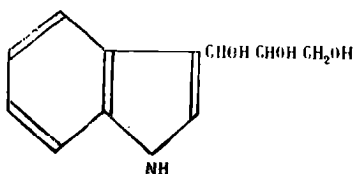
ტრიპტოფანის სინთეზი მიმდინარეობს შემდეგი სქემის მიხედვით:



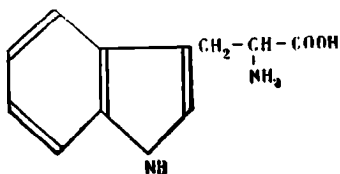
შიკიმის მჟავა



ანტარანილის
მჟავა



ინდოლ-3-პროპიონი



ტრიპტოფანი

§ 3. ცილოვან ნივთიერებათა ცვლა მიკროორგანიზმებსა და სოკოვანში

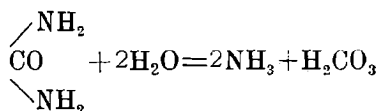
ცილოვან ნივთიერებათა ცვლის მიმართ მიკროორგანიზმები შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად. ერთი ჯგუფი ხასიათდება ისეთი ფერმენტებით (ენდოენზიმებით), რომლებიც უჭრედს არ ტოვებენ და უჭრედის გარეშე ცილების დაშლას არ აწარმოებენ. ამ ჯგუფს ეკუთვნის, მაგალითად, რძისმჟავა ბაქტერიების მრავალი წარმომადგენელი. მეორე ჯგუფს ახასიათებს, ზემოხსენებულის გარდა, ისეთი ფერმენტებიც (ეკზოფერმენტები), რომლებიც გამოდიან უჭრედიდან,

აწარმოებენ უჯრედის გარეთ საკვებ არეში ცილების დაშლას და ქმნიან ისეთ ნაერთებს, რომელთა გასვლა უჯრედის აპკში გაადვილებულია. მიკროორგანიზმების ამ ჯგუფს ეკუთვნის ცილის ლპობის გამომწვევი ბაქტერიები.

მიკროორგანიზმებისათვის აზოტის წყაროს წარმოდგენს როგორც მინერალური აზოტის ნაერთები, ისე ორგანული აზოტი, ამინომჟავები და პეპტონები. ამ მხრივ მათ საშუალო ადგილი უჭირავთ მცენარეთა და ცხოველთა შორის.

აზოტის ცვლის თვალსაზრისით მიკროორგანიზმებისათვის დამახასიათებელია მათი დამოკიდებულება შარდოვანას მიმართ. შარდოვანა აქ ასრულებს ასპარაგინის როლს, ე. ი. ამონიაკის სათადარიგო ნაერთია. ამრიგად ბაქტერიები აზოტს არ კარგავენ, როგორც ამას ცხოველების შემთხვევაში აქვს ადგილი.

შარდოვანა დიდი რაოდენობით გროვდება, როგორც სათადარიგო ნაერთი, სოკოებში, სადაც მისი რაოდენობა 12%-ს აღწევს. ფერმენტი, რომელიც შარდოვანას შლის ამონიაკად და ნახშირმჟავა გაზად, ცნობილია ურეაზას სახელწოდებით.

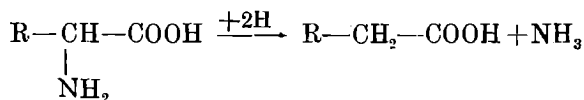


ურეაზათი მდიდარია მიკროორგანიზმები, სოკოები, მცენარეები. ცხოველის ორგანიზმში ურეაზა არ არის, ამისათვის შარდოვანას მოხმარება მათ არ შეუძლიათ.

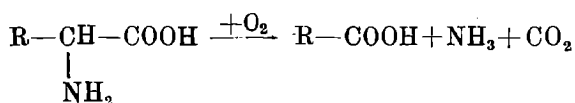
მიკროორგანიზმების დამოკიდებულება ამინომჟავათა მიმართ მრავალფეროვანია, იმისდა მიხედვით, თუ როგორ არეში წარმოებს მიკროორგანიზმების ცხოველმოქმედება და მიკროორგანიზმების რომელი სახეა წარმოდგენილი, ამინომჟავებისაგან შესაძლებელია წარმოიშვას ნაერთების მთელი რიგი. ბაქტერიული ცვლის შედეგად წარმოიშობა ოქსი-მჟავები, ამინები, სპირტები და სხვ.

ანაერობების შემოქმედებით ამინომჟავები უმეტეს შემთხვევაში განიცდიან დაჟანგვას ან აღდგენას.

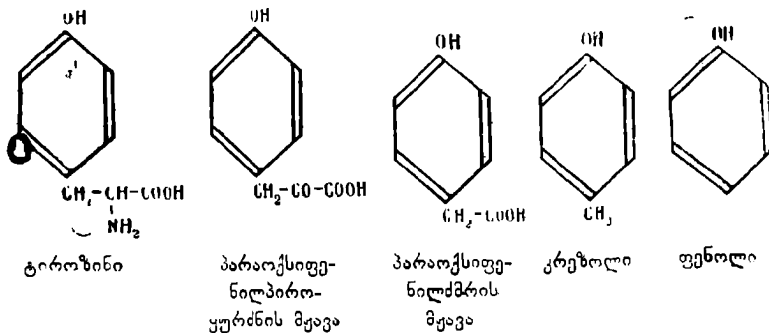
მაგალითად, ამინომჟავების აღდგენისას წარმოებს დეზამინირება და თავისუფლდება ამონიაკი.



თუ ერთდროულად დაჟანგვა მიმდინარეობს, ამონიაკი თავისუფლდება, მაგრამ მიღებული კარბონის მჟავას ჯაჭვი მოკლდება.



შემოსხნებულ რეაქციებს ადგილი აქვს ცილის ბაქტერიული ცვლის დროს ცხოველთა მომწელებელ ორგანიზმში; მაგალითად, ტიროზინიდან წარმოიშობა კრეზოლი და ფენოლი:

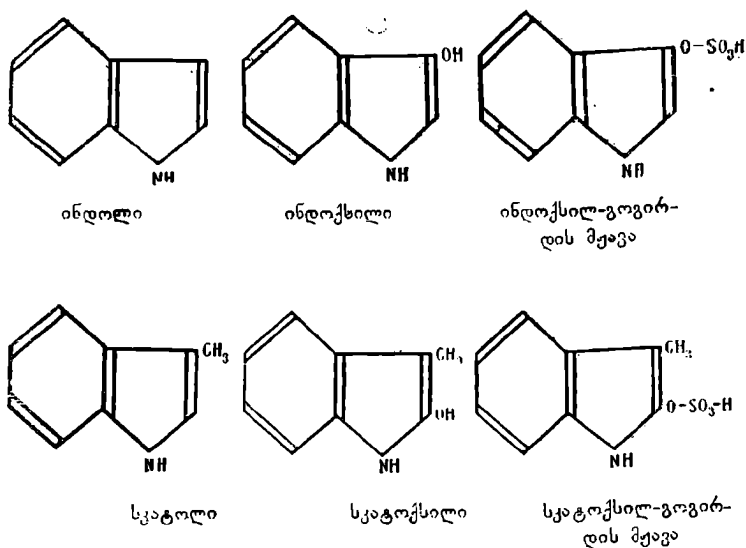


კრეზოლი და ფენოლი წარმოადგენენ შხამებს; ღვიძლში მათი განეიტრალება ხდება გოგირდის ან გლუტურონის მჟავებთან დაკავშირებით. შარდში კრეზოლი გამოიყოფა კრეზოლგოგირდის ან კრეზოლგლუტურონის მჟავების სახით.

ფენოლი, როდესაც ის წყვილდება გოგირდის ან გლუტურონის მჟავასთან, იძლევა ფენოლგოგირდისა და ფენოლგლუტურონის მჟავას.

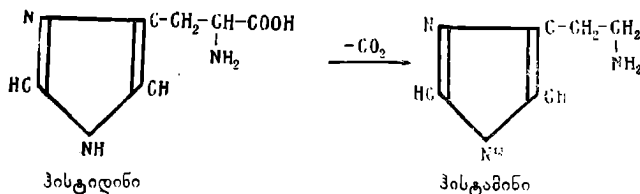
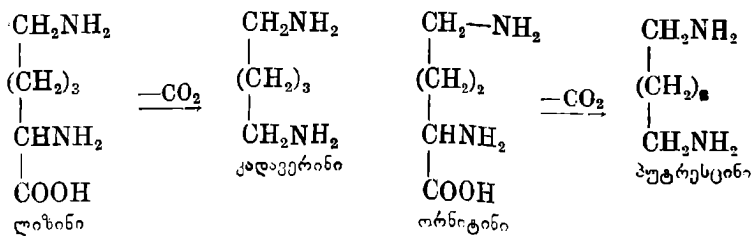
ბაქტერიების ცხოველმოქმედების შედეგად ტრიპტოფანის ანაერობული გარდაქმნისას წარმოიშობა სკატოლი და ინდოლი.

სკატოლი და ინდოლი, სანამდე ისინი ღვიძლში გაწყვილდებოდნენ გოგირდის ან გლუტურონის მჟავასთან, იჟანგებიან ინდოქსილში და სკატოქსილში და მხოლოდ შემდეგ დაუკავშირდებიან მჟავებს.

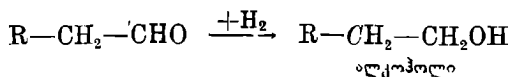
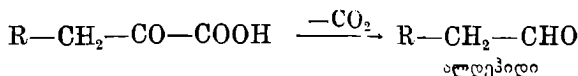
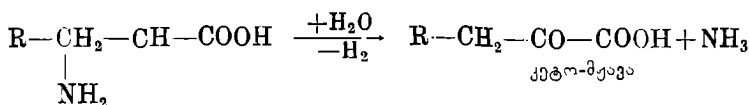


ყველა ზემოხსენებული გაწყვილებული ნაერთი გადადის შარდში, მათი შარდში ზედმეტი რაოდენობით დაგროვებას ადგილი აქვს ნაწლავებში ლპობის პროცესების გაძლიერებისას.

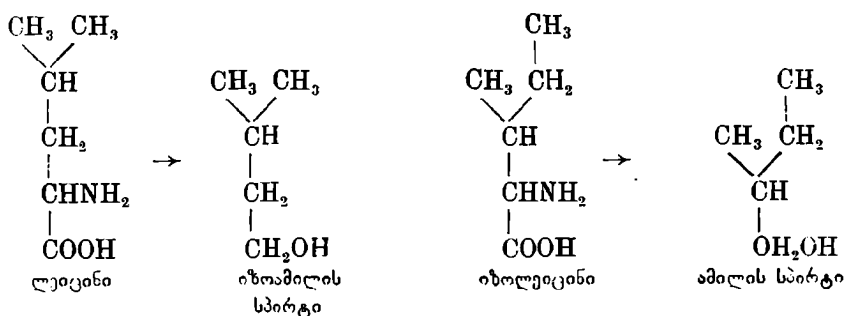
ლპობის გამომწვევი ბაქტერიების ცხოველმოქმედების შედეგად შეიძლება წარმოიშვას ამინომჟავათა დეკარბოქსილირების პროდუქტები — ამინები. ზოგიერთი ამინი წარმოადგენს ძლიერ შხამს; მაგალითად პუტრესცინი, კადავერინი, ჰისტამინი.



საფუარებისათვის დამახასიათებელია ამინომჟავათა ისეთი ქანგვითი დეზამინირება, რომლის დროსაც წარმოიშობა ალკოჰოლები.



ამ რეაქციის საშუალებით უნდა ხდებოდეს რახის ზეთების წარმოშობა სპირტის დუღილის დროს. პროცესისათვის მოიხმარება ლეიცილი და იზოლეიცილი, რომელთა გარდაქმნა საფუარების უჯრედის მიერ იზოამილისა და ამილის სპირტს იძლევა.



უქლოროფილო მცენარეთა უმეტეს ნაწილს — სოკოებსა და მიკრობებს — შეუძლია იკვებოს არაორგანული აზოტის ნაერთებით — ამონიაკითა და ნიტრატებით. ამასთანავე, მათ უნდა ეძლეოდეს გამზადებული ნაერთების სახით ნახშირწყლები. არაორგანული აზოტის გარდა მათ შეუძლიათ შეითვისონ აგრეთვე აზოტის ორგანული ნაერთები. ცალკე დგას მიკროორგანიზმების ის ჯგუფი, რომელიც ატმოსფერულ აზოტს ითვისებს. მიკროორგანიზმების ამ ჯგუფში წარმოდგენილია ანაერობული ბაქტერიები Clostridium-ის გვარიდან და აერობული ბაქტერიები Azotobacter-ის გვარიდან.

აზოტის შეთვისების შედეგად შემოხსენებულ მიკროორგანიზმებში იქმნება აზოტის ისეთი ნაერთები, რომელთა დაკავშირება ნახშირწყლების გარდაქმნის შუალედ პროდუქტებთან ამინომჟავას იძლევა. უნდა ვიფიქროთ, ასეთი პირველადი პროდუქტი არის გლუტამინის მჟავა, რომელიც შემდეგ, განიცდის რა დეკარბოქსილირებას და გადაამინირებას, ახალ ამინომჟავებს იძლევა.

ზოგიერთ მიკროორგანიზმს არ შეუძლია ცილა მხოლოდ არაორგანული აზოტიდან ააშენოს და მათ აუცილებლად უნდა მიეწოდოს ამინომჟავები უცვლელი სახით. ეს მიკროორგანიზმები ემსგავსება ცხოველებს, რომელთაც ზოგიერთი ამინომჟავას სინთეზი არ შეუძლიათ. მიკროორგანიზმების შემოხსენებულ ჯგუფს ეკუთვნის, მაგალითად, სტაფილოკოკი, რომელიც ჭრილობების დაჩირქებას იწვევს, ჰემოლიზური სტრეპტოკოკი და რძის მჟავა ბაქტერიები. სტაფილოკოკისათვის აუცილებელია საკვებ არეში დაემატოს 2 ამინომჟავა — ტრიპტოფანი და ცისტეინი, სტრეპტოკოკს — 17 ამინომჟავა (ასპარაგინის მჟავას გარდა) და რძის მჟავა ბაქტერიებს — 16 ამინომჟავა (პროლინისა და გლიკოკალის გარდა). ამგვარად, რძის მჟავა ბაქტერიებისა და სტრეპტოკოკების განვითარებისათვის საჭიროა აუცილებელ ამინომჟავათა გაცილებით მეტი რაოდენობა, ვიდრე ცხოველებისათვის.

§ 4. ცილის მონელება ცხოველთა მიერ

ცილა, რომელსაც ცხოველი ღებულობს საკვების სახით, პირის ღრუში ქიმიურად არ გარდაიქმნება, ვინაიდან ნერწყვის შემადგენლობაში არ მოიპოვება პროტეოლიზური ფერმენტების საგრძნობი რაოდენობა. პრაქტიკულად ცილის ქიმიური გარდაქმნა იწყება კუჭის წვენის მოქმედებით. კუჭის წვენის შემადგენლობაში შედის ფერმენტი პეპსინი და მარილის მჟავა.

მარილის მჟავა პეპსინის აქტივატორის როლს ასრულებს და ქმნის ისეთ არეს, სადაც პეპსინის მუშაობა გააღვივებულია. გამოთქმულია აზრი, რომ პეპსინი მოქმედებს მხოლოდ ისეთ ცილებზე, რომლებიც წინასწარ დამუშავებულია მჟავათი. პეპსინის მოქმედება ცილების მიმართ ძირითადად პეპტონების წარმოშობით განისაზღვრება.

მასშადად, ცილა კუჭში იშლება არა ბოლომდე, არამედ რთულ, ჯერ კიდევ მაღალმოლეკულურ ნაერთებამდე. პეპსინის მოქმედება არ საზღვრავს რომელიმე გარკვეული სხეულის წარმოშობას. პეპტონები დაშლის სხვადასხვა პროდუქტის ნარევი, რომლის შემადგენელი ნაწილები ერთიმეორისაგან ამინომჟავების რიცხვითა და სახეებით განსხვავდება.

პეპსინის ამგვარი მოქმედება განსხვავდება მეორე პროტეაზას — ტრიპსინის მოქმედებისაგან. ტრიპსინი შედის პანკრეასის წვენის შემადგენლობაში; ის განაგრძობს პეპტონებისა და ზოგიერთ შემთხვევაში თვით ცილის ჰიდროლიზურ დაშლას. მიღებული პროდუქტები შედარებით უფრო მარტივი შემადგენლობაა. როდესაც საკვების ცილა კუჭში პეპსინის მიერ დამუშავდება და წვრილ ნაწლავში გადავა, მასზე მოქმედებს პანკრეასისა და ნაწლავების წვენი. ტრიპსინი აქტივდება განსაზღვრული ნაერთის — ენტეროკინინას გავლენით. ენტე-

როგინაზათი გააქტივებული ტრიპსინი უშუალოდ ცილებზეც მოქმედებს. ტრიპსინისათვის დამახასიათებელია აგრეთვე უნარი ჩამოაშოროს ცილის რთულ მოლეკულას კიდურა ამინომჟეა. ამის გამო ტრიპსინური მონელების შემდეგ შესაძლებელია ჰიდროლიზატში თავისუფალ ამინომჟეათა აღმოჩენა. უმთავრესად კი ტრიპსინის მუშაობა პეპტიდების წარმოშობით მთავრდება.

ტრიპსინის მსგავს მუშაობას ცილის მონელების დროს ქიმოტრიპსინი აწარმოებს. ეს ფერმენტი ტრიპსინით აქტივდება. ქიმოტრიპსინი შეავსებს ცილაზე ტრიპსინის მოქმედებას, რადგან ის შლის ისეთ პეპტიდურ კავშირებს, რაზეც ტრიპსინი ვერ მოქმედებს.

ნაწლავებში ცილების დაშლის უკანასკნელ ეტაპებში მონაწილეობას ღებულობს პეპტიდაზები — ფერმენტები, რომლებიც პოლიპეპტიდებს და პეპტიდებს ჰიდროლიზურად შლის. კუჭის ქვედა ჯირკვლის წვეწვში წარმოდგენილია კარბოქსიპეპტიდაზა, ხოლო ნაწლავების წვეწვში — ამინოპოლიპეპტიდაზა. პირველი მოქმედებს პოლიპეპტიდის დაბოლოების იმ მხრიდან, სადაც კარბოქსილის ჯგუფია მოთავსებული, ხოლო მეორე იმ მხრიდან, სადაც ამინის ჯგუფია. ამ ორი პოლიპეპტიდაზას გარდა ნაწლავებში არის აგრეთვე რამდენიმე დიპეპტიდაზა, რომელიც შლის სხვადასხვა სახის დიპეპტიდებს.

საკვების ცილის ჰიდროლიზურ დაშლას მომწოდებელ ორგანოებში ის ფიზიოლოგიური დანიშნულება აქვს, რომ ცხოველს ენიჭება უნარი მიღებული ამინომჟეებიდან ააშენოს საკუთარი ცილა. ნაწლავების კედლებიდან ამინომჟეები სისხლში გადადის. დაუშლელი ცილა ამ უნარს მოკლებულია. ეს დებულება მტკიცდება იმ ფაქტით, რომ რა შემადგენლობის არ უნდა იყოს საკვები ცილა ამინომჟეების მხრივ და როგორც არ უნდა განსხვავდებოდეს მისი შემადგენლობა ცხოველის ცილებისაგან, ცხოველი მაინც მისთვის დამახასიათებელ ცილას აშენებს. აქედან ის დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ, რომ მიღებული ცილა ჯერ შემადგენელ კომპონენტებად უნდა დაიშალოს, რათა შეიქმნეს ორგანიზმისათვის საჭირო მასალა სპეციფიკური ცილების ასაშენებლად. ცილების შეცვლა საკვებში შემადგენელ ამინომჟეებით არავითარ გავლენას არ ახდენს ცხოველის სასიცოცხლო პროცესებზე. ორგანიზმის მოთხოვნილება მხოლოდ ამინომჟეებით იფარება. ამგვარად, ცილოვანი ნივთიერების წინასწარი დაშლა შემადგენელ ამინომჟეებად ნაწლავებში შეწოვების პროცესისათვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს.

ამინომჟეათა ცვლა სისხლში გადასვლისას შესაძლებელია ორი მიმართულებით წარმოებდეს. ამინომჟეა ან გარდაუქმნელად გადაიტანება სისხლის მიერ სხვადასხვა ორგანოში ცილის შესაქმნელად, ანდა სისხლშივე წარმოებს ცილოვანი ნივთიერების სინთეზი. დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს, რომ ყოველივე ორგანო თვითონვე აშენებს საკუთარ ცილებს სისხლის მიერ მოტანილი ამინომჟეებიდან და არა იმ ცილებისაგან, რომლებიც სისხლშია წარმოდგენილი. ნაწლავებიდან სისხლში ამინომჟეების გადასვლა თანდათანობით წარმოებს. ამინომჟეები სისხლში დიდი რაოდენობით არასდროს არ გროვდება, რადგან სისხლიდან ამინომჟეები უჭრედს გადაეცემა, სადაც იწყება ახალი ცილის სინთეზი. მხედველობაშია მისაღები ის გარემოება, რომ ნაწლავებიდან ამინომჟეები კა-

რის ვენის საშუალებით მოექცევიან, პირველ ყოვლისა, ღვიძლში, სადაც მრავალგვარ გარდაქმნას განიცდიან. ღვიძლი წარმოადგენს იმ ორგანოს, სადაც წარმოებს ამინომჟავათა მომზადება ორგანიზმისათვის შესათვისებლად.

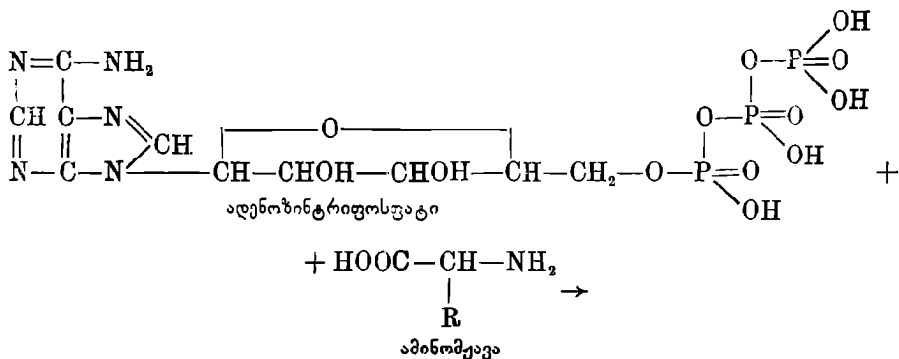
სისხლში ამინომჟავათა სიმცირის გამო საექვოდ მიიჩნდათ უჯრედში ცილის შექმნა და ფიქრობდნენ, რომ ცილის სინთეზი სისხლშივე მთავრდებოდა. ამ თვალსაზრისით უჯრედის კვება უნდა წარმოებდეს სისხლის ცილების საშუალებით. შემდეგში, როდესაც დამუშავდა ამინომჟავათა განსაზღვრის ზუსტი მეთოდიკა, დამტკიცდა მონელების დროს წარმოშობილი ყველა ამინომჟავას სისხლში გაღასვლა.

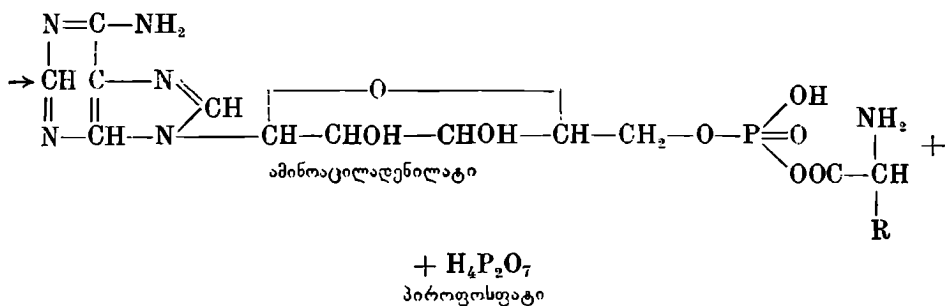
მაშასადამე, ცილის ჰიდროლიზურ დაშლას არა მარტო ის ფიზიოლოგიური დანიშნულება აქვს, რომ წარმოიშვას ნაწლავის კედლებში გასვლის უნარქონე ნაერთები, არამედ ამ პროცესის მნიშვნელობა მატულობს იმ მხრივაც, რომ ამინომჟავათა და მათი გარდაქმნის პროდუქტების შერჩევით ორგანიზმს საშუალება ეძლევა ააშენოს სხვადასხვა სტრუქტურის მქონე ცილა. ამ გზით მყარდება ცილოვან ნივთიერებათა მრავალფეროვნება.

§ 5. ცილოვან ნივთიერებათა სინთეზი

გამოდიოდნენ რა იმ დებულებიდან, რომ პროტეოლიზურ ფერმენტებს უნდა ჰქონდეს არა მარტო დაშლის, არამედ სინთეზის უნარიც, ჩატარებული იყო დიდი მუშაობა ცილის დაშლის პროდუქტებიდან ხელახლა ცილის მოლეკულის მისაღებად. არც ერთ შემთხვევაში არ იყო დადასტურებული, რომ მიიღება იმ ცილის მსგავსი ნაერთი, რაც თავიდანვე იყო აღებული. ანალიზი უჩვენებდა, რომ უკეთეს შემთხვევაში სინთეზი მთავრდებოდა პოლიპეპტიდის ჯაჭვის წარმოშობით. ის სისტემა, რომელიც განაგებს ცილების სინთეზს უჯრედში დაკავშირებულია გენეტიკური ინფორმაციის მექანიზმთან და ამის შესახებ ცალკე იქნება ლაპარაკი. აქ, ჩვენ ჯერჯერობით დავკმაყოფილდებით ამინომჟავათა გააქტივების საკითხით, რომელიც წინ უსწრებს ცილის სინთეზს.

ცილის სინთეზი უჯრედში დაკავშირებულია ენერგიის ხარჯვასთან. ამ პროცესის პირველი ეტაპი იმაში მდგომარეობს, რომ ამინომჟავები აქტივდებიან და მათი რეაქციის უნარი ძლიერდება. ამინომჟავას აქტივირებაში მონაწილეობას ღებულობს ადენოზინტრიფოსფორის მჟავა (ატფ) და ეს პროცესი ფერმენტული ხასიათის არის: ამინომჟავას მოლეკულა რეაგირებს ადენოზინტრიფოსფატთან, რის შედეგად მიიღება ანჰიდრიდის მსგავსი ნაერთი, სადაც ამინომჟავას კარბოქსილის ჯგუფი კავშირდება ადენოზინმონოფოსფატის ფოსფორის მჟავას ნაშთთან და ერთდროულად თავისუფლდება პიროფოსფატი:





ფერმენტი, რომელიც ამინომეცავს დაკავშირებას ახდენს ამფ-თან, ატარებს ამინოცილ-რნმ-სინთეტაზას, pH-5 ფერმენტის სახელწოდებას. ეს ფერმენტები შეადგენენ ლიგაზების პირველ ქვე-ქვეკლასს (6.1.1).

ყოველ ამინომეცავს ააქტივებს მისი შესატყვისი ამინოცილ-რნმ-სინთეტაზა. ამიტომ მათი რიცხვი 20-ს უდრის.

ამინოცილადენილატის წარმოშობა საფუძვლად უდევს გლუტათიონის, კარნოზინის, პანტოთენის მცავას, ჰიპურის მცავას და აცეტილ-ასპარაგინის მცავას სინთეზს.

§ 6. ცილოვანი ნივთიერების საკვავი ღირებულება

ცხიმისა და ნახშირწყლების საბოლოო გარდაქმნა ცხოველთა ორგანიზმში მთავრდება ნახშირორჟანგისა და წყლის წარმოშობით. ცილის სრულა დაწვა უნდა იძლეოდეს ამ ნაერთების გარდა დანარჩენი შემადგენელი ელემენტების (N, S, P) დაჟანგვის პროდუქტებს. ყველა ეს ელემენტი შარდში გადადის. ფოსფორი თავისთავად ცილაში მცავას სახითაა, ამიტომ ის შარდში მთლიანად მცავას სახით არის წარმოდგენილი. გოგირდი ცილაში დაკავშირებულია ალდგენილი ფორმით, მაგრამ ის დაჟანგვას განიცდის და შარდში დაჟანგულ ფორმაში გადადის. რაც შეეხება აზოტს, ის უჯრედში ალდგენილი ნაერთის — ამონიაკის სახით თავისუფლდება. ვინაიდან ამონიაკსა და მისგან მიღებულ პროდუქტებს, რომლებიც შარდში გადადიან, შერჩენილი აქვთ კიდევ წვის უნარი, ცილის თბიური ეფექტი ორგანიზმში უდრის არა მისი სრული დაწვის დროს გამოყოფილ სითბოს რაოდენობას, არამედ ნაკლებს. ეს განსხვავება საბოლოოდ პროდუქტების კალორიანობით განისაზღვრება.

მაშინ როდესაც ცხიმისა და ნახშირწყლების თბიური ეფექტი ორგანიზმში მის სრულ კალორიანობას უდრის, ცილის ღირებულება ამ მხრივ ნაკლებია კალორიების იმ რაოდენობით, რომელიც დაუწვავ ნაწილზე მოდის. ერთი გრამი ცილის კალორიანობა, სრული დაწვის შემდეგ, საშუალოდ უდრის 5,6 დიდ კალორიას. ორგანიზმში ცილის დაუწვავი დარჩენილი ნაწილი ათავისუფლებს 1,5 დიდ კალორიას. აქედან ერთი გრამი ცილის ფიზიოლოგიური კალორიანობა უდრის $5,6 - 1,5 = 4,1$ დიდ კალორიას. ვინაიდან ცილის დაუწვავი ნაწილი შარდში გადადის, ამიტომ შარდში ამ ნაწილის აღრიცხვით შეიძლება განისაზღვროს

ცილის კალორიანობა. აქედან ნათელია, რომ ენერგეტიკული თვალსაზრისით უპირატესობა აქვს ცხიმსა და ნახშირწყალს ცილასთან შედარებით. ცილის ბალანსის გარკვევა შესაძლებელი ხდება, თუ განისაზღვრა აზოტის რაოდენობა მოცემული საკვების რაციონში, აზოტი, რომელიც მოუნელებელი დარჩა განავალში და აზოტის რაოდენობა შარდში. ასეთი აღრიცხვით მრავალი საინტერესო ფაქტი იქნა აღმოჩენილი.

მრავალჯვარი ფუნქციის შესრულებისათვის უჭრედს სჭირდება განახლება. ამ მიზეზის გამო ცილის მოთხოვნილება ცხოველის მიერ არასდროს არ წყდება. ნორმალური ცხოველმოქმედების დაცვის მიზნით საჭირო ხდება ცილის ხარჯის შეესება. ამისათვის საკვები მასალა ცილის საკმარ რაოდენობას უნდა შეიცავდეს. შემწილობის დროს, როდესაც ცილის მიწოდება შემცირებული ან სრულებით შეწყვეტილია, ორგანიზმი ხარჯავს საკუთარ ცილას. შარდში უკვე საკუთარი ცილის ცვლის პროდუქტები გადადის.

ცილის იმ უმცირეს რაოდენობას, რომელიც ორგანიზმისათვის საკმარისია სხვადასხვა ხარჯის ასანაზღაურებლად, ეწოდება ცილის მინიმუმი. როდესაც მღებულ საკვებში ცილის რაოდენობა მინიმუმზე ნაკლებია და ის ორგანიზმს არ ყოფნის საკუთარი ცილის განახლებისათვის, მაშინ შარდში საკვებიდან გამოყოფილი აზოტი შეთვისებულ აზოტზე მეტი იქნება. ამ შემთხვევაში ცხოველის აზოტის წონასწორობა ირღვევა და იწყება ქსოვილების ცილის განუწყვეტლივ კარგვა.

ცილის მინიმუმი, დანარჩენი პირობების გარდა, დამოკიდებულია ცილოვან ნივთიერებათა ბუნებაზე. ვინაიდან ზოგიერთი ამინომჟავას შექმნის უნარი ცხოველს არ გააჩნია, მას ვერ დაემაყოფილებს ისეთი საკვები ცილა, რომელიც ორგანიზმისათვის საჭირო ამინომჟავებს არ შეიცავს. ცილის ბიოლოგიური ღირებულება ამ შემთხვევაში შემცირებულ იქნება და ცხოველი კვების ცუდ პირობებში ჩავარდება. განსაკუთრებით ეს ეხება მოზარდ ორგანიზმს.

ცილა სრულფასოვანია იმ შემთხვევაში, თუ ის შეიცავს შემდეგ ათ ამინომჟავას: ლიზინს, ტრიპტოფანს, ჰისტიდინს, ფენილალანინს, ლეიცინს, იზოლეიცინს, ტრეონინს, მეთიონინს, ვალინსა და არგინინს. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ეს საია არ შეიცავს ტიროზინსა და ცისტეინს, რომელთა შესაბამისად შეიძლება წინათ ფიქრობდნენ, რომ მათი უქონლობა იწვევს ზრდის შეჩერებას.

არასრული ღირებულების ცილების ჯგუფს, მაგალითად, ეკუთვნის:

ზეინი სიმინდიდან	არ შეიცავს ტრიპტოფანსა და ლიზინს
პორდინი ქერიდან	„ „ ლიზინს
გლიადინი პურის ხორბლიდან	„ „ ლიზინს
ველატინი	„ „ ტრიპტოფანსა და ტიროზინს

არასრული ღირებულების ცილების ჯგუფს ეკუთვნის აგრეთვე ისეთებიც, სადაც ამინომჟავების მცირე რაოდენობაა წარმოდგენილი. აზოტის უკეთეს წყაროდ ცხოველისათვის მიჩნეულია რძის ალბუმინი. ცხოველის ნორმალური ზრდის მისაღწევად საჭიროა, მაგალითად, კახეინის 50%-ით და ედესტინის 90%-ით მეტი რაოდენობის მიწოდება რძის ალბუმინთან შედარებით. ცხოველმა თავისი მოთხოვნილება ამინომჟავათა მიმართ რომ დაფაროს ისეთი ცილით,

სადაც საჭირო ამინომჟავა მცირე რაოდენობით არის წარმოდგენილი, მან ამ ცილის გაცილებით მეტი რაოდენობა უნდა მიიღოს. ამისათვის რაციონალურ კვებაში ცილის შემადგენლობას დიდ ყურადღებას აქცევენ. ჩვეულებრივად ცხოველი ცალმხრივად არ იკვებება, ის არ ღებულობს ერთ რომელიმე ცილას. საკვებში თითქმის ყოველთვის წარმოდგენილია რამდენიმე ცილა, სადაც ერთი ცილის დანაკლისის კომპენსაცია წარმოებს მეორე ცილაში შემავალი ამინომჟავათი. მაგალითად, რძის კაზეინში ძალიან მცირე რაოდენობითაა წარმოდგენილი ისეთი საჭირო ამინომჟავა, როგორიც არის ცისტეინი; ამავე დროს რძე შეიცავს მეორე ცილას, ალბუმინს, რომელშიც ცისტეინი საკმაოდ რაოდენობითაა. ამგვარად, კაზეინის არასრულფასოვნება ივსება რძის ალბუმინით.

ცხიმისა და ნახშირწყლების ზედმეტი რაოდენობით კვების დროს ცხოველს შეუძლია ეს ნაერთები სათადარიგოდ შეინახოს გლიკოგენისა და ცხიმის სახით. ზედმეტი ცილით კვებისას სხვა მდგომარეობა შეიქმნება. ცილა სათადარიგო ნივთიერების სახით არ ინახება. როდესაც ცილა საკვებში ფარავს მოთხოვნილების მინიმუმს, მაშინ ცხოველი აზოტის წონასწორობაშია: შეთვისებული აზოტის მთელი რაოდენობა ისევე ბრუნდება შარდში. როდესაც რაციონში ცილა კიდევ გაიზრდება, შარდში აზოტი მეტი რაოდენობით გამოიყოფა და ცხოველი ისევე აზოტის წონასწორობაში იქნება. მაგრამ საყურადღებოა ის გარემოება, რომ ცილას განსაკუთრებული გავლენა აქვს საკვების დანარჩენ კომპონენტებზე. რაციონში ცილის რაოდენობის გადიდებისას ორგანიზმს უნარი ენიჭება უკეთ მოიხმაროს ცხიმები და ნახშირწყლები. ამ დროს უჯრედში ნივთიერებათა ცვლა უფრო ინტენსიურად წარმოებს. ნივთიერებათა ცვლაზე ცილის ამ დადებით გავლენას უწოდეს ცილის სპეციფიკურ-დინამიკური გავლენა.

§ 7. ამინომჟავათა სინთეზი ცხოველთა უჯრედში

ამინომჟავათა შექმნის შესაძლებლობის მხრივ ცხოველის ორგანიზმში მცენარისაგან დიდად განსხვავდება, მიუხედავად იმისა, რომ ცხოველთა სხვადასხვა უჯრედში შეიძლება შეიქმნას ამინომჟავა, ისე როგორც მცენარეულ უჯრედში, ამონიაკისა და ნახშირწყლების გარდაქმნის შეუღებო პროდუქტისაგან. განსხვავება, პირველყოვლისა, ამ პროცესის მოცულობაშია, მაშინ როდესაც მცენარეში ამონიაკის მოხმარებას პროცესი მკაფიოდ არის გამოზატული, ცხოველთა უჯრედში ის დაჩრდილულია სხვაგვარი სინთეზური რეაქციებით. მეორე დიდი განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ცხოველის უჯრედს არა აქვს უნარი მოიხმაროს აზოტის დაქანგული ფორმები.

მცენარისა და ცხოველის ორგანიზმისათვის ამინომჟავათა სინთეზის მთავარი გზა არის გადაამინირება ამინოდიაზონის მეშვეობიდან ა-კეტომჟავებზე. მაგრამ ცხოველის ორგანიზმში ამ მიზნისათვის ყველა საჭირო კეტომჟავას სინთეზი ვერ ზერხდება და ამიტომ მისი ნორმალური განვითარებისათვის საჭიროა საკვები თავიდანვე შეიცავდეს ყველა იმ ამინომჟავას, რომლის შექმნა ცხოველს არ შეუძლია. აქედან გამომდინარე უნდა დავუშვათ, რომ ცილის არასრულფასოვნება ისაზღვრება იმით, თუ რომელი კეტომჟავას სინთეზის უნარი აქვს ცხოველს.

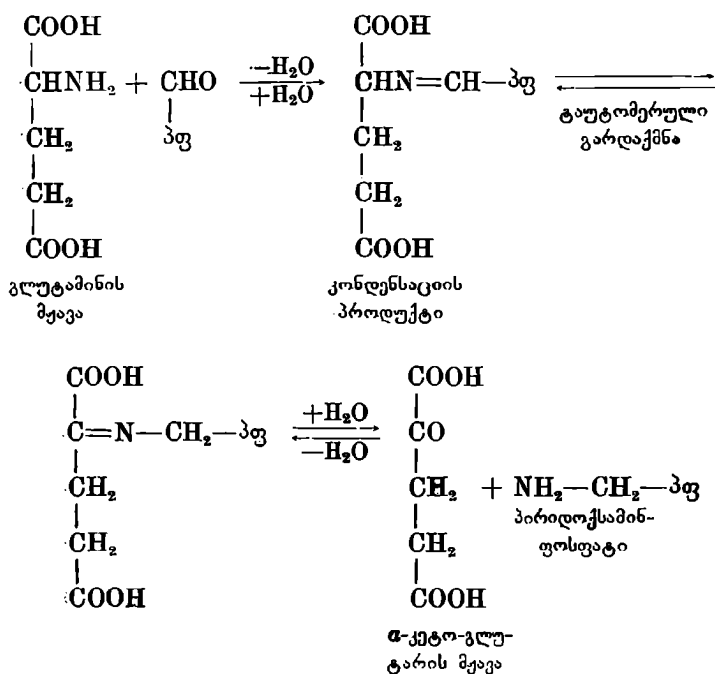
გადაამინირების რეაქცია, რომელსაც უაღრესად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება, აღმოჩენილია ა. ბრაუნშტეინის მიერ. ამ რეაქციის მიხედვით მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედში ამინომჟავათა სინთეზი ხორციელდება გლუტამინისა და ასპარაგინის მჟავას ამინის ჯგუფით, რომელიც ფერმენტი ამინოტრანსფერაზას საშუალებით α -კეტომჟავას გადაეცემა. ამინის ჯგუფის აქცეპტორად გამოდიან α -კეტომჟავები (პიროუვრძის, მჟაუნძმრისა და α -კეტოგლუტარის მჟავები).

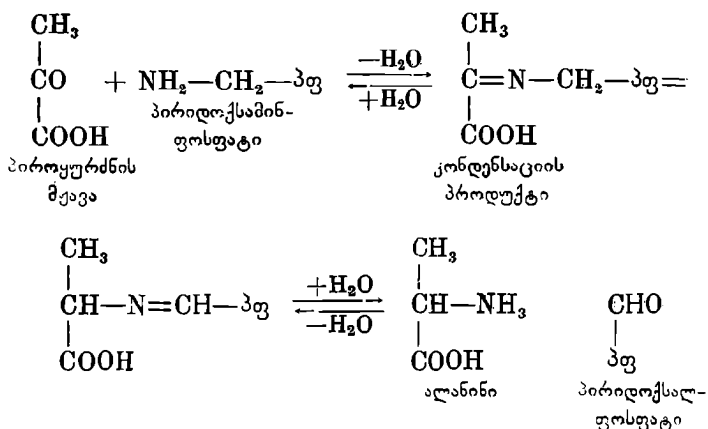
დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს, მეორე მხრივ, ის გარემოება, რომ ამინომჟავათა უმეტესი ნაწილი ფერმენტულ გადაამინირებას განიცდის. გადაამინირების რეაქციის მსვლელობისათვის აუცილებელია ერთ-ერთი წარმომადგენელი შემდეგი ნაერთებიდან:

გლუტამინის მჟავა
 ასპარაგინის მჟავა
 α -კეტო-გლუტარის მჟავა
 მჟაუნძმრის მჟავა.

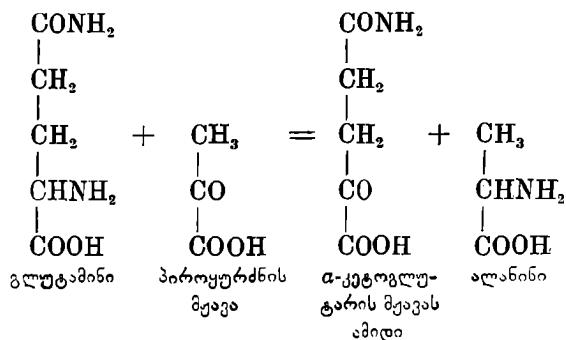
გლუტამინის ან ასპარაგინის მჟავა მეტი თუ ნაკლები სიჩქარით გადასცემს თავის ამინის ჯგუფს ყველა α -კეტომჟავას. უფრო ინტენსიურად წარმოებს რეაქცია ზემოთ დასახელებულ ორ კეტო-მჟავასთან. მეორე მხრივ, α -კეტო-გლუტარისა და მჟაუნძმარმჟავას შეუძლია მიიღოს ამინის ჯგუფი ყველა ამინომჟავადან, განსაკუთრებული დიდი სიჩქარით კი ასპარაგინისა და გლუტამინის მჟავებიდან.

ფერმენტი ამინოტრანსფერაზას კოფერმენტი არის ვიტამინი B₆-ს ნაწარმი პირიდოქსალ-ფოსფატი (პფ), რომელიც იკავშირებს ამინის ჯგუფს და გარდაიქმნება ფოსფოპირიდოქსამინად. უკანასკნელი კი გააქტივებულ ამინის ჯგუფს გადასცემს კეტომჟავას:





აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ გლუტამინი და ასპარაგინი მონაწილეობას ღებულობენ აგრეთვე ტრანსამინირების რეაქციებში. ეს რეაქცია აქტივდება სპეციფიკური ამინოფერაზებით, სადაც პროსტეტიული ჯგუფის სახით წარმოღ-გენილია პირიდოქსალფოსფატი.



ის კეტომჟავას ამილი, რომელიც ზემოთ მოტანილი რეაქციის დროს წარ-მოიშობა შუალედი პროდუქტის სახით სპონტანურად განიცდის დეჰამინირე-ბას და თავისუფლდება ამონიაკი. ფერმენტს, რომელიც ააქტივებს გლუტამინი-საგან ამონიაკის განთავისუფლებას კეტომჟავების თანდასწრებით, ეწოდება გლუტამინაზა.

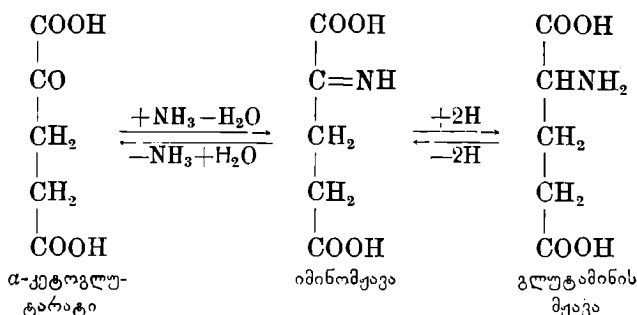
როგორც უკანასკნელ დროს გამოიკვეა, შეუცვლელ ამინომჟავათა სინთეზი აგრეთვე გადაამინირების გზით უნდა ხდებოდეს. თუ ამას ადგილი არა აქვს ცხოველთა ორგანიზმში, ეს იმიტომ, რომ სინთეზისათვის საჭირო α-კეტომჟავა ცხოველს არ მოეპოვება. ეს ღებულება, პირველ ყოვლისა, დამტკიცდა ცდებით, სადაც სინთეზს ადგილი ჰქონდა იმ შემთხვევაში, როდესაც ფერმენტულ არეში მიმატებული იყო გლუტამინის მჟავასთან ერთად შესაფერი α-კეტომჟავა. გარ-და ამისა, ზემოთ აღნიშნული დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ ცდებიდან, სადაც იზმარებოდა ნიშანდებული აზოტი. თუ ასეთი აზოტი წარმოდგენილია, მაგალი-თად, გლუტამინის მჟავას ამინის ჯგუფის სახით და ეს ნაერთი მიეცა საცდელ ცხოველს, ნიშანდებული აზოტი აღმოჩნდება ყველა ამინომჟავაში, ლიზინის, ოქსიპროლინისა და ტრეონინის გარდა. ეს იმას ნიშნავს, რომ ცხოველის ორგა-ნიზმში ზემოჩამოთვლილ ამინომჟავათათვის არ არის შესაფერისი კეტომჟავა, რომელზეც შესაძლებელია გადაცემულიყო ნიშანდებული აზოტი, მეორე

მხრივ, ამ ცდებიდან ის დასკვნა უნდა გაკეთდეს, რომ დანარჩენი შეუცვლელი ამინომჟავას სინთეზი ცხოველთა ორგანიზმში შესაძლებელია იმ შემთხვევაში, თუ მას მიეცა შესატყვისი α -კეტომჟავას წყარო. ამგვარად, ცხოველის ორგანიზმისათვის აუცილებელია შეუცვლელი ამინომჟავების მიწოდება საკვებში იმიტომ, რომ ნივთიერებათა ცვლის დროს ისეთი α -კეტომჟავა არ წარმოიშობა, რომელიც საჭიროა ამა თუ იმ შეუცვლელი ამინომჟავას შესაქმნელად.

გადაამინირების გარდა ცხოველთა უჯრედში არსებობს კიდევ ამინომჟავათა სინთეზის მეორე გზა, რომელიც დაკავშირებულია α -კეტომჟავების უშუალო ამილირებასთან.

ეს პირველ ყოვლისა, ეხება გლუტამინის მჟავას.

გლუტამატდეჰიდროგენაზა ააქტივებს α -კეტოგლუტარის მჟავას ამინირებას და გლუტამინის მჟავას უანგვით დეჰამინირებას. კოფერმენტის როლს უანგვა-ადღენითი რეაქციაში ასრულებს ნად-ი.



უჯრედში ზემოთ მოტანილი რეაქცია გადაბრლია მარცხნიდან მარჯვნივ და ამიტომ ადგილი აქვს გლუტამინის მჟავას სინთეზს. ამ რეაქციას უაღრესად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება, პირველ ყოვლისა, იმიტომ, რომ გლუტამინის მჟავას სინთეზით მყარდება ამინომჟავათა გარდაქმნების კავშირი ლიმონის მჟავა ციკლთან და, მეორე მხრივ, ის სათავეში უდგას დანარჩენ ამინომჟავათა ცვლას.

ზემოთ ჩვენ ვიხილავთ, თუ რა გზით წარმოებს ამინომჟავათა სინთეზის ერთი მხარე, სახელდობრ, როგორ წარმოებს ამილირება. საჭიროა წარმოდგენა ვიქონიოთ ამინომჟავათა სინთეზის მეორე მხარეზე, გვერდითი ჯაჭვების შექმნაზე. გვერდითი ჯაჭვის სახით ამინომჟავაში გვევლინება ღია ნახშირბად-წყალბადის ჯაჭვი, ციკლური შენების მქონე ნაშთი და ნაშთი, სადაც წარმოდგენილია თიო, ოქსო, გუანიდინის, ამინის, ამიდისა და კარბოქსილის ჯგუფი.

პირველ ყოვლისა, უნდა აღინიშნოს, რომ ციკლური ბირთვის (ფენილის, იმიდაზოლის, ინდოლის), გუანიდინის, თიოჯგუფის შექმნის უნარი ცხოველს არ გააჩნია. ამიტომ ამინომჟავა, რომელიც ამ ჯგუფებს შეიცავს, იქმნება მხოლოდ შესაფერისი წყაროს მიწოდების შემთხვევაში. დანარჩენ ამინომჟავათა გვერდითი ჯაჭვების შექმნა მიმდინარეობს მეტი თუ ნაკლები ინტენსივობით სხვადასხვა სპეციფიკური ფერმენტის საშუალებით.

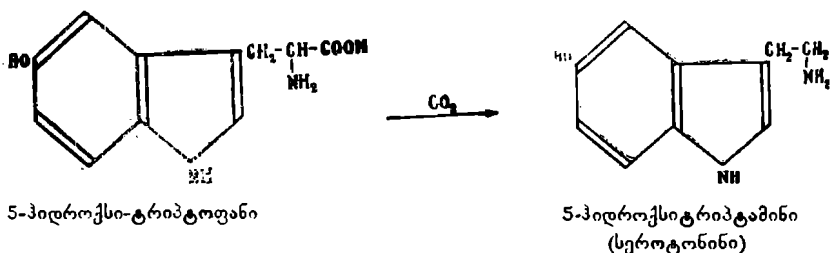
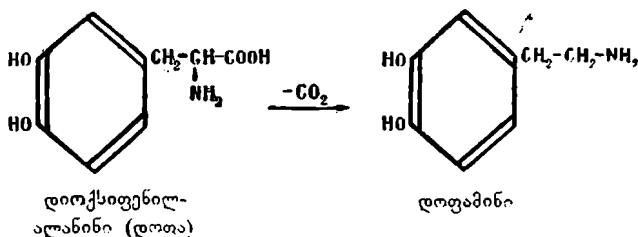
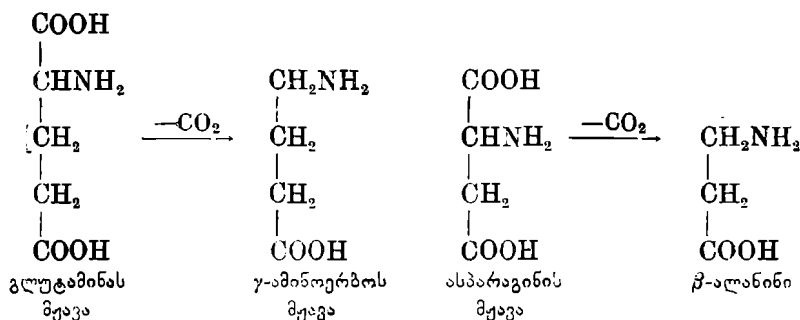
§ 8. ამინომჟავათა დეკარბოქსილირება

ამინომჟავათა დეკარბოქსილირება მცენარეებში და მიკროორგანიზმებში გავრცელებულ ფერმენტულ გარდაქმნას წარმოადგენს. ამინომჟავათა დეკარბოქსილაზის კოფერმენტი არის პირიდოქსალფოსფატი, რომელიც კავშირდება ამინომჟავასთან შუალედი ნაერთის წარმოშობით და მომდევნო რეაქციაში კარ-

გავს კარბოქსილის ჯგუფს. ამ გზით იქმნება ქვემოთ მოტანილი ამინები: პუტრესცინი, კადავერინი, ჰისტამინი, თიოეთილამინი და სხვ.

ცხოველთა ორგანიზმში ამინომჟავათა დეკარბოქსილირების რეაქცია გავრცელებული არ არის. გამონაკლისს წარმოადგენს მხოლოდ ნერვული ქსოვილი. აქ აღმოჩენილია გლუტამინისა და ასპარაგინის მჟავათა, ჰისტიდინის, დიოქსიფენილალანინისა და 5-ჰიდროქსიტრიპტოფანის დეკარბოქსილირება, რის შედეგად წარმოიშობა ფიზიოლოგიურად აქტიური ამინები:

გლუტამინის მჟავას დეკარბოქსილირება იძლევა γ -ამინოებრბოს მჟავას, ხოლო ასპარაგინის მჟავასი — β -ალანინს. γ -ამინოებრბოს მჟავა მონაწილეობას დებულობს ნერვულ სისტემაში შეკავების პროცესში, ხოლო β -ალანინი შემადგენელი კომპონენტია დიპეპტიდის — კარნოზინისა და ვიტამინის — პანტოთენის მჟავასი.



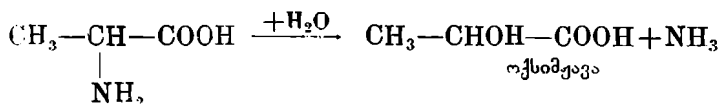
დოფამინი კატეკოლამინების ერთ-ერთი წარმომადგენელია. ამინების ამ ჯგუფს ეკუთვნის ადრენალინი და ნორადრენალინი. ფენილალანინი და ტიროზინი ითვლება მათ წყაროდ.

§ 9. ამინომჟავათა დეჰამინირების სხვა გზები

ამინომჟავათა გარდაქმნა უმეტეს შემთხვევაში იწყება ან დეკარბოქსილირების, ანდა დეჰამინირების გზით; კარბოქსილის ჯგუფის დაკარგვის შემდეგ მიიღება ამინები. უმეტეს შემთხვევაში კი ამინომჟავას გარდაქმნა იწყება ამინის

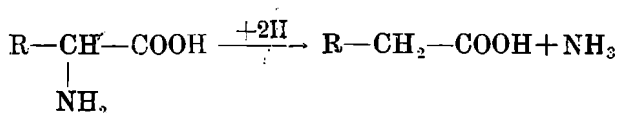
ჯგუფის დაკარგვით, რომელიც საბოლოოდ თავისუფლდება ამონიაკის სახით. დარჩენილი ორგანული ჩონჩხი მოხმარდება ან სინთეზურ პროცესებს, ან განიცდის გარდაქმნას როგორც ენერგეტიკული მასალა. დეზამინირება შეიძლება წარმოებდეს რამდენიმე გზით:

1) ჰიდროლიზური დეზამინირების დროს წარმოიშობა ოქსიმჟავები:



ამგვარ დეზამინირებას განიცდიან მხოლოდ ნორმალური რიგის ამინომჟავები. ეს პროცესი გავრცელებულია მიკროორგანიზმებში და მიმდინარეობს ანაერობულ პირობებში.

2) რედუქციული დეზამინირების დროს წარმოიშობა ცხიმოვანი რიგის მჟავები:

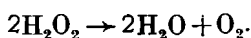
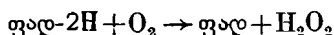
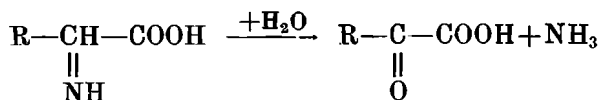
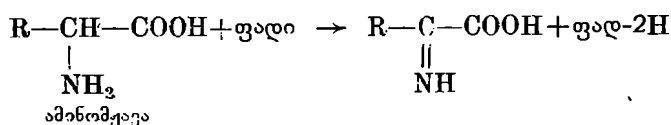


ამ პროცესს ნაკლები გავრცელება აქვს ბუნებაში.

3) დეზამინირების უფრო გავრცელებული სახეა ჟანგვითი დეზამინირება. ამგვარი დეზამინირებისას ამინომჟავა გადადის კეტომჟავაში და ამონიაკი თავისუფლდება სპეციალური სისტემების საშუალებით.

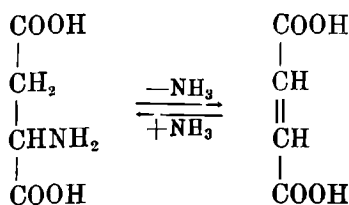
ჟანგვითი დეზამინირების პროცესი აერობულ პირობებში წარმოებს. ე. ი. ჟანგბადის თანდასწრებით.

ამინომჟავათა ოქსიდაზების ხასიათდებიან აბსოლუტური სტერეოსპეციფიკურობით: მათი ერთი ჯგუფი აქტივებს ფართოდ გავრცელებულ L-რიგის, ზოლო მეორე — იშვიათი D-რიგის ამინომჟავებს. ორივე ჯგუფისათვის კოფერმენტის როლს ასრულებს ფლავინადენინდინუკლეოტიდი (ფად-ი). ამ ფერმენტის კატალიზური მოქმედების შედეგად სუბსტრატს ჩამოშორდება წყალბადი, რომელიც შემდგომ რეაქციაში უკავშირდება ჟანგბადს.

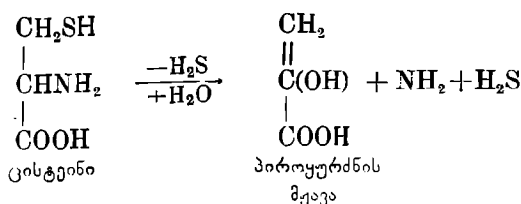


ვარაუდობენ, რომ D-რიგის ამინომჟავათა ოქსიდაზების როლი იმაში მდგომარეობს, რომ მათი მოქმედებით აიცხლება ორგანიზმისათვის გამოუღებარი ამინომჟავების დაგროვება. D-რიგის ამინომჟავების ოქსიდაზა წარმოდგენილია ლვილში და თირკმელებში, სადაც ამინომჟავების ინტენსიური ცვლა წარმოებს. მაგრამ ამ ცვლაში შემოხსენებული ფერმენტები დიდ როლს არ ასრულებენ.

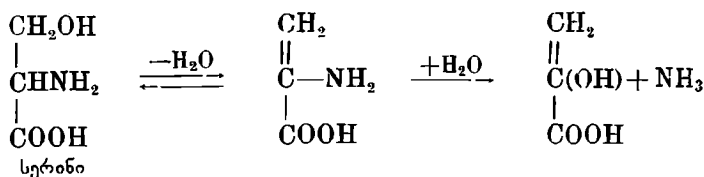
დეზამინირების სხვა რეაქციებს შორის აღსანიშნავია ასპარტატ-ამონიაკ-ლიაზის მოქმედება ასპარაგინის მქაფაზე. ეს რეაქცია დამახასიათებელია მიკრობებისათვის და სოკოებისათვის



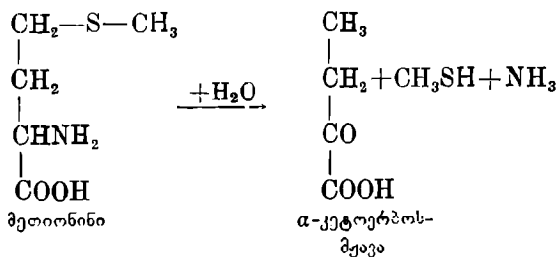
ცისტეინის დეზამინირება აქტივდება ფერმენტ ცისტეინ-დესულფოჰიდრაზას საშუალებით. ამ რთულ რეაქციას თან სდევს ამონიაკის გარდა გოგირდწყალბადის განთავისუფლება:



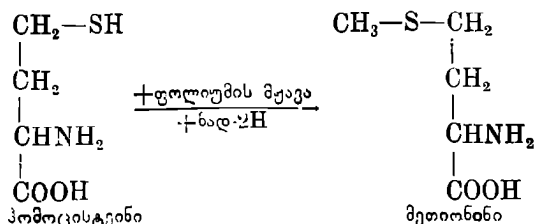
სერინის დეზამინირება დაკავშირებულია ჰიდროლიაზის ტიპის ფერმენტის — სერინდეჰიდრატაზის მოქმედებასთან. ამ რეაქციის შედეგად სერინი იძლევა პიროყუტძნის მჟავასა და თავისუფლდება ამონიაკი. სერინის მსგავსად დეზამინირებას განიცდის ტრეონინი.



ფერმენტს, რომელიც აქტივებს მეთიონინის დეზამინირებას, ეწოდება γ-თიანაზა. რეაქციის შედეგად მიიღება α-კეტოერბოს მჟავა და თავისუფლდება მეთილმერკაპტანი და ამონიაკი

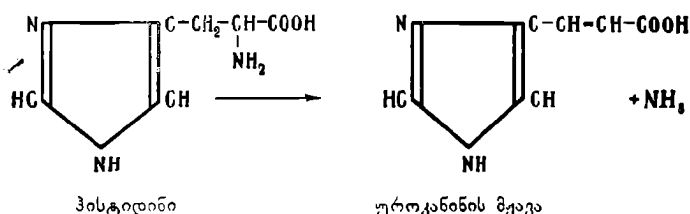


მეთიონინის სინთეზი დაკავშირებულია ორი ფერმენტისა და 3 კოფერმენტის მოქმედებასთან. მეთიონინის წყარო არის ჰომოცისტეინი, რომელიც იერთებს ფოლიუმის მჟავაში გააქტივებულ ოქსიმეთილის ნაშთს. ამ პროცესს აქტივებს ორი ფერმენტი ალდგენილი ნად-ის თანდასწრებით.



მეთიონინის სინთეზში მონაწილე ორი ფერმენტიდან ერთი აღადგენს ფოლიუმის მჟავას ოქსიმეთილის ჯგუფს მეთილის ჯგუფად, ხოლო მეორე მეთილ-ტრანსფერაზას წარმოადგენს და გადაიტანს ფოლიუმის მჟავადან მეთილის ჯგუფს ჰომოცისტეინზე. საჭიროა აღინიშნოს, რომ ოქსიმეთილის ნაშთი ფოლიუმის მჟავაში იქმნება კიანგველის მჟავადან. მეორე ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს მეთილის ჯგუფის გადატანას ფოლიუმის მჟავადან ჰომოცისტეინზე, შეიცავს პროსტეტული ჯგუფის სახით კობალამინს (ვიტამინი B₁₂).

პ ი ს ტ ი დ ი ნ ი ს ქანგვითი დეზამინირება იძლევა უროკანინის მჟავას. საგულისხმოა, რომ უროკანინის მჟავა კეტოჯგუფს არ შეიცავს.

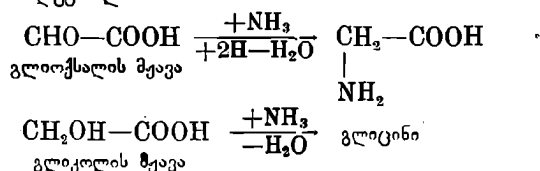


ზემოთ აღნიშნული ქანგვითი დეზამინირება დიდი ინტენსივობით არ მიმდინარეობს არც მცენარის და არც ცხოველთა ორგანიზმში. ამინომჟავათა ქანგვის მთავარი გზა ეს გლუტამინის მჟავაა. გლუტამინის მჟავას ერთ-ერთი უნიკალური თვისება იმაში გამოიხატება, რომ ის შეიძლება გამოყენებული იყოს როგორც ენერგეტიკული მასალა: სხვადასხვა ამინომჟავების ცვლის დროს ამინოჯგუფი გადაიტანება გლუტამინის მჟავაზე და ამის შემდეგ ჩაირთვის ის მექანიზმი, რომლითაც ხდება გლუტამინის მჟავას დაჟანგვა და მისი ამინის ჯგუფის განთავისუფლება ამონიაკის სახით.

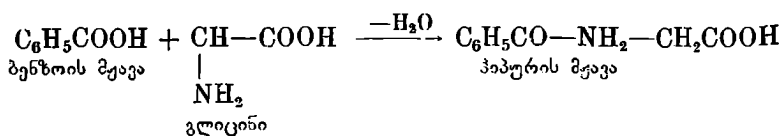
§ 10. ცალკეულ ამინომჟავათა ცვლა

დეზამინირებისა და დეკარბოქსილირების რეაქციები საერთოა ყველა ამინომჟავასათვის. ამინისა და კარბოქსილის ჯგუფების გარდა ამინომჟავაში წარმოდგენილია აგრეთვე სხვა სარეაქციო ჯგუფები და გვერდითი ჯაჭვები, მათი ცვლა ყოველ ცალკე ამინომჟავაში თავისებურად მიმდინარეობს. ქვემოთ განხილულია ზოგიერთი მათგანი, რომელთაც მეტი ბიოქიმიური მნიშვნელობა ენიჭება.

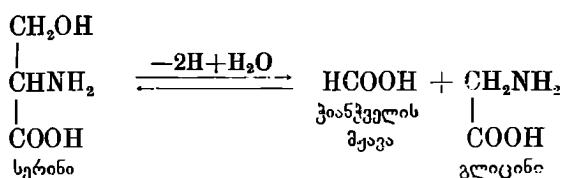
გ ლ ი ც ი ნ ი იქმნება გლიოქსალისა და გლიკოლის მჟავებიდან. ამ რეაქციაში ამინის ჯგუფის დონორის როლს ასრულებს ისეთი ნუკლეოტიდი, სადაც ამინოპურინია წარმოდგენილი:



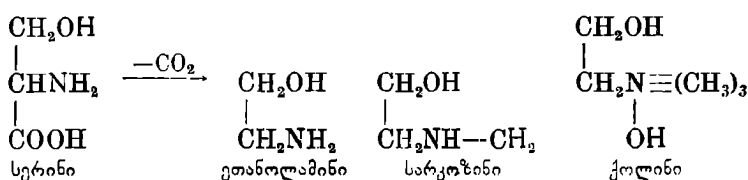
გლიცინი მოიხმარება სერინის, პურინის ფუძის, პიროლის ბირთვის, კრეატინის და გლუტათიონის სინთეზში. ცხოველს ორგანიზმის დატვირთვისას ბენზოის მჟავათი შარდში გადადის ჰიპურის მჟავა:



სერინის წყარო არის გლიცერინი, სინთეზში მოიხმარება ჰიანჰველას მჟავა. ამ რეაქციაში კოფერმენტის როლში გვევლინება ფოლიუმის მჟავა. გლიცინიდან სერინის სინთეზის რეაქცია უკუშეცვლილია. გარკვეულ პირობებში სერინისაგან შეიძლება წარმოიშვას გლიცინი

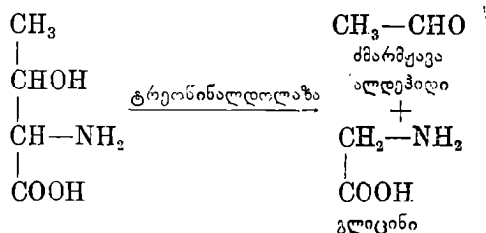


სერინი მონაწილეობას ლებულობს ფოსფოლიპიდების შენებაში. ის ერთდროულად წარმოადგენს ეთანოლამინის წყაროს. ეთანოლამინი თავის მხრავ ფოსფოლიპიდების გარდა მოიხმარება ქოლინისა და სარკოზინის სინთეზისათვის



და ბოლოს, აღსანიშნავია, რომ სერინი მონაწილეობას ლებულობს გოგარდშემცველ ამინომჟავათა სინთეზში. დიდი მნიშვნელობა ენიჭება სერინის მონაწილეობას ზოგიერთი ფერმენტის აქტიური ცენტრისა და ფოსფოროტეიდების შენებაში.

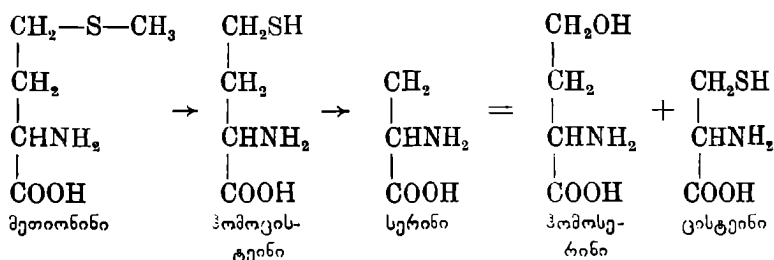
ტრეონინი ორგანიზმში სპეციფიკური ალდოლაზის ზეგავლენით იშლება ძმარმჟავა ალდეჰიდად და გლიცინად



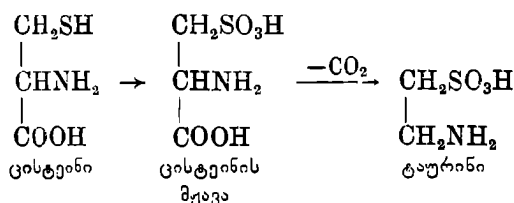
ვალინის, იზოლევცინის და ლეიცინის გვერდით ჯაჭვები ორგანიზმში ძალიან რთულ გარდაქმნას განიცდიან. ნაშთი, რომელიც მიიღება დეჰამინირების შემდეგ, კავშირდება კოენზიმ-A-თან და თანმიმდევრობით მოკლდება.

ლიზინის ჰ-ამინის ჯგუფის ჩამოშორება შედარებით სხვა ამინომჟავებთან ინტენსიურად არ წარმოებს. ნიშანდებული ლიზინის გარდაქმნის შესწავლა უჩვენა, რომ ლიზინის ნიშანდებული ნახშირბადი ჩნდება გლუტამინის მჟავაში.

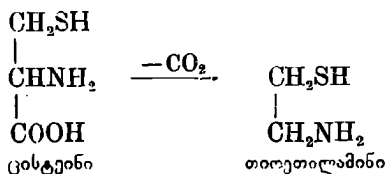
ცისტეინის სინთეზი დაკავშირებულია მეთიონინის გარდაქმნასთან. პირველ-
ყოვლისა, მეთიონინს ჩამოშორდება მეთილის ჯგუფი და წარმოიშობა ჰომოცისტე-
ინი. ჰომოცისტეინი მომდევნო რეაქციაში ცვლის თავის თიოჯგუფს ოქსიჯგუ-
ფით და ამ გაცვლის შედეგად მიიღება ჰომოსერინი და ცისტეინი:



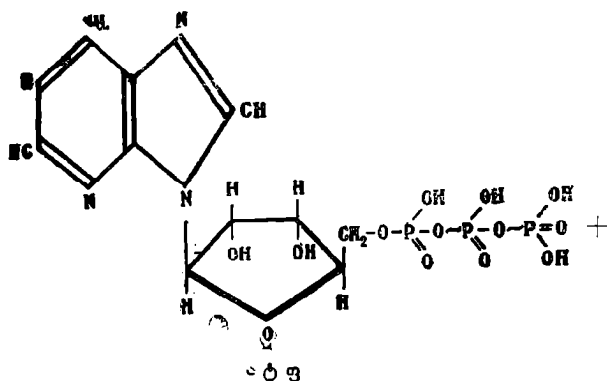
ცისტეინში თიოჯგუფი ადვილად იყვანება. დაყვანვის საბოლოო პროდუქ-
ტის სახით წარმოიშობა ტაურინი.

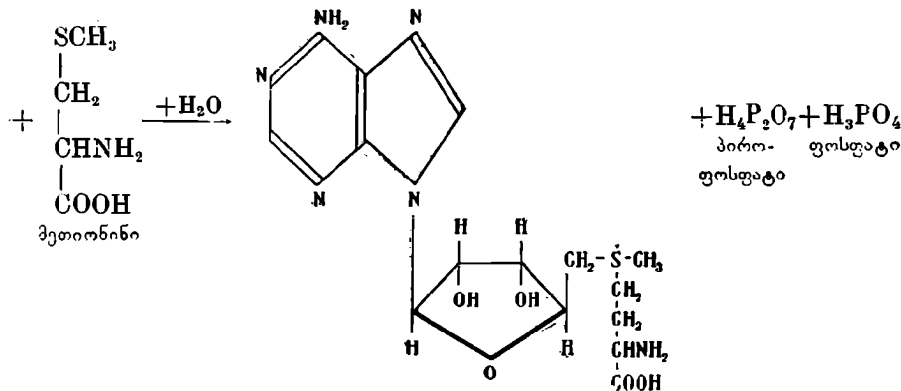


ცისტეინი ორგანიზმში განიცდის უშუალოდ დეკარბოქსილირებას და მი-
იღება მერკაპტოეთილამინი, რომელიც მონაწილეობას ღებულობს კოენზიმ-A-ს
შენებაში:



მეთიონინი მნიშვნელოვან ნაერთს წარმოადგენს, რომლის შენებაში
მონაწილეობას ღებულობს მოძრავი მეთილის ჯგუფი. მეთილის ჯგუფის გადაცე-
მას მეთიონინიდან წინ უსწრებს მეთიონინის გააქტივება ატფ-ს საშუალებით.
მეთიონინი კავშირდება ატფ-თან S-ადენოზილმეთიონინის წარმოშობით და
ერთდროულად თავისუფლდება პიროფოსფატისა და ფოსფატის ნაშთები

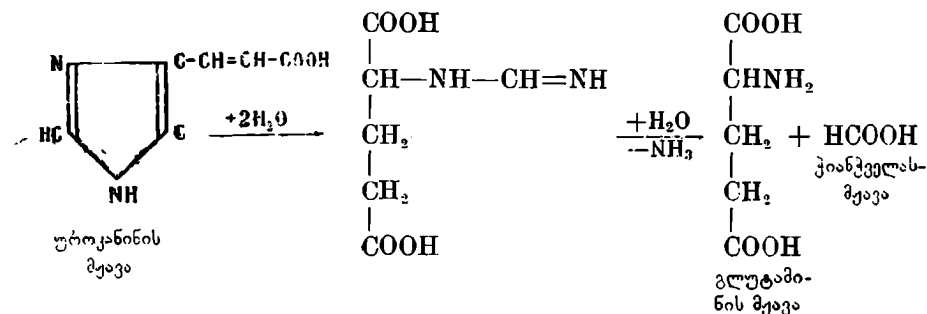




მეთიონინი მეთილის ჯგუფის ძირითადი წყაროა: ამ ნაერთების სინთეზისათვის, სადაც საჭიროა ეს ჯგუფი. ამ ნაერთებს ეკუთვნის: ქოლინი, ადრენალინი, კრეატინი და სხვ. ფერმენტს, რომელიც ააქტივებს მეთილის ჯგუფის გადატანას მეთიონინისაგან ეწოდება მეთილტრანსფერაზა.

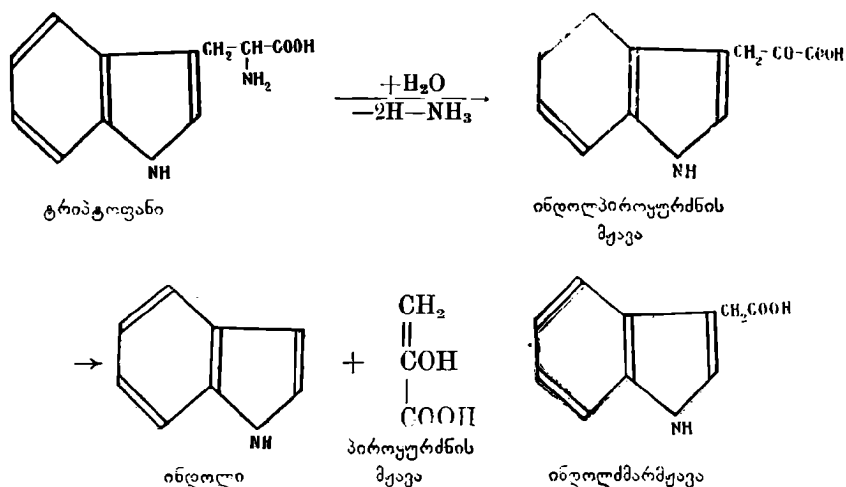
როგორც უკანასკნელ დროს გამოიკვია, მეთილის ჯგუფი ნაერთში შეიძლება დაიყანგოს, ანდა პირიქით, შეიქმნას. ამ რეაქციებში შუალედი ნაერთის როლს ასრულებს ჰიანჭველას მჟავა. მეთილის ჯგუფის წყაროდ შეიძლება გამოყენებული იყოს მეთილის სპირტი, აცეტონი, გლიცერინი, სერინი და ჰისტიდინი. მათი გარდაქმნის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს გარდამავალი საფეხურის სახით ჰიანჭველას მჟავას სინთეზი.

ჰისტიდინის დეჰამინირება, როგორც აღნიშნული იყო, იძლევა უროკანინის მჟავას. ამის შემდეგ ფერმენტულ გარდაქმნათა რიგი მთავრდება გლუტამინისა და ჰიანჭველას მჟავას წარმოშობით.

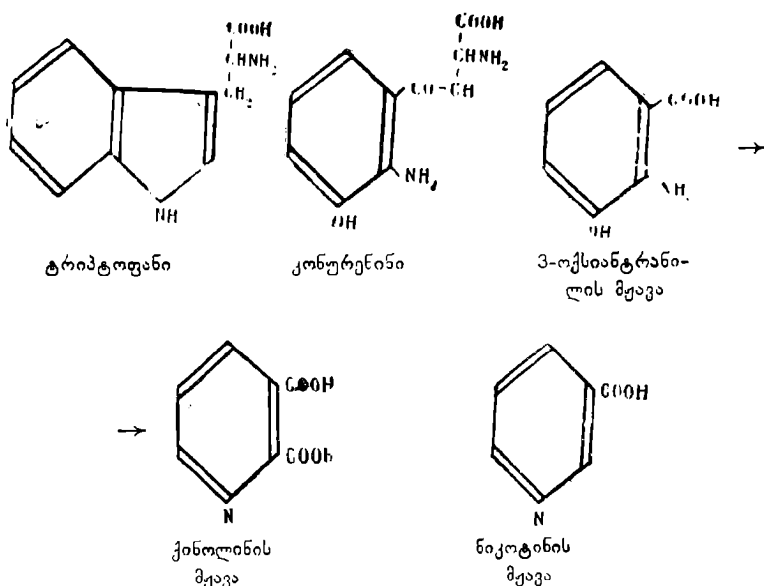


ტრიპტოფანი განიცდის მრავალფეროვან რთულ გარდაქმნებს, რის შედეგად იქმნება ფიზიოლოგიურად აქტიურ ნაერთთა რიგი. ტრიპტოფანიდან სეროტონინის წარმოშობის შესახებ ცხოველთა ორგანიზმში უკვე აღნიშნული იყო. არანაკლები მნიშვნელობის არის უმაღლეს მცენარეებში ტრიპტოფანიდან ინდოლმჟავას შექმნა და ნიკოტინის მჟავას სინთეზი ბაქტერიებში. პირველი ეკუთვნის მცენარეთა ზრდის ჰორმონების ჯგუფს, ხოლო მეორე ამილირებს შედეგად გამოიყენება როგორც ვიტამინი PP, ანტიპელაგრული ფაქტორი.

ინდოლმარმეავას სინთეზი დაკავშირებულია ტრიპტოფანის თანმიმდევრობით დეზამინირებასთან და დეკარბოქსილირებასთან. ინდოლმარმეავასთან ერთად შეიძლება წარმოიშვას ინდოლი და პიროყურძნის მჟავა:

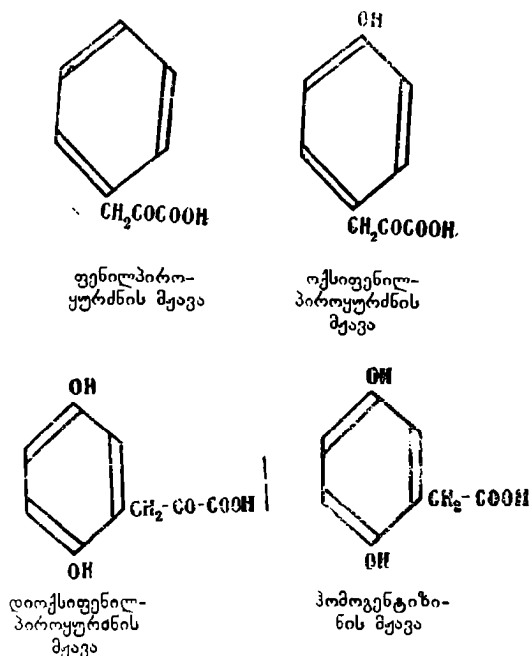


ტრიპტოფანიდან ვიტამინი PP-ს მიღება დაკავშირებულია ტრიპტოფანის რგოლის გახლეჩვასა და პირიდინის ბირთვის ფორმირებასთან. ეს გარდაქმნა პინდინარეობს კინურენინის გარდამავალი საფეხურის წარმოშობის გზით.



ფენილალანინისა და ტიროზინისაგან ფიზიოლოგიური ამინების წარმოშობის გზების შესახებ უკვე იყო ლაპარაკი. ეს პროცესი დაკავშირებულია დეკარბოქსილირებასთან. დეზამინირებისას ფენილალანინი და ტიროზინი იძლევა შესაფერისად ფენილპიროყურძნისა და ოქსიფენილპიროყურძნის მჟავას. გარდაქმნის შემდეგ ეტაპზე ბირთვში ჩაინაცვლება ჰიდროქსილის ჯგუფი და წარმოიშობა დიოქსინაწარმი, რომელიც შემდეგ იძლევა ჰომოგენტიზინის

მეყავას. ჰომოგენტიზინის მეყავაში ფენილალანინთან შედარებით გვერდითი ჯაჭვი შემოკლებულია ერთი ნახშირბადის ატომით.

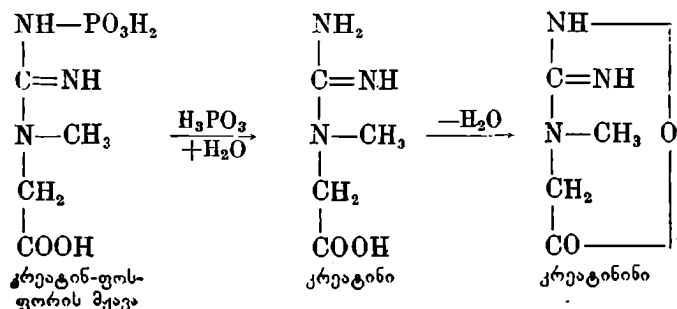


ჰომოგენტიზინის მეყავა წანახია შარდში. მისი რაოდენობა შარდში მატულობს ფენილალანინის ცვლის პათოლოგიის დროს. ჰომოგენტიზინის მეყავას დაჟანგვას ორგანიზმში თან სდევს ფენოლის ბირთვის გახლეჩა.

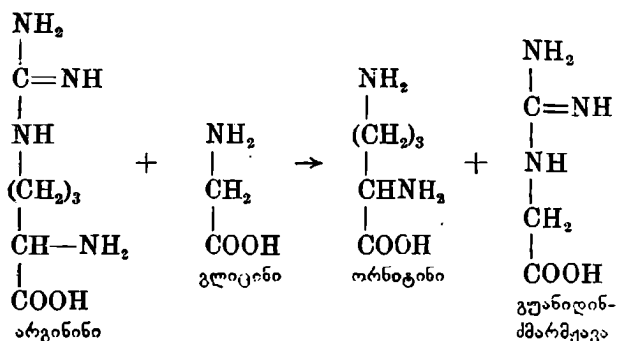
§ 11. ამინომჟავათა გამოყენება სხვა ნაერთების სინთეზისათვის

ამინომჟავები გამოიყენებიან ცილების გარდა მთელი რიგი სხვა ნაერთების სინთეზისათვის. ზოგიერთი მაგალითი ჩვენ უკვე განვიხილეთ. ქვემოთ აღწერილია დანარჩენი ნაერთების შექმნის გზები, რომელთაც დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა ენიჭებათ.

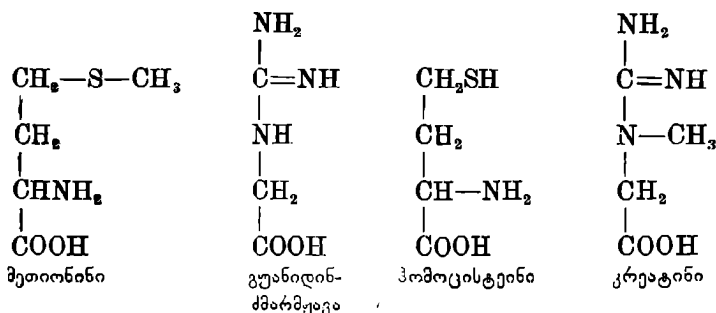
კრეატინი ცხოველთა ორგანიზმში წარმოდგენილია ისეთ ქსოვილებში, რომელნიც ზასიათებელთა ენერგიის ცვლის სისწრაფით და დიდი ოდენობით, როგორიცაა კუნთისა და ნერვული ქსოვილები. მისი ანჰიდრიდი კრეატინინი არის შარდის ერთ-ერთი შემადგენელი ნაწილი. კრეატინის ძირითადი მასა ორგანიზმში წარმოდგენილია მაკროერგული ნაერთის კრეატინ-ფოსფორის მეყავას სახით. კრეატინ-ფოსფორის მეყავა ცნობილია აგრეთვე ფოსფაგენის სახელწოდებით, როგორც ნაერთი, რომელიც დაშლისას ანთავისუფლებს არაორგანულ ფოსფატს.



იზოტაპური ტექნიკის გამოყენების საშუალებით შესაძლებელი გახდა გარკვეული ყოფილიყო კრეატინის სინთეზის გზები. ამ პროცესში მონაწილეობას ლებულობს სამი ამინომჟავა: არგინინი, გლიცინი და მეთიონინი. სინთეზი ორ ეტაპად მიმდინარეობს. პირველ ეტაპზე არგინინი რეაგირებს გლიცინთან და მიიღება გუანილინ-ძმარმჟავა. ამ რეაქციას ააქტივებს ფერმენტი გლიცინ-ამილინოტრანსფერაზა.



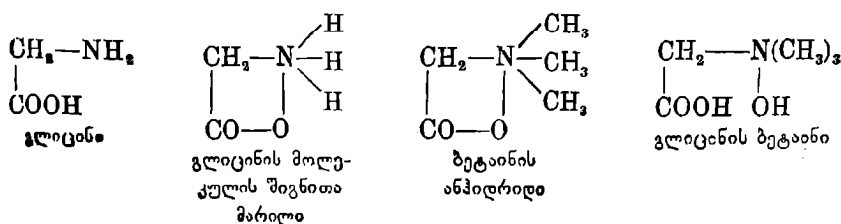
რეაქციის მეორე ეტაპზე ფერმენტი მეთილტრანსფერაზას კატალიზური მოქმედებით მეთიონინიდან გუანილინ-ძმარმჟავაზე გადაისროლება მეთილის ჯგუფი და მიიღება კრეატინი.



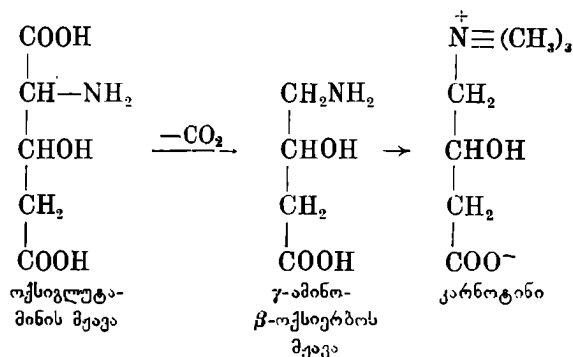
კრეატინი ორგანიზმში არასდროს არ გროვდება. ის განიცდის ფოსფორილრებას და გადადის კრეატინ-ფოსფატში, რომელიც მოიხმარება როგორც ენერგიის წყარო. კრეატინ-ფოსფატი ახასიათებს განახლების ძალიან დიდი სიჩქარე. განახლება დაკავშირებულია კრეატინკინაზის მოქმედებასთან, რომელიც ააქტივებს ფოსფატის ნაშთის გადასროლას ატფ-დან კრეატინზე. ეს რეაქცია უკუშეცევადია

ატფ + კრეატინი = კრეატინ-ფოსფატი + ადენოზინ-დიფოსფატი.

ბ ე ტ ა ი ნ ე ბ ი . იმ შემთხვევაში, როდესაც ამინომჟავას ამინის ჯგუფში ჩაინაცვლება წყალბადის მაგივრად მეთილის ჯგუფები, წარმოიშობა ბეტაინები. გლიცინის შემთხვევაში ჩვენ გვაქვს:

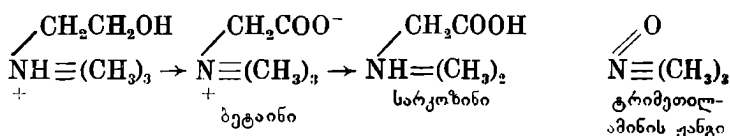


ცხოველთა ბეტაინებიდან აღსანიშნავია კარნოტინი, რომელიც საკმაოდ დიდი რაოდენობით წარმოდგენილია კუნთის ქსოვილში.



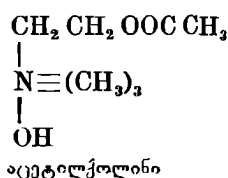
ცხოველთა ორგანიზმში კარნოტინი მონაწილეობას ღებულობს ლიპიდების ცვლაში. აღმოჩენილია ისეთი ლიპიდები, რომელთა მოლეკულაში კარნოტინია წარმოდგენილი. მწერებში კარნოტინი ასრულებს ვიტამინის როლს.

გენეზისურად ბეტაინებთან დაკავშირებულია ქოლინი, სარკოზინი და ტრიმეთილამინის ქანგი



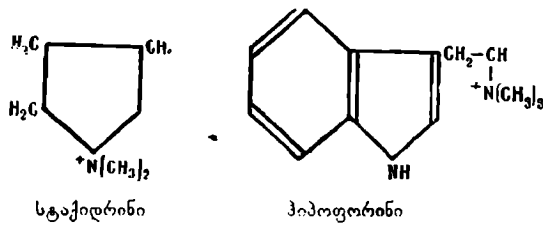
სარკოზინი წარმოდგენილია კუნთოვან ქსოვილში, ხოლო ტრიმეთილამინის ქანგი დამახასიათებელია ზღვის თევზებისათვის, როგორც აზოტის ცვლის უკანასკნელი პროდუქტი.

განსაკუთრებულ ინტერესს იწვევს ქოლინის ერთ-ერთი დერივატი — აცეტილქოლინი. ის წარმოადგენს ქოლინის ძმარმჟავა ესთერს.

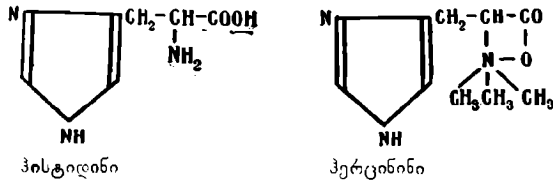


აცეტილქოლინი დამახასიათებელია ნერვული ქსოვილისათვის, სახელობრ ნერვული დაბოლოებებისათვის — სინაფსებისათვის, სადაც ის ასრულებს აგზნების მედიატორის როლს. აცეტილქოლინი განზავებით 1:10⁶ იწვევს ეფექტორის აგზნებას, მაგალითად გლუვი კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვას. ეფექტის გამოწვევისთანავე ის სწრაფად იშლება აცეტილქოლინესთერაზას საშუალებით. ქოლინ-აცეტილტრანსფერაზა ააქტივებს მის სინთეზს. სინთეზისათვის მოიხმარება კო-A-თი გააქტივებული აცეტილის ნაშთი.

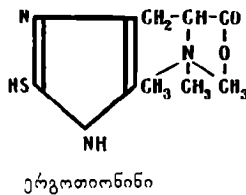
მცენარეებში აღმოჩენილია გლიცინის გარდა აგრეთვე სხვა ამინომჟავათა ბეტაინები. მათგან ყურადღებას იპყრობს სტაქიდრინი და ჰიპოფორინი. პირველი არის პროლინის ბეტაინი, ხოლო მეორე—ტრიპტოფანის. ბეტაინების მეთილის ჯგუფის წყარო არის მეთიონინი, რომელიც გააქტივებულია S-ადენოზილმეთიონინში.



სოკოებში წაპოვნია ჰისტიდინის ბეტაინი — პერცინინი.

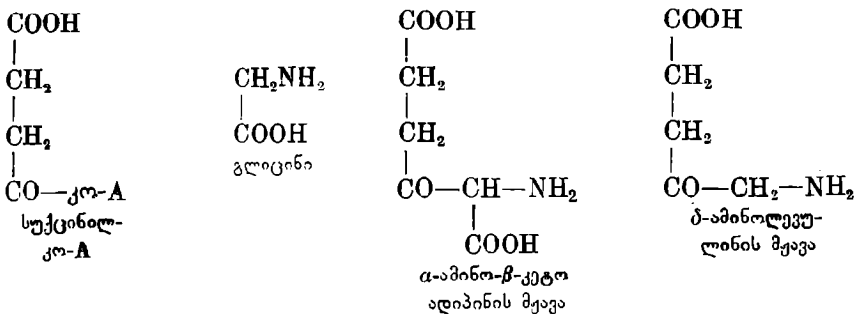


პერცინინში სულფიდრილის ჯგუფის ჩანაცვლებისას წარმოიშობა ერგოთიონინი

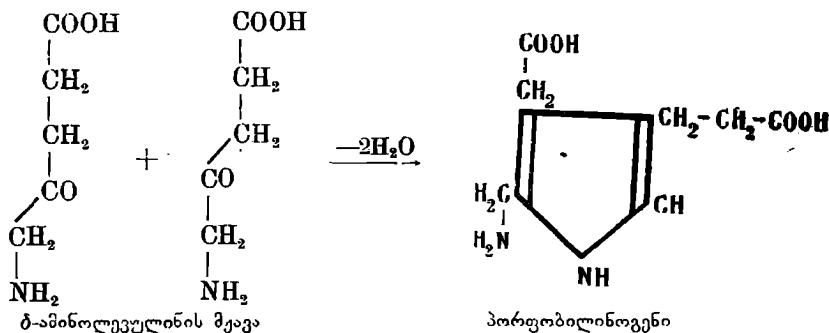


ერგოთიონინის პრეპარატი დამზადებულია კვავის რქისგან. ის გვხვდება აგრეთვე შარღში და სასხლში.

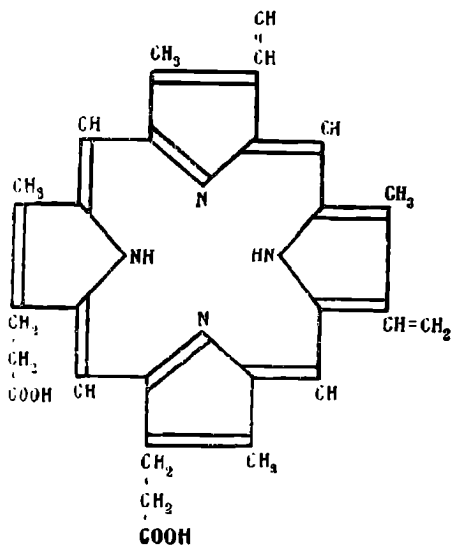
პო რ ფ ი ნ ის ნაწარმების სინთეზისათვის იხმარება გლიცინი. პორფარინის ბირთვის სინთეზის პირველ ეტაპზე ადგილი აქვს გლიცინის კონდენსაციას გააქტივებული ქარვის შეფასთან.



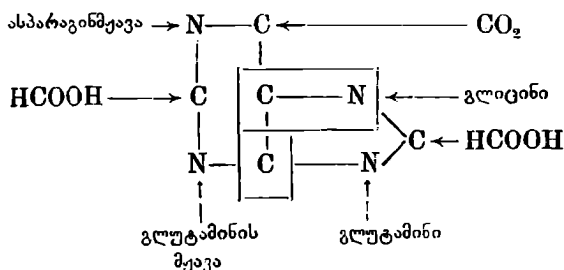
კონდენსაციის შედეგად მიიღება პროდუქტი, რომლის დეკარბოქსილირება იძლევა ბ-ამინოლევულინის მჟავას. სინთეზის მეორე ეტაპზე ადგილი აქვს ორი მოლეკულა ბ-ამინოლევულინის მჟავას ერთიმეორესთან შეერთებას და იქმნება პიროლის ბირთვის ნაწარმი. პორფობილინოვანი, რომლის ოთხი მოლეკულის კონდენსაციის შედეგად წარმოიშობა პორფირინის ბირთვი.



პორფობილინოგენი იხმარება როგორც ქლოროფილის, ისე ყველა ჰემის ბირთვის შემცველ სხვა ნაერთების სინთეზისათვის. ჯერ კიდევ გაურკვეველი რჩება, თუ რა ქიმიური მექანიზმით წარმოებს პორფობილინოგენის ნაშთების დაკავშირება პორფირინში. არსებული მონაცემების მიხედვით ქლოროფილისა და ჰემის ბირთვის შემცველ ნაერთებისათვის საერთო არის ე. წ. პროტოპორფირინი, რომლის შენება მოტანილია ქვემოთ



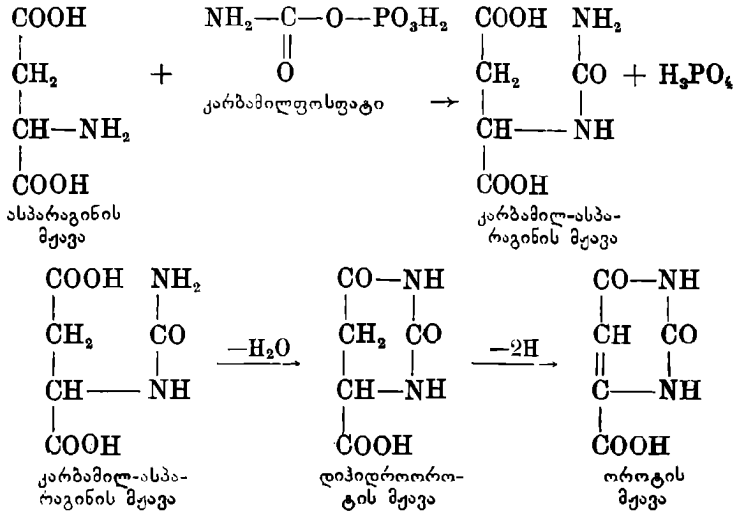
პუ რ ი ნ ის ფუძის სინთეზში მონაწილეობას ღებულობს შემდეგი ამინომჟავები: 2 მოლეკულა გლუტამინის, ასპარაგინის მჟავა და გლიცინი. გარდა ამინომჟავებისა მოიხმარება ნახშირორჟანგი და ჰიანქველას მჟავას ორი მოლეკულა. იზოტოპური ტექნიკის გამოყენებით შესაძლებელი გახდა პურინის ბირთვში შემავალი ნაშთებს წყაროს დადგენა.



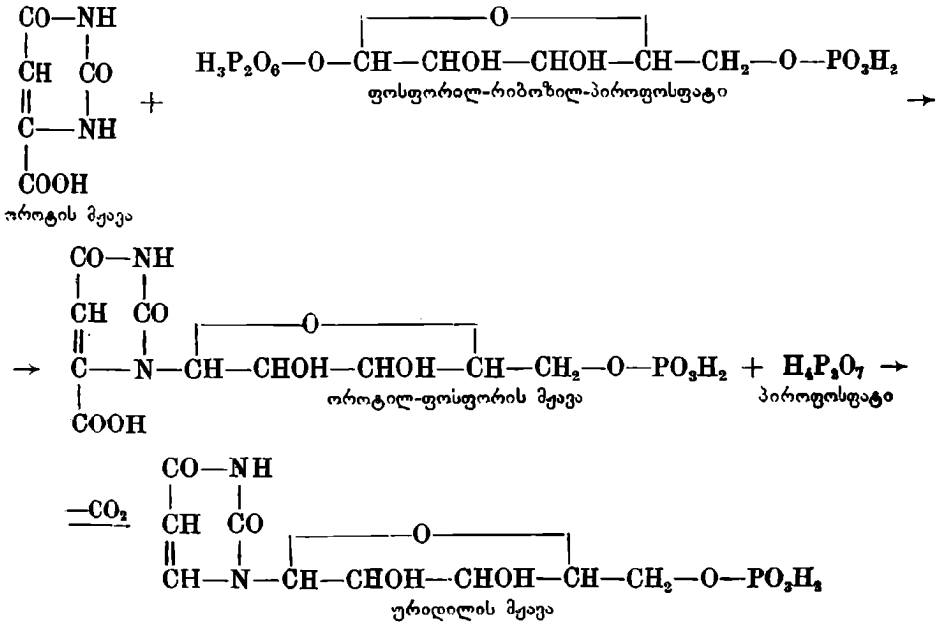
პუტინის ბირთვის სინთეზის სქემა

პურინის ბირთვის სინთეზი იწყება რიბოზოფოსფორის მჟავადან. სინთეზში გამოიყენება ზემოხსენებული ნაერთები, ფერმენტებისა და კოფერმენტების მთელი რიგი. შედეგად იქმნება ინოზინის მჟავა და აქედან პურინის ბირთვის შემცველი ნუკლეოტიდები.

პ ი რ ი მ ი დ ი ნ ი ს ფუძის წყარო არის ასპარაგინის მეფეა, სინთეზის პირ-
ველ ფაზაში ასპარაგინის მეფეა რეაგირებს კარბამიდ-ფოსფორის მეფესთან და
ჰილდება კარბამიდ-ასპარაგინის მეფეა

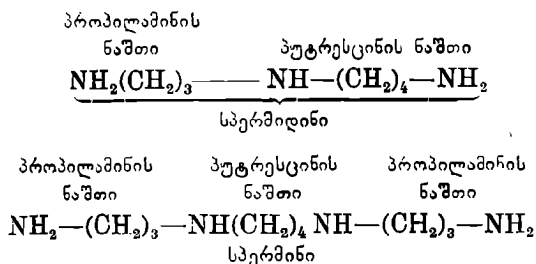


სინთეზის შემდეგ ეტაპზე ოროტის მევაა უერთდება 5-ფოსფორილ-რიბოზილ-პიროფოსფატს და მიიღება ოროტიდილფოსფორის მევაა. უკანასკნელის დეკარბოქსილირების შედეგად წარმოიშობა ურიდილის მევაა, სადაც პირიმიდინის ფუძის სახით არის ურაცილი.

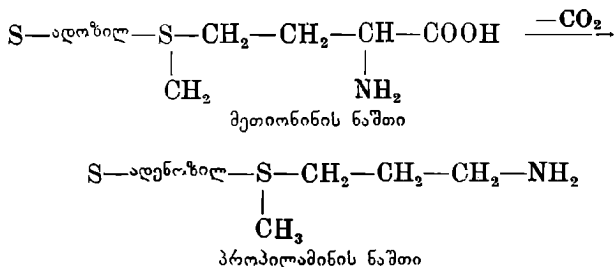


საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ პურინისა და პირიმიდინის სინთეზის დროს იქმნება არა თავისუფალი ფუძე, არამედ ფუძე, დაკავშირებული ნუკლეოტიდებში. პირველ შემთხვევაში ეს ინოზინის მჟავაა, ხოლო მეორე შემთხვევაში — ურიდილის მჟავა.

ს პ ე რ მ ი დ ი ნ ის და ს პ ე რ მ ი ნ ის წყარო არის ორი ამინომჟავა: ორნიტინი და მეთიონინი. ორივე ამინომჟავა წინასწარ განიცდის დეკარბოქსილირებას, რის შედეგად წარმოიშობა შესაფერისად პუტრესცინი და პროპილამინი. ამინების კონდენსაციის შედეგად კი მიიღება სპერმიდინი და სპერმინი. სპერმიდინის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პუტრესცინისა და პროპილამინის თითო ნაშთი, ხოლო სპერმინის — პუტრესცინის ერთი და პროპილამინის ორი ნაშთი.



არსებული მონაცემების მიხედვით პროპილამინი იქმნება S-ადენოზილმეთიონინის დეკარბოქსილირების შედეგად. მიიღება S-ადენოზილპროპილამინი, რომლის პროპილამინის ნაშთი გადაისროლება პუტრესცინზე.



სპერმიდინი და სპერმინი პოლიამინები არიან. მათი ბიოლოგიური როლი ჯერ კიდევ გარკვეული არ არის. არსებობს მითითება იმის შესახებ, რომ ისინი მონაწილეობას ღებულობენ პისტამინის განთავისუფლების პროცესში და დადებით გავლენას ახდენენ მემბრანების განვლადობაზე.

§ 12. ცილვან ნივთიერებათა ცვლის უკანასკნელი პროდუქტები

ამინომჟავას დაშლის უკანასკნელ პროდუქტს წარმოადგენს ამონიაკი. მაგრამ არც ერთ შემთხვევაში ის თავისუფალი სახით არ გროვდება. ამონიაკი მაშინვე კავშირდება ან ამინოლიკარბონის მჟავების საშუალებით (გლუტამინისა და ასპარაგინის ამიდების სახით), ანდა ცილებში არსებული ტერმინალური კარბოქსილის ჩჯუფებით. ამ გზით იქმნება ამიდები, რომელთა ფიზიოლოგიური დანაშნულება იმაში გამოიხატება, რომ, ჯერ ერთი, აიცილება ამონიაკის ტოქსიკური გავლენა და შემდეგ ამიდს ენიჭება მეტაბოლური მოძრაობის მეტი უნარი.

ასპარაგინისა და გლუტამინის შემადგენლობა მცენარეულ ორგანიზმში დიდ როლდენობას აღწევს მაშინ, როდესაც ადგილი აქვს ცილოვან ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერებას, მაგალითად, თესლის გაღივების დროს. აზოტოვანი სასუქით მცენარის გაძლიერებული კვებისას მინერალური აზოტი მცენარეში იბო-კება ამიდების სახით.

იგივე მნიშვნელობა ენიჭება ამონიაკის დაკავშირებას ცხოველის ორგანიზმში. გამორკვეულია, რომ ენერგია, რომელიც საჭიროა ამიდების სინთეზისათვის, იფარება შაკროერგული ფოსფორის ნაერთის დაშლით.

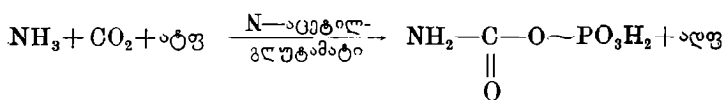
აზოტი, რომელიც ამიდის სახით დაკავშირდა ასპარაგინში და გლუტამინში, შემდეგში შესაფერისი ფერმენტული სისტემებით მონაწილეობას იღებს გაღა-ამიდირების პროცესებში. უმეტეს შემთხვევაში კი ის თავისუფლდება ამონიაკის სახით ფერმენტ გლუტამინაზას მოქმედებით. მცენარეში ამონიაკი არ იკარგება და სინთეზურ პროცესებში მოიხმარება, ხოლო ცხოველთა ორგანიზმში ის სა-ბოლოოდ იხარება შარდოვანას სინთეზზე.

შარდოვანა აგრეთვე ამიდს წარმოადგენს, სახელდობრ ნახშირის მჟავას. დიამიდს — კარბამიდს. ეს ნაერთი დამახასიათებელია როგორც ცხოველისა-თვის, ისე მცენარისათვისაც. ამ მხრივ განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ცხოველებში არ არის წარმოდგენილი ფერმენტი, რომელიც შარდოვანას ჰიდ-როლიზურად შლის, მაშინ, როდესაც მცენარეთა უმეტესი ნაწილი შეიცავს მას. ცხოველებში შარდოვანა აზოტოვანი ნაერთების ცვლის უკანასკნელი პროდუქ-ტია, ხოლო მცენარეები გამოიყენებს მას სინთეზურ პროცესებში. შარდოვანათი გასაყუთრებით მდიდარია სოკოები, სადაც მისმა რაოდენობამ შეიძლება მშრა-ლი წონის 15%-ს მიაღწიოს. ადამიანის შარდში შარდოვანას რაოდენობა შარ-ლის მთელი აზოტის 80—90%-ს აღწევს.

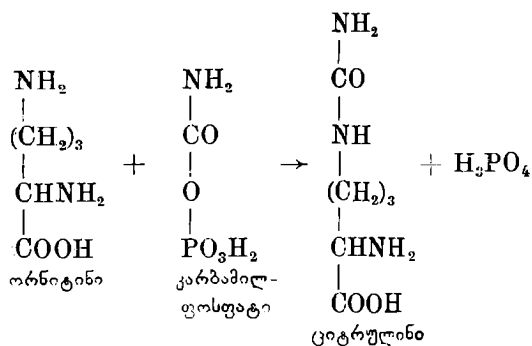
შარდოვანას სინთეზის გზა ცხოველის ორგანიზმში შედარებით კარგადაა შესწავლილი. არსებობს მითითებები, რომ მცენარის ორგანიზმში ეს პროცესი ცხოველის ორგანიზმში მიმდინარე პროცესის ანალოგიურად წარმოებს.

შარდოვანას სინთეზის ბიოქიმიური მექანიზმის შესახებ თანამედროვე შე-ხედულებანი გამომდინარეობს ე. წ. ორნიტინის ციკლიდან, რომელიც კრებსის და ჰენსელაიტის მიერაა შესწავლილი.

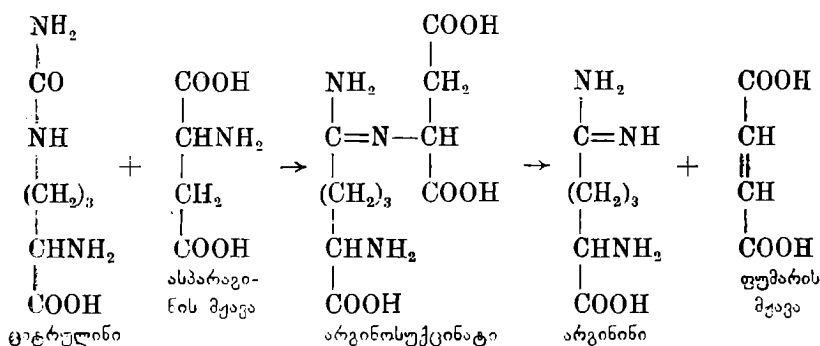
როგორც ნახსენები იყო, გლუტამინი ასრულებს ამონიაკის გადამტანის როლს. ის სისხლის საშუალებით მიემართება ღვიძლში და იქ მისგან გლუტამი-ნაზის მოქმედებით თავისუფლდება ამონიაკი. ამონიაკის შებოჭვის რეაქციაა შარდოვანას სახით იწყება კარბამიდ-ფოსფატის სინთეზით. ამ რეაქციაში მონა-წილეობას ღებულობს N-აცეტილგლუტამინის მჟავა, ამონიაკი და ნახშირორ-ჟანგი. სინთეზისათვის საჭირო ენერგია მიეწოდება ატფ-ს საშუალებით, ხოლო N-აცეტილგლუტამინის მჟავა ასრულებს კოფაქტორის როლს.



კარბამიდფოსფატს ახასიათებს ქიმიური აქტივობის დიდი უნარი. ამიტომ ის ადვილად შედის რეაქციაში ორნიტინთან, რის შედეგად იქმნება ციტრულინი:

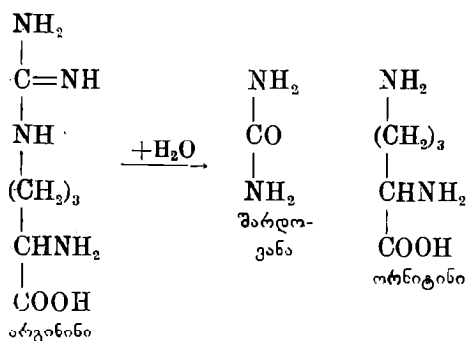


სინთეზის შემდეგ ეტაპზე ადგილი აქვს ციტრულინის ამილირებას ასპარაგინის მექავას ამინის ჯგუფის ხარჯზე. შუალედი პროდუქტის სახით წარმოიშობა არგინოსუქცინატი. ამ რეაქციისათვის აგრეთვე საჭიროა ატფ-ს დაშლის ენერგია.



არგინოსუქცინატი ფერმენტ C-N-ლიაზის საშუალებით იშლება არგინინად და ფუმარის მექავად. ეს დაშლის რეაქცია იმის ანალოგიურია, რომელსაც ადგილი აქვს ადენილსუქცინატის გარდაქმნისას.

შარდოვანას სინთეზის უკანასკნელი ეტაპი დაკავშირებულია არგინინის ფერმენტულ ჰიდროლიზთან, რომელსაც აქტივებს არგინაზა. ჰიდროლიზის შედეგად წარმოიშობა ორნიტინი და შარდოვანა.

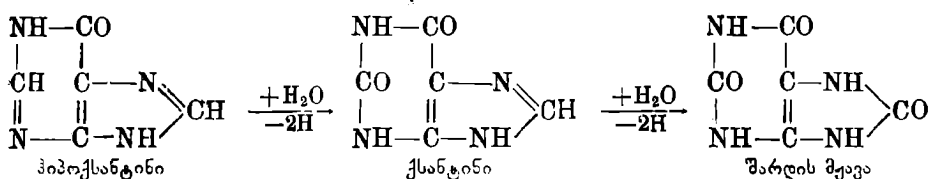


ამგვარად, შარდოვანას სინთეზში მონაწილეობას ღებულობს შემდეგი ამინომექავეები: N-აცეტილგლუტამინის მექავა, ორნიტინი, ციტრულინი, ასპარაგინის მექავა და არგინინი.

ბუქმუწოვართა შარდში აზოტის ცვლის უკანასკნელი პროდუქტის სახით გამოდის შარდოვანა. ამიტომ ცხოველთა ეს ჯგუფი გაერთიანებულია აზოტის

ცვლის თვალსაზრისით ურეოლიტიურ ტიპში. ფრინველების და რეპტილიების შარდში გადადის ძირითადად შარდის მჟავა. ეს ცხოველები ერთიანდება ურეოლიტიური ტიპის სახით. ურეოლიტიური ტიპის ცხოველებში შარდის მჟავას სინთეზი წარმოებს მცირე რაოდენობით.

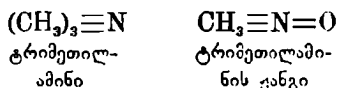
გარკვეულია, რომ შარდის მჟავას სინთეზს წინ უსწრებს ჰიპოქსანტინის შექმნა. ჰიპოქსანტინის სინთეზისათვის, როგორც ეს უკვე აღნიშნული იყო, მოიხმარება გლიცინი, გლუტამინი, ასპარაგინის მჟავა, ნახშირორჟანგი და ჰიანჟელას მჟავა. იქმნება ნუკლეოტიდი ინოზინის მჟავას სახით, სადაც ჰიპოქსანტინი ან ამინირებას განიცდის და შემდეგ გამოიყენება ნუკლეინის მჟავების სინთეზში, ანდა დაიყენება შარდის მჟავამდე.



ზემოთ მოტანილ გარდაქმნებში მონაწილეობას ღებულობს ფერმენტი ქსანტინოქსიდაზა. ჰიპოქსანტინის სინთეზი წარმოებს ღვიძლში, ხოლო მისი დაჟანგვა — თირკმელებში.

უხერხემლო ცხოველები გამოყოფენ შარდში ძირითადად ამინომჟავებს. აქედან ის დასკვნა უნდა იქნეს გამოტანილი, რომ მათ არა აქვთ განვითარებული გამოყოფის სისტემა და აზოტოვანი ცვლა ნაყლებად ეფექტურია.

თევზებში აგრეთვე არ ხდება ამონიაკის დაკავშირება სპეციალურ ნაერთებში, რომელთა საშუალებით აცილებული უნდა იქნეს ამონიაკის ტოქსიკური გავლენა. ამონიაკი უშუალოდ გადადის გარემო წყალში. ამიტომ თევზები ეკუთვნიან ცხოველთა ამონიტელიური ტიპის ჯგუფს. ზღვის თევზებში, განსხვავებით მტნარი წყლის თევზებისაგან, აზოტის მნიშვნელოვანი ნაწილი გამოიყოფა ტრიმეთილამინის ქანგის სახით.



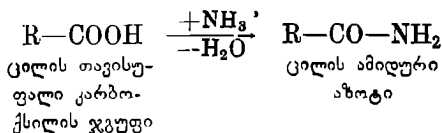
§ 18. ამონიაკის ბანთავისუფლებისა და აცილების პროცესი

ამინომჟავათა გარდაქმნის საბოლოო პროდუქტის სახით წარმოიშობა ამონიაკი, მაგრამ მისი დაგროვება ორგანიზმში არასდროს არ ხდება. ის მაშინვე აიცილება სხვადასხვა ნაერთების სინთეზით. ორგანიზმიდან აზოტის ცვლის უკანასკნელი პროდუქტის სახით გამოიყოფა შარდოვანა, შარდის მჟავა, კრეატინინი, ტრიმეთილამინის ქანგი, ამინომჟავები და სხვ. ყველა შემთხვევაში ამ ნაერთების წყარო არის ამონიაკი.

იზოტოპური ტექნიკის საშუალებით გამოირკვა, რომ ამონიაკის აცილება ყველაზე უფრო სწრაფად წარმოებს გლუტამინის მჟავით. გლუტამინის მჟავა იკავშირება ამონიაკს და იქმნება გლუტამინი. უკვე აღნიშნული იყო, რომ ამ რეაქციას ააქტივებს გლუტამინსინთეტაზა, კოფერმენტის როლს კი ატფ ასრულებს. ცხოველთა ორგანიზმში ეს რეაქცია უფრო მეტი სიჩქარით წარმოებს თავის ტვინში. ამონიაკის აცილების მეორე გზა დაკავშირებულია ლიმონმჟავას ციკლთან. ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის შუალედი პროდუქტების სახით

წარმოიშობა კეტომჟავები, რომელნიც გამოდიან ამონიაკის აქცეპტორის როლში. წამყვანი როლი ამ რეაქციაში ეკუთვნის გლუტამატდეჰიდროგენაზას, რომელიც ააქტივებს α -კეტოგლუტარის მჟავას აღდგენით ამინირებას. კოფერმენტის როლს ამინირების რეაქციაში ასრულებს ნად-2H.

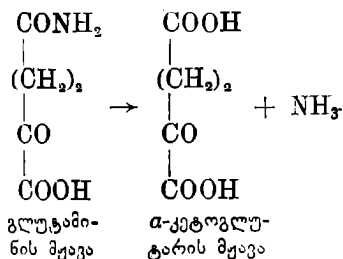
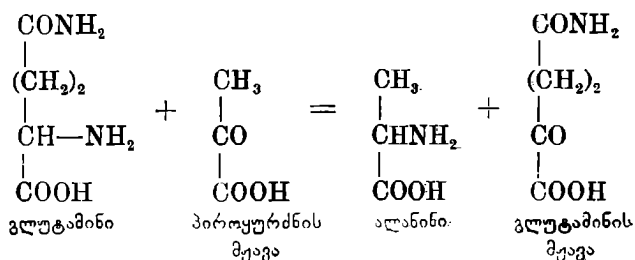
უფრო ნაკლები მასშტაბით წარმოებს ამონიაკის აცილება ცილის თავისუფალი კარბოქსილების საშუალებით. ფერმენტი, რომელიც ამ რეაქციას ააქტივებს, ბოლომდე არ არის შესწავლილი. ცნობილია, რომ ამიდირება დაკავშირებულია ენერგიის მოხმარებასთან, რომლის წყარო ატფ არის



ცილის თავისუფალი კარბოქსილის ჯგუფების სახით წარმოდგენილია გლუტამინის მჟავას ამინის ჯგუფიდან დაშორებული კარბოქსილი.

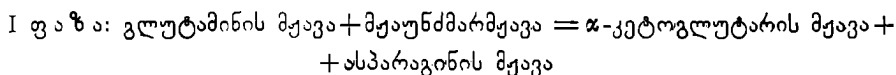
ზემოხსენებული ამცილებლების გარდა ორგანიზმში ამონიაკის შებოჭვაში მონაწილეობას ღებულობს სხვა ნაერთებიც, რომელთა შორის ინოზინის მჟავას, როგორც ამას ქვემოთ დავინახავთ, განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება.

ამონიაკის ამცილებლები ამავე დროს წარმოადგენენ ამონიაკის წყაროს. პირველ ყოვლისა, ეს უნდა ითქვას გლუტამინის შესახებ. არსებობს ორი ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს გლუტამინის დეზამიდირებას და მისგან ამონიაკის განთავისუფლებას: გლუტამინაზა I, რომელიც აქტივდება ფოსფატით, და გლუტამინაზა II, რომლის აქტივატორის სახით გვევლინება კეტომჟავები. გლუტამინაზა II ჩვენ უნდა მივაკუთვნოთ ამინოტრანსფერაზების ჯგუფს. ის მოქმედებას იჩენს კეტომჟავების თანდასწრებისას იმიტომ, რომ ხელს უწყობს გლუტამინისაგან (და არა გლუტამინის მჟავასაგან) ამიდის ჯგუფის გადატანას კეტომჟავაზე. რეაქციის შედეგად გლუტამინისაგან მიიღება ე. წ. გლუტამინის მჟავა, რომლის ამიდური ჯგუფი სპონტანურად იშლება ამონიაკის განთავისუფლებათ:

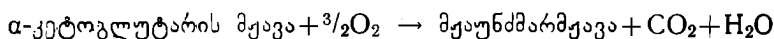


გასაგები რომ გახდეს, თუ რა გზით წარმოებს ამინომჟავებიდან ამონიაკის განთავისუფლება, უნდა გვახსოვდეს, რომ ცხოველთა ორგანიზმში არც ერთი ამინომჟავა უშუალოდ ჟანგვას არ განიცდის, სანამ ის ამინის ჯგუფისაგან არ განთავისუფლდება. ეს ხდება ამინოჯგუფის გადატანით ძირითადად α -კეტო-გლუტარისა და მჟაუნძმარჟავებზე (გადაამინირების რეაქცია). ერთადერთი ამინომჟავა, რომელიც უშუალოდ იჟანგება, ეს გლუტამინის მჟავაა.

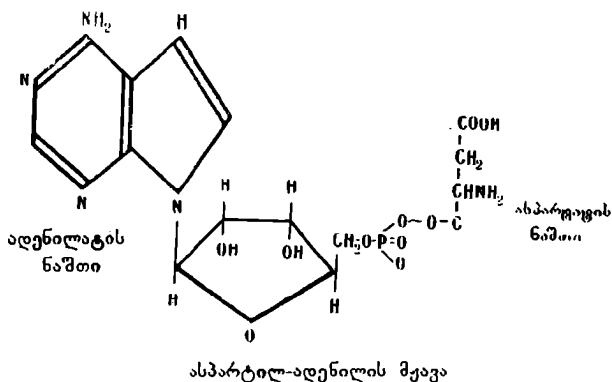
დიდი ხანი არ არის, რაც აღმოჩენილია, რომ გლუტამინის მჟავა იჟანგება ასპარაგინის მჟავამდე. ეს რეაქციაც მიმდინარეობს მჟაუნძმარჟავას თანდასწრებით. პირველ ფაზაში ადგილი აქვს გადაამინირებას, რის შედეგად გლუტამინის მჟავადან მიიღება α -კეტოგლუტარის მჟავა:



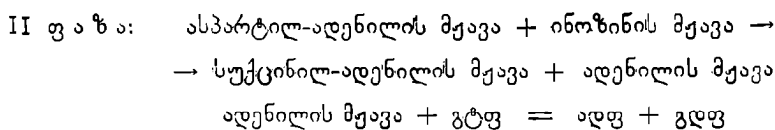
მეორე ფაზაში α -კეტოგლუტარის მჟავა იჟანგება მჟაუნძმარჟავამდე და ამ გზით გლუტამინის მჟავა ჩაერთვის ლიმონის მჟავას ციკლში



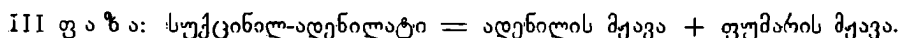
ასპარაგინის მჟავადან იწყება რთული გარდაქმნა, რომელიც მთავრდება ამონიაკის განთავისუფლებით. პირველ ყოვლისა, ასპარაგინის მჟავა აქტივდება ატფ-ით და წარმოიშობა ამინოაცილადენილატი:



მეორე ფაზაში ასპარტილ-ადენილის მჟავადან ასპარტატის ნაშთი გადაისრლება ინოზინის მჟავაზე და მიიღება სუქცინილადენილის მჟავა. ამ რეაქციაში კოფერმენტის როლს გუანოზინტრიფოსფორის მჟავა ასრულებს.



მესამე ფაზაში სუქცინილ-ადენილის მჟავა იშლება და იქმნება ადენილის მჟავა და ფუმარის მჟავა.



მეოთხე ფაზაში ადენილის მეჰვა დეზამინირებას განიცდის ადენილდეზამინაზის კატალიზური მოქმედებით, რის შედეგად წარმოიშობა ისევ ინოზინის მეჰვა და თავისუფლდება ამონიაკი.

IV ფ ა ზ ა: ადენილის მეჰვა $\rightarrow$ ინოზინის მეჰვა + $\cdot\text{NH}_3$

მაშასადამე, ამინომეჰვებიდან ამონიაკის განთავისუფლებაში კოფერმენტულ მოქმედებას იჩენს ინოზინის მეჰვა. პროცესი იწყება გლუტამინის მეჰვას დაჟანგვით. უკანასკნელ ხანში შიღებული მონაცემების მიხედვით მიტოქონდრებში ამონიაკის განთავისუფლება ასპარაგინის მეჰვადან უნდა ხდებოდეს ნად-ის კოფერმენტული მოქმედებით. საჭიროა გავიხსენოთ, რომ ნად-ის ერთ-ერთი კომპონენტი ადენილის მეჰვა არის. ნად-ის მონაწილეობა ამონიაკის ცვლაში ისაზღვრება მასში შემავალი ადენილის მეჰვას უკუქცევადი დეზამინირებით.

თ ა ვ ი მ ე ა თ ე

ნუკლეოტიდები და ნუკლეინის მჟავები

ნუკლეოტიდები ანუ ნუკლეინის მჟავები ბუნებაში გავრცელებულია როგორც თავისუფალი, ისე დი- და პოლინუკლეინის მჟავების სახით. უკანასკნელ შემთხვევაში ისინი დაქვემდებარებული არიან ცილებთან და ქმნიან ნუკლეოპროტეიდებს.

R

§ 1. ნუკლეოპროტეიდები და პოლინუკლეინის მჟავები

ნუკლეოპროტეიდების ძირითადი მასა წარმოდგენილია უჯრედის ბირთვში. ნაკლები რაოდენობით ნაპოვნია ციტოპლაზმაში, სახელობრ, ციტოპლაზმის ისეთ სტრუქტურულ წარმონაქმნებში, როგორიც არის მიტოქონდრიები, მემბრანები და გრანულები.

ნუკლეოპროტეიდები განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობენ მას შემდეგ, რაც გამოიჩინა, რომ ვირუსი ქიმიური თვალსაზრისით ნუკლეოპროტეიდს წარმოადგენს. თამბაქოს მოზაიკური დაავადების ვირუსი შეიძლება დამზადდეს კრისტალური პრეპარატის სახით. ეს პრეპარატი თავისი თვისებებით რთულ ცილას წარმოადგენს. მცენარეულ ორგანიზმში ვირუსის შეყვანისას მისი რაოდენობა მატულობს, ის მრავლდება, ე. ი. ამჟღავნებს სიცოცხლის ნიშნებს.

ნუკლეოპროტეიდი მერყევ, ლაბილურ სისტემას წარმოადგენს. საჭიროა განსაკუთრებული პირობების დაცვა, რომ ის არ დაიშალოს. ეს თვისება ცილაზე იმდენად არ არის დამოკიდებული, რამდენად პოლინუკლეინის მჟავებზე. არჩევენ ორგვარ პოლინუკლეინის მჟავას: დეზოქსირიბონუკლეინისა და რიბონუკლეინის მჟავას. პირველი გამოყოფილი იყო თიმუსიდან (თიმონუკლეინის მჟავა) და უფრო უჯრედის ბირთვისათვისაა დამახასიათებელი. მეორე მიიღეს საფუარებიდან (საფუარის ნუკლეინის მჟავა) და დამახასიათებელია ციტოპლაზმისათვის. ნუკლეოპროტეიდების ცილოვანი კომპონენტი ცხოველებში შეიძლება იყოს პროტამინები, ჰისტინები და ალბუმინები.

ქვემოთ ტაბულაში მოტანილია ზოგიერთი მონაცემები დეზოქსირიბონუკლეინისა და რიბონუკლეინის მჟავების შესახებ.

პოლინუკლეინის მეავა	ციტოპლაზმა	ბირთვი
	რიბონუკლეინის მეავა	დეზოქსირიბონუკლეინის მეავა
პენტოზა	d (—) რიბოზა	d (—) დესოქსირიბოზა
პირიმიდინის ფუძეები	ციტოზინი, ურაცილი	ციტოზინი, თიმინი
პურინის ფუძეები	ადენინი, გუანინი	ადენინი, გუანინი

ნუკლეინის მეავები მაღალმოლეკულური ნაერთებია, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს მრავალი ნუკლეოტიდი. დეზოქსირიბონუკლეინის მეავას შემთხვევაში გამოიკვეთილია, რომ მისი მოლეკულური წონა რამდენიმე ათეულ მილიონს აღწევს. ცხოველური და მცენარეული ქსოვილებიდან გამოყოფილია სპეციფიკური ფერმენტი — ნუკლეაზა, რომელიც პოლინუკლეოტიდების სწრაფ დეპოლიმერიზაციას იწვევს, რის შედეგად ბლანტი ხსნარის წებო-იანობა ძლიერ მცირდება.

პოლინუკლეინის მეავას მოლეკულაში მრავალჯერ მეორდება ოთხი მონონუკლეინის მეავა ანუ ნუკლეოტიდი. ნუკლეოტიდის შენებაში თავის მხრივ მონაწილეობას ღებულობს სამი კომპონენტი — აზოტოვანი ფუძე, პენტოზა და ფოსფორის მეავა. აზოტოვანი ფუძეებიდან ნუკლეოტიდებში წარმოდგენილია პურინისა და პირიმიდინის ფუძეები: პურინის ფუძეებიდან — ადენინი და გუანინი, ხოლო პირიმიდინის — ურაცილი, ციტოზინი და თიმინი. საგულისხმოა ის, რომ დეზოქსირიბონუკლეინის მეავას შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ადენინი, გუანინი, თიმინი და ციტოზინი, ხოლო რიბონუკლეინის მეავაში ციტოზინის მაგივრად წარმოდგენილია ურაცილი. მეორე განსხვავება იქიდან გამომდინარეობს, რომ დეზოქსირიბონუკლეინის მეავას შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პენტოზა — დეზოქსირიბოზა, ხოლო რიბონუკლეინის მეავას — რიბოზა.

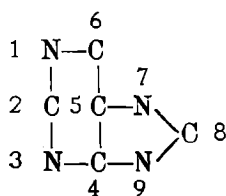
ამგვარად, დეზოქსირიბონუკლეინის მეავას მოლეკულაში მეორდება შემდეგი მონონუკლეინის მეავები ანუ ნუკლეოტიდები: ადენილის, გუანილის, თიმიდილისა და ციტიდილის მეავები. რიბონუკლეინის მეავა აშენებულია ადენილის, გუანილის, ციტიდილისა და ურიდილის მეავებისაგან.

პოლინუკლეოტიდების სხვა თვისებებიდან აღსანიშნავია მათი არაჩვეულებრივი მგრძნობიარობა რენტგენისა და რადიოგამოსხივებისადმი. გამოსხივება იწვევს პოლინუკლეოტიდის დეპოლიმერიზაციას. ამ გარემოებით უნდა აიხსნას ძირითადად ის უარყოფითი გავლენა, რომელსაც ზემოხსენებული გამოსხივება იწვევს უჯრედში.

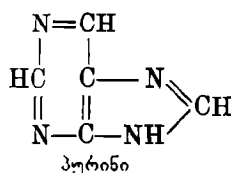
§2. პურინისა და პირიმიდინის ფუძეები

პურინის ფუძეებიდან ნუკლეინის მეავების შენებაში მონაწილეობას ღებულობენ მხოლოდ ამინოპურინები, სახელდობრ, ადენინი ან გუანინი.

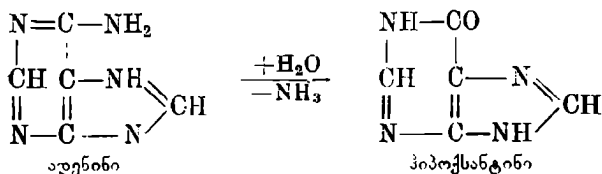
პურინის ფუძე შეიძლება განვიხილოთ როგორც პურინის ნაწარმი:



პურინის ბირთვი

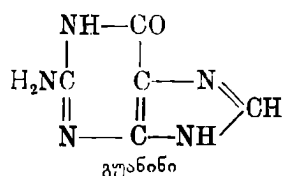


ადენინი წარმოადგენს 6-ამინოპურინს. ორგანიზმში ის მოიპოვება როგორც ნუკლეინის მჟავაში დაკავშირებული, ისე თავისუფალი სახით, მაგალითად: ჟანავალში, შარდში, ჩაის ფოთოლში, იონჯაში და სხვ. ადენინი დაეანგვითი დეზამინირებისას ჰიპოქსანტინში გადადის:

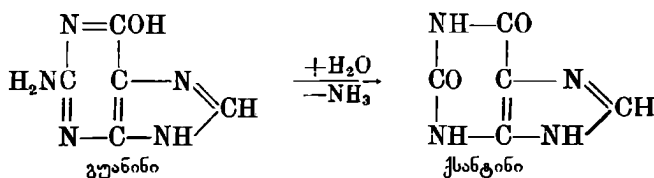


ჰიპოქსანტინი წარმოადგენს 6-ოქსიპურინს.

მეორე ამინოპურინი, რომელიც მონაწილეობას ღებულობს ნუკლეინის მჟავას შენებაში, არის გუანინი, 2-ამინო-6-ოქსიპურინი:

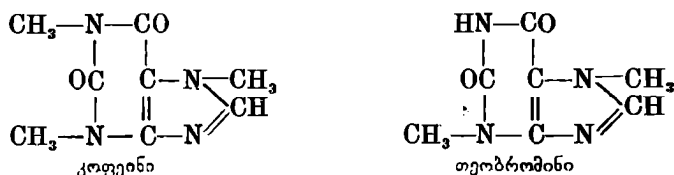


გუანინი წარმოდგენილია თავისუფალი სახითაც სხვადასხვა ორგანოში. მცენარეულობაში ის გვხვდება ადენინთან ერთად. ენგვითი დეზამინირებისას სპეციფიკურ ფერმენტ დეზამინაზას მოქმედებით ქსანტინში გადადის.



ქსანტინი და ჰიპოქსანტინი გადადიან შარდში. მცენარეულობაში ჰიპოქსანტინი ნაპოვია მღოვრეში და ლუპინებში, ქსანტინი კი — ჩაის ფოთოლში.

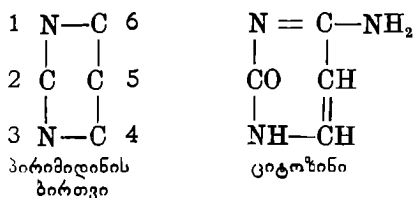
ზოგიერთ მცენარეში მეთილირებული პურინების დიდი რაოდენობა გროვდება. მათგან, პირველ ყოვლისა, აღსანიშნავია კოფეინი (ჩაი და ყავა) და თეობრომინი (შოკოლადის ზე).



ეს ნაერთები ნერვულ სისტემაზე მოქმედებენ როგორც ამგზნები საშუალება.

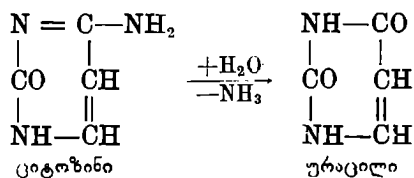
პირიმიდინის ფუძეებიდან ნუკლეინის მჟავების შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ან ციტოზინი, ან ურაცილი ანდა თიმიინი. ეს ფუძეები აღმოჩენილი და შესწავლილია კო ს ე ლ ის მიერ. მათი მოლეკულის შენებას საფუძვლად უდევს პირიმიდინის ბირთვი.

ციტოზინი ამინოპირიმიდინების ჯგუფს ეკუთვნის; ამინის ჯგუფის გარდა შეიცავს აგრეთვე კეტო-ჯგუფს. წარმოადგენს 6-ამინო-2-ოქსიპირიმიდინს:

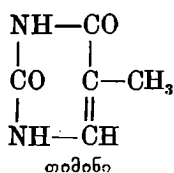


ციტოზინი მონაწილეობას ღებულობს მრავალი ნუკლეინის მჟავას შენებაში.

ურაცილი წარმოადგენს 2,6-დიოქსიპირიმიდინს; ციტოზინთან იმავე დამოკიდებულებაშია, როგორც ქსანთინი გუანინთან. ციტოზინის ღებუნიერებისა მიიღება ურაცილი:



თიმინი (5-მეთილ-2,6-დიოქსიპირიმიდინი) ურაცილის მეთილირების პროდუქტია.

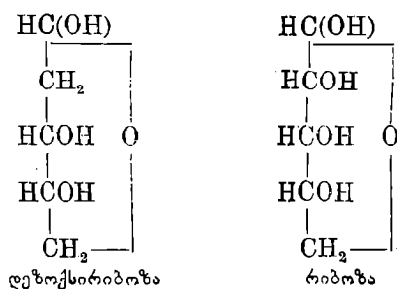


ურაცილი და თიმინი, როგორც ეს მათი შენებიდან ჩანს, თავისუფალი ამინის ჯგუფს არ შეიცავენ.

§ 3. ნუკლეინის მჟავების ლანარჩენი კომპონენტები

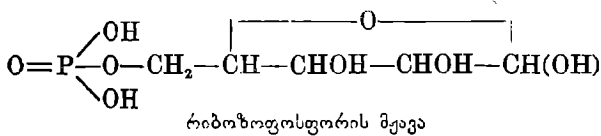
პურინისა და პირიმიდინის ფუძეების გარდა, ნუკლეინის მჟავების შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ფოსფორის მჟავა და ნახშირწყლები. ფოსფორის მჟავა ორგანულ ნაშთთან ყოველთვის ან ჰიდროქსილის ან ამინის ჯგუფების საშუალებით კავშირდება. ნუკლეინის მჟავებში ამ ორგვარ დაკავშირებას აქვს ადგილი.

რაც შეეხება ნახშირწყლებს, ნუკლეინის მჟავები შეიცავენ პენტოზას, იშვიათად — ჰექსოზას. პენტოზებიდან ნუკლეინის მჟავას შენებაში მონაწილეობას ღებულობს რიბოზა და დეზოქსირიბოზა.

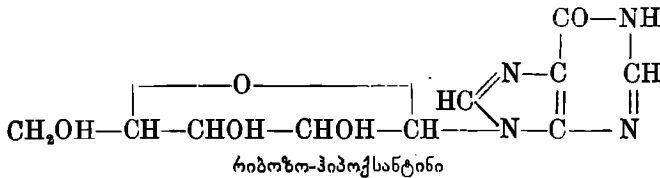


§ 4. ნუკლეოზიდები

ნუკლეოტიდების ფრაქციული ჰიდროლიზის დროს შედარებით მარტივი შენების მქონე ნაერთები მიიღება. ეს ნაერთები ცნობილია ნუკლეოზიდების სახელწოდებით. ჰიდროლიზური დაშლის პირობების მიხედვით მონონუკლეინის მქონე იძლევა სხვადასხვა შენების მქონე ნაერთებს. მაგალითად ინოზინის მქონე საგან სუსტი მქვათი ჰიდროლიზის დროს მიიღება — რიბოზოფოსფორის მქვა, რომელსაც შემდეგი შენება აქვს:

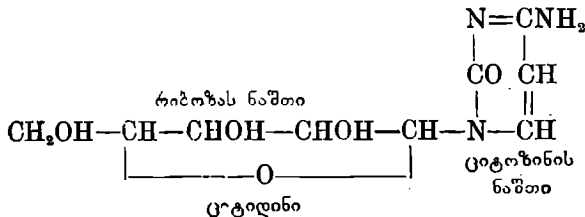


მეორე მხრივ, თუ ჰიდროლიზი ნეიტრალური რეაქციის დროს მაღალი წნევის ქვეშ წარმოებს, მიიღება ნუკლეოზიდი — ჰიპოქსანტოზინი, რომელიც აშენებულია ჰიპოქსანტინისა და რიბოზასაგან:



მაშასადამე, ნუკლეოზიდები აშენებულია ყოველთვის ორი კომპონენტისაგან. შესწავლილია აგრეთვე ისეთი ნუკლეოზიდები, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს არა პურინის, არამედ პირიმიდინის ფუძეები.

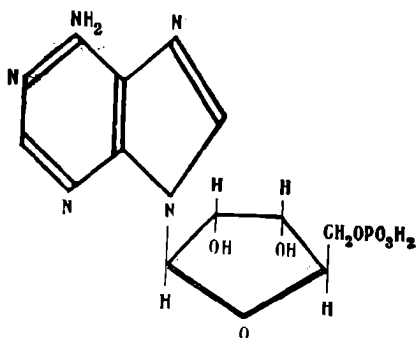
იმ ნუკლეოზიდების ჯგუფს, რომელიც პურინებს შეიცავს, ეკუთვნის გუანოზინი და ადენოზინი. ეს ნუკლეოზიდები მიღებული იყო საფუარების ნუკლეინის მქვაების ფრაქციული ჰიდროლიზის შედეგად. საფუარების ნუკლეინის მქვაებიდან მიღებული იყო აგრეთვე ნუკლეოზიდი ციტიდინი, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პირიმიდინის ფუძე ციტოზინი და ნახშირწყალი რიბოზა:



§ 5. ნუკლეოტიდები

ნუკლეოტიდი ანუ მონონუკლეინის მქვა აშენებულია სამი კომპონენტისაგან. ამ ნაერთების ჯგუფს ეკუთვნის, მაგალითად, ინოზინის მქვა, რომელიც აღმოჩენილი იყო ლიბიხის მიერ ხორცის ექსტრაქტში. ინოზინის მქვას სტრუქტურის გარკვევისათვის წარმოებული იყო ფრთხილი ჰიდროლიზი იმგვარად, რომ მისი სრული დაშლა არ მომხდარიყო. გამოირკვა, რომ, თუ ჰიდრო-

სპეციფიკური ენზიმის ატფ-პიროფოსფორილზას მოქმედებით ადენოზინ-ტრიფოსფორის მჟავა კარგავს პიროფოსფატს და ადენილის მჟავაში გადადის.

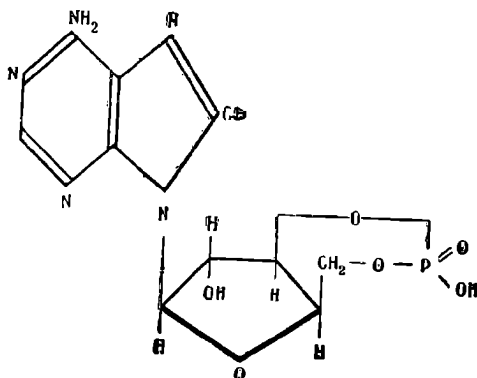


ადენოზინმონოფოსფორის მჟავა
(ადენილის მჟავა)

ადენილის მჟავაში წარმოდგენილია თავისუფალი ამინის ჯგუფი. ამ ჯგუფის ლაკარგვის შემდეგ იქმნება ინოზინის მჟავა.

ადენოზინტრიფოსფორის მჟავას გარდა ცხოველთა სხვადასხვა ორგანოში და ქსოვილში ნაპოვია ადენინ-ნუკლეოტიდების მთელი რიგი: ადენოზინ-დიფოსფორის, დიადენოზინ-პენტაფოსფორისა და დიადენოზინ-ტეტრაფოსფორის მჟავა. როგორც სახელწოდებიდან ირკვევა, ზემოხსენებული ადენინ-ნუკლეოტიდები ურთიერთისაგან მოლეკულაში შემავალ კომპონენტთა რიცხვით განსხვავდება. ისინი უჯრედში ფუნქციონირებენ როგორც კოფერმენტები ფოსფორილირებო პროცესებში.

უქანასკნელ დროს დიდი ყურადღება მიიპყრო ადენილის სისტემის ერთმა წარმომადგენელმა, სახელდობრ, ადენოზინ 3', 5'-მონოფოსფორის მჟავამ. ამ ნაერთში ფოსფატის ნაშთი დაკავშირებულია ერთდროულად რიბოზის მეხამე და მეხუთე ნახშირბადთან ესთერის ბმებით.



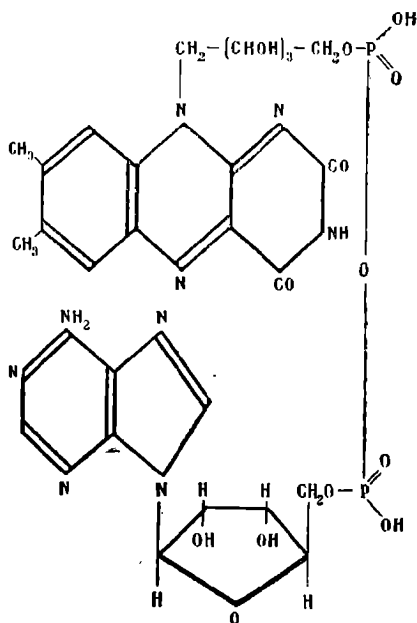
ადენოზინ-3', 5'-მონოფოსფორის მჟავა
(ციკლური ადენილის მჟავა)

ადენოზინ-3',5'-მონოფოსფატი (3', 5'-ამფ) ასრულებს კოფერმენტის როლს რეაქციებში, რომელნიც აქტივდებიან კორტიკოსტეროიდებით. აღრენალინით და მთელი რიგი სხვა ჰორმონებით. ჰორმონისა და 3', 5'-ამფ ურთიერთ-

კავშირი იმაში გამოიხატება, რომ ჰორმონი მოქმედებს ფერმენტ ციკლაზაზე, რომლის კატალიზური მოქმედებით აქტივდება ატფ-ს გარდაქმნა $3'$, $5'$ -ამფ-ად. თავის მხრივ $3'$, $5'$ -ამფ მოქმედებს როგორც სტიმულატორი გარკვეულ ფერმენტულ სისტემაზე და ამით ხორციელდება ჰორმონის გავლენა ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციაზე. $3'$, $5'$ -ამფ-ის მოქმედება, როგორც აქტივატორის, ისაზღვრება გარდასაქმნელი ნაერთის ფოსფორილირებით.

ბუნებაში გავრცელებულია აგრეთვე ადენინ-ნუკლეოტიდების ნაერთები ისეთ აქტიურ ნივთიერებებთან, როგორიცაა ნიკოტინის მჟავას ამიდი, რიბოფლავინი და თიამინი. ეს რთული ნაერთები მონაწილეობას ღებულობენ უჯრედში მიმდინარე ცვლის პროცესებში ან თავისუფალი სახით (ნად-ი), ან ცილოვან მზიდველთან დაკავშირებულად.

ქვემოთ ჩამოთვლილია ის ნუკლეოტიდები, რომელნიც ყურადღებას იპყრობენ როგორც კოფერმენტები. მათ შორის, პირველ ყოვლისა, აღსანიშნავია ნიკოტინამიდი-დინუკლეოტიდი (ნად და ნად- $2H$). ნად-ი დინუკლეოტიდია: ერთი ნუკლეოტიდი ეს ადენილის მჟავაა, ხოლო მეორე ნუკლეოტიდი შეიცავს აზოტოვანი ფუძის სახით ნიკოტინის მჟავას ამიდს. ნიკოტინის მჟავას ამიდი წარმოადგენს ვიტამინს — ანტიპელაგრულ ფაქტორს, რომელიც ჩვეულებრივად აღინიშნება როგორც ვიტამინი PP.

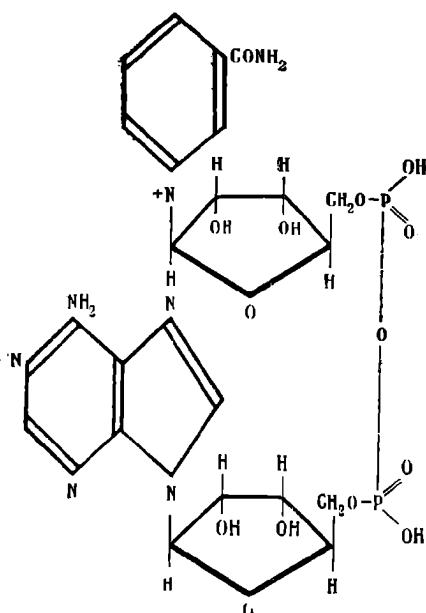


ნიკოტინამიდ-დინუკლეოტიდი (ნად).

ნად-ის კოფერმენტული ბუნება იმაში გამოიხატება, რომ ის მონაწილეობას ღებულობს ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში როგორც წყალბადის გადამტანი. ის დაკავშირებულია რიგ დეჰიდროგენაზებთან და აქტიურ როლს ასრულებს მიტოქონდრიების სუნთქვის ჯაჭვში.

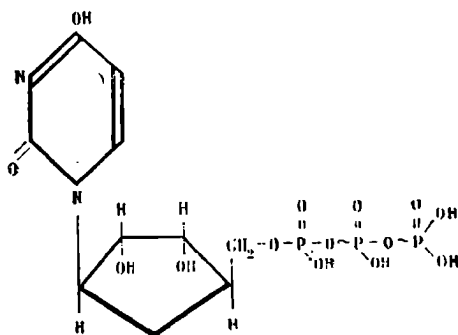
ფლავინადენინ-დინუკლეოტიდი (ფად) აგრეთვე მონაწილე-

ობას ღებულობს ჟანგვა-ჰდგენით რეაქციებში როგორც წყალბადის გადამტანი. ის არის ფლავინის ფერმენტების პროსტეტული ჯგუფი და მიტოქონდრიების სუნთქვის ჯაჭვის აუცილებელი კომპონენტი.



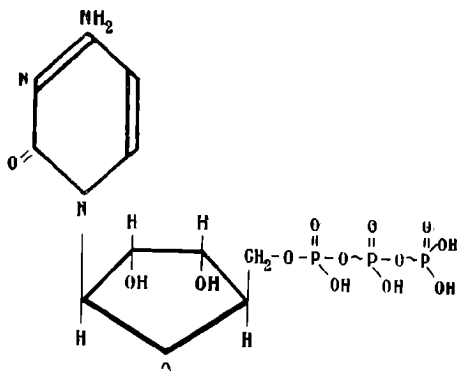
ფლავინადენინ-დინუკლეოტიდი (ფად)

ციტიდილტრიფოსფორის მჟავა (ცტფ) ასრულებს კოფერმენტის როლს ფოსფოლიპიდების სინთეზში. მისი საშუალებით აქტივდება იმ აზოტოვანი ფუძეების ფოსფორილირება, რომელნიც კავშირდებიან დიგლიცერიდებთან და ამ გზით მონაწილეობას იღებენ ფოსფოლიპიდების სინთეზში.



ციტიდილტრიფოსფატი (ცტფ)

ურიდილტრიფოსფორის მჟავა ის კოფერმენტი, რომელიც მონაწილეობას ღებულობს შაქრების, კერძოდ - გალაქტოზისა და გლუკოზის ფერმენტულ ურთიერთგარდაქმნაში.



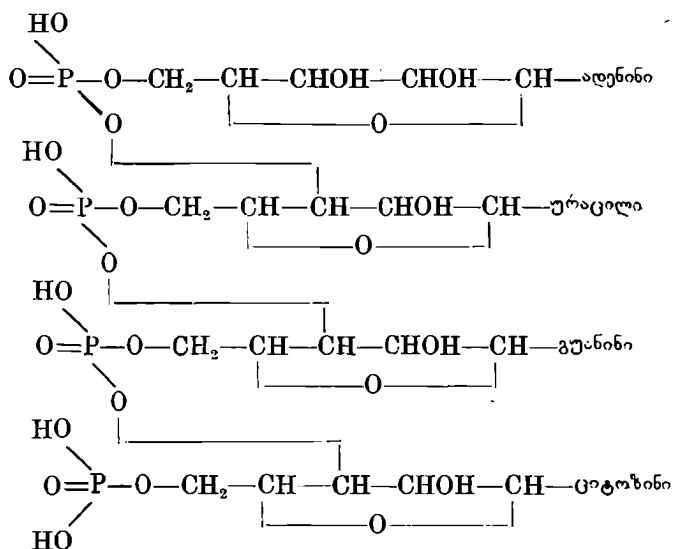
ურიდილტრიფოსფატი

შაქრების ურთიერთგარდაქმნა იწყება მათი ფოსფორილირებით. ამ რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს ატფ. გარდაქმნის შემდგომ ეტაპზე ფოსფორილირებული შაქარი რეაგირებს ურიდილტრიფოსფატთან და შაქარი კავშირდება ურიდილდიფოსფოშაქრის სახით. გააქტივებული შაქარი მომდევნო რეაქციაში შესაძლებელია გარდაიქმნას ან იზომერულ შაქრად, ან ურონის მჟავად, ან ამინოშაქრად, ანდა მონაწილეობა მიიღოს სხვა სინთეზურ რეაქციებში (მაგალითად, ნეირამინის მჟავასა და ცერებროზიდების სინთეზში).

გ უ ა ნ ზ ი ნ ტ რ ი ფ ო ს ფ ო რ ი ს მ ჟ ა ვ ა ს (გტფ), როგორც კოფერმენტს, დიდი მნიშვნელობა ენიჭება პეპტიდური ჯაჭვის შექმნაში, რომელსაც ადგილი აქვს რიბოსომებზე. ფიქრობენ, რომ ამინო-აცილადენილატებიდან განთავისუფლებული ადენილის მჟავას გარდაქმნა ატფ-ად მიმდინარეობს გტფ-ს კოფერმენტული მოქმედებით. მეორე მნიშვნელოვანი რეაქცია, რომელშიც გტფ ღებულობს მონაწილეობას, დაკავშირებულია ადენილის მჟავას რესინთეზთან ინოზინის მჟავასაგან. ინოზინის მჟავაში ასპარაგინის მჟავას დაკავშირება წარმოებს ამინომჟავას წინასწარი გააქტივების გზით. ასპარაგინის მჟავა უკავშირდება ატფ-ს და იქმნება ასპარტილ-ადენილატი, საიდანაც ასპარტატის ნაშთი გადაისროლება ინოზინის მჟავაზე, ხოლო ადენილის მჟავადან ხელახლა ატფ-ს მიღება მიმდინარეობს გტფ-ს დახმარებით.

§ 6. პოლინუკლეინის მჟავები

პოლინუკლეოტიდები (პოლინუკლეინის მჟავები) აშენებულია მონონუკლეოტიდებისაგან (მონონუკლეინის მჟავებისაგან). ლ ე ვ ი ნ ი ს აზრით ყოველი ცალკე ნუკლეოტიდი დაკავშირებულია პოლინუკლეინის მჟავას მოლეკულაში იმგვარად, რომ პირველი ნუკლეოტიდის ნახშირწყალი უკავშირდება მეორე ნუკლეოტიდის ფოსფორის მჟავას, მეორე ნუკლეოტიდის ნახშირწყალი — მესამე ნუკლეოტიდის ფოსფორის მჟავას და ამგვარად იქმნება პოლინუკლეოტიდის რთული მოლეკულა. ლ ე ვ ი ნ ი გამოდიოდა ამ მონაზრებიდან, როდესაც ადგენდა ფარისებრი ჭიკვლიდან მიღებული პოლინუკლეოტიდის სტრუქტურულ ფორმულას. ამ პოლინუკლეოტიდის სქემატური ფორმულა ზემოხსენებულის მიხედვით შემდეგი უნდა იყოს:



პოლინუკლეოტიდის ფრაგმენტი, გამოყოფილი ფარისებრი ჯირკვლიდან

ზემოთ მოტანილ რიბონუკლეინის მქავეს ფრაგმენტის შენებისათვის დამახასიათებელია ფოსფორის მქავეს დიესტერული ბმა, რომლის საშუალებით ერთი ნუკლეოტიდი კავშირდება მეორესთან: ფოსფორის მქავეს ნაშთი ერთი ბმით უკავშირდება პირველი ნუკლეოტიდის რიბოზის მეხუთე ნახშირბადს, ხოლო მეორე ბმით — მეორე ნუკლეოტიდი რიბოზის მესამე ნახშირბადის ატომს. ამის გამო მეფუერი ჰიდროლიზი იძლევა 5'-მონონუკლეოტიდს. ზოლო ტუტიო ჰიდროლიზის შედეგად წარმოიშობა 3'-მონონუკლეოტიდი.

ნუკლეოტიდები წარმოადგენენ მქავე ხასიათის ნაერთებს. მათი მარილები იძლევა ლორწოსებრ ხსნარებს. 5% ნუკლეინმქავე ნატრიუმის მარილის ხსნარი გაცივებისას მაგრდება და შუშისებრ პლასტიკურ მასას იძლევა. ნუკლეინის მქავეს ცილის ხსნარში მიმატებისას წარმოიშობა ნალექი, რომელიც ძალიან ემსგავსება ნუკლეოპროტეიდებს. ამის გამო, ზოგიერთი მკვლევრის აზრით, უჯრედში წარმოდგენილი უნდა იყოს არა ნუკლეოპროტეიდი, არამედ თავისუფალი პოლინუკლეინის მქავე, ნუკლეოპროტეიდი კი, მათი აზრით, შეიქმნება როგორც მეორადი ნაერთი პრეპარატის დამზადებისა და გამოყოფის პროცესში.

პოლინუკლეინის მქავეში ნუკლეოტიდები ურთიერთკავშირდებიან ფოსფორის ესტერების კოვალენტური ბმებით. ისე როგორც ცილის მოლეკულის შემთხვევაში, ესტერული ბმებით იქმნება პოლინუკლეოტიდის პირველადი სტრუქტურა და ისაზღვრება პოლინუკლეოტიდის მოლეკულის ფიბრილარული შენება. მეორადი სტრუქტურის დადგენაში დიდი მნიშვნელობა ენიჭება წყალბადის ბმებს. რენტგენოსტრუქტურული ანალიზის საფუძველზე უოტსონმა და კრიკმა 1953 წელს შეძლეს შეექმნათ დეზოქსირიბონუკლეინის მქავეს (დნმ) მოლეკულის მოდელი, რომელიც შემდეგში ჩატარებული მუშაობით საყოველთაოდ იქნა მიღებული, რადგან კარგად ასახავს დნმ-ს თვისებებს.

დნმ-ის მოლეკულის სტრუქტურის დადგენას საფუძვლად დაედო ჩარგაფის მიერ აღმოჩენილი სამი კანონზომიერება:

1. დნმ-ს მოლეკულა ყველა ორგანიზმში აშენებულია ნუკლეოტიდებიდან.

რომელთა პურიების ფუძეების ჯამი დაახლოებით უდრის პირიმიდინების ფუძეების ჯამს ($a + g = t + c$), ე. ი.

$$\frac{a+g}{t+c} = 1.$$

2. ღნმ-ს მოლეკულაში ადენინის რაოდენობა დაახლოებით უდრის თიმინის რაოდენობას, ხოლო გუანინისა — ციტოზინის რაოდენობას ($a = t$; $\frac{a}{t} = 1$ და $\frac{g}{c} = 1$).

3. ღნმ-ს მოლეკულაში თავისუფალი ამინის ჯგუფების რაოდენობა, რომელიც წარმოდგენილია ადენინში და ციტოზინში, დაახლოებით უდრის გუანინისა და თიმინის კეტოჯგუფების რაოდენობას, აქედან გამომდინარეობს, რომ

$$\frac{g+t}{a+c} = 1.$$

სხვადასხვა ორგანიზმებიდან გამოყოფილი ღნმ-ს პრეპარატი ერთიმეორისაგან განსხვავდება იმით, რომ ადენინის რაოდენობა ან უდრის გუანინის რაოდენობას, ხოლო ციტოზინისა — თიმინის ნაშთების რაოდენობას, ამიტომ შე-

ფარდება $\frac{a+t}{g+c}$ ან მეტია, ანდა ნაკლებია ერთზე. ცხოველთა ორგანიზმებში ადენინის რაოდენობა მეტია გუანინის რაოდენობაზე, ხოლო თიმინისა — ციტოზინის რაოდენობაზე, ამიტომ აქ $\frac{a+t}{g+c}$ ერთზე მეტია. ამ შემთხვევაში ლაპარაკობენ ღნმ-ის ($a+t$) ტიპზე. მიკროორგანიზმების ღნმ-ში გუანინი და ციტოზინი სჭარბობენ ადენინს და თიმინს, ამიტომ $\frac{a+t}{g+c}$ ერთზე ნაკლებია. ამ შემთხვე-

ვაში ჩვენ საქმე გვაქვს ღნმ-ის ($g+c$) ტიპთან. ამგვარად შეფარდებით $\frac{a+t}{g+c}$ ისაზღვრება ღნმ-ს სპეციფიკურობის კოეფიციენტი სხვადასხვა ორგანიზმისათვის.

სხვადასხვა წარმოშობის ღნმ-ს პრეპარატები ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან, პირველ ყოვლისა, შეფარდებით $\frac{a+t}{g+c}$. მაგრამ ღნმ-ს მრავალფეროვნება დაკავშირებულია არა მარტო ზემოხსენებულ შეფარდებასთან, არამედ ნუკლეოტიდების რაოდენობასა და მათ თანამიმდევრობასთან პოლინუკლეინის მქავეს ჯაჭვში. ზემოთ მოტანილი სამი ფაქტორით ისაზღვრება ღნმ-ს სახეობრივი სპეციფიკურობა.

მართალია, რიბონუკლეინის მქავეების (რნმ) ნუკლეტიდური შემადგენლობა ისეთი ოდენობით არ იცვლება, როგორც ღნმ-ის, მაგრამ მაინც რნმ-ს მოლეკულა ხასიათდება სახეობრივი სპეციფიკურობით. სხვადასხვა წარმოშობის რნმ-

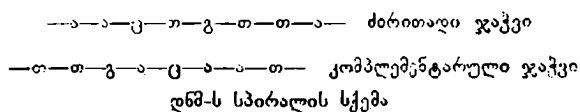
ში, ღნმ-ის მსგავსად, შეფარდება $\frac{a+u}{g+c}$ იცვლება გარკვეულ თარგლებში,

ხოლო შეფარდება $\frac{a+c}{g+u}$ ყოველთვის ერთს უდრის და ამიტომ ღნმ-ს მსგავსად აქაც გუანინისა და ურაცილის რაოდენობა შესაფერისად უდრის ადენინისა და ციტოზინის რაოდენობას.

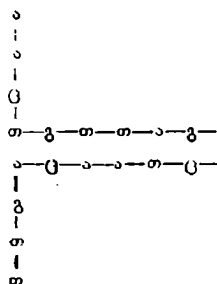
უოტსონისა და კრიკის მიხედვით დნმ-ს მოლეკულა შედგება ორი ძაფისე-
ბური ჯაჭვისაგან, რომლებიც ერთიმეორესთან კავშირდება წყალბადის ბმებით.
ერთი ძაფი ლაგდება მეორე ძაფის გასწვრივ იმდგვარად, რომ ერთი ძაფის ადე-
ნინის NH_2 ჯგუფი კავშირდება მეორე ძაფში შემავალ თიმინის CO ჯგუფთან, ხო-
ლო გუანინის NH_2 ჯგუფი — ციტოზინის CO ჯგუფთან. ამგვარად, გენეტიკური
ინფორმაციის მატარებელი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვი კომპლემენტარულადაა
დაკავშირებული მეორე პოლინუკლეოტიდურ ჯაჭვთან.

პოლინუკლეინის მქაფას სპირალის ღერძის გასწვრივ ყოველ $3,4\text{\AA}$ მანძილ-
ზე მეორდება ერთი ნუკლეოტიდი. ორ მეზობელ ნუკლეოტიდს შორის კუთხე
ჯაჭვში უდრის 36° . დადგენილია, რომ ნუკლეოტიდები ჯაჭვში ლაგდებიან იმგვარ-
ად, რომ აზოტოვანი ფუძე მიმართულია შიგნით ძაფის ღერძისაკენ, ხოლო ფო-
სფორის მქაფას ნაშთები გამოშვებულია გარეთ. მანძილი ორ ჯაჭვს შორის დნმ-ს
მოლეკულაში უდრის $20\text{\AA}$ -ს. პარალელურად განწყობილი ორი ჯაჭვი იგრიხება
სპირალურად ისე, რომ სპირალის ერთ სრულ ხვეულში თავსდება 10 ნუკლეო-
ტიდის ნაშთი. ამიტომ ხვეულის სიმაღლე $34\text{\AA}$ უდრის.

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ერთი ჯაჭვი მეორესთან დაკავშირებუ-
ლია აზოტოვანი ფუძეების საშუალებით და ხორციელდება წყალბადის ბმებით.
გამომდინარე ჩარგაფის კანონზომიერებებიდან, უნდა დავუშვათ, რომ ადენინი
კავშირდება თიმინთან, ხოლო გუანინი — ციტოზინთან; აქედან ის დასკვნა უნდა
გამოვიტანოთ, რომ დნმ-ს ერთი ჯაჭვის აღნაგობა, მასში შემავალი ნუკლეოტი-
დების შორიგეობა, განაპირობებს მეორე ჯაჭვის აღნაგობას. ამ ფაქტს ის მნიშ-
ვნელობა ენიჭება, რომ დნმ-ს მოლეკულის რეპლიკაცია (გაორმაგება) მიმდინა-
რეობს კომპლემენტარულად. ე. ი. როდესაც წარმოდგენილია დნმ-ს მოლეკულის
ერთი ჯაჭვი, მეორე ჯაჭვის სინთეზი წარმოებს ნუკლეოტიდების ნაშთების ისეთი
თანმიმდევრობით, რომელსაც კარნახობს არსებული პირველი ჯაჭვი. ზემოთქმუ-
ლის საილუსტრაციოდ ქვემოთ მოტანილია დნმ-ს მოლეკულის შენების და რეპ-
ლიკაციის სქემები:

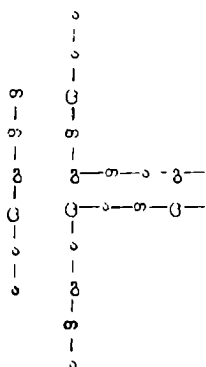


იმ შემთხვევაში, როდესაც დნმ-ს მოლეკულაში ერთი ჯაჭვი მეორეს შორ-
დება, დაშლა შემდეგი სქემების მიხედვით უნდა წარიმართოს:



დნმ-ის მოლეკულის ჯაჭვების დაშორება
ერთიმეორისაგან

რეპლიკაციის დროს ახალ ჯაჭვში მეორდება ფუძეების თანმიმდევრობა:



დნმ-ის მოლეკულის რეპლიკაციის სქემა

ზემოთ მოტანილი სქემებით ხდება დნმ-ის შვილეული მოლეკულების შექმნა მშობლიური მოლეკულებისაგან უჯრედის დაყოფის დროს.

დნმ წარმოადგენს მაღალმოლეკულურ ნაერთს, აშენებულს 6000—10000 მონონუკლეოტიდის ნაშთებისაგან, მისი მოლეკულური წონა 10×10^6 აღწევს დნმ-ის ბიოლოგიური როლი იმაში გამოიხატება, რომ მასში ჩაწერილია ინფორმაცია გენეტიკურ ნიშან-თვისებათა შესახებ. ინფორმაციის კოდირება ხორციელდება დნმ-ის შენებაში მონაწილე ნუკლეოტიდების კანონზომიერი თანამიმდევრობით.

რიბონუკლეინის მკვებების (რნმ) შენება შედარებით მარტივია. ჯერ ერთი, ისინი წარმოდგენილი არიან ერთი ჯაჭვით. შემდეგ, მათი მოლეკულური წონა, იმისდა მიხედვით, თუ სად არიან წარმოდგენილი და რა როლს ასრულებენ, მერყეობს ძალიან დიდ ფარგლებში. მაშინ როდესაც დნმ-ის ნუკლეოტიდური შემადგენლობა არ იცვლება სხვადასხვა ზემოქმედების შედეგად და ორგანიზმის ყველა უჯრედი შეიცავს ერთიდაიმავე შენების მქონე დნმ-ს მოლეკულას, რნმ-ს შემადგენლობა შედარებით ადვილად იცვლება უჯრედის ფუნქციურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით და სხვადასხვა უჯრედში და ორგანოში წარმოდგენილია სხვადასხვა შემადგენლობის რნმ.

უჯრედის ბირთვში წარმოიშობა ისეთი რნმ-ი, რომლის მოლეკულური წონა შედარებით მცირეა და უდრის 3×10^5 — 5×10^5 . ის ზუსტად კომპლემენტარულად ასახავს დნმ-ის იმ ფრაგმენტის სტრუქტურას, სადაც მოხდა მისი სინთეზი. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ თიმიინის მაგივრად რნმ-ში წარმოდგენილია ურაცილი. ამ რნმ-ს უწოდებენ ინფორმაციულს (ი-რნმ). მისი საშუალებით ხდება იმ ინფორმაციის გადატანა, რომელიც კოდირებულია დნმ-ის შესაბამის ფრაგმენტში, იქ, სადაც ხდება ცილის სინთეზი.

უფრო ნაკლები მოლეკულური წონის არის ე. წ. ტრანსპორტული რნმ (ტ-რნმ), რომელიც წარმოდგენილია გიალოპლაზმაში. მისი დანიშნულება იმაში გამოიხატება, რომ ის გააქტივებულ ამინომჟავას გადაიტანს იქ, სადაც მიმდინარეობს ცილის სინთეზი. ტრანსპორტული რნმ-ს მოლეკულური წონა შედარებით მცირეა და $1,8 \times 10^4$ — $3,5 \times 10^4$ ფარგლებში მერყეობს. ცილის სინთეზი წარმოებს რიბოსომებთან დაკავშირებულ ი-რნმ-ზე. რიბოსომების მთავარი შემადგენელი ნაწილი არის ე. წ. რიბოსომალური რნმ, რომლის მოლეკულური წონა 2×10^6 აღწევს.

ქვემოთ ცხრილში შეკამებულია ცნობები სხვადასხვა ტიპის რნმ-ს შესახებ.

რწმ-ს დასახელება	მონონუკლე- ოტიდების რიცხვი	შემცვე- ლობა %/გ-ში	პოლიმერული წონა
ტრანსპორტული (ტ-რწმ)	60—120	7%	$1,8 \times 10^4$ — $3,5 \times 10^4$
ინფორმაციული (ი-რწმ)	1000	3%	$0,3 \times 10^6$ — $0,5 \times 10^6$
რიბოსომალური (რ-რწმ)	6000	90%	2×10^6

რწმ-ისა და რწმ-ის მონაწილეობა ცილის სინთეზში

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, დნმ-სა და რწმ-ს წამყვანი როლი ენიჭებათ ორ ძირითად სასიცოცხლო პროცესში. ერთი დაკავშირებულია გენეტიკურ ნიშან-თვისებათა გადაცემასთან მშობლიური უჯრედიდან შვილეულ უჯრედზე. ხოლო მეორე — სპეციფიკური ცილების სინთეზთან.

დნმ წარმოადგენს ქრომოსომების ძირითად კომპონენტს. უჯრედის ბირთვის დაყოფის დროს დნმ-ის მპარტომოლეკულა, რომელიც აშენებულია ორი გრძელი ჯაჭვისაგან, იყოფა ორ ერთნაირ ჯაჭვად. უჯრედის გაყოფის შემდეგ მიიღება ორი შვილეული უჯრედი, სადაც წარმოდგენილია დნმ-ის თითო ძაფი. დნმ-ის ერთ-ერთი ძაფი მეორის კომპლემენტარულია. ამ ძაფებზე შვილეულ უჯრედებში შენდება დნმ-ის მეორე ჯაჭვი. მეორე ჯაჭვის სტრუქტურას კარნახობს ის, რომელიც შვილეულ უჯრედში გადმოვიდა მშობლიურიდან. ახალი ჯაჭვი უკავშირდება ძველს კომპლემენტარულად.

დნმ-ის გენეტიკური როლი ექსპერიმენტულად დამტკიცებულია მიკროორგანიზმებისა და ბაქტერიოფაგის მაგალითებზე. იმ შემთხვევაში, როდესაც ერთი შტამის ბაქტერიების დნმ-ი შეჰყავთ მეორე შტამის ბაქტერიებში, მათ შთამომავლობას მემკვიდრეობით გადაეცემა ის ნიშან-თვისებები, რაც დამახასიათებელი იყო პირველათვის. ბაქტერიის უჯრედში ფაგის, ე. ი. დნმ-ის შეჭრისას, მასში იწყება ფაგის დნმ-ის რეპროდუქცია. დნმ-ის გენეტიკური როლი მტკიცდება აგრეთვე უკანასკნელ დროს წარმოებული მთელი რიგი ცდებით ზელოვნური მუტანტების მიღების საშუალებით. სხვადასხვა ზემოქმედებით შესაძლებელი გახდა იმგვარად შეიცვალოს ორგანიზმის დნმ-ის სტრუქტურა, რომ შვილეულ ორგანიზმში წარმოიშობა ახალი ნიშან-თვისებები, რომელნიც შემდეგ მემკვიდრეობით გადადიან.

დნმ-ის გენეტიკური ინფორმაციის გადაცემას საფუძვლად უდევს სპეციფიკური ცილების სინთეზი. გარკვეული სახის ორგანიზმს ახასიათებს მისთვის სპეციფიკური დნმ-ი, რომელიც საზღვრავს ორგანიზმის სპეციფიკური ცილების შენებას. მიღებულია, რომ დნმ-ში წინასწარ ჩაწერილია ინფორმაცია, რომლის რეალიზაცია წარმოებს რწმ-ის საშუალებით და მთავრდება ცილის სინთეზით. ცილის სინთეზში მონაწილეობას ღებულობს რწმ-ის გარდა ფერმენტებისა და კოფაქტორების მთელი რიგი. დიდი ხანია შემჩნეულია, რომ ცილის სინთეზი იმ უჯრედებში მეტი ინტენსივობით წარმოებს, სადაც რწმ-ის რაოდენობა მეტია. მაგალითად, ემბრიონალური უჯრედები შეიცავენ რწმ-ის დიდ რაოდენობას და ცილის სინთეზი აქ უფრო მეტი ინტენსივობით მიმდინარეობს.

ცილების სინთეზი მიმდინარეობს რიბოსომებზე. დიდი მუშაობა იყო ჩატარებული იმის გასარკვევად, თუ რომელი მექანიზმებით წარმოებს ცილის სინთეზი რიბოსომებზე. ცნობილი გახდა, რომ ეს არის რთული პროცესი, რომელიც

მრავალი საფეხურისგან შედგება და მრავალი ფერმენტის მონაწილეობას მოითხოვს.

სინთეზის პირველი ეტაპი დაკავშირებულია ამინომჟავას გააქტივებასთან. აქტივირება, როგორც ეს უკვე აღნიშნული იყო, წარმოებს ატფ-სა და აპინო-აცილ-ტ-რნმ-სინთეტაზას (ფერმენტ pH5-ის) კატალიზური მოქმედებით. ყოველ ამინომჟავას თავისი გამაქტივებელი ფერმენტი აქვს. შედეგად მიიღება ამინო-აცილადენილატი.

ცილის სინთეზის მეორე ეტაპზე ამინოაცილადენილატი კავშირდება ტ-რნმ-თან. ტ-რნმ დაბალმოლეკულურული რნმ-ია. უჯრედში წარმოდგენილი უნდა იყოს ყოველი ამინომჟავასათვის შესაბამისი ცალკე ტ-რნმ. ტ-რნმ ერთიმეორისაგან განსხვავდება ნუკლეოტიდური შემადგენლობით და მათი თანმიმდევრობით. ზოგიერთი ამინომჟავას ტ-რნმ სტრუქტურა უკვე დადგენილია.

მესამე ეტაპში მონაწილეობას ღებულობს ი-რნმ, რომლის სინთეზი წარმოებს უჯრედის ბირთვში დნმ-ის გარკვეულ ფრაგმენტზე. ი-რნმ-ის სტრუქტურა იმეორებს კომპლემენტარულად დნმ-ის ამ ფრაგმენტის ნუკლეოტიდურ თანმიმდევრობას. ი-რნმ-ს სხვანაირად კიდევ უწოდებენ შუამავალ რნმ-ს, რადგან მისი საშუალებით ხდება დნმ-ში ჩაწერილი ინფორმაციის გადაცემა იმ წარმონაქმნზე, სადაც ცილის სინთეზი მიმდინარეობს.

ი-რნმ-ის სინთეზის წარმოებისათვის საჭიროა წინასწარ დნმ-ის მოლეკულაში გარკვეული ფრაგმენტის ვაშიშვლება. საქმე იმაშია, რომ დნმ-ის საბირთვო მოლეკულა ეკრანირებულია, ამიტომ დნმ-ის ძაფზე ი-რნმ-ი ვერ სინთეზირდება. ამ სინთეზისათვის საჭიროა ფრაგმენტის განთავისუფლება (დესპირალიზაცია), რომ გარკვეულ მანძილზე დნმ-ში ორი ჯაჭვი კი არ იყოს გაწყვილებული, არამედ განცალკევებული. გაშიშვლებულ ფრაგმენტზე წარმოებს კომპლემენტარული ი-რნმ-ის სინთეზი. ამ სინთეზს აქტივებს სპეციალური ფერმენტი რნმ-ნუკლეოტიდილტრანსფერაზა (რნმ-პოლიმერაზა). რნმ-ის სინთეზი ზორციელდება ფოსფორილირებული მონონუკლეოტიდების ხარჯზე. წინასწარ წარმოდგენილი უნდა იყოს ყველა საჭირო მონონუკლეოტიდი ტრიფოსფატების სახით. ი-რნმ-ის სინთეზის დამთავრებისთანავე მიემართება რიბოსომებისაკენ. ი-რნმ ინფორმაცია გადასცემს ნუკლეოტიდების სპეციფიკური თანმიმდევრობით. ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა ი-რნმ-ის მოლეკულაში თავის მხრივ კარანახობს ამინომჟავათა მორიგეობას პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში. ტ-რნმ-ში დაკავშირებული გააქტივებული ამინომჟავები ლაგდებიან ი-რნმ-ზე მასში მოცემული ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობის შესაბამისად.

1960 წლიდან ინტენსიური მუშაობა წარმოებს იმის გამოსარკვევად, თუ ნუკლეოტიდების რომელი მორიგეობა უნდა უზასუხებდეს თითოეულ ამინომჟავას ჩართვას პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში. რნმ-ის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ოთხი ნუკლეოტიდი, ხოლო მათი კომბინაციით უნდა დაინიშნოს 20 ამინომჟავა ანუ, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ოთხასოიანი ალფაბეტით უნდა დაიწეროს სიტყვა (ამინომჟავა), ხოლო ამინომჟავების მორიგეობით შედგება პოლიპეპტიდური ჯაჭვი (ფრაზა). ყოველ ამინომჟავას უნდა უზასუხებდეს სამი ნუკლეოტიდის გარკვეული კომბინაცია ი-რნმ-ში ანუ კოდი. ამბობენ, რომ ი-რნმ-ის მოლეკულაში კოდირებულია ინფორმაცია ამინომჟავათა თანმიმდევრობის შესახებ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში.

ნირნბერგმა 1961 წელს შეძლო ისეთი რიბონუკლეინის მჟავას სინთეზი, რომლის დახმარებით შესაძლებელი გახდა შესაფერის პირობებში ფენილალანინისაგან აშენებული ყოფილიყო პოლიპეპტიდი. თუ იმ დებულებიდან გამოვალთ,

რომ ი-რნმ-ში ჩაწერილი ინფორმაციის რეალიზაცია ხდება ოთხასოიანი ალფა-ბეტით და თითოეულ სიტყვას (ამინომეცავს) სამი ასოს (ნუკლეოტიდის) კომბინაცია შეესაბამება (ტრიპლეტური კოდი), უნდა დაეუწევთ $4^3 = 64$ ტრიპლეტის არსებობა. ნირნბერგის ზემოთ მოტანილი ხელოვნური რნმ-ი აშენებული იყო ურიდინმონონუკლეოტიდებისაგან. ამიტომ ფენილალანინის ტრიპლეტური კოდი ყოფილა უ-უ-უ (სამი ურიდილის მყავადან აშენებული ტრინუკლეოტიდი). ამჟამად უკვე ყველა ამინომეცავს შესაბამისი ტრიპლეტები (კოდონები) გარკვეულია. მაგალითად, ლეიცინს შეესაბამება ტრიპლეტი (კოდონი) ც-უ-გ, ტრიპტოფანს — უ-გ-გ- და სხვ.

ამგვარად, დღეისათვის დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს, რომ ცილის სინთეზის საფუძველი არის გენეტიკური ინფორმაცია, რომელიც დნმ-შია კოდირებული შესატყვისი ტრიპლეტების მორიგეობით. დნმ-ის ერთ რომელიმე ფრაგმენტზე მიმდინარეობს სპეციფიკური ცილის შექმნისათვის საჭირო ინფორმაციული რნმ-ის სინთეზი. ი-რნმ-ში ხდება დნმ-ის გარკვეული უბნის ინფორმაციის „გადაწერა“. მხედველობაშია მისაღები, რომ რნმ-საგან განსხვავებით დნმ-ის მოლეკულაში ურაცილის ნაცვლად მოცემულია თიმინი, ე. ი. დნმ-დან რნმ-ში ინფორმაციის გადატანის დროს თიმინი შეიცვლება მისი ტოლფასი აზოტოვანი ფუძით — ურაცილით. სპეციფიკური შენების მქონე ი-რნმ მიემართება რიბოსომებისაკენ, ერთდროულად რიბოსომებისაკენ მიემართებიან ტრანსპორტულ რნმ-თან დაკავშირებული გააქტივებული ამინომეცავები. ი-რნმ-ის ტრიპლეტური კოდი განსაზღვრავს ამინომეცავს ადგილს პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში.

ცილოვან ნივთიერებათა სინთეზის სისწრაფის რეგულაცია განხილვებ ათვ-ში ფერმენტების შესახებ.

§ 8. ნუკლეინის მჟავების ცვლა

მას შემდეგ, რაც გაირკვა ნუკლეინის მჟავების მონაწილეობა გენეტიკური ინფორმაციის გადაცემაში და ცილების სინთეზში, დიდი ყურადღება მიექცა ნუკლეინის მჟავების ცვლის შესწავლას. პირველ ყოვლისა, აღსანიშნავია კორნბერგის ლაბორატორიაში შესრულებული მუშაობა, რომელიც მიეძღვნა დნმ-ის სინთეზის განხორციელებას. დნმ-ის სინთეზის სუბსტრატად აღებული იყო ნუკლეოზიდ-ტრიფოსფატები (ადენინ-, ციტოზინ-, გუანინ-, თიმინ- დეზოქსირიბოზოტრიფოსფატები). შერჩეული იყო შესაფერისი არე, რომელიც შეიცავდა კოფერმენტებს და ფერმენტებს, მათ შორის დნმ-ნუკლეოტიდილტრანსფერაზას (დნმ-ის პოლიმერაზა). ეს პოლიმერაზა ააქტივებს ნუკლეოზიდტრიფოსფატების ჩართვას ნუკლეინის მჟავას ჯაჭვში. სინთეზისათვის საჭიროა, რომ სარეაქციო არეში იყოს ყველა ოთხი ნუკლეოზიდ-ტრიფოსფატი და ამავე დროს „დედოს“ სახით დნმ-ის პრეპარატის მცირე რაოდენობა. უკვე არსებულ დნმ-ის „დედოს“ ძაფებზე იწყება ახალი კომპლემენტარული დნმ-ის ძაფების სინთეზი. ახლად შექმნილ დნმ-ის სტრუქტურა სრულიად შეესაბამება „დედოს“ სახით აღებულ დნმ-ს.

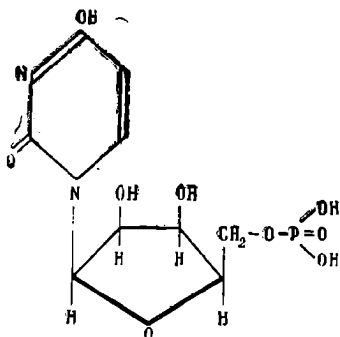
დნმ-ის მსგავსად მიმდინარეობს რნმ-ის მაკრომოლეკულის სინთეზი. ოჩო-ას მიერ შესწავლილია დნმ-ნუკლეოტიდილტრანსფერაზას მოქმედების ხასიათი. აქაც სინთეზის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს ნუკლეოზიდ-ტრიფოსფატება და რნმ-ის „დედოს“ არსებობა. დნმ-გან განსხვავებით ი-რნმ-ის სინთეზი მიმდინარეობს ნებისმიერი ერთი ნუკლეოზიდტრიფოსფატის მეშვეობით. მაგალითად, თუ არეში წარმოდგენილია ატფ, სინთეზირდება პოლიადენილის მჟავა.

თუ არეში იმყოფება ატფ და ურიდილ-ტრიფოსფატი, იქმნება შერეული რნმ და ა. შ.

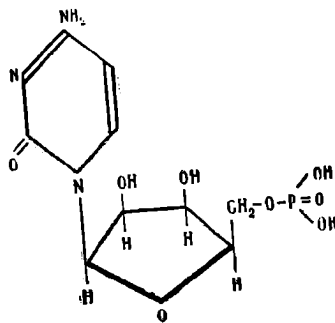
ი-რნმ-ის სინთეზი მიმდინარეობს მხოლოდ უჯრედის ბირთვში და მისი შემადგენლობა უშუალოდ დამოკიდებულია დნმ-ის იმ ფრაგმენტის შენებისაგან, სადაც კომპლემენტარულად აიწყობა ი-რნმ-ის ჯაჭვი.

ფერმენტებს, რომელთა მოქმედებით დნმ-ისა და რნმ-ის მაკრომოლეკულა იწყებს დაშლას, ეწოდება დნმ-ისა და რნმ-ის დეპოლიმერაზა. დაშლა მთავრდება მონონუკლეოტიდების წარმოშობით, დეპოლიმერაზა ცნობილია აგრეთვე ნუკლეაზას სახელწოდებით.

პირიმიდინის ფუძეების გარდაქმნის მსვლელობა შედარებით ცუდად არის შესწავლილი. შესაძლებელია პირიმიდინის ფუძის ბიოქიმიური გარდაქმნა უკვე ნუკლეოტიდში დაიწყოს. მაგალითად, ცნობილია, რომ ციტიდინის მჟავა დეჰამინირების შედეგად გარდაიქმნება ურიდილის მჟავად.

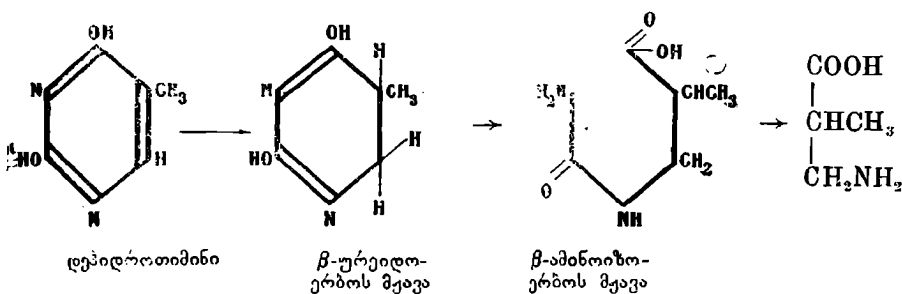


ციტიდინის მჟავა



ურიდილის მჟავა

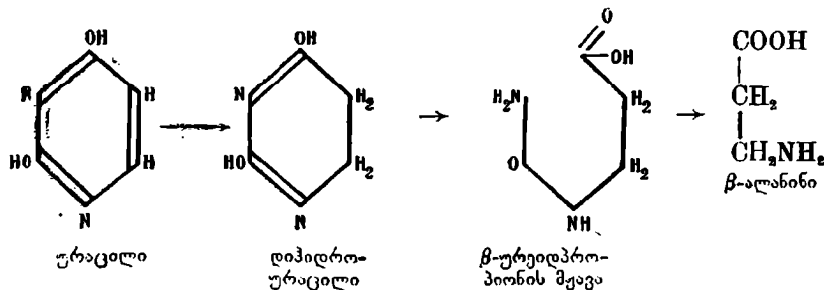
პირიმიდინის ფუძეების აზოტი პურინის ფუძეებისგან განსხვავებით საბოლოოდ იბოჭება შარდოვანას სახით, რაც მოითხოვს მათი ბირთვის წინასწარ გახლეჩას. თიმინის დაშლა იძლევა β -ამინოფერბოს მჟავას. ხოლო ურაცილისა — β -ალანინს.



დეჰიდროთიმილი

β -ურეიდოფერბოს მჟავა

β -ამინოფერბოს მჟავა



ურაცილი

დიჰიდროურაცილი

β -ურეიდოპირინის მჟავა

β -ალანინი

აღნიშნული ამინომჟავების მომდევნო გარდაქმნა დაკავშირებულია ამონიაკის განთავისუფლებასთან, ხოლო ამონიაკი საბოლოოდ კავშირდება შარდოვანას სახით.

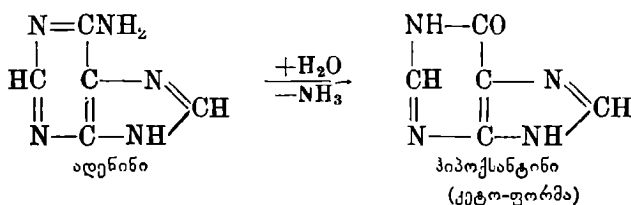
მომწელებელ ორგანოებში, პირველ ყოვლისა, პე პ ს ი ნ ი ს ა და ტ რ ი-პ ს ი ნ ი ს ზემოქმედებით ნუკლეოპროტეიდისაგან თავისუფლდება პოლინუკლეოტიდის ნაშთი. ნუკლეოპროტეიდში შემავალი ცილა ჩვეულებრივ ჰიდროლიზურ დაშლას განიცდის. რაც შეეხება პოლინუკლეოტიდს, ის სპეციფიკურა ფერმენტის ნ უ კ ლ ე ა ზ ა ს ზემოქმედებით ნუკლეოტიდებად იშლება. ნუკლეოტიდები ფუნქციონირებენ როგორც მჟავები. ისინი ნაწლავებში ჟერტლებიან ტუტეებსა და მარილის სახით გადადიან სისხლში. დამტკიცებულად ვერ ჩაითვლება ის დებულება, რომ ნაწლავებში წარმოებს ნუკლეოტიდების სრული ჰიდროლიზური დაშლა პურინისა და პირიმიდინის ფუძეების განთავისუფლებით. შესაძლებელია, რომ ფერმენტ ნ უ კ ლ ე ო ტ ი დ ა ზ ა ს ზეგავლენით ნუკლეინის მჟავა ნაწილობრივ ჰიდროლიზურ დაშლას განიცდის და ნაწლავებში ნუკლეოზიდები წარმოიშობა.

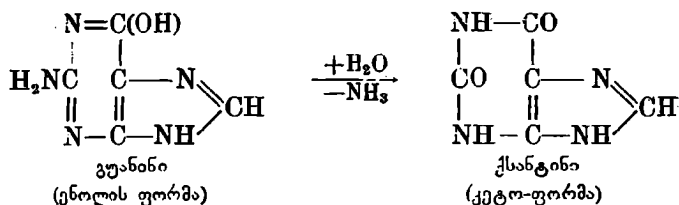
მაშასადამე, ნუკლეაზასი და ნუკლეოტიდაზას ზემოქმედებით ნაწლავებში პოლინუკლეოტიდი იშლება და ნუკლეოტიდები და ნუკლეოზიდები წარმოიშობა. ამ ნაერთების სახით პოლინუკლეოტიდის კომპონენტები გადადის სისხლში, რომელიც მათ ჰხვადასხვა ორგანოში და უჯრედში ანაწილებს. ცხოველთა უჯრედის ნუკლეოპროტეიდები რომ რთული შენების მქონე ნაერთებიდან შეიძლება აწენდეს, მტკიცდება იმ ფაქტით, რომ მონონუკლეინის მჟავების შენება სხვადასხვა ორგანიზმის წარმომადგენლებში ერთიმეორისაგან დიდად არ განსხვავდება.

უჯრედში წარმოდგენილია კიდევ ერთი სპეციფიკური ფერმენტი — ნ უ კ ლ ე ო ზ ი დ ფ ო ს ფ ო რ ი ლ ა ზ ა, რომელიც ნუკლეოტიდაზასაგან იმით განსხვავდება, რომ უნარი აქვს ნუკლეოზიდები დაშალოს უკანასკნელ კომპონენტებამდე არა წყლით, არამედ ფოსფორის მჟავას საშუალებით და გაათავისუფლოს პურინისა და პირიმიდინის ფუძეები. მაშასადამე, პოლინუკლეოტიდების დაშლისათვის საჭიროა სამი ფერმენტული სისტემა: ნუკლეაზა, ნუკლეოტიდაზა და ნუკლეოზიდფოსფორილაზა.

უჯრედში ნუკლეოპროტეიდების დაშლის პროცესის შედეგად განთავისუფლებული პურინისა და პირიმიდინის ფუძეები დეჰამინირებასა და დაჟანგვას განიცდის. მაგალითად, ციტოზინის დაჟანგვისას წარმოიშობა ურაცილი.

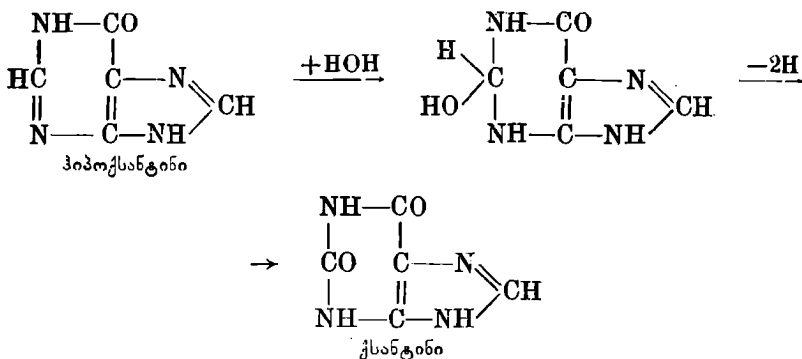
შედარებით კარგად არის შესწავლილი პურინის ფუძეების გარდაქმნები. გ ო რ ბ ა ჩ ე ვ ს კ ა ს ა და შ ი ტ ე ნ ჰ ე ლ მ ი ს მიერ აღმოჩენილია, რომ უჯრედში წარმოდგენილი არის სპეციფიკური ფერმენტები, რომლებიც პურინის ფუძეების დეჰამინირებას აწარმოებენ. ნუკლეინის მჟავების შენებაში მონაწილეობას ღებულობენ ამინოპურინები ადენინი და გუანინი. ადენინ- და გუანინ-დეჰამინაზას მოქმედებით ეს ამინოპურინები გარდაიქმნებიან, შესაფერისად, ჰიპოქსანტინში და ქსანტინში



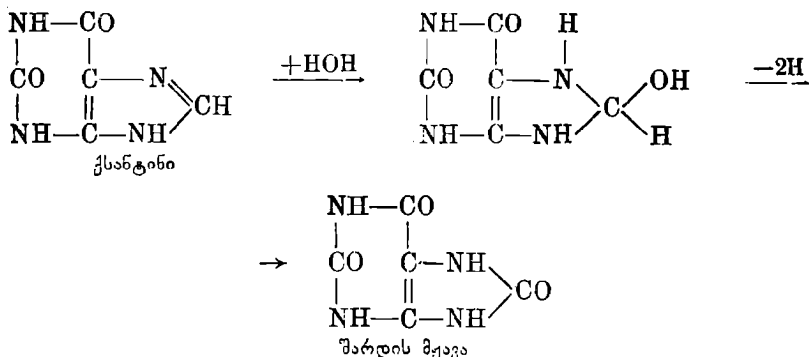


დეზამინირების პროცესი შეიძლება თვით ნუკლეოტიდში წარმოებდეს. მაგალითად, ადენილის მქადას დეზამინირებისას წარმოიშობა ინოზინის მქადა. ამ შემთხვევაში ადენილის მქადაში შემავალი ადენინი გარდაიქმნება ჰიპოქსანტინად. უკანასკნელ დროს გამოკვლეულია, რომ ინოზინის მქადას აღდგენა დაკავშირებულია გადაამინირების პროცესთან. ამინის ჯგუფის დონატორად გამოდის ასპარაგინის მქადა.

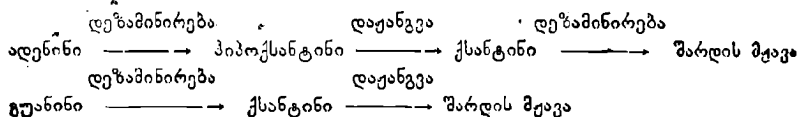
პურინებზე მოქმედებს კიდევ ერთი ფერმენტული სისტემა — პურინოქსიდაზა. ეს ფერმენტი ქანგავს პურინის ბირთვის წყალბადის ჩამოშორების გზით. პურინოქსიდაზას მოქმედება შესწავლილია ქსანტინზე და ჰიპოქსანტინზე. ჰიპოქსანტინის დაქანგვით ჯერ ქსანტინი წარმოიშობა.



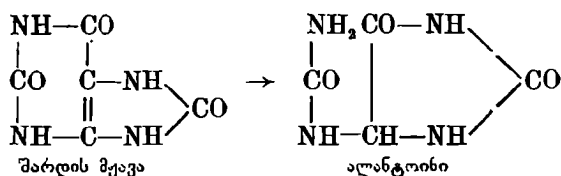
ქსანტინი კი პურინოქსიდაზას მოქმედებით შარდის მქადად გარდაიქმნება.



მაშასადამე პურინის ფუძეების გარდაქმნა უჯრედში ორი გზით მიმდინარეობს: დეზამინირებისა და დაქანგვის გზით, საბოლოო პროდუქტის სახით წარმოიშობა შარდის მქადა:



ადამიანის (და მაიმუნების) ორგანიზმში პურინის ფუძეების გარდაქმნა მთავრდება შარდის მჟავათი. დანარჩენ ძუძუმწოვარ ცხოველებში შარდის მჟავა ფერმენტ ურატოქსიდაზას (ურიკაზის) მოქმედებით იჟანგება და ალანტონში გადადის:



რთული გარდაქმნის შედეგად შარდის მჟავას მოლეკულის ჩონჩხი ერთი ნახშირბადის ატომით მცირდება. ურატოქსიდაზა, რომელიც ამ პროცესის კატალიზატორს წარმოადგენს, ეკუთვნის დამჟანგველი ფერმენტების ჯგუფს. ზოგერთ შემთხვევაში შარდის მჟავა უფრო ღრმად იჟანგება.

შარდის მჟავა წყალში თითქმის არ იხსნება; ტუტეებთან იძლევა მარილებს, რომლებიც წყალში უკეთ იხსნება. შარდის მჟავას მარილებს ეწოდება ურატებს; კალციუმის ურატი წყალში უხსნადია.

მცენარეული და ცხოველური წარმოშობის პიგმენტები

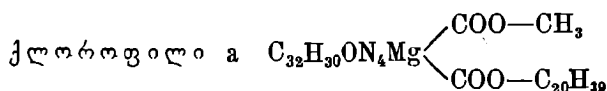
მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედში შემავალი პიგმენტები თავისი ქიმიური შენებით არ წარმოადგენენ ერთგვაროვან, მონათესავე ნივთიერებებს. მათ შენებაში მონაწილეობას ღებულობს სხვადასხვა სტრუქტურის მქონე ბირთვი. უმეტეს შემთხვევაში ეს ბირთვები შეიცავენ სხვადასხვა ჯგუფს, ნაშთს და მინერალურ ნაშთს, რაც პიგმენტებს ანიჭებს რთულ სტრუქტურას. მათი გავრთიანება ცალკე ჯგუფში გამოწვეულია არა მარტო იმიტ, რომ ისინი დანარჩენი ნაერთებისაგან განსხვავდებიან; ისინი მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებენ ორგანიზმში როგორც კატალიზატორები, მაგალითად, ქლოროფილი — ნახშირწყლების შექმნაში, ჰემოგლობინი — ჟანგბადის ფიქსაციაში და გადატანაში.

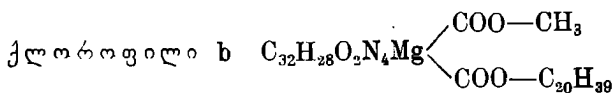
§ 1. ქლოროფილი

ქლოროფილი წარმოადგენს მცენარეულ მწვანე პიგმენტს, რომელსაც მინიჭებული აქვს ნახშირორჟანგის კატალიზური აღდგენის უნარი. ქლოროფილი აღმოჩენილი იყო ჯერ კიდევ 1815 წელს. ის იწვევდა და ღლეცაც იწვევს მრავალი მკვლევრის განსაკუთრებულ ყურადღებას. მისი შენებისა და ფუნქციის გარკვევაზე დახარჯულია ძალიან დიდი შრომა. ამ მხრივ დიდი ღვაწლი მიუძღვის გამოჩენილ ქიმიკოსს ვ ი ლ შ ტ ე ტ ე რ ს.

ქლოროფილი არის მაღალმოლეკულური, რთული შენების მქონე ნაერთი. მისი სუფთა სახით მიღება დიდ სიძნელეს არ წარმოადგენს. ქლოროფილი მიიღება მწვანე ფოთლის დამუშავებისას პეტროლეუმის ეთერითა და აცეტონით. ეთერისა და აცეტონის გარდა ქლოროფილი იხსნება აგრეთვე სხვა ორგანულ გამხსნელებში. ქლოროფილის ხსნარის თვისებებიდან აღსანიშნავია დამახასიათებელი შთანთქმის სპექტრი, რაც ააშკარავებს ქლოროფილის სენსიბილიზატორის როლს. ის იძლევა მკვეთრი შთანთქმის ზოლს სპექტრის წითელ ფარგალში.

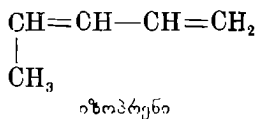
ვ ი ლ შ ტ ე ტ ე რ მ ა შეძლო ქლოროფილის ქიმიურად სუფთა პრეპარატის დამზადება; მან გამოარკვია აგრეთვე, რომ ის ორი ქლოროფილის წარმოადგენს, რომლებიც ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან ორი ატომი წყალბადით და ჟანგბადის ერთი ატომით;



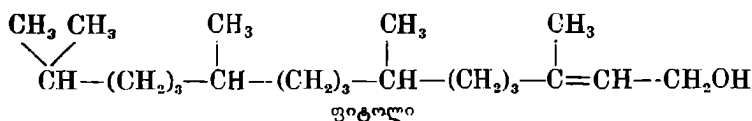


ქლოროფილები ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან ფიზიკური თვისებებითაც. ქლოროფილი a სპირტის ხსნარში ლუწ-მწვანე ფერისაა და მოწითალო ფლუორესცენცია აქვს. ქლოროფილი b სპირტის ხსნარში მწვანე ფერისაა და მოყავისფრო ფლუორესცენცია აქვს. ქლოროფილ a-ს ახასიათებს სპექტრის B და C ხაზებს შორის შთანთქმის უფრო ფართო ზოლი. ის სუსტი შთანთქმის უნარს იჩენს სპექტრის იისფერ ნაწილშიც, ხოლო ქლოროფილი b-ს შთანთქმის ზოლი სპექტრის ამ ნაწილში უფრო მკვეთრია.

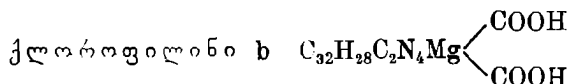
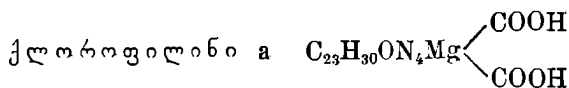
როდესაც ქლოროფილის ექსტრაქციას მწვანე მცენარიდან სპირტის საშუალებით აწარმოებენ, სპირტი ქლოროფილის მოლეკულიდან არანაჯერ სპირტ ფიტოლს აძევენ და მის ადგილს იჭერს. ფიტოლი წარმოადგენს ბლანტ და უფერულ არანაჯერ თხევად სპირტს, რომელიც ჰაერზე ადვილად იყვანება. ფიტოლი აშენებულია იზოპრენის ნაშთებისაგან, სადაც ორმაგი კავშირები გაჯერებულია წყალბადით.



როგორც ქვემოთ დავინახეთ, ქსანტოფილისა და კაროტინოიდების შენებაში აგრეთვე იზოპრენის ნაშთები ღებულობენ მონაწილეობას. ფიტოლი ($C_{20}H_{39}OH$) შეადგენს ქლოროფილის მოლეკულური წონის $1/3$ -ს.

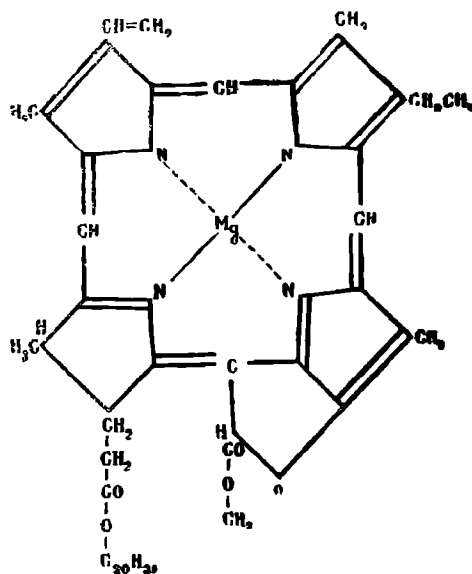


ფიტოლის გამოძევებისას ქლოროფილიდან მიიღება ქლოროფილიდები, სადაც მეთილის სპირტი დაკავშირებული რჩება. ქლოროფილიდზე ტუტის მოქმედებით წარმოებს მეორე ესთერის კავშირის გაწყვეტა და მიიღება ქლოროფილების ტუტე მარილები:



მაშასადამე, ქიმიური თვალსაზრისით ქლოროფილი წარმოადგენს ორფუძიანი მჟავას სრულ ესთერს მეთილის სპირტთან და ფიტოლთან.

პორფირინი ქლოროფილის შიგნითა ბირთვს წარმოადგენს, სადაც კავშირდება, ერთი მხრივ, მაგნიუმი და მეორე მხრივ — ორგანული ნაშთები. პორფირინები ერთიმეორისაგან განსხვავდება ჩანაცვლებული სხვადასხვა ნაშთით.

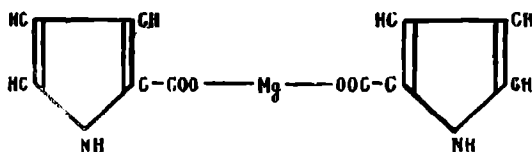


ქლოროფილი b

როდესაც პორფირინში მაგნიუმი დაკავშირდება, მიღებული ნაერთი ჟანგბადის მიმართ მგრძნობიარობას იჩენს. ამ დროს აქტივდება წყალბადი, რომელიც დაკავშირებულია მეათე ნახშირბადის ატომთან. ამ წყალბადს ფოტოსინთეზის აქტში დიდი როლი ენიჭება.

აღმოჩენილია ქლოროფილის უნარი ადვილად განიცადოს აღდგენა და დეჰიდრირება მოძრავი წყალბადის ხარჯზე. ქლოროფილის ეს თვისება საფუძვლად დაედო იმ ახალ თეორიას, რომლის მიხედვით ორგანული ნაერთის შექმნა წყლის ფოტოლიზის გზით უნდა წარმოებდეს.

საინტერესოა აღინიშნოს, რომ მცენარის გამწვანება არ იწყება, თუ საკვებ არეში არ არის წარმოდგენილი რკინა. რკინის დანიშნულება, როგორც ირკვევა, გამოიხატება ერთ-ერთი შუალედი პროდუქტის შექმნაში, სახელდობრ:



პიროლ- α -კარბონის მჟავას Mg-ის მარილი

მცენარე, პიროლ- α -კარბონის მჟავას მარილის მიწოდებისას, გამწვანდება; მაშასადამე, ქლოროფილი შეიქმნება რკინის გარეშეც, თუ მიწოდებულ იქნა ზემოხსენებული ნაერთი. როგორც უკვე აღნიშნული იყო, პიროლის ბირთვის წყარო არის ამინომჟავა გლიცინი.

§ 2. პაროტინოიდები

დიდი ზანია ცნობილი, რომ მცენარეში მწვანე პიგმენტ ქლოროფილს თან სდევს ყოველთვის ყვითელი პიგმენტები კაროტინი და ქსანთოფილი. პირველად მცენარეული ყვითელი პიგმენტის პრეპარატი მიღებული იყო ჯერ კიდევ ბერ-ცელის მიერ.

ეს პრეპარატი წარმოადგენს ნარევეს, სადაც ცალკეული ნაერთის ერთიმეორისაგან დაცილება შესაძლებელი გახდა მ. ცვეტის ქრომატოგრაფიული მეთოდის გამოყენებით. ქრომატოგრაფიული მეთოდის პრინციპი იმაში მდგომარეობს, რომ პიგმენტების ნარევის ხსნარი ტარდება ვერტიკალურ მილში, სადაც მოთავსებულია ადსორბენტი. ხსნარის გატარებისას პიგმენტები ლაგდებიან შეღებილი ზონების სახით. მილის დასაწყისში განლაგდება ის პიგმენტი, რომელიც მეტი სიძლიერით ადსორბირდება, ზოლო მილის ბოლო ნაწილისაგან მოთავსდება ის, რომელსაც ადსორბირების ნაკლები უნარი ახასიათებს. ამ მეთოდის საშუალებით შესაძლებელი გახდა მონათესავე პიგმენტების სუფთა პრეპარატების მიღება და მათი ქიმიური ბუნების დადგენა.

კაროტინოიდები ბუნებაში ძალიან გავრცელებულია. მეტი თუ ნაკლები რაოდენობით ისინი თითქმის ყველა ორგანიზმში მოიპოვება. უკვე ვილშტეტერის მიერ აღმოჩენილი იყო კაროტინოიდების ძლიერი არანაჯერობა. ჰაერზე კაროტინოიდი ადვილად იჟანგება. ის რომ უცვლელი დარჩეს, საჭირო ხდება სათანადო პირობების დაცვა. კაროტინოიდების სტრუქტურა ძირითადად დადგენილია კარერისა და კუნის მიერ. გამოირკვა, რომ კაროტინოიდები წარმოადგენენ არანაჯერ ნახშირწყალბადებს — პოლიენებს. ისინი ადვილად განიცდიან ენგვით გარდაქმნას, რის შედეგად წარმოიშობა მაღალმოლეკულური არანაჯერი სპირტები, კეტონები და მჟავები.

ცხოველთა ორგანიზმებს კაროტინოიდების სინთეზის უნარი არა აქვთ. ისინი კაროტინოიდებს ღებულობენ მცენარეული საკვებიდან. ცხოველთა ორგანიზმში კაროტინოიდები გახსნილია ცხიმში და ამიტომ ცხიმთან და ფოსფატიდებთან ერთად გროვდება. ცხოველური წარმოშობის ცხიმის ფერი დამოკიდებულია კაროტინოიდებზე. ამიტომ კაროტინოიდები „ლიპოქრომების“ საღებავის ჯგუფს ეკუთვნის.

ლიპოქრომები ცხოველთა ორგანიზმში ცხიმოვანი ქსოვილის გარდა გროვდება სხვა ქსოვილებშიც. ნაღველის მჟავებისა და აგრეთვე ცილების ზეგავლენით კაროტინოიდებს ენიჭება წყალში ხსნადობის უნარი და ამიტომ ისინი წარმოდგენილი არიან ისეთ ქსოვილებშიც, სადაც ცხიმში არ არის (მაგალითად, სისხლში, კუნთოვან ქსოვილში, თვალის ბადურაში და სხვ.)

კაროტინოიდების კლასიფიკაცია დამყარებულია ნახშირბადის ატომთა რიცხვზე და დაჟანგვის ხასიათზე. 40 ნახშირბად-ატომის შემცველ კაროტინოიდს ასხვავებენ იმ კაროტინოიდებისაგან, რომელთა მოლეკულის შენებაში ნახშირბადის ატომთა ნაკლები რაოდენობა ღებულობს მონაწილეობას. დაჟანგვის პროდუქტებისაგან აღსანიშნავია ოქსინაერთები, კარბონმჟავები და ოქსიკარბონმჟავები. ბიოლოგიური მნიშვნელობის კაროტინოიდები მოტანილია ცხრილში (248 გვ).

კაროტინოიდებიდან მეტი გავრცელება აქვს კაროტინსა და ქსანთოფილს. მწვანე მცენარეულობაში ერთ მოლეკულა კაროტინზე მოდის ქსანთოფილის ორი მოლეკულა. ეს პიგმენტები წარმოდგენილია უმთავრესად ფოთოლში, ყვავილში და ნაყოფში. კაროტინოიდები და მათი გარდაქმნის პროდუქტები მოიპოვება აგრეთვე დაბალ საფეხურზე მდგომ ორგანიზმებში: წყალმცენარეებში, სოკოებში და ბაქტერიებში.

ექსპერიმენტულად დამტკიცებულია, რომ მიუხედავად კაროტინოიდების უმდგარადობისა, ცხოველთა მომწელებელ ორგანოებში ისინი ღრმა გარდაქმნას არ განიცდიან და ცხოველის ქსოვილებში ან უცვლელად გადადიან, ანდა მცირე

გარდაქმნას განიცდიან. მეორე მხრივ, არის მითითება იმის შესახებ, რომ ცხოველის ორგანიზმს შეუძლია ააშენოს კაროტინოიდები, მაგრამ მათი ღაშლის მხოლოდ ისეთი პროდუქტებისაგან, რომლებიც თავისი არანაჯერობითა და მეთილის ჯგუფების განწყობით საზოგადოდ პოლიენებისგან არ განსხვავდებიან.

კაროტინოიდები 40 ნახშირბად-ატომით

სახელწოდება	ნახშირწყალბადები	ლღობის ტემპერატურა	სპექტრის შთანთქმის ზოლების მაქსიმუმი გოგირდნახშირბადში
	ფორმულა		
α-კაროტინი	$C_{40}H_{56}$	187°—188°	509—477 $m\mu$
β-კაროტინი	$C_{40}H_{56}$	182°	521—485,5 $m\mu$
ლიკოპინი	$C_{40}H_{56}$	175°	548—507 $m\mu$
ოქსინაერთები (ქსანთოფილები)			
კრიპტოქსანტინი	$C_{40}H_{56}O$	169°	519—483 $m\mu$
ქსანთოფილი (ლუტეინი) . .	$C_{40}H_{56}O_2$	195°	508—475 $m\mu$
ზეაქსანტინი	$C_{40}H_{57}O_2$	201°—202°	519—483 $m\mu$
	კეტონაერთები		
როდოქსანტინი	$C_{40}H_{56}O_2$		564—525 $m\mu$

პოლიენი წარმოადგენს ცხიმოვანი რიგის ისეთ ნაერთს, სადაც ორმაგი კავშირი და ორგანული რადიკალი გრძელ ჯაჭვში თანმიმდევრობით შეორდება. ამ ჯაჭვის სტრუქტურული ელემენტი არის იზოპრენი. უკანასკნელ დროს გამოირკვა, რომ იზოპრენის ელემენტებისაგან აშენებულია მრავალი ნაერთი, მათ შორის კაუჩუკიც. ნივთიერებათა ამ ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოს აგრეთვე უმაღლესი სპირტი ფიტოლი, რომელიც ქლოროფილის შენებაში დებულობს მონაწილეობას. ფიტოლსა და კაროტინოიდებს შორის ქიმიური კავშირი მტკიცდება იმით, რომ კ ა რ მ ა შეძლო ორი ფიტოლის აღდებილის ($C_{20}H_{38}O$) კონდენსაციითა და შემდგომი დეჰიდრირებით მიეღო კაროტინოიდი ლიკოპინი ($C_{40}H_{56}$).

გამოანგარიშებულია, რომ კარგად გამოკვებილი ფურის ორგანიზმი შეიცავს სულ 10—3,6 გ კაროტინს.

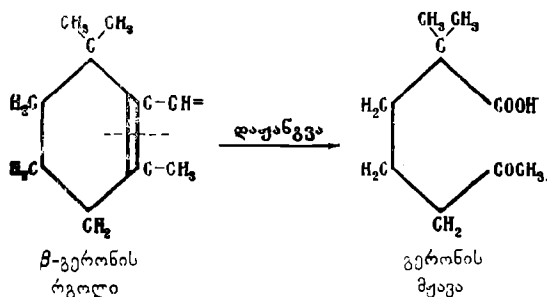
განსაკუთრებით მდიდარია კაროტინით ზღვის თევზების (კამბალა) ღვიძლი. კაროტინის რაოდენობა ღვიძლში დამოკიდებულია საკვების შემადგენლობაზე. მაგალითად, როდესაც ქათამი იკვებება კაროტინით მდიდარი საკვებით, მის ღვიძლში გროვდება კაროტინის შეიდჯერ მეტი რაოდენობა, ვიდრე ჩვეულებრივ პირობებში.

მცენარეულობაში კაროტინები უმეტეს შემთხვევაში ქლოროფილთან ერთად ფოთლებში გროვდება. განსაკუთრებით მდიდარია კაროტინით ისპანახი, მწვანე კომბოსტო, იონჯა; ნაყოფებიდან — ყვითელი ქლიავი, ატამი, ჭერამი; ძირნაყოფებიდან — სტაფილო.

β-კაროტინი ($C_{40}H_{56}$). კატალიზური ჰიდრირებისას β-კაროტინი იერთებს 11 მოლეკულა წყალბადს. ჰიდრირების შემდეგ მიღებული პროდუქტის შენება განისაზღვრება ფორმულით $C_{40}H_{78}$, ე. ი. ის წყალბადს შეიცავს 2 მოლ-

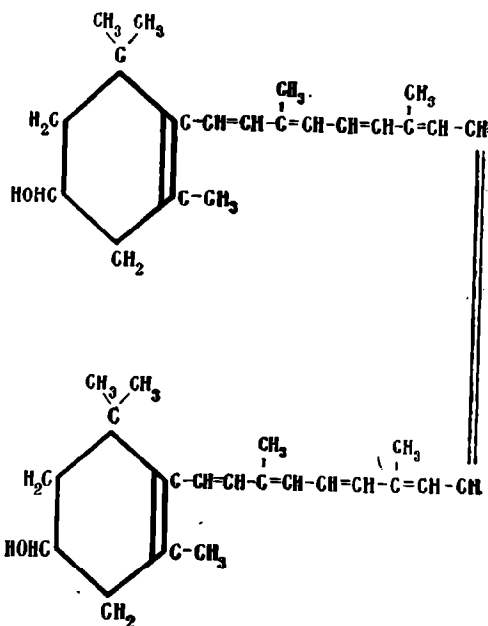
ეკულის ნაკლებს, ვიდრე 40 ნახშირბადის ატომის შემცველი შესაფერისი პარაფინის წარმომადგენელი.

ვ ი ლ შ ტ ე ტ რ ი ს მიერ შემჩნეული იყო, რომ ჰაერზე კაროტინის თვითდაჟანგვის დროს ჩნდება სუნი, რომელიც იის სუნს მოგვაგონებს. ამის საფუძველზე გამოთქმული იყო აზრი, რომ კაროტინის დაჟანგვის პროდუქტს β -იონონთან და გერონის მჟავასთან უნდა ჰქონდეს რაღაც კავშირი.



ეს მოსაზრება მტკიცდება აგრეთვე იმით, რომ კატალიზური ჰიდრირების დროს პარაფინი საერთო ფორმულით $C_{40}H_{82}$ კი არ მიიღება, არამედ ნაერთი, სადაც წყალბადის რაოდენობა ნაკლებია. აქედან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ კაროტინის შენებაში ციკლური ბირთვი უნდა ღებულობდეს მონაწილეობას.

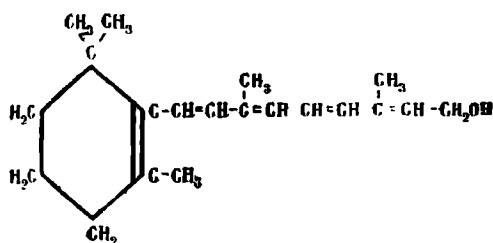
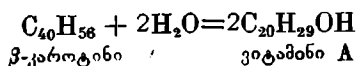
გერონის მჟავას ის რაოდენობა, რომელიც β -კაროტინის ოზონით დაჟანგვისას მიიღება, ააშკარავებს, რომ კაროტინში ორი იონონის რგოლი უნდა არსებობდეს.



β -კაროტინი

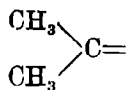
β -კაროტინისათვის დამახასიათებელია ის გარემოება, რომ მის მოლეკულას სიმეტრიული შენება აქვს. შუაზე გახლეჩისას მიიღება ორი ერთგვარი შენების

ნაწილი. ბუნებაში ეს პროცესი ადვილად წარმოებს, რის შედეგად მიიღება ვიტამინი A-ს ორი მოლეკულა.

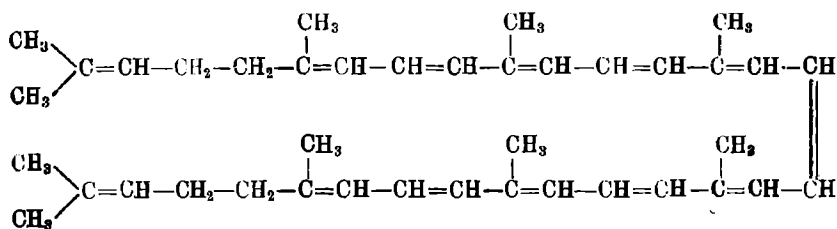


ვიტამინი A

ლიკოპინი ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}$). იგივე ემპირიული ფორმულა აქვს, რაც β-კაროტინს. წარმოადგენს ტომატების საღებავ ნივთიერებას. კატალიზური ჰიდრირების დროს უკვე ითვისებს არა 11 წყალბადის მოლეკულას, არამედ 13; წარმოშობს პარაფინს ბრუტო-ფორმულით ($\text{C}_{40}\text{H}_{82}$). აქედან გამომდინარეობს, რომ ლიკოპინი არის ღია ჯაჭვის შქონე არანაჯერი ნახშირწყალბადი 13 არანაჯერი კავშირით. ოზონით მოქმედებისას იძლევა ორ მოლეკულა აცეტონს და ამიტომ უნდა დავუშვათ, რომ ჯაჭვის ორივე დაბოლოების შენება შემდეგია:



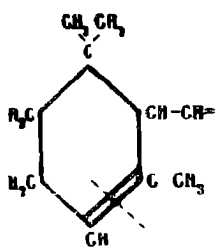
თუ მივიღებთ აგრეთვე მხედველობაში, რომ ლიკოპინი აშენებულია იმავე იზოპრენის სტრუქტურული ელემენტებისაგან და მისი მოლეკულა სიმეტრიული შენებისაა, მაშინ უნდა დავუშვათ, რომ ლიკოპინის შემდეგი სტრუქტურა ახასიათებს:



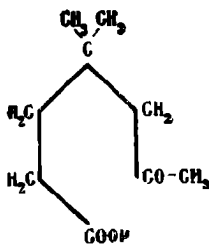
ლიკოპინი

α-კაროტინი. α-კაროტინი ყოველთვის თან ახლავს β-კაროტინს. ფიზიკური და ქიმიური თვისებების სიახლოვის გამო მათი ურთიერთდაშორება ძნელია. ოზონით დაჯანგვის შედეგად მიიღება გერონისა და იზოგერონის მკავეები, რაც ამტკიცებს, რომ β-კაროტინის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ორი სხვადასხვა იონონის რგოლი.

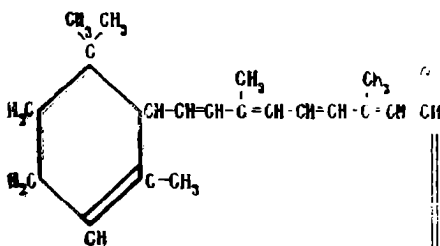
ვინაიდან α-კაროტინში წარმოდგენილია ერთდროულად α-და β-იონონის რგოლი, ამისათვის მას უკვე სიმეტრიული შენება აღარა აქვს.



α-იონონის
რგოლი



იზოგერონის
მჟავა



α-კაროტინი

α-კაროტინი ოპტიკურად აქტიური ნივთიერებაა. როგორც α-კაროტინის სტრუქტურიდან ჩანს, ის β-კაროტინისაგან განსხვავდება მხოლოდ ორმაგი კავშირის განლაგებით ერთ-ერთ იოანის ნაშთში.

ზეაქსანტინი და ქსანთოფილი ($C_{40}H_{56}O_2$) დიდი ხანია აღმოჩენილია ფოთლებში როგორც კაროტინოიდების თანამგზავრი. მისი ემპირიული ფორმულა არის $C_{40}H_{56}O_2$. ქსანთოფილის აღმოჩენის შემდეგ შესწავლილ იქნა ლუტეინი კვერცხის გულიდან. მას იგივე ემპირიული ფორმულა ახასიათებს და ქსანთოფილის იზომერს წარმოადგენს. უკანასკნელად ყვითელი სიმინდიდან გამოყოფილ იქნა პიგმენტი, რომელსაც ზეაქსანტინი უწოდეს. ზეაქსანტინში, ისე როგორც ქსანთოფილში, წარმოდგენილია ენგბადის ორი ატომი და მას იგივე ემპირიული ფორმულა ახასიათებს ($C_{40}H_{56}O_2$). ამ ოქსინაერთების დეტალურმა შესწავლამ კარგი და კუნი იმ დასკვნამდე მიიყვანა, რომ ფოთლებში გავრცელებული ქსანთოფილი და კვერცხის გულის პიგმენტი ლუტეინი წარმოადგენენ არა ქიმიურ ინდივიდუუმებს, არამედ სხვადასხვა კაროტინოიდის იზომერების ნარევის, რომელსაც ერთი და იგივე ემპირიული ფორმულა ($C_{40}H_{56}O_2$) ახასიათებს.

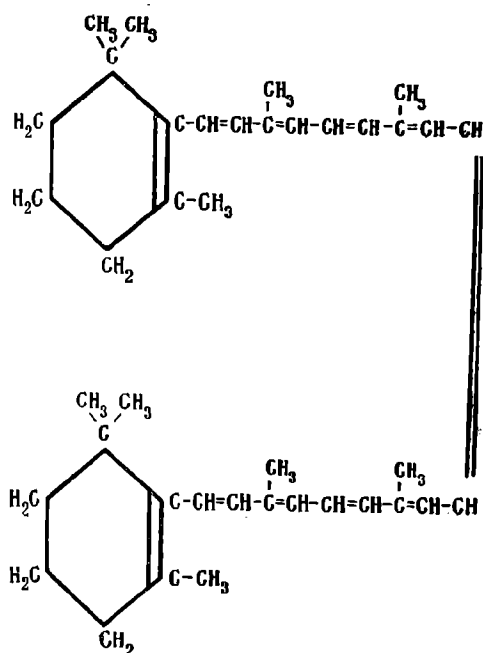
ამ მხრივ დეტალურად შესწავლილია კვერცხის გულის ლიპოქრომი ლუტეინი. გამოირკვა, რომ ეს პიგმენტი არის ორი ოქსინაერთის ნარევი: ერთია ქსან-

ტოფილი, რომლის ლღობის ტემპერატურა 193° უდრის და მეორე ზეაქსანტინი (207° ლღობის ტემპერატურით). ქათმების სხვადასხვა ღიეთით კვებისას კვერცხის გულის პიგმენტების ურთიერთშეფარდება იცვლება. მწვანეულობით კვებისას მეტი რაოდენობით გროვდება ქსანტოფილი, ხოლო ყვითელი სიმინდით კვებისას — ზეაქსანტინი.

ვინაიდან ლუტეინი ქიმაურ ინდივიდუუმს არ წარმოადგენს, ამისათვის სახელწოდება ლუტეინი, კუნის წინადადებით, გადატანილია იმ ქსანტოფილზე, რომელიც კვერცხის გულის პიგმენტის მთავარ კომპონენტს წარმოადგენს (193° ლღობის ტემპერატურით); ის გენეზისურად დაკავშირებულია მწვანე ფოთლის ქსანტოფილებთან. სახელწოდება ქსანტოფილი აერთიანებს ყველა იმ იზომერს, რომელთა ემპირიული ფორმულა $C_{40}H_{56}O_2$ -ით გამოიხატება. კუნის ეს წინადადება არ იყო ყველას მიერ მიღებული და ლუტეინისა და ქსანტოფილის სახელწოდება შერჩათ იმ პიგმენტებს, რომლებიც შესაფერისად კვერცხის გულში და მწვანე ფოთოლში არიან წარმოდგენილი.

ქსანტოფილში და ზეაქსანტინის მოლეკულაში შემაველი ჟანგბადი წარმოდგენილია ჰიდროქსილის ჯგუფის სახით. კუნისა და ვინტერშტეინის მიერ აღმოჩენილია ზეაქსანტინის ბუნებრივი ესთერი პალმიტინის მჟავასთან. ჰიდროქსილი ქსანტოფილში წარმოდგენილია მეორადი სპირტის ჯგუფის სახით.

კატალიზური ჰიდრირების შედეგად ქსანტოფილი და ზეაქსანტინი იერთებს 11 წყვილ წყალბადის ატომს. ამისათვის მათ მოლეკულაში უნდა არსებობდეს 11 არანაჯერი კავშირი.



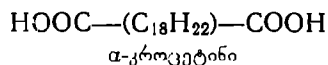
ზეაქსანტინი

ქსანტოფილი ოპტიკურად აქტიური ნივთიერებაა, მისი ჰიდროქსილის ჯგუფების წარმოშობისას მიიღება არანაჯერი ნახშირბადწყალბადი, რომელსაც ოპტიკური აქტივობა შენარჩუნებული აქვს. ამის გამო ქსანტოფილის ოპტიკური

აქტივობა დამოკიდებულია არა მარტო პიდროქსილების სივრცეში განწყობაზე, არამედ ნახშირწყალბადის ჩონჩხის შენებაზეც. ზეაქსანტინი, რომელიც აგრეთვე ოპტიკურად აქტიურია, აღდგენისას იძლევა ინაქტიურ არანაჯერ ნახშირწყალბადს და ამისათვის მისი აქტივობა დამოკიდებული ყოფილა პიდროქსილის ჯგუფებზე. თუ ზემოხსენებულს მხედველობაში მივიღებთ, ზეაქსანტინი β -კაროტინის ნაწარმს უნდა წარმოადგენდეს, ხოლო ქსანტოფილი ისეთ ზეაქსანტინს, სადაც ერთი ოქსი- β -იონინი შეცვლილია ოქსი- α -იონინით. აქედან გამომდინარეობს, რომ ზეაქსანტინის სიმეტრიული შენება აქვს, ხოლო ქსანტოფილს არა.

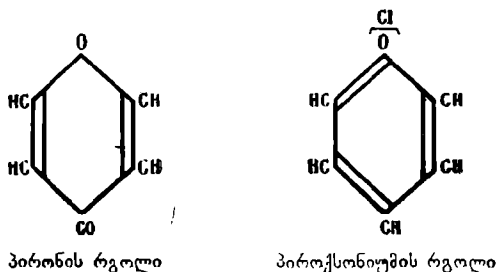
სტრუქტურული ფორმულების შედარებისას ირკვევა, რომ ქსანტოფილი იმავე დამოკიდებულებაშია ზეაქსანტინთან, როგორც α -კაროტინი β -კაროტინთან.

ცნობილია აგრეთვე კაროტინოიდების სხვა მრავალი წარმომადგენელი; ყველა მათ ახასიათებს ცხიმში ხსნადობა, შთანქმის სპექტრის თავისებურება და ღია ჯაჭვის ქიმიური შენების ერთგვარობა. უკანასკნელი ნიშანი ყველაზე დამახასიათებელია; როგორც აღნიშნული იყო, კაროტინოიდებში წარმოდგენილია გრძელი შეუღლებული ორმაგი კავშირების მქონე ჯაჭვები, აშენებული იზოპრენის ნაშთებისაგან. კაროტინოიდების სახით ცნობილია მალალმოლეკულური არანაჯერი ნახშირწყალბადები, მალალმოლეკულური სპირტები, კეტონები და აგრეთვე მჟავები. მჟავების ჯგუფს ეკუთვნის, მაგალითად, ზაფრანიდან მოპოვებული α -კაროტენი, რომელიც ორფუძიან მჟავას წარმოადგენს შემდეგი ემპირული ფორმულით:

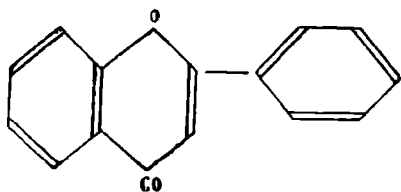


§ 8. ფლავონოლები და ანტოციანები

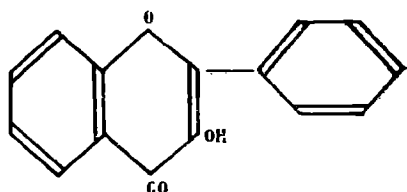
ფლავონოლები წარმოადგენენ ყვითელი ფერის პიგმენტებს. ამ პიგმენტებითაა გამოწვეული ყვავილების ყვითელი ფერი. გავრცელებულია აგრეთვე უფერული გლუკოზიდების სახით მრავალ (თეთრი ფერის) ყვავილში. ანტოციანების ფერი, პირველ ყოვლისა დამოკიდებულია უჯრედში წყალბად-იონთა კონცენტრაციაზე. წყალბად-იონთა კონცენტრაციის მიხედვით ის იცვლის წითელ ფერს ლურჯიდან იისფრამდე. დამახასიათებელია ამ პიგმენტებისათვის პირონის ან პიროქსონიუმის რგოლები.



პიროქსონიუმში ჟანგბადი ოთხვალენტოვანია. მას ფუძე ხასიათი აქვს და იძლევა მარილებს მჟავებთან. ფლავონოლებში წარმოდგენილია პირონის რგოლი, ხოლო ანტოციანებში — პიროქსონიუმის რგოლი.

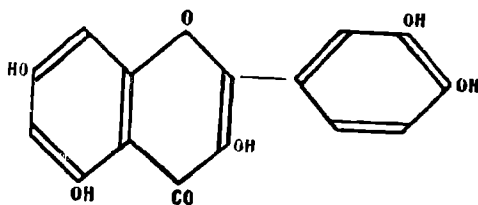


ფლავონი



ფლავონილი

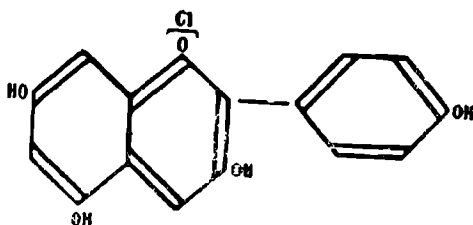
ფლავონოლებიდან მეტი გავრცელება აქვს კვერცეტინს, რომლის შენება დადგენილია ვ ი ლ შ ტ ე ტ რ ი ს მიერ; ის წარმოადგენს ტეტრაოქსი-ფლავონოლს.



კვერცეტინი

კვერცეტინი ჩვეულებრივად დაკავშირებულია შაქრებთან და ქმნის გლუკოზიდს.

კვერცეტინის აღდგენისას მყავე არეში მიიღება ანტოციანიდინი, რომელიც ანტოციანის ფერად კომპონენტს წარმოადგენს. ანტოციანი ქიმიური თვალსაზრისით გლუკოზიდა. მისი დაშლისას მიიღება, ერთი მხრივ, შაქარი და, მეორე მხრივ, ანტოციანიდინი. ანტოციანები ამფოტერული ბუნებისაა. პიროქსონიუმის რგოლის ქანგბადი რეაგირებს როგორც ფუძე და იძლევა მარილებს მყავებთან. ანტოციანის მარილები მყავასთან წითელი ფერისაა. მეორე მხრივ, ფენოლის ჰიდროქსილები ანტოციანებს მყავას თვისებებს ანიჭებს. ამ ჰიდროქსილებით ანტოციანი რეაგირებს როგორც მყავა და იძლევა ტუტეებთან მარილებს; ეს მარილები კი ლურჯი ფერისაა. ანტოციანების წარმომადგენლის სახით ქვემოთ მოტანილია პელარგონიდინის შენება, რომელიც მიღებულია ვ ი ლ შ ტ ე ტ რ ი ს მიერ გერანიდან.



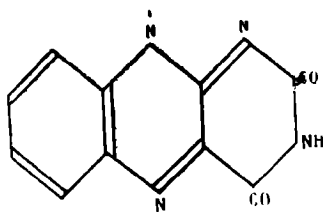
პელარგონიდინის ქლორიდი

ანტოციანები და ფლავონოლები მონაწილეობას ღებულობენ მცენარეულ უჯრედში მიმდინარე ქანგვა-აღდგენით პროცესებში. ზოგიერთი ფლავონი ასრულებს ვიტამინების როლს, მაგალითად, ჰესპერიდინი (იხ. ვიტამინები).

§ 4. ფლავინები

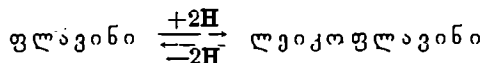
ფლავინები წარმოადგენენ ყვითელი ფერის პიგმენტებს, რომლებიც გავრცელებულია ცხოველებში. ფლავინების პრეპარატები მიღებულია ღვიძლიდან, გულიდან, თირკმლებიდან და რძიდან. მცენარეულობაში ფლავინები გამოყოფილია ისპანახიდან, ტომატიდან, საფუვრიდან და სხვ. ფლავინები წყალში კარგად იხსნებიან და ამისათვის ისინი მიაკუთვნეს ლიოქრომების ჯგუფებს. ისინი ამით განსხვავდებიან ლიპოქრომებისაგან, რომლებიც როგორც აღნიშნული იყო, წყალში არ იხსნებიან.

ფლავინის რგოლის შენება კ უ ნ ი ს მიხედვით შემდეგია:



ფლავინის ბირთვი

ფლავინში შეიძლება ჩაინაცვლოს ორგანული რადიკალები და წარმოიშვას ლუმი-ფლავინები. ფლავინებს ახასიათებს ადვილი დაჟანგვისა და აღდგენის უნარი. აღდგენისას ფლავინი კარგავს ფერს და ლეიკო-ნაერთში გადადის. მჟავა არეში აღდგენილი ფლავინი იჟანგება უკვე ჰაერის ჟანგბადით და მას უბრუნდება წინანდელი ფერი. მაშასადამე, ფლავინი, ისე როგორც მრავალი სხვა საღებავი, წარმოადგენს ჟანგვა-აღდგენით სისტემას.



ამ სისტემის ოქსიდო-რედუქციული პოტენციალი (როდესაც აღდგენილ და დაჟანგულ ფორმათა შეფარდება ერთს უდრის) აღწევს მხოლოდ 0,20 მვ. ეს პოტენციალი დანარჩენ ბიოლოგიურ ოქსიდო-რედუქციულ პოტენციალებთან შედარებით ძალიან მცირეა. ამიტომ ფლავინი წარმოადგენს სისტემას, რომელსაც აღდგენის უნარი კარგად გამოხატული აქვს.

ფლავინის ბირთვი მონაწილეობას ლებულობს ვიტამინ B₂ და ვარბურგის სუნთქვის ფერმენტის (ყვითელი ფერმენტის ანუ ლიპოამიდ-დეჰიდროგენაზის) პროსტეტული ჯგუფის შენებაში.

§ 5. ჰემოგლობინი

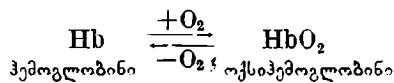
ჰემოგლობინი აშენებულია ორი კომპონენტისაგან: 1) წითელი პიგმენტი ჰემისა და 2) ცილა გლობინისაგან. ჰემის რაოდენობა ჰემოგლობინში 4 %-ს აღწევს, დანარჩენი 96 % გლობინია. ჰემოგლობინის მრავალი დანიშნულებიდან სისხლში, პირველ ყოვლისა, აღსანიშნავია ჟანგბადის ტრანსპორტის ფუნქცია. ეს ფუნქცია მინიჭებული აქვს პიგმენტს, რომლის შენებაში მონაწილეობას ლებულობს რკინა. გლობინში, ისე როგორც ალბუმინებში, ამინომჟავა გლიკოკოლი წარმოდგენილი არ არის.

მაშინ, როდესაც ჰემის შენება ყველა ხერხემლიანთა ჰემოგლობინში ერთი და იგივეა, სხვადასხვა წარმოშობის ცილა-გლობინი განსხვავდება ამინომჟავური

შემადგენლობით. ამიტომ ჰემოგლობინის სახეობითი სპეციფიკურობა ისაზღვრება ცილა-გლობინით და არა პიგმენტით.

ჰემოგლობინი, როდესაც ჟანგბადს უკავშირდება, ოქსიჰემოგლობინად გარდაიქმნება. ჟანგბადის დაკავშირება პიგმენტის საშუალებით წარმოებს. პიგმენტი ჰემოგლობინში აღდგენილ ფორმაშია. ჰემოგლობინის უნარი — დაიკავშიროს ჟანგბადი და დაჟანგულ ფორმად გარდაიქმნეს, დამოკიდებულია ჟანგბადის პარციალურ წნევაზე. როდესაც ჟანგბადის პარციალური წნევა უფროს ვერცხლისწყლის სვეტის 150 მმ (ჰაერი), ხსნარში წარმოდგენილი ჰემოგლობინი 99% ოქსიჰემოგლობინად გარდაიქმნება. აქედან გამომდინარეობს, რომ ფილტვებში, სადაც ჟანგბადის პარციალური წნევა იმავე ოდენობას აღწევს, რაც გარეთ ჰაერშია, ჰემოგლობინი თითქმის მთლიანად ოქსიჰემოგლობინად იქცევა.

ჟანგბადის დაკავშირება ოქსიჰემოგლობინში არ არის მკიდრო, ის ადვილად შორდება რკინას: საკმარისია ჟანგბადის პარციალური წნევის შემცირება, რომ ოქსიჰემოგლობინის ნაწილი ისევ ჰემოგლობინად აღდგეს. როდესაც ჟანგბადის პარციალური წნევა ნულამდე დადის, მაშინ ოქსიჰემოგლობინი მთლიანად განიცდის აღდგენას და ჰემოგლობინი მიიღება. ჟანგბადის დაკავშირების ასეთ ლაბილობას ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს უჯრედში ჟანგბადის მიწოდებისათვის. ცხოველურ უჯრედში წარმოდგენილია ისეთი სისტემები, რომლებიც სწრაფად უკავშირდება ჟანგბადს, ამისათვის ჟანგბადის პარციალური წნევა ცოცხალ უჯრედში ყოველთვის მცირეა. ეს გარემოება ქმნის სისხლის მიმოქცევის დროს ოქსიჰემოგლობინის ჰემოგლობინად სწრაფი აღდგენის შესაძლებლობას. აღდგენილი ჰემოგლობინი სისხლის საშუალებით ბრუნდება ფილტვებში, სადაც ის ხელახლა ოქსიჰემოგლობინად იქცევა. ეს რეაქცია სქემატურად შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვიდგინოთ:



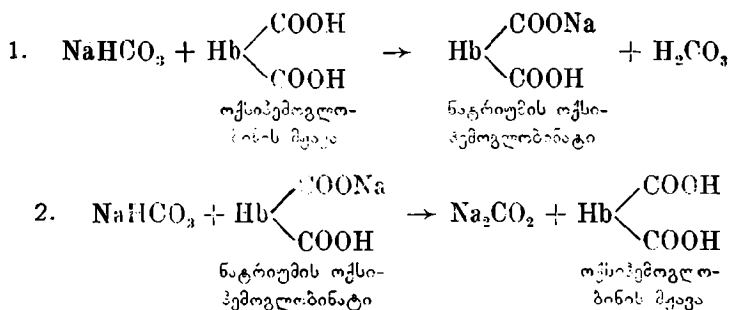
ჰემოგლობინში რკინა ორვალენტოვანია. ოქსიჰემოგლობინში ის თავის ვალენტოვნებას არ იცვლის მიუხედავად იმისა, რომ ჟანგბადი ოქსიჰემოგლობინში ქიმიურადაა დაკავშირებული. ჰემოგლობინის ერთი მოლი აკავშირებს ჟანგბადის ერთ მოლს. ჰემოგლობინი და ოქსიჰემოგლობინი ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან აგრეთვე სპექტროსკოპულად და კრისტალოგრაფიულად. ოქსიჰემოგლობინის შთანთქმის სპექტრისათვის დამახასიათებელია შთანთქმის ორი ზოლი სპექტრის მწვანე ნაწილში. ოქსიჰემოგლობინი ადვილად კრისტალდება გამჭვირვალე, რომელი სისტემის კრისტალებად. ჰემოგლობინის მიღება კრისტალური ნაერთის სახით უფრო ძნელი მოსახერხებელია, ვიდრე ოქსიჰემოგლობინისა. ჰემოგლობინის შთანთქმის სპექტრი ხასიათდება შთანთქმის უფრო ფართო ზოლით.

ჰემოგლობინის დაჟანგვისას რომელიმე დამჟანგველით, მაგალითად სისხლის წითელი ბარილით, მიიღება დაჟანგვის პროდუქტი, სადაც რკინა უკვე სამვალენტოვნად გარდაიქმნება. ამ დაჟანგვის პროდუქტს უწოდებენ მეტჰემოგლობინს.

მაშასადამე, ოქსიჰემოგლობინი განსხვავდება მეტჰემოგლობინისაგან რკინის ვალენტოვნებით და ჟანგბადის დაკავშირების ხასიათით. ოქსიჰემოგლობინში ჟანგბადი უფრო სუსტად არის დაკავშირებული, ვიდრე მეტჰემოგლობინში.

ჟანგბადის ფიქსაციის უნარი ჰემოგლობინის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფუნქციაა. გარდა ამისა ჰემოგლობინს აქვს აგრეთვე ნაწირობრივი ანთაქსიუფლების უნარი პლაზმის კარბონატებიდან. სისტემა ჰემოგლობინი — ოქ-

სიჰემოგლობინი მონაწილეობას ღებულობს სუნთქვის პროცესში როგორც ჟანგბადის დაკავშირებით, ისე ნახშირორჟანგის განთავისუფლებით. ზარკ-როფტის მიხედვით ნახშირორჟანგის სისხლიდან გამოყოფა დამოკიდებულია ბიკარბონატების დაშლაზე ოქსიჰემოგლობინის საშუალებით. ოქსიჰემოგლობინის მონაწილეობა ბიკარბონატების დაშლაში იმაში მდგომარეობს, რომ ოქსიჰემოგლობინი ფუნქციონირებს როგორც მკავა; ის შედის რეაქციაში ბიკარბონატებთან, ათავისუფლებს ნახშირმკავა გაზს, ხოლო თვითონ დაიკავშირება კატიონს და წარმოშობს მარილს:



რეაქციის პირველ სტადიაში ის დაიკავშირება ბიკარბონატების კატიონს და ათავისუფლებს ნახშირის მკავას. მეორე სტადიაში კი წარმოებს მისი რეგენერაცია თავისუფალ მკავად ისევე ბიკარბონატთან რეაგირების შემწეობით.

ერიტროციტებში წარმოდგენილია ფერმენტული სისტემა, რომელიც ხელს უწყობს ნახშირორჟანგის განთავისუფლებას. საქმე იმაშია, რომ ოქსიჰემოგლობინის რეაგირების შედეგად ბიკარბონატიდან თავისუფლდება არა ნახშირორჟანგი, არამედ ნახშირის მკავა. ნახშირის მკავას დისოციაციის კატალიზური აჩქარება ნახშირორჟანგად და წყლად წარმოებს ფერმენტ კარბოანჰიდრაზას საშუალებით. სწორედ ამ ფერმენტის საშუალებით ზერხდება სულ მოკლე დროში ნახშირის მკავას ანჰიდრიდად გარდაქმნა და მისი განთავისუფლება გამოსუნთქულ ჰაერში.

ჰემოგლობინი წარმოდგენილია ერიტროციტებში 35%-იანი გაჯერებული ხსნარის სახით. ის შეადგენს ერიტროციტების მშრალი ნივთიერების თითქმის 80%-ს. სისხლ რინგერის ხსნართან შედარებით 60-ჯერ მეტ ჟანგბადს შთანქვას. ჰემოგლობინის მიერ ჟანგბადის დაკავშირების უნარი დამოკიდებულია როგორც ჟანგბადის პარციალურ წნევაზე, ისე ტემპერატურაზე. ირკვევა, რომ სხვადასხვა ცხოველის ჰემოგლობინს აქვს ჟანგბადის დაკავშირების სხვადასხვა უნარი.

რკინის რაოდენობა ჰემოგლობინში უდრის 0,386%-ს. თუ რკინის შემადგენლობიდან გამოვედით, ჰემოგლობინის მოლეკულური წონა უნდა უდრიდეს 16669. არის მითითება იმის შესახებ, რომ ჰემოგლობინის კომპლექსი აშენებულია ოთხი ასეთი მოლეკულისაგან; იმაში ნაწილაკის წონა დაახლოებით 67000 უნდა იყოს. იგივე რიცხვი მიღებულია სვედბერგის მიერ ულტრაცენტრიფუგირების მეთოდით.

ჰემოგლობინი ადვილად განიცდის დაშლას უკვე სუსტი მკავეების ზემოქმედებით. იმ შემთხვევაში, თუ დაშლა ჰაერზე წარმოებს, ჰემოგლობინისაგან მიიღება არა ალდგენილი ქრომოგენი, არამედ ჰემატინი. ჰილისა და ჰოლდენის მიერ შესწავლილია გლობინისა და ჰემის დაკავშირების ხასიათი. გლობინის ხსნარში ჰემატინის მიმატებისას წარმოიშობა ნაერთი, რომელიც თავისი თვისებებით პიგმენტს ძალიან უახლოვდება. მას შეუძლია ჟანგბადის ფიქსაცია, რის

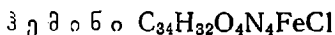
შედგად ოქსიპემოგლობინის მაგვარ ნაერთად გარდაიქმნება. ასეთი ნაერთის შესწავლამ ჰაუროვიცი იმ დასკვნამდე მიიყვანა, რომ ჰემი კავშირდება გლობინთან რკინის საშუალებით. მაშასადამე, რკინა უნდა აკავშირებდეს როგორც ჟანგბადს, ისე გლობინსაც.

§6. ჰემის შენება

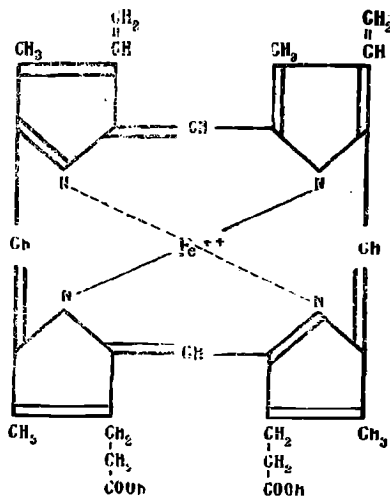
როგორც აღნიშნული იყო, პემოგლობინი წარმოადგენს ჰემის ცილა გლობინთან დაკავშირების პროდუქტს. პემოგლობინზე კონცენტრირებული ძმრის მქა-ევას მოქმედებით NaCl თანდასწრებისას პემოგლობინის ჰემი ჩამოშორდება და-ჯანგული ჰემინის სახით. ჰემინში რკინა სამეალენტოვანია და ის ქლო-რის ატომს შეიცავს.

პემოგლობინზე მინერალური მქაეების ან ტუტეების მოქმედებით მიიღე-ბა ჰემატინი, რომელიც აგრეთვე სამეალენტოვან რკინას შეიცავს, ხოლო ქლო-რის ნაცვლად აქ წარმოდგენილია ჰიდროქსილის ჯგუფი.

ჰემის სტრუქტურის დადგენისათვის უმეტეს შემთხვევაში გამოდიან ჰემი-ნისაგან. ჰემინის მიღება კრისტალური ფორმით სიძნელეს არ წარმოადგენს. საკმარისია პემოგლობინს მიემატოს ნატრიუმის ქლორიდი და ყინულოვანი ძმრის მქავას მცირე რაოდენობა და ნარევი გათბეს, რომ გამოყოფილი ჰემინი დაკრისტალდეს. ჰემინის ემპირიული ფორმულა შემდეგია:



ჰემინი (ჰემატინი) ეკუთვნის ისეთი პიგმენტების ჯგუფს, რომელთა შენე-ბაში მონაწილეობას ღებულობს პიროლის ბირთვები; ამ ჯგუფს ეკუთვნის აგრეთვე ქლოროფილი, ციტოქრომი, კატალაზები, პეროქსიდაზები და ბუნებ-რივი პორფირინები.



ჰემის შენება

ჰემინში რკინა დაკავშირებულია კომპლექსურად. მისი ჩამოშორება შე-საძლებელი ხდება წყალბად-იოდიდისა და ძმრის მქავას ერთდროული მოქმე-დებით. რკინის ჩამოშორების შემდეგ პორფირინი მიიღება. პორფირინების

წარმოშობა ჰემისაგან დიდი ხანია შემჩნეულია, ხოლო მათი სტრუქტურის დადგენა მხოლოდ უკანასკნელ დროს მოხერხდა; ამ მხრივ დიდი ღვაწლი მიუძღვის მ. ნენცკის, ჰ. ფიშერსა და რ. ვილშტეტერს. ვინაიდან ამასთანავე ცნობილი გახდა, რომ ჰემის შენებაში მონაწილეობას ლებულობს ოთხი პიროლის ბირთვი და ჰემი ფუნქციონირებს როგორც ორფუძიანი მჟავა. უკვე 1912 წელს წამოაყენეს ჰემის სტრუქტურული ფორმულა. ექსპერიმენტული დამტკიცება ფორმულამ მიიღო ჰ. ფიშერის ცდებამ შემდეგ; უკანასკნელმა შეძლო ჰემის სინთეზური დამზადება. გამოირკვა, რომ ჰემის შენებაში მონაწილეობას ლებულობს ოთხი პიროლის ბირთვი იმნაირად, რომ წარმოიშობა პორფინის რგოლი. ჰემში პორფინის ჩონჩხი დაკავშირებულია ოთხი მეთილის, ორი ვანილისა და ორი პროპიონის მჟავას ნაშთთან.

თუ ჰემის მოლეკულაში ქლორი ჰიდროქსილის ჯგუფით ჩაინაცვლება, მიიღება ჰემატინი. ჰემატინის აღდგენისას კი წარმოიშობა ჰემოქრომოგენი — ჰემი. ისე როგორც ქლოროფილისა მოლეკულის საფუძვლად მიჩნეულია პორფინის რგოლი, აქაც პორფინის რგოლი მსგავს როლს ასრულებს.

ჰემის სტრუქტურული ფორმულის დამახასიათებელია ის, რომ პორფინის ბირთვში ჩანაცვლებულია, მეთილის ოთხი ჯგუფის გარდა, ორი ვანილისა და ორი პროპიონის მჟავას ნაშთი. გარდა ამისა, პორფინის რგოლში წარმოდგენილია რკინა ისე, როგორც მაგნიუმში ქლოროფილის შემთხვევაში, ჰემინის დაშლისას მიიღება სხვადასხვა შენების პორფირინი, რომელთა საფუძველს წარმოადგენს პორფინის რგოლი. ჰემატოპორფირინის გარდაქმნისას მიიღება ეთიოპორფირინი, რომელიც ქლოროფილისაგან დამზადებული ეთიოპორფირინის იდენტურია. აქედან ირკვევა, რომ ქლოროფილისა და ჰემატინს შორის კავშირი არ განისაზღვრება მხოლოდ დაშლის უკანასკნელი პროდუქტების ან პორფინის რგოლის იგივეობით.

ქლოროფილისაგან და ჰემატინისაგან ერთი და იგივე ეთიოპორფირინი მიიღება მათ მოლეკულზე ენერგიული ზემოქმედების შედეგად. მაგრამ ქლოროფილის სტრუქტურა (ნაშთების სივრცითი გაწყობისა და არანაჯერი კავშირების მდებარეობის მხრივ) ჰემატინის სტრუქტურისაგან იმდენად განსხვავდება, რომ ძნელი წარმოსადგენია უჯრედში მათი ურთიერთუშუალო გარდაქმნა.

ქლოროფილისა და ჰემოგლობინის დანიშნულება უჯრედში სხვადასხვაა. ქლოროფილი მზის ენერგიის ხარჯზე აკავშირებს ნახშირორჟანგს და ორგანულ ნაერთში გადაყავს. ჰემოგლობინის მოქმედება გამოიხატება ჟანგბადის ფიქსაციაში და ნახშირმჟავა გაზის განთავისუფლებაში. ნახშირმჟავასა და ჟანგბადის მიმართ სხვადასხვა დამოკიდებულება აიხსნება, ალბათ, მაგნიუმის რკინით შეცვლით.

§ 7. ჰემატინის გარდაქმნის პროდუქტები

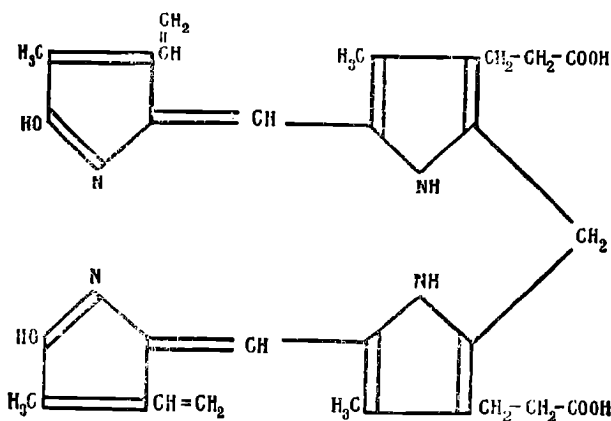
ადამიანი ყოველდღიურად შლის ჰემოგლობინის განსაზღვრულ რაოდენობას. გამოანგარიშებულია, რომ დღე-ღამეში წარმოებს 0,5 გ ჰემის დაშლა, რაც ჰემოგლობინის 12,5 გრამს შეეფარდება.

ჰემის მარაგი ადამიანის ორგანიზმში უღრის 15 გრამს; აქედან გამომდინარეობს, რომ 30 დღე-ღამის განმავლობაში უნდა ხდებოდეს მთელი ჰემის მარაგის განახლება. ცხოველის ორგანიზმს აქვს ჰემისა და ჰემოგლობინის სინთეზის მკაფიოდ გამოხატული უნარი. ამ მიზანს უნდა მოხმარდეს იმ პორფირინე-

ბის კომპლექსი, რომელიც საკვებში, კერძოდ ქლოროფილში მოიპოვება. ქლოროფილის უშუალოდ ჰემინად გარდაქმნა უფრო ძნელი მოსახერხებელია, ვიდრე მისი ხელახალი სინთეზი ამინომჟავებისაგან. ამიტომ უნდა დავუშვათ, რომ ქლოროფილი ცხოველთა ორგანიზმში განიცდის რთულ გარდაქმნებს, რის შედეგად წარმოიშობა უფრო მარტივი ნაერთები, რომლებიც შეიძლება ჰემინის შენებას მოხმარდეს. მაგარამ, როგორც ირკვევა, სისხლის შემქმნელ ორგანოებში ჰემის სინთეზი ამ გზით არ ჯდება. რადიკატიური ინდიკაციით დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს, რომ ჰემში წარმოდგენილი პიროლის ბირთვები გლიკოკოლისაგან იქმნება. თუ ცხოველს ეძლეოდა გლიკოკოლი, რომელიც ნიშანდებულ აზოტსა და ნახშირბადს შეიცავდა, ნიშანდებული ატომები აღმოჩნდება ჰემის პიროლის ბირთვში. მეორე მხრივ გამოიკვეთილია, რომ ჰემში წარმოდგენილი რკინის წყარო არის რკინისშემცველი ცილა ფერიტინი, რომელიც ღვიძლში, ძვლის ტვინსა და ელენთაში იქმნება.

ცხოველთა სხვადასხვა ორგანოთა და ქსოვილში ადგილი აქვს ჰემის გარდაქმნას, რის შედეგად წარმოიშობა პიგმენტების მთელი რიგი: ბილირუბინი, ბილივერდინი, ურობილინი და სხვ.

ბილირუბინი ($C_{33}H_{34}N_4O_6$) წარმოადგენს ნაღვლის ყვეთელ პიგმენტს. ის უმთავრესად ღვიძლში და ნაღველში გროვდება უხსნადი კალციუმის მარილების სახით. გამოიკვეთილია, რომ ბილირუბინი წარმოიშობა ჰემის დაჟანგვის შედეგად.



ბილირუბინი

ბილირუბინი ადვილად განიცდის როგორც დაჟანგვას, ისე აღდგენას. დაჟანგვისას იქმნება მწვანე ფერის პიგმენტი ბილივერდინი: $C_{33}H_{34}N_4O_6$, ხოლო აღდგენისას ურობილინი: $C_{33}H_{40}N_4O_6$.

ურობილინი (მეზობილირუბინი) მცირე რაოდენობით შარდში გადადის, ვინაიდან ის სისხლში ხელახლა იჟანგება ბილირუბინად. ბილივერდინი ყოველთვის თან სდევს ბილირუბინს ნაღველში; ხორცის მჭამელ ცხოველებში მეტი რაოდენობით ბილირუბინია წარმოდგენილი, ხოლო მცოხნავი ცხოველების ნაღველში — ბილივერდინი. ფიქრობენ, რომ ნაღვლის პიგმენტების შექმნით ცხოველის ორგანიზმში იცილებს პორფირინების ტოქსიკურ მოქმედებას. ქოლის მჟავების მსგავსად ნაღვლის პიგმენტები ფუნქციონირებენ როგორც ემულატორები და დეტერგენტები.

პროფირირების რეგულირება ორგანიზმში წარმოდგენილია არა მარტო ჰემოგლობინის კომპლექსის სახით; აღმოჩენილია ნაერთების მთელი რიგი, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ეს რეგულაცია. პირველ ყოვლისა, აქ აღსანიშნავია სუნთქვის ფერმენტები, რომელთა აქტიური ჯგუფი, როგორც ირკვევა, ჰემს წარმოადგენს. კ ე ი ლ ი ნ ის მიერ შესწავლილია ნაერთი, ე. წ. ციტოქრომი, რომელიც უჯრედში მიმდინარე ქანგვითი პროცესებისათვის აქტივატორების ჯგუფს ეკუთვნის. ციტოქრომის სისტემაში მონაწილეობას ღებულობს, როგორც ეს შთანთქმის სპექტრებიდან ირკვევა, რამდენიმე კომპონენტი. ქსოვილში ციტოქრომი დაჟანგულ ფორმაში იმყოფება, ხოლო ქსოვილის მოქმედებისას ის აღდგება. ეს რეაქცია დიდი სისწრაფით მიმდინარეობს.

კუნთოვანი ქსოვილიდან გამოყოფილია ქრომოპროტეინი — მიოგლობინი, რომელიც აგრეთვე ჰემს შეიცავს. მას ჰემოგლობინის მსგავსად ქანგბადის ფიქსაციის უნარი აქვს და მონაწილეობას ღებულობს კუნთოვანი ქსოვილის ქანგბადით მომარაგების პროცესში.

ჰემოგლობინისაგან მიოგლობინი განსხვავდება ცილოვანი კომპონენტით. განსაკუთრებული მნიშვნელობა მიოგლობინს აქვს წყალში მცხოვრებ ცხოველებისათვის, რომელთაც შეუძლიათ დიდხანს გაძლონ წყალში სუნთქვის გარეშე, მაგალითად, კაშალოტებს, დელფინებს და ზღვის ლომებს. ეს უნარი იმით აიხსნება, რომ მათი კუნთოვანი ქსოვილი შეიცავს მიოგლობინის შედარებით დიდ რაოდენობას. მიოგლობინში კავშირდება ქანგბადის მარაგი, რომელიც გამოიყენება ცხოველის მიერ ქანგბადის დროებითი შიმშილობის დროს. მიოგლობინი კარგადაა შესწავლილი, გარკვეულია მისი მოლეკულის ამინომჟავური შემადგენლობა, სტრუქტურა და გეომეტრიული ფორმა.

ჰემინის პროსტეტულ ჯგუფს შეიცავს აგრეთვე დამჟანგველი ფერმენტების მთელი რიგი. ძალიან გავრცელებულია, მაგალითად, ფერმენტი კატალაზა, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ჰემოგლობინის მსგავსად ოთხი ჰემი. მცენარეულ ორგანიზმში წარმოდგენილია პეროქსიდაზა — ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს ქანგბადს. პეროქსიდაზა გვხვდება ცხოველთა ქსოვილებშიც. ფერმენტი მდებარეობს კრისტალური სახით. პეროქსიდაზა შეიცავს ჰემის ერთ ნაწილს.

ციტოქრომი წარმოდგენილია ყოველ უჯრედში, სადაც კი ადგილი აქვს ქანგვით პროცესებს. ანაერობულ ორგანიზმებში ციტოქრომი ნაპოვნი არ არის. ციტოქრომის სპექტროსკოპული შესწავლისას გამოირკვა, რომ მისი აღდგენილი ფორმის სპექტრი ემსგავსება ჰემოქრომოგენის სპექტრს.

ჯერ კიდევ კ ე ი ლ ი ნ მ ა აღმოაჩინა, რომ უნდა არსებობდეს რამდენიმე ციტოქრომი. ციტოქრომები მან განასხვავა შთანთქმის სპექტრის მიხედვით. ის ფიქრობდა, რომ არსებობს სამი ციტოქრომი: a, b და c. შემდეგში გამოირკვა, რომ a-ს სპექტრი პირობადებულია ორი ნივთიერებით: a_1 და a_2 . ციტოქრომი a_2 გ ა რ ბ უ რ გ ის მიერ აღმოჩენილ ციტოქრომ-ოქსიდაზის იდენტურია. ციტოქრომები სხვადასხვა ორგანიზმებში ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან განსაკუთრებით უჯრედში განაწილებით, ანსხვავებენ a_1 , b_1 , b_2 , b_3 , c და სხვ. ციტოქრომებს. მათგან ყველაზე უკეთ შესწავლილია ციტოქრომი c, რომლის პრეპარატის დამზადება უფრო ადვილია.

ციტოქრომი c წარმოადგენს ფუძე ხასიათის ცილას, რომელიც სხვა ციტოქრომებთან შედარებით მეტი რაოდენობით არის წარმოდგენილი უჯრედში. ის

შეიცავს ოთხ ჰემს. ჰემი დაკავშირებულია ცილის მოლეკულასთან ცისტეინის თიოჯგუფებით და ჰისტიდინის იმიდაზოლის ნაშთის საშუალებით: ცილის თიო-ჯგუფი კავშირდება ჰემის ჩონჩხის ვინილის ნაშთებთან, ხოლო იმიდაზოლი — რკინასთან.

სუნთქვის ფერმენტის შენებაში აგრეთვე ჰემი ღებულობს მონაწილეობას. ჰემი დაკავშირებულია კოლოიდურ მზიდველთან, მაგრამ კოლოიდური მზიდველის გარდა მისი მოქმედება უშუალოდ დამოკიდებულია უჯრედის სტრუქტურაზე. ამის გამო მისი გამოყოფა აქტიურ მდგომარეობაში, რომ მას შენარჩუნებული ჰქონდეს დაჟანგვის კატალიზური მოქმედების უნარი, შეუძლებელი გახდა. ვ ა რ ბ უ რ გ ი ს მიერ შესწავლილია ამ ფერმენტების თვისებები სპეციალური მეთოდიკით. გამოირკვა, რომ სუნთქვის ფერმენტების ჰემის სპექტრი განსხვავდება პროტოჰემინის სპექტრისაგან და უფრო ემსგავსება დანარჩენი ჰემების სპექტრს. ფერმენტ-ჰემებისათვის დამახასიათებელია შთანთქმის ზოლების გადახრა სპექტრის წითელი ნაწილისაკენ. ამგვარივე გადახრა ახასიათებს იმ ჰემებს, რომლებიც ქლოროფილის გარდაქმნის შედეგად წარმოიშობა მაგნიუმის შეცვლის შემდეგ რკინით. ამის გამო ფიქრობენ, რომ ფერმენტ-ჰემები გარდამავალ საფეხურს ქმნიან ქლოროფილსა და ჰემინს შორის. იქნება შთაბეჭდილება, რომ ფერმენტ-ჰემები იგივე ქლოროფილის მსგავსი ნაერთებია, სადაც მაგნიუმის მაგივრად რკინა წარმოდგენილი.

§ 9. ჰემოციანინები

უხერხემლო ცხოველთა სისხლის ქრომოპროტეიდების შენება ხასიათდება მრავალი თავისებურებით; ისინი იმავე ფუნქციას ასრულებენ, როგორც ჰემოგლობინი ხერხემლიან ცხოველებში. უკეთ არის შესწავლილი მოლუსკების ჰემენტი ჰემოციანინი. მთავარი განსხვავება ჰემოგლობინისაგან მდგომარეობს იმაში, რომ რკინის მაგივრად აქ წარმოდგენილია სპილენძი. როგორც ქრომოპროტეიდი, ჰემოციანინი აშენებულია ორი კომპონენტისაგან: სპილენძის შემცველი ქრომოგენისა და ცილისაგან. ქრომოგენის სტრუქტურა ჯერ კიდევ გამოირკვეული არ არის. ცნობილია მხოლოდ, რომ ის პოროფირინის რგოლისაგან არ არის აშენებული. სპილენძი აქ დაკავშირებულია პოლიპეტიდისმაგვარ ნაერთში. ეს პოლიპეტიდი შეიცავს სულფჰიდრილის ჯგუფების შედარებით დიდ რაოდენობას. ჰემოციანინის ფიზიკური და ქიმიური თვისებები უმთავრესად გამომდინარეობს მისი მოლეკულის ცილოვანი შენებისაგან. ცხოველთა სხედასხვა სახის ჰემოციანინების განსხვავება სწორედ ცილის შენებაზეა დამოკიდებული. ჰემოციანინის ჟანგბადთან დაკავშირების უნარი აქვს ქრომოგენის შენებაში მონაწილე სპილენძს, რომელიც ქვეყანგის მარილის სახით არის წარმოდგენილი.

ჰემოციანინის მოლეკულური წონა, დანარჩენ მის მსგავს ნაერთებთან შედარებით, ძალიან დიდია. ს ვ ე დ ბ ე რ გ ი ს ულტრაცენტრიფუგირების მეთოდის მიხედვით ის 2×10^6 — 5×10^6 ფარგლებში მერყეობს.

ჰემოციანინები უკავშირდება ჟანგბადს სპილენძის ეკვივალენტის მიხედვით. ჟანგბადის ერთი მოლეკულა უკავშირდება ჰემოციანინის ერთ მოლეკულას, რომელიც თავის მხრივ შეიცავს სპილენძის ორ ატომს. უხერხემლო ცხოველების სხედასხვა წარმომადგენლის ჰემოციანინების განსხვავება მტკიცდება იმით, რომ ჟანგბადის დაკავშირების უნარი ყველას ერთნაირი არა აქვს.

ჰემოციანინების დაქანგვის უნარიანობის შესწავლას იმ დასკვნამდე მივყევართ, რომ ისინი ჰემოგლობინისაგან განსხვავდებიან ქანგბადის რაოდენობის დაკავშირებით. ჰემოციანინების მიერ ქანგბადის დაკავშირების უნარი უფრო სუსტად არის გამოხატული. წონასწორობა დაქანგვულ ჰემოციანინსა და ქანგბადის პარციალურ წნევას შორის უფრო გვიან მყარდება, ვიდრე ჰემოგლობინის შემთხვევაში.

სპეციალურ ლიტერატურაში აღწერილია აგრეთვე სხვა მრავალი პიგმენტი, რომელთა ფუნქცია ქანგბადის ფიქსაციაში გამოიხატება. მაგალითად, კუნთის მიოგლობინი, ჰიების რკინაშემცველი პიგმენტი ქლოროკრუორინი, პინაგლობინი (რომლის შენებაში მანგანუმი ლებულობს მონაწილეობას), აქროგლობინი და სხვ.

ფერმენტები (ენზიმები) და მათი მოქმედება

ასი წლის წინათ მცენარეული და ცხოველის ორგანიზმიდან შესაძლებელი გახდა ისეთ ნივთიერებათა გამოყოფა, რომელთაც ჰქონდათ ორგანიზმში მიმდინარე რეაქციების აჩქარების უნარი. მაგალითად, დაბალ ტემპერატურაზე პაიენისა და პერსოს მიერ ალაოდან გამოყოფილი იყო ნივთიერება, რომელიც სახამებელს აშაქრებდა. ამ ნივთიერებას ეწოდა დიასტაზა. ლიბიხისა და ველერის მიერ აღმოჩენილი იყო ამიგდალინის დაშლის რეაქცია ემულსინით. შვანმა გამოჰყო პეპსინი, რომელსაც ცილის დაშლის უნარი ჰქონდა.

პასტერი ფიქრობდა, რომ ფერმენტი, რომელიც უჯრედში ნივთიერებათა გარდაქმნას უწყობს ზელს, თავის მოქმედებას იჩენს მხოლოდ უჯრედის ცხოველმოქმედებასთან დაკავშირებით. ის დარწმუნებული იყო, რომ ფერმენტების მოქმედება უშუალოდ დამოკიდებულია სასიცოცხლო მოვლენებთან. ამიტომ ისეთმა ფერმენტებმა, რომლებიც თავის თვისებებს ვითომც მხოლოდ ცოცხალ უჯრედში იჩენდნენ, ორგანიზებული ფერმენტების ანუ ენზიმების სახელწოდება მიიღეს; ხოლო იმ ფერმენტებს, რომელთა მოქმედება უჯრედის სასიცოცხლო პროცესებზე არ იყო დამოკიდებული, ეწოდა არაორგანიზებული ფერმენტები. მეცხრამეტე საუკუნის მიწურულში ძეგმა ბუხნერემ დაამტკიცეს, რომ დუღილის პროცესი შეიძლება წარმოებდეს ცოცხალი უჯრედების გარეშეც იმ ნივთიერების საშუალებით, რომელიც უჯრედში გამოიშვებოდა. ამ აღმოჩენით გაირკვა, რომ ორგანიზებულსა და არაორგანიზებულ ფერმენტებს შორის განსხვავება არ არსებობს. ფერმენტებს შეუძლია უჯრედის გარეშეც თავისი მოქმედება გამოაშკარავოს. ბუხნერეების აღმოჩენამ საფუძველი ჩაუყარა ფერმენტების შესწავლის თანამედროვე მიმართულებას.

§ 1. კატალიზური რეაქცია

ფერმენტები წარმოადგენენ ბიოქიმიური რეაქციების კატალიზატორებს. კატალიზური რეაქციის სახელწოდებით ცნობილია ისეთი რეაქცია, რომელიც სპეციფიურ ნივთიერებათა — კატალიზატორების თანდასწრებით მიმდინარეობს უფრო მეტი სიჩქარით, ვიდრე მაშინ, როდესაც კატალიზატორი რეაქციის არეში წარმოდგენილი არ არის. კატალიზატორის მოქმედების პირობად მიჩნეული იყო ის დებულება, რომ კატალიზატორი ვითომდა არ შედის რეაქციაში. ეს ქმნის შთაბეჭდილებას, რომ რეაქციის აჩქარებისათვის საკმარისია კატალიზატორის მხოლოდ თანდასწრება და ის რეაქციაში საერთოდ მონაწილეობას არ ღებულობს. უკანასკნელი დებულება სწორი არ აღმოჩნდა.

კატალიზატორის მოქმედება ვრცელდება უმთავრესად იმ ქიმიურ რეაქციებზე, რომელთა შესრულებისათვის საჭიროა განსაზღვრული დრო. იონური რეაქციები თავისთავად არაჩვეულებრივი სიჩქარით მიმდინარეობენ. ამისათვის მათი კიდევ აჩქარება კატალიზატორით საჭიროებას არ წარმოადგენს.

კატალიზატორის მოქმედების თავისებურება იმაში გამოიხატება, რომ ის აჩქარებს უკვე დაწყებულ რეაქციას. შედეგად რეაქცია იძლევა იმავე წონასწორობის მდგომარეობას, რაც მიიღებოდა კატალიზატორის მოქმედების გარეშე. მაგალითად, რთულ ეთერზე წყალი მოქმედებს, მაგრამ დიდი დროა საჭირო, რომ რეაქციაში წონასწორობას ჰიღწიოს. წონასწორობა მყარდება, როდესაც გამოსავალ ნივთიერებათა და მიღებული პროდუქტების კონცენტრაცია აღწევს განსაზღვრულ შეფარდებას.

რთული ეთერი + წყალი = მჟავა + სპირტი

რეაქცია უკუქცევადია და წონასწორობის დამყარებისას დროის ერთეულში რა რაოდენობითაც რთული ეთერი დაიშლება, იმავე ოდენობით მჟავა მოქმედებს სპირტზე და წარმოიშობა ეთერი. რეაქცია ერთსა და იმავე მდგომარეობას აღწევს, მიუხედავად იმისა, ავიღებთ ჩვენ გამოსავალი ნივთიერების სახით ეთერსა და წყალს. თუ მჟავასა და სპირტს.

კატალიზატორის როლს ზემოთ მოტანილ რეაქციაში ასრულებს წყალბადის ან ჰიდროქსილის იონები. რეაქციაში შემავალ ნივთიერებათა წონასწორობა, რომელიც მყარდება კატალიზატორის თანდასწრებით, ან უკატალიზატოროდ, რეაქციის დასრულებისას არ იცვლება. წონასწორობა დამოკიდებული იქნება მხოლოდ აღებული ნივთიერების კონცენტრაციაზე. თუ რთულ ეთერს მიემატა წყლის ბევრი რაოდენობა, წონასწორობა გადაიხრება მარჯვნივ. მჟავასა და სპირტის მეტი კონცენტრაციის დროს წონასწორობა მარცხნივ გადაიხრება. კატალიზატორის მოქმედება დამოკიდებული უნდა იყოს ზემოხსენებულ პირობებზე. ის აჩქარებს როგორც რთული ეთერის დაშლას, ისე სპირტისა და მჟავასაგან რთული ეთერის სინთეზს. მაშასადამე, კატალიზური რეაქცია წარმოადგენს შექცევად რეაქციას.

ვინაიდან კატალიზატორის როლი ისაზღვრება რეაქციის სიჩქარის მატებით (სხვაგვარად ის არ ამჟღავნებს თავის მონაწილეობას რეაქციაში). ამისათვის კატალიზატორი უცვლელი რჩება და მას შეუძლია განაახლოს თავისი მოქმედება რეაქციების შემდეგ წყებაზე.

უნდა აღინიშნოს, რომ ჩვეულებრივი ქიმიური ანალიზით შეუძლებელია იმის დადასტურება, თუ როგორ იწვევს კატალიზატორი რეაქციის აჩქარებას მხოლოდ თავისი თანდასწრებით. ბოლო დრომდე მიღებული იყო, რომ ის რეაქციაში მონაწილეობას არ ღებულობს. შემდეგში, კატალიზატორის მოქმედების მექანიზმის დეტალურმა შესწავლამ ნათელყო, რომ სინამდვილეში აქ ადგილი აქვს უფრო რთულ მოვლენებს. როგორც ირკვევა, კატალიზატორის მოქმედების თავისებურება იმაში გამოიხატება, რომ ის რეაქციაში მონაწილე ნივთიერებებთან ქმნის დროებით კავშირებს. ეს დაკავშირება გავლენას ახდენს რეაქციის მსვლელობის სიჩქარეზე და ამავე დროს ის იმდენად არამდგრადია, რომ ნივთიერების გარდაქმნისას კატალიზატორი პირვანდელ მდგომარეობაში აღდგება და იქმნება შთაბეჭდილება, რომ ის რეაქციაში მონაწილეობას უშუალოდ არ ღებულობს.

როგორც ცნობილია, ქიმიური რეაქციის სიჩქარე დამოკიდებულია მოქმედ მასებზე. ის პირდაპირ პროპორციულია რეაქციაში მონაწილე ნივთიერების კონცენტრაციისა. რეაქციის სიჩქარე მით უფრო მეტი იქნება, რაც დროის ერთეულში მეტი ნივთიერება გარდაიქმნება. ამის გამო რეაქციის სიჩქარის კონსტანტის სახით იგულისხმება გარდაქმნილი ნივთიერების რაოდენობის შეფარდება ამ გარდაქმნაზე დახარჯულ დროსთან. კონსტანტა გამოიხატება ნივთიერების იმ ნაწილით, რომელიც დროის ერთეულში გარდაიქმნება. აქედან გამომდინარეობს, რომ კატალიზატორი აღიდგენს რეაქციის სიჩქარის კონსტანტას.

დავუშვათ, რომ დროის ერთეულში გარდაიქმნება ნივთიერების განსაზღვრული ნაწილი. თუ აღვნიშნავთ ნივთიერების პირვანდელ კონცენტრაციას a -თი, ხოლო x — გარდაქმნილი ნივთიერების რაოდენობას, მაშინ რაოდენობა ნივთიერებისა, რომელიც რეაქციაში შედის უმცირესი დროის dt განმავლობაში, გამოიხატება შემდეგი განტოლებით:

$$-\frac{dx}{dt} = k(a-x),$$

სადაც k რეაქციის სიჩქარის კონსტანტას წარმოადგენს. ინტეგრირების შემდეგ ვღებულობთ:

$$k = \frac{1}{t} \ln \frac{a}{a-x}$$

ნატურალურ ლოგარითმებზე გადასვლისას განტოლება ლებულობს შემდეგ სახეს:

$$k = 0,4343 \frac{1}{t} \log \frac{a}{a-x}.$$

ზემოთ მოყვანილი განტოლებით განისაზღვრება პირველი რიგის რეაქციის (მონომოლეკულური რეაქციის) სიჩქარის კონსტანტა. განტოლების გამოყენებისას იგულისხმებოდა, რომ გარდაქმნას განიცდის ერთი სახის მოლეკულები. ამ რეაქციათა ჯგუფს ეკუთვნის ყველა ნივთიერების კატალიზური დაშლა წყლის შემწეობით. მართალია, გარდასაქმნელი ნივთიერების მოლეკულების გარდა რეაქციაში წყალიც შედის, მაგრამ მისი რაოდენობის ცვლილება, სუბსტრატის კონცენტრაციის ცვლილებასთან შედარებით, ძალიან მცირეა და ის შეიძლება მხედველობაში არ მივიღოთ.

ფერმენტის კატალიზური მოქმედება აგრეთვე ექვემდებარება მონომოლეკულური რეაქციის განტოლებას, რაც ფერმენტებზე წარმოებული მრავალი ექსპერიმენტით მტკიცდება.

პლატინის მსგავსად წყალბადის ზეყანვის დაშლის კატალიზს აწარმოებს ფერმენტი კატალაზა. ქვემოთ მოყვანილი მონაცემებიდან ირკვევა, რომ კატალაზას ზეგავლენით წარმოებული ფერმენტული რეაქციის სიჩქარის კონსტანტა მუდმივ რიცხვს უდრის.

მაგრამ არის მრავალი გამონაკლისი, როდესაც ფერმენტული რეაქციის კონსტანტა დროის განმავლობაში უცვლელი არ რჩება და გარკვეული სიდიდით მატულობს. ეს ფაქტი იმის მაჩვენებელია, რომ ადგილი აქვს რეაქციის უფრო რთულ მსვლელობას. კერძოდ, შესაძლებელია, რომ ხანგრძლივი დროის განმავლობაში მოქმედი ფერმენტის რაოდენობა უცვლელი არ რჩება.

ფერმენტ კატალაზას მოქმედება წყალბადის ზეთანგზე

დრო წუთებში	დაშლა %%-ში	$10^{-4}k = \frac{1}{t} \ln \frac{a}{a-x}$
5	24,6	245,7
10	43,3	246,6
15	57,2	245,5
20	67,7	245,4
25	75,6	245,0
30	81,9	246,9

ბიოქიმიური გარდაქმნა უჯრედში შეიძლება აგრეთვე წარმოებდეს მეორე რიგის რეაქციების მიხედვით; ამ დროს რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს არა ერთი ნივთიერება, არამედ ორი.

იმ შემთხვევაში, როდესაც გარდაქმნას განიცდის ორი ნივთიერება, რომელთა კონცენტრაცია დასაწყისში უდრის a და b -ს, რეაქციის სიჩქარე დროის ერთეულში პროპორციული იქნება ორივე ნივთიერების კონცენტრაციის. თუ x -ით აღვნიშნავთ გარდაქმნილი ნივთიერების კონცენტრაციას დროის ერთეულში, მაშინ:

$$-\frac{dx}{dt} = k(a-x)(b-x).$$

თუ ორივე ნივთიერება აღებული იყო ექვიმოლარული შეფარდებით, მაშინ ფორმულა ღებულობს შემდეგ სახეს:

$$-\frac{dx}{dt} = k(a-x)^2.$$

ინტეგრირების შემდეგ ვღებულობთ:

$$k = \frac{1}{t} \cdot \frac{x}{a(a-x)}.$$

მეორე რიგის რეაქციის მაგალითის სახით ქვემოთ მოტანილია **არენო-**უსის მონაცემები, მიღებული ეთილაცეტატის ჰიდროლიზის დროს ნატრიუმის ჰიდრატის თანდასწრებით.

ძმარმუა ეთილ-ესთერის გასაჰვის სიჩქარის კონსტანტა

დრო წუთებში	$a - x$	$k = \frac{1}{t} \cdot \frac{x}{a(a-x)}$
0	8,04	—
4	5,30	0,0160
6	4,58	0,0156
8	3,91	0,0164
10	3,51	0,0160
12	3,12	0,0162

მეორე რიგის რეაქციის სიჩქარის კონსტანტა დამოკიდებულია არა მარტო დროისაგან, არამედ ნივთიერების პირვანდელი კონცენტრაციისგან.

რეაქციის სიჩქარეზე ძალიან დიდი გავლენა აქვს აგრეთვე ტემპერატურას. ეს დამოკიდებულება ვანტ-ჰოფის მიხედვით შემდეგი დიფერენციალური განტოლებით გამოიხატება:

$$\frac{d \ln k}{dT_1} = \frac{E_a}{T_2 R} + B.$$

ინტეგრირების შემდეგ შესაძლებელია განტოლების გამარტივება და ის შემდეგ სახეს ღებულობს:

$$\ln \frac{k_2}{k_1} = \frac{E_a (T_1 - T_2)}{T_1 T_2} \cdot \frac{1}{R}.$$

E_a არის არენიუსის რეაქციაში შემაჯალ ნივთიერებათა გააქტივებისათვის საჭირო კალორიების რაოდენობა (აქტივაციის ენერგია). T_1 და T_2 არის აბსოლუტური ტემპერატურა, რომელიც სიჩქარის კონსტანტებს k_1 და k_2 შეეფარდება. R წარმოადგენს ე. წ. გაზის კონსტანტას. ამ ფორმულის ექსპერიმენტული გარკვევისას აღმოჩნდა, რომ ტემპერატურის 10° -ზე აწევის დროს ტემპერატურული კოეფიციენტი $\frac{k(t+10)}{k_t}$ მერყეობს 2—3,5 ფარგლებში. ამ წესს დიდი

მნიშვნელობა აქვს და მხოლოდ ისეთ მაღალ ტემპერატურაზე არ მართლდება, რომლის დროს ბიოქიმიური რეაქციების მსვლელობას ადგილი არა აქვს. აღსანიშნავია, რომ ტემპერატურის მატება აღიღებს მხოლოდ კონსტანტას, რომელიც რეაქციის სიჩქარეს ახასიათებს; ამავე დროს მას ძირითად განტოლებაში ცვლილება არ შეაქვს.

ფერმენტული რეაქციების სიჩქარე რომ განსაზღვრულ დამოკიდებულებაშია ტემპერატურასთან და რეაქციის ტემპერატურულ კოეფიციენტს $\frac{k(t+10)}{k_t}$ საყოველთაო გავრცელება აქვს, მტკიცდება შემდეგი მაგალითებით:

ფერმენტული რეაქციის ვანტ-ჰოფის ტემპერატურული კოეფიციენტი და არენიუსის აქტივაციის ენერგია

	ტემპერატურის ინტერვალები	E_a	$\frac{k(t+10)}{k_t}$
ლერწმის შაქრის დაშლა ინვერტაზით	0,0—18°	11100	2,01
	18 —30°	9300	1,69
	30 —40°	8800	1,58
ზეთის ჰიდროლიზი ლიპაზით	15 —20°	16300	2,66
	20 —25°	4050	1,26
	25 —30°	3980	1,20
	30 —35°	3480	1,20
კაზეინის ჰიდროლიზი ტრიპსინით	20,7—30,7°	29700	5,30
	30,7—38,7°	22700	3,33
სახამებლის დაშლა ამილაზით	30 —40°	12700	2,00

ირკვევა, რომ ფერმენტულ რეაქციაში მონაწილე მოლეკულების გააქტივების ენერგია ტემპერატურის მომატებისას კლებულობს. ამასთანავე მაღალი ტემპერატურის ინტერვალში რეაქციის სიჩქარის ტემპერატურული კოეფიციენტი (ვ ა ნ ტ-ჰ ო ფ ის კოეფიციენტი) მცირდება. ეს კოეფიციენტი უფრო დიდ ოდენობას აღწევს შედარებით დაბალი ტემპერატურის ფარგლებში.

ვ ა ნ ტ-ჰ ო ფ ის განტოლება გვიჩვენებს ტემპერატურის დამოკიდებულებას რეაქციის სიჩქარის კონსტანტისგან. განტოლებაში შეყვანილია სიდიდე, რომელიც რეაქციაში მონაწილე მოლეკულების აქტივაციის ენერგიას გამოხატავს. ცნება აქტივაციის ენერგიის შესახებ წარმოიქმნა ა რ ე ნ ი უ ს ი ს შემდეგი დებულების საფუძველზე. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ყოველ ნივთიერებაში წარმოდგენილი არის ორგვარი მოლეკულა: მოლეკულების ერთი ნაწილი რეაქციაში მონაწილეობას არ ღებულობს, მეორე ნაწილი იჩენს ქიმიური მოქმედების უნარს, ე. ი. უკანასკნელი მოლეკულები გააქტივებულია. ნორმალური მოლეკულებიდან აქტიური მოლეკულების შექმნა არის ენერგიის გადანაწილების შედეგი. ა რ ე ნ ი უ ს ი ს შეხედულების მიხედვით მოლეკულების გააქტივებისათვის საჭიროა განსაზღვრული ენერგიის დახარჯვა. ენერგიის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა აქტიური მოლეკულების ერთი გრამმოლის შექმნისათვის, ისაზღვრება აქტივაციის სითბოთი.

აქტიურ მოლეკულათა რიცხვი მატულობს ტემპერატურის გადიდებასთან ერთად. ამ გარემოებით უნდა აიხსნას რეაქციის სიჩქარის მატება ტემპერატურის გადიდებისას. კატალიზატორით გამოწვეული რეაქციის აჩქარება უნდა აიხსნას იმ გარემოებით, რომ კატალიზატორი ამცირებს აქტივაციის ენერგიას. თუ ჩვეულებრივ პირობებში მოლეკულების გააქტივებისათვის საჭიროა განსაზღვრული ენერგიის დახარჯვა, კატალიზატორის თანდასწრებისას აქტიურ მოლეკულათა რიცხვი დიდ ოდენობას აღწევს ენერგიის გაცილებით მცირე რაოდენობის დახარჯვით. აქტიურ მოლეკულათა რიცხვის გადიდება გამოწვეული უნდა იყოს კატალიზატორის მოლეკულებზე საეციფიკური მოქმედებით.

დიდი მნიშვნელობის არის ის ფაქტი, რომ არაორგანული კატალიზატორების მოქმედების დროს აქტივაციის სითბოს შემცირება გაცილებით ნაკლებია, ვიდრე ფერმენტული კატალიზის შემთხვევაში. მაგალითად, ლერწმის შაქრის მჟავების საშუალებით ჰიდროლიზური დაშლისას აქტივაციის ენერგია E_a უდრის 25600 კალ/მოლ. ფერმენტი ინვერტაზას შემთხვევაში E_a საშუალოდ მხოლოდ 9300 კალ/მოლ. აღწევს. აქედან გამომდინარეობს, რომ ფერმენტის ზეგავლენით აქტივდება მოლეკულების გაცილებით მეტი რაოდენობა. ის ქმნის ისეთ პირობებს, რომ აქტივაციის სითბო ნაკლებ სიდიდეს აღწევს, ვიდრე ეს საჭირო იყო რეაქციის მსვლელობისათვის ან არაორგანულ კატალიზატორთან თანდასწრებით, ან (მით უფრო) უკატალიზატორად.

§ 3. ფერმენტული რეაქციების კინეტიკა

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ფერმენტი, როგორც კატალიზატორი, გავლენას ახდენს რეაქციის სიჩქარეზე. რეაქციის სიჩქარის კონსტანტის მათემატიკური გამოხატულება მოცემულია პირველი და მეორე რიგის რეაქციების განტოლებაში. რეაქციის სიჩქარის კონსტანტის მატება გაპირობებულია აქტიური მოლეკულების კონცენტრაციის გადიდებით და ფერმენტის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობით. იმ პრავალი ფაქტორიდან, რომელიც გავლენას ახდენს ფერმენტის ფიზიკურ-ქიმიურ მდგომარეობაზე, პირველ ყოვლისა, აღსანიშნა-

ვია ტემპერატურა. ფერმენტული რეაქციების სიჩქარის მატება ტემპერატურის გადიდებისას ექვემდებარება ვ ა ნ ტ-ჰ ო ფ ი ს საერთო წესს, რომლის მიხედვით ტემპერატურის 10°-ით გადიდებისას რეაქციის სიჩქარე საშუალოდ ორჯერ მატულობს. ტემპერატურის გადიდების დადებით გავლენას ფერმენტულ რეაქციაზე საზღვარი აქვს. განსაზღვრული ტემპერატურის მიღწევისას ფერმენტო ნაწილობრივ დაშლას განიცდის, რაც რეაქციის სიჩქარეს ამცირებს. ფერმენტის დაშლა შესაძლებელია ისე ინტენსიურად წავიდეს, რომ ტემპერატურის გადიდებისას რეაქციის სიჩქარის მატების ნაცვლად მიიღება მისი შემცირება.

ყოველი ფერმენტის აქტივობა შეიძლება დახასიათდეს ორი ტემპერატურის წერტილით, თუ დანარჩენი პირობები იგივე დარჩა. ერთი ტემპერატურის დროს აღვილი აქვს ფერმენტის მოქმედების მაქსიმუმს; ეს წერტილი ტემპერატურულ ოპტიმუმს წარმოადგენს. ტემპერატურის მეორე წერტილზე იწყება ფერმენტის დაშლა.

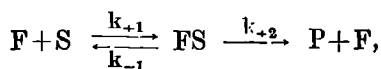
ექსპერიმენტული მონაცემებიდან ირკვევა, რომ ფერმენტების უმეტესი ნაწილი უკვე 70°-ზე ინაქტივდება. უფრო დაბალ ტემპერატურაზეც შემჩნეულია ფერმენტის რთული მოლექულის დაზიანება. ეს დაზიანება იწვევს ფერმენტულ რეაქციებში ვ ა ნ ტ-ჰ ო ფ ი ს კოეფიციენტის შემცირებას. სხვადასხვა ფერმენტის ტემპერატურული ოპტიმუმი 35°—50°-ის ფარგლებში მერყეობს. ტემპერატურული ოპტიმუმის ზუსტი აღრიცხვა შეუძლებელია, რადგან ფერმენტულ მოქმედებაზე დიდი გავლენა აქვს სხვადასხვა მინარევს. იმ შემთხვევაში, როდესაც ფერმენტი მინარევებისაგან დაცვით მოქმედებას განიცდის, ოპტიმუმის მნიშვნელობა შეიძლება გადიდდეს.

მეორე ფაქტორი, რომელიც დიდ გავლენას ახდენს ფერმენტული რეაქციის სიჩქარეზე, არის ფერმენტის თვისობის ზარისხი სუბსტრატთან და რეაქციის პროდუქტებთან. ირკვევა, რომ თვისობის გაზრდა სუბსტრატთან რეაქციის სიჩქარეზე დადებით გავლენას ახდენს, ხოლო დაშლის პროდუქტებთან — უარყოფითს.

იმ შემთხვევაში, როდესაც ფერმენტის რაოდენობა უცვლელი რჩება, ხოლო გარდასაქმნელი სუბსტრატის კონცენტრაცია იცვლება, აღვილი აქვს გარკვეულ დამოკიდებულებას სუბსტრატის კონცენტრაციასა და ფერმენტული რეაქციის საწყის სიჩქარეს შორის. დამოკიდებულება ისაზღვრება ისეთი მრუდით, სადაც სუბსტრატის კონცენტრაციის გადიდებისას რეაქციის სიჩქარე ჯერ სწრაფად იზრდება და შემდეგ თანდათანობით აღწევს მაქსიმუმს. ასეთი დამოკიდებულება სუბსტრატის კონცენტრაციასა და ფერმენტული რეაქციის სიჩქარეს შორის, როდესაც რეაქციის მსვლელობაში ფერმენტის რაოდენობა უცვლელია, განიმარტება მიხაელისის და მენტენის თეორიით. ამ თეორიის მიხედვით ფერმენტული რეაქციის სიჩქარე (სხვა თანაბარ პირობებში) ისაზღვრება იმ შუალედი პროდუქტის რაოდენობით, რომელიც წარმოიშობა ფერმენტის დაკავშირების შედეგად სუბსტრატთან. ეს შუალედი პროდუქტი იშლება და წარმოიშობა რეაქციის საბოლოო პროდუქტი.

ზემოხსენებული დებულებიდან გამომდინარე, მ ი ხ ა ე ლ ი ს მ ა და მ ე ნ-თ ე ნ მ ა მოგვცეს განტოლება, სადაც მოცემულია დამოკიდებულება: ფერმენტის, სუბსტრატის, მათი კომპლექსის, რეაქციის პროდუქტის რაოდენობათა და რეაქციის სიჩქარის კონსტანტებს შორის.

განვიხილოთ განტოლება:



სადაც F — ფერმენტია, S — სუბსტრატი, FS — ფერმენტ-სუბსტრატის დაკავშირების შუალედი პროდუქტი, P — რეაქციის პროდუქტი, k_{+1} და k_{-1} პირდაპირი და შებრუნებული რეაქციის სიჩქარის კონსტანტებია, ხოლო k_{+2} -ით აღნიშნულია შუალედი პროდუქტის დაშლის სიჩქარე. თეორიით გათვალისწინებულია, რომ ფერმენტული რეაქციის სიჩქარე ისაზღვრება შუალედი პროდუქტის (FS -ის) დაშლის სიჩქარით. ეს იმას ნიშნავს, რომ k_{+1} და k_{-1} რიცხობრივად k_{+2} -ზე მეტია.

ამ ქიმიური განტოლების განხილვიდან გამოყვანილია კინეტიკური ტოლობა, რომელიც აკავშირებს ფერმენტული რეაქციის საწყისი სიჩქარის (V) დამოკიდებულებას სუბსტრატის კონცენტრაციისაგან (S):

$$V = \frac{V}{1 + \frac{K_m}{S}},$$

სადაც V არის ფერმენტული რეაქციის მაქსიმალური სიჩქარე (ფერმენტი გაჯერებულია სუბსტრატით), ხოლო $K_m = \frac{k_{-1} + k_{+2}}{k_{+1}}$ წოდებულია მიხაელის-მენტენის კონსტანტად.

ზემოთ მოტანილი განტოლება საფუძვლად დაედო ე. წ. მიხაელისისა და მენტენის კონსტანტას (K_m) მათემატიკურ დასაბუთებას. ეს კონსტანტა ექსპერიმენტულად ადვილად ისაზღვრება. მისი სიდიდე უდრის სუბსტრატის იმ კონცენტრაციას, როდესაც ფერმენტის მოქმედების სიჩქარე აღწევს (სუბსტრატით გაჯერების პირობებში) მისი მაქსიმალური ოდენობის ნახევარს.

მიხაელის-მენტენის კონსტანტა შეიძლება შემდეგნაირად გამოისახოს:

$$K_m = \frac{k_{-1} + k_{+2}}{k_{+1}}.$$

განტოლებაში K_m — მიხაელისის კონსტანტაა, k_{+1} -ით აღნიშნულია პირდაპირი რეაქციის სიჩქარის კონსტანტა, ხოლო k_{-1} -ით — პირუკუ რეაქციის. k_{+2} -ით აღნიშნულია ფერმენტ-სუბსტრატის დაშლის სიჩქარის კონსტანტა.

K_m -ის სიდიდე სხვადასხვა ფერმენტის შემთხვევაში დიდ ფარგლებში იცვლება. კონსტანტის დიდი რიცხობრივი მნიშვნელობა მიუთითებს ფერმენტის და სუბსტრატის კომპლექსის კავშირის არამდგრადობაზე. რაც უფრო ნაკლებია კონსტანტა, მით უფრო მდგრადი უნდა იყოს სუბსტრატისა და ფერმენტის ურთიერთკავშირი, ამიტომ ის ფერმენტი, რომელიც მიხაელისისა და მენტენის კონსტანტის მცირე მაჩვენებლით ხასიათდება, უნდა აშეღავნებდეს მაქსიმალურ აქტივობას. ამავე დროს ფერმენტი, რომლის K_m დიდია, ხასიათდება მცირე აქტიურობით. ქვემოთ ტაბულაში მოცემულია ზოგიერთი ფერმენტის K_m სიდიდეები.

ფერმენტი	K_m
სუკცინატდეჰიდროგენაზა	1×10^{-8}
კატალაზა	1×10^{-7}
საქარაზა, საფუფრის	$1,6-0,4 \times 10^{-3}$

მიხედისისა და მენტენის კონსტანტის მნიშვნელობა იმაში გამოიხატება, რომ ეს იძლევა ფერმენტის მოქმედების რაოდენობით დახასიათებას. მხედველობაშია მისაღები აგრეთვე ის ფაქტი, რომ ეს კონსტანტა იძლევა შესაძლებლობას ვიმსჯელოთ ფერმენტის მოქმედების აქტივობის შესახებ ისეთ პირობებში, რომელიც ცოცხალი უჯრედის პირობებს უახლოვდება. მიხედისის და მენტენის თეორიიდან იმ დასკვნის გამოტანა შეიძლება, რომ იმ პირობებში, როდესაც ფერმენტი გავრებულია სუბსტრატით, ფერმენტული აქტივობა არ არის დამოკიდებული სუბსტრატის კონცენტრაციაზე: ის დამოკიდებულია ამ პირობებში მხოლოდ ფერმენტის რაოდენობაზე. როდესაც სუბსტრატის კონცენტრაცია K_m სიდიდეზე ნაკლებია, ფერმენტული აქტივობა სუბსტრატის კონცენტრაციას პროპორციულია. ცოცხალ უჯრედში ფერმენტული მოქმედება მეტ შემთხვევაში ზემოთ მოტანილი მეორე პირობით ისაზღვრება.

უკანასკნელ დრომდე ფერმენტსა და სუბსტრატს შორის შუალედი პროდუქტის წარმოშობის შესაძლებლობა გამოდინარეობდა იმ მონაცემებიდან, რომლებიც მიღებული იყო ფერმენტული რეაქციის კინეტიკის შესწავლისას. ახლა კი გვაქვს ისეთი მონაცემები, რომლებიც უკვე არავითარ ეჭვს არ ტოვებენ ამ დებულებაში. ზოგიერთი ფერმენტის შენებაში მონაწილეობას დებულობს ისეთი პროსტეტიული ჯგუფი, რომელსაც ახასიათებს შთანთქმის განსაზღვრული სპექტრი (პემინის ფერმენტები. ვარბურგის ყვითელი ფერმენტი, დეჰიდროგენაზები). სპექტროფოტომეტრიული გამოკვლევებით დამტკიცდა, რომ სუბსტრატის დამატებისას ზემოხსენებული ფერმენტების ზსნარში იცვლება შთანთქმის სპექტრის მაჩვენებლები. აქედან გამომდინარე, შესაძლებელია გახდა არა მარტო დაკავშირების აღმოჩენა, არამედ მისი შექმნისა და დაშლის სიჩქარის გამორკვევა.

§ 4. ფერმენტების ბუნება

ჯერ კიდევ მაშინ, როდესაც ორგანიზმიდან პირველად გამოყოფილ იქნა სპეციფიკური წიფთიერებანი, რომელთა ზეგავლენით სუბსტრატი გარდაქმნას განიცდიდა, გამოთქმული იყო აზრი, რომ ცოცხალ უჯრედში სუბსტრატის გარდაქმნას აწარმოებენ განსაზღვრული თვისებების მქონე ნაერთები.

ეს დებულება თავის დროზე იწვევდა კრიტიკას, რადგან უჯრედიდან გამოყოფისა და გასუფთავების განსაზღვრულ ეტაპზე ფერმენტი ხშირად მოქმედებას კარგავს. ვ ი ლ შ ტ ე ტ ე რ ი ს აზრით წიფთიერების გარდაქმნა გამოწვეულია არა იმდენად სტრუქტურით, როგორც განსაზღვრული ნაერთის ზემოქმედებით. ვ ი ლ შ ტ ე ტ ე რ ი მა შეძლო თავისი შეხედულება დამტკიცებინა მთელი რიგი ისეთი ცდებით, რის შემწეობითაც ზემოხსენებულ შეხედულებას, ფერმენტის არამატერიალური ბუნების შესახებ, ყოველივე საფუძველი გამოეცალა. მაგრამ ვ ი ლ შ ტ ე ტ ე რ ი მეორე უკიდურესობაში ჩავარდა, როდესაც უარყოფდა ფერმენტულ მოქმედებაში უჯრედის სტრუქტურის მნიშვნელობას. მიუხედავად იმისა, რომ მან გამოიყენა ქიმიური კვლევის უზუსტესი მეთოდები, მან ვერ შეძლო ვერც ერთი ფერმენტის ქიმიური ბუნების გარკვევა.

დიდი ხანია ცნობილია ის ფაქტი, რომ ფერმენტს დიფუზიის უნარი არ გააჩნია და ტემპერატურის გადიდებისას ის აქტივობას კარგავს. აქედან ის დასკვნა იყო გამოტანილი, რომ ფერმენტები მაღალმოლეკულურ ნაერთებს წარმოადგენენ. შემდეგში მოხერხდა ფერმენტების პრეპარატების გასუფთავება და ბოლოს მათი კრისტალური სახით მიღება. ყველა შემთხვევაში ფერმენტი ცო-

ლოვან ნივთიერებას წარმოადგენდა და ჰიდროლიზის შემდეგ ჩვეულებრივ ამინომჟავებს იძლეოდა.

სამნე რმა და შემდეგ ნორტროპმა გამოიყენეს ცილის სუფთა პრეპარატების მიღების ტექნიკა და შეძლეს დაემზადებინათ ფერმენტები ათეული და ზოგიერთ შემთხვევაში ასეული გრამის რაოდენობით. კრისტალური ფერმენტის მისაღებად მიმართავენ ამონიუმის სულფატით გამომარილებას. მარილის განსაზღვრული კონცენტრაციისას ფერმენტი იწყებს კრისტალიზაციას მარილისა და წყლის მოლეკულებთან ერთად. ეს კრისტალები ჩვეულებრივ კრისტალებს არა ჰგავს, მათ არსებობა შეუძლიათ მხოლოდ მარილის ხსნარში. ფერმენტის სუფთა პრეპარატი მიიღება დიალიზის საშუალებით მარილის მოშორების შემდეგ. კრისტალურ ფერმენტებს დიდი კატალიზური აქტივობა ახასიათებს, რომელიც მრავალჯერ გადაკრისტალების შემდეგაც არ იცვლება.

კრისტალური ფერმენტების შესწავლის შედეგად გამოირკვა, რომ ისინი ქიმიური თვალსაზრისით ცილებს წარმოადგენენ. ანსხევებენ მარტივ ფერმენტებს რთული ფერმენტებისაგან. მარტივი ფერმენტები წარმოადგენენ ტიპურ ცილას, აშენებულს მხოლოდ ამინომჟავებიდან. რთული ფერმენტი აგრეთვე პროტეიდია, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს არაცილოვანი ნაშთიც. ეს ნაშთი პროსტეტიული ჯგუფის სახელწოდებას ატარებს. მარტივი ცილები წარმოდგენილია შემდეგ ფერმენტებში: პეპსინში, ტრიპსინში, ურეაზაში, კატეპსინში, ალდოლაზაში და სხვ.

ფერმენტის (როგორც ყოველივე ცილის) თვისებებს საზღვრავს სტრუქტურის ორგანიზაციის ოთხივე დონე. ფერმენტის აქტივობისათვის მნიშვნელობა ენიჭება არა მარტო იმას, თუ რომელ ამინომჟავებისაგან არის ის აშენებული, არამედ მათ მორიგეობას და აქედან გამომდინარე მოლეკულის ჰივრცით ფორმას. დიდ ინტერესს წარმოადგენს უკანასკნელი დროის ფაქტი, რომ აქტივობაში გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭება ფერმენტის მოლეკულის გარკვეულ ფრაგმენტს, სადაც თანმიმდევრობით წარმოდგენილია რამოდენიმე ამინომჟავა თავისი სარეაქციო ჯგუფებით. ეს ფრაგმენტი ცნობილია ფერმენტის აქტიური ცენტრის სახელწოდებით. როგორც ირკვევა, ამინომჟავებიდან აქტიურ ცენტრში მნიშვნელობა აქვს იმ ამინომჟავებს, რომელნიც შეიცავენ სარეაქციო ჯგუფებს — ჰიდროქსილის (სერინი), თიო (ცისტეინი), იმიდაზოლის (ჰისტიდინი) სახით. სუბსტრატი კავშირდება ფერმენტის აქტიურ ცენტრში. ამასთანავე დაკავშირებაში მნიშვნელობა ენიჭება არა მარტო აქტიური ცენტრის ამინომჟავებს თავისი სარეაქციო ჯგუფებით, არამედ მის გვერდით არსებულ სხვა დამხმარე ამინომჟავებს.

ზოგიერთ შემთხვევაში შესაძლებელი გახდა აქტიური ცენტრის ამინომჟავური შემადგენლობის დადგენა. მაგალითად, ფოსფოგლუკომუტაზის აქტიური ცენტრისათვის დამახასიათებელია ამინომჟავების ასეთი თანმიმდევრობა აქტიურ ცენტრში:

ასპარაგინის მჟავა — სერინი — გლიცინი, სოლო ქოლინესთერაზასათვის:

გლუტამინის მჟავა — სერინი — ალანინი.

საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ზემოთ მოხსენებულ ტრიპეპტიდებს ფერმენტის გარეშე არავითარი ფერმენტული აქტივობა არ აქვთ. მეორე მხრივ, ცნობილია ისეთი ფაქტებიც; როდესაც ფერმენტს ჩამოაცილებენ მოლეკულის მნიშვნელოვან ნაწილს და აქტივობას ინარჩუნებს. მაგალითად, როდესაც რიბონუკლეაზას ჯაქვს ლიზინის ბოლოდან ჩამოაშორეს პოლიპეპტიდი, შემდგარი 20 ამინომჟავასაგან, მას აქტივობა არ დაუკარგავს.

უფრო რთული დამოკიდებულება უნდა არსებობდეს სუბსტრატსა და აქტიურ ცენტრს შორის ორკომპონენტიან ფერმენტებში.

ის ფერმენტები, რომლებიც მონაწილეობას ღებულობენ ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში, რთულ ცილებს წარმოადგენენ. არაცილოვანი-პროსტეტიული ჯგუფი ამ ფერმენტებში არის ან ვიტამინი, ან ნუკლეოტიდი, ან პოოფინის ბირთვი, ან რომელიმე სხვა, შედარებით მარტივი შენების მქონე ნაერთი. ყველა ეს ნაერთი თერმოსტაბილობით ხასიათდება და დიალიზის უნარი აქვს.

გამორკვეულია, რომ ფერმენტების პროსტეტიული ჯგუფი ან მკიდროდ არის დაკავშირებული ცილასთან და მისი ჩამოშორება ზერხდება ენერგიული ზემოქმედების შედეგად, ანდა პროსტეტიული ჯგუფი ფერმენტს ჩამოშორდება ჩვეულებრივი დიალიზის დროსაც კი. პროსტეტიული ჯგუფი, რომელიც ფერმენტს ადვილად შორდება, ეკუთვნის ე.წ. კოფერმენტების ანუ კოენზიმების ჯგუფს, რომელთა ქიმიური ბუნება დღეისათვის უმეტეს შემთხვევაში გარკვეულია. ასეთ ფერმენტებში ცილოვანი ნაშთი ატარებს აპოფერმენტის სახელწოდებას.

აპოფერმენტი ალბათ ორგვარ ფუნქციას ასრულებს. ერთი მხრივ, ის ააქტივებს კოფერმენტს და, მეორე მხრივ, სუბსტრატს იკავშირებს. კოფერმენტის გააქტივება უნდა წარმოვიდგინოთ როგორც მისი სივრცითი ორიენტაცია ფერმენტზე, რის შედეგად ადვილდება ფერმენტის რეაგირება გარდასაქმნელ ნივთიერებასთან. აპოფერმენტი კავშირდება ერთდროულად როგორც კოფერმენტთან, ისე სუბსტრატთან. მიღებული კომპლექსის არსებობა ხანგრძლივი არ არის. აღსორბირებული სუბსტრატის აქტივაციის ენერგია მცირდება და მისი გარდაქმნა ადვილდება. სუბსტრატის გარდაქმნის შემდეგ ფერმენტი პირვანდელ მდგომარეობას უბრუნდება.

§ 5. ფერმენტების გამოყოფა და გაწმენდა

ფერმენტი არის უჯრედის ცხოველმოქმედების პროდუქტი. ფერმენტების ორგვარ ჯგუფს ანსხვავებენ: ლიოენზიმებსა და დესმოენზიმებს. ლიოენზიმები გვხვდება უჯრედის წვეწოში და სეკრეტში ან თავისუფალი სახით, ან აღსორბირებული უჯრედის სტრუქტურული წარმონაქმნების მიერ. როდესაც ქსოვილი ან უჯრედი მოშორებულია იმ არეს, რომელზედაც დამოკიდებულია მისი ნორმალური ცხოველმოქმედება, უჯრედში ადგილი აქვს თავისებურ გარდაქმნებს. ეს პროცესი ცნობილია ავტოლიზის სახელწოდებით. ავტოლიზისათვის დამახასიათებელია ის გარემოება, რომ ნივთიერებათა გარდაქმნა უჯრედში რეგულირებული არ არის. ფერმენტებს ჯერ კიდევ აქვს მოქმედების უნარი იმ განსხვავებით, რომ მათი მოქმედება მთლიან პროცესს არ იძლევა. ავტოლიზის დროს ფერმენტები თავისუფლდება და მათი გადაყვანა ხსნარში გაადვილებულია.

დესმოენზიმები ყოველთვის დაკავშირებულია უჯრედის სტრუქტურულ ელემენტებთან. ჩვეულებრივი ქიმიური ზემოქმედებით მათი დაცილება მიზანს ვერ აღწევს, რადგან ძლიერი ქიმიური რეაგენტი, პირველ ყოვლისა, ფერმენტს სპობს. დესმოენზიმების გადაყვანა თავისუფალ მდგომარეობაში შესაძლებელი ზდება უჯრედის დასრესილი მასის დამუშავებისას სუსტი მჟავებით ან ტუტეებით, ანდა პროტეოლიზური ფერმენტებით. კარგ შედეგს იძლევა ქსოვილის დაბალ ტემპერატურაზე დამუშავება. მაგრამ ფერმენტის ნაწილი მაინც დაკავშირებული რჩება უჯრედის სტრუქტურულ წარმონაქმნებში და მათი მთლიანად

განთავისუფლება ვერ ზერხდება. ფერმენტების ამ ჯგუფს ეკუთვნის მაგალითად, ოქსიდაზები, მალტაზა, ამილაზა, პეპსინი და კატექსინი.

ფერმენტის უზრედიდან განთავისუფლების შემდეგ იწყება ოპერაციების მთელი რიგი, რომელიც მიზნად ისახავს ფერმენტს თანამგზავრი ნივთიერებები ჩამოაშოროს, რათა სუფთა პრეპარატი დამზადდეს.

საჭიროა აღინიშნოს, რომ ფერმენტები სხვადასხვა გამხსნელის მიმართ ერთი და იმავე თვისებების მქონე არ არის. ზშირად შესაძლებელი ხდება წყალ-ბად-იონთა განსაზღვრული კონცენტრაციის დროს ფერმენტის დამორება და-ნარჩენი ნივთიერებებისაგან ან მისი დაღეჟვა სპირტის საშუალებით. ალაოსა და პანკრეასის ამილაზას შედარებით სუფთა პრეპარატების დამზადებისათვის ზშირად მიმართავენ ზემოხსენებულ წესს. კარგ შედეგს იძლევა აგრეთვე სპირ-ტით დაღეჟვა ემულსინისა და ურეაზას პრეპარატების დამზადებისას.

ფერმენტების გასუფთავების მიზნით აგრეთვე ზშირად მიმართავენ დი-ა-ლიზსა და ელექტროდიალიზს. ფერმენტებს ნახევრად გამტარ აპკებში განვლ-დობის უნარი არა აქვთ და ამის გამო დიალიზის დროს შესაძლებელი ხდება პრეპარატის გასუფთავება დიფუზიის უნარმქონე ნაერთებისაგან. მაგრამ არც ერთი ზემოხსენებული ხერხი არ იძლევა ისეთ კარგ შედეგს, რაც მიიღება ვილ-შტეტერის მიერ დამუშავებული აღსორბციული მეთოდით.

აღსორბციული მეთოდის პრინციპი მდგომარეობს იმაში, რომ შესაფერი-სი აღსორბენტის შერჩევით შესაძლებელი ხდება ხსნარიდან ფერმენტის შთან-თქმა. აღსორბირებული ფერმენტი შემდეგ თავისუფლდება სპეციალური რე-აგენტის ზემოქმედების საშუალებით. ფერმენტის პრეპარატის გასუფთავების წარმატებით დამთავრება, პირველ ყოვლისა, დამოყიდებულია სპეციფიკური აღსორბენტის გამონახვაზე. აღსორბენტი შერჩევით უნდა შთანთქავდეს მხო-ლოდ განსაზღვრულ ფერმენტს და ხელუხლებლად უნდა ტოვებდეს დანარჩენ ნივთიერებებს, რომლებიც ფერმენტთან ერთად მოიპოვება ხსნარში. ამგვარ ოპერაციას ეწოდება შერჩევითი აღსორბცია.

იმის საილუსტრაციოდ, თუ რა წარმატებას აქვს ადგილი ფერმენტის აღსო-რბციული გასუფთავების ტექნიკაში, ქვემოთ მოტანილია რამდენიმე მაგა-ლითი. მონაცემებიდან ირკვევა, თუ როგორ დიდდება ფერმენტის კონცენტრა-ცია იმ მასალასთან შედარებით, საიდანაც ფერმენტი მზადდებოდა:

პანკრეასის ლიპაზა	240-ჯერ
ლეიქლის ლიპაზა	120 „
პანკრეასის ამილაზა	125 „
საფუარების ინვერტაზა	1200 „
ლეიქლის კატალაზა	220 „
პირშუშის პეროქსიდაზა	20 000 „

მაშასადამე, აღსორბციული მეთოდი იძლევა შესაძლებლობას დამზადდეს ფერმენტის უსუფთავესი პრეპარატი. შერჩევითი აღსორბცია უზრუნველყოფს ფერმენტების ერთიმეორისაგან დაცილებას. ვინაიდან აღსორბციის მოვლენა დამყარებულია იმ დროებით კავშირებზე, რომელთა საშუალებით წარმოებს აღსორბენტის მიერ აღსორბირებული ნივთიერების დაკავება, ამისათვის უნდა დავუშვათ, რომ ფერმენტის ქიმიური შენება ერთიმეორისაგან უნდა განსხვავ-დებოდეს. აღსორბციული კავშირი მყარდება ფერმენტის მოლეკულაში შემ-ავალ ატომთა განსაზღვრული ჯგუფების საშუალებით. ამ ჯგუფების შენება და თვისებები სხვადასხვა ფერმენტში განსხვავებულია, რადგან აღსორბცია სხვა-დასხვა შემთხვევაში ერთისა და იმავე რიგისა და ზარისხის არ არის.

ფერმენტების სუფთა პრეპარატების მიღებისათვის უკანასკნელ დროს ხშირად მიმართავენ ქრომატოგრაფიასა და ელექტროფორეზს. დამუშავებულია ქრომატოგრაფიის შესანიშნავი მეთოდები იონმცვლელთა სვეტებზე, წინააღმდეგური განაწილების, ცელულოზის დერივატებზე. განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს უკანასკნელ დროს მოწოდებული ელექტროფორეზის მეთოდები სახამებლისა და აკრილამიდის გელში.

ქრომატოგრაფიული მეთოდის გამოყენებით დამზადებულ იქნა ფერმენტების სუფთა ფრაქციები. ამ პრეპარატების მოქმედების შესწავლისა და გამოყენებას მრავალი ისეთი ფაქტი, რომელიც წინათ გაურკვეველი რჩებოდა.

§ 6. ფერმენტული მოქმედების ერთეული

ვინაიდან ფერმენტების ქიმიური სტრუქტურა საბოლოოდ გამორკვეული არ არის, მათი რაოდენობითი დახასიათება შესაძლებელი ხდება მხოლოდ იმ კატალიზური მოქმედების განსაზღვრით, რომელსაც ფერმენტი იჩენს სუბსტრატის მიმართ. ფერმენტული მოქმედების ხასიათი, თავის მხრივ, დამოკიდებულია მრავალ ფაქტორზე. მათი გარკვევა საშუალებას იძლევა უფრო ნათელი წარმოდგენა ვიქონიოთ ფერმენტული მოქმედების მექანიზმის შესახებ.

ფერმენტის დახასიათებისათვის საჭიროა მისი მოქმედების რაოდენობითი აღრიცხვა. ეს აღრიცხვა საშუალებას იძლევა კონტროლი გავუწიოთ ფერმენტის პრეპარატის დამზადებას, წარმოდგენა ვიქონიოთ ფერმენტული გარდაქმნის ხასიათზე და ბოლოს რაციონალურად დავახასიათოთ ფერმენტული მოქმედება.

ფერმენტული მოქმედების ძირითად საზომად მიღებულ იქნა „ფერმენტის ერთეული“. ეს სიდიდე გამოიანგარიშება იმ სიჩქარიდან, რომლითაც ფერმენტის პრეპარატი აწარმოებს ნივთიერების გარდაქმნას დროის ერთეულში.

ფერმენტის ერთეულების რაოდენობას პრეპარატის ცილის ერთ მილი-

გრამში ეწოდება სვედრითი აქტივობა. ფერმენტის სვედრითი აქტივობა მატულობს პრეპარატის გასუფთავების პარალელურად.

ფერმენტული აქტივობის საუკეთესო მაჩვენებელს (მ.ი.ხ.ა.ე.ლ.ი.ს.ი.ს.ა. და მ.ენ.თ.ენ.ი.ს.კოეფიციენტის შემდეგ) წარმოადგენს კატალიზური ცენტრის აქტივობა (ბრუნვის რიცხვი). ეს აქტივობა უდრის სუბსტრატის რაოდენობას მოლეკლაში, რომელიც გარდაიქმნება ფერმენტის ერთი მოლის მიერ ერთი წუთის განმავლობაში და უჩვენებს, თუ წუთის განმავლობაში რამდენჯერ შევა უკუქცევად რეაქციაში ფერმენტი.

თუ რა სიჩქარით წარმოებს ფერმენტული გარდაქმნა, ადვილად წარმოსადგენია ზემოთ მოტანილი რიცხვებიდან. ფერმენტ კატალაზას ერთ გრამ-მოლეკულას შეუძლია ერთი წუთის განმავლობაში დაშალოს $2,5 \times 10^6$ გრამ-მოლეკულა წყალბადის ზეჟანგი. შესაფერისი გადათვლის შემდეგ მიიღება, რომ კატალაზას 1 მილიგრამს 0° -ზე შეუძლია ზეჟანგიდან გაათავისუფლოს

ერთი საათის განმავლობაში 2740 ლიტრი ქანგბადი. დანარჩენი ფერმენტების შემთხვევაში ასეთი ასტრონომიული რიცხვები არ მიიღება, მაგრამ ფერმენტული აქტივობა მაინც დიდ ოდენობას აღწევს.

§ 7. წყალბად-იონთა კონცენტრაციის გავლენა ფერმენტულ მოქმედებაზე

ფერმენტთა მრავალი მნიშვნელოვანი თვისება დაკავშირებულია იმ გარე-ნობასთან, რომ ისინი უმეტეს შემთხვევაში ამფოტერულ ელექტროლიტებს წარმოადგენენ. ფერმენტული ნაწილაკის ელექტროქიმიური აღნაგობა გადამწყვეტ ფაქტორს წარმოადგენს მისი სპეციფიკური თვისობისათვის სუბსტრატის მიმართ. სუბსტრატთან თვისობაზე კი დამოკიდებულია ფერმენტის აქტივობა. ვინაიდან ამფოტერული კოლოიდის ელექტრომუხტი უშუალოდ დამოკიდებულია წყალბად-იონთა კონცენტრაციასთან, ადვილი გასაგებია, რომ ფერმენტის მოქმედება, პირველ ყოვლისა, დამოკიდებული უნდა იყოს არის pH-ზე. ყველა ფერმენტისათვის არსებობს მისთვის დამახასიათებელი წყალბად-იონთა კონცენტრაციის ოპტიმუმი, როდესაც მისი მოქმედება მაქსიმუმს აღწევს.

ზერენსენმა დაამუშავა ზუსტი მეთოდიკა, რომელიც ამ ფაქტორის ზეგავლენის შესწავლის შესაძლებლობას იძლევა. ზერენსენისა და მიხაელისის მიერ ჩატარებულმა მუშაობამ ნათელყო, რომ ფერმენტული მოქმედების შესწავლისათვის pH-ის განსაზღვრა ისეთივე აუცილებლობას წარმოადგენს, როგორც რეაქციის ტემპერატურა. გამოიკვეთა, რომ სხვადასხვა ფერმენტის მოქმედების ოპტიმუმი ერთნაირი არ არის და თითოეულ ფერმენტს pH-ის განსაზღვრული მნიშვნელობა ახასიათებს, როდესაც ის ოპტიმალურ აქტივობას იჩენს. სხვადასხვა ფერმენტის შემთხვევაში ეს pH 4—9 ფარგლებში მერყეობს. გამოკვლევის წარმოადგენს პეპსინი, რომლის მოქმედების ოპტიმუმი pH 1—2 უდრის. წყალბად-იონთა ოპტიმალური კონცენტრაციის სიდიდის შეგვირებისას ან გადიდებისას ფერმენტის მოქმედება თანდათან კლებულობს და ბოლოს სრულიად ქრება.

ქვემოთ ტაბულაში მოყვანილია ზოგიერთი ფერმენტის მოქმედების pH-ის ოპტიმუმი.

ფერმენტული მოქმედების pH ოპტიმუმი

ფერმენტი	სუბსტრატი	ოპტიმუმი
ლიპაზა პანკრეასის	ტრიბუტირინი	8,0
„ კუჭიდან		4,5
„ აბუსალათინიდან	ზეთისხილის ზეთი	5,0
ინვერტაზა საფუარების	ლერწმის შაქარი	4,4—4,6
მალტაზა პანკრეასის	მალტოზა	6,1
ამილაზა პანკრეასის	სახამებელი	6,7—7,0
„ ალაოს		4,6—5,2
პეპსინი კუჭიდან	ალბუმინი	1,5—2,5
სუქციინატდეჰიდროგენაზა	ქარვის მჟავა	9,0
არგინაზა	l(+) არგინინი	9,8
პაპაინი		5,0
პირუცატდეჰიდროქსილაზა საფუარის	პიროუცრმის მჟავა	4,8
ტრიპსინი პანკრეასის	პეპტონები	7,8
ურატოქსიდაზა სოკოებიდან	შარდოვანა	7,0
კატალაზა სისხლის	წყალბადის ზეენაგი	7,0

ფერმენტების გარდა წყალბად-იონთა კონცენტრაციის ცვლილება გავლენას ახდენს თვით სუბსტრატის ფიზიკურ-ქიმიურ თვისებებზე. ამიტომ, ნოტროპის აზრით, ფერმენტული მოქმედების ოპტიმუმი დამოკიდებული უნდა იყოს არა მხოლოდ ფერმენტის დისოციაციაზე, არამედ თვით სუბსტრატის დისოციაციაზეც. პეპსინისა და ტრიპსინის მოქმედების აქტივობის მრუდები სხვადასხვა საანალიზოდ აღებული სუბსტრატის დისოციაციის მრუდებს. ნოტროპის მიხედვით, პეპსინი, რომლის მოქმედების ოპტიმუმი ძლიერ მყავე არაა, შიდა მოთავსებული, უნდა კავშირდებოდეს ცილის კატიონებთან; ტრიპსინი უნდა კავშირდებოდეს ცილის ანიონებთან, რადგან მისი მოქმედების ოპტიმუმი ტუტე არეშია მოქცეული.

მაშასადამე, pH გავლენას ახდენს ფერმენტზე და სუბსტრატზე. ორ კომპონენტის ცვლილების შეჯამება აძლიერებს ფერმენტულ მოქმედებას, რადგან იქმნება ფერმენტის სუბსტრატთან დაკავშირების შესაფერისი პირობები.

უნდა დავუშვათ, რომ pH-ს უფრო მეტი გავლენა აქვს ფერმენტის არა პროტეტიულ ჯგუფზე, არამედ ცილოვან კომპონენტზე. მეორე მხრივ, არსებობს მითითება იმის შესახებ, რომ კოფერმენტის კატალიზური მოქმედება განსაზღვრულ დამოკიდებულებაშია წყალბად-იონთა კონცენტრაციასთან. ფერმენტის პრეპარატის დამუშავების პროცესში ის მუხტის ნიშანს ზემოთ ადსორბირებს. ამ გარემოებას დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს შერჩევითი ადსორბირების მოვლენებისათვის, რადგან შესაძლებელი ხდება განსაზღვრული მყავე ან ფუძე თვისებების მქონე ადსორბენტების ხმარება.

მაშასადამე ირკვევა, რომ წყალბად-იონთა კონცენტრაციის გავლენა ფერმენტულ მოქმედებაზე დამოკიდებულია, პირველ ყოვლისა, თვით ფერმენტის ელექტრო-ქიმიურ თვისებებზე. ფერმენტის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობა გამომდინარეობს ცილის, როგორც ამფოტერული კოლოიდის, ბუნებისაგან. წყალბად-იონთა კონცენტრაციის დადებითი გავლენა აგრეთვე იმაში უნდა გამოიხატებოდეს, რომ ფერმენტის შესაბამისად უნდა შეიცვალოს სუბსტრატის ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები, რაც აადვილებს ფერმენტის სუბსტრატთან გარდამავალი კავშირების შექმნას.

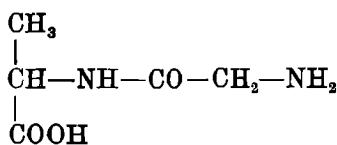
§8. ფერმენტების სპეციფიკურობა

არაორგანული კატალიზატორებიდან ფერმენტები, სხვათა შორის, განსხვავდება მოქმედების სპეციფიკურობითაც. მაგალითად, წყალბადისა და ჰიდროქსილის იონები კატალიზურად მოქმედებენ ყველა ჰიდროლიზურ პროცესზე, იქნება ის ნახშირწყლების, ცხიმებისა, თუ რომელიმე სხვა ნაერთის დაშლა. მათი კატალიზური ჰიდროლიზი შეიძლება გამოწვეულ იქნეს აგრეთვე ფერმენტებით: განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ თითოეული გარკვეული ნაერთის გარდაქმნისათვის საჭირო ხდება ცალკე, სპეციალური ფერმენტი.

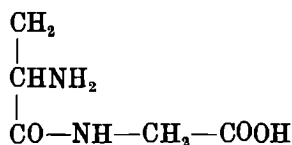
ფერმენტის სპეციფიკურობა გამოწვეულია ფერმენტების შენების ურთიერთგანსხვავებით. ეჭვს არ იწვევს ახლა ის გარემოება, რომ ფერმენტი, რომელიც ცხიმს შლის, თავისი ბუნებით, მაგალითად, პროტეოლიზური ფერმენტებისაგან განსხვავდება. ფერმენტების სპეციფიკურობა გამოიხატება არა მარტო ისეთი ნაერთების მიმართ, რომლებიც თავისი ქიმიური თვისებებით ერთიმეორისაგან შორს დგას; ერთისა და იმავე ჯგუფის ნაერთების გარდაქმნისათვის საჭირო ხდება სხვადასხვა ფერმენტის მოქმედება. მაგალითად, დისაქარიდილერწმის შაქარი, მალტოზა და ლაქტოზა ზასიათდება ერთი და იმავე ელემენ-

ტური შენებით. ჰექსოზების ნაშთების დაკავშირება მათ მოლეკულაში წარმო-
ებს ერთისა და იმავე ელემენტის ჟანგბადის საშუალებით. მაგრამ მიუხედავად
მსგავსებისა, მათი გარდაქმნისათვის სამი სხვადასხვა სპეციალიზებული ფერ-
მენტი არსებობს. აქედან გამომდინარეობს, რომ ფერმენტების სპეციფიკურ-
ობა დამოკიდებული უნდა იყოს გარდასაქმნელი მოლეკულის სივრცით შენე-
ბაზე. ნივთიერების სივრცით შენებას რომ დიდი მნიშვნელობა აქვს ფერმენტის
სპეციფიკურ მოქმედებაზე, მტკიცდება მრავალი ბიოქიმიური რეაქციით; მაგ-
ალითად, გლუკოზის მარჯვენა იზომერი განიცდის ფერმენტულ გარდაქმნას,
ხოლო მარცხენა — არა.

ფერმენტების სპეციფიკურობის მაგალითს წარმოადგენს აგრეთვე ტრიპ-
სინის დამოკიდებულება დიპეპტიდებთან. ის აწარმოებს დიპეპტიდალანილგლი-
ცინის კატალიზურ ჰიდროლიზს, მაგრამ ვერ მოქმედებს გლიცილ-ალანინზე.



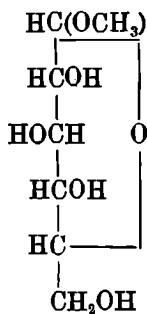
გლიცილ-ალანინი



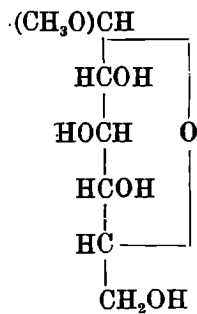
ალანინ-გლიცინი

ალანინში გლიკოკოლის დაკავშირების ხასიათი გავლენას ახდენს ფერმენ-
ტის მოქმედების შესაძლებლობაზე. საგულისხმოა, რომ ტრიპსინი მოქმედებს
ისეთ პოლიპეპტიდებზე, რომლებიც აშენებულია ბუნებაში გავრცელებული
ამინომჟავების ოპტიკური იზომერებისაგან.

ფერმენტის სპეციფიკურობის უკეთეს მაგალითს წარმოადგენს ის დამო-
კიდებულება, რომელსაც იჩენს ის გლუკოზიდების მიმართ.



α-მეთილ-
გლუკოზიდი



β-მეთილ-
გლუკოზიდი

ის ფერმენტი, რომელიც α-გლუკოზიდის შლის მეთილის სპირტად და გლუ-
კოზად, ვერ მოქმედებს β-გლუკოზიდზე. ამავე დროს ის იჩენს მოქმედების
უნარს ყველა α-გლუკოზიდზე, მიუხედავად იმისა, თუ რომელი სპირტი არის
ჩანაცვლებული გლუკოზიდურ ჰიდროქსილში: მეთილის, ეთილის სპირტი, თუ
არომატული ბირთვი. სამაგიეროდ β-გლიკოზიდზას არა აქვს α-გლიკოზიდის
დაშლის უნარი მიუხედავად იმისა, რომ ჯგუფების შენებით ისინი შესაძლებე-
ლია ერთიმეორისაგან არ განსხვავდებოდნენ. აქედან გამომდინარეობს, რომ
ფერმენტი მგრძნობიარობას იჩენს არა ჯგუფების ქიმიური შენების, არამედ
მათი დაკავშირების სივრცითი განწყობის მიმართ.

ფერმენტის უნარი, იმოქმედოს განსაზღვრული სივრცითი შენების მქონე
ნაერთებზე, რომლებიც აშენებულია ასიმეტრიული ნახშირბადის ატომებისაგან,

გულისხმობს იმ გარემოებას, რომ თვით ფერმენტი ასიმეტრიულად არის აშენებული. ფერმენტების სპეციფიკურობის შესახებ ე. ფ. ი. შერმა თქვა, რომ „ფერმენტი ისე უნდა უდგებოდეს სუბსტრატს, როგორც გასაღები კლიტეს“. ზემოთ მოტანილი მაგალითები გვარწმუნებენ, რომ ფერმენტის სტრუქტურის დეტალები უნდა შეეფერებოდეს სუბსტრატის თავისებურებას. ფერმენტისა და სუბსტრატის სივრცითი შენების შეთავსების აუცილებლობა გულისხმობს ამავე დროს მათ ურთიერთთვისობასაც.

ფერმენტების სპეციფიკურობა შეიძლება გამოიხატოს აგრეთვე ისეთ მოვლენაში, როდესაც ერთსა და იმავე ნივთიერებაზე სხვადასხვა ფერმენტი მოქმედებს. აქ უკვე აღვიღო ექნება არა ერთგვარი რეაქციის მსვლელობას, არამედ განსხვავებულის, რომლის დროს სხვადასხვა ნაერთი წარმოიშობა; მაგალითად, პეპსინის ზემოქმედების შედეგად ცილისაგან წარმოიშობა პეპტონები, ხოლო ტრიპსინის ან პაპაინის მოქმედება ცილაზე იწვევს პეპტიდებისა და ამინომჟავების წარმოშობას. ორივე შემთხვევაში წარმოებს ცილის დაშლა, მაგრამ ჰიდროლიზის შემდეგ მიიღება სხვადასხვა პროდუქტი.

§ 9. შერჩეული რეაქციის აქტივატორები და ინჰიბიტორები

გააქტივების პროცესი ერთი რომელიმე მექანიზმით კი არ ხდება, არამედ მთელი რიგი სისტემებით, რომელთა როლი ყოველ ცალკე შემთხვევისათვის თავისებურია.

გააქტივება იწვევს ფერმენტული მოქმედების აჩქარებას. ფერმენტული რეაქციის აჩქარებას იწვევს მრავალი ფაქტორი, როგორც არის pH, ტემპერატურა, ელექტროლიტები და სხვა აგენტები. ამ ფაქტორებისაგან გამოირჩევა იმ ნივთიერებათა მოქმედება, რომელიც სპეციფიკურად ფერმენტზე ახდენს გავლენას და მას ახალ თვისებას ანიჭებს. ზოგიერთ შემთხვევაში მათი უქონლობა იწვევს ფერმენტული მოქმედების მოსპობას. ამ აქტივატორებს ეწოდება კოფერმენტები. პირიქით, იმ ნაერთებს, რომლებიც ფერმენტზე სპეციფიკურად მოქმედებენ და მისი მოქმედების დასუსტებას იწვევენ, ეწოდება ინჰიბიტორები.

უმოქმედო ფერმენტის აქტიურ ფორმაში გადასვლა და აგრეთვე ფერმენტული მოქმედების გაძლიერება შეიძლება მიმდინარეობდეს სხვადასხვა გზით:

1. იმ ნივთიერების მოქმედების აცილებით, რომელიც აკავებს ფერმენტულ მოქმედებას.

2. აქტივატორის მიერ უმოქმედო ფერმენტის ისეთი გარდაქმნით, რის შედეგად ფერმენტს მოქმედების უნარი ენიჭება.

3. ფერმენტულ სისტემაში ისეთი კომპონენტის შეყვანით, რომლის უქონლობა იწვევს ფერმენტული რეაქციის შეჩერებას.

პირველი შემთხვევის მაგალითს წარმოადგენს გლუტათიონით იმ ფერმენტების გააქტივება, რომელთა შენებაში მონაწილეობას ღებულობს სულფჰიდრილის ჯგუფები. ასეთი ფერმენტების პრეპარატების დამზადებისას მათ შენებაში მონაწილე აღდგენილი გოგირდი იყენება და დისულფიდურ ფორმაში გადადის, რის გამო ფერმენტს აქტივობა ძალიან უმცირდება. ფერმენტს აქტივობა აღვილად უბრუნდება ისეთი ნაერთის დამატებით, რომელიც დისულფიდურ გოგირდს აღდგენილ ფორმაში გადაიყვანს. ამგვარი გააქტივება შესწავლილია სუქცინატდეჰიდროგენაზის, კათეპსინის, პაპაინისა და სხვა სულფჰიდრილის ჯგუფების შემცველი ფერმენტების შემთხვევაში. აქტივობა უბრუნდება.

აგრეთვე ციანწყალბადით მოწამლული რკინის შემცველი ჰემინის ფერმენტებს, თუ ციანწყალბადი მათ ჩამოშორდა.

ზემოთ მოტანილ მაგალითებში რკინა და გოგირდი წარმოადგენს ფერმენტის იმ აქტიურ ცენტრებს, რომელთა საშუალებით ხერხდება სუბსტრატის დაკავშირება. როდესაც ეს ცენტრები ეკრანირებულია, ფერმენტს მოქმედების უნარი ეკარგება. როდესაც ცენტრები თავისუფლდება, მაშინ ფერმენტი აქტივდება.

მეორე შემთხვევის მაგალითს პრეფერმენტების აქტიურ ფერმენტში გადაყვანა წარმოადგენს. ზოგიერთი ფერმენტი გამოიყოფა არააქტიურ პრეფერმენტულ ფორმაში, მაგალითად, პრეპეპსინი, პრეტრიპსინი და სხვ. როდესაც მარილის მეშვენიერება პრეპეპსინზე, ანდა ფერმენტი ენტეროკინაზა პრეტრიპსინზე მოქმედებს, იქმნება აქტიური პეპსინი და ტრიპსინი. პრეტრიპსინის შემთხვევაში გარკვეულია, რომ მისი სარეაქციო ცენტრები, რომელთა საშუალებით გარდასაქმნელი ნივთიერების დაჭერა ხერხდება, ეკრანირებულია პოლიპეპტიდის ზსისათვის ნაერთით. როდესაც პანკრეასული წვენი, რომელიც ტრიპსინოგენს (პრეტრიპსინს) შეიცავს, წვრილ ნაწლავებში გადადის, აქ მოქმედებას იჩენს ფერმენტი-აქტივატორი ენტეროპეპტიდაზა. ეს აქტივატორი არღვევს პოლიპეპტიდის კავშირს პრეტრიპსინში. სარეაქციო ცენტრები შიშვლდება და ტრიპსინს მოქმედების უნარი ენიჭება.

მესამე შემთხვევის მაგალითს წარმოადგენს იმ ფერმენტების გააქტივება, რომელთა მოქმედება შეკავებულია რომელიმე იონის უქონლობით. ფოსფორილირებაში, კარბოქსილისა და ენოლის ჯგუფის გარდაქმნებში მონაწილე ფერმენტები აქტივობას იჩენენ მხოლოდ მაგნიუმის იონების თანდასწრებისას. იმავე დამოკიდებულებას იჩენს ამილაზა ქლორ-იონისადმი ანდა ცინკი ფერმენტურიკაზას ან კარმონაჰიდრაზას მიმართ. უნდა დავუშვათ, რომ ზემოხსენებული იონები წარმოადგენენ თვით ფერმენტების აუცილებელ ინგრედიენტებს. იონები ადვილად შორდება ფერმენტს და ამიტომ გარდაქმნის წარმოებისათვის საჭირო ხდება ფერმენტულ არეში მათი ხელახალი დამატება.

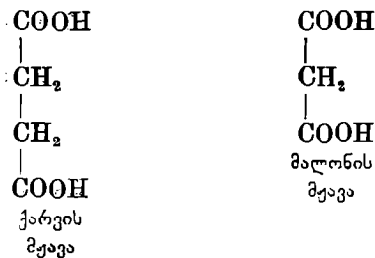
რაც შეეხება ფერმენტული რეაქციის გააქტივებას კოფერმენტის ანუ კოენზიმის საშუალებით, აქ დამოკიდებულება ფერმენტსა და აქტივატორს შორის სხვაგვარია. მხედველობაში მისაღებია ის გარემოება, რომ ფერმენტულ გარდაქმნაში აუცილებლად უნდა მიიღოს მონაწილეობა სამმა კომპონენტმა: ფერმენტმა, სუბსტრატმა და იმ ნაერთმა, რომელზეც გადადის სუბსტრატის გარდაქმნის პროდუქტი. მაგალითად, როდესაც ლერწმის შაქარი ჰიდროლიზურ დაშლას განიცდის, ფერმენტი იკავშირებს გლუკოზას და უნდა გათავისუფლდეს ფრუქტოზა. ფრუქტოზას ჩამოშორება გლუკოზასაგან შესაძლებელი ხდება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ სარეაქციო არეში არის წყალი. ეს უკანასკნელი ითვისებს ფრუქტოზას ნაშთს და ერთდროულად გლუკოზა ფერმენტს ჩამოშორდება. ამ შემთხვევაში წყალი კოფერმენტის როლს ასრულებს, განსაკუთრებული მნიშვნელობა კოფერმენტს ენიჭება ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში. ლაქტატდეჰიდროგენაზა რძის მჟავაში წყალბადს ააქტივებს. მაგრამ წყალბადი რძის მჟავას ჩამოშორდება იმ შემთხვევაში, თუ სარეაქციო არეში წარმოდგენილია ნად-ი, უკანასკნელი წყალბადის აქცეპტორის როლში გამოდის და ამით ხელს უწყობს რძის მჟავას დაჟანგვას.

ცნობილია კინაზების მთელი რიგი, რომელნიც ააქტივებენ ფოსფატის ნაშთის გადაცემას ადენოზინტრიფოსფატიდან კრეატინზე, ფრუქტოზაზე, ქოლინზე. ფოსფოკინაზას მოქმედება მხოლოდ იმ შემთხვევაში ხორციელდება.

თუ სარეაქციო არეში წარმოდგენილია არა მარტო სუბსტრატი, რაზედაც ფოსფატის ნაშთი უნდა გადავიდეს, არამედ ადენოზინტრიფოსფორის მქავეც. ამიტომ ასეთ რეაქციებში ადენოზინტრიფოსფატი კოფერმენტის როლს ასრულებს. სუბსტრატის ფოსფორილირების რეაქციებში ის აუცილებელ კომპონენტს წარმოადგენს, როგორც ფოსფატის ნაშთის დონატორი.

როდესაც შეისწავლება რთული ბიოქიმიური გარდაქმნა, სადაც მონაწილეობას ღებულობს რამდენიმე ფერმენტი, საჭირო ხდება მათი ერთიმეორისაგან დაცილება. ამ მიზნისათვის მოიხმარება ე. წ. ფერმენტული შხამები, რომლებიც გარკვეულ ფერმენტულ რეაქციას სპეციფიკურად აკავებენ. მაგალითად, ციანი აკავებს ქანგბადით სუნთქვას, დინიტროფენოლი — ქანგვით ფოსფორილირებას, მონოიოდაცეტატი — გლიცერინალდეჰიდის გარდაქმნას, პროზერი — აცეტილქოლინის დაშლას და ა. შ. ინჰიბიტორების შერჩევით შესაძლებელი ხდება ერთი რომელიმე რეაქციის შეკავება იმგვარად, რომ დანარჩენი ფერმენტული გარდაქმნები დაუბრკოლებლივ მიმდინარეობდეს.

შეკავების საინტერესო მაგალითს წარმოადგენს ე. წ. კონკურენტული შეკავება. ძალიან ხშირად ფერმენტების აქტივობა შეკავდება ისეთი ნაერთით, რომელიც სტრუქტურულად სუბსტრატთან ახლოს დგას. სუქცინატდეჰიდროგენაზა ააქტივებს ქარვის მქავეში წყალბადის ატომებს და წყალბადის აქცეპტორის თანდასწრებით ქარვის მქავას დაქანგვა დაუბრკოლებლივ მიმდინარეობს. თუ ასეთ სისტემას, რომელიც შეიცავს ფერმენტს, სუბსტრატსა და წყალბადის აქცეპტორს, დემატა მალონის მქავე, რეაქცია შეკავდება. რეაქციის შეკავების მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ მალონის მქავე სტრუქტურულად ძალიან ახლოს დგას ქარვის მქავასთან და ამიტომ შესაძლებელი ხდება ფერმენტის სარეაქციო ცენტრში ქარვის მქავას ნაცვლად მალონის მქავე მოთავსდეს. მაგრამ მალონის მქავეში წყალბადის გააქტივება ვერ ხერხდება და ფერმენტი თავის მუშაობას წყვეტს.



კონკურენტული შეკავების არსებობა იმის მაჩვენებელია, რომ სუბსტრატი ფერმენტის მოლეკულის წიაღში კავშირდება გარკვეული ჯგუფების მიერ. ეს მოვლენა ადასტურებს ფერმენტ-სუბსტრატის კომპლექსის შექმნის აუცილებლობას და ფერმენტის უაღრეს სპეციფიკურობას.

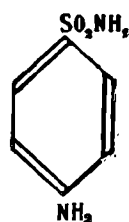
უკანასკნელ დროს მიღებული ფაქტების გაცნობის შედეგად ის დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ, რომ კონკურენტულ შეკავებას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება არა მარტო ფერმენტული მოქმედების კერძო საკითხების გარკვევაში, არამედ საერთოდ ნივთიერებათა ცვლის შესწავლის საქმეში. ფერმენტული მოქმედების თანამედროვე წარმოდგენა გამომდინარეობს იმ ღებულებიდან, რომ სუბსტრატის კატალიზური გარდაქმნა იწყება იმის შემდეგ, რაც სუბსტრატი ფერმენტს დაუკავშირდება. ეს დაკავშირება წარმოებს ფერმენტის სარეაქციო ჯგუფების საშუალებით. ცხადია, რომ ფერმენტისა და სუბსტრატის სარეაქციო

ჯგუფებს შორის გარკვეული თვისობა უნდა არსებობდეს. ზოლო ფერმენტთან დაკავშირების შემდეგ, აქტივაციის ენერგიის შემცირების გამო, სუბსტრატს ენიჭება ქიმიური გარდაქმნის უნარი. ამავე დროს ადგილი წარმოსადგენია ისეთი ნაერთის არსებობა, რომელსაც სუბსტრატის მსგავსი საარეაქციო ჯგუფები ახასიათებს. ამასთან ანტაგონისტს, სუბსტრატისაგან განსხვავებით, ისეთი შენება უნდა ჰქონდეს, რომ ის ფერმენტთან დაკავშირების შემდეგ ან სხვანაირად უნდა გარდაიქმნეს, ანდა ზელუზლებელი დარჩეს. რადგან ანტაგონისტთან დაკავშირების გამო ფერმენტის აქტიური ჯგუფები შეზღუდულია, სუბსტრატის გარდაქმნა მთლიანად შეკავდება და წარმოიქმნება ორგანიზმის დალუპვის შესაძლებლობა.

სინთეზირებულია ნაერთების მთელი რიგი, რომლებიც შენებით ვიტამინებსა და ჰორმონებს ემსგავსება, მაგრამ მათ ფიზიოლოგიური მოქმედების უნარი კი არა აქვთ. ამ ნაერთების ორგანიზმში შეყვანისას ადგილი აქვს გარკვეული გარდაქმნების შეკავებას, რის შედეგად გამოიწვევა შესაფერისი ავიტამინოზი ანდა ჰორმონის ნაკლებობით დაავადება. ცნობილია ისეთი შემთხვევებიც, როდესაც ცხოველის დაავადება გამოიწვევა რომელიმე ჯირკვლის ჰიპერფუნქციით. ამ დროს კონკურენტული ნაერთის — ჰორმონის ანტაგონისტის მიცემა იძლევა განკურნების ეფექტს.

კონკურენტული შეკავებით უნდა აიხსნას ნახშირბადის ჟანგის უარყოფითი მოქმედება ჰემოგლობინზე და ამ გავლენის აცილება ჟანგბადით. სინთეზური გზით დამზადებულია გარკვეული შენების მქონე ნაერთები — ანტიავიტამინები და ანტიჰორმონები, რომლებიც აკავებენ თიამინის, ასკორბინის მჟავას, ტოკოფეროლის, პირიდოქსინის, თიროქსინის, ჰისტამინის, აცეტილქოლინისა და სხვა ფიზიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებათა მოქმედებას.

განსაკუთრებული მნიშვნელობა კონკურენტულ შეკავებას ენიჭება ქემოთერაპიაში, კერძოდ, ინფექციურ დაავადებათა მკურნალობაში. მთელი რიგი სამკურნალო პრეპარატების მოქმედება აიხსნება იმ უარყოფითი გავლენით, რომელსაც ეს პრეპარატები ახდენენ პათოგენური მიკროორგანიზმების მოქმედებაზე. ეს უარყოფითი გავლენა გამოიწვევა იმით, რომ სამკურნალო პრეპარატი უჯრედში აკავებს იმ აქტიური საწყისის მოქმედებას, რომელზეც დამოკიდებულია ბაქტერიული უჯრედის ზრდა და განვითარება. ასეთი შეკავების კლასიკური ნიმუშს წარმოადგენს, მაგალითად, სულფამიდის პრეპარატის მოქმედება ზოგიერთ ბაქტერიებზე.



სულფანილ-
ამიდი



პარა-ამინო-
ბენზოისმჟავა

სულფანილამიდისა და პარა-ამინობენზოის მჟავებს ერთი საარეაქციო ჯგუფი, სახელდობრ, ამინი, ანალოგიური აქვთ და ერთიმეორისაგან მხოლოდ მერე ჯგუფით განსხვავდებიან. პარა-ამინობენზოის მჟავა მონაწილეობას ღებუ-

ლობს ფოლიუმის მქავეს შენებაში. ეს ვიტამინი ზოგიერთი პათოგენური ბაქტერიის ზრდის აუცილებელი ფაქტორია. როდესაც ბაქტერიულ არეში ემატება პარა-ამინობენზოის მქავეს სტრუქტურული ანალოგი — სულფანილამიდი, უჯრედის ფერმენტული სისტემა იკავშირებს სულფანილამიდს და შედეგად კავდება ისეთი რეაქცია, სადაც ფოლიუმის მქავე ლებულობს მონაწილეობას და რომლის გარეშე შეუძლებელია მიკროორგანიზმის განვითარება. ამ აღმოჩენამ სტიმული მისცა ინტენსიურად შეესწავლათ პათოგენური ბაქტერიებისა და სოკოების ნივთიერებათა ცვლა. დღეისათვის გამოკვლეულია მთელი რიგი ნაერთების აუცილებლობა მიკროორგანიზმების ნორმალური განვითარებისათვის. მეორე მხრივ, სინთეზირებულია და გამოცდილია მრავალი ასეული და ათასეული პრეპარატი, რომლებიც აქტიური საწყისების სტრუქტურულ ანალოგებს წარმოადგენენ და მათვე წინააღმდეგ მეტი თუ ნაკლები სიძლიერით ანტაგონისტურ მოქმედებას ამჟღავნებენ.

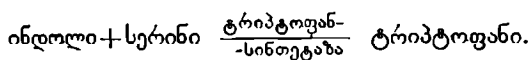
§ 10. ფერმენტების მოქმედების რეგულაცია

ფერმენტი, ისე როგორც ყოველი ნაერთი, ორგანიზმში ცვლას განიცდის: წარმოებს მისი სინთეზი, განაწლება და ბოლოს დაშლა. არსებული ექსპერიმენტული მონაცემები იმაზე მიუთითებენ, რომ უჯრედში ადგილი აქვს ფერმენტის ინტენსიურ გარდაქმნებს. განსაკუთრებით კარგად შელავნდება ეს ემპირიონალურ ქსოვილში. ცხოველთა ორგანიზმის სპეციალიზებულ ორგანოებში ეს პროცესი დიდი ოდენობით წარმოებს. მაგალითად, ამას ადგილი აქვს მომწელებელი ტრაქტის ჭირკვლებში (სანერწყვე ჭირკვლები, კუჭის ლორწოვანი გარსი, კუჭის ქვედა ჭირკვალი).

დიდ ინტერესს იწვევს იმის გარკვევა, თუ რა მექანიზმების საშუალებით რეგულირდება ფერმენტების სინთეზი და მათი აქტივობა. როგორც ცნობილია, უჯრედში ერთდროულად მრავალი ფერმენტული გარდაქმნა მიმდინარეობს. მათი მსვლელობა თანმიმდევრულად აწყობილი და მიზანდასახულია.

ფერმენტის სინთეზის რეგულატორის როლი, პირველ ყოვლისა, მინიჭებული აქვს გენეტიკურ მექანიზმს. მოლეკულური ბიოლოგიის ერთ-ერთ მიღწევად ითვლება იმ მექანიზმის გარკვევა, რომლითაც ეს რეგულაცია ხორციელდება. რეგულაციის გენეტიკურ მექანიზმს საფუძვლად უდევს რეპრესიისა და ინდუქციის მოვლენები.

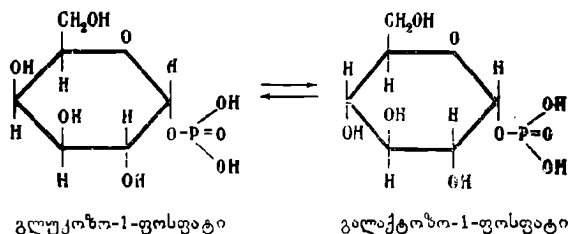
თუ ჩვენ გვაქვს რომელიმე ფერმენტული რეაქცია, მისი საბოლოო პროდუქტი შეიძლება გამოვიდეს რეპრესორის როლში, ე. ი. ეს პროდუქტი უარყოფითად მოქმედებს იმ მექანიზმზე, რომლისაგან დამოკიდებულია ფერმენტის სინთეზი. რეპრესიის კარგ მაგალითს წარმოადგენს ტრიპტოფან-სინთეტაზა შეკავება ტრიპტოფანით. ეს ფერმენტი აქტივებს ტრიპტოფანის სინთეზს ინდოლიდან და სერინიდან:



როდესაც ფერმენტულ არეში გროვდება ტრიპტოფანის გარკვეული რაოდენობა — სინთეზური რეაქცია კავდება. იმ შემთხვევაში, როდესაც სარეაქციო არეში წინასწარ ემატება ტრიპტოფანი, რეაქცია არ იწყება ფერმენტის არსებობის მიუხედავად. რეაქციის საბოლოო პროდუქტით ფერმენტის სინთეზის რეპრესია წარმოებს უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმით. ამ შემთხვევაში

შინიშვნელობა აქვს იმ ფაქტს, რომ რეპრესორი თავის გავლენას ამჟღავნებს ინფორმაციის გადაცემის შეკავების გზით.

ფერმენტის ინდუქციის მოვლენა დიდი ხანია აღმოჩენილია, მაგრამ მისი განმარტება მოცემულია მხოლოდ უკანასკნელ დროს. ცნობილი იყო, მაგალითად, რომ საფუარები რომელთაც არ შეუძლიათ გალაქტოზის დადუღება, იჩენენ ამ უნარს, თუ მადულარ არეში გლუკოზა შეცვლილი იქნება გალაქტოზით. გარკვეულია, რომ ამ ახალი თვისების გაჩენა პირობადებულია ორი ფერმენტის სინთეზის ინდუქციებით: გალაქტოკინაზითა და ჰექსოზო-1-ფოსფატი-ურიდილტრანსფერაზით. გალაქტოკინაზა ააქტივებს გალაქტოზის ფოსფორილ ირებას, ხოლო ჰექსოზო-1-ფოსფატი-ურიდილტრანსფერაზა გალაქტოზო-1-ფოსფატს გარდაქმნის გლუკოზო-1-ფოსფატად.



ამ მოვლენას ეწოდება ფერმენტის სინთეზის ინდუქცირება, ხოლო შესაბამისი ფერმენტები ატარებენ ინდუქცირებული ფერმენტების სახელწოდებას.

ინდუქცირებული ფერმენტების წარმოშობის მექანიზმი შესწავლილია ფრანგი ბიოქიმიკოსების მონოსა და ჟაკობის მიერ ნაწლავის ჩხირის მაგალითზე. მათ მიერ გამოვლენილია, თუ რა პირობებში ზდება ამ მიკროორგანიზმში ფერმენტი β -გალაქტოზიდაზის წარმოშობა. ჩვეულებრივად ნაწლავის ჩხირის კულტივირებისას გლუკოზის საკვებ არეში β -გალაქტოზიდაზა უჯრედში იქმნება უმნიშვნელო რაოდენობით. გლუკოზის შეცვლისას რძის შაქრით იწყება ახალი ცილის, β -გალაქტოზიდაზის სინთეზი. β -გალაქტოზიდაზას რაოდენობამ შეიძლება მიაღწიოს უჯრედში წარმოდგენილი ყველა ცილის 7%-ს. მონოსა და ჟაკობის მიერ დამტკიცებულია, რომ ფერმენტის რეპრესია და ინდუქცია ხორციელდება დნმ-ს გარკვეული ფრაგმენტების მოქმედების შეკავებით ან გააქტივებით. ინდუქტორი ან რეპრესორი მოქმედებს დნმ-ის მოლეკულის ფრაგმენტზე ისეთნაირად, რომ კავდება ან იქმნება პირობები შესატყვისი ინფორმაციული რნმ-ის სინთეზისათვის.

უკანასკნელ დროს გამოირკვა, რომ ჰორმონების მთელი რიგი თავის გავლენას ნივთიერებათა ცვლაზე ანხორციელებს დნმ-ის მოქმედების ინდუქციით ანდა რეპრესიით. მაგალითად, ფერმენტის—გლუკოზო-6-ფოსფატაზის სინთეზი ინდუქცირდება თიოქსინით და კორტიზონით, ხოლო კავდება ინსულინით. მაგრამ ცნობილია ფაქტების მთელი რიგი, სადაც ჰორმონები უშუალო გავლენას ახდენენ არსებული ფერმენტის აქტივობაზე. ამის მაგალითს წარმოადგენს ადრენალინის ეფექტი ნივთიერებათა ცვლაზე.

ცნობილია, რომ ადრენალინის შეყვანისას ორგანიზმში, ჰისხლში მატულობს გლუკოზის რაოდენობა. ეს გამოწვეულია იმით, რომ ადრენალინს აქვს უნარი გარკვეული გზით გაააქტივოს ფოსფორილაზის კატალაზური მოქმედება, რის შედეგად გლიკოგენი იწყებს ინტენსიურ ფოსფოროლიზს და დიდი ოდენობით გროვდება გლუკოზო-1-ფოსფატი.

ფერმენტის მოქმედების რეგულაციაზე დიდ გავლენას ახდენს არის ქიმიური შეჰადგენლობა. მაგალითად, კარგად არას ცნობილი პ ა ს ტ ე რ-მ ე რ-ჰო ფ ის ეფექტი, რომელიც დაკავშირებულია ფერმენტული გარდაქმნების მიმართულების ცვლილებასთან ჟანგბადის ზეგავლენით. კარგად არის შესწავლილი აგრეთვე ანტიმეტაბოლიტების მოქმედების მექანიზმი. მათა ზეგავლენა ისაზღვრება გარკვეული ფერმენტული გარდაქმნის შეკავებით.

განსაკუთრებული მნიშვნელობა ფერმენტული მოქმედების რეგულაციაში ენიჭება მეტაბოლიტებს. ამ გზით რეგულაციის საფუძველს წარმოადგენს კონკურენტული შეკავება და უარყოფითი უკუკავშირის მექანიზმი. ამგვარი რეგულაციის მაგალითს წარმოადგენს სუქცინატდეჰიდროგენაზის მოქმედების შეკავება მჟაუნმმარმეავათი. როგორც ცნობილია, მჟაუნმმარმეავა წარმოიშობა ვაშლის მჟავადან ლიმონის მჟავას ციკლის უკანასკნელ სტადიაზე მალატდეჰიდროგენაზის კატალიზური მოქმედებით. მჟაუნმმარმეავას დაგროვება იწვევს სუქცინატდეჰიდროგენაზის შეკავებას იმიტომ, რომ ის უკავშირდება ამ ფერმენტების აქტიურ ცენტრებს და ზელს უშლის ქარვის მჟავას, წარმოშვას კომპლექსი ფერმენტთან. კონკურენტული შეკავების საიდიდე დამოკიდებულია მჟაუნმმარმეავასა და ქარვის მჟავას კონცენტრაციების შეფარდებაზე. ამ შემთხვევაში კონკურენტული შეკავება გამოწვეულია უარყოფითი უკუკავშირით.

ზემოთ მოტანილ მაგალითში საგულისხმოა ის ფაქტი, რომ ინჰიბიტორი (მჟაუნმმარმეავა) წარმოადგენს ქიმიური გარდაქმნის საბოლოო პროდუქტს და არ არის გარდასაქმნელი სუბსტრატის ანალოგი. ის აკავებს პირველი ფერმენტის არა სინთეს, არამედ მის მოქმედებას. პირველი ფერმენტის (სუქცინატდეჰიდროგენაზის) შეკავებას თან სდევს მომდევნო ფერმენტების მოქმედების აცილება. ეს მოვლენა წარმოადგენს ფერმენტების ალოსტერიული მოქმედების საფუძველს.

§ 11. ფერმენტების კლასიფიკაცია

ვინაიდან ჭერჭერობით ბოლომდე ცნობილი არ არის ფერმენტების ქიმიური ბუნება, ამისათვის მათი კლასიფიკაცია დამყარებულია იმ განსხვავებაზე, რომელსაც ისინი იჩენენ სხვადასხვა სუბსტრატის მიმართ. ფერმენტების მოქმედების განსხვავება გამომდინარეობს მათი სპეციფიკურობიდან, ე. ი. რომელიმე განსაზღვრული ნაერთის გარდაქმნას უბასუზებს განსაზღვრული ფერმენტი: ფერმენტების შესწავლა ამ მხრივ გამომდინარეობს მათი მოქმედების ზასითიდან.

მიღებულია, რომ ფერმენტის სახელწოდება უნდა გამომდინარეობდეს იმ სუბსტრატის სახელწოდებიდან, რომელზეც ის მოქმედებს. სუბსტრატის სახელწოდებას ემატება სუფიქსი „აზა“, მაგალითად, მალტაზა, ლაქტაზა, ამილაზა, ლიბაზა და სხვ. ზოგიერთ ფერმენტს შერჩა ისტორიულად დამკვიდრებული სახელწოდება, მაგალითად, პეპსინი, ტრიპსინი და ერეპსინი.

დღეისათვის ცნობილია 900-მდე სხვადასხვა ფერმენტი. ფერმენტების სიმრავლემ და მათმა არარაციონალურმა დასახელებამ გამოიწვია გაუგებრობათა მთელი რიგი. ამიტომ 1966 წელს შემოღებულია მათი საყოველთაო კლასიფიკაცია და ახალი სახელწოდებები. ახალი კლასიფიკაციის მიხედვით ფერმენტები დაყოფილია ისეთ ჯგუფებად, სადაც გაერთიანებულია გარკვეული ტიპის კატალიზური რეაქციები. ფერმენტები ახლა ატარებენ ისეთ სახელწოდებას, რომელიც უფრო კარგად გამოსახავს მათი მოქმედების ზასითს. ამასთან

შენარჩუნებულია ზოგი ძველი სახელწოდებები, ფერმენტის ე.წ. ტრივალური დასახელებები.

ახალი კლასიფიკაციის მიხედვით ყველა ცნობილი ფერმენტი განაწილებულია შემდეგ კლასებში:

1. ოქსიდო-რედუქტაზები — მონაწილეობას ლებულობენ ნაერთების ჟანგვა-აღდგენით ფერმენტულ გარდაქმნებში.

2. ტრანსფერაზები — რადიკალებისა და ნაშთების ერთი ნაერთიდან მეორეზე გადამტანი ფერმენტებია.

3. ჰიდროლაზები — ააქტივებენ ჰიდროლიზურ რეაქციებს.

4. ლიაზები — კატალიზურად მოქმედებენ $C-C$, $C-O$ და $C-N$ ბმების დაშლაზე და სინთეზზე. რეაქცია დაკავშირებულია ნაერთში CO_2 , NH_3 და H_2O შეყვანასთან და ჩამოშორებასთან.

5. იზომერაზები — ააქტივებენ მოლეკულის იზომერულ გარდაქმნებს.

6. ლიგაზები ანუ სინთეტაზები — მონაწილეობას ლებულობენ იმ სინთეზურ რეაქციებში, სადაც კოფერმენტის როლს ასრულებენ ატფ და სხვა ნუკლეოტიდტრიფოსფატები.

ყოველი ზემოთ მოტანილი ფერმენტის კლასები თავის მხრივ იყოფიან ქვეკლასებად, ხოლო ქვეკლასები კიდევ უფრო მცირე ჯგუფებად.

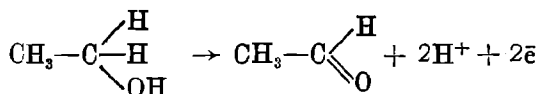
§ 12. ბიოლოგიური ქანავის ფერმენტები

უკვე დიდი ხანია ცნობილი ის ფაქტი, რომ სუნთქვის დროს შთაინთქმება ჟანგბადი და გამოიყოფა ნახშირორჟანგი, რომ სუნთქვა დაკავშირებულია ორგანული ნაერთების წვასთან. რაოდენობა ენერგიისა, რომელიც თავისუფლდება შეთვისებული საკვები ნივთიერების გარდაქმნის შედეგად ორგანიზმში, დაახლოებით უდრის ამ ნივთიერებათა წვის ენერგიას. მაგრამ გაურკვეველი რჩებოდა, თუ როგორ მიმდინარეობს წვა ორგანიზმში დაბალ ტემპერატურაზე. ამ საკითხის შესწავლის შედეგად ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ ორგანიზმში ჟანგვა ორგანული ნაერთის უშუალოდ ჟანგბადთან შეერთებას არ წარმოადგენს. ბიოლოგიური ქანგვა რთული პროცესია, რომელსაც საფუძვლად უდევს ორგანული ნაერთიდან წყალბადის ჩამოშორება და უკანასკნელის ჟანგბადთან დაკავშირება. „წვა“ ორგანიზმში გულისხმობს წყალბადის დაჟანგვას. ორგანული ნაერთი „იწვის“ იმიტომ, რომ ის წყალბადს კარგავს. ორგანული ნაერთის „წვის“ შედეგად საბოლოო პროდუქტის სახით იქმნება ნახშირორჟანგი და წყალი, მაგრამ გზა, რომლითაც ეს პროცესი მიემართება, ის გზა არ არის, რაზედაც თავის დროზე ლავუაზიე მიუთითებდა. მართალია, ბიოლოგიური დაჟანგვის შესახებ ბევრი რამ ჯერ კიდევ უცნობი რჩება, მაგრამ თეორიის მთავარი დებულებები უკვე გამორკვეულია და ამ რთული მოვლენის შესახებ ჩვენ წინაშე ნათელი სურათი ისახება.

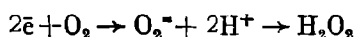
ქ ა ნ გ ვ ა ა დ დ გ ე ნ ი თ ი ს ი ს ტ ე მ ე ბ ი. ორგანული ნაერთის დაჟანგვა შესაძლებელია წარმოვიდგინოთ ან როგორც ჟანგბადთან დაკავშირება, ან მისგან წყალბადის ჩამოშორება. ამ რეაქციებს საფუძვლად უდევს ელექტრონების მიმოქცევა. როდესაც ნაერთს ჟანგბადი უერთდება, ეს იმას ნიშნავს, რომ ნაერთიდან ჟანგბადზე ელექტრონები გადავიდა, ხოლო თვით ნაერთის ნაშთმა დადებითი მუხტების შესაფერისი რაოდენობა შეიძინა. ნახშირბადის ჟანგს შეუძლია დაიკავშიროს ჟანგბადი, დაჟანგვის შედეგად ნახშირბადის ატომში, კოვალენტური ბმის წარმოშობის გამო, კიდევ ორი ელექტრონი ხდება საზიარო.

ცნობილია ისეთი შემთხვევები, სადაც ნაერთის ჟანგბადთან დაკავშირება არ გულისხმობს მის დაჟანგვას. მაგალითად, ჰემოგლობინი იკავშირებს ჟანგბადს, მაგრამ რკინა ვალენტოვნებას არ იცვლის, ე. ი. აქ არ ხდება ელექტრონების გადაადგილება. ჟანგბადის დაკავშირება დამატებითი ბმების საშუალებით ხორციელდება.

წყალბადის ჩამოშორების დროს ორგანული ნაერთი იჟანგება. ამ დროს წყალბადის ელექტრონი გადაეცემა ან ნაერთს, რომელიც იჟანგება, ან რომელიმე სხვა ნაერთს, რომელიც წყალბადის მიმართ აქცეპტორის როლს ასრულებს. როდესაც წყალბადის ატომი ელექტრონს დაკარგავს, ის წყალბადის დადებით იონად — პროტონად გარდაიქმნება. დეჰიდრირების გზით სპირტის დაჟანგვის დროს ადგილი აქვს შემდეგ პროცესს:

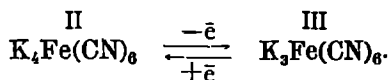


რეაქცია მიმდინარეობს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ სპირტთან ერთად წარმოდგენილია სისტემა, რომელსაც შეუძლია დაიკავშიროს წყალბადი და ელექტრონი, ე. ი. გამოვიდეს წყალბადის აქცეპტორის როლში. ეს ადვილად ხდება, მაგალითად, კოლოიდური პალადიუმის თანდასწრებისას, რომელიც პირველადი სპირტის ჯგუფში აქტივებს ორ ატომ წყალბადს და ელექტრონები ჟანგბადზე გადააქვს, ჟანგბადი მაშინვე უერთდება წყალბადის იონებს და წარმოიშობა წყალბადის ზეჟანგი:



სპირტი ამ რეაქციაში წყალბადისა და ელექტრონების დონატორის როლს ასრულებს, ხოლო მოლეკულური ჟანგბადი — ელექტრონებისა და წყალბადის აქცეპტორის როლს.

გავრცელება აქვს მრავალ ისეთ რეაქციას, სადაც ჟანგბადი და წყალბადი მონაწილეობას არ ღებულობენ და ნაერთში მხოლოდ ვალენტოვნების ცვლილებას აქვს ადგილი. ვალენტოვნების ცვლილება გულისხმობს ელექტრონის შეძენას ან დაკარგვას. ასეთი რეაქციების მაგალითს წარმოადგენს ქლორის საშუალებით ორვალენტოვანი რკინის სამვალენტოვნად დაჟანგვა.



ზემოთ მოტანილ მაგალითში რკინის დაჟანგვა დაკავშირებულია ორვალენტოვანი რკინის მიერ ელექტრონის დაკარგვასთან. ამ პროცესის მსვლელობა უზრუნველყოფილია ელექტრონის აქცეპტორის თანდასწრებით. აქცეპტორის როლს ასრულებს ქლორი.

მაშასადამე, ჟანგვის პროცესისათვის დამახასიათებელია დასაჟანგავი ნივთიერების მიერ ელექტრონის დაკარგვა. რეაქცია მაშინ მიმდინარეობს, თუ ერთდროულადაა წარმოდგენილი სისტემა, რომელსაც ელექტრონის მიღება შეუძლია. დეჰიდრირების შემთხვევაში, როდესაც ნაერთი ელექტრონთან ერთად წყალბადსაც კარგავს, წყალბადი და ელექტრონი ერთდროულად კავშირდება აქცეპტორის მიერ, ე. ი. ჟანგვა-აღდგენა ერთ მთლიან პროცესს წარმოადგენს. ჟანგვა მაშინ ხერხდება, თუ ერთდროულად აღდგენა მიმდინარეობს.

რადგან ჟანგვა-აღდგენის პროცესი ელექტრონების მიმოქცევასთან არის დაკავშირებული, შესაძლებელი ხდება პროცესის ენერგეტიკული დონე ელექტრული პოტენციალის საშუალებით განვსაზღვროთ. თუ Ox -ით აღნიშნავთ სისტემის დაჟანგული ფორმის, ხოლო Red -ით მისი აღდგენილი ფორმის კონცენტრაციას, მაშინ ჟანგვა-აღდგენითი სისტემის პოტენციალი E_n უდრის

$$E_n = E_o + 0,060 \log \frac{Ox}{Red}$$

განტოლებაში E_o -თი აღნიშნულია სისტემის პოტენციალი, როდესაც დაჟანგული ფორმის კონცენტრაციის შეფარდება აღდგენილთან უდრის ერთს. განტოლებიდან გამოვძინაროთ, რომ ჟანგვა-აღდგენითი პოტენციალი მით უფრო მეტი იქნება, რაც უფრო მეტი რაოდენობითაა წარმოდგენილი სისტემაში დაჟანგული ფორმა.

ჟანგვა-აღდგენითი ერთი სისტემის მეორესთან შედარებისათვის გამოვიან იმ პოტენციალიდან, როდესაც შეფარდება Ox/Red უდრის ერთს. ჟანგვა-აღდგენითი პოტენციალი წარმოადგენს სისტემის უნარს შეიერთოს ან დაკარგოს ელექტრონები, ე. ი. წარმოადგენს ჟანგვისა თუ აღდგენის მისწრაფების საზომს. ამ გზით შესაძლებელი ხდება სისტემის ჟანგვის თავისუფალი ენერგია გამოვიანგარიშოთ.

ჩვეულებრივ, ჟანგვა-აღდგენითი პოტენციალი ისაზღვრება ინერტული (პლატინის) ელექტროდით და მას ხშირად რედოქსიპოტენციალს უწოდებენ. ეს პოტენციალი მიუთითებს სისტემის აღდგენის თუ ჟანგვის მზადყოფნას. მაგრამ არაფერს ლაპარაკობს იმის შესახებ, თუ რა სიჩქარით წავა რეაქცია. შეიძლება მხოლოდ ითქვას, რომ სისტემა, რომელსაც უფრო დაბალი პოტენციალი აქვს, იჟანგება, ხოლო სისტემა, რომელსაც მაღალი პოტენციალი ახასიათებს, აღდგება.

შესწავლილია რედ-ოქსი სისტემების მთელი რიგი, რომელთაც ახასიათებთ უკუქცევადი ჟანგვა-აღდგენა. ამ სისტემების ჯგუფს ეკუთვნის მეთილენის ლურჯი, პიოცინინი, დიქლორფენილინდოფენილი. ყველა ამ საღებავს შეუძლია უკუქცევით დაიჟანგოს.

უჩრდოვანი შეიცავს უკუქცევადი ჟანგვა-აღდგენითი სისტემების მრავალ წარმომადგენელს. მათ რიცხვიდან ქვემოთ მოყვანილია ზოგიერთი:

რძისა და პიროყურძნის მჟავა
ქარვისა და ფუმარის მჟავა
ასკორბინისა და დეჰიდროასკორბინის მჟავა
აღდგენილი და დაჟანგული ციტოქრომი
აღდგენილი და დაჟანგული ნად-ი
აღდგენილი და დაჟანგული რიბოფლავინი
აღდგენილი და დაჟანგული გლუტათიონი

უჩრდოვანი ზემოთ მოყვანილი სისტემების შეფარდებები შეიძლება ძალიან დიდ ფარგლებში იცვლებოდეს და ამიტომ უჩრდოვანი არის რედოქსიპოტენციალი არ გამოხატავს რომელიმე ერთი განცალკევებული სისტემის პოტენციალს. მხედველობაში უნდა ვიქონიოთ, რომ ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის განტოლება გამოყვანილია იმ დებულებიდან, რომ სისტემის შემადგენელი კომპონენტები დინამიკურ წონასწორობაში იმყოფება. ცოცხალი სისტემა კი არასდროს წონასწორობაში არ არის ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციების მიმართ. ამი-

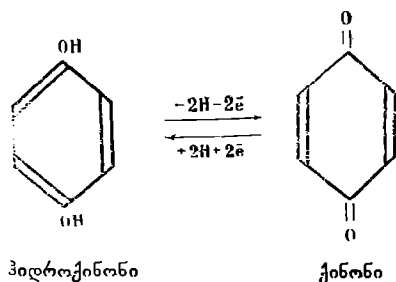
ტომ რედოქსიპოტენციალიდან გამომდინარე ძნელია ვიქონიოთ მსჯელობა ცოცხალ სისტემაში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლაზე. რედოქსიპოტენციალების შესწავლას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცალკეული ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციების დახასიათებისათვის და ცოცხალ უჯრედში მიმდინარე პროცესებში მისი მონაწილეობის გარკვევისათვის. ქვემოთ ცხრილში მოყვანილია ზოგიერთი რედოქსისისტემის ჟანგვა-აღდგენითი პოტენციალები.

რედოქსიპოტენციალები

ჟანგვა-აღდგენითი სისტემები	t	pH	პოტენციალი მილი-ვოლტებში
რძის მჟავა — პიროყურძნის მჟავა	37°	7,3	—960
ქარვის მჟავა — ფუმარის მჟავა	37°	7,01	+1
ჰიპოქსანტინი — კსანტინი	—	7,0	—371
ციტოქრომი	30°	7,0	+123
ასკორბინის მჟავა—დეჰიდრო-ასკორბინის მჟავა	—	7,0	+6,6
რიბოფლავინი	20°	7,0	—186
ყვითელი ფერმენტი	20°	7,0	— 60
ლიზამიდ-დეჰიდროფენაზა	20°	7,0	—185

უმეტეს შემთხვევაში ჟანგვა-აღდგენით სისტემებში წონასწორობის დამყარებას დაქანგულსა და აღდგენილ კომპონენტებს შორის დიდი დრო სჭირდება. ეს პროცესი ჩქარდება კატალიზატორის საშუალებით.

ჟანგვა-აღდგენითი სისტემის კლასიკურ მაგალითს წარმოადგენს სისტემა ჰიდროქინონი — ქინონი. ჰიდროქინონი აღდგენილი ფორმაა, ხოლო ქინონი— დაქანგული.



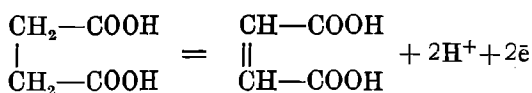
როდესაც ჰიდროქინონს წყალში მოვათავსებთ, მისი გარკვეული რაოდენობა გადადის ქინონში და მათ შორის მყარდება წონასწორობა. წონასწორობის

კონსტანტა — K ისაზღვრება განტოლებით: $K = \frac{Ox}{Red}$, სადაც Ox ქინონია და

Red ჰიდროქინონი. თუ ამ სისტემაში მოთავსდა ინერტიული ელექტროდი, მაგალითად, პლატინა, შეგვიძლია აღმოვაჩინოთ, რომ ხსნარში ჰიდროქინონის და ჟანგვის შედეგად წარმოშობილ ელექტრონებს მისწრაფება აქვს გადავიდეს მეტალზე. შეიძლება გამოვიანგარიშოთ, თუ რა მუშაობა შესრულდება ელექტრონების ხსნარიდან მეტალზე გადატანის დროს, აუ გვეცოდინება ჰიდრო-

ქინონის ის რაოდენობა, რომელიც ქინონად დაიჟანგა და რა პოტენციალით ხდება ეს პროცესი.

ბიოლოგიური ქანგვა-აღდგენითი სისტემები. ბიოლოგიური რედოქსისისტემის მაგალითს წარმოადგენს ქარვის მჟავა — ფუმარის მჟავა:



ამ სისტემის რედოქსიპოტენციალი, როდესაც დაჟანგული და აღდგენილი ფორმების კონცენტრაციების შეფარდება უდრის ერთს, აღწევს — 960 მილივოლტს. ამ სიდიდეზე წარმოდგენა რომ ვიქონიოთ, საჭიროა ზოგიერთი შედარება გავაკეთოთ. ის სისტემები, რომელთა რედოქსიპოტენციალი წყლის რედოქსიპოტენციალზე (+ 1230 მვ) ნაკლებია, პერზე იჟანგება. იმ სისტემებს კი, რომელთა პოტენციალი ამ რიცხვზე მეტია, აღდგენის ტენდენცია აქვს. რადგან ქარვის — ფუმარის მჟავას რედოქსიპოტენციალი — 960 მვ-ს უდრის, ამიტომ პერზე მისი წონასწორობა მარჯვნივ უნდა გადაიხაროს, ე. ი. ქარვის მჟავას რაოდენობა ფუმარის მჟავასთან შედარებით უნდა შემცირდეს. მაგრამ რეაქციამ რომ იწარმოოს საჭიროა ზანგრძლივი დრო. მისი აჩქარება უჯრედში წარმოებს სპეციფიკური ფერმენტით.

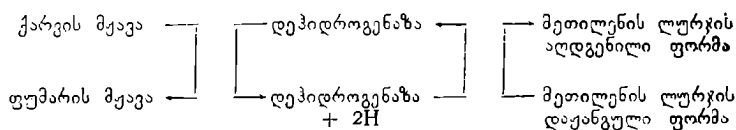
თუ ჩვენ ზემოხსენებული სისტემა შევადარებთ ციტოქრომის სისტემას, რომლის რედოქსიპოტენციალი + 123 მვ-ს უდრის, ირკვევა, რომ ციტოქრომს უნდა ჰქონდეს სხვა სისტემის დაჟანგვის უნარი. როდესაც ციტოქრომი დაემატება ქარვის მჟავას სისტემას, ქარვის მჟავა დაიჟანგება, ე. ი. ის კარგავს ელექტრონებს, ხოლო ციტოქრომი აღდგება, ე. ი. ელექტრონებს ითვისებს.

ქანგვა-აღდგენითი სისტემის მოქმედება უჯრედში მიმდინარეობს ფერმენტების თანდასწრებით. ამ ფერმენტებს უწოდებენ დეჰიდროგენაზებს, რადგან ისინი ნაერთში წყალბადს აქტივებენ, დეჰიდროგენაზების თანდასწრებით რეაქციის წონასწორობის მდგომარეობა უფრო ადრე მყარდება.

იმ შემთხვევაში, როდესაც ხსნარში ფერმენტთან ერთად აიღება ორი ქანგვა-აღდგენითი სისტემა, რომელთა რედოქსიპოტენციალი ერთიმეორისაგან განსხვავდება, ცალკეული სისტემის დაჟანგულსა და აღდგენილ ფორმათა შორის წონასწორობა იცვლება და ადგილი აქვს რეაქციის ერთი მიმართულებით გადახრას. მაგალითად, თუ ხსნარში, სადაც წარმოდგენილია ფერმენტი და ქარვის მჟავა, შევიტანებ სისტემას, რომლის რედოქსიპოტენციალი ქარვის მჟავას — ფუმარის მჟავას სისტემის რედოქსიპოტენციალზე მეტია, მაშინ ადგილი აქვს ქარვის მჟავას დეჰიდრირების წონასწორობის გადახრას ფუმარის მჟავასაკენ. მეორე სისტემა, რომლის რედოქსიპოტენციალი პირველზე დიდია, გამოდის წყალბადისა და ელექტრონების აქცეპტორად. შედეგად ხსნარში გროვდება ფუმარის მჟავა და მეორე სისტემის აღდგენილი ფორმა.

ჩვეულებრივად ცდებში წყალბადის აქცეპტორებად იყენებენ მეთილენის ლურჯს, საღებავს, რომლის რედოქსიპოტენციალი საკმაოდ დიდია. აღდგენისას მეთილენის ლურჯი გადადის უჯერულ ლეიკო-ფორმაში. ქვემოთ მოტანილია სქემა, რომლითაც ირკვევა ორი ქანგვა-აღდგენითი სისტემის ურთიერთდამოკი-

დებულება. რეაქციის ერთი ციკლის დროს წყალბადის ორი ატომი დაუკავშირდება ფერმენტს და მეთილენის ლურჯზე გადაიტანება. შედეგად ქარვის მქავეს ორი მოლეკულა იქანგება და მეთილენის ლურჯის ერთი მოლეკულა აღდგება. წონასწორობის მდგომარეობა დამოკიდებულია მორეაგირე კომპონენტების კონცენტრაციაზე და მათ რედოქსიპოტენციალზე.



წყალბადის გადასვლა ქარვის მქავადან საღებავზე მიმდინარეობს მანამდე, სანამ წარმოშობილი საღებავის ლეიკო-ფორმა იმავე სიჩქარით არ მისცემს თავის წყალბადს ფუმარის მქავას. წონასწორობის მდგომარეობა ისაზღვრება თერმოდინამიკურად, მაქსიმალური მუშაობის სიდიდით. წონასწორობა დამყარდება, როდესაც ორივე სისტემის რედოქსიპოტენციალი გათანაბრდება. აქედან გამომდინარე, გასაგები ხდება, რომ ფერმენტის დასწრებისას ქარვის მქავას მცირე რაოდენობის შემთხვევაში მეთილენის ლურჯის დიდი რაოდენობა გამოიწვევს რეაქციის გადახრას ქარვის მქავას უმეტესი ნაწილის ფუმარის მქავად გარდაქმნისაკენ. მაგრამ თუ პროცესი ქანგბადის თანდასწრებით მიმდინარეობს, მაშინ მეთილენის ლურჯის მცირე რაოდენობაც საკმარისია, რომ ქარვის მქავას დიდი რაოდენობა დაიქანგოს ფუმარის მქავად. ეს მოხდება იმიტომ, რომ მეთილენის ლურჯი, როგორც კი აღდგება დეჰიდროგენაზას მიერ, მაშინვე დაიქანგება ქანგბადით და ამით მას ხელასლა ენიჭება უნარი დაიკავშიროს ქარვის მქავადან დეჰიდროგენაზას მიერ გადმოტანილი წყალბადი.

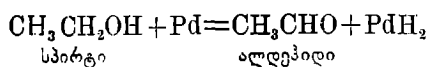
ფერმენტი ასრულებს ზემოთ აღნიშნულ ქანგვა-აღდგენით რეაქციაში კატალიზატორის როლს. ყოველი ციკლის შემდეგ ის პირვანდელ მდგომარეობაში აღდგება და ამიტომ მის მცირე რაოდენობას შეუძლია რეაქცია უსაზღვრო დიდი დროის განმავლობაში გააქტივოს.

დაქანგვა დეჰიდრირების გზით. ჯერ კიდევ ვ. პალადინმა 1912 წელს წამოაყენა დებულება, რომ ნაერთის უჯრედში დაქანგვა მიმდინარეობს წყალბადის წართმევის, ე.ი. დეჰიდრირების გზით. ვ. პალადინის თეორიიდან გამომდინარეობდა, რომ სუბსტრატის დაქანგვაში ქანგბადი უშუალო მონაწილეობას არ ღებულობს. მისი აზრით, ბიოლოგიურ დაქანგვაში მნიშვნელობა ენიჭება არა ოქსიდაზებს, არამედ ე.წ. ქრომოგენებს — პიგმენტებს, რომლებიც ფართოდაა გავრცელებული მცენარეებში. მცენარეებში ქრომოგენები ჩვეულებრივ დაქანგულ მდგომარეობაში იმყოფებიან, რადგან ჰაერის ქანგბადის საშუალებით ძალიან ადვილად იქანგებიან. მაგრამ, როდესაც ქრომოგენი კონტაქტში მოდის სუბსტრატთან, ის გადადის ლეიკო, უფერულ ფორმაში სუბსტრატიდან წყალბადის წართმევის გამო. აღდგენილი ქრომოგენი შემდეგ ისევ იქანგება ქანგბადით. ქანგბადის რაღი, ვ. პალადინის აზრით, იმაში მდგომარეობს, რომ ის უერთდება ქრომოგენებში გააქტივებულ წყალბადს და საბოლოოდ წყალი წარმოიშობა. როგორც ირკვევა, ქრომოგენების დაქანგვაში მონაწილეობას უნდა ღებულობდეს ფერმენტი პოლიფენოლოქსიდაზა, რომელიც აღდგენილ პოლიფენოლებს ქანგავს, ე.ი. მათ წყალბადს

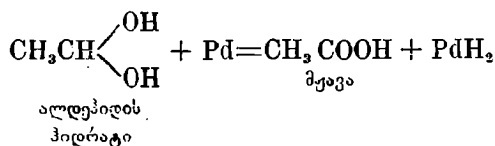
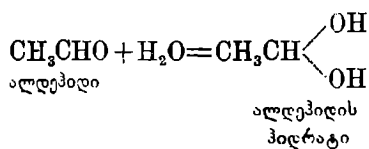
ართმევს და საბოლოოდ წყალი წარმოიშობა. ამ რეაქციაში ქრომოგენები სუბსტრატისა და დამჟანგველ ფერმენტის შორის შუამავლის როლს ასრულებენ.

ვ. პ ა ლ დ ი ნ ი ს იდეები შემდეგში ტუ ნ ბ ე რ გ მ ა და ვ ი ლ ა ნ - დ მ ა განავითარეს. ტუ ნ ბ ე რ გ მ ა გამოიყენა მეთილენის ლურჯი ცდებში, სადაც შეისწავლებოდა ქსოვილთა სუსპენზიებში სხვადასხვა სუბსტრატის დეჰიდრირების ინტენსივობა. ამ გზით გაარკვეეს მთელი რიგი შუალედი პროდუქტების ბიოქიმიური გარდაქმნის კანონზომიერებანი.

დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ვილანდის გამოკვლევებს დეჰიდრირების თეორიისათვის და მის ექსპერიმენტულად დასაბუთებაში. მან დაამტკიცა, რომ სპირტის დაჟანგვა აცეტალდეჰიდად და შემდეგ მკავად შესაძლებელი ხდება თავისუფალი ჟანგბადის მოჭმარების გარეშეც დეჰიდრირების გზით. ამ მიზნის მისაღწევად გამოყენებული იყო კოლოიდური პალადიუმი, რომელიც წყალბადის დამჭერის როლს ასრულებდა.



ალდეჰიდები აგრეთვე პალადიუმის თანდასწრებისას იჟანგებიან, მაგრამ ამ დროს მონაწილეობას ლებულობს წყალი.

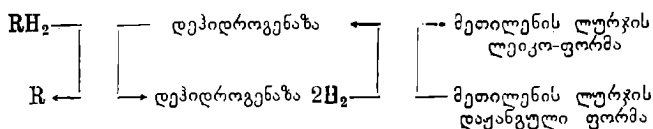


ვ ი ლ ა ნ დ მ ა გაარკვია, რომ დეჰიდრირების დროს ერთი ნივთიერების დაჟანგვას აუცილებლად თან სდევს მეორე ნივთიერების აღდგენა. რეაქციაში აუცილებელია სამი კომპონენტის მონაწილეობა: წყ ა ლ ბ ა დ ი ს დ ო ნ ო - რ ი ს, წყ ა ლ ბ ა დ ი ს ა ქ ე ე კ ტ ო რ ი ს ა და კ ა ტ ა ლ ი ზ ა ტ ო რ ი ს.

ვ ი ლ ა ნ დ მ ა და ტუ ნ ბ ე რ გ მ ა მრავალი ცდა დააყენეს, რის შემდეგ აღმოაჩინეს სხვადასხვა სახის დეჰიდროგენაზა. გამოირკვა, რომ დეჰიდროგენაზები თერმოლაბილურ ნივთიერებებს წარმოადგენენ და მათი აქტივობა დამოკიდებულია pH-ზე. დეჰიდროგენაზები ფერმენტული უხამებისადმი და ხშირად ნარკოტიკებისადმიც მგრძნობიარობას იჩენენ. აღმოჩენილი იყო აგრეთვე დიდი მნიშვნელობის ფაქტი, რომ დეჰიდროგენაზების უმეტესობა აქტივობის გამოსამქლავნებლად თხოულობს კოფერმენტის თანდასწრებას. მეორე მნიშვნელოვანი აღმოჩენა იმაში მდგომარეობდა, რომ მრავალი დეჰიდროგენაზას შემთხვევაში ჟანგბადი მის მიერ გააქტივებული წყალბადის აქცეპტორის არ წარმოადგენს. ზაქმე იმაშია, რომ დეჰიდროგენაზას მიერ გააქტივებუ-

ლი წყალბადი აერობულ პირობებში უნდა კავშირდებოდეს ჟანგბადთან წყალბადის ზეჟანგის წარმოშობით, ე. ი. უნდა ხდებოდეს ჟანგბადის აღდგენა ისე, როგორც ეს ხდება მეთილენის ლურჯის შემთხვევაში.

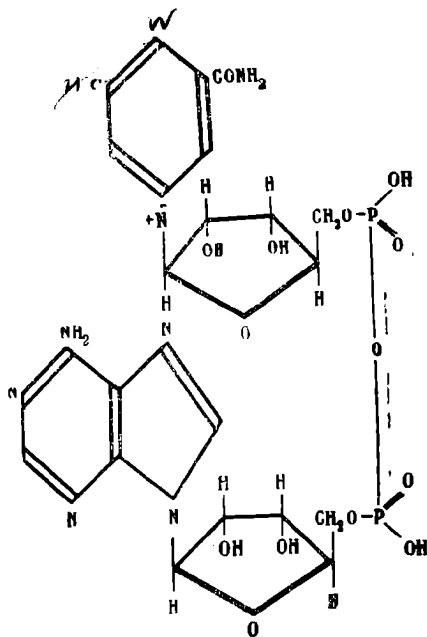
მაგრამ იმ ცდებში, სადაც მეთილენის ლურჯის ნაცვალად დეჰიდროგენაზა წარმოებდა ჟანგბადის თანდასწრებისას, მხოლოდ ზოგიერთი დეჰიდროგენაზა იჩენდა აქტივობას. აღმოჩნდა, რომ ჟანგბადსა და დეჰიდროგენაზას შორის კიდევ დამატებითი სისტემის არსებობაა საჭირო, რომ დეჰიდროგენაზას მიერ გააქტივებული წყალბადი ჟანგბადს შეუერთდეს. მეთილენის ლურჯის დამატება მრავალ შემთხვევაში ხელს უწყობს დეჰიდროგენების დაუბრკოლებლად წარმოებას. ეს შეგვიძლია ასეთი სქემით წარმოვიდგინოთ:



დეჰიდროგენაზების უმეტესობას უნარი აღმოაჩნდა წყალბადის აქცეპტორის სახით მოიხმაროს ჟანგბადის შემცველი, მაგალითად, მეთილენის ლურჯი. დეჰიდროგენაზების ამ ჯგუფს ეწოდება ანაერობული დეჰიდროგენაზები. მათ შეუძლიათ დეჰიდროგენაზა აწარმოონ ჟანგბადის მოხმარების გარეშე, თუ მიეწოდა წყალბადის შესაფერისი აქცეპტორი. მეორე მხრივ, აღმოჩენილია დეჰიდროგენაზების ისეთი წარმომადგენლებიც, რომლებიც რეაგირებენ მხოლოდ ჟანგბადთან ყოველივე შემცველის გარეშე. ასეთი დეჰიდროგენაზები წყალბადის აქცეპტორად მხოლოდ ჟანგბადს მოიხმარებენ და ამიტომ მათ აერობული დეჰიდროგენაზები ეწოდება.

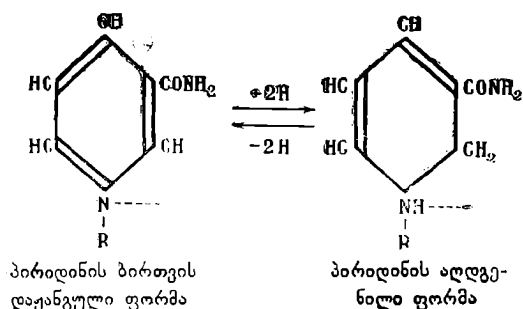
დეჰიდროგენაზების კოფერმენტები ანუ კოენზიმი-ბი. მცირე გამოთქმის გარდა დეჰიდროგენაზების მიერ გააქტივებული წყალბადი, როგორც აღნიშნული იყო, უშუალოდ ვერ უკავშირდება ჟანგბადს. წყალბადსა და ჟანგბადს შორის დეჰიდროგენაზას გარდა კიდევ ერთი ან რამდენიმე შუამავალი არსებობს. ირკვევა, რომ ჟანგვა რამდენიმე ენერგეტიკულ საფეხურს გაივლის, სანამდე საბოლოო პროდუქტი მიიღებოდეს. საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ერთი დონიდან მეორეზე გადასვლა უკუქცევადი რეაქციების საშუალებით ხდება, რაც სისტემის თავისუფალი ენერგიის მთლიანი გამოყენების შესაძლებლობას უზრუნველყოფს. ნაერთის ქიმიური პოტენციალის გამოყენების თვალსაზრისით, რომელიმე სხვა სისტემასთან შედარებით, ცოცხალ სისტემას ენიჭება უპირატესობა. შუამავლის როლს დეჰიდროგენაზასა და წყალბადის საბოლოო აქცეპტორს შორის ასრულებენ კოენზიმები. ჯერჯერობით ცნობილია ოთხი კოდეჰიდროგენაზას ქიმიური ბუნება და მოქმედების ხასიათი.

ნიკოტინამიდ-ადენინ-დინუკლეოტიდი (ნად) და ნიკოტინამიდ-ადენინ-დინუკლეოტიდ-ფოსფატი (ნად-ფ) ქიმიური თვალსაზრისით წარმოადგენენ დინუკლეოტიდებს. განსხვავება მათ შორის გამოწვეულია იმით, რომ ერთის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ორი ფოსფორის მჟავა ნაშთი (ნად), ხოლო მეორეს შენებაში — სამი ფოსფორის მჟავა ნაშთი (ნად-ფ). ნად-ი შეიძლება განვიხილოთ როგორც დინუკლეოტიდი, აშენებული ადენინ-ნიკოტინამიდ-დან და ნიკოტინის მჟავას ამიდის ნუკლეოტიდიდან.



ნიკოტინამიდ-ადენინ-დინუკლეოტიდი (ნად)

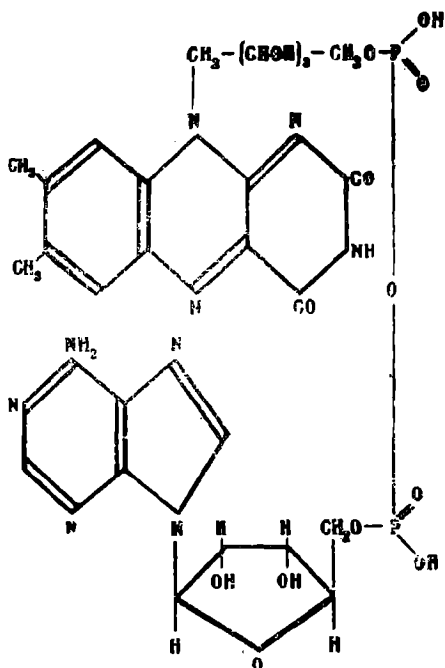
ნად-ის მონაწილეობა დეჰიდრირების პროცესში კარგად არის შესწავლილი. წარმატების მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ მისი შთანთქმის სპექტრი მკვეთრად იცვლება, როდესაც დაჟანგული ფორმა ალდგენილში გადადის. შესაძლებელი ხდება რეაქციის მსვლელობის განსაზღვრა იმის მიხედვით, ალდგენილ თუ დაჟანგულ მდგომარეობაში იმყოფება ნად-ი. სპექტროფოტომეტრული გამოკვლევით დამტკიცდა, რომ ნად-ის მონაწილეობა ჟანგვა-ალდგენით პროცესებში ისაზღვრება პირიდინის ბირთვის აზოტის ვალენტოვნების ცვლილებით:



დეჰიდროგენაზები სუბსტრატის მიმართ დიდ სპეციფიკურობას იჩენენ, ნაერთში წყალბადის გააქტივება წარმოებს მისი შესატყვისი დეჰიდროგენაზას საშუალებით. რაც შეეხება დეჰიდროგენაზების ნად-ისა და ნად-ფ-ისადმი დამოკიდებულებას, აქ ასეთ სპეციფიკურობას ალგული არა აქვს. ერთი და იგივე ნად-ი ემსახურება რამდენიმე დეჰიდროგენაზას წყალბადის ჩამოშორებაში. ნად-ი თავის აქტივობას მთელი სიძლიერით ამჟღავნებს მას შემდეგ, რაც ის შესაფერის დეჰიდროგენაზას დაუკავშირდება. მეორე მხრივ, სუბსტრატში წყალბადი აქტივდება დეჰიდროგენაზასთან რეაგირების შემდეგ. ამგვარად,

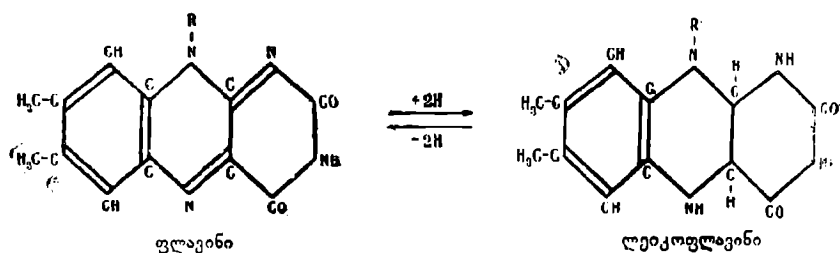
წყალბადის გადატანა სუბსტრატიდან ნაღ-ზე უნდა ზღებოდეს ერთ მთლიან კომპლექსში.

ფ ლ ა ვ ი ნ ის კოფერმენტები. აღმოჩენილია ისეთი დეჰიდროგენაზებიც, რომლებიც საერთოდ არ საჭიროებენ კოფერმენტების დახმარებას გააქტივებული წყალბადის მეთილენის ლურჯზე ან ქანგბადზე გადატანაში. მეორე მხრივ, გამოირკვა, რომ ნაღ-ისა და ნაღ-ფ-ის გარდა არსებობს კიდევ კოფერმენტები, რომლებიც მონაწილეობენ აერობული დეჰიდროგენაზების მიერ გააქტივებული წყალბადის ქანგბადზე გადატანაში. ამ კოფერმენტების შვებაში მონაწილეობას ლებულობს ან ფოსფორიბოფლავინი (ფლავინმოხონუკლეოტიდი), ანდა ფლავინადენინდინუკლეოტიდი.



ფლავინადენინდინუკლეოტიდი (ფად-ი)

ფოსფორიბოფლავინი წარმოადგენს ფოსფორილირებულ ვიტამინ B₂-ს, ხოლო ფლავინადენინდინუკლეოტიდი (ფად-ი) აშენებულია ადენილის მჟავასა და ფოსფორიბოფლავინისაგან. ამ კოფერმენტების მონაწილეობა ქანგვა-აღდგენით პროცესებში ისაზღვრება ალოქსაზინის ბირთვში წყალბადის შიშვ-ცევით.



ფლავინი

ლეიკოფლავინი

ფლავინის ანუ ალოქსანინის ბირთვის შემცველი ფერმენტები მონაწილეობას ღებულობენ აერობული ანუ ფლავინპროტეიდების დეჰიდროგენაზების შენებაში პროსტეტიული ჯგუფების სახით. ფლავინის აღდგენილი ფორმა პაერზე თავისთავად იჟანგება, ის კარგავს წყალბადს, რომელიც უკავშირდება ქანგბადს წყალბადის ზეჟანგის წარმოშობით.

ცნობილია რამდენიმე ფლავინპროტეიდი, რომელთაც ერთიმეორისაგან პროსტეტიული ჯგუფით ანსხვავებენ. როგორც ირკვევა, ფლავინპროტეიდები ხელს უწყობენ წყალბადის ნად-2H-დან გადატანას ციტოქრომის სისტემაზე. უკანასკნელის საშუალებით კი წარმოებს ქანგბადის აღდგენა წყალბადის ზეჟანგად.

დეჰიდროგენაზების კლასიფიკაცია. დეჰიდროგენაზები შეიძლება დაიყოს სამ ჯგუფად:

1. ანაერობულ დეჰიდროგენაზებს შეუძლიათ დეჰიდრირება აწარმოონ ანაერობულ პირობებში ან კოფერმენტების თანდასწრებით, ანდა უკოფერმენტოდ. ამ ჯგუფს ყველაზე მეტი გავრცელება აქვს.

2. აერობული დეჰიდროგენაზები კატალიზს კოფერმენტების თანდასწრებით აწარმოებენ.

3. აერობული დეჰიდროგენაზები მხოლოდ ქანგბადის თანდასწრებისას მოქმედებენ წყალბადის გამტანების მონაწილეობის გარეშე.

ქანგბადთან დამოკიდებულების გარდა დეჰიდროგენაზების კლასიფიკაციას საფუძვლად შეიძლება კოფერმენტი დავუდოთ, რომელიც გააქტივებული წყალბადის გადატანაში ღებულობს მონაწილეობას.

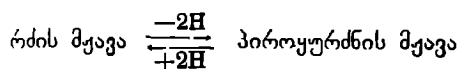
ანაერობული დეჰიდროგენაზები იყოფა ორ ჯგუფად. პირველი ჯგუფი არ საჭიროებს კოენზიმს და დეჰიდრირება უშუალოდ დეჰიდროგენაზით წარმოებს, თუ ამავე დროს წარმოდგენილია წყალბადის აქცეპტორი. ამ ჯგუფს ეკუთვნის:

სუქციინატ დეჰიდროგენაზა ააქტივებს ქარვის მჟავას დაჟანგვას ფუმარის მჟავად. ამ ფერმენტს ახასიათებს ქარვის მჟავასადმი უაღრესად დიდი სპეციფიკურობა. ის ყველა იმ ინჰიბიტორით ინაქტივდება, რომელიც სულფჰიდრილის ჯგუფებთან კავშირდება:

ლაქტატ დეჰიდროგენაზა, რომელიც არ თხოულობს კოენზიმს, წარმოდგენილია საფუარებში და ზოგიერთ მიკროორგანიზმში. ეს ფერმენტი პროსტეტიული ჯგუფის სახით შეიცავს ჰემის ბირთვს. ის ააქტივებს $I(+)$ რძის მჟავას დაჟანგვას პიროყურძნის მჟავად.

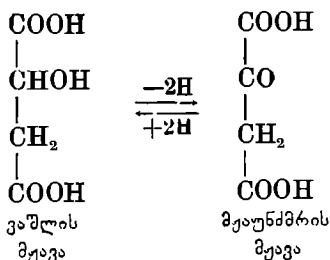
ანაერობული დეჰიდროგენაზების მეორე ჯგუფში პროსტეტიული ჯგუფი არის ან ნად-ი, ანდა ნად-ფ. ნად-ს შემდეგი დეჰიდროგენაზები შეიცავენ:

კუნთის ლაქტატ დეჰიდროგენაზა მიღებულია კრისტალურ ფორმაში. მაშინ, როდესაც საფუერის ლაქტატდეჰიდროგენაზა რეაგირებს რძის მჟავასთან და წყალბადი უშუალოდ მეთილენის ლურჯზე გადააქვს, კუნთის ფერმენტისათვის საჭიროა ერთი დამატებითი შუამავალი ნად-ი. ამ ფერმენტს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება კუნთში მიმდინარე ნახშირწყლების ცვლაში. წონასწორობა:



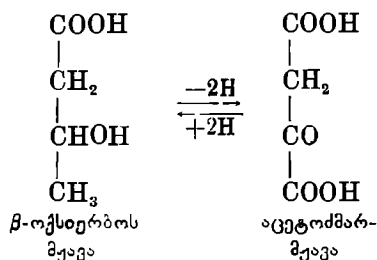
გადახრილია მარცხნივ, ე. ი. ჩვეულებრივ პირობებში პიროყურძნის მჟავა რძის მჟავად უნდა გარდაიქმნეს.

მ ა ლ ა ტ დ ე ჰ ი დ რ ო გ ე ნ ა ზ ა აქტივებს 1(—) ვაშლის მჟავას გარდაქმნას მჟაუნძმრის მჟავად.



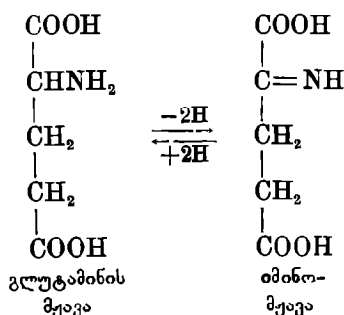
აქაც წონასწორობა გადახრილია მარცხნივ.

ბ-ოქსიერბოს მჟავას დეჰიდროგენაზა გავრცელებულია ცხოველთა ქსოვილებში, გულში და ღვიძლში. ის გარდაქმნის ბ-ოქსიერბოს მჟავას აცეტომარმჟავად:

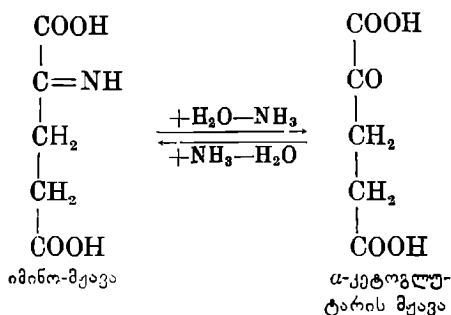


ა ლ კ ო ჰ ო ლ დ ე ჰ ი დ რ ო გ ე ნ ა ზ ა აღმოჩენილია საფუარებში. დამზადებულია კრისტალური ფორმით. შეიცავს სულფჰიდრილის ჯგუფებს. მოქმედებს პირველადსა და მეორად სპირტებზე და გადაყავს ისინი შესაფერისად ალდეჰიდებად და კეტონებად. მისი მოქმედება აქტივდება ნად-ით. წონასწორობა გადახრილია სპირტისაკენ.

1(—) გ ლ უ ტ ა მ ა ტ. დ ე ჰ ი დ რ ო გ ე ნ ა ზ ა გავრცელებული ფერმენტია. ცხოველთა ორგანიზმში მეტი რაოდენობით წარმოდგენილია ღვიძლში. ეს დეჰიდროგენაზა აქტივდება როგორც ნად-ით, ისე ნად-ფ-ით.

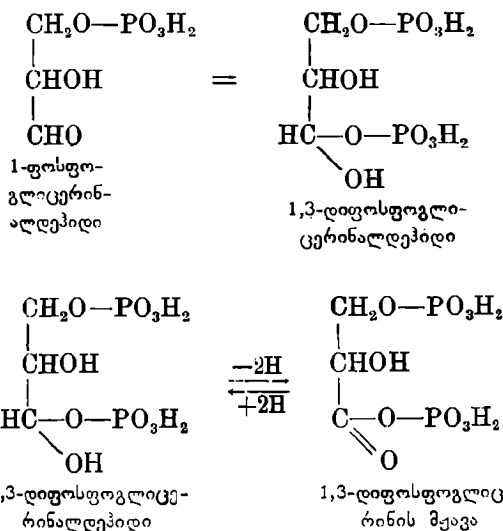


დეჰიდრირების შედეგად მიიღება იმინომჟავა, რომელიც სპონტანურად წყლის საშუალებით იშლება α -კეტო-გლუტარის მჟავად და თავისუფლდება ამონიაკი:



რეაქციის წონასწორობა გადახრილია გლუტამინის მჟავას შექმნისაკენ.

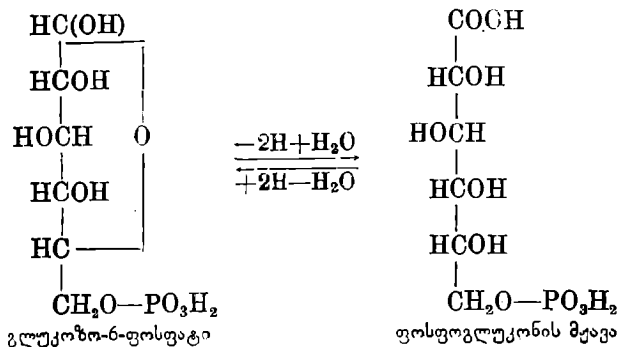
1-3-დიფოსფორიკონის ალდეჰიდის დეჰიდროგენაზას დიდი გავრცელება აქვს. მიღებულია კრისტალური სახით. მგრძნობიარობას იჩენს სულფჰიდრილის ჯგუფის შხამებისადმი. რეაქციის მსვლელობისათვის საჭიროა ფოსფატის იონისა და Mg^{2+} თანდასწრება. დეჰიდრირების მსვლელობის დროს არაორგანული ფოსფატი უკავშირდება ალდეჰიდურ ჯგუფს და მხოლოდ ამის შემდეგ იწყება დეჰიდრირება.



3-ფოსფო-გლიცერინალდეჰიდ-დეჰიდროგენაზას პროსტეტიული ჯგუფი არის გლუტათიონი. ნად-ი ამ რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს როგორც წყალბადის გადამტანი ციტოქრომის სისტემაზე.

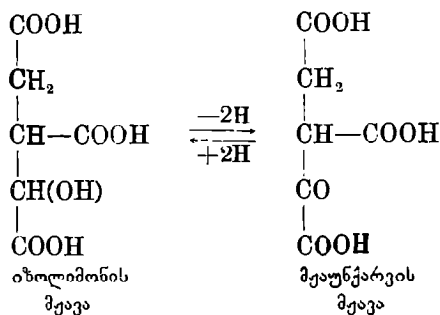
ანაერობული დეჰიდროგენაზების მესამე ჯგუფს ეკუთვნის ფერმენტები, რომელთა პროსტეტიული ჯგუფი არის ნად-ფ.

გლუკოზო-6-ფოსფატის დეჰიდროგენაზა აღმოჩენილია საფუარებში და ერითროციტებში. ყურადღებას იპყრობს იმით, რომ გლუკოზას ერთი ბოლოდან ჟანგავს.



გლუკოზის დეჰიდროგენაზა არაჩვეულებრივი სპეციფიკურობით ხასიათდება. ის სხვა შაქრებზე არ მოქმედებს.

იზოლიმოზის მჟავას დეჰიდროგენაზა ფართოდ არის გავრცელებული მცენარეულსა და ცხოველთა ქსოვილებში. ის 1(—) იზოლიმოზის მჟავაზე მოქმედებს მჟაუნქარვის მჟავას წარმოშობით.



აერობული დეჰიდროგენაზები ანაერობული დეჰიდრაზების მსგავსად შეიძლება გაიყოს ორ ჯგუფად. დეჰიდროგენაზების ერთი ჯგუფი აქტივობას იჩენს მხოლოდ კოფერმენტების თანდასწრებისას. მეორე ჯგუფი მოქმედებს კოფერმენტების მონაწილეობის გარეშე. პირველი ჯგუფი განაგრძობს იმ პროცესს, რომელიც ანაერობული დეჰიდროგენაზების მიერ იწყება. მეორე ჯგუფს დამოუკიდებელივ გადააქვს წყალბადი ენგბაღზე. ამიტომ მათ ოქსიდაზებს უწოდებენ.

კოფერმენტების შემცველი აერობული დეჰიდროგენაზების ჯგუფს ეკუთვნის:

ვარბურგის ყვითელი ფერმენტი აღმოჩენილია 1931 წელს საფუარებში და ერითროციტებში. მისი პროსტეტიული ჯგუფი ფად-ია. ეს ფერმენტი მონაწილეობასღებულობს ნად-ფ-იდან ენგბაღზე წყალბადის გაღატანაში. ის ტიპიურ ფლავოპროტეინს წარმოადგენს.

ციტოქრომრედუქტაზა აგრეთვე ფლავოპროტეინს წარმოადგენს. ის მონაწილეობასღებულობს ციტოქრომის უშუალო აღდგენაში იმ წყალბადით, რომელიც სუბსტრატიდან გადმოიტანება ნად-ფ-ზე. ის ამავე დროს ნად-ფ-ის დამჟანგველი ფერმენტიცა. ნად-ზე ის ვერ მოქმედებს. ამგვარად, ციტოქრომრედუქტაზა ნად-ფ-ისა და ციტოქრომის სისტემას შორის შუამავლის როლს ასრულებს. ამ ფერმენტის პრეპარატი დამზადებულია საფუარებიდან.

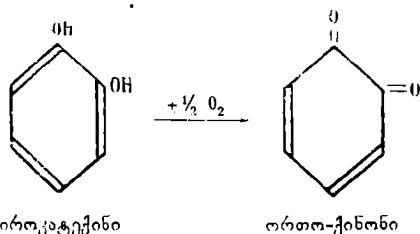
ლიპოამიდ-დეჰიდროგენაზები ანუ ფლავოპროტეიდები ერთიმეორისაგან განსხვავდება მეთილენის ლურჯისა და ჟანგბადისადმი დამოკიდებულებით. გულის კუნთის დიფორაზას აღმოაჩნდა უნარი ნადი-დან გადაიტანოს წყალბადი უშუალოდ ჟანგბადზე. მათი აქტიური ჯგუფი არის ფლავინადენინდინუკლეოტიდი (ფად-ი).

ფად-ი, როგორც პროსტეტული ჯგუფი მონაწილეობას ღებულობს მთელ რიგ ე. წ. ფლავინის ფერმენტების (ფლავოპროტეიდების) შენებაში. მრავალ შემთხვევაში ფლავინის ფერმენტებს გადააქვთ გააქტივებული წყალბადი ციტოქრომულ სისტემაზე. ცნობილია ისეთი ფლავინის ფერმენტებიც, რომელნიც გააქტივებულ წყალბადს გადაიტანენ უშუალოდ ჟანგბადზე წყალბადის ზეჟანგის წარმოშობით.

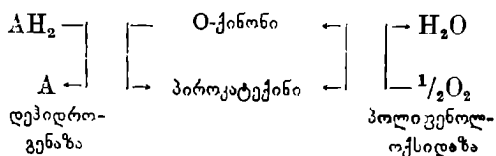
აერობული დეჰიდროგენაზების ჯგუფს, რომელიც კოენზიმების თანდასწრებას არ საჭიროებს, ეკუთვნის:

პოლიფენოლოქსიდაზები გავრცელებულია სოკოებსა და მცენარეულობაში. შეიცავს სპილენძს, რომლის საშუალებით ზერხდება ჟანგბადის გააქტივება და წყალბადის დაჟანგვა. პოლიფენოლოქსიდაზების სუბსტრატი არის ის ნაერთი, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პოლიფენოლები, მაგალითად, პიროკატეჰინი. მისი დეჰიდრირების შედეგად წარმოიშობა შესაფერისი ქინონი.

პოლიფენოლის პირველად დეჰიდრირებას თან სდევს შემდგომი გარდაქმნა, რომელიც შეიძლება თვითნებურად მიმდინარეობდეს. ამ გარდაქმნის დროს წარმოიშობა შედეგილი პროდუქტების მთელი რიგი. ვაშლის, კარტოფილის, ჩაის ფოთლის ფერის შეცვლა დასრესის შემდეგ გამოწვეულია პოლიფენოლოქსიდაზების მოქმედებით.



ორთო-ქინონი, რომელიც პიროკატეჰინის დაჟანგვით მიიღება, შეიძლება აღდგეს სხვა რომელიმე ჟანგვა-აღდგენითი სისტემით, რომლის რედოქსიპოტენციალი ორთო-ქინონზე ნაკლებია, მაგალითად, ასკორბინის მჟავათი. შედეგად ასკორბინის მჟავა დაიჟანგება, ხოლო ორთო-ქინონი აღდგება პიროკატეჰინად. ამით პიროკატეჰინს უნარი ენიჭება მონაწილეობაში მიიღოს ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის შემდეგ ციკლში, ე. ი. პიროკატეჰინი შეიძლება მორიგეობით აღდგეს და დაიჟანგოს მრავალჯერ. ამით იქმნება შესაძლებლობა, რომ პიროკატეჰინმა იმოქმედოს როგორც შუამავალმა სუბსტრატიდან განთავისუფლებულ წყალბადსა და ჟანგბადს შორის. ქვემოთ სქემაში აღდგენილი სუბსტრატი აღნიშნულია $+ AH_2$ -ით, ხოლო მისი დაჟანგული ფორმა — A -თი.

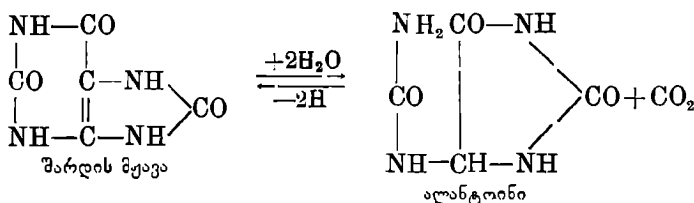


პოლიფენოლოქსიდაზას სისტემას შეუძლია სუბსტრატის დიდი რაოდენობა კატალიზურად გარდაქმნას. ამგვარი მექანიზმით უნდა აიხსნას ე. პ ა ლ დ ი ნ ის თეორია ქრომოგენების მონაწილეობის შესახებ ჟანგვით პროცესებში.

პოლიფენოლოქსიდაზების ჯგუფს ეკუთვნის ფერმენტი p-დიფენოლოქსიდაზა და O-დიფენოლოქსიდაზა. პირველი იზოლირებულია ლაქის ხის რძის წვენიდან. ის მონაწილეობას ღებულობს პოლიფენოლების დაჟანგვის კატალიზში. O-დიფენოლოქსიდაზას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ცხოველთა პიგმენტაციაში. ის ააქტივებს ტიროზინის დაჟანგვას, რის შედეგად იქმნება პიგმენტი — მელანინები.

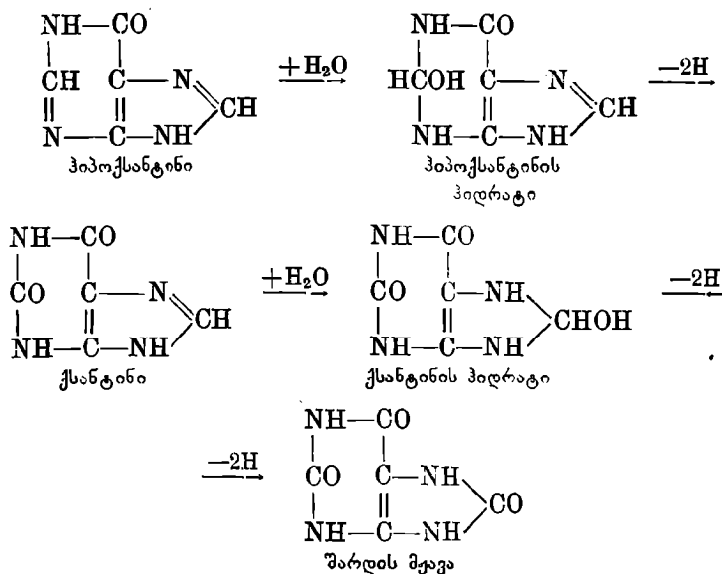
ა ს კ ო რ ბ ი ნ ა ტ ო ქ ს ი დ ა ზ ა გავრცელებულია მცენარეულობაში. ფერმენტი შეიცავს სპილენძს, მისი პრეპარატი დამზადებულია გოგარუჭიდან. ასკორბინის მჟავა ადვილად იჟანგება აგრეთვე პილიფენოლოქსიდაზას საშუალებით.

უ რ ა ტ ო ქ ს ი დ ა ზ ა ააქტივებს შარდის მჟავას დაჟანგვას ალანტონად. ის რამდენიმე ფერმენტის ნარევის უნდა წარმოადგენდეს, რადგან შარდის მჟავას დაჟანგვა დაკავშირებულია არა ერთ, არამედ რამდენიმე რეაქციასთან.



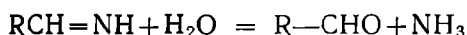
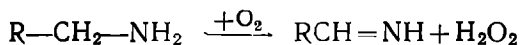
უ რ ა ტ ო ქ ს ი დ ა ზ ა შეიცავს რკინასა და ცინკს ერთდროულად. აღადგენს ჟანგბადს წყალბადის ზეჟანგის წარმოშობით. ეს ფერმენტი დიდი რაოდენობით არის იმ ძუძუმწოვარ ცხოველთა ღვიძლში, სადაც პუტრინების ცვლა მთავრდება არა შარდის მჟავათი, არამედ ალანტონით (მაგალითად, ძაღლი). ურატოქსიდაზა ნაპოვნია მცენარეებშიაც.

ქ ს ა ნ ტ ი ნ ო ქ ს ი დ ა ზ ა ააქტივებს ჰიპოქსანტინის დაჟანგვას ქსანტინად, ხოლო უკანასკნელის — შარდის მჟავად.



ქსანტინოქსიდაზა ურატოქსიდაზას მსგავსად გადაიტანს წყალბადს მოლეკულურ ჟანგბადზე წყალბადის ზეჟანგის წარმოშობით. ქსანტინოქსიდაზას ვპოულობთ ცხოველთა და მცენარეულ ქსოვილებში. მისი აქტიური პრეპარატი დამზადებულია რძისგან, სადაც ის დიდი რაოდენობით არის წარმოდგენილი. ქსანტინოქსიდაზას აგრეთვე აღდეჰიდების დაჟანგვის უნარი აქვს. ეს იმაზეა დამოკიდებული, რომ ქსანტინოქსიდაზა აღდეჰიდების პიდრატებზე მოქმედებს. აღდეჰიდის პიდრატის დეჰიდირების შედეგად წარმოიშობა შესაფერისი ორგანული მჟავა. ქსანტინოქსიდაზას ეს უნარი აიგივებს მას შარდინგერის ფერმენტთან, რომელიც დიდი ხანია აღმოჩენილია რძეში.

მონოამინოქსიდაზა (მაო) მოქმედებას იჩენს ამინებზე, რომლებიც ამინომჟავათა დეკარბოქსილირების შედეგად იქმნებიან.



რეაქციის შედეგად წარმოიშობა აღდეჰიდი, წყალბადის ზეჟანგი და თავისუფლდება ამონიაკი. განსაკუთრებულ ინტერესს იწვევს მისი მოქმედება სეროტონინზე და ადრენალინზე, რის შედეგად იქმნება დაჟანგვის პროდუქტების მთელი წყება (იხ. ადრენალინი).

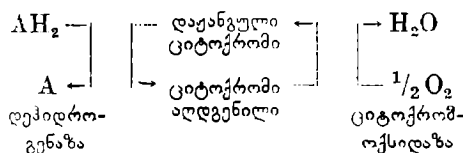
სუნთქვის ფერმენტები. მაშინ როდესაც ვილანდი დაჟანგვის პროცესში უბირატესობას წყალბადის გააქტივებას ანიჭებდა, ვარბურგი ამის საწინააღმდეგოდ ამტკიცებდა, რომ ბიოლოგიური ჟანგვის პროცესში წამყვანი როლი რკინაშემცველ ფერმენტებს ეკუთვნის. ამ ფერმენტების საშუალებით, ვარბურგს აზრით, ზორციელდება ჟანგბადის გააქტივება და მისი კონტაქტი სუბსტრატთან. ეს დასკვნა გამოტანილი იყო მის მიერ ჩატარებული მრავალი ცდიდან მოდელზე, რომელიც რკინას შეიცავდა. ისე როგორც მოდელურ ცდებში, სუნთქვა უჯრედში თითქმის მთლიანად კავდებოდა რეაგენტებით, რომლებიც რკინასთან რეაგირებდნენ. მაგალითად, ციანიდი $n/1000$ კონცენტრაციით 80—90%-ით აკავებს უჯრედის მიერ ჟანგბადის მოხმარებას. უჯრედის სუნთქვა კავდება გოგირდ-წყალბადით და ნარკოტიკებით. რკინაშემცველი ფერმენტების მოქმედების ხასიათის შესწავლის საქმეში განსაკუთრებული მნიშვნელობა ჰქონდა ცდებს ნახშირბადის ჟანგით. ნახშირბადის ჟანგი აკავებს უჯრედის სუნთქვას სიბნელეში, მაგრამ სინათლეზე სუნთქვა ისევ აღდგება. ეს შხამი რკინასთან იძლევა კომპლექსს, რომელიც სინათლეზე იშლება. უჯრედის უნარი, განაახლოს სუნთქვა სინათლეზე ნახშირბადის ჟანგით მოწამვლის შემდეგ, ითვლება ერთ-ერთ მძლავრ არგუმენტად რკინაშემცველი ფერმენტების არსებობის შესახებ. ამ ფერმენტს ვარბურგმა უწოდა სუნთქვის ფერმენტი.

ციტოქრომი. ჯერ კიდევ სუნთქვის ფერმენტის აღმოჩენამდე უჯრედში ცნობილი იყო სხვა რკინაშემცველი პიგმენტები. ეს პიგმენტები კეილინის კვლევის საგნად გახდა და მათ ციტოქრომი ეწოდა. კეილინის მიერ შესწავლილი იყო ციტოქრომების გავრცელება. აღმოჩნდა, რომ ციტოქრომს მეტი თუ ნაკლები რაოდენობით ყველა მცენარეული და ცხოველური წარმოშობის უჯრედი შეიცავს. გამოირკვა, რომ ციტოქრომის რაოდენობის მიხედვით იცვლება უჯრედში სუნთქვის ინტენსივობა.

ციტოქრომის აღმოჩენა უჯრედში დიდ ზომას ატარებს, რადგან ის შთანთქმის დამახასიათებელ სპექტრს იძლევა. კიდევ მეტი, ძალიან

ადვილად ხერხდება ციტოქრომის დაჟანგული და აღდგენილი ფორმის გარკვევა უჯრედის ცხოველმოქმედების პროცესში. უჯრედის სპექტროფოტომეტრიული გამოკვლევების შედეგად აღმოჩნდა, რომ უჯრედში წარმოდგენილია არა ერთი, არამედ რამდენიმე ციტოქრომი. მათგან ყველაზე მეტი რაოდენობით გავრცელებული არის ციტოქრომი c. დღეისათვის აღმოჩენილია სხვადასხვა შთანთქმის სპექტრის მქონე ათი ციტოქრომი.

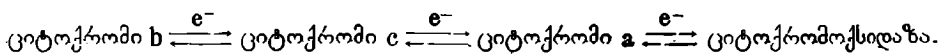
ციტოქრომი c-ს სუფთა პრეპარატი, თუ ის რომელიმე რეაგენტით აღვადგინეთ, ჟანგბადის არეში უბრალო ნჯღრევით ხელახლა აღარ იჟანგება. მაგრამ იმ შემთხვევაში, როდესაც პრეპარატის ხსნარს ცოცხალი უჯრედების პლამგენატი ემატება, ციტოქრომი c მშინვე იჟანგება. ეს იმის დამამტკიცებელია, რომ უჯრედში ციტოქრომის დაჟანგვა ოქსიდაზას საშუალებით უნდა ხდებოდეს. ამ ოქსიდაზას უწოდეს ციტოქრომოქსიდაზა. ციტოქრომოქსიდაზა ვარზურგის სუნთქვის ფერმენტის იდენტურია. ზემოხსენებულიდან გამომდინარე, ციტოქრომ c-ს დამოკიდებულება დეჰიდროგენაზებთან და ციტოქრომოქსიდაზასთან შეიძლება გამოვსახოთ შემდეგი სქემით:



(სქემაში AH_2 -ით აღნიშნულია სუბსტრატი, რომელმაც დეჰიდრირება უნდა განიცადოს, ხოლო A დაჟანგული სუბსტრატია).

ციტოქრომი c წარმოადგენს წყალბადის გადატანის უკანასკნელ ეტაპს, როდესაც უკვე მონაწილეობას ღებულობს ჟანგბადი. ჟანგბადის აღდგენაში მონაწილეობას უნდა ღებულობდეს ციტოქრომოქსიდაზა, რომელიც ციტოქრომში წყალბადს ააქტივებს.

სხვადასხვა ციტოქრომები ერთიმეორეაგან განსხვავდებიან ჟანგვა-აღდგენითი პოტენციალით. ეს პოტენციალი დაბალი აქვს ციტოქრომ b-ს, ხოლო ციტოქრომ c-ს — მაღალი. ელექტრონების გადაცემის ჯაჭვში შემდეგ თანმიმდევრობას აქვს ადგილი:



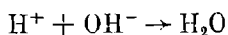
ციტოქრომრედუქტაზა აღადგენს ციტოქრომ b-ს. აქედან ელექტრონი გადაეცემა ჯერ c-ზე, შემდეგ ციტოქრომ a-ზე და საბოლოოდ ციტოქრომოქსიდაზაზე, რომელიც უშუალო მონაწილეობას ღებულობს წყალბადის გადატანაში ჟანგბადზე წყლის მოლეკულის წარმოშობით.

ციტოქრომოქსიდაზა ჟანგავს ციტოქრომ a-ს. ეს რეაქცია დაკავშირებულია ციტოქრომ a-ში Fe^{++} გადასვლასთან Fe^{+++} და ერთდროულად ელექტრონის გადატანასთან ციტოქრომოქსიდაზაზე.

ციტოქრომოქსიდაზა იერთებს ელექტრონს და მისი Fe^{+++} გარდაიქმნება Fe^{++} . ახლა აღდგენილ ციტოქრომოქსიდაზაზე მოქმედებს მოლეკულური ჟანგბადი. ციტოქრომოქსიდაზა იჟანგება, ე. ი. კარგავს ელექტრონს და ერთდროულად ჟანგბადის ერთი ატომი რეაგირებს მოლეკულა წყალთან და მიიღება ორი ჰიდროქსილის იონი

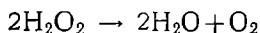


ციტოქრომ a-ს დაჟანგვის დროს წარმოშობილი წყალბადის იონი და ცი-
ტოქრომოქსიდაზას ფერმენტული მოქმედების შედეგად მიღებული ჰიდროქსი-
ლის იონები ერთმეორეს ანეიტრალებენ და საბოლოოდ მიიღება წყალი



კატალაზა აგრეთვე რკინაშემცველ ფერმენტს წარმოადგენს. რკინა
დაკავშირებულია სპეციფიკური შენების მქონე ჰემში. ეს ფერმენტი გავრცე-
ლებულია ყველგან, სადაც კი ჟანგბადის მოხმარებას აქვს ადგილი.

კატალაზა მიღებულია სუფთა კრისტალური პრეპარატის სახით. მისი მო-
ლეკულა შეიცავს 4 ჰემს პროსტეტული ჯგუფის სახით. მას ახასიათებს წყალ-
ბადის ზეჟანგის დაშლის არაჩვეულებრივი მაღალი ფერმენტული აქტივობა.
არის მითითება იმის შესახებ, რომ ის აქტივებს აგრეთვე სხვადასხვა სპირტე-
ბის დაჟანგვას



კატალაზა სპეციფიკურად წყალბადის ზეჟანგზე მოქმედებს, დანარჩენი ზე-
ჟანგების მიმართ ის მცირე აქტივობას იჩენს. ამგვარი ორგანული ზეჟანგების
არსებობა დამტკიცებულია, მაგალითად, კაროტინოიდებში, ტერპენებში და
პოლიფენოლებში.

ჟანგბადს ზეჟანგებში ახასიათებს მომატებული ქიმიური აქტივობა და
ამიტომ ზეჟანგებით ადვილად ხერხდება ისეთი ნაერთების დაჟანგვა, რომლე-
ბიც ჩვეულებრივ პირობებში მოლეკულური ჟანგბადით არ იჟანგებიან.

ცოცხალ უჯრედში ზეჟანგი აქტივდება სპეციალური ფერმენტით — პერ-
ოქსიდაზით. წარმოიშობა სისტემა, სადაც დაჟანგვის პოტენციალი კიდევ უფრო
მომატებულია. ამ გზით შესაძლებელია მცენარეულ ორგანიზმში წარმოებდეს
პოლიფენოლების დაჟანგვა.

პეროქსიდული დაჟანგვის აუცილებელ კომპონენტს ფერმენტი პეროქსი-
დაზა წარმოადგენს. ეს ფერმენტი გავრცელებულია მცენარეულობაში. პეროქ-
სიდული თვისებები ახასიათებს ჰემოგლობინს, კატალაზასა და სხვა ჰემის შემ-
ცველ ფერმენტს. თვით პეროქსიდაზას პროსტეტული ჯგუფი ჰემი არის. აქ-
ტიურ პეროქსიდაზას დიდი რაოდენობით შეიცავს პირშუშა. მიუხედავად იმი-
ა, რომ ცხოველთა ქსოვილებში პეროქსიდაზა ნაპოვნი არ არის, რძიდან გა-
მოყოფილია პეროქსიდაზას კრისტალური პრეპარატი. მისი მოლეკულური
წონა უდრის 4×10^4 .

§18. დამუანგველი ფერმენტების თანამდებრობა ნოქსალატურისა და კლასიფიკაციის პრინციპები

ახალი კლასიფიკაციის მიხედვით ოქსიდორედუქტაზები იყოფა 14 ქვეკლას-
ად. პირველ ქვეკლასს ეკუთვნის ოქსიდორედუქტაზების ის ჯგუფი, რომელიც
მოქმედებს ბმაზე $CH-OH$; მეორე ქვეკლასში გაერთიანებულია ფერმენ-
ტები, რომელნიც აქტივებენ ალდეჰიდისა და კეტონების ჯგუფების შემცველი
ნაერთების აღდგენას. მესამე კლასში წარმოდგენილია ფერმენტები, რომელთაც
მოქმედების უნარი აქვთ $CH-CH_2$ ბმებზე, მეოთხეში — ბმებზე $CH-NH_2$
და ა. შ. ეს ქვეკლასები თავის მხრივ იყოფა შემდეგ უფრო მცირე ჯგუფებად.
პირველ ფერმენტს აქვს თავისი ოთხნიშნაანი შიფრი. მაგალითად შიფრი 1.1.1.1

ნიშნავს, რომ ეს ფერმენტი ოქსიდორედუქტაზის კლასიდან არის, რომ ის ზოგ-მედგებს CH—OH ბმაზე, რომ მისი წყალბადის აქცეპტორი არის ნად-ი და ბო-ლოს, ამ ჯგუფის პირველი წარმომადგენელია ალკოჰოლდეჰიდროგენაზა. ქვე-მოთ მაგალითისათვის მოტანილია ცხრილი, სადაც ჩვენ მიერ განხილული ოქ-სიდორედუქტაზების დახასიათება არის მოცემული.

ლიზიდროგენაზების კლასიფიკაცია, რომელთა პროსტეტული ჯგუფია ნად-ი ანდა ნად-ფ-ი

შიფრი	სახელწოდება ახალი კლასიფიკაციის მიხედვით	ტრევიალური სახელწოდება
1.1.1.1	ალკოჰოლ: ნად-ოქსიდორედუქტაზა	ალკოჰოლდეჰიდროგენაზა
1.3.99.1	სუქცინატ (აქცეპტორი) — ოქსიდორედუქტაზა	სუქცინატდეჰიდროგენაზა
1.1.1.27	L — ლაქტატ: ნად-ოქსიდორედუქტაზა	ლაქტატდეჰიდროგენაზა
1.1.1.37	L — მალატ: ნად-ოქსიდორედუქტაზა	მალატდეჰიდროგენაზა
1.4.1.3	L — გლუტამატ: ნად-ფ-ოქსიდორედუქტაზა	გლუტამატდეჰიდროგენაზა
1.2.1.12	D — გლიცერალდეჰიდ-3-ფოსფატ: ნად-ოქსი-დორედუქტაზა	3-ფოსფო - გლიცერინალდე-ჰიდდეჰიდროგენაზა

ზემოთ ჩამოთვლილი პრინციპებიდან გამომდინარე, ფერმენტები დაშიფ-რულია რიცხვებით. მაგალითად, გლუტამიკოლდეჰიდროგენაზას აქვს შიფრი 1.4.1.3. ამ შიფრში პირველი რიცხვი იმას ნიშნავს, რომ ეს ფერმენტი ოქსიდო-რედუქტაზაა, მეორე რიცხვი (4) ნიშნავს იმას, რომ ფერმენტი მოქმედებს CH—NH_2 ბმაზე, ე. ი. ამინომჟავაზე. მესამე რიცხვით იგულისხმება, რომ წყალბადის აქცეპტორია ნად-ი ანდა ნად-ფ-ი. უკანასკნელი რიცხვით (3) აღინიშ-ნება კონკრეტული ფერმენტის სახელწოდება: L — გლუტამატ ნად-ფ — ოქსი-დორედუქტაზა, ეს სახელწოდება განმარტავს, თუ რომელ რეაქციას ააქტივებს ფერმენტი. ქვემოთ მოტანილია კიდევ ერთი მაგალითი — შიფრით 3.5.3.1. რიცხვი 3 (იხ. გვ. 287) ნიშნავს იმას, რომ ეს ფერმენტი ჰიდროლაზების ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოდეს. მეორე რიცხვი (5) აღნიშნავს ფერმენტის მოქმედების ხა-სიათს, რომ ის ააქტივებს CH—NH_2 არაპეპტიდური ბმის გარდაქმნას. მესამე რიცხვით აღინიშნება, რომ საქმე გვაქვს ხაზობრივ ამილინებთან და უკანასკ-ნელი, მეოთხე რიცხვი, რომ ეს ფერმენტი არის L-არგინინი-ამილინჰიდროლაზა (არგინაზა).

§ 14. ჰიმიური რადიკალების და ნაშთების გადატანა ერთი ნაერთიდან მეორეზე. ტრანსფერაზები

ფერმენტების ეს კლასი აღინიშნება რიცხვით 2, ის აერთიანებს რვა ქვე-კლასს. ტრანსფერაზების მნიშვნელობა იმაში გამოიხატება, რომ, როგორც გა-ირკვა, ნივთიერებათა ცვლა უჯრედში მიმდინარეობს არა მარტო უშუალო დაშლისა და სინთეზის გზით, არამედ რადიკალების, ფუნქციური ჯგუფებისა და ნაშთების ერთი ნაერთიდან მეორეზე გადატანით. იმისდა მიხედვით, თუ რა ნაშთი გადაიტანება ერთი ნაერთიდან მეორეზე, ანსხვავებენ: ერთნაშთი-ბადიანი ჯგუფების (მეთილის, კარბოქსილის, ფორმილის), ალდეჰიდის და კე-ტონის, აცილის ნაშთების (აცეტილის, სუქცინილის), გლიკოზიდის, ალკილის,

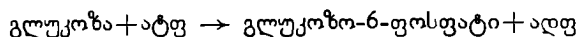
აზოტშემცველი ჯგუფების, ფოსფატის, გოგირდის ტრანსფერაზებს. ქვემოთ მოტანილია ზოგიერთი მათგანის დახასიათება.

ქ ი ნ ა ზ ე ბ ი აქტივებს ფოსფატის ნაშთის გადატანას ერთი მოლეკულიდან მეორეზე. გადამტანის როლს ასრულებს სისტემა: ადენოზინტრიფოსფორისა და ადენოზინდიფოსფორის მქაეა. ცნობილია ფოსფატის ნაშთის გადატანის მრავალი შემთხვევა, მაგრამ მხოლოდ ზოგიერთი რეაქცია არის კარგად შესწავლილი. უკანასკნელთა ჯგუფს ეკუთვნის რეაქცია, რომელიც ადენოზინტრიფოსფატსა და კრეატინს შორის წარმოებს.

ადენოზინტრიფოსფატი + კრეატინი = კრეატინფოსფატი + ადენოზინდიფოსფატი
ამ რეაქციას კუნთისა და ნერვული ქსოვილის მოქმედებაში დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ფოსფოფერაზების საშუალებით წარმოებს ფოსფატის ნაშთის გადატანა მთელ რიგ ნაერთებზე, როგორცაა: პირიდოქსალი, თიამინი, კოენზიმი A, ქოლინი, კრეატინი, არგინინი, შაქრები, გლუტამინის მქაეა, პიროყურძნის მქაეა, ადენოზინდიფოსფორის მქაეა და, ალბათ, მრავალი სხვა, ჯერ კიდევ შეუსწავლელი ნაერთი.

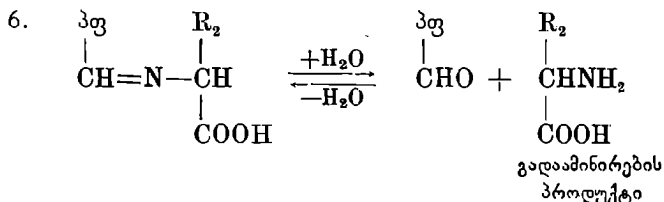
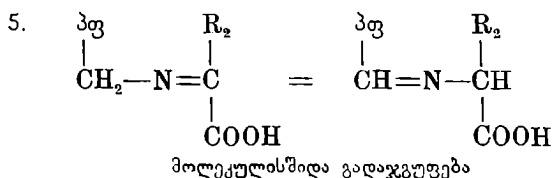
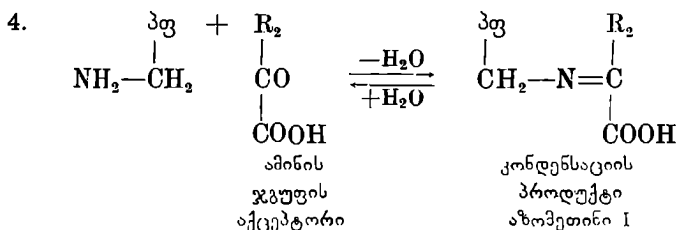
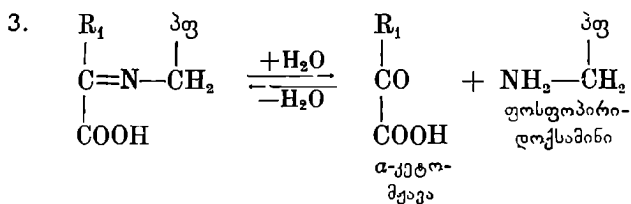
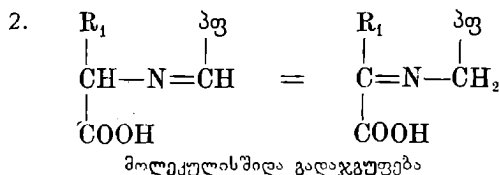
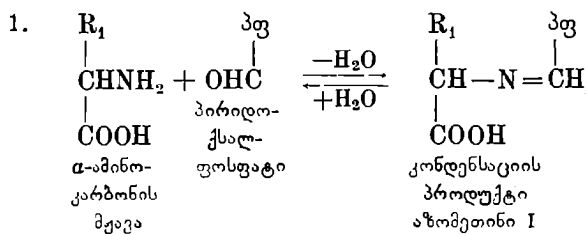
შაქრების ფოსფოფერაზებიდან დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ე. წ. ჰექსოკინაზას, რომელიც აქტივებს ატფ-დან ფოსფატის ნაშთის გადატანას გლუკოზაზე:



საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ფოსფატის გადატანა არ არის დაკავშირებული ერთი ნაერთის დაშლასთან და მეორის სინთეზთან, ე. ი. ამ რეაქციის დროს არ ხდება ფოსფატის ჯგუფის ჩამოშორება და განთავისუფლება.

ამ ი ნ ო ტ რ ა ნ ს ფ ე რ ა ზ ე ბ ი ანუ გადაამინირების ფერმენტები აერთიანებენ ფერმენტებს, რომლებიც აქტივებენ ამინის ჯგუფის გადატანას ამინოდიკარბონის მქაეებიდან კეტო-მქაეებზე. ამ რეაქციის ქიმიური მექანიზმი უკეთესად არის შესწავლილი, ვიდრე რომელიმე სხვა გადამტანი ფერმენტის.

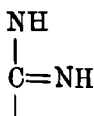
ამინოტრანსფერაზების პროსტეტიული ჯგუფი არის ფოსფოპირიდოქსალი (ფბ—CHO). ამ ჯგუფის საშუალებით ფერმენტი იკავშირებს α-ამინოდიკარბონის მქავას (რეაქცია 1) და წარმოიშობა კონდენსაციის პროდუქტი. გარდაქმნის შემდეგ ეტაპზე კონდენსაციის პროდუქტში ადგილი აქვს მოლეკულის შიდა გადაჯგუფებას, რაც დაკავშირებულია წყალბადის აზოტის ატომიდან ნახშირბადის ატომზე გადაადგილებასთან. ამგვარად, ამინოტრანსფერაზა ფუნქციონირებს ერთდროულად როგორც ჟანგვა-აღდგენითი სისტემა (რეაქცია 2). გადაჯგუფების შემდეგ კონდენსაციის პროდუქტი ჰიდროლიზურად გარდაიქმნება, თავისუფლდება α-კეტო-მქაეა, ხოლო ამინის ჯგუფები კავშირდება პირიდოქსალთან ფოსფოპირიდოქსამინის წარმოშობით (რეაქცია 3). ფოსფოპირიდოქსამინი გარდაქმნის შემდეგ ეტაპზე იკავშირებს იმ კეტო-მქავას, რაზედაც უნდა წარმოებდეს ამინის ჯგუფის გადაცემა. ადგილი აქვს ხელახალ კონდენსაციას. ამ შემთხვევაში ფოსფოპირიდოქსამინის ამინის ჯგუფი კავშირდება კეტო-მქავას კეტო-ჯგუფთან (რეაქცია 4). კონდენსაციის პროდუქტი ხელახლა განიცდის მოლეკულის შიდა გადაჯგუფებას (რეაქცია 5), რის შემდეგ ადგილი აქვს წყლით დაშლას, რომლის დროს ხდება პირიდოქსალფოსფატის რეგენერაცია და ამინის ჯგუფი გადაიტანება α-კეტო-მქავაზე (რეაქცია 6).



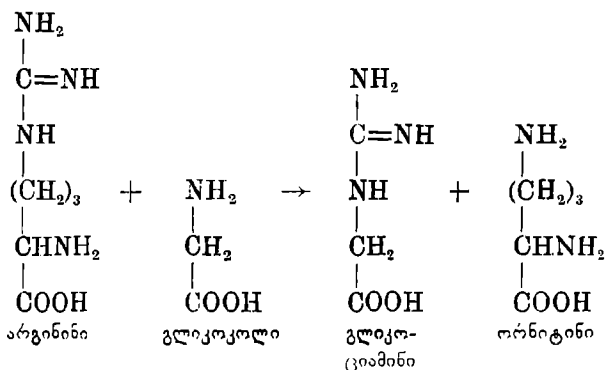
ზემოთ მოტანილი სქემა ნათელ სურათს იძლევა იმ რთული ქიმიური მექანიზმის შესახებ, რომლითაც ხერხდება ამინის ჯგუფის გადატანა ერთი ნაერთიდან მეორეზე. უნდა ვიფიქროთ, რომ სხვა შემთხვევაშიაც ფერმენტსა და სუბსტრატს შორის მსგავსი დამოკიდებულება არსებობს. ეს დამოკიდებულება გამოიხატება შუალედი პროდუქტების წარმოშობაში და ქიმიური ბმების ენერგეტიკული დონის იმგვარ გადაადგილებაში, რის შედეგადაც აღვილდება სუბსტრატის გარდაქმნა.

შესწავლილია ორი ამინოფერაზას — გლუტამიკო-ამინოფერაზასა და ას-პარტიკო-ამინოფერაზას — მოქმედება. ეს ფერაზები დიდ სპეციფიკურობას იჩენენ ამინის ჯგუფის დონორებისადმი და ნაკლებს — აქცეპტორებისადმი.

ამ დინოფერაზები ააქტივებენ ამილინის ჯგუფის



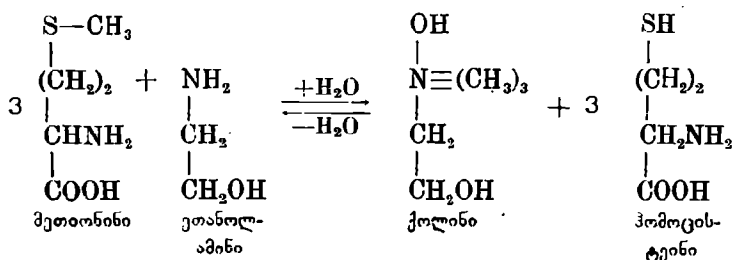
გადატანას ერთი ნაერთიდან მეორეზე. ცნობილია ასეთი რეაქციის ერთი შემთხვევა, სახელდობრ, ამილინის ჯგუფის გადატანა არგინინიდან გლიკოკოლზე. ამ რეაქციის დროს არგინინი გამოდის ამილინის ნაშთის დონატორად, ხოლო გლიკოკოლი აქცეპტორად. რეაქციის შედეგად მიიღება გლიკოციამინი და ორნიტინი.



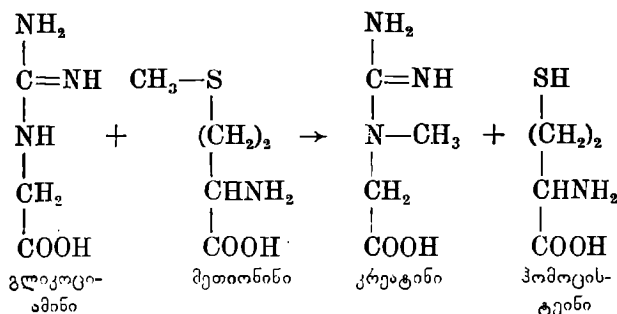
ზემოთ აღნიშნულ რეაქციაში მონაწილე ფერმენტის რაციონალური სახელწოდება არის — L-არგინინ: გლიცინ-ამილინოტრანსფერაზა (2.1.4.1).

მეთილფერაზები მონაწილეობას ღებულობენ მეთილის ჯგუფის გადატანაში. ბუნებაში გავრცელება აქვს დიდი რაოდენობით ისეთ ნაერთებს, რომლებიც მეთილის ნაშთებს შეიცავენ. ყველა ეს ნაერთი შეიძლება გაიყოს ორ დიდ ჯგუფად: ერთი ჯგუფი შეიცავს მოძრავი მეთილის ჯგუფებს (ქოლინი, მეთიონინი, მეთილპურინები, მეთილირებული პექტინის ნივთიერებანი). მეორე ჯგუფის ნაერთებში მეთილის ჯგუფი მჭიდროდ არის დაკავშირებული (კრეატინი, ბეტაინები, მეთილალკალიდები, ლიგნინი და სხვ.). მეთილირებული ნაერთების გავრცელების მიუხედავად, მეთილის ჯგუფის მოძრაობა ჯერ კიდევ საბოლოოდ არ არის შესწავლილი.

როგორც აღნიშნული იყო, მეთიონინი ადვილად გადასცემს თავის მეთილის ჯგუფს მთელ რიგ ნაერთებს, კერძოდ, ეთანოლამინს, რის შედეგად წარმოიშობა ქოლინი:



მეთიონინი გამოიყენება აგრეთვე გლიკოციამინის მეთილირებაში, რის შედეგად წარმოიშობა კრეატინი.

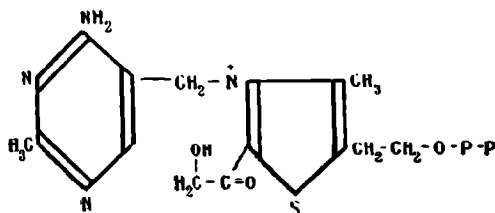


როგორც გამოიჩვენა, ეს რეაქცია უკუქცევადი არ არის.

მეთიონინი წარმოადგენს მეთილის ჯგუფის უნივერსალურ დონატორს სხვადასხვა ნაერთის მეთილირების რეაქციებში. მეთიონინის გააქტივებაში კოფერმენტის როლს ასრულებს ატფ.

$$\text{ატფ} + \text{მეთიონინი} = \text{S-ადენოზილმეთიონინი} + \text{პიროფოსფატი} + \text{ფოსფატი}$$

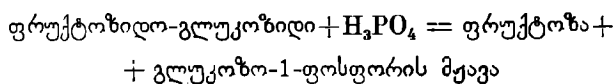
დიდი მნიშვნელობა ენიჭება საქრების ურთიერთგარდაქმნაში ტრანსკე-ტოლაზს. ამ ფერმენტის მოქმედებით მცენარეულ უჯრედში და საფუარებში ადვილდება ჰეპტოზების, ჰექსოზების, პენტოზების და ტეტროზების ცვლა. ტრანსკეტოლაზის კოფერმენტის როლს ასრულებს თიამინპიროფოსფატი, რომელიც საქრების ცვლის ერთ-ერთ შუალედ პროდუქტთან, სახელობრ გლიკო-ლის ალდეჰიდთან ქმნის აქტიურ ნაერთს.



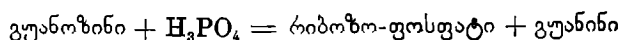
გლიკოლის აღდგენის კონდენსაციის
პროდუქტი თიამინპიროფოსფატთან

თიამინბიროფოსფატი კოფერმენტის როლს ასრულებს აგრეთვე კეტოჰე-
ვების დეკარბოქსილირების რეაქციებში.

ფოსფორილაზების საშუალებით ხდება აგრეთვე ზოგიერთ მიკრობში ლერ-
წმის შაქრის დაშლა, რეაქციის შედეგად მიიღება გლუკოზო-1-ფოსფატი და
ფრუქტოზა



ნუკლეოზიდაზა, რომელიც ნუკლეოზიდებზე მოქმედებს, უნდა შივავაუთ-
გნოთ ფოსფორილაზების ჯგუფს. რეაქცია მიმდინარეობს ფოსფორის მეყვას
თანდასწრებით, რომელიც რეაქციის შედეგად კავშირდება რიბოზასთან:



ზემოთ მითითებული ნუკლეოზიდზა პენტოზილტრანსფერაზების წარმო-
მადგენელია.

გლუკოზილ-და პენტოზილ-ტრანსფერაზები იმიტომ მიეკუთვნებიან ტრანს-
სფერაზებს, რომ ადგილი აქვს შაქრების ნაშთების გადატანას ფოსფატის შემ-
ცველი შაქრებიდან რომელიმე ნაერთზე. შაქრების აქცეპტორად შეიძლება
იყოს ნაწიროწყალი, აზოტოვანი ფუძე, ფენოლები, სპირტები, ამინები და სხვ.
გლუკოზილ-ტრანსფერაზების შიფრი იწყება 2.4.1.1-დან და მთავრდება 2.4.1.29,
ხოლო პენტოზილტრანსფერაზების — 2.4.2.1-დან 2.4.1.16-მდე.

შიფრის პირველი რიცხვი ნიშნავს, რომ ჩვენს წინაშე ტრანსფერაზა არის,
პეორე რიცხვი — 4 მიუთითებს იმაზე, რომ ეს ფერმენტები ეკუთვნიან ტრანს-
ფერაზების იმ ქვეკლასს, სადაც ხდება შაქრების გადატანის გააქტივება. შიფ-
რის მესამე რიცხვი განსხვავდება ერთიმეორისაგან გლუკოზისა და პენტოზას
გადატანის მიხედვით, ხოლო შიფრის უკანასკნელი მეოთხე რიცხვით აღინიშნება
ფერმენტების რიგითი ნომერი ამ ქვექვეკლასში.

წინათ ყველა ზემოხსენებული ფერმენტი ცნობილი იყო ფოსფორილაზე-
ბის სახელწოდებით, რადგან რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს ფოსფორის
მჟავა. ფოსფორილაზის ტიპური წარმომადგენელია სახამებლისა და გლიკო-
გენის ფოსფორილაზა, რომელიც ააქტივებს რეაქციას:

n გლუკოზა-1-ფოსფატი $+$ n გლუკოზა $=$ სახამებელი $+$ ფოსფორის მჟავა

როგორც ირკვევა, პოლისაქარიდების უჯრედშიდაცვლა მცენარეში და
ცხოველებშიც დაკავშირებულია როგორც ჰიდროლიზთან, ისე ფოსფოროლიზ-
თან. ფოსფოროლიზის დროს პოლისაქარიდში გლუკოზიდური ბმების ადგილზე
უერთდება ფოსფორის მჟავა, რის შედეგად წარმოიშობა არა პალტოზა ანდა
გლუკოზა. არამედ α -გლუკოზო-1-ფოსფატი. ფოსფოროლიზის რეაქცია უკუქ-
ცევადია. გარკვეულ პირობებში შესაძლებელი ხდება α -გლუკოზო-1-ფოსფა-
ტიდან ზელაზლა აშენდეს სახამებელი ანდა გლუკოზა.

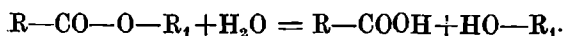
კუნთოვან ქსოვილში ფოსფორილაზა წარმოდგენილია აქტიური α -ფორმი-
სა და არააქტიური β -ფორმის სახით. ფოსფორილაზას α -ფორმა იქმნება β -ფორ-
მის ფოსფორილირების შედეგად. ამ რეაქციას ააქტივებს $3' - 5'$ -ადენილის მჟავა.
ფოსფორილაზა α ფორმის მოლეკულური წონა უდრის 495000-ს, ხოლო
 β -ს — 242000-ს. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ კუნთის ფოსფორილაზა შეი-
ცავს პირიდოქსალფოსფატს, რომელიც გავლენას ახდენს ფოსფორილაზას ნა-
ტიური ფორმის კონფორმაციაზე.

§ 15. ჰიდროლაზების ცალკეული წარმომადგენლები.

ესთერაზები და ლიპაზები

ჰიდროლაზებში გაერთიანებულია მრავალი ფერმენტი. მათთვის დამახასი-
თებელია წაერთის ჰიდროლიზური დაშლა წყლის საშუალებით. ეს შეიცავს 9
ქვეკლასს: ესთერაზებს, პოლიაზებს, ეთერაზებს, პროტეაზებს, ამიდაზებს, ფოს-
ფატაზებს და სხვ.

ესთერაზების ჯგუფს ეკუთვნის ყველა ის ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს
ესთერის კავშირის ჰიდროლიზსა და სინთეზს.



ესთერაზის წარმომადგენელია ლიპაზები, რომლებიც აწარმოებენ როგორც ტრიგლიცერიდების, ისე სტერიდების დაშლას ცხიმოვან მჟავად და სპირტად.

ლიპაზას შიფრი არის 3.1.1.3. პირველი რიცხვი ნიშნავს, რომ ლიპაზა ეკუთვნის ჰიდროლაზების ჯგუფს; მეორეტი აღნიშნება მისი მოქმედება რთულ ეთერზე, მესამე რიცხვით აღნიშნება, რომ ლიპაზა მოქმედებს კარბონის მჟავას ეთერზე და უკანასკნელი რიცხვი (3) იმაზე მიუთითებს, რომ ლიპაზას ფერმენტების ამ (3.1.1) ჯგუფში მესამე ადგილი უჭირავს.

განცალკევებით დგას ის ესთერაზები, რომელთა ზეგავლენით წარმოებს ორგანული რადიკალისა და ფოსფორისა და გოგირდის მჟავების ჩამოშორება.

ცხოველური წარმოშობის ლიპაზები. ცხოველთა ორგანიზმში ლიპაზა წარმოდგენილია როგორც მომწელებელ ტრაქტში, ისე ორგანოებში და ქსოვილებში. ნაწლავებში დიდი მნიშვნელობა აქვს პანკრეასულ ლიპაზას, რომელიც აწარმოებს ცხიმის ჰიდროლიზურ დაშლას შემადგენელ კომპონენტებად. ქსოვილების ლიპაზა მონაწილეობასღებულობს ცხიმების უჯრედშიგნითა ცვლაში; ლიპაზების დახმარებით უნდა წარმოებდეს ფოსფატიდების, ლფინგომიფლინებისა და ცერებროზიდების გარდაქმნებიც.

ლიპაზებიდან ყველაზე უკეთ შესწავლილია პანკრეასის ლიპაზა. ის შლის როგორც ნეიტრალურ ცხიმებს, ისე დაბალმოლეკულურ ესთერებს. ის ადვილად იხსნება წყალში და გლიცერინში. ფერმენტის წყლის ხსნარი ადვილად იშლება და მოქმედების უნარს ჩქარა კარგავს. გლიცერინში ლიპაზა თავის აქტივობას დიდხანს ინარჩუნებს.

წყალბად-იონთა კონცენტრაციის ოპტიმუმი სხვადასხვა წარმოშობის ლიპაზასათვის დიდ ფარგლებში მერყეობს. წყალბად-იონთა კონცენტრაციის ცვალებადობა დამოკიდებულია მინარეც ნივთიერებაზე. იმ შემთხვევაში, თუ ცხოველური წარმოშობის ლიპაზას პრეპარატი გასუფთავდა მინარეცებიდან, მისი მოქმედების ოპტიმუმი სტაბილდება და მისი pH 7—8 უდრის.

ფიქრობდნენ, რომ პანკრეასის ჯირკვლის ლიპაზას გააქტივება ნალვლის მჟავებით (სახელდობრ, ქოლის მჟავებით) გაპირობებულია სუბსტრატზე აქტივატორის დადებითი გავლენით ან მისი კოფერმენტული მოქმედებით. გამოირკვა, რომ ნალვლის მჟავების დადებითი გავლენა აიხსნება იმ გარემოებით, რომ ეს მჟავები აღსორბირდებიან ფერმენტების მიერ. ზუბსტრატისა და ნალვლის მჟავების ერთდროული აღსორბციის შედეგად იქმნება ფერმენტის ზუბსტრატზე მოქმედების უკეთესი პირობები. მჟავე არეში ასეთი აღსორბცია ვერ წარმოებს და ნალვლის მჟავები აქტივაციის უნარს არ იჩენენ.

ლიპაზას სპეციფიკური მოქმედების დამახასიათებლად მიჩნეულია ესთერის კავშირის დაშლა. როგორც ირკვევა, ესთერის შენებაში მონაწილე რადიკალებს ლიპაზას აქტივობისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს. მაშინ, როდესაც პანკრეასის ლიპაზა კარგად შლის ნეიტრალურ ცხიმებს, ის დაბალმოლეკულურ ტრიგლიცერიდებზე და სტერიდებზე ძნელად მოქმედებს. პირიქით, ნალვლის ლიპაზა დაბალმოლეკულურ ტრიგლიცერიდებზე და სტერიდებზე ძნელად მოქმედებს. პირიქით, ნალვლის ლიპაზა დაბალმოლეკულურ ტრიგლიცერიდებს ინტენსიურად შლის. ფილტვების ლიპაზა ფილტვების ქსოვილში მიმდინარე ცხიმებისა და ფოსფატიდების გარდაქმნაში დიდ აქტივობას იჩენს. მაშასადამე, უნდა დავუშვათ, რომ ლიპაზას სპეციფიკურობა მარტო ესთერის კავშირის დაშლით არ განისაზღვრება. სხვადასხვა ლიპაზას ახასიათებს უფრო ღრმა და-

მატებითი სპეციფიკურობა ლიპიდების შენებაში მონაწილე კომპონენტები — საღმე.

მცენარეული ლიპაზები. ლიპაზა მცენარეულ ორგანიზმში წარმოდგენილია უმთავრესად თესლში. გარდა ამისა ის ნაპოვნია ობებში, საფუარებში და ზოგიერთ ბაქტერიაში. ძლიერ მოქმედი პრეპარატები დამზადებულია აბუსალათინის თესლისგან (რიცინის ლიპაზა). კარგად არის შესწავლილი აგრეთვე სოიას თესლის ლიპაზა.

მცენარეული ლიპაზა წყალში არ იხსნება, არ იხსნება აგრეთვე ორგანულ გამხსნელებშიც, ძალიან ადვილად განიცდის დაშლას კოლოიდური მდგომარეობის შეცვლისას. ამის გამო მისი პრეპარატის დამზადების დროს მიმართავენ მთელ რიგ გამაფრთხილებელ ზომებს. კარგ შედეგს იძლევა მიღების ისეთი წესი, როდესაც პრეპარატის დამზადების პროცესში ფერმენტი ცხიმთან კონტაქტში იმყოფება. მცენარეული ლიპაზას მოქმედების pH ოპტიმუმი უდრის pH—4,7—5,0, ბუფერული ხსნარებიდან უკეთესი შედეგი მიიღება აცეტატის ხსნარებისას. უფრო ცუდ შედეგს იძლევა ფოსფატის ბუფერი.

ბაქტერიული ლიპაზას pH ოპტიმუმი უდრის 7,9-ს, ხოლო ობის pH ოპტიმუმი — 8,5 — 9,3-ს.

მცენარეული ლიპაზას ტემპერატურული ოპტიმუმი 35°-ს არ სცილდება. ფერმენტულ ხსნარში (წყალთან ერთად) ფერმენტი უკვე 60°-ზე იშლება. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ სუფთა ზეთში ის უძლებს 100° გაცხელებას და მხოლოდ 160°-ზე იშლება.

ლიპაზების ჯგუფს უნდა მიეკუთვნოთ ქოლინესტერაზა. რომელიც აცეტილქოლინის დაშლას აწარმოებს. ამ რეაქციას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება აგზნებად ქსოვილებში, სადაც აცეტილქოლინი აგზნების იმპულსის გადაცემაში დიდ როლს ასრულებს.

ფოსფატაზები. ფოსფატაზა ააქტივებს ორგანული ფოსფორის მჟავას ჩამოშორებას ყველა იმ ნაერთში, სადაც დაკავშირება ესთერის კავშირის საშუალებით წარმოებს.

ფოსფატიდების ფრაქციული ჰიდროლიზის დროს მიღებული გლიცერინ-ფოსფორის მჟავას დაშლა აქტივდება არასპეციფიკური ფოსფატაზით — გლიცერინფოსფატაზით. მისი მოქმედი პრეპარატი დამზადებული იყო საფუარებისაგან, აგრეთვე ობისგან და სოიასგან.

არასპეციფიკურ ფოსფატაზებში გაერთიანებულია ისეთი ფერმენტები, რომელნიც ააქტივებენ ფოსფორის მჟავას ესთერების დაშლას სპირტის ნაშთის ქიმიური ბუნების მიუხედავად. არასპეციფიკური ფოსფატაზები იყოფა თავის მხრივ მჟავე და ტუტე ფოსფატაზებად. პირველი ქვეჯგუფის მოქმედების pH ოპტიმუმი არის 4,5—5,0, ხოლო ტუტე ფოსფატაზების pH=8,5—9,0-ს.

ფოსფატაზებთან ახლოს დგას აგრეთვე ფიტაზა, რომელიც ფიტინიდან ფოსფორის მჟავას ათავისუფლებს.

ფოსფატაზების მნიშვნელოვანი წარმომადგენელია ადენოზინტრიფოსფატაზა და ატფ-პიროფოსფორილაზა. უკანასკნელი ადენოზინტრიფოსფატს ჩამოაცილებს ორი ფოსფატის ნაშთს. ატფ-პიროფოსფორილაზა ნაპოვნია მიკროორგანიზმებში და მცენარეებში. კარტოფილის ატფ-პიროფოსფორილაზას უწოდებენ აპირაზას.

სპეციალური ფოსფატაზების ჯგუფს ეკუთვნის აგრეთვე ფერმენტი ნუკლეაზა, რომელიც მოქმედებს ფოსფორის ბმებზე პოლინუკლეინის მჟავაში და-

ლაზას პრეპარატის დამზადება. მცენარეული წარმოშობის ამილაზას ეწოდება დიასტაზა.

ჩვეულებრივი გზით მიღებული პრეპარატი შეიცავს ორგვარ ამილაზას: α -და β -ამილაზას. ბუნებრივ პირობებში ეს ორი ამილაზა ერთად მოქმედებს და სახამებელი და გლიკოგენი მალტოზაში გადაჰყავს. მაგრამ ისინი მოქმედების მექანიზმის მხრივ ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან. ეს განსხვავება გასაგები ხდება, თუ მხედველობაში მივიღებთ სახამებლისა და გლიკოგენის სტრუქტურას.

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, სახამებელში წარმოდგენილია ორი პოლისაქარიდი: ამილოზა და ამილოპექტინი. ამილოზაში 200—300 გლუკოზას ნაშთი ურთიერთკავშირდება და იქმნება გრძელი ჯაჭვი. ამილოპექტინში ჯაჭვის სიგრძე უფრო ნაკლებია. გლიკოგენი ამ მხრივ ამილოპექტინის ემსგავსება. β -ამილაზა მოქმედებს ამილოზას გრძელ ჯაჭვზე და თანდათანობით ამოკლებს მას მალტოზას ჩამოშორების გზით. მაგრამ როდესაც β -ამილაზა ამილოპექტინის ჯაჭვზე მოქმედებს, ის ათავისუფლებს მალტოზას მხოლოდ ჯაჭვის სიგრძის მოკლე მანძილზე. მის მოქმედებას ეღობება ამილოპექტინში არსებული მოკლე ჯაჭვების გვერდითი დაკავშირება. ამიტომ ამილოპექტინში დექსტრინის მაგვარი ნაერთები 50%-ით ზელუზნებელი რჩება. α -ამილაზას კი უნარი აქვს იმოქმედოს უკვე დექსტრინებზე და აწარმოოს მისი თანდათანობითი დაშლა. როდესაც α -და β -ამილაზა ამილოზაზე, ამილოპექტინზე ანდა გლიკოგენზე ერთდროულად მოქმედებენ, ადგილი აქვს მალტოზას განთავისუფლებას 95 %-ის რაოდენობით. α -ამილაზას უწოდებენ დექსტრინოგენურს, ხოლო β -ამილაზას — მალტოზოგენურ ამილაზას.

α -ამილაზას შიფრი არის 3.2.1.1., ხოლო β -ამილაზასი — 3.2.1.2. ეს იმას ნიშნავს, რომ ამილაზები ეკუთვნიან ჰიდროლაზების ჯგუფს, მოქმედებენ გლიკოლიზის ნაერთებზე (შაქრების დამაკავშირებელ ეთერის ბმებზე) და ააქტივებენ გლუკოზიდების ჰიდროლიზს.

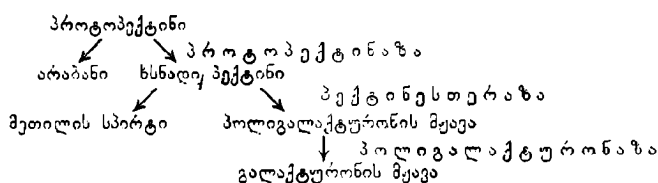
ინულაზა გამოყოფილია გეორგინების ბოლქვებიდან და სოკოებიდან. მისი ზემოქმედებით ფრუქტოზანი — ინულინი განიცდის ჰიდროლიზს და მიიღება ფრუქტოზა. ინულაზას მოქმედების pH ოპტიუმში უდრის 3,8-ს. ტუტე არეში ფერმენტი სწრაფად იშლება. ტემპერატურული ოპტიუმში უდრის 55°-ს. ინულაზას მოქმედების მექანიზმი ჯერჯერობით კარგად არ არის შესწავლილი.

ცელულაზა. ცხოველთა ორგანიზმიდან არ არის წარმოდგენილი იმ ფერმენტის პრეპარატი, რომელიც ცელულოზას ჰიდროლიზურ დაშლას ააქტივებს. როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ცელულოზას ენერგიული დაშლა მცოხნავ ცხოველთა მომნელებელ ორგანიზმში ხდება იმ ბაქტერიული ფლორის საშუალებით, რომელიც იქ არის დასახლებული. ცელულოზას დაშლა უკეთ არის შესწავლილი ბაქტერიებში და სოკოებში. ფერმენტის პრეპარატი, რომელსაც ცელულოზას ჰიდროლიზი ცელობიოზას სტადიამდე დაჰყავს, დამზადდა პრინსპეიმის მიერ სპეციფიკური ეროსმეფავა ბაქტერიებიდან. ამ ფერმენტს ეწოდა ცელულაზა. ცელულაზას შიფრი არის 3.2.1.4.

როგორც ცნობილია, ცელულაზას გარდა მცენარეული უჯრედის კედლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს სხვა პოლისაქარიდეზიც, რომლებიც მექანიკური დანიშნულების გარდა ასრულებენ აგრეთვე ენერგეტიკული მასალის როლს. მათი დამოკიდებულება უნდა იყოს განსაზღვრული ფერმენტების ზემოქმედებით. მაგალითად, ჰემიცელულაზას ჰიდროლიზური დაშლის აქტივა-

ტორი პემიციელუზაა (ციტაზა). უნდა დაეუშვათ, რომ პემიციელუზა სხვა-დასხვა სპეციფიკურ ფერმენტს აერთიანებს.

პექტინის ნივთიერებათა დამშლელი ფერმენტების კომპლექსი აერთიანებს სხვადასხვა ხასიათის ფერმენტს. მათ შორის განსხვავება ადვილი წარმოსადგენია, თუ გავიხსენებთ პექტინის ნივთიერების შენებას. პექტინის ნივთიერების საფუძველს წარმოადგენს პოლიგალაქტურონის მყავა, რომელიც იკავშირებს ნახშირწყლების, სპირტისა და ძმრის მყავას ნაშთებს და ქმნის რთულ პროტოპექტინს. პროტოპექტინაზა შლის კავშირს მეთილირებულ პოლიგალაქტურონის მყავასა და არაბანს შორის, რის შედეგად წარმოიშობა ხსნადი პექტინი (მეთილირებული პოლიგალაქტურონის მყავა). უკანასკნელი იშლება პექტინესთერაზას საშუალებით. ის ათავისუფლებს მეტოქსილის ნაშთებს, ე. ი. მოქმედებს ესთერის ბმებზე მეთილის სპირტის წაშლისა და პოლიგალაქტურონის მყავას შორის. უკანასკნელი ფერმენტული სისტემა, რომელიც შლის გლუკოზიდურ კავშირებს გალაქტურონის მყავათა შორის, არის პოლიგალაქტურონაზა. ყველაფერა ეს მოტანალია ქვემოთ სქემაში:



პექტინესთერაზას გარდა ყველა დანარჩენი ფერმენტი, რომელიც მონაწილეობას ღებულობს პექტინის ნივთიერებათა დაშლაში (და, ალბათ, სინთეზშიც), აღმოჩენილია აგრეთვე მიკრობებში და ობებში.

გლუკოზიდების ჰიდროლაზები. ფერმენტების ის ჯგუფი, რომელიც ააქტივებს გლუკოზიდების (კერძოდ დისაქარიდების) ჰიდროლიზურ დაშლას, გაერთიანებულია გლუკოზიდების ჰიდროლაზების სახელწოდებით. ისინი სუბსტრატის შენების მიმართ განსაკუთრებული სპეციფიკურობით ხასიათდებიან. კლასიფიკაციას საფუძველად დაედო გლუკოზიდების შენების ის თავისებურება, რომელიც გამოდინარეობს: 1) მოლეკულაში შემავალი ნაშთების შენებისაგან, 2) გლუკოზიდური ჰიდროქსილის სივრცითი განწყობისაგან და 3) იმ ჟანგბადის მდებარეობისაგან, რომელიც მონოსაქარიდის ორ ნაშთს ეთერისებურად აკავშირებს.

ბ-ფრუქტოფურანოზიდაზა (3.2.1.26) (ინვერტაზა). ეს ფერმენტი შლის ლერწმის შაქარს გლუკოზად და ფრუქტოზად. მას დიდი გავრცელება აქვს. გვხვდება ნერწყვში, პანკრეასის და ნაწლავების წვენიში, მცენარეულიდან — საფუარებში, სოკოებში და უმაღლეს მცენარეებში. სახელწოდება ინვერტაზა (ინვერტინი) მან მიიღო იმისათვის, რომ მისი მოქმედებისას ლერწმის შაქარს მიერ პოლარიზებული სხივის დადებითი ბრუნვა უარყოფითზე იცვლება.

ინვერტაზას უკეთეს წყაროს წარმოადგენენ საფუარები, საიდანაც დამზადებულია ძლიერ სუფთა პრეპარატი. ინვერტაზას აქტივობა პრეპარატში 3000-ჯერ იზრდება საფუარის აქტივობასთან შედარებით.

მცენარეში ლერწმის შაქრის სინთეზი იმ გზით არ მიმდინარეობს, როგორც დაშლა. ამ პროცესში მონაწილეობას უნდა ღებულობდეს ფრუქტოზას გადამტანი ფერმენტი (იხ. ტრანსგლუკოზიდაზები).

საფუერის β -ფრუქტოფურანოზიდაზას pH ოპტიმუმი საკმაოდ დიდ ფარ-გლებში მერყეობს, სახელდობრ 3,5 — 5,5. ნაწლავების წველის საქარაზას pH ოპტიმუმი უდრის 6,8-ს. ტემპერატურული ოპტიმუმი კი 55°-ს. მაგრამ ამ ტემ-პერატურაზე ფერმენტი ნაწილობრივ იშლება.

α -გლიკოზიდაზა პირველად გამოყოფილი იყო საფუარებიდან, გავრცელებულია აგრეთვე მცენარეებში, წარმოდგენილია ნერწყვში, პანკრეასის და ნაწ-ლავის წვენში. ის აქტივებს მალტოზას ჰიდროლიზურ დაშლას ორი მოლეკუ-ლა გლუკოზას წარმოშობით და მეტი თუ ნაკლები სისწრაფით მოქმედებს ყვე-ლა α -გლუკოზიდზე. მისი pH ოპტიმუმი უდრის 6,75—7,25-ს. ოპტიმუმის ცვა-ლებადობა დამოკიდებულია მინარევებზე. მყავე არეში ის სწრაფად იშლება.

β გლუკოზიდაზა აქტივებს ცელობიოზას ჰიდროლიზურ დაშლას. ეს ფერ-მენტი აღმოჩენილია სოკოებში და მცენარეებში; საფუარებში ის აღმოჩენილი არ არის. დამოკიდებული არ არის აგრეთვე მისი არსებობა ცხოველებში. β -გლიკოზიდაზას მოქმედებით ცელობიოზასაგან მიიღება გლუკოზას ორი მო-ლეკულა.

β -გალაქტოზიდაზა მოქმედებს β -გალაქტოზიდო-გლუკოზაზე — რძის შაქარზე (ლაქტოზაზე). ამიტომ მას ლაქტაზასაც უწოდებენ. მცენარეულობაში ეს შაქარი აღმოჩენილი არ არის, ხოლო მისი დამშლელი ფერმენტი ნაპოვანია როგორც საფუარებში და სოკოებში, ისე ზოგიერთ უმაღლეს მცენარეში. რაც შეეხება ცხოველებს, მისი არსებობა დადასტურებულია ისეთ ორგანიზმებ-ში, რომლებიც რძით იკვებებიან. ზრდადამთავრებული ცხოველების ნაწლავების წვენი ლაქტაზას არ შეიცავს. რძით კვებისას კი ის ხელახლა წარმოიშობა. ნაწ-ლავების გარდა ცხოველთა სხვა ორგანოში ლაქტაზა არ მოიპოვება.

ლაქტაზას ზემოქმედებით რძის შაქარი იძლევა გალაქტოზას და გლუკოზას თითო მოლეკულას. შესწავლილია ფერმენტის ის პრეპარატი, რომელიც მიღე-ბულია საფუარებიდან. მისი მოქმედების pH ოპტიმუმი უდრის 7,0-ს.

§ 17. ამილაზაზა

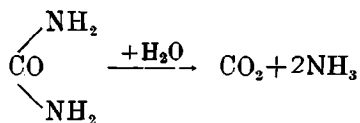
ამილაზების სახელწოდებით გაერთიანებულია ყველა ის ფერმენტი, რომ-ელიც აქტივებს ნახშირბადისა და აზოტის კავშირის ჰიდროლიზურ დაშლას ან სინთეზს. ამ თვისებებით ამილაზები განსხვავდებიან ჰიდრალაზებისა და ესთე-რაზებისაგან, რომლებიც ნახშირბადისა და ჟანგბადის კავშირის დაშლას აქტი-ვებენ.

სახელწოდება ამილაზა გამომდინარეობს იმ სუბსტრატიდან, რაზედაც ფერმენტების ეს ჯგუფი იჩენს მოქმედებას. ამილაზები აწარმოებენ ამინომჟა-ვათა და ამიდების კატალიზურ გარდაქმნას. მათი მოქმედება განსხვავდება დე-ზამინირების პროცესისაგან, მიუხედავად იმისა, რომ ორივე შემთხვევაში ამო-ნიაკი თავისუფლდება.

არ გ. ი. ნ. ა. ზ. ა სპეციფიკურად მოქმედებს არგინინზე და მას შლის ორნი-ტინად და შარდოვანად. ცხოველებში არგინინათი მდიდარია ღვიძლი. ის წარ-მოდგენილია აგრეთვე მცენარეულობაში, საფუარებში და სოკოებში. არგი-ნაზა იმ აუცილებელ ფერმენტს წარმოადგენს, რომელსაც შარდოვანას ბიო-ლოგიურ სინთეზში დიდი როლი ენიჭება.

საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ფერმენტის აქტივობა შეუღლებულია ჟან-გვა-ალდეჰით პროცესებთან. ის შეიცავს მანგანუმს. მისი მოქმედების pH ოპ-ტიმუმი უდრის 9,5—9,9-ს.

ურეაზა ცხოველთა ორგანიზმში წარმოდგენილი არ არის; სამაგიეროდ ბევრია ის ცილით მდიდარ მცენარეულ თესლში, განსაკუთრებით სოიაში. ურეაზას მოქმედებით შარდოვანა განიცდის ჰიდროლიზურ დაშლას, რის შედეგად წარმოიშობა ამონიაკი და ნახშირორჟანგი:



ურეაზას მოქმედების pH ოპტიმუმი უდრის 7,0-ს. გამოკვეთილია, რომ რაც უფრო მეტი რაოდენობით არის წარმოდგენილი შარდოვანა ხსნარში, მით უფრო ურეაზას მოქმედების ოპტიმუმი იხრება მეავე არისაკენ.

მცენარეულ უჯრედში ურეაზას მოქმედება იმდენად ძლიერია, რომ შარდოვანას აღმოჩენა მხოლოდ სპეციალური მეთოდის დამუშავების შემდეგ გახდა შესაძლებელი. ამ მოვლენის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ როგორც კი არგინინისაგან შარდოვანა წარმოიშობა, ის ენერგიულად იშლება და ამიტომ შარდოვანას დაგროვებას მცენარის ორგანიზმში ადგილი არა აქვს. ირკვევა, რომ მცენარეულ ორგანიზმშიაც შარდოვანას წარმოშობას დიდი გავრცელება აქვს და მას აზოტის ცვლაში დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა ენიჭება.

ასპარაგინაზა ასპარაგინიდან ამიდის ჯგუფს ათავისუფლებს. რეაქციის საბოლოო პროდუქტის სახით ამონიაკი წარმოიშობა და ასპარაგინის მჟავა თავისუფლდება. ასპარაგინაზა აღმოჩენილია საფუთარებში და ობებში. დიდი გავრცელება უნდა ჰქონდეს მას აგრეთვე უმაღლეს მცენარეთა ორგანიზმშიც.

გლუტამინაზა გლუტამინზე სპეციფიკურად მოქმედებს და მისგან ამიდის ჯგუფს ამონიაკის სახით ათავისუფლებს. ამ ფერმენტს განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ცხოველთა ორგანიზმში, სადაც ამონიაკის აცილება ძირითადად გლუტამინის მჟავათი ხდება. ასხვავებენ ორგვარ გლუტამინაზას: ტვინის გლუტამინაზა, რომელიც აქტივდება ფოსფატით, და ღვიძლის გლუტამინაზა, რომელიც აქტივდება კეტო-მჟავებით. უკანასკნელ შემთხვევაში გლუტამინი მონაწილეობას ღებულობს გადაამინირების პროცესში და ერთდროულად თავისუფლდება ამიდის ჯგუფი ამონიაკის სახით.

პურინდეზამინაზები. მათი მოქმედება ემსგავსება ისეთ დეზამინირებას, რომელიც დეჰიდრირების გზით მიმდინარეობს; უკანასკნელისაგან იმით განსხვავდება, რომ ანაერობულ პირობებში წარმოებს.

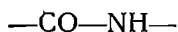
ცნობილია ორი პურინდეზამინაზა: ადენინდეზამინაზა, რომელიც ადენინის დეზამინირებას აქტივებს და გუანინდეზამინაზა, რომელიც გუანინზე მოქმედებს. მათ ნუკლეინის მჟავების ცვლაში დიდი მნიშვნელობა აქვთ.

ამ დეზამინირების ფერმენტებისგან განსხვავდება ადენილის მჟავას დეზამინაზა, რომელიც სპეციფიკურად მოქმედებს ადენილის მჟავაზე და მისგან ათავისუფლებს ამონიაკს. განსაკუთრებული აქტივობით ამ მზრივ ხასიათდება კუნთის ქსოვილი, სადაც ადენილის მჟავას დეზამინაზა წარმოდგენილია ხსნადი და უხსნადი ფორმით. უხსნადი დეზამინაზა დაკავშირებულია მიოზინთან, რომლისგან განთავისუფლება მრავალჯერ გადაკრისტალების შემდეგაც ვერ ხერხდება.

ამ დეზამინაზს რაციონალური სახელწოდება არის ადენოზინმონოფოსფატის დეზამინაზა. მისი შიფრია 3.5.4.6, საიდანაც გამომდინარეობს, რომ ფერმენტი ეკუთვნის მესამე კლასს, მოქმედებას იჩენს არა პეპტიდურ C—N-ბმებზე, არამედ ხაზობრივ ამიდებზე და არის მეექვსე წარმომადგენელი.

§ 18. პროტეაზები

პროტეაზების სახელწოდებით გაერთიანებულია ყველა ის ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს ცილის ჰიდროლიზურ თანმიმდევრობით დაშლას ამინომჟავათა სტადიამდე. ამ ფერმენტების საერთო დამახასიათებელ თვისებად უნდა ჩაითვალოს სპეციფიკური მოქმედება მჟავა-ამიდურ კავშირზე:



ცილის კატალიზური დაშლის რთულ პროცესში მრავალი ფერმენტი დებულობს მონაწილეობას. მათი ურთიერთგანსხვავება დამოკიდებულია იმ სუბსტრატის სტრუქტურის თავისებურებაზე, რომელზეც ფერმენტები მოქმედებენ.

საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ყველა პროტეოლიზურ ფერმენტს ახალ კლასიფიკაციაში შერჩა ისტორიულად დამკვიდრებული სახელწოდებები, მათი რიგი იწყება 3.4.4.1-ით და დღეისათვის მთავრდება 3.4.4.25-ით, ე. ი. ცნობილია 25 სხვადასხვა პროტეაზა. შიფრის პირველი რიცხვი ნიშნავს, რომ პროტეაზები ეკუთვნიან მესამე კლასს, რომ მოქმედებენ პეპტიდურ ბმებზე და წარმოადგენენ პეპტიდილ-პეპტიდილჰიდროლაზებს.

ცილოვანი ნივთიერების ფერმენტული გარდაქმნა გამოიხატება გრძელი პოლიპეპტიდური ჯაჭვების შემოკლებაში. ამ პროცესს თან სდევს თავისუფალი ამინისა და კარბოქსილის ჯგუფების რიცხვის მატება. ამინისა და კარბოქსილის ჯგუფების განთავისუფლება ცილის მოლეკულაში შეიძლება დამოუკიდებლად წარმოებდეს ოთხი სხვადასხვა ტიპის ფერმენტის საშუალებით:

1) პეპსინი, კუჭის წვენის ფერმენტი, რომელიც ძლიერ მჟავე არეში იჩენს მოქმედების უნარს.

2) ენტეროკინაზათი გააქტივებული ტრიპსინი, რომელიც ტუტე არეში მოქმედებს.

3) ქიმოტრიპსინი, რომელიც თავისი მოქმედებით ტრიპსინს ემსგავსება.

4) კატეპსინი (პაპაინი), ცხოველთა და მცენარეული უჯრედის ფერმენტი, რომელიც უმეტეს შემთხვევაში ცილის იზოელექტრულ წერტილში მოქმედებს.

ცილის დაშლის შემდეგი ეტაპი გამოიხატება პოლიპეპტიდაზების საშუალებით შემოკლებული პოლიპეპტიდების დაშლაში. ასხვავებენ ორგვარ პოლიპეპტიდაზებს:

1. კარბოქსი-პოლიპეპტიდაზა, რომელიც მოქმედებს პოლიპეპტიდის ჯაჭვის იმ ბოლოში, სადაც თავისუფალი კარბოქსილის ჯგუფია მოთავსებული.

2. ამინო-პოლიპეპტიდაზა, რომელიც ჯაჭვზე თავისუფალი ამინის ჯგუფის დაბოლოების მხრიდან მოქმედებს.

პროტეოლიზის უკანასკნელ სტადიას წარმოადგენს პოლიპეპტიდაზების მოქმედების შედეგად მიღებული დიპეპტიდების დაშლა. ამ დაშლას ააქტივებს ე. წ. დიპეპტიდაზები. დიპეპტიდაზები მოქმედებას იჩენენ დიპეპტიდზე,

თუ მის მოლეკულაში თავისუფალია როგორც ამინის, ისე კარბოქსილის ჯგუფი.

პ ე პ ს ი ნ ი წარმოდგენილია მხოლოდ ცხოველების კუჭის წვეწმში, თუ მხედველობაში არ მივიღებთ იმ პეპსინისმაგვარ პროტეინაზას, რომელიც აღმოჩენილია მცენარე *Drosera*-ს ჭირკვლების მომწელებელ სეკრეტში. პეპსინი მიღებულია კრისტალური სახით. მისი მოლწონა 33 000 — 38 000 ფარგლებში მერყეობს. ეს ფერმენტი წარმოადგენს ცილას მკვეთრად გამოხატული მჟავური თვისებებით, მისი იზოელექტრული წერტილი უდრის $pH=2,7$ -ს. პეპსინის მოლეკულაში დიდი რაოდენობით არის გლუტამინისა და ასპარაგინის მჟავა და მცირე რაოდენობით — დიამინომჟავები. პეპსინის აქტიური ჯგუფი, რომლითაც ის სუბსტრატს იკავშირებს, არის ტიროზინის ფენოლის ჯგუფი.

კუჭის ლორწოვანი გარსი შეიცავს პრეპეპსინს, რომელიც მარილის მჟავას ზემოქმედებით გადადის აქტიურ პეპსინში. ეს გადასვლა დაკავშირებულია პრეპეპსინიდან პოლიპეტიდის ჩამოშორებასთან, როგორც ჩანს, ეს პოლიპეტიდი ფარავს პრეპეპსინში სარეაქციო ჯგუფებს. პეპსინი მოქმედებს უმთავრესად ცილის იმ პეპტიდურ კავშირზე, რომლითაც გლუტამინის ან ასპარაგინის მჟავას კარბოქსილის ჯგუფი კავშირდება ამინოჯგუფთან. ამავე დროს აუცილებელ პირობას წარმოადგენს ის, რომ ამინოდიკარბონის მჟავას მეორე კარბოქსილის ჯგუფი თავისუფალი იყოს. ცილაზე პეპსინის მოქმედების შედეგად წარმოიშობა ძირითადად პეპტონები და მცირე რაოდენობით პეპტიდები და ამინომჟავები.

ტ რ ი პ ს ი ნ ი იმყოფება კუჭის ქვედა ჭირკვალში პრეტრიპსინის სახით. პრეტრიპსინი შედგება ტრიპსინისა და პოლიპეტიდისაგან. პოლიპეტიდი ტრიპსინის ინჰიბიტორია და ჩამოშორდება ნაწლავის წვეწმში არსებული ენტეროკინაზათი. ტრიპსინის პრეპარატი მიღებულია კრისტალურ ფორმაში. იმ წარმოადგენს ცილას, რომლის მოლწონა 34 000 უდრის. ეს ფერმენტი მოქმედებს იმ პეპტიდურ ბმებზე, რომლითაც პოლიპეტიდურ ჯაჭვში არგინინისა და ლიზინის კარბოქსილის ჯგუფი კავშირდება. აუცილებელ პირობას წარმოადგენს დიამინომჟავებში მეორე ამინის ჯგუფის თავისუფალ მდგომარეობაში არსებობა.

ქ ი მ ო ტ რ ი პ ს ი ნ ი არის კუჭის ქვედა ჭირკვლის მეორე პროტეოლიზური ფერმენტი. პანკრეასულ წვეწმში ის წარმოდგენილია არააქტიური პრეპროტრიპსინის სახით. აქტივდება ტრიპსინის ზემოქმედების შედეგად. ეს ფერმენტი "შლი" იმ პეპტიდურ კავშირს, რომელიც იკმნება ტიროზინის, ტრიპტოფანის, ფენილალანინის ანდა მეთიონინის კარბოქსილის ჯგუფებით. ქიმოტრიპსინს, ტრიპსინის მსგავსად უნარი აქვს იმოქმედოს პეპტონებზე და უშუალოდ ცილებზედაც. ჰიდროლიზური დაშლის საბოლოო პროდუქტების სახით წარმოიშობა პეპტიდები და თავისუფალი ამინომჟავები.

ამგვარად, მომწელებელი ტრაქტის ზემოთ ჩამოთვლილი ფერმენტების საშუალებით ცილის რთული მოლეკულა განიცდის დაშლას და საბოლოო პროდუქტის სახით წარმოიშობა პეპტიდები და ამინომჟავები. ამ ფერმენტების შემთხვევაში ჩვენ ასე თუ ისე ნათელი წარმოდგენა გვესაზება სპეციფიკურობის შესახებ. რაც შეეხება უჯრედშიდა პროტეოლიზურ ფერმენტებს, რამდენიმე გამოწავლის გარდა, საკითხი გაურკვეველი რჩება. შესაძლებელია, რომ უჯრედში ცილების დაშლა მიმდინარეობდეს არა პროტეოლიზური, არამედ გადამტანი ფერმენტების (ტრანსფერაზების) საშუალებით.

კათეპსინი და პაპაინი თავისი მოქმედებით ტრიპსინს უახლოვდება. ეს ფერმენტები მონაწილეობას ლეზულობენ ცილის უჯრედშიდა ცვლაში. კათეპსინი ცხოველური წარმოშობის ფერმენტია, ხოლო პაპაინი — მცენარეული. ნესვის ხის რძის წვენიდან მიღებული პაპაინის პრეპარატიდან დამზადებულია ფერმენტის კრისტალური ფორმა. მისი მოლეკულური წონა უდრის 20 000-ს. იმისდა მიხედვით, თუ რომელ ცილაზე მოქმედებს პაპაინი, pH ოპტიუმში დიდ ფარგლებში ცვალებადობს. პაპაინი, ისე როგორც კათეპსინი, შეიცავს სულფჰიდრილის ჯგუფებს. ამიტომ ამ ფერმენტების ინაქტივირება ხდება ყველა იმ აგენტით, რომელიც სულფჰიდრილის ჯგუფებთან რეაგირებს.

ქიმოზინი წარმოადგენს იმ ფერმენტს, რომელიც იწვევს რძეში კაზეინოგენის შედგებას. კაზეინოგენის შედგება დაკავშირებულია მის გარდაქმნასთან მეორე ცილად — კაზეინად, რომელიც დაკავშირდება რძის კალციუმთან და ქმნის კოაგულატს.

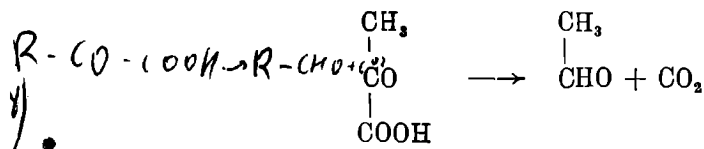
ხბოს კუჭიდან დამზადებულია ქიმოზინის კრისტალური ფორმა. მისი მოქმედების pH ოპტიუმში უდრის 6,2-ს და მისი ერთი წილი აღედებს რძის 10⁷ წილს.

თრომბინი ფერმენტია, რომელიც აქტივებს სისხლის პლაზმის ცილის — ფიბრინოგენის შედგებას ფიბრინად. თრომბინი წარმოადგენილია სისხლში უმოქმედო პროთრომბინის სახით. პროთრომბინი გადადის მოქმედ თრომბინში თრომბოკინაზას ზეგავლენით. იგი ზოგადი ცილების — გლუკოპროტეიდების ჯგუფს ეკუთვნის, ხოლო თრომბოკინაზა ლიპოპროტეიდს წარმოადგენს და შეიცავს ფოსფოლიპიდს. ფიბრინი, რომელიც თრომბინის ზემოქმედების შედეგად მიიღება ფიბრინოგენისაგან, უხსნად ფორმაში გადადის კალციუმთან დაკავშირების გამო. თუ სისხლს წინასწარ დაემატა კალციუმის დამლევქელი (ოქსალატი, ციტრატი), ფიბრინი ხსნად მდგომარეობაში რჩება. თრომბინის, როგორც ფერმენტის, თავისებურება იმაში გამოიხატება, რომ ღიალიზის შემდეგ 100°-ზე გაცხელებისას აქტივობას ინარჩუნებს.

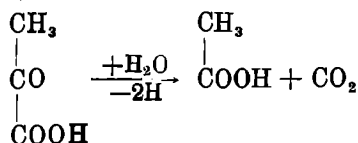
§ 19. ლიპაზა

ამ ჯგუფის ფერმენტები აქტივებენ სუბსტრატიდან წყლის, ამონიაკის, ნახშირორჟანგის ჩამოშორებასა და შეერთებას. დიდი მნიშვნელობა ენიჭებათ მათი ნივთიერებათა უჯრედშიდა ცვლაში. მიუხედავად მათი სახელწოდებისა ამ ჯგუფის უმეტეს წარმომადგენელს კარგად გამოხატული სინთეზის უნარი აქვს.

დეკარბოქსილაზები წარმოადგენენ ფერმენტებს, რომლებიც აქტივებენ ნახშირორჟანგის ჩამოშორებას კეტო-მჟავებიდან და ამინო-მჟავებიდან. ისინი სპეციფიკურობას იჩენენ სუბსტრატის მიმართ. არც ერთი კარბოქსილაზას კრისტალური ფორმა ჯერჯერობით მიღებული არ არის. კარბოქსილაზას მოქმედება პირველად შესწავლილი იყო საფუარებში. აქ ის აქტივებს პიროყურძნის დეკარბოქსილირებას, რის შედეგად მიიღება აცეტალდეჰიდი:

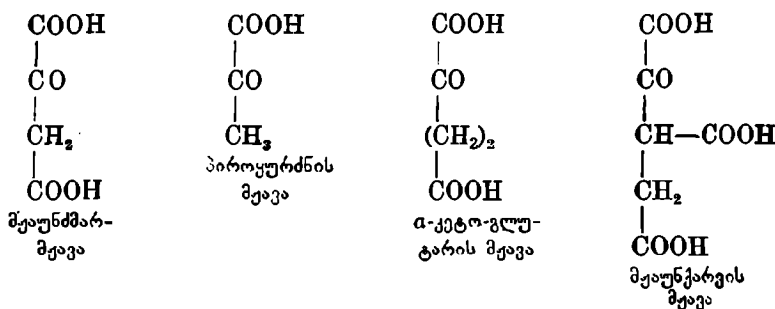


ზემოთ მოტანილი დეკარბოქსილირების რეაქცია არაუტუქცევადია. დეკარბოქსილაზას კოენზიმი არის დიფოსფოთიამინი (დიფოსფო-ვიტამინი B₁). ეს ფერმენტი გავრცელებულია მხოლოდ მიკრობებში და მცენარეულ ორგანიზმებში. პიროყურძნის მჟავას დეკარბოქსილირება ცხოველთა წარმოშობის უჯრედში მიმდინარეობს აერობულ პირობებში და ცნობილია აერობული დეკარბოქსილირების სახელწოდებით.



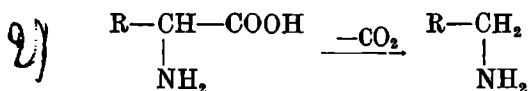
საფუერის დეკარბოქსილაზას ცხოველური დეკარბოქსილაზა ემსგავსება იმით, რომ ორივე შემთხვევაში ფერმენტის პროსტეტიული ჯგუფი არის პიროფოსფოთიამინი. პიროყურძნის მჟავას ჟანგვითი დეკარბოქსილირება მიმდინარეობს მხოლოდ მაგნიუმის იონების თანდასწრებისას.

ძალიან გავრცელებულ ფერმენტებს წარმოადგენენ β-დეკარბოქსილაზები, რომლებიც ააქტივებენ მჟაუნძმარმჟავას და კეტო-გლუტარის მჟავას დეკარბოქსილირებას. ეს რეაქციები განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობენ, რადგან გარკვეულ პირობებში უტუქცევით მიმდინარეობენ.



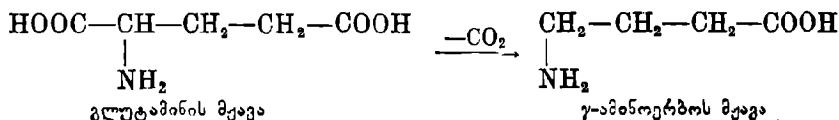
ამინომჟავათა დეკარბოქსილირება უფრო მიკრობებისა და მცენარეთათვის არის დამახასიათებელი. ცხოველთა ორგანიზმში აღმოჩენილია მხოლოდ რამდენიმე შემთხვევა და მათი მოქმედების მოცულობა შედარებით დიდია ტვინში.

მიკრობების მთელ რიგს შეუძლია გარდაქმნას ამინომჟავა დეკარბოქსილირების გზით, რის შედეგად წარმოიშობა ამინები.



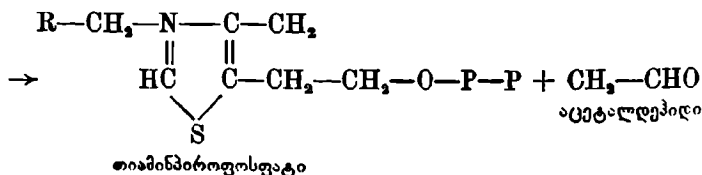
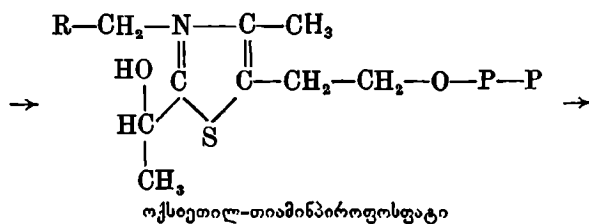
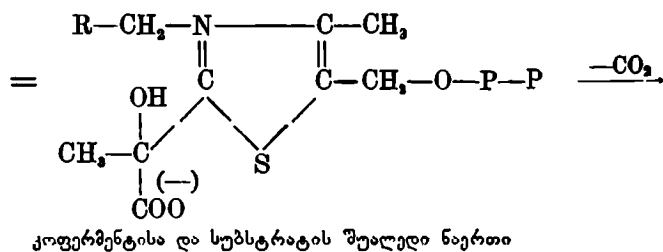
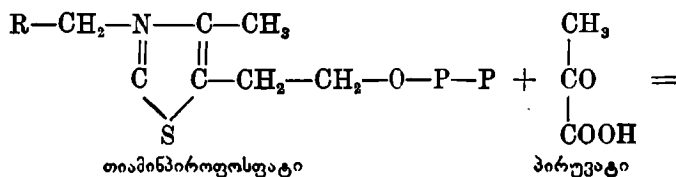
ზემოთ მოყვანილი სქემის მიხედვით იქმნება: თირამინი, ჰისტამინი, პუტრესცინი, კადავერინი და სხვა ამინები.

ცხოველთა ორგანიზმში შედარებით მეტი ინტენსივობით მიმდინარეობს გლუტამინის მჟავას დეკარბოქსილირება თავის ტვინში, რის შედეგად იქმნება γ-ამინოჟანგბოს მჟავა. გლუტამინის მჟავას დეკარბოქსილაზას კოენზიმის როლს პირიდოქსალფოსფატი ასრულებს.

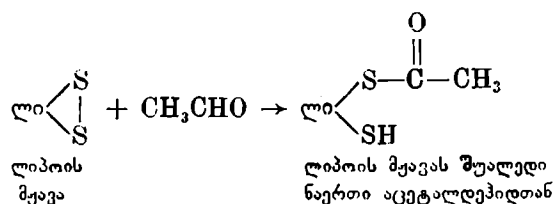


$$\begin{array}{ccc} \text{R}-\text{CH}_2 & \xrightarrow{+^1/2 \text{ O}_2} & \text{R}-\text{CH} \\ | & & || \\ \text{NH}_2 & & \text{NH} \\ \text{ამონიო} & & \downarrow + \text{H}_2\text{O} \\ & & \text{R}-\text{CHO} + \text{NH}_3 \\ & & \text{ალდეჰიდო} \end{array}$$

ჟანგვითი დეკარბოქსილირების რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობენ: პიროფოსფოთიამინი, კოენზიმი A, ნად-ი და მავნიუმის იონები. დეკარბოქსილირების პირველ ეტაპზე კეტოშეჯავა უკავშირდება პიროფოსფოთიამინის და წარმოიშობა შუალედი პროდუქტი, სადაც დეკარბოქსილაზა ააქტივეებს ნახშირორჟანგის ჩამოშორებას Mg^{2+} თანდასწრების პირობებში.

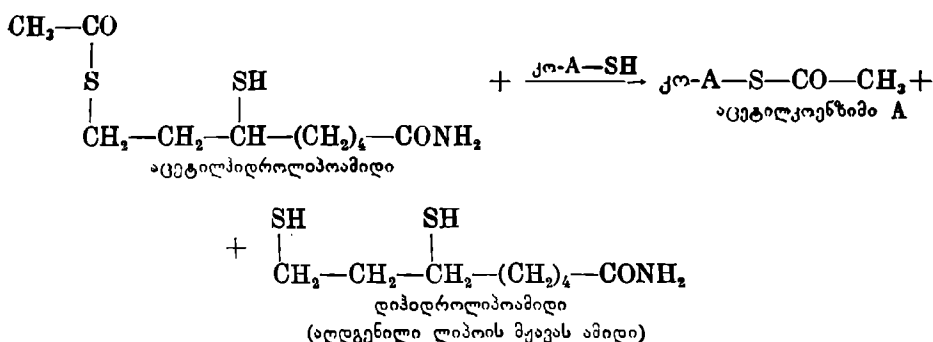


რეაქციის მეორე ეტაპზე აცეტალდეჰიდი კავშირდება ლიპოს მჟავასთან. ეს რეაქცია ქანგვა-აღდგენასთან არის დაკავშირებული: ლიპოს მჟავა ასრულებს წყალბადის აქცეპტორის როლს.



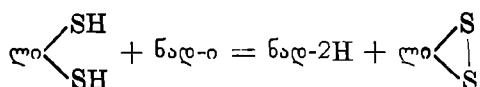
ლიპოს მჟავა გოგირდის შემცველი კოფერმენტი. ის რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს ამიდის სახით (ლიპოამიდი) და იერთებს იმ ნაერთს, რომელიც ლიპოს მჟავასთან დაკავშირების შედეგად იქანგება, ხოლო ლიპოს მჟავა აღდგება:

პირველ სტადიაზე ლიპოს მჟავასა და აცეტილალდეჰიდის შუალედი ნაერთი რეაგირებს კო-A-თან და გადასცემს მას აცილის ნაშთს. იქმნება ნაერთი, სადაც აცილს ნაშთს ენიჭება ქიმიური ძვრადობის დიდი უნარი. ამ გაცვლითი რეაქციის აქტივატორი არის ფერმენტი ლიპოამიდ-აცეტილტრანსფერაზა (აცილ-კო-A: ლიპიდროლიზოამიდ-S-აცეტილტრანსფერაზა 2.3.1.12);



შემდეგ ფაზაში აცეტილ კო-A რეაგირებს ან წყალთან აცეტატის განთავისუფლებით, ანდა აცეტილის ნაშთი გადაიტანება რომელიმე ნაერთზე აცეტილ-კო A-ს ტრანსფერაზას კატალიზური მოქმედებით.

აღდგენილი ლიპოს მჟავას ამიდის დეჰიდრირება წარმოებს ნად-ის საშუალებით.

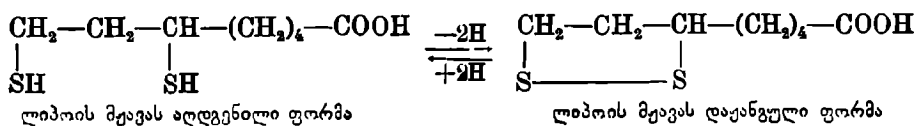


ლიპოამიდის დაქანგვას აქტივებს ფერმენტი ლიპოამიდ-დეჰიდროგენაზა, რომელიც ფლავოპროთეიდს წარმოადგენს (ნად-ლიპოამიდ: ოქსიდორედუქტაზა 1.6.4.3).

პიროყურძნის მჟავას ქანგვითი დეკარბოქსილირების შედეგად წარმოიშობა აღდგენილი ნად-2H და აცეტილ კო-A. უკანასკნელ ნაერთში აცეტილის ბმის ენერგია უდრის ან შესაძლებელია მეტიც იყოს ატფ-ის ფოსფატის ბმის ენერგიაზე. ამის გამო აცეტილის ნაშთი კო-A-ში აღვილად შედის ტრანსაციტილირების რეაქციებში.

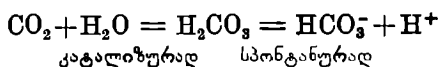
პოპის მუცავა პირველად აღმოჩენილი იყო მიკრობებში. შემდეგში გამოიკვამ, რომ მას საყოველთაო გავრცელება აქვს.

ცნობილია ლიბოის შეავას რამდენიმე ფორმა. მათგან მეტი გავრცელება და მნიშვნელობა აქვს α-ლიბოის შეავას, რომელიც 6,8-დითიოქტანის შეავას წარმოადგენს. გლუტათიონის მსგავსად ლიბოის შეავა თავისი სულფჰიდრლის ჯგუფის საშუალებით მონაწილეობას ღებულობს ქანგვა-აღდგენით რეაქციებში როგორც წყალბადის გადამტანი:



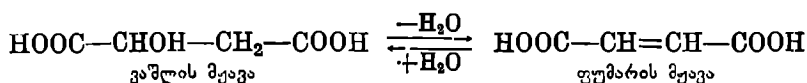
ყურადღებას იპყრობს ლიპოის მკვას მონაწილეობა ფოტოსინთეზის პროცესში. როგორც ირკვევა, ლიპოის მკვა უნდა რეაგირებდეს ქლოროფილთან როგორც ჟანგვა-აღდგენითი სისტემა.

კ ა რ ბ ა ნ ჰ ი დ რ ა ზ ა შეიძლება წარმოვიდგინოთ როგორც ფერმენტი, რომელიც ააქტივებს ნახშირორჟანგის ჩამოშორებას და მის წყლის მოლეკულაში შეყვანას. ეს ფერმენტი წარმოდგენილია ერთთროციტებში. შედარებით ნაკლები რაოდენობით ვპოულობთ მას სხვა ცხოველურსა და მცენარეულ ქსოვილებში. ფერმენტის სუფთა პრეპარატი დამზადებულია ერთთროციტებისაგან და შეიცავს ცინკს.



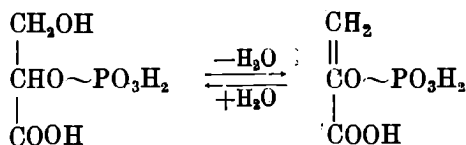
კარბონაჰიდრაზს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ფილტვების კაპილარებში, სადაც ერითროციტები კატალიზურად ათავისუფლებენ ნახშირორჟანგს. ეს პროცესი დაკავშირებულია იონთა გადანაწილებასთან პლაზმასა და ერითროციტებს შორის. ერითროციტებში ოქსიჰემოგლობინი მოქმედებს ბიკარბონატზე და თავისუფლდება ნახშირის მჟავა. როგორც კი ბიკარბონატის კონცენტრაცია ერითროციტში კლებულობს, პლაზმიდან ხელახლა შემოდის ბიკარბონატის ანიონი. ერთდროულად ერითროციტიდან გადის ქლორ-იონის ეკვივალენტური რაოდენობა. ნახშირის მჟავა, რომელიც იქმნება ოქსიჰემოგლობინის ზემოქმედების შედეგად ბიკარბონატზე, მაშინვე თავისუფლდება კარბონაჰიდრაზს ზემოქმედებით ნახშირორჟანგის სახით.

ფ ლ მ ა რ ა ტ-3 ი დ რ ა ტ ა ზ ა აქტივებს წყლის შეერთებასა და ჩამოცი-
ლებას სისტემაში: ვაშლის მჟავა — ფუმარის მჟავა



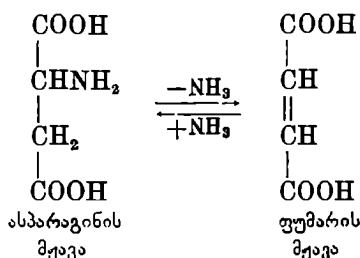
ფუმარატ-ჰიდრატაზა ყველა ორგანიზმში გავრცელებულ ფერმენტს წარმოადგენს. მას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ნახშირწყლების უჯრედშიდა ცვლაში.

ფოსფორუვატპირატაზი (ენოლაზა) წარმოადგენს ფერმენტს, რომელიც 2-ფოსფოგლიცერინის მქავეს უქუქცევით გარდაქმნის ფოსფოენოლპირუვრძნის მქავეად:

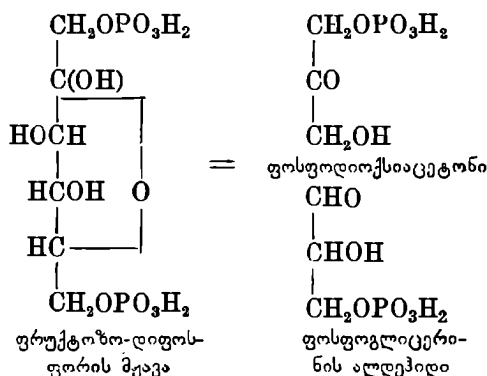


ეს ორი ფოსფორის ესთერი მაკროერგულ ნაერთთა ჯგუფს ეკუთვნის. ფერმენტი მოქმედების უნარს იჩენს მხოლოდ მაგნიუმის თანდასწრებისას. დამზადებულია ის სუფთა პრეპარატის სახით. რადგან ის მაგნიუმს შეიცავს, ამიტომ დიდ მგრძნობიარობას იჩენს ფლუორის იონისადმი. ეს იმიტომ, რომ ფოსფატის თანდასწრებით მაგნიუმი ილექება მაგნიუმფლუორფოსფატის სახით. ფერმენტის შიფრია 4.2.1.11.

ასპარტატ-ამონიაკ-ლიაზა (ასპარტაზა) გავრცელებულია მხოლოდ მცენარეებში და ბაქტერიებში. ის ააქტივებს ამონიაკის ნაშთის ჩამოშორებას და შეერთებას სისტემაში: ასპარაგინის მჟავა და ფუმარის მჟავა.



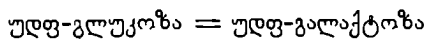
კეტოზო-1-ფოსფატ-ალდოლაზა (4.1.2.7) გავრცელებულია ყველა ორგანიზმში. ის ააქტივებს ფრუქტოზო-დიფოსფატის დაშლასა და სინთეზს.



ფერმენტი სპეციფიკურობას იჩენს მხოლოდ ფოსფოდიოქსიაცეტონის მიმართ. ამიტომ მას შეუძლია აწარმოოს კონდენსაციის რეაქცია ყოველგვარ ალდეჰიდთან. ალდოლაზური აქტივობა კუნთოვან ქსოვილში ახასიათებს ცილა მيوგენს.

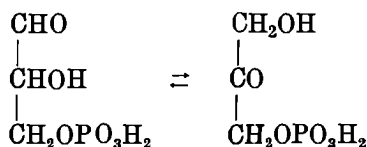
მცენარეულ ორგანიზმში ალდოლაზას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ფოტოსინთეზში, როდესაც ორი ფოსფოტრიოზიდან იქმნება ფრუქტოზოდიფოსფატი. ეს ფერმენტი მიღებულია კრისტალური სახით.

ამ ჯგუფს ეკუთვნის ფერმენტები, რომლებიც ააქტივებენ მოლეკულის შიგნითა გარდაქმნებს. გარდაქმნა დაკავშირებულია რაცემიზაციასთან, ეპიმერიზაციასთან, იზომერიზაციასთან, მოლეკულის შიგნითა ჟანგვა-აღდგენასთან და მოლეკულის შიგნით ჯგუფების გადატანასთან. რაცემიზაციის მაგალითს წარმოადგენს ალანინის L-ფორმის უკუქცევადი ფერმენტული გარდაქმნა D-ფორმად. უდფ-გლუკოზო-ეპიმერაზა (5.1.3.2) ააქტივებს ურიდინდინუკლეოტიდან დაკავშირებულ გლუკოზის (უდფ-გლუკოზის) გარდაქმნას გალაქტოზად:



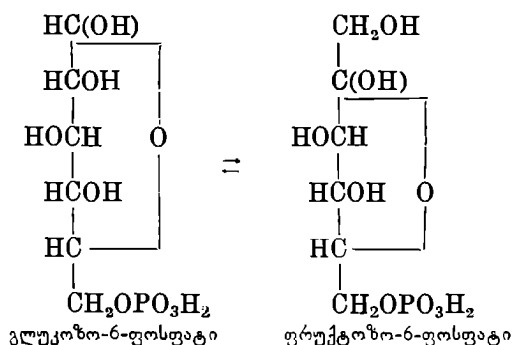
საფუერის უნარი, დაადულოს გალაქტოზა გაპირობებულია ამ ეპიმერაზის არსებობით.

იზომერაზები მონაწილეობას ღებულობენ ნახშირწყლების უჯრედშიდა ცვლაში. ფოსფოტრიოზების იზომერაზა ააქტივებს 3-ფოსფოგლიცერინის ალდეჰიდის უკუქცევად გარდაქმნას ფოსფოდიოქსიაცეტონად:



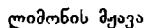
ამ ორი ფოსფოტრიოზას ურთიერთდამოკიდებულება იმით არის ღირსშესანიშნავი, რომ ერთ-ერთის არსებობა ფერმენტულ ხსნარში თავისთავად გულისხმობს მეორეს შექმნის შესაძლებლობას და განსაზღვრულ პირობებში მათი კონცენტრაცია დამოკიდებულია წონასწორობის კონსტანტაზე.

გლუკოზოფოსფატიზომერაზას საშუალებით წარმოებს გლუკოზო-6-მონოფოსფატის უკუქცევადი გარდაქმნა ფრუქტოფურანოზო-6-მონოფოსფატად:



ფერმენტულ ხსნარში წონასწორობა მყარდება, როდესაც გლუკოზო-6-ფოსფატის შეფარდება ფრუქტოზო-6-ფოსფატთან 3:1 უდრის.

აკონიტატ-3-იდრატაზა (აკონიტაზა) ააქტივებს ლიმონისა და იზოლიმონის მქაავს ურთიერთგარდაქმნას, შუალედი ნაერთის სახით წარმოიშობა აკონიტის მქაავა.

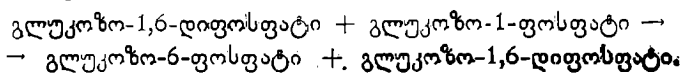


აკონიტის მუცვა

იზოლიმონის მეჯვა

$$\begin{array}{ccc} \text{CH}_2\text{O}-\text{PO}_3\text{H}_2 & & \text{CH}_2\text{OH} \\ | & = & | \\ \text{CHOH} & & \text{CHO}-\text{PO}_3\text{H}_2 \\ | & & | \\ \text{COOH} & & \text{COOH} \\ \text{3-ფოსფოვლიცერატი} & & \text{2-ფოსფოვლიცერატი} \end{array}$$

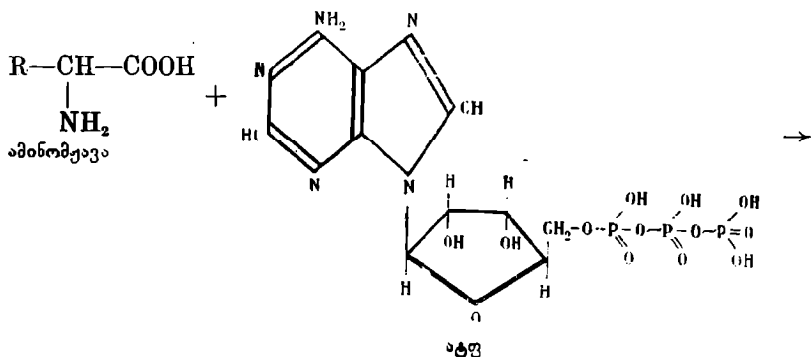
მსგავსი რეაქციის კატალიზს აწარმოებს ფოსფოროვანიკონობალბინი. ზემოთ მოტანილ ფოსფორილირებაშიდან განხვედრით აქ რეაქციის მექანიზმი სხვა არის. რეაქციაში მონაწილეობას ღებულობს გლუკოზო-1.6 დიფოსფატი, რომელიც რეაგირებს გლუკოზო-1-ფოსფატთან, შედეგად მიიღება გლუკოზო-6-ფოსფატი:

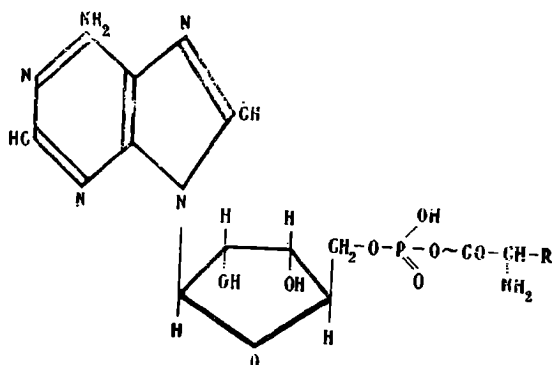


გს რეაქცია უკუქცევადია და გლუკოზო-1,6-დიფოსფატი ასრულებს კოფერებნ-
ტის როლს.

§ 21. ლიბაზები

მეექვსე კლასი — ლიგაზები აერთიანებს ისეთ ფერმენტებს, რომელნიც ააქტივებენ $C=O$, $C-S$, $C-N$ და $C-C$ ბმების ზინთეზს. პირველი ქვეკლასის ($C=O$) ლიგაზების წარმომადგენლებია ამინოაცილ-რნმ-ის მასინთეზირებელი ფერმენტები. ამ ქვეკლასში ამინომეჯათა საერთო რიცხვის მიხედვით წარმოდგენილი უნდა იყოს 20 ფერმენტი. ყველა მათგანი გამოყოფილი და მეტნაკლებად შესწავლილია. მათი მოქმედების ხასიათი იმით ისაზღვრება, რომ აღენიშნუკლეოტიდში დაკავშირებული ამინომეჯა გადაიტანება სპეციალურ ტრანსპორტულ რნმ-ზე.



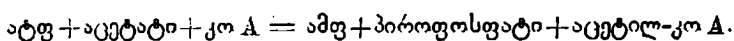


ამინოცილადენილატი

საყურადღებოა, რომ ამინომჟავას კარბოქსილის ჯგუფი ანჰიდრიდის ბმით კავშირდება ნუკლეოტიდის ფოსფატის ნაშთთან.

რეაქციის მეორე ეტაპზე აქტივირებული ამინომჟავა კავშირდება ტ-რნმ-თან და უკანასკნელის საშუალებით გადაიტანება რიბოსომებზე მყოფ ი-რნმ-ზე, რომელზედაც წარმოებს ცილის სინთეზი.

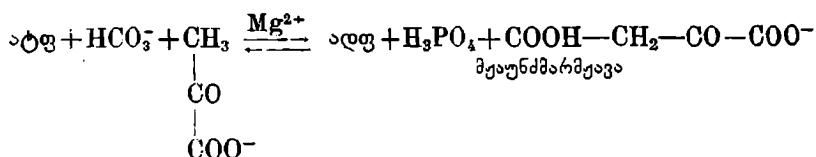
ლიგაზების ქვეკლასის — $C=S$ წარმომადგენელი არის აცეტილ-კო A-სინ-თეტაზა (6.2.1.1), რომელიც ააქტივებს ძალიან მნიშვნელოვან რეაქციას:



აცეტილ-კო A-სინთეტაზა მიღებულია კრისტალური სახით. მისი სისტემა-ტური სახელწოდება არის აცეტატ-კო A-ლიგაზა (ამფ).

ასპარაგინ- და გლუტამინ-სინთეტაზა ეკუთვნის იმ ლიგაზების ქვეკლასს, რომელნიც ააქტივებენ ამონიაკის ნაშთის ჩანაცვლებას შესატყვის α -კეტო-დი-კარბონის მჟავებში (ზიფრი 6.3.1.1 და 6.3.1.2).

ლიგაზების უკანასკნელ ქვეკლასში გაერთიანებულია ფერმენტები, რომელნიც ააქტივებენ ნაწმირორეანგის ჩანაცვლებას ორგანულ მჟავებში. ამ ფერმენტების წარმომადგენელი არის პირუვატ-კარბოქსილაზა (6.4.1.1), სისტემა-ტური სახელწოდებით პირუვატ- CO_2 -ლიგაზა (აღფ). ეს ლიგაზა კატალიზურად მოქმედებს რეაქციაში:



ფერმენტის მოქმედებისათვის საჭიროა მაგნიუმის იონები. კოფერმენტის როლს ასრულებს ვიტამინი ბიოტინი.

ვიტამინები

§ 1. ცნება ვიტამინებზე და მათი კლასიფიკაცია

გასული საუკუნის მეორე ნახევარში ფიქრობდნენ, რომ ცხოველთა ორგანიზმის რაციონალური კვებისათვის საკმარისია ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლებისა და მინერალური ნაერთების განსაზღვრული რაოდენობა. ცხოველთა ორგანიზმის მოთხოვნილების დაკმაყოფილება გამოითვლებოდა ენერგეტიკული თვალსაზრისით.

შემდეგში დამტკიცდა, რომ ორგანიზმის დაკმაყოფილება მხოლოდ ზემოხსენებული ნაერთებით შეუძლებელია. გაირკვა, რომ ცხოველის ორგანიზმის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის საჭიროა კიდევ დამატებით განსაკუთრებული ნივთიერებები. მიუხედავად იმისა, რომ ეს ნივთიერებანი ენერგეტიკული თვალსაზრისით შესაძლებელია არავითარ როლს არ ასრულებენ, მათ დიდი მნიშვნელობა აქვთ ორგანიზმში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის ნორმალური მსვლელობისათვის. მათი უქონლობა საკვებ რაციონში იწვევს ორგანიზმის დაავადებას და ზშირად სიკვდილს. იმ ნივთიერებებს, რომელთა დამატება აუცილებელია რაციონის სრული საკვები ღირებულების მიღებისათვის, ეწოდა ვიტამინები, ხოლო დაავადებებს, რომლებსაც იწვევდა ვიტამინების უქონლობა—ავიტამინოზი.

ე ი კ მ ა ნ ი პირველი მკვლევარი იყო, რომელმაც ექსპერიმენტულად დამტკიცა, რომ ბერი-ბერი არის არარაციონალური კვების შედეგი. მან დააყენა ცდები ქათმებზე და გამოარკვია, რომ ის ფრინველი განიცდიდა დაავადებას, რომელიც იკვებებოდა თეთრი ბრინჯით. ფრინველის დაავადება ბერი-ბერით ხდებოდა ყველა იმ ზორობით, რომელსაც წინასწარ გარსი ჩამოშორებული ჰქონდა. პირიქით, ფრინველის კვებისას გაუცხვველი ბრინჯით, ჭვავით, კარტოფილით, ლუდის საფუარებითა და ქერით დაავადება შემჩნეული არ ყოფილა.

ფ უ ნ კ ი გამოდიოდა ზემოხსენებული მონაცემებიდან, როდესაც მან 1912 წელს ბრინჯის ქატოდან გამოაყო აქტიური ნივთიერება, რომლის 4—8 მგ-ს უნარი ჰქონდა ბერი-ბერით დაავადებული მტრედი განეკურნა. მანვე შემოიღო ახალი ტერმინი „ვიტამინი“ და გამოთქვა ჰიპოთეზა საკვებში რამდენიმე ვიტამინის არსებობის შესახებ. ვიტამინების უქონლობას ის აწერდა ისეთ დაავადებათა წარმოშობას, როგორიც არის სკორბუტი, ბერი-ბერი და სხვ. მიუხედავად იმისა, რომ ფ უ ნ კ ი ს შეხედულება ვიტამინებზე, როგორც ამინების თვისებების მქონე ნაერთებზე, არ გამართლდა, ვიტამინების სახელწოდება უცვლელი დარჩა და ყველას მიერ იქნა მიღებული. ვიტამინების შექმნის უნარი ცხო-

ველის ორგანიზმს არა აქვს. ამიტომ მის რაციონალურ კვებას დიდი მნიშვნელობა ენიჭება. ავიტამინოზი არის ნივთიერებათა ცვლის ნორმალური მსვლელობის აღრევის შედეგი. ეს აღრევა იმით არის გამოწვეული, რომ ვიტამინები მონაწილეობას ღებულობენ რიგი ფერმენტების შენებაში. ვარდა ამისა, ზოგიერთი მათგანი დამოუკიდებლად მონაწილეობს ისეთ ბიოქიმიურ გარდაქმნებში. სადაც მათი შეცვლა სხვა ნაერთით ვერ ხერხდება. ასეთი დამოკიდებულება ვიტამინების მიმართ ცხოველთა ორგანიზმების გარდა აღმოჩენილია დაბალ საფეხურზე მდგომ ორგანიზმებშიაც.

ვიტამინების ქიმიური კლასიფიკაცია ვერ ხერხდება, რადგან ამ ჯგუფში გაერთიანებულია სხვადასხვა ქიმიური ნაერთი. საერთოა მათთვის ფიზიოლოგიური მოქმედება: საკვებში მათი უქონლობა სპეციფიკურ დაავადებას იწვევს. წინათ, როდესაც ქიმიური შენება ცნობილი არ იყო, ვიტამინებს ერთიმეორისაგან მხოლოდ იმით ასხვავებდნენ, თუ რომელ დაავადებას იწვევდა ამა თუ იმ ვიტამინის უქონლობა. დღეისათვის ცნობილია სამი ათეული ვიტამინის ქიმიური შენება. ხსნადობის მიხედვით ვიტამინები ორ ჯგუფად იყოფა: ლიპოხსნადი და წყალში ხსნადი ვიტამინები. რადგან ყოველი ახალი ვიტამინის ქიმიური შენება დიდხანს გაურკვეველი რჩებოდა, ამიტომ ისინი აღინიშნებოდა ლათინური ალფაბეტის ასოებით. რაციონალური სახელწოდების გარდა ვიტამინებს ალფაბეტური ძველი სახელწოდებაც შერჩათ.

§ 2. ვიტამინი A

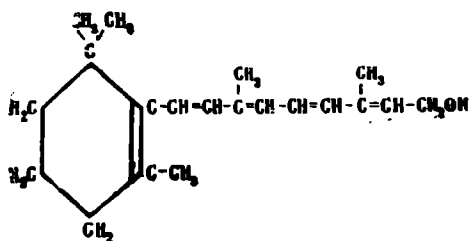
A ვიტამინის უქონლობა იწვევს მოზარდი ცხოველების ზრდის შეჩერებას და აგრეთვე ცოცხალი წონის დაკლებას. ზრდა ცხოველს უახლდება, თუ რაციონში შეტანილ იქნა ვიტამინი A. ამის გამო ვიტამინი A ცნობილია როგორც „ზრდის ფაქტორი“; ზრდის შეჩერებასთან ერთად ვითარდება თვალის სპეციფიკური დაავადება, რომელიც ცნობილია ქსეროფთალმიისა და კერატომალაციის (რქოვანი გარსის გარბილება) სახელით. ქსეროფთალმია და კერატომალაცია წარმოადგენენ A ვიტამინის უქონლობის სპეციფიკურ მაჩვენებელს. ამის გამო ვიტამინი A ცნობილია აგრეთვე როგორც „ანტიქსეროფთალმიური ფაქტორი“. გარდა თვალისა ვიტამინი A-ს უქონლობა იწვევს სხვა ორგანოების ეპითელიალური ქსოვილების დეგრადაციას, მაგალითად, თირკმლების, საშარდე ბუშტის, საშოს, საკვერცხეების, ნაწლავებისა და სხვა.

ქ ი მ ი უ რ ი ბ უ ნ ე ბ ა. გამორკვეული იყო, რომ ვირთაგვების გასუფთავებული ნაერთებით კვებისას ადგილი ჰქონდა თვალის გარსის დაავადებას (ქსეროფთალმიას). თევზის ზეთის რამდენიმე წვეთი იწვევდა ცხოველების სწრაფ განკურნვას. აქედან გამოტანილ იქნა დასკვნა, რომ თევზის ზეთი შეიცავს ანტიქსეროფთალმიური ფაქტორის დიდ რაოდენობას.

აღმოჩნდა აგრეთვე, რომ აქტიური საწყისი წარმოდგენილია თევზის ზეთის გაუსაძნავ ნაწილში. ეს ნაწილი შეადგენს ცხიმის მხოლოდ 1%-ს. მისი ქოლესტეროლისაგან დიგიტონინის საშუალებით გაწმენდისას და გამოხდისას მაღალ ვაკუუმში 147°—220°-ზე შესაძლებელი გახდა უფრო აქტიური პრეპარატების დამზადება.

შემდეგში დამტკიცდა, რომ β-კაროტინს აქვს ვიტამინური მოქმედების უნარი და ის პროვიტამინს წარმოადგენს. ამ გარემოებამ თავის მხრივ გააადვილა A ვიტამინის ქიმიური შენების გამორკვევა. ისე როგორც β-კაროტინი, ვიტამინი A ოზონირებისას იძლევა გერონის მჟავას, და ქრომის მჟავას დაჟან-

გვისას — ძმრის მეფას სამ მოლეკულას. აღმოჩნდა, რომ A ვიტამინის მოლეკულაში 5 არანაჯერი კავშირი და ერთი პირველადი სპირტის ჯგუფია.

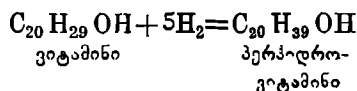


ვიტამინი A

მიღებული მონაცემების საშუალებით კ ა რ ე მ ა გამოარკვია, რომ ვიტამინი A წარმოადგენს კაროტინის იმგვარი დაშლის პროდუქტს, რომლის დროს β-კაროტინის ერთი მოლეკულა იძლევა A ვიტამინის ორ მოლეკულას.

ვიტამინი A წარმოადგენს მოყვითალო ფერის ზეთს. ის არანაჯერი პირველადი სპირტია, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს β-იონონის რგოლი. როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ვიტამინი A შეიძლება წარმოიშვას იმ ყვითელი პიგმენტებისაგან, რომელთა შენებაში აგრეთვე β-იონონი იღებს მონაწილეობას. გამორკვეულია, თუ რატომაა A ვიტამინის სპეციფიკური მოქმედება ორგანიზმში დამოკიდებული β-იონონის რგოლზე. გვერდით არანაჯერ ღია ჯაჭვს ამ შემთხვევაში დიდი როლი არ ეკუთვნის.

A ვიტამინის სტრუქტურის სისწორე მტკიცდება იმით, რომ კ ა რ ე მ ა სინთეზურად დაამზადა პერპიდროვიტამინი A, რომლის თვისებები სრულიად ემსგავსება ჰიდრირებულ ბუნებრივ A ვიტამინის თვისებებს.



A ვიტამინის ზემოთ მოტანილი ქიმიური სტრუქტურის დამამტკიცებელ საბუთს წარმოადგენს სინთეზური ვიტამინი A. ამ პროდუქტს ახასიათებს ბუნებრივი ვიტამინის ყველა თვისება. საინტერესოა აღინიშნოს A ვიტამინის პრეპარატების მოქმედების სიძლიერე. კ უ ნ ი ს მიერ დამზადებული β-კაროტინის 2,5 გამა (1 გამა = 0,001 მილიგრამს) საკმარისია, რათა აცილებულ იქნეს ვირთავის ავიტამინოზი.

ვიტამინი A წარმოადგენს ლაბილურ ნაერთს, რომელიც ჰაერზე ადვილად იჟანგება და უმოქმედო პროდუქტს იძლევა. განსაკუთრებით ზგრძლობიარეა ის ულტრაიისფერი სხივების მიმართ. β-კაროტინისა და A ვიტამინის გამძლეობა საგრძნობლად მატულობს ბუნებრივ არეებში. უკეთეს გამზსნელად ითვლება მცენარეული ზეთები. ვიტამინი A ოპტიკურად უმოქმედოა. ქლოროფორმის ხსნარში მისი შთანთქმის მაქსიმუმი უღრის 328 მკ, ტრიქლორმრის მეფასთან ლურჯად იღებება 572 და 606 მკ შთანთქმის მაქსიმუმით, დაუშლელად გამოიხატება მაღალ ვაკუუმში 136°—138° ტემპერატურაზე.

A ვიტამინის სტანდარტად მიღებულია β-კაროტინის ის რაოდენობა, რომელიც ვირთავის ორგანიზმა იცავს ქსეროფტალმიით დაავადებისაგან. ეს ერთეული უღრის β-კაროტინის 0,6 გამას.

A ვიტამინის გავრცელება. მოზრდილი ადამიანისათვის A ვიტამინის ყოველდღიური მინიმალური დოზა უდრის დაახლოებით 0,25 მგ-ს, ოპტიმალური კი — 1,5 მგ-ს. ღორისათვის ეს მოთხოვნილება უდრის 4 მგ-ს, ხოლო კვერცხისმდებელი დედლისათვის — 0,5 მგ-ს.

ცხოველთა ორგანიზმში უმეტეს შემთხვევაში წარმოდგენილია როგორც A ვიტამინი, ისე β -კაროტინი. მარაგის სახით კაროტინი და A ვიტამინი ინახება ღვიძლში (კაროტინების თითქმის 90%). განსაკუთრებით მდიდარია ამ მხრივ ზოგიერთი თევზის ღვიძლის ცხიმი. β -კაროტინის (კერძოდ A ვიტამინის) რაოდენობა ცხოველის ორგანიზმში უშუალოდ დამოკიდებულია საკვებ მასალაზე.

დიდ ინტერესს იწვევს ის ფაქტი, რომ ვიტამინი A და მისი გარდაქმნის პროდუქტები თვალის ბადურაში დიდი რაოდენობით მოიპოვება, მას თვალის მხედველობით ფუნქციაში დიდი როლი ეკუთვნის.

გამორკვეულია, რომ მხედველობის ძოწი წარმოადგენს ცილა ოპსინის ნაერთს ვიტამინ A-ს ალდეჰიდურ ნაწარმთან. სინათლეზე ძოწი იშლება რეტინენად (ვიტამინი A-ს ალდეჰიდად) და ოპსინად. რეტინენი სინათლის უფრო ზანგრძლივი მოქმედებისას აღდგება ვიტამინ A-დ. ამგვარად ბადურაში, რომელიც სინათლეზე ადაპტირებული იყო, ადგილი აქვს მხედველობის ძოწის დაშლას და ვიტამინი A-ს განთავისუფლებას.

ცხოველთა პროდუქტებისაგან ვიტამინი A და β -კაროტინის შემადგენლობის მხრივ ყველაზე მნიშვნელოვანია რძე. ზაფხულის რძის ცხიმის ერთი გრამი შეიცავს β -კაროტინის 10 მკგ-ს. სხვადასხვა თევზის ღვიძლის ცხიმი შეიცავს 5000—25000 მკგ კაროტინს.

მცენარეულ პროდუქტებში ვიტამინი A ნაპოვნი არ არის. აქ გვხვდება კაროტინები და სხვა პიგმენტები, რომელთა გარდაქმნისას ცხოველი ამზადებს A ვიტამინს. საზოგადოდ ცნობილია, რომ ახალ მწვანეულობაში β -კაროტინი მეტია. თივაში მისი რაოდენობა საგრძნობლად კლებულობს. ხილში, ძირაყუფებში (სტაფილოს გარდა) β -კაროტინის რაოდენობა შედარებით მცირეა.

§ 3. ვიტამინი D

D ვიტამინის უქონლობა მოზარდ ცხოველებში რაქიტს იწვევს. რაქიტის დაავადების შედეგად ძვლოვანი ქსოვილის შემადგენლობა საგრძნობლად იცვლება. წყალი, მაგნიუმი, ქლორი მატულობს, ხოლო ფოსფორი და კალციუმი კლებულობს. ძვლების ქიმიური შემადგენლობის ცვლილება იწვევს ქსოვილის პისტოლოგიური შენების ცვლილებებსაც მისი მექანიკური გამძლეობა მცირდება და ის ადვილად იგრიხება.

როგორც კლინიკური დაკვირვებებიდან ჩანს, რაქიტის განკურნება შესაძლებელია ან ისეთი საკვების საშუალებით, რომელშიც მოიპოვება ვიტამინი D, ან ცხოველის ისეთ პირობებში ჩაყენებით, რომლის დროს მას D ვიტამინის სინთეზის უნარი ენიჭება. უკანასკნელ შემთხვევაში ცხოველი ულტრაიისფერი სხივებით უნდა გაშუქდეს. მზის ან ხელოვნურად მიღებული ულტრაიისფერი სხივების ზეგავლენით ორგანიზმში არსებული პროვიტამინი გარდაიქმნება D ვიტამინად და ის მოქმედებას იჩენს საკვებიდან მიღებული ვიტამინის მსგავსად. ვინაიდან პროვიტამინის მარაგი ორგანიზმში უსაზღვრო არ არის, ამისათვის ორგანიზმს უნდა მიეწოდოს ის მასალა, საიდანაც მას D ვიტამინის სინთეზი შეუძლია. პროვიტამინის აქტივაციით, რომელიც მზის სხივების ზეგავლენით წარმოებს, აიხსნება ზამთრის რძესთან შედარებით ზაფხულის რძის უპირატე-

სობა ვიტამინის შემადგენლობის მხრივ. პროვიტამინი, რომელიც ფურის ორგანიზმში იქმნება, აქტივდება კანქვეშა ცხიმოვან ქსოვილში. პროვიტამინისაგან წარმოიშობა ვიტამინი D, რომელიც გადადის სისხლში და სისხლიდან რძეში.

ქ ი მ ი უ რ ი ბ უ ნ ე ბ ა. უკვე დიდი ხანია ცნობილი, რომ რაქიტის განკურნებისათვის ან მის წინააღმდეგ დროული ზომების მიღებისათვის საჭიროა ცხოველის რაციონში შევიტანოთ თევზის ზეთი. სხვა დაკვირვებებთან ერთად შემოხსენებული იძლევა რაქიტის შესახებ წარმოდგენას, რომ ის არარაციონალური კვების შედეგია. მეორე მხრივ, საექიმო დაკვირვება გვიჩვენებს, რომ რაქიტის განკურნებაში მზის სხივებს დიდი როლი ეკუთვნის. ბავშვების განკურნება რაქიტისაგან უფრო გაადვილებულია მთის ჰაერზე და მზეზე. რაქიტი იმ ქვეყნებშია უფრო გავრცელებული, სადაც მზიანი დღეების რაოდენობა წლის განმავლობაში ნაკლებია.

აღმოჩენილი იყო, რომ თავისთავად ანტირაქიტული მოქმედების უნარმოკლებულ საკვებ პროდუქტს აქტივობა ენიჭებოდა, თუ ის წინასწარ გაშუქებული იქნებოდა ულტრაიისფერი სხივებით. კვარცის ნათურით დასხივებული ხორცი, ხორბლეულის მარცვალი, ქათო და ცხიმი ანტირაქიტულ თვისებებს იჩენდა. ამასთანავე გამოირკვა, რომ ანტირაქიტული მოქმედების გამომჟღავნებასთან ერთად არ მატულობდა ანტიქსეროფტალმური ფაქტორი. ამგვარად, დამტკიცდა, რომ ანტირაქიტული მოქმედება არ არის უშუალოდ დამოკიდებული A ვიტამინზე. საკვების ახალ დამატებით ფაქტორს ეწოდა D ვიტამინი.

ის საწყისი, რომელიც დასხივების შემდეგ ანტირაქიტულ თვისებებს იჩენს, წარმოდგენილია საკვების ცხიმში, სახელდობრ მის გაუსაპნავ ნაწილში. რადგან ცხოველთა ცხიმის გაუსაპნავი ნაწილი ქოლესტერინს (ქოლესტეროლს) შეიცავს, ამიტომ მკვლევართა ყურადღება მიიპყრო სწორედ ამ ნაერთმა. გამოირკვა, რომ ქოლესტეროლს ულტრაიისფერი სხივებით დასხივებისას ენიჭებოდა მძლავრი ანტირაქიტული თვისებები. თავისთავად ქოლესტეროლი მოქმედების უნარს მოკლებულია. დასხივებული ქოლესტეროლი ახალ თვისებებს არ კარგავდა მისი 50—100-ჯერ გადაკრისტალების შემდეგაც კი. ამგვარად წარმოიშვა აზრი, რომ D ვიტამინის პროვიტამინი ქოლესტეროლია.

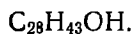
შემდეგში, ვინდაუსის მიერ შესწავლილი იყო ყველა ცნობილი სტეროლი, რომელიც უფრო მეტ არანაჯერ კავშირებს შეიცავდა, ვიდრე ქოლესტეროლი. ამათგან მეტი ყურადღება მიიპყრო ერგოსტეროლმა, რომელიც უკვე 1908 წ. გამოყოფილი და შესწავლილი იყო. ვინდაუსმა დაამზადა ერგოსტეროლის პრეპარატი საფუარებისაგან, ხოლო როზენჰეიმმა ჰევის რქისგან (მათრობელადან). დადასტურდა, რომ ის სამ არანაჯერ კავშირს შეიცავს.

ერგოსტეროლი წარმოადგენს ერთატომიან არომატულ არანაჯერ სპირტს. ის უფრო არანაჯერი ნაერთია, ვიდრე სხვა დანარჩენი ცნობილი სტეროლები; აღმოჩენილია მცენარეებში, სახელდობრ მცენარეულ ცხიმებში, საფუარებში, სოკოებში, ხორბლეულის თესლში და სხვ. არანაჯერობის გამო ერგოსტეროლი ადვილად იყანება. ჩვეულებრივ ტემპერატურაზე მასზე უკვე მოქმედებს ჰაერი და სინათლე, რაც იწვევს მის არააქტიურ ფორმაში გადაყვანას. სუფთა ერგოსტეროლი კრისტალდება ნემსების სახით, რომელიც შეხებისას ცხიმის შეგრძნებას ტოვებს.

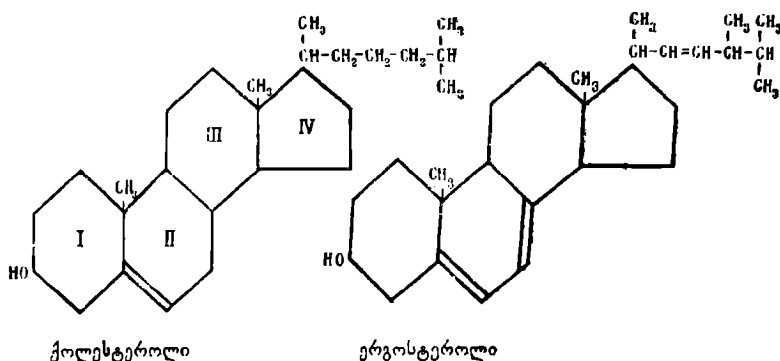
ერგოსტეროლისათვის დამახასიათებელია ულტრაიისფერი სხივების შთანთქმის ძლიერ გამოხატული უნარი, რომლის მაქსიმუმი 270—280 mμ-ს უდრის.

იმისდა მიხედვით, თუ რომელ წყაროდან არის მიღებული სხივი და რომელ გამხსნელში წარმოებს ერგოსტეროლის დასხივება, ერგოსტეროლის D ვიტამინად გარდაქმნა იძლევა სხვადასხვა რაოდენობით შედეგს. დასხივების შემდეგ ერგოსტეროლი კარგავს დიგიტონინის საშუალებით დალექვის უნარს. ამ რეაქციაზეა დამყარებული სტეროლებიდან D ვიტამინის გამოცალკევება.

ერგოსტეროლის ემპირიული ფორმულა გამოიხატება:



დიდი მუშაობა იყო ჩატარებული მისი სტრუქტურის გამორკვევისათვის. დღესდღეობით მიღებულია, რომ მას შემდეგი შენება უნდა ჰქონდეს:



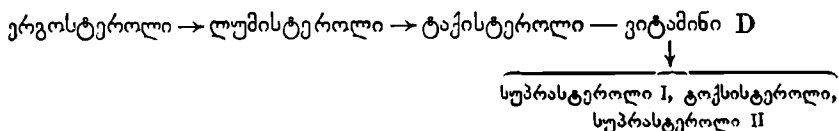
როგორც სტრუქტურული ფორმულიდან ჩანს, ქოლესტერინისაგან ის განსხვავდება მეორე ბირთვში დამატებითი არანაჯერი კავშირით, გვერდითი ჯაჭვის არანაჯერობითა და ერთი ზედმეტი მეთილის ჯგუფით.

1930 წ. დასხივებული ერგოსტეროლის მაღალ ვაკუუმში გამოხდის საშუალებით დამზადებული იყო კრისტალური შენების მქონე პრეპარატი, რომელსაც კალციფეროლი ეწოდა. მიღებული ნაერთის უკვე 0,50 მკგ საკმარის დოზას წარმოადგენდა, რომ ვირთაგვისათვის რაქიტი აეცილებინათ. კალციფეროლის სახით მიღებულ იქნა დიდი აქტივობის მქონე პრეპარატი და მიჩნეული იყო, რომ ის D ვიტამინს წარმოადგენდა. მეორე მხრივ, ვინდაუსმა შეძლო სხვა ზერხით ისეთი პრეპარატის დამზადება, რომლის აქტივობა კიდევ უფრო მეტი იყო. ამ პრეპარატის საჭირო დოზა უდრიდა 0,025 მკგ-ს. მას უწოდეს ვიტამინი D₁. ამასთანავე გამოირკვა, რომ D₁-ს თან ახლავს მეორე კრისტალური ნაერთი ვიტამინი D₂, რომლის დოზა უკვე 0,020 მკგ-ს უდრიდა.

მაშასადამე ირკვევა, რომ უნდა არსებობდეს D ვიტამინის რამდენიმე წარმომადგენელი. ისინი ერთიმეორისაგან განსხვავდებიან როგორც აქტივობით, ისე ქიმიური შენებითაც. ყველა D ვიტამინში წარმოდგენილია ერთი და იგივე, ოთხი ბირთვისაგან აშენებული რგოლი. რგოლში გვერდითი ჯაჭვის შენება, ჰიდროქსილის ჯგუფისა და არანაჯერი კავშირების განწყობა სხვადასხვა D ვიტამინში სხვადასხვაა. ეს მოსაზრება უკანასკნელ დროს შესრულებული ცდებით მტკიცდება. ვინდაუსის წარმოდგენით D ვიტამინის უსუფთავეს პრეპარატს წარმოადგენს D₂ კალციფეროლი, რომელიც ერგოსტეროლისაგან მიიღება. მას უძლიერესი ფიზიოლოგიური მოქმედების უნარი აზასიათებს. ვირთაგვას რომ

რაქიტი ასცილდეს, საკმარისია მისთვის ყოველდღიურად 0,02—0,05 მკგ-ს მიცემა.

ერგოსტეროლის დასხივების შედეგად წარმოიშობა გარდაქმნის პროდუქტების მთელი რიგი. ეს გარდაქმნა D ვიტამინით არ მთავრდება, ფოტოქიმიური რეაქცია უფრო ღრმა გარდაქმნას იწვევს. ვ ი ნ დ ა უ ს ი ს მიხედვით ერგოსტეროლის გარდაქმნის მსვლელობა ულტრაიისფერი სხივების ზეგავლენით მიმდინარეობს შემდეგი სქემის მიხედვით:

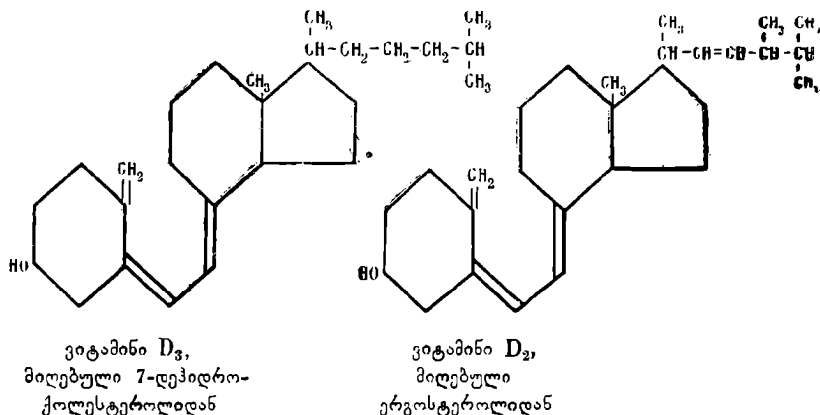


D ვიტამინის დიდი დოზა ორგანიზმზე ტოქსიკურად მოქმედებს. განსაკუთრებულ ტოქსიკური მოქმედება ახასიათებს ტოქსისტეროლს. ტოქსისტეროლი გროვდება იმ შემთხვევაში, თუ ერგოსტეროლი ზედმეტად გაშუქდა შოკლე ულტრაიისფერი სხივებით. სხვადასხვა სიგრძის ტალღების ზმარებისას ერგოსტეროლის გარდაქმნის მსვლელობა იცვლება. ამით ისარგებლა ვ ი ნ დ ა უ ს მ ა და ერგოსტეროლის გარდაქმნა იმგვარად წარმართა, რომ ვიტამინი D მეტი რაოდენობით გროვდებოდა.

ფოტოქიმიური რეაქციის შედეგად ერგოსტეროლში მეორე ბირთვის რგოლი წყდება და წარმოიშობა მეოთხე არანაჯერი კავშირი.

როგორც D₂ ვიტამინის სტრუქტურული ფორმულიდან ჩანს, ერგოსტეროლის გარდაქმნისას ჰიდროქსილის ჯგუფმა და გვერდითმა ჯაჭვმა ცვლილება არ განიცადა. გარდაქმნა დაკავშირებულია უმთავრესად მეორე რგოლთან. ამის გამო გამოთქმულია მოსაზრება, რომ D ვიტამინის სპეციფიკური აქტივობა დაკავშირებული უნდა იყოს მხოლოდ მეორე რგოლის შენებასთან. ვინაიდან დაწარჩენი ჯგუფების შენებას ნაკლები მნიშვნელობა აქვს, აქედან იმ დასკვნის გამოტანა შეიძლება, რომ D ვიტამინის რამდენიმე წარმომადგენელი უნდა არსებობდეს. სხვადასხვა D ვიტამინის არსებობა ისაზღვრება რგოლების მსგავსი შენების პირობით. ეს, როგორც უკანასკნელ დროს გამოირკვა, ლინამდვილეს შეეფერება.

დღესდღეობით ცნობილია სხვადასხვა ნაერთი, რომელიც ანტირაქიტული მოქმედების უნარს იჩენს მკგ-ს მებასელების ფარგლებში. მათი სტრუქტურული ფორმულების შედარებისას ირკვევა, რომ ანტირაქიტული მოქმედების უნარი აქვს რგოლის განსაზღვრულ შენებას. გვერდითი ჯაჭვის მეთილირება ან მისი არანაჯერობის ხარისხის შეცვლა არ სპობს მოლეკულის აქტიური ნაწილის ანტირაქიტულ მოქმედებას. ამ შემთხვევაში აღგილი აქვს მხოლოდ აქტივობის თვისებით ან რაოდენობით ცვლილებას და არა მის სრულ გაქარწყლებას. მაგალითად, D₂ ვიტამინის მოქმედების აქტივობა ვირთაგვებზე ორჯერ უფრო ნაკლებია, ვიდრე D₂ ვიტამინისა. პირველის გამოსავალი ნივთიერება ქოლესტეროლია, ხოლო მეორისა — ერგოსტეროლი. აქედან ის დასკვნა უნდა გამოვიტანოთ, რომ სხვადასხვა საკვებ ობიექტში წარმოდგენილია სხვადასხვა პროვითამინი. შესაძლებელია აგრეთვე, რომ გამოსავალი ნივთიერება ერთი და იგივე იყოს, მხოლოდ იმისდა მიხედვით, თუ რა პირობებში წარმოებს მისი გარდაქმნა, შეიქმნება სხვადასხვა მოქმედების უნარმქონე ნაერთები.



ვიტამინი D იხსნება აცეტონში, ქლოროფორმში, ბენზოლში, პეტროლეუმის ეთერში და ეთილის სპირტში. ერგოსტეროლისგან განსხვავდება იმით, რომ დივიტონინით არ ილექება. კრისტალური კალციფეროლის ღლიობის ტემპერატურა უდრის 115°—117°. ადსორბციის სპექტრის მაქსიმუმი მერყეობს 250—270 μ ფარგლებში. ტუტეების მიმართ ვიტამინი D გამძლეობას იჩენს; ცხიმების გასაპნისას ის არ იშლება; მინერალური მჟავების ზანგრძლივი მოქმედებისას ვიტამინი D იშლება, სწრაფად კარგავს სპეციფიკური მოქმედების უნარს წყალბადის ზეჟანგის, გოგირდოვანი ანზიდრიდისა და ფორმალდეჰიდის ზეგავლენით. ჰაერის ჟანგბადის მოქმედების მიმართ ის შედარებით გამძლეობას იჩენს. მაგალითად, 100°-ზე გამთბარი თევზის ზეთში ჰაერის გატარებისას ვიტამინი D არ იშლება.

მასასადამე, ვიტამინი D მაღალ ტემპერატურაზე და ჰაერის შეხებისას საგრძნობლად არ კარგავს თავისი მოქმედების ძალას. სამაგიეროდ მზისა და განსაკუთრებით ულტრაიისფერი სხივებით დაშუქებისას მისი მოქმედების ძალა სწრაფად მცირდება. D ვიტამინი წარმოდგენილია თითქმის მხოლოდ ცხოველთა პროდუქტებში. განსაკუთრებით მდიდარია D ვიტამინით თევზის ზეთი. საკმაო რაოდენობით შეიცავს მას კარაქი, რძე, კვერცხის გული, ხიზილა და თევზის ღვიძლი. მცენარეულობა D ვიტამინს უმნიშვნელო რაოდენობით შეიცავს. სამაგიეროდ, მცენარეულობა შეიცავს D პროვიტამინს (ერგოსტეროლს), რომელიც ცხოველს აკმაყოფილებს როგორც D ვიტამინის წყარო.

D ვიტამინის რაოდენობა სხვადასხვა თევზის ღვიძლში ძალიან დიდ ფარგლებში მერყეობს. მისი რაოდენობა იცვლება არა მარტო თევზის სხვადასხვა სახეებში, არამედ ერთსა და იმავე წარმომადგენელში. ეს გარემოება დამოკიდებულია თევზის კვებაზე, ხნოვანებასა და სეზონზე. D ვიტამინის დიდ რაოდენობას შეიცავს ჩრდილოეთის ზღვების ვირთევზა, რომლის ღვიძლის ცხიმი იხმარება „თევზის ზეთის“ სახელწოდებით, როგორც სამკურნალო საშუალება.

დანარჩენ ცხოველთა პროდუქტებიდან პირველი ადგილი უჭირავს კვერცხის გულს. ვიტამინი D საკმაო რაოდენობით გვხვდება აგრეთვე კარაქში. ულტრაიისფერი სხივებით დაშუქებისას მცენარეულ საკვებ მასალას ენიჭება ანტირაქიტიული თვისებები. ცხოველური წარმოშობის პროდუქტებთან შედარებით მცენარეული საკვები მასალა D ვიტამინით მაინც ღარიბია. კვერცხის გულის და რძის დაშუქებისას D ვიტამინის რაოდენობა თითქმის 20-ჯერ მატულობს.

როგორც ბიშოპისა და ევანსის ცდებიდან გამოირკვა, გამრავლების ორგანოების ნორმალური ფუნქციონირებისათვის საჭიროა საკვებში სპეციფიკური ფაქტორის არსებობა, რომელსაც ვიტამინი E უწოდეს. დამტკიცებულია, რომ ვირთაგვები, სრული ღირებულების მქონე საკვებით კვებისას, გამრავლების უნარს კარგავენ, თუ დიეტაში ვიტამინი E წარმოდგენილი არ არის. ექსპერიმენტული ცხოველები ღებულობდნენ მხოლოდ რძეს. საფუარებისა და თევზის ზეთის მიმატება გამრავლების უნარს მათ არ უბრუნებდა. საკვებში ხალათის ან სხვა მწვანე მცენარეულის საკვების მიმატება დადებით გავლენას ახდენდა. აქედან ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ ცხოველთა გამრავლების უნარის შენარჩუნებისათვის საჭიროა საკვებში განსაზღვრული ვიტამინის არსებობა. ეს ვიტამინი, A და D ვიტამინის მსგავსად, ცხიმში (ან მის გამხსნელებში) იხსნება. ის გვხვდება ხორბლეულის თესლში (ჩანასახში), მცენარეულობის მწვანე ნაწილებში, კვერცხის გულში და კარაქში. თევზის ზეთში ვიტამინი E აღმოჩენილი არ არის. ამით სხვათა შორის ის A და D ვიტამინისაგან განსხვავდება.

საკვებში E ვიტამინის უქონლობის დროს მამრობითი სქესის წარმომადგენლებში შემჩნეულია სათესლე ჯირკვლების ატროფია და მდედრობითი სქესის წარმომადგენლებში მკეობის ნაადრევი შეწყვეტა.

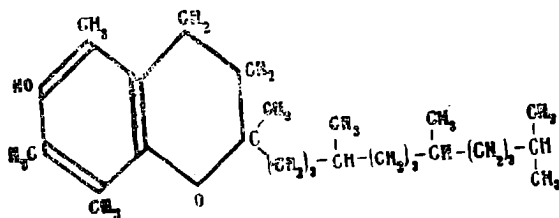
ავიტამინოზი E-ს დამახასიათებელ სიმპტომად ითვლება აგრეთვე კუნთოვანი ქსოვილის დისტროფია, რასაც თან სდევს ნივთიერებათა ცვლის აღრევა. ეს გამოხატულებას პოულობს ნორმასთან შედარებით ქანგბადის მოხმარების ორჯერ გადიდებაში. ტოკოფეროლის მიცემა ამცირებს ქანგბადის მოხმარებას და დისტროფიაზე დადებითად მოქმედებს. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ დისტროფიული მოვლენები სწრაფად აიცილება კუნთის ქსოვილში აღენოზინტრიფოსფატის შეყვანისას.

ქ ი მ ი უ რ ი ბ უ ნ ე ბ ა. ვიტამინი E ცხიმში ხსნადი ვიტამინების ჯგუფს ეკუთვნის. უქანგბადო არეში ტემპერატურის აწევას უძლებს. მისი გამოხდა შესაძლებელი ხდება ვაკუუმში 230° -ზე. განსაკუთრებით მგრძნობიარეა ის ზეჟანგების მოქმედებისადმი.

მას შემდეგ, რაც გამოირკვა, რომ ხორბლების ჩანასახთა ზეთის გაუსაძნავე ნაწილი შეიცავს ანტისტერილურ ფაქტორს, ჩატარებული იყო დიდი მუშაობა აქტიური საწყისის ქიმიურად სუფთა პრეპარატის მიღებისა და შენების დადგენის მიზნით. 1936 წ. გამოყოფილ იქნა ორი ნივთიერება, რომელთაც ვიტამინი E-ს თვისებები ახასიათებდა. ამ ნაერთებს რთული სპირტების თვისებები აღმოაჩნდათ და მათ α და β ტოკოფეროლები უწოდეს.

ტოკოფეროლი დაჟანგვისაგან იცავს არანაჯერ ცხიმოვან მჟავებს (ანტი-ოქსიდანტური მოქმედება). ის მონაწილეობს ღებულობს კუნთოვანი ქსოვილის ცვლების ცვლის რეგულაციაში.

კ ა რ ე რ მ ა შესწავლა გამოყოფილი ნაერთების ქიმიური თვისებები და დაადგინა, რომ ტოკოფეროლები ოქსიკუმარინის ნაწარმს წარმოადგენენ, სადაც გვერდითი ჯაჭვი აშენებულია იზოპრენის ნაშთებისაგან. საბოლოოდ ტოკოფეროლების სტრუქტურა 1938 წ. დაადგინეს დაჟანგვის პროდუქტების იდენტიფიკაციის საშუალებით. გამოირკვა, რომ ტოკოფეროლებისათვის მიღებული უნდა იყოს ქრომანის ფორმულა.



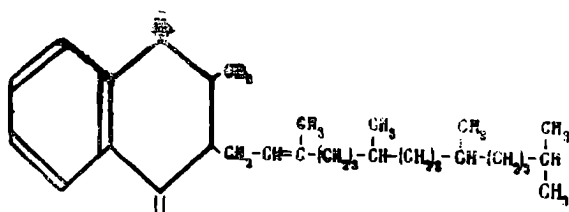
α-ტოკოფეროლი

შესწავლილია სამი ტოკოფეროლი. მათში მეტი გავრცელება და ბიოლოგიური აქტივობა აქვს α-ტოკოფეროლს. β-და γ-ტოკოფეროლები განსხვავდებიან CH_2 ჯგუფით და, როგორც ირკვევა, α-ტოკოფეროლის მხოლოდ მარტივ ჰომოლოგებს წარმოადგენენ. α-ტოკოფეროლის აქტივობა 2,5-ჯერ აღემატება მისი ჰომოლოგების აქტივობას. ბუნებრივი α-ტოკოფეროლი აქტივობას იჩენს 3 მგ დოზის რაოდენობით. ხორბლეულის ჩანასახის ზეთის გარდა ტოკოფეროლის დიდი რაოდენობა წარმოდგენილია ღვიძლში. მარაგის სახით ის გროვდება პლაცენტაში, ჰიპოფიზში და ნაწილობრივ კუნთოვან ქსოვილში.

§ 5. ვიტამინი K, ნაფტოქინონის დერივატები

ვიტამინი K წარმოადგენს ანტიჰემორაგიულ ფაქტორს. საკვებში მისი უქონლობისას ადგილი აქვს კანჭევესა და კუნთის შიგნით სისხლის ჩაქცევას. ამასთან ერთად ძალიან მცირდება სისხლის შედედების სიჩქარე. როგორც გამოირკვა, სისხლის შედედების დაყოვნება გამოიწვევა სისხლში პროთრომბინის (თრომბოგენის) შემცირებით.

პროთრომბინის, ისე როგორც ფიბრინოგენის, სინთეზი ზორციელდება ღვიძლში. ამ ცილების სინთეზის აღრევა იწვევს სისხლის შედედების სიჩქარის შემცირებას. როდესაც ცხოველს ვიტამინი K ეძლევა, ამით პროთრომბინის სინთეზი სტიმულირდება და მისი სისხლის შედედების სიჩქარე მატულობს. ავიტამინოზით დაავადებული ცხოველის ოპერაცია ხშირად სიკვდილით მთავრდება. ეს აცილებული რომ იქნეს, ოპერაციის წინ ცხოველს ვიტამინი K-ს პრეპარატი ეძლევა.



ვიტამინი K₁

ვიტამინი K ქიმიური შენების მიხედვით 1,4-ნაფტოქინონის ნაწარმია. სინთეზირებულია ნაფტოქინონის რამდენიმე ათეული დერივატი, რომელიც ვიტამინურ აქტივობას იჩენს. გამოირკვა, რომ აქტივობა დაკავშირებულია ნაფტოქინონის ბირთვთან. არსებობს ბუნებრივი ვიტამინი K-ს ორი მოდიფიკაცია. ერთი გამოყოფილია მწვანე იონჯიდან (K₁), მეორე — თევზის ფქვილიდან (K₂). ეს ორი სახეცვლილება ერთიმეორისაგან განსხვავდება გვერდითი ჯაჭვის შენებით. ვიტამინი K₁ გვერდით ჯაჭვში შეიცავს არანაჯერი სპირტს — ფიტოლის

ნაშთს, ზოლო ვიტამინი K_2 — სპირტი დიფარნეზოლის ნაშთს. ფიტოლისაგან განსხვავებით, რომელიც 4 იზოპრენის ნაშთისაგან არის აშენებული, დიფარნეზოლის მოლეკულაში წარმოდგენილია 6 იზოპრენის ნაშთი. ვიტამინი K_1 არის 2-მეთილ-3-ფიტოლ-1,4-ნაფტოქინონი.

ცნობილია ვიტამინი K-ს რამდენიმე ანტაგონისტი, რომელიც იწვევს არა პროთრომბინის სინთეზის გაძლიერებას, არამედ მის დაქვეითებას. ასეთ ანტაგონისტს წარმოადგენს, მაგალითად, დიკუმარინი.

უნდა ვიფიქროთ, რომ დიკუმარინი ღვიძლში გარკვეული ფერმენტების კონკურენტულ შეკავებას იწვევს, რის შედეგადაც ვიტამინი K-ს დადებითი გავლენა აიცილება. დიკუმარინი კლინიკაში სისხლის ძარღვთა დაცობის წინააღმდეგ იხმარება. ვიტამინი K გავრცელებულია მწვანე მცენარეულობაში და ცხოველურ პროდუქტებში (ღვიძლი). მაგრამ ავიტამინოზით დაავადება ხშირად გამოიწვევა არა არასრულფასოვანი კვებით, არამედ ნაღვლის სადინარის დაცობით. როგორც ირკვევა, ვიტამინი K-ს შეწოვებისათვის ნაწლავებში საჭიროა ნაღვლის მჟავები.

§ 6. შუამცვლელი არანაჯერი ცხიმოვანი მჟავები

დიდი ხანია ცნობილია, რომ ადამიანის ორგანიზმს არა აქვს უნარი შექმნას არანაჯერი ცხიმოვანი მჟავები. ეს ნაერთები მიიღება საკვებთან ერთად. ვირთაგვებზე ცდებით გაირკვა, რომ უცხიმო საკვები იწვევს დერმატიტს, სიბერწეს და თირკმელების გადაგვარებას. ადამიანის ორგანიზმში ეს ავიტამინოზი გამოიხატება ფოლიკულების ჰიპერკერატოზში. ეს დაავადება რომ აცილებულ იქნეს, საჭიროა ადამიანის ყოველდღიური ულუფა შეიცავდეს არანაჯერი ცხიმოვანი მჟავების ერთ გრამს. შეუცვლელ არანაჯერ ცხიმმჟავების ჯგუფს ეკუთვნის: ლინოლის, ლინოლენის, არახიდილის მჟავები, რომელნიც შეიცავენ ორსა და მეტ არანაჯერ ბმებს.

§ 7. ვიტამინი B_1 (ანერიინი ანუ თიამინი)

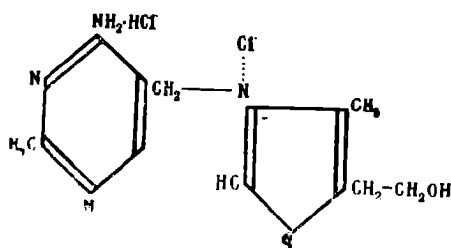
როდესაც ვიტამინების შესწავლის პირველი ნაბიჯები იყო გადადგმული, დარწმუნებული იყვნენ, რომ ზრდისა და ანტინევროტული ფაქტორი გამოწვეულია ერთი ვიტამინით, რომელსაც ვიტამინი B უწოდეს. შემდეგში გამოირკვა, რომ ვიტამინი B წარმოადგენს სხვადასხვა ვიტამინის ნარეგს.

B_1 ვიტამინის უქონლობა იწვევს ისეთი დაავადების წარმოშობას, რომელიც უკვე დიდი ხანი ცნობილია ბერი-ბერის სახელწოდებით. ბერი-ბერი წარმოადგენს ნევრიტის განსაზღვრულ ფორმას, რომლის დროს დაავადებულია მამოძრავებელი და მგრძნობიარე ნერვები. ადამიანის გარდა ბერი-ბერი შემჩნეულია ფრინველებზე, ღორებზე, ბაჭიებზე და ვირთაგვებზე. განსაკუთრებით ადვილად ექსპერიმენტული გზით ბერი-ბერი გამოიწვევა მტრედებზე.

ქ ი მ ი უ რ ი ბ უ ნ ე ბ ა. B_1 ვიტამინის მიღების პირველი ცდა ეკუთვნის ფუნკს. მან დაამზადა პრეპარატი, რომლის 4 მგ საკმარისი იყო დაავადებული მტრედის განკურნებისათვის. ანალიზით აღმოჩნდა, რომ მისი ემპირიული ფორმულა უნდა ყოფილიყო $C_{26}H_{21}O_9N$, მაგრამ შემდეგში გამოირკვა, რომ ფუნკის პრეპარატებში B_1 ვიტამინის რაოდენობა პროცენტის მეათედებს ძლივს აღწევდა.

შემდეგში 100 კგ ბრინჯის ქატოდან მიიღეს კრისტალური ნივთიერება 30 მგ რაოდენობით. ამ პრეპარატის დოზა 5 მკგ-ს (გამას) რაოდენობით იცავდა მტრედებს პოლინევიტის დაავადებისაგან. ელემენტური ანალიზის მონაცემების მიხედვით მიღებულ პრეპარატს მიაწერეს ფორმულა $C_6H_{10}ON_2$.

თუ რა სიძნელის გადალახვაა საჭირო ვიტამინის სუფთა პრეპარატის დაზადებისათვის, ჩანს იქიდანაც, რომ გაუმჯობესებული მეთოდიკით შეძლეს 5 გრ B_1 ვიტამინის სუფთა პრეპარატის დამზადება 2 ტონა საფუარების გადამუშავებისას. გამოყოფილი იქნა პრეპარატი, რომელსაც დიდი ფიზიოლოგიური მოქმედების უნარი ჰქონდა და სუფთა B_1 ვიტამინს წარმოადგენდა. მაგრამ განვლო საკმარისად დიდმა დრომ, სანამ B_1 ვიტამინის შენება გამოირკვა. ამ მხრივ დიდი ღვაწლი მოუძღვის კუნს, რომელმაც თანამშრომლებთან ერთად საფუარებიდან გამოჰყო ყვითელი ფერის საღებავი ნივთიერება „თიოქრომი“.



ვიტამინი B_1 , თიამინი

თიოქრომი ხსნარში იჩენს ინტენსიურ ცისფერ ფლუორესცენციას. ვინაიდან გამოირკვა, რომ თიოქრომის ფორმულა ემსგავსება B_1 ვიტამინის ფორმულას (განსხვავება მხოლოდ ორ ატომ წყალბადშია), გამოთქმული იყო აზრი, რომ თიოქრომი B_1 ვიტამინის დეჰიდრირების პროდუქტს წარმოადგენს და მისი გარდაქმნა B_1 ვიტამინად დაკავშირებული უნდა იყოს აღდგენით რეაქციასთან. თიოქრომი ვიტამინურ აქტივობას არ იჩენს და მისი კატალიზური ჰიდრირება B_1 ვიტამინს არ იძლევა. ეს ამტკიცებს მოსაზრებას, რომ B_1 ვიტამინისა და თიოქრომის ურთიერთკავშირი ჰიდრირებითა და დეჰიდრირებით არ განისაზღვრება.

როგორც ირკვევა, თიოქრომის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პირიმიდინისა და თიაზოლის რგოლები. ამ რგოლების ურთიერთდაკავშირება B_1 ვიტამინში წარმოებს მეთილენის ჯგუფით, ხოლო თიოქრომში მას ემატება კიდევ აზოტით დაკავშირება. თიოქრომის აღდგენისას აზოტის დაკავშირება წყდება და წარმოიშობა თავისუფალი ამინის ჯგუფი, რომელიც კავშირდება პირიმიდინის ბირთვში.

თიაზოლისა და პირიმიდინის რგოლის სინთეზის შემდეგ მოხერხდა თვით B_1 ვიტამინის სინთეზიც. მას ანეირინი (თიამინი) უწოდეს. ლოპანის მიერ აღმოჩენილია, რომ ანეირინის დაკავშირება პიროფოსფატის ნაშთთან წარმოადგენს კარბოქსილზას კოფერმენტს. ამ ფაქტს ძალიან დიდი მნიშვნელობა მიეცა B_1 ვიტამინის მოქმედების მექანიზმისა და მისი, როგორც კატალიზატორის, დანიშნულების გარკვევაში.

თიამინი ანუ ვიტამინი B_1 წყალში ხსნად ნაერთს წარმოადგენს. ხსნარიდან ილექება ვერცხლის ნიტრატი, ვერცხლისწყლის სულფატი, ფოსფოვოლფრამისა და ფოსფომოლიბდენის შეავატი. წყლის ხსნარიდან ის აღსორბირდება ნახშირის, კაოლინის, კოლოიდური ალუმინიუმისა და რკინის ჰიდრატის საშუ-

ალბით. მეავე არეში ვიტამინი. სტაბილობას იჩენს დამუანგველის მიმართ. ძალიან ადვილად განიცდის დაეანგვას ტუტე არეში ჰაერის ჟანგბადისაგან; მეავე არეში კი გამძლეობას იჩენს ისეთი აგენტების მიმართ, როგორიცაა წყალბადის და მანგანუმის ზეჟანგი. ნაკლებად მგრძნობიარეა ის ატმოსფერული ჟანგბადისადმი 20% გოგირდის მეავეს არეშიც კი.

ტემპერატურის გადიდებისას B_1 ვიტამინის გამძლეობა თანდათან კლებულობს, განსაკუთრებით 100° -ზე ზევით. ამ გარემოებით აიხსნება B_1 ვიტამინის რაოდენობის შემცირება საკვებში პროდუქტის დამზადების დროს, როდესაც გაცხელებას მიმართავენ.

ვიტამინი B_1 მოქმედების ხასიათი. ვიტამინი B_1 ერთ-ერთი ყველაზე უფრო მეტად შესწავლილი ვიტამინია. ის თიამინპიროფოსფატის სახითაა წარმოდგენილი ანაერობულსა და აერობულ კარბოქსილაზაში. ამ ფერმენტებში ის კოენზიმის როლს ასრულებს. როდესაც ცხოველს ვიტამინი B_1 -ით ღარიბი საკვები ეძლევა, ნახშირწყლების ცვლა ნორმალურად ვერ მიმდინარეობს და ქსოვილში კეტო-მეავეები გროვდება: პიროყურძნის, α -კეტო-გლუტარის, მჟაუნძმრისა და მჟაუნქარვის მეავე. განსაკუთრებით უარყოფით გავლენას კეტო-მეავეების დაგროვება ახდენს თავის ტვინის ფუნქციაზე. ამიტომ, პირველ ყოვლისა, ავიტამინოზი B_1 პოლინევრიტის სახით მჟღავნდება.

ნახშირწყლების გარდა ვიტამინი B_1 აცეტილქოლინის სინთეზზე ახდენს გავლენას. რადგან აცეტილქოლინი ნერვული ქსოვილის დამახასიათებელი ნაერთია, აქედან ნათელი ხდება ვიტამინ B_1 -ს კავშირი ნერვული ქსოვილის ფუნქციასთან.

საკირთა აღინიშნოს, რომ თიამინი ცხოველთა ორგანიზმში ძირითადად თიამინპიროფოსფატის სახითაა წარმოდგენილი.

გავრცელება. B_1 ვიტამინის სინთეზის უნარი უნდა ახასიათებდეს მხოლოდ მცენარეებს, საიდანაც ცხოველი მასღებულობს. ცხოველის ორგანიზმს B_1 ვიტამინის სინთეზის უნარი არა აქვს. ის ორგანიზმში ისეთი რაოდენობით არ გროვდება, რომ მისი მოთხოვნილება დიდი ხნით დაკმაყოფილდეს. მართალია, ღვიძლში გროვდება B_1 ვიტამინის განსაზღვრული რაოდენობა, მაგრამ ის სრულიად საკმარისი არ არის, რათა ორგანიზმმა ხანგრძლივი დროის განმავლობაში თავი ავიტამინოზისაგან დაიცვას.

მცენარეულობიდან B_1 ვიტამინით უფრო მდიდარია თესლი; განსაზღვრული რაოდენობა გროვდება აგრეთვე ძირნაყოფებში (კარტოფილი, სტაფილო და სხვა) და ფოთლებში. თესლში ვიტამინი B_1 წარმოდგენილია ჩანასახში და თესლის იმ გარსში, რომელიც თესლის დაფქვის დროს გადადის ქატოში. თესლის ენდოსპერმა B_1 ვიტამინს არ შეიცავს. შესაბამისად, უმაღლესი ხარისხის (პურის ხორბლის) ფქვილი სრულიად არ შეიცავს თესლის ზემოხსენებულ ნაწილებს. ამისათვის, რაც უფრო მაღალი ხარისხის არის ფქვილი, მით უფრო ღარიბია ის B_1 ვიტამინით. საყურადღებოა, რომ ჭვავის თესლში ვიტამინი B_1 თანაბრად არის განაწილებული და მისი როგორც გარეშე, ისე შიგნითა ფენები შეიცავენ B_1 ვიტამინის ერთსა და იმავე რაოდენობას.

მწვანილეულობაში და ნაყოფებში B_1 ვიტამინის საკმაო რაოდენობაა წარმოდგენილი. მათ შორის აღსანიშნავია კაკალი, თხილი და სალათი. საკვებ ზღაბეულობას და თივას საშუალო ადგილი უჭირავს B_1 ვიტამინის შემადგენლობის მხრივ. საფუარები წარმოადგენს B_1 ვიტამინის საუკეთესო წყაროს, განსაკუთრებით პურის საფუარები.

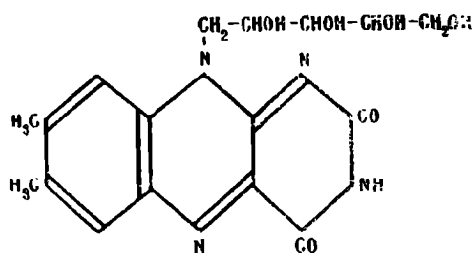
ვიტამინი B₂ ეწოდა იმ წყალში ხსნად ფაქტორს, რომელიც ხელს უწყობს ზრდის პროცესებს. B₂ ავიტამინოზი, როგორც ირკვევა, ხასიათდება ზრდის შეჩერებით. თავის მოქმედებას ზრდაზე ვიტამინი B₂ იჩენს მხოლოდ ვიტამინ B₁ და B₆-ის თანდასწრებით. ეს იყო მიზეზი, რომ ბოლო დრომდე მათი ურთიერთდაცელება და ცალ-ცალკე შესწავლა ვერ მოხერხდა. ზრდის შეჩერების გარდა B₂ ავიტამინოზი ხასიათდება თვალის რქოვანი გარსის ინტენსიური ვასკულარიზაციით, რასაც თან სდევს ანთება (კერატიტი) და ბოლოს კატარაქტი (ზროლის ამღვრევა).

ქ ი მ ი უ რ ი ბ უ ნ ე ბ ა. B₂ ვიტამინის ქიმიური შენების შესწავლას საფუძველი ჩაეყარა 1932—1933 წწ. ვარბურგისა და ქრისტიანსენის აღმოჩენით, როდესაც გამოიკვია, რომ სუნთქვის ფერმენტების ციანწყალბადით შეკავებისას საფუარებს უნარი აქვთ ყვითელი ფერმენტის საშუალებით სუნთქვა მაინც განაგრძონ. გამოიკვია, რომ ყვითელი ფერმენტის აქტიური ჯგუფი არის ვიტამინი B₂.

1933 წ. კვერცხის ცილიდან დამზადდა კრისტალური პრეპარატი, რომელსაც ოვოფლავინი უწოდეს. ამავ დროს შეისწავლეს რძის შრატისგან გამოყოფილი ყვითელი პიგმენტი ლაქტოფლავინი. ამ პიგმენტების მოქმედება ცხოველთა ორგანიზმზე საცხებით ემსგავსებოდა B₂ ვიტამინის თვისებებს.

ოვო- და ლაქტოფლავინის აღმოჩენას მოჰყვა სხვა ფლავინების შესწავლა. ფლავინები გამოიყო საფუარებიდან, ლეიდიდან, ტომატებიდან, ისპანახიდან და სხვა პროდუქტებიდან. თუ რა სიმნელებითან არის დაკავშირებული ფლავინების გამოყოფა, ჩანს შემდეგი მაგალითებიდან: ერთი გრამი ლაქტოფლავინი დამზადდა 5400 ლიტრი რძის შრატისგან, 10 000 კვერცხისგან მიღებული იყო ოვოფლავინის 0,18 გ, სამი ტონა ლიმონი დასჭირდა ფლავინის პრეპარატის 0,6 გ დამზადებას.

ფლავინების გაცნობის შედეგად ვიტამინ B₂-ს შემდეგი შენება უნდა მიეწეროს:

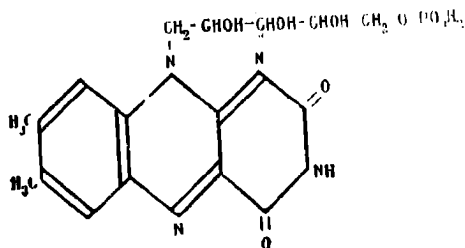


ვიტამინი B₂, რიბოფლავინი

ვიტამინი B₂-ის მოლეკულის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ხუთ-ატომიანი სპირტის რიბიტოლის ნაშთი. კუნისა, ერთი მხრივ და კარერის მიერ, მეორე მხრივ, დიდი მუშაობა ჩატარდა ვიტამინი B₂-ის სინთეზური გზით დამზადების მიზნით. მათ მიერ მიღებული ხელოვნური პრეპარატის ყველა თვისება ემსგავსებოდა ბუნებრივ B₂ ვიტამინის თვისებებს. ამ ვიტამინს რიბოფლავინი ეწოდა.

ბუნებაში რიბოფლავინი თავისუფალი სახით არ არის გავრცელებული; უმეტეს შემთხვევაში ის დაკავშირებულია ცილასთან, რომელიც ასრულებს

მზიდველის როლს და ქმნის ფოსფორის მჟავასა და რიბოფლავინთან ერთად ე. წ. ფლავინის ფერმენტებს ანუ ფლავინპროტეიდებს.



ფოსფორიბოფლავინი

რიბოფლავინი (ვიტამინი B₂) წარმოადგენს კრისტალური შენების მქონე ნაერთს, რომლის ლღობის ტემპერატურა 242° უდრის; წყალში იხსნება და 0,025% კონცენტრაციისას იძლევა მაძლარ ხსნარს; სპირტში ის უფრო ნაკლებად იხსნება. ნეიტრალურ ხსნარში მას ახასიათებს მოყვითალო მწვანე ფერი ინტენსიური მწვანე ფლუორესცენციით. ფლუორესცენცია ქრება როგორც მჟავე, ისე ტუტე ხსნარში.

დამჟანგველი აგენტების ზეგავლენას ფლავინი მჟავე არეში კარგად უძლებს. კონცენტრირებული აზოტისა და 1%-იანი გოგირდის მჟავა მას არ შლის; ამ პირობებში მისი აცეტილირება შესაძლებელი ხდება და აქტივობა არ იკარგება. სამაგიეროდ, ფლავინი ძალიან მგრძნობიარეა ტუტისა და სინათლის მიმართ. ტუტესთან დუდილისას ის მთლიანად იშლება. 1%-იანი მწვანე ტუტე მის აქტივობაზე უკვე უარყოფითად მოქმედებს ჩვეულებრივ ტემპერატურაზე-დაც კი.

დღის სინათლეზე ფლავინის ნეიტრალური ხსნარი თანდათან კარგავს აქტივობას. გაცილებით უფრო ინტენსიურად მოქმედებს სპექტრის ულტრაიის-ფერი ნაწილი. ტუტე ხსნარის გაშუქებისას ჰაერთან თანდასწრებით რიბოფლავინი გარდაიქმნება ლუმიფლავინად, ხოლო მჟავე არეში — ლუმიქრომად.

დამახასიათებელია ფლავინისათვის მისი უკუქცევითი ჟანგვა და აღდგენა. აღმადგენლის მოქმედებისას (H₂S, Zn, Pt და H₂) ის იერთებს ერთს, ორს ან სამ მოლეკულა წყალბადს და გადადის უფერულ ლეიკოფლავინში. საკმარისია ლეიკოფორმის ანჭლრევა ჰაერზე, რომ მან დეჰიდრირება განიცადოს და ყვითელი პიგმენტის ფორმაში გადავიდეს.

ფლავინის გამძლეობა ტემპერატურის გადიდების მიმართ დამოკიდებულია ხსნარის წყალბად-ონთა კონცენტრაციაზე. მჟავე არეში ის თითქმის არ იშლება. ტუტე არე იწვევს მის სწრაფ გარდაქმნას. ტემპერატურული გამძლეობის გამო B₂ ვიტამინს უწოდებენ თერმოსტაბილურ ფაქტორს.

მოქმედების სახით. რიბოფლავინი გავრცელებულია ფოსფორის ესთერის სახით. როგორც ნახსენები იყო, ფოსფორიბოფლავინი ან ცალკე, ანდა ადენილის მჟავასთან დაკავშირებული, ფუნქციონირებს ფლავინპროტეიდებში პროსტეტიული ჯგუფის სახით. ფოსფორიბოფლავინის შემწეობით ხდება გააქტივებული წყალბადისა და ელექტრონების ნად-იდან ციტროქრომზე გადატანა.

გავრცელება. ისე როგორც B₁ ვიტამინის შემთხვევაში, B₂ ვიტამინის სინთეზის უნარი ცხოველს არ გააჩნია. ამ მხრივ ცხოველი განსაზღვრულ

დამოკიდებულებაშია მცენარეული ორგანიზმისაგან. რიბოფლავინით ყველაზე უფრო მდიდარია საფუარები, რომელთა მშრალი ნივთიერების 1 გ შეიცავს ვიტამინ B₂-ს 30—36 μ გ რაოდენობით. რძის მჟავა ბაქტერიებში ფლავინის რაოდენობა უფრო დიდ რიცხვს აღწევს.

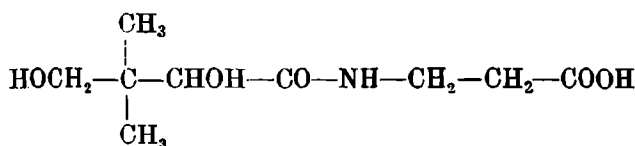
მცენარეულობიდან B₂ ვიტამინს საკმაო რაოდენობით შეიცავს ხორბალი. გაცილებით ნაკლები რაოდენობით გვხვდება ის მწვანილეულობაში და ნაყოფებში. ცხოველთა პროდუქტებიდან მდიდარია B₂ ვიტამინით რქიანი საქონლის ღვიძლი, რომლის 1 გ შეიცავს ვიტამინის 20—25 მკგ-ს. დანარჩენი ქსოვილებიდან აღსანიშნავია თიარკმლები. სისხლში B₂ ვიტამინი მოიპოვება მცირე ოდენობით. კვერცხის ცილა და რძე შეიცავს B₂ ვიტამინის საკმაო რაოდენობას, მაგრამ გაცილებით ნაკლებს, ვიდრე ღვიძლი. საჭიროა აღინიშნოს, რომ ფლავინი თავისუფალ მდგომარეობაში გვხვდება რძეში, შარდში და თვალის ბადურაში. დანარჩენ ქსოვილებში ის დაკავშირებულია ცილასთან.



§ 9. პანტოთენის მჟავა

ძალიან გავრცელებულ ვიტამინს წარმოადგენს. აღმოჩენილი იყო 1933 წელს, როგორც საფუარებისა და რძისმჟავა ბაქტერიების ზრდის ფაქტორი. შემდგომი გაიკვია, რომ მას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებში როგორც ზრდისა და აგრეთვე დერმატიტების (კანის დაავადებანი) ამცილებელ ფაქტორს. უკანასკნელ დროს აღმოაჩინეს პანტოთენის მჟავას მონაწილეობა კოფერმენტი A-ს შენებაში. ეს კოფერმენტი ფუნქციონირებს მცენარისა და ცხოველთა ორგანიზმში როგორც ცხიმმჟავების გადამტანი.

ქიმიური თვალსაზრისით პანტოთენის მჟავა წარმოადგენს α , γ -დიოქსი- β - β' -დიმეთილბუტირილ- β -ალანინს. საყურადღებოა პანტოთენის მჟავაში β -ალანინის მონაწილეობა. ეს ამინომჟავა პანტოთენის მჟავას გარდა წარმოდგენილია კარნოზინში.



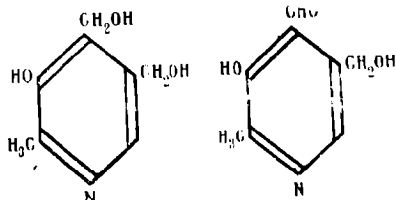
პანტოთენის მჟავა

პანტოთენის მჟავას ზემოთ მოყვანილი სტრუქტურა დამტკიცებულია სინთეზით. პანტოთენის მჟავას შედარებით დიდ რაოდენობას შეიცავს ფრინველის კვერცხი და ღვიძლი. მცენარეულობიდან აღსანიშნავია ხორბლეული და განსაკუთრებით ლუდის საფუარები. პანტოთენის მჟავას 30 მკგ იწვევს ავიტამინოზური ვირთავას ზრდის ინტენსივობის სამჯერ მატებას.

§ 10. ვიტამინი B₆, ალანინი, პირიდოქსინი

ვიტამინი B₆-ს უქონლობა იწვევს ვირთავებში და აგრეთვე სხვა ცხოველებში სპეციფიკურ დერმატიტს, რომლის განკურნება სხვა ვიტამინებით ვერ ხერხდება. აქტიური საწყისი ნაოვნი იყო ღვიძლში, საფუარებში და ბრინჯის ქატოში. ბოლოს მოხერხდა ვიტამინი B₆-ს კრისტალური სახით მიღება და ის პირიდინის დერივატი აღმოჩნდა.

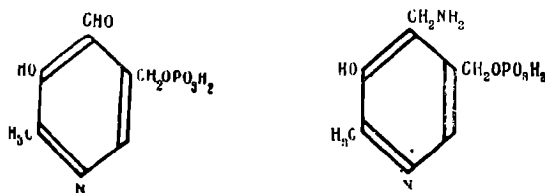
ვიტამინი B₆ ქიმიურად წარმოადგენს 2-მეთილ-3-ოქსი-4,5-დიოქსიმეთილ-პირიდინს. ამიტომ მას პირიდოქსინი უწოდეს.



პირიდოქსინი

პირიდოქსალი

პირიდოქსინი კარგად იხსნება წყალში. ის გამძლეობას იჩენს მჟავასა და ტუტეების მოქმედებისადმი. მაგრამ ძალიან ადვილად ზნდება ულტრაიისფერი სხივების ზეგავლენით.



ფოსფორპირიდოქსალი

ფოსფორპირიდოქსამინი

მოქმედების ხასიათი. უკანასკნელ დროს მიღებულია მონაცემები, რომელიც არკვევს პირიდოქსინის მონაწილეობას უჯრედში მიმდინარე ბიოქიმიურ გარდაქმნებში. პირიდოქსინი უჯრედში ადვილად იჟანგება ალდეჰიდად — პირიდოქსალად. პირიდოქსალი, თავის მხრივ, ფოსფორილირებას განიცდის და ფოსფორპირიდოქსალს იძლევა. ფოსფორპირიდოქსალი მონაწილეობას ღებულობს გადაამინირების პროცესში. შუალედი პროდუქტის სახით წარმოიშობა ფოსფორპირიდოქსამინი.

პირიდოქსალფოსფატი წარმოადგენს ამინოტრანსფერაზების პროსტეტიულ ჯგუფს. გამოკვეთულია აგრეთვე, რომ ამინომჟავათა დეკარბოქსილირება იმ ფერმენტების საშუალებით მიმდინარეობს, რომელთა პროსტეტიული ჯგუფი პირიდოქსალფოსფატია.

კრისტალური ადერმინის 10 მკგ-ს რაოდენობით ყოველდღიურად მიცემა აცილებს ვირთაგვებს დერმატიტით დაავადებას. ფრინველთათვის ეს დოზა უდრის 30 მკგ-ს. ავიტამინოზურ ცხოველებში პირველ ყოვლისა, თვალსაჩინო ზდება ცილოვან ნივთიერებათა ცვლის აღრევა.

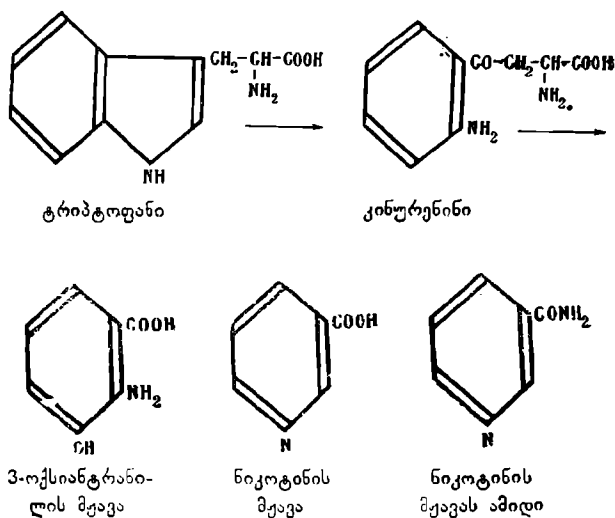
გავრცელება. როგორც ნახსენები იყო, ვიტამინი B₆ გავრცელებულია როგორც მცენარეებში, ისე ცხოველებში. განსაკუთრებით მდიდარია პირიდოქსინით საფუარები და ხორბლეული.

§ 11. ვიტამინი PP, ნიკოტინის მჟავას ამიდი

ვიტამინი PP ანუ ნიკოტინის მჟავას ამიდი ანტიპელაგრულ ფაქტორს წარმოადგენს. ავიტამინოზი ხასიათდება დერმატიტით, რომელიც მკვდრდება ადამიანის სხეულის მხოლოდ იმ ნაწილებზე, რომელიც ტანსაცმლით არაა

დაფარული. პელაგრა გავრცელებულია იმ ქვეყნებში, სადაც მოსახლეობა ღებულობს საკვებს, რომელიც არ შეიცავს სრულფააან ცილასა და ნიკოტინის მჟავას. პელაგრის გართულებულ ფორმებს ახასიათებს ნერვული მოქმედების აღრევა. განსაკუთრებულ მგრძნობიარობას ვიტამინ PP უქონლობისადმი იჩენს ადამიანი, მაიმუნი, შემდეგ ფრინველი და ძაღლი. მცოხნავ ცხოველებში პელაგრის გამოწვევა შეუძლებელია, რადგან მათ მომწელებელ ორგანოებში არსებულ მიკროფლორას შეუძლია ნიკოტინის მჟავას სინთეზი.

მიუხედევად იმისა, რომ ქიმიკოსები ნიკოტინის მჟავას დიდი ხანია იცნობენ, მისი ანტიპელაგრული თვისებები უკანასკნელ დრომდე არ იყო ცნობილი. წინათ ფიქრობდნენ, რომ პელაგრის გამომწვევი მიზეზი არის საკვებში ზოგიერთი შეუცვლელი ამინომჟავას, კერძოდ, ტრიპტოფანის უქონლობა. შემდეგში გამოიჩვენა, რომ ტრიპტოფანი ცვლის ნიკოტინის მჟავას. ახლა ნათელი გახდა, თუ რაში გამოიწატება ამ ორი ნაერთის ურთიერთდამოკიდებულება. ცხოველთა ორგანიზმში ტრიპტოფანის გარდაქმნა მიმდინარეობს კინურენინის წარმოშობის გზით. კინურენინი იძლევა 3-ოქსიანტრანილის მჟავას, ხოლო უკანასკნელი — ნიკოტინის მჟავას.



ბიოლოგიური აქტივობა ახასიათებს როგორც ნიკოტინის მჟავას, ისე მის ამიდს.

მოქმედების ხასიათი. ნიკოტინის მჟავას ამიდი მონაწილეობს ღებულობს ნად-ის შენებაში. მისი უქონლობა იწვევს დეჰიდროგენაზების მოქმედების აღრევას და სუბსტრატის ჟანგვის შეჩერებას. ჯერ კიდევ კარგად არ არის გარკვეული ნიკოტინის მჟავას ის მინიმალური დოზა, რომელიც ცხოველს აცილებს პელაგრით დაავადებას. ადამიანისათვის ის მერყეობს 50—500 მგ-მდე. მაიმუნისათვის საკმარისია ყოველდღიურად 5 მგ-ის მიცემა.

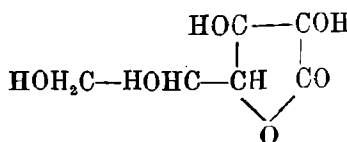
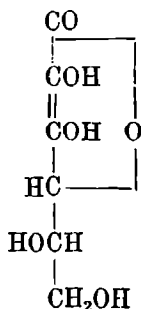
ნიკოტინის მჟავას საუკეთესო წყაროს წარმოადგენს საფუარები და ბრინჯის ქათო. ნაკლები რაოდენობით ის წარმოდგენილია ძირნაყოფებში და ხორბლულში. ცხოველთა ორგანიზმში ის მეტი რაოდენობით დაგროვილია ღვიძლში და თირკმლებში, ე. ი. სადაც ტრიპტოფანის გარდაქმნა ხდება.

C ვიტამინის უქონლობა იწვევს ცხოველის სკორბუტით დაავადებას. ეს ავიტამინოზი გამოიხატება ორგანიზმის თითქმის ყველა ფუნქციის მოშლაში. გარეშე სიმპტომები დაკავშირებულია ღრძილების ცვლილებასთან, რის შედეგად ჩნდება იარები, სისხლის დინება და ლორწოვანი გარსის გადაგვარება. სკორბუტით დაავადება შეიძლება ადვილად გამოიწვიოს ადამიანის გარდა მამულებში და ზღვის გოჭებში. დანარჩენ ცხოველებში ეს ავიტამინოზი ან არა-დამახასიათებლად მიმდინარეობს ან სრულებით არ გამოიწვევა, რადგან, როგორც გამოირკვა, მათ C ვიტამინის სინთეზის უნარი აქვთ.

ქ ი მ ი უ რ ი ბ უ ნ ე ბ ა. ლიმონიდან C ვიტამინის აქტიური პრეპარატის დამზადების შემდეგ გამოირკვა, რომ მას აქვს ალდგენის დიდი უნარი. ამასთანავე დიდი ხანია უკვე ცნობილი იყო, რომ ქანგაბადის ზეგავლენით ვიტამინი C ადვილად კარგავს აქტივობას. C ვიტამინის ადვილი ცვალებადობის გამო მისი ქიმიური შენების დადგენა გაძნელდა, მიუხედავად იმისა, რომ C ვიტამინის მოლეკულის სტრუქტურა შედარებით მარტივია.

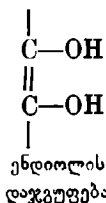
C ვიტამინის შენების გარკვევაში დიდი როლი ითამაშა ტ ი ლ მ ა ნ ს ი ს მიერ დამუშავებულმა C ვიტამინის რაოდენობით განსაზღვრის მეთოდმა. გამოირკვა, რომ სხვადასხვა მცენარეული წვენი ინდიკატორ 2,6-დიქლორფენოლინდოფენოლის ალდგენის უნარი უშუალოდამოკიდებულებამა წვენების ანტისკორბუტულ აქტივობასთან. აღმოჩნდა, რომ სხვადასხვა წვენის რედუქციული უნარი სრულიად ემსგავსება მის ბიოლოგიურ აქტივობას. გაცხელებისას, ტუტით დამუშავებისას, ჰაერზე დაჟანგვისას და სხვა აგენტების მოქმედებისას, საკვები ნივთიერების ანტისკორბუტული აქტივობა მცირდება ალდგენითი უნარის შემცირების პარალელურად. ტ ი ლ მ ა ნ ს მ ა დაამტკიცა, რომ ეს ალდგენითი უნარი დამოკიდებული უნდა იყოს C ვიტამინზე და მისი დაქანგვა შეიძლება წარმოებდეს უკუქცევით. მოლეკულური ქანგაბადით დაჟანგვისას აქტივობა სრულიად ისპობა. 2,6-დიქლორ-ფენოლინდოფენოლი, ფენოლინდოფენოლი და იოდი მჟავა არეში იწვევენ უკუქცევით დაქანგვას. უკუქცევითი დაჟანგვისას C ვიტამინის ანტისკორბუტული აქტივობა არ იკარგება.

ს ც ე ნ ტ-დ ი ო რ დ ის მიერ დამზადებულ იქნა ჰექსურონის მჟავას დიდი რაოდენობა. ამ პრეპარატის შესწავლით სხვადასხვა ლაბორატორიაში ის დასკვნა გამოიტანეს, რომ ის ჰექსურონის მჟავას არ წარმოადგენს. მას ს ც ე ნ ტ-დ ი ო რ დ ის წინადადებით ასკორბინის მჟავა უწოდეს. მისი სტრუქტურის დადგენა მოკლე დროში მოხერხდა ერთდროულად რამდენიმე ლაბორატორიაში. ქვემოთ მოყვანილია ასკორბინის მჟავას სტრუქტურული ფორმულა, რომელიც უპასუხებს მის ქიმიურ თვისებებს. შენების სინამდვილე დაამტკიცდა მრავალჯერ წარმოებულ სინთეზით.

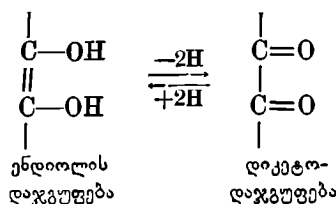


ასკორბინის მჟავა

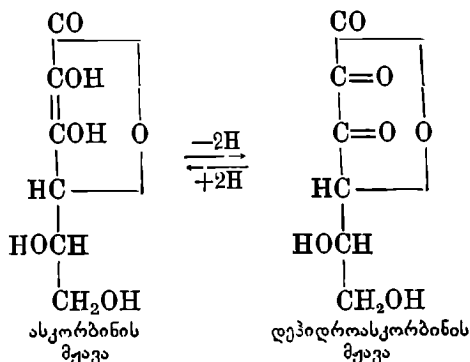
ასკორბინის მჟავა წარმოადგენს არანაჯერ მჟავა ლაქტონს, რადგან მისი კარბოქსილის ჯგუფი ლაქტონის სახით არის დაკავშირებული. მჟავე თვისებები დამოკიდებულია ენდიოლის დაჯგუფებაზე:



ენდიოლი იძლევა მარილებს ნატრიუმთან, კალციუმთან და სხვა მეტალებთან. მარილში გადასვლისას ასკორბინის მჟავას კარბოქსილის ჯგუფი დაკავშირებული რჩება ლაქტონის სახით. ენდიოლი ძალიან ადვილად განიცდის დაჟანგვას დიკეტო-დაჯგუფებაში.



დაჟანგვის ამგვარ უნარზეა დამოკიდებული ასკორბინის მჟავას განსაკუთრებული ალდგენითი თვისებები. ასკორბინის მჟავას დაჟანგვისას, მაგალითად, ფენოლინდოფენილით ის გადადის დეჰიდროასკორბინის მჟავაში. მცენარეში ეს პროცესი დაკავშირებულია სპეციფიკური ოქსიდაზას მოქმედებასთან.



ალდგენელის ზემოქმედებით დეჰიდროასკორბინის მჟავა ისევ ასკორბინის მჟავაში გადადის. მაშასადამე, ვიტამინი C უკუქცევით ჟანგვა-ალდგენით სისტემას ქმნის. მისი რედ-ოქსიპოტენციალი, როდესაც $\text{pH}=7$ და დაჟანგული ფორმის კონცენტრაცია შეეფარდება ალდგენილ ფორმას, როგორც 1:1, მერყეობს $+20 \text{ მვ} \rightarrow +10 \text{ მვ}$ ფარგლებში.

ასკორბინის მჟავას სინთეზი 1933 წ. მოახდინეს. ამ სინთეზს მხოლოდ თეორიული ინტერესი აქვს, რადგან მისი პრაქტიკული განხორციელება თხოვლობს ძალიან დიდ შრომას.

ასკორბინის მჟავას სუფთა პრეპარატი წარმოადგენს კრისტალური შენეების მქონე ნაერთს, რომლის ლობის ტემპერატურა უდრის 189°C -ს. აქვს ერთფუძიანი მჟავას თვისებები. წყალში ძალიან კარგად იხსნება, ძნელად — ორგანო-

ნულ გამხსნელებში. რაოდენობრივად ილექება ტყვიის აცეტატი, როდესაც $pH=7,2-7,5$. მეავე და ტუტე არეში მისი ტყვიის მარილი ხსნადია. ის იძლევა კრისტალური შენების მქონე მონოაცეტონ-ნაწარმს, რომელიც წყალთან გაცხელებისას ადვილად იშლება და ასკორბინის მეავე თავისუფლდება.

ძალიან ადვილად გარდაიქნება ასკორბინის მეავე ტუტე არეში. მის დაჟანგვას ხელს უწყობს მძიმე მეტალების კატალიზური მოქმედება. მეავე არეში ასკორბინის მეავე გაცილებით უფრო მეტ გამძლეობას იჩენს.

ცოცხალ უჯრედში ასკორბინის მეავე გვხვდება ალდგენილი ფორმით, უჯრედის დასრესისას მასზე მოქმედებას იჩენს სპეციფიკური ოქსიდაზა, რომლის შემწეობით ის დეჰიდროფორმაში გადადის. დეჰიდროფორმა კი წარმოადგენს უფრო ლაბილურ ნაერთს, რომელიც ჰაერის ქანგბადის ზეგავლენით, განსაკუთრებით, თუ ამავე დროს წარმოადგენილია მძიმე მეტალები, ის უკვე არაუკუქცევით დაჟანგვას განიცდის და ბიოლოგიური მოქმედების უნარს კარგავს. ამ გარემოებას საკვები პროდუქტების ტექნოლოგიაში დიდი მნიშვნელობა აქვს. შესაძლებელია საკვები თავიდანვე მდიდარი იყოს C ვიტამინით, მაგრამ დამუშავებისას ვიტამინი ინაქტივაციას განიცდის მექანიკური ზეგავლენითაც კი.

ასკორბინის მეავეს ფიზიოლოგიური დანიშნულება დაკავშირებულია იმ გარემოებასთან, რომ ის ქანგვა-ალდგენით სისტემას ქნის. ამ სისტემის რედოქსიპოტენციალი, როგორც აღნიშნული იყო, მცირეა ($> +20$ მვ), ამიტომ ის ადვილად განიცდის დეჰიდრირებას და მონაწილეობას ლებულობს, ისე როგორც გლუტათიონი, გააქტივებული წყალბადის გადატანაში. მას გადააქვს წყალბადი, როგორც შუამავალს, სუბსტრატიდან დამქანგველი ფერმენტებისავე.

ასკორბინის მეავე უშუალოდ მონაწილეობას ლებულობს ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციაში. ის მცენარეთა და ცხოველთა თითქმის ყველა უჯრედში გვხვდება. ცხოველთა ორგანიზმიდან ცვლის შედეგად ის გამოიყოფა ფლავინების მსგავსად შარლში. ადამიანი დღე-ღამის განმავლობაში საჭიროებს ასკორბინის მეავეს 50 მგ-ს.

გ ა ვ რ ე ლ ბ ა. ადამიანის გარდა C ვიტამინის ნაკლებობა საკვებში უარყოფით გავლენას ახდენს მაიმუნზე, ზღვის გოჭზე და ვირთაგვაზე. ფრინველებს და ზოგიერთ სხვა ცხოველს (მსხვილფეხა რქიან ცხოველებს, ცხვარს, თხას), როგორც გამოირკვა, აქვთ C ვიტამინის სინთეზის უნარი და ამ მხრივ ისინი მცენარეულ საკვებზე დამოკიდებული არ არიან.

C ვიტამინის წყაროდ უნდა ჩაითვალოს მცენარეულობა, სადაც წარმოებს მისი არა მარტო სინთეზი, არამედ ზოგიერთ შემთხვევაში დიდი რაოდენობით დაგროვებაც კი. ცხოველის ორგანიზმი და, განსაკუთრებით ადამიანი, C ვიტამინს დიდი რაოდენობით არ ამარაგებს. ამიტომ ცხოველები უშუალოდ მცენარეულ საკვებზე არიან დამოკიდებული.

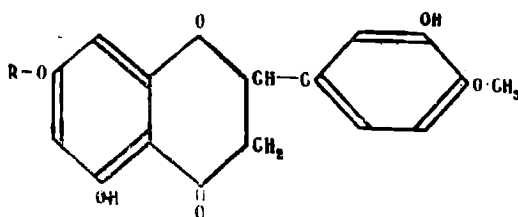
მცენარეული საკვებიდან C ვიტამინით მდიდარია მწვანილეულობა და ხილი; გაცილებით ნაკლებია ის ძირნაყოფებში, ხოლო თესლეულობა (ხორბალი, პარკოსან მცენარეთა თესლი) C ვიტამინს სრულებით არ შეიცავს. თესლის გაღივებისას, როდესაც ახალგაზრდა მცენარე აღმოცენდება, წარმოებს C ვიტამინის ენერგიული სინთეზი. ამასთანავე შემჩნეულია, რომ ნორჩ ფოთლებში მისი რაოდენობა მაქსიმუმს აღწევს და გვეტაციის დამთავრებისას სრულიად ქრება, ნაყოფებში C ვიტამინის რაოდენობა მაქსიმუმს აღწევს დამწიფების მომენტში. გადამწიფებისას და შენახვისას მისი რაოდენობა თანდათან კლებულობს.

ყველაზე უფრო მდიდარია C ვიტამინით ასკილი. ზოგიერთ წარმომადგენლებში (ჩრდილოეთში) ასკორბინის მეავას კონცენტრაცია მშრალი ნივთიერების თითქმის 14% უდრის. მდიდარია აგრეთვე C ვიტამინით წიწაკა, მაგრამ ის მაინც ასკილს ვერ შეედრება. ლიმონი, კომბოსტო, ტომატი და ოხრახუში შეიცავენ C ვიტამინს საშუალოზე მეტი რაოდენობით.

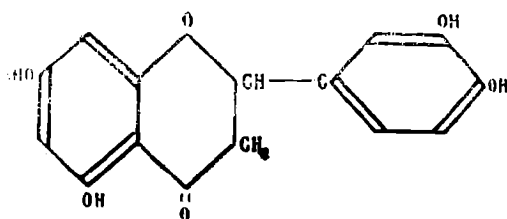
ცხოველთა პროდუქტებში ვიტამინი C შედარებით მცირე რაოდენობით მოიპოვება. მათ შორის განირჩევა მხოლოდ რძე. ქალის რძე შეიცავს C ვიტამინის ხუთჯერ უფრო მეტ რაოდენობას, ვიდრე ძროხის რძე. რძეში C ვიტამინის რაოდენობა უშუალოდ დამოკიდებულია დედის კვებისაგან. ქსოვილებიდან აღსანიშნავია თირკმლის ზედაჯირკველი, რომლის ვიტამინური აქტივობა ამ მხრივ დაახლოებით უდრის ლიმონის წვენის აქტივობას.

§ 18. ვიტამინი P, ციტრინი

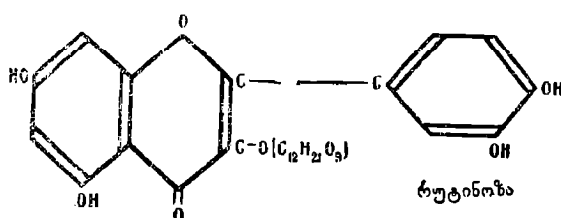
ვიტამინი P ყოველთვის თან ახლავს ასკორბინის მეავას მცენარეულ პროდუქტებში და, როგორც ირკვევა, ორივეს მსგავსი დანიშნულება უნდა ჰქონდეს. ვიტამინი P, ასკორბინის მეავას მსგავსად, გავლენას ახდენს კაპილარების განვლადობაზე. მისი უქონლობისას ზღვის გოჭების ქსოვილებში ადგილი აქვს ადგილობრივ სისხლის ჩაქცევებს. ეს გამოიწვევა კაპილარების კედლების გადაგვარებით. ვიტამინი P-ს პრეპარატი დამზადებულია სენტ დიორდის მიერ ლიმონის ქერქისგან და ამიტომ მას ციტრინი ეწოდა. როგორც შემდეგში გამოირკვა, ციტრინი უნდა წარმოდგენდეს, ყოველ შემთხვევაში, სამი-ფენოლურ-გლუკოზიდების ნარევს: ჰესპერიდინის, ერიოდიქტიოლისა და რუტინის.



ჰესპერიდინი



ერიოდიქტიოლი



რუტინი

რუტინოზა

როგორც ზემოთ მოტანილი შენებიდან ჩანს, პესპერიდინი არის ერიოდი-ქტიოლის მეთილირების პროდუქტი. ლიმონში ეს ფლავონები დაკავშირებულია რუტინოზასთან, რომელიც წარმოადგენს დისაქარიდის 6—O—L-რამნო-ზილ-D-გლუკოზას. ვიტამინური მოქმედება სხვა ფლავონებსაც ახასიათებს.

ციტრინით შდიდარია ის მცენარეული პროდუქტები, სადაც ასკორბინიზ მყავაა წარმოდგენილი, განსაკუთრებით, ლიმონისა და სხვა ნარინჯოვანი მცენარეთა ნაყოფის ქერქი.

§ 14. პარა-ამინობენზოის მჟავა

პარა-ამინობენზოის მჟავა წარმოადგენს ზოგიერთი მიკრობის ზრდისა და გამრავლების ფაქტორს. ქიმიურად ის საკმარისად ინერტული ნივთიერებაა. სინათლეზე, განსაკუთრებით ულტრაიისფერი სხივების მოქმედებისას ის იძლევა შეფერილ დაჟანგვის პროდუქტებს.



პარა-ამინო-
ბენზოის მჟავა

გამორკვეულია, რომ ცხოველების ნორმალური პიგმენტაციის პროცესი დაკავშირებულია ამ ვიტამინთან. პარა-ამინობენზოის მჟავას მონაწილეობა თმების, კანის, ბეწვის ფერის დადგენაში იმით უნდა ისახლდებოდეს, რომ ის ფერმენტ ტიროზინაზას აქტივატორს წარმოადგენს. ტიროზინაზას მოქმედებით კი ცხოველთა ორგანიზმში იქმნება მელანინები.

პარა-ამინობენზოის მჟავას განსაკუთრებული მნიშვნელობა მიკრობებისათვის გამოირკვა სულფამიდური პრეპარატების მოქმედების შესწავლის შედეგად. სულფამიდური პრეპარატები, როგორც ცნობილია, იწვევს მიკრობების (პნევმოკოკების, მენინგოკოკების, გონოკოკებისა და სხვ.) გამრავლების შეჩერებას. ამის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ სულფამიდის პრეპარატები, კონკურენტული შეკავების გამო, აძევებენ პარა-ამინობენზოის მჟავას მიკრობისათვის მნიშვნელოვანი ფერმენტული სისტემიდან.

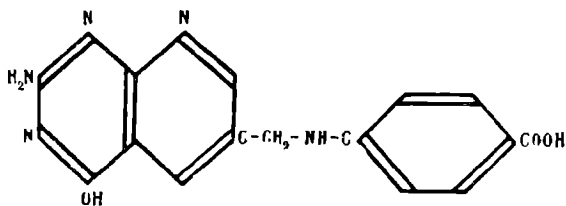
სულფამიდის პრეპარატების ბაქტერიოციდული მოქმედება უნდა აიხსნას იმ გარემოებით, რომ ეს ნაერთები ცილა-ფერმენტებთან რეაგირებენ და პარა-ამინობენზოის მჟავას აძევებენ. შედეგად ფერმენტს მოქმედების უნარი ეკარგება და მიკრობების გამრავლება წყდება.

§ 15. ფოლიუმის მჟავა

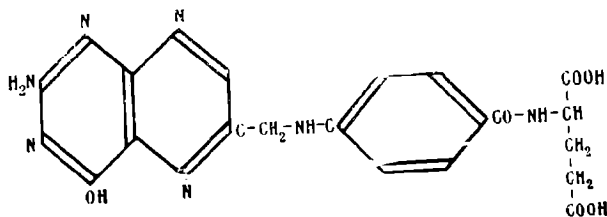
ფოლიუმის მჟავა წარმოადგენს ანტიანემიურ ფაქტორს. ადამიანში ფოლიუმის მჟავას უქონლობით გამოწვეული ავითამინოზი გამომჟღავნდება ჰისხლის ნაკლოვანებაში. ამავე დროს ფოლიუმის მჟავა არის რძის მჟავა ბაქტერიების ზრდის ფაქტორი.

ფოლიუმის მჟავა ბუნებაში გავრცელებულია რთული ნაერთის სახით, რომელიც პტეროისა და გლუტამინის მჟავასაგან შედგება. ცნობილია ფოლი-

უმის მქავეს რამდენიმე წარმომადგენელი, რომლებიც ერთიმეორისაგან გლუტამინის მქავეს ნაშთების რაოდენობით განსხვავდებიან. მაგალითად, საფუარებიდან ფოლიუმის მქავე გამოყოფილია კრისტალური სახით, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს გლუტამინის მქავეს შვიდი ნაშთი. ის წარმომადგენა ნაერთს, აშენებულს პტეროის მქავესაგან და გლუტამინის მქავეს ჰეპტაპეპტიდისაგან.



პტეროის მქავე



პტეროილ-გლუტამინის მქავე

აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ პტეროის მქავეს შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პარა-ამინობენზოის მქავე.

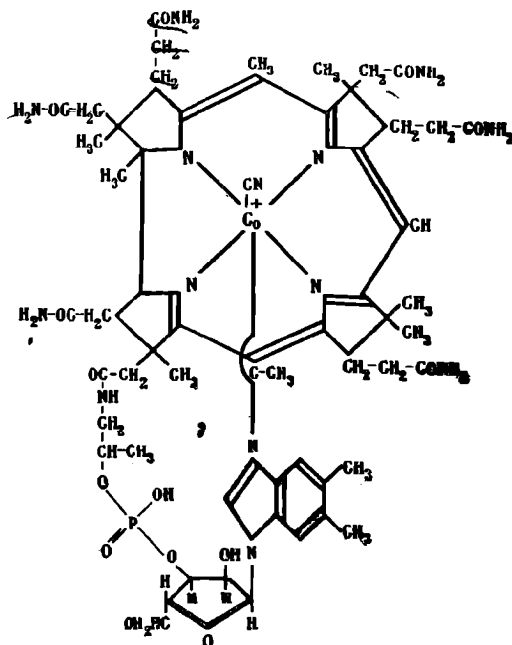
ფოლიუმის მქავე მცირე რაოდენობით გავრცელებულია მცენარეულსა და ცხოველურ პროდუქტებში. მცენარე მას აგროვებს ფოთოლში (ფოლიუმ-ფოთოლი). ცხოველებში ის გროვდება ღვიძლში.

ფოლიუმის მქავეს ბიოქიმიური მოქმედება იმაში გამოიხატება, რომ მისი საშუალებით გააქტივებული ერთნახშირბადოვანი ფრაგმენტი (აქტიური C_1 - $COOH$) გამოიყენება პურინის ფუძეების სინთეზში. ზემოხსენებულის გარდა ის მეთილის ჯგუფები, რომელნიც წარმოიშობიან აქტიური ერთნახშირბადოვანი ფრაგმენტის აღდგენისას ფოლიუმის მქავეში, მონაწილეობას ღებულობენ თიმინისა და მეთიონინის სინთეზში. აღდგენის რეაქციისათვის საჭიროა ვიტამინი B_{12} (კობალამინი).

§ 16. ვიტამინი B_{12}

ვიტამინი B_{12} ანტიანემიურ ფაქტორს წარმომადგენს. მის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს კობალტი. ამ ვიტამინს განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ავთვისებიანი ანემიის მკურნალობის საქმეში. ის დადებით გავლენას ახდენს იმ ორგანოების მოქმედებაზე, სადაც ერითროციტების შექმნა ხდება.

ვიტამინი B_{12} -ის შენება სულ უკანასკნელ დროს გაირკვა. ქიმიური თვალსაზრისით ის ნუკლეოტიდს წარმომადგენს, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს 5,6-დიმეთილ-ბენზოიმიდაზოლი, რიბოზა და ფოსფორის მქავე. სამეალენტოვანი კობალტი აკავშირებს ნუკლეოტიდს ჰემთან.



ციანოკობალამინი, ვიტამინი B₁₂

ცნობილია კობალამინების რამოდენიმე ნაერთი, რომელთაც ახასიათებს სხვადასხვა აქტივობა. მათი განსხვავება პირობადებულია იმით, თუ რომელ ფუნქციურ ჯგუფებს ჰქვამს ნუკლეოტიდთან. ვიტამინი B₁₂ არის ციანო-კობალამინი, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს პორფინის ბირთვი — 5,6-დამეთილ-ბენზიმიდაზოლის, ციანის, ძმარმეავას ამიდის, პროპიონის მეავას ამიდის, იზოპროპილის სპირტის, ფოსფორის მეავას და რიბოზას ნაშთები.

ციანოკობალამინის მოლეკულის ბირთვი არის პორფინი, რომელიც რკინის მაგივრად შეიცავს კობალტს. პირობის რგოლებთან, ისე როგორც ჰემში, კავშირდება მეთილის ჯგუფები, 5-ძმარის მეავას და პროპიონის მეავას ამიდების 3 ნაშთი. ძმარის მეავას ამიდის ერთი წყალბადი შეცვლილია იზოპროპილის სპირტის რადიკალით, რომლის ჰიდროქსილთან კავშირდება ფოსფატი. ფოსფატი თავის მხრივ ესთერიფიცირებულია რიბოზათი, ხოლო რიბოზას პირველი ნახშირბადი კავშირდება დიმეთილ-ბენზიმიდაზოლთან.

ვიტამინი B₁₂ მცენარეულობაში აღმოჩენილი არ არის. ცხოველურ ორგანიზმებში ის წარმოდგენილია ღვიძლში და თირკმელებში. მისი წყარო ცხოველთათვის არის მომწელებელი ტრაქტის მიკროფლორა, განსაკუთრებით მცოხნავი ცხოველებისათვის.

ვიტამინი B₁₂-ის მოქმედება იმაში უნდა გამოიხატებოდეს, რომ მისი შემწეობით ხდება იმ ნაერთების სინთეზი, რომლის შენებაში მეთილის ჯგუფი ღებულობს მონაწილეობას. ნეხვი ამ ვიტამინის კარგი წყარო არის.

§ 17. ვიტამინი H (ბიოტინი), ინოზიტი და კოლინ

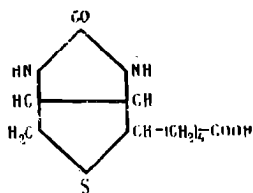
ცნობილია ნაერთების მთელი რიგი, რომელნიც ხელს უწყობენ უმდაბლესი ორგანიზმების, მიკრობებისა და მცენარეების ზრდასა და გამრავლებას. აქტივატორების როლს ასრულებენ შემდეგი ვიტამინები: თიამინი, პანტოთენის

მეავე, პირიდოქსინი, ინოზიტი და ბიოტინი. მხედველობაშია მისაღები ის გარე-
შობა, რომ ცნება ვიტამინებზე, როგორც კვების დამატებით ფაქტორზე, არ
შეიძლება მექანიკურად გადავიტანოთ მცენარეებზე. მცენარეს უმეტეს შემთხ-
ვევაში უნარი აქვს თვითონვე შექმნას ვიტამინი და მისი მსგავსი ნაერთი. მაგ-
რამ მცენარის ცალკეული ქსოვილი და ორგანო სპეციალიზებულია გარკვეული
სახის ნივთიერებათა ცვლის წარმოებაზე. მას ესაჭიროება რეაქციის სტიმულა-
ტორები და ამიტომ იქმნება მოჭარბებული მოთხოვნილება ამა თუ იმ ნაერთზე,
კერძოდ ვიტამინებზე. ვიტამინების მიწოდებისას ნივთიერებათა ცვლა უფრო
ძლიერდება და შედეგად შესამჩნევად მატულობს ზრდა და გამრავლება.

მიკრობებში მოთხოვნილება გარკვეული ნაერთების მიმართ უფრო მკვეთ-
რად არის გამოხატული. მიკროორგანიზმებში ზოგიერთი საჭირო ნაერთის სინ-
თეზი ვერ ხერხდება და თუ ეს ნაერთი საკვებ არეში მათ არ მიეცა, გამრავლება
წყდება. ამ თვალსაზრისით დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ბიოტინს, რომელიც
აუცილებელი ნაერთია როგორც დაბალ, ისე მაღალ საფეხურზე მდგომი ორგა-
ნიზმისათვის.

ბიოტინის დადებითი გავლენა ცხოველის ორგანიზმზე გამოირკვა იმ
უარყოფითი გავლენის აცილებით, რომელსაც იწვევს უმი კვერცხის მიღება.
კვერცხის ცილაში წარმოდგენილია გლუკოპროთეინი — ავიდინი, რომელიც
კავშირდება ბიოტინთან კომპლექსის — ავიდინ-ბიოტინის წარმოშობით. ეს
კომპლექსი ნაწლავებში ვერ შეიწოვება და ამით გამოიწვევა ავიტამინოზი.
ბიოტინის ნაკლებობის შედეგად ადგილი აქვს სპეციფიკურ დერმატიტს, კანის
გაწითლებას, თმებისა და ფრჩხილების დაცვენას. ფრინველებში ავიტამინოზი,
გამოწვეული ბიოტინის უქონლობით საკვებში, შემჩნეული არ ყოფილა. ბიო-
ტინის წყაროს ცხოველთათვის წარმოადგენს ნაწლავების ბაქტერიული ფლორა.

ბიოტინი წარმოადგენს თიოფენის ბირთვის დაკავშირებას შარდოვანასთან.
ერთი მხრივ, და ვალერიანის მუავასთან, მეორე მხრივ.



ბიოტინი

ბიოტინი ქიმიურად ადვილად არ გარდაიქმნება. მისი ბიოლოგიური აქტი-
ვობა არ იცვლება ზსნარის გაცხელებისას ჟანგბადის თანდასწრებით.

უკანასკნელ დროს გამოირკვა, რომ ინოზიტის უქონლობა ვირთაგვების
დიეტაში აგრეთვე იწვევს დერმატიტს. ეს დერმატიტი სხვა რომელიმე ვიტამი-
ნით არ განიკურნება. ამიტომ ინოზიტიც ვიტამინების ჯგუფს უნდა მივაკუთ-
ვნოთ.

ვიტამინების ჯგუფს უნდა მივაკუთვნოთ აგრეთვე ქოლინი. ცხოველის ორ-
განიზმში ქოლინი საკმარისი რაოდენობით არის წარმოდგენილი, უმეტესად
ფოსფატილ-ქოლინის სახით. მაგრამ იმ შემთხვევაში, თუ საკვების რაციონში
ამინომეავე მეთიონინის ნაკლებობაა, მაშინ ორგანიზმში ვერ ხერხდება ქოლი-

ნის განახლება. ამის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ ქოლინის სინთეზისათვის საჭიროა მეთილის ჯგუფების წყარო და ამ წყაროს როლს მეთიონინი ასრულებს. ქოლინის ვიტამინური მოქმედება იმაში გამოიხატება, რომ ის მონაწილეობას ღებულობს ისეთ ფოსფოლიპიდის შენებაში, რომელსაც დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხიმების გარდაქმნაში. იმ შემთხვევაში, როდესაც ცხოველი ქოლინის ნაკლებობას განიცდის, რადგან ის არ ღებულობს მეთიონინის საჭირო რაოდენობას, აღგილი აქვს ღვიძლის გადაგვარებას მასში გადაუმუშავებელი ცხიმების დაგროვების გამო.

თ ა ვ ი მ ი თ ო ტ ხ მ ი ტ ი

ჰორმონები

§ 1. საერთო დახასიათება

ჰორმონების სახელწოდებით ცნობილია ნაერთების მთელი რიგი, რომლებიც სპეციფიკურ გავლენას ახდენენ სასიცოცხლო პროცესებზე. ვიტამინების მსგავსად, ჰორმონების მცირე რაოდენობა იწვევს ფიზიოლოგიურ ეფექტს. ისინი ან ააქტივებენ ორგანიზმის რომელიმე ფუნქციას, ან შეაკავებენ მას. ამ თვალსაზრისით ისინი სასიცოცხლო პროცესების რეგულატორებს წარმოადგენენ.

ისინი ფერმენტებისაგან განსხვავდებიან, ჯერ ერთი, თავისი ქიმიური შენეობით და მეორე მხრივ, მოქმედების ხასიათით. გავლენას ახდენენ არა ერთ რომელიმე რეაქციაზე, არამედ მთლიან პროცესზე. ჰორმონები მნიშვნელოვან აგენტებს წარმოადგენენ როგორც ცალკეული ორგანოს, ისე მთლიანი ორგანიზმის ცხოველმოქმედების რეგულაციის თვალსაზრისით.

ჰორმონები მუშავდება სპეციალურ ორგანოებში, საიდანაც სისხლში გადადიან. სისხლის მიმოქცევის გამო ჰორმონს შეუძლია თავისი სპეციფიკური ფიზიოლოგიური მოქმედება განახორციელოს არა მარტო იქ, სადაც ის იქმნება, არამედ სხვა ორგანოებზედაც. რადგან იმ ორგანოს, სადაც ის წარმოიშობა, არა აქვს სპეციალური სადინარი და თავის პროდუქტს „შიგნით“ გამოყოფს და არა „გარეთ“, ამისათვის მათ „შინაგანი სეკრეციის“ ანუ „ენდოკრინულ“ ჭირკვლებს უწოდებენ და ჰორმონებს შესაფერისად — „ინკრეტებს“. სახელწოდება ჰორმონი შემოღებულია ს ტ ა რ ლ ი ნ გ ი ს მიერ და ნიშნავს ამოძრავებას.

ენდოკრინული ჭირკვლების მოქმედების რეგულაცია წარმოებს ცენტრალური ნერვული სისტემის საშუალებით. მათი ფუნქცია ყოველთვის თავის ტვინის ქერქის კონტროლის ქვეშ იმყოფება. ეს კონტროლი ხორციელდება იმპულსებით, რომლებიც ცენტრიდან მიისწრაფვიან ჭირკვალში არსებული ნერვული დაბოლოებისაკენ. კავშირი ცენტრალურ ნერვულ სისტემასა და ჭირკვალს შორის არ არის ცალმხრივი. ჭირკვალი თავის მხრივ მოქმედებს ნერვულ სისტემაზე სისხლში გადასული ჰორმონების საშუალებით. ამგვარად, ცხოველთა ორგანიზმში მის ცალკეულ ნაწილთა მუშაობის კოორდინაცია ხორციელდება იმ სპეციფიკური ნაერთების საშუალებით, რომელთა შექმნა და გამოყოფა სისხლში ცენტრალური ნერვული სისტემით რეგულირდება.

ნერგულ და ჰორმონალურ სისტემათა მჭიდრო კავშირი პირველ ყოვლისა, ზორციელდება ჰიპოთალამუსის საშუალებით.

ჰორმონები, უმეტეს შემთხვევაში, ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტებს წარმოადგენენ. მხედველობაშია მისაღები ამ მხრივ ის გარემოება, რომ ნივთიერებათა დაშლის ძირითადი პროდუქტებიდან ჰორმონები წარმოიშობა დაშლის პროდუქტების მხოლოდ მეორადი, სინთეზური გარდაქმნის შემდეგ. მაგალითად, ჰორმონ თიროქსინის მოლეკულის შექმნაში მონაწილეობას დებულობს გარდაქმნილი ტიროზინის ორი მოლეკულა. ჰორმონები ჯირკვლებში მცირე რაოდენობით მუშავდებიან და ძალიან ჩქარა იშლება იორგანიზმში.

როგორც ყოველი ფიზიოლოგიურად მოქმედი ნივთიერება, ჰორმონების ღიდი რაოდენობით შეყვანა იწვევს ორგანიზმის მოწამვლას. მათი ნორმალური რაოდენობა ორგანიზმში აღწევს მხოლოდ ისეთ კონცენტრაციას, რომელიც საეპარისია ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების მსვლელობის ერთ გარკვეულ დონეზე შენარჩუნებისათვის. იმ შემთხვევაში, როდესაც ჰორმონის პროდუქცირება წყდება, მაშინ ორგანიზმს ეკარგება განსაზღვრული ფუნქციების შესრულების უნარი. რადგან ორგანიზმში ფუნქციურად ერთ მთლიანს წარმოადგენს, ამისათვის ერთი რომელიმე ფუნქციის ამოვარდნა უარყოფით გავლენას ახდენს მთელ ორგანიზმზე.

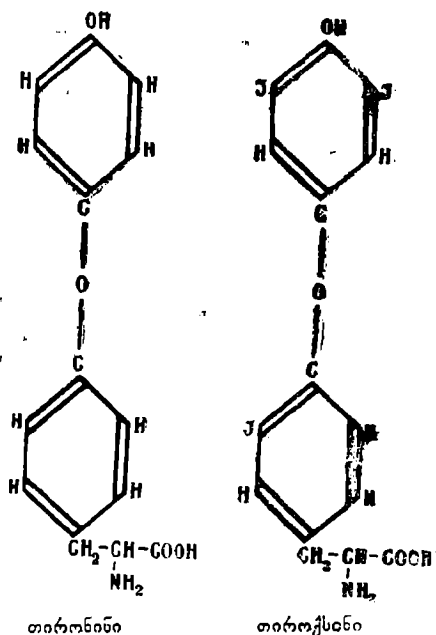
ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით ჰორმონები შეისწავლება ორი ნიშნის მიხედვით: პირველი, თუ სად მუშავდება ჰორმონები, და მეორე, რა ფიზიოლოგიური მოქმედების უნარს იჩენს იგი.

ბიოქიმიის მიზანი ჰორმონების მოქმედების შესწავლის დარგში ორი ძირითადი ამოცანით ისაზღვრება: 1) როგორია ჰორმონების ქიმიური ბუნება და 2) რა ბიოქიმიური გზებით ზორციელდება ჰორმონების მარეგულირებელი მოქმედება. მათი აღმოჩენიდან გავიდა რამოდენიმე ათეული წელი და ჩვენ უკვე გვაქვს შესანიშნავი შედეგები ჰორმონების ქიმიური ბუნების დარგში. რაც შეეხება ჰორმონების მოქმედების მექანიზმის საკითხს, ამ მხრივ მხოლოდ უკანასკნელ წლებში შესაძლებელი გახდა ისეთი მონაცემების მოპოვება, რომელნიც უფლებას გვაძლევს ვიფიქროთ, რომ ეს საკითხიც დადებითად გადაწყდება.

§ 2) ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონები. თიროქსინი

თიროქსინი წარმოადგენს ფარისებრი ჯირკვლის სეკრეტს. პირველად მისი სუფთა პრეპარატი დამზადებული იყო კენ და ლის მიერ. მან შეძლო 300 კგ ღორის ფარისებრი ჯირკვლიდან ქიმიურად სუფთა სახით ნაერთის დამზადება, რომლის შემადგენლობაში შედიოდა 65% რაოდენობით იოდი. ამ ნაერთს მან უწოდა თიროქსინი.

რათა დადგენილი ყოფილიყო თიროქსინის სტრუქტურა, საჭირო გახდა, პირველ ყოვლისა, მისგან იოდის ჩამოშორება. იოდის მოცილების შედეგად მიღებულ იქნა ნაერთი, რომელსაც ეწოდა თირონინი. გამოირკვა, რომ თირონინის მოლეკულის შენებაში მონაწილეობას დებულობს ორი ბენზოლის ბირთვი და ერთი გვერდითი ჯაჭვი. თირონინის სტრუქტურა დამტკიცებულია სინთეზით. გამოირკვა, რომ თიროქსინში ჩანაცვლებულია 4 იოდის ატომი იმგვარად, რომ ერთი ბენზოლის ბირთვზე მოდის იოდის ატომების წყვილი. იოდის ატომების განლაგება თიროქსინში აგრეთვე სინთეზით დამტკიცდა.



სინთეზური გზით მიღებული თიროქსინი ოპტიკურად უმოქმედოა. ფარისებრი ჯირკვალში წარმოდგენილია მარცხენა სტერეოიზომერი, რომლის ფიზიოლოგიური მოქმედების სიძლიერე მარჯვენა იზომერთან შედარებით 2—3-ჯერ მეტია.

თიროქსინის გარდა ფარისებრი ჯირკვალში წარმოდგენილია იოდშემცველი ნაერთების მთელი რიგი. ამათგან აღსანიშნავია იოდთირეოგლობინი, რომლის ჰიდროლიზის შედეგად გამოიყოფა იოდოთირინი. მას ახასიათებს ფარისებრი ჯირკვლის ფიზიოლოგიური მოქმედების ზოგიერთი თვისება. ამიტომ ფიქრობენ, რომ ფარისებრი ჯირკვლის მოქმედი საწყისი აგრეთვე ცილის შენების მქონე ნაერთი უნდა იყოს. იოდთირეოგლობინისა და იოდოთირინის სრული ჰიდროლიზის შემდეგ, როდესაც მიიღება მარტივი შენების მქონე ნაერთები, დაშლის პროდუქტებს ფიზიოლოგიური მოქმედების უნარი მაინც შენარჩუნებული აქვთ. თიროქსინის შენებისათვის ორგანიზმში მოიხმარება ტიროზინი. რომელიც თავის მხრივ უერთდება იოდს და შეიქმნება შუალედი პროდუქტის სახით დიიოდტიროზინი. თიროქსინის ბიოლოგიური სინთეზი უნდა წარმოებდეს ორი მოლეკულა დიიოდტიროზინის დაკავშირებით, თუ პირველის გვერდითი ჯაჭვი დაიჟანგა, ხოლო მეორესი უცვლელი დარჩა. ამგვარი დაკავშირებით წარმოიშობა ნაერთი, სადაც იოდის ატომები თიროქსინის მოლეკულაში იჭერენ 3:5, 3:5 ადგილს.

ფარისებრი ჯირკვლის ფიზიოლოგიური დანიშნულება მისი ექსტირპაციის საშუალებით ირკვევა. ჩატარებული ცდებიდან გამოიკვავა, რომ ჯირკვლის ექსტირპაციას მოსდევს ორგანიზმისა და ცალკეული ორგანოების ფუნქციების მოშლა; ექსტირპაციაქმნილი ცხოველის ნივთიერებათა ძირითადი ცვლის სიძლიერე მცირდება. შემჩნეულია, რომ გაზთა ცვლა ორ მესამედამდე ჩამოდის და ცხოველებს ზრდა უჩერდებათ; ადამიანის გონებრივი განვითარება წყდება. ამ დანაკლისის ნაწილობრივი ანაზღაურება შეიძლება ჯირკვლის ტრანსპლანტაციის შემწეობით, ან თიროქსინის პრეპარატების მიცემით. ზემოხსენებული სიმ-

ეტომები დამახასიათებელია აგრეთვე იმ ცხოველებისათვის, რომელთა ფარისებრი ჭირკვლის განვითარება ნორმას ვერ აღწევს. პირიქით, როდესაც აღიღო აქვს ჭირკვლის ჰიპერფუნქციას და ორგანიზმში ჭირკვლიდან გადაიცემა თიროქსინის ზედმეტი რაოდენობა, მაშინ ნივთიერებათა ცვლა მატულობს.

თიროქსინი დამახასიათებელ გავლენას ახდენს ცილოვან ნივთიერებათა ცვლაზე. ფარისებრი ჭირკვლის ექსტირპაციის შემდეგ შარდში აზოტის გამოყოფა ნაზევარჯერ მცირდება საკვებში იმავე რაოდენობა ცილების მიცემისას, რაც ცხოველს ეძლეოდა ოპერაციის წინ. იგივე სურათი ემჩნევა ექსტირპაციამქნილ ცხოველს, როდესაც ის შიმშილს განიცდის. ამ შემთხვევაშიც აზოტის რაოდენობა შარდში ორჯერ ნაკლებია, ვიდრე ნორმალური ცხოველის შემთხვევაში. აქედან ნათელი ხდება, რომ ცილოვან ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა თიროქსინის მოქმედებასთან უშუალო დამოკიდებულებაშია.

თუ ექსტირპაციამქნილ ცხოველებს მიეცათ თიროქსინის პრეპარატი, ნივთიერებათა ცვლა საგრძნობლად მატულობს. ეს გავლენა ნათლად ჩანს ნორმალურ ცხოველებზედაც. აღსანიშნავია, რომ თავკომბალების თირკმლისზედა ჭირკვლით კვებისას ნივთიერებათა ცვლა მატულობს. და შედეგად მათი მეტამორფოზი მოზრდილ ბაყაყად ნორმალურზე სწრაფად წარმოებს.

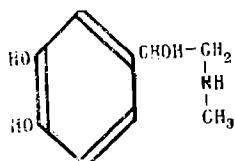
თიროქსინი წყალში არ იხსნება. ძნელად იხსნება ის აგრეთვე ორგანულ გამხსნელებში; მისი მარილები, სამაგიეროდ, წყალში კარგად იხსნება, გახურებისას 231° — 233° -ზე იშლება იოდის გამოყოფით. მისი შთანთქმის სპექტრის მაქსიმუმი ულტრაიისფერ ნაწილში მდებარეობს და უდრის $385 \mu\mu$. თიროქსინი ოპტიკურად აქტიური ნაერთია. I-თიროქსინის ფიზიოლოგიური აქტივობა d-თიროქსინის აქტივობას სამჯერ აღემატება.

თიროქსინის მოქმედების მექანიზმის შესწავლის დარგში უკანასკნელ დროს მიღებულია მონაცემების რიგი, საიდანაც ირკვევა, რომ ფარისებრი ჭირკვლის ჰორმონალური მოქმედება დაკავშირებულია დამქანცველი ფერმენტების აქტივობის რეგულაციაში, სახელდობრ, იმ ფერმენტების, რომელნიც მონაწილეობას ღებულობენ ქანგვით ფოსფორილირებაში. ჰიპერთირეოიდოზის დროს ქანგვითი ფოსფორილირების კოეფიციენტი შემცირებულია. ხოლო ჰიპოთირეოიდოზს თან სდევს ამ კოეფიციენტის გადიდება. ეს იმას ნიშნავს, რომ ჰიპერთირეოიდოზის შემთხვევაში, როდესაც ქანგბადის მოხმარება გადიდებულია და კოეფიციენტი კლებულობს, იქმნება ატფ-ის ნაკლები რაოდენობა. შედეგად ქანგვითი ფოსფორილირება ნაკლებად ეფექტური ხდება.

§ 8. კახეოლანიზმი. ადრენალინი

თირკმლისზედა ჭირკვალი წარმოადგენს ორგანოს, სადაც მუშავდება ჰორმონების მთელი წყება. ეს ჭირკვალი შედგება ორი დამოუკიდებელი ქსოვილისაგან: ქერქოვანი და ტვინოვანი შრისაგან. ამ შრეებს სხვადასხვა სეკრეტორული ფუნქცია ახასიათებს. ქერქოვან შრეში მუშავდება სხვადასხვა სახის კორტინი, ხოლო ტვინოვანში — ადრენალინი. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ თევზებში ქერქოვანი და ტვინოვანი შრე სხვადასხვა ორგანოში იმყოფება. ადრენალინი პირველად გამოყოფილი იყო კრისტალური პრეპარატის სახით კაკამინისა და ალდრისის მიერ. მისი შენება დადასტურებულია შტოლცის მიერ, რომელმაც ადრენალინი სინთეზური გზით მიიღო. ადრე-

ნალინი მეთილამინოეთანოლ-პიროკატეჩის წარმოდგენს და შემდეგი სტრუქტურა აქვს:



ადრენალინი

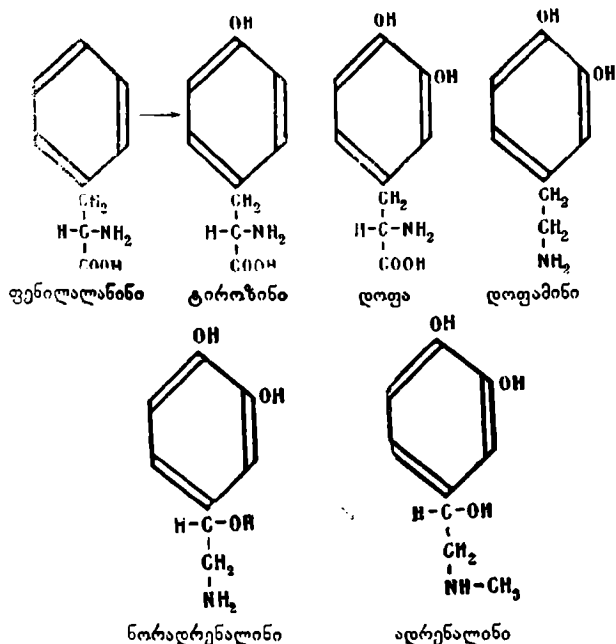
სინთეზური ადრენალინი ოპტიკურად უმოქმედოა. თირკმლისზედა ჯირკვალში წარმოდგენილი იზომერი აბრუნებს პოლარიზაციის სიბრტყეს მარჯვნივ $[\alpha]_D^{20} = +50,72^\circ$. სინთეზური ადრენალინის ფიზიოლოგიური აქტივობა ორჯერ ნაკლებია. ოპტიკურ ანტიპოდებად გაყოფისას მარჯვენა იზომერის მოქმედების სიძლიერე უმნიშვნელოა, ხოლო მარცხენა იზომერის სიძლიერე ეთანაბრება ბუნებრივს.

ადრენალინი კრისტალდება ნემსებისა და რომბოედრების სახით, წყალში კარგად იხსნება. წყალს ზხნარიდან აღვილად კრისტალდება ამონიაკის თანდასწრებისას. ადრენალინის სუფთა პრეპარატი ჰაერზე აღვილად იეანგება, მას ფელინგის სითხის აღდგენის უნარი აქვს, ფიზიოლოგიურ პირობებში ადრენალინის არაუტუქცევადი დაჟანგვა აცილებულია გლუტათიონით, ასკორბინის მჟავით, ცისტეინით, ე. ი. ჟანგვა-აღდგენითი სისტემებით. ჰაერზე კი ის სწრაფად იეანგება, შთანთქავს ჟანგბადის 8—9 ატომს და დაჟანგვის უკანასკნელ სტადიაში გამოყოფს ნახშირორჟანგს.

აღამიანის ორგანიზმი შეიცავს დაახლოებით ადრენალინის 4 მგ, ბავშვის ორგანიზმში ის მილიგრამის მეთედებს აღწევს. ადრენალინის რაოდენობა დამოკიდებულია აგრეთვე სქესზე. მღერობითი სქესის წარმომადგენლებში ის გაცილებით ნაკლებია.

ადრენალინის ძალიან მცირე რაოდენობით ორგანიზმში შეყვანისას სისხლის წნევა მატულობს. ეს მოვლენა გამოწვეულია იმით, რომ ადრენალინი იწვევს კაპილარების შეკუმშვას, რის შედეგად მათი დიამეტრი მცირდება. ადრენალინი გავლენას ახდენს ყველა იმ ორგანოს ცხოველმოქმედებაზე, რომელთა ინერვაცია ს ი მ პ ა თ ი კ უ ს ი თ წარმოებს. მისი მოქმედება ემსგავსება სიმპათიკური ნერვის უშუალო გაღიზიანებას; ეს არის მიზეზი, რომ ადრენალინი კაპილარების შევიწროებას, თვალის გუგის გაგანიერებასა და ნაწლავების პერისტალტიკის შენელებას იწვევს.

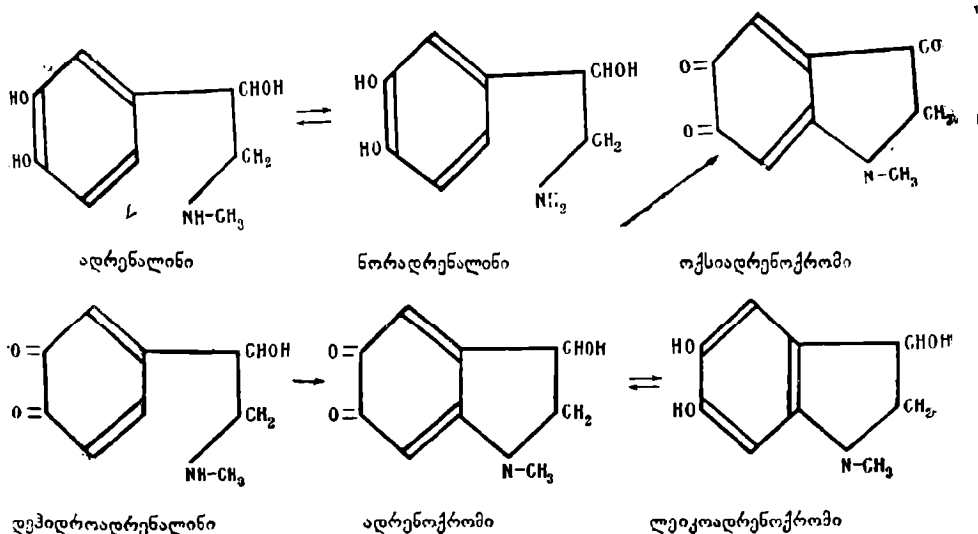
ადრენალინის ბიოსინთეზი დაკავშირებულია ფენილალანინისა და ტიროზინის გარდაქმნასთან. იზოტოპური ტექნიკის გამოყენებამ დღეისათვის საბოლოოდ გაარკვია იმ ორი ამინომჟავას გარდაქმნის გზა, რის შედეგად წარმოიშობა ადრენალინი და მისი მონათესავე ნაერთები, რომელნიც გაერთიანებული არიან კატექოლამინების სახელწოდებით. ადრენალინის ბიოსინთეზი იწყება ფენილალანინისა და ტიროზინის ჟანგვითი გარდაქმნისაგან. ტიროზინისაგან ფერმენტ დოფა-ოქსიდაზას ზემოქმედებით წარმოიშობა დიოქსიფენილალანინი (დოფა). დოფა არის კატექოლამინების პირველი წარმომადგენელი. მისი დეკარბოქსილირება იძლევა დოფა-ამინს, ხოლო უკანასკნელის დაჟანგვა ნორადრენალინს (ნორეფედრინს). გარდაქმნის საბოლოო ეტაპი დაკავშირებულია ნორადრენალინის მეთილირებასთან და წარმოიშობა ადრენალინი. ამ რეაქციაში მეთილის ჯგუფის წყაროდ გამოიყენება მეთიონინი.



საგულისხმოა ის ფაქტი, რომ თავის ტვინში ძირითადად წარმოდგენილია ნორადრენალინი, ხოლო თირკმლისზედა ჯირკვალში სინთეზირდება ადრენალინი.

რადგან ადრენალინის შეყვანა ცხოველის ორგანიზმში იწვევს სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების მსგავს ეფექტს, აქედან ის დასკვნა უნდა გაკეთდეს, რომ სიმპათიკები, რომლებიც სიმპათიკურ ნერვულ დაბოლოებებში გამოიყოფიან, წარმოდგენენ ადრენალინის მონათესავე ნაერთებს.

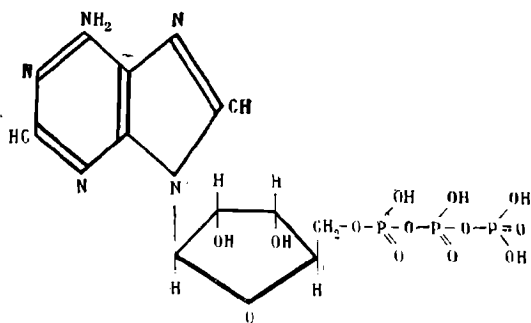
დიდი მუშაობაა ჩატარებული იმ მრავალფეროვანი გარდაქმნების შესწავლის მიზნით, რომელსაც ადრენალინი განიცდის. ორგანიზმში ამ გარდაქმნების შედეგად წარმოიშობა ნაერთები, რომლებიც ერთიმეორისაგან ფიზიოლოგიური მოქმედებით განსხვავდებიან. უნდა ვიფიქროთ, რომ ადრენალინის მიერ გამოწვეული სხვადასხვა ეფექტი შედეგია იმ ნაერთებისა, რომლებიც ადრენალინისაგან იქმნებიან.



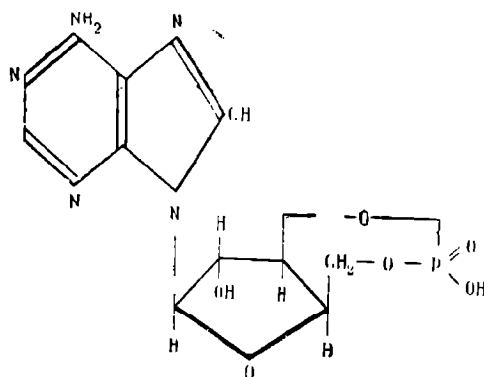
საგულისხმოა ადრენალინის გავლენა ნახშირწყლების ცვლაზე; ადრენალინის შეყვანისას ადგილი აქვს გლუკოზურას; სისხლში მატულობს გლუკოზის რაოდენობა, ის დაწვას ვერ ასწრებს და მოუხმარებლად შარდში გადადის. ამ მხრივ ადრენალინი ინსულინის ანტაგონისტია. ინსულინის მოქმედების შეკავების შემდეგ ადრენალინი იწვევს ღვიძლში გლიკოგენის ენერგიულ დაშლას გლუკოზად; ამავე დროს ქსოვილში წელდება გლუკოზის მოხმარება. ადრენალინის განზავება 1:200 მილიონჯერ კიდევ გავლენას ახდენს ნაწლავების პერიტალტიკაზე. განზავება 1:550 მილიონჯერ კიდევ შესამჩნევ გავლენას ახდენს საშოს კუნთებზე. ერთ კგ ცოცხალ წონაზე 0,1—1 მგ-ის შემსხაუნება ორგანიზმის დაღუპვას იწვევს.

თირკმლისზედა ჯირკვლის ექსტირპაციის შემდეგ სისხლის წნევა კატასტროფულად კლებულობს. ადრენალინის შეყვანისას გულის სიმპათიკურ ნერვულ დაბოლოებათა გაღიზიანების გამო ადგილი აქვს გულის მუშაობის განახლებას.

სულ უკანასკნელ დროს გაირკვა ადრენალინის მოქმედების ბიოქიმიური მექანიზმი. უნდა ვიფიქროთ, რომ დანარჩენი კატექოლამინების მოქმედებებს ზსგავსი მექანიზმი უდევს საფუძვლად. ადრენალინის ზეგავლენით აქტივდება ფერმენტი ადენილ-ციკლაზა, რომელიც კატალიზურად მოქმედებს ატფ-ზე და წარმოიშობა 3', 5'-ადენილის მჟავა.



ადენონტრიფოსფატი



ციკლური ადენილის მჟავა

3'—5' ადენილის მჟავა კი თავის მხრივ ხელს უწყობს არააქტიური ფოსფორილაზა a-ს გარდაქმნას აქტიურ ფოსფორილაზა b-დ, ე. ი. ადგილი აქვს.

ფოსფორილაზა ა-ს ფოსფორილირებას. ფოსფორილაზას გააქტივება ააქტივებს გლიკოგენის ფოსფორილაზას და გლუკოზო-1-ფოსფატის დაგროვებას, ე. ი. ადრენალინი ხელს უწყობს გლიკოგენის მოხმარების გაძლიერებას ქსოვილებში. ნორადრენალინი მედიატორად სიმპატიკურ ნერვულ ქსოვილში გვევლინება. ის მონაწილეობს ღებულობს ნერვული იმპულსის გადაცემაში სიმპატიკურ ნერვულ დაბოლოებებში. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ამ გადაცემას საფუძვლად უდევს გარკვეული ქიმიური გარდაქმნები.

§ 4. კორტიკოსტეროიდები

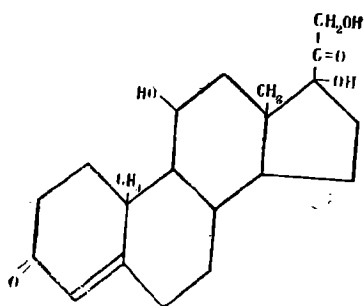
თირკმლისზედა ჯირკვლის ქერქოვან შრეში მუშავდება რამდენიმე ჰორმონი.

ქერქოვანი შრე მნიშვნელოვანი სასიცოცხლო ფუნქციების მატარებლად არის მიჩნეული. მისი სრული ექსტირპაცია იწვევს სიკვდილს შემდეგი სიმპტომებით: კუნთების სისუსტე, კრუნჩხვები, სუნთქვის სიხშირის შემცირება, სისხლის თანდათანობითი გასქელება. თირკმლისზედა ჯირკვლის ექსტრაქტის მიცემით შესაძლებელი ხდება ექსტირპაციაქმნილი ცხოველების (კატები, ძაღლები) სიცოცხლის შენარჩუნება იმგვარად, რომ მათ ესპოზათ დაავადების ყოველგვარი ნიშანი. ექსტრაქტის მიცემის შეწყვეტა იწვევს სიკვდილს ზემოაღნიშნული სიმპტომებით.

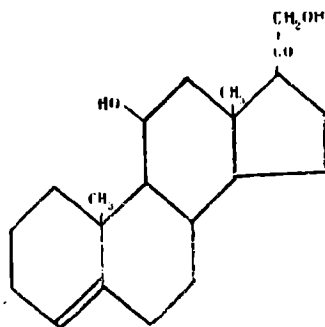
ჯირკვლის ექსტრაქტიდან დამზადებული პრეპარატი წარმოადგენს ფენანტრენის ბირთვის შემცველი ნაერთების ნარევის, სახელდობრ, სტერონების. სტერონი კეტო-ნაწარმია და თავისი შენებით ემსგავსება ქოლესტერონს. ქოლესტერონი რომ სტერონების წყაროა, მტკიცდება იმ ფაქტით, რომ ჯირკვლის სეკრეტორული მოქმედების სტიმულირების შემდეგ ქოლესტერონის რაოდენობა ჯირკვალში კლებულობს.

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვან შრეში იქმნება 30 სხვადასხვა შენების მქონე სტეროიდული ჰორმონი. ამ ჰორმონების ერთი ჯგუფი სექსუალური ჰორმონების იდენტურია, დანარჩენები წარმოადგენენ ოთხი ძირითადი ჰორმონის სინთეზისა და გარდაქმნის შუალედ პროდუქტებს. იზოტოპური ტექნიკის საშუალებით დამტკიცდა, რომ კორტიკოსტეროიდების სინთეზისათვის მოიხმარება ძმრის შეავას ნაშთები, რაც დამახასიათებელია საერთოდ ყველა სტერინებისათვის და კერძოდ ქოლესტერინისათვის, მაგრამ კორტიკოსტეროიდების სინთეზისათვის არ არის საჭირო ქოლესტერინი, ის არ წარმოადგენს კორტიკოსტეროიდების წყაროს.

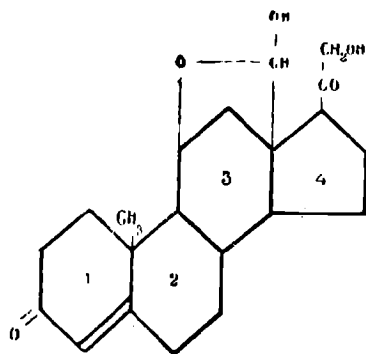
კორტიკოსტეროიდებიდან გამოირჩევა ოთხი წარმომადგენელი, რომელთაც წამყვანი როლი ენიჭებათ თირკმლისზედა ჯირკვლის ფუნქციაში. ესენი არიან: კორტიზოლი, კორტიკოსტერონი, ალდოსტერონი და კორტიზონი:



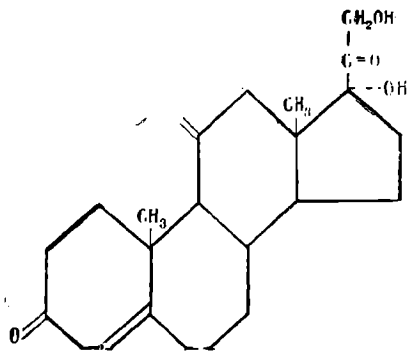
კორტიზოლი



კორტიკოსტერონი



ალდოსტერონი



კორტიზონი

კორტიკოსტეროიდების მოქმედების ხასიათი ერთიმეორისაგან დიდად განსხვავდება, მაგრამ ამავე დროს ყოველი ცალკე წარმომადგენელი თავის ძირითად მოქმედებასთან ერთად ამჟღავნებს მის მონათესავე ნაერთის თვისებებს. მათი ძირითადი ფუნქციები მოცემულია ქვემოთ;

ალდოსტერონი: ნატრიუმისა და კალიუმის იონების ცვლის რეგულაცია ორგანიზმში.

კორტიზონი: ანთებითი პროცესების შეკავება, კუნთის მუშაობის გადიდება.

კორტიზოლი: გლიკოგენის სინთეზის გაძლიერება.

კორტიკოსტერონი: ანთებითი პროცესების შეკავება.

კორტიკოსტეროიდების ზეგავლენა ორგანიზმში მიმდინარე გარდაქმნებში ხორციელდება ორი მიმართულებით: 1. ფერმენტულ აქტივობაზე და 2. იმ ენჯექტზე გავლენით, რომელსაც ის ახდენს გენეტიკურ მექანიზმზე (ტრიადა ღნმ-რნმ-ცილა) .

§ 5. ინსულინი და გლუკაგონი

მინკოვსკის მიერ აღმოჩენილი იყო, რომ პანკრეასულ ჯირკვალს აქვს ნახშირწყლების ცვლის რეგულაციის უნარი. აქტიურ საწყისს, რომელსაც ეს უნარი მინიჭებული აქვს, შეიცავს ლანგერჰანსის კუნძულების სეკრეტი. აბელმა ჯირკვლიდან გამოჰყო კრისტალური სახით ჰორმონი, ე. წ. ინსულინი. გამოირკვა, რომ მას აქვს პოლიპეპტიდური ბუნება და აშენებულია ამინომჟავებიდან. ინსულინი სტაბილურ მდგომარეობაში იმყოფება, როდესაც არის $\text{pH} = 4,5-7,0$. ინსულინის პოლიპეპტიდური ჯაჭვის მოლეკულური წონა გამოირკვეულია ულტრაცენტრიფუგირების მეთოდით და უდრის 6000. ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ინსულინის ერთ მოლეკულაში დაკავშირებულია გოგირდის ხიდაკებით, შედეგად იქმნება კომპლექსი, რომლის მოლეკულური წონა უკვე 12000 უდრის.

შედარებით უფრო ადრე ცნობილი იყო, რომ ინსულინის პრეპარატი შეიცავს ცინკს. მხოლოდ უკანასკნელ დროს გაირკვა ცინკის დაკავშირების ადგილი ინსულინის მოლეკულაში. ამჟამად დადგენილია, რომ ცინკი მონაწილეობას ღებულობს მონომერების დაკავშირებაში. მიღებული ორი ღიმერი შემდეგ ელექტროსტატიკური და ვანდერვაალსის ძალებით ქმნის კომპლექსს, რომლის მოლეკულური წონა უდრის 24000-ს. ინსულინის მაკრომოლეკულის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს უკვე 8 მონომერი. 1964 წელს მოხერხდა

ინსულინის ქიმიური სინთეზი, რომელსაც აღმოაჩნდა ბუნებრივი ინსულინის ბიოლოგიური აქტივობა.

ინსულინთან ერთად კუჭქვეშა ჯირკვალში იქმნება მეორე ჰორმონი, რომელიც აძლიერებს გლიკოგენის სინთეზს ღვიძლში და ერთდროულად აღ-
დებს გლუკოზის რაოდენობას სისხლში. ამ ახალ ჰორმონს მიენიჭა გლუკაგონ-
ის სახელწოდება. ადრენალინთან გლუკაგონს აერთიანებს ის, რომ მისი ორ-
განიზმში შეყვანისას ვითარდება ჰიპერგლიკემია. დიაბეტი შეიძლება გამოწვე-
ული იყოს არა მარტო იმით, რომ ინსულინის პროდუქცია ჯირკვალში შემცირ-
ებულია, არამედ იმითაც, რომ გლუკაგონის სინთეზი გაძლიერებულია. დია-
ბეტის ასეთი შემთხვევის დროს საჭიროა არა ინსულინის შეყვანა ორგანიზმში,
არამედ გლუკაგონის სინთეზის შეკავება.

გლუკაგონი ქიმიური თვალსაზრისით პოლიპეპტიდია, აშენებული 29 ამი-
ნომჟავას ნაშთებისაგან. ჯაჭვის N-ტერმინალური ამინომჟავა არის ჰისტიდინი,
ხოლო C-კიდური — ტრეონინი. დღეისათვის უკვე გარკვეულია ამინომჟავათა
თანმიმდევრობა გლუკაგონის პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში.

ამინომჟავებიდან ინსულინში ყველაზე მეტი რაოდენობით წარმოდგენი-
ლია გლუტამინის მჟავა, ხოლო დიამინომჟავების რაოდენობა გაცილებით ნაკ-
ლებია. მიუხედავად ამისა თავისუფალი ამინის ჯგუფების რაოდენობა ჰარ-
ბობს კარბოქსილის ჯგუფებს. ინსულინის მეორე დამახასიათებელი ნიშანი იმა-
ში მდგომარეობს, რომ ის არაჩვეულებრივად დიდი რაოდენობით შეიცავს ცის-
ტინს. როგორც ირკვევა, ინსულინის აქტივობა ისპობა ცისტინის გოგირდის
აღდგენის შემთხვევაში. თავისუფალი ამინის ჯგუფებს აგრეთვე დიდი მნიშვნე-
ლობა ენიჭება აქტივობაში. მათი დაკავშირებისას ფორმალდეჰიდით ინსულინის
აქტივობა ძლიერ ქვეითდება.

ინსულინი ადვილად იერთებს ორვალენტოვან მეტალებს. დაკავშირების
შემდეგ ინსულინი უფრო ადვილად კრისტალდება და უფრო მეტ გამძლეობას
იჩენს.

რაც უფრო სუფთაა ინსულინის პრეპარატი, მით უფრო ნაკლები სტაბი-
ლობით ხასიათდება ის. ინსულინზე პეპსინის ან ქიმოტრიპსინის (და არა ტრიპ-
სინის) მოქმედებისას ის ჩვეულებრივ პროტეოლიზს განიცდის და თავის აქტი-
ვობას მთლიანად კარგავს. ამის გამო მისი ორალური შეყვანა ორგანიზმში
არავითარ ეფექტს არ იწვევს.

ადამიანის პანკრეასი გამოიმუშავებს დღე-ღამის განმავლობაში 8 მგ ინსუ-
ლინს. ამ რაოდენობის გაზრდა იწვევს კრუნჩხვებს. მისი 20 მგ წარმოდგენს
სასიკვდილო დოზას. ინსულინის შეყვანისას შემჩნეულია, რომ ქსოვილებში
ნახშირწყლების მარაგი ძალიან მცირდება და სისხლში შაქრის რაოდენობა კლე-
ბულობს. პირიქით, თუ პანკრეასში ინსულინის პროდუქცია შემცირებულია,
სისხლში გლუკოზას რაოდენობა მატულობს და ის შარდში მოუხმარებელი
გადადის.

ინსულინის უქონლობისას ან მცირე რაოდენობისას ქსოვილს ეკარგება
გლუკოზას დაქანგვის უნარი. პირიქით, ინსულინის შეყვანისას ცხოველთა ორ-
განიზმში (ვენაში ინექციის შემწეობით) გლუკოზა ინტენსიურ წევს განიცდის,
რის შედეგად სუნთქვის კოეფიციენტი იზრდება.

სპეციფიკური გავლენა აქვს ინსულინს ღვიძლზე. ის დადებით გავლენას
ახდენს ღვიძლში მიმდინარე გლიკოგენის სინთეზურ პროცესზე. გლუკოზა ინ-
სულინის ზეგავლენით ღვიძლში გარდაიქმნება გლიკოგენად. ამ მხრივ ის აღრე-

ნალინის ანტაგონისტიკა, რომელიც, პირიქით, ხელს უწყობს ღვიძლში გლიკოგენის დაშლას.

ინსულინის ინექციით გამოიწვევა ისეთი მოვლენა, რომელიც დიაბეტის საწინააღმდეგო სურათს იძლევა. პანკრეასული დიაბეტის დროს ღვიძლში და კუნთოვან ქსოვილში წარმოებს გლიკოგენის ინტენსიური ჰიდროლიზი. ქსოვილის გლიკოგენის სინთეზის უნარი შეკავებულია, ხოლო შაქრის მოხმარება ძალიან შემცირებულია. ნაწლავებიდან შემოსული და სათადარიგო გლიკოგენისაგან მიღებული შაქარი უშუალოდ სისხლში გადადის, რაც იწვევს სისხლში გლუკოზის კონცენტრაციის არანორმალურ ზრდას (ჰიპერგლიკემიას). ვინაიდან ამავე დროს თირკმლების განვლადობის უნარი გლუკოზას მიმართ გადიდებულია, შაქარი გადადის უშუალოდ შარდში (გლუკოზურია). საკვებში ნახშირწყლების შემცირება მიზანს ვერ აღწევს, რადგან ორგანიზმი უფრო ინტენსიურად აშენებს დიაბეტის დროს ნახშირწყლებს ცხიმებისაგან და ცილებისაგან. ამ ნივთიერებათა გარდაქმნის შედეგად აცეტონის სხეულების კონცენტრაცია შარდში არაჩვეულებრივად მატულობს.

§ 6. სასქესო ჯირკვლის ჰორმონები

სქესობრივი ხასიათის ცვლილებები განვითარების უმაღლეს საფეხურზე მდგომ ცხოველებში დაკავშირებულია სასქესო ჯირკვლების მოქმედებასთან. ახალგაზრდა ცხოველის კასტრაცია იწვევს ორგანიზმის მეორადი სქესობრივი ნიშნების დეგრადაციას და ინფანტილიზმს (ინფანს ნიშნავს ბავშვობას). სქესობრივად მომწიფებული ორგანიზმის კასტრაცია იწვევს სასქესო ორგანოების ატროფიას, სქესობრივი ციკლის შეწყვეტას და მრავალ სხვა მოვლენას (მაგალითად, მამრობითი სქესის ცხოველის მოთვინიერება, ხმის შეცვლა, გასუქება და სხვ.). კასტრაციის შედეგად აღმოცენებული ნიშნების ნაწილობრივი შეცვლა მამრობით ორგანიზმებში შესაძლებელი ზდება სათესლის (ტესტიკულის), ხოლო მდედრობით ორგანიზმებში საკვერცხის (ოვარიას) ექსტრაქტის შეყვანით. აქედან გამომდინარეობს, რომ ორივე სქესის სპეციფიკური ჰორმონები ვითარდება სასქესო ჯირკვლებში. მათი ფიზიოლოგიური დანიშნულება გამოიხატება:

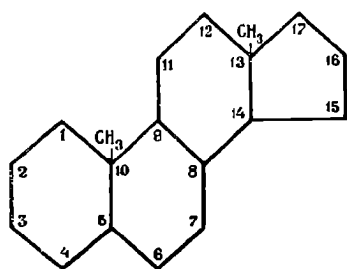
- 1) სასქესო ორგანოების განვითარებაში,
- 2) ზრდის პროცესების ხელშეწყობი პირობების შექმნაში,
- 3) სქესობრივი ციკლის რეგულირებაში და
- 4) მეორადი სქესობრივი ნიშნების განვითარებაში.

უკანასკნელი წლების მონაცემების მიხედვით ირკვევა, რომ სექსუალური ჰორმონების დაჯგუფება შესაძლებელია ორი ჰორმონის ირგვლივ. ერთი — ანდროსტერონი წარმოადგენს მამრობითი სქესის ჰორმონს, ხოლო მეორე — ესტრონი (ა-ფოლიკულინი, თეელინი) დამახასიათებელია მდედრობითი სქესის ცხოველებისათვის.

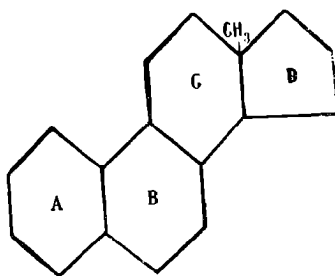
ანდროსტერონის მოლეკულის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ანდროსტანის ბირთვი. ხოლო ესტრონის — ესტრანის.

ჰორმონების ნომენკლატურა გამომდინარეობს მათ მოლეკულაში შემავალი ფუნქციური ჯგუფებისაგან. საჭიროა აღინიშნოს, რომ სახელწოდება ესტრონი შემოღებულია 1934 წელს. ყველა ის ჰორმონი, რომელთა ფიზიოლოგიური მოქმედება ენათესავება ესტრონის მოქმედებას, გაერთიანებულია ესტროგენური ჰორმონების სახელწოდებით.

მას შემდეგ, რაც გამოირკვა ქოლესტეროლის სტრუქტურული ფორმულა, ეჭვს არ იწვევს ის გარემოება, რომ სექსუალური ჰორმონები წარმოადგენენ სტეროლების ცვლის პროდუქტებს. მათი სტრუქტურული ფორმულების შედარება ამ კავშირს ააშკარავებს.



ანდროსტანი



ესტრანი

შესაძლებელი გახდა არა მარტო ჰორმონების ქიმიური გზით ერთიმეორეში გადაყვანა, არამედ მათი სინთეზი კეტო-ტეტრაჰიდროფენანტრენიდან და ანტრაცენის წარმოებულისა.

ვინაიდან სექსუალური ჰორმონების შენება სტეროლების შენებას უახლოვდება, წამოიჭრა საკითხი თვით სტეროლების ჰორმონული მოქმედების უნარის შესახებ. გამოირკვა, რომ ესტროგენური მოქმედების უნარს იჩენს ერგოსტეროლი და ვიტამინი D. სტეროლებიდან აქტივობას იჩენს ისეთი, რომელიც მეტ არანაჭერ კავშირებს შეიცავს.

§ 7. მამრობითი სასქესო ჰორმონის — ანდროსტერონი

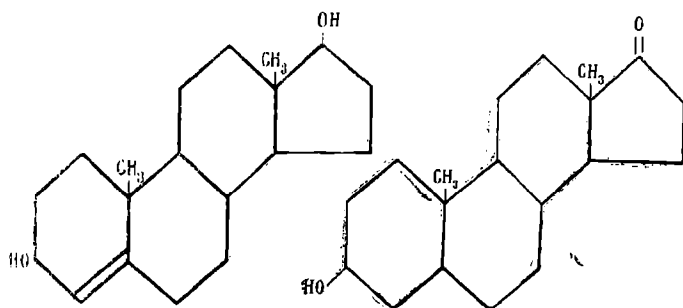
მამრობითი სასქესო ჰორმონის სექსუალური ჰორმონი (ტესტიკულის ჰორმონი) გავლენას ახდენს სასქესო ორგანოების განვითარებაზე. მასზე არის დამოკიდებული სასქესო ორგანოების ფუნქცია, სათესლე ჯირკვლების სასეკრეციო მოქმედება და სპერმის სიცოცხლის ხანგრძლივობა. მისი გავლენით ეთარდება მეორადი სქესობრივი ნიშნებიც, როგორც მაგალითად, მამლის ბიბილო და დეზები, ადამიანის წვერ-ულვაში, ირმის რქები და სხვ.

ანდროსტერონის მოქმედების დადასტურება და მისი რაოდენობითი განსაზღვრა წარმოებს კასტრირებული მამლის ბიბილოს ზრდის შესწავლით. ჰორმონის „მამლის ერთეულად“ მიღებულია პრეპარატის ის რაოდენობა, რომლის 3—4 ღლის განმავლობაში ორჯერ მიწოდება გამოიწვევს კასტრირებული მამლის ბიბილოს ფართობის 20%-ით ზრდას.

სათესლეს და მოსაზღვრე ჯირკვლების გარდა ანდროსტერონის არსებობა სისხლში ზემოწინებული ცდის (ტესტის) საშუალებით დადასტურებულია. საკმაო რაოდენობით გამოიყოფა ის მამაკაცის შარდშიც. შარდის ერთი ლიტრი შეიცავს ანდროსტერონის 5—6 მამლის ერთეულს. ანდროსტერონის პრეპარატის დამზადებისათვის მიმართავენ ახალგაზრდა მამაკაცისა და ულაცების შარდს.

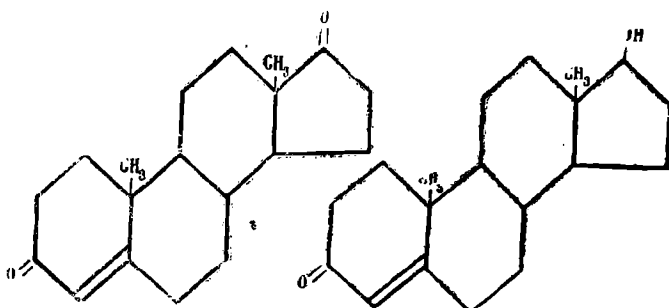
პირველად ანდროსტერონის კრისტალური პრეპარატი დამზადდა 1931 წ. ბუტენანის მიერ. ის ნაჯერი სტერონების წარმომადგენელია და შეიცავს ჰიდროქსილისა და კარბონილის ჯგუფს. მისი მოლეკულა აშენებულია ოთხი ჰიდრირებული ბირთვისაგან. კარბონილის ჯგუფის ალდგენისას სპირტის ჯგუფად წარმოიშობა დიჰიდრონაწარმი დიოლი. დიოლი უფრო მეტ აქტივობას იჩენს მამლის ბიბილოს ზრდაზე, ვიდრე კეტონი — ანდროსტერონი.

ანდროსტერონის შენება დადასტურებულია ჩანაცვლებისა და დაშლის-
პროდუქტების იდენტიფიკაციით. მას შემდეგი შენება უნდა მიეწეროს



ანდროსტენდიოლი

ანდროსტერონი



ანდროსტენდიონი

ტესტოსტერონი

მამაკაცის შარდში ანდროსტერონთან ერთად წარმოდგენილია მისი და-
ქანავის პროდუქტი დეჰიდროანდროსტერონი. მამლის ბიბილოზე ცდაში ის
იჩენს ანდროსტერონის მსგავს ფიზიოლოგიურ მოქმედებას.

ანდროსტერონის, როგორც მამრობითი სექსუალური ჰორმონის, მოლეკუ-
ლის მოქმედ ჯგუფად უნდა ჩაითვალოს მესამე და მეჩვიდმეტე ნახშირბად-ატო-
მების (იხ. ანდროსტანის ფორმულა) სპეციფიკური კავშირი, სადაც A რგოლში
ჩანაცვებულია ჰიდროქსილის, ხოლო D რგოლში კარბონილის ჯგუფი. სას-
ქესო ჯირკვლებიდან გამოყოფილია კიდევ ერთი ჰორმონი, სადაც კარბონილი-
სა და ჰიდროქსილის ჯგუფების განწყობა მოლეკულაში ანდროსტერონის სა-
წინააღმდეგოა. ამ ჰორმონს ეწოდა ტესტოსტერონი, მისი დამოკიდებულება
ანდროსტერონთან ნათლად ჩანს მოტანილი სტრუქტურული ფორმულიდან.
ტესტოსტერონის მეთილის ნაწარმი გამოიყენება როგორც თერაპევტიული სა-
შუალება. მისი ბიოლოგიური აქტივობა ტესტოსტერონის აქტივობას აღემა-
ტება 10-ჯერ. ტესტოსტერონი კი თავის მხრივ ანდროგენურ ჰორმონებში ყვე-
ლაზე უფრო აქტიურად ითვლება.

§ 8. მდედრობითი სასქესო ჯირკვლის ჰორმონები—ესტრონი

მდედრობით სასქესო ჯირკვალში (საკვერცხეებში) მუშავდება ორი სასქე-
სო ჰორმონი. ერთი იქმნება ფოლიკულში და ემსახურება კვერცხის მომწიფე-
ბას; მეორე ყვითელ სხეულში (Corpus luteus) ვითარდება კვერცხის მომწიფე-
ბის შემდეგ და გავლენას ახდენს საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის სასეკრე-
ციო გარსად გარდაქმნაზე.

ფოლიკულში აღმოცენებული მდედრობითი სექსუალური ჰორმონის ესტრონი (ფოლიკულინი ანუ თეელინი) იწვევს მდედრობითი სასქესო ორგანოს ზრდას და სპეციფიკურად მოქმედებს საშვილოსნოზე, სარძევე ჯირკვალზე და საშოზე. ის ააქტივებს ფოლიკულის მომწიფების შემდეგ საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის პროლიფერაციის პროცესს და ამრიგად იწვევს მდედრობითი სასქესო ორგანოებისათვის დამახასიათებელ გაღიზიანებასა და მენსტრუაციას.

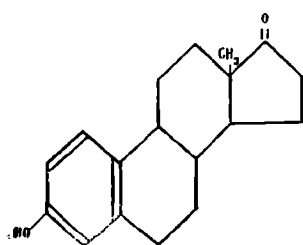
ფოლიკულინის მოქმედება შეესაბამება კასტრირებული მდედრობითი სქესის თავის „სექსუალური ლტოლვის“ რეაქციის საშუალებით. „თავის ერთეულად“ მიჩნეულია ჰორმონის ის რაოდენობა, რომლის კანკევა ინიციატს შეუძლია კასტრირებულ თავში გამოიწვიოს ხურების ერთხელობრივი ციკლი.

ესტრონი მოიპოვება საკვერცხეებში, ფოლიკულში, ფოლიკულის სითხეში, სისხლში და შარდში. ორსულობის დროს ის მუშავდება პლაცენტაში და დიდი რაოდენობით გამოიყოფა შარდში. განსაკუთრებით მდიდარია ესტრონით მკვე ფაშატის შარდი. საზოგადოდ, ესტრონი ძალიან გავრცელებული ნაერთია; ის ზემოხსნეულის გარდა მოიპოვება აგრეთვე მცენარეულობაში და მთამადნეულ ბიტუმებში. მთამადნეულში მისი არსებობა უნდა აიხსნებოდეს მცენარეულობის ნაშთებიდან გადასვლით. ესტრონი მოიპოვება აგრეთვე, როგორც ანდროსტერონის თანამგზავრი, ულაცის სათესლეში და შარდში.

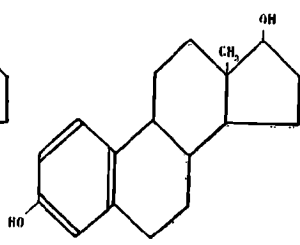
ესტრონის სუფთა კრისტალური პრეპარატი დამზადდა ბუტენანის მიერ 1929 წ. გამოსავალ მასალად იხმარებოდა ჯერ ორსული ქალებისა და შემდეგ კი მკვე ფაშატის შარდი. ფოლიკულის გამოცალკევებისათვის გამოყენებულია მისი ხსნადობა ორგანულ გამხსნელებში, სტაბილობა ტუტის, მჟავასა და მაღალი ტემპერატურის მიმართ. სხვადასხვა გამხსნელის, ტუტისა და მჟავას თანამიმდევრობით მოქმედების შედეგად შარდისგან დამზადდა ექსტრაქტი. მიღებული ნარევიდან გამოყოფილ იქნა ნედლი პრეპარატი, რომლის დესტილაცია იძლევა კრისტალური შენების მქონე ჰორმონს. მისი გადაკრისტალება შესაძლებელი ზდება ალკოჰოლისა და ძმარმჟავა ეთერის ხსნარადან.

ესტრონი კრისტალდება მონოკლინურ ან რომბულ სისტემაში და იძლევა შთანქმის სპექტრის დამახასიათებელ მაქსიმუმს 280—285 μ . მისი ლობის ტემპერატურა უდრის 255°. ზვედრითი ოპტიკური ბრუნვა $[\alpha] = +156^\circ$. ამგვარი ნიშნებით ხასიათდება ესტრონი (α -ფოლიკულინი), რომელიც არანაჯერ ოქსიკეტონს წარმოადგენს.

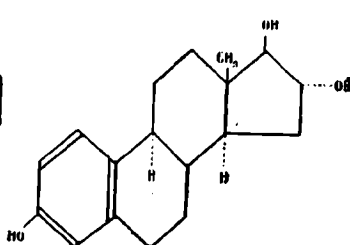
ესტრონის გარდა შარდში და პლაცენტაში აღმოჩენილია ესტროგენური ჰორმონების მთელი რიგი, რომლებიც აღჭურვილია ესტრონის მაგვარი ფიზიოლოგიური თვისებებით. ქვემოთ მოტანილი სტრუქტურული ფორმულები წარმოადგენს იძლევა მათი ურთიერთგანსხვავებას შესახებ.



ესტრონი
(α -ფოლიკულინი)



ესტრადიოლი



ესტრადიოლი

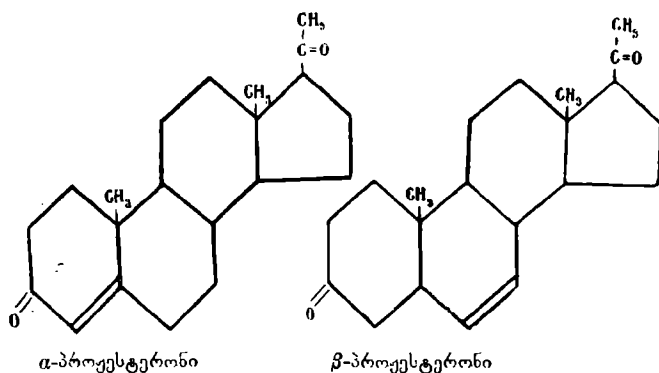
ესტრონის კეტო-ჯგუფის ჰიდრირებისას ანდროსტერონის მსგავსად წარმოიშობა დიჰიდრო-ესტრონის ორი იზომერი: α -და β -ესტრადიოლი. α -ესტრადიოლის ფიზიოლოგიური აქტივობა გაცილებით მეტია, ვიდრე ესტრონის. მისი 0,05 გამა საკმარისია, რომ კასტორიებულ თავგში გამოიწვიოს მენსტრუაციის ციკლი.

ესტროგენური ჰორმონების ჯგუფს ეკუთვნის აგრეთვე ესტრიოლი, ექვილინი, ექვილინენი და სხვ.

ყველა ეს ნაერთი ნაბოენია მკვე ცხოველთა შარლში. მათი შენება დადგენილია ურთიერთგარდაქმნის რეაქციების შემწეობით.

ყვითელი სხეულიდან გამოყოფილი პროესტერონი ძალიან ახლოს დგას თავისი შენებით ანდროსტერონთან და ესტრონის ჯგუფის ჰორმონებთან. მისი დანიშნულება გამოიხატება ესტრონის გავლენით საშვილოსნოს პროლიფერირებული ლორწოვანი გარსის სასეკრეციო გარსად გარდაქმნაში.

ყვითელი სხეულის ჰორმონის ერთეულად მიღებულია ნივთიერების ის რაოდენობა, რომელიც საკმარისია, რომ ბაჭის საშვილოსნოს პროლიფერირებული ლორწოვანი გარსი სავსებით გარდაიქმნეს სასეკრეციო გარსად. პროესტერონი გროვდება როგორც ჯირკვალში, ისე პლაცენტაში. პროესტერონი აბსოლუტურად აუცილებელია მკეობის ნორმალური მსვლელობისათვის.



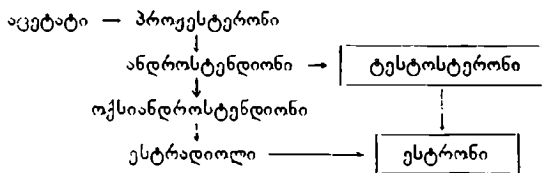
α -პროესტერონის ლლობის ტემპერატურა უდრის 128° , ხოლო β -იზომერის — 121° . პროესტერონის ქიმიური შენება გამორკვეულია ბ უ ტ ე ნ ა ნ ი ს მიერ, რომელმაც მისი მიღება სტიგმასტეროლისაგან შეძლო.

§ 9. სპეხალური ჰორმონების ურთიერთკავშირი და ცვლა

სექსუალური ჰორმონები ქიმიური თვალსაზრისით სტერონების ნაწარმები არიან და მათი სინთეზის წყარო არის აცეტატი. ეს დამტკიცებულია იზოტოპური მეთოდის გამოყენებით. თავიდანვე დაისვა კითხვა, გამოიყენება თუ არა ქოლესტერინი ჰორმონების სინთეზისათვის. ამ კითხვაზე უარყოფითი პასუხი იქნა მიღებული. როგორც ირკვევა, ტესტოსტერონიდან იქმნება დანარჩენი ანდროგენური ჰორმონები. საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ტესტოსტერონი გამოიყენება სხვა ჰორმონების სინთეზისათვის არა მარტო სათესლეში, არამედ სხვა ორგანოებშიაც.

საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ტესტოსტერონის სინთეზი ხორციელდება ფოლიკულებშიც. აქ ანდროგენური ჰორმონები სწრაფად გარდაიქმნებიან

ესტროგენურ ჰორმონებად. ყველაფერი ზემოთ ნახსენები შეიძლება ასეთი სქემით გამოიხატოს:



სექსუალური ჭირკვლის პროდუქტები თავისუფლად გადადიან სისხლში და გავლენას ახდენენ ქსოვილების და ორგანოების ცხოველმოქმედებაზე. ეს ზეგავლენა ხორციელდება მოლეკულურ დონეზე — სექსუალური ჰორმონები გავლენას ახდენენ ფერმენტულ აქტივობაზე. მიუხედავად იმისა, რომ ამ მხრივ დაგროვილია ძალიან დიდი ექსპერიმენტული მასალა, ჯერ კიდევ ვერ დამუშავდა მათი მოქმედების შემაჯამებელი თეორია. დიდი მნიშვნელობის არის ის ფაქტი, რომ კორტიკოსტეროიდებისა და სექსუალური ჰორმონების ცვლის გზები ერთიმეორეს ემსგავსება.

§ 10. ჰიპოფიზის (ტჰინის ღანაშაბის) ჰორმონები

ტჰინის ღანაშატი ანუ ჰიპოფიზი ფუნქციონირებს როგორც შინაგანი სეკრეციის ჭირკვალი. ამ ჭირკვალში იქმნება მრავალი ჰორმონი. ზოგიერთი მათგანის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა დიდი ხანია დადასტურებულია, მაგრამ მათი სუფთა სახით მიღება ჯერ კიდევ ვერ მოხერხდა, და ამის გამო ქიმიური შენებაც არ არის ცნობილი. ვინაიდან ამ ნივთიერებათა დახასიათება და შესწავლა ბიოქიმიური კვლევის მნიშვნელოვან ამოცანას შეადგენს, ამისათვის აქ ისინი მოკლედ განიხილება.

ტჰინის ღანაშატი შედგება სამი ნაწილისაგან: წინა, შუა და უკანა ნაწილისაგან.

ჰიპოფიზის წინა წილის ჰორმონები. ზრდის ჰორმონი. ჰიპოფიზის წინა წილის დამოკიდებულება ზრდასთან მტკიცდება შემდეგი კლინიკური დაკვირვებებით. ჭირკვლის გაძლიერებული მოქმედება იწვევს დაავადებას, რომელიც ცნობილია აკრომეგალიის სახელწოდებით. ამ დროს აღვილი აქვს კიდურების სიგრძის გადიდებას, სახის, ენისა და ხორხის დეფორმაციას, ეპიდერმისის გაუხეშებას და გასქელებას. განსაკუთრებით გამოვლინდება ზემოხსენებული სიმპტომები მოზარდ ცხოველში. კიდურების ლულისებრი ძვლების ზრდის გამო აღვილი აქვს ბუმბერაზულ ზრდას, გიგანტიზმს.

პირიქით, როდესაც ჰიპოფიზის წინა წილის ფუნქცია შემცირებულია, აღვილი აქვს ზრდის შეჩერებას (ქონდრისკაცია). მრავალი ცდით, რომელიც დაყენებულ იქნა ძაღლებზე, ვირთაგვებზე, აქსოლოტლებზე. თავკომბალებზე და სხვა ცხოველებზე, ზემოხსენებული კლინიკური დაკვირვება მტკიცდება. გამოირკვა, რომ წინა წილის ექსტრაქტის შეყვანა მოზარდ ცხოველებში იწვევს ზრდის აჩქარებას და ზოგიერთ შემთხვევაში გიგანტიზმს.

ზრდის ჰორმონის ქიმიური თვისებების შესახებ ცოტა რამ არის ცნობილი. რკიანი საქონლის ჭირკვლიდან ჰორმონის მოქმედი ექსტრაქტი მზადდება ჭირკვლის წინა წილის დამუშავებისას 40% ალკოჰოლით, მოქმედი საწყისი გადადის ხსნარში, ხსნარიდან ჰორმონი ილექება 96% ალკოჰოლით. ის მგრძნობიარეა გაცხელებისა და ტუტის მიმართ და ინაქტივდება პროტეოლიზური ფერმენტებით. ზრდის ჰორმონი ტიპიურ გლობულინის წარმოადგენს. მისი მოლეკულური წონა მერყეობს სხვადასხვა ცხოველთა წარმომადგენლებში 25.000—

47.000 ფარგლებში. მისი მოქმედება მიმართულია ნივთიერებათა ცვლაზე, განსაკუთრებით ცილების ცვლაზე.

ჰიპოფიზის წინა წილის გონადოტროპული ჰორმონი. პროლან A და B. ჰიპოფიზის წინა წილში იქმნება აგრეთვე დიდი მნიშვნელობის მქონე ჰორმონები, რომლებიც გავლენას ახდენენ სექსუალური ჯირკვლების ცხოველმოქმედებაზე. ამ გონადოტროპულ ჰორმონებს სპეციფიკურობა არ ახასიათებს და ისინი მოქმედებას იჩენენ ორივე სქესის წარმომადგენლებზე. გამორკვეულია, რომ ჰიპოფიზის წინა წილში გამოიშვადება სამი ჰორმონი: ლუტეინიზაციის, ლაქტაციის ჰორმონები და ფოლიკულის მასტიმულირებელი ჰორმონი (პროლანი A), რომელიც გავლენას ახდენს ფოლიკულების დამწიფებაზე. ლუტეინიზაციის მასტიმულირებელი ჰორმონი (პროლანი B) მოქმედებს ყვითელ სხეულზე. ამავე დროს მამრობითი სასქესო ორგანოების განვითარება და სათესლე ჯირკვლის სეკრეცია უშუალო დამოკიდებულებაშია პროლანების ფიზიოლოგიურ აქტივობასთან.

მდედრობით ორგანიზმში პროლანების სეკრეცია ორსულობის პირველ სტადიაში დიდ ოდენობას აღწევს. ამ დროს პროლანები შარდში გადადის და ამ გარემოებით სარგებლობენ ორსულობის აღმოჩენისათვის.

თუ მოზარდ ცხოველს ჰიპოფიზის წინა წილი მოშორებული აქვს, ის სქესობრივ განვითარებას ვერ აღწევს. ჯირკვლის ექსტირპაცია ზრდადამთავრებულ ცხოველებში იწვევს სპერმის პროდუქციის შეწყვეტას, ფოლიკულების მომწიფებისა და ლტოლვის ციკლების შემცირებას, სასქესო ორგანოებისა და ჯირკვლების თანდათანობით ატროფიას.

იმ მოვლენების მოსაზრა, ან ყოველ შემთხვევაში შენელება. რომელიც დაკავშირებულია წინა წილის ექსტირპაციასთან, შესაძლებელი ხდება ჯირკვლის გადაწერვის საშუალებით. გადაწერვა მდედრობითი სქესის ცხოველებზე დადებით გავლენას ახდენს საკვერცხეების გადიდებაზე. ახალი ფოლიკულებისა და ყვითელი სხეულების განვითარებაზე. მამრობითი ცხოველების შემთხვევაში ადგილი აქვს სექსუალური ლტოლვის აღდგენას. სათესლე აღწევს ნორმალურ წონას და სპერმის პროდუქცია მატულობს.

ვინაიდან გონადოტროპულ ჰორმონს გავლენა აქვს უშუალოდ სასქესო ჯირკვლებზე და უკანასკნელი კი მოქმედებს სქესობრივ ნიშნებზე. ამისათვის ჰიპოფიზის წინა წილის ჰორმონულ მოქმედებაზე არაუშუალოდ დამოკიდებულია ცხოველის მეორადი სქესობრივი ნიშნები. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ კასტრირებულ ცხოველებში წინა წილის ჰორმონების ექსტრაქტის შეყვანა არავითარ ცვლილებას არ იწვევს. ამ ფაქტიდან გამომდინარეობს ის, რომ წინა წილის ფიზიოლოგიური მოქმედება ისაზღვრება იმ გავლენით, რომელსაც ის იჩენს სასქესო ჯირკვლებზე.

გონადოტროპული ჰორმონები ცილოვან ნივთიერებას წარმოადგენენ. სახელდობრ გლიკოპროტეიდებს, რომელთა შემადგენლობაში მონაწილეობას ღებულობს ამინოჰაქარი. მათი მოლეკულური წონა 70.000 აღწევს. ჰორმონალური აქტივობა შენარჩუნებული აქვთ ჰიდროლიზის პროდუქტებსაც.

ჰიპოფიზის წინა წილის თირეოტროპული ჰორმონი. ჰიპოფიზის წინა წილი ფარისებრი ჯირკვლის მიმართ ასრულებს იმავე როლს, რაც სასქესო ჯირკვლების შემთხვევაში. ეს დებულება დადასტურდა ამფიბიების თავკომბალებზე ჩატარებული ცდებით. როდესაც თავკომბალას ამოცილილი აქვს ჰიპოფიზი, ფარისებრი ჯირკვალი არ ვითარდება, ის ატროფიას განიცდის და მოქმედების უნარს კარგავს. თიროქსინის ნაკლებობის გამო

თავკომბალას მეტამორფოზი დაყოვნებულია. საკმარისია წინა წილის ექსტრაქტის მინიმალური დოზა, რომ ფარისებრ ჯირკვალს დაუბრუნდეს აქტიუობა და ცხოველი ნორმალურ ზრდასა და მეტამორფოზას იწყებს. იმავე გავლენის არსებობა დამტკიცდა თბილისისხლიანი ცხოველების შემთხვევაშიც.

თირეოტროპული ჰორმონი ქიმიური თვისებებით ემსგავსება ჰიპოფიზის წინა წილის ზრდის ჰორმონს, მაგალითად, ის ინაქტივდება ტემპერატურის აწვეისას, ჰიდროლიზური აგენტებისა და მომწელებელი ფერმენტების ზემოქმედებით ადვილად იხსნება წყალში და 50--70% ალკოჰოლში. არ იხსნება უმეტეს ორგანულ გამხსნელში.

თირეოტროპული ჰორმონი წარმოადგენს ცილას, რომელიც პოლისაქარიდს შეიცავს. მოლეკულური წონა დაახლოებით 30.000 უდრის.

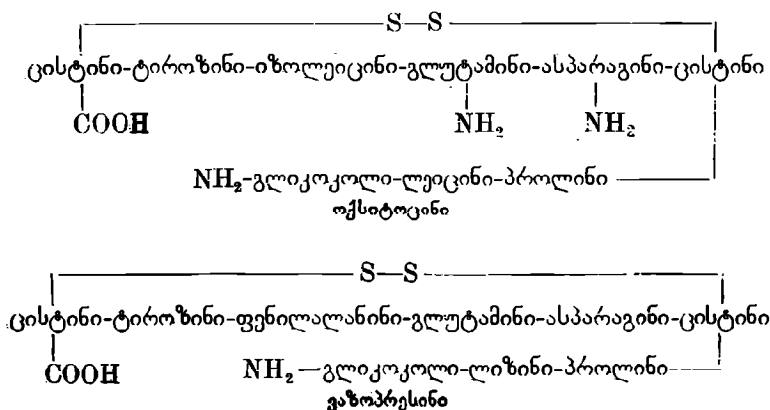
ჰიპოფიზის წინა წილის დანარჩენი ჰორმონულა ფაქტორები. როგორც ირკვევა, წინა წილს გავლენა აქვს აგრეთვე შინაგანი სეკრეციის დანარჩენ ჯირკვლებზე. მაგალითად, დადასტურებულია წინა წილის დადებითი გავლენა თირკმელზედა ჯირკვალზე და პანკრეასზე. წინა წილის „ადრენოტროპული“ ფაქტორი იწვევს ადრენალინის სეკრეციის გადიდებას თირკმელზედა ჯირკვლებიდან. ღიდ გავლენას ახდენს ჰიპოფიზის წინა წილი აგრეთვე ცხიმების ცილაზე და რძის სეკრეციაზე.

წინა წილის სეკრეტების მოქმედება შესწავლილია ბიოლოგიური ტესტების საშუალებით. ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი (კორტიკოტროპინი) წარმოადგენს ცილას 20000 მოლ წონით. ინაქტივირდება ტრიპსინის ზემოქმედებით. შესწავლილია სხვადასხვა წარმოშობის კორტიკოტროპინის ამინომჟავური შემადგენლობა და მათი თანმიმდევრობა.

ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონები. უკანა წილის ჰორმონებიდან უკეთ არის შესწავლილი ოქსიტოცინი და ვაზოპრესინი (ტონეფინი). უკანა წილის ექსტრაქტი იწვევს ჰიპოფიზის ექსტირპაციამწინ ორგანიზმში შემდეგ ცვლილებებს: 1) ადიდება სისხლის წნევას, 2) გავლენას ახდენს საშვილოსნოს შეკუმშვის უნარზე, 3) აკავებს დიურეზს, 4) იწვევს რძის სეკრეციას, 5) აძლიერებს ნაწლავთა პერისტალტიკას.

ოქსიტოცინი მოქმედებას იჩენს განსაკუთრებით მაკე ცხოველის საშვილოსნოს კუნთებზე. ის წარმოადგენს გასაყიდი პრეპარატის პიტუიტრინის აქტიურ საწყისს.

ვაზოპრესინი სისხლის ძარღვების შეკუმშვას იწვევს, რის შედეგად მატულობს სისხლის წნევა. ის აკავებს აგრეთვე დიურეზს.



როგორც ზემოთ მოტანილი სქემიდან ჩანს, ვაზოპრესინი დიდად არ განსხვავდება ოქსიტოცინისაგან.

ჰიპოფიზის შუა წილის ჰორმონი — ინტერმედინი. ცივი და თბილისხლიანი ცხოველების ჰიპოფიზის შუა წილში აღმოჩენილია ერთი ჰორმონი ინტერმედინის სახელწოდებით. მისი დახასიათება გამომდინარეობს იმ გავლენისაგან, რომელსაც ის ამჟღავნებს თევზებისა და ამფიბიების პიგმენტის უჯრედებზე. მასზეა დამოკიდებული პიგმენტური უჯრედების გავრცელება და ცხოველების ფერის გარემოსადმი შეგუება. რა მნიშვნელობა აქვს ინტერმედინს უმაღლეს ზეგზემლიან ცხოველებში, გარკვეული არ არის.

ექსტირპაციამნილი თავკომბალები დიდი ხნით უფერული რჩებიან, რადგან მათი შავი პიგმენტის უჯრედები (მელანოფორები) განვითარების უნარს მოკლებულია. ზრდადამთავრებულ ბაყაყებში ჯირკვლის ექსტირპაცია იწვევს ორგანიზმის შეგუების უნარის დაკარგვას განათების, სინესტისა და ტემპერატურის ცვლილებების მიმართ. ჰიპოფიზის შუა წილის შეყვანა დადებით გავლენას ახდენს მელანოფორების განვითარებასა და პიგმენტაციაზე.

ინტერმედინი თერმოლაბილური და ულტრაიისფერი სხივების მიმართ მგრძნობიარე ნაერთია; წყალში და ალკოჰოლში იხსნება; დიალიზს განიცდის. მჟავებისა და ტუტეების ენერგიული მოქმედების შედეგად ინტერმედინი აქტივობას კარგავს.

ინტერმედინი აშენებულია ამინომჟავებიდან. მისი პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სიგრძე და შემადგენლობა სხვადასხვა ცხოველებში ერთმეორისაგან განსხვავდება.

§ 11. ფარისებრზედა ჯირკვლის ჰორმონი — პარათჰორმონი

ფარისებრზედა ჯირკვლის ექსტირპაციას თან სდევს მძიმე კრუნჩხვები. ექსტირპაცია იწვევს კალციუმის ცვლის მოშლას; სისხლში და ქსოვილებში მის სწრაფსა და ხანგრძლივ შემცირებას. კალციუმის მიწოდება და ფარისებრზედა ჯირკვლის გადანერგვა ტეტანუსით დაავადებულ ორგანიზმზე დადებით გავლენას ახდენს.

ჰორმონი, რომელიც ცნობილია პარათჰორმონის სახელწოდებით, აწესრიგებს კალციუმის ცვლას ორგანიზმში. კოლიპის მიერ დამზადებულია მოქმედი ჰორმონის პრეპარატი და გამორკვეულია, რომ მას შემდეგი თვისებები ახასიათებს.

1. ნორმალურ ცხოველში ის იწვევს სისხლში კალციუმის სწრაფ მატებას,
2. ექსტირპაციამნილი ცხოველების სისხლში კალციუმის შემცირებული რაოდენობა ნორმას აღწევს ჰორმონის პრეპარატის მიწოდებისას,
3. ის არეგულირებს სისხლში კალციუმის რაოდენობას და ამრიგად ზელსაყრელ პირობებს ქმნის ძვლების ნორმალური განვითარებისათვის.

პარათჰორმონი იძლევა ცილების დამზადებათებელ რეაქციას. ტრიპსინის ზემოქმედებით კარგავს მოქმედების უნარს. მჟავე და ტუტე არე მალალ ტემპერატურაზე მასზე უარყოფითად მოქმედებს; დიალიზს არ განიცდის; წყალში და 80% ალკოჰოლში იხსნება, უმეტეს ორგანულ გამხსნელებში ხსნადობის უნარი არა აქვს. მისი მოლწონა 70000 აღწევს.

§ 12. ნაწლავების ლორწოვანი გარის ჰორმონი — სეკრეტინი

ნაწლავების ლორწოვანი გარსიდან გამოყოფილია ნივთიერება, რომლის პარენტერალური შეყვანა იწვევს პანკრეასული წვეწის გაძლიერებულ სეკრეციას; ამის გამო მას სეკრეტინი ეწოდება. სუფთა პრეპარატის დამზადება შესა-

ძლებელი ხდება მოქმედი ნივთიერების ქოლის მჟავებით ადსორბციის საშუალებით. ამ პრეპარატის 0,03 მგ კატაში იწვევს 2 მლ პანკრეასული წვენის სეკრეციას.

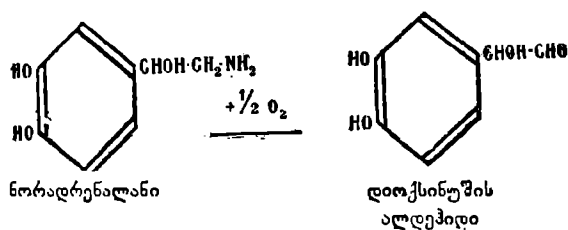
სეკრეტინს პოლიპეტიდის თვისებები ახასიათებს. მისი ფიზიოლოგიური მოქმედება სრულიად ისპობა მასზე ტრიპსინისა და პეპსინის მოქმედებით მცირე დროის განმავლობაში. ის 100°-ზე გაცხელებას ვერ უძლებს.

§ 18. ნეიროჰუმორავი

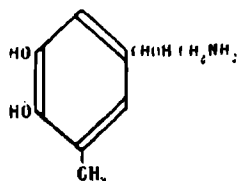
იმ ჰორმონების გარდა, რომელნიც მუშავდებიან შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებში, ორგანიზმის შეჯამებული მოქმედების რეგულაციაში, მონაწილეობას ღებულობენ ნაერთები, რომელნიც იქმნებიან სხვადასხვა ქსოვილებში და ჰორმონების მსგავს მოქმედებას იჩენენ. განსაკუთრებული მნიშვნელობა მათ შორის ენიჭება ნეიროჰუმორებს (კატექოლამინები, სეროტონინი, აცეტოლქოლინი, გამა-ამინოერბოს მჟავა) და პეპტიდური ხასიათის ჰორმონებს, რომელნიც მოქმედებენ სისხლის წნევაზე.

ნეიროჰუმორების ჯგუფის მთავარი წარმომადგენლების — კატექოლამინების სინთეზის უნარი თირკმლისზედა ჯირკვლის გარდა აქვს აგრეთვე ნერვულ ქსოვილსაც და ამიტომ ადრენალინი და ნორადრენალინი ნეიროჰუმორების ჯგუფს არ უნდა მივაკუთვნოთ. კატექოლამინები თავის მოქმედებას ამჟღავნებენ როგორც სიმპათიკური ნერვული სისტემის მედიატორები. ახსებობს მონაცემები იმის მტკიცებისათვის, რომ კატექოლამინი წარმოდგენილია განსაკუთრებულ (სიმპათიკურ) ნერვულ დაბოლოებებში — სინაპტოსომებში და თავის გავლენას აწხორციელებენ პოსტსინაპსურ მემბრანაში რეცეპტორზე შემოქმედების საშუალებით.

კატექოლამინი მოქმედებისთანავე დაშლას განიცდის. მისი აქტივობის აცილება წარმოებს ორი გზით: 1) დაჟანგვითი დეჰამინირებით და 2) მეთილირებით. დაჟანგვის რეაქცია აქტივდება ფერმენტის — მონოამინოოქსიდაზის (მაო) მოქმედებით, რის შედეგად თავისუფლდება ამონიაკი და მიიღება ალდეჰიდი:



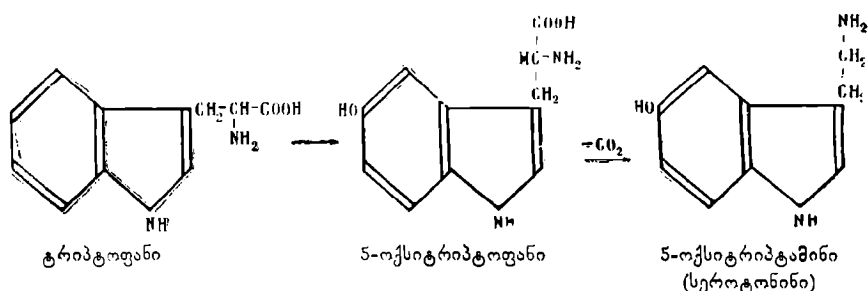
კატექოლამინების მეთილირებისას წარმოიშობა არააქტიური ნაწარმები:



ნორადრენალინის
მეთილირების
პროდუქტი

უკეთ არის შესწავლილი აცეტილქოლინის მოქმედების ხასიათი. ის თავის მდლიატორულ ფუნქციას ანხორციელებს ნერვულ დაბოლოებებში როგორც უენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ისე პერიფერიაზე. აცეტილქოლინი იმყოფება სინაპტოსომების სპეციალურ სათავსოში, რომელსაც ვეზიკული ეწოდება. როდესაც ის ვეზიკულიდან თავისუფლდება, გადის პრესინაფსურ მემბრანას და მოქმედებს პოსტსინაფსურ მემბრანაში წარმოდგენილ სპეციალურ რეცეპტორულ ცილაზე. ამ მოქმედებას თან სდევს უჯრედის მემბრანის დეპოლარიზაცია და აგზნება. როგორც კი აცეტილქოლინი რეცეპტორზე იმოქმედებს, ის მაშინვე იშლება ფერმენტ აცეტილქოლინესტერაზის კატალიზური მოქმედებით. ეს არაჩვეულებრივი სისწრაფით მიმდინარეობს. გაცილებით უფრო მცირე სიჩქარით წარმოებს აცეტილქოლინის სინთეზი, სადაც მთავარი როლი ეკუთვნის ე. წ. ქოლინსინთეტაზას, რომელიც ააქტივებს ძმარმეფას ნაშთის დაკავშირებას ქოლინთან.

სეროტონინი (5-ოქსიტრიპტამინი) არის ის ტიპური ჰორმონი, რომელიც იქმნება ქსოვილში და არა შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალში. ის წარმოდგენილია ნერვულ ქსოვილში, ტრომბოციტებში და აღმოჩენილია აგრეთვე მომწიფებელ ტრაქტში. სეროტონინის წყარო არის ტრიპტოფანი. ამ ამინომჟავაზე ჯერ მოქმედებს ღვიძლში ტრიპტოფან-5-ჰიდროქსილაზა და მიიღება 5-ოქსიტრიპტოფანი. უკანასკნელი სისხლის საშუალებით გადაიტანება თავის ტვინში. აქ ის კარგავს კარბოქსილის ჯგუფს სპეციფიკური დეკარბოქსილაზის კატალიზური მოქმედებით და იძლევა 5-ოქსიტრიპტამინს.

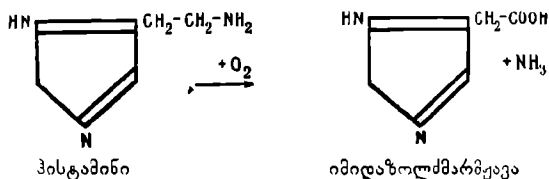


სეროტონინის მოქმედების აცილება წარმოებს კატექოლამინების მსგავსად მონოამინოოქსიდაზას (მაო) საშუალებით. სეროტონინის მონაწილეობა თავის ტვინის მოქმედებაში უნდა ისაზღვრებოდეს იმით, რომ ის ახდენს გავლენას კალციუმის იონების ცვლაზე. როგორც ირკვევა, ნერვული უჯრედის მემბრანების განგლიოზიდებში დაკავშირებულ მდგომარეობაში იმყოფება კალციუმი. სეროტონინის ზეგავლენით განგლიოზიდების კალციუმს ენიჭება მოძრაობის უნარი. ის ტოვებს მემბრანას და მოქმედებს იმ აღენოზინტრიფოსფატაზაზე, რომელიც აქტივდება კალციუმის იონებით. ამგვარად, სეროტონინი კალციუმის იონების საშუალებით ბიძგს აძლევს ატფ-ის იმ გარდაქმნას, რომელიც ცოცხალი წარმონაქმნის ფუნქციის საფუძველია. განსაკუთრებულ მგრძნობიარობას სეროტონინის მიმართ იჩენს გლუვი კუნთი, სახელობრ არტერიების კუნთოვანი წარმონაქმნი. ფიქრობენ, რომ სეროტონინი უშუალო მონაწილეობას ღებულობს თავის ტვინის (და აგრეთვე ჰზვა ორგანოების) სისხლის მიმოქცევის რეგულაციაში.

გამაამინოერბოს მჟავა იქმნება ნერვულ ქსოვილში გლუტამინის მჟავას დეკარბოქსილირების შედეგად. ეს ნაერთი მონაწილეობას უნდა

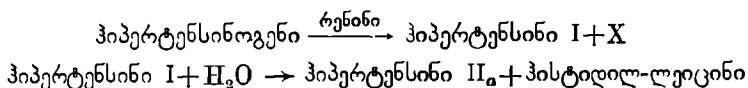
ღებულობდეს ნერგული ქსოვილის ძირითად პროცესში — შეკავებაში. ის იწვევს ნერგული უჯრედის ჰიპერპოლარიზაციას, რაც დაკავშირებულია ნეირონის აგზნების პროცესის შეკავებასთან.

ჰისტამინი აგრეთვე ჰორმონების წარმომადგენლად უნდა ჩაითვალოს. ეს ნაერთი თავის მოქმედებას ამჟღავნებს სისხლის მიმოქცევის რეგულაციაში. ჰისტამინის უმეტესი ნაწილი დაკავშირებულია ჰეპარინთან, საიდანაც ის მოთხოვნილებისთანავე თანდათანობით თავისუფლდება. ჰისტამინის მობილიზაციას ადგილი აქვს ორგანოს დატვირთვის დროს, როდესაც მოთხოვნილება სისხლზე გადიდებულია. ჰისტამინის მოქმედების აცილება წარმოებს დიამინოოქსიდაზის კატალიზური მოქმედებით:

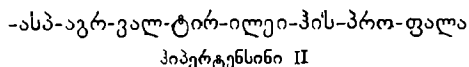


განსაკუთრებულ მგრძნობიარობას ჰისტამინის მიმართ იჩენს გლუვი კუნთი. არსებობს მითითება იმის შესახებ, რომ ჰისტამინი თავის მოქმედებას ანხორციელებს ადენილციკლაზის საშუალებით.

ჰიპერტენსინი (ანგიოტენსინი) სინთეზი დაკავშირებულია თირკმელბის დაავადებასთან. დაავადებული თირკმელი სისხლში ათავისუფლებს ფერმენტ რენინს, ღვიძლი თავის მხრივ გამოყოფს სისხლში ცილა გლობინს, ე. წ. ჰიპერტენსინოგენს. უკანასკნელი წარმოადგენს რენინის სუბსტრატს. რენინის მოქმედებას შედეგად ჰიპერტენსინოგენი იშლება და იქმნება ჯერ არააქტიური ჰიპერტენსინი I, რომლის პროტეოლიზური დაშლისას წარმოიშობა აქტიური ჰიპერტენსინი II და პიპტიდიპისტილილ-ლეიცინი.



ჰიპერტენსინი II არის თირკმლის ჰიპერტონიის გამომწვევი მიზეზი. ის ქიმიური თვალსაზრისით პოლიპეტიდია, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ამინომჟავათა სხვადასხვა რაოდენობა იმისდა მიხედვით, თუ რომელი ცხოველისაგან იყო მიღებული ის. ცხენის შრატისგან დაშლად მიღებული პრეპარატი, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს 8 ამინომჟავა:



§ 14. მცენარეთა და მიკრობების ზრდის სტიმულატორები და ინჰიბიტორები

ნივთიერებათა ცვლის რეგულაცია რომ მცენარეთა ორგანიზმში ჰორმონების ზეგავლენით უნდა წარმოებდეს, ექსპერიმენტულად დამტკიცებულ იქნა 1914 წ. პაალის მიერ. მან აღმოაჩინა დადებითი ფოტოტროპიზმის მიღების შესაძლებლობა სიბნელეშია, თუ მცენარეულ აღმონაცენზე განსაზღვრული წესით დაიდება მისგან მოჭრილი დაბოლოება. ამგვარი ცდების ძირითადი აზრი

იმაში მდგომარეობს, რომ მცენარეული უჯრედის რეგულაცია ჰორმონების ზეგავლენით წარმოებს. სპეციფიკური ჰორმონებისაგან უნდა იყოს დამოკიდებული ღეროს ზრდა, გამსხვილება, კვირტების აღმოცენება და უჯრედის სუნთქვის ინტენსივობა. „ზრდის ჰორმონი“ არ არის სპეციფიკური. ის აღმოჩენილია ღეროს ზრდის წერტილში, პირველად მერისტემის უჯრედებში და ენდოსპერმაში. მცენარეული უჯრედის ზრდის რეგულატორებს უწოდებს აუქსინები. შემდეგში გამოიჩვენა, რომ აუქსინები წარმოდგენილია არა მარტო მცენარეული თესლის აღმონაცენებში, არამედ ობებში, ბაქტერიებში და საფუარებში.

აუქსინები. მცენარეული ჰორმონებიდან უკეთ არის შესწავლილი მხოლოდ ერთი ჯგუფი, სახელდობრ, აუქსინები. აუქსინების მოქმედებასთან, როგორც აღნიშნული იყო, დაკავშირებულია მცენარის ზრდისა და, შესაძლებელია, უჯრედის დაყოფის მოვლენები.

შვრიის აღმონაცენის გადაჭრისას კეგლის მიერ შემჩნეული იყო, რომ ზრდა ჩერდება. თუ აღმონაცენის მოჭრილი წვერი ისევ გადაჭრილ ადგილზე დაიღო, ზრდა ხელახლა იწყება. იმ შემთხვევაში, როდესაც წვერსა და ფუძეს შორის სტანოლი თავსდება, აღმონაცენი ზრდას არ განაგრძობს. ზრდის გამოწვევა შესაძლებელი ხდება სხვა მცენარის აღმონაცენის წვერითაც. აღმონაცენის იმ ნაწილს, რომელიც ფუძესთან უფრო ახლოს არის, ზრდაზე გავლენა არ ახასიათებს. აქედან ის დასკვნა იყო გამოტანილი, რომ მოქმედი ნივთიერება წარმოდგენილი უნდა იყოს აღმონაცენის წვერში და მისი გავლენა უნდა ვრცელდებოდეს წვერიდან ფუძის მიმართულებით. როდესაც აღმონაცენის წვერი თავსდება ფუძის გვერდზე, უკანასკნელი იზნიჭება მიღებული წვერის მხარეზე, რადგან ის მოქმედი ნივთიერების მეტ რაოდენობას ღებულობს მიღებული ნაწილისაგან, ვიდრე მოწინააღმდეგე მხარე.

აუქსინის ქიმიურად სუფთა პრეპარატის დამზადებისათვის კეგლმა მიმართა ადამიანის შარდს, რომელშიც ის საკვების სახით მიღებული მცენარეულობიდან გადადის. შემდეგში აუქსინის პრეპარატი დამზადდა სიმინდის ჩანასახებისგან, ალაოსგან და საფუარებისგან. იზოლირებულ იქნა 3 სხვადასხვა შენების მქონე ნაერთი. მათი ერთიმეორისგან გაყოფა დამოკიდებულია, უმთავრესად, ხსნადობისა და ჰეავიანობის თვისებების განსხვავებაზე.

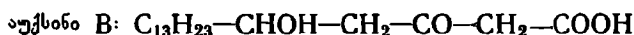
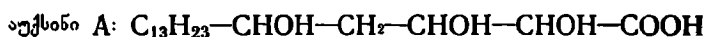
აუქსინის მოქმედების ერთეულად მიღებულია გააქტივებული აგარ-აგარის ისეთი რაოდენობა, რომელიც იწვევს გადაჭრილი შვრიის აღმონაცენის გაზრდებას 10° -ზე.

1. აუქსინი A $C_{18}H_{32}O_5$ (ლღობის ტემპერატურა 196° უდრის) მიღებულია შარდისგან, სიმინდის აღმონაცენების ზეთისგან და ალაოსგან. მისი სუფთა პრეპარატის ერთი გრამი შეიცავს 50 მილიარდ ერთეულს.

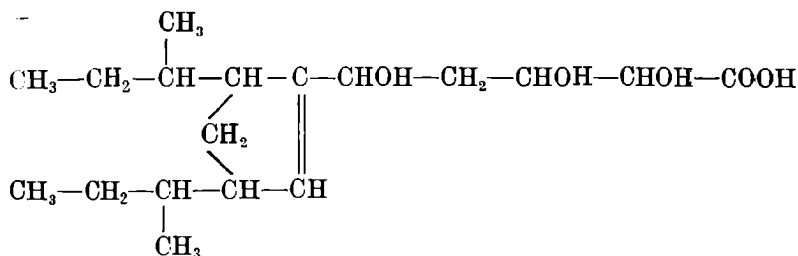
2. აუქსინი B $C_{18}H_{30}O_4$ (ლღობის ტემპერატურა უდრის 183°) მიღებულია სიმინდის აღმონაცენებისაგან და ალაოსგან. მისი აქტივობა დაახლოებით A აუქსინის აქტივობას უდრის.

3. აუქსინ-ლაქტონი $C_{18}H_{30}O_4$ (ლღობის ტემპერატურა 173° უდრის) ხასიათდება იმავე მოქმედების ძალით, როგორც A და B აუქსინები.

A აუქსინი წარმოადგენს ტრიოქსი-ჰაზობონმეფას ერთი არანაჯერი კავშირით. B აუქსინი კი ოქსი-კეტო-მეფას აგრეთვე ერთი არანაჯერი კავშირით. მათი ურთიერთგანსხვავება ირკვევა ქვემოთ მოტანილი ფორმულებიდან:



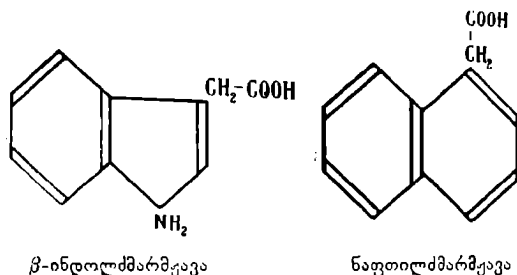
აქედან გამომდინარეობს, რომ A აუქსინის მოლეკულის შენება შემდეგი უნდა იყოს:



აუქსინი A

აუქსინის ზემომოტანილი შენებით აშკარავდება, რომ მის მოლეკულაში წარმოდგენილია იზოპრენის სტრუქტურული ელემენტები.

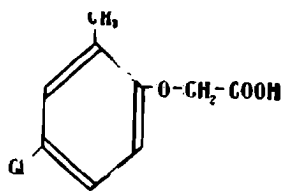
ჰეტეროაუქსინები. აუქსინების გარდა მცენარეებში ნაპოვნი ნივთიერება, რომელსაც მცენარეული უჯრედების ზრდაზე აუქსინების მსგავსი გავლენა აქვს. მისი შენება აუქსინის შენებისაგან ძალიან განსხვავდება, ის β-ინდოლმმარმეავს წარმოადგენს. მცენარეთა გარდა β-ინდოლმმარმეავა აღმოჩენილია მიკროორგანიზმებში და ობებში. ჰეტეროაუქსინის ბიოლოგიური აქტივობა აუქსინების მხოლოდ მეოთხედს აღწევს. პრაქტიკაში ჰეტეროაუქსინმა დიდი გამოყენება მოიპოვა. ჰეტეროაუქსინის ზეგავლენით ჩქარდება მცენარეთა დაფესვიანება. გამოირკვა, რომ β-ინდოლმმარმეავაზე უფრო ძლიერი მოქმედება ნათთოლმმარმეავს ახასიათებს. ჰეტეროაუქსინები სინთეზური გზით მზადდება.



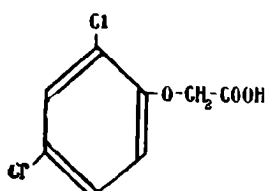
მცენარეებისაგან განსხვავებით მიკროორგანიზმებს არ შეუძლიათ ყველა საჭირო ნაერთის სინთეზი. ამიტომ საკვებ არეში ამა თუ იმ ნაერთის აცილები-სას მიკროორგანიზმების გამრავლება წყდება. ყველაზე მეტ აქტივობას ამ მხრივ იჩენს ბიოტინი, ინოზიტი, თიამინი, პანტოთენის მჟავა და პარამინოპენ-ზოის მჟავა. გარდა ამისა, მთელი რიგი მიკროორგანიზმებისათვის საჭირო ხდე-ბა საკვებ არეში ისეთი ნაერთების დამატება, როგორიც არის ამინომჟავები, რომლებსაც სხვა ორგანიზმებში ვიტამინური ან ჰორმონალური თვისებები არ ახასიათებს.

ჰერბიციდები. ზრდის სტიმულატორებთან ერთად აღმოჩენილია ნივთიერებათა მთელი რიგი, რომელიც აჩერებს მცენარისა და მიკროორგანიზ-მების განვითარებას. ნივთიერებათა ამ ჯგუფს ჩვენ უნდა მივაკუთვნოთ ყველა

ის სინთეზური პრეპარატი, რომელიც კონკურენტული შეკავების გზით იწვევს ფერმენტული გარდაქმნის შეწყვეტას. ამ ნივთიერებებს მრავალ შემთხვევაში ახასიათებს სპეციფიკურობა, ე. ი. უარყოფითად მოქმედებს ორგანიზმების მხოლოდ გარკვეულ სახეებზე. მაგალითად, 2-მეთილ-4-ქლორფენოქსიმარმეა და 2,4-დიქლორფენოქსიმარმეა გარკვეული კონცენტრაციით ხმარებისას აჩერებს სარეველა მცენარეთა ზრდასა და უვნებლად ტოვებს ზოობლის კულტურებს.



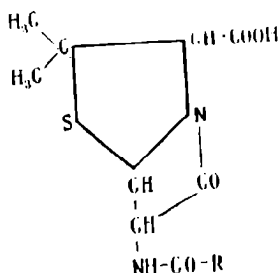
2-მეთილ-4-ქლორ-
ფენოქსიმარმეა



2,4-დიქლორფენო-
ქსიმარმეა

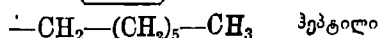
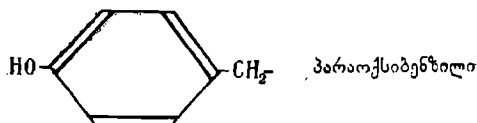
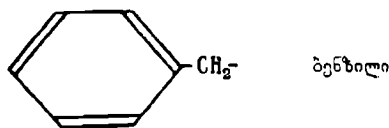
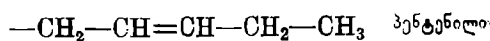
ანტიბიოტიკები. თითქმის ყველა მიკროორგანიზმი და სოკო ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტის სახით გამოყოფს ნივთიერებებს, რომლებიც სხვა მიკრობების ზრდასა და გამრავლებაზე უარყოფითად მოქმედებს. ნივთიერებას, რომელიც მიკროორგანიზმის მიერ გამოიყოფა და სხვა მიკროორგანიზმის განვითარებას აკავებს, ეწოდება ანტიბიოტიკი. უკანასკნელ დროს ანტიბიოტიკებმა ფართო გამოყენება მოიპოვეს მედიცინაში როგორც საშუალებამ, რომელიც მაკროორგანიზმში სპობს პათოგენურ ბაქტერიებს. დღეისათვის ცნობილია ანტიბიოტიკების მრავალი წარმომადგენელი, რომლებიც შერჩევით მოქმედებენ გარკვეული სახის მიკრობზე, ზოლო ადამიანისა და ცხოველის ორგანიზმზე გავლენას არ ახდენენ. ანტიბიოტიკები სხვადასხვა ქიმიური ნაერთის ჯგუფს ეკუთვნიან. ბევრი მათგანის ქიმიური ბუნება გარკვეულია. აქ განვიხილავთ რამდენიმე მაგალითს.

პენიცილინი. ეს ის ანტიბიოტიკია, რომელიც მუშავდება ობი Penicillium-ის მიერ. ანტიბიოტიკური უნარი მკვეთრად აქვს გამოხატული ობების რამდენიმე წარმომადგენელს. პენიცილინი უარყოფითად მოქმედებს სტაფილოკოკებზე და ზოგიერთ სხვა პათოგენურ მიკრობზე. პენიცილინი მზადდება ქარხნული წესით ობებისგან. ობების სხვადასხვა შტამში მუშავდება სხვადასხვა შემადგენლობის პენიცილინი. განსხვავება გამოწვეულია გვერდითი ჯაჭვის—R შენებისაგან.

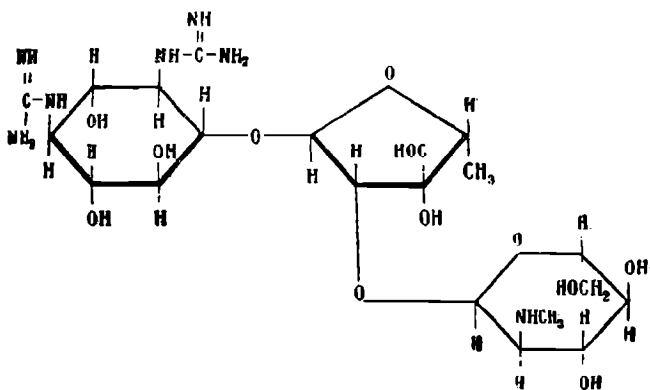


პენიცილინი

გვერდითი რადიკალი შეიძლება იყოს:

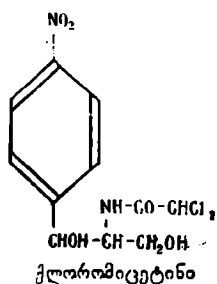


ნიადაგის ერთ-ერთი სხივოსანი სოკოდან *Actinomyces globisporus streptomycine* გამოყოფილია ანტიბიოტიკი — სტრეპტომიცინი, რომელიც ტუბერკულოზის ჩხირებზე უარყოფით გავლენას ახდენს. ქიმიური შენების მიხედვით სტრეპტომიცინი წარმოადგენს ორი ნაერთის დაკავშირების პროდუქტს: ერთია აზოტოვანი ფუძე სტრეპტიდინი, ხოლო მეორე აზოტშემცველი დისაქარიდი სტრეპტობიოზამინი.



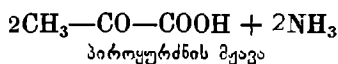
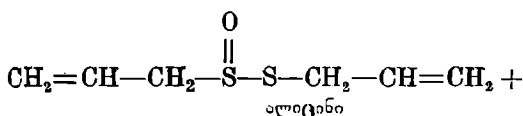
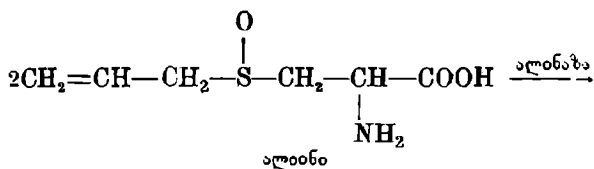
სტრეპტომიცინი

აქტინომიცეტების ერთ-ერთი კულტურიდან — *Actinomyces venesuele* გამოყოფილია ანტიბიოტიკი, რომელიც სამედიცინო პრაქტიკაში იხმარება ზოგიერთი ვირუსისა და მიკრობის წინააღმდეგ ბრძოლის საქმეში (პარტახტიანი და მუცლის ტიფის წინააღმდეგ). ეს ანტიბიოტიკი არის ქლორომიცეტინი. საინტერესოა ის ფაქტი, რომ ის შეიცავს ქლორსა და ნიტრო ჯგუფს.



დიდი ბაქტერიოციდული მოქმედება კოკების წინააღმდეგ ახასიათებს ანტიბიოტიკს, გამოყოფილს წიადაგის მიკროორგანიზმიდან — *Bacillus brevis* — გრამიციდინს. მისი შენებისათვის დამახასიათებელია ის გარემოება, რომ ის ციკლურ პეპტიდს წარმოადგენს, რომლის შენებაში მონაწილეობას ღებულობს ხუთი ამინომჟავა: ვალინი, ორნიტინი, ლეიცილი, ფენილალანინი და პროლინი. ამ ამინომჟავებიდან ფენილალანინი d-იზომერია, რომელიც ბუნებაში საერთოდ გავრცელებული არ არის.

ფ ი ტ ო ნ ც ი დ ე ბ ი. მცენარეებიც ამუშავებენ აგრეთვე ბაქტერიოციდულ ნაერთებს. ამ ნაერთებს ფიტონციდები ეწოდება. ფიტონციდების ქიმიური ბუნება უმეტეს შემთხვევაში გარკვეული არ არის. უკეთ არის შესწავლილი ზახვისა და წივრის ფიტონციდები. წივრიდან გამოყოფილია ფიტონციდი ალიცინი. როგორც ირკვევა, ნიორში წარმოდგენილია არა ალიცინი, არამედ ალიინი, რომელიც ფერმენტ ალინაზას მოქმედებით იშლება და თავისუფლდება ალიცინი, პიროყურძნის მჟავა და ამონიაკი. ეს პროცესი ძალიან ადვილად ზორციელდება წივრის დასრესისა და დაქუცმაცების შედეგად. წივრის სპეციფიკური სუნის დამოკიდებულია არა ალიინისაგან, არამედ ალიცინისაგან.



ირკვევა, რომ მცენარეების მიერ ფიტონციდების პროდუქცია ძალიან დიდ როლს ატარებს და ამით შესაძლებელი ზდება ჰაერის გასუფთავება მანე, მიკროორგანიზმებისაგან.

შინაარსი

ბიოლოგიური ქიმიის მიზანი და ამოცანები

✓ თავი პირველი. ცოცხალი მატერია და მისი დამაზასიათებელი ნიშნები

- § 1. ცნება ცოცხალი მატერიის შესახებ
- § 2. ნივთიერებათა ცვლის ბიოლოგიური როლი
- § 3. ბიოქიმიურ გარდაქმნათა თავისებურება ცოცხალ ორგანიზმში
- § 4. ბიოქიმიური გარდაქმნის თერმოდინამიკა
- § 5. ნივთიერებათა ცვლა და ცოცხალი სისტემის ფუნქცია
- § 6. სიცოცხლის წარმოშობა

✓ თავი მეორე. მინერალური ნივთიერებანი და მათი გავლენა ბიოლოგიურ პროცესებზე

- § 1. ზოგადი მიმოხილვა
- § 2. წყალი
- § 3. წყალბად-იონთა კონცენტრაცია
- § 4. ბუფერული მოქმედების თეორია
- § 5. ტუტე-მჟავური წონასწორობა
- § 6. ბიოელემენტები
- § 7. ფოსფორი, კალციუმი და მაგნიუმი
- § 8. ნატრიუმი და კალიუმი
- § 9. ქლორი, ფლუორი და იოდი
- § 10. გოგირდი
- § 11. რკინა
- § 12. მიკროელემენტები

თავი მესამე. ლიპიდები

- § 1. საერთო დაზასიათება და კლასიფიკაცია
- § 2. საკუთრივ ცხიმები
- § 3. ცხიმის შემადგენელი კომპონენტები
- § 4. გლიცერიდები
- § 5. გლიცერიდების ფიზიკური და ქიმიური თვისებები
- § 6. ფოსფატიდები (ფოსფოლიპიდები)
- § 7. ლეციტინები (ფოსფატიდილ-ქოლინები)
- § 8. კეფალინები (ფოსფატიდილ-ეთანოლ-ამინები)
- § 9. აცეტალფოსფატიდები (პლაზმლოგენები)
- § 10. სერინფოსფატიდები
- § 11. ინოზიტფოსფატიდი (ფოსფატიდ-ინოზიტიდები)
- § 12. სფინგომიელინები (სფინგოფოსფოამინოლიპიდები)
- § 13. ცერებროზიდები (სფინგოამინო-ჰეტეროგლუკოზიდები)
- § 14. სტერიდები
- § 15. ქოლესტერინი (ქოლესტეროლი)
- § 16. ცერიდები

თავი მეოთხე. ლიპიდების გარდაქმნები ორგანიზმში

- § 1. ცხიმების ფიზიოლოგიური დანიშნულება
- § 2. ცხიმის შექმნა მცენარეულ ორგანიზმში
- § 3. ცხიმების გარდაქმნა საკმლის მომწელებელ ორგანოებში
- § 4. ცხიმოვან ნივთიერებათა გარდაქმნა უჯრედში

§ 5. ფოსფატიდებისა და სტერიდების გარდაქმნები	56
§ 6. ნახშირწყლებისა და ცხიმების ურთიერთბიოქიმიური კავშირი	62
თ ა ვ ი მ ე ხ უ თ ე. ნახშირწყლები	64
§ 1. ნახშირწყლების კლასიფიკაცია	64
§ 2. შაქრების შენება და იზომერია	65
§ 3. ალდოპექსოზების სტერეოიზომერია	65
§ 4. მონოსაქარიდების ქიმიური რეაქციები	68
§ 5. მონოსაქარიდების ცალკე წარმომადგენლები	71
§ 6. პექსოზები	74
§ 7. დისაქარიდები ($C_{12}H_{22}O_{11}$) (დიგლუკოზიდები)	76
§ 8. პოლისაქარიდები (პოლიგლუკოზიდები)	79
§ 9. ნახშირწყლების მონათესავე ნაერთები	84
თ ა ვ ი მ ე ე ქ ე ს ე. ნახშირწყლების ცვლა	90
§ 1. ნახშირწყლების შექმნა მწვანე მცენარის მიერ	90
§ 2. ქემოსინთეზი	93
§ 3. სუნთქვის პროცესი	94
§ 4. სუნთქვის ენერგეტიკა	95
§ 5. ნახშირწყლების ურთიერთგარდაქმნა	97
თ ა ვ ი მ ე შ ე ი დ ე. ნახშირწყლების უჯრედშიგნითა ცვლა	99
§ 1. ანაერობული და აერობული პროცესები ენერგეტიკული თვალსაზრისით	99
§ 2. ნახშირწყლების ანაერობული გარდაქმნა	101
§ 3. სპირტის დუღილის ქიმიზმი	102
§ 4. დუღილის ინდუქციური და სტაციონარული ფაზა	112
§ 5. გლიკოგენოლიზი კუნთის ქსოვილში	112
§ 6. პასტერის ეფექტი	118
§ 7. რძისმჟავა დუღილი	120
§ 8. ერბოსმჟავა დუღილი	122
§ 9. ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნა	122
§ 10. ნახშირწყლების აერობული გარდაქმნის პენტოზური და გლიოქსალატური გზები	123
§ 11. ჟანგვითი პროცესების კავშირი მაკროერგული ნაერთების სინთეზთან	133
§ 12. ორგანული მჟავების გენეზისი	136
თ ა ვ ი მ ე რ ვ ე. ცილოვანი ნივთიერებანი	140
§ 1. საერთო დახასიათება	140
§ 2. ამინომჟავები	142
§ 3. ამინომჟავათა ცალკე წარმომადგენლები	144
§ 4. ამინომჟავათა კავშირი ორგანულ მჟავებთან	151
§ 5. ამინომჟავათა განსაზღვრის ქიმიური მეთოდები	152
§ 6. ამინომჟავათა ურთიერთდაკავშირება	154
§ 7. ბუნებრივი პეპტიდები	156
§ 8. ცილების შენება	158
§ 9. ცილის მოლეკულური წონა	162
§ 10. ცილის მოლეკულის გეომეტრიული ფორმა	163
§ 11. პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შენება	165
§ 12. ცილა როგორც კოლოიდი	168
§ 13. ცილოვან ნივთიერებათა ქიმიური რეაქციები	172
§ 14. ცილის სარეაქციო უნარი	173
§ 15. იმუნური რეაქცია	174
§ 16. ცილოვან ნივთიერებათა კლასიფიკაცია	175
§ 17. მარტივი ცილები ანუ პროტეინები	176
§ 18. პროტეიდები	181
თ ა ვ ი მ ე ც ხ რ ე. ცილოვან ნივთიერებათა ცვლა	184
§ 1. ცილის შექმნა მცენარეულ ორგანიზმში	184
§ 2. ამინომჟავათა გარდაქმნების თავისებურება მცენარეში	186
§ 3. ცილოვან ნივთიერებათა ცვლა მიკროორგანიზმებსა და სოკოებში	189

§ 4. ცილის მონელება ცხოველთა მიერ	193
§ 5. ცილოვან ნივთიერებათა სინთეზი	195
§ 6. ცილოვანი ნივთიერების საკვები ღირებულება	196
§ 7. ამინომჟავათა სინთეზი ცხოველთა უჯრედში	198
§ 8. ამინომჟავათა დეკარბოქსილირება	201
§ 9. ამინომჟავათა დეზამინირების სხვა გზები	202
§ 10. ცალკეულ ამინომჟავათა ცვლა	205
§ 11. ამინომჟავათა გამოყენება სხვა ნაერთების სინთეზისათვის	210
§ 12. ცილოვან ნივთიერებათა ცვლის უკანასკნელი პროდუქტები	216
§ 13. ამონიაკის განთავისუფლებისა და აცილების პროცესი	219
თ ა ვ ი მ ე ა თ ე. ნუკლეოტიდები და ნუკლეინის მჟავები	223
§ 1. ნუკლეოპროტიდები და პოლინუკლეინის მჟავები	223
§ 2. პურინისა და პირიმიდინის ფუძეები	224
§ 3. ნუკლეინის მჟავების დანარჩენი კომპონენტები	226
§ 4. ნუკლეოზიდები	227
§ 5. ნუკლეოტიდები	227
§ 6. პოლინუკლეინის მჟავები	232
§ 7. დნმ-სა და რნმ-ს მონაწილეობა ცილის სინთეზში	237
§ 8. ნუკლეინის მჟავების ცვლა	239
თ ა ვ ი მ ე თ ე რ თ მ ე ტ ე. მცენარეული და ცხოველური წარმოშობის პიგმენტები	244
§ 1. ქლოროფილი	244
§ 2. კაროტინოიდები	246
§ 3. ფლავონოლები და ანტოციანები	253
§ 4. ფლავინები	255
§ 5. ჰემოგლობინი	255
§ 6. ჰემის შენება	258
§ 7. ჰემატინის გარდაქმნის პროდუქტები	259
§ 8. უჯრედის პიგმენტი	261
§ 9. ჰემოციანინები	262
თ ა ვ ი მ ე თ ო რ მ ე ტ ე. ფერმენტები (ენზიმები) და მათი მოქმედება	264
§ 1. კატალიზური რეაქცია	264
§ 2. რეაქციის სიჩქარის კონსტანტა	266
§ 3. ფერმენტული რეაქციების კინეტიკა	269
§ 4. ფერმენტების ბუნება	272
§ 5. ფერმენტების გამოყოფა და გაწმენდა	274
§ 6. ფერმენტული მოქმედების ერთეული	276
§ 7. წყალბად-იონთა კონცენტრაციის გავლენა ფერმენტულ მოქმედებაზე	277
§ 8. ფერმენტების სპეციფიურობა	278
§ 9. ფერმენტული რეაქციის აქტივატორები და ინჰიბიტორები	280
§ 10. ფერმენტების მოქმედების რეგულაცია	284
§ 11. ფერმენტების კლასიფიკაცია	286
§ 12. ბიოლოგიური ქანავის ფერმენტები	287
§ 13. დამჟანგველი ფერმენტების თანამედროვე ნომენკლატურისა და კლასიფიკაციის პრინციპები	305
§ 14. ქიმიური რადიკალების და ნაშთების გადატანა ერთი ნაერთიდან მეორეზე. ტრანსფერაზები	306
§ 15. ჰიდროლაზების ცალკეული წარმომადგენლები. ესთერაზები და ლიპაზები	311
§ 16. პოლიაზები	314
§ 17. ამიდაზები	317
§ 18. პროტეაზები	319
§ 19. ლიაზები	321
§ 20. იზომერაზები	328
§ 21. ლიგაზები	329
თ ა ვ ი მ ე ტ ა მ ე ტ ე. ვიტამინები	331
§ 1. ცნება ვიტამინებზე და მათი კლასიფიკაცია	331

§ 2. ვიტამინი A	332
§ 3. ვიტამინი D	334
§ 4. ვიტამინი E, ტოკოფეროლი	339
§ 5. ვიტამინი K, ნაფტოქინონის დერივატები	340
§ 6. შეუცვლელი არანაჯერი ცხიმოვანი მჟავები	341
§ 7. ვიტამინი B ₁ (ანგიირინი ანუ თიამინი)	341
§ 8. ვიტამინი B ₂ (რიბოფლავინი)	344
§ 9. პანტოთენის მჟავა	346
§ 10. ვიტამინი B ₆ , აღერმინი, პირიდოქსინი	346
§ 11. ვიტამინი PP, ნიკოტინის მჟავას ამიდი	347
§ 12. ვიტამინი C, ასკორბინის მჟავა	349
§ 13. ვიტამინი P, ციტრინი	352
§ 14. პარა-ამინობენზოის მჟავა	353
§ 15. ფოლიუმის მჟავა	353
§ 16. ვიტამინი B ₁₂	354
§ 17. ვიტამინი H (ბიოტინი), ინოზიტი და ქოლინი	355
თ ა ვ ი მ ე თ ო თ ხ მ ე ტ ე . ჰორმონები	358
§ 1. საერთო დახასიათება	<u>358</u>
§ 2. ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონები. თიროქსინი	359
§ 3. კატექოლამინები. ადრენალინი	361
§ 4. კორტიკოსტეროიდები	365
§ 5. ინსულინი და გლუკაგონი	366
§ 6. სასქესო ჯირკვლების ჰორმონები	368
§ 7. მამრობითი სასქესო ჯირკვლის ჰორმონი — ანდროსტერონი	369
§ 8. მდედრობითი სასქესო ჯირკვლების ჰორმონები — ესტრონი	370
§ 9. სექსუალური ჰორმონების ურთიერთკავშირი და ცვლა	372
§ 10. პიპოფიზის (ტვინის დანამატის) ჰორმონები	373
§ 11. ფარისებრზედა ჯირკვლის ჰორმონი — პარატჰორმონი	376
§ 12. ნაწლავების ლორწოვანი გარსის ჰორმონი — სეკრეტინი	376
§ 13. ნეიროჰუმორები	377
§ 14. მცენარეთა და მიკრობების ზრდის სტიმულატორები და ინჰიბიტორები	379