

ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД УКООПСІЛКИ

«Полтавський університет економіки та торгівлі»

Кафедра товарознавства продовольчих товарів

Тексти лекцій

«Біологія клітини»

для студентів напряму підготовки

6.051401 «Біотехнологія»

Автор: *С. О. Усенко*, к. б. н., доцент кафедри товарознавства продовольчих товарів ВНЗ Укоопспілки «Полтавський університет економіки і торгівлі».

Рецензенти: *В. М. Волощук*, д. с.-г. н., професор, директор Інституту свинарства і агропромислового виробництва НААН;
А. М. Шостя, к. б. н., старший науковий співробітник, завідувач відділу фізіології відтворення та годівлі Інституту свинарства і агропромислового виробництва НААН.

Тексти лекцій обговорені та схвалені на засіданні кафедри товарознавства продовольчих товарів.

Протокол №2 від 30 вересня 2014 р.

Зав. кафедри товарознавства продовольчих товарів

Проф. Бірта Г.О. _____

«УЗГОДЖЕНО»

Начальник науково-методичного центру управління якістю діяльності

Доц. Огуй Н.І. _____

« _____ » _____ 2014 р.

«УЗГОДЖЕНО»

Директор науково-навчального центру

Доц. Герман Н.В. _____

« _____ » _____ 2014 р.

ЗМІСТ

Вступ.....	4
Змістовий модуль 1. Клітина як основна структурно-функціональна одиниця живої природи. Неклітинні форми життя – віруси. Єдність хімічного складу організмів.	
Лекція 1. Цитологія – наука про будову та функції клітин. Основні методи цитологічних досліджень. Неклітинні форми життя – віруси. Будова та властивості вірусів. Роль вірусів у природі та житті людини.....	5
Лекція 2. Біологічно важливі речовини. Біохімія. Хімічні компоненти живого. Єдність хімічного складу організмів. Вода та інші неорганічні сполуки клітини.....	13
Лекція 3. Біологічно важливі речовини. Органічні сполуки живих систем. Амінокислоти. Будова, склад, властивості білків.....	23
Лекція 4. Біологічно важливі речовини. Вуглеводи. Ліпіди.....	30
Лекція 5. Біологічно важливі речовини. Нуклеїнові кислоти. АТФ.....	36
Змістовий модуль 2. Будова та відтворення клітини. Обмін речовин та перетворення енергії в організмі.	
Лекція 6. Загальна будова клітини. Порівняння будови клітин прокариотів і еукаріотів. Клітинні мембрани. Цитоплазма.....	47
Лекція 7. Будова клітини. Органели клітини. Структура і функції.....	59
Лекція 8. Відтворення клітини.....	76
Лекція 9. Обмін речовин та перетворення енергії в організмі.....	89
Лекція 10. Пластичний обмін білків, жирів, вуглеводів. Хемосинтез. Енергетичний обмін жирів	98
Перелік використаних літературних джерел.....	111

ВСТУП

Програма курсу «Біологія клітини» призначена для підготовки фахівців з напрямку підготовки 6.051401 «Біотехнологія».

Вивчення дисципліни надасть фахівцям необхідні знання для збільшення кількості та підвищення якості біотехнологічної продукції та її екологічної безпеки, суттєво підвищить науковий рівень спеціалістів даного профілю, здатних кваліфіковано впроваджувати на практиці найновіші досягнення науки, швидше оволодівати новітніми досягненнями в області молекулярної біології і клітинної біології. При цьому значна роль відводиться дисциплінам, які надають фундаментальні знання з біології клітини.

Метою дисципліни «Біологія клітини» є формування у майбутніх спеціалістів глибоких і всебічних знань з еволюції клітин, будови та фізіології клітин різних організмів, процесів клітинної регуляції, обміну генетичною інформацією, методів вивчення клітин, основ молекулярної біології.

Основні завдання дисципліни «Біологія клітини»:

- формування у студентів системи знань про єдність хімічного складу організмів;
- формування у студентів системи знань будову та відтворення клітини;
- формування у студентів системи знань про будову і функції органодів клітини;
- формування у студентів системи знань про процеси обміну речовин та перетворення енергії в клітині;
- розвиток у студентів пізнавальних інтересів, інтелектуальних і творчих здібностей шляхом проведення експерименту, розв'язування біологічних задач, моделювання біологічних процесів;
- оволодіння студентами вміннями здійснювати самостійний пошук та аналіз біологічної інформації, ознайомленні з сучасними відкриттями в галузі біології.

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1.

КЛІТИНА ЯК ОСНОВНА СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОДИНИЦЯ ЖИВОЇ ПРИРОДИ. НЕКЛІТИННІ ФОРМИ ЖИТТЯ – ВІРУСИ. ЄДНІСТЬ ХІМІЧНОГО СКЛАДУ ОРГАНІЗМІВ

ЛЕКЦІЯ 1. ЦИТОЛОГІЯ – НАУКА ПРО БУДОВУ ТА ФУНКЦІЇ КЛІТИН. ОСНОВНІ МЕТОДИ ЦИТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ. НЕКЛІТИННІ ФОРМИ ЖИТТЯ – ВІРУСИ. БУДОВА ТА ВЛАСТИВОСТІ ВІРУСІВ. РОЛЬ ВІРУСІВ У ПРИРОДІ ТА ЖИТТІ ЛЮДИНИ

План

1. Цитологія – наука про будову та функції клітин
2. Історія вивчення клітини
3. Сучасні методи цитологічних досліджень
4. Віруси – неклітинні форми життя

Ключові слова: цитологія, клітина, одноклітинний організм, багатоклітинний організм, клітинна теорія, мікроскоп, лупа, бактеріофаг, мозаїчна хвороба, вірусологія, складні віруси, неклітинні форми життя.

1. ЦИТОЛОГІЯ – НАУКА ПРО БУДОВУ ТА ФУНКЦІЇ КЛІТИН

Усі живі організми складаються з клітин – з однієї (одноклітинні організми) або багатьох (багатоклітинні). Наука, що вивчає будову, хімічний склад, процеси життєдіяльності і розмноження клітин, називається *цитологією*.

Предметом цитології є клітини багатоклітинних грибів, рослин і тварин, а також одноклітинних організмів (бактерій, одноклітинних грибів і водоростей, найпростіших). Вивченню підлягають головні аспекти життєдіяльності клітин – морфологія, фізіологія, біохімія, генетика.

Клітина – основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, оточена мембраною, для якої характерний власний метаболізм; найпростіша жива система, яка (на відміну від вірусів) здатна самостійно відтворюватися.

На клітинному рівні повністю проявляються всі основні риси життя: обмін речовин і енергії, здатність до розмноження, збереження і передача спадкової інформації нащадкам тощо.

Одноклітинний організм є водночас і самостійним цілісним організмом. *Колоніальні організми* складаються з багатьох клітин одного чи кількох типів. Кожна з цих клітин здебільшого функціонує незалежно від інших (живлення, розмноження тощо).

У *багатоклітинних організмах* клітини тісно взаємодіють між собою: вони відрізняються за будовою та функціями (*спеціалізація клітин*) й утворюють тканини, органи та системи органів. Багатоклітинний організм діє як єдине ціле, а клітини є його елементарними складовими частинами (компонентами).

2. ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ КЛІТИНИ

Будову і функції клітини вивчає наука *цитологія*. Історія цієї науки тісно пов'язана з винаходом мікроскопа. До сьогодні немає єдиного погляду на те, хто ж винайшов цей прилад: дехто вважає винахідниками мікроскопа батька й сина Янсенсів (кінець XVI сторіччя), інші – Галілео Галілея (початок XVII сторіччя).

Історія вивчення клітини пов'язана з іменами таких учених, як Роберт Гук (вперше застосував мікроскоп для дослідження тканин і на зрізі корку і серцевини бузини побачив комірочки, які назвав *клітинами*), Антоні ван Левенгук (вперше побачив клітини при збільшенні в 270 разів), Матіас Шлейден і Теодор Шванн (вони стали творцями клітинної теорії). У праці «Мікроскопічні дослідження про відповідність у структурі і зростанні тварин і рослин» (1839) Т. Шванн сформулював основні положення клітинної теорії, які потім неодноразово доповнювались і уточнювались.

На початок XIX сторіччя було зібрано чимало інформації про структуру клітин різних типів, що стало передумовою створення клітинної теорії, яка вплинула на розвиток не лише цитології, але у усій біології. У 1833 році англійський ботанік Роберт Броун показав, що неодмінним компонентом клітини є ядро. Спираючись на праці Р. Броуна та німецького ботаніка Матіаса Шляйдена, інший німецький дослідник – зоолог Теодор Шванн у 1839 році сформулював основні положення клітинної теорії: всі живі організми складаються з клітин; клітини тварин і рослин подібні за будовою та хімічним складом.

На сучасному етапі розвитку цитології клітинна теорія включає такі положення:

- 1) клітина - елементарна одиниця будови і розвитку всіх живих організмів;
- 2) клітини всіх одноклітинних і багатоклітинних організмів подібні за походженням, будовою, хімічним складом, основними процесами життєдіяльності;
- 3) кожна нова клітина утворюється тільки в результаті розмноження материнської клітини;
- 5) у багатоклітинних організмів, які розвиваються з однієї клітини (спори, зиготи тощо), різні типи клітин формуються завдяки їхній спеціалізації протягом індивідуального розвитку особини і утворюють тканини;
- 6) із тканин формуються органи, які тісно пов'язані між собою.

Значення клітинної теорії в розвитку науки полягає в тому, що завдяки їй стало зрозуміло, що клітина – найважливіша складова частина всіх живих організмів, їх головний будівельний компонент. Клітинна теорія дала змогу дійти висновку про подібність хімічного складу всіх клітин і ще раз підтвердила єдність всього органічного світу.

3. СУЧАСНІ МЕТОДИ ЦИТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

Усі досягнення науки про клітину пов'язані з удосконаленням приладів і розвитком фізичних та хімічних методів досліджень.

Світлова мікроскопія ґрунтується на тому факті, що крізь прозорий або напівпрозорий об'єкт досліджень проходять промені світла, які потім потрапляють на систему оптичних лінз об'єктива і окуляра, що збільшують його. Кратність збільшення можна визначити як добуток збільшень об'єктива та окуляра. Наприклад,

якщо окуляр збільшує об'єкт в 10 разів, а об'єктив у 40, то кратність збільшення об'єкта становитиме 400. Сучасні світлові мікроскопи мають кратність збільшення у 2-3 тис. разів.

В разі *електронної мікроскопії* роль світлового променя виконує пучок електронів, який фокусується не лінзами, а магнітами.

В *трансмісійному електронному мікроскопі* електрони проходять крізь об'єкт дослідження як промені світла в світловому мікроскопі. Але при цьому повинен підтримуватись високий вакуум. За таких умов зменшується до мінімуму розсіювання електронів під час стикання з частинками повітря. Для вивчення в електронному мікроскопі необхідно використовувати тільки дуже тонкі зрізи, тому що великі об'єкти можуть поглинати електронний пучок. Пучок електронів, що пройшов крізь об'єкт, спрямовують на флуоресцентний екран, на якому відтворюється чорно-біле зображення. Для отримання фотознімка екран прибирають, а пучок електронів спрямовують на фотоплівку. Такий фотознімок називають *електронною мікрофотографією*.

У *скануючому електронному мікроскопі* пучок електронів поступово переміщується від однієї точки до іншої по поверхні об'єкта, а відбиті від неї електрони збираються і формують зображення, яке нагадує зображення на екрані телевізора.

Біологічні об'єкти можна досліджувати як живими, так і фіксованими.

Живі клітини досліджують методом *прижиттєвого вивчення*. Під світловим мікроскопом спостерігають загальну будову клітин або певні процеси їхньої життєдіяльності (рух клітини, переміщення цитоплазми, поділ тощо).

В іншому випадку матеріал для більш детального вивчення можна розділити на частини і обробити рядом різних барвників, для того щоб виявити і ідентифікувати різні структури.

Метод центрифугування застосовують для вивчення окремих клітинних структур. Клітини попередньо подрібнюють, центрифугують і вивчають окремі фракції, що утворились.

Метод мічених атомів призначений для вивчення місця перебігу тих чи інших біохімічних процесів у клітині.

Метод культури клітин і тканин – вирощування з однієї клітини, яку вміщують у живильне середовище, багатоклітинних організмів або тканини.

4. ВІРУСИ – НЕКЛІТИННІ ФОРМИ ЖИТТЯ

Поряд з одно- та багатоклітинними організмами в природі існують й інші форми життя. Це віруси, які не мають клітинної будови. Вони являють собою перехідну форму між живою та неживою природою.

У 1852 р. Російський ботанік Д.І. Івановський вперше одержав екстракт з рослин тютюну, які були вражені мозаїчною хворобою. Коли екстракт пропустили крізь фільтр, який затримував бактерії, то відфільтрована рідина зберігала інфекційні властивості. У 1898 р. голандський дослідник Бейерінг ввів у науковий обіг нове слово «вірус» (з латини означає «отрута»). Подальші дослідження показали, що віруси за хімічною природою є нуклеопротейдами, але через дуже малі розміри їх не

можна було побачити у світловий мікроскоп. Тому систематичне вивчення вірусів почалося лише в 30-ті роки ХХ ст. – після винаходу електронного мікроскопа.

Віруси – неклітинні форми життя, які становлять автономні генетичні системи, нездатні до самостійного існування поза організмом або клітиною хазяїна, тобто є облігатними внутрішньо клітинними паразитами. Віруси займають прикордонне положення між живою та неживою матерією.

Віруси здатні жити і розмножуватись тільки в клітинах інших організмів. Поза клітинами живих організмів вони не виявляють жодних проявів життя.

Основні риси, що відрізняють віруси від живих організмів:

- 1) відсутність клітинної будови;
- 2) відсутність власної білкосинтезуючої системи;
- 3) геном вірусів може бути представлений не лише ДНК, але й РНК;
- 4) деякі віруси можуть формувати всередині клітини кристали.

Водночас, як і всі живі об'єкти, віруси здатні до:

- 1) розмноження;
- 2) успадкування ознак;
- 3) генотипової та фенотипової мінливості;
- 4) адаптації щодо умов навколишнього середовища.

Зрілі вірусні частинки (*віріони*) складаються з нуклеїнової кислоти, яка оточена білковою або ліпопротеїновою (білок в комплексі з ліпідами) оболонкою.

До складу вірусів входить один із двох видів нуклеїнової кислоти – ДНК або РНК; ця ознака лежить в основі їхньої класифікації на *ДНК-вмісні* та *РНК-вмісні*. У свою чергу, обидві групи поділяються на *одноланцюгові* та *дволанцюгові*.

Білкі є переважаючою в кількісному відношенні частиною вірусної частинки. Низькомолекулярні білки зв'язуються з нуклеїновою кислотою, утворюючи чохол – *капсид*. Багато вірусів мають ще одну оболонку, розташовану зовні капсида, – *пеплос*. Пеплос складається з високомолекулярних білків, організованих у вирости – *пепломери*, які слугують для розпізнавання клітин – мішеней. Крім білків до складу пеплоса входять ліпіди та вуглеводи.

Розмноження вірусів включає декілька етапів:

- 1) розпізнавання клітини-мішені та прикріплення до неї;
- 2) проникнення в клітину;
- 3) збирання вірусних частинок;
- 4) вихід з клітини.

У процесі еволюції кожний вид вірусу пристосовувався до паразитування в клітинах певного типу. Вірус здатний розпізнавати білки, що розташовані на плазмалемі, за допомогою особливих білків пеплоса або капсида. Віріон прикріплюється до поверхні клітини-мішені й проникає в цитоплазм. Далі вірус вивільняється від білків капсида; цей процес називається *депротеїнізацією*. Депroteїнізація в більшості випадків відбувається в цитоплазмі, хоча у деяких вірусів вона закінчується тільки в ядрі. Вивільнення нуклеїнової кислоти здійснюється за допомогою клітинних ферментів. Після цього вірус здатний до розмноження.

У дволанцюгових ДНК-вмісних вірусів (віруси віспи, герпесу, аденовірус, бактеріофаг Т₄) нуклеїнова кислота транспортується в ядро клітини-мішені та

починає реплікуватись клітинною ДНК-полімеразою. Одночасно клітинна РНК-полімераза здійснює транскрипцію, під час якої утворюються молекули вірусної іРНК. Інформаційна РНК проникає в цитоплазму, зв'язується з рибосомами та починає процес трансляції, під час якого утворюється безліч копій вірусних білків. Клітина-хазяїн перетворюється на цьому етапі на фабрику з виробництва вірусних частинок, тоді як її власні білок-синтетичні процеси частково пригнічуються.

Віруси, що вражають бактерій називаються бактеріофагами. Бактеріофаги можуть бути як ДНК-, так і РНК-вмісними.

У більшості одноланцюгових ДНК-вмісних вірусів (парвовіруси) після депротейнізації ДНК потрапляє в ядро, де за допомогою клітинної ДНК-полімерази добудовується комплементарний їй ланцюг. Після цього відбувається множинне копіювання нуклеїнової кислоти тим самим ферментом клітини-хазяїна та синтез іРНК клітинної РНК-полімеразою.

Дволанцюгові РНК-вмісні віруси (реовірус) після проникнення в клітину використовують власну РНК-полімеразу для синтезу комплементарних РНК на кожному з утворених ланцюгів. Одні з них слугують інформаційними та беруть участь у процесах трансляції. Після завершення трансляції окремі ланцюжки РНК спіралізуються з утворенням вірусного геному.

У багатьох одноланцюгових РНК-вмісних вірусів (віруси сказу, везикулярного стоматиту, кору, грипу, вірус Ебола, вірус тютюнової мозаїки) геномна РНК є одночасно інформаційною. Після множинного копіювання вірусною РНК-полімеразою вона зв'язується з рибосомами і править за матрицю для синтезу вірусних білків.

Таким чином, у РНК-вмісних вірусів транскрипція і трансляція здійснюються в більшості випадків у цитоплазмі клітини-хазяїна і нуклеїнова кислота не проникає в ядро.

Особливу групу вірусів складають ретровіруси, багато з яких викликають пухлинний ріст інфікованих клітин тварин і людини. Їхній геном утворений двома молекулами РНК, які не закручені в спіраль, а сполучені 5'-кінцями. Віруси цієї групи мають унікальний фермент – *зворотну траскриптазу (ревертазу)*, яка здатна синтезувати ДНК на матриці РНК. Утворена дволанцюгова ДНК вбудовується в геном клітини, після чого вірус протягом тривалого часу ніяк не виявляється (у цьому стані його називають *провірусом*). Клітина може багато разів ділитися, передаючи чужорідну ДНК дочірнім поколінням. Певний зовнішній стимул запускає процес збирання вірусних частинок, призводячи до різкого розвитку хвороби.

Збирання вірусів відбувається різними способами. У вірусів, які мають пеплос, нуклеїнова кислота транспортується до плазматичної мембрани й огортається її фрагментом. Далі такі віруси відбруньковуються, не порушуючи цілісності мембрани. Якщо вірус не має пеплоса, його вихід із клітини супроводжується пошкодженням плазмалеми.

За характером і часом перебігу виділяють чотири типи вірусних інфекцій:

1) гострі інфекційні характеризуються швидким перебігом захворювання (грип, віспа, кір), що зумовлено високим рівнем продуктивності вірусу;

- 2) латентні інфекції (герпес) характеризуються наявністю латентного (прихованого) періоду, протягом якого вірус перебуває в стані про вірусу;
- 3) хронічні інфекції (вірусний кон'юнктивіт) характеризується постійною присутністю вірусу в клітинах організму в малій кількості;
- 4) повільні інфекції, за яких латентний період триває багато років (до 10 років – СНІД).

Питання для контролю знань

1. Що вивчає наука цитологія?
2. Які основні методи дослідження клітин вам відомі?
3. Сформулюйте основні положення клітинної теорії?
4. Як були відкриті віруси?
5. Яка будова вірусних частинок?
6. Які особливості структури нуклеїнових кислот вірусів?
7. Яким чином віруси можуть проникати у клітину?
8. Як відбувається розмноження вірусів у клітині?
9. Як вірусні частинки виходять з клітини?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [5], [6], [7], [8], [9], [13], [14].

ЛЕКЦІЯ 2. БІОЛОГІЧНО ВАЖЛИВІ РЕЧОВИНИ. БІОХІМІЯ. ХІМІЧНІ КОМПОНЕНТИ ЖИВОГО. ЄДНІСТЬ ХІМІЧНОГО СКЛАДУ ОРГАНІЗМІВ. ВОДА ТА ІНШІ НЕОРГАНІЧНІ СПОЛУКИ КЛІТИНИ

План

1. Історія розвитку та значення біохімії.
2. Елементний склад живих організмів.
3. Мінеральні речовини.
4. Вода. Її властивості та функції.

Ключові слова: біохімія, мікроелементи, мікроелементи, олігоелементи, ультрамікроелементи, вода, водневі зв'язки, гідрофільні і гідрофобні речовини, компартменти, поверхневий натяг, когезія.

1. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ТА ЗНАЧЕННЯ БІОХІМІЇ

Як самостійна наука біохімія сформувалась близько 100 років тому, проте біохімічні процеси люди використовували ще раніше, на маючи уявлення, звичайно, про їхню сутність.

За найдавніших часів уже були відомі технології виробництва, що ґрунтувалися на біохімічних процесах, як-от: хлібопекарство, сироварство, виноробство. Необхідність боротьби з хворобами змушувала замислюватись над перетворенням речовин в організмі, шукати цілющі лікарські рослини. Використання рослин в їжу, для виготовлення фарб та тканин також спонукало вивчати властивості речовин

рослинного походження. Талановитий арабський вчений та лікар X сторіччя Авіцена у своїй книзі «Канон лікарської науки» докладно описав чимало лікарських речовин.

Видатний італійський вчений та художник, що жив у епоху Відродження, Леонардо да Вінчі на основі унікальних дослідів зробив важливий висновок про те, що живий організм здатний існувати тільки у такій атмосфері, де може горіти полум'я.

XVIII століття позначилося геніальними працями М.В. Ломоносова. На основі відкритого ним і французьким хіміком А.Л. Лавуазьє закону збереження маси речовин та накопичених до кінця століття експериментальних даних була пояснена сутність дихання й виняткова роль цього процесу кисню.

У 1828 році німецький хімік Ф. Велер синтезував сечовину з ціанової кислоти й аміаку. Потужним поштовхом до розвитку біохімії стала запропонована О.М.Бутлеровим теорія будови органічних сполук (1861 р.). Уперше було доведено, що хімічні речовини живого організму і ті ж таки речовини, отримані в лабораторії, тотожні. Роботи Велера завдали нищівного удару по теоріях школи віталістів, що твердили про наявність в усіх органічних сполуках такої собі «життєвої сили».

На рубежі XIX та XX століть працював видатний німецький біохімік Е.Фішер. Саме він формулював основні положення поліпептидної теорії білків, визначив структуру й властивості майже всіх амінокислот, що входять до їхнього складу.

У 1953 році американський біолог Дж. Уотсон та англійський фізик Ф.Крик відкрили вторинну структуру ДНК – ключ до розуміння принципів передачі спадкової інформації. Це відкриття означало народження нового напрямку в біохімії – молекулярної біології, що вивчає молекулярні основи властивостей живої матерії, зокрема основи спадковості.

Значення біохімії в тому, що вона дає фундаментальне розуміння фізіології, іншими словами, розуміння того, як працюють біологічні системи. Це в свою чергу знаходить застосування: у сільському господарстві (створення пестицидів, гербіцидів і т.д.); в медицині (включаючи всю фармацевтичну промисловість); в різних бродильних виробництвах, які постачають нам широкий асортимент продуктів, включаючи і спиртні напої; у всьому, що пов'язано з їжею і харчуванням, тобто в дієтиці, в технології виробництва харчових продуктів і в науці про їх зберігання.

Біохімія в біології відіграє важливу об'єднуючу роль. При розгляді на цьому рівні часто кидається в очі не стільки розбіжності між живими організмами, скільки їх подібність.

2. ЕЛЕМЕНТНИЙ СКЛАД ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ

Живі організми містять майже всі відомі у природі хімічні елементи. Одні з них виявлено як обов'язкові в усіх без винятку організмах, інші — властиві тільки окремим видам і тому трапляються рідко.

За кількісним складом в організмі всі елементи можна поділити на чотири групи. Перша група – *макроелементи*, вміст яких – від 1% та вище. До них належать: оксиген, карбоген, нітроген, гідроген, кальцій та фосфор. Друга група – *олігоелементи* (від 0,1 до 1%). Цих елементів, як і макроелементів, теж шість: калій, натрій, хлор, сульфур, магній, ферум. Третя група – *мікроелементи*, що становлять менше 0,01%. Сім елементів цієї групи (цинк, марганець, кобальт, купрум, флюор,

бром, йод) відіграють важливу роль у процесах життєдіяльності. Четверта група – *ультрамікроелементи*. До неї належить решта елементів. Концентрація їх у організмі надто мала – від 10^{-4} до $10^{-6}\%$; 12 з них визнані необхідними для життєдіяльності тварин та рослин (бор, літій, алюміній, кремній, олово, кадмій, миш'як, селен, ванадій, титан, хром, нікель).

За набором елементів жива і нежива природа мало чим відрізняються. Усі хімічні елементи, що містяться в клітині, входять до складу органічних і неорганічних сполук або перебувають у вигляді іонів.

3. МІНЕРАЛЬНІ РЕЧОВИНИ

Солі неорганічних речовин мають важливе значення для підтримання життєдіяльності клітини і організму в цілому. В організмі вони перебувають або в іонному стані, або у вигляді твердих сполук. Іони утворені катіонами металів (калію, кальцію, натрію, магнію тощо) й аніонами кислот (соляної, сірчаної, фосфорної, вугільної тощо).

Чимало важливих функцій виконують неорганічні кислоти та їхні солі. Соляна кислота створює кисле середовище у шлунку хребетних тварин і людини, забезпечуючи активність ферментів шлункового соку. Залишки сірчаної кислоти, приєднуючись до нерозчинених у воді речовин, надають їм розчинності, що сприяє їхньому виведенню з клітин (організму) разом із водою.

Різна концентрація йонів Na^+ і K^+ поза клітинами та всередині них приводить до виникнення різниці електричних потенціалів на мембранах, які оточують клітини. Це забезпечує транспорт речовин через мембрани, а також передачу нервових імпульсів. До складу багатьох ферментів входять йони Ca^{2+} і Mg^{2+} , які забезпечують їхню активність. Присутність у плазмі крові йонів Ca^{2+} – необхідна умова зсідання крові. За нестачі солей кальцію порушується робота серцевого та скелетних м'язів (зокрема, виникають судоми).

Сталий уміст натрій хлориду (0,9 %) у плазмі крові – необхідна складова підтримання гомеостазу нашого організму. Розчин натрій хлориду такої концентрації ще називають фізіологічним. Його використовують при ін'єкціях певних ліків або вводять за незначних крововтрат.

Щодоби до організму людини має надходити 12–15 г кухонної солі (NaCl). Всмоктування солей починається ще в шлунку, а завершується в кишечнику.

Внутрішнє середовище людини має певне співвідношення позитивних і негативних йонів – кислотно-лужний баланс. У разі його порушення можуть виникати важкі захворювання.

Зокрема, при підвищенні вмісту позитивних йонів організм погано засвоює кальцій, натрій, калій, а при зростанні вмісту негативних – повільніше засвоюється їжа, що негативно впливає на функції печінки і нирок, виникають алергічні стани, загострюються хронічні захворювання тощо.

Не всі сполуки, які надходять в організми з водою та їжею, корисні для них. Наприклад, для організму людини небезпечне надходження солей важких металів та радіонуклідів. Для організму людини та тварин небезпечні радіоактивні ізотопи багатьох хімічних елементів: йоду, цезію, стронцію, урану та ін. Потрапляючи в

організми, стронцій-90 може відкладатись у кістках, заступаючи кальцій. Унаслідок цього кістки стають ламкими. Ізотоп йоду порушує функції щитоподібної залози. Значні концентрації радіо нуклідів здатні накопичувати рослини. З рослинною їжею вони згодом потрапляють в організми тварин і людини.

Високий вміст нітратів в їжі та воді шкідливий для організму людини. Тому за вмістом нітратів, наприклад в овочах, має здійснюватися постійний контроль. Існують спеціальні норми вмісту нітратів та інших шкідливих сполук у продуктах харчування та воді. Згідно з ними визначені так звані гранично допустимі концентрації. Якщо вміст шкідливих речовин у воді чи продуктах харчування перевищує ці показники, то такі продукти і воду мають вилучати з продажу і вжитку.

Забруднення атмосфери спричиняють викиди шкідливих для здоров'я людини й інших організмів відходів промислових підприємств, вихлопних газів автомобільного транспорту. Підприємства будівельної і вугільної промисловості (цементні та гіпсові заводи, відкриті вугільні кар'єри тощо) є джерелами забруднення атмосфери пилом.

Особливу небезпеку для довкілля становлять кислотні дощі, спричинені забрудненням атмосфери сірчистим газом SO_2 (промислові підприємства та автотранспорт викидають в атмосферу понад 160 млн тонн сірчистого газу щорік) та оксидами Нітрогену (N_2O , N_2O_3 і NO_2). При з'єднанні з водою атмосфери ці речовини утворюють сильні неорганічні кислоти. На великих територіях промислово розвинених країн зареєстровано опади, кислотність яких перевищує нормальну від 10 до 1000 разів. Від кислотних дощів руйнуються екосистеми прісних водойм, гинуть ліси, знижується врожайність ґрунтів.

4. ВОДА. ЇЇ ВЛАСТИВОСТІ ТА ФУНКЦІЇ

Без води життя на нашій планеті не могло б існувати. Серед неорганічних сполук живих організмів воді належить особлива роль, бо вона не лише необхідний компонент живих клітин, але для багатьох ще й середовище існування. Вода є основним середовищем, де відбуваються всі процеси обміну, її вміст у більшості живих організмів становить 60-70%, а у деяких (медузи) - до 98%.

Вода має унікальні хімічні та фізичні властивості, які пов'язані головним чином з малими розмірами молекул води, з полярністю її молекул з їх здатністю з'єднуватись одна з одною водневими зв'язками.

Під полярністю мають на увазі нерівномірний розподіл зарядів в молекулі. У води один кінець молекули несе невеликий позитивний заряд, а другий – негативний. Таку молекулу називають *диполем*. Більш електронегативний атом кисню притягує електрони водневих атомів. В результаті між молекулами води виникає електростатична взаємодія, а, оскільки, протилежні заряди притягуються молекули ніби схильні «склеюватись». Ці взаємодії, більш слабкі, чим звичайні іонні зв'язки, називаються *водневими зв'язками*.

Властивості води, які важливі з біологічної точки зору:

- 1) вода – найкращий розчинник із відомих рідин;
- 2) вода має високу теплопровідність;
- 3) вода має високу температуру кипіння;
- 4) воді властива велика теплота випаровування;

5) вода має максимальну густину при 4⁰С;

б) вода відрізняється великим поверхневим натягом.

Вода – дуже гарний розчинник для полярних речовин. До них відносяться іонні сполуки, такі як солі, у яких заряджені частини (йони) дисоціюють (відокремлюються один від одного) у воді, коли речовина, а також деякі неіонні сполуки, наприклад цукри і прості спирти, в молекулах яких присутні заряджені (полярні) групи (у цукрі і спиртів це ОН-групи).

Коли речовина переходить в розчин, її молекули або йони отримують можливість рухатися більш вільно і відповідно її реакційна здатність зростає. За цієї причини в клітині більша частина хімічних реакцій протікає у водних розчинах. Проте у воді можуть розчинятись тільки полярні *гідрофільні* речовини. Неполярні, *гідрофобні*, речовини, такі, як ліпіди, не змішуються з водою і тому можуть розділяти окремі ділянки всередині клітини (такі ділянки називають *компартаментами*) або цілі клітини. Гідрофобні взаємодії відіграють важливу роль у забезпеченні стабільності мембран, а також багатьох білкових молекул, нуклеїнових кислот і інших субклітинних структур.

Притаманні воді властивості розчинника означають також, що вода слугує середовищем для транспорту різних речовин. Цю роль вона виконує у крові, лімфатичній і екскреторній системах, травному тракті, у флоемі і ксилемі рослин.

Вода володіє високою теплоємністю. Це значить, що істотне збільшення теплової енергії викликає лише порівняно невисоке підвищення її температури. Пояснюється таке явище тим, що значна частина цієї енергії витрачається на розрив водневих зв'язків, які обмежують рухливість молекул води, тобто на подолання її згаданої вище «клейкості».

Висока теплоємність води зводить до мінімуму температурні зміни, що в ній проходять. Завдяки цьому біохімічні процеси протікають в меншому інтервалі температур, з більш постійною швидкістю і небезпека порушень цих процесів від різких відхилень температури загрожує їм не так сильно. Вода слугує для багатьох клітин і організмів середовищем існування, для якої характерна досить значна постійність умов.

Випаровування води вимагає досить значних кількостей енергії. Це пояснюється існуванням водневих зв'язків між молекулами води. Саме в силу цього температура кипіння води - речовини із дуже малими молекулами – надзвичайно висока.

Енергія, яка необхідна молекулам води для випаровування, черпається з їх оточення. Таким чином, випаровування супроводжується охолодженням тіла, з якого вода випаровується. Це явище використовується тваринами при потовиділенні, при тепловій задишці у ссавців або деяких рептилій (н-д, у крокодилів), які під сонцем сидять з відкритим ротом; можливо, воно відіграє помітну роль і в охолодженні рослин при транспірації.

Воді для плавлення (танення) необхідна порівняно велика кількість енергії. Також і при замерзанні вода повинна віддати велику кількість теплової енергії. Це зменшує вірогідність замерзання вмістимого клітин і оточуючої їх рідини. Кристали води особливо згубні для живого, коли вони утворюються всередині клітини.

Густина води від +4 до 0⁰C знижуються, тому лід легше води і у воді не тоне. Вода – єдина речовина, що володіє в рідкому стані більшою густиною, чим у твердому.

Оскільки лід плаває у воді, він утворюється при замерзанні спочатку на її поверхні, а лише потім – в придонних шарах. Якби замерзання водойм йшло в зворотному порядку, знизу вверх, то в регіонах з помірним або холодним кліматом життя у прісноводних водоймах взагалі не могло б існувати. Лід вкриває товщу води, як ковдрою, що підвищує шанси на виживання у організмів, які живуть у воді. Це важливо в умовах холодного клімату і в холодний час року, але, безсумнівно, особливо важливу роль це відіграло у льодяниковий період.

Когезія – це зчеплення молекул фізичного тіла один з одним під дією сил тяжіння. На поверхні рідини існує повенекий натяг – результат діючих між молекулами сил когезії, що направлені всередину. Завдяки поверхневому натягу рідина прагне прийняти таку форму, щоб площа її поверхні була мінімальною (в ідеалі – форму кулі). З усіх рідин самий великий поверхневий натяг у води. Значна когезія, характерна для молекул води, відіграє важливу роль у живих клітинах, а також при рухові води по судинах ксилеми у рослинах. Багато дрібних організмів мають для себе користь із поверхневого натягу: він дозволяє їм утримуватися на воді або ковзати на його поверхні.

Біологічне значення води визначається і тим, що вона являє собою один з необхідних метаболітів, тобто приймає участь у метаболічних реакціях. Вода, наприклад, використовується в якості джерела водню в процесі фотосинтезу, а також приймає участь в реакціях гідролізу.

Під впливом розчинених речовин вода може змінювати свої властивості, такі як температуру замерзання і кипіння, що має важливе біологічне значення. Наприклад, у клітинах рослин і холонокровних тварин із настанням зими підвищується концентрація розчинів вуглеводів й інших сполук, що знижує температуру, при якій вода переходить у кристалічний стан, і запобігає замерзанню цих організмів.

Питання для контролю знань

1. Що вивчає наука біохімія?
2. Який хімічний вміст живих клітин?
3. Назвіть мікроелементи, які містяться в клітині. Яка їхня роль?
4. Назвіть макроелементи, які містяться в клітині. Яка їхня роль?
5. Назвіть ультрамікроелементи, які містяться в клітині. Яка їхня роль?
6. У якому стані клітини містять солі? Яка їхня роль?
7. Які ви знаєте функції води в живих організмах?
8. Які особливості будови молекули води зумовлюють її властивості?
9. Поясніть явище когезії.

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [5], [6], [7], [9], [11], [12], [13], [14].

ЛЕКЦІЯ 3. БІОЛОГІЧНО ВАЖЛИВІ РЕЧОВИНИ. ОРГАНІЧНІ СПОЛУКИ ЖИВИХ СИСТЕМ. АМІНОКИСЛОТИ. БУДОВА, СКЛАД, ВЛАСТИВОСТІ БІЛКІВ

План

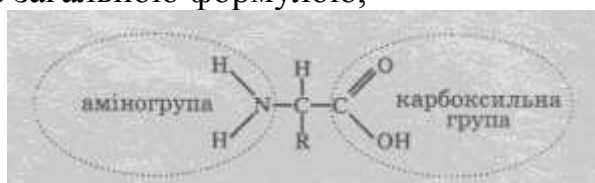
1. Амінокислоти.
2. Білки.
3. Ферменти.

Ключові слова: білки, пептидні зв'язки; амінокислоти; первинна, вторинна, третинна і четвертинна структури білка, денатурація, ренатурація, деструкція.

1. АМІНОКИСЛОТИ

Усі амінокислоти мають спільну групу атомів. Вона складається з аміногрупи (-NH₂), якій притаманні лужні властивості, та карбоксильної групи (-COOH) з кислотними властивостями. Ці групи, як і атом гідрогену, зв'язані з одним і тим самим атомом карбону. Групи атомів, за якими амінокислоти розрізняються між собою, називають радикалами, або R-групами.

В клітинах і тканинах зустрічається біля 170 різних амінокислот. Мономерами білків є амінокислоти і з загальною формулою,



де R – радикал, що визначає індивідуальні властивості кожної амінокислоти.

У складі білків виявляється лише 26 з них; звичайними ж компонентами білка можна вважати лише 20 амінокислот, які називають основними.

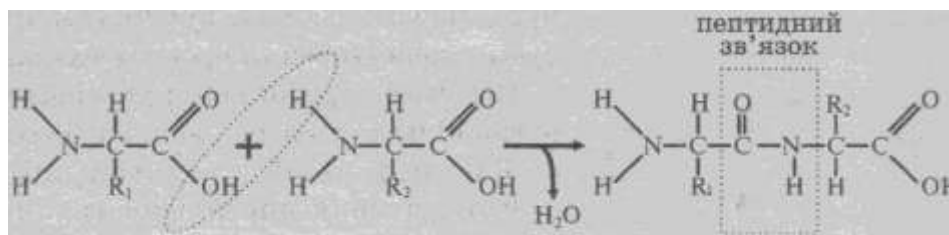
Існують різні класифікації амінокислот. Зокрема, їх поділяють на замінні та незамінні:

1) *незамінні амінокислоти* – не можуть синтезуватись тваринними організмами з інших сполук, і тому обов'язково мають надходити ззовні.

2) *замінні амінокислоти* – синтезуються у тваринних організмах у достатній кількості з незамінних амінокислот або інших сполук.

Білки, які містять усі незамінні амінокислоти, називають повноцінними, на відміну від неповноцінних, до складу яких не входять ті чи інші незамінні амінокислоти.

Об'єднання амінокислот у білкову молекулу відбувається шляхом *поліконденсації* (спосіб утворення полімеру з виділенням води). При цьому α-аміногрупа однієї амінокислоти реагує з карбоксилем іншої:



Такий тип зв'язку називають пептидним.

2. БІЛКИ

Білки – найважливіша складова клітин будь-якого живого організму – не трапляються у неживій природі.

Молекули білків – ланцюги, побудовані із амінокислот. Це макромолекули, молекулярна маса яких коливається від декількох тисяч до декількох мільйонів. В природних білках зустрічаються двадцять різних амінокислот. Потенційно різноманітність білків безмежна, оскільки кожному білку властива своя особлива амінокислотна послідовність, яка контролюється генетично, тобто закодована в ДНК клітини, що продукує даний білок.

Прості пептиди, які складаються із двох, трьох або чотирьох амінокислотних залишків, називаються відповідно ди-, три- або тетрапептидами. *Поліпептидами* називають ланцюги, які утворені великим числом амінокислотних залишків (до декількох тисяч). Білкова молекула може складатись із одної або декількох поліпептидних ланцюгів.

Властивості білків:

1) переважно водорозчинні молекули, отже, можуть проявляти свою функціональну активність тільки у водних розчинах;

2) білкові молекули несуть великий поверхневий заряд (*електричні властивості*). Це визначає низку електрохімічних ефектів, наприклад, зміну проникності мембран, каталітичної активності та інших функцій. Молекули білків несуть значну кількість позитивних і негативних зарядів. Тому білки, подібно до амінокислот, володіють амфотерними властивостями, і кожен з них характеризується своєю особливою ізоелектричною точкою.

3) білки термолабільні, тобто проявляють свою активність у вузьких температурних рамках.

Властивості білків визначають їх функції. Велика різноманітність білків дозволяє їм виконувати у живому організмі багато різних функцій, як структурних, так і метаболічних.

Функції білків:

1) *пластична* - білки беруть участь в утворенні усіх клітинних мембран і органел клітини, а також позаклітинних структур;

2) *каталітична (ферментативна)* - біокаталіз у живих організмах виконують ферменти. Усі біологічні каталізатори – ферменти – речовини білкової природи, вони прискорюють хімічні реакції, що відбуваються в клітині, у десятки і сотні тисяч разів. Всі ферменти – білки, але не всі білки – ферменти;

3) *рухова* - завдяки скоротливій (або руховій) функції білків клітини, тканини, органи або увесь організм можуть змінювати форму, рухатись;

4) *транспортна* - полягає у приєднанні хімічних елементів (наприклад, кисню до гемоглобіну) або біологічно-активних речовин (гормонів) і перенесенні їх до різних тканин і органів тіла;

5) *захисна* - полягає у запобіганні пошкодженням клітин, органів, проникненню в організм сторонніх сполук, хвороботворних мікроорганізмів, інших чужорідних тіл;

6) *енергетична* - можуть слугувати і одним з джерел енергії в організмі. При повному розщепленні 1 г білка до кінцевих продуктів виділяється 17,6 кДЖ енергії;

7) *регуляторна* - регулюють активність обміну речовин, процеси росту і розвитку організмів (гормони білкової природи, ферменти);

8) *сигнальна* - окремі складні білки клітинних мембран, змінюючи свою структуру, передають сигнали із зовнішнього середовища на інші ділянки мембрани або всередину клітини;

9) *запасаюча* - деякі білки можуть відкладатись у клітинах про запас, тобто виконують запасаючу функцію.

10) *опорна* - сухожилля, суглобні зчленування, кістки скелета, ратиці значною мірою складаються з білків.

Залежно від розчинності або нерозчинності у воді білки поділяють на гідрофільні та гідрофобні. Серед білків є активні у хімічному відношенні (наприклад, ферменти) і малоактивні. Деякі білки стійкі до дії різних факторів (наприклад, температури, хімічних чинників), інші - нестійкі.

Складність будови білкових молекул і надмірна різноманітність їх функції вкрай затрудняють створення єдиної чіткої класифікації білків.

Кожному білку властива своя особлива геометрична форма, або *конформація*. При описанні тривимірної структури білків розглядають зазвичай чотири різних рівні структурної організації: первинну, вторинну, третинну і четвертинну.

Під *первинною структурою* білка розуміють число і послідовність амінокислот, з'єднаних один з одним пептидним зв'язком.

Вторинна структура - упорядковане просторове розташування окремих ланок поліпептидного ланцюга, яке утворюється за рахунок замикання водневих зв'язків між пептидними групами. За конфігурацією вторинні структури поділяються на спіральні (α – спіраль) та шарувато-складчасті (β -складчастий листок).

Третинна структура - спосіб розташування вторинної структури у просторі називається третинною структурою білка. Ця структура зумовлена здатністю поліпептидної спіралі закручуватись певним чином у грудку, або глобулу. Третинна структура підтримується зв'язками трьох типів – іонними, водневими і дисульфідними, а також гідрофобними взаємодіями.

Білки, що складаються з одного поліпептидного ланцюга, мають тільки третинну структуру.

Багато білків з особливо складною будовою складаються з декількох поліпептидних ланцюгів, які утримуються в молекулі разом за рахунок гідрофобних зв'язків, а також за допомогою водневих та іонних зв'язків. Для них уведено поняття *четвертинної структури*, що є просторовою організацією кількох поліпептидних ланцюгів. Вона виникає внаслідок об'єднання окремих глобул, які разом утворюють функціональну одиницю.

Під впливом різних чинників, які порушують вторинну, третинну, четвертинну структуру білкової молекули зі збереженням первинної, білок втрачає свої фізико-хімічні та, головне, біологічні властивості. Це явище називається *денатурацією*. За умов денатурації розриваються зв'язки, що стабілізують вищі рівні структурної організації білкової молекули.

До фізичних чинників належать температура, ультразвук, тиск, механічний вплив, іонізуюча радіація; до хімічних – кислоти, луги, спирт, ацетон, синтетичні, миючі засоби, сечовина, важкі метали.

Як правило, денатурація має необоротний характер. Проте на початкових стадіях денатурації за умови припинення дії факторів, що спричиняють цей процес, білок може відновити свій початковий стан. Процес відновлення фізико-хімічних та біологічних властивостей білка називається *ренатурацією*.

Процес порушення первинної структури білків називають *деструкцією*. Він завжди має необоротний характер.

3. ФЕРМЕНТИ

Ферменти - це біологічні каталізатори. Всі ферменти – білки, синтезовані живими клітинами. Відомо понад 6 000 ферментів — це прості (однокомпонентні) або складні (двокомпонентні) білки.

Ферменти мають такі властивості:

- 1) всі вони глобулярні білки;
- 2) прискорюють реакцію, але самі у цій реакції не витрачаються;
- 3) досить мала кількість ферменту викликає перетворення великої кількості субстрату;
- 4) активність ферменту залежить від рН середовища, температури, тиску, від концентрації субстрату та самого ферменту;
- 5) дія ферменту вибіркова, тобто один фермент майже завжди каталізує тільки одну реакцію.

Білкова частина молекули ферменту визначає його специфічність щодо речовин, реакцію за участю яких цей фермент каталізує. Але активність складних ферментів виявляється лише тоді, коли його білкова частина сполучається з небілковою. Каталітичну активність ферменту зумовлює не вся його молекула, а лише її невелика ділянка — так званий *активний центр*. В одній молекулі ферменту може бути кілька активних центрів.

Ферменти прискорюють перебіг біохімічних процесів у 100 - 1000 разів порівняно з тими, які відбуваються у середовищі без ферментів. Завдяки ферментам енергія, необхідна для перебігу реакції, менша, ніж без їхньої участі.

Активність ферментів виявляється лише за відповідних умов: певної температури, тиску, кислотності середовища тощо.

При денатурації білкової молекули порушується структура активного центру, і фермент виявляється недієздатним, що може призвести до надто серйозних наслідків і навіть до загибелі організму.

Питання для контролю знань

1. Яка будова амінокислот?
2. Що таке замінні та незамінні амінокислоти?
3. Яким чином амінокислоти сполучаються у поліпептидний ланцюг?
4. Які білки називають простими, а які - складними?
5. Які ви знаєте структури білків?
6. Які фізико-хімічні властивості білків?
7. Що спільного та відмінного між процесами денатурації та деструкції?
8. Чим зумовлена різноманітність фізико-хімічних властивостей білків?
9. Що таке ферменти? Які їхні функції?
10. Чому більшість біохімічних процесів у клітині без участі ферментів була б неможливою?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [5], [6], [9], [10], [11], [12], [14].

ЛЕКЦІЯ 4. БІОЛОГІЧНО ВАЖЛИВІ РЕЧОВИНИ. ВУГЛЕВОДИ. ЛІПІДИ

План

1. Вуглеводи: будова, класифікація, функції.
2. Ліпіди: будова, класифікація, функції.

Ключові слова: органічні сполуки, біополімери, вуглеводи, моносахариди, дисахариди, полісахариди, ліпіди, жири, емульгація.

1. ВУГЛЕВОДИ: БУДОВА, КЛАСИФІКАЦІЯ, ФУНКЦІЇ

Вуглеводи, поряд із білками, - найбільш розповсюджені сполуки, що беруть участь у побудові клітини та використовуються у процесі її життєдіяльності.

Всі вуглеводи є або альдегідами, або кетонами, і в їх молекулах завжди є декілька гідроксильних груп. Хімічні властивості вуглеводів визначаються саме цими групами. Альдегіди, наприклад, легко окисляються і завдяки цьому являються потужним відновником.

Вуглеводи поділяють на три основні класи: моносахариди, олігосахариди та полісахариди.

Моносахариди – це прості цукри. За кількістю атомів вуглецю їх поділяють на тріози (3 атоми), тетрози (4), пентози (5), гексози (6) і так далі до декоз (10). Вони важливі як джерело енергії, а також як будівельні блоки для синтезу полісахаридів.

Олігосахариди - полімерні вуглеводи, які мають від двох до десяти ланок моносахаридів. Моносахаридні ланки з'єднані ковалентним (глікозидним) зв'язком. Зазвичай *глікозидний зв'язок* утворюється між 1-м і 4-м вуглецевими атомами сусідніх моносахаридних одиниць (*1,4 глікозидний зв'язок*). Цей процес може повторюватись безкінечно разів, в результаті чого і виникають гігантські молекули полісахаридів. Після того як моносахаридні одиниці сполучаються один з одним, їх називають залишками. Таким чином, мальтоза складається з двох залишків глюкози. Олігосахариди, що складаються з двох моносахаридів, називають *дисахаридами*.

Дисахариди мають приємний солодкий смак, вони, як і моносахариди, добре розчиняються у воді.

Більшість вуглеводів в організмах становлять *полісахариди* – біомолекули з високим ступенем полімеризації. Молекулярна маса деяких із них може досягати кількох мільйонів. Полісахариди майже не розчиняються у воді і не мають солодкого смаку. Ці сполуки відіграють головним чином роль резерву їжі та енергії (крохмаль та глікоген) й, окрім того використовуються як будівельний матеріал (целюлоза). Полісахариди зручні в якості запасних речовин за рядом причин: великі розміри молекул роблять їх практично нерозчинними у воді і, як наслідок, вони не здійснюють на клітину ні осмотичного, ні хімічного впливу; їхні ланцюги можуть компактно скручуватися; при необхідності вони легко можуть бути перетворені в цукри шляхом гідролізу.

Крохмаль – полімер глюкози, є резервною поживною речовиною рослин і перебуває у вигляді різних за формою та розміром крохмальних зерен у рослинах різних видів, але його не буває у тварин, у яких його функцію виконує глікоген.

Глікоген – це еквівалент крохмалю, що синтезується у тваринному організмі. Є головним енергетичним та вуглеводним резервом людини і тварин. Особливо великий його вміст у печінці (10%) та м'язах (до 4%). Трапляється він у грибах та мікроорганізмах. Глікоген також є полімером глюкози, але з більш розгалуженим, ніж у крохмалю, ланцюгом мономерів. При нестачі кисню в організмі запаси глікогену утилізуються за *анаеробним механізмом*.

Целюлоза – структурний полісахарид, що найчастіше трапляється у рослинному світі. Це міцний, волокнистий, нерозчинний у воді полісахарид. Переважно з целюлози складаються деревина, корок, бавовна. На неї припадає близько 50 % всього органічного вуглецю біосфери. Не дивлячись на те, що целюлоза є одним із структурних компонентів рослинних клітин стінок, вона слугує також і їжею для деяких тварин, бактерій і грибів.

Целюлоза має дуже велике практичне значення для господарчої діяльності людини, становлячи основну масу бавовняних тканин, паперу, штучного шовку, деяких пластмас та вибухових речовин.

Калоза – аморфний полімер глюкози, зустрічається в різних частинах рослинного організму і часто утворюється в ньому у відповідь на пошкодження або несприятливу дію.

Інулін – полімер фруктози. Відіграє роль резервної речовини головним чином в коренях і бульбах деяких рослин, наприклад у георгін.

Функції вуглеводів важливі і різноманітні:

1. *Енергетична*. Окислюючись у процесі клітинного дихання, вуглеводи вивільняють закладену в них енергію, забезпечуючи значну частину енергетичної потреби організму. Полісахариди та олігосахариди розщеплюються до моносахаридів з наступним окисненням до CO_2 і H_2O . При повному розкладі граму цих речовин вивільнюється 17,6 кДж енергії;

2. *Пластична*. Вуглеводи беруть участь у синтезі багатьох найважливіших для організму речовин: нуклеїнових кислот, амінокислот, ліпідів;

3. *Захисна*. Вуглеводи – основні компоненти оболонки рослинних клітин, вони беруть участь також у побудові зовнішнього скелета членистоногих (хітиновий покрив).

4. *Опорна*. Целюлоза та інші полісахариди оболонки рослинних клітин не тільки захищають клітини від зовнішніх впливів, а й створюють міцний стовбур (стебло) рослини, його механічні та опорні тканини.

2. ЛІПІДИ: БУДОВА, КЛАСИФІКАЦІЯ, ФУНКЦІЇ

Ліпідам інколи дають досить нечітке визначення; прийнято говорити, що *ліпіди* – нерозчинні у воді (гідрофобні) органічні сполуки, які можна вилучити з клітини (екстрагувати) за допомогою неполярних (органічних) розчинників (ефіру, хлороформу, бензолу, ацетону та інших). Визначити цю групу більш чітким чином не є можливим через їх дуже велику хімічну різноманітність, однак, можна все ж сказати, що ліпіди – це складні ефіри жирних кислот і якого-небудь спирту.

За хімічною будовою ліпіди поділяються на прості та складні.

До *простих* ліпідів належать: триацилгліцероли (тригліцериди, або жири) – ефіри гліцерину та жирних кислот; воски – ефіри жирних кислот і довго ланцюгових спиртів; вітаміни А, Е, К.

До *складних* ліпідів належать: стероїди (холестерол, статеві гормони, вітамін D); фосfolіпіди до складу яких окрім гліцерилу та жирних кислот входять залишок фосфатної кислоти й нітрогеновмісні сполуки (фосфатідилсерин, фосфатідилетаполамін, фосфатідилхолін тощо); гліколіпіди – комплекси ліпідів з вуглеводами.

Триацилгліцероли – найчастіше з ліпідів зустрічаються в природі. Їх прийнято поділяти на жири і олії залежно від того, залишаються вони твердими при 20°C (жири) чи мають при цій температурі рідку консистенцію (олії). Температура плавлення ліпіда тим нижча, чим вища в ньому частка ненасичених жирних кислот.

Основна функція триацилгліцеролів – слугувати енергетичним депо. Калорійність ліпідів вища калорійності вуглеводів, тобто дана маса ліпіда виділяє при окисненні більше енергії, ніж рівна їй маса вуглеводу. Пояснюється це тим, що в ліпідах порівняно з вуглеводами більше водню і зовсім мало кисню.

В організмі тварин, що впадають у сплячку, накопичується перед сплячкою надлишковий жир. У хребетних жир відкладається ще й під шкірою – в так званій підшкірній клітковині, де він слугує для теплоізоляції. Особливо виражений підшкірний жир у ссавців, що живуть в холодному кліматі, і в першу чергу у водних ссавців, наприклад, у китів, у яких він відіграє ще й іншу роль – сприяє плавучості. В рослинах зазвичай накопичуються масла, а не жири. Насіння, плоди і хлоропласти часто дує багаті маслами, а деяке насіння, як, наприклад, насіння кокосової пальми, сої або соняшника, слугує сировиною для отримання масла промисловим способом. Одним з продуктів окислення жирів є вода. Ця метаболічна вода дуже важлива для деяких мешканців пустелі, наприклад, для кенгурового щура.

Фосfolіпіди можна розглядати як похідні триацилгліцеролів, у яких один із залишків жирної кислоти замінений фосфатною кислотою. Жирні кислоти є

неполярними гідрофобними сполуками, а фосфатна кислота – полярною гідрофільною. Молекули, у складі яких є полярна та неполярна групи, називають *амфіфільними*. Амфіфільність дозволяє фосфоліпідам формувати у водному середовищі двошарові мембрани, в яких гідрофільні частини (полярні головки) орієнтовані назовні й контактують з водою, а гідрофобні (неполярні хвости жирних кислот) спрямовані всередину. Така структура слугує матриксом усіх відомих біологічних мембран.

Холестерол (холестрин) входить до складу мембран і стабілізує структуру ліпідного матриксу. Крім того, він є матеріалом для синтезу гормонів надниркових залоз, сім'яників, яєчників і вітаміну D; з нього в печінці утворюється жовч. За хімічною структурою молекула холестеролу є системою конденсуючи вуглеводневих кілець з неполярним вуглеводневим «хвостом» і полярною ОН-групою, тобто є амфіфільною.

Воски. У ссавців їх виділяють сальні залози шкіри; вони змащують шкіру і волосся. У птахів воски, які секретує куприкова залоза, надають пір'ю водовідштовхувальних властивостей. Восковий шар вкриває листки наземних рослин і поверхню тіла наземних членистоногих, запобігаючи надмірному випаровуванню води. З воску бджоли будують соти.

Функції ліпідів:

1. *Енергетична.* У разі повного окиснення 1 г тріацилгліцеролу виділяється 38,9 кДЖ енергії, що приблизно вдвічі більше, ніж під час окиснення 1 г білків або вуглеводів.

2. *Структурна.* Ліпіди є основними структурними компонентами біологічних мембран, входять до складу нервових волокон тощо.

3. *Регуляторна.* Ліпіди регулюють текучість мембран, є важливими внутрішньоклітинними сигнальними молекулами, компонентами мієлінових оболонок нервових клітин, попередниками гормонів, вітамінами, беруть участь у регуляції генної активності.

4. *Запасаюча.* Завдяки високій енергетичній цінності жири є енергетичним депо й ендogenous джерелом води (у разі окиснення 100 г жиру виділяється 107 г води).

5. *Захисна.* Жири є основним компонентом підшкірної клітковини, вони запобігають тепловтратам і захищають від механічних впливів. Захисна функція ліпідів також полягає в захисті органів від механічних пошкоджень (наприклад, нирки вкриті м'яким жировим шаром). Накопичуючись у підшкірній жировій клітковині деяких тварин (китів, тюленів тощо), жири виконують теплоізоляційну функцію.

Питання для контролю знань

1. Які хімічні елементи входять до складу вуглеводів?
2. Дайте загальну характеристику вуглеводам?
3. Назвіть основні класи вуглеводів. Наведіть приклади.
4. Які фізико-хімічні властивості вуглеводів вам відомі?
5. Які функції виконують вуглеводи у клітині?
6. Чому саме вуглеводам належить провідна роль в енергетичному обміні клітин?

ЛЕКЦІЯ 5. БІОЛОГІЧНО ВАЖЛИВІ РЕЧОВИНИ. НУКЛЕЇНОВІ КИСЛОТИ. АТФ

План

1. Нуклеотиди. Будова. Динуклеотиди і полінуклеотиди.
2. ДНК. Структура. Реплікація. Функції.
3. РНК. Структура. Функції.
4. Аденозинтрифосфатна кислота (АТФ).
5. Біологічно активні речовини (вітаміни, гормони, антибіотики).

Ключові слова: компліментарність, реплікація, ДНК, іРНК, тРНК, рРНК, АТФ, АДФ, АМФ, нуклеотид, дезоксирибоза, рибоза, аденін, гуанін, урацил, цитозин, тимін, макроергічний зв'язок, генетичний код.

1. НУКЛЕОТИДИ. БУДОВА. ДИНУКЛЕОТИДИ І ПОЛІНУКЛЕОТИДИ

Типова будова нуклеотиду – мономера нуклеїнових кислот: п'ятиуглецевий цукор з'єднаний з фосфатною групою, що містить елемент фосфор, і з основою, що складається з одного або двох кілець, що містять атоми нітрогену.

Цукор, що входить до складу нуклеотида, містить п'ять вуглецевих атомів, тобто являє собою пентозу. *Нуклеїнові кислоти* розподіляють на дві групи за будовою залишку моносахариду, що входить до складу нуклеотидів: – рибонуклеїнові кислоти (РНК), які містять рибозу, і дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК), які містять дезоксирибозу, у якій на один атом кисню менше.

Назва кислоти обумовлена тим, що молекула ДНК містить дезоксирибозу, а молекула РНК – рибозу.

В обох групах типах нуклеїнових кислот містяться нітратні основи чотирьох різних видів: два з них відносять до класу *пуринів* і два до класу – *піримідинів*. До пуринових основ належать *аденін* (А) і *гуанін* (Г), до піримідинових – *цитозин* (Ц), *урацил* (У), *тимін* (Т).

До складу ДНК входять аденін, гуанін, цитозин, тимін; у РНК замість тиміну міститься урацил. Тимін хімічно дуже близький до урацилу. Основи прийнято називати першою буквою їх назви: А, Г, Т, У і Ц.

Нуклеїнові кислоти є кислотами тому, що в їх молекулах міститься фосфорна кислота.

У результаті сполучення пентози з основою утворюється *нуклеозид*. Сполучення проходить з виділенням води, тобто являє собою реакцію конденсації. Для утворення нуклеотиду потрібна ще одна реакція конденсації, в результаті якої між нуклеозидом і фосфорною кистотою виникає фосфоефірний зв'язок.

Різні нуклеотиди відрізняються один від одного природою цукрів і основ, які входять у їхній склад. Роль нуклеотидів в організмі не обмежується тим, що вони служать будівельними блоками нуклеїнових кислот; деякі важливі коферменти також являють собою нуклеотиди або їх похідні.

Молекули нуклеїнових кислот всіх живих організмів – лінійні полімери, що не мають розгалужень. Два нуклеотиди, з'єднуючись, утворюють *динуклеотид* шляхом

конденсації, в результаті якої між фосфатною групою одного нуклеотида і пентозою другого виникає фосфодієфірний місток. При синтезі *полінуклеотиду* цей процес повторюється декілька мільйонів разів.

Фосфодієфірні містки виникають за рахунок міцних ковалентних зв'язків, і це надає всьому полінуклеотидному ланцюгу міцність і стабільність, що дуже важливо, так як в результаті цього зменшується ризик «пошкоджень» ДНК при її реплікації.

2. ДНК. СТРУКТУРА. РЕПЛІКАЦІЯ. ФУНКЦІЇ

Нуклеїнові кислоти, подібно до білків, мають первинну структуру і тривимірну структуру. Цікавість до структури ДНК зросла, коли на початку минулого століття виникла думка, що ДНК, можливо, являє собою генетичний матеріал.

Джеймс Уотсон і Френсіс Крік у Кавендишській лабораторії Кембріджського університету показали, що ДНК складається з двох полінуклеотидних ланцюгів. Кожний ланцюг закручений в спіраль вправо, і обидві вони звиті разом, тобто закручені вправо навколо однеї і тієї ж вісі, утворюючи подвійну спіраль (*вторинна структура ДНК*). Ланцюги антипаралельні, тобто направлені в протилежні сторони, так що 3'-кінець одного ланцюга розташовується навпроти 5'-кінця іншої (згадайте 3',5'-фосфодієфірні містки). Кожен ланцюг складається із цукрофосфатного остова, вздовж якого перпендикулярно довгій осі подвійної спіралі розташовуються основи; основи двох протилежних ланцюгів подвійної спіралі зв'язані між собою водневими зв'язками. Відстань між сусідніми азотистими основами становить 0,34 нм, крок спіралі дорівнює 3,4 нм і містить десять пар основ, а її діаметр – близько 2 нм. Ніяких обмежень стосовно послідовності нуклеотидів в одному ланцюгу не існує, але в силу правила спарювання основ ця послідовність в одному ланцюгу визначає собою послідовність нуклеотидів в другому ланцюгу. Тому ми говоримо, що два ланцюги подвійної спіралі *комплементарні* один одному.

Уотсон і Крік опублікували повідомлення про свою модель ДНК в журналі «Nature» в 1953 р., а в 1962 р. вони разом з Морісом Уілкінсоном були удостоєні за цю роботу Нобелівської премії.

Отже, Джеймс Уотсон і Френсіс Крік запропонували *модель організації ДНК*, відповідно до якої:

- 1) кожна молекула ДНК складається з двох антипаралельних полінуклеотидних ланцюгів, які утворюють подвійну спіраль;
- 2) кожний нуклеотид розташований у площині перпендикулярній до осі спіралі;
- 3) два полінуклеотидні ланцюги сполучені водневими зв'язками, які утворюються між нітратними основами різних ланцюгів;
- 4) взаємодія нітратних основ специфічна: пуринова основа може сполучатись тільки з піримідиною, і навпаки. Такий принцип сполучання основ називається *принципом компліментарності*;
- 5) послідовність основ одного полінуклеотидного ланцюга може значно варіювати, але послідовність їх у другому ланцюзі чітко компліментарна першій.

Це відкриття, яке показало, що наскільки явно структура може бути пов'язана з функцією вже на молекулярному рівні, дало потужний поштовх розвитку молекулярної біології.

Принцип компліментарності лежить в основі здатності молекули ДНК до самоподвоєння (реплікації). Послідовність нуклеотидів у новоствореному ланцюзі визначатиметься їхньою послідовністю у ланцюзі первинної молекули ДНК, яка слугує формою (*матрицею*). Отже, завдяки тому, що в дочірніх молекулах ДНК один ланцюг успадковується від материнської молекули, а другий - синтезується заново, вони є точною копією материнської ДНК.

За певних умов (дія кислот, лугів, високої температури тощо) відбувається процес *денатурації ДНК* — розривання водневих зв'язків між комплементарними нітратними основами різних полінуклеотидних ланцюгів. При цьому ДНК повністю або частково розпадається на окремі ланцюги, через що втрачає свою біологічну активність. Денатурована ДНК після припинення дії факторів, які її спричиняють, може поновити свою структуру завдяки відновленню водневих зв'язків між комплементарними нуклеотидами (*процес ренатурації ДНК*).

Лінійна ДНК має форму видовженої, компактно скрученої молекули. Наприклад, довжина молекули ДНК найбільшої хромосоми людини дорівнює приблизно 8 см, але вона укладена таким чином, що міститься в хромосомі завдовжки лише приблизно 5 нм. Це стає можливим завдяки просторовому ущільненню дволанцюгової спіралі ДНК з утворенням тримірної структури — *суперспіралі* (*третинна структура ДНК*). Така будова характерна для ДНК хромосом еукаріот і взаємодією між ДНК і ядерними білками. У багатьох прокаріотів, деяких вірусів, а також у мітохондріях і хлоропластах еукаріотів ДНК з білками не взаємодіє і має кільцеву структуру.

Функції ДНК:

1. *Передача спадкової інформації.* Спадкоємність генетичного матеріалу в поколіннях клітин та організмів забезпечується реплікацією молекул ДНК. *Реплікація* — це процес матричного синтезу молекули ДНК на матриці — молекулі ДНК. У результаті цього складного процесу, що здійснюється за допомогою ферментів, утворюються дві подвійні спіралі ДНК — дочірні молекули, що нічим не відрізняються одна від одної та від вихідної материнської молекули ДНК. Реплікація відбувається у клітині перед поділом, тому кожна дочірня клітина отримує такі самі молекули ДНК, які мала материнська клітина. Процес реплікації базується на принципах компліментарності і напівконсервативності.

2. *Принцип комплементарності.* Кожний із двох ланцюгів материнської молекули ДНК слугує матрицею, тобто основою, для синтезу комплементарного ланцюга, що доповнює його.

3. *Принцип напівконсервативності.* У результаті реплікації утворюються дві подвійні дочірні спіралі, кожна з яких зберігає в незмінному вигляді один полінуклеотидний ланцюг материнської ДНК. Другий полінуклеотидний ланцюг дочірньої молекули синтезується з нуклеотидів заново за принципом комплементарності нітратних основ.

4. *Реалізація спадкової інформації.* Оскільки молекула ДНК може сама себе відтворювати, то вона може виконувати роль молекули, що передає генетичну інформацію наступному поколінню. Для цього в природі існує особливий спосіб запису — генетичний код.

3. РНК. СТРУКТУРА. ФУНКЦІЇ

Молекули рибонуклеїнових кислот (РНК) мають подібну до ДНК будову, але складаються лише з одного ланцюга. У деяких вірусів трапляються і дволанцюгові РНК. Відомо три основні типи РНК: *інформаційна*, або матрична (іРНК, або мРНК), *транспортна* (тРНК) і *рибосомна* (рРНК). Вони розрізняються місцем розташування в клітині, формою, розмірами та функціями.

Інформаційна РНК синтезується в ядрі клітини на матриці одного з ланцюгів ДНК, тобто є комплементарною певному її фрагменту. Вона переносить спадкову інформацію від ДНК до місця синтезу молекули білка, а також бере безпосередню участь у її збиранні. Частка іРНК становить приблизно 2% загальної кількості РНК клітини. Вторинна і третинна структури іРНК формуються за допомогою водневих зв'язків, електростатичних та інших типів взаємодій. Молекула іРНК відносно нестабільна, вона швидко розпадається на нуклеотиди.

Транспортна РНК порівняно з інформаційною має менші розміри, її частка становить до 20% загальної кількості РНК у клітині. Вона приєднує до себе амінокислоти і переносить їх до місця синтезу білкової молекули. Кожну амінокислоту транспортує специфічна тРНК. Транспортна РНК має постійну вторинну структуру, яка за формою нагадує листок конюшини (має декілька «шпильок»). Така просторова структура зумовлена водневими зв'язками між комплементарними нуклеотидами. На одній із шпильок розташований нуклеотидний триплет – антикодон, на протилежному кінці – послідовність для специфічного зв'язування амінокислоти.

Амінокислота приєднується за допомогою ковалентного зв'язку до ділянки біля основи молекули тРНК.

Рибосомна РНК становить приблизно 80% загальної кількості РНК у клітині. Вона входить до складу особливих органел клітин усіх типів — рибосом. Взаємодіючи з білками, рРНК виконує структурну функцію і бере певну участь у процесах синтезу білків. Але в передачі спадкової інформації вона участі не бере.

У процесах реалізації спадкової інформації беруть участь молекули РНК трьох видів — іРНК, тРНК та рРНК. Усі вони синтезуються на матриці — молекулі ДНК. Процес синтезу всіх видів РНК на матриці ДНК називається *транскрипцією*. Транскрипція, як і реплікація, здійснюється за принципом компліментарності нітратних основ. Наступний етап реалізації спадкової інформації — трансляція.

Трансляція — це процес синтезу білка на матриці — молекулі іРНК. У синтезі білка беруть участь рибосоми, тРНК, ферменти, амінокислоти, молекули АТФ тощо. Таким чином, завдяки унікальній будові нуклеїнові кислоти здатні до збереження, відтворення та передавання генетичної інформації.

Отже, різні типи РНК являють собою єдину функціональну систему, яка спрямована на реалізацію спадкової інформації через синтез білка. Молекули РНК знаходяться в ядрі, цитоплазмі, рибосомах, мітохондріях і пластидах клітин. Усі типи РНК, за винятком генетичної РНК вірусів, не здатні до самоподвоєння і самозбирання.

4. АДЕНОЗИНТРИФОСФАТНА КИСЛОТА (АТФ)

Аденозинтрифосфатна кислота (АТФ) за будовою подібна до нуклеотидів, із яких складаються РНК. АТФ, яка міститься у великій кількості у м'язах – одна з найважливіших для організму речовин, джерело енергії для здійснення біохімічних реакцій (наприклад, тих, що відбуваються при скороченні м'язів). Живі організми використовують АТФ у широкому діапазоні. По суті скрізь, де є життя, присутня і АТФ.

Молекула АТФ складається з моносахариду рибози, нітратної основи аденіну і трьох послідовно зв'язаних залишків фосфатної кислоти.

Основна функція АТФ полягає в акумуляції енергії, що виділяється під час різних біохімічних реакцій (розщеплення вуглеводів і жирів, фотосинтезу). Численні процеси, які відбуваються в клітині (проведення нервового імпульсу, м'язове скорочення, транспорт речовин, синтез білка), вимагають надходження енергії, які міститься в хімічних зв'язках молекули АТФ. Зв'язки, під час розриву яких виділяється велика кількість енергії, називаються *макроергічними*.

АТФ виконує свою функцію шляхом ферментативного відщеплення кінцевої фосфатної групи і перетворюється на аденозиндифосфатну кислоту (АДФ). При цьому звільняється приблизно 42 кДж енергії. Коли ж від молекули АТФ відщепляються два залишки фосфатної кислоти, вона перетворюється на аденозинмонофосфатну кислоту (АМФ). При цьому енергії звільняється вже до 84 кДж.

Відокремлена фосфатна група може потім знову приєднатися до АДФ з утворенням АТФ. При цьому використовується енергія, яка виділяється в результаті розщеплення, наприклад, вуглеводів і ліпідів.

5. БІОЛОГІЧНО АКТИВНІ РЕЧОВИНИ (ВІТАМІНИ, ГОРМОНИ ТА ФІТОГОРМОНИ, АЛКАЛОЇДИ ТА АНТИБІОТИКИ)

Біологічно активні речовини є особливою групою органічних сполук. Вони регулюють процеси обміну речовин, росту і розвитку організмів, слугують для захисту чи впливу на особин свого чи інших видів. Одна з груп біологічно активних речовин — це вітаміни.

Вітаміни - біологічно активні низькомолекулярні органічні сполуки, різні за хімічною природою. Вони потрібні для забезпечення процесів життєдіяльності всіх живих організмів. Вітаміни беруть участь в обміні речовин і перетворенні енергії здебільшого як компоненти складних ферментів.

Нині відомо приблизно 50 різних вітамінів і вітаміноподібних сполук. Основне джерело вітамінів для людини і тварин — продукти харчування переважно рослинного походження. Але є вітаміни, які містяться лише у продуктах тваринного походження (наприклад, вітаміни А і D). Деякі з вітамінів можуть у незначній кількості синтезуватися в організмі людини і тварин зі своїх попередників (провітамінів) у певних тканинах організму. Наприклад, вітамін D (зокрема D₃) утворюється у шкірі людини під впливом ультрафіолетового опромінення. Вітаміни в організмі людини і тварин можуть синтезувати симбіотичні мікроорганізми.

Якщо в організмі тривалий час не вистачає певних вітамінів, то розвивається захворювання гіповітаміноз, за їхньої повної відсутності - авітаміноз, а за надлишку -

гіпервітаміноз. Усі ці захворювання небезпечні для здоров'я людини та тварин. Гіпо- та авітамінози можуть виникати і внаслідок порушення обміну речовин, коли організм не сприймає певні вітаміни.

Вітаміни залежно від здатності розчинятись у воді або жирах поділяють на водорозчинні й жиророзчинні. До перших належать, наприклад, вітаміни груп В, С, а до других - А, D, К, вітамін Е.

Іншою групою біологічно активних речовин, які відіграють важливу роль у забезпеченні нормальної життєдіяльності організмів людини і тварин, є гормони.

Гормони — органічні речовини, здатні регулювати процеси обміну речовин і перетворення енергії, включаючись у цикл біохімічних реакцій, їх виробляють залози внутрішньої секреції людини, хребетних і безхребетних тварин. Так само діють і нейрогормони, які виробляються певними нервовими клітинами (наприклад, адреналін і норадреналін). Як і гормони, нейрогормони надходять у кров чи інші рідини тіла. Вони беруть участь у регуляції обміну речовин, діяльності залоз внутрішньої секреції, підтриманні тонуусу непосмугованої мускулатури та сталості внутрішнього середовища організму тощо.

Хімічна природа гормонів і нейрогормонів може бути різною. Так, гормон росту (виробляє гіпофіз), інсулін, глюкагон (гормони підшлункової залози) мають білкову природу; тироксин (гормон щитоподібної залози), адреналін, норадреналін (виробляють надниркові залози) є похідними амінокислот, статеві гормони мають ліпідну природу.

Порівняно з роботою нервової системи, яка забезпечує передачу сигналів на значні відстані за короткий час, гормони діють повільніше, проте їхня дія триваліша.

Характерними особливостями дії гормонів і нейрогормонів є такі:

- висока біологічна активність, тобто ці сполуки впливають на клітини, тканини і органи в незначних концентраціях;
- висока специфічність дії гормонів та нейрогормонів полягає у впливові лише на певні процеси, що відбуваються в тих чи інших тканинах і органах;
- дистанційність дії, тобто гормони і нейрогормони з током крові можуть переноситися на значні відстані від місця їхнього утворення до клітин-мішеней;
- відносно короткий час існування в організмі: декілька хвилин або годин, після чого певний гормон або нейрогормон втрачає свою активність під впливом специфічного ферменту.

Під контролем гормонів і нейрогормонів відбуваються всі етапи індивідуального розвитку людини і тварин, а також усі процеси життєдіяльності.

Біологічно активними речовинами, які виробляються в організмі рослин і грибів, є *фітогормони* та *алкалоїди*.

У вищих рослин і грибів життєві функції регулюють фітогормони. Ці біологічно активні речовини мають різну хімічну будову і утворюються у певних клітинах. Як і гормони тварин, вони в малих кількостях регулюють процеси обміну речовин, координують індивідуальний розвиток. Фітогормони впливають майже на всі процеси розвитку рослин: поділ і ріст клітин, диференціювання тканин, формування органів, розвиток бруньок, проростання насіння тощо. Одні з фітогормонів стимулюють ці процеси, інші, навпаки, гальмують.

Алкалоїди — органічні сполуки переважно рослинного походження, які часто містять нітроген. Більшість алкалоїдів отруйні для тварин і людини, а деякі з них здатні справляти на організм наркотичну дію (наприклад, нікотин, морфін). Ці сполуки виявлено у понад 2 500 видів рослин (переважно з родин Пасльонові, Лілійні, Макові, Конопляні). Вважають, що алкалоїди захищають рослини від поїдання їх тваринами.

Значну кількість алкалоїдів використовують у медицині. Наприклад, алкалоїд хінін застосовують при лікуванні малярії: він пригнічує життєдіяльність малярійного плазмодія в еритроцитах людини.

Особлива група біологічно активних сполук — *антибіотики*. Це біологічно активні сполуки, які виробляють мікроорганізми. Вони впливають на клітини інших мікроорганізмів, гальмуючи їхній розвиток або вбиваючи їх.

Людина широко застосовує антибіотики для лікування захворювань, які спричиняють хвороботворні бактерії або гриби (пеніцилін, тетрациклін, цефалоспорин, ністатин тощо). Деякі антибіотики гальмують ріст злоякісних пухлин, пригнічуючи розмноження ракових клітин.

ЛЕКЦІЯ 6. ЗАГАЛЬНА БУДОВА КЛІТИНИ. ПОРІВНЯННЯ БУДОВИ КЛІТИН ПРОКАРІОТІВ І ЕУКАРІОТІВ. КЛІТИННІ МЕМБРАНИ. ЦИТОПЛАЗМА

План

1. Загальна будова рослинної і тваринної клітини.
2. Порівняння будови клітин прокаріотів і еукаріотів.
3. Структури, спільні для рослинних і тваринних клітин: клітинні мембрани, клітинні контакти, цитоплазма.

Ключові слова: еукаріоти, прокаріоти, еволюція, мембрана, гідрофільність, гідрофобність, поверхневий апарат клітини, клітинна стінка, глікокалікс, цитоплазма, гіалоплазма, органели, цитоскелет.

1. ЗАГАЛЬНА БУДОВА РОСЛИННОЇ І ТВАРИННОЇ КЛІТИН

Клітини живих організмів складаються з поверхневого апарату, цитоплазми і ядра. Лише клітини бактерій і ціанобактерій не мають ядра. Внутрішній вміст клітини оточує *поверхневий апарат*. До його складу входять плазматична мембрана, надмембранні та підмембранні структури. Надмембранною структурою тваринних клітин є *глікокалікс*, а рослинних клітин – оболонка або клітинна стінка (в основному складається з целюлози).

Глікокалікс – утворення на поверхні мембрани, властиве тваринним клітинам. Він утворений молекулами полісахаридів, які з'єднані з білками та ліпідами мембрани і оточують її на зразок «антен». Завдяки глікокаліксу між клітинами при утворенні тканин виникають контакти. Ця властивість клітин лежить в основі явища тканинної сумісності. Функція «антен» пов'язана з розпізнаванням зовнішніх сигналів.

Клітинна оболонка властива клітинам рослин, грибів, бактерій. Це мертве утворення, що розміщується на поверхні плазматичної мембрани. Клітинна оболонка повністю проникна для води та газів. До її складу в рослинній клітині входять целюлоза, геміцелюлози, пектин.

Плазмодесми – тяжі цитоплазми, які з'єднують між собою рослинні клітини.

Функції клітинної оболонки: захищає вміст клітини, відіграє роль зовнішнього скелета.

Поверхневий апарат відокремлює внутрішній вміст клітини та захищає його від несприятливих умов довкілля, забезпечує обмін речовин між клітиною і навколишнім природним середовищем.

Підмембранні комплекси клітини – мікронитки, мікротрубочки, пелікула. І цитоплазмі всіх клітин є внутрішній *цитоскелет (каркас)*, що складатися з мікротрубочок, мікрофіламентів і мікротрабекулярної системи.

Цитоскелет визначає форму клітини, бере участь у рухах клітини, її поділі та внутрішньоклітинному транспорті речовин і органел.

Мікротрубочки є в усіх еукаріотичних клітинах і являють собою порожнисті нерозгалужені циліндри. Це дуже тонкі структури. Їх зовнішній діаметр не

перевищує 30 нм а товщина стінки становить 5 нм. Завдовжки вони можуть сягати декількох мікрометрів. Цитоплазматичні мікротрубочки утворюються з молекул глобулярного білка *тубуліну* (одну субодиницю утворюють дві молекули білка).

Мікротрубочки разом із мікротрабекулярною системою виконують опорну функцію в клітині, надаючи їй певної форми (при обробці клітин колхіцином руйнуються). Вони також утворюють веретено поділу та забезпечують розходження хромосом до полюсів клітини, а також відповідають за переміщення клітинних органел: завдяки їм останні спрямовуються в потрібне місце.

Мікрофіламенти являють собою тонкі нитки (діаметром 6 нм), розташовані у всій цитоплазмі клітини, особливо їх багато в поверхневому шарі цитоплазми, у псевдоніжках рухомих клітин, де вони утворюють щільну мережу тонких ниток, які перехрещуються в різних напрямках.

До підмембранних компонентів належить також *пелікула*, що являє собою ущільнений зовнішній шар цитоплазми багатьох найпростіших (евглени, інфузорії тощо). Пелікула забезпечує відносну сталість форми клітини і надає міцності поверхневому апарату.

2. ПОРІВНЯННЯ БУДОВИ КЛІТИН ПРОКАРІОТІВ І ЕУКАРІОТІВ

Клітини всіх живих організмів за структурно-функціональними особливостями можна поділити на дві великі групи: еукаріотичні і прокаріотичні. Структурними компонентами еукаріотичних клітин є плазматична мембрана, клітинні органели, ядро. Прокаріотичні клітини не мають ядра та деяких органел (мітохондрій, ендоплазматичного ретикулуму, апарату Гольджі). До прокаріотів належать бактерії і ціанобактерії, до еукаріотів – протисти, гриби, рослини і тварини.

Клітини прокаріотів мають відносно просту будову. В прокаріотичній клітині немає справжнього ядра, ядерця і хромосом. Замість клітинного ядра є його еквівалент – *нуклеоїд*, який позбавлений оболонки і складається з однієї єдиної кільцевої молекули ДНК, зв'язаної з дуже невеликою кількістю білка. Саме ця ознака є вирішальною при поділі клітин на прокаріотичні (доядерні) та еукаріотичні (ядерні). Прокаріотичні клітини не мають внутрішніх мембран, окрім вгнутостей плазма леми. Це означає, що у них відсутні такі органели, як мітохондрії, ендоплазматична сітка, хлоропласти, лізосоми і комплекс Гольджі, які оточені мембраною і є в еукаріотичній клітині. Немає також вакуолей. З органел там є лише дрібніші, ніж у клітинах еукаріотів, рибосоми.

Клітини прокаріотів вкриті щільною клітинною стінкою і часто слизовою капсулою. До складу клітинної стінки входить *муреїн* (пептидоглікан). Плазматична мембрана може вгинатися всередину цитоплазми, утворюючи *мезосоми*. На мембранах мезосом розташовані окисно-відновні ферменти, а у фотосинтезуючих прокаріотів – ще й відповідні пігменти. Завдяки цьому такі мембрани здатні виконувати функції мітохондрій, хлоропластів та інших органел. Нестатеве розмноження прокаріотів здійснюється простим поділом клітин навпіл.

Еукаріотичні клітини мають складнішу будову. Перш за все еукаріотичні клітини розділені численними внутрішніми мембранами на реакційні простори -

компартаменти. В цих відсіках одночасно і незалежно одна від одної здійснюються різні хімічні реакції.

У клітині головні функції розподілені між ядром і різними органелами, такими як мітохондрії, рибосоми, комплекс Гольджі та ін. Клітинне ядро, мітохондрії та пластиди чітко відмежовані від решти цитоплазми оболонкою з двох мембран. В ядрі знаходиться генетичний матеріал клітин (ДНК і пов'язані з нею речовини). Хлоропласти у рослин слугують здебільшого для вловлювання енергії сонячного світла і перетворення її в процесі фотосинтезу на хімічну енергію сонячного світла і перетворення її в процесі фотосинтезу на хімічну енергію вуглеводів, а мітохондрії – для вироблення енергії шляхом розщеплення вуглеводів, жирів, білків та інших органічних сполук.

Мембранні системи цитоплазми клітини еукаріотів – ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі – беруть участь у упаковці макромолекул, необхідних для здійснення процесів життєдіяльності клітини. Вакуолі, лізосоми і пероксисоми виконують специфічні для кожної з цих органел функції. Тільки рибосоми, хромосоми, мікротрубочки та мікрофіламенти мають немембранне походження. Поділ еукаріотичних клітин відбувається шляхом мітозу.

3. СТРУКТУРИ, СПІЛЬНІ ДЛЯ РОСЛИННИХ І ТВАРИННИХ КЛІТИН: КЛІТИННІ МЕМБРАНИ, КЛІТИННІ КОНТАКТИ, ЦИТОПЛАЗМА

Виникнення плазматичної мембрани було вирішальним етапом у зародженні найдавніших форм життя – без мембран існування життя неможливе. Плазматична мембрана, що оточує кожну клітину, визначає її розмір і забезпечує збереження суттєвих розбіжностей між клітиною, речовиною та навколишнім середовищем. Але мембрана – це не просто механічна перегородка. Вона служить також надвибірковим фільтром, який підтримує різницю концентрацій іонів по обидва її боки і дає змогу поживним речовинам проникати всередину клітини, а продуктам виділення виходити назовні. Мембрани оточують не тільки цитоплазму, а й ядро, мітохондрії та пластиди, утворюють лабіринт ендоплазматичного ретикулуму та купки сплюснених пухирців, з яких складається комплекс Гольджі, оточують також лізосоми, пероксисоми та великі вакуолі.

Клітинні мембрани відіграють важливу роль за рядом причин. Вони відділяють клітинний вміст від зовнішнього середовища, регулюють обмін між клітиною і середовищем і розділяють клітини на відсіки, які призначені для тих чи інших спеціалізованих метаболічних шляхів. Деякі хімічні реакції, зокрема світлові реакції фотосинтезу в хлоропластах або окисне фосфорилування в процесі дихання в мітохондріях, відбуваються на самих мембранах. Тут же на мембранах розташовуються і рецепторні ділянки для розпізнавання зовнішніх стимулів (гормонів або інших хімічних речовин), що надходять з зовнішнього середовища або з іншої частини самого організму.

Плазматична мембрана, або плазмалема, - найбільш стала, основна, універсальна для всіх клітин система поверхневого апарату. Вона являє собою тонку (6-10 нм), але доволі щільну плівку, яка вкриває всю клітину. Клітинні мембрани володіють вибірковою проникністю: через них повільно дифундують глюкоза,

амінокислоти, жирні кислоти, гліцерил і іони, причому самі мембрани у відомій мірі активно регулюють цей процес – одні речовини пропускають, а інші ні.

Мембрани складаються майже повністю із білків і ліпідів.

Ліпіди в мембранах представлені фосфоліпідами, гліколіпідами і стеролами.

З появою електронного мікроскопу вперше відкрилась можливість познайомитись з будовою мембран, і тоді виявилось, що плазматична мембрана як тваринних, так і рослинних клітин виглядає саме як тришарова (*триламінарна*) структура.

Модель будови біологічних мембран у 1972 році запропонували Д.Сінгер і Г. Ніколсон, і вона дістала назву рідинно-мозаїчної. Згідно з якою білкові молекули, що плавають в рідкому ліпідному бішарі, утворюють в ньому як би своєрідну мозаїку.

В цій моделі ліпідний бішар розглядається як елементарна мембрана, але тут він представлений як динамічна структура; білки плавають в цьому ліпідному «морі» подібно до остовів – інколи вільно, а інколи як би на прив'язі – їх утримують мікрофіламенти, що проникають в цитоплазму. Ліпіди також можуть переміщатись, змінюючи своє положення. У ліпідний матрикс включені молекули холестеролу, які виконують стабілізуючу функцію шляхом зменшення текучості мембран.

У ліпідний бішар занурені численні білкові молекули. Білки, які наскрізь пронизують бішар, називаються *інтегральними (трансмембранними)*, а мембрани, що розташовані на зовнішній або внутрішній поверхні, - *периферичними*. Зазвичай у білків є гідрофобні ділянки, що взаємодіють з ліпідами, і гідрофільні ділянки, що знаходяться на поверхні мембрани в контакті з водним вмістом клітини. В клітинних мембранах зустрічаються тисячі різних білків. Деякі наприклад діють як *переносники*, транспортуючи через мембрану ті чи інші речовини. Такі переносники можуть входити як складова частина в який-небудь активний насосний механізм. У білкових молекулах або між сусідніми білковими молекулами є гідрофільні *канали* або *пори*. Ці пори пронизують мембрану, так що через них крізь мембрану можуть проходити полярні молекули, які без таких пор пройти не могли б - ліпідний компонент мембрани не пропустив би їх у клітину.

В мембранах утримуються ферменти білки, специфічні рецептори, переносники електронів, перетворювачі енергії, що приймають участь у фотосинтезі і диханні і т.д. Крім того, в мембранах є глікопротеїни. У них на вільних поверхнях знаходяться глікозильні групи – розгалужені олігосахаридні ланцюги, що нагадують антени. Функція «антен» пов'язана з розпізнаванням зовнішніх сигналів. Розпізнавальні ділянки двох сусідніх клітин можуть, н-д, зв'язуватись одна з одною, забезпечуючи зчеплення клітин. Завдяки цьому клітини вірно орієнтуються і утворюють тканини в ході диференціювання. З розпізнаванням також пов'язана і діяльність різних регуляторних систем, а також імунна відповідь, в якій глікопротеїни відіграють роль антигенів.

Білки відповідають за пізнавання сигнальних молекул (рецепторну функцію часто використовують глікопротеїни), за зв'язок плазмалеми із цитоскелетом і з міжклітинною речовиною, за вибіркового транспорт речовин.

Склад мембранних ліпідів варіює, і це впливає на такі їх властивості як рідкий стан і проникність; зазвичай мембранні ліпіди за своєю консистенцією нагадують

оливкову олію. У ненасичених ліпідів в вуглеводневих хвостах молекул є так звані «злами», які попереджають дуже щільну упаковку молекул і роблять структуру мембрани більш рихлою, більш «рідкою».

Зі збільшенням довжини вуглеводневих хвостів ліпідних молекул мембрана також стає більш рідкою; в певних межах рідкий її стан регулює ліпід холестерол.

Від рідкого стану залежить активність мембран, і зокрема, легкість сполучення окремих мембран одна з одною, а також активність зв'язаних з мембраною ферментів і транспорт білків.

Загальна характеристика клітинних мембран.

1. Різні типи мембран відрізняються за своєю товщиною, але в більшості випадків товщина мембран складає 5-10 нм, наприклад, товщина плазматичної мембрани дорівнює 7,5 нм.

2. Мембрани – це ліпопротеїнові структури (ліпід + білок). До деяких ліпідних і білкових молекул на зовнішніх поверхнях приєднані вуглеводні компоненти (глікозильні групи). Зазвичай на долю вуглецю в мембрані припадає від 3 до 10 %.

3. Ліпіди спонтанно утворюють бішар. Це пояснюється тим, що їх молекули мають полярні голови і неполярні хвости.

4. Мембранні білки виконують різноманітні функції.

5. Глікозильні групи пов'язані з механізмом розпізнання.

6. Дві сторони мембрани можуть різнитись між собою за складом, і властивостями.

7. Мембранні ліпіди і білки швидко дифундують в латеральному напрямку (в площині мембрани), якщо тільки вони не закріплені або не обмежені у своєму русі.

Функції мембрани:

1. *Бар'єрна (захисна)*- забезпечує асиметричний розподіл речовин між внутрішньоклітинним і позаклітинним середовищами.

2. *Транспортна* – визначає вибіркоче надходження молекул до клітини та з клітини.

3. *Рецепторна* – уловлює та підсилює сигнали, акодвані в хімічній структурі гормонів, медіаторів.

4. *Комунікативна* – здійснює контакт сусідніх клітин між собою і з позаклітинною речовиною.

Головна функція плазматичної мембрани полягає в регулюванні обміну різними речовинами між клітиною і навколишнім середовищем. Існує чотири основні механізми надходження речовин у клітину або виходу їх з неї назовні: дифузія, осмос, активний транспорт, ендо- або екзоцитоз. Два перших процеси носять пасивний характер, тобто не потребують затрат енергії; два останніх – активні процеси, пов'язані з використанням енергії.

За формування сполучень між сусідніми клітинами багатоклітинних організмів відповідають білкові комплекси. Розрізняють декілька типів *міжклітинних контактів*.

Щільні (замикаючі) сполучення утворені особливими білками, молекули яких проймають обидві мембрани контактуючих клітин. Ці контакти так тісно зчіплюють

клітини, що дифузія більшості молекул через міжклітинні простори практично неможлива.

Щілинні контакти побудовані з інтегральних білків, що формують циліндричні канали, - *конексони*. Конексони взаємодіючих клітин знаходяться один навпроти одного, так, що формується наскрізна пора між цитоплазмами, через яку клітини можуть обмінюватись невеликими молекулами.

Десмосоми – найміцніші з'єднання, в яких мембрани сусідніх клітин зшиті пучками поперечних білкових волокон, які проникають глибоко в цитоплазму.

Плазмодесми зустрічаються тільки у рослин і є єдиним типом контактів між рослинними клітинами. Кожна плазмодесма являє собою канал, вистелений плазма лемою, яка безперервно переходить із клітини в клітину. Канал заповнений цитоплазмою, так що цитоплазми контактуючих клітин утворюють єдине ціле.

Живе вмістиме еукаріотичних клітин складається із ядра і цитоплазми, які разом утворюють «*протоплазму*». Цитоплазма складається з водянистої основної речовини і різноманітних органел, що знаходяться в ній. Крім того, в ній присутні різні включення – нерозчинні відходи метаболічних процесів і запасні речовини.

Цитоплазма – обов'язкова складова клітини, внутрішнє напіввідкрите середовище клітини, розташоване між плазматичною мембраною і ядром. Має відносно сталі будову, хімічний склад і фізичні властивості. В ній розташовані всі органоїди. Розчинна частина цитоплазми (*цитозоль*) заповнює простір між органоїдами. У цитоплазмі містяться солі, цукри, амінокислоти, білки, ферменти, іони, АТФ тощо. Цитоплазма, що оточує ці органели, називається *цитозолем*. Він пронизаний густою сіткою білкових молекул, які складають цитоскелет. Цитоплазма є матриксом для всіх клітинних елементів, забезпечує взаємодію всіх клітинних структур, у ній відбуваються різноманітні хімічні реакції, по цитоплазмі речовини переміщуються в клітині, а також із клітини в клітину.

Функції цитоплазми:

- *комунікативна* – забезпечує зв'язок різних частин клітини (компраментів) між собою.

- *гомеостатична* – підтримує сталість хімічного складу та фізичних властивостей усередині клітини.

- *транспортна* – забезпечує перенесення біомолекул між органелами.

До складу цитоплазми входять: матрикс (гіалоплазма), цитоскелет, органели та включення. Гіалоплазма забезпечує взаємодію ядра і органоїдів, виконує транспортну функцію, у ній відбуваються процеси пластичного і енергетичного обміну. Цитоскелет, або внутрішньоклітинний скелет, - система білкових утворів – мікротрубочок і мікрониток – виконує в клітині опорну функцію, бере участь у зміні форми клітини та її русі, забезпечує певне розташування ферментів у клітині. Елемети цитоскелета виконують опорну функції, сприяють закріпленню органоїдів у певному положенні, а також сприяють їх переміщенню.

Частіше всього ми спостерігаємо цитоплазму в статичному стані – в клітинах, убитих і підготовлених до мікроскопування. Якщо ж нам вдається спостерігати живу цитоплазму, то зазвичай кидається в очі її активність: помітний рух органел, а інколи і явище, що називається *током цитоплазми* або *циклозом*.

Органели (органоїди) – постійні клітинні структури, кожна з яких виконує певні функції, що забезпечують виконання специфічних функцій у процесі життєдіяльності клітини.

Органели еукаріотів поділяються на *мембранні* і *немембранні*. Перші у свою чергу можуть бути двомембранними, відокремленими від цитозолу зовнішньою і внутрішньою мембранами (мітохондрії, пластиди) і одномембранними, оточеними однією мембраною (ендоплазматична сітка апарат (комплекс) Гольджі, лізосоми, вакуолі). До структури немембранних органоїдів мембрани не входять (клітинний центр, рибосоми), органели руху (джгутики, війки, псевдоподії, міофібрили).

Клітинні включення – компоненти клітини цитоплазми, які становлять собою відкладення речовин, тимчасово виведених з метаболізму, або кінцевих продуктів метаболізму. Це тимчасові структури клітини. До них належать запасні сполуки чи кінцеві продукти обміну речовини: краплини жиру, зерна крохмалю і глікогену, кристали солей.

Питання для контролю знань

1. Що таке клітина?
2. Як довести, що клітина – це основна структурно-функціональна одиниця живого?
3. Які основні складові компоненти клітин ви знаєте?
4. Які особливості будови клітин прокариот?
5. Які особливості будови клітин еукаріот?
6. Чим можна пояснити простішу будову клітин прокариот порівняно з клітинами еукаріот?
7. Який хімічний склад біологічних мембран?
8. Яка будова біологічних мембран?
9. Назвіть основні функції та властивості плазматичної мембрани?
10. Якими способами може відбуватись транспорт речовин через плазматичну мембрану?
11. Які будова та функції над мембранних структур клітин тварин, рослин та грибів?
12. Що таке цитоскелет? Які його функції?
13. Що таке компартменти?
14. Що таке цитоплазма і які її функції?
15. Що таке гіалоплазма? Який її склад?
16. Які види клітинних контактів ви знаєте?

Перелік використаних літературних джерел: [2], [5], [6], [7], [9], [10], [11], [12], [13], [14].

ЛЕКЦІЯ 7. БУДОВА КЛІТИНИ. ОРГАНЕЛИ КЛІТИНИ. СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ

План

1. Структури, спільні для рослинних і тваринних клітин.
2. Структури, властиві рослинним клітинам.

Ключові слова: ядро, ядерна оболонка, ядерце, одномембранні органели (ендоплазматична сітка, апарат Гольджі, лізосоми, вакуолі), двомембранні органели (мітохондрії, пластиди), клітинна стінка.

1. СТРУКТУРИ, СПІЛЬНІ ДЛЯ РОСЛИННИХ І ТВАРИННИХ КЛІТИН

Усі живі організми характеризуються виключно впорядкованою будовою і поведінкою. Ці процеси контролюються інформацією, яка зосереджується головним чином в ядрі еукаріотів і в ядерній ділянці (*нуклеоїді*) прокариотів. Генетична інформація в кожній клітині закодована у вигляді певної послідовності нуклеотидів у молекулах ДНК і РНК і становить її інформаційну систему.

Ядро – частина еукаріотичних, що несе спадкову інформацію, закладену в молекулі ДНК. Відтворення і зчитування цієї інформації здійснюється за допомогою специфічних ядерних ферментів.

Ядра є у всіх еукаріотичних клітинах, за виключенням зрілих члеників ситовидних трубок флоєми і зрілих еритроцитів ссавців. Більшість клітин мають одне ядро, інколи трапляють двоядерні (клітини печінки) і багатоядерні (багато протистів, водоростей і грибів, поперечносмугасті м'язи).

Завдяки тому, що ДНК знаходиться в ядрі клітин еукаріотів, воно є інформаційним центром, місцем, де зберігається і відтворюється спадкова інформація, що визначає всі ознаки даної клітини та організму в цілому. Ядро також є центром управління обміном речовин клітини, оскільки РНК, що в ньому утворюється, визначає, які білки, і в який час мають синтезуватися на рибосомах у цитоплазмі. Тому видалення ядра з клітини, як правило, веде до швидкої її загибелі.

Ядро необхідне для життя клітини, оскільки воно регулює всю її активність. Пов'язано це з тим, що ядро несе у собі генетичну (спадкову) інформацію, заключну в ДНК. ДНК володіє здатністю до реплікації, причому її реплікація передуює поділу ядра, так що дочірні ядра також отримують ДНК. Поділ ядра в свою чергу передуює клітинному поділу, завдяки чому і у всіх дочірніх клітинах є ядра. Ядро оточене ядерною оболонкою і містить хроматин, ядерце (або декілька ядерць) і нуклеоплазму.

Загальний план будови ядра однаковий у всіх клітин. Воно відокремлене від цитоплазми подвійною мембраною, або *ядерною оболонкою*. Зовнішня мембрана ядерної оболонки, яка межує з гіалоплазмою, має складчасту структуру у деяких місцях сполучається з каналами ендоплазматичної сітки, на якій розташовані рибосоми. Внутрішня мембрана, що контактує з нуклеоплазмою, не містить рибосом. Простір між мембранами ядерної оболонки називається *перинуклеарним*.

Ядерна оболонка пронизана великою кількістю пор діаметром близько 30-100 нм. Через ядерні пори проходить обмін різними речовинами між ядром і цитоплазмою, н-д, вихід в цитоплазму мРНК і рибосомних субчастинок або поступання в ядро рибосомних білків, нуклеотидів і молекул, що регулюють активність ДНК. Пори мають певну структуру, що являють собою результат злиття зовнішньої і внутрішньої мембран ядерної оболонки. Ця структура регулює проходження молекул через пору.

Вміст ядра являє собою желеподібний матрикс, що називається *нуклеоплазмою* (або *ядерним соком*). Вона заповнює простір між структурами ядра. В ній знаходяться одне або декілька ядерць, велика кількість РНК і ДНК, різноманітні білки, в тому числі і велика кількість ферментів ядра, а також вільні нуклеотиди, амінокислоти, проміжні продукти обміну речовин. Нуклеоплазма здійснює взаємозв'язок всіх ядерних структур.

Хроматин на забарвлених препаратах клітини в стані спокою являє собою сітку тонких фібрил і дрібних гранул. Під час поділу ядра хроматин забарблюється інтенсивніше, а значить, стає і більш помітним, що пояснюється його конденсацією – утворенням більш туго скручених (спіралізованих) ниток, які називаються *хромосомами*.

В інтерфазі хроматин переходить в більш диспергований стан. Частина його, однак, залишається щільно спаралізованою і також інтенсивно фарбується. Цю частину називають *гетерохроматином*. Гетерохроматин має вид характерних темних п'ятен, що розташовуються ближче до оболонки ядра. Інший, більш рихло спаралізований хроматин, локалізується ближче до центру ядра, називається *еухроматин*. Окремі нитки еухроматину дуже тонкі. В них міститься та ДНК, яка в інтерфазі генетично активна.

Ядерця – округлі, сильно ущільнені, не обмежені мембраною ділянки клітинного ядра діаметром 1-2 мкм і більше. Форма, розміри і кількість ядерць залежать від функціонального стану ядра: чим більше ядерце, тим вища активність ядра. В ядрі може міститись від 1 до 10 ядерць, а іноді, н-д у ядрах клітин дріжджів, їх немає зовсім. До складу ядерць входять близько 80% білка, 10-15 % РНК, деяка кількість ДНК та інших хімічних компонентів. Під час поділу ядра ядерця руйнуються. В кінці поділу ядерця знову формуються навколо певних ділянок хромосом – генів, які мають назву *ядерцеві організатори*. Під їх контролем здійснюється синтез рРНК та інших структурних компонентів ядерць. В ядерці РНК об'єднується з білком, внаслідок чого утворюються рибонуклеопротейди – попередники рибосом. Останні крізь пори ядерної оболонки переходять в цитоплазму, де й закінчується їхнє формування. Таким чином, ядерце є місцем синтезу РНК і само збирання рибосом.

Ендоплазматична сітка (ЕПС, ендоплазматичний ретикулум) – складна система мембран, яка пронизує цитоплазму всіх еукаріотичних клітин. Система дрібних вакуолей і каналців, сполучених один з одним і відмежованих від цитозолу однією мембраною. Мембрана ЕПС має численні складки, вигини й утворює одну безперервну поверхню, яка оточує єдину замкнену порожнину – порожнину ЕПС. Мембрана ЕПС переходить у зовнішню ядерну мембрану, складаючи з нею одне ціле. ЕПС складається з плоских мембранних мішечків – *цистерн*. Цистерна може бути

вкрита рибосомами і тоді вона матиме назву *зерниста (шорстка) ендоплазматична сітка*; якщо рибосом немає, вона називається *незерниста (гладенька) ендоплазматична сітка*. Іншими видами мембран, з яких складається ЕПС, є *розгалужені мембранні трубочки*, внутрішній простір яких містить велику кількість специфічних ферментів і *везикул* – маленьких, оточених мембраною пухирців, які переважно знаходяться поряд з цистернами і трубочками. Вони забезпечують перенесення тих речовин, що синтезуються.

Функції зернистої ендоплазматичної сітки пов'язані з транспортом білків, які синтезуються на рибосомах і розташовані на її поверхні. Синтезовані білки надходять всередину ЕПС, скручуються і набувають третинної структури.

Звичайний шлях білка – це шлях через зернисту ЕПС в апарат Гольджі, звідти він або виходить назовні клітини, або надходить до інших органел тієї самої клітини, наприклад до лізосом, або відкладається у вигляді запасних гранул. Шорсткий ЕПС розвинений у спеціалізованих клітинах, які секретують білки (клітини підшлункової залози, клітини, що продукують антитіла) або інтенсивно утворюють мембрани (палички сітківки ока).

Однією з важливих функцій незернистої ЕПС є синтез ліпідів. В епітелії кишечника незерниста ЕПС синтезує ліпіди з жирних кислот і гліцерину, які потім всмоктуються в стінки кишечника і потрапляють до апарату Гольджі для експорту. Стероїди (один з класу ліпідів) і вуглеводи також синтезуються на мембранах незернистої ЕПС. У клітинах печінки як зерниста, так і незерниста ЕПС беруть участь у процесах детоксикації отруйних речовин, які потім виводяться з клітини. Гладенька ЕПС переважає над шорскою у гепатоцитах, клітинах кіркової речовини надниркових залоз. Він добре розвинений у поперечно-смугастих м'язових волокнах, оскільки здатний поглинати йони кальцію із цитозолу, що призводить до розслаблення міофібрил під час кожного м'язового скорочення.

Функції обох типів ЕПС пов'язані з синтезом і транспортом речовин.

Апарат (комплекс) Гольджі – це група мембранних мішечків – *цистерн*, зв'язаних із системою пухирців (*пухирців Гольджі*), локалізованих біля клітинного ядра.

Він значно розвинений в секреторних клітинах. Внутрішній міжмембранний простір заповнений матриксом, який містить специфічні ферменти. Апарата Гольджі має дві зони: зону формування, куди за допомогою везикул надходить матеріал, який синтезується в ендоплазматичній сітці, і зону дозрівання, де формуються секрет і секреторні мішечки. Цей секрет накопичується на термінальних ділянках АГ, звідки відбруньковуються секреторні везикули. Як правило, такі везикули переносять секрет за межі клітини.

В рослинних клітинах виявляється ряд окремих стопок, що називаються *диктіосомами*. У тваринних клітинах частіше всього можна зустріти одну велику стопку.

На одному кінці стопки постійно утворюються нові цистерни шляхом злиття пухирців, що відбрунькувались, мабуть від гладкої ЕПС. Ця зовнішня, або формуюча, сторона стопки випукла, тоді як інша, внутрішня, де завершується дозрівання і де цистерни знову розпадаються на пухирці, має ввігнуту форму. Стопка

складається з багатьох цистерн, які поступова переміщуються від зовнішньої сторони до внутрішньої.

Функції апарату Гольджі:

- накопичення та модифікування макромолекул, які синтезувались в ЕПС;
- утворення складних секретів і секреторних везикул;
- синтез і модифікація вуглеводів, утворення глікопротеїдів;
- має важливе значення для оновлення цитоплазматичної мембрани завдяки утворенню мембранних везикул, які надалі зливаються з клітинною мембраною;
- утворення лізосом;
- утворення пероксидом.

Апарат Гольджі є головним регулятором руху макромолекул у клітині. Він збирає їх у транспортні везикули, розподіляє по клітині та за її межами.

Рибосоми – це невеликі гранулоподібні сферичні тільця, які мають маленькі розміри – від 15 до 35 нм. У період функціонування складаються з двох субодиниць. Рибосоми розташовуються в цитоплазмі або зв'язані з мембранами ЕПС.

Основною функцією рибосом є синтез білка.

Кожна рибосома складається з двох субодиниць – великої і малої. Субодиниці рибосом утворюються в ядерці і потім крізь ядерні пори окремо одна від одної надходять до цитоплазми. Їх кількість у цитоплазмі залежить від синтетичної активності клітини і може становити від сотні до тисяч на одну клітину. Найбільша кількість рибосом може бути в клітинах, які синтезують протеїни. Рибосоми різноманітних організмів – від бактерій до ссавців – характеризуються подібною структурою і складом. Кожна субодиниця складається з декількох молекул рРНК і десятків різновидів білків приблизно в однаковій пропорції. Маленька і велика субодиниці знаходяться в цитоплазмі поодиночки до тих пір, поки не будуть залучені до процесу біосинтезу білка. Вони об'єднуються одна з одною та молекулою іРНК у разі необхідності синтезу та знову розпадаються, коли процес закінчений.

Під час синтезу білка на рибосомах амінокислоти, з яких будується поліпептидний ланцюг, приєднуються до ростучого ланцюга послідовно одна за одною.

В еукаріотичних клітинах чітко видно дві популяції рибосом – вільні рибосоми і рибосоми, приєднані до ЕПС. Будова тих і інших ідентична, але частина рибосом зв'язана з ЕПС через білки, які вони синтезують.

В процесі синтезу білка рибосома переміщується вздовж нитевидної молекули мРНК. Процес йде більш ефективно, коли вздовж мРНК переміщується не одна рибосома, а одночасно багато рибосом, що нагадують намистини на нитці. Такі ланцюги рибосом називають *полірибосомами* або *полісомами*. На ЕПС поїсоми виявляють у вигляді характерних завитків.

Лізосоми – округлі одно мембранні мішечки, наповнені травними ферментами. В організмі під впливом цих гідролітичних ферментів відбувається травлення двох типів:

- *порожнинне* – у шлунку;
- *внутрішньоклітинне* – у лізосомах.

Виявляються у більшості еукаріотичних клітин, але особливо багато їх у тих тваринних клітинах, які мають здатність до фагоцитозу. Вони являють собою прості мембранні мішочки, наповнені гідролітичними ферментами – протеазами, нуклеазами, ліпазами і кислими фосфатазами. Вміст лізосом має кислу реакцію, і для лізосомних ферментів характерний низький рівень рН. Ці ферменти повинні бути ізольовані від інших клітинних компонентів і структур, бо вони їх можуть зруйнувати.

В рослинних клітинах роль лізосом можуть відігравати великі центральні вакуолі.

Розміщені в лізосомах ферменти синтезуються на шорсткій ЕПС і транспортуються до апарату Гольджі. Пізніше від нього відбруньковуються пухирці Гольджі, що містять ферменти, що були піддані необхідним перетворенням. Такі пухирці називаються *первинними лізосомами*. Вони виконують ряд функцій, пов'язаних головним чином із внутрішньоклітинним травленням, але інколи і з секрецією травних ферментів.

Такі первинні лізосоми зливаються з вакуолями, що відбрунькувались при фагоцитозі й піноцитозі. При цьому утворюється *вторинна лізосома*. Лізосомні ферменти перетравлюють вміст вакуоль, а неперетравлені рештки виводяться шляхом екзоцитозу. У багатоклітинних організмах неутілізовані відходи можуть не виводитись із клітини, а збиратись у залишкових тільцях.

Мітохондрії – це енергетичні станції клітини. Їх основна функція – синтез АТФ.

Мітохондрії перетворюють енергію хімічних зв'язків органічних речовин на енергію фосфатних зв'язків молекули АТФ, яку у клітині найзручніше використовувати для всіх видів життєдіяльності.

Мітохондрії – доволі великі овальні органели (0,2-2,0 мкм), вкриті двома мембранами. Вони містяться майже у всіх еукаріотичних клітинах за винятком анаеробних найпростіших та еритроцитів. Мітохондрії хаотично розміщені в цитоплазмі, але частіше їх можна виявити біля ядра або в місцях з високими потребами енергії. У м'язових клітинах вони розташовані між міофібрилами. Ці органели можуть змінювати свою структуру і форму, а також рухатись всередині клітини. Кількість мітохондрій може змінюватись від десятків до декількох тисяч залежно від активності клітини. Структура мітохондрій дещо відрізняється у різних типах клітин і тканин, але всі мітохондрії мають принципово однакову будову. Утворюються шляхом поділу. Під час поділу клітини вони більш менш рівномірно розподіляються між дочірніми клітинами.

Мітохондрія складається з *зовнішньої* і *внутрішньої* мембран, між якими є *міжмембранний простір*, і внутрішнього вмісту – *мітохондріального матриксу*.

Зовнішня мембрана – гладка, легко проникна для багатьох органічних молекул. Містить ферменти, які перетворюють речовини на реакційно здатні субстрати. Бере участь в утворенні між мембранного простору.

Внутрішня мембрана погано проникна для більшості речовин. Утворює випини всередину матрикса – *кристи*. У внутрішню мембрану вбудовані *ферменти дихального ланцюга*, що забезпечують синтез АТФ. Містить білки, які беруть участь у трьох важливих процесах: а) ферменти, які каталізують окисно-відновні реакції

дихального ланцюга і транспорту електронів; б) специфічні транспортні білки беруть участь у утворенні надлишку H^+ в між мембранному просторі; в) ферментативний комплекс АТФ – синтетази, що синтезує АТФ.

Матрикс – внутрішній простір мітохондрії, обмежений внутрішньою мембраною. Він містить сотні різноманітних ферментів, які беруть участь в руйнуванні органічних речовин навіть до CO_2 і H_2O . При цьому вивільняється енергія хімічних зв'язків між атомами молекул, яка в подальшому перетворюється в енергію макоергічних зв'язків в молекулі АТФ. В матриксі також є рибосоми і молекула мітохондріальної ДНК. ДНК і рибосоми забезпечують синтез необхідних цій органелі білків, які не утворюються в цитоплазмі. Матрикс є колоїдною системою, в якій

містяться:

- 1) кільцеві молекули ДНК (*мітохондріальний геном*) і ферментні системи, що забезпечують їхню реплікацію та транскрипцію;
- 2) різні види РНК (тРНК, іРНК); рибосоми, відмінні від рибосом цитоплазми;
- 3) метаболічні ферменти.

ДНК мітохондрій замкнута в кільце і представлена в кожній мітохондрії кількома копіями. Вона містить близько 40 генів (у ссавців), достатніх для кодування лише невеликої частини мітохондріальних білків. Більшість білків, що забезпечують функцію мітохондрій, кодуються ядерною ДНК і доправляються в матрикс із цитоплазми.

У мітохондріальному матриксі містяться ферменти, що забезпечують перебіг численних біохімічних процесів: реакцій циклу трикарбонних кислот; утворення ацетил-КоА з пірувату, розщеплення і синтезу жирних кислот.

Пероксисоми, або мікротільця, входять в число звичайних органел еукаріотичних клітин. Ці органели мають округлі обриси і оточені одинарною мембраною. Діаметр їх 0,3-1,5 мкм. Пероксисоми ведуть своє походження від ЕПР, з яким вони часто зберігають тісний зв'язок. Містять фермент *каталазу*, яка каталізує розклад пероксиду водню на воду і кисень. Перекис водню являє собою побічний продукт деяких окисних процесів, що протікають в клітині. Він дуже токсичний, тому повинен видаляться негайно. Пероксисоми тваринних клітин приймають участь в ряді метаболічних процесів, пов'язаних з окисненням, однак більш відомо про пероксисоми рослин. Їх можна розділити на три групи. *Гліоксисоми* приймають участь у перетворенні ліпідів в сахарозу деякому багатому оліями насінні. *Пероксисоми листків* відіграють важливу роль у фото диханні, будучи тісно пов'язані в цьому процесі з хлоропластами і мітохондріями. Також є ще одна група *неспеціалізованих пероксидом*, яка виявлена в інших тканинах.

Органіди руху. Псевдоподії (несправжні ніжки) утворюються шляхом вигину плазматичної мембрани. В основі амебоїдного руху – рух молекул скоротливих білків цитоплазми. Крім руху клітин, псевдоподії забезпечують також захоплення твердих поживних часток (фагоцитоз). Серед вільноживучих одноклітинних організмів псевдоподії має амеба. Вони також є у лейкоцитів ссавців. *Джгутики* (у рослин і тварин) і *війки* (у тварин) мають схожу будову - декілька (частіше 11) *мікротрубочок* здатні скорочуватись, і відрізняються одна від одної тільки довжиною. Зовні мікротрубочки покриті мембраною – продовженням плазмалеми. Головна функція

цих органел полягає в пересуванні клітин або в просуванні уздовж клітин частинок і рідини, що їх оточує. Так, за допомогою джгутиків пересуваються сперматозоїди; миготливим епітелієм з війчастих клітин покриті дихальні шляхи. Основа джгутика або війки закріплюється в цитоплазмі за допомогою *базального тільця*, яке являє собою центріоль.

Клітинний центр (центросома) – органела, яка складається з двох дрібних утворів – *центріолей* і променистої сфери навколо них. Локалізується під час інтерфази біля ядра, не має мембранної оболонки.

Клітинний центр визначає орієнтацію веретена поділу і розходження хромосом до полюсів клітини під час мітозу або мейозу. Крім того він бере участь у формуванні органоїдів руху – джгутиків і війок.

Локалізується під час інтерфази біля ядра, не має мембранної оболонки. Він складається з двох розташованих під прямим кутом одна до одної *центріолей*. Кожна центріоль – це циліндр завдовжки 0,3 мкм і діаметром 0,1 мкм, стінка якого утворена дев'ятьма групами білкових *мікротрубочок*. Центріолі оточені аморфним простором (хмарою) з білків, вуглеводів і невеликої кількості ліпідів, що відіграє важливу роль у прикріпленні ниточок веретена поділу. Важливою особливістю це тріолей є їхня здатність до автономного розмноження, яке не залежить від поділу клітини. Більшість клітин рослин не містять центріолей, і трубочки веретена поділу кріпляться до мембрани ЕПС.

Перед поділом клітини центріолі подвоюються (синтезується ще одна пара), розходяться в протилежні боки і формують *полюси клітини*, що ділиться. Вказані структури беруть участь у формуванні веретена поділу. Центріолі беруть участь в утворенні мікротрубочок цитоскелета. Вони також утворюють базальне тільце, яке лежить в основі джгутиків.

2. СТРУКТУРИ, ВЛАСТИВІ РОСЛИННИМ КЛІТИНАМ

В клітинах вищих рослин зустрічаються всі органели, що є у тваринних клітинах, за виключенням центріолей. Однак в них є і свої особливі структури: *клітинна стінка, вакуолі, пластиди*.

Рослинні клітини, подібно клітинам прокариот і грибів, заключні в порівняно жорстку клітинну стінку. Матеріал для побудови цієї клітинної стінки секретує сама заключна в неї жива клітина (*протопласт*). За своїм хімічним складом клітинні стінки рослин відрізняються від клітинних стінок прокариотів і грибів, але цим структурам властиві деякі загальні функції, а саме функції опору і захисту; крім того, і вони обмежують рухливість клітини. Клітинна стінка, що відкладається під час поділу клітин рослини, називається *первинною клітинною стінкою*. Пізніше в результаті потовщення вона може перетворитись на *вторинну клітинну стінку*.

Первинна клітинна стінка складається з целюлозних мікрофібрил, які занурені в матрикс, в склад якого входять складні полісахариди. Целюлоза також являє собою полісахарид. Особливо важливе значення для тієї ролі, яку целюлоза виконує в клітинних стінках, має її волокниста будова і висока міцність на розрив. Окремі молекули целюлози – це довгі полісахаридні ланцюги. Багато таких молекул, зшитих між собою поперечними водневими зв'язками, зібрані у міцні пучки, що називаються

мікрофібрилами. Занурені в матрикс мікрофібрили утворюють каркас клітинної стінки. Матрикс клітинної стінки складається з полісахаридів, які для зручності опису ділять на *пектини* і *геміцелюлози* в залежності від їх розчинності в різних розчинниках, що використовуються для їх екстракції. *Серединна пластинка*, яка скріплює стінки сусідніх клітин, складається з клейких студневидних пектатів магнія і кальція.

Клітинна оболонка властива клітинам рослин, грибів і бактерій. Це мертве утворення, що розміщується на поверхні плазматичної мембрани. Клітинна оболонка повністю проникна для води та газів. До її складу в рослинній клітині входять целюлоза, геміцелюлози, пектин.

До змін клітинної оболонки належать:

- здерев'яніння, що супроводжується її просоченням речовиною лігніном (це додає їй міцності);

- коркування – просочення суберином, що робить її непроникною для води і газів;

- кутинізація – просочена кутином – жироподібною речовиною, що оберігає рослини від надлишкового випаровування води;

- ослизнення, що захищає клітини водних рослин від вимивання;

- мінералізація – просочення клітинної оболонки сполуками сіліціуму, наприклад, у хвощів, осик.

Функції клітинної стінки:

1. Клітинні стінки забезпечують окремим клітинам і рослині в цілому механічну міцність і опору. В деяких тканинах міцність посилюється завдяки інтенсивній лігніфікації клітинних стінок.

2. Відносна жорсткість клітинних стінок і супротив розтягненню обумовлюють тургесцентність клітин, коли в них осмотичним шляхом поступає вода. Це посилює опорну функцію у рослин і слугує єдиним джерелом опори для трав'янистих рослин і таких органів, як листки. Клітинні стінки також запобігають клітини від розриву в гіпотонічному середовищі.

3. Орієнтація целюлозних мікрофібрил обмежує і в певній мірі регулює як ріст, так і форму клітин, оскільки від розташування цих мікрофібрил залежить здатність клітин до розтягнення.

4. Система зв'язаних один з одним клітинних стінок (*апопласт*) слугує головним шляхом, яким рухається вода і мінеральні речовини. Клітинні стінки скріплені між собою за допомогою серединних пластинок. В стінках є невеликі пори, крізь які проходять цитоплазматичні тяжі, що називаються *плазмодесмами*. Плазмодесми зв'язують живий вміст окремих клітин – об'єднують всі протопласти в єдину систему, в так званий *симпласт*.

5. Зовнішні клітинні стінки епідермальних клітин покриваються особливою плівкою – кутикулою, яка складається з соскоподібною речовини кутину, що знижує втрати води і зменшує ризик проникнення в рослину хвороботворних організмів. В пробковій тканині клітинні стінки після завершення вторинного росту пропитуються суберином, виконуючим подібну функцію.

6. Клітинні стінки судин ксилеми, трахеїд і ситовидних трубок (з ситовидними пластинками) пристосовані для подальшого транспорту речовин по рослині.

7. Стінки клітин ендодерми кореня просякнуті суберином і тому слугують бар'єром на шляху руху води.

8. У деяких клітин їх видозмінені стінки зберігають запаси поживних речовин; таким чином, наприклад, запасуються геміцелюлози в деяких насіннинах.

9. У передаточних клітин площа поверхні клітинних стінок збільшена і відповідно збільшена площа поверхні плазматичної мембрани, що підвищує ефективність переносу речовин шляхом активного транспорту.

Плазмодесми – тяжкі цитоплазми, які з'єднують між собою рослинні клітини.

Вакуоль являє собою наповнений рідиною мембранний пухирець, стінка якого складається з одинарної мембрани. В тваринних клітинах містяться порівняно невеликі вакуолі: фагоцитозні, травні, автофагічні і скоротливі. У меристематичних клітинах рослин виникає багато невеликих вакуолей із пухирцеподібних розширень ендоплазматичного ретикулуму. Збільшуючись, вони зливаються в одну центральну вакуоль, яка займає велику частину об'єму клітини (до 70-90%) і може бути пронизана тяжами цитоплазми. Мембрана, що її оточує, - *тонопласт* – завтовшки як мембрана ЕПР (4-6 нм) на відміну від товщої, щільнішої і менш проникної плазми. Вакуоля заповнена клітинним соком. Він являє собою водний розчин різних органічних і неорганічних речовин. Більшість з них – це продукти метаболізму протопласта, які можуть утворюватись і зникати у різні періоди життя клітини. Хімічний склад і концентрація клітинного соку дуже мінливі і залежать від виду рослини, органа, тканини і стану клітини. Клітинний сік деяких рослин містить фізіологічно активні речовини – *фітогормони, фітонциди, ферменти*.

Функції вакуолі:

1. Вода шляхом осмосу через тонопласт надходить у вакуоль, клітинний сік якої є концентрованішим, ніж цитоплазма, і тисне на цитоплазму, а тим самим і на оболонку клітини. В результаті у клітині розвивається тургорний тиск, який підтримує відносну жорсткість рослинних клітин, а також зумовлює розтягування клітин під час росту.

2. Інколи у вакуолі присутні в розчині пігменти, що називаються *антоціанами*. Саме ці пігменти головним чином і визначають забарвлення квітів, плодів, бруньок і листків. У листків вони зумовлюють різні відтінки осіннього забарвлення, яке, як відомо залежить також від фотосинтетичних пігментів, що містяться у хлоропластах.

3. У рослин у вакуолях інколи містяться гідролітичні ферменти, і тоді за життя клітини вакуолі діють як лізосоми. Після загибелі клітини тонопласт, як і всі інші мембрани, втрачає свою вибірккову проникність, і ферменти вивільнюються з вакуолей, викликаючи автоліз.

4. У вакуолях рослин можуть накопичуватись відходи життєдіяльності і деякі вторинні продукти її метаболізму. (оксалати кальцію, алкалоїди, таніни, латекс). Деякі із компонентів клітинного соку відіграють роль запасних поживних речовин, при необхідності використовуються цитоплазмою (сахароза, мінеральні солі, інулін).

Пластиди властиві лише рослинним клітинам і деяким іншим еукаріотам з автотрофним способом живлення. У вищих рослин вони утворюються з пропластид

– дрібних тілець, які містяться в меристематичних зонах рослин. Оточені подвійною мембраною – майбутньою оболонкою пластиди.

Найважливішими для життєдіяльності клітини з пластидами є *хлоропласти*. Хлоропласти – це пластиди, які містять хлорофіл і каротиноїди та здійснюють фотосинтез. Зустрічаються, як правило, у всіх освітлених частинах рослини. Розташовані переважно у листках рослин. У вищих рослин на зрізах хлоропласти звичайно мають вигляд двоопуклої лінзи, а зверху виглядають округлими.

Діаметр хлоропластів близько 3-10 мкм, тому їх добре видно у світловий мікроскоп. Хлоропласти належать до двомембранних органел. У хлоропластах завжди міститься хлорофіл та інші фотосинтезуючі пігменти. Вони локалізовані в системі мембран, які занурені в основну речовину хлоропласта – *stroma*. *Мембранна система* – це те місце, де здійснюються реакції світлової фази фотосинтезу. В мембранах міститься хлорофіл та інші пігменти, ферменти, а також переносники електронів. Уся система складається з великої кількості плоских, заповнених рідиною мішечків – *тилакоїдів*. Тилакоїди зібрані у купки – *грані*. Окремі грані з'єднані одна з одною *ламелами*. Кожна грана схожа на купку монет, які складені стовпчиком, а ламели мають вигляд або розгалужених каналців, або плоских видовжених складок. У стромі хлоропласта є молекули ДНК, рибосоми, зерна крохмалю, краплини жиру.

Хромoplastи – це нефотосинтезуючі забарвлені пластиди, які містять головним чином червоні, помаранчеві та жовті пігменти (каротиноїди). Розташовуються в забарвлених частинах рослини (плодах, пелюстках), позбавлені хлорофілу, внутрішня мембранна структура не розвинена. Помаранчевий пігмент, від якого залежить забарвлення кореня моркви, також знаходиться в хромопластах.

Лейкопласти – це безбарвні пластиди, які не містять пігментів, розташовані, як правило, у прихованих від сонячного світла частинах рослини. Внутрішня структура лейкопласту розвинена слабо. Вони пристосовані для зберігання поживних речовин, тому їх особливо багато в запасуючих органах рослин – коренях, насінні та молодих листках. В амілопластах запасується крохмаль, ліпидопластах – ліпіди у вигляді жирів або олій, протеїнопластах – білки.

Характерною особливістю пластид є їх здатність перетворюватись одна в одну. Вона зумовлена тим, що в результаті еволюції лейко- і хромопласти утворилися з хлоропластів. Найтипівішими видами перетворень є перетворення лейкопластів на хлоропласти і хлоропластів на хромопласти.

Однією з цікавих особливостей хлоропластів, окрім їх здатності до фотосинтезу є наявність білкосинтезуючої системи.

Наявність клітинної оболонки, вакуолей і плазмодесм зумовлена прикріпленням способом життя та відсутністю скелета у рослин. Також характерною особливістю рослинних клітин є ріст переважно шляхом розтягування за рахунок збільшення розміру вакуолей, а не за рахунок збільшення об'єму цитоплазми. За формою рослинні клітини поділяються на *паренхімні*, у яких усі лінійні розміри майже однакові, і *прозенхімні*, у яких довжина (висота) перевищує ширину і товщину.

Питання для контролю знань

1. Які органели еукаріотичних клітин вам відомі?
2. Назвіть одномембранні органели?

3. Назвіть двомембранні органели?
4. Назвіть немембранні органели?
5. Яка будова та функції ядра?
6. Яка будова хромосом?
7. Яка будова та функції ендоплазматичної сітки?
8. Порівняйте функції шорсткої та гладенької ендоплазматичної сітки?
9. Яка будова і функції комплексу Гольджі?
10. Що таке лізосоми? Які їхні функції?
11. Яка будова мітохондрій?
12. Які функції виконують мітохондрії?
13. Які типи пластид вам відомі?
14. Яка будова та функції хлоропластів?
15. Яка будова та функції лейкопластів та хромопластів?
16. Яка будова та функції рибосом?
17. Які будова та функції клітинного центру?

Перелік використаних літературних джерел: [2], [3], [4], [5], [6], [7], [9], [10], [12], [13], [14].

ЛЕКЦІЯ 8. ВІДТВОРЕННЯ КЛІТИНИ

План

1. Клітинний цикл
2. Мітоз.
3. Мейоз.
4. Особливості, пов'язані з статтю, і відмінності між тваринами і рослинами.

Ключові слова: клітинний цикл, мітоз, мейоз, інтерфаза, профаза, метафаза, анафаза, телофаза, цитокінез.

1. КЛІТИННИЙ ЦИКЛ

Клітинний цикл – це період життя клітини від її появи до наступного поділу або загибелі. Він характеризується великою кількістю процесів, які відбуваються в клітині: ріст, розвиток, диференціювання, функціонування тощо. У зв'язку з тим, що тривалість життя кожної клітини обмежена, багатоклітинний організм, щоб існувати довго має утворювати нові клітини з тією самою швидкістю, з якою гинуть старі. Поділ клітин – найважливіше явище в житті всіх організмів.

Клітинний цикл складається з тривалого періоду *інтерфази*, а також коротких періодів *мітозу* та *цитокінезу*.

1. *Інтерфаза*. Період інтенсивного синтезу і росту. В клітині синтезується багато речовин, необхідних для її росту і здійснення всіх властивих їй функцій. Під час інтерфази проходить реплікація ДНК.

2. *Мітоз (кріогенез)*. Це процес поділу ядра, при якому хроматини відділяються одна від іншої і перерозподіляються у вигляді хромосом між дочірніми клітинами.

3. *Цитокінез* – процес розділення цитоплазми між двома дочірніми клітинами.

Тривалість клітинного циклу залежить від типу клітини і від зовнішніх факторів, таких як температура поживні речовини і кисень. Усі різновиди клітин мають різну тривалість як усього циклу, так і окремих його періодів, навіть у різних тканинах одного й того ж організму. Тривалість життя клітин запрограмована генетично та успадковується. На певному етапі життєдіяльності в клітинах утворюються спеціальні білкові молекули, певна концентрація яких сигналізує про необхідність поділу або загибель.

Інтерфаза – це період життєвого циклу клітини, під час якого вона живе, функціонує та готується до поділу. Складається з трьох періодів: *пресинтетичного* G_1 , *синтетичного* S і *постсинтетичного* G_2 .

Початком інтерфази та всього клітинного циклу можна вважати момент закінчення попереднього цитокінезу.

Перший період інтерфази – *пресинтетичний*, або G_1 . Протягом цього періоду генетична інформація, закодована в ДНК, знаходиться в стані максимального функціонування – ДНК керує синтезом РНК і білків. У цей період який є найтривалішим, клітини ростуть, диференціюються та виконують свої функції. В ядрах таких клітин міститься диплоїдний набір хромосом, кожна з яких складається з однієї молекули ДНК. Генетична формула клітини в цей період – $2n2c$, де n – гаплоїдний набір хромосом, c – кількість копій ДНК. Пресинтетичний період є найтривалішим і складає основну частину життя переважної більшості клітин.

Під час наступного, *синтетичного*, періоду (S) синтезується і подвоюється (реплікація) ДНК і формування X -подібних хромосом. Кожна хромосома складається тепер з двох сестринських хроматид, ідентичних одна одній. У певній ділянці – *центромері* – обидві хроматини залишаються сполученими одна з одною. Центромера утворюється в місці, де повного подвоєння ДНК не відбулося, і складається із щільно упакованого хроматину. У цей період хромосоми ще тонкі, дуже зігнуті й їх не можна побачити у світловий мікроскоп. Кількість генів збільшується удвічі. Подвоюється й кількість білків хроматину. Генетична формула в цей період - $2n4c$. Реплікація ДНК є дуже важливим моментом під час підготовки клітини до поділу. Тільки реплікація лежить в основі як нестатевого, так і статевого розмноження, а отже, й неперервності життя. Початок синтезу ДНК є початком S -періоду. Після початку подвоєння ДНК клітина вже не може повернутися до G_1 -періоду і обов'язково має поділитись. Момент початку S -фази, після повної реплікації ДНК, білок-активатор руйнується, і клітина може переходити до наступного періоду. Клітини, які не мають «дозволу» на поділ, нездатні пройти точку рестрикції. Такі клітини на певний період часу зупиняються в стані «спокою» - в G_0 -фазі, підтримуючи метаболізм і виконуючи свої функції. Це, наприклад, нейрони або м'язові клітини, які можуть функціонувати протягом усього життя організму.

У *постсинтетичному періоді* G_2 клітина «готується» до мітозу. Відбувається поступове руйнування цитоскелета, починається конденсація та спіралізація хроматину. Посилюється синтез АТФ, білків, РНК, ліпідів і вуглеводів. Формуються нові органели клітини. Розміри клітин значно збільшуються. Синтезуються спеціальні білки-регулятори, які сприяють переходу клітини із фази G_2 до поділу. Період G_2 переходить у профазу мітозу. Це той момент клітинного циклу, коли

вперше у світловий мікроскоп можна побачити хромосоми, які сформувались з хроматину. Життєвий цикл клітин багатоклітинного організму контролюється оточуючими клітинами та гуморальними факторами організму. Суттєву роль в регуляції відіграють також спеціальні білки, які утворюються клітиною під впливом власної генетичної програми.

2. МІТОЗ

Мітоз – спосіб клітинного поділу, під час якого клітини, що утворюються, ідентичні за генотипом і є точною копією материнської клітини. Мітоз відбувається у декілька стадій (фаз), які безперервно переходять одна в одну.

Процес мітозу є частиною життєвого циклу клітини і умовно поділяється на п'ять послідовних фаз: профаза, прометафаза, метафаза, анафаза та телофаза.

Тривалість кожної фази мітозу може бути різною – від кількох хвилин до сотень годин. Це залежить від типу клітин, тканин, активності органів, фізіологічного стану організму, а також від чинників зовнішнього середовища (температури, вологості, світла, хімічних речовин тощо) і внутрішніх факторів (гормонів і нейромедіаторів).

Профаза. Коли клітина входить в стадію профазы, вміст ядра суттєво змінюється. Довгі волокна хроматину скручуються, ущільнюються, утворюють петлі та спіралі. Вони добре помітні у світловому мікроскопі як окремі хромосоми. На цій стадії кожна хромосома складається з двох хроматид, розташованих одна біля одної майже по всій довжині. Генетична формула клітин в цей період - $2n4c$. Кожна хроматида складається з однієї двонитчастої молекули ДНК, яка зв'язана з білками гістонами. В ділянці щільного контакту хроматид існує особлива спільна послідовність ДНК, яка називається *центромером*. Пізніше вона буде сполучена з веретеном поділу. Поступово зникають ядерця. Пари центріолей віддаляються одна від одної в напрямку до протилежних кінців клітини, утворюючи два полюси поділу. Ці структури будуть залучені в організацію мікротрубочок веретена поділу. В кінці профазы зникає ядерна оболонка.

Процеси транскрипції повністю припиняються й утворення необхідних клітині білків може здійснюватись тільки за рахунок раніше синтезованих молекул і РНК.

Прометафаза. Початок прометафазы відзначається раптовою (20-30 с) дезінтеграцією ядерної оболонки на дрібні везикули, які подібні до везикул ЕПР. Тепер мікротрубочка веретена поділу може потрапити в ядро. Каріоплазма й цитоплазма змішуються. Хромосоми ще більше ущільнюються, потім на центромерах хромосом утворюються *кінетохори* - спеціальні білки, від яких відходять мікротрубочки. Групи мікротрубочок веретена поділу взаємодіють з кінетохорними мікротрубочками, що й забезпечує рух хромосом. Кінетохорні мікротрубочки спрямовані в різні боки від двох сестринських хроматид і можуть тягти їх в різні боки, що веде до спрямованого руху хромосом.

Метафаза. У метафазі конденсація хроматину максимальна. Утворюються так звані *Метафазні хромосоми*, які добре видно у світловий мікроскоп. Кожна хромосома складається з двох сестринських *хроматид*, які утворюють плечі хромосоми, *центромери* і кінцевих ділянок *теломерів*.

Положення центромери і довжина плечей різні у різних хромосом, будучи надійним критерієм для їх ідентифікації.

Під час метафази хромосоми вибудовуються на екваторі клітини. Згруповані таким чином хромосоми мають назву *метафазна пластинка*. В такому вигляді вони утримуються за рахунок натягу мікротрубочок. Формується *веретено поділу* – білкові нитки (мікротрубочки), що тягнуться від центріолей до центромер хромосом. При цьому до кожної центромери може прикріпитись декілька ниточок (до 40 у клітинах ссавців). У клітинах рослин центріолі відсутні, а їхню функцію виконують скупчення мембран ендоплазматичного ретикулуму на полюсах клітини. З ними зв'язуються мікротрубочки, формуючи веретено поділу. В кінці фази завершується реплікація центромерної ділянки ДНК, а хроматини повністю роз'єднуються.

Анафаза. Під час анафази хроматини кожної хромосоми розтягуються мікротрубочками веретена поділу одна від одної і переміщуються до протилежних частин клітини. При цьому вони орієнтовані центромерами до відповідного полюса, а темо мерами до екватора клітини. Всі хроматини рухаються з однаковою швидкістю. Дочірні анафазні хромосоми (раніше вони були хроматидами мета фазної хромосоми) містять по одній молекулі ДНК. Вони паличкоподібної форми, але мають згин біля центромери. Їх розходження відбувається одночасно і швидко. Коли анафаза завершується, в різних частинах клітини, що ділиться, збираються два повні рівноцінні набори хромосом. Генетична формула цих наборів – $2n2c$.

Телофаза. Два ідентичні набори хромосом знаходяться на протилежних кінцях веретена, яке починає розпадатися. Навколо кожної з груп хромосом везикули зливаються і утворюються нові ядерні оболонки. Спадковий матеріал хромосом починає розкручуватися (деспіралізуватися) до стану хроматину, який характерний для інтерфази. Знову з'являються ядерця, відновлюється паність центріолей, цитоплазма й органели рівномірно розподіляються між полюсами клітини. Коли ці зміни завершуються, мітоз добігає кінця, і кожне з утворених ядер знову входить в початок наступного циклу.

Далі йде процес розділу цитоплазми з утворення двох дочірніх клітин – *цитокінез*. У тварин цитокінез починається з утворення невеликої складки плазмалеми – *борозни поділу*. Поступово ця складка дедалі глибше заходить у цитоплазму, формуючи так зване *скоротливе кільце*, що складається з білкових ниток. Врешті-решт цитоплазма повністю розділяється з утворенням двох дочірніх клітин, у кожній з яких міститься диплоїдний набір хромосом і приблизно однакова кількість органел.

Більшість клітин рослин оточена міцною клітинною стінкою, тому механізм цитокінезу в них істотно відрізняється від описаного для тваринних клітин. Цитоплазма розділяється шляхом утворення нової стінки в площині між двома дочірніми ядрами. Вона розширюється доти, доки краї не дійдуть до стінки материнської клітини.

Утворені дочірні клітини вступають в інтерфазу.

Біологічне значення мітозу полягає в підтриманні сталої кількості хромосом у клітинних поколіннях – дочірні клітини отримують таку ж генетичну інформацію, яка міститься в ядрі материнської клітини.

1. *Генетична стабільність* – дочірні клітини ідентичні материнській клітині, тому ніяких змін в генетичну інформацію мітоз внести не може. Тому клітинні популяції (клони), що походять від батьківських клітин, володіють генетичною стабільністю.

2. *Ріст*. В результаті мітозів число клітин в організмі збільшується (процес відомий під назвою гіперплазії), що являє собою один з головних механізмів росту.

3. *Нестатеве розмноження, регенерація і заміщення клітин*. Багато видів рослин і тварин розмножуються безстатевим шляхом за допомогою одного лише мітотичного поділу клітин. Крім того, мітоз забезпечує регенерацію втрачених частин (н-д, ніг у ракоподібних) і заміщення клітин, що проходить у тій чи іншій мірі у всіх багатоклітинних організмів.

У багатьох еукаріотичних організмів виявлений так званий *прямий поділ*, або *амітоз*, під час якого відбувається подвоєння ДНК, формування нових ядер, проте утворення дочірніх клітин не відбувається або генетичний матеріал розподіляється між ними нерівномірно. У результаті амітозу з'являються багатоядерні клітини, характерні для деяких тканин тварин, грибів і рослин.

3. МЕЙОЗ

Мейоз – спосіб поділу клітин, під час якого відбувається зменшення (*редукція*) кількості хромосом і перехід клітин з диплоїдного стану в гаплоїдний. При цьому в батьківській клітині відбувається однократне подвоєння хромосом (реплікація ДНК, як під час мітозу), після якого йдуть два цикли клітинних і ядерних поділів (перший та другий поділи мейозу). Мейоз включає два поділи – *редукційний* (перший) і *екваційний* (другий). Кожен з них поділяється на ряд стадій (фаз): *профазу*, *метафазу*, *анафазу* і *телофазу*. Ці стадії першого поділу позначаються римською цифрою I, другого – цифрою II. Другий поділ мейозу відбувається практично відразу за першим і ДНК в інтервалі між ними не синтезується (по суті між першим і другим поділами немає інтерфази).

Мейоз відбувається при утворення сперміїв і яйцеклітин (гаметогенез) у тварин і спор у більшості рослин. Внаслідок редукції хромосомного набору в кожен гаплоїдну спору або гамету потрапляє по одній хромосомі з кожної пари, які є в даній клітині. Під час подальшого процесу запліднення (злиття гамет) організм нового покоління знову одержує диплоїдний набір хромосом, тобто каріотип організмів даного виду в ряді поколінь залишається сталим.

Найважливіше значення мейозу – забезпечення сталості каріотипу в ряді поколінь організмів даного виду та забезпечення надзвичайної різноманітності генетичного складу гамет і спор.

У процесі мейозу швидко один за одним відбуваються два поділи. Перед початком мейозу кожна хромосома реплікується (подвоюється). Протягом деякого часу дві її копії, що утворились, залишаються з'єднаними одна з одною центром ерою. Отже, в кожному ядрі, з якого починається мейоз, міститься еквівалент чотирьох наборів гомологічних хромосом ($4c$) і для того, щоб утворилися ядра гамет з одинарним (гаплоїдним) набором хромосом, мають відбутись два ядерні поділи.

У результаті *першого мейотичного (редукційного) поділу* з диплоїдних клітин ($2n$) утворюються гаплоїдні (n).

Процеси, що йдуть в інтерфазі I мейозу, ідентичні таким під час мітозу: відбувається інтенсивний синтез білків, збільшення поверхні клітинних мембран, подвоєння ДНК.

Профаза I. Спостерігається так само, як у мітозі, відбувається упаковка спадкового матеріалу (спіралізація хромосом). Одночасно гомологічні (парні) хромосоми зближуються однаковими ділянками – відбувається *кон'югація*. В результаті кон'югації утворюються хромосомні пари – *біваленти*. Кожна хромосома, яка увійшла в мейоз, має подвоєний вміст спадкового матеріалу і складається з двох хроматид, тому біваленти складається з 4 ниток. Коли хромосоми знаходяться в кон'югованому стані, продовжується їхня подальша спіралізація. При цьому окремі хроматини гомологічних хромосом переплітаються та перехрещуються. В подальшому гомологічні хромосоми відштовхуються і дещо відходять одна від одної. Через це в місцях переплетення хроматид може статися їх розрив. Як наслідок у процесі відновлення розривів хроматиди гомологічні хромосоми обмінюються відповідними ділянками. В результаті хромосома, що перейшла до даного організму від батька, містить ділянку материнської хромосоми, і навпаки. Перехрест гомологічних хромосом, який супроводжується обміном відповідними ділянками між їх хроматидами, називається *кросинговером*. Після кросинговеру вже змінені хромосоми, тобто з іншими поєднаннями генів, розходяться. Будучи процесом закономірним, кросинговер кожного разу приводить до обміну різними за величиною ділянками і таким чином забезпечує ефективну рекомбінацію матеріалу хромосом у гаметах.

У *метафазі I* завершується формування веретена поділу. Йог нитки прикріплюються до центральної частини хромосом, які з'єднані в біваленти таким чином, що від кожної центромери відходить лише одна нитка до одного з полюсів клітини. В результаті нитки, які зв'язані з центромерами гомологічних хромосом, розташовують біваленти в екваторіальній площині клітини. Слід відзначити, що центромери хромосом розташовуються точно по екваторіальній лінії на однаковій відстані від полюсів поділу. Орієнтація кожного бівалента відбувається незалежно від інших.

В *анафазі I* гомологічні хромосоми розділяються і розходяться до полюсів клітини.

При анафазі до кожного полюса підходить гаплоїдний набір хромосом, що складається з двох хроматид.

В *телофазі I* біля полюсів веретена поділу збирається одинарний (гаплоїдний) набір хромосом, в якому кожний їх вид представлений вже не парою, а однією хромосоною, що складається з двох хроматид. У короткій за тривалістю телофазі відновлюється ядерна оболонка, після чого материнська клітина ділиться на дві дочірні.

Таким чином, утворення бівалентів при кон'югації гомологічних хромосом в профазі I мейозу створює умови для подальшої редукції числа хромосом. Формування гаплоїдного набору в гаметах забезпечується розходженням в анафазі I не хроматид, як у мітозі, а гомологічних хромосом, які раніше були з'єднані в біваленти.

Інтеркінез – це період між першим і другим поділом мейозу. Цей проміжок циклу зазвичай дуже короткий і взагалі може бути відсутнім. Реплікації генетичного матеріалу під час короткої інтерфази не відбувається. Кожна хромосома складається з двох сестринських хроматид.

Другий мейотичний поділ відбувається одразу після першого і подібний до звичайного мітозу (тому його часто називають мітозом мейозу), але клітини, які діляться мають гаплоїдний набір хромосом. *Профаза II* нетривала. В *метафазі II* знову утворюється веретено поділу, хромосоми розташовуються в екваторіальній площині, а центром ери прикріплюються до мікротрубочок веретена поділу. В *анафазі II* їх центромери розділяються і кожна хроматида стає самостійною хромосоною. Дочірні хромосоми, які відділились одна від одною, спрямовуються до полюсів клітини. В *телофазі II* завершується розходження хромосом і відбувається поділ клітин: з двох гаплоїдних клітин утворюються чотири гаплоїдні дочірні клітини.

У результаті мейозу з однієї диплоїдної клітини утворюється чотири клітини з гаплоїдним набором хромосом.

Редукційний поділ є регулятором, який перешкоджає безперервному збільшенню числа хромосом при злитті гамет. Якби не було цього механізму, то під час статевого розмноження число хромосом подвоювалось би з покоління в покоління. Іншими словами, завдяки мейозу підтримується певне постійне число хромосом у всіх поколіннях кожного виду рослин, тварин, протистів і грибів. Інше важливе значення мейозу полягає в забезпеченні надзвичайної різноманітності генетичного складу гамет як унаслідок кросинговеру, так і в результаті різного поєднання батьківських і материнських хромосом при їх розходженні в анафазі I мейозу. Це забезпечує появу різноманітного та різноякісного потомства під час статевого розмноження організмів.

Значення мейозу.

Статеве розмноження. У організмів, які розмножуються статевим шляхом, в результаті мейозу утворюються чотири дочірні клітини, кожна з яких містить половинне кількість хромосом порівняно з батьківською клітиною. При заплідненні ядра двох статевих клітин (гамет) зливаються, утворюючи зиготу, яка містить постійне для кожного виду число хромосом. У всіх організмів це число відповідає диплоїдному ($2n$) стану (виключення з цього правила складає поліплоїдізація). Якби не було мейозу, злиття гамет призвело б до подвоєння числа хромосом в кожному новому поколінні, отриманого статевим шляхом. У всіх організмів з статевим розмноженням це попереджається на будь-якій стадії життєвого циклу особливому клітинному поділу, при якому диплоїдне число хромосом ($2n$) зменшується до гаплоїдного (n).

Генетична мінливість. Мейоз створює також можливості для виникнення в гаметах нових генних комбінацій. Це веде до змін в генотипі і фенотипі потомства, що отримується в результаті злиття гамет. Механізми мейоза, що приймають участь у створенні цієї мінливості, полягають у наступному:

1. Зменшення кількості хромосом від диплоїдного до гаплоїдного супроводжується розходженням (розділенням) алелей, так що кожна гамета несе лише один алель по даному локусу.

2. Розміщення бівалентів в екваторіальній пластинці веретена в метафазі I і хромосом в метафазі II визначається випадково. Наступне розділення їх в анафазах I і II відповідно створює нові комбінації алелей в гаметах. Цей процес називається *незалежним розподілом*, приводить до випадкового розподілу материнських і батьківських хромосом між дочірніми ядрами. Він лежить в основі другого закону Менделя.

3. В результаті утворення хіазм між гомологічними хромосомами в профазі I часто проходить кросинговер, що веде до виникнення нових комбінацій алелей в хромосомах статевих клітин. При цьому розпадаються існуючі раніше групи зчеплення і виникають нові.

4. ОСОБЛИВОСТІ, ПОВ'ЯЗАНІ З СТАТТЮ, І ВІДМІННОСТІ МІЖ ТВАРИНАМИ І РОСЛИНАМИ

Чоловіча стать. У тварин розділення клітини проходить як в кінці першого, так і другого поділів мейозу, дочірні клітини втрачають зв'язок один з одним і стають незалежними. Всі чотири продукти мейозу виживають, перетворюються в сперміди, а потім в спермії.

У рослин проходить формування клітинних стінок, і дочірні клітини залишаються зв'язаними, утворюючи до кінця першого поділу мейозу *діаду*, а до кінця другого – *тетроду*. Всі продукти мейоза також виживають і перетворюються в пилкові зерна.

Жіноча стать. Як у рослин, так і тварин із чотирьох продуктів мейоза виживає лише один, що утворює ядро яйцеклітини. У тварин перший поділ мейозу асиметричний – він приводить до утворення ооцита другого порядку і полярного тільця. Другий поділ мейозу також асиметричний: ооцит другого порядку ділиться на яйцеклітину і друге полярне тільце (перше полярне тільце також може ділитись на два, але всі полярні тільця дегенерують); таким чином в результаті мейоза утворюється лише один функціональний ооцит. У рослин мейоз приводить до утворення чотирьох ядер, що містяться в зародковому мішку. Три з них дегенерують, а четверте дає початок ядрам зародкового мішка і ядру яйцеклітини.

Питання для контролю знань

1. Що таке клітинний цикл?
2. Що таке інтерфаза? З яких періодів вона складається?
3. З яких фаз складається мітоз?
4. Охарактеризуйте окремі фази мітозу.
5. Яке біологічне значення мітозу?
6. Що таке процес мейозу?
7. Які події відбуваються під час першого мейотичного поділу?
8. Що таке кон'югація гомологічних хромосом і процес кросинговеру?
9. Що відбувається під час другого мейотичного поділу?

10. Яке біологічне значення мейозу?

11. Яка роль мейозу у збільшенні комбінативної мінливості організмів?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [3], [4], [5], [6], [9], [12], [14].

ЛЕКЦІЯ 9. ОБМІН РЕЧОВИН ТА ПЕРЕТВОРЕННЯ ЕНЕРГІЇ В ОРГАНІЗМІ

План

1. Процес перетворення енергії
2. Кисневий (аеробний) етап енергетичного обміну
3. Бродіння

Ключові слова: обмін речовин (метаболізм), асиміляція, дисиміляція, пластичний обмін, енергетичний обмін, автотрофи, фототрофи, хемотрофи, гетеротрофи, АТФ, дихання, аеробні організми, анаеробні організми, гліколіз, бродіння, тканинне дихання, цикл Кребса, дихальний ланцюг, екскреція, фосфорилування.

1. ПРОЦЕС ПЕРЕТВОРЕННЯ ЕНЕРГІЇ

В організмі гетеротрофів вуглеводи, поглинені з навколишнього середовища, піддаються ферментативному розщепленню. В організмі автотрофів розщепленню піддаються вуглеводи (крохмаль), синтезовані з неорганічних речовин.

Виділяють три етапи катаболізму вуглеводів.

Перший етап – підготовчий. Під час нього великі харчові полімерні молекули розпадаються на дрібніші фрагменти. Полісахариди розпадаються на ди- і моносахариди, білки – до амінокислот, жири – до гліцерину і жирних кислот. У ході цих перетворень виділяється мало енергії, вона розсіюється у вигляді тепла, і АТФ не утворюється. У більшості багатоклітинних гетеротрофних організмів ці процеси відбуваються в травному тракті й називаються *порожнинним травленням*, в одноклітинних автотрофів і гетеротрофів – безпосередньо всередині клітини.

Другий етап – неповне безкисневе розщеплення речовин - відбувається в гіалоплазмі. Речовини, що утворилися під час підготовчого етапу, розкладаються за допомогою ферментів за відсутності кисню. Розглянемо цей етап на прикладі гліколізу – ферментативного розщеплення глюкози. Гліколіз відбувається в тваринних клітинах і у деяких мікроорганізмів.

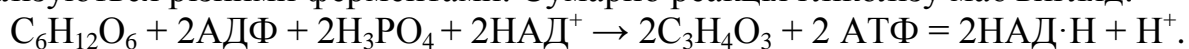
Глюкоза під дією ряду цитоплазматичних ферментів перетворюється на піровиноградну кислоту (піруват). Процес розщеплення глюкози до пірувата називають *анаеробним гліколізом*, оскільки для його здійснення не потрібний кисень. У безкисневих умовах піруват, що утворився, перетворюється на молочну кислоту (лактат), яка виводиться з клітин як кінцевий продукт катаболізму вуглеводів. Саме такий шлях обміну використовують клітини анаеробів, клітини скелетного м'яза і клітини водних пірнаючих ссавців.

У процесі гліколізу з однієї молекули глюкози утворюються дві молекули тривуглецевої піровиноградної кислоти $C_3H_4O_3$, яка в багатьох клітинах, наприклад у м'язових, перетворюється на молочну кислоту $C_3H_6O_3$.

Енергії, що вивільняється при цьому, достатньо для перетворення двох молекул АДФ у дві молекули АТФ. Атоми гідрогену приєднуються до переносника НАД⁺ (нікотинамідаденіннуклеотиду), який переходить у свою відновлену форму НАД·Н + Н⁺.

Отже під час розщеплення 1 молекули глюкози шляхом анаеробного гліколізу утворюється 2 молекули піровиноградної кислоти, виділяється 2 молекули АТФ і 2 молекули *нікотинамідаденіндинуклеотиду* - НАД·Н. Пізніше НАД·Н може бути використаний клітиною для синтезу АТФ.

Гліколіз – багатоступеневий процес, що складається з понад 10 стадій, які каталізуються різними ферментами. Сумарно реакція гліколізу має вигляд:



Тільки 40% енергії, що вивільняється, запасається у вигляді АТФ, решта 60% - розсіюється у вигляді тепла.

Третій етап енергетичного обміну – повне кисневе розщеплення, або клітинне дихання, - відбувається в матриксі і на кристах мітохондрій. Починається з наявності в середовищі достатньої кількості кисню.

2. КИСНЕВИЙ (АЕРОБНИЙ) ЕТАП ЕНЕРГЕТИЧНОГО ОБМІНУ

Продукт гліколізу – піровиноградна кислота ($C_3H_4O_3$) містить значну кількість енергії, і подальше її вивільнення відбувається у мітохондріях. Тут здійснюється повне окиснення піровиноградної кислоти до CO_2 та H_2O . Цей процес можна поділити на три основні стадії: 1) окисне декарбоксілювання піровиноградної кислоти; 2) цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса); 3) заключна стадія окиснення – електроннотранспортний ланцюг та виникнення електрохімічного градієнту протонів.

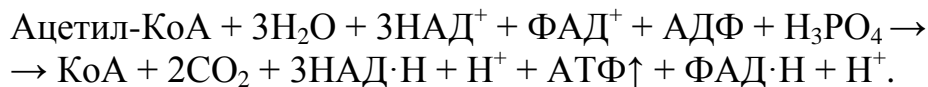
На *першій стадії* піровиноградна кислота взаємодіє з речовиною, яку називають коензимом А (скорочено КоА), в результаті чого утворюється ацетилкоензим-А - сульфовмісна молекула з високоенергетичним *макроергічним зв'язком*, похідна оцтової кислоти. При цьому від молекули піровиноградної кислоти відщеплюється молекула CO_2 (перша) і атоми гідрогену, які запасуються у вигляді НАД·Н + Н⁺.

Друга стадія – цикл Кребса, названий в честь англійського дослідника Ганса Кребса, що його відкрив.

Ацетил-КоА піддається комплексу ферментативних перетворень, які об'єднуються під назвою цикл Кребса, або цикл трикарбонових кислот (ЦТК). ЦТК – це замкнений ланцюг реакцій, у процесі яких утворюються 1 молекула АТФ, 3 молекули НАД·Н, 1 молекула флавінаденіндинуклеотиду – ФАДН₂ (похідна рибофлавіну – вітаміну В₂) і вуглекислий газ. НАД·Н і ФАДН₂ називають *відновними еквівалентами*. Вони пізнаються і зв'язуються ферментами *дихального ланцюга* мітохондрій, де окислюються до НАД⁺ і ФАД⁺.

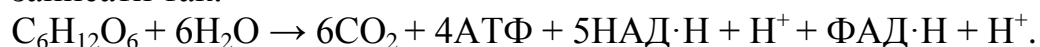
У цикл Кребса вступає ацетил-КоА, утворений на попередній стадії. Ацетил-КоА взаємодіє з щавелевооцтовою кислотою (чотириуглецева сполука). Далі

перетворення відбувається через утворення ряду органічних кислот, внаслідок чого щавелевооцтова кислота регенерується в попередньому вигляді. У процесі циклу використовуються три молекули води, виділяються дві молекули CO_2 і чотири пари атомів гідрогену, які відновлюють відповідні коферменти (ФАД – флавінаденіндинуклеотид і НАД). Сумарна реакція циклу може бути виражена таким рівнянням:



Таким чином, в результаті розкладання однієї молекули піровиноградної кислоти в аеробній фазі (декарбоксилування ПВК і цикл Кребса) виділяється 3CO_2 , $4\text{НАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$, $\text{ФАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$.

Сумарну реакцію гліколізу, окисного декарбоксилування і циклу Кребса можна записати так:



Третя стадія – електроннотранспортний ланцюг. Дихальний ланцюг мітохондрій складається з декількох білкових комплексів, розташованих у внутрішній мембрані мітохондрій і здатних уловлювати і транспортувати електрони. Ферумвмісний фермент (1-й компонент ланцюга) – *НАДН-дегідрогеназа* передає електрони, що виділяють у разі окиснення НАДН і ФАДН_2 на *убіхінон* (2-й компонент ланцюга), а той на систему цитохромів. *Цитохроми* являють собою ферумвмісні білки, розташовані в такому порядку: цитохром В \rightarrow цитохром С \rightarrow цитохром аа3. Останній фермент називають також *цитохромоксидазою*. Він здійснює передачу електронів безпосередньо на молекулярний кисень (O_2) з утворенням води. Такий процес називають окисним фосфорилуванням. У разі окиснення 1 молекули НАДН утворюються 3 молекули АТФ.

Білки дихального ланцюга виявлені в усіх клітинах еукаріотичних організмів (тварин, рослин, грибів) і в клітинах аеробів прокаріотів.

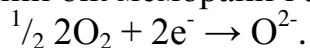
Завдяки процесу окисного фосфорилування катаболізм аероба вуглеводів виявляється набагато ефективнішим за анаеробний, дозволяючи засвоїти до 40% енергії згорання глюкози. Частина енергії, яка не запасається у формі АТФ, звільняється у вигляді теплоти та використовується у теплокровних тварин для підтримки сталої температури тіла.

Пари атомів гідрогену, які відщеплені від проміжних продуктів у реакціях дегідрування під час гліколізу та у циклі Кребса, врешті-реш окислюються молекулярним киснем до H_2O з одночасним фосфорилуванням АДФ у АТФ. Відбувається це тоді, коли гідроген, який відділився від $\text{НАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$ та $\text{ФАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$, передається по ланцюгу переносників, які вбудовані у внутрішню мембрану мітохондрій. Пари гідрогену 2H можна розглядати як $2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$. Саме у такому вигляді вони і передаються по ланцюгу переносників. Шлях перенесення гідрогену і електронів від однієї молекули переносника до іншої є окисно-відновним процесом. При цьому молекула, що віддає електрон або гідроген, окислюється, а молекула, що приймає електрон або гідроген, відновлюється.

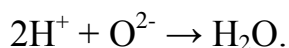
Рушійною силою транспорту гідрогену у дихальному ланцюзі є різниця потенціалів. За допомогою переносників іони гідрогену H^+ переосяються із

внутрішнього боку мембрани на її зовнішній бік, інакше кажучи, з матрикса мітохондрії у між мембранний простір.

Переносники у мембрані мітохондрій є неоднорідними. Одні з них переносять цілі атоми гідрогену, інші – лише електрони. Молекула переносника, що несе цілий атом гідрогену, взаємодіє з переносником, який сприймає тільки електрони, а протони вивільнюються в між мембранний простір. При перенесенні пари електронів від НАД на окисен вони перетинають мембрану тричі, і цей процес супроводжується виділенням на зовнішній бік мембрани шести протонів. На заключному етапі електрони переносяться на внутрішній бік мембрани і акцентуються киснем:



Кисень, заряджаючись, приймає 2H^+ із внутрішнього середовища і утворюється H_2O :



Внаслідок такого перенесення іонів H^+ на зовнішній бік мембрани мітохондрій у перимітохондріальному просторі утворюється підвищена їх концентрація, тобто виникає електрохімічний градієнт протонів ($\Delta\mu\text{H}^+$).

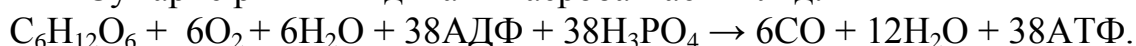
Протонний градієнт є немов би резервуаром вільної енергії, яка використовується при зворотному рухові протонів крізь мембрану для синтезу АТФ. У ряді випадків може спостерігатися безпосереднє використання енергії протонного градієнту. Він може забезпечувати осмотичну роботу і транспорт речовин крізь мембрану проти градієнту їх концентрації, використовуватися для виконання механічної роботи та ін. Таким чином, клітина має у своєму розпорядженні дві форми енергії – АТФ і $\Delta\mu\text{H}^+$. Перша форма – хімічна. АТФ розчиняється у воді і легко використовується у водній фазі. Друга ($\Delta\mu\text{H}^+$) – електрохімічна – нерозривно пов'язана з мембранами.

Ці дві форми енергії можуть переходити одна в одну. Коли утворюється АТФ, використовується енергія $\Delta\mu\text{H}^+$, коли вона розпадається, енергія може акумулюватися у вигляді $\Delta\mu\text{H}^+$.

Іони гідрогену з H^+ -резервуару рухаються по спеціальних каналах у мембрані і їх запас енергії використовується для синтезу АТФ. Процес утворення АТФ у результаті перенесення іонів H^+ крізь мембрану мітохондрій одержав назву *окисного фосфорилування*. Він здійснюється за участі ферменту АТФ-синтетази.

У результаті розщеплення двох молекул піровиноградної кислоти і перенесення іонів гідрогену крізь мембрану по спеціальних каналах синтезується в цілому 36 молекул АТФ (2 молекули у циклі Кребса і 34 молекули у результаті перенесення іонів H^+ крізь мембрану).

Сумарне рівняння дихання аероба має вигляд:



Цілком очевидно, що дихання аероба припиниться за відсутності кисню, оскільки саме він є кінцевим акцептором гідрогену. Якщо клітини не отримують достатньої кількості кисню, всі переносники гідрогену незабаром «наситяться» повністю і не зможуть передавати його далі. В результаті основне джерело енергії для утворення АТФ виявиться заблокованим.

3. БРОДІННЯ

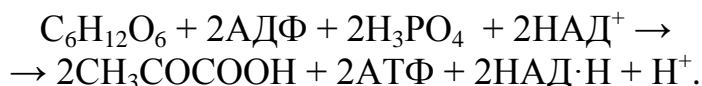
Бродіння – анаеробний ферментативний окисно-відновний процес перетворення органічних речовин, за допомогою якого багато організмів одержують енергію, необхідну для їх життєдіяльності.

Бродіння – еволюційно більш рання і енергетично менш раціональна форма отримання енергії з поживних речовин порівняно з кисневим диханням.

До бродіння здатні бактерії, багато мікроскопічних грибів і найпростіших. Бродіння може також спостерігатися у клітинах рослин і тварин за умов дефіциту кисню.

Зброжуванню піддаються різні речовини. Це вуглеводи, органічні кислоти, спирти, амінокислоти тощо. Продуктами бродіння є різні органічні кислоти (молочна, масляна, оцтова, мурашина), спирти (етиловий, бутиловий, аміловий), ацетон, а також вуглекислий газ і вода. Значно поширене в природі молочнокисле, маслянокисле, оцтовокисле, спиртове та інші типи бродіння.

В основі молочнокислого бродіння лежить гліколіз, тобто ферментативне розщеплення глюкози:



При цьому утворюється піровиноградна кислота, атоми гідрогену у формі НАД·Н + Н⁺ і дві молекули АТФ. Далі піровиноградна кислота відновлюється атомами гідрогену, пов'язаними з НАД, і утворюється молочна кислота.

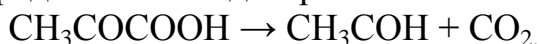
Сумарно процес молочнокислого бродіння можна виразити таким рівнянням:



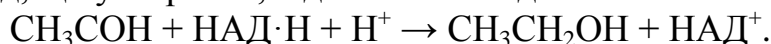
Процес молочнокислого бродіння здійснюють молочнокислі бактерії (коки з родів *Streptococcus*, *Pediococcus*, довгі та короткі палички із роду *Lactobacillus*).

Молочна кислота шляхом молочнокислого бродіння утворюється також у тваринних клітинах за умов дефіциту кисню. Вона поступово з током крові виводиться з них і надходить у печінку. У присутності кисню молочна кислота в клітинах печінки перетворюється на піровиноградну кислоту. Остання далі може надходити у цикл Кребса або перетворюється на глюкозу, яка зберігається у клітинах печінки і м'язів у формі глікогену; щоправда всі ці перетворення потребують додаткових витрат енергії.

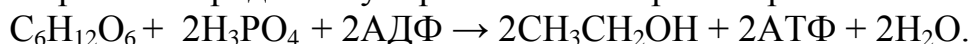
Процес спиртового бродіння, який здійснюють дріжджі, відбувається аналогічно молочнокислому бродінню, але остання реакція завершується утворенням етилового спирту. Спочатку піровиноградна кислота декарбоксилюється до оцтового альдегіду:



Оцтовий альдегід, що утворився, відновлюється до етилового спирту:



Процес спиртового бродіння сумарно можна зобразити рівнянням:



Спиртове бродіння, окрім дріжджів, можуть здійснювати також деякі анаеробні бактерії. Цей тип бродіння спостерігається і у рослинних клітинах за відсутності кисню.

Процес бродіння має широке практичне застосування. Молочнокисле бродіння використовується для отримання різних молочнокислих продуктів, у процесі соління та квашення овочів, силосування кормів тощо.

Спиртове бродіння лежить у основі отримання різних спиртів, у тому числі етилового, а також вина і пива. Зброджування дріжджами виноградного соку є основою виноробства; зброджування пивного сусла, виготовленого з пророслого насіння ячменю, спеціальними пивними дріжджами – основою пивоваріння.

Питання для контролю знань

1. Які процеси називають асиміляцією і дисиміляцією?
2. Які організми називають автотрофами, гетеротрофами, фоторофами, хемотрофами?
3. Доведіть, що асиміляція та дисиміляція – дві сторони єдиного процесу обміну речовин та перетворення енергії в живих системах.
4. Які етапи енергетичного обміну ви знаєте?
5. Які процеси відбуваються під час підготовчого та безкисневого етапів енергетичного обміну?
6. Скільки молекул АТФ синтезується під час безкисневого розщеплення молекули глюкози?
7. Які організми називають анаеробними? Наведіть приклади.
8. Чому кисневе розщеплення глюкози енергетично ефективніше за безкисневе?
9. Де в клітині відбуваються процеси кисневого етапу енергетичного обміну?
10. Скільки молекул АТФ синтезується під час окиснення однієї молекули молочної кислоти?
11. У чому полягає суть циклу Кребса?
12. У чому полягає суть процесу бродіння?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [3], [4], [5], [6], [7], [9], [12], [13], [14].

ЛЕКЦІЯ 10. ПЛАСТИЧНИЙ ОБМІН БІЛКІВ, ЖИРІВ, ВУГЛЕВОДІВ. ХЕМОСИНТЕЗ. ЕНЕРГЕТИЧНИЙ ОБМІН ЖИРІВ

План

1. Пластичний обмін вуглеводів у гетеротрофних організмів.
2. Пластичний обмін вуглеводів у фототрофних організмів – фотосинтез.
3. Хемосинтез
4. Пластичний обмін – синтез білка
5. Енергетичний і пластичний обмін жирів.

Ключові слова: фотосинтез, світлова фаза, темнова фаза, хлоропласт, хлорофіл, генетичний код, білки, амінокислоти, ДНК, і-РНК, т-РНК, триплет, фермент, біосинтез, ген, транскрипція, трансляція, матричний синтез.

1. ПЛАСТИЧНИЙ ОБМІН ВУГЛЕВОДІВ У ГЕТЕРОТРОФНИХ ОРГАНІЗМІВ

Моносахариди, які потрапили в цитоплазму, можуть не тільки піддаватися розщепленню з виділенням енергії, але й матеріалом для синтезу власних полісахаридів клітини.

Глюкоза за допомогою специфічних ферментів полімеризується з утворенням глікогену (цей процес називається *глікогенезом*). У цьому разі витрачається енергія АТФ. Синтезований глікоген накопичується в цитозолі у вигляді гранул і є запасною поживною речовиною. У разі необхідності він окислюється до глюкози, яка включається в гліколіз. Утворена внаслідок розпаду глікогену в клітинах печінки ссавців глюкоза виходить у кров і є джерелом енергії для нейронів і м'язів. Оскільки більшість реакцій гліколізу є оборотними, клітина здатна синтезувати глюкозу з інших сполук ацетил-КоА, кислот, залучених у ЦТК (цей процес називається глікогенезом).

2. ПЛАСТИЧНИЙ ОБМІН ВУГЛЕВОДІВ У ФОТОТРОФНИХ ОРГАНІЗМІВ – ФОТОСИНТЕЗ

Все живе на Землі залежить від фотосинтезу. Фотосинтез робить енергію і карбон доступними для живих організмів і забезпечує виділення кисню в атмосферу, що необхідно для всіх аеробних форм життя. А людство залежить від фотосинтезу ще й тому, що воно використовує викопне енергетичне паливо, яке утворилось за багато мільйонів років. За одною з останніх оцінок, річна фіксація карбону (власне карбону, а не CO_2) в процесі фотосинтезу складає $75 \cdot 10^{12}$ кг.

Із загальної кількості сонячної радіації, яка перехватується нашою планетою, частина поглинається, відбивається і розсіюється в атмосфері, і до поверхні Землі доходить лише половина. З цієї половини лише 25% променів мають довжину хвилі, що підходить для фотосинтезу, лише біля 0,4% таких променів використовується рослинами для чистого приросту біомаси (це близько 1% тієї енергії, яка доходить до рослин). Саме ця надзвичайно мала частка всієї доступної енергії практично і підтримує життя на Землі.

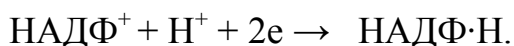
Фотосинтез – процес перетворення світлової енергії на енергію хімічних зв'язків. Фотосинтез відбувається в клітинах зелених рослин і деяких бактерій, які належать до *фотоавтотрофів (фототрофів)*. Фототрофи синтезують органічні речовини з неорганічних – вуглекислого газу і води, використовуючи для цього енергію сонячного світла.

В процесі фотосинтезу бере участь ряд пігментів. До автотрофів належать усі зелені рослини і деякі бактерії (пурпурові та зелені, які містять бактеріофіл).

Хемотрофи синтезують органічні речовини з неорганічних за рахунок енергії окиснення неорганічних сполук. До хемотрофів належать нітрифікуючі бактерії, сірко- та залізобактерії.

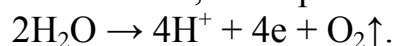
Гетеротрофні організми – це організми, які живляться готовими органічними сполуками. До них належать сапротрофи, які живляться мертвими органічними речовинами, і паразити – живими. До сапротрофів належить більшість тварин, людина, бактерії гниття та гриби; до паразитів – деякі найпростіші, паразитичні черви, кліщі, хвороботворні бактерії тощо.

Під впливом сонячного світла електрони у фотосистемах I або II переходять на вищий енергетичний рівень, тобто набувають надлишок енергії. Багаті енергією електрони захоплюються акцепторами електронів, а потім беруть участь в окисно-відновних реакціях, переходячи від одного акцептора до іншого в ланцюзі переносників електронів. Ланцюг переносників електронів утворений білками (пластохіноном, цитохромами, ферредоксинами та ін.), вбудованими в мембрану тилакоїдів і ламел. Закінчується передача електронів таким чином, що, досягнувши зовнішньої поверхні мембрани тилакоїда, пара електронів сполучається з протоном, який знаходиться в стромі. Обидва електрони і протон приєднуються до молекули переносника гідрогену НАДФ⁺, який при цьому переходить у свою відновлену форму НАДФ·Н:



Тобто НАДФ·Н знаходиться із зовнішнього боку фотосинтетичної мембрани і переходить у строму хлоропласта.

В молекулах хлорофілу, які втратили свої електрони, утворились електронні «дірки». Вони діють як сильний окисник і відривають електрони від молекул води в тилакоїдах. Усередині тилакоїда відбувається фото окиснення (фотоліз) води, внаслідок якого виділяється вільний окисен, електрони та накопичуються протони:



Накопичення протонів відбувається за рахунок розщеплення молекул води та окиснення електронного переносника на внутрішньому боці мембрани.

Збільшення кількості протонів є джерелом енергії для синтезу АТФ. При досягненні певної величини різниці потенціалів, яка виникає між протонами з внутрішнього боку мембрани тилакоїда та електронами із зовнішнього боку, протони починають проходити по каналах, які є в мембрані, і переходять на її зовнішній бік, де завдяки ферменту АТФ-синтетазі, АДФ та фосфатної кислоти синтезується АТФ. Цей процес має назву фотосинтетичне фосфорилування. Утворена АТФ переходить в строму хлоропласта.

Таким чином, у результаті перенесення електронів і протонів через мембрану тилакоїда відбувається перетворення світлової енергії на хімічну енергію макроергічних зв'язків молекули АТФ, а також утворення сильного відновника НАДФ·Н і вивільнення вільного окисену. Молекулярний кисень, який утворився при фотолізі води, є побічним продуктом фотосинтезу. Він може бути використаний рослинами для дихання або надходить в атмосферу.

У результаті світлової фази фотосинтезу утворюються НАДФ·Н₂, молекули АТФ, виділяється молекулярний кисень. Молекули НАДФ·Н₂ та АТФ використовуються в темних реакціях фотосинтезу.

Темнова фаза фотосинтезу (фаза фіксації карбону) відбувається на світлі й у темряві в стромі хлоропластів.

Під час темної фази фотосинтезу вуглекислий газ відновлюється гідрогеном води і в ході послідовних ферментативних реакцій утворюється глюкоза та інші органічні речовини.

Розрізняють С₃-шлях фотосинтезу (цикл Кальвіна) і С₄-шлях фотосинтезу (цикл Хетча-Слека).

Цикл Кальвіна (C₃-фотосинтез)

1. *Карбоксилювання.* Вуглекислий газ (CO₂), що надходить у листок з повітря, приєднується до п'ятивуглецевої органічної сполуки – рибулозобіфосфату (РБФ). Цей процес називається карбоксилювання, він здійснюється за участю ферменту карбоксилази. Утворюється шести вуглецева нестійка сполука, яка відразу розпадається на 2 молекули фосфогліцеринової кислоти (ФГК) – три вуглецевої органічної сполуки. Молекула ФГК містить три атоми карбону і карбоксильну групу (–COOH).

2. *Відновлення.* Для видалення кисню з ФГК (тобто для її відновлення) використовується НАДФ·Н₂ і енергія АТФ, що утворилась у світловій фазі. В результаті карбоксильна група ФГК (–СНООН) відновлюється до альдегідної групи (–СНО) і утворюється фосфогліцеринів альдегід (ФГА) – тривуглецевий цукор з приєднаною до нього фосфатною групою

3. *Регенерація акцепторів.* На цьому етапі під час ряду ферментативних реакцій частина молекул ФГА знов використовується для відновлення РБФ – акцептора молекул CO₂. Поряд з цим з молекул ФГА через ряд проміжних сполук утворюються насамперед шести вуглецеві цукри, а потім інші органічні речовини (аміно- та органічні кислоти, нуклеотиди, спирти, у тому числі гліцерил та ін.). перетворення ФГК потребує участі продуктів світлової фази фотосинтезу – АТФ та НАДФ·Н₂.

Для утворення однієї молекули глюкози необхідно здійснити 6 обертів циклу Кальвіна з поглинанням 6 атомів карбону.

Утворена в процесі циклу Кальвіна глюкоза може потім розщеплюватись до пірувату, надходити в цикл Кребса. Рослини використовують глюкозу як джерело енергії в нічний час і для інших процесів, в яких необхідне швидке її отримання (рухи листя у недоторки, росянки). У цьому разі кисень не виділяється, а поглинається, а вуглекислий газ, що утворився вивільняється в навколишнє середовище.

Цикл Хетча-Слека (C₄-фотосинтез).

Цей шлях фотосинтезу спостерігається у ряду рослин посушливих місць зростання – кукурудзи, цукрової тростини, сорго. C₄-рослини набагато ефективніше поглинають вуглекислий газ, ніж C₃-рослини.

У цих рослин провідні пучки в листках оточені клітинами, в яких відбувається цикл Кальвіна, як і у C₃-рослин, а в клітинах мезофілу фотосинтез йде інакше: CO₂ приєднується не до РБФ, а до ФЕП (фосфоенолпірувату), який під впливом ферментів перетворюється на щавлевооцтову кислоту (ЩОК), а потім – у яблучну кислоту. Яблучна кислота надходить у клітини обкладки провідних пучків. Там вона накопичується, а потім відбувається декарбоксилювання, в результаті якого утворюються CO₂ і піровиноградна кислота (ПВК). Гідроген, що виділяється при цьому, відновлює НАДФ⁺ до НАДФ·Н. ПВК повертається до клітин мезофілу і використовується для регенерації ФЕП шляхом приєднання фосфатної групи від АТФ до ПВК. CO₂ в клітинах обкладки провідних пучків бере участь в C₃-фотосинтезі. Таким чином, у C₄-рослин реакції карбоксилювання відбуваються двічі.

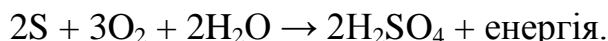
C₄-фотосинтез має велике значення для рослин посушливих місць зростання, оскільки вдень їх породи закриті, щоб запобігти випаровуванню води, і вуглекислий газ до листка не надходить. Проте цей процес фотосинтезу відбувається в клітинах,

які оточують провідні пучки, за рахунок накопичення CO_2 вночі, коли продиhi відкриті.

3. ХЕМОСИНТЕЗ

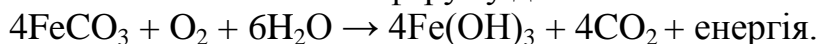
Хемосинтез – процес синтезу органічних речовин з вуглекислого газу і води з використанням енергії хімічних реакцій, що відбуваються в клітинах організмів. Організми, в клітинах яких здійснюється хемосинтез, називаються *хемотрофами*. До яких належать деякі бактерії: сіркобактерії, залізобактерії, нітрифікуючі бактерії.

Сіркобактерії – мешканці сірчистих джерел. У їх клітинах накопичується сульфур, що слугує запасною енергетичною речовиною. Вона утворюється в результаті окиснення сірководню. Коли енергії не вистачає, сірка окиснюється з утворенням сульфатної кислоти:



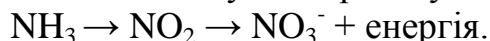
Енергія використовується для синтезу АТФ. Сіркобактерії відіграють важливу роль в утворенні родовищ сірки.

Залізобактерії окиснюють закисні солі феруму до окисних:



Вважають, що завдяки цим бактеріям утворився ряд родовищ заліза.

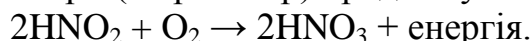
Нітрифікуючі бактерії окиснюють сполуки нітрогену:



Процес окиснення сполук нітрогену називається *нітрифікацією*. Він відбувається в два етапи. На першому етапі деякі бактерії (нітрозомонас) окиснюють амоніак до нітритної кислоти:



На другому етапі інші бактерії (нітробактер) продовжують процес окиснення:



Солі нітратної кислоти засвоюються рослинами з ґрунту.

4. ПЛАСТИЧНИЙ ОБМІН – СИНТЕЗ БІЛКА

Біосинтез білка – ферментативний процес синтезу білків у клітині. У ньому беруть участь три структурні елементи клітини – ядро, цитоплазма, рибосоми.

Білки синтезуються в клітинах:

- а) у період росту і розвитку (збільшення маси організму);
- б) де синтезуються ферменти, гормони та інші біологічно активні речовини білкової природи;
- в) менш інтенсивно, але відбувається це у всіх клітинах, тому що в них постійно розпадаються білки і їх необхідно відновлювати.

Роль нуклеїнових кислот у синтезі білка

1) Сама ДНК безпосередньої участі в синтезі білка не бере, тому що знаходиться в ядрі, а основним місцем синтезу білка є рибосоми на ЕР цитоплазми. Але на ДНК записана інформація про те, який у цитоплазмі повинен синтезуватися білок.

2) РНК беруть безпосередню участь у синтезі білка.

Генетичний код – це послідовність розташування нуклеотидів у молекулі ДНК, яка визначає послідовність амінокислот в молекулі білка.

Властивості генетичного коду такі:

- генетичний код триплетний, тобто кожній амінокислоті відповідає свій триплет (кодон), що складається з трьох розташованих поряд нуклеотидів;
- код не перекривається, тобто нуклеотид не може входити до складу двох сусідніх триплетів;
- код вироджений, тобто одна амінокислота може кодуватись декількома триплетами;
- кожний триплет кодує тільки одну амінокислоту, що свідчить про його специфічність;
- код не має ком (розділових знаків), зчитування інформації відбувається трійками нуклеотидів;
- код є універсальним, тобто єдиним для всіх живих організмів – від вірусів до людини.

Процес синтезу білка складається з декількох етапів: 1) *транскрипція* іРНК на матриці ДНК; 2) *транспорт* іРНК через ядерні пори в цитоплазму клітини; 3) формування комплексу іРНК з великою і малою субодиницями рибосом; 4) *трансляція* – процес реалізації інформації, закодованої в нуклеотидній послідовності іРНК, в амінокислотну послідовність білка; 5) *посттрансляційні модифікації* синтезованої білкової молекули.

Процес біосинтезу білка здійснюється на рибосомах, які розташовані переважно в цитоплазмі. Отже, для передачі генетичної інформації з ДНК до місця синтезу білка потрібен посередник. Таким посередником є іРНК. Процес синтезу на одному з ланцюгів молекули ДНК молекули іРНК на основі принципу комплементарності називається *транскрипцією*, або переписуванням. Транскрипція здійснюється в ядрі клітини.

Транскрипція відбувається не на всій молекулі ДНК одночасно, а лише на невеликій її ділянці, що відповідає певному гену. При цьому частина подвійної спіралі ДНК розкручується, оголюючи коротку ділянку одного з ланцюгів, який тепер слугуватиме матрицею для синтезу іРНК. Потім уздовж цього ланцюга рухається фермент РНК-полімераза, з'єднуючи між собою нуклеотиди в ланцюг іРНК, що видовжується. Транскрипція може відбуватись одночасно на декількох генах однієї хромосоми і на генах, розташованих на різних хромосомах. У результаті утворюється іРНК, послідовність нуклеотидів якої є точною копією послідовності нуклеотидів матриці – одного або групи поряд розташованих генів.

На спеціальних генах синтезуються й два інші типи РНК – тРНК і рРНК. Початок і кінець синтезу усіх типів РНК на матриці ДНК строго фіксовані спеціальними триплетами, які контролюють запуск (ініціюючі – ТАЦ) і зупинку (термінальні – АТТ, АТЦ, АЦТ) синтезу. Вони виконують функції «розділових» знаків між генами.

Транспорт іРНК. Зрілі молекули іРНК пізнаються особливими білками ядерних пор, які сприяють їх просуванню в цитоплазму за допомогою активного транспорту. Потрапивши в цитоплазму, іРНК зв'язується з рибосомальними субодиницями, це є сигналом для збирання цих субодиниць у функціонально активну рибосому.

З'єднання тРНК з амінокислотами відбувається в цитоплазмі. Молекула тРНК має форму листка конюшини, на верхівці якого знаходиться *антикодон* – триплет нуклеотидів, що кодує амінокислоту, яку переносить дана тРНК. Існує стільки тРНК, стільки видів амінокислот. Оскільки багато амінокислот кодуються кількома триплетами, число тРНК більше 20 (відомо біля 60 тРНК). З'єднання тРНК з амінокислотами відбуваються за участю ферментів і АТФ. Молекули тРНК транспортують амінокислоти до рибосом.

Трансляція – механізм, за допомогою якого послідовність нуклеотидів (триплетів) у молекулі іРНК переводиться в послідовність амінокислот у молекулах білка. Цей процес здійснюється в рибосомах. Вид білка, що синтезується, визначається не рибосоною, а інформацією, що записана на іРНК. Одна й та сама рибосома здатна синтезувати різні білки. Після завершення синтезу білка рибосома відділяється від іРНК, а білок надходить до ЕПС.

Для більшості клітин синтез білка – найбільш енергоємний з усіх біосинтетичних процесів. Утворення кожного нового пептидного зв'язку супроводжується розщепленням щонайменше 4 молекул АТФ: 2 з них витрачаються на приєднання амінокислоти до відповідної тРНК, а ще 2 – на зв'язок тРНК з А-ділянкою і на пересування рибосоми вздовж ланцюга іРНК.

Після закінчення трансляції до утвореної молекули білка можуть приєднуватись різні органічні молекули – вуглеводи, жирні кислоти тощо. Цей процес відбувається в ендоплазматичному ретикулумі й апараті Гольджі та називається *посттрансляційною модифікацією*.

Усі соматичні клітини одного виду мають один і той самий набір генів, проте клітини одного організму різняться за формою, розмірами, функціями. Це явище пояснює гіпотеза Жакоба–Моно. У хромосомі міститься ряд генів, серед яких розрізняють структурні гени, гени-регулятори і гени-оператори.

Більшість клітинних білків існує декілька днів. Інші руйнуються через декілька хвилин після синтезу.

Розщеплення (*протеоліз*) білкової молекули здійснюється в цитоплазмі спеціалізованим ферментативним комплексом, з витратою енергії АТФ. Вільні амінокислоти, що утворилися під час протеолізу, можуть відразу зв'язуватися з тРНК та використовуватися для синтезу нових білків. Надлишок амінокислот руйнується шляхом відщеплення аміногрупи амінокислоти з утворенням сечовини (у *ссавців*) – високо розчинної нетоксичної сполуки, що виводиться з організму. У рослин нітроген використовується повторно й практично не виводиться з продуктами обміну.

5. ЕНЕРГЕТИЧНИЙ І ПЛАСТИЧНИЙ ОБМІН ЖИРІВ

Енергетичний обмін. Жирні кислоти в клітинах гетеротрофів транспортуються в мітохондрії за допомогою специфічного переносника, де піддаються окисненню з утворенням ацетил-КоА, який надходить у цикл Кребса.

Пластичний обмін. У жировій тканині жирні кислоти та глюкоза перетворюються на тріацилгліцероли і запасуються у формі ліпідних крапель доти, доки не будуть затребувані іншими органами. У разі голодування тріацилгліцероли жирової тканини хребетних і деяких безхребетних тварин розщеплюються до жирних

кислот і гліцерилу, які виходять у кров і слугують джерелом енергії для міокарду (у клітинах печінки гліцерил також здатен перетворюватись на глюкозу). Тріацилгліцероли можуть частково синтезуватися з глюкози у раз її окиснення до ацетил-КоА.

Питання для контролю знань

1. Що таке генетичний код і які його властивості?
2. Назвіть основні етапи процесу біосинтезу білків?
3. Яка роль рибосом у процесі біосинтезу білків?
4. Як відбувається транскрипція?
5. Яка роль хлорофілу в процесі фотосинтезу?
6. Що відбувається у світлову фазу фотосинтезу?
7. Що відбувається у темнову фазу фотосинтезу?
8. У чому полягає космічна роль зелених рослин?
9. Що таке хемосинтез? Які організми здатні до хемосинтезу?
10. Що спільного та відмінного у процесах хемосинтезу та фотосинтезу?
11. Що спільного та відмінного у процесах фотосинтезу бактерій і зелених рослин?
12. У яких органах хребетних тварин може синтезуватися полісахарид глікоген?
13. У яких органелах рослинних клітин синтезуються вуглеводи?
14. З яких сполук синтезуються жири?
15. Який процес лежить в основі біосинтезу ДНК?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [3], [4], [5], [6], [12], [13], [14].

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Біологія : довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів : навчально-методичний посібник / О. А. Біда, С. І. Дерій, Л. М. Ілюха, Л. І. Прокопенко [та ін.]. – 3-тє вид., переробл. та доповн. – К. : Література ЛТД, 2013. – 672 с.
2. Грин Н. Биология: в 3-х т. Т.1.: Пер. с англ. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993. – 368 с.
3. Грин Н. Биология: в 3-х т. Т.2.: Пер. с англ. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993. – 325 с.
4. Грин Н. Биология: в 3-х т. Т.3.: Пер. с англ. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1993. – 376 с.
5. Дербеньова А. Г. Загальна біологія: Навч. посібник / А. Г. Дербеньова, Р. В. Шаламов – Х.: Світ дитинства, 1998. – 264 с.
6. Красінько В.О. Біологія клітин: Конспект лекцій для студ. спец. 6.092900 «Промислова біотехнологія» та «біотехнологія біологічно активних речовин» напряму 0929 «Біотехнологія» ден. Та заоч. форм навчання. / В. О. Красінько – К.: НУХТ, 2007. – 137 с.

7. Новак В.П., Бичков Ю.П., Пилипенко М.Ю. Цитологія, гістологія, ембріологія : підручник (2-е вид., змін. і доп.) / За заг. ред. В.П. Новака – К.: Дакор, 2008. – 512 с.
8. Польський Б.Т. Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях: навчальний посібник / Б.М. Польський, В.М. Торяник. – Суми : Університетська книга, 2009. – 288 с.
9. Сало Т.О. Загальна біологія: Навчальний посібник. / Т. О. Сало – Х.: Гімназія; Країна мрій, 2002. – 196 с.
10. Сиволоб А.В. Молекулярна біологія : підручник / А.В. Сиволоб – К. : Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008 – 384 с.
11. Хімія : довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів : навчально-методичний посібник / М. В. Гриньова, Н. І. Шиян, Ю. В. Самусенко [та ін.]. – К. : Літера ЛТД, 2013. – 464 с.
12. Ченцов Ю.С. Общая цитология / Ю.С. Ченцов - М.: Изд. МГУ, 1995. - 345 с.
13. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию / Ю.С. Ченцов - М.: ИКЦ Академкнига, 2004. - 486 с.
14. Шаламов Р.В. Біологія. Комплексний довідник / Р. В. Шаламов, Ю. В. Дмитрієв, В. І. Подгорний. – Х.: Веста: Вид-во «Ранок», 2011. – 624 с.