



Komonyi Éva

BIOKÉMIA
Főiskolai jegyzet
1. rész

II. RÁKÓCZI FERENC KÁRPÁ TALJAI MAGYAR FŐISKOLA

Komonyi Éva

BIOKÉMIA

Főiskolai jegyzet

1. rész

Komonyi Éva

BIOKÉMIA

Főiskolai jegyzet

1. rész



„GENIUS”

Jótekonysági Alapítvány

II. RF KMF
Beregszász
2021

ETO 577.1(076)

K 67

A főiskolai jegyzet hiánypótlás céljából készült elsősorban biológia szakos hallgatók részére a biokémia tantárgy elméleti tananyagának elsajátításához. A munkában alapvető biokémiai ismeretek találhatók. Tartalmazza azokat a témaköröket is, amelyek előadásokon nem, vagy csak részben hangoznak el, viszont az önálló munkák keretein belül a diákoknak el kell sajátítaniuk. Segítséget nyújt a gyakorlati foglalkozásokhoz való felkészülésben is. A szervezetet felépítő biomolekulák ismertetése a fő cél: az egyik oldalról a molekulák kémiai felépítésére és szerkezetére, a másik oldalról pedig a szervezetben betöltött biológiai szerepükre fókuszálva. A fontosabb makromolekulák ismertetése mellett, bemutatja a biokémia törvényszerűségeit is. A főiskolai jegyzet nem törekszik a biokémia részletes tankönyvi bemutatására, hanem kimondottan összefoglalt, jól áttekinthető alapismereteket tartalmaz az élő szervezet elemi, molekuláris felépítésével kapcsolatban. Átláthatósága és tömörsége révén próbál segítséget nyújtani a diákoknak a tanulásban.

*Elektronikus formában (PDF fájlformátumban) történő kiadásra javasolta
a II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola Tudományos Tanácsa
(2019.12.20., 7. számú jegyzőkönyv).*

Készült a II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola Kiadói Részlege,
valamint Biológia és Kémia Tanszéke közreműködésével.

Szerző:
Komonyi Éva

Lektorálta:
*Csoma Zoltán, PhD (II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola)
Szaniszló Szabaszián, MSc (II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola)*

Műszaki szerkesztés: *Dobos Sándor*

Tördelés: *Orbán Melinda*

Korrektúra: *Gricza-Varcaba Ildikó*

Borítóterv: *Vezsdel László, Orbán Melinda*

A borítón a DNS-molekula illusztrációja látható

(forrás: <https://www.stockvault.net/photo/258501/dna---genetics---genes>).

ETO-besorolás: *a II. RF KMF Apáczai Csere János Könyvtára*

A kiadásért felel:

Dobos Sándor (II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola, Kiadói Részleg)

A főiskolai jegyzet tartalmáért kizárólag a szerző felel.

**A kézirat 2019-ben elnyerte a „GENIUS” Jótékonyági Alapítvány
Soós Kálmán ösztöndíjprogram jegyzettámogatási ösztöndíját.**

Kiadó: a II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola (cím: 90 202, Beregszász,
Kossuth tér 6. E-mail: foiskola@kmf.uz.ua)

© Komonyi Éva, 2021

© II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola, 2021

TARTALOM

ELŐSZÓ	7
1. A BIOKÉMIA TÁRGYA, KAPCSOLATA MÁS TUDOMÁNYÁGAKKAL ÉS KIALAKULÁSÁNAK RÖVID ÁTTEKINTÉSE	9
2. AZ ÉLŐ ANYAG KÉMIAI ÖSSZETÉTELE	11
2.1. A víz szerepe a biológiai rendszerekben	13
3. AZ ÉLET MOLEKULÁRIS SZINTŰ ALAPTÖRVÉNYEI	15
4. A BIOMOLEKULÁK FELÉPÍTÉSE ÉS TÉRSZERKEZETE	19
5. A BIOKATALÍZIS ALAPJAI	23
5.1. Az élő szervezetekben található enzimek osztályozása és az általuk katalizált biokémiai reakciótípusok	23
5.2. Az enzimkatalízis molekuláris mechanizmusa	27
5.3. Az enzimkatalizált biokémiai reakciók kinetikája	28
5.4. Az enzimek működését és aktivitását befolyásoló tényezők	32
5.5. Az enzimkatalizált biokémiai reakciók energetikája	35
6. AZ ÉLŐVILÁG ÉPÍTŐELEMEL. BIOMOLEKULÁK	39
6.1. A fehérjék felépítése és biológiai funkciói	39
6.1.1. A fehérjéket alkotó aminosavak felépítése és tulajdonságai	39
6.1.2. A fehérjék szerkezete	44
6.1.3. A fehérjék csoportosítása	47
6.2. A szénhidrátok felépítése, biológiai funkciói és csoportosítása	49
6.2.1. A szénhidrátok biológiai funkciói	49
6.2.2. A szénhidrátok csoportosítása és bemutatása	50
6.3. A lipidek csoportosítása, szerkezete és funkciói	64
6.3.1. Az egyszerű lipidek jellemzése	65
6.3.2. Az összetett lipidek jellemzése	81
6.4. A nukleinsavak csoportosítása, felépítése és biológiai funkciói	86
6.4.1. A nukleinsavak biológiai funkciói és szerkezete	90
FELHASZNÁLT IRODALOM	99

ELŐSZÓ

A jegyzet a biológia szakos hallgatók részére készült, és segítséget kíván nyújtani a biokémia tantárgy elméleti tananyagának elsajátításához.

Az **1. rész** fundamentális témaköröket tartalmaz, amelyek fontosak ahhoz, hogy megértsük az élő szervezetek elemi és molekuláris felépítését, molekuláris szintű törvényszerűségeit, valamint segítenek megismerni a biomolekulák felépítését és a szervezetben betöltött biológiai szerepüket. Az élő szervezeteket felépítő biomolekulákról: a fehérjékről, a nukleinsavakról, a lipidekről és a szacharidokról tartalmaz olyan ismereteket, amelyek különösen fontosak a biokémiai funkciók kialakulása szempontjából. Tehát elsősorban a molekuláris szerkezet és a funkció összefüggéseinek összefoglaló leírását célozza. Ezek az ismeretek elengedhetetlenek ahhoz, hogy a hallgatók megértsék a jegyzet második részében tárgyalt anyagcsere-folyamatokat és a membránokon történő anyagtranszportot.

Komonyi Éva, PhD
a II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola
Biológia és Kémia Tanszékének docense

1. A BIOKÉMIA TÁRGYA, KAPCSOLATA MÁS TUDOMÁNYÁGAKKAL ÉS KIALAKULÁSÁNAK RÖVID ÁTTEKINTÉSE

*„Akik ma azt ambicionálják, hogy hivatástudatból a tudományos munka
vagy az oktatás nehéz kenyerét választják, meg kell küzdeniük
azokért az ismeretekért, amelyek ezt lehetővé teszik.
Meg kell ismerkedniük az életfolyamatok csodás
és kristálytisztán logikus világával,
azzal az élő rendszerrel,
amelyben minden összefügg mindennel.”*
(Boross László – Sajgó Mihály)

A biokémia az a tudományág, amely tanulmányozza az élő anyag kémiai összetételét, az élő szervezetben végbemenő kémiai változásokat, igyekszik a kémia oldaláról vizsgálni és megérteni a biológiai rendszerek felépítését, ezek működését, a biológiai folyamatok molekuláris hátterét. A biokémia egyik fő célja az, hogy azonosítsa az egyes életfolyamatokban részt vevő összes molekulát, feltárja ezek szerkezetét és azt, hogy mi a funkciójuk.

A biokémia mint határtudomány, a biológiai és a kémiai tudományok között helyezkedik el. Kialakulása és fejlődése szorosan kapcsolódik e két tudományághoz, felhasználja egy sor egyéb tudomány, így például a fizikai-kémia, kolloidkémia, fizika, matematika, eredményeit, másrészt alapját képezi egy sor alkalmazott tudománynak az orvostudománytól, élelmiszer-ipari technológiától az állat- és növénytermesztésig, valamint a környezetvédelemig.

Viszonylag fiatal tudomány, kialakulását a kémia és biológia fejlődésének kellett megelőznie. A biokémia kezdőpontjának általában 1866-ot szokták tekinteni, amikor Németországban megalapították az első biokémiai tanszéket Hoppe-Seyler vezetésével.

Az elmúlt század szerves kémiai kutatásai alapján megismerték számos, az élő szervezetekben előforduló anyag szerkezetét.

Pasteur kutatásai az élő szervezetek folyamatait katalizáló enzimek jelentőségére hívták fel a figyelmet.

E. Fischer munkája nyomán a fehérjéket alkotó aminosavak váltak ismertté, Miescher a nukleinsavakat tanulmányozta.

Pavlov az emésztés enzimes és hormonális folyamataival foglalkozott, a század elején váltak ismeretessé a vitaminok. Fokozatosan fel-

derítették az élő szervezet energiatermelő folyamatait, majd az izotópos technika segítségével számos más anyagcsere-folyamatot.

A második világháború után Sanger és mások munkája nyomán megkezdődött a fehérjeszerkezet megismerése.

A múlt század ötvenes éveinek elején nagy áttörésnek számított, amikor F. Crick tudós társával J. Watsonnal, M. Wilkins és R. Franklin röntgenkrisztallográfiai eredményeire támaszkodva megalkotta a kettősspirál-elméletét a DNS-ről. Lehetővé vált az életfolyamatok molekuláris szintű magyarázata, kialakult a molekuláris biológia, majd a kvantum-biokémia.

A második nagy áttörés akkor következett be, amikor rájöttek arra, hogy a DNS olyan átalakításokat is eltűr, amelyeket a természet az evolúciós évek milliárdjai során tudott csak végrehajtani.

Fokozatosan kialakult a dinamikus szemlélet, amely az élő szervezet anyagcseréjét nem leegyszerűsített formában, mint a táplálék felvételét, asszimilációját és energiatermelést, hanem a szervezet anyagait állandó mozgásban látja, és az anyagcsere-folyamatokat tekinti mindenféle életjelenség alapjának. Bizonyítást nyert, hogy az élő szervezeteket felépítő molekulák kölcsönhatásba kerülnek egymással, valamint összefüggés van a térszerkezetük és biológiai funkciójuk között.

2. AZ ÉLŐ ANYAG KÉMIAI ÖSSZETÉTELE

Az élő szervezetben előforduló **kémiai elemeket** és azok mennyiségét vizsgálva szembetűnő az, hogy egyrészt nem minden ismert elem vesz részt az élő anyag felépítésében, másrészt pedig az egyes elemek részaránya lényegesen eltér a Föld nem élő anyagának összetételétől (1. táblázat).

Az élő anyagra jellemző, hogy összetételében négy elem játszik döntően szerepet: a hidrogén (H), az oxigén (O), a szén (C) és a nitrogén (N). Ezeknek az elemeknek a relatív előfordulása az élő szervezetekben mintegy 99%. Ezeket nevezik **elsődleges biogén** (biogén = életet létrehozó) **makroelemeknek**, más néven **organogén** elemeknek.

A hidrogén és az oxigén ezen felül azért is domináns közös alkotóelem, mert az élőlények tömegének nagyjából 70–90%-át víz teszi ki, élőlénytől függően. A többi elem relatív előfordulása az élő szervezetekben alig 1%-ot tesz ki.

A földkéregben ezzel szemben a legnagyobb gyakorisággal előforduló elemek az oxigén és a szilícium, valamint különböző fémek. Ez már önmagában is mutatja, hogy az élőlények nem válogatás nélkül veszik fel a környezetük anyagait, hanem aktív módon, energiabefektetés révén szelektálnak.

1. táblázat. Az elemek előfordulási gyakorisága a földkéregben és az emberi testben (Lehninger után)

Emberi test			Földkéreg		
<i>elem</i>	<i>az elem rendszáma</i>	<i>a relatív előfordulása, atom %</i>	<i>elem</i>	<i>az elem rendszáma</i>	<i>a relatív előfordulása, atom %</i>
H	1	63	<i>O</i>	8	47
O	8	25,5	<i>Si</i>	14	28
C	6	9,5	<i>Al</i>	13	7,9
N	7	1,4	<i>Fe</i>	26	4,5
<i>P</i>	15	0,22	<i>Ca</i>	20	3,5
<i>S</i>	16	0,05	<i>Na</i>	11	2,5
<i>Ca</i>	20	0,31	<i>K</i>	19	2,5
<i>Cl</i>	17	0,08	<i>Mg</i>	12	2,2
<i>K</i>	19	0,06	<i>Ti</i>	22	0,46
<i>Na</i>	11	0,03	<i>H</i>	1	0,22
<i>Mg</i>	12	0,01	<i>C</i>	6	0,19

Az említett négy, legnagyobb mennyiségben előforduló organogén elemen kívül az élő anyag kémiai felépítéséhez nélkülözhetetlen a foszfor (P) és a kén (S) is. Ez a hat elem képes felépíteni az alapvető biomolekulákat.

Miért főleg a C, H, N, O, P, S elemek alkotják az élőlényeket? A válasz a következőkben keresendő:

- atomjaik kis tömegűek, a Földön gyakoriak;
- elektronegativitásuk közepes vagy nagy, így egymással erős, az oxigén és nitrogén esetében többszörös kovalens kötésekkel tudnak képezni;
- a kovalens kötésekkel változatos szerves biomolekulák (lipidek, szénhidrátok, fehérjék, nukleinsavak) képzésére van mód.

Mind a szén, mind a nitrogén az élő anyagban általában redukált, hidrogénhez kötött formában van jelen. A kénatom közvetlenül szénatomhoz kapcsolódva, legnagyobb mértékben a fehérjék bizonyos aminosavaiban (cisztein és metionin) fordul elő. A foszfor nagy mennyiségét az magyarázza, hogy a sejtek citoplazmája nagy koncentrációban tartalmaz foszfát ionokat. A foszforatom pedig oxigénatomhoz kötődve, azon keresztül kapcsolódva a szénatomhoz, azaz foszforsavészter-formában, az ATP-nek fő alkotóeleme. Ez nagy jelentőségű a vegyület energiataralma és ezen keresztül az élő szervezet energiaellátása szempontjából. Ezenkívül a foszfor a nukleinsavakban is megtalálható.

Ezekon az elemeken kívül az élő szervezetek nagyon kis mennyiségben (**mg**) más elemeket is igényelnek a normális életfunkcióikhoz, ezeket ***másodlagos biogén makroelemeknek*** nevezzük. Ezek közé tartoznak a Mg, K, Ca, Na, Cl. Az ennél még kisebb mennyiségben (**µg**) található elemeket ***mikroelemeknek (nyomelemeknek)*** nevezzük, pl. Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, Co, Cr, Ti, B, J, Si, Se. Mind a makro-, mind pedig a mikroelemek nélkülözhetetlenek az élő szervezetek számára. Közülük egyesek szervesen ion formájában vannak jelen (pl. Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^-) mások meghatározott biomolekulákhoz szorosan kötött formában. Egyes elemek (mint például a Fe, Mg, Cu, Zn) minden sejt életéhez nélkülözhetetlenek, enzimek aktív helyének fontos szereplői, míg mások, csak meghatározott élőlények számára fontosak. Például a vanádium (V) számos algafaj, a bór (B) magasabb rendű növények számára elengedhetetlen, a szilícium (Si) szerkezeti elem számos gabonafélénél és a kovamoszatnál.

Amennyiben ilyen nagymértékben hasonlít az élőlények elemi összetétele, vajon mi teszi lehetővé az élővilág bámulatos sokféleségét?

Molekuláris összetétel tekintetében szembetűnő, ahogyan azt már említettük, hogy az élőlények tömegének legnagyobb részét a **víz** alkotja. Az élőlényeket alkotó szerves makromolekulák négy nagy csoportba sorolhatók, ezek a **szénhidrátok**, **fehérjék**, **nukleinsavak** és **lipidek**. Ezeket a molekulákat biomolekuláknak nevezzük. Ezek szerint a négy csoportba sorolható makromolekulák sokfélesége jelentheti az élővilág változatosságának a fő forrását. Az élővilág összes faja azonos alkotóelemekből, azonos elvek alapján hoz létre adott esetben fajra jellemző makromolekulákat.

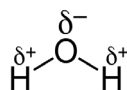
A nagyméretű biomolekulák jellemzője, hogy megfelelő **építőkömolekulákból (monomerekből)** állnak. A sejt tartalmaz ezeken kívül olyan molekulákat, amelyek átmenetileg képződnek és tovább alakulnak a fenti négy biomolekula-csoport molekuláinak felépítése vagy éppen lebontása folyamatában. Ezeket az anyagsere közttermékeinek, **intermediereknek** nevezzük.

Az élő és élettelen anyag kémiai összetételében látható különbségek mellett talán a legfontosabb különbség az, hogy az élő anyagban minden biomolekulának megvan a maga funkciója. Ilyen tulajdonságot az élettelen anyagban található komponenseknél nem találunk.

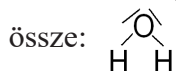
A biomolekulák a nagy molekulásúly és jelentős térbeli kiterjedés, az egyes szegmensek közötti kölcsönhatások folytán rendkívül bonyolult térbeli szerkezetet alakítanak ki. Az egyes molekulák ezen térbeli szerkezetének, a **konformációnak** rendkívül nagy jelentősége van az egyes anyagok biológiai aktivitása szempontjából. Már a legminimálisabb szerkezetváltozás is alkalmatlanná teheti a vegyületet a biológiai funkció ellátására.

2.1. A víz szerepe a biológiai rendszerekben

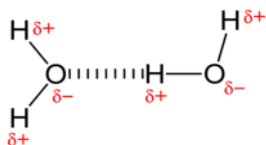
A biomolekulák szerkezetéről, tulajdonságairól és funkcióiról a későbbiekben lesz szó, most lássuk a víz szerepét az élő szervezetekben. A víz több funkciót is betölt az élő sejtben: jó oldószer, reakcióközeg, a lebontó és felépítő anyagsere-folyamatokban reakciópartnerként és reakciótermékként is szerepet játszik. Tehát részt vesz a sejtek felépítésében és a bennük lejátszódó biokémiai folyamatokban. Ezek a tulajdonságok a vízmolekula szerkezetéből következnek. A vízmolekula, mint tudjuk, dipólussal rendelkezik, tehát poláros molekula:



Az oxigén- és a hidrogénatomokat erős kovalens kötések tartják



A kötő elektronpárok helyzete miatt a hidrogénatomok körül az elektronsűrűség csökken, így a hidrogén – a hozzá közel eső másik vízmolekula oxigénjével – gyenge kémiai kölcsönhatásra, **hidrogénkötés** (H-híd) létrehozására képes:

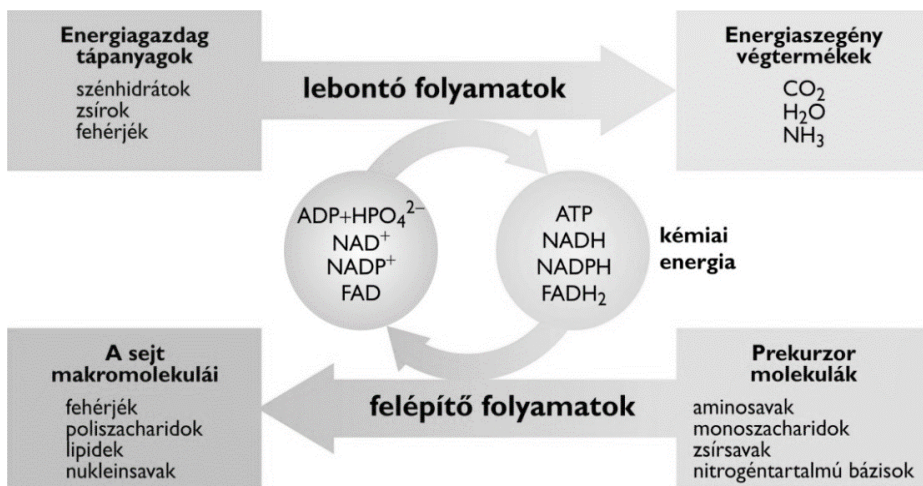


Hidrogénkötést a vízmolekulák más molekulákkal is kialakíthatnak. Ennek köszönhetően a poláros vegyületek jól oldódnak a vízben. Ezek ugyanis olyan funkciós csoportokat tartalmaznak, amelyek a vízmolekulákkal hidrogénkötést képesek kialakítani (egyes cukrok, alkoholok).

3. AZ ÉLET MOLEKULÁRIS SZINTŰ ALAPTÖRVÉNYEI

Az élő szervezetben egymás mellett állandóan sokféle kémiai folyamat játszódik le. A folyamatoknak, reakcióknak összehangolt, szabályozott módon kell történnie, és közben a környezettel is egy egyensúlyi kölcsönhatás-rendszert alakítanak ki. Az élő anyag önmagában, azaz megfelelő környezet nélkül életképtelen. Környezetével két fontos kapcsolatot kell fenntartania: meghatározott anyag- és energiacserét. A sejtben végbemenő bioszintézis folyamatokhoz a sejtnek a környezetből kiindulási anyagokat kell felvennie. Ezekből az egyszerű szervetlen anyagokból építi fel a szervezet saját biomolekuláit. Ezzel egyi időben a sejtben végbemennek a lebontó folyamatok is. Ezekben a folyamatokban olyan anyagok (közttermékek, intermedierek) keletkeznek, amelyeket a szervezet kiindulási anyagként (prekurzorként) használ más bioszintézisekhez, egy részük pedig kiürül a környezetbe (1. ábra).

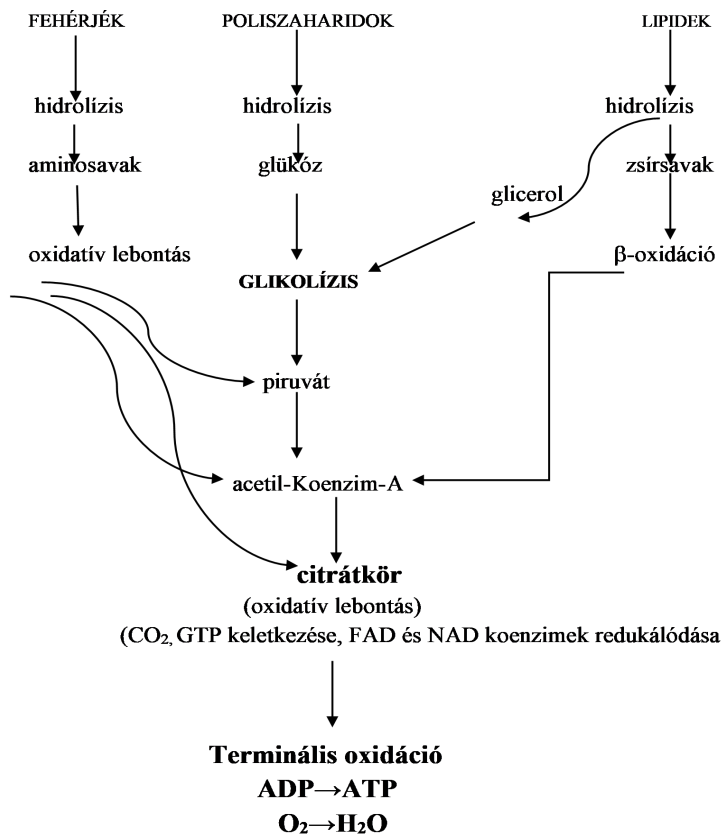
1. ábra. A lebontó és felépítő folyamatok kapcsolata



A szervezetben a lebontó és felépítő folyamatok egymás mellett mennek végbe állandó jelleggel. A lebontó és a bioszintetikus anyagcsereutak egyes pontokon összekapcsolódnak, bonyolult *anyagcsere-hálózat* alakul ki (2. ábra).

A biokémiai folyamatok zavartalan lefolyása csak meghatározott törvényszerűségek mellett történhet. A biomolekuláknak három olyan jellemző molekuláris tulajdonságuk van, amelyek az élet szempontjából alapvető fontosságúak, ezeket *az élet molekuláris szintű alaptörvényeinek* nevezzük.

2. ábra. Az anyagcsere-hálózat vázlatos bemutatása



Abioaffinitás törvénye. Az élő szervezetben található biomolekulák képesek arra, hogy legalább egymáshoz, meghatározott biomolekulát felismerjenek, és azzal reverzibilisen összekapcsolódva, molekulakomplexet hozzanak létre. Igen gyakran nemcsak két biomolekula kapcsolódik össze molekulakomplexé, hanem többféle is. A komplexek felépítésében szereplő biomolekulák sztöchiometriája, a molekulakomplexben elfoglalt helye, a szomszédjához kapcsolódó kötések típusa, száma, a molekulák egymáshoz viszonyított térbeli orientációja pontosan meghatározott. A biomolekulák közötti kapcsolatok nem kovalens kémiai kötések révén, hanem ionos-, hidrogén-, Van der Waals-kötések megfelelő kombinációival alakulnak ki, vagy hidrofób kölcsönhatások segítségével. Például a sejtmembrán, sejtfallipidekből, fehérjékből, szénhidrátokból, koleszterinből épül fel. A sejtorganellek (mitochondriumok, sejt-mag, kloroplaszt, endoplazmás retikulum, Golgi-komplex stb.) szintén

a biomolekulák speciális komplexeinek kialakulásával jönnek létre. Az ilyen speciális komplexekben részt vevő molekulákat **szerkezetépítő biomolekuláknak** nevezzük. A biomolekulák összekapcsolódására egy szép példa a DNS kettős hélix szerkezete, ahol nukleinsav-nukleinsav összekapcsolódás történik.

A biokatalízis törvénye. *A biomolekulák között találunk olyanokat, amelyek katalitikus hatással rendelkeznek, képesek a szervezetben végbemenő kémiai átalakulásokat felgyorsítani, katalizálni.* Ezek a biokatalizátorok az **enzimek**, többnyire fehérjék, de ismeretesek ribonukleinsavak is, amelyek hasonló tulajdonságokkal rendelkeznek, ezek a **ribozimek**. Az enzimen az átalakítandó (**szubsztrát**) molekulának meg kell kötődnie ahhoz, hogy azután végbemehessen az átalakítása. Az enzimek csak meghatározott szubsztrát molekulát képesek megkötni és átalakítani, ezért mondjuk azt, hogy az enzimek **szubsztrátspecifikusak**, és mivel a szubsztrát molekula csak meghatározott kémiai átalakítását valósítják meg, ezért **reakcióspecifikusak** is. Az enzimekatalízis az alapja a szervezetben lejátszódó anyagcserének (**metabolizmus**), mind a lebontó (**katabolizmus**), mind a felépítő (**anabolizmus**) folyamatoknak. Az enzimek teszik lehetővé, hogy a sejtben végbemehessenek azok a folyamatok, amelyek maguktól csak végtelenül lassan mennének végbe a sejtekben levő alacsony koncentráció és meglehetősen alacsony hőmérséklet végett. Az, hogy a bioszintézis döntő lépései más enzimekkel, más úton valósulnak meg, mint a lebontás, lehetővé teszi a speciális, külön-külön szabályozást. Ezért képes a sejt anyagcsere-hálózata összehangoltan, a sejt szükségleteinek megfelelően működni.

A lebontás és a bioszintézis útjainak elkülönülését az is megmagyarázza, hogy a lebontás vizes közegben megy végbe, a szintézisük építőmolekuláikból nem mehet végbe vízelvonó reakciókkal, hiszen a keletkezett kötések gyorsabban hidrolizálódnának, mint szintetizálódnának. A bioszintézis ezért kerülőútra kényszerül. Az ATP, vagy más makroergkötést tartalmazó, energiadonor-molekulák közreműködésével „aktivált építőkö-molekulák keletkeznek, amelyek már képesek kialakítani a biopolimerek tagjait összekapcsoló peptid-, észter-, foszfodiészter- és glikozidos kötések nem vízelvonással járó reakciókkal.

A bioreguláció törvénye. *A biomolekulák közül néhánynak a hatékonysága szabályozható. Specifikus szabályozó molekulák képesek az enzimek katalitikus hatását fokozni, ezek **aktivátorok**, vagy csökkenteni, esetleg megszüntetni, ezek **inhibitorok**.*

4. A BIOMOLEKULÁK FELÉPÍTÉSE ÉS TÉRSZERKEZETE

Az élő sejtet felépítő molekulák között vannak olyanok, amelyek több, egyszerű molekulából (**monomerekből**) épülnek fel. Például a fehérjék aminosavakból. A monomerek különböző kapcsolódási sorrendben lehetnek ezekben az összetett molekulákban, és a molekulák térszerkezete is különböző lehet, vagyis jellemző rájuk a térszerkezeti izoméria. Ez azt jelenti, hogy azonos szerkezeti képlettel rendelkező vegyületekben az egyes atomok kapcsolódási sorrendje (**konstitúciója**) lehet azonos, de az atomok térbeli elrendeződése (**sztereokémiája**) eltérő. A sztereoizoméria előfordulásának egyik oka, hogy bizonyos kötések körül az elfordulás (rotáció) gátolt. *A kizárólag sztereokémiájukban eltérő molekulák egymás térszerkezeti izomerjei.* Ezzel kapcsolatban két fogalmat kell megismételnünk: a **konfiguráció** és a **konformáció** fogalmát.

Konfiguráció: egy atomhoz közvetlenül kapcsolódó atomok vagy atomcsoportok relatív helyzete. Azonos konstitúciójú, de különböző konfigurációjú molekulák egymásba nem vihetők át térbeli forgatással. Az egyik forma a másik tükörképe. Az ilyen tükörképi molekulák egymás **enantiomerjei** és megfelelő módszerekkel szétválaszthatók. Ilyen enantiomerek az optikai aktivitással jellemezhető optikai izomerek. Az **optikai izomerek** (enantiomerek) a polarizált fény síkját egymáshoz képest ellentétes irányban forgatják el. Az optikai aktivitásnak és így, az optikai izoméria jelenségének feltétele a **királis** (aszimmetrikus) szénatom jelenléte a molekulában. A kiralitás abban nyilvánul meg, hogy a szénatomhoz, a négy vegyértékének megfelelően négy különböző atom vagy atomcsoport kapcsolódik. A biomolekulák vagy azokat felépítő monomerek némelyike (aminosavak, monoszacharidok) tartalmaznak legalább egy ilyen királis szénatomot, tehát **optikailag aktív** vegyületek.

A központi szénatomhoz kapcsolódó funkciós csoportokat egyértelműen sorba lehet rendezni a funkciós csoportban található atomok rendszáma és összekapcsolódási sorrendje alapján. A leggyakoribb funkciós csoportok rangsorrendje balról jobbra haladva csökkenő sorrendben az alábbiak szerint alakul:



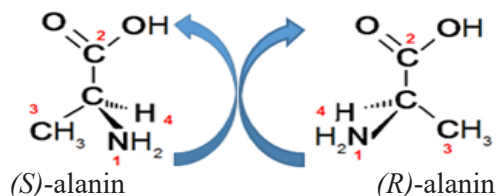
A rangsorrend ismerete teszi lehetővé az enantiomerek egyértelmű megnevezését. A megfelelő azonosítás érdekében a legalacsonyabb rangú funkciós csoportot hátra helyezzük el a térben. Az előre kerülő, egy

síkban lévő, három eltérő, 1., 2. és 3. rangú funkciós csoport esetében megállapítjuk, hogy az 1-2-3 sorrend az óramutató járásával megegyező-e vagy ellentétes (3. a. ábra). Az abszolút konfigurációt az első esetben **R** (*rectus* = jobb), a második esetben **S** (*sinister* = bal) – zárójelek közé tett – dőlt betűkkel jelöljük (3. b. ábra):

3. a. ábra. Funkciós csoportok sorrendje



3. b. ábra. Az alanin abszolút konfigurációi



Egyetlen királis centrum esetén két sztereoizomer létezik, míg „n” királis centrum esetén 2^n -féle sztereoizomer van, melyek mindegyike enantiomer párokat alkot.

Mint tudjuk, a kiralitásból eredő enantiomerek nevezéktanára van egy másik, Emil Fischer által bevezetett (D- és L-izomerek) nevezéktan is, amit a biokémia hagyománytiszteletből megőrzött.

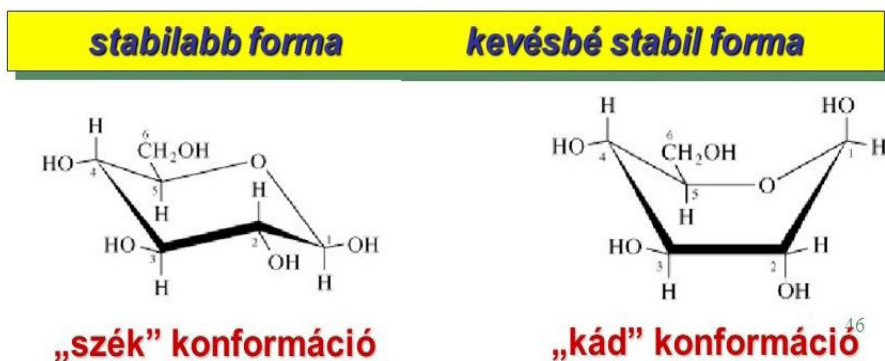
Erre az összetett szénhidrátokat felépítő monoszacharidok esetében a természet D(R)-konfigurációjú, a fehérjéket felépítő aminosavak esetében pedig az L(S)-konfigurációjú optikai izomert választotta. Az élő szervezetek ezeket az izomereket tudják felismerni és megfelelő szerkezetű enzimek segítségével hasznosítani (lebontani, átalakítani). A mesterségesen előállított szénhidrátok és fehérjék gyakran tartalmazzák mindkét enantiomert, ezek az úgynevezett **racém elegyek**, melyek optikailag inaktívak. A szervezetben a nem megfelelő enantiomer nem hasznosul, sok esetben akár káros is lehet. Például a szőlőcukor egyik enantiomerét (D-glükóz) a sejtek pillanatok alatt vízre és szén-dioxidra bontják le, míg a tükörképi párját (L-glükóz) nem tudják átalakítani. Vajon min alapszik a szervezetnek az a tulajdonsága, hogy akár már ízlelés-

sel vagy szaglással is meg tudja különböztetni az egyik sztereoizomert a másiktól? Az ízérzékelés és a szaglás molekuláris szinten megfelelő receptoron alapul. Ezek a specifikus receptorok lépnek másodlagos kölcsönhatásokon keresztül kapcsolatba a felismert molekulával. A receptorok, akár az enzimek, az élő szervezetben fehérjék, és a fehérjék maguk is királis molekulák. Az említett glükóz esetében is fehérjékkel kapcsolatos a megkülönböztetés. A glükóz lebontása egy soklépéses kémiai folyamatsor (lásd később, 2. rész), amelyben minden lépést specifikus enzimek katalizálnak. A részt vevő enzimek mind fehérjék, amelyek sztereospecifikus kötőhellyel rendelkeznek (lásd a Biokatalízis c. fejezetet) szubsztrátjuk (az a molekula, amely a reakció során átalakul) számára. A királis szubsztrát tükörképi párjával nem lépnek kapcsolatba.

Konformáció: a molekulán belüli atomok olyan térbeli elrendeződése, amely kémiai kötések felbontása nélkül, pusztán kötések körüli elfordulásokkal megváltoztatható. Az egyes konformációs állapotokat konformációs izomereknek, röviden **konformereknek** is nevezzük.

Biológiai és biokémiai funkciók szempontjából fontos a makromolekulák konformációja. A makromolekulák esetében funkcionális értékelés alapján megkülönböztetünk **natív** (funkcióképes), és **denaturált** (funkcióképtelen) konformációkat. Például az élő sejtekben található DNS natív állapota a kettős hélix, amelyben a két egymással komplementer DNS-szálat hidrogénhidak stabilizálnak. Ezzel ellentétben a denaturált állapot a konformáció, amelyben a kettős spirál megszűnik és a két komplementer szál elválik egymástól. A glükóz példáján is bemutatathatjuk azt a konformációt, amelyik stabilabb („szék” konformáció), energetikai szempontból kedvezőbb – a természet ezt a formát részesíti előnyben (4. ábra).

4. ábra. A glükóz konformációs izomerei



5. A BOKATALÍZIS ALAPJAI

5.1. Az élő szervezetekben található enzimek osztályozása és az általuk katalizált biokémiai reakciótipusok

Az **enzimek** nélkül egyetlen életfolyamat sem játszódhatna le. Az enzimek, más néven **biokatalizátorok** növelik a szervezetben lejátszódó kémiai reakciók sebességét. Kis koncentrációban hatásosak és maradandó változás nélkül kerülnek ki a reakció végén. Az enzimek többszörös, akár 106–1017-szeres sebességfokozást képesek biztosítani. Túlnyomó többségük fehérjék, de ismertek RNS-alapú enzimek is (**ribozimek**), amelyek szintén központi szerepet töltenek be az élő rendszerek működésében.

Azokat az enzimeket, amelyek ugyanazt a reakciót katalizálják, de kémiai felépítésükben tapasztalható némi eltérés, **izoenzimeknek** nevezzük. Vannak olyan reakciók, mint például a zsírsavak szintézise, vagy a szénhidrát lebontó anyagcserében a piruvát oxidatív decarboxilezése, amelyek lejátszódásához több enzim együttes jelenléte szükséges, ilyen esetekben **multienzimkomplexek** működnek.

Kofaktorok és koenzimek

Számos olyan kémiai reakció van, amely katalíziséhez nem elegendőek a szervezetben található enzimek, más anyagokra is szükség van. Az anyagcsere szempontjából döntő jelentőségű redoxreakciók például kizárólag **kofaktorok** jelenlétében mennek végbe, amelyek nem fehérje természetű anyagok, mint az enzimek. A kofaktorok olyan atomok, ionok vagy szerves molekulák, amelyek sztöchiometrikus mennyiségben közvetlen szerepet játszanak a katalízisben.

A kofaktor nélküli, önmagában kémiai katalízisre nem képes enzimet **apoenzimnek**, míg a kofaktorral komplexben lévő teljes, funkcióképes formát **holoenzimnek** nevezzük. Egyes esetekben a kofaktor szerves része az enzimnek, és eltávolítása csak az enzim denaturálásával végezhető el. Az ilyen kofaktort az enzim **prosztetikus csoportjának** nevezzük. Azokat a kofaktorokat, amelyek szerves molekulák, **koenzimeknek** is nevezzük. A vitaminok zöme koenzim vagy a koenzim **prekurzora**, kiindulási anyaga. A koenzimek is lehetnek prosztetikus csoportok, de lehetnek reverzibilisen kötődő kosubsztrátok is, amelyek a reakció végén leválnak az enzimről. A redoxreakciókban szerepet játszó kofaktorok közül a **flavin-adenin-dinukleotid (FAD)** például prosztetikus csoport, míg a **nikotinsav-amid-adenin-dinukleotid (NAD⁺)** kosubsztrát.

Vannak koenzimek, amelyek a reakció során egy elektront vagy egy elektronpárt, két hidrogént vesznek, vagy adnak át, az oxidációs-redukciós reakciókat katalizáló enzimekkel, oxido-reduktázokkal működnek együtt, mint például a NAD és a FAD. Más koenzimek kisebb-nagyobb csoportot képesek szállítani pl: CH_3 , COOH , acil-, foszfát-, szulfátcsoporthoz, ezek a transzferázokkal működnek együtt (2. táblázat):

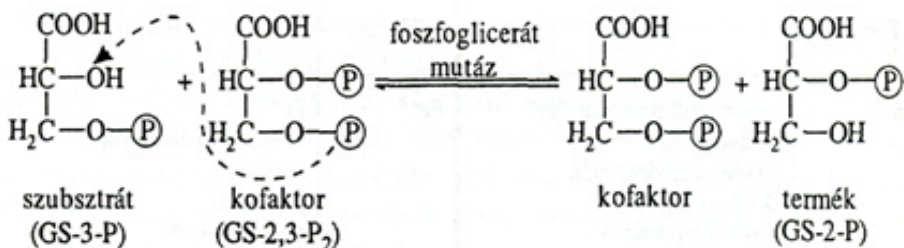
2. táblázat. Koenzimekkel átvitt részletek a reakció során

Enzimtípus	Koenzim	Átvitt részlet
Oxido-reduktázok	<i>Hem (Fe-porfirin)</i> <i>NAD⁺, NADP</i> <i>FMN, FAD ubikinon,</i> <i>plasztokinon</i>	<i>1 elektron,</i> <i>H (hidridion) H⁺</i> <i>2H</i>
Transzferázok	<i>ATP</i>	<i>foszfátcsoporthoz</i> <i>pirofoszfát-csoport</i> <i>AMP (adenililcsoport)</i> <i>Adenozin (adenozilcsoport)</i>
	<i>koenzim-A</i>	<i>acilcsoport,</i> <i>karboximetil-csoport</i>
	<i>liponsav</i>	<i>acilcsoport</i>
	<i>tiamin-pirofoszfát</i>	<i>aktív aldehid ketocsoport</i>
	<i>piridoxálfoszfát</i>	<i>-NH₂-csoport</i> <i>-NH₂=O csere</i>
	<i>S-adenozil-metionin (SAM)</i>	<i>-CH₃-csoport</i>
	<i>tetrahidrofolsav (THF)</i>	<i>-CH₃-CH₂-OH-HC=O-</i> <i>CH=NH</i>
	<i>biotin</i>	<i>-COOH</i>
	<i>B₁₂-koenzim (kobalamid-koenzim)</i>	<i>alkilcsoport</i>

Jellemző a koenzimekre, hogy egy másik enzimkatalizált folyamatban visszaalakulnak.

A kofaktorok legtöbbször fémionok, pl. Cu^{2+} (a citokróm-oxidáz enzim kofaktora), Zn^{2+} (alkohol-dehidrogenáz enzim kofaktora), K^+ és Mg^{2+} a kináz enzimekkel működnek együtt. Ezek a kofaktorok prosztetikus csoportjai azoknak az enzimeknek, amelyekkel együttműködnek. A kofaktorok – ellentétben a koenzimekkel – maradandóan megváltoznak a reakció során, nem alakulnak vissza más enzimreak-

ció segítségével, és vannak esetek, amikor egy szubsztrátmolekulából ugyanaz a kofaktormolekula szintetizálódik:



Az enzimek nagy száma miatt, az **International Union of Biochemistry (IUB)**, működésük alapján hat külön enzimosztályt hozott létre. Ezek az osztályok a következők:

1. **Oxidoreduktázok** azok az enzimek, amelyek redox reakciókat katalizálnak: a reakció során egy szubsztrátmolekulát oxidálnak, miközben egy másik molekulát redukálnak:

- egyetlen elektron átvitelét katalizálják, pl.: $\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- = \text{Fe}^{2+}$
- két hidrogént, elektront és protont helyeznek át a szubsztrátról egy másik, redukáló molekulára, ami általában egy koenzim, pl: a borostyánkősav-dehidrogenáz FAD-koenzimmal működik, és miközben a borostyánkősav fumársavvá oxidálódik, a koenzim redukálódik:



- egy hidrid aniont visznek át a szubsztrátról a koenzimre, miközben egy proton válik szabaddá, pl.: az almasav-dehidrogenáz, ami NAD^+ koenzimmal működik:



2. **Transzferázok:** atomcsoportokat, gyököket visznek át egyik vegyületről (szubsztrátról) a másikra (koenzimre) pl.: a foszfátcsoport átvitelét végző *kinázok*:



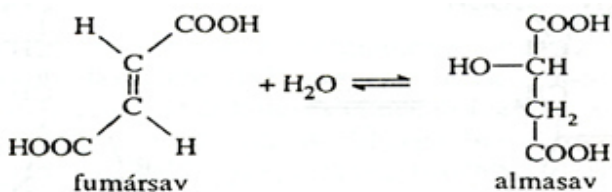
- a *transzaldoláz* három szénatomos molekularészletet,
- a *transzketolázok* egy két szénatomos ketocsoportot visznek át (lásd a pentóz-foszfát-ciklusban).

3. **Hidrolázok**, biomolekulák hidrolízisét végzik:

- H_2O közreműködésével kovalens kötéseket hasítanak, pl.: a fehérjéket aminosavakra bontó *proteázok* (peptidázok), a keményítőt *amilázok*, a nukleinsavakat *nukleázok*, a lipideket (pl.: trigliceride-

ket glicerolra és zsírsavakra) **lipázok** (lásd a biomolekulák lebontó anyagszeréjében).

4. **Liázok vagy szintázok:** úgy hasítanak ki atomcsoportot a szubsztrát-molekulából, hogy annak helyén kettős kötés alakul ki, ill. a kettős kötet szüntetik meg (vagy visszafelé kettős kötésre való addíció játszódik le).
- Víz, CO₂ vagy NH₃ adódik a szubsztráthoz vagy vonódik el, pl.:



5. **Izomerázok:** izomerek egymásba alakítását végzik, pl.: aldóz ↔ ketóz átalakítást:

glükóz-6-foszfát ↔ fruktóz-6-foszfát

glicerinaldehid-3-foszfát ↔ dihidroxi-aceton-foszfát

6. **Ligázok vagy szintetázok:**

- energiaigényes szintéziseket katalizáló enzimek, (pl. DNS-ligáz)
- két szubsztrátmolekulát összekapcsolnak ATP makroerg energia felhasználásával, pl.: aminoacil-tRNS szintetáz:

első lépés: H₂N-R-COOH + ATP = H₂N-R-CO-AMP + PPi

második lépés: H₂N-R-CO-AMP + tRNS = H₂N-R-CO-tRNS + AMP

A hat enzimosztályhoz tartozó enzimek meghatározott reakció-típusokat katalizálnak:

1. **Cserebomlási reakció:** A + B ↔ C + D, oxidoreduktázok, transzferázok, hidrolázok.

2. **Addíció (elimináció):** A + B ↔ C, liázok vagy szintázok.

3. **Izomerizáció:** A ↔ B, izomerázok.

4. **Összetett mechanizmusú addíciós reakciók:** A + B + NTP = C + NDP + Pi, ligázok vagy szintetázok.

Az egyes enzimosztályokon belül az enzimeket alosztályokba sorolták és egyedi sorszámot is kaptak (itt nem tárgyaljuk).

Az enzimek elnevezésére és csoportosítására három különböző módszer használatos:

- Az enzim nevét **szubsztrátjának nevéből** -áz képzővel alakítják ki, ilyen a maltózt bontó *maltáz*, a keményítőt hidrolizáló *amiláz* vagy a lipideket bontó *lipáz*.

- A másik elv szerint az enzim által **katalizált folyamat nevéhez** teszi az *-áz* képzőt, így nevezték el a hidrolizist katalizáló enzimeket *hidrolázoknak*, a foszfátgyököt az egyik szubsztrátumról a másikra átvivőket *transzfoszforilázoknak*, a szubsztrátot karboxilcsoportjától megfosztókat *dekarboxilázoknak*, vagy az oxidációs folyamatokat katalizálókat *oxidázoknak*.
- A harmadik csoportba azok a **triviális nevek** tartoznak, amelyek annyira ismertté váltak az idők folyamán, hogy megváltoztatásuk nem lenne célszerű. Ilyen pl. a növényekben található fehérjebontó enzim, a *papain*, a gyomorban a fehérjét hidrolizáló *pepszin* vagy a borjak gyomrában található, a tej kazeinjét bontó *kimozin*.

A **Nemzetközi Biokémiai Unió Enzimológiai Albizottsága (EC)** 1964-ben javaslatot tett az egységes enzimológiai nomenklátúra elfogadására. Ezek szerint az enzim elnevezésekor figyelembe kell venni a folyamatot, amelyet az enzim katalizál, és a szubsztrátot, amelyre az enzim hat. Például a tirozin oxidációját katalizáló enzimet nem elegendő *tirozináznak* nevezni, hanem az oxidációra is kell utalni; tehát a helyes elnevezés *tirozin oxidáz*.

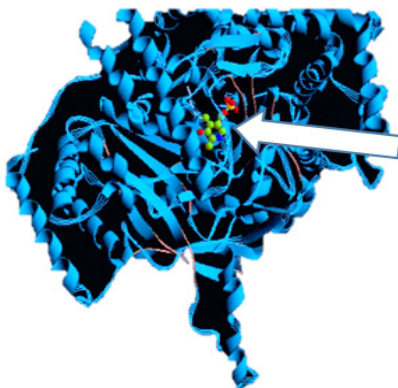
5.2. Az enzimkatalízis molekuláris mechanizmusa

Az enzimfehérje viszonylag nagy molekulájának csak egy kis része – az aktív centrum – lép kapcsolatba a szubsztrátmolekulával. Az aktív centrum rendelkezik a *szubsztrátkötő* és *katalitikus hellyel*, amely komplementer a szubsztrátmolekulával, ahol első lépésben megkötődik, majd egy vagy több lépésben átalakul a szubsztrátmolekula terméké. Az enzimreakciók többlépéses (konszekutív) reakciók.

A hosszú peptidláncnak csupán néhány aminosavja létesít közvetlen kapcsolatot a szubsztráttal (5. ábra).

A szubsztrát illeszkedésére vonatkozóan két elmélet ismeretes: az *indukált illeszkedés* (induced fit) (Koshland), mely szerint a szubsztrát részleges megkötése indukálja a katalízishez szükséges aktív centrum szerkezetét, és a *fluktuációs fit*: (Straub-Szabolcs), melynek megfelelően az enzim molekula több térszerkezet

5. ábra. Az enzim aktív centruma



között fluktuál, amelyek egymással energetikailag egyensúlyban vannak, tehát minden pillanatban meghatározott százalékos megoszlásban vannak, a térszerkezetek közül csak egy alkalmas a szubsztrát megkötésére. Az enzim és szubsztrát közötti kapcsolatot gyenge, reverzibilis kölcsönhatások (elektrosztatikus kötések, H-hidak, hidrofób kölcsönhatások) biztosítják, de kovalens kölcsönhatások is előfordulhatnak.

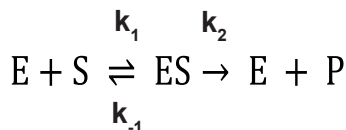
Az enzimekkétfélespecifitássalrendelkezők:**szubsztrátspecifitással** és **reakcióspecifitással**.

A **szubsztrátspecifitás** azt jelenti, hogy az enzim csak egy meghatározott, vele komplementer molekulával tud kapcsolatot létesíteni. A legtöbb enzim ilyen, sőt vannak olyanok is, amelyek a szubsztrátmolekula D-és az L-konfigurációja között is válogatnak. Természetesen vannak kivételek, mint például a *hexokináz*, amely nemcsak a glükózt, de izomerét, a fruktózt is képes megkötni és átalakítani.

A **reakcióspecifitás** abban nyilvánul meg, hogy egy adott enzim a szubsztrátmolekulának csak egyféle átalakítását képes katalizálni.

5.3. Az enzimkatalizált biokémiai reakciók kinetikája

Mint minden kinetika, az enzimkinetika is a reakció időbeli lefolyását, a reakciósebességet írja le. Az enzimreakciók nem egyszerű másodrendű reakciók: az enzim komplexet kell, hogy képezzen a szubsztrátjával, mielőtt átalakítja. A legegyszerűbb, két egymást követő lépésből álló enzimés folyamat feltételezett mechanizmusát és kinetikáját Michaelis és Menten írták le. Az általuk analizált legegyszerűbb enzimreakció a következő egyenlettel írható le:



Ahol: **E** – enzim, **S** – szubsztrát, **P** – az enzimreakció terméke (produktum). A nyílakhoz írt sebességi állandók (**k**) indexébe írt szám a reakciólépés számát, előjele a reakció irányát jelöli.

A reakció kezdetén a termék koncentrációja gyakorlatilag nulla. A termék keletkezésének sebessége meg fog egyezni a komplexben lévő szubsztrát koncentrációjának és a k_2 sebességi állandónak a szorzatával: $v = k_2 [\text{ES}]$.

Az egyenlet szerint az enzim és a szubsztrát találkozásakor egy **stacionárius állapot** (angolul **steady-state**) áll be szinte pillanatszerű gyorsasággal, amikor is nem túl hosszú ideig az éppen reagáló (komplexben lévő, ES) és az éppen szabad (E) enzimek (összes enzim, E_t) koncentrációja állandó: $[E_t] = [E] + [ES]$.

Nagyon magas szubsztrátkoncentráció esetén az összes enzim használatban van. Ekkor a reakciósebesség elérheti a maximális értéket: $V_{\max} = k_2 [E_t]$.

Fel tudunk írni egy további, a részreakciók sebességére vonatkozó egyenlőséget, amely abból indul ki, hogy az enzimszubsztrát komplex létrejötte és elbomlása **ugyanakkora sebességgel** történik, vagyis az egyenletben $k_1[E][S]$ sebességgel keletkezik az ES komplex, amely visszafelé $k_{-1}[ES]$ sebességgel, termék irányban pedig $k_2[ES]$ sebességgel bomlik:

$$k_1[E][S] = k_{-1}[ES] + k_2[ES] = (k_{-1} + k_2) [ES]$$

A kapott egyenletben tegyük az állandókat az egyik oldalra. Mivel az állandókkal végzett bármilyen matematikai művelet után szintén állandót kapunk, az összeadás és osztás után szintén egy állandót (**Michaelis-Menten állandó**) kapunk, amit jelöljünk K_m -mel:

$$[ES] = \frac{[E] * [S]}{\frac{k_{-1} + k_2}{k_1}}$$

$K_m \rightarrow$

Behelyettesítve az $[ES]$ -re kapott kifejezést az $[E_t] = [E] + [ES]$ egyenlőségbe, kapjuk:

$$[E_t] = \frac{[E] * [S]}{K_m} + [E]$$

Most felhasználva a termék keletkezésének sebességére (v) és a maximális sebességre ($V_{\max}$) vonatkozó egyenlőségeket, kapjuk:

$$\frac{v}{V_{\max}} = \frac{k_2 * [ES]}{k_2 * [E_t]} = \frac{[ES]}{[E_t]}$$

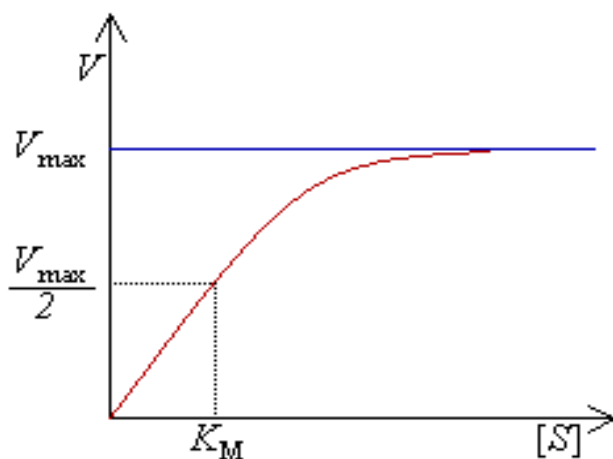
A kapott egyenletbe behelyettesítve az $[E_t]$ -re kapott azonosság megfelelő értékeit és kisebb matematikai átalakításokat elvégezve, a reakciósebességről felírhatjuk a következő általános összefüggést:

$$v = \frac{[S] * V_{\max}}{[S] + K_m}$$

Az összefüggés (**Michaelis–Menten-egyenlet**) az „egy szubsztrát, egy termék” enzimreakciókra igaz és a $V_{\max}$ és a K_m , valamint a szubsztrátkoncentráció ismeretében lehetővé teszi a reakciósebesség kiszámolását. Fordítva is igaz, miszerint a reakciósebesség ismeretében kiszámolhatóak az enzimre jellemző $V_{\max}$ és K_m értékek. Az összefüggéseket egy telítési görbe segítségével érzékeltethetjük (6. ábra).

Azaz, a termék képződésének a sebessége nem lineáris függvénye a $[S]$ szubsztrátkoncentrációnak, hanem hiperbola görbét ír le. A kezdeti sebesség hiperbolája végtelen nagy szubsztrátkoncentrációnál egy maximális értékhez a $V_{\max}$, a maximális sebességhez tart, amely akkor érhető el, amikor a szubsztrátkoncentráció olyan nagy, hogy a rendszerben minden enzim molekulát telíteni tud. Ugyanakkor a Michaelis–Menten összefüggésből nem tudjuk pontosan meghatározni, mely szubsztrátkoncentrációnál éri el a sebesség ezt a maximális értéket. Egyszerűbb megvizsgálni, hogy melyik az a szubsztrátkoncentráció, amelynél a **maximális reakciósebesség** felét éri el:

6. ábra. A Michaelis–Menten-egyenlet grafikus ábrázolása



Ezt a kifejezést behelyettesítve a Michaelis–Menten-egyenletbe, majd egyszerűsítünk, végül a következő egyenlőséghez jutunk: $K_m = [S]$.

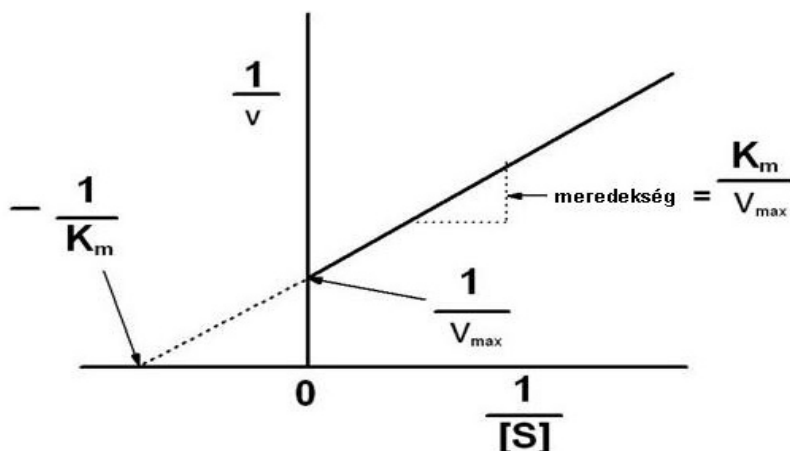
Tehát, a reakciósebességre jellemző állandó egyenlő azzal a szubsztrátkoncentrációval, amely létrehozza a maximálisan elérhető reakciósebesség felét. Ennek megfelelően mérési adatokból is ki tudnánk számolni az enzimreakcióra jellemző K_m és $V_{\max}$ értékeket, telítési görbékkel viszont elég nehéz dolgozni, ezért a Michaelis–Menten-egyenletnek

a **reciprokát** vesszük. Ezt a linearizálási formát **Lineweaver–Burk-féle ábrázolás**nak hívjuk, melyet így írhatunk fel:

$$\frac{1}{v} = \frac{K_m}{V_{\max}} * \frac{1}{S} + \frac{1}{V_{\max}}$$

és egy egyenessel ábrázolhatunk (7. ábra):

7. ábra. A Lineweaver–Burk-féle ábrázolás



Látható, hogy az egyenes Y tengellyel történő metszéspontjából kiszámítható a maximális reakciósebesség ($V_{\max}$). Az egyenes X tengellyel történő metszéspontjából kiszámítható a Michaelis–Menten-féle reakciósebességi állandó (K_m).

Az enzimreakciók sebességét több mértékegységgel jellemezhetjük. Ezek közül a legáltalánosabb a **katal** vagy **kat**.

Egy **kat** = $\frac{\text{mol szubsztrát}}{\text{sec}} = 1 \text{ mol} \cdot \text{s}^{-1}$; 10^{-6} kat = mikrokatal, 10^{-9} kat = nanokatal, 10^{-12} kat = pikokatal. Használatos még a molekuláris aktivitás (MA);

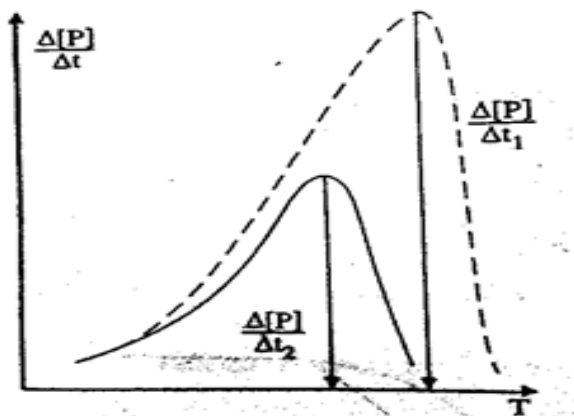
MA = $\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mol fehérje}^{-1}$, ami az egy molekulaenzim által időegység alatt átalakított szubsztrátmolekulák számát jelenti. Példaként nézzük meg néhány enzim maximális molekuláris aktivitását: szén-sav anhidráz: 600 ezer, acetil-kolin észteráz: 25 ezer, laktát dehidrogenáz: 1000, kimotripszin: 100, triptofán szintetáz: 2, lizozim: 0,5.

5.4. Az enzimek működését és aktivitását befolyásoló tényezők

Az enzimek katalitikus aktivitása a V_{max} és a K_m , a *pH*, a *hőmérséklet*, az *ionerősség* és az *ionok fajtája* függvénye, de ezek mellett speciális közeghatások is hathatnak, vagyis minden olyan körülmény, amely módosítja az enzimek aktív centrumának szerkezetét, megváltoztatja az enzimek működését, és ezzel együtt a sejt anyagcseréjét.

A hőmérséklet hatása. Az enzimreakciók sebességét a hőmérséklet függvényében ábrázolva nem szimmetrikus eloszlású görbét kapunk, amelynek fel- és leszálló ága két különböző jelenséget tükröz. A hőmérséklet növelésének hatására a reakciósebesség a maximális sebesség eléréséig nő (8.ábra).

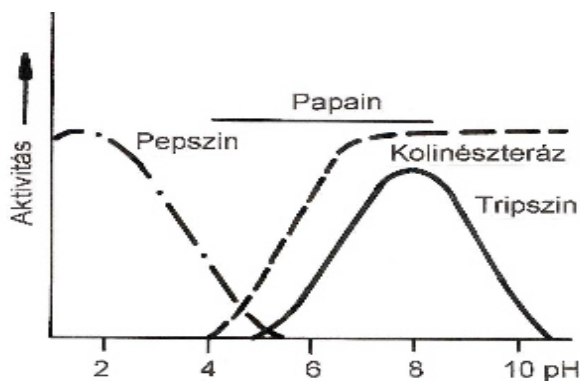
8. ábra. A hőmérséklet hatása az enzimaktivitásra



Ez a hőmérsékleti optimum, pontosabban **látszólagos hőmérsékleti optimum**, ugyanis ugyanazon enzimmal katalizált reakció különböző időpontokban nézve, a termékkoncentráció változásával más és más lehet. A hőmérséklet növelése e ponton túl az enzimmolekula szerkezetét megváltoztatja, a molekula rendezett szerkezete részben vagy teljesen felbomlik, az enzimfehérje denaturálódik (kicsapódik), funkcióképtelen állapotba kerül. Ez az **inaktiválódási hőmérséklet** enzimenként különböző. Vannak olyan, kifejezetten hőtűrő enzimek is, mint pl. az α -amiláz, amely még 70°C-on is jelentős ideig megőrzi aktivitását. Néhány perces forralás hatására azonban minden enzim elbomlik.

A reakciósebesség pH-függése. Az enzimek többségének működése egy adott pH-n optimális.

9. ábra. Az enzimaktivitás pH függése



A 9. ábrából látható, hogy az enzimek által katalizált reakciók sebességének pH-függése különböző; némelyek aktivitása széles pH-tartományon belül állandó (*papain*, *kolinészteráz*), másoké pedig szűk határok közt változik (*pepszin*, *tripszin*). A fehérjék az oldat pH-jától függően különböző elektromos töltéssel rendelkeznek. Savas oldatban a $-\text{COOH}$ -csoport disszociációja visszaszorul, pozitív töltésűek lesznek, kationként viselkednek. Lúgos közegben a bázisos csoportoknak nincs töltésük, a karboxil csoport disszociál, anionként viselkednek. Minden fehérjemolekulában a pozitív és a negatív töltéscsoportok száma egy, a fehérjére jellemző pH-értéken (*izoelektromos pont*) megegyezik, a molekula ezen a pH-n kifelé semleges tulajdonságot mutat. Abban az esetben, ha a közeg pH-értéke megváltozik, eltér az enzim működésének optimumától, az enzim molekula térszerkezete (konformációja) megváltozik, és ezáltal mind a katalitikus, mind a szubsztrátkötőhely megváltozik (elmozdul, degormálódik), ami hatással lehet a szubsztrát kötődésére, de befolyásolhatja a katalitikus csoportok működését. Az enzimek általában **pH-optimumukon** őrzik meg leginkább aktivitásukat, vagyis ezen a pH-értéken a legtartósabbak.

A közeg ionkoncentrációjának hatása. Mivel az ionok koncentrációja befolyásolja a fehérjék hidratációját, és ezen keresztül az alakját, ezért az enzimek működése függ a sók jelenlététől, de csak az enzim aktív centrumának hidratációs állapotban bekövetkezett változások számítanak az enzimhatás szempontjából.

A közeg redox-potenciáljának hatása. Az enzimekben lévő csoportok állapota befolyásolja működésüket. Például a legtöbb enzim csak akkor fejti ki hatását, ha benne az $-\text{SH}$ csoport redukált állapotban van.

A közvetlen **napsugárzás**, különösen oxigén jelenlétében, károsan befolyásolja az enzimaktivitást, ami főként az ibolyántúli sugaraknak tulajdonítható. Elsősorban a 240–270 nm hullámhosszhatárok között lévő sugarak fejtenek ki erős inaktiválást, ami szorosan összefügg az enzim-fehérjék ultraibolya sugárzás okozta denaturálódásával. A **radioaktív** γ -sugárzás és a **röntgensugarak** ugyancsak bomlasztják az enzimeket.

Inhibitorok hatása az enzimműködésre. Az enzim aktivitását különböző szervetlen és szerves anyagok (ionok, molekulák) gátolni képesek, amelyek az aminosav-oldalláncokhoz vagy kofaktorokhoz kötődnek. Működésük szerint megkülönböztetünk: **kompetitív** és **unkompetitív**, **nem kompetitív** és **vegyes típusú** inhibitorokat. Ezek az inhibitorok (gátló anyagok) reverzibilisen, nem kovalens kötéssel kötődnek az enzimekhez, és a szubsztrát kötését vagy katalitikus helyének működését gátolják.

A **kompetitív inhibitorok** az enzimen ugyanazért a kötőhelyért versengenek, mint a szubsztrátmolekulák (10. ábra).

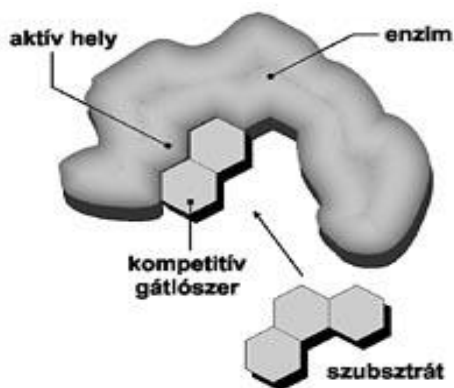
Mivel az inhibitor és a szubsztrát egymással részben vagy egészben megegyező kötőhelyre kötődnek (**direkt gátlás**), enzim-inhibitor (EI) komplex jön létre. A kompetitív inhibitorral komplexet alkotó enzim tehát tökéletesen inaktív. A gátlás mértéke a szubsztrát és az inhibitor koncentrációjának arányától függ. Minél nagyobb a szubsztrát relatív koncentrációja az inhibitoréhoz képest, annál kisebb a gátlás. Ilyenkor a $V_{\max}$ nem változik, de a K_m növekszik.

Jó példa a kompetitív gátlásra, amikor metanolmérgezés esetén a betegnek etanolt adnak. Az alkohol dehidrogenáz enzimnek mindkét alkohol

a szubsztrátja. Az enzimreakció során a metanolból formaldehid keletkezik, ami a metanolnál lényegesen mérgezőbb. Az etanol jobb szubsztrátja az enzimnek, így etanol beadásával az érhető el, hogy időegység alatt kevesebb metanol alakuljon formaldehiddé.

A kompetitív gátlás egy másik módja az **indirekt (alloszterikus)** gátlás (allos = más, steros = hely). Ebben az esetben a szubsztrát és az inhibi-

10. ábra. A kompetitív inhibitorok működése



tor nem ugyanoda kötődik, de az inhibitor más helyre történő kötődése már meggátolja a másik kapcsolódását azáltal, hogy megváltoztatja az enzim térszerkezetét, és az aktív centrum is deformálódik.

Az **unkompetitív inhobitorok** gátlása abban nyilvánul meg, hogy az **ES-komplex**hez kötődnek, a szabad enzimhez nem tudnak kapcsolódni, ezáltal **EIS-komplex** jön létre, ami által csökkenti a termék keletkezésének sebességét. Ilyenkor a $V_{\max}$ csökken, a K_m pedig nő. Ez a gátlás is reverzibilis, mint a kompetitív, de az unkompetitív gátlószer hatása nem függeszthető fel a szubsztrát-koncentráció növelésével.

Vegyes típusú gátlás. A kompetitív és az unkompetitív gátlási típusok kombinációjaként jön létre, olyan gátlószerek hatásának eredményeként, amelyek mind a szabad enzimhez, mind pedig az ES-komplexhez képesek kötődni. A gátlószer nem azonos affinitással kötődik a szabad, illetve az ES-komplexben lévő enzimhez. Létezhet olyan eset, amikor az inhibitor azonos affinitással kötődik a szabad enzimhez és az ES-komplexhez, ezt nevezzük **nem kompetitív gátlásnak**.

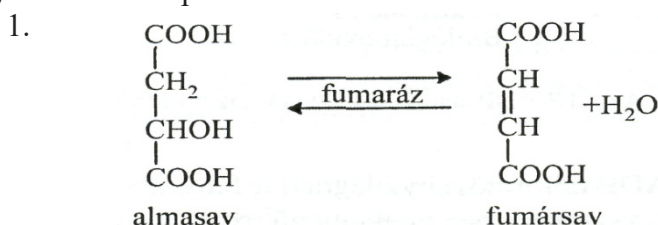
5.5. Az enzimkatalizált biokémiai reakciók energetikája

A termodinamikai leírása egyértelműen megmutatja, hogy az enzimek milyen módon növelik a kémiai reakció sebességét. A kémiai reakciók szabadentalpia (ΔG) **változással** járnak. Spontán módon mindig abban az irányban játszódhatnak csak le, amely során a szabadentalpia felszabadul (ΔG **negatív**). Ez történik az **exergonikus** reakciók során. A fordított, nem spontán lejátszódó reakció csak speciális körülmények között mehet végbe. Ilyen körülmény, ha az energetikailag nem kedvező (**endergonikus**) reakció **hozzákapcsolódik** egy energetikailag kedvező reakcióhoz. Ha a két reakció szabadentalpia változásának eredője negatív (ΔG negatív), akkor a reakció végbemehet. A kérdés az, hogyan kapcsolhatunk össze két, egymástól látszólag független reakciót? Az enzimeknek összetett szerkezetük miatt lehetőségük van arra, hogy két különböző kémiai reakciót katalizáljanak, de úgy, hogy az egyik reakció termékeinek keletkezése okvetlenül magával hozza a másik reakció termékeinek keletkezését is. A kapcsoltág még azt is jelenti, hogy a két kémiai reakciónak kell, hogy legyen közös intermediere (köztterméke).

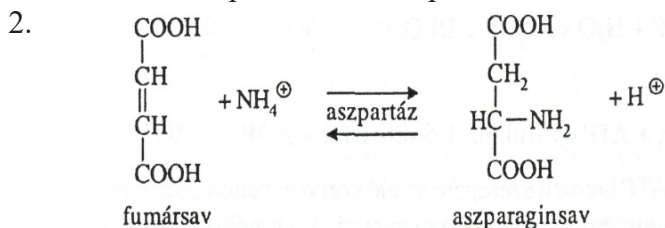
Összefoglalva az eddig leírtakat: **Az enzimkatalizált reakciók fontos jellegzetessége, hogy mindegyikük kapcsolt valamilyen másik reakcióhoz egy közös intermedieren keresztül. A kisegítő reakció**

szabadentalpia-változása olyan mértékben negatív, hogy kompenzálni tudja az alapreakció szabadentalpia-változását. A *szabadentalpia* a belső energiának az a része, amely a reakció során, szabadon a „kémiai” munkavégzésre felhasználható.

Példaként felhozzuk az almasav ↔ aszparaginsav átalakulást, amely két reakciólépésből áll:



Az első reakciólépés szabadentalpia-változása $\Delta G = +3,76 \text{ kJ/mol}$.



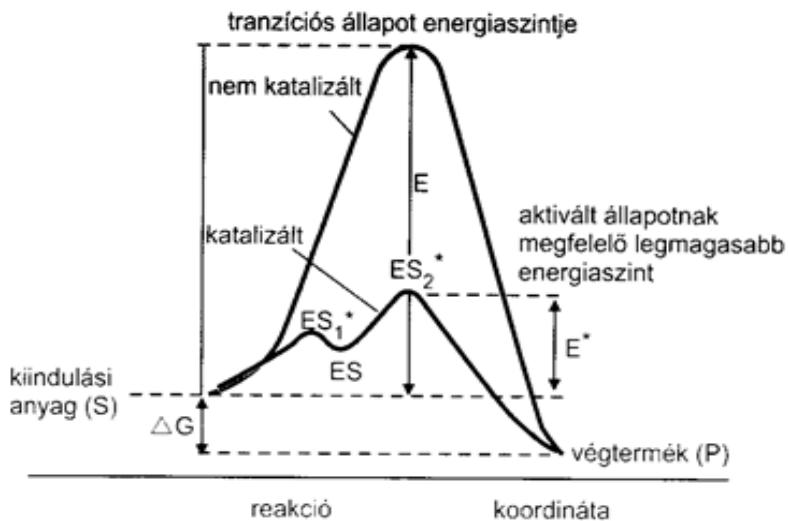
A második reakciólépés szabadentalpia-változása $\Delta G = 15,4 \text{ kJ/mol}$.

A két reakció eredő szabadenergia-változása = **-11,64 kJ/mol**.

Ezt nevezzük **kapcsoltságnak**: az enzim két, egymástól látszólag teljesen független kémiai reakciót kapcsol össze úgy, hogy az enzim az endergonikus reakció mellé egy exergonikusat kapcsol, **az együttes reakció energetikailag exergonikus lesz. A kapcsoltság következtében az exergonikus reakció csak akkor tud lejátszódni, ha az endergonikus is halad közben.** Mindkét említett reakcióban specifikus enzim katalizálja a folyamatot, de ennek a reakciót kísérő szabadentalpia-változás szempontjából nincs jelentősége.

Az enzim azáltal csökkenti a szabadentalpiát, hogy stabilizálja az átmeneti állapotot (ES), kedvezőbb, másodlagos kölcsönhatásokat alakít ki az átmeneti állapottal, mint a szubsztráttal, ami nem igényel nagy energiabefektetést (E, E*). Az **aktiválási energia** a kiindulási és az aktívált állapot energiaszintje közötti különbség (11. ábra).

11. ábra. A katalizált és nem katalizált reakciók energiaátmenetei



6. AZ ÉLŐVILÁG ÉPÍTŐELEMEI. BIOMOLEKULÁK

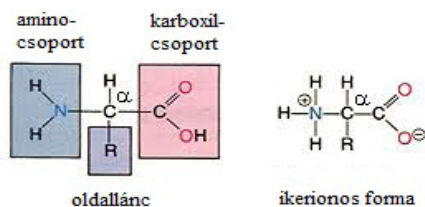
6.1. A fehérjék felépítése és biológiai funkciói

Az élő szervezet fehérjéi aminosavakból épülnek fel. Mindössze húszféle olyan aminosav létezik, amelyeket fehérjealkotónak tekinthetünk. Ezeket az aminosavakat nevezzük természetes aminosavaknak. A fehérjék felépítésében a természetes aminosavak mellett ritka aminosavak is részt vehetnek, amelyek különböző enzimek hatására tovább módosulhatnak, így például a prolinból hidroxiprolin, a lizinből hidroxilizin alakulhat ki.

Mivel a fehérjék tulajdonságainak egy része az őket felépítő aminosavakból levezethető, elsőnek az aminosavak néhány jellegzetességével ismerkedünk meg.

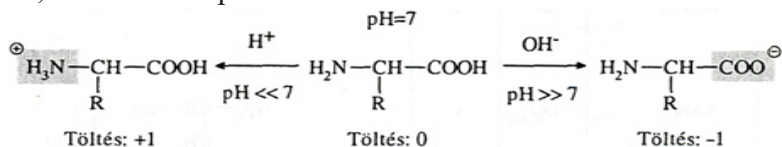
6.1.1. A fehérjéket alkotó aminosavak felépítése és tulajdonságai

A természetes aminosavak szerkezetére jellemző, hogy egyazon szénatomhoz (α -szénatom) egy aminocsoport ($-\text{NH}_2$), kivéve a prolint, egy karboxilcsoport ($-\text{COOH}$), valamint egy R-oldallánc kapcsolódik:

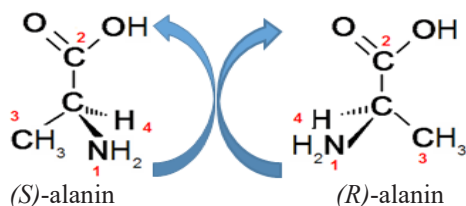


Az aminocsoport és a karboxilcsoport az aminosavnak a közeg pH-jától függően pozitív vagy negatív töltést kölcsönöz. E két csoporton kívül az R-oldallánc felépítésétől függően protont szolgáltató karboxil-, illetve protonálható imidazol-, amino- vagy guanidincsoportot is tartalmazhat. Az oldallánc jellegétől és szerkezetétől függően befolyásolja az aminosav töltését, poláros (hidrofil) vagy apoláros (hidrofób) természetét, meghatározza annak specifikus reakcióit.

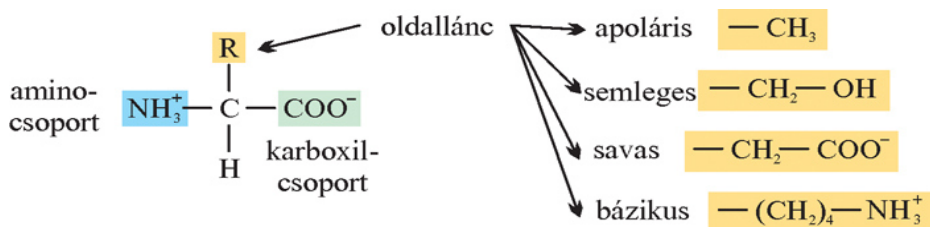
Az aminosav molekulája az oldat pH-jától függően pozitív, negatív, illetve neutrális töltést egyaránt felvehet. Erősen savanyú közegben a karboxilcsoportok disszociációja visszaszorul, az aminocsoport protont vesz fel, az aminosav pozitív töltésű lesz:



Az aminosavak – a glicin kivételével – optikailag aktív molekulák. A fehérjék L(S)-konfigurációjú aminosavakból állnak:



Egy-egy aminosav jellegzetességét az amino- a karboxilcsoportok, illetve az R-oldallánc tulajdonsága szabja meg. Az oldallánc tulajdonsága különböző lehet: apoláris, semleges (poláris), savas, bázikus:



Ez alapján az aminosavakat négy *funkcionális kategóriába* lehet sorolni (3. a., 3. b., 3. c., 3. d. táblázat).

A *bázikus aminosavak* (3. b. ábra) oldalláncukban proton megkötésére képes amino-csoportot ($-\text{NH}_2$), a *savas aminosavak* (3. c. ábra) pedig egy második karboxil-csoportot ($-\text{COOH}$) tartalmaznak és gyakran, például a foszforiláció célpontjai. Az *apoláros aminosavak* a fehérjék és membránok belsejében találhatók, speciális funkciót látnak el, mint például a cisztein a *diszulfidhid* kialakításában.

3. a. táblázat. Savas aminosavak

Név	Rövidítés		Képlet
	hárombetűs	egybetűs	
Aszparaginsav	Asp	D	$\text{OH}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\underset{\text{H}}{\overset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
Glutaminsav	Glu	E	$\text{OH}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{H}}{\overset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$

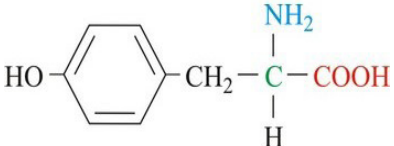
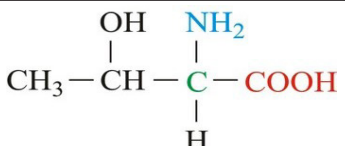
3. b. táblázat. *Bázisos aminosavak*

Név	Rövidítés		Képlet
	hárombetűs	egybetűs	
<i>Arginin</i>	<i>Arg</i>	<i>R</i>	$\begin{array}{c} \text{NH} \\ \\ \text{H}_2\text{N}-\text{C}-\text{NH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂
<i>Hisztidin</i>	<i>His</i>	<i>H</i>	$\begin{array}{c} \text{NH}_2 \\ \\ \text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂
<i>Lizin</i>	<i>Lys</i>	<i>K</i>	$\begin{array}{c} \text{NH}_2 \\ \\ \text{H}_2\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂

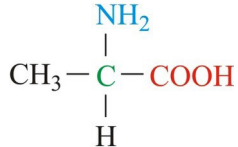
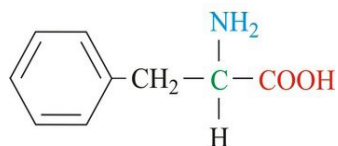
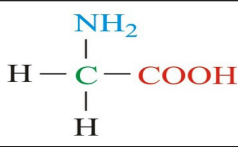
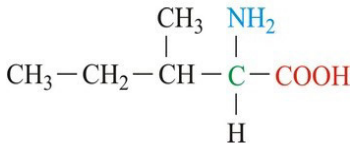
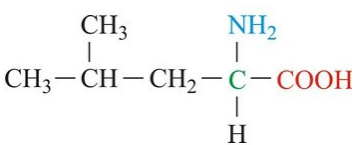
3. c. táblázat. *A semleges, poláris fehérjéket felépítő aminosavak*

Név	Rövidítés		Képlet
	hárombetűs	egybetűs	
<i>Aszparagin</i>	<i>Asn</i>	<i>N</i>	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{H}_2\text{N}-\text{C}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂
<i>Cisztein</i>	<i>Cys</i>	<i>C</i>	$\begin{array}{c} \text{NH}_2 \\ \\ \text{HS}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂
<i>Glutamin</i>	<i>Gln</i>	<i>Q</i>	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{H}_2\text{N}-\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂
<i>Szerin</i>	<i>Ser</i>	<i>S</i>	$\begin{array}{c} \text{NH}_2 \\ \\ \text{HO}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{H} \end{array}$ NH₂

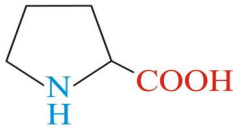
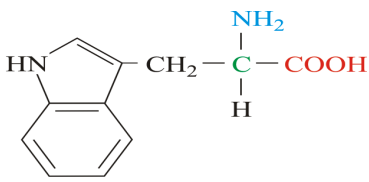
A 3. c. táblázat folytatása

Név	Rövidítés		Képlet
	hárombetűs	egybetűs	
<i>Tirozin</i>	<i>Tyr</i>	<i>Y</i>	
<i>Treonin</i>	<i>Thr</i>	<i>T</i>	

3. d. táblázat. Apoláros aminosavak

Név	Rövidítés		Képlet
	hárombetűs	egybetűs	
<i>Alanin</i>	<i>Ala</i>	<i>A</i>	
<i>Fenil-alanin</i>	<i>Phe</i>	<i>F</i>	
<i>Glicin</i>	<i>Gly</i>	<i>G</i>	
<i>Izoleucin</i>	<i>Ile</i>	<i>I</i>	
<i>Leucin</i>	<i>Leu</i>	<i>L</i>	

A 3. d. táblázat folytatása

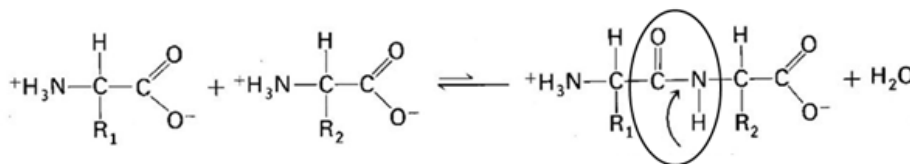
Név	Rövidítés		Képlet
	hárombetűs	egybetűs	
<i>Metionin</i>	<i>Met</i>	<i>M</i>	$\text{H}_3\text{C}-\text{S}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{H}}{\overset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$
<i>Prolin</i>	<i>Pro</i>	<i>P</i>	
<i>Triptofán</i>	<i>Trp</i>	<i>W</i>	
<i>Valin</i>	<i>Val</i>	<i>V</i>	$\text{CH}_3-\underset{\text{H}}{\overset{\text{CH}_3}{\text{CH}}}-\underset{\text{H}}{\overset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{COOH}$

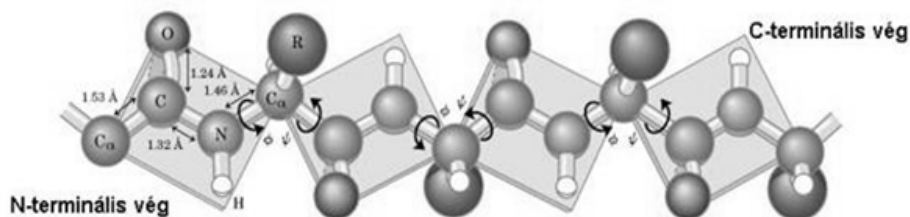
Az aminosavakat tovább csoportosíthatjuk:

Esszenciális	Szemiesszenciális	Nem esszenciális
<i>lizin, triptofán, fenilalanin, metionin, treonin, leucin, izoleucin, valin, hisztidin</i>	<i>arginin, glicin, tirozin, cisztein, szerin</i>	<i>aszparginsav, glutaminsav, prolin, alanin, glutamin, aszparagin</i>

Az esszenciális (létfenntartású) aminosavakat az élő szervezetek táplálkozás útján vehetik fel, a többit az anyagcsere közttermékeiből tudják előállítani (lásd 2. rész).

A fehérjékben az aminosavak peptidkötéssel kapcsolódnak egymáshoz, ami kondenzáció eredménye, ugyanis az aminosavak amino- és karboxilcsoportja között vízkilépéssel alakul ki:





A CO-NH kötés atomjai és a hozzá kapcsolódó két C_{α} -atom egy síkban vannak, a C_{α} -atomok kötése körül azonban rotáció lehetséges, lehetővé téve a polipeptidlánc felcsavarodását, a háromdimenziós fehérjeszerkezet kialakulását. A polipeptidlánc gerincét három csoport (-CO-NH-CH-) monoton ismétlődése alkotja, ez előfeltétele a szabályos másodlagos struktúrák létrejöttének.

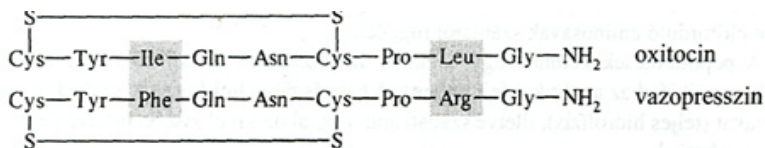
Bármilyen hosszú egy fehérjelánc, egyik végén szabad aminos csoport (*N-vég* vagy *N-terminális*), a másik végén szabad karboxil-csoport (*C-vég* vagy *C-terminális*) van.

6.1.2. A fehérjék szerkezete

A fehérjéknél négy szerkezeti szintet különböztetünk meg: **primer (elsődleges)**, **szekunder (másodlagos)**, **tercier (harmadlagos)**, **kvaterner (negyedleges)**.

Az **elsődleges szerkezet**: az aminosav összetétele és azok kapcsolódási sorrendje (*szekvenciája*).

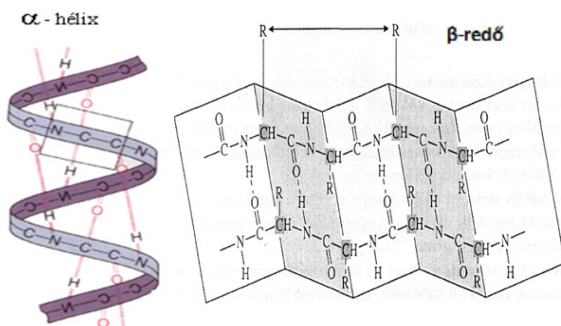
Az elsődleges szerkezetnek kiemelt jelentősége van az adott fehérje funkcióját tekintve. Például az oxitocin, a vazopresszin hormonok, amelyek csak két aminosavban különböznek, mégis más-más a funkciójuk:



Az oxitocin a méh simaizomzatának összehúzóódásáért felelős, míg a vazopresszin a szervezet vízháztartásában tölt be fontos szerepet. Ha egy fehérjelánc elsődleges szerkezetét kell leírunk, azt mindig az N-terminális végtől kezdjük.

A **másodlagos szerkezet**: a polipeptidlánc konformációja. A lánc monoton ismétlődő egységeiből H-hidak által stabilizált, **α -hélix**, illetve a **β -redő** szerkezet jön létre:

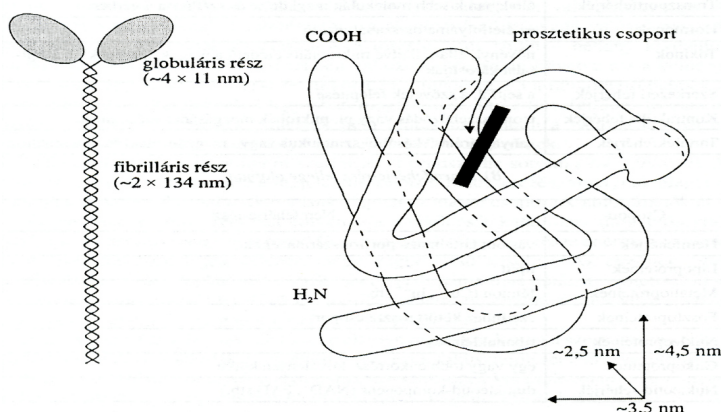
12. ábra. A fehérjék másodlagos szerkezete



A legtöbb fehérje teljes szerkezetében az α -hélix, illetve a β -redő csak egyes szakaszokon alakul ki. A többi szakaszon egyedi struktúrák jönnek létre, ami azonban nem jelenti a teljes rendezetlenséget. Nem hélixképző aminosavak: a prolin, glicin, izoleucin és szerin. Az **α -hélix** szerkezetben az aminosavak **R**-oldalláncai a külső tér felé állnak. A glutaminsav töri meg a β -szerkezetet.

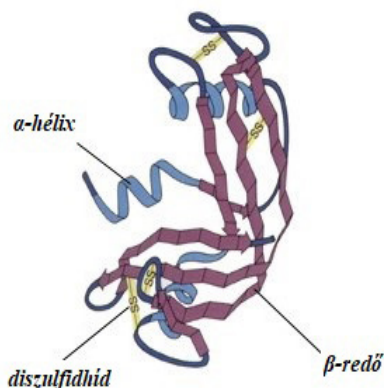
A **harmadlagos szerkezet**: a fehérje háromdimenziós szerkezete, konformációja, ami a másodlagos szerkezeti elemek – az α -hélix, β -redő – egymáshoz viszonyított térbeli elrendeződését jelenti. Ennek eredményeként **globuláris** (gömb, gombolyagszerű) és **fibrilláris** (szálszerű) szerkezet jöhet létre (13. ábra).

13. ábra. A fehérjék harmadlagos szerkezete



A *fibrilláris fehérjék* rostos szerkezetűek, vízben nem oldódnak. Szerkezeti anyagok, ilyen például a szaru anyagát adó keratin is, amely a szőrök, tollak, karmok stb. alkotója. A keratin α -hélix egységekből áll.

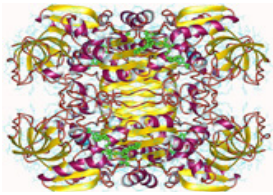
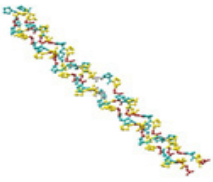
14. ábra. Egy fehérje konformációja



A globuláris fehérjék vízben jól oldódó, gombolyagszerű molekulák. Molekuláikban α -hélix, β -lemez és szabálytalan szakaszok váltakoznak. A globuláris fehérjék molekulaméretüknél fogva kolloidoldatot képeznek. Vizes közegben a molekulák felszínére poláris, belsejébe pedig főképp apoláris oldalláncok kerülnek. Térszerkezetük bizonyos hatásokra, például a hőmérséklet vagy a kémhatás változására könnyen módosul. Néhány példát a 4. táblázat tartalmaz.

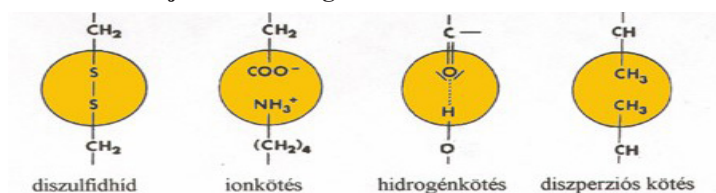
A másodlagos és harmadlagos szerkezet adja a fehérjék konformációját (14. ábra).

4. táblázat. A gömb- és szálszerű fehérjék példái

Globuláris	Fibrilláris
gömb, gombolyag szerű	szálszerű
α -hélix és β -lemez, és rendezetlen	csak α -hélix vagy csak β -lemez
aktin, amiláz, más enzimek	kollagén, keratin, fibroin, pókhálóselyem, szerkezeti fehérjék
	
alkohol-dehidrogenáz	kollagén

A harmadlagos szerkezet stabilizálásában kovalens-, ionos-, másodrendű kötések (hidrogén-, diszperziós) és diszulfidhid vesznek részt. Az apoláris oldalláncok között diszperziós, a polárisak között dipólus-dipólus kölcsönhatás vagy hidrogénkötés jöhet létre. A savas és a bázikus oldalláncok ionkötéssel, egyes kéntartalmú aminosavak oldalláncai pedig kovalens kötéssel, ún. diszulfidhíddal kapcsolódhatnak egymáshoz (15. ábra).

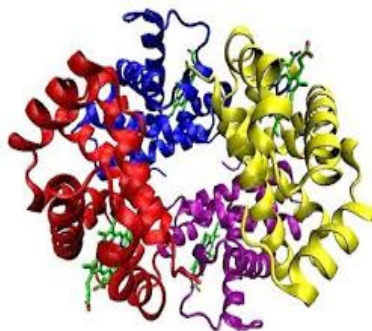
15. ábra. A fehérjék harmadlagos szerkezetében részt vevő kötéstípusok



A negyedleges szerkezet: az összetett fehérje szerkezete. Több polipeptidláncból álló polimer fehérjemolekulákra jellemző szerkezet, és a polipeptidláncok egymáshoz való viszonyát jelenti (16. ábra).

A negyedleges szerkezetet a harmadlagos struktúrát fenntartó erőkhöz hasonló kötések tartják össze, stabilizálják a térben. Azok a fehérjék bizonyulnak a legellenállóbbnak, amelyeket diszulfidhidak stabilizálnak. Az összetett fehérjék konformációjának fenntartásában fontos stabilizáló szerepe van a nemfehérje-résznek.

16. ábra. A fehérjék negyedleges szerkezete



6.1.3. A fehérjék csoportosítása

A fehérjék az élő szervezetekben több fontos **biológiai funkciót** töltenek be, melyek alapján az 5. a. táblázatban feltüntetett csoportosítás született.

5. a. táblázat. A fehérjék biológiai funkciói

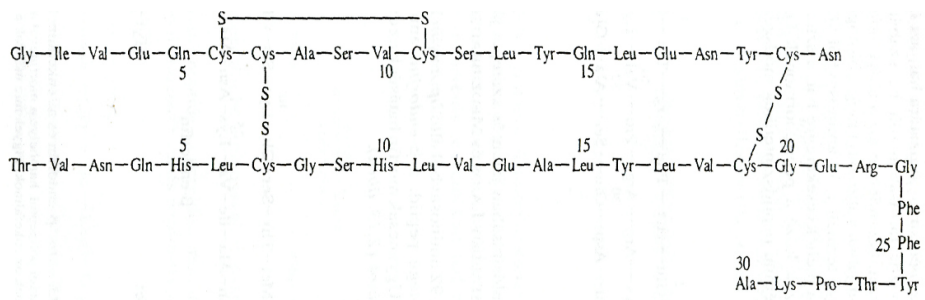
Csoport	Funkció
Enzimek	biokatalitikus feladatok
Védőfehérjék	a szervezet védelme a kívülről bekerülő makromolekulák, mérgek ellen
Transzportfehérjék	általában kisebb molekulák megkötése és szállítása a vérben
Hormonok	az életfolyamatok szabályozása
Toxinok	növényi, állati, illetve mikrobiális eredetű anyagok, amelyek pl. a sejtfalat károsítják

Az 5. a. táblázat folytatása

Csoport	Funkció
Szerkezeti fehérjék	a sejtfal, a szövetek felépítése (keratin, kollagén)
Kontraktilis fehérjék	izom-összehúzódás vagy pl. mikrobák mozgásának elősegítése (aktin és miozin)
Tartalékfehérjék	„anyagtárolás” későbbi szintetikus vagy energiatermelő folyamatokhoz (gliadin, zein)

Összetételük alapján a fehérjéket egyszerű és összetett fehérjékre oszthatjuk. Az egyszerű fehérjék csak aminosavakból épülnek fel. Ilyen fehérjék például a keratin, a kollagén, az inzulin (17. ábra), az amiláz stb.

17. ábra. Az inzulin szerkezete



Az összetett fehérjék mellett egyéb alkotórészeket, nemfehérje-részt, például fémeket, egyéb szerves vegyületet is tartalmaznak (5. b. táblázat).

5. b. táblázat. Az összetett fehérjék csoportosítása nemfehérje-részüik alapján

Csoport	Nemfehérje-rész
Hemfehérjék	vasiont tartalmazó porfirinszármazékok
Lipoproteinek	lipid
Metalloproteinek	fémion (Cu^{2+} , Zn^{2+} stb.)
Foszfoproteinek	szerinhez kötött foszfátcsoport
Nukleoproteinek	ribonukleinsav
Glikoproteinek	egy vagy több cukorrész, kovalensen kötve
Nukleotid-fehérjék	dinukleotid-komponens (NAD^+ , FAD stb.)

6.2. A szénhidrátok felépítése, biológiai funkciói és csoportosítása

A szénhidrátok elemi összetétele: C, H, O. Molekulájukban található funkciós csoportjaik alapján a szénhidrátok polihidroxi-oxovegyületek. Annak megfelelően, hogy az alkoholos hidroxil (-OH) csoportokon kívül $\text{H}-\text{C}=\text{O}$ aldehyd- vagy ketocsoportot $\text{>C}=\text{O}$ tartalmaznak molekulájukban, a szénhidrátokat két nagy csoportra oszthatjuk: **polihidroxi-aldehydekre** (aldózok) és **polihidroxi-ketonokra** (ketózok), illetve ezek származékaira (oxidációs, redukációs termékek, észterek és polimer vegyületek).

A szénhidrát elnevezést annak köszönhetik, hogy nagy részüknél molekulájuk a hidrogént és az oxigént 2:1 mól arányban tartalmazza, tehát mint a vízmolekula. Látszólagos általános képletük $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_m$, egyszerű szénhidrátoknál $m = n$.

A szénhidrátokat *primer producensek* foto- és kemoszintézis során hozzák létre vízből, szén-dioxidból a napfény energiájának felhasználásával (lásd a szénhidrátok bioszintézisének, 2. rész).

6.2.1. A szénhidrátok biológiai funkciói

A szénhidrátok a bioszféra legnagyobb mennyiségben előforduló szerves vegyületei.

Több, fontos biológiai funkciót töltenek be az élő szervezetben:

- elsődleges energiaforrásként szerepelnek (50%), ugyanis lebontásuk során nagy mennyiségű energia szabadul fel, ami a szervezetekben a felépítő folyamatok fedezésére, munkavégzésre használandó fel;
- tartalék tápanyagok (pl. keményítő a növényeknél, glükogén az állati szervezeteknél);
- támasztó és vázanyagok (pl. cellulóz a növényeknél, kitin a rovaroknál, gombáknál);
- lebontásuk során keletkező intermedierek prekursorai lehetnek aminosavak, lipidek szintézisnek;
- szérumfehérjékben (vér) és hormonokban is megtalálhatóak;
- szerepük van az immunanyagképzésben;
- részt vesznek a véralvadás gátlásában (pl. heparin);
- részt vesznek a kalcium-anyagcserében, ezen keresztül a csontosodási folyamatban is;
- különböző biomolekulák alkotói: nukleinsavak (ribóz, dezoxi-ribóz), glikoproteinek és glikolipidek (pl. membránokban), alkaloidok és mukopoliszcharidok komponensei.

6.2.2. A szénhidrátok csoportosítása és bemutatása

A szénhidrátokat aszerint *osztályozzuk*, hogy bonthatók-e savas hidrolízissel (víz jelenlétében) vagy sem. Ennek megfelelően egyszerű (*monoszacharidok*) és összetett szénhidrátokról (*di-, oligo- és poliszacharidok*) beszélünk:

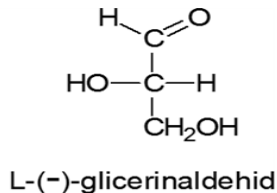
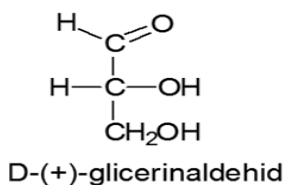
Monoszacharidok:

Többségük édes ízű, vízben oldódik, alkoholban rosszul, apoláris oldószerekben (pl. éterben, benzinben) nem oldódnak. A monoszacharidok molekulái közötti hidrogénkötések miatt közönséges körülmények között szilárd halmazállapotúak. A szervezet számára legfontosabbak általában öt vagy hat szénatomot tartalmaznak. Az öt szénatomos *ribóz* és *dezoxy-ribóz* alkotóelemei az élő szervezet sejtjeit felépítő két létfontosságú biomolekulának, a DNS-nek (dezoxiribo-nukleinsav) és az RNS-nek (ribonukleinsav). A hat szénatomos monoszacharidok komponensei az anyatejnek is: a glükóz (szőlőcukor), a galaktóz (tejcukor) és a fruktóz (gyümölcs-cukor).

A táplálkozásban, energiaforrásként a hat szénatomos cukrok a legfontosabbak. Ezen belül is központi szerepe van a glükóznak, mert a szervezet minden szénhidrátot és egyéb energiahordozót végső soron glükózzá alakít (lásd: a szénhidrátok lebontó folyamatai), közvetlenül csak ezt tudják fölvenni a sejtek, majd energiává alakítani, miközben széndioxidá és vízzé ég el.

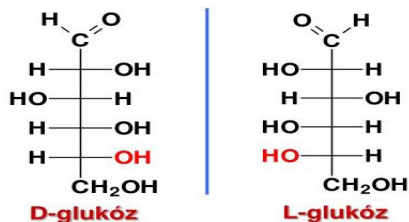
A monoszacharidok molekulájukban 3–7 C-atomot tartalmaznak, ennek megfelelően beszélhetünk *triózkodról*, *tetrózkodról*, *pentózkodról*, *hexózkodról* és *heptózkodról*. Molekulájukban található aldehyd-csoportnak megfelelően vannak aldotriózok, aldotetrózok stb., vagy a ketocsoportnak megfelelően *ketotriózok*, *ketotetrózok* stb. Hidrolízissel nem hasíthatóak kisebb molekulatömegű egységekre. Jellemző rájuk a *mutarotáció*.

A legegyszerűbb cukrok három szénatomosak: glicerinaldehyd (aldotrióz) és a dihidroxi-aceton (ketotrióz), amelyek egymásnak helyzeti izomerjei, a többi monoszacharid ezekből a triózkodból vezethetők le. A természetben a **D-konfigurációjú** monoszacharidok terjedtek el!:



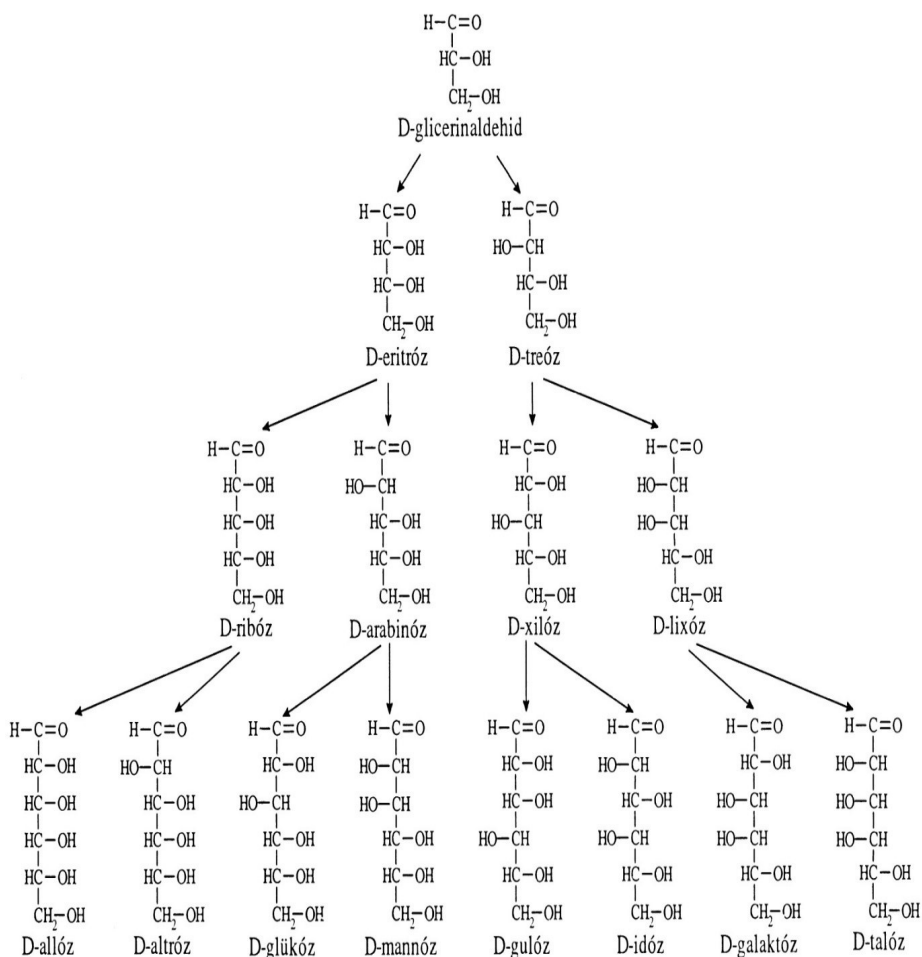
A dihidroxi-aceton kivételével minden monoszacharidban van legalább egy asszimetriás (királis) szénatom.

A természetben előforduló monoszacharidok utolsó előtti (oxo- csoporttal ellentétes végétől számított második) szénatomjának, C* konfigurációja meghatározott, amely enantiomereket, optikai izomereket eredményez:



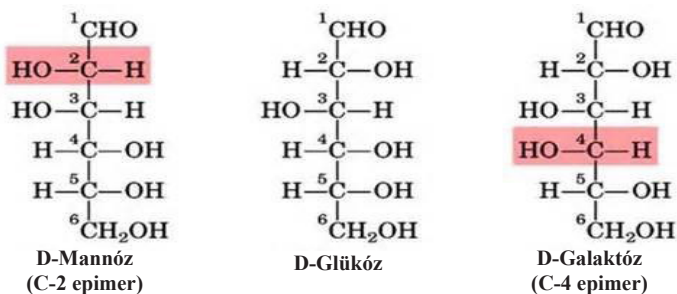
Tekintsük át a D-aldózok „családfáját” (18. ábra):

18. ábra. A D-konfigurációval rendelkező aldózok



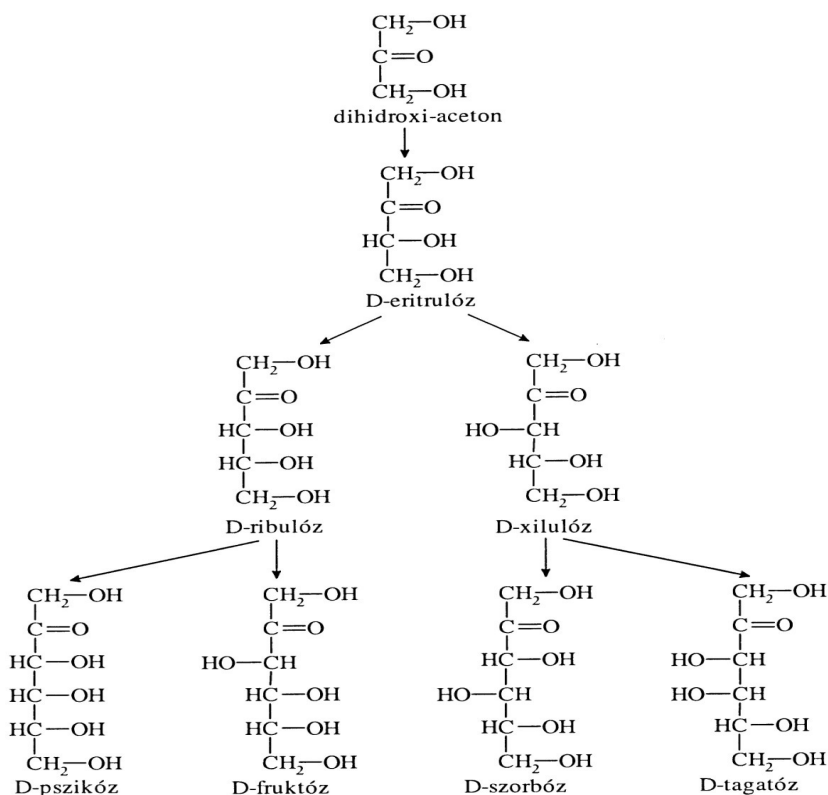
Abban az esetben, ha két sztereoizomer csak egyetlen szénatom konfigurációjában különbözik egymástól, ezeket **epimereknek** nevezzük. Az epimerek nem tükörképei egymásnak, mint az enantiomerek, de éppúgy egymással fedésbe nem hozható sztereoizomerek (19. ábra).

19. ábra. Epimerek



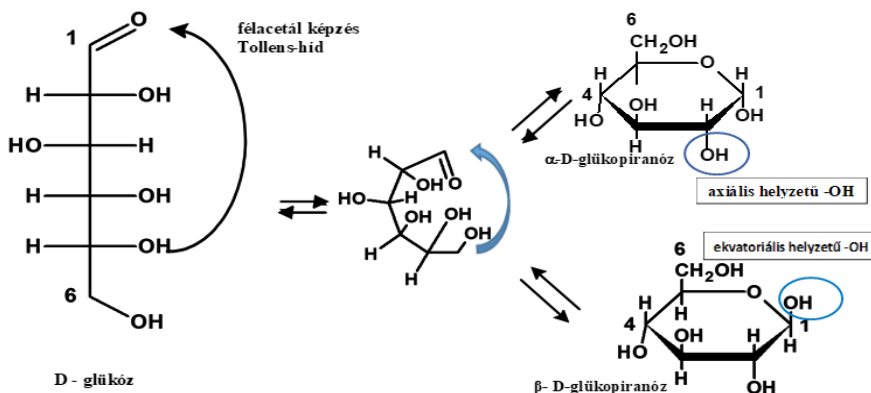
A ketózokra is felállíthatunk egy „családfát” (20. ábra).

20. ábra. A D-konfigurációval rendelkező ketózok



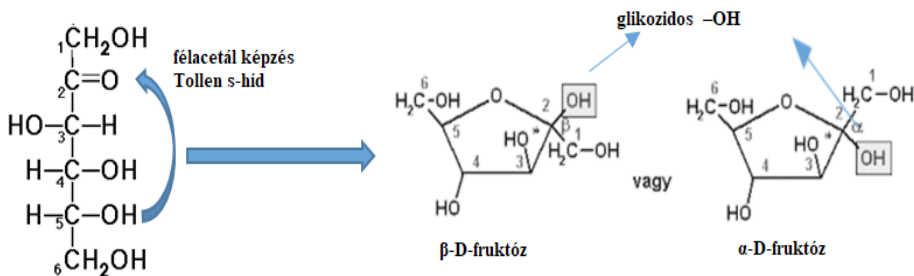
A természetben a monoszacharidok gyűrűs szerkezetűek. A gyűrűs szerkezet úgy jön létre, hogy a molekula egyik hidroxilcsoportja addicionálódik a karbonil csoportra, minek következtében gyűrűs félacetál képződik. A hat szénatomos cukrok esetében az így kialakult öt szénatomból és egy oxigénatomból álló laktolgyűrű, úgy nevezett **piranóz forma** (pl. glükopiranóz, 21. ábra) jön létre.

21. ábra. A glükopiranóz forma kialakulása



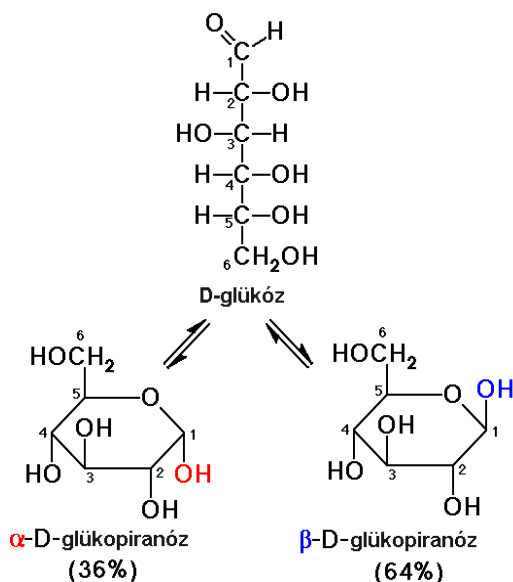
Abban az esetben, ha négy szénatomból álló gyűrű jön létre, akkor **furanóz formáról** beszélünk (glükofuranóz), ami stabilabb, mint a piranóz forma. A fruktóz molekula gyűrűbezáródása során is furanóz forma keletkezik:

22. ábra. A glükofuranóz forma kialakulása



Amikor a monoszacharidok gyűrűbe záródnak, a karbonilcsoport helyén egy aszimmetrikus szénatom, új **kiralitás centrum** alakul ki. A félacetál kötést létesítő szénatomot **glikozidos szénatomnak**, a hozzá kapcsolódó -OH-csoportot pedig **glikozidos hidroxilcsoportnak** nevezük. Azokat az izomereket, amelyek csak a glikozidos szénatom konfigurációjában különböznek egymástól, **anomereknek** nevezzük. A kiala-

23. ábra. Glükóz anomerek



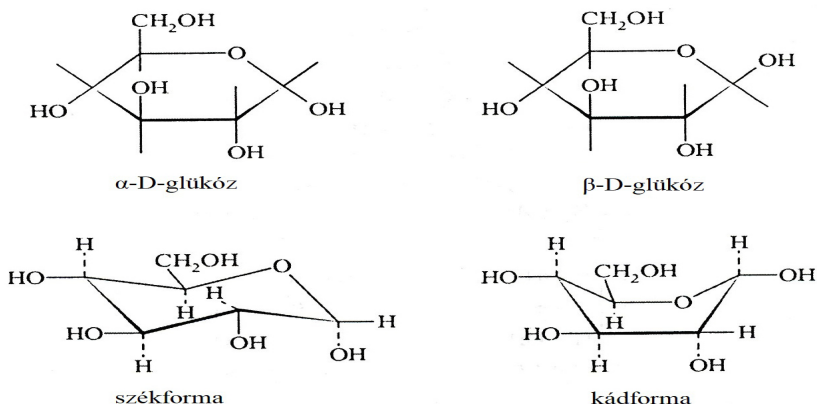
a két módosulat között. Ezt a jelenséget *mutarotációnak* nevezzük.

Az anomer formák aránya eltérő minden egyes cukorra nézve. A 23. ábrán a glükóz anomerek arányát láthatjuk.

A D-glükóznak a természetben kétféle konformációja van: a kádforma és a székhforma. Energetikai szempontból a székhforma kedvezőbb, stabilabb (24. ábra).

Az egyszerűség kedvéért a klasszikus gyűrűs ábrázolást (Haworth projekciós modellt) használjuk.

24. ábra. A glükóz konformációi



kult gyűrűben a glikozidos hidroxilcsoport kétféle térállásban található, ennek megfelelően két (α és β) módosulat alakul ki. Az α -D-glükóz piranoz gyűrűjén a glikozidos -OH-csoport axiális térállású, a gyűrű síkja alatt helyezkedik el, míg a β -D-glükózban ekvatoriális térállású, a gyűrű síkja felett található. A két módosulat vizes oldatban a nyítláncú szerkezeten keresztül spontán egymásba átalakul. Ez a spontán átalakulás addig tart, míg be nem áll az egyensúly

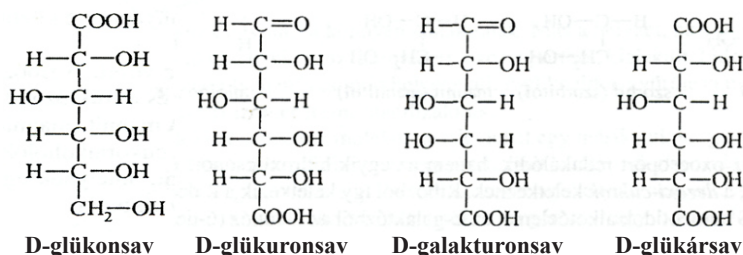
A két legfontosabb hexoketóz és hexoaldóz biológiai hatása:

A **D-fruktóz** a monoszacharidokhoz tartozó ketohexóz, szabad állapotban igen elterjedt mind a növény-, mind pedig az állatvilágban. Nagy mennyiségben található a gyümölcsök levében, a mézben, egyik komponense a szacharóz (nádcukor, répacukor) nevű diszacharidnak is. Az inulin nevű poliszacharid is főként fruktózból épül fel (lásd később). A gyümölcscukor közepes sebességgel felszívódó szénhidrát, ezért fogyasztása kedvező a cukorbetegség számára is, mivel nem emeli hirtelen a vércukorszintet, mint például a szőlőcukor.

A **D-glükóz**: fontossága a biológiai folyamatokban alapvető: a sejtek energia- és metabolitforrásként hasznosítják. Bioszintézise szén-dioxidból és vízből kiindulva fényenergia felhasználásával történik a zöld növényekben a fotoszintézis során (lásd később). Említhetőek, hogy a cukroknak az élő szervezetben, így a glükóznak is csak a D-konfigurációja (enantiomerje) fordul elő. Az L-glükóz biológiailag inaktív, a sejtek nem tudják hasznosítani. Mivel egyszerű szénhidrát, már a nyálban lebomlik, és hirtelen nagyon sok cukor kerül a véráramba.

Az egyszerű cukrok (monoszacharidok) származékai***Cukorsavak:***

Attól függően, hogy az aldózok, mely funkciós csoportján történik az oxidáció, különböző savakat kapunk. A cukormolekula karbonilcsoportját oxidálva karboxilcsoporttá, polihidroxi-monokarbonsavakhoz, **aldonsavak**hoz (pl. glükonsav, galaktonsav stb.) jutunk, ha viszont a primer alkoholos csoport oxidálódik (véde a karbonilcsoportot az oxidációtól) a keletkező sav az **uronsav** (pl. glükuronsav, galakturonsav stb.). Erélyes oxidációval (tömény kénsav) mindkét csoport oxidálható, miközben polihidroxi-dikarbonsavak, **aldársavak** (25. ábra) keletkeznek.

25. ábra. Cukorsavak

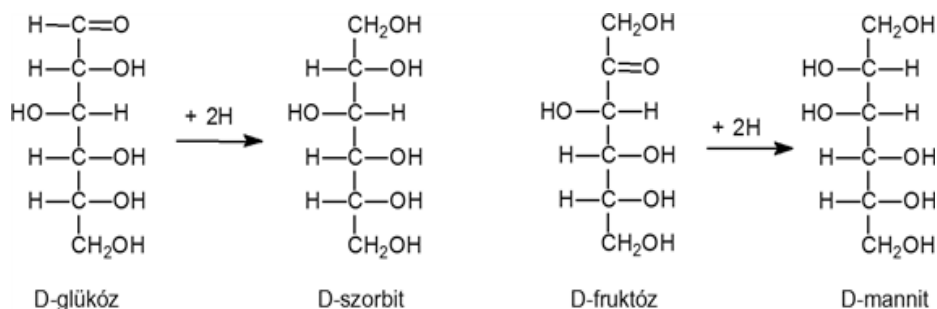
A glükonsav a szénhidrát anyagcserében vesz részt, míg a glükuronsav a szervezet méregtelenítésében és több poliszacharid ösz-

szetételében megtalálható: pektin, hemicellulóz stb. Az aldársavaknak nincs biológiai jelentőségük, a cukrok felderítésében játszanak szerepet.

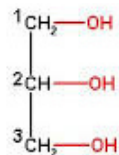
Cukoralkoholok:

A cukoralkoholok a természetben a megfelelő egyszerű cukrok enzimatisz redukciójával keletkeznek (26. ábra). A redukció az egyszerű cukrok karbonilsoportján megy végbe, polihidroxi-alkoholokat eredményezve, például: a ribózból ribitol. Az így keletkezett cukoralkoholok megtalálhatóak édes ízű gyümölcsökben, pl. a szorbit (szorbitol), ami cukorbetegség fogyasztanak cukor helyett, mert nem emeli a vércukorszintet, egyes fák besűrűsödött nedvében, úgynevezett mannában (mannit, dulcít):

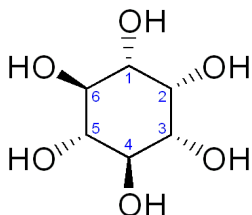
26. ábra. Cukoralkoholok keletkezése



A glicerol is cukoralkohol (háromértékű), ami a három szénatomos glicerín-aldehid, illetve a dihidroxi-aceton származéka:

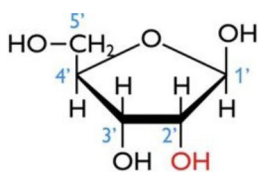


Gyűrűs cukoralkohol a hatértékű vitaminhatású inozit (inozitol):

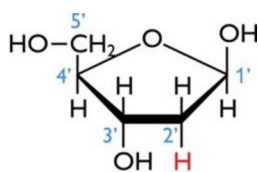


Dezoxicukrok:

A dezoxicukrokban, valamely alkoholos hidroxilcsoportot hidrogénatom helyettesít. A DNS-molekulában található dezoxi-ribóz 2. szénatomján van ilyen helyettesítés:



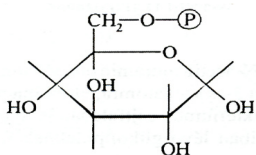
Ribóza



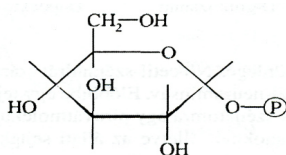
2-Dezoxiribóza

Cukorfoszfátok:

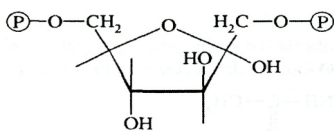
A szénhidrát anyagcseretermékei a cukorfoszfátok (27. ábra), amelyekben a szénhidrát-molekula egy vagy két alkoholos hidroxilcsoportja észterezve van foszforsavval:

27. ábra. Cukorfoszfátok

glükóz-6-foszfát



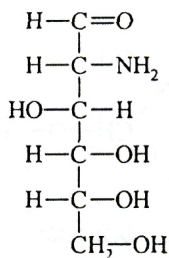
glükóz-1-foszfát



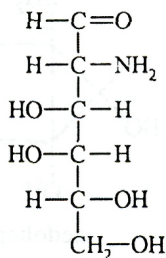
fruktóz-1,6-bifoszfát

Aminocukrok és N-acetil-aminocukrok:

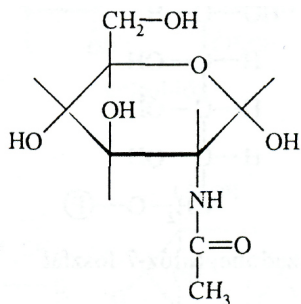
Az aminocukrokban egy -OH -csoport aminocsoporttal (-NH_2) van helyettesítve. Az aminocsoport szabadon, vagy acilezett formában általában a 2. C-atomon található (28. ábra).

28. ábra. Amino- és N-acetil-aminocukrok

D-glükózamin



D-galaktózamin



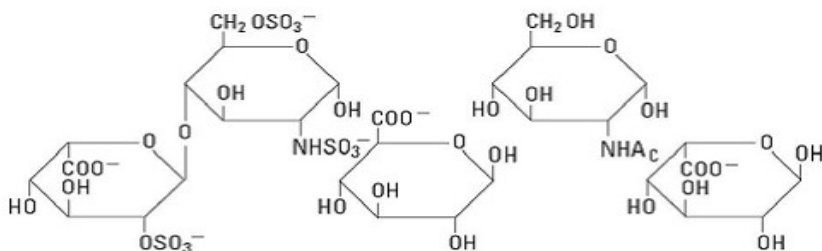
N-acetil-D-glükózamin

Az aminocukrok kulcsfontosságú összetevői néhány bonyolultabb vegyületnek, mint például a glükózamino-glikánoknak és a glükoproteineknek. A D-glükózamin a porcszövet poliszacharidjaiban, a glikolipidekben található meg. Az öregedés során vagy betegség következményeként (artrózis), különösen a túlsúly következtében a teherviselő ízületi porcban levő glükózamin és egyéb makromolekulák lebomlanak.

Az N-acetil-glükózamin a kitinben fordul elő, ami a rovarok, rákok és gombák váza.

Cukorszulfátok:

A cukorszulfátok a kénsavat észterkötésben tartalmazzák, s különböző poliszacharidok alkotórészei. Példaként említhetjük a **heparint**, ami egy véralvadásgátló:



Glikozidok:

A cukrok glikozidos –OH-csoportja alkoholokkal, fenolokkal, cukrokkal kondenzálva éter típusú kötést létesít. A keletkező vegyületek a **glikozidok**, a fenol, az alkohol, illetve a cukor komponens pedig az **aglikonnak** nevezzük.

A glikozidok gyűrűs szerkezetű, stabil vegyületek, savas vagy enzimés hidrolízissel bonthatók. A természetben nagyon elterjedt vegyületek. Ide soroljuk a növényi festékanyagokat, mint például a flavonoidokat, antocianidineket, szaponinokat, szívglikozidokat, egyes alkaloidokat.

Abban az esetben, ha a glikozidos hidroxilcsoporttal egy másik cukor hidroxilcsoportja reagál, di-, tri- és poliszacharidok keletkeznek.

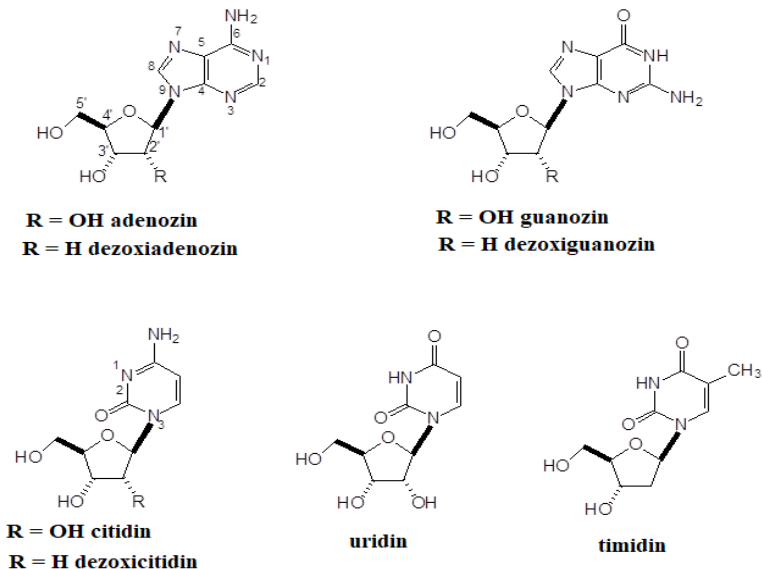
Hasonlóan jönnek létre tioalkoholból és cukorból az S-glikozidok, melyek pl. a mustár és torma komponensei.

N-glikozidok:

Az N-glikozidok esetében a glikozidos hidroxilcsoport egy aminos csoport egyik hidrogénjével alkot N-glikozidos kötést. A szénhidrátoknak primer és szekunder aminokkal, aminosavakkal, peptidekkel, fehérjékkel való reakcióiban játszanak fontos szerepet. Különös jelentőségűek azok az N-glikozidok, melyekben a cukor a D-ribóz vagy 2-dezoxiribóz,

az aminos csoport pedig a nukleinsavakat alkotó bázis valamelyikéről származik (**nukleozidok**, 29. ábra):

29. ábra. Nukleozidok

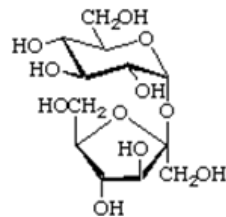


Oligoszacharidok:

Az oligoszacharidok – egymáshoz glikozidos kötéssel kapcsolódó – 2–10 monoszacharidból felépülő glikozid típusú vegyületek, amelyek savas hidrolízissel egyszerű cukrokká vagy cukorszármazékokká bomthatók. Legegyszerűbb képviselőik a diszacharidok. Oligoszacharidok felelnek a sejtek közti felismerés, a megtermékenyítés és a fejlődés folyamataiért, serkentik a bifidobaktériumok szaporodását a vastagbélben. Az oligoszacharidok és a poliszacharidok között nincs éles választóvonal.

Diszacharidok:

A *diszacharidok* olyan vegyületek, amelyekben két monoszacharid egység glikozidos kötéssel kapcsolódik össze, ennek megfelelően savas közegben két monoszacharid egységre bomlanak. Azokat a diszacharidokat, amelyek két glikozidos (anomer) hidroxilcsoport reakciójában képződnek, vagyis a glikozidos kötés kialakításában mindkét komponens a glikozidos hidroxiljával vesz részt, glikozil-glikozidoknak nevezzük. Ilyen diszacharid például a szacharóz, amely β -D-fruktózból és α -D-glükózból áll:



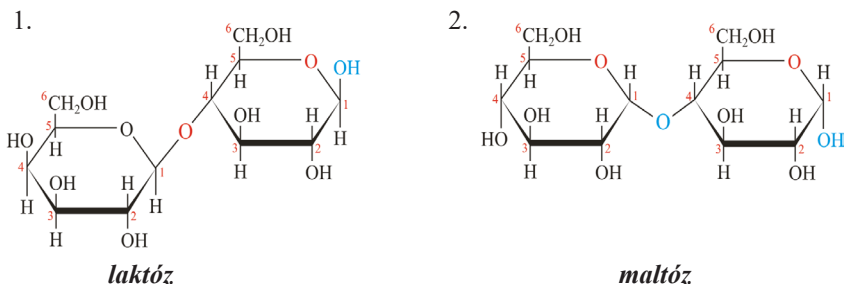
A növények termelik (sok van a cukornád és cukorrépában), és ez a fő étkezési cukrunk. A savas hidrolízisekor keletkező, egyenlő rész glükózból és fruktózból álló keveréket **invert** cukornak nevezzük.

Mivel az ilyen kapcsolódású diszacharidok nem tartalmaznak szabad glikozidos hidroxilcsoportot (az aldehid-, illetve keto-forma nem tud kialakulni), ezért nem redukálnak (pl. a Fehling reagenst, lásd gyakorlaton) és nem mutatotálnak. Az ilyen diszacharidokat **nemredukáló diszacharidok**nak nevezzük.

A diszacharidok másik csoportja, amely az oxidálószerekkel szemben redukáló hatást tanúsít.

Ezekben a diszacharidokban a monoszacharidok egyike nem a glikozidos hidroxilcsoportjával vesz részt a glikozidos kötés kialakításában, szabadon marad, és ha oldatba visszük, az aldehidcsoport visszaalakul és redukálja a Fehling reagenst. Ugyanezzel magyarázható, hogy szerkezetük nem rögzített és mutarotálnak. Ezen tulajdonságú diszacharidokat **redukáló diszacharidok**nak nevezzük. Egyik legelterjedtebb képviselőjük a tejben is megtalálható **laktóz (tejcukor)**, amely β -D-galaktózból és β -D-glükózból áll: a β -D-galaktóz C-1 szénatomja van glikozidos kötésben a β -D-glükóz C-4 hidroxiljával (1.).

A maltóz is redukál, ami a keményítő részleges hidrolízisének keletkezik, de a természetben szabadon is megtalálható. A **maltóz**ban két α -D-glükóz molekula kapcsolódik egymáshoz szintén 1 $\rightarrow$ 4 glikozidos kötéssel (2.).



Olyan növényi részekben mindig megtalálható, amelyekben a keményítő enzim lebontása folyik (például: csírázó magvak, zöld levelek stb.). A keményítőn kívül több poliszacharid (glikogén, dextrin) építőköve, amelyekből amiláz enzimek hatására szabaddá válik.

A bemutatott diszacharidokat hidrolizáló enzimek: invertáz (a szacharózt bontja), a laktáz (a laktózt bontja) és a maltáz (a maltózt bontja).

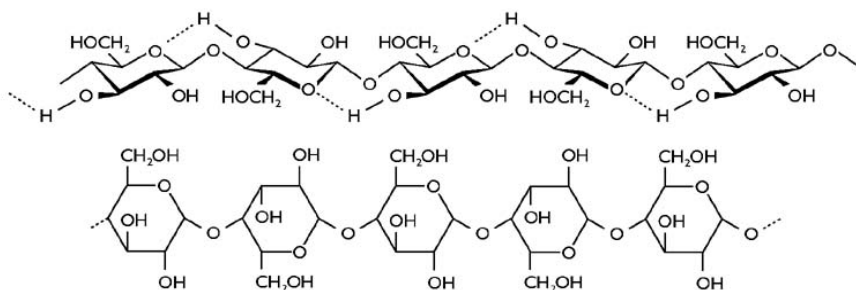
Poliszacharidok:

A **poliszacharidok** (pl. **glikánok, fruktánok**), gyakran több száz, illetve ezer, egymáshoz glikozidos kötéssel kapcsolódó monoszacharid egy-

ségekből felépülő biopolimerek. Vízben nem oldódnak és nem édes ízűek. Funkciójukat tekintve két nagy csoportra osztjuk: **tartalék-poliszacharidokra** (keményítő, glikogén, inulin, dextránok stb) és **váz-poliszacharidokra** (cellulóz, kitin, pektin, agar, hialuronsav stb).

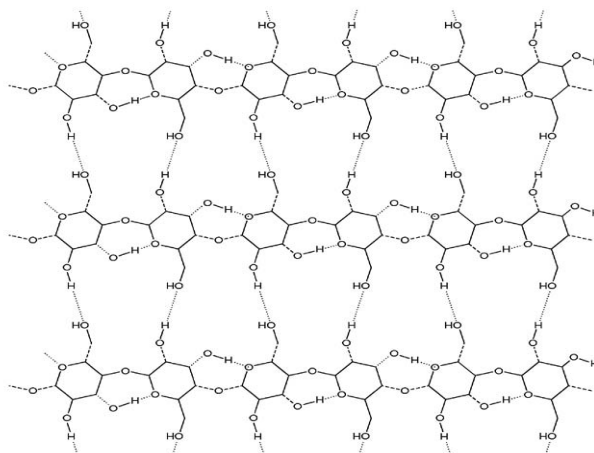
Apoliszacharidok lehetnek lineáris szerkezetűek és elágazók is. Összetételük szerint pedig **homo-** (egyféle monomer) és **hetero-poliszacharidok** (legalább kétféle monomer).

Váz-poliszacharidok. A természetben az egyik legnagyobb mennyiségben előforduló szénvegyület és egyben váz-poliszacharid a **cellulóz**:



A cellulóz **homopoliszacharid**, melyben β -D-glükóz egységek (több tízezer), β 1 $\rightarrow$ 4 glikozidos kötésekkel kapcsolódnak össze lineáris, elágazás nélküli polimerré.

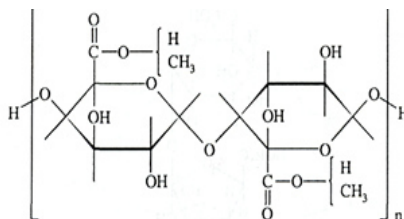
Szálas, rostos anyag, amely a növényi sejtek, rostok vázanyagát alkotja a növényi sejtfalban található mikrofibrillumok formájában. A mikrofibrillumokban 36 molekula fut együtt. A vízben oldhatatlan fibrillum kötegeket hidrogénhidak tartják össze:



Oldószerre a **Schweitzer-reagens**: $[\text{Cu}(\text{NH}_3)_4](\text{OH})_2$. Az emberi szervezet nem képes lebontani. A papír alapanyaga.

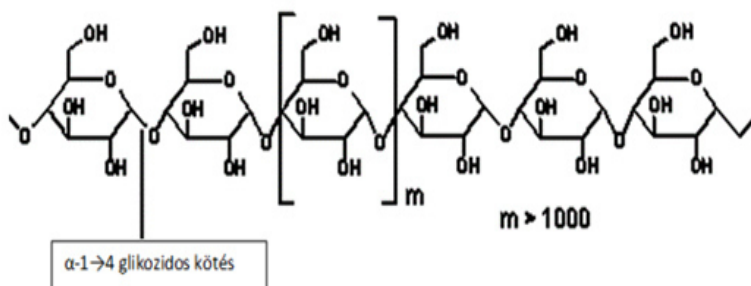
A váz-poliszacharidok egyik legelterjedtebb **heteropoliszcharid-csoportját** a **pektinek** képviselik. Különböző 5 és 6 szénatomú cukrokból (pentózokból és hexózokból), valamint uronsavakból, általában galakturonsavból épülnek fel.

Növényi szerkezetalkotók, tulajdonképpen poligalakturonsavak, amelyekben az OH-csoportok több-kevesebb része metilalkohollal van észterezve:



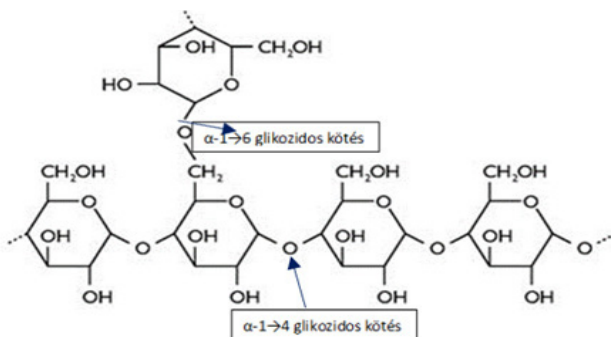
A gyümölcsök héj és hús közötti részében felhalmozódó gélképző anyagok, de nagyobb mennyiségben a gyümölcsök héjában is megtalálhatók. A sejtfal felépítésében vesznek részt, a cellulózt tapasztó, ragasztó anyagok. Főzéssel vonhatók csak ki a növényekből. Vízen erősen duzzadnak, gél képeznek; hasmenést gátló hatásúak.

Tartalék-poliszacharidok. A természetben az egyik legnagyobb mennyiségben előforduló tartaléktápanyag a **keményítő**. Csak α -D-glükóz-molekulákból épül fel (homopoliszacharid), amelyek α -1 $\rightarrow$ 4 és α -1 $\rightarrow$ 6 glikozidos kötéssel kapcsolódnak egymáshoz. Elágazódó szerkezetének köszönhetően, tulajdonságai a cellulóztól jelentősen eltérnek. A keményítőszemcsék két különböző anyagból: **amilózból** és **amilopektinből** épülnek fel, mindkét anyag α -D-glükózból épül fel, de szerkezetük eltérő. Az amilózmolekulák nem ágaznak el, hosszú láncot alkotnak:

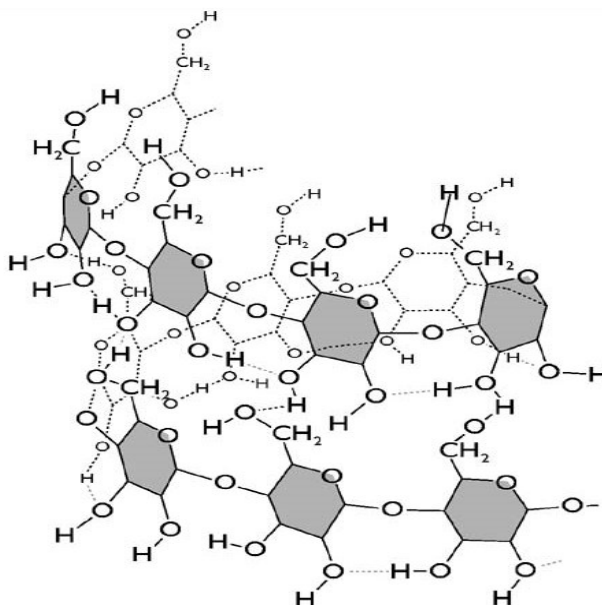


Az **amilopektin** az **amilóztól** annyiban tér el, hogy a molekulalánc α (1 $\rightarrow$ 4) glikozidos kötés mellett 24–30 glükóz egységenként α (1 $\rightarrow$ 6) elágazásokat tartalmaz, ami a láncban lévő glükózegység 6. szénatomján lévő

hidroxilcsoport és egy újabb glükóz 1. szénatomján lévő glikozidos hidroxilcsoportja között jön létre:



A hosszú láncmolekula csavarmenetszerűen feltekeredik, úgy nevezett hélix konformációt (*helikális szerkezetet*) mutat:

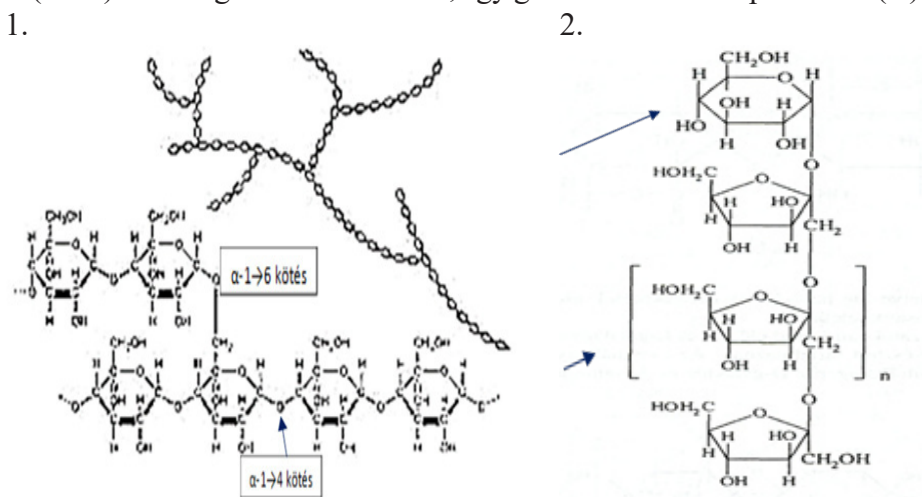


A keményítő valamennyi növényben megtalálható, fontos tápléktápanyag. Íztelen, fehér, szilárd anyag, hideg vízben nem oldódik. A cellulózzal ellentétben forró vízben kioldódik az amilóz, amely a vízzel *kolloidoldatot* képez. Az amilóz molekulái jóval kisebbek, mint a cellulózé. A legtöbb keményítő kb. 10–20% amilózt és 80–90% amilopektint tartalmaz. A hidroxilcsoportok egy része molekulán belüli (intramolekuláris) hidrogénkötésekkel tartja össze a hélixet, de maradnak még szabad

hidroxil-csoportok, amelyek a vízzel alakítanak ki hidrogénkötéseket. Kinyerése magas keményítőtartalmú növényi részekből vizes kimosással történik. A burgonya gumója kb. 20%-ban, a gabonamagvak kb. 50–70%-ban tartalmaznak keményítőt. Részleges hidrolízise maltózt eredményez. Az élelmiszer-, szesz-, kozmetikai- és gyógyszeripar hasznosítja. A keményítő tulajdonságaival, mint ahogyan a legtöbb biopolimerrel, a gyakorlatok és labormunkák során fogunk megismerkedni.

Az állati tartaléktápanyag (állati keményítő) – amelyet a máj és az izomzat raktároz – a **glikogén**, amely az amilopektinhez hasonló, de még sűrűbben (8–12 glükóz egységenként) helyezkednek el az α -1 $\rightarrow$ 6 típusú elágazások, tehát a láncok sokkal elágazóbbak (1.).

Növények, főleg liliomfélék gumójában és fészkes virágzatúakban található az **inulin**, ami egy nem redukáló fruktán, ugyanis főleg fruktóz molekulákból álló tartalék-poliszacharid. A fruktózmolekulák β -(2 $\rightarrow$ 1) glikozidos kötéssel kapcsolódnak egymáshoz és a fruktózlánc végéhez α -(1 $\rightarrow$ 2) szintén glikozidos kötéssel, egy glükózmolekula kapcsolódik (2.).



6.3. A lipidek csoportosítása, szerkezete és funkciói

A **lipidek** kémiai szerkezet szempontjából a biomolekulák egy nagyon heterogén csoportja. Nevük a görög liposz (λίπος = zsír) szóból származik. A csoporthoz tartozó vegyületek közös jellemzője, hogy **hidrofób** jellegű molekulák (bár némelyiküknek van hidrofил része is): vízben rosszul, apoláris szerves oldószerekben (mint például éterben, kloro-

formban, benzolban, hexánban stb.) viszont jól oldódnak. Szerkezetük jelentősen különbözhet egymástól. A többi biomolekula-csoporttól eltérően nem alkotnak polimereket.

A lipideket két nagy csoportra osztjuk: egyszerű (nem elszappanosíthatók, nem hidrolizálhatók) és összetett lipidekre (elszappanosíthatók, lúgos kezeléskor zsírsavak sói, szappanok keletkeznek, hidrolizálhatók).

Az élő szervezetben többféle, élettanilag fontos funkciót töltenek be:

- energiatárolás, tápanyag-raktározás (trigliceridek: állati zsírok, növényi olajok),
- biológiai membránok fő alkotórészei (foszfolipidek, glikolipidek, szfingolipidek),
- enzimek kofaktorai, növényi színyanyagok (pl. karotinok, karotinoidok),
- jelátvivő anyagok: a sejtek közötti és a sejten belüli közvetítőként működnek (pl. szteroidok, retinoidok, foszfatidilinozitol származékok, ceramid stb.),
- bioaktív vegyületek, amelyek kis mennyiségben is jelentékeny hatást fejtenek ki (zsírban oldódó vitaminok).

Táplálkozási jelentőségük a nagy energia- (39 kJ/g) és esszenciális zsírsav-tartalmukban van.

6.3.1. Az egyszerű lipidek jellemzése

Zsírsavak:

A zsírsavak az anyagcsere köztitermékei, különböző lipidek prekursorai (előanyagai), páros (12–24) szénatomszámú, hosszú szénláncú karbonsavak. Az első szénatomjuk a karboxilcsoport része, a másodiktól kezdve görög betűkkel szokták elnevezni a szénatomokat (α , β , γ stb.).

Lehetnek telítettek és telítetlenek. A telítetlen zsírsavak leggyakrabban cisz-térszerkezetűek, **amfipatikus** tulajdonságúak, ami azt jelenti, hogy hosszú szénláncuk *hidrofób*, karboxilcsoportjuk *hidrofil* tulajdonságú, aminek a sejtmembránok szerkezete szempontjából van jelentősége.

A víz felszínén vékony *filmréteget* képeznek, habképző, úgynevezett *felületaktív* anyagok. Más lipideknek is fontos összetevői.

Karboxilcsoportjuk segítségével képesek más molekulák –OH csoportjával vízkilépés mellett kapcsolódni (ekkor észterkötés keletkezik). Vízben (vérben) rosszul oldódnak. A szervezetben fehérjékhez, elsősorban **albumin**hoz kapcsolódva képesek a különböző szervekhez

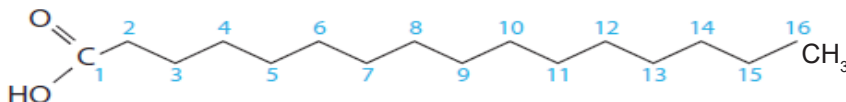
szállítódni. A szervezetben trigliceridek (glicerol és zsírsavak észterei) formájában raktározódnak.

Ismerkedjünk meg a zsírsavak néhány fontosabb képviselőjével: Általánosított képletük: $\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_n-\text{COOH}$. A karboxilcsoportot követő szénatom az α , a lánc utolsó szénatomja az ω jelölést kapja. A legismertebb zsírsavaknak hagyományos (triviális) nevük a használatos, a szerkezetükre utaló kémiai név azonban egyre gyakoribb a szakirodalomban.

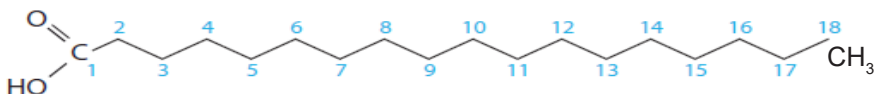
Telített zsírsavak

Az egyik legelterjedtebb telített zsírsav a **palmitinsav (hexadekánsav)** $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$, 16 szénatomos és nem tartalmaz kettős kötést. Ennek jelölése (C-16; 0).

Az egyszerűség kedvéért gyakran használják a nem teljes szerkezeti képletet, amelyben a töréspontokba CH_2 -csoportokat képzelünk:



Szintén gyakori a **sztearinsav**, melynek molekulaképlete: $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$, 18 szénatomos és nem tartalmaz kettős kötést (C-18; 0).

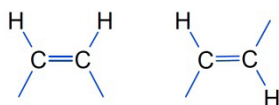


Telítetlen zsírsavak

A telítetlen zsírsavak egy vagy több kettős kötést ($-\text{C}=\text{C}-$) tartalmaznak. Előbbi esetben a kettős kötés általában a szénlánc 9. és 10. szénatomja között alakul ki, több kettős kötés előfordulásakor azok három szénatomnyi távolságra követik egymást (pl. linolsav). Jellemző képviselői az **olajsav, linolsav, linolénsav, arachidonsav**.

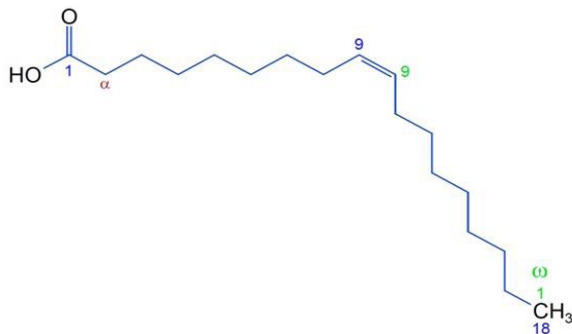
A természetben előforduló telítetlen zsírsavakban a kettős kötések jellemzően *cisz*-konfigurációjúak, a természetben előforduló *transz*-konfiguráció ritka.

A *cisz*-konfigurációjú kettős kötésben a két pillératom hidrogénatomja a szénlánc azonos, a *transz*-konfigurációjában a lánc ellentétes oldalán van:

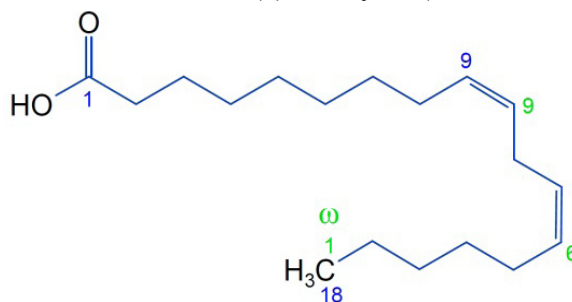


Ennek eredményeként, a *cisz*-konfiguráció a lánc erőteljes, míg a *transz*-konfigurációjú kisebb mértékű „megtörését” eredményezi.

Az **olajsav** ($(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$, jelölése **(18:1, Δ^9)**, ami arra utal, hogy szénatomszáma (18) és molekulájában egy kettős kötés van (1) a 9. szénatomnál, **ω -9** zsírsav:

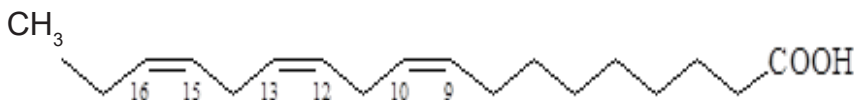


A **linolsav** (9, 12-oktadekadiénsav): $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$, jelölése **(18:2, $\Delta^{9,12}$)**, ami utal a szénatomszáma (18), valamint a kettős kötések számára (2) és helyére (9. és a 12. szénatomnál):



A linolsav olajszerű folyadék. A természetben egyes növényi olajokban található meg glicerinszármazékai alakjában, az **ω -6**-zsírsavak közé tartozik.

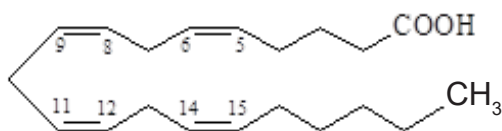
A **linolénsav** $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$, jelölése **(18:3, $\Delta^{9,12,15}$)**. Ugyancsak 18 szénatomos, molekulájában három (3) kettős kötéssel, amelyek a 9., 12. és 15. szénatomnál található:



Az **ω -3** zsírsavak közé tartozik. Színtelen, olajszerű folyadék.

Azokat a többszörösen telítetlen zsírsavakat, amelyek szintézisére az állati szervezetek nem képesek és ezért azokat a táplálékkal kell felvenniük, **esszenciális zsírsavak**nak nevezzük. Az emberi szervezet számára a linolsav és a linolénsav esszenciális zsírsav.

Az **arachidonsav** $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{--CH=CHCH}_2\text{CH=CH--CH}_2\text{--CH=CH--CH}_2\text{CH=CH--}(\text{CH}_2)_3\text{--COOH}$, jelölése (**20:4**, $\Delta^{5,8,11,14}$) egy 20 szénatomszámú, négyszeresen telítetlen ω -6-os zsírsav, melyben a kettős kötések az 5., 8., 11. és a 14. szénatomnál találhatók:

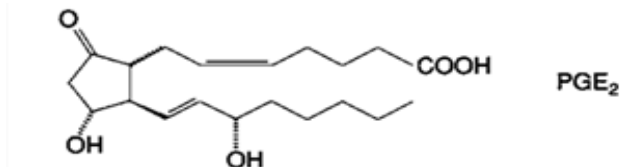


Az arachidonsav a linol- és a linolénsavval együtt az F-vitamin alkotói.

Az **omega (ω)** zsírsavak esszenciális zsírsavak. Ez azt jelenti, hogy a szervezetünk nem képes előállítani ezeket, holott elengedhetetlenek a szervezet egészséges működéséhez. Néhány fontosabb zsírsav jellemzőit a 6. táblázat tartalmazza.

Prostaglandinok:

Az egyszerű lipidek csoportjába tartozó **prostaglandinok** arachidonsavból keletkező, hormonszerű hatású vegyületek, amelyek az egész szervezetben előfordulnak. Elsőként prosztatából izolálták, 1960-tól állítják elő szintézis útján. Az anyagcsere-folyamatok szabályozásában fontosak (idegrendszer, veseműködés stb.). Többek között túlérzékenységi (allergiás) reakcióknál, gyulladásoknál válnak szabaddá, és szerepet játszanak mint hírvivő anyagok a fájdalmak és a láz kialakulásában. A szervezetben a nemszteroid gyulladásgátlók hatása, többek között, a prosztaglandin-szintézis gátlásán alapul. A prosztaglandinok szerkezetéről a következőben, egy típusának bemutatott szerkezeti képlete segítségével informálódhatunk:



A prosztaglandin betűjele (ez esetben az *E*, a 9-es, ill. 11-es szénatomhoz kapcsolódó atom vagy atomcsoporttól függ. A 2-es szám a kettős kötések száma a molekulában.

6. táblázat. A zsírsavak jellemzői

Szénatomok száma	Kettős kötések száma	Közönséges név	Szisztematikus név	Képlet
12	0	Laurinsav	<i>n</i> -dodekánsav (12:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{10}\text{COO}^-$
14	0	Mirisztinsav	<i>n</i> -tetradekánsav (14:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{12}\text{COO}^-$
16	0	Palmitinsav	<i>n</i> -hexadekánsav (16:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COO}^-$
18	0	Sztearinsav	<i>n</i> -octadekánsav (18:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COO}^-$
20	0	Arachinsav	<i>n</i> -eikozánsav (20:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{18}\text{COO}^-$
22	0	Behénsav	<i>n</i> -dokozánsav (22:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{20}\text{COO}^-$
24	0	Lignocerinsav	<i>n</i> -tetrakozánsav (24:0)	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{22}\text{COO}^-$
16	1	Palmitoinsav	<i>cisz</i> -9-hexadecénsav (16:1(Δ^9))	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_5\text{CH}=(\text{CH}_2)_7\text{COO}^-$
18	1	Olajsav	<i>cisz</i> -9-octadecénsav (18:1(Δ^9))	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=(\text{CH}_2)_7\text{COO}^-$
18	2	Linolsav	<i>cisz</i> , <i>cisz</i> -9,12-oktadecéndiénsav (18:2($\Delta^{9,12}$))	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_2(\text{CH}_2)_6\text{COO}^-$
18	3	Linolénsav	<i>all</i> - <i>cisz</i> -9,12,15-oktadekatriénsav (18:3($\Delta^{9,12,15}$))	$\text{CH}_3\text{CH}_2(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_3(\text{CH}_2)_6\text{COO}^-$
20	4	Arachidonsav	<i>all</i> - <i>cisz</i> -5,8,11,14-cikozatetraénsav (20:4($\Delta^{5,8,11,14}$))	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_4(\text{CH}_2)_2\text{COO}^-$

Terpének és terpénszármazékok:

A terpének a másodlagos anyagcsere termékei. A növényvilágban nagyon gyakori szénvegyületek, amelyeknek szénváza két vagy több izoprén egységet – $(\text{C}_5\text{H}_8)_n$, ahol $n \geq 2$ – foglal magában. Az öt szénatomos izoprénváz nagyszámú, igen változatos szerkezetű és biológiai hatású vegyület építőegysége.

A $(\text{C}_5\text{H}_8)_n$ összegképletű, **izoprén** egységekből álló vegyületeket **terpének**nek, az ezekből levezethető szénhidrogéneket és heteroatomként, főleg oxigént tartalmazó származékaikat **terpenoidoknak**, illetve **karotinoidoknak** nevezzük.

Az **izoprén** kémiai neve **2-metil-1,3-butadién**, színtelen, könnyen illó folyadék, természetes vegyület: kaucsukfa, gyermekláncfű, kutyatej-félék tartalmazzák.

Az izoprén egységek számtól függően, a terpéneket a 7. táblázat szerint csoportosítjuk.

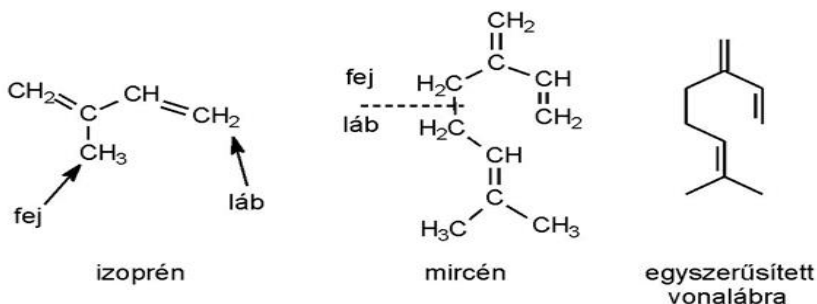
7. táblázat. A terpének csoportosítása az izoprénegységek számától függően

Név	Összegképlet	Izoprénrészek száma, n
Monoterpének	$C_{10}H_{16}$	2
Szeszkviterpének	$C_{15}H_{24}$	3
Diterpének	$C_{20}H_{32}$	4
Szesterterpének	$C_{25}H_{40}$	5
Triterpének	$C_{30}H_{48}$	6
Tetraterpének	$C_{40}H_{64}$	8
Politerpének	$(C_5H_8)_n$	$n > 8$

A **terpenoidok** (mono-, di-, triterpének), nem tartalmazznak molekulájukban konjugált helyzetű kettős kötések, nem színesek: illatanyagok, feromonok. Leggyakrabban növényekben, de állati szervezetben is előfordulnak.

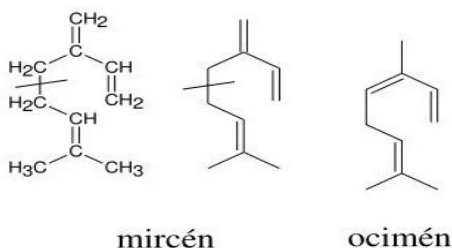
A **karotinoidok** sok (legalább nyolc, tetraterpének) izoprén egységből épülnek fel, konjugált helyzetű kettős kötések tartalmazznak, színesek: színezékek, fényérzékelő molekulák.

A **monoterpének (C-10)** általában alacsony forráspontú, kellemes illatú vegyületek (növényi illóolajok komponensei), melyek az izoprénegységeken kívül tartalmazhatnak egyéb funkciós csoportokat (OH; CHO; C=O). A terpenoidokban az izoprén egységek kapcsolódásának egyik módja a **fej-láb kapcsolódás**, ahol az egyik izoprén 1-es szénatomja (fej) a másik izoprén 4-es szénatomjához (láb) kötődik:

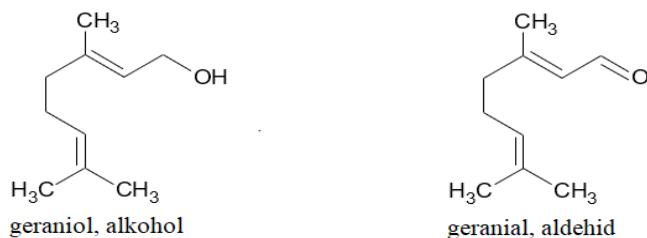


A monoterpének szerkezetük szerint lehetnek *aciklusosak*, *monociklusosak* vagy *biciklusosak*.

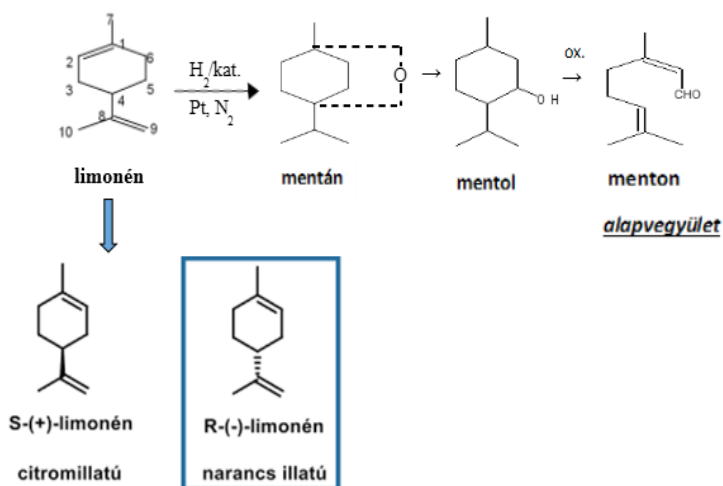
Az **aciklusos monoterpének** (nyíltláncú monoterpének) és származékaik alapvegyületei a mircén és az ocimén. Mindkét vegyület megtalálható a babérfa illóolájában, a mircén ezenkívül még a bazsalikom, komló, kannabisz illóolájának komponense is:



Ahogy azt már említettük, az alapvázhoz különböző funkciós csoportok (alkoholos-, aldehyd-, oxocsoport) kapcsolódhatnak, melynek eredményeként az alapvegyületek származékait kapjuk, mint például:



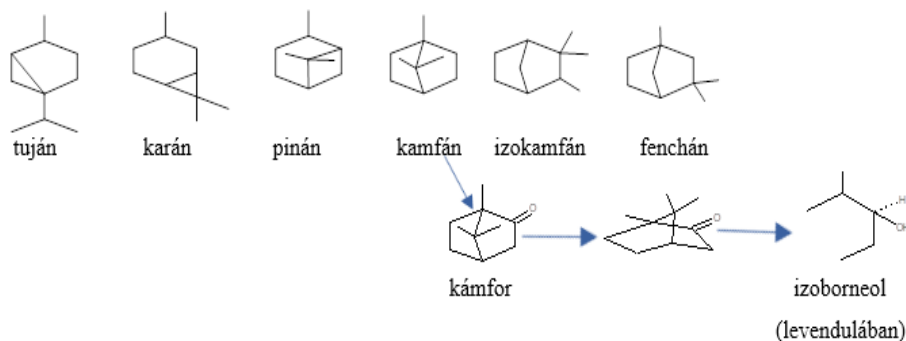
A **ciklusos monoterpének** két izoprén rész **cikloaddíciójával** vezethetők le:



A **mentol** és a **mentán** a borsmentaolaj két fő komponense, összesen 95%-át teszik ki a benne megtalálható illóolajoknak.

A **limonén** citromhøj, narancshøj, kapor, zeller, kámfor, bergamott illóolajának komponense, nyolc izomere ismeretes.

A **biciklusos monoterpének** és **származékaik** két gyűrű összekapcsolódásával jönnek létre úgy, hogy a gyűrűk egymásba fordulnak, a származékoknál a gyűrűhöz különböző funkciós csoportok kapcsolódnak. Számos szerkezetileg érdekes képviselője ismert a természetben, melyek közül a **tuján** és a **tujon** biciklo [3,1,0] hexángyűrű-rendszert tartalmaz. Mindkét vegyület a tuja illóolajának komponense. A biciklusos monoterpének hat alapváza ismeretes: **tuján**, **karán**, **pinán**, **kamfán**, **izokamfán** és a **fenchán**.

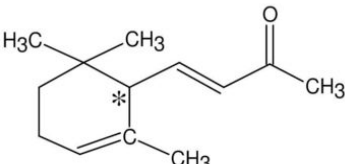
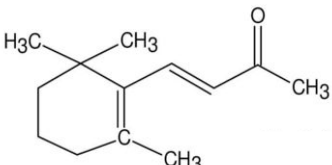
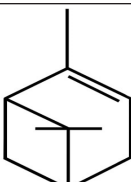
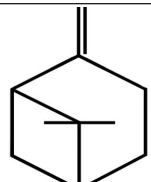
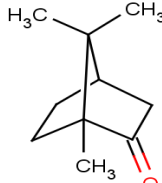
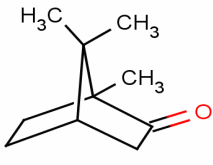
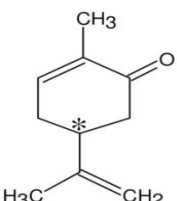


A 8. táblázat néhány illóolaj-komponenst tartalmaz a teljesség igénye nélkül.

8. táblázat. Növények néhány illóolaj-komponense

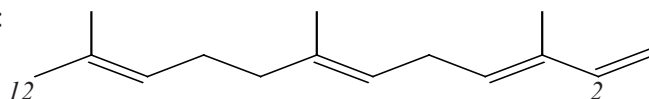
Gyöngyvirág	<i>linaldol</i>	
Rózsaoilaj	<i>citronellol</i>	

A 8. táblázat folytatása

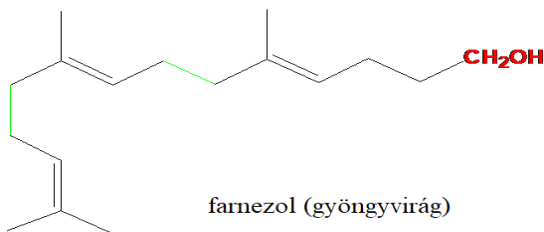
Ibolyaolaj	α -jonon		
	β -jonon		
Tűlevelűek	pinén		
		α -pinén (Fp. 163°)	β -pinén (Fp. 156°)
Kámforfa	L-kámfor, D-kámfor		
		L-kámfor	D-kámfor
Kömény	karvon		

A **szeszkviterpének (C=15)** családjához több mint ezer vegyület tartozik, melyek citotoxikus, gyulladásgátló, vírus- és gombaellenes hatásúak és feromonok.

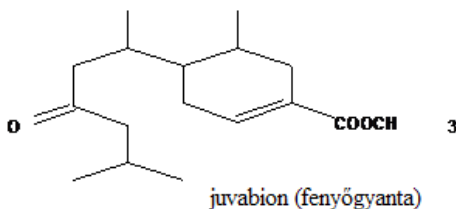
Aciklusos szeszkviterpén a **β -farnezen**, ami a zöld növénytetű feromona:



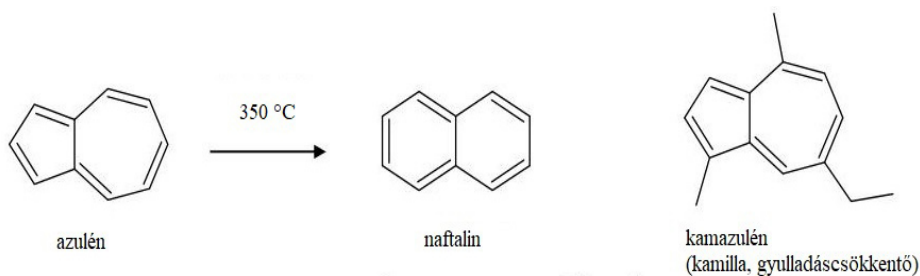
és a **farnezol**, ami a gyöngyvirágolaj komponense:



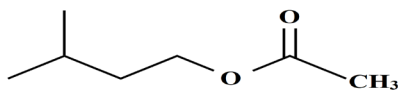
Ciklusos szeszkviterpén a juvabion (juvenilhormon, fenyőgyanta):



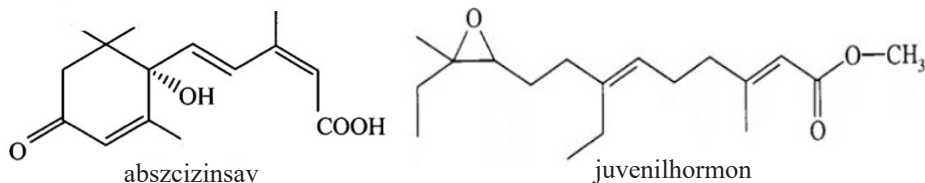
Ebbe a csoportba soroljuk az **azuléneket**:



Ciklusos szeszkviterpén-feromonok közül az **izoamil-acetátot** említjük, amit a méhfullánk tartalmaz:

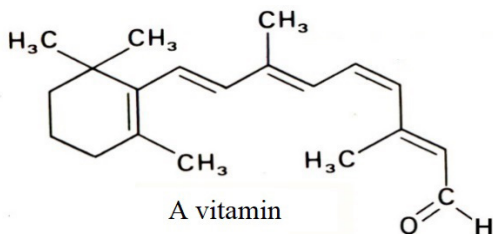


Fontos szeszkviterpén-származék az **abszicizinsav**, amely egy növényi hormon, növekedésgátló, a rügyek idő előtti kihajtását, a fás növények téli nyugalmi időszakát szabályozza. A **juvenilhormon** egy állati hormon, amely az átalakulást késlelteti:

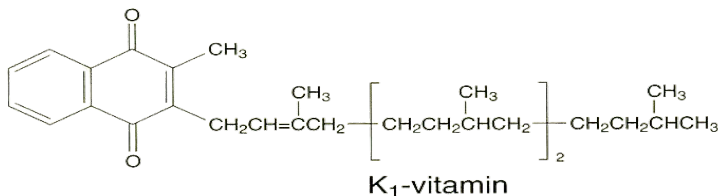


Diterpének és származékaik (C=20).

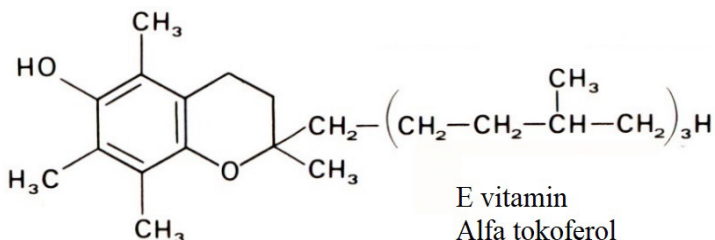
Aciklusos képviselők: a **fitol** (a klorofill hidrolízisekor keletkezik); az **A-vitamin (retinol)**, csontnövekedéshez, a retina működéséhez, az embrionális fejlődéshez, a reprodukciós folyamatokhoz, valamint a hám normális szerkezetének fenntartásához nélkülözhetetlen zsírban oldódó vitamin:



a **K-vitamin** (a véralvadásért felel, protrombin szintézisben van szerepe:

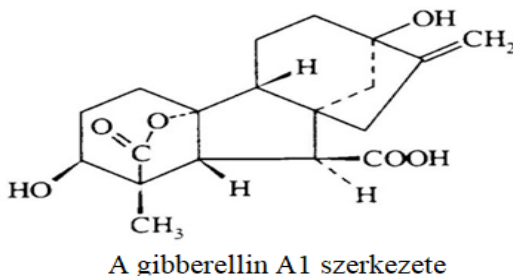


az **E-vitamin** (többek között a membránképzés szabályozásban vesz részt:

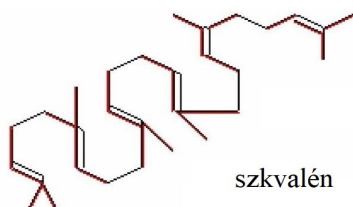


a **koenzim-Q** (az elektrontranszport-láncok egyik enzime stb.).

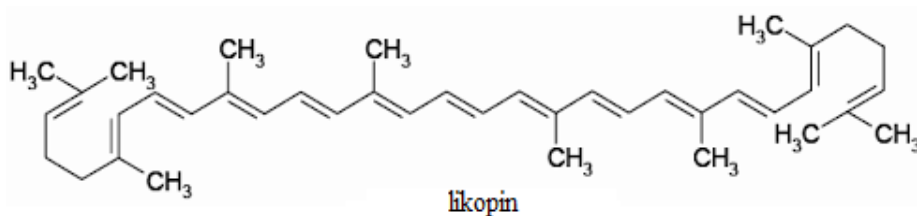
A **diterpének** közül fontos megemlítenünk a **gibberellineket**, melyek növényi hormonok, a szátagok megnyúlását idézik elő:



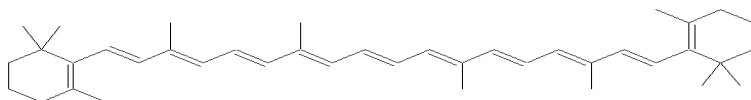
Egyetlen **aciklusos triterpén (C=30)** ismeretes: a **szkvalén**, csukamájolajból izolálták 1916-ban:



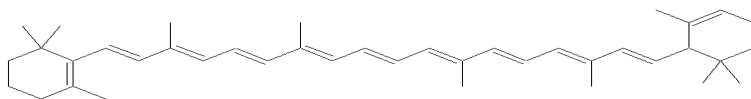
A **tetraterpének (C=40)** csoportjában egyaránt találkozunk **karotinokkal** és **karotinoidokkal**. A karotinok nyolc izoprén egységből felépülő, csak C- és H-atomokat tartalmazó szénhidrogén-szerkezetű molekulák, melyekben a kettős kötések konjugált helyzetűek, ezért színes vegyületek. Alapvegyületük a **likopin**, amely a legtöbbször piros színű és például a paradicsom, a görögdinnye stb. színanyaga:



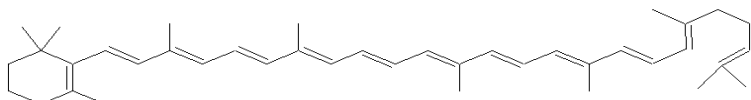
Amikor a **likopinlánc** mindkét vége β -jojon-gyűrűbe zárul, **karotinokat** kapunk, egyszerűsített vonalképlettel ábrázolva:



β -karotin (pl. sárgarépa, sárgabarack pigmentje, A-vitamin hatása van, mivel a szervezetben enzim hatására 2mol retinol (A-vitamin) képződik belőle:



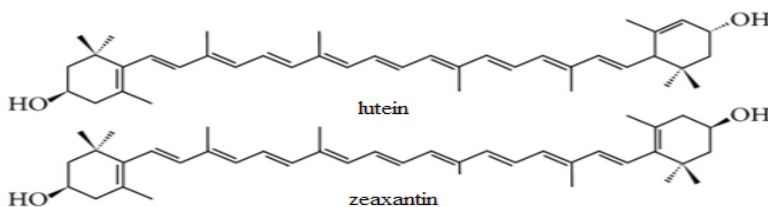
α -karotin



γ -karotin (+ α -karotin: nyálkahártya, sejt-és bőrvédő hatásúak).

Akarotinoidok (xantofilok) – molekulájukban a C- és H-atomokon kívül különféle szubsztituenseket tartalmaznak, leggyakrabban oxigént és nitrogént.

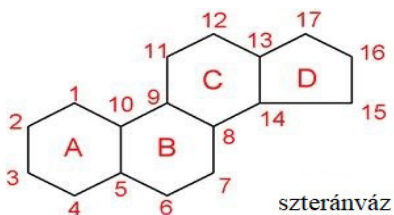
Oxigéntartalmú színanyagok például a **zeaxantin** (kukorica), a **lutein** (tojássárgája, őszi lomb), részt vesznek a szem érrendszere épségének fenntartásában, a kapszantin (pirospaprika) stb.:



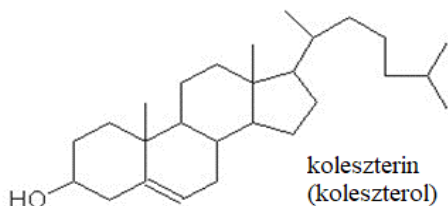
Számos konjugált kettős kötés miatt színesek, jelentős a fényelnyelésük a látható fénytartományban épp úgy, mint a karotinoké.

Szteránvázis vegyületek (lipidek):

A szterán nem fordul elő a természetben csak különféle származékai, melyeket összefoglaló néven **szteroidoknak** nevezzük. Valamennyi szteroidmolekulára jellemző a **szteroidalapváz**:

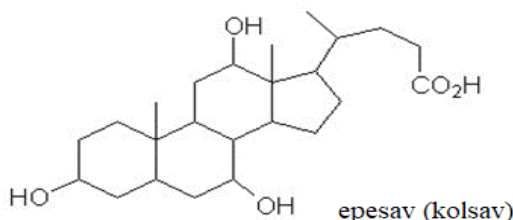


A szteroidok legfontosabb képviselői a **szterinek**, amelyek olyan szteroidalkoholok, melyek állatokban (zooszterinek), növényekben (fitoszterinek) vagy gombákban (mikoszterinek) képződnek. A zooszterinek legfontosabb képviselője a **koleszterin**:



A koleszterin fontos szerepet játszik a szteroidhormonok és az **epe-savak** bioszintézisében.

Az epesav szerepe: a vízben nem oldódó zsírok felszívódásának elősegítése:

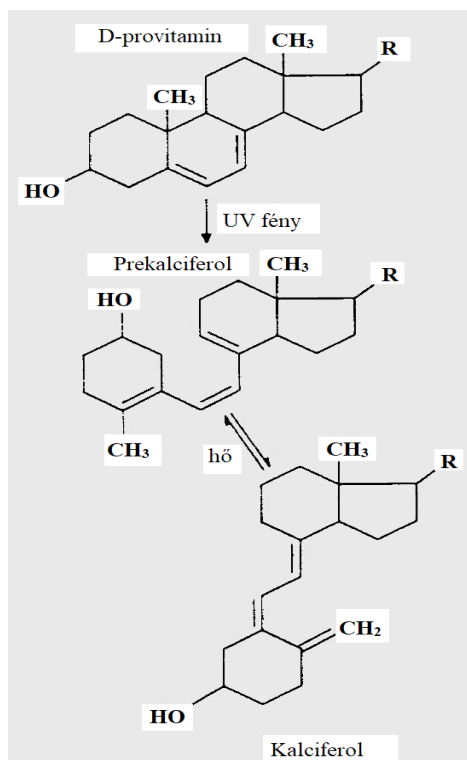


A koleszterin a **D₃-vitamin (kalciferol)** szintézisének is kiindulási anyaga. A reakció UV-sugárzás hatására két lépésben megy végbe. Az így kialakult D-vitamin már nem szteránvázas, mert ultraibolya fény hatására a B gyűrű felnyílik (30. ábra). A Ca²⁺ anyagcsere szabályozásában fontos. Hiányában angolkór alakul ki.

Tekintsük át néhány szteránvázas hormon biológiai funkcióját:

- **Glükokortikoidok** (pl. **kortizol**): szénhidrát, fehérje és lipid-anyagcserében vesznek részt, valamint gyulladáscsökkentő hatásuk van.

30. ábra. A D-vitamin kialakulásának sémája



- **Mineralokortikoidok** (pl. **aldoszteron**): só- és vízháztartás szabályozásában vesznek részt és az elektrolit egyensúly fenntartásában.

- **Androgének**: *hím* nemi szervek kialakulásában, szörzetenövekedésben, szexuális magatartásban stb. van szerepük.

- **Ösztrogének**: *női* nemi szervek kialakulásában, a méhnyálkahártya regenerálásában stb. van szerepük.

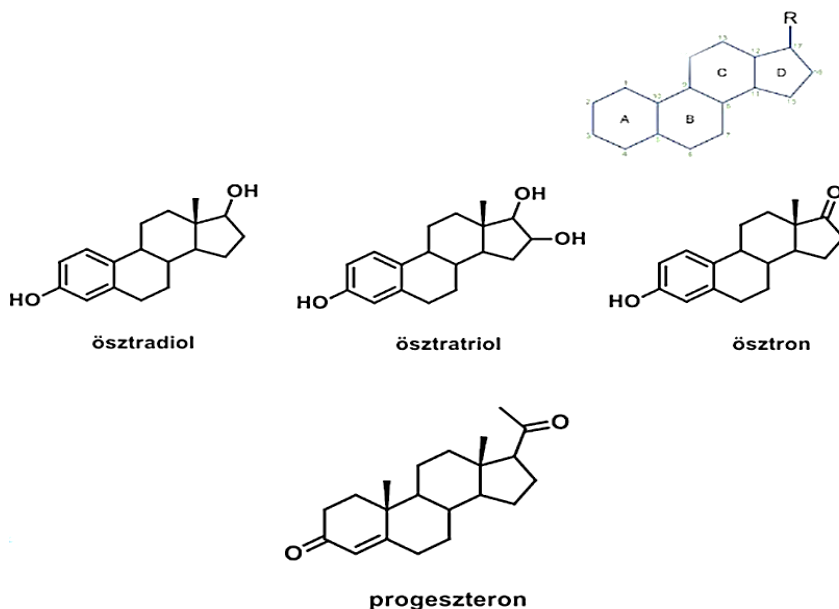
- **Progeszteron**: a méhnyálkahártya és a terhesség fenntartása a feladatuk.

- **Ekdizon**: egy rovarhormon, a vedlés szabályozásában vesz részt.

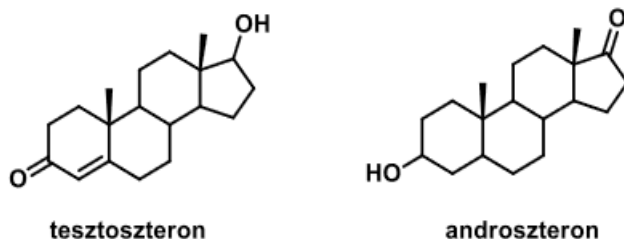
A szteránvázis hormonok vízben nem oldódnak, ezért fehérjékhez kötődve szállítódnak a célszervekhez. Amint láttuk, a szteroidhormonok egy része a nemi funkciókat szabályozza – ezek a nemi hormonok, más részük pedig a szervezet anyagcseréjét befolyásolják. A női nemi hormonok egy része (ösztrogének) a másodlagos nemi jelleg kialakulásáért felelősek, ezek: az **ösztradiol**, **ösztriol** és az **öszttron**. Közös jellemzőjük, hogy az A-gyűrű mindhárom vegyületben aromás.

A női nemi hormonok másik csoportját a terhesség fenntartását biztosító **gesztagének** alkotják, melyeknek egyetlen természetes képviselője a **progeszteron** (31. ábra).

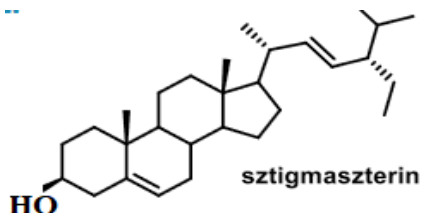
31. ábra. Női nemi hormonok



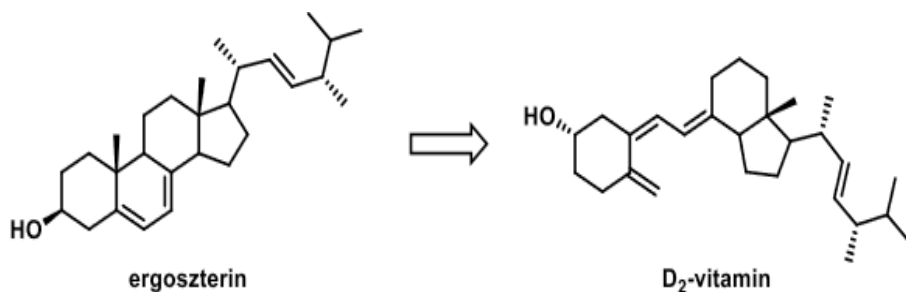
A férfi nemi hormonok (androgének) közé a másodlagos nemi jelleg kialakulásáért felelős **tesztoszteron** és annak átalakulásával képződő **androszteron** tartozik:



A **fitoszterinek** egyik legelterjedtebb képviselője a **sztigmaszterin**, amit szójaolajból állítanak elő, és egyes nemi hormonok előállításához használják kiindulási anyagként:

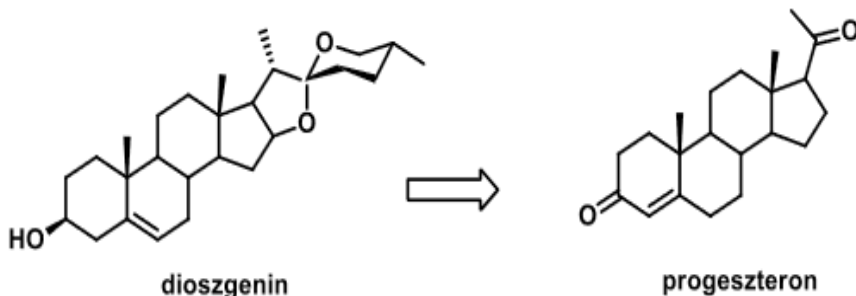


A **mikoszterinek** közül a legfontosabb az **ergoszterin**, amit elsőként egy a rozson élősködő gombából, az anyarozsból izoláltak. A vegyület neve az anyarozs francia nevéből (ergot) származik. Az ergoszterin UV-besugárzás hatására a C9-C10 kötés homolitikus hasadását követően **D₂-vitaminná** alakul:



Az egyszerű lipidek tárgyalását a **szaponinokkal** zárjuk.

A **szteroid szaponinokhoz** sorolt vegyületek vizes oldatának szappanhoz hasonló habzására utal. Magasabb rendű növényekben található **szteroid glikozidok**. Hat gyűrűt tartalmazó alapvázuk van. Legfontosabb képviselőjük a **dioszcin**, melynek aglikonja a **dioszgenin**. A dioszgenin fontos kiindulási anyaga a sztereoid hormonok, például a **progeszteron** előállításának:



6.3.2. Az összetett lipidek jellemzése

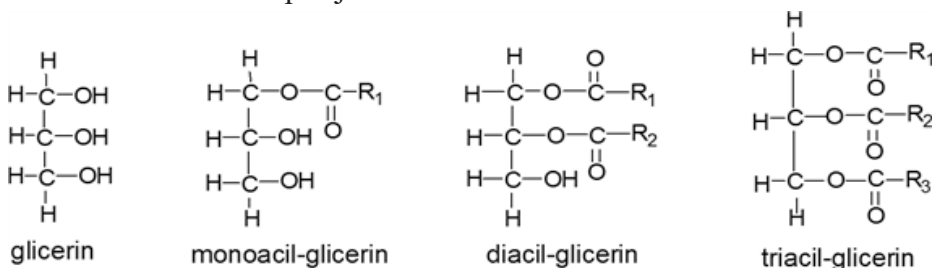
Viaszok:

A viaszok nagy molekulású, hosszú szénláncú zsírsavaknak nagy molekulású, hosszú szénláncú, egyértékű alkoholokkal képezett észterei. Vízben oldhatatlan, szagtalan szilárd, védő felületi anyagok. Állati és növényi szervezetek anyagcseretermékei. Előfordulnak a bőrben, tollban, növények levelében, gyümölcsben és számos rovar szilárd külső vázanyagán. Már ősidők óta a legismertebb viasz a **méhviasz**, mely főleg a *palmitinsavnak miricilalkohollal* képezett észteréből áll, molekulaképlete: $C_{15}H_{31}COOC_{30}H_{61}$. Az állati eredetű viaszok közül említésre méltó még a gypjúzsír (**lanolin**).

Külsőleg a viaszok paraffinra emlékeztetnek, kémiaiag azonban lényegesen különböznek tőlük, mert elszappanosíthatók, vagyis hidrolízissel savra és alkoholra bonthatók.

Trigliceridek:

A trigliceridek (triacil-glicerinek), *neutrális zsírok* és *olajok* a hosszú szénláncú zsírsavak (lehetnek telítettek – zsírok, vagy telítetlenek – olajok) glicerinnel (glicerollal) képzett észterei. Az állatvilágban a raktározott lipidek fő tömegét ezek az összetett zsírok teszik ki, de a szövetekben, kisebb mennyiségben digliceridek (diacil-glicerinek) és monogliceridek (monoacil-glicerinek) is előfordulnak attól függően, hogy a glicerol hány alkoholos hidroxilcsoportját észteresítik a zsírsavak:

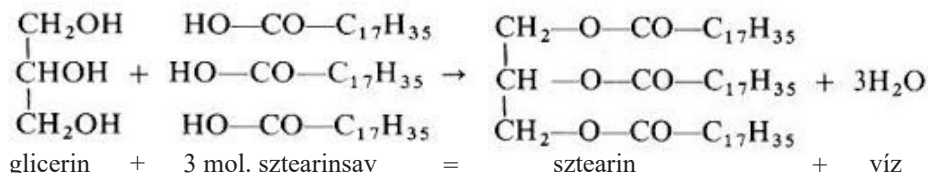


– ahol az $\mathbf{R}_1$, $\mathbf{R}_2$, $\mathbf{R}_3$ – a hosszú szénláncú zsírsavak valamelyike.

A trigliceridek hidrofób, apoláris molekulák, tartaléktápanyagok, hidrofóbok (nem hidratálódnak), hőszigetelők. A zsírolédkony vitaminok oldószerei. Gazdaságosabb energiaforrások, mint a szénhidrátok (keményítő, glikogén), mert oxidáció hatására a neutrális zsírokból átlagosan 38 kJ/g energia szabadul fel, míg glikogénből csupán a fele, kb. 17 kJ/g. A zsírok sűrűsége a víznél kisebb. Lúggal főzve az észterkötés felhasad, glicerín és a zsírsavak alkáli sói (szappanok) keletkeznek.

A természetes zsiradékok túlnyomórészt acil-glicerinekből álló, de más lipideket is tartalmazó vegyületek keverékei. Általánosságban mondhatjuk, hogy minden zsír és olaj főtömegét háromféle zsír keveréke (nem vegyülete!) képezi, ezek: a *sztearin* (glicerol+sztearinsav), *palmitin* (glicerol+palmitinsav), illetőleg az *olein* (glicerol+olajsav).

A trigliceridekben a glicerol 1-1 molekulája az említett savak 3-3 molekuláját képes lekötni ún. *glicerinszter* alakjában:



Természetesen a glicerol –OH-csoportjai akár különböző zsírsavakkal is észteresíthetők.

A 32. ábrán balról jobbra: sztearinsavval, linolsavval, palmitinsavval történt az észteresítés.

A zsírokat és olajokat egyes esetekben az avasodás megakadályozása, más esetekben az olvadási pont emelése érdekében (a margarin ezért szilárd, holott növényi olajokat tartalmaz) részlegesen hidrogénezik, mielőtt kikerülnek az üzletek polcaira. Néhány telítetlen kötés redukálása mellett a kellemetlen mellékreakcióval is kell számolni: a cisz-kettőskötések transz-helyzetűvé alakulása, melynek következményeként ezek a módosított zsírok szintén szív- és érrendszeri betegségek kialakulásához vezethetnek.

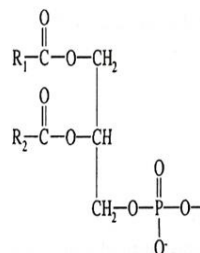
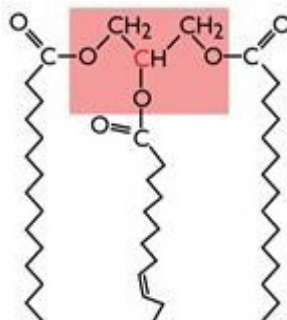
Membránképző lipidek:

Foszfolipidek

Abban az esetben, ha a gliceriol harmadik alkoholos hidroxilcsoportjához zsírsav helyett egy foszforsav kapcsolódik észterkötéssel (észteresedik) *foszfatidsavat* kapunk, ami a foszfolipidek alapvegyülete:

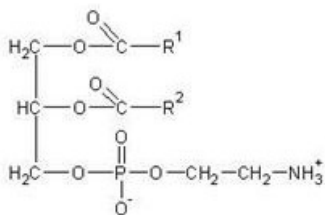
A foszfatidsavhoz egy másik, szabad –OH-csoporttal rendelkező molekula (**etanolamin, glicerín, kolin, inozitol, stb.**) kapcsolódhat, szintén

32. ábra. 1-szteraoil,
2-lineoil,
3-palmitoil-glicerín

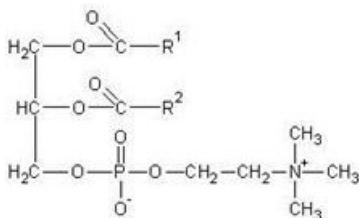


észterkötéssel, így **foszfolipidek** (33. ábra) keletkeznek, melyek a *biológiai membránok* szerkezetének kialakításában vesznek részt.

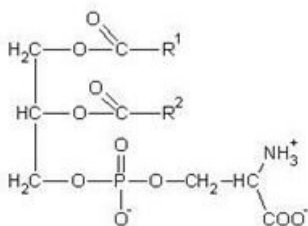
33. ábra. Foszfolipidek



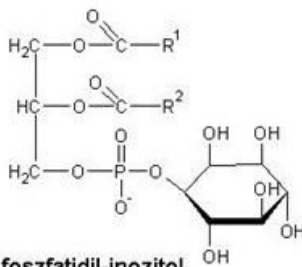
foszfatidil-etanolamin



foszfatidil-kolin



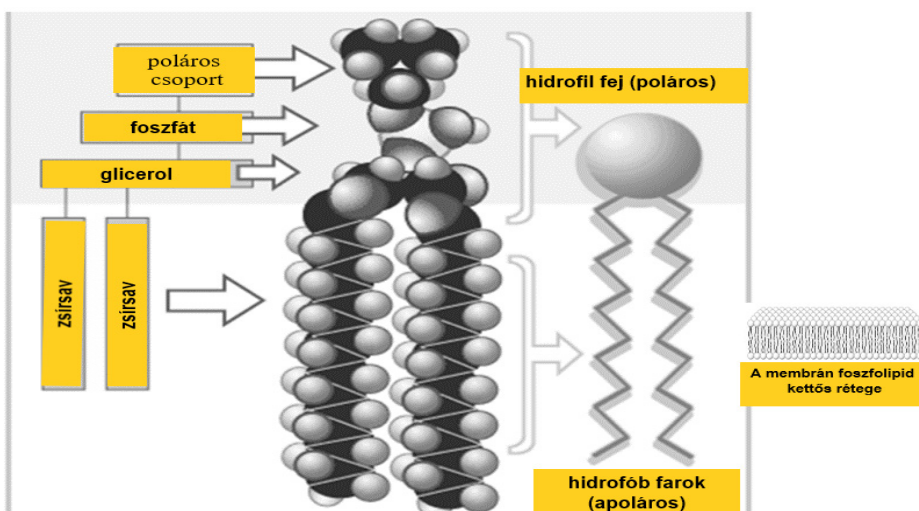
foszfatidil-szerin



foszfatidil-inozitol

Membránképző tulajdonságukat **amfipatikus** jellegüknek köszönhetik, ami azt jelenti, hogy molekulájuk tartalmaz poláros (hidrofil) és apoláros (hidrofób) részt (34. ábra):

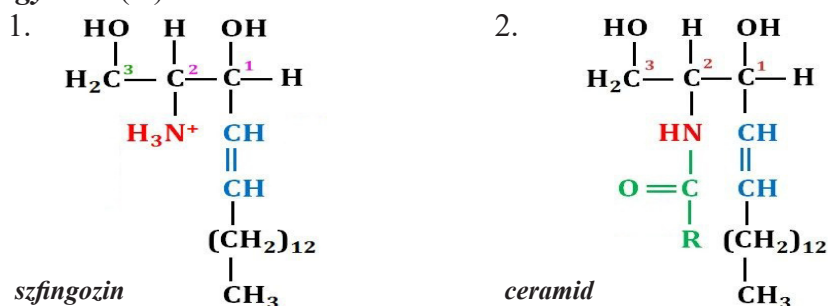
34. ábra. Amfipatikus foszfolipid



Szfangolipidek

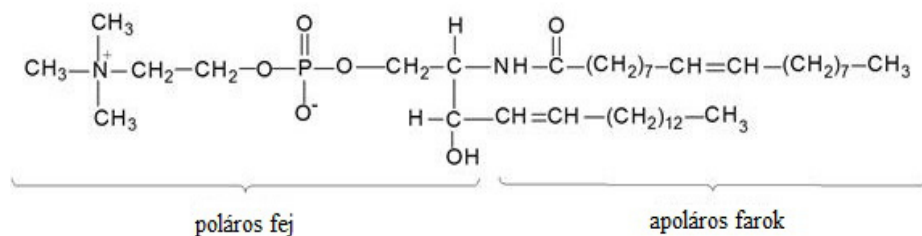
A *szfangolipidek* szintén a membránalkotó lipidekhez tartoznak, melyekben az alkoholkomponens nem a glicerín, hanem a *szfingozin* (C-18). A szfingozinban az 1. és a 3. szénatomhoz alkoholos -OH-csoport, a 2. szénatomhoz aminos (-NH₂) csoport kapcsolódik. A *szfingozin* tulajdonképpen egy telítetlen, kétértékű aminoalkohol (amino-diol), amely két királis szénatomot tartalmaz (1.).

Amikor a *szfingozin* második szénatomjának aminocsoportjához egy zsírsavacilcsoport kapcsolódik, létrejön a *ceramid*, a szfingozinok *alapvegyülete* (2.).



Tehát, a ceramidban két szénhidrogénlánc található, melyben a zsírsav, mint azt látjuk, savamidkötéssel kapcsolódik a szfingozinhoz.

Az első szénatomon levő hidroxilhoz különböző funkciós csoportok kapcsolódhatnak. Például, ha foszforil-kolin kötődik a ceramid primer alkoholos hidroxil-csoportjához, akkor *szfingomielin* keletkezik, amelynek a szervezetben jelátvivő szerepe van:

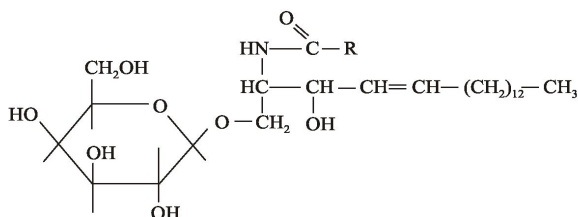


A *szfangolipidek* szintén amfipatikus molekulák.

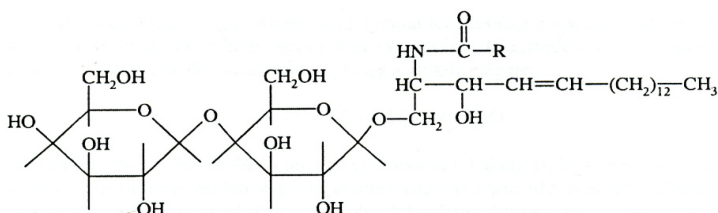
Glikolipidek

A glikolipidek alapvegyülete szintén a ceramid. A glikolipidek egyik csoportja a *cerebrozidok* (latin: cerebrum = agy), abban az esetben keletkeznek, ha a ceramid láncvégi OH-csoportjára egy mono- vagy oligoszacharidmolekula

glikozidos kötéssel kapcsolódik. Például, ha a szacharózmolekula egy galaktóz, akkor galaktozil-ceramidot (galaktocerebrozidot) kapunk:



Abban az esetben, ha két galaktóz kapcsolódik, akkor **galaktozil-galaktozil-ceramid** keletkezik:



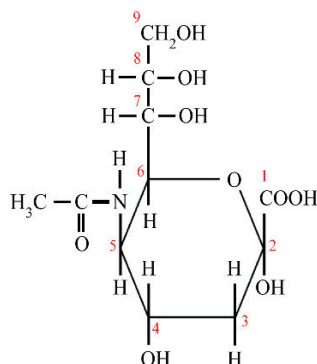
Galaktóz helyett glükóz is kapcsolódhat a ceramidhoz, ami **glükózil cerebrozidokat** eredményez.

Amfipatikus tulajdonságúak, ezért a *glikolipidek* is könnyen strukturálódnak a sejtmembránokba, a membránok *exoplazmatikus* (azaz a citoszóllal ellentétes oldali) lemezében helyezkednek el. A glikolipidek esetében a cukorrész a poláros (hidrofil). Az állati plazma-membránok esetében a lipid kettősréteg külső rétegében találhatók. A legegyszerűbb állati *glikolipidek* az említett cerebrozidok.

Megtalálhatók az idegszövet plazma-membránjaiban, és nagy mennyiségben fordulnak elő az idegsejtek mielinburkában is.

Míg a *cerebrozidokban* a cukorkomponens ceramidhoz kötődik, a *glikolipidek* másik csoportjának a gangliozidok közös jellemzője, hogy a cukrokon kívül egy speciális cukorszármazékot, *szíálsavat* is tartalmaznak:

A gangliozidok főleg a membránlipidek külső felszínén fordulnak elő és a membránlipidek kb. 5%-át teszik ki. Legnagyobb mennyiségben a szűrkeállományban találhatók, az iontranszportban van szerepük. Az idegszö-



vetben a gangliozidok közül a leggyakoribb zsírsavláncokat a palmitinsav és a sztearinsav képviseli.

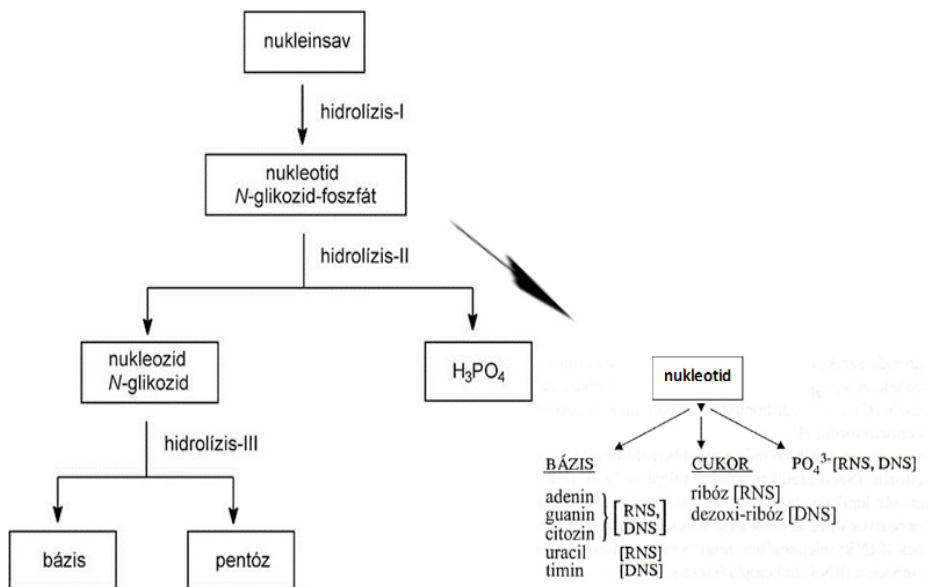
A sejtfelszíni glikolipidek fontosak a sejtek felismerésében (pl. vércsoportanyagok).

6.4. A nukleinsavak csoportosítása, felépítése és biológiai funkciói

A fehérjék mellett a nukleinsavak jelentik az élő szervezet másik alapvető makromolekula típusát. A nukleinsavak központi szerepet játszanak az öröklődő biológiai információ tárolásában és fehérjékbe történő kifejezésében. Kétféle nukleinsav van: **DNS (dezoxi-ribonukleinsav)** és **RNS (ribonukleinsav)**.

Enyhe savas hidrolízissel a nukleinsavak monomerjeikre, nukleotidokra bonthatók, melyek további hidrolízis útján nukleozidokra és foszforsav-maradéokra, további erősebb hidrolízis a nukleozidokat bontja egy 5 szénatomos cukorra és egy nitrogéntartalmú (purin vagy pirimidin) bázisra (35. ábra).

35. ábra. Nukleinsavak hidrolízisének sémája

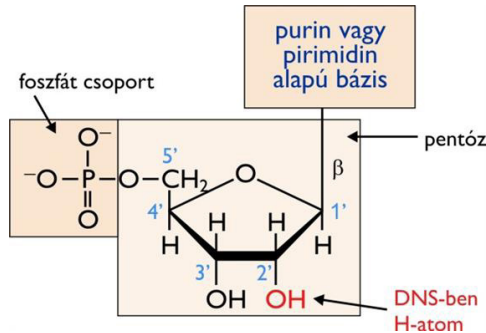


Kiderült, hogy a kétféle nukleinsav a cukorkomponensben és egy báziskomponensben tér el egymástól. A nukleinsavak **cukor része** egy **5 szénatomos aldóz** (aldopentóz): az **RNS**-ben szereplő cukorrész, a **ribóz** mind a 3., mind a 2. szénatomján OH-csoport található, míg a

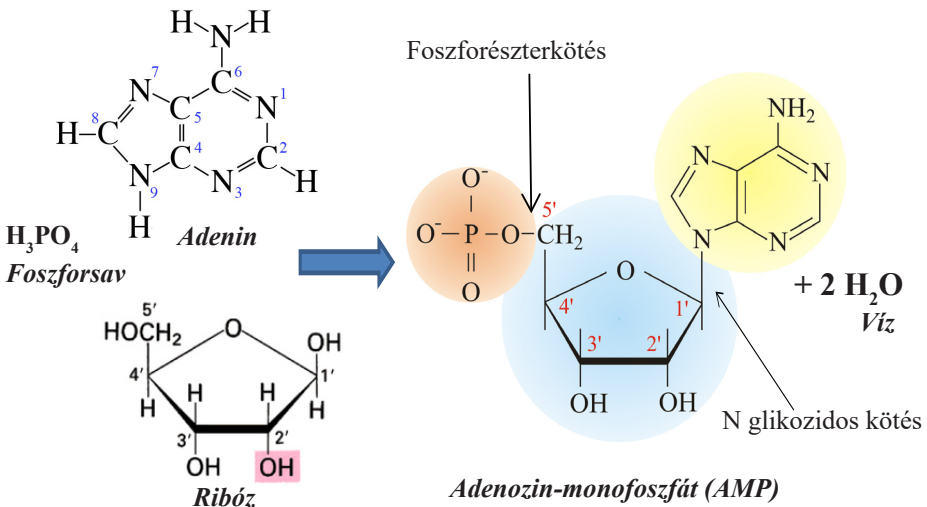
DNS-ben szereplő 2'-deoxiribóz a 2. szénatomján a hidroxilt egy hidrogénatom helyettesíti.

A nukleotidban a cukormolekula játszik központi szerepet, ugyanis ehhez kapcsolódnak a többi komponens: mindig az 1. szénatomnál lévő hidroxilcsoporthoz, *N-glikozidos kötéssel* valamelyik purin- (adenin, guanin) vagy pirimidinbázis (citozin, timin, uracil) és az 5. szénatom hidroxilcsoportjához foszfoészterkötéssel a foszfátcsoport (36. a. és 36. b. ábra).

36. a. ábra. A nukleotidok felépítése



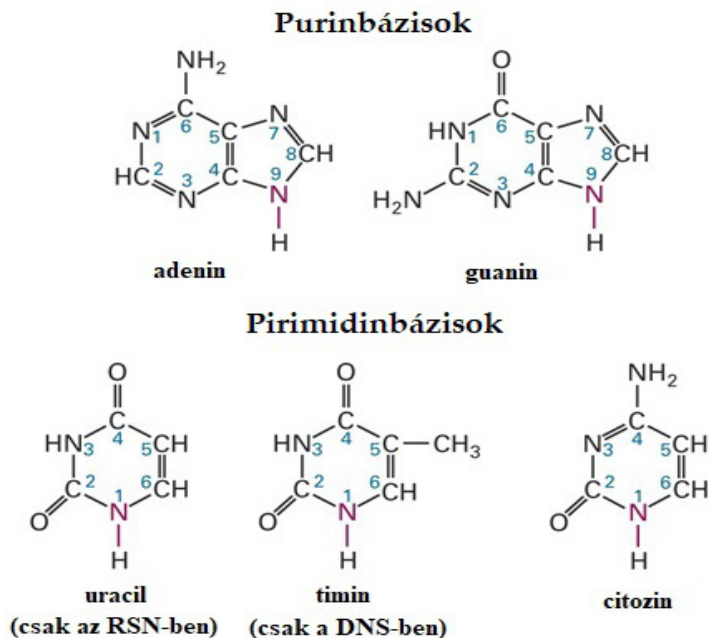
36. b. ábra. Az adenzin-monofoszfát kialakulása



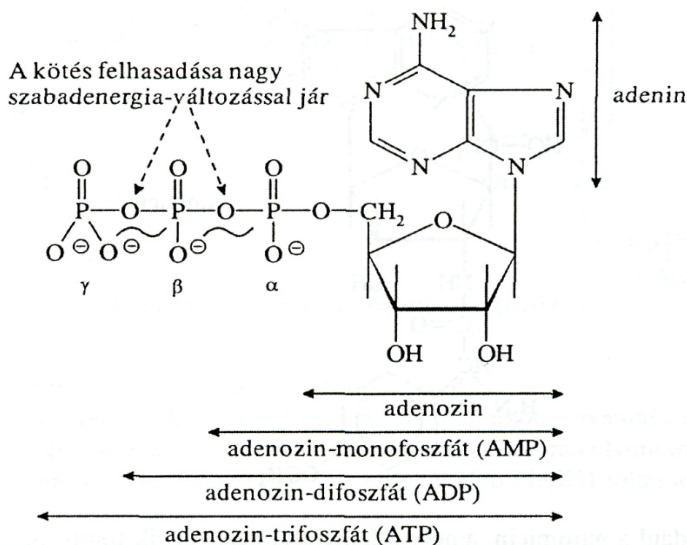
A nukleinsavakat alkotó bázisok szerkezeti képletét a 37. ábrán láthatjuk.

A nukleotid része a **nukleozid** (cukor+bázis). A nukleotid kialakulását a 38. ábra szemlélteti.

37. ábra. A purin- és pirimidinbázisok képletei



38. ábra. Az ATP kialakulása



A nukleozidok megnevezése a cukormolekulához kapcsolódó bázis nevének megfelelően történik, amiről a 9. táblázatból informálódhatunk.

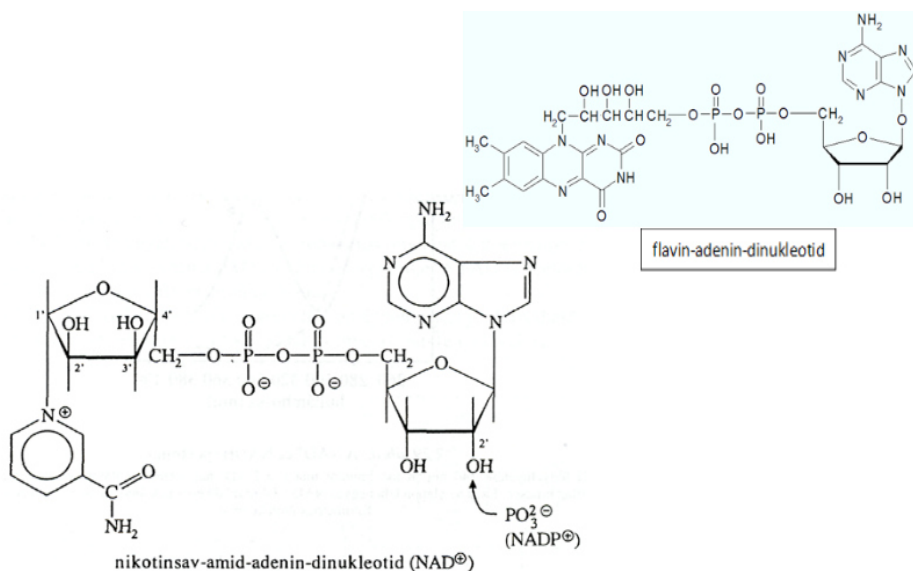
9. táblázat. A leggyakrabban előforduló nukleozidok és nukleotidok

Bázis	Nukleozid	Nukleotid
<i>Adenin</i>	<i>adenozin</i>	<i>adenozin-5'-foszfát (AMP)</i> <i>adenilsav</i> <i>adenozin-5'-difoszfát (ADP)</i> <i>adenozin-5'-trifoszfát (ATP)</i>
<i>Guanin</i>	<i>guanozin</i>	<i>guanozin-5'-foszfát (GMP) stb.</i> <i>(guanilsav)</i>
<i>Citozin</i>	<i>citidin</i>	<i>citidin-5'-foszfát (CMP)</i> <i>(citidilsav)</i>
<i>Uracil</i>	<i>uridin</i>	<i>uridin-5'-foszfát (UMP)</i> <i>(uridilsav)</i>
<i>Timin</i>	<i>timidin</i>	<i>dezoxitimidin-5'-foszfát (dTMP)</i> <i>(dezoxitimidilsav)</i>

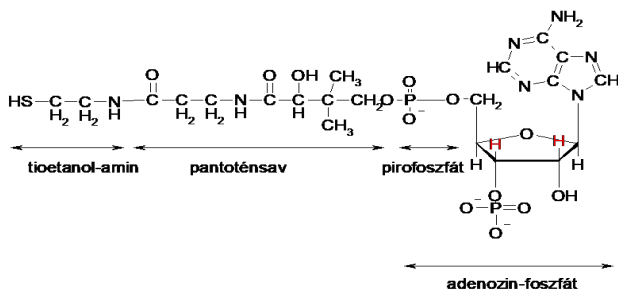
Az **ATP** a leggyakoribb energiaforrás, amely energiát szolgáltat a bioszintézis folyamatokban.

Az oxidáció-redukciós folyamatokban részt vevő NAD^+/NADH (nikotinsav-amid-adenin-dinukleotid) és a **FAD** (flavin-adenin-dinukleotid) koenzimek a legelterjedtebb nukleotidszármazékok közé tartoznak (39. ábra).

39. ábra. A NAD(P)- és FAD-koenzimek felépítése



Az acilcsoportok szállítását végző Ko-A koenzim szintén nukleotid származék:



A NAD, NAD(P), FAD és a koenzim-A (Ko-A) nukleotid származékok működését a *Biokémia* c. jegyzet 2. részében tárgyaljuk.

6.4.1. A nukleinsavak biológiai funkciói és szerkezete

A DNS biológiai szerepe, szerkezete:

A **DNS** a sejtmagban található információhordozó molekula, amely az egyed tulajdonságainak átörökítéséért felelős. Fontos szempont a genetikai információ állandóságának megtartása, de lényeges a változékonyság biztosítása is. A **centrális dogma** kimondja, hogy a DNS szekvenciája alapján, a transzkripció (átírás) során RNS képződik, majd arról megtörténik a fehérje transzlációja (lefordítás): **DNS** $\longrightarrow$ **RNS** $\longrightarrow$ **FEHÉRJE**. A folyamat visszafelé nem játszódhat le!

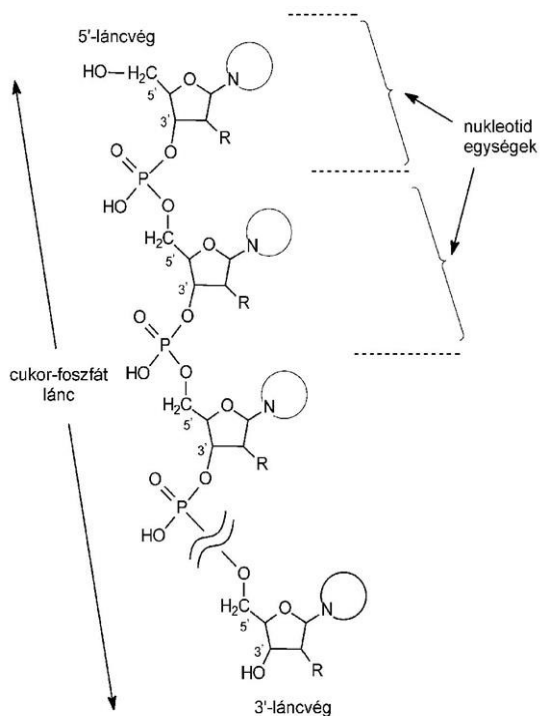
Az örökítő anyag – a DNS – szerkezetét és működését 1953-ban írta le James Watson és Francis Crick. Munkájukat a következő előzményekre alapozhatták:

- Az egyes tulajdonságokat öröklődő részecskék (gének) alakítják ki (Mendel).
- A gének a fehérjék szerkezetét befolyásolják (Beadle és Tatum).
- A gének kromoszómákon vannak (Bridges).
- A kromoszómák DNS-ből és fehérjékből állnak.

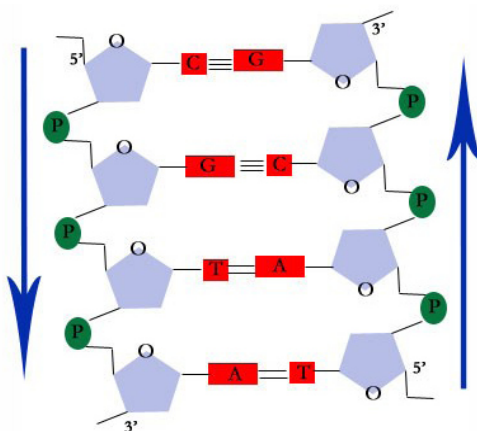
Mit kell „tudnia” a genetikai anyagnak? Rendelkeznie kell az információ tárolásának képességével, és képesnek kell lennie ezt az információt pontosan megkétszerezni és továbbadni. A DNS kémiai szerkezete – egyszerű felépítésének ellenére – képes arra, hogy a fenti feladatoknak megfeleljen.

A DNS építőelemei a nukleotidok (nukleozid-foszfátok).

A **nukleotidok sorrendje (szekvenciája)** adja a DNS-molekula **elsődleges szerkezetét**. Enzimkatalizált hidrolízis igazolja a nukleinsavak **lineáris**, el nem ágazó szerkezetét. Molekuláikban a nukleotidok **foszfodiészter kötással** kapcsolódnak egymáshoz (40. ábra):

40. ábra. A DNS-molekula elsődleges szerkezete

A DNS másodlagos szerkezete akkor alakul ki, amikor két – foszfodiészter kötések által összetartott – antiparallel (ellentétes lefutású, orientációjú) polinukleotid szál (cukor-foszfát lánc) összekapcsolódik (41. ábra).

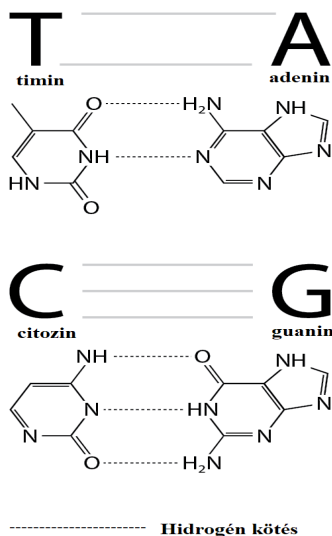
41. ábra. A DNS másodlagos szerkezete

A két DNS-szál ellentétes lefutása azt jelenti, hogy a polinukleotid lánc mindkét DNS-lánc vége eltérő orientációjú: az egyik szálon a dezoxiribóz 5' C atomján lévő foszfátcsoport ($-\text{PO}_4^-$) áll szabadon („5 vonal vég”), a másik szálon pedig a pentóz 3' C atomján lévő hidroxil- ($-\text{OH}$) csoport szabad („3 vonal vég”). A két szál eltérő irányultságát, eltérő orientációjú nyilakkal szokták ábrázolni.

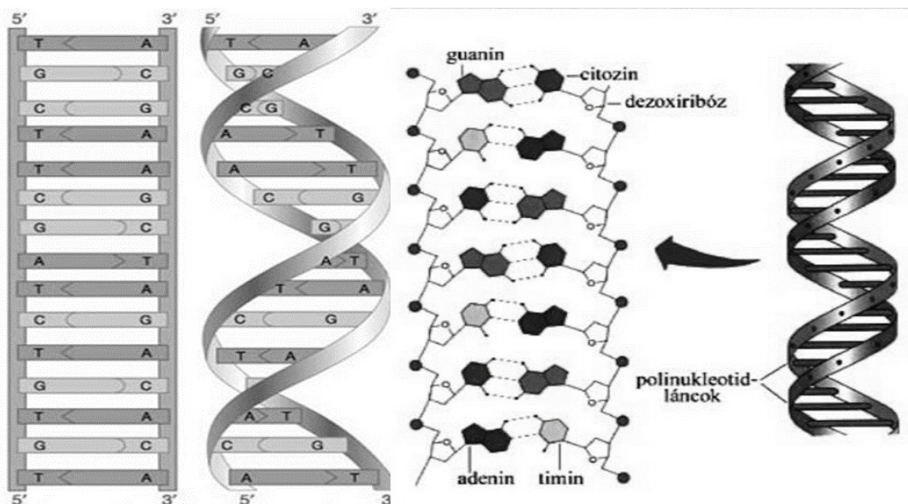
A két polinukleotid szálát bázispárok kötik össze, melyeket H-hidak tartanak egyben. Bármely DNS-re igazak a Chargaff-szabályok, amely szerint az adenin + citozin mennyisége megegyezik a guanin + timin mennyiségével, valamint a guanin + adenin mennyisége megegyezik a citozin + timin mennyiségével. A **komplementaritás/bázispárosodás** elve miatt az adenin és timin mennyisége megegyezik, valamint a guanin és citozin mennyisége is egyenlő. A citozin és guanin között három, míg az adenin és timin között két H-híd (kötés) alakul ki (42. ábra).

A következő lépésben, a két összekapcsolt, antiparallel lefutású szál jobbmenetben felcsavarodik **kettős hélixet** alkotva (43. ábra).

42. ábra. A bázispárok közötti H-híd



43. ábra. A DNS kettős hélice



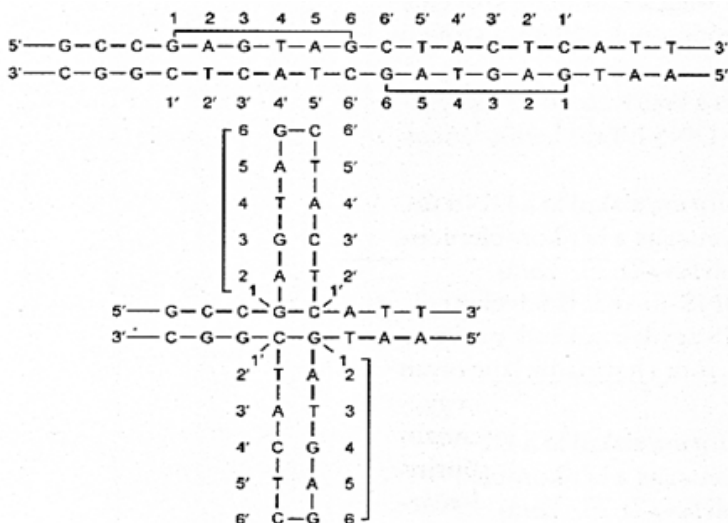
A DNS külső palástján a poláris pentóz-foszfát láncok vízdíszítővá teszik a makromolekulát, ugyanakkor megvédik a belső apoláris bázisokat a külső behatástól.

A DNS-ek nemcsak jobbmenetesen csavarodhatnak fel, hanem speciális esetekben *balmenetes felcsavarodás*, torzult cikcakk, szerkezet kialakulása is lehetséges (pl. baktériumokban). Az ilyen dezoxiribonukleinsav jelölése **Z-DNS**:

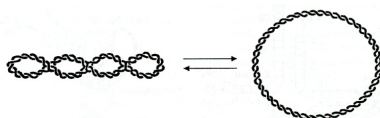
A DNS-molekulában helyenként olyan szakaszok is előfordulhatnak, amelyek visszafelé *ismétlődő szekvencia* részleteket tartalmaznak. Ezt a szerkezetet **palindrom szerkezetnek** nevezzük, és amely lehetővé teszi a **hurkok (hajtűszerkezet)** kialakulását (44. ábra).



44. ábra. A DNS palindromszerkezete



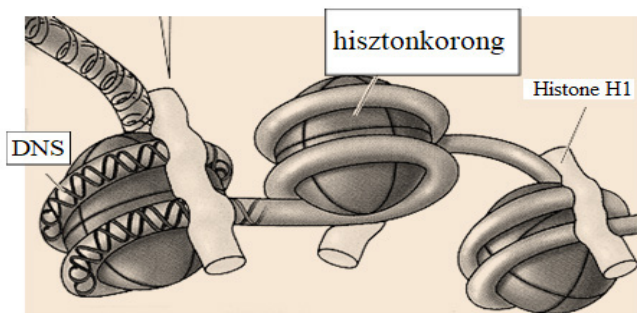
A DNS-ek a vírusokban általában egyszálas formában vannak jelen, de a szálak végei enzimatis úton össze is kapcsolódhatnak foszfodiészter kötással. Ilyen összekapcsolódás a növények kloroplasztisaiban is megfigyelhető. A prokariótasejtek DNS-e zárt, cirkuláris – a DNS-nek nincsen szabad vége, **szuprehelikális** szerkezetű, melyhez strukturális és szabályozó fehérjék, enzimek csak korlátozott mennyiségben kapcsolódnak:



A DNS-molekula óriási méretű, a legkisebbek 5000 bázispárból (5 kb; kilobázis) állnak és 1700 nm hosszúak. Az emberi DNS – a teljes humán genom – közel 6 millió kilobázisból épül fel és teljes hossza eléri a 2 m-t. A szabályos kettős helix meghajlik, összetekeredik, és ezt tekintjük a DNS **harmadlagos szerkezetének**. A DNS-molekula szervezetségének a legmagasabb szintje a **kromoszóma**. A kromoszómák olyan szálszerű struktúrák, amelyek a **hisztonfehérjék** körüli szorosan tekercselt, kétszálú DNS-molekulából állnak. Tulajdonképpen a **hisztonfehérjék** a DNS molekula „összecsomagolását” végzik. A hisztonok erősen bázikus, arginin- és lizingazdag fehérjék. Öt fajtájuk van: **H1** – a DNS rögzítését végzik a hiszton koronghoz, a **H2A, H2B, H3 és H4** – **nukleosomális hisztonok**, a hisztonkorongok felépítésében vesznek részt.

A hisztonkorong (oktamer) 8 (2x4) hisztonmolekulából álló korong, melyre a DNS-lánc egy 146 bázispárnyi szakasza két csavarulatban tekeredik fel (45. ábra).

45. ábra. A hiszton oktamer kialakulása



A hiszton-oktamer/DNS alkotta **nukleosómákat** a **H1-hiszton** egyre közelebb húzza egymáshoz és egy kompaktabb **szolenoid** szerkezet jön létre. Egy sejtmagban kb. 25 millió nukleosóma van. A kromatinállomány szerveződését már elektronmikroszkópos felvételek segítségével is nyomon követhetjük (46. ábra).

Hőmérséklet hatására a natív DNS szerkezete denaturálódik, ugyanis megbomlanak a bázispárok közötti H-hidak. Azt a hőmérsékletet, amelyenél a bázispárok közötti H-hidak fele (50%) megbomlik, a **DNS olvadáspontjának** nevezzük. Ez a folyamat fotometriásan nyomon követhető.

Az RNS szerkezete, típusai és funkciói:

A DNS-hez hasonlóan az RNS-t is nukleotidok alkotják, egymáshoz 3'-, 5'-foszfodiészter-kötéssel kapcsolódva. A cukorfoszfátlánc cukor-

komponense a *ribóz*. Az RNS-ben a timint *uracil* helyettesíti, amely ugyancsak adeninnel képes bázispárt (A-U) alkotni két H-kötés kialakításával. Felépítésében több ritka bázis is részt vesz, mint az inozin, metilinozin, pszeudouridin stb.

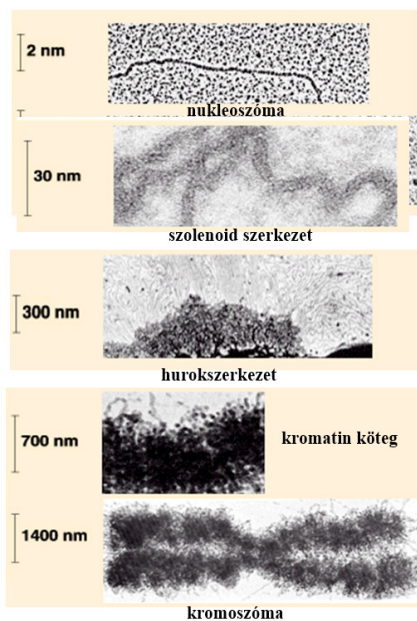
Az RNS-molekulák **elsődleges szerkezetét** is a nukleotid szekvencia határozza meg, egyes vírusokat kivéve, egyszálas formában fordulnak elő. Az RNS-molekulában is kialakulhat a hajtússzerkezet. Kialakulása nagymértékben specifikus az egyes RNS-molekulákra, a lánc elsődleges szerkezetétől függ. Ezek a szerkezetek olyan szakaszokon alakulnak ki, ahol a lánc önkomplementer, visszahajolva bázispárosodás jöhet létre akár távoli RNS-részek között is. A DNS-molekuláknál már leírt antiparallel orientáció ezekre a hajtússzerű RNS-régiókra is érvényes (**másodlagos szerkezet**).

A ribonukleinsavak **biológiai szerepe** a fehérjeszintézis megvalósításában van a DNS-ben tárolt információk alapján. Azt a tényt, hogy a gének és a fehérjék között RNS-ek közvetítenek, azt már Watson és Crick is felvetette a kettős Hélix-modell megalkotásának idején. A későbbiek során egyértelműen beigazolódott, hogy a sejtben levő különböző RNS-típusok a genetikai információ kifejezésében, a **génexpresszió** egyes fázisaiban töltenek be fontos szerepet.

Az RNS-molekuláknak **többféle típusa** létezik:

- A **riboszomális RNS (rRNS)** a fehérjeszintézis gépezete számára felszint biztosító riboszómák alkotórészei. rRNS-ek teszik ki a citoplazmatikus RNS-ek 80–90%-át. Stabilak, nagy fokban konzervált elsődleges szerkezettel és konformációval rendelkeznek.
- A **hírvivő RNS (messenger RNS, mRNS)** a szintézisre kerülő fehérje aminosav sorrendjére vonatkozó információt tartalmazza. Az 5' vége minden esetben 7-metil-guanozin trifoszfát. A metil-GTP-foszfát vé-

46. ábra. A kromatinállomány szerveződése

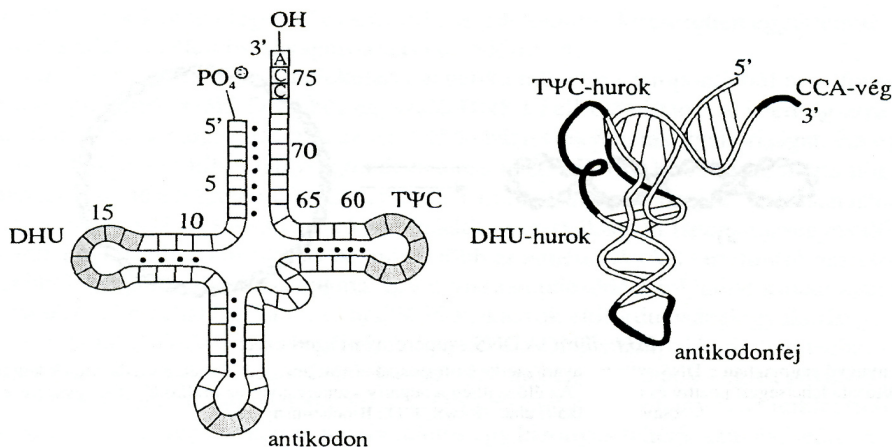


géhez kapcsolódik a szomszédos 2-0-metil-ribonukleotid az 5'-OH csoportján keresztül. Ezt nevezik **sapkának** vagy „**mRNS-cap**”-nek, melynek szerepe a molekula 5'-végének védelme, valamint a fehérjeszintetizáló rendszer a molekulának ezt a végét ismeri fel. A mRNS másik vége, a 3'-OH-vég 20–250 nukleotid tagból álló homopolimer, poli-adenilsavból áll, amit **poliA-farok**nak nevezünk.

- A **szállító RNS (transzfer RNS, tRNS)** az aminosavakat köti meg és juttatja el a riboszómákra. A fehérjeszintézis során a tRNS-molekulák „fordítják le” a hírvivő RNS bázissorrendjét a fehérje aminosavsorrendjére. A tRNS-ek a legkisebb méretű RNS-ek közé tartoznak. Egy tRNS átlagosan 75 nukleotidból áll. Kovalens kötéssel kötik meg az aminosavakat és a mRNS nekik megfelelő bázishármasához szállítják őket (*adapter funkció*). Gyakran egy-egy aminosav szállításához több tRNS is rendelkezésre áll.

Legjellemzőbb közös tulajdonságuk a másodlagos és harmadlagos szerkezetük. A síkra vetített, kétdimenziós tRNS-formát „lóhere” formának nevezik (47. ábra), melyben négy fő szakasz található:

47. ábra. A síkra vetített, kétdimenziós tRNS forma



Az **akceptor kar** (3' vég), minden tRNS-ben ugyanaz, CCA-szekvenciával végződik, ide kötődnek az aktivált aminosavak.

A tRNS 5' vége foszforilált.

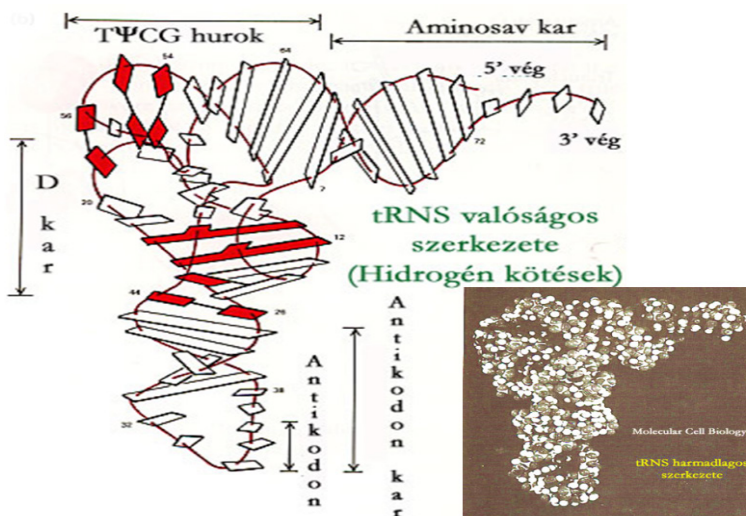
Az **antikodon kar (fej)** ismeri fel a mRNS-en a bázis tripletet, a **kodont**. A genetikai kód leolvasásában csak az antikodon hurok játszik szerepet, az akceptor-karon lévő aminosav közömbös ebben a funkció-

ban. Az aminosavakat kódoló kodonok száma nagyobb, mint a sejtben előforduló különböző tRNS-ek száma. Minden aminosavnak más-más tRNS felel meg, de nem minden kodonhoz tartozik egy másik tRNS. Az azonos aminosavakat kódoló különböző kodonokat, ha azok csak a 3. nukleotidban különböznek egymástól, gyakran ugyanaz a tRNS ismeri fel. Ez a jelenség a **lőtyögés**.

A **DHU kar** (hurok) a nevét egy ritka bázistól, a **dihidouridin**-ről kapta, az **aminoacil-tRNS szintetáz** enzim felismerésében van fontos szerepe.

A **TΨC kar** (hurok) is tartalmaz ritka bázisokat, ezért **pszeudouridin** karnak is nevezik, amely az amino-acil-tRNS-t a riboszómákhoz rögzíti. A tRNS valóságos szerkezetét és 3D ábrázolását a 48. ábrán láthatjuk.

48. ábra. A tRNS valóságos szerkezte



Az eukarióta sejtekben mindhárom RNS a sejtmagban képződik, és a maghártya pórusain keresztül jut ki a citoplazmába, a fehérjeszintézis helyére.

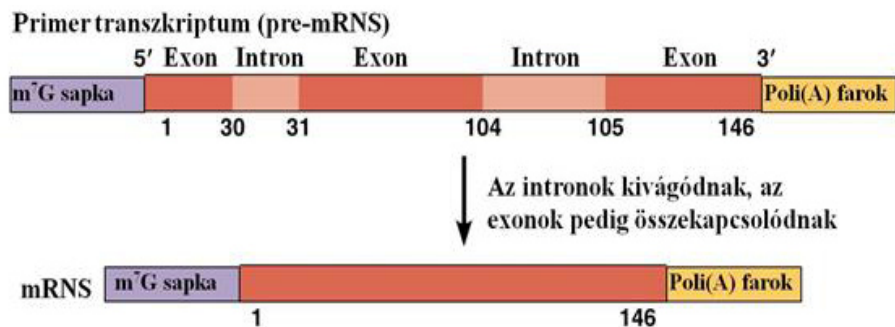
Funkcionális RNS-ek:

Ezek az RNS-típusok nem szolgálnak alapul fehérjék szintéziséhez, hanem önmagukban végeznek el bizonyos funkciót, funkciókat.

snRNS (small nuclear, kis nukleáris, kis sejtmagi RNS): csak az eukarióta szervezetekben van jelen. Sokszor uridinben gazdag molekulák, emiatt az ilyen típusaikat U-RNS-nek is nevezik. Nevüknek megfelelően a sejtmagban található meg és az elsődlegesen képződött RNS (pre-messenger RNS) érésében vesznek részt. Egy részük fehérjékkel komplexet alkotva ala-

kítja ki a spliceoszómát (olvasd: szplájszoszómát), mely az *intronok* (hibás részek, aminosav szekvenciát nem kódoló) eltávolítását és az *exonok* (aminosav szekvenciát kódoló rész) összeillesztését, összekapcsolását végzi (49. ábra).

49. ábra. Az snRNS működése



A következő két csoport szintén az eukarióta szervezetekre jellemző RNS-féleségeket tartalmaz. Az eukarióta genomok jelentős része íródik át olyan funkcionális RNS-sé, melyek a gének kifejeződésének szabályozásában vesznek részt különböző szinteken. Ezek közül a legismertebbek:

miRNS (micro RNS): nemrégiben fedezték fel ezt az RNS-típust, és egyre több gén esetén igazolják, hogy ezek nagyon sok gén expressziójának szabályozásában vesznek részt.

siRNS (small interfering, kis interferáló RNS): a növényi és állati genomok integritásának megőrzésében fontosak. Gátolják a vírusrészekké képződését, megelőzik a mozgó genetikai elemek genomon belüli áthelyeződését.

A vírusok esetében RNS is lehet az örökítő anyag.

FELHASZNÁLT IRODALOM

Szakirodalom

1. *Ádám V., Faragó A., Machovich R., Mandl J.* (1996): Orvosi biokémia. Semmelweis Kiadó, Budapest
2. *Antus Sándor – Mátyus Péter:* Szerves Kémiai III. Szacharidok. Nemzedékek Tudása Tankönyvkiadó zrt. www.tankonyvtar.hu
3. *Balajthy Zoltán* (szerk., 2011): Molekuláris terápiák. Debreceni Egyetem, Debrecen
4. *Balázs Margit* (2011): Sejtbiológia. Debreceni Egyetem, Debrecen
5. *Bienstock, R. J.* (1998): Molecular modeling of protein structures. Science & Medicine, N1, 54–63.
6. *Boldogkői Zsolt:* A DNS szerkezete. http://web.med.u-szeged.hu/mbio/hun/anyagok/2015-2016/1.felev/smge/04/2.A_DNS_Szerkezete.word.pdf
7. *Boross László – Sajgó Mihály* (2003): A biokémia alapjai. Mezőgazda Kiadó, Szeged
8. *Csapó János – Csapóné Kiss Zsuzsanna* (2011): Élelmiszer kémia. Mezőgazda Kiadó, Budapest
9. *Deák Veronika* (2014): Általános genetika. Typotex Kiadó, Budapest
10. *Erdey-Grúz Tibor:* Az éterek és észterek (részlet). <https://www.kfki.hu/~cheminfo/hun/eloado/kemia/eter.html>
11. *Gyires Klára – Füst Zsuzsanna* (2011): A farmakológia alapjai. Medicina Könyvkiadó, Budapest
12. *Hollósi Miklós* (2005): Biomolekuláris kémia I.-II. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest
13. *Lipidek.* <http://szerves.science.unideb.hu/wp-content/uploads/2015/06/005-Lipidek.pdf>
14. *Márkus Jenő:* Zsírok, olajok, szappanok. <https://www.kfki.hu/~cheminfo/hun/eloado/kemia/eter.html>
15. *Novák Lajos* (2001): Biomolekulák kémiája – egyetemi tankönyv. Magyar Kémikusok Egyesülete, Budapest
16. *Nyitrai László – Pál Gábor* (2013): A biokémia és molekuláris biológia alapjai Elméleti e-tankönyv. https://www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/adatok.html
17. *Polszacharidok.* <https://tudasbazis.sulinet.hu/hu/termeszet tudomanyok/kemia/szerves-kemia>
18. *Szeberényi József* (2014): Molekuláris sejtbiológia. Lipidek. Dialóg Campus Kiadó, Budapest
19. *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
20. *Wunderlich Lívius – Szarka András* (2014): A biokémia alapjai. Typotex Kiadó, Budapest

21. Гонський Я.І., Максимчук Т.П., Калинський М.І. (2013): Біохімія людини. Підручник. – Тернопіль: Укрмедкнига.
22. Губського Ю.І., Ніженковської І.В. (2014): Біологічна хімія. Вид. ВСВ „Медицина”
23. Загайка А.Л., Александрова К.В. (2014): Біохімія. Підручник – Х.: «Форт»
24. Марченко М.М., Шмараков І.О. (2006): Біоорганічна хімія: Навчальний посібник. Чернівці: Рута

Az ábrák forrásai (a letöltések ideje: 2020 novembere)

1. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/ch20.html#horg646
2. ábra: a szerző saját szerkesztése
3. a. ábra: a szerző saját szerkesztése
3. b. ábra: <https://slideplayer.com/slide/4330227/>
4. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2159720/>
5. ábra: <https://www.dreamstime.com/illustration/enzyme.html>
6. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
7. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
8. ábra: <http://www.em.sapientia.siculorum.ro/pdf/oktatasi%20segedanyagok/02%20Elelmiszer%20kemia%20eloadas/12%20Enzimek.pdf>
9. ábra: <http://www.em.sapientia.siculorum.ro/pdf/oktatasi%20segedanyagok/02%20Elelmiszer%20kemia%20eloadas/12%20Enzimek.pdf>
10. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
11. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2037277/>
12. ábra: <https://www.slideshare.net/ujhazib/a-fehrjk>
13. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
14. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2146984/>
15. ábra: <https://datagrid.hu/boda/Transzport/Beadando/Feherjek.htm>
16. ábra: <https://www.shutterstock.com/es/image-illustration/molecular-structure-hemoglobin-3d-rendering-670869553>
17. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
18. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
19. ábra: file:///C:/Users/tanar/AppData/Local/Temp/002_F_hu_04-Munkafuzet_Szerves_2019_021-1.pdf
20. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
21. ábra: <https://docplayer.hu/17503296-Szenhidratok-i-carbohydrates.html>

22. ábra: <https://docplayer.hu/17503296-Szenhidratok-i-carbohydrates.html>
23. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2079219/>
24. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
25. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
26. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/2011_0001_521_Elelmiszer_kemia/ch02.html
27. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
28. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
29. ábra: <https://azkurs.org/a-gygyszerhats-fizikai-kmiai-alapjai-rozmer-zsuzsanna-perjsi.html?page=14>
30. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2146818/>
31. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2146818/>
32. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/ch11.html
33. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011_0079_wunderlich_szarka_biokemia/ch03s02.html
34. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2159889/>
35. ábra: a szerző saját szerkesztése
36. a. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/ch12.html
36. b. ábra: <https://www.u-helmich.de/bio/lexikon/A/adenin.html>; <http://brussels-scientific.com/?p=5922>; <https://coredifferences.com/difference-between-deoxyribose-and-ribose/>
37. ábra: <http://www.bio.miami.edu/tom/courses/protected/MCB6/ch02/2-17.jpg>
38. ábra: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
39. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/ch20s10.html
40. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/2011_0001_519_42574_3/ch01s05.html
41. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/11508828/>
42. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/11508828/>
43. ábra: <https://docplayer.hu/35129352-Nukleinsavak-szerkezet-szintezis-funkcio.html>
44. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/2011_0001_531_molbiol/ch01s09.html
45. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2057750/>
46. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/2057750/>
47. ábra: https://studref.com/609149/matematika_himiya_fizik/vidy
48. ábra: <https://slideplayer.hu/slide/11503433/>
49. ábra: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011_0079_deak_alt_genetika/ch07s04.html

A táblázatok forrásai (a letöltések ideje: 2020 novembere)

1. táblázat: *Sztefanovistné dr. Bányai Éva* (szerk., 1999): Biokémia. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Kertészeti Kar. SO-MA-KER.Bt.
2. táblázat: a szerző saját szerkesztése
3. a. táblázat: a <https://glossary.periodni.com/bibliography.html>
3. b. táblázat: a <https://glossary.periodni.com/bibliography.html>
3. c. táblázat: a <https://glossary.periodni.com/bibliography.html>
3. d. táblázat: a <https://glossary.periodni.com/bibliography.html>
4. táblázat: <https://slideplayer.hu/slide/11300741/>
5. a. táblázat: a szerző saját szerkesztése
5. b. táblázat: a szerző saját szerkesztése
6. táblázat: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/ch11.html
7. táblázat: a szerző saját szerkesztése
8. táblázat: <https://docplayer.hu/13509952-Izopren-szarmazekok-koleszterin-szteroid-hormonok.html>
9. táblázat: https://regi.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop412A/2011-0073_biokemia_molekularis_biologia_alapjai/ch12.html

Біохімія. Курс лекцій. Частина 1. Навчальне видання (навчальний посібник) Закарпатського угорського інституту ім. Ф.Ракоці II. / Автор: Єва Комоні. Берегове: ЗУІ ім. Ф.Ракоці II, 2021. – 104 с. (угорською мовою)

Курс лекцій підготовлений насамперед для студентів біології для здобуття теоретичних знань з предмету Біохімія. Курс лекцій містить основні біохімічні знання. Він також включає теми, які не висвітлюються або лише частково викладаються на лекціях, але які студенти повинні засвоїти в рамках самостійної роботи. Це також допоможе студентам підготуватися до практичних занять. Основна мета – описати біомолекули, з яких складається організм: з одного боку, він зосереджений на хімічній структурі та структурі молекул, а з іншого боку, на їх біологічній ролі в організмі. Окрім основних макромолекул, він також представляє закони біохімії. Курс лекцій містить чітко узагальнені, добре зрозумілі базові знання про елементну, молекулярну будову живого організму. Завдяки своїй прозорості та лаконічності він намагається допомогти студентам вчитися.

УДК 577.1(076)

Навчальне видання

Єва Комоні

БІОХІМІЯ

Курс лекцій

Частина 1

Навчальний посібник

2021 р.

*Рекомендовано до видання в електронній формі (PDF)
рішенням Вченої ради Закарпатського угорського інституту ім. Ф.Ракоці II
(протокол № 7 від 20.12.2019)*

Підготовлено Видавничим відділом спільно з кафедрою біології та хімії
Закарпатського угорського інституту ім. Ференца Ракоці II

Рецензенти:

*Золтан Чома, доктор філософії з природничих наук (ЗУІ ім. Ф.Ракоці II)
Себастьян Санісло, магістр (ЗУІ ім. Ф.Ракоці II)*

Технічне редагування: *Олександр Добош*

Верстка: *Мелінда Орбан*

Коректура: *Льдіко Гріца-Варцаба*

Обкладинка: *Ласло Веждел, Мелінда Орбан*

На обкладинці – ілюстрація молекули ДНК

(джерело: <https://www.stockvault.net/photo/258501/dna---genetics---genes>).

УДК: *Бібліотечно-інформаційний центр “Опацої Чере Янош” при ЗУІ ім. Ф.Ракоці II*

Відповідальний за випуск:

Олександр Добош (начальник Видавничого відділу ЗУІ ім. Ф.Ракоці II)

За зміст курсу лекцій відповідальність несе автор

2019 року рукопис було підготовлено за підтримки стипендіальної програми
ім. Калмана Шовша Благодійної організації „Благодійний фонд „Геніус”

Видавництво: Закарпатський угорський інститут ім. Ференца Ракоці II
(адреса: пл. Кошута 6, м. Берегове, 90 202. Електронна пошта: foiskola@kmf.uz.ua) *Статут «Закарпатського угорського інституту ім. Ференца Ракоці II»*
(Затверджено протоколом загальних зборів Благодійного фонду За ЗУІ, протокол №1 від 09.12.2019р., прийнято Загальними зборами ЗУІ ім. Ф.Ракоці II, протокол №2 від 11.11.2019р., зареєстровано Центром надання адміністративних послуг Берегівської міської ради, 12.12.2019р.)

